

# INFORMACION

## Los compuestos fenólicos en la autodefensa de los vegetales

Por **R. Maestro-Durán, R. León y V. Ruiz-Gutiérrez**

Instituto de la Grasa y sus Derivados (CSIC). Avda. Padre García Tejero, 4. 41012-SEVILLA

### RESUMEN

#### Los compuestos fenólicos en la autodefensa de los vegetales.

En este trabajo se recogen los estudios sobre la actividad como fitoalexinas (compuestos post-infeccionales cuya formación implica o desrepresión de genes o activación de un sistema enzimático que no operaba antes de la infección), tanto frente a hongos como frente a bacterias, de compuestos de tipo fenólico (ácidos cinámicos, flavonoides, isoflavonoides, deoxiantocianinas, estilbenos, cumarinas, cromonas). Se señala la relación entre el balance hidrófilo-lipófilo y la actividad como fitoalexinas.

Finalmente se recogen trabajos sobre la obtención de fitoalexinas sintéticas de estructuras similares a las naturales (estilbenos, derivados de epicatequinas) de interés comercial como pesticidas, insecticidas o fungicidas.

**PALABRA-CLAVE:** Autodefensa - Compuestos fenólicos - Información (artículo) - Vegetal.

### SUMMARY

#### Phenolic compounds as vegetables' autoprotection.

This article covers the studies on phytoalexins activity of phenolic compounds (cinnamic acids, flavonoids, isoflavonoids, deoxanthocyanins, stilbenes, coumarins, chromones) against fungi and bacteria. The relationship between hydrophilic-lipophilic balance activity is reported.

Finally some reports on the preparation of synthetic phytoalexins sharing structural similarities with the natural ones (stilbenes, epicatechin derivatives), of commercial interest as pesticides, insecticides and fungicides, are revised.

**KEY-WORDS:** Autoprotection - Information (paper) - Phenolic compounds - Vegetable.

Una planta cualquiera en su hábitat natural está rodeada de un gran número de competidores potenciales, predadores y patógenos. Por ejemplo, cada planta que creciera en una pradera de clima templado, estaría rodeada, sobre todo en verano, por aproximadamente seis millones de microorganismos (bacterias, hongos, algas y protozoos), más de 600.000 nematodos, 100 o más microartrópodos y gusanos, además de una docena de otras plantas, varias especies de insectos herbívoros, pájaros y mamíferos (Swain, 1979).

Es lógico suponer que aunque sólo un número limitado de estos seres vivos sea capaz de atacar a dicha planta, la supervivencia de este vegetal estará relacionada con su capacidad para desarrollar mecanismos de defensa.

La resistencia a la enfermedad en las plantas supe-

riores puede deberse a la existencia de estructuras o barreras físicas, como el espesor y dureza de la cutícula, el tamaño y forma de los estomas o la distribución del esclerenquima, pero también a la presencia de compuestos inhibidores en el interior de los tejidos (Inghan, 1973) o formados como respuesta a la infección. A partir de aquí existe una abundante literatura que relaciona el contenido en fenoles con la resistencia de los vegetales (Friend, 1979) (Bernard, 1989). Estas sustancias recibieron el nombre de «fitoalexinas», es decir, «protectoras de plantas». Hoy en día se acepta que las fitoalexinas son compuestos tóxicos de bajo peso molecular, que no se encuentran en los tejidos sanos, sino que se forman cuando el tejido sufre algún daño, y que se acumulan en los lugares próximos a la infección, contribuyendo a la limitación del desarrollo del patógeno. Todas las fitoalexinas son producto del metabolismo secundario, y la inmensa mayoría son compuestos fenólicos.

Por otra parte, existen compuestos pre-infeccionales y otros post-infeccionales con actividad inhibidora de microorganismos, que han recibido diversos nombres, como fitocidas, antibióticos vegetales, proinhibinas y fitoncidas. Estos compuestos antimicrobianos se han dividido en las categorías siguientes:

1. PROHIBITINAS. Son compuestos pre-infeccionales que pueden reducir o detener totalmente «in vivo» el desarrollo de microorganismos.

2. INHIBITINAS. Son compuestos pre-infeccionales existentes en el vegetal sano, y que aumentan su concentración cuando éste sufre una invasión, para aumentar su potencial defensivo.

3. POST-INHIBITINAS. Son compuestos post-infeccionales que se forman por hidrólisis u oxidación de sustratos existentes en el tejido sano. Dentro de esta categoría se encuentran numerosos compuestos glicosidados, los cuales, al ser hidrolizados, liberan la forma activa. Por otra parte, la oxidación de compuestos fenólicos preexistentes en el vegetal, tras la invasión por patógenos, actúa como protectora.

4. FITOALEXINAS. Compuestos post-infeccionales cuya formación implica o desrepresión de genes o activación de un sistema enzimático que no operaba antes de la infección.

Al margen de todas estas clasificaciones, que suelen ser más artificiales que reales, las fitoalexinas tienen carac-

terísticas propias, pues estos compuestos se detectan únicamente en plantas infectadas. Cruickshank (1977) las definió como metabolitos del huésped, provocados por hongos, que poseen actividad antifúngica, formados en tejido vegetal hipersensible y que juegan un papel preponderante en la inhibición del crecimiento fúngico «in vivo». Esta definición, como se verá, es bastante restringida. Conviene aclarar que «provocador» es cualquier agente que induzca a las plantas a la formación y acumulación de fitoalexinas. Se conoció pronto que existían otros factores diferentes al hongo, que también inducían su formación. Estos factores pueden ser: condiciones de estrés del vegetal, como frío intenso, radiación ultravioleta, heridas en el tejido, estrés osmótico, provocadores abióticos, como fungicidas, sales de metales pesados, enzimas, antibióticos, iones metálicos, fosfito, etileno, glutatión y provocadores bióticos, como infección bacteriana o viral.

De entre las fitoalexinas más conocidas destacan las pertenecientes a las leguminosas, como la pisatina, la faseolina, la maackianina y la wyerona. Las solanáceas poseen capsidiol, rishitina, lubimina y fituberina; las malváceas, gossipol; las pináceas, pinosilvina; los cítricos, sesolina y otras cumarinas y un largo etcétera.

Con respecto a los árboles, se han encontrado numerosos compuestos con propiedades antifúngicas que se acumulan en el xilema después de heridas o ataques fúngicos, consideradas como fitoalexinas; estos compuestos se forman y acumulan en aquellas partes del xilema secundario que aún contienen células parenquimatosas vivas (Kemp, 1986) formando una estrecha zona de reacción que sirve para impedir el progreso del patógeno. En hojas de *Cassia fistula* y *Morinda tomentosa*, que son dos árboles económicamente importantes en la India, infectadas con los hongos *Phomopsis* y *Curvularia*, respectivamente, se ha aislado ácido o-cumárico, mientras que en hojas sanas este compuesto estaba sustituido por p-cumárico (Abraham, 1988).

Al igual que en otros compuestos fenólicos relacionados con los mecanismos de defensa del vegetal, las fitoalexinas han sido estudiadas sobre todo desde el punto de vista de su fungitoxicidad más que de su posible actividad antibacteriana, explicado por el hecho de que la mayoría de las enfermedades vegetales están producidas por hongos y muchas menos por bacterias o virus, y los estudios sobre la actividad antibacteriana de estos compuestos son más restringidos, aunque se sabe que pueden tener efecto bacteriostático o bactericida (Smith, 1986).

Mori (1987) realizó un estudio bastante extenso sobre la actividad antibacteriana y el modo de acción de 30 fenoles flavonoideos frente a *Proteus vulgaris* y *Staphylococcus aureus*. Se examinó la relación estructura-actividad de dichos compuestos, comprobando que los flavonoides que mostraban actividad poseían un grupo hidroxilo libre sobre el anillo A y sobre el B, mientras que los flavonoides que carecían de tales hidroxilos libres no mostraban actividad.

Semillas de perejil (*Petroselinum crispum*) inoculadas con zoosporas del hongo patógeno *Phytophthora megasperma* oscilan entre la inmunidad y la susceptibilidad fisio-

lógica dependiendo de las condiciones de post-inoculación (Jahnen, 1988). Con una humedad relativa alta y 16 horas de iluminación diarias tienen lugar típicas reacciones de resistencia, con la muerte de células hipersensibles y formación de pequeñas lesiones locales. En los lugares afectados se localizaron fitoalexinas del tipo furanocumarinas que habían sido sintetizadas *de novo*. En la misma planta se han encontrado fitoalexinas del mismo tipo en ejemplares no infectados (Knogge, 1987), y recientemente (Dittrich, 1992) se ha visto que un precursor del jasmonato, el ácido 12-oxo-fitodienoico, induce la síntesis de fitoalexinas de tipo flavonoide, principalmente apiina.

Las fitoalexinas producidas en el sorgo por un inductor son flavonoides del tipo 3-desoxiantocianidinas (Snyder, 1990) y acil ésteres de las mismas (Hipskind, 1990).

En hojas jóvenes de sorgo, la infección con *Helminthosporium maydis*, que no es patógeno o con *Colletotrichum graminicola*, que sí lo es, produce una rápida acumulación de pigmentos complejos, identificados como 3-desoxiantocianapigenidina y luteolinidina (Nicholson, 1989). Microorganismos de la familia *Colletotrichum* inducen la producción de fitoalexinas en *Cyphomandra betacea* (Echeverri, 1988), mientras que el *C. lindemuthianum* interacciona con fragmentos pécticos de cotiledones de guisante, siendo sinérgicas en la acumulación de compuestos fenólicos (Tepper, 1990).

En pimientos verdes, la inducción de fitoalexinas es un factor protector contra la infección por *Botrytis cinerea* Pers. (Adikaram, 1988). En variedades de uva resistentes a este mismo hongo se ha estudiado el metabolismo de las fitoalexinas resveratrol y viniferina, del tipo estilbeno (Hoos, 1988). La producción de estos compuestos se ve favorecida por la irradiación con luz U.V. (Creasy, 1988) (Jeandet, 1991) y por heridas en los cotiledones en el caso de cacahuete (Arora, 1991). También se producen fitoalexinas con estructura de dihidroxiestilbeno en *Dioscorea bulbifera* y *D. dumetorum* cuando se infectan con el inductor *Botryodiplodia theobromae* (Adesanya, 1989), y en la batata de agua (*Dioscorea alata*), con el mismo inductor (Cline, 1989). El primer caso de fitoalexina de tipo estilbeno encontrado en una planta de la familia de las Poáceas, la caña de azúcar, es piceatannol, que se produce cuando se infecta con *Colletotrichum falcatum* (Brinker, 1991).

Se ha encontrado una acumulación de cumarinas (principalmente umbeliferona) en cultivos de células de hipocotiledones de *Ammi majus* infectados con la misma *Phytophthora megasperma glycinea* (Hamerski, 1990) y en raíces y tallos de limonero inoculados con *Phytophthora citrophthora* (Sulistyowati, 1990). También se ha hallado cumarinas y otros compuestos fenilpropanoideos, como ésteres del ácido ferúlico en células de *Ammi majus* y perejil cuando eran tratadas con hongos provocadores (Matern, 1992). Una 6,7-dimetoxicumarina, la scoparona, se produce en limones cuando se inoculan con *Penicillium digitatum* Sacc y se aporta calor (Kim, 1991).

De la familia de las cromonas es una fitoalexina, la 2-(p-hidroxifenoxi)-5,7-dihidroxicromona, producida en hojas jóvenes de *Cassia obtusifolia* cuando se infectan con *Alternaria cassiae* (Sharon, 1992).

La edad de las células condiciona en gran medida la formación de fitoalexinas inducida por provocadores en los casos de la soja y el algodón. Durante la fase anterior al crecimiento exponencial, ambos cultivos exhiben respuestas de estrés aun en ausencia de provocadores, lo cual recibe el nombre de autoinducción. Por el contrario, durante la fase de crecimiento exponencial y la fase estacionaria posterior, son relativamente poco sensibles a los provocadores. En la fase intermedia de crecimiento, las suspensiones de células se comportan de forma óptima, no produciendo fitoalexinas hasta que se las estimula con un provocador (Apostol, 1989). El fenómeno de la autoelicitación en células de soja ha sido también observado por Smith (1989).

La luz ultravioleta de 254 nm estimula en el haba (*Phaseolus vulgaris*) la formación de siete derivados de isoflavonoides que no existen en las semillas sin tratar. Cinco de esos isoflavonoides se identificaron como fitoalexinas (faseolina, faseolidina, olinisoflavano, cumestrol y kievitona), que inhiben el crecimiento de hongos y que se acumulan en ausencia de microorganismo invasor (Soriano, 1986).

Se ha comprobado en el haba que la actividad de sustancias provocadoras contra el hongo *Colletotrichum lindemuthianum* produce la peroxidación de los lípidos (Rogers, 1988) y también que los ácidos araquidónico y linoleico (pero no  $\alpha$ -ni  $\gamma$ -linolénico) provocan la acumulación de fitoalexinas isoflavonoideas (Longland, 1987). Este mismo ácido araquidónico, según Davis (1988), pero no otros insaturados, como linoleico y linolénico, es tóxico en tubérculos de patata por su carácter inductor de fitoalexinas.

Una tendencia actual en la investigación de fitoalexinas y compuestos fenólicos con actividad antimicrobiana se dirige al estudio de la producción de estos compuestos por plantas consideradas tradicionalmente como medicinales (Dahiya, 1987). Se examina la producción de compuestos fenólicos por cultivos celulares de tejido de callos, o bien producidos por tejidos enfermos del vegetal entero (hojas, raíces, corteza, tallos), o tejidos infectados expresamente con patógenos para inducir la formación de compuestos fenólicos o fitoalexinas, en raíces de *Rehmannia* (Shoyama, 1987), en tubérculos de batata (Takasugi, 1987), en corteza de *Mussatia*, usada medicinalmente en Perú y Bolivia (Jiménez, 1987), en hojas de digital (Matsumoto, 1987), en callos de *Hygrophila*, empleada en Europa Central como cosmético y cicatrizante (Henry, 1987), en variedades de *Ajuga* (Shimomura, 1987), y en raíces de *Scrophularia* (Calis, 1987). La mayor parte de los compuestos aislados e identificados estructuralmente por estos investigadores resultaron ser glucósidos fenólicos del tipo fenilpropanoide, como el verbascósido y otros glucósidos relacionados, la mayor parte de los cuales poseen actividad antibacteriana.

Otro modo de abordar el estudio de los mecanismos de acción de estos compuestos es la actividad «in vivo». Seng (1985) aisló mutantes del hongo *Nectria galligena*, que es un patógeno de las manzanas maduras capaz de infectar rápidamente los tejidos de manzanas verdes, que suelen ser inmunes al ataque debido a su alto contenido en ácido

benzoico. Todos estos mutantes agresivos fueron capaces de invadir los tejidos sanos debido a su tolerancia al ácido benzoico.

En ensayos con compuestos análogos a las fitoalexinas, especialmente 3-fenil-cumarinas (Arnoldi, 1986), se llegó a la conclusión de que es necesario un cierto balance hidrófilo-lipófilo. Como ejemplo de esto se ha señalado (Lacks, 1987) que la actividad de los bencil-furanos depende de que posean un único grupo hidroxilo; los derivados totalmente metilados y los polihidroxilados son inactivos. Es muy interesante el hecho de que, a menudo, la destoxicación de las fitoalexinas flavonoideas tiene lugar por hidroxilación o alguna otra reacción que las hagan más polares, lo que indica que la actividad de un compuesto depende del balance entre estructuras polares y no polares.

El examen de las relaciones estructura-toxicidad de las fitoalexinas y otros compuestos fenólicos vegetales ha suscitado interés no sólo científico, sino también comercial, como posible base para la obtención de nuevos pesticidas (Laks, 1987), insecticidas y acaricidas (Van Puyvelde, 1987) y nematocidas (Alphey, 1988). Las fitoalexinas parecen estar relacionadas con la resistencia de los cacahuetes verdes a la contaminación por aflatoxinas inducida por la sequía (Cole, 1988), aunque se desconoce el mecanismo de esta resistencia. Los compuestos ensayados, o bien son de origen natural, extraídos de plantas enfermas, o son análogos sintéticos preparados en el laboratorio expresamente para ensayos específicos, como algunos flavonoides semisintéticos conteniendo una cadena lateral sencilla ( $C_6-C_{16}$ ) que se producen a partir de taninos condensados por tiolisis con un alquiltiol, que produce epicatequin-4-alquil-sulfuros.

También se han sintetizado (Arnoldi, 1989) compuestos análogos a una fitoalexina con estructura de estilbeno aislada del cacahúete (*Arachis hypogea*) (Ingham, 1976) y que, como otros estilbenos sintéticos (Inamori, 1984) tiene actividad como antifúngica. El mecanismo de acción de estas fitoalexinas de tipo estilbeno ha sido estudiado por Dorner (1991). Arnoldi (1989) ha sintetizado también calconas, que están biosintéticamente relacionadas con fitoalexinas e isoflavanos de estructura semejante al faseolinin-isoflavano, también antifúngico (Van Etten, 1976).

Como análogos de las fitoalexinas naturales se han ensayado derivados alquil-sulfuros de epicatequina, frente a hongos y bacterias gram+ y gram-. A medida que aumentaba la longitud de cadena de los alquil-derivados, hasta llegar al decil-derivado, aumentaba la actividad biocida en el caso de los gram+. Los gram- tuvieron un comportamiento diferente, pues además de ser mucho menos sensibles, los sustituyentes alquilo cortos tuvieron las actividades bactericidas mayores. Es un comportamiento similar al de las fitoalexinas isoflavonoides.

Es fácil deducir de toda esta información que los compuestos fenólicos están presentes en las interacciones huésped-patógeno y en los mecanismos de defensa pre-inhibitorios, pero la función exacta se desconoce, así como la naturaleza de la mayor parte de los provocadores de las fitoalexinas, es decir, cuál o cuáles sustancias inducen la

formación de fitoalexinas en tejidos infectados desde precursores lejanos (Smith, 1986).

La idea de los compuestos fenólicos como agentes en la defensa química del vegetal puede estar sobrevalorada, y algunos autores consideran que la característica general de los polifenoles tánicos de acomplejarse con las proteínas para formar mezclas insolubles es la propiedad esencial en la defensa operativa del vegetal (Beart, 1985). En el caso de la soja se ha demostrado que los flavonoides cumestrol, faseol y afrososina tienen efectos antibióticos (Caballero, 1986), y daidzeína, gliceolina, sojalol y cumestrol tienen efectos antipredatorios y antibióticos contra la oruga de la col *Trichoplusia ni* (Sharma, 1991).

Uno de los efectos fisiológicos más relevantes de los fenoles es la astringencia, basada en el hecho de su capacidad de formar complejos con proteínas y mucopolisacáridos (Ozawa, 1987). Un vegetal que acumule fenoles en sus hojas producirá un efecto desagradable en el herbívoro predador, pues no será palatable. Así, una población de herbívoros puede ejercer una presión selectiva hacia los vegetales de su entorno, según sugiere la teoría actual de la coevolución animal-vegetal.

#### BIBLIOGRAFIA

- Abraham, K. J., Daniel, M. y Sabnis, S. D. (1988).—«Phytoalexins of *Cassia fistula* and *Morinda tomentosa*».—Natl. Acad. Sci. Lett. **11**, 101-102.
- Adesanya, S.A., Ogundana, S. K. y Roberts, M. F. (1989).—«Dihydroxystilbene phytoalexins from *Dioscorea bulbifera* and *D. dumetorum*».—Phytochemistry **28**, 773-774.
- Adikaram, N. K. B., Brown, A. E. y Swinburne, T. R. (1988).—«Phytoalexin induction as a factor in the protection of *Capsicum annuum* L. againts infection by *Botrytis cinerea* Pers».—J. Phytopathol. **122**, 267-273.
- Alphey, J. W., Robertson, W. M. y Lyon, G. D. (1988).—«Rishitin a natural plant product with nematocidal activity».—Rev. Nematol. **11**, 399-404.
- Apostol, I., Low, P. S. y Heinstein, P. (1989).—«Effect of age of cell suspension cultures on susceptibility to a fungal elicitor».—Plant Cell. Re. **7**, 692-695.
- Arnoldi, A., Carughi, M., Gandolfina, F., Merlini, L. y Parrino, M. G. (1989).—«Synthetic analogues of phytoalexins. Synthesis and antifungal activity of potential free-radical scavengers».—J. Agric. Food Chem. **37**, 508-512.
- Arnoldi, A., Farina, G., Galli, R., Merlini, L. y Parrino, M. G. (1986).—«Analogues of phytoalexins. Synthesis of some 3-phenylcoumarins and their fungicidal activity».—J. Agric. Food Chem. **34**, 185-188.
- Arora, M. K. y Strange, R. N. (1991).—«Phytoalexin accumulation in groundnuts in response to wounding».—Plant Sci. **78**, 157-163.
- Beart, J. E., Lilley, T. y Haslan, E. (1985).—«Plant polyphenols. Secondary plant metabolism and chemical defense: some observations».—Phytochem. **24**, 33-38.
- Bernard, M. A. y Ellis, B. E. (1989).—«Phenylpropanoid metabolism in tomato cell cultures co-cultivated with *Verticillium albo-atrum*».—J. Plant Physiol. **135**, 21-26.
- Brinker, A. M. y Seigler, D. S. (1991).—«Isolation and identification of piceatannol as a phytoalexin from sugarcane».—Phytochemistry **30**, 3229-3232.
- Caballero, P. y Smith, C. N. (1986).—«Isoflavones from an insect resistant variety of soya bean and the molecular structure of afrososin».—J. Nat. Prod. **49**, 1126-1129.
- Calis, I. y Gross, G. A. S. (1987).—«Phenylpropanoid glycosides isolated from *Scrophularia scopoli*».—Phytochem. **26**, 2057-2061.
- Cline, E. I., Adesanya, S. A., Ogundana, S. K. y Roberts, M. F. (1989).—«Induction of PAL activity and dehydrostilbene phytoalexins in *Dioscorea alata* and their plant growth inhibitory properties».—Phytochemistry **28**, 2621-2625.
- Cole, R. J., Dorner, J. W., Blankenship, P. D. y Sanders, T. H. (1988).—«Potential role of phytoalexins in aflatoxin contamination of peanuts».—ACS Symp. Ser. **379**, 73-81.
- Creasy, L. L. y Coffee, M. (1988).—«Phytoalexin production potential of grape berries».—J. Am. Hort. Sci. **113**, 230-234.
- Cruickshank, I. A. M. (1977).—«Natural products and the protection of plants».—G. B. Marini-Bettolo ed. Scr. Varia **41**, Pontifical Academy of Sciences. Ciudad del Vaticano, p.p. 509-569.
- Dahiya, J. S. (1987).—«Reversed phase high-performance liquid chromatography of *Cajanus cajan* phytoalexins».—J. Chromatogr. **409**, 355-359.
- Davis, D. A. y Currier, W. W. (1988).—«The toxic effect of arachidonic acid and other unsaturated fatty acids on potato tuber cells».—Physiol. Mol. Plant Pathol. **33**, 105-114.
- Dittrich, H., Kutchan, T. M. y Zen, M. H. (1992).—«The jasmonate precursor, 12-oxo-phytodienoic acid, induces phytoalexin synthesis in *Petroselinum crispum*».—FEBS Lett. **309**, 33-36.
- Dorner, J., Richard, J., Yagen, B. y Christiansen, B. (1991).—«Bioregulation of preharvest aflatoxin contamination of peanuts. Role of stilbene phytoalexins».—ACS Symp. **449**, 352-367.
- Echeverri, F., Cardona, G., Gallego, L. H., López, J. y Torres, F. (1988).—«Phytoalexins from *Cyphomandra betacea* (Solanaceae)».—Spectroscopy **6**, 151-156.
- Friend, J. (1977) Pub. 1979.—«Phenolic substances and plant disease».—Recent Adv. Phytochem. **12**. (Biochem. Plant Phenolics) 617-640.
- Hamerski, D., Beier, R. C., Kneusel, R. E., Matern, U e Himmelsbach, K. (1990).—«Accumulation of coumarins in elicitor-treated cell suspension cultures of *Ammi majus*».—Phytochemistry **29**, 1137-1142.
- Henry, M., Roussel, J. L. y Andary, C. (1987).—«Verbascoside production in callus and cultures of *Higrophila erecta*».—Phytochem. **26**, 1961-1963.
- Hipskind, J. D., Hanau, R., Leite, B. y Nicholson, R. L. (1990).—«Phytoalexin accumulation in sorghum: identification of an apigenidin acyl ester».—Physiol. Mol. Plant Pathol. **36**, 381-396.
- Hoos, G. y Blaich, R. (1988).—«Metabolism of stilbene phytoalexins in grapevines: oxidation of resveratrol in single-cell cultures».—Vitis **27**, 1-12.
- Jeandet, P.; Bessis, R. y Gauthier, B. (1991).—«The production of resveratrol (3,5,4'-trihydroxystilbene) by grape berries in different developmental stages».—Am. J. Enol. Vitic. **42**, 41-46.
- Inamori, Y., Kubo, M., Kato, Y., Yasuda, M., Baba, K. y Kazawa, A. M. (1984).—«The antifungal activity of stilbene derivatives».—Chem. Pharm. Bull. **32**, 801-804.
- Ingham, J. L. (1973).—«Disease resistance in higher plants. Concept of preinfectional and postinfectional resistance».—Phytopathol. Z. **78**, 314-335.
- Ingham, J. L. (1976).—«3,5,4'-trihydroxystilbene as a phytoalexin from groundnuts (*Arachis hypogaea*).—Phytochemistry **5**, 1661-1664.
- Jahnen, W. y Hahlbrock, K. (1988).—«Cellular localization of nonhost resistance of parsley (*Petroselinum crispum*)».—Planta **173**, 197-204.
- Jiménez, C., Villaverde, M. C. y Riger, L. (1987).—«Three phenylpropanoid glycosides from *Musatia*».—Phytochem. **26**, 1805-1810.
- Kemp, M. S. y Burden, R. S. (1986).—«Phytoalexins and stress in the sapwood of trees».—Phytochem. **22**, 1261-1269.
- Kim, J. J., Ben-Yehoshua, S., Shapiro, B., Henis, Y. y Carmeli, S. (1991).—«Accumulation of scoparon in heat-treated lemon fruit inoculated with *Penicillium digitatum* Sacc».—Plant Physiol. **97**, 880-886.
- Knogge, W., Kombrink, E., Schmelzer, E. y Hahlbrock, K. (1987).—«Occurrence of phytoalexins and other putative defense-relates substances in uninfected parsley plants».—Planta **171**, 279-287.
- Laks, P. E. (1987).—«Flavonoids biocides: Phytoalexin analogs from condensed tannins».—Phytochem. **26**, 1617-1621.
- Longland, A. C., Slusarenko, A. J. y Friend, J. (1987).—«Arachidonic and linoleic acids elicit isoflavonoid phytoalexin accumulation in *Phaseolus vulgaris* (French bean)».—Plant Physiol. **120**, 289-297.
- Matern, U. (1992).—«Coumarins and other phenylpropanoid compounds in the defense response of plant cells».—Planta Med. **57**, S15-S20.
- Matsumoto, M., Koga, S., Shoyama, Y. y Nishioka, J. (1987).—«Phenolic glycoside composition of leaves and callus cultures of *Digitalis purpurea*».—Phytochem. **26**, 3225-3227.
- Mori, A., Mishimoto, C. y Enoki, T. (1987).—«Antibacterial activity and mode of action of plant flavonoids against *Proteus vulgaris* y *Staphylococcus aureus*».—Phytochem. **26**, 2231-2234.
- Nicholson, R. L., Jamil, F. F., Snyder, B. A., Lue, W. L. y Hipskind, J. (1989).—«Phytoalexin synthesis in the juvenile sorghum leaf».—Physiol. Mol. Plant Pathol. **33**, 271-278.

- Ozawa, T., Lilley, T. H. y Haslan, E. (1987).—«Poliphenol interactions: astringency and the loss of astringency in ripening fruit».—*Phytochem.* **26**, 2937-2942.
- Rogers, K. R., Albert, F. y Anderson, A. A. (1988).—«Lipid peroxidation is a consequence of elicitor activity».—*Plant Physiol.* **86**, 547-553.
- Seng, J. M., Saindreman, P. y Bompeix, G. (1985).—«Induction of *Nectria galligena mutans*. Resistant to benzoic acid and study of their aggressiveness towards immature apples».—*J. Gen. Microbiology* **131**, 1863-1866.
- Sharma, H. C. y Norris, D. M. (1991).—«Chemical basis of resistance in soya bean to cabbage looper, *Trichoplusia ni*».—*J. Sci. Food Agric.* **55**, 353-364.
- Sharon, A., Ghirlando, R. y Gressel, J. (1992).—«Isolation, purification, and identification of 2-(p-hydroxyphenoxy)-5,7-dihydroxychromone: a fungal-induced phytoalexin from *Cassia obtusifolia*».—*Plant Physiol.* **98**, 303-308.
- Shimomura, H., Sashida, F. y Ogawa, K. (1987).—«Iridoid glycosides and phenylpropanoid glycosides in *Ayuga* species in Japan».—*Phytochem.* **25**, 1981-1983.
- Shoyama, Y., Matsumoto, M. y Nishioka, I. (1987).—«Phenolic glycosides from disease roots of *Fehmannia glutinosa*».—*Phytochem.* **26**, 983-986.
- Smith, D. A. y Banks, S. W. (1986).—«Biosynthesis, elicitation and biological activity of isoflavonoid phytoalexins».—*Phytochem.* **25**, 979-995.
- Smith, C. J. y Goldring, P. (1989).—«Endogenous elicitor of phytoalexin synthesis from *Glycine max*».—*Biochem. Soc. Trans.* **17**, 200-201.
- Snyder, B. A. y Nicholson, R. L. (1990).—«Synthesis of phytoalexins in sorghum as a site-specific response to fungal ingress».—*Science* **248**, 1637-1639.
- Soriano, E. y Núñez, P. H. (1986).—«Determinación de fitoalexinas isoflavonoides presentes en haba (*Phaseolus vulgaris*)».—*Rev. Soc. Quim. Mex.* **30**, 160-163.
- Sulistiyowati, L., Keane, P. J. y Anderson, J. W. (1990).—«Accumulation of the phytoalexin, 6,7-dimethoxy-coumarin, in roots and stems of citrus seedlings following inoculation with *Phytophthora citrophthora*».—*Physiol. Mol. Plant Pathol.* **37**, 451-461.
- Swain, T. (1979).—«Biochemistry of Plant Phenolics».—Swain, T., Harborne, J. B. y Van Sumere, C. F. (ed.) Plenum Press. Nueva York y Londres, págs. 617-640.
- Takasugi, M. y Kawashina, S. (1987).—«Antifungal compounds from *Dioscorea batatas* inoculated with *Pseudomonas cichori*».—*Phytochem.* **26**, 271-275.
- Tepper, C. S. y Anderson, A. J. (1990).—«Interactions between pectic fragments and extracellular components from the fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*».—*Physiol. Mol. Plant Pathol.* **36**, 147-158.
- Van Etten, H. D. (1976).—«Antifungal activity of pterocarpans and other selected isoflavonoids».—*Phytochem.* **15**, 655-659.
- Van Puyvelde, L., De Kimpe, N., Mudaheranwa, J. P., Gasiga, A., Schamp, N., Declercq, J. P. y Van Meerssche, M. (1987).—«Isolation and structural elucidation of potentially insecticidal and acaricidal isoflavone-type compounds from *Neurautanenia mitis*».—*J. Nat. Prod.* **50**, 349-356.

(Recibido: Septiembre 1993)