

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**“ANÁLISIS GENÓMICO COMPARATIVO  
PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LOS GENES HOMÓLOGOS  
DE LAS RUTAS FOTOSINTÉTICAS EN SOLANÁCEAS”**

Presentada por:

**COSETTE NICOLE AGUIRRE BOTTGER**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGA**

Lima – Perú

**2024**

---

La UNALM es la titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación  
(Art. 24. Reglamento de Propiedad Intelectual)

# Tesis\_Cosette Aguirre final\_Ciencias.docx

## INFORME DE ORIGINALIDAD

9%

INDICE DE SIMILITUD

10%

FUENTES DE INTERNET

3%

PUBLICACIONES

1%

TRABAJOS DEL  
ESTUDIANTE

## FUENTES PRIMARIAS

1

[repositorio.lamolina.edu.pe](https://repositorio.lamolina.edu.pe)

Fuente de Internet

5%

2

[hdl.handle.net](https://hdl.handle.net)

Fuente de Internet

1%

3

[www.frontiersin.org](https://www.frontiersin.org)

Fuente de Internet

1%

4

[www.utupub.fi](https://www.utupub.fi)

Fuente de Internet

1%

5

[idoc.pub](https://idoc.pub)

Fuente de Internet

1%

6

Théo Le Moigne, Nicolas D. Boisset, Félix de Carpentier, Pierre Crozet et al.

"Photoproduction of reducing power and the Calvin-Benson cycle", Elsevier BV, 2023

Publicación

1%

Excluir citas

Apagado

Excluir coincidencias < 1%

Excluir bibliografía

Apagado

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“ANÁLISIS GENÓMICO COMPARATIVO  
PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LOS GENES HOMÓLOGOS  
DE LAS RUTAS FOTOSINTÉTICAS EN SOLANÁCEAS”**

Presentada por:

**COSETTE NICOLE AGUIRRE BOTTGER**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGA**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Mg. Sc. César Fernando López Bonilla  
PRESIDENTE

---

Dra. Rosa Amelia Espejo Joya  
MIEMBRO

---

Mg. Sc. María del Rosario Castro Muñoz  
MIEMBRO

---

Dr. Jorge Eduardo Jiménez Dávalos  
ASESOR

---

Dr. Gastón Enrique Martín Zolla Benites  
CO-ASESOR

## **DEDICATORIA**

A mis padres, quienes son y serán  
mis más grandes referentes de esfuerzo y perseverancia

A Dani, mi mejor amigo y compañero de vida,  
quien me enseñó a valorar los momentos triviales de la vida.

A mis hermanos que, a pesar de la distancia,  
Siempre serán mi red de apoyo, así como cuando éramos niños

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi madre, mi Ramonita, por brindarme su apoyo incondicional en cada nuevo proyecto y reto emprendido, gracias por tu confianza y apertura en cada decisión que he tomado hasta ahora.

Al Dr. Jorge Jiménez y al equipo del laboratorio de fisiología vegetal del PIPS en Cereales por abrirme sus puertas cuando fui estudiante de biología de experimental y por otorgarme una estancia llena de aprendizajes.

Al Dr. Zolla por su acompañamiento y comprensión en todo el proceso de formulación y redacción de tesis, siendo una guía sincera en el ámbito académico y también en el profesional.

A Jonathan Vásquez por su tiempo y paciencia en compartirme su conocimiento sobre la interfaz R.

# ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	vi
ABSTRACT .....	vii
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1 Fotosíntesis oxigénica y su importancia: .....	3
2.2 Fotosíntesis en plantas C3: .....	3
2.3 Fases de la fotosíntesis: Mecanismo bioquímico.....	4
2.3.1 Fase lumínica de la fotosíntesis: .....	4
2.3.2 Fase oscura: .....	6
2.4 Estudios de fotosíntesis en solanáceas: .....	8
2.4.1 Género <i>Capsicum</i> :.....	8
2.4.2 Género <i>Nicotiana</i> :.....	8
2.4.3 Género <i>Solanum</i> :.....	9
2.5 Estudios genéticos de fotosíntesis en plantas modelo:.....	9
2.6 Herramientas para el estudio de genómica comparativa: .....	10
2.6.1 BLAST: Análisis de similitud y alineamiento de secuencias: .....	11
2.6.2 Análisis de resultados y criterios de selección .....	11
2.7 Ortología genética .....	12
2.7.1 Herramientas para la identificación de genes ortólogos .....	13
2.7.2 Proteinortho: Ventajas y posibilidades de uso.....	14
III. METODOLOGÍA.....	16
3.1 Obtención e identificación de los genes involucrados en la fotosíntesis de <i>A. thaliana</i> : .....	16
3.2 Obtención de las secuencias de proteínas de las solanáceas de importancia económica: .....	16
3.3 Anotación de las secuencias de proteínas: .....	16
3.4 Identificación de secuencias de genes ortólogos: .....	17

3.5	Análisis filogenético: .....	17
3.6	Identificación y análisis de motivos:.....	17
IV.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	18
4.1	Obtención de los genes correspondientes a las rutas de fotosíntesis en <i>Arabidopsis thaliana</i> :.....	18
4.2	Anotación de secuencias proteicas fotosintéticas en solanáceas de interés económico: .....	20
4.3	Identificación de secuencias de genes ortólogos únicos: .....	22
4.3.1	Secuencias de genes ortólogos únicos de la fase lumínica: .....	23
4.3.2	Secuencias de genes ortólogos únicos asociados a las reacciones de fase oscura: .....	25
4.4	Análisis de motivos y su importancia adaptativa al cambio climático .....	26
V.	CONCLUSIONES .....	47
VI.	RECOMENDACIONES .....	48
VII.	BIBLIOGRAFÍA .....	49
VIII.	ANEXOS.....	63

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Secuencias anotadas en solanáceas de importancia económica.....	20
Tabla 2: Número de secuencias ortólogas únicas identificadas a través del Software Proteinortho.....	22

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Relación entre las reacciones de la fase lumínica y el Ciclo de Calvin Benson .....	4
Figura 2. Transporte de electrones y protones en la fase lumínica de la fotosíntesis .....	6
Figura 3. Reacciones del ciclo reductivo de las pentosas fosfato.....	7
Figura 4. Principales herramientas de alineamiento y similitud de secuencias.....	11
Figura 5. Generación de ortólogos, parálogos y xenólogos .....	13
Figura 6. Herramientas informáticas para la identificación de genes ortólogos. ....	14
Figura 7. Distribución y frecuencia de los genes fotosintéticos de <i>A. thaliana</i> encontrados en la Base TAIR. ....	18
Figura 3. Genes codificantes a proteínas fotosintéticas en solanáceas .....	21
Figura 9. Ortólogos únicos de solanáceas para el Ciclo de Calvin. B .....	25
Figura 10. Análisis filogenético de LPE1, HCF173, NDH48, ATPC, RuBisCO, GAPB y TPI.....	27
Figura 11. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína LPE1 en solanáceas.....	30
Figura 12. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína HCF173 en solanáceas. ....	32
Figura 13. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína CRR23 en solanáceas. ....	34
Figura 14. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína NDH48 en solanáceas.....	36
Figura 15. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la subunidad γ del complejo ATP sintasa en solanáceas.. ....	37
Figura 16. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima RuBisCO en solanáceas.....	41
Figura 17. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima GAPB en solanáceas. Los triángulos señalan residuos de cisteína.....	43
Figura 18. Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima Triosa fosfato isomerasa en solanáceas. ....	44

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Genes codificantes de <i>A. thaliana</i> a proteínas de las rutas fotosintéticas de cadena transportadora de electrones (CTEF), captación de luz (CDL), ensamblaje del fotosistema I (EFI), ensamblaje del fotosistema 2 (EFII), regulación de la fase lumínica (RFL), ciclo reductivo de las pentosas fosfato (CRPF), regulación de la fase oscura (RFO) y otros mecanismos de regulación (OMR). .....	64
Anexo 2: Genes ortólogos únicos de las rutas fotosintéticas de 8 solanáceas de interés económico. ....	74

## RESUMEN

El proceso biológico más sostenible del planeta es la fotosíntesis pues su mecanismo permite aprovechar la energía solar, agua y CO<sub>2</sub> para producir energía química y fotosintatos que son de relevancia para el metabolismo primario y secundario en diferentes organismos. Este mecanismo ha sido ampliamente estudiado a nivel fisiológico, bioquímico y de genómica funcional. No obstante, es necesario elucidar los mecanismos genéticos de la regulación fotosintética vegetal en áreas de alta diversidad genética que se encuentran amenazadas por el cambio climático. Es el caso de las solanáceas, una familia que abarca más de 3000 especies distribuidas en países megadiversos como Perú, Ecuador y Bolivia, con la finalidad de preservar la biodiversidad y garantizar la seguridad alimentaria. Así, el objetivo de esta tesis fue realizar un análisis genómico comparativo entre los genes involucrados en 8 rutas fotosintéticas de *Capsicum annuum*, *Nicotiana attenuata*, *Nicotiana sylvestris*, *Nicotiana tabacum*, *Nicotiana tomentosa*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii* y *Solanum tuberosum*; tomando como referencia el proteoma *A. thaliana*. En tal sentido, se logró identificar 136 genes homólogos de *A. thaliana* en las 8 solanáceas estudiadas y 24 genes que no presentaron homología. Además, se obtuvieron 99 secuencias ortólogas únicas y, en función a su relevancia en el proceso fotosintético, se seleccionaron a LPE1, HCF173, CRR23, NDH48, ATPC, RuBisCO, GAPB y TPI para realizar un análisis de motivos y filogenético. Los únicos genes que presentaron coherencia taxonómica fueron LPE1, HCF173, CRR23, NDH48 y ATPC. Por otro lado, el análisis de motivos reveló una alta conservación de los genes. Estos hallazgos son importantes para comprender la evolución del aparato fotosintético en solanáceas.

**Palabras clave:** Fotosíntesis, solanaceae, genómica comparativa, proteínas, evolución

## ABSTRACT

The most sustainable biological process on the planet is photosynthesis since its mechanism allows us to take advantage of solar energy, water, and CO<sub>2</sub> to produce chemical energy and photosynthates relevant to primary and secondary metabolism in different organisms. This mechanism has been extensively studied at the physiological, biochemical, and functional genomics levels. However, it is necessary to elucidate the genetic mechanisms of plant photosynthetic regulation in areas of high genetic diversity threatened by climate change. For example, the Solanaceae family encompasses more than 3,000 species distributed in megadiverse countries such as Peru, Ecuador, and Bolivia to preserve biodiversity and guarantee food security. Thus, the objective of this thesis was to carry out a comparative genomic analysis between the genes involved in 8 photosynthetic pathways of *Capsicum annuum*, *Nicotiana attenuata*, *Nicotiana sylvestris*, *Nicotiana tabacum*, *Nicotiana tomentosa*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii*, and *Solanum tuberosum*; taking the *A. thaliana* proteome as a reference. In this sense, it was possible to identify 136 homologous genes of *A. thaliana* in the 8 Solanaceae studied and 24 genes that did not present homology. In addition, 99 unique orthologous sequences were obtained, and based on their relevance in the photosynthetic process, LPE1, HCF173, CRR23, NDH48, ATPC, RuBisCO, GAPB, and TPI were selected to perform a phylogenetic and motif analysis. LPE1, HCF173, CRR23, NDH48, and ATPC were the only genes with taxonomic consistency. On the other hand, motif analysis revealed high gene conservation. These findings are essential to understand the evolution of the photosynthetic apparatus in Solanaceae.

**Keywords:** Photosynthesis, solanaceae, comparative genomics, proteins, evolution

## I. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas el cambio climático se posiciona como una amenaza para la productividad del sector agrícola y la conservación de la biodiversidad de especies vegetales. Este escenario es aún más desalentador en Perú, país que figura entre los países más vulnerables a este fenómeno dadas sus características geográficas, políticas y socioeconómicas (Banco Mundial, 2022). Las estrategias de adaptación planteadas frente a esta amenaza, en su mayoría, se enfocan en la implementación y desarrollo de nuevas prácticas agrícolas (Mushore *et al.*, 2021). Lamentablemente este enfoque no considera procesos biológicos primarios que tienen una influencia significativa en la supervivencia y productividad vegetal, tal es el caso de la fotosíntesis.

La fotosíntesis es un proceso metabólico que contribuye directa e indirectamente con la producción mundial de alimentos (Adams & Terachima, 2018), pues los fotosintatos se emplean para el crecimiento, almacenamiento, mantenimiento de tejidos y balance iónico (Gutschick, 1997); y, además, para la formación de frutos, raíces, granos y otros órganos de la planta. Los mecanismos de fotosíntesis se ven afectados por el incremento de temperatura y los patrones de lluvia irregulares, los cuales reducen la tasa fotosintética de especies vegetales en 36% a 75% (Sánchez, 2016). Así mismo, los periodos de sequía inusuales comprometen la eficiencia fotosintética al afectar el núcleo del fotosistema II (Giardi *et al.*, 1996), inhiben completamente el transporte de electrones entre fotosistemas (Liu, 2018) e inducen el cierre de estomas, lo cual reduce la asimilación de CO<sub>2</sub> (Wang *et al.*, 2018).

Al verse comprometida la fotosíntesis, se reduce la productividad de los cultivos, lo cual tiene repercusiones económicas y sociales significativas. Las solanáceas evidencian claramente esta problemática, ya que sus zonas de diversidad y producción son altamente vulnerables al cambio climático (Samuels, 2015). Esta familia posee especies de gran importancia económica y alimenticia que sostienen la economía familiar de muchos agricultores. Tal es el caso del cultivo de papa en Perú que es fuente de ingresos de más de 710 mil familias (MINAGRI, 2020).

Como se ha visto, la fotosíntesis es un proceso central para el crecimiento y desarrollo de la planta. Dada su importancia ha sido estudiada ampliamente en cuanto a morfología, bioquímica, biología molecular y electrofisiología; sin embargo, este conocimiento no está completamente aprovechado para incrementar la productividad y calidad de los cultivos (Kohli *et al.*, 2020). Por ello, el objetivo de esta tesis fue realizar un análisis genómico comparativo entre los genes de fotosíntesis de las solanáceas *Capsicum annuum*, *Nicotiana attenuata*, *Nicotiana sylvestris*, *Nicotiana tabacum*, *Nicotiana tomentosa*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii* y *Solanum tuberosum*; tomando como referencia *Arabidopsis thaliana*; planteando los siguientes objetivos específicos: Elaborar una base de datos con los genes de cada ruta fotosintética tipo C3 de *Arabidopsis thaliana* disponibles en el repositorio The Arabidopsis Information Resource (TAIR), identificar genes homólogos a *A. thaliana* en los proteomas de solanáceas disponibles en NCBI, identificar ortólogos únicos en las rutas fotosintéticas y evaluar su relación evolutiva mediante el análisis estructural y de motivos en las 8 especies de solanáceas.

## **II. REVISIÓN DE LITERATURA**

### **2.1 FOTOSÍNTESIS OXIGÉNICA Y SU IMPORTANCIA**

La fotosíntesis oxigénica se define como la conversión de moléculas de agua y dióxido de carbono en oxígeno y carbohidratos, empleando luz solar como fuente energética y de excitación de electrones (Johnson, 2016). Este proceso es fundamental para las plantas, pues genera fotosintatos (Adams, 2018), los cuales son importantes para el crecimiento y desarrollo de la misma (Kohli *et al.*, 2020).

Desde una perspectiva económica y social, los productos derivados de la fotosíntesis sostienen la alimentación mundial de forma directa e indirecta, pues a partir de estos se forman los frutos, raíces, granos y otros órganos de la planta. En ese contexto, Rojstaczer *et al.* (2001) ha estimado que los seres humanos utilizaron cerca de un 55% de los productos fotosintéticos terrestres para garantizar su seguridad alimentaria.

Por otro lado, a nivel evolutivo, la fotosíntesis oxigénica es considerada una de las rutas metabólicas más importantes porque permite la liberación de grandes cantidades de oxígeno en la atmósfera, dando lugar a la evolución de la respiración aeróbica y a los principales ciclos biogeoquímicos (Fischer & Johnson, 2016).

### **2.2 FOTOSÍNTESIS EN PLANTAS C3**

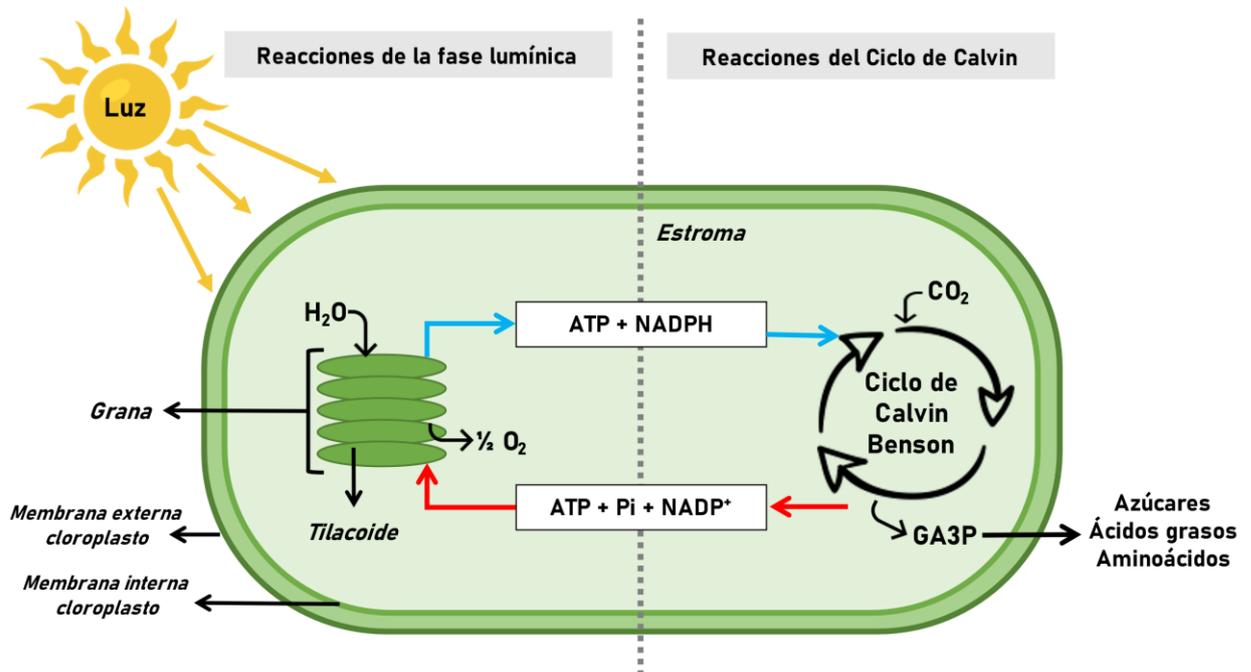
Según Furbank & Taylor (1995), la fotosíntesis de tipo C3 es aquella donde las reacciones de conversión de energía lumínica en energía química para fijar el CO<sub>2</sub> y la síntesis de carbohidratos se realizan en las células del mesófilo. A diferencia de la fotosíntesis C4 que involucra las células del mesófilo y las células de la vaina del haz. Otra característica de las plantas C3, es que al finalizar el Ciclo de Calvin Benson (fase oscura) generan moléculas de 3 carbonos que luego se convertirán en fotosintatos (Wang *et al.*, 2012).

En plantas C3, como las solanáceas, la enzima RuBisCO no está saturada en las condiciones atmosféricas de CO<sub>2</sub>. Así, al incrementarse la concentración de CO<sub>2</sub> se puede esperar un incremento en la tasa fotosintética (Arnell *et al.*, 2002). Si bien la fijación de CO<sub>2</sub> en plantas

C3 no se ve afectada negativamente por la concentración de CO<sub>2</sub>, sí se ve afectada por las altas temperaturas, donde la fotosíntesis se verá inhibida por la fotorrespiración, la cual libera el CO<sub>2</sub> y evita su fijación (Busch *et al.*, 2013). Así, Gerhart (2012) indica que las plantas C3 afrontan grandes reducciones en su rendimiento y son menos eficientes que las plantas C4, las cuales sí poseen mecanismos para suprimir la fotorrespiración.

### 2.3 FASES DE LA FOTOSÍNTESIS: MECANISMO BIOQUÍMICO

La fotosíntesis se divide en la fase lumínica y las reacciones del Ciclo de Calvin Benson. La fase lumínica abarca la ruptura de las moléculas de agua para producir oxígeno en un proceso denominado fotólisis del agua. Así mismo, se genera un gradiente de protones que permitirá formar moléculas de ATP y un flujo de electrones que dará lugar a la generación de poder reductor en forma de moléculas de NADPH (Figura 1). Los productos obtenidos en esta fase ingresarán en las reacciones de la fase oscura para la fijación de carbono en el Ciclo de Calvin Benson (Johnson, 2016).



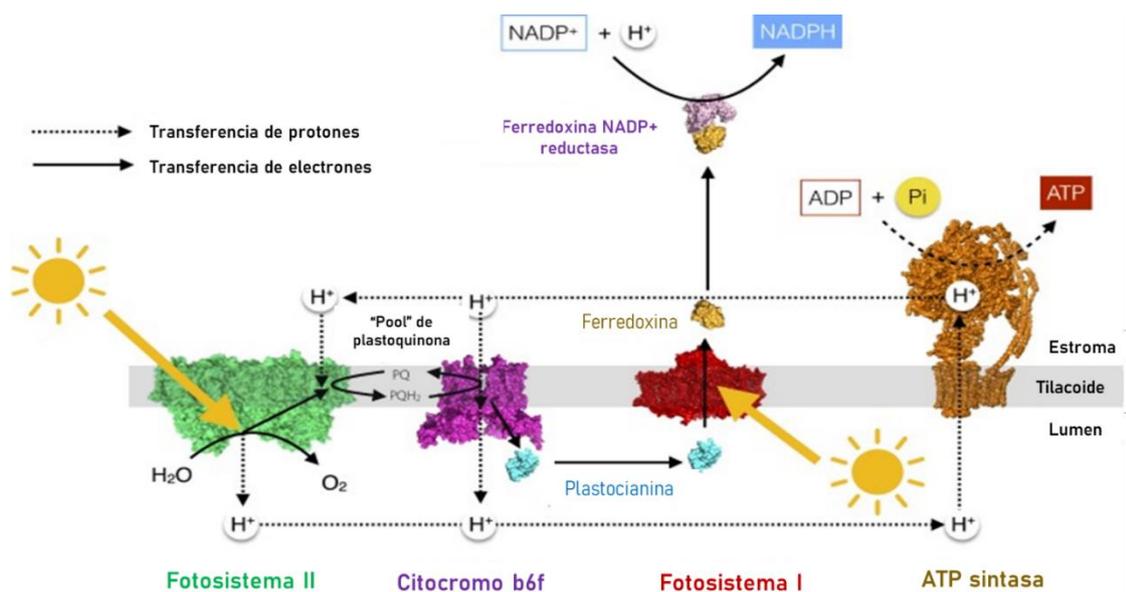
**Figura 1.** Relación entre las reacciones de la fase lumínica y el Ciclo de Calvin Benson

#### 2.3.1 Fase lumínica de la fotosíntesis

En esta fase participan distintos complejos proteicos y enzimáticos, como los fotosistemas. Cada uno tiene una estructura proteica básica que consiste en complejos antena colectores de luz (LHC) y un centro de reacción (RC). Tanto en los complejos antena como en el centro de reacción se encuentran pigmentos fotosintéticos, los cuales tienen la función de capturar

la energía y transferir electrones (Jonhson, 2016). El fotosistema II (PSII) es un complejo multiproteico constituido por una plastoquinona oxidoreductasa que es capaz de realizar la ruptura del agua en protones, electrones y oxígeno. Además, este fotosistema emplea la energía lumínica para excitar las clorofilas P680, las cuales al ser excitadas tienen un potencial redox suficiente para oxidar el agua. Por otro lado, el fotosistema I (PSI) es una plastocianina ferredoxina oxidoreductasa donde participan clorofilas del tipo P700, las cuales, después de ser excitadas, donan electrones a otra molécula de clorofila y a varios grupos de hierro y azufre hasta llegar a la ferredoxina y reducirla. Esta ferredoxina reducida se emplea para la producción de NADPH (Mckee & Mckee, 2011), el cual luego ingresará al Ciclo de Calvin.

La Figura 2 muestra el flujo de electrones y protones durante la fase lumínica e involucra tanto al PSI como al PSII, pero también al complejo citocromo b6f y a la enzima ATPasa. Así, después de que la luz incide en el complejo antena del fotosistema II, se escinden las moléculas de agua y los protones de este proceso se disponen en el lumen del tilacoide. Por otro lado, los electrones excitados viajan a través de las distintas subunidades del fotosistema II hasta llegar al complejo citocromo b6/f. Este tipo de citocromo es una plastoquinol plastocianina oxidoreductasa y media la transferencia de electrones entre el centro de reacción del PSII al oxidar las moléculas de plastoquinol lipofílico y reducir la plastocianina. Como producto de estas reacciones se obtienen electrones que se acumulan en el lumen para ser transferidos al PSI (Kurisu, 2003). Este fotosistema requiere de fotones para mantener un flujo de electrones constante hacia la ferredoxina NADP reductasa y producir NADPH. Por otro lado, todos los protones acumulados en el lumen del tilacoide pasan a través de una ATPasa y se emplean para formar ATP a partir de ADP y Pi (Figura 2). Tanto el ATP como el NADPH se emplearán en la fijación de carbono, la cual corresponde a la fase oscura (Cardona *et al.*, 2018).



**Figura 2.** Transporte de electrones y protones en la fase lumínica de la fotosíntesis.  
**FUENTE:** Adaptado de Johnson (2016).

### 2.3.2 Ciclo de Calvin Benson (fase oscura)

En esta fase se tienen las reacciones del ciclo de Calvin Benson, el cual utiliza el NADPH y el ATP producido en la fase lumínica para la fijación de  $CO_2$  (Figura 3). La función principal de este ciclo es la de fijar el  $CO_2$  atmosférico y sintetizar otros productos, como triosas fosfatos, las cuales son requeridas para sintetizar sacarosa en el citosol. Según Ahmad (2014), dentro de las enzimas más importantes en este ciclo se tiene a la ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBisCO), NADP gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa, fructosa 1,6 bifosfatasa, sedoheptulosa 1,7 bifosfatasa y la ribulosa 5 fosfato quinasa, las cuales son reguladas por la luz.

Para la producción de una molécula de glucosa en el ciclo de Calvin Benson, se requieren como sustratos 6 moléculas de  $CO_2$ , 18 moléculas de ATP, 12 moléculas de NADPH, 16 moléculas de hidrógeno y 12 moléculas de agua. Los productos secundarios de la reacción son 18 moléculas de fosfato inorgánico ( $P_i$ ), 18 moléculas de ADP y 12  $NADP^+$  (Hooper, 1984). Esta reacción se divide en las etapas de carboxilación o fijación, reducción y regeneración.



acción de una bifosfatasa y luego cede dos carbonos a un gliceraldehído 3 fosfato para formar otra xilulosa 5 fosfato. En tanto, la sedoheptulosa, al perder los dos carbonos, se convierte en ribosa 5 fosfato. Para finalizar, ocurre una fosforilación irreversible dependiente de ATP, la cual es catalizada por la ribulosa fosfato quinasa y así se obtiene la ribulosa 1,5 bifosfato (Heineke, 2009).

## 2.4 ESTUDIOS DE FOTOSÍNTESIS EN SOLANÁCEAS

### 2.4.1 Género *Capsicum*

Gran parte de los estudios fotosintéticos en el género *Capsicum* han buscado relacionar diferentes parámetros ambientales con la tasa fotosintética. Así, Zhang *et al.*, (2019) relacionó el crecimiento y capacidad fotosintética en *C. annuum*, siendo inhibidos en condiciones de baja luminosidad (menor a  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y temperatura (5 a 15 °C). Por otro lado, Ou *et al.* (2017) evaluó el anegamiento en *C. annuum*, concluyendo que reduce significativamente la tasa fotosintética y el tamaño del fruto. Finalmente, Miao *et al.* (2021), evidenció que las plantas de *C. annuum* expuestas a bajas temperaturas presentan un incremento en la frecuencia de genes diferencialmente expresados en rutas de fotosíntesis y de reparación de ADN.

### 2.4.2 Género *Nicotiana*

Quick *et al.* (1991) identificaron que, al inhibir la enzima RuBisCO en *N. tabacum*, se reduce significativamente la tasa de fotosíntesis y el crecimiento neto de la planta. En adición, Parry *et al.* (2007) menciona que las alteraciones en el sitio catalítico de la enzima RuBisCO en *N. tabacum* son una de las modificaciones más comunes para incrementar la fijación de CO<sub>2</sub>. Por otro lado, Van Dam & Gorshkoba (2003), detallan los efectos de la modificación de otras enzimas correspondientes al ciclo de Calvin Benson. Así, mostraron que la sobreexpresión de la fructosa bifosfatasa (FBP), sacarosa 6 fosfato sintasa y la 6 fosfofructo 2 quinasa se traduce en una mejor eficiencia fotosintética. De esta forma, se puede evidenciar que las enzimas correspondientes a la fase oscura de la fotosíntesis son claves para incrementar el rendimiento fotosintético.

Si bien los estudios realizados sobre la fotosíntesis del género *Nicotiana* y otras solanáceas se basan en la identificación de enzimas claves para este proceso. Wu & Yan (2018) identificaron en *N. tabacum* que los factores de respuesta al etileno, en especial el factor TERF1, participan como represores para genes que codifican para el ensamblaje del aparato

fotosintético a nivel transcripcional y traduccional. En cambio, para los genes involucrados en la fijación de carbono, el factor TERF1 es un inductor de la ruta. Así, el autor indica que los TERF pueden proveer un nuevo mecanismo de regulación de genes fotosintéticos nucleares.

#### 2.4.3 Género *Solanum*

Kosmann *et al.* (1994) identificaron que la inhibición de la fructosa bifosfatasa en *S. tuberosum* reduce la tasa de fotosíntesis máxima y crecimiento de la planta en 40% y 15% respectivamente. Para este mismo género, Muir (2014) realizó un análisis entre varias especies de tomates silvestres de la sección *Lycopersicum* que incluye a *S. pennellii*. En este estudio se hizo un mapeo de QTL correspondientes a los rasgos morfológicos de las hojas de estas especies y se concluyó que los QTL ligados a la distribución de los estomas afectan la difusión de CO<sub>2</sub> dentro la hoja. Ello podría implicar una mayor fijación de CO<sub>2</sub> y una mayor tasa fotosintética, lo cual puede estar relacionado con la adaptabilidad climática de los tomates silvestres.

### 2.5 ESTUDIOS GENÉTICOS DE FOTOSÍNTESIS EN PLANTAS MODELO

Wang *et al.* (2012) identificó que el knockout para enzimas fotosintéticas de *A. thaliana* (C3) y maíz (C4) tiene el mismo efecto en términos de ganancia de biomasa y de fijación de carbono, llegando a la conclusión que ambos tipos de fotosíntesis comparten las mismas enzimas clave. Este estudio destaca la inhibición completa de la ganancia de biomasa y fijación de CO<sub>2</sub> como resultado del knockout de enzimas en el Ciclo de Calvin. En cambio, al evaluar el efecto del knockout de la amilasa isomerasa que participa en la biosíntesis de almidón, se evidencia que, si bien tiene un efecto inhibitorio en la ganancia de biomasa, no presenta efectos negativos en la fijación de CO<sub>2</sub> dado que este proceso se produce en etapas previas a la biosíntesis del almidón.

Respecto al cultivo de arroz, Ambavaram *et al.* (2014) identificaron que la respuesta fotosintética de este cultivo a condiciones de estrés por sequía y altas temperaturas está regulada por la expresión del factor de transcripción HYR. Este factor desencadena la transcripción progresiva de genes involucradas en el metabolismo de carbono y otros genes fotosintéticos que proveen estabilidad y mayor rendimiento al cultivo. Bajo esta misma perspectiva de mejora de la tasa fotosintética, Vishwakarma *et al.* (2023), llegaron a la conclusión que la conversión de la fotosíntesis C3 a C4 en arroz es una alternativa relevante

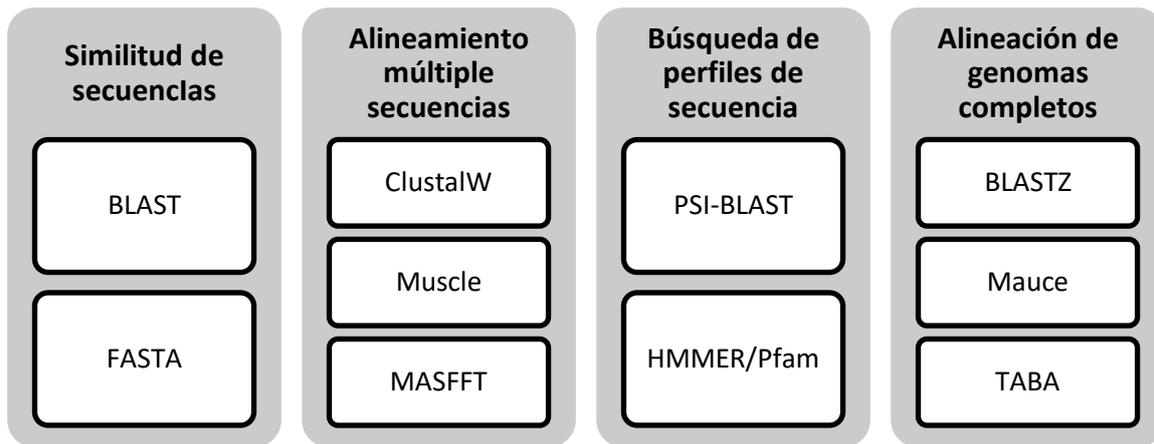
para incrementar el rendimiento de este cultivo en un contexto donde la seguridad alimentaria es una preocupación mundial de primer nivel. Los autores postulan que la mejora de la carboxilación en RuBisCO, la regulación de las respuestas estomáticas y la introducción de mecanismos de captación y concentración de CO<sub>2</sub> desde cianobacterias a plantas, entre otros, pueden ser rutas viables para asemejar la fotosíntesis C<sub>3</sub> en arroz a un metabolismo fotosintético de tipo C<sub>4</sub>.

En cuanto a *Brassica napus*, Chen *et al.* (2022) compararon los genotipos de tallos verde o “GS” y de tallo morado “PS” identificando que después de someter a cada ejemplar a periodos de sequía, el genotipo PS exhibió rasgos más favorables de tolerancia al estrés, destacando la prevalencia de mejores parámetros fotosintéticos que se relacionó con una mayor producción de antocianinas propias de el genotipo PS. Por su parte, Wang *et al.* (2022) estudiaron el efecto de la sobreexpresión de las quinasas proteicas de tipo MAPK en *B. napus* destacando MAPK1, dado que la sobreexpresión de esta proteína daba lugar a la regulación negativa de proteínas tipo LHC del PSII bajo condiciones de oscuridad. De esta manera, se concluyó que MAPK1 puede estar involucrada en la estabilización del supercomplejo PSII-LHC al regular la expresión de proteínas del complejo antena.

## **2.6 HERRAMIENTAS PARA EL ESTUDIO DE GENÓMICA COMPARATIVA**

La genómica comparativa aborda la comparación del material genético de un organismo con el de otro para comprender la evolución de cierto rasgo de una especie, determinar la función de uno o varios genes y de las regiones no codificantes en los genomas. Para ello, se analiza el número de genes, su secuencia, ubicación, longitud, número de regiones codificantes, no codificantes, etc. La genómica comparativa no solo puede rastrear la relación evolutiva entre organismos, sino también las diferencias y similitudes en diferentes especies (Sivashankari & Shanmughavel, 2007).

El análisis de similitud y alineamiento de secuencias es una etapa vital en este tipo de estudios. Por ello se han desarrollado diversas herramientas bioinformáticas que facilitan y optimizan el trabajo del investigador. Zielezinski *et al.* (2017) destaca BLAST y FASTA como herramientas útiles para el análisis de similitud de secuencias, ClustalW, Multiple Sequence Comparison by Log- Expectation (MUSCLE) y MASFFT como plataformas de alineamiento múltiple, PSI-BLAST y HMMER/Pfam como programas de búsqueda de perfiles de secuencia; y BLASTZ, Mauce y TBA como herramientas para el alineamiento de genomas completos (Figura 4).



**Figura 4.** Principales herramientas de alineamiento y similitud de secuencias  
**FUENTE:** Adaptado de Zieleszinski et al. (2017).

La herramienta BLAST destaca por ser una herramienta de análisis de similitud que se utiliza para el alineamiento simple o múltiple dependiendo de la modalidad de trabajo. Siendo de código abierto, puede trabajarse en modalidad “online” o “in-house” (Tao, 2008).

### 2.6.1 BLAST

El blasteo es una técnica empleada en la genómica comparativa que permite identificar la similitud entre las secuencias de un mecanismo dado, como la fotosíntesis. Este procedimiento se puede realizar sobre la base de cinco programas de búsqueda. Por ejemplo, el blastp sirve para comparar una secuencia problema de aminoácidos contra una base de datos de proteínas conocidas, lo cual también se realiza en el blastn, pero a nivel de secuencias nucleotídicas. En tanto, el blastx compara una secuencia problema de nucleótidos traducida para sus seis posibles marcos de lectura contra una base de proteínas conocida. Por su parte, el tblastn compara una secuencia problema de proteínas contra una base completa de nucleótidos traducida también en sus seis posibles marcos. Por otro lado, el tblastx permite comparar las seis posibles traducciones de una secuencia problema de nucleótidos con una base conocida de nucleótidos. Estos algoritmos de blasteo permiten ampliar las posibilidades de comparación según la información disponible en las bases de datos (Tao, 2008).

### 2.6.2 Análisis de resultados y criterios de selección

Los criterios de selección más relevantes en el blasteo son el “% identity” que mide el grado de similitud encontrado entre las secuencias, los “mismatches” que señalan el número de bases que no coinciden en el alineamiento, los “gap openings” que son los vacíos

encontrados, el “E-value” que es la probabilidad de alineamiento y el “bit score”, el cual indica la eficiencia del alineamiento (McGinnis & Madden, 2004).

Para el filtrado de resultados, se suele considerar más de un criterio de selección. Respecto al “E-value”, mientras más cercano a cero sea, más exacto será el alineamiento. En ese sentido, se recomienda disminuir el umbral del E-value antes de iniciar el Blasteo (McGinnis & Madden, 2004), esta es una forma rápida para que el programa filtre los datos automáticamente. Luego se tiene el porcentaje de identidad que muestra la proporción de una secuencia que es similar a otra (Fassler & Cooper, 2011). Por otro lado, el porcentaje de cobertura permite identificar si el alineamiento ha sido global o local.

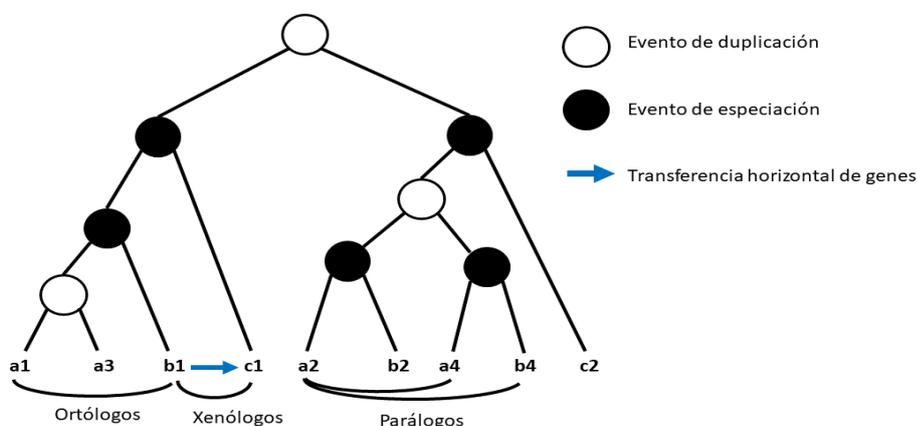
## **2.7 ORTOLOGÍA GENÉTICA:**

Se dice que dos o más genes son homólogos cuando comparten una secuencia ancestral común. Ello no implica que compartan la misma función que el ancestro; no obstante, en la mayoría de casos, sí la conservan (Webber & Pointing, 2004). Según Lyons & Freeling (2008), los genes homólogos o las regiones cromosómicas homólogas son significativamente similares a nivel de secuencia. De esta forma, cuando se desea encontrar homología entre genes, es importante considerar que posean una secuencia similar.

La identificación de genes homólogos permitiría predecir la función de un gen (Mesilaakso, 2019) y ser utilizada en la genómica funcional para validar dicha predicción (Pearson, 2013). Wang *et al.* (2013) utilizaron la homología de genes e información sobre la interacción proteína-proteína para inferir el fenotipo de genes para múltiples especies. Esto se logró con la construcción de un servidor web que relaciona genes candidatos para un fenotipo y los ordena de acuerdo a su probabilidad. Por su parte, Kulmanov & Hoehndorf (2020) construyeron “DeepPheno”, un algoritmo que permite predecir el fenotipo que resultaría de la pérdida de la función de un gen tomando como referencia la homología genética. Esto en respuesta a que una de las limitaciones de la predicción de fenotipos es que no todos los genes cuentan con anotaciones funcionales del tipo experimental.

Según Koonin (2005), existen tres tipos de genes homólogos: ortólogos, parálogos y xenólogos, los cuales provienen de un proceso de especiación, duplicación y transferencia horizontal de genes respectivamente (Figura 5). No obstante, se han identificado grupos de genes que no encajan totalmente en esta clasificación, como los pseudo ortólogos, coortólogos, simparálogos, aloparálogos y pseudo parálogos. En la clasificación indicada

destacan los genes ortólogos, pues su identificación involucra la existencia de un único gen ancestral. Los genes ortólogos cumplen una función similar a la del ancestro que podría variar dependiendo de las condiciones de expresión.

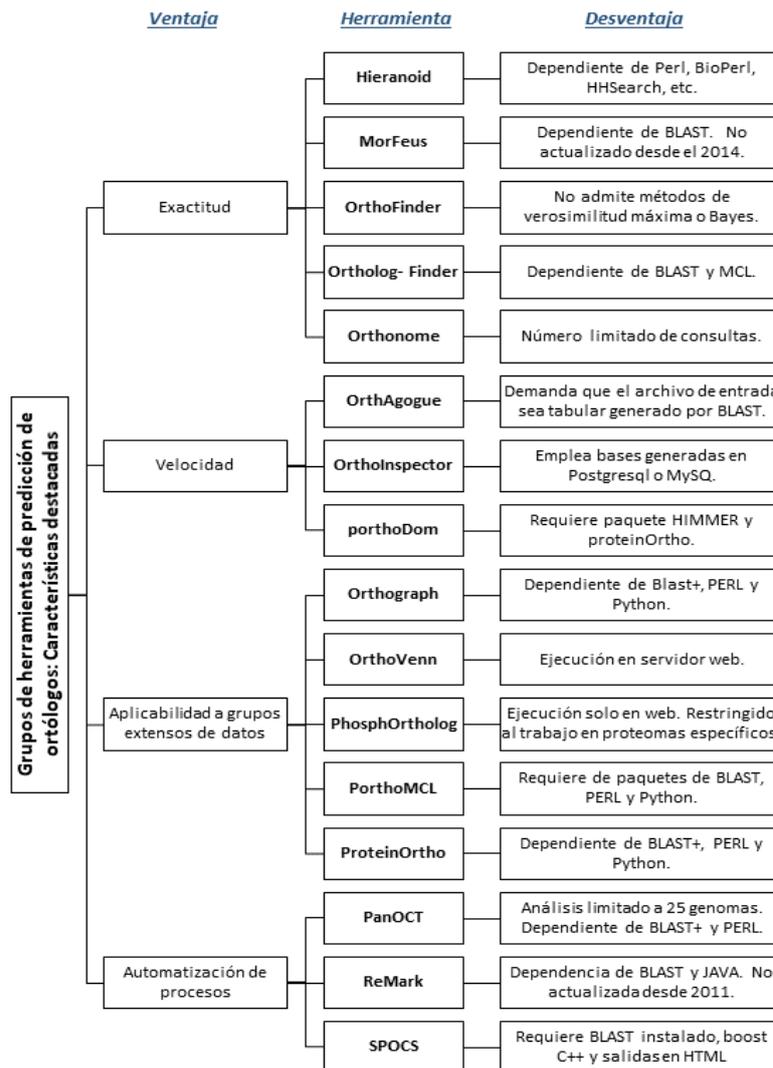


**Figura 5.** Generación de ortólogos, parálogos y xenólogos  
**FUENTE:** Adaptado de Smith & Hahn (2020).

La identificación de genes ortólogos es importante para los estudios taxonómicos y filogenéticos en plantas superiores. Fulton *et al.* (2002) identificaron 1025 genes ortólogos únicos entre *A. thaliana* y *S. lycopersicum* los cuales también son conservados en los genomas de otras especies vegetales. Además, los autores indican que, los genes identificados, pueden facilitar el desarrollo de redes de sintenia y el entendimiento de la evolución funcional.

### 2.7.1 Herramientas para la identificación de genes ortólogos

Para la detección de genes ortólogos y otros tipos de genes homólogos se pueden emplear datos de anotaciones genéticas, anotaciones de secuencias de polipéptidos y ensamblaje de secuencias (Mesilaakso, 2019). Además, según Pearson (2013), la búsqueda de secuencias similares es el paso más importante e informativo en este proceso. Para la detección específica de genes ortólogos, se pueden emplear distintos programas bioinformáticos, los cuales poseen ventajas y desventajas que deberán ser tomadas en cuenta por el analista con base en los datos disponibles y manejo de algoritmos. Según Nichio *et al.* (2019), las herramientas para la identificación de genes ortólogos pueden clasificarse por su exactitud, velocidad, aplicabilidad a grupos de extensos datos y automatización de procesos (Figura 6).



**Figura 6.** Herramientas informáticas para la identificación de genes ortólogos.  
**FUENTE:** Adaptado de Nichio (2017).

### 2.7.2 Proteinortho: Ventajas y posibilidades de uso

Proteinortho destaca entre las herramientas informáticas para identificar genes ortólogos, pues demanda una memoria computacional baja y un tiempo de ensayo reducido (Lechner *et al.*, 2011), permitiendo realizar el análisis de ortología en hardwares convencionales. No obstante, una posible desventaja del uso de memoria de baja capacidad es que el tiempo de trabajo con una gran cantidad de datos puede ser extenso (Lechner, 2011). Sin embargo, ello se compensa con la precisión en la identificación de los genes ortólogos (Nichio *et al.*, 2017). Si se desea incrementar la sensibilidad del programa, cuando se trabaja con anotaciones incompletas de muchas especies, se recomienda completar los datos por blasteo (Lechner *et al.*, 2011).

Kuravadi & Gowda (2019) emplearon Proteinortho para estudios de ortología entre *Azadirachta indica* (Neem) y los proteomas de otras 23 especies identificando 44495 genes ortólogos con un porcentaje de identidad superior a 60%. Por su parte, Vásquez (2021) identificó 11 genes ortólogos únicos para la ruta de floración en leguminosas que son relevantes para la producción agrícola, tolerancia al estrés biótico y abiótico y que además presentan una coherencia taxonómica de acuerdo al género de las especies estudiadas. Finalmente, Consentino & Iwasaki (2018) compararon la velocidad de Proteinortho, Sonic Paranoïd e In Paranoïd concluyendo que Proteinortho fue superior solo a Inparanoïd. Así, si bien Proteinortho es una herramienta rápida para identificar ortología, existen otras más veloces pero que van a requerir mayor poder computacional.

### **III. METODOLOGÍA**

#### **3.1 Obtención e identificación de los genes involucrados en la fotosíntesis de *A. thaliana***

Los genes fotosintéticos de *A. thaliana* fueron obtenidos de la base de datos The Arabidopsis Information Resource - TAIR (<https://www.arabidopsis.org/>). Posteriormente se utilizó la plataforma Uniprot para identificar y/o corroborar la ruta fotosintética de cada gen (<https://www.uniprot.org/>).

#### **3.2 Obtención de las secuencias de proteínas de las solanáceas de importancia económica**

El proteoma de cada una de las 8 especies de solanáceas escogidas fue descargado en formato FASTA de la base de secuencias de referencia de NCBI (RefSeq Database). Estas especies fueron *C. annuum*, *N. attenuata*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*, *N. tomentosa*, *S. lycopersicum*, *S. pennellii* y *S. tuberosum*.

#### **3.3 Anotación de las secuencias de proteínas**

La anotación de las secuencias proteicas se realizó utilizando la herramienta de Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) de NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) bajo la interfaz de LINUX. Se anotaron los genes fotosintéticos de las solanáceas escogidas (*C. annuum*, *N. attenuata*, *N. sylvestris*, *N. tomentosa*, *N. tabacum*, *S. lycopersicum*, *S. pennellii* y *S. tuberosum*) tomando como referencia el proteoma de *A. thaliana* y procesando la información según los genes identificados en el numeral 3.1. Para el filtro de los resultados obtenidos (hits) se consideró un “E-value” menor o igual a  $1 \times 10^{-50}$  y un porcentaje de cobertura e identidad de alineamiento mayor o igual al 50%. Posteriormente se empleó la herramienta de alineamiento múltiple Clustal Omega para identificar y retirar aquellas secuencias duplicadas.

### **3.4 Identificación de secuencias de genes ortólogos**

La identificación de secuencias de genes ortólogos se realizó empleando la herramienta Proteinortho (<https://www.bioinf.uni-leipzig.de/Software/proteinortho/>). Para este análisis se utilizaron las secuencias anotadas en el ítem 3.3.

### **3.5 Análisis filogenético**

Para realizar el análisis filogenético de los genes ortólogos se priorizaron los siguientes genes claves en el proceso fotosintético: LPE1 (Jin *et al.*, 2018), HCF173 (Schult *et al.*, 2007), CRR23 (Shimizu *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2021). Subunidad 48 (Ma *et al.*, 2021). ATPC (Cheuk & Mayer, 2021), RuBisCO (Bar-On & Milo *et al.*, 2019), GAPB (Rius, 2006) y TPI (Castro *et al.*, 2018); utilizando el programa MUSCLE integrado en la plataforma MEGA v.11.0.13. se realizó el alineamiento múltiple de estas secuencias. Los productos del alineamiento para cada gen fueron utilizados en la construcción de árboles filogenéticos bajo el método de máxima verosimilitud y aplicando 1000 repeticiones (Bootstrap).

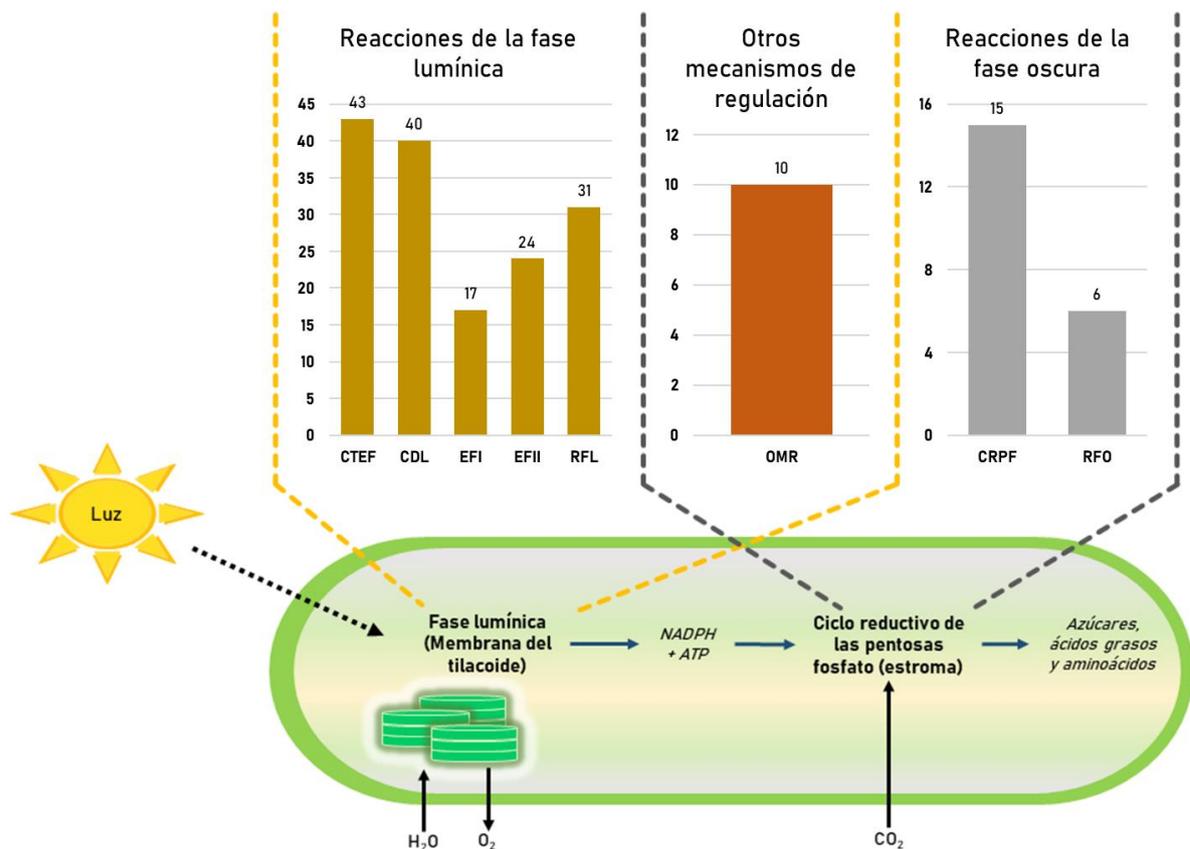
### **3.6 Identificación y análisis de motivos proteicos**

Se realizó la identificación de motivos empleando la plataforma Multiple Em for Motif Elicitation (MEME) en su versión 5.5.1 (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>). Los parámetros empleados en el análisis se establecieron por defecto según lo indicado en la plataforma. Para la construcción de las secuencias consenso, se empleó como referencia de nomenclatura el estudio de Porebski & Buckle (2016).

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.1 Obtención de los genes correspondientes a las rutas de fotosíntesis en *Arabidopsis thaliana*

Se identificaron 180 genes en *A. thaliana* que codifican para proteínas de las rutas fotosintéticas de cadena transportadora de electrones (CTEF), captación de luz (CDL), ensamblaje del fotosistema I (EFI), ensamblaje del fotosistema 2 (EFII), regulación de la fase lumínica (RFL), ciclo reductivo de las pentosas fosfato (CRPF), regulación de la fase oscura (RFO) y otros mecanismos de regulación (OMR) (Anexo 1). La Figura 7 muestra gráficamente la distribución de la frecuencia de estos genes en cada ruta.



**Figura 7.** Distribución y frecuencia de los genes fotosintéticos de *A. thaliana* encontrados en la Base TAIR.

En la fase lumínica se encontraron 142 genes, de los cuales la gran mayoría pertenece a la CTEF que involucra los fotosistemas, el complejo citocromo b6f y el complejo NADPH deshidrogenasa o NDH. Este último genera moléculas de NADPH que se utilizarán como poder reductor en la segunda etapa del Ciclo de Calvin Benson (Johnson, 2016). En el proteoma de *A. thaliana* se identificaron las subunidades PNSB1 (AT1G15980), PNSB2 (AT1G64770) y PNSB3 (AT3G16250) del Subcomplejo B; y las subunidades PNSL2 (AT1G14150) y PNSL3 (AT3G01440) del subcomplejo L perteneciente a complejo NDH. Ma *et al.* (2021) indicaron que el fenotipo mutante de alguna subunidad de este complejo muestra alteraciones en la producción de ATP, lo cual sugiere que el estudio de estas subunidades debería tomar en cuenta otras reacciones de la cadena transportadora de electrones. Por otro lado, para la fase lumínica también se identificaron genes de captación de luz donde destacan las proteínas LHCA que, en plantas superiores, forman estructuras diméricas como LHCA1-LHCA4 (AT3G54890-AT3G47470) o LHCA2-LHCA3 (AT3G61470-AT1G61520). De acuerdo a Bag (2021), la última conformación dimérica facilita la unión del PSI con el citocromo b6f y el complejo NADPH deshidrogenasa, lo cual favorece el flujo de electrones desde los fotosistemas al resto de la cadena transportadora.

Respecto al Ciclo de Calvin Benson (fase oscura), *A. thaliana* posee 13 genes que codifican a proteínas del CRPF y 5 genes asociados a la regulación de esta fase. Para el CRPF se identificaron genes de enzimas que catalizan las reacciones de fijación, reducción y regeneración del ciclo de Calvin, destacando la Ribulosa bifosfato carboxilasa o RuBisCO (EC 4.1.1.39), Fructosa 1,6 bifosfatasa o FBPasa (EC 3.1.3.11), Sedoheptulosa 1,7 bifosfatasa o SBPasa (EC 3.1.3.37) y Fosforibulosa quinasa o PRK (2.7.1.19) porque son consideradas como las 4 enzimas “clave” para la fijación de CO<sub>2</sub> en organismos vegetales (Sharma, 2020). Michelet *et al.* (2013) menciona que la mejora de las enzimas del Ciclo de Calvin permitirá incrementar el rendimiento de los cultivos, fijación de CO<sub>2</sub> y adaptación al estrés abiótico.

En cuanto a los genes de regulación del Ciclo de Calvin Benson destaca la proteína CP12 (AT3G62410) que facilita la formación de un complejo entre la Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa y la PRK. De acuerdo a López *et al.* (2017), mutantes de *A. thaliana* para esta proteína muestran una reducción en la tasa fotosintética, menor crecimiento y desarrollo de semillas ilustrando así la importancia de CP12 en el desarrollo de la planta. Por su parte, respecto a la ruta de otros mecanismos de regulación, se encontraron 7 genes en los que se incluye al transportador ATKEA1 (AT1G01790) que mantiene el gradiente de K<sup>+</sup> e H<sup>+</sup> en la

membrana del tilacoide. Según Aranda *et al.* (2016), mutantes para esta proteína en *A. thaliana* mostraron un balance iónico alterado, una menor eficiencia fotosintética y una incorrecta biogénesis del cloroplasto.

Finalmente, se han identificado 11 genes de *A. thaliana* que participan en más de una ruta fotosintética. Tal es el caso de VAR1 (AT5G42270) que está involucrado en las rutas de captación de luz, ensamblaje del fotosistema I y regulación de la fase lumínica (Anexo 1). De acuerdo a Järvi *et al.* (2016), este gen codifica para la proteína FTSH5 que regula el ensamblaje y mantenimiento del PSI, pues se evidenció que mutantes *var1* mostraron una menor eficiencia en la traducción y menor estabilidad de la proteína PSAB que conforma el centro de reacción del PSI (Amann *et al.*, 2004).

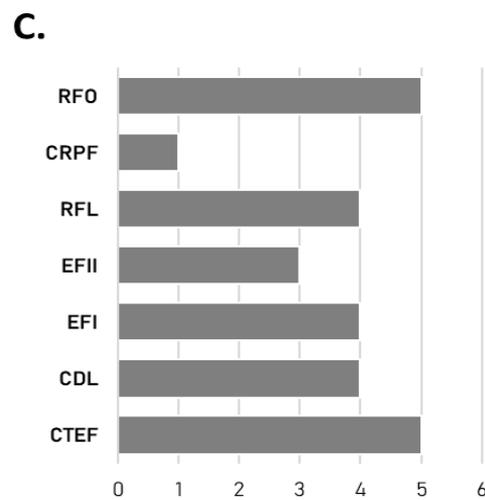
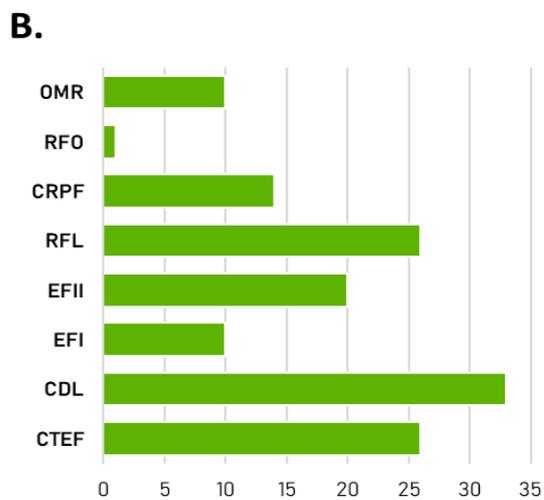
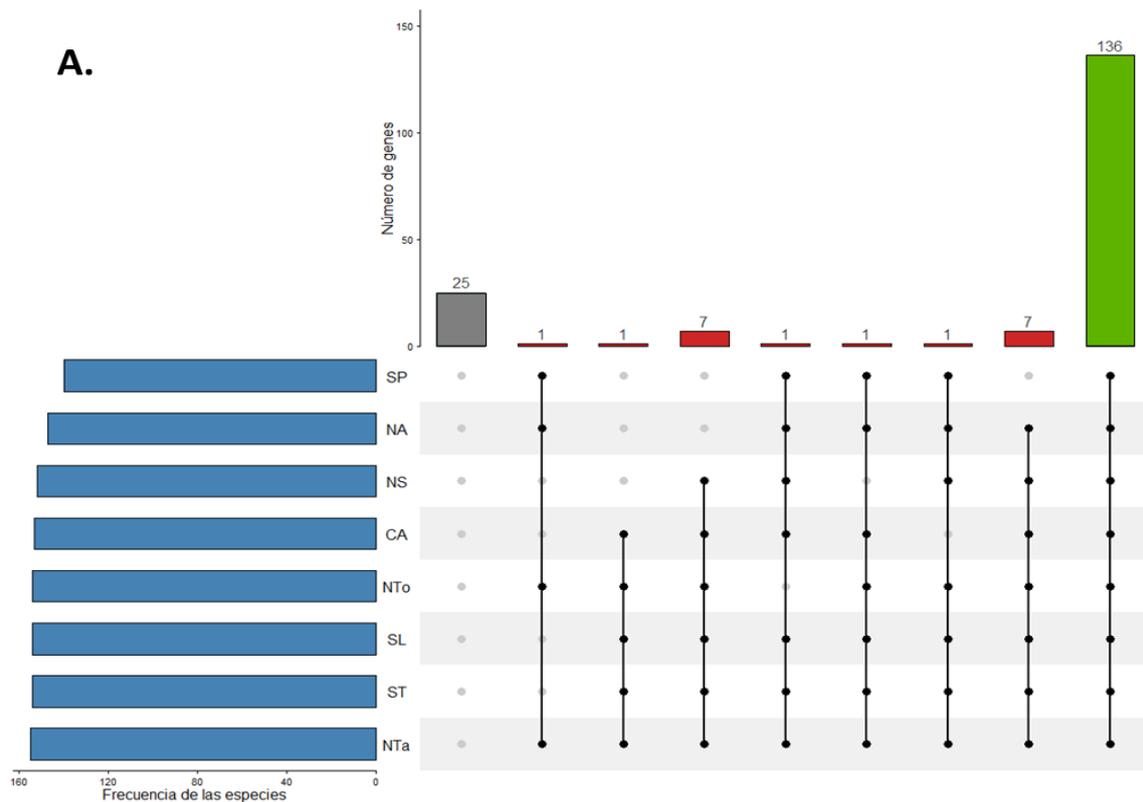
#### 4.2 Anotación de secuencias proteicas fotosintéticas en solanáceas de interés económico

Se anotaron 1209 secuencias proteicas en 8 solanáceas de interés económico de acuerdo al proteoma fotosintético de *A. thaliana*. La tabla 1 muestra el número de secuencias anotadas para cada especie en estudio, destacando *N. tabacum* como la especie con mayor frecuencia de genes anotados:

**Tabla 1:** Secuencias anotadas en solanáceas de importancia económica.

Especie	Secuencias anotadas
<i>Capsicum annuum</i>	153
<i>Nicotiana attenuata</i>	147
<i>Nicotiana sylvestris</i>	152
<i>Nicotiana tabacum</i>	155
<i>Nicotiana tomentosa</i>	154
<i>Solanum lycopersicum</i>	154
<i>Solanum pennellii</i>	140
<i>Solanum tuberosum</i>	154
<b>Número total</b>	<b>1209</b>

Como se puede observar en la Figura 8, de los 180 genes fotosintéticos identificados para *A. thaliana*, 136 se encuentran conservados en solanáceas y 25 no pudieron ser anotados (Figura 8A). Los genes conservados están distribuidos principalmente en las rutas de captación de luz y regulación de la fase lumínica (Figura 8B), mientras que los genes no anotados pertenecen a las rutas de regulación de la fase oscura, captación de luz y ensamblaje del fotosistema I (Figura 8C). Finalmente 19 genes fueron anotados entre 4 a 7 especies.



**Figura 8.** Genes codificantes a proteínas fotosintéticas en solanáceas (A) Distribución de genes homólogos en las 8 solanáceas. Barras horizontales: Número de genes anotados en cada especie. Barras verticales: Presencia de genes anotados en cada especie: CA: *C. annuum*, NA: *N. attenuata*, NS: *N. sylvestris*, NTo: *N. tomentosa*, SL: *S. lycopersicum*, SP: *S. pennellii* y ST: *S. tuberosum*. (B) Distribución de genes fotosintéticos conservados en las solanáceas. (C) Distribución de genes fotosintéticos ausentes en solanáceas. CTEF: Cadena transportadora de electrones, CDL: Captación de luz, EFI: Ensamblaje del fotosistema I, EFII: Ensamblaje del fotosistema II, RFL: Regulación de la fase lumínica, CRPF: Ciclo reductivo de las pentosas fosfato, RFO: Regulación de la fase oscura y OMR: Otros mecanismos de regulación.

### 4.3 Identificación de secuencias de genes ortólogos únicos

El análisis ortológico de las proteínas fotosintéticas reveló la existencia de 99 secuencias ortólogas únicas, las cuales abarcan más del 70% de los genes fotosintéticos conservados en 8 solanáceas. Al respecto, Glover (2019) señala que las proteínas codificadas por genes ortólogos, además de tener un ancestro común, podrían estar conservadas en otras especies de la misma familia.

La Tabla 2 muestra que los ortólogos únicos más abundantes pertenecen a la cadena transportadora de electrones (CTEF). Los componentes principales de esta cadena son los fotosistemas, que incluyen estructuras como los centros de reacción (Sadekar *et al.*, 2005) y los citocromos (Yanyushin *et al.*, 2005) que están altamente conservados en fotoautótrofos oxigénicos, lo que explicaría el mayor número de genes ortólogos únicos para la CTEF en solanáceas.

En cambio, los ortólogos menos abundantes se identificaron para la fase oscura. Al respecto, Blankenship (2010) señala que los procesos de fijación de carbono son altamente divergentes, pues cada familia ha adoptado diferentes mecanismos en función a las condiciones de su entorno. Esta divergencia se refleja, por ejemplo, en la variabilidad de parámetros cinéticos de la RuBisCO en su forma L8S8 y en las diferentes conformaciones de esta enzima (Lin, 2021).

**Tabla 2:** Número de secuencias ortólogas únicas identificadas a través del Software Proteinortho.

Fase	Ruta	Abreviatura	Ortólogos únicos
<b>Fase lumínica</b>	Cadena de transporte de electrones fotosintética	CTEF	22
	Captación de luz	CDL	19
	Ensamblaje del fotosistema I	EF1	9
	Ensamblaje del fotosistema II	EFII	17
	Regulación de la fase lumínica	RFL	17
<b>Fase oscura</b>	Ciclo Reductivo de las pentosas fosfato	CRPF	8
	Regulación de la fase oscura	RFO	1
	<b>Otros mecanismos de regulación</b>	OMR	6
	<b>Total</b>		<b>99</b>

En el Anexo 2, se presenta la lista completa de estas 99 secuencias ortólogas únicas, los IDs de *A. thaliana* empleados como referentes de la anotación y las IDs de *C. annuum*, *N. attenuata*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*, *N. tomentosa*, *S. lycopersicum*, *S. pennellii* y *S. tuberosum* correspondientes a cada ortólogo.

#### 4.3.1 Secuencias de genes ortólogos únicos de la fase lumínica

Se identificaron 84 secuencias ortólogas únicas para la fase lumínica, siendo la ruta de CTEF la predominante. Varias secuencias ortólogas de esta ruta codifican a proteínas estructurales de la cadena transportadora y a proteínas de transporte de iones metálicos, como PSAN que es una subunidad estructural del PSI y PCH1 y PAA2 que transportan  $\text{Cu}^+$ . Además, se han identificado diversos genes que participan en el transporte cíclico de electrones. Este tipo de transporte, a diferencia del lineal, es vital para la aclimatación de la planta al estrés lumínico, estrés por sequía y bajas temperaturas actuando en la regulación del ratio ATP/NADPH en el cloroplasto (Chadee *et al.*, 2021). Una proteína del transporte cíclico es PGR5, la cual se identificó como ortólogo único en solanáceas. La expresión de esta proteína es inducida por temperaturas superiores a  $40^{\circ}\text{C}$  en *S. lycopersicum* (Lu *et al.*, 2019) y se tiene evidencia que las condiciones de estrés térmico moderado ( $40$  a  $42^{\circ}\text{C}$ ) en *N. tabacum* y *A. thaliana* permiten que el transporte cíclico predomine sobre el flujo lineal de electrones (Tan *et al.*, 2020). Este hallazgo es relevante porque PGR5 y otras proteínas de transporte cíclico como CRR23, NDH45, NDH48, PNSB3 y PNSB4 podrían ser candidatas para estudios de mejora de fotosíntesis en condiciones de estrés térmico en solanáceas.

En cuanto a la ruta de captación de luz, las secuencias ortólogas codifican principalmente a proteínas estructurales de los complejos antena de la familia LHC. Así, para el complejo antena del PSI se identificaron las secuencias ortólogas únicas de LHCA3, LHCA4, LHCA5 y LHCA6; y para el PSII se identificó a LHCB3, LHCB5, LHCB6 y LHCB7. De este grupo destacan las proteínas LHCA3 y LHCB6 que se encuentran únicamente en plantas terrestres, lo que sugiere que pueden tener un rol fundamental para la adaptación vegetal en ambientes aéreos (Alboresi *et al.*, 2008). LHCA3 está presente en los ancestros terrestres de plantas superiores y posee un plegamiento diferente a otras proteínas LHC (Mozzo *et al.*, 2006) que pudo haber sido fundamental para su conservación en organismos fotosintéticos. Por ende, el estudio del plegamiento de LHCA3 en solanáceas podría ser fundamental para la construcción de su historia evolutiva. Por su parte, LHCB6 es una proteína regulada por condiciones de sequía, pues sus mutantes muestran un crecimiento reducido que se hace aún más notable en estos periodos (Xu *et al.*, 2012). Además, los ortólogos únicos de la ruta de captación de luz codifican también para proteínas como DEG8 que protege a los centros de reacción del PSII en condiciones de fotodaño formando un hexámero con la proteína DEG5 (Sun *et al.*, 2007); o la proteína TLP18.3 que regula el ciclo de reparación del PSII por exceso de radiación lumínica evitando su fotoinhibición (Sirpiö *et al.*, 2007). Los estudios de estas

proteínas se han limitado a *A. thaliana* y arroz; sin embargo, podrían ser cruciales para la tasa fotosintética de solanáceas bajo condiciones de sequía y fotodaño.

Por otro lado, se tienen la ruta de ensamblaje del fotosistema I (EFI) que posee 9 secuencias ortólogas únicas. Según Nelson & Yocum (2006), la estructura del PSI se ha conservado desde cianobacterias hasta plantas superiores; a pesar de ello, el conocimiento sobre su ensamblaje es limitado pues a diferencia del ensamblaje del fotosistema II (EFII), el EFI es más corto y compromete menos intermediarios, lo cual dificulta su estudio (Schöttler *et al.*, 2011). El EFI es necesario para el transporte cíclico de electrones que se emplea como mecanismo de fotoprotección, regulación de moléculas reductoras en el estroma del cloroplasto, producción de ATP en condiciones de estrés, etc. (Yang *et al.*, 2015). En cambio, el EFII es un proceso ampliamente estudiado del cual se conoce sus proteínas intermediarias, las cuales son conservadas entre cianobacterias y cloroplastos (Chotewutmontri *et al.*, 2020). Según Lu (2016) en el EFII y en su reparación están involucradas cerca de 60 proteínas identificadas en *A. thaliana*, de las cuales, 17 son codificadas por secuencias ortólogas únicas en solanáceas. Como se ha visto, ambos procesos de ensamblaje son conservados desde cianobacterias a plantas superiores, pero la complejidad y grado de conocimiento de cada uno es diferente.

Respecto a la ruta de regulación de la fase lumínica se identificaron 17 secuencias ortólogas únicas que codifican a proteínas como la PGR6 que regula el nivel de plastoquinonas para facilitar el transporte de electrones del PSII al PSI (Pralon *et al.*, 2019). Otra proteína de interés es MPH2 la cual es una proteína cloroplástica del lumen del tilacoide que permite la regeneración del PSII frente a daños originados por fluctuaciones de luz (Liu & Last, 2017). Por otro lado, se tiene a la ATPasa (AGY1, SECA) que tiene un rol esencial en la biogénesis del cloroplasto y la expresión de los genes codificados por este organelo (Skalitzky *et al.*, 2011). Como se puede observar, los mecanismos de regulación de estas proteínas son variados al igual que sus fenotipos mutantes, los cuales pueden incluir crecimiento reducido (Pralon *et al.*, 2019; Liu & Last, 2017), menor rendimiento fotosintético (Armbruster *et al.*, 2014), menor área foliar y menor acumulación de proteínas (Lee & Back, 2021). Entender la regulación de estas proteínas permitirá comprender rasgos únicos y evolutivos entre los diferentes géneros de solanáceas.



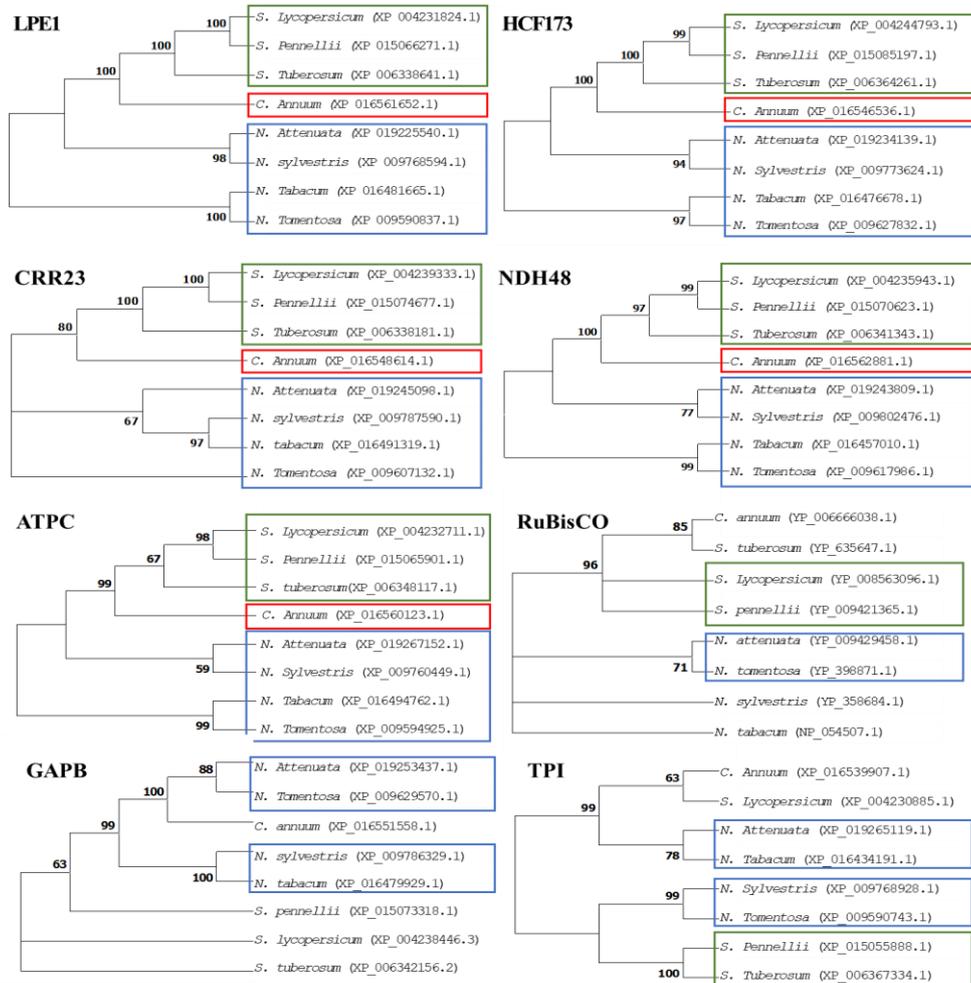
térmico. Además, se ha identificado que la pérdida de función de FAD7, una enzima de la misma familia que FAD5, puede mejorar la tasa fotosintética y el crecimiento de *S. lycopersicum*, que su ausencia reduce la desaturación de las membranas del cloroplasto permitiendo una mayor difusión interna de CO<sub>2</sub> (Wickramanayake *et al.*, 2020). En ese sentido, la manipulación de esta enzima podría ser clave para incrementar la tasa fotosintética en condiciones de alta temperatura y concentración de CO<sub>2</sub>.

#### 4.3.3 Secuencias de genes ortólogos únicos asociados a otros mecanismos de regulación fotosintética

En la ruta de otros mecanismos de regulación fotosintética (OMR) se han identificado 6 secuencias ortólogas únicas. Una de estas codifica para CSK que, según Ibrahim *et al.* (2016), regula la transcripción de las proteínas del centro de reacción del PSI acoplándose al operón PSA-AB (Pesaresi, 2010) bajo un mecanismo que aún no ha sido dilucidado (Ibrahim *et al.*, 2020). Según Puthiyaveetil *et al.* (2008), esta proteína proviene de cianobacterias que evolucionaron a cloroplastos. CSK está presente en varias plantas superiores, habiéndose hecho estudios filogenéticos entre *A. thaliana*, *O. sativa* y especies arbóreas como *Picea glauca* y *Populus deltoides* (Puthiyaveetil & Allen, 2008). Con el presente análisis ortológico se demuestra que también se encuentra en la familia Solanaceae.

#### 4.4 Análisis de motivos y su importancia adaptativa al cambio climático

De las 99 secuencias ortólogas únicas, se seleccionó a LPE1, HCF173, CRR23, NDH48, ATPC, RuBisCO, GAPB y TPI por su relevancia en el mecanismo fotosintético. Como se puede observar en la Figura 10, 5 de estas 8 secuencias muestran coherencia taxonómica de acuerdo a la clasificación provista por Maheepala *et al.* (2019). Las secuencias que no coincidieron con esta clasificación corresponden exclusivamente al Ciclo de Calvin Benson, tal es caso de RuBisCO, GAPB y TPI. La variabilidad evidenciada para esta ruta ha sido previamente reportada por Blankenship (2010). Por otro lado, solo 4 de las 8 representaciones filogenéticas pueden ser catalogadas como confiables, pues cuentan con valores Bootstrap superiores a 70 en todas sus ramificaciones (Hillis & Bull, 1993).



**Figura 10.** Análisis filogenético de LPE1, HCF173, NDH48, ATPC, RuBisCO, GAPB y TPI. Los rectángulos agrupan especies de un mismo género y coherencia taxonómica.

Teniendo en cuenta la variabilidad obtenida en las representaciones filogénicas y en los valores Bootstrap se hace necesario el análisis de motivos y la identificación de dominios.

#### 4.4.1 Proteína de eficiencia fotosintética reducida 1 o LPE1

La proteína LPE1 es fundamental para el ensamblaje del PSII, pues se une al extremo 5' de psbA para facilitar su asociación con HCF173 y así regular la traducción del centro de reacción D1 del PSII. De hecho, la pérdida de LPE1 resulta en un acoplamiento menos eficiente entre el ribosoma y el ARN mensajero psbA, lo cual reduce la acumulación de D1 (Jin *et al.*, 2018). LPE1 pertenece a la familia de proteínas pentatricopéptido repetido (PPR) que se caracteriza por asistir los procesos de empalme, traducción y estabilidad del ARN cloroplástico (Manna, 2015).

Según la Figura 11, se identificaron 22 motivos para LPE1, de los cuales 21 son conservados mientras que el motivo 13 de la región N-terminal se presentó exclusivamente en *S.*

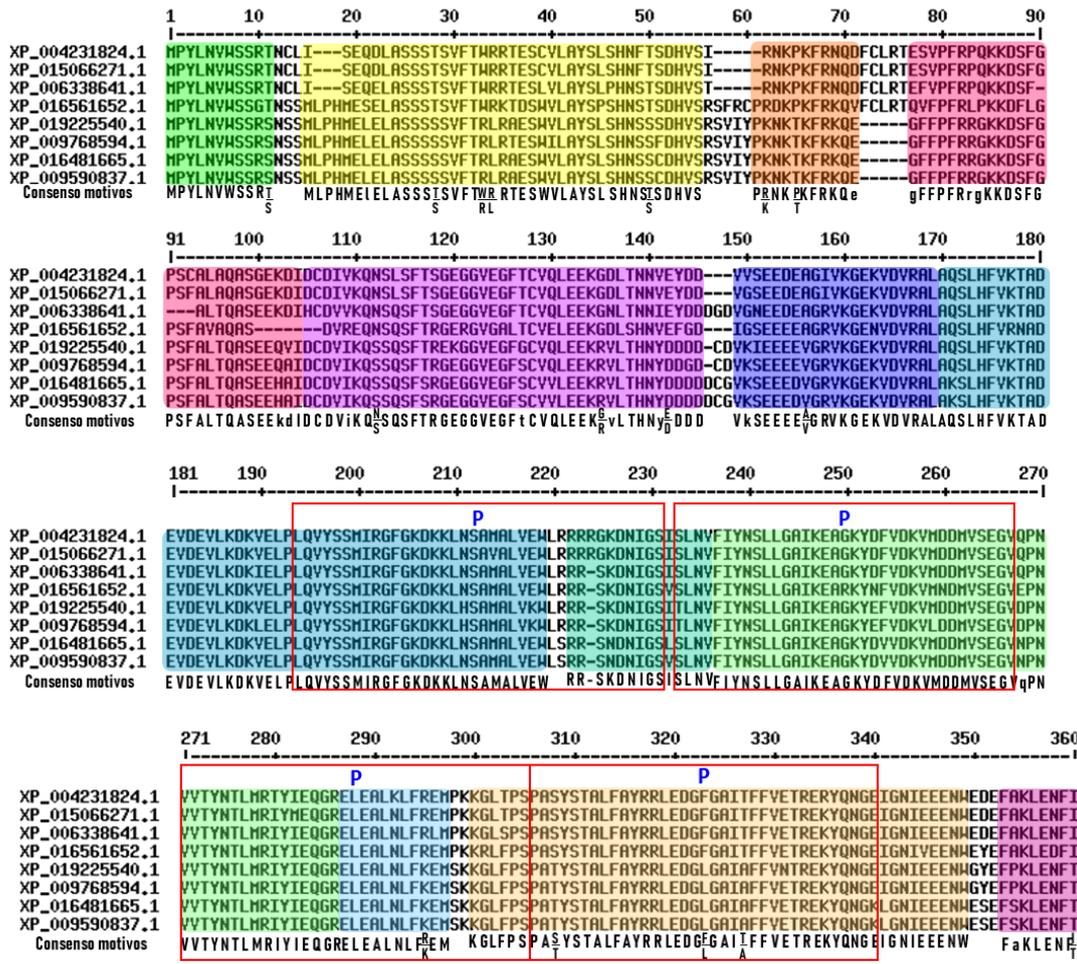
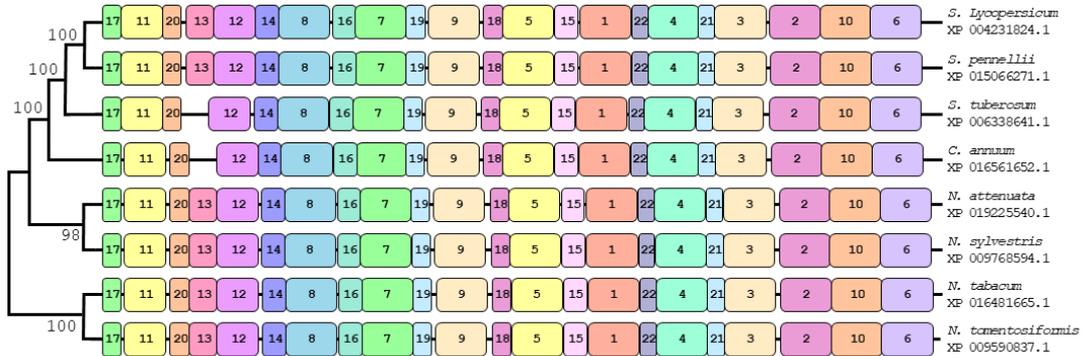
*lycopersicum*, *S. pennellii* y en el género *Nicotiana*. Además, entre las posiciones 146 a 148 se presentan variaciones a nivel de aminoácidos entre las especies del género *Nicotiana*, las cuales no se pueden relacionar entre el alotetraploide *N. tabacum* y los diploides *N. tomentosa*, *N. sylvestris* y *N. attenuata*.

Por otro lado, en la región N-terminal se evidencian deleciones desde la posición 16 a la 148 que son exclusivas para el género *Solanum* y *Nicotiana*. Así mismo, en los motivos 11 y 20 se evidencia deleciones exclusivas para el género *Solanum* que abarcan 3 y 1 aminoácido respectivamente. Por otro lado, en las posiciones 72 a 76 del género *Nicotiana* se observa la eliminación de 5 aminoácidos entre los motivos 20 y 13. Por su parte, en *C. annuum* se evidencia deleción ubicada en los motivos 12 y 14 desde la posición 100 a la 106. Considerando que ninguna de las posiciones ni motivos indicados comprende algún dominio tipo P de la LPE1, se puede decir que estas deleciones no comprometerían su función en ninguna solanácea.

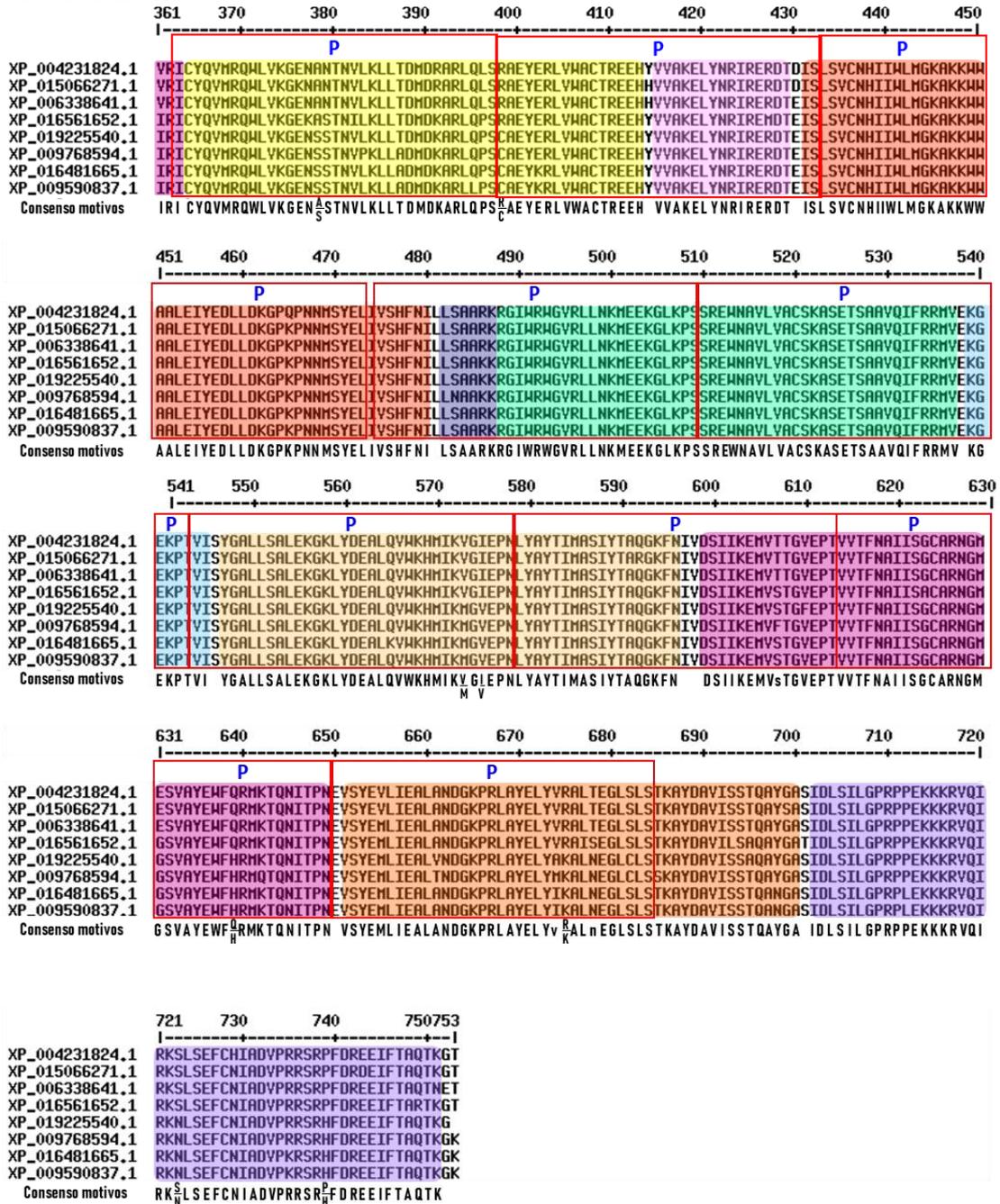
Como se ha mencionado previamente, la LPE1 pertenece a la familia de proteínas PPR, la que puede albergar entre 2 a 30 motivos tipo P o PLS (Barkan *et al.*, 2012). Cheng *et al.* (2016) identificó 13 motivos predictivos tipo P para LPE1 tomando como referencia 41 genomas representativos de plantas superiores. Estos 13 motivos también fueron identificados para las solanáceas desde la posición 194 hasta la 684, abarcando así 12 de los 21 motivos conservados. En la Figura 11 se observa que todos los dominios, con excepción del P1 y P2, están agrupados como secuencias tándem. Según, Yin *et al.* (2013) este agrupamiento permite a las proteínas PPR reconocer e interactuar con el ARN. Por ello, estas regiones pueden ser cruciales para comprender el mecanismo de asociación de LPE1 al ARN *psbA* en solanáceas considerando que este proceso aún es poco conocido y es dependiente de luz (Jin *et al.*, 2018). Este factor abiótico fluctúa a raíz del cambio climático que amenaza los centros de origen de muchas solanáceas (Samuels, 2015).

Por otro lado, en el alineamiento múltiple se evidencia que todas las solanáceas con excepción de *S. lycopersicum* y *S. pennellii* han perdido una arginina (R) en la posición 224 del motivo 16 donde se encuentra el motivo P1. Además, la Figura 11 muestra diversas mutaciones por sustitución entre el género *Nicotiana* y el resto de solanáceas, así como se reporta en la Figura 11 para HCF173. Estas mutaciones se encuentran en diversas posiciones desde la región N-terminal a la C-terminal, pudiéndose encontrar en 13 motivos (motivos 17, 11, 20, 12, 14, 19, 9, 18, 5, 3, 2, 10 y 6), de los cuales destaca el motivo 11 con 4

mutaciones y con 3 mutaciones los motivos 12 y 9 respectivamente. Las configuraciones más recurrentes son la presencia de treonina (T) y Arginina (R) para *C. annuum* y los *Solanum*, y Serina (S) y lisina (K) para las nicotianas. Este hallazgo podría ser relevante para analizar las posibles variaciones del ensamblaje del PSII en los diferentes géneros de la familia solanácea.



Continuación ...

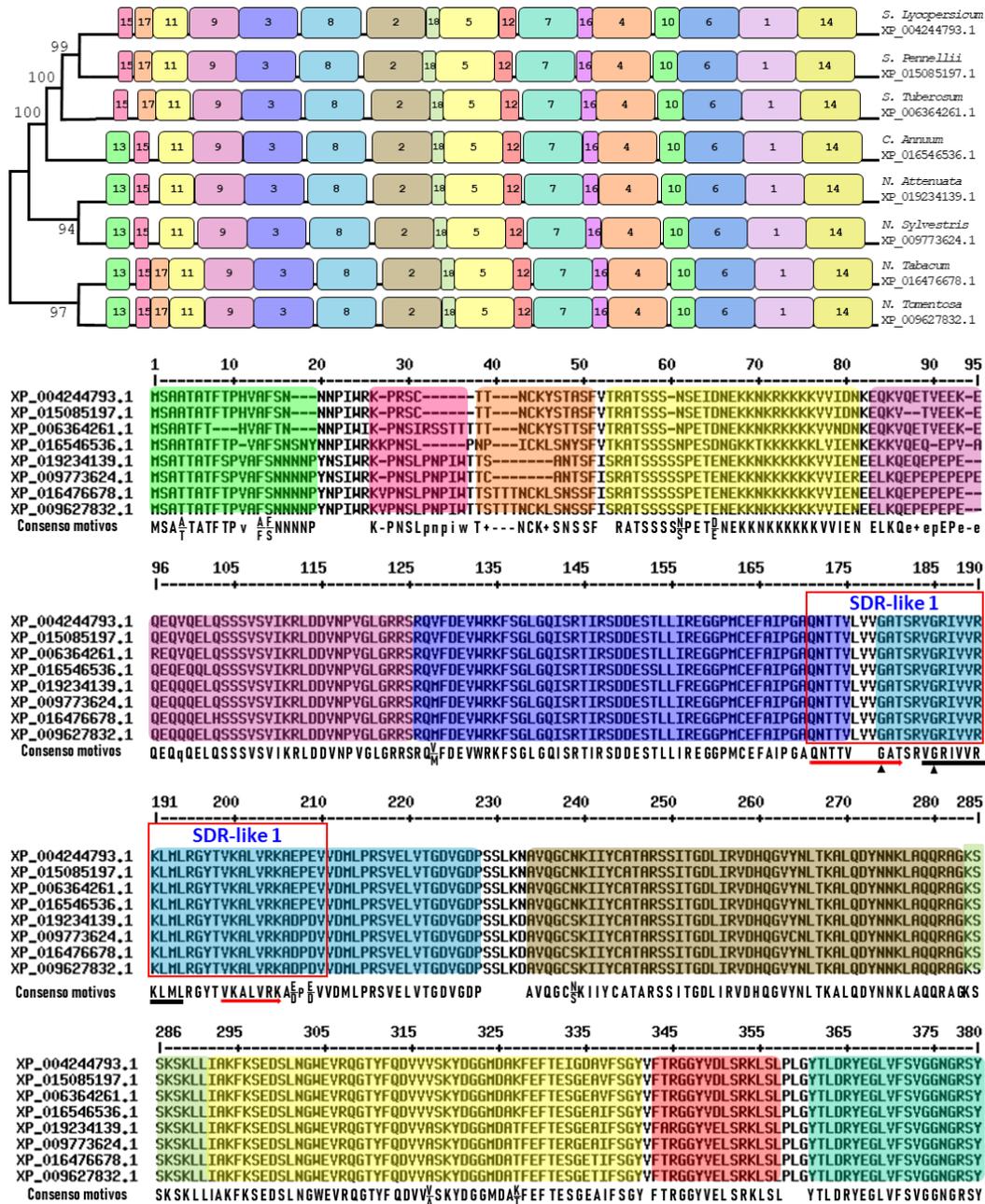


**Figura 11.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína LPE1 en solanáceas. Los recuadros rojos muestran dominios estructurales tipo  $\alpha$  y  $\beta$ . En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

#### 4.4.2 Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila o HCF173

La proteína HCF173 desempeña un papel crucial en el ensamblaje del fotosistema II (PSII) al garantizar la traducción de psbA, el cual codifica a la proteína D1 del centro de reacción del PSII (Schult *et al.*, 2007). Se ha propuesto que la unión de la proteína HCF173 a psbA protege de la degradación exonucleotídica de manera similar a la proteína CSP41 (Bollenbach & Stern, 2003).

Se identificó un total 18 motivos para la HCF173 (Figura 12), de los cuales, 16 son conservados y 2 se encuentran restringidos a 5 especies: el motivo 13 se identificó en *C. annum* y en el género *Nicotiana*, mientras que el motivo 17 se presentó en *N. tabacum*, *N. tomentosiformis* y en el género *Solanum*. Estos motivos se ubican en la región N-Terminal, la cual además presenta diversas deleciones distribuidas de forma heterogénea desde la posición 8 a la 95.





el motivo 3, donde se ubica el dominio SDR.LIKE 1, se puede encontrar también una región rica en glicinas en las posiciones 179 y 185. Esta región media la unión de un dinucleótido como cofactor a la HCF173 (Persson *et al.*, 2008) para que se logre formar el complejo HCF173-ARN psbA.

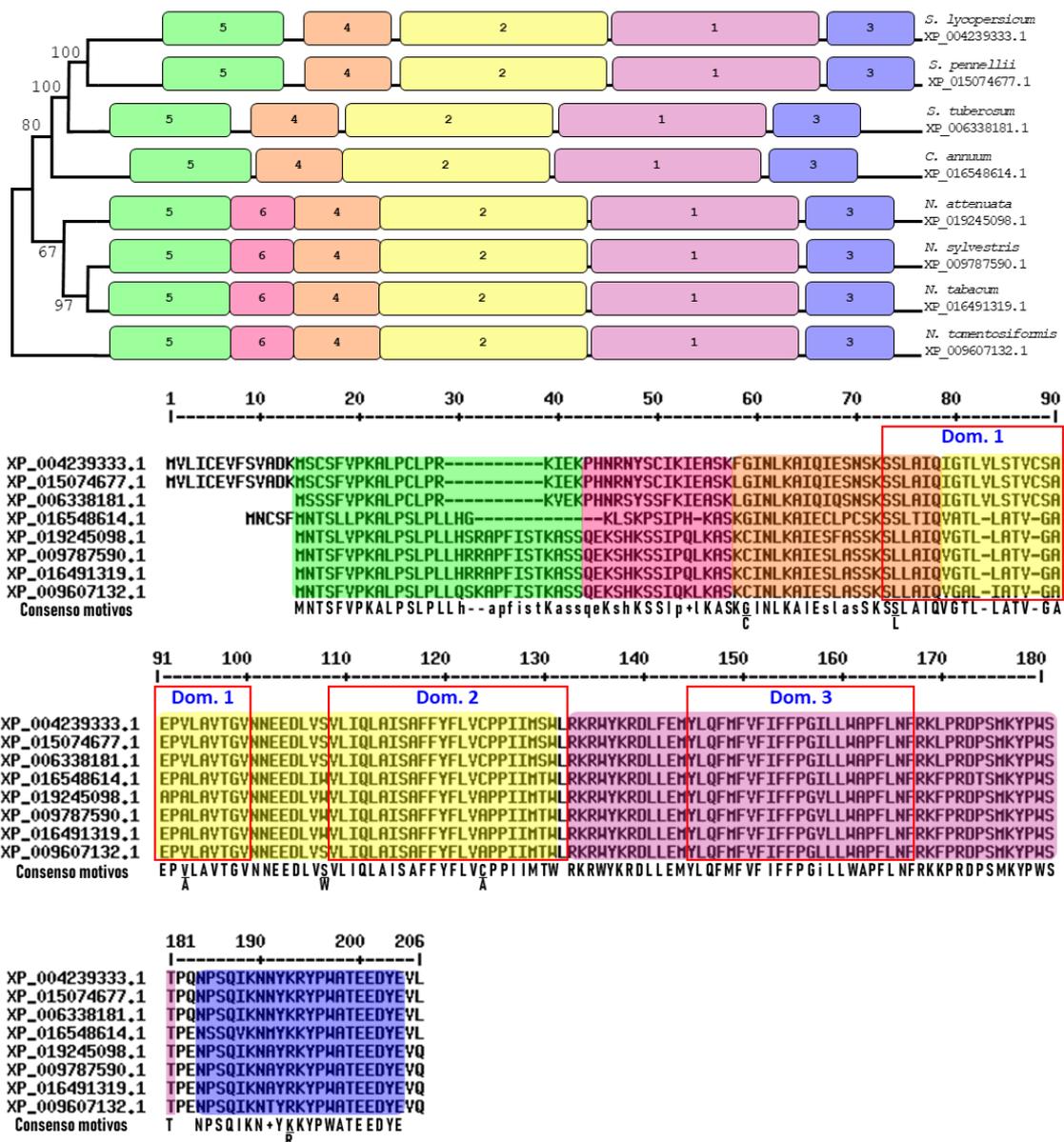
Otro rasgo importante que se evidencia en el alineamiento múltiple son las mutaciones por sustitución entre el género *Nicotiana* y el resto de especies estudiadas. Según la Figura 12, estas mutaciones se encuentran en las posiciones 62 y 66 del motivo 11, 128 del motivo 3, 207 y 209 del motivo 8, 239 del motivo 2, 317 y 327 del motivo 5 y 449 del motivo 4. Es así que *C. annuum* y el género *Solanum* comparten un aminoácido particular en cada posición mientras que el género *Nicotiana* presenta uno diferente. La configuración más recurrente es la presencia de ácido glutámico (E) para *C. annuum* y el género *Solanum* y Asparatato (D) para las nicotianas. Este hallazgo puede ser un rasgo distintivo para analizar las posibles variaciones a nivel de ensamblaje del PSII entre los diferentes géneros de la familia solanaceae.

#### 4.4.3 Proteína de reducción cloro-respiratoria 23 o CRR23

CRR23 es una subunidad del complejo cloroplástico NADP(H) deshidrogenasa que participa en el transporte de electrones desde el PSII al PSI (Liu *et al.*, 2021). Mutantes de esta proteína en *A. thaliana* muestran una acumulación reducida del complejo NADP(H) deshidrogenasa (Shimizu *et al.*, 2008). De acuerdo a la Figura 13, para esta proteína se identificaron 6 motivos, de los cuales todos son conservados con excepción del motivo 6 que se ha sido encontrado en las 4 especies estudiadas del género *Nicotiana*. Por otro lado, según el alineamiento, se evidencia un alto grado de conservación en las secuencias de CRR23 para todas solanáceas independientemente de su nivel de ploidía.

En la región N terminal se muestran diferentes deleciones. Para el género *Solanum* se identificó una deleción de 10 aminoácidos en el motivo 5 y, para *C. annuum* y el género *Nicotiana*, se observa la eliminación de un aminoácido en las posiciones 83 y 88 del motivo 2. Esta ausencia de aminoácidos podría ser un rasgo distintivo de la región N terminal en solanáceas.

Como Shimizu *et al.* (2008) concluye que la región C-terminal no es esencial en la función biológica de CRR23; sin embargo, la mayor variabilidad se encuentra en la región N-terminal (Figura 13), así esta sección podría ser clave para el correcto funcionamiento de la proteína.



**Figura 13.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína CRR23 en solanáceas. Los recuadros rojos señalan los dominios característicos de esta proteína.

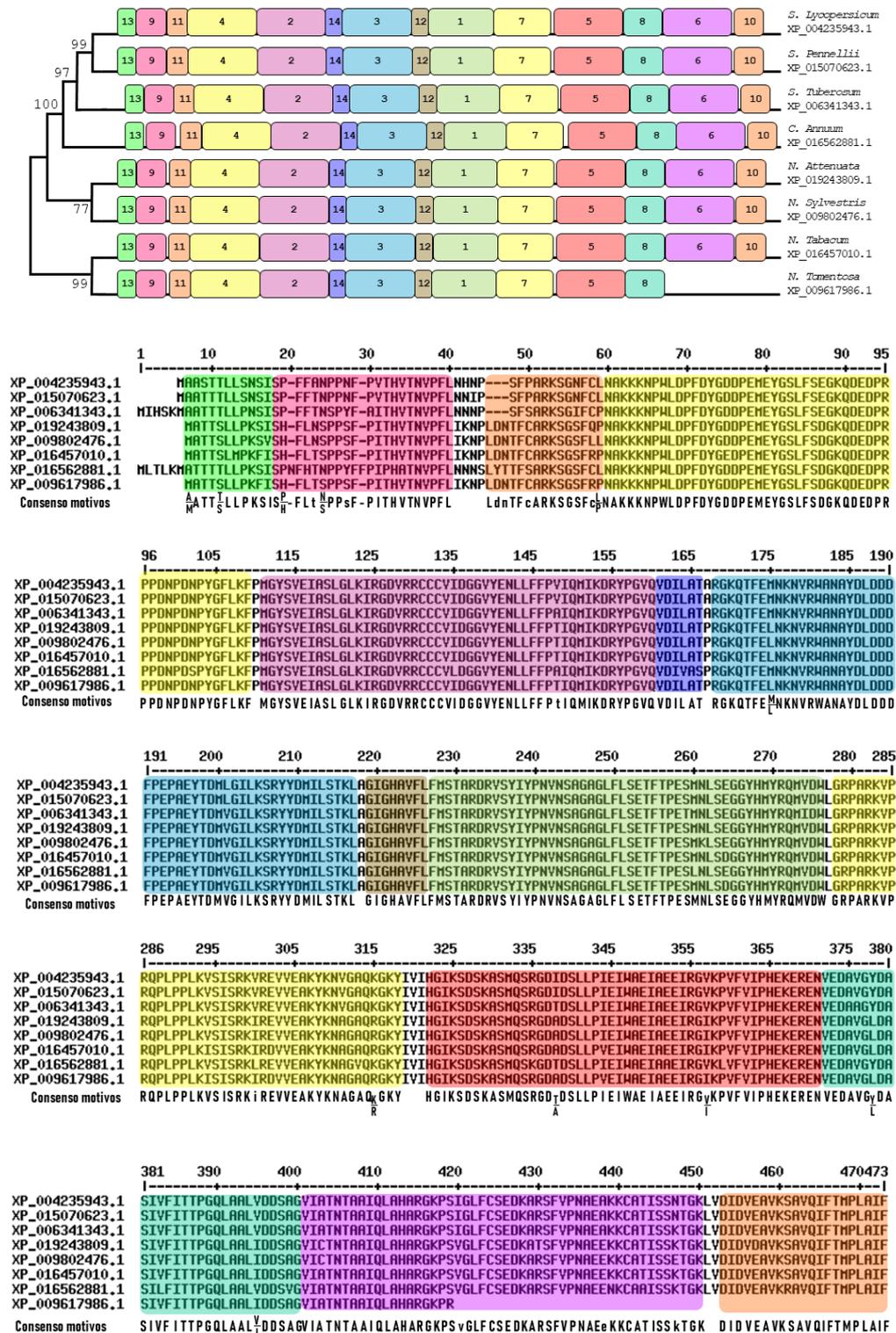
A nivel de plantas superiores se identificó el dominio 1 que se presume pudo haber conferido estabilidad estructural al complejo NADP(H) deshidrogenasa en su evolución desde cianobacterias a cloroplastos. Por otro lado, los dominios 2 y 3 se reportan también en cianobacterias (Shimizu *et al.*, 2008). El dominio 1 comprende los motivos 4 y 2 desde la posición 73 a la 100 observándose solo deleciones para *C. annuum* y el género *Nicotiana*. Por su parte, el dominio 2 se presenta en el motivo 2 en las posiciones 109 a la 166 y finalmente el dominio 3 ha sido identificado en el motivo 1 en las posiciones 145 a 167. Finalmente, es crítico el estudio del Dominio 1 y sus variaciones a nivel de género para comprender su función en la estabilidad del complejo NADP(H) deshidrogenasa para el transporte de electrones (Muroaka *et al.*, 2006).

#### 4.4.4 Subunidad 48 del complejo NAD(P)H deshidrogenasa

El complejo NAD(P)H deshidrogenasa o complejo NDH participa en el transporte cíclico de electrones, mantiene el balance del sistema redox en los cloroplastos y promueve la generación de ATP de forma independiente al flujo lineal de electrones (Ma *et al.*, 2021). Laughlin *et al.* (2020) identificó que este complejo posee 35 subunidades distribuidas, según Sirpio *et al.* (2009), en 5 subcomplejos. Uno de estos es el Subcomplejo B que incluye a la subunidad 48 (NDH48) o NDF1. Sirpio *et al.* (2009) reportó que mutantes de esta subunidad muestran efectos severos en la acumulación y función del complejo NDH.

De acuerdo a la Figura 14, se identificó un total 14 motivos para esta proteína. De estos, 12 son conservados, mientras que en la región C-terminal se observa la pérdida de los motivos 6 y 10 únicamente en la secuencia de *N. tomentosa*. La ausencia de estos motivos podría ser un rasgo característico de esta especie de tabaco y se recomienda profundizar su estudio para conocer las variaciones evolutivas de la NDH48 en el género *Nicotiana*.

Mientras tanto, en la región N-terminal se pueden observar deleciones hasta la posición 47. Así, en el motivo 9, todas las solanáceas muestran la delección de un aminoácido en las posiciones 20 y 29 con excepción de *N. tabacum*. Por otro lado, en las posiciones 45 a 47 del motivo 11, se muestra la pérdida de los aminoácidos Leucina, Aspartato y Asparagina en el género *Solanum*. Esta diferencia en el género *Solanum* se debería tener en cuenta para profundizar la identificación de regiones clave en NDH48, lo cual adquiere aún más relevancia debido a la escasa literatura sobre los dominios estructurales de esta proteína y sus regiones de anclaje a otros componentes del complejo NAD(P)H deshidrogenasa. No obstante, uno de los estudios que aborda brevemente la estructura de NDH48 es el de Takabayashi *et al.* (2009) donde indica que esta subunidad posee dominios similares a la familia glicosiltransferasa (Hansen *et al.*, 2012). Así, la identificación de estos dominios permitirá entender la evolución y función de NDH48 en solanáceas.



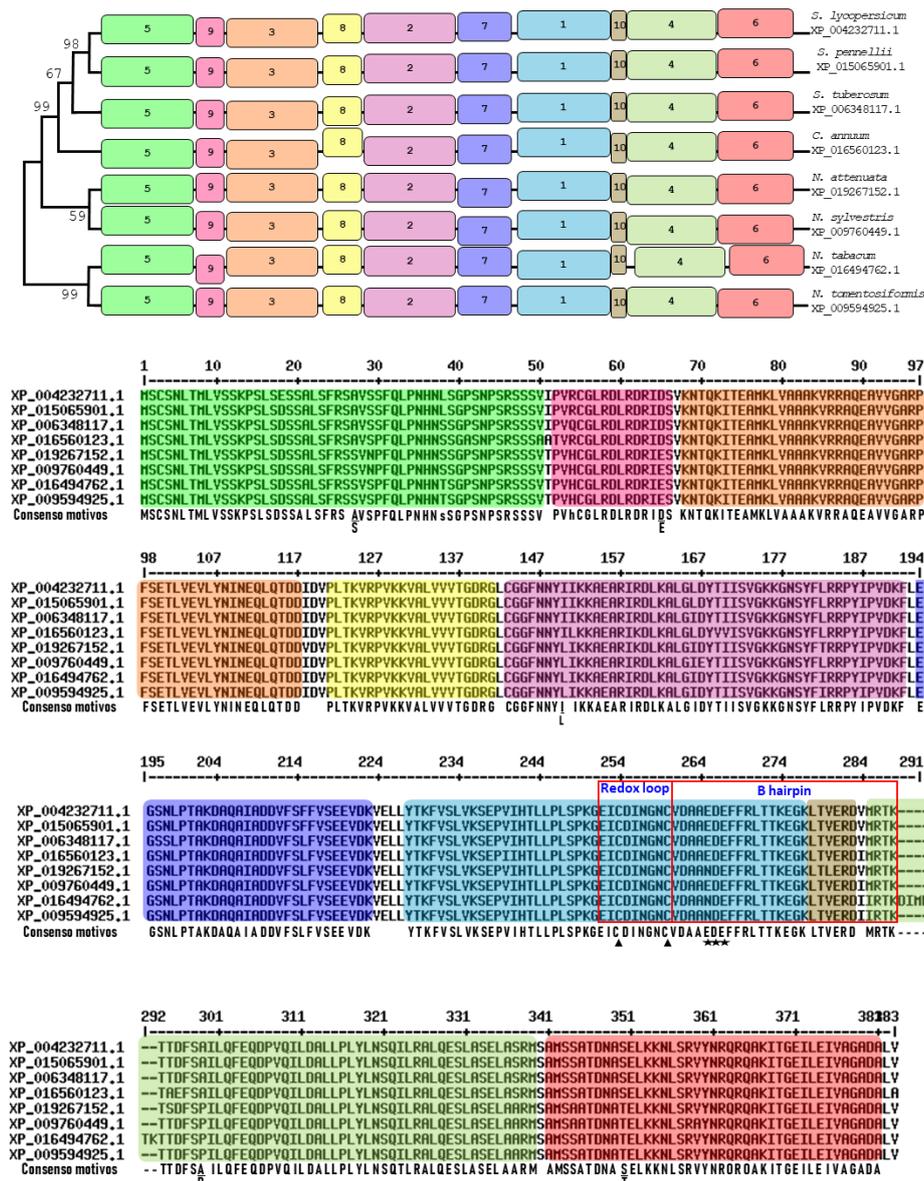
**Figura 14.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la proteína NDH48 en solanáceas. En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

#### 4.4.5 Subunidad gamma de la ATP sintasa

La ATP sintasa está conformada por el subcomplejo rotor estator  $F_0$  y el subcomplejo catalítico hidrosoluble  $F_1$ . En este último se encuentra la subunidad  $\gamma$ , la cual conforma el tallo central de la ATP sintasa junto a la subunidad  $\epsilon$  y su función es la de inducir cambios

conformacionales en la región catalítica necesarios para la síntesis de ATP (Cheuk & Mayer, 2021).

La Figura 15 muestra la distribución de los 10 motivos identificados para la subunidad  $\gamma$  en las solanáceas. Además, el alineamiento múltiple muestra una alta conservación entre las especies. Sin embargo, solo en *N. tabacum* (alotetraploide) se evidencia la inserción de 6 aminoácidos en las posiciones 288 a 293 del motivo 4 en una región que no afecta la funcionalidad de la ATP sintasa.



**Figura 15.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la subunidad  $\gamma$  del complejo ATP sintasa en solanáceas. Los recuadros rojos muestran dominios estructurales. Los triángulos y estrellas debajo del consenso señalan residuos de cisteína conservados y el motivo EDE respectivamente. En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

Respecto a la estructura de la subunidad  $\gamma$ , Kondo *et al.* (2021) identificó 2 dominios: la horquilla  $\beta$  redox (redox loop) que es exclusivo para plantas superiores y algas verdes y la horquilla  $\beta$  fotoautótrofo específico ( $\beta$  hairpin) que se puede encontrar en algas verdes, plantas superiores y cianobacterias. Estos dos dominios fueron identificados a partir de la posición 251 en los motivos 1, 10 y 4. El dominio redox loop se ubicó exclusivamente en el motivo 1 entre las posiciones 251 y 259 y posee una alta conservación entre las especies. Por otro lado, los 2 residuos de cisteína que se ubican en las posiciones 253 y 259 del motivo 1 regulan la actividad de la ATP sintasa en respuesta a condiciones redox intracelulares que varían por efecto de la intensidad de luminosa en la transferencia de electrones (Akiyama *et al.*, 2023).

El dominio horquilla  $\beta$  se encuentra ubicado entre la posición 259 a 288 y posee la región “EDE” (Akiyama *et al.*, 2023) que regula el funcionamiento de la ATP sintasa al interactuar con factores redox como la tiorredoxina (Kohzuma *et al.*, 2013). Esta región fue identificada en *A. thaliana* y en *S. olearacea* (Akiyama *et al.*, 2023); no obstante, a nivel de solanáceas no se encuentra en *N. attenuata*, *N. tabacum* y *N. tomentosa*. Finalmente, las variaciones a nivel de la región “EDE” podría ser críticas para explicar la relación evolutiva de la subunidad  $\gamma$  en plantas superiores.

Al igual que el resto de proteínas estudiadas de la fase lumínica, la subunidad gamma muestra mutaciones por sustitución entre los géneros de solanáceas. De acuerdo con la Figura 15, estas mutaciones se encuentran en las posiciones 28, 65, 150, 299 y 350 de los motivos 5, 9, 2, 4 y 6 respectivamente. Este hallazgo podría permitir analizar las variaciones en la producción de ATP al cierre de la fase lumínica.

#### 4.4.6 Subunidad larga de la Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa o RuBisCO

RuBisCO es una enzima clave para incrementar la eficiencia fotosintética, acumulación de biomasa y rendimiento de los cultivos (Lin *et al.*, 2021). Además, tal es su importancia que es catalogada como la enzima más abundante del planeta (Bar-On & Milo *et al.*, 2019). Tiene como función la fijación de moléculas de CO<sub>2</sub> en la primera etapa del Ciclo de Calvin Benson (Johnson, 2016) y posee 4 isoformas ampliamente estudiadas que varían de acuerdo a la composición y número de subunidades largas y cortas (Tabita, 2007). Las proteínas de subunidad larga poseen el sitio activo de la enzima, mientras que las subunidades cortas se asocian a la regulación de la especificidad de RuBisCO frente al CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> (Genkov *et al.*, 2010). A pesar de ello, Lin *et al.* (2021) señala que la introducción de mutaciones en la

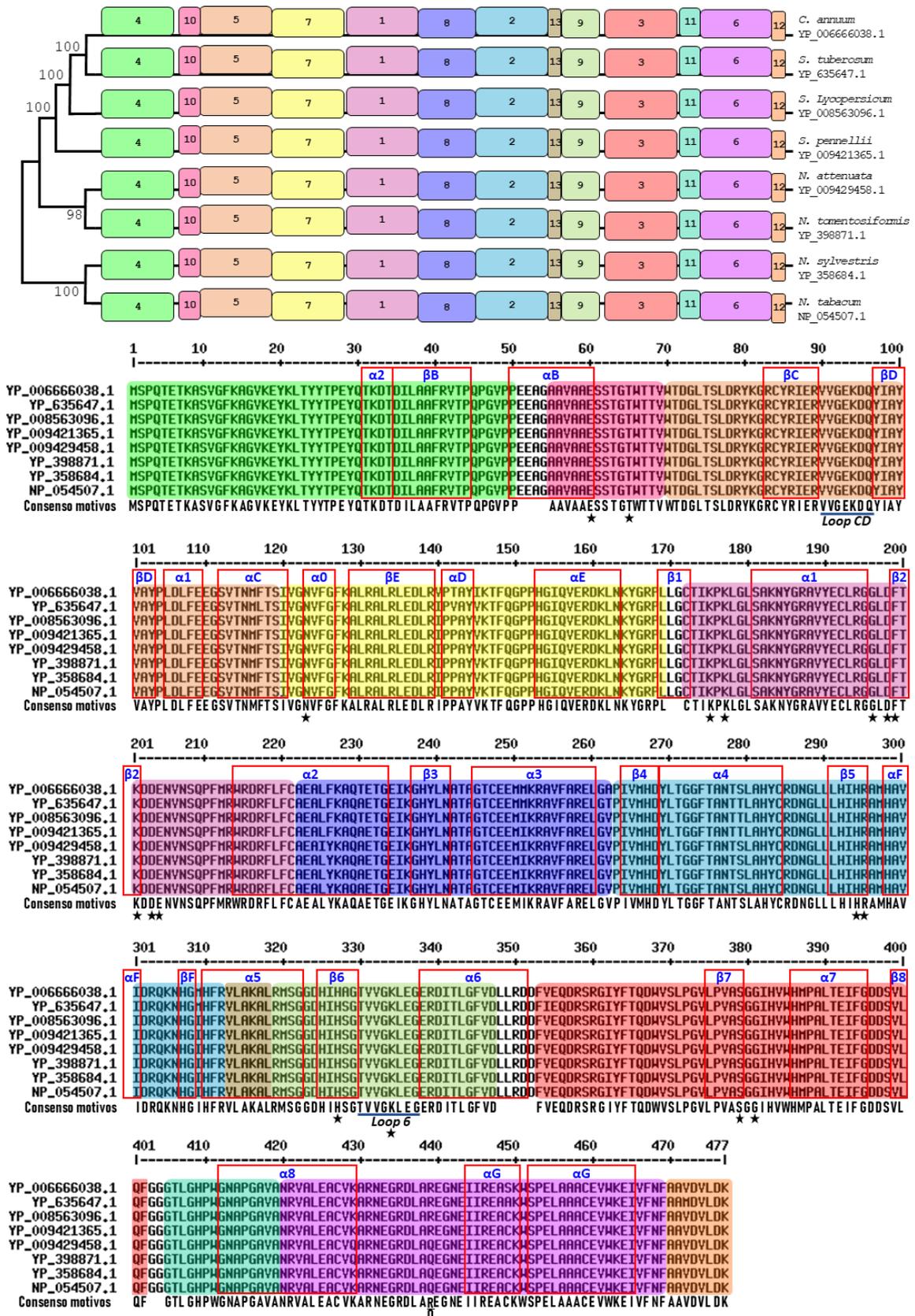
subunidad larga sigue siendo la ruta más efectiva para incrementar la eficiencia de la RuBisCO. Es por ello, que se hace necesario profundizar en el análisis de motivos de la subunidad larga de RuBisCO en la familia solanaceae.

A través del análisis en la plataforma MEME, se identificaron 13 motivos para la subunidad larga de RuBisCO. Todos estos se encuentran conservados y alineados; encontrándose un alto grado de conservación en las solanáceas. Así, en el alineamiento múltiple se muestran 3 mutaciones puntuales, sin comprometer los residuos catalíticos de la enzima. De acuerdo a la Figura 16, la primera mutación se ubica en la posición 140 del motivo 7 y consiste en el cambio de Isoleucina por Valina en *C. annuum*. En este mismo motivo, se encontró la segunda mutación, pero en la posición 142, donde se evidencia la sustitución de Prolina por Treonina en *C. annuum* y Valina en *S. tuberosum*. Por otro lado, en el motivo 9 se encontró la tercera mutación en la posición 328 donde se observa el reemplazo de Serina por Alanina en *C. annuum*. Como se ha visto, 2 de las 3 mutaciones puntuales que se observan son exclusivas para *C. annuum* lo que puede ser un rasgo evolutivo del género *Capsicum*.

Respecto al análisis de dominios estructurales de RuBisCO, Camel *et al.* (2021) identificó la existencia de dominios tipo alfa y beta en las isoformas I, II y III de esta enzima. En este caso, es la isoforma I de tipo B la que ha sido reportada en plantas superiores como *A. thaliana*, *N. tabacum*, *Z. mays* y en microalgas verdes como *C. reinhardtii* (Vitlin & Feiz, 2018). Los dominios de la isoforma I se encuentran en todos los motivos de las solanáceas con excepción del motivo 12. Por ello, este motivo podría no ser de gran relevancia para la estabilidad de la subunidad larga de la RuBisCO en solanáceas.

Por otro lado, en la isoforma I de RuBisCO Tabita *et al.* (2007) reportó 19 aminoácidos conservados en su sitio activo. De los cuales, 17 se ubicaron en diferentes motivos con excepción de los motivos 4, 5, 1, 13, 11, 6 y 12 donde se observan principalmente dominios estructurales. Este autor señala que solo los residuos de Lisina (K), Aspartato (D) y Ácido glutámico (E) participan en la función catalítica de RuBisCO, el resto tiene otras funciones como la de unión a la Ribulosa 1,5 bifosfato que es sustrato de esta enzima. Para el caso de solanáceas, los residuos catalíticos se ubicaron en las posiciones 201, 203 y 204 del motivo 1, el cual además posee la mayor frecuencia de residuos del sitio activo. Por ello el motivo 1 sería crítico para mejorar la eficiencia de RuBisCO en solanáceas, ya que la eficiencia del sitio activo puede reducirse en un 40% en climas desfavorables con temperaturas elevadas y ambientes secos (Parto & Lartillot, 2018).

Finalmente, en el alineamiento múltiple también se identificaron estructuras secundarias tipo bucle según los resultados de Camel *et al.* (2021). El bucle CD se puede encontrar en el motivo 2 entre las posiciones 90 a 96, mientras que el bucle 6 (Loop 6) forma parte del motivo 9 desde la posición 300 a la 307. Este último es fundamental para la actividad de la RuBisCO pues participa en el cambio conformacional de esta enzima que es requerido para su función catalítica (Andersson, 2008). Además, en la Figura 16 se puede observar que el dominio loop 6 se ubica cerca de los residuos de sitio activo del motivo 9. Así, este motivo también puede ser crítico para la actividad de RuBisCO en solanáceas.



**Figura 16.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima RuBisCO en solanáceas. Los recuadros rojos muestran dominios estructurales. Las estrellas en la región inferior del consenso señalan residuos cercanos al sitio catalítico. En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

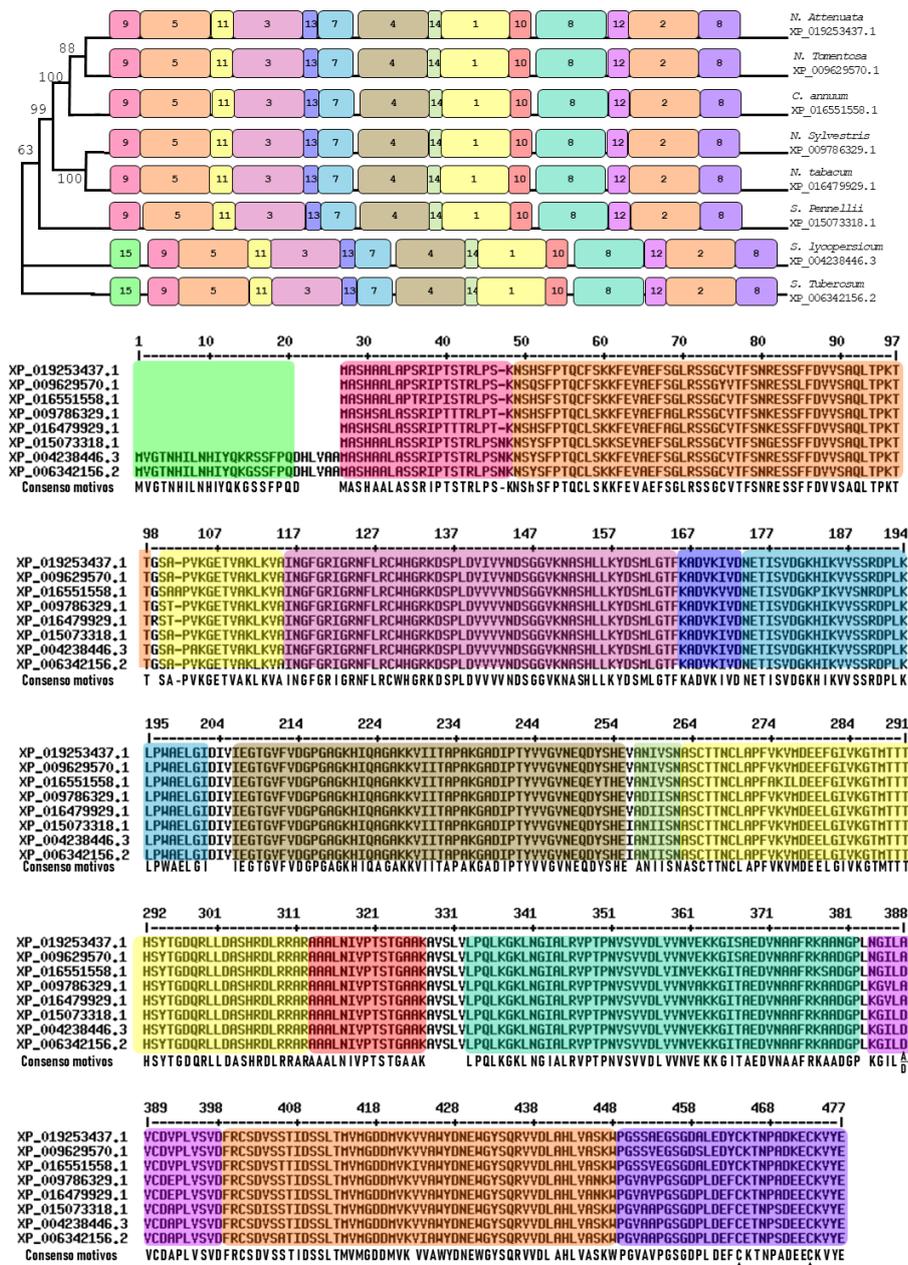
#### 4.4.7 Subunidad B de la Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa o GAPB

La familia de proteínas gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa también conocida como GAPDH posee 4 subfamilias que han sido reportadas en células vegetales: subfamilia I o GAPA/B, subfamilia II o GAPC, subfamilia III o GAPCp y subfamilia IV o GAPN (Li *et al.*, 2019). Un miembro de la subfamilia I es la GAPDH cloroplástica dependiente de NADPH que participa en la etapa de reducción del Calvin Benson (Johnson, 2016). Al respecto, Rius (2006) ha reportado que la deficiencia de GAPDH inhibe la glucólisis y reduce la fijación de CO<sub>2</sub>, pues las moléculas de GAP que proporciona esta enzima se emplean para la formación de fotosintatos y para la regeneración de la Ribulosa 1,5 bifosfato.

La enzima GAPDH dependiente de NADPH se compone de las subunidades A y B (Petersen *et al.*, 2003). Según la Figura 17, se identificaron 14 motivos conservados para la subunidad GAPB y el motivo 15 de la región N-terminal solo en *S. lycopersicum* y *S. tuberosum*. En esta región se identificaron 2 deleciones. La primera se ubica en el motivo 9 en la posición 46 y corresponde a la eliminación de una Asparagina en todas las especies con excepción del género *Solanum*. Si bien *S. tuberosum* es una especie tetraploide, mientras que *S. lycopersicum* y *S. pennellii* son diploides, estas variaciones no necesariamente han conducido a variaciones sustanciales en la secuencia de GAPB, ya que las 3 especies del género *Solanum* comparten el mismo aminoácido en la posición 46. Al respecto, Deanna *et al.*, (2021) indica que las solanáceas, específicamente del género *Solanum*, poseen varios arreglos cromosómicos altamente conservados. La segunda deleción se posiciona en el motivo 1 y consiste en la eliminación de Alanina en la ubicación 102 de todas las secuencias menos en la de *C. annuum*. La presencia de Asparagina para los *Solanum* y de Alanina para *C. annuum* pueden ser rasgos diferenciales de la estructura de la GAPB en estos géneros.

Por otro lado, en la región C terminal se observan residuos conservados de cisteína ubicados en las posiciones 464 y 473 del motivo 8. Estos residuos han sido reportados también en *A. thaliana*, espinaca, tabaco y maíz por Pohlmeier *et al.* (1996). Según Simkin *et al.* (2023), estas cisteínas permiten que la subunidad GAPB regule el estado redox de la GAPDH en respuesta a los niveles de ROS en la planta, por lo que sería crítico el estudio del motivo 8 para comprender la regulación de GAPDH frente a los niveles de ROS que se ven alterados por el cambio climático (Sachdev *et al.*, 2021).

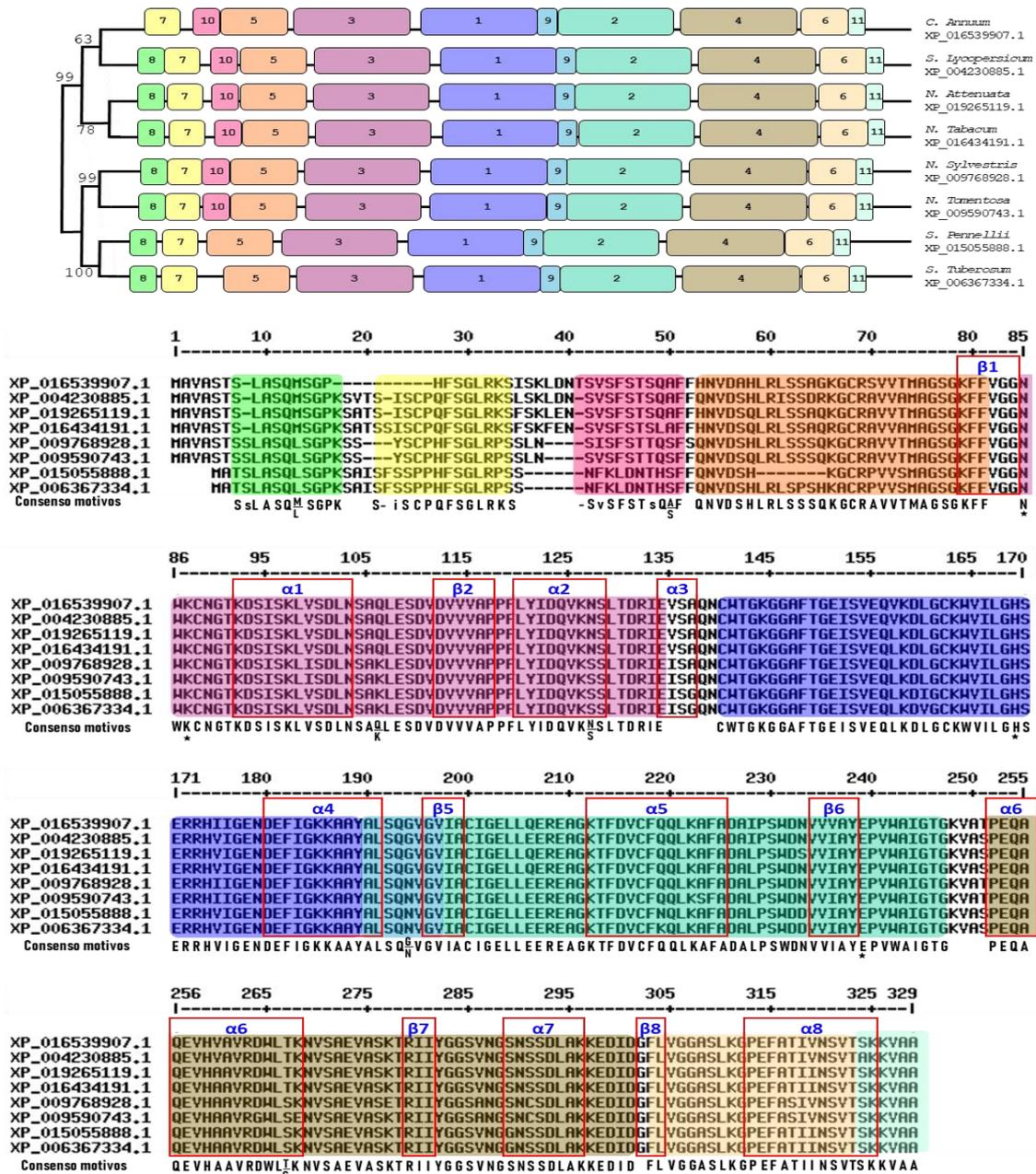
La literatura es escasa sobre el análisis de dominios para la subunidad B de GADPH; sin embargo, se tiene evidencia de que su sobreexpresión en *O. sativa* incrementa de forma significativa la asimilación de CO<sub>2</sub> y el contenido de clorofila aún en condiciones de baja luminosidad (Liu *et al.*, 2020). Por ello, se hace necesario validar esta información en solanáceas. Al respecto, Johnson (2017) recomienda que cualquier metodología que aborde el estudio de la GADPH o cualquier enzima que también participe en la glucólisis, tome en consideración la tasa de degradación de azúcares de manera que una mejora aparente en la asimilación de CO<sub>2</sub> no comprometa esta otra función vital de la planta.



**Figura 17.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima GAPB en solanáceas. Los triángulos señalan residuos de cisteína. En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

#### 4.4.8 Triosa fosfato isomerasa o TPI

Se han identificado 11 motivos para la enzima TPI. Los motivos conservados en las solanáceas son del 1 al 7, 9 y 11. En la región N-terminal se ubica el motivo 8 que es exclusivo para los géneros *Solanum* y *Nicotiana*, mientras que el motivo 10 no se presenta en *S. pennellii* ni en *S. tuberosum* (Figura 18).



**Figura 18.** Árbol filogenético y composición de dominios proteicos de la enzima Triosa fosfato isomerasa en solanáceas. Los recuadros rojos muestran dominios estructurales, los símbolos de estrella señalan residuos catalíticos. En la sección inferior de cada alineamiento se muestra la secuencia consenso.

Hasta la posición 67 de la región N-terminal se encontró un gran número de deleciones que están distribuidas en los motivos 7, 8 y 10 y en la primera parte del motivo 5 (Figura 18). La presencia de estas deleciones podría no afectar la funcionalidad de TPI en solanáceas, ya que no se ubican en regiones críticas a nivel catalítico, de regulación o de plegamiento según lo reportado por Castro *et al.* (2018). Además, destaca la deleción en la posición 41 del motivo 10 que es común para todas las solanáceas menos para *C. annuum*, lo cual podría ilustrar un rasgo diferencial del género *Capsicum*.

Desde la posición 78 se identificaron regiones críticas de la enzima TPI, tales como dominios estructurales, residuos catalíticos y centros de regulación. Respecto a los dominios estructurales, se identificaron 8 dominios tipo  $\beta$  laminar y 8 tipo  $\alpha$  hélice a lo largo de las secuencias, lo cual corresponde a la característica estructural de la TPI según Zaffagnini *et al.* (2014). Estos dominios se ubican en motivos conservados; sin embargo, en la Figura 18 se observa que los dominios  $\beta$ 1,  $\alpha$ 3 y  $\beta$ 8 abarcan también regiones externas a los motivos. El dominio  $\beta$ 1 se ubica en las posiciones 79 a 84 y comprende los 3 últimos aminoácidos del motivo 5, por su parte  $\alpha$ 3 se ha encontrado en las posiciones 134 a 137; incluyendo el último aminoácido del motivo 3 y por último el dominio  $\beta$ 8 abarca únicamente la posición 302 a 304 e involucra los 2 primeros aminoácidos del motivo 6.

Además, se ha logrado identificar 4 residuos catalíticos que se presentan en 3 motivos. Los dos primeros residuos catalíticos se encuentran en el motivo 3 correspondiendo a asparagina (N) y lisina (K) en las posiciones 85 y 87 respectivamente. Por su parte, en el motivo 1, se tiene una histidina (H) ubicada en la posición 169, y en el motivo 2 se presenta un ácido glutámico (E) en la posición 239 (Castro *et al.*, 2018). Estos residuos poseen un rol crucial en la función biológica de la TPI al mediar la isomerización del gliceraldehído-3-fosfato (G3P) y dihidroxiacetona fosfato (DHAP) (Zaffagnini *et al.*, 2014). Así, se puede afirmar que los motivos 1, 2 y 3 son fundamentales para la actividad catalítica de la TPI en solanáceas, por ende, estos motivos pueden ser candidatos potenciales para mejorar la eficiencia de la TPI en el Ciclo de Calvin Benson en solanáceas, pues según Das & Dai (2007), si los motivos se identifican en secuencias ortólogas, estos serán relevantes para estudios funcionales.

En adición a los residuos catalíticos, se han identificado residuos libres de cisteína que actúan como sensores de especies reactivas de oxígeno o ROS (Davies, 2005). Estos residuos se pueden encontrar en los motivos 7, 5, 3, 1 y 2 y su función recae en la protección de la TPI

frente al daño oxidativo (Zaffagnini *et al.*, 2012). En *A. thaliana* y en microorganismos fotosintéticos como *Synechocystis* sp. y *C. reinhardtii* destaca el residuo de cisteína 127 por su participación en la estabilidad y actividad de la TPI dada su cercanía al sitio catalítico (Dumont, 2016; Castro *et al.*, 2018). Sin embargo, en solanáceas este residuo se ubica en la posición 200 del motivo 2. Por ello, un mayor estudio sobre esta región será crucial para comprender la regulación de la TPI en esta familia. Esto cobra mayor relevancia considerando que las condiciones de estrés por sequía, calor extremo, salinidad e inundación ocasionadas por el cambio climático pueden resultar en una acumulación anormal de ROS que reduce la actividad fotosintética, asimilación de CO<sub>2</sub> y retrasa el ensamblaje de los fotosistemas (Sachdev *et al.*, 2021).

## V. CONCLUSIONES

1. Se identificaron un total de 180 secuencias de proteínas fotosintéticas en el proteoma de *A. thaliana* considerando su ontología génica.
2. Se encontraron un total de 155 genes fotosintéticos de *A. thaliana* que son homólogos a al menos una de las solanáceas en estudio, lo cual representa más del 75% de los genes fotosintéticos de *A. thaliana*. De estos, 136 son conservados en las 8 especies de solanáceas, mientras que 24 genes se reportaron como ausentes.
3. Se obtuvieron 99 secuencias ortólogas únicas que están relacionadas a las rutas de cadena transportadora de electrones fotosintética, captación de luz, ensamblaje del fotosistema I, ensamblaje del fotosistema 2, regulación de la fase lumínica, ciclo reductivo de las pentosas fosfato, regulación del Ciclo de Calvin Benson y otros mecanismos de regulación.
4. Las representaciones filogenéticas presentaron coherencia taxonómica para LPE1, HCF173, NDH48 y ATPC. Por otro lado, los valores Bootstrap obtenidos son confiables, siendo en su gran mayoría mayores a 70.
5. Los motivos proteicos obtenidos a partir del análisis de secuencias en la plataforma MEME mostraron una gran conservación. Así, del total de motivos identificados, un 90% es compartido por las 8 solanáceas del estudio. El porcentaje restante corresponde a motivos restringidos a géneros y/o especies específicas.

## **VI. RECOMENDACIONES**

- 1.** Descartar las secuencias predictivas o hipotéticas de los resultados del blasteo para obtener resultados más confiables en los alineamientos múltiples y la futura construcción de los árboles filogenéticos.
- 2.** Validar experimentalmente la participación de los motivos identificados como críticos para confirmar o descartar su importancia en la mejora de la eficiencia fotosintética de la familia solanácea.
- 3.** Profundizar en el estudio de las proteínas NDH48 y GAPB a nivel de dominios estructurales, regiones de plegamiento y regiones de anclaje.
- 4.** Validar experimentalmente el efecto de ROS en los motivos 8 y 2 de las proteínas GAPB y TPI en solanáceas tomando en consideración el incremento de niveles de ROS a causa de los efectos del cambio climático.
- 5.** Para incrementar la eficiencia fotosintética y/o tasa de fijación de carbono en enzimas del ciclo de Calvin Benson que también participan en el metabolismo de glucólisis, se debe considerar la tasa de degradación de azúcares como parte del estudio.

## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Adams III, W. W., & Terashima, I. (Eds.). (2018). *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis* (Vol. 44). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2>
- Ahmad, P. (Ed.). (2014). *Oxidative Damage to Plants*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-06923-X>
- Akiyama, K., Ozawa, S. I., Takahashi, Y., Yoshida, K., Suzuki, T., Kondo, K., ... & Hisabori, T. (2023). Two specific domains of the  $\gamma$  subunit of chloroplast FoF1 provide redox regulation of the ATP synthesis through conformational changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *120*(6), e2218187120.
- Alboresi, A., Caffarri, S., Nogue, F., Bassi, R., & Morosinotto, T. (2008). In silico and biochemical analysis of *Physcomitrella patens* photosynthetic antenna: identification of subunits which evolved upon land adaptation. *PloS one*, *3*(4), e2033.
- Amann, K., Lezhneva, L., Wanner, G., Herrmann, R. G., & Meurer, J. (2004). Accumulation of photosystem one1, a member of a novel gene family, is required for accumulation of [4Fe-4S] Cluster-containing chloroplast complexes and antenna proteins. *The Plant Cell*, *16*(11), 3084-3097.
- Ambavaram, M. M., Basu, S., Krishnan, A., Ramegowda, V., Batlang, U., Rahman, L., ... & Pereira, A. (2014). Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress. *Nature communications*, *5*(1), 5302.
- Andersson, I. (2008). Catalysis and regulation in Rubisco. *Journal of experimental botany*, *59*(7), 1555-1568.
- Aranda-Sicilia, M. N., Aboukila, A., Armbruster, U., Cagnac, O., Schumann, T., Kunz, H. H., ... & Venema, K. (2016). Envelope K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporters AtKEA1 and AtKEA2 function in plastid development. *Plant Physiology*, *172*(1), 441-449.

- Armbruster, U., Carrillo, L. R., Venema, K., Pavlovic, L., Schmidtman, E., Kornfeld, A., ... & Jonikas, M. C. (2014). Ion antiport accelerates photosynthetic acclimation in fluctuating light environments. *Nature communications*, 5(1), 1-8.
- Arnell, N. W., Cannell, M. G., Hulme, M., Kovats, R. S., Mitchell, J. F., Nicholls, R. J., ... White, A. (2002). The consequences of CO<sub>2</sub> stabilisation for the impacts of climate change. *Climatic Change*, 53(4): 413-446. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1015277014327>
- Bag, P. (2021). Light Harvesting in Fluctuating Environments: Evolution and Function of Antenna Proteins across Photosynthetic Lineage. *Plants*, 10(6), 1184.
- Banco Mundial. (2022). Informe sobre Clima y Desarrollo de los Países - Perú. *CCDR Series*. Washington DC. Recuperado de:  
<https://documents.worldbank.org/en/publication/documents-reports/documentdetail/099221012062239741/p177137054d3140e90b1a70d0599a716f3e>
- Bar-On, Y. M., & Milo, R. (2019). The global mass and average rate of rubisco. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(10), 4738-4743.
- Barkan, A., Rojas, M., Fujii, S., Yap, A., Chong, Y. S., Bond, C. S., & Small, I. (2012). A Combinatorial Amino Acid Code for RNA Recognition by Pentatricopeptide Repeat Proteins. *PLoS Genetics*, 8(8), e1002910. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002910>
- Blankenship, R. E. (2010). Early evolution of photosynthesis. *Plant physiology*, 154(2), 434-438.
- Bollenbach, T. J., & Stern, D. B. (2003). Divalent metal-dependent catalysis and cleavage specificity of CSP41, a chloroplast endoribonuclease belonging to the short chain dehydrogenase/reductase superfamily. *Nucleic acids research*, 31(15), 4317-4325.
- Busch, F. A., Sage, T. L., Cousins, A. B., & Sage, R. F. (2013). C3 plants enhance rates of photosynthesis by reassimilating photorespired and respired CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell & Environment*, 36(1): 200-212. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02567.x
- Camel, V., & Zolla, G. (2021). An insight of RuBisCO evolution through a multilevel approach. *Biomolecules*, 11(12), 1761.
- Cardona, T., Shao, S., & Nixon, P. J. (2018). Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. *Essays in Biochemistry*, 62(1): 85-94. doi: 10.1042/EBC20170015

- Castro-Torres, E., Jimenez-Sandoval, P., Fernández-de Gortari, E., Lopez-Castillo, M., Baruch-Torres, N., Lopez-Hidalgo, M., ... & Brieba, L. G. (2018). Structural basis for the limited response to oxidative and Thiol-conjugating agents by triosephosphate Isomerase from the photosynthetic bacteria *synechocystis*. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 5, 103.
- Chadee, A., Alber, N. A., Dahal, K., & Vanlerberghe, G. C. (2021). The Complementary Roles of Chloroplast Cyclic Electron Transport and Mitochondrial Alternative Oxidase to Ensure Photosynthetic Performance. *Frontiers in Plant Science*, 2069.
- Chen, W., Miao, Y., Ayyaz, A., Hannan, F., Huang, Q., Ulhassan, Z., ... & Zhou, W. (2022). Purple stem *Brassica napus* exhibits higher photosynthetic efficiency, antioxidant potential and anthocyanin biosynthesis related genes expression against drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 13, 936696.
- Cheng, S., Gutmann, B., Zhong, X., Ye, Y., Fisher, M. F., Bai, F., ... & Small, I. (2016). Redefining the structural motifs that determine RNA binding and RNA editing by pentatricopeptide repeat proteins in land plants. *The Plant Journal*, 85(4), 532-547.
- Cheuk, A., & Meier, T. (2021). Rotor subunits adaptations in ATP synthases from photosynthetic organisms. *Biochemical Society Transactions*, 49(2), 541-550.
- Chotewutmontri, P., Williams-Carrier, R., & Barkan, A. (2020). Exploring the link between photosystem II assembly and translation of the chloroplast *psbA* mRNA. *Plants*, 9(2), 152.
- Cosentino, S., & Iwasaki, W. (2019). SonicParanoid: fast, accurate and easy orthology inference. *Bioinformatics*, 35(1), 149-151.
- Das, M. K., & Dai, H. K. (2007). A survey of DNA motif finding algorithms. *BMC bioinformatics*, 8(7), 1-13.
- Davies, M. J. (2005). The oxidative environment and protein damage. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics*, 1703(2), 93-109.
- Deanna, R., Acosta, M. C., Scaldaferrro, M., & Chiarini, F. (2022). Chromosome Evolution in the Family Solanaceae. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.787590>

- Dumont, S., Bykova, N. V., Pelletier, G., Dorion, S., & Rivoal, J. (2016). Cytosolic triosephosphate isomerase from *Arabidopsis thaliana* is reversibly modified by glutathione on cysteines 127 and 218. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1942.
- Elena López-Calcano, P., Omar Abuzaid, A., Lawson, T., & Anne Raines, C. (2017). Arabidopsis CP12 mutants have reduced levels of phosphoribulokinase and impaired function of the Calvin–Benson cycle. *Journal of experimental botany*, 68(9), 2285-2298.
- Fassler, J., & Cooper, P. (2011). BLAST Glossary. En *BLAST® Help Bethesda (MD)* (pp. 53–60). National Center for Biotechnology Information. Recuperado de: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK62051/>
- Fischer, W. W., Hemp, J., & Johnson, J. E. (2016). Evolution of oxygenic photosynthesis. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44, 647-683.
- Furbank, R. T., & Taylor, W. C. (1995). Regulation of photosynthesis in C3 and C4 plants: a molecular approach. *The Plant cell*, 7(7): 797. doi: <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.797>
- Fulton, T. M., Van der Hoeven, R., Eannetta, N. T., & Tanksley, S. D. (2002). Identification, analysis, and utilization of conserved ortholog set markers for comparative genomics in higher plants. *The Plant Cell*, 14(7): 1457-1467. doi: 10.1105/tpc.010479
- Genkov, T., Meyer, M., Griffiths, H., & Spreitzer, R. J. (2010). Functional Hybrid Rubisco Enzymes with Plant Small Subunits and Algal Large Subunits: ENGINEERED rbcS cDNA FOR EXPRESSION IN CHLAMYDOMONAS. *Journal of Biological Chemistry*, 285(26), 19833-19841.
- Gerhart, L. M., & Ward, J. K. (2010). Plant responses to low [CO<sub>2</sub>] of the past. *New Phytologist*, 188(3), 674-695.
- Giardi, M. T., Cona, A., Geiken, B., Kučera, T., Masojidek, J., & Mattoo, A. K. (1996). Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta*, 199(1), 118-125.
- Glover, N., Dessimoz, C., Ebersberger, I., Forslund, S. K., Gabaldón, T., Huerta-Cepas, J., ... & Thomas, P. D. (2019). Advances and applications in the quest for orthologs. *Molecular biology and evolution*, 36(10), 2157-2164.

- Gutschick, V. (1997). *Ecology in Agriculture* (L. Jackson, Ed.). California: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-378260-1.X5000-3>
- Hansen, S. F., Harholt, J., Oikawa, A., & Scheller, H. V. (2012). Plant glycosyltransferases beyond CAZy: a perspective on DUF families. *Frontiers in plant science*, 3, 59.
- Heineke, D., & Scheibe, R. (2009). Photosynthesis: the Calvin cycle. *Encyclopedia of Life Science*. doi: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001291.pub2>
- Hillis, D. M., & Bull, J. J. (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42(2), 182-192.
- Ibrahim, I. M., Puthiyaveetil, S., Khan, C., & Allen, J. F. (2016). Probing the nucleotide-binding activity of a redox sensor: two-component regulatory control in chloroplasts. *Photosynthesis Research*, 130(1), 93-101.
- Ibrahim, I. M., Wu, H., Ezhov, R., Kayanja, G. E., Zakharov, S. D., Du, Y., ... & Puthiyaveetil, S. (2020). An evolutionarily conserved iron-sulfur cluster underlies redox sensory function of the Chloroplast Sensor Kinase. *Communications biology*, 3(1), 1-11.
- Järvi, S., Suorsa, M., Tadini, L., Ivanauskaite, A., Rantala, S., Allahverdiyeva, Y., ... & Aro, E. M. (2016). Thylakoid-bound FtsH proteins facilitate proper biosynthesis of photosystem I. *Plant physiology*, 171(2), 1333-1343
- Jin, H., Fu, M., Duan, Z., Duan, S., Li, M., Dong, X., ... & Wang, H. B. (2018). LOW PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY 1 is required for light-regulated photosystem II biogenesis in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(26), E6075-E6084.
- Johnson, M. P. (2016). Photosynthesis. *Essays in Biochemistry*, 61(4): 429-429. doi: 10.1042/EBC20160016
- Kohli, A., Miro, B., Balié, J., & d'A Hughes, J. (2020). Photosynthesis research: a model to bridge fundamental science, translational products, and socio-economic considerations in agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 71(7), 2281-2298.
- Kohzuma, K., Dal Bosco, C., Meurer, J., & Kramer, D. M. (2013). Light-and metabolism-related regulation of the chloroplast ATP synthase has distinct mechanisms and functions. *Journal of Biological Chemistry*, 288(18), 13156-13163.

- Kondo, K., Izumi, M., Inabe, K., Yoshida, K., Imashimizu, M., Suzuki, T., & Hisabori, T. (2021). The phototroph-specific  $\beta$ -hairpin structure of the  $\gamma$  subunit of FoF1-ATP synthase is important for efficient ATP synthesis of cyanobacteria. *Journal of Biological Chemistry*, 297(3).
- Koonin, E. V. (2005). Orthologs, paralogs, and evolutionary genomics. *Annu. Rev. Genet.*, 39, 309-338.
- Kosmann, J., Sonnewald, U., & Willmitzer, L. (1994). Reduction of the chloroplastic fructose-1, 6-bisphosphatase in transgenic potato plants impairs photosynthesis and plant growth. *The Plant Journal*, 6(5): 637-650. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1994.6050637.x>
- Kulmanov, M., & Hoehndorf, R. (2020). DeepPheno: predicting single gene loss-of-function phenotypes using an ontology-aware hierarchical classifier. *PLoS computational biology*, 16(11), e1008453.
- Kuravadi, N. A., & Gowda, M. (2019). Comparison of Gene Families and Synteny Analysis from Neem Genome. In *The Neem Genome* (pp. 93-97). Springer, Cham. doi: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-16122-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16122-4_10)
- Kurusu, G., Zhang, H., Smith, J. L., & Cramer, W. A. (2003). Structure of the cytochrome b6f complex of oxygenic photosynthesis: tuning the cavity. *Science*, 302(5647): 1009-1014. doi: 10.1126/science.1090165
- Laughlin, T. G., Savage, D. F., & Davies, K. M. (2020). Recent advances on the structure and function of NDH-1: The complex I of oxygenic photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1861(11), 148254.
- Lechner, M., Findeiß, S., Steiner, L., Marz, M., Stadler, P. F., & Prohaska, S. J. (2011). Proteinortho: detection of (co-) orthologs in large-scale analysis. *BMC bioinformatics*, 12(1): 1-9. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-124>
- Lee, H. Y., & Back, K. (2021). Melatonin regulates chloroplast protein quality control via a mitogen-activated protein kinase signaling pathway. *Antioxidants*, 10(4), 511.
- Lin, M. T., Orr, D. J., Worrall, D., Parry, M. A., Carmo-Silva, E., & Hanson, M. R. (2021). A procedure to introduce point mutations into the Rubisco large subunit gene in wild-type plants. *The Plant Journal*, 106(3), 876-887.

- Link, S., Engelmann, K., Meierhoff, K., & Westhoff, P. (2012). The atypical short-chain dehydrogenases HCF173 and HCF244 are jointly involved in translational initiation of the psbA mRNA of Arabidopsis. *Plant physiology*, 160(4), 2202-2218.
- Liu, J., Guo, Y. Y., Bai, Y. W., Camberato, J. J., Xue, J. Q., & Zhang, R. H. (2018). Effects of drought stress on the photosynthesis in maize. *Russian journal of plant physiology*, 65, 849-856.
- Liu, W., He, G., & Deng, X. W. (2021). Biological pathway expression complementation contributes to biomass heterosis in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(16), e2023278118.
- Liu, Y., Pan, T., Tang, Y., Zhuang, Y., Liu, Z., Li, P., ... & Wang, S. (2020). Proteomic analysis of rice subjected to low light stress and overexpression of OsGAPB increases the stress tolerance. *Rice*, 13, 1-10.
- Liu, J., & Last, R. L. (2017). A chloroplast thylakoid lumen protein is required for proper photosynthetic acclimation of plants under fluctuating light environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(38), E8110-E8117.
- López-Calcano, P. E., Howard, T. P., & Raines, C. A. (2014). The CP12 protein family: a thioredoxin-mediated metabolic switch? *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00009>
- Lu, Y. (2016). Identification and roles of photosystem II assembly, stability, and repair factors in Arabidopsis. *Frontiers in plant science*, 7, 168.
- Lu, J., Yin, Z., Lu, T., Yang, X., Wang, F., Qi, M., ... & Liu, Y. (2019). Cyclic electron flow modulate the linear electron flow and reactive oxygen species in tomato leaves under high temperature. *Plant Science*, 292, 110387.
- Lyons, E., & Freeling, M. (2008). How to usefully compare homologous plant genes and chromosomes as DNA sequences. *The Plant Journal*, 53(4): 661-673. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03326.x.
- Ma, M., Liu, Y., Bai, C., & Yong, J. W. H. (2021). The significance of chloroplast NAD (P) H dehydrogenase complex and its dependent cyclic electron transport in photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 12, 661863.

- Majumdar, P., Bera, M. K., Pant, D., & Patra, S. (2018). Enzymatic Electrocatalysis of CO<sub>2</sub> Reduction. En K. Wandelt (Ed.), *Encyclopedia of Interfacial Chemistry* (pp. 577–589). Oxford: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409547-2.13353-0>
- Manna, S. (2015). An overview of pentatricopeptide repeat proteins and their applications. *Biochimie*, *113*, 93–99. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.04.004>
- Mesilaakso, L. (2019). Bioinformatic approaches for detecting homologous genes in the genomes of non-model organisms: A case study of wing development genes in insect genomes. (Tesis de pregrado, Universidad Uppsala). Recuperado de <http://www.diva-portal.org/smash/record.jsf?pid=diva2%3A1374470&dsid=9280>
- McGinnis, S., & Madden, T. L. (2004). BLAST: at the core of a powerful and diverse set of sequence analysis tools. *Nucleic acids research*, *32*(2): 20-25. doi: 10.1093/nar/gkh435
- McKee, T., & McKee, J. R. (2011). *Biochemistry: The molecular basis of life*. (5<sup>o</sup>ed.) Neva York, Estados Unidos: Oxford University Press
- Michelet, L., Zaffagnini, M., Morisse, S., Sparla, F., Pérez-Pérez, M. E., Francia, F., ... & Lemaire, S. D. (2013). Redox regulation of the Calvin–Benson cycle: something old, something new. *Frontiers in plant science*, *4*, 470.
- Ministerio de Agricultura y Riego. (2020). Análisis de mercado de papa. *Repositorio Institucional MIDAGRI*. Lima, Perú. Recuperado de <https://repositorio.midagri.gob.pe/handle/20.500.13036/841>
- Miao, W., Song, J., Huang, Y., Liu, R., Zou, G., Ou, L., & Liu, Z. (2021). Comparative Transcriptomics for Pepper (*Capsicum annuum* L.) under Cold Stress and after Rewarming. *Applied Sciences*, *11*(21), 10204.
- Mozzo, M., Morosinotto, T., Bassi, R., & Croce, R. (2006). Probing the structure of Lhca3 by mutation analysis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, *1757*(12), 1607-1613.
- Muraoka, R., Okuda, K., Kobayashi, Y., & Shikanai, T. (2006). A eukaryotic factor required for accumulation of the chloroplast NAD (P) H dehydrogenase complex in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, *142*(4), 1683-1689.
- Muir, C. D., Pease, J. B., & Moyle, L. C. (2014). Quantitative genetic analysis indicates natural selection on leaf phenotypes across wild tomato species (*Solanum* sect.

*Lycopersicon*; Solanaceae). *Genetics*, 198(4): 1629-1643. doi: <https://doi.org/10.1534/genetics.114.169276>

- Mushore, T. D., Mhizha, T., Manjowe, M., Mashawi, L., Matandirotya, E., Mashonjowa, E., ... & Mushambi, G. T. (2021). Climate change adaptation and mitigation strategies for small holder farmers: A case of Nyanga District in Zimbabwe. *Frontiers in Climate*, 3, 676495.
- Nelson, N., & Yocum, C. F. (2006). Structure and function of photosystems I and II. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 521-565.
- Nichio, B. T., Marchaukoski, J. N., & Raittz, R. T. (2017). New tools in orthology analysis: a brief review of promising perspectives. *Frontiers in genetics*, 8(165): 1-12. doi: <https://doi.org/10.3389/fgene.2017.00165>
- Oppermann, U., Filling, C., Hult, M., Shafqat, N., Wu, X., Lindh, M., ... & Jörnvall, H. (2003). Short-chain dehydrogenases/reductases (SDR): the 2002 update. *Chemico-biological interactions*, 143, 247-253.
- Ou, L. J., Liu, Z. B., Zhang, Y. P., & Zou, X. X. (2017). Effects of exogenous Ca<sup>2+</sup> on photosynthetic characteristics and fruit quality of pepper under waterlogging stress. *Chilean journal of agricultural research*, 77(2), 126-133.
- Parto, S., & Lartillot, N. (2018). Molecular adaptation in Rubisco: Discriminating between convergent evolution and positive selection using mechanistic and classical codon models. *PloS one*, 13(2), e0192697.
- Parry, M. A. J., Madgwick, P. J., Carvalho, J. F. C., & Andralojc, P. J. (2007). Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco. *The Journal of Agricultural Science*, 145(1), 31.
- Pearson, W. R. (2013). An introduction to sequence similarity (“homology”) searching. *Current protocols in bioinformatics*, 42(1): 3-1. doi: [10.1002/0471250953.bi0301s42](https://doi.org/10.1002/0471250953.bi0301s42).
- Persson, B., Hedlund, J., & Jörnvall, H. (2008). Medium-and short-chain dehydrogenase/reductase gene and protein families: the MDR superfamily. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65, 3879-3894.

- Petersen, J., Brinkmann, H., & Cerff, R. (2003). Origin, evolution, and metabolic role of a novel glycolytic GAPDH enzyme recruited by land plant plastids. *Journal of molecular evolution*, 57, 16-26.
- Pesaresi, P., Hertle, A., Pribil, M., Schneider, A., Kleine, T., & Leister, D. (2010). Optimizing photosynthesis under fluctuating light: the role of the Arabidopsis STN7 kinase. *Plant signaling & behavior*, 5(1), 21-25.
- Pohlmeier, K., Paap, B. K., Soll, J., & Wedel, N. (1996). CP12: a small nuclear-encoded chloroplast protein provides novel insights into higher-plant GAPDH evolution. *Plant molecular biology*, 32, 969-978.
- Porebski, B. T., & Buckle, A. M. (2016). Consensus protein design. *Protein Engineering, Design and Selection*, 29(7), 245-251.
- Pralon, T., Shanmugabalaji, V., Longoni, P., Glauser, G., Ksas, B., Collombat, J., ... & Kessler, F. (2019). Plastoquinone homeostasis by Arabidopsis proton gradient regulation 6 is essential for photosynthetic efficiency. *Communications biology*, 2(1), 1-11.
- Puthiyaveetil, S., Kavanagh, T. A., Cain, P., Sullivan, J. A., Newell, C. A., Gray, J. C., ... & Allen, J. F. (2008). The ancestral symbiont sensor kinase CSK links photosynthesis with gene expression in chloroplasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(29), 10061-10066.
- Puthiyaveetil, S., & Allen, J. F. (2008). A bacterial-type sensor kinase couples electron transport to gene expression in chloroplasts. In *Photosynthesis. Energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis* (pp. 1181-1186). Springer Netherlands.
- Quick, W. P., Schurr, U., Scheibe, R., Schulze, E. D., Rodermel, S. R., Bogorad, L., & Stitt, M. (1991). Decreased ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in transgenic tobacco transformed with "antisense" rbcS. *Planta*, 183(4): 542-554. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00196962>
- Rius, S. P., Casati, P., Iglesias, A. A., & Gomez-Casati, D. F. (2006). Characterization of an *Arabidopsis thaliana* mutant lacking a cytosolic non-phosphorylating glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase. *Plant molecular biology*, 61(6), 945.

- Rojstaczer, S., Sterling, S. M., & Moore, N. J. (2001). Human appropriation of photosynthesis products. *Science*, 294(5551), 2549-2552.
- Sachdev, S., Ansari, S. A., Ansari, M. I., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2021). Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants*, 10(2), 277.
- Sadekar, S., Raymond, J., & Blankenship, R. E. (2006). Conservation of distantly related membrane proteins: photosynthetic reaction centers share a common structural core. *Molecular Biology and Evolution*, 23(11), 2001-2007.
- Samuels, J. (2015). Biodiversity of food species of the Solanaceae family: a preliminary taxonomic inventory of subfamily Solanoideae. *Resources*, 4(2): 277-322. doi: <https://doi.org/10.3390/resources4020277>
- Sánchez, L., Nicolás, E., Nortes, P., Maestre, F & Querejeta, J. (2016). Photosynthesis and growth reduction with warming are driven by nonstomatal limitations in a Mediterranean semi-arid shrub. *Ecology and evolution*, 6(9), 2725-2738.
- Schreier, T. B., & Hibberd, J. M. (2019). Variations in the Calvin–Benson cycle: selection pressures and optimization?. *Journal of Experimental Botany*, 70(6), 1697-1701.
- Schöttler, M. A., Albus, C. A., & Bock, R. (2011). Photosystem I: its biogenesis and function in higher plants. *Journal of plant physiology*, 168(12), 1452-1461.
- Schult, K., Meierhoff, K., Paradies, S., Töller, T., Wolff, P., & Westhoff, P. (2007). The nuclear-encoded factor HCF173 is involved in the initiation of translation of the psbA mRNA in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 19(4), 1329-1346.
- Sharma, S., Joshi, J., Kataria, S., Verma, S. K., Chatterjee, S., Jain, M., ... & Brestic, M. (2020). Regulation of the Calvin cycle under abiotic stresses: An overview. *Plant life under changing environment*, 681-717.
- Shimizu, H., Peng, L., Myouga, F., Motohashi, R., Shinozaki, K., & Shikanai, T. (2008). CRR23/NdhL is a subunit of the chloroplast NAD (P) H dehydrogenase complex in *Arabidopsis*. *Plant and cell physiology*, 49(5), 835-842.
- Simkin, A. J., Alqurashi, M., Lopez-Calcagno, P. E., Headland, L. R., & Raines, C. A. (2023). Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase subunits A and B are essential to maintain photosynthetic efficiency. *Plant Physiology*, kiad256.

- Sirpiö, S., Allahverdiyeva, Y., Suorsa, M., Paakkarinen, V., Vainonen, J., Battchikova, N., & Aro, E. M. (2007). TLP18. 3, a novel thylakoid lumen protein regulating photosystem II repair cycle. *Biochemical Journal*, 406(3), 415-425.
- Sirpio, S., Allahverdiyeva, Y., Holmstrom, M., Khrouchtchova, A., Haldrup, A., Battchikova, N., & Aro, E. M. (2009). Novel nuclear-encoded subunits of the chloroplast NAD (P) H dehydrogenase complex. *Journal of Biological Chemistry*, 284(2), 905-912.
- Sivashankari, S., & Shanmughavel, P. (2007). Comparative genomics-a perspective. *Bioinformatics*, 1(9), 376.
- Skalitzky, C. A., Martin, J. R., Harwood, J. H., Beirne, J. J., Adamczyk, B. J., Heck, G. R., ... & Fernandez, D. E. (2011). Plastids contain a second sec translocase system with essential functions. *Plant physiology*, 155(1), 354-369.
- Sun, X., Peng, L., Guo, J., Chi, W., Ma, J., Lu, C., & Zhang, L. (2007). Formation of DEG5 and DEG8 complexes and their involvement in the degradation of photodamaged photosystem II reaction center D1 protein in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 19(4), 1347-1361.
- Tabita, F. R., Hanson, T. E., Li, H., Satagopan, S., Singh, J., & Chan, S. (2007). Function, structure, and evolution of the RubisCO-like proteins and their RubisCO homologs. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 71(4), 576-599.
- Takabayashi, A., Ishikawa, N., Obayashi, T., Ishida, S., Obokata, J., Endo, T., & Sato, F. (2009). Three novel subunits of Arabidopsis chloroplastic NAD (P) H dehydrogenase identified by bioinformatic and reverse genetic approaches. *The Plant Journal*, 57(2), 207-219.
- Tan, S. L., Yang, Y. J., Liu, T., Zhang, S. B., & Huang, W. (2020). Responses of photosystem I compared with photosystem II to combination of heat stress and fluctuating light in tobacco leaves. *Plant Science*, 292, 110371.
- Tao, T. (2008). Standalone BLAST setup for Unix. En *BLAST® Help Bethesda (MD)* (pp. 53–60). National Center for Biotechnology Information. Recuperado de: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK52640/>
- Tietz, S., Kinzel, C., Yarbrough, R., & Kirchhoff, H. (2013). Significance of Protein Ordering in Grana Thylakoids for Light-Harvesting by Photosystem II and Protein

- Mobility. In *Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future* (pp. 497-501). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Van Dam, J. E. G., & Gorshkova, T. A. (2003). Cell walls and fibers. En B. Thomas (Ed.), *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* (1a ed., pp. 87–96). Wellesbourne: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-227050-9/00046-6>
- Vásquez, R. (2019). Genómica comparativa de las rutas de floración en Fabáceas de interés económico y su uso en el mejoramiento genético. (Tesis de pregrado, Universidad Nacional Agraria La Molina). Recuperado de <https://repositorio.lamolina.edu.pe/bitstream/handle/20.500.12996/5166/vasquez-regalado-jonathan.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Vishwakarma, C., Krishna, G. K., Kapoor, R. T., Mathur, K., Lal, S. K., Saini, R. P., ... & Chinnusamy, V. (2023). Bioengineering of Canopy Photosynthesis in Rice for Securing Global Food Security: A Critical Review. *Agronomy*, *13*(2), 489.
- Vitlin Gruber, A., & Feiz, L. (2018). Rubisco assembly in the chloroplast. *Frontiers in Molecular Biosciences*, *5*, 24.
- Wang, C., Guo, L., Li, Y., & Wang, Z. (2012, December). Systematic comparison of C3 and C4 plants based on metabolic network analysis. In *BMC systems biology* (Vol. 6, No. 2, pp. 1-14). BioMed Central.
- Wang, P., Lai, W. F., Li, M. J., Xu, F., Yalamanchili, H. K., Lovell-Badge, R., & Wang, J. (2013). Inference of gene-phenotype associations via protein-protein interaction and orthology. *PloS one*, *8*(10), e77478.
- Wang, Z., Li, G., Sun, H., Ma, L., Guo, Y., Zhao, Z., ... & Mei, L. (2018). Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves. *Biology open*, *7*(11), bio035279.
- Wang, Z., Liu, M., Yao, M., Zhang, X., Qu, C., Du, H., ... & Liang, Y. (2022). Rapeseed (*Brassica napus*) Mitogen-activated protein Kinase 1 enhances shading tolerance by regulating the photosynthesis capability of Photosystem II. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 902989.
- Webber, C., & Ponting, C. P. (2004). Genes and homology. *Current Biology*, *14*(9): 332-333. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.04.016>

- Wickramanayake, J. S., Goss, J. A., Zou, M., & Goggin, F. L. (2020). Loss of function of fatty acid desaturase 7 in tomato enhances photosynthetic carbon fixation efficiency. *Frontiers in Plant Science*, 11, 932.
- Wu, W., & Yan, Y. (2018). Chloroplast proteome analysis of *Nicotiana tabacum* overexpressing TERF1 under drought stress condition. *Botanical studies*, 59(1), 1-12.
- Xu, Y. H., Liu, R., Yan, L., Liu, Z. Q., Jiang, S. C., Shen, Y. Y., ... & Zhang, D. P. (2012). Light-harvesting chlorophyll a/b-binding proteins are required for stomatal response to abscisic acid in *Arabidopsis*. *Journal of experimental botany*, 63(3), 1095-1106.
- Yang, H., Liu, J., Wen, X., & Lu, C. (2015). Molecular mechanism of photosystem I assembly in oxygenic organisms. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1847(9), 838-848.
- Yanyushin, M. F., del Rosario, M. C., Brune, D. C., & Blankenship, R. E. (2005). New class of bacterial membrane oxidoreductases. *Biochemistry*, 44(30), 10037-10045.
- Yin, P., Li, Q., Yan, C., Liu, Y., Liu, J., Yu, F., ... & Yan, N. (2013). Structural basis for the modular recognition of single-stranded RNA by PPR proteins. *Nature*, 504(7478), 168-171.
- Zaffagnini, M., Bedhomme, M., Marchand, C. H., Morisse, S., Trost, P., & Lemaire, S. D. (2012). Redox regulation in photosynthetic organisms: focus on glutathionylation. *Antioxidants & redox signaling*, 16(6), 567-586.
- Zaffagnini, M., Michelet, L., Sciabolini, C., Di Giacinto, N., Morisse, S., Marchand, C. H., ... & Lemaire, S. D. (2014). High-resolution crystal structure and redox properties of chloroplastic triosephosphate isomerase from *Chlamydomonas reinhardtii*. *Molecular Plant*, 7(1), 101-120.
- Zhang, J. F., Li, J., Xie, J. M., Yu, J. H., Dawuda, M. M., Lyv, J., ... & Tang, C. N. (2020). Changes in photosynthesis and carotenoid composition of pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to low-light stress and low temperature combined with low-light stress. *Photosynthetica*, 58(1), 125-136.
- Zielezinski, A., Vinga, S., Almeida, J., & Karlowski, W. M. (2017). Alignment-free sequence comparison: benefits, applications, and tools. *Genome biology*, 18(186), 1-17.

## **VIII. ANEXOS**

**Anexo 1:** Genes codificantes de *A. thaliana* a proteínas de las rutas fotosintéticas de cadena transportadora de electrones (CTEF), captación de luz (CDL), ensamblaje del fotosistema I (EFI), ensamblaje del fotosistema 2 (EFII), regulación de la fase lumínica (RFL), ciclo reductivo de las pentosas fosfato (CRPF), regulación de la fase oscura (RFO) y otros mecanismos de regulación (OMR).

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
1	AT1G02910	LPA1	Proteína 1 de acumulación del PSII						SÍ		
2	AT1G03600	PSB27	Proteína 27 de reparación del PSII				SÍ				
3	AT1G05385	PSB27-H1. LPA19	Proteína homóloga a Psb27, Proteína 19 de acumulación del PSII						SÍ		
4	AT1G06430	FTSH8	Proteasa FTSH8							SÍ	
5	AT1G06680	OE23, OEE2, PSBP-1, PSII-P	Subunidad 23 del complejo de evolución de oxígeno, Proteína potenciadora 2 de evolución de oxígeno, Subunidad P del PSII						SÍ		
6	AT1G08380	PSAO	Subunidad O del PSI				SÍ				
7	AT1G12900	GAPA-2 Subunidad A	Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa subunidad A2	SÍ							
8	AT1G14150	PNSL2	Subunidad L2 del complejo NDH						SÍ		
9	AT1G15820	LHCB6	Proteína 6 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
10	AT1G15980	NDH48 NDF1, PNSB1	Subunidad 48 del complejo NAD(P)H deshidrogenasa Proteína 1 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH Subunidad B1 del complejo NDH						SÍ		
11	AT1G16720	HCF173	Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila 173						SÍ		
12	AT1G18730	NDF6, PNSB4	Subunidad B4 del complejo NDH						SÍ		
13	AT1G19150	LHCA6, LHCA2*1	Proteína 6 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				

Continuación ...

Nº	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
14	AT1G22700	PYG7	Proteína TPR homóloga a YCF37					SÍ			
15	AT1G29910	CAB3, LHCB1.2	Proteína 3 de unión a clorofila A/B				SÍ				
16	AT1G29920	CAB2, LHCB1.1, AB165	Proteína 2 de unión a clorofila A/B Proteína 1.1 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
17	AT1G29930	CAB1, CAB140, LHCB1.3	Proteína 1 de unión a clorofila A/B Proteína 1.3 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
18	AT1G30850	RSH4	Proteína 4 específica de pelo radicular					SÍ			
19	AT1G32060	PRK	Fosforibulosaquinasa	SÍ							
20	AT1G32070	NSI, GNAT2, SNAT	N-Acetil transferasa 2 asociada a GCN5, N-Acetiltransferasa de serotonina							SÍ	
21	AT1G34000	OHP2	Proteína 1 de familia LHC con dominio transmembranal alfa hélice						SÍ		
22	AT1G42970	GAPB	Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa subunidad B	SÍ							
23	AT1G45474	LHCA5	Proteína 5 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				
24	AT1G50250	FTSH1	Proteasa FTSH1			SÍ				SÍ	
25	AT1G54500	RBD1	Rubredoxina de membrana del tilacoide						SÍ		
26	AT1G54780	TLP18.3	Proteína 18.3 del lumen del tilacoide				SÍ				
27	AT1G55370	NDF5	Proteína 5 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH			SÍ					
28	AT1G55480	ZKT, MET1	Proteína de dominio PDZ y motivo TPR				SÍ				
29	AT1G55670	PSAG	Subunidad G del PSI							SÍ	
30	AT1G56190	PGK2	Fosfogliceratoquinasa 2	SÍ							
31	AT1G60600	ABC4	Proteína 4 de desarrollo aberrante en cloroplasto								SÍ
32	AT1G60950	ATFD2, FD2, FED A	Ferredoxina 2								SÍ

Continuación ...

Nº	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
33	AT1G61520	LHCA3	Proteína 3 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				
34	AT1G64150	BICAT1, CCHA1, PAM71	Transportador 1 de cationes bivalente, transportador antiporte Ca <sup>2+</sup> /H <sup>+</sup>						SÍ		
35	AT1G64770	NDF2, NDH45, PNSB2	Subunidad 45 del complejo NAD(P)H deshidrogenasa Proteína 2 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH Subunidad B2 del complejo NDH			SÍ					
36	AT1G67740	PSBY, YCF32	Subunidad Y del PSII							SÍ	
37	AT1G68830	STN7. STT7	Quinasa homóloga a STN7							SÍ	
38	AT1G68890	PHYLLO	Homólogo a genes de biosíntesis de menaquinona							SÍ	
39	AT1G70760	CRR23, NDHL	Proteína 23 de reducción clororespiratoria, Subunidad L del complejo NAD(P)H deshidrogenasa			SÍ					
40	AT1G71500	PSB33, LIL8	Proteína conservada de plastidio PSB33, Subunidad 33 del PSII						SÍ	SÍ	
41	AT1G73060	LPA3	Proteína 3 de acumulación del PSII						SÍ		
42	AT1G75690	LQY1	Proteína 1 de bajo rendimiento cuántico del PS11				SÍ				
43	AT1G76560	CP12-3	Proteína de dominio 12		SÍ						
44	AT1G76570	LHCB7	Proteína 7 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
45	AT1G77510	ATPDI6, ATPDIL1-2, PDI6, PDIL1-2	Isomerasa de disulfido 6							SÍ	
46	AT1G79040	PSBR	Subunidad R del PSII						SÍ		
47	AT2G01590	CRR3	Proteína 3 de reducción clororespiratoria			SÍ					
48	AT2G01918	PQL3, PSBQ-LIKE 3	Proteína 3 homóloga a PsbQ			SÍ					

Continuación ...

Nº	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
49	AT2G05070	LHCB2, LHCB2.2	Proteína 2 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII (alelo 2)				SÍ				
50	AT2G05100	LHCB2, LHCB2.1	Proteína 2 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII (alelo 1)				SÍ				
51	AT2G05620	ATPGR5, PGR5	Proteína 5 de regulación de gradiente de protones			SÍ					
52	AT2G15820	OTP51	Proteína 51 de transcripción de organelos					SÍ			
53	AT2G20890	PSB29, THF1	Subunidad 29 del PSII, Proteína 1 de formación de tilacoide						SÍ		
54	AT2G21170	TPI	Triosa fosfato isomerasa	SÍ							
55	AT2G21970	SEP2	Proteína 2 de estrés mejorado				SÍ				
56	AT2G30570	PSBW	Subunidad W del PSII							SÍ	
57	AT2G30950	FTSH2, VAR2	Metaloproteasa de biogénesis de membrana tilacoidal							SÍ	
58	AT2G34420	LHB1B2, LHCB1.5	Proteína B1B2 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ			SÍ	
59	AT2G34430	LHB1B1, LHCB1.4, DEG11	Proteína B1B1 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII							SÍ	
60	AT2G34860	EDA3, PSA2	Proteína 3 de detención del desarrollo del saco embrionario					SÍ			
61	AT2G34910	Denominación pendiente	Proteína específica de pelo radicular					SÍ			
62	AT2G40100	LHCB8, LHCB4.3	Proteína 8 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
63	AT2G45290	TKL2	Transcetolasa 2	SÍ							
64	AT2G45870	VCCN2	Proteína homóloga a Best2							SÍ	
65	AT2G46820	CURT1B, PSAP, PSI-P, PTAC8, TMP14	Proteína 1B de curvatura de tilacoide, Subunidad P del PSI, Proteína 8 transcripcionalmente activa de plastidio, Fosfoproteína de membrana del tilacoide de 14 kDa.			SÍ					

Continuación ...

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
66	AT2G47399	CP12-1	Proteína 1 de dominio CP12		SÍ						
67	AT2G47400	CP12-1	Proteína de dominio 12		SÍ						
68	AT2G47940	DEG2, DEGP2, EMB3117	Proteasa DegP2, Proteína 2 de degradación de proteínas periplásmicas				SÍ				
69	AT3G01440	PNSL3, PQL1, PQL2	Subunidad L3 del complejo NDH			SÍ					
70	AT3G01480	CYP38	Ciclofilina 38							SÍ	
71	AT3G03380	DEG7, DEGP7	Proteasa DEGP 7, Proteína de degradación periplásmica 7							SÍ	
72	AT3G04790	RPI	Ribulosa 5 fosfato isomerasa	SÍ							
73	AT3G08010	ATAB2	Proteína de unión a ARN TAB2					SÍ			
74	AT3G08940	LHCB4.2	Proteína 4 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII (alelo 2)				SÍ				
75	AT3G11670	DGD1, ATTS02	Proteína de ensamblaje de galactolípidos							SÍ	
76	AT3G12780	PGK1	Fosfogliceratoquinasa 1	SÍ							
77	AT3G15095	HCF243	Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila 243						SÍ		
78	AT3G15850	FAD5	Desaturasa de ácidos grasos 5		SÍ						
79	AT3G16250	NDF4, PNSB3	Subunidad B3 del complejo Proteína 4 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH			SÍ					
80	AT3G21200	GBP, PGR7	Proteína de unión GBP Proteína 7 de regulación de gradiente de protones			SÍ					
81	AT3G22690	YS1	Proteína PPR YS1 de plántula amarilla					SÍ	SÍ		
82	AT3G26650	GAPA-1	Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa subunidad A1	SÍ							
83	AT3G27690	DEG13, LHCB2, LHCB2.3, LHCB2.4	Proteína 2 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII (alelo 4)				SÍ				

Continuación ...

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
84	AT3G27925	DEG1, DEGP1	Proteasa DegP1, Proteína 1 de degradación de proteínas periplásmicas				SÍ				
85	AT3G46610	LPE1	Proteína 1 de baja eficiencia fotosintética tipo PPR						SÍ		
86	AT3G47470	CAB4, LHCA4	Proteína 4 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				
87	AT3G49720	CGR2	Proteína CGR2 de metilesterificación de pectina								SÍ
88	AT3G50820	PSBO2, OEC33	Subunidad O-2 del PSII							SÍ	
89	AT3G54890	LHCA1	Proteína 1 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				
90	AT3G55250	PDE329, PSA3	Proteína 3 de ensamblaje de PS1					SÍ			
91	AT3G55800	SBPASE	Sedoheptulosa 1,7 bifosfatasa	SÍ							
92	AT3G60370	FKBP20-2	Inmunofilina FKBP20-2						SÍ		
93	AT3G60750	TKL1	Transcetolasa 1	SÍ							
94	AT3G61320	ATVCCN1, BEST	Proteína homóloga a Best1							SÍ	
95	AT3G61470	LHCA2	Proteína 2 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI				SÍ				
96	AT3G62409	CP12-2	Proteína 2 de dominio CP12		SÍ						
97	AT4G00630	KEA2, ATKEA2	Transportador 2 antiporte de K+							SÍ	
98	AT4G01050	TROL	Rodanasa tilacoidal			SÍ					
99	AT4G01800	AGY1, SECA1	Subunidad de ATPasa cloroplástica							SÍ	
100	AT4G02530	MPH2	Proteína de mantenimiento del PSII a condiciones de alta luminosidad							SÍ	
101	AT4G03280	PETC, PGR1	Proteína C de transferencia de electrones Proteína 1 de regulación de gradiente de protones			SÍ					
102	AT4G04020	FIB, FIB1A, PGL35	Fibrilina 1A, Plastoglobulina 35							SÍ	
103	AT4G04640	ATPC1	Subunidad gamma de la ATP sintasa cloroplástica			SÍ					
104	AT4G04850	ATKEA3, KEA3	Transportador 3 antiporte de K+							SÍ	

Continuación ...

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
105	AT4G05180	PSBQ, PSBQ-2, PSII-Q	Subunidad Q-2 del PSII			SÍ					
106	AT4G09650	ATPD, PDE332	Subunidad delta de la ATP sintasa cloroplástica Proteína 332 de pigmento defectiva			SÍ					
107	AT4G10340	LHCB5	Proteína 5 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
108	AT4G11960	PGR5-LIKE B, PGRL1B	Proteína isoforma homóloga a PGRL1A			SÍ					
109	AT4G15510	PPD1	Proteína de dominio PSBP 1					SÍ			
110	AT4G18370	DEG5, DEGP5, HHOA	Proteasa DegP5, Proteína 5 de degradación de proteínas periplásmicas, Precursor de proteasa HHOA				SÍ				
111	AT4G19100	PAM68	Proteína de función desconocida involucrada en el ensamblaje del PSDII						SÍ		
112	AT4G20190	Denominación pendiente	Proteína hipotética de ensamblaje del PSI					SÍ			
113	AT4G21280	PSBQ, PSBQ-1, PSBQA	Subunidad Q-1 del PSII			SÍ					
114	AT4G22890	PGR5-LIKE A, PGRL1A	Proteína isoforma homóloga a PGRL1B			SÍ					
115	AT4G23890	CRR31, NDHS	Proteína 31 de reducción cloro-respiratoria, Subunidad S del complejo NAD(P)H deshidrogenasa			SÍ					
116	AT4G25910	NFU3, ATCNF3	Proteína de dominio NFU 3					SÍ			
117	AT4G27800	PPH1, TAP38	Fosfatasa cloroplástica 1, Fosfatasa 38 asociada al tilacoide			SÍ					SÍ
118	AT4G30950	FAD6, FADC, SFD4	Desaturasa de ácidos grasos 6							SÍ	

Continuación ...

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
119	AT4G31390	ABC1K1, ACDO1, PGR6	Proteína de regulación de gradiente de protones 6, Quinasa homóloga a ABC-1 relacionada a degradación de clorofila y estrés oxidativo							SÍ	
120	AT4G33520	ATHMAC6, ATHMP38, HMA6, PAA1, PCH1	ATPasa 6 de metales pesados, Proteína 38 asociada a metales pesados, Chaperón plastídico 1			SÍ					
121	AT4G35250	HCF244	Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila 244						SÍ		
122	AT4G35760	LTO1	Oxidoreductasa de tiol del lumen del tilacoide 1						SÍ		
123	AT4G37230	PSBO	Proteína estabilizante de manganeso del PSII							SÍ	
124	AT5G01500	TAAC	Transportador tilacoidal ATP/ADP				SÍ				
125	AT5G01530	LHCB4.1	Proteína 4 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII (alelo 1)				SÍ				
126	AT5G01920	STN8	Proteína de estado de transición 8							SÍ	
127	AT5G02120	OHP1, PDE335	Proteína 2 de familia LHC con dominio transmembranal alfa hélice						SÍ		
128	AT5G15250	FTSH6	Proteasa FTSH 6							SÍ	
129	AT5G24120	SIG5	Factor sigma 5						SÍ		
130	AT5G28450	Denominación pendiente	Proteína peridina precursora de apoproteína de unión a clorofila A/B				SÍ				
131	AT5G39830	DEG8, DEGP8	Proteasa DegP8, Proteína 8 de degradación de proteínas periplásmicas				SÍ				
132	AT5G42270	FTSH5, VAR1	Metaloproteasa de zinc FTSH 5 dependiente de ATP				SÍ	SÍ		SÍ	
133	AT5G44650	CEST, Y3IP1, YCF3	Proteína cloroplástica de mejora de tolerancia al estrés, proteína interactiva 1 YCF3					SÍ			
134	AT5G44660	Denominación pendiente	Proteína hipotética de ensamblaje del PSI					SÍ			
135	AT5G49740	FRO7	Oxidasa de reducción férrica 7			SÍ					
136	AT5G52100	CRR1	Proteína de reducción clororespiratoria 1							SÍ	
137	AT5G52520	OVA6, PRORS1	Protil ARNt sintasa 1							SÍ	
138	AT5G54270	LHCB3, LHCB3*1	Proteína 3 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII				SÍ				
139	AT5G57030	LUT2	Proteína de biosíntesis de luteína				SÍ				
140	AT5G57050	ABI2, ATABI2	Fosfatasa de traducción de ABA							SÍ	
141	AT5G59400	PGRL2	Proteína parálogos de PGRL1 AB			SÍ					
142	AT5G61410	RPE	Ribulosa fosfato 3 epimerasa	SÍ							
143	AT5G65810	CGR3	Proteína CGR3 de metilesterificación de pectina								SÍ

Continuación ...

N°	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
144	AT5G66190	ATLFNR1, FNR1, LFNRI	Ferredoxina NADP (+) oxidoreductasa 1			SÍ					
145	AT5G66570	PSBO, OE33, OEE1, PSBO-1	Polipéptido 1 de evolución de oxígeno, Proteína estabilizante de manganeso, Subunidad 33 del complejo de evolución de oxígeno.						SÍ	SÍ	
146	ATCG00020	PSBA	Proteína A del centro de reacción del PSII			SÍ					
147	ATCG00080	PSBI	Subunidad I del PSII				SÍ				
148	ATCG00280	PSBC	Proteína C del centro de reacción del PSII			SÍ					
149	ATCG00300	YCF9	Subunidad PsbZ del PSII							SÍ	
150	ATCG00340	PSAB	Proteína D1 del centro de reacción del PSI				SÍ				
151	ATCG00360	YCF3	Proteína YCF3 de ensamblaje de PSI					SÍ			
152	ATCG00520	YCF4	Proteína YCF4 de ensamblaje de PSI					SÍ			
153	ATCG00540	PETA	Apoproteína F del citocromo, Proteína A de transferencia de electrones			SÍ					
154	ATCG00570	PSBF	Proteína F del centro de reacción del PSII			SÍ					
155	ATCG00580	PSBE	Subunidad E del PSII				SÍ				
156	ATCG00600	PETG	Proteína G de transferencia de electrones			SÍ					
157	ATCG00680	PSBB	Proteína B del centro de reacción del PSII			SÍ					
158	ATCG00710	PSBH	Subunidad H del centro de reacción del PSII				SÍ				
159	ATCG00730	PETD	Proteína D de transferencia de electrones			SÍ					
160	ATCG01060	PSAC	Subunidad C del PSI			SÍ					
161	AT2G45770	CPFTSY	Subunidad Alfa del receptor cloroplástico SRP			SÍ					
162	AT3G54050	HCEF1	Proteína de flujo cíclico alto de electrones 1 Fructosa 1,6 bifosfato fosfatasa	SÍ		SÍ					
163	AT3G62410	CP12-2	Proteína de dominio 12	SÍ	SÍ						
164	AT5G21930	PAA2	ATPasa tipo P			SÍ					
165	AT5G35220	AMOS1, EGY1, EVR3	Proteína 1 sensible a amonio, Proteína 3 potenciadora de variegación					SÍ	SÍ		
166	AT5G64040	PSAN	Subunidad N del PSI			SÍ					
167	ATCG00270	PSBD	Subunidad D del centro de reacción del PSII			SÍ	SÍ				
168	ATCG01110	NDHH	Subunidad H del complejo NAD(P)H deshidrogenasa			SÍ					
169	AT1G01790	KEA1, ATKEA1	Proteína 1 de transporte antiporte de K+								SÍ
170	AT1G61800	GPT2	Traslador 2 de glucosa 6 fosfato/fosfato								SÍ
171	AT1G64860	SIGA	Subunidad sigma 1 de ARN polimerasa cloroplástica								SÍ

Continuación ...

Nº	Número AGI	Gen	Descripción	CRPF	RFO	CTEF	CDL	EFI	EFII	RFL	OMR
172	AT1G67840	CSK	Quinasa censora de cloroplasto								SÍ
173	AT1G75540	ATBBX21, BOX21, BBX21, LHUS, STH2	Factor de transcripción BBX21 tipo B-box dedos de zinc								SÍ
174	AT4G26160	ACHT1	Tiorredoxina rica en cisteína e histidina								SÍ
175	AT5G50950	FUM2	Fumarasa 2								SÍ
176	ATCG00720	PETB	Proteína B de transferencia de electrones			SÍ					
177	ATCG00220	PSBM	Subunidad M del centro de reacción del PSII				SÍ				
178	AT3G09490	TPR	Proteína TPR de tetratricopeptido repetido								SÍ
179	AT3G53920	SIG3, SIGC	Subunidad C de polimerasa sigma de ARN								SI
180	ATCG00490	RBCL	Subunidad larga de RuBisCO	SÍ							

**Anexo 2:** Genes ortólogos únicos de las rutas fotosintéticas de 8 solanáceas de interés económico.

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
1	CTEF	AT5G66190	XP_016560507.1	XP_019227525.1	XP_009794242.1	XP_016433650.1	XP_009588213.1	XP_004233557.1	XP_015065965.1	XP_006361933.1	ATLFRN1, FNR1, LFNR1	Ferredoxina NADP (+) oxidoreductasa 1
2	CTEF	AT4G09650	XP_016551634.1	XP_019236908.1	XP_009780695.1	XP_016476204.1	XP_009588754.1	XP_004252554.1	XP_015060172.1	XP_006360293.1	ATPD, PDE332	Subunidad delta de la ATP sintasa cloroplástica Proteína 332 de pigmento defectiva
3	CTEF	AT5G49740	XP_016538897.1	XP_019225119.1	XP_009763020.1	XP_016433944.1	XP_009589290.1	XP_004230384.1	XP_015062664.1	XP_006358487.1	FRO7	Oxidasa de reducción férrica 7
4	CTEF	AT1G15980	XP_016562881.1	XP_019243809.1	XP_009802476.1	XP_016457010.1	XP_009617986.1	XP_004235943.1	XP_015070623.1	XP_006341343.1	NDH48 NDF1, PNSB1	Subunidad 48 del complejo NAD(P)H deshidrogenasa Proteína 1 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH Subunidad B1 del complejo NDH
5	CTEF	AT4G03280	XP_016564625.1	XP_019246967.1	XP_009777087.1	XP_016485041.1	XP_009592880.1	NP_001304899.1	XP_015061236.1	NP_001274885.1	PETC, PGR1	Proteína C de transferencia de electrones Proteína 1 de regulación de gradiente de protones
6	CTEF	AT2G45770	XP_016575635.1	XP_019227939.1	XP_009760453.1	XP_016483342.1	XP_009596377.1	XP_004229830.1	XP_015061999.1	XP_006339450.1	CPFTSY	Proteína receptora de partículas de reconocimiento de señal
7	CTEF	AT3G01440	XP_016545001.1	XP_019253482.1	XP_009772888.1	XP_016445648.1	XP_009597420.1	XP_004248376.1	XP_015056257.1	XP_006352484.1	PNSL3, PQL1, PQL2	Subunidad L3 del complejo NDH
8	CTEF	AT3G16250	XP_016567587.1	XP_019237702.1	XP_009758905.1	XP_016496644.1	XP_009599174.1	XP_004245440.1	XP_015055699.1	XP_015162590.1	NDF4, PNSB3	Subunidad B3 del complejo Proteína 4 de flujo

Continuación ...

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
												cíclico alto de electrones dependiente de NDH
9	CTEF	AT1G70760	XP_016548614.1	XP_019245098.1	XP_009787590.1	XP_016491319.1	XP_009607132.1	XP_004239333.1	XP_015074677.1	XP_006338181.1	CRR23, NDHL	Proteína 23 de reducción clororespiratoria, Subunidad L del complejo NAD(P)H deshidrogenasa
10	CTEF	AT1G60950	XP_016539057.1	XP_019249985.1	XP_009796636.1	XP_016456381.1	XP_009600605.1	XP_004249046.2	XP_015089052.1	XP_006367399.1	ATFD2, FD2, FED A	Ferredoxina 2
11	CTEF	AT2G05620	XP_016566056.1	XP_019228292.1	XP_009803557.1	XP_016444880.1	XP_009592093.1	XP_004247764.1	XP_015086047.1	XP_006354442.1	ATPGR5, PGR5	Proteína 5 de regulación de gradiente de protones
12	CTEF	AT4G04640	XP_016560123.1	XP_019267152.1	XP_009760449.1	XP_016494762.1	XP_009594925.1	XP_004232711.1	XP_015065901.1	XP_006348117.1	ATPC1	Subunidad gamma de la ATP sintasa cloroplástica
13	CTEF	AT1G18730	XP_016580636.1	XP_019258044.1	XP_009757265.1	XP_016451654.1	XP_009618462.1	XP_010314185.1	XP_015059172.1	XP_006354996.1	NDF6, PNSB4	Subunidad B4 del complejo NDH
14	CTEF	AT5G59400	XP_016577771.1	XP_019247595.1	XP_009799103.1	XP_016506820.1	XP_009622237.1	XP_004241224.1	XP_015080126.1	XP_006350776.1	PGRL2	Proteína parálogo de PGRL1AB
15	CTEF	AT3G21200	XP_016562378.1	XP_019229890.1	XP_009758668.1	XP_016457888.1	XP_009622291.1	XP_004235509.1	XP_015070861.1	XP_006342866.1	GBP, PGR7	Proteína de unión GBP Proteína 7 de regulación de gradiente de protones
16	CTEF	AT4G01050	XP_016538199.1	XP_019243697.1	XP_009761641.1	XP_016471727.1	XP_009623669.1	XP_010326928.1	XP_015062150.1	XP_006339688.1	TROL	Rodanasa tilacoidal
17	CTEF	AT5G21930	XP_016537626.1	XP_019258833.1	XP_009767519.1	XP_016465641.1	XP_009624550.1	XP_004245045.1	XP_015084884.1	XP_006353855.1	PAA2	ATPasa tipo P
18	CTEF	AT5G64040	XP_016552487.1	XP_019229018.1	XP_009772436.1	XP_016433223.1	XP_009625574.1	NP_001316061.1	XP_015085504.1	XP_006352219.1	PSAN	Subunidad N del PSI

Continuación ...

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
19	CTEF	AT4G33520	XP_016539224.1	XP_019246469.1	XP_009792008.1	XP_016437598.1	XP_009627777.1	XP_004230531.1	XP_015055809.1	XP_006351785.1	ATHMAC6, ATHMP38, HMA6, PAA1, PCH1	ATPasa 6 de metales pesados Proteína 38 asociada a metales pesados Chaperón plástico 1
20	CTEF	AT1G64770	XP_016565140.1	XP_019243125.1	XP_009797485.1	XP_016453395.1	XP_018627053.1	XP_004234806.1	XP_015069771.1	XP_006366888.1	NDF2, NDH45, PNSB2	Subunidad 45 del complejo NAD(P)H deshidrogenasa Proteína 2 de flujo cíclico alto de electrones dependiente de NDH Subunidad B2 del complejo NDH
21	CTEF	AT1G60600	XP_016539267.1	XP_019243896.1	XP_009774982.1	XP_016501392.1	XP_033512346.1	XP_004230559.1	XP_015057932.1	XP_015166132.1	ABC4	Proteína 4 de desarrollo aberrante en cloroplasto
22	CTEF	AT4G27800	XP_016564345.1	XP_019251970.1	XP_009784185.1	XP_016433881.1	XP_009626325.1	XP_004234983.1	XP_015070076.1	XP_006350522.1	PPH1, TAP38	Fosfatasa cloroplástica 1, Fosfatasa 38 asociada al tilacoide
23	CDL	AT3G54890	XP_016573908.1	XP_019223787.1	XP_009792367.1	XP_016499647.1	XP_009590581.1	NP_001234032.2	XP_015076138.1	XP_006345801.1	LHCA1	Proteína 1 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI
24	CDL	AT1G15820	XP_016539210.1	XP_019232616.1	XP_009770890.1	XP_016469705.1	XP_009613268.1	NP_001296291.1	XP_015083134.1	XP_006351797.1	LHCB6	Proteína 6 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII
25	CDL	AT1G61520	XP_016545107.1	XP_019233455.1	XP_009778440.1	XP_016461266.1	XP_009631536.1	XP_004251826.1	XP_015061153.1	XP_006350000.1	LHCA3	Proteína 3 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI
26	CDL	AT1G76570	XP_016568187.1	XP_019239227.1	XP_009788730.1	XP_016505334.1	XP_009595950.1	XP_004238472.1	XP_015073478.1	XP_006342200.1	LHCB7	Proteína 7 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII

Continuación ...

Nº	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
27	CDL	AT5G398 30	XP_016559044. 1	XP_019258552. 1	XP_009779589. 1	XP_016432770. 1	XP_009598417. 1	XP_004233360. 1	XP_015063255. 1	XP_006357113. 1	DEG8, DEGP8	Proteasa DegP8, Proteína 8 de degradación de proteínas periplásmicas
28	CDL	AT1G547 80	XP_016538515. 1	XP_019230003. 1	XP_009773598. 1	XP_016508438. 1	XP_009602455. 1	XP_004230168. 1	XP_015059377. 1	XP_006361876. 1	TLP18.3	Proteína 18.3 del lumen del tilacoide
29	CDL	AT4G183 70	XP_016537516. 1	XP_019250471. 1	XP_009778590. 1	XP_016452666. 1	XP_009604669. 1	XP_004244974. 1	XP_015085354. 1	XP_006355414. 1	DEG5, DEGP5, HHOA	Proteasa DegP5, Proteína 5 de degradación de proteínas periplásmicas, Precursor de proteasa HHOA
30	CDL	AT1G083 80	XP_016577956. 1	XP_019260195. 1	XP_009793460. 1	XP_016441914. 1	XP_009609016. 1	XP_004241330. 1	XP_015079595. 1	XP_006361086. 1	PSAO	Subunidad O del PSI
31	CDL	AT5G542 70	XP_016581287. 1	XP_019267016. 1	XP_009796328. 1	XP_016467476. 1	XP_009611990. 1	XP_004244187. 1	XP_015082011. 1	XP_006360126. 1	LHCB3, LHCB3*1	Proteína 3 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII
32	CDL	AT1G756 90	XP_016568385. 1	XP_019238104. 1	XP_009783022. 1	XP_016472391. 1	XP_009613528. 1	NP_001307325. 1	XP_015074099. 1	XP_006342036. 1	LQY1	Proteína 1 de bajo rendimiento cuántico del PSI1
33	CDL	AT3G279 25	XP_016561552. 1	XP_019237479. 1	XP_009769548. 1	XP_016504734. 1	XP_009614636. 1	XP_004232295. 1	XP_015066423. 1	XP_006338559. 1	DEG1, DEGP1	Proteasa DegP1, Proteína 1 de degradación de proteínas periplásmicas
34	CDL	AT4G103 40	XP_016582060. 1	XP_019248008. 1	XP_009781366. 1	XP_016458800. 1	XP_009616313. 1	NP_001317571. 1	XP_015079212. 1	XP_006357455. 1	LHCB5	Proteína 5 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSII
35	CDL	AT3G474 70	XP_016563248. 1	XP_019233274. 1	XP_009773617. 1	XP_016450084. 1	XP_009618704. 1	NP_001316908. 1	XP_015069929. 1	NP_001275056. 1	CAB4, LHCA4	Proteína 4 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI
36	CDL	AT5G570 30	XP_016540360. 1	XP_019240081. 1	XP_009779493. 1	XP_016467034. 1	XP_009622235. 1	NP_001234337. 2	XP_015061337. 1	XP_006353544. 1	LUT2	Proteína de biosíntesis de luteína

Continuación ...

Nº	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
37	CDL	AT1G55480	XP_016582471.1	XP_019244047.1	XP_009788957.1	XP_016512661.1	XP_009624630.1	XP_004228646.1	XP_015062563.1	XP_006354117.1	ZKT, MET1	Proteína de dominio PDZ y motivo TPR
38	CDL	AT1G19150	XP_016540320.1	XP_019246931.1	XP_009759850.1	XP_016462153.1	XP_009627312.1	XP_004251698.1	XP_015061573.1	XP_006345258.1	LHCA6, LHCA2*1	Proteína 6 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI
39	CDL	AT2G21970	XP_016552091.1	XP_019266349.1	XP_009794125.1	XP_016482252.1	XP_009630394.1	XP_004237444.1	XP_015074332.1	XP_006362797.2	SEP2	Proteína 2 de estrés mejorado
40	CDL	AT2G47940	XP_016565689.1	XP_019263077.1	XP_009768575.1	XP_016498240.1	XP_009631856.1	XP_004247469.1	XP_015088213.1	XP_006352801.1	DEG2, DEGP2, EMB3117	Proteasa DegP2, Proteína 2 de degradación de proteínas periplásmicas
41	CDL	AT1G45474	XP_016538825.1	XP_019255973.1	XP_009760096.1	XP_016450586.1	XP_033508481.1	XP_004242951.1	XP_015082116.1	XP_006343439.1	LHCA5	Proteína 5 de unión a clorofila A/B captadora de luz asociada al PSI
42	CRPF	AT1G32060	XP_016571704.1	XP_019254157.1	XP_009783382.1	XP_016513394.1	XP_009609042.1	XP_004245935.1	XP_015084924.1	XP_006352922.1	PRK	Fosforibulosuquinas a
43	CRPF	AT3G04790	XP_016538396.1	XP_019258226.1	XP_009771097.1	XP_016451271.1	XP_009610024.1	XP_004230104.1	XP_015057646.1	XP_006347763.1	RPI	Ribulosa 5 fosfato isomerasa
44	CRPF	AT2G21170	XP_016539907.1	XP_019265119.1	XP_009768928.1	XP_016434191.1	XP_009590743.1	XP_004230885.1	XP_015055888.1	XP_006367334.1	TPI	Triosa fosfato isomerasa
45	CRPF	AT5G61410	XP_016563257.1	XP_019243047.1	XP_009798423.1	XP_016500546.1	XP_009616401.1	NP_001333814.1	XP_015069597.1	XP_006364582.1	RPE	Ribulosa fosfato 3 epimerasa
46	CRPF	AT3G55800	XP_016573389.1	XP_019237329.1	XP_009776701.1	XP_016450781.1	XP_009622770.1	NP_001234585.1	XP_015076224.1	XP_006355654.1	SBPASE	Sedoheptulosa 1,7 bifosfatasa
47	CRPF	AT1G42970	XP_016551558.1	XP_019253437.1	XP_009786329.1	XP_016479929.1	XP_009629570.1	XP_004238446.3	XP_015073318.1	XP_006342156.2	GAPB	Gliceraldehído 3 fosfato deshidrogenasa subunidad B
48	CRPF	AT3G54050	XP_016542325.1	XP_019242936.1	XP_009783757.1	XP_016461409.1	XP_009607392.1	XP_004246365.1	XP_015088019.1	NP_001274840.1	HCEF1	Proteína de flujo cíclico alto de electrones 1 Fructosa 1,6 bifosfato fosfatasa

Continuación ...

Nº	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
49	CRPF	AT4G31390	XP_016573897.1	XP_019264610.1	XP_009792950.1	XP_016469412.1	XP_009592940.1	NP_001305094.1	XP_015085251.1	XP_015167731.1	ABC1K1, ACDO1, PGR6	Proteína de regulación de gradiente de protones 6, Quinasa homóloga a ABC-1 relacionada a degradación de clorofila y estrés oxidativo
50	CRPF	ATCG00490	YP_006666038.1	YP_009421365.1	YP_008563096.1	YP_635647.1	NP_054507.1	YP_398871.1	YP_009429458.1	YP_358684.1	RBCL	Subunidad larga de RuBisCO
51	EFI	AT5G44650	XP_016545493.1	XP_019224770.1	XP_009776645.1	XP_016499313.1	XP_009604700.1	XP_004248408.1	XP_015056149.1	XP_006352612.1	CEST, Y3IP1, YCF3	Proteína cloroplástica de mejora de tolerancia al estrés, proteína interactiva 1 YCF3
52	EFI	AT3G08010	XP_016557934.1	XP_019236932.1	XP_009790089.1	XP_016508016.1	XP_009605792.1	NP_001316880.1	XP_015066513.1	XP_006345307.1	ATAB2	Proteína de unión a ARN TAB2
53	EFI	AT2G15820	XP_016548067.1	XP_019236419.1	XP_009803628.1	XP_016467273.1	XP_009616749.1	XP_019066603.1	XP_027768703.1	XP_006349130.1	OTP51	Proteína 51 de transcripción de organelos
54	EFI	AT3G55250	XP_016561546.1	XP_019225345.1	XP_009790144.1	XP_016463795.1	XP_009622883.1	XP_004232292.1	XP_015066850.1	NP_001275474.1	PDE329, PSA3	Proteína 3 de ensamblaje de PS1
55	EFI	AT2G34860	XP_016577188.1	XP_019224123.1	XP_009781260.1	XP_016445729.1	XP_009625623.1	XP_004228692.1	XP_015062423.1	XP_006354170.1	EDA3, PSA2	Proteína 3 de detención del desarrollo del saco embrionario
56	EFI	AT4G15510	XP_016539333.1	XP_019230544.1	XP_009781821.1	XP_016473431.1	XP_033517142.1	XP_004230618.1	XP_015075316.1	XP_006351709.1	PPD1	Proteína de dominio PSBP 1
57	EFI	AT1G22700	XP_016569744.1	XP_019264802.1	XP_009802142.1	XP_016465871.1	XP_009630134.1	XP_004250374.1	XP_015058851.1	XP_006351160.1	PYG7	Proteína TPR homóloga a YCF37
58	EFI	AT3G22690	XP_016565909.1	XP_019224038.1	XP_009802509.1	XP_016433251.1	XP_009602622.1	XP_004247673.1	XP_015086542.1	XP_015170478.1	YS1	Proteína PPR YS1 de plántula amarilla
59	EFI	AT5G35220	XP_016555046.1	XP_019227635.1	XP_009762211.1	XP_016486903.1	XP_009598274.1	NP_001299816.1	XP_015056014.1	XP_006339202.1	AMOS1, EGY1, EVR3	Proteína 1 sensible a amonio, Proteína 3 potenciadora de variegación

Continuación ...

Nº	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
60	EFII	AT4G35250	XP_016540029.1	XP_019252708.1	XP_009793732.1	XP_016507639.1	XP_009591039.1	XP_004231083.1	XP_015054759.1	XP_006364526.1	HCF244	Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila 244
61	EFII	AT3G60370	XP_016556457.1	XP_019257115.1	XP_009801173.1	XP_016505043.1	XP_009591076.1	XP_004248526.1	XP_015089206.1	XP_006359593.1	FKBP20-2	Inmunofilina FKBP20-2
62	EFII	AT1G05385	XP_016565850.1	XP_019228369.1	XP_009773424.1	XP_016495058.1	XP_009591436.1	XP_004247356.1	XP_015088110.1	XP_006360796.1	PSB27-H1. LPA19	Proteína homóloga a Psb27, Proteína 19 de acumulación del PSII
63	EFII	AT1G16720	XP_016546536.1	XP_019234139.1	XP_009773624.1	XP_016476678.1	XP_009627832.1	XP_004244793.1	XP_015085197.1	XP_006364261.1	HCF173	Proteína de fenotipo de alta fluorescencia de clorofila 173
64	EFII	AT2G20890	XP_016557249.1	XP_019250052.1	XP_009774759.1	XP_016451871.1	XP_009598990.1	XP_004243305.1	XP_015082054.1	NP_001275338.1	PSB29, THF1	Subunidad 29 del PSII, Proteína 1 de formación de tilacoide
65	EFII	AT5G24120	XP_016564454.1	XP_019230135.1	XP_009785134.1	XP_016512797.1	XP_009601650.1	XP_004234179.1	XP_015070569.1	XP_006350582.1	SIG5	Factor sigma 5
66	EFII	AT1G02910	XP_016565747.1	XP_019261210.1	XP_009775619.1	XP_016496215.1	XP_009604380.1	XP_004247437.1	XP_015088294.1	XP_006359397.1	LPA1	Proteína 1 de acumulación del PSII
67	EFII	AT4G19100	XP_016552267.1	XP_019239654.1	XP_009764577.1	XP_016454050.1	XP_009610057.1	XP_004253084.1	XP_015059548.1	XP_006342491.1	PAM68	Proteína de función desconocida involucrada en el ensamblaje del PSDII
68	EFII	AT4G35760	XP_016560447.1	XP_019233731.1	XP_009779309.1	XP_016472439.1	XP_009611851.1	NP_001298273.1	XP_015066877.1	XP_006340794.1	LTO1	Oxidoreductasa de tiol del lumen del tilacoide 1
69	EFII	AT3G46610	XP_016561652.1	XP_019225540.1	XP_009768594.1	XP_016481665.1	XP_009590837.1	XP_004231824.1	XP_015066271.1	XP_006338641.1	LPE1	Proteína 1 de baja eficiencia fotosintética tipo PPR
70	EFII	AT1G34000	XP_016569417.1	XP_019257179.1	XP_009789919.1	XP_016464759.1	XP_009618464.1	XP_004237827.1	XP_015074254.1	XP_006359045.1	OHP2	Proteína 1 de familia LHC con dominio transmembranal alfa hélice

Continuación ...

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
71	EFII	AT1G06680	XP_016556969.1	XP_019249234.1	XP_009765610.1	XP_016462643.1	XP_009618672.1	NP_001234109.2	XP_015081939.1	NP_001274949.1	OE23, OEE2, PSBP-1, PSII-P	Subunidad 23 del complejo de evolución de oxígeno, Proteína potenciadora 2 de evolución de oxígeno, Subunidad P del PSII
72	EFII	AT1G73060	XP_016578455.1	XP_019267695.1	XP_009764803.1	XP_016506877.1	XP_009627900.1	XP_004241678.1	XP_015079243.1	XP_006356253.1	LPA3	Proteína 3 de acumulación del PSII
73	EFII	AT1G79040	XP_016581568.1	XP_019255720.1	XP_009774551.1	XP_016490449.1	XP_009630054.1	NP_001234042.1	XP_015082084.1	NP_001275173.1	PSBR	Subunidad R del PSII
74	EFII	AT1G64150	XP_016566176.1	XP_019236130.1	XP_009762731.1	XP_016459239.1	XP_009630286.1	XP_004245555.1	XP_015085641.1	XP_006343910.1	BICAT1, CCHA1, PAM71	Transportador 1 de cationes bivalente, transportador antiporte Ca <sup>2+</sup> /H <sup>+</sup>
75	EFII	AT1G71500	XP_016569905.1	XP_019229747.1	XP_009767327.1	XP_016452550.1	XP_009617970.1	XP_004250718.1	XP_015058684.1	XP_006363858.1	PSB33, LIL8	Proteína conservada de plastidio PSB33, Subunidad 33 del PSII
76	EFII	AT1G03600	XP_016555469.1	XP_019236445.1	XP_009788089.1	XP_016514812.1	XP_009619307.1	XP_004243333.3	XP_015080300.1	XP_006357500.1	PSB27	Proteína 27 de reparación del PSII
77	OMR	AT1G67840	XP_016547767.1	XP_019223340.1	XP_009779720.1	XP_016484925.1	XP_009602875.3	XP_004239136.1	XP_015076377.1	XP_006357595.1	CSK	Quinasa censora de cloroplasto
78	OMR	AT1G61800	XP_016565767.1	XP_019249649.1	XP_009802193.1	XP_016451801.1	XP_009617374.1	XP_004240145.1	XP_015075751.1	XP_006367280.1	GPT2	Traslador 2 de glucosa 6 fosfato/fosfato
79	OMR	AT1G75540	XP_016539822.1	XP_019237042.1	XP_009788268.1	XP_016476044.1	XP_009621729.1	XP_010315326.1	XP_015072083.1	XP_006362043.1	ATBBX21, BOX21, BBX21, LHUS, STH2	Factor de transcripción BBX21 tipo B-box dedos de zinc
80	OMR	AT5G50950	XP_016555618.1	XP_019256859.1	XP_009778286.1	XP_016452393.1	XP_009622148.1	XP_004240578.1	XP_015088571.1	NP_001275422.1	FUM2	Fumarasa 2
81	OMR	AT4G26160	XP_016580284.1	XP_019247603.1	XP_009758616.1	XP_016479657.1	XP_009599768.1	XP_004235607.1	XP_015070821.1	XP_006346556.1	ACHT1	Tiorredoxina rica en cisteína e histidina

Continuación ...

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
82	OMR	AT1G64860	XP_016564099.1	XP_019259164.1	XP_009771934.1	XP_016484113.1	XP_009629626.1	XP_004235299.1	XP_015070237.1	XP_015164353.1	SIGA	Subunidad sigma 1 de ARN polimerasa cloroplástica
83	RFL	AT1G68830	XP_016547208.1	XP_019243592.1	XP_009774168.1	XP_016465652.1	XP_009598197.1	XP_004252017.1	XP_015061000.1	XP_006345732.1	STN7, STT7	Quinasa homóloga a STN7
84	RFL	AT5G57050	XP_016537783.1	XP_019260223.1	XP_009798002.1	XP_016458573.1	XP_009601904.1	XP_004245071.1	XP_015084854.1	XP_006342498.1	ABI2, ATABI2	Fosfatasa de traducción de ABA
85	RFL	AT1G55670	XP_016581512.1	XP_019251842.1	XP_009776685.1	XP_016509019.1	XP_009603986.1	XP_004244001.1	XP_015082738.1	XP_006346076.1	PSAG	Subunidad G del PSI
86	RFL	AT4G04850	XP_016554905.1	XP_019243184.1	XP_009759003.1	XP_016446104.1	XP_009608242.1	XP_004250822.1	XP_015058181.1	XP_006359366.1	ATKEA3, KEA3	Transportador 3 antiporte de K+
87	RFL	AT1G32070	XP_016545838.1	XP_019235166.1	XP_009780441.1	XP_016498446.1	XP_009614145.1	XP_004249035.1	XP_015055644.1	XP_006362337.1	NSI, GNAT2, SNAT	N-Acetil transferasa 2 asociada a GCN5, N-Acetiltransferasa de serotonina
88	RFL	AT5G01920	XP_016543155.1	XP_019254703.1	XP_009761327.1	XP_016492889.1	XP_009615721.1	XP_004249613.1	XP_015056023.1	XP_006338929.1	STN8	Proteína de estado de transición 8
89	RFL	AT5G52100	XP_016564698.1	XP_019239398.1	XP_009768916.1	XP_016481977.1	XP_009615950.1	XP_010317575.1	XP_015070859.1	XP_006353365.1	CRR1	Proteína de reducción clororespiratoria 1
90	RFL	AT5G52520	XP_016538326.1	XP_019237170.1	XP_009788241.1	XP_016455418.1	XP_009617001.1	XP_004230061.1	XP_015061616.1	XP_006347703.1	OVA6, PRORS1	Protil ARNt sintasa 1
91	RFL	AT4G01800	XP_016540060.1	XP_019244306.1	XP_009763763.1	XP_016509980.1	XP_009617033.1	XP_010323109.1	XP_015055889.1	XP_006349142.1	AGY1, SECA1	Subunidad de ATPasa cloroplástica
92	RFL	AT3G03380	XP_016560836.1	XP_019244231.1	XP_009794004.1	XP_016491263.1	XP_009617189.1	XP_004231993.1	XP_015066151.1	XP_015169104.1	DEG7, DEGP7	Proteasa DEGP 7, Proteína de degradación periplasmática 7
93	RFL	AT1G77510	XP_016575175.1	XP_019231449.1	XP_009801261.1	XP_016472291.1	XP_009618352.1	XP_010321305.1	XP_015076618.1	XP_006345766.1	ATPDI6, ATPDIL1-2, PDI6, PDIL1-2	Isomerasa de disulfido 6
94	RFL	AT3G01480	XP_016561540.1	XP_019225382.1	XP_009790146.1	XP_016463793.1	XP_009622859.1	XP_004232290.1	XP_015065726.1	XP_006338550.1	CYP38	Ciclofilina 38

Continuación ...

N°	Ruta	Número AGI	Identificador CA	Identificador NA	Identificador NS	Identificador NTa	Identificador Nto	Identificador SL	Identificador SP	Identificador ST	Gen	Descripción
95	RFL	AT4G02530	XP_016540179.1	XP_019262918.1	XP_009758338.1	XP_016446845.1	XP_009624892.1	XP_004251724.1	XP_015061701.1	XP_006345223.1	MPH2	Proteína de mantenimiento del PSII a condiciones de alta luminosidad
96	RFL	AT3G11670	XP_016546249.1	XP_019250599.1	XP_009803880.1	XP_016479432.1	XP_009625568.1	XP_004228603.1	XP_015056210.1	XP_006348468.1	DGD1. ATTS02	Proteína de ensamblaje de galactolípidos
97	RFL	AT4G04020	XP_016560176.1	XP_019241604.1	XP_009795634.1	XP_016443116.1	XP_009628206.1	NP_001234183.1	XP_015066631.1	NP_001275061.1	FIB, FIB1A, PGL35	Fibrilina 1A, Plastoglobulina 35
98	RFL	AT1G68890	XP_016572690.1	XP_019234357.1	XP_009764986.1	XP_016472807.1	XP_018631880.1	XP_004237229.1	XP_015073402.1	XP_006363572.1	PHYLL0	Homólogo a genes de biosíntesis de menanoquinona
99	RFO	AT3G15850	XP_016562864.1	XP_019253102.1	XP_009772953.1	XP_016488093.1	XP_009613437.1	XP_004235954.1	XP_015070592.1	XP_006364220.1	FAD5	Desaturasa de ácidos grasos 5