

**La exploración
de la biodiversidad marina**
**Desafíos científicos
y tecnológicos**

Carlos M. Duarte (ed.)

Separata del capítulo

**5. GENÓMICA MARINA Y LA EXPLORACIÓN
DE LA BIODIVERSIDAD MARINA**

por

**J. Mark Cock, Delphine Scornet, Susana Coelho, Bénédicte Charrier,
Catherine Boyen y Akira F. Peters**
Laboratorio de Plantas Marinas y Biomoléculas (UMR 7139, CNRS-UPMC)
Estación Biológica de Roscoff, Roscoff, Francia

© Fundación BBVA, 2006

www.fbbva.es

ISBN: 978-84-96515-26-0



5.1. INTRODUCCIÓN

LOS OCÉANOS CUBREN aproximadamente el 70% de la superficie de la Tierra. Además de proporcionar una tercera parte del oxígeno que respiramos y de actuar como moduladores del cambio climático global, con una influencia considerable sobre las poblaciones humanas en el medio ambiente terrestre, también son una importante fuente de alimentos de alto contenido en proteínas. Los medios marinos y litorales están compuestos por gran variedad de hábitats pelágicos y bénticos, como los ecosistemas del océano abierto y los de las grandes profundidades –entre los que se encuentran las fuentes hidrotermales–, los bosques de sargazo (algas kelp), los manglares y los arrecifes de coral. A pesar de la abundancia de vida dentro de estos muy variados entornos, la biodiversidad marina ha despertado mucho menos interés que su homóloga terrestre, probablemente debido a la antigua creencia de que los océanos eran zonas de poca biodiversidad y a la dificultad para acceder a los medios marinos. De hecho, atendiendo a diversos criterios, la biodiversidad marina supera la biodiversidad terrestre. Los biosistemas marinos han evolucionado 2.700 millones de años más que los medios terrestres, y en ellos pueden encontrarse representantes de prácticamente todos los filos descritos, mientras que en los medios terrestres sólo se hallan representantes de la mitad de ellos. La diversidad filogenética de los organismos marinos es, por tanto, mayor que su homóloga terrestre (Ray 1988). Asimismo, es posible que la biodiversidad marina sea más amplia en términos funcionales, en el sentido de que los organismos marinos han adoptado muchas estrategias de supervivencia novedosas que no tienen equivalente en el medio terrestre, como, por ejemplo, las desarrolladas por los microorganismos y los animales de las fuentes hidrotermales.

Es urgente estudiar la biodiversidad de los océanos con mayor detalle, prestando especial atención a las zonas litorales, cada vez más amenazadas por la contaminación, la sobreexplotación y los programas de desarrollo mal gestionados. Estas amenazas pueden adoptar diversas formas y ejercer sus efectos de manera directa –como en el caso de la contaminación química, la eutrofización, la sobrepesca y las alteraciones físicas del litoral– o de manera indirecta –a través de las alteracio-

◀ **Foto 5.1: Alga gigante (*Macrocystis pyrifera*).** Esta alga tiene pneumatocistos llenos de gas que la mantienen erecta, flotando cerca de la superficie. El genoma de esta especie está siendo explorado por un consorcio de laboratorios en Estados Unidos y Europa.

nes provocadas por el cambio climático global o la introducción de especies exóticas—. Como resultado, muchas de las zonas litorales han sufrido una sobreexplotación y degradación difíciles de mitigar hoy en día. En la actualidad, los arrecifes de coral y los manglares son las zonas de mayor riesgo. La creciente preocupación por estos problemas se ha traducido en un incremento del número de instrumentos internacionales para proteger la biodiversidad marina y litoral de las amenazas que la acechan, así como para preservar los recursos marinos y promover su uso sostenible. Sin embargo, para que todos estos instrumentos sean efectivos es necesario conocer con mayor detalle los ecosistemas amenazados. Los estudios no pueden limitarse a censar los organismos de los distintos biosistemas, sino que deberían recoger también información sobre la estructura genética de las poblaciones que los conforman, sobre aspectos funcionales de las interacciones dentro de los ecosistemas y sobre la capacidad de adaptación de las poblaciones ante cambios en el entorno. Actualmente existen varias herramientas para realizar estudios de este tipo. El presente capítulo analiza de qué manera las técnicas desarrolladas en el campo de la genómica pueden aplicarse al estudio de la diversidad marina, especialmente en lo relativo a la biodiversidad litoral. Nos centraremos en los organismos eucariotas, que, debido al tamaño generalmente grande de sus genomas, constituyen el mayor reto para la aplicación de estas técnicas.

5.2. PROGRAMAS GENÓMICOS Y BIOLOGÍA MARINA

Se espera que el enfoque genómico proporcione información básica para estudiar, monitorizar y explotar la biodiversidad de los océanos. En este sentido, si la extraordinaria diversidad de vida en el mar puede verse como una ventaja por parte de la comunidad de biólogos marinos, también tiene algo de desventaja. Desde un punto de vista optimista, esta gran diversidad parece prometernos una enorme riqueza a distintos niveles, desde los ecosistemas hasta los genes. Sin embargo, desde un punto de vista práctico surge el problema de cómo desarrollar métodos que nos permitan estudiar tan elevado número de ecosistemas y organismos. Este problema se agrava cuando nuestro objetivo consiste en aplicar los enfoques genómicos, ya que en un amplio rango de organismos es difícil aprovechar este tipo de análisis a gran escala.

La genómica fue desarrollada inicialmente por biólogos especializados en el estudio de especies terrestres. Uno de los factores clave para su aparición fue la existencia de organismos modelo muy bien conocidos y caracterizados, como la levadura de la cerveza (*Saccharomyces cerevisiae*), la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), un nematodo (*Caenorhabditis elegans*), el vernáculo (*Arabidopsis thaliana*) y, más recientemente, también el ratón (*Mus musculus*) (Davis 2004). Estos modelos fueron desarrollados para facilitar el estudio de la biología animal y de las plantas terrestres, y, aunque mucha de la información que aportan posee un valor fundamental, con frecuencia su estudio se ha justificado, y se ha venido

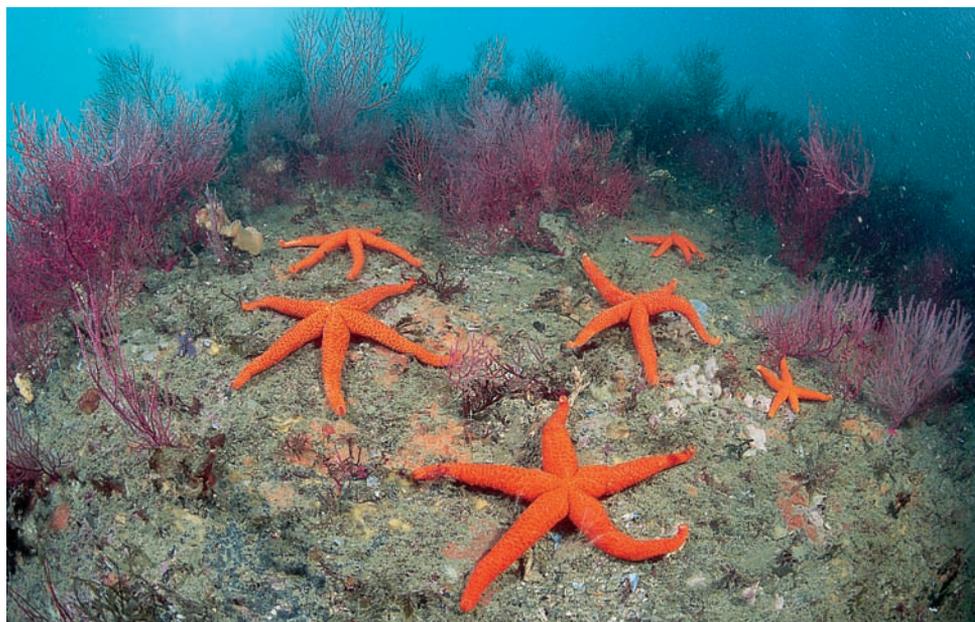


Foto 5.2: Estrella de mar roja espinosa (*Echinaster sepositus*). Las estrellas de mar se alimentan de organismos con defensas químicas, como es el caso de algunas esponjas, y han desarrollado adaptaciones para poder consumir estas presas. Esta «guerra química» ha servido de motor evolutivo para la producción de compuestos bioactivos.

impulsando, por su utilidad a la hora de abordar problemas concretos significativos y de importancia práctica para el hombre. Estos problemas son básicamente de dos tipos: en los modelos de animales, las enfermedades, lo que incluye tanto las infecciosas como las provocadas por alteraciones de procesos, como el cáncer; y en los modelos de plantas, la producción de alimentos en un sentido amplio, incluyendo los efectos de los factores de desarrollo y las enfermedades en la producción de plantas. Con objeto de transferir y aplicar los conocimientos adquiridos a los humanos y a las plantas de cultivo, los estudios realizados en estos organismos modelo se han concentrado principalmente en rasgos comunes que en la mayoría de los casos se conocen con detalle. Este enfoque ha facilitado la constitución de amplias comunidades de investigadores y la concentración de recursos alrededor de estos sistemas modelo, lo que ha propiciado la transición hacia una biología a escala genómica.

El contexto de la biología marina es bien diferente, ya que los esfuerzos se han centrado en comprender cómo funcionan los organismos en el contexto de su ecosistema particular, más que en plantear cuestiones generales sobre su biología. Esto no significa que el enfoque genómico no sea importante para la biología marina, sino más bien que ha de aplicarse de una forma distinta. Por ejemplo, el concepto de «organismo modelo» es mucho más flexible para los biólogos mari-

nos. En algunos contextos puede resultar útil tener un organismo modelo muy completo para el que se disponga tanto de la secuencia genómica como de herramientas de genómica funcional. En otras ocasiones, en cambio, no hay necesidad de que estos modelos permitan un análisis tan detallado, y bastaría, por ejemplo, con la secuencia genómica o incluso con una colección de etiquetas de secuencia expresada (EST, del inglés *expressed sequence tags*).

En algunas situaciones, incluso el enfoque a nivel de organismo puede no ser importante. De ahí el desarrollo de enfoques metagenómicos en los que se obtienen y secuencian muestras de sistemas marinos (Beja et al. 2000; v. también el trabajo de Venter et al. 2004, quienes realizaron una secuenciación a gran escala de ADN de microplancton obtenido cribando agua tomada del mar de los Sargazos con un filtro de 3 μm). Este tipo de enfoque no sólo representa un método muy interesante para captar «instantáneas» de la complejidad genética de un biosistema particular, sino que además evita la necesidad de cultivar los organismos de la muestra. La metagenómica tuvo su primer reconocimiento en el ámbito de la biología marina y constituye un buen ejemplo de cómo el enfoque genómico puede adaptarse para resolver algunas de las cuestiones que se plantean los biólogos marinos. No obstante, y a pesar de que la metagenómica nos permite obtener una visión amplia de la composición genética de los ecosistemas, análisis más detallados requerirán enfoques centrados en los organismos. El problema sigue siendo de qué manera deben desarrollarse enfoques genómicos que puedan aplicarse a la diversidad de los biosistemas marinos.

5.3. MODELOS GENÓMICOS EN BIOLOGÍA MARINA: LA NECESIDAD DE DISPONER DE ORGANISMOS MODELO DISTRIBUIDOS POR TODO EL ÁRBOL FILOGENÉTICO

Los organismos marinos presentan una enorme diversidad filética, y los modelos genómicos existentes a veces pierden utilidad debido a la gran distancia evolutiva que los separa de los organismos objeto de estudio. Por ello, un objetivo importante para proporcionar herramientas adecuadas a los biólogos marinos estriba en desarrollar enfoques genómicos, como, por ejemplo, la secuenciación completa del genoma y la genómica funcional, para especies clave del árbol evolutivo. Estas especies clave podrán utilizarse como modelos «locales» de organismos relacionados filogenéticamente, al igual que, por ejemplo, la riqueza de información genética de *Arabidopsis* ha podido ser aprovechada por investigadores que trabajan con plantas de cultivo (angiospermas) de gran importancia económica. El primer paso para establecer y definir estos modelos consiste en obtener la secuencia completa del genoma –o, en algunos casos, la de las EST–. Como se describe más adelante, la colección de genomas completos disponible constituirá el punto de partida de tal proyecto; pero, para alcanzar este objetivo, la comunidad de biólogos marinos habrá de adoptar medidas de forma concertada y exponer argumentos convincentes que justifiquen un programa de este tipo.

Hasta hace poco, los proyectos genómicos se han centrado en organismos modelo u otros organismos, tales como patógenos o plantas de cultivo, que revestían importancia directa para el hombre. Aunque la posición filogenética de estos organismos no fue el motivo principal de su elección, en la actualidad representan una variada muestra de diversos grupos filogenéticos. La mayoría de los genomas secuenciados disponibles hoy en día corresponden a organismos modelo (entendidos como aquellos susceptibles de ser manipulados en el laboratorio) del linaje de los opistocontos (animales u hongos) o de Viridiplantae (plantas y algas verdes), a excepción de *Dictyostelium discoideum*, un mohó mucilaginoso del filo Amoebozoa. No obstante, la secuenciación del genoma de algunos patógenos humanos ha proporcionado la secuencia de especies eucariotas importantes, entre las que se encuentran una ameba (*Entamoeba histolytica*), algunos apicomplejos (p. ej., *Plasmodium falciparum*) y euglenozoos (p. ej., *Trypanosoma brucei*).

A medida que se han reducido los costes de los proyectos genómicos se ha podido financiar una mayor diversidad de ellos, incluido, por ejemplo, el de la secuenciación de genomas de organismos importantes desde el punto de vista medioambiental, como *Thalassiosira pseudonana* (una diatomea), que permitió obtener la primera secuencia completa del genoma de un organismo del linaje de los heterocontos. Como es de suponer, la importancia medioambiental de *Thalassiosira pseudonana* no constituyó la única razón para su elección, siendo el argumento filogenético un factor también importante, junto con el potencial biotecnológico del metabolismo del silicio en esta especie (*Thalassiosira pseudonana* tiene, como la mayoría de las diatomeas, un exoesqueleto de sílice, el frústulo, y los procesos de formación de esta estructura revisten gran interés por sus aplicaciones en nanotecnología). En este sentido, *Thalassiosira pseudonana* supone un buen ejemplo para los biólogos marinos sobre cómo combinar los criterios filogenéticos con otros distintos (p. ej., de naturaleza biotecnológica o medioambiental) para convencer a las instituciones u organismos que aportan fondos del interés de secuenciar el genoma de un organismo concreto.

En el cuadro 5.1 se muestra una relación de todos los organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado. Una de las principales conclusiones que pueden extraerse es que los proyectos genómicos cada vez cubren un mayor número de linajes de los eucariotas. En la actualidad hay algunos proyectos genómicos centrados en el estudio de especies clave, entre las que se incluyen algunas marinas, como *Emiliana huxleyi* (un cocolitifórido pelágico), *Hydra magnipapillata*, *Strongylocentrotus purpuratus* (erizo de mar), *Litopenaeus vannamei* (la gamba blanca del Pacífico) y *Amphioxys* (el pariente invertebrado vivo más cercano de los vertebrados), además de especies importantes de otros medios, como *Phytophthora infectans* (un oomiceto) y *Chlamydomonas reinhardtii* (un alga verde unicelular para la cual ya se dispone del genoma completo). En el grupo de los procariotas, los avances son mucho más rápidos y ya disponemos de los geno-

Cuadro 5.1: Organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado

Especie	Clasificación	
<i>Homo sapiens</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Pan troglodytes</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Rattus norvegicus</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Mus musculus</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Danio rerio</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Tetraodon nigroviridis</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Takifugu rubripes</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Ciona intestinalis</i>	Metazoa, Chordata	
<i>Drosophila melanogaster</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Bombyx mori</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Anopheles gambiae</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Caenorhabditis briggsae</i>	Metazoa, Nematoda	
<i>Caenorhabditis elegans</i>	Metazoa, Nematoda	
<i>Neurospora crassa</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Aspergillus fumigatus</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Schizosaccharomyces pombe</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Kluyveromyces lactis</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Candida glabrata</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Ashbya (Eremothecium) gossypii</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Yarrowia lipolytica</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Debaryomyces hansenii</i> var. <i>hansenii</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	Fungi, Basidiomycota	
<i>Cryptococcus neoformans</i>	Fungi, Basidiomycota	
<i>Encephalitozoon cuniculi</i>	Fungi, Microsporidia	
<i>Entamoeba histolytica</i>	Entamoebidae	
<i>Dictyostelium discoideum</i>	Mycetozoa, Dictyosteliida	
<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>indica</i>	Viridiplantae	
<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>japonica</i>	Viridiplantae	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Viridiplantae	
<i>Cyanidioschyzon merolae</i>	Rhodophyta, Bangiophyceae	
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Stramenopiles, Bacillariophyta	
<i>Plasmodium falciparum</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Plasmodium yoelii yoelii</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Cryptosporidium hominis</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Cryptosporidium parvum</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Theileria parva muguga</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Trypanosoma brucei</i>	Euglenozoa, Kinetoplastida	
<i>Trypanosoma cruzi</i>	Euglenozoa, Kinetoplastida	

	Descripción	Tamaño del genoma	Criterio principal ¹	¿Especie marina?
	Humano	3.300 Mpb	M	
	Chimpancé	3.100 Mpb	C	
	Modelo de vertebrado	2.800 Mpb	M	
	Modelo de vertebrado	3.454 Mpb	M	
	Pez cebra, modelo de vertebrado	1.700 Mpb	M	
	Modelo genómico de pez	342 Mpb	C	
	Modelo genómico de pez	400 Mpb	C	Sí
	Ascidia, cordado basal	160 Mpb	M	Sí
	Organismo modelo	122 Mpb	M	
	Gusano de la seda	530 Mpb	I	
	Mosquito transmisor de la malaria	26 Mpb	P	
	Modelo de genómica comparada	104 Mpb	C	
	Organismo modelo	97 Mpb	M	
	Organismo modelo	38 Mpb	M	
	Moho, patógeno humano oportunista	30 Mpb	M	
	Organismo modelo	12,1 Mpb	M	
	Organismo modelo	12,4 Mpb	M	
	Levadura, estudios genéticos y aplicaciones industriales	10,6 Mpb	C	
	Patógeno humano oportunista	12,3 Mpb	C/P	
	Patógeno del algodón y de cítricos en el trópico	9,2 Mpb	P	
	Frecuente (en alimentos), aplicaciones industriales	20,5 Mpb	C/I	
	Levadura marina halotolerante	12,2 Mpb	C	Sí
	Hongo lignolítico, descomposición de la madera	30 Mpb	I	
	Patógeno humano oportunista	24 Mpb	C/P	
	Patógeno que afecta al sistema nervioso	2,8 Mpb	P	
	Parásito entérico	20 Mpb	P	
	Moho mucilaginoso, organismo modelo	34 Mpb	M	
	Cultivo alimentario	390 Mpb	F	
	Cultivo alimentario	390 Mpb	F	
	Especie modelo de plantas	157 Mpb	M	
	Alga roja de manantiales de agua caliente y ácida	16,5 Mpb	E	
	Diatomea del plancton	34,5 Mpb	E	Sí
	Parásito humano transmisor de la malaria	22 Mpb	P	
	Parásito transmisor de la malaria en roedores	23 Mpb	C	
	Parásito intestinal	9 Mpb	C/P	
	Agente causante de la criptosporidiosis en humanos	10,4 Mpb	C/P	
	Parásito de garrapatas (fiebre de la costa oriental)	8,3 Mpb	P	
	Agente causante de la enfermedad del sueño africana	35 Mpb	P	
	Agente causante de la enfermedad de Chagas	108 Mpb	P	

¹ Motivo principal que llevó a la inclusión de cada especie en el programa del genoma: C: genómica comparada; E: relevancia filogenética o medioambiental; F: planta de cultivo; I: aplicaciones industriales; M: especie modelo; P: patógeno humano o de plantas de cultivo.

mas completos de varios de ellos, algunos de los cuales son también de origen marino, como es el caso de múltiples cepas de las bacterias pelágicas fotosintéticas *Synechococcus* y *Prochlorococcus*. Así pues, estamos progresando hacia la cobertura de todos los principales grupos de eucariotas y procariotas. Sin embargo, en un futuro será necesario canalizar activamente este proceso para dar prioridad a los grupos más importantes, especialmente a los grupos clave para los biólogos marinos, y en particular a los eucariotas, muchos de los cuales poseen genomas de gran tamaño. Iniciativas como el libro blanco *Frontiers in genomics: insights into protist evolutionary biology* (*Las fronteras de la genómica: una mirada a la biología evolutiva de los protistas*), producto del taller de trabajo internacional organizado por Debashish Bhattacharya en la Universidad de Iowa en 2004 (www.biology.uiowa.edu/workshop/Genomics_of_Eukaryotic_Microbes.html), son muy importantes en este sentido, porque los argumentos que exponen se asientan en una perspectiva filogenética amplia. En esta obra se propone la secuenciación del genoma completo de ciertas especies de protistas escogidos del árbol evolutivo de los eucariotas basándose en una combinación de criterios filogenéticos y de otra índole. Las especies propuestas no sólo contribuirían a cubrir los vacíos del árbol filogenético de los eucariotas, sino que también estarían representados algunos grupos marinos, como los de la clase Chlorarachnea y los foraminíferos, junto con otros, como los quitridiales y paraphysomonas, en los que se encuentran algunas especies marinas.

Disponer de la secuencia completa del genoma es, por supuesto, un requisito esencial para que un organismo pueda servir como organismo modelo. No obstante, su utilidad aumenta de manera importante si además se cuenta con herramientas que faciliten el estudio de la función génica. La genómica funcional permite descubrir nuevas características biológicas de grupos definidos de organismos imposibles de conocer mediante el simple análisis de la secuencia genómica. Asimismo, estos dos aspectos (la secuencia genómica y las herramientas funcionales) están relacionados en la medida en que la disponibilidad de herramientas para el análisis de la función génica proporcione un argumento adicional para la secuenciación del genoma. Éste fue el caso de modelos clásicos, como *Drosophila* y *Arabidopsis*, y ha sido un factor importante para la selección de *Phaeodactylum tricornutum* en el segundo proyecto de secuenciación del genoma realizado en diatomeas, proyecto que está a punto de finalizar en el Joint Genome Institute (JGI).

Evidentemente, resulta difícil imaginar a estas alturas un organismo modelo que pueda ser útil a la vez en genómica funcional y como modelo de todos los grupos más importantes de eucariotas. Por este motivo convendría definir, como un objetivo inicial, los criterios mínimos que debería cumplir cualquier modelo genómico. Recientemente, el Aquaculture Genome Coordinating Committee elaboró un informe que incluía una propuesta de criterios para promover la genómica en especies cultivadas (www.animalgenome.org/aquaculture/updates/NRSP8/White_Paper_2005_s.html).



Foto 5.3: Comunidad de fondos rocosos con presencia de varias especies de esponjas. Las esponjas producen gran variedad de sustancias químicas para defenderse, de las que ya se han extraído algunos compuestos de interés farmacéutico.

A continuación se sugiere cómo se podrían adaptar estos requisitos al contexto más amplio de la biología marina general.

Propuesta de criterios para definir una especie como modelo genético:

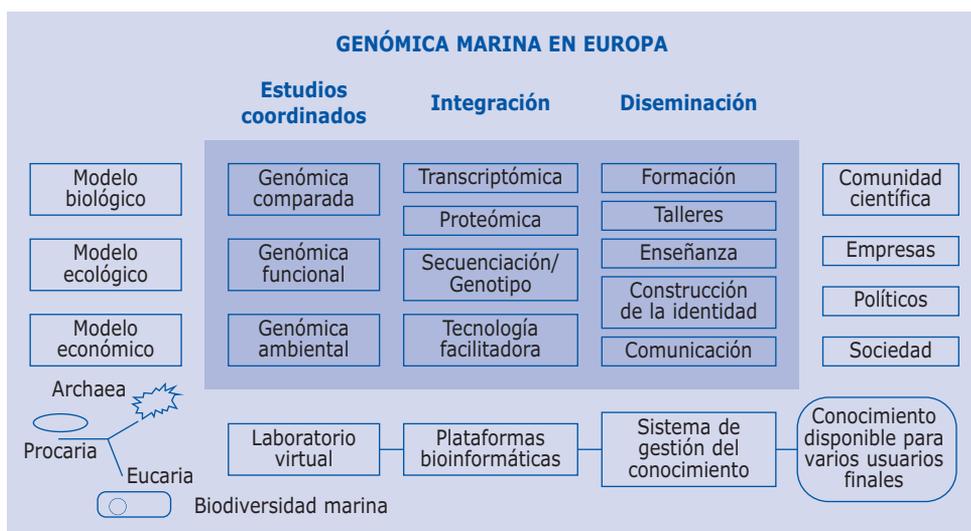
- Contar con una amplia y exhaustiva base de datos de EST (tejidos y ciclos de desarrollo/vida) en la que se encuentren representados la mayoría de transcritomas del organismo.
- Poseer genotecas de cromosomas bacterianos artificiales (BAC) de amplia cobertura con insertos grandes.
- Tener micromatrices con el número máximo de genes únicos identificables.
- Presentar suficientes fragmentos de genoma secuenciado que permitan la identificación inicial de genes, del contenido repetido y del polimorfismo.
- En aquellos casos en los que se pueda aplicar un enfoque genético clásico, disponer de un mapa genético con una resolución <1 centiMorgan.
- Disfrutar de una infraestructura estable, tanto física como bioinformática, que asegure el mantenimiento y la disponibilidad pública de recursos genómicos.

Otro objetivo importante para promover la aplicación de los enfoques genómicos a los sistemas marinos consiste en agrupar a toda la comunidad de biólogos marinos para que colaboren entre sí y centren sus esfuerzos en un número razonable de especies. Iniciativas de este tipo son importantes para crear grupos de interés con relevancia suficiente que trabajen en nuevos sistemas modelo, así como para favorecer la colaboración entre investigadores con amplia experiencia en aspectos biológicos clave pero poca en genómica e investigadores con una dilatada experiencia técnica en genómica. En Europa, la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina (MGE, Marine Genomics Europe) está realizando grandes esfuerzos al respecto.

5.4. RED EUROPEA DE EXCELENCIA EN GENÓMICA MARINA

La Red Europea de Excelencia en Genómica Marina (www.marine-genomics-europe.org) está compuesta por 450 investigadores de 45 instituciones (118 laboratorios o grupos de investigación) y 16 países. Su objetivo principal radica en promover la aplicación de enfoques genómicos basados en técnicas de secuenciación de alto rendimiento al estudio de los organismos marinos. El método consiste en agrupar laboratorios de biología marina en torno a proyectos comunes, con la finalidad de crear la masa crítica necesaria para el desarrollo de enfoques genómicos (esquema 5.1). Ejemplos de este tipo de integración son la formación de redes de diversas plataformas genómicas, el establecimiento de una

Esquema 5.1: Red Europea de Excelencia en Genómica Marina



Esta representación esquemática muestra cómo el objetivo principal de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina («Integración») se conjuga con el programa de investigación («Estudios coordinados») y con otras actividades, como la interacción con los responsables políticos y la sociedad («Diseminación»).

infraestructura bioinformática común, el lanzamiento de varios y muy importantes proyectos a gran escala, y la puesta en marcha de un programa de educación y formación para jóvenes científicos. Dentro de la red MGE, los enfoques genómicos se utilizan para investigar una amplia gama de asuntos relacionados con el funcionamiento de los ecosistemas marinos y con la biología de los organismos marinos.

La investigación coordinada (programa de investigación coordinada) entre miembros de la red se divide en enfoques genómicos comparados, funcionales y ambientales, centrados respectivamente en la comparación de genomas en el contexto filogenético, en el análisis de la función genética mediante técnicas de alto rendimiento y en la aplicación de la metodología genómica al estudio de la diversidad marina (esquema 5.2). Estos enfoques se utilizan en cuatro «nodos» que asocian a laboratorios interesados en determinados grupos de organismos: el nodo microbiano, el nodo de algas, el nodo de evolución, desarrollo y diversidad, y el nodo de peces y marisco. El programa de investigación coordinada fue creado con el fin de obtener datos que pudieran ser aprovechados en los programas de gestión de recursos marinos (predicción de cambios globales en las poblaciones marinas, conservación de la biodiversidad, control de la pesca y mejora de las especies de cultivo), así como en los proyectos de exploración genómica en temas de salud y biotecnología. A continuación se detallan los objetivos de estos tres tipos de investigación coordinada (comparada, funcional y ambiental).

Esquema 5.2: Estructura de la investigación coordinada de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina¹



¹ En cursiva se muestran los objetivos principales de la red, que incluyen problemas importantes para la gestión y explotación de la biodiversidad litoral.



Foto 5.4: Laboratorio de secuenciación de DNA en el Instituto de Investigación Genómica de Gaithersburg, Maryland, EE. UU. Los rápidos avances en la tecnología de secuenciación del DNA están permitiendo conocer el genoma de muchos organismos marinos. El reto estriba ahora en interpretar la información que este genoma contiene.

El propósito principal del programa de genómica comparada es identificar y trabajar con organismos marinos modelo que representen los distintos filos del árbol filogenético. Algunas de las especies identificadas ya han entrado en la era posgenómica, y la atención se ha centrado en entender la función de los genes. La lista de nuevos candidatos crece continuamente. Algunos de ellos son organismos clave en la evolución, ya sea por su novedad filética o porque sus genomas contienen familias de genes de especial interés para realizar un análisis comparativo.

El programa de genómica funcional investiga las complejas relaciones entre los estímulos endógenos y exógenos, bióticos y abióticos, y la expresión génica mediante la aplicación de una gran variedad de métodos, entre los cuales se encuentran el estudio en micromatrices y enfoques proteómicos y metabolómicos. Estos enfoques se están desarrollando para organismos modelo seleccionados.

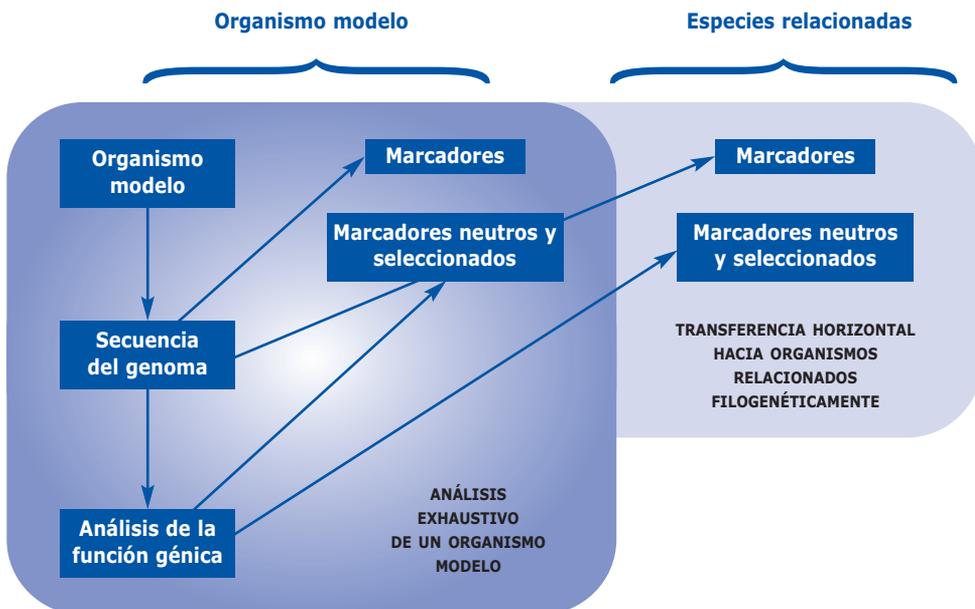
El objetivo principal del programa de genómica ambiental consiste en definir la estructura y la dinámica de la biodiversidad de los ecosistemas marinos. Actualmente existe un gran interés por asociar estos estudios con el programa de genómica funcional, de modo que los datos obtenidos en ambos programas puedan emplearse en los distintos biosistemas estudiados. Esta articulación entre el estudio en organismos modelo y la aplicación directa de enfoques genómicos en un contexto ecológico es una de las características más destacadas del trabajo de la

red. En los próximos apartados se amplía este tema a partir de los trabajos realizados en las algas pardas o feofíceas, y en particular en *Ectocarpus siliculosus*, una especie modelo.

5.5. ORGANISMOS MODELO COMO TÉCNICA PARA APLICAR LOS MÉTODOS GENÓMICOS A CUESTIONES MARINAS

Las causas que provocan cambios en los biosistemas marinos sólo pueden comprenderse si se conoce con exactitud la biología de los organismos que los conforman. La mejor manera de adquirir dicho conocimiento es mediante la comprensión exhaustiva de la biología de organismos modelo seleccionados (análisis vertical) y su posterior aplicación al estudio de otros organismos relacionados (transferencia horizontal). Así pues, como ya se dijo anteriormente, la existencia de un organismo modelo bien caracterizado facilitará la caracterización de otro organismo de un biosistema ecológico determinado siempre que los dos pertenezcan a un mismo grupo filogenético (esquema 5.3). Las feofíceas o algas pardas, por ejemplo, son los organismos más abundantes de los ecosistemas rocosos de la orilla en términos de biomasa, y, en algunas zonas submarinas, los bosques de sargazo compiten en extensión y en densidad con los bosques terrestres. No obstante, la información disponible sobre las feofíceas es limitada, especialmente en el nivel molecular. Además, otros sistemas modelo, por ejemplo, en los linajes

Esquema 5.3: Ejemplo de cómo el análisis exhaustivo de un organismo modelo puede emplearse en el desarrollo de herramientas útiles para el análisis de la biodiversidad de los ecosistemas



de opistocontos o de plantas verdes, son de uso limitado debido a la gran distancia que los separa de las feofíceas (más de 1.000 millones de años) en el árbol filogenético. Basándonos en estos y otros factores decidimos desarrollar un modelo de feofíceas que fuera válido para el enfoque genómico y la genómica funcional. Los criterios para la selección del organismo modelo fueron el tamaño del genoma (tamaño pequeño) y la presencia de características que facilitarían los análisis genéticos (capacidad para completar su ciclo vital y hacer cruzamientos en el laboratorio).

Antes del inicio del programa, varias especies de feofíceas habían servido de modelo en el estudio de su biología. Por ejemplo, *Fucus* spp. se utilizó ampliamente en biología celular (Berger, Taylor y Brownlee 1994; Bouget, Berger y Brownlee 1998; Corellou et al. 2000; Goddard et al. 2000; Corellou et al. 2001; Brownlee, Bouget y Corellou 2001; Coelho et al. 2002), y se disponía de datos de EST (Roeder et al. 2004) para *Laminaria digitata*, un alga marina de gran importancia económica (McHugh 2003). Sin embargo, tanto *Fucus* spp. como *Laminaria digitata* producen largos talos y su ciclo vital es difícil de completar en el laboratorio. Asimismo, se sabía que el genoma de *L. digitata* era muy grande (Le Gall et al. 1993), y determinamos que los genomas de *Fucus* spp. eran incluso mayores (más de 1.000 Mpb; Peters et al. 2004; v. también Kapraun 2005). En cambio, estudios previos habían descrito que el tamaño del genoma de los ectocarpales era significativamente menor (Stache 1993), dato que pudimos confirmar (Peters et al. 2004). Igualmente, los miembros de este orden son menores y su cultivo en laboratorio resulta más sencillo. Por ello, tras realizar un estudio comparativo de varios miembros de ectocarpales, propusimos *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo para las feofíceas.

5.6. *ECTOCARPUS SILICULOSUS*: UN ORGANISMO MODELO PARA LAS FEOFÍCEAS

Ectocarpus puede cultivarse en el laboratorio en placas de Petri recubiertas de agua de mar natural o artificial sea cual sea el estadio en que se encuentre de su ciclo vital. Su ciclo sexual, en el que hay una alternancia de dos generaciones independientes (los esporofitos y los gametocitos), puede completarse en tres meses, y los cruces sexuales pueden realizarse con gametos masculinos y gametofitos femeninos. Otras ventajas a favor de *Ectocarpus* como organismo modelo son su elevada fertilidad, la existencia de numerosas cepas en distintas zonas templadas de todo el mundo, la corta distancia filogenética que separa a ectocarpales y laminariales –tan importantes desde el punto de vista económico–, y el hecho añadido de que ha sido una de las feofíceas más estudiadas (v. Peters et al. 2004 y las referencias que contiene).

En junio de 2004, un consorcio de 35 laboratorios presentó a Genoscope –un centro francés de secuenciación– una propuesta para secuenciar el genoma de *Ecto-*

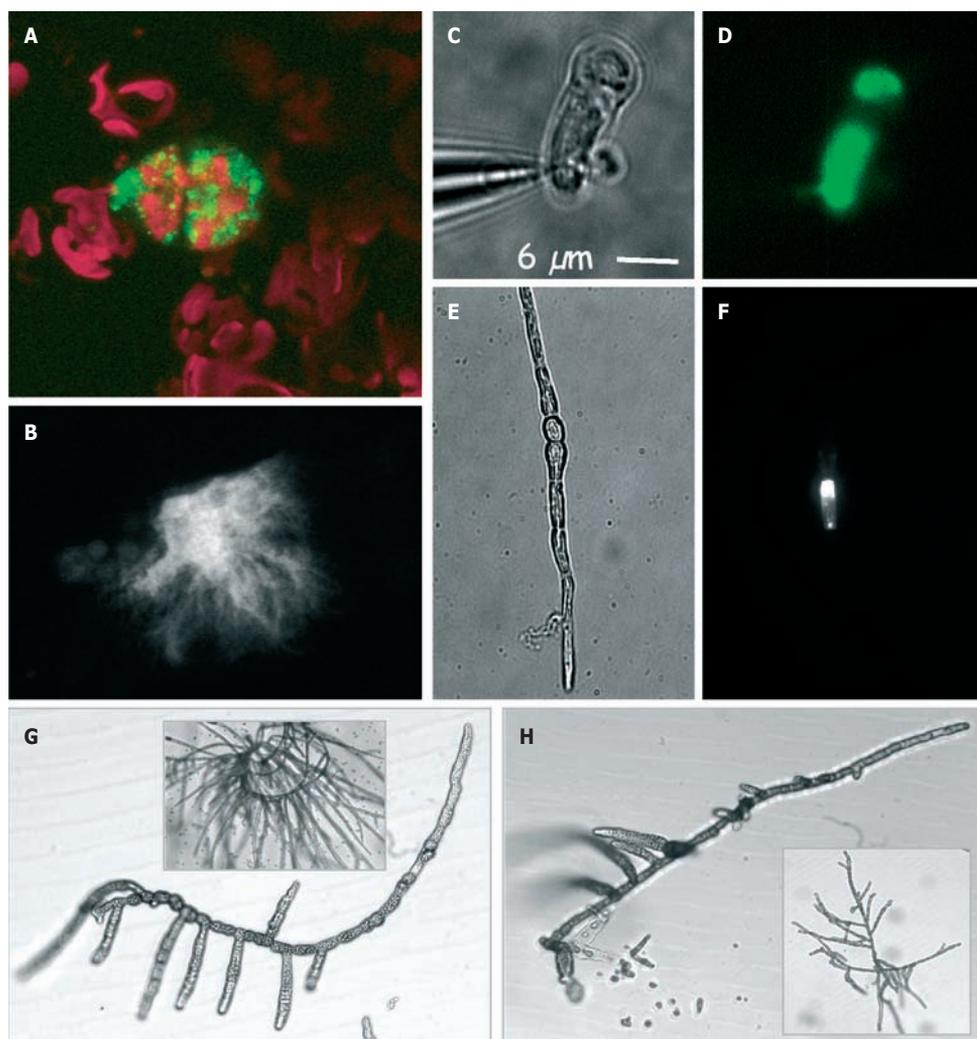


Foto 5.5: Algunas herramientas moleculares desarrolladas para *Ectocarpus siliculosus*, organismo modelo utilizado en el estudio de las algas pardas.

A: Marcadores fluorescentes introducidos dentro de una célula filamentososa de *Ectocarpus* mediante biolística. Los dos marcadores fluorescentes, FITC (verde) y rojo Texas (rojo), fueron detectados con técnicas de microscopía confocal. También se puede observar la autofluorescencia de los cloroplastos (violeta). Este método permite la introducción de marcadores fluorescentes en biología celular, y también se está utilizando para optimizar la carga biolística en el desarrollo de un protocolo de transformación (colaboración con Colin Brownlee, Marine Biological Association, Plymouth, Reino Unido). **B:** Ejemplo de una técnica de biología celular aplicada a *Ectocarpus*. Imagen de la actina del citoesqueleto de una célula filamentososa de un esporofito obtenida por microscopía confocal. Las células fueron fijadas y teñidas con faloidina-alexa-flúor. **C y D:** Microinyección de un gameto de *Ectocarpus* con marcador fluorescente FITC (C: campo brillante; D: fluorescencia). **E y F:** Desarrollo de un protocolo de interferencia de ARN. Microinyección de un esporofito joven de *Ectocarpus* (ocho células) con ARN de doble hebra y un marcador fluorescente (alexa-flúor 488). **G y H:** Ejemplo de *Ectocarpus* mutante aislado de una población irradiada con UV. El alga mutante inmadura (H) se compara con un esporofito original (sin mutación) en el mismo estadio (G); además se muestran intercalados estadios de desarrollo posteriores.

carpus. Este proyecto, aceptado en septiembre de ese mismo año, planteaba una cobertura del genoma de 10x mediante la técnica de secuenciación aleatoria *shot-gun* (4.280.000 lecturas), más otras 100.000 lecturas adicionales de secuencias de ADNc para obtener el número máximo de secuencias de ADNc completas. Se espera que la fase de secuenciación finalice en 2006. En la actualidad, la secuencia de *Ectocarpus* puede consultarse en <http://genomer.sb-roscoff.fr/Ectocarpus>, si bien para ello es necesario disponer de una clave de acceso.

Paralelamente se está trabajando en el desarrollo de herramientas moleculares para *Ectocarpus*, como la transformación génica y la tecnología de ARN de interferencia (ARNi) (foto 5.5). Hasta la fecha se han descrito protocolos de mutagénesis química y por UV (MMS y EMS), y se ha preparado y ensayado una micromatriz piloto.

En abril de 2005 se celebró un encuentro internacional sobre *Ectocarpus* en Roscoff, en el que participaron cerca de 50 científicos de países como Japón, Corea, EE. UU., Australia, Chile, Francia, Alemania y Reino Unido (v. www.sb-roscoff.fr/Esil2005prog.pdf). Esta cita permitió el intercambio de opiniones sobre la coordinación del proyecto genómico, además de una puesta al día de las investigaciones relacionadas con *Ectocarpus* en una amplia gama de disciplinas, tales como biología del desarrollo, biología celular, fisiología, ecología y sistemática, ecología química y bioquímica.

5.7. EL PROYECTO GENÓMICO DE *ECTOCARPUS* Y LA BIODIVERSIDAD LITORAL

¿De qué manera la aplicación de la genómica de *Ectocarpus* nos permitirá entender la biodiversidad litoral? Por un lado, *Ectocarpus* servirá como modelo para estudiar cómo se adaptan las poblaciones de feofíceas al medio; y, por otro, una vez conocida la estructura del genoma y las funciones génicas, los conocimientos adquiridos podrán aplicarse al estudio de otras especies (p. ej., de *Fucus*) con un papel más importante en los ecosistemas litorales. En la actualidad ya se han iniciado estudios para ampliar nuestros conocimientos sobre la ecología de *Ectocarpus*, tanto a nivel de su distribución mundial y de la interrelación entre distintas variedades, como en un ámbito más local y ecológico. En este proyecto, que se basará en estudios previos (p. ej., Stache 1989), participan varios laboratorios del Consorcio del Genoma de *Ectocarpus*.

Respecto a la transferencia de información de *Ectocarpus* a otras feofíceas, cabe destacar que el conocimiento actual sobre la influencia relativa de factores como la selección, las mutaciones, la deriva genética y el flujo de genes en la composición génica de los biosistemas del litoral se ha visto dificultado por la falta de marcadores genéticos adecuados, especialmente marcadores nucleares. En términos generales, la aplicación de la genómica a la genética de poblaciones ha aportado

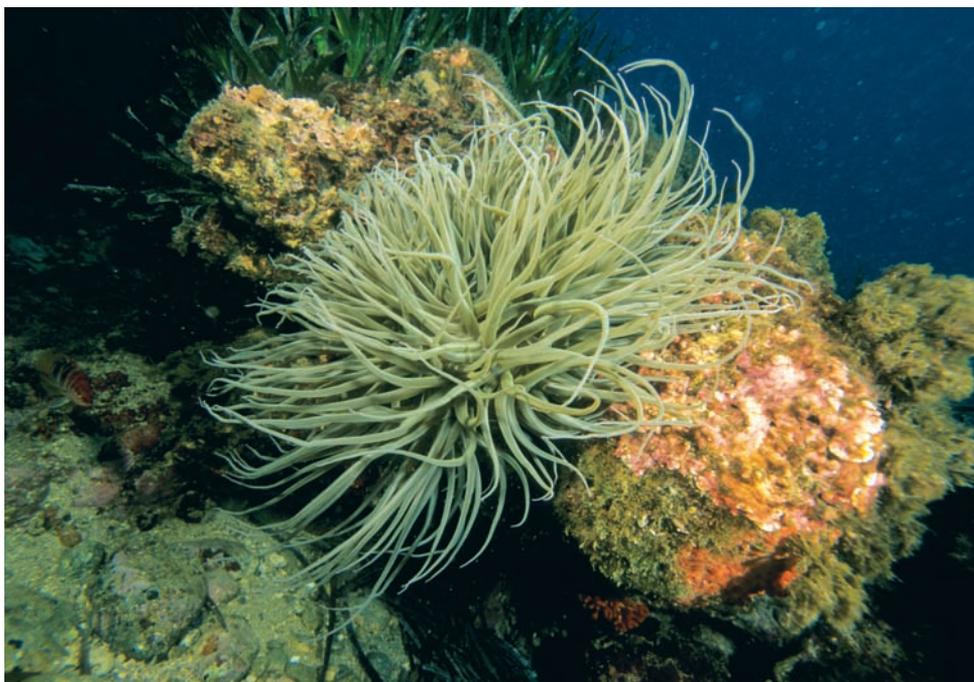


Foto 5.6: Actinia o anémona de mar (*Anemonia sulcata*). Las actinias, junto con otros organismos sésiles, se cuentan entre los seres vivos marinos más ricos en sustancias bioactivas y constituyen una fuente potencial de moléculas para uso farmacéutico.

nuevos datos sobre los procesos genéticos y evolutivos que afectan a la variación nuclear de muchos animales y plantas modelo (Mitchell-Olds y Clauss 2002; Nordberg e Innan 2002; Maloof 2003). En este contexto, el proyecto del genoma de *Ectocarpus* ha captado la atención de varios grupos interesados en la microevolución de la genética de poblaciones y la sistemática de las feofíceas, algunos de los cuales aplicarán la información del genoma de *Ectocarpus* al estudio de algas paradas clave en ecosistemas litorales.

Efectivamente, el genoma de *Ectocarpus* proporcionará herramientas genéticas de gran valor para el estudio de los procesos de microevolución (interespecífica e intraespecífica) de las feofíceas. A partir del estudio de la conservación y el polimorfismo de los *loci* homólogos del genoma de *Ectocarpus* y otras algas, el análisis detallado del genoma en busca de secuencias codificadoras y no codificadoras entre distintas distribuciones de especies permitirá obtener información sobre la dinámica de procesos evolutivos y genéticos *loci* específicos (p. ej., selección, mutaciones, emparejamiento selectivo y recombinación), así como sobre procesos demográficos que afectan al conjunto del genoma (p. ej., deriva genética, flujo de genes, endogamia; Luikart et al. 2003). La disponibilidad de secuencias homólogas codificadoras de proteínas posibilitará el estudio de las

variaciones moleculares adaptativas en este grupo. Por ejemplo, mediante la comparación de la genealogía alélica de los *loci* con secuencias que codifican múltiples proteínas en varias especies, las diferencias en los niveles de polimorfismo intra e interespecíficos nos proporcionarán información clave sobre los efectos selectivos de los procesos funcionales durante la especiación (Mitchell-Olds y Clauss 2002). Además, la comparación de las variaciones del fenotipo y del genotipo entre distintos individuos de una misma especie nos permitirá esclarecer los controles genéticos y factores limitantes que influyen no sólo en la distribución de los organismos, sino también en las interacciones ambientales (Jackson et al. 2002). La comparación de las variaciones de las secuencias en todo el genoma entre individuos de una misma población y entre varias poblaciones facilita la identificación de los *loci* verdaderamente no codificantes (Luikart et al. 2003). Estos *loci* no codificantes resultan imprescindibles para poder estimar con exactitud parámetros de genética de poblaciones, como el tamaño efectivo de la población y la tasa efectiva de migración. En especies haploides-diploides, como *Ectocarpus*, estos parámetros son de especial interés para estudiar las consecuencias de la coexistencia de individuos de vida independiente en fase haploide y diploide en la estructura de la genética de poblaciones (p. ej., Engel, Destombe y Valero 2004).

5.8. OTROS ORGANISMOS MODELO ACTUALES Y FUTUROS PARA LOS BIOSISTEMAS MARINOS

Por su biomasa, las rodofíceas (algas rojas), las clorofíceas (algas verdes) y las praderas marinas son, con las feofíceas o algas pardas, los organismos más importantes de la flora de los biosistemas litorales. Las praderas marinas son angiospermas, por lo que los trabajos previos sobre angiospermas terrestres, como *Arabidopsis* o el arroz, podrían aportar datos de interés para su estudio. Sin embargo, las rodofíceas y clorofíceas se hallan muy alejadas filogenéticamente de las feofíceas y de otros organismos modelo (en el caso de las clorofíceas marinas, sin embargo, la situación es ligeramente mejor, al pertenecer al grupo más amplio de las clorofíceas, Viridiplantae, que también incluyen a las angiospermas). Recientemente se ha publicado la secuencia del genoma de *Cyanidioschyzon merolae*, una rodofícea unicelular (Matsuzaki et al. 2004), pero esta especie se encuentra relativamente alejada de las rodofíceas pluricelulares y posee un genoma poco común y muy compacto, probablemente porque habita en fuentes de agua caliente y ácidas ricas en sulfato. Por este motivo es importante caracterizar organismos modelo que permitan estudiar los otros grupos de algas, especialmente las rodofíceas, al igual que el desarrollo de *Ectocarpus* como modelo ha posibilitado el estudio de las feofíceas.

Una encuesta reciente sobre potenciales modelos para las macroalgas propuso a *Porphyra yezoensis* como candidato (Waaland, Stiller y Cheney 2004). La elec-

ción de *Porphyra yezoensis* se basó en muchos de los criterios que se utilizaron durante la selección de *Ectocarpus* como modelo de las feofíceas, entre los que se incluyen el tamaño del genoma (aproximadamente 300 Mpb; Kapraun et al. 1991), la facilidad de cultivo en el laboratorio, la existencia de mutantes (Ohme y Miura 1988; Mitman y Van der Meer 1994; Yan, Fujita y Aruga 2000), el desarrollo de métodos para preparar y regenerar protoplastos (Waaland et al. 1990), y la gran cantidad de información disponible sobre aspectos bioquímicos, fisiológicos y de cultivo. Otros factores considerados fueron la importancia económica de *Porphyra* (es la base de la multimillonaria industria de las algas nori), su relevancia ecológica en algunos hábitats litorales, la existencia de EST (Nikaido et al. 2000; Asamizu et al. 2003) y los avances en transformación génica (Cheney, Metz y Stiller 2001; He et al. 2001; Lin et al. 2001). Conjuntamente, estos argumentos para desarrollar *Porphyra yezoensis* como modelo genómico son bastante consistentes, y es probable que en un futuro próximo se inicie un proyecto genómico dedicado a este organismo. No obstante, las muestras genómicas de rodofíceas no deberían limitarse a organismos de la clase Bangiophyceae –a la que pertenecen tanto *P. yezoensis* como *C. merolae*–, sino que también habría que incluir como mínimo un miembro de la otra gran clase, Floridiophyceae, en la que se encuentran organismos económicamente importantes, como algunos productores de agar (p. ej., *Gracilaria* spp.) o carrogenatos (p. ej., *Kappaphycus* spp. y *Chondrus crispus*).

La genómica de las macroalgas verdes parece no ser un tema prioritario, posiblemente porque sus aplicaciones industriales son menos evidentes que las de las rodofíceas y las feofíceas. Independientemente de ello, el mejor candidato para convertirse en modelo para las clorofíceas probablemente sea *Ulva* (incluyendo taxones antiguamente llamados *Entheromorpha*), debido al gran número de publicaciones disponibles (Bryhni 1974; Fjeld y Løvle 1976; Reddy, Ima y Fujita 1992), a la amplia colección de EST y a la alta velocidad de multiplicación de este organismo, cuya proliferación litoral se ve favorecida por los procesos de eutrofización (mareas verdes). No obstante, en la actualidad no existe ningún programa genómico dedicado a *Ulva*.

La exposición precedente se ha limitado a las macroalgas como componentes más destacados de los biosistemas litorales, pero indudablemente existen también otros organismos modelo importantes para los ecosistemas marinos. Dentro del grupo de organismos fotosintéticos de la zona pelágica, procariotas como *Synechococcus* y *Prochlorococcus* han sido ya estudiados mediante enfoques genómicos. Más recientemente, un eucariota del filo de Prasinophyta, *Ostreococcus tauri*, un alga verde picoplanctónica de amplia distribución en los océanos, se ha convertido también en organismo modelo. *Ostreococcus tauri* posee el genoma más pequeño conocido de todos los eucariotas fotosintéticos de vida independiente (11,5 Mpb); mide 1,5 μm de diámetro y tiene un cloroplasto y una mitocondria. Recientemente se ha obtenido su genoma completo en el Labora-

torio Arago (Banyuls, Francia, miembro de la red MGE). Se trata de un genoma bastante compacto, con sólo unos pocos intrones y secuencias intragénicas cortas. Un factor importante para el análisis genético es su bajo nivel de redundancia genética, con familias de genes pequeñas, generalmente formadas por un único gen. En la actualidad están desarrollándose para este organismo herramientas genéticas como la transformación génica y el análisis de la expresión génica con micromatrices.

En el linaje metazoario está apareciendo un número considerable de nuevas especies modelo distribuidas en puntos clave del árbol filogenético, tras la aplicación de enfoques tipo evo-devo (evolución-desarrollo) para entender la evolución de la complejidad de este filo. Muchos de estos modelos son de origen marino.

5.9. CONCLUSIÓN

Las necesidades de la comunidad marina en materia genómica difieren en cierta medida de las de los biólogos terrestres, y los enfoques de muestreo generalizado, como la metagenómica, pueden resultar más relevantes en este contexto. Sin embargo, el desarrollo en profundidad de la genómica aplicada a organismos modelo es también importante para que nuestra comprensión de los biosistemas progrese desde un conocimiento descriptivo hacia uno funcional. Una de las dificultades a las que se enfrenta este tipo de enfoque es la diversidad filogenética de los biosistemas marinos. Como resultado de ello, los organismos modelo suelen encontrarse muy alejados de las especies objeto de estudio, lo que obstaculiza su utilización. Para abordar este problema es preciso que la secuenciación del genoma y otros enfoques genómicos se apliquen a especies seleccionadas a lo largo del árbol filogenético, cubriendo así la mayor parte posible de su inherente biodiversidad. El futuro desarrollo de algunas de estas especies como modelos genómicos completos aportará el conocimiento funcional exhaustivo que podrá aplicarse a especies relacionadas dentro del mismo grupo filogenético.

AGRADECIMIENTOS

Marine Genomics Europe, la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina, recibe financiación de la Unión Europea. El genoma de *Ectocarpus* se está secuenciando en Genoscope, Evry, Francia. El trabajo sobre *Ectocarpus* realizado en el laboratorio de Roscoff está financiado por Marine Genomics Europe, el programa nacional de genómica marina francés (Groupement d'Intérêts Scientifiques), el Centre National de Recherche Scientifique francés y la Universidad Pierre y Marie Curie de París.

BIBLIOGRAFÍA

- ASAMIZU, E., M. NAKAJIMA, Y. KITADE, N. SAGA, Y. NAKAMURA, y S. TABATA. «Comparison of RNA expression profiles between the two generations of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta), based on expressed sequence tag frequency analysis». *J. Phycol.* 39 (2003): 923-930.
- BEJA, O., L. ARAVIND, E. V. KOONIN, M. T. SUZUKI, A. HADD, L. P. NGUYEN, S. B. JOVANOVIĆ, et al. «Bacterial rhodopsin: evidence for a new type of phototrophy in the sea». *Science* 289 (2000): 1902-1906.
- BERGER, F., A. TAYLOR, y C. BROWNLEE. «Cell fate determination by the cell wall in early *Fucus* development». *Science* 263 (1994): 1421-1423.
- BOUGET, F. Y., F. BERGER, y C. BROWNLEE. «Position dependent control of cell fate in the *Fucus* embryo: role of intercellular communication». *Development* 125 (1998): 1999-2008.
- BRYHNI, E. «Control of morphogenesis in the multicellular alga *Ulva mutabilis*. Defect in cell wall production». *Dev. Biol.* 37 (1974): 273-277.
- BROWNLEE C., F. Y. BOUGET, y F. CORELLOU. «Choosing sides: establishment of polarity in zygotes of fucoid algae». *Semin. Cell Dev. Biol.* 12 (2001): 345-351.
- CHENEY, D., B. METZ, y J. STILLER. «*Agrobacterium*-mediated genetic transformation in the macroscopic marine red alga *Porphyra yezoensis*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 11.
- COELHO S. M., A. R. TAYLOR, K. P. RYAN, I. SOUSA-PINTO, M. T. BROWN, y C. BROWNLEE. «Spatiotemporal patterning of reactive oxygen production and Ca(2+) wave propagation in *Fucus* rhizoid cells». *Plant Cell* 14 (2002): 2369-2381.
- CORELLOU F., S. R. BISGROVE, D. L. KROPF, L. MEIJER, B. KLOAREG, y F. Y. BOUGET. «A S/M DNA replication checkpoint prevents nuclear and cytoplasmic events of cell division including centrosomal axis alignment and inhibits activation of cyclin-dependent kinase-like proteins in fucoid zygotes». *Development* 127 (2000): 1651-1660.
- CORELLOU F., C. BROWNLEE, B. KLOAREG, y F. Y. BOUGET. «Cell cycle-dependent control of polarised development by a cyclin-dependent kinase-like protein in the *Fucus* zygote». *Development* 128 (2001): 4383-4392.
- DAVIS, R. H. «The age of model organisms». *Nat. Rev. Genet.* 5 (2004): 69-76.
- ENGEL, C. R., C. DESTOMBE, y M. VALERO. «Mating system and gene flow in the red seaweed *Gracilaria gracilis*: Effect of haploid-diploid life history and intertidal rocky shore landscape on fine-scale genetic structure». *Heredity* 92 (2004): 289-298.
- FJELD, A., y A. LØVLE. «Genetics of multicellular algae». En R. A. Lewin, ed. *The genetics of algae*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976, 219-235.
- GODDARD H., N. F. MANISON, D. TOMOS, y C. BROWNLEE. «Elemental propagation of calcium signals in response-specific patterns determined by environmental stimulus strength». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97 (2000): 1932-1937.
- HE, P., Q. YAO, Q. CHEN, M. GUO, A. XIONG, W. WU, y J. MA. «Transferring and expression of glucose oxidase gene – gluc in *Porphyra yezoensis*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 22.
- JACKSON, R. B., D. R. LINDER, M. LYNCH, M. PURUGGANAN, S. SOMERVILLE, y S. S. THAYER. «Linking molecular insight and ecological research». *Trends Ecol. Evol.* 17 (2002): 409-414.
- KAPRAUN, D. F. «Nuclear DNA content estimates in multicellular green, red and brown algae: phylogenetic considerations». *Annals of Botany* 95 (2005): 7-44.

- KAPRAUN, D. F., T. K. HINSON, y A. J. LEMUS. «Karyology and cytophotometric estimation of inter-and intraspecific nuclear DNA variation in four species of *Porphyra* (Rhodophyta)». *Phycologia* 30 (1991): 458-66.
- LE GALL, Y., S. BROWN, D. MARIE, M. MEJJAD, y B. KLOAREG. «Quantification of nuclear DNA and G-C content in marine macroalgae by flow cytometry of isolated nuclei». *Protoplasma* 173 (1993): 123-132.
- LIN, C. M., J. LARSEN, C. YARISH, y T. CHEN. «A novel gene transfer in *Porphyra*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 31.
- LUIKART, G., P. R. ENGLAND, D. TALLMON, S. JORDAN, y P. TABERLET. «The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing». *Nature Rev. Genet.* 4 (2003): 981-994.
- MALOOF, J. «Genomic approaches to analyzing natural variation in *Arabidopsis thaliana*». *Curr. Opin. Genet. Dev.* 13 (2003): 576-582.
- MATSUZAKI M., O. MISUMI, T. SHIN-I, S. MARUYAMA, M. TAKAHARA, S. Y. MIYAGISHIMA, T. MORI, et al. «Genome sequence of the ultrasmall, unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D». *Nature* 428 (2004): 653-657.
- McHUGH, D. J. *A guide to the seaweed industry*. FAO Fisheries Technical Paper, t. 441. Roma: FAO, 2003.
- MITCHELL-OLDS, T., y M. J. CLAUSS. «Plant evolutionary genomics». *Curr. Opin. Plant Biol.* 5 (2002): 74-79.
- MITMAN, G. G., y J. P. VAN DER MEER. «Meiosis, blade development, and sex determination in *Porphyra purpurea* (Rhodophyta)». *J. Phycol.* 30 (1994): 147-159.
- NIKAIKO, I., E. ASAMIZU, M. NAKAJIMA, Y. NAKAMURA, N. SAGA, y S. TABATA. «Generation of 10,154 expressed sequence tags from a leafy gametophyte of a marine red alga, *Porphyra yezoensis*». *DNA Res.* 7 (2000): 223-227.
- NORDBERG, M., y H. INNAN. «Molecular population genetics». *Curr. Opin. Plant Biol.* 5 (2002): 69-73.
- OHME, M., y A. MIURA. «Tetrad analysis in conchospore germlings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales)». *Plant Sci.* 57 (1988): 135-140.
- PETERS, A. F., D. MARIE, D. SCORNET, B. KLOAREG, y J. M. COCK. «Proposal of *Ectocarpus siliculosus* as a model organism for brown algal genetics and genomics». *J. Phycol.* 40 (2004): 1079-1088.
- RAY, G. C. «Ecological diversity in coastal zones and oceans». En E. O. Wilson, ed. *Biodiversity*. Washington, D. C.: National Academy Press, 1988, 36-50.
- REDDY, C. R. K., M. IIMA, y Y. FUJITA. «Induction of fastgrowing and morphologically different strains through intergeneric protoplast fusions of *Ulva* and *Enteromorpha* (Ulvales, Chlorophyta)». *J. Appl. Phycol.* 4 (1992): 57-65.
- ROEDER, V., J. COLLÉN, S. ROUSVOAL, E. CORRE, L. LEBLANC, y C. BOYEN. «Identification of stress genes transcripts in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) protoplast cultures by expressed sequence tag analysis». *Journal of Phycology* 41 (2005): 1227-1235.
- STACHE, B. «Sexual compatability and species concept in *Ectocarpus siliculosus* (Ectocarpales, Phaeophyceae) from Italy, North Carolina, Chile and New Zealand». En D. J. Garbary y G. R. South, eds. *NATO ASI Series G-22. Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. Berlín/Heidelberg: Springer-Verlag, 1989.

- STACHE, B. «Kreuzungsexperimente bei Braunalgen. Vergleich von lokalpopulationen des kosmopoliten *Ectocarpus siliculosus*». Tesis doctoral. Constanza: Hartung-Gorre, 1993.
- VENTER, J. C., K. REMINGTON, J. F. HEIDELBERG, A. L. HALPERN, D. RUSCH, J. A. EISEN, D. WU, et al. «Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea». *Science* 304 (2004): 66-74.
- WAALAND, J. R., L. G. DICKSON, y B. A. WATSON. «Protoplast isolation and regeneration in the marine red alga *Porphyra nereocystis*». *Planta* 181 (1990): 522-8.
- WAALAND, J. R., J. W. STILLER, y D. P. CHENEY. «Macroalgal candidates for genomics». *J. Phycol.* 40 (2004): 26-33.
- YAN, X., Y. FUJITA, y Y. ARUGA. «Induction and characterization of pigmentation mutants in *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)». *J. Appl. Phycol.* 12 (2000): 69-81.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS E ILUSTRACIONES

Foto 5.1:	Alga gigante (<i>Macrocystis pyrifera</i>). © Georgette Douwma/naturepl.com	118
Foto 5.2:	Estrella de mar roja espinosa (<i>Echinaster sepositus</i>). © José Luis González/Marevisión	121
Foto 5.3:	Comunidad de fondos rocosos con presencia de varias especies de esponjas. © Ángel M. Fitor/Seaframes	127
Foto 5.4:	Laboratorio de secuenciación de DNA en el Instituto de Investigación Genómica de Gaithersburg, Maryland, EE. UU. © Hank Morgan/Science Photo Library/AGE Fotostock	130
Foto 5.5:	Algunas herramientas moleculares desarrolladas para <i>Ectocarpus siliculosus</i> , organismo modelo utilizado en el estudio de las algas pardas	133
Foto 5.6:	Actinia o anémona de mar (<i>Anemonia sulcata</i>). © Juan Carlos Calvín	135
Cuadro 5.1:	Organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado ...	124
Esquema 5.1:	Red Europea de Excelencia en Genómica Marina	128
Esquema 5.2:	Estructura de la investigación coordinada de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina	129
Esquema 5.3:	Ejemplo de cómo el análisis exhaustivo de un organismo modelo puede emplearse en el desarrollo de herramientas útiles para el análisis de la biodiversidad de los ecosistemas	131

NOTA SOBRE LOS AUTORES

J. Mark Cock es miembro del Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) francés y jefe de grupo en la Estación Biológica de Roscoff. Actualmente trabaja en la biología del desarrollo de las algas pardas utilizando a *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo.

e-mail: cock@sb-roscoff.fr

Delphine Scornet es técnica de investigación en el Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) francés. Actualmente trabaja en la Estación Biológica de Roscoff en el proyecto del genoma de *Ectocarpus siliculosus*.

e-mail: scornet@sb-roscoff.fr

Susana Coelho trabaja como científica investigadora en el Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) en la Estación Biológica de Roscoff, Francia. Actualmente investiga diferentes aspectos de la biología celular del alga parda filamentosa *Ectocarpus siliculosus*, con especial atención al control genético de los ciclos vitales haplo-diploides.

e-mail: coelho@sb-roscoff.fr

Bénédicte Charrier es científica investigadora del Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS-INRA) destinada actualmente en la Estación Biológica de Roscoff. Sus investigaciones se centran en los mecanismos de desarrollo que conducen a la estructura final del alga parda filamentosa *Ectocarpus siliculosus* utilizando métodos moleculares y celulares.

e-mail: charrier@sb-roscoff.fr

Catherine Boyen es científica del Centro Nacional de Investigación Científica (CNRS) francés, directora del Laboratorio de Plantas y Biomoléculas Marinas de Roscoff y coordinadora de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina. Su trabajo se centra en las respuestas de macroalgas pardas y rojas ante el estrés.

e-mail: boyen@sb-roscoff.fr

Akira F. Peters es ficólogo, con especial interés en las algas pardas. Sus trabajos recientes en la Estación Biológica de Roscoff se centran en el desarrollo de *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo para este grupo.

e-mail: akirapeters@hotmail.fr