

Etileno y retardantes de la maduración en la poscosecha de productos agrícolas. Una revisión

Ethylene and maturation retardants in the postharvest of perishable horticultural products. A review

HELBER ENRIQUE BALAGUERA-LÓPEZ^{1,5}

FREDY ALEXÁNDER SALAMANCA-

GUTIÉRREZ (q.e.p.d.)²

JUAN CAMILO GARCÍA³

ANÍBAL HERRERA-ARÉVALO⁴

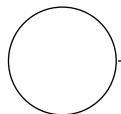
Frutos de banano maduro (izquierda) y verde (derecha) a los 21 días de almacenamiento, tratados con 1-metilciclopropeno.

Foto: J.C. García



RESUMEN

El etileno es la hormona vegetal responsable de regular diferentes procesos durante la maduración de productos agrícolas, llevando a procesos de senescencia y finalmente, pérdida de valor nutricional y comercial. A través del tiempo se han desarrollado diversos retardantes químicos de la maduración para disminuir los efectos negativos del etileno en la poscosecha, los cuales actúan en las etapas de biosíntesis (aminoetoxi-vinil-glicina (AVG) y ácido aminooxiacético (AOA), acción/señalización (1-MCP)) y sales de plata como nitrato y tiosulfato de plata (STS) y compuestos que oxidan al etileno de la atmósfera (permanganato de potasio ($KMnO_4$)). En esta revisión se describen las características principales de cada uno de los retardantes de madurez mencionados, además, se analiza con estudios científicos, el efecto que tienen estos retardantes sobre los cambios moleculares, fisiológicos, químicos y físicos durante la poscosecha de frutos, hortalizas y especies ornamentales.



Palabras clave adicionales: aminoetoxi-vinil-glicina, ácido aminooxiacético, 1-metilciclopropeno, tiosulfato de plata, permanganato de potasio.

¹ Facultad de Ciencias Agrarias, Programa de Doctorado en Ciencias Agrarias, Línea Fisiología de Cultivos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

² Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

³ Facultad de Ciencias Agrarias, Programa de Maestría en Ciencias Agrarias, Línea Fisiología de Cultivos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

⁴ Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

⁵ Autor para correspondencia. hebalaguer@unal.edu.co



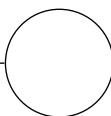
ABSTRACT

Ethylene is the plant hormone responsible for regulating various processes during the ripening of agricultural products, leading to a senescence process and, finally, to a loss of the nutritional and commercial values. Over time, different chemical maturation retardants have been developed to decrease the negative effects of ethylene, which act on the stages of biosynthesis (aminoethoxy-vinyl-glycine (AVG) and aminoxyacetic acid (AOA), action/signaling (1-methylcyclopropene (1-MCP)) and silver salts, such as nitrate and silver thiosulfate (STS) and compounds that oxidize the ethylene of the atmosphere (potassium permanganate ($KMnO_4$)). In this review, the main characteristics of each chemical retardant are discussed along with the scientific studies on the effects of these retardants on the molecular, physiological, chemical and physical changes during the postharvest of fruits, vegetables and ornamental species.

Additional key words: aminoethoxy-vinyl glycine, aminoxyacetic acid, 1-methylcyclopropene, silver thiosulfate, potassium permanganate.

Fecha de recepción: 10-07-2014

Aprobado para publicación: 10-11-2014



INTRODUCCIÓN

El etileno regula la maduración y senescencia de productos agrícolas a nivel molecular, bioquímico y fisiológico (Kesari *et al.*, 2007), debido a que estimula la expresión de genes que codifican para las enzimas relacionadas con los cambios durante la maduración y/o senescencia (Jiang y Fu, 2000). El etileno tiene un papel doble en la pos cosecha, por un lado ocasiona que los frutos adquieran características organolépticas óptimas para su consumo, pero también es responsable de la senescencia de los tejidos, generando efectos desfavorables en la calidad (Bapat *et al.*, 2010).

El conocimiento del mecanismo de acción del etileno ha permitido generar diferentes tecnologías y procedimientos para disminuir sus efectos negativos, donde se incluye la refrigeración, uso de atmósferas modificadas y controladas, aplicación de calcio, entre otros; sin embargo, los retardantes químicos de madurez han mostrado mayor eficiencia en el control de la madurez y senescencia de frutos, hortalizas y flores (Arora *et al.*, 2008).

Los retardantes químicos de la maduración se pueden clasificar en inhibidores de la síntesis del etileno, donde se incluyen productos como aminoetoxi-vinil-glicina (AVG) y ácido aminoxyacético (AOA); inhibidores de la señalización (acción) del etileno, como 1-methylciclopropeno (1-MCP) y sales de plata (nitrato y tiosulfato de plata) (Serek *et al.*, 2006), entre otros. Otro grupo son los oxidantes de etileno, siendo el permanganato de potasio $KMnO_4$ el producto más importante (Wills y Warton, 2004). El objetivo de esta revisión es realizar el estado del arte del etileno y el uso de estos retardantes de madurez en productos hortícolas perecederos como frutos, hortalizas y flores, destacando algunas generalidades, modo de acción, utilidades, desventajas, dosis, productos comerciales y algunas restricciones que pueden presentar.

Biosíntesis de etileno

El etileno se sintetiza a partir del aminoácido metionina, primero se da la conversión de metionina a S-adenosil-L-metionina (SAM) catalizada por la enzima SAM sintetasa, luego se presenta la formación de 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) a partir de



SAM mediante la enzima ACC sintasa (ACS) y finalmente la conversión de ACC a etileno, catalizada por la ACC oxidasa (ACO) (Bapat *et al.*, 2010). La metionina es reciclada en el ciclo de “Yang” lo que conlleva a tener altas tasas de producción de etileno sin necesidad de altos niveles de metionina intracelular (Barry y Giovannoni, 2007).

Señalización

La señalización inicia con la unión del etileno a un grupo de receptores proteicos presentes en la membrana del retículo endoplasmático (Chen *et al.*, 2005), los cuales son codificados por una familia multigénica que produce proteínas estructuralmente diferentes pero con una función redundante (Chen *et al.*, 2005; Bouzayen *et al.*, 2010). La unión etileno-receptor ocurre en el dominio N-terminal del receptor y requiere iones de Cu (I) para formar un dímero de receptor (Binder, 2008). Los genes que codifican para los receptores se expresan diferencialmente dependiendo del órgano, tejido, etapa de desarrollo y en respuesta a estímulos exógenos (Bouzayen *et al.*, 2010). El número de receptores varía entre especies, por ejemplo, en *Arabidopsis* se han reportado 5 receptores (ETR1 y 2 (ETHYLENE-RESPONSE); ERS1 y 2 (ETHYLENE-SENSOR) y EIN4 (ETHYLENE-INSENSITIVE) (Klee y Giovannoni, 2011); en tomate 7 (ETR1 al 7, donde ETR3 se conoce como NR (NEVER-RIPE)) (Barry y Giovannoni, 2007) y en manzana 5 (ETR1-2-5 y ERS1-2) (Yang *et al.*, 2013).

El siguiente componente en la vía de señalización es CTR1 (CONSTITUTIVE-TRIPLE-RESPONSE1), la cual es una proteína quinasa Raf-like ser/thr con similitud en su dominio C-terminal a la proteína MAPKKK (*mitogen-activated-protein kinase-kinase-kinase*) encontrada en mamíferos (Chen *et al.*, 2005; Czarny *et al.*, 2006). Ésta proteína interactúa con el dominio quinasa de los receptores y en presencia de etileno desencadena una cascada de fosforilaciones MAP-quinasa (Adams-Phillips *et al.*, 2004)

que afectan el estado de fosforilación de otras proteínas corriente abajo, incluyendo factores de transcripción (Stepanova y Alonso, 2009).

Corriente abajo de CTR1, se encuentra EIN2 (ETHYLENE INSENSITIVE2), la cual es una proteína de membrana transportadora de metales, con similitud a transportadores tipo NRAMP (NATURAL-RESISTANCE ASSOCIATED-MACROPHAGE-PROTEIN) (Czarny *et al.*, 2006). La función de EIN2 es regular la disponibilidad del factor de transcripción EIN3 mediante un mecanismo hasta el momento desconocido (Sang-Dong *et al.*, 2009). En respuesta al etileno, EIN3 y EIL1 (EIN3-LIKE1) se unen a un motivo (*motif*) conocido como elemento primario de respuesta al etileno (PERE), que está presente en los promotores de ERF1 (ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1), EBF2 (EIN3-BINDING-SITES) y varios genes relacionados con la senescencia y maduración de frutos (Barry y Giovannoni, 2007). Lo anterior lleva al incremento de la expresión de genes relacionados con la maduración, como, ACS2, ACS4 en tomate (Klee y Giovannoni, 2011); ACS2 en brócoli (Gang *et al.*, 2009); ACO y EIN2 en manzana (Yang *et al.*, 2013); ACO en durazno (Zhang *et al.*, 2012) XET y EXP (xiloglucano-endotransglicosilasa y expansinas) en chirimoya (Li *et al.*, 2009), entre otros.

El 1-Metilciclopropeno (1-MCP)

El 1-MCP (C_4H_6) es una olefina cíclica, a temperatura y presión estándar, es un gas con un peso molecular de 54 (Blankenship y Dole, 2003). El 1-MCP ocupa los receptores del etileno de manera irreversible, bloqueando la cascada de transducción de señales que conllevan a la expresión de genes relacionados con la respuesta al etileno (In *et al.*, 2013). La afinidad del 1-MCP por los receptores es diez veces mayor a la del etileno y actúa a más bajas concentraciones, también regula la biosíntesis de etileno a través de la inhibición del proceso autocatalítico (Blankenship y Dole, 2003). El compuesto

no es tóxico, es inodoro, estable a temperatura ambiente, además, es de fácil aplicación y altamente eficaz para proteger a muchas especies agrícolas de la acción del etileno, incluyendo, frutos, vegetales, flores cortadas y plantas en maceta (Serek *et al.*, 2006; Watkins, 2006; Huber, 2008). A pesar de que la unión del 1-MCP es irreversible, se ha reportado que los tejidos pueden recuperar la sensibilidad al etileno, debido a la capacidad de síntesis de nuevos receptores (Cameron y Reid, 2001), lo cual depende de la especie, tejido, estado de desarrollo y ambiente (Varanasi *et al.*, 2013).

La concentración de 1-MCP necesaria para bloquear la acción del etileno varía de acuerdo con la especie, cultivar, estado de maduración, capacidad de producción de nuevos receptores, tiempo y temperatura de exposición (Watkins, 2006). Las dosis óptimas varían entre especies, pero Blankenship y Dole (2003) reportan diferentes concentraciones y temperaturas para la aplicación de 1-MCP, las cuales se encuentran entre 0,1 a 100 $\mu\text{L L}^{-1}$ a 20-25°C por 6 a 24 h. Sin embargo, la concentración recomendada para productos de uso comercial (EthylBloc® y SmartFresh) está entre 100 a 500 $\mu\text{L L}^{-1}$, alrededor de mil veces mayor, probablemente debido a una alta posibilidad de pérdidas del 1-MCP (Serek *et al.*, 2006).

Efecto de la aplicación de 1-MCP

El 1-MCP ha mostrado un efecto significativo en la disminución de la maduración y senescencia de diversos productos agrícolas, como frutos, hortalizas y especies ornamentales (Serek *et al.*, 2006; Watkins, 2006). Los mejores resultados se han observado en frutos climatéricos (Blankenship y Dole, 2003; Hubert, 2008) aunque, en frutos no climatéricos también se han encontrado resultados favorables (Dou *et al.*, 2005).

El 1-MCP disminuye la producción de etileno (Ma *et al.*, 2009; Cerqueira *et al.*, 2009; Choi *et*

al., 2008; Zhang *et al.*, 2012), debido a que afecta su síntesis autocatalítica al disminuir la expresión de genes que codifican para las enzimas ACS y ACO. Por ejemplo, el 1-MCP disminuye la expresión de los genes *ACS1*, *ACO1* y *ACO2* en manzano (Yang *et al.*, 2013), banano (Golding *et al.*, 1999), tomate (Klee y Giovannoni, 2011), durazno (Zhang *et al.*, 2012) y brócoli (Gang *et al.*, 2009). A su vez, el 1-MCP también afecta la señalización del etileno, debido a que disminuye la expresión de genes que codifican para receptores de etileno, como *BoERS*; *BoETR1*; *BoETR2* en brócoli (Gang *et al.*, 2009); *PaERS1* en aguacate (Owino *et al.*, 2002), *ETR1*, *ETR2*, *ETR5*, *ERSs*, además de *CTR1*, *EIN2A*, *EIL4* y *ERFs* en manzana (Yang *et al.*, 2013).

El 1-MCP afecta la biosíntesis, señalización, y por tanto, los procesos que dependen de etileno durante la maduración. El 1-MCP disminuye la pérdida de firmeza en frutos de pera (Villalobos *et al.*, 2011), ciruela (Khan y Singh, 2007), tomate (Choi *et al.*, 2008), guayaba (Cerdeira *et al.*, 2009), banano (Lohani *et al.*, 2004), kiwi (Boquete *et al.*, 2004), aguacate (Jeong y Hubert, 2004), fresa (Balogh *et al.*, 2005), entre otros. Lo anterior se debe a que el 1-MCP disminuye la actividad de enzimas que degradan pared celular, como pectin-metilesterasa (PME), poligalacturonasa (PG), endo- β -1,4-glucanasa (EGasa) y pectato liasa (PL) (Lohani *et al.*, 2004; Khan y Singh, 2007), además de expansinas (EXP), β -galactosidasa, α -arabinofuranosidasa y β -xilosidasa (Boquete *et al.*, 2004). A su vez, la disminución de la actividad de dichas enzimas está relacionada con la disminución de la expresión de genes *AcXET1* (xyloglucano endotransglicosilasas), *AcEXP*, *AcEXP3* en chirimoya (Li *et al.*, 2009), *MaEXP1* en banano (Trivedi y Nath, 2004) y *EGasa* y *pIB* (pectato liasa B) en fresa (Balogh *et al.*, 2005).

Estudios recientes muestran que el 1-MCP disminuye la actividad de enzimas clorofilas, manteniendo el color verde en el brócoli (Yuan *et al.*, 2010) y col china (Sun *et al.*, 2012). La dis-



minución de la degradación de clorofilas puede atribuirse a la inhibición de la expresión de los genes *PAO* (feoforbida oxigenasa), *NYC* ("non-yellow colorriing"), *NOL* ("NYC1-like") y *SGR1* ("stay green 1"), los cuales están estrechamente relacionados con la vía catabólica de las clorofilas (Cheng *et al.*, 2012). Además, el 1-MCP disminuye la acumulación de licopeno en tomate (Zhang *et al.*, 2009), y retrasa el desarrollo de color en frutos como pepino (Nilsson, 2005), pera (Villalobos *et al.*, 2011) y tomate (Zhang *et al.*, 2009).

También se ha reportado que el 1-MCP disminuye el contenido de azúcares y degradación de ácidos orgánicos en frutos de guayaba (Singh y Pal, 2008), tomate (Zhang *et al.*, 2009), pitahaya amarilla (Deaquiz *et al.*, 2014), granadilla (Dus-san *et al.*, 2011), entre otros. Con lo anterior, se puede afirmar que el 1-MCP afecta el metabolismo de carbohidratos y ácidos orgánicos, Mainardi *et al.* (2006) reportan que el 1-MCP disminuye la actividad de enzimas fosforilasas de almidón (α -1,4-Glucano-fosforilasa), la expresión de genes *PpAIV1* (invertasa ácida soluble) y *PpSPS1* (sacarosa fosfato sintasa), con lo cual, la pérdida de sacarosa y acumulación de hexosas en frutos de pera se reduce (Itai y Tanahashi, 2008).

El contenido total de volátiles disminuye con la aplicación de 1-MCP, pero los volátiles individuales son afectados diferencialmente (Kondo *et al.*, 2005). En frutos de manzana, la producción de ésteres, alcoholes y aldehídos fue inhibida por el 1-MCP (Mattheis *et al.*, 2005). En frutos de melón el 1-MCP suprime la expresión de cuatro genes de alcohol-acil-transferasa y disminuye la actividad de ésta enzima (El-Sharkawy *et al.*, 2005), no obstante, la enzima alcohol deshidrogenasa (ADH) no es afectada por el 1-MCP en manzana (Defilippi *et al.*, 2005).

El efecto del 1-MCP sobre la calidad nutricional de los productos agrícolas no ha sido estudiado a profundidad. Se ha encontrado que el 1-MCP

puede disminuir la pérdida de vitamina C en frutos de jujube chino (Jiang *et al.*, 2004), pero no en frutos de guayaba (Cerqueira *et al.*, 2009). Además, el 1-MCP incrementa el contenido de antioxidantes solubles en agua, pero no altera los compuestos fenólicos en frutos de manzana (Defilippi *et al.*, 2005). A su vez, el 1-MCP disminuye la concentración de antocianinas y compuestos fenólicos en col china (Sun *et al.*, 2012) y brócoli (Yuan *et al.*, 2010). Estos reportes indican que la respuesta del 1-MCP sobre la calidad nutricional de los productos agrícolas es muy variable, poniendo en evidencia que está influenciada por diversos factores (Watkins, 2006).

Sales de plata

El ion plata (Ag^{2+}) es un fuerte inhibidor de la acción del etileno (Taiz y Zeiger, 2006). El ion Ag^{2+} remplaza al Cu presente en los receptores de etileno (Serek *et al.*, 2006), en consecuencia se afecta la señalización inducida por etileno y se disminuyen los procesos de maduración y senescencia (Knee, 1995). Los primeros estudios se realizaron en flores de corte con nitrato de plata (AgNO_3) (Kofranek y Paul, 1975), sin embargo, se encontró que este compuesto es tóxico en aplicaciones al follaje y su translocación en tallos es lenta (Staby *et al.*, 1993). El tiosulfato de plata (STS; $\text{Ag}(\text{S}_2\text{O}_3)_2^{3-}$) es más eficiente, debido a que no es fitotóxico y su movilidad en los tejidos de la planta es mayor (Veen, 1983).

El STS se ha utilizado ampliamente en la cosecha de flores de corte en la sabana de Bogotá (Colombia) y en varias especies de orquídeas, debido a su eficacia para disminuir la senescencia y prolongar la vida en florero (López *et al.*, 2008). El tratamiento con STS se realiza por medio de soluciones de hidratación "tratamiento de carga" a dosis de 1 μM de Ag^{2+} por tallo (Newman *et al.*, 1998), utilizando compuestos a base de STS, como *Chrysal AVB*, *Floríssima 125* y *Florissant 100* (López *et al.*, 2008). Es importante tener en cuenta que la eficiencia de los

tratamientos a base de STS varía en función de la sensibilidad de las distintas especies al etileno exógeno y en un buen número de ellas, el tratamiento de carga no se justifica (Armitage y Laushman, 2003). La utilización de STS se ha restringido en algunos países para plantas en macetas, debido a los efectos tóxicos en el ambiente y contaminación de aguas subterráneas (Serek y Reid, 1993), además en productos alimenticios, el STS es totalmente prohibido (Chen *et al.*, 2008).

Aminoetoxi-vinil-glicina (AVG)

El AVG es un compuesto análogo *etoxi* de rizobitoxina que inhibe la biosíntesis de etileno, debido a que bloquea la acción de la enzima ACC sintasa, mediante la unión al sustrato (fosfato de piridoxal: PLP) (Johnson y Colgan, 2003). La aplicación de AVG ha mostrado resultados favorables en la disminución de la caída de frutos y retraso de la maduración (Schupp *et al.*, 2004) en frutales como manzano (Salas *et al.*, 2011), durazno (Hayama *et al.*, 2008), nectarines (McGlasson *et al.*, 2005) y peral (D'Aquino *et al.*, 2010), con efectos diferenciales dependiendo del cultivar (Belding y Lokaj, 2002).

La aplicación de AVG puede realizarse en precolecha (foliar y *drench*) y poscolecha (inmersión de los frutos). Las dosis para aplicaciones foliares se encuentran alrededor de 124 g ha⁻¹; 5-20 µM para aplicación en *drench* y 1 g L⁻¹ para inmersión de tejidos (Saltveit, 2005). A pesar de su eficacia, este compuesto es ineficiente cuando los productos agrícolas tienen contacto con el etileno del ambiente (Newman *et al.*, 1998).

Los tratamientos precosecha y poscolecha con AVG disminuyen la producción de etileno, la respiración, el ablandamiento, la degradación de clorofillas, la pérdida de peso, en general retrasan el proceso de maduración en frutos climáticos (Hayama *et al.*, 2008) y flores de corte (Seo *et al.*, 2009). Algunos estudios muestran que el AVG no afecta negativamente las carac-

terísticas organolépticas de los frutos, sin embargo, puede alterar del desarrollo de aroma, debido a la disminución del contenido de volátiles (Salas *et al.*, 2011; Romani *et al.*, 1983). Además, el AVG puede disminuir algunos desórdenes fisiológicos en los frutos, como el pardeamiento enzimático en pera (D'Aquino *et al.*, 2010), no obstante, otros reportes mencionan que el AVG puede agravar otros desórdenes fisiológicos en frutos de manzana, como "Core flush" y "Break-down" (Johnson y Colgan, 2003).

Ácido aminooxiacético (AOA)

El AOA es un compuesto inhibidor no específico de todas las enzimas que requieren fosfato de piridoxal como coenzima, incluyendo ACC sintasa, por lo cual, disminuye la síntesis de etileno endógeno (Taiz y Zeiger, 2006), pero no impide el efecto del etileno exógeno (López *et al.*, 2008). Debido a que es un inhibidor no específico, puede interferir en numerosas reacciones enzimáticas, pudiendo afectar otros procesos fisiológicos (Staby *et al.*, 1993). El AOA no es tóxico para el medio ambiente, por lo cual se considera como una alternativa viable ecológicamente en la poscolecha de productos agrícolas (Cubillos *et al.*, 2001).

Los efectos de la aplicación de AOA en la poscolecha de flores son dependientes de la especie (López *et al.*, 2008). Shinozaki *et al.* (2011) confirmaron la inhibición de la producción de etileno mediante tratamientos con 5 mM de AOA en pétalos de Violeta. La inmersión de tallos de alstroemeria cultivar Diamond en una solución de AOA durante 3 h estimuló mayor apertura floral (Hernández *et al.*, 2006), pero Shimamura *et al.* (1997) no encontraron efecto favorable en la disminución de la senescencia de *Limonium*, incluso el AOA causó pardeamiento de los tallos e inhibió la apertura de los floretes. El AOA puede generar resultados controversiales a bajas concentraciones, sin embargo se ha reportado que el AOA es mil veces menos efectivo que el AVG (Nissen, 1994).



Otro factor que afecta la eficacia del AOA es el pH de la solución de tratamiento, el cual debe estar alrededor de 3 para evitar crecimiento microbiano, además, la combinación de AOA y glucosa tienen un efecto sinérgico, aumentando la vida en florero en *Dendrobium* (Rattanawisanalanon *et al.*, 2003). Resultados similares fueron reportados previamente en clavel (Yakimova *et al.*, 1997). En Colombia, Cubillos *et al.* (2001) concluyeron que la aplicación del producto *Florissima* 135 (ingrediente activo AOA), con un tiempo de exposición de 4 h, es la mejor alternativa para remplazar los tratamientos a base de plata. Resultados similares fueron encontrados con 10 mg L⁻¹ de SR-AOA en clavel (López *et al.*, 2008).

Permanganato de potasio (KMnO₄)

El KMnO₄ es un agente oxidante fuerte en muchas reacciones redox, cuando éste compuesto entra en contacto con el etileno, lo oxida, produciendo H₂O, CO₂, MnO₂ y KOH (Wills y Warton, 2004), lo cual disminuye los niveles de etileno en la atmósfera y por tanto afecta los procesos dependientes de etileno durante la maduración (Sammi y Masud, 2007). Se han realizado estudios con resultados favorables en frutos climatéricos, como banano (Chauhan *et al.*, 2006), mango y aguacate (Illeperuma y Jayasuriya, 2002), tomate (Salamanca *et al.*, 2014), manzana (Brackmann *et al.*, 2006), bananito (García *et al.*, 2012), papaya (Silva *et al.*, 2009) y en frutos no climatéricos, como fresa (Wills y Kim, 1995).

Para que el KMnO₄ sea efectivo, debe ser adsorbido a un vehículo (*carrier*) para formar un absorbente sólido que aumente el área de contacto, debido a que las únicas fuerzas que actúan para que ocurra el contacto absorbente-etileno son la difusión y convección natural del aire en la atmósfera (Wills y Warton, 2004). Algunos de los *carriers* más utilizados son la zeolita, vermiculita, alúmina, perlita (Esguerra *et al.*, 1978; Wills y Warton, 2004), entre otros. Los *carriers*

de menor densidad y mayor área superficial presentan mayor capacidad para absorber el KMnO₄ y en consecuencia, mayor eficiencia en la reducción de los niveles de etileno (Kavanagh y Wade, 1987).

Existen numerosos estudios publicados sobre el uso de KMnO₄ en la poscosecha, no obstante, la información con respecto a la dosis y la cantidad de etileno que puede oxidar el KMnO₄ no es clara (Wills y Warton, 2004). Los resultados en la poscosecha con el uso de KMnO₄ dependen de la especie, *carrier*, empaque del producto y de las condiciones de almacenamiento (humedad relativa y temperatura) (Bal y Celik, 2010).

El KMnO₄ disminuye la tasa respiratoria, pérdida de peso y producción etileno en frutos de zapote (Bhutia *et al.*, 2011), tomate (Sammi y Masud, 2007), papaya (Silva *et al.*, 2009), sin embargo, muchas veces la tasa de emisión de etileno es superior a la tasa de oxidación (Amarante y Steffens, 2009a). Por otro lado, el KMnO₄ disminuye el ablandamiento e incrementa la vida poscosecha en manzana (Amarante y Steffens, 2009a), kiwi (Bal y Celik, 2010), mango (Illeperuma y Jayasuriya, 2002) y papaya (Corrêa *et al.*, 2005). También se ha encontrado que el KMnO₄ en banano mantiene la acidez total titulable (ATT) y disminuye la tasa de incremento de los sólidos solubles totales (SST), debido a la disminución de la actividad de la enzima sacarosa fosfato sintasa (Choudhury *et al.*, 2009). Además, el KMnO₄ disminuye la relación de madurez (SST/ATT) en manzana (Amarante y Steffens, 2009b), bananito (García *et al.*, 2012), entre otros.

CONCLUSIONES

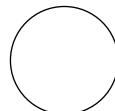
A partir del conocimiento que se tiene en la fisiología del etileno en la poscosecha, se han desarrollado una serie de métodos para prevenir el deterioro de los productos agrícolas. Lo anterior se ha logrado mediante la inhibición

de la biosíntesis, acción (percepción y señalización) y eliminación del etileno del ambiente. Los compuestos AVG y AOA inhiben la enzima ACC sintasa y disminuye la producción de etileno, sin embargo, no pueden prevenir el efecto del etileno presente en el ambiente. Las sales de plata afectan la acción del etileno por unirse a los receptores, no obstante, presentan serias limitaciones debido a su toxicidad para el ambiente. El 1-MCP también se une a los receptores, siendo uno de los inhibidores de la acción de etileno más estudiados y con mayor potencial en la poscosecha, debido a su alta eficacia en disminuir la maduración y senescencia.

El permanganato de potasio es un oxidante del etileno, con resultados favorables para mejorar la poscosecha de productos agrícolas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresamos nuestros más sinceros agradecimientos al Ing. Agr., M.Sc. Fredy Alexander Salamanca Gutiérrez (qepd), quién en vida contribuyó significativamente al manejo poscosecha de productos agrícolas en Colombia. Fredy, paz en tu tumba, permanecerás por siempre en nuestra memoria.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams-Phillips, L., C. Barry y J. Giovannoni. 2004. Signal transduction systems regulating fruit ripening. *Trends Plant Sci.* 9(7), 331-338. Doi: 10.1016/j.tplants.2004.05.004
- Amarante, C.V. y C. Steffens. 2009a. O tratamento pré-colheita com AVG, aliado à absorção do etileno durante o armazenamento refrigerado, preserva a qualidade de maçãs 'Gala'. *Rev. Bras. Frutic.* 31(2), 334-342. Doi: 10.1590/S0100-29452009000200007
- Amarante, C.V. y C.A. Steffens. 2009b. Sachês absorvedores de etileno na pós-colheita de maçãs 'Royal Gala'. *Rev. Bras. Frutic.* 31(1), 71-77. Doi: 10.1590/S0100-29452009000100011
- Armitage, A. y J. Laushman. 2003. Specialty cut flowers. Timber Press, Portland, OR.
- Arora, A. 2008. Biochemistry of flower senescence. pp. 51-85. En: Paliyath, G., D. Murr., A. Handa y S. Lurie (eds.). Postharvest biology and technology of fruits, vegetables, and flowers. Wiley-Blackwell Publishing, New Delhi, India.
- Bal, E. y S. Celik. 2010. The effects of postharvest treatments of salicylic acid and potassium permanganate on the storage of kiwifruit. *Bulg. J. Agric. Sci.* 16(5), 576-584.
- Balogh, A., T. Koncz, V. Tisza, E. Kiss y L. Heszky. 2005. The effect of 1-MCP on the expression of several ripening-related genes in strawberries. *HortScience* 40(20), 88-90.
- Bapat, V.A., P.K. Trivedi, A. Ghosh, V.A. Sane, T.R. Ganapathi y P. Nath. 2010. Ripening of fleshy fruit: Molecular insight and the role of ethylene. *Biotechnol. Adv.* 28, 94-107. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2009.10.00
- Barry, C. y J. Giovannoni. 2007. Ethylene and fruit ripening. *J. Plant. Growth. Regul.* 26, 143-159.
- Belding, R. y G. Lokaj. 2002. Aminoethoxyvinylglycine treatment of peach fruit reduces ethylene production and softening. *HortScience* 37, 1065-1068.
- Bhutia, W., R. Pal, S. Sen y S. Jha. 2011. Response of different maturity stages of sapota (*Manilkara achras*) cv. Kallipatti to in-package ethylene absorbent. *J. Food Sci. Technol.* 48(6), 763-768. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2003.09.013
- Binder, B. 2008. The ethylene receptors: complex perception for a simple gas. *Plant Sci.* 175, 8-17. Doi: 10.1016/j.plantsci.2007.12.001
- Blankenship, S. y J. Dole. 2003. 1-Methylcyclopropene: a review. *Postharv. Biol. Technol.* 28, 1-25. Doi: 10.1016/S0925-5214(02)00246-6
- Boquete, E., G. Trincher, A. Fraschina, F. Vilella y G. Sozzli. 2004. Ripening of 'Hayward' kiwifruit treated with 1-methylcyclopropene after cold storage. *Postharv. Biol. Technol.* 32, 57-65. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2003.09.013



- Bouzayen, M., A. Latché, P. Nath y J. Pech. 2010. Mechanism of fruit ripening. pp. 319-339. En: Pua, E. y M. Davey (eds.). Plant developmental biology—biotechnological perspectives. Springer-Verlag, Berlín.
- Brackmann, A., R. Giehl, S. Freitas, A. Eisermann y A. Mello. 2006. Uso de filmes de polietileno e absorção de etileno para o transporte refrigerado de maçã 'Gala'. Semin. Ciênc. Agrár. 27(3), 423-428.
- Cameron, A. y M. Reid. 2001. 1-MCP blocks ethylene-induced petal abscission of *Pelargonium peltatum* but the effect is transient. Postharv. Biol. Technol. 22, 169-177. Doi: 10.1016/S0925-5214(00)00189-7
- Cerqueira, T., A. Jacomino, F. Sasaki y L. Amorim. 2009. Controle do amadurecimento de goiabas 'Kumagai' tratadas com 1-metilciclopropeno. Rev. Bras. Frutic. 31(3), 687-692. Doi: 10.1590/S0100-29452009000300001
- Chauhan, O., P. Raju, D. Dasgupta y A. Bawa. 2006. Modified atmosphere packaging of banana (cv. Pachbale) with ethylene, carbon dioxide and moisture scrubbers and effect on its ripening behaviour. Amer. J. Food Technol. 1(2), 179-189.
- Chen, Y., L. Chen y J. Shaw. 2008. Senescence-associated genes in harvest broccoli florets. Plant Sci. 175, 137-144. Doi: 10.1016/j.plantsci.2008.03.007
- Chen, Y., N. Etheridge y E. Schaler. 2005. Ethylene signal transduction. Ann. Bot. 95, 901-915. Doi: 10.1093/aob/mci100
- Cheng, Y., Y. Dong, H. Yan, W. Ge, C. Shen, J. Guan, L. Liu y Y. Zhang. 2012. Effects of 1-MCP on chlorophyll degradation pathway-associated genes expression and chloroplast ultrastructure during the peel yellowing of Chinese pear fruits in storage. Food Chem. 135(2), 415-422. Doi: 10.1016/j.foodchem.2012.05.017
- Choi, S., P. Tsouvaltzis, C. Lim y D.J. Hubert. 2008. Suppression of ripening and induction of asynchronous ripening in tomato and avocado fruits subjected to complete or partial exposure to aqueous solutions of 1-methylcyclopropene. Postharv. Biol. Technol. 48, 206-214. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.10.008
- Choudhury, S., S. Roy y D. Sengupta. 2009. A comparative study of cultivar differences in sucrose phosphate synthase gene expression and sucrose formation during banana fruit ripening. Postharv. Biol. Technol. 54, 15-24. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2009.05.003
- Corrêa, S., M. Filho, M. Silva, J. Oliveira, E. Aroucha, R. Silva, M. Pereira y H. Vargas. 2005. Effect of the potassium permanganate during papaya fruit ripening: Ethylene production. J. Phys. IV France 125, 869-871. Doi: 10.1051/jp4:2005125201
- Cubillos, E., V. Molina, V.J. Flórez y G. Fischer. 2001. Efecto inhibidor de etileno en la longevidad floral del clavel (*Dianthus caryophyllus*) como probables sustitutos del tiosulfato de plata (STS). Agron. Colomb. 18, 7-13.
- Czarny, J., V. Grichko y B. Glick. 2006. Genetic modulation of ethylene biosynthesis and signaling in plants. Biotechnol. Adv. 24, 410-419. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2006.01.003
- D'Aquino, S., M. Schirra, M. Molinu, M. Tedde y A. Palma. 2010. Preharvest aminoethoxyvinylglycine treatments reduce internal browning and prolong the shelf-life of early ripening pears. Sci. Hortic. 125, 353-360. Doi: 10.1016/j.scienta.2010.04.020
- Deaquiz, Y., J. Álvarez-Herrera y G. Fischer. 2014. Ethylene and 1-MCP affect the postharvest behavior of yellow pitahaya fruits (*Selenicereus megalanthus* Haw.). Agron. Colomb. 32(1), 44-51.
- Defilippi, B., A. Kader y A. Dandekar. 2005. Apple aroma: alcohol acyltransferase, a rate limiting step for ester biosynthesis, is regulated by ethylene. Plant Sci. 168, 199-210. Doi: 10.1016/j.plantsci.2004.12.018
- Dou, H., S. Jones y M. Ritenour. 2005. Influence of 1-MCP application and concentration on post-harvest peel disorders and incidence of decay in citrus fruit. J. Hort. Sci. 80(7), 86-92.
- Dussan, S., L. Serna y A. Perenguez. 2011. Efecto de la aplicación de 1-Metilciclopropeno sobre algunas propiedades físico-químicas y organolépticas del fruto de la granadilla. Acta Agron. 60(3), 237-244.
- El-Sharkawy, I., D. Manriquez, F. Flores, F. Regad, M. Bouzayen y A. Latche. 2005. Functional characterization of a melon alcohol acyl-transferase gene family involved in the biosynthesis of ester volatiles. Identification of the crucial role of a threonine residue for enzyme activity. Plant. Mol. Biol. 59, 345-62. Doi: 10.1007/s11103-005-8884-y
- Esguerra, E., D. Mendoza y E. Pantastico. 1978. Regulation of fruit ripening. II. Use of perlite-KMnO₄ as an ethylene absorbent. Phillip. J. Sci. 107, 23-31.
- Gang, M., W. Ran., W. Cheng-Rong, K. Masaya, Y. Kazuki, Q. Fei-fei y X. Hui-Lian. 2009. Effect of 1-methylcyclopropene on expression of genes for ethylene biosynthesis enzymes and ethylene receptors in post-harvest broccoli. Plant Growth Regul. 57, 223-232. Doi: 10.1007/s10725-008-9339-7
- García, J., H. Balaguera-López y A. Herrera. 2012. Conservación del fruto de banano bocadillo (*Musa AA*

- Simmonds) con la aplicación de permanganato de potasio ($KMnO_4$). Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 6(2), 161-171.
- Golding, J., D. Shearer, S. Wyllie y W. McGlasson. 1999. Application of 1-MCP and propylene to identify ethylene-dependent ripening processes in mature banana fruit. Postharv. Biol. Technol. 14, 87-98. Doi: 10.1016/S0925-5214(98)00032-5
- Hayama, H., M. Tatsuki y Y. Nakamura. 2008. Combined treatment of aminoethoxyvinylglycine (AVG) and 1-methylcyclopropene (1-MCP) reduces melting-flesh peach fruit softening. Postharv. Biol. Technol. 50, 228-230. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2008.05.003
- Hernández, A.D., J.M. Pinedo, M.T. Colinas, J. Meza y S. Juárez. 2006. Conservación de flores de alstroemeria (*Alstroemeria* spp.) mediante soluciones preservativas en poscosecha. Rev. Chapingo Ser. Hortic. 12(1), 19-25.
- Hubert, D. 2008. Suppression of ethylene responses through application of 1-methylcyclopropene: a powerful tool for elucidating ripening and senescence mechanisms in climacteric and nonclimacteric fruits and vegetables. HortScience 43(1), 106-111.
- Illeperuma, C. y P. Jayasuriya. 2002. Prolonged storage of 'Karuthacolomban' mango by modified atmosphere packaging at low temperature. J. Hort. Sci. Biotechnol. 77(2), 153-157. Doi: 10.4038/jnfsr.v32i1.2.2424
- In, B.C., J. Strablea, B.M. Binder, T.G. Falbel y S.E. Patterson. 2013. Morphological and molecular characterization of ethylene binding inhibition in carnations. Postharv. Biol. Technol. 86, 272-279. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2013.07.007
- Itai, A. y T. Tanahashi. 2008. Inhibition of sucrose loss during cold storage in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) by 1-MCP. Postharv. Biol. Technol. 48, 355-363. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.10.015
- Jeong, J. y D. Hubert. 2004. Suppression of avocado (*Persica americana* Mill.) fruit softening and changes in cell wall matrix polysaccharides and enzyme activities: differential responses to 1-MCP and delayed ethylene application. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129, 752-759.
- Jiang, Y. y J. Fu. 2000. Ethylene regulation of fruit ripening: Molecular aspects. Plant. Growth Regul. 30, 193-200. Doi: 10.1023/A:1006348627110
- Jiang, W.B., Q. Sheng, Y.M. Jiang y X.J. Zhou. 2004. Effects of 1-methylcyclopropene and gibberellin acid on ripening of Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* M.) in relation to quality. J. Sci. Food Agric. 84, 31-35. Doi: 10.1002/jsfa.1594
- Johnson, D. y R. Colgan. 2003. Low ethylene controlled atmosphere induces adverse effects on the quality of 'Cox's Orange Pippin' apples treated with aminoethoxyvinylglycine during fruit development. Postharv. Biol. Technol. 27, 59-68. Doi: 10.1016/S0925-5214(02)00188-6
- Kavanagh, E. y N. Wade. 1987. Role of the carrier in the removal of ethylene by permanganate from storage atmospheres. ASEAN Food J. 3, 128-134.
- Kesari, R., P. Trivedi y P. Nath. 2007. Ethylene-induced ripening in banana evokes expression of defense and stress related genes in fruit tissue. Postharv. Biol. Technol. 46, 136-143. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.04.010
- Khan, A. y Z. Singh. 2007. 1-MCP regulates ethylene biosynthesis and fruit softening during ripening of 'Tegan Blue' plum. Postharv. Biol. Technol. 43, 298-306. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2006.10.005
- Klee, H. y J. Giovannoni. 2011. Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes. Annu. Rev. Genet. 45, 41-59. Doi: 10.1146/annurev-genet-110410-132507
- Knee, M. 1995. Copper reverses silver inhibition of flower senescence in Petunia hybrida. Postharv. Biol. Technol. 6, 121-128. Doi: 10.1016/0925-5214(94)00038-T
- Kofranek, A. y J. Paul. 1975. The value of impregnating cut stems with high concentrations of silver nitrate. Acta Hort. 41, 199-206.
- Kondo, S., S. Setha, D. Rudell, D. Buchanan y J. Mattheis. 2005. Aroma volatile biosynthesis in apples affected by 1-MCP and methyl jasmonate. Postharv. Biol. Technol. 36, 61-68. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2004.11.005
- Li, C., W. Shen, W. Lu, Y. Jiang, J. Xie y J. Chen. 2009. 1-MCP delayed softening and affected expression of *XET* and *EXP* genes in harvested cherimoya fruit. Postharv. Biol. Technol. 52, 254-259. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2008.12.009
- Lohani, S., P. Trivedi y P. Nath. 2004. Changes in activities of cell wall hydrolases during ethylene-induced ripening in banana: effect of 1-MCP, ABA and IAA. Postharv. Biol. Technol. 31, 119-26. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2003.08.001
- López, P., D. Neisa, C. Bacca y V. Flórez. 2008. Evaluación de preservantes florales en la poscosecha de tres variedades de clavel estándar. Agron. Colomb. 26(1), 116-126.
- Ma, G., R. Wang, C. Wang, M. Kato, K. Yamawaki, F. Qin y H. Xu. 2009. Effect of 1-methylcyclopropene on expression of genes for ethylene biosynthesis



- enzymes and ethylene receptors in post-harvest broccoli. *Plant Growth. Regul.* 57, 223-232. Doi: 10.1007/s10725-008-9339-7
- Mainardi, J., E. Purgatto, A. Jr. Vieira, W.A. Bastos, B.R. Cordenunsi, J.R. Oliveira y F.M. Lajolo. 2006. Effects of ethylene and 1-methylcyclopropene (1-MCP) on gene expression and activity profile of α -1,4-glucan-phosphorylase during banana ripening. *J. Agric. Food Chem.* 54(19), 7294-7299. Doi: 10.1021/jf061180k
- Mattheis, J., X. Fan y L. Argenta. 2005. Interactive responses of Gala apple fruit volatile production to controlled atmosphere storage and chemical inhibition of ethylene action. *J. Agric. Food. Chem.* 53, 1-6. Doi: 10.1021/jf050121o
- McGlasson, W., A. Rath y L. Legendre. 2005. Preharvest application of aminoethoxyvinylglycine (AVG) modifies harvest maturity and cool storage life of 'Arctic Snow' nectarines. *Postharv. Biol. Technol.* 36, 93-102. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2004.10.006
- Newman, J., L. Dodge y M. Reid. 1998. Evaluation of ethylene inhibitors for postharvest treatment of *Gypsophila paniculata*. *HortTechnol.* 8(1), 58-63.
- Nilsson, T. 2005. Effects of ethylene and 1-MCP on ripening and senescence of European seedless cucumbers. *Postharv. Biol. Technol.* 36, 113-125. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2004.11.008
- Nissen, P. 1994. Stimulation of somatic embryogenesis in carrot by ethylene biosynthesis and action. *Physiol. Plant.* 92, 397-403. Doi: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb08827.x
- Owino, W., R. Nakano, Y. Kubo y A. Inaba. 2002. Diferencial regulation of genes encoding ethylene biosynthesis enzymes and ethylene response sensor ortholog during ripening and response to wounding avocados. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127(4), 520-527.
- Rattanawisananon, C., S. Ketsa y W. Van Doorn. 2003. Effect of aminoxyacetic acid and sugars on the vase life of *Dendrobium* flowers. *Postharv. Biol. Technol.* 29, 93-100. Doi: 10.1016/S0925-5214(02)00242-9
- Romani, R., J. Labavith, T. Yamashita, B. Hess y H. Rae. 1983. Preharvest AVG treatment of 'Bartlett' pear fruits: effects on ripening, color change, and volatiles. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108, 1046-1049.
- Salamanca, F., H.E. Balaguera y A.O. Herrera. 2014. Efecto del permanganato de potasio sobre algunas características poscosecha de frutos de tomate "chonto" (*Solanum lycopersicum* L.). *Acta Hort.* 1016, 171-176.
- Salas, N., F. Molina-Corral, G. González-Aguilar, A. Otero, D. Sepulveda y G. Olivas. 2011. Volatile production by 'Golden Delicious' apples is affected by preharvest application of aminoethoxyvinylglycine. *Sci. Hortic.* 130, 436-444. Doi: 10.1016/j.scientia.2011.07.017
- Saltveit, M. 2005. Aminoethoxyvinylglycine (AVG) reduces ethylene and protein biosynthesis in excised discs of mature-green tomato pericarp tissue. *Postharv. Biol. Technol.* 35, 183-190. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2004.07.002
- Sammi, S. y T. Masud. 2007. Effect of different packaging systems on storage life and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* var. Rio Grande) during different ripening stages. *J. Food Safety* 9, 37-44.
- Sang-Dong, Y., C. Younhee y S. Jen. 2009. Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends Plant Sci.* 14(5), 270-279. Doi: 10.1016/j.tplants.2009.02.007
- Schupp, J.R. y D.W. Greene. 2004. Effect of aminoethoxyvinylglycine (AVG) on preharvest drop, fruit quality, and maturation of 'McIntosh' apples. I. Concentration and timing of dilute applications of AVG. *HortScience* 39, 1030-1035.
- Seo, S., S. Kang, I. Shim, W. Kim y S. Fujihara. 2009. Effects of various chemical agents and early ethylene production on floral senescence of *Hibiscus syriacus*. *Plant Growth Regul.* 57, 251-258. Doi: 10.1007/s10725-008-9342-z
- Serek, M. y M. Reid. 1993. Anti-ethylene treatments for potted flowering plants-relative efficacy of inhibitors of ethylene action and biosynthesis. *HortScience* 28, 1180-1181.
- Serek, M., E.J. Woltering, E.C. Sisler, S. Frendo y S. Srisankarajah. 2006. Controlling ethylene responses in flowers at the receptor level. *Biotechnol. Adv.* 24, 368-381. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2006.01.007
- Shimamura, M., A. Ito, K. Suto, H. Okabayashi y K. Ichimura. 1997. Effects of α -aminoisobutyric acid and sucrose on the base life of hybrid *Limonium*. *Postharv. Biol. Technol.* 12, 247-253. Doi: 10.1016/S0925-5214(97)00062-8
- Shinozaki, Y., T. Tanabata, I. Ogiwara, T. Yamada y M. Kanekatsu. 2011. Application of digital image analysis system for fine evaluation of varietal differences and the role of ethylene in visible petal senescence of morning glory. *J. Plant Growth Regul.* 30, 229-234. Doi: 10.1007/s00344-010-9182-8
- Silva, D., L.C.C. Salomão, D.L. Siqueira, P.R. Cecon y A. Rocha. 2009. Potassium permanganate effects in postharvest conservation of the papaya cultivar

- Sunrise Golden. Pesq. Agropec. Bras. 44(7), 669-675. Doi: 10.1590/S0100-204X2009000700003
- Singh, S. y R. Pal. 2008. Response of climacteric-type guava (*Psidium guajava* L.) to postharvest treatment with 1-MCP. Postharv. Biol. Technol. 47(3), 307-314. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.08.010
- Sisler, E. y M. Serek. 1997 Inhibitors of ethylene responses in plants at the receptor level: Recent developments. Physiol. Plant. 100, 577-582. Doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03063.x
- Staby, G., R. Basel, M. Reld y L. Dodge. 1993. Efficacy of commercial anti-ethylene products for fresh cut flowers. HortTechnol. 3, 199-202.
- Stepanova, A. y J. Alonso. 2009. Ethylene signaling and response: where different regulatory modules meet. Curr. Opin. Plant. Biol. 12, 548-555. Doi: 10.1016/j.pbi.2009.07.009
- Sun, B., H. Yan, N. Liu, J. Wei y Q. Wang. 2012. Effect of 1-MCP treatment on postharvest quality characters, antioxidants and glucosinolates of chinese kale. Food Chem. 131(2), 519-526.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. Plant physiology. 4^a ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Trivedi, P. y P. Nath. 2004. MaExp1, an ethylene-induced expansin from ripening banana fruit. Plant Sci. 167, 1-8. Doi: 10.1016/j.plantsci.2004.07.005
- Varanasi, V., S. Shin, F. Johnson, J. Mattheis y Y. Zhu. 2013. Differential suppression of ethylene biosynthesis and receptor genes in 'Golden Delicious' apple by preharvest and postharvest 1-MCP treatments. J. Plant. Growth Regul. 32, 585-595. Doi: 10.1007/s00344-013-9326-8
- Veen, H. 1983. Silver thiosulphate: an experimental tool in plant science. Sci. Hortic. 20, 211-24. Doi: 10.1016/0304-4238(83)90001-8
- Villalobos, M., W. Biasi, E. Mitcham y D. Holcroft. 2011. Fruit temperature and ethylene modulate 1-MCP response in Bartlee pears. Postharv. Biol. Technol. 60, 17-23. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2010.11.005
- Watkins, C. 2006. The use of 1-methylcyclopropene (1-MCP) on fruits and vegetables. Biotechnol. Adv. 24, 389-409. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2006.01.005
- Wills, R. y G. Kim. 1995. Effect of ethylene on postharvest life of strawberries. Postharv. Biol. Technol. 6, 249-255. Doi: 10.1016/0925-5214(95)00005-Q
- Wills, R. y M. Warton. 2004. Efficacy of potassium permanganate impregnated into alumina beads to reduce atmospheric ethylene. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129(3), 433-438.
- Yakimova, E., B. Atanassova y V. Kapchina-Toteva. 1997. Longevity and some metabolic events in post-harvest spray carnation flowers. Bulg. J. Plant Physiol. 23, 57-65.
- Yang, X., J. Song, L. Campbell-Palmer, S. Fillmore y Z. Zhang. 2013. Effect of ethylene and 1-MCP on expression of genes involved in ethylene biosynthesis and perception during ripening of apple fruit. Postharv. Biol. Technol. 78, 55-66. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2012.11.012
- Yuan, G., B. Sun, J. Yuan y M. Wang. 2010. Effect of 1-methylcyclopropene on shelf life, visual quality, antioxidant enzymes and health-promoting compounds in broccoli florets. Food Chem. 118, 774-781. Doi: 10.1016/j.foodchem.2009.05.062
- Zhang, L., L. Jiang, Y. Shi, H. Luo, R. Kang y Z. Yu. 2012. Post-harvest 1-methylcyclopropene and ethephon treatments differently modify protein profiles of peach fruit during ripening. Food Res. Int. 48, 609-619. Doi: 10.1016/j.foodres.2012.05.022
- Zhang, Z., D.J. Huber, B.M. Hurr y J. Rao. 2009. Delay of tomato fruit ripening in response to 1-methylcyclopropene is influenced by internal ethylene levels. Postharv. Biol. Technol. 54, 1-8. Doi: 10.1016/j.postharvbio.2009.06.003