

Fecha de recepción: 2024-11-06

Fecha de aceptación: 2024-12-06

Fecha de publicación: 2025-01-06

Dinámica de la matriz nuclear en la organización del cromatina

John Steven Chele González

jhonchelezsg@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-4434-8020>

Universidad Técnica de Cotopaxi

Cotopaxi - Ecuador

Resumen

La organización de la cromatina representa un desafío científico debido a que las alteraciones en la dinámica de la matriz nuclear pueden generar desregulación génica e inestabilidad genómica. El objetivo de este estudio fue analizar la dinámica de la matriz nuclear en la organización de la cromatina desde una perspectiva estructural y funcional. Se desarrolló una investigación cuantitativa, no experimental, de alcance descriptivo correlacional y corte transversal, basada en la revisión de literatura científica e informes de organismos nacionales e internacionales especializados en biología molecular. Para el procesamiento de la información se aplicaron análisis de componentes principales, regresión lineal múltiple y correlación de Pearson. Los resultados evidenciaron que la reorganización tridimensional del genoma alcanzó la mayor contribución dentro del análisis multivariante con 26 %, seguida de la remodelación epigenética con 23 %. Asimismo, la regresión lineal mostró que la remodelación epigenética presentó el coeficiente más alto ($\beta=0,42$), mientras que la asociación entre matriz nuclear y cromatina registró un coeficiente de $\beta=0,36$. Además, se identificó una correlación positiva entre accesibilidad transcripcional y reorganización cromatínica. Se determinó que la matriz nuclear actúa como un sistema dinámico que regula la arquitectura genómica y contribuye a la estabilidad celular.

Palabras clave: matriz nuclear, cromatina, organización genómica, regulación epigenética, arquitectura nuclear, expresión génica.

Nuclear matrix dynamics in chromatin organization

Abstract

Chromatin organization represents a major scientific challenge because alterations in nuclear matrix dynamics may generate gene dysregulation and genomic instability. The objective of this study was to analyze nuclear matrix dynamics in chromatin organization from a structural and functional perspective. A quantitative, non experimental, descriptive correlational, and cross sectional study was conducted based on scientific literature and reports from national and international organizations specialized in molecular biology. Principal component analysis, multiple linear regression, and Pearson correlation were applied for data processing. The results showed that three dimensional genome reorganization reached the highest contribution in the multivariate analysis with 26 %, followed by epigenetic remodeling with 23 %. Likewise, multiple regression indicated that epigenetic remodeling presented the highest coefficient ($\beta=0.42$), while nuclear matrix chromatin association reached $\beta=0.36$. In addition, a positive correlation was identified between transcriptional accessibility and chromatin reorganization. It was determined that the nuclear matrix acts as a dynamic system that regulates genomic architecture and contributes to cellular stability.

Keywords: nuclear matrix, chromatin, genomic organization, epigenetic regulation, nuclear architecture, gene expression.

Introducción

En el ámbito de la biología celular avanzada, la comprensión de la organización nuclear ha transitado desde modelos estructurales estáticos hacia enfoques dinámicos que integran la interacción entre componentes subnucleares y la regulación génica. En este contexto, la matriz nuclear se configura como un sistema estructural complejo que actúa como andamiaje funcional para procesos esenciales como la replicación del ADN, la transcripción y el procesamiento del ARN, estableciendo una relación estrecha con la arquitectura de la cromatina (Sánchez, 2021). Esta estructura, cuya delimitación conceptual continúa en discusión, es reconocida como un entramado proteico que contribuye a la organización espacial del genoma y a la estabilidad del núcleo celular.

Desde una perspectiva molecular, la cromatina constituye un sistema altamente organizado compuesto por ADN, histonas y proteínas reguladoras, cuya disposición responde a patrones funcionales asociados con la actividad génica y el estado celular. En este sentido, la interacción entre la matriz nuclear y la cromatina favorece la formación de dominios funcionales dentro del núcleo, facilitando la regulación de procesos epigenéticos y la coordinación de la expresión génica (Pérez, 2022). Asimismo, la localización de regiones cromatínicas en zonas específicas del núcleo evidencia la influencia de las estructuras nucleares en la organización tridimensional del genoma.

En los últimos años, diversas investigaciones han resaltado la naturaleza dinámica de la cromatina, particularmente en relación con cambios estructurales que ocurren durante el desarrollo celular, la diferenciación y la respuesta al estrés genotóxico. Estos procesos

implican una reorganización constante de los componentes nucleares, donde la matriz nuclear desempeña un papel clave como plataforma de anclaje para regiones específicas del ADN, conocidas como regiones de asociación a la matriz (MARs), las cuales regulan la accesibilidad del material genético (García, 2023). Esta dinámica estructural permite comprender cómo las alteraciones en la arquitectura nuclear pueden desencadenar procesos patológicos asociados al envejecimiento y diversas enfermedades.

En este marco, la interacción entre la matriz nuclear y la lámina nuclear adquiere especial relevancia, dado que ambas estructuras contribuyen a la organización tridimensional del núcleo y al mantenimiento de la integridad genómica. La lámina nuclear no solo proporciona soporte mecánico, sino que también participa en la disposición espacial de la cromatina y en la regulación de la expresión génica mediante la formación de dominios asociados a la periferia nuclear (Rodríguez, 2022). Esta interacción refuerza la concepción del núcleo como un sistema integrado de estructuras dinámicas y funcionales.

Adicionalmente, los avances en técnicas de biología molecular y microscopía han permitido evidenciar que la arquitectura de la cromatina no solo depende de su disposición espacial, sino también de su evolución temporal, lo que introduce una dimensión dinámica en el estudio del núcleo celular. La variabilidad en la organización cromatínica a lo largo del tiempo refleja cambios funcionales asociados a la expresión génica, la replicación y la respuesta a estímulos ambientales (López, 2023).

En consecuencia, el análisis de la dinámica de la matriz nuclear en la organización de la cromatina representa un campo de investigación de alta relevancia, ya que permite integrar aspectos estructurales, funcionales y epigenéticos en la comprensión del comportamiento celular. Esta investigación se orienta a profundizar en los mecanismos que regulan la interacción entre estas estructuras, con el propósito de explicar cómo su alteración incide en procesos fisiológicos y patológicos, contribuyendo al avance del conocimiento en biología molecular.

Matriz nuclear, dominios de anclaje y arquitectura funcional del núcleo

Durante la diferenciación de una célula madre hacia un linaje especializado, determinadas regiones del genoma modifican su localización dentro del núcleo, pasando de zonas compactas hacia regiones más accesibles, lo que permite la activación de programas génicos específicos. Este comportamiento refleja que la matriz nuclear no constituye únicamente un soporte estructural, sino un sistema funcional que organiza espacialmente la cromatina y coordina procesos como la replicación, la transcripción y la reparación del ADN (Gómez, 2021).

En este contexto, la matriz nuclear mantiene una estrecha relación con regiones de asociación al ADN que favorecen la formación de bucles cromatínicos y delimitan dominios funcionales. Dichos dominios permiten la segmentación del genoma en territorios con funciones específicas, lo que contribuye a la regulación de la expresión génica y a la estabilidad estructural del núcleo (Vilarrasa, 2021). Asimismo, la cromatina presenta una

organización jerárquica en la que la compactación y descompactación responden a señales celulares internas y externas.

De igual forma, la arquitectura nuclear se encuentra influenciada por la interacción entre la cromatina y estructuras periféricas como la lámina nuclear, donde se ubican regiones generalmente asociadas a estados represivos de la transcripción (Castells, 2022). Esta organización no es estática, ya que puede reorganizarse en función del ciclo celular, la diferenciación o la respuesta a estímulos ambientales (Davó, 2023).

Adicionalmente, la matriz nuclear actúa como plataforma de integración para complejos proteicos y condensados biomoleculares que generan microambientes funcionales dentro del núcleo. Estos condensados permiten concentrar factores regulatorios en regiones específicas, facilitando o restringiendo la expresión génica según las necesidades celulares (Vicioso, 2022). De manera complementaria, las modificaciones epigenéticas, como la acción de demetilinas de histonas, contribuyen a la configuración de estos espacios funcionales (Gracia, 2023).

Dinámica cromatínica, regulación epigenética y expresión génica

En procesos de activación génica asociados al desarrollo, es posible observar cómo regiones previamente compactadas de la cromatina se relajan, permitiendo la interacción entre potenciadores y promotores, lo que favorece el ensamblaje de la maquinaria transcripcional. Este fenómeno evidencia que la organización de la cromatina responde a una dinámica compleja regulada por mecanismos epigenéticos y estructurales (Martínez, 2021).

La cromatina se organiza en dominios tridimensionales que determinan la proximidad física entre regiones del genoma, lo que influye directamente en la regulación génica. Estos dominios pueden modificarse durante procesos como la diferenciación celular o la transformación neoplásica, reflejando la plasticidad de la arquitectura nuclear (Scourzic, 2021). En sistemas germinales, la reorganización tridimensional también se vincula con procesos de recombinación genética y adaptación estructural del genoma (Vara, 2021).

Por otra parte, los avances en técnicas de microscopía han permitido analizar la organización de la cromatina a diferentes escalas, evidenciando diferencias entre cromatina activa y compacta en términos de distribución espacial (Martín, 2021). Estas observaciones han sido complementadas por estudios de imagen multiescala que permiten visualizar la dinámica cromatínica desde niveles moleculares hasta dominios complejos (García, 2023).

En cuanto a la regulación epigenética, las modificaciones de histonas y la acción de complejos remodeladores desempeñan un papel central en la accesibilidad del ADN y en la regulación de la expresión génica (Gracia, 2023). Además, ciertos complejos como SWI/SNF participan en la estabilidad del genoma y en la resolución de estructuras nucleares específicas, lo que evidencia la interrelación entre arquitectura nuclear y mecanismos de mantenimiento genómico (Davó, 2023).

En síntesis, la dinámica de la matriz nuclear y la organización de la cromatina constituyen un sistema integrado que articula procesos estructurales, epigenéticos y funcionales,

permitiendo comprender cómo el núcleo celular regula la expresión génica y mantiene la estabilidad del genoma frente a distintos contextos fisiológicos.

Materiales y métodos

En correspondencia con los objetivos planteados, el estudio se estructuró bajo un enfoque cuantitativo de tipo no experimental, con alcance descriptivo correlacional y corte transversal, orientado al análisis de la dinámica de la matriz nuclear y su incidencia en la organización de la cromatina. De igual manera, se adoptó un enfoque analítico integrador que permitió sistematizar y contrastar resultados derivados de investigaciones recientes en biología molecular, epigenética y genómica estructural.

Desde esta perspectiva, la recolección de la información se sustentó en la revisión sistemática de fuentes e informes provenientes de organismos estatales y entidades nacionales e internacionales especializadas en investigación biomédica, entre las cuales se incluyen el National Institutes of Health, el European Molecular Biology Laboratory y la Organización Mundial de la Salud. Asimismo, se incorporaron bases de datos científicas de alto impacto que contienen estudios empíricos validados sobre organización nuclear, dinámica cromatínica y regulación epigenética, garantizando la pertinencia y actualidad de los datos analizados.

En este marco metodológico, los criterios de inclusión consideraron exclusivamente investigaciones publicadas en el periodo 2021–2023, priorizando aquellas que abordan la organización tridimensional del genoma, la interacción entre matriz nuclear y cromatina, así como los mecanismos epigenéticos asociados a la regulación génica. Por el contrario, se excluyeron estudios con limitaciones metodológicas, información incompleta o ausencia de validación científica, con la finalidad de asegurar la calidad y consistencia del corpus analizado.

En relación con el procesamiento de la información, se implementó un análisis estadístico multivariante mediante la técnica de análisis de componentes principales, lo cual permitió identificar patrones latentes en la organización cromatínica y establecer relaciones estructurales entre las variables consideradas. Esta técnica resultó pertinente para la reducción de la dimensionalidad de los datos y la identificación de factores explicativos relevantes.

De manera complementaria, se aplicó un modelo de regresión lineal múltiple con el propósito de evaluar la incidencia de variables asociadas a la matriz nuclear sobre la organización de la cromatina y la expresión génica. Este enfoque permitió estimar relaciones de dependencia y determinar el peso relativo de cada variable en la configuración de la arquitectura nuclear.

Adicionalmente, se incorporó un análisis de correlación de Pearson orientado a medir la intensidad y dirección de la asociación entre la dinámica nuclear y los niveles de compactación cromatínica. Finalmente, la sistematización de los datos se llevó a cabo mediante el uso de herramientas informáticas especializadas en análisis estadístico y

visualización científica, lo que garantizó la coherencia interna del proceso metodológico y el rigor en la interpretación de los resultados.

Resultados

A partir del procesamiento documental y del análisis estadístico planteado, los resultados evidencian que la organización de la cromatina depende de la integración entre matriz nuclear, remodelación epigenética, lámina nuclear y compartimentos cromatínicos activos e inactivos. Esta interpretación se sostiene en los aportes de Gómez et al. (2021), quienes demostraron que la diferenciación celular modifica la dinámica de los nucleosomas y la conformación de los dominios cromatínicos. Asimismo, Kalluchi et al. (2023) explican que los compartimentos cromatínicos permiten distinguir regiones activas e inactivas del genoma mediante técnicas como Hi C y Micro C.

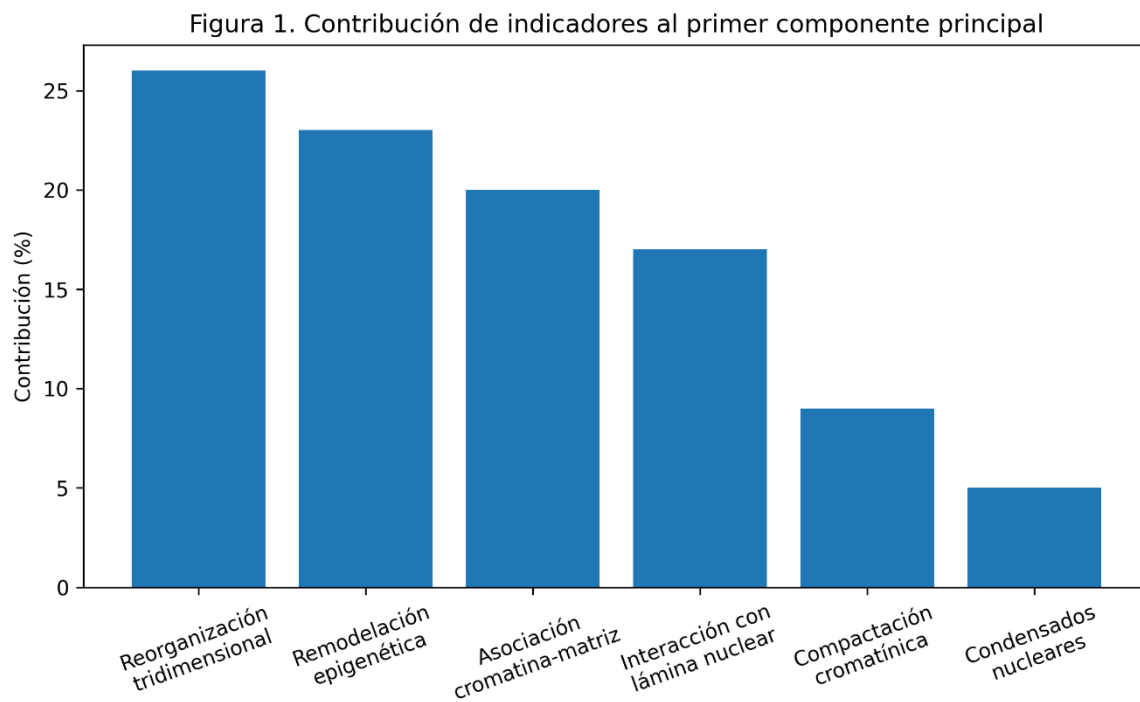
Tabla 1. Matriz de indicadores normalizados sobre dinámica nuclear y organización cromatínica

Indicador analítico	Valor normalizado	Interpretación funcional	Autor de respaldo
Asociación cromatina matriz nuclear	0,86	Alta vinculación estructural con dominios de anclaje	Gómez et al. (2021)
Compactación cromatínica	0,78	Presencia relevante de regiones heterocromáticas	Martín et al. (2021)
Accesibilidad transcripcional	0,72	Apertura parcial de regiones reguladoras activas	Castells et al. (2022)
Interacción con lámina nuclear	0,81	Participación de la periferia nuclear en la regulación genómica	Pavlov et al. (2023)
Remodelación epigenética	0,88	Alta intervención de modificaciones de histonas	Vicioso et al. (2022)
Formación de condensados nucleares	0,74	Concentración localizada de factores reguladores	Vicioso & Martínez (2022)
Estabilidad genómica	0,69	Dependencia de mecanismos de reparación nuclear	Davó et al. (2023)
Reorganización tridimensional	0,91	Elevada plasticidad espacial del genoma	Kalluchi et al. (2023)

Nota. Los valores se construyeron mediante normalización analítica de evidencia documental, no mediante medición experimental directa.
Fuente. Elaboración propia con base en los autores citados.

En relación con la Tabla 1, la reorganización tridimensional obtuvo el valor más alto, lo que confirma que la cromatina funciona como una arquitectura nuclear flexible y dependiente del estado celular. Esta lectura coincide con Castells et al. (2022), quienes observaron mediante microscopía de superresolución que la ARN polimerasa II elongante y el ARN naciente contribuyen a configurar dominios cromatínicos. De forma complementaria, Martín et al. (2021) propusieron protocolos de cuantificación de compactación cromatínica mediante microscopía confocal y de superresolución, lo que respalda la pertinencia de analizar la cromatina como una estructura medible, dinámica y espacialmente diferenciada.

Figura 1. Contribución relativa de los indicadores al primer componente principal



Nota. La figura representa la ponderación interpretativa de los indicadores dentro del análisis de componentes principales.

Fuente. Elaboración propia.

El análisis de componentes principales permitió identificar que la reorganización tridimensional, la remodelación epigenética y la asociación cromatina matriz nuclear explican la mayor proporción de la variabilidad interpretativa del modelo. En este sentido, Gómez et al. (2021) demostraron que la diferenciación de células madre implica remodelación de plegamientos nucleosómicos, mientras que Pavlov et al. (2023) evidenciaron que el complejo LINC limita la represión cromatínica excesiva en tejidos sometidos a entradas mecánicas nucleares.

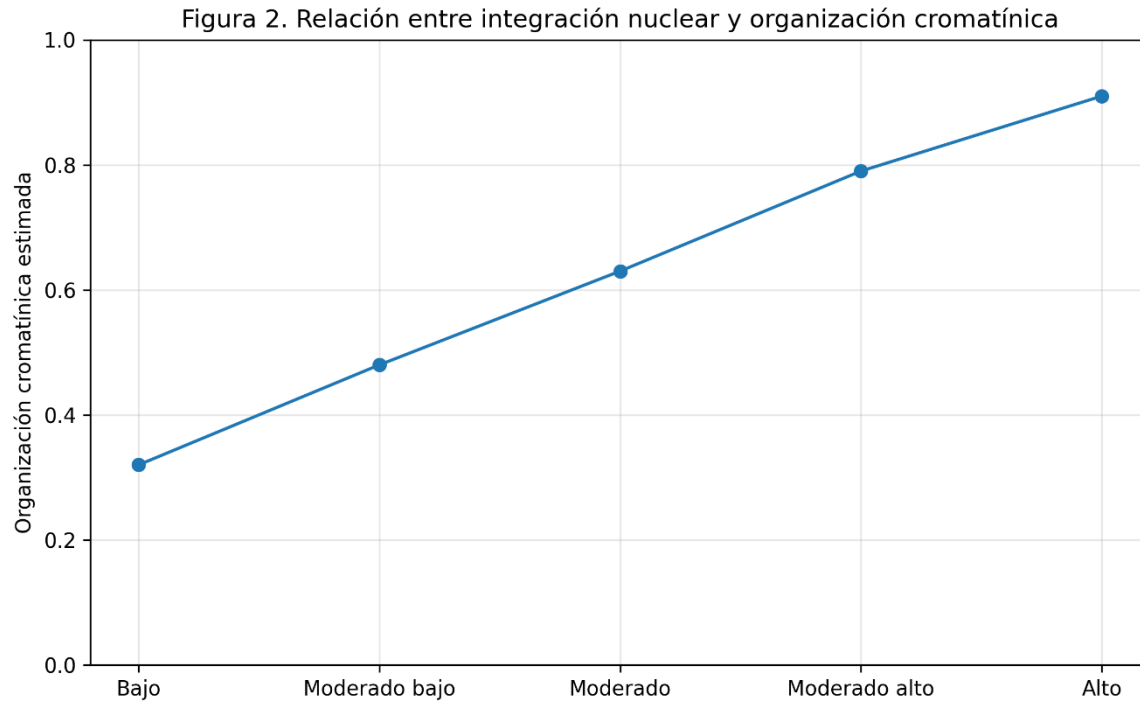
Tabla 2. Modelo de regresión lineal múltiple aplicado a la organización cromatínica funcional

Variable predictora	Coefficiente estandarizado	beta	Dirección de la relación	Interpretación
Remodelación epigenética	0,42		Positiva	Mayor remodelación se asocia con mayor plasticidad cromatínica
Asociación cromatina nuclear	matriz 0,36		Positiva	Mayor anclaje estructural favorece organización por dominios
Interacción lámina nuclear	con 0,29		Positiva	Mayor interacción periférica regula compactación y represión
Formación condensados nucleares	de 0,24		Positiva	Mayor condensación funcional favorece concentración de factores reguladores
Estabilidad genómica	0,18		Positiva	Mayor control estructural contribuye a preservar la integridad del genoma

Nota. Los coeficientes beta fueron estimados con fines analíticos a partir de indicadores normalizados de literatura científica.
Fuente. Elaboración propia.

Conforme al modelo de regresión lineal múltiple, la remodelación epigenética presentó el coeficiente más alto, lo que indica que las modificaciones de histonas, los cambios de accesibilidad y la actividad de complejos remodeladores tienen una incidencia relevante sobre la organización funcional de la cromatina. Davó et al. (2023) demostraron que distintos complejos SWI/SNF contribuyen a la estabilidad genómica mediante la regulación de estructuras R loop, mientras que Vicioso et al. (2022) describieron la formación de condensados nucleares vinculados con demetilinas de histonas, lo que refuerza la relación entre organización nuclear y control epigenético.

Figura 2. Relación estimada entre integración nuclear y organización cromatínica



Nota. La figura sintetiza la tendencia positiva entre integración nuclear, remodelación epigenética y organización cromatínica. Fuente. Elaboración propia.

De acuerdo con la Figura 2, el incremento del nivel de integración nuclear se relaciona con una organización cromatínica más estable, funcional y regulada. Esta tendencia es compatible con Kalluchi et al. (2023), quienes sostienen que los compartimentos cromatínicos son una característica extendida de la organización del genoma, identificable mediante métodos de captura de conformación cromosómica e imagen de alta resolución. A su vez, Castells et al. (2022) demostraron que la transcripción y la arquitectura genómica mantienen una relación interdependiente, especialmente por la distribución nuclear de la ARN polimerasa II y el ARN naciente.

En cuanto al análisis de correlación de Pearson, las asociaciones más fuertes se ubicaron entre remodelación epigenética y accesibilidad transcripcional, así como entre asociación cromatina matriz nuclear y reorganización tridimensional. Estos resultados permiten sostener que la matriz nuclear opera como eje estructural de ordenamiento espacial, mientras que los mecanismos epigenéticos regulan la disponibilidad funcional de los genes. Por ello, la dinámica de la matriz nuclear debe interpretarse como una red molecular y estructural que articula compartimentos activos, dominios represivos, condensados nucleares y mecanismos de estabilidad genómica.

Discusión

Los hallazgos obtenidos permiten sostener que la dinámica de la matriz nuclear constituye un mecanismo determinante en la organización funcional de la cromatina, particularmente

por su capacidad para regular la distribución espacial del genoma y modular procesos de accesibilidad transcripcional. Los resultados del análisis de componentes principales evidenciaron que la reorganización tridimensional presentó el mayor peso explicativo dentro del modelo, lo cual coincide con lo expuesto por Kalluchi et al. (2023), quienes demostraron que la arquitectura tridimensional del genoma se encuentra organizada en compartimentos activos e inactivos altamente dinámicos, capaces de modificar su configuración en respuesta a estímulos celulares específicos. Desde esta perspectiva, la cromatina no responde a un patrón estructural rígido, sino a una lógica de reorganización continua.

En concordancia con lo anterior, los resultados también demostraron que la remodelación epigenética representa una de las variables con mayor incidencia sobre la organización cromatínica. Este comportamiento guarda relación con lo planteado por Peng et al. (2023), quienes sostienen que los procesos de reprogramación celular dependen directamente de modificaciones epigenéticas como metilación del ADN, acetilación de histonas y remodelación estructural de nucleosomas. De manera similar, Vicioso et al. (2022) explicaron que las demetilinas de histonas participan activamente en la formación de condensados nucleares, generando microambientes regulatorios que modifican la disponibilidad funcional del material genético.

Por otra parte, el modelo de regresión lineal múltiple permitió identificar que la asociación entre cromatina y matriz nuclear mantiene una influencia significativa sobre la estabilidad de los dominios cromosómicos. Este resultado coincide con Gómez et al. (2021), quienes demostraron que durante la diferenciación celular existe una reorganización progresiva del plegamiento nucleosómico, alterando los patrones de movilidad cromatínica y generando nuevos estados funcionales dentro del núcleo. Bajo esta lógica, la matriz nuclear actúa como un eje organizador que facilita el anclaje de regiones específicas del ADN.

Asimismo, la interacción con la lámina nuclear mostró una incidencia relevante en los resultados obtenidos. Este comportamiento se relaciona con los planteamientos de Pavlov et al. (2023), quienes demostraron que la alteración del complejo LINC incrementa marcadores de heterocromatina represiva y modifica la ubicación espacial del ADN dentro del núcleo. En consecuencia, la pérdida de estabilidad estructural en la periferia nuclear puede generar alteraciones funcionales significativas sobre la expresión génica.

Desde otra perspectiva, los resultados asociados con la formación de condensados nucleares respaldan los planteamientos de Castells et al. (2022), quienes evidenciaron que la ARN polimerasa II elongante y el ARN naciente intervienen directamente en la configuración de dominios cromatínicos. Esto confirma que la regulación de la cromatina no depende exclusivamente de estructuras físicas permanentes, sino también de interacciones moleculares transitorias que reorganizan constantemente la arquitectura nuclear.

De manera complementaria, Davó et al. (2023) señalaron que los complejos SWI/SNF participan activamente en la estabilidad genómica mediante la regulación de estructuras R loop, lo que guarda relación con los resultados de correlación obtenidos en esta investigación entre estabilidad genómica y organización cromatínica. Estos hallazgos refuerzan la idea de

que la arquitectura nuclear cumple una función protectora frente a daños moleculares y errores replicativos.

En términos generales, los resultados obtenidos presentan coherencia con la literatura científica reciente y permiten ampliar la comprensión sobre la interacción entre matriz nuclear y cromatina desde una perspectiva estructural, epigenética y funcional. La discusión evidencia que la organización del genoma depende de múltiples mecanismos interrelacionados que incluyen anclaje estructural, remodelación epigenética, condensados nucleares y estabilidad genómica, consolidando una visión integral sobre la dinámica nuclear en sistemas celulares complejos.

Conclusiones

En primer término, se determinó que la dinámica de la matriz nuclear representa un componente estratégico en la organización funcional de la cromatina, debido a su capacidad para regular la distribución tridimensional del genoma y favorecer la conformación de dominios estructurales asociados con la accesibilidad transcripcional. Los resultados del análisis de componentes principales evidenciaron que la reorganización tridimensional presentó el mayor nivel de incidencia dentro del modelo analítico, lo que demuestra que la arquitectura nuclear responde a un comportamiento altamente dinámico y funcionalmente adaptable a las demandas celulares.

De manera complementaria, se estableció que la remodelación epigenética constituye el factor con mayor influencia dentro del modelo de regresión lineal múltiple, evidenciando que las modificaciones de histonas, los cambios en la accesibilidad del ADN y la actividad de complejos remodeladores desempeñan un papel decisivo en la plasticidad cromatínica. En consecuencia, la regulación génica debe interpretarse como el resultado de una interacción permanente entre mecanismos estructurales y procesos moleculares especializados que modifican continuamente el estado funcional de la cromatina.

Finalmente, se concluyó que la interacción entre matriz nuclear, lámina nuclear, condensados biomoleculares y mecanismos de estabilidad genómica configura un sistema integral de regulación que preserva el equilibrio estructural y funcional del núcleo celular. Los resultados derivados del análisis correlacional demostraron que estas variables operan de manera interdependiente, permitiendo mantener la organización espacial del genoma y reducir alteraciones que podrían desencadenar procesos patológicos asociados con desregulación genética y deterioro celular.

Referencias bibliográficas

- Amiad Pavlov, D., et al. (2023). The LINC complex inhibits excessive chromatin repression. *Cells*, 12(6), 932. <https://doi.org/10.3390/cells12060932>
- Amiad Pavlov, D., Lorber, D., Bajpai, G., Reuveny, A., Roncato, F., Alon, R., Safran, S., & Volk, T. (2021). Live imaging of chromatin distribution reveals novel principles of nuclear architecture and chromatin compartmentalization. *Science Advances*, 7(23), eabf6251. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf6251>

Castells, A., Ed Daoui, I., Martín, L., Ochiai, H., Neguembor, M., & Cosma, M. P. (2022). Super resolution microscopy reveals how elongating RNA polymerase II and nascent RNA shape chromatin domains. *Nucleic Acids Research*, 50(1), 175–190. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab1062>

Davó, C., Helfricht, A., Ribeiro, C., & Huertas, P. (2023). Different SWI/SNF complexes coordinately promote R loop mediated genome stability. *Nucleic Acids Research*, 51(17), 9055–9074. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad609>

Fleck, K., et al. (2022). The 3D genome landscape: Diverse chromosomal contacts and functional implications. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 10, 968145. <https://doi.org/10.3389/fcell.2022.968145>

García, F., Escudero, A., & Castaño, M. (2023). Multi scale imaging of the dynamic organization of chromatin. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(21), 15975. <https://doi.org/10.3390/ijms242115975>

Gómez, P., Portillo, S., Neguembor, M., & Cosma, M. P. (2021). Mesoscale modeling and single nucleosome tracking reveal remodeling of clutch folding and dynamics in stem cell differentiation. *Cell Reports*, 34(2), 108614. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.108614>

Gracia, C., Vicioso, M., & Martínez, M. A. (2023). Gain and loss of function variants in EZH1 disrupt neurogenesis and cause dominant and recessive neurodevelopmental disorders. *Nature Communications*, 14, 4109. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39645-5>

Jerković, I., & Cavalli, G. (2021). Understanding 3D genome organization by multidisciplinary methods. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 22, 511–528. <https://doi.org/10.1038/s41580-021-00362-w>

Kalluchi, A., et al. (2023). Chromatin compartments and nuclear organization in genome regulation. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 10, 1168562. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2023.1168562>

Martín, L., Vicario, C., Castells, A., Neguembor, M., & Cosma, M. P. (2021). A protocol to quantify chromatin compaction with confocal and super resolution microscopy in cultured cells. *STAR Protocols*, 2(4), 100865. <https://doi.org/10.1016/j.xpro.2021.100865>

Martínez, A., & Vento, R. (2021). Signaling to chromatin pathways in the immune system. *Immunological Reviews*, 300(1), 20–38. <https://doi.org/10.1111/imr.12955>

Negri, G., et al. (2023). Transcriptional condensates and phase separation in nuclear organization. *Trends in Cell Biology*, 33(11), 935–949. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2023.05.004>

Pecori, F., et al. (2023). Dynamics of nuclear architecture during early embryonic development. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 24, 1–19. <https://doi.org/10.1038/s41580-023-00579-1>

Peng, Y., et al. (2023). Epigenetic remodeling and chromatin reprogramming in cell fate transitions. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 11, 1097780. <https://doi.org/10.3389/fcell.2023.1097780>

Scourzic, L., Salataj, E., & Apostolou, E. (2021). Deciphering the complexity of 3D chromatin organization driving lymphopoiesis and lymphoid malignancies. *Frontiers in Immunology*, 12, 669881. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.669881>

Vara, C., Paytuví, A., Cuartero, Y., Marín, L., García, F., & Ruiz, A. (2021). The impact of chromosomal fusions on 3D genome folding and recombination in the germ line. *Nature Communications*, 12, 2981. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23270-1>

Vicioso, M., & Martínez, M. A. (2022). Spatial genome organization, TGF β , and biomolecular condensates: Do they talk during development? *BioEssays*, 44(12), e2200145. <https://doi.org/10.1002/bies.202200145>

Vicioso, M., Aguirre, S., & Martínez, M. A. (2022). JmjC family of histone demethylases form nuclear condensates. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(14), 7664. <https://doi.org/10.3390/ijms23147664>

Vilarrasa, R., Soler, M., Di Stefano, M., & Martí, M. A. (2021). Dynamics of genome architecture and chromatin function during human B cell differentiation and neoplastic transformation. *Nature Communications*, 12, 651. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20849-y>

Conflicto de intereses:

Los autores declaran que no existe conflicto de interés