

UNIVERSIDAD MIGUEL HERNÁNDEZ DE ELCHE

ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR DE ORIHUELA

GRADO EN INGENIERÍA AGROALIMENTARIA Y AGROAMBIENTAL



“Papel multifuncional del ácido γ -aminobutírico en las plantas superiores y en la postcosecha de los frutos”

TRABAJO FIN DE GRADO

Julio-2022

Autor: Celia Sánchez Martín

Tutores: Juan Miguel Valverde Veracruz

Antonio Fabián Guillén Arco

ÍNDICE

Resumen	4
<u>1.</u> ANTECEDENTES	7
<u>2.</u> BIOSÍNTESIS DE GABA EN LAS PLANTAS	8
<u>3.</u> CONTENIDO ENDÓGENO DE GABA EN LAS PLANTAS	10
<u>4.</u> EFECTO DEL GABA EN LA REGULACIÓN DEL CRECIMIENTO Y FISIOLÓGÍA DE LA PLANTA	13
4.1 Efecto sobre la germinación y propagación de las plantas	13
4.2. Efecto sobre el crecimiento y desarrollo	15
4.3. Acción del GABA sobre la fotosíntesis	17
4.4. Propiedades antioxidantes del GABA.....	20
<u>5.</u> GABA COMO ELICITOR DE MECANISMO DE DEFENSA FRENTE AL ESTRÉS MEDIOAMBIENTAL	25
5.1. Estrés por déficit hídrico: sequía	26
5.2. Estrés por exceso hídrico: inundación	26
5.3. Estrés por contaminación química: Metales pesados	27
5.4. GABA y salinidad	27
<u>6.</u> EFECTO DE LA APLICACIÓN EXÓGENA DE GABA EN EL DESARROLLO DEL FRUTO Y SOBRE LAS PRODUCCIONES FRUTÍCOLAS	28
<u>7.</u> PAPEL DEL GABA SOBRE LA MADURACIÓN Y SENESCENCIA DURANTE LA POSTCOSECHA	32
<u>8.</u> PAPEL DEL GABA EXÓGENO EN LA REDUCCIÓN DEL DAÑO POR FRÍO DURANTE EL ALMACENAMIENTO DE LOS FRUTOS	35
<u>9.</u> ACCION DE GABA FRENTE A DIFERENTES FACTORES	40
9.1. Papel del GA en la reducción del estrés biótico.....	40
9.2. Interacción de GABA con otros metabolitos	41
9.3. Acción de GABA frente al cambio climático.....	42
<u>10.</u> CONCLUSIONES	44
<u>11.</u> BIBLIOGRAFÍA	45

Índice de Tablas y figuras

- **Figura 1.** Biosíntesis de GABA en plantas mediada por derivaciones de GABA9
- **Tabla 1.** Concentración y distribución de GABA en diferentes órganos y especies.....11
- **Figura 2.** Participación de la derivación GABA en el mecanismo de eliminación de especies de oxígeno reactivo durante el proceso de senescencia de la hoja 16
- **Figura 3.** Micrografías de cloroplastos aislados de plántulas de melón18
- **Figura 4.** Ultraestructura de cloroplastos en hojas de cultivares de maíz XK-6 bajo diferentes tratamientos.....19
- **Tabla 2.** Participación de los componentes de la ruta de derivación del GABA en el mecanismo de eliminación de especies reactivas de oxígeno para mejorar la tolerancia al estrés abiótico.....20
- **Figura 5.** Modelado del impacto postcosecha de las condiciones de baja temperatura y atmósfera controlada en las actividades de derivación de GABA.....33
- **Figura 6.** Evolución de la firmeza de las cerezas procedentes de los árboles control o de los tratados con γ -amino-aminobutírico (GABA) durante su conservación.....35
- **Tabla 3.** Efecto de la aplicación de GABA exógeno sobre el contenido de GABA endógeno, prolina, y la actividad de las enzimas GAD, P5CS, OAT, y PDH de la pera después del almacenamiento 1°C durante 3 o 5 semanas.....38
- **Figura 7.** Descriptor esquemático de la flexión del cuello (Etapa I-V) y lesión por frío en flores cortadas de gerbera 'Stanza' durante el almacenamiento en frío40

Resumen

Papel multifuncional del ácido γ -aminobutírico en las plantas superiores y en la postcosecha de los frutos

En este trabajo de revisión bibliográfica se va a estudiar el papel del ácido gamma aminobutírico (GABA) en plantas y los efectos de su aplicación en post-recolección. El ácido γ -aminobutírico es un aminoácido de cuatro carbonos que se reconoce como componente importante del conjunto de aminoácidos y que se encuentra en las plantas. El ácido γ -aminobutírico (GABA) es considerado un modulador endógeno que participa en el mecanismo de defensa y respuesta de las plantas ante diversos factores bióticos y abióticos. Estos factores pueden convertirse en estresores cuando se trata de plantas cultivadas. Utilizar GABA como tratamiento postcosecha alarga la vida útil de los frutos, retrasando su senescencia y evitando el ataque de agentes patógenos, además, los tratamientos postcosecha con GABA pueden ser una técnica útil para aliviar los daños por frío en frutos almacenados.

Palabras clave: Maduración, GABA, almacenamiento, recolección, postcosecha, calidad

Abstract

Multifunctional role of γ -aminobutyric acid in higher plants and in the postharvest of fruits

In this bibliographic review the role of gamma aminobutyric acid (GABA) in plants and the effects of its application in post-harvest will be studied. γ -Aminobutyric acid is a four-carbon amino acid that is recognized as a vital component of the amino acid group and is found in plants. γ -Aminobutyric acid (GABA) is considered an endogenous modulator that participates in the defense and response mechanisms of plants in face of various biotic and abiotic factors. These factors can become stressors when it comes to cultivated plants. Using GABA as a postharvest treatment extends the lifetime of fruits delaying their senescence and preventing the attack of pathogenic agents. Furthermore, postharvest treatments with GABA can be a useful technique in order to reduce damage due to low temperatures suffered by stored fruit.

Keywords: Ripening, γ -Aminobutyric Acid, Storing, Harvesting, Postharvest, Quality

Papel multifuncional del ácido γ -aminobutírico en las plantas superiores y en la postcosecha de los frutos

1. ANTECEDENTES

Desde que los seres humanos conformaron sus sociedades sedentarias a través del desarrollo de la agricultura y la consiguiente domesticación de miles de plantas, muchas han sido las técnicas y tecnologías que se han creado y perfeccionado para incrementar la productividad agrícola. En este orden de ideas, el estudio de la fisiología y los mecanismos bioquímicos de las plantas se han convertido en las últimas décadas en importantes herramientas para proteger a las especies vegetales de mayor consumo y mejorar de manera significativa la productividad de las mismas. Las investigaciones en estos temas permitieron conocer el efecto que tienen diferentes fitohormonas como las Giberelinas, Auxinas, Acido abscísico, Citoquininas, Etileno, entre otras, sobre el crecimiento, desarrollo, metabolismo y fructificación de las plantas. Estos estudios también permitieron identificar la presencia de importantes metabolitos asociados a la fisiología de las plantas, uno de ellos es el aminoácido no proteico ácido γ -aminobutírico conocido como (GABA), este aminoácido fue identificado en animales y plantas en 1883 y posteriormente aislado por primera vez en 1949 a partir de tubérculos (Rashmi et al., 2018, Li et al., 2021, Ramesh et al., 2017).

El ácido γ -aminobutírico (GABA) es un aminoácido de cuatro carbonos y se reconoce como componente importante del conjunto de aminoácidos libres que se encuentran en organismos procariontas y eucariotas (Li et al., 2021). Este aminoácido es altamente soluble en agua y estructuralmente es una molécula que puede asumir varias conformaciones dependiendo de las condiciones. Por ejemplo, en estado gaseoso, el GABA presenta una conformación altamente plegada, mientras que en estado sólido tiene una estructura muy extendida y en solución se encuentran conformaciones variables (Seifikalhor et al., 2019). Estructuralmente, el GABA es una molécula importante para diversos procesos biológicos y fisiológicos, como la transformación intercelular e intracelular, la interacción con otras señales biológicas, así como la regulación de la modificación de la pared celular y la expresión génica (Seifikalhor et al., 2019).

Diversos estudios han explorado el efecto que tiene la aplicación externa del GABA en el metabolismo de las plantas, los resultados señalan que además de actuar de la misma manera que el metabolito producido de manera endógena induce cambios en la concentración interna del mismo, en condiciones normales o cuando la planta se encuentra sometida a condiciones de estrés (Ramos-Ruiz et al., 2019). También se ha demostrado que la aplicación exógena de GABA aumenta la turgencia de las hojas y la acumulación de prolina para reforzar las paredes celulares en condiciones de estrés (Podlesakova et al., 2019).

2. BIOSÍNTESIS DE GABA EN LAS PLANTAS

El ácido γ -aminobutírico (GABA) se produce a través de la ruta de derivación del GABA que es una vía metabólica, que fue descrita por primera vez en las plantas. Se ha reportado la importancia de las derivaciones del GABA, tanto para la producción de él mismo como metabolito, como para mantener sus niveles óptimos (Hasan et al., 2021). La ruta metabólica de GABA incluye tres importantes reacciones, catalizadas por la enzima citosólica glutamato descarboxilasa (GAD, E.C.4.1.1.15), la SSADH (semialdehído succínico deshidrogenasa) (E.C.1.2.2.16) y por la enzima GABA transaminasa (GABA-T) (E.C.2.6.1.19) que se encuentra en la mitocondria. Hasan et al., (2021) describen esta cascada metabólica de la siguiente manera:

En la reacción que limita la tasa de producción de GABA de manera irreversible, se cataliza la descarboxilación de glutamato (Glu) a GABA, posteriormente el GABA se transforma en semialdehído succínico (SSA), proceso que es catalizado por la acción de la enzima mitocondrial GABA-T. Posteriormente, el semialdehído **se transforma en succinato** por la intervención de la enzima SSADH (Figura 1) (Hasan et al., 2021).

Para producir alanina y glicina la enzima GABA-T necesita piruvato y glioxilato respectivamente, como aceptores de grupos amino. En las plantas, la enzima GABA-T presenta preferencia por el 2-oxoglutarato y no por el piruvato, esto produce la recuperación del Glu para la respuesta de GAD. De esta manera el **succinato ingresa al ciclo de los ácidos tricarboxílicos (TCA)** donando los electrones para la cadena de transporte de electrones (incrementando el balance neto de energía celular) o ingresando de nuevo al ciclo de los TAC después de

ser liberado como succinato a través de la enzima SSADH (Hasan et al., 2021). Sin embargo, el SSA se puede convertir en gamma-hidroxi butirato (GHB) mediante la GHB deshidrogenasa (GHBDH). Además de SSADH, se han identificado otras enzimas de la ruta de biosíntesis de GABA en varias especies de plantas, su número varía entre las diferentes especies. En las plantas está documentado que la enzima GAD contiene un dominio de unión a la calmodulina (CaM), sustancia que permite que el complejo Ca^{2+}/CaM inicie la actividad en un rango de pH ubicado entre 7,0-7,5 y a pH ácido, la actividad de GAD está influenciada por Ca^{2+}/CaM y presenta un pH óptimo en 5,8. Finalmente, el ácido γ -aminobutírico GABA se sintetiza a partir de gamma-amino butiraldeído, que se produce por las actividades combinadas de las enzimas 4-aminobutiraldeído deshidrogenasas y diamino oxidasa (DAO, E.C. 1.4.3.6) (Hasan et al., 2021).

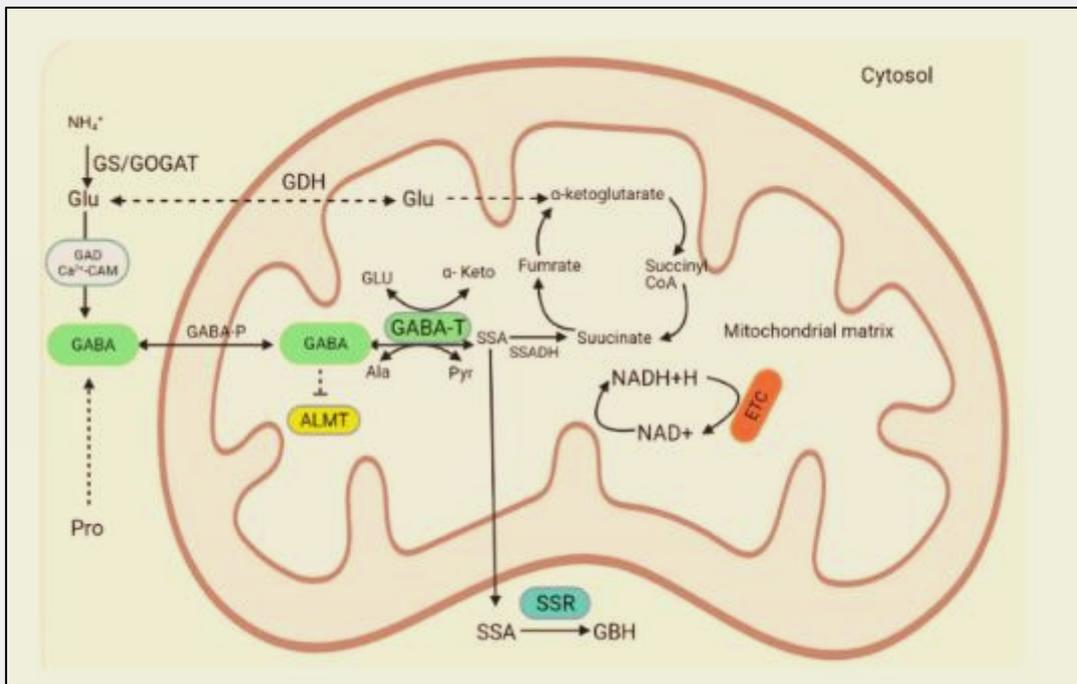


Figura 1. Biosíntesis de GABA en plantas mediada por derivaciones de GABA. Abreviaturas: GAD, glutamato descarboxilasa; GABA-P, GABA permeasa; GABA-T, GABA transaminasa; ALMT, transportador de malato activado por aluminio; Glu, glutamato; Ala, alanina; Pyr, piruvato; SSADH, semialdeído deshidrogenasa succínico; ETC, cadena de transporte de electrones; SSR, semialdeído reductasa succínico; SSA, semialdeído succínico; GBH, ácido gamma-hidroxi butirato. (Tomado de: Hasan et al., 2021, p.2)

La regulación del pH es una de las funciones que se encuentra asociada a la síntesis de GABA, este mecanismo se explica por la actividad de la enzima GAD, la cual al utilizar protones (H^+), si una situación o factor produce estrés,

entonces se activa la síntesis de GABA inducida por estrés y esto puede contribuir a la regulación del pH en el citosol (Shelp et al., 1999). El glutamato C tiene dos vías para ingresar al ciclo de los ácidos tricarboxílicos, la primera de ellas es a través de su conversión en α -cetoglutarato por la cual requiere NAD y la otra vía alternativa es ingresar a esta ruta metabólica como succinato a través de la ruta de derivación del GABA, esta última evitaría la reacción de deshidrogenasa o transaminasa y la α -cetoglutarato deshidrogenasa del ciclo de Krebs. En consecuencia, cuando se dan condiciones como la hipoxia, un descenso en la respiración disminuye la relación NAD a NADH, la reacción de SSADH dependiente de NAD y el ingreso de carbono en el ciclo de Krebs se ve limitado, esto producirá una acumulación de GABA, convirtiéndose este metabolito en un sustrato inmediato tras la recuperación del estrés (Shelp et al., 1999, Shelp et al., 2017).

Otra de las funciones que se puede atribuir a la síntesis biológica de GABA es el almacenamiento de nitrógeno. Al respecto Shelp et al., (1999) señala que la transformación de Glu a GABA se ve incrementada en situaciones que inhiben la producción de glutamina, disminuyen la síntesis de proteínas o promueven su degradación, esta evidencia permitió inferir el posible rol del GABA en el proceso de almacenar nitrógeno de manera temporal. Datos aportados por diversas investigaciones también sugieren que el Glu y el GABA se producen durante el almacenamiento y la movilización de proteínas, como respuesta al reciclaje de nitrógeno y carbono, producidos en el metabolismo de la arginina. Por tanto, el metabolismo del ácido glutámico a través de la derivación del GABA podría ser de una importancia considerable en la economía del gasto del nitrógeno en plantas (Shelp et al., 1999).

3. CONTENIDO ENDÓGENO DE GABA EN LAS PLANTAS

De manera general, los niveles de GABA en los tejidos de las plantas son bajos, se han documentado valores entre 0,03 y 2 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso fresco, sin embargo, estos valores pueden aumentar en respuesta a diversos estímulos físicos como los choques térmicos, la estimulación mecánica, o la hipoxia, así como mediante estímulos bioquímicos a través de fitohormonas. Este metabolito se encuentra en todos los tejidos de las plantas, es decir, en el embrión,

cotiledones, raíces, brotes, flores, frutos, nódulos, xilema y floema, observándose en las flores un gradiente que aumenta de la base al tope de los pistilos (Ramesh et al., 2017). En muchas plantas de consumo humano se han determinado las concentraciones de GABA, en la tabla 1 se presentan algunas de estas especies y la concentración del metabolito en diferentes órganos.

Tabla 1. Concentración y distribución de GABA en diferentes órganos y especies vegetales (pf: peso fresco, ps: peso seco)

Especie	Nombre común	Órgano	Concentración GABA
<i>Nicotiana tabacum</i>	Tabaco	Pistilo	~ 0,6 - 4 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Brote apical	~ 0,2-1 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Raíz	~ 0,2 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Plántula	< 25 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
<i>Oryza sativa</i>	Arroz	Callo	~ 0,2-0,3 nmol g^{-1} pf
		Raíz	~ 0,5 - 1 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Brote apical	<0,5 - 1 $\mu\text{mol g}^{-1}$ ps
		Grano	~ 0,01-0,12 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Embrión	< 0,5 $\mu\text{mol g}^{-1}$ ps
<i>Glycine max</i>	Soja	Xilema	~ 100-160 μM
		Hoja	~ 0,05-0,4 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Raíz	~ 0,1 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Nódulo	~ 1,5 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Plántula	< 1 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Cotiledón	< 25 $\mu\text{mol g}^{-1}$ ps
		Embrión	~ 15 $\mu\text{mol g}^{-1}$ ps
<i>Solanum lycopersicum</i>	Tomate	Fruta	~ 0,5 - 40 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Hoja	~ 3 - 5 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
<i>Triticum aestivum</i>	Trigo	Raíz	~ 2- 4 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf
		Plántula	~ 0,02 $\mu\text{mol g}^{-1}$ pf

Fuente: Ramesh et al., 2017

El ácido γ -aminobutírico (GABA) es considerado un modulador endógeno que participa en el mecanismo de defensa y respuesta de las plantas ante diversos factores bióticos y abióticos. Estos factores pueden convertirse en

estresores cuando se trata de plantas cultivadas las cuales no están adaptadas a los posibles cambios en su entorno, lo que puede generar daños importantes a nivel fisiológico. Se consideran estresores abióticos para las plantas, el frío, el calor, la salinidad, la toxicidad por metales pesados, la sequía, el anegamiento, el déficit de O₂, el aumento del CO₂ y la radiación ultravioleta, cuando estos factores actúan de manera aislada o combinados, pueden provocar la acumulación de GABA en las diferentes células, tejidos y órganos de la planta (Mazzucotelli et al., 2006, Shelp et al., 2017). Por ejemplo, la anoxia aumenta las concentraciones de GABA en las plántulas de arroz hasta en 8 μmol g⁻¹ de peso fresco, también se han documentado incrementos en las concentraciones de GABA de 6 a 39 mM en células en suspensión adaptadas al estrés hídrico. Además, se ha constatado la acumulación de GABA en respuesta a estresores bióticos como infecciones fúngicas y bacterianas y al daño mecánico provocado por la acción de distintos insectos que se alimentan de las plantas (Shelp et al., 2017).

El manejo de los alimentos de origen vegetal sujetos a la transformación puede dar lugar a factores ambientales que sean estresantes, como es el caso particular de las bajas temperaturas. Al respecto, Trobacher et al., (2013) señalaron que una gran variedad de frutas como la chirimoya, la manzana, la pera, la fresa y el tomate a menudo se almacenan en condiciones de atmósfera controlada (2–20 kPa CO₂, 1–2,5 kPa O₂), así como a baja temperatura (0 °C y 3 °C). Estas condiciones se suelen aplicar para reducir la respiración y retrasar los procesos de maduración. Los autores describen estas condiciones como equivalentes al estrés abiótico lo que podría alterar el metabolismo de la fruta a través de cambios en el balance redox/energético, el pH del citosol, el estado de calcio/CaM y los procesos que involucran al oxígeno. Para estudiar que efecto que tienen estas condiciones de almacenamiento sobre el catabolismo del GABA, Trobacher et al., (2013), realizaron un estudio con manzanas después de transferirlas desde un almacenamiento prolongado a 2,0 kPa CO₂, 2,5 kPa O₂ y 3 °C a condiciones ambientales. Los resultados de este ensayo mostraron que tanto la concentración como el contenido de GABA disminuyó en las manzanas aproximadamente un 60% después de la transición, es decir que, al eliminar las condiciones de estrés, rápidamente se dio una disminución neta en el nivel de

GABA, lo que indicó que el GABA estaba siendo degradado. Los autores señalan que la enzima GABA-transaminasa de la manzana probablemente es responsable del catabolismo del GABA acumulado después de retirar estas manzanas almacenadas en las condiciones de presión y temperatura descritas.

Algunos de los mecanismos por los cuales el GABA puede disminuir las respuestas a las señales ambientales han sido ampliamente estudiados en las plantas, en la actualidad se sabe que el ácido γ -aminobutírico GABA desencadena múltiples mecanismos como la amortiguación del metabolismo del carbono y el nitrógeno y la regulación del pH en el citosol (Seifikalhor et al., 2019). Ante la presencia de los factores bióticos y abióticos antes descritos, los niveles de calcio (Ca^{2+}) se elevan en la célula, lo que induce la expresión del gen de la CaM, la proteína CaM y el Ca^{2+} formando un complejo activo que se une a la enzima glutamato descarboxilasa (una enzima que cataliza la descarboxilación del Glu para producir GABA) estimulando así la biosíntesis de GABA. Esto sugiere que el GABA desempeña un papel en la regulación de las condiciones de estrés oxidativo en las plantas (Seifikalhor et al., 2019).

4. EFECTO DEL GABA EN LA REGULACIÓN DEL CRECIMIENTO Y FISIOLÓGÍA DE LA PLANTA

4.1. Efecto sobre la germinación y propagación de las plantas

Los efectos sobre la germinación y propagación de las plantas, sobre todo de aquellas ligadas a la agricultura, son de elevado interés a la hora de buscar nuevas herramientas que permitan retrasar o acelerar los distintos procesos fisiológicos de las plantas. Por ello, se han realizado diversos trabajos encaminados al estudio de estos procesos y en varios el GABA ha demostrado ser una herramienta efectiva con posibilidad de ser utilizada de forma comercial en distintos cultivos. Por ejemplo, en la agricultura, las semillas del castaño sirven como alimento y forraje y por sí mismas son unidades de propagación vegetal. Considerando esta información Du et al., (2020) trataron con GABA y vigabatrina (VGB un inhibidor específico de la transaminasa GABA) semillas de castaño (*Castanea mollissima*) del cultivar 'Yanshanzaofeng' para evaluar los cambios en la germinación de las semillas en presencia de estos metabolitos.

Los hallazgos más relevantes en la presente investigación señalan que ambos metabolitos afectaron la germinación inhibiendo este proceso de manera significativa, también se observó una acumulación considerable de H₂O, después de la germinación y el crecimiento de las raíces primarias, sin embargo, se dio una disminución en el contenido de GABA endógeno antes de la germinación a las 48 horas. Al evaluar otras variables como los azúcares solubles y el almidón, la concentración de los azúcares aumentó antes de la germinación, pero luego disminuyó y el contenido de almidón permaneció sin cambios importantes. Los ácidos orgánicos después de 120 horas de la siembra presentaron variaciones importantes incluyendo una disminución de la concentración de cítrico y un aumento de los niveles de málico. En cuanto a las proteínas solubles su contenido aumentó a las 120 horas, no obstante, la mayoría de los aminoácidos libres disminuyeron su concentración a las 48 horas. Los autores concluyeron que los metabolitos GABA y VGB alteran el metabolismo del carbono y el nitrógeno, lo cual produce inhibición en la germinación de la semilla de castaño. En consecuencia, tanto el GABA como el VGB al provocar esta alteración, inhibieron la germinación de las semillas de castaño. Los cambios en las concentraciones de GABA en las semillas de castaño podrían evitar su germinación (Du et al., 2020) lo que permitiría el almacenamiento de éstas por más tiempo. Por otra parte, Zhou et al., (2021), realizaron un estudio para investigar el posible impacto de las aplicaciones con GABA exógeno sobre la germinación de las semillas del trébol blanco (*Trifolium repens*), bajo condiciones de sequía. Los principales hallazgos mostraron que las semillas de trébol pretratadas con 2 µmol/l de GABA mejoraron de manera significativa el porcentaje, el índice y el potencial de germinación, así como el contenido endógeno de GABA. También se observó un aumento en la longitud de las raíces y en el peso fresco, además de una reducción significativa del tiempo promedio de germinación. El impacto de los tratamientos exógenos con GABA, afecta también a la acumulación de azúcares solubles, así como en la concentración de importantes antioxidantes no enzimáticos involucrados en el metabolismo antioxidante, que en definitiva favorecieron la germinación de las semillas de trébol incluso bajo las condiciones de sequía.

4.2. Efecto sobre el crecimiento y desarrollo

En una revisión bibliográfica realizada por Khan et al., (2021), se relacionó la señalización provocada por el GABA en las células vegetales, con el crecimiento y desarrollo de las plantas. Estos autores demostraron que la hiperacumulación de GABA en las células vegetales desequilibra la concentración de aminoácidos, lo que puede provocar el desarrollo de fenotipos aberrantes de la planta, desde un punto de vista morfológico. Se confirmó en el trabajo realizado con líneas transgénicas de arroz y tabaco las cuales sobre expresaron el gen GAD2 del arroz, una acumulación de GABA debido a la mayor actividad de la enzima GAD. De manera general se puede señalar que los fenotipos alterados o aberrantes consistieron en hojas pequeñas, etioladas (tallos alargados y débiles por falta de luz) y rizadas para las plantas de arroz y plantas de tabaco con enanismos caracterizados por células parenquimatosas en la corteza del tallo. Por otro lado, Khan et al., (2021) observaron en colza (*Brassica napus* L), la presencia del metabolito GABA produjo el aumento de la captación de nitrato. Este metabolito participa en el crecimiento de la planta. Otra respuesta a la presencia de GABA se describió en la especie *Arabidopsis*, en la cual se observó el crecimiento del tubo polínico y su guía para la entrada en el ovario. En esta planta también se correlacionó la disminución de la actividad de GABA-T con la acumulación de GABA en el óvulo y en consecuencia con el crecimiento aberrante del tubo polínico. Estas evidencias sustentan la idea de que el GABA regula los patrones de crecimiento en las plantas.

Otros estudios que relacionan la estimulación del crecimiento mediado por el GABA en las plantas de la lenteja de agua (*Lemna*) (una variante de una planta acuática procedente de Israel), señalaron una relación directa entre la concentración de esta molécula y el peso seco (Kinnersley y Turano 2000). De hecho, esta planta aumentó su peso tres veces en presencia de una determinada concentración de GABA comparado con las plantas control. Además, el contenido mineral también se vio alterado (Khan et al., 2021).

La aplicación de GABA exógena manzana silvestre china (*Malus hupehensis*) disminuyó el estrés generado por el crecimiento en un medio alcalino. En consecuencia, se alteró de manera significativa la producción de

biomasa y la estimulación del sistema de defensa antioxidante con el fin evitar la acumulación de metabolitos dañinos y favorecer el crecimiento de las raíces (Khan et al., 2021).

Otro de los procesos inherentes al desarrollo de las plantas es la senescencia. Este proceso que está determinado genéticamente y se caracteriza por la degradación de las proteínas funcionales y la movilización de nutrientes desde las estructuras senescentes de la planta (hojas), hacia las partes jóvenes y en desarrollo. Esta removilización y redistribución de nutrientes en muchas plantas contribuye al crecimiento de nuevos órganos y al desarrollo de semillas y frutos. En las plantas el elemento más importante en esta movilización es el nitrógeno. La senescencia está regulada por diferentes procesos y por la presencia de metabolitos y moléculas entre las que se encuentra el GABA. El nitrógeno está relacionado con la ruta de derivación del GABA, la cual regula la movilización del mismo durante la senescencia de las hojas, para ingresar finalmente al ciclo de Krebs (Khan et al., 2021). En la figura 2 se describe la participación de la ruta metabólica de derivación del GABA en el mecanismo de eliminación de especies reactivas de oxígeno (ROS) durante el proceso de senescencia de la hoja.

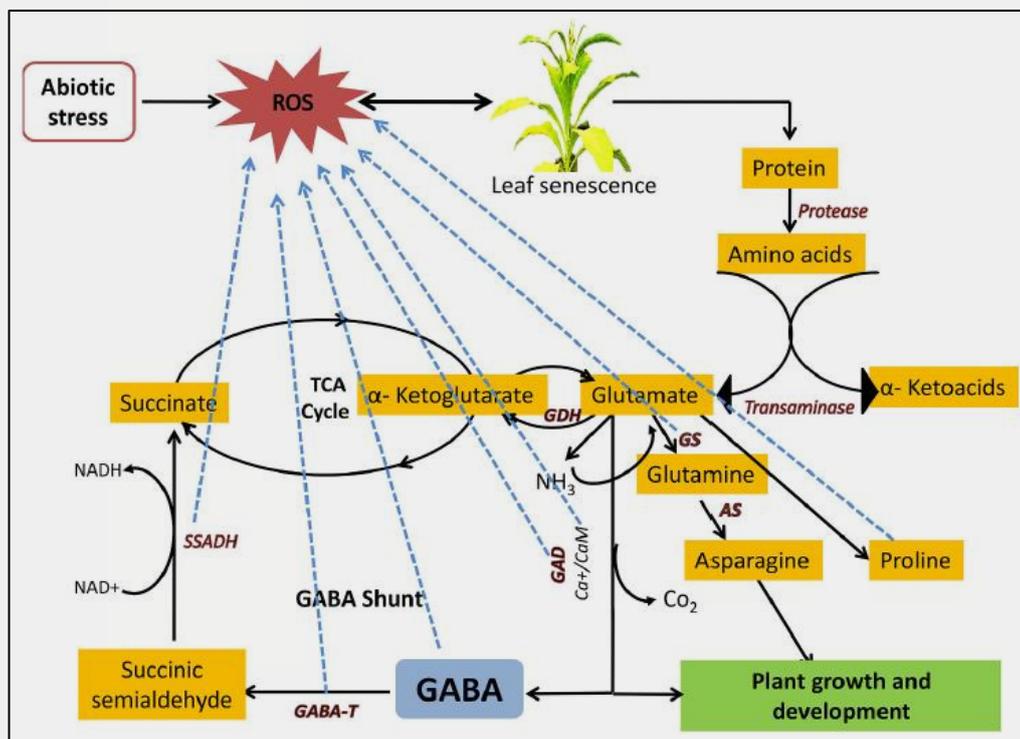


Figura 2. Participación de la derivación GABA en el mecanismo de eliminación de especies de oxígeno reactivo durante el proceso de senescencia de la hoja. *La senescencia de la hoja puede ser inducida por varios factores, incluido el estrés que sintetiza una cantidad excesiva de ROS debido a la interrupción de las células, durante la senescencia de la hoja, el grupo amino de la mayoría de los aminoácidos se puede transferir a α -cetoglutarato para formar glutamato. En la derivación GABA, el glutamato con la ayuda de GAD se convierte en GABA. GABA-T cataliza la conversión de GABA en semialdehído succínico, que a su vez se convierte en succinato por SSADH y entra en el ciclo TCA. La derivación de GABA dentro de las mitocondrias puede proporcionar un esqueleto de carbono para reponer los ácidos carboxílicos del ciclo TCA. El componente de derivación GABA y los metabolitos GABA tienen la capacidad de eliminación para reducir la producción de radicales libres durante la condición de senescencia de la hoja. GDH: glutamato deshidrogenasa, GAD: glutamato descarboxilasa, α -KGDH: α -cetoglutarato deshidrogenasa, GABA-T: GABA-transaminasa, SSADH: semialdehído succínico deshidrogenasa, SCS: succinil CoA sintetasa, TCA: ácido tricarbóxico, ROS: especies reactivas de oxígeno, CaM: Calmodulina (proteína fijadora de calcio). La flecha oscura indica la dirección de la reacción durante la senescencia y las flechas punteadas muestran la actividad depuradora de los componentes de derivación de GABA para las especies de oxígeno reactivo. (Tomado de Khan et al., 2021).*

4.3. Acción del GABA sobre la fotosíntesis

Son varios los estudios que determinan la importante acción del GABA a la hora de mantener la funcionalidad de los cloroplastos e incluso incrementar la actividad fotosintética realizada por estos orgánulos. Xiang et al., (2016) determinaron el rol del GABA en el mantenimiento de la actividad fotosintética en plantas de melón (*Cucumis melo* L.) cultivar 'Yipintianxia' sometidas a estrés salino-alcalino (Figura 3). Los autores observaron que el estrés salino redujo la tasa de fotosíntesis neta, el intercambio de gases, además, de inhibir el transporte del fotosistema II (PSII). También se vio afectada la actividad de las enzimas ATPasas de los cloroplastos de las plántulas de melón y se vio alterado el sistema lamelar interno de los tilacoides. Los efectos resultantes de la aplicación exógena con GABA mejoraron la tasa neta de fotosíntesis, la actividad de las ATPasas y la actividad de los cloroplastos. Los autores confirmaron mejoras en las estructuras de los cloroplastos. La aplicación de GABA mejoró la restauración de la distribución de energía, el estado del centro de reacción y la

capacidad del PSII lo que provocó una reparación de los daños generados en las plántulas sometidas a estrés.

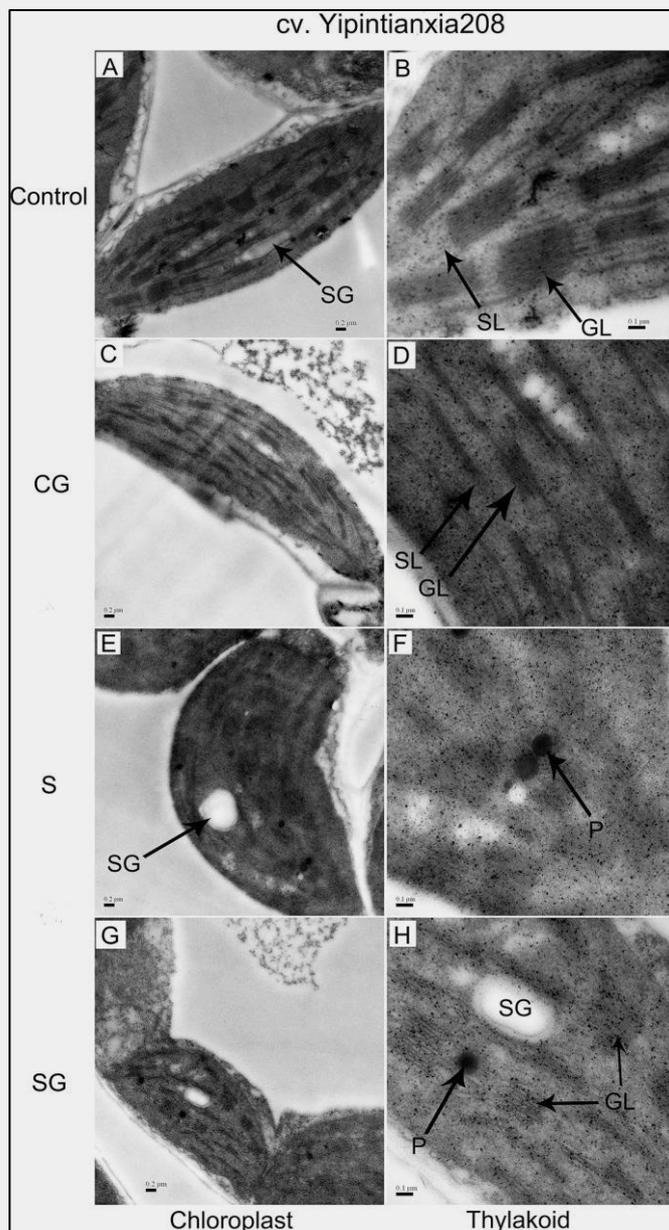


Figura 3. Micrografías de cloroplastos aislados de plántulas de melón. *Control*, plantas cultivadas en medio solamente; *CG*, medio con pulverización foliar con GABA; *S*, medio nutritivo con sal compleja neutra y alcalina; *SG*, medio con sal compleja neutra y alcalina y pulverización foliar con GABA. *SL*, laminillas de estroma; *GL*, grana laminillas; *SG*, granos de almidón; *P*, plastoglóbulos. (Tomado de Xiang et al., 2016).

En otra investigación realizada por Salah et al., (2019) para determinar el efecto de del ácido γ -aminobutírico sobre la tolerancia de las plantas de maíz al anegamiento, se evaluaron diferentes variables, como la tasa fotosintética, la capacidad antioxidante y la ultraestructura de los cloroplastos. Las plantas tratadas con GABA exógeno aumentaron significativamente su biomasa aérea y radicular, la tasa fotosintética, el contenido de clorofila y el número de grana (agrupación de tilacoides encargados de la captación de luz) por cloroplasto, los

autores observaron la activación del sistema antioxidante de la planta y la disminución de radicales libres y el peróxido de hidrogeno. Los autores concluyeron que el GABA mejora la ultraestructura de los cloroplastos y la actividad fotosintética de la planta aumentando su resistencia y promoviendo su crecimiento en condiciones de anegación (Figura 4).

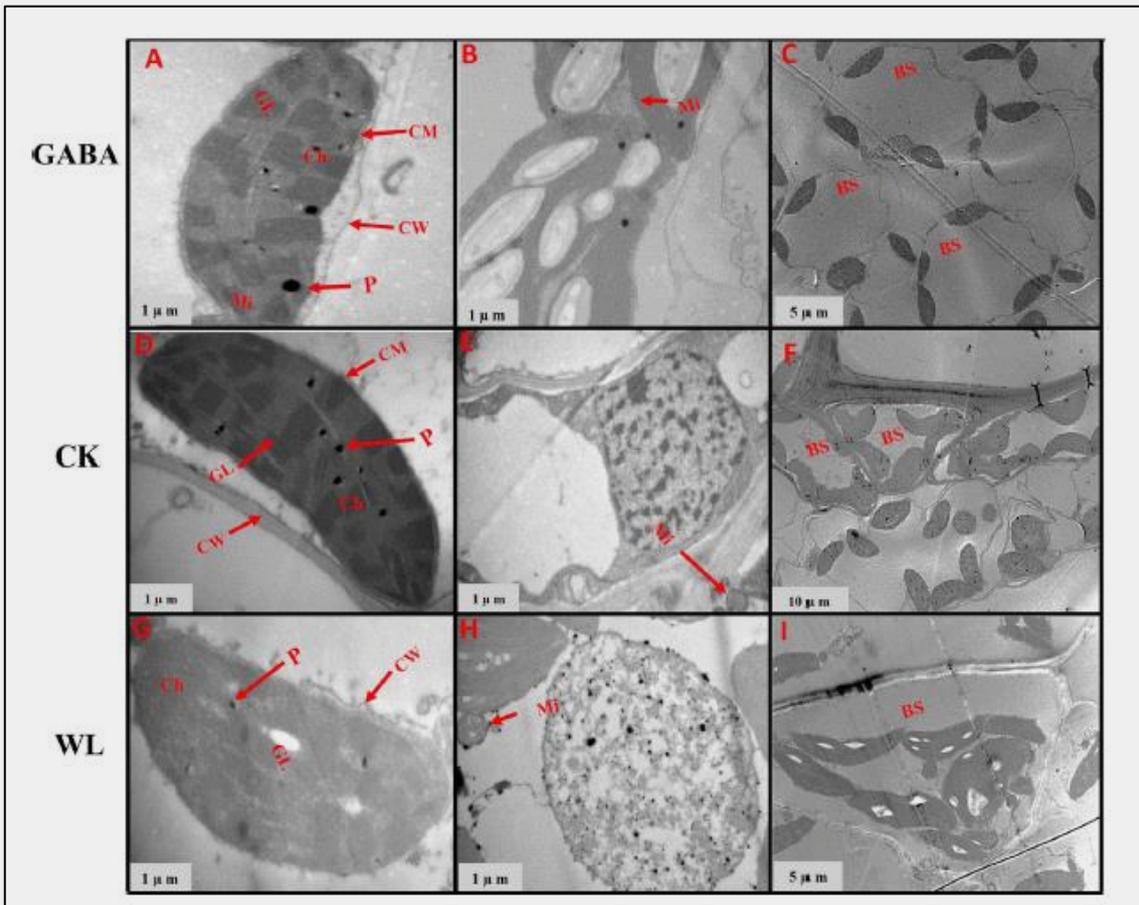


Figura 4. Ultraestructura de cloroplastos en hojas de cultivares de maíz XK-6 bajo diferentes tratamientos.

Ultraestructura de cloroplastos bajo la aplicación de GABA para plántulas de maíz anegadas (GABA) a los 14 días después del tratamiento iniciado en la tercera hoja (V3). Ch: cloroplasto, GL: grana lamella, P: partículas, CM: membrana de la envoltura del cloroplasto, CW: pared celular, Mi: mitocondrias, BS: vaina del haz. La aplicación de GABA exógeno alivió los cambios de ultraestructura de los cloroplastos en las células del mesófilo inducido por el anegamiento. Las plantas tratadas con GABA mantuvieron un sistema lamelar interno bien protegido en los cloroplastos de las hojas estresadas por agua en ambas plántulas de maíz (Figura 4A). También, GABA alivió el daño inducido por el anegamiento de la estructura mitocondrial. Se observó un mayor número de mitocondrias y una mejor estructura mitocondrial en ambas etapas de crecimiento de la hoja, es decir V3 y V5 (Figura 4B) (Tomado de Salah et al., 2019)

4.4. Propiedades antioxidantes del GABA

Las propiedades antioxidantes del GABA se resumen en la tabla 2.

Tabla 2. Participación de los componentes de la ruta de derivación del GABA en el mecanismo de eliminación de especies reactivas de oxígeno para mejorar la tolerancia al estrés abiótico.

Componentes de derivación GABA	Nombre del Gen	Planta	Respuesta	Componentes que determinan el estrés oxidativo	Referencia
Glutamato Descarboxilasa (GAD)	PgGAD	<i>Panax ginseng</i>	Expresión mejorada durante diversos tipos de estrés abióticos como estrés por temperatura, estrés osmótico, anoxia, estrés oxidativo y daño mecánico.	La actividad de H ₂ O ₂ fue regulada por la expresión niveles del gen GAD	Lee et al., 2010
GABA transaminasa (GABA-T)	γ-vinil-γ-aminobutirato (inhibidor de GABA-T), ssadh-2	<i>Triticum aestivum</i> <i>Arabidopsis Thaliana</i>	Protección contra el estrés salino y osmótico Mantiene el equilibrio redox en mutantes ssadh, inhibe la muerte celular	Acumulación de MDA y sensibilidad a la germinación de semillas Intermedios de oxígeno reactivo (ROI) y niveles de	Al-Quraan et al., 2013 y Fait et al., 2005

Componentes de derivación GABA	Nombre del Gen	Planta	Respuesta	Componentes que determinan el estrés oxidativo	Referencia
				hidroxibutirato (GBH) alterados	
GABA	-	<i>Hordeum vulgare</i>	Alivia el daño oxidativo causado por el aluminio (Al ³⁺)	Niveles más altos de SOD, CAT y POD y niveles reducidos de f MDA, H ₂ O ₂ y O ₂	Song et al., 2010
		<i>Lactuca sativa</i>	Mejora la tolerancia a la sal y el rendimiento fotosintético	Reducción del contenido de prolina y aumento de la actividad de CAT, APX y SOD	Kalhor et al., 2018
GABA	-	<i>Trifolium repens</i>	El aumento de la concentración endógena de GABA alivia el estrés oxidativo y mejora la tolerancia a la sequía.	Pro acumulación y homeostasis	Yong et al., 2017
		<i>Agrostis stolonifera</i>	La aplicación exógena de GABA (0,5 mM) reduce significativamente la producción de ROS y mejora la actividad enzimática antioxidante	Los niveles de O ₂ , H ₂ O ₂ , MDA (malondialdehído) se reducen con la mejora SOD, POD, APX, Dehidroascorbato reductasa (DHAR), ácido ascórbico	Li et al., 2016

Componentes de derivación GABA	Nombre del Gen	Planta	Respuesta	Componentes que determinan el estrés oxidativo	Referencia
			que mejora la tolerancia al estrés por calor	(AsA) y ácido dehidroascórbico (DHA)	
		<i>Solanum Lycopersicon</i>	Disminuye el estrés por frío junto con la reducción de la cantidad de H ₂ O ₂ .	Niveles reducidos de MDA y prolina junto con actividad mejorada de CAT y SOD	Malekzadeh et al., 2014
		<i>Oryza sativa</i>	Protección parcial contra daños por estrés térmico	Actividades de enzimas antioxidantes que incluyen CAT, SOD, APX, glutatión reductasa (GR) y antioxidantes no enzimáticos como ascorbato y glutatión	Nayyar et al., 2014
		<i>Lolium perenne</i>	Mitiga los daños causados por el estrés por sequía al alterar el contenido relativo de agua, la calidad del césped, el estrés oxidativo y reducir el marchitamiento	Actividad mejorada de SOD, CAT, APX y POD (peroxidasa)	Krishnan et al., 2013
GABA	-	<i>Triticum aestivum</i>	Aliviar el daño oxidativo causado por el estrés por frío en las plántulas de trigo mediante la activación de las	Reducción de los niveles de MDA y actividades mejoradas de las enzimas de defensa antioxidantes, incluidas CAT, APX y SOD.	Malekzadeh et al., 2012

Componentes de derivación GABA	Nombre del Gen	Planta	Respuesta	Componentes que determinan el estrés oxidativo	Referencia
			respuestas de defensa antioxidantes		
		<i>Caragana intermedia</i>	Inhibe la acumulación de H ₂ O ₂ provocada por el estrés por presencia de cloruro de sodio	Expresión de genes implicados en la síntesis de PA que actúan como captadores de radicales	Shi et al., 2010

Fuente: Khan et al., (2021)

Las condiciones de estrés dificultan el crecimiento y el desarrollo de las plantas y generan importantes pérdidas económicas cuando se trata de cultivos comerciales, porque afectan la productividad vegetal. La alteración de los procesos fisiológicos y metabólicos de las plantas cultivadas debido a factores ambientales, causan desequilibrio en la eliminación de ROS, lo que conduce a procesos muy agresivos de oxidación de los fotosistemas. Pero como se observa en la tabla 2 el uso de GABA exógeno mitiga esos daños. Esto lo demuestran los estudios realizados por Li et al., (2017) en pimiento (*Capsicum annuum* L.), al aplicarles GABA exógeno, disminuyó el daño causado por estrés oxidativo, generado por condiciones de poca luz. GABA acrecentó la actividad de SOD y CAT, activando el sistema de defensa antioxidante y mejorando la eficiencia fotoquímica de la planta, de igual manera se observaron mejoras en el contenido de clorofila, la actividad del PSII, la conductancia estomática y en consecuencia el intercambio gaseoso. Además, se indujo el incremento en el contenido de GABA endógeno. Esta activación en cascada de diversos mecanismos metabólicos, mantiene la productividad en plantas de interés agrícola.

5. EL GABA COMO ELICITOR DE MECANISMO DE DEFENSA FRENTE AL ESTRÉS MEDIOAMBIENTAL

Como se ha descrito anteriormente, las plantas producen su energía a través de la fotosíntesis y de igual manera han desarrollado mecanismos para protegerse de factores bióticos y abióticos que pueden producirles daños. La acumulación de GABA se considera uno de los mecanismos usados por la planta para su protección ante factores de estrés medioambientales, como el aumento o disminución de la temperatura, la sequía o el anegamiento, la hipoxia, o el aumento de la salinidad en el suelo, la presencia de metales pesados o el contenido excesivo de ROS (Li et al., 2020). Además del efecto de estos factores ya comentados sobre el desarrollo de la planta, también se han mostrado efectos importantes a la hora de incrementar su supervivencia.

En una revisión realizada por Li et al., (2020) asocian el alto contenido en GABA a la tolerancia que tienen las plantas a las **bajas temperaturas**. Esto se observa tras la aplicación exógena del metabolito, la cual induce un aumento del GABA endógeno, mejorando la tolerancia al frío, en cultivares de tomate (*Lycopersicon esculentum*), banano (*Musa*) cultivar 'Brazil', plantas de té (*Camelia sinensis*) y en flores cortadas. Los autores indican como posibles mecanismos de acción del GABA la mejora de los sistemas antioxidantes de las plantas lo que a su vez reduce la concentración de MDA y ROS, afectando la osmorregulación mediada por la acumulación de prolina.

Con respecto a las **altas temperaturas**, estas se consideran un factor importante que puede afectar el crecimiento y el desarrollo de las plantas, diversas investigaciones se han encargado de relacionar el estrés por calor y la actuación del GABA. Por ejemplo, se observó en semillas de soja inmadura (*Glycine max* L. Merrill), secada a 40 ° C, la expresión del GAD en niveles altos y la disminución de GABA-T y SSADH. Esto se tradujo en que el contenido de GABA en las semillas tratadas aumentó en comparación con las semillas no tratadas. Por otra parte, al aplicar GABA de manera exógena a plántulas de arroz (*Oryza sativa*) con cuatro días de edad y **estresadas por el calor**, se observó

que las tasas de crecimiento y supervivencia aumentaron y la turgencia de las hojas mejoró. También se detectó un aumento en los compuestos osmoprotectores y los compuestos antioxidantes.

La aplicación exógena de GABA protegió las funciones reproductivas (germinación del polen, viabilidad del polen, receptividad del estigma y viabilidad del óvulo) en las plantas de frijol mungo (*Vigna radiata*), las cuales fueron sometidas a altas temperaturas, estas plantas tratadas con el metabolito GABA produjeron más vainas y semillas y con un mayor peso en comparación con los controles.

A continuación, se resumen otros factores ambientales y su relación con el GABA

5.1. Estrés por déficit hídrico: sequía

El déficit hídrico se considera un factor que genera importantes restricciones para el desarrollo y la producción de los cultivos. La sequía, al igual que otros factores ambientales que producen estrés, promueve la acumulación de GABA. En diferentes ensayos realizados con hojas de plantas de nabo (*Brassica rapa L*) de la cultivar 'Shogoin', frijol (*Phaseolus vulgaris L*) del cultivar 'Topcrop', soja (*Glycine max*) y sésamo (*Sesamum indicum L.*), las cuales fueron sometidas a estrés hídrico, se observó un aumento en el contenido de GABA (Bor et al., 2009, Serraj et al., 1998, Raggi, 1994,). Se ha determinado que el aumento en el contenido de GABA endógeno en respuesta a la aplicación de GABA exógena mejora en las plantas herbáceas su tolerancia al déficit hídrico. El mecanismo que actúa en esta situación es la regulación positiva de la ruta de generación de GABA, así como el metabolismo asociado a la prolina y las poliaminas (Li et al., 2021).

5.2. Estrés por exceso hídrico: inundación

El estrés producido por el exceso hídrico reduce en las plantas la tasa fotosintética y la actividad del sistema de enzimas antioxidantes, esto afecta a la producción y limita el crecimiento. En respuesta a este factor estresor las plantas de vid (*Vitis vinifera L.*) y soja (*Glycine max*), acumulan GABA de forma importante en los nódulos de sus sistemas de raíces (Ruperti et al., 2019). En

otro estudio realizado en plántulas de maíz sembradas en condiciones de exceso hídrico se determinó que la disminución en el contenido de las enzimas productoras de ROS, ocurría en presencia de GABA (Salah et al., 2019). La hipoxia maximiza los efectos negativos sobre el crecimiento de las plantas, pero también causa la acumulación de GABA en plantas de habas (*Vicia faba*) (Yang et al., 2013). Se ha observado que bajo condiciones de hipoxia las enzimas glutamato descarboxilasa y diamino oxidasa aumentan su actividad, lo que promueve el aumento en el contenido de GABA de las plantas (Li et al., 2021)

5.3. Estrés por contaminación química: Metales pesados

Los metales pesados se han transformado en importantes contaminantes del suelo, los mismos pueden translocarse y acumularse en las plantas y ser posteriormente consumidos por animales o por los seres humanos. Se ha identificado además de la toxicidad propia de los metales pesados la acumulación de especies reactivas de oxígeno (González et al., 2015). En este sentido un análisis realizado en los tejidos de plantas de arroz mostró que el contenido de GABA aumentó en respuesta a la presencia de Cromo en las raíces. Resultados similares se obtuvieron en estudios realizados con soja en presencia de Zinc y Cobre. Las plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) cultivadas en niveles altos de Zinc también disminuyeron su síntesis de GABA (Das et al., 2016, Kang et al., 2015, Dubey et al., 2010). En otro estudio las plántulas de arroz crecieron bajo condiciones de estrés por arsénico, en este caso, la aplicación de GABA exógeno, promovió la expresión genética de la ruta de derivación de GABA, activando el sistema antioxidante de la planta e inhibiendo la acumulación del arsénico, aumentando la tolerancia de dicha planta (Kumar et al., 2017).

5.4. GABA y salinidad

En un estudio realizado por Sheteiwy et al., (2019), se observó que el uso de GABA alivió de manera significativa los efectos perjudiciales de agentes oxidantes sobre la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas, en plántulas de arroz (*Oryza sativa* L), sometidas a diferentes grados de estrés osmótico. Los autores señalan que las plantas en presencia de la alta salinidad

expresan genes que producen las proteínas quinasas las cuales interactúan con las proteínas de tipo calcineurina B (CIPK) como OsCIPK01, OsCIPK03, OsCIPK08 y OsCIPK1. Esta interacción, provoca la producción de enzimas antioxidantes que protegen a las plantas de arroz contra los efectos de la salinidad.

6. EFECTO DE LA APLICACIÓN EXÓGENA DEL GABA EN EL DESARROLLO DEL FRUTO Y SOBRE LAS PRODUCCIONES FRUTÍCOLAS.

Dada la actividad multifuncional que presenta el GABA tal y como se ha descrito con anterioridad, resulta de interés el estudio sobre los efectos de este elicitor sobre el desarrollo del fruto además de sobre los efectos positivos de las aplicaciones postcosecha. Estos efectos, podrían tener implicaciones directas en la rentabilidad del cultivo. En una revisión realizada por Ramos-Ruiz et al., (2019), para evaluar el efecto del GABA en las plantas, se describió cómo la aplicación exógena de GABA puede afectar en diferentes etapas de crecimiento y atributos morfológicos de las plantas. Los autores demuestran esta afirmación al indicar que, en plántulas de maíz, sometidas a una aplicación de GABA se observaron mejoras significativas en el peso fresco de raíces y en los brotes de las plántulas. Estas mejoras coincidieron con el aumento en la tasa fotosintética, la actividad de las enzimas antioxidantes y aquellas enzimas asociadas al metabolismo del nitrógeno. Los efectos descritos permiten demostrar que estos parámetros fueron estimulados durante el crecimiento de las plantas sometidas a las aplicaciones exógenas de GABA. En el mismo estudio se muestra cómo semillas de cítricos tratadas con GABA antes de ser expuestas a altas concentraciones de cloruro de sodio aumentaron su adaptación a las condiciones salinas, lo cual se hizo evidente una tasa mayor de germinación y unas raíces más largas. En un ensayo realizado por Aghdam et al., (2016), cuyo objetivo era investigar los efectos de la aplicación de GABA exógeno sobre la actividad de la ruta de derivación del GABA y su posible contribución al suministro de energía en flores cortadas bajo situaciones de estrés por frío durante la postcosecha, se observó que los tratamientos con GABA dieron como resultado una menor actividad en GAD y una mayor actividad de GABA-T en las flores durante el almacenamiento en frío, lo que se asoció con un menor

contenido de GABA y coincidió con un mayor contenido de ATP. Este incremento de ATP confirmó la capacidad del GABA a la hora de incrementar la disponibilidad de energía para afrontar el estrés causado por el almacenamiento a baja temperatura. El mayor contenido en glicina betaína está asociado a una mayor resistencia al estrés de los tejidos vegetales. Los autores del estudio basándose en estos resultados sugieren que los tratamientos con GABA pueden aliviar el daño por frío de las flores cortadas al mejorar la actividad de la ruta de derivación del GABA que conduce a proporcionar suficiente ATP y promueve la acumulación endógena de glicina betaína endógena. A pesar del importante número de investigaciones relacionadas con el estudio del GABA, existe un número limitado de los mismos que han tratado de integrar el complejo modo de acción de este metabolito. En una investigación realizada por Zaire et al., (2020) para evaluar el efecto precosecha de la aplicación de GABA a tres distintas concentraciones (0, 5 y 10 mM) sobre la calidad postcosecha tras el enfriamiento del tomate cultivar 'Newton', se observó que los tratamientos con GABA disminuyeron la pérdida de peso y se mantuvo la firmeza de este fruto. Por otra parte, la concentración de vitamina C y la acidez titulable presentaron valores más elevados en los frutos tratados con GABA en comparación con aquellos tomates no tratados. A pesar de que se observó un aumento de la concentración de licopeno en los tomates tratados con GABA y en los no tratados, la concentración de este pigmento fue mayor en los tomates que se trataron con GABA. Por otra parte, la enzima superóxido dismutasa (SOD), la cual está asociada con la protección antioxidante del tomate, disminuyó su actividad en las frutas tratadas y las no tratadas, sin embargo, la tasa de disminución fue significativamente inferior en los frutos controles. Los autores sugieren que las aplicaciones precosecha con GABA en el tomate, redujeron de manera significativa los daños producidos por el frío sufridos en el posterior almacenaje. Este aspecto fue demostrado mediante un mayor mantenimiento de la calidad del fruto y de la concentración del licopeno. Este mayor mantenimiento de la calidad podría deberse a que la aplicación del GABA mantuvo la integridad de las células y la actividad de otras enzimas antioxidantes como la SOD y demás metabolitos. En un complejo ensayo realizado por Al Shoffe et al., (2021) durante 3 años, se puso a prueba la hipótesis de que el GABA, sería capaz de inhibir el desarrollo de diferentes fisiopatías que sufren las manzanas del cultivar

'Honeycrip'. En el primer año, a las manzanas se les aplicó GABA a una concentración de 40 mM en la segunda y cuarta semana antes de la cosecha. Después, la fruta cosechada se almacenó a dos temperaturas, que producen daños por frío (0,5 y 3 °C) durante un periodo de 4 meses. Posteriormente, en el segundo año, se trataron los manzanos a la misma concentración la primera y segunda semana antes de la cosecha y el fruto se almacenó a 0 y 5 °C durante cinco meses. Finalmente, en el tercer año del ensayo se repitió la aplicación a los árboles, pero se añadió CaCl₂ al 0,12% combinado con GABA o solo, durante las tres semanas previas a la cosecha. Igualmente se aplicaron estas dos soluciones postcosecha, sumergiendo la fruta en GABA con una concentración de 100 mM y/o CaCl₂ al 2%. Estas manzanas fueron almacenadas sin modificaciones de atmósfera y a una temperatura promedio de 3 °C. Los resultados en campo durante los dos primeros años mostraron que el GABA tuvo poco efecto en la producción, sin embargo, inhibió el desarrollo de la escaldadura en la piel de estos frutos dependiendo del momento de aplicación. La escaldadura es un desorden en el desarrollo de la fruta, que aparece como respuesta al almacenamiento en frío por un periodo de entre dos y ocho semanas. Después del tercer año de aplicación del GABA combinado con CaCl₂ no se observaron beneficios adicionales sobre la calidad de la fruta. Además, se observó un aumento en la incidencia de la aparición de manchas redondeadas en la piel del fruto (*bitter pit*) con la combinación de GABA/CaCl₂ en uno de los bloques experimentales, pero en otros bloques disminuyó esa incidencia. Al tratar la fruta con GABA por inmersión, se observó una disminución en la incidencia de la escaldadura y del *bitter pit*. GABA en combinación con el CaCl₂ también inhibió la incidencia de podredumbres. A pesar de estos resultados los investigadores sugieren que se requieren más estudios para evaluar el efecto de GABA sobre las manzanas del cultivar 'Honeycrip'.

En las bayas de cornejo (*Cornus mas*) se han aplicado tratamientos con GABA, debido a que este fruto puede sufrir rápidamente la acción de la senescencia y el oscurecimiento de la piel. Además, esta senescencia y oscurecimiento no se retrasa mediante su conservación en frío. Para probar el posible efecto positivo del ácido γ -aminobutírico (GABA) en la disminución de este daño, Rabiei et al., (2019) realizaron un ensayo aplicando a las bayas

almacenadas a 4 °C durante 21 días un tratamiento de GABA a concentraciones de 0, 2,5, 5 y 10 mM. Los resultados mostraron que las cerezas tratadas con GABA 5 mM experimentaron un oscurecimiento de los frutos notablemente menor durante el almacenamiento a 4 °C. Los autores asocian estos resultados positivos a la menor acumulación de H₂O₂, debido a la mayor actividad de las enzimas antioxidantes. Se observó la disminución en la actividad de la enzima lipoxigenasa, que deteriora la membrana celular y a continuación se detectó una menor salida de electrolitos, algo asociado con una mayor integridad de la membrana.

Uno de los frutos del tipo baya más consumidos en el mundo es el arándano debido a su exquisito sabor. El arándano posee antocianinas, las cuales poseen capacidad antioxidante que podría estar asociada a la prevención del cáncer y a la mejora de las enfermedades cardiovasculares, las inflamaciones, la diabetes etc. (Ge et al., 2018). Pero este fruto tanto después de ser cosechado, como durante su transporte y posterior almacenamiento, se deshidrata e inicia un proceso de descomposición, así como la aparición de distintos trastornos fisiológicos. Dada esta rápida pérdida de calidad, Ge et al., (2018) decidieron investigar los efectos del tratamiento postcosecha con GABA sobre el metabolismo de las ROS y la ruta de los fenilpropanoides en los arándanos. Para ello sumergieron la fruta en una solución de GABA de 1 mM durante 10 min y posteriormente se almacenó a 4 °C usando como control la fruta tratada con agua destilada. Los resultados indicaron que el GABA aumentó la actividad de varias enzimas involucradas en la ruta biosintética de los fenilpropanoides. Esta ruta está involucrada en la acumulación de metabolitos secundarios, lo que disminuye la incidencia de las podredumbres evitando así la infección por ataques de patógenos. Además, el tratamiento con GABA mejoró la actividad de las enzimas antioxidantes. Además, el contenido en especies reactivas oxidativas como el H₂O₂ también se inhibió en las frutas tratadas con GABA durante el almacenamiento. Por tanto, los resultados de este estudio sugieren que la aplicación con GABA puede alargar la vida útil del arándano, retrasando su senescencia y evitando el ataque de los microorganismos patógenos.

Uno de los cultivares de pera más consumidos y conocidos es la 'Nanguo' (*Pyrus ussuriensis*). A temperatura ambiente y después de ser cosechada,

madura y se deteriora rápidamente, ablandando la pulpa y el centro de la fruta se vuelve dorado, por ello, debe ser almacenada a bajas temperaturas (Li et al., 2019). El pardeamiento de la piel es provocado principalmente por los daños asociados al frío que también produce trastornos fisiológicos en estos frutos (Li et al., 2019). Por ello, estos autores se plantearon como objetivo determinar cómo el GABA afecta el sistema de defensa contra la oxidación mitocondrial en las peras 'Nanguo' y cómo podría usarse para prevenir el pardeamiento exterior del fruto tras el almacenamiento en frío. Los resultados obtenidos indicaron que las frutas tratadas con GABA, se oscurecían más lentamente y la actividad de las enzimas antioxidantes aumentó. Además, la incidencia del pardeamiento, así como del malondialdehído (MDA) también disminuyó tras los tratamientos con GABA. Al evaluar el funcionamiento de las mitocondrias en las frutas tratadas con GABA estas presentaron menos daños posteriores al estrés por el frío, ya que se observó una disminución en la permeabilidad de las membranas mitocondriales por la disminución en la concentración de los poros que aparecen en dichas membranas. Además, la aplicación exógena de GABA estimuló la producción de GABA endógeno en las frutas. Por tanto, las aplicaciones con GABA regularon y estimularon el sistema de defensa antioxidante y también el sistema mitocondrial, lo que redujo el pardeamiento de la piel de estas peras (Li et al., 2019).

7. PAPEL DEL GABA SOBRE LA MADURACIÓN Y SENESCENCIA DURANTE LA POSTCOSECHA.

El deterioro postcosecha de los productos vegetales, genera cambios importantes que pueden afectar a la comercialización de la hortaliza o la fruta lo que derivaría en importantes pérdidas económicas, esto afectaría de manera significativa toda la cadena de valor, desde el cultivo hasta la comercialización. Sin embargo, se ha establecido todo un sistema de protección que incluye, diferentes condiciones de baja temperatura y atmósferas controladas (bajo O₂ y elevado CO₂), esto se usa de manera constante para mantener la frescura de los productos vegetales y ampliar la vida postcosecha de los mismos. Aun así, pueden sufrir daños por las condiciones de frío y trastornos fisiológicos propios del producto vegetal (Aghdam et al., 2022). Puede ocurrir deshidratación y descomposición asociada a la presencia de bacterias y hongos. Distintas

sistemas oxidantes en productos hortícolas. Las bajas temperaturas, el O₂ bajo y el CO₂ elevado pueden limitar las actividades de la piruvato deshidrogenasa, la 2-oxoglutarato deshidrogenasa, la succinato deshidrogenasa y la citocromo c oxidasa, lo que lleva a una menor generación de NADH, FADH y ATP y a un mayor recambio de proteínas. Esto va acompañado de un cambio en el equilibrio redox. La proporción elevada de NADPH/NADP⁺ estimula la producción de H₂O₂ a través de la NADPH oxidasa y la superóxido dismutasa, y estimula la expresión/actividades de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos (no se muestra). En estas condiciones, la disponibilidad de Glutamato aumenta y también la síntesis de poliaminas, prolina y GABA. Las poliaminas a menudo se acumulan, pero la evidencia sugiere que solo alrededor del 3% del GABA inducido por estrés se deriva del catabolismo de putrescina o espermidina, lo que puede explicarse, al menos en parte, por la limitación de O₂ y NAD⁺ de las actividades DAO, PAO y ABALDH. La prolina también se acumula, en parte debido a la disminución de la actividad de la prolina deshidrogenasa, pero no hay evidencia directa de la conversión de prolina en GABA a través de ABALDH (debido a que el 4-aminobutanal y la 4-pirrolina están en un rápido equilibrio no enzimático, su oxidación es a menudo se considera que es catalizada por ABALDH). Las actividades limitantes son superadas en cierta medida por la estimulación con H⁺ o la activación de Ca²⁺/calmodulina del glutamato descarboxilasa, lo que aumenta la biosíntesis de GABA y el flujo de carbono a través de semialdehído succínico a succinato a través de GABA transaminasa y semialdehído succínico deshidrogenasa, respectivamente. Solo una porción menor del NADPH se recicla a través de la desviación del semialdehído succínico en hidroxibutirato γ. En consecuencia, el succinato derivado del estrés estimula la producción de NADH y ATP a través del ciclo del ácido tricarbóxico no cíclico y la cadena de transporte de electrones mitocondrial. A la izquierda se muestra un sistema oxidante representativo; involucra NADPH oxidasa y superóxido dismutasa, y contribuye al daño de la membrana y al daño fisiológico. (Tomado de Aghdam et al., 2022)

Por su parte Serrano et al., (2022), realizaron un estudio en cerezo (*Prunus avium* L.) del cultivar 'Prime Giant' para evaluar la respuesta a la aplicación de GABA exógeno en diferentes concentraciones, en tres estadios de su desarrollo, así como en la calidad del mismo y su conservación a 2°C. Observaron que las frutas tratadas con GABA, presentaban una disminución en la pérdida de peso, posterior al periodo de almacenamiento, también se observó una disminución en la merma de la firmeza durante los 28 días que fue almacenada (Figura 6).

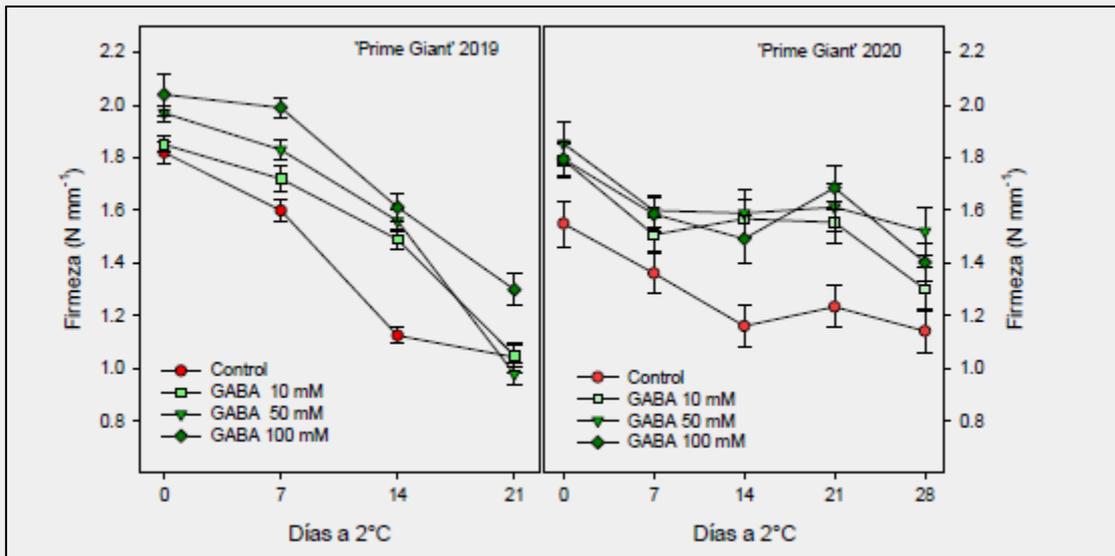


Figura 6. Evolución de la firmeza de las cerezas procedentes de los árboles control o de los tratados con γ -amino-aminobutírico (GABA) durante su conservación. (Tomado de Serrano et al., 2022)

8. PAPEL DEL GABA EXÓGENO EN LA REDUCCIÓN DEL DAÑO POR FRÍO DURANTE EL ALMACENAMIENTO DE LOS FRUTOS

Shang et al., (2011) investigaron el efecto de GABA sobre el daño por frío en melocotón (*Prunus pérsica*) del cultivar 'Baifeng'. Para ello, los frutos recién cosechados fueron tratados con GABA en diferentes concentraciones 1, 5 o 10 mM a 20°C durante 10 min y luego fueron almacenados a 1°C durante 5 semanas. Se observó que en todos los frutos tratados con GABA se redujo la incidencia de los daños por frío siendo la concentración 5 mM la más eficiente. Los resultados mostraron una acumulación significativa del GABA endógeno y de la prolina, involucrada en el mantenimiento de los tejidos. Estos resultados indican que la acumulación de GABA y de prolina endógena en respuesta a la aplicación de GABA exógena provoca tolerancia al frío en esta fruta durante la postcosecha.

Por otra parte, Wang et al., (2014) evaluaron los efectos del GABA sobre el daño por frío en las bananas (*Musa spp*) del cultivar 'Brazil', ya que estas frutas son muy sensibles al almacenamiento a bajas temperaturas. Las bananas se trataron con GABA 20 mM y se almacenaron a 7°C durante 20 días. Posteriormente, se observó que el tratamiento con GABA produjo un retraso en la incidencia del daño por frío, la fuga de electrolitos, el contenido del MDA y se

estimuló la acumulación de fenoles totales y prolina. También, el tratamiento con GABA promovió la disminución de los radicales libres en los frutos tratados en comparación con los frutos control al menos durante los 10 primeros días de almacenamiento. Por tanto, el tratamiento postcosecha con GABA podría suponer una herramienta útil y de origen natural para reducir la incidencia de esta fisiopatía en frutos altamente sensibles como son las bananas.

La uva de mesa presenta problemas de deshidratación, infecciones fúngicas y pardeamiento durante la postcosecha. En un ensayo realizado por Escribano et al., (2022) para valorar la respuesta del tejido de este fruto ante el almacenamiento prolongado bajo el frío y la aplicación de CO₂, se obtuvieron resultados interesantes los cuales indican que la aplicación de CO₂ en altas concentraciones disminuye el daño en la ultraestructura de la célula, al reducir el estrés oxidativo producido por los radicales libres a nivel de la membrana celular. Esta cascada de reacciones metabólicas también incluye la síntesis de GABA en la piel de la fruta en presencia de CO₂ y en respuesta a la conservación a 0°C. También se observó la biosíntesis de GABA en la piel y en la pulpa de la fruta. Los autores señalan al GABA como una de las biomoléculas que participan en la reparación del daño metabólico y en la restauración de la integridad de la membrana celular.

En un trabajo realizado por Yang et al., (2011) con frutos de melocotón (*Prunus persica*) del cultivar 'Baifeng' con el objetivo de evaluar el efecto de la aplicación de GABA bajo condiciones de almacenamiento a 1°C durante 5 semanas, se observó que los frutos tratados con GABA sufrieron menos daños por la exposición al frío, debido a la mejora en las actividades de tipo antioxidantes en diferentes enzimas como la superóxido dismutasa, la catalasa, la ascorbato peroxidasa, la glutatión peroxidasa, la glutatión S-transferasa, la monodehidroascorbato reductasa y la dehidroascorbato reductasa. También se observó un aumento en la concentración de ATP y ADP y disminución de la concentración de AMP, este resultado indica que la fruta tendrá una mayor carga energética. El efecto de este metabolito también se observó en la mejora del sistema de protección contra el estrés oxidativo.

En un ensayo similar Shag et al., (2011) investigaron el efecto de la aplicación de GABA exógeno sobre el daño por frío del melocotón y encontraron que al aplicar este metabolito a los frutos recién cosechados y luego almacenados durante 5 semanas a una temperatura de 1 °C, una reducción significativa del daño generado por frío, además también se detectó acumulación significativa de GABA endógeno y prolina, como respuesta al aumento de la actividad en enzimas como la glutamato descarboxilasa, la Δ -pirrolina-5-carboxilato sintetasa y la ornitina δ -aminotransferasa, al mismo tiempo que disminuyó la actividad de la prolina deshidrogenasa. Estos resultados ponen en evidencia clara que la aplicación exógena de GABA reduce los daños generados por bajas temperaturas en frutos (Tabla 3).

Malekzadeh et al., (2017) realizaron estudios en pepino (*Cucumis sativus* L.), para determinar la capacidad del GABA de disminuir los efectos adversos del almacenamiento en frío, los resultados indicaron que la aplicación de GABA disminuyó el daño ocasionado por el frío, esto se evidenció por la acumulación del contenido de prolina, también se observó aumento significativo en la concentración endógena de GABA, la mejora en la actividad de CAT y SOD y la reducción en la actividad de otras enzimas como PLC y LOX, las cuales parecen estar asociadas al principio del daño de la membrana celular por frío.

Tabla 3. Efecto de la aplicación de GABA exógeno sobre el contenido de GABA endógeno, prolina, y la actividad de las enzimas GAD, P5CS, OAT, y PDH de la pera después del almacenamiento 1°C durante 3 o 5 semanas

<i>Tratamiento</i>	<i>GABA endógeno (µg/g FW)</i>	<i>GAD (U/mg proteína)</i>	<i>Contenido de prolina (µg/g FW)</i>	<i>P5CS (U/mg proteína)</i>	<i>OAT (U/mg proteína)</i>	<i>PDH (U/mg proteína)</i>
<i>0 semanas</i>	23.67	50	8	2	28	32
<i>3 semanas control</i>	30c	28b	8d	3d	37c	25 ^a
<i>1 mM</i>	41b	53 ^a	9c	9c	30d	17bc
<i>5mM</i>	55a	59 ^a	10 ^a	26 ^a	45b	14c
<i>10 mM</i>	43b	59 ^a	9b	15b	58 ^a	20b
<i>5 semanas control</i>	40c	23c	9d	7d	44b	25 ^a
<i>1 mM</i>	55ab	66b	10c	13c	47b	16b
<i>5mM</i>	61a	73 ^a	10 ^a	27 ^a	57 ^a	11b
<i>10 mM</i>	51b	61b	10b	19b	60a	19ab

(Tomado de Shang et al., 2011)

En otro estudio, realizado por Mohammadi et al., (2021) cuyo objetivo era estudiar los efectos causados por el GABA y SPER sobre gerbera (*Gerbera jamesonii*) del cultivar 'Stanza', se observó que las bajas temperaturas alargaron la vida de las flores cortadas, pero también afectaron la calidad del capítulo de la flor. Esta flor presenta diferentes problemas después de ser cortada como escasa vida útil, marchitamiento de los capítulos, la flexión del cuello de las flores y daños por frío durante su almacenamiento, estos problemas, causan un descenso en la calidad y posterior comercialización de las flores de Gerbera. En

este ensayo la Gerbera cultivada en invernadero fue rociada con SPER y GABA y luego las flores se cortaron y fueron almacenadas a 1,5 °C y 8 °C. Los resultados mostraron que los tratamientos con GABA y SPER mejoraron el tiempo que las flores permanecen turgentes, la resistencia al frío y la calidad de las flores cortadas (mantuvieron su color y no perdieron pétalos del capítulo). No se observaron daños en las flores tratadas con GABA a 1,5 °C mientras que las controles presentaron daño severo tras el almacenamiento en frío. Los tratamientos con GABA prolongaron de manera eficiente la vida de la flor en cortada durante 6 días más que el control. Otros resultados asociados al uso de GABA y SPER mostraron un aumento del peso fresco, el contenido de prolina, proteínas y la mejora en la actividad de catalasa, peroxidasa y superóxido dismutasa, también se observó una disminución en la pérdida de electrolitos, el contenido de H₂O, malondialdehído (MDA), y la actividad enzimática de polifenol oxidasa, lipoxigenasa y fosfolipasa D. Los autores identificaron que la espermina (SPER) y el ácido γ -aminobutírico (GABA) actuaron como factores que retrasaron la senescencia y elevaron la tolerancia al frío de las flores de Gerbera (Figura 7).

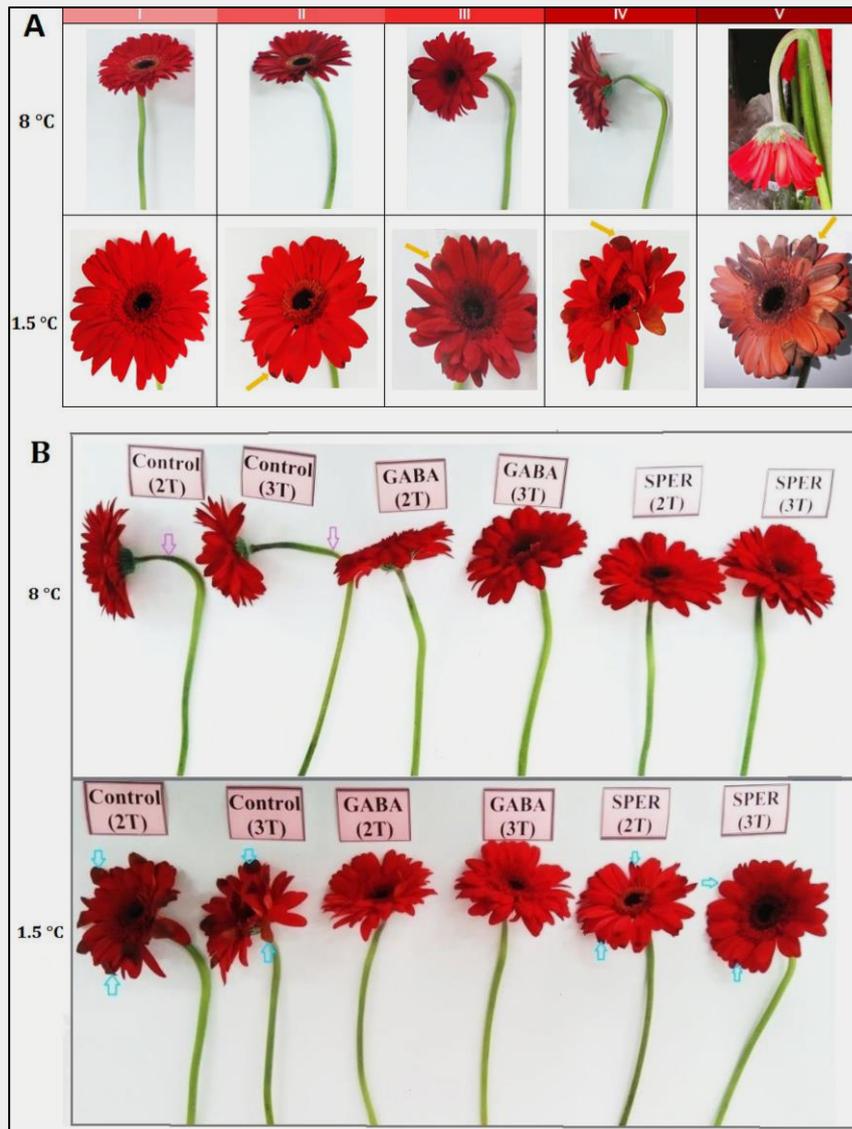


Figura 7. Descriptor esquemático de la flexión del cuello (Etapa I-V) y lesión por frío en flores cortadas de gerbera 'Stanza' durante el almacenamiento en frío a 1,5 °C y 8 °C. I = sin IC; II = IC leve (hasta un 10 % de enfriamiento del capitulum); III = IC moderado (hasta un 30% de enfriamiento del capitulum); IV = IC grave (hasta un 50 % de enfriamiento del capitulum); V = IC muy grave (70-100 % de enfriamiento del capitulum) (A). Efectos de los tratamientos previos a la cosecha con GABA y SPER sobre la flexión del cuello y el daño por frío de las flores cortadas de Gerbera durante el almacenamiento en frío a 1,5 °C y 8 °C, 15 días después de la cosecha (B). (Tomado de Mohammadi et al., 2021).

9. ACCION DE GABA FRENTE A DIFERENTES FACTORES

9.1. Papel del gaba en la reducción del estrés biótico en los cultivos

Otro aspecto importante a considerar es el efecto que los patógenos y las plagas tienen sobre los cultivos y el rol del GABA en la protección de estos. Al respecto, se ha demostrado que los niveles de GABA aumentan en respuesta a la presencia de estresores de tipo biótico. Li et al., (2021) señalaron que las células de distintos cultivares de arroz sometidas a tratamientos con el hongo del añublo del arroz (*Magnaporthe grisea*) aumentaron su nivel de GABA endógeno 12 veces más en un lapso de tiempo de 8 horas (Takahashi et al., n2008). Por otra parte, al infectar tallos de jatrofa (*Jatropha curcas* L.) (*Euphorbiaceae*) con el virus del mosaico se observó un rápido aumento en la generación del GABA (Sidhu et al., 2010). En cítricos también se ha observado el aumento y la acumulación de GABA en el citosol, en respuesta al ataque de *Candidatus Liberibacter asiaticus* (Nehela y Kiliny, 2019).

9.2. Interacción de GABA con otros metabolitos

Otros aspectos a considerar en el estudio de los efectos del GABA sobre las plantas cultivadas es el relacionado con su interacción con otros metabolitos u hormonas, al respecto Li et al., (2021) reseña que las manzanas del cultivar 'Golden Delicious', fueron sometidas a una solución de ácido γ -aminobutírico, con el objetivo de estudiar los posibles cambios en los parámetros de calidad de la fruta, así como el metabolismo de las poliaminas, el anabolismo del etileno y el contenido de GABA endógeno. Los resultados indicaron que el de ácido γ -aminobutírico, disminuyó la frecuencia de la respiración celular y la acidez titulable, no se observaron variaciones en los sólidos solubles y el pericarpio de la fruta se mantuvo firme. Los autores al comparar las manzanas control con las manzanas tratadas con el metabolito observaron en estas últimas se dio una disminución significativa en la actividad de diferentes enzimas como la poliamina oxidasa (PAO) o la diamino oxidasa (DAO). También se aceleró la acumulación de diferentes aminas biógenas como la putrescina, espermidina y espermina, en el exocarpio de la fruta. La cascada de reacciones metabólicas producida por el GABA exógeno, disminuyó la liberación de etileno y promovió el aumento en la concentración de GABA endógeno, de ácido pirúvico y de glutamato en el exocarpio de la manzana. Estos hallazgos permiten afirmar que el uso de GABA

mantiene la calidad de la manzana 'Golden Delicious', al impulsar la síntesis de metabolitos y hormonas o por el contrario su disminución (Li et al., 2021).

9.3. Acción de GABA frente al cambio climático

Priya et al., (2019) presentan un estudio enfocado en el aumento de la temperatura global producto de la estructura industrial creada por el ser humano y cómo se están viendo afectados los procesos agrícolas. La propuesta de los autores se basa en estudiar estrategias para inducir la termotolerancia como técnica para mantener la producción de alimentos. Esta estrategia se plantea a través de la siguiente hipótesis y metodología de trabajo:

Los autores plantean que la disminución en las concentraciones de GABA, debido al aumento de las temperaturas en las plantas de frijol mungo (*Vigna radiata*) aumentarán la sensibilidad de la función reproductiva. Para probar esta hipótesis, se cultivaron las plantas de frijol en un espacio natural a una temperatura promedio de 29 °C y una radiación solar de 1350–1550 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidad, hasta el comienzo del periodo reproductivo. Posteriormente, se establecieron dos tratamientos con variaciones de temperatura, en el control la temperatura osciló entre 35 y 23°C y en el segundo tratamiento la temperatura osciló entre 45 y 28°C (condiciones estresantes) y la intensidad de luz fue aproximadamente 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, estas condiciones se mantuvieron hasta la madurez de la vaina. Se observó que en las plantas estresadas por calor las concentraciones endógenas de GABA en las hojas y anteras disminuyeron entre un 49% y 60% respectivamente. Estos resultados se contrastaron con los obtenidos en las plantas sometidas a las mismas condiciones de estrés, pero suplementadas con GABA exógeno, en las cuales la disminución de GABA endógeno fue menor. En consecuencia, la función reproductiva de las plantas tratadas con GABA, mejoró significativamente, con respecto a la germinación y viabilidad del polen, la receptividad del estigma y la viabilidad del óvulo. Otra consecuencia es que las plantas sometidas al estrés por calor y tratadas con GABA exógeno mostraron menos daño en la membrana celular y en el sistema fotosintético además de un aumento en la concentración de clorofila, su fluorescencia y la actividad de la enzima RuBisco con respecto a las plantas no tratadas con GABA exógeno. El potencial hídrico de las plantas tratadas con

GABA, mejoró de manera significativa, al acumularse metabolitos como la prolina y la trehalosa. Finalmente, las plantas sometidas a estrés por calor y tratadas con GABA produjeron un mayor número de vainas (28% más) y las semillas aumentaron su peso (27% más) en comparación con las plantas no tratadas (Biancucci et al., 2015, Wang et al., 2017). El uso de GABA exógeno, protege la función reproductiva del frijol mungo, bajo condiciones de estrés por calor, al mejorar la turgencia de la hoja y proteger la actividad fotosintética (Priya et al., 2019).

10. CONCLUSIONES

- Los niveles elevados de GABA endógeno debido a los tratamientos con GABA exógeno alteran el peso seco y el contenido mineral de la planta y, por lo tanto, afectan su crecimiento y desarrollo.
- El GABA es crucial en varios procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas y, en última instancia, puede afectar la productividad de las mismas.
- El GABA puede desempeñar un papel trascendental en la protección de la estructura del cloroplasto y la función del fotosistema II contra los efectos nocivos del estrés por salinidad y alcalinidad.
- La aplicación de GABA exógena mejora la ultraestructura de los cloroplastos y la actividad fotosintética de las plantas lo que aumenta su resistencia y promueve su crecimiento en condiciones de riego por inundación y de salinidad.
- Los tratamientos postcosecha con GABA pueden ser una técnica útil para aliviar el daño por frío en frutos almacenados a bajas temperaturas, y la reducción de estos daños pueden deberse a la inducción de acumulación endógena de GABA y de prolina, la cual es clave para el mantenimiento de las paredes celulares.
- Utilizar GABA como tratamiento postcosecha alarga la vida útil de los frutos, retrasando su senescencia y evitando el ataque de agentes patógenos.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Aghdam M.S., Flaherty E.J., & Shelp B. J. (2022) γ -Aminobutyrate improves the postharvest marketability of horticultural commodities: advances and prospects. *Front. Plant Sci.* 13:884572. [doi: 10.3389/fpls.2022.884572](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.884572)
- Aghdam, M. S., Naderi, R., Jannatizadeh, A., Babalar, M., Sarcheshmeh, M. A., & Faradonbe, M. Z. (2016). Impact of exogenous GABA treatments on endogenous GABA metabolism in anthurium cut flowers in response to postharvest chilling temperature. *Plant physiology and biochemistry : PPB*, 106, 11–15. doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.045.
- Al Shoffe, Y., Nock, J. F., Zhang, Y., & Watkins, C. B. (2021). Pre- and post-harvest γ -aminobutyric acid application in relation to fruit quality and physiological disorder development in “Honeycrisp” apples. *Scientia Horticulturae*, 289, 110431. [doi:10.1016/j.scienta.2021.110431](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110431).
- Al-Quraan, N. A., Sartawe, F. A., & Qaryouti, M. M. (2013). Characterization of γ -aminobutyric acid metabolism and oxidative damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings under salt and osmotic stress. *Journal of plant physiology*, 170(11), 1003–1009. doi.org/10.1016/j.jplph.2013.02.010
- Biancucci, M., Mattioli, R., Forlani, G., Funck, D., Costantino, P., & Trovato, M. (2015). Role of proline and GABA in sexual reproduction of angiosperms. *Frontiers in plant science*, 6, 680. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00680>
- Bor, M., Seckin, B., Ozgur, R., Yilmaz, O., Ozdemir, F., & Turkan, I. (2009). Comparative effects of drought, salt, heavy metal and heat stresses on gamma-aminobutyric acid levels of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(3), 655-659. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0255-2>
- Carvajal, F., Palma, F., Jamilena, M., and Garrido, D. (2015). Preconditioning treatment induces chilling tolerance in zucchini fruit

- improving different physiological mechanisms against cold injury. *Ann. Appl. Biol.* 166, 340–354. [doi: 10.1111/aab.12189](https://doi.org/10.1111/aab.12189).
- Chen, Q., Li, M.-S., Ding, W., Tao, M.-M., Li, M.-R., Qi, Q., et al. (2020). Effects of high N₂/CO₂ in package treatment on polyamine-derived 4-aminobutyrate (GABA) biosynthesis in cold-stored white mushrooms (*Agaricus bisporus*). *Postharv. Biol. Technol.* 162:111093. [doi: 10.1016/j.postharvbio.2019.111093](https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2019.111093)
 - Daş, Z. A., Dimlioğlu, G., Bor, M., & Özdemir, F. (2016). Zinc induced activation of GABA-shunt in tobacco (*Nicotiana tabaccum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 122, 78-84. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.006>
 - Dubey, S., Misra, P., Dwivedi, S., Chatterjee, S., Bag, S. K., Mantri, S., Asif, M. H., Rai, A., Kumar, S., Shri, M., Tripathi, P., Tripathi, R. D., Trivedi, P. K., Chakrabarty, D., & Tuli, R. (2010). Transcriptomic and metabolomic shifts in rice roots in response to Cr (VI) stress. *BMC genomics*, 11, 648. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-648>.
 - Du, C., Chen, W., Wu, Y., Wang, G., Zhao, J., Sun, J., Ji, J., Yan, D., Jiang, Z., & Shi, S. (2020). Effects of GABA and vigabatrin on the germination of chinese chestnut recalcitrant seeds and its implications for seed dormancy and storage. *Plants (Basel, Switzerland)*, 9(4), 449. doi.org/10.3390/plants9040449
 - Escribano, M; Vazquez-Hernandez, M; Sánchez-Ballesta, M; Merodio, C. (2022) Ácidos grasos de membrana y osmoprotectores: respuesta diferencial a baja temperatura y alto CO₂ en tejidos de uva de mesa En: Arias E, Remón, S y Oria R (Eds.) *Avances en maduración y poscosecha de frutas y hortalizas*. (303-307). Servicio de Publicaciones. Universidad de Zaragoza.
 - Fait, A., Yellin, A., & Fromm, H. (2005). GABA shunt deficiencies and accumulation of reactive oxygen intermediates: insight from *Arabidopsis* mutants. *FEBS letters*, 579(2), 415–420. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2004.12.004>.
 - Ge, Y., Duan, B., Li, C., Tang, Q., Li, X., Wei, M., Li, J. (2018). γ -Aminobutyric acid delays senescence of blueberry fruit by regulation of

- reactive oxygen species metabolism and phenylpropanoid pathway. *Scientia Horticulturae*, 240, 303–309. [doi:10.1016/j.scienta.2018.06.044](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.06.044)
- González, C. I., Maine, M. A., Cazenave, J., Hadad, H. R., & Benavides, M. P. (2015). Ni accumulation and its effects on physiological and biochemical parameters of *Eichhornia crassipes*. *Environmental and Experimental Botany*, 117, 20-27. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.04.006>.
 - Hasan, M. M., Alabdallah, N. M., Alharbi, B. M., Waseem, M., Yao, G., Liu, X. D., Abd El-Gawad, H. G., El-Yazied, A. A., Ibrahim, M., Jahan, M. S., & Fang, X. W. (2021). GABA: A key player in drought stress resistance in plants. *International journal of molecular sciences*, 22(18), 10136. <https://doi.org/10.3390/ijms221810136>.
 - Kalhor, M. S., Aliniaiefard, S., Seif, M., Asayesh, E. J., Bernard, F., Hassani, B., & Li, T. (2018). Title: Enhanced salt tolerance and photosynthetic performance: Implication of γ -amino butyric acid application in salt-exposed lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants. *Plant physiology and biochemistry: PPB*, 130, 157–172. doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.003
 - Kang, S. M., Radhakrishnan, R., You, Y. H., Khan, A. L., Lee, K. E., Lee, J. D., & Lee, I. J. (2015). *Enterobacter asburiae* KE17 association regulates physiological changes and mitigates the toxic effects of heavy metals in soybean. *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 17(5), 1013–1022. <https://doi.org/10.1111/plb.12341>.
 - Khan, M. I. R., Jalil, S. U., Chopra, P., Chhillar, H., Ferrante, A., Khan, N. A., & Ansari, M. I. (2021). Role of GABA in plant growth, development and senescence. *Plant Gene*, 26, 100283. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100283>
 - Kinnersley, A.M., & Turano, F.J., (2000). γ -aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. *Crit. Rev. Plant Sci.* 19, 479–509. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100283>
 - Krishnan, S.K., Laskowski, K., Shukla, V., Merewitz, E.B. (2013). Mitigation of drought stress damage by exogenous application of a non-

- protein amino acid-aminobutyric acid on perennial ryegrass. *J. Amer. Soc. Hort Sci.* 138, 358–366. <https://doi.org/10.21273/JASHS.138.5.358>
- Kumar, N., Dubey, A. K., Upadhyay, A. K., Gautam, A., Ranjan, R., Srikishna, S., Sahu, N., Behera, S. K., & Mallick, S. (2017). GABA accretion reduces Lsi-1 and Lsi-2 gene expressions and modulates physiological responses in *Oryza sativa* to provide tolerance towards arsenic. *Scientific reports*, 7(1), 8786. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09428-2>
 - Lee, J. H., Kim, Y. J., Jeong, D. Y., Sathiyaraj, G., Pulla, R. K., Shim, J. S., In, J. G., & Yang, D. C. (2010). Isolation and characterization of a Glutamate decarboxylase (GAD) gene and their differential expression in response to abiotic stresses from *Panax ginseng* C. A. Meyer. *Molecular biology reports*, 37(7), 3455–3463. doi.org/10.1007/s11033-009-9937-0
 - Li, C., Zhu, J., Sun, L., Cheng, Y., Hou, J., Fan, Y., & Ge, Y. (2021). Exogenous γ -aminobutyric acid maintains fruit quality of apples through regulation of ethylene anabolism and polyamine metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry*, 169, 92-101. doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.11.008
 - Li, E., Luo, X., Liao, S., Shen, W., Li, Q., Liu, F., et al. (2018). Accumulation of γ -aminobutyric acid during cold storage in mulberry leaves. *Int. J. Food Sci. Technol.* 53, 2664–2672. [doi: 10.1111/ijfs.13875](https://doi.org/10.1111/ijfs.13875)
 - Li, J., Zhou, X., Wei, B., Cheng, S., Zhou, Q., & Ji, S. (2019). GABA application improves the mitochondrial antioxidant system and reduces peel browning in 'Nanguo' pears after removal from cold storage. *Food chemistry*, 297, 124903. doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.05.177
 - Li, L., Dou, N., Zhang, H., & Wu, C. (2021). The versatile GABA in plants. *Plant signaling & behavior*, 16(3), 1862565. doi.org/10.1080/15592324.2020.1862565
 - Li, Y., Fan, Y., Ma, Y., Zhang, Z., Yue, H., Wang, L., & Jiao, Y. (2017). Effects of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on photosynthesis and antioxidant system in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings under low light stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(2), 436-449. doi.org/10.1007/s00344-016-9652-8

- Li, Z., Yu, J., Peng, Y., & Huang, B. (2016). Metabolic pathways regulated by γ -aminobutyric acid (GABA) contributing to heat tolerance in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*). *Scientific reports*, 6, 30338. <https://doi.org/10.1038/srep30338>
- Malekzadeh, P., Khara, J., Heidari, R. (2012). Effect of exogenous Gamma-aminobutyric acid on physiological tolerance of wheat seedling exposed to chilling stress. *Iran. J. Plant Physiol.* 3, 611–617. https://journals.iau.ir/article_540670_51278d87a9976a25da60193123157fda.pdf
- Malekzadeh, P., Khara, J., & Heydari, R. (2014). Alleviating effects of exogenous Gamma-aminobutyric acid on tomato seedling under chilling stress. *Physiology and molecular biology of plants: an international journal of functional plant biology*, 20(1), 133–137. <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0203-5>
- Malekzadeh, P., Khosravi-Nejad, F., Hatamnia, A.A. (2017). Impact of postharvest exogenous γ -aminobutyric acid treatment on cucumber fruit in response to chilling tolerance. *Physiol Mol Biol Plants* 23, 827–836. <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0475-2>
- Mazzucotelli, E., Tartari, A., Cattivelli, L., & Forlani, G. (2006). Metabolism of gamma-aminobutyric acid during cold acclimation and freezing and its relationship to frost tolerance in barley and wheat. *Journal of experimental botany*, 57(14), 3755–3766. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl141>
- Mohammadi, M., Aelaei, M & Mehdi, S. (2021). Pre-harvest spray of GABA and spermine delays postharvest senescence and alleviates chilling injury of gerbera cut flowers during cold storage. *Scientific Reports* 11:14166 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93377-4>
- Nayyar, H., Kaur, R., Kaur, S. *et al.* γ -Aminobutyric acid (GABA) imparts partial protection from heat stress injury to rice seedlings by improving leaf turgor and upregulating osmoprotectants and antioxidants. *J Plant Growth Regul* 33, 408–419 (2014). <https://doi.org/10.1007/s00344-013-9389-6>.
- Nehela, Y., & Killiny, N. (2019). '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' and its vector, *Diaphorina citri*, augment the tricarboxylic acid cycle of their host via the γ -aminobutyric acid shunt and polyamines pathway. *Molecular*

plant-microbe interactions : *MPMI*, 32(4), 413–427.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-09-18-0238-R>

- Podlešáková, K., Ugena, L., Spíchal, L., Doležal, K., & De Diego, N. (2019). Phytohormones and polyamines regulate plant stress responses by altering GABA pathway. *New biotechnology*, 48, 53–65.
<https://doi.org/10.1016/j.nbt.2018.07.003>
- Priya, M., Sharma, L., Kaur, R., Bindumadhava, H., Nair, R. M., Siddique, K., & Nayyar, H. (2019). GABA (γ -aminobutyric acid), as a thermo-protectant, to improve the reproductive function of heat-stressed mungbean plants. *Scientific reports*, 9(1), 7788.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-44163-w>
- Rabiei, V., Kakavand, F., Zaare-Nahandi, F., Razavi, F., & Aghdam, M. S. (2019). Nitric oxide and γ -aminobutyric acid treatments delay senescence of cornelian cherry fruits during postharvest cold storage by enhancing antioxidant system activity. *Scientia Horticulturae*, 243, 268–273.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.08.034>
- Raggi, V. (1994). Changes in free amino acids and osmotic adjustment in leaves of water-stressed bean. *Physiologia Plantarum*, 91(3), 427-434.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb02970.x>
- Ramesh, S. A., Tyerman, S. D., Gilliam, M., & Xu, B. (2017). γ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants. *Cellular and molecular life sciences : CMLS*, 74(9), 1577–1603. <https://doi.org/10.1007/s00018-016-24157>
- Ramos-Ruiz, R., Martinez, F., & Knauf-Beiter, G. (2019). The effects of GABA in plants. *Cogent Food & Agriculture*, 5(1).
<https://doi.org/10.1080/23311932.2019.1670553>
- Rashmi, D., Zanan, R., John, S., Khandagale, K., & Nadaf, A. (2018). γ -aminobutyric acid (GABA): biosynthesis, role, commercial production, and applications. *Studies in Natural Products Chemistry*, 413–452.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-64057-4.00013-2>
- Salah, A., Zhan, M., Cao, C., Han, Y., Ling, L., Liu, Z., Li, P., Ye, M., & Jiang, Y. (2019). γ -aminobutyric acid promotes chloroplast ultrastructure, antioxidant capacity, and growth of waterlogged maize

- seedlings. *Scientific reports*, 9(1), 484. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36334-y>
- Seifikalhor, M., Aliniaiefard, S., Hassani, B., Niknam, V., & Lastochkina, O. (2019). Diverse role of γ -aminobutyric acid in dynamic plant cell responses. *Plant cell reports*, 38(8), 847–867. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02396-z>
 - Serrano, M; Carrion, A; Guillen, F; Martínez, D; & Valverde J. (2022). Efecto del tratamiento de cerezos con GABA sobre la calidad de la cereza en la recolección y durante la conservación En: Arias E, Remón, S y Oria R (Eds.) Avances en maduración y poscosecha de frutas y hortalizas. (283-287). Servicio de Publicaciones. Universidad de Zaragoza.
 - Serraj, R., Shelp, B. J., & Sinclair, T. R. (1998). Accumulation of γ -aminobutyric acid in nodulated soybean in response to drought stress. *Physiologia plantarum*, 102(1), 79–86. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020111.x>
 - Shang, H., Cao, S., Yang, Z., Cai, Y., & Zheng, Y. (2011). Effect of exogenous γ -aminobutyric acid treatment on proline accumulation and chilling injury in peach fruit after long-term cold storage. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 59(4), 1264–1268. <https://doi.org/10.1021/jf104424z>
 - Shelp, B. J., Bown, A. W., & Zarei, A. (2017). 4-Aminobutyrate (GABA): a metabolite and signal with practical significance. *Botany*, 95(11), 1015–1032. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0135>
 - Shelp, B. J., Bozzo, G. G., Trobacher, C. P., Zarei, A., Deyman, K. L., and Brikis, C. J. (2012b). Hypothesis/review: contribution of putrescine to 4-aminobutyrate (GABA) production in response to abiotic stress. *Plant Sci.* 193–194, 130–135. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.06.001>
 - Shelp, B.J., Bown, A.W., and McLean, M.D. 1999. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. *Trends Plant Sci.* 4(11): 446–452. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(99\)01486-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01486-7)
 - Sheteiwy, M. S., Shao, H., Qi, W., Hamoud, Y. A., Shaghaleh, H., Khan, N. U., Yang, R., & Tang, B. (2019). GABA-alleviated oxidative injury induced by salinity, osmotic stress and their combination by regulating

- cellular and molecular signals in rice. *International journal of molecular sciences*, 20(22), 5709. <https://doi.org/10.3390/ijms20225709>
- Shi, S. Q., Shi, Z., Jiang, Z. P., Qi, L. W., Sun, X. M., Li, C. X., Liu, J. F., Xiao, W. F., & Zhang, S. G. (2010). Effects of exogenous GABA on gene expression of *Caragana intermedia* roots under NaCl stress: regulatory roles for H₂O₂ and ethylene production. *Plant, cell & environment*, 33(2), 149–162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02065.x>
 - Sidhu, O. P., Annarao, S., Pathre, U., Snehi, S. K., Raj, S. K., Roy, R., Tuli, R., & Khetrapal, C. L. (2010). Metabolic and histopathological alterations of *Jatropha mosaic* begomovirus-infected *Jatropha curcas* L. by HR-MAS NMR spectroscopy and magnetic resonance imaging. *Planta*, 232(1), 85–93. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1159-0>
 - Song, H., Xu, X., Wang, H., Wang, H., & Tao, Y. (2010). Exogenous gamma-aminobutyric acid alleviates oxidative damage caused by aluminium and proton stresses on barley seedlings. *Journal of the science of food and agriculture*, 90(9), 1410–1416. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3951>.
 - Takahashi, H., Matsumura, H., Kawai-Yamada, M., & Uchimiya, H. (2008). The cell death factor, cell wall elicitor of rice blast fungus (*Magnaporthe grisea*) causes metabolic alterations including GABA shunt in rice cultured cells. *Plant signaling & behavior*, 3(11), 945–953. <https://doi.org/10.4161/psb.6112>
 - Trobacher, C. P., Clark, S. M., Bozzo, G. G., Mullen, R. T., DeEll, J. R., & Shelp, B. J. (2013). Catabolism of GABA in apple fruit: Subcellular localization and biochemical characterization of two γ -aminobutyrate transaminases. *Postharvest Biology and Technology*, 75, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2012.08.009>
 - Wang, Y., Luo, Z., Huang, X., Yang, K., Gao, S., & Du, R. (2014). Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) treatment on chilling injury and antioxidant capacity in banana peel. *Scientia Horticulturae*, 168, 132–137. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.022>

- Wang, Y., Gu, W., Meng, Y., Xie, T., Li, L., Li, J., & Wei, S. (2017). γ -aminobutyric acid imparts partial protection from salt stress injury to maize seedlings by improving photosynthesis and upregulating osmoprotectants and antioxidants. *Scientific reports*, 7, 43609. <https://doi.org/10.1038/srep43609>
- Xiang, L., Hu, L., Xu, W., Zhen, A., Zhang, L., & Hu, X. (2016). Exogenous γ -aminobutyric acid improves the structure and function of photosystem II in muskmelon seedlings exposed to salinity-alkalinity stress. *PLoS one*, 11(10), e0164847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164847>.
- Yang, A., Cao, S., Yang, Z., Cai, Y., & Zheng, Y. (2011). γ -Aminobutyric acid treatment reduces chilling injury and activates the defence response of peach fruit. *Food Chemistry*, 129(4), 1619-1622. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.06.018>
- Yang, R., Guo, Q., & Gu, Z. (2013). GABA shunt and polyamine degradation pathway on γ -aminobutyric acid accumulation in germinating fava bean (*Vicia faba* L.) under hypoxia. *Food chemistry*, 136(1), 152–159. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.08.008>
- Yong, B., Xie, H., Li, Z., Li, Y. P., Zhang, Y., Nie, G., Zhang, X. Q., Ma, X., Huang, L. K., Yan, Y. H., & Peng, Y. (2017). Exogenous application of GABA improves PEG-induced drought tolerance positively associated with GABA-Shunt, polyamines, and proline metabolism in white Clover. *Frontiers in physiology*, 8, 1107. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.01107>
- Zarei, L., Koushesh Saba, M., Vafaei, Y. (2020). Effect of gamma-aminobutyric acid (GABA) foliar application on chilling and postharvest quality of tomato (cv. Newton). *Journal of Plant Productions*, 43(2), 199-212. [10.22055/PPD.2020.27796.1681](https://doi.org/10.22055/PPD.2020.27796.1681)
- Zhou, M., Hassan, M. J., Peng, Y., Liu, L., Liu, W., Zhang, Y., & Li, Z. (2021). γ -Aminobutyric acid (GABA) priming improves seed germination and seedling stress tolerance associated with enhanced antioxidant metabolism, *DREB* expression, and dehydrin accumulation in white clover under water stress. *Frontiers in plant science*, 12, 776939. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.776939>

