



Postharvest behavior of *Sechium edule* and expression of ACS4, ETR1 and MAPK4 in fruits of different developmental stages

Comportamiento postcosecha de *Sechium edule* y expresión de ACS4, ETR1 y MAPK4 en frutos de diferentes etapas de desarrollo

Rosalía Núñez-Pastrana¹, Laura Silverio-García¹, Luz I. Rojas-Avelizapa¹, Régulo C. Llarena-Hernández¹, Ricardo Serna-Lagunes¹, Alma R. Solano-Báez², José R. Flores-González¹, Carlos A. Cruz-Cruz^{3*}

¹Unidad de Manejo y Conservación de Recursos Genéticos, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Amatlán de los Reyes 94945, Veracruz, Mexico.

²Departamento de Parasitología Agrícola, Universidad Autónoma de Chapingo. Kilómetro 38.5, carretera México-Texcoco, Chapingo, Texcoco, CP. 56230, Edo de México, Mexico.

³Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Veracruzana, Prolongación de Oriente 6 # 1009, Orizaba 94340, Veracruz, Mexico.

*Corresponding author

E-mail address: calcruz@uv.mx (C. A. Cruz-Cruz)

Article history:

Received: 26 January 2019 / Received in revised form: 7 April 2019 / Accepted: 4 May 2019 / Published online: 1 July 2019.

<https://doi.org/10.29267/mxjb.2019.4.3.41>

ABSTRACT

Mexico has a high phenotypic diversity of chayote (*Sechium edule*), which is grouped into approximately 11 varietal groups, of which, the Smooth green, Cambray and Negro Xalapa chayotes, are the most commercialized in the center of Veracruz. It is important to identify the varietal groups with outstanding characteristics during postharvest, and to analyze the expression of genes during the physiological development of the fruits. The loss of fresh weight, germination and percentage of diseased fruits in the three varietal groups was determined during postharvest. In Smooth green chayote, the expression of ACS1, ACS4, ETR1 and MAPK4 genes was evaluated in fruits of different ages. There was no significant difference in fresh weight loss among the three varietal groups, Negro

Xalapa was the one that germinated with greater speed, and Smooth green presented higher percentage of diseased fruits. *MAPK4* and *ETR1* were expressed in low level in all analyzed fruits. However, *MAPK4* expression levels increased in fruits of younger age. *ETR1* expression levels increased in fruits of one and 2.5 weeks postanthesis, and a low expression level was observed in fruits of 1.5 and 4 weeks postanthesis. *ACS1* was not expressed in the fruits analyzed, and *ACS4* was only expressed in diseased fruits.

Keywords: *ACS4*, chayote, fruit development, *ETR1*, *MAPK4*.

RESUMEN

México posee una alta diversidad fenotípica del chayote (*Sechium edule*), el cual se agrupa en aproximadamente 11 grupos varietales, de los cuales, el chayote Verde liso, Cambray y Negro Xalapa, son los que en mayor nivel se comercializan en el centro de Veracruz. Es importante identificar los grupos varietales con características sobresalientes durante la postcosecha, y analizar la expresión de genes durante el desarrollo de los frutos. Se determinó la pérdida de peso fresco, germinación y porcentaje de frutos enfermos en los tres grupos varietales, durante la postcosecha. En chayote Verde liso, se evaluó la expresión de los genes *ACS1*, *ACS4*, *ETR1* y *MAPK4*, en frutos de distintas edades. No hubo diferencias significativas en la pérdida de peso fresco entre los tres grupos varietales, el Negro Xalapa fue el que germinó con mayor velocidad, y el Verde liso presentó mayor porcentaje de frutos enfermos. La *MAPK4* y *ETR1* se expresaron en bajo nivel en todos los frutos analizados; sin embargo, la *MAPK4* se expresó más en los frutos de menor edad, y *ETR1*, se expresó más en frutos de una y 2.5 semanas postantesis, y menos en frutos de 1.5 y 4 semanas postantesis; la *ACS1* no se expresó en los frutos analizados, y la *ACS4* se expresó solamente en frutos enfermos.

Palabras clave: *ACS4*, chayote, desarrollo del fruto, *ETR1*, *MAPK4*.

1. INTRODUCCIÓN

El chayote (*Sechium edule*) es una cucurbitácea originaria de Mesoamérica, cuyo fruto se utiliza para el consumo humano. Su producción ha ido en aumento en México y Costa Rica, quienes se posicionan como los principales exportadores a nivel mundial. El chayote posee importantes propiedades nutraceuticas, antimicrobianas y medicinales (Ordoñez *et al.*, 2003; Ordoñez *et al.*, 2006; Salazar-Aguilar *et al.*, 2017; Sulaiman *et al.*, 2013). En México existen diversos grupos varietales que presentan diversidad fenotípica y molecular (Abdelnour & Rocha, 2008; Avendaño-Arrazate *et al.*, 2012; Machida-Hirano *et al.*, 2015); lo que representa una rica fuente de recursos genéticos que necesita ser caracterizada para conocer las potencialidades de cada grupo varietal. Durante la vida de anaquel de los frutos se pueden presentar diversos fenómenos que afectan su

calidad, ocasionando su rechazo y pérdidas económicas para los productores. El principal problema es el desarrollo de enfermedades ocasionadas especialmente por hongos y oomicetos, dentro de los cuales se han reportado: *Ascochyta phaseolorum*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium sambucinum*, *Micovellosiella cucurbiticola*, *Phoma cucurbitacearum* y *Phytophthora capsici* (Olguín-Hernández *et al.*, 2011; Olguín-Hernández *et al.*, 2013; Watson-Guido *et al.*, 2016). Otro problema es la viviparidad de los frutos de chayote (Aung *et al.*, 2004), la cual se define como el crecimiento prematuro y continuo de la descendencia cuando aún está unida al tejido parental materno (Elmqvist & Cox, 1996), y a pesar de ser una característica biológica de gran relevancia para la supervivencia de la especie, a nivel comercial es indeseable, ya que disminuye la vida de anaquel y la calidad de los frutos (Aung *et al.*, 2004).

Las fitohormonas como el ácido abscísico, el etileno, las giberelinas, las auxinas, las citoquininas y los brasinoesteroides ejercen un papel regulatorio durante la germinación de las semillas (Miransari & Smith, 2014); existen reportes sobre la acumulación de algunas de ellas, como el ácido indol-3-acético (AIA) libre y conjugado en diferentes partes de la semilla del chayote, observándose una mayor acumulación de AIA conjugado en el endospermo y los tegumentos, la cual coincidió con la fase de mayor crecimiento de la semilla (Di Gregorio *et al.*, 1995). Por otra parte, se ha observado que la aplicación de giberelinas promueve la germinación en frutos de chayote, mientras que un antagonista de esta fitohormona, el tetciclacis, la inhibe (Aung *et al.*, 2004). Cadena-Íñiguez *et al.* (2006), determinaron que la aplicación de 1-metilciclopropeno, un inhibidor de la percepción del etileno, inhibía en un 30% la germinación de frutos de chayote, y en combinación con una cubierta cerosa disminuía considerablemente la pérdida de peso durante un almacenamiento en frío, indicando una participación activa del etileno en los procesos de germinación y senescencia frutal.

Debido al papel fundamental que desempeñan las fitohormonas en estos eventos fisiológicos, es importante evaluar la expresión de genes que participan en la síntesis o ruta de señalización de las fitohormonas, para identificar genes clave que regulen el desarrollo y comportamiento postcosecha de los frutos de chayote; ya que, a pesar de que se han reportado genes que regulan las respuestas de las plantas frente al ataque por patógenos (Thatcher *et al.*, 2005; Koornneef & Pieterse, 2008), o involucrados en la germinación de las semillas (Bassel *et al.*, 2011; Holdsworth *et al.*, 2008), o en la maduración y senescencia de los frutos (Gapper *et al.*, 2013; Kou *et al.*, 2012; Kuang *et al.*, 2012); esta información es nula en el chayote.

El objetivo de este trabajo fue primero caracterizar el comportamiento postcosecha de tres grupos varietales de chayote, para posteriormente, evaluar la expresión de cuatro genes relacionados con la síntesis y ruta de señalización del etileno, dos ACC sintasas (*ACS1* y *ACS4*), que participan en la síntesis de etileno, un receptor del etileno (*ETR1*), y una *MAPK4*, que ha sido asociada con la respuesta de las plantas a diversos tipos de estrés (Taj *et al.*, 2010), en frutos del chayote Verde liso en diferentes estadios de desarrollo y que mostraban síntomas de enfermedad.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Material biológico

Se utilizaron chayotes de los grupos varietales: Verde liso, Cambray y Negro Xalapa, cosechados en madurez hortícola, en Rincón Grande, Orizaba, Veracruz, en mayo de 2018. Se utilizaron 20 frutos de cada grupo varietal, que fueron almacenados durante 20-30 días en un anaquel a temperatura ambiente, y fueron monitoreados cada cinco días, para evaluar la pérdida de peso fresco, el crecimiento radicular y el porcentaje de frutos enfermos.

Para el análisis de la expresión de genes, se etiquetaron flores femeninas durante la antesis, del grupo varietal Verde liso (Fig. 1); posteriormente, se cosecharon cinco frutos de cuatro edades distintas: 1, 1.5, 2.5 y 4 semanas postantesis (Fig. 2). Los frutos de 2.5 semanas postantesis comenzaban a germinar, y los de 4 semanas postantesis ya tenían un pequeño tallo y hojas. Inmediatamente después de cosechados, se cortó la mayor parte del pericarpio de cada fruto, y solamente se dejó una capa de aproximadamente 2 cm de grosor de mesocarpio que rodeaba a la semilla, este tejido se congeló rápidamente en nitrógeno líquido (NL₂) y fue trasladado a la Unidad de Manejo y Conservación de Recursos Genéticos de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Veracruzana, para realizar la extracción de ARN y evaluar la expresión de genes.

2.2. Determinación de la pérdida de peso, germinación y porcentaje de frutos enfermos

La pérdida de peso fresco se determinó como porcentaje de acuerdo a la metodología descrita por Cadena-Íñiguez *et al.* (2006), se realizaron las evaluaciones cada cinco días durante un periodo de 20 días. El proceso de germinación se monitoreó registrando la longitud de la raíz que emergía de cada fruto a lo largo del almacenamiento postcosecha; y el porcentaje de frutos enfermos se determinó cuantificando los frutos que presentaban algún síntoma de enfermedad; estas dos últimas determinaciones se realizaron cada cinco días durante 30 días. Se realizó un diseño experimental completamente al azar, con dos repeticiones y diez réplicas. Los resultados de la pérdida de peso fresco y longitud de la raíz se evaluaron con un análisis de varianza (ANOVA) con dos factores (grupo varietal y día postcosecha) y cuando hubo diferencias en las medias, se realizaron comparaciones pareadas de Tukey ($P < 0.05$) con el programa estadístico SPSS v22. Para la determinación del porcentaje de los frutos enfermos, únicamente se cuantificó el total de frutos con algún síntoma, y se obtuvo el porcentaje en base al número total de frutos.

Adicionalmente, a partir de algunos frutos enfermos, se aislaron hongos que se identificaron hasta el nivel de género o especie, en el Departamento de Parasitología Agrícola, de la Universidad Autónoma Chapingo, obteniendo cultivos monospóricos y utilizando las claves taxonómicas de Barnett y Hunter (1998).

2.3. Análisis de la expresión de genes

Se evaluó la expresión de los genes *ACS1*, *ACS4*, *ETR1* y *MAPK4*, y del gen constitutivo de plantas *Actina* (como testigo positivo), en los frutos de chayote Verde liso en las cuatro etapas de desarrollo (1, 1.5, 2.5 y 4 semanas postantesis), y en frutos que presentaban algún síntoma de enfermedad. Los cebadores utilizados para amplificar estos genes fueron diseñados por Arroyo-Axol (2018), quien los utilizó para evaluar la expresión de los genes correspondientes en plantas de chayote inoculadas con el agente causal de la marchitez, *Phytophthora capsici*, y cuyos amplicones tienen tamaños que oscilan entre 109 y 453 pb.

El ARN total (ARN_T) se extrajo de las semillas almacenadas en NL₂, las cuales se maceraron hasta obtener un polvo fino utilizando un mortero, un pistilo y NL₂, teniendo siempre precaución de que el tejido no se descongelara. Posteriormente, se transfirieron 50 mg del tejido pulverizado, en un microtubo de 1.5 mL, se adicionó 1 mL de TRIzol (Invitrogen, California, USA) y se continuó realizando el protocolo descrito por el fabricante hasta obtener el ARN_T. Posteriormente, se cuantificó el ARN_T utilizando un espectrofotómetro de luz visible/UV (Thermo Scientific, Oklahoma, USA), y tomando la lectura de la absorbancia a 260 nm (Barbas *et al.*, 2007). Utilizando 1 µg de ARN_T y la enzima transcriptasa reversa SuperScript III de Invitrogen se realizó la síntesis de ADN complementario (ADNc). Posteriormente, se realizó una serie de reacciones en cadena de la polimerasa (PCRs) utilizando 2 µL del ADNc, cada par de cebadores y la enzima GoTaq (Promega, Madison, USA) siguiendo las recomendaciones del fabricante. Los productos de la PCR se separaron en geles de agarosa al 1.5% y se tiñeron con el colorante de ácidos nucleicos Diamond (Promega, Madison, USA).

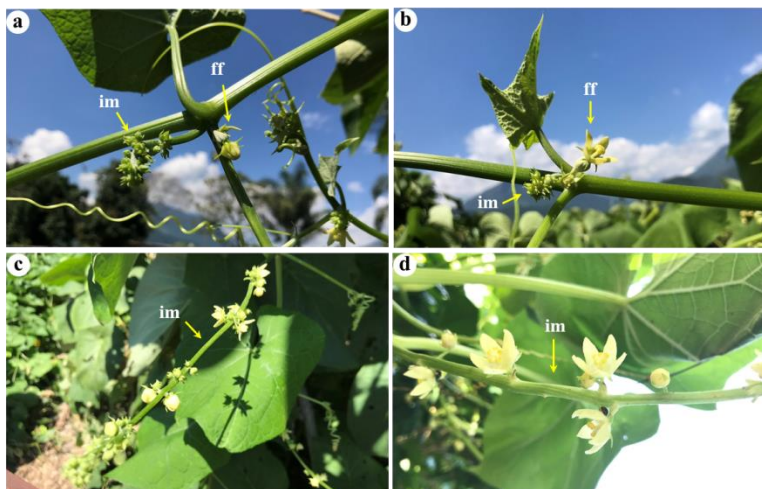


Fig. 1. Flores femeninas y masculinas de *S. edule* grupo varietal Verde liso. a) Botón floral de una flor femenina (ff) e inflorescencia masculina (im) inmadura. b) Flor femenina (ff) en antesis e inflorescencia masculina (im) inmadura. c) inflorescencia masculina (im) con botones florales y flores en antesis. d) inflorescencia masculina (im) con flores en antesis.



Fig. 2. Frutos de chayote de distintas edades. a) De izquierda a derecha: frutos de 1, 1.5, 2.5 y 4 semanas postantesis, b) Fruto de 2.5 semanas postantesis al iniciar su germinación (foto de la izquierda) y fruto de 4 semanas postantesis que presenta un tallo y hojas formadas (foto de la derecha).

3. RESULTADOS

3.1. Pérdida de peso, germinación y frutos enfermos de tres grupos varietales de chayote durante su almacenamiento postcosecha

Los frutos perdieron en promedio del 7 al 9% de su peso fresco a los cinco días postcosecha (dpc), mientras que en el último día de análisis, 20 dpc, alcanzaron hasta un 24% de pérdida de peso fresco; sin embargo, no hubo una diferencia estadísticamente significativa a lo largo del experimento entre los tres grupos varietales. La pérdida de peso fresco se determinó solamente 20 días, debido al deterioro que se presentó en algunos frutos por la presencia de enfermedades. (Fig. 3). A pesar de ello, hubo algunos frutos que se conservaron en buen estado a los 30 dpc, fecha en la cual fue evidente la pérdida de peso fresco en el grupo varietal Cambray, donde algunos frutos se observaban menos turgentes, e incluso de menor tamaño respecto al día de la cosecha (Fig. 4).

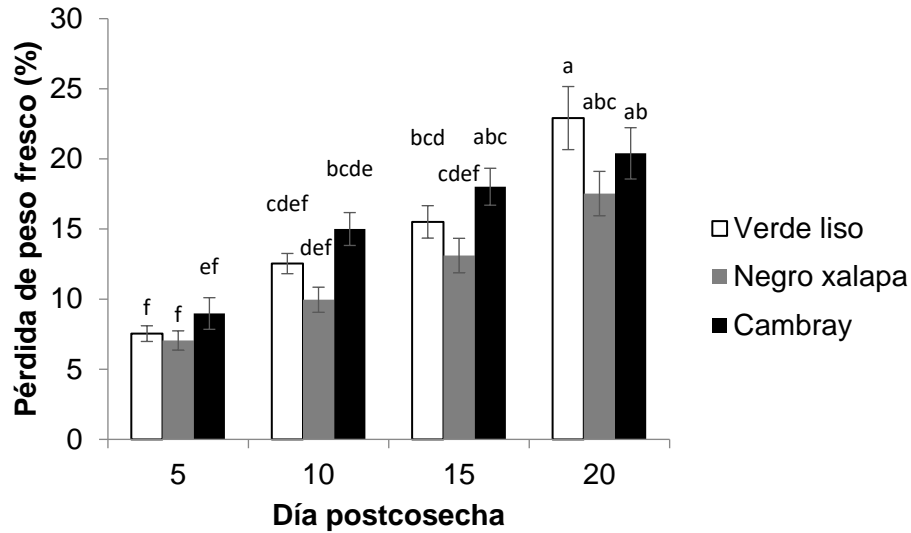


Fig. 3. Porcentaje de pérdida de peso fresco (promedio \pm error estándar) de tres grupos varietales de chayote durante su almacenamiento postcosecha. Letras iguales no muestran diferencias estadísticamente significativas (ANOVA de dos vías, comparaciones pareadas de Tukey, $P < 0.05$).

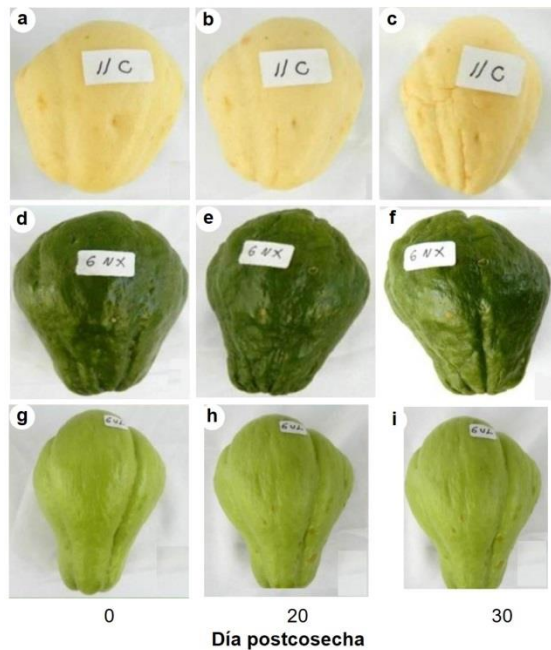


Fig. 4. Frutos de chayote de los grupos varietales Cambray, Negro Xalapa y Verde liso almacenados durante 30 días. a-c) Frutos del grupo varietal Cambray. d-f) Frutos del grupo varietal Negro Xalapa. g-i) Frutos del grupo varietal Verde liso. a, d, g) Frutos el día del corte. b, e, h) Frutos a los 20 dpc. c, f, i) Frutos a los 30 dpc.

Con respecto al crecimiento radicular, los tres grupos varietales no presentaron crecimiento radicular a los 5 dpc. El chayote Negro Xalapa fue el que germinó más rápido, a los 10 dpc la longitud promedio de las raíces era de 1.25 cm, la cual no fue diferente significativamente respecto a la longitud del chayote Cambray (longitud promedio de la raíz de 0.8 cm), pero si fue respecto a la longitud de la raíz del chayote Verde liso (0.7 cm). En el último día de evaluación, los chayotes Negro Xalapa tenían en promedio 6.4 cm de longitud de la raíz y mostró diferencias estadísticas a la longitud de las raíces de los chayotes Cambray a los Verde liso, los cuales presentaban raíces de 4.7 y 4.5 cm, respectivamente (Fig. 5).

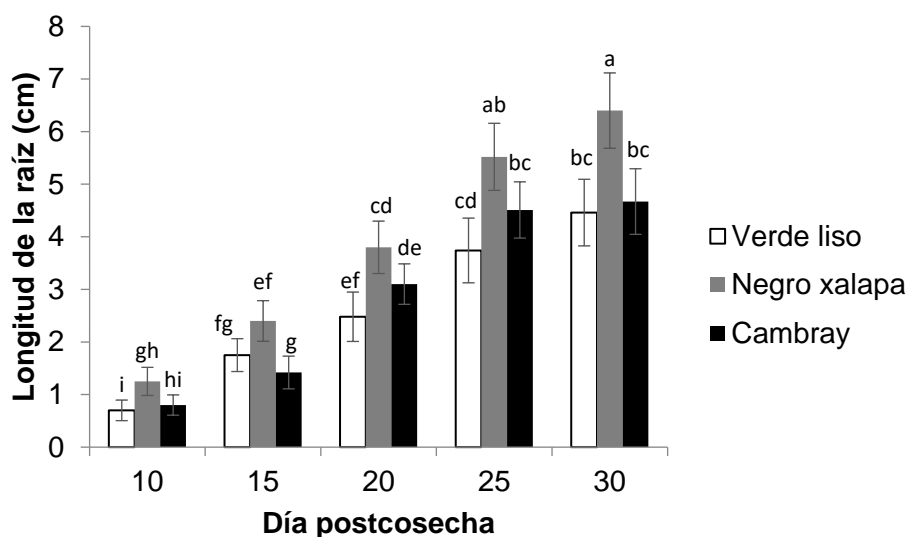


Fig. 5. Longitud de la raíz (promedio \pm error estándar) de tres grupos varietales de chayote durante su almacenamiento postcosecha. Letras iguales no muestran diferencias estadísticamente significativas (ANOVA de dos vías, comparaciones pareadas de Tukey, $P < 0.05$).

Respecto al desarrollo de enfermedades, el chayote Verde liso fue el que presentó mayor porcentaje de frutos enfermos; a los 10 dpc el 40% de los frutos ya presentaban algún síntoma de enfermedad, mientras que solo el 14% de los frutos de los chayotes Negro Xalapa y Cambray estaban enfermos (Fig. 6). Al finalizar el experimento, el 85% de los chayotes Verde liso se habían enfermado, seguido de los chayotes Negro Xalapa y Cambray, con un 65 y 45%, respectivamente (Fig. 6). A partir de los frutos enfermos se aislaron cuatro hongos, que fueron identificados como *Colletotrichum gloeosporioides*, *Fusarium sambucinum*, *Rhizoctonia* sp y *Drechslera* sp, y dos oomicetos *Phytophthora capsici* y *Pythium* sp; de ellos, solamente *F. sambucinum* y *P. capsici* se han identificado como fitopatógenos del chayote (Olguín, 2010; Olguín-Hernández *et al.*, 2013); en el caso del oomiceto y los hongos restantes, se están evaluando los postulados de Koch para determinar si son patógenos del chayote o solamente son microorganismos oportunistas.

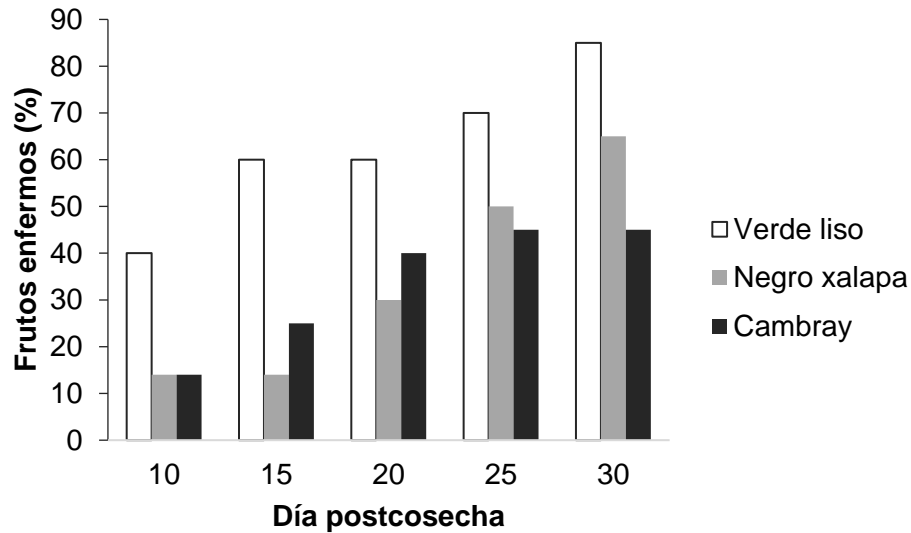


Fig. 6. Porcentaje de frutos enfermos de tres grupos varietales de chayote durante su almacenamiento postcosecha por 30 días.

3.2. Expresión de *ACS1*, *ACS4*, *ETR1* y *MAPK4* en frutos de chayote del grupo varietal Verde liso en diferentes niveles de desarrollo

Respecto a la expresión de genes, el gen constitutivo *Actina*, se expresó en todos los tejidos evaluados tal como se esperaba, mientras que la *ACS1* (datos no mostrados) y *ACS4* no se expresaron en los frutos en los cuatro niveles de desarrollo evaluados (Fig. 7). Por otra parte, la *MAPK4* a pesar de que tuvo un nivel de expresión menor al gen constitutivo en las cuatro edades del fruto evaluadas, se pudo apreciar que la expresión fue mayor en los frutos con menor nivel de desarrollo respecto a los más desarrollados, el gen *ETR1* presentó un nivel de expresión aún menor que la *MAPK4*, en las cuatro edades del fruto; sin embargo, tuvo un patrón de expresión bifásico, expresándose más en frutos de una y 2.5 semanas postantesis, y menos en frutos de 1.5 y 4 semanas postantesis (Fig. 7). Finalmente, la *ACS4* se expresó en frutos que presentaban síntomas de enfermedad, y se corroboró que no se expresó en frutos germinando y tampoco en frutos que presentaban deshidratación (datos no mostrados).

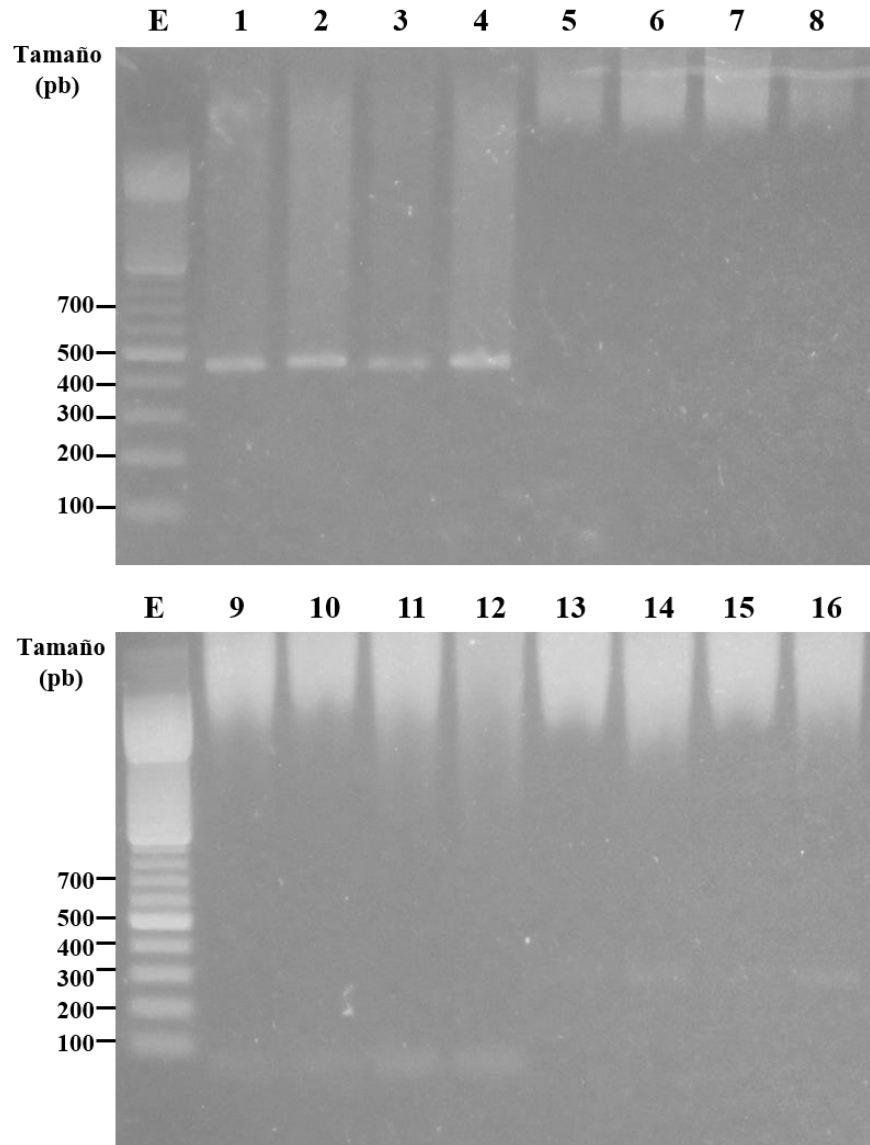


Fig. 7. Amplificación de los genes *Actina*, *ACS4*, *MAPK4* y *ETR1*, de frutos de chayote Verde liso en diferentes niveles de desarrollo. E) Marcador de peso molecular 1000 pb. 1-4) Gen *Actina*. 5-8) *ACS4*, sin expresión. 9-12) *MAPK4*. 13-16) *ETR1*. 1, 5, 9 y 13) Frutos de 4 semanas postantesis; 2, 6, 10 y 14) Frutos de 2.5 semanas postantesis; 3, 7, 11 y 15) Frutos de 1.5 semanas postantesis; y 4, 8, 12 y 16) Frutos de una semana postantesis. Gel de agarosa 1.5%.

4. DISCUSIÓN

De los tres grupos varietales evaluados, el que se cultiva en mayor proporción es el chayote Verde liso, existiendo huertas que cultivan exclusivamente este grupo varietal. Los otros dos grupos varietales se cultivan para consumirse de manera regional. No hubo diferencia estadísticamente significativa en la pérdida de peso

fresco entre los diferentes grupos varietales de chayote en los diferentes días postcosecha evaluados, mientras que la pérdida de peso si fue significativa entre los diferentes días post inoculación, especialmente en el chayote Verde liso a los 15 y 20 dpi. No se registró la pérdida de peso fresco a los 30 dpi, debido a que algunos frutos presentaban pudrición severa, la cual incluso ya estaba destruyendo el tejido vegetal; sin embargo, con los frutos que no estaban tan enfermos fue posible registrar el crecimiento radicular. Los resultados de la pérdida de peso son similares a los obtenidos por Cadena-Íñiguez *et al.* (2006), donde determinaron la pérdida de peso en chayotes Verde liso tratados con diferentes recubrimientos de cera y distintas dosis de 1-metilciclopropeno y almacenados a 10°C, en su estudio a los nueve días de almacenamiento a baja temperatura y con los distintos tratamientos los frutos perdieron de 5.35 a 14.5% de peso fresco; la pérdida de peso fresco en este trabajo varió dependiendo del grupo varietal, pero osciló de 5 a 20% a los 10 dpc. La cutícula de los frutos es la primera barrera contra condiciones bióticas y abióticas, y minimiza la pérdida de agua (Heredia *et al.*, 2009; Lara *et al.*, 2014), para trabajos futuros será muy importante caracterizar la cutícula de los frutos de chayote de los distintos grupos varietales, para determinar si existen diferencias en su composición o grosor, lo que reflejaría una diferencia en el nivel de transpiración y la pérdida de peso fresco.

La germinación se presentó con mayor rapidez en el chayote Negro Xalapa, seguido del Cambray y por último en el Verde liso, el grupo varietal más comercial, esto podría reflejar una mayor dependencia sobre el hombre de este último chayote para germinar; ya que la domesticación implica una interdependencia entre el productor y las plantas que cultiva (Fuller & Allaby, 2009); y hay evidencia que demuestra que la domesticación y post-domesticación han influido en la fisiología y morfología de las semillas, afectando su desarrollo, su tolerancia a la desecación, su germinación y su vigor; y a pesar de que la dormancia de las semillas es una estrategia adaptativa para sobrevivir en condiciones adversas, a veces puede representar un problema en la producción agrícola (Fernández-Marín *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015).

Por otra parte, el chayote Verde liso fue el que presentó mayor porcentaje de frutos enfermos durante el almacenamiento postcosecha; mientras que el chayote Cambray fue el que presentó menor porcentaje de frutos enfermos. Se sabe que algunos cultivos suelen ser más susceptibles a enfermedades respecto a sus contrapartes silvestres (Nygren *et al.*, 2015); existen estudios que demuestran que los diferentes grupos varietales del chayote presentan diferencias en su nivel de resistencia o susceptibilidad a enfermedades, habiendo otros grupos varietales más susceptibles que el Verde liso (San Martín-Romero *et al.*, 2014), lo que nos indica que la susceptibilidad del chayote a las enfermedades dependerá de la interacción específica entre el grupo varietal y un patógeno determinado. Es necesario realizar más evaluaciones para determinar en donde reside el mayor nivel de tolerancia a enfermedades del chayote Cambray, y la susceptibilidad del Verde liso durante el almacenamiento postcosecha.

La *MAPK4* es un gen que codifica una enzima que forma parte de cascadas de señalización conformadas por otras MAPKs, y se ha estudiado ampliamente en las plantas en respuesta a diversos tipos de estrés, incluido el ataque de patógenos

(Mishra *et al.*, 2015); en jitomate se ha relacionado la expresión de la *MAPK4* con la tolerancia al frío (Zhao *et al.*, 2013), en soya, la sobreexpresión de la *MAPK4* le confirió a la planta un incremento en la tolerancia a estrés salino (Qiu *et al.*, 2019); en garbanzo las *MAPKs* se expresan más en flores y vainas jóvenes, respecto al tejido vegetativo (Singh *et al.*, 2018). En el chayote se expresó en los frutos en todos los niveles de desarrollo evaluados; sin embargo, la expresión fue mayor en los frutos más jóvenes, implicando que esta *MAPK* podría participar en la regulación del desarrollo de los frutos en esta especie.

El etileno juega un papel importante en regular la maduración y senescencia de los frutos. El gen *ETR1*, que codifica a un receptor del etileno, se expresó en frutos de chayote de una y 2.5 semanas postantesis, y en menor nivel en frutos de 1.5 y 4 semanas postantesis; este comportamiento bifásico se observó en la expresión del gen *ETR2* en hojas de jitomate expuestas a ozono, y fue concomitante con la síntesis de la fitohormona (Moeder *et al.*, 2002); en cítricos, se ha observado que la expresión de este gen puede variar dependiendo de la variedad vegetal y de la aplicación exógena de etileno (John-Karuppiah & Burns, 2010). En manzanas, la expresión de *ETR1* es inducida por el etileno y reprimida por el inhibidor de la percepción del etileno, el 1-metilciclopropeno (Yang *et al.*, 2013). Estos resultados sugieren que el etileno es un regulador del desarrollo de los frutos de chayote, y que los genes que participan en su síntesis y señalización se expresan diferencialmente dependiendo del estadio de desarrollo del fruto; ya que la *ACS4*, que codifica una proteína que participa en la síntesis del etileno, se expresó en frutos enfermos del chayote Verde liso y no se expresó en frutos sanos en los distintos niveles de desarrollo evaluados, ni en frutos que estaban germinando, indicando una participación más directa en respuesta a estrés biótico; las *ACS* forman parte de familias multigénicas, cuyos miembros presentan expresión diferencial para modular en una manera muy fina la síntesis del etileno; por ejemplo, en el tratamiento de duraznos con dos inhibidores de la percepción y síntesis de etileno, reguló de manera distinta la expresión de tres genes *ACS* (Muñoz-Robredo *et al.*, 2012).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al PRODEP (F-PROMEP-38/Rev-04) por el apoyo a la incorporación de nuevo profesor de tiempo completo otorgado a RNP, a las becas otorgadas a LSG como ayudante de investigador de la UV y a JRFG por parte del PRODEP y al Sr. Esteban Luna González por todo el apoyo otorgado para etiquetar flores, monitorear el crecimiento de los frutos y cosecharlos.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Abdelnour A. & Rocha O. J. 2008. Genetic characterization of a collection of chayote, *Sechium edule* (Jacq.) Swartz, in Costa Rica by using isozyme markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 55(1): 163-170.
- Arroyo-Axol J. R. 2018. Expresión de genes de chayote (*Sechium edule*) y *Phytophthora capsici*, durante la marchitez de las plantas. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana. Veracruz, México.
- Aung L. H., Harris C. M. & Jenner J. F. 2004. Chemical growth regulators on postharvest sprout development of *Sechium edule* Swartz. *phyton* 155-164.
- Avendaño-Arrazate C. H., Cadena-Íñiguez J., Arévalo-Galarza M. L., Cisneros-Solano V. M., Aguirre-Medina J. F., Moreno-Pérez E. D. C., Cortés-Cruz M., Castillo-Martínez C. R. & Ramírez-Vallejo P. 2012. Variación genética en el complejo infraespecífico de chayote evaluada mediante sistemas isoenzimáticos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 47(2): 244-252.
- Barbas C. F. 3rd, Burton D. R., Scott J. K. & Silverman G. J. 2007. Quantitation of DNA and RNA. *Cold Spring Harbor Protocols*. doi:10.1101/pdb.ip47
- Bassel G. W., Lan H., Glaab E., Gibbs D. J., Gerjets T., Krasnogor N., Bonner A. J., Holdsworth M. J. & Provart N. J. 2011. Genome-wide network model capturing seed germination reveals coordinated regulation of plant cellular phase transitions. *PNAS*. 108(23): 9709-9714.
- Barnett H.L. & Hunter B.B. 1998. *Illustrated Genera of Imperfect Fungi*. 4th edition. American Phytopathological Society Press. St. Paul, Minnesota, USA. pp 218.
- Cadena-Íñiguez J., Arévalo-Galarza L., Ruiz-Posadas L. M., Aguirre-Medina J. F., Soto-Hernández M., Luna Cavazos M. & Zavaleta-Mancera H. A. 2006. Evaluation and influence of 1-MCP on *Sechium edule* (Jacq.) Sw. fruit during postharvest. *Postharvest Biology and Technology*. 40(2): 170-176.
- Di Gregorio S., Passerini P., Picciarelli P. & Ceccarelli N. 1995. Free and conjugated indole-3-acetic acid in developing seeds of *Sechium edule* Sw. *J. Plant Physiology*. 145: 736-740.
- Elmqvist T. & Cox P. A. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos*. 77: 3-9.
- Fernández-Marín B., Milla R., Martín-Robles N., Arc E., Kranner I., Becerril J. M. & García-Plazaola J. I. 2014. Side-effects of domestication: cultivated legume seeds contain similar tocopherols and fatty acids but less carotenoids than their wild counterparts. *BMC Plant Biol*. 14: 1-11.

Fuller D. Q. & Allaby R. 2019. Seed dispersal and crop domestication: sheltering, germination and seasonality in evolution under cultivation. *Annual Plant Reviews*. 38: 238-295.

Gapper N. E., McQuinn R. P. & Giovannoni J. J. 2013. Molecular and genetic regulation of fruit ripening. *Plant Molecular Biology*. 82: 575-591.

Heredia A., Heredia-Guerrero J. A., Domínguez E. & Benítez J. J. 2009. Cutin synthesis: A slippery paradigm. *Biointerphases*. 4: P1-P3.

Holdsworth M. J., Bentsink L. & Soppe W. J. 2008. Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination. *New Phytology*. 179: 33-54.

John-Karuppiah K. J. & Burns J. K. 2010. Degreening behavior in “Fallglo” and “Lee x Orlando” is correlated with differential expression of ethylene signaling and biosynthesis genes. *Postharvest Biology and Technology*. 58: 185-193.

Koornneef A. & Pieterse C. M. J. 2008. Cross talk in defense signaling. *Plant Physiology*. 146: 839-844.

Kou X., Watkins C. B. & Gan S. S. 2012. *Arabidopsis AtNAP* regulates fruit senescence. *Journal of Experimental Botany*. 63: 6139-6147.

Kuang J. F., Chen J. Y., Luo M., Wu K. Q., Sun W., Jiang Y. M. & Lu W. J. 2012. Histone deacetylase HD2 interacts with ERF1 and is involved in logan fruit senescence. *Journal of Experimental Botany*. 63: 441-454.

Lara I., Belge B. & Goulao L. F. 2014. The fruit cuticle as a modulator of postharvest quality. *Postharvest Biology and Technology*. 87: 103-112.

Machida-Hirano R., Cortés-Cruz M., Amaro-González B. A., Cadena-Íñiguez J., Shirata K. & Watanabe K. N. 2015. Isolation and characterization of novel microsatellite markers in chayote [*Sechium edule* (Jacq.) Sw.]. *American Journal of Plant Sciences*. 6: 2033-2041.

Miransari M. & Smith D. L. 2014. Plant hormones and seed germination. *Environmental and Experimental Botany*. 99: 110-121.

Mishra A., Pandey D., Punetha H., Prabhusankar R., Gupta A. K., Taj G. & Kumar A. 2015. Expression analysis of MAPK4 and MAPK6 during pathogenesis of *Alternaria* blight in susceptible and tolerant genotypes of *Brassica juncea*. *European Journal of Plant Pathology*. 142: 633-643.

Moeder W., Barry C. S., Tauriainen A. A., Betz C., Tuomainen J., Utriainen M., Grierson D., Sandermann H., Langebartels C. & Kangasjärvi J. 2002. Ethylene

synthesis regulated by biphasic induction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase genes is required for hydrogen peroxide accumulation and cell death in ozone-exposed tomato. *Plant Physiol.* 130: 1918-1926.

Muñoz-Robredo P., Rubio, P., Infante R., Campos-Vargas R., Manríquez D., González-Agüero M. & Defilippi B.G. 2012. Ethylene biosynthesis in apricot: identification of a ripening-related 1-aminocyclopropane-1- carboxylic acid synthase (ACS) gene. *Postharvest Biology and Technology.* 63: 85-90.

Nygren J., Shad N., Kvarnheden A. & Westerbergh A. 2015. Variation in susceptibility to Wheat dwarf virus among wild and domesticated wheat. *PLOS ONE.* 10: e0121580.

Olguín-Hernández G. 2010. Identificación y caracterización morfológica, cultural y molecular de hongos asociados a *Sechium edule* (Jacq.) Sw. en México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Edo. de México. pp 118.

Olguín-Hernández G., Cisneros-Solano V. M. & Acosta-Ramos M. 2011. Hongos asociados a síntomas de enfermedades en chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Sw.) y estrategias de manejo. *Agroproductividad.* 4(4): 16-23.

Olguín-Hernández G., Valdovinos-Ponce G., Cadena-Iñiguez J. & Arévalo-Galarza M. L. 2013. Etiology of chayote (*Sechium edule*) wilting plants in the state of Veracruz. *Revista Mexicana de Fitopatología.* 31(2): 161-169.

Ordoñez A. A. L., Gomez J. D., Cudmani N. M., Vattuone M. A. & Isla M. I. 2003. Antimicrobial activity of nine extracts of *Sechium edule* (Jacq.) Swartz. *Microbial Ecology in Health and Disease.* 15(1): 33-39.

Ordoñez A. A. L., Gomez J. D., Vattuone M A. & Isla M. I. 2006. Antioxidant activities of *Sechium edule* (Jacq.) Swartz extracts. *Food Chemistry.* 97(3): 452-458.

Qiu Y. W., Feng Z., Fu M. M., Yuan X. H., Luo C. C., Yu Y. B., Feng Y. Z., Wei Q. & Li F. I. 2019. *GsMAPK4*, a positive regulator of soybean tolerance to salinity stress. *Journal of Integrative Agriculture.* 18(2): 372–380.

Salazar-Aguilar S., Ruiz-Posadas L. D. M., Cadena-Iñiguez J., Soto-Hernández M., Santiago-Osorio E., Aguiñiga-Sánchez I., Rivera-Martínez A. R & Aguirre-Medina J. F. 2017. *Sechium edule* (Jacq.) Swartz, a new cultivar with antiproliferative potential in a human cervical cancer HeLa cell line. *Nutrients.* 9(8): 1-15.

San Martín-Romero E., Luna-Rodríguez M., Díaz-Fleischer F., Iglesias-Andreu L. G., Noa-Carrazana J. C., Flores-Estévez N. & Barceló-Antemate D. 2014. A strain of *Chryseobacterium* sp. Isolated from necrotic leaf tissue of chayote (*Sechium edule* Jacq). *International Research Journal of Biological Sciences.* 3: 52-60.

Singh A., Nath O., Singh S., Kumar S. & Singh I. K. 2018. Genome-wide identification of the MAPK gene family in chickpea and expression analysis during development and stress response. *Plant Gene*. 13: 25-35.

Sulaiman S. F., Ooi K. L. & Supriatno. 2013. Antioxidant and α -glucosidase inhibitory activities of Cucurbit fruit vegetables and identification of active and major constituents from phenolic-rich extracts of *Lagenaria siceraria* and *Sechium edule*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 61(42): 10080-10090.

Taj G., Agarwal P., Grant M. & Kumar A. 2010. MAPK machinery in plants: recognition and response to different stresses through multiple signal transduction pathways. *Plant Signaling & Behavior*. 5: 1370-1378.

Thatcher L. F., Anderson J. P. & Singh K. B. 2005. Plant defence responses: what have we learnt from *Arabidopsis*? *Functional Plant Biology*. 32(1): 1-19.

Wang W. Q., Liu S. J., Song S. Q. & Moller I. M. 2015. Proteomics of seed development, desiccation tolerance, germination and vigor. *Plant Physiology and Biochemistry*. 86: 1-15.

Watson-Guido W., Fuentes-Alfaro R. & Madrigal-Rueda J. 2016. Aislamiento e identificación de *Ascochyta phaseolorum* proveniente de un cultivo de *Sechium edule* en Costa Rica. *Tecnología en Marcha*. 29(3): 15-21.

Yang X., Song J., Campbell-Palmer L., Fillmore S. & Zhang Z. 2013. Effect of ethylene and 1-MCP on expresión of genes involved in ethylene biosynthesis and perception during ripening of apple fruit. *Postharvest Biology and Technology*. 78: 55-66.

Zhao R., Xie H., Lv S., Zheng Y., Yu M., Shen L. & Sheng J. 2013. LeMAPK4 participated in cold-induced ethylene production in tomato fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 93: 1003-1009.