

Efecto de Estrés Hídrico en la Actividad Enzimática en dos Cultivares de Fresa (*Fragaria x ananassa*) Effect of Water Stress on Enzymatic Activity in two Strawberry Cultivars (*Fragaria x ananassa*)

Diana Rocío Ruiz-Saénz^{1†} , Miriam Ivonne Maldonado-Rosales¹ , Erika Selene García-Nava¹ ,
Aníbal Uriel Reyes-Mérida¹ , Alicia Pineda-Santos¹ y Jair Jesús Sánchez-Valdés¹

¹ Universidad Politécnica del Valle de Toluca (UPVT), Carretera Toluca-Almoloya de Juárez km 5.6 Santiaguito Tlalcalilcali, Almoloya de Juárez. 50904 Toluca, Estado de México, México; (D.R.R.S.), (M.I.M.R.), (E.S.G.N.), (A.U.R.M.), (A.P.S.), (J.J.S.V.).

[†] Autora para correspondencia: druizsaenz@gmail.com.mx

RESUMEN

La fresa (*Fragaria x ananassa*) es un fruto producido en la zona central de México. Este cultivo se ve afectado por condiciones climáticas desfavorables como la sequía. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del estrés hídrico y su relación con los cambios en la actividad enzimática del sistema antioxidante en los cultivares de Camino Real y Cabrillo en el Valle de Toluca. El experimento se dividió en tres fases: F0 (inicial), F1 (fase sequía) dividido en dos regímenes hídricos diferentes: a) óptimo o control y b) régimen nulo y F2 (fase de recuperación), donde el régimen nulo posteriormente se reirrigó a niveles de régimen óptimo. Se evaluaron las actividades enzimáticas de catalasa (CAT) y peroxidasa (POX), así como las concentraciones de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y prolina. Se estableció un diseño al azar con tres repeticiones y 15 unidades experimentales cada una, la fase F0 mostró diferencias en todas las variables entre cultivares. En régimen nulo F1, el cultivar Camino Real tuvo, respecto al control, un incremento de 36.03% en POX y un decremento de un 22.95% en CAT, mientras en Cabrillo se encontró una disminución en la actividad de POX de 69.43% y un incremento del 31.26% en CAT. Las concentraciones de H_2O_2 y prolina se incrementaron en ambos cultivares. En F2 no se encontraron diferencias en las actividades enzimáticas en ambos cultivares. La determinación de enzimas y osmolitos puede servir como indicador en cultivares de fresa con características de tolerancia a estrés hídrico en nuevas zonas geográficas. Se concluyó que el cultivar Camino Real presentó tolerancia a sequía mediante mecanismos enzimáticos, mientras que el cultivar Cabrillo mostró baja tolerancia por mecanismos de acumulación de osmolitos.

Palabras clave: enzimas, estrés-oxidativo, sequía.

SUMMARY

Strawberry (*Fragaria x ananassa*) is a fruit produced in the central region of Mexico. This crop is affected by unfavorable climatic conditions such as drought. The aim of this study was to evaluate the effect of water stress and its relationship with changes in enzym activity of the antioxidant system in the cultivars 'Camino Real' and 'Cabrillo' in the Toluca Valley. The experiment was divided into three phases: F0 (initial), F1 (drought phase) - divided into two different water regimes: a) optimal or control and b) zero regime and F2 (recovery phase), where the zero regime was subsequently re-irrigated to optimal levels. The enzymatic activities of catalase (CAT) and peroxidase (POX) were evaluated, as well as the concentrations of hydrogen peroxide (H_2O_2) and proline. A randomized design was established, with three replicates and 15 experimental units each one. F0 showed differences in all variables



Cita recomendada:

Ruiz-Saénz, D. R., Maldonado-Rosales, M. I., García-Nava, E. S., Reyes-Mérida, A. U., Pineda-Santos, A., & Sánchez-Valdés, J. J. (2025). Efecto de Estrés Hídrico en la Actividad Enzimática en dos Cultivares de Fresa (*Fragaria x ananassa*). *Terra Latinoamericana*, 43, 1-10. e2006. <https://doi.org/10.28940/terra.v43i.2006>

Recibido: 30 de junio de 2024.
Aceptado: 12 de enero de 2025.
Artículo. Volumen 43.
Abril de 2025.

Editor de Sección:
Dr. Víctor Manuel Ruiz-Valdiviezo



Copyright: © 2025 by the authors.
Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY NC ND) License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

between cultivars. In the zero regime (F1), compared to the control, the 'Camino Real' cultivar showed a 36.03% increase in POX activity and a 22.95% decrease in CAT activity, while 'Cabrillo' exhibited a 69.43% decrease in POX activity and a 31.26% increase in CAT activity. H_2O_2 and proline concentrations increased in both cultivars. In F2, no differences in enzymatic activities were found between the cultivars. The determination of enzymes and osmolytes can serve as indicators of strawberry cultivars with drought stress tolerance traits in new geographical regions. It was concluded that the 'Camino Real' cultivar exhibited drought tolerance through enzymatic mechanisms, while the 'Cabrillo' cultivar demonstrated low tolerance through osmolyte accumulation mechanisms.

Index words: enzymes, oxidative stress, drought.

INTRODUCCIÓN

México es un país productor del cultivo de fresa (*Fragaria x ananassa*) con una producción intensiva en los estados de Michoacán, Guanajuato, Jalisco, Estado de México y Baja California, con un crecimiento en la zona central de aproximadamente 50% entre los años 2011-2014 (Wu, Guan y Suh, 2018), lo que ha generado que áreas nuevas sean exploradas para su siembra. Sin embargo, el cultivo de fresa, al igual que otros cultivos hortícolas, se ve afectado por factores de estrés biótico o abióticos, siendo el estrés hídrico uno de los más relevantes. La escasez de reducción de los recursos hídricos en combinación con un aumento de las temperaturas, especialmente en periodos de sequía, propicia un efecto negativo en el crecimiento, desarrollo y producción de las plantas (Cazares-Palacios, Valdés y Arce, 2021). Al presentarse una reducción de agua disponible, se afecta el transporte de solutos, la fotosíntesis, la transpiración, la respiración celular (Murshed, Lopez y Sallanon, 2013), incrementando así la producción de especies reactivas de oxígeno (EROS) como O_2^- , H_2O_2 , OH^- (Mitler, 2017). Estos iones a su vez son reducidos o excitados por el sistema antioxidante, el cual funciona como una barrera antioxidante enzimática, que incluye enzimas como la superóxido dismutasa (SOD), peroxidasa (POX), catalasa (CAT) y ascorbato peroxidasa (APX) (Mozafari, Ghaderi, Havas y Dedejani, 2019; Mustafa *et al.*, 2021).

Las enzimas del sistema antioxidante reaccionan reduciendo a los EROS en moléculas como agua y oxígeno en el citoplasma o en compartimientos celulares (Howarth, 2005). El ajuste osmótico en las células bajo condiciones de estrés hídrico se regula con la acumulación de osmolitos solubles activos constituidos por azúcares, ácidos orgánicos, glicina, betaína y prolina que funcionan como respuesta adaptativa en plantas tolerantes (Qiao, Hong, JiaoHou y Gao, 2024). La fresa (*Fragaria x ananassa*) es un cultivo sensible al estrés hídrico y a la salinidad, por su morfología, ya que cuenta con raíces poco profundas, un área foliar amplia, y además requiere un alto contenido de agua en sus frutos (Klamkowski y Treder, 2006). Para determinar si un cultivar es tolerante a estrés hídrico, debe considerarse la fase de crecimiento de la planta, duración del estrés, medio y sistema de crecimiento (Blanke y Cooke, 2006; Ledesma y Sugiyama 2005; Shao, Chu, Jaleel y Zhao, 2008).

En diferentes cultivares de fresa se han reportado un amplio rango de respuestas fisiológicas a estrés abiótico (Bordonaba y Terry, 2010; Sun *et al.*, 2013; Nezhadahmadi, Faruq y Rashid, 2015). En el estudio de Keutgen y Pawelzik (2008), los cultivares de fresa Whitney Fern y Cal. Giant han sido clasificados como sensibles a altas temperaturas, mientras que Elsanta, Redlans Hope y Camarosa son cultivares resistentes a altas temperaturas, esto considerando el comportamiento de la actividad antioxidante, el potencial hídrico y las respuestas fisiológicas observadas (Kesici *et al.*, 2013). En Estambul se reportaron diferencias significativas entre cinco de los siete cultivares de estudio, proponiendo el establecimiento de cultivares específicos a partir de su actividad antioxidante y contenido de osmolitos, los cuales son indicadores de genotipos tolerantes a sequía. La continua introducción de variedades en el mercado incrementa la necesidad de métodos de identificación de los genotipos con relación a sus características de adaptabilidad (Degani *et al.*, 2001), siendo el objetivo de la presente investigación evaluar el efecto de estrés hídrico y su relación con cambios bioquímicos en dos cultivares de fresa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del Sitio Experimental y Material Vegetal

El experimento fue conducido en la Universidad Politécnica del Valle de Toluca (Almoloya de Juárez) con coordenadas 19° 20' 33.6" N, 99° 44' 29.52" O. Plantas de fresa (cv. Cabrillo y Camino Real) fueron sembradas en macetas (2.2364 dm³) llenas con sustrato de tipo peat moss, turba media de granulometría de 0-10 mm, una

capacidad de retención de 65-70%, un espacio área de 20-26%, una densidad aparente seca de 62-70 g L⁻¹, pH 3.3-4.3 y una conductividad eléctrica <0.025 S m⁻¹ (Black Bale Lambert) y perlita en proporciones 1:1. Las plantas recibieron el mismo manejo de fertilización inorgánica foliar, con una aplicación cada 15 días con agroquímicos NPK con microelementos, bajo dosificación específica de acuerdo a ficha técnica (Bayfolan Forte, 2024) y el control fitosanitario se realizó de acuerdo con las prácticas productivas recomendadas por Olivera (2012). El registro de temperatura y humedad relativa se llevó a cabo cada 60 min con un termohigrómetro Data Logger Elitech RC-51H (USA).

Experimento de Sequía

El experimento se realizó de agosto a diciembre de 2023. Los tratamientos realizados fueron a) Régimen óptimo (control): las plantas recibieron un riego constante durante el transcurso de todo el experimento con un nivel de saturación superior al 70% y b) Régimen nulo: las plantas fueron sometidas a sequía durante 12 días sin aplicación de riego, la saturación al final del régimen fue menor al 30%. Después del término de la sequía, se siguió con una riego, como se describe para el régimen óptimo.

Los niveles de régimen hídrico, se registraron mediante un sensor múltiple (multiparamétrico de 3 vías, China), con una escala donde 1-3 indicaba condiciones secas (valores menores al 30% de saturación), 4-7 indicaba condiciones húmedas (valores entre 30-70% de saturación) y 8-10 indicaba condiciones saturadas (valores superiores al 70% de saturación). La capacidad de retención del sustrato se determinó previamente de acuerdo con las curvas de retención descritas por Fonteno (1996).

La toma de muestras para su análisis se realizó en 3 fases específicas, la fase inicial (F0) cinco días después del trasplante, la fase sequía (F1) al término de los 12 días sin riego y la fase de recuperación (F2) 7 días después de la riego. Cada tratamiento se realizó por triplicado con 15 plantas cada uno, 90 plantas en total para cada cultivar utilizado.

Toma de Muestra para Análisis Bioquímico y Cuantificación de H₂O₂ y Prolina.

La toma de muestras para los análisis bioquímicos y la determinación de contenidos se realizó para ambos cultivares con hojas jóvenes en etapa de desarrollo 6 (Ashfaq, Iqbal, Khan y Khan, 2014) con un diámetro polar de 3 cm, sin daños mecánicos o biológicos visibles. Los muestreos se realizaron a los 5, 20 y 27 días después del trasplante (DDT), tres muestras se analizaron por triplicado, y tres lecturas independientes se generaron para cada repetición. Se determinó la actividad de peroxidasa (POX) (Srivastava y Dwidevi, 1998) y catalasa (CAT) (Aebi, 1984) y se cuantificó el peróxido de hidrógeno (H₂O₂) (Sergiev, Alexieva y Karanov, 1997) y prolina (Pro) (Bates, Waldren y Teare, 1973) como se describe a continuación.

Actividad de POX y CAT

Para la extracción de proteínas totales solubles, se mezclaron 100 mg de tejido vegetal con buffer de extracción (50mM fosfato de potasio/5mM DTT/1mM EDTA/1% [w/v] PVP), en proporción 1:4. Se centrifugaron a 10 000 rpm durante 20 min, el sobrenadante se separó en un tubo limpio. Todas las mediciones de absorbancia se realizaron con el espectrofotómetro Eppendorf (USA). La actividad de POX (E.C. 1.11.1.7) se determinó de acuerdo a Srivastava y Dwidevi (1998) basada en el incremento de la absorbancia a 470 nm por colorimetría generada por los sustratos de guayacol y H₂O₂ (Angelini y Federico, 1989). Se realizaron lecturas en intervalos de 30 s durante 3 min con un coeficiente de extinción de 26 mM⁻¹ cm⁻¹. La actividad de CAT (E.C. 1.11.1.6) se determinó de acuerdo con Aebi (1984), basado en la conversión del H₂O₂ en oxígeno y agua a una absorbancia a 240 nm. Los resultados se presentan en intervalos de lectura de 20 s durante 3 min y un coeficiente de extinción de 39.4 por milimoles por centímetro.

Contenido de Prolina y Peróxido de Hidrógeno

La determinación de prolina fue realizada por espectrofotometría de acuerdo a Shabnam, Tripathi, Sharmila y Pardha (2016). La extracción se realizó con 100 mg de tejido vegetal, triturado con 1 ml de ácido sulfosalicílico al 3%, para posteriormente centrifugarse a 10 000 rpm durante 20 min; se separó el sobrenadante en un tubo Eppendorf limpio. Se preparó una mezcla de reacción con muestra, ninhidrina ácida 2.5% y ácido acético glacial en una relación 1:1:1, se calentó a 100 °C por 30 min. La mezcla se homogeneizó y se cuantificó la absorbancia de la muestra a longitud de 508 nm, a partir de una curva patrón (Bates et al., 1973).

El contenido de peróxido de hidrógeno se determinó de acuerdo con Sergiev *et al.* (1997). Para la extracción, se molieron 100 mg de tejido vegetal con 1.2 ml de 0.1% (w/v) ácido tricloroacético (TCA), después se centrifugó a 10 000 rpm por 20 min, el sobrenadante se recuperó en un tubo limpio. Se realizó una mezcla de reacción que contenía muestra, buffer de fosfato 10 mM y KI 1 M en una proporción 1:1:2. La mezcla se homogeneizó y se cuantificó la absorbancia a longitud de 390 nm, la cuantificación de peróxido de hidrógeno se determinó a partir de una curva patrón.

Diseño Experimental y Análisis Estadístico

Se utilizó un diseño completamente al azar. Todos los valores son la media de tres réplicas, con lecturas por triplicado. Las variables continuas se analizaron mediante una prueba ANOVA ($P \leq 0.05$). Los promedios de los tratamientos se analizaron por comparación múltiple de medias Tukey ($P \leq 0.05$), los datos categorizados se analizaron por χ^2 utilizando el programa estadístico Infostat Di Rienzo *et al.* (2020).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el sitio experimental se registró una temperatura cinética media de 23.3 °C en el intervalo de los meses de agosto-diciembre de 2023 durante la fase experimental y un porcentaje de humedad relativa promedio de 71.4%. Con una temperatura máxima de 41.7 °C y una mínima de 5.7 °C, el déficit hídrico se presentó como resultado de baja disposición de agua, exceso de salinidad, temperaturas bajas o altas, o combinaciones de estos factores (Qiao *et al.*, 2024). Cuando el cultivo se somete a estrés hídrico, los estomas se cierran, la transpiración decrece y la temperatura de la hoja aumenta, ascendiendo de 4 a 6 °C más que la temperatura del aire de acuerdo a López-López, Exebio, Flores y Juárez (2023), convergiendo en un efecto negativo en el crecimiento y calidad de frutos como tomate o fresa (Mulholland, Edmondson, Fussell, Basham y Ho, 2003; Kadir, Sidhu y Al-Khatib, 2006). En fresa puede afectarse el crecimiento de raíces (Klamkowski y Treder, 2008), viabilidad del polen (Ledesma y Sugiyama, 2005), peso del fruto y expresión de proteínas en hojas (Ledesma, Kawabata y Sugiyama, 2004); sin embargo, plantas resistentes a altas temperaturas tienen la habilidad de mantener altas tasas de fotosíntesis, estabilidad y síntesis de proteínas (Gulen y Eris, 2004). La evaluación de temperaturas en un periodo determinado en presencia de estrés hídrico, brinda información sobre el efecto en procesos enzimáticos y de contenidos de moléculas relacionadas con el estrés oxidativo, como en la presente investigación donde se busca la introducción de cultivares de fresas tolerantes para poderse establecer en nuevas zonas territoriales, como lo es el municipio de Amoloya de Juárez, Estado de México.

La determinación de los niveles enzimáticos en una especie vegetal, puede servir como indicador de genotipos con características sobresalientes ante condiciones de estrés abiótico o biótico (Tyagi, Kayastha y Sinha, 2008). En el presente estudio, plantas de fresa cv. Camino Real bajo el régimen óptimo presentó una actividad de POX, con un rango de entre 14.99 ± 2.22 - 18.81 ± 0.351 μM de guayacol $\text{min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ proteína (Figuras 1a, b, c) durante las fases de evaluación, lo cual indica que estos pueden ser sus niveles basales enzimáticos. En el régimen óptimo, el cv. Cabrillo mostró niveles basales entre 7.23 ± 1.01 - 8.29 ± 0.78 μM de guayacol $\text{min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ de proteína (Figuras 1a, b, c). En fresa se ha reportado la actividad de POX (peroxidasa), donde, dependiendo del genotipo, esta puede ir de 192.53 Ug^{-1} TA hasta 406.53 Ug^{-1} TA en otros cultivares, previos a estrés hídrico (Ali, Pirlak y Turan, 2022). De acuerdo a Sairam y Srivastav (2001), la actividad de POX está asociada con la tolerancia de plantas a sequía; por otra parte, en los cultivares Camino Real y Cabrillo se encontraron diferencias basales significativas en la actividad de peroxidasa, en la fase inicial (F0) cv. Camino Real presentó un contenido basal en la actividad de POX con un diferencial del 46.80% respecto al cv. Cabrillo. En la fase de sequía (F1) se observó que plantas del cv. Camino Real, provenientes del tratamiento de sequía, mostraron un incremento de la actividad de POX del 36.03%, en contraste con el control (Figura 1b), lo que coincide con Ali, Pirlak y Turan (2022), quienes encontraron un incremento de la actividad de POX en siete cultivares de fresa sometidos a sequía. De igual manera, se ha reportado un incremento en la actividad de POX en hojas de fresa sometidas a estrés hídrico severo con un incremento de hasta 2.8 veces respecto al control (Sun *et al.*, 2015). En el presente estudio, las plantas de sequía del cultivar Cabrillo mostraron una disminución del 69.43% en la actividad de peroxidasa.

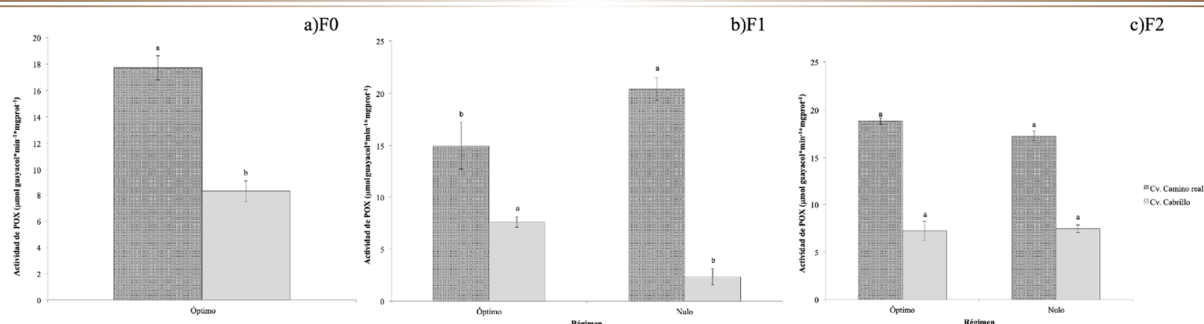


Figura 1. Efecto de estrés hídrico en la actividad enzimática de peroxidasa (POX) en cultivares de fresa Camino Real y Cabrillo. Actividad enzimática de muestras provenientes de: a) Fase inicial (F0), b) Fase de sequía (F1), c) Fase de recuperación (F2). Los valores expresados son la media de tres muestras con tres mediciones cada una ($n=9$) $\pm$ ES. Letras diferentes muestran diferencias significativas respecto al tratamiento óptimo, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ($\alpha=0.05$).

Figure 1. Effect of water stress on the enzymatic activity of peroxidase (POX) in strawberry cultivars Camino Real and Cabrillo. Enzymatic activity of samples from: a) Initial phase (F0), b) Drought phase (F1), c) Recovery phase (F2). Values shown are the mean of three samples with three measurements each ($n=9$) $\pm$ SE. Different letters indicate significant differences with respect to the optimal treatment, according to Tukey's multiple range test ($\alpha=0.05$).

Esta reducción en actividad enzimática podría atribuirse a factores, como cambios en la temperatura y pH, los cuales provocan la desnaturalización o inactivación de la enzima, según reportes por Suzuki, Honda, Mukasa y Kim (2006). Al igual que la presencia excesiva de compuestos fenólicos, producen su inactivación o disminución en la actividad por su alta reactividad y abundancia en algunas especies vegetales, como se ha demostrado en clavel (*Dianthus caryophyllus*) (Vanegas, Martínez, Coy y Ardila, 2022). En la fase de recuperación (F2) no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en la actividad de POX en ambos cultivares (Figura 1c), mostrándose un incremento de la actividad enzimática del cultivar Cabrillo de régimen nulo al regresar a condiciones de riego óptimo (Figuras 1b, c). Reynolds, Trethowan, van Ginkel y Rajaram (2021) demostraron que los genotipos tolerantes presentan una mayor actividad de peroxidasa, incrementando la estabilidad de la membrana celular, mientras los genotipos susceptibles se caracterizan por una baja actividad enzimática y una reducción de la estabilidad de las membranas. Un estudio reciente de Javalera-Rincón *et al.* (2025) quienes evaluaron tres bioestimulantes con efecto antiestresante hídrico, ácido salicílico $0.125\mu\text{M L}^{-1}$, ácido glutámico 5g L^{-1} y cisteína 50mg L^{-1} en plantas de fresa sometidas a tres diferentes regímenes de riego; mostró que, cada bioestimulante manifestó un efecto mayor en alguno de los regímenes de riego y fue As el ideal para el riego 15 días + estrés (reducción de agua del 50%), Cys para 30 días + estrés (reducción del 33% del agua) y Glu para el testigo. Los autores concluyen que, se puede incrementar tanto calidad como producción ya sea por medio únicamente de la aplicación de un bioestimulante o por medio de la acción de estos en conjunto con un estrés.

Respecto a la actividad de catalasa (CAT), se observó que plantas de cv. Camino Real se encontraron entre 46.37 ± 2.55 - $55.66\pm 1.60\text{ }\mu\text{mol H}_2\text{O}_2\text{ min}^{-1}\text{ mg}^{-1}\text{ P.F.}$ (Figuras 2a, b, c) mientras que en cv. Cabrillo se determinó que los niveles basales fueron de entre 29.56 ± 1.22 a $35.95\pm 1.29\text{ }\mu\text{mol H}_2\text{O}_2\text{ min}^{-1}\text{ mg}^{-1}\text{ P.F.}$ (Figuras 2a, b, c), encontrándose con una diferencia menor de un 35.44% de la actividad de CAT presente en cv. Cabrillo en contraste con CV. Camino Real en la fase F0 (Figura 2a). En F1 se observó una disminución en la actividad de CAT en un

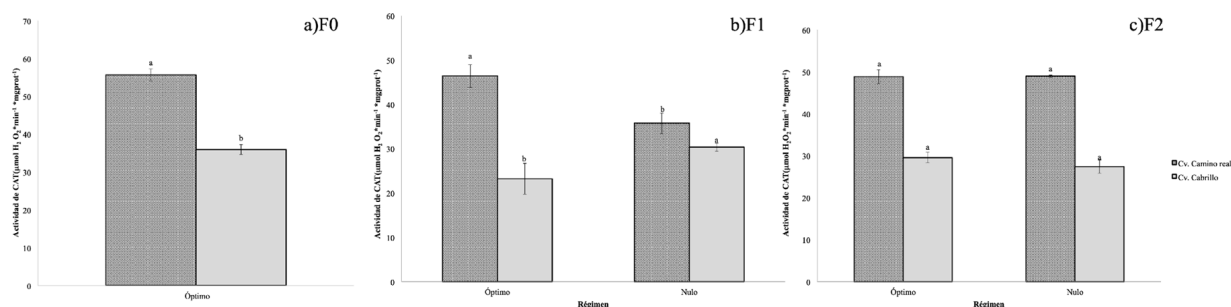


Figura 2. Efecto de estrés hídrico en la actividad enzimática de catalasa (CAT) en cultivares de fresa Camino Real y Cabrillo. Actividad enzimática de muestras provenientes de: a) Fase inicial (F0), b) Fase de sequía (F1), c) Fase de recuperación (F2). Los valores expresados son la media de tres experimentos ($n=9$) con lecturas por triplicado $\pm$ ES. Letras diferentes muestran diferencias significativas respecto al tratamiento óptimo de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ($\alpha=0.05$).

Figure 2. Effect of water stress on the enzymatic activity of catalase (CAT) in Camino Real and Cabrillo strawberry cultivars. Enzymatic activity of samples from: a) Initial phase (F0), b) Drought phase (F1), c) Recovery phase (F2). The values shown are the mean of three experiments ($n=9$) with triplicate readings ($\pm$ SE). Different letters indicate significant differences with respect to the optimal treatment according to Tukey's multiple range test ($\alpha=0.05$).

22.95% en plantas del cv. Camino Real en el régimen nulo (Figura 2b), esto coincide con reportes donde, en un periodo de 10 días en estrés hídrico severo o moderado, se presentó la disminución de la actividad de CAT, siendo hasta 0.8 veces menor respecto al control (Sun *et al.*, 2015), donde el tiempo de estrés hídrico juega un papel primordial en la actividad enzimática, ya que en los primeros días se genera un incremento hasta un punto máximo y después se presenta una disminución de la actividad de CAT (Sun *et al.*, 2015). Por otra parte, en el cultivar Cabrillo se incrementó la actividad de CAT, encontrándose diferencias estadísticamente significativas respecto al control (Figura 2b), ya que en hojas de fresa se ha encontrado que un incremento en la actividad de enzimas como CAT funciona como un mecanismo adaptativo de la tolerancia a sequía, reduciendo la cantidad de H_2O_2 presente en el tejido vegetal (Devi, Kaur y Gupta, 2012). En la fase de recuperación F2, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en ambos cultivares (Figura 2c), observándose que siete días después se incrementa la actividad de CAT, manteniéndose a niveles similares a los mostrados por los controles del régimen óptimo.

El H_2O_2 es considerado un indicador de estrés y funciona también en bajas concentraciones como mensajero secundario de rutas de señalización de respuestas de tolerancia a estrés abiótico (Jouili y Ferjani, 2003; Ashraf, 2009). En esta investigación, se encontró un mayor contenido de peróxido de hidrógeno en cv. Cabrillo durante la F0 (Figura 3a) con niveles endógenos de $0.709 \pm 0.01 - 1.206 \pm 0.08 \mu\text{moles de } H_2O_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ P.F.}$ (Figuras 3a, b y c) a lo largo del experimento en plantas provenientes del control, en conjunto con una baja actividad de POX y CAT en la fase inicial (Figura 1a; Figura 2a), lo cual puede indicar que este incremento en el contenido de H_2O_2 en la fase vegetativa pudo haber sido generado por la actividad de la súper óxido dismutasa (SOD), la cual dismuta el O_2^- generando H_2O_2 endógeno como parte del proceso de fotosíntesis (Ashraf, 2009), resaltando que existen reportes donde se ha encontrado que uno de los mecanismos adaptativos en cultivos tolerantes a sequía, está sujeto por la regulación positiva de enzimas como SOD y CAT (Devi, Kaur y Gupta, 2012). Lo anterior indicaría que el mecanismo de actividad enzimática no es el mecanismo de tolerancia en este cultivar; sin embargo, no se descarta que existan otros mecanismos inducidos por señalización de H_2O_2 , como la acumulación de osmolitos, azúcares o la participación en la ruta, con la del metiljasmonato en procesos relacionados con el ácido abscísico (Habib *et al.*, 2020; Muhammad, Gawroński, Munir, Jindal y Kerchev, 2022). En el cv. Camino Real se observó en las fases experimentales en el rango óptimo, niveles endógenos de entre 0.403 ± 0.09 y $0.538 \pm 0.04 \mu\text{moles de } H_2O_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ P.F.}$ (Figuras 3a, b c), que, en contraste con cv. Cabrillo presenta un menor contenido de H_2O_2 y una mayor actividad de CAT y POX, lo anterior coincide con reportes en fresa donde una mayor capacidad de detoxificación de EROS proporciona mejores condiciones de aclimatación metabólica bajo estrés abiótico, específicamente en sequía (Marivani, Ghaderi y Javadi, 2019; Zahedi, Hosseini, Fahadi, Kadkhodaei y Vaculík, 2023).

En la F1 se observó que ambos cultivares, bajo régimen nulo, presentaron un incremento estadísticamente significativo en el contenido de peróxido de hidrógeno, en contraste con los controles de régimen óptimo, presentándose el mayor contenido en régimen nulo en el cv. Camino Real con un contenido de $2.045 \pm 0.06 \mu\text{moles de } H_2O_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ P.F.}$, lo que coincide con reportes donde se presentó un aumento del contenido de H_2O_2

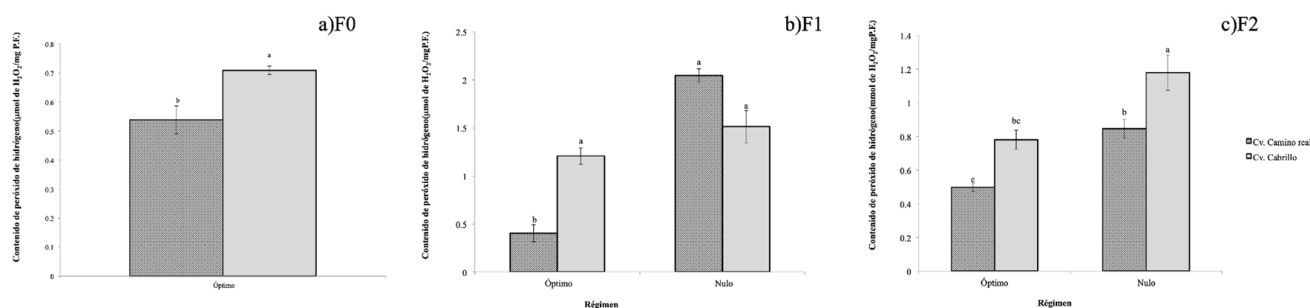


Figura 3. Efecto de estrés hídrico en contenido de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) en cultivares de fresa Camino Real y Cabrillo. Concentración de peróxido de hidrógeno de muestras provenientes de: a) Fase inicial (F0), b) Fase de sequía (F1), c) Fase de recuperación (F2). Los valores expresados son la media de tres experimentos (n=9) con lecturas por triplicado $\pm$ ES. Letras diferentes muestran diferencias significativas respecto al tratamiento óptimo, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ($\alpha=0.05$).

Figure 3. Effect of water stress on hydrogen peroxide (H₂O₂) content in Camino Real and Cabrillo strawberry cultivars. Hydrogen peroxide concentration of samples from: a) Initial phase (F0), b) Drought phase (F1), c) Recovery phase (F2). The values shown are the mean of three experiments (n=9) with triplicate readings ($\pm$ SE). Different letters indicate significant differences with respect to the optimal treatment according to Tukey's multiple range test ($\alpha=0.05$).

endógeno y actividad enzimática en tejidos de raíces y hojas de fresa en estrés hídrico (Ashraf, 2009). Destacando que un aumento de los niveles endógenos no siempre es negativo, ya que, bajo déficit hídrico, un aumento de los niveles de H_2O_2 induce también la acumulación de hormonas reguladoras del estrés, como lo son ácido salicílico y etileno (Huang *et al.*, 2012). En la fase de recuperación (F2) ambos cultivares provenientes de régimen nulo, presentaron un incremento en el contenido de peróxido de hidrógeno estadísticamente significativo en contraste con el régimen nulo (Figura 3c), sin embargo, en contraste con los niveles de la fase F1, se determinó una disminución del 42.39% y 44.01% en el cv. Camino Real y Cabrillo, respectivamente, lo cual indica que, a pesar de un riego óptimo de siete días, el periodo de evaluación puede ser extendido para estimar un tiempo probable de retorno a niveles endógenos de H_2O_2 . Adicionalmente, debe considerarse en cultivares de fresa, que la duración del estrés hídrico y el grado influyen directamente en procesos de recuperación enzimáticos para la detoxificación de peróxido de hidrógeno, como mencionan Sun *et al.* (2015).

En el contenido de prolina en la fase inicial (F0), se observaron niveles endógenos de 27.58 ± 0.86 nmol de prolina mg^{-1} P.F. en plantas del cultivar Camino Real, estadísticamente mayores con respecto al contenido de plantas del cv. Cabrillo, en las cuales se observó un 22.81 ± 1.33 nmol de prolina mg^{-1} P.F. (Figura 4a). Este aminoácido es considerado un osmoprotector que contribuye a mantener la turgencia celular durante condiciones de estrés, facilitando la síntesis de proteínas (Dawood y El-Awadi, 2015; Basu, Ramegowda, Kumar y Pereira, 2016). En régimen óptimo, el contenido basal de cv. Camino Real se determinó entre un 22.99 ± 0.78 - 27.58 ± 0.86 nmol de prolina mg^{-1} P.F., mientras en cv. Cabrillo se observó entre 22.807 ± 1.33 - 29.22 ± 1.47 nmol de prolina mg^{-1} P.F., (Figuras 4a, b, c) lo que muestra que no existen diferencias significativas entre cultivares.

En la F1, ambos cultivares incrementaron sus contenidos endógenos de prolina en el régimen nulo respecto al régimen óptimo en cv. Camino Real con un 51.51% (Figura 4b), mientras en cv. Cabrillo incrementó en un 57.52% (Figura 4b), coincidiendo con lo reportado en fresa en el cultivar Camarosa y Gaviota en la exposición de estrés hídrico moderado y severo con un incremento de 71% y 127%, respectivamente, en contraste con el testigo (Zahedi *et al.*, 2023). Una acumulación de prolina bajo condiciones de estrés proporciona una protección celular, equilibrando la fuerza osmótica del citosol y la vacuola, interactuando con enzimas para estabilizar su estructura y funcionalidad (Shinde, Villamor, Lin, Sharma, y Verslues, 2016). En la fase de recuperación (F2) no se encontraron diferencias significativas en el cv. Camino Real en el régimen nulo respecto al régimen óptimo. Interesantemente, los niveles de prolina se mantuvieron mayores en las plantas de Cabrillo de régimen nulo, con una diferencia del 53.76% respecto a las provenientes de régimen óptimo, lo cual podría elucidar que este sea uno de los mecanismos en presencia de niveles superiores a los basales de H_2O_2 , ya que este aminoácido contribuye a una reducción de la peroxidación lipídica y reducción de EROS, manteniendo la integridad de las membranas celulares (Szabados y Saviouré, 2010), como se ha demostrado al compararse dos cultivares de fresa, el cv. Festival presentó mayor contenido de prolina en sequía severa comparado con el cv. Fortuna, variedad propuesta como un cultivar con ajustes ante condiciones relacionadas con déficit hídrico (Hussein, El-Kerdany y Afifi, 2016).

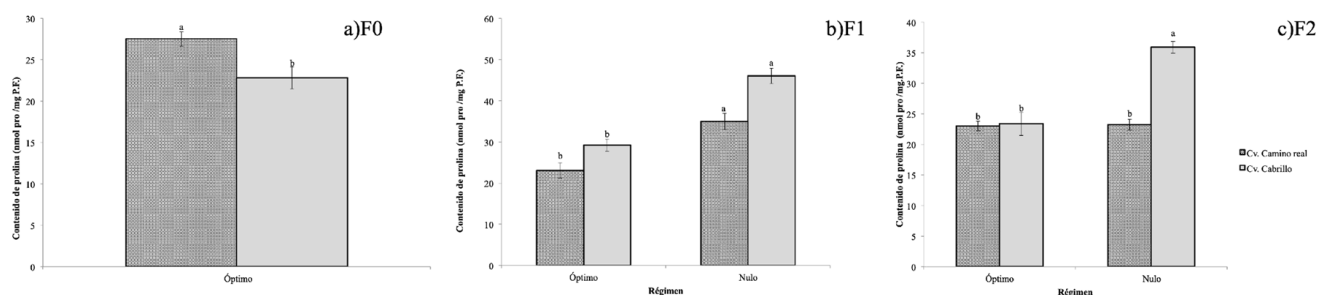


Figura 4. Efecto de estrés hídrico en el contenido de prolina en cultivares de fresa Camino Real y Cabrillo. Concentración de prolina de muestras provenientes de: a) Fase inicial (F0), b) Fase de sequía (F1), c) Fase de recuperación (F2). Los valores expresados son la media de tres experimentos ($n=9$) con lecturas por triplicado $\pm$ ES. Letras diferentes muestran diferencias significativas respecto al tratamiento óptimo, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ($\alpha=0.05$).

Figure 4. Effect of water stress on proline content (Pro) in Camino Real and Cabrillo strawberry cultivars. Concentration of proline in samples from: a) Initial phase (F0), b) Drought phase (F1), c) Recovery phase (F2). The values shown are the mean of three experiments ($n=9$) with triplicate readings ($\pm$ SE). Different letters indicate significant differences with respect to the optimal treatment according to Tukey's multiple range test ($\alpha=0.05$).

CONCLUSIONES

Este estudio reveló que los cultivares de fresa Camino Real y Cabrillo presentaron variaciones significativas en sus parámetros bioquímicos bajo condiciones de estrés hídrico. En particular, Camino Real exhibió una mayor capacidad antioxidante, evidenciada por la actividad de enzimas como POX y CAT. En contraste, Cabrillo mostró una menor tolerancia, basándose en mayor medida en mecanismos no enzimáticos, tales como la producción de osmolitos y la señalización mediada por H_2O_2 . El incremento en la producción de especies reactivas de oxígeno, derivado del estrés hídrico, genera daños celulares que son mitigados mediante la activación de mecanismos bioquímicos. Estos mecanismos abarcan tanto el aumento en la actividad de enzimas antioxidantes (SOD, CAT, POX), como la acumulación de antioxidantes no enzimáticos (α -tocoferol, β -carotenos, prolina, antocianinas, ácido salicílico), facilitando así una adaptación más eficiente de las plantas a condiciones adversas. En consecuencia, se recomienda el cultivar Camino Real como una opción productiva viable para Almoloya de Juárez bajo condiciones de déficit hídrico, generando la oportunidad de producción de fresa en la región, en condiciones climáticas adversas, se sugiere en futuros estudios el desarrollo de estrategias de optimización de recursos hídricos y pruebas de cultivares tolerantes a condiciones de estrés abiótico.

DECLARACIÓN DE ÉTICA

No aplicable.

CONSENTIMIENTO PARA PUBLICACIÓN

No aplicable.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Todos los datos analizados durante este estudio se incluyen en este artículo.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

FINANCIACIÓN

Este proyecto y el primer autor de investigación fue financiado por el Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT), con número de beca ESYCA 2023-145286.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización: D.R.R.S. Metodología: D.R.R.S., M.I.M.R., E.G.N.S. y A.U.R.M. Software: D.R.R.S. Análisis formal: D.R.R.S. Investigación: D.R.R.S., E.G.N.S. y A.U.R.M. Recursos: D.R.R.S., M.I.M.R., E.G.N.S., A.U.R.M., A.P.S. y J.J.S.V. Escritura, preparación del borrador original: D.R.R.S., M.I.M.R., E.G.N.S., A.U.R.M., A.P.S. y J.J.S.V. Escritura, revisión y edición: D.R.R.S., M.I.M.R., E.S.G.N., A.U.R.M., A.P.S. y J.J.S.V. Supervisión: D.R.R.S. y M.I.M.R. Administración del proyecto: D.R.R.S. y M.I.M.R.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto y el primer autor agradece al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por el financiamiento de la investigación. Se agradece el apoyo de los asistentes técnicos del laboratorio María Albina Morales y García Daniel Juárez Hernández al igual a los alumnos del servicio social de la Universidad Politécnica del Valle de Toluca (UPVT).

LITERATURA CITADA

- Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. *Methods in enzymology* 105, 121-126. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
- Ali, M. F. F., Pirlak, L., & Turan, M. (2022). Biochemical Effects of Drought Stress in Some Strawberry Cultivars. *Selcuk Journal of Agriculture and Food Sciences*, 36(3), 362-367. <http://doi.org/10.15316/SJA.FS.2022.046>
- Angelini, R., & Federico, R. (1989). Histochemical evidence of polyamine oxidation and generation of hydrogen peroxide in the cell wall. *Journal of Plant Physiology*, 135(2), 212-217. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(89\)80179-8](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(89)80179-8)
- Ashfaq, F., Iqbal, M. I. R., Khan, R., & Khan, N. A. (2014). Exogenously Applied H₂O₂ promotes proline accumulation, water relations, photosynthetic efficiency and growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress. *Annual Research & Review in Biology* 4(1), 105-120. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2014/5629>
- Ashraf, M. (2009). Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. *Biotechnology Advances*, 27(1), 84-93. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.09.003>
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5(1), 1-10. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
- Bates, L. S., Waldren, R. P. A., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Bayfolan Forte (2024) Mi Cultivo. Consultado el 20 de Agosto, 2024, desde https://www.micultivo.bayer.com.mx/es-mx/productos/product-details.html/growth%20regulators/bayfolan_forte.html
- Blanke, M. M., y Cooke, D. T. (2004). Water channels in strawberry, and their role in the plants response to water stress. En *Acta Horticulturae*, 708, V International Strawberry Symposium (pp. 65-68). Coolum, Netherlands: International Society for Horticultural Science (ISHS). <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.708.5>
- Bordonaba, J. G., & Terry, L. A. (2010). Manipulating the taste-related composition of strawberry fruits (*Fragaria × ananassa*) from different cultivars using deficit irrigation. *Food Chemistry*, 122(4), 1020-1026. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.03.060>
- Cazares-Palacios, I. M., Valdés-García, K. P., & Arce, A. D. (2021). Estrategias de las mujeres del noreste de México para la sostenibilidad de la vida frente a la escasez del agua. *Región y sociedad*, 33, 1-23. <https://doi.org/10.22198/rys2021/33/1415>
- Dawood, M. G., y El-Awadi, M. E. (2015). Alleviation of salinity stress on Vicia faba L. plants via seed priming with melatonin. *Acta Biológica Colombiana*, 20(2), 223-235. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n2.43291>
- Degani, C., Rowland, L. J., Saunders, J. A., Hokanson, S. C., Ogden, E. L., Golan-Goldhirsh, A., & Galletta, G. J. (2001). A comparison of genetic relationship measures in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) based on AFLPs, RAPDs, and pedigree data. *Euphytica*, 117, 1-12. <https://doi.org/10.1023/A:1004008408435>
- Devi, R., Kaur, N., & Gupta, A. K. (2012). Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics*, 49(4), 257-265.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L. A., Tablada, E. M., & Robledo, C. W. (2020). *InfoStat versión 2020*. software estadístico. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat.
- Fonteno, W. (1996). *Sustratos: tipos y propiedades físicas y químicas. Guía del productor: Agua, sustratos y nutrición en los cultivos de flores bajo invernadero*. Colombia: Ball publishing-HortiTecnía Ltda.
- Gulen, H., & Eris, A. (2004). Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. *Plant Science*, 166(3), 739-744. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.11.014>
- Habib, N., Ali, Q., Ali, S., Javed, M.T., Zulqurnain-Haider, M., Perveen, R., ... & Bin-Jumah, M. (2020). Use of nitric oxide and hydrogen peroxide for better yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit conditions: growth, osmoregulation, and antioxidative defense mechanism. *Plants* 9(2), 1-24. <https://doi.org/10.3390/plants9020285>
- Howarth, C. J. (2005). Genetic improvements of tolerance to high temperature. In M. Ashraf, & P. Harris (Eds.). *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches* (pp. 277-300). New York, USA: Howarth Press Inc. ISBN: 9780429175039
- Huang, G. T., Ma, S. L., Bai, L. P., Zhang, L., Ma, H., Jia, P., ... & Guo, Z. F. (2012). Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Molecular Biology Reports*, 39, 969-987. <https://doi.org/10.1007/s11033-011-0823-1>
- Hussein, A. E., El-Kerdany, A. Y., & Afifi, K. M. (2016). Effect of drought and salinity stresses on two strawberry cultivars during their regeneration in vitro. *International Journal of Innovative Science Engineering and Technology*, 4(8), 1-11.
- Javalera-Rincón, M. L., González-Fuentes, J. A., Benavides-Mendoza, A., Robledo-Olivo, A., Lara-Reimers, E. A., & Morelos-Moreno, A. (2024). Efecto de Bioestimulantes en Producción y Calidad de Fresa (*Fragaria ananassa* cv. Albión) Bajo Estrés Hídrico. *Terra Latinoamericana*, 42, 1-12. <https://doi.org/10.28940/terra.v42i.1937>
- Jouili, H., & El Ferjani, E. (2003). Changes in antioxidant and lignifying enzyme activities in sunflower roots (*Helianthus annuus* L.) stressed with copper excess. *Comptes Rendus. Biologies*, 326(7), 639-644. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00157-4](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00157-4)
- Kadir, S., Sidhu, G., & Al-Khatib, K. (2006). Strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. *HortScience*, 41(6), 1423-1430.
- Kesici, M., Gulen, H., Ergin, S., Turhan, E., Ipek, A., & Koksall, N. (2013). Heat-stress tolerance of some strawberry (*Fragaria × ananassa*) cultivars. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 41(1), 244-249. <https://doi.org/10.15835/nbha4119009>
- Keutgen, A. J., & Pawelzik, E. (2008). Contribution of amino acids to strawberry fruit quality and their relevance as stress indicators under NaCl salinity. *Food Chemistry*, 111(3), 642-647. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.04.032>
- Klamkowski, K., & Treder, W. (2006). Morphological and physiological responses of strawberry plants to water stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 71(4), 159-165. <https://hrcak.srce.hr/7902>
- Ledesma, N. A., Kawabata, S., & Sugiyama, N. (2004). Effect of high temperature on protein expression in strawberry plants. *Biologia plantarum*, 48(1), 73-79. <https://doi.org/10.1023/B:BIOP.0000024278.62419.ee>
- Ledesma, N., & Sugiyama, N. (2005). Pollen quality and performance in strawberry plants exposed to high-temperature stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130(3), 341-347. <https://doi.org/10.21273/JASHS.130.3.341>
- López-López, C., Exebio-García, A. A., Flores-Velázquez, J., & Juárez-Márquez, A. E. (2023). Índice de estrés hídrico (IEH) e índice de servicio del riego (ISR) en función de la huella hídrica de los cultivos en los módulos de riego en México. *Ciencia Latina Revista Científica Multidisciplinar*, 7(2), 1-29. https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v7i2.6214

- Marivani, F., Ghaderi, N., & Javadi, T. (2019). Evaluation of lipid peroxidation and antioxidant reaction of strawberry to drought stress and dust. *Plant Productions*, 42(4), 535-550. <https://doi.org/10.22055/ppd.2019.26308.1618>
- Mittler, R. (2017). ROS are Good. *Trends in Plant Science*, 22(1), 11-19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>
- Mozafari, A. A., Ghaderi, N., Havas, F., & Dedejani, S. (2019). Comparative investigation of structural relationships among morpho-physiological and biochemical properties of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) under drought and salinity stresses: A study based on *in vitro* culture. *Scientia Horticulturae*, 256, 108601. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108601>
- Muhammad, K., Gawroński, P., Munir, S., Jindal, S., & Kerchev, P. (2022). Hydrogen peroxide-induced stress acclimation in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 79(2), 129. <https://doi.org/10.1007/s00018-022-04156-x>
- Mulholland, B. J., Edmondson, R. N., Fussell, M., Basham, J., & Ho, L. C. (2003). Effects of high temperature on tomato summer fruit quality. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78(3), 365-374. <https://doi.org/10.1080/14620316.2003.11511633>
- Murshed, R., Lopez-Lauri, F., & Sallanon, H. (2013). Effect of water stress on antioxidant systems and oxidative parameters in fruits of tomato (*Solanum lycopersicon* L. cv. Micro-tom). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 19, 363-378. <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0173-7>
- Mustafa, H., Ilyas, N., Akhtar, N., Raja, N. I., Zainab, T., Shah, T., ... & Ahmad, P. (2021). Biosynthesis and characterization of titanium dioxide nanoparticles and its effects along with calcium phosphate on physicochemical attributes of wheat under drought stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 223, 112519. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112519>
- Nezhadahmadi, A., Faruq, G., & Rashid, K. (2015). The impact of drought stress on morphological and physiological parameters of three strawberry varieties in different growing conditions. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 52(1), 79-92.
- Olivera-Soto, J. A. (2012). *Cultivo de fresa (Fragaria x ananassa Duch.)*. Lima, Perú: Instituto Nacional de Innovación Agraria-INIA
- Qiao, M., Hong, C., Jiao, Y., Hou, S., & Gao, H. (2024). Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. *Plants*, 13(13), 1-19. <https://doi.org/10.3390/plants13131808>
- Reynolds, M.P., Trethowan, R. M., van Ginkel, M., & Rajaram, S. (2021). Heat tolerance: Application of physiology in wheat breeding. In: M. P. Reynolds, M. P., J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab, (Eds.). *Application of Physiology in Wheat Breeding* (pp. 124-135). Mexico: CIMMYT.
- Sairam, R. K., & Srivastava, G. C. (2001). Water stress tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.): variations in hydrogen peroxide accumulation and antioxidant activity in tolerant and susceptible genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186(1), 63-70. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2001.00461.x>
- Sergieiev, I., Alexieva, V., & Karanov, E. (1997). Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants. *Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences*, 51(3), 121-124. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x>
- Shabnam, N., Tripathi, I., Sharmila, P., & Pardha-Saradhi, P. (2016). A rapid, ideal, and eco-friendlier protocol for quantifying proline. *Protoplasma*, 253, 1577-1582. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0910-6>
- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>
- Shinde, S., Villamor, J. G., Lin, W., Sharma, S., & Verslues, P. E. (2016). Proline coordination with fatty acid synthesis and redox metabolism of chloroplast and mitochondria. *Plant Physiology*, 172(2), 1074-1088. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01097>
- Srivastava, M. K., & Dwivedi, U. N. (1998). Salicylic acid modulates glutathione metabolism in pea seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 153(3-4), 409-414. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80168-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80168-5)
- Sun, C., Li, X., Hu, Y., Zhao, P., Xu, T., Sun, J., & Gao, X. (2015). Proline, sugars, and antioxidant enzymes respond to drought stress in the leaves of strawberry plants. *Horticultural Science & Technology*, 33(5), 625-632. <https://doi.org/10.7235/hort.2015.15054>
- Sun, C. H., Wang, D., Hu, Y. L., Li, X. H., Zhang, W. D., Sun, J., & Gao, X. L. (2013). Effects of salicylic acid on physiological characteristics of strawberry leaves under drought stress. *European Journal of Horticultural Science*, 78(3), 1-6.
- Suzuki, T., Honda, Y., Mukasa, Y., & Kim, S. J. (2006). Characterization of peroxidase in buckwheat seed. *Phytochemistry*, 67(3), 219-224. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2005.11.014>
- Szabados, L., & Savouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15(2), 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Tyagi, M., Kayastha, A. M., & Sinha, B. (2008). The role of phenolics and peroxidase in resistance to alternaria tritricina in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 181(1), 29-34. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1998.tb00394.x>
- Vanegas-Cano, L. J., Martínez-Peralta, S. T., Coy-Barrera, E., & Ardila-Barrantes, H. D. (2022). Plant hormones accumulation and its relationship with symplastic peroxidases expression during carnation-*Fusarium oxysporum* interaction. *Ornamental Horticulture*, 28(1), 49-59. <https://doi.org/10.1590/2447-536X.v28i1.2412>
- Wu, F., Guan, Z., & Suh, D.H. (2018). "The effects of tomato suspension agreements on market price dynamics and farm revenue." *Applied Economic Perspectives and Policy*, 40(2), 316-332. <https://doi.org/10.1093/aepp/ppx029>
- Zahedi, S. M., Hosseini, M. S., Fahadi Hoveizeh, N., Kadkhodaei, S., & Vaculik, M. (2023). Physiological and biochemical responses of commercial strawberry cultivars under optimal and drought stress conditions. *Plants*, 12(3), 1-13. <https://doi.org/10.3390/plants12030496>