

Metabolismo secundario de plantas

Adolfo Ávalos García. Elena Pérez-Urria Carril.

Departamento de Biología Vegetal I (Fisiología Vegetal).
Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
avagar@bio.ucm.es elenapuc@bio.ucm.es

Resumen: El metabolismo es el conjunto de reacciones químicas que realizan las células de los seres vivos para sintetizar sustancias complejas a partir de otras más simples, o para degradar las complejas y obtener las simples. Las plantas, organismos autótrofos, además del metabolismo primario presente en todos los seres vivos, poseen un metabolismo secundario que les permite producir y acumular compuestos de naturaleza química diversa. Estos compuestos derivados del metabolismo secundario se denominan **metabolitos secundarios**, se distribuyen diferencialmente entre grupos taxonómicos, presentan propiedades biológicas, muchos desempeñan funciones ecológicas y se caracterizan por sus diferentes usos y aplicaciones como medicamentos, insecticidas, herbicidas, perfumes o colorantes, entre otros. Reciben también la denominación de **productos naturales**.

Palabras clave: Plantas. Metabolismo primario. Metabolismo secundario. Productos naturales. Funciones biológicas. Aplicaciones industriales.

INTRODUCCIÓN

El conjunto de reacciones químicas que tienen lugar en un organismo constituye el metabolismo. La mayor parte del carbono, del nitrógeno y de la energía termina en moléculas comunes a todas las células, necesarias para su funcionamiento y el de los organismos. Se trata de aminoácidos, nucleótidos, azúcares y lípidos, presentes en todas las plantas y desempeñando las mismas funciones. Se denominan **metabolitos primarios** (Fig. 1).

Pero a diferencia de otros organismos, las plantas destinan una cantidad significativa del carbono asimilado y de la energía a la síntesis de una amplia variedad de moléculas orgánicas que no parecen tener una función directa en procesos fotosintéticos, respiratorios, asimilación de nutrientes, transporte de solutos o síntesis de proteínas, carbohidratos o lípidos, y que se denominan **metabolitos secundarios** (también denominados **productos secundarios**, **productos naturales**) (Fig. 2).

Los metabolitos secundarios además de no presentar una función definida en los procesos mencionados, difieren también de los metabolitos primarios en que ciertos

grupos presentan una distribución restringida en el reino vegetal, es decir, no todos los metabolitos secundarios se encuentran en todos los grupos de plantas. Se sintetizan en pequeñas cantidades y no de forma generalizada, estando a menudo su producción restringida a un determinado género de plantas, a una familia, o incluso a algunas especies.

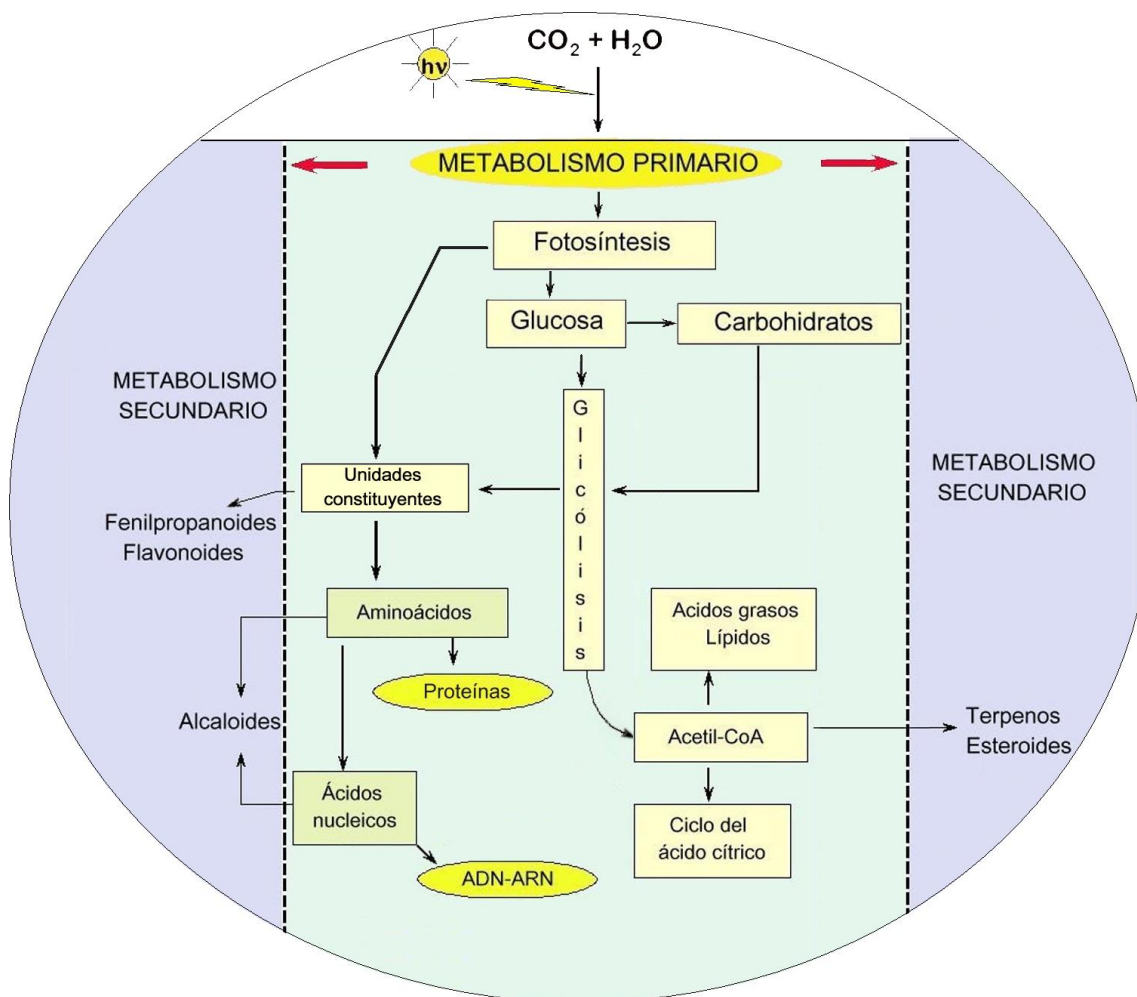


Figura 1. Elementos básicos del metabolismo primario y en relación con el metabolismo secundario de plantas.

Algunos productos del metabolismo secundario tienen funciones ecológicas específicas como atrayentes o repelentes de animales. Muchos son pigmentos que proporcionan color a flores y frutos, jugando un papel esencial en la reproducción atrayendo a insectos polinizadores, o atrayendo a animales que van a utilizar los frutos como fuente de alimento, contribuyendo de esta forma a la dispersión de semillas.

Otros compuestos tienen función protectora frente a predadores, actuando como repelentes, proporcionando a la planta sabores amargos, haciéndolas indigestas o venenosas. También intervienen en los mecanismos de defensa de las plantas frente a diferentes patógenos, actuando como pesticidas naturales.

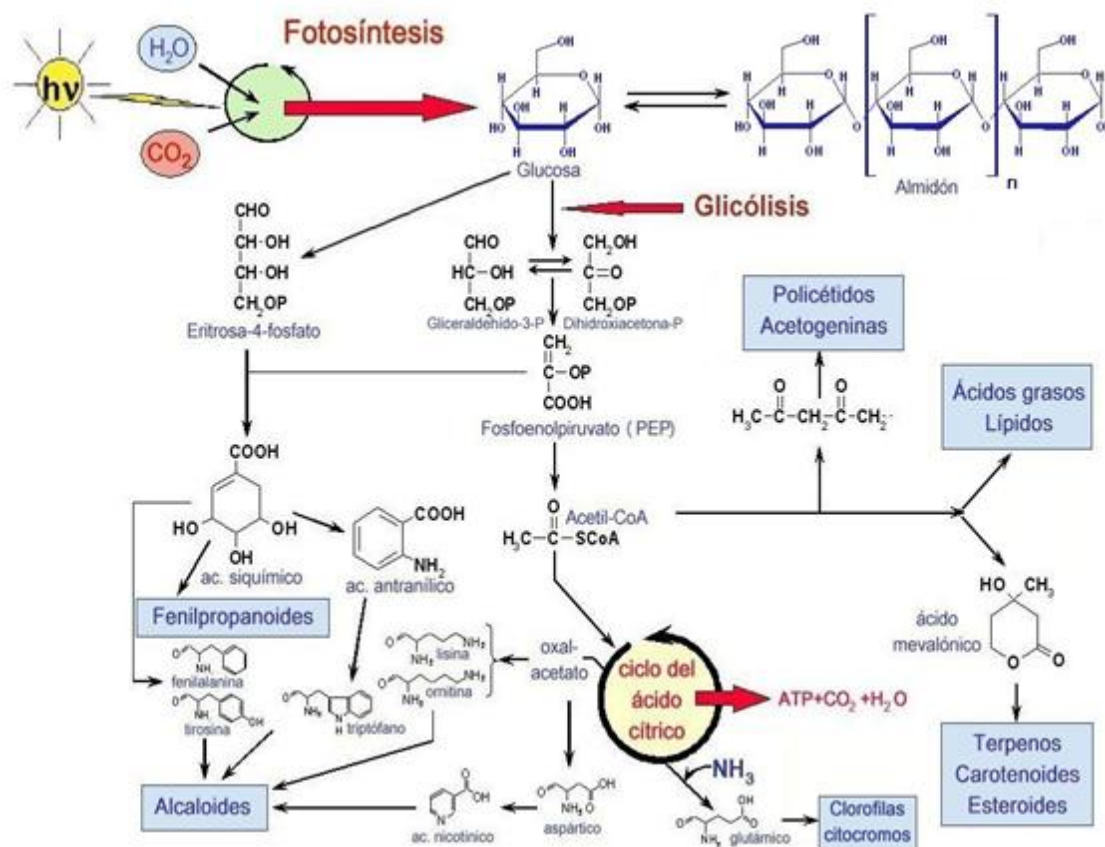


Figura 2. Origen de algunos metabolitos secundarios (alcaloides, fenilpropanoides y terpenos) en el metabolismo primario.

La estructura química entre unos y otros a veces es muy parecida. Es el caso del **ácido kaurenoico** y la **prolina**, metabolitos primarios, mientras que los ácidos **abiético** y **pipecóico**, compuestos muy relacionados estructuralmente con ellos, son metabolitos secundarios (Fig. 3).

Por otro lado, la distinción entre ambos tipos es difusa en ocasiones si tenemos en cuenta que la biosíntesis de muchos de ellos comparten numerosos intermediarios que derivan de las mismas rutas metabólicas. Por lo tanto, la diferenciación entre metabolitos primarios y secundarios puede no ser del todo adecuada.

Las principales rutas de biosíntesis de metabolitos secundarios derivan del metabolismo primario del carbono (Fig. 4).

Es importante destacar que también reciben la denominación de **productos naturales** y tienen un importante y significativo valor medicinal y económico, derivado éste último de su uso en la industria cosmética, alimentaria, farmacéutica. Un gran número de estos productos naturales, que ya se usaban en la medicina antigua como remedios para combatir enfermedades, se utilizan en la actualidad como medicamentos, resinas, gomas, potenciadores de sabor, aromas, colorantes, etc.

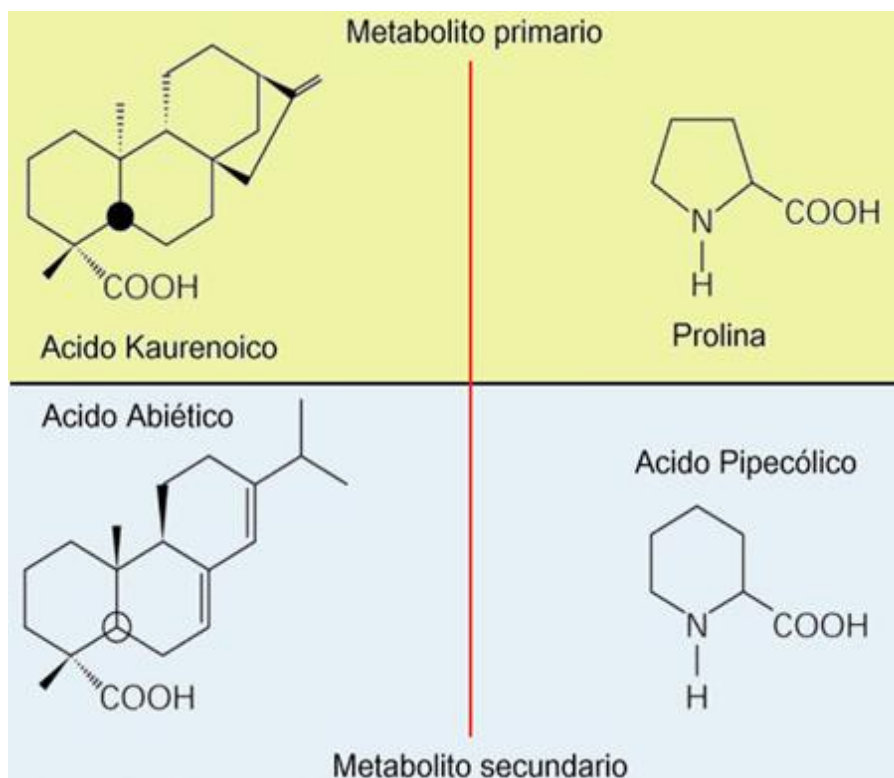


Figura 3. Similitud en la estructura química de prolina y ácido kaurenoico con los ácidos abiético y pipecólico, ambos productos secundarios.

Se agrupan en cuatro clases principales.

- **Terpenos.** Entre los que se encuentran hormonas, pigmentos o aceites esenciales.
- **Compuestos fenólicos.** Cumarinas, flavonoides, lignina y taninos.
- **Glicósidos.** Saponinas, glicósidos cardiacos, glicósidos cianogénicos y glucosinolatos.
- **Alcaloides.**

TERPENOS

Los **terpenos**, o **terpenoides**, constituyen el grupo más numeroso de metabolitos secundarios (más de 40.000 moléculas diferentes). La ruta biosintética de estos compuestos da lugar tanto a metabolitos primarios como secundarios de gran importancia para el crecimiento y supervivencia de las plantas. Entre los metabolitos primarios se encuentran hormonas (giberelinas, ácido abscísico y citoquininas),

carotenoides, clorofilas y plastoquinonas (fotosíntesis), ubiquinonas (respiración) y esteroides (de gran importancia en las estructura de membranas).

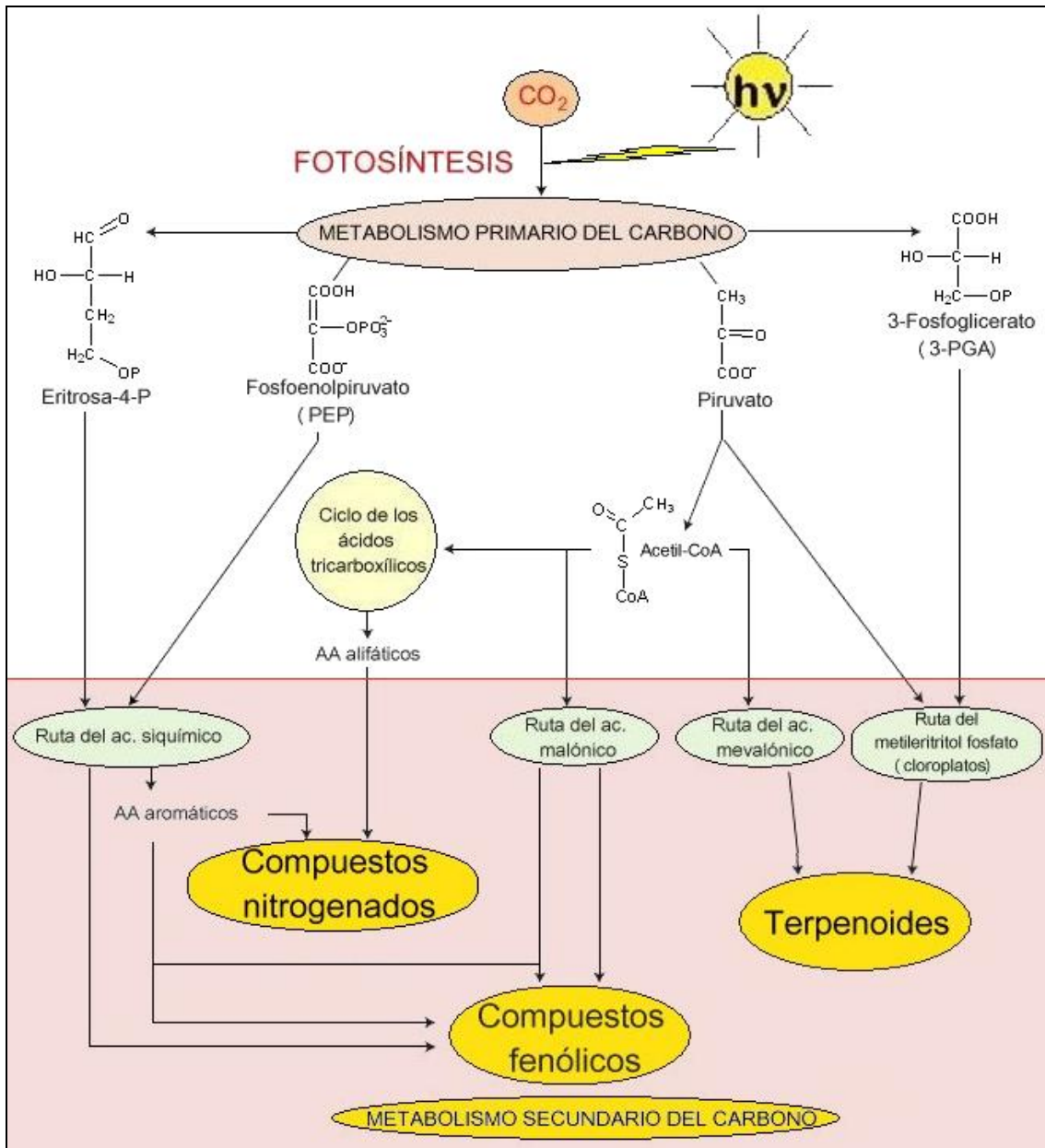


Figura 4. Elementos del metabolismo del carbono en relación con las rutas de síntesis de metabolitos secundarios.

Suelen ser insolubles en agua y derivan todos ellos de la unión de unidades de **isopreno** (5 átomos de C) (Fig. 5). De esta forma, los terpenos se clasifican por el número de unidades de isopreno (C5) que contienen: los terpenos de 10 C contienen dos unidades C5 y se llaman **monoterpenos**; los de 15 C tienen tres unidades de isopreno y se denominan **sesquiterpenos**, y los de 20 C tienen cuatro unidades C5 y son los **diterpenos**. Los **triterpenos** tienen 30 C, los **tetraterpenos** tienen 40 C y se habla de **politerpenos** cuando contienen más de 8 unidades de isopreno.

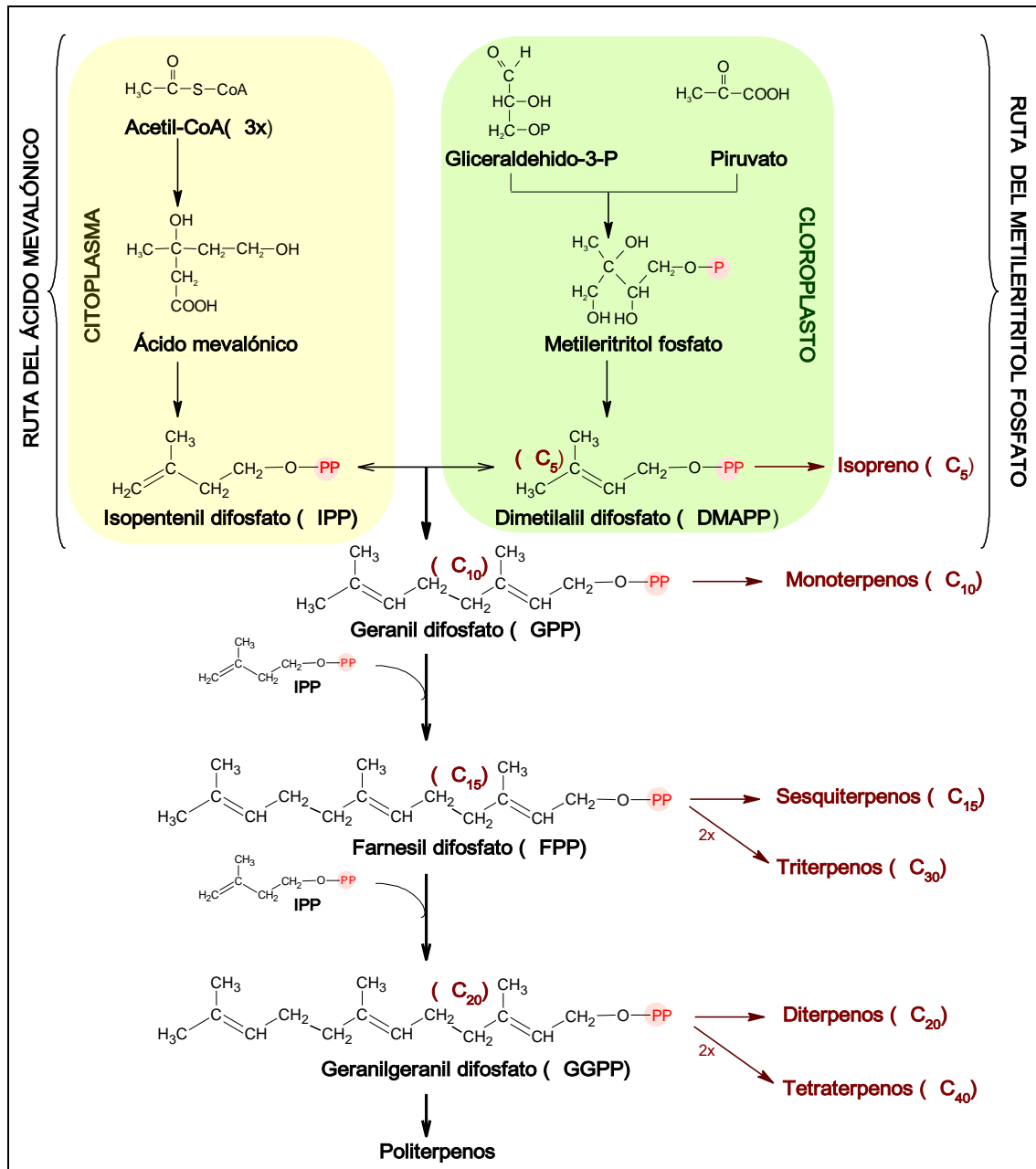


Figura 5. Síntesis de terpenos y su clasificación según las unidades de isopreno que contienen.

Se sintetizan a partir de metabolitos primarios por dos rutas: la del **ácido mevalónico**, activa en el citosol, en la que tres moléculas de acetil-CoA se condensan para formar ácido mevalónico que reacciona hasta formar **isopentenil difosfato (IPP)**, o bien la ruta del **metileritritol fosfato (MEP)** que funciona en cloroplastos y genera también IPP (Fig. 5).

El isopentenil bifosfato y su isómero **dimetilalil difosfato (DMAPP)** son los precursores activados en la biosíntesis de terpenos en reacciones de condensación catalizadas por prenil transferasas para dar lugar a prenil bifosfatos como **geranil**

difosfato (GPP), precursor de monoterpenos, **farnesil difosfato (FPP)** precursor de sesquiterpenos y **geranilgeranil difosfato (GGPP)** precursor de diterpenos (Fig. 5).

El grupo de los terpenos, como antes se menciona, incluye hormonas (giberelinas y ácido abscísico), pigmentos carotenoides (carotenos y xantofilas), esteroides (ergosterol, sitosterol, colesterol), derivados de los esteroides (glicósidos cardiacos), latex y aceites esenciales (proporcionan el olor y el sabor característico de las plantas). Aunque las citoquininas y las clorofilas no son terpenos, contienen en su estructura una cadena lateral que es un terpeno. A la vista de esta variedad de compuestos, es evidente que muchos terpenos tienen un importante valor fisiológico y comercial.

Muchos terpenoides son comercialmente interesantes por su uso como **aromas** y **fragancias** en alimentación y cosmética, o por su importancia en la calidad de productos agrícolas. Otros compuestos terpenoides tienen importancia **medicinal** por sus propiedades anticarcinogénicas, antiulcerosas, antimalarías, antimicrobianas, etc.

Muchas plantas (limón, menta, eucalipto o tomillo) producen mezclas de alcoholes, aldehídos, cetonas y terpenoides denominadas **aceites esenciales**, responsables de los olores y sabores característicos de estas plantas, algunos de los cuales actúan como repelentes de insectos o insecticidas. Los terpenos que se encuentran en los aceites esenciales son generalmente MONOTERPENOS, como el **limoneno** y el **mentol**, principales monoterpenos constituyentes de los aceites de limón y menta, respectivamente (Fig. 6).



Figura 6. Estructura química de los monoterpenos limoneno y mentol.

Entre los **Triterpenos** se encuentran **esteroides** y **esteroles** derivados del **escualeno**, una molécula de cadena lineal de 30 C de la que derivan todos los triterpenos cíclicos (Fig. 9). Los esteroides que contienen un grupo alcohol, y es el caso de casi todos los esteroides vegetales, se denominan esteroles. Los más abundantes en plantas son el **estigmasterol** y el **sitosterol**, que sólo difiere del estigmasterol en la ausencia del doble enlace entre C 22 y C 23 (Fig. 9).

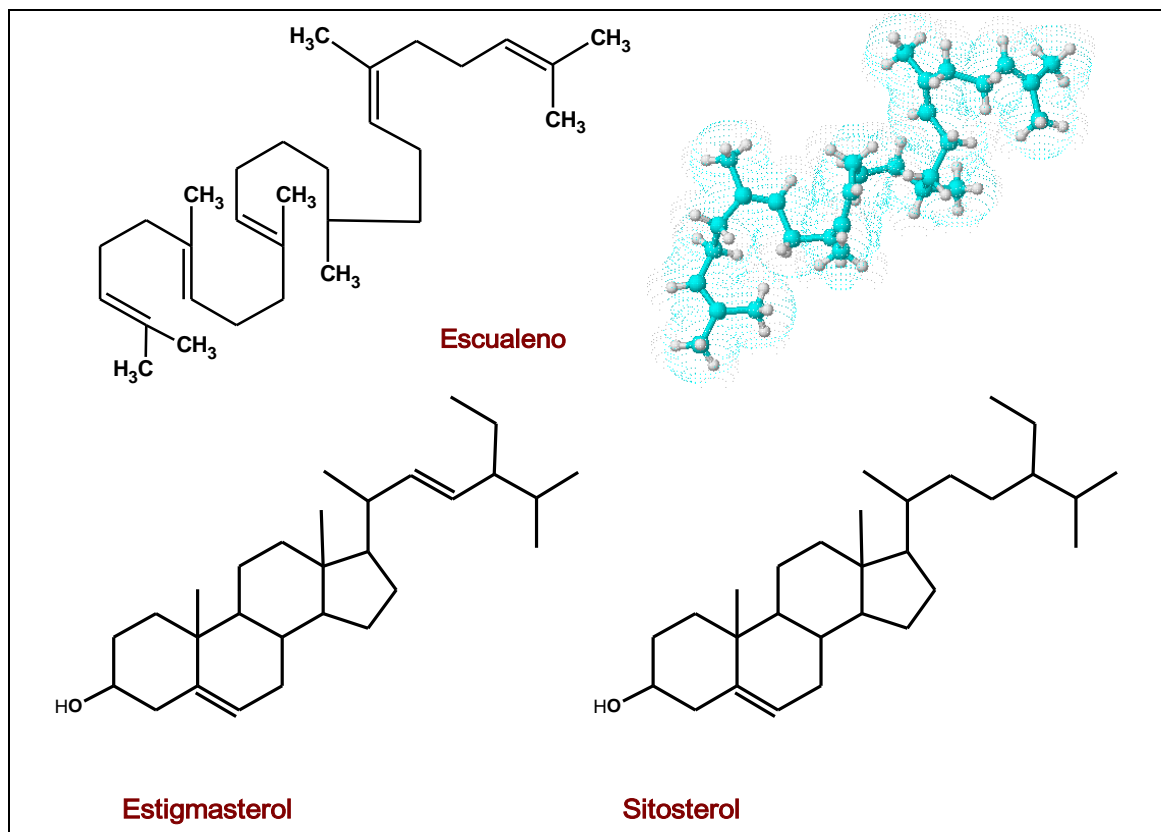


Figura 9. Molécula de escualeno y sus derivados triterpenos cíclicos estigmasterol y sitosterol.

El esteroles más abundante de animales es el **colesterol** (Fig.10), presente también en plantas aunque en trazas, razón por la cual los aceites vegetales se etiquetan como “libres de colesterol”.

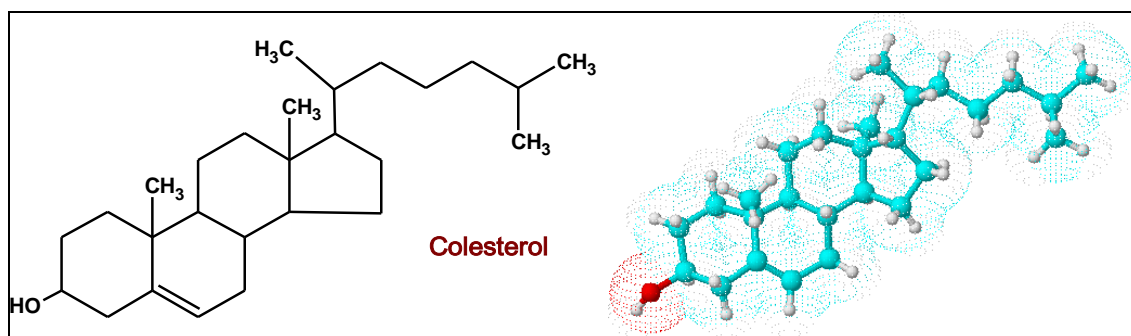


Figura 10. Estructura química del colesterol.

La principal función de los esteroides en plantas es formar parte de las membranas y determinar su viscosidad y su estabilidad. Algunos esteroides tienen funciones protectoras frente a insectos como en el caso de la **ecdisona** aislada del helecho común (Fig. 11).

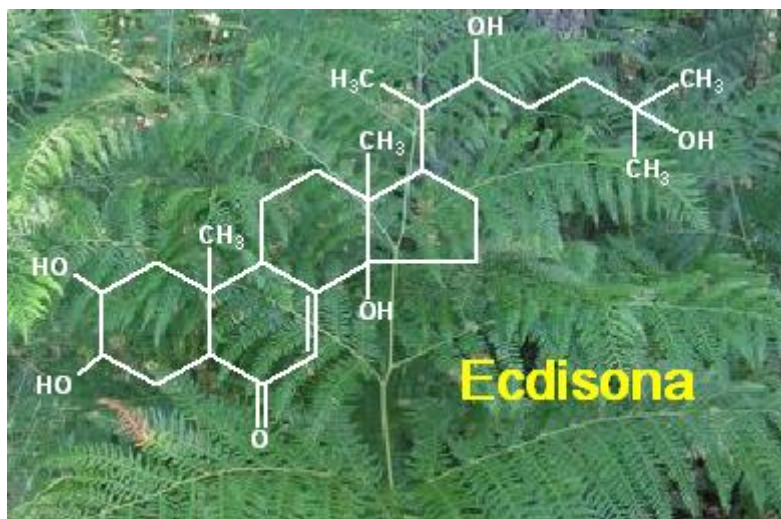


Figura 11. Estructura química de la ecdisona.

Los **limonoides** también son **triterpenos**, las sustancias amargas de los cítricos que actúan como antiherbívoros. Un limonoide de los más poderosos repelentes de insectos es la **azadiractina** (Fig. 12) que se usa en la industria alimentaria y en agronomía para el control de plagas.

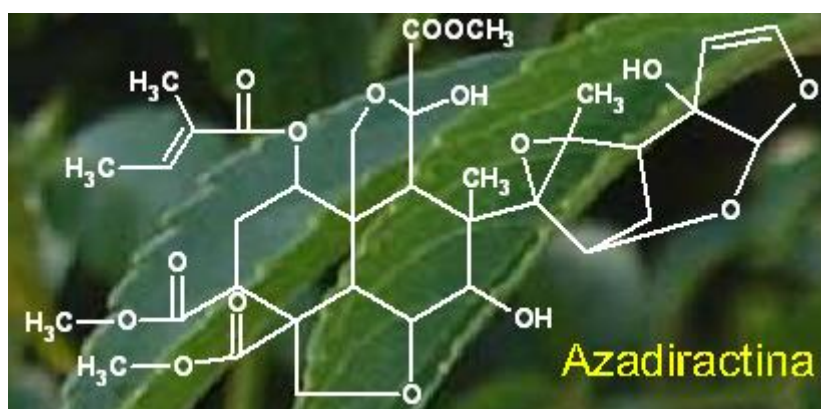


Figura 12. Estructura química de la azadiractina.

Entre los triterpenos se encuentran algunos esteroides en forma de glicósidos. Estos **glicósidos esteroideos**, con importantes funciones en medicina y en la industria (**cardenólidos** y **saponinas**), se consideran más adelante en el apartado de glicósidos.

Los terpenos de mayor tamaño son los **TETRATERPENOS** y **POLITERPENOS**, entre los que se encuentran los **carotenoides** (tetraterpenos) (Fig.13) y los hidrocarburos de alto peso molecular **caucho** y **gutapercha** (politerpenos o poliisoprenoides).

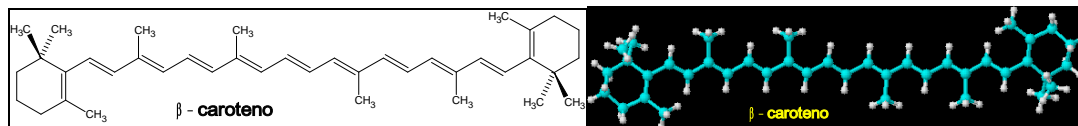


Figura 13. Estructura química de β -caroteno.

El **caucho** (cis-1,4-poliisopreno), constituido por entre unos 1500 y 60000 residuos de isopreno aproximadamente y la **gutapercha** (**guta**, la misma estructura del caucho, algo menor de tamaño, y con los dobles enlaces en configuración trans,) se acumulan en forma de partículas en el látex cuya composición es 30-40% caucho, 50% agua resultando una mezcla compleja de terpenos, resinas, proteínas y azúcares (Fig.14). En la mayoría de las plantas el látex se produce en el floema y se acumula en vasos largos e interconectados denominados laticíferos. La escisión de la corteza permite la exudación del látex. La principal fuente de caucho para fines comerciales es *Hevea brasiliensis* (árbol nativo del bosque tropical amazónico). La principal fuente de guta es el arbusto desértico *Parthenium argentatum*, el cual no almacena el látex en laticíferos sino en vacuolas del tallo y las raíces.

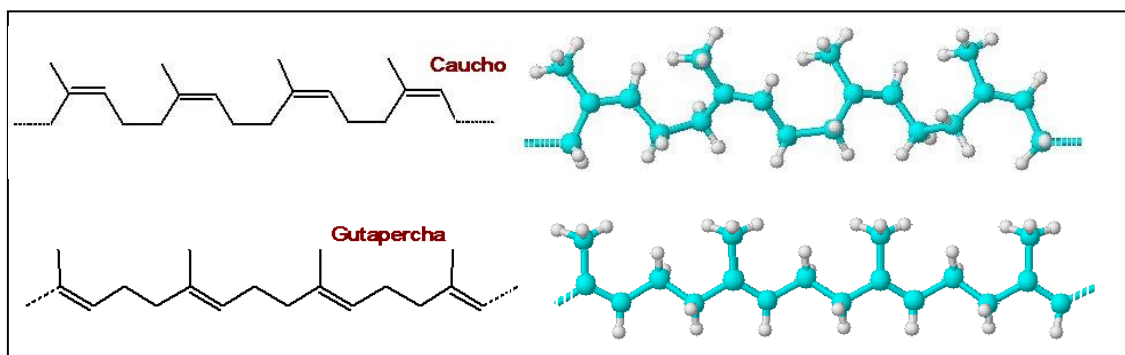


Figura 14. Estructura química del caucho y la guta.

COMPUESTOS FENÓLICOS

En el contexto del metabolismo, los aminoácidos aromáticos se pueden dirigir tanto al metabolismo primario como al metabolismo secundario. Las plantas sintetizan una gran variedad de productos secundarios que contienen un grupo fenol. Estas sustancias reciben el nombre de **compuestos fenólicos**, **polifenoles** o **fenilpropanoides** y derivan todas ellas del **fenol**, un anillo aromático con un grupo hidroxilo (Fig. 15).

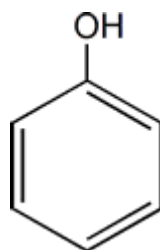


Figura 15. Estructura química del fenol.

Desde el punto de vista de la estructura química, son un grupo muy diverso que comprende desde moléculas sencillas como los ácidos fenólicos hasta polímeros complejos como los **taninos** y la **lignina**. En el grupo también se encuentran pigmentos flavonoides. Muchos de estos productos están implicados en las interacciones planta-herbívoro.

Existen dos rutas básicas implicadas en la biosíntesis de compuestos fenólicos: la **ruta del ácido siquímico** y la **ruta del ácido malónico** (Fig. 16).

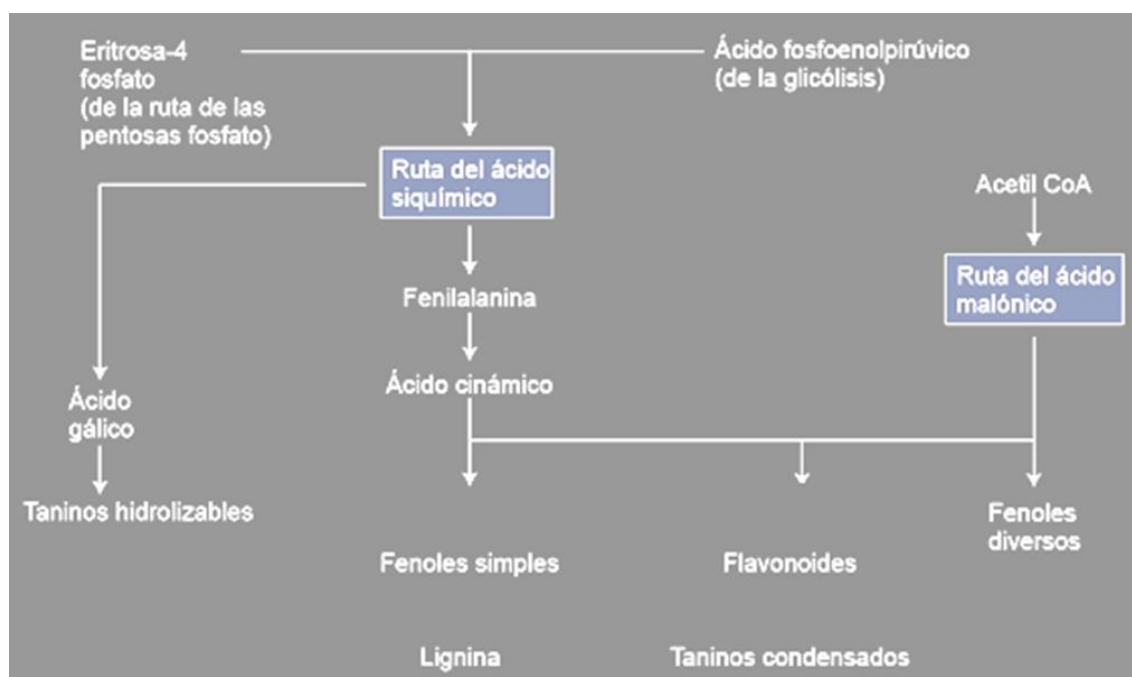


Figura 16. Rutas de síntesis de compuestos fenólicos.

La **ruta del ácido malónico** es una fuente importante de fenoles en hongos y bacterias, pero es poco empleada en plantas superiores.

La **ruta del ácido siquímico** es responsable de la biosíntesis de la mayoría de los compuestos fenólicos de plantas. A partir de eritrosa-4-P y de ácido fosfoenolpirúvico se inicia una secuencia de reacciones que conduce a la síntesis de **ácido siquímico** y, derivados de éste, aminoácidos aromáticos (fenilalanina, triptófano y tirosina). La

mayoría de los compuestos fenólicos derivan de la **fenilalanina**. Esta ruta está presente en **plantas, hongos y bacterias**, pero no en animales. La fenilalanina y el triptófano se encuentran entre los aminoácidos esenciales para los animales que se incorporan en la dieta. La tirosina no es esencial en el sentido de que los animales pueden sintetizarla por hidroxilación de fenilalanina.

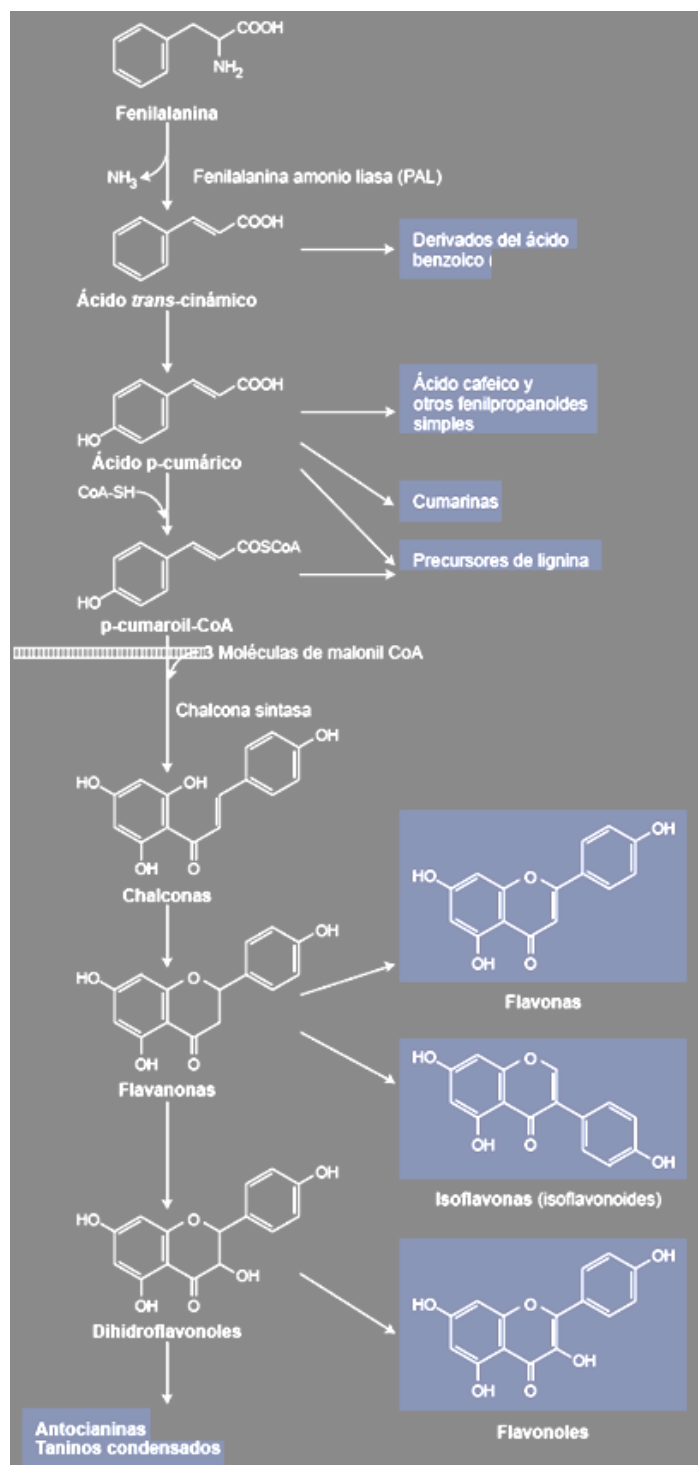


Figura 17. Ruta del ácido siquímico: desaminación de fenilalanina y formación de ácidos cinámico y cumárico, precursores de lignina, flaonas, isoflavonas y flavonoides.

La enzima **fenilalanina amonio liasa** (PAL) cataliza la formación de **ácido cinámico** por eliminación de una molécula de amonio de la fenilalanina. Esta enzima está situada en un punto de ramificación entre el metabolismo primario y secundario por lo que la reacción que cataliza es una importante etapa reguladora en la formación de muchos compuestos fenólicos (Fig. 17). Las reacciones posteriores a la catalizada por PAL son básicamente adiciones de más grupos hidroxilo y otros sustituyentes. Los ácidos trans-cinámico y p-cumárico se metabolizan para formar **ácido ferúlico** y **ácido caféico** (Fig. 18) cuya principal función es ser precursores de otros derivados más complejos: cumarinas, lignina, taninos, flavonoides e isoflavonoides.

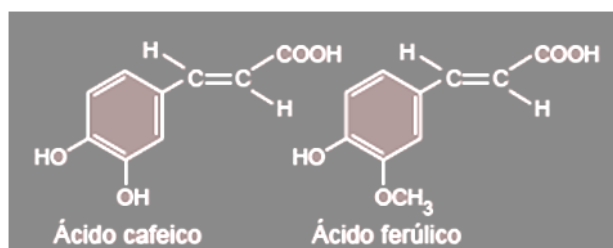


Figura 18. Estructura química de los ácidos cafeico y ferúlico.

Los ácidos cinámico y cumárico, así como sus derivados, son compuestos fenólicos simples llamados **fenilpropanoides** por contener un anillo de benceno (C6) y una cadena lateral de tres carbonos (C3) (Fig. 19).

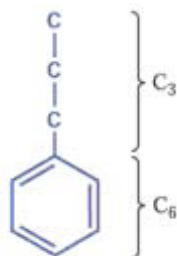


Figura 19. Estructura C6C3.

Las **cumarinas** son una amplia familia de **lactoras**, más de 1500 identificadas en más de 800 especies de plantas, que actúan como agentes antimicrobianos y como inhibidores de germinación. Algunas muestran fototoxicidad frente a insectos (es el caso del **psoraleno**) (Fig. 20) tras activarse por luz UV, acción llevada a cabo por bloqueo de la transcripción y de la reparación de DNA, provocando la muerte celular.

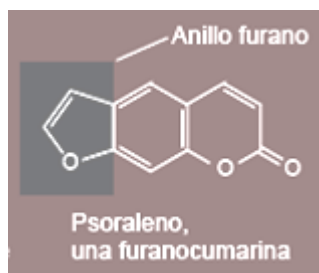


Figura 20. Estructura química del psoraleno.

La cumarina más simple es la que se encuentra como constituyente en el aceite de **bergamota**, un aceite esencial que aporta aroma al tabaco de pipa, el te y a otros productos. Las más tóxicas son producidas por hongos, por ejemplo, la **aflatoxina** producida por *Aspergillus flavus* (puede infectar cacahuete o maíz), quizá el carcinogénico más potente de las toxinas naturales.

Entre los compuestos fenólicos también se encuentran los **derivados del ácido benzoico** que tienen un esqueleto formado por fenilpropanoides que han perdido un fragmento de dos carbonos de la cadena lateral. Ejemplos de estos derivados son la **vainillina** y el **ácido salicílico** (Fig. 21) (actúa como regulador del crecimiento vegetal, implicado en la resistencia de la planta frente a patógenos)

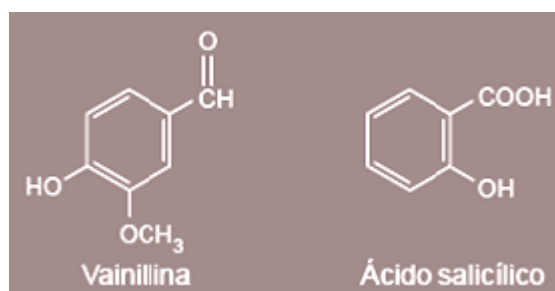


Figura 21. Estructura química de la vainillina y del ácido salicílico.

La **lignina** es un polímero altamente ramificado de fenilpropanoides. Después de la celulosa, es la sustancia orgánica más abundante en las plantas. Se encuentra covalentemente unida a la celulosa y a otros polisacáridos de la pared celular. Es insoluble en agua y en la mayoría de los solventes orgánicos lo que hace muy difícil su extracción sin degradarla. Desempeña un papel estructural fundamentalmente, su naturaleza química es la base de su dureza mecánica y de su rigidez que se manifiesta en los tallos lignificados, los troncos de los árboles, imprimiendo su "carácter" a la madera. Se encuentra en la pared celular de varios tejidos de soporte y de transporte, en traqueidas y en los vasos del xilema. Principalmente se deposita en la pared secundaria, fortalece los tallos y tejidos vasculares permitiendo el crecimiento vertical y la conducción de agua y minerales a través del xilema. Se forma a partir de tres derivados fenilpropanoides: los alcoholes **coniferílico**, **cumarílico** (Fig. 22) y **sinapílico**, de manera que cada uno de ellos puede formar numerosos enlaces y ramificaciones

haciendo que cada lignina pueda ser única. También tiene función protectora dado que su resistencia mecánica evita que las plantas sean alimento para animales y, además, su naturaleza química hace que sea difícil digerirla por los herbívoros.

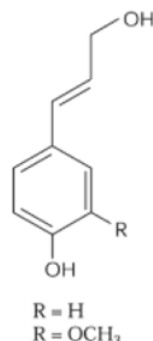


Figura 22. Estructura química de los alcoholes cumarílico y coniferílico (R=H, alcohol cumarílico; R=OCH₃, alcohol coniferílico).

Entre los compuestos fenólicos también se encuentran los **flavonoides** (Fig. 23). Su esqueleto carbonado contiene 15 carbonos ordenados en dos anillos aromáticos unidos por un puente de tres carbonos. Se clasifican en función del grado de oxidación del puente de tres carbonos, siendo los principales **antocianinas** (pigmentos), **flavonas**, **flavonoles** e **isoflavonas**. Entre sus funciones se encuentra la defensa y la pigmentación.

En la ruta de biosíntesis de flavonoides (Fig. 23), la primera etapa consiste en la condensación de 3 moléculas de malonil-CoA con una molécula de p-cumaril-CoA. Esta reacción está catalizada por calcona sintasa y da lugar a **naringerina calcona**, precursor de los flavonoles y antocianinas. La misma condensación catalizada por la estilbeno sintasa conduce a la formación **estilbenos** implicados en mecanismos de defensa de plantas frente a patógenos.

Las **antocianinas** son flavonoides pigmentados responsables de la mayoría de los colores de las flores y los frutos. Por ello son importantes en la polinización y en la dispersión de semillas. Son glicósidos con un azúcar en posición 3. Cuando las antocianinas carecen de azúcar se denominan **antocianidinas** (Fig. 24).

El color de las antocianinas depende del número de grupos hidroxilo y metoxilo en el anillo B y del pH de las vacuolas en las que se almacenan. Algunos ejemplos son **pelargonidina** (rojo-naranja), **cianidina** (rojo púrpura) y **delfinidina** (azul púrpura) (Fig. 25).

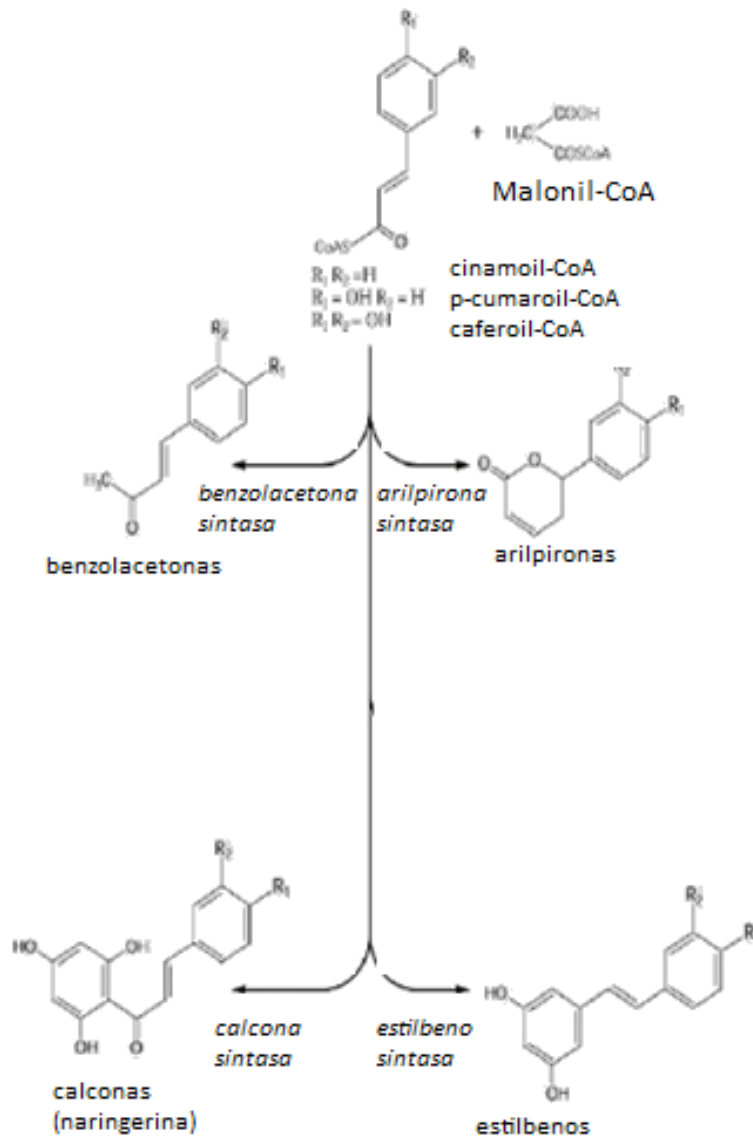


Figura 23. Biosíntesis de flavonoides.

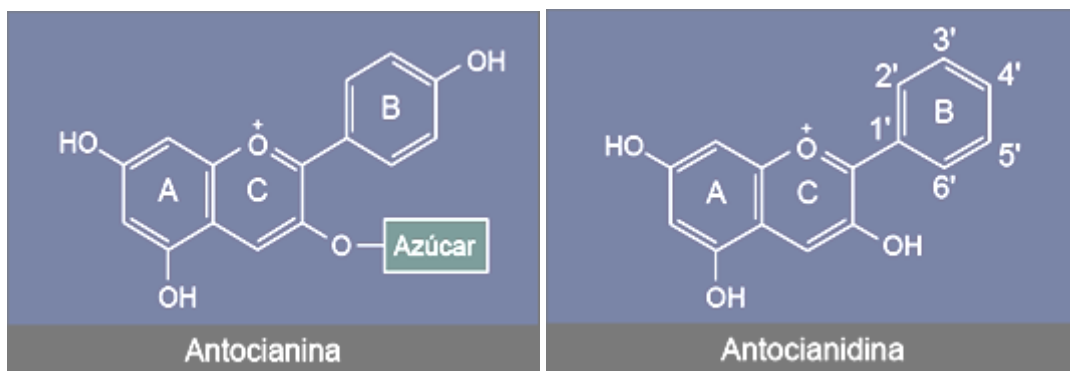


Figura 24. Estructura química de antocianinas y antocianidinas.

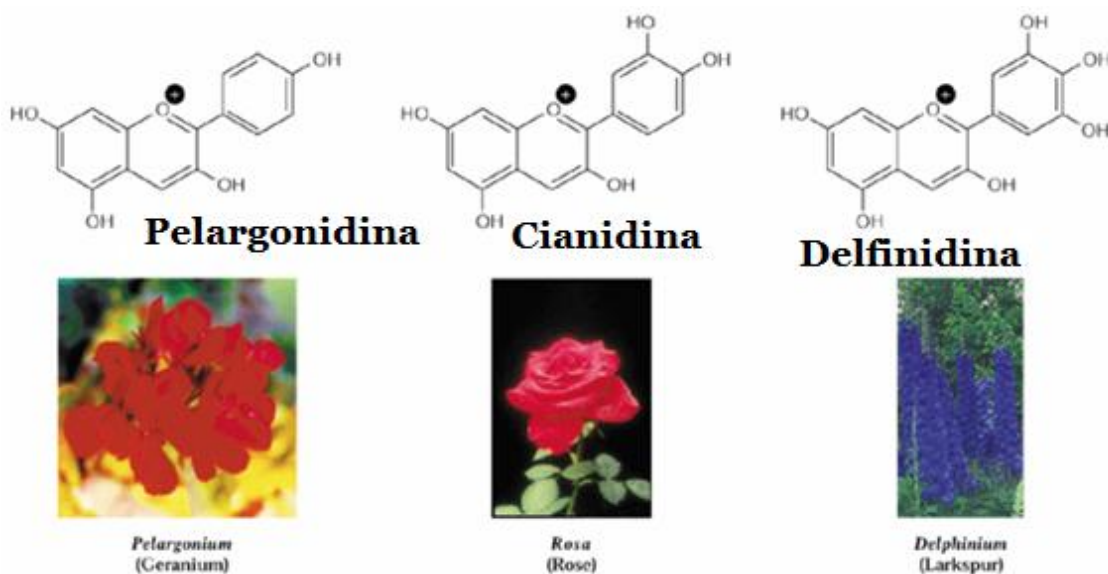


Figura 25. Pelargonidina, cianidina y delfinidina presentes en los géneros *Geranium*, *Rosa* y *Delphinium*, respectivamente.

En las flores también se encuentran flavonas y flavonoles que absorben a longitudes de onda más cortas que las antocianinas por lo que no son visibles para el ojo humano. Sin embargo los insectos que ven en el rango del UV responden a flavonas y flavonoles como señales de atracción.

Los **taninos** son compuestos fenólicos poliméricos que se unen a proteínas desnaturalizándolas. El nombre de tanino procede de la antigua práctica de utilizar extractos vegetales para convertir la piel animal en cuero (en el curtido, se unen al colágeno aumentando su resistencia al calor, al agua y a microorganismos). Existen dos categorías: **taninos condensados** y **taninos hidrolizables** (Fig. 26).

Los taninos condensados son polímeros de unidades de flavonoides unidas por enlaces C-C, los cuales no pueden ser hidrolizados pero sí oxidados por un ácido fuerte para rendir antocianidinas. Los taninos hidrolizables son polímeros heterogéneos que contienen ácidos fenólicos, sobre todo ácido gálico y azúcares simples; son más pequeños que los condensados y se hidrolizan más fácilmente.

Generalmente son toxinas debido a su capacidad de unirse a proteínas. También actúan como repelentes alimenticios de muchos animales que evitan, en el caso de los mamíferos, plantas o partes de plantas que contienen altas concentraciones de taninos. Esto ocurre en los frutos inmaduros en los que se concentran los taninos en la piel. Sin embargo, los taninos del vino tinto tienen efecto beneficioso en la salud humana al bloquear la formación de endotelina-1, una molécula señal que provoca vasoconstricción.

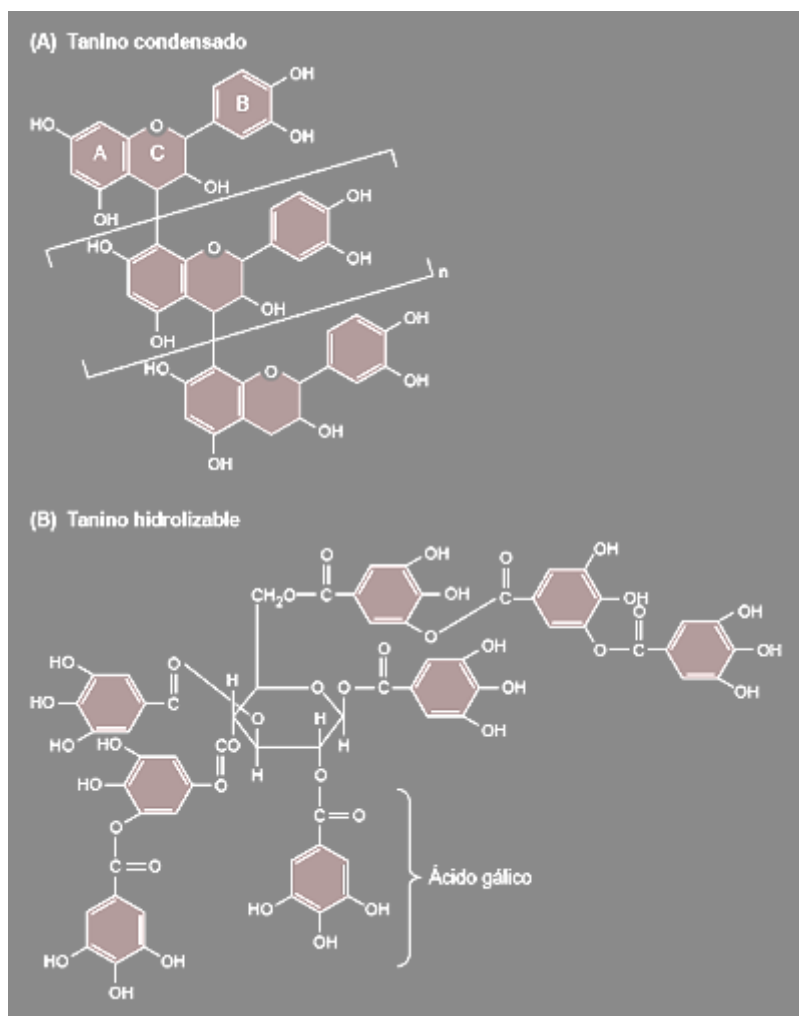


Figura 26: Estructura química de los taninos condensados(A) e hidrolizables (B).

GLICÓSIDOS

Los glicósidos son metabolitos vegetales de gran importancia. Su nombre hace referencia al enlace glicosídico que se forma cuando una molécula de azúcar se condensa con otra que contiene un grupo hidroxilo. Existen tres grupos de glicósidos de particular interés: **saponinas**, **glicósidos cardiacos** y **glicósidos cianogénicos**. Una cuarta familia, los **glucosinolatos**, se incluyen en este grupo debido a su estructura similar a los glicósidos.

Las **saponinas** (Fig. 27) se encuentran como glicósidos esteroideos, glicósidos esteroideos alcaloides o bien glicósidos triterpenos. Son por tanto triterpenoides o esteroideos que contienen una o más moléculas de azúcar en su estructura. Se pueden presentar como **agliconas**, es decir, sin el azúcar (el terpeno sin el azúcar, por ejemplo), en cuyo caso se denominan **sapogeninas**. La adición de un grupo hidrofílico (azúcar) a un terpenoide hidrofóbico da lugar a las propiedades surfactantes o detergentes similares al jabón que presentan las saponinas.

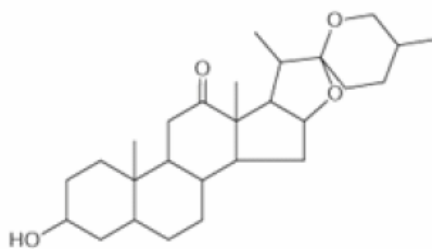


Figura 27. Estructura química de las saponinas.

Los **glicósidos cardiacos** o **cardenólidos** son semejantes a las saponinas esteroideas, tienen también propiedades detergentes, pero su estructura contiene una lactona (Fig. 28). Se encuentran de forma natural en forma de glicósidos o de agliconas. Quizá el más conocido sea la **digitoxina** (Fig. 28), o su análogo **digoxina**, aislada de *Digitalis purpurea* y utilizada como medicamento en el tratamiento de la insuficiencia cardiaca congestiva.

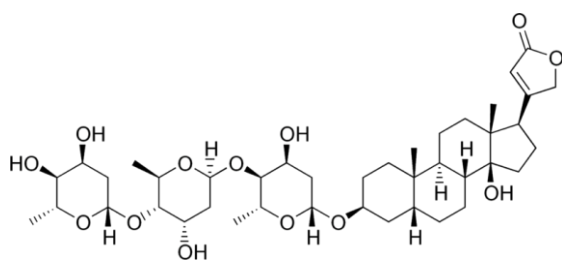


Figura 28. Estructura de la digitoxina de *Digitalis purpurea*.

Los **glicósidos cianogénicos** son compuestos nitrogenados, que no son tóxicos por sí mismos pero se degradan cuando la planta es aplastada liberando sustancias volátiles tóxicas como cianuro de hidrógeno (HCN). Un ejemplo es la **amigdalina** (Fig. 29) que se encuentra en las semillas de almendra, albaricoque, cereza o melocotón.

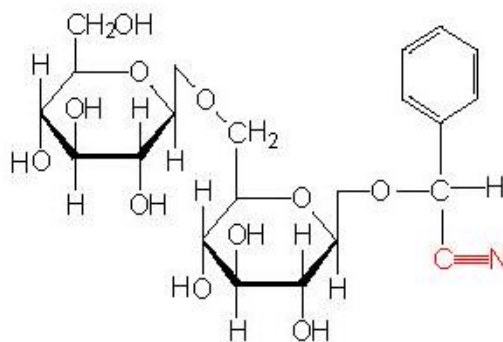


Figura 29. Estructura química de la amigdalina.

Los glicósidos cianogénicos normalmente no se degradan cuando la planta está intacta. Tienen un papel protector en algunas especies frente a herbívoros. El cianuro de hidrógeno es una toxina de acción rápida que inhibe metaloproteínas como la citocromo oxidasa, enzima clave en la respiración mitocondrial. Sin embargo, algunos herbívoros llegan a adaptarse a alimentarse de plantas cianogénicas y tolerar más altas dosis de HCN.

Los tubérculos de **mandioca** o **yuca**, muy ricos en carbohidratos, contienen altos niveles de glicósidos cianogénicos y forman parte de la dieta de muchos países tropicales. Aunque el procesamiento tradicional de estos tubérculos elimina gran parte de los glicósidos cianogénicos, la detoxificación no es completa dando lugar a efectos nocivos en las poblaciones consumidoras.

Los **glucosinolatos**, también llamados **glicósidos del aceite de mostaza**, se degradan y desprenden sustancias volátiles responsables del aroma, el olor y el gusto de condimentos como la mostaza y de vegetales como el repollo, brócoli o coliflor (*Brassicaceae*). La **sinigrina** (Fig. 30) es el glucosinato que se encuentra en las semillas de mostaza negra (*Brassica negra*).

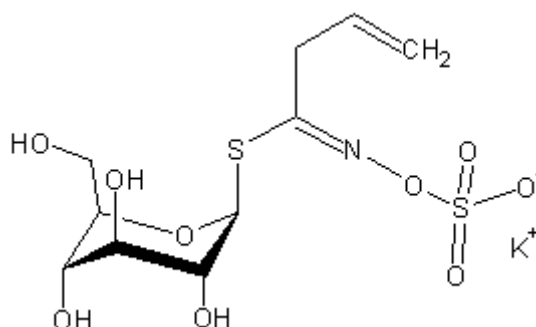


Figura 30. Estructura química de la sinigrina presente en semillas de mostaza negra.

Los glucosinolatos al igual que los glicósidos cianogénicos, están separados espacialmente de las enzimas hidrolíticas que los degradan y actúan también como repelentes de herbívoros.

ALCALOIDES

Los **alcaloides** son una gran familia de más de 15.000 metabolitos secundarios que tienen en común tres características: son solubles en agua, contienen al menos un átomo de nitrógeno en la molécula, y exhiben actividad biológica. La mayoría son heterocíclicos aunque algunos son compuestos nitrogenados alifáticos (no cíclicos) como la mescalina o la colchicina, por ejemplo. Se encuentran en el 20% aproximadamente de las plantas vasculares, la mayoría dicotiledóneas herbáceas.

A los valores normales de pH del citosol y de la vacuola (7,2 y 5-6, respectivamente), el nitrógeno está protonado lo cual confiere el carácter básico o alcalino de estos compuestos en solución.

En humanos, los alcaloides generan respuestas fisiológicas y psicológicas la mayoría de ellas consecuencia de su interacción con neurotransmisores. A dosis altas, casi todos los alcaloides son muy tóxicos. Sin embargo, a dosis bajas tienen un alto valor terapéutico como relajantes musculares, tranquilizantes, antitusivos o analgésicos.

Se sintetizan normalmente a partir de lisina, tirosina y triptófano, aunque algunos como la nicotina y compuestos relacionados derivan de la ornitina.

El **opio** es quizá uno de los primeros alcaloides conocidos, el exudado (látex) de la cápsula inmadura de *Papaver somniferum*. Este exudado contiene una mezcla de más de 20 alcaloides diferentes entre los que se encuentran la **morfina** y la **codeína**. Ambos alcaloides pertenecen a un grupo denominado **alcaloides isoquinolínicos** que sintetizan a partir de la reticulina (Fig. 31).

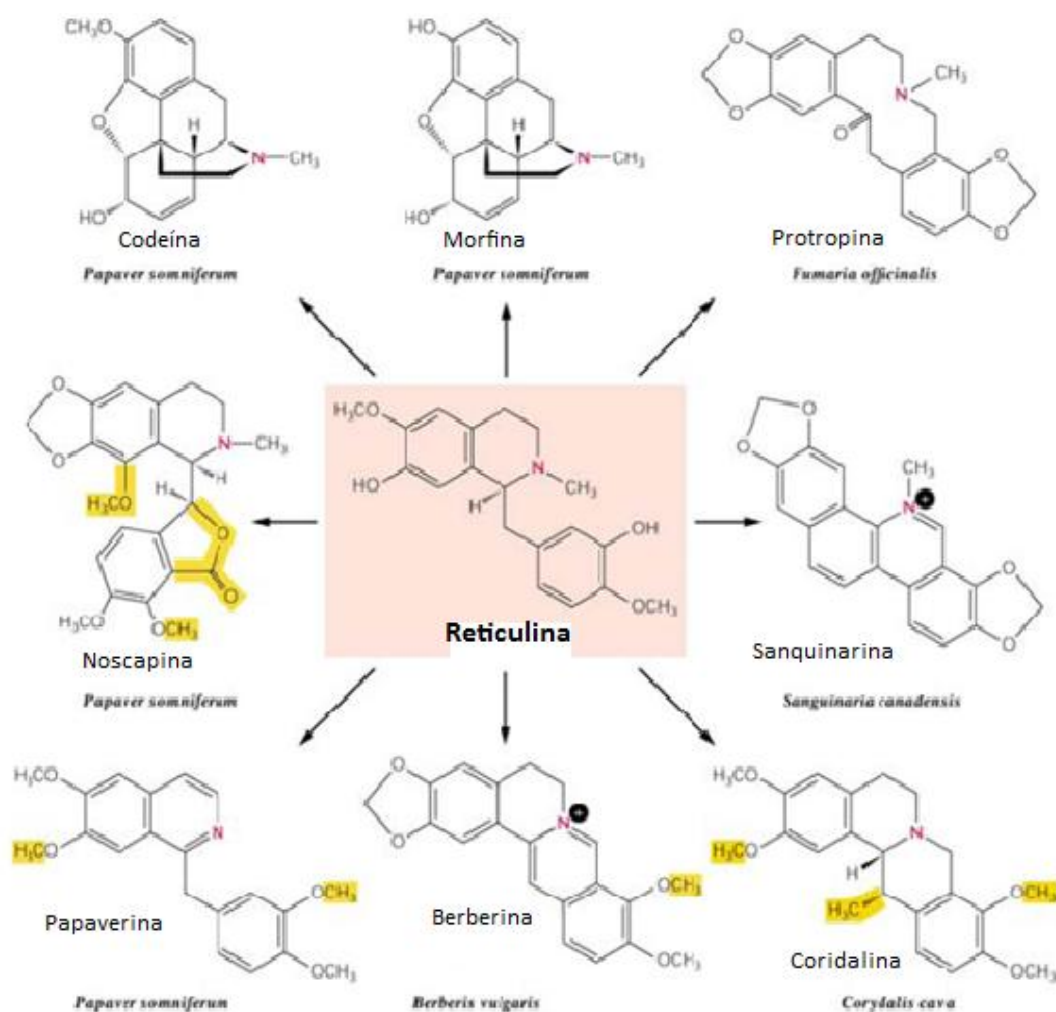


Figura 31. Estructura química de los alcaloides derivados de reticulina.

La **heroína** es un alcaloide semisintético formado por acetilación de la morfina (Fig.32).

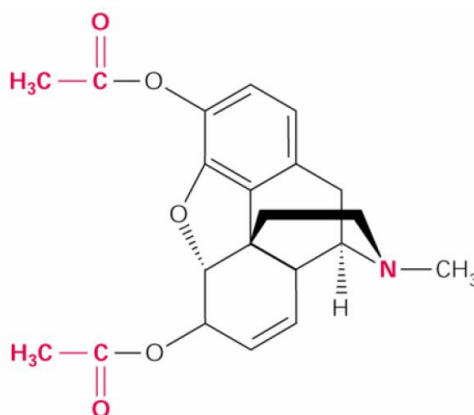
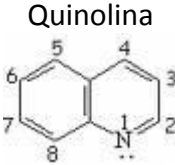
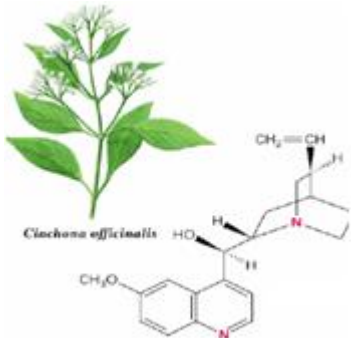
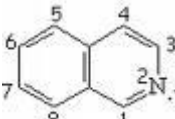
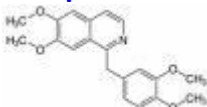
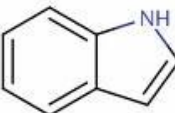
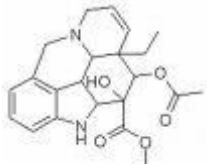
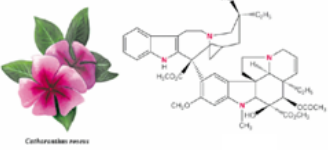


Figura 32. Estructura química de la heroína.

Los alcaloides se clasifican en función de los anillos presentes en la molécula (Tabla 1).

Clase de alcaloide	Ejemplos	
<p>Quinolina</p> 	<p>Quinina</p> 	
<p>Isoquinolina</p> 	<p>Papaverina</p> 	<p>Morfina Codeína</p>
<p>Indol</p> 	<p>Vindolina</p> 	<p>Vinblastina</p> 


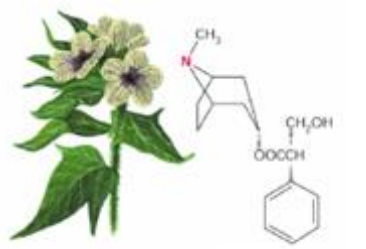
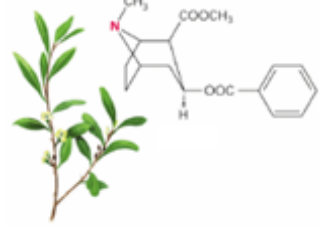
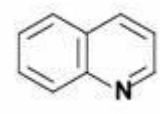
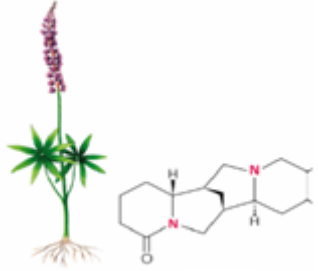
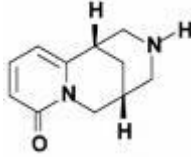
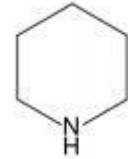

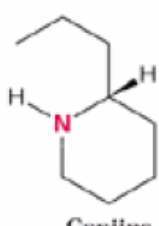
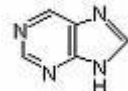
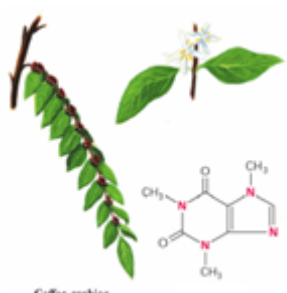
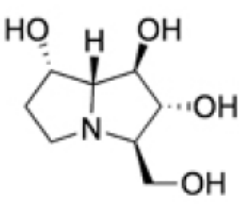
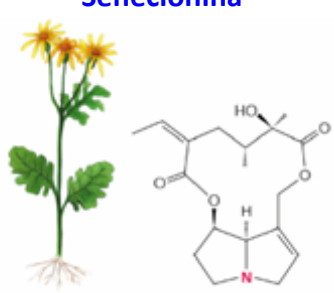
<p>Tropano</p> 	<p>Atropina</p>  <p><i>Hyoscyamus alger</i></p>	<p>Cocaína</p>  <p><i>Erythroxylon coca</i></p>
<p>Quinolizidina</p> 	<p>Lupanina</p>  <p><i>Lupinus polyphyllus</i></p>	<p>Citisina</p> 
<p>Piperidina</p> 	<p>Nicotina</p>  <p><i>Nicotiana glauca</i></p>	<p>Coniina</p>  <p>Coniine</p>
<p>Purina</p> 	<p>Cafeína</p>  <p><i>Coffea arabica</i></p>	
<p>Pirrolizideno</p> 	<p>Senecionina</p>  <p><i>Senecio jacobaea</i></p>	

Tabla 1. Clases de alcaloides y ejemplos.

Algunas solanáceas (los géneros *Datura*, *Hyoscyamus* y *Atropa*) contienen alcaloides tóxicos como la **escopolamina** (Fig. 33) presente en *Datura stramonium* o la **atropina** de *Hyoscyamus niger* (Tabla 1).

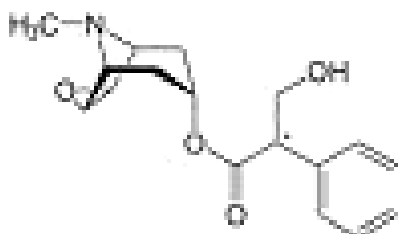


Figura 33. Estructura química de la escopolamina.

La patata contiene el alcaloide **solanina** (Fig. 34), un inhibidor de colinesterasa que interfiere en la transmisión nerviosa. Los tubérculos sometidos a alta intensidad de luz pueden llegar a sintetizar niveles tóxicos de solanina.

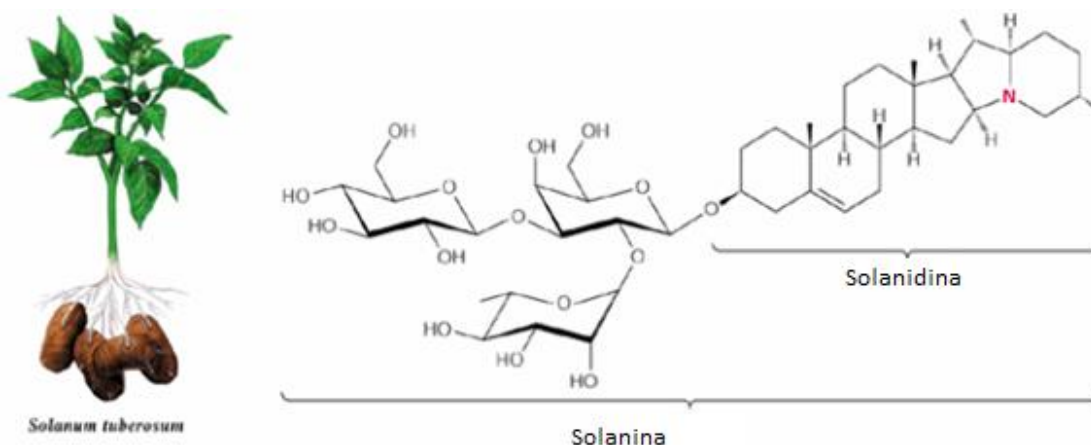


Figura 34. Estructura química de la solanina.

A continuación se muestra un resumen de las aplicaciones de algunos alcaloides (Tabla 2).

Alcaloide	Planta	Uso
Ajmalina	<i>Rauwolfia serpentina</i>	Antiarrítmico, inhibidor captura de glucosa por la mitocondria del tejido cardiaco
Atropina	<i>Hyoscyamus niger</i>	Anticolinérgico, antídoto del gas nervioso
Cafeína	<i>Coffea arabica</i>	Estimulante del sistema nervioso central

Camptotecina	<i>Camptotheca acuminata</i>	Agente anticanceroso
Cocaína	<i>Erythroxylon coca</i>	Anestésico tópico, estimulante del sistema nervioso central, bloqueante adrenérgico, droga de abuso
Codeína	<i>Papaver somniferum</i>	Analgésico y antitusivo
Coniína	<i>Conium maculatum</i>	Parálisis del sistema nervioso motor
Emetina	<i>Uragoga ipecacuanha</i>	Emético
Morfina	<i>Papaver somniferum</i>	Analgésico, narcótico, droga de abuso
Nicotina	<i>Nicotiana tabacum</i>	Tóxico, insecticida en horticultura, droga de abuso
Pilocarpina	<i>Pilocarpus jaborandi</i>	Estimulante del sistema parasimpático
Quinina	<i>Cinchona officinalis</i>	Tratamiento de la malaria
Sanguinarina	<i>Eschscholzia californica</i>	Antibacteriano (dentífricos)
Escopolamina	<i>Hyoscyamus niger</i>	Narcótico, sedante
Estricnina	<i>Strychnos nux-vomica</i>	Veneno
Vinblastina	<i>Catharanthus roseus</i>	Antineoplásico

BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

Bruneton, J. 2000. *Plantas Tóxicas*. Acribia. Zaragoza.

Bruneton, J. 2001. *Farmacognosia, Fitoquímica, Plantas Medicinales*. Segunda Edición. Acribia. Zaragoza.

Buchanan, B.B.; Gruissen, W. y Jones, R. 2000. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologist. Rockville, Maryland.

Cseke, L.J.; Kirakosyan, A.; Kaufman, P.B.; Warber, S.; Duke, J.A. y Brielman, H.L. 2006. *Natural products from Plants*. Second Edition. CRC press. Boca Raton, USA.

Cutler, S.J. y Cutler, H.G. 1999. *Biologically Active Natural Products: pharmaceuticals*. CRC Press. Boca Raton, USA.

Harbone, J.B. 1998. *Phytochemical Methods: a guide to modern techniques of plant analysis*. Chapman and Hall. Londres.

Juds, W.S.; Campell, C.S.; kellog, E.A.; Stevens, P.F. y Donogue, M.J. 2002. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. Second Edition. Sinauer. USA.

Kuklinski, C. 2000. Farmacognosia: estudio de las drogas y sustancias medicamentosas de origen natural. Omega. Barcelona.

Segler, D.S. 2001. Plant Secondary Metabolism. Kluwer. Nueva York.

Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. Plant Physiology. Fourth Edition. Sinauer Associates. USA.

Willians, C.A. y Grayer, R.J. 2004. Anthocyanins and other flavonoids. Natural Products Reports 21: 539-573.

Wink, M. 1999. Biochemistry of Plant Secondary Metabolism. CRC Press. Boca Raton, USA.

RECURSOS ELECTRÓNICOS

Botany online: The Secondary Metabolism of Plants

<http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/e20/20.htm>

Natural Products Reports

<http://www.rsc.org/Publishing/Journals/NP/index.asp>

Phytochemistry Tutorials

http://www.friedli.com/herbs/phytochem/phyto_tutorial.html

Plant Physiology Online

<http://www.plantphys.net>

Plant physiology section of the Botanical Institute at the University of Basel

<http://www.unibas.ch/bothebel/>

Tannin Chemistry

<http://users.muohio.edu/hagermae/>

Recibido: 5 julio 2009.

Aceptado: 7 noviembre 2009.