

# Vocabulario inglés-español de bioquímica y biología molecular (5.ª entrega)

Gonzalo Claros,\* María Verónica Saladrigas\*\* y Diego González-Halphen\*\*\*

**ABC domain:** dominio ABC.

→ ATP-BINDING DOMAIN.

**ABC protein:** proteína de la familia ABC.

Cualquiera de los miembros de la mayor familia conocida de proteínas que transportan sustancias a través de una membrana celular. La sigla «ABC», que da nombre a la familia —o a la «superfamilia», como algunos gustan llamarla debido a la gran cantidad de miembros que la componen—, es la abreviatura de *ATP-binding cassette*, uno de los dos dominios de unión a ATP localizados en el citoplasma celular que, junto con otros dos dominios transmembranaarios que proporcionan la especificidad por el sustrato, son característicos de estas proteínas (véase la figura 1).

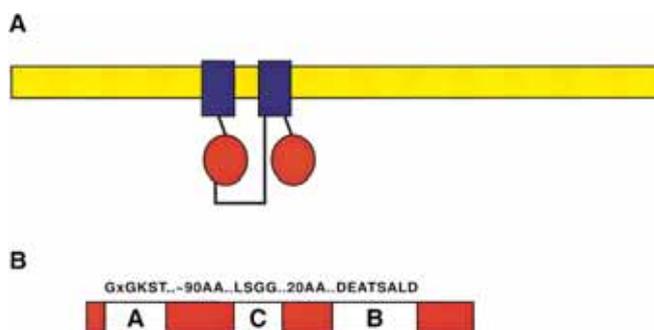
**Observación:** las sustancias transportadas a través de la membrana celular son muy diversas (p. ej.: metabolitos, lípidos, esteroides y fármacos), y el transporte se hace generalmente en una sola dirección y con gasto de energía mediante hidrólisis de ATP. En los organismos eucariotas, estos transportadores por lo general movilizan compuestos desde el citoplasma hacia el exterior de la célula o hacia el interior de un orgánulo (mitocondria, retículo endoplasmático, peroxisomas, etc.). Por el contrario, en las bacterias, estas proteínas participan sobre todo en la importación de compuestos esenciales que no pueden ingresar en la célula por mecanismos de difusión (p. ej.: hidratos de carbono, vitaminas, iones metálicos, etc.). Por lo menos seis miembros de la familia se asocian a transporte de fármacos y están implicados en mecanismos de multiresistencia farmacológica en enfermedades como el cáncer. No todas las proteínas ABC desempeñan una función de transporte. Por ejemplo, la enzima de reparación del ADN, UvrA, es una proteína ABC sin función transportadora.

**ABC superfamily:** superfamilia de proteínas ABC.

→ ABC PROTEIN.

**activator:** activador.

1. *Biol. Mol.* Proteína con función reguladora que aumenta la frecuencia de transcripción de un gen. Por lo general se trata de un factor de transcripción que reconoce y se une a una secuencia nucleotídica breve cerca del promotor del gen que regula, al promotor mismo o a un potenciador de la transcripción.



**Figura 1.** Diagrama de un transportador ABC típico. A) Estructura esquemática de la proteína (cuadrados y círculos en azul y rojo) dentro de la membrana plasmática (en amarillo), con dos dominios transmembranaarios (en azul) y dos dominios citoplasmáticos de unión a ATP (en rojo). B) Cada dominio de unión a ATP de la proteína ABC contiene dos motivos breves, que también están presentes en otras proteínas con dominios de unión a nucleótidos, denominados Walker A y Walker B, más un tercer dominio C distintivo (*signature*) de la familia. Fuente: <www.genome.org/content/vol11/issue7/images/large/19fl\_C4TT.jpeg>.

2. *Enzimol.* Compuesto que aumenta la velocidad de la reacción enzimática, distinto de un catalizador o de su sustrato.

**Observación:** en los organismos procariontes, un activador (1.ª acepción) posee dos dominios separados característicos, el primero es un dominio de unión a una región específica del ADN situada generalmente cerca del promotor del gen y el segundo es un dominio de interacción con la ARN-polimerasa. En estos casos, la activación se realiza 1) al facilitar la unión de la polimerasa al promotor (el activador se une por un dominio al ADN y por el otro a la ARN-polimerasa, como en el caso del operón *lac*; la activación en estos casos ocurre incluso en presencia de un represor transcripcional), o bien 2) al interaccionar con el complejo cerrado (es decir, con la ARN-polimerasa ya unida a la doble hélice ADN) de modo que se produce un cambio conformacional en la ARN-polimerasa o el ADN, el complejo cerrado pasa al estado abierto y se inicia la transcripción. Un activador también puede ejercer su efecto a distancia. En estos casos, el activador (p. ej.: NtrC) se une a segmentos de ADN que pueden estar situados a

\*Doctor en Ciencias. Departamento de Biología Molecular y Bioquímica, Universidad de Málaga (España). Dirección para correspondencia: claros@uma.es.

\*\*Doctora en Ciencias Biológicas, con especialización en Biología Molecular por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (Argentina). Traductora y revisora. Novartis Pharma AG, Basilea (Suiza).

\*\*\*Investigador titular C de tiempo completo, Departamento de Genética Molecular, Instituto de Fisiología Celular, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. (México).

unos pocos cientos de pares de bases del promotor (en dirección 5'), y la interacción con la ARN-polimerasa sólo es posible si el ADN se pliega y los sitios de unión del activador al ADN y de la ARN-polimerasa al ADN quedan próximos entre sí.

En los organismos eucariotas, los activadores también poseen dos dominios separados, pero rara vez interactúan con la ARN-polimerasa de forma directa. Más bien promueven la unión de la ARN-polimerasa al ADN (y la formación de complejos de iniciación) de forma indirecta por dos vías distintas: 1) el activador interactúa únicamente con proteínas o complejos proteicos que forman parte del aparato transcripcional, distintos de la ARN-polimerasa (p. ej.: un coactivador o el factor de transcripción TFIID), y éstos a su vez se unen a la ARN-polimerasa que se fija al ADN para formar el complejo de iniciación transcripcional correspondiente en el promotor; 2) el activador atrae modificadores de los nucleosomas (p. ej.: histona-acetilinas o factores de remodelado de la cromatina) que producen un cambio conformacional en la región de la cromatina cercana al gen en cuestión para que la ARN-polimerasa pueda unirse al ADN y formar el complejo de iniciación transcripcional correspondiente. El activador que es capaz de interactuar de forma directa con la polimerasa, sin el auxilio de coactivadores, recibe el nombre de «transactivador».

**active center:** sitio activo.

→ ACTIVE SITE.

**active site:** sitio activo.

Región de la enzima (usualmente un hueco, una cavidad o una hendidura de carácter no polar) a la que se une al sustrato y donde tiene lugar la reacción biológica, pues contiene los aminoácidos que participan de forma directa en la formación o ruptura de enlaces.

**Observación:** también se conoce como centro activo (*active center*) o centro catalítico (*catalytic site*). No obstante, existen autores que distinguen el sitio activo o sitio catalítico propiamente dicho (el lugar donde tiene lugar la reacción enzimática) del sitio de unión de la enzima con el sustrato en los casos en que ambas regiones se superponen sólo parcialmente.

**apoenzyme:** apoenzima.

Porción proteica inactiva de una enzima, que sólo adquiere capacidad catalítica cuando se combina con el cofactor correspondiente (ión metálico, grupo prostético, coenzima). La enzima íntegra (la apoenzima unida al cofactor) se denomina «holoenzima» o «proteína conjugada». La apoenzima es la que determina la especificidad de la reacción biológica. Véase CONJUGATED PROTEIN.

**ATP-binding cassette domain:** casete de unión a ATP, dominio de unión a ATP.

→ ATP-BINDING DOMAIN.

**Observación:** se debe escribir ya sea «casete de unión a ATP» o bien «dominio de unión a ATP», pero no «dominio de casete de unión a ATP» (recuérdese que estos casetes son de por sí dominios proteicos), aunque

no es raro verlo escrito de forma abreviada «dominio ABC».

**ATP-binding cassette:** casete de unión a ATP.

→ ATP-BINDING DOMAIN.

**ATP-binding domain:** dominio de unión a ATP.

**Observación:** recibe asimismo los nombres de *nucleotide-binding fold (NBF)*, *ATP-binding cassette*, *ABC*, y *ATP-binding cassette domain*. Véanse CASSETTE y DOMAIN.

**bacteriophage:** bacteriófago.

Virus que infecta una bacteria y se multiplica en ella. Consta de una molécula lineal o circular de ácido nucleico (ADN mono o bicatenario o ARN monocatenario) protegida por una cubierta de proteínas, que recibe el nombre de cápside, en la que se distingue una porción más globular o cabeza y una más filamentosa o cola, mediante la cual se fija a la membrana celular de la bacteria con objeto de inyectar su ácido nucleico. En su día, los bacteriófagos de la serie T (T2, T3, T4, T7, etc.) contribuyeron en gran medida a dilucidar las bases de la biología molecular; en la actualidad, los más importantes por sus aplicaciones biotecnológicas son el bacteriófago o fago λ (lambda) y el bacteriófago M13 (que ha dado derivados fagómidos), muy utilizados como vectores de clonación. Véanse LAMBDA PHAGE y PHAGEMID.

**bacteriophage vector:** vector fágico.

Bacteriófago que se utiliza como vector de clonación. Véase BACTERIOPHAGE.

**basal apparatus:** aparato transcripcional básico, aparato transcripcional basal.

→ BASAL TRANSCRIPTION APPARATUS

**basal factors:** factores básicos, factores basales.

Nombre colectivo que recibe el grupo de factores de transcripción que se unen a la ARN-polimerasa II y forman el complejo transcripcional correspondiente alrededor del nucleótido que marca el inicio de la transcripción (*start-point*, +1), más precisamente entre las posiciones -80 y +30.

**Observación:** aunque todas las ARN-polimerasas de los organismos eucariotas (ARN-pol I, II y III) necesitan el concurso de otras proteínas (factores) para poder unirse al promotor, únicamente los factores de la ARN-polimerasa II reciben este nombre. Véase BASAL TRANSCRIPTION APPARATUS.

**basal transcription apparatus:** aparato transcripcional básico, aparato transcripcional basal.

Sistema formado por la ARN-polimerasa II y los factores de iniciación transcripcional correspondientes que permiten a la ARN-polimerasa II unirse al promotor cerca del nucleótido que marca el inicio de la transcripción. Véase BASAL FACTORS.

**base:** base.

1. *Quím.* Cualquiera de una amplia gama de compuestos tales como los óxidos y los hidróxidos de los metales que poseen por lo menos una de las propiedades siguientes: sabor amargo, son 'resbaladizos' al tacto cuando están en solución, tienen capacidad de volver azul el tornasol y de

cambiar el color de otros indicadores, y pueden reaccionar con los ácidos para formar sales.

2. *Quím.* Especie química o entidad molecular con un par de electrones disponibles para aceptar un ión hidrógeno o protón (definición de base según Brønsted) o para compartir con el orbital vacante de alguna otra especie química (definición de base según Lewis).

3. *Biol. Mol.* Forma abreviada para referirse a una base nitrogenada y, a veces, a un nucleótido. Véase NITROGEN BASE.

4. *Biol. Mol.* Unidad de medida que sirve para determinar tanto la longitud como la masa de un ácido nucleico. La longitud de los ácidos nucleicos extensos se expresa en kilobases (símbolo: kb, 1 kb equivale a  $1 \times 10^3$  bases) o en megabases (símbolo: Mb, 1 Mb equivale a  $1 \times 10^6$  bases). La longitud de los ácidos nucleicos bicatenarios se expresa usualmente en «pares de bases» (símbolo pb o, en inglés, bp). La masa de un ácido nucleico, expresada en daltons (Da), se obtiene multiplicando el número de bases por 309 (o el número de pares de bases del ácido nucleico por 618).

**biocatalyst:** catalizador biológico.

Sustancia de origen biológico que acelera el curso de una reacción química y no se altera durante la reacción. El ejemplo típico es una enzima.

**boundary element:** aislador de la cromatina.

→ INSULATOR.

**box:** caja.

Secuencia de aminoácidos o de nucleótidos. Por lo general, se trata de una secuencia conservada entre distintas especies (consenso).

**Observación:** numerosas secuencias aminoacídicas o nucleotídicas que desempeñan una función reguladora reciben el nombre de caja (*box*) acompañado de un nombre generalmente derivado de la secuencia consenso en cuestión, a saber, *CAAT box* (pronunciada «cat»: 5'GGCCAATCT3'), *TATA box* (5'TATAAT3'), *GC box* (5'GGGCGG3'), *destruction box*, *homeobox*, etc. Según varios autores, entre ellos Lodish y cols., el término *box* (caja) proviene de la costumbre de diagramar dentro de un recuadro la secuencia conservada de ADN en el momento de comparar secuencias génicas diferentes. Véase CONSENSUS SEQUENCE.

**canonical:** canónico; regular, normal, tradicional, clásico, convencional.

**Observación:** el adjetivo canónico, que en el lenguaje corriente se refiere por lo general a los cánones eclesásticos (igual que su sinónimo inglés), no es impropio del español científico; en matemáticas, música, estadística, informática, física y ciencias de la educación se utiliza con suma frecuencia con significados diversos, por ejemplo, con el sentido de **natural** (háblase así de «el orden canónico de los datos», «el orden canónico de las notas musicales», dando a entender que los datos o las notas se ordenan según su orden natural, de mayor a menor o de menor a mayor o de notas graves a agudas o de agudas a graves, etc.), **sencillo**, **breve**, **simple** (cuando se habla

de «la forma canónica de una ecuación», donde la forma canónica es la más sencilla de todas) o de **general** o **universal** (como en la frase «la solución canónica, válida para todos los casos»). En el ámbito de la biología molecular, el adjetivo *canonical* se emplea en su acepción de *orthodox*, que el Webster define como «conforming to a general rule or acceptable procedure», que traducen sin mayor problema nuestros adjetivos **regular**, **normal**, **tradicional**, **clásico** o **convencional**, según se trate de nucleótidos o secuencias específicas (p. ej.: *canonical sequence*, *canonical site*, *canonical dinucleotides GT and AG for donor and acceptor sites*), motivos (p. ej.: *canonical motifs*, *canonical GT/AG rule*), señales (p. ej.: *canonical polyadenylation signal*) o sustratos de enzimas (p. ej.: *canonical peptide substrate*). A veces refuerza el significado de «secuencia consenso», que ya de por sí se considera una secuencia que marca la norma (p. ej.: *canonical TATA and CCAAT boxes*, *the canonical ARS core consensus*, *canonical consensus sequence*). Así pues, el especialista dispone de dos posibilidades para traducir *canonical* en un contexto biológico-molecular: optar por el calco «canónico», habida cuenta de su gran polisemia en el ámbito científico —y de que el DRAE admite, como tercera acepción de esta voz, «que se ajusta exactamente a las características de un canon» (canon = regla)— o elegir cualquiera de las variantes marcadas en negrita, que quizás sean de más fácil comprensión para el lector en un artículo de divulgación general. Véanse CANONICAL SEQUENCE y CONSENSUS SEQUENCE.

**canonical sequence:** secuencia canónica.

Secuencia de nucleótidos o de aminoácidos que representa el arquetipo de las variantes con las cuales se compara. Con suma frecuencia se utiliza como sinónimo de «secuencia consenso» (*consensus sequence*). Véanse CANONICAL y CONSENSUS SEQUENCE.

**capsid:** cápside, cápsida.

Cubierta proteica que protege el genoma (ADN o ARN) de una partícula vírica o virión, compuesta de diversas subunidades proteicas denominadas «capsómeros».

**Observación:** en España es igual de frecuente la variante «cápsida», pero en Hispanoamérica predomina la grafía «cápside».

**cassette:** casete.

1. Locus de secuencias de nucleótidos de función relacionada ubicados en serie o en tándem, que al sustituirse uno por otro determinan un cambio de fenotipo; p. ej.: en el «modelo del casete determinante del tipo sexual de la levadura» (*cassette model for mating type*) ocurre un reemplazo unidireccional del locus o casete activo *MAT* —locus receptor— por uno de los locus o casetes silenciosos denominado *HML* o *HMR* —locus donador—, lo cual determina un cambio del tipo sexual (*mating type*) de la levadura.

2. Secuencia o dominio de aminoácidos. Se habla así de «casetes (dominios) de unión a ATP» (*ATP-binding cassettes*), «hidrólisis de ATP mediante esos casetes (dominios)» (*hydrolysis of ATP by those cassettes*), «casete

(secuencia) de 11 aminoácidos» (*11-residue cassette*), etc. Véase DOMAIN.

**3.** Segmento de ADN que se escinde en bloque del fragmento de ADN que lo contiene y se inserta en un ADN homólogo u heterólogo de forma natural o artificial.

Véanse CASSETTE MUTAGENESIS, EXPRESSION CASSETTE y GENE CASSETTE.

**cassette mutagenesis:** mutagénesis por inserción de un casete.

Técnica que permite eliminar un segmento génico flanqueado en ambos extremos por sitios de restricción y reemplazarlo por un nuevo fragmento de restricción —el casete— que contiene sustituciones o deleciones de bases en sitios específicos. Los efectos fenotípicos resultantes proporcionan información acerca de la importancia relativa de subregiones específicas del segmento con respecto al funcionamiento del gen o de sus productos. Véase CASSETTE.

**catalytic site:** sitio activo.

→ ACTIVE SITE

**chromatin boundary:** aislador de la cromatina.

→ INSULATOR

**closed complex:** complejo cerrado.

Asociación de la ARN-polimerasa con la doble hélice completamente cerrada del promotor de un gen a efectos de la transcripción de ese mismo gen.

**coactivator:** coactivador.

Factor de transcripción que aumenta la eficiencia de la transcripción de un gen sin unirse directamente al ADN. Establece un puente de comunicación entre el activador y el aparato transcripcional básico o basal mediante interacciones interproteicas.

**Observación:** se conocen diversos tipos de coactivadores formados por varias subunidades peptídicas; los más conocidos son el complejo mediador (*Mediator complex* o MED) y otros complejos proteicos de función semejante, como TRAP/SMCC, PC2, DRIP, CRSP, NAT y ARC. Otros coactivadores, como los de la familia p160, constan de una sola subunidad peptídica, por ejemplo, SRC-1 (coactivador 1 del receptor de esteroides), GRIP-1 (coactivador 1 del receptor de glucocorticoides) y NcoA-1 (coactivador 1 de los receptores hormonales nucleares). Véanse ACTIVATOR y BASAL TRANSCRIPTION APPARATUS.

**coenzyme:** coenzima.

Cofactor orgánico de una enzima unido a la misma por enlaces débiles (suele ser un nucleótido o una vitamina como NAD<sup>+</sup>, FAD, NADP<sup>+</sup> y CoA). Participa en la reacción enzimática como aceptor o donador (disociable) de grupos químicos o electrones. Véase COFACTOR.

**cofactor:** cofactor.

Compuesto de naturaleza no proteica, por lo general de peso molecular pequeño, necesario para la actividad de una enzima. Puede ser un ión metálico (p. ej.: Fe<sup>2+</sup> o Fe<sup>3+</sup>, Zn<sup>2+</sup>, Cu<sup>+</sup> o Cu<sup>2+</sup>) o un compuesto orgánico. En este último caso puede estar unido de forma más o menos fuerte a la proteína: si la unión es fuerte (covalente) se denomina grupo prostético (p. ej.: grupo hemo) y si la unión es más débil se

llama coenzima (con frecuencia un nucleótido o una vitamina como, por ejemplo, NAD<sup>+</sup>, FAD, NADP<sup>+</sup> y CoA).

**Observación:** algunos autores consideran que los cofactores son únicamente los iones inorgánicos. No incluyen los grupos prostéticos ni las coenzimas dentro de este grupo. Tampoco es tan clara la distinción entre grupo prostético y coenzima (por ejemplo, para unos el FAD es una coenzima, pero para otros es un grupo prostético).

**conjugated protein:** proteína conjugada.

Cualquier proteína que necesita y contiene un componente no proteico (un ión metálico, un lípido, un carbohidrato o un ácido nucleico), unido con enlaces fuertes o débiles a la cadena polipeptídica, para ejercer su función. No se debe confundir con una holoenzima, que es únicamente una clase de proteína conjugada. Véase HOLOENZYME.

**consensus sequence:** secuencia consenso.

Secuencia ideal de nucleótidos o de aminoácidos en la que cada posición representa la base más frecuente cuando se comparan varias secuencias procedentes de la misma región.

**Observación:** los promotores de *E. coli* contienen dos secuencias consenso situadas en las posiciones -35 (5'TTGACA<sub>-35</sub> 3') y -10 (5'TATAAT<sub>-10</sub> 3') con respecto del nucleótido que marca el inicio de la transcripción (+1). Estas secuencias se encontraron al alinear en paralelo 300 secuencias de nucleótidos correspondientes a la región promotora reconocida por el factor  $\sigma$  (sigma) de la ARN-polimerasa bacteriana y ver qué bases, de las cuatro posibles, figuraban con una frecuencia mayor al 60 % en la misma posición relativa. La segunda secuencia consenso es la «caja de Pribnow» (véase a modo de ejemplo la entrada PRIBNOW BOX).

**construct:** construcción, constructo.

ADN artificial resultante de la unión covalente de dos o más fragmentos de ADN bicatenario de distinto origen.

**Observación:** es sinónimo de ADN recombinado (gen o fragmento génico clonado en un vector). Hay quienes prefieren el calco «constructo» y quienes gustan de traducirlo por el más convencional «construcción». Los primeros parten de la base de que los textos de biología molecular en inglés distinguen claramente entre *construction* (acto de construir: *construction of a vector, of a plasmid, of mutants*) y *construct* (obra construida), de modo que aceptan el calco para diferenciar bien el acto de la obra y de paso evitar la cacofonía resultante de un sintagma del tipo «la construcción de la construcción de expresión». Los segundos se basan en el hecho de que el diccionario académico recoge «construcción» (y no «constructo») para nominar la obra construida, aunque esa palabra no permita diferenciar la obra del acto de construir en caso de que el texto así lo exija. Una consulta a los bancos de datos CREA y CORDE de la Real Academia Española demuestra que la palabra «constructo» es un tecnicismo de amplio uso en el ámbito artístico, filosófico o psicológico con el significado de **artefacto** («la sociedad como artefacto, como constructo»), **obra construida** o **ser creado** («el texto musical desborda, como constructo que es...»); «el hombre como constructo») o de **representación mental**

(«constructo teórico»). En cuanto a preferencias de uso en biología molecular, Google no ayuda mucho al respecto: una búsqueda en páginas de español a 4.4.2004 por ««constructo de expresión» biología» y por ««construcción de expresión» biología» permite obtener un solo resultado en cada caso (en el primer ejemplo, una tesis doctoral). Véanse EXPRESSION CONSTRUCT Y RECOMBINANT DNA.

**core RNA polymerase:** núcleo de la ARN-polimerasa.

ARN-polimerasa bacteriana sin el factor  $\sigma$  (sigma) de especificidad de unión al promotor. Consta únicamente de cinco subunidades polipeptídicas: dos cadenas  $\alpha$ , una  $\beta$  y una  $\beta'$  y una cadena  $\omega$  ( $\alpha_2\beta\beta'\omega$ ). La enzima, al carecer del factor  $\sigma$  de especificidad, cataliza la polimerización inespecífica de ARN a partir de cualquier tipo de ADN.

**corepressor:** correpresor.

1. Molécula que inhibe la síntesis de las enzimas responsables de sintetizarla. Por ejemplo, en el operón *trp*, el triptófano funciona como correpresor de su síntesis: se une al represor e induce un cambio conformacional en esa proteína, de suerte que el represor se vuelve activo, se une al operador y bloquea la transcripción de los genes del operón.

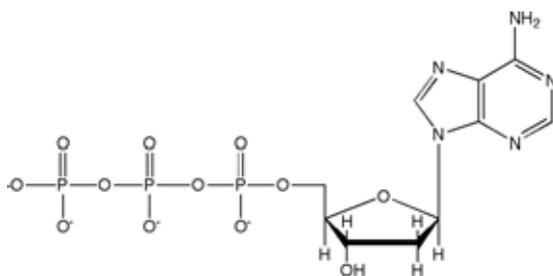
2. Factor de transcripción que disminuye la frecuencia de transcripción de un gen sin necesidad de unirse al ADN. Suele hacer de puente entre un represor (p. ej.: un receptor de hormonas esteroideas y tiroideas) y el complejo de transcripción básico o basal. En esta acepción son ejemplos de correpresores el N-Cor (*nuclear hormone receptor corepressor*) y el SMRT (*silencing mediator for retinoid and thyroid hormone receptors*). Véase COACTIVATOR.

**cosmid:** cósmido.

Plásmido en el que se ha insertado la región Cos del fago  $\lambda$  (lambda). Es un vector de clonación especialmente útil para clonar fragmentos de ADN («insertos») de tamaño relativamente grande, aunque inferior a 52 kb. La región Cos confiere al plásmido la facilidad de encapsidarse in vitro como lo hace el bacteriófago  $\lambda$ , siempre que exista un inserto de 37 a 52 kb entre los extremos Cos, con el auxilio de un fago  $\lambda$  silvestre. Tras ser inyectado por el fago  $\lambda$  en la bacteria, el cósmido se comporta como un plásmido.

**deoxynucleoside triphosphate:** desoxinucleósido trifosfato.

Éster trifosfórico de un nucleósido cuyo azúcar es la desoxirribosa. Los más comunes son cuatro: la desoxiadenosina-5'-trifosfato (dATP), la desoxiguanosina-5'-trifosfato (dGTP), la desoxicitidina-5'-trifosfato (dCTP) y la timidina-5'-trifosfato (dTTP). Véase NUCLEOTIDE.



**Figura 2:** Estructura del nucleótido desoxiadenosina-5'-trifosfato (dATP).

**deoxyribonucleoside triphosphate:** desoxirribonucleósido trifosfato.

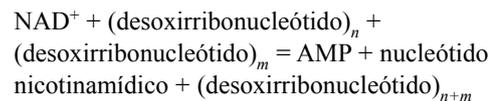
→ DEOXYNUCLEOSIDE TRIPHOSPHATE

**distributive enzyme:** enzima disociativa.

→ NONPROCESSIVE ENZYME.

**DNA ligase:** ADN-ligasa.

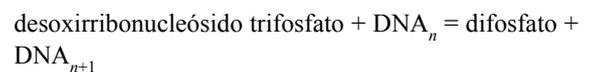
Enzima que restablece el enlace fosfodiéster roto (muesca) en una hebra de ADN bicatenario y, a veces, en una hebra de ARN, mediante la siguiente reacción:



**Observación:** pertenece a la clase EC 6.5.1.2 del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica y Biología Molecular (NC-IUBMB). Su nombre común es «ADN-ligasa ( $\text{NAD}^+$ )» (*DNA ligase [NAD<sup>+</sup>]*) y su nombre sistemático: «poli(desoxirribonucleótido): poli(desoxirribonucleótido)ligasa (formadora de AMP, formadora de NMN)» (*poly[deoxyribonucleotide]: poly[deoxyribonucleotide] ligase [AMP-forming, NMN-forming]*). También se conoce con los siguientes nombres: *polydeoxyribonucleotide synthase (NAD)*, *polynucleotide ligase (NAD)*, *DNA repair enzyme*, *DNA joinase*, *DNA ligase (NAD)*, *polynucleotide synthetase (nicotinamide adenine dinucleotide)*, *deoxyribonucleic-joining enzyme*, *deoxyribonucleic ligase*, *deoxyribonucleic repair enzyme*, *deoxyribonucleic joinase*, *DNA ligase*, *DNA joinase*, *deoxyribonucleate ligase*, *polynucleotide ligase*, *deoxyribonucleic acid ligase*, *polynucleotide synthetase*, *deoxyribonucleic acid joinase*, *DNA-joining enzyme*, *deoxyribonucleic joinase*, *deoxyribonucleic repair enzyme*, *polynucleotide ligase (nicotinamide adenine dinucleotide)*, *polydeoxyribonucleotide synthase (NAD<sup>+</sup>)*.

**DNA polymerase:** ADN-polimerasa.

Enzima que cataliza la extensión del extremo 3' de una hebra de ADN sobre una plantilla de ADN complementario, con liberación de un pirofosfato (o difosfato, formado por los fosfatos  $\beta$  y  $\gamma$  del dNTP recién añadido al extremo 3'-OH de la hebra creciente), mediante la siguiente reacción:



Añade un desoxirribonucleósido trifosfato (o mejor dicho, un desoxirribonucleósido fosfato) cada vez y no puede iniciar la síntesis de ADN *de novo*, sino que necesita de un pequeño fragmento de ARN o ADN que sirva de cebador previamente sintetizado sobre la plantilla, cuyo 3'-OH utiliza para iniciar la síntesis de ADN. Presenta asimismo actividad exonucleasa en dirección 3' a 5', que cataliza la separación de los nucleótidos cuyas bases no son estrictamente complementarias durante la polimerización. Esta actividad de corrección se conoce en inglés como *proofreading*.

**Observación:** pertenece a la clase EC 2.7.7.7 del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica y Biología Molecular (NC-IUBMB). Su nombre común es «ADN-polimerasa dirigida por ADN» (*DNA-directed DNA polymerase*) y su nombre sistemático «desoxinucleósido-trifosfato: ADN-desoxinucleotidiltransferasa (dirigida por ADN)» (*deoxynucleoside-triphosphate: DNA deoxynucleotidyltransferase [DNA-directed]*). También recibe las siguientes denominaciones: *DNA polymerase I, DNA polymerase II, DNA polymerase III, DNA polymerase a, DNA polymerase b, DNA polymerase g, DNA nucleotidyltransferase (DNA-directed), DNA nucleotidyltransferase (DNA-directed), deoxyribonucleate nucleotidyltransferase, deoxynucleate polymerase, deoxyribonucleic acid duplicase, deoxyribonucleic acid polymerase, deoxyribonucleic acid duplicase, deoxyribonucleic polymerase, deoxyribonucleic polymerase I, DNA duplicase, DNA nucleotidyltransferase, DNA polymerase, DNA replicase, DNA-dependent DNA polymerase, duplicase, Klenow fragment, sequenase, Taq DNA polymerase, Taq Pol I, Tca DNA polymerase*.

**DNA polymerase sliding clamp:** abrazadera deslizante de la ADN-polimerasa.

Complejo proteico de los organismos eucariotas constituido por diversas subunidades polipeptídicas que al unirse adoptan la forma de una rosquilla. Su función es amarrar la subunidad catalítica de la ADN-polimerasa al ADN conforme se lleva a cabo la replicación del ADN a gran velocidad y aumentar de este modo la procesividad de la ADN-polimerasa. Véase PROCESSIVITY.

**Observación:** la proteína se une firmemente a la ADN-polimerasa en la horquilla de replicación, rodea a la doble hélice que acaba de sintetizarse (la cavidad central de la proteína es suficientemente grande para ello), y el complejo formado por la abrazadera y la ADN-polimerasa se desliza a lo largo de la hebra de ADN conforme avanza la polimerización. Con el amarre de la subunidad catalítica de la ADN-polimerasa a su sustrato, la proteína impide que la ADN-polimerasa se disocie y abandone el ADN para formar otro complejo con el cebador y la hebra plantilla, lo cual retardaría el proceso de síntesis, tal como ocurre en ausencia de la abrazadera. Una vez que la ADN-polimerasa ha sintetizado el nuevo segmento de ADN, cambia de conformación y pierde afinidad por la abrazadera y el sustrato, de modo que se libera del complejo y está lista para iniciar otro ciclo de polimerización a partir de un nuevo cebador. En *E. coli*, un dímero formado por dos subunidades  $\beta$  de la ADN-polimerasa III desempeña una función semejante a la de la abrazadera deslizante de los organismos eucariotas. En el banco de proteínas Swiss-Prot/TrEMBL el nombre común de esta proteína es *DNA polymerase sliding clamp* y no *sliding DNA clamp* como figura de forma abreviada en algunos libros de texto en idioma inglés. En los organismos eucariotas también recibe el nombre de PCNA (*proliferating cell nuclear antigen*).

**DNA replication:** replicación de ADN.

Proceso de copia de una molécula de ADN en dos moléculas idénticas durante la fase S del ciclo celular.

**Observación:** para que la replicación del ADN tenga lugar es necesaria la presencia de los cuatro desoxirribonucleósidos trifosfato —dCTP, dGTP, dATP y dTTP—, una hebra de ADN que sirva de plantilla, ARN cebadores y varias proteínas con sus correspondientes cofactores, a saber: ADN-helicadas, proteínas de unión a ADN monocatenario (proteínas SBB), topoisomerasas, primasas, ADN-polimerasas, proteínas deslizantes de sujeción de la ADN-polimerasa, ribonucleasas H y ADN ligasas. En los organismos eucariotas, la replicación del ADN consta sucintamente de las siguientes etapas:

- 1) Separación de ambas hebras de ADN en varios puntos (denominados «orígenes de replicación») de la molécula de ADN; la separación es catalizada por la enzima helicasa y se realiza con gasto de energía procedente de la hidrólisis de ATP; en cada uno de estos puntos, la junta del ADN monocatenario con el ADN bicatenario se llama «horquilla de replicación».
- 2) Unión de numerosas proteínas SBB a las hebras de ADN separadas a efectos de su estabilización.
- 3) Remoción de las superhélices que se forman del otro lado de las horquillas de replicación por medio de las topoisomerasas.
- 4) Síntesis de cebadores (fragmentos de ARN), catalizada por la primasa, sobre ambas hebras de ADN.
- 5) Síntesis de ADN catalizada por la ADN-polimerasa a una velocidad promedio de 1000 nucleótidos por segundo. Esta enzima añade al extremo 3'-OH de cada cebador sólo desoxirribonucleótidos complementarios (dNTP) de la hebra plantilla (en sentido 3'→5' en cada hebra); debido a la naturaleza antiparalela de la doble hélice, una de las hebras se sintetiza de forma rápida y continua hacia la horquilla de replicación y la otra lo hace de forma discontinua, en pequeños fragmentos, en dirección opuesta a la horquilla de replicación. La primera recibe el nombre de «hebra adelantada» (*leading strand*) y la segunda es la «hebra retrasada» (*lagging strand*). Los pequeños fragmentos de ADN se denominan «fragmentos de Okazaki».
- 6) La abrazadera deslizante mantiene a la ADN-polimerasa firmemente unida al ADN conforme ambas se deslizan sobre el ácido nucleico y avanza la polimerización;
- 7) Remoción, catalizada por la ribonucleasa H, de todos los ribonucleótidos de los cebadores, excepto el primer ribonucleótido de la serie directamente unido al ADN, que es eliminado mediante una enzima con actividad exonucleasa 5'→3'.
- 8) La remoción de los cebadores deja espacios vacíos en el ADN (segmentos de ADN monocatenario o *gaps*), que son rellenados por la ADN-polimerasa casi por completo, quedando un enlace fosfodiéster sin establecer (muesca o *nick*) entre el 3'-OH del segmento reparado y el fosfato 5' de la hebra replicada.

- 9) Establecimiento de enlaces fosfodiéster en las muestras por parte de la ligasa.

**dNTP:** desoxinucleósido trifosfato.

→ DEOXYNUCLEOSIDE TRIPHOSPHATE.

**domain:** dominio.

1. Secuencia continua de aminoácidos de una proteína, que se dobla o pliega varias veces sobre sí misma hasta formar una unidad globular o compacta. Se estima que cada dominio puede funcionar como una unidad o un módulo estable en solución si se llega a escindir la cadena polipeptídica que los separa. Este tipo de dominio se denomina **dominio estructural**. Las proteínas de tamaño superior a los 20 000 Da constan de dos o más dominios de este tipo; por ejemplo, la cadena liviana (ligera) de un anticuerpo tiene dos dominios estructurales.

2. Cualquier región de una proteína asociada a una función específica, con independencia de su organización estructural (p. ej.: el dominio de unión a un receptor, a un sustrato —dominio catalítico—, a la membrana celular —dominio transmembranario—, etc.). Este tipo de dominio se denomina **dominio funcional**. Cada dominio funcional puede contener a su vez uno o más dominios estructurales.

3. Zona o región de la membrana plasmática formada por una determinada clase de componente (p. ej.: fosfolípidos).

4. Fragmento, área o región de ADN de tamaño concreto en el genoma de un organismo (p. ej.: «The Arabidopsis *Adh* gene and the *GRF4* gene are contained on discrete domains in the genome», «figure 4C illustrates that this gene resides on a 100-kb domain—a domain clearly distinct from the fragment occupied by *Adh1*»).

**electrical breakdown:** electroporación.

→ ELECTROPORATION.

**electropermeabilization:** electroporación.

→ ELECTROPORATION.

**electroporation:** electroporación.

Método de transformación bacteriana o de transfección de células eucariotas que consiste en la administración de pulsos rápidos de una corriente eléctrica de gran voltaje a fin de producir poros transitorios en la membrana plasmática y volverla permeable al ingreso de un ADN recombinado.

**Observación:** recibe en inglés otros nombres, a saber, *electropermeabilization*, *electrical breakdown* y *high voltage electrical discharge*.

**empty expression cassette:** casete de expresión vacío.

Conjunto de secuencias reguladoras que normalmente flanquean la región codificante de un transgén, sin el transgén (p. ej.: «the empty expression cassette of pTG11052, consisting of CMV IE1 promoter and SV40 polyadenylation signal [...]»). Véase EXPRESSION CASSETTE.

**enhancer:** potenciador.

Secuencia de ADN bicatenario de los organismos eucariotas a la que se unen activadores y otros factores que aumentan la transcripción de un gen. Su localización con

respecto al gen transcrito es muy variable; puede estar situado antes del extremo 5' del promotor (*upstream*), después del extremo 3' del gen (*downstream*) o dentro de la zona codificante de éste.

**Observación:** la mayoría de los potenciadores ejercerán sus efectos sobre cualquier promotor de la vecindad. Un aislador restringe el radio de acción de un potenciador de modo que sólo afecte al promotor específico. Véanse ACTIVATOR, INSULATOR y PROMOTER.

**envelope:** envoltura.

Membrana fosfolipídica que protege la cápside de ciertos virus.

**enzyme:** enzima.

Catalizador biológico. Por lo general se trata de una proteína globular compuesta de una o varias cadenas polipeptídicas que necesita un cofactor para ejercer su función, pero también puede ser una molécula de ARN con actividad catalítica; en este último caso recibe el nombre específico de «ribozima». Cataliza usualmente sólo un tipo de reacción (especificidad reactiva) y actúa únicamente sobre un número limitado de sustratos (especificidad de sustrato), promoviendo transformaciones siempre en el mismo sitio (especificidad regional); en caso de que el sustrato tenga actividad óptica, reconoce de preferencia solo uno de los enantiómeros de una mezcla de enantiómeros (especificidad enantiomérica).

**Observación:** este sustantivo tiene género femenino desde su primera aparición en el diccionario académico en 1936; las formas «el enzima» o «los enzimas» que registran algunos diccionarios especializados y libros de texto son incorrectas.

**eukaryon:** eucarion.

Núcleo verdadero constituido por varias moléculas de ADN genómico organizadas en forma de cromosomas envueltos por una membrana de fosfolípidos, la membrana nuclear. Véase PROKARYON.

**eukaryote:** organismo eucariota.

Organismo uni o pluricelular cuyas células poseen un núcleo verdadero. Son organismos eucariotas los del dominio *Eukarya* de la clasificación de los seres vivos en tres dominios (comprende las plantas, los animales, los hongos y otros organismos), o lo que es lo mismo, todos los organismos de los reinos *Animalia*, *Fungi*, *Plantae* y *Protoctista* de la clasificación de los seres vivos en cinco reinos. Véase EUKARYON.

**Observación:** el uso valida asimismo las denominaciones sinónimas «organismo eucariote» y «organismo eucariótico»; los tres adjetivos (eucariote, eucariota y eucariótico) están registrados en el diccionario académico con idéntico significado, pese a que la Academia define la voz en «eucariote». Una búsqueda en las páginas de español de Google demuestra que las tres denominaciones tres gozan de cierta popularidad, con preferencia por «organismo eucariota» u «organismo eucariótico» (organismo eucariote: 15; organismo eucariota: 71; organismo eucariótico: 64, a 31 de mayo del 2004). En biología molecular es harto frecuente la sustantivación de estas

voces, así suele hablarse de «los eucariotas» (589 páginas en Google, a 31 de mayo del 2004) o de «los eucariotes» (257 páginas en Google, a 31 de mayo del 2004), pero mucho menos de «los eucarióticos». El DRAE2001 ha dejado constancia de esta costumbre al menos en la entrada «eucariote» mediante la abreviatura «U.m.c.s.m.» (úsase más como sustantivo masculino).

**eukaryotic:** eucariótico, eucariota, eucariote.

Relativo a un organismo uní o pluricelular que posee un núcleo verdadero. Véase EUKARYOTE.

**expression cassette:** casete de expresión.

1. Región codificante de un gen procedente de un organismo procariota o eucariota flanqueada por los elementos reguladores necesarios para su expresión in vivo o in vitro. Aunque los casetes de expresión pueden tener configuraciones muy variadas, deben contener por lo menos un promotor (*promoter*), una región codificante (ADNc eucariota o gen procariota) y un terminador de la transcripción (*terminator*) o un sitio de poliadenilación, según se trate de un gen derivado de un organismo procariota o de un ADNc procedente de un organismo eucariota. A esta configuración básica se le añade, si fuera necesario, una secuencia con función reguladora para la expresión natural del gen en el sistema elegido, p. ej.: un operador, un potenciador, la secuencia de Shine y Dalgarno para la unión al ARNr de *E. coli*, o las secuencias de un péptido señal (si la proteína se exporta). Véanse los siguientes ejemplos:

- «A DNA plasmid, pGEZ, was constructed by inserting zeamatin-encoding cDNA into an expression cassette containing the promoter, a truncated open reading frame, and the terminator sequence of the *N. crassa* glucoamylase gene»;
- «An expression cassette consisting of the positive-regulator gene *gadR*, the chloride-inducible promoter *P<sub>gad</sub>*, and the translation initiation signals of *gadC* was amplified by PCR.»;
- «The expression cassette for human  $\gamma$ -globin included the  $\beta$  promoter from -127 to the  $\beta$  initiation codon, which was connected in frame with the  $\gamma$  coding region partially deleted for intron 2. Transcription of the  $\gamma$ -globin gene is terminated by the endogenous globin polyadenylation signal»;
- «We constructed replication deficient adenoviral (Ad) vectors containing an expression cassette with a chimeric promoter comprised of five glucocorticoid response elements (GRE) and the chloramphenicol acetyltransferase reporter gene (*AdGRE.CAT*) or the murine thrombopoietin cDNA (*AdGRE.mTPO*)».

2. (poco usual) Constructo de expresión. Véase EXPRESSION CONSTRUCT.

3. (poco usual) Inserto o ADN recombinado. Véase INSERT.

**Observación:** también se ha traducido por «cajetín de expresión». Los casetes de expresión pueden inyectarse en pronúcleos de óvulos fertilizados sin necesidad de

vector alguno, como demuestran los siguientes ejemplos: «The expression cassette was purified as a 7.5-kb fragment, complete with K18EpilongmTE sequences, nuclear localization signal-LacZ, and simian virus 40 polyadenylation signal, without any vector sequence, and injected into pronuclei of SJLyB6 fertilized eggs», «Murine uPA (muPA) was cloned into an expression cassette containing 7 copies of the tetracycline operator, a cytomegalovirus (CMV) minimal promoter, and the Simian virus 40 (SV40) polyadenylation sequence. This expression cassette was cleaved from its plasmid backbone using the Asc I restriction enzyme and microinjected in newly fertilized SJL x C57Bl/6 F2 mouse eggs».

**expression construct:** construcción de expresión, constructo de expresión.

ADN recombinado que resulta de la inserción de la región codificante de un gen de un organismo procariota o eucariota en un vector. La región codificante queda usualmente flanqueada por los elementos reguladores necesarios para su expresión (transcripción y traducción) in vivo o in vitro (promotor, sitio de unión al ribosoma, un codón de iniciación de la traducción codificador de metionina, un sitio de clonación para la entrada en fase del inserto, un terminador o una señal de poliadenilación, etc.). El constructo o ADN recombinado así constituido (el gen y sus secuencias reguladoras en el vector) se introduce por transfección o transformación en el sistema celular u organismo que ha de permitir la expresión del gen (células procariotas o eucariotas, plantas, animales, etc.). El constructo debe asegurar todos los estadios de la expresión de un gen, desde su correcta transcripción y traducción, hasta la estabilidad de la proteína en el sistema en el que el gen se expresa.

**Observación:** en la jerga de laboratorio, estas construcciones o constructos también se conocen con el nombre de «ADN recombinante» o «ADN quimérico», pero hay que tener en cuenta que no todos los ADN recombinados (o recombinantes) expresan proteínas o transcriben ARN, tal sería el caso de un fragmento de ADN que no contiene secuencias codificadoras, o de un fragmento que contiene secuencias codificadoras, pero que no se ha clonado en un vector de expresión. Véanse CONSTRUCT y RECOMBINANT DNA.

**expression system:** sistema de expresión.

Conjunto formado por el hospedador y el vector necesario para la expresión de un gen foráneo.

**Observación:** los sistemas de expresión se nombran en la práctica con arreglo al hospedador o al vector del sistema o a ambos de forma indistinta, por ejemplo, «sistema de expresión en células de *E. coli*» (*E. coli expression system*), «sistema de expresión basado en tres plásmidos» (*triple plasmid expression system*) y «sistema de expresión basado en células de insecto y baculovirus» (*baculovirus-insect cell expression system*), respectivamente.

**expression vector:** vector de expresión.

Vehículo de transferencia de un gen foráneo a un organismo hospedador. Contiene todos los elementos necesarios

para la expresión del gen foráneo. Suelen ser bacteriófagos y otros virus, o plásmidos modificados por ingeniería genética.

**gene cassette:** casete génico.

El elemento móvil más sencillo que se conoce, normalmente incluido en un integrón y excepcionalmente fuera de éste (como *aadB* y *dfrA14*), que confiere ventajas selectivas a la bacteria hospedadora. Cuando no está incluido en un integrón existe en forma de molécula de ADN circular sin capacidad de multiplicación o se halla incorporado en zonas no específicas de un plásmido o de un cromosoma bacteriano como resultado de una recombinación en un lugar secundario. Consta generalmente de un único gen, carece de promotor (se transcribe a partir del promotor del integrón anfitrión) y en el extremo 3' lleva una secuencia de recombinación específica denominada *attC* o *59-be* (pues es un elemento de 59 bases) a través de la cual la enzima integrasa del integrón efectúa su reconocimiento y movilización. Véase INTEGRON.

**Observación:** también se conoce como «casete» o «gen casete». No se debe confundir con un «casete de expresión».

**gene construct:** constructo génico, construcción génica.

Gen recombinado con el que se van a transfectar o transformar, según el caso, las células hospedadoras, con o sin ayuda de un vector y a efectos o no de su expresión.

**helicase:** helicasa.

Enzima que cataliza la separación de la doble hélice durante la replicación, la transcripción o la reparación del ADN (ADN-helicasa) o la separación de dos hebras de ARN en los ARN bicatenarios o ARN monocatenarios con apareamientos internos (ARN-helicasa). Requiere energía procedente de la hidrólisis de un nucleósido trifosfato (por lo general, ATP).

**Observación:** en la replicación del ADN, suele dibujarse como un hexámero en forma de anillo que rodea a cada una de las hebras de ADN recién separadas, cerca de la horquilla de replicación (existe una horquilla de replicación en cada junta de ADN monocatenario y ADN bicatenario). Se mueve de 5' a 3' o de 3' a 5' a lo largo de la hebra plantilla, según si rodea a la hebra adelantada (de 3' a 5') o a la retrasada (de 5' a 3'), siempre pegada a la horquilla de replicación y en busca de la doble hélice situada detrás de la horquilla. Véase DNA REPLICATION.

**helix-loop-helix:** hélice-giro-hélice.

→ HELIX-TURN-HELIX.

**helix-turn-helix:** hélice-giro-hélice.

Motivo estructural compuesto de dos hélices  $\alpha$  separadas por un giro  $\beta$  corto y característico de diversas proteínas con función reguladora que se unen al ADN, como los factores de transcripción.

**Observación:** estas proteínas suelen ser homodiméricas por lo que las secuencias de ADN que reconocen son palindrómicas. Una de las dos hélices  $\alpha$  es la «hélice de reconocimiento» y, como su nombre indica, tiene por función reconocer la secuencia específica en el ADN. Son muy abundantes en los organismos procariotas; en los

eucariotas existe un motivo equivalente que se denomina «homeodominio». Véanse HOMEODOMAIN y MOTIF.

**heteroduplex:** heterodúplex, heteroduplo.

1. ADN o ácido nucleico bicatenario formado por hebras que no son perfectamente complementarias entre sí (p. ej.: en el híbrido formado por un ARNm —que no contiene intrones— y la hebra codificante del gen correspondiente, una de las hebras no es totalmente complementaria de la opuesta).

2. Doble hélice híbrida de ARN y ADN. Véase DUPLEX.

**high voltage electrical discharge:** electroporación.

→ ELECTROPORATION.

**Hogness box:** caja de Hogness.

Secuencia de siete nucleótidos (TATAAAA) extremadamente conservada en los promotores de los genes transcritos por la ARN-polimerasa II de los organismos eucariotas. Sirve de señal de reconocimiento para el factor de transcripción TFIID. Se sitúa a unas 30-150 bases de distancia del nucleótido que marca el inicio de la transcripción (en dirección 5').

**Observación:** esta secuencia consenso lleva el nombre del investigador que la descubrió. Su equivalente en los genes procariotas es la caja de Pribnow. Véanse BOX, CONSENSUS SEQUENCE, PRIBNOW BOX y TATA BOX.

**holoenzyme:** holoenzima.

1. Enzima con actividad catalítica formada por una porción proteica (la apoenzima) y el cofactor necesario para el desempeño de su función (ión metálico, grupo prostético o coenzima).

2. Complejo enzimático constituido por todas las subunidades y cofactores necesarios para el desempeño de su función.

**Observación:** un ejemplo de holoenzima es la ADN-polimerasa III de *E. coli*, que es un complejo de 900 kD compuesto de 10 proteínas organizadas en cuatro tipos de subcomplejos proteicos.

**homeobox:** caja homeótica.

Segmento de 180 pares de bases localizado cerca del extremo 3' de ciertos genes homeóticos, que codifica una secuencia extremadamente conservada de 60 aminoácidos conocida como «homeodominio». Véanse HOMEOTIC GENE, HOMEODOMAIN y MOTIF.

**homeodomain:** homeodominio.

Motivo proteico de 60 aminoácidos de unión al ADN codificado por la «caja homeótica» (*homeobox*) de los genes homeóticos. Es un motivo de tipo hélice-giro-hélice. Fue caracterizado por primera vez en proteínas codificadas por genes implicados en la regulación del desarrollo de *Drosophila* (los genes homeóticos). Las proteínas que contienen un homeodominio se unen a genes que contienen elementos sensibles a dicho dominio —los elementos HRE, del inglés *homeobox responsive elements*— y regulan su transcripción. También se pueden unir a ARNm que contienen HRE y entonces regulan su traducción. Desempeña un papel regulador fundamental en la diferenciación celular que tiene lugar durante el desarrollo de especies muy diversas, como los helmintos, la mosca de la fruta y los seres humanos. Véanse HOMEBOX MOTIF, HOMEOTIC GENE y MOTIF.

**homeotic gene:** gen homeótico.

Gen regulador de genes implicados en el desarrollo anatómico de un organismo. Se descubrieron por primera vez en *Drosophila* y están presentes en numerosos organismos del reino vegetal y animal. Véase HOMEODOMAIN.

**Hox gene:** gen homeótico.

→ HOMEOTIC GENE.

**inducer:** inductor.

Molécula que induce la síntesis de las enzimas responsables de su metabolismo.

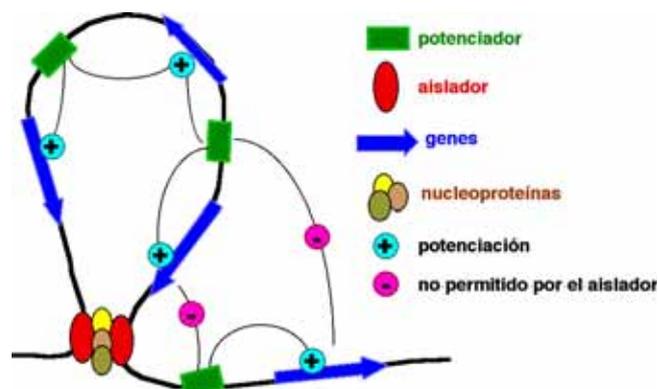
**insert:** inserto.

Fragmento de ADN heterólogo insertado en un vector de clonación. Suele ser sinónimo de «ADN clonado». Véase CLONED DNA.

**insulator:** aislador de la cromatina.

Secuencia de ADN de los organismos eucariotas que impide la diseminación del efecto activador o inactivador de la transcripción de un gen al demarcar el límite del radio de acción de un potenciador sobre el gen o bien impedir la transformación de la cromatina en heterocromatina cerca del gen que debe permanecer activo. Véase ENHANCER.

**Observación:** también se conoce con los nombres de *boundary element* y *chromatin boundary*.



**Figura 3:** Representación esquemática de la interferencia de un aislador.

**integron:** integrón.

Elemento de los genomas bacterianos con capacidad de capturar y expresar genes exógenos que confieren ventajas selectivas a la bacteria hospedadora (muchos de estos genes exógenos confieren resistencia a antibióticos). Puede ser móvil (transposónico o plasmídico) o fijo (cromosómico). En su forma más sencilla consta de tres componentes necesarios para la captura y la expresión del gen exógeno (también denominado «casete génico»): un gen codificante de la integrasa *intI* (que es una recombinasa), un lugar de recombinación específico *attI* para la integración del gen exógeno y por lo menos un promotor  $P_{ant}$  para la expresión de ese gen. En esta configuración, y sin casete génico, tiene un tamaño aproximado de 1,1 kb.

**Observación:** descubiertos a principios de 1980, los integrones son elementos antiguos que han ido evolucionando a la par que el genoma bacteriano. Hubo quien los defi-

nió como «sistemas de expresión y adquisición de genes» (*gene acquisition and expression systems*), siendo el casete génico la unidad de adquisición o captura de ADN. En la actualidad, se clasifican en nueve clases según la secuencia de la integrasa componente: las clases In1 a In3 contienen casetes génicos de resistencia a antibióticos; las clases In4 a In7 contienen casetes que no codifican resistencia a antibióticos, la clase In8 carece de casete génico y la clase In9 contiene un casete de resistencia a antibióticos y otros casetes génicos de función desconocida. Pueden contener múltiples casetes génicos incorporados en tándem (se denominan entonces «superintegrones»); puede haber hasta 150 casetes en tándem en los superintegrones cromosómicos, cada uno flanqueado por sitios de recombinación *59-be*, además de genes de resistencia que no son «casetes» (es decir, no son móviles, sino que son componentes permanentes o fijos del integrón). La inserción o escisión de casetes génicos de resistencia en un integrón dado desempeña una función importante en la incorporación y formación de nuevas recombinaciones de genes de resistencia a los antibióticos. El hecho de que muchos integrones posean más de un casete génico de resistencia y de que algunos integrones se localicen a su vez dentro de elementos móviles o transferibles, como son los transposones (p. ej.: *Tn21* o *Tn1696*) y los plásmidos, que también pueden contener genes de resistencia a antibióticos, hace que la selección de uno de los genes de resistencia del integrón conlleve la selección de los demás genes de resistencia (fenómeno conocido como «selección en autoestop» de los genes ligados). Se han descubierto integrones en numerosas especies de bacterias, incluidas las de la familia *Enterobacteriaceae* y otras bacterias gramnegativas, como *Vibrio cholerae* y *Pseudomonas aeruginosa*, o grampositivas, como *Corynebacterium glutamicum*, etcétera.

**intrinsic terminator:** terminador intrínseco, terminador independiente de  $\rho$  (ro).

→ RHO-INDEPENDENT TERMINATOR.

**lagging strand:** hebra retrasada.

En la replicación del ADN, es la hebra que, debido a la naturaleza antiparalela de la doble hélice, se sintetiza de forma discontinua, en pequeños fragmentos (denominados «fragmentos de Okazaki»), en dirección opuesta al avance de la horquilla de replicación y, por lo tanto, con retraso con respecto a la otra. Véase DNA REPLICATION.

**lambda phage:** fago  $\lambda$  (lambda).

Uno de los bacteriófagos más conocidos y utilizados como vector de clonación. Consta de un ADN bicatenario lineal de unas 48,5 kb que, una vez introducido en el interior de una bacteria, puede desencadenar un ciclo lítico (utiliza el aparato biosintético bacteriano para producir más viriones y liberarse al exterior celular protegido de la cápside produciendo la lisis de la célula hospedadora) o lisogénico (es el caso de los fagos  $\lambda$  moderados o atemperados; el ADN, en vez de multiplicarse y lisar la célula, se integra en el cromosoma bacteriano, donde permanece como profago, replicándose con el genoma del hospedador sin producir la lisis celular). El ADN del fago  $\lambda$  tiene unos 46 genes;

los del centro (en sentido 3' → 5') codifican proteínas no esenciales para la multiplicación del fago que pueden reemplazarse por el fragmento de ADN que se desea clonar. El ADN dispone en ambos extremos de unas 12 bases complementarias entre sí, que posibilitan la circularización del fago antes de su integración en el genoma del hospedador. Estos extremos complementarios reciben el nombre de «extremos Cos» (por «cohesivos», pues al ser complementarios se «pegan» o hibridan).

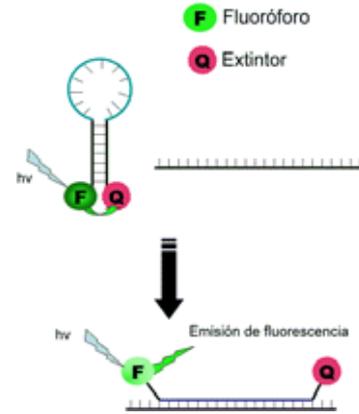
**leading strand:** hebra adelantada.

Se trata de la hebra que, debido a la naturaleza antiparalela de la doble hélice, se sintetiza de forma continua y, por consiguiente, más rápido que la otra, en la misma dirección en que avanza la horquilla de replicación. Véase DNA REPLICATION.

**molecular beacon:** baliza molecular, sonda fluorescente.

Sonda susceptible de emitir fluorescencia sólo al formar híbridos perfectos con secuencias complementarias. Se trata de un oligonucleótido en forma de horquilla que dispone de un fluoróforo en un extremo y de un extintor de fluorescencia (*quencher*) en el otro, ambos unidos a los extremos 3' y 5' respectivos por enlaces covalentes. En la configuración de horquilla original, el extintor próximo al fluoróforo impide la emisión de fluorescencia por parte de éste (véase la figura). Cuando la sonda forma un híbrido con una secuencia perfectamente complementaria (véase la figura) pierde su forma de horquilla, el extintor se aleja del fluoróforo y el fluoróforo emite fluorescencia cuando es iluminado con radiación ultravioleta. Se pueden utilizar múltiples sondas fluorescentes, cada una conjugada con un fluoróforo distinto, para analizar la presencia de varias secuencias complementarias en el ADN a la vez.

**Observación:** a 12.04.2004 no existe una traducción al castellano consagrada por el uso; otra posibilidad es: «oligobaliza» (siguiendo el ejemplo de «radiobaliza»; el afijo oligo- traduce relativamente bien la palabra *molecular*). Según el contexto, también se puede traducir por «sonda fluorescente» a secas, mientras se tenga presente que no todas las sondas fluorescentes convencionales disponen de un extintor de fluorescencia (*quencher*). El nombre *molecular beacon* se atribuye a S. Tyagi y F. R. Kramer, quienes describieron por primera vez estas sondas que experimentan un cambio de conformación y fluorescen al formar híbridos con secuencias complementarias en un artículo que llevó por título *Molecular beacons: probes that fluoresce upon hybridization* y en el que indican: «we call these probes 'molecular beacons' because they emit a fluorescent signal only when hybridized to target molecules... since unhybridized molecular beacons are dark it is not necessary to remove them to observe hybridized probes. Consequently, molecular beacons can be used for the detection of specific nucleic acids in homogeneous assays and in living cells»; hoy día, este nombre se aplica a veces a sondas fluorescentes de diseño ligeramente modificado con respecto a las *molecular beacons* convencionales (p. ej.: TaqMan-MB) y constituye asimismo una marca registrada (en cuyo caso el nombre no debiera traducirse).



**Figura 4:** Esquema de una sonda molecular beacon (según S. Tyagi y F. R. Kramer).

**motif:** motivo.

1. En los ácidos nucleicos, es una secuencia breve de nucleótidos que suele servir de sitio de reconocimiento para ciertas proteínas (p. ej.: en los genes eucariotas existen *motivos* nucleotídicos que cumplen una función reguladora o moduladora de la transcripción). El mismo *motivo* puede estar presente en una gran variedad de organismos. En esta acepción significa prácticamente lo mismo que **secuencia consenso de nucleótidos**; de hecho, a veces se habla de «motivo TATA» (*TATA-box motif*, *TATA motif*) en lugar de «caja TATA» (*TATA box*), una de las secuencias consenso características de los promotores eucariotas reconocidos por la ARN-polimerasa II. Véanse BOX, CONSENSUS SEQUENCE y TATA BOX.
2. En las proteínas, es una pauta característica de plegamiento muy conservada en la naturaleza (se habla así de los *motivos* homeobox, dedo de zinc, hélice-giro-hélice, cremallera de leucinas, etc.). En esta acepción puede equivaler conceptualmente al **dominio estructural** de las proteínas globulares, aunque un mismo dominio puede contener más de un motivo; por ejemplo, los dominios de unión a ATP (*ATP-binding domains*) de las proteínas de la familia ABC contienen dos motivos característicos denominados *Walker A* y *Walker B*, más un tercer motivo distintivo (*signature*) denominado C.
3. En las proteínas, coincide con el concepto de **dominio funcional**. Un mismo motivo o dominio funcional puede funcionar como dominio estructural (e incluso puede contener varios dominios estructurales), como en el siguiente ejemplo: «The HMG-1 domain (often referred to as the HMG-1 box) is the functional motif of the largest HMG subfamily, the HMG-1/-2 proteins [...]. The HMG-1 domain binds to and bends the minor groove of the DNA. The HMG-1 domain consists of approximately 80 amino acids and has a characteristic, twisted, L-shaped fold formed by three  $\alpha$ -helical segments».
4. Cualquier serie de aminoácidos asociada a una determinada función, contigua o alineada con respecto a ciertas posiciones invariables o conservadas de la secuencia primaria de una proteína. La mutación del *motivo* puede acarrear la pérdida de la función de la proteína.

En esta acepción tiene un significado muy similar a la de una **secuencia consenso de aminoácidos**, aunque en este caso los aminoácidos conservados pueden estar separados entre sí, como las tres cisteínas (Cys<sub>3</sub>) y la histidina (His<sub>1</sub>) del ejemplo siguiente: «The M2 gene of respiratory syncytial (RS) virus has two open reading frames (ORFs). ORF1 encodes a 22-kDa protein termed M2-1. The M2-1 protein contains a Cys<sub>3</sub>-His<sub>1</sub> **motif** (C-X<sub>7</sub>-C-X<sub>5</sub>-C-X<sub>3</sub>-H) near the amino terminus. This **motif** is conserved in all human, bovine, and ovine strains of RS virus. A similar **motif** found in the mammalian transcription factor Nup475 has been shown to bind zinc. The M2-1 protein of human RS virus functions as a transcription factor which increases polymerase processivity, and it enhances readthrough of intergenic junctions during RS virus transcription, thereby acting as a transcription anti-terminator. [...] the Cys<sub>3</sub>-His<sub>1</sub> motif of M2-1 is essential for maintaining the functional integrity of the protein». En esta acepción también recibe en inglés el nombre de **rule (regla, norma, pauta)**.

**Observación:** la 3.<sup>a</sup> acepción de la voz *motivo* en el diccionario académico es la siguiente: «3. m. En arte, **rasgo característico que se repite** en una obra o en un conjunto de ellas».

**NBF:** dominio de unión a nucleótido.

→ NUCLEOTIDE-BINDING FOLD.

**negative regulator:** represor.

→ REPRESSOR

**nitrogen base:** base nitrogenada.

Molécula orgánica de carácter básico derivada de la purina o de la pirimidina. Si deriva de la purina se denomina adenina (A) o guanina (G), y si deriva de la pirimidina, timina (T), uracilo (U) o citosina (C). Forman parte de un nucleósido y de los ésteres fosfóricos de éstos (los nucleótidos) que conforman los ácidos nucleicos. Véase NUCLEOSIDE.

**nondistributive enzyme:** enzima asociativa.

→ PROCESSIONAL ENZYME.

**nonprocessive enzyme:** enzima no procesiva, enzima disociativa.

Enzima o complejo enzimático que sintetiza o degrada de forma progresiva un biopolímero y realiza varios ciclos de la misma reacción catalítica disociándose del sustrato (o de la plantilla o de ambos a la vez) tras cada reacción catalítica. Véanse PROCESSIONAL ENZYME y PROCESSIVITY.

**nucleic acid:** ácido nucleico.

Polímero de nucleótidos unidos por enlaces 5'-3' fosfodiéster. Según se trate de ribonucleótidos o de desoxirribonucleótidos se llama ARN o ADN, respectivamente. Desempeña distintas funciones en las células de los organismos vivos tales como el almacenamiento de la información genética y su transferencia a la generación siguiente (ADN) o la expresión de esta información durante la síntesis de proteínas (ARNm y ARNt); es componente estructural de orgánulos celulares como los ribosomas (ARNr), cataliza ciertas reacciones químicas (ribozimas) y participa en mecanismos de regulación de la expresión

génica (mediante ARN complementarios de ARNm o de ARNbc en la ribointerferencia).

**nucleoside:** nucleósido.

Compuesto orgánico constituido por una base nitrogenada (púrica o pirimidínica) enlazada mediante el nitrógeno 1 de la pirimidina o el nitrógeno 9 de la purina al carbono 1 de una 2-desoxi-D-ribosa o de una D-ribosa a través de un enlace *N*-glucosídico de configuración β. Según que el azúcar sea la ribosa o la desoxirribosa, el nucleósido resultante se denomina ribonucleósido (*ribonucleoside*) o desoxirribonucleósido (*deoxyribonucleoside*). Los nucleósidos más comunes de los sistemas biológicos son la adenosina, la guanosina, la citidina y la uridina (que contienen una ribosa) y la desoxiadenosina, la desoxiguanosina, la desoxicitidina y la timidina (que contienen una desoxirribosa).

**nucleotide:** nucleótido.

Éster fosfórico de un nucleósido. Consta de uno o más grupos fosforilo que esterifican el grupo hidroxilo en las posiciones 3' o 5' (con mayor frecuencia) del azúcar correspondiente (ribosa o desoxirribosa). Los fosforilos se clasifican en grupos fosfatos α, β o γ con arreglo a su proximidad al azúcar. Según que el azúcar sea la ribosa o la desoxirribosa, el nucleótido resultante se denomina ribonucleótido (*ribonucleotide*) o desoxirribonucleótido (*deoxyribonucleotide*). La base nitrogenada es la portadora de la información genética, mientras que los grupos fosfato y los azúcares desempeñan una función estructural. Los ribonucleótidos de las células de los organismos son el ácido adenílico, el ácido guanílico, el ácido citidílico y el ácido uridílico, y los desoxirribonucleótidos el ácido desoxirriboadenílico, el ácido desoxirriboguanílico, el ácido desoxirribocitidílico y el ácido timidílico.

**Observación:** con suma frecuencia, en los textos de bioquímica, tanto en inglés como en castellano, los desoxirribonucleótidos se escriben prescindiendo de la partícula -ribo; así, es frecuente ver escrito: desoxiadenílico, desoxiguanílico y desoxicitidílico. Véase NUCLEOSIDE.

**nucleotide-binding fold:** dominio de unión a nucleótido, dominio de unión a ATP.

**Observación:** el nucleótido que habitualmente se une a este dominio de unión es la ATP, por este motivo generalmente se considera sinónimo de *ATP-binding domain* (dominio de unión a ATP). Véase ATP-BINDING DOMAIN.

**Okazaki fragments:** fragmentos de Okazaki.

Pequeños fragmentos de ADN sintetizados sobre la hebra retrasada del ADN. Tienen una longitud variable entre 1000 y 2000 nucleótidos (en bacterias) y entre 100 y 400 nucleótidos (en los organismos eucariotas). Véase DNA REPLICATION.

**oligonucleotide:** oligonucleótido.

Polímero constituido por un pequeño número de nucleótidos, generalmente menos de 50, unidos entre sí por enlaces 5'-3' fosfodiéster. Véase POLYNUCLEOTIDE.

**Observación:** en la jerga de laboratorio, se conocen más comúnmente con el nombre de «oligos». Incluso es posible que se escriban así.

**open complex:** complejo abierto.

En la transcripción, es la asociación de la ARN-polimerasa con la doble hélice semiabierto del promotor de un gen. En este complejo, las hebras de ADN están separadas a lo largo de un trecho de 14 pb alrededor del nucleótido que marca el inicio de la transcripción y se dibujan con forma de burbuja.

**operator:** operador.

Secuencia de ADN específica a la que se une un represor. Véase REPRESSOR.

**operon:** operón.

Unidad génica de los organismos procariotas formada por un conjunto de genes que desempeñan funciones metabólicas relacionadas y que se expresan de forma coordinada y regulada.

**Observación:** el ejemplo típico es el operón *lac* de *E. coli*, que codifica las diversas enzimas responsables del metabolismo de la lactosa. Consta, de izquierda a derecha (de 5' a 3'), de la secuencia de unión del activador (CAP, de *Catabolite Activator Protein*, también conocido con el nombre de CRP, de *cAMP Receptor Protein*), de un promotor superpuesto parcialmente a un operador (sitio de unión del represor Lac), que precede a los genes *lac Z* (de la enzima betagalactosidasa), *lac Y* (de la enzima lactosa-permeasa) y *lac A* (de la enzima tiogalactósido-transacetilasa). A partir del promotor se transcriben estos tres genes en un mismo ARNm policistrónico, cuya transcripción es estimulada por el activador en ausencia de glucosa o es reprimida por el represor en ausencia de lactosa. Es decir, los genes *lac* de *E. coli* sólo se expresan de forma eficiente en presencia de lactosa y ausencia de glucosa a la vez.

**phage:** fago.

Abreviatura de bacteriófago. Véase BACTERIOPHAGE.

**phagemid:** fagómido.

Vector de clonación mixto, con características de un plásmido y de un fago filamentosos (por lo general, M13 o f1, pero también puede contener secuencias derivadas del fago  $\lambda$ ). Recibe asimismo el nombre de fásmido (*phasmid*). Contiene sitios de inicio de la replicación del plásmido y del fago: en el interior de una célula hospedadora funciona como un plásmido normal que se replica y cuyas copias se reparten en el momento de la división celular de forma controlada entre las células hijas, pero si la célula que lo alberga es infectada por un fago filamentosos adecuado (el fago auxiliar o *helper*), el fagómido cambia su modo de replicación como resultado de la presencia del producto del gen II del fago auxiliar en la célula; esta proteína reconoce la secuencia *ori(+)* de la región intergénica del fagómido, produce una muesca en el ADNbc e inicia la replicación de éste por el modelo del círculo rodante de la misma forma y al mismo tiempo que el ADNbc del fago auxiliar. De esta manera, la célula acaba exportando dos tipos de viriones, de aspecto idéntico pero distinto contenido, que albergan el ADNmc genómico del fago auxiliar o una de las hebras del fagómido. Los viriones que portan el fagómido son infecciosos y pueden inyectarlo en células susceptibles, en las que el fagómido vuelve a compor-

tarse como un plásmido bacteriano normal. El fagómido se utiliza para sintetizar sondas monocatenarias y secuenciar fragmentos clonados, así como en experimentos de mutagénesis dirigida. Su principal atractivo radica en la posibilidad de clonar fragmentos de ADN monocatenario largos con poco riesgo de pérdida de segmentos por delección. Son ejemplos de fagómidos los vectores pUC118 y pUC119,  $\lambda$ ZAP y los de la serie pBluescript.

**phasmid:** fásmido.

→ PHAGEMID.

**plasmid:** plásmido.

Molécula de ADN bicatenario circular que se multiplica de forma independiente del ADN cromosómico de su hospedador natural, la célula bacteriana (y más raramente otros microorganismos). Tiene un tamaño variable entre unas 1-5 kb y más de 100 kb y es portador de genes de resistencia a antibióticos, producción de toxinas y enzimas. Se replica en la célula hospedadora antes de la división celular y por lo menos una de las copias se transmite a cada célula hija, pero pueden existir de 1 a 50 copias o más por célula. No se consideran plásmidos ni el ADN mitocondrial ni el ADN de los cloroplastos. Se utilizan con suma frecuencia como vectores de clonación en ingeniería genética; en estos casos se reduce su tamaño natural al mínimo a fin de poder insertarles el ADN que se desea clonar y mejorar la frecuencia de obtención de recombinantes (la transformación con plásmidos de tamaño superior a 15 kb es extremadamente ineficaz). Entre los vectores plasmídicos más típicos y populares figuran los de la serie pBR (especialmente el pBR322), derivada del plásmido ColE1 de *E. coli*, que sintetiza la colicina E1.

**plasmid vector:** vector plasmídico.

Plásmido transformado en vector de clonación. Véase PLASMID.

**poly-A signal:** señal de poliadenilación.

Secuencia de nucleótidos de los genes eucariotas codificadores de proteínas que, una vez transcrita, desencadena la unión de una serie de factores al ARNm precursor a efectos de la escisión del futuro ARNm del ARNm precursor y de la poliadenilación del extremo 5' del ARNm recién escindido por parte de la polinucleótido-adenilil-transferasa o poli(A)-polimerasa (PAP).

**Observación:** mientras esto sucede, la ARN-polimerasa sigue elongando la molécula de ARNm precursor restante (que puede alcanzar varios centenares y hasta miles de nucleótidos de longitud) antes de disociarse del ADN poniendo fin a la transcripción. Esta segunda molécula de ARN se degrada en el núcleo de inmediato.

**polynucleotide:** polinucleótido.

Polímero de nucleótidos unidos por enlaces 5'-3' fosfodiéster de longitud superior a 50 unidades. Los de menor longitud se denominan *oligonucleótidos*. Véase OLIGONUCLEOTIDE.

**positive regulator:** activador.

→ ACTIVATOR.

**Pribnow box:** caja de Pribnow.

Secuencia de seis nucleótidos TATAAT extremadamente conservada de los promotores procariontes reconocida por el factor  $\sigma$  (sigma) de iniciación de la transcripción, que se sitúa a unas 10 bases de distancia del extremo 5' del nucleótido que marca el inicio de la transcripción. Es una secuencia consenso y recibe este nombre en honor a uno de sus descubridores, David Pribnow, pues con frecuencia se ignora que fueron dos (David Pribnow y Heinz Schaller). Su equivalente en los genes eucariotas es la caja de Hogness. Véanse CONSENSUS SEQUENCE, HOGNESS BOX y TATA BOX.

**primase:** primasa.

ARN-polimerasa especializada en la replicación del ADN. Cataliza la formación *de novo* de pequeños fragmentos de ARN (los cebadores) sobre una de las hebras de ADN que sirve de plantilla. Se activa al asociarse con otras proteínas que participan en la replicación del ADN, como la ADN-helicasa. Véanse DNA REPLICATION, PRIMER y RNA POLYMERASE.

**Observación:** esta enzima debería pertenecer en teoría a la clase EC 2.7.7.6 (ARN-polimerasas dirigidas por ADN) de la nomenclatura enzimática del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica y Biología Molecular (NC-IUBMB), sin embargo no está recogida como tal ni en ésta ni en ninguna otra clase de dicha nomenclatura. Por otro lado, aunque desde el punto de vista enzimático pueda ser equivalente a otras ARN-polimerasas celulares, conviene mantener su identidad como una ARN-polimerasa distinta, dada su función peculiar en la replicación del ADN, que no es intercambiable por la de ninguna otra ARN-polimerasa.

**primer:** cebador.

Oligonucleótido de 5 a 10 nucleótidos de longitud cuyo 3'-OH utiliza la ADN-polimerasa dirigida por ADN como punto de partida para la síntesis de ADN.

**primosome:** primosoma.

Complejo de proteínas indispensable para la actividad de la enzima primasa. Posibilita la síntesis de los fragmentos de Okazaki sobre la cadena retrasada del ADN que se está replicando.

**processive enzyme:** enzima procesiva, enzima asociativa.

Enzima o complejo enzimático que sintetiza o degrada de forma progresiva un biopolímero y realiza varios ciclos de la misma reacción catalítica sin disociarse del sustrato (o de la plantilla o de ambos a la vez) tras cada reacción catalítica. Véanse PROCESSIVE ENZYME y PROCESSIVITY.

**Observación:** en ciertos libros de texto de bioquímica traducidos al castellano figura indistintamente como «enzima progresiva» y «enzima procesiva». Una ADN-polimerasa procesiva típica es capaz de añadir un promedio de 1000 nucleótidos por segundo al hidroxilo del extremo 3' del cebador.

**processivity:** procesividad, capacidad de procesamiento.

Capacidad de una enzima o de un complejo enzimático de llevar a cabo múltiples ciclos catalíticos de forma progresiva sin disociarse de su sustrato polimérico (en vez de disociarse tras cada reacción catalítica). Es una medida de la eficacia de la enzima.

**Observación:** es una de las propiedades de las enzimas cuyos sustratos son de naturaleza polimérica. En el caso de la ADN-polimerasa, la procesividad de la enzima (alta, media, baja) se define como el número de nucleótidos añadidos en promedio cada vez que la enzima se asocia con el cebador y la hebra plantilla (varía desde unos pocos nucleótidos hasta más de 50 000 nucleótidos añadidos por complejo de asociación).

**prokaryon:** procarion.

Núcleo primitivo compuesto de un ADN genómico que no está delimitado por una membrana de fosfolípidos.

**Observación:** según Fernando Navarro, en griego, *karyon* era palabra llana, de modo que etimológicamente debe escribirse «procarion», sin tilde. En la práctica probablemente sea más frecuente la forma aguda «procarión», quizás por influencia del francés.

**prokaryote:** organismo procarionte.

Organismo unicelular cuyas células poseen un núcleo primitivo. Son organismos procariontes las bacterias (dominio *Eubacteria* o *Bacteria*) y los organismos del dominio *Archaea* en la clasificación de los seres vivos en tres dominios, o lo que es lo mismo, todos los organismos del reino *Monera*, en la clasificación de los seres vivos en cinco reinos. Véase PROKARYON.

**Observación:** el uso valida asimismo las denominaciones «organismo procarionte» y «organismo procariontíco», aunque de los tres calificativos sinónimos (procarionte, procarionte y procariontíco) el primero esté registrado en el diccionario académico como adjetivo, el segundo como sustantivo (con remisión al adjetivo «procarionte», que es curiosamente donde se define la voz) y el tercero no figure. (La Academia en este caso no es congruente consigo misma, pues sí recoge con función adjetiva las voces sinónimas «eucarionte», «eucariota» y «eucariotíco», plegándose al uso.) Una búsqueda en las páginas de español de Google demuestra que las tres denominaciones gozan de cierta popularidad, con una ligera preferencia por «organismo procarionte» (organismo procarionte: 14; organismo procarionte: 26; organismo procariontíco: 14, a 31 de mayo del 2004). En biología molecular es harto frecuente la sustantivación de estas voces; así, suele hablarse de «los procariontes» (598 páginas en Google, a 31 de mayo del 2004) o de «los procariontes» (167 páginas en Google, a 31 de mayo del 2004), pero casi nunca de «los procariontícos». El DRAE2001 ha dejado constancia de esta costumbre al menos en la entrada «procarionte», con la abreviatura «U.m.c.s.» (úsase más como sustantivo).

**prokaryotic:** procariontíco, procarionte, procarionte.

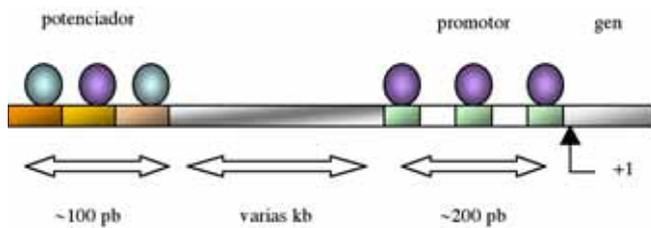
Relativo a un organismo unicelular que posee un núcleo primitivo. Véase PROKARYOTE.

**promoter:** promotor.

Secuencia de ADN bicatenario reconocida por la ARN-polimerasa y otros factores de transcripción, necesaria para que se inicie la transcripción del gen contiguo.

**Observación:** en los organismos procariontes, el promotor interacciona directamente con la holoenzima con actividad ARN-polimerasa (unida a una proteína, el factor

σ); en los organismos eucariotas, el promotor contiene secuencias de reconocimiento de factores de transcripción específicos que, al unirse al promotor a través de esas secuencias, forman un complejo proteico reconocido por la ARN-polimerasa, que entonces se fija alrededor del nucleótido que marca el inicio de la transcripción. En estos organismos, los promotores reconocidos por las ARN-polimerasas I y II están localizados en su mayoría antes del nucleótido de inicio de la transcripción (*startpoint*, flecha negra en la figura), pero la mayoría de los promotores de la ARN-polimerasa III se sitúan después del punto de inicio, esto es, dentro de la región codificante.



**Figura 5.** Una de las posibles configuraciones de un promotor (indispensable para la transcripción de un gen) y un potenciador (prescindible) de un gen transcrito por la ARN-polimerasa II. El promotor contiene varias secuencias dispersas (caja TATA, caja Inr y caja BRE) reconocidas por factores de transcripción. La separación entre el potenciador y el promotor puede ser de varias kb. El potenciador contiene secuencias de reconocimiento de factores de transcripción más próximas. El ADN de la región potenciadora puede plegarse, de modo que los factores estén en contacto directo con los del promotor. El nucleótido del ADN que marca el inicio de la cadena de ARN se denomina «inicio transcripcional» (*transcription start site* o *startpoint*) y se designa con el número «+1» (flecha).

**prosthetic group:** grupo prostético.

Cofactor orgánico de una enzima unido a la misma mediante enlaces fuertes (el ejemplo típico es el grupo hemo). Véase COFACTOR.

**recombinant DNA construct:** ADN recombinado.

→ RECOMBINANT DNA.

**regulator gene:** gen regulador.

Cualquier gen que codifica una proteína o un ARN que regula la expresión de otros genes.

**replication fork:** horquilla de replicación.

Estructura en forma de Y que se forma en el lugar donde se separa la doble hélice durante la replicación del ADN y donde comienza la síntesis de las hebras nuevas. Véase DNA REPLICATION.

**repressor:** represor.

Proteína con función reguladora que disminuye o inhibe la transcripción de un gen.

**Observación:** en los organismos procariotas, donde los genes se transcriben usualmente en grupos denominados operones, el represor se une a una secuencia específica de ADN denominada operador (superpuesta parcialmente al sitio de unión de la ARN-polimerasa) e inhibe la transcripción de los genes estructurales (p. ej.:

los genes *lac Z*, *lac Y* y *lac A* del operón *lac*). En los organismos eucariotas, el modo de acción de los represores es más variado, pero en general puede decirse que existen cuatro mecanismos principales: a) **competición (con el activador):** el represor se une a una secuencia de ADN que se superpone parcialmente a la secuencia de unión de un activador, con lo cual bloquea la activación del gen; b) **inhibición (del activador):** el represor se une a una secuencia de ADN próxima al sitio de unión del activador e interacciona con el activador unido cubriendo parcialmente su dominio activador; c) **represión directa (del aparato transcripcional):** el represor se une a una región anterior del gen (hacia el extremo 5'), interacciona con proteínas del aparato transcripcional unido al promotor e inhibe el inicio de la transcripción; d) **represión indirecta (del aparato transcripcional):** quizás el mecanismo más frecuente, consiste en la atracción de modificadores de histonas, que compactan la cromatina e impiden la unión de factores de transcripción (p. ej.: histona-desacetilasas, metilasas, etc.).

**rho-dependent terminator:** terminador dependiente del factor ρ (ro).

Terminador de la transcripción de los organismos procariotas que necesita la presencia de una proteína con forma de anillo compuesta de seis subunidades, el factor ρ, que reconoce el terminador transcrito en el ARN cuando sale del interior de la polimerasa y «arranca» el ARNm recién formado del complejo ternario del que forma parte (ARN-polimerasa + ARN + ADN) valiéndose para ello de la energía obtenida de la hidrólisis de ATP. No forma una estructura de horquilla como los terminadores independientes del factor ρ. Véase TERMINATOR.

**rho-independent terminator:** terminador independiente del factor ρ (ro).

Terminador de la transcripción de los organismos procariotas que contiene secuencias nucleotídicas repetidas en orientación inversa, seguidas por un segmento de ocho pares de bases A:T, de modo que, cuando son transcritas, se aparean entre sí formando una estructura en horquilla que promueve la disociación del complejo de elongación y la liberación del ARN. Véase TERMINATOR.

**RNA polymerase holoenzyme:** holoenzima ARN-polimerasa.

ARN-polimerasa bacteriana asociada al factor σ (sigma) de especificidad de unión al promotor. Consta de seis subunidades polipeptídicas: dos cadenas α, una β, una β', una cadena ω y la subunidad σ (α<sub>2</sub>ββ'σω).

**RNase H:** ribonucleasa H.

Enzima que cataliza específicamente la ruptura endonucleolítica de un enlace fosfodiéster entre dos ribonucleótidos de una doble hélice híbrida de ADN y ARN (la letra hache se debe a la palabra híbrido).

**Observación:** pertenece a la clase EC 3.1.26.4 del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica y Biología Molecular (NC-IUBMB). Su nombre común es «ribonucleasa H de timo de ternero» (*calv thymus ribonuclease H*), pero también se conoce como: *endoribonuclease H (calf thymus)*, *RNA\*DNA hybrid*

*ribonucleotidohydrolase, hybrid ribonuclease, hybridase, hybridase (ribonuclease H), ribonuclease H, hybrid nuclease.*

**sequence motif:** motivo secuencial.

→ MOTIF.

**signature:** distintivo.

1. (sust.) Aminoácido conservado o secuencia de aminoácidos (*motivo proteico*) que caracteriza o sirve para reconocer una proteína o una familia de proteínas. Por ejemplo, se dice que el aminoácido conservado Lys-220 del *motivo D* de las polimerasas dependientes de ARN es el distintivo o la *signature* de esas proteínas, o que el *motivo B* es el distintivo o la *signature* de los reguladores ARR que participan en los sistemas de traducción de señales. Véase MOTIF.

2. (adj.) Que distingue o caracteriza algo. Por ejemplo, el motivo secuencial único, LSGGQ, característico de los dominios con actividad ATPasa de los transportadores ABC, recibe en inglés la denominación de *signature sequence* o *canonical signature motif* de estos transportadores.

**Observación:** en la primera acepción, no es incorrecta su traducción literal por «signatura», dado que el DRAE recoge como primer significado de esta última voz el de «marca o nota puesta en una cosa para distinguirla de otras». También se ha propuesto «rúbrica» (en su acepción de «rasgo» o «peculiaridad»). En la segunda, en cambio, el traductor tiene dos opciones: recurrir al calco semántico «signatura» (con el significado de «distintivo»), que entonces se utiliza de forma apuesta: «motivo signatura» (*signature motif*), «secuencia signatura» (*sequence motif*), o bien traducirlo por el adjetivo «distintivo». Esta última palabra tiene la ventaja de que también puede usarse en función sustantiva con el significado de «marca o señal característica» y quizás transmita mejor este significado que «signatura». Véanse SIGNATURE MOTIF Y SIGNATURE SEQUENCE.

**signature motif:** motivo distintivo.

**Observación:** se trata de un motivo de aminoácidos en su 3.<sup>a</sup> acepción, que define o caracteriza a una proteína o a un grupo de proteínas; por ejemplo, el motivo distintivo LXXLL del receptor p160 de hormonas esteroideas (*signature motif, LXXLL, within steroid hormone receptor p160*), o el motivo distintivo LSGGQ de la familia ABC de transportadores transmembranarios (*the ABC family is defined in part by the canonical signature motif LSGGQ whose exact function remains controversial*). Véase MOTIF.

**signature sequence:** secuencia distintiva.

Inserción o delección en la región codificante de un gen dado que se observa en especies filogenéticamente distantes y por eso se cree que se ha conservado durante la evolución. Por consiguiente, puede servir para rastrear el parentesco entre especies distintas. Véase MOTIF.

**single stranded DNA binding protein:** proteína de unión a ADN monocatenario.

Cada una de las proteínas que se unen a las hebras de ADN recientemente separadas por la helicasa durante la

replicación del ADN. Se colocan una detrás de otra a lo largo de la hebra separada y forman una cubierta proteica que mantiene el ADN en el estado de elongación necesario para que pueda servir de plantilla durante la síntesis de ADN y de los ARN cebadores.

**Observación:** en los libros de texto figura como «proteína(s) SSB», según la denominación inglesa. Véase DNA REPLICATION.

**sliding clamp:** abrazadera deslizante de la ADN-polimerasa.

→ DNA POLYMERASE SLIDING CLAMP.

**sliding DNA clamp:** abrazadera deslizante de la ADN-polimerasa.

→ DNA POLYMERASE SLIDING CLAMP.

**SSB protein:** proteína SSB.

→ SINGLE STRANDED DNA BINDING PROTEIN.

**stable ternary complex:** complejo ternario estable.

En la transcripción, es la asociación de ARN, ADN y ARN-polimerasa que ha dejado atrás el promotor del gen e ingresa en la fase de elongación.

**startpoint:** inicio transcripcional.

→ TRANSCRIPTION START POINT.

**structural gene:** gen estructural.

Cualquier gen que codifica una proteína o un ARN. Los productos de estos genes desempeñan una gran diversidad de funciones, por ejemplo, pueden ser proteínas estructurales, enzimas o incluso proteínas o ARN con función reguladora.

**substrate:** sustrato.

1. Especie química cuya reacción con otro reactivo químico es objeto de observación (por ejemplo, un compuesto que se transforma en presencia de un catalizador).

2. Molécula o entidad química cuya conversión en un producto o en una serie de productos es catalizada por una o varias enzimas. También se conoce como «reactante» (*reactant*) de la reacción química.

3. Solución o mezcla en polvo de todos los ingredientes o elementos necesarios para el crecimiento de un cultivo de microorganismos o de la formación de un producto.

4. Componente de un medio nutritivo que proporciona los elementos necesarios para el crecimiento de un microorganismo (p. ej.: carbono, nitrógeno, etc.).

**super-integron:** superintegrón.

→ INTEGRON.

**TATA box:** caja TATA.

**Observación:** en los organismos procariotas se conoce con el nombre de «caja de Pribnow» y en los eucariotas, con el de «caja de Hogness». Ambas tienen en común el tetranucleótido TATA, de allí que se llamen a veces «cajas TATA». Véanse HOGNESS BOX Y PRIBNOW BOX.

**TATA element:** caja TATA.

→ TATA BOX.

**terminator:** terminador.

Secuencia de ADN bicatenario, contigua al extremo 3' de un gen, que posibilita la disociación de la ARN-polimerasa de la hebra de ADN y la liberación de la hebra de ARN recién sintetizada dando por finalizada la transcripción. Sólo permite la finalización de la transcripción del gen

precedente que ha sido previamente «recorrido» por la ARN-polimerasa.

**Observación:** en las bacterias existen dos clases de terminadores, los independientes de la proteína  $\rho$  (también llamados terminadores intrínsecos) y los dependientes de la proteína  $\rho$ . Ambos afectan a la polimerasa una vez que han sido transcritos (funcionan en el ARN y no en el ADN). En los organismos eucariotas existen terminadores específicos de las ARN-polimerasas I y III, pero los de la ARN-polimerasa II están menos caracterizados.

**transactivator:** transactivador.

Activador que interacciona de forma directa con la ARN-polimerasa (sin la ayuda de coactivadores). Véase ACTIVADOR.

**transcription:** transcripción.

Síntesis de ARN a partir de una hebra de ADN catalizada por la ARN-polimerasa con el auxilio de proteínas específicas (factores de transcripción). Comprende tres fases denominadas iniciación (*initiation*), elongación (*elongation*) y terminación (*termination*). En los organismos eucariotas existen tres tipos de transcripción según la ARN-polimerasa que la lleva a cabo: a) la transcripción de ARNr catalizada por la ARN-polimerasa I, b) la transcripción de ARNm catalizada por la ARN-polimerasa II, y c) la transcripción de ARNt y otros ARN pequeños catalizada por la ARN-polimerasa III. En los organismos procariotas existe sólo un tipo de transcripción y de ARN-polimerasa.

**transcription factor:** factor de transcripción.

Proteína necesaria para el inicio de la transcripción de un gen, distinta de la ARN-polimerasa. Reconoce secuencias específicas ubicadas en el interior de promotores y potenciadores y puede asociarse con la ARN-polimerasa misma o con otros factores de transcripción, o formar parte de un complejo de iniciación transcripcional únicamente en presencia de otras proteínas.

**transcription start point:** inicio transcripcional.

Nucleótido del ADN que marca el inicio de la cadena de ARN. Se designa con el número +1.

**transformation:** transformación.

Proceso de introducción de moléculas de ADN en el interior de las células bacterianas. Se realiza fundamentalmente mediante dos procedimientos distintos: con la ayuda de sustancias químicas (dimetilsulfóxido, cationes  $Rb^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Co^{2+}$ , etc.) o mediante electroporación.

**Agradecimientos:** los autores agradecen a los doctores Fernando Navarro y Juan Antonio Navarro los comentarios y sugerencias recibidos en relación con el contenido de esta quinta entrega del «Vocabulario de bioquímica y biología molecular».

## Bibliografía

Alino SF, Escrig E, Revert F, Guillem VM, Crespo A. Pharmacodynamic approach to study the gene transfer process employing non-viral vectors. *Biochem Pharmacol* 2000; 60: 1845-53.  
Biotech Life Science Dictionary <biotech.icmb.utexas.edu/search/dict-search.phtml> [consulta: 10.4.2004].

Bustin M. Regulation of DNA-dependent activities by the functional motifs of the high-mobility-group chromosomal proteins. *Mol Cell Biol* 1999; 19: 5237-5246. <mcb.asm.org/cgi/reprint/19/8/5237.pdf> [consulta 11.04.2004]  
Chow YH, O'Brodovich H, Plumb J, Wen Y, Sohn KJ, Lu Z, Zhang F, Lukacs GL, Tanswell AK, Hui CC, Buchwald M, Hu J. Development of an epithelium-specific expression cassette with human DNA regulatory elements for transgene expression in lung airways. *Proc Natl Acad Sci USA* 1997; 94: 14695-14700. <www.pnas.org/cgi/reprint/94/26/14695.pdf> [consulta 11.2.2004].  
Curtis H, Barnes NS (edición en español dirigida por A. Schnek y G. Flores). *Biología*, 6.ª ed. Madrid: Panamericana; 2000.  
Dean M, Rzhetsky A, Allikmets R. The human ATP-binding cassette (ABC) transporter superfamily (review). *Genome Research* 2001; 11: 1156-1166.  
Geyer, P.K. The role of insulator elements in defining domains of gene expression. *Curr Opin Genet Develop* 1997; 7: 242-248.  
Glick DM. *Glossary of Biochemistry and Molecular Biology*, 2002. <www.portlandpress.com/pp/books/online/glick/> [consulta 20.3.2004].  
Hampsey M, Reinberg D. RNA polymerase II holoenzyme and transcription factors. *Encyclopedia of Life Sciences*, 2001. <www.els.net> [consulta 20.3.2004].  
Hansen LH, Vester B, Douthwaite S. Core sequence in the RNA motif recognized by the ErmE methyltransferase revealed by relaxing the fidelity of the enzyme for its target. *RNA* 1999; 5: 93-101. <www.rnajournal.org/cgi/reprint/5/1/93.pdf> [consulta 20.3.2004].  
Hardy RW, Wertz GW. The Cys<sub>3</sub>-His<sub>1</sub> motif of the respiratory syncytial virus M2-1 protein is essential for protein function. *J Virol* 2000; 74: 5880-5885. <jvi.asm.org/cgi/reprint/74/13/5880.pdf> [consulta 11.4.2004].  
Hawley GG. *Diccionario de química y de productos químicos*. Barcelona: Omega; 1993.  
Higgins, CF. ABC transporters: from microorganisms to man. *Annu Rev Cell Biol* 1992; 8: 67-113.  
Hine R. *The Facts On File Dictionary of Cell and Molecular Biology*. Nueva York: Checkmark Books; 2003.  
Hyde SC, Emsley P, Hartshorn MJ, Mimmack MM, Gilleadi Uzi, Pearce SR, Gallagher MP, Gill DR, Hubbard RE, Higgins CF. Structural Model of ATP-binding proteins associated with cystic fibrosis, multidrug resistance and bacterial transport. *Nature* 1990; 346: 362-5.  
IUBMB. *Symbolism and Terminology in Enzyme Kinetics (Recommendation 1981)*. Introduction, Definitions, Order of Reaction & Rate Constants. <www.chem.qmul.ac.uk/iubmb/kinetics/>, <www.chem.qmul.ac.uk/iubmb/kinetics/ek1t3.html> [consulta: 16.4.2004].  
IUPAC. *Compendium of Chemical Terminology* <www.iupac.org/publications/compendium/index.html> [consulta: 16.04.2004].  
IUPAC. *Glossary of terms used in bioinorganic chemistry (IUPAC Recommendations 1997)*. <www.chem.qmul.ac.uk/iupac/bioinorg/> [consulta: 16.4.2004].  
Izquierdo Rojo M. *Ingeniería genética y transferencia génica*. Madrid: Pirámide; 1999.  
Jayasena SD. Aptamers: an emerging class of molecules that rival antibodies in diagnostics. *Clin Chem* 1999; 45: 1628-1650.  
King RC, Standsfield WD. *A Dictionary of Genetics* (6.ª ed.). Nueva York: Oxford University Press; 2002.

- Kwok SC, Triplet B, Man JH, Chana MS, Lavigne P, Mant CT, Hodges RS. Structural cassette mutagenesis in a de novo designed protein: proof of a novel concept for examining protein folding and stability. *Biopolymers (Peptide Science)* 1998; 47: 101-123.
- Länge-Rouault F, Patzel V, Benavente A, Taillez M, Silvestre N, Bompard A, Sczakiel G, Jacobs E, Rittner K. Up to 100-fold increase of apparent gene expression in the presence of Epstein-Barr virus oriP sequences and EBNA1: implications of the nuclear import of plasmids. *J Virol* 1998; 72: 6181-6185. <[jvi.asm.org/cgi/reprint/72/7/6181.pdf](http://jvi.asm.org/cgi/reprint/72/7/6181.pdf)> [consulta 21.03.2004].
- Latchman DS. Transcription factors: bound to activate or repress. *TIBS* 2001; 26: 211-213.
- Lemon SM, Barbour AG. A Glossary of terms commonly used in molecular biology. UNC Chapel Hill School of Medicine. <[www.med.unc.edu/wrkunits/3ctrpgrpmbb/mbt/GLOS.htm](http://www.med.unc.edu/wrkunits/3ctrpgrpmbb/mbt/GLOS.htm)> [consulta 21.3.2004].
- Levine M, Tjian R. Transcription regulation and animal diversity. *Nature* 2003; 424: 147-151.
- Lewin B. Genes VII. Nueva York: Oxford University Press; 2000.
- Lewin B. Genes VIII. Nueva York: Oxford University Press; 2004.
- Lodish H, Berk A, Zipursky SL, Matsudaira P, Baltimore D, Darnell J. *Biología celular y molecular*. 4.ª ed. Madrid: Panamericana; 2002.
- Luque J, Herráez A. Texto ilustrado de biología molecular e ingeniería genética. Madrid: Harcourt; 2001.
- Ma JKC, Drake PMW, Christou P. The production of recombinant pharmaceutical proteins in plants. *Nat Rev Genet* 2003; 4: 794-805.
- Malik S, Roeder RG. Transcriptional regulation through Mediator-like coactivators in yeast and metazoan cells. *TIBS* 2000; 25: 277-283.
- Marras SAE, Kramer FR, Tyagi S. Genotyping single nucleotide polymorphisms with molecular beacons. En: Kwok PY, eds. *Single nucleotide polymorphisms: methods and protocols*. Totowa, NJ: Humana Press; 2003. p. 11-128. También disponible en línea: <[www.molecular-beacons.org/download/Marras,M&P03\(212\).pdf](http://www.molecular-beacons.org/download/Marras,M&P03(212).pdf)> [consulta 12.4.2004].
- Mathews CK, Van Holde KE, Ahern KG. *Biochemistry*, 3.ª ed. San Francisco: Addison Wesley Longman; 1999.
- MeSH Browser de la NCBI. <[www.ncbi.nlm.nih.gov/80/entrez/mesh-browser.cgi](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/80/entrez/mesh-browser.cgi)> [consulta 12.4.2004].
- Mohan R, Vijayan P, Kolattukudy PE. Developmental and tissue-specific expression of a tomato anionic peroxidase (tap1) gene by a minimal promoter, with wound and pathogen induction by an additional 5'-flanking region. *Plant Mol Biol* 1993; 22: 475-90.
- Narumi K, Suzuki M, Song W, Moore MAS, Crystal RG. Intermittent, repetitive corticosteroid-induced upregulation of platelet levels after adenovirus-mediated transfer to the liver of a chimeric glucocorticoid-responsive promoter controlling the thrombopoietin cDNA. *Blood* 1998; 92: 822-833. <[www.bloodjournal.org/cgi/reprint/92/3/822](http://www.bloodjournal.org/cgi/reprint/92/3/822)> [consulta 12.4.2004].
- Navarro, F. *Diccionario crítico de dudas inglés-español de medicina*. Madrid: McGraw Hill-Interamericana; 2000.
- Oliver SG, Ward JM. *A Dictionary of Genetic Engineering*. Cambridge: Cambridge University Press; 1985.
- Oxford Dictionary of Biochemistry and Molecular Biology, revised edition. Oxford: Oxford University Press; 2000.
- Paula AL, Ferla RJ. Higher order chromatin structures in maize and Arabidopsis. *Plant Cell* 1998; 10(8): 1349-59
- Perera J, Tormo A, García JL. *Ingeniería genética*, vols. I y II. Madrid: Síntesis; 2002
- Real Academia Española. *Diccionario de la lengua española*, 22.ª edición; 2001 <[buscon.rae.es/diccionario/drae.htm](http://buscon.rae.es/diccionario/drae.htm)>
- Rieger R, Michaelis A, Green MM. *Glossary of Genetics and Cytogenetics, Classical and Molecular*, 4.ª ed. Nueva York: Springer-Verlag; 1976.
- Sabaté M y Prats G. Estructura y función de los integrines. *Enferm Infecc Microbiol Clin* 2002; 20: 341-5.
- Sanders JW, Venema G, Kok J. A chloride-inducible gene expression cassette and its use in induced lysis of *Lactococcus lactis*. *Appl Environ Microbiol* 1997; 63: 4877-4882. <[aem.asm.org/cgi/reprint/63/12/4877.pdf](http://aem.asm.org/cgi/reprint/63/12/4877.pdf)> [consulta 08.2.2004].
- Singer M, Berg P. *Genes y genomas, una perspectiva cambiante*. Barcelona: Omega; 1993.
- Singleton P, Sainsbury D. *Dictionary of Microbiology and Molecular Biology*, 3.ª ed. Chichester: John Wiley & Sons; 2001.
- Sisson TH, Hanson KE, Subbotina N, Patwardhan A, Hattori N, Simon RH. Inducible lung-specific urokinase expression reduces fibrosis and mortality after lung injury in mice. *Am J Physiol Lung Cell Mol Physiol* 2002; 283: L1023-L1032. <[ajplung.physiology.org/cgi/reprint/283/5/L1023.pdf](http://ajplung.physiology.org/cgi/reprint/283/5/L1023.pdf)> [Consulta 08.02.2004].
- Stokes HW, Holmes AJ, Nield BS, Holley MP, Nevalainen KMH, Mabbutt BC, Gillings MR. Gene cassette PCR: sequence-independent recovery of entire genes from environmental DNA. *Appl Environ Microbiol* 2001; 67: 5240-5246.
- Stryer L. *Bioquímica*, 4.ª ed. Barcelona: Reverté; 1995.
- Stryer L. *Bioquímica*, 5.ª ed. Barcelona: Reverté; 2003.
- The Classification of Living Organisms. <[www.palaeos.com/Kingdoms/kingdoms.htm#kingdoms](http://www.palaeos.com/Kingdoms/kingdoms.htm#kingdoms)> [Consulta 15.5.2004]
- The Human Genome Sequencing Center. Baylor College of Medicine. Glossary <[www.hgsc.bcm.tmc.edu/docs/HGSC\\_glossary.html](http://www.hgsc.bcm.tmc.edu/docs/HGSC_glossary.html)> [consulta 10.4.2004].
- The Quantitative Trait Loci Analysis of Uncoupling Protein 1 in the Age of Bioinformatics. Definitions. Sitio web del Departamento de Ciencias Biológicas de la Louisiana State University <[www.biology.lsu.edu/webfac/dpollack/4800/Projects2/Christie/defpg.htm](http://www.biology.lsu.edu/webfac/dpollack/4800/Projects2/Christie/defpg.htm)> [consulta 11.4.2004].
- Tyagi S, Kramer FR. Molecular beacons: probes that fluoresce upon hybridization. *Nat Biotechnol*. 1996; 14(3): 303-8.
- Universität für Bodenkultur. Institut für Angewandte Mikrobiologie. Plant Biotechnology Unit. Detection methods RpRSV. *Molecular Methods*. <[http://www.boku.ac.at/iam/pbiotech/phytopath/d\\_rrv.html](http://www.boku.ac.at/iam/pbiotech/phytopath/d_rrv.html)> [consulta 23.6.2004]
- Watson JD, Baker TA, Bell SP, Gann A, Levine M, Losick R. *Molecular Biology of the Gene*, 5.ª ed. San Francisco: Benjamin Cummings & Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2004.