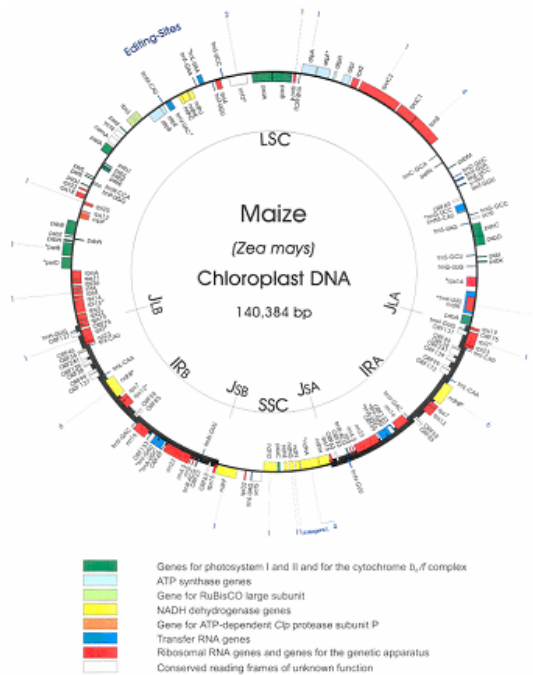


EVOLUCIÓN Y EXPRESIÓN DE LOS GENES *ndh*

El DNA de cloroplastos de la mayoría de las plantas incluye 11 genes *ndh* que codifican polipéptidos del complejo Ndh, el cual está implicado en la regulación del nivel redox de los transportadores fotosintéticos de electrones para optimizar el flujo cíclico y la fotofosforilación. La síntesis de los polipéptidos NDH (codificados por los genes *ndh*) y los niveles del complejo Ndh aumentan especialmente en situaciones estrés fotooxidativo y senescencia. El desarrollo de la senescencia foliar requiere la expresión de los genes *ndh* que, al no ir acompañada de un aumento de superóxido dismutasa cloroplástica, hace subir el nivel de especies reactivas de oxígeno que conducen a la muerte celular.

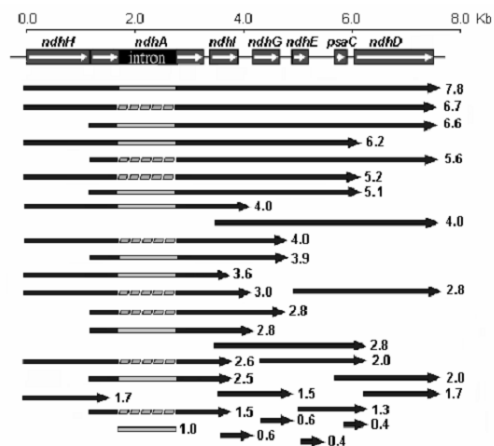
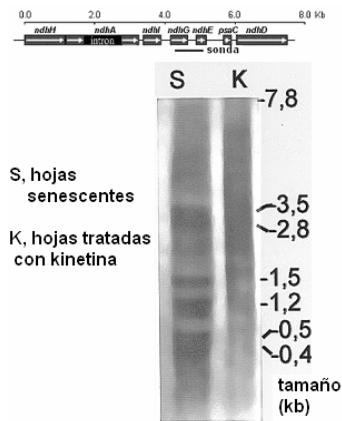


Como muestra el mapa del genoma de maíz en amarillo, seis genes *ndh* (*H*, *A*, *I*, *G*, *E* y *D*) se agrupan en el operón *ndhH-D* que también incluye el gen *psaC* (entre *ndhE* y *ndhD*) para el polipéptido PsaC del fotosistema I. Tres genes (*ndhC*, *ndhK* y *ndhJ*) forman un segundo operón, mientras que *ndhB* (duplicado) y *ndhF* forman probablemente sendas unidades monocistrónicas.

Los genes *ndh* no se encuentran en el DNA de cloroplastos de la mayoría de las algas: Glaucófitas (*Cyanophora paradoxa*), Criptófitas (*Guillardia theta*), rodófitas (*Cyanidioschyzon merolae*, *Cyanidium caldarium*,

Porphyra purpurea), Euglenofitas (*Euglena gracilis*, *Euglena longa*), cromofitas (*Odontella sinensis*) y algunas Clorofitas (*Chlamydomonas reinhardtii*, *Chlorella vulgaris*). Pero si se encuentran en el DNA de cloroplastos de algunas Clorofitas (*Chaetosphaeridium globosum*, *Nephroselmis olivacea*, *Mesostigma viride*) y casi todas las Briofitas, Pteridofitas, Gimnospermas y Angiospermas. Excepciones entre plantas superiores incluyen algunas fotosintéticas (*Pinus koraiensis*, *Pinus thunbergii*) y algunas no fotosintéticas (*Cuscuta reflexa*, *Orobancha minor*) que normalmente tienen pseudogenes *ndh*. Probablemente, la presencia de genes *ndh* señala en las actuales Clorofitas a las más próximas a las que dieron lugar a las plantas superiores.

Transcritos del operón *ndhH-D*



Los transcritos de los genes *ndhB* y *ndhF* aumentan durante el envejecimiento y en respuesta al estrés fotooxidativo. Los operones policistrónicos con genes *ndh* presentan un perfil complejo de transcritos cuya abundancia relativa varía, en general aumentando las formas monocistrónicas durante la senescencia foliar. En el caso más estudiado, del operón *ndhH-D*, el análisis de transcritos revela múltiples etapas de procesamiento desde un transcrito primario de 7,8 kb y que incluyen ediciones de algunas bases C a U, eliminación del intrón del *ndhA* y cortes inter- e intra-génicos.

La edición de los transcritos de los genes *ndh* consiste, como para los transcritos de otros genes plastidiales de plantas superiores, en la conversión de algunas C en U. Con mucha diferencia, los genes *ndh* concentran la mayor parte de sitios editados de los genes plastidiales de angiospermas. Posiblemente, en la línea que dio origen a angiospermas los genes *ndh* eran prescindibles y acumuló diversas mutaciones pero no llegó a eliminarlos. La bajada de la concentración de CO₂ y la invasión de nuevos espacios que hacían más frecuentes situaciones de estrés fotooxidativo y, posiblemente también, la emergencia de hábitos caducifolios asociados con senescencia foliar propiciaron el rescate funcional de los genes *ndh*. En aquellas plantas cuyas únicas mutaciones consistieron en transiciones genómicas T a C, tal rescate fue posible por edición a nivel de transcritos de esas C a U que permitían la codificación de aminoácidos críticos, muy conservados cuando se comparan alineamientos de las secuencias de las proteínas correspondientes. Posteriormente, en la evolución de angiospermas, sitios de edición han ido desapareciendo por retro-mutación C a T a nivel genómico.

Se conoce poco de la maquinaria de edición y del orden y control del procesamiento de transcritos policistrónicos de cloroplastos. En el caso del operón *ndhH-D* casi todos los sitios son editados en las primeras etapas del procesamiento. Un excepción importante es el sitio III del gen *ndhA* que solo es editado después de perder el intrón. En realidad, una población significativa de transcritos contiene el intrón del *ndhA* con todos los sitios ya editados excepto el citado sitio III (en el segundo exón y próximo al intrón). Predicciones estructurales indican que la típica estructura secundaria necesaria para la eliminación del intrón tipo II mantiene en un brazo apareada la C del sitio III con una G. Solo cuando se ha eliminado el intrón queda libre la C y es editada a U. Cabe pensar que la necesidad de esta C para el procesamiento del intrón, ha

impedido la restauración genómica de la misma por T y, en consecuencia, la persistencia como tal sitio III que requiere edición en muchas plantas.

Otro hecho singular del procesamiento de transcritos del operón *ndhH-D* es el mecanismo por el que se acumulan altos niveles del transcrito monocistrónico del gen *psaC* en contraste con los bajos niveles de transcritos de genes *ndh*. Los cloroplastos contienen entre 100 y 200 veces más polipéptido PsaC (componente del fotosistema I) que proteínas NDH. En buena parte, esto se debe a que durante el procesamiento del transcrito primario del operón *ndhH-D* se acumula un transcrito monocistrónico del *psaC* estabilizado por prolongar su 3'-terminal abarcando secuencias del gen siguiente *ndhD* lo que, de paso, determina una menor abundancia del transcrito de este último. Es así evidente que un mejor conocimiento del procesamiento de los transcritos del operón *ndhH-D* aportará importantes claves sobre el control de la expresión de los genes *ndh* y, en general, de los mecanismos de control post-transcripcional en cloroplastos.