

MECANISMOS DE RESPUESTA VEGETAL AL ESTRÉS CAUSADO POR CROMO

PLANT RESPONSE MECHANISMS TO STRESS CAUSED BY CHROMIUM

Verónica Ramírez¹, Armando Mena-Contla¹, Diego Morales¹, Antonino Báez²,
José-Antonio Munive², Primavera López³, Gabriel Juárez-Díaz⁴,
Javier Martínez-Juárez^{3*}.

¹Departamento de Bioquímica- Alimentos, Facultad de Ciencias Químicas,
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

²Laboratorio de Ecología Molecular Microbiana,
Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas,
Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

³Laboratorio de Difracción de Rayos X, Centro de Investigación en Dispositivos Semiconductores,
Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

⁴Facultad de Ciencias de la Computación, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

Corresponding author: Javier Martínez Juárez

Dirección: Laboratorio de Difracción de Rayos X, Centro de Investigaciones en Dispositivos
Semiconductores, Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla,
Av. San Claudio S/N, 72570 Puebla, México. Tel: (+52-222) 2295500 -7873.

E-mail: javier.martinez@correo.buap.mx.

Abstract

Anthropogenic activities and the inadequate disposal of their waste have caused the accumulation of heavy metals in the soil. Chromium VI is one of the most toxic heavy metals for the environment, which causes changes in the gene expression of different plant species. Some of them have been able to adapt to this polluted environment using strategies, such as some enzymatic systems that protect them from oxidative stress generated by the presence of Chromium VI in the medium.

Keywords: Veterinary vaccines. Plant. Disease, Animal health.

Resumen

Las actividades antropogénicas y la disposición inadecuada de sus desechos ha provocado la acumulación de metales pesados en el suelo. El Cromo VI es uno de los metales pesados más tóxicos para el medio ambiente, que causa cambios en la expresión génica de diferentes especies vegetales, algunas de ellas han sido capaces de adaptarse a este ambiente contaminado usando estrategias como algunos sistemas enzimáticos que las protegen del estrés oxidativo generado por la presencia de Cromo VI en el medio.

Palabras clave: Respuesta vegetal, cromo, contaminantes, suelo, especies reactivas de oxígeno.

Causas de la contaminación del suelo con cromo

La industrialización y actividades como la minera y peletera han contribuido al incremento de metales pesados en el suelo y han provocado cambios que afectan a los organismos que se encuentran en la biósfera, en los cuales se modifica la respuesta adaptativa para la supervivencia. Los metales pesados constituyen un riesgo en el medio ambiente debido a que poseen una gran estabilidad química ante procesos de degradación en las plantas, por lo que contaminan por medio de bioacumulación (Chaney et al., 1997). La complejidad en el grado de tolerancia y comportamiento de las plantas ante la toxicidad de metales pesados indica diversas estrategias de protección, los métodos para la respuesta de diversas plantas a metales pesados son la exclusión de membrana, la formación de quelantes y el uso de chaperones moleculares.

Se debe señalar que no todos los metales pesados provocarán la misma respuesta, algunos causan alteraciones en el sistema redox como es el caso de cobre, hierro y cromo, los cuales aceleran la formación de especies reactivas de oxígeno (ROS); por otra parte, el plomo, cadmio, aluminio, mercurio, arsénico y níquel provocan estrés oxidativo debido al desgaste de reservas de antioxidantes en la planta, afectando la cadena transportadora de electrones y en el caso de cadmio, aluminio y arsénico inducen peroxidación lipídica (Ercal et al., 2001).

La causa principal del aumento de concentración de metales pesados en el suelo se debe a la contaminación por la presencia de industrias en el área y mal manejo de sus residuos, su presencia favorece la contaminación ambiental, la disposición de metales pesados en el suelo está en función del pH, contenido de arcillas, contenido de materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico entre otras (Aldrich et al., 2003). Los metales pesados se definen como elementos que tienen propiedades metálicas como ductilidad, conductividad, densidad, estabilidad como catión y especificidad a ligando, algunos ejemplos son el plomo, cromo, arsénico, zinc, cadmio, cobre, mercurio y níquel, la concentración de estos depende de la intensidad de la industria en el área y el tratamiento de sus residuos (Wuana y Okieimen, 2011).

En la investigación de Aldrich et al. (2003) se demuestra la absorción y reducción de Cr (VI) a Cr (III) en *Prosopis* spp. En el estudio se realizó el análisis del metabolismo de Cr (VI), usando una alícuota de 80 mL con $K_2Cr_2O_7$ a 1000 ppm. Posteriormente, se añadió a 1 L de solución. Los resultados demostraron que el 50% de Cr (VI) era reducido a Cr (III) y, aunque el mecanismo para su reducción se desconoce, el Cr (III) fue distribuido en las diversas estructuras de la planta unido a glúcidos y ácidos carboxílicos (Aldrich et al., 2003).

El cromo es un metal que se encuentra en zonas contaminadas, se localiza en el suelo y forma compuestos en dos estados Cr (VI) y Cr (III), ambos son oxidantes, por lo que en la célula provocan estrés oxidativo. El estado más fitotóxico es cromo hexavalente (Cr (VI)), es una amenaza medioambiental, debido a que esta forma es más soluble, se une a compuestos de azufre y hierro, los cuales son transportados a la célula por medio de transporte activo, además de entrar a la célula por transporte pasivo. La solubilidad de Cr (III) y Cr (VI) es relevante, ya que Cr (VI) forma compuestos que son altamente solubles en agua, mientras que Cr (III) forma hidróxidos que precipitan (Kimbrough et al. 1999).

La exposición de las plantas a metales pesados produce alteraciones en el organismo, en este sentido, este trabajo analizará los cambios de *Arabidopsis thaliana* en la expresión de genes en presencia de cromo.

Respuesta vegetal a metales pesados

Las plantas interactúan con su entorno, lo que causa el desarrollo de respuestas adaptativas, las cuales están relacionadas con diversos factores; como el medio ambiente, otras plantas presentes en el ecosistema, microorganismos, insectos, y diversos contaminantes como plaguicidas, productos derivados de petróleo, aguas negras, acumulación de metales pesados y desechos radioactivos son algunos ejemplos.

La gravedad del daño está relacionada con el tiempo de exposición, por lo que es importante evaluar el efecto a corto y largo plazo, además de la concentración del metal. Las plantas pueden clasificarse en tres tipos: excluyentes, indicadoras y acumuladoras de metales pesados (Baker, 1981). En las plantas excluyentes la concentración del metal en la planta es menor que la concentración en el suelo, a diferencia de las acumuladoras, en donde la planta retiene metales en su estructura, por último, están las plantas indicadoras en las cuales la concentración de metales está relacionada directamente a la concentración del suelo. La sinergia de plantas y microorganismos asociados a la rizosfera es un mecanismo para el aumento de la remoción de contaminantes tóxicos del suelo, los microorganismos son benéficos en la fitorremediación, ya que pueden absorber metales pesados, regulan el paso de los metales pesados a la planta a través de la secreción de polisacáridos produciendo ácidos orgánicos, los cuales evitan la entrada de cromo a la célula, debido a que dificultan el paso por transporte pasivo y algunos como el 2,4- diterbutilfenol tienen actividad antioxidante (Channey et al., 1997), además de formar ligandos con metales, causando la formación de compuestos insolubles en presencia de ácido cítrico y ácido málico; los cuales se localizan en las raíces (Panda, 2005). La degradación del Cr (VI) a Cr (III) se lleva a cabo por bacterias, en donde el Cr (III) forma compuestos con ácidos orgánicos o azúcares de la planta (Tchounwou et al., 2014). La tolerancia de las plantas contra metales pesados se atribuye a diversos mecanismos, uno de ellos es por el almacenamiento constante de glutatión por su actividad multifuncional en la síntesis de fitoquelantes, desintoxicación por metilgloxal, degradación de especies reactivas de oxígeno (ROS) a través del ciclo ascorbato – glutatión, descomposición de compuestos tóxicos mediante glutatión S transferasas, así como señalización de estrés (Hossain et al., 2013).

Otra estrategia de protección a la célula de intoxicación por metales pesados es la síntesis de transportadores de membrana, compuestos quelantes con tioles, aumento de proteínas para evitar la formación de especies reactivas de oxígeno y transportadores moleculares para restablecer la estructura de proteínas (Barber, 1978). Los fitoquelantes son péptidos ricos en cisteína y glutamato como glutatión (GSH), fitoquelatinas (PC) o metaloproteínas (MT) para minimizar la unión de los iones

de metales a proteínas (Grill et al., 1989), las fitoquelatinas y metaloproteínas se unen a los metales los cuales son expulsados mediante vacuolas realizado por proteínas de transporte como proteína transportadora de cromatos (chrA) y peroxiredoxina (Prx), la peroxiredoxina es una enzima de la familia de peroxidases cuya función es catalizar un amplio rango de peróxidos, la sobreexpresión de Prx es fundamental, ya que su mecanismo es independiente de cofactores, su inactivación ocurre en condiciones extremas (altas concentraciones de peróxidos generados en condiciones no fisiológicas), a diferencia de enzimas, y es activado por una amplia gama de peróxidos (Dietz, 2003).

Otro mecanismo como respuesta al estrés oxidativo es la producción de enzimas como superóxido dismutasa (SOD), la función de esta enzima es modular la cantidad de O₂ y H₂O₂, ya que el exceso de O₂ es metabolizado a H₂O₂, en exceso este compuesto dañará a la célula, para evitar los daños por especies reactivas de oxígeno existe una amplia gama de enzimas como ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa (POD), catalasa (CAT) y glutatión reductasa (GR) las cuales protegen a la membrana celular de la peroxidación de lípidos inducida por radicales libres (Barber, 1978).

Unas de las enzimas que destaca, debido a que posee diversas funciones, es la glutatión transferasa (GST) estas son una familia de enzimas con una gran cantidad de isoenzimas las cuales se expresan en varios organismos, existen tres grupos de familias de estas enzimas, organizados por su localización en la célula, estos son citosólicos, mitocondriales y microsomales (Hayes et al., 2005). La función de GST es catalizar una variedad de compuestos electrofílicos, esto ocurre a través de un sistema de detoxificación donde citocromo P450 cataliza reacciones de oxidación, reducción o hidrólisis para adicionar o exponer el grupo funcional del xenobiótico, después GST metaboliza el xenobiótico para ser transportado a las vacuolas por medio de transportadores dependientes de adenosín trifosfato (ATP) (Rea, 1999). La función principal de estas es la detoxificación de xenobióticos, también tienen otras funciones como la biosíntesis y el metabolismo de prostaglandinas, esteroides y leucotrienos, así como el manejo de productos causantes de peroxidación lipídica y estrés oxidativo (Listowsky, 2005). Otra función de la GST es la modulación de señales que controlan la proliferación y muerte celular (Laborde, 2010).

Respuesta vegetal al cromo

El cromo (Cr) es un elemento traza y tóxico para animales, sin embargo, no tiene función en el metabolismo de las plantas, en la actualidad no existe evidencia de la función de Cr (VI) en el metabolismo (Dixit et al., 2002), la investigación de McGrath, (1995) concluye que la bioacumulación de cromo causa disminución del crecimiento de la planta, daño a las raíces, caída de hojas y clorosis. El cromo está presente en la superficie de la tierra, posee diversos estados de oxidación y forma compuestos, las dos especies químicas de Cr pueden ser adsorbidas en el suelo, pasando por reacciones redox dependientes de la composición del suelo (McGrath, 1995). El Cr (VI) es transportado por materia orgánica, Fe (II) y sulfitos, mientras que el Cr (III) es transportado por óxidos de manganeso (Becquer et al., 2003), las especies de Cr (VI) encontradas incluyen cromatos (CrO₄²⁻) y dicromatos (CrO₇²⁻), estos son adsorbidos por óxidos de aluminio y hierro (Wuana y Okieimen, 2011).

El cromo (VI) entra en las células por la interacción con transportadores de hierro y sulfatos de las plantas, unión con compuestos con enlaces tiol y transporte pasivo a través de la membrana y bajo ciertas condiciones fisiológicas puede ser reducido por peróxido de hidrógeno (H₂O₂), glutatión reductasa (GSH) y ácido ascórbico, esto produce reactivos intermediarios del cromo (Cr(V) y Cr

(IV)), tio-radicales, radicales hidroxilos y por último Cr (III) (Harminder et al., 2013). El cromo es uno de los metales más fitotóxicos debido a que inhibe diferentes rutas metabólicas, cualquiera de estas especies del cromo tiene efectos dañinos hacia el ADN, las proteínas, mitocondrias y lípidos de membrana (Figura 1).

La presencia del Cr (VI) en el ADN afecta los microtúbulos (MTs), existen estudios para evaluar este efecto, ha sido visto en las raíces de *Lens culinaris* donde estabiliza a los microtúbulos, este efecto también es causado por las especies reactivas de oxígeno y, en consecuencia, evita la división celular (Eleftheriou et al., 2012), también se han observado efectos miogénicos/ citostáticos y alteraciones en el ciclo celular de niveles ploidales en las raíces de *P. sativum* (Rodríguez et al., 2011). La glutatión reductasa (GR) y proteínas de choque térmico (HSP), siendo hsp90-1, hsp20 y hsp 17.6A las más sensibles a condiciones de estrés, las proteínas de choque térmico son chaperonas moleculares que ayudan en el plegamiento de proteínas y tienen un papel en la protección y reparación de proteínas bajo condiciones de estrés (Del Razo et al., 2001). Aparte de los mecanismos mencionados anteriormente, Cr (VI) es altamente mutágeno, por lo que reacciona directamente con el DNA formando enlaces cruzados, estos son enlaces covalentes entre las bases nitrogenadas, los cuales interfieren con la replicación y transcripción (Figura 1) (Salnikow, 2008).

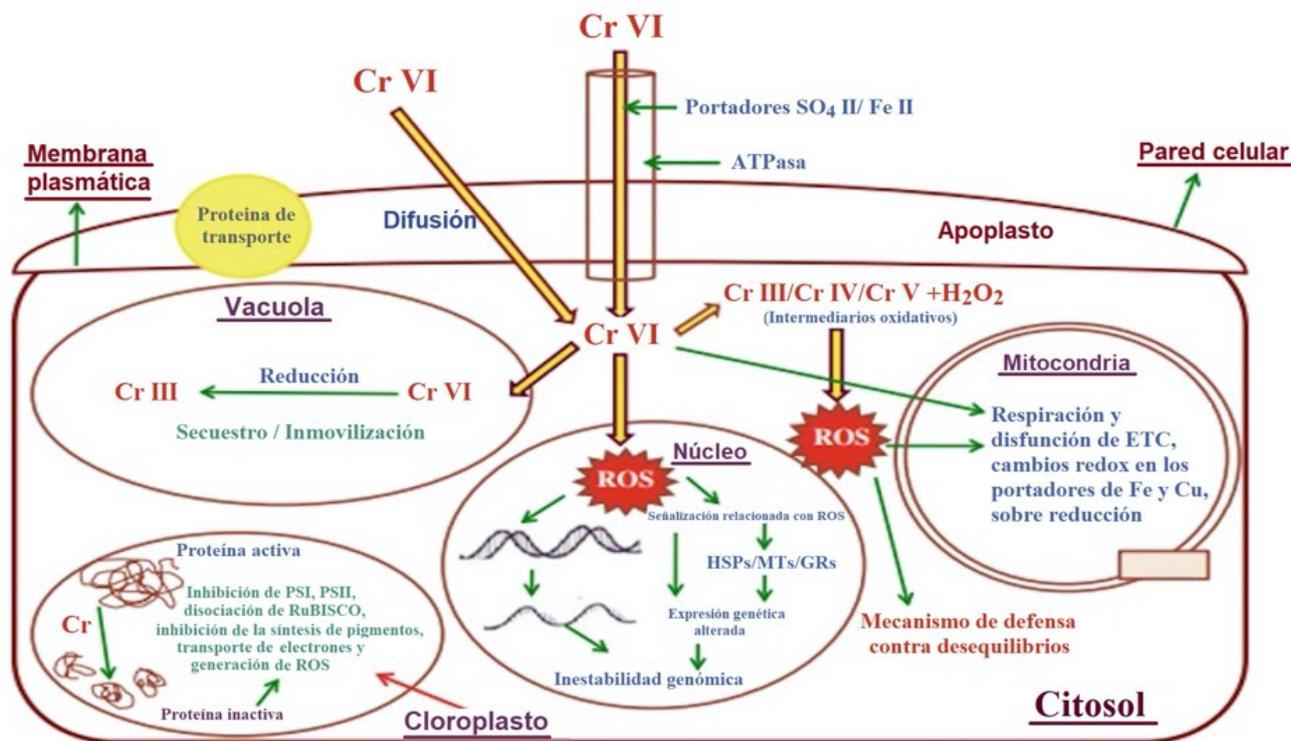
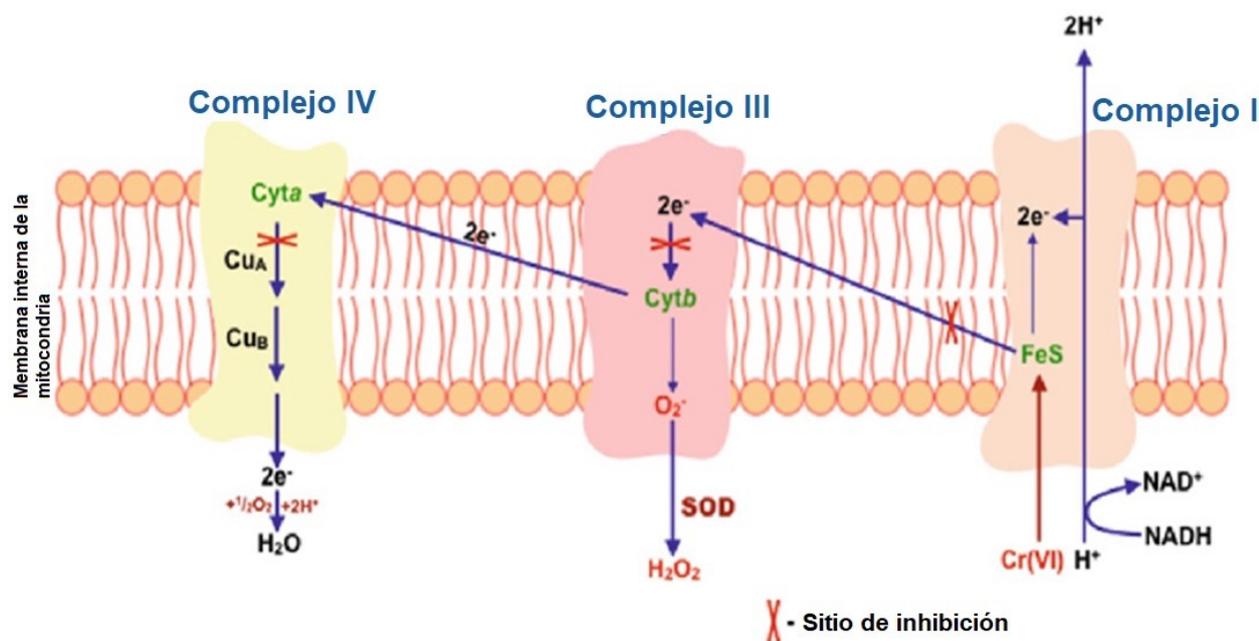


Figura 1. Efectos del cromo en la célula vegetal, el diagrama donde se muestran los mecanismos de daño de Cr (VI) a la célula vegetal y las diversas zonas donde afecta, así como su reducción por parte de la célula para disminuir los efectos. Modificado de Singh et al., 2013.

En las proteínas afecta al fotosistema 2 (PSII) disminuyendo el número de sitios activos, Appenroth et al. (2001) lo demostraron a través de la cuantificación en la producción de oxígeno en *Spirodela polyrhiza* con un electrodo de Clark, con lo que se comprobó que la presencia de cromo en la planta afectaba diferentes sitios de PS II modificando e inhibiendo los sitios activos. También disociaba a ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBISCO), la cual se encarga de la fijación de CO₂ y O₂, enzima involucrada en la fotorrespiración y ciclo de Calvin, dos rutas metabólicas importantes en los organismos autótrofos (Andersson, 2008). Por ende, afecta a los pigmentos, debido a las especies reactivas de oxígeno (ROS) generadas por Cr (VI), las cuales causan la feofitinización de la clorofila, donde se reemplaza el Mg²⁺ por iones H⁺ y como resultado este compuesto pierde su actividad biológica (Juárez et al., 2008).



Modificado de Singh et al, 2013 “Chromium toxicity and tolerance in plants”

Figura 2. Inhibición de la cadena de transporte de electrones en donde el Cr (VI) inhibe a los citocromos. Efectos del cromo en la célula vegetal, el diagrama donde se muestran los mecanismos de daño de Cr (VI) a la célula vegetal y las diversas zonas donde afecta, así como su reducción por parte de la célula para disminuir los efectos.

Sumado al daño, también afecta a las enzimas involucradas en el metabolismo, como la cadena transportadora de electrones donde inhibe a los citocromos y la fotosíntesis, donde interfiere con la fijación del carbono (Figura 2). Shanker et al. (2005) señalaron que se alteraba la actividad de las enzimas de fijación de carbono y la cadena de transporte de electrones causando una disminución de ATP y NADPH (Larcher, 1995), también daña organelos como la mitocondria, en donde disminuye la función de los transportadores de hierro y cobre (Harminder et al., 2013). Por último, las especies reactivas de oxígeno (ROS) causan peroxidación lipídica, como resultado, comprometen la estructura celular y sus funciones.

Aunado a los daños que puede causar el cromo, también genera especies reactivas de oxígeno (ROS), a su vez la producción de ROS aumenta en presencia de metales pesados, de acuerdo a la reacción de Fenton (Figura 3) esta ocurre en presencia de peróxido de hidrógeno y un metal de transición según

lo propuesto por Pignatello et al., 1999, como producto provoca la oxidación de compuestos, esta reacción causa un exceso de ROS a nivel intracelular, alterando las estructuras como aminoácidos y proteínas según Graeber et al., 2012.

Reacción de Fenton

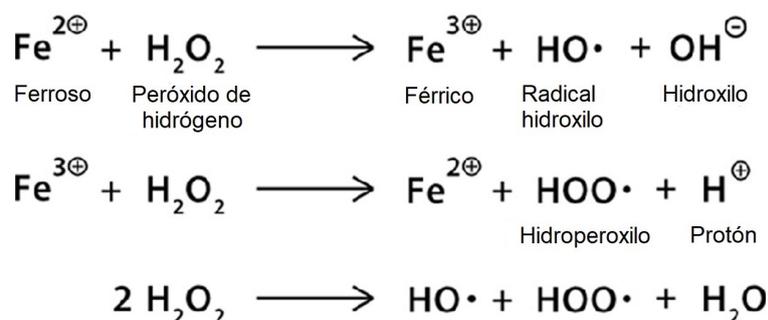


Figura 3. La reacción de Fenton necesita ciertas condiciones para que ocurra como es la presencia de peróxido de hidrógeno y un metal de transición, esta reacción es más probable que ocurra en la célula. Modificada de “Evidence for and Additional Oxidant in the Photoassisted Fenton Reaction”, Environ. Sci. Technol. Pignatello, 1999.

El aumento de las especies reactivas de oxígeno (ROS) causa la sobreexpresión de enzimas como respuesta al estrés oxidativo, la tolerancia contra metales pesados se debe al ciclo ascorbato-glutación, donde la glutatión reductasa (GR) estará limitada por la deshidroascorbato reductasa (DHAR) para la reducción de glutatión oxidado (GSSG) hacia glutatión reducido (GSH). En la continuación del ciclo se tiene a la monodeshidroascorbato reductasa (MDHAR) esta enzima conecta el ciclo y metaboliza a monodeshidroascorbato (MDHA) a ascorbato, por lo que ascorbato peroxidasa (APX) depende de la disponibilidad de ascorbato y de glutatión reducido, como producto de APX se obtiene MDHA el cual será metabolizado a ascorbato. Estas enzimas mantienen el equilibrio redox para metabolizar radicales superóxidos (H_2O_2) (Figura 4) (Hernández et al., 2017). En presencia de especies reactivas de oxígeno (ROS) este metabolismo tiene el deber de mantener el equilibrio redox, por lo que ante estrés oxidativo se aumenta la síntesis de las enzimas presentes en el ciclo.

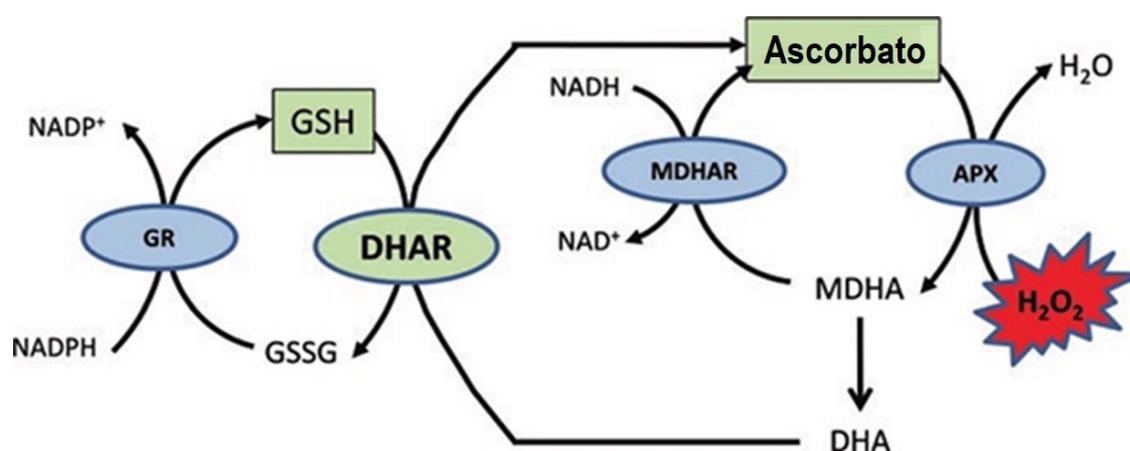


Figura 4. El ciclo ascorbato glutatión tiene como función principal mantener el equilibrio redox, si este es sobrepasado las ROS afectarán diversas funciones de la célula. Modificado de Hernandez et al., 2017.

Importancia de glutatión S transferasa en el metabolismo de xenobióticos y la detoxificación de metales pesados

Una de las enzimas encargadas de metabolizar a los compuestos xenobióticos es la glutatión S transferasa (GST). Esta familia de enzimas son multifuncionales y su función principal es la desintoxicación de compuestos electrofílicos (Nutricati et al., 2006). Estas enzimas se encuentran divididas en los grupos pi, tau teta, zeta y lambda. Los grupos pi y tau se encuentran presentes solamente en plantas.

Los compuestos que metabolizan estas enzimas son variados, desde metabolitos secundarios, toxinas endógenas, herbicidas y productos derivados del estrés oxidativo (Neuefeind et al., 1997). La degradación de compuestos es llevada a cabo por el citocromo P450, esta enzima tiene reacciones de oxidación, reducción o hidrólisis con el xenobiótico con el propósito de exponer o adicionar un grupo funcional, con el cual la GST reacciona. El metabolismo de xenobióticos por el citocromo P450 consiste en tres fases, en la primera el citocromo P450 reacciona con el xenobiótico para exponer el grupo funcional, después la GST reacciona con el grupo funcional expuesto del xenobiótico para inhibirlo; Por último, la conjugación de la GST con el xenobiótico será reconocida y transportada a vacuolas o apoplastos por medio de transportadores del ATP dependientes (Rea et al., 1999).

La familia de enzimas GST son un grupo heterogéneo de proteínas multifuncionales. En las plantas se agrupan en dos clases, donde tau (GSTU) y phi (GSTF). Son las más representativas y específicas de las plantas. Estas enzimas tienen una gran variedad de funciones catalíticas y enzimáticas en el desarrollo de la planta y como respuesta a estresantes (Moons, 2005). Las enzimas glutatión S transferasa (GST) están relacionadas a la desintoxicación y le confieren resistencia a los estresantes. Otra variación de las GST se presenta en *Oryza sativa*, la cual ayuda en la desintoxicación causada por el cobre (Cu). Este metal tiene importancia biológica en la planta pero una concentración excesiva afecta su desarrollo y crecimiento (Luna et al., 2012). Existen investigaciones donde se analiza la modulación de cobre en *Oryza sativa*, en las cuales se identificaron dos genes codificantes para GST B1139 y B1195 los cuales presentaban tolerancia (B1139) y sensibilidad (B1195) a cobre (Li et al., 2018). En este trabajo se analiza el mecanismo para la tolerancia a cromo donde los genes tienen variaciones en la actividad de GST dependiendo de la concentración de cobre de 20 μM , donde la expresión de B1139 permite la reparación de daños causados a proteínas y DNA a diferencia de B1195.

La enzima expresada en *Oryza sativa* para glutatión S transferasa tiene una longitud de 278 aminoácidos, es un homodímero, conformado por cuatro betas plegadas en las posiciones VAL5 – GLY9, GLN31 – ARG 34, THR58 – ASP61, VAL64 – VAL67, y seis alfa hélices en las posiciones ALA14 – GLU25, GLN46 – LEU48, SER69 – LYS79, VAL183 – GLU 210, LEU221 – ALA 235 y ARG247 – SER257. El gen relacionado a la expresión de GST en *Oryza sativa* es GST. En el estudio de (Srivastava et al., 2018) se analiza la expresión de este gen donde se sobre expresa bajo condiciones de estrés por cromo hexavalente y sequía, la concentración de cromo hexavalente usada en este estudio fue de 150 ppm donde se demuestra la expresión de este gen en el modelo de *Arabidopsis thaliana*, por consiguiente, la expresión de los genes GSTU 25 y OsGSTU30 tienen efectos similares y son sobre expresados bajo condiciones de estrés por cromo .

La enzima expresada en *Zea mays* para glutatión S transferasa tiene una longitud de 214 aminoácidos, es un homodímero conformado por seis betas plegadas en las posiciones MET 4 – TYR 8, VAL 10 – ASN 14, TYR 29 – VAL 32, ALA 57 – ASP 60, LEU 63 – GLU 67, LYS 154 – PHE 160, y catorce

alfa hélices en las posiciones LEU 15 – ALA 25, GLU 40 – LYS 42, PRO 44 – LEU 47, SER 68 – ASN 79, PRO 81 – LEU 84, LEU 89 – ASN 104, TYR 106 – VAL 117, ILE 119 – MET 122, GLN 129 – LYS 152, LEU 163 – LEU 166, VAL 169 – LEU 175, PRO 179 – ALA 186, PRO 188 – GLU 199, PRO 201 – LEU 209, posee tres regiones con sitios de interacción para glutatión en las posiciones HIS 41 – LYS 42, GLN 54 – VAL 55, GLU 67 – SER 68. El gen relacionado a la expresión de glutatión S transferasa en *Zea mays* es GST 1 el cual, se expresa en raíces y plantas de maíz, este tiene un amplio rango de actividad para xenobióticos donde también se expresan los genes GST2 y GST3, la investigación de (Dixon et al., 1997) muestran los resultados de la evaluación de GST1 para el metabolismo de atrazina, donde GST1 mostró un aumento en su expresión además de presentar un aumento en su concentración, aunque su actividad en comparación con GST 2 y GST 3 fue menor.

Importancia de UMP/CMP cinasa para influir en el metabolismo de xenobióticos y en la detoxificación de metales pesados.

Los nucleótidos son clasificados en purinas y pirimidinas. Cada clase tiene rutas de metabolización independientes. Dentro del metabolismo de las pirimidinas existen rutas como la síntesis de novo y recolección de pirimidinas (Kafer et al., 2004). La enzima involucrada en estas rutas es la UMP/CMP cinasa, la cual tiene funciones en el desarrollo de los cloroplastos, respuesta al calor y a las heridas (Moisyadi et al., 1994). Las plantas tienen procesos de desarrollo que requieren altos niveles de nucleótidos de pirimidina. Estos procesos son: la germinación de semillas, crecimiento del tubo polínico, desarrollo de flores y semillas (Kafer et al., 2004). En análisis realizados a los homólogos mutantes de UMP cinasa se demuestra que tiene un papel en el desarrollo y formación de cloroplastos (Hein et al., 2009).

Uno de los genes en *Oryza sativa* que codifican para una UMP/CMP cinasa es URA6 el cual tiene un papel importante en la formación de cloroplastos el cual en su ausencia afectará las estructuras y funciones de los cloroplastos por lo que está relacionado en la biosíntesis de clorofila en *Oryza sativa*, En el trabajo de Zhu et al. (2016) se realiza un análisis a este gen, el cual puede ser afectado por una mutación lo que causa hojas con color amarillento. Esta mutación tiene un impacto negativo en la expresión de los cloroplastos y la membrana de los tilacoides, donde reduce los niveles de clorofila y provoca deficiencias energéticas en la fotosíntesis (Zhu et al., 2016). En comparación con UMP/CMP cinasa de *Arabidopsis thaliana*, las dos enzimas tienen un papel importante para el desarrollo de la planta, y la deficiencia, inhibición o mutación de esta enzima provocará la muerte de la planta. Se hizo la búsqueda de estas enzimas en otros organismos vegetales, los cuales son *Oryza sativa* y *Zea mays* donde se identifica la secuencia de aminoácidos, la estructura proteica y el gen codificante de la enzima.

La enzima UMP/CMP cinasa expresada en *Oryza sativa* tiene una longitud de 210 aminoácidos, es un monómero, requiere de Mg²⁺ como cofactor, está conformada por cinco betas plegadas en las posiciones THR25 – GLY31, THR51 – SER54, PHE104 – ASP107, SER126 – ASP134, VAL183 – ASP187, y ocho alfa hélices en las posiciones LYS37 – PHE48, ALA55 – LYS64, GLY70, GLU79, SER85 – LYS98, GLU113 – VAL122, GLU 137 – ARG147, ILE156 – ASN 178, ILE192 – PHE203, tiene seis sitios de unión en las posiciones 60 con NMP, 115 con CMP, 147 con ATP, 151 con NMP, 162 con NMP y 190 con ATP. El gen codificante para UMP/CMP cinasa en *Oryza sativa* es URA6, el cual posee similitudes con la secuencia de la misma enzima en *Oryza sativa*, en *Arabidopsis* se sospecha que UMP cinasa tiene un papel en el desarrollo y biogénesis de los cloroplastos (Hein et al., 2009).

La enzima UMP/CMP cinasa expresada en *Zea mays* tiene una longitud de 194 aminoácidos, es un monómero, requiere de Mg^{2+} como cofactor, está conformada por cinco betas plegadas en las posiciones THR 8 – GLY 14, THR 34 – SER 37, PHE 87 – ASP 90, SER 109 – ASP 117 y VAL 166 – ASP 170. Además de estar conformada por ocho alfa hélices en las posiciones LYS 20 – PHE 31, ALA 38 – LYS 47, GLY 53 – LYS 61, SER 68 – LYS 81, GLU 96 – VAL 105, GLU 120 – ARG 130, ILE 139 – ASN 161 y ILE 175 – PHE 186, tiene seis sitios de unión en las posiciones 43 con NMP, 98 con CMP, 130 con ATP, 134 con NMP y 145 con NMP, 173 con ATP. El gen codificante para UMP/CMP cinasa en *Zea mays* es 100193828, de manera similar a *Arabidopsis thaliana* cataliza la fosforilación de NMP por medio de ATP y tienen un papel importante en la biosíntesis de nucleótidos de pirimidina, donde tienen una preferencia UMP y CMP como sustratos, además, está involucrada en la regulación de ROS a través de la activación de diversas cinasas como TMPK, UMPK y ADK (Shahabzadeh et al., 2019).

Conclusión

La presencia de cromo proveniente del manejo inadecuado de los residuos procedentes de la industria y otras actividades económicas, promueve la acumulación de este metal tóxico en el medio ambiente, los organismos vegetales que se encuentran en estas áreas perturbadas por estos contaminantes desarrollan mecanismos de adaptación moleculares que les permiten sobreponerse al estrés causado por el cromo hexavalente, dentro de estos mecanismos se encuentran todos aquellos mecanismos relacionados con la respuesta a la acumulación de especies reactivas de oxígeno, esta respuesta es clave para la supervivencia y desarrollo de la planta.

Glosario

ROS: especies reactivas de oxígeno, SOD: superóxido dismutasa, APX: ascorbato peroxidasa, POD: peroxidasa, CAT: catalasa, GR: glutatión reductasa, GST: glutatión transferasa, ATP: adenosín trifosfato, HSP: proteínas de choque térmico, MDHAR: monodeshidroascorbato reductasa, DHAR: deshidroascorbato reductasa, CMP: citidina monofosfato, UMP: uridina monofosfato.

Bibliografía

- Aldrich, M. V, Gardea-Torresdey, J. L., Peralta-Videa, J. R., Parsons, J. G. (2003). Uptake and reduction of Cr (VI) to Cr (III) by mesquite (*Prosopis* spp.): Chromate– plant interaction in hydroponics and solid media studied using XAS. *Environmental Science & Technology*, 37(9), 1859–1864.
- Appenroth, K.J., Stöckel, J., Srivastava, A., Strasser, R. J. (2001). Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environmental Pollution*, 115(1), 49–64.
- Baker, A. J. M. (1981). Accumulators and excluders-strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition*, 3(1–4), 643–654.
- Barber, D. J. W., Thomas, J. K. (1978). Reactions of radicals with lecithin bilayers. *Radiation Research*, 74(1), 51–65.

- Becquer, T., Quantin, C., Sicot, M., Boudot, J. P. (2003). Chromium availability in ultramafic soils from New Caledonia. *Science of the Total Environment*, 301(1-3), 251-261.
- Chaney, R. L., Malik, M., Li, Y. M., Brown, S. L., Brewer, E. P., Angle, J. S., Baker, A. J. M. (1997). Phytoremediation of soil metals. *Current Opinion in Biotechnology*, 8(3), 279-284.
- Del Razo, L. M., Quintanilla-Vega, B., Brambila-Colombres, E., Calderón-Aranda, E. S., Manno, M., Albores, A. (2001). Stress proteins induced by arsenic. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 177(2), 132-148.
- Dietz, K.J. (2003). Plant peroxiredoxins. *Annual Review of Plant Biology*, 54(1), 93-107.
- Dixit, V., Pandey, V., Shyam, R. (2002). Chromium ions inactivate electron transport and enhance superoxide generation in vivo in pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) root mitochondria. *Plant, Cell & Environment*, 25(5), 687-693.
- Dixon, D., Cole, D. J., Edwards, R. (1997). Characterisation of multiple glutathione transferases containing the GST I subunit with activities toward herbicide substrates in maize (*Zea mays*). *Pesticide Science*, 50(1), 72-82.
- Eleftheriou, E. P., Adamakis, I.D. S., Melissa, P. (2012). Effects of hexavalent chromium on microtubule organization, ER distribution and callose deposition in root tip cells of *Allium cepa* L. *Protoplasma*, 249(2), 401-416.
- Ercal, N., Gurer-Orhan, H., Aykin-Burns, N. (2001). Toxic metals and oxidative stress. Part I: Mechanisms involved in metal-induced oxidative damage. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 1(6), 529-539.
- Graeber, K. A. I., Nakabayashi, K., Miatton, E., Leubner-Metzger, G., Soppe, W. J. J. (2012). Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell & Environment*, 35(10), 1769-1786.
- Grill, E., Löffler, S., Winnacker, E.-L., Zenk, M. H. (1989). Phytochelatins, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific γ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatin synthase). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(18), 6838-6842.
- Hayes, J. D., Flanagan, J. U., Jowsey, I. R. (2005). Glutathione transferases. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 45, 51-88.
- Hossain, Z., Komatsu, S. (2013). Contribution of proteomic studies towards understanding plant heavy metal stress response. *Frontiers in Plant Science*, 3, 310.
- Juarez, A. B., Barsanti, L., Passarelli, V., Evangelista, V., Vesentini, N., Conforti, V., Gualtieri, P. (2008). In vivo microspectroscopy monitoring of chromium effects on the photosynthetic and photoreceptive apparatus of *Eudorina unicocca* and *Chlorella kessleri*. *Journal of Environmental Monitoring*, 10(11), 1313-1318.

Kafer, C., Zhou, L., Santoso, D., Guirgis, A., Weers, B., Park, S., Thornburg, R. (2004). Regulation of pyrimidine metabolism in plants. *Frontiers in Bioscience-Landmark.*, 9, 1611–1625.

Kimbrough, D. E., Cohen, Y., Winer, A. M., Creelman, L., Mabuni, C. (1999). A critical assessment of chromium in the environment. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 29(1), 1–46.

Laborde, E. (2010). Glutathione transferases as mediators of signaling pathways involved in cell proliferation and cell death. *Cell Death & Differentiation*, 17(9), 1373–1380.

Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media. Pp. 514. Springer Berlin, Heidelberg.

Li, C., Deng, X., Xie, X., Liu, Y., Friedmann Angeli, J. P., Lai, L. (2018). Activation of glutathione peroxidase 4 as a novel anti-inflammatory strategy. *Frontiers in Pharmacology*, 9, 1120.

Listowsky, I. (2005). Proposed intracellular regulatory functions of glutathione transferases by recognition and binding to S-glutathiolated proteins. *The Journal of Peptide Research*, 65(1), 42–46.

Luna, E., Bruce, T. J. A., Roberts, M. R., Flors, V., Ton, J. (2012). Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 158(2), 844–853.

Martin, T., Sharma, R., Sippel, C., Waegemann, K., Soll, J., Vothknecht, U. C. (2006). A protein kinase family in *Arabidopsis* phosphorylates chloroplast precursor proteins. *Journal of Biological Chemistry*, 281(52), 40216–40223.

Moisyadi, S., Dharmasiri, S., Harrington, H. M., Lukas, T. J. (1994). Characterization of a low molecular mass autophosphorylating protein in cultured sugarcane cells and its identification as a nucleoside diphosphate kinase. *Plant Physiology*, 104(4), 1401–1409.

Moons, A. (2005). Regulatory and functional interactions of plant growth regulators and plant glutathione S-transferases (GSTs). *Vitamins & Hormones*, 72, 155–202.

Neuefeind, T., Reinemer, P., Bieseler, B. (1997). Plant glutathione S-transferases and herbicide detoxification. *Biological Chemistry*, 378(3–4), 199–205.

Nianiou-Obeidat, I., Madesis, P., Kissoudis, C., Voulgari, G., Chronopoulou, E., Tsaftaris, A., & Labrou, N. E. (2017). Plant glutathione transferase-mediated stress tolerance: functions and biotechnological applications. *Plant Cell Reports*, 36(6), 791–805.

Nutricati, E., Miceli, A., Blando, F., De Bellis, L. (2006). Characterization of two *Arabidopsis thaliana* glutathione S-transferases. *Plant Cell Reports*, 25(9), 997–1005.

Pignatello, J. J., Liu, D., Huston, P. (1999). Evidence for an additional oxidant in the photoassisted Fenton reaction. *Environmental Science & Technology*, 33(11), 1832–1839.

Rea, P. A. (1999). MRP subfamily ABC transporters from plants and yeast. *Journal of Experimental Botany*, 50, 895–913.

Rodriguez, E., Azevedo, R., Fernandes, P., Santos, C. ão. (2011). Cr (VI) induces DNA damage, cell cycle arrest and polyploidization: a flow cytometric and comet assay study in *Pisum sativum*. *Chemical Research in Toxicology*, 24(7), 1040–1047.

Salnikow, K., Zhitkovich, A. (2008). Genetic and epigenetic mechanisms in metal carcinogenesis and cocarcinogenesis: nickel, arsenic, and chromium. *Chemical Research in Toxicology*, 21(1), 28–44.

Shahabzadeh, Z., Darvishzadeh, R., Mohammadi, R., Jafari, M. (2020). Isolation, characterization, and expression profiling of nucleoside diphosphate kinase gene from tall fescue (*Festuca arundinaceus* Schreb.)(FaNDPK) under salt stress. *Plant Molecular Biology Reporter*, 38(2), 175–186.

Shanker, A. K., Cervantes, C., Loza-Tavera, H., Avudainayagam, S. (2005). Chromium toxicity in plants. *Environment International*, 31(5), 739–753.

Singh, H. P., Mahajan, P., Kaur, S., Batish, D. R., Kohli, R. K. (2013). Chromium toxicity and tolerance in plants. *Environmental Chemistry Letters*, 11(3), 229–254.

Srivastava, D., Verma, G., Chauhan, A. S., Pande, V., Chakrabarty, D. (2019). Rice (*Oryza sativa* L.) tau class glutathione S-transferase (OsGSTU30) overexpression in *Arabidopsis thaliana* modulates a regulatory network leading to heavy metal and drought stress tolerance. *Metallomics*, 11(2), 375–389.

Tchounwou, P. B., Yedjou, C. G., Patlolla, A. K., Sutton, D. J. (2012). Heavy metal toxicity and the environment. *Molecular, Clinical and Environmental Toxicology*, 101, 133–164.

Wuana, R. A., Okieimen, F. E. (2011). Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. *International Scholarly Research Notices*, 2011, 1-20.