



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE INGENIERÍA AGROINDUSTRIAL

POSGRADO EN CIENCIA Y TECNOLOGÍA AGROALIMENTARIA

ESTUDIO DEL DAÑO POR FRÍO EN FRUTOS POSCOSECHA DE
AGUACATE HASS

TESIS

Que como requisito parcial

para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS AGROALIMENTARIAS

Presenta:

PRISMA ESPINAL HERNÁNDEZ



Bajo la supervisión de: JOSÉ JOEL E. CORRALES GARCÍA, DR.



Chapingo, Estado de México, junio del 2026

ESTUDIO DEL DAÑO POR FRÍO EN FRUTOS POSCOSECHA DE AGUACATE HASS

Tesis realizada por **PRISMA ESPINAL HERNÁNDEZ** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS AGROALIMENTARIAS



DIRECTOR:

DR. J. JOEL CORRALES GARCÍA

CO-DIRECTOR:

DRA. PATRICIA LANDA SALGADO

ASESOR:

DRA. MA. CARMEN YBARRA MONCADA

ASESOR:

DRA. MA. TERESA BERYL COLINAS LEÓN

LECTOR EXTERNO:

DR. ÁNGEL VILLEGAS MONTER

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1 Objetivo general	2
1.2 Objetivos específicos	3
1.3 Hipótesis.....	3
1.4 Capítulos de tesis.....	4
1.5 Literatura citada.....	5
2. REVISIÓN DE LITERATURA	6
2.1 Frigoconservación poscosecha	6
2.2 Estrés y daño por frío	6
2.2.1 Síntomas del daño por frío en poscosecha	7
2.2.2 Alteraciones en la estructura y metabolismo celular	8
2.2.3 Alteraciones metabólicas	9
2.2.4 Alteraciones fisiológicas	10
2.2.5 Estrategias de medición del daño por frío	11
2.3 Aplicación de las ciencias ómicas en poscosecha	11
2.3.1 Panorama poscosecha del aguacate	11

2.4	Literatura citada.....	14
3.	CARACTERIZACIÓN INTEGRAL DE LA RESPUESTA DEL AGUACATE HASS AL ESTRÉS POR REFRIGERACIÓN: IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN POSCOSECHA	19
3.1	Introducción.....	21
3.2	Materiales y métodos	23
3.2.1	Material biológico y diseño experimental	23
3.2.2	Medición de parámetros de color y firmeza	24
3.2.3	Medición de variables fisiológicas.....	24
3.2.4	Medición de actividad enzimática.....	25
3.2.5	Medición de la fuga de electrolitos y contenido de MDA.....	26
3.2.6	Análisis de datos	27
3.3	Resultados y discusión.....	28
3.3.1	Atributos de color y firmeza.....	28
3.3.2	Variables fisiológicas.....	34
3.3.3	Actividad de las enzimas CAT y POD	37
3.3.4	Indicadores de la integridad de la membrana celular	39
3.3.5	Análisis de componentes principales (ACP).....	41
3.4	Conclusiones.....	45

3.5	Literatura citada.....	45
4.	ANÁLISIS DEL TRANSCRIPTOMA DE AGUACATE HASS SOMETIDO A ESTRÉS POR FRÍO	52
4.1	Introducción.....	54
4.2	Materiales y métodos	56
4.2.1	Material biológico y extracción de ARN.....	56
4.2.2	Preparación de bibliotecas de ARN-seq y secuenciación.	57
4.2.3	Alineamiento y análisis de expresión diferencial	57
4.2.4	Anotación de transcripciones y análisis de vías	58
4.3	Resultados y discusión.....	58
4.3.1	Secuenciación de ARNm y alineamiento con el genoma de referencia	58
4.3.2	Análisis de expresión diferencial	59
4.3.3	Anotación y clasificación funcional	61
4.4	Conclusiones.....	65
4.5	Literatura citada.....	66
5.	CONCLUSIONES GENERALES	69

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Luminosidad (L^*), ángulo de tono (h°) croma (C^*) del exocarpio y mesocarpio de frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración ($2 \pm 1^\circ\text{C}$; 85 % de HR) durante 0 d (A), 9 d (M) y 14 d (S) seguido de maduración a temperatura ambiente ($22 \pm 1^\circ\text{C}$; $75 \pm 5\%$ RH) durante 0, 5 y 10 d.....	28
Cuadro 2. Correlaciones y valores de significancia de las variables con las dos primeras dimensiones del análisis de componentes principales (ACP). Los valores de $p < 0.05$ indican asociaciones significativas.	43

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Apariencia externa de frutos de aguacate Hass: a) en madurez fisiológica sin refrigeración después de b) 9 d y c) 14 d de almacenamiento en frío (2 ± 1 °C y 85 % HR). 30
- Figura 2. Firmeza de frutos de aguacate Hass expuestos a refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S) y posterior maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH) durante 0, 5 y 10 d. Las barras de error indican la desviación estándar (n = 5). 32
- Figura 3. Evolución de a) la pérdida de peso acumulada, b) patrón respiratorio y c) producción de etileno en frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 días (S), seguidos de maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % HR) durante 0, 5 y 10 días. Las barras de error representan la desviación estándar (n = 5). 35
- Figura 4. Actividad relativa de las enzimas a) catalasa y b) Peroxidasa en frutos de aguacate Hass durante el tiempo de maduración (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH, durante 0, 5 y 10 d) después de almacenamiento refrigerado (2 ± 1 °C; 85 % de HR) durante 0 d (A), 9 d (M) y 14 d (S). Las barras de error indican la desviación estándar (n = 5). 38
- Figura 5. Indicadores de daño celular de frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S) y posterior maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH) durante 0, 5 y 10 d. a) fuga de electrolitos (FE) y b) contenido de malondialdehído (MDA). Las barras de error indican la desviación estándar (n = 5). 40
- Figura 6. Análisis de componentes principales (ACP) de los tratamientos combinados de tiempo de refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR, durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S)) y tiempo de maduración (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH, durante 0, 5 y 10 d). El biplot muestra la distribución de los tratamientos en el espacio definido por los dos primeros componentes, junto con los vectores de las variables fisiológicas, metabólicas y de calidad. 42
- Figura 7. Perfil de transcripción de genes diferencialmente expresados (GDEs; criterios: $p_{adj} < 0.05$, $\log_2FC > 1$) entre aguacates en T = madurez fisiológica; TC = madurez de consumo (10 d a TA); F = madurez de consumo post-refrigeración (2 ± 1 °C, 10 d, 85 % HR + 10 d a TA). (A): Análisis de componentes principales (PCA) de las muestras. (B): Mapa de calor con clustering jerárquico. Valores como puntuaciones Z; escala azul = menor expresión, rojo = mayor expresión.

(C): Diagrama de Venn de GDEs. (D): Genes regulados al alza y a la baja en cada comparación.....	60
Figura 8. Distribución de los 20 términos GO más frecuentes en genes diferencialmente expresados entre condiciones T, TC y F.	62
Figura 9. Distribución de las 20 rutas KEGG más frecuentes en genes diferencialmente expresados entre condiciones poscosecha.	63
Figura 10. Distribución de los 20 dominios Pfam más frecuentes en genes diferencialmente expresados entre condiciones poscosecha	64

DEDICATORIAS

A la paciencia, confianza, cariño y respeto de mis hijos y de mi esposo, gracias por caminar a mi lado, por sostenerme en cada jornada y por recordarme que este sendero se recorre mejor juntos.

A mi madre, que siempre ha creído en mí y con su apoyo aligera mis cargas para que pueda seguir adelante; y a mis hermanos, por su confianza, su paciencia y su constante respaldo.

A mis amigas Adriana Herrero y Verenice Torres, cuya compañía y lealtad fueron faro en los momentos difíciles: gracias por confiar en mí, por acompañarme sin reservas y por compartir conmigo cada paso de este trayecto.

A las y los profesores que conservan la chispa de la curiosidad y la pasión por lo que saben y enseñan, cuya vocación inspira a permanecer en el ámbito de la ciencia y a cultivar, con asombro y constancia, la inquietud por comprender los misterios de la vida: Dras. Ernestina V. M., Rosario G. M., Willelmira C. L., Diana G. R., Carmen Y. M., T. Colinas y al Dr. J. Joel E. C. G.

Finalmente, a todas aquellas personas de quienes recibí apoyo en lo personal, con mis hijos, con los trámites, en mis experimentos y en la comprensión de lo realizado. A quienes, con un saludo, unas palabras o actitud hacia la vida, me recordaron, muchas veces sin saberlo, que todo problema no puede ser tan malo como parece y que tanto los malos como los buenos momentos son instantes que forman parte de nuestra existencia.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación por financiar el desarrollo de mis estudios de doctorado.

A la Universidad Autónoma Chapingo, que me abrió sus puertas desde la preparatoria y me acompañó en cada etapa de mi formación hasta alcanzar este grado académico. Pero, sobre todo, a quienes día a día sostienen con respeto y compromiso los valores y principios de esta gran institución, preservando su esencia y proyectando su importancia.

Al programa de Posgrado en Ciencia y Tecnología Agroalimentaria por contribuir en mi formación y desarrollo de esta investigación.

Al Dr. Joel Corrales por dirigir el desarrollo de esta importante investigación, a las Dras. Carmen Ybarra, Teresa Colinas y Patricia Landa por su paciencia, enseñanzas e invaluable contribuciones. Y a todos ellos por su aportación económica para la realización de los estudios transcriptómicos.

A la Dirección General de Investigación y Posgrado, a la Dirección de Investigación del Departamento de Ingeniería Agroindustrial y al Posgrado en CyTA también por su valiosa aportación económica que hizo posible la realización de los estudios transcriptómicos.

A la Unidad Universitaria de Secuenciación Masiva y Bioinformática del Instituto de Biotecnología de la UNAM, por haberme recibido durante mi estancia doctoral y brindarme enseñanzas e instrucciones fundamentales para la realización de los estudios transcriptómicos. Mi gratitud especial a Vero, Gloria, Lizeth y al Dr.

Ricardo, por su paciencia, dedicación y genuino interés en el desarrollo de esta investigación.

A los productores de aguacate Hass Ing. Efraín (Tochimilco, Puebla) y Sr. Jesús Arenas – Vivero La Realidad (Tetela del Volcán, Morelos) por permitir el acceso a sus huertas para la selección y adquisición del material vegetal utilizado en esta investigación.

Al personal administrativo del Posgrado en CyTA, por su apoyo y orientación en los asuntos académicos y administrativos, pero sobre todo por la amabilidad, confianza y el respaldo personal con que acompañaron cada etapa de este proceso.

Al personal administrativo del Departamento de Ingeniería Agroindustrial, por su disposición y apoyo en la gestión de trámites relacionados con la documentación y en la organización de las salidas de campo.

Al personal de los laboratorios de Usos Múltiples del Departamento de Fitotecnia, de Productos Naturales de Preparatoria Agrícola, de Poscosecha y de Evaluación sensorial del Departamento de Ingeniería Agroindustrial, por su valioso apoyo e instrucción brindada durante la realización de los experimentos, contribución significativa en el desarrollo de este trabajo.

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre	Prisma Espinal Hernández
Fecha de nacimiento	10 de junio de 1987
Lugar de nacimiento	San Juan Teposcolula, Oaxaca
CURP	EIHP870610MOCSRR07
Profesión	Ingeniero Agroindustrial
Cédula profesional	9657518 (Licenciatura) 14100393 (Maestría)

Desarrollo académico

Licenciatura	Ingeniero Agroindustrial. Universidad Autónoma Chapingo. 2005 - 2009
Maestría	Maestría en Ciencia y Tecnología Agroalimentaria, Universidad Autónoma Chapingo. 2016 – 2018.

Experiencia profesional

Profesional dedicada a la docencia, la investigación y la extensión en el ámbito agroalimentario, con especialización en la conservación poscosecha de productos hortofrutícolas y en el fortalecimiento de sistemas productivos rurales. Experiencia en el medio académico, en procesos de capacitación y en consultoría estratégica orientada al desarrollo del sector agroalimentario.

RESUMEN GENERAL

ESTUDIO DEL DAÑO POR FRÍO EN FRUTOS POSCOSECHA DE AGUACATE HASS

El aguacate Hass (*Persea americana* Mill. cv. Hass) es un fruto climatérico de relevancia comercial y nutricional, cuya conservación poscosecha depende en gran medida de la refrigeración. Sin embargo, la exposición prolongada a bajas temperaturas induce daño por frío, un trastorno fisiológico que compromete la calidad y genera pérdidas económicas significativas. Los resultados obtenidos en este trabajo evidencian que los síntomas iniciales del daño incluyen oscurecimiento del exocarpo y pérdida acelerada de firmeza, mientras que en etapas posteriores se manifiestan pardeamiento vascular y del mesocarpo e incremento en la respiración y producción de etileno. Los indicadores bioquímicos como fuga de electrolitos, contenido de malondialdehído (MDA) y actividad de enzimas antioxidantes (POD, CAT) indicaron pérdida de estabilidad estructural y estrés oxidativo. Mediante el análisis transcriptómico se identificaron genes diferencialmente expresados (GDEs) en condiciones de maduración natural y maduración post-refrigeración. El ACP y el mapa de calor mostraron perfiles transcriptómicos diferenciados según la condición de almacenamiento; por otro lado, el análisis funcional, señaló la participación de rutas metabólicas como biosíntesis de aminoácidos, metabolismo de lípidos y glicólisis, otros procesos relevantes fueron regulación postraducciona y dinámica estructural. Estos resultados aportan evidencias respecto a la reprogramación génica inducida por el frío y pueden considerarse como biomarcadores para comprender los mecanismos moleculares del daño por frío. La determinación de variables fisiológicas, bioquímicas y moleculares permitió caracterizar con mayor precisión la respuesta del aguacate Hass al estrés por refrigeración. Se espera que los resultados contribuyan a la investigación de estrategias de conservación poscosecha.

Palabras clave: estrés térmico, maduración poscosecha, transcriptoma, vías metabólicas, expresión genética

Tesis de Doctorado en Ciencias Agroalimentarias, Programa de Posgrado en Ciencia y Tecnología Agroalimentaria, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: M.C. Prisma Espinal Hernández.

Director de tesis: Dr. J. Joel E. Corrales García.

GENERAL ABSTRACT

STUDY OF CHILLING INJURY IN POSTHARVEST HASS AVOCADO

The Hass avocado (*Persea americana* Mill. cv Hass) is a climacteric fruit of high commercial and nutritional relevance, whose postharvest preservation largely depends on refrigeration. However, prolonged exposure to low temperatures induces chilling injury (CI), a physiological disorder that compromises quality and generates significant economic losses. The results obtained in this study show that the initial symptoms of CI include blackspot disorder and accelerated firmness loss, while advanced stages are characterized by vascular and mesocarp browning, increased respiration, and ethylene production. Biochemical indicators such as electrolyte leakage, malondialdehyde (MDA) content, and antioxidant enzyme activity (POD, CAT) confirmed the loss of membrane integrity and the predominance of oxidative stress processes. At the molecular level, transcriptomic analysis enabled the identification of differentially expressed genes (DEGs) associated with natural and post-refrigeration ripening. Principal Component Analysis (PCA) and heatmap clustering confirmed distinct transcriptomic profiles among conditions, while functional enrichment revealed the involvement of key metabolic pathways (amino acid biosynthesis, lipid metabolism, and glycolysis), as well as post-translational regulation and structural dynamics. These results provide evidence of gene reprogramming induced by cold stress and highlight potential biomarkers for understanding CI mechanisms. The combination of physiological, biochemical, and transcriptomic methodologies constitutes an integral approach that enables a precise characterization of the Hass avocado response to cold storage. This knowledge is essential to support more effective postharvest conservation strategies aimed at preserving quality and extending the shelf life of a fruit of major global importance.

Keywords: thermal stress, postharvest ripening, transcriptome, metabolic pathways, gene expression.

Doctoral Thesis in Ciencias Agroalimentarias, Postgraduate Program en Ciencia y Tecnología Agroalimentarias, Universidad Autónoma Chapingo.

Author: M.C. Prisma Espinal Hernández

Thesis Director: Dr. J. Joel E. Corrales García

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

México, tiene una amplia y diversa producción de productos hortofrutícolas que posibilitan la distribución interna y atender la demanda de otros países. Actualmente, se consolida como uno de los principales proveedores de alimentos a nivel internacional (7º exportador mundial), destacan las berries y el aguacate como los productos agroalimentarios mexicanos con mayor presencia en el mundo (FIRA, 2024). El aguacate, *Persea americana*, es un frutal de importancia para la agricultura y cultura mexicana y forma parte del patrimonio genético en México (Corrales-García & Méndez-Zúñiga, 2020). El aguacate, es originario de México y Centroamérica, tiene distintas propiedades nutricionales y muchos estudios respaldan su contenido de sustancias nutraceuticas (Hurtado-Fernández et al., 2018; Ramos-Aguilar et al., 2019; Salazar-López et al., 2020). Además del maíz y el chile, el aguacate, fue uno de los primeros cultivos domesticados y utilizados por las poblaciones indígenas prehispánicas; hoy en día es considerado uno de los regalos que México ha dado al mundo. En México, se han registrado 23 variedades de aguacate, de las cuales se han documentado 624 genotipos diferentes y se tienen variedades comerciales como el cultivar Hass que es una raza híbrida guatemalteca-mexicana (Ramos-Aguilar et al., 2019). La actividad frutícola de cultivo de aguacate es de importancia económica, los mercados internacionales y el consumo interno presentan una fuerte demanda impulsada por el auge en el consumo de alimentos saludables y el mayor conocimiento y conciencia de los consumidores respecto a las bondades nutraceuticas, nutricionales y la versatilidad culinaria de esta fruta (FIRA, 2024; Ramos-Aguilar et al., 2019). El aguacate es el segundo cultivo en importancia por su contribución en el valor de la producción agrícola primaria en México, después del maíz grano.

Actualmente, México es el principal país productor y exportador de este fruto en el mundo, sus principales mercados internacionales son Estados Unidos (85.5 %), Canadá (7.7 %) y Japón (2.4 %) (SIAP, 2025).

Para que el aguacate pueda conservar sus atributos de calidad, hasta llegar a mercados distantes (nacionales e internacionales), uno de los métodos de conservación empleados es la frigoconservación, sin embargo, se ha observado que esta condición induce con frecuencia alteraciones fisiológicas que influyen negativamente en la calidad de este fruto (Arpaia et al., 2015; Guo et al., 2023). Estas alteraciones son conocidas como estrés por frío y si esta condición de estrés persiste, se desencadena la fisiopatía conocida como daño por frío. La detección de estas alteraciones durante el almacenamiento refrigerado es compleja, generalmente los síntomas aparecen cuando las frutas vuelvan a estar a temperatura ambiente para finalizar su proceso de maduración, pero en este momento los procesos son irreversibles y la calidad del producto no puede recuperarse (Zhang et al., 2021)

El daño por frío es una fisiopatía que ha sido estudiada desde hace varias décadas y se han abordado desde distintos enfoques como: descripción de los síntomas, mecanismos de la fisiopatía y métodos de mitigación. Aun con todo, el conocimiento con relación a los mecanismos fisiológicos, celulares y moleculares que controlan procesos clave es limitado. Este panorama exige realizar investigaciones que permitan comprender el desarrollo de los múltiples y complejos procesos que se desencadenan en respuesta al estrés por frío a través del tiempo de almacenamiento en refrigeración.

1.1 Objetivo general

Generar conocimiento integral acerca del daño por frío en frutos de aguacate Hass almacenados en condiciones graduales de refrigeración, mediante la evaluación del comportamiento fisiológico, bioquímico y de calidad asociado a esta fisiopatía, y a través del análisis transcriptómico de los mecanismos

moleculares implicados, con el propósito de aportar evidencia sólida respecto a los procesos que determinan la aparición del daño, establecer criterios objetivos para su identificación y contribuir al diseño de estrategias de conservación y mitigación aplicables en sistemas de manejo poscosecha.

1.2 Objetivos específicos

- Analizar de manera integral el comportamiento de las variables fisiológicas, bioquímicas y de calidad asociadas al daño por frío en frutos de aguacate Hass almacenados en condiciones graduales de refrigeración, con el fin de evaluar el desempeño de cada indicador frente a la intensidad del estímulo térmico aplicado.
- Analizar el perfil transcriptómico de frutos de aguacate “Hass” expuestos a una condición de estrés por frío, mediante un análisis de expresión diferencial, con el propósito de identificar genes asociados al daño por frío y contribuir a la elucidación de los mecanismos moleculares implicados en este proceso.

1.3 Hipótesis

Los frutos de aguacate Hass almacenados en condiciones graduales de refrigeración exhiben respuestas diferenciadas en las variables fisiológicas, bioquímicas y de calidad asociadas al daño por frío, de manera que la magnitud e intensidad del estímulo térmico modulan el desempeño de cada variable y revelan patrones consistentes que permiten ampliar la comprensión de los mecanismos de respuesta ante el estrés y la fisiopatía por frío.

El estrés por frío induce cambios diferenciales en la expresión génica del fruto de aguacate “Hass”, asociados con mecanismos de respuesta y tolerancia al daño por frío. Los genes diferencialmente expresados, bajo una condición de estrés por frío, están relacionados con rutas metabólicas específicas implicadas en el desarrollo del daño por frío.

1.4 Capítulos de tesis

La investigación se realizó en fases, el respaldo científico y hallazgos se organizaron en cuatro capítulos presentados en esta tesis, a continuación, se describen brevemente.

En el primer capítulo se desarrolla la introducción general, en la cual se describen la relevancia y los aspectos que justificaron el presente estudio. En este apartado también se incluyen objetivo general, objetivos particulares y las hipótesis que guiaron el desarrollo de la investigación.

En el capítulo dos se presenta la revisión de literatura que fundamenta la investigación. En este capítulo se integra información acerca del almacenamiento refrigerado como método de conservación poscosecha, se hace una recopilación de los síntomas y alteraciones descritos en diversos estudios respecto al estrés y daño por frío y de las estrategias aplicadas para determinar el grado de alteración o daño. También se aborda la aplicación que han tenido las ciencias ómicas en la poscosecha de productos hortofrutícolas y finalmente se da a conocer un panorama general referente al manejo poscosecha del aguacate, que es el fruto en el que se desarrolla el estudio.

En el capítulo tres se desarrolla el primer artículo científico derivado de la investigación que consistió en la caracterización la respuesta fisiológica, metabólica y de calidad del aguacate Hass en condiciones de refrigeración establecidas para inducir daño por frío. Se muestran los resultados obtenidos para las variables mediante análisis de componentes principales (ACP).

El capítulo cuatro desarrolla los hallazgos de la investigación derivados del análisis transcriptómico de frutos de aguacate “Hass” expuestos a una condición de estrés por frío, se muestran y describen los perfiles del transcriptoma de aguacate Hass madurado sin previo almacenamiento refrigerado y madurado después de 10 d de refrigeración.

1.5 Literatura citada

- Arpaia, M. L., Collin, S., Sievert, J., & Obenland, D. (2015). Influence of cold storage prior to and after ripening on quality factors and sensory attributes of 'Hass' avocados. *Postharvest Biology and Technology*, 110, 149–157. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2015.07.016>
- Corrales-García, J. E., & Méndez-Zúñiga, S. (2020). Criollo avocado of mexican race (*Persea americana* var. *drymifolia*): an underutilized species in horticulture. *Horticulture International Journal*, 4(6), 221–223. <https://doi.org/10.15406/hij.2020.04.00186>
- FIRA. (2024). *Panorama Agroalimentario | Aguacate 2024*. <https://www.fira.gob.mx/Nd/index.jsp>
- Guo, X., Tseung, C., Zare, A., & Liu, T. (2023). Hyperspectral image analysis for the evaluation of chilling injury in avocado fruit during cold storage. *Postharvest Biology and Technology*, 206, 112548. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2023.112548>
- Hurtado-Fernández, E., Fernández-Gutiérrez, A., & Carrasco-Pancorbo, A. (2018). Avocado fruit—*Persea americana*. *Exotic Fruits Reference Guide*, 37–48. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803138-4.00001-0>
- Ramos-Aguilar, A. L., Ornelas-Paz, J., Tapia-Vargas, L. M., Ruiz-Cruz, S., Gardea-Béjar, A. A., Yahia, E. M., Ornelas-Paz, J. de J., & Ibarra-Junquera, V. (2019). The importance of the bioactive compounds of avocado fruit (*Persea americana* Mill) on human health. *Biotechnia*, 21(3), 154–162. <https://doi.org/https://doi.org/10.18633/biotechnia.v21i3.1047>
- Salazar-López, N. J., Domínguez-Avila, J. A., Yahia, E. M., Belmonte-Herrera, B. H., Wall-Medrano, A., Montalvo-González, E., & González-Aguilar, G. A. (2020). Avocado fruit and by-products as potential sources of bioactive compounds. *Food Research International*, 138, 109774. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109774>
- Zhang, W., Jiang, H., Cao, J., & Jiang, W. (2021). Advances in biochemical mechanisms and control technologies to treat chilling injury in postharvest fruits and vegetables. *Trends in Food Science & Technology*, 113, 355–365. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.05.009>

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Frigoconservación poscosecha

La etapa de poscosecha representa un eslabón crucial en la cadena de producción agrícola que, aunque a menudo pasa desapercibido, juega un papel vital en la seguridad y soberanía alimentaria. La incidencia de pérdidas poscosecha en la cadena de valor de productos agrícolas frescos es una preocupación mundial que afecta a la seguridad alimentaria y sostenibilidad (Al-Dairi et al., 2022). Se reconoce que los productos hortofrutícolas frescos proporcionan nutrientes y sustancias que necesita el cuerpo humano para su nutrición y mantenimiento de buena salud (Li et al., 2023). Sin embargo, un problema clave es el rápido deterioro poscosecha por lo que el estudio y elucidación de los mecanismos a nivel anatómico, estructural, fisiológico, bioquímico y molecular para el mantenimiento de la calidad y prolongación de la vida útil de frutas y verduras, aún representan un gran desafío.

Este escenario ha generado investigación de métodos de conservación para prolongar la vida útil de productos hortofrutícolas. Siendo el almacenamiento a baja temperatura es el método más utilizado para minimizar las pérdidas y garantizar la calidad de la fruta (Guo et al., 2023).

2.2 Estrés y daño por frío

El estrés puede entenderse como un estímulo o influencia que está fuera del rango normal de control homeostático en cada organismo, causado por cualquier factor ambiental potencialmente desfavorable, excepto la descomposición. El estrés puede ser causado por factores bióticos y/o abióticos; dentro de los

bióticos la temperatura (alta o baja) es uno de ellos (Dixit, 2025). En la fisiología de las plantas, el estrés por baja temperatura (temperaturas bajas, pero por encima del punto de congelación) ha sido reconocido como un impacto ambiental único desde hace aproximadamente 90 años, pero se investigó de manera sistemática hasta las décadas de 1970 y 1980 (Kratsch & Wise, 2000).

La exposición de especies vegetales a bajas temperaturas por tiempo determinado causa estrés por frío y si esta condición se prolonga se genera la fisiopatía conocida como daño por frío. En el contexto poscosecha, este fenómeno se presenta en productos hortofrutícolas como una serie de alteraciones metabólicas derivadas de la exposición continua a bajas temperaturas, cabe señalar que no hay un agente patógeno que cause el daño por frío; sin embargo, su presencia incrementa la susceptibilidad del fruto a lesiones mecánicas, acelera procesos de degradación, favorece la incidencia de patógenos, factores causales de la pudrición asociada a grandes pérdidas económicas durante el almacenamiento y comercialización (Vincent et al., 2023).

2.2.1 Síntomas del daño por frío en poscosecha

Los síntomas del daño por frío en poscosecha varían según la especie y tipo de órgano afectado, pero en general se manifiestan como alteraciones metabólicas y físicas que comprometen la calidad del producto (Zhang et al., 2021).. La severidad de los síntomas está influenciada por factores como genotipo, etapa de desarrollo, condiciones de cultivo, grado de madurez, época de cosecha, tamaño del producto y condiciones de almacenamiento (temperatura, humedad y tiempo) (Albornoz et al., 2022)

En frutos en poscosecha a nivel macroscópico, los síntomas externos incluyen picado (pitting) descrito como pequeños hundimientos del exocarpio, decoloración, manchas acuosas o cafés (water soaking), pardeamiento del exocarpio y mesocarpio, harinosidad, lignificación, ablandamiento excesivo y quemaduras superficiales (Zhu et al., 2023), mientras que los internos se

manifiestan como incapacidad de completar la maduración, reducción de compuestos volátiles y pérdida de sabor y aroma, lo que conduce a frutos insípidos o con sabores anómalos (Rai et al., 2022). Estas alteraciones debilitan los tejidos y facilitan la colonización por patógenos oportunistas, acelerando la pudrición del fruto cuando este retorna a temperatura ambiente.

A nivel celular, el daño por frío se asocia con la pérdida de integridad de membranas, fuga de electrolitos y metabolitos, desorganización de cloroplastos y mitocondrias, reducción de gránulos de almidón y acumulación de gotas lipídicas, procesos que se acompañan del incremento en especies reactivas de oxígeno (ROS), las cuales inducen estrés oxidativo y desencadenan el deterioro progresivo del producto (Vincent et al., 2023).

En conjunto, estas manifestaciones reflejan un trastorno fisiológico complejo que compromete tanto la apariencia como la funcionalidad del fruto, lo cual genera consecuencias desfavorables en vida útil y valor comercial. Es importante mencionar que, en muchos casos, los síntomas del daño por frío no son detectables mientras el producto permanece en almacenamiento, éstos se hacen evidentes cuando los frutos son puestos nuevamente a temperatura ambiente y en esta etapa son irreversibles (Albornoz et al., 2022; Tomita et al., 2023).

2.2.2 Alteraciones en la estructura y metabolismo celular

Se ha determinado que el efecto primario y sitio principal del daño por frío se da en las membranas celulares, la teoría plantea que la temperatura baja (característica para cada especie o tejido vegetal definido) puede provocar que la membrana experimente un cambio de fase pasando de una estructura cristalina líquida flexible a una de gel sólido, o bien que la membrana experimente una separación de fase, en ambos supuestos se altera su fluidez y por lo tanto varios procesos metabólicos y la transducción de señales se ven afectados; además, la rigidez de las membranas causa grietas o canales, que provocan una permeabilidad elevada, fuga de iones y en general una alteración en el transporte

de sustancias bioquímicas necesarias para los procesos celulares (Liang et al., 2020), la alteración en la estructura celular se puede monitorear midiendo la fuga de electrolitos.

2.2.3 Alteraciones metabólicas

Durante el enfriamiento, enzimas como la Polifenol Oxidasa (PPO) actúan en los compuestos fenólicos liberados de la vacuola, lo que da como resultado el oscurecimiento de los tejidos (Ramírez-Gil et al., 2021). Debido a lo anterior, las enzimas oxidativas ocasionan pérdidas económicas en frutas y hortalizas frescas debido a que provocan oscurecimiento, pérdida de aroma y calidad nutricional. El oscurecimiento es causado por contacto entre los compuestos fenólicos que se encuentran en diferentes partes de la célula y enzimas oxidativas localizadas en el citoplasma como la PPO.

Otro mecanismo bioquímico del daño por frío es el estrés oxidativo debido al desequilibrio en la producción de ROS, estos compuestos son subproductos del metabolismo celular normal y pueden ser eliminados por el sistema antioxidante para mantener la estabilidad celular. Sin embargo, el almacenamiento a baja temperatura puede desacoplar la cadena respiratoria y desencadenar la producción de ROS en grandes cantidades, entonces el sistema antioxidante es incapaz de hacerle frente (Zhang et al., 2021). La acumulación excesiva de ROS puede dañar ácidos nucleicos, proteínas y causar peroxidación lipídica de membranas celulares generando productos tóxicos como el malondialdehído (MDA), producto secundario de oxidación de ácidos grasos poliinsaturados y un indicador del daño de membranas (Kantakhoo et al., 2022). Todo lo anterior conlleva destrucción del sistema de membranas, acumulación de metabolitos tóxicos, trastornos metabólicos y finalmente, muerte celular (Liang et al., 2020). Para contrarrestar los niveles elevados de ROS y mantener la homeostasis, las células activan mecanismos de defensa tanto enzimáticos [superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), peroxidasa (POD), ascorbato peroxidasa (APX), entre otras] como no enzimáticos (moléculas antioxidantes como fenoles, flavonoides,

ácido ascórbico y glutatión) (Monarres-Cuevas et al., 2022). Para conocer el nivel de estrés oxidativo se han generado técnicas basadas en cuantificación de compuestos antioxidantes y actividad de las enzimas involucradas.

El almacenamiento en frío también provoca desequilibrio en la actividad enzimática de enzimas de la pared celular (pectinmetilesterasa (PME), poligalacturonasa (PG), pectato liasa, galactosidasa y arabinosidasa), lo cual induce solubilización y despolimerización de la pectina y se generan síntomas como pérdida de firmeza, presencia de zonas harinosas, grumosas, pegajosas, fibrosas, gelatinosas y acuosas entre otras (Li et al., 2024). La medida de la firmeza y actividad enzimática de este grupo de enzimas se toma como indicador de degradación de la pared celular debida al daño por frío.

El enfriamiento también provoca cambios metabólicos en la transducción de señales que regulan expresión de genes que responden al estrés como: la lipoxigenasa (LOX), desaturasa de ácidos grasos (FAD) y proteína de choque térmico (HSP) que tienen por objetivo hacer frente al estrés (Chirinos et al., 2022), estos compuestos son considerados marcadores bioquímicos del estrés por frío poscosecha en frutas y hortalizas.

2.2.4 Alteraciones fisiológicas

Durante la frigoconservación, cuando ocurren daños por frío, generalmente se estimula la tasa respiratoria y emisión de etileno, se reduce la fotosíntesis y hay interferencia en la producción de energía, se ha observado aumento en la actividad respiratoria durante la refrigeración lo cual puede indicar alteración metabólica irreversible y acumulación de compuestos intermediarios oxidados incompletamente, es posible que esto sea consecuencia del desacoplamiento de la fosforilación oxidativa. Como consecuencia de la disminución en la tasa respiratoria y del incremento en consumo de fosfatos ricos en energía, en condiciones de enfriamiento, se produce reducción de los niveles de ATP (Aghdam et al., 2018).

Se ha demostrado que las bajas temperaturas pueden bloquear o reducir la tasa de producción de etileno en frutos de aguacate retrasando así procesos asociados a maduración del aguacate como el ablandamiento mediante estabilización de pectinas de la pared celular vegetal e influir en el metabolismo de azúcares y ácidos grasos (Arpaia et al., 2015).

2.2.5 Estrategias de medición del daño por frío

En general, las alteraciones celulares, metabólicas y fisiológicas derivadas del daño por frío pueden ser monitoreadas mediante cuantificación de productos generados de los procesos involucrados cuando se desarrolla daño por frío, otra forma es a través de medición de la actividad enzimática, principalmente de enzimas asociadas al estrés, y también a partir del estudio de la expresión genética, entre otros. Sin embargo, para ningún producto hortofrutícola, se encuentra información que respalde el rigor de la respuesta de estas variables ante la intensidad y gradualidad de baja temperatura y tiempo de refrigeración.

2.3 Aplicación de las ciencias ómicas en poscosecha

Los procesos fisiológicos asociados con el daño por frío en plantas comenzaron a estudiarse ampliamente a partir de la década de los 1970, principalmente desde tres enfoques: descripción de síntomas visibles, estudio de mecanismos fisiológicos y metabólicos implicados en el desarrollo de la fisiopatía y evaluación de estrategias orientadas a la mitigación. Recientemente el daño por frío se está estudiando a través de aplicación de enfoques multiómicos que han permitido mayor comprensión de los mecanismos que se desarrollan ante un tratamiento de mitigación de daño por frío o condiciones que lo inducen (Belay & Caleb, 2022).

Las tecnologías ómicas han facilitado el análisis integral de procesos biológicos mediante enfoques de genómica, transcriptómica, proteómica y metabolómica, permitiendo caracterizar cambios a múltiples niveles de organización celular. Particularmente los análisis transcriptómicos han comenzado a generar

información valiosa sobre los mecanismos moleculares subyacentes al daño por frío y se han podido identificar biomarcadores o vías asociadas con este trastorno fisiológico (Belay & Caleb, 2022)..

Recientemente se han realizado estudios transcriptómicos para evaluar la respuesta molecular de tratamientos enfocados a mitigar el daño por frío. Por ejemplo, en tomate se describieron cambios en la regulación de genes asociados con lipoxigenasa después de la aplicación de brasinolida (Bai et al., 2021). En ciruela, la aplicación de melatonina provocó supresión de genes regulados por factores de transcripción MYB específicos (Xu et al., 2022). Asimismo, tratamientos poscosecha en pimiento verde utilizando metil jasmonato y hexametáfosfato de sodio indujeron modificaciones en múltiples rutas relacionadas con metabolismo lipídico, biosíntesis de fenilpropanoides y metabolismo de aminoácidos asociados con mecanismos de respuesta al estrés (Fu et al., 2022; X. Wang et al., 2024).

Por otra parte, diversos estudios se han enfocado directamente en el análisis transcriptómico de frutos sometidos a condiciones de estrés por frío. En pimiento morrón se identificaron genes y factores de transcripción asociados con integridad de biomembranas, deshidratación, osmorregulación y señalización hormonal (Kong et al., 2019). En melón Jiashi se observó una elevada expresión de genes de respuesta temprana y tardía al frío, incluyendo CE1, CDPK, MYB, proteínas HSP y desaturasas de ácidos grasos (FAD) (Ning et al., 2022). Asimismo, en calabaza amarga se identificó la activación de genes relacionados con metabolismo antioxidante, metabolismo lipídico y componentes de la vía ICE–CBF–COR involucrada en la respuesta al estrés por bajas temperaturas (H. Wang et al., 2024).

En conjunto, estos estudios evidencian que la respuesta al daño por frío involucra mecanismos regulatorios complejos coordinados a nivel transcripcional. Sin embargo, a pesar del avance generado en distintos cultivos hortofrutícolas, la información transcriptómica relacionada con frutos de aguacate aún es limitada,

particularmente respecto a los cambios moleculares asociados con la progresión temporal del daño por frío. Por ello, el estudio transcriptómico representa una herramienta con gran potencial para ampliar el entendimiento de mecanismos involucrados en esta fisiopatía y contribuir al desarrollo de estrategias de manejo poscosecha.

2.3.1 Panorama poscosecha del aguacate

El aguacate (*Persea americana* Mill.) constituye uno de los cultivos frutales de mayor importancia económica y agroalimentaria para México, además de representar un recurso de gran valor histórico y genético para el país (Corrales-García & Méndez-Zúñiga, 2020). Originario de México y Centroamérica, este fruto ha adquirido relevancia internacional debido a sus propiedades nutricionales y funcionales, derivadas de su contenido de ácidos grasos insaturados, fibra dietética, vitaminas, compuestos fenólicos y otras sustancias bioactivas con potencial nutracéutico (Hurtado-Fernández et al., 2018; Salazar-López et al., 2020).

En México se han descrito numerosas variantes y genotipos de aguacate; entre ellos destaca el cultivar Hass, una raza híbrida guatemalteca-mexicana ampliamente utilizada a nivel comercial debido a su calidad organoléptica, aceptación del consumidor y capacidad de almacenamiento (Ramos-Aguilar et al., 2019). El cultivo representa una actividad económica estratégica y actualmente México ocupa el primer lugar mundial en producción y exportación de aguacate, siendo Estados Unidos, Canadá, Japón y España algunos de sus principales mercados de destino (FIRA, 2024; SIAP, 2025).

La actividad frutícola de cultivo de aguacate es de gran importancia económica, los mercados internacionales y el consumo interno presentan una fuerte demanda impulsada por el auge en el consumo de alimentos saludables y el mayor conocimiento y conciencia de los consumidores respecto a las bondades

nutracéuticas, nutricionales y la versatilidad culinaria de esta fruta (FIRA, 2024; Ramos-Aguilar et al., 2019).

Desde el punto de vista fisiológico, el aguacate es un fruto climatérico caracterizado por presentar incrementos en la respiración y producción de etileno durante la maduración. Estas características determinan cambios importantes en textura, composición química y atributos sensoriales durante la etapa poscosecha. Debido a ello, las estrategias de conservación desempeñan un papel fundamental para retrasar los procesos de maduración y extender la vida útil del fruto.

Entre las tecnologías utilizadas para prolongar la conservación del aguacate, la frigoconservación constituye una de las estrategias ampliamente recurridas debido a su capacidad para disminuir la actividad metabólica y retrasar el proceso de maduración. Sin embargo, la exposición prolongada a bajas temperaturas puede inducir alteraciones fisiológicas asociadas con el desarrollo de daño por frío, afectando negativamente la calidad del producto (Arpaia et al., 2015; Guo et al., 2023).

Una de las principales dificultades asociadas con esta fisiopatía es que los síntomas generalmente permanecen latentes durante el almacenamiento refrigerado y se manifiestan únicamente cuando los frutos son transferidos nuevamente a condiciones de temperatura ambiente para completar la maduración. En esta etapa, las alteraciones suelen ser irreversibles y generan pérdidas importantes en calidad y valor comercial (Zhang et al., 2021).

2.4 Literatura citada

Aghdam, M. S., Jannatizadeh, A., Luo, Z., & Paliyath, G. (2018). Ensuring sufficient intracellular ATP supplying and friendly extracellular ATP signaling attenuates stresses, delays senescence and maintains quality in horticultural crops during postharvest life. *Trends in Food Science & Technology*, 76, 67–81. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.04.003>

- Albornoz, K., Zhou, J., Yu, J., & Beckles, D. M. (2022). Dissecting postharvest chilling injury through biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology*, 78, 102790. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.copbio.2022.102790>
- Al-Dairi, M., Pathare, P. B., Al-Yahyai, R., & Opara, U. L. (2022). Mechanical damage of fresh produce in postharvest transportation: Current status and future prospects. *Trends in Food Science & Technology*, 124, 195–207. <https://doi.org/10.1016/J.TIFS.2022.04.018>
- Arpaia, M. L., Collin, S., Sievert, J., & Obenland, D. (2015). Influence of cold storage prior to and after ripening on quality factors and sensory attributes of 'Hass' avocados. *Postharvest Biology and Technology*, 110, 149–157. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2015.07.016>
- Bai, C., Zheng, Y., Watkins, C. B., Fu, A., Ma, L., Gao, H. W., Yuan, S., Zheng, S., Gao, L., Wang, Q., Meng, D., & Zuo, J. (2021). Revealing the specific regulations of brassinolide on tomato fruit chilling injury by integrated multi-omics. *Frontiers in Nutrition*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnut.2021.769715>
- Belay, Z. A., & Caleb, O. J. (2022). Role of integrated omics in unravelling fruit stress and defence responses during postharvest: A review. *Food Chemistry: Molecular Sciences*, 5, 100118. <https://doi.org/10.1016/j.fochms.2022.100118>
- Chirinos, R., Ramon, K., Mendoza, M., Figueroa-Merma, A., Pacheco-Ávalos, A., Campos, D., & Pedreschi, R. (2022). Effect of prolonged cold storage on the dynamics of the enzymatic and non-enzymatic antioxidant system in the mesocarp of avocado (*Persea americana*) cv. Hass: Relationship with oxidative processes. *Horticulturae*, 8(10). <https://doi.org/10.3390/horticulturae8100880>
- Corrales-García, J. E., & Méndez-Zúñiga, S. (2020). Criollo avocado of mexican race (*Persea americana* var. *drymifolia*): an underutilized species in horticulture. *Horticulture International Journal*, 4(6), 221–223. <https://doi.org/10.15406/hij.2020.04.00186>
- Dixit, P. (2025). Impact of Environmental Stress on the Physiology of Plants. *PhytoTalks*, 2(1), 267–273. <https://doi.org/10.21276/pt.2025.v2.i1.4>
- FIRA. (2024). *Panorama Agroalimentario | Aguacate 2024*. <https://www.fira.gob.mx/Nd/index.jsp>
- Fu, A., Zheng, Y., Lv, Y., Watkins, C. B., Bai, C., Ma, L., Yuan, S., Zheng, S., Jia, L., Gao, L., Wang, Q., Mu, J., & Zuo, J. (2022). Multi-omics analysis reveals specific modifications associated with reduced chilling injury in bell pepper fruit by methyl jamonate. *Postharvest Biology and Technology*, 185, 111799. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2021.111799>
- Guo, X., Tseung, C., Zare, A., & Liu, T. (2023). Hyperspectral image analysis for the evaluation of chilling injury in avocado fruit during cold storage.

- Postharvest Biology and Technology*, 206, 112548.
<https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2023.112548>
- Hurtado-Fernández, E., Fernández-Gutiérrez, A., & Carrasco-Pancorbo, A. (2018). Avocado fruit—*Persea americana*. *Exotic Fruits Reference Guide*, 37–48. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-803138-4.00001-0>
- Kantakhoo, J., Ose, K., & Imahori, Y. (2022). Effects of hot water treatment to alleviate chilling injury and enhance phenolic metabolism in eggplant fruit during low temperature storage. *Scientia Horticulturae*, 304, 111325. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2022.111325>
- Kong, X. man, Zhou, Q., Luo, F., Wei, B. dong, Wang, Y. juan, Sun, H. jun, Zhao, Y. bo, & Ji, S. juan. (2019). Transcriptome analysis of harvested bell peppers (*Capsicum annuum* L.) in response to cold stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 314–324. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2019.03.033>
- Kratsch, H. A., & Wise, R. R. (2000). The ultrastructure of chilling stress. En *Plant, Cell and Environment* (Vol. 23, Número 4, pp. 337–350). <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x>
- Li, Q., Lin, H., Lin, H. tong, Lin, M. shi, Wang, H., Wei, W., Chen, J. ye, Lu, W. jin, Shao, X. feng, & Fan, Z. qi. (2023). The metabolism of membrane lipid participates in the occurrence of chilling injury in cold-stored banana fruit. *Food Research International*, 173, 113415. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.113415>
- Li, R., Rosado-Souza, L., Sampathkumar, A., & Fernie, A. R. (2024). The relationship between cell wall and postharvest physiological deterioration of fresh produce. *Plant Physiology and Biochemistry*, 210, 108568. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108568>
- Liang, S. M., Kuang, J. F., Ji, S. J., Chen, Q. F., Deng, W., Min, T., Shan, W., Chen, J. Y., & Lu, W. J. (2020). The membrane lipid metabolism in horticultural products suffering chilling injury. En *Food Quality and Safety* (Vol. 4, Número 1, pp. 9–14). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/fqsafe/fyaa001>
- Monarres-Cuevas, O., Alia-Tejacal, I., Pérez-Arias, G. A., López-Martínez, V., Juárez-Lopez, P., Valle-Guadarrama, S., & Rodríguez-Verastegui, L. L. (2022). Physical, chemical, and physiological characterization of chilling injury in soursop fruit (*Annona muricata* L.). *Postharvest Biology and Technology*, 193, 112052. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2022.112052>
- Ning, M., Tang, F., Chen, J., Song, W., Zhao, X., Zhang, Q., Cai, W., Shan, C., & Li, Z. (2022). Physiological and transcriptomic analysis of postharvest Jiashi melon at different storage temperatures. *Postharvest Biology and Technology*, 191, 111963. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2022.111963>

- Rai, A., Kumari, K., & Vashistha, P. (2022). Umbrella review on chilling injuries: Post-harvest issue, cause, and treatment in tomato. *Scientia Horticulturae*, 293, 110710. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2021.110710>
- Ramírez-Gil, J. G., Henao-Rojas, J. C., & Morales-Osorio, J. G. (2021). Postharvest diseases and disorders in avocado cv. Hass and their relationship to preharvest management practices. *Heliyon*, 7(1), e05905. <https://doi.org/10.1016/J.HELİYON.2021.E05905>
- Ramos-Aguilar, A. L., Ornelas-Paz, J., Tapia-Vargas, L. M., Ruiz-Cruz, S., Gardea-Béjar, A. A., Yahia, E. M., Ornelas-Paz, J. de J., & Ibarra-Junquera, V. (2019). The importance of the bioactive compounds of avocado fruit (*Persea americana* Mill) on human health. *Biotechnia*, 21(3), 154–162. <https://doi.org/https://doi.org/10.18633/biotechnia.v21i3.1047>
- Salazar-López, N. J., Domínguez-Avila, J. A., Yahia, E. M., Belmonte-Herrera, B. H., Wall-Medrano, A., Montalvo-González, E., & González-Aguilar, G. A. (2020). Avocado fruit and by-products as potential sources of bioactive compounds. *Food Research International*, 138, 109774. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109774>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. (2025). Panorama agroalimentario 2025. SIAP. <https://www.gob.mx/siap>
- Tomita, S., Ando, Y., Watanabe, T., & Nagata, M. (2023). Physical, chemical, and physiological characterization of the reactions preceding chilling injury–induced cell membrane damage in cucumber. *Postharvest Biology and Technology*, 201, 112349. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2023.112349>
- Vincent, C., Mirabent, C., & Munné-Bosch, S. (2023). Lipid peroxidation and lipid-soluble antioxidants as quality control markers in cold-stored fruit for establishing commercial acceptability in Bacon avocados. *Food Control*, 143, 109312. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.109312>
- Wang, H., Li, L., Sun, D. W., Ma, L., Han, L., He, X., Wang, Q., Watkins, C. B., Zuo, J., & Zheng, Y. (2024). Multi-omics analysis of the effects of low-temperature storage on chilling injury of bitter melon. *Postharvest Biology and Technology*, 218, 113161. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2024.113161>
- Wang, X., Yuan, S., Shi, J., Lv, J., Zhao, Y., Lu, H., Zuo, J., Xu, X., Chen, B., & Wang, Q. (2024). Transcriptomic and metabolomic analysis of the delay in chilling injury in green bell peppers (*Capsicum annuum* L.) by sodium hexametaphosphate. *Postharvest Biology and Technology*, 211, 112790. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2024.112790>
- Xu, R., Wang, L., Li, K., Cao, J., & Zhao, Z. (2022). Integrative transcriptomic and metabolomic alterations unravel the effect of melatonin on mitigating postharvest chilling injury upon plum (cv.Friar) fruit. *Postharvest Biology and*

Technology, 186, 111819.
<https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2021.111819>

Zhang, W., Jiang, H., Cao, J., & Jiang, W. (2021). Advances in biochemical mechanisms and control technologies to treat chilling injury in postharvest fruits and vegetables. *Trends in Food Science & Technology*, 113, 355–365.
<https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.05.009>

Zhu, Y., Du, M., Zhao, J., & Dong, X. (2023). The role of nitric oxide in defending against chilling stress in postharvest crops. *Food Bioscience*, 56, 103351.
<https://doi.org/10.1016/j.fbio.2023.103351>

3. CARACTERIZACIÓN INTEGRAL DE LA RESPUESTA DEL AGUACATE HASS AL ESTRÉS POR REFRIGERACIÓN: IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN POSCOSECHA

Resumen

En este estudio se caracterizó la respuesta fisiológica, metabólica y de calidad del aguacate Hass en condiciones de refrigeración diseñadas para inducir daño por frío. Los resultados evidenciaron que la pérdida de firmeza y oscurecimiento del exocarpio son síntomas tempranos y confiables del trastorno, mientras que el incremento en la respiración producción de etileno tras la salida de refrigeración reflejan desincronización metabólica que acelera la senescencia. Los indicadores bioquímicos fuga de electrolitos (FE), malondialdehído (MDA) y actividad de la enzima peroxidasa (POD) confirmaron la pérdida de integridad celular y el predominio de procesos de estrés oxidativo. Se determinó que el exocarpio actúa como primera barrera frente al estrés térmico, pero su deterioro desencadena una serie de eventos internos que afectan al mesocarpio en etapas posteriores. Estos hallazgos aportan evidencia sólida con relación a los mecanismos asociados al daño por frío en aguacate Hass y establecen criterios objetivos para su identificación y discusión en sistemas de manejo poscosecha.

Palabras clave: refrigeración, maduración, alteraciones metabólicas, indicadores bioquímicos

Tesis de Doctorado en Ciencias Agroalimentarias, Programa de Posgrado en Ciencia y Tecnología Agroalimentaria, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: M.C. Prisma Espinal Hernández.

Director de tesis: Dr. J. Joel E. Corrales García.

Artículo enviado a la revista Horticulturae

COMPREHENSIVE CHARACTERIZATION OF HASS AVOCADO RESPONSE TO REFRIGERATION STRESS: IMPLICATIONS FOR POSTHARVEST CONSERVATION

Abstrac

This study characterized the physiological, metabolic, and quality response of Hass avocado (*Persea americana* Mill. cv. Hass) under cool storage established to induce chilling injury (CI). The results evidenced that firmness loss and exocarp (peel) darkening (blackspot) are early and reliable symptoms of the disorder, while the increase in respiration rate and ethylene production after removal from refrigeration reflects metabolic disorders that accelerates senescence. Biochemical indicators such as electrolyte leakage (EL), malondialdehyde (MDA) content, and peroxidase (POD) enzyme activity confirmed the loss of cellular integrity and the predominance of oxidative stress processes. It was determined that the exocarp acts as the primary barrier against thermal stress; however, its deterioration triggers a series of internal events that affect the mesocarp (pulp) in advanced stages. These findings provide solid evidence regarding the mechanisms associated with chilling injury in Hass avocado and establish objective criteria for its identification and discussion in postharvest management systems.

Keywords: *cold storage, ripening, metabolic disorders, biochemical markers*

Doctoral Thesis in Ciencias Agroalimentarias, Postgraduate Program en Ciencia y Tecnología Agroalimentarias, Universidad Autónoma Chapingo.

Author: M.C. Prisma Espinal Hernández

Thesis Director: Dr. J. Joel E. Corrales García

Article submitted to the journal Horticulturae

3.1 Introducción

El fruto de aguacate es valorado por su textura única, exquisito sabor, aroma y perfil nutricional en el que destacan las grasas saludables, fibras, micronutrientes y fitoquímicos bioactivos (Hurtado-Fernández et al., 2018; Ramos-Aguilar et al., 2019; Salazar-López et al., 2020). El aguacate ha ganado reconocimiento y demanda en el mercado internacional, quien establece estrictos y rigurosos requisitos de calidad para su comercialización (Serrano-García et al., 2022), este escenario ha generado una amplia investigación en métodos de conservación para prolongar la vida útil de este fruto y así llegar al mercado objetivo en las condiciones de calidad requeridas (Lieu et al., 2024). Dentro de los mecanismos de conservación predomina la refrigeración, se asume que a menor temperatura se tiene mayor incremento en la vida de anaquel. Sin embargo, el aguacate como otros frutos tropicales y subtropicales, al ser expuesto a temperaturas de refrigeración por tiempo prolongado es susceptible a presentar daños por frío (Guo et al., 2023).

El daño por frío en productos hortofrutícolas es consecuencia de la exposición prolongada a bajas temperaturas, que induce estrés fisiológico; cuando este desequilibrio persiste, se manifiesta como daño por frío caracterizado por diversas alteraciones (Zhu et al., 2023). A nivel celular, las estructuras más afectadas en intensidad y orden son las membranas y paredes celulares. En las membranas se reporta transición de fase de los lípidos (cristalina flexible a gel sólido), que modifica sus propiedades de fluidez y selectividad, lo cual incrementa la permeabilidad propiciando la fuga de iones y en general, se altera el transporte de sustancias bioquímicas implicadas en los procesos (Liang et al., 2020). En la pared celular, se ha observado desequilibrio en la actividad de las enzimas presentes, que alteran la estructura de los polisacáridos que la integran induciendo el ablandamiento de la fruta (Qin et al., 2024).

Por otro lado, se presenta desequilibrio entre la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), que son compuestos químicos generados de manera natural

durante el metabolismo del oxígeno, y su eliminación a cargo de enzimas y sustancias antioxidantes, desequilibrio conocido como estrés oxidativo (Zhang et al., 2021). Altos niveles de ROS inducen peroxidación lipídica, especialmente en los ácidos grasos poliinsaturados de las membranas celulares, biomoléculas como proteínas y el ADN también pueden ser alterados (Meitha et al., 2020). A nivel fisiológico, se han observado aumentos en las tasas de respiración y producción de etileno, lo que conduce a un metabolismo anormal (Qin et al., 2024). En conjunto, estas alteraciones favorecen otros procesos como la incidencia de patógenos que finalmente conducen al deterioro del producto (Vincent et al., 2023).

Aunque las manifestaciones del daño por frío son relativamente similares entre especies hortofrutícolas, la intensidad y expresión de los síntomas dependen del tejido y de la especie vegetal (Albornoz et al., 2022). En aguacate, los síntomas más frecuentes incluyen manchas oscuras en lenticelas, pardeamiento vascular, lesiones cafés en el mesocarpio y alteraciones en la maduración (Guo et al., 2023; Ramírez-Gil et al., 2021). Estas modificaciones reducen la calidad comercial y aceptación del producto, generando importantes repercusiones económicas (Chirinos et al., 2023).

La identificación y cuantificación del daño por frío continúa siendo compleja debido a que muchos síntomas permanecen latentes durante el almacenamiento refrigerado y se manifiestan únicamente durante la maduración o comercialización. Debido a ello, frecuentemente estas alteraciones son atribuidas a otros factores, como presencia de patógenos o problemas asociados con el manejo precosecha y cosecha (Albornoz et al., 2022; Zhang et al., 2021).

Actualmente, diversos indicadores fisiológicos y bioquímicos han sido utilizados para caracterizar el desarrollo del daño por frío. Entre ellos destacan la firmeza como indicador del metabolismo de pared celular, la fuga de electrolitos como medida indirecta de integridad de membranas y el contenido de malondialdehído

(MDA) como marcador de daño oxidativo asociado con peroxidación lipídica (Albornoz et al., 2019; Liang et al., 2020; Zhang et al., 2021).

En este contexto, resulta necesario analizar integralmente el comportamiento de variables fisiológicas, bioquímicas y de calidad asociadas al daño por frío en frutos de aguacate Hass expuestos a distintos periodos de almacenamiento refrigerado. Este enfoque permitirá evaluar el comportamiento diferencial de indicadores relacionados con la progresión del daño y ampliar la comprensión de los mecanismos implicados en la respuesta al estrés y desarrollo de esta fisiopatía. Asimismo, aportará información potencialmente útil para el diseño de estrategias de conservación orientadas a preservar la calidad y prolongar la vida útil del fruto.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Material biológico y diseño experimental

El material vegetal utilizado fueron frutos de aguacate (*Persea americana*) cv. Hass, recolectados de huertos establecidos en Tochimilco, Puebla, México (18.891° N, 98.572° O, 1035 m de altitud). La selección de frutos se realizó directamente en campo considerando criterios de uniformidad y estado de madurez fisiológica (23 ± 1 % de materia seca), así como ausencia de daños mecánicos, síntomas de enfermedades o defectos visibles. Posteriormente, los frutos fueron transportados durante aproximadamente 3 h al laboratorio de análisis. Al arribo, los frutos se almacenaron durante 6 horas a temperatura ambiente para aclimatación, posteriormente se lavaron, desinfectaron (inmersión durante 15 min en una solución 0.2 g L^{-1} de NaClO) y se secaron con papel absorbente.

Para evaluar el comportamiento de variables fisiológicas, bioquímicas y de calidad asociadas al desarrollo del daño por frío, se establecieron condiciones de almacenamiento refrigerado previamente definidas para inducir estrés por bajas temperaturas. La temperatura de almacenamiento se fijó en 2 ± 1 °C con

humedad relativa de 85 %, estas condiciones se mantuvieron constantes y se manipuló únicamente el tiempo de exposición.

Los frutos se dividieron conforme a la estructura de un diseño factorial con disposición completamente al azar, con dos factores: tiempo de refrigeración (0, 9 y 14 días, se identificaron como A = sin refrigeración, M = refrigeración durante 9 días, y S = refrigeración durante 14 días) y tiempo de maduración a temperatura ambiente (0, 5 y 10 días a 23 ± 2 °C y 75 ± 5 % HR). Se obtuvieron nueve combinaciones de tratamiento (A0, A5, A10, M0, M5, M10, S0, S5 y S10), cada una con cinco repeticiones. Cada unidad experimental estuvo conformada por tres frutos de aguacate Hass.

3.2.2 Medición de parámetros de color y firmeza

Los parámetros de color L^* , a^* (coordenadas rojo/verde) y b^* (coordenadas amarillo/azul) se determinaron mediante un colorímetro (MiniScan XE Plus, HunterLab, serie 5348, EE. UU.), primero en el exocarpio y luego en el mesocarpio de dos puntos opuestos de la parte ecuatorial del fruto para cada muestra. L^* se tomó como luminosidad (L^*), el ángulo de tono (h°) y croma (C^*) se calcularon a partir de los valores a^* y b^* con las siguientes fórmulas:

$$h^\circ = \tan^{-1} \left(\frac{b^*}{a^*} \right); C^* = \sqrt{(a^*)^2 + (b^*)^2}$$

La firmeza se midió en el exocarpio y mesocarpio en dos puntos opuestos de la región ecuatorial del fruto, con ayuda de un analizador de textura (Texture Analyser TA-XT2i Serie 3834 Modelo XT2i, Stable Micro System, R. U.) utilizando una sonda de aguja y distancia de penetración de 0.005 m. Los resultados se expresaron como fuerza de compresión (N).

3.2.3 Medición de variables fisiológicas

Para medir la pérdida fisiológica de peso, se tomó el peso inicial (P_i) y el peso final (P_f) de cada fruto para cada tratamiento. Los resultados se reportan como

porcentaje de pérdida de peso acumulada. Las tasas de respiración y de producción de etileno, se determinaron mediante cromatografía de gases, la obtención de las muestras gaseosas se realizó como lo indica el método estático (Saltveit, 2019); se colocó un fruto en un recipiente con cierre hermético durante una hora, posteriormente con una jeringa (Agilent 5190-1531, EE. UU.) se tomó 1 mL de muestra gaseosa del espacio de cabeza y se inyectó en el puerto de inyección del cromatógrafo de gases (Agilent 7890B, EE. UU.), equipado con una columna capilar (Agilent 19095P-QO4PT, 30 m de largo, 0.530 mm de diámetro y 40 μm de espesor) las temperaturas de trabajo de la columna y de los detectores de ionización de flama (FID) y conductividad térmica (TCD) se establecieron en 100, 150 y 180 °C, respectivamente. Se utilizó nitrógeno como gas de arrastre, con flujo de 32.3 mL min⁻¹. Para calcular las tasas de respiración y producción de etileno se emplearon curvas estándar previamente elaboradas. Los resultados se expresan en mL de CO₂ Kg⁻¹ h⁻¹ para respiración y en μL de C₂H₄ Kg⁻¹ h⁻¹ para etileno.

3.2.4 Medición de actividad enzimática

Se determinó la actividad de las enzimas peroxidasa (EC. 1.11.1.7; POD) y catalasa (EC. 1.11.1.6). Primero se prepararon extractos de las muestras de cada tratamiento siguiendo la metodología propuesta por (Alia-Tejacal et al., 2005) con modificaciones. Se tomaron 30 g del mesocarpio de aguacate y se homogenizaron en una licuadora (15 s) con acetona grado reactivo (80 mL, previamente enfriada a -15 °C). La mezcla homogeneizada se filtró al vacío, los pasos de homogenización y filtrado se repitieron dos veces más. El polvo obtenido se dejó secar (23 $\pm$ 2 °C, en oscuridad, por 30 min). Finalmente, los extractos sólidos de aguacate se conservaron en un congelador (-20 °C) hasta su uso. Las proteínas solubles totales se determinaron mediante el protocolo de ensayo de Bradford (1976).

La actividad de la CAT se evaluó con el método descrito por Blackwell et al. (1990) con modificaciones. El extracto enzimático se preparó a partir de 0.1 g del

extracto sólido de aguacate y 5 mL de amortiguador Tris-HCl frío [Tris-HCl 0.1 M, pH 8.5 con polivinilpirrolidona (PVP, 1 % v/v)] con un homogeneizador de tejidos, la mezcla se centrifugó (17 000 g; 15 min; 4°C). Se preparó una mezcla de reacción [0.1 mL del extracto enzimático, 2.8 mL de Tris-HCl (0.01 M, pH 8.5), 0.1 mL de H₂O₂ (0.88 % de H₂O₂ en Tris-HCl 0.1 M)] que se colocó en una celda de cuarzo de 3 mL y se midió el cambio de absorbancia (240 nm durante 5 min). La actividad enzimática se reporta como unidades de actividad enzimática por miligramo de proteína (U 10⁶ Kg⁻¹ proteína). Una unidad de actividad CAT (U) se consideró como un cambio de 0.001 min⁻¹ en la A₂₄₀.

Para la enzima Peroxidasa, la actividad enzimática se evaluó siguiendo el método de Monarres-Cuevas et al. (2022) con modificaciones. El extracto enzimático se preparó a partir de 0.1 g del extracto sólido de aguacate (obtenido previamente) y 5 mL de amortiguador Tris-HCl frío [HCL 0.1 M, pH 7.1 con polivinilpirrolidona (PVP, 1 % v/v);] con un homogeneizador de tejidos después la mezcla se centrifugó (17 000 g; 15 min; 4°C). Se preparó una mezcla de reacción con volumen total de 3 mL [2.6 mL de buffer Tris-HCl (0.1 M, pH 7.1), 0.25 mL de guayacol (0.1 M), 0.1 mL de H₂O₂ (0.25 % v/v) y 0.05 mL del extracto enzimático. Se determinó el cambio de absorbancia a 460 nm durante 3 min. La actividad enzimática se reporta como unidades de actividad enzimática por miligramo de proteína (U 10⁶ Kg⁻¹proteína), donde una unidad de actividad POD (U) se consideró como un cambio de 0.001 min⁻¹ en la A₄₆₀.

3.2.5 Medición de la fuga de electrolitos y contenido de MDA

La fuga de electrolitos se determinó de acuerdo con la metodología propuesta por Kong et al. (2018) con modificaciones. Con un sacabocados de 13 mm de diámetro interno se obtuvieron 20 porciones circulares de 2 mm de espesor del mesocarpio. Los discos se colocaron en agua desionizada (20 mL, 15 min) para eliminar los residuos derivados del corte, luego los discos se pusieron en papel absorbente antes de colocarlos en agua desionizada (90 mL, 5 h), posteriormente se midió la conductividad eléctrica inicial (CE_i) con un conductímetro (HANNA

HI98129, EE. UU), después las muestras se pusieron a baño maría (95 °C, 30 min), se dejaron enfriar hasta 21 °C y se determinó nuevamente la conductividad eléctrica final (CE_f). Los resultados se reportan como porcentaje de electrolitos fugados FE (%).

La cantidad de malondialdehído (MDA) se determinó siguiendo la metodología de Uarrota et al. (2022) con modificaciones. Se tomó 0.1 g de mesocarpio molido de cada muestra, se homogeneizó con 5 mL de ácido tricloroacético (TCA, 10 % p/v) y se centrifugó (17 000 g; 15 min; 4°C), se tomó 1 mL del sobrenadante y se mezcló con 3 mL de ácido tiobarbitúrico (TBA, 0.5 % p/v disuelto en TCA al 20 % p/v). La mezcla se calentó (95 °C, 20 min), se enfrió inmediatamente en agua con hielo y se centrifugó (17 000 g; 15 min; 4°C), del sobrenadante se tomaron lecturas de absorbancia a 532 y 600 nm. La estimación del contenido de MDA se calculó aplicando la siguiente fórmula [$\mu\text{mol MDA equivalentes g}^{-1}$ peso de materia fresca (Pf)] = $(\Delta\text{abs} \cdot \text{FD} \cdot \text{V} \cdot 1000) / (\epsilon \cdot b \cdot w)$, donde: Δabs es la absorbancia corregida (532–600), DF es el factor de dilución, V es el volumen utilizado para la extracción (mL), ϵ es el coeficiente de extinción ($155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$), b es la trayectoria de luz (1 cm) y w es el peso de materia fresca (g).

3.2.6 Análisis de datos

Las muestras obtenidas en los distintos tiempos de refrigeración y almacenamiento se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA), y las diferencias significativas entre las medias de las variables se determinaron mediante la prueba HSD de Tukey, con un nivel de significancia de $p < 0.05$.

Con el fin de evaluar de manera integral la respuesta de los frutos bajo el diseño factorial (3×3), se aplicó análisis de componentes principales (ACP). Este enfoque multivariado permitió sintetizar la variabilidad de los atributos fisiológicos y de calidad, identificando los ejes principales de variación y agrupación de los tratamientos en el espacio factorial.

Los análisis estadísticos se realizaron en el entorno RStudio (v2026.5.0.218) utilizando el software R (v4.5.0).

3.3 Resultados y discusión

3.3.1 Atributos de color y firmeza

Los valores de los atributos de color: luminosidad (L^*), ángulo de tono (h°) y croma (C^*) se presentan en el Cuadro 1. La luminosidad indica el grado de claridad del color del fruto, valores altos indican mayor claridad. Respecto a este parámetro, los resultados mostraron que la L^* de los frutos tiende a disminuir conforme avanza la maduración.

Cuadro 1. Luminosidad (L^*), ángulo de tono (h°) croma (C^*) del exocarpio y mesocarpio de frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración ($2 \pm 1^\circ\text{C}$; 85 % de HR) durante 0 d (A), 9 d (M) y 14 d (S) seguido de maduración a temperatura ambiente ($22 \pm 1^\circ\text{C}$; $75 \pm 5\%$ RH) durante 0, 5 y 10 d.

Parámetros		Cáscara			Pulpa		
		0	5	10	0	5	10
Luminosidad (L^*)	A	35 ± 0.89^b	31.67 ± 0.13^b	28.12 ± 0.42^b	84.14 ± 0.69^b	81.41 ± 0.24^a	79.3 ± 0.8^a
	M	31.96 ± 0.3^a	28.77 ± 0.36^a	25.72 ± 0.2^a	82.57 ± 0.12^{ab}	80.23 ± 1.11^a	78.32 ± 0.68^a
	S	31.72 ± 0.48^a	27.55 ± 0.57^a	24.75 ± 0.83^a	81.72 ± 0.29^a	80.77 ± 0.37^a	77.91 ± 0.27^a
Croma (C^*)	A	16.78 ± 1.14^b	15.7 ± 1.09^b	17.53 ± 0.51^b	45.84 ± 0.75^b	44.41 ± 0.47^a	43.11 ± 0.31^b
	M	11.44 ± 1.08^a	8.34 ± 1.12^a	4.13 ± 0.28^a	44.59 ± 0.48^{ab}	42.23 ± 0.4^a	39.93 ± 0.48^a
	S	10.12 ± 0.81^a	9.67 ± 0.79^a	4.73 ± 0.48^a	42.57 ± 0.63^a	42.61 ± 0.95^a	39.37 ± 0.44^a
Hue (h°)	A	117.89 ± 0.37^b	115.84 ± 0.45^c	95.19 ± 3.23^b	96.81 ± 0.58^b	94.26 ± 0.24^b	92.48 ± 0.24^c
	M	105.54 ± 2.81^a	103.12 ± 3.06^a	50.21 ± 4.7^a	94.75 ± 0.48^a	92.09 ± 0.24^a	90.96 ± 0.47^a
	S	111.46 ± 1.6^{ab}	95.35 ± 1.57^b	58.14 ± 1.31^a	93.8 ± 0.48^a	91.51 ± 0.38^a	89.5 ± 0.26^b

Valores expresados como media $\pm$ desviación estándar de $n=5$ réplicas. Letras diferentes dentro de una misma columna, por cada parámetro, indican diferencias significativas según la prueba de Tukey HSD ($p \leq 0.05$).

La disminución de los valores de L^* durante la maduración postcosecha siguió el patrón fisiológico esperado en aguacate Hass (Sierra et al., 2019). Los frutos expuestos a refrigeración (tratamientos M y S) presentaron una reducción significativamente mayor de la luminosidad del exocarpio que el testigo (A), esto sugiere que el estrés térmico acelera el oscurecimiento del exocarpio. Las

alteraciones en la integridad de las membranas del exocarpio propician el contacto entre la polifenol oxidasa (PPO) y sus sustratos fenólicos, lo cual acelera el pardeamiento enzimático y la formación de melaninas (Chirinos et al., 2022, 2023). En el mesocarpio, L^* mostró la misma tendencia, pero no se tuvieron diferencias significativas entre tratamientos.

El oscurecimiento del mesocarpio en los tratamientos M y S es una señal temprana de daño por frío, las manchas oscuras o quemaduras superficiales reducen la reflectancia y generan valores más bajos de L^* (Guo et al., 2023). El exocarpio es la primera barrera frente al ambiente y el tejido responsable del intercambio gaseoso, quizá por eso es más susceptible a desórdenes oxidativos. Por otro lado, el mesocarpio no mostró diferencias significativas en L^* lo cual indica que fue menos afectado por la refrigeración. Esto es consistente con la naturaleza espaciotemporal del daño por frío descrita por Albornoz et al. (2019), quienes reportan que síntomas internos como el pardeamiento vascular o del mesocarpio aparecen más tarde o requieren un estrés más prolongado para volverse irreversibles. En el mesocarpio los valores de L^* disminuyeron al transcurrir el tiempo de maduración, pero no se observó diferencia significativa entre tratamientos, por lo que puede decirse que se debió a la maduración y al deterioro externo, esto apoya la propuesta de Chirinos et al. (2023) y Sierra et al. (2019) quienes mencionan que el exocarpio amortigua el estrés térmico y protege la homeostasis redox interna.

El C^* mide la intensidad o pureza del color. En los tratamientos A (A0, A5 y A10), esta variable no cambió significativamente durante la maduración, en ninguno de los tejidos evaluados, en los tratamientos M y S, disminuyó de forma significativa. Este comportamiento puede deberse a la inhibición de la síntesis de pigmentos propios de la madurez y a la pérdida de integridad de las membranas celulares, que facilita la acción de la polifenol oxidasa (PPO) sobre los fenoles y produce melaninas opacas que reducen la pureza del color (Zhang et al., 2021). El exocarpio, más expuesto al estrés térmico, presentó valores menores de C^*

desde el inicio de la maduración, mientras que el mesocarpio solo presentó valores menores al final de la maduración (Chirinos et al., 2023).

El comportamiento de L^* y C^* en el exocarpio se muestra en la Figura 1. El almacenamiento refrigerado provocó manchas oscuras en la superficie del fruto, las cuales fueron más notables a mayor tiempo de refrigeración.



Figura 1. Apariencia externa de frutos de aguacate Hass: a) en madurez fisiológica sin refrigeración después de b) 9 d y c) 14 d de almacenamiento en frío (2 ± 1 °C y 85 % HR).

Esta observación es consistente con los hallazgos de Guo et al. (2023) y Uarrota et al. (2020) quienes identificaron estas manchas oscuras o pardeamiento externo como uno de los síntomas primarios del daño por frío (CI) en aguacate Hass. Este deterioro gradual, representa un factor crítico para la calidad comercial y la aceptación del consumidor en la cadena de comercialización (Wu et al., 2024; Zhang et al., 2021).

El h° indica la tonalidad en el círculo cromático. Para el exocarpio del aguacate Hass en madurez fisiológica se reportan valores cercanos a $110-120^\circ$ (verde) y descienden a $85-95^\circ$ (púrpura-negro) conforme avanza la maduración; en el mesocarpio, el descenso va del verde hacia amarillos más intensos (Cox et al., 2004). Los datos del Cuadro 1 mostraron que h° disminuyó en todos los tratamientos durante la maduración, pero esa caída fue significativamente mayor

en los frutos con refrigeración previa. En frutos sin refrigeración, la transición de 120-140° hacia 100-110° corresponde al paso de verde de un fruto en madurez fisiológica a verde-amarillo característico del fruto en madurez comercial (Sierra et al., 2019). En frutos con refrigeración previa el descenso de los valores de h° fue más marcado, lo que apunta a oscurecimiento acelerado por daño fisiológico y no por maduración normal (Wu et al., 2024).

La disminución simultánea de h° y C^* causó una apariencia parda atribuida al estrés por frío y a la alteración en la síntesis de antocianinas y carotenoides, lo que indica que la refrigeración puede ralentizar el metabolismo y compromete la apariencia final del fruto. La pérdida de saturación y la disminución de h° son característicos del pardeamiento enzimático y alteraciones en la maduración (Sibeko et al., 2024). En esta investigación se encontró que los efectos se vuelven visibles durante la maduración, lo cual coincide con otras investigaciones que mencionan que el daño por frío es acumulativo e irreversible (Guo et al., 2023). Los resultados mostraron que la refrigeración previa modifica significativamente la evolución del color en aguacate Hass.

La firmeza del fruto mostró disminución progresiva a lo largo del tiempo de maduración, tanto en el exocarpio como en el mesocarpio. En el día 0, ambos tejidos presentaron valores iniciales elevados, pero el mesocarpio tuvo caída más rápida y marcada en comparación con el exocarpio. Los tratamientos evaluados siguieron la misma tendencia descendente, aunque con ligeras diferencias en la magnitud de la pérdida de firmeza (Figura 2). Estos resultados confirman que la pérdida de firmeza es un rasgo característico de la maduración, sin embargo, los valores indicaron que la pérdida de firmeza es significativamente mayor en frutos de tratamientos almacenados en refrigeración.

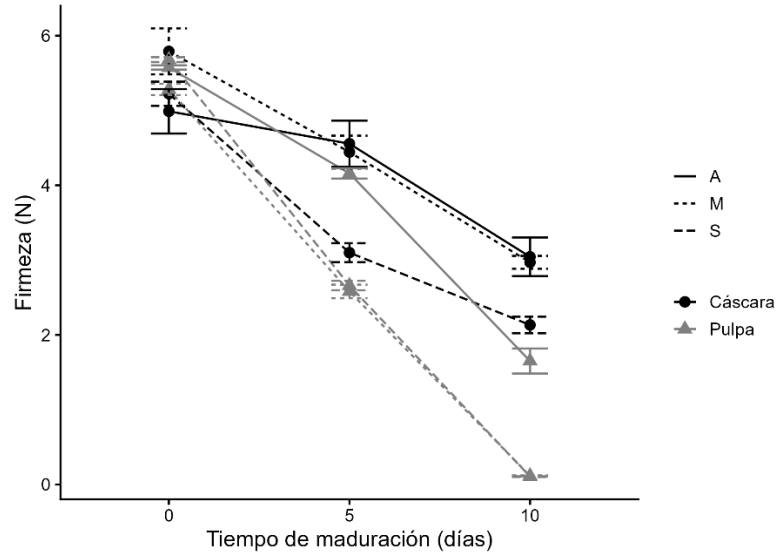


Figura 2. Firmeza de frutos de aguacate Hass expuestos a refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S) y posterior maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH) durante 0, 5 y 10 d. Las barras de error indican la desviación estándar ($n = 5$).

La disminución progresiva de la firmeza, observada en todos los tratamientos (A, M y S) es un rasgo fisiológico característico del proceso de maduración en frutos climatéricos como el aguacate (Defilippi et al., 2018; Pedreschi et al., 2019). Este proceso de ablandamiento es consecuencia de modificaciones estructurales en la pared celular, principalmente asociadas con hidrólisis de compuestos pécticos y remodelación de polisacáridos estructurales, incluyendo pectinas y componentes celulósicos (Li et al., 2024).

Durante el día 0 de maduración, los valores elevados de firmeza reflejaron madurez fisiológica en el que las estructuras celulares permanecieron íntegras. Sin embargo, a medida que avanzó la maduración, se activaron procesos enzimáticos relacionados con remodelación de pared celular, incluyendo enzimas como poligalacturonasa (PG), pectinmetilesterasa (PME) y β -galactosidasa, las cuales participan en procesos asociados con debilitamiento de la adhesión intercelular y pérdida progresiva de integridad estructural (Qin et al., 2024).

Los resultados mostraron que el mesocarpio presentó una pérdida de firmeza más rápida y pronunciada respecto al exocarpio. Este comportamiento podría explicarse por la elevada actividad metabólica del mesocarpio, donde ocurren intensamente procesos de degradación y remodelación de pectinas durante la maduración (Defilippi et al., 2018). En contraste, el exocarpio posee una estructura más compacta y resistente, cuya función protectora le permite mantener estabilidad mecánica durante un periodo más prolongado (Chirinos et al., 2023).

Se encontró que la pérdida de firmeza fue significativamente mayor en los frutos de los tratamientos M y S (refrigerados previamente), lo cual se atribuye a la inducción de daño por frío. Aunque tradicionalmente se usa la refrigeración para retrasar el ablandamiento (Sierra et al., 2019), cuando se superan los límites de tolerancia térmica, se producen desórdenes fisiológicos que resultan en ablandamiento excesivo o pérdida anormal de firmeza (Qin et al., 2024). Este fenómeno se fundamenta en varios mecanismos celulares como: la pérdida de integridad de la membrana, resultado de la modificación del estado físico de los lípidos inducida por el frío, esta modificación favorece la fuga de iones y disminución de la turgencia celular, lo que se manifiesta macroscópicamente como tejido más blando y colapsado. (Guo et al., 2023); desincronización enzimática, el estrés térmico puede desacoplar el equilibrio de las enzimas que degradan la pared celular (PG y PME), acelerando su acción una vez que el fruto se traslada a temperatura ambiente para madurar (Lika et al., 2026; Zhu et al., 2023); aceleración post-refrigeración, al retirar los frutos del frío, los procesos de senescencia pueden provocar una tasa acelerada, que precipita el deterioro en comparación con frutos que maduraron a temperatura ambiente (Albornoz et al., 2019, 2022). Los resultados indicaron que el ablandamiento en los tratamientos A es un proceso de maduración natural, pero en M y S es síntoma de deterioro irreversible, en el cual las condiciones de refrigeración inducidas modificaron la capacidad del sistema para regular la modificación de sus paredes celulares de forma natural.

3.3.2 Variables fisiológicas

Los frutos de los tratamientos A presentaron incremento progresivo en la pérdida de peso (Figura 3a), en contraste, los frutos previamente refrigerados (M y S) mostraron pérdidas significativamente mayores desde los primeros días de maduración, lo que indica que el almacenamiento en frío intensifica la deshidratación y acelera la pérdida de peso durante la fase de maduración. La pérdida de peso progresiva en los frutos del tratamiento A es un fenómeno esperado, ya que la temperatura influye directamente en los procesos metabólicos y en la transpiración del fruto una vez cosechado (De et al., 2024; Sierra et al., 2019). Sin embargo, la pérdida significativamente mayor en los frutos M y S desde el inicio sugiere una modificación estructural profunda. La pérdida de peso en los frutos está directamente relacionada con la pérdida de agua por transpiración y la velocidad depende del déficit de presión de vapor (DPV) que se da entre la presión de vapor del aire en los espacios intercelulares del tejido vegetal y el aire. El DPV está influenciado principalmente por la humedad relativa y temperatura (Duan et al., 2020). Cuando las condiciones de almacenamiento, principalmente tiempo y temperatura, no son las adecuadas para determinado fruto se provocan daños en la estructura celular lo cual propicia mayor pérdida de peso del producto (De et al., 2024).

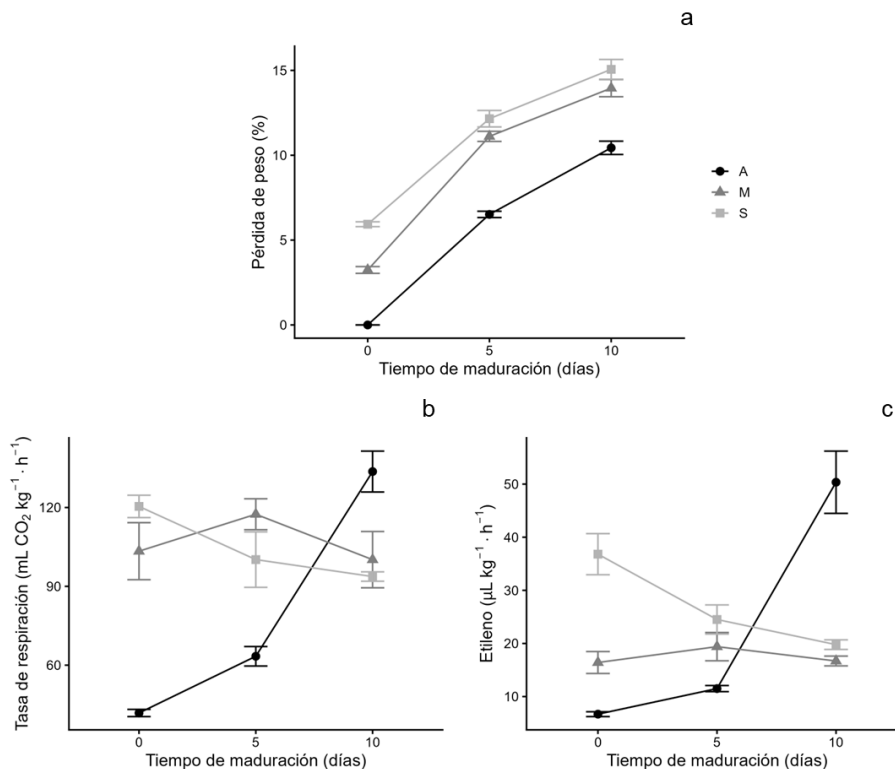


Figura 3. Evolución de a) la pérdida de peso acumulada, b) patrón respiratorio y c) producción de etileno en frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 días (S), seguidos de maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % HR) durante 0, 5 y 10 días. Las barras de error representan la desviación estándar ($n = 5$).

El patrón de respiración (Figura 3b) mostró ascenso marcado hacia el día 10 en los frutos A, pero no se alcanzó a observar descenso de la respiración, quizá porque éste se presenta después del décimo día de maduración. Mientras que frutos M y S tuvieron tasas de respiración significativamente más altas desde que salieron de refrigeración. Los aguacates del tratamiento M presentaron un ligero pico climatérico en el día 5 de maduración, mientras que los del S no lo presentaron. El comportamiento de los frutos A es el de un producto climatérico típico, donde el ascenso respiratorio hacia el día 10 refleja el incremento en la actividad mitocondrial necesario para sostener los procesos de maduración (Hurtado-Fernández et al., 2018; Ruiz-Aracil et al., 2024). En contraste, las tasas

respiratorias inusualmente altas en M y S al salir de refrigeración se explican como respuesta de estrés ante el daño acumulado (Albornoz et al., 2019). Aunque la respiración se suprime durante el frío, al trasladar el fruto a temperatura ambiente puede ocurrir un rápido incremento proporcional a la severidad del daño (Brizzolara et al., 2020). El hecho de que el tratamiento S tuviera la tasa más alta al inicio y no presentara pico sugiere que el frío intenso reconfiguró o dañó el metabolismo aeróbico, forzando posiblemente respiración anaeróbica debido a la disfunción mitocondrial (Albornoz et al., 2019).

Respecto a la síntesis de etileno (Figura 3c) en los frutos A aumentó de manera pronunciada al final del periodo de maduración, confirmando la activación del climaterio. Por el contrario, los frutos M y S mostraron niveles significativamente más altos al salir de refrigeración y no se observó el ascenso esperado, esto sugiere que la refrigeración modifica sustancialmente la capacidad de los tejidos para generar etileno en la fase de maduración. El etileno es el regulador principal de la maduración en frutos climatéricos como el aguacate (Perato et al., 2018). Mientras que frutos del tratamiento A mostraron la activación normal del sistema autocatalítico al final del periodo, los frutos M y S presentaron alteración importante. Los altos niveles iniciales pueden ser consecuencia de la activación de la producción de etileno "de estrés" o de herida debida a la refrigeración (Guo et al., 2023; Lakimova et al., 2024). Esto explica porque frutos de los tratamientos M y S al salir de refrigeración tuvieron tasas significativamente más altas que el control (A). Por otro lado, la ausencia de una curva típica de ascenso en las muestras M y S sugiere que la refrigeración excesiva provocó desincronización o un fallo en el programa genético de maduración (Albornoz et al., 2019). El estrés por frío puede dañar la capacidad de los tejidos para regular la síntesis de novo de enzimas biosintéticas (como ACS sintasa y ACO oxidasa), lo cual genera un fruto que tiene altos niveles de etileno por daño físico, pero que no puede completar su ciclo fisiológico normal (Bai et al., 2021; Belay & Caleb, 2022).

Estos resultados confirman que la refrigeración previa (M y S) no solo retrasó la maduración, sino que indujo daño fisiológico irreversible. La alta pérdida de peso confirma la ruptura de las barreras celulares, mientras que las irregularidades en la respiración y el etileno demuestran que el metabolismo del fruto fue desviado de su curso natural hacia una serie de eventos de deterioro, lo cual es consistente con la teoría de que el daño por frío es acumulativo y reconfigura la biología del fruto (Brizzolara et al., 2020).

3.3.3 Actividad de las enzimas CAT y POD

La catalasa (CAT), enzima esencial del sistema antioxidante es clave en la homeostasis redox, descompone el H_2O_2 en agua y oxígeno. En frutos con maduración normal, su actividad tiende a ser estable, lo que permite mitigar eficazmente la acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y preservar la integridad de los tejidos (Chirinos et al., 2023). Los frutos sin refrigeración (A) mantuvieron esa estabilidad durante los 10 días de maduración (Figura 4a). por el contrario, los frutos almacenados 9 (M) y 14 (S) días en frío tuvieron una caída significativa de la actividad enzimática, lo que señala que la refrigeración prolongada afecta la capacidad de detoxificación de ROS.

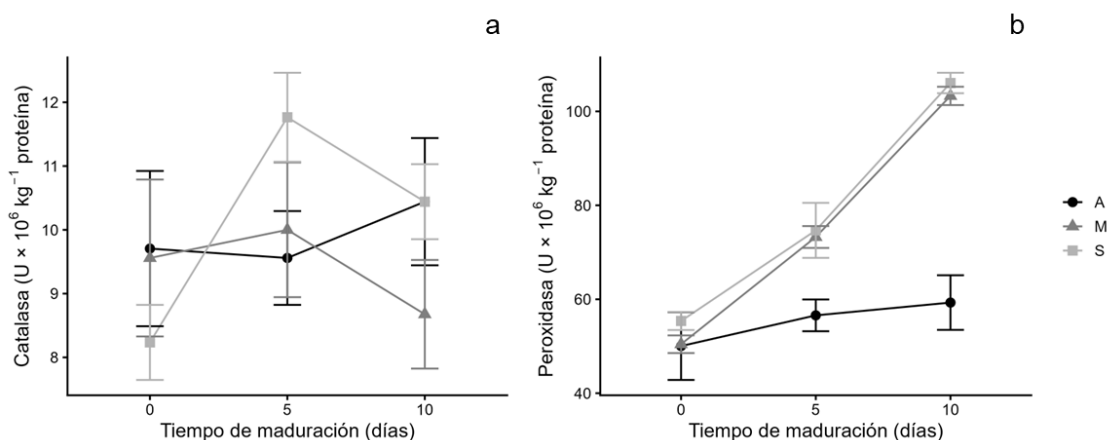


Figura 4. Actividad relativa de las enzimas a) catalasa y b) Peroxidasa en frutos de aguacate Hass durante el tiempo de maduración (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH, durante 0, 5 y 10 d) después de almacenamiento refrigerado (2 ± 1 °C; 85 % de

HR) durante 0 d (A), 9 d (M) y 14 d (S). Las barras de error indican la desviación estándar (n = 5).

La peroxidasa (POD) cataliza la reducción del H_2O_2 y participa en la lignificación de tejidos; su actividad tiende a aumentar durante el estrés por frío para reducir el daño oxidativo (Chowdhary & Alkan, 2025). En los frutos de los tratamientos A la POD incrementó moderadamente, acorde con la maduración normal. Sin embargo, en M y S el aumento fue más marcado durante la maduración, quizá se debe a la activación defensiva ante el estrés inducido por el frío.

En frutos con maduración normal (A), la actividad de CAT se mantuvo estable, lo que refleja una homeostasis redox funcional (Chirinos et al., 2023). Pero, en los frutos almacenados en frío (M y S) su actividad disminuyó significativamente. Esa reducción apunta al agotamiento progresivo del sistema antioxidante y a la vulnerabilidad celular ante la acumulación de peróxidos (Chirinos et al., 2022).

Diversos estudios han señalado que las alteraciones de la actividad de enzimas antioxidantes pueden estar relacionadas con modificaciones en mecanismos de respuesta al estrés oxidativo inducido por bajas temperaturas (Chirinos et al., 2022; Meitha et al., 2020). En este contexto, se piensa que el incremento de POD se debió a un mecanismo compensatorio para mantener la homeostasis celular bajo condiciones de estrés. Asimismo, debido a la participación de POD en procesos oxidativos asociados con metabolismo fenólico, el incremento observado también podría estar relacionado con alteraciones visuales como pardeamiento y oscurecimiento descritas previamente en los frutos sometidos a refrigeración (Uarrota et al., 2020).

En conjunto, los resultados sugieren que la exposición prolongada a refrigeración modificó la respuesta antioxidante en frutos de aguacate Hass, generando cambios en la actividad relativa de enzimas asociadas con regulación del estrés

oxidativo. Estas alteraciones podrían contribuir al desarrollo de procesos fisiológicos relacionados con daño por frío y deterioro de la calidad del fruto.

3.3.4 Indicadores de la integridad de la membrana celular

La fuga de electrolitos (FE) es un indicador ampliamente utilizado para evaluar la integridad de la membrana celular (Liang et al., 2020), valores bajos reflejan membranas funcionales estructuralmente, mientras que un aumento progresivo señala pérdida de permeabilidad y posibles alteraciones en la organización celular (Albornoz et al., 2019; Saltveit, 2002). Por otra parte, el contenido de malondialdehído (MDA) es considerado un marcador indirecto de peroxidación lipídica y se utiliza frecuentemente para estimar el grado de daño oxidativo asociado con procesos de estrés celular (Vincent et al., 2023). En los frutos A, FE y MDA se mantuvieron bajos en las etapas iniciales y aumentaron hacia el final de la maduración, este patrón es coherente con el deterioro fisiológico del climaterio (Figura 5). En M y S, ambos parámetros fueron mayores desde los primeros días, lo que apunta a daño prematuro en membranas y mayor acumulación de productos oxidativos.

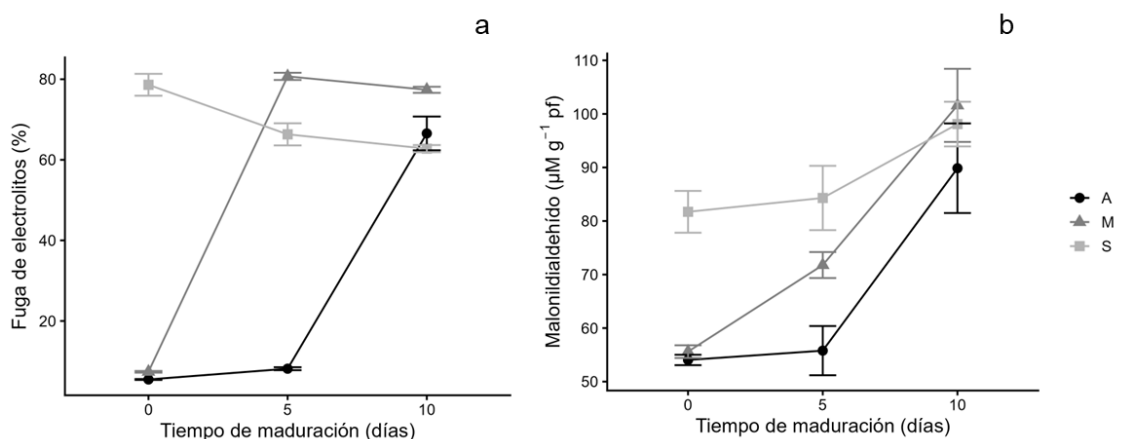


Figura 5. Indicadores de daño celular de frutos de aguacate Hass almacenados en refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR) durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S) y posterior maduración a temperatura ambiente (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH) durante 0, 5 y 10 d. a) fuga de electrolitos (FE) y b) contenido de malondialdehído (MDA). Las barras de error indican la desviación estándar (n = 5).

En los frutos del tratamiento A la FE y acumulación de malondialdehído (MDA) presentaron un comportamiento característico de deterioro fisiológico natural, conforme con procesos de senescencia y fase climatérica del aguacate (Chirinos et al., 2022; Liang et al., 2020). Los valores más altos de FE y MDA se presentaron en frutos previamente refrigerados (M y S) desde el inicio de la maduración, esto confirma que la alteración estructural de las membranas celulares es el efecto inicial del daño por frío (Zhang et al., 2021).

Bioquímicamente, el frío induce una transición de fase en los lípidos de membrana que pasan de un estado cristalino líquido y flexible a gel sólido y rígido (Wu et al., 2024). Este cambio físico genera grietas o canales en la bicapa lipídica, lo que aumenta considerablemente la permeabilidad y facilita la salida masiva de iones y metabolitos hacia el espacio intercelular, manifestándose como un incremento prematuro en la fuga de electrolitos (Aghdam et al., 2018).

Los valores más altos de MDA en M y S indican mayor peroxidación lipídica de los ácidos grasos poliinsaturados (Albornoz et al., 2019). Ese desbalance redox se debe a que la exposición prolongada al frío, especialmente en S, eleva las ROS por encima de la capacidad de detoxificación del sistema antioxidante (Chirinos et al., 2023). El MDA acumulado degrada la integridad de la membrana y acelera el colapso celular (Chirinos et al., 2022).

La aparición de estos marcadores, en los frutos previamente refrigerados, se presentó desde el inicio de la maduración, esto confirma que el daño por frío es acumulativo y progresivo e influye en la capacidad del tejido para conducir la maduración fisiológica normal al regresar a temperatura ambiente (Fu et al., 2026). Los resultados obtenidos apuntan a que la refrigeración prolongada altera de forma irreversible la arquitectura celular del aguacate, dejando a las células vulnerables al ataque oxidativo y provocando una desorganización metabólica

que antecede y fundamenta los síntomas visuales del deterioro (Liang et al., 2020; Vincent et al., 2023).

3.3.5 Análisis de componentes principales (ACP)

Para explorar patrones multidimensionales asociados con la fisiología poscosecha, metabolismo oxidativo y atributos de calidad del aguacate Hass, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando los datos generados bajo el diseño factorial de tiempo de refrigeración (A = 0 d, M = 9 d y S = 14 d) y tiempo de maduración a temperatura ambiente (0, 5 y 10 d). Los dos primeros componentes principales (Dim-1 y Dim-2) explicaron conjuntamente el 75.6 % de la variabilidad total, proporción que permitió una adecuada representación de las relaciones entre tratamientos y variables evaluadas. El componente principal 1 (Dim-1) explicó el 61.9 % de la variación, mientras que Dim-2 explicó un 13.7 % adicional (Figura 6).

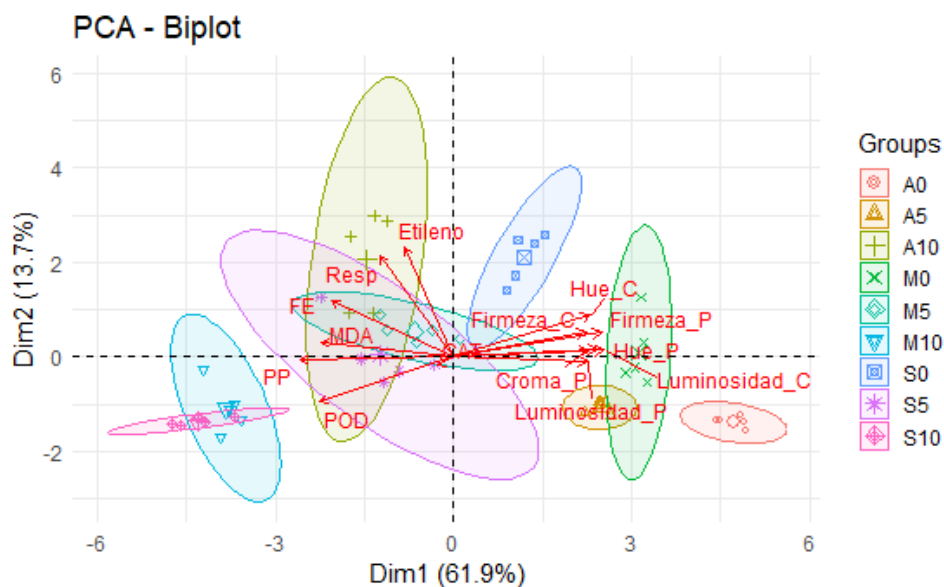


Figura 6. Análisis de componentes principales (ACP) de los tratamientos combinados de tiempo de refrigeración (2 ± 1 °C; 85 % de HR, durante 0 (A), 9 (M) y 14 d (S)) y tiempo de maduración (22 ± 1 °C; 75 ± 5 % RH, durante 0, 5 y 10 d). El biplot muestra la distribución de los tratamientos en el espacio definido por los dos primeros componentes, junto con los vectores de las variables fisiológicas, metabólicas y de calidad.

Las correlaciones y niveles de significancia se presentan en el Cuadro 2. En el extremo positivo de Dim-1 se agruparon variables asociadas a la calidad del fruto como la luminosidad del exocarpio ($r = 0.95$; $p < 0.001$), firmeza del mesocarpio ($r = 0.93$; $p < 0.001$) y ángulo de tono Hue del mesocarpio y exocarpio ($r = 0.90$; $r = 0.86$; $p < 0.001$). Estas variables, se asociaron claramente a los tratamientos A0, A5 y M0 caracterizados por frutos en estados tempranos de maduración o que presentan daño, como lo demuestra su proyección en el biplot hacia la derecha del eje Dim 1.

Cuadro 2. Correlaciones y valores de significancia de las variables con las dos primeras dimensiones del análisis de componentes principales (ACP). Los valores de $p < 0.05$ indican asociaciones significativas.

Componente	Variable	R ²	<i>p.value</i>
Dim1	Luminosidad_C	0.94809999	5.10E-23
Dim1	Firmeza_P	0.93153769	1.66E-20
Dim1	Hue_P	0.89905515	5.05E-17
Dim1	Hue_C	0.85764629	5.32E-14
Dim1	Croma_P	0.84774959	2.03E-13
Dim1	Luminosidad_P	0.84337359	3.57E-13
Dim1	Firmeza_C	0.83231557	1.38E-12
Dim1	Croma_C	0.66197085	7.35E-07
Dim1	Etileno	-0.30491928	0.04168144
Dim1	Resp	-0.46434637	0.00131265
Dim1	FE	-0.7702843	6.14E-10
Dim1	MDA	-0.83398426	1.13E-12
Dim1	POD	-0.83772942	7.21E-13
Dim1	PP	-0.95872666	4.12E-25
Dim2	Etileno	0.86629036	1.52E-14
Dim2	Resp	0.79497071	6.97E-11
Dim2	FE	0.43823409	0.00260432
Dim2	Hue_C	0.32753487	0.028069
Dim2	POD	-0.34803101	0.01914319

_C = en exocarpio

_P = en mesocarpio

Resp = tasa de respiración

FE = fuga de electrolitos

MDA = malondialdehído

POD = enzima peroxidasa

PP = pérdida de peso

La fuerte correlación positiva de Dim1 con la firmeza y el color indica que este componente representa el estado de conservación de la pared celular y de los pigmentos. Este resultado concuerda con lo reportado por Defilippi et al. (2018) y Sierra et al. (2019) quienes encontraron que, durante la maduración del aguacate, la pérdida de firmeza se asocia con la acción de enzimas PG, PME (involucradas en la degradación de la pared celular) y con la disminución del contenido de clorofilas, que conlleva a la reducción de la luminosidad y del ángulo Hue (Cox et al., 2004; Sierra et al., 2019).

Por otro lado, el extremo negativo de Dim-1 se correlacionó significativa y negativamente con variables metabólicas y fisiológicas. Específicamente, la fuga de electrolitos (FE: $r = -0.77$; $p < 0.001$), el contenido de malondialdehído (MDA: $r = -0.83$; $p < 0.001$) y actividad de la enzima peroxidasa (POD; $r = -0.84$; $p < 0.001$); indican procesos de peroxidación lipídica y la activación de mecanismos enzimáticos de defensa y senescencia (Chirinos et al., 2022; Uarrota et al., 2020). La pérdida de peso (PP: $r = -0.96$; $p < 0.001$) mostró la mayor carga negativa, esto apunta a que la deshidratación progresiva constituye la manifestación física más evidente del colapso celular (Guzmán-Armenteros et al., 2025). La tasa de respiración (Resp: $r = -0.46$; $p < 0.01$) y la producción de etileno ($r = -0.30$; $p < 0.05$) también contribuyeron a este eje, esto indica incremento de la actividad catabólica (Flores et al., 2020; Saltveit, 2019). Después de 9 y 14 días en frío y maduración posterior a temperatura ambiente, los frutos de los tratamientos M5, M10, S5 y S10 se proyectaron hacia el cuadrante negativo de Dim-1, relacionado con las variables que indican estrés oxidativo, pérdida de agua y senescencia, cuyo efecto influye en la firmeza y color (Camacho-Vázquez et al., 2024; Olivares et al., 2024). La refrigeración prolongada y la maduración posterior también deterioran la membrana celular (Liang et al., 2020): el incremento de MDA y POD refleja peroxidación lipídica y pérdida de compartimentalización, dos procesos que aceleran el deterioro poscosecha (Chirinos et al., 2023). M10 y S10

concentran los valores más extremos de ambos marcadores, lo que apunta a daño oxidativo irreversible por refrigeración prolongada (Fu et al., 2026; Tomita et al., 2023).

El componente Dim-2 discriminó principalmente en función de la actividad fisiológica vinculada al pico climatérico. Las variables con mayor contribución positiva fueron producción de etileno ($r = 0.87$; $p < 0.001$), tasa de respiración ($r = 0.79$; $p < 0.001$) y FE ($r = 0.44$; $p < 0.01$). De manera notable, la actividad de la POD ($r = -0.35$; $p < 0.05$) presentó una contribución negativa a esta dimensión. Dim-2 discrimina la fase de máxima elevación del climaterio de la fase de daño oxidativo observada en Dim-1, donde POD, como enzima de defensa y lignificación, alcanza su pico en etapas más tardías de la maduración (Chirinos et al., 2022, 2023; Chowdhary & Alkan, 2025). A lo largo de Dim-2 se aprecia una trayectoria asociada al tiempo de maduración: M5, S5 y A10 se ubicaron en valores positivos, coinciden con el pico climatérico de la Figura 4b; en los frutos refrigerados, esto apunta a una activación metabólica derivada del estrés térmico. Los frutos en madurez fisiológica (A0, A5) y los que al décimo día ya habían superado el pico hacia la senescencia (S10 y M10) se ubicaron en el lado negativo del componente.

En conjunto, el ACP descompone la respuesta fisiológica del aguacate Hass en dos ejes ortogonales, con base en las condiciones de manejo poscosecha establecidas para esta investigación, el componente 1 se vinculó al deterioro irreversible de la calidad estimulado por estrés oxidativo y deshidratación, derivado del tiempo de almacenamiento en frío; mientras que Dim-2, se asoció con el metabolismo climatérico, determinado por el tiempo de maduración. La clara separación espacial de los tratamientos en el biplot confirma que tanto el tiempo de refrigeración como de maduración ejercen un control significativo y diferenciado en la fisiología del fruto.

3.4 Conclusiones

El almacenamiento refrigerado prolongado modificó significativamente la respuesta fisiológica, bioquímica y de calidad de frutos de aguacate Hass, propiciando alteraciones asociadas con el desarrollo de daño por frío y afectando procesos relacionados con la maduración posterior del fruto.

El oscurecimiento del exocarpio y la pérdida de firmeza fueron los primeros signos del desarrollo de esta fisiopatía. Los cambios en respiración y producción de etileno indicaron que el almacenamiento refrigerado altera el comportamiento fisiológico del fruto durante la maduración.

La fuga de electrolitos, el contenido de malondialdehído y la actividad de enzimas antioxidantes reflejaron cambios en la integridad celular y el estrés oxidativo durante el almacenamiento y la maduración. El exocarpio y el mesocarpio respondieron de forma distinta al estrés térmico, el exocarpio mostró alteraciones en la etapa inicial de la maduración mientras que en el mesocarpio solo se hicieron evidentes en etapas más avanzadas.

Estos hallazgos profundizan el conocimiento de los mecanismos fisiológicos y bioquímicos del daño por frío en aguacate Hass y aportan información útil para identificar indicadores de esta fisiopatía y orientar estrategias de manejo poscosecha.

3.5 Literatura citada

- Aghdam, M. S., Jannatizadeh, A., Luo, Z., & Paliyath, G. (2018). Ensuring sufficient intracellular ATP supplying and friendly extracellular ATP signaling attenuates stresses, delays senescence and maintains quality in horticultural crops during postharvest life. *Trends in Food Science & Technology*, 76, 67–81. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.04.003>
- Albornoz, K., Cantwell, M. I., Zhang, L., & Beckles, D. M. (2019). Integrative analysis of postharvest chilling injury in cherry tomato fruit reveals contrapuntal spatio-temporal responses to ripening and cold stress. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38877-0>

- Albornoz, K., Zhou, J., Yu, J., & Beckles, D. M. (2022). Dissecting postharvest chilling injury through biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology*, 78, 102790. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.copbio.2022.102790>
- Alia-Tejacal, I., Colinas-León, M. T., & Soto-Hernández, R. M. (2005). Daños por frío en zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore and Stearn). II. Cambios en fenoles totales y actividad enzimática. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 28(1), 25. <https://doi.org/10.35196/rfm.2005.1.25>
- Bai, C., Zheng, Y., Watkins, C. B., Fu, A., Ma, L., Gao, H. W., Yuan, S., Zheng, S., Gao, L., Wang, Q., Meng, D., & Zuo, J. (2021). Revealing the specific regulations of brassinolide on tomato fruit chilling injury by integrated multi-omics. *Frontiers in Nutrition*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnut.2021.769715>
- Belay, Z. A., & Caleb, O. J. (2022). Role of integrated omics in unravelling fruit stress and defence responses during postharvest: A review. *Food Chemistry: Molecular Sciences*, 5, 100118. <https://doi.org/10.1016/J.FOCHMS.2022.100118>
- Blackwell, R. D., Murray, A. J. S., & Lea, P. J. (1990). Enzymes of the photorespiratory carbon pathway. In P. J. Lea (Ed.), *Methods in Plant Biochemistry* (Vol. 3, pp. 129–144). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-461013-2.50015-0>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Brizzolara, S., Manganaris, G. A., Fotopoulos, V., Watkins, C. B., & Tonutti, P. (2020). Primary metabolism in fresh fruits during storage. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 11). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00080>
- Camacho-Vázquez, C., Elizalde-Contreras, J. M., Reyes-Soria, F. A., Monribot-Villanueva, J. L., Guerrero-Analco, J. A., Juárez-Escobar, J., Velázquez-López, O., Meza-Menchaca, T., Bojórquez-Velázquez, E., Zamora-Briseño, J. A., Ramírez-Vázquez, M., González Barrenechea, G. A., Ibarra-Laclette, E., & Ruiz-May, E. (2024). Towards characterization of Hass avocado peel and pulp proteome during postharvest shelf life. *Proteomes*, 12(4). <https://doi.org/10.3390/proteomes12040028>
- Chirinos, R., Delgado-Pariona, J., Aguilar-Galvez, A., Figueroa-Merma, A., Pacheco-Ávalos, A., Campos, D., & Pedreschi, R. (2023). Postharvest storage differentially modulates the enzymatic and non-enzymatic antioxidant system of the exocarp and mesocarp of Hass avocado: Implications for disorders. *Plants*, 12(23). <https://doi.org/10.3390/plants12234008>
- Chirinos, R., Ramon, K., Mendoza, M., Figueroa-Merma, A., Pacheco-Ávalos, A., Campos, D., & Pedreschi, R. (2022). Effect of prolonged cold storage on the dynamics of the enzymatic and non-enzymatic antioxidant system in the mesocarp of avocado (*Persea americana*) cv. Hass: Relationship with oxidative processes. *Horticulturae*, 8(10). <https://doi.org/10.3390/horticulturae8100880>

- Chowdhary, P., & Alkan, N. (2025). Induction of fresh produce defense response: Mechanism, challenges, and future directions. *Postharvest Biology and Technology*, 227, 113610. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2025.113610>
- Cox, K. A., McGhie, T. K., White, A., & Woolf, A. B. (2004). Skin colour and pigment changes during ripening of 'Hass' avocado fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 31(3), 287–294. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2003.09.008>
- De, S., Banerjee, S., & Banerjee, S. (2024). Managing postharvest losses of vegetables and fruits: A methodological review. In *Recent Advances in Food, Nutrition and Agriculture* (Vol. 15, Number 2, pp. 138–162). Bentham Science Publishers. <https://doi.org/10.2174/012772574X280698231221203313>
- Defilippi, B. G., Ejsmentewicz, T., Covarrubias, M. P., Gudenschwager, O., & Campos-Vargas, R. (2018). Changes in cell wall pectins and their relation to postharvest mesocarp softening of “Hass” avocados (*Persea americana* Mill.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 128, 142–151. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.05.018>
- Duan, Y., Wang, G. B., Fawole, O. A., Verboven, P., Zhang, X. R., Wu, D., Opara, U. L., Nicolai, B., & Chen, K. (2020). Postharvest precooling of fruit and vegetables: A review. *Trends in Food Science & Technology*, 100, 278–291. <https://doi.org/10.1016/J.tifs.2020.04.027>
- Flores, N. R., Veloz, C. S., Reyes, D. S., Jiménez, A. L., Guadarrama, S. V., Guzmán, M. E. R., & Franco, S. H. C. (2020). Postharvest ripening of Hass and Mendez avocado fruits treated with ethephon. *Acta Agronomica*, 69(4), 275–284. <https://doi.org/10.15446/acag.v69n4.89994>
- Fu, X., Li, F., Li, Y., Li, X., & Zhang, X. (2026). The efficacy of glycine betaine treatment in alleviating chilling injury in postharvest fruit and vegetables: A systematic review and meta-analysis of recent advances. *Postharvest Biology and Technology*, 238, 114360. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2026.114360>
- Guo, X., Tseung, C., Zare, A., & Liu, T. (2023). Hyperspectral image analysis for the evaluation of chilling injury in avocado fruit during cold storage. *Postharvest Biology and Technology*, 206, 112548. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2023.112548>
- Guzmán-Armenteros, T. M., Echeverría, A., Ruales, J., Ruiz-Medina, M., & Ramos-Guerrero, L. (2025). Enhancing the postharvest stability of Hass avocado through vacuum impregnation with antioxidants. *Foods*, 14(21). <https://doi.org/10.3390/foods14213633>
- Hurtado-Fernández, E., Fernández-Gutiérrez, A., & Carrasco-Pancorbo, A. (2018). Avocado fruit—*Persea americana*. *Exotic Fruits Reference Guide*, 37–48. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-803138-4.00001-0>

- Kong, X., Wei, B., Gao, Z., Zhou, Y., Shi, F., Zhou, X., Zhou, Q., & Ji, S. (2018). Changes in membrane lipid composition and function accompanying chilling injury in bell peppers. *Plant and Cell Physiology*, 59(1), 167–178. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx171>
- Lakimova, E. T., Ty, A. J., Hertog, M. L. A. T. M., Nicolaï, B. M., & Woltering, E. J. (2024). Programmed cell death and postharvest deterioration of fresh horticultural products. *Postharvest Biology and Technology*, 214, 113010. <https://doi.org/10.1016/J.postharvbio.2024.113010>
- Li, R., Rosado-Souza, L., Sampathkumar, A., & Fernie, A. R. (2024). The relationship between cell wall and postharvest physiological deterioration of fresh produce. *Plant Physiology and Biochemistry*, 210, 108568. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108568>
- Liang, S. M., Kuang, J. F., Ji, S. J., Chen, Q. F., Deng, W., Min, T., Shan, W., Chen, J. Y., & Lu, W. J. (2020). The membrane lipid metabolism in horticultural products suffering chilling injury. In *Food Quality and Safety* (Vol. 4, Number 1, pp. 9–14). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/fqsafe/fyaa001>
- Lieu, M. D., Phuong, T. V., Nguyen, T. T. B., Dang, T. K. T., & Nguyen, T. H. (2024). A review of preservation approaches for extending avocado fruit shelf-life. *Journal of Agriculture and Food Research*, 16, 101102. <https://doi.org/10.1016/J.JAFR.2024.101102>
- Lika, R., Socheata, C., & Sokra, I. (2026). Attribution-share alike 4.0 International CC BY-SA 4.0 72 regulatory role of cell wall-modifying enzymes in fruit softening and texture development: A comprehensive review. *Journal of Agriculture and Technology*, 2(1), 72–78. <https://doi.org/10.5281/zenodo.17958893>
- Meitha, K., Pramesti, Y., & Suhandono, S. (2020). Reactive oxygen species and antioxidants in postharvest vegetables and fruits. In *International Journal of Food Science* (Vol. 2020). Hindawi Limited. <https://doi.org/10.1155/2020/8817778>
- Monarres-Cuevas, O., Alia-Tejacal, I., Pérez-Arias, G. A., López-Martínez, V., Juárez-Lopez, P., Valle-Guadarrama, S., & Rodríguez-Verastegui, L. L. (2022). Physical, chemical, and physiological characterization of chilling injury in soursop fruit (*Annona muricata* L.). *Postharvest Biology and Technology*, 193, 112052. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2022.112052>
- Olivares, D., Ulloa, P. A., Vergara, C., Hernández, I., García-Rojas, M. Á., Campos-Vargas, R., Pedreschi, R., & Defilippi, B. G. (2024). Effects of delaying the storage of ‘Hass’ avocados under a controlled atmosphere on skin color, bioactive compounds and antioxidant capacity. *Plants*, 13(11). <https://doi.org/10.3390/plants13111455>
- Pedreschi, R., Uarrotta, V., Fuentealba, C., Alvaro, J. E., Olmedo, P., Defilippi, B. G., Meneses, C., & Campos-Vargas, R. (2019). Primary metabolism in avocado fruit. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 10). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00795>

- Perato, S. M., Martínez-Zamora, M. G., Salazar, S. M., & Díaz-Ricci, J. C. (2018). The elicitor AsES stimulates ethylene synthesis, induce ripening and enhance protection against disease naturally produced in avocado fruit. *Scientia Horticulturae*, 240, 288–292. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.06.030>
- Qin, J., Chen, X., Tang, X., Shao, X., Lai, D., Xiao, W., Zhuang, Q., Wang, W., & Dong, T. (2024). Near-freezing temperature suppresses avocado (*Persea americana* Mill.) fruit softening and chilling injury by maintaining cell wall and reactive oxygen species metabolism during storage. *Plant Physiology and Biochemistry*, 210, 108621. <https://doi.org/10.1016/j.plaphi.2024.108621>
- Ramos-Aguilar, A. L., Ornelas-Paz, J., Tapia-Vargas, L. M., Ruiz-Cruz, S., Gardea-Béjar, A. A., Yahia, E. M., Ornelas-Paz, J. de J., & Ibarra-Junquera, V. (2019). The importance of the bioactive compounds of avocado fruit (*Persea americana* Mill) on human health. *Biotechnia*, 21(3), 154–162. <https://doi.org/https://doi.org/10.18633/biotechnia.v21i3.1047>
- Ruiz-Aracil, M. C., Valverde, J. M., Ilea, M. I. M., Valero, D., Castillo, S., & Guillén, F. (2024). Innovative postharvest management for Hass avocado at the preclimacteric stage: A combined technology with GABA and 1-MCP. *Foods*, 13(16). <https://doi.org/10.3390/foods13162485>
- Salazar-López, N. J., Domínguez-Avila, J. A., Yahia, E. M., Belmonte-Herrera, B. H., Wall-Medrano, A., Montalvo-González, E., & González-Aguilar, G. A. (2020). Avocado fruit and by-products as potential sources of bioactive compounds. *Food Research International*, 138, 109774. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109774>
- Saltveit, M. E. (2002). The rate of ion leakage from chilling-sensitive tissue does not immediately increase upon exposure to chilling temperatures. *Postharvest Biology and Technology*, 26(3), 295–304. [https://doi.org/10.1016/S0925-5214\(02\)00049-2](https://doi.org/10.1016/S0925-5214(02)00049-2)
- Saltveit, M. E. (2019). Respiratory metabolism. In *Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetables* (pp. 73–91). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813278-4.00004-X>
- Serrano-García, I., Hurtado-Fernández, E., Gonzalez-Fernandez, J. J., Hormaza, J. I., Pedreschi, R., Reboredo-Rodríguez, P., Figueiredo-González, M., Olmo-García, L., & Carrasco-Pancorbo, A. (2022). Prolonged on-tree maturation vs. cold storage of Hass avocado fruit: Changes in metabolites of bioactive interest at edible ripeness. *Food Chemistry*, 394, 133447. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133447>
- Sibeko, D. S., Shikwambana, K., & Mathaba, N. (2024). Effect of ripening temperature on early-season ‘Hass’ avocado fruit exocarp colour development and pigmentation during ripening. *Horticultural Science*, 51(2), 152–159. <https://doi.org/10.17221/72/2023-HORTSCI>
- Sierra, N. M., Londoño, A., Gómez, J. M., Herrera, A. O., & Castellanos, D. A. (2019). Evaluation and modeling of changes in shelf life, firmness and color of ‘Hass’

- avocado depending on storage temperature. *Food Science and Technology International*, 25(5), 370–384. <https://doi.org/10.1177/1082013219826825>
- Tomita, S., Ando, Y., Watanabe, T., & Nagata, M. (2023). Physical, chemical, and physiological characterization of the reactions preceding chilling injury–induced cell membrane damage in cucumber. *Postharvest Biology and Technology*, 201, 112349. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2023.112349>
- Uarrota, V. G., Hernández, I., Ponce, E., Bauer, C. M., Maraschin, M., & Pedreschi, R. (2022). Metabolic profiling and biochemical analysis of stored Hass avocado fruit by GC-MS and UHPLC-UV-VIS revealed oxidative stress as the main driver of ‘blackspot’ physiological disorder. *International Journal of Food Science and Technology*, 57(12), 7896–7916. <https://doi.org/10.1111/ijfs.16145>
- Uarrota, V. G., Hernandez, I., Ponce Guequen, E., Vidal Cruz, J., Fuentealba, C., Defilippi, B. G., Lindh, V., Zulueta, C., Chirinos, R., Campos, D., & Pedreschi, R. (2020). Unravelling factors associated with ‘blackspot’ disorder in stored Hass avocado (*Persea americana* Mill) fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 95(6), 804–815. <https://doi.org/10.1080/14620316.2020.1763860>
- Vincent, C., Mirabent, C., & Munné-Bosch, S. (2023). Lipid peroxidation and lipid-soluble antioxidants as quality control markers in cold-stored fruit for establishing commercial acceptability in Bacon avocados. *Food Control*, 143, 109312. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.109312>
- Wu, J., Tang, R., & Fan, K. (2024). Recent advances in postharvest technologies for reducing chilling injury symptoms of fruits and vegetables: A review. *Food Chemistry: X*, 21, 101080. <https://doi.org/10.1016/j.fochx.2023.101080>
- Xu, H. Y., Chen, Y. Y., Wang, L. Bin, Xie, Z. H., Gu, C., & Zhang, S. L. (2018). Transcriptome analysis reveals a regulation of ethylene-induced post-harvest senescence in pear fruit. *Scientia Horticulturae*, 240, 585–591. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.05.019>
- Zhang, W., Jiang, H., Cao, J., & Jiang, W. (2021). Advances in biochemical mechanisms and control technologies to treat chilling injury in postharvest fruits and vegetables. *Trends in Food Science & Technology*, 113, 355–365. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.05.009>
- Zhu, Y., Du, M., Zhao, J., & Dong, X. (2023). The role of nitric oxide in defending against chilling stress in postharvest crops. *Food Bioscience*, 56, 103351. <https://doi.org/10.1016/j.fbio.2023.103351>

4. ANÁLISIS DEL TRANSCRIPTOMA DE AGUACATE HASS SOMETIDO A ESTRÉS POR FRÍO

Resumen

Se empleo un análisis de RNA-Seq de alto rendimiento para investigar los perfiles de expresión de frutos de aguacate Hass (*Persea americana* Mill. cv Hass) en tres condiciones frutos en madurez fisiológica (T), en madurez comercial (TC) y en madurez comercial post-refrigeración (F) para investigar los mecanismos moleculares del desarrollo de daños por frío durante el almacenamiento a baja temperatura. Se obtuvieron un total de 43.4 Gb de datos limpios. Se generaron perfiles transcriptómicos diferenciados entre las tres condiciones (TvsTC, TvsF y TCvsF). En la condición F se activan genes relacionados con defensa, estrés oxidativo, reparación celular y síntesis de metabolitos secundarios. Los genes regulados se agrupan en categorías funcionales amplias como proceso biológico, metabólico y componente celular. Se encontró alta proporción de genes sin anotación (NA), lo cual sugiere un potencial para descubrimientos funcionales futuros. Las rutas KEGG más frecuentes reflejan reorganización bioquímica y estructural del fruto, incluyendo metabolismo primario, síntesis de compuestos especializados, actividad ribosomal y reparación del ADN. La arquitectura proteica de los genes regulados estuvo representada por dominios Pfam PPR, LRR, WD40 y PRM_150, lo que indica que la respuesta poscosecha involucra no solo cambios en la expresión génica, sino también en la funcionalidad proteica. En conjunto, la integración de todos los niveles de análisis transcriptómico, funcional y estructural permite comprender cómo el aguacate Hass adapta su fisiología ante el almacenamiento refrigerado, ofreciendo evidencia molecular para optimizar estrategias de conservación que equilibren vida útil y atributos de calidad.

Palabras clave: RNASeq, vías metabólicas, refrigeración, expresión genética, estrés

TRANSCRIPTOME ANALYSIS OF COLD-STRESSED HASS AVOCADO

Abstract

A high-throughput RNA-Seq analysis was used to investigate the expression profiles of Hass avocado (*Persea americana* Mill. cv Hass) fruit under three conditions: physiological maturity (T), commercial maturity (TC), and post-refrigeration commercial maturity (F). The aim was to investigate the molecular mechanisms of chilling injury development during low-temperature storage. A total of 43.4 Gb of clean data were obtained. Differentiated transcriptomic profiles were generated for each of the three conditions (TvsTC, TvsF, and TCvsF). Under the F condition, genes related to defense, oxidative stress, cellular repair, and secondary metabolite synthesis were activated. The regulated genes were grouped into broad functional categories such as biological process, metabolic process, and cellular component. A high proportion of non-annotated (NA) genes was found, suggesting potential for future functional discoveries. The most frequent KEGG pathways reflect biochemical and structural reorganization of the fruit, including primary metabolism, synthesis of specialized compounds, ribosomal activity, and DNA repair. The protein architecture of the regulated genes was dominated by Pfam PPR, LRR, WD40, and PRM_150 domains, indicating that the postharvest response involves not only changes in gene expression but also in protein function. Taken together, the integration of all levels of transcriptomic, functional, and structural analysis allows us to understand how Hass avocados adapt their physiology to refrigerated storage, providing molecular evidence to optimize preservation strategies that balance shelf life and quality attributes.

Key words: RNASeq, metabolic pathways, refrigeration, gene expression, stress

4.1 Introducción

El daño por frío en productos hortofrutícolas tropicales y subtropicales, como el aguacate Hass (*Persea americana* Mill. cv Hass), es una fisiopatía poscosecha de naturaleza compleja que se desarrolla de manera latente y gradual cuando los frutos son expuestos prolongadamente a temperaturas de refrigeración, y se manifiesta mediante un conjunto de síntomas que afectan negativamente la calidad del producto. A pesar de la existencia y uso de diferentes métodos poscosecha, la refrigeración es esencial para extender la vida útil y facilitar la distribución comercial de productos hortofrutícolas (Guo et al., 2023). Sin embargo, es común que los productos expuestos a refrigeración presenten síntomas característicos de daño al ser expuestos nuevamente a temperatura ambiente para la etapa final de comercialización o consumo. Aunque se han reportado condiciones óptimas de almacenamiento refrigerado para los productos hortofrutícolas de mayor importancia comercial, los efectos del daño por frío persisten, causando deterioro y considerables pérdidas económicas (Albornoz et al., 2022).

Para un fruto climatérico como el aguacate, cuyas propiedades nutraceuticas, sabor, textura (Serrano-García et al., 2022) y versatilidad culinaria le han dado reconocimiento y presencia a nivel mundial, es fundamental la conservación de atributos de calidad hasta el momento de procesamiento y/o consumo. Al respecto, la estrategia mayormente empleada es la refrigeración (Lieu et al., 2024), sin embargo, se ha observado que esta condición provoca en los frutos de aguacate un conjunto de síntomas, que contrario a conservar su calidad la demeritan (Guo et al., 2023). Dichos síntomas se desarrollan durante el almacenamiento en frío, pero son imperceptibles, sólo aparecen cuando las frutas vuelvan a estar a temperatura ambiente para maduración y consumo, sin embargo, en este momento ya no es posible revertir los procesos para recuperar la calidad (Zhang et al., 2021).

El daño por frío ha sido estudiado desde hace varias décadas aplicando distintos enfoques, con énfasis en la descripción de los síntomas y métodos de mitigación. Actualmente se aplican diversas técnicas para profundizar en la comprensión del daño por frío, no obstante, el conocimiento relativo a los mecanismos fisiológicos internos y las redes de regulación molecular que controlan estos procesos clave es limitado. Este panorama exige la realización de investigaciones que permitan comprender el desarrollo de los múltiples y complejos procesos que se desencadenan en el fruto en respuesta al estrés por frío durante el almacenamiento y distribución.

Recientemente, la aplicación de tecnologías multiómicas (incluyendo genómica, transcriptómica, proteómica y metabolómica) ha permitido adquirir información integral de las complejas redes moleculares y los procesos regulatorios involucrados durante la fisiología poscosecha (Belay & Caleb, 2022). Particularmente, los análisis transcriptómicos han comenzado a generar información valiosa de los mecanismos moleculares subyacentes al daño por frío, lo que permite la identificación de biomarcadores y vías asociadas con este trastorno fisiológico. Respecto al estudio del daño por frío las técnicas transcriptómicas se han orientado hacia dos propósitos, por un lado se han estudiado los mecanismos de regulación molecular en respuesta a tratamientos de mitigación del daño por frío, por ejemplo, en la fruta del tomate (Bai et al., 2021), ciruela (Xu et al., 2022), pimiento verde (Fu et al., 2022; X. Wang et al., 2024), entre otras, mientras que otros estudios se han enfocado en el análisis del transcriptoma en respuesta al estrés por frío como los realizados en pimiento morrón (Kong et al., 2019), melón Jiashi (Ning et al., 2022) y calabaza amarga (Wang et al., 2024). Estos estudios han identificado genes y factores de transcripción potenciales relacionados con la osmorregulación, transducción de señales de hormonas vegetales, y activación de genes de respuesta temprana y tardía al frío (como *CE1*, *CDPK*, *MYB*, *HSPs*, y la vía *ICE-CBF-COR*) (Ning et al., 2022; H. Wang et al., 2024)

Para el caso de aguacate, la elucidación de los procesos subyacentes al daño por frío como el mecanismo regulador molecular, prácticamente no se ha estudiado ni documentado. Actualmente, se desconoce qué genes se estimulan o inhiben ante ciertas condiciones de estrés por frío. Así, el objetivo de la presente investigación fue analizar el perfil transcriptómico de frutos de aguacate Hass expuestos a condiciones de estrés por frío, mediante análisis de expresión diferencial, los resultados permitieron identificar conjuntos de genes asociados al daño por frío lo cual aporta conocimiento para mejorar la comprensión de los mecanismos moleculares implicados en este proceso. El presente estudio da la posibilidad de detectar la dinámica global del transcriptoma y las redes reguladoras de genes con mayor precisión. Este conocimiento es fundamental para proponer técnicas complementarias de conservación poscosecha más precisas con mayor fundamento científico para un producto de suma importancia comercial, nutricional, nutracéutica y culinaria como el aguacate Hass.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Material biológico y extracción de ARN

El material vegetal utilizado para la investigación fueron frutos de aguacate Hass (*Persea americana* Mill. cv Hass), cosechados en madurez fisiológica, libres de daños evidentes y similares en tamaño, de un huerto comercial establecido en Tetela del Volcán, Morelos, México (18.8931° N, 98.7292° O). Después de la cosecha los frutos se trasladaron durante 3 h para su manejo que consistió en lavado y desinfección (inmersión durante 15 min en una solución con 0.2 g L⁻¹ de NaClO) y secado con papel absorbente. Posteriormente se formaron tres grupos con tres replicas biológicas. Las muestras de la primera condición (T) provinieron de aguacates en madurez fisiológica (12 h después de la cosecha), las muestras de la segunda condición (TC) se tomaron de aguacates en madurez de consumo (madurados durante 10 d a temperatura ambiente) finalmente las muestras de la tercera condición (F) se extrajeron de aguacates en madurez de

consumo que fueron madurados durante 10 d a temperatura ambiente después de haber sido almacenados en refrigeración (2 ± 1 °C y 85 % HR durante 10 d).

Las muestras biológicas se obtuvieron pulverizando una porción del mesocarpio de aguacate con nitrógeno líquido. Posteriormente, se adicionó RNA Shield™ (Zymo Research Corp., Cat. No. R1100-50). De la mezcla se tomaron 400 µL, a los cuales se agregó volumen igual de Buffer de lisis. La solución resultante se homogeneizó con perlas de zirconio en un homogeneizador FastPrep-24 (MP Biomedicals, 2 ciclos a 13,000 rpm durante 30 s). La extracción de ARN total se realizó empleando Quick-RNA Miniprep Kit (Zymo Research Corp, Cat. R1055), siguiendo las instrucciones del fabricante. La integridad y concentración de ARN se determinaron mediante electroforesis en gel de agarosa al 1% y con el sistema Bioanalyzer 2100 (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, EE. UU.).

4.2.2 Preparación de bibliotecas de ARN-seq y secuenciación.

Las librerías de ADNc se prepararon a partir de ARN total de alta calidad utilizando el TruSeq Stranded mRNA Sample Preparation Kit (Illumina, San Diego, CA, EE. UU.), de acuerdo con las instrucciones del fabricante. Las nueve librerías obtenidas fueron purificadas y enriquecidas mediante PCR. La secuenciación se realizó en un Illumina NextSeq™ 500 (Illumina, San Diego, CA, EE. UU.), en modalidad paired-end 2 × 75 pb, con una profundidad aproximada de 10 millones de lecturas por muestra, en el Instituto de Biotecnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (Cuernavaca, Morelos, México).

4.2.3 Alineamiento y análisis de expresión diferencial

Los datos de secuenciación se filtraron para obtener lecturas limpias. Posteriormente, las lecturas se alinearon contra el genoma de referencia de *Persea americana* Mill. cv. Hass (disponible en https://www.avocado.uma.es/easy_gdb/downloads.php) utilizando BWA v1.19.2 (Li & Durbin, 2009). Los archivos resultantes fueron ordenados utilizando SAMtools v1.19 (Li et al., 2009). Posteriormente, se realizó el conteo de lecturas

por transcrito usando el script “run_samtools_depth.sh” y los datos se integraron en una matriz única de abundancias usando el script “JoinCountFiles.pl”.

El análisis de expresión diferencial se realizó con DESeq2 (Love et al., 2014), instalado y gestionado mediante el paquete BiocManager v.1.30.27 en RStudio v. 4.5.0. Los valores de p se ajustaron mediante el método de Benjamini–Hochberg para controlar la tasa de falsos descubrimientos (FDR). Se consideraron genes diferencialmente expresados aquellos con $FDR < 0.05$ y un cambio de expresión absoluto superior a $\log_2\text{FoldChange} > 1$.

4.2.4 Anotación de transcripciones y análisis de vías

Los genes exclusivos y la intersección se tradujeron a secuencias de proteínas. La asignación de términos de Gene Ontology (GO), rutas de KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes) y dominios Pfam (Protein families database) se realizó con eggNOG-mapper v. 5.0.2 (Cantalapiedra et al., 2021), implementado en la plataforma Galaxy (Afgan et al., 2018), disponible en <https://usegalaxy.eu/>.

El análisis de enriquecimiento funcional de GO, KEGG y Pfam se efectuó con el paquete clusterProfiler v.4.16.0 (Wu et al., 2021) en RStudio v.4.5.0, aplicando corrección por FDR (p-valor ajustado < 0.05) y un umbral de $\text{Log}_2\text{FoldChange}$ (LFC) > 1 . Las visualizaciones de las categorías enriquecidas se generaron mediante ggplot2 v.4.0.2 (Wickham, 2009).

4.3 Resultados y discusión

4.3.1 Secuenciación de ARNm y alineamiento con el genoma de referencia

El análisis del transcriptoma se realizó para las nueve muestras de aguacate Hass en las siguientes condiciones, frutos en madurez fisiológica (T), en madurez de consumo (TC) y en madurez de consumo post-refrigeración (F). Se obtuvieron 43.4 Gb de datos limpios, y cada biblioteca contenía 2.4 Gb. La eficiencia de blast

entre nuestras muestras y el genoma de referencia fue en el rango del 58.8 % al 82.5 %, lo que cumplió con los requisitos para el análisis de la información.

4.3.2 Análisis de expresión diferencial

El análisis de genes diferencialmente expresados (GDEs) entre las distintas condiciones experimentales mostró variaciones significativas en la magnitud de la respuesta transcriptómica. El PCA (Figura 7A) confirma que las tres condiciones experimentales (T, TC y F) generaron perfiles transcriptómicos diferenciados. El PC1 explica 88 % de la varianza, lo que indica que la mayor parte de las diferencias entre muestras se deben a este componente. PC2 explica 8 %, aporta información adicional pero menos dominante. Se puede observar que las repeticiones de las condiciones T, TC y F formaron clusters bien definidos y separados, esto sugiere que cada condición indujo un perfil de expresión génica distintivo. La separación entre T y TC en el PCA indica activación de rutas génicas específicas durante la maduración a temperatura ambiente; la distancia entre TC y F apunta a que el frío reprogramó la expresión génica de forma diferenciada.

El mapa de calor (Figura 7B) confirmó esa separación entre condiciones experimentales (TC, T y F), y el agrupamiento consistente de las réplicas biológicas en el dendrograma jerárquico respalda la solidez técnica del análisis. Los clústeres mostraron patrones contrastantes: T presentó los bloques de inducción y represión más marcados, mientras que F registró perfiles intermedios. Los gráficos indican que cada condición activó un conjunto distinto de genes, esto confirma que la maduración post-refrigeración no reproduce las mismas rutas transcriptómicas que la maduración natural en aguacate Hass.

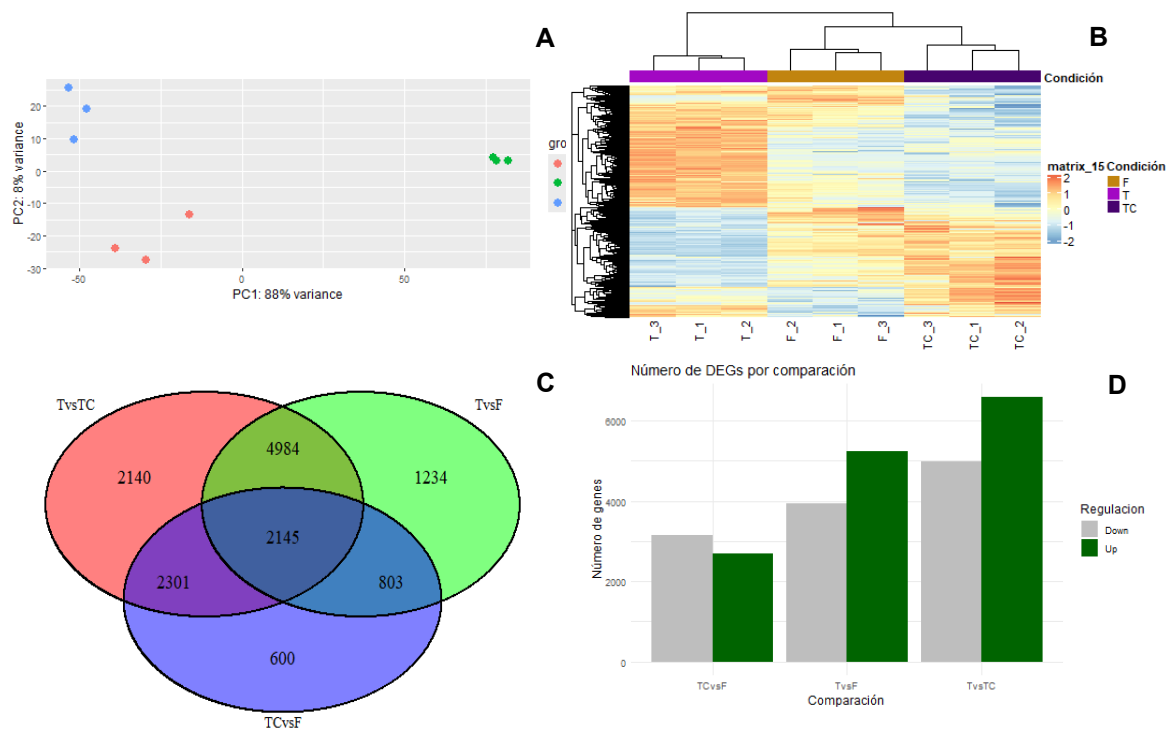


Figura 7. Perfil de transcripción de genes diferencialmente expresados (GDEs; criterios: $p_{adj} < 0.05$, $\log_2FC > 1$) entre aguacates en T = madurez fisiológica; TC = madurez de consumo (10 d a TA); F = madurez de consumo post-refrigeración ($2 \pm 1^\circ C$, 10 d, 85 % HR + 10 d a TA). (A): Análisis de componentes principales (PCA) de las muestras. (B): Mapa de calor con clustering jerárquico. Valores como puntuaciones Z; escala azul = menor expresión, rojo = mayor expresión. (C): Diagrama de Venn de GDEs. (D): Genes regulados al alza y a la baja en cada comparación.

El diagrama de Venn (Figura 7C) reveló que cada comparación (TvsTC, TvsF y TCvsF) comparte genes con las otras dos, pero también conserva un conjunto exclusivo, lo que señala tanto respuestas génicas comunes entre condiciones como mecanismos propios de cada una. TvsTC presentó 2140 elementos únicos indicativos de procesos inducidos por maduración; TvsF tuvo 1234 relacionados con procesos afectados por el almacenamiento en frío y TCvsF tuvo 600 genes únicos asociados a efectos específicos de refrigeración en frutos ya maduros. La mayor intersección se observó entre TvsTC y TvsF con 4984 genes compartidos, mientras que la intersección triple agrupó 2145 genes comunes a los tres conjuntos de comparaciones. La superposición entre TvsTC y TvsF apunta a que

ambas comparaciones comparten mecanismos de regulación génica. Los genes exclusivos de cada subconjunto reflejan funciones específicas de cada condición, y los de la intersección triple son candidatos prioritarios para identificar rutas activas en la maduración que no se alteran por la refrigeración.

El conjunto TvsTC registró el mayor número de genes regulados, predominaron los sobreexpresados (Figura 7D). TvsF también presentó un número elevado, aunque inferior al de TvsTC. Este patrón sugiere que durante la maduración se indujeron numerosas rutas, asociadas a una marcada sobreexpresión de procesos moleculares. El conjunto TCvsF presentó menor número de genes regulados lo que indica que las diferencias transcriptómicas entre estas condiciones son menos marcadas, sin embargo, se diferenció de los otros dos conjuntos por presentar un perfil de mayoría de genes reprimidos.

Estos resultados fueron indicio de la participación de rutas metabólicas diferenciadas y dieron paso al análisis biológico tanto de exclusividades como de intersecciones, con el fin de distinguir procesos que fueron fundamentales para la maduración y aquellos que resultaron particulares. Además, permitieron distinguir procesos moleculares exclusivos y compartidos en la maduración sin previa refrigeración frente a la maduración después de refrigeración.

4.3.3 Anotación y clasificación funcional

Ontología genética: El gráfico de los 20 términos GO más frecuentes revela que la mayoría de los genes diferencialmente expresados entre condiciones T, TC y F se agruparon en categorías funcionales generales como procesos biológicos, componente celular y función molecular (Figura 8). La maduración y el almacenamiento en frío alteran procesos celulares desde el metabolismo primario y la organización subcelular hasta funciones moleculares más específicas.

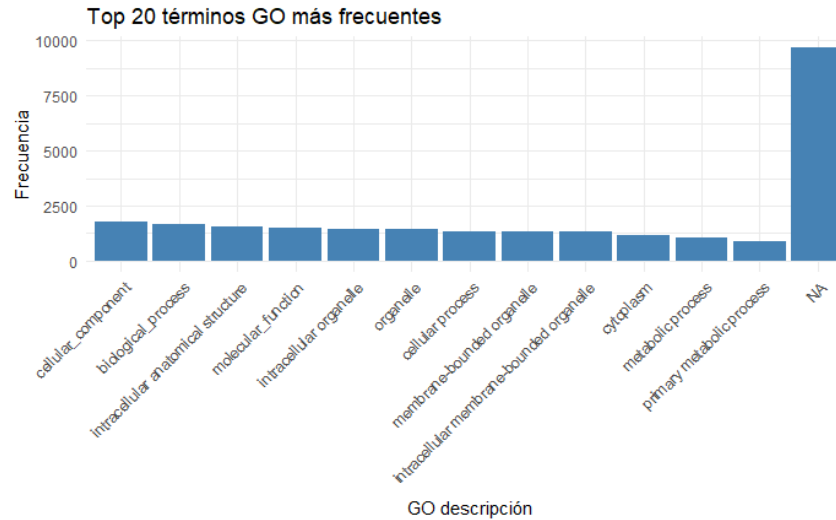


Figura 8. Términos GO más frecuentes en los GDEs en las comparaciones entre las condiciones T, TC y F.

Los GDEs en aguacate Hass después del almacenamiento refrigerado se asociaron principalmente a categorías como organelo intracelular, citoplasma y organelo delimitado por membrana, lo que apunta a que la respuesta génica al frío reorganiza compartimentos celulares específicos. Camacho-Vázquez et al. (2024) reportaron resultados similares en estudios proteómicos y transcriptómicos, mencionaron que mitocondrias y plastidios concentran gran parte de la actividad génica y proteica asociada a la adaptación poscosecha en condiciones de estrés por frío.

La alta frecuencia de genes clasificados como NA indica que buena parte del transcriptoma del aguacate aún carece de anotación funcional específica que persiste a pesar del avance en técnicas de secuenciación profunda. Ese número significativo de genes sin caracterización molecular abre oportunidades para estudios de descubrimiento funcional y validación experimental.

El manejo poscosecha del aguacate Hass alteró rutas de organización subcelular y metabolismo celular en respuesta tanto a la maduración natural como al

almacenamiento refrigerado. Lo cual podría relacionarse con implicaciones directas en la calidad y fisiología del aguacate (Pedreschi et al., 2019).

Rutas metabólicas: El gráfico de las 20 rutas KEGG más frecuentes revela que los genes diferencialmente expresados entre las condiciones T, TC y F del aguacate Hass estuvieron involucrados en procesos metabólicos clave (Figura 9). La ruta más representada fue vías metabólicas, indicativa de una regulación extensa de la actividad bioquímica general del fruto.

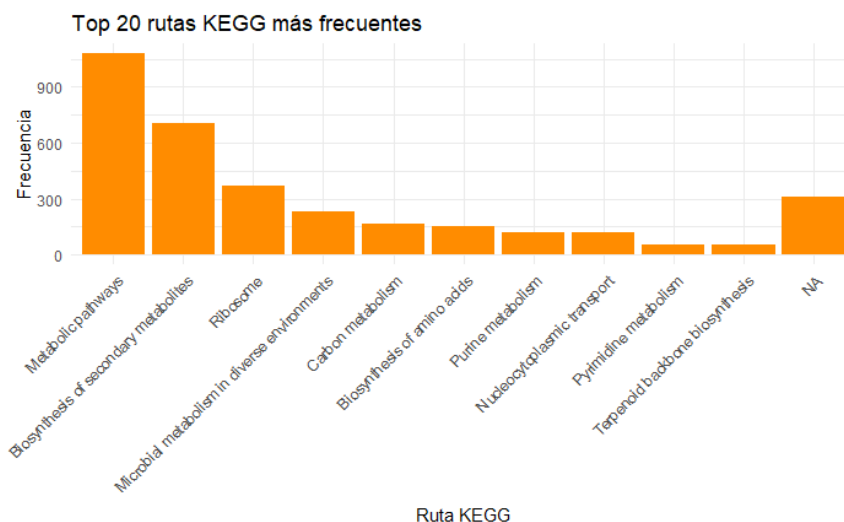


Figura 9. Términos KEGG más frecuentes en los GDEs en las comparaciones entre las condiciones T, TC y F.

Las rutas como biosíntesis de metabolitos secundarios, metabolismo del carbono y biosíntesis de la estructura principal de terpenoides aparecieron con frecuencias altas en el análisis KEGG. El frío y la maduración estimularon rutas asociadas a la producción de metabolitos secundarios, entre ellos fenoles y terpenoides con función antioxidante y protectora, resultado coherente con lo reportado por Pedreschi et al. (2019) en aguacate. La activación de rutas como ribosoma, biosíntesis de aminoácidos y reparación por escisión de nucleótidos refleja una reorganización de la maquinaria celular orientada a mantener la síntesis proteica y reparar el ADN. Ruiz-Aracil et al. (2024) documentaron

respuestas similares, con genes ribosomales y de reparación inducidos por frío como parte de los mecanismos de mantenimiento celular frente al daño estructural.

Familias de dominios proteicos: El análisis de dominios Pfam en los GDEs de las comparaciones T, TC y F mostró predominio de dominios asociados a regulación transcriptómica, respuesta a estrés y dinámica celular (Figura 10).

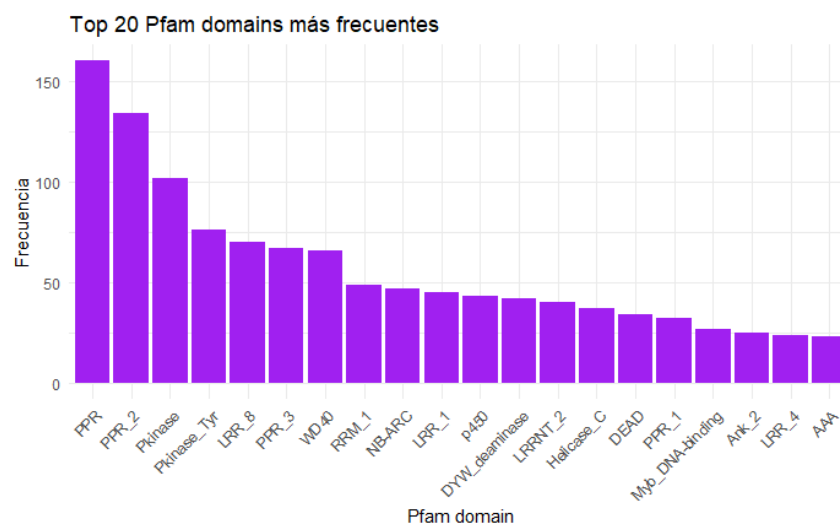


Figura 10. Términos KEGG más frecuentes en los GDEs en las comparaciones entre las condiciones T, TC y F.

La alta frecuencia de dominios PPR y sus variantes (PPR_2, PPR_3) apunta a una participación de mecanismos de edición y procesamiento de ARN en mitocondrias y plastidios, funciones necesarias para mantener la estabilidad del ARN organelar bajo estrés abiótico. Backer et al. (2025) documentaron en aguacate que la regulación de genes con dominios PPR se intensifica durante el almacenamiento en frío, como parte de la respuesta de homeostasis celular.

Los dominios LRR (LRR_1, LRR_4, LRRNT_2) y NB-ARC señalan activación de rutas de señalización y defensa mediante proteínas NLR, cuya función en percepción de estrés y respuesta inmune vegetal está bien documentada. El pangenoma del aguacate muestra diversidad dinámica de genes NLR, y Backer et al. (2025) asocian esa variabilidad con la capacidad de resistencia frente a condiciones adversas, incluido el frío.

La abundancia de WD40, RRM_1, DEAD y Helicase_C refleja una reorganización de la maquinaria de transcripción y procesamiento de ARN. Ruiz-Aracil et al. (2024) asocian estos dominios con remodelación de cromatina, ensamblaje de complejos ribonucleoproteicos y regulación traduccional en respuesta a cambios ambientales.

Dominios como AAA, Ank_2 y Myb_DNA_binding indican funciones regulatorias y estructurales activas durante la respuesta poscosecha: señalización celular, remodelación de proteínas y control de transcripción. Su expresión diferencial sugiere que el frío no solo modifica qué genes se expresan, sino también qué dominios proteicos predominan, favoreciendo aquellos vinculados a control post-transcripcional y metabolismo de defensa (Fick et al., 2022; Ruiz-Aracil et al., 2024).

4.4 Conclusiones

La refrigeración modificó significativamente la expresión génica del aguacate Hass, produciendo perfiles transcriptómicos distintos entre la maduración a temperatura ambiente (TC) y la maduración después de refrigeración (F). El enriquecimiento funcional mostró que el almacenamiento en frío no solo retrasa la maduración, sino que reprograma rutas metabólicas con efecto directo sobre procesos celulares centrales.

Los genes regulados se agruparon en categorías amplias como procesos biológicos, procesos metabólicos y componente celular lo que indica que los cambios transcriptómicos afectan funciones básicas del fruto. Los genes sin

anotación (NA) representan una fracción relevante que merece caracterización funcional. Las rutas KEGG más frecuentes apuntan a una reorganización bioquímica y estructural frente al frío, y los dominios proteicos de los genes regulados sugieren que esa respuesta involucra cambios tanto en expresión génica como en funcionalidad proteica.

La integración de los niveles transcriptómico, funcional y estructural ofrece una descripción más detallada de la dinámica del transcriptoma y sus redes reguladoras. Estos hallazgos aportan evidencia molecular para orientar estrategias de conservación que equilibren vida útil y calidad del fruto, y abren oportunidades de investigación sobre técnicas de manejo poscosecha con mayor respaldo experimental.

4.5 Literatura citada

- Afgan, E., Baker, D., Batut, B., Van Den Beek, M., Bouvier, D., Ech, M., Chilton, J., Clements, D., Coraor, N., Grüning, B. A., Guerler, A., Hillman-Jackson, J., Hiltemann, S., Jalili, V., Rasche, H., Soranzo, N., Goecks, J., Taylor, J., Nekrutenko, A., & Blankenberg, D. (2018). The Galaxy platform for accessible, reproducible and collaborative biomedical analyses: 2018 update. *Nucleic Acids Research*, 46(W1), W537–W544. <https://doi.org/10.1093/nar/gky379>
- Albornoz, K., Zhou, J., Yu, J., & Beckles, D. M. (2022). Dissecting postharvest chilling injury through biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology*, 78, 102790. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.copbio.2022.102790>
- Bai, C., Zheng, Y., Watkins, C. B., Fu, A., Ma, L., Gao, H. W., Yuan, S., Zheng, S., Gao, L., Wang, Q., Meng, D., & Zuo, J. (2021). Revealing the specific regulations of brassinolide on tomato fruit chilling injury by integrated multi-omics. *Frontiers in Nutrition*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnut.2021.769715>
- Backer, R., Clarke, A., Vermeulen, A., Bombarely, A., & van den Berg, N. (2025). The avocado pangenome reveals dynamic clustering and lineage-specific diversity of NLR genes. <https://doi.org/10.1101/2025.10.28.684993>
- Belay, Z. A., & Caleb, O. J. (2022). Role of integrated omics in unravelling fruit stress and defence responses during postharvest: A review. *Food Chemistry: Molecular Sciences*, 5, 100118. <https://doi.org/10.1016/j.fochms.2022.100118>
- Cantalapiedra, C. P., Hernández-Plaza, A., Letunic, I., Bork, P., & Huerta-Cepas, J. (2021). eggNOG-mapper v2: Functional annotation, orthology assignments, and domain prediction at the metagenomic scale. *Molecular Biology and Evolution*, 38(12), 5825–5829. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab293>

- Fick, A., Swart, V., Backer, R., Bombarely, A., Engelbrecht, J., & van den Berg, N. (2022). Partially Resistant Avocado Rootstock Dusa® Shows Prolonged Upregulation of Nucleotide Binding-Leucine Rich Repeat Genes in Response to *Phytophthora cinnamomi* Infection. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.793644>
- Fu, A., Zheng, Y., Lv, Y., Watkins, C. B., Bai, C., Ma, L., Yuan, S., Zheng, S., Jia, L., Gao, L., Wang, Q., Mu, J., & Zuo, J. (2022). Multi-omics analysis reveals specific modifications associated with reduced chilling injury in bell pepper fruit by methyl jamonate. *Postharvest Biology and Technology*, 185, 111799. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2021.111799>
- Guo, X., Tseung, C., Zare, A., & Liu, T. (2023). Hyperspectral image analysis for the evaluation of chilling injury in avocado fruit during cold storage. *Postharvest Biology and Technology*, 206, 112548. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2023.112548>
- Kong, X. man, Zhou, Q., Luo, F., Wei, B. dong, Wang, Y. juan, Sun, H. jun, Zhao, Y. bo, & Ji, S. juan. (2019). Transcriptome analysis of harvested bell peppers (*Capsicum annuum* L.) in response to cold stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 314–324. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2019.03.033>
- Li, H., & Durbin, R. (2009). Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 25(14), 1754–1760. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324>
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G., & Durbin, R. (2009). The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25(16), 2078–2079. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp352>
- Lieu, M. D., Phuong, T. V., Nguyen, T. T. B., Dang, T. K. T., & Nguyen, T. H. (2024). A review of preservation approaches for extending avocado fruit shelf-life. *Journal of Agriculture and Food Research*, 16, 101102. <https://doi.org/10.1016/J.JAFR.2024.101102>
- Love, M. I., Huber, W., & Anders, S. (2014). Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 15(12). <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>
- Ning, M., Tang, F., Chen, J., Song, W., Zhao, X., Zhang, Q., Cai, W., Shan, C., & Li, Z. (2022). Physiological and transcriptomic analysis of postharvest Jiashi melon at different storage temperatures. *Postharvest Biology and Technology*, 191, 111963. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2022.111963>
- Pedreschi, R., Uarrota, V., Fuentealba, C., Alvaro, J. E., Olmedo, P., Defilippi, B. G., Meneses, C., & Campos-Vargas, R. (2019). Primary metabolism in avocado fruit. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 10). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00795>

- Ruiz-Aracil, M. C., Valverde, J. M., Ilea, M. I. M., Valero, D., Castillo, S., & Guillén, F. (2024). Innovative postharvest management for Hass avocado at the preclimacteric stage: A combined technology with GABA and 1-MCP. *Foods*, 13(16). <https://doi.org/10.3390/foods13162485>
- Serrano-García, I., Hurtado-Fernández, E., Gonzalez-Fernandez, J. J., Hormaza, J. I., Pedreschi, R., Reboredo-Rodríguez, P., Figueiredo-González, M., Olmo-García, L., & Carrasco-Pancorbo, A. (2022). Prolonged on-tree maturation vs. cold storage of Hass avocado fruit: Changes in metabolites of bioactive interest at edible ripeness. *Food Chemistry*, 394, 133447. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133447>
- Wang, H., Li, L., Sun, D. W., Ma, L., Han, L., He, X., Wang, Q., Watkins, C. B., Zuo, J., & Zheng, Y. (2024). Multi-omics analysis of the effects of low-temperature storage on chilling injury of bitter melon. *Postharvest Biology and Technology*, 218, 113161. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2024.113161>
- Wang, X., Yuan, S., Shi, J., Lv, J., Zhao, Y., Lu, H., Zuo, J., Xu, X., Chen, B., & Wang, Q. (2024). Transcriptomic and metabolomic analysis of the delay in chilling injury in green bell peppers (*Capsicum annuum* L.) by sodium hexametaphosphate. *Postharvest Biology and Technology*, 211, 112790. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2024.112790>
- Wickham, H. (2009). ggplot2. In *ggplot2*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>
- Wu, T., Hu, E., Xu, S., Chen, M., Guo, P., Dai, Z., Feng, T., Zhou, L., Tang, W., Zhan, L., Fu, X., Liu, S., Bo, X., & Yu, G. (2021). clusterProfiler 4.0: A universal enrichment tool for interpreting omics data. *The Innovation*, 2(3), 100141. <https://doi.org/10.1016/J.XINN.2021.100141>
- Xu, R., Wang, L., Li, K., Cao, J., & Zhao, Z. (2022). Integrative transcriptomic and metabolomic alterations unravel the effect of melatonin on mitigating postharvest chilling injury upon plum (cv.Friar) fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 186, 111819. <https://doi.org/10.1016/J.POSTHARVBIO.2021.111819>
- Zhang, W., Jiang, H., Cao, J., & Jiang, W. (2021). Advances in biochemical mechanisms and control technologies to treat chilling injury in postharvest fruits and vegetables. *Trends in Food Science & Technology*, 113, 355–365. <https://doi.org/10.1016/J.TIFS.2021.05.009>

5. CONCLUSIONES GENERALES

El daño por frío en aguacate Hass representa un trastorno fisiológico complejo que se manifiesta inicialmente en síntomas externos como el oscurecimiento del exocarpio y la pérdida de firmeza, los cuales comprometen de manera significativa la calidad y aceptación comercial del fruto. La desincronización metabólica que acelera la senescencia se evidencia en tres marcadores bioquímicos: fuga de electrolitos, acumulación de malondialdehído y alteraciones en la actividad de la peroxidasa. Los tres apuntan a pérdida de integridad celular y estrés oxidativo como mecanismos centrales de la fisiopatología del daño.

El almacenamiento en frío modifica la expresión génica del aguacate Hass de forma diferenciada entre maduración natural y maduración post-refrigeración. Los análisis funcionales y estructurales muestran que el frío reprograma rutas metabólicas, reorganiza procesos celulares y altera la composición proteica, estos cambios en conjunto describen una respuesta molecular activa y no un simple retraso de la maduración.

El análisis integrado de variables fisiológicas, bioquímicas y transcriptómicas muestra que la refrigeración induce una reprogramación metabólica dirigida. Los genes y biomarcadores identificados son candidatos concretos para estudios funcionales y para el desarrollo de estrategias de conservación con mayor respaldo experimental. A largo plazo, estos datos pueden orientar aplicaciones biotecnológicas enfocadas a mejorar la tolerancia al frío y reducir el deterioro poscosecha del aguacate Hass.