

Poscosecha de frutos: maduración y cambios bioquímicos*

Postharvest fruits: maturation and biochemical changes

Mónica Elizabeth Martínez-González¹, Rosendo Balois-Morales^{2§}, Irán Alia-Tejacal³, Moises Alberto Cortes-Cruz⁴, Yolotzin Apatzingan Palomino-Hermosillo² y Graciela Guadalupe López-Gúzman²

¹Universidad Autónoma de Nayarit-Posgrado en Ciencias Biológico Agropecuarias. Ciudad de la cultura "Amado Nervo", Tepic, Nayarit, México. CP. 63155. (mc.monica.martínez@gmail.com). ²Universidad Autónoma de Nayarit-Unidad de Tecnología de Alimentos. Ciudad de la cultura "Amado Nervo" s/n. Tepic, Nayarit, México. CP. 63155. (pasingan@gmail.com; lguzman2303@hotmail.com). ³Universidad Autónoma del Estado de Morelos-Posgrado en Ciencias Agropecuarias y Desarrollo Rural. Av. Universidad núm. 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México. CP. 62209. (iran.alia@uaem.mx). [§]Autor para correspondencia: balois_uanayar@hotmail.com).

Resumen

La formación de frutos carnosos involucra tres etapas: crecimiento, desarrollo y maduración. El objetivo de esta revisión se enfoca en la recopilación de la información sobre investigaciones relevantes relacionadas con la maduración de los frutos y los cambios bioquímicos que ocurren durante el manejo postcosecha de éstos. Para realizar esta búsqueda de estudios se realizó uso de múltiples bases de datos (Scielo, Redalyc, Elsevier, Scopus, Wiley online library, Sciencedirect, Springer). La maduración del fruto es un importante proceso que activa a todo un conjunto de rutas bioquímicas que hacen que éste sea atractivo y deseable para los consumidores. El estudio de la maduración de los frutos ha sido de gran interés en la investigación ya que los cambios bioquímicos y fisicoquímicos que ocurren durante esta etapa ocasionan grandes pérdidas económicas. Es importante tener conocimiento de los procesos, lo que permite que los investigadores biotecnólogos y fitomejoradores generen más conocimiento o propongan materiales hortofrutícolas

Abstract

The formation of fleshy fruits involves three stages: growth, development and maturation. The objective of this review is to compile information on relevant research related to fruit maturation and biochemical changes occurring during post-harvest management. In order to carry out this study search we used multiple databases (Scielo, Redalyc, Elsevier, Scopus, Wiley online library, Sciencedirect, Springer). The ripening of the fruit is an important process that activates a whole set of biochemical routes that make it attractive and desirable for consumers. The study of the maturation of fruits has been of great interest in the research since the biochemical and physicochemical changes that occur during this stage cause great economic losses. It is important to have knowledge of the processes, which allows biotechnologists and plant breeders to generate more knowledge or propose outstanding horticultural materials, application of postharvest management techniques more effective and useable to reduce postharvest losses.

sobresalientes, aplicación de técnicas de manejo poscosecha más efectivas y aprovechables para disminuir las pérdidas postcosecha.

Palabras clave: etileno, frutos climatéricos, maduración, poscosecha.

Introducción

El ablandamiento de los frutos es una serie de eventos genéticamente programados, caracterizados por procesos bioquímicos y fisiológicos que alteran su firmeza, color, sabor y textura (Nishiyama *et al.*, 2007). Dado que la mayor parte de los atributos de calidad son el resultado del proceso de maduración, se ha considerado esencial comprender los mecanismos regulatorios involucrados en esta etapa de desarrollo de los frutos (Bouzayen *et al.*, 2010).

Los frutos son productos altamente perecederos debido a su arquitectura celular y la intensa actividad metabólica (Dos Santos *et al.*, 2015). Algunos procesos de deterioro causan a los agricultores pérdidas de hasta 40% del valor de la cosecha antes de que lleguen al consumidor (Kitinoja *et al.*, 2011). La aplicación de las tecnologías apropiadas para mantener la calidad depende del conocimiento de la estructura del fruto, la fisiología y las transformaciones metabólicas (Pech *et al.*, 2013), por ello se han realizado estudios con el fin de comprender mejor el órgano floral y el desarrollo del fruto (Bao *et al.*, 2010; Seymour *et al.*, 2013), el papel de las hormonas y los genes relacionados con el desarrollo y la maduración (Alexander y Grierson, 2002; Cara y Giovannoni, 2008; Kumar *et al.*, 2014), así como los desórdenes fisiológicos (Pegoraro *et al.*, 2010) y las alteraciones epigenéticas asociadas a la maduración (Manning *et al.*, 2006; Zhong *et al.*, 2013) (Dos Santos *et al.*, 2015).

El objetivo de esta investigación es recopilar la información más relevante publicada referente a los cambios que ocurren en los frutos durante la etapa postcosecha.

Maduración fisiológica de los frutos

El desarrollo del fruto ocurre en tres etapas: crecimiento, desarrollo y maduración, seguidas por el ablandamiento y la senescencia (Alba *et al.*, 2005).

Keywords: climacteric fruits, ethylene, maturation, post-harvest.

Introduction

The softening of fruits is a series of genetically programmed events, characterized by biochemical and physiological processes that alter its firmness, color, taste and texture (Nishiyama *et al.*, 2007). Since most of the quality attributes are the result of the maturation process, it has been considered essential to understand the regulatory mechanisms involved in this stage of fruit development (Bouzayen *et al.*, 2010).

Fruits are highly perishable products due to their cellular architecture and intense metabolic activity (Dos Santos *et al.*, 2015). Some deterioration processes cause farmers to lose up to 40% of the value of the crop before they reach the consumer (Kitinoja *et al.*, 2011). The application of appropriate technologies to maintain quality depends on the knowledge of fruit structure, physiology and metabolic transformations (Pech *et al.*, 2013). Therefore, studies have been carried out in order to better understand the floral organ and the development of the fruit (Bao *et al.*, 2010; Seymour *et al.*, 2013), the role of hormones and genes related to development and maturation (Alexander and Grierson, 2002; Cara and Giovannoni, 2008; Kumar *et al.*, 2014), and physiological disorders (Pegoraro *et al.*, 2010) and epigenetic alterations associated with maturation (Manning *et al.*, 2006; Zhong *et al.*, 2013) (Dos Santos *et al.*, 2015).

The objective of this research is to compile the most relevant information published concerning the changes that occur in the fruits during the post-harvest stage.

Physiological maturation of fruits

The development of the fruit occurs in three stages: growth, development and ripening, followed by softening and senescence (Alba *et al.*, 2005).

The fruit begins to develop shortly after pollination and fertilization (O'Neill, 1997) through cell division, a phenomenon that occurs in the early stages of development (Dos Santos *et al.*, 2015). After this period, the growth occurs due to the increase of size of the cell when the vacuoles appear. This stage is characterized by the growth

El fruto comienza a desarrollarse poco tiempo después de la polinización y la fertilización (O'Neill, 1997) a través de la división celular, fenómeno que se presenta en las primeras etapas del desarrollo (Dos Santos *et al.*, 2015). Después de este periodo, el crecimiento ocurre debido al aumento de tamaño de la célula al aparecer las vacuolas. Esta etapa se caracteriza por el crecimiento y alargamiento del fruto, seguida por una fase de maduración, donde el número de células se mantiene relativamente constante, observándose un aumento en el tamaño de las mismas (Dos Santos *et al.*, 2015). Esta expansión aumenta en la maduración, etapa donde el fruto es capaz de madurar aún adherido a la planta.

Dentro de las etapas mencionadas, ocurren varios pasos que se llevan a cabo entre el inicio del desarrollo del fruto y su senescencia (Figura 1). La madurez fisiológica ocurre antes del desarrollo completo del fruto que después de cosechado debe sobrevivir con sus propios sustratos acumulados (Dos Santos *et al.*, 2015). Este es un paso intermedio entre el fin del crecimiento y el inicio de la senescencia (Dos Santos *et al.*, 2015). Las actividades bioquímicas y fisiológicas involucradas en el ablandamiento, como cambios en la firmeza y en la velocidad de respiración, entre otros; son irreversibles una vez iniciadas (Omboki *et al.*, 2015). Solo pueden retrasarse o disminuir su velocidad con la aplicación externa de ciertos procedimientos (Omboki *et al.*, 2015).

Además, desde el desarrollo y hasta la maduración, varios genes están involucrados y entre estos se encuentran los factores de transcripción (TFs) que tienen gran importancia en la modulación de la expresión de varios genes y procesos metabólicos (O'Neill 1997; Giovannoni, 2001).

El proceso de maduración, cambios bioquímicos y sensoriales

En las etapas finales del crecimiento y el desarrollo, ocurre el proceso de maduración en dos pasos: la madurez fisiológica, es cuando el fruto alcanza su máximo tamaño y el mayor vigor de las semillas; y segundo, la madurez de consumo, aquí los cambios del fruto incluyen 1) la modificación del color a través de la alteración en el contenido de clorofilas, carotenoides y la acumulación de los flavonoides; 2) la modificación de la textura vía alteración del turgor celular y de la estructura de la pared celular y por el metabolismo; 3) la modificación de azúcares, ácidos orgánicos y compuestos volátiles que afectan la calidad nutricional, el sabor y el aroma del fruto; y 4) aumento en la susceptibilidad al ataque de patógenos oportunistas que están asociados a la pérdida de

and elongation of the fruit, followed by a maturation stage, where the number of cells remains relatively constant, being observed an increase in the size of the same ones (Dos Santos *et al.*, 2015). This expansion increases in maturation, stage where the fruit is able to ripen still attached to the plant.

Within the mentioned stages, several steps occur between the beginning of fruit development and its senescence (Figure 1). What is called physiological maturity occurs before the complete development of the fruit that after harvesting must survive with its own accumulated substrates (Dos Santos *et al.*, 2015). This is an intermediate step between the end of growth and the onset of senescence (Dos Santos *et al.*, 2015). The biochemical and physiological activities involved in softening, such as changes in firmness and respiration rate, among others; are irreversible once initiated (Omboki *et al.*, 2015). They can only delay or slow down with the external application of certain procedures (Omboki *et al.*, 2015).

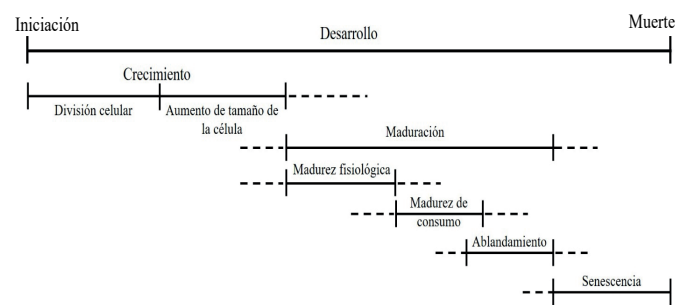


Figura 1. Etapas entre la formación del fruto y la senescencia (Watada *et al.*, 1984; Dos Santos *et al.*, 2015).

Figure 1. Stages between fruit formation and senescence (Watada *et al.*, 1984; Dos Santos *et al.*, 2015).

In addition, from development to maturation, several genes are involved and among these are transcription factors (TFs) that are of great importance in modulating the expression of various genes and metabolic processes (O'Neill 1997; Giovannoni, 2001).

The process of maturation, biochemical and sensory changes

In the final stages of growth and development, the maturation process takes place in two steps: physiological maturity, when the fruit reaches its maximum size and the greatest vigor of the seeds; and second, the maturity of consumption, here the changes of the fruit include 1) the color modification through the alteration in the content

integridad de la pared celular (Giovannoni, 2004; Seymour *et al.*, 2013; Dos Santos *et al.*, 2015). A continuación se describen estos fenómenos más a detalle:

Modificación del color. Los pigmentos son esenciales para que los frutos sean atractivos, se acumulan comúnmente en la cutícula durante el proceso de maduración, aunque muchos frutos climatéricos también acumulan pigmentos en el tejido de la pulpa durante la maduración postcosecha, a diferencia de los frutos no climatéricos (Bouzayen *et al.*, 2010). Los pigmentos más importantes son los carotenoides y las antocianinas (Bartley y Scolnik, 1995). Además de su papel en la pigmentación, son importantes para la salud humana como fuentes de vitamina A y compuestos antioxidantes, respectivamente (Bartley y Scolnik, 1995).

Los carotenoides comprenden a los carotenos, como el licopeno, el β -caroteno y las xantofilas que incluyen a la luteína (Bouzayen *et al.*, 2010). Las antocianinas pertenecen a la subclase flavonoide de los compuestos fenólicos (He y Giusti, 2010). En la uva (*Vitis vinifera*), donde las antocianinas son cruciales para la calidad del vino, se ha demostrado que el etileno estimula la coloración de la baya, por lo que se concluye que esta hormona está involucrada en la regulación de los genes de la biosíntesis de antocianinas (El-Kereamy *et al.*, 2003; Bouzayen *et al.*, 2010). Es sabido que las condiciones ambientales y el manejo de la huerta, donde se incluyen el riego, la poda y la fertilización impactan fuertemente en la coloración de los frutos (Bouzayen *et al.*, 2010).

Estudios han demostrado que existe una correlación positiva entre la síntesis de antocianinas y la intensidad de la luz solar en diversos frutos como la manzana (*Malus domestica*) (Ju *et al.*, 1999), la uva (*Vitis vinifera*) (Dokoozlian y Kliewer, 1996; Bergqvist *et al.*, 2001; Spayd *et al.*, 2002), el durazno (*Prunus persica*) (Jia *et al.*, 2005), la fresa (*Fragaria ananassa*) (Da Silva *et al.*, 2007) y el litchi (*Litchi chinensis*) (Tyas *et al.*, 1998). En estos casos, la luz del sol aumenta la síntesis de antocianinas (de Pascual-Teresa y Sánchez-Ballesta, 2008). Los cambios de temperatura también juegan un papel importante, se ha observado que ambientes con temperaturas bajas favorecen la acumulación de antocianinas, mientras que climas cálidos disminuyen la síntesis de estos compuestos (Leng *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2004; Mori *et al.*, 2005).

Las deficiencias en nutrientes, especialmente fósforo (P) y nitrógeno (N) inducen la acumulación de antocianinas en diferentes especies (Hodges y Niozillo, 1995; de Pascual-

of chlorophylls, carotenoids and the accumulation of flavonoids; 2) modification of the texture via alteration of the cellular turgor and the structure of the cell wall and by the metabolism; 3) modification of sugars, organic acids and volatile compounds that affect the nutritional quality, flavor and aroma of the fruit; and 4) increased susceptibility to attack by opportunistic pathogens that are associated with loss of cell wall integrity (Giovannoni, 2004; Seymour *et al.*, 2013; Dos Santos *et al.*, 2015). These phenomena are described in more detail below:

Color modification. The pigments are essential for attractive fruits, they accumulate commonly in the cuticle during the maturation process, although many climacteric fruits also accumulate pigments in the pulp tissue during post-harvest maturation, unlike non-climacteric fruits (Bouzayen *et al.*, 2010). The most important pigments are carotenoids and anthocyanins (Bartley and Scolnik, 1995). In addition to their role in pigmentation, they are important for human health as sources of vitamin A and antioxidant compounds, respectively (Bartley and Scolnik, 1995).

Carotenoids include carotenes, such as lycopene, β -carotene, and xanthophylls including lutein (Bouzayen *et al.*, 2010). The anthocyanins belong to the flavonoid subclass of phenolic compounds (He and Giusti, 2010). In grape (*Vitis vinifera*), where anthocyanins are crucial for wine quality, it has been shown that ethylene stimulates berry coloration, so it is concluded that this hormone is involved in the regulation of the genes of the biosynthesis of anthocyanins (El-Kereamy *et al.*, 2003; Bouzayen *et al.*, 2010). It is known that environmental conditions and orchard management, including irrigation, pruning and fertilization, strongly impact the coloring of fruits (Bouzayen *et al.*, 2010).

Studies have shown that there is a positive correlation between anthocyanin synthesis and sunlight intensity in various fruits such as apple (*Malus domestica*) (Ju *et al.*, 1999), grape (*Vitis vinifera*) (Dokoozlian and Kliewer, 1996; Bergqvist *et al.*, 2001; Spayd *et al.*, 2002), peach (*Prunus persica*) (Jia *et al.*, 2005), strawberry (*Fragaria ananassa*) (Da Silva *et al.*, 2007) and litchi (*Litchi chinensis*) (Tyas *et al.*, 1998). In these cases, sunlight increases the synthesis of anthocyanins (de Pascual-Teresa and Sánchez-Ballesta, 2008). The temperature changes also play an important role, it has been observed that environments with low temperatures favor the accumulation of anthocyanins, whereas warm climates decrease the synthesis of these compounds (Leng *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2004; Mori *et al.*, 2005).

Teresa y Sánchez-Ballesta, 2008). En tomate (*Solanum lycopersicum*), además de aumentar el contenido de flavonoides, el estrés por N también produce efectos en la expresión diferencial de genes que codifican enzimas para la biosíntesis de antocianinas (Bongue- Bartelsman y Phillips, 1995). En contraste, se ha reportado que altos niveles de N aplicado a árboles de durazno (*Prunus persica*) y nectarina (*Prunus persica* var. *nucipersica*) afectan negativamente la calidad del fruto, ya que la madurez se retrasa, el porcentaje de coloración roja disminuye y el tamaño del fruto no aumenta en comparación con los frutos tratados con niveles óptimos de N (Daane *et al.*, 1995). Se observaron resultados similares en aronia negra (*Aronia melanocarpa* cv. Viking) al utilizar un fertilizante con combinación de N, P y potasio (K) (Jeppsson, 2000).

Modificación de la textura. Uno de los principales factores asociado con el deterioro postcosecha de los frutos es la velocidad de ablandamiento, que provoca una vida de anaquel más corta, reduciendo los tiempos de transporte y distribución y aumenta las pérdidas postcosecha (Bapat *et al.*, 2010).

El ablandamiento de los frutos es causado por el efecto acumulativo de una serie de modificaciones que ocurren en las redes de polímeros que constituyen la pared celular primaria. El ablandamiento del fruto es un proceso complejo que involucra tres pasos subsecuentes: 1) relajación de la pared celular mediada por expansinas; 2) despolimerización de hemicelulosas; y 3) despolimerización de poliuronidos por la poligalacturonasa u otras enzimas hidrolíticas (Brummell *et al.*, 1999; Payasi *et al.*, 2009); lo cual contribuye a una pérdida de firmeza y cambios en calidad de la textura (Brummell y Harpster, 2001). Las modificaciones en los polímeros de la pared celular durante el ablandamiento son complicadas y se considera que involucran una acción coordinada e interdependiente de un rango de enzimas y proteínas modificadoras de la pared celular tales como la poligalacturonasa (PG, EC 3.2.1.15), pectinmetilesterasa (PME, EC 3.1.1.11), β -galactosidasa (EC 3.2.1.23) xiloglucano endotransglicosilasa (XET, EC 2.4.1.207) y expansinas (Brummell y Harpster, 2001; Payasi *et al.*, 2009).

Modificación del aroma. El aroma es una mezcla compleja de un amplio rango de compuestos. Los compuestos volátiles del aroma contribuyen decisivamente a la calidad sensorial de los frutos (Bouzayen *et al.*, 2010). En años recientes, los esfuerzos en la investigación se han dirigido hacia el aislamiento de genes relacionados a los compuestos volátiles

Nutrient deficiencies, especially phosphorus (P) and nitrogen (N) induce the accumulation of anthocyanins in different species (Hodges and Niozillo, 1995; de Pascual-Teresa and Sánchez-Ballesta, 2008). In tomato (*Solanum lycopersicum*), in addition to increasing the flavonoid content, N stress also produces effects on the differential expression of genes encoding enzymes for anthocyanin biosynthesis (Bongue-Bartelsman and Phillips, 1995). In contrast, high levels of N applied to peach (*Prunus persica*) and nectarine (*Prunus persica* var. *nucipersica*) trees have been reported to adversely affect fruit quality, as maturity is delayed, the percentage of red coloration decreases and fruit size does not increase compared to fruits treated with optimal N levels (Daane *et al.*, 1995). Similar results were observed in black aronia (*Aronia melanocarpa* cv. Viking) when using a fertilizer with combination of N, P and potassium (K) (Jeppsson, 2000).

Modification of texture. One of the main factors associated with fruit post-harvest deterioration is softening velocity, which results in shorter shelf life, reducing transport and distribution times and increasing post-harvest losses (Bapat *et al.*, 2010).

The softening of the fruits is caused by the cumulative effect of a series of modifications occurring in the polymer networks constituting the primary cell wall. The softening of the fruit is a complex process involving three subsequent steps: 1) relaxation of the cell wall mediated by expansins; 2) depolimerization of hemicelluloses; and 3) depolymerization of polyuronides by polygalacturonase or other hydrolytic enzymes (Brummell *et al.*, 1999; Payasi *et al.*, 2009); which contributes to a loss of firmness and changes in texture quality (Brummell and Harpster, 2001). Modifications in cell wall polymers during softening are complicated and are considered to involve coordinated and interdependent action of a range of cell wall modifying enzymes and proteins such as polygalacturonase (PG, EC 3.2.1.15), pectinmethylesterase (PME, EC 3.1.1.11), β -galactosidase (EC 3.2.1.23) xyloglucan endotransglicosilase (XET, EC 2.4.1.207) and expansins (Brummell and Harpster, 2001; Payasi *et al.*, 2009).

Modification of aroma. Aroma is a complex blend of a wide range of compounds. Volatile aroma compounds contribute decisively to the sensory quality of fruits (Bouzayen *et al.*, 2010). In recent years, research efforts have focused on the isolation of genes related to volatile compounds in fruits (Aharoni *et al.*, 2000; Yahyaoui *et al.*, 2002; Beekwilder *et*

en frutas (Aharoni *et al.*, 2000; Yahyaoui *et al.*, 2002; Beekwilder *et al.*, 2004; El-Sharkawy *et al.*, 2004; Pech *et al.*, 2008). Las clases más importantes de compuestos que confieren olor son los monoterpenos, sesquiterpenos y compuestos derivados de lípidos, azúcares y aminoácidos.

Se sabe que el etileno controla la velocidad de maduración, la duración de la vida de anaquel y la mayoría de los eventos de maduración en frutos climatéricos (Bouzayen *et al.*, 2010). También se ha demostrado que el etileno tiene un papel clave en la regulación de genes involucrados en la producción de compuestos volátiles en múltiples especies frutales a través del uso de mutantes en tomate, líneas transgénicas de RNA antisentido en manzana y otros inhibidores de receptores de etileno (en manzana, Schaffer *et al.*, 2007; en tomate, Kovacs *et al.*, 2009; DeFillipi *et al.*, 2009 y Gapper *et al.*, 2013). Por lo tanto, se ha observado que los genotipos generados para tener una vida de anaquel extendida, han resultado en una severa pérdida de sabor y olor, ya que muchos genes de la biosíntesis del aroma son regulados por el etileno (El-Sharkawy *et al.*, 2004; Manríquez *et al.*, 2006).

Dandekar *et al.* (2004), reportaron una regulación diferencial de etileno con respecto a los componentes de la calidad de la fruta en manzana. Se ha reportado que existe una correlación directa entre el etileno y la producción del aroma durante la maduración del fruto de manzana (Wang *et al.*, 2007). Asimismo, Schaffer *et al.* (2007), identificaron 17 genes candidatos que era probable que fueran puntos de control de etileno con respecto a la producción del aroma en manzana, aunque solo ciertos puntos en las rutas de la biosíntesis del aroma eran regulados por el etileno. Es decir, el primer paso en algunas rutas y los últimos pasos de todas las rutas biosintéticas contenían enzimas reguladas por etileno.

Con estos hallazgos concluyeron que los pasos tanto inicial como final de las rutas biosintéticas son puntos importantes de regulación transcripcional para la producción del aroma en manzana. Un reto importante para el futuro será desunir la regulación por disminución de etileno de la inhibición de la producción de compuestos volátiles (Bouzayen *et al.*, 2010).

Al final de la etapa de madurez de consumo, ocurren algunos cambios fisiológicos relacionados con la senescencia que llevan al deterioro de la membrana y a la muerte celular. En este aspecto, la madurez de consumo puede ser considerada como el primer paso de un proceso de muerte celular programada (Bouzayen *et al.*, 2010). Durante la senescencia la síntesis de carbohidratos cesa y tiene lugar la degradación

et al., 2004; El-Sharkawy *et al.*, 2004; Pech *et al.*, 2008). The most important classes of odor-conferring compounds are monoterpenes, sesquiterpenes and compounds derived from lipids, sugars and amino acids.

It is known that ethylene controls ripening velocity, shelf life and most maturation events in climacteric fruits (Bouzayen *et al.*, 2010). It has also been shown that ethylene plays a key role in regulating genes involved in the production of volatile compounds in multiple fruit species through the use of mutants in tomato, transgenic lines of antisense RNA in apple and other inhibitors of ethylene receptors (in apples, Schaffer *et al.*, 2007, in tomato, Kovacs *et al.*, 2009, DeFillipi *et al.*, 2009 and Gapper *et al.*, 2013). Therefore, it has been observed that genotypes generated to have an extended shelf life have resulted in a severe loss of taste and odor, as many aroma biosynthesis genes are regulated by ethylene (El-Sharkawy *et al.*, 2004; Manríquez *et al.*, 2006).

Dandekar *et al.* (2004), reported a differential regulation of ethylene with respect to the components of fruit quality in apple. It has been reported that there is a direct correlation between ethylene and aroma production during apple fruit maturation (Wang *et al.*, 2007). Also, Schaffer *et al.* (2007), identified 17 candidate genes that were likely to be ethylene control points with respect to apple aroma production, although only certain points on the aroma biosynthesis pathways were regulated by ethylene. That is, the first step in some routes and the last steps of all the biosynthetic routes contained enzymes regulated by ethylene.

These findings concluded that the initial and final steps of biosynthetic pathways are important points of transcriptional regulation for apple aroma production. A major challenge for the future will be to disentangle ethylene depletion regulation from the inhibition of the production of volatile compounds (Bouzayen *et al.*, 2010).

At the end of the consumer maturation stage, some physiological changes related to senescence leading to membrane deterioration and cell death occur. In this respect, consumer maturity can be considered as the first step in a programmed cell death process (Bouzayen *et al.*, 2010). During senescence the synthesis of carbohydrates ceases and degradation of proteins, chlorophylls, lipids and nucleic acids takes place, which requires the synthesis of hydrolytic enzymes, as well as the synthesis of carotenoids and antioxidant compounds (Gapper *et al.*, 2013).

de las proteínas, clorofilas, lípidos y ácidos nucleicos, que requiere la síntesis de enzimas hidrolíticas, así como la síntesis de carotenoides y de compuestos antioxidantes (Gapper *et al.*, 2013).

Dichas enzimas son sintetizadas a partir de la activación de genes que las codifican; así como también, todos los cambios bioquímicos y fisiológicos que tienen lugar durante esta etapa son promovidos por la expresión coordinada de genes relacionados con la maduración del fruto (Bouzayen *et al.*, 2010). También codifican para proteínas reguladoras que participan en las rutas de señalización y en la maquinaria transcripcional que regula la expresión de genes y genera el programa de desarrollo de la maduración (Bouzayen *et al.*, 2010). El conjunto de genes que controlan la firmeza, el sabor, el color y el aroma del fruto están regulados por un diferente conjunto específico de genes que a su vez pueden ser regulados ya sea por uno solo o por un conjunto de factores de transcripción (Nath *et al.*, 2007).

Actividad respiratoria

Los frutos son definidos fisiológicamente con base a la presencia (climatericos) o ausencia (no climatericos) de un aumento en la respiración y en la síntesis de etileno al comienzo de la madurez de consumo (Lelièvre *et al.*, 1997).

Los frutos climatericos son aquellos que pueden madurar no sólo adheridos a la planta, sino también después de la cosecha, cuando son cortados en la etapa pre climaterica, como el tomate (*Solanum lycopersicum*), la manzana (*Malus domestica*) y el plátano (*Musa spp.*), este tipo de frutos alcanza más pronto la senescencia (Fernández-Trujillo *et al.*, 2007; Obando-Ulloa *et al.*, 2008) en vista de que la respiración está acompañada por un aumento similar en los niveles de etileno, que coordina y sincroniza el proceso de maduración (Omboki *et al.*, 2015).

Por otro lado, los frutos no climatericos como la fresa (*Fragaria spp.*), la uva (*Vitis vinifera* L.) y los cítricos, solo alcanzan la maduración cuando aún están unidos a la planta, ya que no presentan un aumento en la respiración y en la producción de etileno después de la cosecha (Biale, 1964; Given *et al.*, 1988; Chervin *et al.*, 2004). Los frutos no climatericos no desarrollan los patrones climatericos que incluyen el aumento en la respiración, biosíntesis de etileno y respuesta autocatalítica al etileno, pero muestran algunas respuestas típicas al etileno como desverdizado (cambios en la coloración de verde a amarillo o anaranjado

These enzymes are synthesized from the activation of genes encoding them; as well as all the biochemical and physiological changes that take place during this stage are promoted by the coordinated expression of genes related to fruit ripening (Bouzayen *et al.*, 2010). They also encode regulatory proteins that participate in signaling pathways and in the transcriptional machinery that regulates gene expression and generates the maturation development program (Bouzayen *et al.*, 2010). The set of genes controlling the firmness, taste, color and aroma of the fruit are regulated by a different set of specific genes which in turn can be regulated either by a single or by a set of transcription factors (Nath *et al.*, 2007).

Respiratory activity

The fruits are defined physiologically based on the presence (climacterics) or absence (non-climacterics) of an increase in respiration and in the synthesis of ethylene at the beginning of the maturity of consumption (Lelièvre *et al.*, 1997).

The climacteric fruits are those that can ripen not only to the plant, but also after harvest, when cut in the pre-climacteric stage, such as tomato (*Solanum lycopersicum*), apple (*Malus domestica*) and banana *Musa spp.* this type of fruit reaches senescence sooner (Fernandez-Trujillo *et al.*, 2007; Obando-Ulloa *et al.*, 2008) in view of the fact that respiration is accompanied by a similar increase in ethylene levels, which coordinates and synchronizes the maturation process (Omboki *et al.*, 2015).

On the other hand, non-climacteric fruits such as strawberry (*Fragaria spp.*), grape (*Vitis vinifera* L.) and citrus fruits, only reach ripeness when still attached to the plant, since they do not present an increase in respiration and in the production of ethylene after harvest (Biale, 1964; Given *et al.*, 1988; Chervin *et al.*, 2004). Non-climacteric fruits do not develop climacteric patterns that include increased respiration, ethylene biosynthesis and autocatalytic response to ethylene, but show some typical responses to ethylene as degreeed (changes in green to yellow or orange coloration and softening (synthesis of enzymes that degrade the cell wall), among others (Dos Santos *et al.*, 2015), that is, the same biochemical changes are carried out in the color, texture, taste and smell of the fruit. This suggests that the genes involved are the same ones that are differentially expressed due to the evolution that their regulators have been conserved via evolutionary processes (Omboki *et al.*, 2015).

y ablandamiento (síntesis de enzimas que degradan la pared celular), entre otros (Dos Santos *et al.*, 2015). Es decir, se llevan a cabo los mismos cambios bioquímicos en el color, textura, sabor y olor del fruto. Esto sugiere que los genes involucrados son los mismos que están expresados diferencialmente debido a la evolución que sus reguladores han sido conservados vía procesos evolutivos (Omboki *et al.*, 2015).

Los frutos climatéricos sufren un deterioro masivo durante el manejo postcosecha, lo que se traduce en pérdidas económicas significativas (Bapat *et al.*, 2010). El proceso de la maduración involucra aspectos tales como la regulación del control metabólico, la comunicación entre organelos, los reguladores de crecimiento y la expresión genética (Alexander y Grierson, 2002). Diversos estudios genéticos han sugerido que el proceso de la maduración está programado en la célula y que requiere de la expresión diferencial de genes, lo que resulta en la transcripción de mRNA específicos y en la síntesis de proteínas de *novo* (Lincoln y Fischer, 1988; Darley *et al.*, 2001).

En este sentido, se han utilizado técnicas de biología molecular dirigidas al aislamiento, reconocimiento y expresión de los genes de las principales enzimas que actúan durante el ablandamiento que se presenta en la maduración de los frutos (Brummell y Harpster, 2001); sin embargo, las diferencias moleculares que hay entre la maduración climatérica y no climatérica aún son poco conocidas (Giovannoni, 2004).

Aunque el papel específico de la respiración climatérica en la maduración del fruto aún no está claro, la incorporación del etileno como coordinador de la maduración de especies climatéricas probablemente sirva para facilitar la maduración rápida y coordinada (Giovannoni, 2004).

El etileno

El crecimiento y desarrollo del fruto son controlados por la producción de hormonas, las cuales son susceptibles a los cambios ambientales (McClellan y Chang, 2008). Entre estas hormonas se encuentra el etileno, que controla muchos procesos en la plantas superiores, como la senescencia de los órganos, respuesta al estrés, la germinación de la semilla (Owino *et al.*, 2006; Zhu y Zhou; 2007; Jiang *et al.*, 2011; Oms-Oliu *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2013), la cicatrización de heridas (Capitani *et al.*, 1999), además de las interacciones con otras hormonas e iones metálicos (Cervantes, 2002).

The climacteric fruits undergo a massive deterioration during post-harvest handling, which translates into significant economic losses (Bapat *et al.*, 2010). The process of maturation involves aspects such as regulation of metabolic control, communication between organelles, growth regulators and gene expression (Alexander and Grierson, 2002). Several genetic studies have suggested that the maturation process is programmed in the cell and requires differential expression of genes, resulting in the transcription of specific mRNAs and the synthesis of *de novo* proteins (Lincoln and Fischer, 1988; Darley *et al.*, 2001).

In this sense, we have used molecular biology techniques aimed at isolating, recognition and expression of the genes of the major enzymes involved during softening that occurs in fruit ripening (Brummell and Harpster, 2001); however, the molecular differences between climatic and non-climacteric maturation are still poorly understood (Giovannoni, 2004).

Although the specific role of climacteric respiration in fruit maturation is not yet clear, the incorporation of ethylene as a coordinator of the maturation of climacteric species is likely to facilitate rapid and coordinated maturation (Giovannoni, 2004).

Ethylene

The growth and development of the fucus are controlled by the production of hormones, which are susceptible to environmental changes (McClellan and Chang, 2008). Among these hormones is ethylene, which controls many processes in higher plants, such as organ senescence, stress response, seed germination (Owino *et al.*, 2006; Zhu and Zhou; 2007; Jiang *et al.*, 2011; Oms-Oliu *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2013), wound healing (Capitani *et al.*, 1999), in addition to interactions with other hormones and metal ions (Cervantes, 2002). It has also been identified as the main hormone that initiates and controls the ripening process of the fruit (Abeles *et al.*, 1992; Lara and Vendrell, 2003; Owino *et al.*, 2006; McClellan and Chang, 2008; Pech *et al.*, 2008; Asif *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2009; Bapat *et al.*, 2010; Iguaran and Alzate, 2014). In summary, the presence of ethylene initiates maturation and completes it in several steps (Omboki *et al.*, 2015).

In fleshy fruits, attempts have been made to decrease ethylene biosynthesis during maturation to retard post-harvest deterioration (Bapat *et al.*, 2010) since once

Asimismo, ha sido identificado como la principal hormona que inicia y controla el proceso de maduración del fruto (Abeles *et al.*, 1992; Lara y Vendrell, 2003; Owino *et al.*, 2006; McClellan y Chang, 2008; Pech *et al.*, 2008; Asif *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2009; Bapat *et al.*, 2010; Iguarán y Alzate, 2014). En resumen, la presencia del etileno inicia la maduración y la completa en varias etapas (Omboki *et al.*, 2015).

En frutos carnosos, se ha intentado disminuir la biosíntesis del etileno durante la maduración para retardar el deterioro en postcosecha (Bapat *et al.*, 2010) puesto que una vez que la maduración ha sido iniciada, el proceso es incontrolable (Jiang *et al.*, 2011). La mayor parte de los procedimientos utilizados para limitar la biosíntesis de etileno se enfocan en el aumento o disminución de la temperatura y la modificación de la atmósfera en la que se conservan los frutos (Lara y Vendrell, 2003; Zhu y Zhou, 2007; Asif *et al.*, 2009).

Biosíntesis de etileno

El etileno se produce en la mayoría de los tejidos de plantas (Oms-Oliu *et al.*, 2011). En los frutos existen dos sistemas distintivos de biosíntesis.

El sistema 1 corresponde a una baja producción de etileno en el periodo pre-climaterico de los frutos climatericos y está presente a lo largo del desarrollo de frutos no climatericos. El sistema 2 se refiere a una producción de etileno autorregulatoria llamada “síntesis autocatalítica”, y es específica para frutos climatericos (Bapat *et al.*, 2010). Es decir, que en el inicio de la maduración, los frutos climatericos presentan un punto máximo de respiración, seguido por una explosión en la producción de etileno, mientras que, en los frutos no climatericos, la maduración es independiente del etileno, el cual está presente solo a un nivel basal (Asif *et al.*, 2009). Además, la explosión climaterica de la producción de etileno estimula los genes responsables de la biosíntesis del etileno (Lara y Vendrell, 2003).

La ruta biosintética del etileno (Figura 2) está bien establecida (Yang y Hoffman, 1984). Esta hormona de la maduración inicia con la conversión de metionina a S-adenosil-L-metionina (SAM) y ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) (Kende, 1993). Dos enzimas clave están involucradas en la ruta biosintética, la ACC sintasa (ACS), que convierte a SAM en ACC, y la ACC oxidasa (ACO) que convierte a ACC en etileno (Kende, 1993) y se

maturation has been initiated, the process is uncontrollable (Jiang *et al.*, 2011). Most of the procedures used to limit ethylene biosynthesis focus on increasing or decreasing the temperature and changing the atmosphere in which the fruits (Lara and Vendrell, 2003; Zhu and Zhou, 2007; Asif *et al.*, 2009).

Biosynthesis of ethylene

Ethylene is produced in most plant tissues (Oms-Oliu *et al.*, 2011). In the fruits there are two distinct systems of biosynthesis.

System 1 corresponds to a low ethylene production in the pre-climacteric period of the climacteric fruits and is present throughout the development of non-climacteric fruits. System 2 refers to a production of self-regulating ethylene called “autocatalytic synthesis”, and is specific for climacteric fruits (Bapat *et al.*, 2010). That is, at the beginning of maturation, the climacteric fruits present a maximum point of respiration, followed by an explosion in the production of ethylene, whereas, in non-climacteric fruits, maturation is independent of ethylene, which is present only at a basal level (Asif *et al.*, 2009). In addition, the climatic explosion of ethylene production stimulates the genes responsible for ethylene biosynthesis (Lara and Vendrell, 2003).

The ethylene biosynthetic pathway (Figure 2) is well established (Yang and Hoffman, 1984). This maturation hormone begins with the conversion of methionine to S-adenosyl-L-methionine (SAM) and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) (Kende, 1993). Two key enzymes are involved in the biosynthetic pathway, ACC synthase (ACS), which converts SAM into ACC, and ACC oxidase (ACO) which converts ACC into ethylene (Kende, 1993) and identified and characterized genes which encode them (Sato and Theologis, 1989; Hamilton *et al.*, 1990, 1991). The expression profiles and regulatory mechanisms of ACS and ACO genes in fruits have been investigated in plants (Liu *et al.*, 2015).

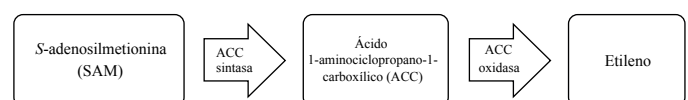


Figura 2. Principales pasos en la biosíntesis de etileno.
Figure 2. Main steps in ethylene biosynthesis.

han identificado y caracterizado los genes correspondientes que las codifican (Sato y Theologis, 1989; Hamilton *et al.*, 1990, 1991). Los perfiles de expresión y mecanismos de regulación de los genes de ACS y ACO en frutos han sido investigados en plantas (Liu *et al.*, 2015).

En tomate se ha reportado que tanto ACS como ACO son codificadas por una familia de multigenes de cinco y nueve miembros, respectivamente, con expresión regulada diferencialmente durante el desarrollo y la madurez del fruto (Bapat *et al.*, 2010; Bouzayen *et al.*, 2010). Asimismo, los genes de ACS y ACO han sido utilizados como blanco para suprimir la producción de etileno y retardar la maduración y la senescencia de los frutos en otras especies como melón (*Cucumis melo* var. *cantalupensis*; Ayub *et al.*, 1996), manzana (Wang *et al.*, 2009) y en frutos de mora (*Morus atropurpurea* cv. *Jialing*; Liu *et al.*, 2015).

Control químico de la respuesta al etileno

Un inhibidor de etileno, un compuesto llamado 1-metilciclopropeno (1-MCP), ha probado ser un antagonista potente de la acción del etileno y ahora es usado como una herramienta de investigación para poder llegar a un mejor entendimiento de los procesos reguladores de etileno y para la extensión de la vida de anaquel de frutas y vegetales (Blankenship y Dole, 2003). Se ha observado un amplio rango de efectos que varían entre especies e incluso entre cultivares (Watkins, 2006). Parece ser que este compuesto tiene limitantes en muchas especies, pero su mayor éxito ha sido prolongar la vida de anaquel de los frutos de manzana, lo que llevado a que sea ampliamente utilizado en la industria.

El 1-MCP se aplica mejor después de que la maduración ha iniciado. La aplicación preclimática resulta en una severa inhibición de la maduración que puede ser problemática para recuperarse (Omboki *et al.*, 2015). Se determinó que la actividad del 1-MCP está influenciada por los niveles internos de etileno (Zhengke *et al.*, 2009). Este es un descubrimiento importante que puede ser explotado para el cultivo hortícola a escala industrial o comercial (Omboki *et al.*, 2015).

Conclusiones

Hay un notable progreso en el estudio de los mecanismos de la maduración de los frutos, pero un gran número de preguntas aún permanecen sin respuesta.

In tomato it has been reported that both ACS and ACO are encoded by a family of multigenes of five and nine members, respectively, with differentially regulated expression during the development and maturity of the fruit (Bapat *et al.*, 2010; Bouzayen *et al.*, 2010). In addition, ACS and ACO genes have been used as targets to suppress ethylene production and retard fruit ripening and senescence in other species such as melon (*Cucumis melo* var. *cantalupensis*; Ayub *et al.*, 1996), apple (Wang *et al.*, 2009) and on mulberry fruit (*Morus atropurpurea* cv. *Jialing*; Liu *et al.*, 2015).

Chemical control of the ethylene response

An ethylene inhibitor, a compound called 1-methylcyclopropene (1-MCP), has proven to be a potent antagonist of the action of ethylene and is now used as a research tool to reach a better understanding of the ethylene regulatory processes and for the extension of the shelf life of fruits and vegetables (Blankenship and Dole, 2003). A wide range of effects have been observed that vary between species and even between cultivars (Watkins, 2006). It appears that this compound has limitations in many species, but its greatest success has been to prolong the shelf life of apple fruits, which led to it being widely used in the industry.

The 1-MCP is best applied after maturation has begun. Preclimatic application results in severe inhibition of maturation that may be problematic for recovery (Omboki *et al.*, 2015). It was determined that 1-MCP activity is influenced by internal ethylene levels (Zhengke *et al.*, 2009). This is an important discovery that can be exploited for horticultural cultivation on an industrial or commercial scale (Omboki *et al.*, 2015).

Conclusions

There is remarkable progress in studying the mechanisms of fruit ripening, but a large number of questions remain unanswered.

Ethylene plays a decisive role in the maturation process and its relation to the different processes that occur in this stage in the climacteric fruits, but the role of other hormones and the way in which they act together with ethylene still remains to be addressed. Also, another topic on which more information is required is the mechanism by which ethylene selects specific genes for regulation of maturation.

El etileno juega un papel determinante en el proceso de maduración y su relación con los diferentes procesos que ocurren en esta etapa en los frutos climatéricos, pero aún quedaría por abordar la función de otras hormonas y la forma en la que actúan junto con el etileno. Asimismo, otro tema sobre el que se requiere más información, es el mecanismo por el cual el etileno selecciona genes específicos de regulación de la maduración.

Por otro lado, aunque en frutos no climatéricos hay información acerca de los mecanismos que regulan el proceso de maduración, existe interés en el tema y se realizan estudios que están generando información valiosa.

Como resultado de esta búsqueda exhaustiva de información relacionada con los cambios bioquímicos en la maduración de los frutos durante su manejo poscosecha, se permite una actualización de lo que se hace en investigación sobre el tema, cuya información servirá para que los investigadores biotecnólogos y fitomejoradores generen conocimiento o propongan materiales vegetales sobresalientes con una técnica de manejo poscosecha más efectiva y aplicable, lo que impactaría en la economía de países cuya principal actividad es la agricultura.

Agradecimientos

Proyecto apoyado por el fondo sectorial de investigación para la educación, cb-2014-01/242718.

Literatura citada

- Abeles, F.; Morgan, P. and Saltveit, M. 1992. Ethylene in plant biology. Academic Press. 2^a (Ed.). New York, EE.UU. 414 p.
- Aharoni, A.; Keizer, L. C.; Bouwmeester, H. J.; Sun, Z.; Alvarez-Huerta, M.; Verhoeven, H. A.; Blass, J.; van Houwelingen, A. M. M. L.; de Vos, R. C. H., Van der Voet; Jansen, R. C.; Guis, M.; Mol, J.; Davis, R. W.; Schena, M.; van Tunen, A. J. y O'Connell, A. P. 2000. Identification of the SAAT gene involved in strawberry flavor biogenesis by use of DNA microarrays. *The Plant Cell*. 12(5):647-661.
- Alba, R.; Payton, P.; Fei, Z.; McQuinn, R.; Debbie, P.; Martin, G. B. and Giovannoni, J. J. 2005. Transcriptome and selected metabolite analyses reveal multiple points of ethylene control during tomato fruit development. *The Plant Cell*. 17(11):2954-2965.
- Alexander, L. and Grierson, D. 2002. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. *J. Exp. Bot.* 53: 2039-2055.

On the other hand, although in non-climacteric fruits there is information about the mechanisms that regulate the ripening process, there is interest in the subject and studies are being carried out that are generating valuable information.

As a result of this exhaustive search for information related to the biochemical changes in fruit maturation during post-harvest management, it is possible to update what is done in research on the subject, the information of which will be used by biotechnologists and plant breeders knowledge or propose outstanding plant materials with a more effective and applicable postharvest management technique, which would impact the economy of countries whose main activity is agriculture.

End of the English version



- Asif, M.; Pathak, N.; Solomos, T. and Trivedi, P. 2009. Effect of low oxygen, temperature and 1-methylcyclopropene on the expression of genes regulating ethylene biosynthesis and perception during ripening in apple. *South Afr. J. Bot.* 75(1):137-144.
- Bao, F.; Azhakanandam, S. and Franks, R. G. 2010. SEUSS and SEUSS-LIKE transcriptional adaptors regulate floral and embryonic development in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 152: 821-836.
- Bapat, V. A.; Trivedi, P. K.; Ghosh, A.; Sane, V. A.; Ganapathi, T. R. and Nath, P. 2010. Ripening of fleshy fruit: molecular insight and the role of ethylene. *Biotechnol. Adv.* 28(1):94-107.
- Bartley, G. E. and Scolnik, P. A. 1995. Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health. *The Plant Cell*. 7(7):1027-1038.
- Beekwilder, J.; Alvarez-Huerta, M.; Neef, E.; Verstappen, F. W.; Bouwmeester, H. J. and Aharoni, A. 2004. Functional characterization of enzymes forming volatile esters from strawberry and banana. *Plant Physiology*. 135: 1865-1878.
- Bergqvist, J.; Dokoozlian, N. and Ebisuda, N. 2001. Sunlight exposure and temperature effects on berry growth and composition of Cabernet Sauvignon and Grenache in the Central San Joaquin Valley of California. *Am. J. Enol. Viticulture*. 52(1):1-7.
- Biale, J. B. 1964. Growth, maturation, and senescence in fruits. *Science*. 146: 880-888.
- Blankenship, S. M. and Dole, J. M. 2003. 1-Methylcyclopropene: a review. *Postharvest Biol. Technol.* 28(1):1-25.
- Bongue-Bartelsman, M. and Phillips, D. A. 1995. Nitrogen stress regulates gene expression of enzymes in the flavonoid biosynthetic pathway of tomato. *Plant Physiol. Biochem.* 33(5):539-546.
- Bouzayen, M.; Latché, A.; Nath, P. and Pech, J. C. 2010. Mechanism of fruit ripening. *In: plant developmental biology-biotechnological perspectives*. Pua, E. C. y Davey, M. R. (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, Germany. Vol. 1. 319-339 pp.
- Brummell, D. A.; Harpster, M. H.; Civello, P. M.; Palys, J. M.; Bennett, A. B. and Dunsmuir, P. 1999. Modification of expansin protein abundance in tomato fruit alters softening and cell wall polymer metabolism during ripening. *The Plant Cell*. 11(11):2203-2216.

- Brummell, D. A. and Harpster, M. H. 2001. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants. *In: plant cell walls*. Carpita, N.C.; Campbell, M. y Tierney, M. (Eds.). 1a ed. Springer Science. Netherlands. 311-340 pp.
- Capitani, G.; Hohenester, E.; Feng, L.; Storici, P.; Kirsch, J. F. and Jansonius, J. N. 1999. Structure of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, a key enzyme in the biosynthesis of the plant hormone ethylene. *J. Mol. Biol.* 294(3):745-756.
- Cara, B. and Giovannoni, J. J. 2008 Molecular biology of ethylene during tomato fruit development and maturation. *Plant Sci.* 175: 106-113.
- Cervantes, E. 2002. Ethylene: new interactions, still ripening. *Trends in plant science.* 7(8):334-335.
- Chervin, C.; El-Kereamy, A.; Roustan, J. P.; Latché, A.; Lamon, J. and Bouzayen, M. 2004. Ethylene seems required for the berry development and ripening in grape, a non-climacteric fruit. *Plant Sci.* 167(6):1301-1305.
- Da Silva, F. L.; Escribano-Bailón, M. T.; Alonso, J. J. P.; Rivas-Gonzalo, J. C. and Santos-Buelga, C. 2007. Anthocyanin pigments in strawberry. *LWT-Food Sci. Technol.* 40(2):374-382.
- Daane, K. M.; Johnson, R. S.; Michailides, T. J.; Crisosto, C. H.; Dlott, J. W.; Ramirez, H. T. Y. and Morgan, D. P. 1995. Nitrogen fertilization affects nectarine fruit yield, storage qualities, and susceptibility to brown rot and insect damage. *California Agric.* 49(4).
- Dandekar, A. M.; Teo, G.; Defilippi, B. G.; Uratsu, S. L.; Passey, A. J.; Kader, A. A.; Stow, J. R.; Colgan, R. J. and James, D. J. 2004. Effect of down-regulation of ethylene biosynthesis on fruit flavor complex in apple fruit. *Transgenic Res.* 13(4):373-384.
- Darley, C. P.; Forrester, A. M. and McQueen-Mason, S. J. 2001. The molecular basis of plant cell wall extension. *In: plant cell walls*. Carpita, N.C.; Campbell, M. y Tierney, M. (Eds.). 1a ed. Springer Science. Netherlands. 179-195 pp.
- de Pascual-Teresa, S. and Sánchez-Ballesta, M. T. 2008. Anthocyanins: from plant to health. *Phytochemistry reviews.* 7(2):281-299.
- Dokoozlian, N. K. and Kliewer, W. M. 1996. Influence of light on grape berry growth and composition varies during fruit development. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 121(5):869-874.
- Dos Santos, R. S.; Arge, L. W. P.; Costa, S. I.; Machado, N. D.; de Mello-Farias, P. C.; Rombaldi, C. V. and de Oliveira, A. C. 2015. Genetic regulation and the impact of omics in fruit ripening. *Plant Omics.* 8(2):78-88.
- El-Kereamy, A.; Chervin, C.; Roustan, J. P.; Cheynier, V.; Souquet, J. M.; Moutounet, M.; Raynal, J.; Ford, C.; Latché, A.; Pech, J. C. and Bouzayen, M. 2003. Exogenous ethylene stimulates the long-term expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in grape berries. *Physiologia Plantarum.* 119: 175-182.
- El-Sharkawy, I.; Jones, B.; Gentzittel, L.; Lelièvre, J. M.; Pech, J. C. and Latché, A. 2004 Differential regulation of ACC synthase genes in cold-dependent and -independent ripening in pear fruit. *Plant Cell Environ.* 27: 1197-1210.
- Fernández-Trujillo, J. P.; Obando, J.; Martínez, J. A.; Alarcón, A. L.; Eduardo, I.; Arús, P. and Monforte, A. J. 2007. Mapping fruit susceptibility to postharvest physiological disorders and decay using a collection of near-isogenic lines of melon. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 132(5):739-748.
- Gapper, N. E.; McQuinn, R. P. and Giovannoni, J. J. 2013. Molecular and genetic regulation of fruit ripening. *Plant Mol. Biol.* 82(6):575-591.
- Giovannoni J. J. 2001. Molecular biology of fruit maturation and ripening. *Annual Rev. Plant Physiol.* 52: 725-749.
- Giovannoni, J. J. 2004. Genetic regulation of fruit development and ripening. *The plant cell.* 16(1):S170-S180.
- Given, N. K.; Veis, M. A. and Gierson, D. 1988. Hormonal regulation of ripening in the strawberry, a non-climacteric fruit. *Planta.* 174(3):402-406.
- Hamilton, A. J.; Bouzayen, M. and Grierson, D. 1991. Identification of a tomato gene for the ethylene-forming enzyme by expression in yeast. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 88(16):7434-7437.
- Hamilton, A. J.; Lycett, G. W. and Grierson, D. 1990. Antisense gene that inhibits synthesis of the hormone ethylene in transgenic plants. *Nature.* 346(6281):284-287.
- He, J. and Giusti, M. M. 2010. Anthocyanins: natural colorants with health-promoting properties. *Annual review of food science and technology.* 1: 163-187.
- Hodges, D. M. and Nozzolillo, C. 1995. Anthocyanin and anthocyanoplast content of cruciferous seedlings subjected to mineral nutrient deficiencies. *J. Plant Physiol.* 147(6):749-754.
- Iguarán, E. J. C. and Alzate, O. A. T. 2014. Hallazgos de la biosíntesis del etileno en frutas climatéricas y de los factores que afectan la ruta metabólica. *Alimentos Hoy.* 22(31):46-63.
- Jeppsson, N. 2000. The effects of fertilizer rate on vegetative growth, yield and fruit quality, with special respect to pigments, in black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) cv. Viking. *Sci. Hortic.* 83(2):127-137.
- Jia, H. J.; Araki, A. and Okamoto, G. 2005. Influence of fruit bagging on aroma volatiles and skin coloration of 'Hakuho' peach (*Prunus persica* Batsch). *Postharvest Biol. Technol.* 35(1):61-68.
- Jiang, T.; Wang, P.; Yin, X.; Zhang, B.; Xu, C.; Li, X. and Chen K. 2011. Ethylene biosynthesis and expression of related genes in loquat fruit at different developmental and ripening stages. *Sci. Hortic.* 130(2):452-458.
- Ju, Z.; Duan, Y. and Ju, Z. 1999. Effects of covering the orchard floor with reflecting films on pigment accumulation and fruit coloration in Fuji apples. *Sci. Hortic.* 82(1):47-56.
- Kende, H. 1993. Ethylene biosynthesis. *Annual Rev. Plant Biol.* 44(1):283-307.
- Kitinoja, L.; Saran, S.; Roy, S. K. and Kader, A. A. 2011. Postharvest technology for developing countries: challenges and opportunities in research, outreach and advocacy. *J. Sci. Food Agric.* 91: 597-603.
- Kumar, R.; Khurana, A. and Sharma, A. K. 2014 Role of plant hormones and their interplay in development and ripening of fleshy fruits. *J. Exp. Bot.* 65: 4561-4575.
- Lara, I. and Vendrell, M. 2003. Cold-induced ethylene biosynthesis is differentially regulated in peel and pulp tissues of 'Granny Smith' apple fruit. *Postharvest Biol. Technol.* 29(2):109-119.
- Lelièvre, J. M.; Latché, A.; Jones, B.; Bouzayen, M. and Pech, J. C. 1997. Ethylene and fruit ripening. *Physiol. Plantarum.* 101: 727-739.
- Leng, P.; Itamura, H.; Yamamura, H. and Deng, X. M. 2000. Anthocyanin accumulation in apple and peach shoots during cold acclimation. *Sci. Hortic.* 83(1):43-50.
- Li, X. J.; Hou, J. H.; Zhang, G. L.; Liu, R. S.; Yang, Y. G.; Hu, Y. X. and Lin, J. X. 2004. Comparison of anthocyanin accumulation and morpho-anatomical features in apple skin during color formation at two habitats. *Sci. Hortic.* 99(1):41-53.
- Lincoln, J. E. and Fischer, R. L. 1988. Diverse mechanisms for the regulation of ethylene-inducible gene expression. *Mol. General Genetics.* 212(1):71-75.

- Liu, C.; Zhao, A.; Zhu, P.; Li, J.; Han, L.; Wang, X.; Fan, W.; Lü, R.; Wang, C.; Li, Z.; Lu, C. and Lu, C. 2015. Characterization and expression of genes involved in the ethylene biosynthesis and signal transduction during ripening of mulberry fruit. *PLoS one*. 10(3):e0122081.
- Manning, K.; Tor, M.; Poole, M.; Hong, Y.; Thompson, A. J.; King, G. J.; Giovannoni, J. J. and Seymour, G. B. 2006. A naturally occurring epigenetic mutation in a gene encoding an SBP-box transcription factor inhibits tomato fruit ripening. *Nature Genetics*. 38(8):948-952.
- Manríquez, D.; El-Sharkawy, I.; Flores, F. B.; Regad, F.; Bouzayen, M.; Latché, A. and Pech, J. C. 2006. Fruit-specific gene expression and biochemical characteristics of two highly divergent alcohol dehydrogenases of melon. *Plant Mol. Biol.* 61: 675-685.
- McClellan, C. and Chang, C. 2008. The role of protein turnover in ethylene biosynthesis and response. *Plant Science*. 175(1-2):24-31.
- Mori, K.; Sugaya, S. and Gemma, H. 2005. Decreased anthocyanin biosynthesis in grape berries grown under elevated night temperature condition. *Sci. Hortic.* 105(3):319-330.
- Nath, P.; Sane, A. P.; Trivedi, P. K.; Sane, V. A. and Asif, M. H. 2007. Role of transcription factors in regulating ripening, senescence and organ abscission in plants. *Stewart Postharvest Review*. 3(2):1-14.
- Nishiyama, K.; Guis, M.; Rose, J. K.; Kubo, Y.; Bennett, K. A.; Wangjin, L.; Kato, K.; Koichiro, U.; Nakano, R.; Inaba, A.; Bouzayen, M.; Latché, A.; Pech, J. C. and Bennett, A. B. 2007. Ethylene regulation of fruit softening and cell wall disassembly in Charentais melon. *J. Exp. Bot.* 58(6):1281-1290.
- O'Neill, S. D. 1997. Pollination regulation of flower development. *Ann. Rev. Plant Phys.* 48: 547-574.
- Obando-Ulloa, J. M.; Moreno, E.; García-Mas, J.; Nicolai, B.; Lammertyn, J.; Monforte, A. J. and Fernández-Trujillo, J. P. 2008. Climacteric or non-climacteric behavior in melon fruit: 1. Aroma volatiles. *Postharvest Biol. Technol.* 49(1):27-37.
- Omboki, R. B.; Wu, W.; Xie, X. and Mamadou, G. 2015. Ripening genetics of the tomato fruit. *Inter. J. Agric. Crop Sci.* 8(4):567-572.
- Oms-Oliu, G.; Hertog, M.; Poel, B. V. d.; Ampofo-Asiama J.; Geeraerd A. and Nicolaï, B. 2011. Metabolic characterization of tomato fruit during preharvest development, ripening, and postharvest shelf-life. *Postharvest Biol. Technol.* 62(1):7-16.
- Owino, W.; Manabe, Y.; Mathooko, F.; Kubo, Y. and Inaba, A. 2006. Regulatory mechanisms of ethylene biosynthesis in response to various stimuli during maturation and ripening in fig fruit (*Ficus carica* L.). *Plant Physiol. Biochem.* 44(5-6):335-342.
- Payasi, A.; Mishra, N. N.; Chaves, A. L. S. and Singh, R. 2009. Biochemistry of fruit softening: an overview. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 15(2):103-113.
- Pech, J. C.; Latché, A. and van der Rest, B. 2008. Genes involved in the biosynthesis of aroma volatiles in fruit and vegetables and biotechnological applications. *In: fruit and vegetable flavour: recent advances and future prospects*. Brückner, B. and Wyllye, S. G. (Eds). 1a ed. Woodhead Publishing. Cambridge, England. 254- 271 pp.
- Pech, J. C.; Purgatto, E.; Girardi, C. L.; Rombaldi, C. V. and Latché, A. 2013. Current challenges in postharvest biology of fruit ripening. *Current Agric. Sci. Technol.* 19(1-18).
- Pegoraro, C.; Zanuzo, M. R.; Chaves, F. C.; Brackmann, A.; Girardi, C. L.; Lucchetta, L.; Nora, L.; Silva, J. A. and Rombaldi, C. V. 2010. Physiological and molecular changes associated with prevention of woolliness in peach following pre-harvest application of gibberellic acid. *Postharvest Biol. Technol.* 57(1):19-26
- Sato, T. and Theologis, A. 1989. Cloning the mRNA encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, the key enzyme for ethylene biosynthesis in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 86(17):6621-6625.
- Schaffer, R. J.; Friel, E. N.; Souleyre, E. J.; Bolitho, K.; Thodey, K.; Ledger, S.; Bowen, J. H.; Ma, J. H.; Nain, B.; Cohen, D.; Gleave, A. P.; Crowhurst, R. N.; Janssen, B. J.; Yao, J. L. and Newcomb, R. D. 2007. A genomics approach reveals that aroma production in apple is controlled by ethylene predominantly at the final step in each biosynthetic pathway. *Plant Physiol.* 144(4):1899-1912.
- Seymour, G. B.; Ostergaard, L.; Chapman, N. H.; Knapp, S. and Martin, C. 2013. Fruit development and ripening. *Ann. Rev. Plant Biol.* 64: 219-241.
- Spayd, S. E.; Tarara, J. M.; Mee, D. L. and Ferguson, J. C. 2002. Separation of sunlight and temperature effects on the composition of *Vitis vinifera* cv. Merlot berries. *Am. J. Enol. Viticulture*. 53(3):171-182.
- Tyas, J. A.; Hofman, P. J.; Underhill, S. J. and Bell, K. L. 1998. Fruit canopy position and panicle bagging affects yield and quality of Tai So'lychee. *Sci. Hortic.* 72(3):203-213.
- Wang, A.; Tan, D.; Takahashi, A.; Zhong Li, T. and Harada, T. 2007. MdERFs, two ethylene-response factors involved in apple fruit ripening. *J. Exp. Bot.* 58(13):3743-3748.
- Wang, H.; Schauer, N.; Usadel, B.; Frasse, P.; Zouine, M.; Hernould, M.; Latché, A.; Pech, J. C.; Fernie, A. R. and Bouzayen, M. 2009. Regulatory features underlying pollination-dependent and -independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling. *Plant Cell*. 21: 1428-1452.
- Watada, A. E.; Herner, R. C.; Kader, A. A.; Romani, R. J. and Staby, G. L. 1984. Terminology for the description of developmental stages of horticultural crops. *HortSci.* 19(1):20-21.
- Watkins, C. B. 2006. The use of 1-methylcyclopropene (1-MCP) on fruits and vegetables. *Biotechnol. Adv.* 24(4):389-409.
- Yahyaoui, E. F.; Wongs-Aree, C.; Latché, A.; Hackett, R.; Grierson, D. and Pech, J. C. 2002. Molecular and biochemical characteristics of a gene encoding an alcohol acyl-transferase involved in the generation of aroma volatile esters during melon ripening. *Eur. J. Biochem.* 269: 2359-2366.
- Yang, S. F. and Hoffman, N. E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35(1):155-189.
- Zheng, Q.; Song, J.; Campbell-Palmer, L.; Thompson, K.; Li, L.; Walker, B.; Cui, Y. and Li, X. 2013. A proteomic investigation of apple fruit during ripening and in response to ethylene treatment. *J. Proteomics*. 93(0):276-294.
- Zhengke, Z.; Donald, J. H.; Brandon, M. H. and Jing, P. R. 2009. Delay of tomato fruit ripening in response to 1-methylcyclopropene is influenced by internal ethylene levels. *Postharvest Biol. Technol.* 54(1):1-8.
- Zhong, S.; Fei, Z.; Chen, Y. R.; Zheng, Y.; Huang, M.; Vrebalov, J.; Mcquinn, R.; Gapper, N.; Liu, B.; Xiang, J. S. and Giovannoni, J. J. 2013. Single-base resolution methylomes of tomato fruit development reveal epigenome modifications associated with ripening. *Nature Biotechnol.* 31(2):154-159.
- Zhu, S. and Zhou, J. 2007. Effect of nitric oxide on ethylene production in strawberry fruit during storage. *Food Chem.* 100(4):1517-1522.