

**PAPEL DEL ETILENO EN EL
COMPORTAMIENTO DIFERENCIAL DE LA
MADURACIÓN DEL FRUTO EN CUATRO
VARIETADES DE PIMIENTO**
MÁSTER EN BIOTECNOLOGÍA INDUSTRIAL Y
AGROALIMENTARIA



AUTOR: MIREYA VILLEGAS MARTÍNEZ

Dirección: Manuel Jamilena Quesada, Susana Manzano Medina y Antonio Sances

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA, CURSO 2017/2018

ÍNDICE

1. Resumen
2. Introducción
3. Objetivos
4. Materiales y métodos
 - 4.1. Material vegetal
 - 4.2. Perfil de etileno, CO₂ y pérdida de peso
 - 4.3. Análisis fisicoquímicos
 - 4.4. Evaluación de la sensibilidad a etileno en fruto y en plántula
 - 4.5. Análisis estadístico
5. Resultados
 - 5.1. Comparación de la calidad postcosecha del fruto en las cuatro variedades de pimiento
 - 5.1.1. Evolución de la maduración de la fruta
 - 5.1.2. Pérdida de peso del fruto
 - 5.1.3. Firmeza del fruto
 - 5.2. Evolución del etileno y la respiración celular durante la postcosecha de pimiento
 - 5.2.1. Perfil de producción de etileno
 - 5.2.2. Perfil de producción de CO₂ en el fruto
 - 5.3. Efecto del etileno sobre diferentes parámetros de calidad postcosecha en cuatro variedades de pimiento
 - 5.3.1. Efecto del etileno sobre la maduración del fruto
 - 5.3.2. Efecto del etileno sobre la firmeza del fruto
 - 5.3.3. Efecto del etileno sobre el contenido en sólidos solubles del fruto
 - 5.4. Comparación de la sensibilidad al etileno de diferentes variedades de pimiento
 - 5.4.1. Sensibilidad al etileno en fruto
6. Conclusiones
7. Bibliografía

1. RESUMEN

El fruto de pimiento tiene un comportamiento postcosecha no climatérico respecto a su respiración y producción de etileno. No obstante, la función del etileno en la maduración de pimiento, cuando el fruto cambia de color e inicia su ablandamiento, es muy discutida. En este trabajo utilizamos cuatro variedades de pimiento rojo tipo california, para comparar la velocidad de maduración de la fruta con la respiración, y la producción y sensibilidad al etileno. Para ello, los frutos de las diferentes variedades se cosecharon en el estadio verde maduro, y se conservaron en una cámara a 20°C hasta su completa maduración. Las variedades difirieron claramente en su tiempo de maduración, de tal manera que dos de ellas maduraron 6 días más tarde que las otras dos. La firmeza del pericarpio disminuyó a lo largo del período de conservación postcosecha, pero fue muy similar en las cuatro variedades. Una de las variedades destacó por la mayor pérdida de peso de sus frutos (15%) durante los 10 días de conservación, pero en los frutos del resto de variedades las pérdidas de peso fueron muy similares (5-6%). La respiración de la fruta en las distintas variedades también fue muy similar, disminuyendo ligeramente durante la postcosecha. Por el contrario, el perfil de producción de etileno, aunque muy bajo, varió entre las variedades estudiadas. Los frutos de las variedades con la maduración más retardada produjeron niveles insignificantes de etileno a lo largo de la postcosecha. Por el contrario, los frutos de las variedades con la maduración más acelerada produjeron más etileno, con una producción máxima el día de la cosecha (en estadio de verde maduro), y una disminución progresiva a lo largo del período de maduración. El tratamiento con etileno externo aceleró la maduración de la fruta en las diferentes variedades, aunque las variedades de maduración más rápida fueron más insensibles a etileno. La sensibilidad a etileno de las diferentes variedades también se ha estudiado mediante un test de triple respuesta. Aunque se han detectado diferencias significativas para la sensibilidad al etileno entre las variedades, esas diferencias no están asociadas con el tiempo de maduración de la fruta. Estos resultados demuestran que el etileno regula el cambio de color y maduración del fruto de pimiento, y que las diferencias en el tiempo de maduración de la fruta en las variedades estudiadas no dependen de su sensibilidad al etileno, sino más bien de la producción de etileno en el estadio de verde maduro.

2. INTRODUCCIÓN

El pimiento dulce (*Capsicum annuum* L.) es una planta herbácea anual, perteneciente a la familia *Solanaceae*. Es propio de América Central y Sudamérica y también El Caribe. Su centro de diversidad se encuentra en la Cuenca Amazónica (Elibox et al., 2015). Aunque *C. annuum* es la especie más importante, se cultivan otras cuatro especies del género *Capsicum*: *C. frutescens*, *baccatum.*, *C. chinense* y *C. pubescens*.

Las especies cultivadas y sus parientes silvestres son similares, ya que su fruto es una cápsula o baya lustrosa, más o menos hueca. En su mayoría se llevan al mercado cuando aún están verdes, adquiriendo una coloración amarilla o roja si se les deja en la planta hasta la maduración completa. Son más numerosas las variedades que tienen sabor picante. En el caso del pimiento tipo paprika, el fruto no se utiliza sólo como hortaliza, sino que se utiliza también como especia o como colorante. La diversidad de color, formas y sabores de los frutos son algunas de las razones por las que se aprecia. Sin embargo, la característica más importante es su sabor picante (pungencia), debido a la presencia de capsaicina, segregada por las glándulas presentes en la placenta del fruto (Finger & Pereira, 2016).

El pimiento se cultiva en invernadero en todo el mundo. En el Mediterráneo, constituye uno de los cultivos principales, que puede situarse inmediatamente después del tomate en la mayoría de los países, con la excepción de Túnez, donde la paprika picante y el pimiento dulce representan un 55% de la superficie total de invernaderos (FAO, 2002). Según FAO, la producción mundial de pimiento ha superado por primera vez en la historia los 34.000 millones de kg, y la superficie que en 2016 se dedicó a producir pimiento fue de 1.938.788 ha, con un rendimiento medio de 1,78 kg/m².

A continuación se muestra un análisis de la producción de *Capsicum* en cada una de las comunidades de España (Tabla 1). Las mayores producciones de pimiento las encontramos en Andalucía y Murcia, mientras que la menor producción corresponde a la comunidad de Cantabria.

Tabla 1. Análisis provincial de superficie y producción de pimiento en España 2017 según Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.

Provincias y Comunidades Autónomas	Superficie (hectáreas)				Producción (toneladas)
	Secano	Aire libre	Protegido	Total	Total
GALICIA	–	557	640	1,197	72,551
P. DE ASTURIAS	42	10	–	52	478
CANTABRIA	3	–	–	3	36
PAÍS VASCO	93	128	47	268	4,307
NAVARRA	–	1,090	27	1,117	34,021
LA RIOJA	–	179	3	182	5,675
ARAGÓN	–	172	3	175	3,121
CATALUÑA	3	210	52	265	7,000
BALEARES	–	65	31	96	2,504
CASTILLA Y LEÓN	–	118	3	121	2,509
MADRID	–	11	1	12	347
CASTILLA-LA MANCHA	2	1,076	–	1,078	62,540
C. VALENCIANA	–	459	388	847	59,786
R. DE MURCIA	–	268	1,257	1,525	176,440
EXTREMADURA	–	674	12	686	30,584
ANDALUCÍA	15	1,557	10,879	12,451	795,335
CANARIAS	3	59	182	244	17,030

El pimiento dulce (*Capsicum annuum* L.) se comercializa como fruta fresca o como ornamental, debido a su sabor, apariencia atractiva, propiedades medicinales y contenido en vitaminas. El fruto de pimiento se cosecha y se consume en diferentes estados de maduración, principalmente en verde y rojo. Tradicionalmente el pimiento se cosechaba en estado verde maduro cuando el pericarpio es fino y el fruto había alcanzado el tamaño máximo. Sin embargo, el estado rojo maduro presenta mejor sabor y aspectos nutricionales más favorables (Frank et al., 2005).

La maduración del fruto es el proceso durante el cual se desarrollan la mayoría de los atributos de calidad del fruto, incluyendo el aroma, sabor, textura y componentes nutricionales. En este proceso toman lugar una serie de eventos moleculares en cascada relacionados con el etileno u otras hormonas vegetales (Pech et al., 2012). De acuerdo con su maduración, los frutos se pueden dividir fisiológicamente en frutos climáticos y frutos no climáticos. En los frutos climáticos se produce un pico en la respiración y la producción autocatalítica de etileno al inicio de la maduración, mientras que en los frutos no climáticos este pico está ausente (Biale & Young, 1981).

Los frutos climáticos son capaces de madurar fuera de la planta cuando han sido cortados en la etapa preclimática, mientras que los frutos no climáticos sólo alcanzan la maduración en la planta ya que no presentan aumento de respiración ni de etileno durante la postcosecha (Martínez-González et al., 2017). Los frutos no climáticos no desarrollan los patrones climáticos de

aumento de respiración y síntesis de etileno, pero pueden presentar algunas respuestas a etileno como el desverdizado y el ablandamiento (Dos Santos et al., 2015).

Estas diferencias en los patrones de biosíntesis de etileno han sido descritas como sistema I y II. La producción basal de etileno corresponde al sistema I, y ocurre en la etapa preclimática de los frutos climatéricos y está presente a lo largo del desarrollo y maduración de los frutos no climatéricos. El sistema II es definido por la producción autocatalítica de etileno y es específico de frutos climatéricos (Pech et al., 2014; Martínez-González et al., 2017).

El control de la maduración, así como la ausencia de producción autocatalítica de etileno en frutos no climatéricos, no ha sido ampliamente estudiada (Pech et al., 2008), aunque algunos estudios han indicado un aumento en la producción de etileno en frutos no climatéricos durante el proceso de maduración (Pech et al., 2012). De hecho, los frutos no climatéricos tienen la capacidad de producir un cierto nivel de etileno endógeno y responder a etileno exógeno (Hiwasa-Tanase & Ezura, 2014). Además, el etileno está relacionado con la inducción de cambios de color durante la maduración en frutos no climatéricos (Pech et al., 2012).

El etileno es una molécula gaseosa que media muchos procesos complejos en el crecimiento y desarrollo de las plantas, incluyendo la germinación, desarrollo y crecimiento de raíces y tallos, formación de raíces adventicias, abscisión de hojas y frutos, y la determinación sexual y la senescencia de flores y hojas (Chang, 2016). Es más conocido, sin embargo, por su papel esencial en la maduración de frutos climatéricos. El estudio del etileno ha sido importante ya que ha permitido conocer los amplios efectos que produce en plantas de valor agronómico y hortícola, y los inhibidores de su biosíntesis o señalización se han empleado como método para prevenir el deterioro de frutas, vegetales y flores durante el transporte y almacenamiento.

El etileno está biológicamente activo a muy bajas concentraciones (0,01 a 1,0 ppm). Dependiendo de la especie encontramos sensibilidades más altas o más bajas a esta hormona. Las plantas lo sintetizan a partir de S-adenosil-L-metionina (SAM) a través de dos pasos bioquímicos. SAM es convertido en ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) por la enzima ACC sintasa (ACS), y el ACC se convierte en etileno a través de la enzima ACC oxidasa (ACO) (Fig.1).

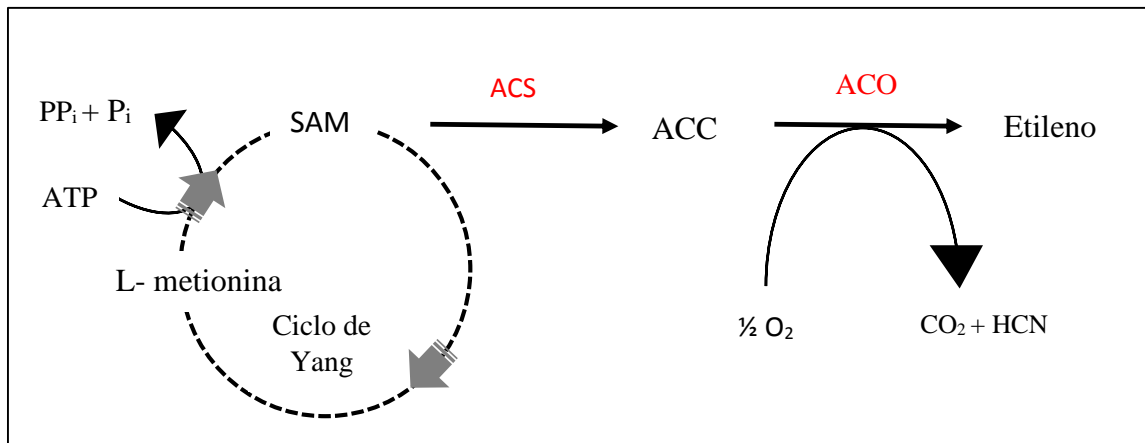


Fig. 1. Vía de biosíntesis de etileno en plantas. Dos pasos bioquímicos dan lugar a etileno y a su vez, SAM es producido a partir de metionina a través del ciclo de Yang, el cual es el paso limitante en la síntesis de etileno. Tomado de Chang, 2016.

El descubrimiento de la vía de señalización de etileno se realizó a través del aislamiento de mutantes de respuesta a etileno en *Arabidopsis thaliana* (Chang, 2016). Mediante la exposición a etileno exógeno de plántulas crecidas en oscuridad, se descubrieron mutantes insensibles, los cuales no mostraban el fenotipo de respuesta a etileno de las plántulas silvestres. Este fenotipo de las plantas sensibles se conoce como triple respuesta a etileno. Las plántulas reducen la longitud del hipocotilo y las raíces, muestran un hipocotilo más grueso y una mayor curvatura apical. En cambio, las plántulas insensibles a etileno se etiolan y no se ven afectadas por el tratamiento hormonal.

En la Figura 2 se muestran los procesos moleculares que conducen a la expresión de genes relacionados con la maduración. En frutos climatéricos el etileno activa la maquinaria transcripcional necesaria para la expresión de genes dependientes de etileno. Este proceso, a su vez, es inducido por la producción autocatalítica de etileno en mayor medida. Otras señales hormonales (auxinas, ABA, etc.) y no hormonales (por ejemplo, la luz) pueden actuar de manera secundaria en el proceso de maduración. Por otro lado, en frutos no climatéricos son otras señales las que regulan la maduración y los genes implicados son independientes de etileno (Pech et al., 2012).

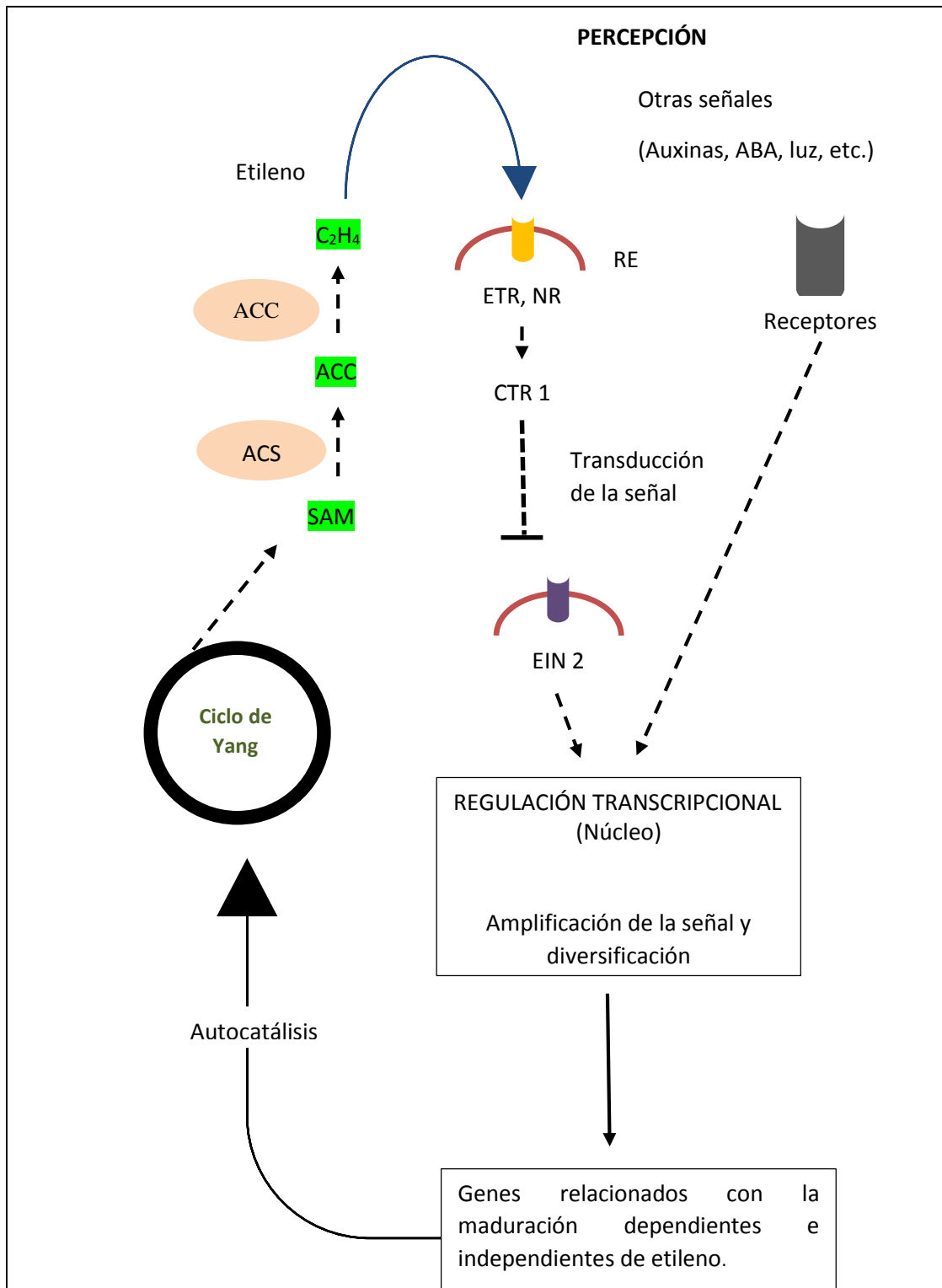


Fig. 2. Eventos moleculares que ocurren durante el proceso de transcripción de genes relacionados con la maduración. RE, retículo endoplasmático; ETR, ETHYLENE RECEPTOR; CTR 1, CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE 1; EIN 2, ETHYLENE INSENSITIVE 2. Tomado de Pech et al. (2012).

La señalización del etileno se realiza en una única vía (Figura 2). En ella el etileno se une a los sus receptores en la membrana del retículo endoplasmático. La unión del etileno con su receptor cesa la actividad del regulador negativo CTR1, y se pone en marcha un mecanismo de transcripción de genes de respuesta a etileno, gracias a la activación del factor de transcripción EIN2. El dominio C-terminal de EIN2 se separa del resto y entra al núcleo tomando parte en la cascada transcripcional de genes dependientes de etileno (Chang, 2016). Estos genes están relacionados con los cambios de color, aroma, respiración, textura y sabor que ocurren durante la maduración del fruto climatérico.

El pimiento ha sido clasificado como fruto no climatérico por su patrón de producción de CO₂ y etileno, distinto al que presentan los frutos climatéricos. No obstante, este comportamiento no parece ser el mismo en todos los cultivares de *Capsicum*, habiéndose identificado variedades de pimiento que muestran un estadio similar al climaterio (Tan et al., 2012). Algunos cultivares de pimiento picante han mostrado un pico de producción de etileno durante el proceso de maduración (Gross et al., 1986). Villavicencio et al., (2001) observaron amplias variaciones de respiración y patrones de producción de etileno entre diferentes cultivares de *C. annuum*. Además, encontraron que algunos de los cultivares mostraban una especie de patrón climatérico cuando viraban a color rojo. Estas producciones de etileno son, sin embargo, más bajas que las que se necesita para inducir su producción autocatalítica (Lurie et al., 1986, Biles et al., 1993, Villavicencio et al., 1999). Algunas concentraciones de etileno pueden inducir la maduración de pimiento, pero no producen un aumento de la concentración de CO₂ como en frutos climatéricos (Biles et al., 1993).

Las especies de *Capsicum* han sido importantes para el estudio del proceso de maduración en frutos no climatéricos, ya que comparten gran parte de su genoma con tomate, que es la especie modelo para el estudio de la maduración de los frutos climatéricos. Esto ha permitido establecer diferencias y comparar ambos procesos de maduración (Aizat et al., 2014).

3. OBJETIVOS

Los objetivos de este estudio han sido los siguientes:

1. Identificar los patrones de maduración postcosecha en los frutos de cuatro variedades de pimiento, comparando diferentes parámetros de maduración y calidad postcosecha en las diferentes variedades.
2. Comparar el perfil de producción de etileno y de respiración en los frutos de las cuatro variedades durante su conservación postcosecha, y analizar el efecto relativo del tratamiento postcosecha con etileno sobre la maduración de los frutos.
3. Estudiar la sensibilidad relativa a etileno en frutos y plántulas de las diferentes variedades, estableciendo su correlación con el tiempo de maduración de la fruta.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Material vegetal

El presente estudio se llevó a cabo con 4 cultivares de pimiento tipo California (32, 36, 63 y 67), utilizando frutos en estado verde maduro con menos del 5% de su superficie total de color rojo. Fueron cosechados en el término municipal de El Ejido y aportados por la empresa Enza Zaden España S.L.

Para analizar la producción de etileno y la respiración celular durante la maduración postcosecha del fruto se diseñó un experimento con 16 frutos por variedad que se dividieron en 4 réplicas biológicas (4 frutos/réplica). Los frutos fueron almacenados en cámara a 24°C para su seguimiento y control hasta la completa maduración y viraje al 100% rojo.

El estudio de la sensibilidad al etileno en fruto se realizó en un total de 60 frutos por cultivar, de los cuales 30 se usaron como control, y el resto se sometieron a un tratamiento con etileno exógeno. Por último, para el estudio de la sensibilidad a etileno en plántula, se utilizaron 80 semillas de cada una de las cuatro variedades descritas anteriormente, y otra que actuó como control, pues se sabe que es muy sensible a etileno (Sweet 42). Las semillas fueron aportadas por la empresa de semillas Enza Zaden España S.L.

4.2. Perfil de etileno, CO₂, y pérdida de peso

La evaluación de estos parámetros se realizó diariamente utilizando para ello contenedores de 10 litros como recipiente para los frutos, y posterior análisis de etileno y CO₂. Cada una de las réplicas biológicas se introdujo en un contenedor cerrado herméticamente durante un tiempo de 4 horas a T^a ambiente. De cada una de las réplicas se tomaron tres muestras del aire contenido en el recipiente. El etileno producido por los frutos se midió en un cromatógrafo de gases VARIAN, provisto de un detector de ionización de llama. Los resultados de etileno se expresaron en nl de etileno/gramo de peso fresco del fruto.

El CO₂ se midió a través de un medidor de gases "Checkmate II de PBI Dansensor". La tasa respiratoria (TR) se expresó en ml de CO₂/kg peso fresco y hora, calculada a través de la siguiente fórmula:

$$TR (CO_2) = \left[\frac{(GCO_2)_{t+1} - (GCO_2)_t}{\Delta t} \right] \cdot \frac{Va}{M}$$

donde:

G_{CO_2} = concentración de gases en el recipiente

V_a = volumen de aire (ml)

M = peso de la muestra

Para determinar la pérdida de peso de los frutos durante su conservación postcosecha, estos se pesaron a tiempo 0 y sucesivamente el resto de los días. Para calcular el porcentaje de pérdida de peso se utilizó la siguiente fórmula:

$$\frac{P_i - P_f}{P_i} \times 100$$

donde P_i es el peso inicial del fruto y P_f el peso final.

4.3. Análisis fisicoquímicos

En este ensayo se utilizaron cuatro frutos por variedad y tratamiento para cada tiempo de muestreo, determinando la firmeza y los grados Brix, y considerando cada fruto individual como una réplica biológica.

La firmeza se evaluó cada 3 días durante un período de 18 días, utilizando para ello un analizador de textura TA.XT Plus (Stable Micro Systems). Se estudió la firmeza del fruto completo, así como en una sección cortada del pericarpio de pimiento, realizando en este último caso un ensayo de punción con una sonda cilíndrica.

Para analizar la firmeza en fruto se llevaron a cabo tres punciones en tres lóbulos distintos del fruto a lo largo del diámetro ecuatorial del mismo, a una velocidad de ensayo de 2mm/sg. Por otro lado, se realizó una punción de cada sección cortada por fruto en sentido transversal al eje principal y a la misma velocidad de ensayo.

Los datos fueron recogidos y analizados con el programa Exponent Lite y los resultados se expresaron como la fuerza máxima en Newton (N) necesaria para romper el tejido.

Los grados Brix se evaluaron en los mismos tiempos que la firmeza. Para ello se utilizó un refractómetro de mano ATAGO N-1 α . Se tomó una muestra de cada una de las réplicas, realizando

un homogeneizado de un trozo del fruto con la ayuda de un mortero para la obtención de un preparado uniforme y poder realizar una correcta lectura.

4.4. Evaluación de la sensibilidad a etileno en fruto y en plántula

Para estudiar la sensibilidad a etileno en fruto, 30 frutos de cada variedad en estado verde maduro se sometieron a 10 ppm de etileno en una cámara a 24°C a una concentración de 10 ppm durante 3 días en oscuridad. Posteriormente los frutos se sacaron de la cámara y se conservaron a temperatura ambiente para hacer los correspondientes análisis comparativos entre ambos tratamientos (control y etileno exógeno) en los diferentes parámetros fisicoquímicos. Los frutos control también se conservaron durante 3 días en una cámara a 24 °C en una atmósfera sin etileno.

Para la evaluación de la triple respuesta a etileno en plántulas etioladas, las semillas se trataron con calor y trifosfato sódico antes de llevarlas a germinación. Una vez esterilizadas, se colocaron en placas de Petri entre dos discos de papel de filtro húmedos como cubiertas para el mantenimiento de la humedad (Fig. 3). Las semillas se mantuvieron en una cámara de germinación a 25°C y un 80% de humedad relativa durante cuatro días.

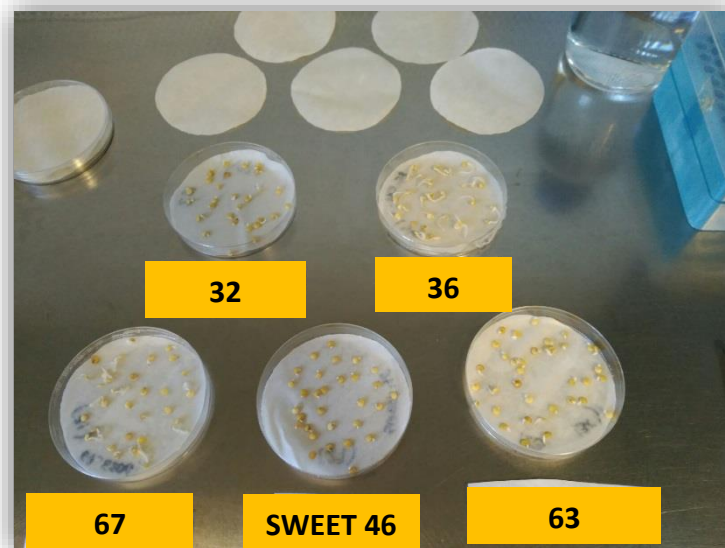


Fig. 3. Germinación de las semillas de los distintos cultivares (32, 36, 67, Sweet 48, y 63) en placas de Petri.

Un mínimo de 80 semillas por variedad en el mismo estadio de desarrollo radicular se transfirieron a bandejas de corcho con funda de poliestireno expandido y turba como sustrato. Del total de semillas de cada variedad, la mitad se utilizaron como controles y la otra mitad se sometió a 10 ppm

de etileno exógeno, colocados ambos tratamientos en distintas cámaras con las mismas condiciones de T^a (24°C) y en ausencia de luz para estimular la etiolación de las plántulas. Transcurrida una semana, las plántulas ya habían alcanzado un tamaño adecuado para proceder a la medición de la longitud de los hipocotilos y las radículas en ambos tratamientos, y establecer las diferencias en porcentaje de reducción del crecimiento de las plántulas expuestas a etileno en relación con el control.

4.5. Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó a través del programa Statistix 10. Para estudiar las diferencias entre medias de distintos tratamientos o variedades se utilizó el test de Tukey para comparaciones múltiples.

5. RESULTADOS

Para estudiar el papel del etileno en la maduración del fruto de pimiento, hemos utilizado dos aproximaciones diferentes. En primer lugar, hemos analizado la producción de etileno durante la maduración postcosecha del fruto; y en segundo lugar, se ha determinado el efecto de la aplicación externa de etileno sobre diferentes parámetros de calidad postcosecha de la fruta. Finalmente hemos estudiado la correlación entre la sensibilidad de los frutos y de las plántulas al etileno, medida ésta última como la triple respuesta de las plántulas etioladas a la hormona.

5.1. Comparación de la calidad postcosecha del fruto en las cuatro variedades de pimiento

5.1.1. Evolución de la maduración de la fruta

Con el fin de estudiar el perfil de maduración postcosecha de cada variedad de pimiento, 16 frutos se cosecharon en estado de verde maduro, estudiando el porcentaje de frutos que viraban completamente a rojo durante el periodo de conservación postcosecha a 24 °C. Los frutos de dos de las variedades estudiadas (36 y 32) viraron al rojo más rápidamente que los de las otras dos (63 y 67). A largo del tiempo de conservación postcosecha las dos primeras presentaban un porcentaje mayor de frutos rojos maduros que las últimas (Fig. 4).

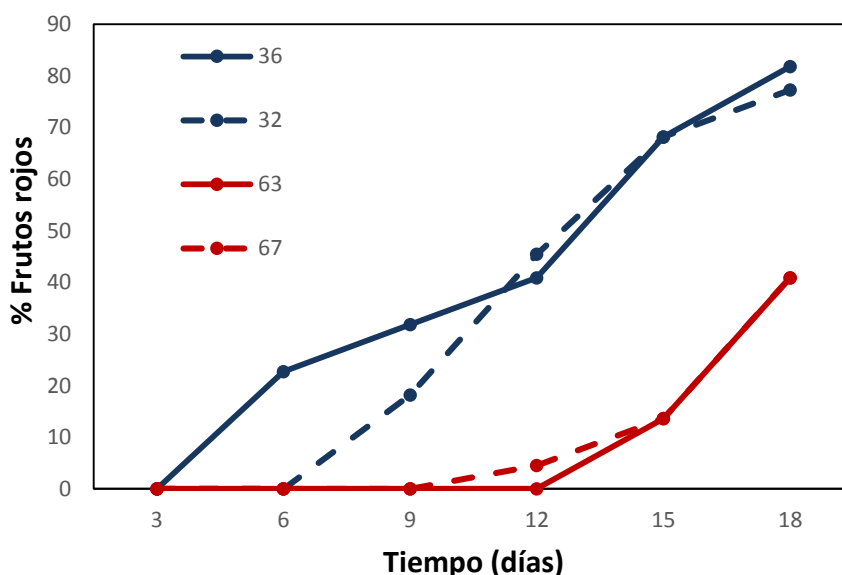


Fig. 4. Evolución de la maduración de los frutos en cuatro variedades de pimiento. Los frutos se cosecharon en el estadio de verde maduro. Se representa el porcentaje de frutos rojos en los 18 días postcosecha.

Además de conocer el porcentaje de frutos rojos con respecto al tiempo, se ha estudiado el tiempo medio de maduración de cada una de las variedades, con el objetivo de establecer y fijar de manera más precisa la velocidad de maduración de cada una de ellas. Las variedades 36 y 32 presentan tiempo medio de maduración significativamente más corto que las variedades 63 y 67 (Fig. 5). El tiempo medio de maduración de los frutos en la variedad 36 fue de aproximadamente 12 días mientras que los de la variedad 67 requerían un tiempo medio de 18 días para alcanzar la madurez.

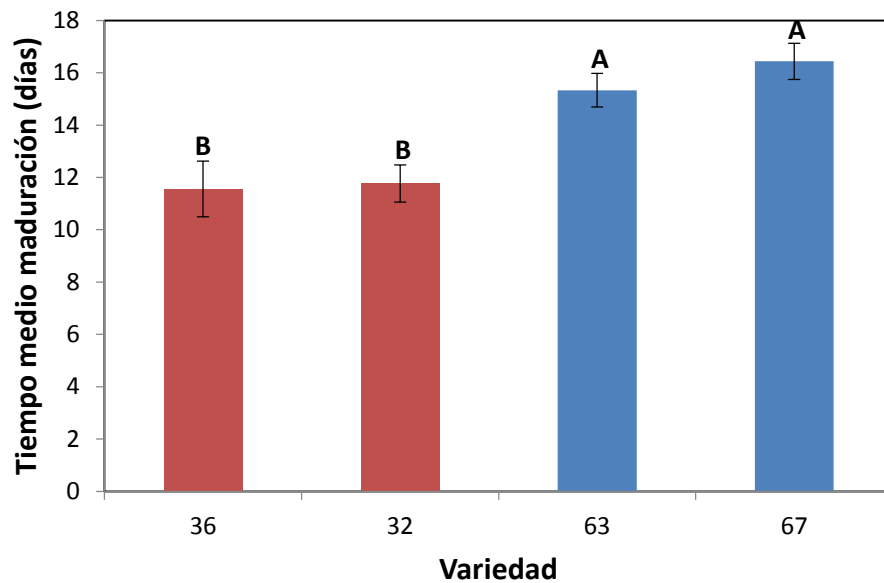


Fig. 5. Tiempo medio de maduración de los frutos en 4 variedades de pimiento tipo california. Las barras de error representan el error estándar.

Estos resultados diferencian perfectamente dos tipos de variedades, dos variedades que viran y maduran más rápidamente (32 y 36), y dos variedades que viran al rojo y maduran más lentamente (63 y 67). La Figura 6 muestra los frutos de las cuatro variedades a los 5 días de conservación postcosecha. Los frutos de las variedades de maduración lenta tienen un porcentaje de superficie roja menor que los de las variedades de maduración rápida (Fig. 6).



Fig. 6. Estado de maduración de los frutos de las distintas variedades de pimiento tipo california a los 5 días de conservación postcosecha. Nótese que los frutos de las variedades de maduración más rápida (32 y 36) muestran un porcentaje de superficie roja mayor que los de las variedades de maduración más lenta (63 y 67).

5.1.2. Pérdida de peso del fruto

Los frutos cosechados en verde maduro de las cuatro variedades se pesaron diariamente durante 10 días, estimándose pérdida de peso en los primeros y últimos 5 días de conservación. Las variedades 36, 32 y 67 mostraron una pérdida de agua muy similar durante la postcosecha, tanto en los primeros 5 días como en los 5 últimos (Fig. 7), aunque entre los días del 6-10 se observaron diferencias significativas entre la variedad 36 y la 32. La variedad 63 es la que mostró mayor pérdida de peso como consecuencia de la deshidratación, siendo las diferencias notoriamente significativas tanto para el primer período de tiempo como para el segundo (Fig. 7).

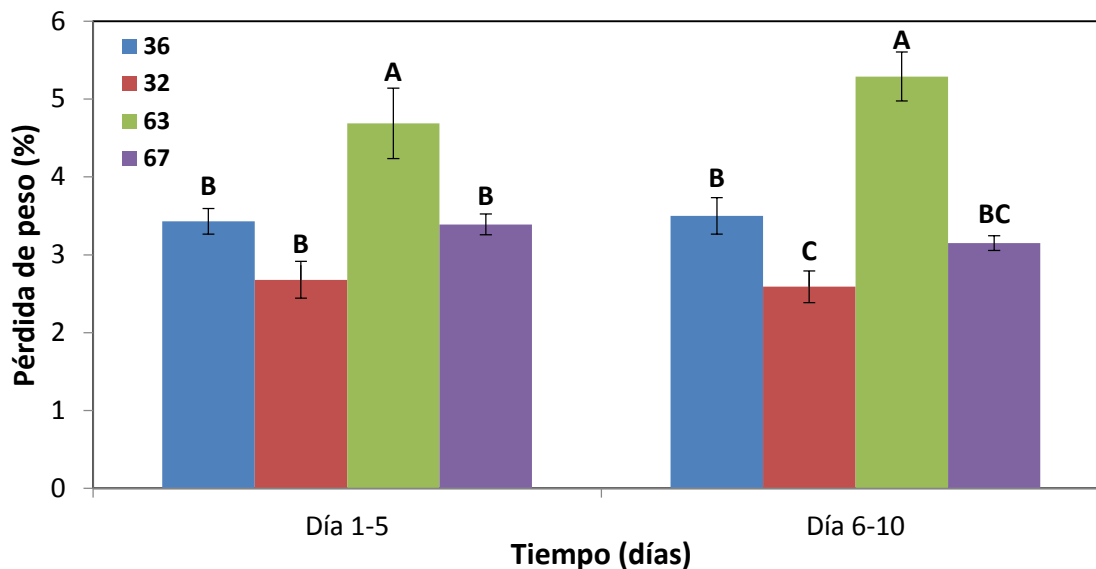


Fig. 7. Porcentaje de pérdida de peso en los frutos de cuatro variedades de pimiento durante 10 días de conservación postcosecha a 24 °C. Las barras de error representan el error estándar de la media (SE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre variedades ($p \leq 0,05$) para un mismo periodo de conservación.

La cosecha interrumpe el suministro de agua y por consiguiente se produce una pérdida de agua que es responsable de la pérdida de peso y calidad del fruto. Los daños producidos por la pérdida de peso en el fruto van a depender de la variedad y de las condiciones ambientales de almacenamiento (Finger & Pereira, 2016). La piel del fruto actúa como protección contra la deshidratación, y es particularmente importante después de la cosecha. Al tratarse de un fruto hueco, la relación entre la superficie del fruto y el peso fresco (cm^2/g) es muy alta, lo que hace que este fruto sea particularmente sensible a la pérdida de agua. De hecho, la pérdida de peso en esta hortaliza de fruto es uno de los parámetros más determinantes de su calidad y vida postcosecha. El almacenamiento bajo condiciones de alta humedad reduce la transpiración y tiene un efecto más acusado que la baja temperatura a la hora de retrasar la senescencia de este fruto (Díaz et al., 2007). Aunque en un estudio previo se había relacionado la pérdida de peso del fruto con su maduración temprana, de manera que los cultivares con una maduración más lenta presentaban tasas más bajas de pérdida de peso (Díaz et al., 2007; Kissinger et al., 2005), nuestros resultados indican todo lo contrario. Los frutos de la variedad con maduración más lenta (63), de hecho, fueron los que presentaron un mayor porcentaje de pérdida de peso, y una de las variedades de maduración rápida (32) fue la que mostró la menor pérdida de peso (Fig. 7) durante la conservación a 24 °C. Es posible que estas diferencias se deban a la temperatura de conservación, pues en nuestro caso los frutos se han conservado a 24 °C mientras que en el ensayo de Díaz et al. (2017) los frutos se conservaron a 20 °C.

La pérdida de agua a través del cáliz o el tallo peduncular afecta significativamente la calidad del fruto y la vida postcosecha. En berenjena, la transpiración a través del cáliz representa un 65% de la transpiración total del fruto y en tomate la transpiración peduncular es de un 67% respecto a la total. En un estudio en pimiento tipo california, la transpiración a través del cáliz también represento un porcentaje elevado con respecto al total. El cáliz y el tallo peduncular en pimiento son también importantes zonas de difusión de O₂, CO₂ y etileno en el fruto. En pimiento california, la difusión de O₂ y CO₂ a través del pedúnculo es de 80-90%, mientras que en tomate representa un 97% (Díaz et al., 2007). Por otro lado, la principal barrera para determinar la tasa de pérdida de agua es la pared y la cutícula de las células epidérmicas. Esta cutícula tiene diferente composición química y espesor dependiendo de la especie y la variedad (Finger & Pereira, 2016). Un análisis de la transpiración del pedúnculo y el cáliz, así como la composición de la cutícula, podrían ayudar a entender las diferencias encontradas en la pérdida de agua entre las variedades estudiadas.

5.1.3. Firmeza del fruto

En pimiento, la pérdida de firmeza o ablandamiento del fruto es un factor importante en la postcosecha y está asociado con cambios en el metabolismo de ciertos carbohidratos en la pared celular a causa de enzimas hidrolíticas producidas en el fruto. El resultado es una reducción severa de la calidad del fruto (Cheng et al., 2008).

Para comparar la firmeza de los frutos de las cuatro variedades de pimiento a lo largo del período de conservación, hemos utilizado dos medidas de fuerza. En primer lugar hemos medido la fuerza máxima que se requiere para romper la pared del fruto cuando se penetra con una sonda de 4 mm (firmeza del fruto completo), o la fuerza máxima que se requiere para penetrar 4 mm el pericarpio de una sección del fruto con una sonda de 4 mm (firmeza del pericarpio).

La evolución de la firmeza del fruto completo se muestra en la Figura 8. A lo largo del período de conservación postcosecha, la firmeza de todos los frutos disminuyó progresivamente, a medida que los frutos maduraban y alcanzaban un color más rojo. A los 6, 9 y 12 días de conservación, encontramos diferencias significativas entre la firmeza de los frutos de las distintas variedades, siendo el fruto de la variedad 32 el que presentó una mayor firmeza respecto a las demás (Fig. 8).

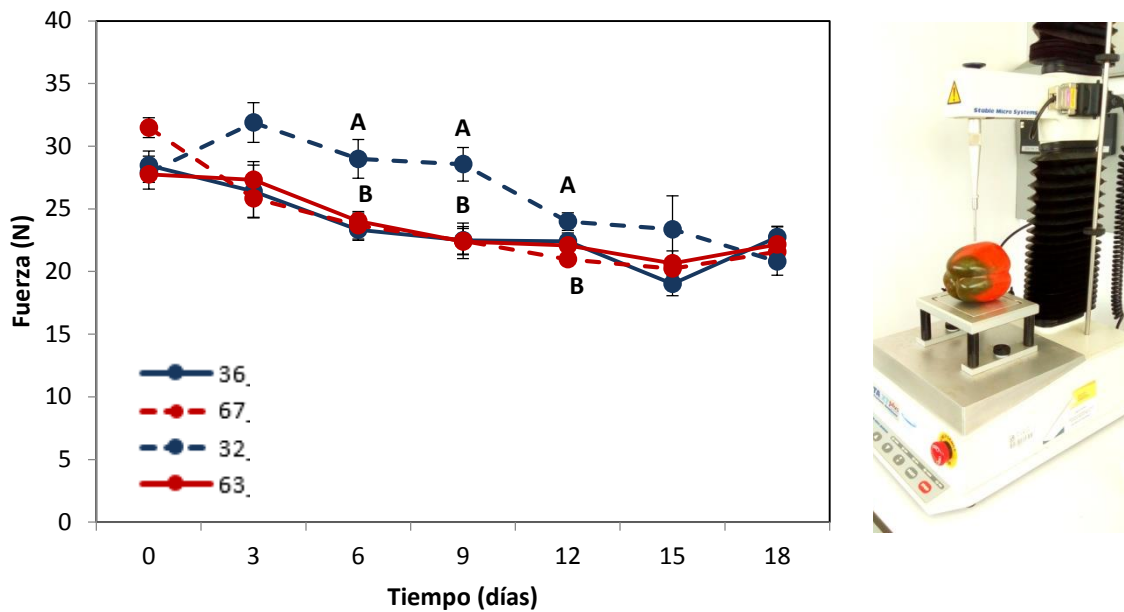


Fig. 8. Evolución de la firmeza del fruto en cuatro variedades de pimiento a lo largo de 18 días de conservación postcosecha. Se expresa la fuerza máxima para romper el pericarpio del fruto cuando se realiza un ensayo de penetración. Las barras de error representan el error estándar de la media. Valores promedio de tres repeticiones por fruto, y 4 frutos por variedad y tiempo de conservación. Letras diferentes indican diferencias significativas entre variedades para el mismo tiempo de conservación postcosecha ($p \leq 0,05$).

Nuestros resultados son similares a los detectados en otras variedades de pimiento. Cheng et al. (2008) observaron que los cambios en la firmeza del fruto eran muy parecidos entre distintas líneas de pimiento evaluadas, y que la firmeza va disminuyendo progresivamente desde el estado de rojo al 50% (donde los valores de firmeza son más elevados) hasta completar la maduración. Los valores de firmeza más baja se alcanzan en los últimos días de conservación, cuando el fruto ha perdido al menos el 45% de su peso inicial (Díaz et al., 2007). En nuestro ensayo no hemos observado un máximo de firmeza en el estadio de rojo al 50%, sino que la firmeza de los frutos fue máxima el día de la cosecha (estado de verde maduro), y se redujo progresivamente a lo largo del periodo de conservación.

La firmeza de una sección del pericarpio se muestra en la Figura 9. En este caso, no hemos detectado reducciones en la firmeza del pericarpio de los frutos a lo largo del período de conservación postcosecha de ninguna de las variedades estudiadas. Además, no se han detectado variaciones significativas entre los frutos de las distintas variedades, ya que las desviaciones

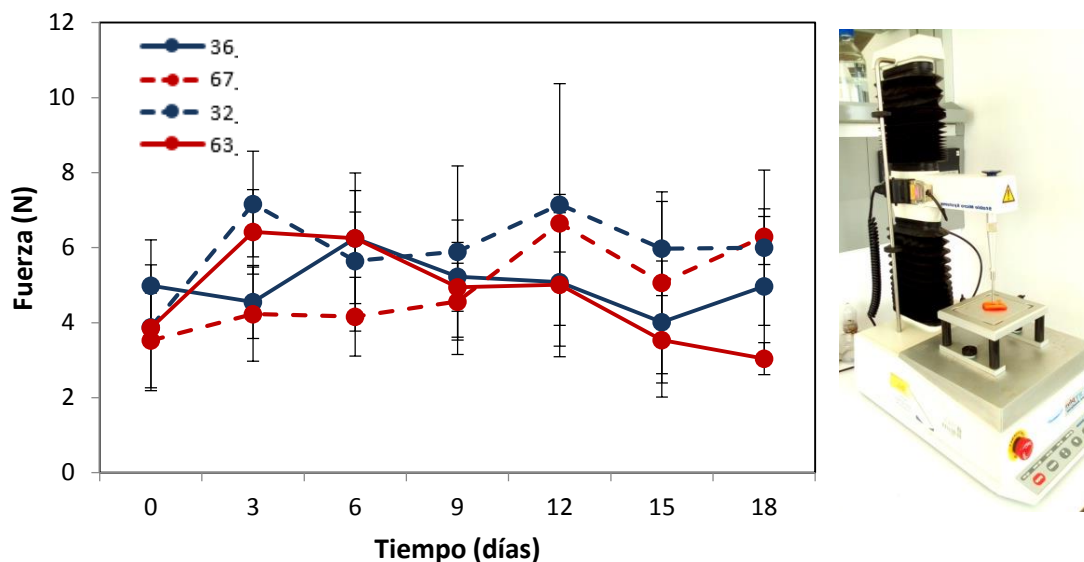


Fig. 9. Evolución de la firmeza del pericarpio del fruto de pimiento en cuatro variedades tipo California. La firmeza se ha estimado como la fuerza máxima para penetrar 4 mm una sección del pericarpio del fruto. Las barras de error representan el error estándar. Los datos son los valores promedio de tres repeticiones técnicas y 4 frutos por variedad y tiempo de conservación.

estándar entre las medidas fueron muy grandes. En cuanto al perfil de la curva, se observó que los frutos de las variedades 32 y 67 fueron más similares, con una firmeza del pericarpio ligeramente superior a los de las variedades 36 y 63 (Fig. 9). A la luz de los resultados, no resulta que la firmeza del pericarpio disminuya con el tiempo, tal y como ocurría en el fruto entero, sugiriendo que esta firmeza no está relacionada con el grado de maduración y/o senescencia del fruto de pimiento.

5.2. Evolución de la respiración y la producción de etileno durante la postcosecha de cuatro variedades de pimiento

5.2.1. Perfil de producción de etileno

La evolución de la producción de etileno a lo largo del tiempo de conservación postcosecha se muestra en la Figura 10. La mayor producción de etileno se produce en los estadios más tempranos de maduración del fruto (verde maduro) hasta que el fruto tiene aproximadamente el 30-40% de su superficie roja. A partir de ese momento, la producción de etileno disminuye conforme el fruto alcanza un estado más maduro hasta casi el 100% en rojo. Cuando el fruto alcanzaba más del 50%

de su superficie en rojo, la producción de etileno fue muy baja o igual a 0. Después del noveno día de conservación, la producción de etileno fue 0 hasta la completa maduración de los frutos.

Nuestros resultados indican la existencia de dos perfiles de producción de etileno durante la postcosecha de pimiento a 24 °C. Los frutos de las variedades 32 y 36 produjeron más etileno en los estadios de verde maduro, y su producción fue disminuyendo progresivamente a lo largo del tiempo. Por otro lado, los frutos de las variedades 63 y 67 apenas produjeron etileno durante su conservación postcosecha, especialmente la variedad 63, donde no detectamos etileno en ninguno de los tiempos de conservación (Fig. 10). El análisis estadístico reveló diferencias significativas en la producción de etileno de los dos tipos de variedades, las que producen más etileno y las que producen poco en los días 2, 3 y 5 de conservación postcosecha (Fig. 10).

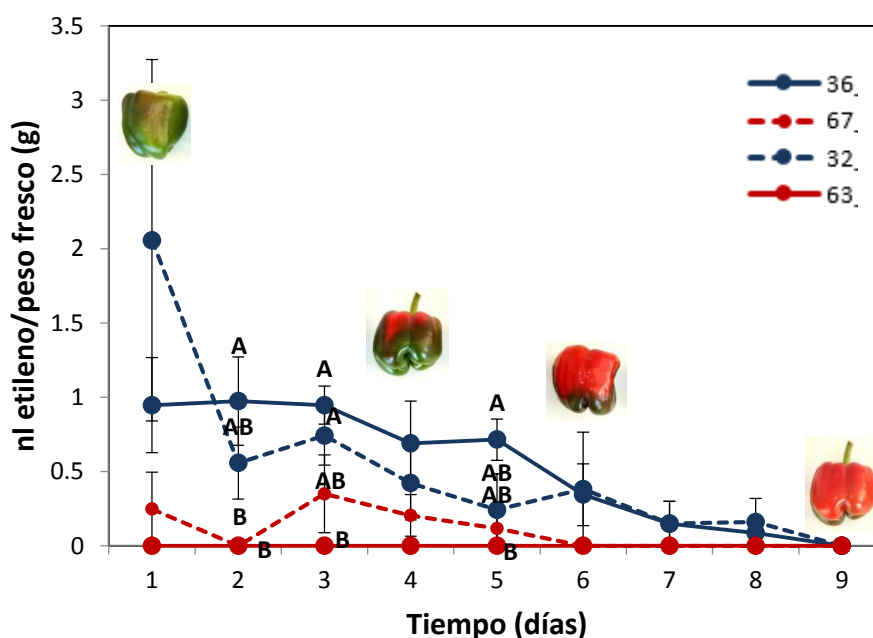


Fig. 10. Evolución de la producción de etileno del fruto a lo largo del periodo de conservación postcosecha en cuatro variedades de pimiento tipo California. Las barras de error representan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre variedades para el mismo tiempo de conservación postcosecha ($p \leq 0,05$). Valores promedio de cuatro réplicas y 4 frutos/réplica en cada variedad y tiempo de conservación.

Estos resultados de producción de etileno están relacionados con la velocidad de maduración de los frutos de pimiento. De hecho, los frutos de las variedades que produjeron más etileno durante los primeros estadios de maduración fueron aquellos que viraban más rápido al rojo (36 y 32), mientras que los de las variedades que produjeron menos etileno (63 y 67) tardaron más tiempo en virar al rojo y madurar.

Los frutos no climatéricos no suelen mostrar incremento en la producción de etileno durante la maduración, y sus patrones de respiración cambian muy lentamente durante la postcosecha (Saltveit, 1993). A pesar de ello, en fresa, que es fruto modelo de maduración no climatérica, la concentración de etileno también es relativamente alta en frutos verdes, disminuyendo en frutos blancos y aumentando ligeramente en el fruto maduro rojo. Además, éste último aumento está acompañado por una mayor tasa de respiración como la que se produce en frutos climatéricos al inicio de la maduración (Iannetta et al., 2006).

Según algunos autores, la producción de etileno en pimiento rojo es más alta que en otros estados de maduración, aunque sigue siendo más baja que la necesaria para inducir la producción autocatalítica de etileno (Villavicencio et al., 2001). En un estudio previo de postcosecha en frutos de pimiento cv. Kulai en diferentes estados de maduración, se observó que, aunque los frutos tenían una tasa muy baja de producción de etileno, esta producción, así como la actividad ACO y la respiración del fruto, aumentaban al principio de la maduración hasta alcanzar un pico en estado del 50% rojo (Tan et al., 2012). Gross et al., (1986) evaluaron los cambios bioquímicos durante la postcosecha en *C. annuum*, y aunque no detectaron producción de etileno, observaron un incremento en la respiración. Este pico se produce en el estado de 50% rojo de la fruta, por lo que concluyeron que este cambio estaba asociado a la senescencia, más que un pico climatérico de respiración. Villavicencio et al., (2001) sugieren que quizás *Capsicum* constituya un grupo intermedio evolutivo entre frutos climatéricos y no climatéricos como una consecuencia de las prácticas de mejora y selección. Cada cultivar tendría un patrón particular de expresión de características tales como la evolución del etileno y de CO₂ durante la maduración.

Villavicencio et al., (2001) también detectaron diferencias en la producción de etileno interno en frutos de pimiento de dos variedades de pimiento (Camelot y King Arthur) durante su maduración en planta. Dependiendo de la variedad, se observó que el etileno alcanzaba su máximo en el estado de verde maduro o bien incrementaba progresivamente hasta completar la maduración. Por otro lado, el estudio de Thang et al. (2007) entre tres tipos de cultivares de *Capsicum*, sugiere que, a pesar de las diferencias morfológicas entre ellos, su comportamiento fue muy similar y típico de frutos no climatéricos. Nuestros datos descartan la existencia de un pico de etileno en frutos con un 50% de su superficie roja, aunque hemos detectado diferencias varietales en el nivel y perfil de producción de etileno en el fruto. Las dos variedades de maduración rápida producen más etileno en el estado de verde maduro (antes de que se inicie el viraje del color), y éste va disminuyendo progresivamente durante la maduración del fruto. En las dos variedades de maduración lenta, sin

embargo, la producción de etileno fue muy baja o indetectable durante todo el periodo de conservación postcosecha.

5.2.2. Perfil de producción de CO₂ en el fruto

Los perfiles de producción de etileno fueron muy similares en los frutos de las cuatro variedades estudiadas (Fig. 11). La tasa de respiración máxima se observa inmediatamente después de la cosecha, y a partir de ahí los frutos disminuyen progresivamente su tasa de respiración durante su conservación postcosecha. La respiración del fruto disminuye más durante los primeros 4 días de conservación postcosecha (Fig. 11). Los frutos de dos de las variedades (32 y 67) produjeron más CO₂ que los de las otras (36 y 63), con diferencias significativas entre las variedades 63 y 67 a los 3, 4, 6, 7 y 8 días de la cosecha (Fig. 11).

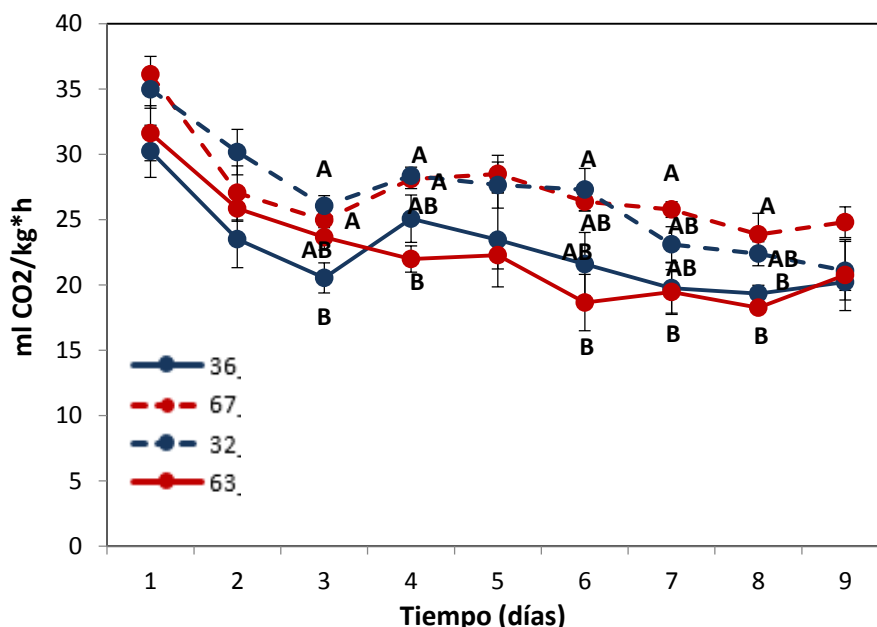


Fig. 11. Perfil de producción de CO₂ en los frutos de cuatro variedades de pimiento tipo californi lo largo del tiempo de conservación postcosecha. Las barras de error representan el error estándar de la media. Letras diferentes indican diferencias significativas entre variedades de acuerdo con la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). Valores promedio de cuatro réplicas (4 frutos/réplica) por variedad y tiempo de conservación.

Aunque los frutos de las variedades estudiadas han mostrado todos el mismo perfil de respiración, este perfil no es el mismo en todas las variedades. Los frutos del *C. annuum* cv. Papri Queen, también producen muy bajas concentraciones de CO₂ interno en frutos cosechados en estado verde maduro y un descenso notable de la concentración durante los primeros días (Thang et al., 2007). Sin embargo, los frutos de *C. annuum* cv. Caysan mostraron un pico en la producción de CO₂ que coincide con un pico de etileno en el mismo día de conservación, pero va disminuyendo durante el tiempo de almacenamiento. Esto se produce cuando el fruto se cosecha en estado B (break) y no en verde

maduro. Al mismo tiempo comprobó que la producción de CO₂ interno de frutos en planta es más elevada que la que presentan los frutos cosechados.

En otros estudios también se ha observado que producción de CO₂ en frutos de pimiento cosechados en estado verde maduro también es más alta que en otros estadios, y que la producción de CO₂ va disminuyendo a lo largo de la maduración postcosecha, alcanzando los valores más bajos cuando el fruto ha virado a rojo (Villavicencio et al., 2001). Cuando la maduración se produce en planta, sin embargo, los frutos de las variedades estudiadas produjeron un pico climatérico de CO₂ y de etileno en todos los cultivares, probablemente debido a las interacciones entre vías biosintéticas cuando los frutos están expuestos a la luz (Villavicencio et al., 2001).

Por lo que respecta a los niveles de producción de CO₂, destacar que estudios previos han indicado que los frutos de los tipos varietales menos domesticados, como Chiltepin y Tabasco, producen más CO₂ que otros tipos domesticados, pero la producción de etileno no se modifica (Andrews, 1995). Debido a la diversidad del género *Capsicum*, es difícil generalizar, pero las variaciones en la producción de etileno y las tasas de respiración entre los cultivares podrían influir en las condiciones de manipulación, envasado y almacenamiento postcosecha. Podría ser una buena gestión considerar el tipo de pimiento cuando se diseñan sistemas de conservación postcosecha (Villavicencio et al., 1999).

5.3. Efecto del etileno sobre diferentes parámetros de calidad postcosecha en cuatro variedades de pimiento

En esta apartado vamos a analizar el efecto del etileno sobre algunos parámetros postcosecha como el tiempo de maduración, el porcentaje de frutos rojos, la firmeza del fruto, y el contenido en sólidos solubles o grados Brix, evaluando dichos parámetros a lo largo del tiempo de conservación, cada tres días.

5.3.1. Efecto del etileno sobre la maduración del fruto

El tratamiento de los frutos de pimiento con etileno externo aceleró la maduración del fruto en las cuatro variedades estudiadas. El tiempo medio de maduración del fruto disminuyó en las cuatro variedades (Fig. 12), lo que indica que el etileno es capaz de acelerar el viraje y maduración del fruto en pimiento. A pesar de ello, y dada la gran variación en el tiempo de maduración de los diferentes

frutos en una misma variedad, no se detectaron diferencias significativas en el tiempo medio de maduración de los frutos control y tratados con etileno de las variedades 36 y 63 (Fig. 12). En las otras dos variedades, el tiempo medio de maduración disminuyó significativamente en los frutos tratados con etileno exógeno (Fig. 12).

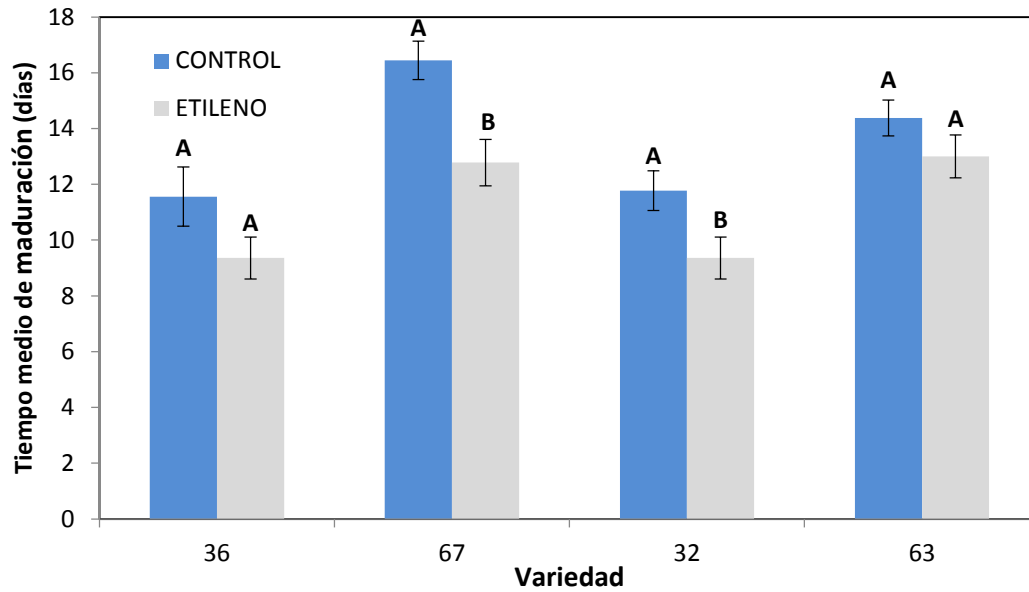


Fig. 12. Tiempo medio de maduración de los frutos en cuatro variedades de pimiento tipo california. Las barras de error representan el error estándar de la media. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamiento y control para los frutos de cada una de las variedades.

Las Figuras 13 y 14 se muestran los frutos de las diferentes variedades a los 3 y 6 días después del tratamiento con etileno. Nótese que los frutos de todas las variedades fueron sensibles al tratamiento, acelerando el viraje al rojo asociado con la maduración.

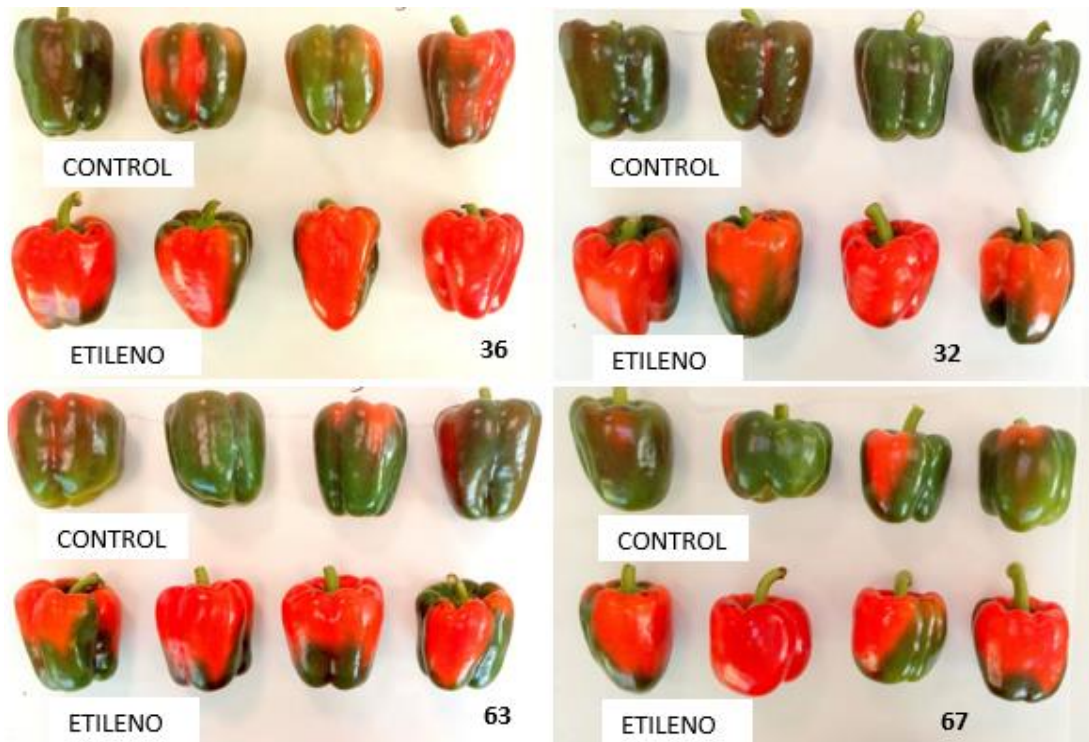


Fig. 13. Efecto del tratamiento externo con etileno sobre el viraje de los frutos de pimiento de cuatro variedades tipo california. Las fotografías de los frutos se hicieron a los 3 días después del tratamiento.

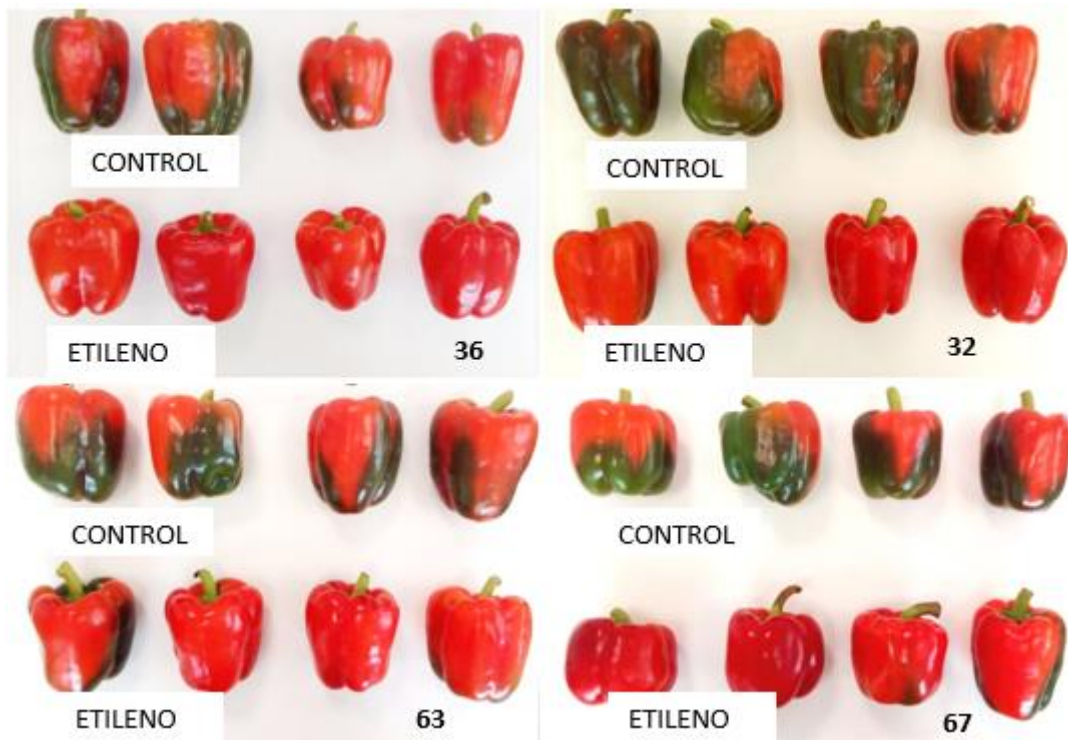


Fig. 14. Efecto del tratamiento con etileno externo sobre el viraje de los frutos de cuatro variedades de pimiento tipo California a los 6 días después del tratamiento con etileno

Los efectos del tratamiento resultan más claros cuando analizamos la acumulación de frutos rojos maduros a lo largo de la postcosecha (Fig. 15). A los 18 días después del tratamiento, el 100% de los frutos tratados con etileno de todas las variedades habían alcanzado el estadio de rojo maduro, aunque las variedades de maduración rápida (32 y 36) lo alcanzaron 3 días antes (Fig. 15). En el grupo control, sin embargo, solo el 40% de los frutos de las variedades de maduración más lenta (63 y 67) y el 80% de los frutos de las variedades de maduración más rápida (32 y 36) alcanzaron el estadio de rojo maduro 18 días después del tratamiento (Fig. 15), demostrando que el etileno es capaz de acelerar la maduración de todas las variedades, pero especialmente el de aquellas que tienen una maduración de fruto más lenta. En la variedad 36 es donde las curvas de acumulación de frutos rojos maduros del grupo control y del tratado con etileno quedan más próximas (Fig. 15), lo que indica que los frutos de esta variedad parecen menos sensible al etileno. Lo contrario ocurre con la variedad 67, donde la distancia entre las curvas de maduración del grupo de frutos tratados y control están más separadas (Fig. 15).

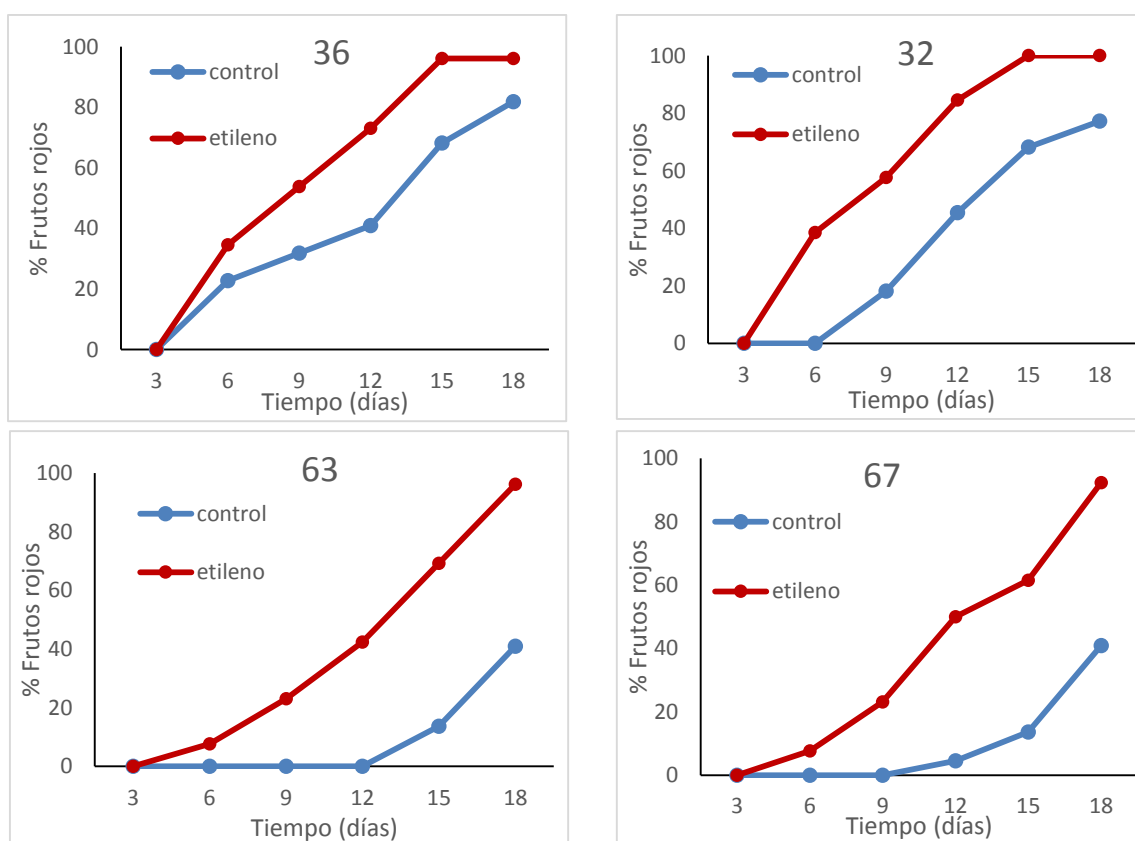


Fig. 15. Efecto del etileno sobre la tasa de acumulación de frutos rojos maduros a lo largo del periodo de conservación postcosecha en cuatro variedades de pimiento tipo california. Los frutos se trataron con etileno o aire (control) inmediatamente después de la cosecha, y posteriormente se conservaron a 24 °C durante un total de 18 días.

Otros estudios han demostrado que el etileno acelera la maduración de los frutos de pimiento. Thang et al., (2007) demostró que la aplicación de etefón a través del pedúnculo de los frutos durante 10 días consecutivos en distintas variedades de pimiento dulce promovía la maduración en frutos cosechados en estado verde maduro. Para que el etileno exógeno produzca un efecto significativo en la maduración del pimiento es necesario que se coseche en estado verde maduro en adelante, cuando ya se ha iniciado la síntesis de carotenoides (Marty et al., 2005; Montalvo-González et al., 2009). Fox et al. (2005) también observaron que los frutos de pimiento tipo California en diferentes estadios de maduración también aceleran su maduración cuando se exponen a un continuo flujo de etileno de 100 $\mu\text{l/l}$ a 20°C, aunque los que se cosecha en estado verde inmaduro no son capaces de alcanzar la completa maduración. En otros cultivares, sin embargo, los frutos en estadio de verde maduro o superior no experimentan una maduración más rápida cuando se tratan con etileno exógeno (Pretel et al., 1995; Molinari et al., 1999), lo que sugiere que el efecto del etileno sobre la maduración de los frutos depende del tipo de cultivar (Fox et al., 2005). Estas diferencias también se han observado entre variedades de *C. annum*, *C. baccatum* y *C. frutescens* (Pereira et al., 2008).

El efecto del etileno sobre el viraje de color en los frutos de las cuatro variedades estudiadas indica que esta hormona regula positivamente la biosíntesis de carotenoides en el fruto no climatérico de pimiento. En un estudio de biosíntesis de carotenoides durante el desarrollo del tomate, Lois et al. (2000) revelaron que la presencia de metileritritol, precursor del inicio de la biosíntesis de carotenoides, es necesaria para la maduración. Es posible que en los frutos inmaduros de pimiento, este precursor esté ausente o a muy baja concentración, impidiendo que estos frutos viren completamente cuando se tratan con etileno exógeno (Montalvo-González et al., 2009). Rodrigo y Zacarías (2007) también han demostrado que el etileno juega un papel fundamental en la síntesis de carotenoides de los frutos no climatéricos de cítricos.

5.3.2. Efecto del etileno sobre la firmeza del fruto

El tratamiento con etileno exógeno de los frutos de pimiento no alteró la firmeza de los frutos en ninguna de las variedades estudiadas (Tabla 2). Como era de esperar, la firmeza de los frutos en todas las variedades disminuyó a lo largo del tiempo, pero no se vio afectada significativamente en los frutos que fueron tratados con etileno. Estos resultados implican que etileno no produce cambios en las características morfológicas de la pared celular del fruto y no daña la integridad del mismo aunque acelere el proceso de maduración.

Tabla 2. Efecto del etileno sobre la firmeza de los frutos (Newton) de cuatro variedades de pimiento tipo California

Variedad	Tratamiento	Firmeza fruto					
		3d	6d	9d	12d	15d	18d
36	Control	26,40a	23,32a	22,49a	22,41a	19,01a	22,76a
	Etileno	27,64a	23,16a	22,15a	21,45a	20,94a	19,98b
32	Control	31,89a	28,98a	28,57a	23,99a	23,36a	20,79a
	Etileno	34,43a	24,21a	25,98a	22,93a	25,38a	21,81a
67	Control	25,84a	23,68a	22,44a	20,98a	20,24a	21,58a
	Etileno	28,49a	21,11a	21,26a	21,46a	19,14a	20,53a
63	Control	27,30a	24,01a	22,38a	22,07a	20,64a	22,15a
	Etileno	28,53a	26,05a	24,70a	23,77a	23,26a	21,98a

Se muestran los valores promedio de 4 frutos por variedad y tiempo de conservación postcosecha. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0,05$) para los frutos de una misma variedad.

Los ensayos de penetración de una sección del fruto tampoco demostraron ningún efecto significativo sobre la firmeza del pericarpio del fruto en ninguna de las variedades estudiadas (Tabla 3). Podemos señalar que el pericarpio del fruto de la variedad 32 es el que opone una mayor resistencia a la penetración, y por lo tanto presenta una mayor firmeza con respecto al pericarpio de los frutos en las otras tres variedades (Tabla 3).

Tabla 3. Efecto del etileno sobre la firmeza del pericarpio del fruto en cuatro variedades de pimiento tipo California

Variedad	Tratamiento	Firmeza del pericarpio					
		3d	6d	9d	12d	15d	18d
36	Control	4,55a	6,25a	5,22a	5,08a	4,02a	4,97a
	Etileno	5,31a	4,13a	4,18a	6,06a	7,22a	7,17a
32	Control	7,17a	5,65a	5,90a	7,15a	5,98a	6,00a
	Etileno	7,78a	5,86a	6,51a	6,29a	5,70a	6,15a
67	Control	4,23a	4,16a	4,56a	6,65a	5,07a	6,30a
	Etileno	6,06a	6,27a	4,34a	5,26a	5,64a	4,02a
63	Control	6,42a	6,25a	4,95a	5,01a	3,54a	3,05b
	Etileno	4,75a	4,87a	5,00a	2,95a	1,57a	6,22a

Se muestran los valores de las secciones de cuatro frutos por variedad y tiempo de conservación postcosecha. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo con la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$).

Aunque otros estudios han demostrado que el etileno es capaz de acelerar el ablandamiento de frutos climatéricos como la ciruela (Álvarez-Herrera et al., 2015) o no climatéricos como la fresa (Tian et al., 2000), en nuestro ensayo de pimiento, los frutos no redujeron significativamente su firmeza en respuesta al tratamiento con etileno.

5.3.3. Efecto del etileno sobre el contenido en sólidos solubles del fruto

En el contenido de sólidos solubles tampoco detectamos diferencias significativas entre tratamientos, a excepción de los frutos de la variedad 36 a los 3, 6 y 18 días de conservación, y en los frutos de la variedad 32 a los 3 y 6 días de conservación postcosecha (Tabla 4). Estos datos indican que, a pesar de que el etileno acelera la maduración de los frutos, esto no conlleva una mayor acumulación en el contenido de sólidos solubles de los frutos.

Tabla 4. Efecto del etileno sobre el contenido en sólidos solubles (grados Brix) de los frutos de cuatro variedades de pimiento tipo California.

Variedad	Tratamiento	Sólidos solubles totales (°Brix)					
		3d	6d	9d	12d	15d	18d
36	Control	5,25a	5,75a	5,50a	5,25a	4,25a	3,75b
	Etileno	4,25b	4,50b	5,25a	5,50a	4,75a	4,75a
32	Control	4,50a	5,25a	5,50a	5,75a	4,25a	4,50a
	Etileno	2,75b	4,25b	5,00a	5,25a	4,75a	4,75a
67	Control	5,00a	5,00a	5,25a	5,00a	5,00a	4,75a
	Etileno	3,25b	5,50a	5,00a	5,25a	5,00a	5,00a
63	Control	3,75a	4,75a	4,75a	5,25a	4,50a	4,75a
	Etileno	4,00a	5,00a	5,00a	5,00a	4,75a	5,00a

Se indican los valores promedio de cuatro frutos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$).

Resultados similares fueron obtenidos por Fox et al. (2005) y Thang (2007), que observaron que el tratamiento de los frutos con etileno no producía modificación en el contenido de sólidos solubles en pimiento. En el cultivar de pimiento california Robusta, Fox et al (2005) tampoco encontraron diferencias significativas en el contenido de sólidos solubles entre tratamientos. El contenido en sólidos solubles de frutos no climatérico como la fresa, tampoco se ven afectados por los tratamientos con etileno (Tian et al., 2000).

Por otro lado, Montalvo-González et al., (2009) observaron un efecto significativo del etileno sobre los sólidos solubles totales entre distintos grados de maduración (verde o 50% rojo) y entre tratamientos (con o sin etileno exógeno) de frutos de Chile Poblano. Los valores de °Brix en Chile Poblano fueron de entre 5,60 y 7,74, muy parecidos a los que hemos obtenido en nuestro estudio de pimiento californiano. El etileno también produce un efecto significativo sobre el contenido en sólidos solubles totales de frutos cosechados en estadio rojo de *C. baccatum* y *C. frutescens* (Pereira et al., 2008). En nuestro caso, la falta de acumulación de sólidos solubles durante la maduración del fruto y entre tratamientos podría ser debida a la falta de sincronización en la maduración de la fruta, lo que ha podido enmascarar el efecto del etileno sobre este parámetro.

5.4. Comparación de la sensibilidad al etileno de diferentes variedades de pimiento

5.4.1. Sensibilidad al etileno en fruto

La sensibilidad al etileno de cada una de las variedades estudiadas se ha estimado como el efecto de los tratamientos de etileno sobre dos parámetros que se sabe están regulados por esta hormona:

- 1) Incremento en el porcentaje de frutos rojos a los 12 días de conservación postcosecha.
- 2) Reducción en la longitud del hipocotilo y la radícula en plántulas etioladas.

La Tabla 5 recoge los resultados obtenidos para las diferentes variedades. Los frutos de las variedades de maduración más lenta fueron más sensibles al etileno que las variedades de maduración más rápida (Tabla 5), lo que podría estar asociado con una menor producción de etileno en las variedades de maduración lenta. La variedad que resultó más sensible al etileno fue la variedad 67, con un 45,46% más de frutos rojos a los 12 días de conservación tras el tratamiento. Los frutos de esta variedad fueron los que produjeron menos etileno durante su conservación postcosecha, y los que presentaron una maduración más lenta. Por otro lado, los frutos de la variedad 36 fueron los menos sensibles a etileno (Tabla 5). Estos frutos, junto con los de la variedad 32, fueron los que produjeron más etileno en el estadio de verde maduro.

Para el estudio de la sensibilidad al etileno en el estadio de plántula, se llevó a cabo un test de triple respuesta. Tras la germinación de las semillas, éstas se crecieron en una cámara oscura con aire (control) o etileno, y se estimó el porcentaje de reducción en la longitud del hipocotilo y de la raíz que producía el etileno respecto del control en cada una de las variedades a los 5 días de iniciar el tratamiento (Fig. 16).

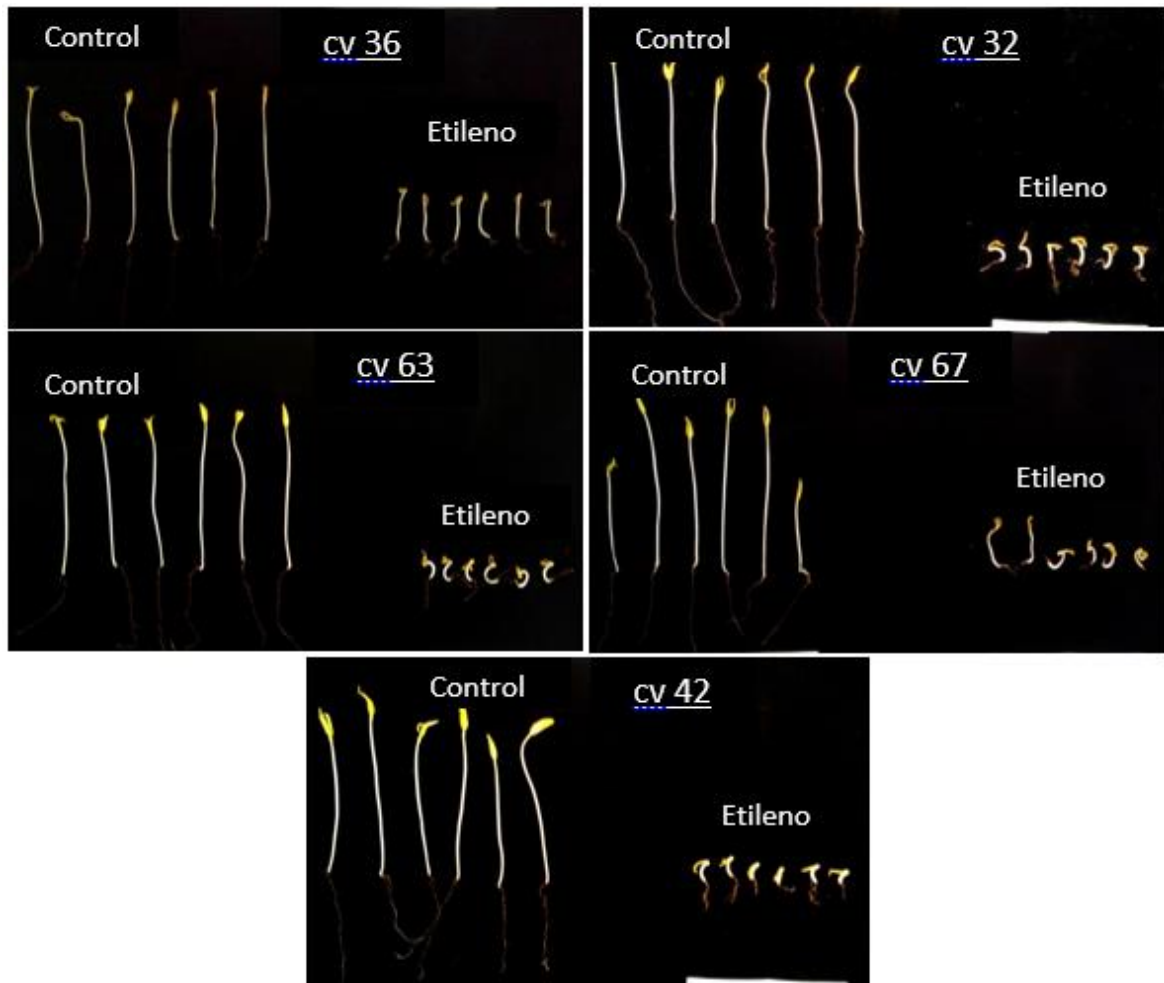


Fig. 16. Efecto del etileno sobre el crecimiento del hipocotilo y la radícula de 5 variedades de pimiento. Nótese que la variedad Sweet 42, utilizada como control en este experimento, fue la variedad más sensible al tratamiento con etileno, reduciendo más que las otras variedades la longitud de su hipocotilo y su radícula.

La variedad más insensible a etileno en cuanto a la reducción de la longitud del hipocotilo de las plántulas expuestas a etileno con respecto a las controles, fue la 36, con diferencias significativas respecto a las otras 3 variedades (Tabla 5). El porcentaje de reducción de la longitud de la radícula también demostraba que la variedad 36 era la más insensible a etileno, con un 71,30 % de reducción de longitud de radícula de las plántulas tratadas con etileno respecto al control (Tabla 5), aunque las diferencias estadísticas no fueron tan claras como en la reducción de la longitud del hipocotilo.

De acuerdo con el test de triple respuesta, la variedad Sweet 42 mostró la mayor sensibilidad al etileno de todas las variedades estudiadas, siendo la variedad que respondió al etileno con una mayor reducción en la longitud de su hipocotilo (Tabla 5). Esta variedad se ha utilizado como control porque se conocía que es muy sensible a etileno (Comunicación personal de Enza Zaden).

Tabla 5. Sensibilidad al etileno en diferentes variedades de pimiento tipo California.

Variedad	Incremento en el % de frutos rojos maduros a los 12d después del tratamiento	% Reducción longitud hipocotilo a los 5d después tratamiento	% Reducción longitud radícula a los 5d después tratamiento
36	32,17	68,08c	71,30b
32	39,17	84,56b	76,28ab
67	45,46	77,41b	86,21a
63	42,31	84,32b	75,09ab
Sweet 42		90,04a	82,22a

La sensibilidad al etileno en cada variedad se ha estimado como el aumento en el porcentaje de frutos rojos maduros, o el porcentaje de reducción en la longitud del hipocotilo o la radícula de plántulas etioladas tras el tratamiento con etileno de frutos o plántulas de cada variedad.

Este estudio demuestra diferencias en la sensibilidad a etileno en las diferentes variedades de pimiento california estudiadas. Según un estudio de Molinari et al., (1999), la ausencia de una respuesta al etileno exógeno en los cultivares de pimiento Triple 4 y Kelvin, sugiere que en el amplio rango de germoplasma usado en programas de mejora de *Capsicum*, podemos encontrar variedades con diferente sensibilidad a etileno. El test de triple respuesta, y en especial la reducción en la longitud del hipocotilo de las plántulas etioladas en oscuridad, es de gran utilidad para determinar la sensibilidad de los distintos cultivares de pimiento al tratamiento externo con etileno. De hecho, la variedad que resultó significativamente más insensible a etileno con el test de triple respuesta (variedad 36) también fue la que mostró más insensibilidad al tratamiento de sus frutos con etileno externo. Una evaluación temprana de la respuesta de las plántulas etioladas al etileno puede ser, por tanto, útil para determinar la sensibilidad que tiene la variedad no solo en los estadios más tempranos del desarrollo de la planta, sino también en la maduración de sus frutos durante la postcosecha.

Los resultados de sensibilidad a etileno, sin embargo, no correlacionan con la velocidad de maduración que tienen los frutos de las diferentes variedades estudiadas. De hecho, la variedad 36, que es la más insensible a etileno tanto en plántula como en frutos, es aquella cuyos frutos maduran más rápidamente en ausencia de etileno externo. Por tanto, la velocidad en la maduración de los

frutos de estas variedades no está asociada con su sensibilidad a etileno sino más bien con la biosíntesis de etileno en el estadio de verde maduro, tal y como hemos observado anteriormente. Además, el hecho de que las variedades cuyos frutos producen más etileno sean también aquellas que son más insensibles al etileno, podría reducir los efectos fisiológicos del etileno externo sobre la maduración de los frutos. De acuerdo con nuestros resultados, la selección de genotipos de maduración más o menos lenta de pimiento no debería basarse en la sensibilidad del genotipo al etileno, sino más bien en la producción de etileno en los frutos verde maduros.

6. CONCLUSIONES

PRIMERA.- Las variedades de pimiento californiana difieren en el tiempo de maduración del fruto, habiéndose identificado variedades de maduración rápida y variedades de maduración lenta. Estas diferencias están basadas en el viraje del color del fruto a rojo, pero no están asociadas con la firmeza de pericarpio ni con la pérdida de peso de los frutos durante el periodo de conservación postcosecha.

SEGUNDA.- Las diferencias en la tasa de maduración de la fruta de distintas variedades de pimiento está relacionada con cambios en la producción de etileno de los frutos, de manera que los frutos de las variedades que viran a rojo y maduran más rápidamente producen más etileno que las variedades que viran y maduran más lentamente.

TERCERA.-Las variedades ensayadas muestran diferencias en la sensibilidad a etileno, que se ha estimado como el aumento en el porcentaje de frutos rojos maduros, o el porcentaje de reducción en la longitud del hipocotilo o la radícula en un test de triple respuesta. A pesar de ello, no se ha detectado correlación entre el tiempo de maduración del fruto y la sensibilidad al etileno de las diferentes variedades.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Herrera, J.G., Roza Romero, X., Reyes, A. J., 2015. Effect of ethylene on postharvest behavior of plum fruits (*Prunus salicina* Lindl.) at four stages of maturity. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 9(1):46-59.
- Andrews, J. 1995. Peppers: The domesticated *Capsicums*. Univ. Texas Press, Austin.
- Aizat, W. M., Dias, D.A., Stangoulis, J., Able, J.A., Roessner, U., Able, A.J., 2014. Metabolomics of capsicum ripening reveals modification of the ethylene related- pathway and carbon metabolism. *Postharvest Biology and Technology*, 89:19-31.
- Biale, J.B. & Young, R.E. (1981) Respiration and ripening in fruits-retrospect and prospect. *Recent Advances in the Biochemistry of Fruit and Vegetables*, 1st ed. Academic Press, London, pp. 1–39.
- Biles, C.L., M.M. Wall, & K. Blackstone. 1993. Morphological and physiological changes during maturation of New Mexican type peppers. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 118:476–480.
- Chang, C., 2016. How do plants respond to ethylene and what is its importance? *BMC Biology*, 14:7.
- Cheng, J., Shen, H., Yang, X., Yu, S., Yuan, L., Sun, Z., Sun, X., 2008. Changes in biochemical characteristics related to firmness during fruit development of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Europ. J. Hort. Sci.*, 73 (4):155-161.
- Díaz-Pérez, J.C., Muy-Rangel, M.D. & Mascorro, A.G., 2007. Fruit size and stage of ripeness affect postharvest water loss in bell pepper fruit (*Capsicum annuum* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 87:68-73.
- Dos Santos, R. S., Arge, L., Costa, S., Costa de Oliveira, A., 2015. Genetic regulation and the impact of omics in fruit ripening. *Plant Omics*, 8(2):78-88.
- Elibox, W., Meynard, C.P. & Umaharan, P., 2015. Morphological changes associated with postharvest fruit deterioration and physical parameters for early determination of shelf life in *Capsicum chinense* Jacq. *HortScience*, 50(10):1537-1541.
- Finger, F.L. & Pereira, G.M., 2016. Physiology and postharvest of pepper fruits. *Production and Breeding of Chili Peppers (Capsicum spp.)*, pp. 27-40.
- Fox, J.A., Del Pozo-Insfran, D., Lee, J.H., Sargent, S.A., Talcott, S.T., 2005. Ripening- induced chemical and antioxidant changes in bell peppers as affected by harvest maturity and postharvest ethylene exposure. *HortScience*, 40(3):732-736.
- Gross, K., Watada, A.E., Kang, M.S., Kim, S.D., Kim, K.S., Lee, S.W., 1986. Biochemical changes associated with the ripening of hot pepper fruit. *Physiol. Plant*, 66:31–36.
- Hiwasa-Tanase, K. & Ezura, H. (2014). Climacteric and non-climacteric ripening. *Fruit Ripening, Physiology, Signalling and Genomics*, 1–14.

- Iannetta P.P.M., Laarhoven L-J., Medina-Escobar, N., James, E.K., McManus, M.T., Davies, H.V., Harren, F.J.M., 2006. Ethylene and carbon dioxide production by developing strawberries show a correlative pattern that is indicative of ripening climacteric fruit. *Physiologia Plantarum*, 127:247–259.
- Kissinger, M., Tuvia-Alkalai, S., Shalom Y., Fallik, E., Elkind, Y., Jenks, M.A., 2005. Characterization of physiological and biochemical factors associated with postharvest water loss in ripe pepper fruit during storage. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 130:735–741.
- Lois, L.M., Rodríguez-Concepción, M., Gallego, F., Campos, N., Boronat, A., 2000. Carotenoid biosynthesis during tomato fruit development: regulatory role of 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase. *Plant Journal*, 22:503-513.
- Lurie, S., Shapiro, B. & Ben-Ychoshua, S., 1986. Effects of water stress and degree of ripeness on rate of senescence of harvested bell pepper fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 111:880–885.
- Martínez-González, M.E., Balois-Morales, R., Alia-Tejagal, I., Cortés-Cruz, M.A., Palomino-Hermosillo, Y.A., López-Guzmán, G.G., 2017. Postharvest fruits: maturation, softening and transcriptional control. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9:4089-4101.
- Marty, I., Bureau, S., Sarkissian, G., Gouble, B., Audergon, J.M., Albagnac, G., 2005. Ethylene regulation of carotenoid accumulation and carotenogenic gene expression in colour-contrasted apricot varieties (*Prunus armeniaca*). *Journal of Experimental Botany*, 56:1877-1886.
- Molinari, A.F., R. de Castro, M., Antoniali, S., Pornchaloempong, P., Fox, A.J., Sargent, S.A., 1999. The potential for bell pepper harvest before full color development. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, 112:143–146.
- Montalvo-González, E., González-Espinoza, N.G., García-Galindo, H.S., Tovar-Gómez, B., Mata-Montes de Oca, M., 2009. Efecto del etileno exógeno sobre la desverdización del chile 'Poblano' en postcosecha. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 15(2):189-197.
- Pech, J.C., Bouzayen & M., Latché, A., 2008. Climacteric fruit ripening: Ethylene-dependent and independent regulation of ripening pathways in melon fruit. *Plant Science*, 175:114-120.
- Pech, J.C., Purgato, E., Bouzayen, M., Latché, A., 2012. Ethylene and fruit ripening. *Annual Plant Reviews*, 44:275-304.
- Pech, J.C., Mattoo, A., Bouzayen, M., Nath, P., 2014. Fruit ripening: *Physiology, Signaling and Genomics*. CABI.
- Pereira, G.M., Finger, F.L., Dias Casali, V.W., Brommonschenkel, S.H., 2008. Influência do tratamento com etileno sobre o teor de sólidos solúveis e a cor de pimentas. *Bragantia*, vol. 67, no. 4.
- Pretel, M.T. Serrano, M., Amoros, A., Riquelme, F., Romojaro, F., 1995. Non involvement of ACC and ACC oxidase activity in pepper fruit ripening. *Postharvest Biology and Technology*, 5:295-302.

- Rodrigo, M.J. & Zacarías, L., 2007. Effect of postharvest ethylene treatment on carotenoid accumulation and the expression of carotenoid biosynthetic genes in flavedo of orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck) fruit. *Postharvest Biology and Technology*, vol. 43:14-22.
- Saltveit, J.R., 1993. Internal carbon dioxide and ethylene levels in ripening tomato fruit attached to or detached from the plant. *Physiol. Plant*, 89:204–210.
- Tan, C.K., Ali, Z.M., Zainal, Z., 2012. Changes in ethylene production, carbohydrase activity and antioxidant status in pepper fruits during ripening. *Scientia Horticulturae*, vol. 142, pp. 23-31.
- Thang, 2007. Ripening behaviour of capsicum (*Capsicum annuum* L.) fruit. Universidad de Adelaide, Australia.
- Tian, M.S., Prakash, S., Elgar, H.J., Young, H., Burmeister, D.M., Ross, G.S., 2000. Responses of strawberry fruit to 1-Methylcyclopropene (1-MCP) and ethylene. *Plant growth regulation*, 32:83-90.
- Villavicencio, L., Blankenship, S.M., Sanders, D.C., Swallow, W.H., 1999. Ethylene and carbon dioxide production in detached fruit of selected pepper cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 124(4):402-406.
- Villavicencio, L., Blankenship, S.M., Sanders, D.C., Swallow, W.H., 2001. Ethylene and carbon dioxide concentrations in attached fruits of pepper cultivars during ripening. *Scientia Horticulturae*, 91:17-24.