



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
MAESTRÍA EN CIENCIA DE LOS ALIMENTOS

TESIS

**COMPORTAMIENTO DE LAS PROPIEDADES
FISICOQUÍMICAS Y ANTIOXIDANTES
DURANTE EL DESARROLLO DEL FRUTO
XOCONOSTLE (*Opuntia leucotricha*)**

Para obtener el grado de Maestra en Ciencia de los Alimentos

P R E S E N T A

I.A. Mariana Carrasco García

Director

Dr. César Uriel López Palestina

Codirector

Dr. Yair Olovaldo Santiago Sáenz

Comité tutorial

Dra. Alma Delia Hernández

Fuentes

Dr. Jorge Gutiérrez Tlahque

Dra. Aurora Quintero Lira

Tulancingo de Bravo, Hgo., México, octubre 2025



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Agropecuarias

Institute of Agricultural Sciences

Área Académica de Ingeniería Agroindustrial e Ingeniería en Alimentos

Academic Area of Agroindustrial Engineering and Food Engineering

Asunto: Autorización de impresión de tesis

El Comité Tutorial de la Tesis titulada **"Comportamiento de las propiedades fisicoquímicas y antioxidantes durante el desarrollo del fruto xoconostle (*Opuntia leucotricha*)"**, realizada por la sustentante **Mariana Carrasco García** con número de cuenta **503406** perteneciente al programa de **Maestría en Ciencia de los Alimentos**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional, y de acuerdo con lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que la sustentante deberá cumplir los requisitos establecidos en el Reglamento de Estudios de Posgrado para la defensa oral en el examen de grado correspondiente.

Atentamente

"Amor, Orden y Progreso"

Tulancingo de Bravo, Hidalgo, a 06 de octubre de 2025

El Comité Tutorial

Dr. César Uriel López Palestina
Director

Dr. Yair Olovaldo Santiago Sáenz
Codirector o Miembro del comité

Dra. Alma Delia Hernández Fuentes
Miembro del comité

Dr. Jorge Gutiérrez Tlahque
Miembro del comité

Dra. Aurora Quintero Lira
Miembro del comité

"Amor, Orden y Progreso"



2025



Avenida Universidad #133, Col. San Miguel Huatengo,
Santiago Tulantepec de Lugo Guerrero, Hidalgo,
México. C.P. 43775
Teléfono 7717172000 Ext.42021
maestria_alimentos@uaeh.edu.mx
uaeh.edu.mx

AGRADECIMIENTOS

La culminación de este trabajo de tesis de maestría ha sido posible gracias al apoyo y la colaboración de numerosas personas a las que deseo expresar mi más sincero agradecimiento por su participación en mi trabajo, por lo que representaron durante el tiempo que duró y sobre por los conocimientos adquiridos durante esta etapa de mi vida.

Primero quiero agradecer a mi director de tesis el Dr. César Uriel López Palestina por recibirme en su equipo desde que nos conocimos, por compartir sus conocimientos, por el apoyo en el ámbito académico y en lo personal, por su paciencia, por sus asesorías, sus consejos, por ayudarme a mejorar en varios aspectos, además que siempre lo hizo con la mejor actitud, y eso es algo que aprecio demasiado. Le agradezco también el compromiso y dedicación que le brindó a mi trabajo.

Le agradezco a mi codirector el Dr. Yair Olovaldo Santiago Sáenz por sus consejos, por su paciencia, por sus aportaciones a mi trabajo, por el tiempo brindado y la dedicación que mostró para que esto concluyera de la mejor manera.

Agradezco también a la Dra. Alma Delia Hernández Fuentes por abrirme las puertas de su laboratorio y en su equipo de trabajo, por su apoyo, por los conocimientos adquiridos, por los consejos, por sus valiosas aportaciones a mi trabajo y su colaboración durante este proceso, ayudando a mejorar mi trabajo con sus asesorías.

Por otro lado, quiero agradecer a mis asesores, el Dr. Jorge Gutiérrez Tlahque y la Dra. Aurora Quintero Lira por sus consejos, las aportaciones que le brindaron a mi proyecto, por tiempo invertido

y sus valiosas correcciones a mi trabajo.

A mis compañeros de laboratorio y amigos: Cesarín, Lupita, Janet, Ricardo y Fer les agradezco por hacer que en el trabajo en el laboratorio fuera más divertido, gracias por las risas, por las aportaciones a mi persona y en lo profesional, gracias por su apoyo durante esta etapa y por su tiempo. Agradezco a Dios haberlos conocido, no pude haber tenido mejor compañía, le quiero hacer un agradecimiento especial a Cesarín que compartió todos sus conocimientos con nosotros, también por siempre tener la disposición de ayudar con una linda actitud, por la amistad brindada y el tiempo compartido y a Lupita y Janet por brindarme su linda amistad y por siempre tener la disposición de ayudarme, por los momentos divertidos y por siempre acompañarme a todos lados, los quiero muchísimo, me llevo su bella amistad, siempre tendrán en mí una amiga para lo que necesiten.

Quiero agradecer a las personas más importantes de mi vida, mi familia, a mis padres Casimiro Carrasco y Julia García por brindarme lo mejor de ellos durante cada etapa de mi vida, por sus consejos, sus enseñanzas, ya que sin ustedes yo no sería lo que soy, no estaría en el momento de mi vida en el que me encuentro, todos y cada uno de mis logros han sido gracias a ustedes, no tengo como pagarles todo lo que me dan y lo más lindo de todo es que sé que lo hacen de manera incondicional, los amo con todo mi corazón, a mis hermanas Yazmin y Dulce porque gracias a su apoyo, a sus consejos soy la persona que soy, gracias por ser mis compañeras de vida, gracias por estar conmigo a pesar de todo, por ser tolerantes y por ser las mejores hermanas que me pudo tocar, las amo mucho. De manera especial quiero agradecer a Fer, mi nueva familia, que ha estado conmigo desde hace muchos años, apoyando cada idea loca que tengo, por su paciencia durante todas las temporadas difíciles, por su amor, y por acompañarme en las etapas más importantes de mi vida, por estar para mí en todo momento, te amo. Les agradezco por confiar siempre en mí, aun en los momentos en los que yo no lo

hago, ustedes me inspiran a ser mejor, gracias por ser mi motivación todos los días de mi vida para cualquier cosa que hago.

Finalmente quiero agradecer a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo durante este periodo de tiempo a través de la beca otorgada, por otra parte, a la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo en especial al Instituto de Ciencias Agropecuarias por las instalaciones, laboratorios y material de apoyo para que se llevara a cabo este proyecto.

DEDICATORIAS

Le quiero dedicar este trabajo a Dios por acompañarme en todo momento, por cuidarme y amarme incondicionalmente, por darme las herramientas para tener estos logros.

A mis padres por su amor incondicional, por su confianza en mí, por su apoyo durante cada momento de mi vida, por apoyarme siempre, y por la disposición que tienen siempre de ayudar, por creer en mí siempre y apoyar todas mis decisiones.

A mis hermanas por su apoyo incondicional, por siempre retarme a ser mejor persona y mejor profesional, por acompañarme durante este proceso.

A Fer por su amor, por su compañía, por desvelarse conmigo, por su tolerancia y paciencia, por animarme a continuar y por confiar en mí en todo momento.

Índice

1. Resumen.....	14
2. Introducción	15
3. Objetivos	17
Objetivo general	17
Objetivos particulares.....	17
4. Marco teórico	18
Género <i>Opuntia</i>	18
Xoconostles (Generalidades)	18
Especies y diversidad	19
Cultivo y distribución	19
Producción.....	20
Importancia nutrimental y funcional	21
Sistema antioxidante	21
Antioxidantes de defensa de primera línea.....	22
Antioxidantes de defensa de segunda línea	24
Desarrollo de los frutos.....	27
5. Materiales y métodos.....	29
Material Vegetal	29
Propiedades fisicoquímicas	30

Preparación de la muestra	31
Azúcares totales, reductores y no reductores	31
Antioxidantes no enzimáticos.....	32
Fenoles totales	32
Flavonoides	32
Ácido ascórbico	33
Betalaínas	33
Carotenoides	34
Clorofila	34
Actividad antioxidante no enzimática	35
DPPH ^{•+}	35
ABTS ^{•+}	35
FRAP	35
Antioxidantes enzimáticos.....	36
Superóxido dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1)	36
Catalasa (CAT, EC 1.11.1.6).....	36
Ascorbato peroxidasa (APX, EC 1.11.1.11).....	37
Polifenoloxidasa (PPO, E.C. 1.14.18.1 y E.C. 1.10.3.1)	37
Indicadores de daño oxidativo	37
Peróxido de hidrógeno	37

Peroxidación lipídica.....	38
6. Análisis estadístico	38
7. Resultados y Discusión	39
7.1 Propiedades fisicoquímicas	39
Longitud y diámetro	39
Peso	41
Sólidos solubles	42
pH y acidez	43
Color	45
Azúcares totales, reductores, y no reductores	51
7.2 Compuestos bioactivos.....	52
Clorofila, carotenoides y betalainas.	52
Ácido ascórbico	57
Fenoles y flavonoides	59
7.3 Actividad antioxidante.....	61
7.4 Actividad antioxidante enzimática.....	64
7.5 Indicadores de estrés oxidativo	68
Peróxido de hidrógeno	68
Peroxidación lipídica.....	70
Polifenoloxidasa	72

8. Conclusiones.....74

9. Referencias75

10. Anexos.....85

Índice de figuras

Figura 1 Estados en los que se produce xoconostle en mayor cantidad (Elaboración propia)	20
Figura 2 Etapas del desarrollo de un fruto. Fuente: Modificado de (Ezura & Hiwasa-Tanase, 2010)	28
Figura 3 Estados de desarrollo del fruto xoconostle (<i>Opuntia leucotricha</i>) durante 120 días después de antesis (Elaboración propia).....	29
Figura 4 Longitud (A) y diámetro (B) en las diferentes etapas de desarrollo de xoconostle. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	40
Figura 5 Peso de xoconostle expresado en gramos durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	42
Figura 6 Sólidos solubles totales expresados en °Brix durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	43
Figura 7 Acidez y pH de xoconostle durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	45
Figura 8 Color de cáscara expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$	47
Figura 9 Color expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	49
Figura 10 Color de la pulpa expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	50

Figura 11 Azúcares totales, reductores y no reductores expresados en miligramos de glucosa por gramo de muestra durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	52
Figura 12 Contenido de clorofila (A) expresado en mg de clorofila g^{-1} PS y contenido de carotenoides (B) expresado en μg g^{-1} PS y betalaínas (C) expresadas en mg de betalaínas g^{-1} PS durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	56
Figura 13 Contenido de ácido ascórbico expresado en miligramos por gramo (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	58
Figura 14 Contenido de fenoles (A) expresados en miligramos de equivalentes de ácido gálico por gramo (peso seco) y flavonoides expresados en miligramos equivalentes de quercetina (peso seco) (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	61
Figura 15 Actividad antioxidante por ensayo DPPH (A), ABTS (B) y FRAP (C) expresados en micro moles de Trolox por gramo (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	64
Figura 16 Actividad antioxidante enzimática SOD(A), CAT (B) y APX (C) expresados en unidades por miligramo de proteína (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	68
Figura 17 Peróxido de hidrógeno expresado en nanomol por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).	69

Figura 18 Peroxidación lipídica expresada en micromolar de malondialdehído por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).71

Figura 19 Peroxidación lipídica expresados en nanomol por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar (n=5). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).73

1. Resumen

En México las zonas áridas abarcan más de la mitad del territorio del país, en las cuales existe una gran variedad de plantas. Entre ellas, destaca el género *Opuntia* que es el más importante por su amplia distribución. Uno de los frutos menos estudiados, el xoconostle, se utiliza ampliamente en la gastronomía y medicina tradicional. Existe una gran diversidad de xoconostles silvestres, pero su caracterización fisicoquímica y antioxidante aun es limitada, como en el caso de *Opuntia leucotricha*. El presente trabajo tuvo como objetivo determinar las propiedades fisicoquímicas, los compuestos antioxidantes y la actividad antioxidante *in vitro* y enzimática en nueve etapas de desarrollo del fruto *O. leucotricha* desde antesis hasta la madurez (de 0 a 120 días después de antesis). Entre los hallazgos más relevantes, se identificó una etapa de agrandamiento celular (45 a 60 DDA) caracterizada por un aumento significativo en el tamaño y peso del fruto, junto con una disminución de sólidos solubles totales. Posteriormente, en la etapa de maduración (a partir de los 75 DDA) el crecimiento es menor, y se observó un aumento en los sólidos solubles, y la acidez. Además, la clorofila se degrada, el pH disminuye y los pigmentos amarillos son más visibles. Se determinó que la mayor cantidad de fenoles totales se encuentra a los 30 DDA, lo que coincidió con un mayor potencial antioxidante en los ensayos DPPH, ABTS y FRAP. Esto sugiere un mecanismo de defensa contra depredadores. Por otro lado, la concentración de ácido ascórbico aumenta a lo largo del desarrollo del fruto alcanzando su punto máximo en la madurez, lo cual también se relaciona con un mayor potencial antioxidantes. En cuanto a la actividad enzimática, la maduración provocó un estrés oxidativo en el fruto, lo que se reflejó en un aumento en la actividad de las enzimas SOD, CAT y APX. Finalmente, a los 120 DDA, la disminución de estas enzimas podría acelerar la senescencia del fruto, esto se pudo identificar con una mayor peroxidación lipídica. En conclusión, los compuestos bioactivos y la actividad antioxidante del fruto están influenciados por el estrés oxidativo y la etapa del desarrollo, lo que provoca cambios significativos en la composición y propiedades del fruto.

2. Introducción

En México existen una gran diversidad de zonas climáticas, siendo predominante las zonas áridas, que ocupan poco más de la mitad del territorio del país, aproximadamente el 50% de la flora de estas zonas áridas mexicanas es endémica la cual es aprovechada por la población local en la gastronomía y medicina tradicional (Ramírez-Rodríguez et al., 2020). Dentro de la flora de estas zonas áridas se encuentra una amplia diversidad de cactáceas, siendo el género *Opuntia* probablemente el más significativo por su amplia distribución (López-Martínez et al., 2015). El género *Opuntia* está presente en las regiones semiáridas debido a su mínimo requerimiento de agua, su rusticidad y su adaptabilidad a temperaturas extremas (Morales et al., 2015). Uno de los principales productos del género son los nopales (cladodios), también producen frutos dulces llamadas tunas y otros que por el contrario producen frutos ácidos conocidos como xoconostles (Laguna et al., 2022). Los frutos de xoconostle son apreciados principalmente por su pulpa colorida carnosa y ácida (mesocarpio), contiene también una parte mucilaginosa con pequeñas semillas y un endocarpio de color característico, según la variedad, que puede ser verde pálido, rosa o rojo (Morales et al., 2015). Se han descrito al menos diez especies productoras de xoconostle, de las cuales, nueve pertenecen al género *Opuntia*, una de las variedades de xoconostle más comercializadas, explotadas y estudiadas a profundidad es *Opuntia matudae* cv Cuaresmeño seguido de *O. matudae* Scheinvar cv Rosa. Durante las últimas décadas ha aumentado el interés por los xoconostles, debido a sus propiedades nutricionales (Gallegos-Vázquez et al., 2012), además contienen principalmente compuestos bioactivos como betaninas, isobetaninas, quercetina y ácido ferúlico a los cuales se le confieren propiedades hipoglicémicas, antihiperlipidémicas y antiinflamatorias (López-Palestina et al., 2023a). Sin embargo, se han realizado estudios en donde realizan determinaciones fisicoquímicas, nutricionales y funcionales de diferentes variedades de xoconostle, y éstas pueden variar por la zona de cultivo, y a través del tiempo, de acuerdo con múltiples factores agroclimáticos y genéticos (López-Palestina et al., 2023a). Gutiérrez-Rojas et al. (2022) realizó un estudio de características morfológicas y fisicoquímicas de dos especies de xoconostle en donde reportó diferencias estadísticamente significativas en función de la variedad e incluso

en función del manejo de los cultivos, por ejemplo, reportó que los xonocostles silvestres presentaron mejor calidad en los parámetros morfométricos, físicos y contenido nutricional. Hay diferentes variedades de xoconostle de las cuales se desconoce su calidad fisicoquímica y funcional, uno de ellos es el xoconostle (*Opuntia leucotricha*), la cual es una variedad que fue descrita morfológicamente por Gallegos-Vázquez et al. (2012); sin embargo, no existen otros estudios que hayan estudiado esta variedad a profundidad, es por esta razón que en el presente estudio se evaluarán las propiedades fisicoquímicas, actividad antioxidante, antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos, aunado a eso se realizarán dichos análisis durante diferentes etapas del desarrollo contribuyendo al conocimiento de la fisiología del fruto, también podría ser de ayuda para determinar el momento de la cosecha de la fruta para obtener mejores concentraciones de fitoquímicos y nutrimentos con potencial funcional.

3. Objetivos

Objetivo general

Evaluar el comportamiento de las propiedades fisicoquímicas, antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos y capacidad antioxidante durante las etapas de desarrollo del fruto xoconostle (*Opuntia leucotricha*), que se produce en Hidalgo, México.

Objetivos particulares

Analizar las propiedades fisicoquímicas y contenido de azúcares totales, reductores y no reductores de los frutos de xoconostle durante su desarrollo.

Evaluar los compuestos bioactivos con propiedades antioxidantes (fenoles totales, flavonoides, carotenos, clorofila y ácido ascórbico) y capacidad antioxidante *in vitro* (ensayos DPPH^{•+}, ABTS^{•+} y FRAP) en frutos de xoconostle.

Determinar la actividad del sistema enzimático antioxidante como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), guayacol peroxidasa (GPX), ascorbato peroxidasa (APX) así como el contenido de peróxido de hidrógeno y peroxidación lipídica mediante la cuantificación de malondialdehído como índice del daño oxidativo durante el desarrollo de xoconostle.

4. Marco teórico

Género *Opuntia*

La planta del género *Opuntia*, pertenece a la familia Cactaceae, presenta una complejidad taxonómica debido a las frecuentes hibridaciones interespecíficas, la selección humana orientada a rasgos específicos de los frutos, cladodios y el tamaño de la planta, así como sus posiciones filogenéticas conflictivas (Paz-Navarro et al., 2023).

Morfológicamente, *Opuntia* se caracteriza por ser un arbusto ramificado, cuya altura varía hasta alcanzar 4 metros. Su estructura está conformada por una serie de tallos carnosos que, dependiendo de la época del año, presentan flores y frutos (Paiva et al., 2016). Además, la planta puede reproducirse de forma tanto asexual como sexual (Pérez et al., 2016).

Los frutos de *Opuntia* son bayas uniloculares con múltiples semillas y presentan formas cilíndricas, ovoides o elípticas. Su cáscara puede ser cerosa o rugosa, con gama de colores que varía desde el amarillo pálido hasta el rojo violeta (López-Palacios et al., 2019). Con base en sus características, se puede clasificar en los siguientes tipos de acuerdo a López-Palacios et al. (2019): a) aquellos de sabor dulce, una cáscara delgada y semillas envueltas en pulpa, b) Los frutos secos, con cáscara fina y semillas rodeadas de poca o ninguna pulpa, c) frutos ácidos, que son conocidos como “xoconostles con piel comestible y ácida, con semillas rodeadas de pulpa escasa y d) características intermedias, denominados “xocotunas” con fonículo semiseco y sabor agridulce.

Xoconostles (Generalidades)

Los xoconostles también conocidos como peras de nopal ácidas (*Opuntia* sp.), reciben su nombre del náhuatl donde *xoco* significa “ácido” y *noxtle* se refiere a una fruta con apariencia de pera (Gallegos-Vázquez et al., 2012). Los aztecas y otras civilizaciones mesoamericanas utilizaban los cladodios de los cactus como verdura o forraje, mientras que los xoconostles eran consumidos como frutas de temporada.

El género *Opuntia* presenta una taxonomía compleja debido principalmente a la amplia variabilidad morfológica, el uso de sinónimos y distintos niveles de ploidía (Samah et al., 2015). Los xoconostles crecen

en regiones semiáridas de gran altitud en el centro de México, mostrando resistencia a suelos poco fértiles y a la escasez de lluvias (Cortez-García et al., 2015). Estos frutos de aproximadamente 5 cm de diámetro, pueden adoptar formas esféricas, cilíndricas o piriformes y presentan una depresión apical conocida como ombligo o receptáculo (Álvarez & Peña, 2009, Cortez-García et al., 2015). La pulpa jugosa constituye aproximadamente el 30.6% de su peso. Las semillas, que representan entre el 2 y el 10% del peso del fruto, están rodeadas por una cáscara gruesa que constituye entre el 40 y el 60% del peso total (Mazri, 2021).

El xoconostle se distingue de otras frutas del género *Opuntia* por su bajo pH, que varía entre 3.7 a 4.5. El bajo pH del xoconostle le permite conservarse por periodos prolongado sin descomponerse, incluso permaneciendo en la planta semanas después de su madurez (Cortez-García et al., 2015). En los últimos años, el uso del xoconostle ha aumentado considerablemente no solo por sus propiedades beneficiosas para la salud, sino también por su versatilidad en la gastronomía mexicana y en la elaboración de dulces, mermeladas y bebidas (Pérez et al., 2016).

Especies y diversidad

El género *Opuntia*, de la familia *Cactaceae* agrupa cerca de 300 especies. Aunque las estimaciones varían, se calcula que entre 10 y 12 de estas especies son aprovechadas por el ser humano para la producción de frutas, “nopalitos”, forraje o cochinilla (Yahia & Sáenz, 2011). Dentro de este grupo, se han identificado nueve especies que producen xoconostles, la mayoría del género *Opuntia*, con una excepción del género *Cylindropuntia*: *O. heliabravoana* Scheinvar, *O. elizondoana* E. Sánchez & Villaseñor, *O. joconostle* F.A.C. Weber, *O. matudae* Scheinvar, *O. spinulifera* Salm-Dyck, *O. leucotricha* DC, *O. zamudioi* Scheinvar, *O. durangensis* Britton & Rose, *O. oligacantha* C.F. Förster and *Cylindropuntia imbricata* DC) (Gallegos-Vázquez et al., 2012).

Cultivo y distribución

Aún son escasos los estudios sobre la diversidad y distribución del xoconostle. Se tiene registro de aproximadamente 600 ha de plantaciones comerciales de xoconostle “Cuaresmeño” (*O. matudae*

Scheinvar), Por otro lado, la superficie cultivada de xoconostle “Manzano” (*O. matudae* Weber), es considerablemente menor. Estas plantaciones se concentran principalmente en los estados de México e Hidalgo, en la región central del país. No obstante, la extensión territorial de las nopaleras silvestres en México sigue siendo desconocida (Martínez González et al., 2018).

Producción

En México, los principales estados productores de xoconostle son: Estado de México, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Querétaro y en menor proporción Aguascalientes, Zacatecas y Guanajuato (Figura 1) (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, 2016).

El 95% de la producción nacional se concentra en el Estado de México, con un promedio de 1250 ha cultivadas. El resto de la producción se ubica en algunos municipios del estado de Hidalgo, donde predominan los cultivares “Cuaresmeño” y “Burro” (Gutiérrez-Rojas et al., 2022a). En el Estado de México los principales municipios productores son: Otumba, San Martín de las Pirámides, Temascalapa y Nopaltepec. En 2017, la superficie sembrada alcanzó las 784.20 ha, con una producción de 8 373.14 t que generaron una derrama económica de \$17 887 650.00 pesos mexicanos (SIAP, 2018). En los últimos seis años, el volumen de exportación de tuna y xoconostle se incrementó casi 140%, pasando de 7.1 en 2012 a 17.1 mil t en 2016.



Figura 1 Estados en los que se produce xoconostle en mayor cantidad (Elaboración propia)

Importancia nutrimental y funcional

Los xoconostles se podrían considerar como alimentos funcionales debido a su contenido de compuestos nutricionales beneficiosos para la salud. Diversos estudios han demostrado que existen variaciones significativas en la calidad nutricional y en el contenido de antioxidantes entre diferentes genotipos (López-Martínez et al., 2015). Estos frutos contienen una combinación de betalaínas, azúcares, fibras, polifenoles y diversas sustancias orgánicas, como los ácidos cítrico, ascórbico, fólico y glutámico, además de aminoácidos (Castro-Muñoz et al., 2018), algunos de los cuales contribuyen a la actividad antioxidante del fruto (Monroy-Gutiérrez et al., 2017).

En comparación con otros frutos, como los cítricos o los frutos rojos, el xoconostle destaca por sus mayores proporciones de antioxidantes, fibra, vitaminas, minerales y ácidos grasos poliinsaturados. Se han identificado compuestos bioactivos, como los ácidos fenólicos y flavonoides, que podrían desempeñar un papel importante en la prevención de enfermedades como la diabetes tipo 2 (Campos-Montiel et al., 2021). Además, estos compuestos poseen propiedades biológicas relevantes, incluyendo efectos antiinflamatorios, antidiabéticos, gastroprotectores, anticancerígenos y hepatoprotectores, los cuales se atribuyen principalmente a su alta concentración de compuestos antioxidantes (Ramadan et al., 2021).

Es importante notar que la composición nutrimental de los xoconostles puede verse influida por factores genéticos, ambientales y fisiológicos. En particular, los niveles de glicosilación y acilación de los compuestos bioactivos podrían ser determinantes en la respuesta de la planta al estrés abiótico, como la radiación ultravioleta, el frío o la sequía. Estos factores, a su vez, pueden modificar la actividad biológica de los compuestos presentes en los xoconostles (Agostini-Costa, 2022).

Sistema antioxidante

Las condiciones abióticas estresantes (como temperaturas extremas, sequía, exceso de luz, falta de nutrientes o la presencia de sustancias químicas tóxicas), a menudo provocan un aumento en el mecanismo de defensa antioxidante en las plantas (van Doorn & Ketsa, 2014).

Como consecuencia de este estrés, se produce una sobreproducción de especies reactivas de oxígeno (ROS),

que incluyen superóxido, oxígeno singlete, el radical hidroxilo y el peróxido de hidrógeno (Mittler, 2002). Aproximadamente entre el 1 y el 2% del oxígeno total se convierte en radicales superóxidos, siendo la cadena respiratoria de la membrana interna de las mitocondrias una de las principales fuentes de estos compuestos. Las ROS desempeñan un papel dual en los sistemas biológicos, en concentraciones bajas o moderadas, actúan como moléculas de señalización cruciales para el funcionamiento normal de las células. Sin embargo, en concentraciones altas, las ROS provocan daño oxidativo, lo que deriva en la peroxidación de lípidos, la inactivación de enzimas, la degradación de proteínas y daños al ADN/ARN (Herrera Flores et al., 2014. ,

Este exceso de ROS interfiere con procesos fundamentales de las plantas, como la fotosíntesis y la conductancia estomática, y puede deteriorar las membranas celulares e incluso causar la muerte celular. Por esta razón, la regulación de las ROS es esencial para mejorar la resistencia de las plantas al estrés. Este proceso se lleva a cabo mediante un sistema de defensa antioxidante que comprende una serie de enzimas antioxidantes y antioxidantes no enzimáticos (Hasanuzzaman et al., 2017).

Para mantener niveles bajos de ROS, la célula dispone de dos líneas de defensa, las cuales no son mutuamente excluyentes. En primer lugar, se encuentran las enzimas que desintoxican las ROS y convierten el peróxido de hidrógeno en agua. Por otro lado, la segunda línea de defensa consiste en la presencia de sustancias químicas antioxidantes exógenos, algunas de las cuales actúa como sustratos de enzimas antioxidantes (van Doorn & Ketsa, 2014).

Antioxidantes de defensa de primera línea

Los antioxidantes son un grupo de compuestos capaces de suprimir o prevenir la formación de radicales libres y otras especies reactivas dentro de las células. Actúan de manera eficiente al neutralizar las moléculas con potencial para convertirse en radicales libres, así como aquellas que pueden inducir la producción de otros radicales (Egbuna, 2018).

Según Ighodaro & Akinloye (2018), tres enzimas son fundamentales en este proceso: superóxido dismutasa, catalasa y glutatión peroxidasa. Cada una desempeñan un papel específico: la superóxido dismutasa

transforma el radical superóxido en una forma menos reactiva, mientras que la catalasa y la glutatión peroxidasa descomponen el peróxido de hidrógeno y el hidroperóxido en moléculas inofensivas, como agua (H_2O_2), alcohol y oxígeno (O_2). En los tejidos vegetales, estas enzimas antioxidantes ayudan a contrarrestar los efectos dañinos provocados por las especies reactivas de oxígeno (Herrera Flores et al., 2014). Otra enzima antioxidante que destaca en las plantas es la ascorbato peroxidasa (APX), la cual utiliza ácido ascórbico como donante de electrones para reducir los oxidantes. Esta enzima es crucial en el mantenimiento del equilibrio redox celular, especialmente bajo condiciones de estrés biótico y abiótico.

Ascorbato peroxidasa (APX, EC. 1.11.1.11)

La enzima ascorbato peroxidasa (APX) se encuentra en grandes cantidades en el cloroplasto, el citosol, la vacuola y el espacio apoplástico de las células de las plantas. Su función principal es la desintoxicación de H_2O_2 , catalizando su reducción a agua (H_2O) mediante el uso del poder reductor ascorbato, lo que a su vez forma ácido monodeshidroascórbico (MDHA) (Senthilkumar et al., 2021, Uarrota et al., 2016). Al utilizar el ascorbato como donante de electrones, la APX es fundamental para eliminar el exceso de H_2O_2 generado en condiciones de estrés fotooxidativo o por altas temperaturas, se ha demostrado que la actividad de la APX aumenta significativamente en respuesta a diversos tipos de estrés abiótico, como la sequía, la salinidad, el frío, la toxicidad de metales y la irradiación UV (Rodríguez-Ruiz et al., 2024).

Superóxido dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1.)

La superóxido dismutasa (SOD) es una metaloenzima presente en las plantas y es considerada el antioxidante más importante contra los radicales superóxido ($\text{O}_2^{\cdot-}$). Para catalizar la transformación de ($\text{O}_2^{\cdot-}$) en peróxido de hidrógeno (H_2O_2), una molécula menos reactiva y dañina. La SOD utiliza como cofactores distintos centros metálicos, como cobre/zinc, manganeso, níquel y el ion hierro (Islam et al., 2022). Se han identificado tres isoenzimas de la SOD en las plantas, cada una con estructuras y funciones diferentes: Mn-SOD, está presente en las mitocondrias y los peroxisomas; Cu/Zn-SOD, se encuentra en el citosol, las mitocondrias y los plastidios; Fe-SOD, ha sido descrita en los cloroplastos, el citosol, las mitocondrias y los peroxisomas (Szöllősi, 2014).

Catalasa (CAT, EC 1.11.1.6)

La catalasa es una enzima fundamental que juega un papel crucial en la prevención del daño oxidativo celular. Su función principal es degradar el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), en agua y oxígeno con una alta eficiencia. Aunque es una enzima predominante en el peroxisoma, también se encuentra en las mitocondrias y el citoplasma de las células. La catalasa está presente en todos los organismos expuestos al oxígeno y posee una estructura tetramérica en forma de mancuerna, compuesta por cuatro subunidades monoméricas idénticas (Sharma & Ahmad, 2014). Como enzima oxidoreductasa, la catalasa contiene un grupo hemo, el cual es el componente clave para su actividad enzimática. Este grupo es esencial para descomposición del peróxido de hidrógeno y la protección de las células contra el estrés oxidativo.

Antioxidantes de defensa de segunda línea

Los antioxidantes de defensa de segunda línea, eliminan los radicales libres activos para inhibir el inicio de una cadena y romper las reacciones de propagación, lo que resulta en efectos menos dañinos. Dentro de este grupo se encuentran la mayoría de los antioxidantes, incluyendo el ácido ascórbico (vitamina C) (Ighodaro & Akinloye, 2018).

Carotenoides

Los carotenoides son los segundos pigmentos más abundantes en las plantas, después de las clorofilas. Estos compuestos tienen un papel crucial en los mecanismos de foto protección y contribuyen a la absorción de luz para la fotosíntesis. Son metabolitos hidrofóbicos que poseen una cadena central poliénica de dobles enlaces conjugados. Esta estructura les permite absorber la luz con máxima eficiencia, lo que se traduce en los característicos colores amarillo, anaranjado y rojizo que exhiben (López-Cruz et al., 2023). Los antioxidantes no enzimáticos, como estos pigmentos, reaccionan con radicales hidroxilo, superóxido peroxilo, aunque en concentraciones elevadas de oxígeno pueden tener efectos prooxidantes (D. Kapoor et al., 2019). Dado que los cloroplastos carecen de enzimas para descomponer directamente estas ROS, la tarea de neutralizarlas recae en antioxidante como los carotenoides y el tocoferol, que protegen a la célula del daño oxidativo (Meitha et al., 2020).

Clorofila

La clorofila (Chl) es parte de los diversos pigmentos que contienen los frutos, de los cuales destacan las clorofilas de los tipos a y b. Estos pigmentos, especialmente la clorofila a y b, mantienen una relación específica que es crucial para sus funciones (Acuña et al., 2017). La clorofila, responsable del color verde en las plantas, es fundamental para la fotosíntesis, un proceso donde absorbe la luz solar y utiliza su energía para sintetizar carbohidratos a partir de dióxido de carbono (CO₂) y agua. La clorofila a y b, funcionan como fotoreceptores en el proceso fotosintético. Es un hecho conocido que los sistemas fotosintéticos de las plantas son vulnerables al estrés por sequía, un factor que afecta de manera significativa tanto a la fotosíntesis como al contenido de clorofila en los tejidos vegetales (Khaleghi et al., 2012). La clorofila, un pigmento clave, actúa como fotosensibilizador, convirtiendo el oxígeno triplete en oxígeno singlete. (Meitha et al., 2020)

Ácido ascórbico

El ácido ascórbico, comúnmente conocido como vitamina C, es una vitamina hidrosoluble que desempeña un papel crucial en la regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas. Este compuesto no solo regula los pigmentos fotosintéticos y la capacidad para promover la fotosíntesis, sino que también confiere tolerancia a las plantas frente a ambientes estresantes (Akram et al., 2017). Además, el ácido ascórbico estimula la producción de enzimas antioxidantes en los tejidos vegetales, lo que contribuye a una mayor eficiencia de la fotosíntesis. También participa en otros procesos vitales, como la producción de hormonas, la regulación de antioxidantes, la absorción de iones, y la mejora del rendimiento y el índice de cosecha de las plantas (Afzaal et al., 2023).

Compuestos fenólicos

Los compuestos fenólicos son un amplio grupo de metabolitos secundarios biológicamente activos que se encuentran en alimentos de origen vegetal. A la fecha, se han aislado más de 10 000 de estos compuestos de plantas. Generalmente, se clasifican en siete grupos principales: cumarinas, flavonoides, ácidos fenólicos, lignanos lignina, estilbenos y taninos; los flavonoides constituyen más de la mitad de los

compuestos fenólicos identificados (Shraim et al., 2021). Estos metabolitos secundarios poseen una gran variedad de propiedades funcionales, como actividad antiinflamatoria, antialérgica, antioxidante, anticancerígena, antidiabética, antiviral y antimicrobiana. Estas propiedades están relacionadas con su capacidad para eliminar especies reactivas de oxígeno (ROS), incluidos radicales libres, iones de oxígeno y peróxidos (Laguna et al., 2022). Los compuestos fenólicos, son muy susceptibles a la oxidación. Su poder antioxidante se debe a que, en su estructura, los grupos hidroxilo (-OH) están unidos a anillos bencénicos. Esta configuración permite que los electrones del átomo de oxígeno interactúen con los electrones del anillo, otorgándoles propiedades especiales en comparación con otros alcoholes (Gimeno Creus, 2004).

Betalainas

Las betalainas son pigmentos naturales solubles en agua, que se forman por la condensación de una amina primaria o secundaria con ácido betalámico (Sanchez-Gonzalez et al., 2013a). Estos pigmentos contienen nitrógeno y se caracterizan por una estructura central conocida como ácido betalámico [4-(2-oxoetiliden)-1,2,3,4, -ácido tetrahidropiridina-2,6- dicarboxílico], que forma un sistema 1,7-diazaheptametina protonado 1,2,4,7,7-pentasustituido. Se clasifican según su color: las betacianinas de color rojo-violeta ($\lambda=540$ nm), aunque su color es similar a las antocianinas, no se ven afectadas por el pH; las betaxantinas de color amarillo-anaranjado ($\lambda=480$ nm). La sustitución con diferentes aminas y monosacáridos produce las distintas tonalidades rojas (Kontogiorgos, 2024).

Las betalainas son susceptibles a la degradación por enzimas celulares como las β -glucosidasas, peroxidasas y polifenol oxidasas, así como por los cambios que ocurren durante la maduración. Las betacianinas son especialmente sensibles a la degradación mediada por peroxidasa, mientras que las betaxantinas son altamente susceptibles a la degradación por peróxido de hidrógeno (H_2O_2). Por lo tanto, la actividad de enzimas como la superóxido dismutasa (SOD) y la catalasa, que reducen los niveles de H_2O_2 , puede mejorar la estabilidad de las betalainas (Correa-Betanzo et al., 2011). Gracias a su potente capacidad antioxidante y su habilidad para neutralizar radicales libres, las betalainas se han propuesto como compuestos terapéuticos para el tratamiento de enfermedades inflamatorias, cáncer, asma, artritis, además de reducir el estrés

oxidativo, y la sintomatología, además de la aparición de diversas enfermedades cardiovasculares y relacionadas con el envejecimiento (Sanchez-Gonzalez et al., 2013a). Por ejemplo, Monroy-Gutiérrez et al. (2017) analizaron el contenido de betalaínas (betaninas e indicaxantinas) en el xoconostle “Cuaresmeño” reportando valores de 1.18 mg 100g⁻¹ y 0.34 mg 100g⁻¹ peso fresco respectivamente, la variabilidad se debe principalmente al color característico de cada cultivar. Por su parte, López-Martínez et al. (2015) evaluaron 15 genotipos diferentes de xoconostles y encontraron un amplio rango de valores (1.7 a 35.06 mg 100g⁻¹), lo que confirma que el color del fruto es un factor determinante en la concentración de estos compuestos.

Desarrollo de los frutos

La maduración de la fruta es un fenómeno irreversible, coordinado y programado genéticamente, que implica cambios fisiológicos, bioquímicos y organolépticos. Estos cambios dan como resultado un fruto maduro, blando y comestible (Prasanna et al., 2007a). El desarrollo de los frutos carnosos se divide, esencialmente, en cuatro etapas (Figura 2): 1) desarrollo floral, este periodo va desde la iniciación floral hasta la antesis, y en él se definen la identidad, el número y la forma de los órganos de la flor; 2) división celular, comienza con la fertilización, lo que da inicio al crecimiento del fruto; 3) agrandamiento celular, en esta etapa ocurren múltiples rondas de endoreduplicación y una rápida expansión celular, que se mantiene hasta el inicio de la maduración; 4) maduración, comienza después de que ha cesado el crecimiento del fruto e implica rápidos cambios bioquímicos y estructurales que determinan el aroma, la textura, los componentes nutricionales (como azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos) y el color de la fruta (Ezura & Hiwasa-Tanase, 2010).

Durante la maduración de los frutos carnosos, se produce un proceso oxidativo continuo. Este proceso lleva a la pérdida de clorofila y, en la mayoría de los casos, a la acumulación de carotenoides u otros pigmentos. Además, hay un ablandamiento del tejido, cambios en la acidez, conversión de almidón en azúcar y la volatilización del aroma. Estos cambios sincronizados están regulados por hormonas, factores de transcripción y otras moléculas. La producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), es un proceso natural e inevitable durante el desarrollo del fruto (Wei et al., 2025a).

Uno de los principales indicadores de maduración en los frutos es el cambio de color, que se debe a la

degradación de pigmentos existentes y al desarrollo de otros nuevos. En frutos como el tomate, se ha demostrado que la degradación de la clorofila ocurre en los cloroplastos a través de una compleja vía enzimática: 1) la clorofila b se transforma en clorofila a; 2) la enzima Mg-dechelataza elimina el ion magnesio de la clorofila a, formando feofitina a; la feofitina (PPH) procesa la feofitina a para formar feofórbida a; 4) la feofórbida a es oxidada, lo que provoca la apertura del anillo de porfirina y la pérdida del pigmento verde; 5) finalmente, los catabolitos resultantes son transportados a la vacuola (Yang et al., 2025).

Durante el crecimiento y a la maduración del fruto, se producen cambios tanto cuantitativos como cualitativos en su composición, lo cual afecta la calidad nutricional y el potencial antioxidante en cada etapa. Un estudio de Nour et al. (2014) evaluó diferentes compuestos y actividad antioxidantes, estos hallazgos revelaron que: el estado de maduración tuvo un impacto considerable en los niveles de todos los compuestos bioactivos. Por su parte, López et al. (2010) analizaron ciertas actividades enzimáticas antioxidantes durante el desarrollo y la maduración de los frutos de fresa, la actividad de la catalasa alcanzó su punto más alto en los frutos verdes pequeños, disminuyó en los frutos verdes de tamaño medio y volvió a aumentar durante la maduración. Las actividades más elevadas de superóxido dismutasa y peroxidasa se registraron en los frutos blancos.

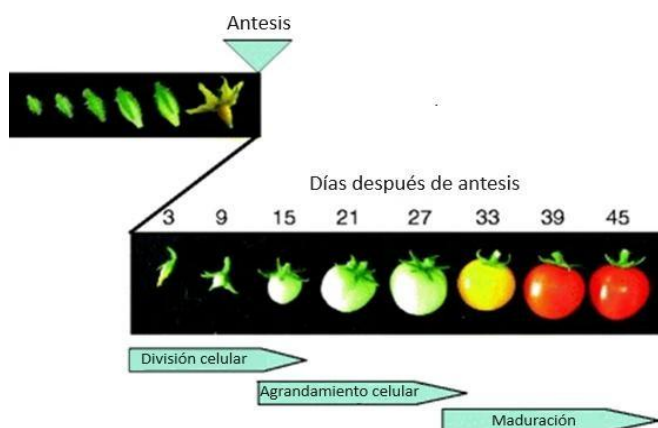
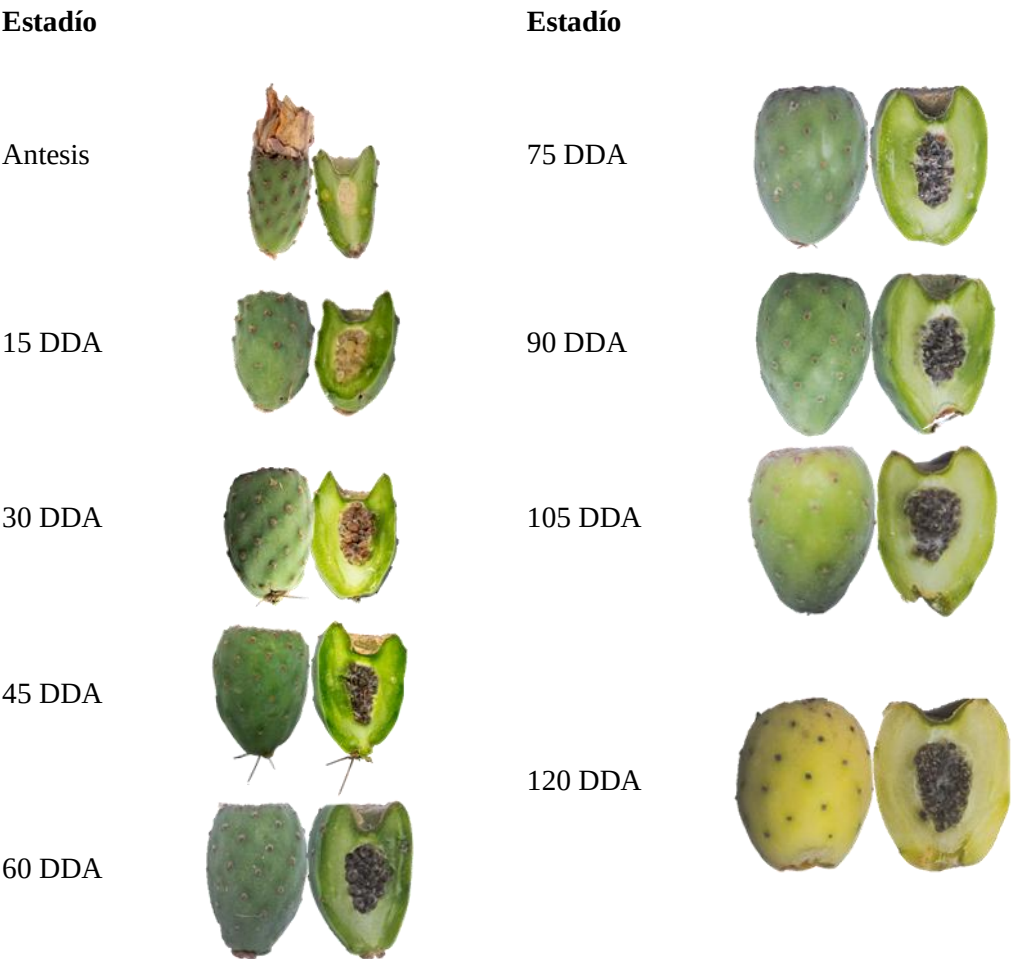


Figura 2 Etapas del desarrollo de un fruto. Fuente: Modificado de (Ezura & Hiwasa-Tanase, 2010)

5. Materiales y métodos

Material Vegetal

El xoconostle (*Opuntia leucotricha*) se recolectó en una localidad llamada “La Cañada” en el municipio de Tulancingo, Hidalgo con coordenadas 20°06'20.1"N 98°21'03.9"W y altitud de 2270 msnm con un clima semiseco (presentó una temperatura media anual de 16°C y una precipitación media anual de 1140mm) (CONAGUA, 2024), se recolectaron 50 frutos de 5 plantas diferentes durante nueve etapas desde de la antesis hasta su madurez fisiológica, durante los meses de mayo a septiembre de 2024 (Figura 3).



*DDA: Días después de antesis

Figura 3 Estados de desarrollo del fruto xoconostle (*Opuntia leucotricha*) durante 120 días después de antesis (Elaboración propia)

Propiedades fisicoquímicas

Se midió la longitud del fruto colocando un vernier digital (Mitotoyo, Digimatic Caliper) de manera vertical, y el diámetro, de manera horizontal. Posteriormente, se pesó el fruto en una báscula digital (Ohaus Pro, modelo Scout Pro SP2001), se determinaron sólidos solubles utilizando un refractómetro digital (ATAGO, PR-101, CO LTD) el resultado se expresó en grados Brix, que se leyó directamente del equipo. (Hernández-Fuentes et al., 2015). La medición de pH se evaluó con un potenciómetro digital (Hanna Instruments, Modelo HI 2211, Romania). Los parámetros de color CIELAB “L* (luminosidad)” y las coordenadas “a*” y “b*” de los frutos se determinaron utilizando un espectrofotómetro manual (Minolta, CM-508d, Osaka, Japón). Con estos datos, se calcularon el ángulo hue y croma utilizando las ecuaciones 1 y 2 (Irías-Mata et al., 2018):

Ángulo hue

$$h^{\circ} = \tan^{-1} \frac{b^{*}}{a^{*}} \quad (1)$$

Croma

$$c = \sqrt{2a^{*} + 2b^{*}} \quad (2)$$

La acidez titulable se determinó por el método 942.15 descrito por AOAC en 1990, los resultados que se expresaron en porcentaje de ácido cítrico utilizando la siguiente ecuación (Ecuación 3) (Gutiérrez Tlahque et al., 2019):

$$\% \text{ Ácido Cítrico} = \frac{(V_{NaOH})(N_{NaOH})(meq)(VT)(100)}{(P)(V)} \quad (3)$$

Donde:

V_{NaOH} = Gasto de hidróxido de sodio (mL)

N_{NaOH} = Normalidad de hidróxido de sodio (0.1 N)

P_{meq} = Miliequivalente de ácido cítrico (0.064)

V_{Total} = Volumen de la muestra (mL)

P = Peso de muestra

V = Volumen de la alícuota

Preparación de la muestra

El xoconostle se cortó en pequeñas secciones para facilitar la liofilización. Luego se ultracongeló (Ultracongelador THERMO SCIENTIFIC®, 303) a -75°C y se almacenó durante una semana. Posteriormente, los frutos fueron liofilizados (LABCONCO®, Modelo 79480, Kansas City, MO, EUA) en condiciones de vacío (presión $133 \times 10^{-3} \text{ mBar}$) a -40°C . Después, las muestras se molieron en un molino de cuchillas (Haan®, Modelo RTSCH GM 200) a 9000 rpm durante 60 s. Finalmente, se empacaron en bolsas de polietileno herméticas y negras, y se almacenaron en un lugar fresco y sin luz (Sanchez-Gonzalez et al., 2013a).

Azúcares totales, reductores y no reductores

El contenido total de azúcar se cuantificó siguiendo el protocolo de Montaña-Herrera et al. (2022). Se mezcló una cantidad precisa de muestra con 10 mL de agua destilada y la sometió a ultrasonido (Ultrasonic Cleaner Mod. 32V118A, Freeport, IL, USA) durante 15 min a 30°C y una frecuencia de 40kHz. Posteriormente, se centrifugó a $10\,000 \times g$ durante 10 min a 4°C (Thermo Scientific Mod. ST 16R, Karlsruhe, Alemania). El sobrenadante resultante se mezcló con 5 mL de antrona y se colocó en agua hirviendo durante 10 min para después enfriarse. Finalmente, la absorbancia se midió a 625 nm en un espectrofotómetro (Mod. 6715 UV/visible, Jenway, Techne Inc., San Diego, EE. UU.). Los resultados se expresaron como miligramos de equivalente de glucosa por gramo de peso seco (mg EG g^{-1} PS).

La concentración de azúcares reductores totales se determinó siguiendo el método de Ávila et al. (2012). El reactivo DNS se preparó disolviendo 0.8 g de NaOH en agua destilada, y se agregaron 15 g de tartrato de sodio y potasio tetra hidratado y 0.5 g de DNS (ácido 3, 5-dinitrosalisílico), esto se aforó a 50 mL. Se mezcló muestra con 0.5 mL de reactivo DNS, se sometió a ebullición por 5 min. Después se detuvo la reacción en un baño de agua con hielo, y posteriormente se agregaron 5 mL de agua destilada. Se agitó y se mantuvo

en reposo por 15 min. Finalmente, se determinó la absorbancia a 540 nm. El cálculo de azúcares reductores de la muestra se determinó utilizando la interpolación en una curva patrón de un azúcar (absorbancia vs concentración). La cuantificación de azúcares no reductores se calculó por diferencia entre azúcares totales y azúcares reductores.

Antioxidantes no enzimáticos

Fenoles totales

Los fenoles totales se determinaron por el método Folin-Ciocalteu descrito por Waterman & Mole (1994) con algunas modificaciones sugeridas por Joaquín-Ramos et al. (2020). Se midieron 100 mg de muestra seca, se mezclaron con 10 mL de etanol al 70% y luego se agitaron en un vortex (IKA, Staufen, Alemania). Posteriormente, se centrifugó a $10\,000 \times g$ (ST 16R, Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, EE. UU.) durante 10 min a 4 °C. Se recuperó el sobrenadante, se le agregó 5 mL de reactivo Folin-Ciocalteu diluido 1:10 con agua destilada y se dejó reposar por 7 min. Finalmente, se le añadió 4 mL de carbonato de sodio anhidro (7.5% p/v) y se dejó reaccionar durante 2 h. La absorbancia se midió a 760 nm en un espectrofotómetro UV/Vis (6715, Jenway, Cole-Parmer, Staffordshire, Reino Unido). Los resultados se expresaron en miligramos equivalente de ácido gálico por gramo de muestra en peso seco (mg GAE g⁻¹ PS).

Flavonoides

El contenido total de flavonoides se estimó de acuerdo al método propuesto por Chang et al. (2002) con algunas modificaciones propuesta por Joaquín-Ramos et al. (2020). Se mezcló 2 mL de sobrenadante con 2 mL de agua destilada y 0.15 mL de NaNO₂ (5% p/v). Después de 5 min, se le adicionaron 0.15 mL de solución de tricloruro de aluminio AlCl₃·6H₂O (10% p/v) y se dejó reposar a temperatura ambiente durante 5 min más. Posteriormente, se le añadió 1 mL de solución de NaOH (1M). La mezcla se dejó reposar 15 min en la oscuridad. Finalmente, se midió la absorbancia a 415 nm. Los resultados se expresaron en mg de equivalente de quercetina por gramo de muestra en peso seco (mg EQ g⁻¹ PS).

Ácido ascórbico

El contenido de ácido ascórbico total se determinó según el método de Klein & Perry (1982) con algunas modificaciones, basado en la reducción de 2,6 dicloroindolfenol. Se mezclaron 150 mg de muestra con 10 mL de ácido metafosfórico al 1 % durante 45 min a temperatura ambiente y se filtra, después se midió 1 mL de filtrado y se mezcló con 2,6-dicloroindofenol (9 mL) (Barros et al., 2010), después se dejó reaccionar durante 30 min. La cuantificación se realizó a 515 nm frente a una calibración lineal con estándares externos de ácido L-ascórbico en el rango de 10 a 100 mg L⁻¹. Los resultados se expresarán en miligramo por g de muestra en peso seco (mg g⁻¹ PS) (Kyriacou et al., 2016).

Betalainas

La determinación de betalainas se llevó a cabo de acuerdo con el procedimiento propuesto por Hernández-Fuentes et al. (2015) Se mezclaron 100 mg de muestra con 10 mL de metanol acuoso (50%) y se agitó durante 60 min a temperatura ambiente. Posteriormente, se centrifugó a 5 000 x g. El sobrenadante se extrajo nuevamente hasta que dejó de tener color. Los extractos se combinaron y se midió la absorbancia a 476, 538 y 600 nm. El contenido total de betalaína (TBC) se calculó mediante la Ecuación 4 utilizada por Kugler et al. (2007)

$$Betalains \left(\frac{mg}{L} \right) = \frac{(A)(FD)(PM)(1000)}{\epsilon (l)} \quad (4)$$

Donde:

A= valor de absorción en el máximo de absorción corregido por la absorción a 600 nm (máximo de absorción para la turbidez)

FD = Factor de dilución

PM: Peso molecular

l= longitud del camino (1cm) de la cubeta

ε= coeficiente de extinción molar

Por otra parte, para la cuantificación de betacianinas y betaxantinas se utilizan los pesos moleculares (PM)

y los coeficientes de extinción molar (ϵ) de la betanina (PM=500 g/mol; $\epsilon=60\,000\text{ L mol}^{-1}\text{ cm}$ en H_2O ; absorción máxima= 537 nm) y para indicaxantina (PM= 308 g/mol; $\epsilon= 48\,000\text{ L mol}^{-1}\text{ cm}$ en H_2O ; absorción máxima= 476 nm). Los resultados se expresan en mg por g de muestra en peso seco ($\text{mg g}^{-1}\text{ PS}$).

Carotenoides

Se cuantificó el contenido de carotenoides por el método descrito por Hernández-Fuentes, Arroyo-Aguilar, et al. (2023). Se mezcló una muestra liofilizada con 20 mL de acetona:etanol:hexano (1:1:2, v/v). Después, la mezcla se sometió en un baño ultrasónico (Ultrasonic Cleaner, Mod. 32V11A, Illinois, Estados Unidos de América) a una frecuencia de 40 kHz por 15 min a 30 °C. Posteriormente, se agregaron 5 mL de agua destilada y la mezcla se agitó vigorosamente durante 2 min con un vortex. Finalmente, la muestra se centrifugó a $10\,000 \times g$ durante 10 min (Thermo Electron LED GmbH, Mod. ST 16R, Osterode am Harz, Alemania) y se recuperó el sobrenadante. El contenido de carotenos se calculó según una curva estándar a 478 nm. Los resultados se expresarán en microgramo por g de muestra en peso seco ($\mu\text{g g}^{-1}\text{ PS}$).

Clorofila

El contenido de clorofila se midió según el método de (D. Li et al., 2019). Se mezcló la muestra de xoconostle con 3 mL de N,N-dimetilformamida (DMF). Después se centrifugó a $10\,000 \times g$ durante 15 min. Finalmente se recolectaron los sobrenadantes y se midió la absorbancia a 647nm y 664.5nm para la clorofila a, y clorofila b y clorofila total, se calcularon utilizando las ecuaciones 5, 6 y 7. Los resultados se expresan en miligramos por 100 g de muestra en peso seco ($\text{mg g}^{-1}\text{ PS}$).

$$\text{Clorofila } a = 12.70 A_{664.5} - 2.79 A_{647} \quad (5)$$

$$\text{Clorofila } b = 20.70 A_{647} - 4.62 A_{664.5} \quad (6)$$

$$\text{Clorofila total} = 17.90 A_{647} - 8.08 A_{664.5} \quad (7)$$

Actividad antioxidante no enzimática

DPPH^{•+}

La actividad antioxidante se determinó mediante el método descrito por Brand-Williams et al. (1995) con algunas modificaciones. Se mezclaron 100 mg de muestra con 10 mL de metanol al 80% con HCl al 1% y la suspensión se agitó, los tubos se sonicaron en un baño ultrasónico (Ultrasonic Cleaner, Mod. 32V11A, Illinois, Estados Unidos de América) durante 15 min y se centrifugaron durante 15 min a $15\,000 \times g$. Posteriormente, se mezclaron 10 μL del sobrenadante con 40 μL de MeOH y se agregaron 950 μL de solución DPPH^+ ($6 \times 10^{-5} \text{ M}$), se colocó en la oscuridad durante 1 h. Finalmente, se midió la disminución de la absorbancia a 515 nm en un espectrofotómetro UV-vis (6715, Jenway, Cole-Parmer, Staffordshire, Reino Unido). Los resultados se expresarán en micromoles de Trolox (ácido 6-hidroxi-2,5,7,8-tetrametilcroman-2-carboxílico) por g de muestra en peso seco ($\mu\text{mol Trolox g}^{-1}$) (Andreu et al., 2018).

ABTS^{•+}

El ensayo de actividad antioxidantes ABTS se realizó de acuerdo al método descrito por Re et al. (1999) con algunas modificaciones. El radical ABTS se elaboró mezclando ABTS (7.0 mM) con persulfato de potasio (2.45 mM), se midieron 100 μL de extracto etanoico de la muestra y se le adicionó el radical ABTS. La mezcla se dejó reposar 6 min. Finalmente, se midió la absorbancia a 734 nm. Los resultados se expresaron en micro moles de Trolox por g de peso seco ($\mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{ PS}$) (Hernández-Fuentes, Arroyo-Aguilar, et al., 2023).

FRAP

La actividad antioxidante se evaluó empleando la metodología propuesta por Monroy-Gutiérrez et al. (2017). La solución FRAP se preparó mezclando 25 mL de acetato como amortiguador (0.3 M, pH 3.6), 2.5 mL de solución TPTZ (0.01 M) y 2.5 mL de una solución $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (0.02 M) a 37 °C. Se tomaron 100 μL de muestra (0.1 mg/mL) y se mezcló con 19 mL de solución FRAP, posteriormente, se agitó vigorosamente y después se dejó reposar durante 30 min en la oscuridad. Finalmente, se midió la

absorbancia a 593 nm. Los resultados se reportaron como micro moles de Trolox por g de muestra en peso seco ($\mu\text{mol Trolox g}^{-1}$ PS).

Antioxidantes enzimáticos

Superóxido dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1)

La actividad de la enzima superóxido dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1) se determinó mediante el método propuesto por R. Balois-Morales et al. (2008) con algunas modificaciones propuestas por (Hernández-Fuentes, y Montaña-Herrera, et al., 2023)(Hernández-Fuentes, y Montaña-Herrera, et al., 2023). Se tomó una muestra de xoconostle que posteriormente se mezcló con 5 mL de una solución de tampón fosfato 0.05 M pH 7.8, que después se centrifugó a $10\,000 \times g$ durante 15 min a 4°C . La mezcla utilizada para la determinación consistió en 3 mL de solución amortiguadora de fosfatos 0.05M (con EDTA 0.01mM, L-metionina, NBT y Triton X-100), a la cual se le añadió 0.5 mL de sobrenadante y 0.03 mL de riboflavina. Dicha mezcla se iluminó con una lámpara fluorescente de 20 watts GroLux durante 7min. Finalmente se leyó la absorbancia a una temperatura entre 20 y $22 \pm 1^{\circ}\text{C}$ en 2.83 min a 560 nm. La actividad de SOD se evaluó a través de la inhibición de la reacción fotoquímica debido a la formación de nitro azul tetrazolio (NBT). Los resultados se expresaron en unidades internacionales por miligramo de proteína (U mg^{-1} de proteína).

Catalasa (CAT, EC 1.11.1.6)

La actividad de catalasa se evaluó mediante el método propuesto por R. Balois-Morales et al. (2008) con modificaciones propuestas por Hernández-Fuentes y, Montaña-Herrera, et al. (2023)Hernández-Fuentes y, Montaña-Herrera, et al. (2023) a una muestra de xoconostle se le adicionó 5 mL de solución de extracción Trizma HCl 10 mM (pH 8.5) y se le agregó 1% de polivinil porrolidona (PVP). Posteriormente se centrifugó durante 20 min a $10\,000 \times g$ a una temperatura de 4°C . Después, se preparó una mezcla de amortiguador Triz-HCL 10 mM (pH 8.5), 0.1 mL de peróxido de hidrógeno al 88% y sobrenadante. La actividad de catalasa se determinó mediante el cambio de absorbancia durante 3 min a 240 nm. Los resultados se expresaron en unidades internacionales por miligramo de proteína (U mg^{-1} de proteína).

Ascorbato peroxidasa (APX, EC 1.11.1.11)

La evaluación de la actividad de ascorbato peroxidasa se realizó de acuerdo a la técnica propuesta por Jacek Patykowski et al. (2007). El proceso consistió en suspender una muestra con tampón fosfato potásico frío 50 mM (pH 7.0) que contenía 10 mM de ascorbato, 1 M de NaCl, 1 mM de EDTa y 1% de polivinilpirrolidona, y se sometió la suspensión a centrifugación ($20\,000 \times g$, 15 min). Después se realizó una mezcla para la reacción que contiene 50 mM de tampón potásico pH 7.0, 5 mM de ácido ascórbico, 0.5 mM de H_2O_2 y el extracto enzimático. Se determinó la actividad de APX tras la oxidación de ácido ascórbico a 265 nm ($\epsilon = 13.7 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$). Los resultados se expresaron en unidades internacionales por miligramo de proteína (U mg^{-1} de proteína).

Polifenoloxidasas (PPO, E.C. 1.14.18.1 y E.C. 1.10.3.1)

La actividad de polifenoloxidasas se determinó de acuerdo a lo indicado por Vanegas Cano et al. (2022) con algunas modificaciones, se realizó un extracto de 200 mg de muestra buffer NaH_2PO_4 a pH 6.5 100 mM a 4°C , después se centrifugó a $12\,000 \times g$ por 30 min. Posteriormente, se preparó la mezcla de reacción, a la cual se le añadieron 50 μL del extracto y 400 μL de catecol 100 mM en tampón de extracción. La actividad de dicha enzima se siguió por la oxidación de catecol a o-diquinona a una longitud de onda de 475 nm durante 2 min. Los resultados se expresaron como unidades internacionales por miligramo de proteína (U mg^{-1} de proteína).

Indicadores de daño oxidativo

Peróxido de hidrógeno

Para evaluar la cantidad de peróxido de hidrógeno en los xoconostles se utilizó el método descrito por Velikova et al. (2000) con algunas modificaciones. La muestra (100mg) se homogeneizó en un baño de hielo con 5 mL de tricloroacético (TCA) al 0.1 % (p/v). El homogeneizado se centrifugó a $12\,000 \times g$ durante 15 min. Luego, se añadió 0.5 mL de sobrenadante, 0.5 mL de tampón fosfato potásico 10 mM (pH 7.0) y 1 mL de KI a 1 M. La absorbancia se midió a 390nm. El contenido de H_2O_2 se determinará a través de una curva estándar. Los resultados se expresaron en nanomoles de H_2O_2 por gramo de peso seco (nmol g^{-1} PS)

Peroxidación lipídica

La determinación de peroxidación lipídica se analizó siguiendo el método de Singh et al. (2018). Se mezcló una muestra de 250 mg con 5 mL de TCA al 0.1 % y se centrifugó a 10 000 rpm durante 10 min. Una alícuota de 1.0 mL de sobrenadante se mezcló con 4 mL de ácido tiobarbitúrico (TBA) y se calentó a 95°C durante 30 min. Después, se enfrió en un baño con hielo y se centrifugó nuevamente. El sobrenadante se utilizó para registrar la absorbancia a 532 nm y 600 nm. Los resultados se expresaron en micromoles de malondialdehído por gramo de muestra en peso ($\mu\text{g MDA g}^{-1} \text{ PS}$).

6. Análisis estadístico

Se realizó un diseño experimental completamente al azar, considerando nueve estados de desarrollo, con tres repeticiones por estado. Los análisis estadísticos se realizaron mediante análisis de varianza (ANOVA) y prueba de comparación de medias de Fisher (LSD) con $P \leq 0.05$ para establecer diferencias significativas entre las muestras.

7. Resultados y Discusión

7.1 Propiedades fisicoquímicas

Longitud y diámetro

La variación en la longitud (A) y el diámetro (B) en los diferentes estados de desarrollo del fruto de xoconoxtle se presenta en la Figura 4. Se observa que, durante los días 45 y 60 después de antesis (DDA), hay un aumento significativo en la longitud (Figura 4 A). Este incremento podría explicarse debido a la etapa de agrandamiento celular, la cual conduce a la obtención de la forma y el tamaño final del fruto (Gillaspy et al., 1993). A los 120 días después de antesis, el fruto alcanza una longitud de 51.95 mm, siendo un promedio menor al reportado por Gutiérrez-Rojas et al. (2022b), en variedades de Cuaresmeño y Burro. Por otro lado, Guzmán-Maldonado et al. (2010), en la variedad Cuaresmeño reporta una longitud del fruto de 4.33 mm. Las diferencias de longitud reportadas se deben a las variaciones entre variedades de xoconostles, así como a las condiciones agroclimáticas presentes durante el desarrollo. Respecto al diámetro, la tendencia en el agrandamiento sigue un patrón similar a la longitud, aumentando conforme transcurren los días después de antesis. Se observa un incremento constante del diámetro entre los días 30 a 75 DDA después de antesis debido a la etapa del crecimiento del fruto en donde, las semillas emiten una señal (que probablemente involucra citoquinas y auxinas) que estimula a los tejidos a crecer mediante división y agrandamiento celular (Batista-Silva et al., 2018). Particularmente el fruto de xoconoxtle de este estudio es un fruto de menor longitud y con un mayor diámetro respecto a su longitud, por lo que se caracteriza por presentar una forma más ovalado con respecto a otras variedades de xoconostles.

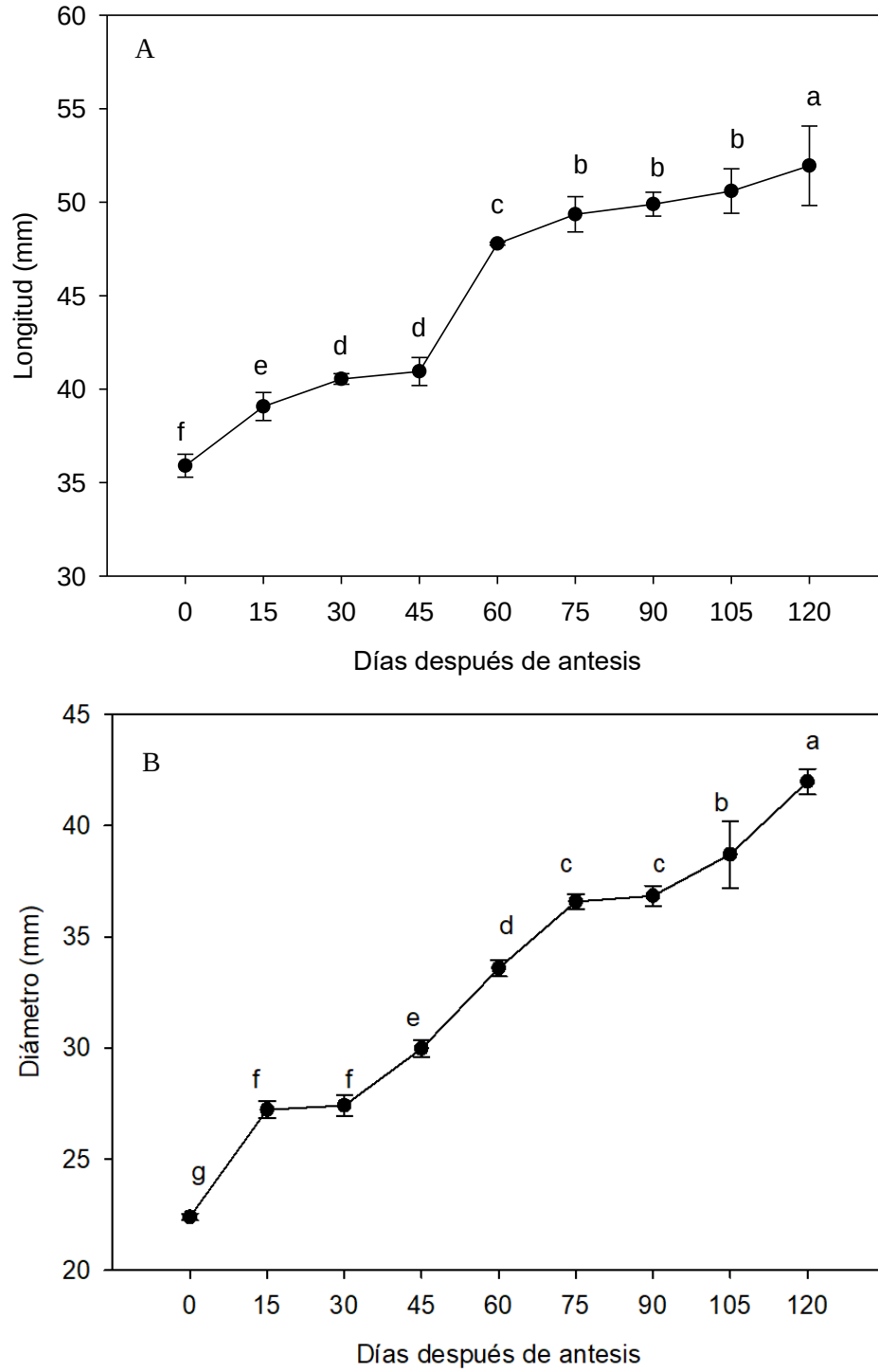


Figura 4 Longitud (A) y diámetro (B) en las diferentes etapas de desarrollo de zoconostle. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Peso

Los resultados obtenidos sobre el peso del fruto se presentan en la Figura 5, donde se observa un aumento de peso conforme transcurren los días después de antesis. Esta tendencia sigue el comportamiento de una curva sigmoide, característica del crecimiento de frutos como las bayas, que no son frutas con hueso, sino que contienen semillas en el endocarpio (Sarma et al., 2020).

El aumento de peso es ligeramente constante, sin embargo, entre los 45 y 60 DDA, existen un mayor aumento significativo respecto a los otros días evaluados. Arena et al. (2021), menciona que la magnitud de estos incrementos está relacionada con las condiciones climáticas de la temporada. En este estudio, entre la recolección a los 45 DDA y 60 DDA se registró un aumento en las precipitaciones pluviales debido a un huracán y una tormenta tropical pasando de 10.2 mm a 164.3 mm de precipitación (Sistema Meteorológico Nacional, 2024) lo que favoreció un mayor crecimiento y un aumento de peso en el fruto debido a una mayor cantidad de agua disponible para planta (Prudent et al., 2009). De acuerdo con Ehret et al. (2012) menciona que el aumento de la precipitación puede conducir a un mayor tamaño en los frutos y en consecuencia mayores rendimientos. Por otro lado, Azcón-Bieto & Talón, (2013), indican que, en la etapa de crecimiento celular, se reduce el potencial hídrico, facilitando la entrada de agua con un aumento el volumen, contribuyendo así al incremento del peso del fruto. A los 120 DDA, el fruto registró un peso promedio de 48.50 g, el cual es similar a lo reportado en la variedad Burro (Zavaleta-Beckler et al., 2001).

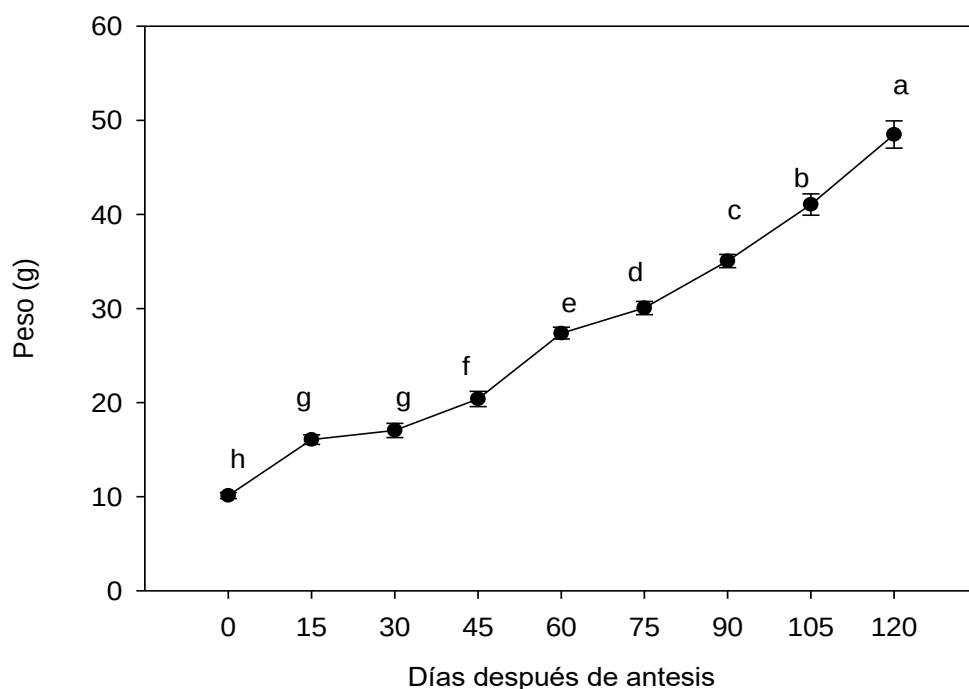


Figura 5 Peso de xoconostle expresado en gramos durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Sólidos solubles

La Figura 6 muestra la dinámica de los sólidos solubles durante las distintas etapas de desarrollo del xoconostle. Dado que el crecimiento y desarrollo de los frutos dependen de los carbohidratos sintetizados a través de la fotosíntesis (Liu et al., 2024), se observa una disminución estadísticamente significativa en los sólidos solubles, expresados en grados Brix, entre los 45 y 60 días después de antesis (DDA). Este descenso coincide con la fase identificada como agrandamiento celular, caracterizada por un aumento sustancial en las dimensiones del fruto (X.-Y. Huang et al., 2021), una vez que termina el proceso de agrandamiento celular comienza los procesos de maduración, que conllevan cambios químicos que alteran el color, la textura, el aroma y el sabor de la fruta (Cao et al., 2025). Entre estos cambios, se observa un incremento en la concentración de sólidos solubles, particularmente a partir de los 75 DDA, lo que podría marcar el inicio del proceso de maduración del fruto de xoconostle ya que durante la maduración comienza la síntesis de sacarosa, a través de enzimas como la fosfato sintasa (SPS), y puede descomponerse en glucosa y fructosa

a través de enzimas invertasas de la pared celular (Kim et al., 2015). Este fenómeno puede estar relacionado con la hidrólisis del almidón del fruto, que promueve la acumulación de azúcares. Adicionalmente, debido a la naturaleza del fruto, es posible que el aumento en la concentración de sólidos solubles también esté influenciado por la acumulación de ácido cítrico en el fruto (Zhang et al., 2023).

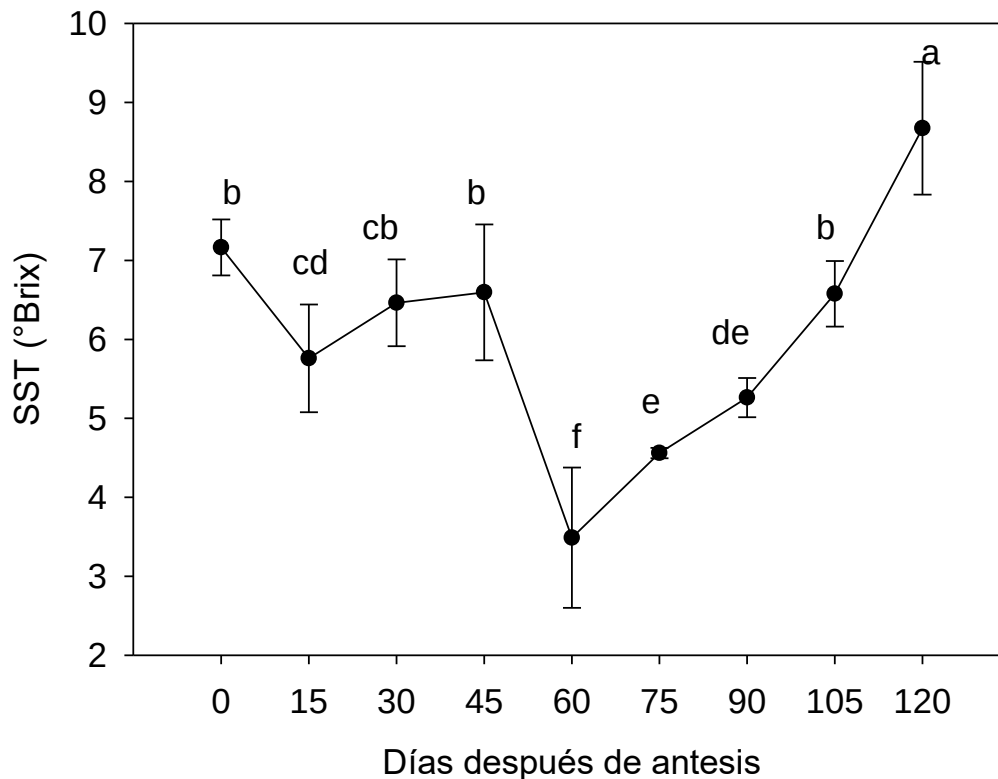


Figura 6 Sólidos solubles totales expresados en °Brix durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

La Figura 7 presenta la variación en la concentración de ácido cítrico y el comportamiento del pH en el xoconostle a lo largo de su desarrollo. A partir de los 90 DDA, se observa un incremento significativo en el contenido de ácido cítrico. Este comportamiento es característico de la especie, ya que, en lugar de degradar los ácidos orgánicos como ocurre en la mayoría de los frutos, los xoconostles los sintetizan y acumulan activamente en la vacuola celular, un proceso determinado por el equilibrio entre la biosíntesis y la degradación de ácidos (X.-Y. Huang et al., 2021)

El aumento en la concentración de ácido cítrico está directamente relacionado con la disminución del pH, una tendencia distintiva de la fase de maduración, en la que predominan los ácidos orgánicos sobre los sólidos solubles (Bhatla & Lal, 2023). Este comportamiento fisiológico se encuentra estrechamente vinculado al metabolismo ácido crasuláceo (CAM), propio de las especies del género *Opuntia*, que presentan una alta eficiencia en el uso del agua. Estas plantas cierran sus estomas durante el día para minimizar la pérdida hídrica y los abren por la noche, cuando la temperatura ambiental es más baja.

En el metabolismo CAM, el CO₂ es fijado durante la noche y almacenado en forma de ácido málico, que posteriormente se convierte en CO₂ para la fotosíntesis diurna (Ahmed et al., 2021). Además, la acumulación de ácido cítrico se encuentra relacionada con la actividad metabólica del ciclo de los ácidos tricarboxílicos (TCA), que regula la producción y almacenamiento de intermediarios esenciales para el metabolismo energético del fruto (Bhatla & Lal, 2023).

Los valores obtenidos en este estudio son comparables con los reportados por (López-Palestina et al., 2023a)(López-Palestina et al., (2023a), quienes documentaron un pH de 3.04 y una concentración de ácido cítrico del 1.3.6% en xoconostles de la variedad Ulapa.

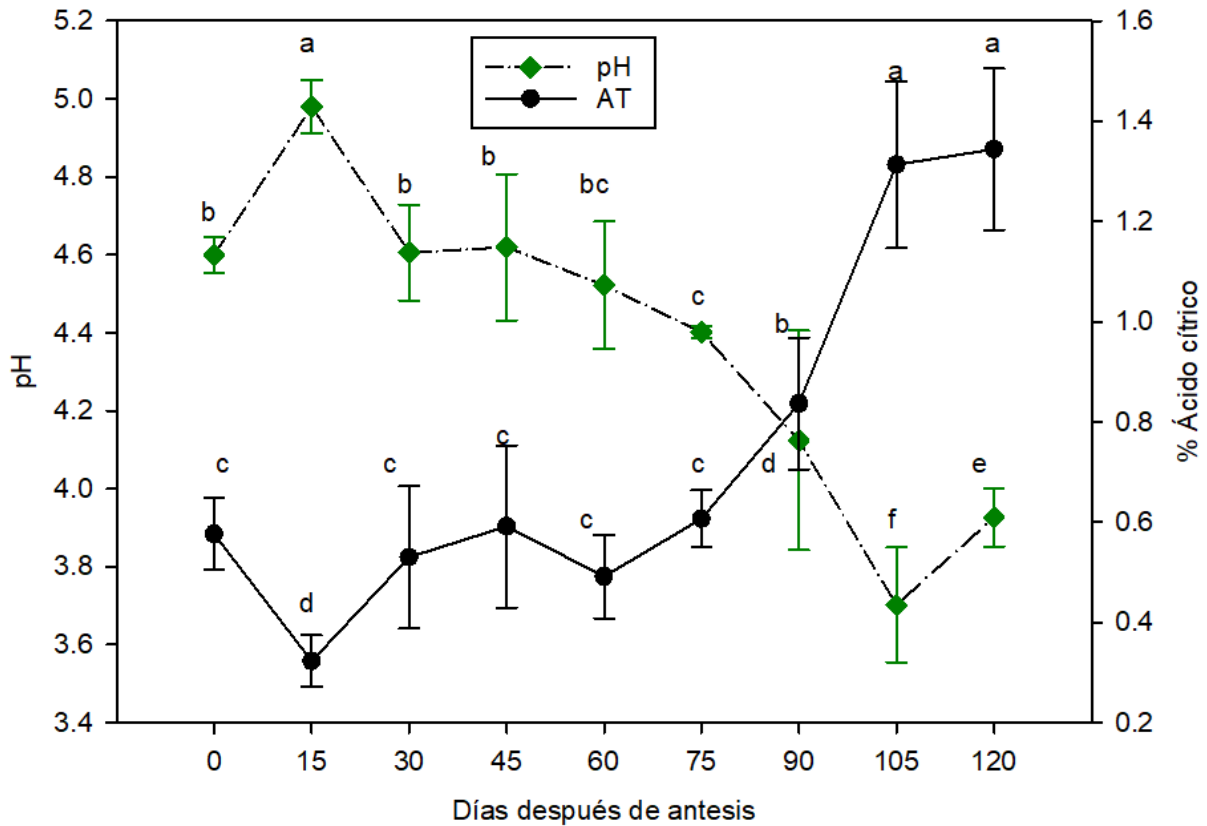


Figura 7 Acidez y pH de xoconostle durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Color

El color de la fruta es un rasgo genético, que es utilizado por las plantas para dispersar las semillas al atraer a los animales (Kapoor et al., 2022; Osorio et al., 2013). En la Figura 8A se presenta la luminosidad (L) de la cáscara del fruto xoconostle. La baja luminosidad en la antesis indica que el color del fruto es más oscuro, esto podría deberse que el fruto es más pequeño y las espinas se concentran en un área menor. A los 15 días posteriores a la antesis se observa un aumento significativo en la luminosidad, esto coincide con el inicio del aumento significativo del tamaño del fruto (Figura 4 y 5) y, por lo tanto, una mayor distribución de las espinas que oscurecen la apariencia del fruto. Posteriormente, entre los 15 y 45 DDA no se observan cambios significativos en la luminosidad con un valor máximo de 50.11 ± 0.26 , sin embargo, a partir de los

60 DDA, se muestra un aumento constante de la luminosidad, esto coincide con la fase de agrandamiento celular del xoconostle, en donde el tamaño del fruto aumenta, lo que podría influir en los niveles de luminosidad. El mayor registro de luminosidad fue de 69.77 ± 0.39 a los 120 DDA, lo que sugiere que el fruto se encuentra en fase de maduración y le otorga finalmente un color más claro característico del fruto. De acuerdo con Bhatla & Lal (2023), durante el proceso de maduración se lleva a cabo la degradación de la clorofila dando paso a la síntesis de nuevos pigmentos, que en esta variedad de xoconostle podrían ser betalaínas, particularmente betaxantinas que presentan un color amarillo que pueden ser responsables del aumento en la luminosidad en estos frutos (Esatbeyoglu et al., 2015).

Respecto al ángulo hue y el valor de croma se puede observar en la Figura 8 B. Iniciando en la antesis del fruto se registra un valor de 102.30 ± 1.11 °h, lo que indica un color verde con tendencia hacia el amarillo y con un valor de croma de 33.97 ± 1.90 que representa un color mediamente saturado. Como se indicó en la luminosidad esta tendencia hacia el amarillo se debe a la presencia de las espinas. Sin embargo, entre los días 15 a 45 DDA se registraron valores más altos de los grados hue con un máximo de 111.75 ± 0.54 °h y valores más bajos en croma hasta 19.34, lo que indica que los frutos presentaron tonalidades más cercanas al verde puro con una intensidad de color moderada esto se podría deber a la presencia de las clorofilas en los frutos (Martins et al., 2023). A partir de los 75 DDA, comienza un desplazamiento progresivo hacia tonalidades amarillas, alcanzando 95.28 ± 1.11 °h y un valor de 39.12 ± 3.19 en croma, donde el fruto presenta un color amarillo característico del xoconostle (*Opuntia leucotricha*), este fenómeno se puede deber a que la degradación de la clorofila lo cual permite hacer visible la coloración de pigmentos como carotenoides y betalaínas presentes en el fruto (Ding et al., 2007).

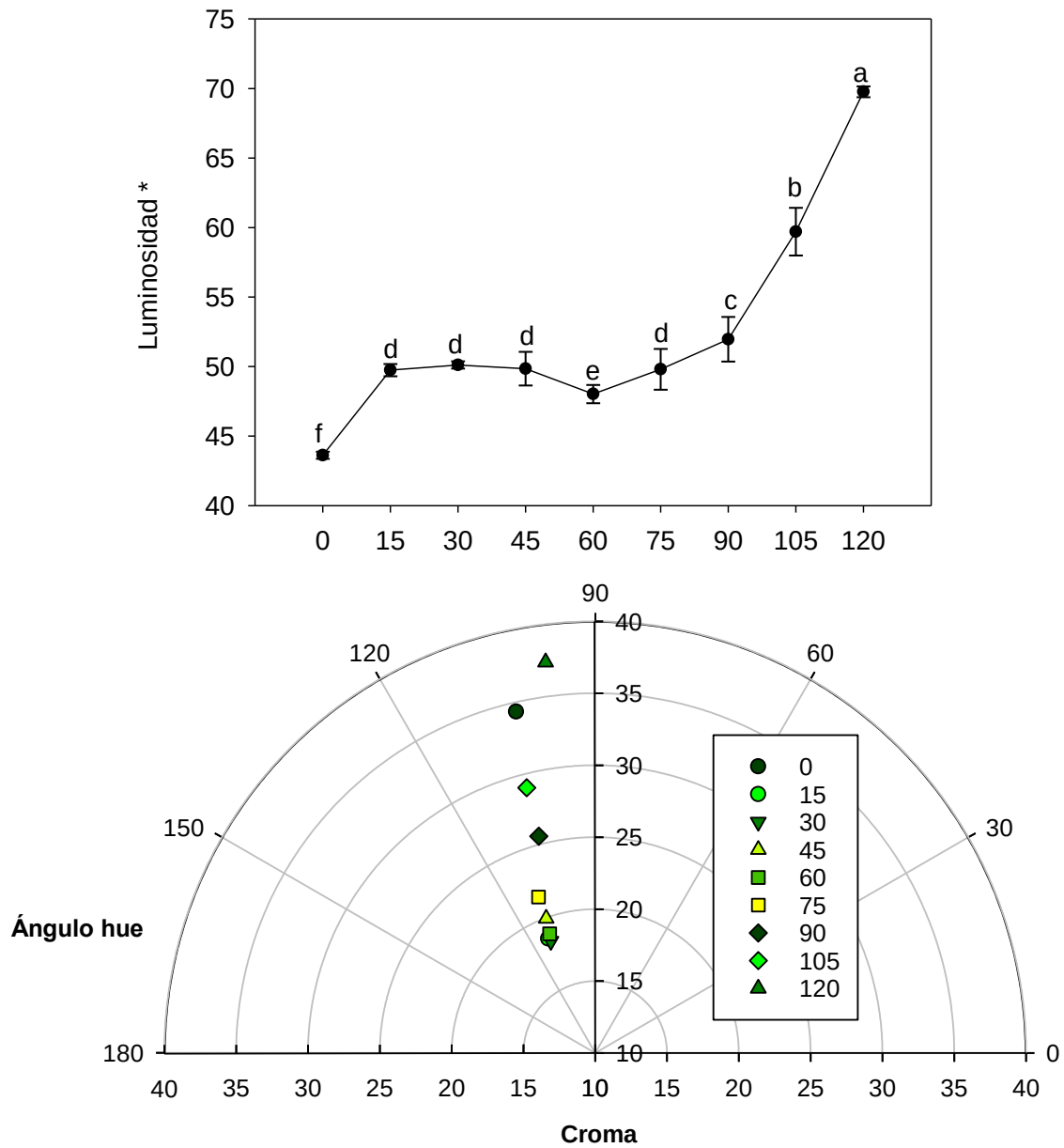
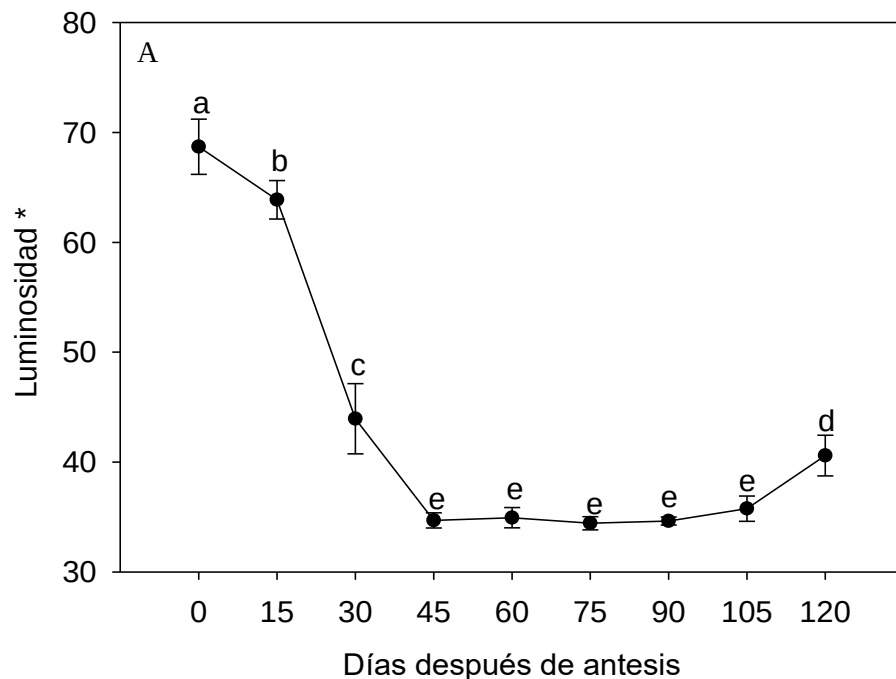


Figura 8 Color de cáscara expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$)

En cuanto a los parámetros de color de la semilla se muestran en la Figura 9. En cuanto a la luminosidad (Figura 9A) se observa que diferencia de la cascara en antesis se tiene una luminosidad alta con un valor máximo de 68.70 ± 2.51 y esta va disminuyendo hasta un valor de 34.69 ± 0.69 a los 45 DDA, visiblemente se puede observar en la Figura 3, donde se aprecia un color muy claro en el endocarpio, particularmente en

los óvulos, donde se están formando las semilla. En semillas de uva Ristic & Iland (2005), reportan un cambio de color de marrón claro a marrón oscuro, que estuvo relacionado con el proceso de deshidratación de las semillas y su maduración. Posteriormente entre los 90 y 120 DDA se observa un incremento significativo en la luminosidad, esto podría atribuirse a una mayor heterogeneidad en el color de las semillas o a la presencia del mucílago que las rodea.

Por otro lado, en la Figura 9_B se encuentran los resultados correspondientes al ángulo hue y croma; a partir de esta se observa que en la antesis parte de un ángulo hue de 99.59 ± 4.67 y un valor de croma de 29.95 ± 2.77 lo que corresponde a un color amarillo verdoso, que además como se mencionaba anteriormente con la luminosidad reportada, es un color claro, posteriormente el ángulo hue y croma se desplaza a los 75 DDA a 86.61 ± 2.68 y 10.28 ± 1.73 respectivamente que es un verde-amarillo oscuro, sin embargo a simple vista puede parecer un color café, esto se puede a la percepción por el ojo humano, y el papel que juega la luminosidad, ya que al verse bajo una luz brillante un color café podría convertirse en amarillo (Buck & DeLawyer, 2012).



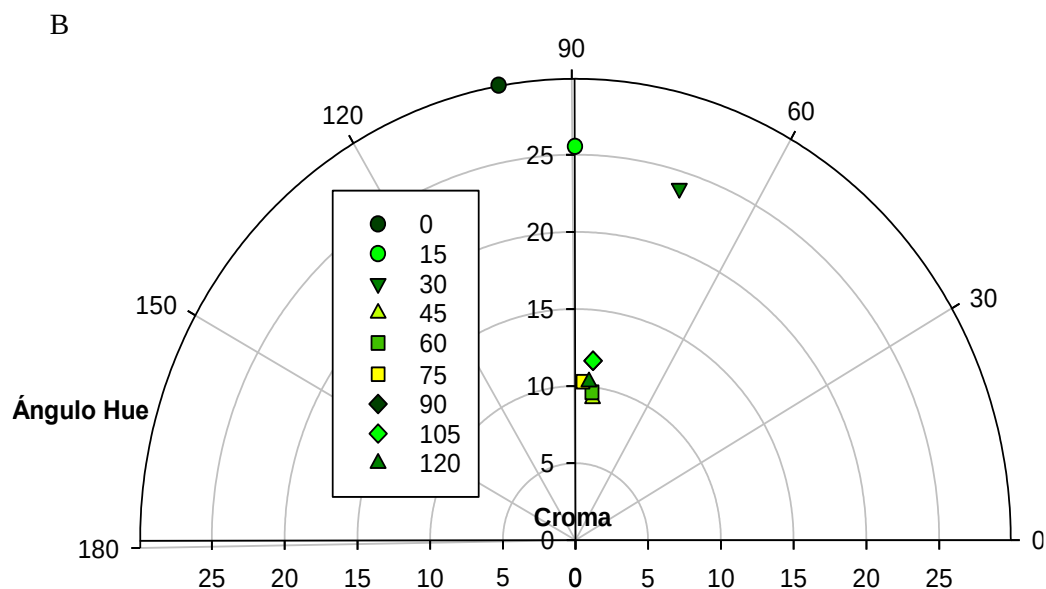


Figura 9 Color expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

En la Figura 10 se representan la luminosidad (A) y los valores de ángulo hue y croma (B) de la pulpa del xoconostle. En antesis se observa una alta luminosidad inicial de 66.81 ± 1.80 , la cual podría explicarse a que todavía no existe una diferenciación entre las diferentes estructuras del fruto. Posteriormente, la luminosidad disminuye a los 15 días después de antesis, debido al aumento en el tamaño del fruto, por lo cual las diferentes estructuras se hacen más evidentes, así como la presencia de clorofila en la pulpa hasta valores de 58.86 ± 2.06 de luminosidad. En cuanto el ángulo hue y al croma, se observa un color verde con tendencia hacia tonos amarillos muy similar a la cascara del fruto.

Se observa a los 75 DDA un aumento significativo de la luminosidad pasando de 58.04 ± 0.57 a 66.59 ± 1.16 esto puede tener relación con la degradación de la clorofila que coincide con el inicio del proceso de maduración del fruto (Bhatla & Lal, 2023). Esto se confirma con los valores de hue y croma que fueron de 106.46 ± 1.07 y 25.71 ± 2.51 respectivamente lo que indica una tonalidad más cercana al amarillo. A partir del 75 DDA los valores del ángulo hue se van disminuyendo lo que indica un color de la pulpa más cercano

a tonalidades amarillas y al bajar nuevamente la luminosidad indica un amarillo más oscuro. En general a los 120 DI

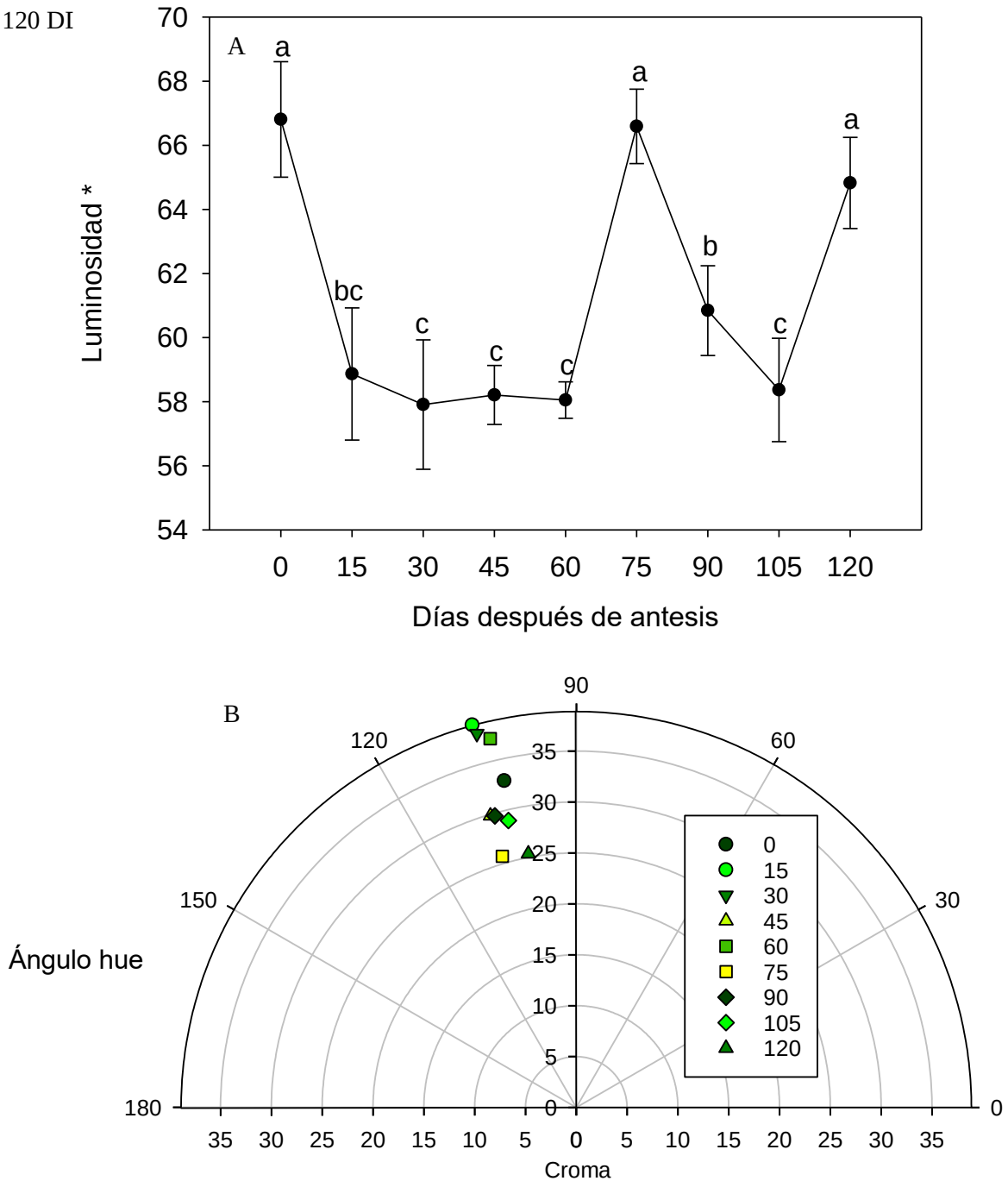


Figura 10 Color de la pulpa expresado en luminosidad (A), ángulo hue y croma (B) durante los diferentes estados de desarrollo.

Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Azúcares totales, reductores, y no reductores

El dulzor es un factor clave que determina la calidad y el sabor de las frutas. Esta característica sensorial depende significativamente del tipo, la composición y la concentración de los azúcares presentes en la matriz del fruto (Y. Li et al., 2017). Los azúcares de los frutos se originan en las hojas a través de la fotosíntesis. Posteriormente, son transportados por el sistema vascular de la planta, específicamente a través del floema, en forma de sacarosa y sorbitol hasta las células de almacenamiento. Finalmente, llegan a las células del fruto como sacarosa fructosa y glucosa, que son cruciales para el metabolismo del fruto (Libin et al., 2024). Como se muestra en la Figura 11, durante las primeras etapas de crecimiento del fruto no hay aumento significativo de azúcares. Sin embargo, en la etapa de maduración del xoconostle se observa un incremento exponencial. Este cambio comienza a los 90 DDA, cuando el fruto contenía 65.26 ± 4.72 mg glucosa g^{-1} PS y alcanza una concentración de 389.74 ± 2.36 mg glucosa g^{-1} PS a los 120 DDA. Este incremento se debe a diversos cambios fisiológicos, bioquímicos y organolépticos que ocurren durante la maduración (Prasanna et al., 2007b). Entre estos cambios, destacan la degradación de la clorofila y la biosíntesis de carotenoides, se cree que los azúcares pueden actuar como moléculas de señalización, vinculadas directamente con el proceso de cambio de color del fruto (Libin et al., 2024) Además, de que aumenta la actividad de las enzimas que degradan la pared celular. Así mismo, los azúcares se acumulan durante la maduración, esto puede deberse también a la pérdida de la firmeza que sufre el fruto, ya que por la naturaleza del xoconostle el pH del fruto disminuye durante esta etapa y puede conducir a la hidrólisis de la pectina de la pared celular. Adicionalmente, la acumulación de azúcares se asocia con la señalización hormonal del fruto (Libin et al., 2024).

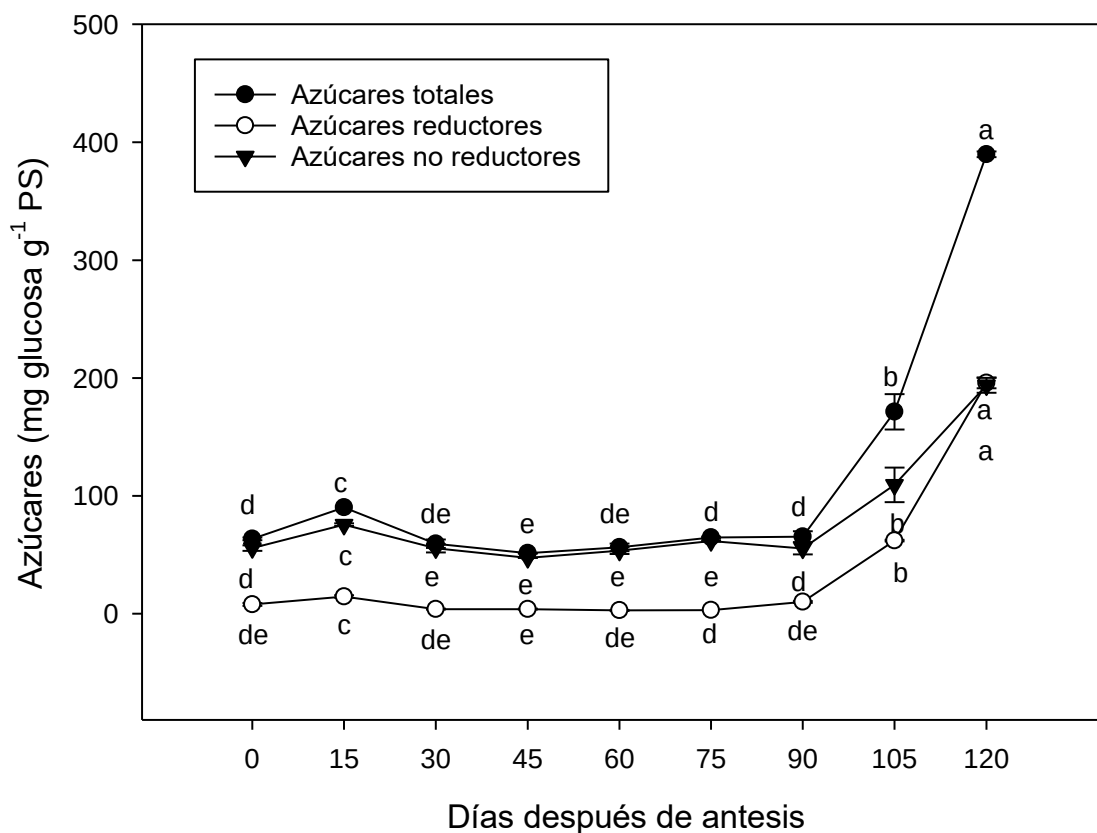


Figura 11 Azúcares totales, reductores y no reductores expresados en miligramos de glucosa por gramo de muestra durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

7.2 Compuestos bioactivos

Clorofila, carotenoides y betalaínas.

El color externo de los frutos está determinado por la cantidad relativa de los diferentes pigmentos presentes en la cáscara. Las tonalidades verdes y amarilla que presentan los frutos son el resultado de la presencia de pigmentos como las clorofilas y los carotenoides. Durante el proceso de maduración, el cambio de color hacia el amarillo, conocido como desverdizado, ocurre principalmente por la degradación de la clorofila, mientras que los niveles de carotenoides suelen mantenerse o no tener crecimiento. En este proceso, las clorofilas se descomponen en un catabolito incoloro, que suele permitir que los colores amarillos subyacentes se vuelvan más visibles (Ding et al., 2007). Este comportamiento se presenta en la Figura 12,

en la cual se puede observar un decremento del contenido de clorofila con diferencias significativas desde la antesis hasta 120 DDA, en el que se puede observar que la concentración de la clorofila total comienza en la antesis con $5.059 \pm 0.107 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$ y a los 120 DDA se reduce significativamente la concentración de este pigmento hasta $0.316 \pm 0.021 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$. Esto concuerda con la determinación de color de la cáscara y pulpa que se muestra en la Figura 8 y 9, en donde se puede observar que en los primeros estadios presenta un color verde con tendencia hacia el amarillo y después de la maduración el color es amarillo, en este proceso la clorofila comienza a degradarse involucrando enzimas como la clorofilasa, Mg-dechelataza y feoforbida a oxigenasa, dando como resultado catabolitos incoloros, esto se puede deber a que la luz y las hormonas de crecimiento activan factores de transcripción que activan los genes catabólicos de clorofila, la auxina es la principal hormona encargada de la regulación del crecimiento y maduración en frutos no climatéricos (L. Kapoor et al., 2022, Jia et al., 2013). Además de la auxina, el ácido abscísico (ABA) se identifica como un regulador positivo del desverdizado y de la senescencia en general, lo cual es relevante para la degradación de la clorofila en los frutos (Zhu et al., 2017).

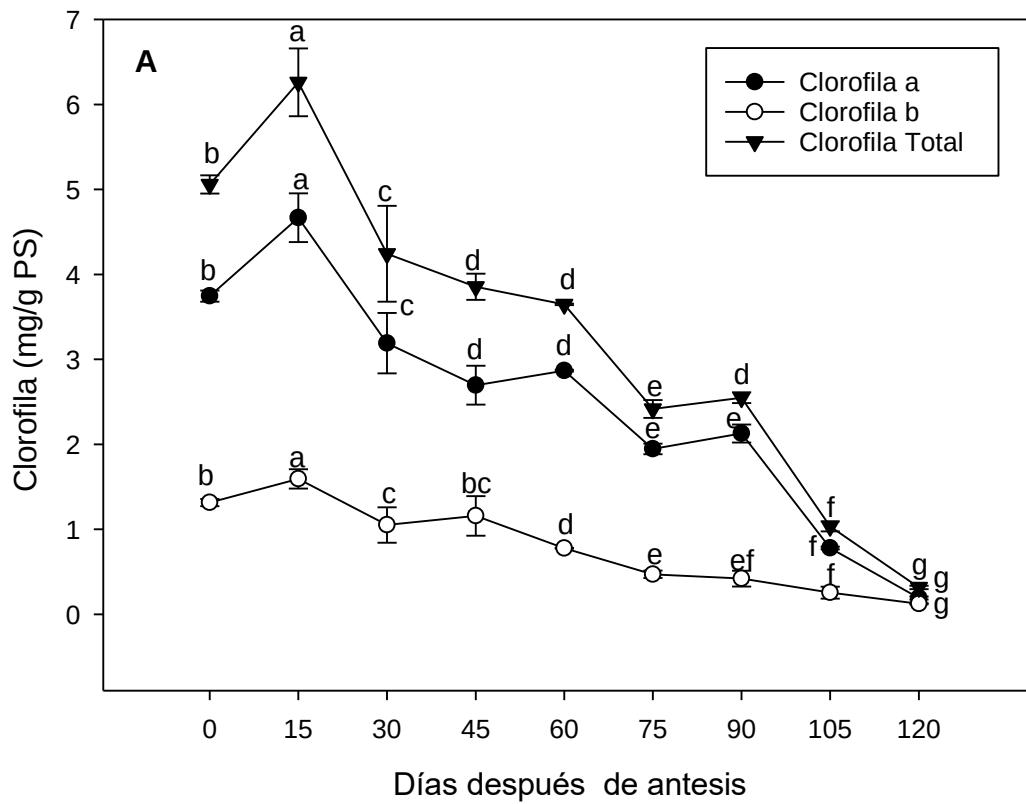
Por otro lado, un estudio realizado por Hornero-Méndez & Mínguez-Mosquera (2002) encontró una relación directa entre la tasa de crecimiento del fruto de *Capsicum annuum* L. y la desaparición de la clorofila. Los autores encontraron que, en las etapas iniciales de maduración, hubo pérdida del 40-60% de la clorofila en los frutos, lo cual sugiere que la tasa de crecimiento del fruto es superior a la de biosíntesis y renovación de la clorofila, lo que favorece su degradación. Este aumento en el catabolismo de la clorofila es clave para el proceso de maduración, como también se observó en este estudio, en el cual durante los primeros 90 días existe un aumento de tamaño en el fruto de xoconostle con respecto al tiempo (Figura 4) con la respectiva disminución en la concentración de la clorofila en los frutos. De manera similar, en el caso de la fruta de dragón de pulpa roja, que pertenece a la familia Cactaceae, también se observó la degradación de la clorofila. Sin embargo, en este caso se destacó un aumento en la cantidad de betacianina, un pigmento que le otorga el color rojo-violeta característico de esta fruta (Jamaludin et al., 2011).

Respecto al contenido de carotenoides, reconocidos como los pigmentos principales en la mayoría de los frutos y responsables de proporcionar colores que van desde el amarillo y el rosa hasta el naranja intenso y

rojo, su concentración se ve influenciada tanto por la etapa de desarrollo como por las condiciones ambientales (Lado et al., 2016). En la Figura 12 B se observa un decremento en la concentración de carotenoides totales: en antesis, el contenido registrado fue de $122.43 \pm 5.29 \mu\text{g g}^{-1}$, mientras que, en la madurez fisiológica, a los 120 DDA disminuyó a $16.45 \pm 0.03 \mu\text{g g}^{-1}$. Esta reducción podría atribuirse a que, en algunos frutos, la mayor concentración de carotenoides se localiza en la cáscara (Fu et al., 2014). Esto se corrobora con la determinación de estos compuestos en las diferentes fracciones del xoconostle maduro (Velázquez-López et al., 2025), donde se observó una mayor concentración de estos compuestos en la cáscara ($43.67 \pm 0.71 \mu\text{g g}^{-1}$ PS), la cual representa aproximadamente el 14.5% del fruto (Morales et al., 2014) esto puede comprobar el decremento de carotenoides en el fruto completo de xoconostle durante el desarrollo. Este comportamiento es similar a lo reportado por Razungles et al. (1988) quienes al estudiar carotenoides en variedades de *Vitis vinífera*, encontraron mayores concentraciones en la piel del fruto en comparación con la pulpa, por lo que durante el desarrollo de los frutos también reportaron un decremento de estos compuestos. Cabe destacar que los carotenoides predominantes en el xoconostle son aquellos de tonalidad amarilla, lo cual se refleja en la coloración amarilla característica del fruto, de acuerdo a la metodología utilizada

Las betalaínas son de igual manera pigmentos naturales, que son solubles en agua que tienen potente actividad antioxidante (Sanchez-Gonzalez et al., 2013b), como se puede observar en la Figura 12 C la concentración inicial en la antesis $0.17 \pm 3.51 \times 10^{-3} \text{ mg g}^{-1}$ PS y culmina el desarrollo a los 120 días después de antesis en $0.05 \pm 5.13 \times 10^{-3} \text{ mg g}^{-1}$ PS, este comportamiento fue similar a lo que se reportó en el comportamiento de carotenoides, donde la concentración tuvo un decremento durante los diferentes estadios de desarrollo, este comportamiento se puede explicar también por la dilución que pudo existir al aumentar las dimensiones del fruto, también debido a que el color característico del fruto es presentado principalmente en la cáscara, y la cáscara como se puede comprobar con los resultados presentados en la Figura 8 en donde se puede observar un croma de 39.12 que implica mayor saturación que en la pulpa que presentó un valor de 25.35 (Figura 9); así mismo, esta información puede comprobarse con indicado por (Velázquez-López et al., 2025) en donde se muestra que la cáscara del xoconostle contiene una mayor cantidad de betalaínas

este resultado concuerda con lo obtenido por Osorio-Esquivel et al. (2011) quien reportó una mayor concentración de compuestos bioactivos como las betalainas en la cáscara del fruto (*Opuntia joconostle*). En el estadio final a los 120 DDA la concentración de betalainas fue de $0.05 \pm 5.13 \times 10^{-3} \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$, este valor es mayor a los resultados reportados por Morales-Tapia et al. (2022) en xoconostle Cuaresmeño (*Opuntia matudae*) la razón principal podría ser debido a que en este estudio se analizó únicamente la pulpa del xoconostle y en el presente estudio se realizó el análisis del fruto completo.



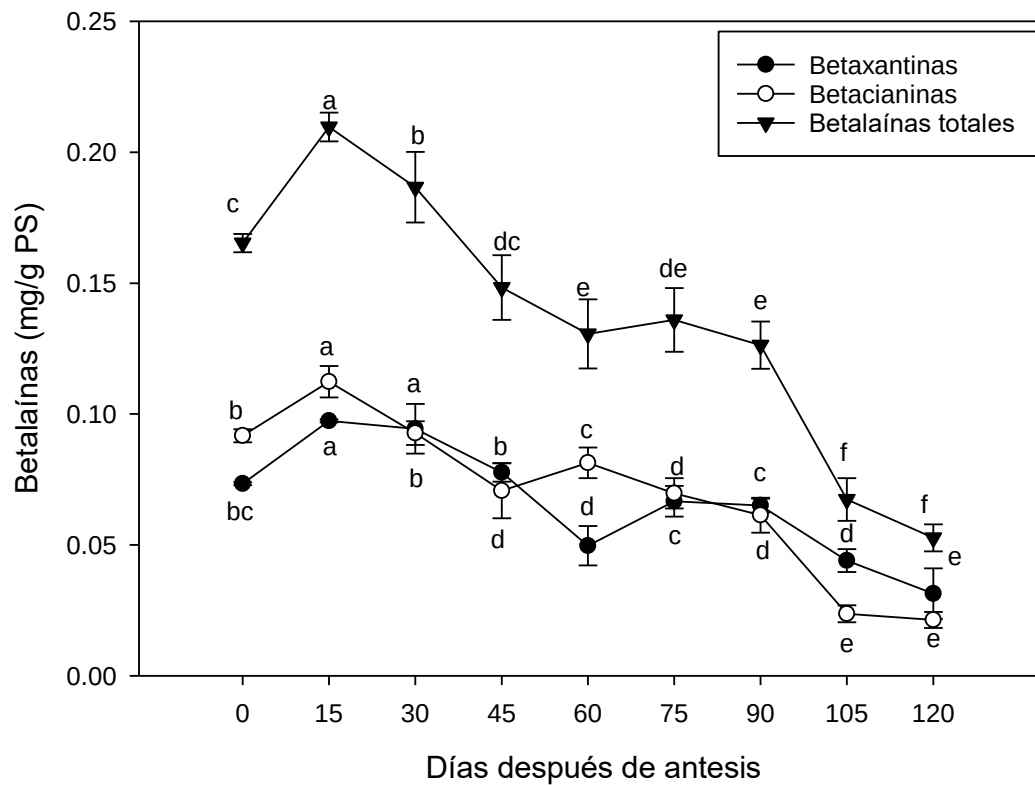
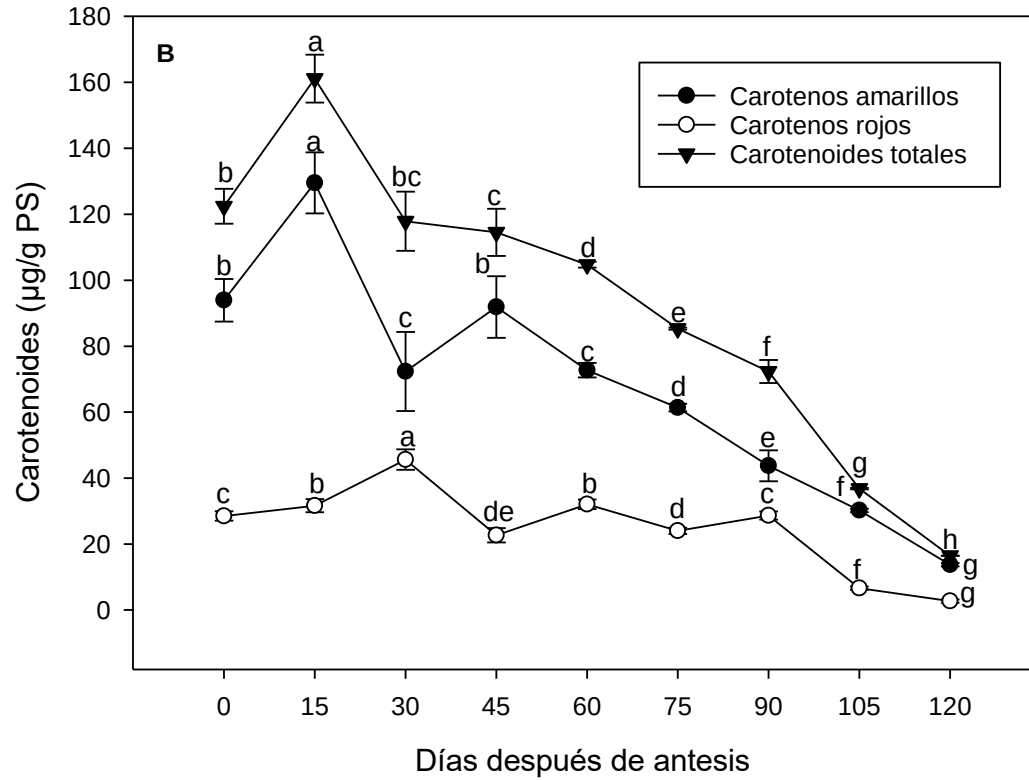


Figura 12 Contenido de clorofila (A) expresado en mg de clorofila g^{-1} PS y contenido de carotenoides (B) expresado en $\mu\text{g g}^{-1}$ PS y betalainas (C) expresadas en mg de betalainas g^{-1} PS durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Ácido ascórbico

Las frutas tienen concentraciones relativamente altas de ácido ascórbico, pero el contenido del mismo varía entre diferentes especies, el nivel de acumulación de este metabolito depende del equilibrio que haya entre la biosíntesis y la degradación y del equilibrio que exista entre su reducción y oxidación (M. Huang et al., 2014). Como puede observarse en la Figura 13 durante los diferentes estadios en el crecimiento del xoconostle existe un aumento en la cantidad de ácido ascórbico iniciando en $0.131 \pm 0.010 \text{ mg g}^{-1}$ PS teniendo una cantidad de ácido ascórbico final estadísticamente significativamente mayor (1.94 ± 0.07), lo que indica aproximadamente 15 veces mayor concentración de ácido ascórbico en el fruto maduro, respecto a la antesis. Este comportamiento es similar a lo reportado por Aloni et al. (2008), en pimiento morrón, mientras que M. Huang et al. (2014) observó que en frutos rosa castaña el contenido de ácido ascórbico incrementa rápidamente en la segunda mitad del crecimiento del fruto este periodo comprende a la maduración de los frutos alcanzando así en esta etapa la concentración máxima de ácido ascórbico. En los frutos de xoconostle se observó un comportamiento similar en la síntesis de ácido ascórbico, pues a los 60 días que corresponde a la mitad del desarrollo del fruto se observó un incremento significativo de este ácido orgánico, posteriormente en la etapa de maduración del xoconostle que podría iniciar a los 75 días después de antesis también se observa un incremento en la biosíntesis de este compuesto. Este aumento de ácido ascórbico también puede estar relacionado a la hidrólisis de la pectina que compone la pared celular de los frutos, esto también está relacionado con los procesos de desmetilesterificación (Prasanna et al., 2007b). Además, se ha demostrado que la actividad mejorada de enzimas como pectina metilesterasa (PME) y poligalacturonasa (PG) promueve la biosíntesis de ácido ascórbico en la vía del D-galacturonato, donde los productos de la degradación de la pectina sirven como precursores para la producción del mismo (Rigano et al., 2018). De acuerdo con Liang et al. (2017) el contenido de ácido ascórbico, y la cantidad de proteínas involucradas en la síntesis esta relacionando con los niveles de expresión de ARNm de GGP2m GalLDH, AO2, APX3, GR1 y DHAR1, debido a que son los puntos de control principales para producir ácido ascórbico.

El xoconostle' en su estado maduro presentó una concentración de $1.94 \pm 0.07 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$ la cual es mayor a lo reportado por López-Martínez et al. (2015) en xoconostle 'Cuaresmeño blanco' ($1.67 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$), este mismo autor menciona que la variación de ácido ascórbico en frutos de xoconostle se puede deber a los distintos genotipos, a la ubicación geográfica, condiciones ambientales, algunas prácticas postcosecha y el método con el que se pudo haber analizado.

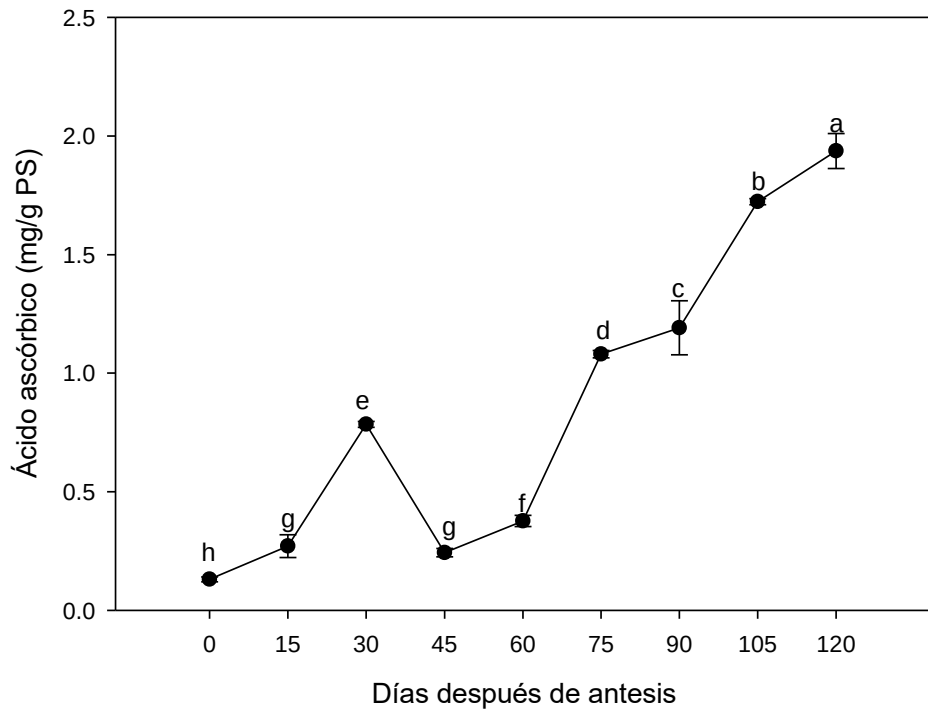
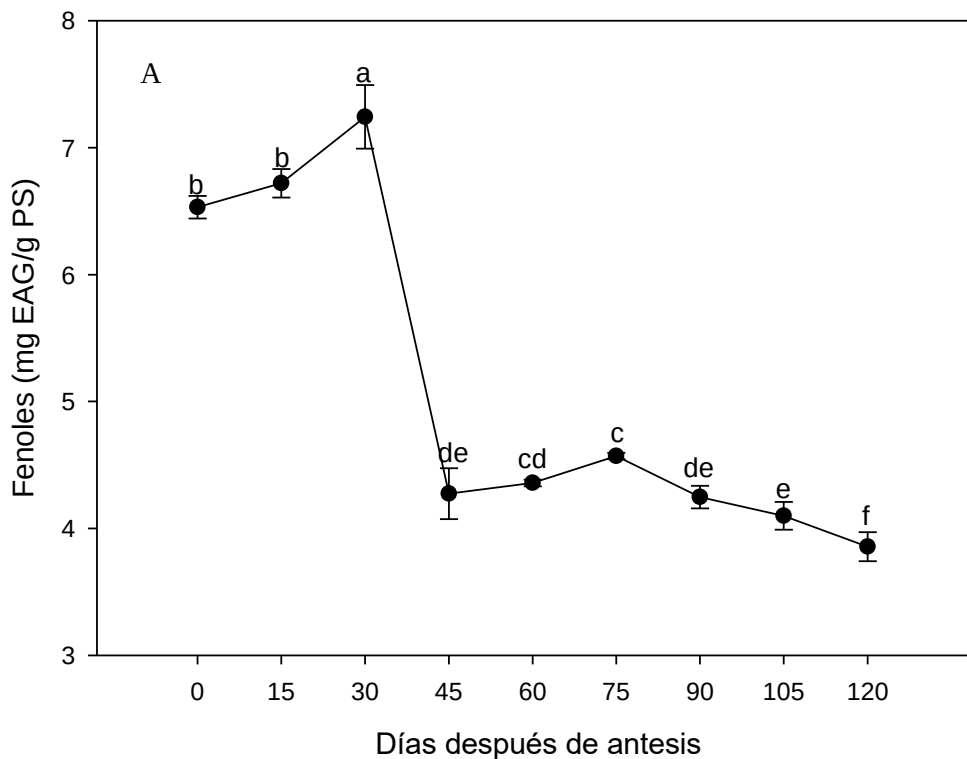


Figura 13 Contenido de ácido ascórbico expresado en miligramos por gramo (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Fenoles y flavonoides

Diversos estudios han demostrado que los compuestos fenólicos son una buena fuente de antioxidantes naturales, sin embargo, existen diversos factores que juegan un papel en la determinación de la composición fenólica y la actividad de estos compuestos como pueden ser: climáticos, agronómicos, genómicos, condiciones previas y posteriores a la cosecha. La fase de maduración es también un factor importante que puede influir en concentración fenólica de las frutas (Sunila & Murugan, 2017). Como se puede observar en la Figura 14 A el contenido de compuestos fenólicos en la antesis presentó una concentración de 6.531 ± 0.089 mg EAG g⁻¹ PS, posteriormente tuvo un ligero aumento estadísticamente significativo en el estadio 3 a 30 días después de antesis teniendo una concentración máxima de 7.243 ± 0.251 mg EAG g⁻¹ PS. La elevada concentración de compuestos fenólicos observada en los primeros días del desarrollo del fruto podría estar relacionada con sus funciones en el color, sabor y, particularmente, en la astringencia (Holderbaum et al., 2010). Una alta presencia de estos compuestos confiere al fruto un sabor más astringente, lo que puede actuar como mecanismo disuasivo para los animales encargados de la dispersión de semillas. Este sabor serviría como señal indicadora de que el fruto aún no está maduro, que las semillas no están desarrolladas, contribuyendo así a un control temporal de la depredación frugívora y asegurando una dispersión más eficaz en etapas posteriores (Lev-Yadun, 2013). Posteriormente, tuvo una disminución significativa hasta llegar a una concentración de 3.856 ± 0.115 mg EAG g⁻¹ PS a los 120 DDA este comportamiento fue similar a lo reportado por Sunila & Murugan (2017) en el fruto *Pouteria Campechiana* (Kunth) quienes mencionan que este comportamiento podría deberse al crecimiento de los tejidos del fruto, lo que conduce a un efecto de dilución de los compuestos fenólicos que contiene, esto se correlaciona con la Figura 4 y 5 en las que se puede observar un aumento de diámetro y peso estadísticamente significativo a partir del estadio 3 (30 días después de antesis) que puede corresponder al inicio de la etapa de agrandamiento celular. La concentración final de fenoles en el xoconostle es similar a lo reportado por Hernández-Fuentes et al. (2015) quien encontró una concentración en pulpa de xoconostle Matizado de 3.13 mg EAG g⁻¹ PS, las diferencias pueden radicar en el tiempo de madurez del fruto, zona geográfica de recolección y situaciones de estrés (López-Palestina et al., 2023b).

Los flavonoides son importantes metabolitos secundarios de las plantas que determinan la calidad de los frutos debido a su contribución esencial al color, la capacidad antioxidante y el valor nutritivo de los frutos, además son utilizados por las plantas para su crecimiento y defensa contra factores de estrés, como las plagas. Las principales fitohormonas de señalización para la síntesis y acumulación de flavonoides son el etileno, ácido abscísico y jasmonato (Jadhav, 2024) . En la Figura 14 B se puede observar que tiene un comportamiento similar a la Figura 14 A correspondiente a los fenoles totales, los flavonoides alcanzan un valor máximo de $2.67 \pm 0.01 \text{ mg EQ g}^{-1} \text{ PS}$ y posteriormente disminuyen significativamente en lo que se ha identificado como el periodo de agrandamiento en la que se, esto se puede relacionar con el aumento de dimensiones y peso, en donde la concentración de flavonoides pudo haber sufrido una dilución. En la última etapa de desarrollo del fruto resultó una concentración de $0.445 \pm 0.021 \text{ mg EQ g}^{-1} \text{ PS}$ la cual es muy similar a lo reportado por López-Martínez et al. (2015) el cual obtuvo una concentración de $0.480 \text{ mg EQ g}^{-1} \text{ PS}$ en el xoconostle Rojo sainero, las pequeñas diferencias pueden deberse a la madurez en la que pudo ser cosechado el xoconostle, zona geográfica de recolección y situaciones de estrés en las que pudo haber crecido (López-Palestina et al., 2023a).



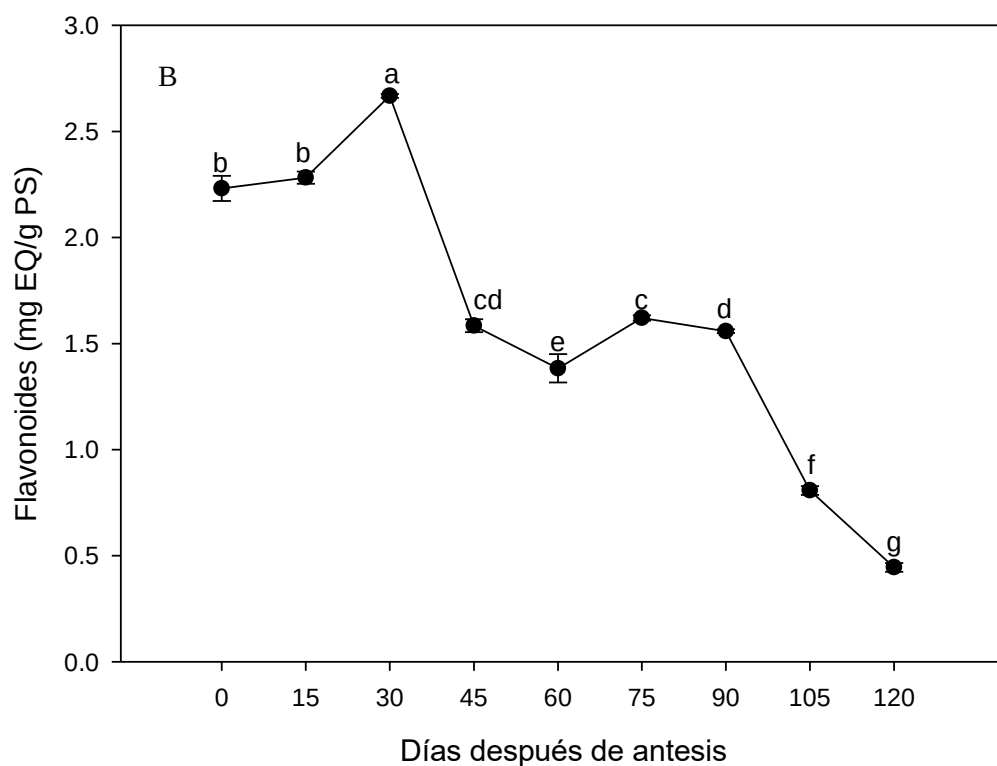


Figura 14 Contenido de fenoles (A) expresados en miligramos de equivalentes de ácido gálico por gramo (peso seco) y flavonoides expresados en miligramos equivalentes de quercetina (peso seco) (B) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

7.3 Actividad antioxidante

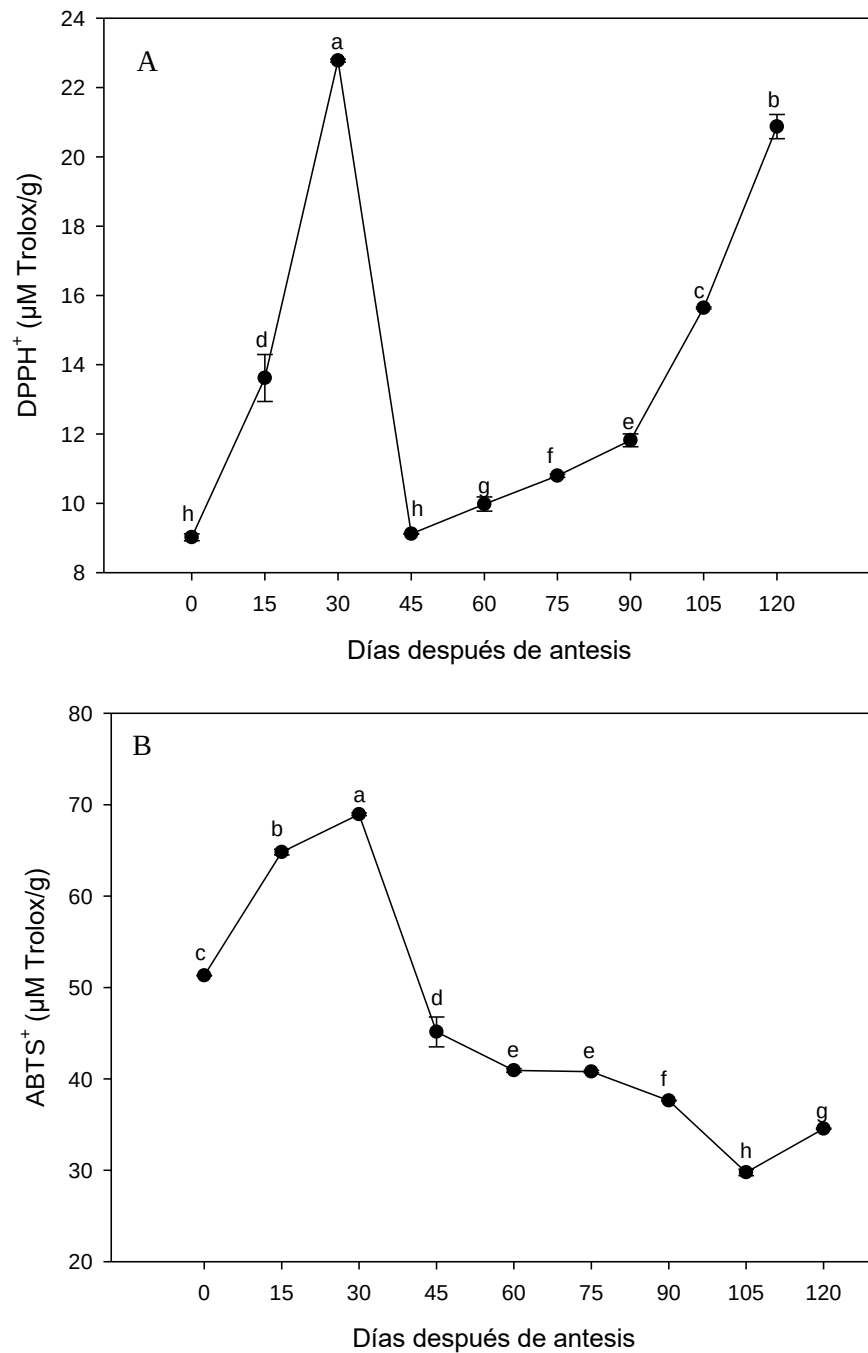
Los resultados obtenidos del potencial antioxidante que tienen los frutos para la inhibición del radical DPPH durante el crecimiento del fruto, se puede observar en la Figura 15 A. El valor del potencial antioxidante inicia en $9.02 \pm 0.10 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ teniendo un aumento estadísticamente significativo hasta llegar a una actividad antioxidante máxima de $22.78 \pm 0.04 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ en el estadio 3 (30 DDA). El aumento del potencial antioxidante se puede deber a la presencia de los compuestos fenólicos los cuales se han descrito que tienen propiedades antioxidantes (Lee et al., 2011). Particularmente los flavonoides demuestran fuertes capacidades de eliminación de radicales DPPH (Zheng et al., 2010). Posteriormente al finalizar la maduración del fruto (Figura 15), se puede observar un aumento significativo en la actividad antioxidante de acuerdo al ensayo DPPH hasta llegar a $20.874 \pm 0.349 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$, esto puede deber a la presencia del ácido ascórbico que también es un compuesto antioxidante debido a que tiene la gran

capacidad de donar un electrón y se ha demostrado que puede eliminar el radical DPPH *in vitro* (Ali M.A. Al-Kufaishi, 2020). Esto se confirma en la Figura 13, donde el ácido ascórbico tuvo una tendencia ascendente y por lo tanto, este pudo ser el compuesto que más influyó en la inhibición del radical DPPH en los estadíos a partir de los 45 días después de antesis.

La actividad antioxidante mediante el ensayo ABTS se basa en la capacidad de los antioxidantes para decolorar el catión radical del ácido 2,2'-azinobis-3-etilbenzotiazolina-6-sulfónico (ABTS^{•+}), que es azul en solución a una solución transparente (Walker & Everette, 2009). Los resultados se muestran en la Figura 15 B, y se observa que tuvo un decremento estadísticamente significativo durante su desarrollo, pues en la antesis se obtuvo una actividad antioxidante de $51.32 \pm 0.04 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ y finalizó en la maduración fisiológica con $34.54 \pm 0.06 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ esto corresponde a la concentración de las betalaínas que también exhibe el mismo comportamiento debido a que estos compuestos tienen actividad antirradical significativa, particularmente contra el radical ABTS^{•+} (Gandía-Herrero et al., 2009). Así mismo, los compuestos fenólicos tienen el mismo comportamiento durante el crecimiento del xoconostle, por lo que esto podría atribuirle la actividad antioxidante que, durante los primeros treinta días aumenta a $68.25 \pm 0.14 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ y posteriormente disminuye.

Por otro lado, existen distintos métodos para determinar la capacidad antioxidante de los compuestos, debido a los distintos mecanismos de eliminación de radicales que se utilizan. Por tal motivo también se utilizó el ensayo FRAP, en donde se mide la capacidad del compuesto antioxidante de reducir el Fe^{+3} a Fe^{+2} (Benzie & Strain, 1996). De acuerdo a los resultados obtenidos (Figura 15 C) se obtuvo un valor máximo de $12.16 \pm 0.60 \mu\text{mol Trolox g}^{-1} \text{PS}$ se presenta a los 30 DDA, lo cual coincide con lo obtenido en los ensayos DPPH y ABTS esto se puede deber a que en este estadío, resultó la mayor cantidad de compuestos como fenoles y flavonoides (Figura 14) y a su vez también en este estadío se puede observar una gran concentración de pigmentos como la clorofila, carotenos y betalaínas (Figura 12), además en este estadío se puede observar un aumento significativo en la concentración de ácido ascórbico, posteriormente se puede

observar una disminución de capacidad antioxidante que coincide también con el comportamiento de la concentración de fenoles y flavonoides, esto se puede deber a que como lo menciona Pulido et al. (2000), debido a la actividad antioxidante de los polifenoles, a que tienen mayor poder férrico-reductor que los carotenoides y ácido ascórbico. El valor de la capacidad antioxidante del xoconostle es de



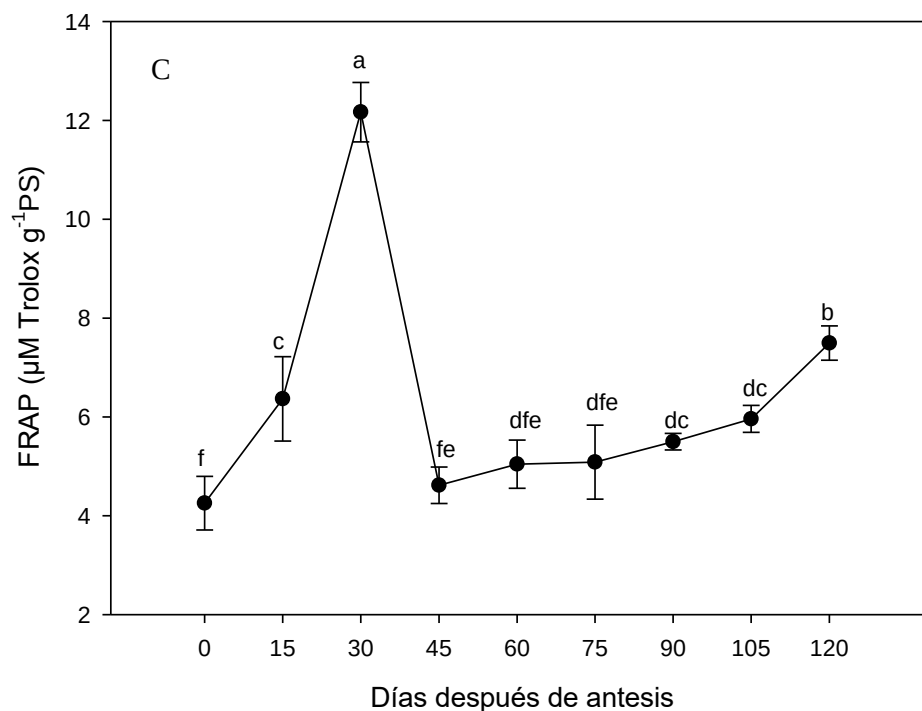


Figura 15 Actividad antioxidante por ensayo DPPH (A), ABTS (B) y FRAP (C) expresados en micro moles de Trolox por gramo (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

7.4 Actividad antioxidante enzimática

En las células vegetales, la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) como el superóxido, el peróxido de hidrógeno y el radical hidroxilo ocurre en diversos compartimentos, especialmente durante la fotosíntesis y bajo condiciones de estrés. Para neutralizar estos compuestos dañinos, las plantas cuentan con sistemas antioxidantes enzimáticos especializados (Meitha et al., 2020). Una de las enzimas del sistema antioxidante es el superóxido dismutasa, que es una metaloenzima, la secuencia de reacciones en las que interviene es la eliminación de un oxidante fuerte y la formación de uno débil ($O_2^{\bullet-}$ a H_2O_2), lo que requiere la participación de una segunda enzima. (Hornero-Méndez et al., 2002). En el presente estudio durante la antesis tiene un valor de 3.54 ± 0.06 U mg⁻¹ de proteína PS y como se puede observar en la Figura 16 A existe un aumento en la concentración a los 75 DDA en donde obtuvo un valor de 13.24 ± 1.71 U mg⁻¹ de proteína PS, esto se debe a que podría en este estadio haber iniciado la maduración lo que corresponde con la Figura 10, en donde se puede observar un cambio en la luminosidad de la pulpa, y en la Figura 8, en

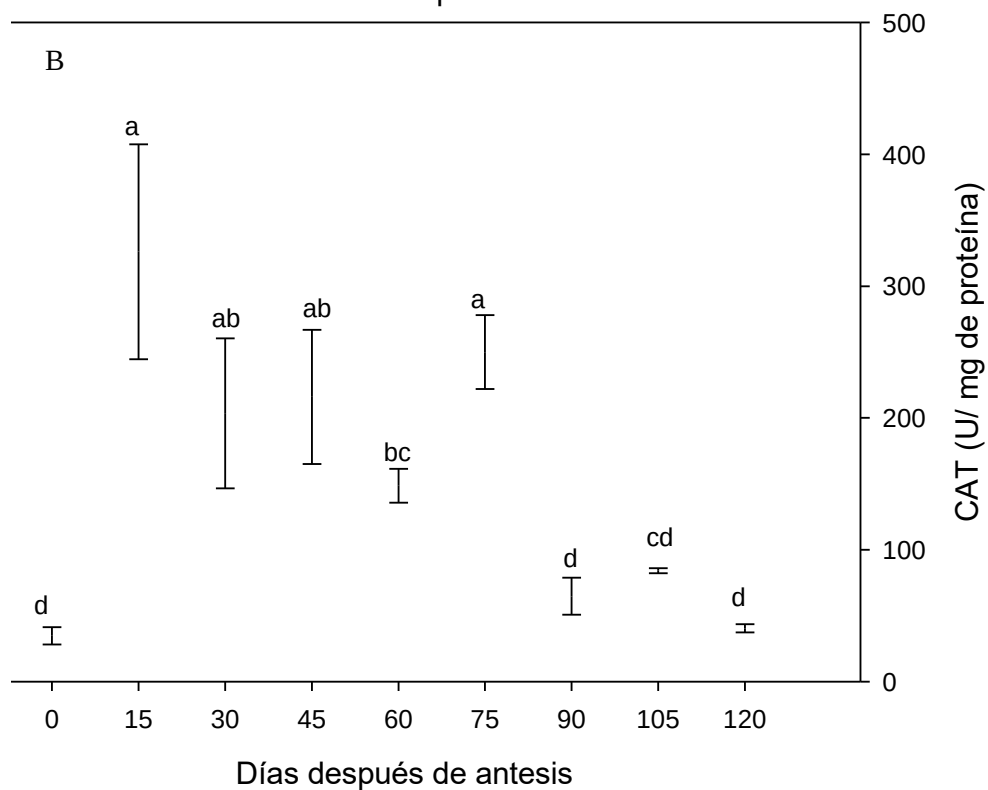
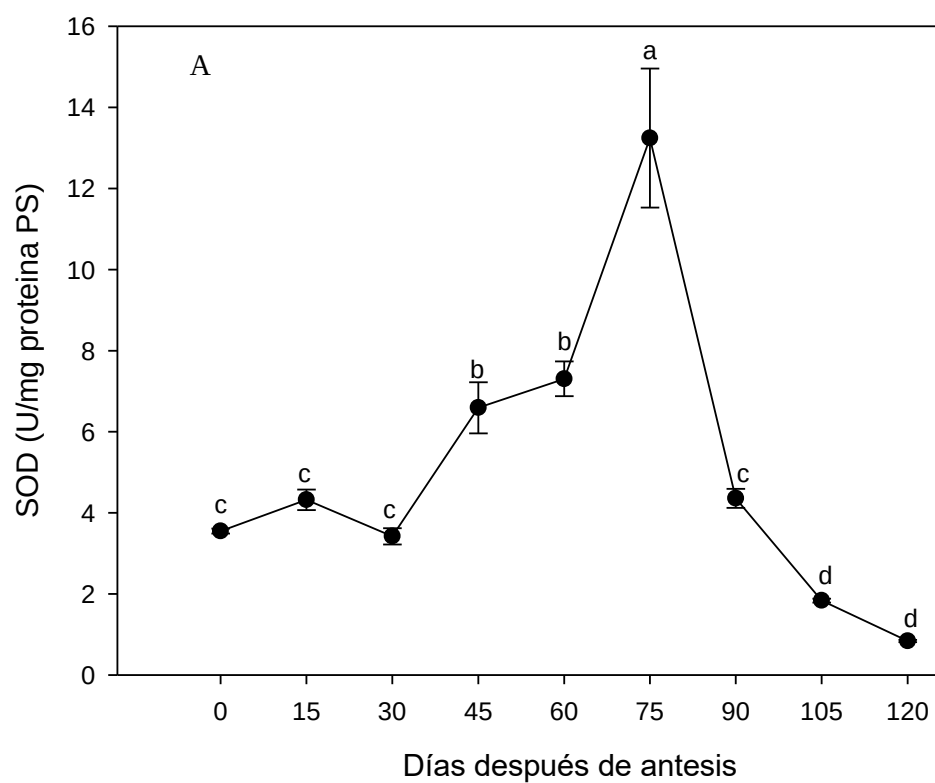
donde se puede observar que comienza el aumento estadísticamente significativo en la luminosidad de la cáscara, esto debido a que durante esta etapa se llevan a cabo algunos cambios en la composición química y alteraciones perceptibles en la textura, pigmentación, aroma y dulzor (Camejo et al., 2010), por lo que es un proceso estresante, provocando así el aumento de esta enzima, posteriormente durante los siguientes estadíos, tuvo una disminución estadísticamente significativa, este comportamiento es similar a lo reportado por Wang & Jiao (2001), que reportó una disminución de la enzima SOD durante el proceso de maduración de la mora, que es una fruta no climatérica, como el xoconostle, la similitud podría radicar en el proceso de maduración característico de este tipo de frutos.

La enzima superóxido dismutasa trabaja en sincronía con la catalasa que es una enzima importante para descomponer el H_2O_2 (Sharma & Ahmad, 2014), como se puede observar en la Figura 16 B uno de los valores más altos (249.95 ± 28.08 U mg^{-1} de proteína PS) fue también en el estadio a 75 días después de antesis lo que coincide como se mencionaba anteriormente con el inicio de la maduración que implica estrés oxidativo en el desarrollo del fruto; en los estadíos posteriores tuvo un decremento hasta llegar a 40.48 ± 3.12 U mg^{-1} de proteína PS, los resultados presentan similitud a lo reportado por González-Gordo et al. (2024) en pimiento, quien tuvo una disminución de la enzima catalasa a partir del fruto verde inmaduro al fruto maduro, la disminución es debido a la regulación genética que a su vez dependen de la fase de desarrollo y de la situación ambiental.

Así mismo, la maduración está asociada a un metabolismo muy activo de especies reactivas de oxígeno en diferentes compartimentos subcelulares, implicando un “estrés oxidativo fisiológico” (Corpas et al., 2024). La APX desempeña un papel fundamental en la eliminación de H_2O_2 , al igual que la catalasa, pero mostrando mayor afinidad; cabe destacar que utiliza como sustrato el ácido ascórbico. Por lo tanto, participa tanto en el ciclo hidro-agua del cloroplasto como en el ciclo Halliwell-Asada (Szóllósi, 2014). En el xoconostle se obtuvo un valor inicial de 4.10 ± 1.17 kU/ mg proteína PS, como se observa en la Figura 13 C, teniendo un aumento en la actividad enzimática estadísticamente significativo a 10.22 ± 2.61 kU/ mg

proteína PS, este aumento concuerda con el aumento en compuestos bioactivos como fenoles y flavonoides, este comportamiento se puede deber a que podría iniciar el proceso de elongación celular que es un proceso estresante para el fruto, posteriormente resultó otro aumento estadísticamente significativo a los 75 días después de antesis (16.44 ± 0.98 kU/ mg proteína PS), este aumento como se mencionó anteriormente se puede deber al inicio de la maduración y finalmente disminuyó hasta llegar a los 120 días después de antesis en 1.51 ± 0.33 kU/ mg proteína PS, este comportamiento es similar a lo reportado por González-Gordo et al. (2019), quien reportó una disminución en la actividad enzimática de APX durante la maduración de pimiento, la concordancia entre ambos se puede deber, como en la enzima catalasa, a el tipo de fruto que ambos frutos son, frutos climatéricos. Este comportamiento podría estar relacionado con la respiración del fruto, puesto que se ha observado que, en frutos climatéricos como la cereza, donde la respiración del fruto es mayor durante la etapa verde, así como la producción de etileno, una vez que comienza la maduración la tasa de respiración disminuyen, esto puede estar asociado al aumento en la relación de la vacuola al citoplasma del pericarpio del fruto (Giné-Bordonaba et al., 2017).

La disminución de las actividades de GSH-POD y CAT a medida que la fruta madura da como resultado una menor capacidad de eliminación de H_2O_2 . Las bajas actividades enzimáticas y el bajo contenido de antioxidantes ocurren concomitantemente con aumentos en la saturación de ácidos grasos en lípidos polares y mayores proporciones de esteroides a fosfolípidos. Estos eventos pueden resultar en un aumento del estrés oxidativo y la peroxidación lipídica, además de acelerar muchos cambios metabólicos asociados con la maduración y el desarrollo de la fruta de mora (Wang & Jiao, 2001).



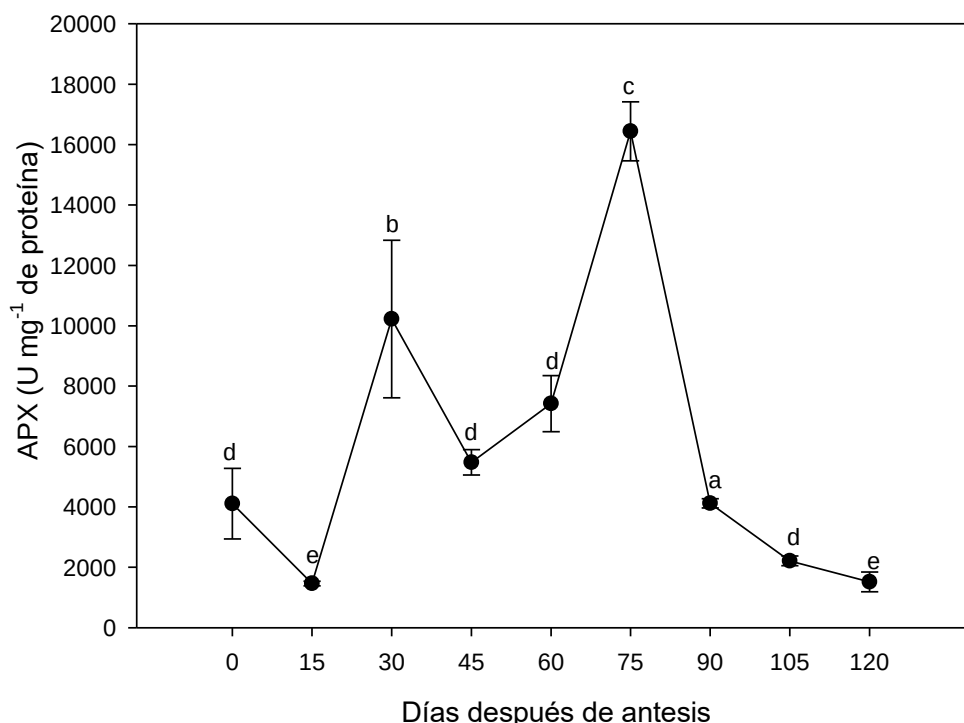


Figura 16 Actividad antioxidante enzimática SOD(A), CAT (B) y APX (C) expresados en unidades por miligramo de proteína (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

7.5 Indicadores de estrés oxidativo

Peróxido de hidrógeno

Durante el desarrollo y la maduración del fruto, se desencadenan diversos eventos oxidativos que provocan la acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS), como el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) (Vall-llaura et al., 2022). En la Figura 17 se observa un incremento significativo en la concentración de H_2O_2 , pasando de $32.62 \pm 5.20 \text{ nmol g}^{-1}$ a los 15 días después de antesis a $106.85 \pm 1.15 \text{ nmol g}^{-1}$ a los 30 días, lo cual podría estar vinculado al crecimiento del fruto (Figura 4). Cuando la concentración de H_2O_2 es inferior a 5000 nmol g^{-1} de peso fresco, esta molécula participa en mecanismos de señalización favoreciendo la tolerancia al estrés abiótico mediante su acción como mensajera adaptativa (Khandaker et al., 2012). En

esta etapa también podría iniciarse el agrandamiento celular (Figura 4), proceso en el cual el peróxido de hidrógeno desempeña funciones clave para el desarrollo del fruto (Xi et al., 2017).

A partir de los 75 DDA se detecta otro incremento en la concentración de peróxido de hidrógeno como se muestra en la Figura 16, probablemente asociado con una disminución en la actividad de las enzimas catalasa y ascorbato peroxidasa (Wei et al., 2025b). En este periodo también se presentan cambios típicos de la maduración, como modificaciones en el color, reducción de clorofila, variaciones en la acidez, entre otros. Estos procesos ocurren de manera sincronizada y están regulados por hormonas, factores de transcripción y otros elementos moleculares. Dado que la concentración de peróxido de hidrógeno, se mantiene baja, se infiere que funciona como una señal intracelular en respuesta a diversos estímulos en las células vegetales (Niu & Liao, 2016).

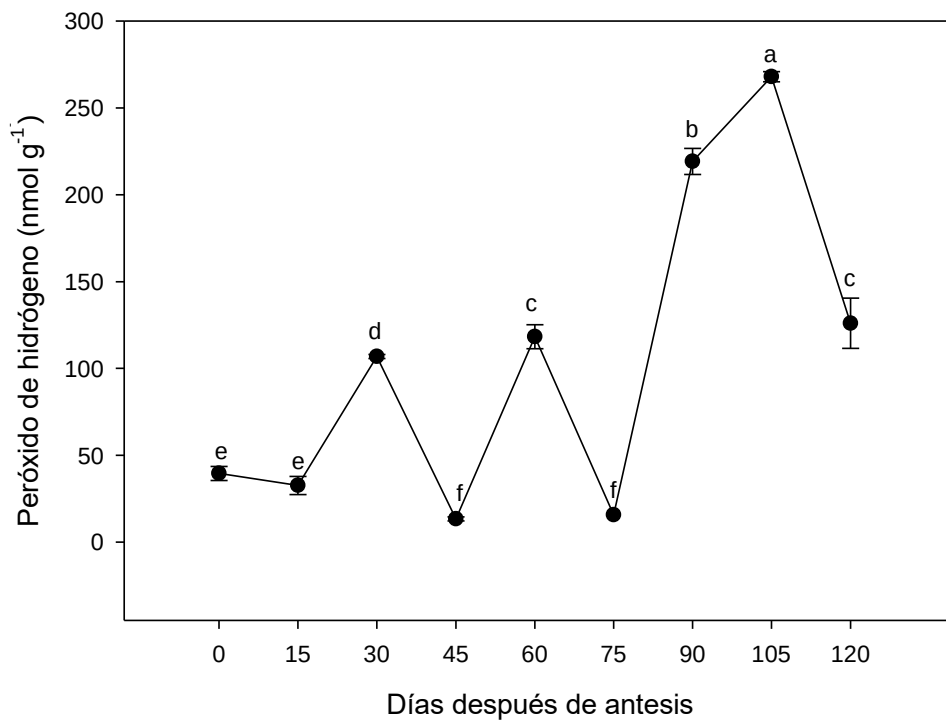


Figura 17 Peróxido de hidrógeno expresado en nanomol por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Peroxidación lipídica

En los tejidos vegetales, se generan especies reactivas de oxígeno (ROS) como $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 y $OH^{\cdot-}$ mediante diversas rutas metabólicas. Estas moléculas surgen principalmente de mitocondrias, glioxisomas y peroxisomas. Su exceso puede provocar daño oxidativo en componentes celulares como ácidos nucleicos, las proteínas y los lípidos (Mondal et al., 2009). Uno de los procesos más característicos del daño oxidativo es la peroxidación lipídica, que forma compuestos complejos, entre los que destacan compuestos carbonílicos reactivos, como el malondialdehído (MDA) (Suhartono et al., 2015). No obstante, las células vegetales cuentan con diversos mecanismos que las protegen frente a los efectos perjudiciales del estrés oxidativo. Estos incluyen enzimas antioxidantes, compuestos antioxidantes hidrosolubles y liposolubles. A pesar de contar con este sistema, las células pueden sufrir daño oxidativo por un exceso de especies reactivas de oxígeno o algún fallo en el sistema (Wang & Jiao, 2001). Como se puede observar en la Figura 18 hay un aumento en la peroxidación lipídica hasta llegar a una concentración $10.90 \pm 1.28 \mu\text{M MDA g}^{-1} \text{ PS}$ a los 30 DDA, esto se podría deber a una baja actividad enzimática lo que podría afectar el equilibrio de ROS y antioxidantes permitiendo un daño en la membrana lipídica de las células a pesar de tener alto contenido de compuestos bioactivos con potencial antioxidante (Figura 15). Posteriormente la peroxidación presentó una disminución a los 60 DDA, para presentar nuevamente un aumento a partir de los 75 DDA, hasta llegar a un valor máximo de $11.75 \pm 1.22 \mu\text{M MDA g}^{-1} \text{ PS}$. Durante este periodo se identificó el inicio de la maduración esto debido a que durante esta etapa existieron cambios en las propiedades fisicoquímicas y el sistema antioxidante, se puede mencionar principalmente un cambio de color en la cáscara del fruto debido a la disminución de la concentración de clorofila, así como un aumento de sólidos solubles totales, lo anterior característico de la maduración del fruto. Durante este proceso, se manifiesta estrés oxidativo, en donde pierde el equilibrio el sistema de defensa antioxidante, impidiendo que se eliminen los radicales libres (Chotikakham & Chumyam, 2014). Esto se confirmó con la disminución de la actividad enzimática durante este periodo (Figura 17), lo que pudo permitir dicho desequilibrio.

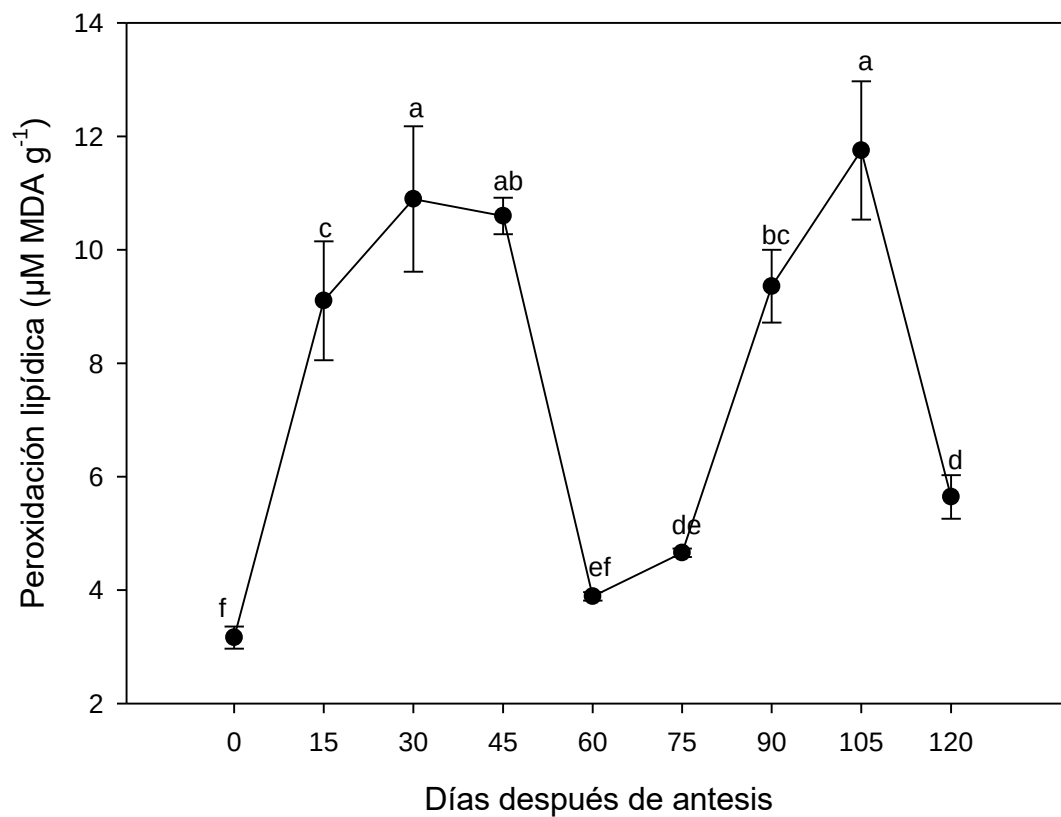


Figura 18 Peroxidación lipídica expresada en micromolar de malondialdehído por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

Polifenoloxidasas

La polifenoloxidasas (EC 1.10.3.1, PPO) es una enzima ubicada en los plástidos de las células vegetales que tiene un papel fundamental en el pardeamiento enzimático. Esta reacción ocurre cuando, tras un daño celular, la PPO entra en contacto con compuestos fenólicos, que se almacenan en las vacuolas, debido a un daño celular, catalizando su oxidación (Holderbaum et al., 2010). Como se muestra en la Figura 19, la concentración de polifenoloxidasas inicia con un valor máximo de 7.39 ± 0.39 U mg⁻¹ de proteína a los 15 días después de anthesis (DDA). Posteriormente, esta concentración disminuye. Este comportamiento es coherente con el hecho de que las primeras etapas de crecimiento del fruto presentan la mayor concentración de fenoles totales. Este fenómeno podría explicarse porque los fenoles, que son sustratos de la PPO, están inicialmente aislados en compartimentos celulares como las vacuolas. Sin embargo, una disrupción celular causada por patógenos o daños físicos permite que la enzima y el sustrato se mezclen. Esta reacción produce quinonas, compuestos que están asociados con la actividad antimicrobiana (Chisari et al., 2007, Fuerst et al., 2014). Este mecanismo podría ser crucial para que el fruto se recupere de daños y continúe su desarrollo en una etapa vital para su supervivencia. Mas adelante, la actividad de la PPO aumenta nuevamente a los 45 DDA, lo cual podría estar relacionado con la fase de agrandamiento celular. Es posible que el fruto experimente estrés durante este periodo, el fruto haya experimentado estrés, lo que activaría la enzima. Finalmente, la concentración de PPO vuelve a disminuir a los 75 DDA, probablemente debido al inicio de la maduración. Durante esta fase, la actividad de la enzima puede verse afectada por la disminución del pH del fruto, una característica propia de este fruto (Ayaz et al., 2008). Además, esta reducción podría estar relacionada con la menor concentración de fenoles totales que se registra en ese momento.

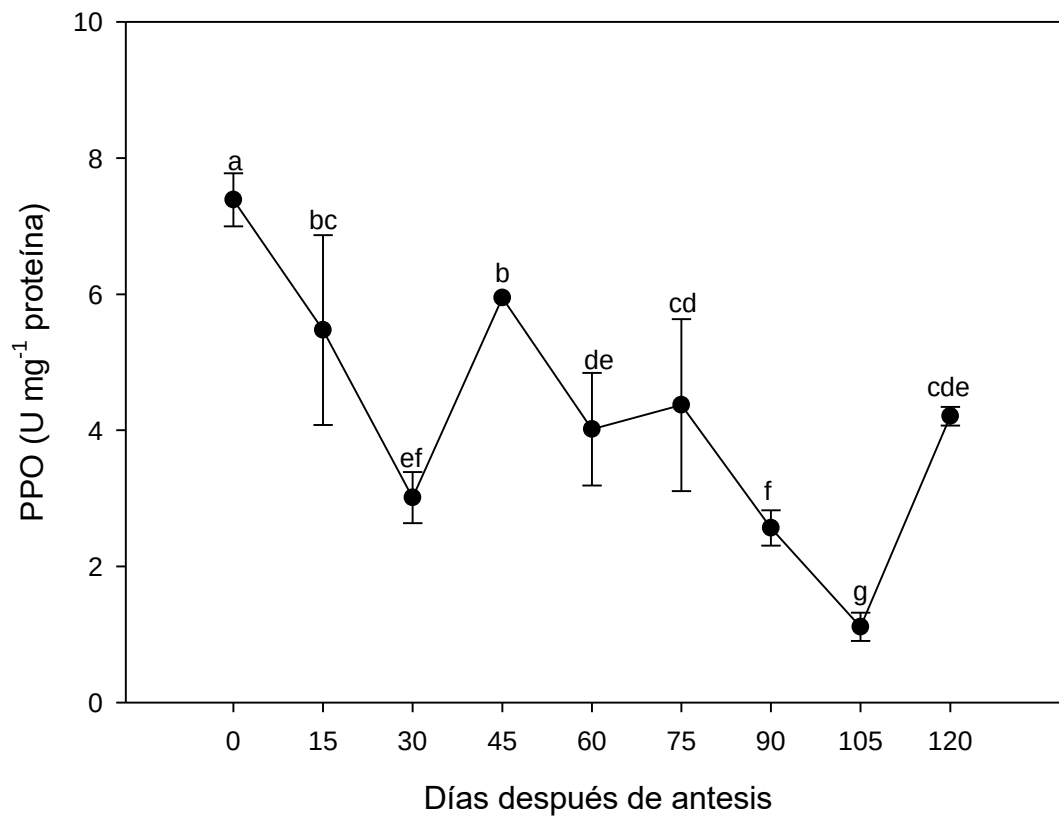


Figura 19 Peroxidación lipídica expresados en nanomol por gramo de muestra (peso seco) durante los diferentes estados de desarrollo. Los resultados se presentan con promedio $\pm$ desviación estándar ($n=5$). Los promedios con diferente letra indican diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD $P \leq 0.05$).

8. Conclusiones

En el presente se evaluaron los cambios fisicoquímicos, compuestos antioxidantes y actividad antioxidante enzimática y no enzimática durante el desarrollo de *O. leucotricha*. Se logró identificar algunas etapas en el desarrollo del fruto, entre ellas, la etapa de agrandamiento celular, que se caracterizó por un crecimiento significativo en la longitud, el diámetro y el peso del fruto, especialmente entre los 45 y 60 DDA. Durante esta etapa se observó una disminución considerable en el contenido de sólidos solubles, ya que los azúcares se utilizan para el crecimiento del fruto. Adicionalmente se encontró que los compuestos fenólicos y flavonoides alcanzaron su concentración máxima en las primeras etapas de desarrollo del fruto 30 DDA, lo que coincidió con un pico en la actividad antioxidante de acuerdo a los ensayos DPPH, ABTS y FRAP. Este elevado contenido inicial podría indicar que es un mecanismo de defensa para persuadir a los depredadores de su consumo en esta etapa del desarrollo. La etapa de maduración del fruto se identificó a partir de los 75 DDA, en donde se detiene el crecimiento del fruto y da paso los cambios químicos y de composición. En esta etapa se observó un incremento en los sólidos solubles y el contenido de ácido cítrico, con una correspondiente disminución del pH. Los pigmentos también cambian, la clorofila se degrada, y los pigmentos amarillos (betalaínas y carotenoides) se vuelven más visibles. Por otro lado, la concentración de ácido ascórbico (Vitamina C) aumenta a lo largo del desarrollo, alcanzando su valor más alto en la madurez, este incremento se correlacionó con el aumento de la actividad antioxidante en el ensayo DPPH, lo que podría indicar que el ácido ascórbico es el principal contribuyente a la capacidad antioxidante en la etapa de maduración. En esta etapa el fruto experimentó un estrés oxidativo fisiológico, lo que provocó un aumento en la actividad de enzimas antioxidantes como SOD, CAT y APX, aunque esta actividad disminuyó en las etapas finales. Este desequilibrio final fue identificado con una mayor peroxidación lipídica, lo que indicó una aceleración en la senescencia del fruto. Este estudio concluye que el desarrollo del xoconostle es un proceso dinámico, influenciado por las interacciones entre sus componentes químicos, y del estrés oxidativo, mediante la actividad enzimática y la cantidad de compuestos bioactivos, como factor crítico durante el desarrollo del fruto.

9. Referencias

- Acuña, R., Jara, C., Ah Hen, K., & Mathias, K. (2017). Contenido y estabilidad de clorofilas y carotenoides en el zumo de lechuga (*Lactuca sativa* L.). *Agro Sur*, 45(3), 11–20. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2017.v45n3-03>
- Afzaal, Z., Hussain, I., Mahmood-ur-Rahman, Ashraf, M. A., & Riaz, S. (2023). Ascorbic Acid and Vanillic Acid Application Alleviate the Lead Toxicity in *Lycopersicon esculentum* by Modulating Key Biochemical Attributes and Antioxidant Defense Systems. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(6), 129. <https://doi.org/10.1134/S1021443723600769>
- Agostini-Costa, T. da S. (2022). Genetic and environment effects on bioactive compounds of *Opuntia* cacti – A review. *Journal of Food Composition and Analysis*, 109, 104514. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jfca.2022.104514>
- Ahmed, S. N., Ahmad, M., Zafar, M., Rashid, S., & Sultana, S. (2021). Classification, Distribution and Morphological Characterization of *Opuntia* Species. In M. F. Ramadan, T. E. M. Ayoub, & S. Rohn (Eds.), *Opuntia spp.: Chemistry, Bioactivity and Industrial Applications* (pp. 109–119). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78444-7_5
- Akram, N. A., Shafiq, F., & Ashraf, M. (2017). Ascorbic Acid-A Potential Oxidant Scavenger and Its Role in Plant Development and Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00613>
- Ali M.A. Al-Kufaishi. (2020). Estimation The Scavenging Activities of Ascorbic Acid, Uric Acid, Gallic Acid and GSH to DPPH Radical. *Medico Legal Update*, 20(3), 1003–1008. <https://doi.org/10.37506/mlu.v20i3.1534>
- Alma D. Hernández-Fuentes, Angélica Trapala-Islas, Clemente Gallegos-Vásquez, Rafael G. Campos-Montiel, José M. Pinedo-Espinoza, & Salvador H. Guzmán-Maldonado. (2015). Physicochemical variability and nutritional and functional characteristics of xoconostles (*Opuntia* spp.) accessions from Mexico. *The International Journal of Tropical & Subtropical Horticulture*, 70, 109–116.
- Aloni, B., L., K., G., D., E., T., & Aktas, H. (2008). Changes in ascorbic acid concentration, ascorbate oxidase activity, and apoplastic pH in relation to fruit development in pepper (*Capsicum annuum* L.) and the occurrence of blossom-end rot. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 83(1), 100–105. <https://doi.org/10.1080/14620316.2008.11512353>
- Álvarez, A. R., & Peña, C. (2009). Structural polysaccharides in xoconostle (*Opuntia matudae*) fruits with different ripening stages. *J PACD*, 11, 26–44.
- Andreu, L., Nuncio-Jáuregui, N., Carbonell-Barrachina, Á. A., Legua, P., & Hernández, F. (2018). Antioxidant properties and chemical characterization of Spanish *Opuntia ficus-indica* Mill. cladodes and fruits. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 98(4), 1566–1573. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jsfa.8628>
- Arena, M. E., Povilonis, I. S., Borroni, V., Constenla, D., & Radice, S. (2021). Changes in physicochemical properties at different development stages of *Hexachlamys edulis* fruit, an underutilized South American species. *Heliyon*, 7(11), e08323. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e08323>
- Ávila, N., Rivas, P., & Hernández, M. (2012). Contenido de azúcares totales, reductores y no reductores en *Agave cocui* Trelease. *Multiciencias*, 12, 129–135.
- Ayaz, F. A., Demir, O., Torun, H., Kolcuoglu, Y., & Colak, A. (2008). Characterization of polyphenoloxidase (PPO) and total phenolic contents in medlar (*Mespilus germanica* L.) fruit during ripening and over ripening. *Food Chemistry*, 106(1), 291–298. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.05.096>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2nd ed.). McGRAW-HILL.
- Barros, L., Heleno, S. A., Carvalho, A. M., & Ferreira, I. C. F. R. (2010). Lamiaceae often used in Portuguese folk medicine as a source of powerful antioxidants: Vitamins and phenolics. *LWT - Food Science and Technology*, 43(3), 544–550. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.lwt.2009.09.024>
- Batista-Silva, W., Nascimento, V. L., Medeiros, D. B., Nunes-Nesi, A., Ribeiro, D. M., Zsögön, A., &

- Araújo, W. L. (2018). Modifications in Organic Acid Profiles During Fruit Development and Ripening: Correlation or Causation? *Frontiers in Plant Science*, Volume 9-2018. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01689>
- Benzie, I. F. F., & Strain, J. J. (1996). The Ferric Reducing Ability of Plasma (FRAP) as a Measure of “Antioxidant Power”: The FRAP Assay. *Analytical Biochemistry*, 239(1), 70–76. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/abio.1996.0292>
- Bhatla, S. C., & Lal, M. A. (2023). Fruit Development and Ripening. In S. C. Bhatla & M. A. Lal (Eds.), *Plant Physiology, Development and Metabolism* (pp. 607–624). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-99-5736-1_27
- Brand-Williams, W., Cuvelier, M. E., & Berset, C. (1995). Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. *LWT - Food Science and Technology*, 28(1), 25–30. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0023-6438\(95\)80008-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0023-6438(95)80008-5)
- Buck, S. L., & DeLawyer, T. (2012). A new comparison of brown and yellow. *Journal of Vision*, 12(14), 9–9. <https://doi.org/10.1167/12.14.9>
- Camejo, D., Martí, M. C., Román, P., Ortiz, A., & Jiménez, A. (2010). Antioxidant System and Protein Pattern in Peach Fruits at Two Maturation Stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(20), 11140–11147. <https://doi.org/10.1021/jf102807t>
- Campos-Montiel, R. G., Santos-Ordoñez, N., Almaraz-Buendía, I., Aguirre-Álvarez, G., Espino-García, J. J., Ludeña-Urquiza, F. E., González-Tenorio, R., Pérez-Soto, E., & Cenobio-Galindo, A. de J. (2021). Impact of incorporating double emulsions with bioactive compounds of acid cactus fruits in emulsified meat products during storage. *Journal of Food Processing and Preservation*, 45(5), e15477. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jfpp.15477>
- Cao, J., Hao, N., Wang, C., & Wu, T. (2025). Regulation of Fruit Development in Vegetable Crops. In G. J. Ahammed & J. Zhou (Eds.), *Growth Regulation and Quality Improvement of Vegetable Crops: Physiological and Molecular Features* (pp. 115–144). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-96-0169-1_6
- Castro-Muñoz, R., Fíla, V., Barragán-Huerta, B. E., Yáñez-Fernández, J., Piña-Rosas, J. A., & Arboleda-Mejía, J. (2018). Processing of Xoconostle fruit (*Opuntia joconostle*) juice for improving its commercialization using membrane filtration. *Journal of Food Processing and Preservation*, 42(1), e13394. <https://doi.org/10.1111/jfpp.13394>
- Chang, C.-C., Yang, M.-H., Wen, H.-M., & Chern, J.-C. (2002). Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colometric methods. *Journal of Food and Drug Analysis*, 10(3), 178–182. <https://doi.org/10.38212/2224-6614.2748>
- Chisari, M., Barbagallo, R. N., & Spagna, G. (2007). Characterization of Polyphenol Oxidase and Peroxidase and Influence on Browning of Cold Stored Strawberry Fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(9), 3469–3476. <https://doi.org/10.1021/jf063402k>
- Chotikakham, S., & Chumyam, A. (2014). *การเปลี่ยนแปลง* Changes in Membrane Lipid Peroxidation During Fruit Ripening of “Namwa” Banana. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:54620458>
- CONAGUA. (2024). ACTUALIZACIÓN DE LA DISPONIBILIDAD MEDIA ANUAL DE AGUA EN EL ACUÍFERO ACAXOCHITLÁN (1318), ESTADO DE HIDALGO. SUBDIRECCIÓN GENERAL TÉCNICA GERENCIA DE AGUAS SUBTERRÁNEAS.
- Corpas, F. J., González-Gordo, S., & Palma, J. M. (2024). Ascorbate peroxidase in fruits and modulation of its activity by reactive species. *Journal of Experimental Botany*, 75(9), 2716–2732. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae092>
- Correa-Betanzo, J., Jacob, J. K., Perez-Perez, C., & Paliyath, G. (2011). Effect of a sodium caseinate edible coating on berry cactus fruit (*Myrtillocactus geometrizans*) phytochemicals. *Food Research International*, 44(7), 1897–1904. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodres.2010.10.053>
- Cortez-García, R. M., Ortiz-Moreno, A., Zepeda-Vallejo, L. G., & Necoechea-Mondragón, H. (2015). Effects of Cooking Methods on Phenolic Compounds in Xoconostle (*Opuntia joconostle*). *Plant Foods for Human Nutrition*, 70(1), 85–90. <https://doi.org/10.1007/s11130-014-0465-2>
- Ding, P., Ahmad, S. H., Razak, Abd. R. Abd., Saari, N., & Mohamed, M. T. M. (2007). Plastid

- ultrastructure, chlorophyll contents, and colour expression during ripening of cavendish banana (*musa acuminata* 'Williams') at 18°C and 27°C. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 35(2), 201–210. <https://doi.org/10.1080/01140670709510186>
- Egbuna, C. (2018). Antioxidants and Phytochemicals. In *Phytochemistry* (pp. 131–146). Apple Academic Press. <https://doi.org/10.1201/9780429426193-6>
- Ehret, D. L., Frey, B., Forge, T., Helmer, T., & Bryla, D. R. (2012). Effects of Drip Irrigation Configuration and Rate on Yield and Fruit Quality of Young Highbush Blueberry Plants. *HortScience*, 47(3), 414–421. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.47.3.414>
- Esatbeyoglu, T., Wagner, A. E., Schini-Kerth, V. B., & Rimbach, G. (2015). Betanin—A food colorant with biological activity. *Molecular Nutrition & Food Research*, 59(1), 36–47. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/mnfr.201400484>
- Ezura, H., & Hiwasa-Tanase, K. (2010). Fruit Development. In E. C. Pua & M. R. Davey (Eds.), *Plant Developmental Biology - Biotechnological Perspectives: Volume 1* (pp. 301–318). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-02301-9_15
- Fu, X., Feng, C., Wang, C., Yin, X., Lu, P., Grierson, D., Xu, C., & Chen, K. (2014). Involvement of multiple phytoene synthase genes in tissue- and cultivar-specific accumulation of carotenoids in loquat. *Journal of Experimental Botany*, 65(16), 4679–4689. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru257>
- Fuerst, E. P., Okubara, P. A., Anderson, J. V., & Morris, C. F. (2014). Polyphenol oxidase as a biochemical seed defense mechanism. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00689>
- Gallegos-Vázquez, C., Scheinvar, L., Núñez-Colín, C. A., & Mondragón-Jacobo, C. (2012). Morphological diversity of xoconostles (*Opuntia* spp.) or acidic cactus pears: a Mexican contribution to functional foods. *Fruits*, 67(2), 109–120. <https://doi.org/10.1051/fruits/2012001>
- Gandía-Herrero, F., Escribano, J., & García-Carmona, F. (2009). The Role of Phenolic Hydroxy Groups in the Free Radical Scavenging Activity of Betalains. *Journal of Natural Products*, 72(6), 1142–1146. <https://doi.org/10.1021/np900131r>
- Gillaspy, G., Ben-David, H., & Gruissem, W. (1993). Fruits: A Developmental Perspective. *The Plant Cell*, 5(10), 1439–1451. <https://doi.org/10.2307/3869794>
- Gimeno Creus, E. (2004). Compuestos fenólicos. Un análisis de sus beneficios para la salud. *Offarm*, 23(6), 80–84. <https://www.elsevier.es/es-revista-offarm-4-articulo-compuestos-fenolicos-un-analisis-sus-13063508>
- Giné-Bordonaba, J., Echeverria, G., Ubach, D., Aguiló-Aguayo, I., López, M. L., & Larrigaudière, C. (2017). Biochemical and physiological changes during fruit development and ripening of two sweet cherry varieties with different levels of cracking tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 111, 216–225. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.12.002>
- González-Gordo, S., Bautista, R., Claros, M. G., Cañas, A., Palma, J. M., & Corpas, F. J. (2019). Nitric oxide-dependent regulation of sweet pepper fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 70(17), 4557–4570. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz136>
- González-Gordo, S., López-Jaramillo, J., Rodríguez-Ruiz, M., Taboada, J., Palma, J. M., & Corpas, F. J. (2024). Pepper catalase: a broad analysis of its modulation during fruit ripening and by nitric oxide. *Biochemical Journal*, 481(13), 883–901. <https://doi.org/10.1042/BCJ20240247>
- Gutiérrez Tlahque, J., Santiago Sáenz, Y. O., Hernández Fuentes, A. D., Pinedo Espinoza, J. M., López Buenabad, G., & López Palestina, C. U. (2019). Influencia de los métodos de cocción sobre la actividad antioxidante y compuestos bioactivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Nova Scientia*, 11(22), 53–68. <https://doi.org/10.21640/ns.v11i22.1685>
- Guzmán-Maldonado, S. H., Morales-Montelongo, A. L., Mondragón-Jacobo, C., Herrera-Hernández, G., Guevara-Lara, F., & Reynoso-Camacho, R. (2010). Physicochemical, Nutritional, and Functional Characterization of Fruits Xoconostle (*Opuntia matudae*) Pears from Central-México Region. *Journal of Food Science*, 75(6), C485–C492. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2010.01679.x>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Anee, T. I., & Fujita, M. (2017). Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*,

- 23(2), 249–268. <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0422-2>
- Hernández-Fuentes, A. D., Arroyo-Aguilar, J. E., Gutiérrez-Tlahque, J., Santiago-Saenz, Y. O., Quintero-Lira, A., Reyes-Fuentes, M., & López-Palestina, C. U. (2023). Application of Cu Nanoparticles in Chitosan-PVA Hydrogels in a Native Tomato Genotype: Evaluation of the Postharvest Behavior of the Physicochemical and Bioactive Components of the Fruits. *Food and Bioprocess Technology*, 16(9), 1953–1962. <https://doi.org/10.1007/s11947-023-03044-x>
- Hernández-Fuentes, A. D., Montaña-Herrera, A., Pinedo-Espinoza, J. M., Pinedo-Guerrero, Z. H., & López-Palestina, C. U. (2023). Changes of the antioxidant system in pear (*Pyrus communis* L.) fruits by foliar application of copper, selenium, iron, and zinc nanoparticles. *Journal of Agriculture and Food Research*, 14, 100885. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100885>
- Hernández-Fuentes, A. D., Trapala-Islas, A., Gallegos-Vásquez, C., Campos-Montiel, R. G., PINEDO-ESPINOZA, J. M., & Guzmán-Maldonado, S. H. (2015). Physicochemical variability and nutritional and functional characteristics of xoconostles (*Opuntia* spp.) accessions from Mexico. *Fruits*, 70, 109–116. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:58921728>
- Herrera Flores, T. S., Ortiz Cereceres, J., Delgado Alvarado, A., & Acosta Galleros, J. A. (2014). Contenido de osmoprotectores, ácido ascórbico y ascorbato peroxidasa en hojas de frijol sometidas a estrés por sequía. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(5), 859–870. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=263131167011>
- Holderbaum, D. F., Kon, T., Kudo, T., & Guerra, M. P. (2010). Enzymatic Browning, Polyphenol Oxidase Activity, and Polyphenols in Four Apple Cultivars: Dynamics during Fruit Development. *HortScience*, 45(8), 1150–1154. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.8.1150>
- Hornero-Méndez, D., Gallardo-Guerrero, L., Jarén-Galán, M., & Mínguez-Mosquera, M. I. (2002). Differences in the Activity of Superoxide Dismutase, Polyphenol Oxidase and Cu-Zn Content in the Fruits of Gordal and Manzanilla Olive Varieties. 57(1–2), 113–120. <https://doi.org/doi:10.1515/znc-2002-1-220>
- Hornero-Méndez, D., & Mínguez-Mosquera, M. I. (2002). Chlorophyll disappearance and chlorophyllase activity during ripening of *Capsicum annuum* L. fruits. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 82(13), 1564–1570. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jsfa.1231>
- Huang, M., Xu, Q., & Deng, X.-X. (2014). l-Ascorbic acid metabolism during fruit development in an ascorbate-rich fruit crop chestnut rose (*Rosa roxburghii* Tratt). *Journal of Plant Physiology*, 171(14), 1205–1216. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.03.010>
- Huang, X.-Y., Wang, C.-K., Zhao, Y.-W., Sun, C.-H., & Hu, D.-G. (2021). Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles. *Horticulture Research*, 8(1), 227. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00702-z>
- Ighodaro, O. M., & Akinloye, O. A. (2018). First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid. *Alexandria Journal of Medicine*, 54(4), 287–293. <https://doi.org/10.1016/j.ajme.2017.09.001>
- Irías-Mata, A., Jiménez, V. M., Steingass, C. B., Schweiggert, R. M., Carle, R., & Esquivel, P. (2018). Carotenoids and xanthophyll esters of yellow and red nance fruits (*Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth) from Costa Rica. *Food Research International*, 111, 708–714. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodres.2018.05.063>
- Islam, M. N., Rauf, A., Fahad, F. I., Emran, T. Bin, Mitra, S., Olatunde, A., Shariati, M. A., Rebezov, M., Rengasamy, K. R. R., & Mubarak, M. S. (2022). Superoxide dismutase: an updated review on its health benefits and industrial applications. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 62(26), 7282–7300. <https://doi.org/10.1080/10408398.2021.1913400>
- Jacek Patykowski, Alina Majczak, Katarzyna Bergier, & Marina Skłodowska. (2007). Ascorbate content and peroxidase activities in apple fruits during storage. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 15, 2133.
- Jadhav, A. S. (2024). Flavonoids and Fruit Coloration: A Comprehensive Review of Biochemical Pathway and Environmental Interactions. *International Journal for Research in Applied Science and*

- Engineering Technology*. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:274925826>
- Jamaludin, N. A., Ding, P., & Hamid, A. A. (2011). Physico-chemical and structural changes of red-fleshed dragon fruit (*Hylocereus polyrhizus*) during fruit development. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 91(2), 278–285. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jsfa.4182>
- Jia, H., Wang, Y., Sun, M., Li, B., Han, Y., Zhao, Y., Li, X., Ding, N., Li, C., Ji, W., & Jia, W. (2013). Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening. *New Phytologist*, 198(2), 453–465. <https://doi.org/10.1111/nph.12176>
- Joaquín-Ramos, A. de J., López-Palestina, C. U., Pinedo-Espinoza, J. M., Altamirano-Romo, S. E., Santiago-Saenz, Y. O., Aguirre-Mancilla, C. L., & Gutiérrez-Tlahque, J. (2020). Phenolic compounds, antioxidant properties and antifungal activity of jarilla (*Barkleyanthus salicifolius* ENT#91;KunthENT#93; H. Rob & Brettell). *Chilean Journal of Agricultural Research*, 80(3), 352–360. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392020000300352>
- Kapoor, D., Singh, S., Kumar, V., Romero, R., Prasad, R., & Singh, J. (2019). Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS). *Plant Gene*, 19, 100182. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plgene.2019.100182>
- Kapoor, L., Simkin, A. J., George Priya Doss, C., & Siva, R. (2022). Fruit ripening: dynamics and integrated analysis of carotenoids and anthocyanins. *BMC Plant Biology*, 22(1), 27. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03411-w>
- Khaleghi, E., Arzani, K., Moallemi, N., & Barzegar, M. (2012). Evaluation of chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters and relationships between chlorophyll a, b and chlorophyll content index under water stress in *Olea europaea* cv. Dezful. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*, 6(8), 636–639.
- Khandaker, M. M., Boyce, A. N., & Osman, N. (2012). The influence of hydrogen peroxide on the growth, development and quality of wax apple (*Syzygium samarangense*, [Blume] Merrill & L.M. Perry var. jambu madu) fruits. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53, 101–110. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.01.016>
- Kim, H.-Y., Farcuh, M., Cohen, Y., Crisosto, C., Sadka, A., & Blumwald, E. (2015). Non-climacteric ripening and sorbitol homeostasis in plum fruits. *Plant Science*, 231, 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.11.002>
- Klein, B. P., & Perry, A. K. (1982). Ascorbic Acid and Vitamin A Activity in Selected Vegetables from Different Geographical Areas of the United States. *Journal of Food Science*, 47(3), 941–945. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1982.tb12750.x>
- Kontogiorgos, V. (2024). Colour Chemistry. In V. Kontogiorgos (Ed.), *Introduction to Food Chemistry* (pp. 131–146). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-53558-1_7
- Kugler, F., Stintzing, F. C., & Carle, R. (2007). Characterisation of betalain patterns of differently coloured inflorescences from *Gomphrena globosa* L. and *Bougainvillea* sp. by HPLC–DAD–ESI–MS n. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 387(2), 637–648. <https://doi.org/10.1007/s00216-006-0897-0>
- Kyriacou, M. C., Emmanouilidou, M. G., & Soteriou, G. A. (2016). Asynchronous ripening behavior of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) cultivars with respect to physicochemical and physiological attributes. *Food Chemistry*, 211, 598–607. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.05.113>
- Lado, J., Zacarías, L., & Rodrigo, M. J. (2016). Regulation of Carotenoid Biosynthesis During Fruit Development. In C. Stange (Ed.), *Carotenoids in Nature: Biosynthesis, Regulation and Function* (pp. 161–198). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-39126-7_6
- Laguna, B. del C. C., Flores Gallegos, A. C., Ascacio Valdés, J. A., Iliná, A., Galindo, A. S., Castañeda Facio, A. O., Esparza González, S. C., & Herrera, R. R. (2022). Physicochemical and functional properties of the undervalued fruits of cactus *Cylindropuntia imbricate* (“xoconostle”) and antioxidant potential. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 39, 102245. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102245>
- Lee, Y.-R., Chung, H.-S., & Moon, K.-D. (2011). Change in the Polyphenol Content of Cheongdobansi

- Persimmon Fruit during Development. *Korean Journal of Food Preservation*, 18(1), 13–17. <https://doi.org/10.11002/kjfp.2011.18.1.013>
- Lev-Yadun, S. (2013). Theoretical and functional complexity of white variegation of unripe fleshy fruits. *Plant Signaling & Behavior*, 8(10), e25851. <https://doi.org/10.4161/psb.25851>
- Li, D., Zhang, X., Li, L., Aghdam, M. S., Wei, X., Liu, J., Xu, Y., & Luo, Z. (2019). Elevated CO₂ delayed the chlorophyll degradation and anthocyanin accumulation in postharvest strawberry fruit. *Food Chemistry*, 285, 163–170. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.01.150>
- Li, Y., Duan, X., Liu, S., Li, Y., Zhang, X., & Ye, C. (2017). Changes in Soluble Sugar Accumulation and Activities of Sucrose-Metabolizing Enzymes during Fruit Ripening of Jackfruit. *Journal of Agricultural Science*, 9(8), 155. <https://doi.org/10.5539/jas.v9n8p155>
- Liang, D., Zhu, T., Ni, Z., Lin, L., Tang, Y., Wang, Z., Wang, X., Wang, J., Lv, X., & Xia, H. (2017). Ascorbic acid metabolism during sweet cherry (*Prunus avium*) fruit development. *PLOS ONE*, 12(2), e0172818. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172818>
- Libin, W., Junpeng, N. I. U., Guodong, W., Yuhua, X. I. E., Chen, Z., Zhifang, Y. U., Bing, X. I. E., Qiuqin, Z., Heyun, Z., Ruihong, Y., Xinli, G., & Shaoling, Z. (2024). Research Progress on Sugar Signaling during Fruit Development and Ripening. *Guangdong Agricultural Sciences*, 51(10), 1–16. <https://doi.org/10.16768/j.issn.1004-874X.2024.10.001>
- Liu, Z., Shen, C., Chen, R., Fu, Z., Deng, X., & Xi, R. (2024). Combination of transcriptomic, biochemical, and physiological analyses reveals sugar metabolism in *Camellia drupifera* fruit at different developmental stages. *Frontiers in Plant Science*, 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1424284>
- López, A. P., Gochicoa, M. T. N., & Franco, A. R. (2010). Activities of antioxidant enzymes during strawberry fruit development and ripening. *Biologia Plantarum*, 54(2), 349–352. <https://doi.org/10.1007/s10535-010-0061-8>
- López-Cruz, R., Sandoval-Contreras, T., & Iñiguez-Moreno, M. (2023). Plant Pigments: Classification, Extraction, and Challenge of Their Application in the Food Industry. *Food and Bioprocess Technology*, 16(12), 2725–2741. <https://doi.org/10.1007/s11947-023-03075-4>
- López-Martínez, C., García-Mateos, M., Gallegos-Vázquez, C., & Sahagún-Castellanos, J. (2015). Antioxidant components and nutritional quality of 15 genotypes of *Xoconostle* (*Opuntia* spp.). *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 17, 33–49. <https://doi.org/10.56890/jpacd.v17i.60>
- López-Palacios, C., Reyes-Agüero, J. A., Peña-Valdivia, C. B., & Aguirre-Rivera, J. R. (2019). Physical characteristics of fruits and seeds of *Opuntia* sp. as evidence of changes through domestication in the Southern Mexican Plateau. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(2), 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0712-8>
- López-Palestina, C. U., Santiago-Saenz, Y. O., Gutiérrez-Tlahque, J., Hernández-Fuentes, A. D., Alatorre-Cruz, J. M., & Pinedo-Espinoza, J. M. (2023a). El fruto de *Opuntia oligacantha* var. Ulapa, fuente potencial de fitoquímicos. *Investigación y Desarrollo En Ciencia y Tecnología de Alimentos*, 8(1), 208–213. <https://doi.org/10.29105/idcyta.v8i1.29>
- López-Palestina, C. U., Santiago-Saenz, Y. O., Gutiérrez-Tlahque, J., Hernández-Fuentes, A. D., Alatorre-Cruz, J. M., & Pinedo-Espinoza, J. M. (2023b). El fruto de *Opuntia oligacantha* var. Ulapa, fuente potencial de fitoquímicos. *Investigación y Desarrollo En Ciencia y Tecnología de Alimentos*, 8(1), 208–213. <https://doi.org/10.29105/idcyta.v8i1.29>
- Martínez González, C. R., Gallegos Luevano, N. A., Fuentes Hernández, A. D., Gallegos Vázquez, C., & García-Mateos, R. (2018). Borrego, nueva variedad de xoconostle con valor nutricional y funcional para la región en Mesa Central de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas (MTCOxico)*, 9(1), 259–265. <https://doi.org/10.29312/remexca.v9i1.865>
- Martins, T., Barros, A. N., Rosa, E., & Antunes, L. (2023). Enhancing Health Benefits through Chlorophylls and Chlorophyll-Rich Agro-Food: A Comprehensive Review. *Molecules*, 28(14), 5344. <https://doi.org/10.3390/molecules28145344>
- Mazri, M. A. (2021). Cactus Pear (*Opuntia* spp.) Species and Cultivars. In M. F. Ramadan, T. E. M. Ayoub, & S. Rohn (Eds.), *Opuntia spp.: Chemistry, Bioactivity and Industrial Applications* (pp. 83–107).

- Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78444-7_4
- Meitha, K., Pramesti, Y., & Suhandono, S. (2020). Reactive Oxygen Species and Antioxidants in Postharvest Vegetables and Fruits. *International Journal of Food Science*, 2020(1), 8817778. <https://doi.org/https://doi.org/10.1155/2020/8817778>
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405–410. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
- Mondal, K., Malhotra, S. P., Jain, V., & Singh, R. (2009). Oxidative stress and antioxidant systems in Guava (*Psidium guajava* L.) fruits during ripening. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 15(4), 327–334. <https://doi.org/10.1007/s12298-009-0037-3>
- Mónica Gutiérrez-Rojas, M. G.-R., Daniel Ruiz-Juárez, D. R.-J., Gilberto Vela-Correa, G. V.-C., Javier L Olivares-Orozco, J. L. O.-O., & Rueda-Puente, E. O. (2022a). Physical-chemical quality of xoconostle fruits (*Opuntia matudae* and *O. joconostle*) in the Valle del Mezquital, Hidalgo, Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 24, 96–110. <https://doi.org/10.56890/jpacd.v24i.505>
- Mónica Gutiérrez-Rojas, M. G.-R., Daniel Ruiz-Juárez, D. R.-J., Gilberto Vela-Correa, G. V.-C., Javier L Olivares-Orozco, J. L. O.-O., & Rueda-Puente, E. O. (2022b). Physical-chemical quality of xoconostle fruits (*Opuntia matudae* and *O. joconostle*) in the Valle del Mezquital, Hidalgo, Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 24, 96–110. <https://doi.org/10.56890/jpacd.v24i.505>
- Monroy-Gutiérrez, T., Martínez-Damián, M., Barrientos-Priego, A., Gallegos-Vázquez, C., Cruz Álvarez, O., & Vargas-Madriz, H. (2017). *Bioactive compounds and antioxidant capacity in fruits of xocotuna, cactus pear and xoconostle (Opuntia spp.) [Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en frutos de xocotuna, tuna y xoconostle (Opuntia spp.)]*. 33. <https://doi.org/10.4067/S0719-38902017005000704>
- Montaño-Herrera, A., Santiago-Saenz, Y. O., López-Palestina, C. U., Cadenas-Pliego, G., Pinedo-Guerrero, Z. H., Hernández-Fuentes, A. D., & Pinedo-Espinoza, J. M. (2022). Effects of Edaphic Fertilization and Foliar Application of Se and Zn Nanoparticles on Yield and Bioactive Compounds in *Malus domestica* L. *Horticulturae*, 8(6), 542. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8060542>
- Morales, P., Barros, L., Ramírez-Moreno, E., Santos-Buelga, C., & Ferreira, I. C. F. R. (2014). Exploring xoconostle by-products as sources of bioactive compounds. *Food Research International*, 65, 437–444. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.05.067>
- Morales, P., Barros, L., Ramírez-Moreno, E., Santos-Buelga, C., & Ferreira, I. C. F. R. (2015). Xoconostle fruit (*Opuntia matudae* Scheinvar cv. Rosa) by-products as potential functional ingredients. *Food Chemistry*, 185, 289–297. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.04.012>
- Morales-Tapia, A. A., González-Jiménez, F. E., Vivar-Vera, G., Del Ángel-Zumaya, J. A., Reyes-Reyes, M., Alamilla-Beltrán, L., Barojas-Zavaleta, J. E., Cooper-Bribiesca, B. L., & Jiménez-Guzmán, J. (2022). Use of freeze-drying and convection as drying methods of the xoconostle by-product and the effect on its antioxidant properties. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 21(2), 1–19. <https://doi.org/10.24275/rmiq/Alim2692>
- Niu, L., & Liao, W. (2016). Hydrogen Peroxide Signaling in Plant Development and Abiotic Responses: Crosstalk with Nitric Oxide and Calcium. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00230>
- Nour, V., Trandafir, I., & Ionica, M. E. (2014). Evolution of antioxidant activity and bioactive compounds in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruits during growth and ripening. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 87.
- Osorio, S., Scossa, F., & Fernie, A. R. (2013). Molecular regulation of fruit ripening. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00198>
- Osorio-Esquivel, O., Alicia-Ortiz-Moreno, Álvarez, V. B., Dorantes-Álvarez, L., & Giusti, M. M. (2011). Phenolics, betacyanins and antioxidant activity in *Opuntia joconostle* fruits. *Food Research International*, 44(7), 2160–2168. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.02.011>
- Paiva, P., Souza, I., Costa, M., Santos, A., & Coelho, L. (2016). *Opuntia* sp. Cactus: Biological

- Characteristics, Cultivation and Applications. *Advances in Research*, 7(3), 1–14. <https://doi.org/10.9734/AIR/2016/26125>
- Paz-Navarro, A., Ojeda-Linares, C. I., Álvarez-Ríos, G. D., Vallejo, M., & Casas, A. (2023). Traditional Management and Diversity of Opuntia: General Panorama in Mexico and a Case Study in the Meridional Central Plateau. In A. Casas & J. J. Blancas Vázquez (Eds.), *Ethnobotany of the Mountain Regions of Mexico* (pp. 233–264). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-99357-3_21
- Pérez, J. J., Ortiz, R., Ramírez, M. L., Olivares, J., Ruíz, D., & Montiel, D. (2016). Presence of organochlorine pesticides in xoconostle (*Opuntia joconostle*) in the central region of Mexico. *International Journal of Food Contamination*, 3(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40550-016-0044-4>
- Prasanna, V., Prabha, T. N., & Tharanathan, R. N. (2007a). Fruit Ripening Phenomena—An Overview. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 47(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/10408390600976841>
- Prasanna, V., Prabha, T. N., & Tharanathan, R. N. (2007b). Fruit Ripening Phenomena—An Overview. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 47(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/10408390600976841>
- Prudent, M., Causse, M., Génard, M., Tripodi, P., Grandillo, S., & Bertin, N. (2009). Genetic and physiological analysis of tomato fruit weight and composition: influence of carbon availability on QTL detection. *Journal of Experimental Botany*, 60(3), 923–937. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern338>
- Pulido, R., Bravo, L., & Saura-Calixto, F. (2000). Antioxidant Activity of Dietary Polyphenols As Determined by a Modified Ferric Reducing/Antioxidant Power Assay. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(8), 3396–3402. <https://doi.org/10.1021/jf9913458>
- R. Balois-Morales, M.T. Colinas-León, C.B. Peña-Valdivia, S.H. Chávez-Franco, & I. Alia-Tejagal. (2008). Sistema enzimático antisenescencia, catalasa-superóxido dismutasa, de frutos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) almacenados con frío. *Revista Chapingo. Serie Horticultura*, 14(3), 295–299.
- Ramadan, M. F., Moussa Ayoub, T. E., & Rohn, S. (2021). Introduction to *Opuntia* spp.: Chemistry, Bioactivity and Industrial Applications. In M. F. Ramadan, T. E. M. Ayoub, & S. Rohn (Eds.), *Opuntia spp.: Chemistry, Bioactivity and Industrial Applications* (pp. 3–11). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78444-7_1
- Ramírez-Rodríguez, Y., Martínez-Huélamo, M., Pedraza-Chaverri, J., Ramírez, V., Martínez-Tagüena, N., & Trujillo, J. (2020). Ethnobotanical, nutritional and medicinal properties of Mexican drylands Cactaceae Fruits: Recent findings and research opportunities. *Food Chemistry*, 312, 126073. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.126073>
- Razungles, A., Bayonove, C. L., Cordonnier, R. E., & Sapis, J. C. (1988). Grape Carotenoids: Changes During the Maturation Period and Localization in Mature Berries. *American Journal of Enology and Viticulture*, 39(1), 44–48. <https://doi.org/10.5344/ajev.1988.39.1.44>
- Re, R., Pellegrini, N., Proteggente, A., Pannala, A., Yang, M., & Rice-Evans, C. (1999). Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay. *Free Radical Biology and Medicine*, 26(9–10), 1231–1237. [https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(98\)00315-3](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(98)00315-3)
- Rigano, M. M., Lionetti, V., Raiola, A., Bellincampi, D., & Barone, A. (2018). Pectic enzymes as potential enhancers of ascorbic acid production through the D -galacturonate pathway in Solanaceae. *Plant Science*, 266, 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.10.013>
- RISTIC, R., & ILAND, P. G. (2005). Relationships between seed and berry development of *Vitis Vinifera* L. cv Shiraz: Developmental changes in seed morphology and phenolic composition. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11(1), 43–58. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2005.tb00278.x>
- Rodríguez-Ruiz, M., Houmani, H., Muñoz-Vargas, M. A., Palma, J. M., & Corpas, F. J. (2024). Detection of Ascorbate Peroxidase (APX) Activity in Plant Tissues: Using Non-denaturing PAGE and Spectrophotometric Assay. In F. J. Corpas & J. M. Palma (Eds.), *ROS Signaling in Plants : Methods and Protocols* (pp. 223–234). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3826-2_16
- Samah, S., Ventura-Zapata, E., & Valadez-Moctezuma, E. (2015). Fractionation and electrophoretic

- patterns of seed protein of *Opuntia* genus. A preliminary survey as a tool for accession differentiation and taxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology*, 58, 187–194. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.bse.2014.12.005>
- Sanchez-Gonzalez, N., Jaime-Fonseca, M. R., San Martin-Martinez, E., & Zepeda, L. G. (2013a). Extraction, Stability, and Separation of Betalains from *Opuntia joconostle* cv. Using Response Surface Methodology. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(49), 11995–12004. <https://doi.org/10.1021/jf401705h>
- Sanchez-Gonzalez, N., Jaime-Fonseca, M. R., San Martin-Martinez, E., & Zepeda, L. G. (2013b). Extraction, Stability, and Separation of Betalains from *Opuntia joconostle* cv. Using Response Surface Methodology. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(49), 11995–12004. <https://doi.org/10.1021/jf401705h>
- Sarma, B., Das, K., & Bora, S. S. (2020). Physiology of Fruit Development. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 9(6), 504–521. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2020.906.066>
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2016, August 21). *Xoconostle, una tuna maravillosa*.
- Senthilkumar, M., Amaesan, N., & Sankaranarayanan, A. (2021). Estimation of Ascorbate Peroxidase (APX). In M. Senthilkumar, N. Amaesan, & A. Sankaranarayanan (Eds.), *Plant-Microbe Interactions: Laboratory Techniques*. Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1080-0_30
- Sharma, I., & Ahmad, P. (2014). Chapter 4 - Catalase: A Versatile Antioxidant in Plants. In P. Ahmad (Ed.), *Oxidative Damage to Plants* (pp. 131–148). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00004-6>
- Shraim, A. M., Ahmed, T. A., Rahman, M. M., & Hijji, Y. M. (2021). Determination of total flavonoid content by aluminum chloride assay: A critical evaluation. *LWT*, 150, 111932. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.lwt.2021.111932>
- SIAP. (2018, June 26). SIAP. Producción de Xoconostle En El Edomex.
- Singh, R., Upadhyay, A. K., & Singh, D. P. (2018). Regulation of oxidative stress and mineral nutrient status by selenium in arsenic treated crop plant *Oryza sativa*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 148, 105–113. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.10.008>
- Sistema Meteorológico Nacional. (2024). *Precipitación (mm) por Entidad Federativa y Nacional*.
- Suhartono, E., Astri Nijka, J., Yulia Anhar, V., Amalia Sari, R., Edyson, E., & Marisa, D. (2015). Anti-Lipid Peroxidation Activities of Three Selected Fruits Juices Against Cadmium Induced Liver Damage In Vitro. *Journal of Tropical Life Science*, 5(2), 75–79. <https://doi.org/10.11594/jtls.05.02.03>
- Sunila, A. V., & Murugan, K. (2017). VARIATION IN PHENOLICS, FLAVONOIDS AT DIFFERENT STAGES OF FRUIT DEVELOPMENT OF *POUTERIA CAMPECHIANA* (KUNTH) BAEHNI. AND ITS ANTIOXIDANT ACTIVITY. *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*, 9(10), 70. <https://doi.org/10.22159/ijpps.2017v9i11.20588>
- Szöllősi, R. (2014). Chapter 3 - Superoxide Dismutase (SOD) and Abiotic Stress Tolerance in Plants: An Overview. In P. Ahmad (Ed.), *Oxidative Damage to Plants* (pp. 89–129). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00003-4>
- Uarrota, V. G., Moresco, R., Schmidt, E. C., Bouzon, Z. L., da Costa Nunes, E., de Oliveira Neubert, E., Peruch, L. A. M., Rocha, M., & Maraschin, M. (2016). The role of ascorbate peroxidase, guaiacol peroxidase, and polysaccharides in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) roots under postharvest physiological deterioration. *Food Chemistry*, 197, 737–746. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.11.025>
- Vall-Illaura, N., Fernández-Cancelo, P., Nativitas-Lima, I., Echeverría, G., Teixidó, N., Larrigaudière, C., Torres, R., & Giné-Bordonaba, J. (2022). ROS-scavenging-associated transcriptional and biochemical shifts during nectarine fruit development and ripening. *Plant Physiology and Biochemistry*, 171, 38–48. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.12.022>
- van Doorn, W. G., & Ketsa, S. (2014). Cross reactivity between ascorbate peroxidase and phenol (guaiacol) peroxidase. *Postharvest Biology and Technology*, 95, 64–69. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2014.04.002>

- VANEGAS CANO, L. J., MARTÍNEZ PERALTA, S. T., COY BARRERA, E., & ARDILA BARRANTES, H. D. (2022). RESPUESTAS TEMPRANAS EN SIMPLASTO DE TALLO ASOCIADAS A LA RUTA DEL ÁCIDO SALICÍLICO EN LA INTERACCIÓN CLAVEL (*Dianthus caryophyllus*, caryophyllaceae)-Fod (*Fusarium oxysporum* f. sp. dianthi). *Acta Biológica Colombiana*, 27(2), 153–163. <https://doi.org/10.15446/abc.v27n2.85778>
- Velázquez-López, N., Corlay-Chee, L., Hernández-Tapia, A., Romantchik-Kriuchkova, E., & Valle-Guadarrama, S. (2025). *Memoria del XIII Congreso Internacional y XXVII Congreso Nacional de Ciencias Agronómicas*. 411–412.
- Velikova, V., Yordanov, I., & Edreva, A. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 151(1), 59–66. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00197-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1)
- Walker, R. B., & Everette, J. D. (2009). Comparative Reaction Rates of Various Antioxidants with ABTS Radical Cation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(4), 1156–1161. <https://doi.org/10.1021/jf8026765>
- Wang, S. Y., & Jiao, H. (2001). Changes in Oxygen-Scavenging Systems and Membrane Lipid Peroxidation during Maturation and Ripening in Blackberry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49(3), 1612–1619. <https://doi.org/10.1021/jf0013757>
- Waterman, P. G., & Mole, S. (1994). *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:83382869>
- Wei, W., Liu, Z., Pan, X., Yang, T., An, C., Wang, Y., Li, L., Liao, W., & Wang, C. (2025a). Effects of reactive oxygen species on fruit ripening and postharvest fruit quality. *Plant Science*, 352, 112391. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112391>
- Wei, W., Liu, Z., Pan, X., Yang, T., An, C., Wang, Y., Li, L., Liao, W., & Wang, C. (2025b). Effects of reactive oxygen species on fruit ripening and postharvest fruit quality. *Plant Science*, 352, 112391. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112391>
- Xi, F.-F., Guo, L.-L., Yu, Y.-H., Wang, Y., Li, Q., Zhao, H.-L., Zhang, G.-H., & Guo, D.-L. (2017). Comparison of reactive oxygen species metabolism during grape berry development between ‘Kyoho’ and its early ripening bud mutant ‘Fengzao.’ *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 634–642. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.08.007>
- Yahia, E. M., & Sáenz, C. (2011). 14 - Cactus pear (*Opuntia* species). In E. M. Yahia (Ed.), *Postharvest Biology and Technology of Tropical and Subtropical Fruits* (pp. 290–331e). Woodhead Publishing. <https://doi.org/https://doi.org/10.1533/9780857092762.290>
- Yang, Y., Zhang, B., Wang, D., Chen, L., Zhao, M., Huang, Q., Wang, M., Zhang, Z., Qin, Y., Zhao, J., & Hu, G. (2025). Molecular characterization and functional roles of NAC transcription factors in regulating chlorophyll degradation during litchi fruit ripening. *Scientia Horticulturae*, 341, 113975. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scienta.2025.113975>
- Zavaleta-Beckler, P., Olivares-Orozco, L. J., Montiel-Salero, D., Chimal-Hernández, A., & Scheinvar, L. (2001). FERTILIZACIÓN ORGÁNICA EN XOCONOSTLE (*Opuntia joconostle* y *O. matudae*). *Agrociencia*, 35, 609–614.
- Zhang, H., Zhu, W., Feng, Y., Li, C., Zhu, L., Liu, Y., Yang, X., & Zhang, Y. (2023). Research Progress of Soluble Solids Content in Tomato. *Molecular Plant Breeding*. <https://doi.org/10.5376/mpb.2023.14.0020>
- Zheng, C.-D., Li, G., Li, H.-Q., Xu, X.-J., Gao, J.-M., & Zhang, A.-L. (2010). DPPH-Scavenging Activities and Structure-Activity Relationships of Phenolic Compounds. *Natural Product Communications*, 5(11). <https://doi.org/10.1177/1934578X1000501112>
- Zhu, X., Chen, J., Qiu, K., & Kuai, B. (2017). Phytohormone and Light Regulation of Chlorophyll Degradation. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01911>

10. Anexos

Anexo 1. Certificado de participación al XII Congreso internacional y XXVII Congreso Nacional de Ciencias agronómicas.

