

# Los dinoflagelados, un grupo excepcional

Los dinoflagelados son protistas microscópicos unicelulares que forman el *phylum* Pyrrophyta, constituido por dos clases: *Dinophyceae*, con más de 4 000 especies de vida libre, y *Syndinophyceae*, con alrededor de 40 especies parásitas y simbiotas. Su adaptación a una gran variedad de ambientes se ve reflejada en su diversidad de formas, tipos de nutrición y un enorme registro fósil que data de varios millones de años.

En condiciones favorables, algunos dinoflagelados de vida libre de los géneros *Alexandrium*, *Glenodinium*, *Gymnodinium* y *Gonyaulax* pueden reproducirse fácilmente y tornar las aguas superficiales de color rojo debido a las neurotoxinas que producen, lo que se llama marea roja, y que suele ser venenosa para muchos tipos de organismos marinos, provocando su muerte en cadena.

Algunos dinoflagelados establecen asociaciones simbióticas con invertebrados marinos, especialmente con corales, anémonas, zoantidos y gorgonias (cnidarios de la clase Antozoa), formando así los arrecifes coralinos, que albergan un cuarto de la biodiversidad marina del planeta. Las asociaciones simbióticas son interespecíficas y complejas, y los participantes reciben beneficios que les permiten coexistir en un ambiente escaso de nutrientes.

En el arrecife de la Isla Santiaguillo, parte del Sistema arrecifal veracruzano, viven anémonas que llevan una relación simbiótica con dinoflagelados del género *Symbiodinium*, interacciones que revelan un largo proceso de adaptaciones evolutivas (ecológicas, fisiológicas, estructurales y moleculares) que han contribuido a la supervivencia de ambos organismos. Las anémonas pro-

veen a *Symbiodinium* de un ambiente seguro y de nutrientes —dióxido de carbono, fósforo y nitrógeno, componentes de desecho de la respiración celular— y reciben productos fotosintéticos, como el oxígeno y moléculas orgánicas provenientes de la fijación de dióxido de carbono —manteniendo entre ellos una translocación considerable y bidireccional de nutrientes.

Los dinoflagelados tienen una gran importancia biológica y evolutiva, y presentan características estructurales únicas entre los organismos con núcleos celulares bien definidos (eucariontes): la organización del ADN empaquetado en forma de cromosomas que, junto con el nucléolo, se mantiene permanentemente condensado durante todo el ciclo celular; una ausencia de proteínas histonas (proteínas básicas de bajo peso molecular, responsables del empaque-

tamiento del ADN, muy conservadas evolutivamente entre los eucariontes); y la permanencia intacta de la envoltura nuclear durante la división celular.

### El núcleo celular

El núcleo celular varía en forma, tamaño y contenido de ADN en los dinoflagelados. Las morfologías nucleares que se observan son: ovalada (*Cryptocodinium cohnii*), triangular (*Gymnodinium dodgei*), arriñonada (*Alexandrium fundyense*) y en u o v (*Prorocentrum micans*). El tamaño nuclear es muy amplio, va de 5  $\mu\text{m}$  (micrómetros) como en *Cryptocodinium cohnii*, a 40  $\mu\text{m}$ , como en *Gymnodinium nelsoni*. El contenido de ADN es muy variable, entre 1.5 y 400 pico gramos por núcleo (pg/n) que, comparado con el de otros eucariontes, es muy alto —en plantas se suelen encontrar valores que oscilan alrededor de 40 pg/n, y de 5.6 pg/n en células humanas. Aproximadamente 60% del ADN de dinoflagelados está formado por secuencias repetitivas.

Son los únicos eucariontes que carecen de histonas en la cromatina, proteínas que desempeñan un papel fundamental en el empaquetamiento de ADN, permitiendo su compactación en grumos y filamentos de diferentes diámetros, de

manera que metros enteros de ese material se acomodan en el volumen de los núcleos, que va de 5 a 20  $\mu\text{m}$ . El agregado de grupos metilo, acetilo, fosfato y otros en aminoácidos del extremo amino terminal de estas proteínas constituye un código epigenético que influye en la estructura y las funciones de la cromatina.

La importancia vital de las histonas se puede apreciar, además, en la gran conservación de la secuencia de bases de muchas de ellas —por ejemplo, la diferencia de la secuencia de aminoácidos de la histona H4 entre el chícharo y la vaca es de 2 y 102. Esta fuerte conservación evolutiva es corroborada por la letalidad de mutaciones puntuales en genes de histonas en levaduras y otros eucariontes —datos que demuestran claramente la bajísima probabilidad de la completa sustitución de todas las histonas en una población que, no sólo pudo sobrevivir, sino actualmente tiene una amplia distribución en los océanos y se ha adaptado a la vida libre y la simbiótica.

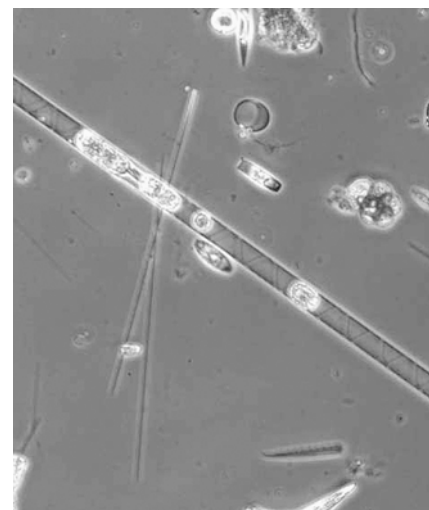
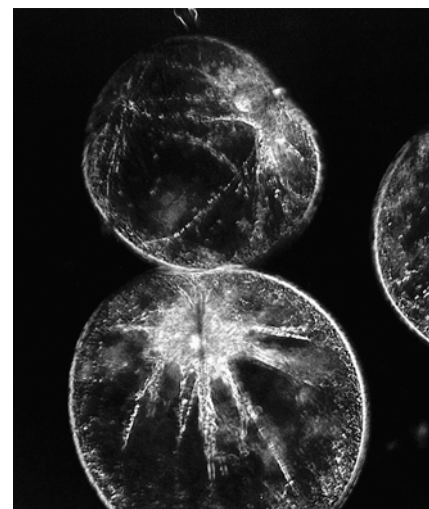
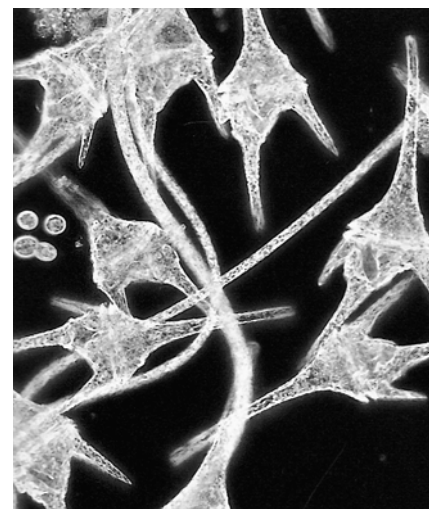
Aunque los dinoflagelados perdieron las histonas, los cromosomas contienen una pequeña cantidad de proteínas básicas que han sido llamadas *histone-like*, proteínas de unión al ADN que se encuentran dentro del rango de peso molecular de las histonas y se

ha especulado que tienen una función reguladora en la transcripción del ADN, y se han localizado en la periferia de los cromosomas, sitio transcripcionalmente activo.

La relación entre la cantidad de proteína y la de ADN que existe en los cromosomas oscila en un rango de 1 a 10, muy diferente a la de otros organismos eucariontes, cuya relación es de 1 a 1 y en procariontes de 1 a 1.75.

Se ha detectado en la cromatina altos niveles de metales de transición como hierro, níquel, cobre y zinc, lo cual sugiere que estos elementos pueden ser parte estructural importante de los cromosomas, tomando el lugar de las histonas. Dichos metales se encuentran en un estado dinámico y se ha propuesto que la condensación permanente de los cromosomas puede estar relacionada con una interacción de metaloproteína y ADN. También se han encontrado los cationes  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$ , que desempeñan un importante papel en la estabilización de los cromosomas.

Las bases guanina y citosina son abundantes en el genoma de estos organismos, lo cual se ha atribuido a la presencia de bases metiladas, que constituyen aproximadamente 70% de su genoma —la 5-hidroxi metiluracilo (5-HOMEU), que sólo poseen los dinoflage-



lados y que reemplaza de 12 a 70% de la timina, la N<sup>6</sup>-metiladenina, que sustituye a la adenina, y la 5-metilcitosina, que ocupa el lugar de la citosina. Se ha propuesto que tales bases son vestigio de un mecanismo que operó en una etapa temprana de su evolución.

### Los cromosomas

El número de cromosomas del *phylum* Pyrrophyta varía ampliamente, de 4 en *Syndinium borgerti* a 325 en *Endodinium chattoni* —generalmente los dinoflagelados de vida libre contienen más cromosomas que los simbioses. El tamaño de los cromosomas varía de 0.5 a 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, y alrededor de 15  $\mu\text{m}$  de largo.

La estructura de los cromosomas es quizá la característica más prominente que poseen en el núcleo, ya que son haploides, su forma es ovalada o redonda, y se encuentran permanentemente condensados durante todo el ciclo celular, lo que representa una diferencia significativa con respecto de los cromosomas de todos los demás eucariontes, que sólo se encuentran condensados durante la división nuclear.

En cortes ultrafinos (60 a 90 nm, nanómetros), observados en microscopía electrónica de transmisión, se reconocen zonas: una transcripcionalmente inactiva, constituida

por gránulos y fibras de ADN condensadas que forman el cuerpo del cromosoma, y una periférica, que contiene el ADN activo de la transcripción (síntesis de ARN) en un estado laxo, formando asas que entran y salen del cromosoma.

### El ciclo celular

Los dinoflagelados llevan a cabo el ciclo de vida típico de eucariontes superiores con las fases G1-S-G2-M, y con un ritmo circadiano en el cual la división celular ocurre principalmente al final de la fase oscura y el crecimiento y la biosíntesis de muchas proteínas durante la fase de luz, correspondiente a la fase G1 del ciclo celular. Las fases del ciclo se caracterizan por poseer cromosomas con una morfología específica, aunque el alto grado de compactación del ADN en su genoma y la ausencia de histonas pone en duda cómo se lleva a cabo la replicación y la transcripción del ADN en estos organismos, y la sucesión precisa de los cambios en la morfología de los cromosomas se mantiene aún desconocida.

La mitosis de los dinoflagelados es característica del grupo debido a que la envoltura nuclear se mantiene intacta y los cromosomas se unen a ella. La envoltura nuclear se invagina y forma canales citoplasmáticos que atraviesan el núcleo

que contienen los microtúbulos del huso mitótico extranuclear que se disponen en el mismo lugar en que se encuentran unidos los cromosomas del lado nuclear. Como consecuencia de tal arreglo estructural, el huso mitótico no se hallan en contacto directo con los cromosomas, como sucede en otros eucariontes, ya que se encuentran separados por la envoltura nuclear. Debido a lo anterior, se ha propuesto que la segregación de cromátidas hermanas podría darse por movimientos de la envoltura nuclear, y el reciente descubrimiento de que la separación de los cromosomas en bacterias es mediada por la actina abrió la posibilidad de que tal proteína nuclear pueda jugar un papel importante durante la mitosis de dinoflagelados.

Tomando en cuenta las diferencias nucleares características del grupo, se puede llegar a pensar que la organización, regulación y expresión de los genes podrían ser diferentes a las de otros eucariontes, y se ha encontrado que la topología de la transcripción en dinoflagelados es similar a la de eucariontes superiores.

La existencia de compartimentos subnucleares específicos para la transcripción y procesamiento del ARN ha sido estudiada por medio de inmunolocalización óptica y electrónica, encontrando proteínas





*histone-like*, factores de transcripción y actina nuclear en las asas de ADN que salen de los cromosomas, lo que sugiere que cumplen con una función importante en la remodelación y la transcripción del ADN, así como también en el proceso de *splicing* (maduración del ARN premensajero).

Las evidencias experimentales y observacionales apoyan fuertemente la idea de que la transcripción en dinoflagelados ocurre en los filamentos de ADN periféricos del cromosoma, formando las fibras de ARN llamadas pericromatinianas (ARN mensajero inmaduro) que, después de pasar por el proceso de *splicing*, forman los gránulos pericromatinianos (ARN mensajero maduro), de un diámetro de 30 a 50 nm, rodeados de un halo claro.

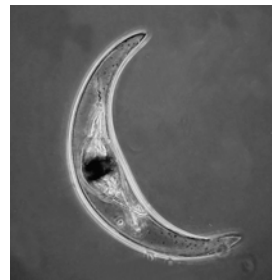
Existen gránulos ribonucleoproteínicos extracromosomales dispersos en el nucleo-

plasma, que posiblemente correspondan a los gránulos intercromatinianos (almacén de la maquinaria de *splicing*), los cuales llegan a formar cúmulos de aproximadamente 50 nm de diámetro. También se ha comprobado la presencia de estructuras que poseen ARNs pequeños nucleares (U1 a U6) tales como los cuerpos de Cajal (estructuras encargadas del ensamble y el transporte de la maquinaria de *splicing*), cuyo número varía en un rango de 1 a 23, dependiendo de la especie y el estado fisiológico de la célula.

Ultraestructuralmente el nucléolo de los dinoflagelados posee un componente fibrilar denso, formado por fibrillas de 8 a 10 nm de diámetro, el cual

se encuentra rodeado por el componente granular, una zona menos densa al haz de electrones que alberga gránulos de 15 a 25 nm de diámetro aproximadamente. En el componente fibrilar denso se lleva a cabo la transcripción y el procesamiento del ARN ribosomal, una estructura nucleolar muy similar a la de plantas pero que, a diferencia del nucléolo de muchos eucariontes, se mantiene organizado a lo largo de todo su ciclo celular, incluyendo la mitosis.

Aunque son actualmente muy estudiados en diversas partes del mundo, aún se ignora muchos aspectos de la genética y la biología molecular de los dinoflagelados, un grupo que hace millones de años sobrevivió al más improbable cambio que se conoce en la historia evolutiva de los eucariontes, y que lo hace tan excepcional. 🦋



**Raquel González Pérez, Olga M. Echeverría Martínez, Silvia Juárez Chavero y Gerardo H. Vázquez Nin**

Facultad de Ciencias,  
Universidad Nacional Autónoma de México.

Echeverría O. M., L. F. Jiménez, G. González, M. Elizunda y G. H. Vázquez-Nin. 1993. "Cytochemical and autoradiographic study of the nucleus of a symbiotic dinoflagellate", en *Caryologia*, vol. 46, núm. 4, pp. 261-274.

La Jeunesse T. C., G. Lambert, R. A. Andersen, M. A. Coffroth y D. W. Galbraith. 2005. "Symbiodinium (Pyrrophyta) genome sizes (DNA content) are smallest among dinoflagellates", en *Journal Phycology*, núm. 41, pp. 880-886.

Moreno S., E. Alverca, A. Cuadrado y S. Franca. 2005. "Organization of the genome and gene expression in a nuclear environment lacking histones and nucleosomes: the amazing dinoflagellates", en *European Journal of Cell Biology*, núm. 84, pp. 137-149.

Rizzo Peter, J. 1987. *The Biology of Dinoflagellates (Botanical Monographs)*, Taylor F. J. R. (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Rizzo P. J. 2002. "Those amazing dinoflagellate chromosomes", en *Cell Research*, vol. 4, núm. 13, pp. 215-217.

Spector D. L. 1984. *Dinoflagellates*. Academic Press, Inc., London.

IMÁGENES  
Dinoflagelados diversos.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alverca E., S. Franca y S. Moreno. 2006. "Topology of Splicing and snRNP biogenesis in dinoflagellate nuclei", en *Biol. Cell*, núm. 98, pp. 709-720.