PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES

CARRERA DE BIOLOGÍA

Mecanismos genéticos y rutas metabólicas de la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas y su relación evolutiva

Monografía previa a la obtención del título de Bióloga

Sol Yamileth Cueva Zambrano

Tutora: Catalina Quintana PhD

Quito, 2026

CERTIFICACIÓN

Certifico que la monografía en Biología, de la Srta. Sol Yamileth Cueva Zambrano ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Catalina Quintana

Firmado digitalmente por Catalina Quintana
Fecha: 2026.07.14 09:37:10 -05'00'

Firma del director de la Monografía

Catalina Quintana PHD

Quito, 25 de julio del 2026

DEDICATORIA

Dedico este trabajo, en primer lugar, a mi tutora, Catalina Quintana, PhD, por su confianza, orientación y apoyo durante el desarrollo de esta monografía.

A Cristina Toapanta, PhD, por brindarme seguridad, apoyo, confianza e inspiración a lo largo de este proceso.

A Michel Venegas, MSc, y a Álvaro Barragán, Mgtr., por sus consejos y aportes importantes para la realización de este trabajo.

A mi pareja y amigos, por su amor, paciencia, compañía y apoyo constante durante este trayecto.

Finalmente, a mis padres y familiares, por sus enseñanzas, motivación y apoyo incondicional durante toda mi carrera.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN……5
2. ABSTRACT……...6
3. INTROCUCCIÓN……7
4. OBJETIVOS……11
5. DESARROLLO TEÓRICO……...12
   - 5.1 BIOLUMINISCENCIA: BASES MOLECULARES Y EVOLUTIVAS……12
     - 5.1.1 CONCEPTO, ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA BIOLUMINISCENCIA ……12
     - 5.1.2 FUNDAMENTOS BIOQUÍMICOS DE LA BIOLUMINISCENCIA…….13
   - 5.2 DIVERSIDAD, GENES Y RUTAS METABÓLICAS DE LA BIOLUMINISCENCIA EN HONGOS……...14
     - 5.2.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE HONGOS BIOLUMINISCENTES..14
     - 5.2.2 GENES INVOLUCRADOS EN LA BIOLUMINISCENCIA FÚNGICA .16
     - 5.2.3 VARIACIÓN GENÉTICA Y PÉRDIDA DE BIOLUMINISCENCIA EN HONGOS……..18
   - 5.3 COMPARACIÓN ENTRE SISTEMAS BIOLUMINISCENTES DE HONGOS Y LUCIÉRNAGAS……...19
     - 5.3.1 BIOLUMINISCENCIA EN INSECTOS Y LUCIÉRNAGAS (LAMPYRIDAE) COMO MODELO BIOLUMINISCENTE…….19
     - 5.3.2 GENES INVOLUCRADOS EN LA BIOLUMINISCENCIA DE LUCIÉRNAGAS……...20
   - 5.4 COMPARACIÓN ENTRE SISTEMAS BIOLUMINISCENTES DE HONGOS Y LUCIÉRNAGAS……...23
     - 5.4.1 COMPARACIÓN GENÉTICA Y METABÓLICA……..23
     - 5.4.2 CONVERGENCIA EVOLUTIVA……24
6. METODOLOGÍA……26
7. RESULTADOS DEL ANÁLISIS COMPARATIVO……..27
8. CONCLUSIONES……..36
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS……...38

1. RESUMEN

La bioluminiscencia es un fenómeno natural en el que ciertos organismos producen luz mediante reacciones bioquímicas basadas en la oxidación de una luciferina por una luciferasa. El presente trabajo tiene como objetivo analizar los mecanismos genéticos y las rutas metabólicas involucradas en la bioluminiscencia de hongos y luciérnagas, con el propósito de comparar sus similitudes, diferencias y posible relación evolutiva. Para ello, se realizó una revisión bibliográfica de artículos científicos y fuentes especializadas sobre genes, enzimas, luciferinas, rutas metabólicas y aspectos evolutivos de ambos sistemas. En hongos bioluminiscentes, la vía se relaciona con el ciclo del ácido cafeico, donde genes como *hispS, h3h, luz* y *cph* codifican enzimas que permiten transformar el ácido cafeico en hispidina, luego en 3-hidroxihispidina y finalmente en productos responsables de la emisión de luz, con regeneración del precursor inicial. En luciérnagas, el sistema depende principalmente de la D-luciferina, ATP, oxígeno molecular y la luciferasa codificada por el gen *luc*, además de otros genes asociados con la biosíntesis, conversión y almacenamiento de la luciferina. Los resultados del análisis comparativo muestran que ambos organismos producen luz mediante un principio químico similar, pero utilizan luciferinas, genes y rutas metabólicas diferentes. Por ello, la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas no parece provenir de una vía ancestral común, sino de procesos evolutivos independientes. En conclusión, estos sistemas representan un ejemplo de convergencia evolutiva, donde organismos de linajes alejados desarrollaron la misma función biológica mediante soluciones moleculares distintas.

Palabras clave: Bioluminiscencia, convergencia evolutiva, enzimas, genes, hongos, luciérnagas, rutas metabólicas.

2. ABSTRACT

Bioluminescence is a natural phenomenon in which certain organisms produce light through biochemical reactions based on the oxidation of a luciferin by a luciferase. The objective of this study is to analyze the genetic mechanisms and metabolic pathways involved in bioluminescence in fungi and fireflies, with the purpose of comparing their similarities, differences, and possible evolutionary relationship. For this purpose, a bibliographic review of scientific articles and specialized sources was carried out, focusing on genes, enzymes, luciferins, metabolic pathways, and evolutionary aspects of both systems. In bioluminescent fungi, the pathway is related to the caffeic acid cycle, where genes such as *hispS, h3h, luz*, and *cph* encode enzymes that transform caffeic acid into hispidin, then into 3-hydroxyhispidin, and finally into products responsible for light emission, with regeneration of the initial precursor. In fireflies, the system mainly depends on D-luciferin, ATP, molecular oxygen, and the luciferase encoded by the *luc* gene, as well as other genes associated with luciferin biosynthesis, conversion, and storage. The results of the comparative analysis show that both organisms produce light through a similar chemical principle, but they use different luciferins, genes, and metabolic pathways. Therefore, bioluminescence in fungi and fireflies doesn't appear to derive from a common ancestral pathway, but from independent evolutionary processes. In conclusion, these systems represent an example of evolutionary convergence, in which organisms from distant lineages developed the same biological function through different molecular solutions.

Keywords: Bioluminescence, enzymes, evolutionary convergence, fireflies, fungi, genes, metabolic pathways.

3. INTROCUCCIÓN

Los hongos son organismos unicelulares y pluricelulares pertenecientes al reino Fungí, cuyo origen se estima hace aproximadamente 760 a 1.06 mil millones de años (Lücking et al., 2009). Por otro lado, los insectos son organismos hexápodos pluricelulares pertenecientes al reino Animalia, con un origen estimado de aproximadamente 479 a 480 millones de años (Misof et al., 2014). A pesar de esta diferencia evolutiva, ambos grupos comparten un ancestro eucariota antiguo dentro del clado Opisthokonta, en el cual, hongos e insectos evolucionaron de manera independiente, conservando y adaptando distintas herramientas moleculares presentes en sus linajes ancestrales, como proteínas relacionadas con adhesión celular y enzimas vinculadas con la síntesis de quitina (Torruella et al., 2015).

La bioluminiscencia, consiste en la emisión espontánea de luz producida por organismos vivos mediante reacciones bioquímicas que requieren la oxidación de una molécula llamada luciferina, catalizada por la enzima luciferasa (Cabello et al., 2023). Este fenómeno se ha reportado en organismos vivos dentro de 800 géneros, entre ellos cnidarios, anélidos, bacterias, hongos, peces e insectos, tanto en ambientes terrestres como marinos (Haddock et al., 2010). Sin embargo, tanto la estructura molecular como la síntesis por vías moleculares de la luciferina y luciferasa varían entre los distintos grupos; cada grupo posee un complejo sustrato-enzima adaptado a su propio sistema metabólico, cuya interacción permite que se lleve a cabo la reacción, lo que indica que la bioluminiscencia surgió de manera independiente en distintos linajes evolutivos (Delroisse et al., 2021). Sin embargo, en algunos organismos se ha descrito la adquisición de sistemas bioluminiscentes mediante mecanismos como transferencia horizontal de genes (Urbanczyk et al., 2008), ingestión o simbiosis con organismos bioluminiscentes, lo que demuestra la complejidad evolutiva de este fenómeno (Ramesh et al., 2021).

Por otro lado, dependiendo del organismo, este fenómeno cumple diversas funciones ecológicas, como defensa contra depredadores o atracción de presas (Huang et al., 2024), comunicación sexual, como ocurre en las luciérnagas (Takatsu et al., 2023), entre otras. No obstante, hasta la fecha aún no se conoce con certeza el rol ecológico de la bioluminiscencia en algunos organismos, como es el caso de los hongos (Lu et al., 2024).

A pesar de la cantidad limitada de estudios sobre la bioluminiscencia en hongos, actualmente se han identificado 132 taxones que exhiben este fenómeno, todos pertenecientes a la División Basidiomycota, dentro del orden Agaricales, los cuales se agrupan en cinco linajes independientes (*Omphalotus, Armillaria, Mycenoid, Lucentipes* y *Eoscyphella*) (Perry et al., 2025). Por otro lado, se ha determinado que la luciferina presente en los hongos corresponde a la 3-hidroxihispidina, cuya molécula precursora es la hispidina (Purtov et al., 2015). Asimismo, se han identificado cuatro genes involucrados en el mecanismo de la bioluminiscencia (*hispS*, *h3h*, *luz* y *cph*), que codifican, respectivamente, las enzimas hispidina sintasa (HispS), hispidin-3-hidroxilasa (H3H), luciferasa fúngica y cafeilpiruvato hidrolasa (CPH) (Kotlobay et al., 2018). La secuenciación de genes fúngicos demostró que estos genes se encuentran adyacentes entre sí, formando un grupo (Kotlobay et al., 2018), lo que sugiere su participación en el mecanismo de bioluminiscencia en la mayoría de los hongos bioluminiscentes; sin embargo, su expresión y regulación pueden variar dependiendo de la especie.

Por otro lado, el caso de los insectos es completamente distinto al de los hongos. Aunque existen numerosos estudios con respecto a la bioluminiscencia en este grupo, aún no se conoce con exactitud cuántos taxones la poseen, debido a la gran cantidad de especies y la complejidad de sus sistemas bioluminiscentes (Amaral et al., 2013). A diferencia de los hongos, el linaje de los insectos no comparte un mismo conjunto de genes para producir luz, sino que estos varían dependiendo de cada organismo (Kotlobay et al., 2023).

Un ejemplo representativo es el de las luciérnagas (Coleoptera, Lampyridae), las cuales serán consideradas como modelo en este estudio, dado al amplio conocimiento de este linaje en comparación con otros insectos bioluminiscentes y a su elevada diversidad, que comprende alrededor de 2200 especies distribuidas a nivel global (Martin et al., 2019). Su mecanismo bioluminiscente es un proceso complejo que consiste principalmente de la biosíntesis de la luciferina (D-luciferina) y la reacción lumínica, en la cual, la D-luciferina se activa por medio de ATP, mediante la codificación de la luciferasa por el gen *luc,* para luego oxidarla y emitir luz (Wang et al., 2025). Además, otros mecanismos que se llevan a cabo para dicho proceso requieren de la presencia de genes como *cgl, hppd, HGO*, *luc, ACOT1, LST y PAPSS* que codifican las enzimas cistationina gamma-liasa (CGL), 4-hidroxifenilpiruvato dioxigenasa (HPPD), homogentisato 1,2-dioxigenasa (HGO), luciferasa (LUC), acil-CoA tioesterasa 1 (ACOT1), luciferina sulfotransferasa y PAPS sintasa respectivamente (Zhang et al., 2020).

El poder comprender los mecanismos genéticos y bioquímicos implicados en la emisión de luz permitiría determinar si dicha capacidad se desarrolló en hongos y luciérnagas por vías evolutivas similares o independientes. Además, podría ofrecer explicaciones sobre la pérdida de la bioluminiscencia en algunas especies de hongos. En este contexto, surge la siguiente **pregunta**: ¿Cómo se relacionan los genes y las rutas metabólicas involucradas en la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas, y cuál es la conexión evolutiva entre estos dos grupos de organismos? Que se enfoca en la siguiente **hipótesis** ‘‘Los genes y las rutas metabólicas involucrados en la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas difieren en su composición y organización, lo que sugiere que dichos sistemas se originaron de manera independiente, constituyendo un caso de convergencia evolutiva’’.

Esta investigación contribuye al entendimiento de cómo se originan y diversifican los sistemas bioquímicos mediante el análisis y comparación de genes y rutas involucradas en

organismos no relacionados. De este modo, aporta información relevante sobre procesos de convergencia evolutiva (Ke et al., 2020), así como posibles aplicaciones biotecnológicas, como el desarrollo de plantas autoluminiscentes (Mitiouchkina et al., 2020). Además, la comparación de estos genes proporciona una base teórica significativa en áreas de la ecología, genética y biología evolutiva, lo que facilita la interpretación del rol ecológico de este fenómeno (Lu et al., 2024). En conjunto, esta investigación fortalece el conocimiento molecular y evolutivo de la bioluminiscencia, apoyando futuras investigaciones en ecología y conservación, y aplicaciones biotecnológicas basadas en la bioluminiscencia.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Analizar los genes y mecanismos bioquímicos involucrados en la bioluminiscencia de hongos y luciérnagas mediante una revisión comparativa de la literatura científica, con el fin de identificar similitudes, diferencias y su posible relación evolutiva.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

4.2.1 Identificar los genes y enzimas asociados al mecanismo de bioluminiscencia en hongos a partir de estudios genómicos y bioquímicos, con el propósito de comprender la organización y función del sistema luciferina–luciferasa fúngico.

4.2.2 Determinar los genes y reacciones metabólicas que permiten la bioluminiscencia en luciérnagas mediante la revisión de investigaciones moleculares y bioquímicas, para el entendimiento de la función del sistema luciferina–luciferasa dentro de uno de los linajes de insectos.

4.2.3 Comparar los sistemas genéticos y bioquímicos de ambos grupos a través de un análisis de similitudes, diferencias y puntos de convergencia, con la finalidad de evaluar si la bioluminiscencia surgió por vías evolutivas independientes o compartidas.

5. DESARROLLO TEÓRICO

5.1. BIOLUMINISCENCIA: BASES MOLECULARES Y EVOLUTIVAS

5.1.1 CONCEPTO, ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA BIOLUMINISCENCIA

La bioluminiscencia, también nombrada “luz fría”, es un fenómeno natural presente en diversos organismos vivos, capaces de producir luz mediante reacciones bioquímicas con baja generación de calor (Karagozlu et al., 2014). Dicho proceso depende generalmente de la interacción entre la molécula emisora llamada luciferina y la enzima denominada luciferasa, normalmente en presencia de oxígeno y, en algunos casos, de cofactores adicionales necesarios para la reacción luminosa (Liaqat, 2011).

Aunque las bacterias bioluminiscentes se consideran organismos antiguos con capacidad de emitir luz, el momento de origen de este fenómeno sigue siendo incierto (Dunlap, 2009). Sin embargo, estudios recientes sugieren que uno de los registros evolutivos más antiguos de bioluminiscencia corresponde a la clase Anthozoa, perteneciente al filo Cnidaria, con un origen estimado de aproximadamente 540 millones de años, durante el Cámbrico (DeLeo et al., 2024). Lo que sugiere que la bioluminiscencia tuvo un origen temprano en ambientes marinos. No obstante, este fenómeno no posee un ancestro común universal, sino que ha evolucionado de manera independiente en distintos linajes (Iwanicki et al., 2026). Dando una estimación de surgimiento de más de 94 veces en diversos organismos, incluyendo bacterias, cnidarios, hongos, ctenóforos, anélidos, artrópodos y otros grupos (Iwanicki et al., 2026). Además, se ha propuesto que algunas formas tempranas de bioluminiscencia pudieron haberse originado como una respuesta evolutiva frente a la toxicidad del oxígeno, para posteriormente adaptarse a otras funciones ecológicas según el linaje (Iwanicki et al., 2026), como defensa, depredación, camuflaje, comunicación en

organismos marinos (Davis et al., 2016), y comunicación y atracción sexual en luciérnagas (Cai et al., 2024).

No obstante, también existen mecanismos alternativos para adquirir la capacidad bioluminiscente. En bacterias de la familia Vibrionaceae, varios estudios han mostrado que la bioluminiscencia puede adquirirse mediante transferencia horizontal de genes, específicamente por la transferencia de genes *lux* desde bacterias bioluminiscentes hacia bacterias no bioluminiscentes (Urbanczyk et al., 2008). Además, otros estudios indican que algunos organismos pueden adquirir bioluminiscencia mediante la ingestión de luciferinas o luciferasas, o mediante relaciones simbióticas con organismos bioluminiscentes (Ramesh et al., 2021).

En conjunto, la bioluminiscencia puede entenderse como un fenómeno antiguo, diverso y evolutivamente repetido. Aunque existe una fuerte evidencia de que este fenómeno surgió mediante múltiples eventos independientes en distintos linajes, lo que demuestra un proceso de convergencia evolutiva entre organismos bioluminiscentes (Ke et al., 2020), también se ha demostrado que la transferencia horizontal de genes puede actuar como un mecanismo de adquisición de bioluminiscencia, especialmente en bacterias (Urbanczyk et al., 2008). No obstante, en eucariotas y organismos multicelulares, este mecanismo parece ser menos común, además de surgir en distintos periodos de tiempo, por lo que la aparición repetida de bioluminiscencia en estos grupos se interpreta principalmente como resultado de evolución convergente, aunque aún se requiere más investigación para comprender completamente su origen y diversificación (Ke et al., 2020).

5.1.2 FUNDAMENTOS BIOQUÍMICOS DE LA BIOLUMINISCENCIA

La molécula luciferina y la enzima luciferasa son componentes fundamentales e interdependientes en la bioluminiscencia, ya que la luciferina actúa como sustrato y la

luciferasa cataliza su oxidación para producir luz (Delroisse et al., 2017); por ello, si no hay luciferina disponible, la luciferasa no puede catalizar la reacción luminosa y, en consecuencia, no se genera bioluminiscencia. Además, se ha sugerido que la reacción entre luciferina y luciferasa depende fuertemente de la presencia de oxígeno molecular, ya que este participa en la oxidación de la luciferina y permite la formación de un producto excitado capaz de liberar luz visible, tanto en organismos marinos como terrestres (Kricka., 2005).

Cada linaje bioluminiscente posee una luciferina adaptada a su propio sistema bioquímico; además, se estima que existen al menos 11 tipos diferentes de luciferinas, las cuales se relacionan con múltiples luciferasas adaptadas a su estructura química (Delroisse et al., 2021). Por ejemplo, la coelenterazina es una de las luciferinas más utilizadas en organismos marinos, como cnidarios, copépodos y ofiuras (Mallefet et al., 2020); N-isovaleril-3-aminopropanal pertenece al sistema bioluminiscente de lombrices de tierra del género *Diplocardia* (Rodionova et al., 2017); la 3-hidroxihispidina corresponde a la luciferina de hongos bioluminiscentes (Kotlobay et al., 2018); y la D-luciferina es característica de luciérnagas y otros escarabajos bioluminiscentes (Wang et al., 2025).

A pesar de esta diversidad química, todos estos sistemas comparten un principio común, el cual corresponde a la transformación de energía química en energía luminosa mediante la formación de un intermediario excitado (Delroisse et al., 2021). Esto explica por qué la bioluminiscencia puede aparecer en linajes muy distintos, aun cuando cada uno utilice luciferinas y luciferasas diferentes.

5.2 DIVERSIDAD, GENES Y RUTAS METABÓLICAS DE LA BIOLUMINISCENCIA EN HONGOS

5.2.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE HONGOS BIOLUMINISCENTES

La aparición de los hongos en la tierra se remonta aproximadamente hace 750 a 1.06 mil millones de años (Lücking et al., 2009), a partir de un ancestro unicelular acuático eucariota perteneciente al clado Opisthokonta (Steenkamp et al., 2006). Sin embargo, la bioluminiscencia fúngica parece remontarse al último ancestro en común de los clados micenoides y marasmioides dentro del orden Agaricales, hace aproximadamente 160 millones de años (Lu et al., 2024) (Tabla 4). Además, este fenómeno en hongos parece tener un origen único, ya que habría surgido una sola vez dentro de este grupo y posteriormente se habría mantenido o perdido en distintos linajes (Heinzelmann et al., 2024) (Tabla 4).

Actualmente, la diversidad taxonómica en hongos bioluminiscentes no es tan elevada en comparación con otros grupos de organismos, adquiriendo 132 taxones, todos pertenecientes a la división Basidiomycota y al orden Agaricales, los cuales se agrupan en cinco linajes filogenéticamente independientes (Perry et al., 2025). Estos incluyen el linaje *Omphalotus* de la familia Omphalotaceae con 18 especies; *Armillaria* de la familia Physalacriaceae con 14 especies; *Mycenoide* de la familia Mycenaceae con 96 especies, siendo el más diverso; *Lucentipes* asociado a las familias Cyphellaceae y Porotheleaceae con 3 especies; y el filo *Eoscyphella* de la familia Cyphellopsidaceae con una sola especie descrita recientemente (Perry et al., 2025).

A pesar de no conocer con exactitud el hábitat o sustrato en el que se desarrollan estas especies, ya que, se ha reportado que se distribuyen principalmente en regiones templadas, subtropicales y tropicales (Lu et al., 2024), especialmente en Japón, Sudamérica, Norteamérica y el sudeste asiático (Perry et al., 2025). Estudios proponen que la mayoría de estos hongos crecen sobre sustratos frondosos y leñosos en bosques subtropicales con dosel cerrado y alta diversidad vegetal (Perry et al., 2025). No obstante, aunque haya habido identificaciones en varias regiones, muchas áreas del mundo permanecen poco exploradas, lo que sugiere que el número total de especies conocidas podría incrementarse en un futuro (Perry et al., 2025).

5.2.2 GENES INVOLUCRADOS EN LA BIOLUMINISCENCIA FÚNGICA

La vía de bioluminiscencia fúngica (FBP, por sus siglas en inglés), también llamada ciclo del ácido cafeico (CAC), se caracteriza por funcionar como un ciclo autosostenido en el que participan metabolitos clave como el ácido cafeico, la hispidina y la 3-hidroxihispidina (Kotlobay et al., 2018). Esta vía depende de cuatro genes principales, entre ellos se incluyen *hispS*, que codifica la hispidina sintasa (HispS); *h3h*, que codifica la hispidin-3-hidroxilasa (H3H); *luz*, que codifica la luciferasa fúngica; y *cph*, que codifica la cafeilpiruvato hidrolasa (CPH) (Kotlobay et al., 2018).

Antes de la ruta de bioluminiscencia fúngica, se realiza una serie de procesos metabólicos que dan lugar a la formación del ácido cafeico, considerado el precursor inicial de esta vía (Stevani et al., 2024). La conexión empieza desde de la glucólisis y la ruta de las pentosas fosfato, a partir de las cuales se forman precursores como el fosfoenolpiruvato (PEP) y la eritrosa-4-fosfato (E4P) respectivamente; estos compuestos entran en la vía biosintética del ácido shikímico, donde se convierten en ácido shikímico y luego en corismato por el cual se va a dar la formación de aminoácidos aromáticos como la fenilalanina (Shende et al., 2024), que participa en la producción de ácido cafeico mediante reacciones de hidroxilación incorporando un grupo –OH (Stevani et al., 2024) (Figura 1). En este punto inicia la vía de bioluminiscencia fúngica, donde el gen *hispS* codifica la enzima hispidina sintasa (HispS) que cataliza la conversión del ácido cafeico en hispidina mediante la incorporación de unidades derivadas de malonil-CoA; durante esta reacción se consume energía mediante la activación de ATP y se liberan productos secundarios como CO_2, CoA, AMP y PPi (Stevani et al., 2024) (Tabla 1) (Figura 2). Posteriormente, el gen *h3h* codifica la enzima hispidin-3-hidroxilasa (H3H), la cual hidroxila la hispidina mediante la incorporación de un grupo –OH, usando oxígeno molecular (O_2) y NAD(P)H como fuente de poder reductor (Tong et al., 2020) (Tabla 1) (Figura 2). Durante esta reacción, el NAD(P)H se oxida a $NAD(P)^+$ y una parte del oxígeno

molecular se reduce a H_2O, mientras que la otra se incorpora a la hispidina (Tong et al., 2020) (Figura 2). Como resultado, se forma 3-hidroxihispidina como único producto con sistemas cíclicos/aromáticos con enlaces dobles conjugados, que corresponde a la luciferina fúngica (Anselmi et al., 2012).

Después, el gen *luz* codifica la luciferasa fúngica, enzima que oxida la 3-hidroxihispidina en presencia de oxígeno molecular (O_2) y produce un intermediario de alta energía, denominado endoperóxido de α-pirona (Lu et al., 2024) (Tabla 1) (Figura 2). Debido a su inestabilidad, este intermediario se descompone rápidamente dentro del sitio activo de la luciferasa, sin requerir una enzima adicional para su ruptura liberando CO_2 y parte de la energía química generada se transfiere a los electrones del producto oxidado (Gosset et al., 2020), dando lugar a cafeilpiruvato en estado excitado, considerado la oxiluciferina fúngica excitada (Lu et al., 2024) (Figura 2). La oxiluciferina, al igual que la 3-hidroxihispidina, posee sistemas cíclicos con dobles enlaces conjugados y electrones π deslocalizados (Anselmi et al., 2012). Además, procesos como la reorganización electrónica, los cambios de protonación o la tautomería pueden influir en sus formas emisoras (Gosset et al., 2020). La oxiluciferina al tener electrones en un nivel de energía más alto de lo normal la molécula tiende a regresar a un estado basal liberando energía en forma de luz visible (Lu et al., 2024) (Figura 2).

Como producto final de esta reacción se forma cafeilpiruvato en estado basal (correspondiente a la oxiluciferina fúngica), el cual puede ser reciclado por la enzima cafeilpiruvato hidrolasa (CPH), codificada por el gen *cph*; catalizando una reacción de hidrólisis que rompe el cafeilpiruvato en ácido cafeico y piruvato (Zamuner et al., 2026) (Tabla 1) (Figura 2). El ácido cafeico regenerado puede volver a ser utilizado por HispS para mantener el ciclo de bioluminiscencia, mientras que el piruvato puede relacionarse con el ciclo de Krebs (Stevani et al., 2024) (Figura 2).

5.2.3 VARIACIÓN GENÉTICA Y PÉRDIDA DE BIOLUMINISCENCIA EN HONGOS

La emisión de luz por parte de los hongos bioluminiscentes se presenta principalmente en los tejidos del micelio y en los cuerpos fructíferos o basidiomas; no obstante, algunas especies muestran luminiscencia restringida a partes específicas, como las regiones inferiores del estipe o únicamente el micelio (Perry et al., 2025). En este contexto, el micelio constituye uno de los tejidos más comúnmente asociados con la bioluminiscencia, ya que es responsable de la emisión de luz en muchas especies que presentan este fenómeno (Perry et al., 2025). Asimismo, este patrón varía entre los distintos linajes, ya que en *Armillaria*, la bioluminiscencia se observa principalmente en el micelio (Perry et al., 2025), mientras que en *Omphalotus* la emisión de luz puede ocurrir tanto en basidiomas como en el micelio (Sandoval-Leiva et al., 2025). De manera similar, en el linaje *Mycenoide* se presenta en el micelio vegetativo y en la base de los basidiomas (Perry et al., 2025). Además, existen reportes de una especie del linaje *Eoscyphella (Eoscyphella luciurceolata),* que muestra luminiscencia en el himenio (Silva-Filho et al., 2023). En cambio, para el linaje *Lucentipes* la información disponible aún es limitada, por lo que no se han descrito con precisión los tejidos donde ocurre la emisión de luz (Perry et al., 2025).

Esta variación puede explicarse por diferentes factores. En primer lugar, las enzimas y la síntesis de precursores necesarios para la reacción luminosa, como la hispidina y la 3-hidroxihispidina, pueden estar reducidas (Puzyr et al., 2017) o bloqueadas en ciertos tejidos del hongo (Purtov et al., 2017). Además, la intensidad de la bioluminiscencia puede cambiar durante el desarrollo del organismo, ya que estudios sugieren que la emisión de luz puede disminuir o modificarse según la etapa de crecimiento del hongo (Mihail et al., 2018). Otro aspecto importante es la pérdida evolutiva de la bioluminiscencia, como es el caso del género *Mycena*, donde la mayoría de las especies no son luminiscentes a pesar de descender de

ancestros bioluminiscentes, lo que sugiere pérdidas evolutivas independientes dentro del grupo (Heinzelmann et al., 2024); Finalmente, factores ambientales y fisiológicos, como temperaturas extremas, que pueden influir en la expresión o intensidad de la bioluminiscencia (Park et al., 2024).

5.3 DIVERSIDAD, GENES Y RUTAS METABÓLICAS DE LA BIOLUMINISCENCIA EN LUCIÉRNAGAS

5.3.1 BIOLUMINISCENCIA EN INSECTOS Y LUCIÉRNAGAS (LAMPYRIDAE) COMO MODELO BIOLUMINISCENTE

El surgimiento de los insectos en la tierra fue hace aproximadamente 479-480 millones de años en el periodo Ordovícico temprano (Misof et al., 2014) (Tabla 4). Además, se cree que su ancestro común estaba relacionado con linajes crustáceos, a partir de los cuales se originaron los hexápodos hace más de 500 millones de años (Elias et al., 2024). Sin embargo, actualmente, tanto la diversidad taxonómica de insectos bioluminiscentes y el número exacto de eventos evolutivos es muy difícil de descifrar debido a su gran extensión y complejidad (Amaral et al., 2013). Sin embargo, estos organismos se encuentran principalmente en el orden Coleoptera dentro de las familias Lampyridae, Elateridae, Phengodidae y Rhagophthalmidae (Amaral et al., 2019), y en el orden Diptera, dentro de la familia Keroplatidae (Amaral et al., 2021).

Debido a la amplia distribución y complejidad de la bioluminiscencia en insectos, es difícil determinar si este fenómeno surgió a partir de un ancestro bioluminiscente común; por lo que se considera que la bioluminiscencia en insectos ha surgido de forma convergente en distintos linajes (Amaral et al., 2021). No obstante, varios estudios sugieren que, si existió un ancestro común relacionado con este sistema, probablemente no era bioluminiscente, sino

que poseía enzimas ancestrales relacionadas con las acil-CoA sintetasas (ACS), las cuales habrían evolucionado eventualmente hacia luciferasas mediante mutaciones, duplicación génica y diversificación funcional (He et al., 2024); como en el caso del orden Coleoptera, donde se propuso que el ancestro común de Lampyridae desarrolló la capacidad bioluminiscente principalmente como una adaptación defensiva, antes de que esta función se especializara en comunicación y apareamiento, como ocurre en muchas especies actuales (Cai et al., 2024) (Tabla 4).

Para el presente estudio se utilizarán las luciérnagas (Lampyridae*)* como grupo modelo, debido al amplio conocimiento disponible sobre este linaje en comparación con otros insectos bioluminiscentes. Esta familia comprende alrededor de 2200 especies distribuidas globalmente en 11 subfamilias (Martin et al., 2019). Su distribución geográfica es casi mundial, con excepción de la Antártida (cosmopolita); sin embargo, las luciérnagas son especialmente comunes en regiones templadas y tropicales, como América Central, América del Sur y el sudeste asiático, donde también presentan una alta diversidad (Vaz et al., 2024). No obstante, al igual que ocurre con los hongos bioluminiscentes, la clasificación de Lampyridae sigue siendo inestable e incompleta debido a su alta diversidad y a la falta de estudios moleculares en varios grupos (Jusoh et al., 2021). Además, muchas especies de regiones tropicales fueron descritas antiguamente solo a partir de machos adultos (da Silva Nunes et al., 2021), por lo que el número total de especies reconocidas podría cambiar en el futuro conforme se realicen nuevas revisiones taxonómicas y análisis moleculares.

5.3.2 GENES INVOLUCRADOS EN LA BIOLUMINISCENCIA DE LUCIÉRNAGAS

La vía de bioluminiscencia de las luciérnagas es una ruta compleja que depende de una red genética relacionada con la biosíntesis de luciferina, su conversión a la forma funcional, su posible almacenamiento, la reacción luminosa y el control fisiológico del órgano

luminoso. La vía comienza con la formación de precursores necesarios para la biosíntesis de luciferina, entre ellos las moléculas de L-cisteína, la cual pueden originarse a partir del metabolismo de aminoácidos, como la metionina y la cisteína, producidas por la enzima cistationina gamma-liasa (CGL) codificada por el gen *cgl* (Zhang et al., 2020) (Tabla 2) (Figura 3). Otro grupo de precursores corresponde a compuestos aromáticos tipo p-benzoquinona/hidroquinona que pueden originarse a partir del metabolismo de aminoácidos aromáticos, principalmente de tirosina, la cual puede convertirse en intermediarios como 4-hidroxifenilpiruvato y posteriormente en ácido homogentísico mediante las enzimas 4-hidroxifenilpiruvato dioxigenasa (HPPD), codificadas por el gen *hppd*; estos compuestos pueden oxidarse y generar estructuras tipo benzoquinona, por medio de la enzima homogentisato 1,2-dioxigenasa (HGO), codificada por el gen *HGO*, que servirían como base aromática para la formación de luciferina (Wang et al., 2025) (Tabla 2) (Figura 3). Una vez formados estos precursores, el grupo sulfhidrilo -SH de la L-cisteína puede reaccionar con compuestos tipo de p-benzoquinona, formando el intermediario 2-S-cisteinilhidroquinona, la cual al adherirse con otra molécula de L-cisteína permitirá la formación de L-luciferina, considerada una forma inicial de la luciferina, ya que todavía no corresponde a la forma funcional para la reacción lumínica (Zhang et al., 2020) (Figura 3).

Para que la L-luciferina se convierta en D-luciferina, se propone la participación de la enzima luciferasa (LUC), codificada por el gen *luc*, que activa la L-luciferina mediante ATP y Mg^{+2} para formar un intermediario tipo L-luciferil-adenilato, liberando pirofosfato inorgánico (PPi) (Wang et al., 2025) (Tabla 2) (Figura 4). Posteriormente, este intermediario reacciona con CoA-SH y forma L-luciferil-CoA, liberando AMP (Zhang et al., 2020) (Figura 4). Durante este proceso ocurre una conversión estereoquímica, ya que cambia la configuración espacial de la molécula (L-luciferina a D-luciferina) (Zhang et al., 2020). Finalmente, la enzima acil-CoA tioesterasa 1 (ACOT1), codificada por el gen *ACOT1*, hidroliza este intermediario y libera D-luciferina, un producto con sistemas cíclicos/aromáticos con enlaces dobles conjugados,

que corresponde a la forma funcional utilizada en la reacción bioluminiscente (Zhang et al., 2020) (Tabla 2) (Figura 4).

La D-luciferina se une al sitio activo de la enzima luciferasa (LUC) codificada por el gen *luc*, la cual, no oxida directamente la luciferina, sino la coloca en una posición adecuada para que la D-luciferina reaccione y se active con ATP y Mg^{+2}, para formar el intermediario D-luciferil-adenilato, liberando pirofosfato inorgánico (PPi) (Wang et al., 2025) (Tabla 2) (Figura 5). Después, el D-luciferil-adenilato reacciona con oxigeno molecular (O_2) dentro del sitio activo de la luciferasa, liberando AMP y creando un intermediario oxidado de alta energía tipo dioxetanona/peróxido (Wang et al., 2025) (Figura 5). Este intermediario es altamente inestable, por lo que colapsa rápidamente dentro del sitio activo de la luciferasa sin requerir la participación de una enzima adicional liberando CO_2 y parte de la energía química generada se transfiere a los electrones del producto oxidado (Gosset et al., 2020), dando lugar a oxiluciferina en estado excitado (Adams & Miller, 2020) (Figura 5). La oxiluciferina, al igual que la D-luciferina, presenta una estructura cíclica con dobles enlaces conjugados y electrones π deslocalizados, lo que favorece la formación de estados electrónicos excitados (Anselmi et al., 2012). En este estado pueden producirse reorganizaciones electrónicas y procesos de transferencia de protones, lo que permite que la oxiluciferina adopte distintas formas emisoras (Gosset et al., 2020). La oxiluciferina al tener electrones en un nivel de energía más alto de lo normal esta molécula tiende a regresar a un estado basal liberando energía en forma de luz visible, generando la bioluminiscencia característica de las luciérnagas (Adams & Miller, 2020) (Figura 5).

Cabe recalcar que la bioluminiscencia en luciérnagas no funciona como un ciclo autosostenido, sino como una reacción directa. Sin embargo, la continuidad de la emisión luminosa depende de que la D-luciferina se mantenga disponible mediante su biosíntesis, su conversión desde L-luciferina o su posible almacenamiento en formas como la sulfoluciferina, proceso asociado con genes como *LST* que codifica la luciferina sulfotransferasa y *PAPSS*

que codifica la PAPS sintasa (Zhang et al., 2020) (Tabla 2) (Figura 5). En otras palabras, no se recicla la vía, sino que se repite cada vez que el organismo enciende su órgano luminoso, el cual se relaciona principalmente con el control fisiológico del acceso de oxígeno a los fotocitos y con mecanismos de regulación celular del órgano luminoso (Zhang et al., 2020).

5.4 COMPARACIÓN ENTRE SISTEMAS BIOLUMINISCENTES DE HONGOS Y LUCIÉRNAGAS

5.4.1 COMPARACIÓN GENÉTICA Y METABÓLICA

La bioluminiscencia en hongos y luciérnagas representa dos sistemas biológicos luminiscentes mediante la oxidación de la luciferina; sin embargo, estos sistemas difieren en su base genética, en el origen metabólico de sus sustratos y en la organización de sus rutas.

En ambos casos, la emisión luminosa depende de una enzima luciferasa que cataliza la oxidación de una luciferina, generando una oxiluciferina en estado excitado que libera energía en forma de fotón o luz visible al regresar a su estado basal. No obstante, mientras los hongos utilizan una luciferina derivada del ácido cafeico (3-hidroxihispidina) (Kotlobay et al., 2018), las luciérnagas utilizan D-luciferina, una molécula cuya biosíntesis se relaciona con precursores como moléculas de L-cisteína y compuestos aromáticos derivados del metabolismo de tirosina (Wang et al., 2025) (Tabla 3).

Desde el punto de vista genético, la bioluminiscencia fúngica se encuentra asociada a un conjunto de genes principales que codifican enzimas del ciclo del ácido cafeico (*hispS, h3h, luz y cph*), los cuales codifican las enzimas HispS, H3H, luciferasa fúngica y CPH, respectivamente (Kotlobay et al., 2018). Estos genes permiten convertir el ácido cafeico en hispidina, luego en 3-hidroxihispidina, posteriormente oxidarla para emitir luz y finalmente reciclar el producto oxidado para regenerar ácido cafeico (Kotlobay et al., 2018). En las

luciérnagas, la organización genética es completamente diferente. La reacción luminosa principal depende del gen *luc*, que codifica la luciferasa responsable de activar la D-luciferina mediante ATP y oxidarla en presencia de oxígeno molecular para la emisión de luz (Wang et al., 2025). Además, la disponibilidad de la D-luciferina depende de genes como *cgl, hppd, HGO*, *luc, ACOT1, LST y PAPSS,* y enzimas como CGL, HPPD, HGO, LUC, ACOT1, luciferina sulfotransferasa y PAPS sintasa, asociados a su biosíntesis, conversión y almacenamiento (Zhang et al., 2020).

A nivel metabólico, la diferencia más importante que tienen los hongos bioluminiscentes con respecto a las luciérnagas es el origen de la luciferina. En los hongos, el precursor principal es el ácido cafeico, el cual, es transformado por HispS en hispidina, luego por H3H en 3-hidroxihispidina, que corresponde a la luciferina fúngica; después de la reacción luminosa, el producto oxidado (cafeilpiruvato), puede ser hidrolizado por CPH para regenerar ácido cafeico y liberar piruvato (Stevani et al., 2024). Por esta razón, la vía fúngica se describe como un **ciclo autosostenido**, ya que existe una regeneración del precursor inicial (Tabla 3). En cambio, en luciérnagas la reacción metabólica es más **directa** (Tabla 3). La D-luciferina va a ser dependiente del ATP para poder ser activada por la luciferasa y formar D-luciferil-adenilato; después, este intermediario reacciona con oxígeno molecular y forma oxiluciferina en estado excitado, emitiendo luz (Wang et al., 2025) (Tabla 3). Por lo que, la D-luciferina no se regenera directamente como parte de un ciclo metabólico cerrado, sino que la bioluminiscencia depende de la biosíntesis de nueva luciferina, de la conversión de L-luciferina a D-luciferina y de posibles formas de almacenamiento como la sulfoluciferina (Zhang et al., 2020).

5.4.2 CONVERGENCIA EVOLUTIVA

Tanto en hongos bioluminiscentes como en luciérnagas la emisión luminosa se basa en un principio químico similar, en la cual una luciferina es oxidada por una luciferasa en

presencia de oxígeno, generando una molécula excitada que libera energía en forma de luz al volver a su estado basal. Sin embargo, esta semejanza no significa que compartan una misma vía ancestral, sino que la evolución puede llegar a una función parecida utilizando soluciones moleculares diferentes. Esto da a entender que la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas puede interpretarse como un ejemplo de **convergencia evolutiva**, ya que ambos grupos desarrollaron la capacidad de emitir luz de manera independiente, a pesar de pertenecer a linajes alejados.

Desde una perspectiva evolutiva, ambos sistemas parecen haber surgido por la modificación de rutas y enzimas preexistentes. En hongos, el metabolismo aromático asociado al ácido cafeico pudo integrarse en una vía capaz de producir luz (Kotlobay et al., 2018), mientras que, en luciérnagas, enzimas ancestrales relacionadas con la activación de compuestos por ATP habrían adquirido una nueva función como luciferasas (Wang et al., 2025) (Tabla 4). Este proceso apoya la idea de que la bioluminiscencia no tiene un único origen, sino múltiples orígenes independientes en diferentes grupos de organismos.

Además, la permanencia de la bioluminiscencia en cada linaje probablemente estuvo relacionada con presiones ecológicas diferentes. En hongos, la emisión de luz probablemente evolucionó para favorecer la dispersión de esporas mediante la atracción de insectos; sin embargo, la evidencia aún es limitada, por lo que todavía no se conoce con exactitud su función ecológica (Lu et al., 2024) (Tabla 4). En luciérnagas, la luminiscencia pudo tener inicialmente un papel defensivo y posteriormente especializarse en comunicación, reconocimiento de pareja y reproducción (Cai et al., 2024) (Tabla 4). Por ello, la convergencia evolutiva no solo se observa en la capacidad de producir luz, sino también en cómo esta función fue aprovechada de manera distinta según las necesidades ecológicas de cada organismo.

6. METODOLOGÍA

El presente estudio se desarrolló mediante una revisión bibliográfica profunda y detallada, basada en la recopilación, selección y análisis de fuentes científicas, con el fin de presentar un trabajo bien estructurado y sólidamente fundamentado sobre los mecanismos genéticos y las rutas metabólicas de la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas. Las fuentes utilizadas fueron principalmente artículos científicos y libros relacionados con este tema, con un rango temporal de 2005 a 2026 y énfasis en publicaciones recientes.

La información recopilada se centrará en la identificación y comparación de los genes, enzimas y rutas metabólicas involucrados en la bioluminiscencia en ambos grupos de organismos. Para ello, se consultarán bases de datos y revistas científicas reconocidas, como Scopus, Google Scholar, PNAS, MDPI y otras fuentes especializadas.

Además de la recopilación bibliográfica, el estudio incluirá la elaboración de tablas comparativas y figuras explicativas, como esquemas de las rutas metabólicas que integran los genes y enzimas involucradas en la bioluminiscencia, tanto en hongos como en luciérnagas. Estas representaciones se desarrollarán mediante herramientas digitales. Protein Data Bank (PDB) y UniProt se utilizaron para obtener referencias estructurales de las luciferasas de hongos y luciérnagas, mientras que BioRender se empleó para elaborar los gráficos de las rutas metabólicas de ambos grupos, con el fin de facilitar la comprensión del contenido y mejorar la claridad visual del estudio para el lector.

7. RESULTADOS DEL ANÁLISIS COMPARATIVO

A partir de la revisión bibliográfica realizada, se identificaron varias diferencias importantes entre los sistemas bioluminiscentes de hongos y luciérnagas en relación con su diversidad taxonómica, genes y enzimas involucrados, organización metabólica y posible origen evolutivo.

Tabla 1. Genes y enzimas involucrados en la bioluminiscencia fúngica

Gen	Enzima codificada	Función en la vía	Producto o resultado
hispS	Hispidina sintasa (HispS)	Cataliza la conversión del ácido cafeico en hispidina usando unidades derivadas de malonil-CoA	Hispidina
h3h	Hispidin-3-hidroxilasa (H3H)	Hidroxila la hispidina usando O_2 y NADPH	3-hidroxihispidina
luz	Luciferasa fúngica (Luz)	Oxida la 3-hidroxihispidina	Oxiluciferina excitada y emisión de luz
cph	Cafeilpiruvato hidrolasa (CPH)	Hidroliza el cafeilpiruvato	Ácido cafeico y piruvato

La Tabla 1 muestra los principales genes y enzimas que participan en la vía de bioluminiscencia fúngica, junto con su función específica y el producto generado en cada etapa. Esta organización permite visualizar de manera resumida la relación entre gen, enzima, reacción y producto dentro del ciclo del ácido cafeico.

Tabla 2. Genes y enzimas involucrados en la bioluminiscencia de luciérnagas

Gen	Enzima codificada	Función en la vía	Producto o resultado
cgl	Cistationina gamma-liasa (CGL)	Participa en el metabolismo de aminoácidos azufrados	Disponibilidad de moléculas L-cisteína
hppd	4-hidroxifenilpiruvato dioxigenasa (HPPD)	Participa en el metabolismo de tirosina	Ácido homogentísico
HGO	Homogentisato 1,2-dioxigenasa (HGO)	Participa en la oxidación del ácido homogentísico	Compuestos aromáticos tipo p-benzoquinona/hidroquinona

luc	Luciferasa (LUC)	Activa la D-luciferina con ATP y Mg^{+2}, y cataliza su oxidación	Oxiluciferina excitada y emisión de luz
ACOT1	Acil-CoA tioesterasa 1	Participa en la conversión de L-luciferina a D-luciferina	D-luciferina
LST	Luciferina sulfotransferasa	Posible almacenamiento de luciferina	Sulfoluciferina
PAPSS	PAPS sintasa	Participa en la formación del donador de sulfato PAPS	Apoyo al almacenamiento como sulfoluciferina

La Tabla 2 presenta los principales genes y enzimas asociados con la bioluminiscencia en luciérnagas, incluyendo su función dentro de la biosíntesis, conversión, almacenamiento y reacción luminosa de la D-luciferina. Esta organización permite resumir la relación entre gen, enzima y producto dentro del sistema bioluminiscente de estos insectos.

Tabla 3. Comparación metabólica entre ambas rutas bioluminiscentes

Aspecto metabólico	Hongos bioluminiscentes	Luciérnagas
Ruta inicial relacionada	Ruta del ácido shikímico y metabolismo del ácido cafeico	Metabolismo de L-cisteína y tirosina
Precursor inicial	Ácido cafeico	L-cisteína y compuestos tipo p-benzoquinona/hidroquinona
Intermediario principal	Hispidina	L-luciferina
Luciferina funcional	3-hidroxihispidina	D-luciferina
Activación con ATP	No es un aspecto principal para la reacción, pero tiene una pequeña participación en la conversión de ácido cafeico en hispidina	La D-luciferina se activa con ATP
Oxidante principal	Oxígeno molecular	Oxígeno molecular
Producto oxidado	Oxiluciferina/ Cafeilpiruvato	Oxiluciferina
Reciclaje	CPH regenera ácido cafeico y libera piruvato	No hay reciclaje cerrado equivalente
Relación con metabolismo central	El piruvato puede conectarse con el ciclo de Krebs	Depende del estado energético celular por uso de ATP
Tipo de vía	Cíclica o autosostenida	Directa y repetitiva

La Tabla 3 compara los principales aspectos metabólicos de las rutas bioluminiscentes en hongos y luciérnagas. Ambos sistemas emiten luminiscencia mediante la oxidación de una luciferina en presencia de oxígeno molecular, formando una molécula excitada que libera

energía en forma de luz visible. Sin embargo, en hongos, la luciferina funcional es la 3-hidroxihispidina, derivada del ácido cafeico, y su vía funciona como un ciclo en el que el precursor puede regenerarse. En cambio, en luciérnagas, la luciferina funcional es la D-luciferina, cuya reacción depende principalmente de ATP y no presenta un reciclaje metabólico cerrado equivalente, sino que su reacción es directa. Esto muestra que ambos organismos producen luz mediante un principio bioquímico similar, pero utilizando rutas metabólicas distintas.

Tabla 4. Comparación evolutiva entre hongos y luciérnagas

Aspecto evolutivo	Hongos bioluminiscentes	Luciérnagas
Origen del grupo	Hongos: aproximadamente 750 millones–1.06 mil millones de años	Insectos: aproximadamente 479–480 millones de años
Origen de la bioluminiscencia	Aproximadamente 160 millones de años en Agaricales	No se conoce en número exacto; se relaciona con la evolución de luciferasas en Coleoptera
Tipo de origen	Probable origen único dentro de hongos bioluminiscentes	Posibles orígenes independientes en insectos
Cambio evolutivo principal	Integración del metabolismo del ácido cafeico en una vía luminosa	Diversificación de enzimas ancestrales tipo acil-CoA sintetasa
Pérdida de bioluminiscencia	Posible pérdida independiente en especies no luminiscentes, especialmente en *Mycena*	No se plantea igual que en hongos; el enfoque está en diversificación funcional
Función ecológica probable	Posible atracción de artrópodos, aunque la evidencia es limitada	Actualmente, comunicación y atracción sexual
Interpretación general	Sistema cíclico derivado de metabolismo aromático	Sistema directo basado en D-luciferina, ATP y órgano luminoso

La Tabla 4 sintetiza los antecedentes evolutivos entre los sistemas bioluminiscentes de hongos y luciérnagas. Ambos grupos desarrollaron la capacidad de emitir luz mediante la modificación de rutas metabólicas y enzimas preexistentes, lo que apoya la idea de

convergencia evolutiva. Sin embargo, presentan diferencias importantes en su origen y diversificación. En hongos, la bioluminiscencia parece tener un origen único dentro de ciertos linajes de Agaricales, con posibles pérdidas independientes en algunas especies. En cambio, en las luciérnagas no se establece un número exacto para el origen de la bioluminiscencia debido a la alta diversidad, la clasificación taxonómica incompleta, la falta de estudios moleculares en varias especies y la posible diversificación funcional de enzimas ancestrales del tipo acil-CoA sintetasa. Por ello, la bioluminiscencia en luciérnagas se interpreta como un sistema evolutivamente complejo, asociado inicialmente a funciones defensivas y posteriormente a comunicación y atracción sexual.

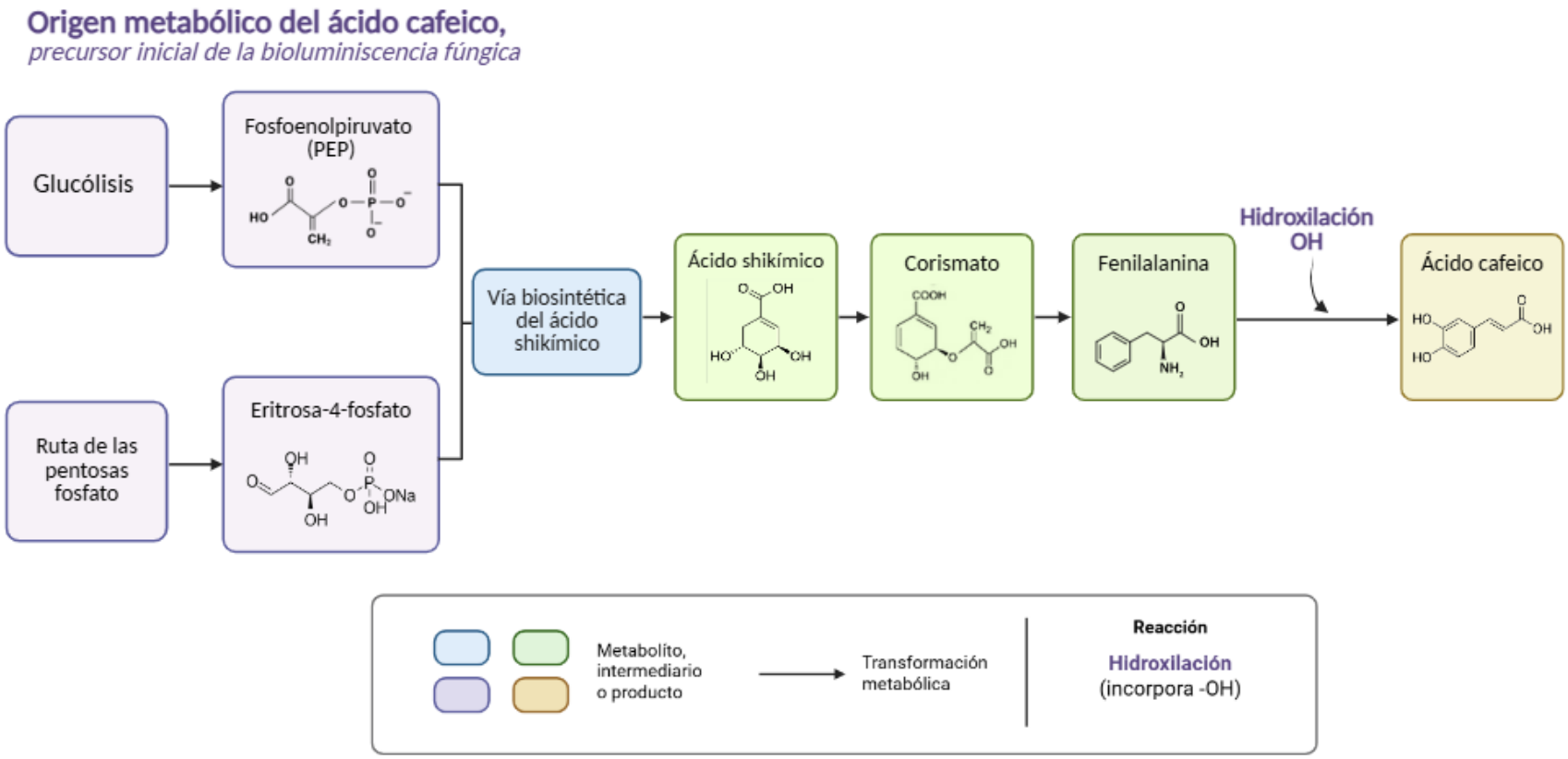


Fig 1. Origen metabólico del ácido cafeico

La Figura 1 muestra el origen metabólico del ácido cafeico, precursor inicial de la vía de bioluminiscencia fúngica. En el esquema se observa que la glucólisis aporta fosfoenolpiruvato (PEP), mientras que la ruta de las pentosas fosfato aporta eritrosa-4-fosfato; ambos compuestos ingresan a la vía biosintética del ácido shikímico. A partir de esta ruta se forman intermediarios como el ácido shikímico y el corismato, que permiten la producción de fenilalanina. Finalmente, mediante reacciones de la hidroxilación, en las cuales se incorpora un -OH, se forma el ácido cafeico, el cual posteriormente entra al ciclo de bioluminiscencia fúngica.

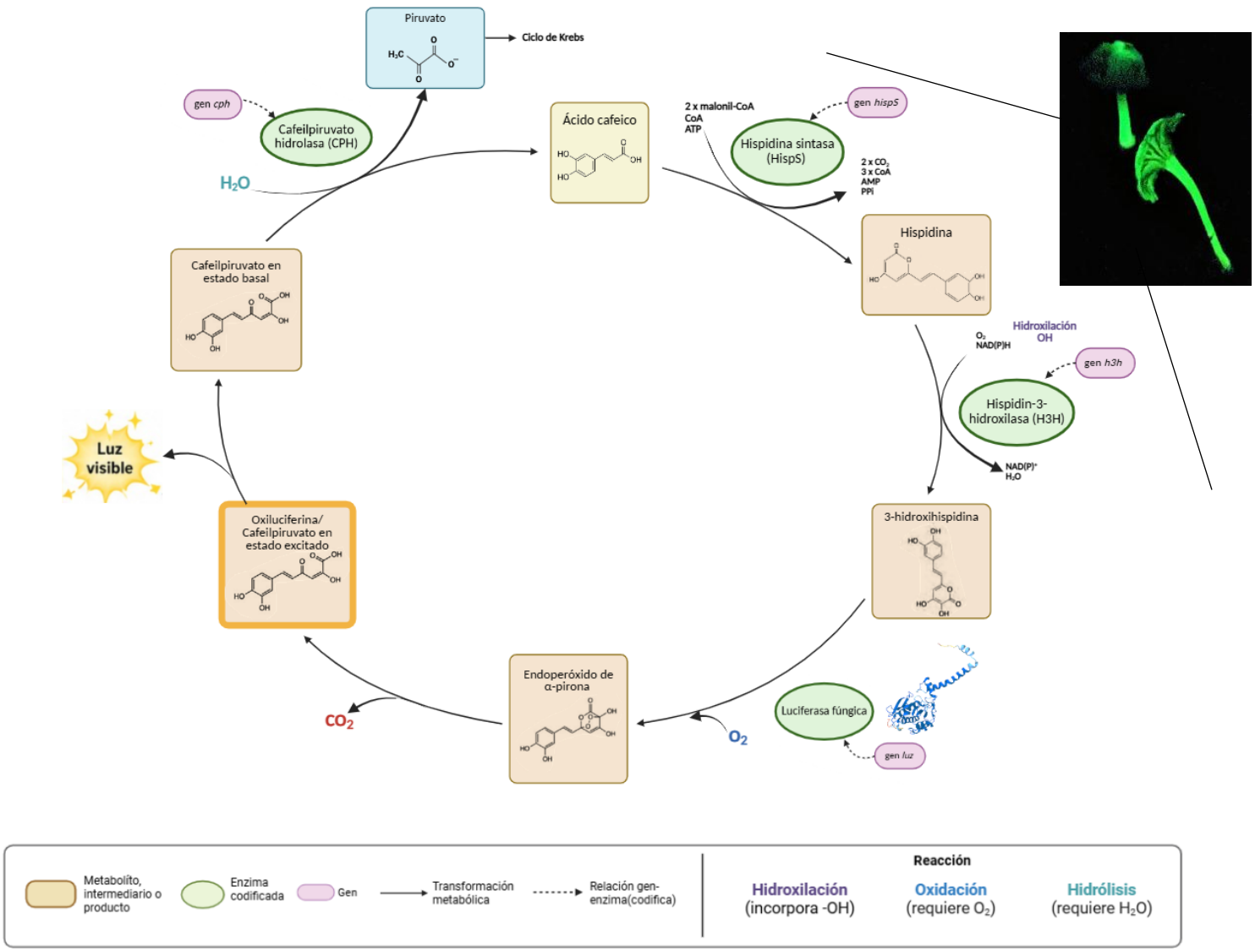


Fig 2. Vía de bioluminiscencia fúngica (Fotografía de los hongos bioluminiscentes: Cristina Toapanta)

La Figura 2 representa la vía de bioluminiscencia fúngica como un ciclo metabólico asociado al ácido cafeico. En este esquema se observa la relación entre los genes *hispS, h3h, luz* y *cph* y las enzimas que codifican, las cuales permiten transformar el ácido cafeico en hispidina, posteriormente en 3-hidroxihispidina y finalmente en productos oxidados responsables de la emisión de luz. La figura también muestra la formación del intermediario de alta energía y del cafeilpiruvato excitado, cuyo retorno al estado basal libera luz visible. Finalmente, el cafeilpiruvato en estado basal es hidrolizado por CPH, liberando piruvato y ácido cafeico, el cual va a participar nuevamente en la ruta.

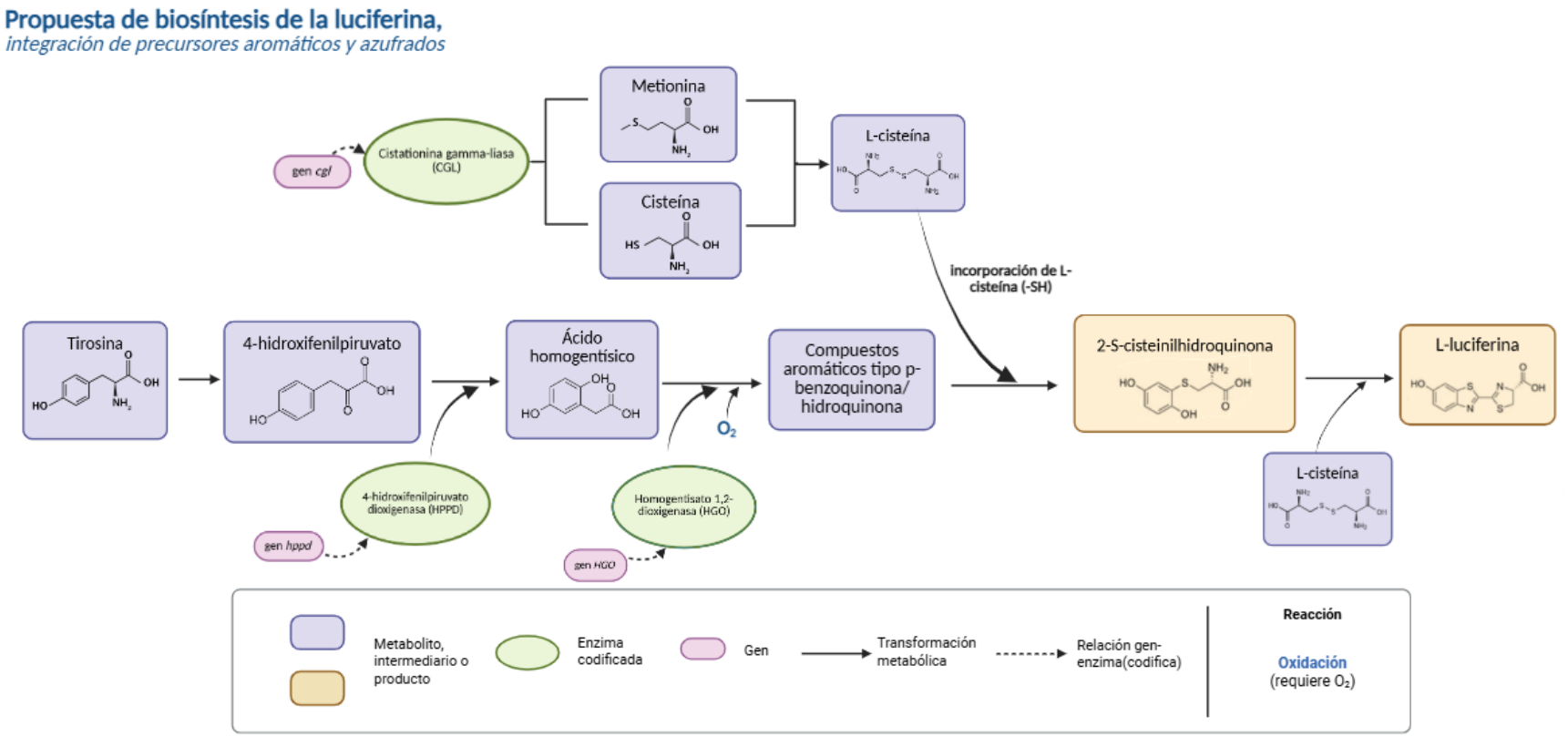


Fig 3. Propuesta de biosíntesis de la luciferina

La Figura 3 representa la biosíntesis propuesta de la luciferina en luciérnagas a partir de la integración de precursores aromáticos y azufrados. En el esquema, la tirosina participa en la formación de intermediarios aromáticos, como 4-hidroxifenilpiruvato y ácido homogentísico, que posteriormente pueden generar compuestos tipo benzoquinona/hidroquinona. De manera paralela, el metabolismo de aminoácidos azufrados como la Metionina y Cisteína contribuye a la formación de L-cisteína mediante la participación de la cistationina gamma-liasa (CGL), codificada por *cgl*. La interacción entre estos compuestos aromáticos y la L-cisteína permite formar 2-S-cisteinilhidroquinona, intermediario que conduce a la formación de L-luciferina, considerada una forma inicial de la luciferina dentro de la ruta bioluminiscente de luciérnagas.

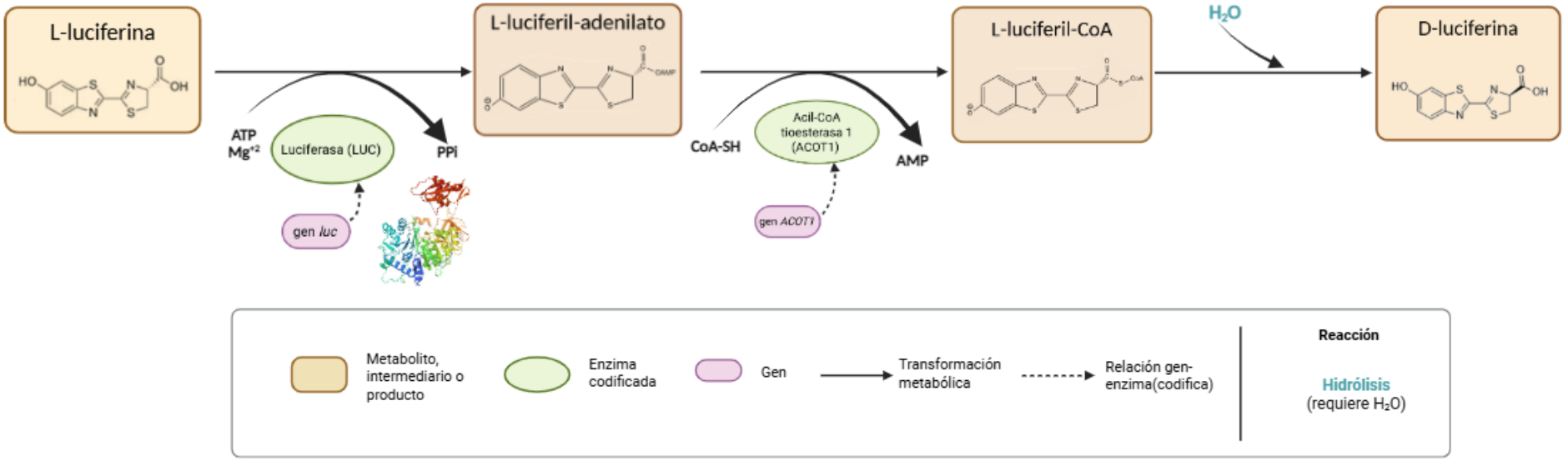


Fig 4. Conversión de la L-luciferina a D-luciferina

La Figura 4 representa la conversión de L-luciferina a D-luciferina, forma funcional utilizada en la bioluminiscencia de luciérnagas. En la figura se observa que la L-luciferina es activada por la luciferasa (LUC), codificada por el gen *luc*, mediante ATP, formando el intermediario L-luciferil-adenilato y liberando pirofosfato inorgánico (PPi). Posteriormente, este intermediario reacciona con CoA-SH para formar L-luciferil-CoA, con liberación de AMP. Finalmente, la enzima acil-CoA tioesterasa 1 (ACOT1), codificada por *ACOT1*, hidroliza este intermediario y permite la liberación de D-luciferina, la cual queda disponible para participar en la reacción luminosa.

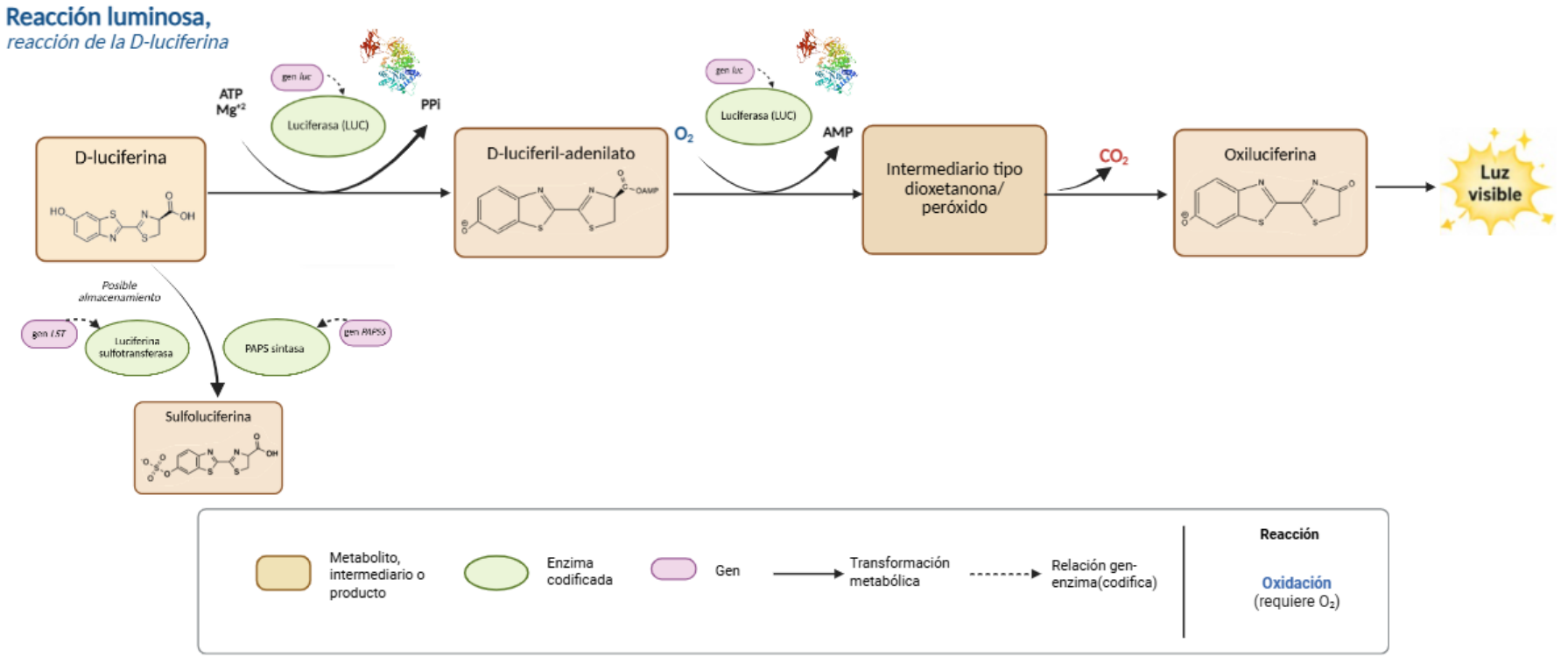


Fig 5. Reacción luminosa de la D-luciferina

La Figura 5 representa la reacción luminosa de la D-luciferina en luciérnagas. En el esquema, la luciferasa (LUC), codificada por el gen *luc*, activa la D-luciferina mediante ATP y Mg^{2+} para formar D-luciferil-adenilato, con liberación de pirofosfato inorgánico (PPi). Posteriormente, este intermediario reacciona con oxígeno molecular dentro del sitio activo de la luciferasa, libera AMP y forma un intermediario oxidado de alta energía tipo dioxetanona/peróxido. La descomposición de este intermediario libera CO_2 y produce oxiluciferina en estado excitado, la cual al regresar a su estado basal libera energía en forma de luz visible. Además, se muestra la posible conversión de D-luciferina en sulfoluciferina como forma de almacenamiento, proceso asociado con luciferina sulfotransferasa y PAPS sintasa.

8. CONCLUSIONES

A partir de la revisión bibliográfica realizada, se determinó que la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas comparte un principio bioquímico general, la cual consta en la oxidación de una luciferina por acción de una luciferasa en presencia de oxígeno molecular, generando una molécula en estado excitado que libera energía en forma de luz visible al regresar a su estado basal. Sin embargo, aunque el mecanismo general es similar, los compuestos, genes y rutas metabólicas involucradas son diferentes en cada grupo.

En los hongos bioluminiscentes, la emisión de luz depende principalmente del ciclo del ácido cafeico, una vía metabólica autosostenida en la que participan los genes *hispS, h3h, luz* y *cph*. Estos genes codifican enzimas que permiten transformar el ácido cafeico en hispidina, posteriormente en 3-hidroxihispidina, generar luz mediante la oxidación de esta luciferina fúngica y finalmente reciclar el cafeilpiruvato para regenerar ácido cafeico. Por ello, el sistema fúngico se caracteriza por ser una vía cíclica y reciclable.

En las luciérnagas, la bioluminiscencia se relaciona con una red genética más amplia, involucrada en la biosíntesis, conversión, posible almacenamiento y reacción luminosa de la D-luciferina. Genes como *cgl, hppd, luc, ACOT1, LST* y *PAPSS* participan en diferentes etapas de esta vía, desde la formación de precursores como L-cisteína y compuestos aromáticos derivados de tirosina, hasta la conversión de L-luciferina a D-luciferina y la oxidación final catalizada por la luciferasa. A diferencia de los hongos, este sistema no funciona como un ciclo autosostenido, sino como una reacción directa que depende de la disponibilidad de D-luciferina, ATP y oxígeno molecular.

La comparación genética y metabólica permitió evidenciar que hongos y luciérnagas utilizan sistemas bioluminiscentes independientes. Los hongos emplean 3-hidroxihispidina derivada del ácido cafeico, mientras que las luciérnagas utilizan D-luciferina, cuya formación se relaciona con precursores azufrados y aromáticos. Además, la vía fúngica presenta reciclaje del precursor, mientras que la vía de luciérnagas depende de biosíntesis, conversión y almacenamiento de luciferina. Estas diferencias indican que ambos sistemas no provienen de una misma vía ancestral directa, sino que representan soluciones moleculares distintas para una misma función biológica (luminiscencia).

Desde una perspectiva evolutiva, los resultados apoyan la hipótesis de que la bioluminiscencia en hongos y luciérnagas surgió de manera independiente, como un caso de convergencia evolutiva. Ambos grupos desarrollaron la capacidad de emitir luz mediante la modificación de rutas metabólicas y enzimas preexistentes, pero adaptadas a contextos ecológicos distintos. En hongos, la bioluminiscencia parece relacionarse con el metabolismo aromático del ácido cafeico y posiblemente con funciones ecológicas que aún no están completamente definidas; mientras que en luciérnagas se asocia principalmente con comunicación sexual y reconocimiento de pareja.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams, S. T., y Miller, S. C. (2020). Enzymatic promiscuity and the evolution of bioluminescence. In *FEBS Journal, 287*(7), 1369–1380. https://doi.org/10.1111/febs.15176

Amaral, D. T., Arnoldi, F. G. C., Rosa, S. P., y Viviani, V. R. (2013). Molecular phylogeny of Neotropical bioluminescent beetles (Coleoptera: Elateroidea) in southern and central Brazil. *Luminescence, 29*(5), 412–422. https://doi.org/10.1002/bio.2561

Amaral, D. T., Bonatelli, I. A. S., Cerri, R., y Viviani, V. R. (2019). Phylogenomic analyses and divergence time estimation of Elateroidea (Coleoptera) based on RNA-Seq data. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics, 30*, 283–289. https://doi.org/10.1016/j.cbd.2019.04.001

Amaral, D. T., Johnson, C. H., y Viviani, V. R. (2021). RNA-Seq analysis of the blue light-emitting *Orfelia fultoni* (Diptera: Keroplatidae) suggests photoecological adaptations at the molecular level. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics, 39*, 100840. https://doi.org/10.1016/j.cbd.2021.100840

Anselmi, M., Di Nola, A., y Amadei, A. (2012). Theoretical modeling of the spectroscopic absorption of luciferin and oxyluciferin. *Chemical Physics, 392*(1), 95–102. https://doi.org/10.1016/j.chemphys.2011.11.021

Cabello, M. C., Bartoloni, F. H., Bastos, E. L., y Baader, W. J. (2023). The Molecular Basis of Organic Chemiluminescence. In *Biosensors*, *3* (4). https://doi.org/10.3390/bios13040452

Cai, C., Tihelka, E., Ballantyne, L., Li, Y. Da, Huang, D., Engel, M. S., y Kundrata, R. (2024). A light in the dark: a mid-Cretaceous bioluminescent firefly with specialized antennal sensory organs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *291*(2030). https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1671

da Silva Nunes, V. C., Lemos de Matos, E. J., Lima, W., Vaz, S. N. C., Mermudes, J. R. M., y Silveira, L. F. L. (2021). Lights ahead: Morphology and life stages of the spotted tortoise firefly, Aspisoma sticticum Gemminger, 1870 – fireflies with a unique extra pair of lanterns on the larval pronotum (Coleoptera: Lampyridae). *Annales Zoologici*, *71*(1), 153–178. https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2021.71.1.007

Davis, M. P., Sparks, J. S., y Smith, W. L. (2016). Repeated and widespread evolution of bioluminescence in marine fishes. *PLoS ONE*, *11*(6). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155154

DeLeo, D. M., Bessho-Uehara, M., Haddock, S. H. D., McFadden, C. S., y Quattrini, A. M. (2024). Evolution of bioluminescence in Anthozoa with emphasis on Octocorallia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *291*(2021). https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2626

Delroisse, J., Duchatelet, L., Flammang, P., y Mallefet, J. (2021). Leaving the Dark Side? Insights Into the Evolution of Luciferases. In *Frontiers in Marine Science*, *8*. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.673620

Delroisse, J., Ullrich-Lüter, E., Blaue, S., Ortega-Martinez, O., Eeckhaut, I., Flammang, P., y Mallefet, J. (2017). A puzzling homology: A brittle star using a putative cnidarian-type luciferase for bioluminescence. *Open Biology*, *7*(4). https://doi.org/10.1098/rsob.160300

Dunlap, P. V. (2009). Bioluminescence, microbial. *Encyclopedia of Microbiology*, 45–61. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00066-3

Elias, S. A. (2024). Invertebrates, terrestrial, overview. *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition), 1*, 487-502. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00095-5

Gosset, P., Taupier, G., Cregut, O., Teulade-Fichou, M.-P., y Léonard, J. (2020). Excited-state proton transfer in oxyluciferin and its analogues. *The Journal of Physical Chemistry Letters, 11*(9), 3653–3659. https://doi.org/10.1021/acs.jpclett.0c00839

Haddock, S. H. D., Moline, M. A., y Case, J. F. (2010). Bioluminescence in the sea. *Annual Review of Marine Science*, *2*(1), 443–493. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081028

He, J., Li, J., Zhang, R., Dong, Z., Liu, G., Chang, Z., Bi, W., Ruan, Y., Yang, Y., Liu, H., Qiu, L., Zhao, R., Wan, W., Li, Z., Chen, L., Li, Y., y Li, X. (2024). Multiple Origins of Bioluminescence in Beetles and Evolution of Luciferase Function. *Molecular Biology and Evolution*, *41*(1). https://doi.org/10.1093/molbev/msad287

Heinzelmann, R., Baggenstos, H., y Rudolf, A. (2024). Is the bioluminescence in many Mycena species overlooked? - A case study from M. crocata in Switzerland. *Mycoscience*, *65*(4), 173–179. https://doi.org/10.47371/mycosci.2024.03.001

Huang, Y., Ryderheim, F., y Kiørboe, T. (2024). Revisiting the burglar alarm hypothesis: A behavioural cascade mediated by dinoflagellate bioluminescence. *Functional Ecology*, *38*(2), 306–314. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14488

Iwanicki, T., Frank, T., y Porter, M. L. (2025). Bioluminescence: Cell physiology, diversity, and new evolutionary insights. *Cell Physiology Sourcebook*, 631–651. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811114-7.00014-1

Jusoh, W. F. A., Ballantyne, L., Chan, S. H., Wong, T. W., Yeo, D., Nada, B., y Chan, K. O. (2021). Molecular systematics of the firefly genus luciola (Coleoptera: Lampyridae: Luciolinae) with the description of a new species from Singapore. *Animals*, *11*(3), 1–16. https://doi.org/10.3390/ani11030687

Karagozlu, M. Z., Karadeniz, F., y Kim, S.-K. (2014). Bioluminescence isolated from seafood by-products and its applications. *Seafood processing by-products*, 541–549. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9590-1_25

Ke, H.-M., Lee, H.-H., Ivy Lin, C.-Y., Liu, Y.-C., Lu, M. R., Allison Hsieh, J.-W., Chang, C.-C., Wu, P.-H., Jade Lu, M., Li, J.-Y., Shang, G., Jui-Hsien Lu, R., Nagy, L. G., Chen, P.-Y., Kao, H.-W., y Jason Tsai, I. (2020). Mycena genomes resolve the evolution of fungal bioluminescence. *PNAS*, *117*(49), 31267–31277. https://doi.org/10.1073/pnas.2010761117

Kotlobay, A. A., Sarkisyan, K. S., Mokrushina, Y. A., Marcet-Houben, M., Serebrovskaya, E. O., Markina, N. M., Somermeyer, L. G., Gorokhovatsky, A. Y., Vvedensky, A., Purtov, K. V., Petushkov, V. N., Rodionova, N. S., Chepurnyh, T. V., Fakhranurova, L. I., Guglya, E. B., Ziganshin, R., Tsarkova, A. S., Kaskova, Z. M., Shender, V., … Yampolsky, I. V. (2018). Genetically encodable bioluminescent system from fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(50), 12728–12732. https://doi.org/10.1073/pnas.1803615115

Kotlobay, A. A., Dubinnyi, M. A., Kovalchuk, S. I., Makhin, A. P., Miturich, V. S., Lyakhovich, M. S., Fontaine, D. M., Southworth, T. L., Shmygarev, V. I., Yatskin, O. N., Branchini, B. R., Yampolsky, I. V., y Kaskova, Z. M. (2023). Structure elucidation of Keroplatus (Diptera: Keroplatidae) fungus gnat oxyluciferin. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, *676*, 1–5. https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2023.07.035

Kricka, L. J. (2005). Bioluminescence. *Encyclopedia of analytical science*, 277–284. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B0-12-369397-7/00045-5

Liaqat, I. (2011). Bioluminescence: Characteristics, adaptations and biotechnology (pp. 97–114). Nova Science Publishers, Inc.

Lu, W., Priyashantha, A. K. H., Galappaththi, M. C. A., Tibpromma, S., Dai, D. Q., Patabendige, N. M., Premarathne, B. M., Kulasuriya, D. M., Ediriweera, A. N., Nimalrathna, T. S., Suwannarach, N., Lumyong, S., Tang, A., Shao, S. C., y Karunarathna, S. C. (2024).

Fungal Bioluminescence: Past, Present, and Future. In *Diversity*, *16*(9). https://doi.org/10.3390/d16090539

Lücking, R., Huhndorf, S., Pfister, D. H., Plata, E. R., y Lumbsch, H. T. (2009). *Fungi evolved right on track. Mycologia, 101*(6), 810–822. https://doi.org/10.3852/09-016

Mallefet, J., Duchatelet, L., y Coubris, C. (2020). Bioluminescence induction in the ophiuroid Amphiura filiformis (Echinodermata). *Journal of Experimental Biology*, *223*(4). https://doi.org/10.1242/jeb.218719

Martin, G., Stanger-Hall, K., Branham, M., Da Silveira, L. F., Lower, S., Hall, D., Li, X.-Y., Lemmon, A., Lemmon, E., y Bybee, S. (2019). Higher-level phylogeny and reclassification of Lampyridae (Coleoptera: Elateroidea). *Insect Systematics and Diversity, 3*(6), Article 11. https://doi.org/10.1093/isd/ixz024

Mihail, J. D., Bilyeu, L., y Lalk, S. R. (2018). Bioluminescence expression during the transition from mycelium to mushroom in three North American Armillaria and Desarmillaria species. *Fungal Biology*, *122*(11), 1064–1068. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.08.007

Mitiouchkina, T., Mishin, A. S., Gonzalez Somermeyer, L., Markina, N. M., Chepurnyh, T. V., Guglya, E. B., Karataeva, T. A., Palkina, K. A., Shakhova, E. S., Fakhranurova, L. I., Chekova, S. V., Tsarkova, A. S., Golubev, Y. V., Negrebetsky, V. V., Dolgushin, S. A., Shalaev, P. V., Shlykov, D., Melnik, O. A., Shipunova, V. O., Deyev, S. M., Bubyrev, A. I., Pushin, A. S., Choob, V. V., Dolgov, S. V., Kondrashov, F. A., Yampolsky, I. V., y Sarkisyan, K. S. (2020). Plants with genetically encoded autoluminescence. *Nature Biotechnology, 38*(8), 944-946. https://doi.org/10.1038/s41587-020-0500-9

Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., … Zhou, X. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science, 346*(6210), 763–767. https://doi.org/10.1126/science.1257570

Park, M. J., Kim, E., Kim, M. J., Jang, Y., Ryoo, R., y Ka, K. H. (2024). Cloning and Expression Analysis of Bioluminescence Genes in Omphalotus guepiniiformis Reveal Stress-Dependent Regulation of Bioluminescence. *Mycobiology*, *52*(1), 42–50. https://doi.org/10.1080/12298093.2024.2302661

Perry, B. A., Desjardin, D. E., y Stevani, C. V. (2025). Diversity, Distribution, and Evolution of Bioluminescent Fungi. In *Journal of Fungi*, *11*(1). https://doi.org/10.3390/jof11010019

Purtov, K. V., Petushkov, V. N., Baranov, M. S., Mineev, K. S., Rodionova, N. S., Kaskova, Z. M., Tsarkova, A. S., Petunin, A. I., Bondar, V. S., Rodicheva, E. K., Medvedeva, S. E., Oba, Y., Oba, Y., Arseniev, A. S., Lukyanov, S., Gitelson, J. I., y Yampolsky, I. V. (2015). The chemical basis of fungal bioluminescence. *Angewandte Chemie International Edition, 54*(28), 8124-8128. https://doi.org/10.1002/anie.201501779

Purtov, K. V., Petushkov, V. N., Rodionova, N. S., y Gitelson, J. I. (2017). Why does the bioluminescent fungus Armillaria mellea have luminous mycelium but nonluminous fruiting body? *Doklady Biochemistry and Biophysics*, *474*(1), 217–219. https://doi.org/10.1134/S1607672917030176

Puzyr, A. P., Medvedeva, S. E., & Bondar, V. S. (2017). Biochemical changes causes lack of bioluminescence in fruiting bodies of Armillaria. *Mycosphere*, *8*(1), 9–17. https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/1/2

Ramesh, C., y Bessho-Uehara, M. (2021). Acquisition of bioluminescent trait by non-luminous organisms from luminous organisms through various origins. *Photochemical & Photobiological Sciences, 20*(11), 1547–1562. https://doi.org/10.1007/s43630-021-00124-9

Rodionova, N. S., Rota, E., Tsarkova, A. S., y Petushkov, V. N. (2017). Progress in the Study of Bioluminescent Earthworms. In *Photochemistry and Photobiology*, *93*(2), pp. 416–428). https://doi.org/10.1111/php.12709

Sandoval-Leiva, P., Calle, A., Niveiro, N., Lemmond, B., y Smith, M. E. (2025). Mycena luxaustralis, a new bioluminescent species in section Sacchariferae from southern Chile. *Plant and Fungal Systematics*, *70*, 17–27. https://doi.org/10.35535/pfsyst-2025-0003

Silva-Filho, A. G. S., Mombert, A., Nascimento, C. C., Nóbrega, B. B., Soares, D. M. M., Martins, A. G. S., Domingos, A. H. R., Santos, I., Della-Torre, O. H. P., Perry, B. A., Desjardin, D. E., Stevani, C. V., y Menolli, N. (2023). Eoscyphella luciurceolata gen. and sp. nov. (Agaricomycetes) Shed Light on Cyphellopsidaceae with a New Lineage of Bioluminescent Fungi. *Journal of Fungi*, *9*(10). https://doi.org/10.3390/jof9101004

Shende, V. V., Bauman, K. D., y Moore, B. S. (2024). The shikimate pathway: Gateway to metabolic diversity. *Natural Product Reports, 41*(4), 695–739. https://doi.org/10.1039/D3NP00037K

Steenkamp, E. T., Wright, J., y Baldauf, S. L. (2006). The protistan origins of animals and fungi. *Molecular Biology and Evolution*, *23*(1), 93–106. https://doi.org/10.1093/molbev/msj011

Stevani, C. V., Zamuner, C. K., Bastos, E. L., de Nóbrega, B. B., Soares, D. M. M., Oliveira, A. G., Bechara, E. J. H., Shakhova, E. S., Sarkisyan, K. S., Yampolsky, I. V., y Kaskova, Z. M. (2024). The living light from fungi. In *Journal of Photochemistry and Photobiology C: Photochemistry Reviews*, *58*. https://doi.org/10.1016/j.jphotochemrev.2024.100654

Takatsu, H., Minami, M., y Oba, Y. (2023). Flickering flash signals and mate recognition in the Asian firefly, Aquatica lateralis. *Scientific Reports*, *13*(1). https://doi.org/10.1038/s41598-023-29552-6

Tong, Y., Trajkovic, M., Savino, S., van Berkel, W. J. H., y Fraaije, M. W. (2020). Substrate binding tunes the reactivity of hispidin 3-hydroxylase, a flavoprotein monooxygenase involved in fungal bioluminescence. *Journal of Biological Chemistry*, *295*(47), 16013–16022. https://doi.org/10.1074/jbc.RA120.014996

Torruella, G., de Mendoza, A., Grau-Bové, X., Antó, M., Chaplin, M. A., del Campo, J., Eme, L., Pérez-Cordón, G., Whipps, C. M., Nichols, K. M., Paley, R., Roger, A. J., Sitjà-Bobadilla, A., Donachie, S., y Ruiz-Trillo, I. (2015). Phylogenomics reveals convergent evolution of lifestyles in close relatives of animals and fungi. *Current Biology, 25*(18), 2404–2410. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.053

Urbanczyk, H., Ast, J. C., Kaeding, A. J., Oliver, J. D., & Dunlap, P. V. (2008). Phylogenetic analysis of the incidence of *lux* gene horizontal transfer in Vibrionaceae. *Journal of Bacteriology, 190*(10), 3494–3504. https://doi.org/10.1128/JB.00101-08

Vaz, S., Ronquillo, C., Sobral-Souza, T., Hortal, J., y Zarzo-Arias, A. (2024). Casting light out of shadows: Assessing the coverage of data on endemic firefly distribution in the Atlantic Forest. *Global Ecology and Conservation*, *54*. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03169

Verdes, A., y Gruber, D. F. (2017). Glowing Worms: Biological, Chemical, and Functional Diversity of Bioluminescent Annelids. In *Integrative and Comparative Biology* (Vol. 57, Number 1, pp. 18–32). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/icb/icx017

Wang, G., Nie, L., y Li, H. (2025). Comparative transcriptomic analysis reveals bioluminescence-related genes in firely Pyrocoelia pectoralis. *Genomics*, *117*(5). https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2025.111101

Zamuner, C. K., Soares, D. M. M., Nóbrega, B. B., Bechara, E. J. H., Kaskova, Z. M., Mishin, A. S., Sarkisyan, K. S., Yampolsky, I. V., y Stevani, C. V. (2026). Caffeylpyruvate hydrolase from the bioluminescent fungus Neonothopanus gardneri is the key recycling enzyme in the fungal bioluminescence pathway. *FEBS Journal*. https://doi.org/10.1111/febs.70554

Zhang, R., He, J., Dong, Z., Liu, G., Yin, Y., Zhang, X., Li, Q., Ren, Y., Yang, Y., Liu, W., Chen, X., Xia, W., Duan, K., Hao, F., Lin, Z., Yang, J., Chang, Z., Zhao, R., Wan, W., … Li, X. (2020). Genomic and experimental data provide new insights into luciferin biosynthesis

and bioluminescence evolution in fireflies. *Scientific Reports*, *10*(1). https://doi.org/10.1038/s41598-020-72900-z