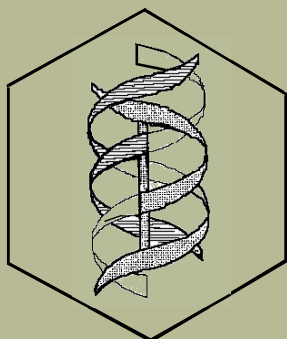


REB 2011

REVISTA DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA



Órgano de información de la
**Asociación Mexicana de
Profesores de Bioquímica, A.C.**

Departamento de Bioquímica
Facultad de Medicina
UNAM



Facultad de Medicina
UNAM



Sociedad Mexicana de
Bioquímica, A.C.

EDITADO DESDE 1982 COMO BOLETÍN DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA

VOL. 30

No. 4

DICIEMBRE 2011

COMITÉ EDITORIAL

EDITOR EN JEFE

JOSÉ VÍCTOR CALDERÓN SALINAS

Departamento de Bioquímica
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados

EDITORES

RAFAEL CAMACHO CARRANZA

Instituto de Investigaciones Biomédicas
Departamento de Medicina, Genómica y Toxicología Ambiental
Universidad Nacional Autónoma de México

ALICIA GAMBOA DE BUEN

Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México

MARCO ANTONIO JUÁREZ OROPEZA

Facultad de Medicina
Universidad Nacional Autónoma de México

MINA KÖNIGSBERG FAINSTEIN

División de Ciencias Biológicas y de la Salud
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

GRACIELA MEZA RUIZ

Instituto de Fisiología Celular
Universidad Nacional Autónoma de México

LUIS ORTIZ HERNÁNDEZ

Departamento de Atención a la Salud
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

MARÍA ESTHER REVUELTA MIRANDA

Sección Bioquímica y Farmacología Humana
Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán

GUADALUPE REYES CRUZ

Departamento de Biología Celular
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados

ROCÍO SALCEDA SACANELLES

Instituto de Fisiología Celular
Universidad Nacional Autónoma de México

YOLANDA SALDAÑA BALMORI

Facultad de Medicina
Universidad Nacional Autónoma de México

ANA CECILIA ZAZUETA MENDIZÁBAL

Departamento de Bioquímica
Instituto Nacional de Cardiología "Dr. Ignacio Chávez"

ASISTENTE EDITORIAL

MARIVEL ROJAS GARCÍA

Facultad de Medicina
Universidad Nacional Autónoma de México

EDITORES FUNDADORES

GUILLERMO CARVAJAL SANDOVAL

Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias
e Instituto Politécnico Nacional

JESÚS MANUEL LEÓN CÁZARES

Facultad de Ciencias Naturales
Universidad Autónoma de Querétaro

ENRIQUE PIÑA GARZA

Facultad de Medicina
Universidad Nacional Autónoma de México

YOLANDA SALDAÑA BALMORI

Facultad de Medicina
Universidad Nacional Autónoma de México

SERGIO SÁNCHEZ ESQUIVEL

Instituto de Investigaciones Biomédicas
Universidad Nacional Autónoma de México

CORRESPONSALES

ROCÍO SALCEDA SACANELLES

Coordinadora
Instituto de Fisiología Celular
Universidad Nacional Autónoma de México

JOSÉ CARLOS GARCÍA PIÑEIRO

Facultad de Ciencias Básicas "Victoria de Girón"
Instituto Superior de Ciencias Médicas. La Habana, Cuba

ALEJANDRO MARTÍNEZ MARTÍNEZ

Instituto de Ciencias Biomédicas
Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Chihuahua

SERGIO SÁNCHEZ-ARMÁSS ACUÑA

Departamento de Fisiología y Farmacología
Facultad de Medicina, Universidad Autónoma de San Luis Potosí

MARTHA ANGÉLICA QUINTANAR ESCORZA

Departamento de Bioquímica
Facultad de Medicina Humana, Universidad Juárez del Estado de Durango

MARÍA MALDONADO VEGA

Departamento de Investigación. Centro de Innovación Aplicada en
Tecnologías Competitivas, AC. León, Gto., México

AURELIO MENDOZA MEDELLÍN

Facultad de Medicina
Universidad Autónoma del Estado de México

Publicación incluida por el Centro de Información Científica y Humanística de la Universidad Nacional Autónoma de México en la base de datos Periódica, Iresie y Latindex, así mismo en Redalyc de la Universidad Autónoma del Estado de México.

REVISTA DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA (REB), publicación trimestral. La presentación y disposición en conjunto y de cada página de la Revista de Educación Bioquímica son propiedad del editor. Derechos reservados © Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A.C. Queda estrictamente prohibida la reproducción parcial o total por cualquier sistema o método mecánico o electrónico sin autorización por escrito del editor. Certificados de: Licitud de Título: 12000; Licitud de Contenido: 8397, expediente No. 1/432"2"/15792; Reserva al título en Derechos de Autor No. 04-2002-030616225500-102. (ISSN: 1665-1995); Reserva de título en Derechos de Autor para publicación electrónica No. 04-2005-092612014100-203 (ISSN: 187-3690). Diseño: Celia Virginia Sánchez Meza; UNAM-Departamento de Bioquímica y Facultad de Medicina. Distribución electrónica: Programa Universitario de Investigación en Salud (PUIS), UNAM (<http://computo.sid.unam.mx/Bioquimica> o bien <http://www.puis.unam.mx>). Correspondencia: Comité Editorial, Apartado Postal 70-281, Coyoacán, C. P. 04510, México, D. F. Correo electrónico: reb@bq.unam.mx.

El contenido de los artículos y las opiniones expresadas en ellos son responsabilidad de los autores y no reflejan necesariamente las del Comité Editorial.

CONTENIDO

COMITÉ EDITORIAL

EDITORIAL

TREINTA AÑOS DE LA REVISTA DE EDUCACIÓN
BIOQUÍMICA: SATISFACCIONES Y RETOS
José Víctor Calderón Salinas.....131

ARTÍCULOS

FUNCIÓN DE LA PARED CELULAR DEL
MAÍZ (ZEA MAYS L.) COMO MECANISMO
DE DEFENSA FRENTE A LA PLAGA DEL
TALADRO (*OSTRINIA NUBILALIS* HÜB. Y
SESAMIA NONAGRIOIDES LEF.)
Jaime Barros-Ríos, Rosa A. Malvar y
Rogelio Santiago.....132

EL FACTOR ϵ IF4G: LA PROTEÍNA
ANDAMIO DEL COMPLEJO DE INICIO DE
LA TRADUCCIÓN EN EUCARIONTES
Sara Jiménez-López y
Estela Sánchez de Jiménez.....143

VALORACIÓN ESTADÍSTICA DE CAMBIO
COGNITIVO EN ESTUDIANTES DE
BIOLOGÍA, USANDO LOS CONCEPTOS
FUNDAMENTALES DE LA GLUCÓLISIS
Sergio R. Torres Ochoa.....149

OTRAS COMUNICACIONES

CRUCIBIOQ
EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE
Yolanda Saldaña Balmori.....156

MEMORIA EPIGENÉTICA EN CÉLULAS
REPROGRAMADAS
Juan Espinasa Jaramillo,
Mauricio Cruz Loya y
Itzel Gonzalez Ishida.....159

SOLUCIÓN AL CRUCIBIOQ
EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE
Yolanda Saldaña Balmori.....161

ÍNDICE ANUAL DE LA REVISTA DE
EDUCACIÓN BIOQUÍMICA 2011.....162

INSTRUCCIONES PARA LOS
COLABORADORES DE LA REVISTA DE
EDUCACIÓN BIOQUÍMICA.....166

CONTENIDO

COMITÉ EDITORIAL

EDITORIAL

TREINTA AÑOS DE LA REVISTA DE EDUCACIÓN
BIOQUÍMICA: SATISFACCIONES Y RETOS
José Víctor Calderón Salinas.....131

ARTÍCULOS

FUNCIÓN DE LA PARED CELULAR DEL
MAÍZ (ZEA MAYS L.) COMO MECANISMO
DE DEFENSA FRENTE A LA PLAGA DEL
TALADRO (*OSTRINIA NUBILALIS* HÜB. Y
SESAMIA NONAGRIOIDES LEF.)
Jaime Barros-Ríos, Rosa A. Malvar y
Rogelio Santiago.....132

EL FACTOR ϵ IF4G: LA PROTEÍNA
ANDAMIO DEL COMPLEJO DE INICIO DE
LA TRADUCCIÓN EN EUCARIONTES
Sara Jiménez-López y
Estela Sánchez de Jiménez.....143

VALORACIÓN ESTADÍSTICA DE CAMBIO
COGNITIVO EN ESTUDIANTES DE
BIOLOGÍA, USANDO LOS CONCEPTOS
FUNDAMENTALES DE LA GLUCÓLISIS
Sergio R. Torres Ochoa.....149

OTRAS COMUNICACIONES

CRUCIBIOQ
EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE
Yolanda Saldaña Balmori.....156

MEMORIA EPIGENÉTICA EN CÉLULAS
REPROGRAMADAS
Juan Espinasa Jaramillo,
Mauricio Cruz Loya y
Itzel Gonzalez Ishida.....159

SOLUCIÓN AL CRUCIBIOQ
EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE
Yolanda Saldaña Balmori.....161

ÍNDICE ANUAL DE LA REVISTA DE
EDUCACIÓN BIOQUÍMICA 2011.....162

INSTRUCCIONES PARA LOS
COLABORADORES DE LA REVISTA DE
EDUCACIÓN BIOQUÍMICA.....166

EDITORIAL

TREINTA AÑOS DE LA REVISTA DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA: SATISFACCIONES Y RETOS

Recientemente el Rodolfo Tuirán Gutierrez, titular en funciones de la Secretaria de Educación Pública de la Republica Mexicana parafraseo a Octavio Paz indicando que en México leer es una excentricidad, indicando que la población mayor de 14 años lee en promedio 2.5 libros al año, contrastando con los 18 libros promedio que la gente lee en Noruega y los 3.2 de Argentina; resaltando adicionalmente que contestaron la encuesta solamente el 9% a leyó 3 o más libros y aún peor el 50% de los encuestados no es capaz de identificar el libro favorito. Por si fuera poco un porcentaje muy bajo de los lectores (2%) declaran leer libros científicos o tecnológicos no vinculados con sus estudios o su profesión.

Ante tal panorama el mencionar que la Revista de Educación Bioquímica, una revista de carácter científico, cumple 30 años de editarse y publicarse, se dice fácil y puede parecer poco, pero en este país es un verdadero logro, que solo pocas, de verdad muy pocas publicaciones lo logran.

Y qué decir si se resalta que la Revista se distribuye gratuitamente y por supuesto lo más importante, que contiene información del máximo nivel en nuestro idioma, presentando revisiones sencillas, accesibles y muy bien dirigidas, por los investigadores profesionales y en formación, los profesores que dan los cursos y por profesionales de las diferentes áreas de la Bioquímica y áreas afines.

Contribuciones que gracias a nuestros revisores y editores resiste las mejores pruebas de calidad, actualidad y pulcritud, engrandecen la comunicación de conocimientos científicos y técnicos de alto nivel, que nos enorgullece cada vez que vemos un número publicado, con la certeza que nuestros lectores se llevan un producto honesto, bien cuidado y que tendrá utilidad a través del tiempo.

En las editoriales anteriores tenemos contribuciones de nuestros tres notables y entregados Editores en Jefe, el Dr. Enrique Piña Garza, nuestro fundador y primer Editor en Jefe y el Editor Líder que organizo e invito a los que ahora son nuestros editores fundadores, seguido de la Dra. Yolanda Saldaña Balmori y del Dr. Jesús Manuel León Cázares, los tres nuestros maestros, eternos guías e

inspiradores. En sus exposiciones con su personal sello y claridad excepcional nos mostraron sus vivencias y su misión en corto y a la distancia de su trabajo, fundamental para la vida y sobrevivencia de la Revista.

Los actuales editores tenemos, conocemos y aceptamos el enorme compromiso de mantener, fomentar y luchar por la Revista lo que nos llena de orgullo y coraje para realizar día a día nuestro mejor esfuerzo, para lograr su permanencia, mejor presencia y actualización y sentar bases sólidas para su fundamentación y funcionalidad en esta nueva y cambiante época de la información.

Sabemos que tenemos retos inmediatos enormes:

- Lograr aumentar el número de las contribuciones de alta calidad escritas por investigadores, profesores y alumnos de posgrado con el mejor nivel. Tarea nada fácil ante la falta de estímulos institucionales para que se escriba en español.

- Ejecutar revisiones ágiles y que aseguren la comprensión, actualidad, veracidad y utilidad de los conocimientos a nuestros lectores. Reclutando cada vez más revisores expertos en el campo.

- Incrementar la eficiencia en el tiempo de publicación para evitar paradojas entre las fechas de envío, presentación y publicación. Agilizando los tiempos de revisión y publicación.

- Mejorar la distribución, difusión y promoción de la Revista. Aumentando el número de índices y de plataformas espejo de revisión y consulta; así como consolidar la lista de correos con la información básica y las ligas necesarias.

Hoy nos enorgullecemos de lograr treinta años de trabajo honesto y desinteresado y a la vez aceptamos los retos que la propia actividad editorial nos exige, con la firme convicción de que los trabajos publicados por la Revista sirven a una comunidad cada vez más amplia e interesada en la formación de personal altamente calificado.

José Víctor Calderón Salinas
Departamento de Bioquímica
Cinvestav

FUNCIÓN DE LA PARED CELULAR DEL MAÍZ (*ZEAMAYS* L.) COMO MECANISMO DE DEFENSA FRENTE A LA PLAGA DEL TALADRO (*OSTRINIA NUBILALIS* HÜB. Y *SESAMIA NONAGRIOIDES* LEF.)*

Jaime Barros-Ríos, Rosa A. Malvar, Rogelio Santiago

Misión Biológica de Galicia (CSIC), Apartado 28, E-36080, Pontevedra, España.
Correo E: jbarros@mbg.csic.es

RESUMEN

El cultivo del maíz (*Zea mays* L.) figura como uno de los más importantes del mundo y la plaga del taladro (*Ostrinia nubilalis* Hüb. y *Sesamia nonagrioides* Lef.) es el factor biótico que mayores pérdidas provoca en su producción. El mejoramiento genético convencional es una alternativa efectiva y ampliamente utilizada para controlar los daños ocasionados por esta plaga. Desarrollar programas de mejoramiento genético eficaces requiere caracterizar y entender las causas de la resistencia. Dentro de los diversos mecanismos de defensa constitutivos del maíz, la estructura y composición de la pared celular han tenido un creciente interés científico en los últimos años. Hay evidencias de que las uniones entre polímeros de la pared mediante enlaces por puentes diferúlicos ejercen un papel determinante en la resistencia del maíz a la plaga del taladro. El presente trabajo revisa el conocimiento actual acerca de la estructura y composición de la pared celular del maíz como mecanismo de defensa frente a la plaga del taladro.

PALABRAS

CLAVE:

Zea mays;
Ostrinia nubilalis;
Sesamia nonagrioides;
Resistencia;
Pared celular;
Ácido diferúlico.

ABSTRACT

Maize (*Zea mays* L.) is one of the most important crops in the world, while corn borers (*Ostrinia nubilalis* Hüb. and *Sesamia nonagrioides* Lef.) are the biotic factor that more losses cause on its production. Classical breeding is an effective and widely used alternative for controlling damage caused by this pest. Developing effective breeding programs requires the understanding of resistance strategies underlined by the pest. Among the different maize constitutive defense mechanisms the cell wall structure and composition have been a rising scientific interest in the last years. There is evidence that cross linking between cell wall polymers through diferulates plays a key role in maize resistance to corn borers. The present work reviews the current knowledge on maize cell wall structure and composition as a defense mechanism against corn borers.

KEY WORDS:

Zea mays;
Ostrinia nubilalis;
Sesamia nonagrioides;
Resistance;
Cell wall;
Diferulic acid.

LA PLAGA DEL TALADRO DE MAÍZ

El maíz, *Zea mays* L., forma parte de la alimentación base de personas y es ampliamente usado como materia prima en procesos industriales. Junto con el trigo y el arroz, es uno de los cereales de mayor importancia a nivel mundial. Su producción y conservación están limitadas por

factores bióticos, siendo la plaga del taladro la que mayores pérdidas provoca a nivel mundial. Los principales insectos causantes de esta plaga en las zonas templadas del hemisferio norte son el taladro Europeo (TE), *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Crambidae) y el taladro Mediterráneo (TM), *Sesamia nonagrioides* Lefèbvre (Lepidoptera: Noctuidae) (Figs. 1A y 1B). Los adultos

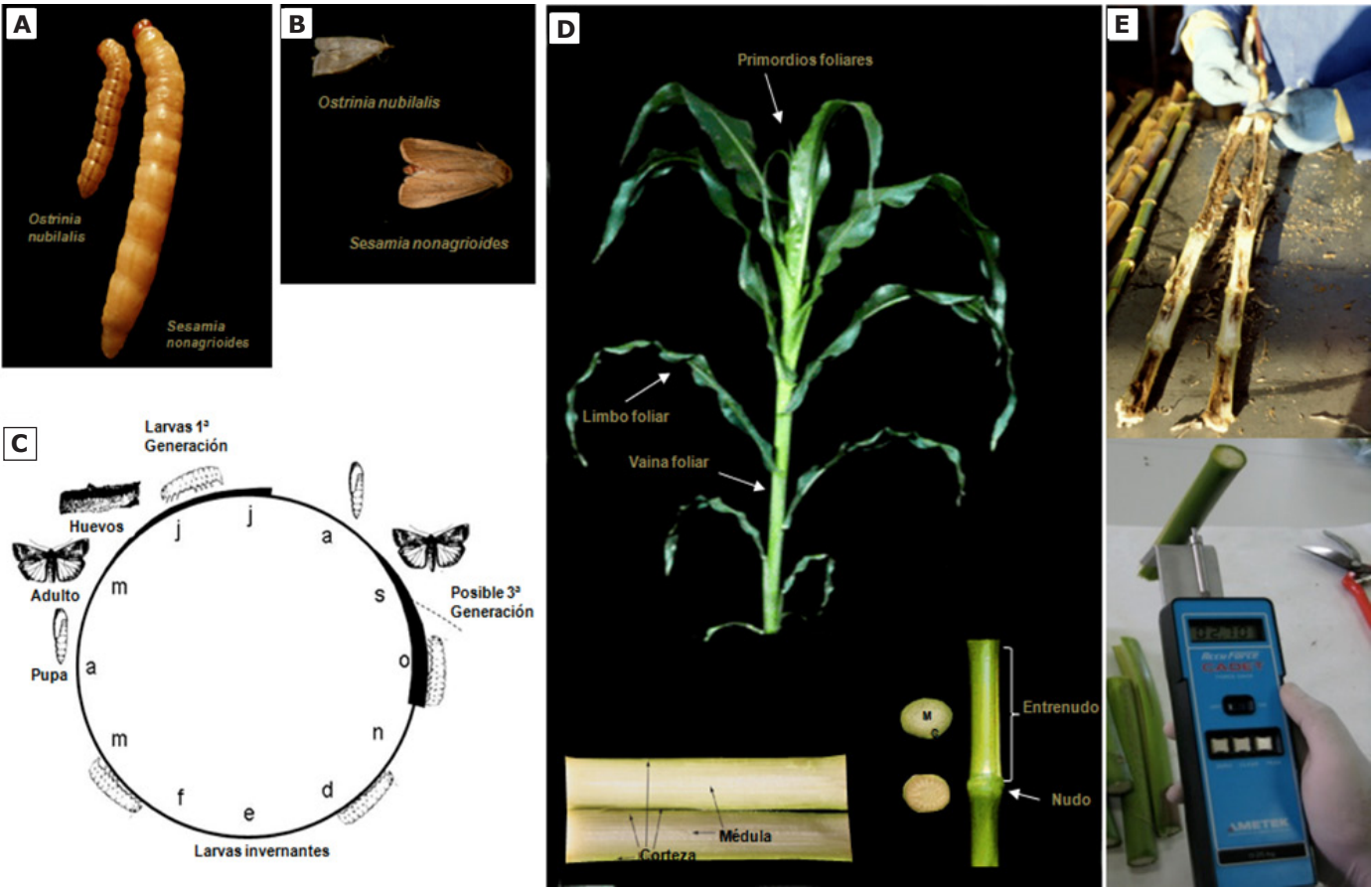
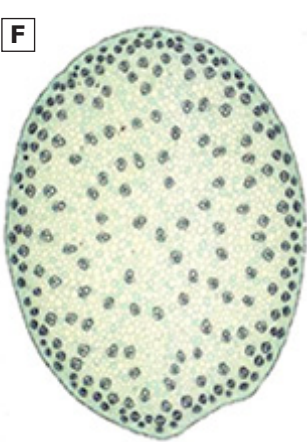


Figura 1. Larva (A), adulto (B) y ciclo biológico (C) de las especies de taladro estudiadas. Anatomía de una planta de maíz indicando algunos de los órganos/ tejidos de alimentación de las larvas (D). Medición del daño causado por las larvas del taladro (galerías) y de la resistencia a la penetración del tallo (E). Sección transversal del tallo de maíz y su composición de la pared celular primaria y secundaria aproximada.



	Pared Celu- lar Primaria	Pared Celular Secundaria
Celulosa	23-30%	35-45%
Hemicelulosas		
GAX	20-40%	40-50%
β-Glucanos	10-30%	Menor
Pectínas	5%	0.1%
Lignina	Menor	20%
Ácidos hidroxicinámicos	1-5%	0.5-1.5%
Proteínas	1%	Menor

procedentes de las larvas invernantes empiezan a volar entre abril y junio y los de la primera generación entre julio y septiembre (Fig. 1C). Tras el apareamiento distribuyen sus puestas en las hojas, la eclosión de los huevos se produce aproximadamente 10 días después de la oviposición y las larvas de primera generación pueden alimentarse del limbo o las vainas de las hojas hasta su penetración en el tallo (Fig. 1D). Los daños de la primera generación de larvas se dan

en plantas de maíz jóvenes y el ataque de esta generación no suele ser importante. Los adultos de las demás generaciones buscan las plantas maduras más atractivas, particularmente aquellas que están en torno a la floración. Las larvas de la segunda generación perforan las plantas de maíz plenamente desarrolladas y excavan galerías longitudinales (Fig. 1E). Se destruye la médula y muchas veces perforan los nudos, con lo cual la planta, a falta de savia, permanece raquítica y el

rendimiento disminuye. Además, estos orificios hacen que la planta entera sea más susceptible a la rotura del tallo (encamado), así como al ataque de otros insectos o microorganismos.

MECANISMOS DE DEFENSA DEL MAÍZ FRENTE A LOS TALADROS

El control de la plaga del taladro se ha planteado mediante diversos métodos, entre ellos, la utilización de insecticidas, la lucha biológica (uso de parasitoides o confusión sexual), la modificación de las prácticas agronómicas y el control genético, ya sea con resistencias monogénicas (transgenes) o poligénicas (mejoramiento genético convencional) (Fig. 2). El mejoramiento genético convencional se perfila como una medida eficaz y con buena aceptación social a la hora de combatir el ataque de los taladros. Optimizar el desarrollo de nuevas variedades requiere entender y caracterizar los mecanismos de defensa natural del maíz frente a la plaga del taladro. Estos mecanismos han sido tradicionalmente divididos en estáticos o defensas constitutivas y activos o defensas inducidas. Los mecanismos de defensa constitutivos están

integrados por aquellos compuestos que la planta sintetiza, acumula y almacena durante el proceso de desarrollo normal, de esta forma, cuando la planta es atacada dispone de los medios para disuadir o matar al herbívoro. A diferencia de los mecanismos constitutivos, los mecanismos inducidos son aquellos en los que la síntesis de los compuestos de defensa es en respuesta al ataque del insecto. Dentro de los mecanismos de defensa inducidos en el maíz se ha estudiado la acumulación de metabolitos tóxicos o repelentes e inhibidores nutricionales como respuesta directa al ataque de la plaga de los taladros en el maíz, así como la atracción de enemigos naturales o la comunicación planta-planta como respuestas indirectas. En relación a los mecanismos de defensa constitutivos se han estudiado metabolitos repelentes o atrayentes por contacto o volátiles y compuestos antibióticos (proteínas, benzoxacinonas, ácidos fenólicos solubles), así como diferentes caracteres morfológico-estructurales de la planta (altura, dureza del tallo y de las hojas o presencia de tricomas)(1). Además, existe un interés científico creciente en el estudio de la estructura y composición de la pared celular (PC) como uno de los mecanismos de defensa cons-

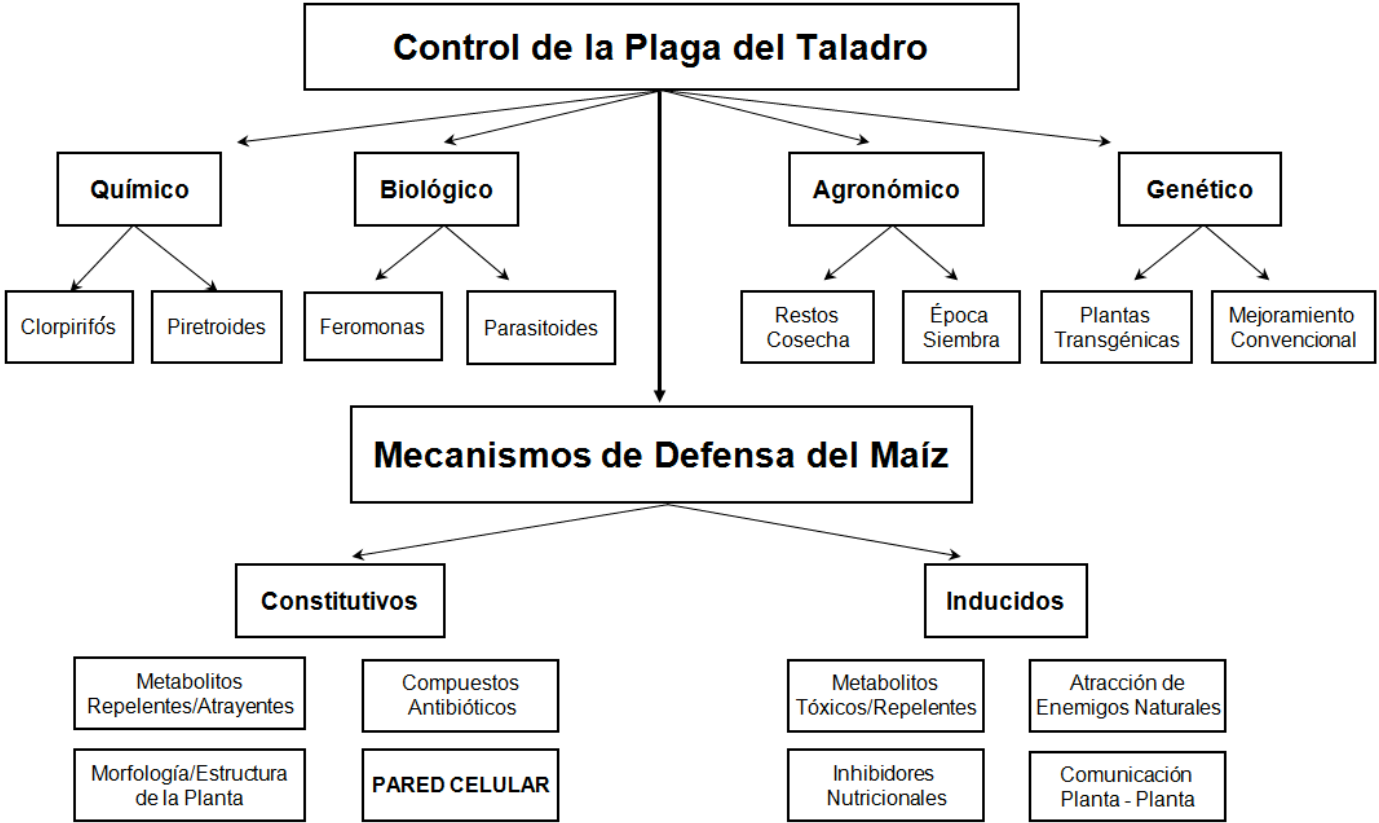


Figura 2. Métodos de control y mecanismos de defensa del maíz frente a la plaga del taladro.

titutivos estructurales más prometedores frente al ataque de la segunda generación de las larvas de la plaga del taladro.

LA PARED CELULAR. ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y BIOSÍNTESIS

En la familia de las gramíneas que comprende los cereales, entre ellos el maíz, la pared celular (PC) primaria está compuesta por microfibrillas de celulosa encajadas en una matriz de hemicelulosa (principalmente glucuronoarabinosilanos (GAX), y β -glucanos con enlaces mixtos), compuestos fenólicos como los ácidos hidroxicinámicos (ácidos ferúlico y *p*-cumárico), pectinas (homogalacturonanos y ramnogalacturonanos) y proteínas estructurales, enzimas y proteínas involucradas en señalización. Por su parte, la PC secundaria está formada mayormente por celulosa, GAX, ácidos hidroxicinámicos y lignina (Fig. 1F).

Las propiedades estructurales y funcionales de la PC vegetal están controladas por la composición y organización de cada uno de sus componentes individuales. Se considera que los enlaces entre los componentes de la PC tienen una marcada influencia en numerosas propiedades como la accesibilidad, extensibilidad, diferenciación, plasticidad, digestibilidad y adherencia, cuyas aplicaciones son de considerable interés en los campos de la nutrición y la tecnología alimentaria humana y animal, pero también en disciplinas afines como la fisiología vegetal, la producción de biocombustibles o la protección de cultivos.

Celulosa

La celulosa es el biopolímero más abundante de la naturaleza y está presente en la pared primaria y secundaria actuando como principal polímero estructural. Su estructura consta básicamente de una cadena lineal de moléculas de D-glucopiranosas unidas por un enlace glucosídico de tipo $\beta(1\rightarrow4)$. Estas cadenas de $\beta(1\rightarrow4)$ D-glucanos mantienen enlaces estables por puente de hidrógeno intramoleculares (entre las distintas moléculas de glucosa de una misma cadena) e intermoleculares (entre moléculas de glucosa de distintas cadenas). Esta estructura, basada en enlaces no covalentes, confiere una elevada resistencia a la tracción, insolubilidad, estabilidad química y una resistencia excepcional al ataque químico o enzimático. La celulosa se sintetiza en la membrana plasmática, en estructuras denominadas rosetas o complejos terminales que contienen abundantes unidades de la enzima celulosa sintasa (CesA) que sintetiza las unidades de $\beta(1\rightarrow4)$ D-glucanos.

Hemicelulosas

A diferencia de la celulosa, los polisacáridos de hemicelulosa son sintetizados en el aparato de Golgi y secretados en vesículas a la pared. La mayoría de las dicotiledóneas y monocotiledóneas no comelinadas tienen polímeros basados en glucanos o mananos como principal polisacárido y contienen concentraciones considerables de pectina lo que se define como pared de tipo I. La composición de la hemicelulosa en el maíz y otras especies del orden Poales contiene glucuronoarabinosilanos (GAX) como principal polisacárido hemicelulósico lo que se define como pared de tipo II. Los β -glucanos con enlaces mixtos son también polisacáridos hemicelulósicos únicos del orden Poales y más abundantes en la PC primaria del maíz.

Glucuronoarabinosilanos (GAX)

La estructura base de los GAX es una cadena lineal de residuos de xilosa con enlaces $\beta(1\rightarrow4)$ y sustituciones de α -L-arabinosa y α -D-ácido glucurónico. Los residuos de α -L-arabinosa están unidos al residuo de xilosa en la posición O-3, y los de α -D-ácido glucurónico en la posición O-2 (Fig. 3A). Como se muestra más en detalle en el apartado de ácidos hidroxicinámicos, la unidad de arabinosa puede ser sustituida con ácido ferúlico. La biosíntesis de GAX y las enzimas responsables de la inclusión de residuos de arabinosa en las cadenas de xilanos en maíz está siendo actualmente estudiada. Es probable que las enzimas responsables de la síntesis de las cadenas de xilanos (glicotransferasas) sean codificados por diferentes genes *Csl* que se expresan de forma distinta en los diferentes tejidos y en función del estado de madurez de la planta.

β -glucanos con enlaces mixtos $\beta(1\rightarrow4)$ y $\beta(1\rightarrow3)$

Los β -glucanos con enlaces mixtos consisten en residuos de D-glucosa sin sustituciones. Las unidades que los conforman son celotriosa y celotetraosa en una proporción de 2:1. Los residuos de glucosa dentro de las unidades de celotriosa y celotetraosa están unidos por enlaces $\beta(1\rightarrow4)$ y los enlaces entre las unidades de celotriosa y celotetraosa son de tipo $\beta(1\rightarrow3)$ (Fig. 3B). La familia de genes *CslF* catalizan la biosíntesis de β -glucanos mixtos en el arroz y probablemente en el maíz.

Pectinas

Las pectinas son polímeros ramificados e hidratados ricos en D-ácido galacturónico. Afectan

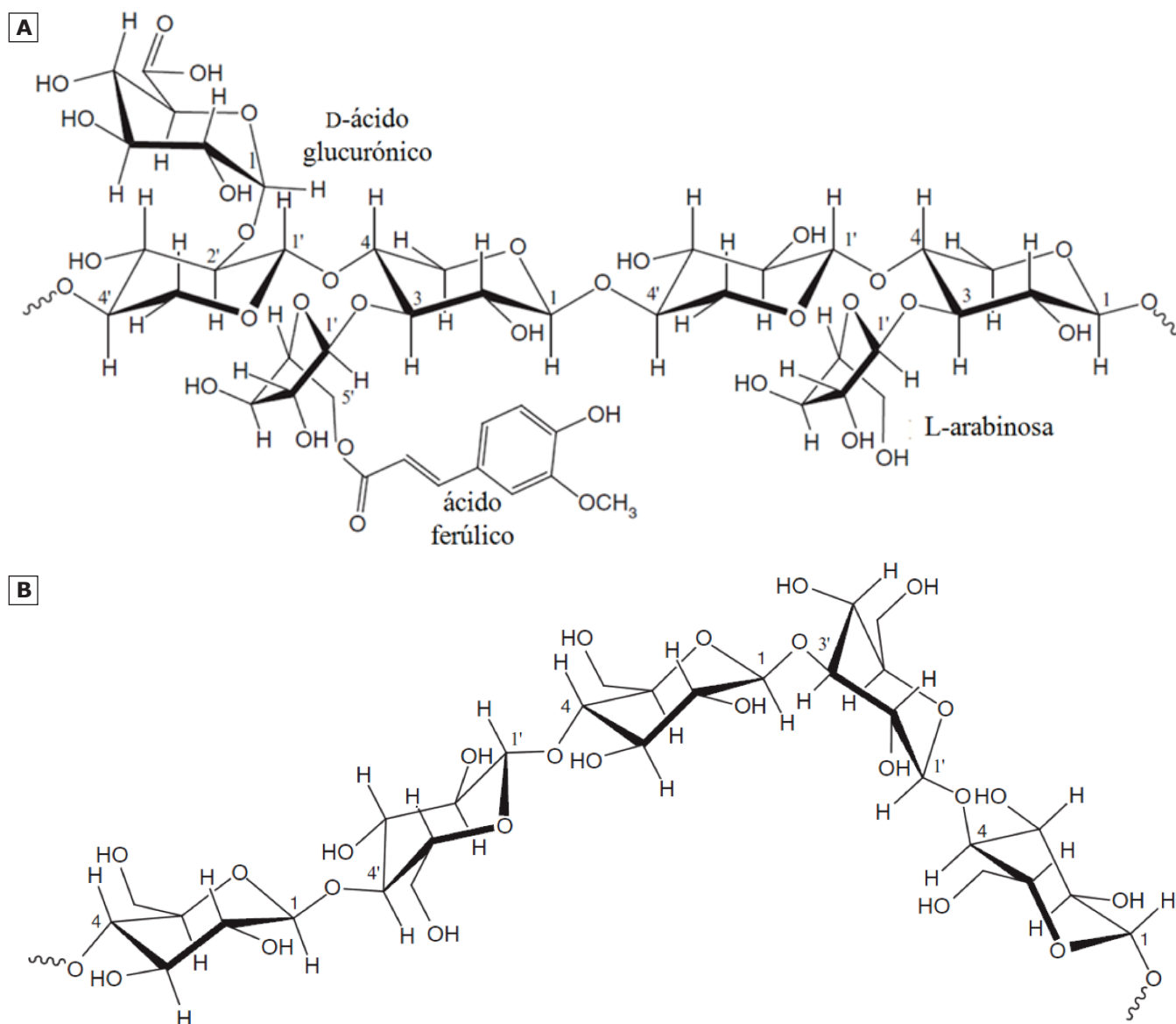


Figura 3. Hemicelulosas: (A) glucuronarabinoxilanos (GAX), principales polisacáridos hemicelulósicos, consisten en una cadena de xilanos, con sustituciones de arabinosa, ácido glucurónico y ácido ferúlico y (B) β -glucanos con enlaces mixtos, consisten en unidades de celotriosa y celotetraosa unidas por enlaces $\beta(1\rightarrow4)$ que se entrelazan vía enlaces $\beta(1\rightarrow3)$.

al tamaño de poro de la pared (porosidad), la carga (y por ello, a la capacidad de secuestrar proteínas), así como al pH de la pared. La lámina media formada después de la división celular está mayormente formada por pectinas. Hay tres tipos de polímeros pécticos, los homogalacturanos son polímeros largos (más de 100 nm) y simples constituidos por cadenas lineales de residuos de D-ácido galacturónico unidos mediante enlaces $\alpha(1\rightarrow4)$, los ramnogalacturanos I son repeticiones del disacárido -2)- α -D-ramnosa-(1-4)- α -D-ácido galacturónico-(1- que pueden presentar varias sustituciones con cadenas de arabinanos, galac-

tanos y arabinogalactanos y los ramnogalacturanos II y xilogalacturanos son modificaciones de homogalacturanos con cadenas laterales diversas y que pueden dimerizar a través de un enlace diestérico de boro. La biosíntesis de pectinas es compleja y no está bien comprendida todavía. Se ha propuesto que la síntesis de las cadenas de homogalacturanos está controlada por una o varias enzimas celulosa sintasa (CSL) y que la sustitución de la cadena está regulada por las mismas glicosiltransferasas (GT) que las usadas en la biosíntesis de los polisacáridos hemicelulósicos (2). Como se ha comentado anteriormente, la PC del maíz tiene

un bajo contenido en pectinas en relación con la mayoría de las dicotiledóneas.

Proteínas de la pared celular

La PC del maíz contiene proteínas estructurales y no estructurales. Las proteínas estructurales se acumulan en la pared en diferentes etapas de desarrollo y en respuesta a diferentes condiciones de estrés. Entre ellas están las glicoproteínas ricas en hidroxiprolina (HRPGs), en glicina (GRPs), en prolina (PRPs) y proteínas arabinogalactanas (AGPs). Las proteínas no estructurales incluyen una gran variedad de enzimas que intervienen en la biosíntesis y reorganización de los polímeros de la PC, tales como peroxidasas, expansinas, hidrolasas y transferasas. Para una revisión más completa acerca de la composición y funciones de las proteínas de la PC (3).

Lignina

Terminado el proceso de expansión celular, ciertos tipos de células desarrollan paredes secundarias que pueden acumular sustancias que afectan a sus propiedades físico-químicas. Entre estas modificaciones están el proceso de lignificación y la acumulación de compuestos minerales como sales orgánicas (sílice, carbonatos u oxalatos de calcio) que aumentan la resistencia mecánica, impermeabilidad y rigidez de la pared.

La lignina es un polímero de grupos fenilpropanoides (anillo bencénico y una cadena de 3 carbonos) altamente ramificado. Después de la celulosa, es el segundo biopolímero más abundante de la naturaleza y juega un papel fundamental en el soporte estructural de las plantas. Su complejidad química y la aparente falta de regularidad en su estructura hacen que la lignina funcione como una eficiente barrera física contra herbívoros y patógenos. El polímero de lignina es formado vía uniones oxidativas de los monolignoles o alcoholes fenilpropílicos: coniferílico, cumarílico y sinapílico, que son sintetizados a partir del aminoácido aromático fenilalanina vía varios derivados del ácido cinámico. Los productos intermediarios de la ruta de biosíntesis de los monolignoles sirven como precursores de los ácidos hidroxicinámicos y otros compuestos fenólicos. La hidroxilación del ácido cinámico mediante la enzima ácido cinámico 4-hidrolasa (C4H) resulta en la formación de *p*-CA. Los monolignoles y sus precursores son sintetizados en el citosol (aparato de Golgi) y son transportados a la PC donde la lignina se deposita. Dada su toxicidad, y aunque se desconoce el mecanismo

preciso, es probable que vesículas o glucósidos participen en el transporte de los monolignoles. Una vez localizados en la PC los monolignoles son convertidos en radicales monolignoles a través de la acción de peroxidasas y/o lacasas. Los residuos de lignina derivados de los alcoholes coniferílico, cumarílico y sinapílico se conocen como residuos *p*-hidroxifenil (H), guayacil (G) y siringil (S), respectivamente. La lignina se forma finalmente por la adición de los radicales de monolignoles en el creciente polímero y se considera que esta acción está controlada por procesos químicos más que bajo control biológico.

Ácidos hidroxicinámicos

Los ácidos hidroxicinámicos (ferúlico, *p*-cumárico y sináptico) (Fig. 4A) son componentes menores de la PC vegetal. Dependiendo del tejido y de su estado de desarrollo, las PC del maíz contienen más del 4% de ferulatos (FAs) (monómeros y dímeros) y más del 3% de *p*-cumaratos (*p*-CA). En las gramíneas, los monómeros de ferulato (FA) están unidos a los polímeros de hemicelulosa de la PC mediante enlaces tipo éster, a través de su grupo ácido carboxílico con el grupo hidroxilo del carbono 5 de las α -arabinosas en las cadenas de GAX (Fig. 4B). Se ha propuesto que las sustituciones de FA en los residuos de arabinosa sirven como sitios de nucleación donde comienza el proceso de lignificación (4). Las sustituciones de FA mantienen enlaces vía éter y C-C a la lignina, con su grupo hidroxilo unido covalentemente a los monómeros de lignina. El FA también puede formar enlaces entre polisacáridos y proteínas vía residuos de tirosina y cisteína. En relación al ácido *p*-CA, pequeñas cantidades están esterificadas a las cadenas de arabinoxilanos, y generalmente están unidos mediante enlaces tipo éster a la posición γ de las cadenas de fenilpropanoides en las unidades S de la lignina (5). La mayor parte de las acumulaciones de *p*-CA ocurren en tándem con la lignificación, haciendo la acumulación de *p*-CA un conveniente indicador de la deposición de lignina. Se ha sugerido que los sinapatos también están asociados en la PC vegetal, participando en la unión entre polisacáridos. La síntesis de ácido ferúlico y sináptico ha sido reconsiderada después de haber sido observado en *Arabidopsis* que el ácido ferúlico se sintetiza a partir del coniferaldehído y el ácido sináptico a partir del sinapaldehído, mediante oxidación directa por las enzimas coniferaldehído y sinapaldehído deshidrogenasas codificadas por el gen *reduced epidermal fluorescence 1 (REF1)* (6). En base al hecho de que extractos de las hojas de maíz

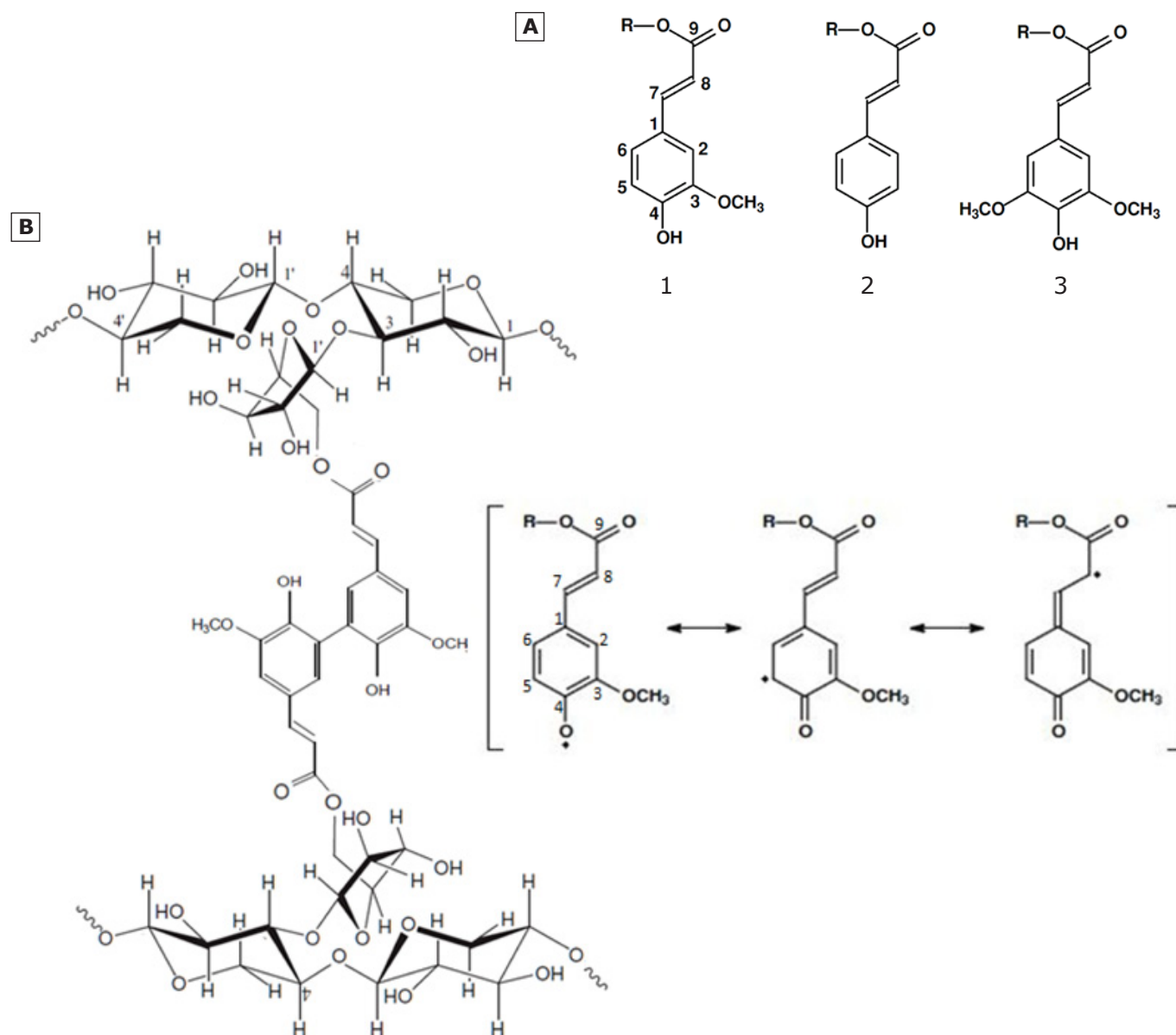


Figura 4. (A) Estructuras de los ácidos hidroxicinámicos en su configuración *trans*- : 1-ácido ferúlico, 2- ácido *p*-cumárico y 3- ácido sináptico. Cuando estos compuestos están unidos mediante enlaces éster en la pared celular de las gramíneas, *R* podría representar una cadena de arabinoxilanos, *R* también podría representar un H en el caso de ácidos libres. (B) Enlace entre dos cadenas arabinoxilanos de la pared celular mediados por el ácido diferúlico 5-5- y combinación de enlaces posibles entre diferulatos. Las flechas más gruesas indican los grupos hidroxilo a los que se podrían unir covalentemente los monómeros de lignina (enlaces éter).

mostraron actividad de la enzima coniferaldehído deshidrogenasa, es probable que esta ruta exista también en el maíz.

La dimerización de FA es posible vía reacciones de radical oxidativo (catalizadas por peroxidasas), y/o inducidas por luz (fotoquímicas) que pueden llevar a la formación de dímeros e incluso mayores oligómeros como trímeros y tetrámeros. Debido a la localización del radical en los enlaces entre dos FA pueden tener lugar teóricamente enlaces

8-8-, 8-5-, 8-O-4-, 5-5- y 4-O-5- (Fig. 4B). Más del 50% de los FA de la PC pueden ser dimerizados formando una larga colección de diferulatos (DFAs) unidos a su carbono 8- y menores cantidades de DFAs unidos a su carbono 5-. Esta variedad de oligómeros aseguran fuertes enlaces entre polímeros (hemicelulosa-hemicelulosa y hemicelulosa-lignina) proveyendo integridad estructural y una limitada degradabilidad a la PC (Fig. 5). La dimerización de FA en los residuos de

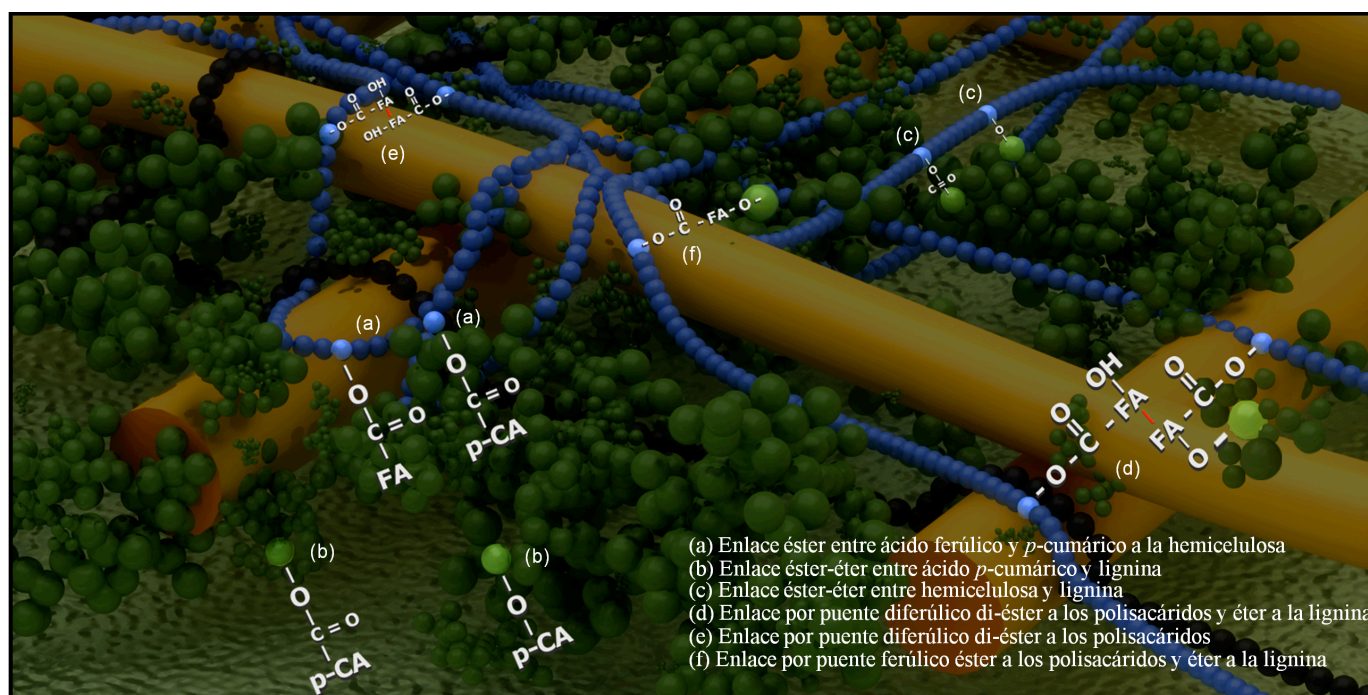


Figura 5. Modelo de la pared secundaria lignificada del maíz mostrando los enlaces entre polímeros que contribuyen a la fortificación de la pared (basado en la referencia 24).

arabinosa probablemente ocurre en la PC, aunque se ha observado que en tejidos más jóvenes parte de la dimerización puede ocurrir en el citosol (aparato de Golgi) antes de la deposición de GAX en la PC. En el caso de la formación de mayores oligómeros y dependiendo del tipo de enlace (intra- o intermolecular), hasta cuatro cadenas de polisacáridos podrían estar potencialmente unidas por un tetrámero, lo cual les conferiría una importante función estructural en la arquitectura de la PC. Actualmente, están siendo llevados a cabo experimentos de modelización molecular para estudiar en profundidad esta posibilidad.

Aunque la mayor o menor importancia fisiológica individual de cada isómero de DFA ha sido poco estudiada, se han encontrado variaciones específicas en el contenido de isómeros concretos de DFA en tejidos de hoja, peciolo y raíz de remolacha (*Beta vulgaris* L.), sugiriendo variaciones correspondientes en los procesos de biosíntesis (7). Existen pocas pruebas de la participación del *p*-CA en la unión de cadenas de polisacáridos vía similares dehidrodimerizaciones. El mecanismo para la unión de polisacáridos mediante *p*-CA es vía dimerizaciones fotoquímicas para obtener ácidos truxillico y truxinico (8). Todavía se desconoce si este mecanismo es una estrategia desarrollada por la planta para conseguir este tipo de enlaces o si es resultado de reacciones paralelas causadas por radiaciones UV que ocurren en las muestras

después de su recolección para el análisis.

INTERVENCIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE LA PARED CELULAR EN LA RESISTENCIA A LOS TALADROS

Fibra, lignina y sílice

La composición de la PC puede afectar a la alimentación de los insectos desde el punto de vista nutricional y físico. Elevados niveles de celulosa, hemicelulosa, lignina y/o sílice, pueden incrementar la mayor parte de la densidad de la dieta hasta el punto que los insectos son incapaces de ingerir suficientes cantidades de nutrientes y agua. Además las PC lignificadas forman tejidos más duros que son más resistentes a la acción de corte de las mandíbulas de los insectos.

El TE es uno de los insectos con los que más se ha trabajado en esta área de estudio. El contenido en sílice, fibra neutro detergente (suma de celulosa, hemicelulosa y lignina) y fibra ácido detergente (suma de celulosa y lignina) en diversos tejidos del maíz ha sido relacionado con la resistencia al TE (9), incluso después de varios ciclos de selección divergente para las concentraciones de fibra y lignina (10). Además, se han observado correlaciones altamente significativas entre la

susceptibilidad a la rotura del tallo, la resistencia a la penetración del tallo y el daño causado por la segunda generación del TE con la composición de las fibras de la pared celular del tallo en la caña de maíz (11), sugiriendo que la modificación en la composición de la PC juega un papel importante en el endurecimiento del tallo y puede contribuir en la resistencia del maíz al ataque del TE. Más recientemente, análisis de las regiones de actividad cuantitativa (QTL, acrónimo del inglés "quantitative trait locus") para la longitud de galerías causadas por el TE y la composición de la PC, mostraron agrupaciones de QTLs entre ambos caracteres (12). Estas observaciones sugieren que algunas de las regiones genéticas que contienen genes relacionados con la síntesis de celulosa, hemicelulosa y lignina podrían estar también involucradas en la resistencia a la plaga del taladro.

En relación a otras especies de taladro, diversos trabajos han evaluado la composición de la PC del maíz como posibles factores de resistencia. Trabajos previos (13) han observado que la cantidad relativa de hemicelulosa en la PC de las hojas parece estar negativamente asociada con la resistencia al gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* Smith) pero no con el taladro del suroeste (*Diatraea grandiosella* Dyar). El contenido en celulosa estuvo correlacionado con los pesos de ambas especies de taladro en los bioensayos pero no en los estudios de campo y la concentración de lignina no estuvo asociada con la resistencia a ninguna de las especies de taladro evaluadas. Más recientemente, otros trabajos observaron una mayor concentración de xilosa en la PC de la médula de las líneas resistentes al taladro TE y TM, mientras que las concentraciones de glucosa y lignina no mostraron diferencias significativas entre genotipos (14).

Ácidos hidroxicinámicos

La relación entre los enlaces de la PC y la resistencia a insectos fue inicialmente sugerida por el Dr. Stephen Fry en 1986 (15). Los primeros estudios que observan correlaciones negativas entre la concentración de DFAs en primordios foliares de maíz y el daño causado por la larva del TE fueron llevados a cabo por el grupo del Dr. Bergvinson (16). Una confirmación adicional de la función de los DFAs en la resistencia al taladro fue la observación del incremento en su concentración en diferentes tejidos a lo largo de varios ciclos de selección para la resistencia a TE (17). En el tejido de médula, la concentración de DFAs estuvo negativamente correlacionada con el número de túneles por tallo y en los tejidos de corteza, nudos

y médula, las concentraciones de DFAs y *p*-CA estuvieron negativamente correlacionadas con los parámetros de daño evaluados (número de larvas, número y longitud de las galerías y proporción de médula excavada por la larva). Esta investigación fue extendida en trabajos posteriores (18) que estudiaron la relación entre los DFAs en las hojas de maíz y la resistencia al taladro del suroeste y al taladro de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* Fabricius. En este estudio, *p*-CA y DFAs estuvieron correlacionados positivamente con la dureza de los tejidos, y se observaron correlaciones negativas entre las concentraciones de DFAs y el daño causado por las larvas de ambos insectos.

Se ha sugerido que la generación de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) en la matriz extracelular es necesaria para que las peroxidasas puedan unir oxidativamente los dos residuos de ácido ferúlico que forman los DFAs (15). Con el objetivo de incrementar la concentración de DFAs, se llevó a cabo una transformación genética en maíz para aumentar la concentración de H_2O_2 y evaluar la resistencia al taladro (19). Las plantas de maíz transformado con el gen de trigo oxalato oxidasa (*OxO*), bajo control del promotor *pActOXO* del arroz expresaron constitutivamente la actividad de la enzima. En evaluaciones de campo el transgénico mostró sustancialmente una menor longitud de galerías que los individuos no transgénicos. Sin embargo, la transformación no incrementó la formación de DFAs como se predecía y la resistencia fue asociada a los efectos directos de H_2O_2 en la fisiología de los insectos. Posteriormente, el mismo grupo encontró que los transgénicos *OxO* generan H_2O_2 como respuesta de defensa incrementando los contenidos de ácidos fenólicos solubles y activando la ruta de señalización del ácido jasmónico, cuyos precursores inhiben la capacidad de los insectos para digerir las proteínas.

Estudios recientes han evaluado la concentración de DFAs como mecanismo de defensa contra el TM en tejidos de médula y vainas de hojas de maíz. Las concentraciones de *p*-cumaratos, FA, 8-5-DFA, 8-*O*-4-DAF, y 8-5-b-DFA (forma benzofurano) en la médula estuvieron correlacionadas con el nivel de resistencia de los genotipos evaluados, mostrando los genotipos resistentes mayores concentraciones de estos compuestos (20). Además se encontraron correlaciones negativas significativas entre el peso de las larvas alimentadas con tejidos de vaina de las hojas y su contenido en DFAs en seis de los siete genotipos evaluados (21). El mismo grupo observó recientemente mayores concentraciones de 8-*O*-4-DFA en las líneas resistentes, y una correlación negativa entre la concentración de DFAs totales, 8-5-DFA y *p*-cumaratos con la longitud de

galerías causadas por el TE y TM (14), sugiriendo que los DFAs unidos por su carbono 8- podrían tener una función más importante en la defensa que los 5-5-DFAs debido a su capacidad para formar enlaces intermoleculares entre las cadenas de GAX (22).

La relación real entre el contenido de DFAs y la resistencia a los taladros podría ser sesgada debido a diferencias en el fondo genético de los genotipos evaluados. Con el propósito de eliminar esta posibilidad varios ciclos de selección para la resistencia al TM en la población sintética del

genotipo EPS12 fueron evaluados para la concentración de compuestos fenólicos ligados a la PC en tejidos de médula (23). Una vez más en este estudio vuelve a asociar la mayor concentración de DFAs totales con la reducción en la longitud de galerías y el número de larvas de TM en el tallo. Actualmente estamos desarrollando un programa de selección para concentraciones divergentes de DFAs totales que permitirá dar una respuesta definitiva al papel de los DFAs en la resistencia del maíz a la plaga del taladro. 

REFERENCIAS

1. Malvar RA, Butrón A, Ordás B, Santiago R (2008) Causes of natural resistance to stem borers in maize. In: Burton EN, Williams PV (Eds.), Crop Protection Research Advances. Nova Science Publishers, Inc., NY, USA, pp 57-100.
2. Scheller HV, Jensen JK, Sørensen SØ, Harholt J, Geshi N (2007) Biosynthesis of pectin. *Physiol. Plant.* 129:283-295.
3. Cassab GI (1998) Plant cell wall proteins. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49:281-309.
4. Ralph J, Grabber JH, Hatfield RD (1995) Lignin ferulate cross-links in grasses: active incorporation of ferulate polysaccharide esters into ryegrass lignins. *Carbohydr. Res.* 275:167-178.
5. Ralph J, Hatfield RD, Quideau S, Helm RF, Grabber JH, Jung HG (1994) Pathway of p-coumaric acid incorporation into maize lignin as revealed by NMR, *J. Am. Chem. Soc.* 116:9448-9456.
6. Nair RB, Bastress K L, Ruegger MO, Denault JW, Chapple C (2004) The Arabidopsis thaliana REDUCED EPIDERMAL FLUORESCENCE1 gene encodes an aldehyde dehydrogenase involved in ferulic acid and sinapic acid biosynthesis. *Plant Cell* 16:544-554.
7. Wende G, Waldron KW, Smith AC, Brett CT (2000) Tissue-specific developmental changes in cell-wall ferulate and dehydrodiferulates in sugar beet. *Phytochemistry* 55:103-110.
8. Ford CW, Hartley RD (1989) GC/MS characterization of cyclodimers from p-coumaric and ferulic acids by photodimerization-a possible factor influencing cell wall biodegradability. *J. Sci. Food Agr.* 46:301-310.
9. Buendgen MR, Coors JG, Grombacher AW, Russell WA (1990) European corn borer resistance and cell wall composition of tree maize populations. *Crop Sci.* 30:505-510.
10. Ostrander BM, Coors JG (1997) Relationship between plant composition and European corn borer resistance in three maize populations. *Crop Sci.* 37:1741-1745.
11. Martin SA, Darrah LL, Hibbard BE (2004) Divergent selection for rind penetrometer resistance and its effects on European corn borer damage and stalk traits in corn. *Crop Sci.* 44:711-717.
12. Krakowsky MD, Lee M, Holland JB (2007). Genotypic Correlation and Multivariate QTL Analyses for Cell Wall Components and Resistance to Stalk Tunneling by the European Corn Borer in Maize. *Crop Sci.* 47:485-490.
13. Williams WP, Davis FM, Buckley PM, Hedin PA, Barker GT, Luthe DS (1998) Factors associated with resistance to Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and Southwestern Corn Borer (Lepidoptera: Crambidae) in corn at different vegetative stages. *J. Econ. Entomol.* 91:1471-1480.
14. Barros-Ríos J, Malvar RA, Jung HJG, Santiago R (2011). Cell wall composition as a maize defense mechanism against corn borers. *Phytochemistry* 72:365-371.
15. Fry SC (1986) Cross-linking of matrix polymers in the growing cell walls of angiosperms. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37:165-186.
16. Bergvinson DJ, Arnason JT, Hamilton RI, Mihm JA, Jewell DC (1994) Determining leaf toughness and its role in maize resistance to the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Econ. Entomol.* 1994 87:1743-1748.
17. Bergvinson DJ, Arnason JT, Hamilton RI (1997) Phytochemical changes during recurrent selection for resistance to the European corn borer. *Crop Sci.* 37:1567-1572.
18. Ramputh AI (2002) Soluble and cell wall Bound phenolic-mediated insect resistance in corn and sorghum. Ph.D. dissertation, Ottawa-Carleton Institute of Biology, Ontario, Canada.
19. Ramputh AI, Arnason JT, Cass L, Simmonds JA (2002) Reduced herbivory of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on corn transformed with germin, a wheat oxalate oxidase gene. *Plant Sci.* 162:431-440.

20. Santiago R, Butrón A, Arnason JT, Reid LM, Souto XC, Malvar RA (2006a) Putative role of pith cell wall phenylpropanoids in *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance. *J. Agric. Food Chem.* 54:2274-2279.
21. Santiago R, Butrón A, Reid LM, Arnason JT, Sandoya G, Souto XC, Malvar RA (2006b) Diferulate content of maize sheaths is associated with resistance to the Mediterranean corn borer *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *J Agric. Food Chem.* 54: 9140-9144.
22. Hatfield RD, Wilson JR, Mertens DR (1999) Composition of cell walls isolated from cell types of grain sorghum stems. *J. Sci. Food Agric.* 79:891-899.
23. Santiago R, Sandoya G, Butrón A, Barros J, Malvar RA (2008) Changes in phenolic concentrations during recurrent selection for resistance to the Mediterranean corn borer (*Sesamia nonagrioides* Lef.). *J. Agric. Food Chem.* 56:8017-8022.

EL FACTOR eIF4G: LA PROTEÍNA ANDAMIO DEL COMPLEJO DE INICIO DE LA TRADUCCIÓN EN EUCARIONTES*

Sara Jiménez-López y Estela Sánchez de Jiménez

Departamento de Bioquímica, Facultad de Química, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México D.F. Correo E: estelas@unam.mx

RESUMEN

El inicio de la traducción de mRNAs eucariontes, es un paso limitante en la síntesis de proteínas, en el cual, las subunidades ribosomales se ensamblan con factores de inicio de la traducción y un mRNA para formar el complejo activo de la traducción eIF4F. El factor de iniciación eIF4G, es la columna vertebral de este complejo de inicio de la traducción, debido a que es una proteína escalafón a la cual se le unen diversas proteínas como la proteína de unión a Cap eIF4E, la helicasa eIF4A y su activador eIF4B. Así mismo, se le une la proteína de unión a la cola de Poli-A (PABP), lo cual facilita la circularización y estabilidad del transcrito. Más aún, eIF4G, ayuda a posicionar al mRNA en el ribosoma 40S a través de su interacción con eIF3, interacción necesaria para formar el complejo de iniciación 48S activo.

PALABRAS CLAVE:

Traducción de mRNAs, factores de inicio de la traducción, eIF4G, traducción Cap-dependiente, IRES.

ABSTRACT

The translation initiation of mRNAs in eukaryotic is a limiting step in protein synthesis, in which ribosomal subunits are assembled with translation initiation factors and mRNA to form an active complex eIF4F. The translation initiation factor eIF4G is the backbone of this complex, because it is a protein scaffold to which various proteins bind as Cap-binding protein eIF4E, the helicase eIF4A and its activator eIF4B. Likewise, it recruits poly-A binding protein (PABP), to facilitates the circularization and stability of the transcript and, in addition, eIF4G helps to position the mRNA on the ribosome 40 S through its eIF3, interaction necessary to form the initiation active 48 S complex.

KEY WORDS:

mRNAs translation, translation initiation factors, eIF4G, Cap-dependent translation, IRES.

1. REGULACIÓN DE LA EXPRESIÓN GÉNICA

Existen dos procesos fundamentales para que los seres vivos lleven a cabo la regulación de la expresión génica, la transcripción y la traducción. En la primera se transmite la información contenida en la molécula del DNA a moléculas de mRNA y posteriormente esta información es procesada a través de la traducción, decodificando la información de la secuencia nucleotídica y transformándola en una proteína con la correspondiente secuencia de aminoácidos.

En procariontes, la transcripción y la traducción se llevan a cabo en el citoplasma y de manera simultánea. Muchos de los mRNAs de estos or-

ganismos son policistronicos; es decir, codifican para varias proteínas diferentes. En eucariontes, la transcripción tiene lugar en el núcleo y la traducción en el citoplasma. La transcripción genera un mRNA inmaduro que consta de una región 5'UTR ("untranslated region"), una región central codificante y una región 3'UTR. Un buen número de los mRNAs de estos organismos contienen además secuencias no codificantes o intrones intercaladas entre las codificantes o exones. La mayoría de los mRNAs inmaduros son modificados postranscripcionalmente por varias enzimas antes de ser exportados al citoplasma para su traducción. Estas modificaciones son: el retiro o procesamiento de intrones ("splicing"), la adición

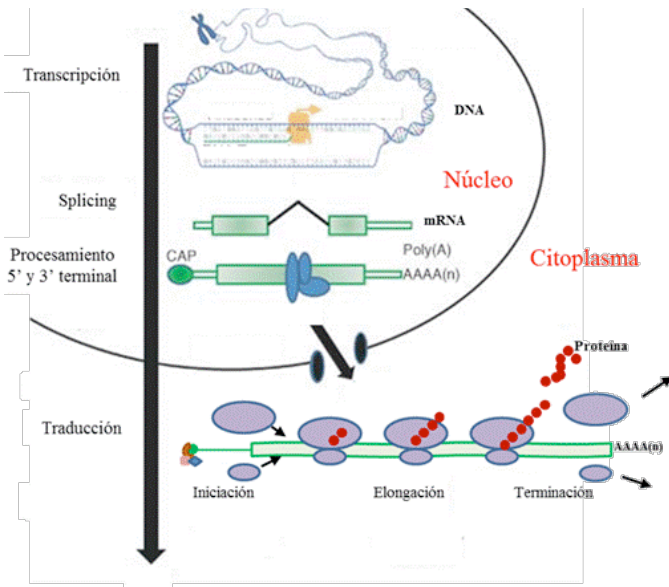


Figura 1. Esquema general de la regulación de expresión génica en eucariontes.

de adeninas en el extremo 3' (PoliA), así como la metilación en posición 7 de la G, primera base del 5' UTR. El extremo 5' metilado se conoce como Cap (Fig. 1).

2. INICIO DE LA TRADUCCIÓN CAP DEPENDIENTE

La síntesis de proteínas o traducción es uno de los procesos de mayor consumo de energía por lo que se encuentra altamente regulada y acoplada al estado metabólico de la célula. En este proceso se han identificado fundamentalmente tres etapas: iniciación, elongación y terminación.

El inicio de la traducción de mRNAs en organismos eucariontes, es un proceso complejo y constituye un paso limitante en la síntesis de proteínas. Está dividido en sucesivas fases y requiere de al menos 11 factores de iniciación (eIFs). En la pri-

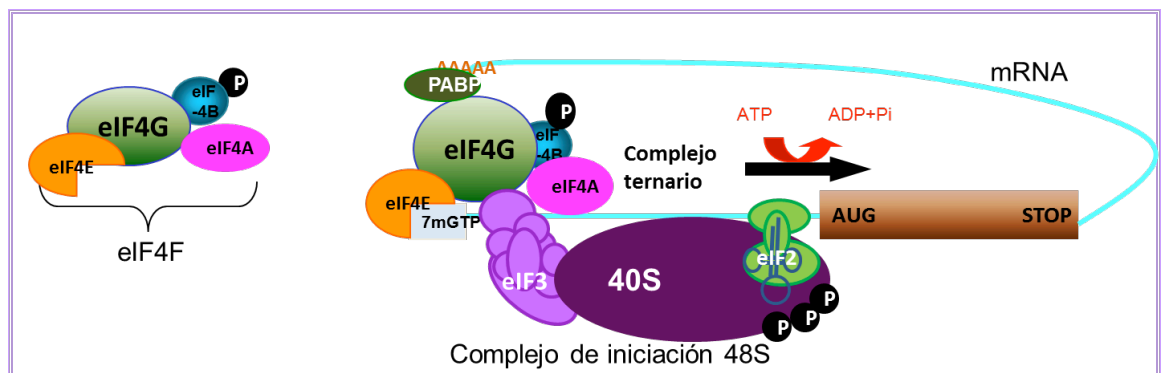
mera fase, se ensambla el complejo eIF4F, formado por la proteína de unión a Cap eIF4E, una proteína de andamio eIF4G, la helicasa eIF4A y eIF4B, el activador de ésta. Estos dos últimos factores tienen como función desarrollar la estructura secundaria del 5'UTR del mRNA a través de su actividad de ATPasa (1, 2). Posteriormente, el complejo eIF4F ya integrado se une al 5' UTR del mRNA y recluta al complejo de iniciación 43S formado a su vez por la subunidad ribosomal 40S, los factores eIF1, eIF1A, eIF2, así como por el factor multipeptídico eIF3, que está asociado con el tRNA iniciador de metionina (3, 4). La unión entre ambos complejos (eIF4F y 43S) se da a través de la interacción de eIF4G y eIF3 y da como resultado la formación del complejo ribosomal activo 48S que se mueve unidireccionalmente (5' a 3') hidrolizando moléculas de ATP a lo largo de la región 5' UTR del mRNA hasta encontrar el codón de inicio AUG (5, 6). Finalmente, la proteína de unión a PoliA (PABP) se une a la región 3' UTR del mRNA a través de la región PoliA y mediante su unión con eIF4G, circulariza al mRNA, lo que incrementa la estabilidad y la eficiencia de la traducción de los mensajeros (Fig. 2), formando un gran complejo conocido como 48S.

El complejo 48S interactúa con los factores eIF5 y eIF5B a través de eIF2 activándose la hidrólisis de GTP, energía que es usada para lograr la unión de la subunidad ribosomal 60S y liberar coordinadamente estos factores de iniciación, permitiendo así la formación del ribosoma activo 80S. La interrupción de alguno de los eventos antes mencionados, puede bloquear la síntesis de proteínas (1, 7, 8).

3. INICIO DE LA TRADUCCIÓN DEPENDIENTE DE IRES

Existe un mecanismo de control traduccional alternativo para la síntesis de proteínas, descubierto en el mRNA de un picornavirus, el cual presenta en su región 5'UTR una estructura secundaria llamada IRES ("Internal Ribosome Entry Site") o sitio interno de entrada para el ribosoma (9). En este mecanismo,

Figura 2. Representación esquemática de los complejos de inicio de la traducción eIF4F y 48S.



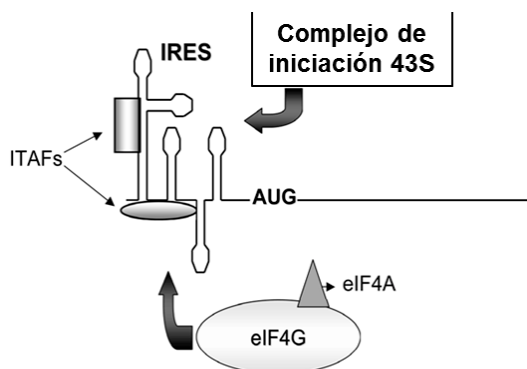


Figura 3. Elementos reclutados por IRES para el inicio de la traducción.

la maquinaria traduccional es reclutada al 5'UTR del mRNA de manera Cap independiente, con la ayuda de factores que reconocen al IRES y actúan en *trans* (ITAFs), factores de inicio de traducción o por la unión directa de la subunidad ribosomal 40S al mRNA (Fig. 3). Entre los factores de inicio de la traducción que se han identificado que interactúan con secuencias IRES para dar inicio a la síntesis de proteínas se encuentran eIF4G, eIF4A, eIF2 y eIF3 (10).

Este mecanismo de inicio de la traducción es ampliamente descrito en varios tipos de virus, sin embargo, también se ha encontrado en mRNAs celulares de eucariontes y depende estrictamente de la integridad de su estructura secundaria, dado que pequeños cortes en su cadena nucleotídica pueden aumentar o reducir severamente su actividad (11).

Entre los mRNAs celulares que contienen estructura IRES, algunos codifican para factores de inicio de la traducción, factores de la transcripción, factores de crecimiento y para algunas proteínas que responden a estímulos fisiológicos como hipoxia, estrés por calor, apoptosis o a infecciones virales propiciando una ventaja para la traducción de estos mRNAs bajo estas condiciones (12).

4. EL FACTOR DE INICIO DE LA TRADUCCIÓN eIF4G

En la sección anterior, se menciona que al factor de iniciación eIF4G se le unen diversas proteínas que participan en la traducción de mRNAs, por lo que se le considera la proteína andamio del complejo de inicio de la traducción. Debido a esta función presenta varios dominios de unión a los factores de inicio de la traducción (Fig. 4). En la región NH₂-terminal se encuentran los dominios de unión a eIF4E y PABP; en la región central se localizan los dominios de unión a eIF3 y al mRNA. Así mismo, la proteína eIF4G presenta hasta tres dominios HEAT (MIF4G, MA3, W2) en donde se puede unir eIF4A, uno en la región central y los otros dos en el COOH-terminal. El dominio HEAT-1 es el más conservado en vertebrados y plantas, mientras que el HEAT-3 solo se presenta en vertebrados (5, 13).

eIF4G en plantas. Cabe destacar que únicamente en plantas se ha descrito un segundo complejo de inicio de la traducción denominado eIFiso4F con diferentes tamaños, patrones de expresión y distintas isoformas de eIF4G y eIF4E. En el caso de eIF4E y eIFiso4E, ambas isoformas tienen una masa molecular similar de 26 y 28 kDa respectivamente, sin embargo, eIF4G y eIFiso4G presentan una masa molecular diferente, 220 y 86 kDa, respectivamente. Por otra parte, existen reportes que muestran que el factor eIFiso4G tiene una secuencia NH₂-terminal mucho más corta comparada con eIF4G, por lo tanto, la diferencia en tamaño de los factores eIF4F y eIFiso4F depende de los tamaños tan diferentes de los factores eIF4Gs. (14-16).

En extractos de germen de trigo y puntas de raíz de maíz, se ha observado que eIFiso4F es de 3 a 5 veces más abundante que eIF4F, sugiriendo que este puede ser el complejo primario usado para iniciar la traducción general en muchas células de plantas (15). Sin embargo, la capacidad para iniciar la traducción de algunos mRNAs no

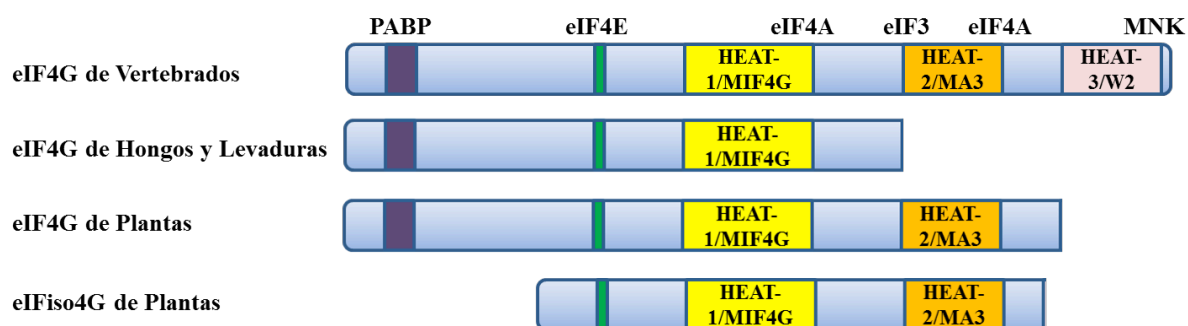
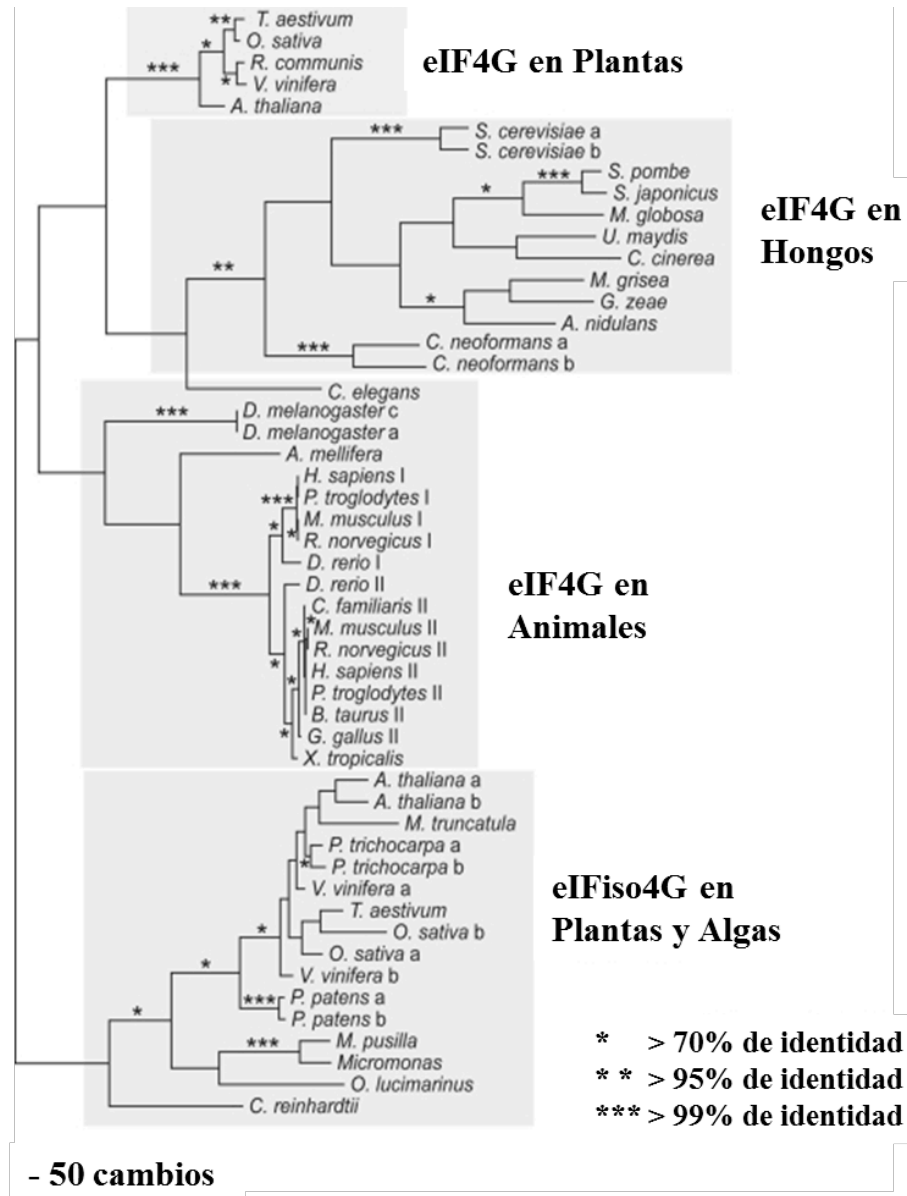


Figura 4. Dominios de organización de factor eIF4G.

Figura 5. Árbol filogenético de los factores eIF4G y eIFiso4G (13).



es igual para ambos complejos eIF4F y eIFiso4F, lo que sugiere que las características de algunos mRNAs les permiten interactuar preferencialmente con eIF4F o eIFiso4F.

Filogenéticamente los factores eIF4Gs tienen la región central muy conservada en plantas superiores, hongos y animales. El árbol filogenético construido con 50 secuencias de aminoácidos de la región central de eIF4G (Fig. 5), muestra que hubo una duplicación de genes ancestrales en algún momento antes de la diversificación de plantas, animales y hongos, lo que dio origen a eIFiso4G en plantas. Ambos genes (eIF4G y eIFiso4G) han sido retenidos en plantas superiores, sin embargo, el gen de eIFiso4G se ha perdido en hongos y vertebrados (14, 18). La presencia de múltiples

isoformas de eIF4G en plantas, sugiere una posible especialización funcional de las mismas.

A la fecha, solo en *Arabidopsis thaliana* se han encontrado tres isoformas del factor eIF4G, una del factor eIF4G y dos del factor eIFiso4G. Las isoformas de eIFiso4G tienen una masa molecular de 86 kDa y 83 kDa, son ~ 57% idénticas en su secuencia de aminoácidos y 72% similares en sus dominios conservados; mientras que la masa molecular de eIF4G es de 168 kDa y tiene ~ 27% de identidad en secuencia de aminoácidos y 41% de similitud con las otras dos isoformas (14, 18).

Por otro lado, se ha observado que eIFiso4F es de 3 a 5 veces más abundante que eIF4F en extractos de germen de trigo, en puntas de raíz de maíz y en floraciones de coliflores, sugiriendo

que eIFiso4F puede ser el complejo primario más usado para iniciar la traducción general en muchas células de plantas.

eIF4G en la traducción Cap-independiente.

Adicionalmente a su rol central en la traducción Cap-dependiente, el factor eIF4G está involucrado en el proceso de traducción Cap-independiente de virus y mRNAs celulares que presentan elementos IRES, este proceso es mediado por la asociación de eIF4G con el IRES, complejo que recluta al ribosoma (19, 20). Lo anterior se ha observado tanto en infecciones virales como en condiciones de estrés térmico en donde el reconocimiento del Cap se pierde y solamente eIF4G y/o eIFiso4G son requeridos para la traducción Cap-independiente (17).

CONCLUSIONES

Existen diversos mecanismos de control de la expresión génica, uno de los más importantes es la regulación del inicio de la traducción de mRNAs en la que participan diversos factores, entre ellos eIF4G, el cual juega un papel central en esta regulación. Este factor estabiliza al complejo multiproteico de iniciación eIF4F ya que funciona como una proteína de andamio en este complejo. A pesar del papel relevante de eIF4G en la traducción, no se ha investigado su posible participación como un blanco de control traduccional de mRNAs específicos. 

REFERENCIAS

1. Richter JD, Sonenberg N (2005) Regulation of cap-dependent translation by eIF4E inhibitory proteins. *Nature* 433:477-480.
2. Mamane Y, Petroulakis E, Martineau Y, Sato TA, Larsson O, Rajasekhar VK, Sonenberg N (2007) Epigenetic activation of a subset of mRNAs by eIF4E explains its effects on cell proliferation. *PLoS One* 2:1-13.
3. Holcik M, Pestova TV (2007) Translation mechanism and regulation: old players, new concepts. Meeting on translational control and non-coding RNA. *EMBO Rep.* 8(7):639-643.
4. Spirin AS (2009) How does a scanning ribosomal particle move along the 50-untranslated region of eukaryotic mRNA? brownian ratchet model. *Biochem* 48:10688-10692.
5. LeFebvre AK, Korneeva NL, Trutschl M, Cvek U, Duzan RD, Bradley CA, Hershey JW, Rhoads RE (2006) Translation initiation factor eIF4G-1 binds to eIF3 through the eIF3e subunit. *J Biol Chem.* 281:22917-22932.
6. Vassilenko KS, Alekhina OM, Dmitriev SE, Shatsky IN, Spirin AS (2011) Unidirectional constant rate motion of the ribosomal scanning particle during eukaryotic translation initiation. *Nucleic Acids Res* 39(13):5555-5567.
7. Kapasi P, Chaudhuri S, Vyas K, Baus D, Komar AA, Fox PL, Merrick WC, Mazumder B (2007) L13a blocks 48S assembly: role of a general initiation factor in mRNA-specific translational control. *Mol Cell* 25(1):113-126.
8. Olsen DS, Savner EM, Mathew A, Zhang F, Krishnamoorthy T, Phan L, Hinnebusch AG (2003) Domains of eIF1A that mediate binding to eIF2, eIF3 and eIF5B and promote ternary complex recruitment in vivo. *EMBO J* 22: 193-204.
9. Stoneley M, Willis AE (2004). Cellular internal ribosome entry segments: structures, transacting factors and regulation of gene expression. *Oncogene* 23(18):3200-3207.
10. Constantino D, Kieft JS (2005) A preformed compact ribosome-binding domain in the cricket paralysis-like virus IRES RNAs. *RNA* 11(3):332-343.
11. Martínez-Salas E, López de Quinto S, Ramos R, Fernández-Miragall O. (2002) IRES elements: features of the RNA structure contributing to their activity. *Biochem* 84(8):755-763.
12. Graber TE, Holcik M (2007) Cap-independent regulation of gene expression in apoptosis. *Mol Biosyst* 3(12):825-834.
13. Schutz P, Bumann M, Oberholzer AE, Bieniossek C, Trachsel H, Altmann M, Baumann U (2008) Crystal structure of the yeast eIF4A-eIF4G complex: an RNA-helicase controlled by protein-protein interactions. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:9564-9569.
14. Lellis AD, Allen ML, Aertker AW, Tran JK, Hillis DM, Harbin CR, Caldwell C, Gallie DR, Browning KS. (2010) Deletion of the eIFiso4G subunit of the Arabidopsis eIFiso4F translation initiation complex impairs health and viability. *Plant Mol Biol* 74(3):249-263.
15. Browning KS (1996) The plant translational apparatus. *Plant Mol Biol* 32:107-144.

16. Gallie DR, Browning KS (2001) eIF4G functionally differs from eIFiso4G in promoting internal initiation, cap-independent translation, and translation of structured mRNAs. *J Biol Chem* 276(40):36951–36960.
17. Nicaise V, Gallois JL, Chafiai F, Allen LM, Schurdi-Levraud V, Browning KS, Candresse T, Caranta C, Le GO, German-Retana S (2007) Coordinated and selective recruitment of eIF4E and eIF4G factors for potyvirus infection in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett* 581:1041–1046.
18. Katoh K, Toh H (2008) Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Brief Bioinform* 9:286–298.
19. Breyne S, Yu Y, Unbehauen A, Pestova T, Hellen CU (2009) Direct functional interaction of initiation factor eIF4G with type 1 internal ribosomal entry sites. *PNAS* 106(23):9197–9202.
20. Kafasla P, Morgner N, Robinson CV, Jackson, RJ (2010) Polypyrimidine tract-binding protein stimulates the poliovirus IRES by modulating eIF4G binding. *The EMBO J* 29:3710–3722.

VALORACIÓN ESTADÍSTICA DE CAMBIO COGNITIVO EN ESTUDIANTES DE BIOLOGÍA, USANDO LOS CONCEPTOS FUNDAMENTALES DE LA GLUCÓLISIS*

Sergio R. Torres Ochoa

Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. Correo E: storres@umich.mx

RESUMEN

El artículo se centra en la comprensión de conceptos fundamentales de la glucólisis, a partir de la capacidad de reconocimiento de estructuras lógicas proposicionales, en una muestra de estudiantes de la carrera de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. El propósito fue valorar el cambio cognitivo, en los estudiantes, evidenciado a partir de los resultados promediados y sometidos a análisis estadístico de un instrumento diseñado ad hoc. De 12 reactivos originales del instrumento, correspondientes a un criterio teórico conceptual de la glucólisis, 6 fueron validados por prueba de Cronbach. Solamente un reactivo evidenció un cambio cognitivo significativo, en la fase post-prueba, y ninguno fue reconocido como de conocimiento previo, durante la fase de pre-prueba.

PALABRAS

CLAVE:

Glucólisis, cambio cognitivo, educación superior, evaluación educativa.

ABSTRACT

The article focuses on understanding the fundamental concepts of glycolysis, from the ability of propositional logical structure recognition, in a sample of students from the career of Biology from the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. The purpose was to assess cognitive change in students, as evidenced from the results averaged and subjected to statistical analysis of an instrument designed ad hoc. Of 12 original items of the instrument, corresponding to a theoretical and conceptual approach of glycolysis, 6 were validated by Cronbach test. Only a reagent showed significant cognitive change in the post-test, and none was recognized as prior knowledge, during the pre-test.

KEY WORDS:

Glycolysis, cognitive change, higher education, educational evaluation

INTRODUCCIÓN

La formación que ubicamos en el nivel superior está íntimamente ligada a la estructura social deseable de sistematizar y planificar el desarrollo de una Nación; es lo que identificamos como noción estratégica del proceso civilizatorio moderno. Éste se sustenta principalmente en los avances científicos y tecnológicos. De ahí que la formación profesional esté determinada por la generación y aplicación del conocimiento científico, no es casual que se considere como sustantiva la relación entre la docencia y la investigación en las instituciones de educación superior. En ese contexto, el tener conciencia de que se está asimilando conocimiento tendría que ser una habilidad esencial del sujeto

en formación; resulta impensable hoy que las diferentes carreras universitarias no se acerquen lo más posible a los campos científicos de su competencia. Los profesores del tercer nivel exigimos y orientamos la formación de los alumnos en las rutas procedimentales y estructuras cognoscitivas que aporta el campo, disciplina o área científica relacionados con la asignatura que nos corresponde impartir en la cátedra. Una parte fundamental de este insumo curricular lo constituye el conjunto de conceptos, y las relaciones entre ellos, que delimita el contenido teórico programático. Esta delimitación generalmente la consideremos restrictiva: difícilmente alcanza el ciclo lectivo respectivo; se requeriría, como mínimo, duplicar la cantidad de información contemplada, habría que insistir

en la creación, dentro del plan de estudios, de materias adicionales y seriadas en proporción al conocimiento generado a nivel global. Esto último es una contradicción constitutiva ya que, precisamente, una de las características de la ciencia es su crecimiento acelerado y continuo, así que es poco menos que imposible establecer un procedimiento formativo paralelo al ímpetu de la ciencia, en cuanto a generación de conocimiento.

El incremento cuantitativo de tiempo y contenidos dentro de un programa de estudios, para subsanar deficiencias operativas de una asignatura universitaria hoy, es una empresa condenada al fracaso. Una postura estratégica que se ha sostenido, desde no hace poco tiempo, es la de insistir en el alumno en el reconocimiento de su papel como aprendiz permanente. Conforme se generan los conocimientos, el sujeto tendrá que estar predispuesto a su comprensión, bajo un criterio específico de lo que le incumbe en su desempeño profesional. Como se mencionó al principio, el estudiante debe tomar conciencia de su asimilación del conocimiento y de que ésta depende de su disposición y voluntad, ni más ni menos.

La teoría cognitiva señala la pertinencia de tomar en cuenta los procesos neurobiológicos que sustentan la asimilación del conocimiento, la expresión de las conductas y el desarrollo de habilidades cognoscitivas, considerando entre otras, la correlación experimental entre redes neuronales y procesos cognoscitivos como la comprensión y el reconocimiento que, en términos neurobiológicos se expresa en la conciencia de algo: "...es tener una representación neural, flexible y dinámica de ese algo" (1) o, como el mismo autor anota: las funciones mentales son propiedades emergentes del sistema nervioso. Estas tendencias no son precisamente nuevas, sin embargo, bajo criterios científicos aportan continuamente conocimientos nuevos que apuntalan modelos educativos sugerentes, por decir lo menos. Puede mencionarse como ejemplo de esas tendencias la relación entre la ciencia del cerebro (neurobiología) y la psicología cognitiva, que da lugar al surgimiento de un nuevo marco intelectual para examinar las funciones mentales (2).

Las bases neurobiológicas y los estudios sobre percepción y representaciones mentales son el sólido sustento para algunas de las orientaciones de orden psicopedagógico que procuran acercarse a la aparente insalvable contradicción: incremento de información científica vs restricción cognoscitiva y temporal para su asimilación, dentro del marco de un currículo específico. Es de destacarse que "es muy generalizado el desconocimiento de los procesos cognoscitivos y su importancia en edu-

cación, epistemología y filosofía de la ciencia" (3).

El modelo aquí reseñado sobre valoración de cambio en el conocimiento de conceptos fundamentales de las ciencias es apenas un mecanismo en construcción a partir de investigación educativa que se enmarca dentro de los estudios referidos en el párrafo anterior. El modelo está siendo operado en las ciencias biológicas y específicamente el tratado aquí se refiere a la bioquímica. Concretamente se abordó el contenido de lo que se conoce como glucólisis (4-8).

El objeto del estudio, es valorar la capacidad desarrollada de cambio cognitivo durante la intervención docente en un curso de bioquímica, sobre el tema glucólisis, a nivel superior. El sustento teórico de este cambio radica en que las estructuras cognoscitivas están supeditadas a las complejas conexiones de redes neuronales, de la corteza cerebral y otras estructuras del sistema nervioso central. Se asume teóricamente que la construcción de redes neuronales obedece a estímulos percibidos que se traducen en información codificada que, en términos psicológicos, se reconocen como representaciones. Estas representaciones a su vez correlacionadas generan esquemas mentales que se registran cerebralmente y que reconocemos como conocimiento. El conflicto (relación contradictoria, de acuerdo a Piaget) (9) entre un conocimiento previo y otro nuevo genera cambios significativos que tentativamente (fundamento metodológico de este estudio) pueden identificarse como aprendizaje. La acumulación de este aprendizaje o cambios cognitivos, en su conjunto, es equiparada a la llamada memoria de largo plazo a la que se le adjudican otras propiedades y se modifica el concepto hacia el principio de la codificación específica, que se refiere a la relación entre codificación de elementos de memoria y su codificación posterior (3), lo que en términos prácticos se interpreta aquí como conocimiento previo y asimilación de conocimiento, respectivamente. A esta memoria no puede adjudicársele una temporalidad aunque hay estudios que intentan clasificarla. Se sabe que permanece en las redes pero es sumamente complejo definir el lapso, se asume que a mayor significancia, mayor será su alcance en el tiempo. Eso hace que se tome como cambio cognitivo al conocimiento asimilado en estructuras jerárquicas lógicas, donde los conceptos y sus relaciones semánticas juegan un papel preponderante (10). En el caso de las ciencias esto adquiere especial relevancia dados los componentes, además del lógico, epistemológico y gramatical con que se sistematiza el discurso científico. Resulta entonces importante el considerar el reconocimiento de las proposiciones (enunciados discursivos) científicas

que los sujetos pueden expresar de manera concreta al momento de valorar un potencial cambio cognitivo en el individuo respecto de algún tema científico.

La delimitación de cambio cognitivo en el conocimiento científico se aduce que está inscrita, por llamarla de algún modo, en el conjunto de modificaciones de conceptos o ideas, las cuales se relacionan para construcción de un complejo teórico: "la categorización conceptual sería un claro ejemplo de asimilación de un objeto a un esquema cognitivo" (9). Se parte aquí de que se requiere la razón como capacidad para conocer el entorno natural y se resalta la particularidad de que "de acuerdo con las teorías constructivistas, la acción cognitiva es un requisito *sine qua non* para contar con dicha capacidad" (11).

Las propiedades de los conceptos científicos se caracterizan porque están organizados jerárquicamente de conformidad con los sustentos epistemológicos del campo científico de que se trate. Otra propiedad es que su organización cognoscitiva se da conforme a estructuras lógicas; esta propiedad es un factor diferenciador del conocimiento vulgar o sentido común –de manera general, pues no necesariamente es excluyente– "no se percibe el objeto pasivamente, como registro de datos puros, sino que se actúa, mediante inferencias" (11). En ausencia de herramientas más poderosas de orden neurobiológico, otra propiedad del conocimiento es que hay una relación estrecha entre la construcción del mismo y el lenguaje. Ello permite identificar la representación con el carácter semántico del concepto y sus relaciones, con el carácter sintáctico. El sentido que se le adjudica a estas tres propiedades del conocimiento, en este caso el científico, es su equiparación con estructuras gramaticales funcionales. Si esta estructura explicativa es correcta, es factible correlacionar esquemas mentales jerárquicamente estructurados (cognición) con la expresión comunicativa (lenguaje) de los sujetos en interacción, en este caso, la formación en un campo específico de la ciencia (curso programático de una carrera científica-ciencia biológica). "La organización conceptual contiene conceptos, conexiones lógicas e imágenes respecto de una zona de conocimiento, los cuales están articulados en dos dimensiones, la semántica y la epistemológica, que dan significado y justificación al contenido" (12). Además, "...el aparato cognitivo es semánticamente activo, proceso en el que se unen pensamiento y lenguaje" (12).

Someter a aprendices a una valoración de la expresión o del reconocimiento de estructuras lógicas de proposiciones referidas a conceptos fundamentales de alguna ciencia es una posibilidad

teórica de abordaje sistemático de la problemática. En el caso que aquí ocupa se optó por la de reconocimiento de estructuras lógicas construidas a partir de un criterio teórico que define las bases conceptuales de la ciencia (conocimiento específico) en cuestión. Con bases constructivistas se asume que cada sujeto posee un conocimiento previo que puede ser pertinente o no, que posea o no las 3 propiedades: lógica formal, gramatical y epistemológica. El inducir a reconocimiento de estructuras proposicionales a estos sujetos es una vía de discriminar ese conocimiento previo. Si luego de la intervención docente se somete nuevamente al sujeto al mismo reconocimiento es posible discriminar aquellos conceptos que modificaron esas propiedades y en el sujeto se asume como indicador de cambio cognitivo.

La evidencia del reconocimiento de estructuras lógicas deviene en una valoración pertinente de la comprensión de contenidos de esa ciencia o de un segmento de ella. Ello suministra información de que el sujeto en cuestión posee bases cognoscitivas que le permitirán asimilar conocimiento nuevo relativo a esta ciencia, con mayor capacidad que si se le suministra elevada cantidad de información que, en términos neuronales, tendrá poca eficacia de organización y jerarquización y por tanto, probablemente cierta dificultad adicional para provocar un cambio cognitivo. Esto es, la información básica organizada (con las 3 propiedades) puede permitir el acomodo cognoscitivo con mayor eficacia que un cúmulo aleatorio de ideas sueltas que no favorece la organización de representaciones por esquemas mentales: "El control y revisión de los procedimientos empleados en el aprendizaje implica establecer mecanismos de acción para la selección y adquisición de información, para su organización, jerarquización, categorización e integración" (13). El acúmulo de información no será más que eso, independientemente del tiempo sometido a aprendizaje del sujeto; la información pertinentemente estructurada por asimilación, ajuste y reacomodo, es compatible con una organización jerárquica. Esta última es un sustento (conocimiento previo) que permitirá al sujeto percibir e interpretar conocimientos adicionales. Si esto es correcto, se hace innecesario buscar ampliar la temporalidad o incrementar el *pensum* de estudios de una carrera. Se trata de una administración lógicamente estructurada que intenta fomentar una estructura conceptual de asimilación cognoscitiva referida a un campo de la ciencia. Como corolario teórico se recupera la aseveración de que "los conceptos científicos forman parte de un sistema, se adquieren por toma de conciencia de la propia actividad mental e implican relación especial con el

objeto por internalización de la esencia del propio concepto" (14).

METODOLOGÍA

Se diseñó un instrumento de valoración del cambio cognitivo, referido a la glucólisis, en estudiantes de la carrera de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, que cursan la materia de Bioquímica. La muestra se constituyó con un total de 36 estudiantes (luego de excluir aquellos que no estuvieron en la post-prueba), durante el ciclo escolar 2010-2011 (agosto 2010-enero 2011). Se utilizó posteriormente la prueba de Cronbach para validar los reactivos del instrumento (16 en total); 6 de ellos fueron eliminados y en consecuencia, se analizaron los 10 restantes. El mecanismo de diseño y elaboración consistió en elaborar un criterio teórico (conjunto de definiciones) con el apoyo de literatura especializada, cuyo contenido está referido a los conceptos fundamentales de esta área de la bioquímica. Se elaboró el criterio con base en la estructura de enunciados discursivos o proposiciones. Cada una de éstas se trasladó a un reactivo que en su conjunto, constituyó el instrumento completo. Dadas las características epistemológicas de la bioquímica, dichos enunciados se estructuraron bajo dos lenguajes: el castellano, con frases gramaticalmente sólidas que dan cuenta de algunos de los conceptos, cuya abstracción es posible traducirla al uso de palabras (semántica) y relaciones lógicas de las mismas (sintaxis). El otro fue el lenguaje puramente químico, es decir, ecuaciones que expresan procesos de reacciones. La fundamentación de la ecuación química es equivalente a la matemática: se trata de una igualdad (estequiometría), pero su fundamento teórico consiste en que se estructura de acuerdo a la inferencia de la lógica formal del tipo: si A, entonces B, por lo que el signo de igualdad se sustituye por una flecha de izquierda a derecha. Ya que las reacciones químicas que representan son reversibles, se agrega otra flecha en dirección inversa. Esto último significa que el estudiante tendrá que dar cuenta del conocimiento previo en química y química orgánica, necesariamente.

Los reactivos se construyen como preguntas para completar, con doble exclusión. Esto es, el estudiante opta por la sección que completa la estructura lógica o por otra que la excluye. Se deja la opción de **No sé** para efectos de eliminación de sesgo estadístico: se le asigna el valor **cero**, de tal forma que el estudiante se obligue a no utilizar el azar. El conjunto de respuestas se promedia y se procede al análisis estadístico con prueba de distribución de t de Student, se adjudicaron va-

riables numéricas continuas, de -0.5 a 1, a cada reactivo, como se explica abajo, para valorar el cambio significativo entre antes y después de la intervención docente, es decir, se utilizó una estimación paramétrica, consistente con el número de la muestra (36 estudiantes). El instrumento de aplicó al inicio (pre-prueba) y al final del curso (post-prueba). Se tomó el criterio estadístico de que cada reactivo, en promedio, deberá superar el valor crítico de expresión (0.75) para adjudicarle el carácter de reconocimiento de estructura lógica. El 0.75 es la mediana entre 1 punto y -0.5 puntos: si el estudiante opta por la parte que representa estructura lógica de la proposición se le adjudica el valor de 1; si opta por la parte que no posee estructura lógica, se le asigna el valor -0.5 (eliminando el sesgo de error por contestar al azar); si opta por **No sé**, se le asigna valor cero. En el grupo en estudio, la media de un reactivo que supera el valor crítico (0.75) en la pre-prueba, se identifica como conocimiento previo. La media que supera el valor crítico en la post-prueba, se identifica como indicador de cambio cognitivo durante la intervención docente. La media menor a 0.75, en la post-prueba, es indicador de un reactivo (concepto) refractario a la intervención docente.

RESULTADOS

Las medias de los resultados de los 12 reactivos del instrumento, de la pre-prueba y la post-prueba (Tabla 1), fueron analizadas con t de Student ($p = 0.001$) y se encontró que hay diferencia significativa favorable a la intervención docente (lo cual incluye el autoestudio o trabajo extra-aula). Esto es, el conjunto de reactivos denotaron un cambio estadístico significativo, en cuanto a la capacidad de reconocimiento de estructuras lógicas, lo cual indica una actividad positiva en la labor docente. Sin embargo, al considerar el valor crítico aceptado (0.75) para cada reactivo, como se observa en la Tabla 1, solamente el reactivo número 4 puede considerarse como indicador de un cambio cognitivo, es decir, de asimilación de un conocimiento significativo y como producto de la intervención docente. Ningún reactivo en la pre-prueba superó el valor crítico, lo cual es indicador de que no hay conocimiento previo respecto de algunos conceptos fundamentales de la glucólisis, en lo que a reconocimiento de estructuras lógicas se refiere. Excepto el reactivo con el número 4, el conjunto de reactivos mostró ser refractario al cambio cognitivo (reconocimiento de estructuras lógicas), indicando que todos ellos requieren un tratamiento adicional y diferenciador por parte de la intervención docente: ajustar, precisar y profun-

TABLA 1

Promedios de resultados de pre-prueba y post-prueba. *Superación de valor crítico de 0.75.

No de Reactivo	PRE-PRUEBA	POST-PRUEBA
1	0.192	0.429
2	0.173	0.652
3	0.115	0.277
4	0.327	0.786*
5	0.019	0.607
6	-0.17	0.348
7	0.154	0.625
8	0.154	0.321
9	0.462	0.482
10	0.385	0.607
11	0.25	0.08
12	0.173	0.205

dizar son mecanismos obligados, por parte de los profesores de la materia, para incidir en un cambio cognitivo significativo en conjunto, es decir, para su comprensión fundamental, gramatical, lógica y epistemológica, de los conceptos relacionados con la glucólisis. El carácter de refractario al cambio cognitivo se acuña aquí para resaltar los conceptos que no evidencian cambios significativos, en el conocimiento de los estudiantes, a pesar del esfuerzo formativo curricular.

El número de 36 estudiantes de la muestra es suficiente como para considerarlos integrados a una población de distribución normal. En virtud de lo anterior, se aplicó la prueba de validación de instrumento de Cronbach, en la post-prueba, y se obtuvo que 6 reactivos son propicios para el manejo del instrumento, con una validación de 0.812 (reactivos 1, 3, 4, 6, 8 y 9), los que serán aplicados en una segunda cohorte de estudiantes y se revalorarán los resultados obtenidos hasta aquí.

Pregunta 1:

1. La glucólisis es un proceso anaerobio
 - a. Que está establecido exclusivamente en la vida anaeróbica.
 - b. NO SÉ
 - c. Que tuvo que surgir en la atmósfera con poco oxígeno de la Tierra pre-eucariótica.

Pregunta 3:

2. La pequeña cantidad de energía que se captura durante las reacciones glucolíticas
 - a. Se almacena temporalmente en dos moléculas de ATP y dos de NADH.
 - b. NO SÉ
 - c. Se dirigen en forma de ATP hacia la cadena respiratoria.

Pregunta 4:

3. En organismos anaerobios la glucólisis
 - a. No existe.
 - b. NO SÉ
 - c. Puede llevar a que el piruvato se convierta en productos de desecho como etanol, ácido láctico o ácido acético.

Pregunta 6:

4. Durante la glucólisis la glucosa
 - a. Se fosforila dos veces.
 - b. NO SÉ
 - c. Sufrir varias fosforilaciones y desfosforilaciones alternadas dependiendo del organismo involucrado (animal o vegetal).

Pregunta 8:

5. La generación de ATP durante la glucólisis
 - a. Es de 2 ATP totales y 4 netos.
 - b. NO SÉ
 - c. Es de 4 ATP totales y 2 netos.

Pregunta 9:

6. $D\text{-Glucosa} + 2 \text{ ADP} + 2 \text{ Pi} + 2 \text{ NAD}^+$
 - a. $2 \text{ Piruvato} + 2 \text{ ATP} + 2 \text{ NADH} + 2 \text{ H}^+ + 2 \text{ H}_2\text{O}$
 - b. NO SÉ
 - c. $2 \text{ G-3-P} + 4 \text{ ATP} + 2 \text{ NADH} + 2 \text{ H}^+ + 2 \text{ H}_2\text{O}$

Nota: Los reactivos 2, 5, 7, 10, 11 y 12 fueron eliminados luego de la validación de Cronbach, durante la pre-prueba.

DISCUSIÓN

El instrumento valora el reconocimiento de estructuras lógicas con 3 propiedades: lógica formal, gramatical y epistemológica, que indiquen una estructura conceptual básica para la comprensión de la glucólisis y contenidos relativos. De esa forma los valores obtenidos no son calificación; orientan al profesor a reconocer conceptos que ya están dentro de conocimientos previos, en promedio, en los estudiantes; conocimientos que durante la intervención docente son modificados y conocimientos refractarios, esto es, aquellos que requieren mayor atención formativa y ser abordados con precisión

para conformar una base teórica que es el cambio cognitivo que faculte al egresado del curso interpretar conocimientos posteriores relativos a esta ciencia; su pertinencia en la aplicación formativa puede considerarse innovación educativa. Sin embargo, no puede perderse de vista que otros factores importantes están en juego pero que no forman parte de esta línea de investigación. Uno de estos, tal vez el principal, es la predisposición del estudiante a reconocerse como aprendiz y romper la inercia cultural que deja a la institución y al enseñante la responsabilidad de la asimilación del estudiante respecto al conocimiento científico. O sea que estos resultados no pueden considerarse, para su aplicación, como aislados; existen modelos que atacan la problemática bajo la perspectiva de la metacognición que sin duda, es clave para la modificación en los resultados esperados para la formación en ciencias. No por insuficiente, el abordaje de este estudio lo hace invalidante, al contrario, tendrá que encontrar coincidencia con otras líneas de investigación que apuntalen la formación superior en ciencias en México con la capacidad de competir con otras latitudes.

Se puede concluir que en la muestra estudiada la intervención docente favorece un cambio cognitivo en los estudiantes, en general, referente a conceptos fundamentales de glucólisis, en cuanto a reconocimiento de estructuras lógicas se refiere. Pero evidentemente esta intervención es insuficiente y al concluir el curso respectivo los estudiantes siguen sin manifestar una comprensión global del significado de la glucólisis a partir de sus conceptos fundamentales interrelacionados. Se entiende aquí como intervención docente, en términos genéricos, a las actividades generadas educativamente dentro

y fuera del aula y donde la interacción interpersonal (estudiante-profesor; estudiante-estudiante), las tareas formativas encomendadas al estudiante, el aparato didáctico utilizado y los textos manejados, están conectados al proceso formativo específico de la comprensión de la glucólisis bajo la supervisión de, al menos, un profesor.

CONCLUSIONES

La intervención docente tendrá que inclinarse por algún procedimiento constructivista que auxilie a romper los obstáculos epistemológicos en una mayor cantidad de conceptos. Por ejemplo, un recurso a mano es el uso de mapas conceptuales que tendrá que ser evaluado en una cohorte posterior, incorporando ya innovación educativa, entendida ésta como la aplicación de modelos de intervención docente interactivos, dinámicos, con base en los conocimientos previos de los estudiantes y el auxilio de nuevas tecnologías de la información. Los resultados y las conclusiones son aproximativas y temporales; se requerirá continuidad en la línea de investigación y consecuentemente, la posibilidad de sistematizar de forma recurrente el modelo y sus resultados con la finalidad de construir mecanismos de interpretación que definan de mejor manera eso que aún permanece bastante oscuro: cómo lograr la asimilación significativa del conocimiento en sujetos que tienen la necesidad de comprender abstracciones científicas como la glucólisis, mismas que serán fundamentales en las complejas relaciones posteriores con otros mecanismos metabólicos, fisiológicos y biológico-moleculares, en una formación científica cada vez con mayor énfasis estratégico. 

REFERENCIAS

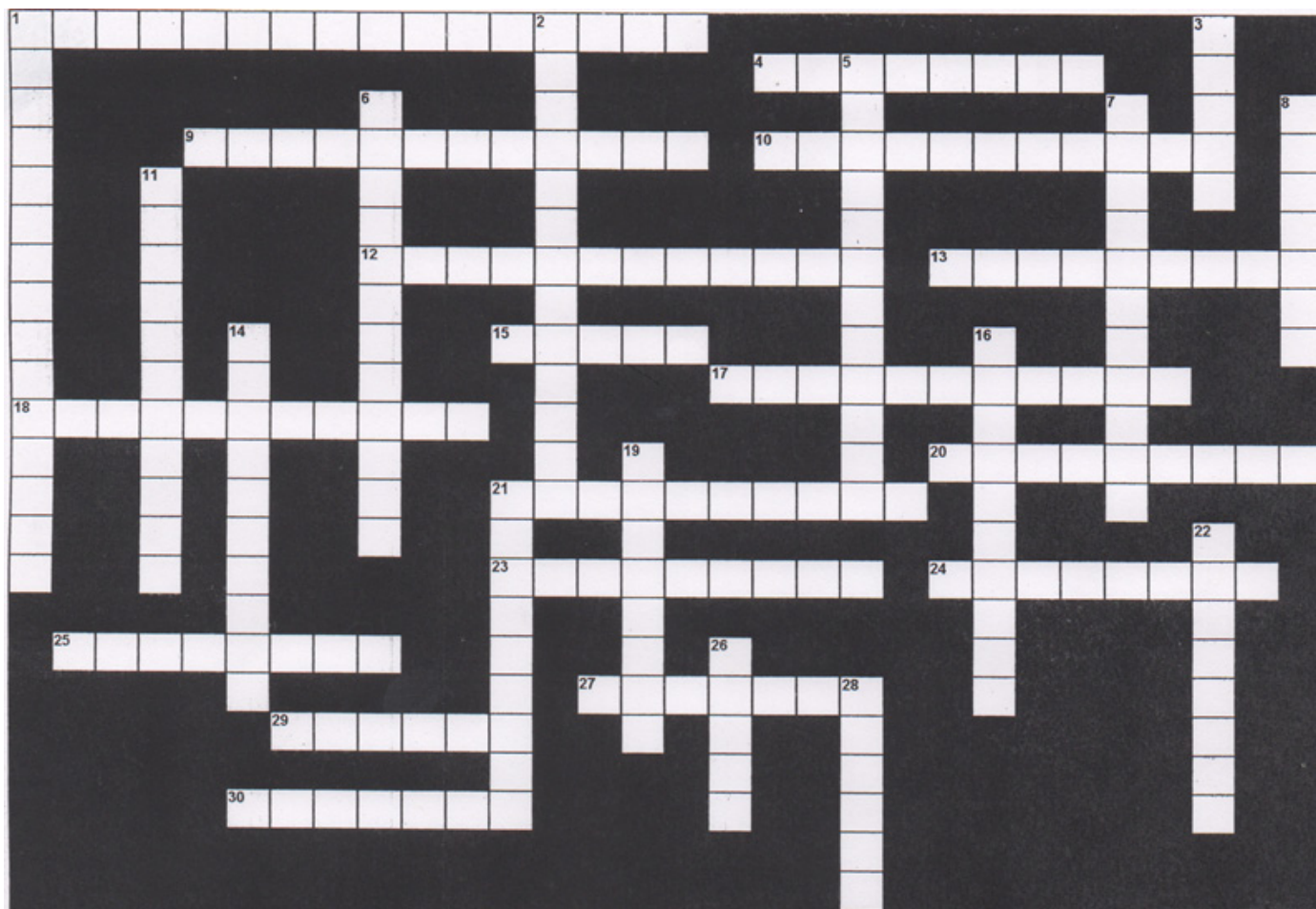
1. Álvarez LFJ (1998) La emergencia de la conciencia. En: de la Fuente R y Álvarez LFJ (1998) Biología de la mente. El Colegio Nacional-CFE, México: 50-72.
2. De la Fuente R (1998) Las bases neurobiológicas de la mente. Una visión de conjunto. En: de la Fuente R y Álvarez LFJ (1998) Biología de la mente. El Colegio Nacional-CFE, México: 9-22.
3. Ballesteros S (1999) Memoria humana: investigación y teoría. *Psichotema* 11(4): 705-723.
4. Mathews y otros (2002) Bioquímica. Pearson Educación, Madrid, pp 1335.
5. Mayes PA y DA Bender (2003) Glycolysis and the oxidation of pyruvate. En: Murray RK, DK Granner, PA Mayes & VW Rodwell (2003) *Harper's illustrated Biochemistry*. Lange Medical Books/Mc Graw Hill, New York: 136-144.
6. McKee T y McKee JR (2003) Bioquímica. La base molecular de la vida. Mc Graw Hill-Interamericana, Madrid, pp 804.
7. Stryer L (1990) Bioquímica. Reverté, Barcelona, pp 1084.
8. Voet D, Voet J (2006) Bioquímica. Panamericana, México, pp 1776
9. Pozo JI (2002) Teorías cognitivas del aprendizaje. Morata, Madrid, pp 264.

10. Campos MA y Gaspar HS (2009) Discurso y construcción de conocimiento. En: Campos MA (Coord.) (2009) Discurso, construcción de conocimiento y enseñanza. IISUE-UNAM-Plaza y Valdés Editores, México: 23-58.
11. Campos MA (2004) Una aproximación sociocultural a los procesos cognoscitivos en el contexto educativo. Perfiles Educativos 26(104): 7-32.
12. Campos MA, L Cortés R, S Gaspar H (1999) Análisis de discurso de la organización lógico-conceptual de estudiantes de biología de nivel secundaria. Revista Mexicana de Investigación Educativa 4(7): 27-77.
13. Organista PD (2005) Conciencia y metacognición. Avances en Psicología Latinoamericana 23: 77-89.
14. Cuevas NA, S Torres O (2011) Evaluación de adquisición de conocimientos de conceptos de ecología en estudiantes de bachillerato tecnológico en México. Revista Iberoamericana de Educación Superior 2(3): 130-151.

CRUCIBIOQ

EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE

Yolanda Saldaña Balmori
Correo E: balmori@laguna.fmedic.unam.mx



HORIZONTALES

- 1** Cuando ocurre este proceso, se acelera la pérdida de CO_2 y causa alcalosis respiratoria, el mecanismo que ayuda a corregirlo es mediante la respiración en una atmósfera enriquecida en CO_2 .
- 4** Químico danés que en 1909, propuso representar la concentración de hidrogeniones que desprenden los ácidos como el logaritmo negativo de la concentración de H^+ y lo definió como pH ($\text{pH} = -\log[\text{H}^+]$).
- 9** Mecanismo mediante el cual el organismo regresa a la relación 20/1 de bicarbonato/ácido carbónico, después de que un problema condujo a uno de los dos cuadros llamados acidosis o alcalosis.
- 10** La constante de _____ de un ácido es la que determina su grado de acidez, es la proporción que hay entre la molécula íntegra y sus productos que se representa:
 $\text{HA} \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{A}^-$ o bien $K_a = \frac{[\text{H}^+][\text{A}^-]}{[\text{HA}]}$; la homeostasis ácido-base en los seres vivos depende de este valor en los ácidos débiles.
- 12** Denominación del binomio formado por un ácido débil y su base conjugada; su presencia en los sistemas biológicos les protege de

los cambios bruscos de pH; algunos de los principales son $\text{H}_2\text{CO}_3/\text{HCO}_3^-$, $\text{H}_3\text{PO}_4/\text{H}_2\text{PO}_4^-$, proteína/ión proteínato.

- 13 Esta anhidrasa es la enzima que cataliza en los eritrocitos la hidratación del CO_2 para dar lugar a la formación del ácido carbónico.
- 15 Según Arrhenius son las sustancias que liberan iones OH^- en solución acuosa; según el monto de liberación de estos iones el pH puede encontrarse entre 7.1 y 14.0.
- 17 Proteína que actúa como un sistema amortiguador que transporta en la sangre al CO_2 proveniente de los tejidos para eliminarlo por vía pulmonar.
- 18 Hormona mineralocorticoide que induce la reabsorción del Na^+ en el riñón, así como la excreción de K^+ en la orina.
- 20 Ión que se encuentra presente en todas las sustancias llamadas alcalinas y es responsable de aumentar los valores de pH sanguíneos por arriba de 7.0.
- 21 El abuso de estas sustancias durante el tratamiento de la úlcera péptica conduce a un cuadro de alcalosis metabólica ya que el bicarbonato de sodio al reaccionar con agua forma ácido carbónico (ácido débil) e hidróxido de sodio (base fuerte).
- 23 Ácido presente en el principal amortiguador del espacio extracelular, su participación junto con el bicarbonato, en condiciones fisiológicas, proporciona un valor de pH de 7.4
- 24 En el cuadro patológico denominado _____ metabólica, el riñón no elimina el exceso de iones hidrógeno y el bicarbonato se encuentra disminuido (con un valor inferior a 24 mEq/L, lo que conduce a que la relación de bicarbonato/ácido carbónico sea inferior al valor fisiológico de 20:1 y que ocasiona una disminución del pH sanguíneo.
- 25 La _____ de Henderson-Hasselbach se emplea para conocer el pH de una solución, una vez que se conozca las concentraciones del ácido débil y de su sal conjugada así como el valor del pKa.
- 27 Así se clasifica a los ácidos o a las bases que se ionizan parcialmente en solución acuosa, por ejemplo: $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ o $\text{NH}_4\text{OH} \rightarrow \text{NH}_4^+ + \text{OH}^-$
- 29 En 1884 Arrhenius enunció la teoría de las reacciones ácido-base indicando que los _____ son las sustancias que contienen hidrógeno y en disolución acuosa liberan hidrogeniones.
- 30 Así se designan a las bases o ácidos que en presencia de agua se disocian completamente, ejemplos NaOH o H_2SO_4 .

VERTICALES

- 1 Se presenta cuando hay enfermedad pulmonar obstructiva, neumonía, edema pulmonar, entre otras causas, lo que ocasiona una alta concentración de H_2CO_3 plasmático, patología que se identifica como acidosis respiratoria, la compensación es realizada principalmente por el riñón que excreta una orina ácida
- 2 La _____ de H^+ en las soluciones se designa como un valor de pH, en las soluciones ácidas es inferior a 7.0, en las neutras igual a 7.0 y en las alcalinas superior a 7.0
- 3 Su pH tiene el rango más amplio ya que puede variar de 4.0 a 8.0 (10,000 veces la $[\text{H}^+]$) debido a que integra a los productos de desecho provenientes del metabolismo de los nutrimentos.
- 5 La acidosis _____ se caracteriza porque los pulmones no pueden eliminar todo el CO_2 que se produce en el organismo presentando una pCO_2 superior a 40 mm de Hg; algunas posibles causas de esta alteración son la enfermedad broncopulmonar, la intoxicación por barbitúricos y la asfixia.
- 6 Alteración del pH debida a la sobreproducción de los ácidos acetoacético y β -hidroxibutírico, como consecuencia de la disminución de la oxidación de la glucosa por la deficiencia o ausencia de insulina.
- 7 La concentración plasmática de este ión se mide en unidades de pH en donde los valores normales fluctúan entre 7.35 a 7.45
- 8 Este amortiguador, junto con el de bicarbonato, constituyen los principales sistemas que regulan el pH de los humanos
- 11 Base conjugada del sistema amortiguador más importante de la sangre, para mantener el pH fisiológico debe haber 20 partes de éste, por una del ácido.
- 14 La alcalosis _____ es el trastorno del equilibrio ácido-base en el que hay un pH superior a 7.45 por aumento de HCO_3^- y pérdida de Na^+ , Cl^- , H^+ y agua; puede deberse al tratamiento con diuréticos, al uso de antiácidos por vía parenteral, también puede presentarse debido a vómito persistente, a lavados gástricos o bien a la ingestión incrementada de sustancias alcalinas; cuando el valor de pH llega a 7.65 hay vasoconstricción cerebral y probabilidad de muerte.
- 16 La _____ de los ácidos y las bases débiles genera iones y se designa como una reacción en equilibrio entre la concentración de las

moléculas no disociadas y la de los disociados; en el agua a 24°C, sólo una molécula se encuentra como H^+ y OH^- por cada 10,000,000 moléculas íntegras, de ahí surge el valor de $pH = 7.0$

- 19** En esta patología hay una alta producción endógena de ácidos orgánicos, designados como cuerpos cetónicos que pueden conducir a una acidosis metabólica.
- 21** En la _____ respiratoria hay una disminución de la concentración de hidrogeniones lo que conduce a que el pH se encuentre elevado con respecto a lo fisiológico debido entre otras causas a hiperventilación.

22 Este ión se forma debido a que el hidrógeno es muy pequeño y no existe en forma libre por lo que interacciona con el oxígeno de una molécula de agua (H_3O^+)

26 Órgano encargado de mantener constante la concentración plasmática de bicarbonato, debido a que puede reabsorberlo o generarlo en función del pH de las células tubulares.

28 Líquido biológico en donde la medición de la acidez o alcalinidad es un indicativo del estado del equilibrio ácido-base; el principal amortiguador que regula este proceso es el sistema bicarbonato/ácido carbónico para mantener el pH a los valores de 7.35 a 7.45.

MEMORIA EPIGENÉTICA EN CÉLULAS REPROGRAMADAS

Juan Espinasa Jaramillo¹, Mauricio Cruz Loya², Itzel Gonzalez Ishida³

¹Departamento de Bioquímica y Biología Estructural, Instituto de Fisiología Celular,

²Departamento de Genética Molecular, Instituto de Fisiología Celular,

³Departamento de Fisiología, Facultad de Medicina, UNAM; Ciudad de México.

Introducción

Durante el desarrollo de los organismos multicelulares, sus células sufren un proceso de diferenciación. En las etapas más tempranas del desarrollo, se les conoce como células pluripotenciales, ya que pueden dar origen a distintos tipos celulares. Cada uno de ellos tiene funciones específicas en el organismo, por ejemplo, las células epiteliales sirven para dar protección al tejido, mientras que los eritrocitos se encargan de transportar al oxígeno por el torrente sanguíneo.

Cada célula somática tiene una copia del material genético completo del organismo. Para llevar a cabo el proceso de diferenciación, se deben silenciar o prender genes específicos. No se conocen con certeza los mecanismos moleculares que llevan a esto, sin embargo se sabe que la metilación del DNA juega un papel importante en este proceso.

Las células embrionarias (fESC, por sus siglas en inglés) podrían tener importantes aplicaciones terapéuticas, ya que tienen la capacidad de diferenciarse en cualquier tipo celular, y por lo tanto, al menos en teoría, de regenerar cualquier tejido. Sin embargo, existe una gran controversia sobre si es ético o no el uso de fESC humanas. Debido a esto, nuevas líneas de investigación se han enfocado en diseñar métodos para transformar una célula diferenciada en una pluripotencial. Las técnicas que se han desarrollado con este objetivo son la transferencia nuclear, la reprogramación por factores de transcripción y la fusión celular.

En esta nota nos enfocamos en comparar las dos técnicas existentes para obtener células pluripo-

tenciales aplicables a la terapia médica, la transferencia nuclear y la reprogramación por factores de transcripción.

Técnicas para obtener células pluripotenciales

Transferencia nuclear

La transferencia nuclear consiste en tomar el núcleo de una célula diferenciada y colocarlo dentro de un ovocito sin núcleo. El citoplasma de un ovocito contiene elementos que modifican la expresión génica en la cromatina que dará origen a un organismo nuevo, razón por la cual se puede obtener una copia idéntica del organismo del cual proviene el núcleo. Un caso muy famoso del uso de esta técnica es el de la oveja "Dolly" que se originó como la primera clona idéntica de un mamífero.

Reprogramación por factores de transcripción

Esta técnica de reprogramación consiste en la adición de factores de transcripción que participan en la remodelación de la cromatina al citoplasma de una célula diferenciada. Los factores usados más comúnmente son Myc, Oct4, Sox2 y Klf4.

Comparación entre la transferencia nuclear y la reprogramación por factores de transcripción

Kim y colaboradores (1) compararon el parecido a células embrionarias de células pluripotenciales obtenidas por ambos métodos. Para ello, observaron los patrones de metilación y la eficiencia en la

Abreviaturas

fESC (*fertilized embryonic stem cell*): Célula embrionaria fertilizada.

F-iPSC (*fibroblast derived induced pluripotent stem cell*): Célula pluripotencial inducida derivada de fibroblastos.

B-iPSC (*blood derived induced pluripotent stem cell*): Célula pluripotencial inducida derivada de células sanguíneas.

ntESC (*nuclear transfer embryonic stem cell*): Célula embrionaria obtenida por transferencia nuclear.

diferenciación hacia distintos tipos celulares entre fESC, células pluripotenciales obtenidas por transferencia nuclear (ntESC) y por reprogramación por factores de transcripción de fibroblastos (F-iPSC) y células sanguíneas (B-iPSC).

Los resultados de sus experimentos mostraron que las células reprogramadas tienen patrones residuales de metilación que son consistentes con los patrones del tipo celular de origen. Las F-iPSC y B-iPSC mostraron una mayor propensión a diferenciarse a su tipo celular de origen que a otros tipos celulares.

Las ntESC también mostraron metilaciones residuales, sin embargo, sus patrones de metilación eran más parecidos a los de células embrionarias que los de iPSC. Consistente con lo anterior, estas células no mostraron preferencia a diferenciarse a su tipo celular original.

Un resumen de los resultados de este trabajo se muestra en la figura 1.

Discusión

El trabajo de Kim y colaboradores muestra claramente que las células reprogramadas retienen patrones de metilación de su tipo celular de origen, lo cual indica que ambos métodos de reprogramación aún son imperfectos. Sin embargo, las célu-

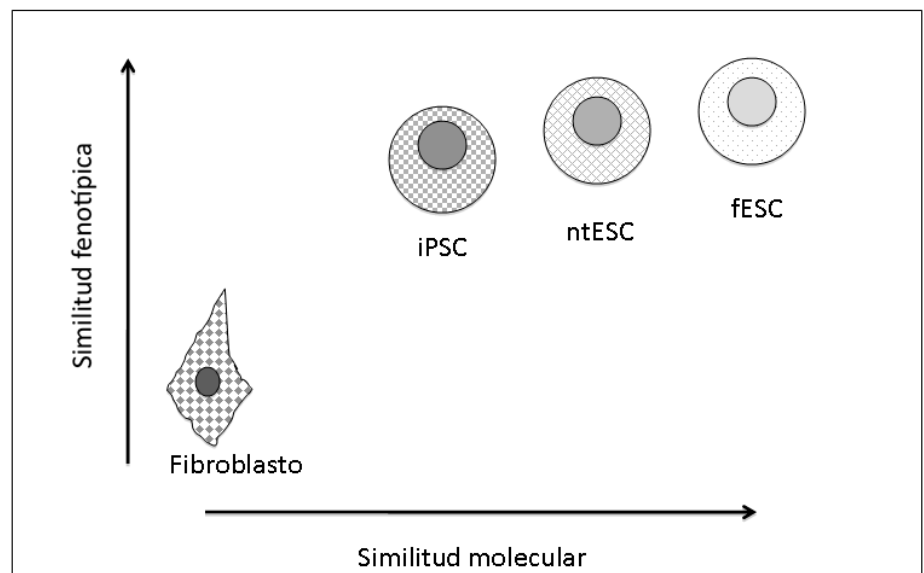
las obtenidas por transferencia nuclear son más similares a las células embrionarias que las iPSC, por el parecido tanto de su fenotipo como de sus patrones de metilación. Aunque fenotípicamente no se ve gran diferencia entre las células reprogramadas por transferencia nuclear y las células embrionarias, las diferencias que presentan a nivel molecular son bastante más notables. Esto es algo que hay tener en cuenta en trabajos posteriores.

El uso de los dos métodos puede tener diferentes objetivos. Por ejemplo, las células que se obtienen por transferencia nuclear, al ser más parecidas a las células embrionarias, podrían servir para la regeneración de tejido dañado. En cambio, el estudio de las iPSC puede aclarar el papel de la metilación de ciertos genes en relación con las funciones celulares, o a desarrollar tipos celulares difíciles de obtener a partir de ntESCs o células embrionarias. Por ahora nos queda esperar a ver los próximos avances que se den en el campo. 

Referencias

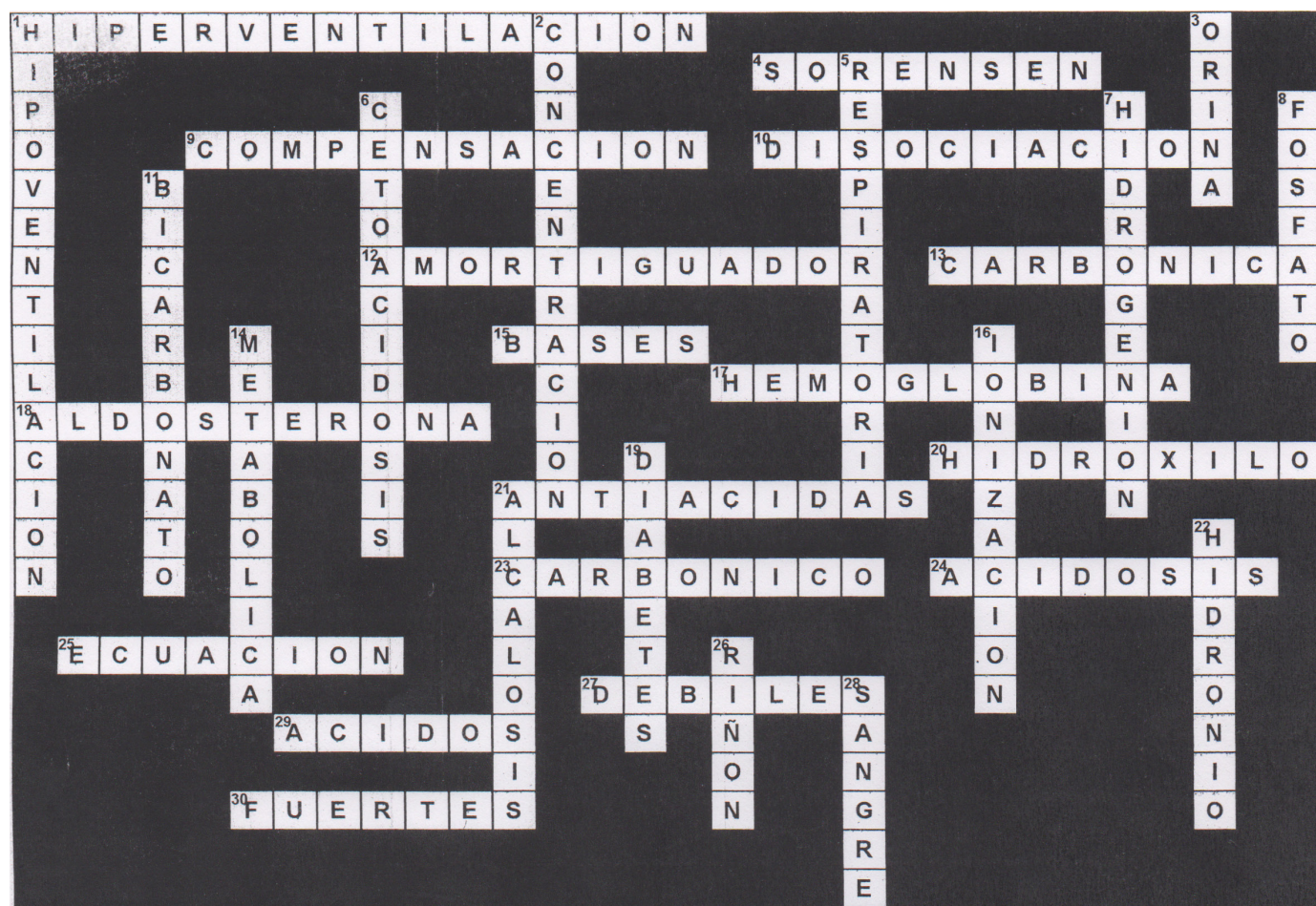
1. Kim KA y colaboradores (2010) Epigenetic memory in induced pluripotent stem cells. *Nature* 467:285-290.
2. Zwaka TP (2010) Stem cells: Troublesome memories. *Nature* 467:280-281.

Figura 1. Adaptada del artículo de Zwaka (2). Las iPSC, ntESC y fESC tienen fenotipos muy similares entre ellas, sin embargo los patrones de metilación de su DNA tienen diferencias importantes. Las ntESC, por su parecido tanto fenotípico como molecular son más cercanas a las fESC que las iPSC.



SOLUCIÓN AL CRUCIBIOQ EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE

Yolanda Saldaña Balmori
Correo E: balmori@laguna.fmedic.unam.mx



ÍNDICE ANUAL DE LA REVISTA DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA 2011

AUTORES DE EDITORIALES

Calderón Salinas José Víctor. (2011) Treinta años de la Revista de Educación Bioquímica: satisfacciones y retos. REB 30(4):131

León Cázares Jesús Manuel. (2011) Boletín de Educación Bioquímica (BEB). Los primeros diez años, 1982 a 1991. REB 30(3):93-97

Piña Garza Enrique. (2011) Parece que fue ayer... REB 30(1):1-2

Saldaña Balmori Yolanda. (2011) Desde hace 30 años. REB 30(2):43-44

AUTORES DE LOS ARTÍCULOS

Barrales Cureño Hebert Jair y Soto Hernández Marcos. (2011). Bioquímica de los taxoides utilizados contra el cáncer. REB 30(1):12-20

Barros-Ríos Jaime, Malvar Rosa A y Santiago Rogelio. (2011) Función de la pared celular del maíz (*Zea mays*, L.) como mecanismo de defensa frente a la plaga del taladro (*Ostria nubilalis* HüB y *Sesamia nonagrioides* Lef.). REB 30(4):132-142

Cano-Estrada Araceli y González-Halphen Diego. (2011) F1F0-ATP Sintasa y sus diferencias estructurales. REB 30(3):98-108

de la Paz Orozco Aurora. (2011) La célula sintética ¿Un paso hacia la vida artificial? REB 30(3):116-121

García Salcedo José Javier, Serrano Gallardo Luis Benjamín, Recio Vega Rogelio y Calderón Salinas José Víctor. (2011) Tolerancia a la glucosa en personas mayores de 60 años. REB 30(1):3-11

García-Gómez Elizabeth y González-Pedrajo Bertha. (2011) Transglicosilasas líticas asociadas a los sistemas de secreción en bacterias Gram negativas. REB 30(2): 45-55

García-Torres Itzhel y Pérez-Montfort Ruy. (2011) Avances en la identificación de blancos terapéuticos y el diseño racional de fármacos contra la enfermedad de Chagas. REB 30(2):68-81

Jiménez-López Sara y Sánchez de Jiménez Estela. (2011) El factor eIF4G: la proteína andamio del complejo de inicio de la traducción en eucariontes. REB 30(4):143-148

Lara-Núñez Aurora y Díaz-Pontones David Manuel. (2011) Movilización de mananos de reserva en semillas durante la germinación y post-germinación. REB 30(3):109-115

Martínez-Sámano Jesús, Torres-Durán Patricia Victoria y Juárez-Oropeza Marco Antonio. (2011) El glutatión y su asociación con las enfermedades neurodegenerativas, la esquizofrenia, el envejecimiento y la isquemia cerebral. REB 30(2):56-67

Torres Ochoa Sergio R. (2011) Valoración estadística de cambio cognitivo en estudiantes de Biología, usando los conceptos fundamentales de la glucólisis. REB 30(4):149-155

AUTORES DE OTRAS COMUNICACIONES

Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A. C. (2011) Convocatoria al XIX Congreso. REB 30(1):31

Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A.C. (2011) Convocatoria para presentar trabajos en el XIX Congreso. REB 30(1):32-33

Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A.C. (2011) Programa del XIX Congreso. REB 30(1):34

Calderón Salinas José Víctor. (2011) A la memoria del Dr. Marcos Rojkind Matluk. REB 30(3):126-128

Espinasa Jaramillo Juan, Cruz Loyola Mauricio y González Ishida Itzel. (2011) Memoria epigenética en células reprogramadas. REB 30(4):159-160

Gutiérrez Alexander y Saldaña Balmori Yolanda. (2011) Metabolitos secundarios. CRUCIBIOQ y su Solución. REB 30(2):82-84, 88

Medina Morán Salvador. (2011) ¿Un error en la Piedra de Rosetta? REB 30(1):21-27

Piña Garza Enrique. (2011) José Laguna García (1922-2011) REB 30(3):125

Saldaña Balmori Yolanda. (2011) Los lípidos en la obesidad. CRUCIBIOQ y su Solución. REB 30(1):28-30,35

Saldaña Balmori Yolanda. (2011) Integración Metabólica. CRUCIBIOQ y su Solución. REB 30(3):122-124, 129

Saldaña Balmori Yolanda. (2011) Equilibrio ácido-base. CRUCIBIOQ y su Solución. REB 30(4):156-158, 161

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Cell Signaling Networks. REB 30(1):41

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Cell Signaling Networks. REB 30(2):91

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Convocatoria a todos los socios numerarios. REB 30(1):36

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Convocatoria a todos los socios numerarios. REB 30(2):85

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Small Meeting on Yeast Transport and Energetics. REB 30(1):38

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) Small Meeting on Yeast Transport and Energetics. REB 30(2):87

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) II Congreso de Bioquímica y Biología Molecular de Bacterias. REB 30(1):37

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) II Congreso de Bioquímica y Biología Molecular de Bacterias. REB30(2):86

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) XIV Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas. REB 30(1):40

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) XIV Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas. REB 30(2):90

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) XVII Reunión de la rama de Bioenergética y Biomembranas. REB 30(1):39

Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. (2011) XVII Reunión de la rama de Bioenergética y Biomembranas. REB 30(2):89

TÍTULOS DE EDITORIALES

Boletín de Educación Bioquímica (BEB). Los primeros diez años, 1982 a 1992. (2011). León Cázares Jesús Manuel. REB 30(3):93-97

Desde hace 30 años. (2011) Saldaña Balmori Yolanda. REB 30(2):43-44

Parece que fue ayer... (2011) Piña Garza Enrique. REB 30(1):1-2

Treinta años de la Revista de Educación Bioquímica: satisfacciones y retos. (2011) Calderón Salinas José Víctor. REB 30(4):131

TÍTULOS DE LOS ARTÍCULOS

Avances en la identificación de blancos terapéuticos y el diseño racional de fármacos contra la enfermedad de Chagas. (2011) García-Torres Itzhel y Pérez-Montfort Ruy. REB 30(2):68-81

Bioquímica de los taxoides utilizados contra el cáncer. (2011) Barrales Cureño Hebert Jair y Soto Hernández Marcos. REB 30(1):12-20

El factor eIF4G: la proteína andamio del complejo de inicio de la traducción en eucariontes. (2011) Jiménez-López Sara y Sánchez de Jiménez Estela. REB 30(4):143-148

El glutatión y su asociación con las enfermedades neurodegenerativas, la esquizofrenia, el envejecimiento y la isquemia cerebral. (2011) Martínez-Sámano Jesús, Torres-Durán Patricia Victoria y Juárez-Oropeza Marco Antonio. REB 30(2):56-67

F1F0-ATP Sintasa y sus diferencias estructurales. (2011) Cano-Estrada Araceli y González-Halphen Diego. REB 30(3):98-108

Función de la pared celular del maíz (*Zea mays*, L.) como mecanismo de defensa frente a la plaga del taladro (*Ostrinia nubilalis* Hüb y *Sesamia nonagrioides* Lef.). (2011) Barros-Ríos Jaime, Malvar Rosa A y Santiago Rogelio REB 30(4):132-142

La célula sintética ¿Un paso hacia la vida artificial?. (2011) de la Paz Orozco Aurora. REB 30(3):116-121

Movilización de mananos de reserva en semillas durante la germinación y post-germinación. (2011) Lara-Núñez Aurora y Díaz-Pontones David Manuel. REB 30(3):109-115

Tolerancia a la glucosa en personas mayores de 60 años. (2011) García Salcedo José Javier, Serrano Gallardo Luis Benjamín, Recio Vega Rogelio y Calderón Salinas José Víctor. REB 30(1):3-11

Transglicosilasas líticas asociadas a los sistemas de secreción en bacterias Gram negativas. (2011) García-Gómez Elizabeth y González-Pedrajo Bertha. REB 30(2):45-55

Valoración estadística de cambio cognitivo en estudiantes de Biología, usando los conceptos fundamentales de la glucólisis. (2011) Torres Ochoa Sergio R. REB 30(4):149-155

TÍTULOS DE OTRAS COMUNICACIONES

A la memoria del Dr. Marcos Rojkind Matluk. (2011) Calderón Salinas José Víctor. REB 30(3):126-128

Cell Signaling Networks. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):41

Cell Signaling Networks. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):91

Convocatoria a todos los socios numerarios. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):36

Convocatoria a todos los socios numerarios. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):85

Convocatoria al XIX Congreso. (2011) Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A. C. REB 30(1):31

Convocatoria para presentar trabajos en el XIX Congreso. (2011) Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A.C. REB 30(1):32-33

Equilibrio ácido-base. CRUCIBIOQ y su Solución. (2011) Saldaña Balmori Yolanda. REB 30(4):156-158, 161

José Laguna García (1922-2011). (2011) Piña Garza Enrique. REB 30(3):125

Integración Metabólica. CRUCIBIOQ y Solución. (2011) Saldaña Balmori Yolanda. REB 30(3):122-124, 129

Los lípidos en la obesidad. CRUCIBIOQ y su Solución. (2011) Saldaña Balmori. Yolanda. REB 30(1):28-30,35

Memoria epigenética en células reprogramadas. (2011) Espinasa Jaramillo Juan, Cruz Loyola Mauricio y González Ishida Itzel. REB 30(4):159-160

Metabolitos secundarios. CRUCIBIOQ y su Solución. (2011) Gutiérrez Alexander y Saldaña Balmori Yolanda. REB 30(2):82-84, 88

Programa del XIX Congreso. (2011) Asociación Mexicana de Profesores de Bioquímica, A.C. REB 30(1):34

Small Meeting on Yeast Transport and Energetics. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):38

Small Meeting on Yeast Transport and Energetics. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):87

¿Un error en la Piedra de Rosetta? (2011) Medina Morán Salvador. REB 30(1):21-27

II Congreso de Bioquímica y Biología Molecular de Bacterias. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):37

II Congreso de Bioquímica y Biología Molecular de Bacterias. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):86

XIV Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):40

XIV Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):90

XVII Reunión de la rama de Bioenergética y Biomembranas. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(1):39

XVII Reunión de la rama de Bioenergética y Biomembranas. (2011) Sociedad Mexicana de Bioquímica, A.C. REB 30(2):89

INSTRUCCIONES PARA LOS COLABORADORES DE LA REVISTA DE EDUCACIÓN BIOQUÍMICA (REB)

La REB es una revista dedicada a la divulgación de temas interesantes y relevantes en el campo de la Bioquímica y sus áreas afines. La Revista está dirigida a profesores y a estudiantes de licenciatura y de posgrado, por lo cual los trabajos que se sometan para su publicación deberán de ser suficientemente claros y explícitos. Los temas se deben de presentar de forma sencilla, organizada y que de manera gradual permitan la comprensión del trabajo.

Se aceptan contribuciones en forma de artículos de revisión y otras comunicaciones que se ajusten a los siguientes lineamientos editoriales:

I. ARTÍCULOS DE REVISIÓN

- 1) Portada. En el primer párrafo incluir el título, el cual debe de ser claro, simple, atractivo y evitar las abreviaturas o, en su caso, definirlos al inicio del texto. En el siguiente párrafo se anotarán los nombres completos de los autores, iniciando por el nombre propio completo. La afiliación de los autores se escribirá en el siguiente párrafo, indicando el departamento, la institución, la ciudad y estado, el país y la dirección de correo electrónico del autor responsable. La afiliación de los autores se indicará con números entre paréntesis. Se proporcionará un título breve con un máximo de 60 caracteres.
- 2) Texto. El artículo deberá ser escrito en el procesador de textos "Word", con una extensión máxima de 15 cuartillas a doble espacio, en "Times New Roman 12" como fuente de la letra, sin formato de texto, tabuladores o pies de página. Las figuras y tablas se presentarán separadas del texto.
- 3) Resumen. Se deberán incluir un resumen en idioma español y uno en inglés (Abstract) de no más de diez renglones.
- 4) Palabras clave. Se deberá proporcionar de tres a seis palabras clave en idioma español y en inglés.
- 5) Referencias. Se sugieren no más de 15 citas bibliográficas, tanto específicas como de lecturas recomendadas, lo que obliga a los autores a seleccionar aquellas referencias realmente importantes e informativas. Las referencias se indicarán en el texto con números entre paréntesis de acuerdo a su orden de aparición. Las referencias se enlistarán al final del trabajo y deben contener: apellidos e iniciales de todos los autores, año de publicación entre paréntesis, título completo del artículo y después de un punto, el nombre oficial de la revista abreviado como aparece en el Current Contents, número del volumen y antecedido por dos puntos, el número de la primera y última páginas, de acuerdo con el siguiente ejemplo:

Martin GM, Austad SN, Johnson TE (1996) Generic analysis of ageing: role of oxidative damage and environmental stresses. *Nature* gen 113:25-34.

Los artículos en libros deberán citarse de la siguiente forma:

Wood KJ (1992) Tolerance to alloantigens. En: *The Molecular Biology of Immunosuppression*. Editor: Thomson A W. John Wiley and Sons Ltd, pp 81-104.

Los libros podrán incluir las páginas totales o las consultadas y se citarán de acuerdo con este ejemplo:

Lehninger AL, Nelson DL, Cox MM (1993) *Principles of Biochemistry*. Worth Publishers, New York, NY, USA, p 1013.

- 6) Figuras y Tablas. Se aceptarán como máximo seis ilustraciones, incluyendo figuras y tablas. Las figuras se pueden presentar en formato "jpg" o integradas en un archivo de "Power Point" o del mismo "Word" separadas del texto del artículo. Las figuras deben de estar en blanco y negro, sin fondo ni sombreados. Las tablas deben de estar en "Word" sin formatos especiales, separadas del texto del artículo. Las figuras y las tablas se deberán numerar

con arábigos. Las leyendas y los pies de figuras se deberán presentar en una hoja aparte. Se deberá considerar que las figuras y las tablas se reducirán a la mitad o a un cuarto de las dimensiones de una hoja tamaño carta; las letras y números más pequeños no deben ser menores de dos milímetros. En caso de emplear figuras previamente publicadas, deberá darse el crédito correspondiente u obtener el permiso para su publicación. Las figuras dentro del texto deberán mencionarse con minúsculas, la palabra entera y sin paréntesis; cuando se haga referencia a ellas deberá citarse con la abreviatura, la primera letra mayúscula (Fig 2). Las tablas siempre llevarán la primera letra a mayúscula (Tabla 2). Para la versión electrónica de la revista se pueden admitir figuras a color, en tal caso se deberán de enviar ambos formatos en blanco y negro y en color.

- 7) Abreviaturas. Las abreviaturas poco comunes que se utilicen en el texto deberán definirse entre paréntesis, la primera vez que se utilicen.

II) OTRAS COMUNICACIONES

- 1) Los temas de las otras comunicaciones pueden ser muy variados; desde resúmenes de artículos científicos interesantes, relevantes o significativos, información científica o académica de interés general, avisos de reuniones académicas y cursos, bolsa de trabajo o comentarios de artículos publicados previamente en la REB, cartas al editor, etcétera.
- 2) El contenido deberá ser desarrollado en forma resumida y de una manera explícita en no más de dos páginas.
- 3) Se aceptará un máximo de dos referencias que se incluirán entre paréntesis en el texto, como se indica en el inciso I-5. Se podrá incluir una figura o una tabla, con las características que se indican en el inciso I-6.

Los manuscritos que no cumplan con las especificaciones de la revista no serán aceptados de primera instancia para su revisión. Los manuscritos serán evaluados por tres revisores, quienes opinarán sobre la relevancia del trabajo en un lapso no mayor de dos meses. Las correcciones y sugerencias de los revisores serán enviadas al autor responsable para su corrección e incorporación en el manuscrito. El manuscrito corregido por los autores deberá ser devuelto a la revista, en un lapso no mayor a 30 días; de otra forma se considerará como un manuscrito enviado por primera vez. Una vez aceptado el trabajo, las pruebas de galera, se enviarán al autor responsable.

Los archivos electrónicos se deberán enviar a la Revista de Educación Bioquímica como archivos adjuntos (reb@bq.unam.mx), con atención al Editor en Jefe y a partir de una dirección de correo electrónico que será considerada como la dirección oficial para la comunicación con los autores. El autor responsable deberá identificar plenamente su adscripción con teléfono y dirección postal para comunicaciones posteriores. En el texto del mensaje se debe expresar la solicitud para considerar la posible publicación del artículo, el título del mismo, los nombres completos de los autores y su adscripción institucional, así como el número, tipo y nombre de los archivos electrónicos enviados.