



BIOQUÍMICA

Flores fluorescentes

La combinación de ciertos pigmentos vegetales genera en las flores patrones de fluorescencia que podrían operar a modo de señal para los polinizadores

Francisco García Carmona, Fernando Gandía Herrero y Josefa Escribano

EN SÍNTESIS

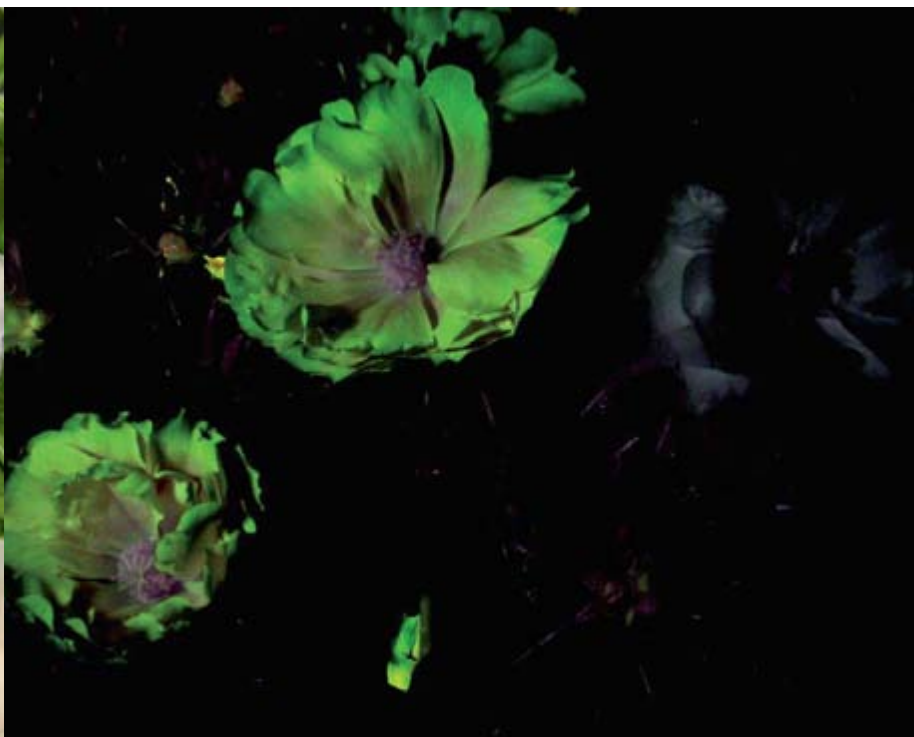
Las betalainas, una familia de pigmentos vegetales, dan color a las flores de plantas del orden de las Cariofilales, que incluye entre otras especies a los cactus.

Si bien son numerosas y muy variadas, las betalainas presentan solo dos colores en la naturaleza: amarillo y violeta. Las amarillas (betaxantinas) presentan además fluorescencia verde. Las violetas (betacianinas) tienen la

capacidad de absorber la luz que emiten las betaxantinas. La presencia de ambos tipos de betalainas en flores genera patrones de contraste en fluorescencia que podrían atraer a los polinizadores.

Los estudios sobre las betalainas se han incrementado en los últimos años debido, sobre todo, al interés que ha despertado el descubrimiento de sus propiedades bioactivas, que incluyen la capacidad de retirar radicales libres y de actuar a modo de antioxidantes.

TODAS LAS ILUSTRACIONES SON CORTESÍA DE LOS AUTORES



Ciertos polinizadores detectan en las flores de *Portulaca grandiflora* (derecha) y *Lampranthus productus* (izquierda) una señal invisible para nosotros: la fluorescencia verde que emiten las betaxantinas de los pétalos amarillos.

LAS TONALIDADES VIOLÁCEAS Y AMARILLENTAS QUE exhiben ciertas flores se deben a la presencia de betalaínas, un grupo de pigmentos vegetales que contienen nitrógeno y son solubles en agua. Se acumulan en flores, frutas y, de forma ocasional, en el tejido vegetativo de plantas de la mayoría de las familias del orden de las Cariofilales. También se hallan presentes en hongos como *Amanita* e *Hygrocybe*. Hasta el momento se han identificado en la naturaleza más de 50 betalaínas, cifra que aumenta constantemente.

Se dividen en dos grupos: las betacianinas, de color violeta, y las betaxantinas, de color amarillo. El ácido betalámico, la unidad estructural básica de estos pigmentos, se encuentra condensado con un aminoácido o amina, en las betaxantinas, y conjugado con *ciclo*-dihidroxifenilalanina (*ciclo*-DOPA) en las betacianinas. Esta molécula puede incorporar azúcares y ácidos a través de uno de los dos grupos hidroxilo presentes en el anillo aromático, con lo que origina dos familias de compuestos: los derivados de la betanina (betanidina-5-*O*-β-glucósido) o de la gomfrenina I (betanidina-6-*O*-β-glucósido).

Francisco García Carmona es catedrático de bioquímica en la Universidad de Murcia. **Josefa Escribano** es profesora titular de bioquímica en la Universidad de Murcia. **Fernando Gandía Herrero** es investigador posdoctoral en el mismo centro. Los autores trabajan desde hace varios años en el estudio de las propiedades de las betalaínas, así como en la implicación de la enzima tirosinasa en su ruta biosintética.



La presencia de betalaínas en plantas se halla restringida al orden de las Cariofilales, que incluye familias como las Cactáceas o las Nictagináceas. Dentro de este orden solo la pigmentación de las familias de las Cariofiláceas y las Molugináceas se debe a antocianinas (otro tipo de pigmentos).

Betalaínas y antocianinas no se han hallado nunca juntas en la misma planta. Ello demuestra una divergencia a nivel bioquímico que no se comprende todavía, pero de gran valor taxonómico. La mayoría de las betalaínas naturales deben su nombre a la planta en donde se han descrito, al cual se ha añadido el sufijo «-cianina» (de *kyanos*, «azul» en griego) para las betacianinas, o «-xantina» (de *xanthos*, «amarillo» en griego) para las betaxantinas.

La presencia de betalaínas en flores (*Bougainvillea*, *Celosia*, *Gomphrena*, *Mirabilis*, *Portulaca*...) reviste interés sobre todo por la importancia del color en esas estructuras. Se han propuesto una gran variedad de funciones para las mismas, inclui-



da la atracción de animales que actuarían a modo de polinizadores y dispersadores de semillas. El ejemplo más conocido de planta superior con estos pigmentos corresponde a la raíz de la remolacha roja (*Beta vulgaris*); sin embargo, estos no desempeñan allí ninguna función visual, sino de regulación osmótica y de almacenaje de compuestos nitrogenados. El descubrimiento de esta actividad biológica arroja luz sobre posibles funciones no relacionadas con la coloración.

Las betalaínas se acumulan en las vacuolas de las células que las sintetizan, sobre todo en los tejidos epidermal y subepidermal. En plantas, otros pigmentos solubles en agua (flavonoides y antocianinas) también se acumulan en la vacuola central; ocupan más del 90 por ciento del total del volumen de la célula y son responsables de la coloración brillante en flores y frutos. En algunos casos, las antocianinas también se han encontrado en el citoplasma.

ANTIOXIDANTES Y COLORANTES

La actividad biológica de las betalaínas ha centrado numerosas investigaciones. En 1998, un estudio en el que participó nuestro grupo puso de manifiesto la capacidad antioxidante de las betalaínas de la remolacha. Posteriormente, varios trabajos confirmaron la elevada actividad antirradical y antioxidante de las betacianinas. Sabemos también que las betalaínas participan en la eliminación del ácido hipocloroso, producto de la enzima mieloperoxidasa implicado en la respuesta inflamatoria.

Se ha demostrado también que dosis reducidas de betanina en la dieta inhiben en ratones la formación de tumores de piel e hígado; en humanos, las concentraciones en plasma tras la ingesta de estos compuestos bastan para promover su incorporación en las lipoproteínas de baja densidad y en glóbulos rojos, a los que protegen del daño oxidativo y la hemólisis.

Las betalaínas que contiene la remolacha roja (*Beta vulgaris*) se utilizan a modo de colorantes en la industria alimentaria.

Las betalaínas, sobre todo en forma de extractos concentrados o liofilizados de raíz de remolacha roja, se utilizan en la industria alimentaria para modificar el color de una amplia variedad de productos. Corresponden a los aditivos denominados E-162. Los encontramos en yogures, cremas o helados, pero también en salchichas y jamón cocido, pasando por galletas, dulces y zumos. Asimismo, se han desarrollado nuevos usos de los frutos comestibles del cactus (*Opuntia ficus indica*, higo chumbo), sobre todo porque evitan el sabor térreo que presentan los extractos de remolacha debido a la presencia de geosminas (compuestos que producen ciertos microorganismos del suelo).

Cuando un compuesto se utiliza a modo de colorante alimentario, la estabilidad de su color constituye uno de los principales factores a tener en cuenta. Las betalaínas se muestran estables a temperaturas inferiores 25 °C y en condiciones de pH entre 3,0 y 7,0. La presencia de oxígeno y luz, en cambio, las desestabilizan. Las betacianinas se ven afectadas de forma negativa por la presencia de enzimas degradativas como las peroxidases.

PROPIEDADES ÓPTICAS

Las propiedades fisicoquímicas de las betalaínas han sido ampliamente descritas, en especial aquellas relacionadas con su color. Desde los primeros trabajos con estos pigmentos, se han caracterizado los espectros de absorbancia de diferentes especies y el efecto de diversos sustituyentes sobre los mismos.

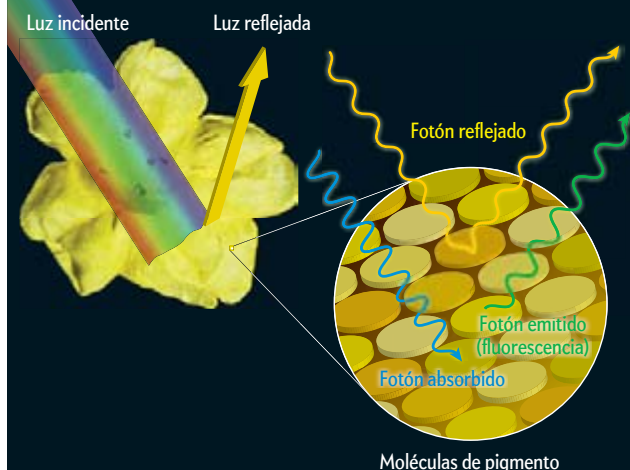
El color actúa en el mundo vegetal como una señal de comunicación entre especies. En general, las plantas se valen de señales visuales para atraer la atención de animales de los que potencialmente pueden aprovecharse para la polinización y la dispersión de las semillas. En estos casos, la coloración más efectiva es la que se muestra en flores y frutos. La que se exhibe en estructuras potencialmente defensivas como las espinas, en cambio, parece transmitir una señal de advertencia dirigida a posibles depredadores. En flores, el color desempeña una función preponderante en la atracción de polinizadores.

La capacidad de los insectos de detectar simetría y asimetría y las preferencias descritas por diseños especiales confieren una relevancia especial a la modulación del color en las flores y, por tanto, a la regulación de la biosíntesis y a las propiedades ópticas de los pigmentos que lo provocan.

A pesar de los numerosos estudios realizados acerca de las betalaínas, hasta hace poco no se conocían las propiedades fluorescentes de las betaxantinas. En 2005 descubrimos en nuestro laboratorio un curioso patrón de fluorescencia debido a la combinación de dos de estos pigmentos. Para este estudio determinamos las propiedades fisicoquímicas de varios de estos compuestos.

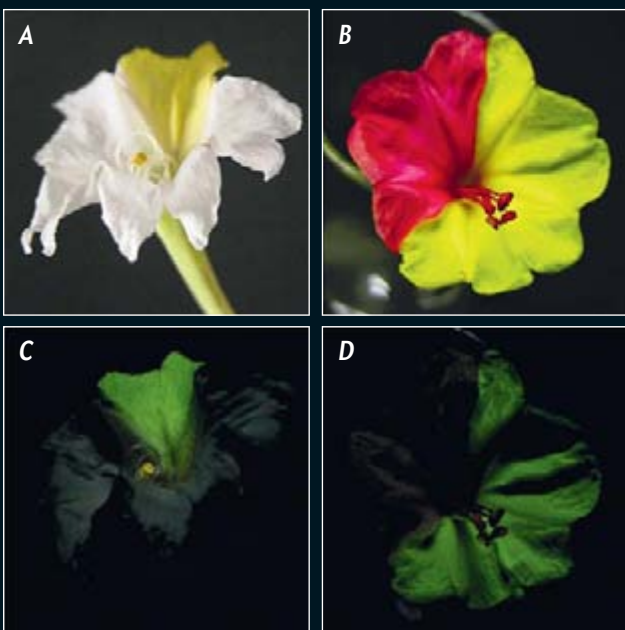
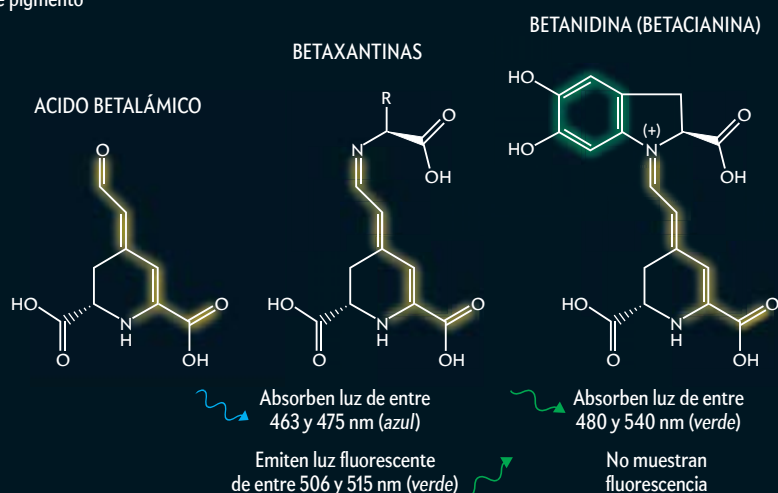
Todas las especies analizadas presentan un comportamiento similar: con máximos de excitación comprendidos entre 463 y 475 nanómetros y máximos de emisión de entre 506 y 515 nanómetros. Es decir, las betaxantinas absorben luz en el rango visible del espectro electromagnético correspondiente al color azul y emiten luz verde. Los espectros de excitación y emisión son muy similares en todos los casos y análogos al descrito para la betaxantina más sencilla considerada, la alanina-betaxantina. La separación entre la longitud de onda máxima de excitación y la máxima de emisión (desplazamiento de Stokes), y la anchura de los

El color de las flores



Los pigmentos son moléculas que, por su estructura química, absorben luz de una determinada longitud de onda y reflejan el resto, que define el color que nosotros percibimos. El cromóforo, la parte de la molécula responsable del color, suele contener una cadena de dobles enlaces conjugados; fruto de esta interacción, los dobles enlaces generan un sistema «resonante» con estados electrónicos cuya separación energética coincide con la energía de ciertos fotones del rango visible de la luz; esos son los fotones que absorbe el pigmento. En algunos pigmentos, la exposición a la luz provoca, además, la emisión de nuevos fotones; hablamos entonces de fluorescencia.

Los pigmentos vegetales que centran este artículo, las betalaínas, se dividen en dos grupos: las betacianinas, de color violeta (porque absorben luz verde) y las betaxantinas, de color amarillo (porque absorben luz azul). Tienen en común una unidad básica estructural y funcional, el ácido betalámico: en las betaxantinas, se encuentra condensado con un aminoácido o amina; en las betacianinas, conjugado con una *ciclo*-dihidroxifenilalanina (*ciclo*-DOPA). El sistema de dobles enlaces conjugados del ácido betalámico (*amarillo*) es el responsable del color de estos pigmentos.



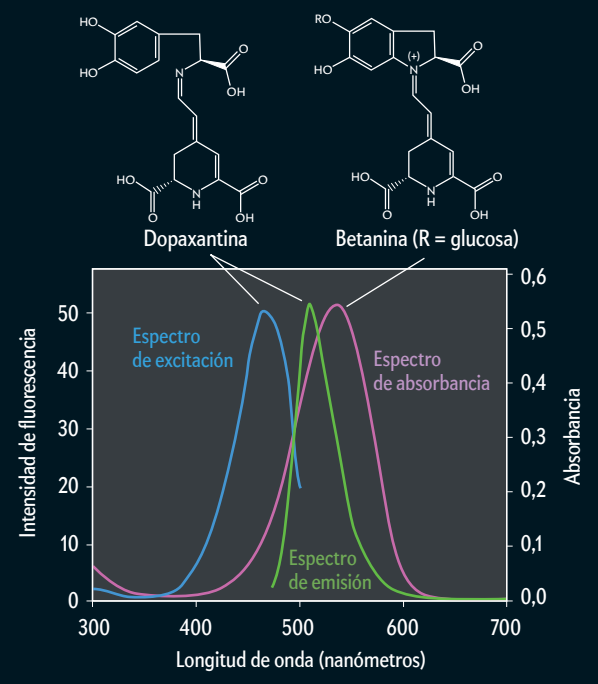
Flores con luz propia

Además de poseer color, las betaxantinas muestran también fluorescencia: al ser expuestas a la luz, emiten radiación de una longitud de onda superior a la incidente. La intensidad de esta fluorescencia depende del carácter «dador» o «aceptor» electrónico del sustituyente (R) del grupo amina o aminoácido que se halla unido al ácido betalámico. Cuanto mayor sea su carácter aceptor, cuanto más densidad electrónica «absorba» del sistema resonante, más intensa será la fluorescencia de la betaxantina. Las betacianinas, en cambio, no presentan fluorescencia. Ello se debe a la conexión que se produce entre los dos sistemas resonantes: el del ácido betalámico (*amarillo*) y el del anillo aromático del *ciclo*-DOPA (*verde*)

Las fotografías muestran la fluorescencia visible en flores de *Mirabilis jalapa*. Cuando se ilumina con luz blanca (A y B), las áreas de las flores que contienen solo betaxantinas parecen amarillas debido a la combinación de fluorescencia y la radiación no absorbida, o reflejada. Cuando se ilumina con luz azul (C y D), las betaxantinas emiten fluorescencia verde.

Filtro interno

Numerosas plantas del orden de las Cariofilales poseen variedades con flores amarillas, violetas y rojas, con betaxantinas, betacianinas y una mezcla de los dos pigmentos. Entre los casos más llamativos se encuentra *Mirabilis jalapa*, que puede presentar flores con patrones de colores variados dentro de la misma planta. Los autores han descubierto que esta planta exhibe además patrones de contraste de fluorescencia que podrían resultar atractivos para los polinizadores. El patrón resulta del solapamiento entre el espectro de emisión de las betaxantinas (verde) y el de absorción de las betacianinas (violeta). Dado que la fluorescencia visible que emiten las betaxantinas es absorbida por las betacianinas, se denomina a este fenómeno «efecto de filtro interno»



espectros (medida a un valor de intensidad mitad del máximo) son también semejantes. Tantas semejanzas apuntan a que el motivo común en la estructura de las betaxantinas, al ácido betalámico, está implicado en el fenómeno de la fluorescencia. Esta estructura básica es además la responsable del color de los pigmentos, debido a su sistema de dobles enlaces conjugados.

Parece que la naturaleza del grupo amina o aminoácido que en las betaxantinas se halla conjugado con el ácido betalámico apenas contribuye a las características espectrales de la molécula. No se han observado diferencias notables al variar la longitud de la cadena del residuo o su polaridad; asimismo, las betaxantinas derivadas de la leucina y el ácido glutámico muestran máximos de absorción e intensidades relativas similares.

Sin embargo, sí existe un factor que modifica la intensidad de la fluorescencia: el carácter «dador» o «aceptor» electrónico del sustituyente del grupo amina o aminoácido. Cuanto mayor sea su carácter aceptor, cuanto más densidad electrónica «absorba» del sistema resonante (la cadena de dobles enlaces conjugados), más intensa será la fluorescencia de la betaxantina. En general, un grupo será más «absorbente» de car-

ga eléctrica cuanto más oxidado se halle. Ello explica que el pigmento derivado del sulfóxido de metionina presente mayor fluorescencia que el derivado de metionina, y que el pigmento derivado del ácido glutámico (con un grupo carboxilo) refuerce su fluorescencia respecto del análogo derivado de la glutamina. Por la misma razón, las betaxantinas aromáticas derivadas de difenoles (grupos «dadores» de densidad electrónica) presentan intensidades inferiores a las derivadas de los monofenoles.

FLUORESCENCIA VEGETAL

A partir de los espectros de fluorescencia de las betaxantinas hemos desarrollado un método para la detección de estos pigmentos vegetales. Primero se separan mediante cromatografía líquida de alto rendimiento (HPLC, por sus siglas en inglés). Y luego, sin necesidad de transformarlas en derivados (derivatización), se detectan e identifican mediante un detector de fluorescencia. Todas las betaxantinas estudiadas pueden detectarse con excitación a 460 nanómetros y seguimiento de la emisión a 510 nanómetros.

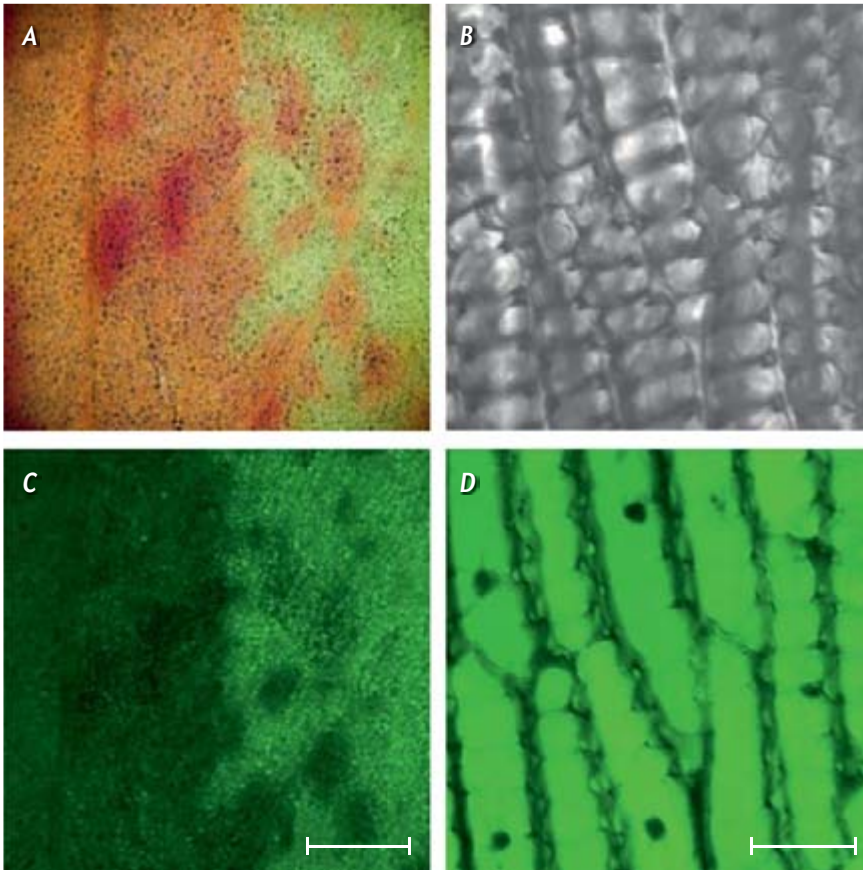
Mediante ese método hemos determinado los pigmentos naturales extraídos de flores de las plantas *Mirabilis jalapa* y *Carpobrotus acinaciformis*. En el primer caso, el análisis permitió determinar, por primera vez, la presencia de trazas de betaxantinas (derivadas de dopamina y tiramina) en flores blancas. En el segundo, se describió la presencia de los pigmentos derivados de glutamina, ácido glutámico y tirosina en las flores amarillas.

La misma fluorescencia visible descrita para las betaxantinas individuales (sintetizadas) se detecta en extractos de flores amarillas que contienen betaxantinas. Puesto que la emisión de luz aparece en disoluciones acuosas, se planteó la posibilidad de que esta pudiera hallarse implicada en un fenómeno de fluorescencia a nivel de las estructuras vegetales (vacuolas) que las contienen en las plantas, puesto que allí el entorno es también acuoso. Como modelo de estudio se han elegido las flores, debido a la importancia de las señales visuales como un elemento de atracción para los animales polinizadores.

Para apreciar la fluorescencia específica de las betaxantinas se utiliza un sistema de filtros. Uno limita las longitudes de onda para la excitación de los pigmentos de la muestra; otro filtra la luz residual reflejada por la misma. Así, se ha demostrado que la emisión de luz visible por parte de las betaxantinas se mantiene en su entorno fisiológico y que las flores que las contienen pueden considerarse elementos fluorescentes. Mediante microscopía de fluorescencia pueden observarse las células que contienen los pigmentos, excitándolos apropiadamente mediante sistemas de filtros o con el haz de luz coherente de un láser.

El trabajo descrito ha abierto nuevas vías para el estudio de las relaciones entre animales y plantas, puesto que hasta entonces no se había considerado la posibilidad de que la emisión de luz por parte de flores operara a modo de señal. Sin embargo, parece que la fluorescencia podría desempeñar una función fisiológica notable.

Los agentes polinizadores presentan sensibilidades distintas y perciben los colores de diferentes formas. Se ha descubierto un murciélago polinizador de plantas de las Cactáceas que tiene la capacidad de ver con un único receptor con una longitud de onda máxima de 510 nanómetros, precisamente la longitud de onda a la que emiten las betaxantinas. Por otro lado, las abejas, que polinizan numerosas plantas y han sido tomadas como modelo en el estudio de la visión animal y la po-



Imágenes microscópicas de campo claro (A) y epifluorescencia (C) de una sección de un pétalo rojo y amarillo de *Mirabilis jalapa*. La fluorescencia verde se debe a las betaxantinas; en las áreas oscuras (naranjas en A), la luz emitida por el pigmento fluorescente es absorbida por betanina. Imágenes de microscopía confocal por transmisión (B) y fluorescencia (D) de pétalos amarillos de *Portulaca grandiflora*. Muestran también la fluorescencia debida a las betaxantinas. (Escala en A y C: 500 micrómetros; en B y D: 40 micrómetros.)

linización, poseen también un receptor para la luz verde; asimismo, se ha demostrado que son capaces de percibir con mayor eficacia los objetos que brillan. La importancia fisiológica de la fluorescencia se ha constatado también en loros, donde la presencia de plumas fluorescentes se ha relacionado con un mayor éxito en el apareamiento.

CREACIONES CROMÁTICAS

La forma en que las flores exhiben su coloración resulta crucial para la atracción de polinizadores. La capacidad de los insectos para detectar los patrones cromáticos confiere una especial relevancia a la modulación de los factores visuales en las flores. En nuestro laboratorio hemos descrito un efecto de filtro interno en las flores de *Mirabilis jalapa*: en esta, la fluorescencia visible emitida por las betaxantinas es absorbida por las betacianinas, creando en los pétalos un patrón de contraste de fluorescencia.

Los pigmentos violetas análogos de las betaxantinas y compañeros en la coloración de plantas del orden de las Cariofilales, las betacianinas, no presentan fluorescencia. La unidad estructural de estos pigmentos, la betanidina, puede considerarse un derivado del ácido betalámico, que contiene la estructura cerrada del ciclo-DOPA. En ella se observa una peculiaridad ausente en las betaxantinas. Nos referimos a la conexión entre dos sistemas resonantes (sistemas con dobles enlaces conjugados): el ácido betalámico y el anillo aromático del ciclo-DOPA. Esta ampliación del sistema resonante es la responsable del desplazamiento del máximo del espectro de absorbancia de 480 a 540 nanómetros; asimismo, también parece ser la responsable de la ausencia de fluorescencia en los pigmentos violetas.

Por otro lado, se observa un solapamiento entre el espectro de emisión de las betaxantinas y el de absorción de las betacia-

ninas. Este fenómeno puede provocar en un sistema que contenga un fluoróforo (estructura responsable de la fluorescencia) y un cromóforo (estructura responsable del color) la atenuación de la fluorescencia, si el cromóforo es capaz de absorber la radiación emitida por el compuesto fluorescente. Nos referimos al «efecto de filtro interno». La adición progresiva de una betacianina a una disolución de betaxantina provoca la extinción, por este efecto, de la fluorescencia. Ello demuestra que las betacianinas absorben la radiación emitida por las betaxantinas.

Son muchas las plantas del orden de las Cariofilales que poseen variedades con flores amarillas, violetas y rojas, con betaxantinas, betacianinas y una mezcla de los dos pigmentos. Entre los casos más llamativos se encuentra *Mirabilis jalapa*, que puede presentar flores con patrones de colores variados dentro de la misma planta. En este caso, zonas que contiene solo betaxantinas se encuentran junto a otras que contienen también betacianinas. Al filtrar la radiación de excitación y la luz emitida se observa que el efecto de filtro interno descrito en disolución se mantiene en el entorno fisiológico: las flores presentan patrones fluorescentes de contraste. La interferencia de la fluorescencia puede apreciarse tanto en imágenes completas de las flores como a través de microscopía de fluorescencia.

Se ha observado que los patrones cromáticos de contraste resultan atractivos para los polinizadores; incluso los depredadores de insectos son capaces de manipularlos en su estrategia de caza. La importancia del color y de los patrones formados por su distribución en las flores como factores determinantes en la atracción de polinizadores, a los que ahora pueden sumarse la fluorescencia y sus correspondientes patrones, confiere una especial relevancia a la regulación de la ruta biosintética de los pigmentos que los originan.

Ciertos polinizadores (algunos murciélagos e insectos) poseen receptores visuales específicos para la luz verde que las betaxantinas emiten por fluorescencia. Dado que estos animales muestran una especial atracción por elementos brillantes y determinados patrones cromáticos, la fluorescencia de las betalaínas podría desempeñar una función importante en la polinización de plantas. En la imagen, una especie de *Opuntia*.

El primer paso de la biosíntesis de las betalaínas corresponde a la hidroxilación, mediada por la tirosinasa, de tirosina a DOPA (3,4-dihidroxifenilalanina). Tras sufrir oxidaciones y ciclaciones espontáneas, se transforma en ácido betalámico, el cromóforo esencial de todas las betalaínas. Otra rama de esta ruta (que parte también de la hidroxilación de la tirosina) conduce a la molécula *ciclo*-DOPA (leuko-DOPA-cromo), que, puede reaccionar con una molécula de ácido betalámico por condensación para formar betanidina, la unidad estructural de la mayoría de las betacianinas (véase el recuadro «¿Cómo fabrican las plantas las betalaínas?»).

Hasta el año 2005, el esquema biosintético establecido para las betalaínas no contemplaba la existencia de actividades enzimáticas de la tirosinasa sobre betaxantinas, ni la formación final de pigmentos por otro medio distinto al de la condensación del ácido betalámico con aminas, aminoácidos o *ciclo*-DOPA. Sabemos ahora que existe cierta actividad de la tirosinasa sobre dopaxantina y dopamina-betaxantina, cuyos productos derivados corresponden a formas «leuko» generadas por ciclación intramolecular de las correspondientes quinonas, análogos a la betanidina y a la 2-descarboxi-betanidina.

En la actividad difenolasa sobre betaxantinas, se observa que la dopamina-betaxantina es mejor sustrato (presenta mayor afinidad) que la dopaxantina. En el caso de la dopaxantina, la presencia del ácido betalámico en la molécula duplica la afinidad respecto a la DOPA libre; para el pigmento derivado de dopamina, la afinidad es cinco veces mayor que para la catecolamina.

Los pigmentos tiramina-betaxantina y tirosina-betaxantina tienen estructuras monofenólicas apropiados para ser sustratos de la actividad monofenolasa de la tirosinasa. La actividad sobre estos compuestos resulta en la formación de los mismos productos obtenidos para las betaxantinas difenólicas correspondientes. Ello está en consonancia con el mecanismo de acción de la enzima, según el cual, la *o*-quinona formada es la misma y, por consiguiente, la evolución experimentada hacia las formas «leuko» bajo las mismas condiciones también lo es.

La presencia en el medio de reacción de un agente reductor como el ácido ascórbico hace que la *o*-quinona se transforme en el *o*-difenoel del que proviene, sin ningún efecto sobre las formas «leuko» ya cicladas. De este modo, si se encuentra presente ácido ascórbico en el medio durante la reacción, lo que se observa es la conversión del monofenol en el difenol.

La conversión de tirosina-betaxantina en dopaxantina y de tiramina-betaxantina en dopamina-betaxantina provoca muy pocos cambios a nivel espectral, dada la similitud de sus propiedades ópticas. Sin embargo, a través del análisis por HPLC puede verse cómo en presencia de ácido ascórbico se obtiene el difenol, que es estable y se acumula en el medio, a la vez que desaparece el sustrato monofenólico. Una vez que el ácido ascórbico se agota por su acción continuada sobre las quinonas generadas por la enzima, el difenol desaparece y se forman los correspondientes productos de reacción ya comentados para la actividad en ausencia de ácido ascórbico.



El establecimiento de la capacidad de la tirosinasa para hidroxilar la tirosina-betaxantina a dopaxantina y su posterior oxidación a dopaxantina-quinona permite proponer un mecanismo alternativo para la biosíntesis de las betalaínas. En ausencia de agentes reductores en el medio, la quinona evolucionaría de forma no enzimática hacia especies más estables, como betanidina, en línea con la evolución seguida por la *o*-DOPA-quinona libre. Considerando las dos actividades de tirosinasa sobre betaxantinas, la tirosina sería el aminoácido de partida para la condensación con el ácido betalámico. Ello concuerda con la acumulación de tirosina, y no de DOPA, en los momentos previos a la formación de betacianinas en flores violetas de *Portulaca* y a su evolución sincronizada.

Bajo la perspectiva del nuevo esquema propuesto para la biosíntesis de betalaínas, la tirosinasa puede considerarse la enzima decisiva en el cambio de color de amarillo a violeta en las estructuras coloreadas de plantas del orden de las Cariofilales y, por extensión, en la modulación de la fluorescencia visible.

PARA SABER MÁS

Floral fluorescence effect. F. Gandía-Herrero, F. García-Carmona, J. Escribano en *Nature*, vol. 437, pág. 334, 2005.

Betaxanthins as substrates for tyrosinase. An approach to the role of tyrosinase in the biosynthetic pathway of betalains. F. Gandía-Herrero, J. Escribano y F. García-Carmona en *Plant Physiology*, vol. 138, págs. 421-432, 2005.

Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. Y. Tanaka, N. Sasaki y A. Ohmiya en *The Plant Journal*, vol. 54, págs. 733-749, 2008.

Fluorescence detection of tyrosinase activity on dopamine-betaxanthin purified from *Portulaca oleracea* (common purslane) flowers. F. Gandía-Herrero, M. Jiménez-Atiénzar, J. Cabanes, J. Escribano y F. García-Carmona en *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol. 57, págs. 2523-2528, 2009.

Structural implications on color, fluorescence, and antiradical activity in betalains. F. Gandía-Herrero, J. Escribano y F. García-Carmona en *Planta*, vol. 232, n.º 2, págs. 449-460, 2010.