

# ESQUEMAS PARA LOS CAPÍTULOS 9 A 15

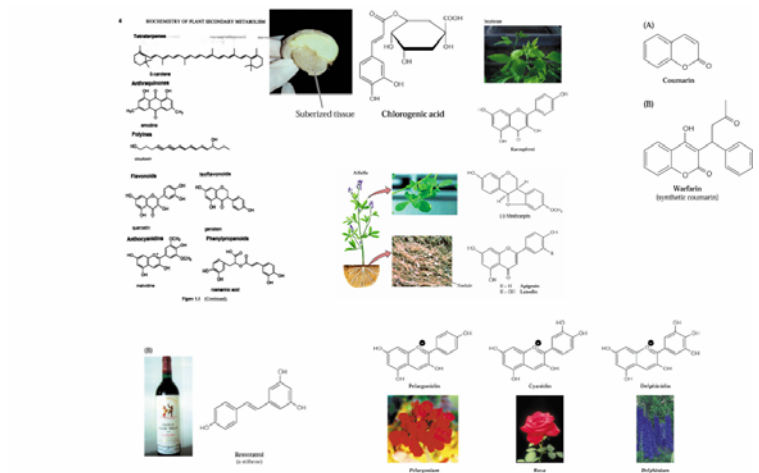
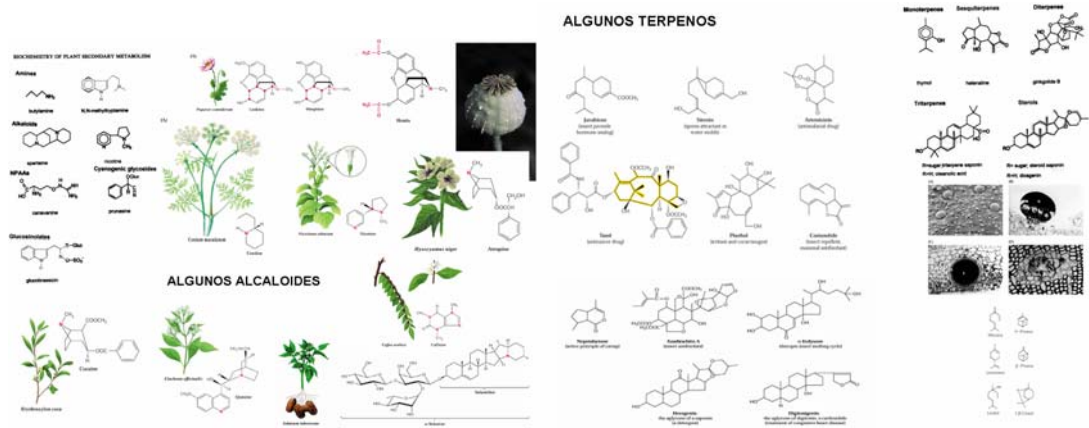
## CAPÍTULO 9. Concepto de metabolismo primario y secundario de plantas. Tipos generales de metabolitos secundarios: distribución en plantas, función, transporte y acumulación. Esquema general del metabolismo secundario de plantas.

Conceptos de metabolismo secundario. Diversidad de metabolitos secundarios.

Número aproximado de metabolitos secundarios identificados en plantas superiores

Conteniendo nitrógeno		Sin nitrógeno			
Alcaloides	12.000	Sesquiterpenos	3.000	Flavonoides	2.000
AA no proteicos	600	Monoterpenos	1.000	Poliacetilenos	1.000
Aminas	100	Diterpenos	1.000	Policétidos	750
Glucósidos		Triterpenos, este- roides, saponinas	4.000	Fenilpropanoides	500
Cianogenéticos	100	Tetraperpenos	350		
Glucosinolatos	100				

(Tomado de: M. Wink, Biochemistry of plant secondary metabolism. Sheffield Academic Press. Sheffield, UK.)



# PRINCIPALES RUTAS DE BIOSÍNTESIS DE METABOLITOS SECUNDARIOS

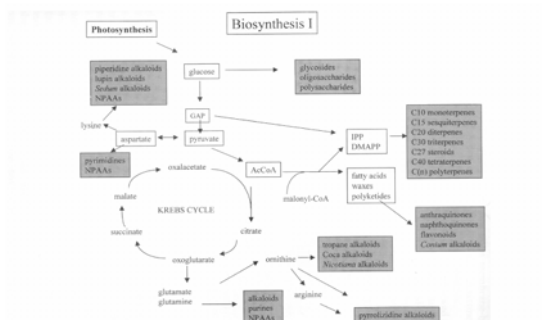


Figure 1.2 Main pathways leading to secondary metabolites. Abbreviations: IPP, isopentenyl diphosphate; DMAPP, dimethyl allyl diphosphate; GAP, glyceraldehyde-3-phosphate; NPAAs, nonprotein amino acids; AcCoA, acetyl coenzyme A.

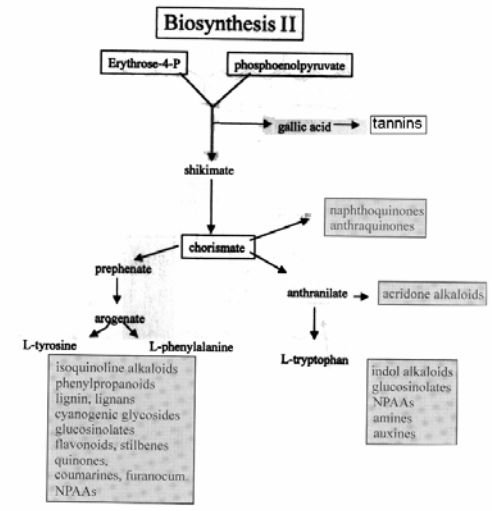
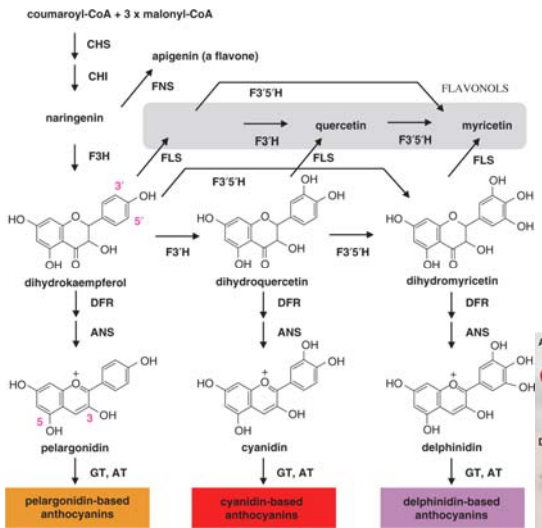


Figure 1.3 Several pathways of secondary metabolites derive from precursors in the shikimate pathway. Abbreviation: NPAAs, nonprotein amino acids.



Katsumoto, Y. et al. Plant Cell Physiol. 2007 48:1589-1600



## Lugares de acumulación y biosíntesis de metabolitos secundarios

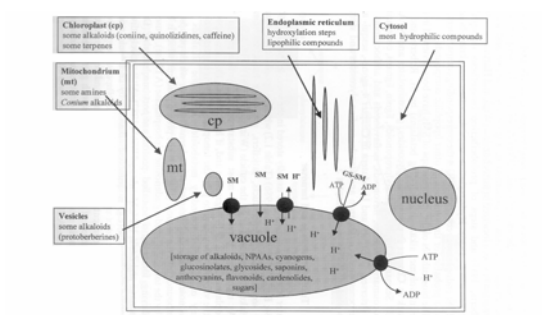


Figure 1.4 Compartmentation of biosynthesis and sequestration. Abbreviations: SM, secondary metabolite; GS-SM, conjugate of SM with glutathione; NPAAs, nonprotein amino acids; ATP, adenosine triphosphate; ADP, adenosine diphosphate.

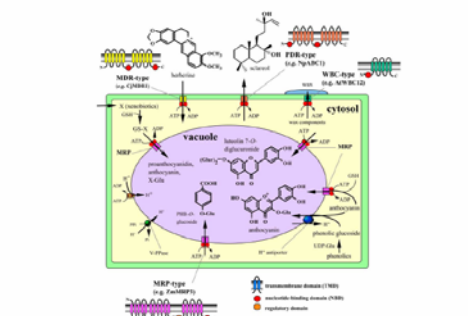


Fig. 2. Scheme of membrane transport of secondary metabolites and involvement of ABC transporters in plant cells. Representative natural products, which are proposed to be transported by plant ABC transporters, are drawn. Typical topology of each ABC transporter subfamily are also drawn. Transport processes of each secondary metabolite mediated by ABC transporters are described in the text.

BIOCHEMISTRY OF PLANT SECONDARY METABOLISM

Table 1.2 Examples for vacuolar sequestration of secondary metabolites (Wink, 1997)

Phenolics	
Anthocyanins	Isoflavone malonyl glycosides
Berginin	Kaempferol 3,7-O-glycoside
Coumaroyl-glycosides (esculin)	Orientin-C-glycosides
Flavonol-glycosides	Pterocarpan malonyl glycosides
Gallic acid	Quercetin-3-triglucoside
7-Glucosyl-pleurostemin	7-Rhamnosyl-6-hydroxyluteolin
Isoflavanone malonyl glycosides	Shikimic acid
Sinapylglycosides	Tricin 5-glucoside
Terpenoids	
Convallatoxin and other cardenolides	Oleanolic acid (3-O-glucuronide)
Gentiopicroside	Cardiac glycosides (anatoside A, C; purpureglycoside A)
Oleanolic acid (3-O-glucoside)	Saponines (avenacosides)
Oligosaccharides	
Gentianose	Gentiobiose
	Stachyose
Nitrogen-containing compounds (excluding alkaloids)	
Cyanogenic glycosides (linamarin)	Glucosinolates
Alkaloids	
Ajmalicine	Noscapine
Atropine	Papaverine
Nicotine	Polyamines
Berberine	(S)-Reticuline
Betaine	Sanguinarine
Betalains	Scopolamine
Capsaicin	(S)-Scoulerine
Catharanthine	Senecionine-N-oxide
Codeine	Serpentine
Dopamine	Solanidine
Lupanine	Thebaine
Morphine	Vindoline

### Ejemplos de transporte de metabolitos secundarios por xilema (X) y por floema (P)

- Alcaloides de quinolizidina (P)
- Alcaloides de pirrolizidina (P)
- Glucosinolatos (P)
- Glicósidos cardiacos (P)
- Glicósidos cianogenéticos (P)
- Nicotina (X)
- Alcaloides tropánicos (X)

## Lugares de almacenamiento de metabolitos secundarios

### Compuestos hidrofílicos

Vacuolas: la mayor parte de los alcaloides, aa no proteicos, saponinas, glicósidos (flavonoides, taninos, cianogenéticos, glucosinolatos), aminas...

Laticíferos: algunos alcaloides (*Lobelia*, *Papaver*, *Chelidonium*), cianógenos, aa no proteicos, glucósidos cardiacos (*Nerium*),...

Apoplasto: taninos

### Compuestos hidrofóbicos

Cutícula: ceras, flavonoides lipofílicos, terpenoides,....

Trichomes: monoterpenos, sesquiterpenos,....

Ductos resiníferos: terpenos (C10, C15, C20, C30), flavonoides lipofílicos.

Laticíferos: politerpenos, diterpenos, flavonoides lipofílicos, quinonas,....

Células oleosas: antraquinonas, terpenoides,....

Membranas plastidiales: quinonas, tetraterpenos (carotenoides),....

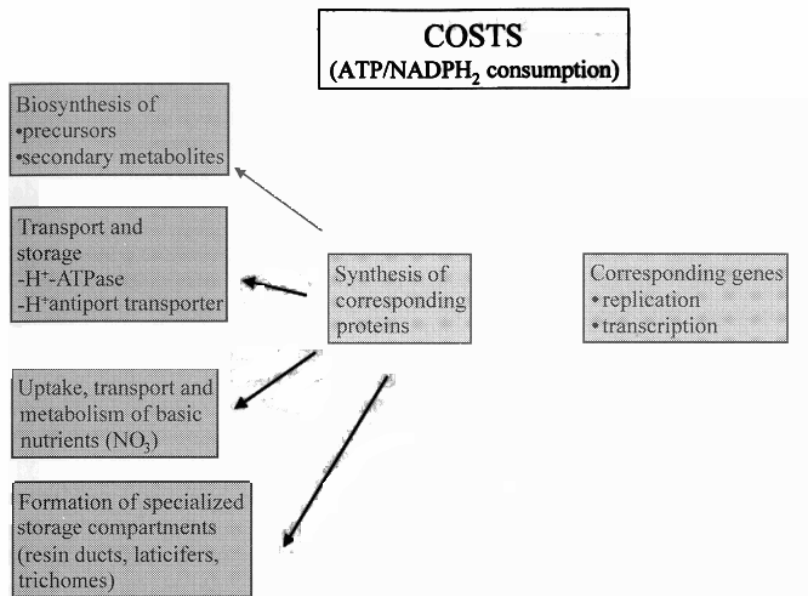


Figure 1.6 Costs of chemical defence and signal compounds. Abbreviations: ATP, adenosine triphosphate; NADPH<sub>2</sub>, nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (reduced form).

**CAPÍTULO 10. Crecimiento y desarrollo vegetal I. Concepto de crecimiento. Crecimiento y desarrollo. Diferenciación. Morfogénesis.**

Concepto y tipos de crecimiento

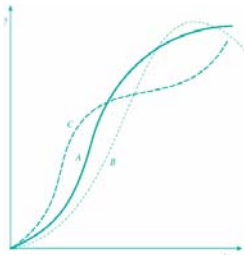
Crecimiento como aumento de masa. Masa seca y masa fresca. Caso de la germinación.

Crecimiento como aumento del número de células.

Crecimiento como aumento de longitud, superficie o volumen de un órgano.

Crecimiento en complejidad: desarrollo.

Medida del crecimiento. Expresión de los resultados. Curvas de crecimiento



**Ley del crecimiento exponencial.**

$$dy/dt = k.y; \quad y = y_0.e^{kt}$$

Tiempo de duplicación:  $t = (\ln 2) / k$

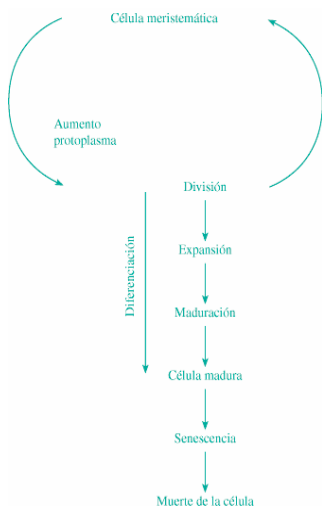
Límite o techo de crecimiento.

$$dy/dt = k.(a-y)y$$

**Factores que regulan el crecimiento. Factores limitantes del crecimiento.**

Internos	Externos
-Presencia de tejidos meristemáticos -Balance hormonal apropiado	-Disponibilidad de agua -Aporte de macro- y micro- nutrientes -Tóxicos, patógenos y depredadores -Temperatura y, en casos, su variación apropiada -Luz y, en casos, su variación apropiada .fotosíntesis, fotomorfogénesis y fotoperiodismo

Ritmos del crecimiento. La célula como unidad básica del crecimiento.



**Morfogénesis.**

Concepto de diferenciación.

Diferenciación y morfogénesis.

La diferenciación implica la expresión de genes específicos.

Órganos de crecimiento limitado y órganos de crecimiento ilimitado.

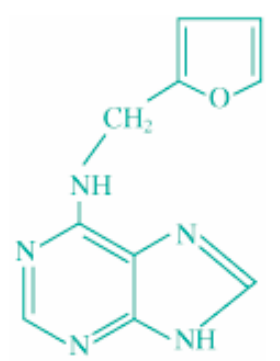
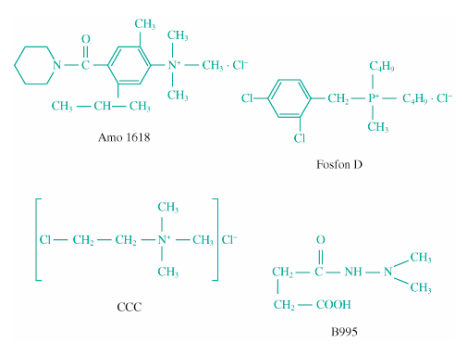
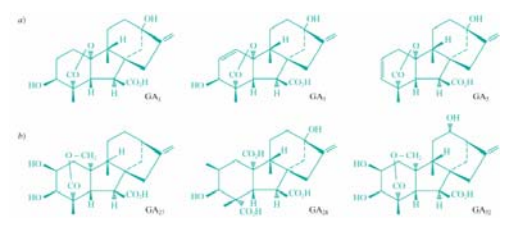
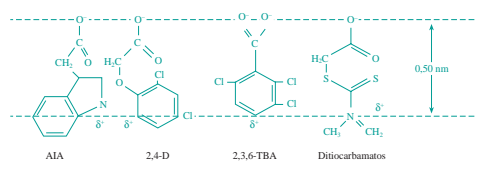
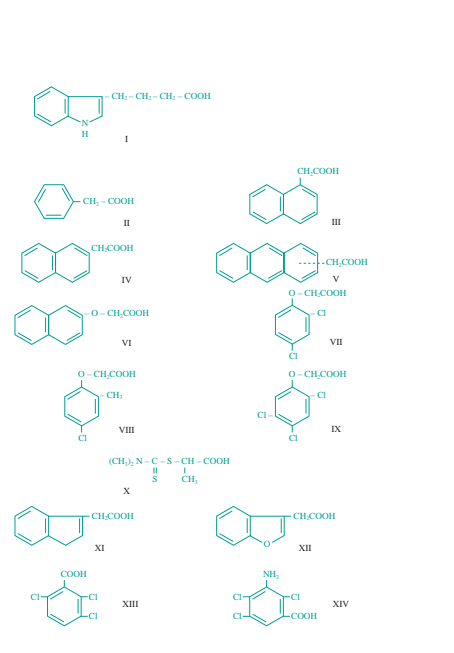
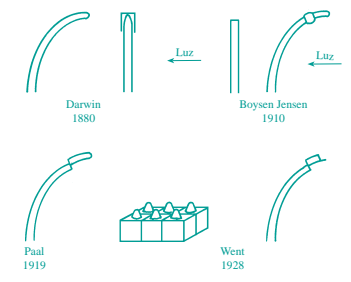
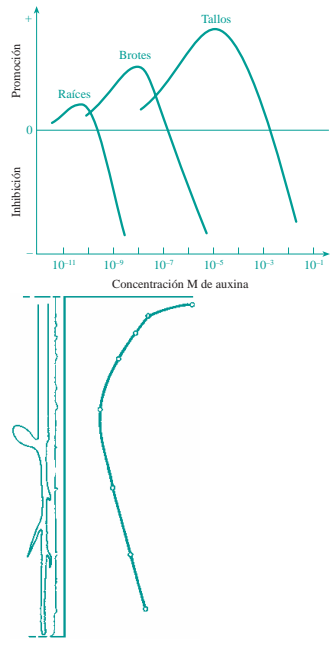
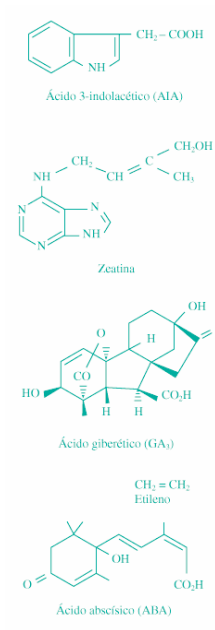
Ejemplos.

La muerte como culminación del proceso de diferenciación.

Muerte celular. Muerte de órganos.

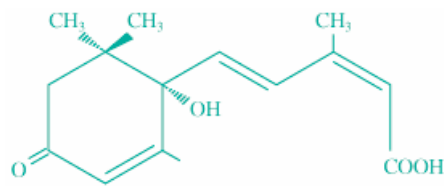
Muerte de la planta

# CAPÍTULO 11. Crecimiento y desarrollo vegetal II. Hormonas de plantas.

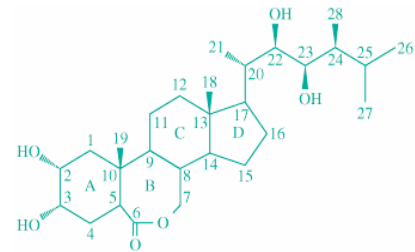
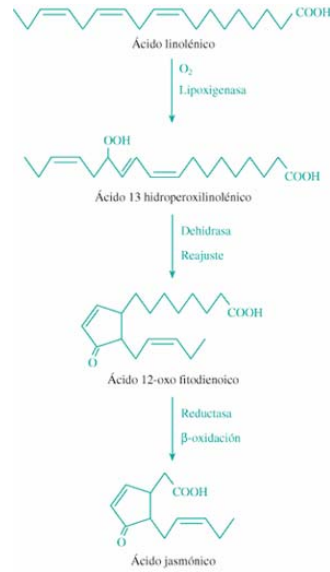
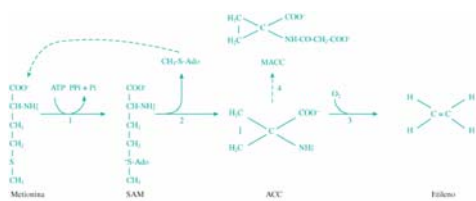


Fórmula de 6-(furfurilamino) purina o quinina

R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>	R <sub>4</sub>	Denominación	Abreviatura
	H	H	-	N <sup>6</sup> (A <sup>2</sup> -isopentenil) adenina	IP
	H	rbs	-	N <sup>6</sup> (A <sup>2</sup> -isopentenil) adenina	IRI IP
	H	rbs	-	N <sup>6</sup> (A <sup>2</sup> -isopentenil) adenina 5'-monofosfato	IR-5'PSP
	H	H	-	trans-zeatina	Z
	H	rbs	-	r-zeatina ribósido	IRZ
	H	gluc	-	r-zeatina-9-glicósido	IRGZ
	H	-	gluc	r-zeatina-7-glicósido	IRGZ
	H	alan	-	Ácido lipínico	IRALZ
	H	rbs	-	r-zeatina ribósido-5'-monofosfato	IR-5'PZ
	H	H	-	zeatina-O-glicósido	IRGZ
	H	H	-	dihidrozeatina	IRHZ
	H	-	gluc	dihidrozeatina-7-glicósido	IRH-7GZ
	H	H	-	dihidrozeatina-O-glicósido	IRHOGZ
	H	H	-	N <sup>6</sup> (benzil) adenina	BAP
	H	rbs	-	N <sup>6</sup> (benzil) adenina	IRBAP

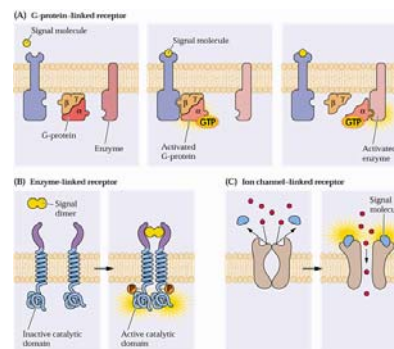
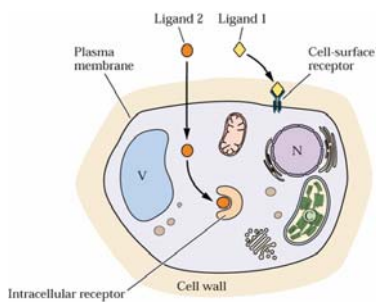


Ácido abscisico



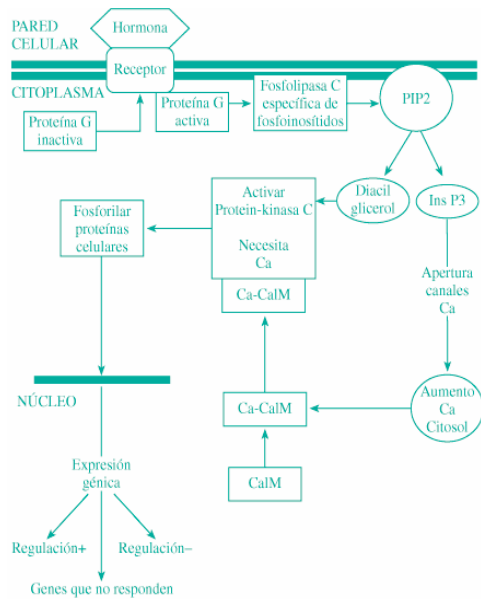
Brasinólido

POLIAMINAS, ÁCIDOS TRISPÓRICOS, ÁCIDO SALICÍLICO, AGUA OXIGENADA, PÉPTIDOS, FENOLES, .....



Buchanan, Grissem, Jones. Biochemistry and Molecular Biology of Plants.





## MECANISMOS DE ACCIÓN HORMONAL

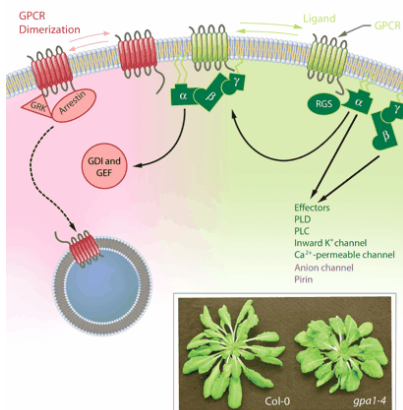
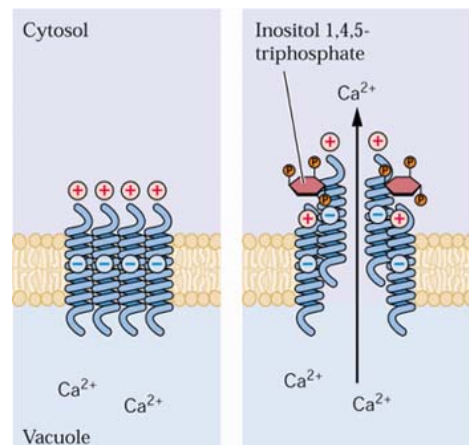
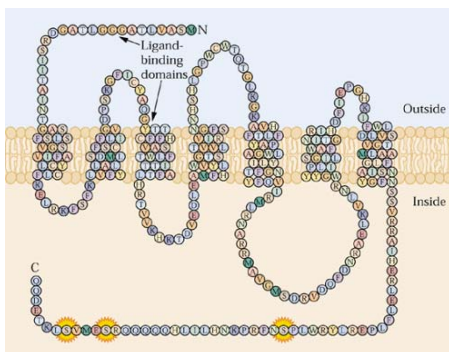
Figura 21.7.—Algunos mecanismos posibles de transducción de la señal hormonal. Para explicación, véase el texto. PIP2 = 4,5-bisfosfato fosfatidilinositol. InsP3 = inositol 1,4,5-trifosfato. CalM = Calmodulina.

(Barceló, Nicolás, Sabater y Sánchez-Tamés: Fisiología Vegetal. Pirámide)

(Buchanan, Grissem, Jones. Biochemistry and Molecular Biology of Plants.)

Receptor GCR1 de citoquininas

Receptor IP3 de tonoplasto y RE



**Fig. 1.** The G protein cycle. Components and processes found in both plants and animals are indicated in green, with darker green indicating more definitive evidence (in plants) than lighter green. Those components and processes to date reported only for plants are in purple and those reported only for animals are indicated in red. GEF (guanine nucleotide exchange factor) and GDI (guanine nucleotide dissociation inhibitor) are two G binding proteins so far only identified in animals. In addition to desensitization and internalization, arrestins also act as adapter proteins in the regulation of intracellular signaling. (inset) The round-leaf phenotype exhibited by G (*gpa1*) knockout plants of *Arabidopsis* (right), in this case, a plant with the mutant allele *gpa1-4*, in comparison with a wild-type plant of the Columbia-0 ecotype (Col-0) (left).

### G Proteins Go Green: A Plant G Protein Signaling FAQ Sheet

Sarah M. Assmann. *Science*, Vol 310, Issue 5745, 71-73, 7 October 2005

**CAPÍTULO 12. Crecimiento y desarrollo vegetal III. Factores ontogénicos y ambientales. Movimientos de las plantas. Fotomorfogénesis. Fotoperiodismo.**

Factores ontogénicos. Expresión específica de genes en la diferenciación. Mediación hormonal.

Correlaciones del crecimiento. Crecimiento coordinado. Relación masa aérea/masa subterránea (factores nutricionales y factores hormonales). Patrones de morfogénesis.

Dominancia apical (factores nutricionales y factores hormonales).

Filotaxia (índices 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 13/34 y 21/55). Flores, típicamente, monocotiledóneas 1/3 y dicotiledóneas 2/5. Hojas no más de 5/13. Órdenes mayores en piñas y otras estructuras con ejes compactos. Índices poco afectados por factores externos pero, a veces, cambian a lo largo del desarrollo.

Factores ambientales.

Movimientos de las plantas. Tipos. Movimientos de crecimiento y movimientos de variación

Desplazamiento libre

(provocados y orientados por un estímulo externo)

*Tactismos*

Movimientos de órganos

Provocados y orientados por el estímulo

*Tropismos*

Provocados pero no orientados por el estímulo

*Nastias*

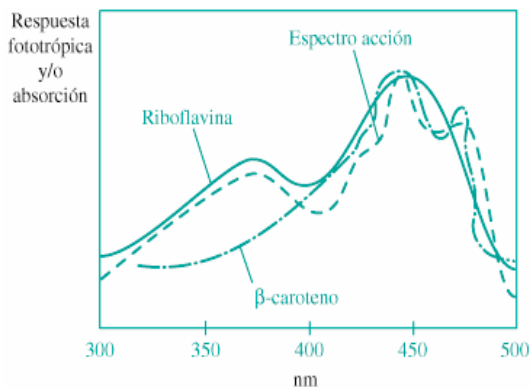
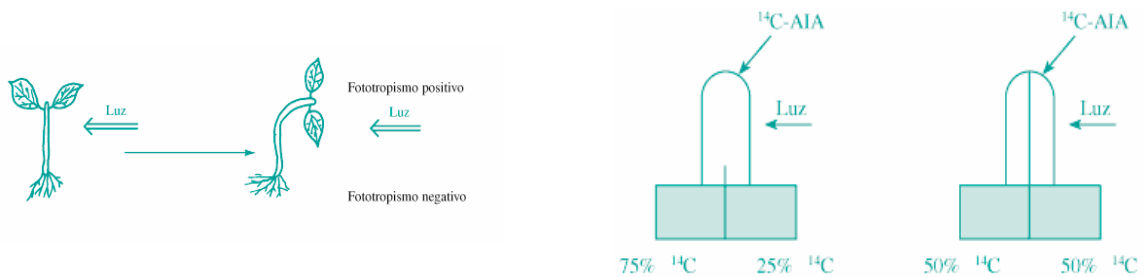
Autónomos

*Nutación*

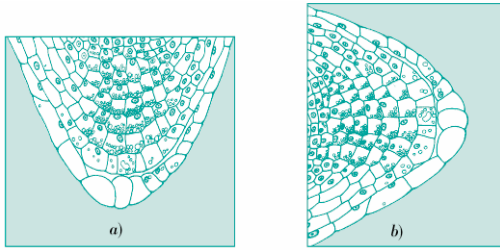
Movimientos intracelulares

*Intracitoplásmicos*

*Orientación de cloroplastos*

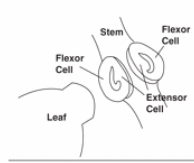




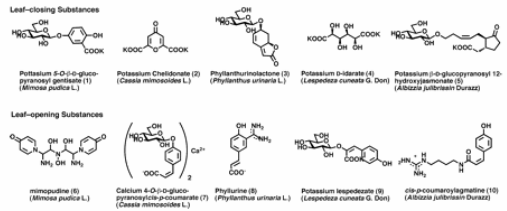
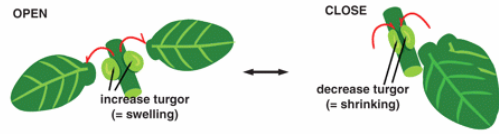


Chemical Basis of Plant Leaf Movement  
Minoru Ueda\* and Yoko Nakamura

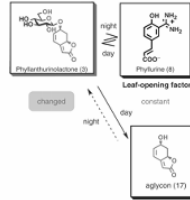
Plant and Cell Physiology  
2007 48(7):900-907



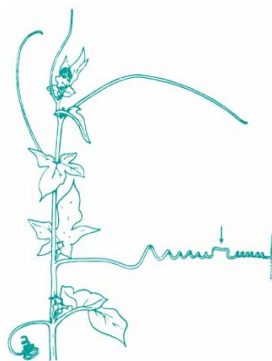
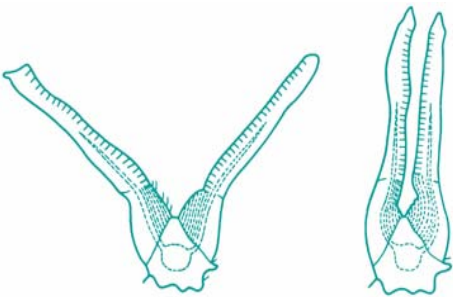
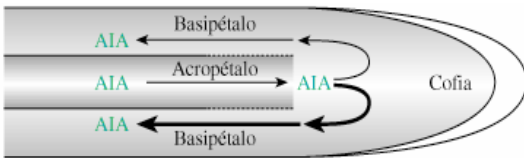
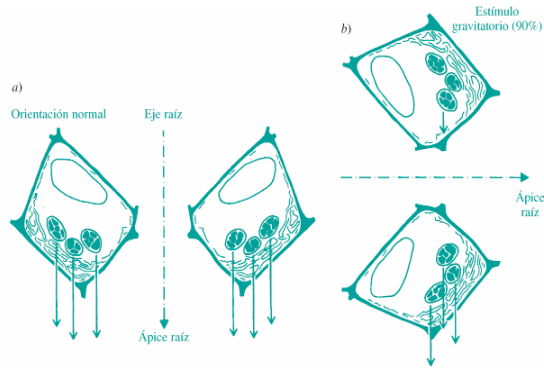
Volume change in extensor and flexor cells during leaf movement.



Leaf movement factors of five nictinastic plants.

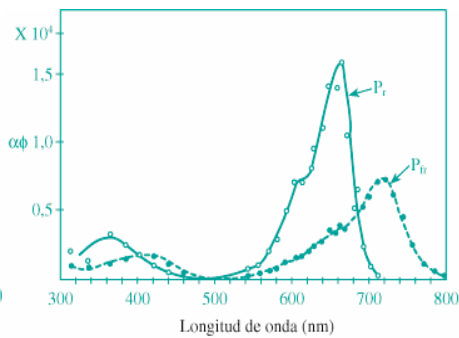
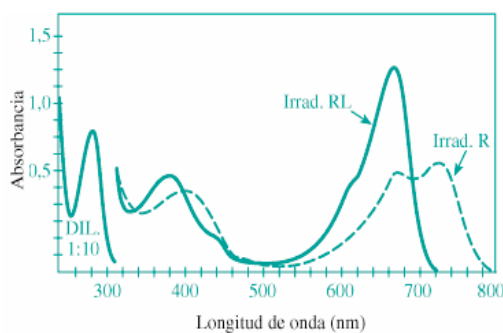
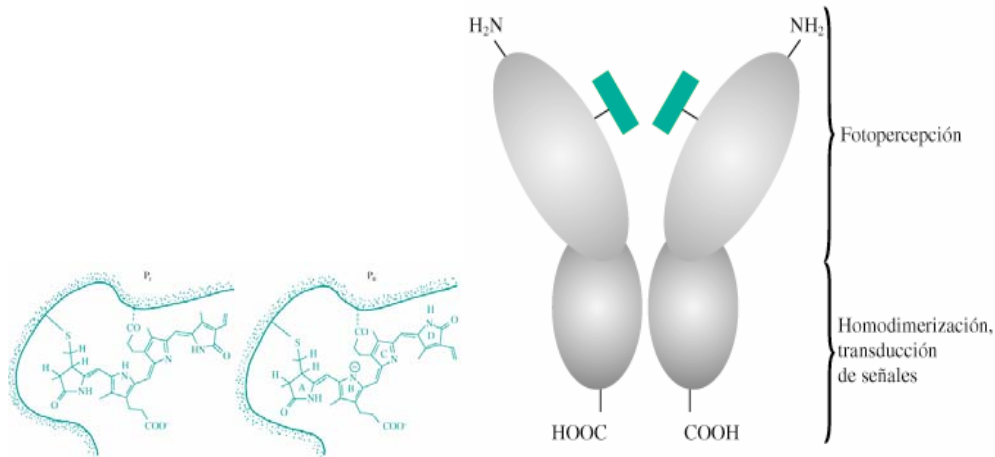
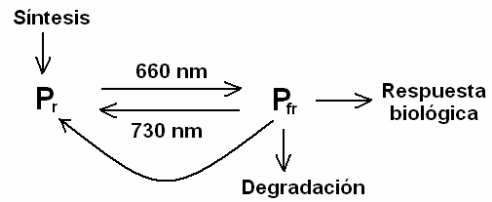


Time course changes in concentrations of the leaf-closing factor 3 and the leaf-opening factor 8 in *Phyllanthus urinaria*.



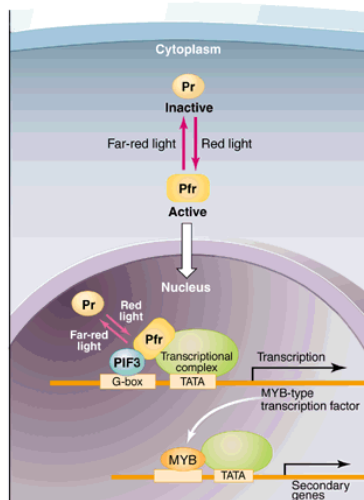
Fotomorfogénesis.  
Germinación y fitocromo.

Transformaciones del fitocromo



Espectro de absorción de una solución de fitocromo

Espectro de acción para las transformaciones fotoquímicas de Pr y Pfr



**Molecular light switches.** Light-activated gene expression in plants. The basic helix-loop-helix transcription factor PIF3 binds to a G-box motif in the promoter region of light-responsive genes. Upon absorbing red light, a phytochrome photoreceptor is converted from the inactive Pr form to the active Pfr form, which moves to the nucleus. Here, Pfr is recruited to the promoter region of target genes by binding to PIF3 and then activates the expression of genes encoding MYB class transcription factors (*CCA1*, *LHY*). The transcription factors in turn activate the expression of secondary genes. Far-red light shuts down this signaling pathway by converting Pfr back to Pr, promoting its release from the PIF3 complex. Science

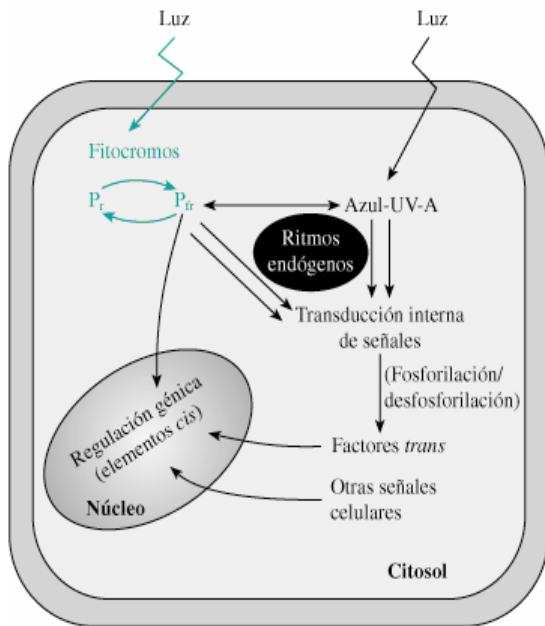
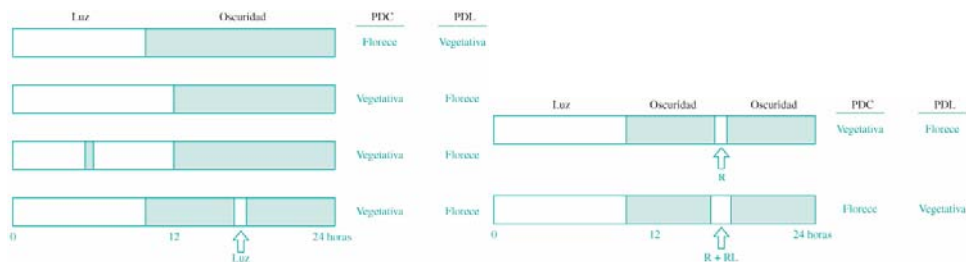


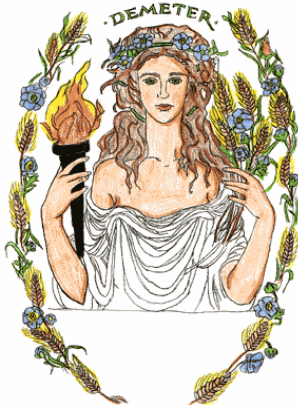
Figura 30.8.—Esquema global hipotético del mecanismo de acción de los fotorreceptores de la fotomorfogénesis (fitocromos y pigmentos azul-UV-A). Obsérvese, sucesivamente, 1) la fotorrecepción y las interacciones mutuas entre fotorreceptores y con los ritmos endógenos, 2) la cadena de transducción interna de señales y 3) la integración final de la regulación génica por medio de la interacción específica de **factores trans** y **elementos cis**. En el flujo de información desde los fotorreceptores a la regulación génica se conocen intermediarios que actúan tanto por activación como por represión. La fosforilación/desfosforilación puede ocupar un papel clave en la regulación a diversos niveles del proceso, incluido el del propio fotorreceptor.

Fotoperiodismo. Control fotoperiódico de la floración. Plantas de día corto y plantas de día largo.



Otros procesos controlados por el fitocromo.  
Dormición.  
Concepto de vernalización

La fecundidad de la Tierra y el desarrollo de las plantas en la mitología griega



Hades



Frederic Leighton—The Return of Persephone (1891)

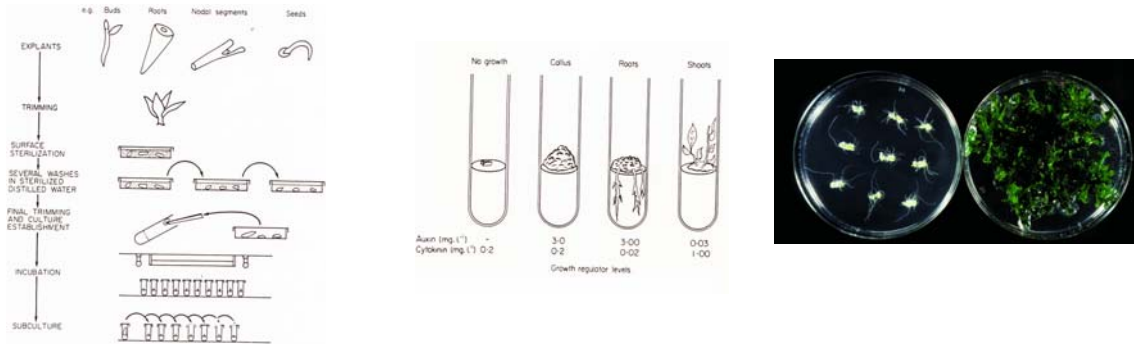
**Capítulo 13. Crecimiento y desarrollo vegetal IV. Micropropagación vegetal. Cultivos *in vitro*. Manipulación genética de la producción de metabolitos en plantas. Introducción a la biotecnología vegetal**

Cultivos *in vitro* de plantas. Cultivos celulares. Regeneración de la planta entera a partir de cultivos celulares. Micropropagación vegetal. Totipotencia de la célula vegetal.

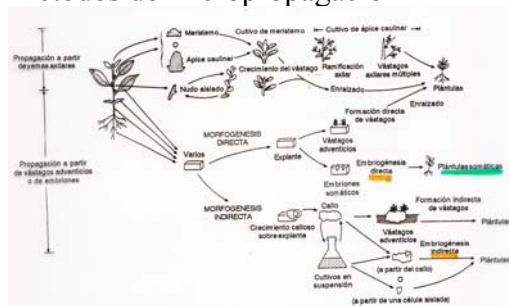
Establecimiento de un cultivo de tejido vegetal

Reguladores del crecimiento y morfogénesis

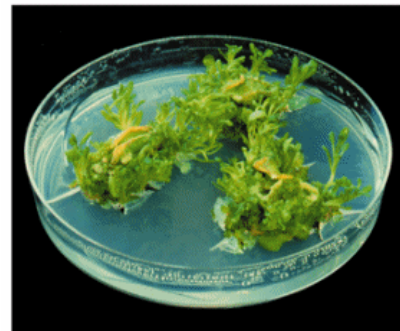
Producción de un callo e inducción de organogénesis



**Métodos de micropropagación**



**Totipotencia**

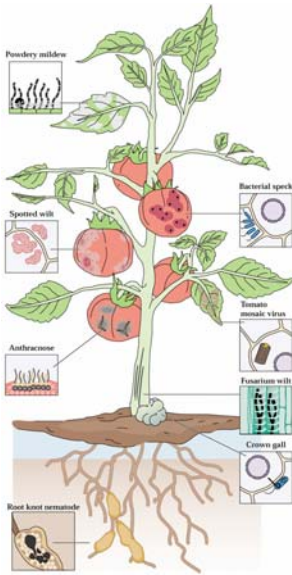


**APLICACIONES PRÁCTICAS DE LOS CULTIVO *in vitro***

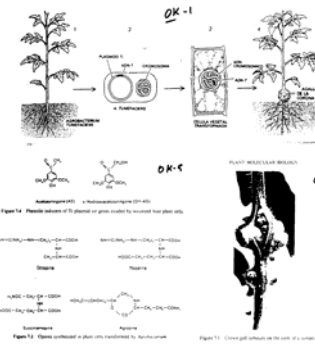
- - Rápida propagación clonal (micropropagación) de plantas de interés ornamental, leñosas o agrícola.
- - Mejora vegetal
- - Cultivo de protoplastos
- - Formación de banco de germoplasma
- - Producción de compuestos de interés farmacéutico e industrial
- - Obtención de plantas libres de virus
- - Obtención de plantas transgénicas

Transformación genética de plantas. Aislamiento y manipulación de genes.

# El plásmido Ti.



Buchanan et al.



# Plant Molecular Biology

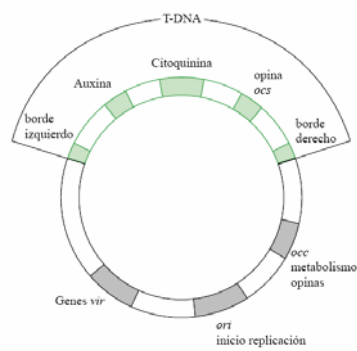


Figura 27.3 —Regiones más importantes del plásmido Ti de tipo octopina. Obsérvese que en el T-DNA (región a transferir) se hallan los genes de la síntesis de la auxina y citoquinina (numación) y los de las opinas, incluidos entre bordes repetidos directos. En cambio, tanto los genes de la virulencia como los del aprovechamiento de las opinas son externos a la zona de transferencia.

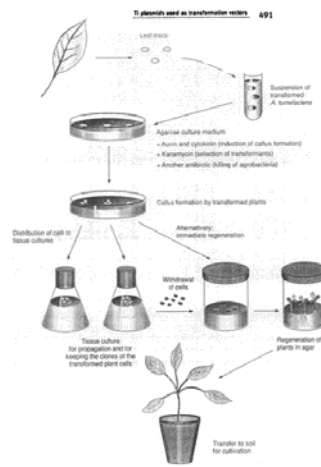
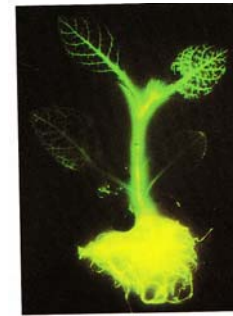
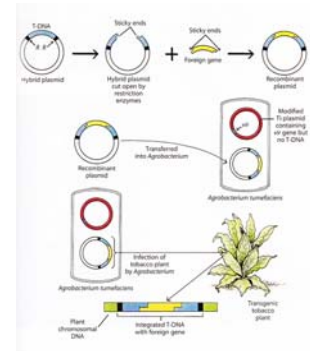


Figura 23.16 Generation of a transgenic plant by means of an Agrobacterium transformation system. Source: [unclear]

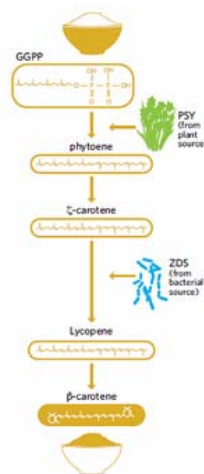


# Algunos ejemplos de plantas transformadas.

Otras técnicas para la transformación genética de plantas.

Tendencias actuales.

“Golden Rice”





# Capítulo 14. Conceptos básicos de fitopatología. Defensa de las plantas contra depredadores y patógenos. Mecanismos endógenos de defensa, antimicrobianos vegetales. Fitoalexinas. Diagnóstico de enfermedades. Protección artificial de las plantas contra las enfermedades.

Envejecimiento y muerte de las plantas. Muerte de órganos y muerte de la planta entera. Enfermedades carenciales. Síntomas de deficiencias.

## Estrés abiótico.

Condiciones ambientales desfavorables para una especie vegetal

Adaptación por: **contrarrestar** (o evitar o proteger) y **resistir**.

Sequía.

Altas temperaturas. Choque térmico.

Chaperoninas.

Bajas temperaturas.

Por debajo del punto de congelación: enfriamientos bruscos y enfriamientos rápidos.

Por encima del punto de congelación: membranas.

Salinidad, lluvia ácida, contaminantes, especies reactivas de oxígeno.

Deficiencias minerales. Síntomas.

Deficiencia de Mg en manzano



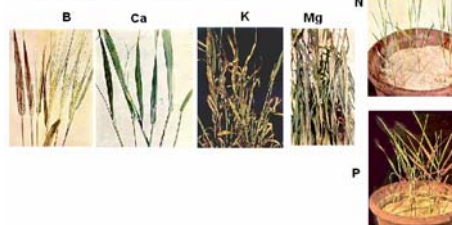
Deficiencia de Fe en manzano



Deficiencia de Fe en peral



Deficiencias minerales en cebada



## Estrés biótico.

### AGENTES INFECCIOSOS

Agentes antimicrobianos constitutivos en muchas plantas. Ácido clorogénico, catecol, flavonoides, taninos, alcaloides,

Más en: <http://www.hcbi.com/~wenoah/min-def>

Barreras físicas. Cutícula. Paredes y sus componentes.

### Agentes antimicrobianos inducibles. Fitoalexinas.

550 / Fisiología Vegetal

TABLA 36.1

Algunos compuestos protectores contra las enfermedades en plantas

Enfermedad	Agente protector
Reña de la patata, en general infecciosa en tejidos de diversas plantas por <i>Streptomyces scabiei</i> , <i>Phytophthora aphanizans</i> , <i>Sclerotinia albobasana</i> , etc.	<chem>O=C(O)C=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Ácido cafeico <chem>O=C(O)C=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Ácido clorogénico <chem>O=C(O)C=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Catecol
Tuño de la cebolla producido por <i>Colletotrichum circinans</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Ácido protocateíico <chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Catecol
Diversas infecciones en alfalfa	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Camufenol
Infecciones víricas en hojas de <i>Phaseolus</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Kaempferol <chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Quercetina
Infecciones víricas en <i>Citrus</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Hesperidina
Infecciones causadas por <i>Pisum sativum</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> 6-metil-2(3)-benzoxazolinona
Contra en frutos causadas por especies de <i>Fusarium</i> , especialmente en manzanas y peras	Quinonas, polifenoles, etc.
Infecciones por mohos en trigo	Compuestos fenólicos.
Infecciones por <i>Erysiphe graminis</i> en manzanas	Productos de oxidación de fenoles.
Infecciones víricas en general	Taninos.

© Ediciones Pirámide

TABLA 36.2

Algunas fitoalexinas

Enfermedad	Fitoalexina inducida
Infección por <i>Ascochyta blight</i> en guisante	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Psittina
Enfermedad causada por <i>Motilium phaeoisolae</i> en <i>Phaseolus</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Furofuran <chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Hidroxitriacina
Infecciones en orquídeas	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Ononina
Infección por <i>Cercosyria blight</i> en zanahoria	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> 3-metil-6-metoxi-8-hidroxi-3,4-dihidro-tiocumarina
Infección en <i>Ipomoea batatas</i> por <i>Cercosyria blight</i>	<chem>O=C(O)c1ccc(O)cc1</chem> Ipomeaninona

© Ediciones Pirámide

Respuestas a la infección: hipersensible (HR) y sistémica adquirida (SAR).

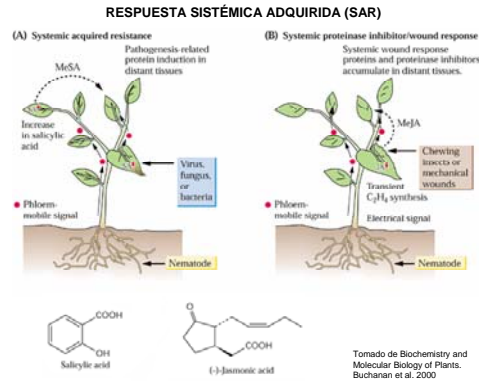
Participación de radical superóxido ( $\cdot\text{O}_2^-$ ), agua oxigenada ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) y ácido salicílico.

RESPUESTA HIPERSENSIBLE (HR) CAUSADA POR LA INOCULACIÓN DE UNA HOJA DE TABACO CON UNA VARIEDAD DE *Pseudomonas syringae*



Respuesta sistémica adquirida (SAR)

Diagnóstico de enfermedades.  
Protección artificial de las plantas  
contra las enfermedades.



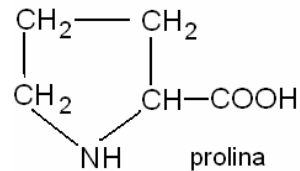
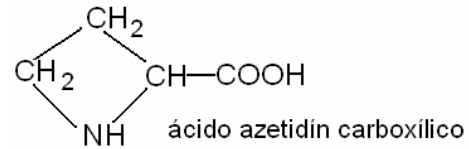
### CONSUMIDORES VEGETALES

Defensas contra animales consumidores de plantas. Terpenos, taninos, alcaloides, glucósidos cianogénéticos, inhibidores de proteinasas digestivas.

### ALELOPATÍA

Concepto de agente aleloquímico o alelopático.

Caso del ácido azetidín carboxílico.



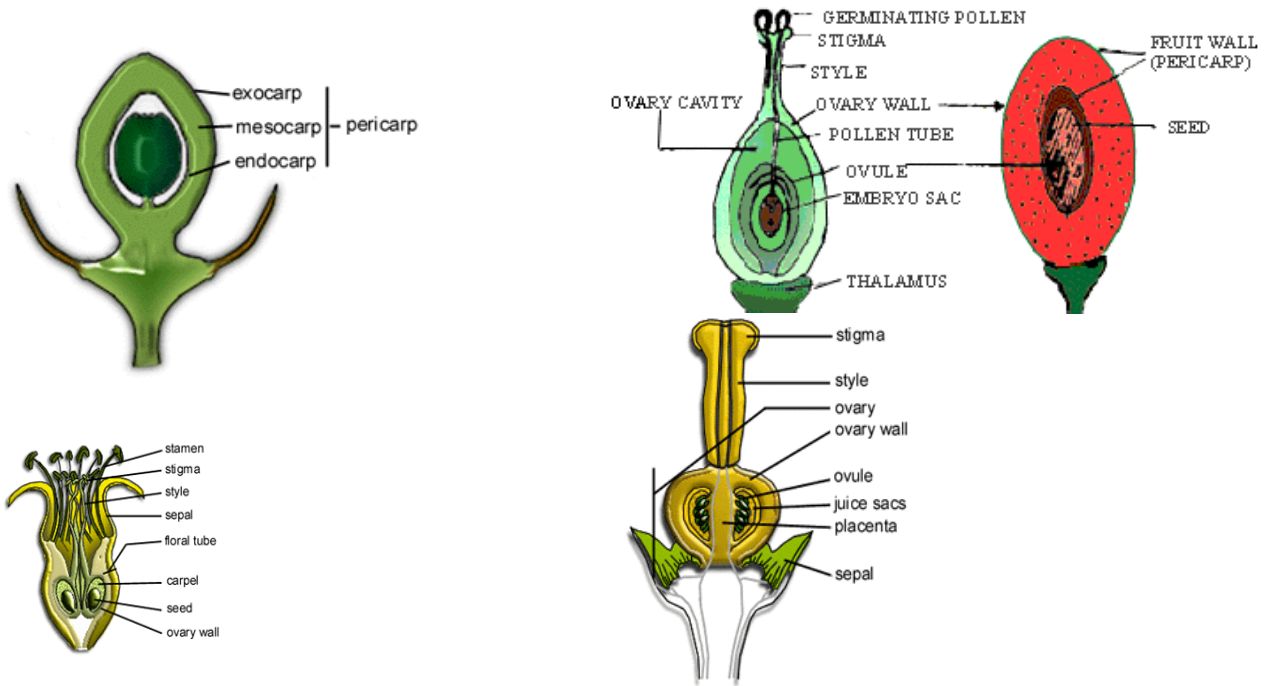


# Capítulo 15.- Fisiología post-cosecha e industrial. Frutos y otros productos vegetales. Impacto de la tecnología en la composición y propiedades del producto.

Concepto botánico de fruto.

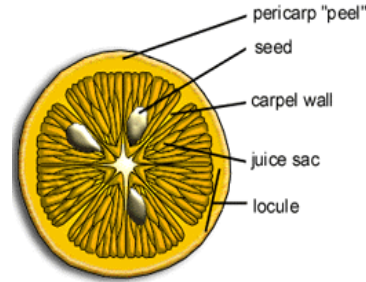
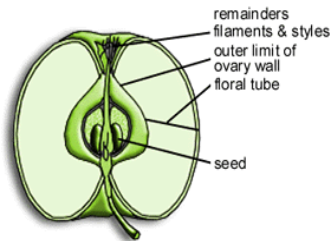
Frutos secos y frutos carnosos. Frutos dehiscentes y frutos indehiscentes.

Frutos carnosos: concepto práctico de fruto. Diversidad de frutos carnosos.



Manzana ↓

Naranja ↓



Formación del fruto. Partenocarpia natural y artificial, ejemplos. Factores ontogénicos y hormonales que afectan a la formación y crecimiento del fruto

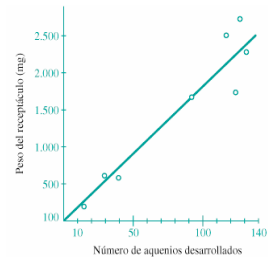
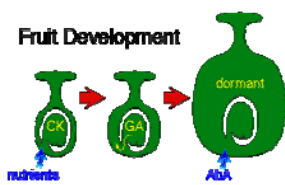


Figura 34.2.—Relación entre el número de achenes desarrollados y peso del receptáculo en fresa.

División y expansión celular durante el crecimiento del fruto

Nutrición del fruto en desarrollo.  
Papeles de xilema y floema. Capacidad fotosintética del fruto en desarrollo.

**Composición del fruto. 1. Carbohidratos.**

Principal material de reserva.  
Variabilidad de tipo y contenido (casos extremos de lima y dátil) de monosacáridos y derivados que confieren sabor dulce y cuya proporción aumenta durante la maduración.  
Típicos: glucosa, fructosa, sacarosa, ...  
Textura variable y fundamentalmente debida a polisacáridos estructurales.

TABLA 34.1  
Contenido de glucosa, fructosa y sacarosa en algunos frutos

Fruto	Contenido de azúcar expresado como porcentaje del peso de la porción comestible		
	Glucosa	Fructosa	Sacarosa
Manzana	1,72	6,08	3,62
Albanoque	1,93	0,37	4,35
Plátano	5,82	3,78	6,58
Cereza	4,70	7,24	0,0
Dátil	32,00	23,70	8,20
Higo	5,54	4,00	0,0
Uva	8,20	7,28	0,0
Limón	0,52	0,92	0,18
Melón	2,09	1,52	1,43
Naranja	2,36	2,38	4,70
Melocotón	1,47	0,93	6,66
Pera	2,44	7,00	0,98
Piña	2,32	1,42	7,89
Ciruela	4,00	1,34	4,26
Fresa	2,59	2,32	1,30
Tomate	1,63	1,17	0,0

Datos tomados de G. C. Whiting, en *The Biochemistry of Fruits and their Products*, A. C. Hulme (ed.), vol. I, Academic Press, Londres, 1970.

**Composición del fruto. 2. Ácidos orgánicos.**

Algunos ácidos abundantes en frutos

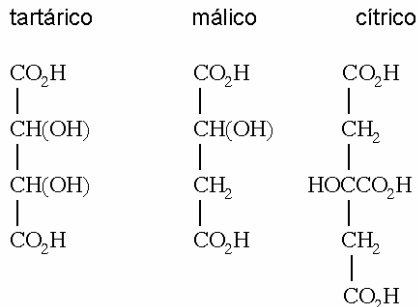


TABLE 34.2  
Ácidos orgánicos presentes en algunos frutos

Ácidos	Manzana	Pera	Uva	Plátano	Fresa
Glicólico	+	+	+	+	Traza
Láctico	+	+	+	+	Traza
Glicónico	+	+	+	+	
Malónico	+	+	+	+	
Oxalónico	+	+	+	+	+
Succínico	+	+	+	+	
Fumárico	+	+	+	+	
Málico	++	++	++	++	+
Tartárico	+	+	+	+	
Citrámálico	+	+	+	+	
Cítrico	+	+	+	+	+++
Isocítrico	+	+	+	+	
Cis-aconítico	+	+	+	+	
Oxalacético	+	+	+	+	
-Oxoglutarico	+	+	+	+	
Galactarónico	+	+	+	+	
Glucarónico	+	+	+	+	
Cáscico	+	+	+	+	
Clorogénico	+	+	+	+	
p-Cumarilquinico	+	+	+	+	
Quínico	+	+	+	+	+
Sopimárico	+	+	+	+	Traza

Datos tomados de R. Ulrich, en *The Biochemistry of Fruits and their Products*, A. C. Hulme (ed.), vol. I, Academic Press, Londres, 1970.

**Composición del fruto. 3. Proteínas**

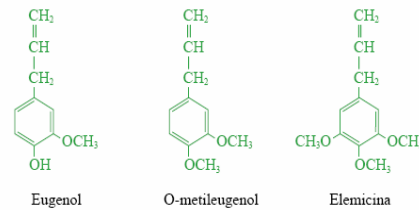
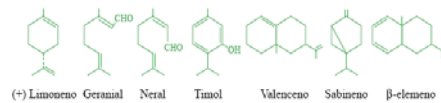
TABLE 34.3  
Contenido proteico de algunos frutos expresado como nitrógeno total x 6,25

Fruto	% de proteína	Fruto	% de proteína
Manzana ( <i>Malus sylvestris</i> )	0,2	Uva ( <i>Vitis vinifera</i> )	0,6
Albanoque ( <i>Prunus americana</i> )	1,0	Látano ( <i>Citrus limonata</i> )	1,2
Plátano ( <i>Musa sapientum</i> )	1,1	Melón ( <i>Cucumis melo</i> )	0,7
Cereza ( <i>Prunus cerasus</i> )	1,2	Naranja ( <i>Citrus sinensis</i> )	1,0
Dátil ( <i>Phoenix dactylifera</i> )	2,2	Tomate ( <i>Lycopersicon esculentum</i> )	1,2
Higo ( <i>Ficus carica</i> )	1,2	Sauza ( <i>Citrullus vulgaris</i> )	0,5

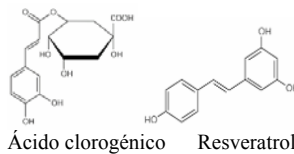
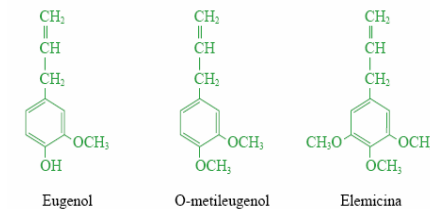
Datos tomados de E. Hasler, en *The Biochemistry of Fruits and their Products*, A. C. Hulme (ed.), vol. I, Academic Press, Londres, 1970.

**Composición del fruto. 4. Lípidos.**  
Triglicéridos. Aceitunas. Aguacate

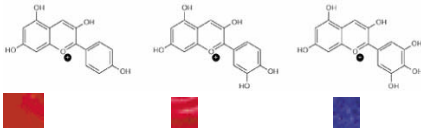
**Composición del fruto. 5. Compuestos volátiles.**



**Composición del fruto. 6. Fenoles.**

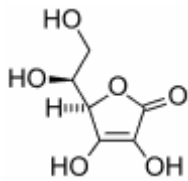


Pelargonidina Cianidina Delfinidina



Otros componentes químicos de los frutos

Carotenoides: beta-caroteno, luteína, violaxantina,... Cambios de color durante la maduración. Vitaminas.



Vitamina C

TABLA 34.4

Contenido en ácido ascórbico en algunos frutos

Fruto	Ácido ascórbico mg/100 g
Manzana	2-10
Albaricoque	7-10
Plátano	15-30
Cereza	5-8
Pomelo	40
Limón	50
Melón	25-35
Naranja	50
Mandarina	30
Melocotón	7
Pera	4
Piña	25
Fresa	60
Tomate	25

Datos tomados de L. W. Mapson, en *The Biochemistry of Fruits and their Products*, A. C. Hulme (ed.), vol. I, Academic Press, Londres, 1970.

Regulación hormonal de la maduración. Etileno.

Maduración de frutos. Cambios metabólicos. Respiración y cociente respiratorio (QR) durante la maduración. Frutos climatéricos y frutos no climatéricos.

TABLA 34.6 Cambios que tienen lugar durante la maduración de frutos

Tipo de cambio	Consecuencia	
FÍSICO	Color	— Pérdida de clorofila, desmantelamiento del aparato fotosintético. — Acumulación de carotenoides: β-caroteno, licopeno. — Síntesis de pigmentos antocianos.
	Textura	— Alteraciones en la composición de las paredes celulares. — Solubilización de celulosa y pectinas. — Degradación del almidón.
	Aroma y sabor	— Acumulación de azúcares y ácidos orgánicos. — Producción de compuestos volátiles.
METABOLISMO	— Aumento respiratorio — Síntesis y liberación de etileno. — Metabolismo de almidón y ácidos orgánicos. — Alteración en la regulación de rutas metabólicas.	
EXPRESIÓN GÉNICA	— Desaparición de mRNA y proteínas sintetizadas antes de iniciarse la maduración. — Aparición de nuevos RNA específicos para la maduración. — Síntesis de novo de enzimas que catalizan los cambios que se producen durante la maduración.	

Modificado de G. A. Tucker y D. Gierson, en *The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise*, P. E. Stumpf, E. E. Conn (eds.), vol. 12: «Physiology of Metabolism», Academic Press, 1987.

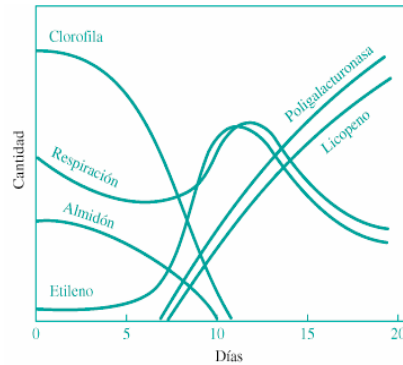


TABLA 34.7

Concentración interna de etileno en varios frutos climatéricos y no climatéricos

Fruto	Concentración interna de etileno (µl/l)
Manzana	25-2.500
Melocotón	0,9-20,7
Aguacate	29,8-74,2
Plátano	0,05-2,1
Tomate	3,6-29,8
Limón	0,11-0,17
Naranja	0,13-0,32
Piña	0,16-0,40
Ciruella	0,14-0,23

Datos tomados de McGlasson, Wade y Adato, en *Phytohormones and Related Compounds. A Comprehensive Treatise*, vol II.

TABLA 34.5  
Clasificación de los frutos por su comportamiento durante la maduración

Frutos climatéricos	Frutos no climatéricos
Manzana	Cereza
Albaricoque	Calabaza
Aguacate	Uva
Plátano	Pomelo
Chirimoya	Piña
Higo	Limón
Melón	Naranja
Melocotón	Mandarina
Pera	Fresa
Tomate	
Sandia	

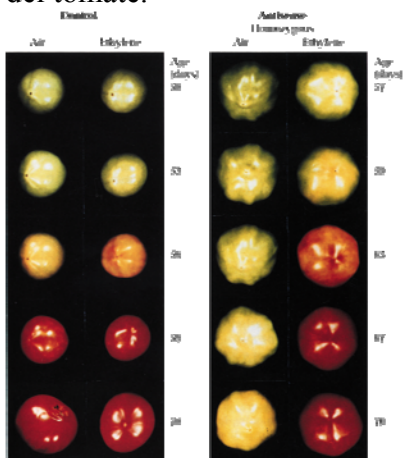
Datos tomados de McGlasson, Wade y Adato, en *Phytohormones and Related Compounds. A Comprehensive Treatise*, vol. II, D. S. Letham, P. B. Goodwin y T. J. V. Higgins (eds.), Elsevier/Nort Holland, Amsterdam, 1978.

Etileno. Expresión genética durante la maduración de los frutos.



Figura 34.5 —Regulación por etileno de la maduración de frutos climatéricos (modificado de D. Gorenson, 1995, «Gene expression in fruit ripening», *Crit. Rev. in PP. Sci.*, 3, 113-132, y Geay et al., 1994, *Plant Cell and Env.*, 17, 557-571)

Bloqueo de la síntesis de etileno por transformación con gen anti-sentido de la ACC sintasa retrasa la maduración del tomate.



Expresión genética durante la maduración de los frutos.

TABLA 34.8  
Enzimas cuyos genes han sido clonados y que están regulados positivamente durante la maduración de frutos

Enzima	Fruto
Poligalacturonasa	Tomate, manzana
Celulasa	Tomate, aguacate
Pectinmetilesterasa	Tomate
ACC Sintasa	Varios
ACC Oxidasa	Varios
Receptor de etileno	Tomate, mango
Endoquitinasa	Aguacate
Fenilalanina amonioliasa	Melón
Fitoeno sintasa	Tomate, melón
Tiol proteasa	Tomate
Lipoxigenasa	Tomate
Xiloglucanendotransglucosilasa	Tomate
$\alpha$ -Expansina	Tomate, albaricoque

Control ambiental de la maduración de frutos. Conservación de frutos: temperatura, composición de la atmósfera.

TABLA 34.9  
Composición gaseosa de la atmósfera normal y la controlada

Gases	Atmósfera normal	Atmósfera controlada
N <sub>2</sub>	78,00 %	93 %
O <sub>2</sub>	21,00 %	3 %
CO <sub>2</sub>	0,03 %	3 %
Otros	0,97 %	1 %