

Evolución de relojes y hormonas que sincronizan la reproducción en el mar

Patricia Álvarez-Campos, Irene del Olmo y Paula Moreno-Martín, Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio global (CIBC-UAM), Departamento de Biología (Zoología), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
patricia.alvarez@uam.es, irene.olmo@uam.es, paula.moreno@uam.es

Es indudable que todos los organismos que habitamos este planeta debemos adaptarnos y responder a los estímulos que nos llegan de nuestro entorno, lo cual ocurre mediante la regulación del sistema endocrino. La respuesta fisiológica de los animales ante cualquier variación ambiental implica cambios en los niveles de secreción de diferentes hormonas y, por tanto, el impacto que estas ejercen sobre el organismo resulta esencial para nuestra supervivencia. Las hormonas son moléculas que coordinan la actividad celular entre órganos muy diferentes y por ello son capaces de modificar la forma de nuestro cuerpo, nuestras emociones y también nuestro comportamiento, interviniendo en los momentos más im-

portantes del ciclo vital de casi todos los metazoos (Figura 1).

La respuesta fisiológica de los animales ante cualquier variación ambiental implica cambios en los niveles de secreción de diferentes hormonas y, por tanto, el impacto que estas ejercen sobre el organismo resulta esencial para nuestra supervivencia

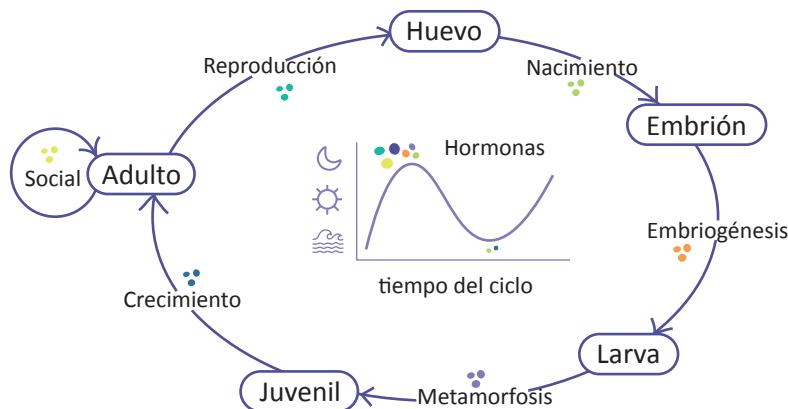


Figura 1. Ciclo de vida general de un animal. Los procesos que permiten las transiciones entre los diferentes estadios del ciclo vital están regulados por cambios hormonales. Estos cambios hormonales, y por lo tanto las transiciones entre los estadios, están controlados por ritmos biológicos complejos determinados por ciclos ambientales, como el fotoperíodo, el ciclo lunar, y las mareas.

Por ejemplo, dentro de los vertebrados, las señales ambientales que reciben numerosas especies de aves en determinados momentos del año, provocan cambios fisiológicos que promueven su migración sincronizada. Recientemente, se ha comprobado que una hormona secretada en el intestino de estas aves migratorias, la grelina u “hormona del hambre”, es la que actúa sobre el hipotálamo del cerebro y media en las decisiones de partida. Curiosamente, esta hormona junto con otras como la leptina o las hormonas tiroideas, modula también muchos procesos fisiológicos en mamíferos, como son la producción de la hormona del crecimiento, la proliferación celular o

el comportamiento sueño-vigilia (Somogyi et al., 2011). La muy conocida oxitocina es uno de los reguladores más importantes del desarrollo emocional y social de los mamíferos y, por supuesto, tiene un papel clave durante nuestro nacimiento, en el que participan también las hormonas tiroideas y los glucocorticoides. De forma similar, la metamorfosis de las larvas en anfibios y peces también está mediada por estas mismas hormonas tiroideas y glucocorticoides y, además, en algunas especies de peces como en los salmónidos, son también esenciales para el cambio de juvenil a adulto y el comportamiento sincronizado de la migración reproductora (Rousseau et al., 2021).

Dentro de los invertebrados, quizás dos de los procesos de los que más se conoce su endocrinología son la regulación de la muda y la metamorfosis de los artrópodos, siendo los ecdisteroides, neuropéptidos y sesquiterpenoides los tres grupos hormonales esenciales en estos importantes momentos del desarrollo. Específicamente, factores ambientales como la temperatura y la duración de la luz diurna provocan la secreción de hormonas como el metilfarnesoato, el ácido farnesoico y la hormona juvenil, que inducen la ecdisis (o muda) y la transformación en adultos en quelicerados, crustáceos e insectos (Raible et al., 2017). Las implicaciones que estos procesos pudieron tener en la evolución de los artrópodos no son en absoluto desdeñables y, de hecho, se cree que estas hormonas tuvieron un papel crucial en el enorme éxito de estos animales, y en concreto en la radiación evolutiva de los insectos. En general, las larvas, juveniles y adultos de estos organismos tienen diferentes hábitos tróficos, y explotar recursos alimenticios alternativos a lo largo del ciclo vital evita la competencia intraespecífica, lo que conlleva sin duda una ventaja adaptativa (Cheong et al., 2015).

Algo menos conocidas, aunque igualmente importantes en el desarrollo de los nemátodos, son las feromonas ascaroides, que en respuesta a ambientes adversos y/o a altas densidades de población, hacen que estos animales interrumpan el desa-

rrollo larvario normal formando un tipo de larva (dauer) que solo dará lugar al adulto cuando mejoren las condiciones externas (Choe et al., 2012). Por otra parte, en las lombrices de tierra también se han descrito algunas feromonas, en este caso sexuales (attractina y temptina), como señales químicas fundamentales para la búsqueda de pareja durante la época de apareamiento (Novo et al., 2013). Por último, en la embriogénesis de moluscos gasterópodos de agua dulce, parece que la cantidad de serotonina que transmite la madre a los huevos es capaz de modular el ritmo de desarrollo de los embriones en base a los cambios estacionales y a cómo de desfavorable sea el ambiente (Voronezhskaya, 2021). Y así podríamos seguir citando multitud de casos que nos hacen darnos cuenta de lo esencial del sistema endocrino animal en todos los momentos importantes del desarrollo, y en concreto, del control que las hormonas ejercen en nuestro día a día y en el del resto de los animales. Pero ¿cómo es posible que, en numerosas ocasiones, este control hormonal ocurra de forma simultánea en todos los individuos de una misma especie o población?

El papel del ambiente en los biorritmos

Muchos organismos estructuran su comportamiento y su fisiología no sólo

en función de los ciclos regulares generados por el sol (ciclos diarios y estacionales) sino también de los producidos por la luna (ciclos mensuales) (Tabla 1). Estos regímenes temporales también pueden combinarse para, por ejemplo, sincronizar la reproducción con una estación concreta del año, un día o días concretos del mes y unas horas específicas durante esos días. Estos ritmos circadianos (a lo largo del día), circanuales (a lo largo del año) y circalunares (a lo largo de un mes), permiten que las funciones metabólicas, fisiológicas o conductuales alternen períodos de actividad y descanso para poder evitar así la aparición simultánea de funciones o comportamientos conflictivos (p. ej., dormir y alimentarse).

Además, y gracias a la estabilidad de los ciclos geofísicos, estos procesos periódicos del organismo, o biorritmos, permiten que las funciones que se realizan puedan anticiparse o estén acompañadas con acontecimientos predecibles del entorno (Raible et al., 2017).

El control de estos biorritmos se realiza de manera interna a través de una red de relojes acoplados entre sí mediante los sistemas nervioso y endocrino, y sincro-

nizados por señales ambientales como la luz, la temperatura, la disponibilidad de alimento o incluso la presencia de individuos de la misma especie. En vertebrados, y sobre todo en mamíferos, estos procesos están muy bien estudiados y se sabe que están controlados por una red de múltiples relojes celulares, sincronizados mediante señales neuronales y hormonales por un reloj maestro situado en el hipotálamo, que se reajusta principalmente por la luz ambiental percibida por la retina. Esta maquinaria de relojes internos y sus correspondientes secreciones neuroendocrinas no son, en cambio, tan conocidos en la mayoría del resto de

El control de estos biorritmos se realiza de manera interna a través de una red de relojes acoplados entre sí mediante los sistemas nervioso y endocrino, y sincronizados por señales ambientales

organismos, pero, en cualquier caso, es muy probable que la evolución de estos relojes biológicos haya supuesto una gran ventaja adaptativa para todos, ya que no sólo nos permiten reaccionar a los cambios regulares del entorno, sino también preverlos y prepararnos en consecuencia (Raible et al., 2017).

En humanos, la sincronización circadiana es muy importante para nuestro comportamiento y fisiología y se conocen muy

Especie	Tipo de comportamiento	Tipo de ritmo	Genes del reloj biológico	Secreción neuroendocrina
<i>Homo sapiens</i> (mamífero)	Sueño/Vigilia		Clock, Bmal1, Period 1, Period 2, Criptocromo1, Criptocromo2	Melatonina
Aves de diferentes especies		Circadiano	Clock, Adcyap1	Melatonina, prolactina, hormonas tiroideas, gonadotropinas
<i>Danaus plexippus</i> (lepidóptero)	Migración	Circadiano	Criptocromo1, Criptocromo2	Hormona juvenil, ecdisteroides, hormonas sexuales, melatonina, octopamina
<i>Syrphinae</i> (díptero)			?	
<i>Gecarcoidea natalis</i> (crustáceo)		Circadiano y circalunar?	?	Hormona Hiperglucémica de los Crustáceos (CHH)
<i>Suberites domuncula</i> (esponja)	Contracción	Circadiano	Criptocromo, nocturnina	?
<i>Drosophila melanogaster</i> (díptero)	Locomoción	Circadiano	Period, Timeless, Clock, Cycle, Vrille, Double-time, Shaggy	Octopamina, dopamina, Péptido de Pigmento Dispersante
<i>Eurydice pulchra</i> (isópodo)			Period, Timeless, Clock, bmal, criptocromo2	Péptido de Pigmento Dispersante
<i>Symsagittifera roscoffensis</i> (acelo)			Timeless, Criptocromo, CREB-binding protein, Arnt	?
<i>Limulus polyphemus</i> (xifosúrido)	Locomoción/ Reproducción (apareamiento)	Circadiano y circatidal	?	Octopamina
<i>Ovis aries</i> (mamífero)	Reproducción (apareamiento)	Circanual	?	Melatonina, hormonas reproductivas (gonadotropina) y prolactina
Tortugas marinas de diferentes especies	Reproducción (puesta de huevos)	Circadiano?	?	Melatonina, hormonas esteroides
<i>Solea senegalensis</i> (pez)	Reproducción (apareamiento)	Circalunar	Clock, Period1, Period2, Period3	Melatonina y hormonas reproductivas (gonadotropinas)
<i>Echelyopus cimbrius</i> (pez)		Circatidal	?	
<i>Clunio marinus</i> (díptero)		Circalunar, circadiano	Clock, ciliary opsins 2, Timeless, Criptocromo1	?
<i>Acanthaster planci</i> (equinodermo)	Reproducción (liberación gametos)	Circalunar	?	Relaxina o la metiladenina y feromonas sexuales
<i>Rhithropanopeus harrisii</i> (crustáceo)	Reproducción (liberación larvas)	Circadiano, circatidal	?	?
<i>Acropora millepora</i> (cnidario)	Reproducción (liberación gametos)	Circanual, circalunar, Circadiano	Criptocromo1, Criptocromo2, Clock, Cycle/Bmal, Timeless, ella	Estrona y Progesterona
<i>Obelia geniculata</i> (cnidario)		Circalunar	?	?
<i>Mytilus edulis</i> (molusco)		Circalunar	?	Melatonina, serotonina
<i>Littorina neritoides</i> (molusco)		Circalunar	?	?
<i>Platynereis dumerilii</i> (anélido)		Circanual, circadiano y circalunar	Clock, Cycle/Bmal, Tr-cry, L-cry, Period, Pdp1, Vrille	Metilfarnesoato
<i>Odontosyllis phosphorea</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	?	?
<i>Syllis magdalena</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	Criptocromo, epíndemina, opsinas	Dopamina, Derotonina, Metilfarnesoato
<i>Syllis prolifera</i> (anélido)		Circanual, circadiano, circalunar	?	?

Tabla 1. Ejemplos de especies de diferentes filos animales que exhiben comportamientos rítmicos. Se detalla el tipo de comportamiento rítmico observado en cada especie (sueño/vigilia; migración; locomoción; reproducción), la clase de ritmo que estos comportamientos siguen (circanual; circadiano; circalunar; circamareal), los genes responsables de la regulación de los relojes biológicos que controlan dichos ritmos y las secreciones neuroendocrinas involucradas en estos procesos. Los signos de interrogación (?) indican que esos datos son desconocidos.

Las especies marinas muestran una variedad de ritmos biológicos, en la mayoría de los casos combinados unos con otros, que van desde los ritmos circadianos (24h) y circanuales (estaciones) hasta los circalunares (~29 días) y circatidales o circamareales (12h)

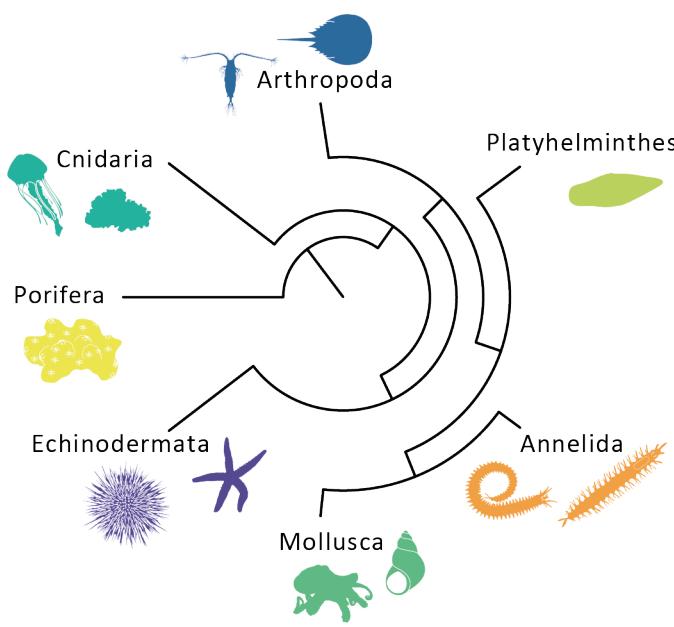
bien los detalles de la maquinaria celular, molecular y fisiológica implicada en el proceso, además de los problemas mentales y metabólicos que puede ocasionar la alteración crónica de estos ritmos (Challlet y Kalsbeek, 2017). Sin embargo, a día de hoy poco se sabe del control celular, molecular y hormonal de los biorritmos en la mayoría de organismos que exhiben sincronización en sus comportamientos (Tabla 1). Y mucho menos conocemos el impacto real que alteraciones ambientales como la contaminación química, lumínica o los cambios de temperatura debidos al cambio climático, podrían tener en los procesos periódicos de estos organismos, y sus consecuentes perturbaciones endocrinas. En nuestros océanos este descubrimiento es aún mayor, y sobre todo en lo relativo a los filos de invertebrados, que suponen la inmensa mayoría de los organismos que habitan nuestras aguas. Este hecho es bastante preocupante ya que algunos estudios recientes sostienen que la contaminación antropogénica de nuestros mares está provocando ya un

impacto muy importante en la fisiología y comportamiento de numerosas especies, afectando sobre todo a momentos cruciales del desarrollo cuyo éxito depende de su perfecta sincronización, como son la reproducción o el crecimiento de juveniles y larvas (Cuvillier-Hot y Lenoir, 2020).

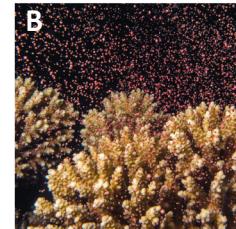
¿Qué sabemos de los ritmos y las hormonas que regulan el comportamiento en invertebrados marinos?

La vida en nuestros océanos, que se estima contienen más del 90% de la biodiversidad total del planeta, está dirigida por multitud de ciclos ambientales, vinculados a la actividad constante del sol y la luna, y a las mareas que ésta provoca. De acuerdo con estos ciclos, las especies marinas muestran una variedad de ritmos biológicos, en la mayoría de los casos combinados unos con otros, que van desde los ritmos circadianos (24h) y circanuales (estaciones) hasta los circalunares (~29

A



B



C



D

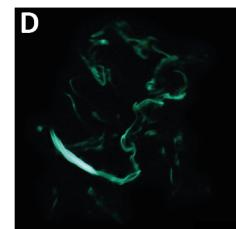


Figura 2. Filos de invertebrados marinos que exhiben ritmos en sus procesos biológicos. (A) Filogenia simplificada de los grupos de metazoos con invertebrados marinos que han sido modelos en estudios de cronobiología. Algunas de las siluetas han sido extraídas de phylopic.com, otras pertenecen a P. Tolipan, B. Duygu Özpolat o Tree of Life App y el resto son de dominio público. (B) Liberación masiva de gametos en los corales de la especie *Acropora eurystoma* (Acroporidae, Cnidaria) de forma sincronizada (The Scientist: Tom Shlesinger y Yossi Loya, Universidad de Tel Aviv) (C) *Limulus polyphemus* o cangrejo herradura (Limulidae, Arthropoda) llegando a la costa en la bahía de Delaware para reproducirse en masa (Gregory Breese/USFWS). (D) Ritual de cortejo bioluminiscente en una especie de poliqueto marino del género *Odontosyllis* (Syllidae, Annelida), Verdes et al., 2017.

días) y circatidales o circamareales (12h). Las señales ambientales que promueven estos ciclos en el mar son, fundamentalmente, la luz y la temperatura (restringida a la zona intermareal o capas más superficiales), aunque otras señales como la sali-

nidad, los cambios de presión o el campo magnético, también juegan un papel muy importante.

Son muchos los filos con representantes marinos en los que podemos encontrar

comportamientos sincronizados (Tabla 1, Figura 2A), incluidos en los que divergieron primero, como las esponjas, que muestran ciclos de contracción limitados principalmente a las horas de oscuridad, gracias a la presencia de fotorreceptores sensibles a la luz azul (criptocromos) y a una proteína del reloj circadiano, nocturnina, que se expresa sólo en la oscuridad. Pero la mayoría de los comportamientos rítmicos se encuentran ligados casi siempre a la reproducción sexual (Tabla 1), lo que no es de extrañar, porque la mayoría de las especies marinas presentan fecundación externa y, por tanto, el encuentro exitoso entre los gametos depende de que los tiempos de liberación estén correctamente acompañados. Quizás uno de los grupos de invertebrados mejor estudiados en este sentido son los cnidarios, y específicamente, los corales que forman arrecifes, quienes ajustando su reloj interno al de su alga endosimbionte fotosintética presentan una sincronización perfecta y espectacular durante las épocas de reproducción (Figura 2B). Especies como *Acropora millepora* han sido ampliamente estudiadas, y de hecho se sabe que presentan también criptocromos (genes como *cry2*, entre otros, Tabla 1), que en noches de luna llena aumentan mucho su expresión, provocando el desove masivo de los individuos de esta especie. Otros, como *Pocillopora damicornis*, también liberan sus gametos siguiendo las fases lu-

nares, pero alternan el momento exacto en el año, desovando en invierno durante la luna llena y en verano durante la nueva. En esta especie además se ha estudiado el control hormonal de este desove masivo, y se ha sugerido que las hormonas estrogénicas, estrona y progesterona, cumplen un papel muy importante en el proceso (Rougée et al., 2015).

Otro de los grandes grupos protagonistas de numerosos trabajos relacionados con la sincronización en el mar son los artrópodos, y en particular los crustáceos, en los que desde hace ya más de 50 años se estudian en detalle los numerosos comportamientos rítmicos que muchas de sus especies presentan (Tabla 1). Con respecto a los que tienen que ver con la reproducción, en diferentes especies del género *Uca* o cangrejo violinista, se ha comprobado que el control del cortejo, el apareamiento o los tiempos de incubación de las larvas responden a cambios en la temperatura y a los ciclos de las mareas, y todo ello está mediado por hormonas ecdisteroides (Christy, 2011). Las espectaculares salidas en masa de los xifosúridos o cangrejos herradura (*Limulus polyphemus*) para el apareamiento y desove (Figura 2C) parecen desencadenarse en momentos concretos del ciclo de la luna (en lunas nueva y llena cuando las mareas son más altas), con determinada presión en el agua y a temperaturas y fotoperiodo con-

cretos, y todo ello mediado por la neurosecreción de sustancias como la octopamina (Dalal y Battelle, 2010).

También en equinodermos podemos encontrar multitud de estudios dedicados a los comportamientos rítmicos en estrellas, erizos y holoturias, regulados a través de la secreción de diferentes sustancias, sincronizadas por señales ambientales. En *Acanthaster placi*, conocida como la estrella corona de espinas, determinados momentos del ciclo lunar unidos a cambios en la temperatura, la luz, la salinidad o la abundancia de alimento, producen la secreción de hormonas como la relaxina o la metiladenina en algunos machos, quienes liberan así sus gametos e inducen mediante feromonas sexuales la sincronización en el resto de individuos de la misma especie.

Por último, uno de los mayores grupos de interés en estudios cronobiológicos y de actividad neurohormonal son los anélidos marinos, quienes exhiben una reproducción metamórfica (con grandes cambios a lo largo del ciclo), finamente sincronizada, que ha cautivado la atención de biólogos y no biólogos desde hace décadas. Por si fuera poco, esta metamorfosis también está profundamente ligada a su capacidad para crecer y regenerar, lo que les convierte en el grupo perfecto para estudiar diferentes procesos del desarrollo.

Los anélidos marinos como modelo de estudio en cronobiología marina y neuroendocrinología

Desde principios del siglo XX, son varias las especies de anélidos marinos (comúnmente conocidos como poliquetos) en las que se han realizado estudios sobre la reproducción y la secreción hormonal asociada a ésta. En particular, la mayoría de estos trabajos se han centrado en especies de nereidos como *Hediste diversicolor*, *Alitta virens* y *Platynereis dumerilii*. En todas ellas, esta reproducción, denominada epitoquia, consiste en un único episodio reproductivo previo a la muerte de los individuos. Llegado el momento, estas especies experimentan una drástica metamorfosis para la maduración sexual, sufriendo sorprendentes modificaciones morfológicas y de comportamiento (Figura 3A). Dado que este proceso es energéticamente muy costoso, tanto el crecimiento como la capacidad de regeneración de los individuos se detienen durante este momento del ciclo. Los animales sexualmente maduros inician entonces una danza nupcial (hembras y machos nadan juntos en círculo) para liberar sus gametos y morir poco después del desove. En *P. dumerilii*, este proceso se ha estudiado con bastante detalle, y se sabe que está orquestado por un reloj endógeno sincronizado por las fases del ciclo lunar, que provocan la supresión de la hormona

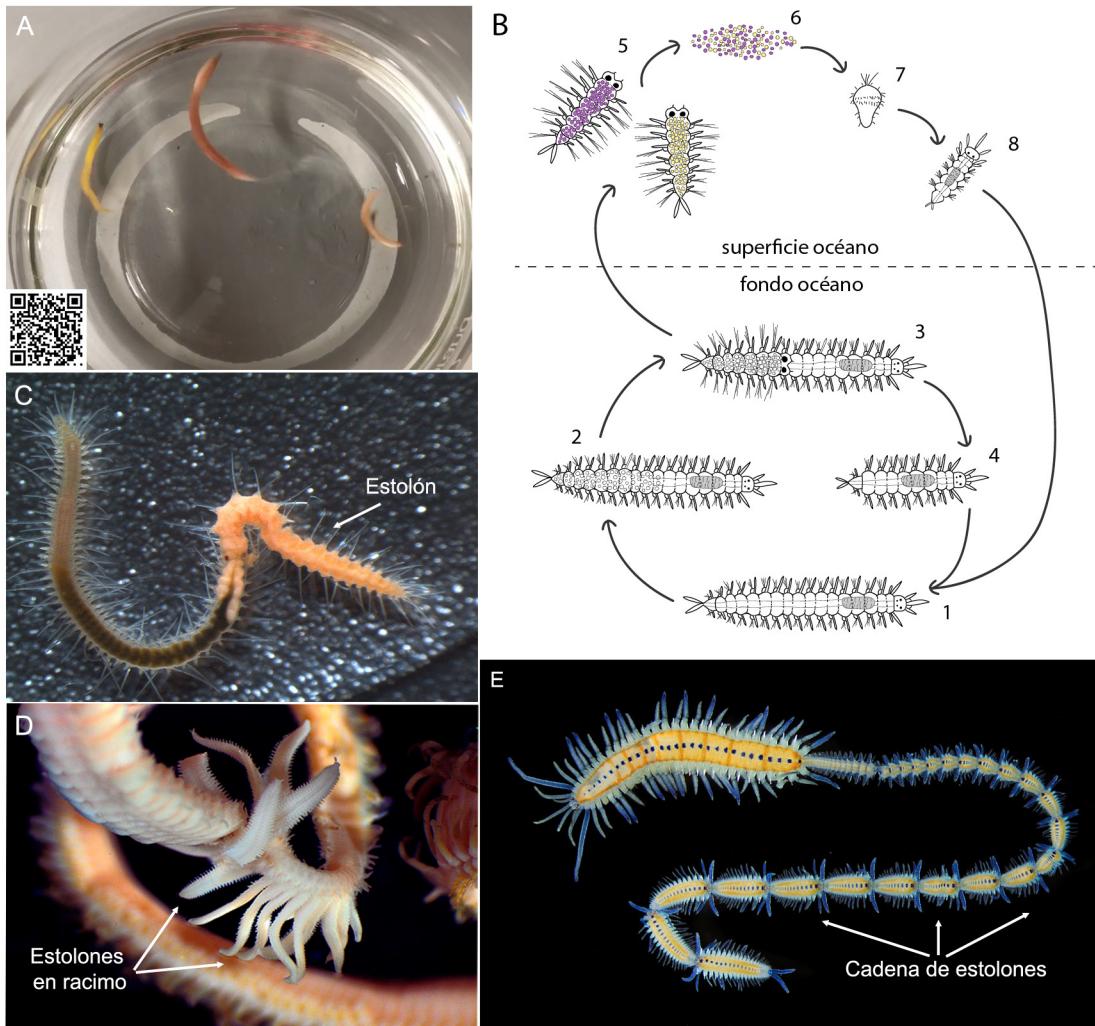


Figura 3. Tipos de reproducción anélidos marinos. A) Vídeo de la danza nupcial de individuos reproductores (epigástricos) de *Platynereis dumerilii*. B) Reproducción mediante estolonización: cuando llega la época de reproducción, los adultos de *Syllis prolifera* (1) comienzan a transformar los segmentos posteriores en individuos reproductores especializados, o estolones (2); una vez que los estolones están totalmente formados y llenos de gametos (3), se desprenden del parental, el cual regenerará de nuevo la parte posterior perdida (4), y nadan hasta la superficie para aparearse (5), liberando los gametos (6) y muriendo tras el proceso. A continuación, las larvas trocóforas (7) permanecen en la superficie durante unos días hasta que se metamorfosan en gusanos juveniles (8) que migran de nuevo al fondo marino. C) Imagen de microscopía óptica de *Syllis prolixa* con un estolón masculino en desarrollo. D) Detalle de los segmentos posteriores de *Trypanobia asterobia* generando varios estolones en forma de racimo (imagen de Álvarez-Campos et al. 2018). E) Imagen de microscopía óptica de *Myrianida pachycera* con una cadena de numerosos estolones en desarrollo (autora: Leslie Harris del Museo de Historia Natural de Los Ángeles).

cerebral metilfarnesoato (Schenk et al., 2016). El metilfarnesoato permite a estos gusanos marinos crecer y regenerar los segmentos posteriores hasta el momento de la reproducción y, curiosamente, esta sustancia junto con otras de la misma ruta enzimática, se han encontrado también participando en diferentes momentos del desarrollo de insectos, crustáceos, equinodermos e incluso vertebrados (Raible et al., 2017). Por otra parte, la expresión de genes del reloj biológico como *clock*, *cry* o *period*, importantes en el desarrollo y comportamiento de muchos otros animales (incluido en el ser humano, Tabla 1), también se ha encontrado esencial para la sincronización reproductora de *P. dumerilii*, lo que indica que el conjunto de procesos neuroendocrinos y la maquinaria molecular asociada a los relojes biológicos son sistemas muy conservados en todos los metazoos.

Asimismo, en algunas especies de anélidos marinos existen además varios tipos especiales de reproducción epítoca, muy similares a la descrita en *P. dumerilii*, aunque con una importante variación: la reproducción puede darse más de una vez a lo largo del ciclo vital de los individuos. Uno de los más bellos y singulares, objeto incluso de algunas leyendas, sucede en las especies del género *Odontosyllis*, que en días de verano y con luna llena emiten destellos de luz durante las danzas nupciales

para la liberación de gametos (Figura 2D). Así, se sugirió que el avistamiento de luces ocurrido el 11 de octubre de 1492 por Cristóbal Colón y su tripulación horas antes de que tocasen tierra en el continente americano, provenía de la emisión de luz por parte de estos organismos. Aunque se considera que tal acontecimiento es improbable que ocurriese por individuos de alguna especie de *Odontosyllis*, porque la fase de la luna aquella noche no era la que sincroniza la reproducción en estas especies, es cierto que este proceso ha suscitado el interés de numerosos investigadores (Verdes y Gruber, 2017), aunque a día de hoy es poco lo que se conoce sobre el detalle molecular y hormonal de este tipo de epitoquia (Tabla 1).

Otras muchas especies emparentadas con estos gusanos bioluminiscentes, exhiben también otro tipo de reproducción muy llamativo denominado estolonización o esquizogamia, en la que los gusanos sólo metamorfosean los segmentos posteriores del cuerpo para formar unos individuos reproductores especializados llamados estolones (Figura 3B–C). Los estolones poseen varios rasgos similares a los adultos, como ojos y antenas, pero están completamente llenos de gametos, ya que su breve existencia se dedica exclusivamente al apareamiento (Figura 3C). El extremo anterior del animal produce y transfiere los gametos al estolón y una vez

que éstos están maduros, se desprenden del individuo parental para nadar hacia la superficie produciendo encuentros multitudinarios que terminarán en la liberación sincronizada de los gametos (Figura 3B). Dependiendo de la especie, además, estos estolones pueden generarse de novo a partir de uno o varios segmentos posteriores (Figura 3D–E), lo que maximiza la cantidad de gametos que pueden ser fecundados y por tanto la supervivencia de la descendencia.

Uno de los ejemplos de especie estolonizante más estudiado desde finales del siglo XIX es el gusano palolo de Samoa (*Eunice viridis*), quien ha generado una enorme atracción entre los habitantes de estas islas, no sólo por el espectáculo natural que estos organismos ofrecen al reproducirse, sino por lo que supone para la economía local el conocido como “caviar del Pacífico Sur”. El proceso ocurre durante los meses de octubre y noviembre, siempre al amanecer de las noches de cuarto menguante, cuando cientos de individuos reproductores se desprenden del parental para nadar hasta la superficie

del océano y liberar de forma sincronizada sus gametos. Otra especie muy bien estudiada desde hace varias décadas es *Syllis prolifera*, con la que se han hecho multitud de estudios en poblaciones del Adriático, mostrando las señales ambientales que provocan la secreción endocrina para la estolonización de los individuos (Franke, 1999). Así, se ha demostrado que estos individuos responden

también al fotoperíodo, al momento del ciclo lunar y la temperatura. En concreto, la metamorfosis que desarrollan los estolones en esta especie comienza con temperaturas superiores a 10-13°C y con al menos 12-13h de luz diarias (es decir, las condiciones típicas de marzo a

Dado que los anélidos no poseen glándulas endocrinas, todo este proceso tiene lugar a través de neurohormonas y neuropéptidos secretadas por el ganglio cerebral y una estructura que forma parte del tubo digestivo denominada proventrículo

octubre en el mar Mediterráneo). Además, estas señales ambientales no sólo son importantes para desencadenar el desarrollo de los estolones, sino también durante su separación del parental para subir a la superficie de forma sincronizada a liberar los gametos, lo que ocurre siempre durante el amanecer. Dado que los anélidos no poseen glándulas endocrinas, todo este proceso tiene lugar a través de neurohor-

monas y neuropéptidos secretadas por el ganglio cerebral y una estructura que forma parte del tubo digestivo denominada proventrículo. Ambos órganos actúan de forma inversa durante el ciclo vital de la especie, ya que en condiciones no reproductoras el proventrículo es quien secreta la sustancia que permite a los individuos crecer y regenerar, mientras que cuando llega el momento de la maduración sexual, el ganglio cerebral es quien inhibe la secreción del proventrículo para que el estolón se forme (Franke, 1999). A pesar de que son muchos los trabajos que se han realizado para esclarecer los detalles de este modo de reproducción único, a día de hoy no se conoce apenas nada de la identidad de las hormonas o neuropéptidos que participan en este proceso (Tabla 1). En otras especies cercanas de *Syllis*, se ha sugerido que también el metilfarnesoato junto con la dopamina y la serotonina podrían tener un papel clave en varios momentos de este ciclo (Álvarez-Campos et al., 2019), pero es mucho lo que aún se desconoce.

Mismos ritmos, diferentes relojes

Si bien es cierto que muchas de las moléculas citadas en este artículo están conservadas a lo largo de todo el árbol de la vida animal (Stanton et al., 2022), su regulación y sus consecuencias evolutivas son específicas de cada grupo. Diferentes ambientes han provocado requerimientos distintos para la supervivencia de las especies en cada filo, propiciando el desarrollo de relojes internos y vías de señalización específicas para cada una de ellas a partir de un mismo marco de dominios génicos conservados para regular el reloj circadiano. Algunos trabajos muestran que ciertos linajes han sufrido pérdidas de numerosos genes de este reloj ancestral, pero a pesar de ello, estas especies conservan comportamientos y fisiología cíclica, lo que sugiere que los nuevos relojes han evolucionado repetidamente. Ahora comenzamos a conocer algunas de las rutas enzimáticas, favorecidas o inhibidas por estos genes con origen tan remoto, pero estamos aún muy

Diferentes ambientes han provocado requerimientos distintos para la supervivencia de las especies en cada filo, propiciando el desarrollo de relojes internos y vías de señalización específicas para cada una de ellas a partir de un mismo marco de dominios génicos conservados

lejos de saber los pormenores de sus funciones, y poder predecir cómo les afectarán los cambios ambientales tan drásticos que se avecinan.

A día de hoy, no existe una hipótesis que explique la evolución de los mecanismos de relojes internos y las secreciones hormonales asociadas en todos los organismos, aunque es claro que son esenciales para la sincronización de vías y eventos celulares que provocan los numerosos comportamientos rítmicos conocidos. Entre otras muchas cuestiones, aún no comprendemos en qué momento de la evolución se produjo la enorme diversificación molecular de estas herra-

mientas de sincronización que observamos en los diferentes grupos, ni cómo es posible que maquinarias moleculares tan diferentes controladas por ambientes tan dispares (incluyendo especies con nulo acceso a factores tan esenciales como la luz), regulen comportamientos tan similares (Stanton et al., 2022). Es por ello, que son necesarias muchas más investigaciones que incluyan más taxones con comportamientos cíclicos, además de estudios de genómica y transcriptómica comparada para poder seguir ampliando nuestra comprensión de la evolución de los relojes internos y las consecuentes secreciones hormonales que gobiernan los biorritmos en el reino animal.

Referencias bibliográficas

- Álvarez-Campos, P. et al. 2019. Delegating sex: differential gene expression in stolonizing syllids uncovers the hormonal control of reproduction. *Genome biology and Evolution*, 11: 295–318.
- Cheong, S.P. et al. 2015. Evolution of ecdysis and metamorphosis in arthropods: the rise of regulation of juvenile hormone. *Integrative and Comparative Biology*, 55: 878–890.
- Challet, E., y Kalsbeek, A. 2017. Circadian rhythms and Metabolism. *Frontiers in Endocrinology*, 8: 201.
- Choe, A. et al. 2012. Ascaroside signaling is widely conserved among nematodes. *Current Biology*, 22: 772–780.
- Christy, J.H. 2011. Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: patterns, adaptive significance and control. *Integrative and Comparative biology*, 51: 62–72.

- Cuvillier-Hot, V., y Lenoir, A. 2020. Invertebrates facing environmental contamination by endocrine disruptors: Novel evidences and recent insights. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 504: 110712.
- Dalal, J.S., y Battelle, B.A. 2010. Circadian regulation of *Limulus* visual functions: a role for octopamine and cAMP. *Current Zoology*, 56: 518–536.
- Franke H.D. 1999. Reproduction of the Syllidae (Annelida: polychaeta). *Hydrobiologia*, 402: 39–55.
- Novo, M. et al. 2013. Pheromone evolution, reproductive genes, and comparative transcriptomics in Mediterranean earthworms (Annelida, Oligochaeta, Hormogastridae). *Molecular Biology and Evolution*, 30: 1614–1629.
- Raible, F., Takekata, H., y Tessmar-Raible, K. 2017. An overview of monthly rhythms and clocks. *Frontiers in Neurology*, 8: 189.
- Rougée, L.R., Richmond, R.H., y Collier, A.C. 2015. Molecular reproductive characteristics of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 189: 38–44.
- Rousseau, K., Dufour, S., y Sachs, L.M. 2021. Interdependence of thyroid and corticosteroid signaling in vertebrate developmental transitions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 735487.
- Schenk, S. et al. 2016. Discovery of methylfarnesoate as the annelid brain hormone reveals an ancient role of sesquiterpenoids in reproduction. *Elife*, 5: e17126.
- Stanton, D., Justin, H.S. y Reitzel, A.M. 2022. Step in time: conservation of circadian clock genes in animal evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 62: 1503–1518.
- Somogyi, V. et al. 2011. Endocrine factors in the hypothalamic regulation of food intake in females: a review of the physiological roles and interactions of ghrelin, leptin, thyroid hormones, oestrogen and insulin. *Nutrition Research Reviews*, 24: 132–154.
- Verdes, A., y Gruber, D.F. 2017. Glowing worms: biological, chemical, and functional diversity of bioluminescent annelids. *Integrative and Comparative biology*, 57: 18–32.
- Voronezhskaya, E.E. 2021. Maternal serotonin: shaping developmental patterns and behavioral strategy on progeny in molluscs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 739787.