

Señales celulares en plantas: el novedoso papel de los péptidos



Contrario a lo que se consideraba hasta hace una década, las hormonas de plantas también pueden ser de naturaleza peptídica. Esto indica que existen similitudes con los sistemas de señalización de los animales.

Estela Sánchez de Jiménez, Homero Reyes y Raúl Aguilar

INTRODUCCIÓN

Los organismos superiores han desarrollado sistemas de señalización molecular a través de diversos tipos de sustancias, conocidas como “efectores”, que les permiten percibir y responder a los cambios en su entorno. En las plantas, los efectores reconocidos son tradicionalmente moléculas pequeñas de diversa naturaleza química. Sin embargo, recientemente se ha descubierto que también existen hormonas y efectores pertenecientes al tipo de compuestos llamados *péptidos* (proteínas pequeñas, formadas por pocos aminoácidos). Estos efectores peptídicos son semejantes a los reportados en animales, que regulan vías de transducción de señales.

Hasta hace una década, las hormonas peptídicas se consideraban exclusivas del reino animal. En contraste, múltiples investigacio-

nes habían mostrado que las plantas tienen sistemas de señalización peculiares en los que moléculas de estructura química no peptídica, como auxinas, giberelinas, ácido abscísico, citocininas y etileno, regulan múltiples procesos metabólicos y por ende las principales funciones en estos organismos.

Las diferencias evidentes entre animales y plantas, a nivel anatómico y de fisiología del desarrollo, contribuyeron en gran medida a sostener una separación conceptual entre los dos reinos. Dentro de esta perspectiva, ciertamente se deben reconocer tres principales diferencias al comparar los sistemas vegetales y animales:

a) Los embriones de animales y plantas difieren básicamente en la formación de sus órganos: los primeros están constituidos por órganos en miniatura, en su gran mayoría ya diferenciados, lo que no ocurre en las plantas, en las que los órganos se forman durante el desarrollo postembrionario a partir de tejidos llamados meristemas a lo largo de todo su ciclo de vida.

b) La pared celular, ausente en las células animales, constituye un revestimiento que imprime rigidez a las células vegetales y define una relación fija entre las células adyacentes. Da-

das estas estructuras, no hay posibilidades de movilización celular y por tanto la migración de células, un evento importante en los organismos animales, no es relevante en las plantas.

c) Las plantas responden a los cambios ambientales alterando la formación de órganos o la velocidad de su desarrollo. Por su parte, los animales normalmente responden a esos estímulos con cambios fisiológicos y adaptaciones metabólicas.

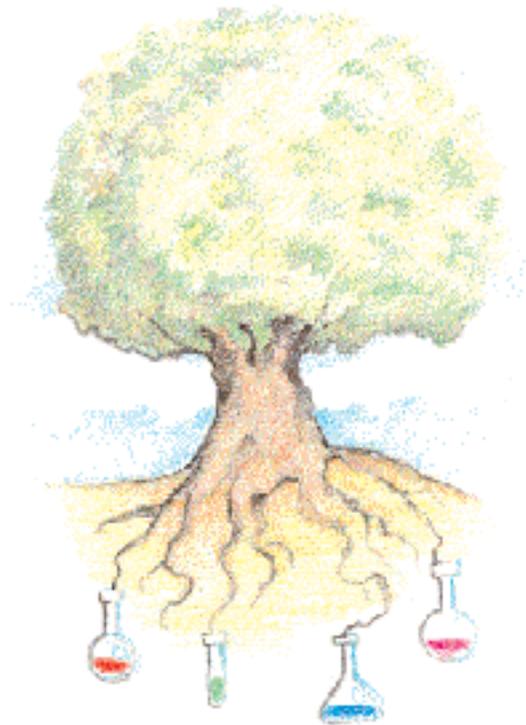
A pesar de estas importantes diferencias, los avances en la investigación científica, especialmente en las áreas de bioquímica y biología molecular, han mostrado que los mecanismos moleculares de procesos básicos como el ciclo de división celular, la expresión de la información genética (la transcripción, el procesamiento del ácido ribonucleico, ARN), la traducción de ARNs mensajeros a proteínas, y actualmente también los sistemas de transducción de señales, han sido fuertemente conservados por la evolución y son impresionantemente semejantes entre animales y plantas. De aquí que en los últimos años se haya llegado a reconocer que las similitudes a nivel molecular entre estos dos grandes grupos de eucariontes (organismos cuyas células tienen un núcleo definido) son mayores de lo que inicialmente se sospechaba, y se ha descubierto que existen péptidos involucrados en la regulación de procesos fundamentales de las plantas que tienen función de tipo hormonal, como en los animales.

PÉPTIDOS COMO MOLÉCULAS SEÑAL

El primer descubrimiento de un péptido con características de efector de señales fue el de la *sistemina*, involucrado en la respuesta de defensa que presentan las plantas al ataque por patógenos y por algunos depredadores. Posteriormente se encontró que la *flagelina*, un péptido de origen microbiano, también induce una respuesta de defensa semejante. Otros péptidos funcionales que han sido reportados son los pequeños péptidos de 4 a 5 aminoácidos sulfatados que regulan la proliferación celular, o el péptido codificado por el gen llamado ENOD40, reconocido por su función reguladora de la división celular en raíz, así como péptidos semejantes a la insulina capaces de regular la toma de glucosa y la síntesis de proteínas, y los péptidos codificados por el gen *CLAVATA*, con un papel relevante en la coordinación de la proliferación y diferenciación de meristemos florales. Todos estos avances en las investigaciones sobre este tema permiten predecir que pronto aumentará la lista de péptidos señal u hormonas peptídicas reguladoras de procesos básicos en plantas. Sin embargo, las posibles implicaciones evolu-

tivas que plantean estas similitudes moleculares entre plantas y animales, dentro del marco de las grandes diferencias inherentes a cada uno de estos reinos, principalmente a nivel morfológico y fisiológico, es un tema que está aún por explorarse.

En la presente revisión se plantean como ejemplos de esta área de investigación algunos péptidos efectores de vías de transducción de señales y sus receptores celulares. Los péptidos activan vías de señalización semejantes a las descritas en animales para la regulación de funciones idénticas o similares. Se han seleccionado los péptidos sobre los que se tiene información más sólida respecto a su función y el mecanismo de regulación a través del cual actúan en las plantas.



EFACTORES PEPTÍDICOS QUE INDUCEN RESPUESTAS DE DEFENSA

Sistemina

El primer péptido con características de hormona fue descubierto en 1991, en hojas de jitomate (*Lycopersicon esculentum* C). Este péptido consta de 18 aminoácidos y funciona como una hormona de defensa al regular la activación de al menos 20 genes considerados de defensa en las plantas.

La sistemina proviene de un precursor inactivo de 200 aminoácidos llamado prosistemina (Cuadro 1), el cual se sintetiza en las células del haz de la vaina de las hojas y en pecíolos. Como respuesta a un daño mecánico o por algún depredador, la prosistemina es convertida a sistemina, excretada al floema y rápidamente transportada a través de toda la planta (Ryan, 2000). La presencia de sistemina es percibida por una molécula receptora específica, localizada en las membranas de las células blanco. La interacción de este péptido con su receptor, en la parte externa de las células, activa una cascada interna de señales que incrementa la síntesis de inhibidores de proteasas, de calmodulina y del calcio intracelular. Como consecuencia de estas reacciones

se libera ácido linoleico de las membranas plasmáticas, el cual da origen al ácido jasmónico, compuesto activador de genes de defensa en las plantas.

Investigaciones recientes han permitido caracterizar al receptor de la sistemina, una proteína membranal de gran tamaño llamada SR160, que muestra fuerte afinidad por la sistemina. El análisis de la secuencia deducida de aminoácidos de la proteína SR160 demostró un alto contenido de leucinas, con regiones repetitivas características de un tipo de receptores conocidos como *regiones repetitivas de leucina* (Scheer y Ryan, 2002). Esta familia de receptores participa en una variedad de vías de señalización activadas por péptidos. El receptor de sistemina tiene una gran similitud con el receptor de los brasinóidos (Montoya *et al.*, 2002), compuestos equivalentes a los esteroides en animales, además de que la cascada de señales producida por la sistemina tiene una gran analogía con la cascada de señalización en la respuesta inflamatoria de células de animales.

Flagelina

La forma en que mamíferos y plantas reconocen a los organismos patógenos parece tener sorprendentes similitudes. El sistema de inmunidad innato es la primera línea de defensa inducible contra las enfermedades infecciosas, cuya característica principal es la de reconocer determinadas moléculas producidas por los organismos patógenos y no por el organismo hospedero (Aderem y Ulevich, 2000). En insectos y mamíferos, el reconocimiento de las moléculas de los patógenos es mediada por el receptor Toll y por la familia de receptores se-

CUADRO 1.

Péptidos inductores de señales en plantas

Nombre	Origen	Precursor (a.a.)	Proteína madura (aa)	Función
Sistemina	Jitomate, papa, chile	200	18	Señal de defensa
Flagelina	Bacterias flageladas	—	22*	Activación de inmunidad innata
ENOD40	Tabaco, alfalfa, soya	—	10-13	División celular
PSK	Diferentes plantas	89	4-5	Proliferación celular
CLAVATA 3	Jitomate, <i>Arabidopsis</i>	96	78	Diferenciación meristemas florales
ZmIGF	Maíz	180-200 (/)	50-70 (/)	Regulación del crecimiento

* Fragmento inmunoactivo de la flagelina

(/) Número aproximado de aminoácidos

mejantes a Toll, respectivamente. El receptor Toll regula una cascada de transducción de señales que controla la mayoría de los genes regulados por infecciones microbianas y está involucrado en casi todas las reacciones del sistema inmunitario innato de *Drosophila*. Estos receptores tienen dominios extracelulares ricos en regiones repetitivas de leucina. En plantas también se encuentran proteínas membranales con repeticiones de leucina involucradas en la resistencia a enfermedades, cuya función es importante en la inmunidad innata de estos organismos.

La movilidad bacteriana se basa principalmente en la presencia de flagelos, propelas extracelulares constituidas por varios miles de unidades de un péptido llamado flagelina. La flagelina de varias bacterias tiene sus dominios amino y carboxilo terminales muy conservados, con una región intermedia altamente variable. Estudios recientes han identificado a la flagelina como una molécula patógeno idónea, puesto que es reconocida por los sistemas inmunitarios innatos de diversos organismos incluyendo insectos, mamíferos y también plantas (Hayashi *et al.*, 2001). Experimentos realizados en células de jitomate y de *Arabidopsis* estimuladas con flagelina, o con la porción altamente conservada del dominio amino-terminal de la flagelina, mostraron una respuesta de defensa ante concentraciones del péptido del orden de picomoles. Dicha respuesta consistió en la activación de una cascada de las enzimas llamadas MAP cinasas, además de la síntesis de proteínas relacionadas al proceso de defensa y la inducción de estrés oxidativo, acumulación de callosa y producción de etileno.

En investigaciones realizadas en protoplastos (células sin pared celular) de *Arabidopsis*, a las que se les introdujeron transitoriamente algunos de estos genes de defensa, se encontró un aumento en la resistencia a patógenos tanto de origen bacteriano como de hongos, indicando que esta vía de transducción de señales puede funcionar en respuesta a estímulos procedentes de otros patógenos, además de la flagelina (Asai *et al.*, 2002). En una comparación con los sistemas inmunitarios de mamíferos e insectos es posible identificar la homología de la vía de transducción de señales de inmunidad innata, así como la participación de cada una de las MAP cinasas inducidas, con sus correspondientes contrapartes en plantas, como se muestra en la figura 1. Todos estos estudios indican que el mecanismo de defensa contra diversos agresores ambientales tiene un origen evolutivo ancestral, que ha sido conservado en tan diferentes especies biológicas, debido a la importancia que representa para la sobrevivencia de los organismos.

EFFECTORES PEPTÍDICOS QUE FUNCIONAN COMO HORMONAS

Clavata

La regulación de la diferenciación de los meristemas es un proceso crítico para el desarrollo de las plantas, ya que a partir de éstos continúan formando tejidos y órganos durante toda su vida. Un grupo de genes y las proteínas para las que codifican, fueron identificados como reguladores de la proliferación celular y la diferenciación de los meristemas florales en *Arabidopsis*. Este grupo, denominado CLAVATA, está integrado por al menos tres genes funcionales. Uno de ellos, Clavata 3, codifica una proteína con un peso molecular de aproximadamente 9 kilodaltons, que se expresa en células adyacentes a los meristemas florales, de donde probablemente es excretada y convertida a una proteína madura de 78 aminoácidos (cuadro 1). Se considera que esta proteína es el efector que estimula la vía de transducción de señales que regula la diferenciación floral en la planta. De los otros dos genes, Clavata 1 es el más estudiado y corresponde al receptor de la vía, ya que es una proteína

En plantas también
se encuentran
proteínas membranales
con repeticiones
de leucina involucradas
en la resistencia
a enfermedades

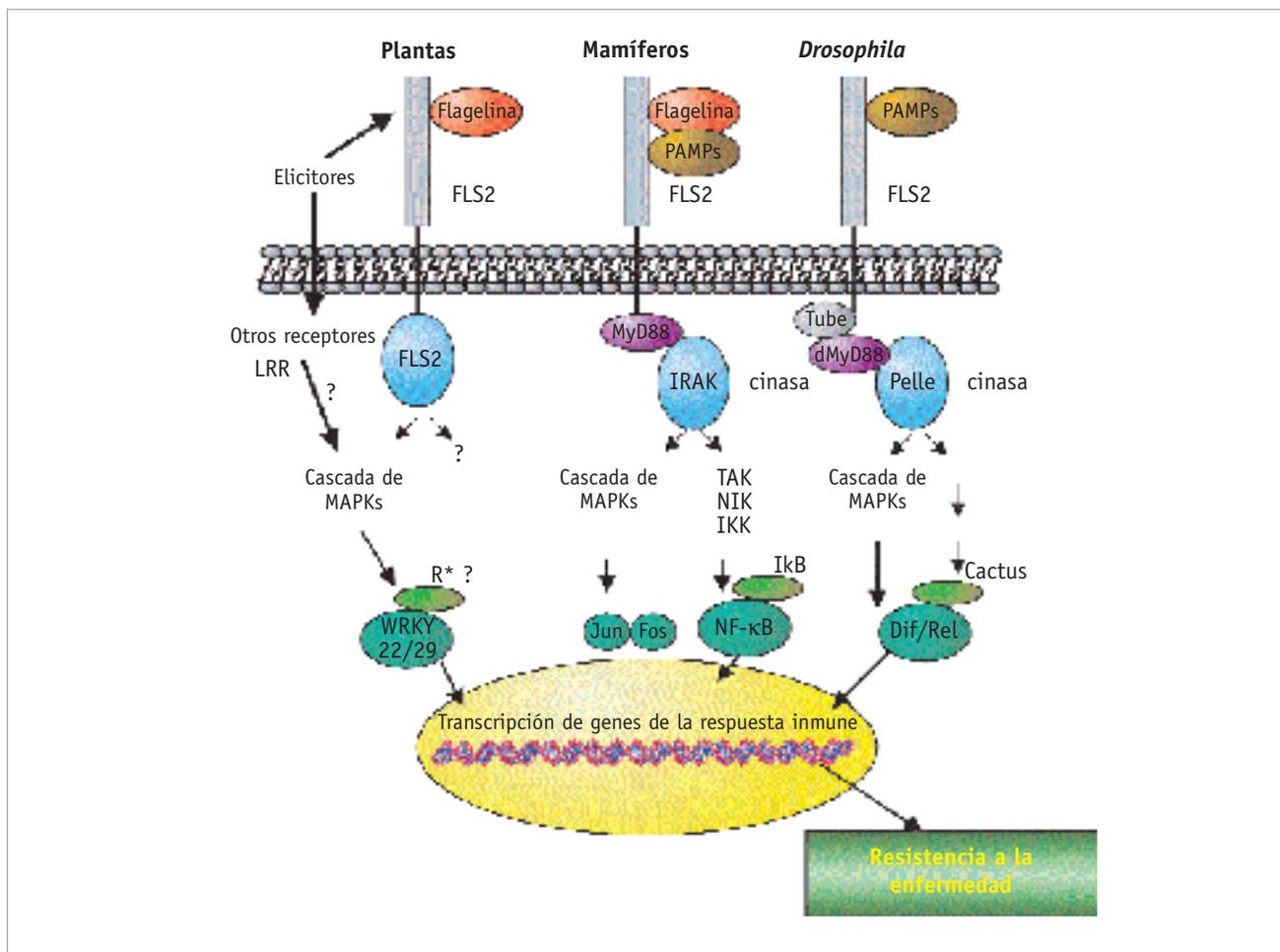


Figura 1. Esquema comparativo de señalización de la respuesta de defensa en planta (*Arabidopsis*), mamíferos y *Drosophila*.

La flagelina y otras moléculas de los patógenos inician una cascada de señalización al reconocer a su respectivo receptor (FLS₂, Toll y TLRs), en la membrana celular. Las cinasas internas, correspondientes a la ruta de MAP cinasas (Pelle, IRAK o FLS₂ cinasa), conducen la señal a través de varios pasos e inducen la degradación de (R, IκB y Cactus), inhibidores de los factores de transcripción nuclear: WRKY, NF-κB y Dif/Rel los cuales se translocan al núcleo para regular la expresión de genes específicos de la respuesta inmunitaria.

con un dominio extracelular con 21 repeticiones de zonas ricas en leucina, un dominio transmembranal y otro interno en el citoplasma, que corresponde a un dominio funcional de proteína cinasa tipo serina/treonina (RLK). Todas éstas son también características de receptores en células animales cuyos ligantes son péptidos (De Young y Clark, 2001).

El gen Clavata 2 codifica una proteína similar a la proteína cinasa del receptor Clavata 1; sin embargo ésta no conserva el dominio con actividad de cinasa. Por evidencias gené-

ticas se sabe que el producto de Clavata 2 participa en la misma vía de transducción de señales inducida por el péptido codificado por Clavata 3, y se sugiere que participa en la formación de complejos proteicos con Clavata 1. Se ha demostrado además que, en ausencia de Clavata 2, la proteína receptora Clavata 1 no se acumula.

Recientemente, varios grupos de investigadores, en forma independiente, han descubierto un gen en leguminosas que regula la formación de nódulos en las raíces. Lo interesante de este descubrimiento es que la estructura de este gen, en las distintas especies analizadas (Krusell *et al.*, 2002), muestra un alto grado de identidad con el gen Clavata 1; es decir, el gen codi-

fica para una proteína de alto peso molecular que corresponde a un receptor con repeticiones de leucina, que contiene una proteína cinasa (Nishimura *et al.*, 2002). La importancia de estos resultados está en la implicación evolutiva que conllevan, pues sugiere que muy probablemente el gen *Clavata 1*, durante su evolución, fue duplicado y dio origen al gen receptor de la vía de la nodulación en leguminosas (*Arabidopsis* no tiene este gen). De tal manera que el gen receptor de la señal para la nodulación no sólo comparte semejanzas estructurales con *Clavata 1*, sino también características funcionales: el primero regula la proliferación/ diferenciación de meristemos en nódulos de la raíz, y el segundo, el de meristemos apicales de tallo para la producción de flores (Searle *et al.*, 2003). Debido a que aún se desconoce al efector de este posible receptor, siguiendo el paralelismo funcional del grupo de genes *Clavata*, se ha propuesto que para este efecto podría existir un gen similar a *Clavata 3* en leguminosas, o alternativamente, que alguno de los péptidos codificados por los genes *NOD*, responsables de la nodulación en la simbiosis de raíz con *Rizobium* en la fijación de nitrógeno, lleve a cabo la función de activación de esta vía de señalización.

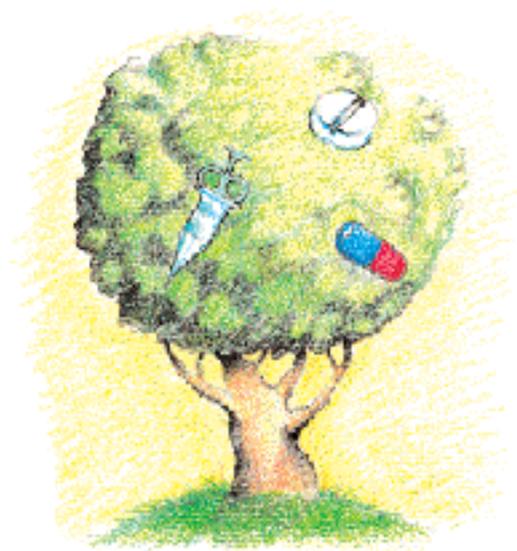
PROTEÍNAS SIMILARES A INSULINA

Existe una amplia literatura en relación al papel de los factores de crecimiento denominados “similares a insulina” (IGFs) en diferentes organismos animales, así como de las vías de señalización que regulan. Estos factores son de naturaleza peptídica, e inducen el crecimiento y la proliferación celular. Al unirse con su receptor en la membrana celular estimulan vías de transducción de señales semejantes a las que regula la insulina (Duan, 2002). La presencia de péptidos semejantes a insulina en diferentes plantas ha sido consignada en diversos artículos. En algunos casos, se ha mostrado que los péptidos similares a insulina de plantas pueden estimular la toma de glucosa en tejidos animales. Sin embargo, en ninguno de ellos se habían estudiado las funciones endógenas de estos péptidos en las plantas.

Recientemente en nuestro laboratorio hemos aislado un péptido de maíz con un peso molecular de 20 kilodaltons (cuadro 1) que funciona como factor de crecimiento semejante a insulina, y que fue identificado al ser reconocido por anticuerpos contra esta hormona. Esta proteína, denominada ZmIGF, se expresa prioritariamente en meristemos de coleoptilo y de raíz y en tejido calloso con características embriogénicas. ZmIGF, al igual que la insulina, acelera la germinación de maíz y el crecimiento de la plántula. A nivel molecular se sabe que ambos

péptidos, insulina y ZmIGF, incrementan la síntesis de ácido desoxirribonucleico (ADN) y la síntesis selectiva de proteínas en tejidos de maíz (García-Flores *et al.*, 2001).

Estudios realizados con ZmIGF purificado demostraron también que este factor induce la fosforilación de la proteína S6 en la subunidad 40S de los ribosomas de ejes embrionarios de maíz. Asimismo, ZmIGF induce la movilización de ciertos ARN mensajeros específicos para su traducción. Esto es interesante porque genera una regulación selectiva de síntesis de proteínas a través de una vía de transducción de señales, semejante a la descrita para insulina en mamíferos. Los principales pasos de esta vía se observan en la figura 2, donde la unión del efector, insulina o ZmIGF, con el receptor respectivo, activa a una proteína cinasa en la parte interna del receptor. Así se inicia una secuencia de reacciones en las que participan diversas proteínas cinasas y fosfatasa, hasta llegar al ribosoma. Esta fosforilación se realiza por la activación de la enzima S6 cinasa (homóloga de la p70^{S6k} de animales), la cual tiene un papel central en la regulación del crecimiento inducido por mitógenos.



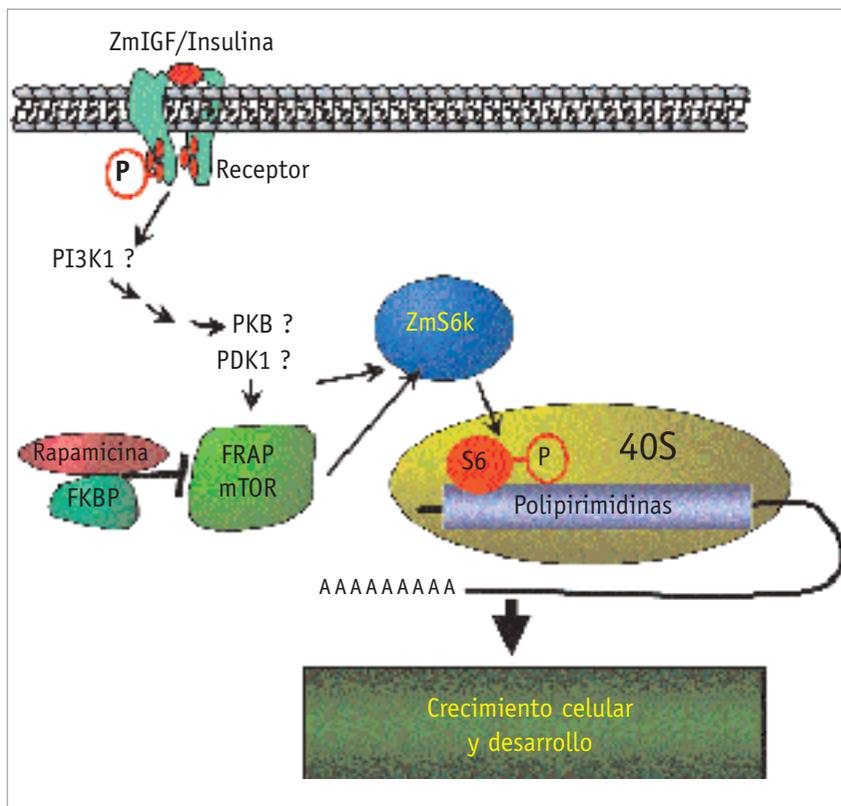


Figura 2. Ruta hipotética de transducción de señales estimulada por ZmIGF.

Esta ruta, conocida en animales por insulina y factores de crecimiento similares a la insulina, y ahora descubierta también en maíz, inicia la señal por la unión del efector (ZmIGF) con su receptor membranal, supuestamente una proteína-cinasa de tipo tirosina. La interacción receptor-ligante desencadena una cascada de señalización donde posiblemente participan las proteínas cinasas homólogas a PI3K, PKB y mTOR que conducen a la activación de la ZmS6k, la cinasa responsable de la fosforilación de la proteína ribosomal S6. Este evento induce la transducción selectiva de RNA mensajeros que codifican proteínas que regulan el crecimiento celular y el desarrollo de la planta.

La demostración en plantas de una hormona peptídica que regula la proliferación celular y el crecimiento a través de un mecanismo de control transduccional que se suponía específico de animales, revela la importancia de esta vía de señalización para la supervivencia de los organismos, ya que probablemente surgió durante la evolución antes de la separación de los reinos animal y vegetal.

PERSPECTIVAS

Como se deduce de la información aquí presentada, las plantas contienen efectores proteicos que reconocen a receptores específicos en la membrana, similares a los receptores de hormonas y factores de crecimiento de los animales. A través de

esta unión se activan vías de transducción de señales en las plantas, semejantes a las de animales, mediadas por la actividad de proteínas cinasas y fosfatasa, enzimas capaces de fosforilar y desfosforilar diversos sustratos en el interior de las células.

Estos hallazgos, y el estudio de las secuencias de nucleótidos de los genomas de las plantas, que predicen la presencia de otros receptores, ha propiciado expectativas de encontrar nuevos péptidos responsables de la regulación de funciones específicas en estos organismos. Como consecuencia, actualmente existe un amplio campo de investigación en esta área, el cual conlleva preguntas relacionadas con el origen evolutivo de los efectores peptídicos y de sus receptores en plantas y animales, así como de los mecanismos de transducción de señales que regulan.

La variabilidad de estructuras que parecen conformar la parte externa de los receptores de péptidos en las plantas permite suponer la existencia de un amplia gama de diversos efectores que podrían transmitir señales, tanto originadas en el interior de estos organismos, como especialmente del ambiente exterior. Esta compleja red de señalizaciones en las plantas parece indicar una mayor versatilidad en la percepción de señales en comparación con los animales, probablemente desarrollada como respuesta adaptativa a su ambiente, el cual no pueden

evadir. Esta interpretación podría explicar la gran plasticidad que presentan las plantas, muy superior a la observada en los animales.

A pesar de las grandes interrogantes que aún persisten en estos temas, la evidencia actual permite concluir que plantas y animales utilizan péptidos como efectores de rutas de señalización comunes, a las cuales estimulan. Estas vías regulan procesos semejantes o dan respuestas a problemas funcionales básicos en ambos grupos de organismos. Existen todavía grandes lagunas en este tema, especialmente acerca del conocimiento de los intermediarios participantes en la mayoría de dichas vías de transducción de señales. Es de esperarse, sin embargo, que el rápido avance de las investigaciones en este campo de la ciencia arrojen, en un futuro próximo, una visión más clara del fenómeno de señalización por péptidos en las plantas.

Bibliografía

- Asai T., Tena, G., Plonnikova J., Willmann, M.R., Chiu, W., Gómez-Gómez, L., Boller T., Ausubel F. M. y Sheen, J. (2002), "MAP kinase signaling cascade in Arabidopsis innate immunity", *Nature* 415, 977-983.
- Aderem, A. y Ulevitch, R. J. (2000), "Toll like receptors in the induction of the innate immune response", *Nature* 406, 782-787.
- De Young, B. J. y Clark, S. E. (2001), "Signaling through the CLAVATA 1 receptor complex", *Plant. Mol. Biol.* 46, 505-513.
- Duan, C. (2002), "Specifying the cellular responses to IGF signals: roles of IGF-binding proteins", *J. Endocrinol.* 175: 41-54.
- García Flores, C., R. Aguilar, H. Reyes de la Cruz, M. Albores, y E. Sánchez de Jiménez (2001), "A maize insulin-like growth factor signals to a transduction pathway that regulates protein synthesis in maize", *Biochem. J.* 358, 95-100.
- Hayashi F., K. D. Smith, A. Ozinsky, T. R. Hawn, E. C. Yi, D. R. Goodlett, J. K. Eng, S. Akira, D. M. Underhill y A. Aderem (2001), "The innate immune response to bacterial flagellin is mediated by Toll-like receptor 5", *Nature* 410, 1099-1103.
- Krusell, L., Madsen, L. H., Sato, S., Aubert, G., Genua, A., Szczyglowski, K., Duc, G., Kaneko, T., Tabata, S., de Bruijn, F., Pajuelo, E., Sandal, N. y Stougaard, J. (2002), "Shoot control of root development and nodulation is mediated by a receptor-like kinase", *Nature* 420: 422-426.
- Montoya, T., Nomura, T., Farar, K., Kaneta, T., Yokota, T. y Bishop, G.J. (2002), "Cloning the Tomato Curl3 gene highlights the putative role of the Leucine-rich repeat receptor kinase tBR1/SR160 in Plant steroid hormone and peptide hormone signaling", *Plant Cell* 14: 3163-3176.
- Nishimura, R., Hayashi, M., Wu, G. J., Kouchi, H., Imaizumi-Anraku, H., Murakami, Y., Kawasaki, S., Akao, S., Ohmori, M., Nagasawa, M., Harada, K., y Kawaguchi, M. (2002), "HAR1 mediates systemic regulation of symbiotic organ development", *Nature* 420: 426-429.
- Ryan, C. A. (2000), "The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes", *Biochem. et Biophys. Acta* 1477, 112-121.
- Scheer J. M. y Ryan C. A. (2002), "The systemin receptor SR 160 from *Lycopersicon peruvianum* is a member of the LRR receptor kinase family", *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 9585-9590.
- Searle, I. R., Men. A. E., Laniya, T. S., Buzas, D. M., Iturbe-Ormaetxe, I., Carroll, B. J. y Gresshoff, P. M. (2003), "Long-Distance Signaling in Nodulation Directed by a CLAVATA1-like Receptor Kinase", *Science* 299: 109-112.

Estela Sánchez de Jiménez es química farmacéutica bióloga por la Facultad de Química de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), doctora en bioquímica por la Universidad de Wisconsin, donde también realizó un posdoctorado en biología molecular. Actualmente es profesora-catedrática y profesora emérita de la Facultad de Química de la UNAM y miembro del Sistema Nacional de Investigadores. Su área de investigación son los mecanismos de control transduccional y la regulación de la expresión genética en plantas superiores. Es miembro de la Academia Mexicana de Ciencias y de la Sociedad Mexicana de Bioquímica, y ha recibido el Premio Nacional de Química "Andrés del Río" y el Corresponding Member de la American Society for Plant Physiologists. estelas@servidor.unam.mx

Homero Reyes de la Cruz es químico farmacéutico biólogo de la Escuela de Químico-Farmacobiología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y obtuvo la Maestría en Biología Experimental en el Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas de la misma Universidad. Actualmente es becario de Conacyt y se encuentra en las etapas finales para obtener el doctorado en Ciencias Bioquímicas de la Facultad de Química de la UNAM. Sus temas de interés son la transducción de señales en el control traduccional y los mecanismos de defensa de las plantas. homeroreyes@correo.unam.mx

Raúl Genaro Aguilar Caballero es ingeniero bioquímico por la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y estudió la maestría en Ciencias (Bioquímica) en la Facultad de Química de la UNAM. Es miembro del Sistema Nacional de Investigadores. Ha participado en diversos proyectos de investigación relacionados con su campo de interés: control transduccional en semillas de maíz. rngenaro@servidor.unam.mx