

Revisión bibliográfica: Etileno en poscosecha, tecnologías para su manejo y control

Literature review: Ethylene in post-harvest, technologies for its management and control

Gavin, César; Barzallo, Diego; Vera, Humberto; Lazo, Rafael



César Gavin

cgavinm@unemi.edu.ec

Universidad Estatal de Milagro, Ecuador

Diego Barzallo

diego-barzallo0@gmail.com

Universidad Estatal de Milagro, Ecuador

Humberto Vera

jverar12@unemi.edu.ec

Universidad Estatal de Milagro, Ecuador

Rafael Lazo

rlazos@unemi.edu.ec

Universidad Estatal de Milagro, Ecuador

Ecuadorian Science Journal

GDEON, Ecuador

ISSN-e: 2602-8077

Periodicidad: Semestral

vol. 5, núm. Esp.4, 2021

esj@gdeon.org

Recepción: 31 Agosto 2021

Aprobación: 04 Octubre 2021

URL: <http://portal.amelica.org/ameli/jatsRepo/606/6062739015/index.html>

DOI: <https://doi.org/10.46480/esj.5.4.179>

Los autores mantienen los derechos sobre los artículos y por tanto son libres de compartir, copiar, distribuir, ejecutar y comunicar públicamente la obra sus sitios web personales o en depósitos institucionales, después de su publicación en esta revista, siempre y cuando proporcionen información bibliográfica que acredite su publicación en esta revista. Licencia de Creative Commons Las obras están bajo una <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivar 4.0 Internacional.

Como citar : Gavin, C., Barzallo, D., Vera, H., & Lazo, R. (2021). Revisión bibliográfica: Etileno en poscosecha, tecnologías para su manejo y control. Ecuadorian Science Journal, 5(4), 163-178. DOI: <https://doi.org/10.46480/esj.5.4.179>

Resumen: Este trabajo abarca información científica, tecnológica y simplificada acerca de la influencia del etileno sobre la poscosecha de frutos climatéricos, frutos no climatéricos y hortalizas, esta investigación bibliográfica se ha enfocado en comprender los mecanismos moleculares de la biosíntesis del etileno, las acciones que provoca el etileno en la planta, en la maduración y en la poscosecha. Abordamos información acerca de los distintos métodos para el control del etileno, los cuales van desde métodos físicos simples como la refrigeración, el uso de químicos como el 1 metilciclopropeno (1-MCP), el uso del permanganato de potasio (KMnO₄) y métodos novedosos como la obtención y desarrollo de plantas transgénicas mediante ingeniería genética (uso de la herramienta crispr cas9) e incluso el uso de la nanotecnología para controlar esta hormona. La información obtenida acerca del etileno, además de atender las demandas tecnológicas para el mantenimiento y la conservación de la calidad poscosecha de los vegetales, detalla también el uso de microorganismos benéficos que ayudan a promover la síntesis del etileno. Finalmente desde un punto de vista comercial, biotecnológico e investigativo se han planteado varias perspectivas futuras para mejorar el uso y control del etileno.

Palabras clave: Etileno, Poscosecha, Transgénicas, Mecanismos Moleculares, Permanganato De Potasio, 1 Metilciclopropeno.

Abstract: This work covers scientific, technological and simplified information about the influence of ethylene on the post-harvest of climateric fruits, non climate fruits and vegetables, This review has focused on understanding the molecular mechanisms of ethylene biosynthesis, the actions that ethylene causes in the plant, in maturation and post-harvest. We cover information about the different methods for the control of ethylene, which range from simple physical methods such as refrigeration, the use of chemicals such as 1-methylcyclopropene (1-MCP), the use of potassium permanganate (KMnO₄) and the methods novels such as the obtaining and development of transgenic plants through genetic engineering (use of the crispr cas9 tool) and even the use of nanotechnology to control this hormone. The information obtained about ethylene, in addition to meeting the technological demands for the maintenance and preservation of the post-harvest quality of fruits and vegetables, also details the use of beneficial microorganisms that help promote the synthesis of ethylene. Finally, from a commercial,

biotechnological and research point of view, several future perspectives have been proposed to improve the use and control of ethylene.

Keywords: Ethylene, Post-harvest, Transgenic, Molecular Mechanisms, Potassium Permanganate, 1 Methylcyclopropene.

INTRODUCCIÓN

Las diferentes actividades agrícolas son importantes para la contribución al desarrollo económico, el bienestar general de la población y la garantía de una suficiente producción de alimentos, estos productos deben ser de calidad para satisfacer la demanda local y ser considerados excelentes para la exportación. Para llegar a obtener un producto de alta calidad éste debe pasar por varias etapas que van desde la calidad de la semilla, el método de siembra, el crecimiento y desarrollo de la planta, la cosecha, la poscosecha y el envasado del producto final para su distribución. A pesar de que todas las etapas por las que la planta pasa son importantes en esta revisión destacamos y analizamos la importancia de la poscosecha debido a que en esta etapa el producto debe mantener sus características organolépticas y nutricionales para satisfacer las demandas de calidad del mercado.

Cuando el manejo de la poscosecha en hortalizas y frutas es llevado de una forma incorrecta causa pérdidas en el producto cosechado. Según estudios realizados en países desarrollados y tomando como referencia a los Estados Unidos de América se estima que las pérdidas son del 24% aproximadamente de hortalizas y frutas; de acuerdo a otras estimaciones en países en vías de desarrollo los valores son mucho más altos, tomando como referencia tenemos el caso de Chile donde las pérdidas poscosecha pueden llegar a ser del 45% al 50% de toda la producción (Méndez & Mondino, 2017).

Sin embargo podríamos considerar que estos valores están siendo minimizados, pues por lo general los estudios se realizan en un solo punto de la cadena que recorren los alimentos y por lo general se hace en el momento de salida de las cámaras de frío, más no se consideran las pérdidas posteriores en supermercados, bares, terrazas, restaurantes y domicilios en donde finalmente se preparan y consumen estos productos (Méndez & Mondino, 2017).

Cuando al fruto le llega el proceso de maduración ocurren eventos genéticamente programados los cuales se relacionan con la mayoría de las propiedades de calidad. Dichos eventos inciden en la estructura celular del fruto y van acompañados con las varias reacciones metabólicas como actividad bioquímica y procesos fisiológicos que modificarán las características organolépticas del fruto. Con el fin de controlar la maduración resulta primordial comprender los mecanismos regulatorios, el papel de las hormonas, la epigenética y los genes involucrados en esta etapa (Martínez et al., 2017).

Durante el desarrollo y crecimiento de la planta tenemos la ayuda de varias hormonas, la de nuestro interés es el etileno, que es considerada una hormona de maduración la cual está presente en la germinación, maduración de órganos y senescencia. El etileno se encuentra en estado gaseoso y sus efectos en las plantas se producen a bajas concentraciones; un ejemplo de la producción ha sido observado en la polinización de las flores donde se libera concentraciones de etileno de 0.003 a 0.005 μl por litro de aire (Saldívar, 2017).

El etileno afecta de manera negativa a la calidad de frutas y hortalizas. Para evitar las consecuencias de su acción se ha desarrollado varias tecnologías para su uso y control, las cuales van desde el uso de retardantes químicos que oxidan el etileno, métodos físicos como atmósferas controladas, refrigeración, métodos moleculares y de ingeniería genética (Balaguera et al., 2014).

El comprender el uso apropiado del etileno nos traerá varias ventajas en los mercados. Cuando la productividad del cultivo es alta se necesita planificar la recolección o programar la cosecha en forma simultánea, esto implica mano de obra y una sobreoferta en el mercado que causará una baja de precios.

También se debe considerar también las pérdidas por causas de contaminación microbiana y pérdidas por sobre madurez. Gracias a los avances de la ingeniería genética se ha logrado entre muchas otras cosas mantener frutos sin madurar por más tiempo en el mercado lo cual permite a los comerciantes disminuir costos de almacenamiento. También gracias a la aplicación de etileno en forma programada se puede entregar a los distintos comercios volúmenes concretos de frutos almacenados en frigoríficos, normalizando así la demanda y oferta, consiguiendo así mejores precios a nivel de consumidor/productor (Jordán & Caseretto, 2006).

MATERIALES Y METODOS

Etileno y maduración.

Cuando un fruto climatérico llega al proceso natural de la maduración, se puede modificar e intervenir en los mecanismos de acción del etileno durante precosecha y poscosecha. En algunos frutos los inhibidores del etileno han permitido retardar la maduración de este tipo de frutos. En este proceso los frutos climatéricos, son regulados por la acción de los genes de la biosíntesis del etileno, además se obtiene un incremento en la respiración asociado a la elevada producción de etileno y a la sincronización de la maduración en respuesta a aplicaciones exógenas de agentes retardantes. Debemos tomar en cuenta que en la maduración del fruto ocurren una serie de cambios bioquímicos, fisiológicos y estructurales, que hacen del fruto sea más atractivo para el consumidor (Unigarro et al., 2018).

Biosíntesis del etileno

En las células vegetales se produce la ruta de biosíntesis del etileno con sus respectivos mecanismos bioquímicos que tienen lugar en el citoplasma en una reacción de 3 pasos. Todo empieza a partir del aminoácido metionina (MET) que se transforma en S-Adenosil-metionina (SAM) por acción de la enzima SAM-sintetasa (SAMS). SAM por ejecución catalítica de la enzima AAC-sintasa (ACS) es metabolizado a ácido 1-Aminociclopropano-1-carboxílico (ACC). Posteriormente actuará la ACC-oxidasa (ACO) como catalizador en la conversión de ACC a etileno, ácido cianhídrico (HCN) y dióxido de carbono (CO₂) (Sadeghi et al., 2019). El ACC puede transportarse de forma activa a las células objetivo, donde puede almacenarse o desactivarse mediante conjugación para hacer jasmonil-ACC, malonil-ACC, γ -glutamil-ACC. ACO produce la hormona activa que es percibida por la misma célula o se esparce a las células vecinas. En ocasiones por biosíntesis auto catalítica el etileno puede regular su propia producción (Fernández & Stepanova, 2019).



FIGURA 1.
Representación esquemática de la ruta de biosíntesis de etileno.
(Fernández & Stepanova, 2019)

Debemos tener en consideración que en la mayoría de los tejidos vegetales la actividad que desempeña ACO es constitutiva, es decir es parte componente de esos tejidos quienes son capaces de convertir ACC en etileno. La enzima ACO necesita la presencia de oxígeno para su actividad y puede sufrir de inactivación catalítica (mecanismo bioquímico), debido a esta característica las plantas han desarrollado una forma de control frente al etileno para de esta manera frenar rápidamente sus efectos fisiológicos. En varias especies de frutos climatéricos al momento de la maduración la actividad de la enzima ACO aumenta antes que la enzima ACS y es estimulada directamente por el etileno (Solórzano, 2018). Diversos factores endógenos y exógenos pueden tener un efecto negativo o positivo sobre la biosíntesis del etileno. Episodios de estrés abiótico o biótico, maduración de los frutos o las auxinas pueden estimular la síntesis de ACC y por ende la formación de etileno, mediante el aumento de la actividad enzimática de ACS y ACO (Vogel, et al., 1998). Generalmente la producción de ACC es a menudo el punto control para la síntesis de etileno pero existen varios factores extrínsecos e intrínsecos que puede “afectar” (aceleran o retardan) esta ruta metabólica (Cruz et al., 2010).

Genes de regulación de Etileno

Los mecanismos que controlan la expresión génica están determinados principalmente por la transcripción de ARN mensajero (ARNm) a partir de ADN genómico. El conocimiento detallado de las regiones promotoras de los genes, esenciales para la transcripción, y de los diferentes factores de transcripción implicados en la activación del promotor constituye, un prerequisite para conocer los mecanismos de regulación génica. La transcripción de ADN en ARNm mediante la ARN polimerasa II da lugar a la generación de un ARNm primario que posteriormente da lugar a un ARNm maduro mediante un proceso de corte y empalme de exones e intrones. El ARN maduro es traducido a proteína por los ribosomas, y en determinados casos dicha proteína ha de ser modificada con posterioridad para que sea funcional (regulación postranscripcional) (Sánchez, 2018).

El mecanismo de regulación de genes de etileno ha sido descifrado mediante la caracterización molecular de las regiones promotoras de genes relacionados con la maduración por lo tanto un elemento sensible al etileno se han identificado que contiene 8bp (A (A/T) TTCAA). Genes regulados por etileno, tenemos a E4 y ER69 mismos que han sido identificados ambos genes están involucrados también en el ciclo de metionina, codificación de la proteína metionina sulfóxido reductasa y metionina sintasa independiente de cobalamina respectivamente. Otro gen E8 también es depende del etileno para su inducción (Ijaz, 2016).

Mecanismo de acción del etileno

La amplia variedad de efectos causados por el etileno se debe a que son inducidos gracias a que el etileno se une a una proteína nombrada el sitio de unión, ésta estimula así la liberación de un segundo mensajero que instruye al ADN y así este forme ARNm específico para los efectos del etileno, posteriormente estas son traducidas en polipéptidos y las enzimas proteicas que causan las respuestas del etileno. Por lo general es causado por varios genes donde citando un ejemplo en petunias y claveles destaca el gen ETR-1 este codifica para uno de los receptores de etileno. El mutante para el gen ETR-1 ha prolongado la vida comercial de las flores, pues éstas ya no son capaces de responder al etileno sea este endógeno o exógeno. Su estudio ha permitido tener una herramienta de mucho valor para el sector agrícola pues se ha podido modular, silenciar y mejorar la acción del etileno en las plantas y sus frutos (Kader et al., 2017).

Entre los componentes de percepción y señalización de etileno se incluyen una familia de receptores de etileno en la membrana del retículo endoplásmico (ER); una proteína quinasa, llamada CTR1; una proteína transmembrana localizada en ER de actividad bioquímica desconocida, llamada EIN2; factores de transcripción tales como EIN3, o tipo EIN3/EIL, y factores de respuesta de etileno (ERFs). Aunque

esta ruta canónica es la cascada de señalización predominante, las rutas alternativas también afectan las respuestas de etileno. En la mayor parte de los casos, los controles de etileno están orientados a inhibir las respuestas de etileno para evitar el deterioro posterior a la cosecha. Sin embargo, también existe la necesidad de estimular respuestas de etileno, tales como causar la germinación prematura de plantas parásitas para que los campos puedan ser eliminados de estas plantas problemáticas (Binder, 2020). En la membrana del retículo endoplasmático se inician los pasos para la vía de señalización de etileno e implican a ETR1 que es el receptor de etileno, e interactúan con la proteína treonina/serina, quinasa CTR1 y la EIN2 (proteína de membrana transportadora de metales con similitud a la familia portadores de iones metálicos) (García, 2015). Como se puede ver al lado izquierdo de la figura 8-2 en ausencia de etileno los receptores de etileno activan el dominio CRT1 (asociado con el receptor de etileno histidina-quinasa “HK” y dominio del receptor “R”) quinasa (KD) y reprime a EIN2. Mientras a la derecha la unión del etileno finaliza la señalización del receptor y CRT1 no estará activo y permite la señalización de EIN2 (Torres de los Santos, 2014).

EIN2 se compone de una gran porción N-terminal que contiene múltiples dominios transmembrana en la membrana ER y una porción citosólica C-terminal. Esta porción C-terminal es capaz de escindir-se y llegar hasta el núcleo donde activa a una serie de factores de transcripción que activarán a los genes de respuesta a etileno (Binder, 2020).

Los receptores de etileno son homólogos a los receptores bacterianos de dos componentes. Las señales bacterianas más simples del sistema de dos componentes por autofosforilación de histidina seguidas por la transmisión del fosfato a un aspartato conservado en un dominio receptor de una proteína reguladora de respuesta, aunque existen variaciones más complejas de esto. A pesar de que ETR1 posee actividad de histidina quinasa modulada por etileno, esta actividad no es necesaria para las respuestas al etileno. Por el contrario, puede modular sutilmente la señalización del receptor, incluidas las interacciones con EIN2. De manera similar, la actividad serina / treonina quinasa del receptor no parece ser necesaria para las respuestas de etileno, pero puede tener un papel modulador en la transducción de señales y respuestas de los receptores de etileno (Torres de los Santos, 2014).

En presencia de etileno, los receptores se inhiben, lo que conduce a una menor fosforilación de EIN2 por CTR1. Los datos genéticos predicen que la unión de etileno a los receptores debería reducir la actividad de CTR1. El etileno mejora la interacción entre ETR1 y CTR1 y EIN2. Por lo tanto, una explicación alternativa para la reducción de la fosforilación de EIN2 por CTR1 es que la unión de etileno a los receptores produce cambios conformacionales en los receptores que reducen la interacción física entre CTR1 y EIN2, lo que conduce a una menor fosforilación de EIN2 (Binder, 2020). Ver figura 2.

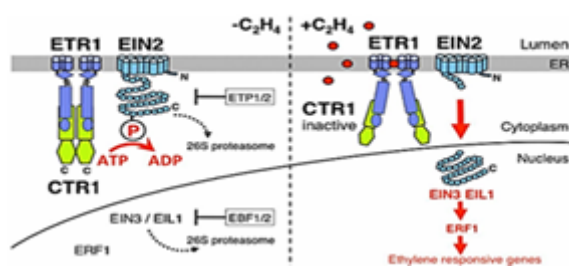


FIGURA 2
Modelo de señalización de la respuesta a etileno.
(Torres de los Santos, 2014)

Factores que intervienen la biosíntesis del etileno

Las plantas superiores presentan tasas de síntesis de etileno que es producido por todos sus tejidos y órganos (Alcántara, et al., 2019). De los distintos compuestos que pueden retardar la biosíntesis del etileno tenemos

como los más generales al propileno, y el 1- metilciclopropeno (1-MCP), mientras que las atmosferas y temperatura como factor físico son usadas para estimular o retardar la biosíntesis (Iguarán & Alzate, 2014).

TABLA 1.
Efecto de diferentes tratamientos químicos y físicos sobre la biosíntesis del etileno.

Tratamientos	Efecto sobre el etileno
Etileno exógeno	Estimula la biosíntesis del etileno, bioactividad y calidad
Oxígeno (O ₂)	Esencial para la biosíntesis del etileno
Ozono (O ₃)	Oxidante del etileno
Dióxido de carbono (CO ₂)	Impide la biosíntesis del etileno
Temperatura (>30°C)	Retrasa la biosíntesis del etileno
Temperatura (0-10°C)	Estimula la biosíntesis del etileno
Aceite de oliva	Estimula la síntesis del etileno
Ácido abscísico (ABA)	Estimula la actividad de las enzimas de biosíntesis (ACO y ACS)
Ácido nordihidroguairético	Retrasa indirectamente biosíntesis del etileno- (Inhibe ABA)
Acetaldehído y etanol (en anaerobiosis)	Retrasa la biosíntesis del etileno
Óxido nítrico y nitroso	Retrasa la biosíntesis del etileno
Aminovinilglicina	Retrasa la biosíntesis del etileno
Propileno	Estimula la biosíntesis del etileno
1-MCP	Retrasa la biosíntesis del etileno

(Iguarán & Alzate, 2014)

La etapa más susceptible que puede afectar la biosíntesis del etileno es la conversión de SAM en ACC mediada por ACS, siendo esta enzima más limitada que la enzima ACO; debido a esta problemática se ha indagado en los genes que controlan la biosíntesis de etileno (ruta biosintética) y así obtener beneficios al

momento de los procesos madurativos controlados junto con cualidades de calidad que exige el mercado y la normativa vigente (Iguarán & Alzate, 2014).

Cambios en la pared celular durante la maduración.

Existen varias modificaciones en la estructura y composición química de la mayoría de los polímeros de la pared celular de las frutas durante la maduración, estas modificaciones afectan la estructura de la pared celular y se pueden detectar mediante microscopio electrónico. En la maduración, la lámina media se hincha (se hidrata) se cree que es el resultado del aumento en la carga de polímeros de pectina. A un nivel molecular el primer cambio detectable es la pérdida de azúcares neutros, galactosa y arabinosa, que probablemente proviene de las cadenas laterales del ácido rhamnogalacturónico-1 (rha-1) que forma parte de la pectina. También hay una despolimerización significativa de los polímeros de pectina. Estos cambios son provocados por la acción enzimática dentro de la pared. En su recopilación Tucker 2017, indica que el tomate maduro contenía suficiente actividad enzimática para desesterificar completamente y despolimerizar la pectina en la pared celular en un tiempo de 4 minutos aproximadamente, iniciando desde la homogeneización del pericarpio de la fruta. Esto sugiere que las actividades enzimáticas deben estar muy estrictamente reguladas (Tucker et al., 2017).

TABLA 2.
Enzimas que modifican la pared celular en la maduración del fruto.

Nombre Trivial	Numero E.C.	Sustrato	Acción
Póligalacturonasa	3.2.1.15	Pectina	Despolimerización
Pectinesterasa	3.1.1.11	Pectina	Desesterificación
Pectato liasa	4.2.2.2	Pectina	Despolimerización
β - Galactosidasa	3.2.1.23	Pectina	Modificación de la cadena lateral
1,4 - β - Glucanasa	3.2.1.6	Hemicelulosa / celulosa	Despolimerización
Xiloglucano / Transglucosilasa		Hemicelulosa	Transglucosilación
Hidrolasa expansina		Hemicelulosa	Interrupción de los enlaces de Hidrogeno

(Tucker et al., 2017)

A pesar del avance en el estudio de los mecanismos de la maduración de los frutos, aún quedan sin responder un gran número de interrogantes, como la relación entre la síntesis de etileno y la expresión diferencial de genes relacionados con la producción de compuestos volátiles, con el cambio de color, pero más aún, con los que codifican a las enzimas relacionadas con el ablandamiento (Martínez, 2019).

Los factores de transcripción han mostrado tener una gran importancia, no sólo durante el desarrollo temprano, sino también en el control de la maduración y la senescencia; aunque hay avances en la identificación de estos reguladores, aún queda mucho por investigar (Martínez, 2019).

El ablandamiento del fruto es el proceso que se da como resultado de la hidrólisis de los diversos componentes de la pared celular que incluyen celulosa, hemicelulosa, pectina y proteínas. La hidrólisis de estos componentes se produce por la acción de PG, PME, PL, RG, endo-1,4- β -D-glucanasa (EGasa) y β -galactosidasa. El papel de estas enzimas ha sido ampliamente confirmado mediante la aplicación de técnicas moleculares que implican la sobreexpresión o silenciamiento de los genes que codifican estas enzimas (Martínez, 2019).

Manejo del etileno en poscosecha

Antes de que el fruto inicie su maduración, el control del etileno a través de inhibidores o promotores permite regular su maduración en mata o en postcosecha (Ramos, 2016). Es de suma importancia buscar métodos para controlar el etileno con la finalidad de preservar la calidad de los frutos (Monroy, 2017). Recordemos que los frutos continúan desarrollando procesos de transpiración y respiración (Ibarra, 2016). Para conservar la calidad fisiológica factores como la temperatura, humedad ambiente, conversión de almidones en azúcares, junto con la manipulación, recolección, operaciones de embalaje, almacenamiento de productos, entre otros se controlan en la poscosecha para conservar la calidad de los frutos (Florez et al., 2020).

El manejo es importante para el mantenimiento de la calidad de fruto y para el incremento de vida útil, basándonos en este enfoque se puede actuar desde varios puntos los cuales van desde la biosíntesis de etileno o sobre su acción. También está el manejo aplicando etileno como “acelerante de maduración”. En este caso se emplea para acelerar el desverdizado o también se emplea para uniformizar la maduración en productos agrícolas, generalmente para destino industrial.

Desverdizado

El desverdizado es una técnica de poscosecha mediante la cual se acelera la desaparición del color verde de la cáscara de los cítricos manifestándose la coloración proporcionada por los pigmentos carotenoides cuya síntesis, a su vez, puede ser acelerada por el proceso. El propósito de esta práctica es poder comercializar, en momentos óptimos de mercado, una fruta que no ha alcanzado el grado de coloración exigido por el consumidor, pero que interiormente cumple con los requisitos de madurez apropiados para el consumo (Vázquez et al., 2020).

Cuando se utiliza etileno en los frutos, ya sean estos climatéricos o no climatéricos se debe tener en cuenta las concentraciones del gas que se va a usar. Debemos tomar en cuenta al momento de aplicar etileno si vamos a tratar sobre frutos climatéricos o frutos no climatéricos. Los frutos climatéricos producen una cantidad alta de etileno al momento de su maduración y cuando se expone a un tratamiento con etileno este producirá una maduración más rápida y uniforme (Guacaneme, 2015).

La duración del desverdizado, se dice que se debe limitar el tiempo de esta práctica a 72 horas para evitar el envejecimiento prematuro de la cáscara. La fruta que sale del proceso de desverdizado debe permanecer en descanso 24 a 48 horas antes de ser transportada al empaquetado para reducir su sensibilidad a los rozamientos, además de favorecerse la evolución del color (Vazquez et al., 2020).

La refrigeración y el etileno

La refrigeración es un método viable para la conservación de frutos y vegetales, para ayudar a preservar los productos se suele usar temperaturas de conservación las cuales van desde los 2. 5°C hasta los 12. 5°C, aproximadamente; cada fruto o verdura tiene su rango específico de temperatura y su tiempo máximo de refrigeración, el producto se ve sometido a estrés por frío por lo tanto sufre cambios fisiológicos y bioquímicos que provocan daños como picaduras, translucidez del mesocarpio, oscurecimiento de semillas e infecciones secundarias. Para evitar estos síntomas junto con las bajas temperaturas se suele usar tratamientos combinados que incluyen atmosferas modificadas, inmersión en hipoclorito de sodio este último además ayuda a eliminar microorganismos patógenos (Maldonado et al., 2020; López et al., 2018).

Tratamiento térmico con agua caliente.

Este tratamiento tiene la posibilidad de afectar la síntesis de etileno, se afirman que con temperaturas superiores a 38°C disminuye los transcritos de la enzima formadora de etileno ACC oxidasa (Lurie, Handros, Fallik, & Shapira, 1996). El almacenamiento de los frutos cítricos en este tipo de tratamientos fue continuo a 2°C, por tanto, se esperaba que la producción de etileno sea más baja, como consecuencia los cambios de color serán menores; otros frutos que fueron tratados con agua caliente durante 5 min a 50°C, y se comprobó que el etileno está involucrado en el cambio de color de la epidermis de cítricos. Los tratamientos de calentamiento intermitente se convierten en una alternativa favorable como técnica poscosecha en ciertos tipos de cítrico (Balaguera & Palacios, 2018).

Permanganato de potasio

El sistema de eliminación de etileno más reconocido, económico y comúnmente utilizado ha sido el basado en permanganato de potasio (KMnO₄), un agente confiable que elimina químicamente el C₂H₄ mediante un proceso de oxidación que lo transforman en vapor de agua y dióxido de carbono (Báez & Contreras, 2019). Dependiendo del producto, e incluso de la variedad, este agente de eliminación puede tener diferentes efectos, pero en general, pueden retrasar los procesos relacionados con la maduración y senescencia, también la degradación de la clorofila, cambios de color, pérdidas de peso y firmeza, trastornos y enfermedades, cambios de acidez y azúcar. (Hazel et al., 2019)

Los sistemas basados en permanganato de potasio, buscan expandir la superficie de absorción, KMnO₄ reforzado sobre matrices inertes (perlita, alúmina, gel de sílice, vermiculita y carbón o celita), estos oxidan al etileno gaseoso y se indica con un cambio de color de púrpura a marrón cuando se elimina el etileno con KMnO₄ (Gaikwad et al., 2020). En la actualidad, los captadores disponibles en el mercado tienen una capacidad de captación de etileno que oscila entre 3 y 6,5 L kg.⁻¹. Además, existen algunos secuestradores comerciales basados en KMnO₄, por ejemplo, Chemisorb ant (Purafil, Inc., Doraville GA, EE. UU.), MM-1000 MULTI MIX ° MEDIOS (Circul-Aire Inc., Montreal, Canadá), Bi-On ° SORB (Bioconservacion SA, Barcelona, España) y Sofnofil™ (Molecular Products Limited, Essex, REINO UNIDO) (Gaikwad et al., 2020).

Generalmente los captadores de etileno a base de KMnO₄ están disponibles en forma de bolsitas / bolsas, filtros de tubo, mantas, etiquetas y películas, siendo la forma más utilizada los sobres, ya que son apropiados para aplicaciones de envasado individual. La lista de eliminadores de etileno disponibles comercialmente para aplicaciones de envasado de productos frescos se presenta en Gaikwad et al. (2020).

1- metilciclopropeno (1-MCP)

La principal estrategia biotecnología es retrasar la maduración por medio del uso de inhibidores de la acción de etileno como 1-MCP en diferentes concentraciones. Este compuesto ha permitido un retraso en la pérdida de firmeza y el aumento del contenido de sólidos solubles (Jiménez et al., 2017). El 1-MCP es utilizado como retardante de la maduración en los frutos climatéricos, por lo que es recomendable usarlo en frutos climatéricos en estados de madurez más tempranos. En el caso de tomate, se recomienda su aplicación en estados de madurez 1: Verde maduro y 2: Quiebre de color (Escalona et al., 2019). El 1-MCP a nivel estructural es una olefina cíclica, cuya fórmula estructural es C₄H₆ y cuya densidad es 0,634 g/cm³, tiene una masa molar 54,09 g/mol, un punto de fusión -100 °C y un punto de ebullición 4,7 °C, en condiciones ambientales el 1-MCP es un gas debido a esto cuando se utiliza α -ciclodextrina para realizar fórmulas comerciales en polvo las cuales liberan el 1-MCP cuando se mezcla con el agua (Zhu et al., 2019).

El modo de Acción 1-MCP

El 1-MCP bloquea la unión del etileno al receptor, pero la planta (fruto) puede seguir produciendo etileno en cantidades mínimas. La fijación de etileno al receptor es muy similar a una 'llave' que encaja en una 'cerradura', con etileno como 'llave' y el receptor como 'cerradura'. Cuando el etileno se une al receptor, es como si la cerradura girara y se abriera una puerta. Luego se produce una serie de eventos, tales como inicio del ablandamiento de la fruta, las hojas se vuelven amarillas o las flores se caen. Cuando la 'llave' de 1-MCP está en la 'cerradura', no es posible que la 'llave' de etileno entre en la 'cerradura'. El 1-MCP evita que la 'cerradura' gire para que la puerta no se pueda abrir. De esta manera, el 1-MCP actúa como un inhibidor de etileno en las plantas (Goukh, 2013). Como podemos ver en la figura 3 la unión de la molécula de etileno con el receptor "desbloquea" el receptor y conduce a una reacción química en el tejido vegetal.

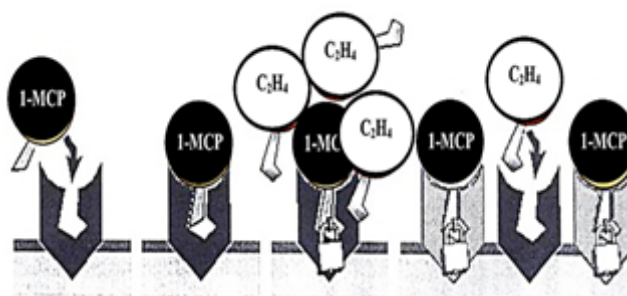


FIGURA 3.
Acción de la molécula 1-MCP.
(Goukh, 2013)

En la figura 3, la acción del 1-MCP este se une al receptor de etileno, el etileno no "desbloquea" el receptor y permanece bloqueado al receptor evitando la unión del etileno y la reacción química no ocurre.

Estrategias biotecnológicas

Se han utilizado diferentes estrategias con la finalidad de reducir la producción de etileno o inhibir su acción, ya sea con nuevos cultivares o con tratamientos en la fase poscosecha. La senescencia prematura y la abscisión causada por la exposición a etileno exógeno o endógeno pueden ser mitigadas de varias maneras, incluyendo estrategias genéticas, ambientales y químicas; la modificación genética es una manera eficaz de control de la síntesis de etileno y su percepción. Los intentos de obtener plantas con biosíntesis reducida de etileno endógeno o una sensibilidad menor a etileno, se han desarrollado a través de mutagénesis dirigida y transgénesis para mejorar la vida poscosecha (Serek, 2006). Mediante la inducción de mutaciones con radiación gamma o agentes químicos se han obtenido numerosas variedades y anomalías en diversas especies, hay varios usos de las técnicas nucleares en la agricultura (Torres, 2018).

Con el objetivo de aumentar el conocimiento de la influencia del etileno en la poscosecha, se ha estudiado los posibles ortólogos de ACS y ACO y sus enzimas, la expresión génica mediante técnicas como la RT-qPCR, entre otras; para saber la biosíntesis de etileno, el nivel de expresión de los genes homólogos y las vías de señalización en plantas (Silva, 2020).

La diversidad fenotípica en la calidad de fruto y los caracteres asociados a la maduración, incluyendo la producción de etileno, han sido estudiados en profundidad. Se puede construir un mapa genético de alta densidad ha usado SNPs e INDELS que se pueden obtener a través de experimentos del genotyping by sequencing. También se suele hacer un experimento de mapeo de QTLs a la producción de etileno y otros caracteres asociados a la maduración, como la degradación de clorofila o la formación de una capa de abscisión (Pereira, 2018).

Otro instrumento de laboratorio que se usa para cambiar o "editar" piezas del ADN de una célula. Es el CRISPR-Cas9 utiliza una molécula de ARN con un diseño especial para guiar una enzima, que se llama Cas9, hacia una secuencia particular del ADN. Luego, la Cas9 corta las hebras de ADN en ese lugar y quita una pieza pequeña. Así, se produce un espacio en el ADN en donde se coloca una pieza nueva de ADN.

Plantas Editadas en el Genoma (PEG)

Se obtienen mediante técnicas de ingeniería genética en las cuales al ADN se le pueden insertar, eliminar, modificar o reemplazar secuencias en el genoma de la planta. A diferencia de las técnicas de ingeniería anteriores en las cuales se insertaba material genético al azar en el genoma (plantas transgénicas), en las PEG se realizan una o varias modificaciones puntuales estables en sitios específicos. La modificación debe ser heredable, y la secuencia transgénica se elimina en la segregación. En los cultivos propagados en forma vegetativa, se han encontrado alternativas moleculares como el uso de complejos de ribonucleoproteínas para eliminar las secuencias foráneas en las primeras plantas regeneradas. Las PEG son indistinguibles de las plantas producidas por mutagénesis espontánea, mutagénesis clásica o por introgresión del alelo deseado a través de fitomejoramiento (Herrera, 2019).

Obtención de plantas transgénicas con un gen de ACC oxidasa en antisentido en frutos climatéricos.

El proceso de maduración, está regulado por los niveles de etileno. Al usar esta técnica se reduce la expresión génica de los genes que condifican para las enzimas clave que participan en la biosíntesis de esta hormona. Con el objetivo de obtener plantas transgénicas que retardan la maduración de los frutos, se suele aislar el gen ACO o ACS y se hace una construcción genética en orientación antisentido para ser utilizado en la transformación genética mediante *Agrobacterium* o mediante pistola de genes. Luego de obtener las líneas transgénicas in vitro de la variedad de plantas seleccionadas, se confirma la presencia del gen mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Portal et al., 2003).

Obtención de plantas transgénicas con un gen de ACC oxidasa en antisentido en frutos climatéricos.

El proceso de maduración, está regulado por los niveles de etileno. Al usar esta técnica se reduce la expresión génica de los genes que condifican para las enzimas clave que participan en la biosíntesis de esta hormona. Con el objetivo de obtener plantas transgénicas que retardan la maduración de los frutos, se suele aislar el gen ACO o ACS y se hace una construcción genética en orientación antisentido para ser utilizado en la transformación genética mediante *Agrobacterium* o mediante pistola de genes. Luego de obtener las líneas transgénicas in vitro de la variedad de plantas seleccionadas, se confirma la presencia del gen mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Portal et al., 2003).

Tecnología del interruptor a distancia (transwitch).

Se introducirá trozos del gen a bloquear, pero en su orientación normal, lo cual interfiere con el procesamiento del ARN del gen homólogo completo de la planta. Esta es una técnica de silenciamiento génico que permite obtener gamas desde casi total anulación de la expresión hasta valores intermedios, dependiendo de la posición del transgén (Iáñez, 2007).

Inhibición de la enzima poligalacturonasa

- A) Se han realizado estudios con el gen antisentido que bloquea al gen endógeno de la enzima poligalacturonasa. En ausencia de la enzima poligalacturonasa no hay degradación de las cadenas de poligalacturónico de la piel del vegetal, por lo que sigue conservando su aspecto fresco varias semanas después de cosechar. Los demás aspectos positivos de la maduración no se modifican. Se puede dejar el vegetal en la mata más tiempo sin miedo a que se estropee luego, y ello permite que pasen más sustancias que confieren sabor y hacen el fruto más apetecible (Iáñez, 2007).

Controlando la ruta biosintética del etileno

- A) Control por bloqueo del gen de la ACC sintasa o de la ACC oxidasa. Cuando se inhibe el 95% de la ACC oxidasa, el fruto madura sólo sus cualidades positivas, pero se evita el reblandecimiento y deterioro (Iáñez, 2007).

Inserción de un gen bacteriano en plantas.

La ruta metabólica de producción de etileno es sencilla inicia en el aminoácido metionina y en 3 pasos metabólicos se produce. Esta hormona es importante en varios procesos fisiológicos la supresión completa de su síntesis endógena no es la mejor solución por ende solo se suprime parcialmente la síntesis del etileno. Para lograr este objetivo se han utilizado genes que producen enzimas que degradan intermediarios de la síntesis del etileno. La bacterias *Pseudomonas* poseen el gen que codifica la actividad ACC desaminasa (Martella, 2011).

La reducción del etileno en las plantas transgénicas que sobre expresan este gen bacteriano no causaron ninguna anomalía aparente en la planta, pero los frutos maduraron más tarde y permanecieron firmes una vez recolectados, al menos 6 semanas más que los frutos no transgénicos (Martella, 2011).

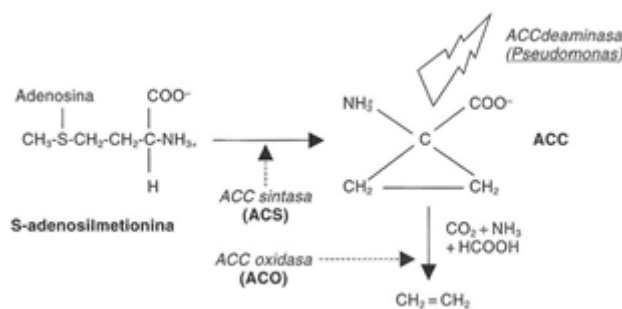


FIGURA
Ruta biosintética del etileno y acción de la enzima ACC desaminasa de *Pseudomonas*.
(Martella, 2011).

Nanotecnología para el control del etileno.

Además de las alternativas descritas anteriormente, la aplicación de compuestos a escala nano puede ser útil para el manejo del etileno en la poscosecha. La nanotecnología se define como el diseño, caracterización, producción y aplicación de estructuras, dispositivos y sistemas mediante el control de la forma y tamaño en la escala nanométrica. La nanotecnología utiliza las características particulares de las nanopartículas (estructuras de dimensiones 1 a 100 nm); estas y materiales nano porosos se pueden utilizar como soporte para inhibidores de la acción del etileno y para controlar el crecimiento y el desarrollo de microorganismos (Gomez et al., 2020).

TABLA 3
Nanomateriales reportados en la literatura para la detección, oxidación e inhibición de etileno.

Nanomateriales	Simbología
Oxido de estaño	SnO ₂
Oxido de tungsteno	WO ₃
Paladio	Pd
Platino	Pt
Oxido de titanio	TiO ₂
Óxido de zinc	ZnO
Óxidos binarios	WO ₃ - SnO ₂
Nano Au/Co ₃ O ₄	
Polímero CD con liberación de 1-MCP	
Acido 3 - ciclopropil - 1 - enil propanoico o sal sódico	

(Gómez et al., 2020)

Al introducir estos compuestos en el material de empaque se puede absorber y oxidar etileno dentro de los rangos que permita dicho compuesto, estas estrategias ofrecen una alternativa para el manejo del etileno en la etapa de almacenamiento, empaque y transporte. En la primera se pueden usar filtros (nano catálisis/ fotocatalisis) y sensores que detecten concentraciones en el orden de micro litros en dispositivos electrónicos. Nano compuestos con partículas activas en el material de empaque pueden ser una opción para el control de etileno (Gomez et al., 2020).

CONCLUSIONES

1. De acuerdo a la información recolectada desde los años 90 se ha desarrollado un modelo molecular general de la maduración de frutos climatéricos y no climatéricos; el tener claro cómo se producen los efectos del etileno en los frutos ayudará controlar y modificar el color, firmeza, sabor y aromas característicos de cada fruto.
2. Dentro de las distintas tecnologías existentes para el manejo y control del etileno sin lugar a duda destaca la aplicación del 1-MCP mismo que en pequeñas dosis retrasa significativamente el proceso de maduración ya sea a temperatura ambiente o en refrigeración, también ayuda a reducir pérdidas de peso en frutos sin necesidad de refrigeración, sin embargo en frutos refrigerados han mostrado una pérdida de firmeza y peso; también el uso del 1-MCP en condiciones de almacenamiento proporciona un retraso ablandamiento en la pulpa de los frutos, una no afectación de la apariencia física además mitiga la presencia de enfermedades fúngicas y alarga la vida en el anaquel.
3. En esta revisión bibliográfica analizamos y destacamos el uso de ciertos productos químicos que sirven para de controlar la producción de etileno en frutos y hortalizas, también se ha descrito varias técnicas físicas que ayudan al control de esta hormona y además gracias al avance de la ingeniería genética se ha presentado alternativas biotecnológicas las cuales destacan en la actualidad por la obtención de plantas transgénicas.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Almería, por permitirme aprender de excelentes profesionales quienes no solo fueron docentes sino también mentores para la vida.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Balaguera-López, H. E., & Palacios, E. A. Comportamiento poscosecha de frutos de mandarina (*Citrus reticulata* Blanco) var. Arrayana: efecto de diferentes tratamientos térmicos. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 2018, 12(2), 369-378.
- Binder, B. M. Ethylene signaling in plants. *Journal of Biological Chemistry*, 2020, 295(22), 7710-7725.
- Cruz, J. D. L., Vela, G., Dorantes, L., & García, H. S. Efecto del etileno sobre el ACC y ACC oxidasa en la maduración de papaya 'Maradol'. *Revista fitotecnia mexicana*, 2010, 33(2), 133-140.
- Escalona Contreras, V., Correa San Martín, J. González Olivares, A. Manejo poscosecha de tomates y pimientos fresco y de IV gama. *Ciencias Agronomicas*. Santiago de Chile. 2019, 1-106. <https://libros.uchile.cl/1082>
- Fernandez - Moreno, J. P., & Stepanova, A. N. Monitoring ethylene in plants: genetically encoded reporters and biosensors. *Small Methods*, 2019. 1900260. Doi: <https://doi.org/10.1002/smt.201900260>
- Florez, D., Gonzalez, P., Ruíz, D., & Uribe, C. Perspectivas tecnológicas y comerciales para el cultivo de piña en Colombia. *Colección Análisis y Reflexiones en torno al Sector Agropecuario Perspectivas*, 2020, 1(250047), 1–224. Doi: <https://doi.org/http://hdl.handle.net/20.500.12324/36301>
- Gaikwad, K.K., Singh, S. & Negi, Y.S. Ethylene scavengers for active packaging of fresh food produce. *Environ Chem Lett* 18, 269–284 (2020). Doi: <https://doi.org/10.1007/s10311-019-00938-1>
- Go#mez G., C.A., A.O. Herrera A. y V.J. Flo#rez R. 2017. Consideraciones sobre factores que in uyen en la longevidad poscosecha de ores de corte. En: Flo#rez R., V.J. (Ed.). Consideraciones sobre produccio#n, manejo y poscosecha de ores de corte con e#nfasis en rosa y clavel. Bogota#: Editorial Universidad Nacional de Colombia. pp. 191-212
- Guacaneme, C. M. B., Soledad, M. C. R., López, H. E. B., & Moreno, G. A. L. (2015). Tipificación de diferentes estados de madurez del fruto de agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz). *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*, 2015, 68(1), 7521-7531.
- Goukh, A. 1-methylcyclopropene (1-MCP) a breakthrough to delay ripening and extend shelf-life of horticultural crops . *University of Khartoum*, 2013, 21(2), 172–196.
- Herrera, L. (2019). Plantas editadas en el genoma. *AGROCIENCIA - Unidad Profesional Interdisciplinaria de Ingeniería Campus Guanajuato (UPIIG)*. 53, 1139–1159.
- Iáñez, E. (2007). Biotecnología y sociedad. Trabajo doctoral. Universidad de Granada. Facultad de Ciencias. <https://www.ugr.es/~cianez/Biotecnologia/biotecno.htm>
- Ibarra delgadillo, J. A. (2016). Variabilidad genotípica de nanche (*byrsonima crassifolia* L.) Y manejo poscosecha de frutos tratados con 1-mcp. Trabajo de fin de master. Universidad autónoma de Nayarit. <http://dspace.uan.mx:8080/jspui/handle/123456789/1344>
- Iguarán, E. J. C., & Alzate, O. A. T. Hallazgos de la biosíntesis del etileno en frutas climatéricas y de los factores que afectan la ruta metabólica. *Alimentos Hoy*, 2014, 22(31), 46-63. Doi: <http://hdl.handle.net/10839/1683>
- Ijaz, S. (2016). Molecular biology of ethylene, a review. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 7, 16. Doi: 10.5376/mpb.2016.07.0016
- Jiménez-Zurita, J. O., Balois-Morales, R., Alia-Tejacal, I., Juárez-López, P., Jiménez-Ruíz, E. I., Sumaya-Martínez, M. T., & Bello-Lara, J. E. (2017). Tópicos del manejo poscosecha del fruto de guanábana (*Annona muricata* L.). *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 8(5), 1155-1167.
- Jordán, M., & Casaretto, J. (2006). Hormonas y reguladores del crecimiento: etileno, ácido abscísico, brasinoesteroides, poliaminas, ácido salicílico y ácido jasmónico. *Fisiología vegetal*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

- Kader, A. A., Pelayo-Zaldivar, C., Adaskaveg, J. E., Arpaia, M. L., Barrett, D. M., Bruhn, C. M.,... & Forster, H. (2007). Tecnología postcosecha de cultivos: Hortofrutícolas. Universidad de California, California (EUA).
- Lopez, C. (2019). Como usar el etileno en el desverdizado de cítricos. Portal Frutícola. Recuperado el 26 de Agosto 2020. Tomado de <https://www.portalfruticola.com/noticias/2019/01/17/como-usar-el-etileno-en-el-desverdizado-de-citricos/>
- López-Velasco, A., Cruz-Medina, J. D. L., León-García, E., García-Galindo, H. S., & Vázquez-Hernández, M. V. (2018). Aplicación de tratamientos hidrotérmico, fungicida y cera sobre el oscurecimiento superficial en guanábana. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 9(5), 1075-1081.
- Maldonado Astudillo, Y. I., Jiménez Hernández, J., & Salazar López, R. Fisiología y tecnología postcosecha del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). 2020, 1(39070), 279–289. Doi: <http://ri.uagro.mx/handle/uagro/1655>
- Martínez González, M. E. (2019). Análisis De Expresión Diferencial De Genes Durante La Maduración Del Fruto De Guanábana (*Amona Muricata* L.) En Manejo Postcosecha. Tesis doctoral. Universidad autónoma de nayarit. <http://dspace.uan.mx:8080/jspui/handle/123456789/2287>
- Martella, V. (2011). Biotecnología aplicada a la agricultura. Instituto de Biología Molecular de Barcelona. Centro de Investigación y Desarrollo (CID). Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Barcelona. http://biblio3.url.edu.gt/Libros/2011/la_bioAgro.pdf
- Méndez, S., & Mondino, P. Medidas para conservar fruta y hortalizas control biológico postcosecha. *Horticultura Internacional*, 2017, 8(19), 29–36.
- Monroy-Gutiérrez, T. Respiración, etileno y metabolitos anaerobios de tuna, xocotuna y xoconostle en poscosecha. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia*, 2017,34(1), 2.
- Pereira, L. (2018). Genetic dissection of fruit quality and ripening traits in melon. Tesis doctoral. Universitat Autònoma De Barcelona. <https://ddd.uab.cat/record/201529>
- Portal, O., Rodríguez, E. A., Gallardo, J., Bacallao, N., Darías, A. L., Gómez, R., & Jimenez, E. (2003). Obtención de plantas transgénicas de papaya var Maradol Roja con un gen de ACC oxidasa en antisentido. *Biotecnología Vegetal*, 3(2), 101–104.
- P. Saldívar. (2017). Senescencia, acción del etileno y conservación de flores cortadas. Trabajo de fin de grado. Universidad autónoma del estado de México. <http://ri.uaemex.mx/handle/20.500.11799/67263>.
- Ramos. (2016). “Etefón en frutas y hortalizas, Control y Prevención”. Agq Labs. <http://www.agq.com.es/doc-es/etefon-frutas-hortalizas-control-prevencion>
- Sánchez Morales, J. C. (2018). Evaluación en Yuca (*Manihot Esculenta* Crantz) de Genes Involucrados en la Ruta Metabólica del Etileno Frente al Estrés Ocasionado por *Mononychellus Tanajoa* (Acari: Tetranychidae). Tesis doctoral. Universidad de los llanos. <https://repositorio.unillanos.edu.co/handle/001/1470>
- Serek, M. (2006). Tecnologías de poscosecha para extender la vida útil de cultivos ornamentales. *Revista internacional de tecnología e innovación poscosecha*, 1(10:1504), 9–11.
- Silva, I. (2020). Etileno e o florescimento de *coffea arabica*: identificação in silico e análise da expressão gênica da via de biossíntese e sinalização em resposta ao déficit hídrico, reidratação e ação do 1-metilciclopropeno. Trabajo de fin de master. Universitária da UFLA. <http://repositorio.ufla.br/jspui/handle/1/39576>
- Soplopuco, Y., & Ugaz, S. (2020). Control de la maduración del fruto de palta (*persea americana*) en la variedad fuerte, en tres estadios de madurez. Trabajo de fin de grado. Universidad Señor de Sipán. <http://repositorio.uss.edu.pe/handle/uss/6621>
- Torres de los Santos, R. (2014). Papel de la interacción del etileno y el fósforo como agentes reguladores de la formación de microrrizas arbuscular en tomate. Tesis doctoral, Universidad de Granada. <https://digibug.ugr.es/bitstream/handle/10481/35213/24464971.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Torres, Y. (2018). Comportamiento Morfológico – Reproductivo De *Plukenetia Volubilis* L., Sometido A Radiación Gamma (Co60) Y Etil Metanosulfonato. Trabajo de fin de grado. Universidad nacional de san Martín – Tarapoto. <http://repositorio.unsm.edu.pe/bitstream/handle/11458/3286/AGRONOMIA%20-%20Yeltsin%20Torres%20Torres.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Tucker, G., Yin, X., Zhang, A., Wang, M., Zhu, Q., Liu, X., ... & Grierson, D. Ethylene and fruit softening. *Food Quality and Safety*, 2017, 1 (4), 253-267. Doi: 10.1093/fqsafe/fyx024
- Unigarro, C. A., Flórez, C. P., Oliveros, C. E., & Cañón, M. Efecto de cuatro inhibidores de etileno en la maduración del fruto de café (*Coffea arabica* L.) durante precosecha. *Revista Colombiana De Ciencias Hortícolas*, 2018 ,12(2), 500-507. Doi: <http://doi.org/10.17584/rcch.2018v12i2.7667>
- Vazquez, D., Almirón, N., Eyman, L., & Bello, F. Desverdizado: precauciones para su implementación. *Revista INTA*, 2020, 22, 24(3200), 1-7. Doi: https://www.aianer.com.ar/web/download/202005desverdizado_precauciones_para_implementacion.pdf
- Vogel, J. P., Schuerman, P., Woeste, K., Brandstatter, I., & Kieber, J. J. Isolation and characterization of Arabidopsis mutants defective in the induction of ethylene biosynthesis by cytokinin. *Genetics*, 1998, 149(1), 417-427.
- Zhu, X., Ye, L., Ding, X., Gao, Q., Xiao, S., Tan, Q.,... Li, X. Transcriptomic analysis reveals key factors in fruit ripening and rubbery texture caused by 1-MCP in papaya. *BMC Plant Biol*, Biomed central, 2019, 19(309), 1–22. Doi: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1904-x>