

Rol de los brasinoesteroides en frutales con énfasis en condiciones de estrés abiótico: Una revisión

Role of brassinosteroids in fruit trees with emphasis on abiotic stress conditions:
A review

Jorge Leonardo Cáceres Rodríguez¹
Eduard Machado López²
Diego Andrés Martínez López³
María Camila Cortés Gómez⁴
Helber Enrique Balaguera-López^{5*}

Fecha de radicación: 01 de noviembre de 2022

Fecha de aceptación: 05 de diciembre de 2022

DOI: <https://doi.org/10.19053/01228420.v19.n3.2022.15367>

Resumen

El cambio climático puede causar eventos de estrés en los cultivos, principalmente por los cambios generados sobre la precipitación y la temperatura. Dentro de los cultivos que se ven afectados se encuentran los frutales, un grupo de especies de gran importancia por su valor nutritivo en la dieta humana. Estas especies se pueden ver afectados por condiciones de estrés abiótico debido a cambios en la disponibilidad hídrica, la temperatura y la radiación. Por esta razón se han generado distintas alternativas que podrían mitigar dicha afectación, como la aplicación exógena de brasinoesteroides (BR). Los BR desempeñan un papel importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas, además está involucrado en la respuesta de las plantas al estrés abiótico por medio de la regulación en la concentración de solutos, apertura estomática, protección del aparato fotosintético y el aumento de la capacidad antioxidante, principalmente. Este artículo de revisión busca sintetizar el papel de los brasinoesteroides en el crecimiento y desarrollo de los frutales, así como la función que desempeñan en la respuesta a condiciones de estrés abiótico, expresión génica y balance hormonal.

¹ M.Sc. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia). jlcaceresr@unal.edu.co. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2504-6331>

² M.Sc. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia). emachadol@unal.edu.co. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9388-7370>

³ I. Agr. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia). diamartinezlo@unal.edu.co. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5463-3714>

⁴ I. Agr. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia). maccortesgo@unal.edu.co. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6038-8535>

⁵ Ph.D. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia). hebalagueral@unal.edu.co. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3133-0355>. *Autor para correspondencia.

Palabras clave: Cambio climático; Estrés oxidativo; Fotosíntesis; Regulación génica; Fisiología vegetal

Abstract

Climate change can cause stress events in crops, mainly due to changes in precipitation and temperature. Among the crops that are affected are fruit trees, a group of species of great importance due to their nutritional value in the human diet. These species can be affected by abiotic stress conditions due to changes in water availability, temperature and radiation. For this reason, different alternatives have been generated that could mitigate this affectation, such as the exogenous application of brassinosteroids (BR). BR play an important role in the growth and development of plants, it is also involved in the response of plants to abiotic stress through the regulation of solute concentration, stomatal opening, protection of the photosynthetic apparatus and the increase of the antioxidant capacity, mainly. This review article aims to synthesize the role of BR in the growth and development of fruit trees, as well as the role they play in the response to abiotic stress conditions, gene expression, and hormonal balance.

Key words: Climate change; Oxidative stress; Photosynthesis; Gene regulation; Plant Physiology

Como citar; Cáceres Rodríguez, J. L. ., Machado López, E., Martínez López, D. A., Cortés Gómez, M. C., & Balaguera López, H. E. Rol de los brasinoesteroides en frutales con énfasis en condiciones de estrés abiótico: Una revisión. *Ciencia y Agricultura*, 19(3). <https://doi.org/10.19053/01228420.v19.n3.2022.15367>

INTRODUCCIÓN

Los frutales son cultivos de gran importancia nutricional y económica, posterior a la pandemia por COVID 19 se promovió y fortaleció el mercado de los frutos debido a que presentan un alto contenido antioxidante, además de sus aportes nutricionales reconocidos como benéficos para la salud humana (Pino et al., 2022). A nivel mundial este nicho de mercado alcanzó un valor alrededor de los USD 44 billones en 2021 y se proyecta que seguirá creciendo en las próximas décadas (Market Data Forecast, 2021).

Actualmente se siguen desarrollando investigaciones que resaltan la importancia de los frutales dentro de la nutrición humana, debido a que reportan las cualidades antioxidantes de algunos frutos, así como su contenido de vitaminas, minerales y fibra, además de evaluar cómo se pueden mejorar dichas propiedades a través de distintos manejos en el sistema de producción (Furlan y Garramuño, 2022; Hassan et al., 2022; Pino et al., 2022). También se resalta su importancia dentro de la seguridad alimentaria (Furlan y Garramuño, 2022; Vega et al., 2022).

El cambio climático es el causante de las principales limitaciones del crecimiento y desarrollo de las plantas y cultivos en todo el mundo, debido a sus efectos negativos en el crecimiento, alteración en la actividad fotosintética y modificación de las respuestas fisiológicas en las plantas (Chaudhry y Sidhud, 2021). Una de las maneras de mitigar estos efectos negativos en la fruticultura es mediante la aplicación de biorreguladores, especialmente los brasinoesteroides (BR), los cuales han demostrado ser favorables para mejorar la productividad de los cultivos (Figura 1), incluso bajo condiciones de estrés abiótico, donde mejoran los niveles de tolerancia, por lo que se han adelantado varios estudios relacionados con esclarecer sus funciones y uso, con el fin de aportar con el desarrollo de la agricultura (Ali, 2017).

Los BR son un nuevo grupo de esteroides polihidroxilados que han sido reconocidos como una clase de fitohormonas (Mostafa et al., 2018), que son esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Symons et al., 2006; Eid et al., 2016). BR están implicados en la elongación celular, la división celular, la fotomorfogénesis, la diferenciación del xilema y la reproducción, así como en las respuestas al estrés abiótico y biótico (Ahammed et al., 2013, 2020; Nolan et al., 2019). Los BR son compuestos que estimulan la actividad antioxidante (Damghan, 2009), que permite la mitigación de las especies reactivas de oxígeno (ROS) bajo condiciones de estrés.

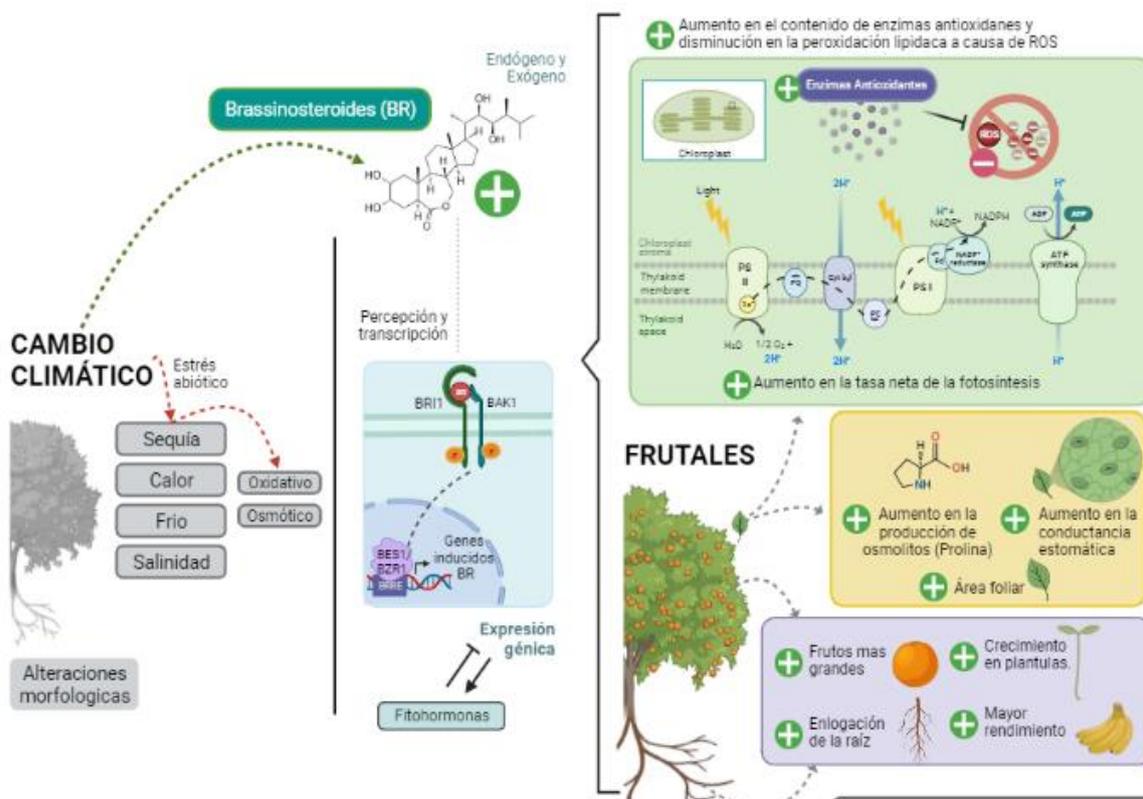


Figura 1. Descripción general del efecto de los brasinoesteroides en frutales y su papel bajo condiciones de estrés abiótico.

Una de las diversas funciones de los BR en las plantas superiores es su posible participación en la estimulación de la fotosíntesis. Se ha descrito que la aplicación exógena de BR podría mejorar la tasa fotosintética neta en varias especies de plantas, principalmente en plantas estresadas por varios factores de tipo abiótico (como sequía, temperatura alta o baja, salinidad o metales pesados) (Holá, 2011). BR tienen la posibilidad de estimular mecanismos para proteger el aparato fotosintético mediante el aumento del sistema antioxidante y de mecanismos de disipación de la energía (Fang et al., 2019; Ahammed et al., 2020). De otra parte, a través de la vía de transducción de señales, los BR interactúan con una variedad de factores de transcripción a través de una serie de cascadas de fosforilación para regular la expresión génica en una amplia diversidad de procesos durante el crecimiento y desarrollo de las plantas (Li et al., 2021a). Asimismo, los BR han sido reportados como una alternativa encaminada a mejorar los niveles de tolerancia de los cultivos al estrés abiótico, generado por el déficit hídrico del suelo, salinidad, altas temperaturas y metales pesados (Krishna et al., 2017; Nolan et al., 2017).

Este artículo de revisión busca sintetizar el papel de los brasinoesteroides en el crecimiento y desarrollo de varias especies frutales, así como la función que desempeñan en la respuesta a condiciones de estrés abiótico, expresión génica y balance hormonal.

INFLUENCIA DE BRASINOESTEROIDES EN EL METABOLISMO DE FRUTALES BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS ABIÓTICO

La producción agrícola de alimentos se ve afectada por las consecuencias del cambio climático que ha promovido ciertas alteraciones ambientales, en particular el aumento de la temperatura y los cambios en los patrones de precipitación (Arunanondchai et al., 2018). Con estos cambios abruptos en las condiciones ambientales, se ha proyectado que los impactos en la productividad de los cultivos son severos y de gran intensidad (Raza et al., 2019). El estrés abiótico promueve alteraciones morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y moleculares, que afecta el crecimiento y la productividad de los cultivos (Suprasanna, 2020). La supervivencia de las plantas depende en gran medida de la percepción oportuna de los estímulos de estrés y de las respuestas rápidas para contrarrestar los efectos del estrés (Nolan et al., 2019).

El estrés por sequía inducido principalmente por las condiciones climáticas cambiantes afecta la conductancia estomática, las relaciones hídricas de las plantas y la fotosíntesis, lo que resulta en una marcada reducción de la productividad de las plantas (Anjum et al., 2011). Las consecuencias bioquímicas y fisiológicas después de las condiciones mencionadas anteriormente, desencadenan múltiples efectos en los cultivos, que incluyen la acumulación excesiva de especies reactivas de oxígeno (ROS) que generan el estrés oxidativo y la peroxidación lipídica (Raza et al., 2019; Goraya et al., 2017; Lippmann et al., 2019).

Algunas de las razones de realizar la aplicación de BR en frutales es su función en la disminución del impacto de las condiciones agroclimáticas adversas sobre la fotosíntesis (Figura 1). Los BR aumentan los contenidos de enzimas antioxidantes y aportan a la estabilidad en el contenido total de clorofilas (Xia et al., 2022; Castañeda et al., 2022; Helaly et al., 2022; Karlidag, 2011). Se ha reportado que la aplicación exógena de BR y análogos (24-Epibrassinolide - EBR) en frutales bajo estrés por déficit hídrico, aumenta la actividad de enzimas antioxidantes como Ascorbato Peroxidasa (APX), Glutación Peroxidasa (GR), Catalasa (CAT), Superóxido Dismutasa (SOD) y Peroxidasa (POD), lo que genera una marcada reducción del daño por la producción de ROS a causa de la disminución del contenido de malondialdehído (MDA) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2) como se ha reportado en plantas de lulo (Castañeda et al., 2022), banano (Helaly et al., 2022), durazno (Wang et al., 2019a), vid (Wang et al., 2019b) y kiwi (Xia et al., 2022). En experimentos realizados en manzano (*Malus domestica*) sometidos a déficit hídrico, se identificó que la aplicación foliar de brasinoesteroides aumentó los contenidos de prolina en la hoja, situación que le permite una mejor respuesta al estrés abiótico (Kumari y Thakur, 2019a,b; Kumari et al., 2020). Similar comportamiento presentaron las plantas de duraznero (*Prunus persicae* L.), expuestas a condiciones de déficit hídrico bajo la aplicación de EBR que aumentó considerablemente las enzimas antioxidantes y la prolina, a pesar de no aumentar la tasa de fotosíntesis neta ni la conductancia (Wang et al., 2019a).

Por su parte, las altas temperaturas inducen una variedad de daños en la fotosíntesis, que van desde un efecto moderado que principalmente atenúa la tasa fotosintética, hasta un deterioro permanente de la maquinaria fotosintética, que limita en alto grado la producción de fotoasimilados (Li et al., 2021 a, b). Indicando que el proceso de fotosíntesis es muy sensible al estrés por calor (Hu et al., 2020). Bajo condiciones de estrés por calor, se ha comprobado que las aplicaciones de EBR promueven la fotosíntesis al mitigar los efectos causados por altas temperaturas (Figura 1), puesto que aumenta las actividades de las enzimas antioxidantes que minimizan la peroxidación de lípidos bajo estrés, en consecuencia se incrementa la eficiencia en la carboxilación en el proceso fotosintético (Ogwenno et al., 2008). Las bajas temperaturas aumentan significativamente la peroxidación lipídica de la membrana tilacoidal, debido a la mayor producción de radicales libres. Se ha demostrado que los BR están involucrados en la fotoprotección en plantas bajo estrés por frío, mediante un sistema dependiente del flujo cíclico de electrones, y la activación de la disipación no fotoquímica (NPQ) en el PSII (Fang et al., 2019), como se ha reportado en plántulas de vid expuestas a bajas temperaturas (Chen et al., 2019). En frutos de granada, la aplicación de EBR mejoró el sistema antioxidante y disminuyó los daños por frío durante el almacenamiento a bajas temperaturas. Los contenidos de POD y SOD en el fruto fueron más altos, y los contenidos de H_2O_2 y MDA fueron más bajos en comparación al control (Islam et al., 2022).

La salinidad es una de las principales causas del estrés osmótico, este también se presenta en condiciones de sequía, al alterar la homeostasis que afecta las

actividades celulares y la distribución de iones vinculados en los procesos de absorción, extrusión y secuestro de iones en las células. Aplicaciones de EBR mejoran la tolerancia al estrés osmótico en algunas plantas, al mantener la capacidad fotosintética, un mejor estado hídrico de la hoja y la defensa antioxidante (Yuan et al. 2012). Bajo condiciones de estrés osmótico por déficit hídrico, se considera que la aplicación de BR puede aumentar el contenido de osmolitos como la prolina en duraznero (Wang et al., 2019) y manzano (Kumari y Thakur, 2019a y b) en condiciones de estrés hídrico, y en vid sometidas a estrés por exceso de cadmio (Li et al., 2022a). Sin embargo, en kiwi bajo condiciones de estrés hídrico, no aumentó el contenido de prolina con la aplicación de BR (Xia et al., 2022), indicando que la respuesta depende del genotipo.

Por su parte, en plantas de lulo (*Solanum quitoense*), la aplicación del análogo DI-31 en una dosis de 8 mL L⁻¹, presentó la mejor respuesta en condiciones de déficit hídrico en comparación con el control. La tasa de fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs), la eficiencia máxima del PSII (Fv/Fm) y el quenching fotoquímico (qP) incrementaron, mientras que el NPQ disminuyó, indicando que el análogo DI-31 genera un mejor rendimiento fotosintético. Resultados similares se obtuvieron en plantas de uva (*Vitis vinifera*), donde se evaluó el efecto de la aplicación de EBR en plantas con estrés hídrico, durante los primeros 5 días de estrés no se presentaron diferencias significativas en los parámetros de fotosíntesis, pero a los 13 días, las plantas con EBR aumentaron Fv/Fm y An, y disminuyó NPQ, en comparación con las plantas sin EBR (Zeng et al., 2022). En el caso de kiwi, la aplicación de EBR en plantas con déficit hídrico, solo aumentó la conductancia estomática, pero no aumentó la fotosíntesis a pesar de que el tratamiento de EBR en combinación con Óxido nítrico (NO) si aumentara An (Xia et al., 2022).

Los BR aplicados a frutales con buenas condiciones de hídricas, no tuvieron un efecto significativo en la capacidad de intercambio de gases (Xia et al., 2022; Castañeda et al., 2022; Zeng et al., 2022), así como tampoco en los parámetros de fluorescencia de la clorofila Fm/Fv, qP y NPQ (Castañeda et al., 2022; Zeng et al., 2022). En estudios realizados en fresa bajo estrés salino, también se encontró un aumento de la gs con la aplicación de BR (Karlidag, 2011).

Influencia de brasinoesteroides en el crecimiento y rendimiento de frutales

Efecto de BR en el crecimiento y la morfología

Los BR han sido destacados por su efecto en los cambios morfológicos en diferentes especies, es así como la aplicación exógena de BR aumenta la elongación de la raíz y el crecimiento lateral del sistema radical del cultivo de kiwi (Wu et al., 2022). Por otro lado, la aplicación exógena de 0,5 mg L⁻¹ BR tuvo incidencia en el crecimiento y la producción de raíces laterales, al igual que en el crecimiento de parte aérea en plántulas de *Malus hupehensis* (Mao et al., 2017).

En las plantas de lulo con y sin déficit hídrico, y con aplicación de 8 mL L⁻¹ vía foliar de BR, se observó una respuesta positiva en el crecimiento de las plantas, reportándose aumentos del 30,1% en área foliar, 25,8% en peso seco de la hoja y 19,8% en área específica de la hoja en comparación con los otros tratamientos (Castañeda et al., 2022). Por otro lado, la aplicación foliar de EBR (100 nM) aumentó la biomasa en tomate (Ahammed et al., 2013).

Los BRs se pueden utilizar para estimular el crecimiento de plántulas de guayaba obtenidas por miniesquejes, acortando el tiempo a producción y mejorando la calidad de las plántulas (Arantes et al., 2021). También se han utilizado BR en distintas concentraciones (0, 0,1, 0,5 y 1 mg L⁻¹), en diferentes cultivares de uva sin semillas. Los resultados indicaron que la longitud, el ancho y el peso de los racimos aumentaron considerablemente con las aplicaciones de 0,5 y 1 mg L⁻¹ de BR (Champa et al., 2015).

Adicionalmente, los BR pueden interactuar positivamente (sinergismo) con otras hormonas como giberelinas-GA₃. Al respecto, en anon (*Annona squamosa*) se encontró que un tratamiento con 1000 mg L⁻¹ de GA₃ más 0,5 mg L⁻¹ de BR generó el resultado más favorable, con esta misma aplicación se obtuvieron frutos sin semillas con mejores parámetros físicos y químicos (Mostafa et al., 2018). Además, se reportan valores significativamente más altos de longitud, diámetro, peso, peso de la pulpa y número de semillas por fruto con la aplicación foliar de BR en Anon (Aly et al., 2021), esto demuestra el efecto positivo de su aplicación sobre parámetros importantes para la comercialización de este fruto.

Efecto de BR en el desarrollo de frutos, rendimiento y calidad

La aplicación de BR en Papaya en dosis de 0,250 ppm promovió un mayor porcentaje de cuajado de frutos (65%), y frutos de mayor peso (Mutum et al., 2018). Para el cultivo de maracuyá, la aplicación de BR resultó en un incremento del 65% en los rendimientos, correspondiente a 20 t ha⁻¹ en comparación con las plantas control (12 t ha⁻¹) (Gomes et al., 2006). La aplicación foliar de un producto comercial con BR (K 10 %, P 20 %, B 3 % y brasinolida 0.2 %) en plantas de aguacate dieron como resultado mayor porcentaje de cuajado de frutos, además con diferencias significativas en el número de frutos por árbol (144 vs 94 control), así como en el rendimiento (32,2 vs 29,4 kg/árbol), esto indica un aumento considerable en los rendimientos en este cultivo (Eid et al., 2016). En uva de mesa cultivar Red globe se encontró un aumento del contenido de antocianinas, que resultó en un mayor color de la baya, mientras que en el cultivar Crimson Seedlings el tratamiento BR mantuvo el color, aunque las bayas lograron un mayor tamaño (Vergara et al., 2020).

Por otro lado, en el cultivo de anón, el cuajado de frutos, la retención de frutos, el número de frutos y el rendimiento fueron significativamente más altos en el tratamiento BRs a 2 mg L⁻¹ (Aly et al., 2021). Se sugiere que el uso de EBL a 30 mg L⁻¹ puede promover el crecimiento, la productividad y la calidad del fruto en plantas de banano, incluso bajo condiciones de sequía (Helaly et al., 2022). En fresa, con tres aspersiones de BR a 0,2 mg kg⁻¹ en cada una en las etapas

vegetativa, de floración y de fructificación, se obtuvo el rendimiento de frutos más alto (31,93 ton ha⁻¹), pero además los frutos fueron de mayor tamaño y con una maduración más temprana (dentro de los 13,67 días después del cuajado), (Khatoon et al., 2021).

Por otra parte, se ha descrito efectos positivos destacables de la aplicación de EBR durante la poscosecha de los cultivos frutales, tal caso se reporta en la mandarina Satsuma, donde se conservó la calidad y mejoró la resistencia de los frutos durante el almacenamiento (Zhu et al., 2015). Asimismo, los BR en las bayas de uva promovieron significativamente la maduración, mientras que el brassinazol, un inhibidor de la biosíntesis de BR, retrasó significativamente la maduración del fruto. Esto puede proporcionar una visión importante del mecanismo que controla la maduración de las uvas, lo que tiene implicaciones directas para la logística de producción de uva y procesamiento (Symons et al., 2006). En esta misma especie, la reducción del desarrollo de pudrición en uvas sujetas a condiciones de almacenamiento en frío (3 a 4 °C y entre 90 a 95 % de humedad relativa), y otros atributos de poscosecha importantes como la firmeza de la fruta, antocianinas, contenido fenólico total, contenido de azúcares solubles totales y ácidos totales se vieron favorecidos cuando se aplicaron 0,5 mg L⁻¹ de BR (Champa et al., 2015).

Regulación genética y balance hormonal mediado por BR

Los BR controlan la respuesta al estrés activando o inhibiendo las reacciones enzimáticas clave de diferentes vías bioquímicas, la inducción de la biosíntesis de proteínas y la producción de una amplia gama de compuestos químicos de defensa. Su biosíntesis probablemente esté restringida al retículo endoplásmico (RE), ya que las enzimas involucradas en este proceso en *Arabidopsis* se han localizado en el RE (Nolan et al., 2019).

Los BR son percibidos en la célula por BRI1 (BR-INSENSITIVE 1) y sus homólogos BRL1 (BRI1-LIKE 1) y BRL3 (BRI1-LIKE 3), que son una familia de quinasas receptoras ricas en leucina localizadas en la membrana plasmática (Caño-Delgado et al., 2004; He et al., 2000; Kinoshita et al., 2005; Planas-Riverola et al., 2019), junto con la relación del co-receptor *BAK1* (QUINASA1 asociada a BRI1) y SERKs (Quinasas receptoras de embriogénesis somática), inician una cadena de fosforilación intracelular, necesaria para la activación de los factores de transcripción (Figura 1; Gou et al., 2012).

Los factores de transcripción específicos de plantas BZR1 (BRASSINAZOLE RESISTANT 1) y BES1 (BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1) controlan directamente la transcripción de miles de genes que responden a BR (Planas-Riverola et al., 2019) que a su vez regulan varios eventos de desarrollo en las plantas (Sun et al., 2010). La inactivación de esta ruta cuando los BR están ausentes se debe a la inactivación de BZR1/BES1 por parte de una quinasa similar a GSK3 BIN2 (BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 2).

Conforme se va avanzando en la investigación de los BR se conoce más acerca de su relación con otras hormonas y su relación con la expresión génica. En el caso de los cítricos se ha reportado que hubo un aumento leve de BR, giberelinas (GA) y ribósido de zeatina en plantas de naranja trifoliada (*Citrus (Poncirus) trifoliata* L.) en respuesta al estrés salino (Hu et al., 2022); mientras que en el caso del carrizo citrange (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.), bajo condiciones de estrés por frío, se observó un aumento de la transcripción de BRI1 lo que conllevaría a un aumento de la síntesis de BR que junto con ABA y ácido jasmónico (AJ) promoverían la adaptación al frío, mediante la acumulación de prolina, rafinosa, galactinol y flavonoides (Primo-Capella et al., 2022).

Para el caso de la uva (*Vitis vinífera* L.) cultivar Barbera se observó que la aclimatación de las plantas a deficiencias de nitrógeno se limita la acumulación del BR 6-desoxocasterona mientras que el precursor del jasmonato 13S-HPODE y los conjugados de auxina como AIA-Asp, AIA-Gln y AIA.Glu mostraron una tendencia opuesta (Squeri et al., 2021); por otra parte se observó que en el desarrollo de las bayas de la uva los genes VvSnRK2s tienen roles distintos siendo VvSnRK2.2 y VvSnRK2.7 los que desempeñaron un papel importante en la maduración, mientras que VvSnRK2.3 y VvSnRK2.6 se presentan durante el crecimiento y la expresión de estos genes generan una tendencia de aumento de concentraciones de etileno (ET), ácido salicílico (AS), BR, ácido indolacético (AIA) y AJ (Zhang et al., 2022).

En estudios realizados en manzana cv “Orin” se observó que el gen *MdBZR1* (resistente a brasinazol 1) aumenta la transcripción de BR, pero disminuye con la presencia de ácido abscísico (ABA), indicando que este gen puede estar implicado en respuesta a estrés, adicionalmente se vio que el gen *MdBZR1* se une al promotor de *MdABI5* (Insensibilidad a ABA) suprimiendo su expresión para mediar la respuesta de la planta a ABA (Liu et al., 2021), por otra parte, en manzana “Orin” de pulpa roja se observó que la aplicación exógena de BR promueve la transcripción del gen *MdJa2* inhibiendo la expresión de genes involucrados en la síntesis de flavonoides (*MdANS*, *MdDFR*, *MdANR* y *MdUFGT*) y genes de factores de transcripción relacionados (*MdMYB9*, *MdMYB11* y *MdMYB12*) con la síntesis de antocianinas y proantocianidinas resultando en una menor coloración rojiza (Su et al., 2022), mientras que en manzana “Fuji” EBR podría mejorar la acumulación de flavonoles y antocianinas (Zheng et al., 2018).

En manzana “Gala” se encontraron 22 proteínas de la familia BES1 en los cuales BR juega un papel regulador positivo y entre los cuales el gen *MdBES1-6* es el que más se expresa en condiciones de estrés (Cao et al., 2020). En manzana “Golden Delicious” se investigaron los niveles de transcripción de *MdPRE* y se encontró que la expresión se indujo por ABA, BR, ácido indolacético (AIA), y giberelinas (GA) siendo las expresiones de *PRE1*, *PRE3*, *PRE4* y *PRE6* las inducidas por BR y ABA (Li et al., 2022b). También se evaluó el papel de BRs en el enanismo del manzano evaluando el genotipo Dwarf1-4 en donde se expresa el gen *MdNAC1* y se manifiesta una síntesis reducida de ABA y BR, sin embargo, no es claro aún si esta es la causa principal del enanismo (Yan et al., 2022).

En el caso del kiwi (*Actinidia arguta*) genotipo “Kuiv male” se observó que bajo estrés por frío no cambió la expresión de 2 genes que codifican TCH4 (xiloglucano endotransglucosilasa), el cual actúa después de BZR1, concluyendo así que BR, junto con ET y AJ son las hormonas involucradas en la modulación de respuestas ante dicho estrés como lo son la acumulación de maltosa y trehalosa (Sun et al., 2021), por otra parte, en frutos de arándano (*Vaccinium corymbosum*) cv. “Duke” bajo el mismo estrés se observó un aumento de expresión en los genes implicados en las vías de citoquininas (CQ), BR, AIA y AS además que ABA, GA₃, BR y CQ fueron las hormonas implicadas en la regulación aguas abajo para las adaptaciones al frío, en este caso los genes relacionados con BR fueron *c115136.graphc0* y *c122496.graphc0* (Zhang et al., 2020).

En frutos de aguacate (*Persea americana* Mill.) cv. Hass se observó que en primeros estados de desarrollo se da una mayor expresión del gen BR6OX1 relacionado con la síntesis de BR junto con genes relacionados con la replicación de ADN, transporte de auxinas, remodelación de la pared celular, síntesis de giberelinas y flavonoles (Hernández et al., 2022). También se ha reportado el papel de BR en la diferenciación floral de papaya (*Carica papaya* L.), en la cual la falta o disminución de expresión de genes como *CpHEC2*, *CpSUPL*, *CpAGL11*, *CpHEC2*, *CpSUPL*, *CpAGL11*, *CpBSK3*, *CpTCH4* y *CpCYCD3* generan el aborto del pistilo produciendo flores masculinas, estos genes están relacionados con las vías de síntesis de auxinas y BR (Liao et al., 2022).

CONCLUSIONES

Las aplicaciones de BR tienen efectos favorables sobre la fotosíntesis de las plantas y la capacidad antioxidante, que contribuyen en gran medida a mitigar los efectos nocivos ocasionados por múltiples factores de estrés de tipo abiótico. Se ha podido encontrar el impacto positivo de los BR en la morfología de los frutales tal como aumento de la longitud de la raíz y pelos radicales, además incremento en el área foliar y parte aérea. Por otro lado, respecto a la calidad de los frutos, se ha reportado que las aplicaciones exógenas de BR indujeron valores significativamente altos de longitud, diámetro y peso del fruto. En cuanto a la regulación génica relacionada con los BR se resalta la importancia de la familia de genes BR11 y BZR1, involucrados en la mayoría de cascadas de señalización de esta hormona. Sin embargo, todavía se desconocen aspectos de la señalización inducida por BR en diferentes especies frutales.

Referencias

- Ahammed, G. J., Li, X., Liu, A., & Chen, S. (2020). Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(4), 1451-1464. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10098-0>
- Ahammed, G. J., Ruan, Y. P., Zhou, J., Xia, X. J., Shi, K., Zhou, Y. H., & Yu, J. Q. (2013). Brassinosteroid alleviates polychlorinated biphenyls-induced

oxidative stress by enhancing antioxidant enzymes activity in tomato. *Chemosphere*, 90(11), 2645-2653.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.11.041>

Ali, B. (2017). Practical applications of brassinosteroids in horticulture—some field perspectives. *Scientia Horticulturae*, 225, 15-21.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.06.051>

Aly, M. A., Ezz, T. M., Mahmoud, G., & Khadeejah, H. N. (2021). Effect of some Growth Regulators on Productivity, Fruit Quality and Storability of Sugar Apple *Anona squamosa*, L. Nveo-natural volatiles & essential oils Journal| NVEO, 12298-12316

Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African journal of agricultural research*, 6(9), 2026-2032.
<https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>

Arantes, M. B. D. S., Marinho, C. S., Gomes, M. D. M. D. A., Santos, R. F. D., Galvão, S. P., & Vaz, G. P. (2021). Brassinosteroid accelerates the growth of *Psidium hybrid* during acclimatization of seedlings obtained from minicuttings. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 50, e64743.
<https://doi.org/10.1590/1983-40632020v5064743>

Arunanondchai, P., Fei, C., Fisher, A., McCarl, B. A., Wang, W., & Yang, Y. (2018). How does climate change affect agriculture? (pp. 191-210). Abingdon-on-Thames, UK: Routledge.
<https://doi.org/10.4324/9781315623351>

Caño-Delgado, A., Yin, Y., Yu, C., Vafeados, D., Mora-García, S., Cheng, J. C., ... & Chory, J. (2004). BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis*. *Development*, 131 (21), 5341–5351 <https://doi.org/10.1242/dev.01403>

Cao, X., Khaliq, A., Lu, S., Xie, M., Ma, Z., Mao, J., & Chen, B. (2020). Genome-wide identification and characterization of the BES1 gene family in apple (*Malus domestica*). *Plant Biology*, 22(4), 723–733.
<https://doi.org/10.1111/plb.13109>

Castañeda-Murillo, C. C., Rojas-Ortiz, J. G., Sánchez-Reinoso, A. D., Chávez-Arias, C. C., & Restrepo-Díaz, H. (2022). Foliar brassinosteroid analogue (DI-31) sprays increase drought tolerance by improving plant growth and

photosynthetic efficiency in lulo plants. *Heliyon*, 8(2), e08977.
<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e08977>

Champa, WH, Gill M, Mahajan B, Aror N, Bedi S (2015) Brassinosteroids improve quality of table grapes (*Vitis vinifera* L.) cv. fame seedless. *Trop Agric Res* 26, 368–379 <http://doi.org/10.4038/tar.v26i2.8099>

Chaudhry, S., & Sidhu, G. P. S. (2021). Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. *Plant Cell Reports*, 41, 1-31. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02759-5>

Chen, Z. Y., Wang, Y. T., Pan, X. B., & Xi, Z. M. (2019). Amelioration of cold-induced oxidative stress by exogenous 24-epibrassinolide treatment in grapevine seedlings: toward regulating the ascorbate–glutathione cycle. *Scientia Horticulturae*, 244, 379-387.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.062>

Damghan, I. R. (2009). Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought-induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L. *Gen. Appl. Plant Physiol*, 35, 22-34.

Eid, F. S., El-Kholy, M. F., & Hosny, S. S. (2016). Effect of Foliar Sprays Application of Milagrow on Yield and Fruit Quality of Avocado Tree cv. *Journal of Plant Production*, 7(12), 1495-1499.
<https://doi.org/10.21608/JPP.2016.47106>

Fang, P., Yan, M., Chi, C., Wang, M., Zhou, Y., Zhou, J., ... & Yu, J. (2019). Brassinosteroids act as a positive regulator of photoprotection in response to chilling stress. *Plant physiology*, 180(4), 2061-2076.
<https://doi.org/10.1104/pp.19.00088>

Furlan, V., & Garramuño, M. P. (2022). Yo las espero todo el año... Las frutas cultivadas por mujeres en jardines domésticos. Sus aportes a la diversidad alimentaria y nutricional en Puerto Iguazú, Argentina. *Boletim Do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas*, 17(1), e20200092.
<https://doi.org/10.1590/2178-2547-BGOELDI-2020-0092>

Gomes, M. D. M. A., Campostrini, E., Leal, N. R., Viana, A. P., Ferraz, T. M., do Nascimento Siqueira, L., ... & Zullo, M. A. T. (2006). Brassinosteroid analogue effects on the yield of yellow passion fruit plants (*Passiflora edulis* f. flavicarpa). *Scientia Horticulturae*, 110(3), 235-240.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.06.030>

- Goraya, G. K., Kaur, B., Asthir, B., Bala, S., Kaur, G., & Farooq, M. (2017). Rapid injuries of high temperature in plants. *Journal of Plant Biology*, 60(4), 298-305. <https://doi.org/10.1007/s12374-016-0365-0>
- Gou, X., Yin, H., He, K., Du, J., Yi, J., Xu, S., ... & Li, J. (2012). Genetic evidence for an indispensable role of somatic embryogenesis receptor kinases in brassinosteroid signaling. *PLoS genetics*, 8(1), e1002452. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002452>
- Hassan, H., Amin, M., Rajwana, I. A., Ullah, S., Razzaq, K., Faried, H. N., Akhtar, G., Naeem-Ullah, U., Qayyum, M. A., Aslam, M. M., Ali, K., Asghar, Z., Nayab, S., Naz, A., & Sahar, H. W. (2022). Nutritional functions and antioxidative enzymes in juice extract from two different maturity stages of low temperature stored phalsa (*Grewia subinaequalis* D.C.) fruit. *LWT*, 153, 112552. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2021.112552>
- He, Z. , Wang, Z.Y. , Li, J. , Zhu, Q. , Lamb, C. , Ronald, P. , Chory, J. (2000). Perception of brassinosteroids by the extracellular domain of the receptor kinase BR11. *Science* 288, 2360–2363 <https://doi.org/10.1126/science.288.5475.2360>
- Helaly, M. N., El-Hoseiny, H. M., Elsheery, N. I., Kalaji, H. M., de Los Santos-Villalobos, S., Wróbel, J., ... & Alam-Eldein, S. M. (2022). 5-aminolevulinic acid and 24-epibrassinolide improve the drought stress resilience and productivity of banana plants. *Plants*, 11(6), 743. <https://doi.org/10.3390/plants11060743>
- Hernández, I., Uarrota, V., Fuentealba, C., Paredes, D., Defilippi, B. G., Campos-Vargas, R., Nuñez, G., Carrera, E., Meneses, C., Hertog, M., & Pedreschi, R. (2022). Transcriptome and hormone analyses reveals differences in physiological age of 'Hass' avocado fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 185, 111806. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2021.111806>
- Holá, D. (2011). Brassinosteroids and photosynthesis. In: Hayat, S., Ahmad, A. (eds) *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone*. Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-0189-2>
- Hu, C., Zheng, Y., Tong, C., & Zhang, D. (2022). Effects of exogenous melatonin on plant growth, root hormones and photosynthetic characteristics of

trifoliolate orange subjected to salt stress. *Plant Growth Regulation*, 97, 551–558. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00814-z>

Hu, S., Ding, Y., and Zhu, C. (2020). Sensitivity and responses of Chloroplasts to heat stress in plants. *Front. Plant Sci.* 11, 375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00375>

Islam, M., Ali, S., Nawaz, A., Naz, S., Ejaz, S., Shah, A. A., & Razzaq, K. (2022). Postharvest 24-epibrassinolide treatment alleviates pomegranate fruit chilling injury by regulating proline metabolism and antioxidant activities. *Postharvest Biology and Technology*, 188, 111906. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2022.111906>

Karlıdag, H., Yildirim, E., & Turan, M. (2011). Role of 24-epibrassinolide in mitigating the adverse effects of salt stress on stomatal conductance, membrane permeability, and leaf water content, ionic composition in salt stressed strawberry (*Fragaria x ananassa*). *Scientia horticulturae*, 130(1), 133-140. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.06.025>

Khatoon, F., Kundu, M., Mir, H., & Nahakpam, S. (2021). Efficacy of foliar feeding of brassinosteroid to improve growth, yield and fruit quality of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) grown under subtropical plain. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 52(8), 803-814. <https://doi.org/10.1080/00103624.2020.1869765>

Kinoshita, T., Caño-Delgado, A., Seto, H., Hiranuma, S., Fujioka, S., Yoshida, S., Chory, J. (2005). Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1. *Nature* 433, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature03227>

Krishna, P., Prasad, B. D., & Rahman, T. (2017). Brassinosteroid action in plant abiotic stress tolerance. In *Brassinosteroids* (pp. 193-202). Humana Press, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6813-8_16

Kumari, S., & Thakur, A. (2019a). Morphological and Physio-biochemical Changes in Response to Foliar Application of Brassinosteroid and Water Stress in Apple Plants Under Pot Culture Study. *International Journal of Bio-resource and Stress Management*, 10(1), 39-45. <https://doi.org/10.23910/IJBSM/2019.10.1.1944>

- Kumari, S., & Thakur, A. (2019b). The Effects of Water Stress and Brassinosteroid on Apple Varieties. *International Journal of Economic Plants*, 6(1), 1-6. <https://doi.org/10.23910/IJEP/2019.6.1.0278>
- Kumari, S., Thakur, A., Singh, N., Chandel, J. S., & Rana, N. (2020). Influence of drought stress and brassinosteroid on growth and physio-biochemical characteristics of apple plants. *Indian Journal of Horticulture*, 77(1), 88-93. <https://doi.org/10.5958/0974-0112.2020.00007.9>
- Li, B. B., Fu, Y. S., Li, X. X., Yin, H. N., & Xi, Z. M. (2022a). Brassinosteroids alleviate cadmium phytotoxicity by minimizing oxidative stress in grape seedlings: Toward regulating the ascorbate-glutathione cycle. *Scientia Horticulturae*, 299, 111002. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111002>
- Li, N., Euring, D., Cha, J. Y., Lin, Z., Lu, M., Huang, L. J., & Kim, W. Y. (2021a). Plant hormone-mediated regulation of heat tolerance in response to global climate change. *Frontiers in Plant Science*, 11, 2318. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627969>
- Li, S., Zheng, H., Lin, L., Wang, F., & Sui, N. (2021b). Roles of brassinosteroids in plant growth and abiotic stress response. *Plant Growth Regulation*, 93(1), 29-38. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00672-7>
- Li, T., Shi, Y., Zhu, B., Zhang, T., Feng, Z., Wang, X., Li, X., & You, C. (2022b). Genome-Wide Identification of Apple Atypical bHLH Subfamily PRE Members and Functional Characterization of MdPRE4.3 in Response to Abiotic Stress. *Frontiers in Genetics*, 13, 13, 846559. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.846559>
- Liao, Z., Dong, F., Liu, J., Xu, L., Marshall-Colon, A., & Ming, R. (2022). Gene regulation network analyses of pistil development in papaya. *BMC Genomics*, 23(1), 8. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-08197-7>
- Lippmann, R., Babben, S., Menger, A., Delker, C., and Quint, M. (2019). Development of wild and cultivated plants under global warming conditions. *Curr. Biol.* 29, R1326–R1338. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.10.016>
- Liu, Y.-J., An, J.-P., Wang, X.-F., Gao, N., Wang, X., Zhang, S., Gao, W.-S., Hao, Y.-J., & You, C.-X. (2021). *MdBZR1* regulates ABA response by modulating the expression of *MdABI5* in apple. *Plant Cell Reports*, 40(7), 1127–1139. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02692-7>

- Mao, J., Zhang, D., Li, K., Liu, Z., Liu, X., Song, C., ... & Han, M. (2017). Effect of exogenous Brassinolide (BR) application on the morphology, hormone status, and gene expression of developing lateral roots in *Malus hupehensis*. *Plant Growth Regulation*, 82(3), 391-401. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0264-5>
- Market Data Forecast (2021). Global Processed Superfruits Market. <https://www.marketdataforecast.com/market-reports/processed-superfruits-market> (Último acceso Junio 2022).
- Mostafa, L. Y., & Kotb, H. R. (2018). Effect of brassinosteroids and gibberellic acid on parthenocarpic fruit formation and fruit quality of sugar apple *Annona squamosa* L. *Middle East J*, 7(4), 1341-1351.
- Mutum, B., Maity, U., Basak, S., Laya, B., & Singh, S. D. (2018). Effect of Plant Growth Regulator on Flowering and Yield Attributes of Papaya. *Biological Forum*. 13(3), 627-630
- Nolan, T. M., Vukašinović, N., Liu, D., Russinova, E., & Yin, Y. (2019). Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *The Plant Cell*, 32(2), 295-318. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00335>
- Nolan, T., Chen, J., & Yin, Y. (2017). Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. *Biochemical Journal*, 474(16), 2641-2661. <https://doi.org/10.1042/BCJ20160633>
- Ogweno, J. O., Song, X. S., Shi, K., Hu, W. H., Mao, W. H., Zhou, Y. H., ... & Nogués, S. (2008). Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27(1), 49-57. <https://doi.org/10.1007/s00344-007-9030-7>
- Pino, M. T., McLeod B., C., Domínguez D., E., Zamora V., O., Álvarez M., F., Águila M., K., & Pérez Díaz, R. (2022). Potencial de frutales nativos chilenos como fuente de antioxidantes y colorantes. In M. Teresa Pino & C. Vergara H. (Eds.), *Colorantes y antioxidantes naturales en la industria de alimentos: tecnologías de extracción y materias primas dedicadas*. 455, 159–184. INIA.
- Planas-Riverola, A., Gupta, A., Betegón-Putze, I., Bosch, N., Ibañes, M., & Caño-Delgado, A. I. (2019). Brassinosteroid signaling in plant development and

adaptation to stress. *Development*, 146(5), dev151894.
<https://doi.org/10.1242/dev.151894>

Primo-Capella, A., Forner-Giner, M. Á., Martínez-Cuenca, M.-R., & Terol, J. (2022). Comparative transcriptomic analyses of citrus cold-resistant vs. sensitive rootstocks might suggest a relevant role of ABA signaling in triggering cold scion adaption. *BMC Plant Biology*, 22(1), 209.
<https://doi.org/10.1186/s12870-022-03578-w>

Raza, A., Razzaq, A., Mehmood, S. S., Zou, X., Zhang, X., Lv, Y., & Xu, J. (2019). Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A review. *Plants*, 8(2), 34. <https://doi.org/10.3390/plants8020034>

Squeri, C., Miras-Moreno, B., Gatti, M., Garavani, A., Poni, S., Lucini, L., & Trevisan, M. (2021). Gas exchange, vine performance and modulation of secondary metabolism in *Vitis vinifera* L. cv Barbera following long-term nitrogen deficit. *Planta*, 253(3), 73. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03590-8>

Su, M., Wang, S., Liu, W., Yang, M., Zhang, Z., Wang, N., & Chen, X. (2022). MdJa2 Participates in the Brassinosteroid Signaling Pathway to Regulate the Synthesis of Anthocyanin and Proanthocyanidin in Red-Fleshed Apple. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1-13.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.830349>

Sun, S., Lin, M., Qi, X., Chen, J., Gu, H., Zhong, Y., Sun, L., Muhammad, A., Bai, D., Hu, C., & Fang, J. (2021). Full-length transcriptome profiling reveals insight into the cold response of two kiwifruit genotypes (*A. arguta*) with contrasting freezing tolerances. *BMC Plant Biology*, 21(1), 365.
<https://doi.org/10.1186/s12870-021-03152-w>

Sun, Y., Fan, X. Y., Cao, D. M., Tang, W., He, K., Zhu, J. Y., ... & Wang, Z. Y. (2010). Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Developmental cell*, 19(5), 765-777.
<https://doi.org/10.1016/j.devcel.2010.10.010>

Suprasanna, P. (2020). Plant abiotic stress tolerance: Insights into resilience build-up. *Journal of Biosciences*, 45(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s12038-020-00088-5>

- Symons, G. M., Davies, C., Shavrukov, Y., Dry, I. B., Reid, J. B., & Thomas, M. R. (2006). Grapes on steroids. Brassinosteroids are involved in grape berry ripening. *Plant physiology*, 140(1), 150-158. <https://doi.org/10.1104/pp.105.070706>
- Vega, M., Meza, B., Solórzano, J., & Macías, E. (2022). La seguridad alimentaria como instrumento para reducir la desnutrición crónica infantil en Ecuador. Una revisión. *Memorias Sucre Review*, 2(1), 385-404. <https://doi.org/10.37117/s.v21i1.450>
- Vergara, A., Torrealba, M., Alcalde, J. A., & Pérez-Donoso, A. G. (2020). Commercial brassinosteroid increases the concentration of anthocyanin in red tablegrape cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 26(4), 427-433. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12457>
- Wang, X., Gao, Y., Wang, Q., Chen, M., Ye, X., Li, D. & Gao, D. (2019a). 24-Epibrassinolide-alleviated drought stress damage influences antioxidant enzymes and autophagy changes in peach (*Prunus persicae* L.) leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 135, 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.026>
- Wang, Y. T., Chen, Z. Y., Jiang, Y., Duan, B. B., & Xi, Z. M. (2019b). Involvement of ABA and antioxidant system in brassinosteroid-induced water stress tolerance of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Scientia Horticulturae*, 256, 108596. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108596>
- Wu, Z., Gu, S., Gu, H., Cheng, D., Li, L., Guo, X., ... & Chen, J. (2022). Physiological and transcriptomic analyses of brassinosteroid function in kiwifruit root. *Environmental and Experimental Botany*, 194, 104685. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104685>
- Xia, H., Liu, X., Wang, Y., Lin, Z., Deng, H., Wang, J. & Liang, D. (2022). 24-Epibrassinolide and nitric oxide combined to improve the drought tolerance in kiwifruit seedlings by proline pathway and nitrogen metabolism. *Scientia Horticulturae*, 297, 110929. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.110929>
- Yan, T., Mei, C., Song, H., Shan, D., Sun, Y., Hu, Z., Wang, L., Zhang, T., Wang, J., & Kong, J. (2022). Potential roles of melatonin and ABA on apple dwarfing in semi-arid area of Xinjiang China. *PeerJ*, 10, e13008. <https://doi.org/10.7717/peerj.13008>

- Yuan, L., Yuan, Y., Du, J., Sun, J., & Guo, S. (2012). Effects of 24-epibrassinolide on nitrogen metabolism in cucumber seedlings under Ca (NO₃)₂ stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 61, 29-35. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.09.004>
- Zeng, G., Gao, F., Li, C., Li, D., & Xi, Z. (2022). Characterization of 24-epibrassinolide-mediated modulation of the drought stress responses: Morphophysiology, antioxidant metabolism and hormones in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 184, 98-111. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.05.019>
- Zhang, F., Ji, S., Wei, B., Cheng, S., Wang, Y., Hao, J., Wang, S., & Zhou, Q. (2020). Transcriptome analysis of postharvest blueberries (*Vaccinium corymbosum* 'Duke') in response to cold stress. *BMC Plant Biology*, 20(1), 80. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-2281-1>
- Zhang, P., Zuo, Q., Jin, H., Pervaiz, T., Dong, T., Pei, D., Ren, Y., Jia, H., & Fang, J. (2022). Role of SnRK2s in grape berry development and stress response. *Scientia Horticulturae*, 302, 111175. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111175>
- Zheng, J., An, Y., & Wang, L. (2018). 24-Epibrassinolide enhances 5-ALA-induced anthocyanin and flavonol accumulation in calli of 'Fuji' apple flesh. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 134(2), 319–330. <https://doi.org/10.1007/s11240-018-1418-5>
- Zhu, F., Yun, Z., Ma, Q., Gong, Q., Zeng, Y., Xu, J., Cheng, Y., Deng, X. (2015). Effects of exogenous 24-epibrassinolide treatment on postharvest quality and resistance of Satsuma mandarin (*Citrus unshiu*), *Postharvest Biology and Technology*, 100, (8-15). <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2014.09.014>.