



УДК: 581.1: 632 + 633/635

## СТРЕС-ПРОТЕКТОРНІ ТА РЕГУЛЯТОРНІ ВЛАСТИВОСТІ САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ І ПЕРСПЕКТИВИ ЇЇ ВИКОРИСТАННЯ В РОСЛИННИЦТВІ

**Яна Кавулич**  , **Мирослава Кобилецька** ,  
**Наталія Романюк** , **Ольга Терек** 

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна*

Kavulych, Y., Kobyletska, M., Romanyuk, N., & Terek, O. (2023). Stress-protective and regulatory properties of salicylic acid and prospects of its use in plant production. *Studia Biologica*, 17(2), 173–200. doi:[10.30970/sbi.1702.718](https://doi.org/10.30970/sbi.1702.718)

Саліцилова кислота (СК) – вторинний метаболіт фенольної природи із фітогормональною активністю, важливий компонент системи захисту рослин за впливу біотичних і абіотичних стресів. Масштаби промислового синтезу СК у світі зростають, її використовують як проміжний продукт для синтезу лікарських препаратів і барвників, а також у косметології, харчовій промисловості, фітобіотехнології тощо. СК є важливим компонентом системи захисту рослин, перспективним для використання у рослинництві в умовах кліматичних змін. За два останні десятиліття отримано численні дані, що стосуються біосинтезу СК та опосередкованих нею сигнальних механізмів захисту. Відомо, що СК регулює та впливає на різні етапи онтогенезу й метаболізму рослин: проростання насіння, цвітіння, рухи продохів, синтез пігментів, етилену, фотосинтез і дихання, терморегуляцію, активність антиоксидантних ензимів, поглинання поживних речовин, цілісність і функціонування мембран, бульбочкоутворення у бобових, синтез вторинних метаболітів, а як підсумок – ріст і розвиток рослин. Численними дослідженнями підтверджено, що СК та/чи її похідні задіяні у стрес-реакціях рослин на дію важких металів (ВМ), гіпер- і гіпотермію, засолення та водний дефіцит, а насамперед – на патогенні інфекції. Одночасно з фундаментальними дослідженнями регуляторних властивостей СК та її похідних щороку відкривають нові напрями їхнього практичного використання. З'ясовано, що застосування у низьких концентраціях екзогенної СК (0,1–0,5 мМ) способом передпосівної обробки насіння або обприскування листків може бути альтернативою для підвищення стійкості рослин, вигідною як з економічної, так і з екологічної точки зору. Екзогенна СК приводить до підвищення рівня ендогенної СК, що індукує



адаптаційні реакції рослин унаслідок змін фітогормонального статусу, посилення синтезу низки вторинних метаболітів (алкалоїдів, ціаногенних глікозидів, фенольних сполук, терпенів), підвищення активності антиоксидантних ензимів. Однією з головних переваг застосування СК у рослинництві є можливість зменшити дози використання пестицидів і добрив, які потенційно небезпечні для довкілля та здоров'я людини. Проте в окремих випадках застосування СК може призвести до негативних наслідків – затримки росту, стерильності, зниження врожайності. Причини цього явища активно досліджують. Для повного розуміння механізмів впливу СК й оптимізації її застосування на різних видах сільськогосподарських культур у різних умовах вирощування необхідні подальші дослідження. Метою наведеного огляду є аналіз нових публікацій, що стосуються ендогенної СК і господарсько важливих рослин і прикладних аспектів застосування СК та її похідних у рослинництві й біотехнології.

**Ключові слова:** саліцилова кислота, стійкість рослин, вторинні метаболіти, біотичний і абіотичний стрес, рослинництво

## ВСТУП

Саліцилова кислота (2-гідроксибензойна кислота, СК) — біологічно активний вторинний метаболіт фенольної природи, виявлений у бактерій, грибів і рослин (Lopez *et al.*, 2019; Mishra & Baek, 2021). Вивчення впливу СК на живі організми і можливості її практичного використання розпочалися з медичних досліджень. У 1828 р. “саліцин”, виділений із кори верби *Salix alba* L., визнано офіційною фармакопеею як знеболювальний засіб, хоча про цілющі властивості ліків із кори верби було відомо більш ніж 2400 років. У 1859 р. Г. Кольбе та його колегам вдалося хімічно синтезувати СК, що здешевило отримання і зробило доступнішим лікарський препарат; а починаючи з 1899 р., крім СК, застосовують безпечнішу для здоров'я ацетилсаліцилову кислоту (аспірин) (Raskin, 1992; Alhaithloul *et al.*, 2021). Дія та переваги аспірину як анальгетика, жарознижувального і протизапального засобу на сьогодні досить добре описані й вивчені (Klessig *et al.*, 2018).

Натомість, значення СК для рослин окреслено лише наприкінці ХХ ст. (Yaniri *et al.*, 2019). Протягом багатьох років СК вважали відносно неважливим вторинним метаболітом (Raskin, 1992).

У 1974 р. вперше постає питання про фітогормональну функцію СК як мобільного флоемного сигналу, здатного індукувати цвітіння нетреби *Xanthium strumarium* L. і ряски *Lemna gibba* L. (Cleland & Ajami, 1974). Ще одним доказом фітогормональної ролі СК стало задокументоване 100-кратне зростання концентрації ендогенної СК у процесі термогенезу квітки ароїдних *Sauromatum guttatum* (*Sauromatum venosum* (Dryand. ex Aiton) Kunth) і здатність екзогенної СК індукувати цей процес, стимулюючи альтернативний шлях дихання, зокрема, й індукуючи експресію альтернативної термінальної оксидази (Raskin *et al.*, 1987). Упродовж кількох подальших десятиліть з'ясовано роль СК як сигнальної молекули під час патогенної інфекції (Mishra *et al.*, 2020). Починаючи з кінця 1990-х років чимало дослідників вважають СК “шостим” основним фітогормоном (Raskin, 1992). У цей період починаються дослідження ролі СК як фітогормона, що визначає стійкість і толерантність не лише до біотичних, а й до різних абіотичних стресів (озон, УФ-випромінювання, паракват, гіпер- і гіпотермія, іони важких металів, засолення/ осмотичний стрес), яке триває і дотепер (Fu *et al.*, 2012; Khan *et al.*, 2015; Klessing

*et al.*, 2018). Станом на сьогодні відомо, що СК та її похідні відіграють вирішальну роль у регулюванні багатьох біохімічних і фізіологічних процесів у рослин, проте основною функцією СК вважають забезпечення природного імунітету і набутої системної стійкості (SAR, англ. *systemic acquired resistance*) (Wallis & Galarneau, 2020; Kolupaev *et al.*, 2021). Експериментальні роботи, спрямовані на пошук специфічних ефекторів СК, довели, що СК зв'язується і впливає на активність багатьох білкових молекул-мішеней. Як наслідок, у науковому світі відбувається переусвідомлення загальних уявлень про механізми дії фітогормонів як такі, що опосередковані зв'язуванням лише з одним чи кількома рецепторами (Dempsey & Klessig, 2017). Інформація про фізіологічну активність і ймовірні механізми реалізації СК сигналу узагальнено в низці чудових оглядових статей, опублікованих упродовж останніх п'яти років (Klessig *et al.*, 2018; Maruri-Lopez *et al.*, 2019; Gu *et al.*, 2020; Peng *et al.*, 2021; Kolupaev *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2022; Zhong *et al.*, 2022; Ding *et al.*, 2023).

Відносно низька собівартість виробництва СК, її доступність і екологічна безпечність – дієві аргументи на користь широкого практичного використання СК у рослинництві (Koo *et al.*, 2020). Доведено можливість регуляторного впливу екзогенної СК на процеси росту й розвитку рослин – проростання насіння, вегетативний ріст, цвітіння, плодоутворення, старіння, закриття продохів, термогенез, фотосинтез, дихання (Khan *et al.*, 2013; Klessig *et al.*, 2016; Dempsey & Klessig, 2017). Дані багатьох наукових публікацій останніх років продемонстрували здатність екзогенної СК підвищувати стійкість важливих сільськогосподарських культур до дії біотичних і абіотичних стресових чинників, засвідчивши актуальність досліджень у цьому напрямі (Wang & Liu, 2012; Mutlu *et al.*, 2013; Soliman *et al.*, 2018; Souri & Tohidloo, 2019; Jahan *et al.*, 2019; Koo *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2022; Kobyletska *et al.*, 2023).

Водночас дослідники зазначають, що у процесі розробки технологій застосування варто враховувати залежність реалізації СК-залежних реакцій, а отже, і продуктивності рослин, від умов середовища, рівня забезпечення мінеральними елементами, етапу онтогенезу та сортових особливостей культури (Chan, 2022). Багато авторів наголошують на необхідності брати до уваги труднощі, зумовлені широкою варіацією базальних концентрацій СК, які можуть сягати 100-кратних відмінностей, навіть у межах однієї родини. Саме тому ефективне застосування СК передбачає індивідуальний підбір концентрацій для кожного виду/сорту рослин, визначення часу та способу обробки з урахуванням стресових впливів, яких зазнають/зазнаватимуть рослини (Wang & Liu, 2012; Seyfferth & Tsuda, 2014; Souri & Tohidloo, 2019; Su *et al.*, 2018; Yaniri *et al.*, 2019; Saleem *et al.*, 2021; Sambyal & Singh, 2021; Dawood *et al.*, 2021).

Беручи до уваги актуальність теми та велику кількість наукових праць, які стосуються впливу СК, метою наведеного огляду було проаналізувати й висвітлити нові опубліковані дані щодо синтезу, позитивного та негативного впливу СК, підбору оптимальних концентрацій для практичного використання СК і її похідних у різних сферах рослинництва й біотехнології.

## БАЗОВИЙ СИНТЕЗ І МЕТАБОЛІЗМ ЕНДОГЕННОЇ САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ

Відомо, що у рослин СК та її похідні (саліцилати) синтезуються двома способами: ізохоризматним і фенілпропаноїдним (**рис. 1**) (Chen *et al.*, 2009; Spence *et al.*, 2019). Відповідно, ключовими ензимами біосинтезу СК є ізохоризмат-синтаза (ICS) (ЕС 5.4.4.2), локалізована у пластидах (90 % синтезованої СК), та фенілананін аміак-

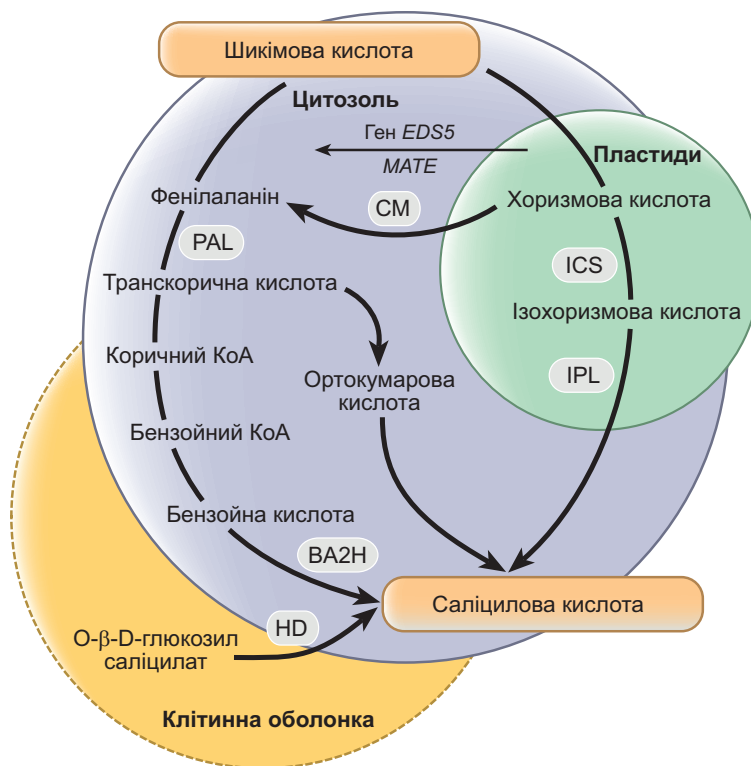
ліаза (PAL) (EC 4.3.1.24), локалізована у цитозолі (Spence *et al.*, 2019; Lefevre *et al.*, 2020; Mishra & Baek, 2021). Обидва названих шляхи розпочинаються з перетворення ізохоризмату.

Ізохоризматний шлях поширений у природі, він властивий і рослинам, і бактеріям та грибам. Утворений у реакціях метаболізму шикімової кислоти хоризмат, поєднуючи первинну та вторинну ланки метаболізму, слугує ключовим попередником біосинтезу не лише СК, а й інших важливих сполук, зокрема, ароматичних амінокислот (L-триптофану, L-фенілаланіну, L-тирозину) та різних ароматичних вторинних метаболітів (алкалоїдів, флавоноїдів, лігнанів) (Averesch & Krömer, 2018; Hubrich *et al.*, 2021). У пластидах ICS чи її гомологи перетворюють хоризмат на ізохоризмат, і ця реакція однакова для рослин і бактерій (Dempsey & Klessig, 2017). У рослин цей шлях синтезу СК відбувається головню у хлоропластах. Зазвичай у геномі рослин є один чи два гени, що кодують ICS. Первинна будова кодованих білкових молекул достатньо консервативна, незважаючи на видові відмінності в ензиматичній активності (Mishra & Baek, 2021).

В *A. thaliana* більшість СК синтезується у хлоропластах з ізохоризмату, утвореного ізоформами ICS1 та ICS2, головню у відповідь на патогенну інфекцію (Li *et al.*, 2019; Takagi *et al.*, 2022). Експресію генів синтезу СК в арабідопсису активують кальмодулін-залежні фактори транскрипції CBP60g та SARD1 (Takagi *et al.*, 2022). Із хлоропластів СК транспортується до цитозолу за участю переносника мембран оболонки хлоропластів EDS5 (*enhanced disease susceptibility 5*) (Nawrath *et al.*, 2002; Yamasaki *et al.*, 2013; Serrano *et al.*, 2013). Різде зростання порівняно низького базального рівня експресії гена *EDS5* за патогенної інфекції або ж за екзогенної обробки СК свідчить про важливу роль транспортування СК у захисних реакціях рослин (Nawrath *et al.*, 2002).

Реакції фенілпропаноїдного шляху (~ 10% синтезованої СК) відбуваються у цитозолі (рис. 1).

У цитозолі вільна СК може перетворюватись на неактивну запасну/транспортну форму (Klessig *et al.*, 2011; Fu & Dong, 2013; Gao *et al.*, 2015); вона зазнає реакцій глікозилування, метилювання, гідроксилювання чи кон'югування з амінокислотами (Mishra & Baek, 2021; Maruri-Lopez *et al.*, 2019). Вважають, що такі перетворення забезпечують чіткий контроль біологічної активності СК у цитоплазмі, наявність швидкодоступного джерела СК та/або сприяють транспортуванню необхідної форми СК до різних компартментів клітини, міжклітинно чи на далекі відстані (Heil, 2002, Klessig & Dempsey, 2017; Mishra & Baek, 2021). Глюкозилувана форма СК (SAG) транспортується до вакуолі та за необхідності швидко вивільняється внаслідок гідролізу (Vaca *et al.*, 2017). Транспортні системи, залучені в експортування SAG до вакуоль, включають ABC-транспортери та H<sup>+</sup>-антипортери (Vaca *et al.*, 2017). Збільшення кількості СК у тканинах може бути також наслідком гідролізу O-β-D-глюкозилсаліцилату, локалізованого в клітинній оболонці (Mishra & Baek, 2021). Інші похідні СК, здебільшого леткі метилсаліцилати (MeSA), можуть транспортуватися на значні відстані флогою чи ксилемою (Ratzinger *et al.*, 2009). MeSA впливають на мембранну проникність і забезпечують поширення SAR сигналу на значні відстані (Snoeren *et al.*, 2010; Mishra & Baek, 2021). Кон'югування СК з амінокислотами досліджено найменше. Відомо, що цей процес може бути задіяний у катаболізмі СК (Klessig *et al.*, 2011; Guichard *et al.*, 2022). Амідотрансфераза PBS3 (avrPphB SUSCEPTIBLE3), важлива для накопичення СК, каталізує кон'югацію між ізохоризматом і L-глутаматом (Takagi *et al.*, 2022).



**Рис. 1.** Основні шляхи синтезу саліцилової кислоти: ізохоризматний і фенілпропановий зі спільним попередником шикімовою кислотою. Ізохоризматний полягає в утворенні СК через хоризмову й ізохоризмову кислоту, основні ензими – ICS (ізохоризмат-синтаза), IPL (ізохоризматпіруват-ліаза) залучені в перетвореннях, які відбуваються у пластидях. У цитозолі фенілпропановий шлях полягає в перетворенні фенілаланіну за участі PAL (фенілаланін аміак-ліаза) на транскоричну кислоту, через коричний і бензойний-КоА утворення бензойної кислоти, яка за участі BA2H (2-гідроксилаза бензойної кислоти) перетворюється на СК. Транскорична кислота також може перетворюватися через ортокумарову кислоту безпосередньо на СК. Перетворення хоризмату до фенілаланіну в пластидях відбувається за участі SM (хоризмат-мутаза), а його транспортування в цитозоль – за допомогою мембранного транспортера пластидної оболонки MATE (multidrug and toxic compound extrusion), кодованого геном *EDS5* (Parinthewong *et al.*, 2015; Rekhter *et al.*, 2019; Mishra & Baek, 2021). Збільшення кількості СК у тканинах може бути не тільки наслідком посилення її синтезу, але і результатом гідролізу (HD) О-β-D-глюкозил-саліцилату в клітинній оболонці рослин (Mishra & Baek, 2021)

**Fig. 1.** The main ways of synthesis of salicylic acid: isochorismate and phenylpropanoid with a common precursor, shikimic acid. Isochorismate includes the formation of SA through chorismic and isochorismic acid, and the key enzymes ICS (isochorismate-synthase), IPL (isochorismate pyruvate-lyase) involved in reactions in plastids. In the cytosol, the phenylpropanoid synthesis pathway includes the conversion of phenylalanine with the participation of PAL (phenylalanine ammonia-lyase) into trans cinnamic acid and through cinnamic and benzoic CoA with the formation of benzoic acid with the involvement of BA2H (benzoic acid 2-hydroxylase), it is converted into SA. Trans cinnamic acid can also be altered via ortho coumaric acid directly to SA. The transformation of chorismate in plastids into phenylalanine takes place with the participation of SM (chorismite-mutase) and transport into the cytosol with the help of the MATE transporter (multidrug and toxic compound extrusion), encoded by the *EDS5* gene and located in the plastid envelope (Parinthewong *et al.*, 2015; Rekhter *et al.*, 2019, Mishra & Baek, 2021). An increase of SA in plant tissues can be a consequence not only of an increase in its synthesis but also of the hydrolysis (HD) of O-β-D-glucosylsalicylate, which is localized in the plant cell wall (Mishra & Baek, 2021)

Ендогенна концентрація СК в листках *A. thaliana* становить від 70 до 4000 нг/г (Klessig *et al.*, 2016, Gupta *et al.*, 2017). В однодольних, зокрема, в пшениці, рису та куцоніжки (*Brachypodium distachyon* L.), вміст СК (залежно від виду/тканини) становить від 56 до 10 000 нг/г (Chen *et al.*, 1997, Klessig *et al.*, 2016, Napoleão *et al.*, 2017, Powell *et al.*, 2017, Brauer *et al.*, 2019; Buhrow *et al.*, 2020).

## СИНТЕЗ САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ ТА ЇЇ ПОХІДНИХ ЗА ДІЇ СТРЕСУ

Окрім базового синтезу в клітинах, показано активацію синтезу СК та її накопичення у відповідь на дію різних стресорів (Khan *et al.*, 2015; Darvizheh *et al.*, 2019; Abbaszadeh *et al.*, 2020; Ababaf *et al.*, 2021; Kolupaev *et al.*, 2021; Zafar *et al.*, 2023). Більшість відомих функцій СК проявляються в захисті й підвищенні стійкості до мікробних фітопатогенів: вірусів, бактерій, грибів і ооміцетів; забезпеченні реакцій набутої системної стійкості (SAR) (Ali *et al.*, 2018). СК важлива у забезпеченні реакцій стійкості “ген-на-ген” (PTI – pattern induced immunity, та ETI – effector induced immunity), SAR і сповільненні розвитку хвороби після інокулювання вірулентними патогенами. Зростання ендогенного вмісту СК веде до активування експресії СК-залежних генів передачі сигналу імунної реакції, а також генів, що кодують білкові PAMP-рецептори (Li *et al.*, 2019).

Встановлено, що, індукуючи гени захисту від біотрофних патогенів, СК пригнічує експресію генів, залучених у процеси росту. Зокрема, за участі СК-зв’язувальних білків NPR1 (Nonexpressor of Pathogenesis Related Genes 1) і SABP (Salicylic Acid Binding Proteins) (Pokotylo *et al.*, 2019; Zhong *et al.*, 2021) ріст пригнічується, тоді як за участі NPR3 і NPR4, навпаки, стимулюється (Fu *et al.*, 2012). Відомо, що захисні й ростові реакції рослин на дію СК значною мірою опосередковані взаємодією з ауксином (Zhong *et al.*, 2021).

Загалом, дослідники підкреслюють важливу роль СК у захисті рослин від патогенів із гемібіотрофним і біотрофним типами інфекції (Koo *et al.*, 2020). Роботи Vlot *et al.* (2002) з використанням мутантних ліній тютюну й арабідопсису, які мали низький вміст СК, показали важливість СК для PTI, ETI й SAR (Vlot *et al.*, 2009). Застосування екзогенної СК індукує зростання ендогенного її вмісту і, таким чином, активування SAR, пов’язаного з експресією генів *PR1*, *PR2* та *PR5* (Ali *et al.*, 2018). Такий саліцилат-залежний сигнальний механізм активується на дію різних збудників і у різних рослин, зокрема, *Fusarium oxysporum* і *Alternaria alternata* у томатів *Solanum lycopersicum* L. (Esmailzadeh *et al.*, 2008), *Magnaporthe grisea* у рису *Oryza sativa* L. (Le Thanh *et al.*, 2017), *Colletotrichum gloeosporides* у чайного дерева *Camelia oleifera* C. Abel (Wang *et al.*, 2015), *Phytophthora palmivora* у гевої *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. (Deenamo *et al.*, 2018), *Xanthomonas* spp. у рослин помаранчу *Citrus sinensis* (L.) Osbeck (Wang & Liu, 2012).

Встановлено, що ендогенна СК та розвиток реакцій SAR є важливими для стійкості до *F. graminearum* у *A. thaliana* (Makandar *et al.*, 2011). Мутанти *sid2 A. thaliana* з порушеним біосинтезом СК мали важчий перебіг захворювання, індукованого *F. graminearum* (Makandar *et al.*, 2011).

Тривалий час вважали, що у формування імунітету до біотрофних патогенів залучена СК і її похідні, а до некротрофів – жасмонова кислота (ЖК) й етилен (Erb *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2015). Водночас встановлено, що рослини рису з нокаутованими саліцилат-гідролазними генами *OsSAH2* і *OsSAH3* стійкіші як до біо-, так і до некротрофних патогенів унаслідок вищого вмісту цитозольної СК (Liang

*et al.*, 2022). Зниження концентрації СК унаслідок надекспресії кожного з цих генів, навпаки, підвищувало сприйнятливості рослин до інфекції. Отже, СК і ЖК/етилен-залежні сигнальні шляхи не є настільки антагоністичними, як це вважали раніше; разом вони залучені в РТІ та ЕТІ (Tsuda *et al.*, 2009). Роль СК у забезпеченні імунітету рослин до некротрофних патогенів остаточно не з'ясована через складність сигнальних шляхів.

### САЛІЦИЛОВА КИСЛОТА І СТІЙКІСТЬ ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСІВ

Варто зазначити, що СК регулює стійкість не лише до біотичних стресів, а й до дії абіотичних стресових чинників. Модулюючи дію основних фітогормонів (ІОК, етилен, ЖК, АБК), СК регулює вміст активних форм кисню (АФО); індукує накопичення сумісних осмолітів (бетаїн, пролін, розчинні цукри й аміни) та утворення вторинних метаболітів (терпени, феноли), нітрогеновмісних сполук (алкалоїди, ціаногенні глікозиди, небілкові амінокислоти), сульфуровмісних сполук (глутатіон, глюкозинолати, фітоалексини, тіоніни, дефензини, аланін) (Khan *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2018; Koo *et al.*, 2020).

Є взаємозв'язок між СК і АБК у забезпеченні стійкості рослин до гіпотермії та сольового стресу (Horvath *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2018). Єдність СК- і АБК-залежних сигнальних шляхів у *A. thaliana* підтверджується даними експресії АБК-залежних кластерів генів: 28 % АБК-індукованих генів також індукували синтез СК, тоді як 40 % АБК-репресованих генів одночасно інгібували утворення СК, що свідчить про спільність транскриптомних реакцій (Kalachova *et al.*, 2016, Koo *et al.*, 2020).

Відома також роль СК у регулюванні програмованої загибелі клітини. У клітинах *A. thaliana* знайдено регулятори *LSD1* (*LESION SIMULATING DISEASE 1*), які відповідають за загибель клітин у відповідь на дію УФ-випромінювання, надто яскравого освітлення та на вплив патогенів. Мутанти *lsd1* без функціонального білка *LSD1* накопичують СК, стаючи чутливішими до різних біотичних і абіотичних стресових чинників. Виявилось, що у таких мутантів накопичення СК є вирішальним для запуску клітинної загибелі, а регуляція синтезу СК має вплив на толерантність до абіотичного стресу (Bernacki *et al.*, 2021). Окрім *LSD1*, відповідальними за утворення СК, етилену й АФО за несприятливих умов, що призводять до загибелі клітини, є гени *EDS1* (*ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 1*) та *PAD4* (*PHYTOALEXIN DEFICIENT 4*) (Czarnocka *et al.*, 2017; Bernacki *et al.*, 2019).

### САЛІЦИЛОВА КИСЛОТА І ТЕМПЕРАТУРНИЙ СТРЕС

У літературі достатньо даних щодо впливу екзогенної СК на акліматизацію культурних рослин до температурних стресів (морозу, низьких позитивних температур, високих температур).

У цьому разі внаслідок зростання ендогенного вмісту СК активується антиоксидантна система, змінюється функціонування фотосинтетичної системи, утворення електролітів та індукується утворення різних білків теплового шоку (БТШ) (Liu *et al.*, 2022).

З'ясовано, що гіпотермія спричиняє накопичення ендогенної СК, зокрема, у арабідопсису *A. thaliana* та пшениці *Triticum aestivum* L. (Liu *et al.*, 2022). Екзогенна обробка СК захищає рослини від переохолодження та веде до збереження продуктивності різних культур – кукурудзи *Zea mays* L. (Kang & Saltveit, 2002), жита *Secale cereale* L. (Ansari & Sharif-Zadeh, 2012), кавуна *Citrullus lanatus* (Cheng *et al.*, 2016),

огірків *Cucumis sativus* L. (Kang & Saltveit, 2002), вигни *Vigna radiate* L. (Soliman *et al.*, 2018), *T. aestivum* (Kosova *et al.*, 2012) та ячменю *Hordeum vulgare* L. (Mutlu *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2022).

Обробка СК у концентраціях 0,01 та 0,1 мМ рослин *T. aestivum* підвищувала їхню стійкість до гіпотермії внаслідок посиленого біосинтезу АБК і  $H_2O_2$  (Wang *et al.*, 2018).

Одними з перших досліджень, які довели значення вибору оптимальної концентрації екзогенної СК для застосування з метою підвищення термотолерантності, були роботи на проростках гірчиці *Sinapis alba* L. (Dat *et al.*, 1998a; 1998b). Однак тут варто зазначити порівняно високі концентрації використаної СК – від 10 до 500 мМ. Натомість, у роботах Є. Колупаєва зі співавторами встановлено ефективність низької концентрації – 0,01 мМ СК в індукованні термотолерантності колеоптилів пшениці *T. aestivum*, що опосередкована сигнальною дією АФК. У клітинах зростає вміст АФК унаслідок високої активності апопластної пероксидази і НАДФН-оксидази й активності СОД (Kolupaev *et al.*, 2011).

Упродовж останніх років доведено, що екзогенна СК у концентраціях від 0,1 мМ до 1 мМ і тривалістю дії від 1 до 48 год підвищувала толерантність до гіпертермії (35–50 °С) багатьох важливих культур, наприклад, рослин рису *O. sativa* (Yang *et al.*, 2022), винограду *Vitis vinifera* L. (Widiastuti *et al.*, 2013), пшениці *T. aestivum* (Khan *et al.*, 2013; Afzal *et al.*, 2020;), томатів *Solanum lycopersicum* L. (Jahan *et al.*, 2019) і гороху *Pisum sativum* L. (Liu *et al.*, 2006).

## ЕКЗОГЕННА САЛІЦИЛОВА КИСЛОТА І ДЕФІЦИТ ВОЛОГИ

Підтверджено ефективність використання СК для пом'якшення стресового впливу водного дефіциту. Зокрема, позакоренева обробка СК у відносно високій концентрації 1,3 мМ призводила до підвищення посухостійкості *S. lycopersicum* у польових умовах 45-денного безперервного дефіциту вологи: збільшувала асиміляцію  $CO_2$ , впливаючи на стан продохів, транспірацію, поглинання води й ефективність карбоксилування.

Опосередковано позитивний вплив позначався на транспортуванні фотоасимілятів, цвітінні, плодоутворенні (Aires *et al.*, 2022).

Багато експериментальних даних стосуються застосування екзогенної СК у широкому діапазоні концентрацій для підвищення посухостійкості пшениці. Наприклад, обприскування 0,5–100,0 мМ СК листків пшениці ефективно зменшувало негативні наслідки посухового стресу, підтримуючи продуктивність фотосинтезу, проникність мембран, утворення стресових білків і посилення антиоксидантної ензиматичної активності й накопичення сумісних осмолітів (Sharma *et al.*, 2017; Khalvandi *et al.*, 2021; Ahmad *et al.*, 2021). Окрім обприскування листків, ефективним було поєднання передобробки насіння (0,5; 1,0 мМ СК) і обприскування листків пшениці (0,5; 1,0; 3,0 мМ СК) (Mohammed *et al.*, 2023); поєднання бактеріальних добрив і СК (Azmat *et al.*, 2020), мінеральних добрив і СК (Alotaibi *et al.*, 2023), біогілля і СК (Hafez *et al.*, 2020).

## САЛІЦИЛОВА КИСЛОТА І СТІЙКІСТЬ ДО ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Ендогенна й екзогенна СК підвищує стійкість рослин до дії важких металів, таких як Свинець (Pb), Ртуть (Hg), Кадмій (Cd), головню, впливаючи на систему антиоксидантного захисту (Belkadhi *et al.*, 2016; Guo *et al.*, 2019; Sharma *et al.*,



2020), роботу фотосинтетичної системи (Faraz *et al.*, 2019), підтримуючи напівпроникні властивості мембран (Alamri *et al.*, 2018), модифікуючи вторинний метаболізм рослин (Kavulych *et al.*, 2019; Kobyletska *et al.*, 2023). Вплив СК проявляється у пригніченні процесів деградації хлорофілів, перекисного окислення ліпідів мембран і зменшенні витоку електролітів; у клітинах зростає кількість розчинних цукрів, проліну, активність СОД, КАТ і пероксидаз (Alamri *et al.*, 2018).

Наприклад, обприскування посівів *Brassica juncea* L. 0,01 мМ СК зумовлювало зменшення негативних наслідків стресу, спричиненого іонами Cd, стимулювання росту і фотосинтезу внаслідок активування системи антиоксидантного захисту й забезпечення стабільності мембран (Faraz *et al.*, 2019). Подібно екзогенна 0,25 мМ СК активувала роботу антиоксидантної системи (ензиматичної та неензиматичної) у рослин гірчиці *B. campestris*, пом'якшуючи негативний вплив Pb (Hasanuzzaman *et al.*, 2019) і Cd стресу, стимулюючи ріст і підвищуючи врожайність (Sharma *et al.*, 2020). Виявлено підвищення активності каталази та супероксиддисмутази у пагонах ячменю за токсичного впливу іонів цинку (Zn), міді (Cu) й марганцю Mn (Sharma *et al.*, 2020). В умовах гідропоніки встановлено, що обробка 0,1 мМ СК проростків *O. sativa* призводила до зростання вмісту фотосинтетичних пігментів, вмісту тіолів і значного зменшення інгібування росту за дії 25 мкМ Cd; у тканинах знижувалися концентрації АФО,  $O_2^-$  і  $H_2O_2$  внаслідок регулювання активності ензимів антиоксидантного захисту (Majumdar *et al.*, 2020).

Попередні наші дослідження також засвідчили протекторний вплив СК на функціонування фотосинтетичного апарату і ростові показники у рослин пшениці *T. aestivum* і гречки *Fagopyrum esculentum* за умов Cd стресу (Kavulych *et al.*, 2019; Kobyletska *et al.*, 2023). Допосівна обробка насіння пшениці та гречки СК у низькій концентрації (0,05 мМ) підвищувала стійкість рослин за токсичної дії іонів кадмію, призводячи до зниження загального вмісту фенольних сполук у коренях і пагонах (Kavulych *et al.*, 2019; Kobyletska *et al.*, 2023). Як відомо, підвищений вміст вторинних метаболітів може спричиняти оксидативний стрес (Khan *et al.*, 2022). Окрім цього, СК впливала на активність фенілаланін аміак-ліази, змінюючи характер дії кадмій хлориду на вміст фенолів (Kobyletska *et al.*, 2023). Встановлено також, що передобробка 0,5 мМ СК насіння *T. aestivum* сприяє збереженню хлорофілу, засвоєнню  $CO_2$  й активності ключового ензиму циклу Кальвіна RuBISCO в умовах Cd стресу (Moussa & El-Gamal, 2010).

У комплексі з іншими фітогормонами (гібереліни, ауксин, цитокініни, етилен, брасиностероїди) СК розглядають як перспективну сполуку для підвищення ефективності фітореMediaції забруднених ВМ ділянок (Koo *et al.*, 2020).

Здатність екзогенної СК впливати на транслокацію іонів ВМ із кореневої системи до надземної частини рослин – надзвичайно важлива властивість, яку в перспективі можна використовувати у вирощуванні цінних сільськогосподарських культур на забруднених ґрунтах. Варті уваги дані, отримані S. Majumdar із колегами (2020) та F. Wang (Wang *et al.*, 2021), – застосування 0,1 мМ СК для обробки проростків рису сприяло підвищенню експресії генів *OsHMA3* (кодує білок родини АТФ-аз важких металів (HMA) тонопласта), і *OsPCS1* (фітохелатинсинтаза), *OsLCT1* (низькоселективний транспортер Cd плазмалемі) і *OsLCD* (експресується у провідних тканинах, кодує "low cadmium" розчинний білок цитозолю і нуклеоплазми), *OsNRAMP2* (кодує білок Fe-транспортер тонопласта). Результатом таких змін у експресії стала локалізація іонів Cd у вакуолях клітин коренів і зменшення

надходження Cd у надземну частину та зерно. Подібне зменшення надходження Zn у надземну частину рослин пшениці виявлено за дворазового обприскування посівів розчином 1 мМ СК, проте ефект був сортоспецифічним (Stanislawska-Glubiak & Korzeniowska, 2022). Як і за посухового стресу, ведуться дослідження ефективності поєднання СК з іншими чинниками, зокрема, з бактерійними добривами.

Встановлено, що обробка СК у поєднанні з бактеріями, які стимулюють ріст, зменшувала ступінь окисного пошкодження у кукурудзи за впливу токсичних концентрацій Cr, насамперед унаслідок пригнічення транспортування Cr із коренів у пагін, зростання активності антиоксидантних і неантиоксидантних ензимів (Islam *et al.*, 2016, Sharma *et al.*, 2020). Отримані дані відкривають перспективи застосування СК у вирощуванні рослин на забруднених ВМ ґрунтах без ризику для здоров'я споживачів.

### ІНШІ НАПРЯМИ ПРАКТИЧНОГО ВИКОРИСТАННЯ ВЛАСТИВОСТЕЙ САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ

Перспективним є використання СК для збереження якості плодів і подовження терміну зберігання їх після збору врожаю (Zhang *et al.*, 2022). Встановлено, що екзогенна СК під час зберігання плодів за умов низьких позитивних температур індукує стійкість до хвороб, посилюючи експресію відповідних генів і антиоксидантну активність, а також підтримує якісні показники (смакові, зовнішній вигляд, текстура), зберігає поживні речовини на високому рівні (Sanmartin *et al.*, 2020; Haider *et al.*, 2020). Цей спосіб застосування СК безпечний для навколишнього середовища, оскільки передбачає післязбиральну обробку.

Відносно новим напрямом використання СК є комбінування її властивостей в оптимальній концентрації з іншими факторами, що впливають на термін зберігання ягід (Zhang *et al.*, 2022). Приміром, ультрафіолет у поєднанні з 2 мМ СК позитивно впливає на якість ягід упродовж зберігання їх за низьких температур: зменшується втрата маси плодів, частота їхнього загнивання, добре зберігаються покриття та колір, а також зберігаються вміст білка, загальний вміст флавоноїдів, фенолів, антоціанів, проантоціанідинів, активність СОД, аскорбатпероксидаз і загальна антиоксидантна активність.

Застосування СК та її похідних у концентрації 10 мМ під час збору врожаю та під час його зберігання може бути безпечним, природним і новим засобом покращення якості плодів і підвищення у них вмісту антиоксидантів (аскорбінової кислоти, фенольних кислот, антоціанів) зі сприятливим ефектом для здоров'я. Позакоренева обробка гранатових дерев саліциловою, ацетилсаліциловою та метилсаліциловою кислотами (10 мМ) позитивно впливала на врожайність, якісні показники плодів і вміст у них фенольних сполук, антоціанів, аскорбінової кислоти (Pastor *et al.*, 2020).

Відносно давнішим напрямом вивчення практичних аспектів застосування СК є її стрес-протекторні властивості щодо біотичних факторів (Raskin, 1992; Vlot *et al.*, 2009; Erb *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2015; Zhang & Li, 2019; Yaniri *et al.*, 2019). У літературі є достатньо доказів ефективності СК щодо низки фітопатогенів. Наприклад, гриб *Fusarium graminearum*, факультативний гемібіотроф спричиняє численні захворювання зернових культур (Jansen *et al.*, 2005, Boddu *et al.*, 2006, Brown *et al.*, 2017), найпоширенішим із яких є фузаріоз колоса (FHB – *Fusarium head blight*) (Parry *et al.*, 1995, Jansen *et al.*, 2005, Boddu *et al.*, 2006, Brown *et al.*, 2017).

Рослини найбільш чутливі до FHB у середині цвітіння, тому це критичний період для контролю захворювання. Вплив фітогормонів на стійкість до *F. graminearum* досліджено в працях на *A. thaliana*, *Triticum* sp., куцоніжці (*Brachypodium distachyon* L.) та ячменю (*H. vulgare*). Фітогормони впливають на вміст мікотоксинів в ураженому зерні (Makandar *et al.*, 2011, Buhrow *et al.*, 2020) і безпосередньо на розвиток *F. graminearum* (Qi *et al.*, 2019). Екзогенне застосування СК або метилсаліцилату позитивно впливало на стійкість до FHB пшениці (Makandar *et al.*, 2011, Qi *et al.*, 2012, Sorahinobar *et al.*, 2016; Ameye *et al.*, 2015; Shah, 2021) та знижувало вміст токсичного дезоксиніваленолу (DON-deoxynivalenol) (Makandar *et al.*, 2011). Водночас доведено, що у пшениці (Li & Yen, 2008) і ячменю (Hao *et al.*, 2019) СК не впливає на стійкість до FHB і SAR. Підвищена стійкість до *F. graminearum* також може бути наслідком прямого пошкоджувального впливу СК на клітини грибів, оскільки P. F. Qi *et al.* (2012) виявили, що ріст, проростання й синтез DON значно знижуються за підвищення концентрації СК в умовах *in vitro* (Haidoulis & Nicholson, 2020).

Зважаючи на те, що СК є індуктором SAR, досліджують можливість застосування її або аналогів зі схожим механізмом дії для зниження пестицидного навантаження на агроєкосистеми (Walters *et al.*, 2013; Gozzo & Faoro, 2013; Conrath *et al.*, 2015, Liu *et al.*, 2022). Використання пестицидів призвело до резистентності багатьох патогенів (Schreinemachers & Tiraqsa, 2012; Lucas *et al.*, 2015). Увага сучасних досліджень у цьому напрямі зосереджена на пошуку більш екологічної стратегії з використанням 2,6-дихлорізонікотинової кислоти (INA), бензотіадіазолу (BTH), пробеназолу (PBZ) і його активного метаболіту 1,2-бензіотіазол-1,1-діоксиду (BIT), щоб індукувати експресію генів SAR до такого ж спектру патогенів, як і у випадку з СК. PBZ і BIT активують SAR, запускаючи сигнальний шлях СК, тоді як INA і BTH є функціональними аналогами СК, що можуть впливати на системний набутий імунітет рослин (Dempsey & Klessig, 2017).

Одним із перспективних напрямів дослідження, пов'язаних з активністю СК, є вивчення здатності ендомікробіому важливих культур змінювати фітогормональний баланс рослин і тим самим впливати на стійкість рослин. Співіснування рослин із певними симбіотичними мікроорганізмами доповнює або пришвидшує захисні реакції рослин і навіть посилює їх (саме СК і ЖК-залежні відповіді) (Kou *et al.*, 2021). Використання ендofітних бактерій, що стимулюють ріст, – це перспективний елемент технологій вирощування важливих зернових культур, їхні ефекти опосередковані синтезом і виділенням фітогормонів (Makar *et al.*, 2022) та вторинних метаболітів, пригніченням впливу біотичних стресових факторів, покращенням мінерального живлення. Ефективність використання ендofітів також пов'язують зі змінами ендogenous вмісту ауксинів і етилену (Makar *et al.*, 2021), який, як відомо, впливає і на вміст СК (Zhong *et al.*, 2021). Доведено також, що ендofітні симбіонти опосередковано впливають на активність ключових ферментів (ізохоризматсинтаза та фенілаланін аміак-ліаза), пов'язаних зі сигнальними шляхами, біосинтезом, регулюванням кількості СК та ЖК (Huang *et al.*, 2020). Для прикладу, на злакових культурах *Achnatherum inebrians* ендосимбіонти *Epichloe* sp. індукували запуск сигнальних шляхів СК та/або ЖК (Schmid *et al.*, 2017; Shi *et al.*, 2020). За результатами досліджень (Xia *et al.*, 2015) встановлено, що рослини, пов'язані з ендofітом *E. gansuensis*, виявляють значно менше симптомів захворювання, спричинених *B. graminis*, ніж несимбіотичні. Процес, спровокований симбіонтами, може підвищувати стійкість до певних фітопатогенів. Згідно з гіпотезою Kou (Kou *et al.*, 2021), ендofіт *Epichloe* sp. посилював

синтез СК у клітинах рослин і підвищував рівень експресії кількох генів, відповідальних за синтез СК, а також генів, що кодують  $\beta$ -1,3-глюканазу та калозосинтазу, чим частково пояснюється підвищений захист (Sanmartin *et al.*, 2020). Додавання цих ендофітів до препаратів може бути ефективним і екологічним засобом захисту рослин проти біотичних стресових чинників (Kou *et al.*, 2021).

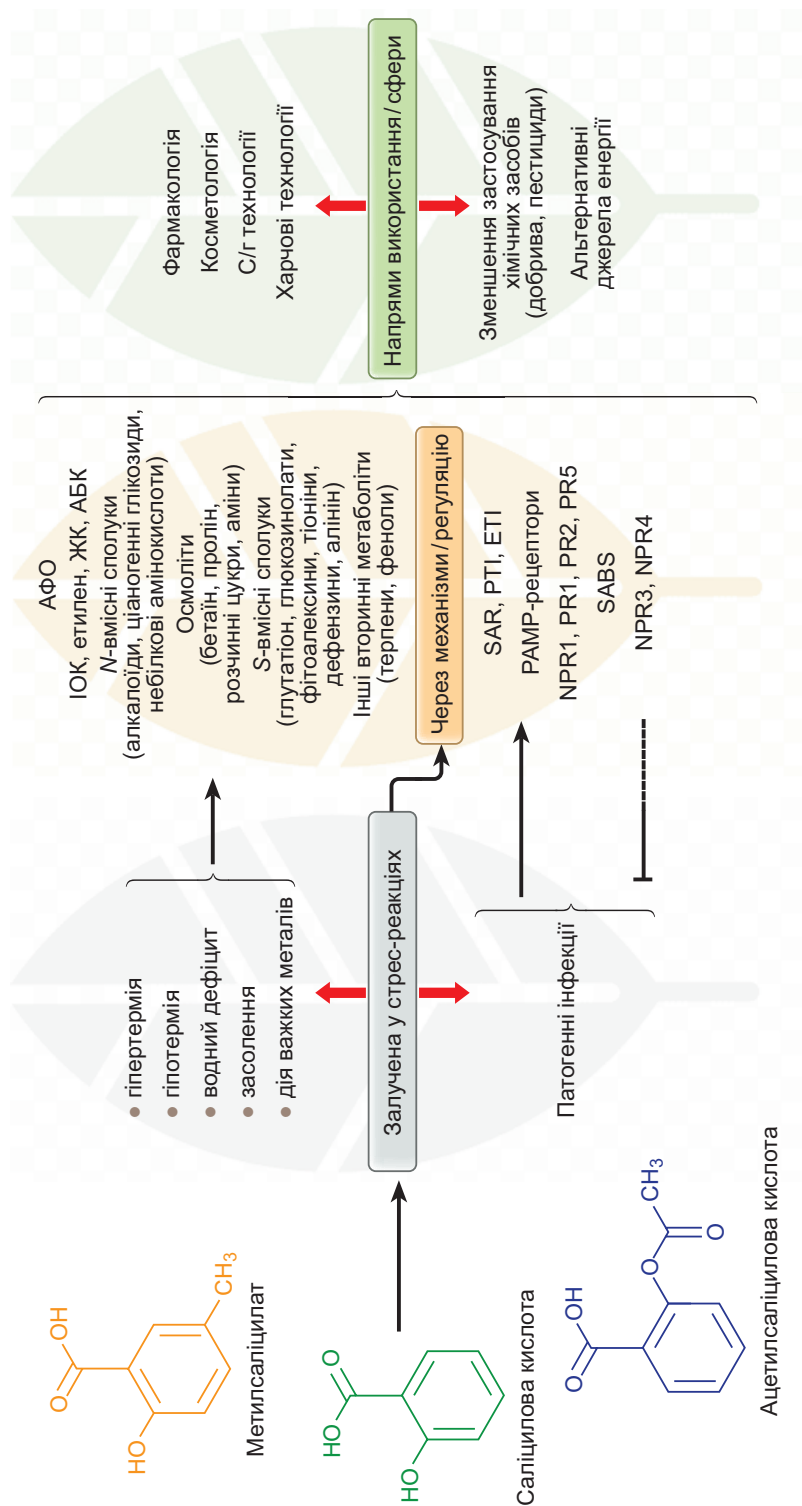
Завдяки гормоноподібній активності СК, її також застосовують для різних видів рослин за умов як *in vivo*, так і *in vitro*, щоб дослідити її роль у синтезі та накопиченні вторинних метаболітів. Ці дослідження чітко демонструють, що СК може ефективно активувати біосинтез вторинних метаболітів рослин (Ali, 2021). Нещодавній огляд (Filgueiras *et al.*, 2019) містить детальний опис шляхів індукції за участі СК на первинному (генетичному, метаболічному й фізіологічному), вторинному (вплив на трав'яні і фітопатогенів) та третинному рівнях (популяції трав'яних). Такі властивості СК дають змогу розглядати її як ефективний засіб для боротьби з фітофагами. Препарати, що містять у своєму складі СК, є природним безпечним захистом від фітофагів, а вивільнення летких похідних СК може сприяти скороченню популяції трав'яних (Pluharova *et al.*, 2019).

За впливу СК відбувається зростання вмісту ефірних олій та інших вторинних метаболітів у рослинному матеріалі, що важливе для низки галузей – фармацевтичної, косметичної, харчової тощо. Хоча СК не є універсальним індуктором синтезу захисних метаболітів рослин, вона індукує експресію генів, пов'язаних із біосинтезом деяких класів вторинних метаболітів.

Фенілпропаноїдний шлях – одна з найтипівіших метаболічних мішеней екзогенного впливу СК (Barber *et al.*, 2000). Зазвичай посилений синтез вторинного метаболіту пов'язують зі швидким тимчасовим підвищенням активності ключових ферментів фенілпропаноїдного/флавоноїдного шляху – феніланінін-аміак-ліази (PAL, EC 4.3.1.5) і халконізомерази (CHI, EC 5.5.1.6) (Dixon *et al.*, 2002).

Застосовуючи для обприскування листків деревію *Achillea millefolium* L. 0,5 мМ СК, отримали зростання вмісту ефірних олій на 58 % (Gorni & Pacheco, 2016). Позакоренева обробка 5 мМ СК рослин *Thymbra spicata* L. збільшувала вміст ефірних олій у насінні на 48 %, попри достатню високу концентрацію саліцилату (Momeni *et al.*, 2020). Обприскування листків рослин розторопші *Silybum marianum* L. 1 мМ СК навіть в умовах посухи спричиняла зростання вмісту олій у насінні на 7 % (Estaji & Niknam, 2020). Екзогенне застосування СК у концентрації 0,9 мМ на рицині *Ricinus communis* L. ефективно підвищувало вміст (на 39 %) і склад рицинової олії, яку використовували для виробництва біодизелю (Galvan-Camacho *et al.*, 2020), вміст рицину корелював із ендегенним вмістом СК (Zavala-Gomez *et al.*, 2021).

Вивчають можливості застосування СК *in vitro* в біореакторах як елісаторів для отримання більшої кількості вторинних метаболітів (алкалоїдів, фенолів, терпенів), потрібних у виробництві пального, лаків, текстилю, інсектицидів, герміцидів, емульгаторів, свічок, чорнила, мила та продуктів харчування. Приміром, задокументовано позитивні результати застосування 0,2 мМ і 0,3 мМ СК у культурі клітин *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae), у калусі зростає вміст олій і алканів (Mahalakshmi *et al.*, 2013). СК (0,1 мМ) стимулювала утворення гіперіцину та псевдогіперіцину в суспензійній культурі клітин *Hypericum perforatum* L. (Gadzovaska *et al.*, 2013), 20 мг/л СК стимулювала утворення таксолу у клітинній суспензії *Taxus chinensis* (Pilg.) Rehder (Wang *et al.* 2004). Протидування цієї протипухлинної сполуки в культурах клітин ліщини *Corylus avellana* L. також було успішно підсилено СК (25 і 50 мг/л).



**Рис. 2.** Стрес-протекторні властивості СК за дії біотичних і абіотичних факторів та сфери використання властивостей саліцилової кислоти і її похідних у рослиниці. Пояснення в тексті

**Fig. 2.** Stress-protective properties of SA under the action of biotic and abiotic factors and the scope of use of the properties of salicylic acid and its derivatives in crop production. Explanation in the text

У оглядах 2016, 2022 років наведено приклади еліситорного впливу СК і її аналогів у культурі *in vitro* для отримання вторинних метаболітів *Linum album*, гінгенозидів женьшеню *P. ginseng*, сесквітерпенів *Ginkgo biloba* та ін. (Ramirez-Estrada *et al.*, 2016; Alkande *et al.*, 2022).

Проте еліситорний вплив СК в культурі *in vitro* – це не універсальна властивість. Наприклад, у культурі клітин *Sageretia thea* (Osbeck) M. C. Johnst внесення в середовище СК, навпаки, спричиняло зниження, порівняно з контролем, вмісту вторинних метаболітів фенольної природи (Kim *et al.*, 2023).

Отже, використання СК чи її похідних/аналогів в оптимальній концентрації або додавання її до комплексних препаратів, або у поєднанні з фізичними та хімічними чинниками є ефективним засобом захисту до дії біотичних і абіотичних стресів; а також засобом покращення якості рослинної сировини завдяки впливу на окремі ланки вторинного метаболізму рослин (рис. 2).

## ВИСНОВОК

СК є важливим фітогормоном, що регулює та впливає на різні ланки онтогенезу й метаболізму рослин: проростання насіння, індукцію цвітіння, рухи прорихів, синтез пігментів, фотосинтез і дихання, біосинтез етилену, терморегуляцію, активність ензимів антиоксидантного захисту, поглинання поживних речовин, цілісність і функціонування мембран, бульбочкоутворення у бобових, синтез вторинних метаболітів, загальний ріст і розвиток рослин. Підвищення стресостійкості культурних рослин, а отже, підвищення врожайності й поживної цінності культур екологічно безпечними способами є найважливішим завданням у виробництві харчових продуктів. Відповідно до перелічених вище властивостей, застосування екзогенної СК може бути вигідним альтернативним підходом у вирішенні цього завдання як з економічної, так і з природоохоронної точки зору. Актуальним залишається добір ефективних концентрацій, способів і термінів застосування для окремих культур, проведення польових випробувань з урахуванням впливу СК на довкілля. Беручи до уваги широкий діапазон властивостей і функцій СК та її похідних, поглиблене вивчення цієї сполуки вважаємо перспективним напрямом вивчення практичного застосування СК у рослинництві, фіторемерації, біотехнології рослин.

## COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

**Conflict of Interest:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

**Animal Rights:** This article does not contain any studies with animal subjects performed by any of the authors.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, [Y.K.; N.R.; M.K.]; methodology, [Y.K.; M.K.]; validation, [N.R.; K.M.]; formal analysis, [Y.K.; N.R.]; investigation, [Y.K.]; resources, [Y.K.; N.R.]; writing – original draft preparation, [Y.K.]; writing – review and editing, [Y.K.; N.R.; M.K.; O.T.]; visualization, [Y.K.] supervision, [N.R.; M.K.; O.T.]; project administration, [Y.K.; N.R. M.K.; O.T.]; funding acquisition, [Y.K.; N.R.; M.K.; O.T.].

All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

## REFERENCES

- Ababaf, M., Omidi, H., & Bakhshandeh, A. (2021). Changes in antioxidant enzymes activities and alkaloid amount of *Catharanthus roseus* in response to plant growth regulators under drought condition. *Industrial Crops and Products*, 167, 113505. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113505  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Abbaszadeh, B., Layeghhaghghi, M., Azimi, R., & Hadi, N. (2020). Improving water use efficiency through drought stress and using salicylic acid for proper production of *Rosmarinus officinalis* L. *Industrial Crops and Products*, 144, 111893. doi:10.1016/j.indcrop.2019.111893  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Ahmad, A., Aslam, Z., Naz, M., Hussain, S., Javed, T., Aslam, S., Raza, A., Ali, H. M., Siddiqui, M. H., Salem, M. Z. M., Hano, C., Shabbir, R., Ahmar, S., Saeed, T., & Jamal, M. A. (2021). Exogenous salicylic acid-induced drought stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under hydroponic culture. *PLoS One*, 16(12), e0260556. doi:10.1371/journal.pone.0260556  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Aires, E. S., Ferraz, A. K. L., Carvalho, B. L., Teixeira, F. P., Putti, F. F., de Souza, E. P., Rodrigues, J. D., & Ono, E. O. (2022). Foliar application of salicylic acid to mitigate water stress in tomato. *Plants*, 11(13), 1775. doi:10.3390/plants11131775  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Alcalde, M. A., Perez-Matas, E., Escrich, A., Cusido, R. M., Palazon, J., & Bonfill, M. (2022). Biotic elicitors in adventitious and hairy root cultures: a review from 2010 to 2022. *Molecules*, 27(16), 5253. doi:10.3390/molecules27165253  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Abdulaziz S. Alhaithloul, H., M. Abu-Elsaoud, A., & H. Soliman, M. (2021). Abiotic stress tolerance in crop plants: role of phytohormones. *Abiotic Stress in Plants*. doi:10.5772/intechopen.93710  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Alamri, S. A., Siddiqui, M. H., Al-Khaishany, M. Y., Nasir Khan, M., Ali, H. M., Alaraidh, I. A., Alsahli, A. A., Al-Rabiah, H., & Mateen, M. (2018). Ascorbic acid improves the tolerance of wheat plants to lead toxicity. *Journal of Plant Interactions*, 13(1), 409–419. doi:10.1080/17429145.2018.1491067  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Ali, S., Ganai, B. A., Kamili, A. N., Bhat, A. A., Mir, Z. A., Bhat, J. A., Tyagi, A., Islam, S. T., Mushtaq, M., Yadav, P., Rawat, S., & Grover, A. (2018). Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. *Microbiological Research*, 212–213, 29–37. doi:10.1016/j.micres.2018.04.008  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ali, B. (2021). Salicylic acid: an efficient elicitor of secondary metabolite production in plants. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 31, 101884. doi:10.1016/j.cbab.2020.101884  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Alotaibi, M., El-Hendawy, S., Mohammed, N., Alsamin, B., & Refay, Y. (2023). Appropriate application methods for salicylic acid and plant nutrients combinations to promote morpho-physiological traits, production, and water use efficiency of wheat under normal and deficit irrigation in an arid climate. *Plants*, 12(6), 1368. doi:10.3390/plants12061368  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Ansari, O., & Sharif-Zadeh, F. (2012). Does gibberelic acid (GA), salicylic acid (SA) and ascorbic acid (ASc) improve Mountain Rye (*Secale montanum*) seeds germination and seedlings growth under cold stress. *The International Research Journal of Applied and Basic Sciences*, 3, 1651–1657.  
[Google Scholar](#)
- Ameye, M., Audenaert, K., De Zutter, N., Steppe, K., Van Meulebroek, L., Vanhaecke, L., De Vleeschauwer, D., Haesaert, G., & Smaghe, G. (2015). Priming of wheat with the green leaf volatile Z-3-hexenyl acetate enhances defense against *Fusarium graminearum* but boosts deoxynivalenol production. *Plant Physiology*, 167(4), 1671–1684. doi:10.1104/pp.15.00107  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Afzal, I., Akram, M. W., Rehman, H. U., Rashid, S., & Basra, S. M. A. (2020). Moringa leaf and sorghum water extracts and salicylic acid to alleviate impacts of heat stress in wheat. *South African Journal of Botany*, 129, 169–174. doi:10.1016/j.sajb.2019.04.009  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Aversch, N. J. H., & Krömer, J. O. (2018). Metabolic engineering of the shikimate pathway for production of aromatics and derived compounds – present and future strain construction strategies. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6, 32. doi:10.3389/fbioe.2018.00032  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Azmat, A., Yasmin, H., Hassan, M. N., Nosheen, A., Naz, R., Sajjad, M., Ilyas, N., & Akhtar, M. N. (2020). Co-application of bio-fertilizer and salicylic acid improves growth, photosynthetic pigments and stress tolerance in wheat under drought stress. *PeerJ*, 8, e9960. doi:10.7717/peerj.9960  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Ballaré, C. L. (2014). Light regulation of plant defense. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1), 335–363. doi:10.1146/annurev-arplant-050213-040145  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Belkadi, A., Djebali, W., Hédiji, H., & Chaïbi, W. (2016). Cadmium stress tolerance in plants: a key role of endogenous and exogenous salicylic acid. *Plant Science Today*, 3(1), 48–54. doi:10.14719/pst.2016.3.1.181  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Bernacki, M. J., Czarnocka, W., Rusaczonok, A., Witoń, D., Kęska, S., Czyż, J., Szechyńska-Hebda, M., & Karpiński, S. (2019). LSD1-, EDS1- and PAD4-dependent conditional correlation among salicylic acid, hydrogen peroxide, water use efficiency and seed yield in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 165(2), 369–382. doi:10.1111/ppl.12863  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Bernacki, M. J., Rusaczonok, A., Czarnocka, W., & Karpiński, S. (2021). Salicylic acid accumulation controlled by LSD1 is essential in triggering cell death in response to abiotic stress. *Cells*, 10(4), 962. doi:10.3390/cells10040962  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Boddu, J., Cho, S., Kruger, W. M., & Muehlbauer, G. J. (2006). Transcriptome analysis of the barley-*Fusarium graminearum* interaction. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19(4), 407–417. doi:10.1094/mpmi-19-0407  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Brauer, E. K., Rocheleau, H., Balcerzak, M., Pan, Y., Fauteux, F., Liu, Z., Wang, L., Zheng, W., & Ouellet, T. (2019). Transcriptional and hormonal profiling of *Fusarium graminearum*-infected wheat reveals an association between auxin and susceptibility. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 107, 33–39. doi:10.1016/j.pmp.2019.04.006  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Brown, N. A., Evans, J., Mead, A., & Hammond-Kosack, K. E. (2017). A spatial temporal analysis of the *Fusarium graminearum* transcriptome during symptomless and symptomatic wheat infection. *Molecular Plant Pathology*, 18(9), 1295–1312. doi:10.1111/mpp.12564  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Buhrow, L. M., Liu, Z., Cram, D., Sharma, T., Foroud, N. A., Pan, Y., & Loewen, M. C. (2021). Wheat transcriptome profiling reveals abscisic and gibberellic acid treatments regulate early-stage phytohormone defense signaling, cell wall fortification, and metabolic switches following *Fusarium graminearum*-challenge. *BMC Genomics*, 22(1). doi:10.1186/s12864-021-08069-0  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Chan, C. (2022). Progress in salicylic acid-dependent signaling for growth – defense trade-off. *Cells*, 11(19), 2985. doi:10.3390/cells11192985  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Chen, Z., Iyer, S., Caplan, A., Klessig, D. F., & Fan, B. (1997). Differential accumulation of salicylic acid and salicylic acid-sensitive catalase in different rice tissues. *Plant Physiology*, 114(1), 193–201. doi:10.1104/pp.114.1.193  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)



- Chen, Z., Zheng, Z., Huang, J., Lai, Z., & Fan, B. (2009). Biosynthesis of salicylic acid in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 4(6), 493–496. doi:10.4161/psb.4.6.8392  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Cheng, F., Lu, J., Gao, M., Shi, K., Kong, Q., Huang, Y., & Bie, Z. (2016). Redox signaling and CBF-responsive pathway are involved in salicylic acid-improved photosynthesis and growth under chilling stress in watermelon. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.01519  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Cleland, C. F., & Ajami, A. (1974). Identification of the flower-inducing factor isolated from aphid honeydew as being salicylic acid. *Plant Physiology*, 54(6), 904–906. doi:10.1104/pp.54.6.904  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Conrath, U., Beckers, G. J. M., Langenbach, C. J. G., & Jaskiewicz, M. R. (2015). Priming for enhanced defense. *Annual Review of Phytopathology*, 53(1), 97–119. doi:10.1146/annurev-phyto-080614-120132  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Czarnocka, W., Van Der Kelen, K., Willems, P., Szechyńska-Hebda, M., Shahnejat-Bushehri, S., Balazadeh, S., Rusaczek, A., Mueller-Roeber, B., Van Breusegem, F., & Karpiński, S. (2017). The dual role of Lesion Simulating Disease 1 as a condition-dependent scaffold protein and transcription regulator. *Plant, Cell & Environment*, 40(11), 2644–2662. doi:10.1111/pce.12994  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Darvizheh, H., Zahedi, M., Abbaszadeh, B., & Razmjoo, J. (2019). Changes in some antioxidant enzymes and physiological indices of purple coneflower (*Echinacea purpurea* L.) in response to water deficit and foliar application of salicylic acid and spermine under field condition. *Scientia Horticulturae*, 247, 390–399. doi:10.1016/j.scienta.2018.12.037  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Dat, J. F., Foyer, C. H., & Scott, I. M. (1998a). Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings. *Plant Physiology*, 118(4), 1455–1461. doi:10.1104/pp.118.4.1455  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dat, J. F., Lopez-Delgado, H., Foyer, C. H., & Scott, I. M. (1998b). Parallel changes in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiology*, 116(4), 1351–1357. doi:10.1104/pp.116.4.1351  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dawood, M. F. A., Zaid, A., & Latef, A. A. H. A. (2021). Salicylic acid spraying-induced resilience strategies against the damaging impacts of drought and/or salinity stress in two varieties of *Vicia faba* L. seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(5), 1919–1942. doi:10.1007/s00344-021-10381-8  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Deenamo, N., Kuyyogsuy, A., Khompatara, K., Chanwun, T., Ekchaweng, K., & Churngchow, N. (2018). Salicylic acid induces resistance in rubber tree against *Phytophthora palmivora*. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(7), 1883. doi:10.3390/ijms19071883  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dempsey, D. A., & Klessig, D. F. (2017). How does the multifaceted plant hormone salicylic acid combat disease in plants and are similar mechanisms utilized in humans? *BMC Biology*, 15(1), 23. doi:10.1186/s12915-017-0364-8  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dempsey, D. A., Vlot, A. C., Wildermuth, M. C., & Klessig, D. F. (2011). Salicylic acid biosynthesis and metabolism. *The Arabidopsis Book*, 9, e0156. doi:10.1199/tab.0156  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dinler, B., Demir, E., & Kompe, Y. (2014). Regulation of auxin, abscisic acid and salicylic acid levels by ascorbate application under heat stress in sensitive and tolerant maize leaves. *Acta Biologica Hungarica*, 65(4), 469–480. doi:10.1556/abiol.65.2014.4.10  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ding, Y., Fan, B., Zhu, C., & Chen, Z. (2023). Shared and related molecular targets and actions of salicylic acid in plants and humans. *Cells*, 12(2), 219. doi:10.3390/cells12020219  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Erb, M., Meldau, S., & Howe, G. A. (2012). Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. *Trends in Plant Science*, 17(5), 250–259. doi:10.1016/j.tplants.2012.01.003  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Esmailzade, M., Soleimani, M. J., & Rouhani, H. (2008). Exogenous applications of salicylic acid for inducing systemic acquired resistance against tomato stem canker disease. *Journal of Biological Sciences*, 8(6), 1039–1044. doi:10.3923/jbs.2008.1039.1044  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Estaji, A., & Niknam, F. (2020). Foliar salicylic acid spraying effect' on growth, seed oil content, and physiology of drought-stressed *Silybum marianum* L. plant. *Agricultural Water Management*, 234, 106116. doi:10.1016/j.agwat.2020.106116  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Faraz, A., Faizan, M., Sami, F., Siddiqui, H., & Hayat, S. (2019). Supplementation of salicylic acid and citric acid for alleviation of cadmium toxicity to *Brassica juncea*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(2), 641–655. doi:10.1007/s00344-019-10007-0  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Filgueiras, C. C., Martins, A. D., Pereira, R. V., & Willett, D. S. (2019). The ecology of salicylic acid signaling: primary, secondary and tertiary effects with applications in agriculture. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23), 5851. doi:10.3390/ijms20235851  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Fu, Z. Q., & Dong, X. (2013). Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense. *Annual Review of Plant Biology*, 64(1), 839–863. doi:10.1146/annurev-arplant-042811-105606  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Fu, Z. Q., Yan, S., Saleh, A., Wang, W., Ruble, J., Oka, N., Mohan, R., Spoel, S. H., Tada, Y., Zheng, N., & Dong, X. (2012). NPR3 and NPR4 are receptors for the immune signal salicylic acid in plants. *Nature*, 486 (7402), 228–232. doi:10.1038/nature11162  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Gadzovaska, S., Maury, S., Delaunay, A., Spasenoski, M., Hagege, D., Courtois, D., Joseph, C. (2013). The influence of salicylic acid elicitation on shoots, callus, and cell suspension cultures on production of naphthodianthrones and phenylpropanoids in *Hypericum perforatum* L. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 113, 25–39. doi:10.1007/s11240-012-0248-0  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Galván-Camacho, L. A., Feregrino-Pérez, A. A., De Moure-Flores, F. J., Morales-Hernández, L. A., Campos-Guillen, J., Rodríguez-Morales, J. A., Flores-Macias, A., Quezada-Morales, D. L., Zavala-Gómez, C. E., & Ramos-López, M. A. (2022). Assessment of salicylic acid in castor oil content increase in emissions of its biodiesel blends. *Energies*, 15(24), 9463. doi:10.3390/en15249463  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Gao, Q.M., Zhu, S., Kachroo, P., & Kachroo, A. (2015). Signal regulators of systemic acquired resistance. *Frontiers in Plant Science*, 06. doi:10.3389/fpls.2015.00228  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- García-Pastor, M. E., Zapata, P. J., Castillo, S., Martínez-Romero, D., Guillén, F., Valero, D., & Serrano, M. (2020). The effects of salicylic acid and its derivatives on increasing pomegranate fruit quality and bioactive compounds at harvest and during storage. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi:10.3389/fpls.2020.00668  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Gorni, P. H., & Pacheco, A. C. (2016). Growth promotion and elicitor activity of salicylic acid in *Achillea millefolium* L. *African Journal of Biotechnology*, 15(16), 657–665. doi:10.5897/ajb2016.15320  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Gozzo, F., & Faoro, F. (2013). Systemic acquired resistance (50 years after discovery): moving from the lab to the field. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(51), 12473–12491. doi:10.1021/jf404156x  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)

- Gobelak, A., & Hiller, J. (2017). Bacterial siderophores promote plant growth: screening of catechol and hydroxamate siderophores. *International Journal of Phytoremediation*, 19(9), 825–833. doi:10.1080/15226514.2017.1290581  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Gu, X. Y., Liu, Y., & Liu, L. J. (2020). Progress on the biosynthesis and signal transduction of phytohormone salicylic acid. *Yi chuan = Hereditas*, 42(9), 858–869. doi:10.16288/j.ycz.20-173  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Guichard, B., Wu, H., La Camera, S., Hu, R., Marivingt-Mounir, C., & Chollet, J. (2022). Synthesis, phloem mobility and induced plant resistance of synthetic salicylic acid amino acid or glucose conjugates. *Pest Management Science*, 78(11), 4913–4928. doi:10.1002/ps.7112  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Guo, B., Liu, C., Liang, Y., Li, N., & Fu, Q. (2019). Salicylic acid signals plant defence against cadmium toxicity. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(12), 2960. doi:10.3390/ijms20122960  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Gupta, A., Hisano, H., Hojo, Y., Matsuura, T., Ikeda, Y., Mori, I. C., & Senthil-Kumar, M. (2017). Global profiling of phytohormone dynamics during combined drought and pathogen stress in *Arabidopsis thaliana* reveals ABA and JA as major regulators. *Scientific Reports*, 7(1). doi:10.1038/s41598-017-03907-2  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Hafez, E. M., Kheir, A. M. S., Badawy, S. A., Rashwan, E., Farig, M., & Osman, H. S. (2020). Differences in physiological and biochemical attributes of wheat in response to single and combined salicylic acid and biochar subjected to limited water irrigation in saline sodic soil. *Plants*, 9(10), 1346. doi:10.3390/plants9101346  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Haidoulis, J. F., & Nicholson, P. (2020). Different effects of phytohormones on Fusarium head blight and Fusarium root rot resistance in *Brachypodium distachyon*. *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 335–344. doi:10.1101/2020.06.26.173385  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Haider, S.A., Ahmad, S., Sattar Khan, A., Anjum, M. A., Nasir, M., & Naz, S. (2020). Effects of salicylic acid on postharvest fruit quality of “Kinnow” mandarin under cold storage. *Scientia Horticulturae*, 259, 108843. doi:10.1016/j.scienta.2019.108843  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Hao, G., Naumann, T. A., Vaughan, M. M., McCormick, S., Usgaard, T., Kelly, A., & Ward, T. J. (2019). Characterization of a *Fusarium graminearum* salicylate hydroxylase. *Frontiers in Microbiology*, 9, 3219. doi:10.3389/fmicb.2018.03219  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Hasanuzzaman, M., Matin, Md. A., Fardus, J., Hasanuzzaman, Md., Hossain, Md. S., & Parvin, K. (2019). Foliar application of salicylic acid improves growth and yield attributes by upregulating the antioxidant defense system in *Brassica campestris* plants grown in lead-amended soils. *Acta Agrobotanica*, 72(2). doi:10.5586/aa.1765  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Heil, M. (2002). Fitness costs of induced resistance: emerging experimental support for a slippery concept. *Trends in Plant Science*, 7(2), 61–67. doi:10.1016/s1360-1385(01)02186-0  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Horváth, E., Csiszár, J., Gallé, Á., Poór, P., Szepesi, Á., & Tari, I. (2015). Hardening with salicylic acid induces concentration-dependent changes in abscisic acid biosynthesis of tomato under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 183, 54–63. doi:10.1016/j.jplph.2015.05.010  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Huang, W., Wang, Y., Li, X., & Zhang, Y. (2020). Biosynthesis and regulation of salicylic acid and *N*-hydroxypipicolinic acid in plant immunity. *Molecular Plant*, 13(1), 31–41. doi:10.1016/j.molp.2019.12.008  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)

- Hubrich, F., Müller, M., & Andexer, J. N. (2021). Chorismate- and isochorismate converting enzymes: versatile catalysts acting on an important metabolic node. *Chemical Communications*, 57(20), 2441–2463. doi:10.1039/d0cc08078k  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Islam, F., Yasmeen, T., Arif, M. S., Riaz, M., Shahzad, S. M., Imran, Q., & Ali, I. (2016). Combined ability of chromium (Cr) tolerant plant growth promoting bacteria (PGPB) and salicylic acid (SA) in attenuation of chromium stress in maize plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 108, 456–467. doi:10.1016/j.plaphy.2016.08.014  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Jahan, S. M., Wang, Y., Shu, S., Zhong, M., Chen, Z., Wu, J., Sun, J., & Guo, S. (2019). Exogenous salicylic acid increases the heat tolerance in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) by enhancing photosynthesis efficiency and improving antioxidant defense system through scavenging of reactive oxygen species. *Scientia Horticulturae*, 247, 421–429. doi:10.1016/j.scienta.2018.12.047  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Jansen, C., von Wettstein, D., Schäfer, W., Kogel, K.-H., Felk, A., & Maier, F. J. (2005). Infection patterns in barley and wheat spikes inoculated with wild-type and trichodiene synthase gene disrupted *Fusarium graminearum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(46), 16892–16897. doi:10.1073/pnas.0508467102  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kang, H.-M., & Saltveit, M. E. (2002). Chilling tolerance of maize, cucumber and rice seedling leaves and roots are differentially affected by salicylic acid. *Physiologia Plantarum*, 115(4), 571–576. doi:10.1034/j.1399-3054.2002.1150411.x  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kavulych, Y., Kobyletska, M., & Terek, O. (2019). Investigation of salicylic acid-induced change on flavonoids production under cadmium toxicity in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) plants. *Eureka: Life Sciences*, 5, 13–18. doi:10.21303/2504-5695.2019.00986  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Khalvandi, M., Siosemardeh, A., Roohi, E., & Keramati, S. (2021). Salicylic acid alleviated the effect of drought stress on photosynthetic characteristics and leaf protein pattern in winter wheat. *Heliyon*, 7(1), e05908. doi:10.1016/j.heliyon.2021.e05908  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Khan, M. I. R., Iqbal, N., Masood, A., Per, T. S., & Khan, N. A. (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling & Behavior*, 8(11), e26374. doi:10.4161/psb.26374  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Khan, M. I. R., Fatma, M., Per, T. S., Anjum, N. A., & Khan, N. A. (2015). Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Frontiers in Plant Science*, 6. doi:10.3389/fpls.2015.00462  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Khan, M. I. R., Poor, P., & Janda, T. (2022). Salicylic acid: a versatile signaling molecule in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(5), 1887–1890. doi:10.1007/s00344-022-10692-4  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Kim, J.-H., Han, J.-E., Murthy, H. N., Kim, J.-Y., Kim, M.-J., Jeong, T.-K., & Park, S.-Y. (2023). Production of secondary metabolites from cell cultures of *Sageretia thea* (Osbeck) M. C. Johnston using balloon-type bubble bioreactors. *Plants*, 12(6), 1390. doi:10.3390/plants12061390  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kjærboelling, I., Mortensen, U. H., Vesth, T., & Andersen, M. R. (2019). Strategies to establish the link between biosynthetic gene clusters and secondary metabolites. *Fungal Genetics and Biology*, 130, 107–121. doi:10.1016/j.fgb.2019.06.001  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Klessig, D. F., Tian, M., & Choi, H. W. (2016). Multiple targets of salicylic acid and its derivatives in plants and animals. *Frontiers in Immunology*, 7, 206. doi:10.3389/fimmu.2016.00206  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Klessig, D. F., Choi, H. W., & Dempsey, D. A. (2018). Systemic acquired resistance and salicylic acid: past, present, and future. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(9), 871–888. doi:10.1094/mpmi-03-18-0067-cr  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kobyletska, M., Kavulych, Y., Romanyuk, N., Korczynska, O., & Terek, O. (2023). Exogenous salicylic acid modifies cell wall lignification, total phenolic content, PAL-activity in wheat (*Triticum aestivum* L.) and buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) plants under cadmium chloride impac. *Biointerface Research in Applied Chemistry*, 13(2), 117. doi:10.33263/briac132.117  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Kolupaev, Yu. E., Yastreb, T. O., Shvidenko, M., & Karpets, Yu. (2011). Influence of salicylic and succinic acids on formation of active oxygen forms in wheat coleoptiles. *Ukrains'kyi Biokhimichnyi Zhurnal*, 83(5), 82–88. (In Ukrainian)  
[PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kolupaev, Yu. E., Yastreb, T. O., Shkliarevskiy, M. A., Karpets, Yu. V., & Dyachenko, A. I. (2021). Salicylic acid: synthesis and stress-protective effects in plants. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 2021(2), 6–22. doi:10.35550/vbio2021.02.006 (In Ukrainian)  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Koo, Y. M., Heo, A. Y., & Choi, H. W. (2020). Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. *The Plant Pathology Journal*, 36(1), 1–10. doi:10.5423/ppj.rw.12.2019.0295  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kou, M.-Z., Bastías, D. A., Christensen, M. J., Zhong, R., Nan, Z.-B., & Zhang, X.-X. (2021). The plant salicylic acid signalling pathway regulates the infection of a biotrophic pathogen in grasses associated with an *Epichloë* endophyte. *Journal of Fungi*, 7(8), 633. doi:10.3390/jof7080633  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Le Thanh, T., Thumanu, K., Wongkaew, S., Boonkerd, N., Teaumroong, N., Phansak, P., & Buensanteai, N. (2017). Salicylic acid-induced accumulation of biochemical components associated with resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice. *Journal of Plant Interactions*, 12(1), 108–120. doi:10.1080/17429145.2017.1291859  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Lefevre, H., Bauters, L., & Gheysen, G. (2020). Salicylic acid biosynthesis in plants. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi:10.3389/fpls.2020.00338  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Li, A., Sun, X., & Liu, L. (2022). Action of salicylic acid on plant growth. *Frontiers in Plant Science*, 13, 878076. doi:10.3389/fpls.2022.878076  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Li, G., & Yen, Y. (2008). Jasmonate and ethylene signaling pathway may mediate Fusarium head blight resistance in wheat. *Crop Science*, 48(5), 1888–1896. doi:10.2135/cropsci2008.02.0097  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Li, N., Han, X., Feng, D., Yuan, D., & Huang, L.-J. (2019). Signaling crosstalk between salicylic acid and ethylene/jasmonate in plant defense: do we understand what they are whispering? *International Journal of Molecular Sciences*, 20(3), 671. doi:10.3390/ijms20030671  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Liang, B., Wang, H., Yang, C., Wang, L., Qi, L., Guo, Z., & Chen, X. (2022). Salicylic acid is required for broad-spectrum disease resistance in rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(3), 1354. doi:10.3390/ijms23031354  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Liu, H.-T., Huang, W.-D., Pan, Q.-H., Weng, F.-H., Zhan, J.-C., Liu, Y., Wan, S.-B., & Liu, Y.-Y. (2006). Contributions of PIP<sub>2</sub>-specific-phospholipase C and free salicylic acid to heat acclimation-induced thermotolerance in pea leaves. *Journal of Plant Physiology*, 163(4), 405–416. doi:10.1016/j.jplph.2005.04.027  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)

- Liu, J., Qiu, G., Liu, C., Li, H., Chen, X., Fu, Q., Lin, Y., & Guo, B. (2022). Salicylic acid, a multifaceted hormone, combats abiotic stresses in plants. *Life*, 12(6), 886. doi:10.3390/life12060886  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Lucas, J. A., Hawkins, N. J., & Fraaije, B. A. (2015). The evolution of fungicide resistance. *Advances in Applied Microbiology*, 29–92. doi:10.1016/bs.aambs.2014.09.001  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Makandar, R., Nalam, V. J., Lee, H., Trick, H. N., Dong, Y., & Shah, J. (2012). Salicylic acid regulates basal resistance to Fusarium head blight in wheat. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(3), 431–439. doi:10.1094/mpmi-09-11-0232  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Makar, O. O., & Romanyuk, N. D. (2022). Endophytic bacteria of wheat and the potential to improve microelement composition of grain. *Studia Biologica*, 16(3), 101–128. doi:10.30970/sbi.1603.692  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Makar, O., Kuźniar, A., Patsula, O., Kavulych, Y., Kozlovskyy, V., Wolińska, A., Skórzyńska-Polit, E., Vatamaniuk, O., Terek, O., & Romanyuk, N. (2021). Bacterial endophytes of spring wheat grains and the potential to acquire Fe, Cu, and Zn under their low soil bioavailability. *Biology*, 10(5), 409. doi:10.3390/biology10050409  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Mahalakshmi, R., Eganathan, P., & Ajay, P. (2013). Changes in secondary metabolite production in *Jatropha curcas* calluses treated with NaCl. *Analytical Chemistry Letters*, 3(5–6), 359–369. doi:10.1080/22297928.2013.873225  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Majumdar, S., Sachdev, S., & Kundu, R. (2020). Salicylic acid mediated reduction in grain cadmium accumulation and amelioration of toxicity in *Oryza sativa* L. cv *Bandana*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 205, 111167. doi:10.1016/j.ecoenv.2020.111167  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Maruri-López, I., Aviles-Baltazar, N. Y., Buchala, A., & Serrano, M. (2019). Intra and extracellular journey of the phytohormone salicylic acid. *Frontiers in Plant Science*, 10, 423. doi:10.3389/fpls.2019.00423  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Mishra, A., & Baek, K.-H. (2021). Salicylic acid biosynthesis and metabolism: a divergent pathway for plants and bacteria. *Biomolecules*, 11(5), 705. doi:10.3390/biom11050705  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Mishra, S., Bhardwaj, M., Mehrotra, S., Chowdhary, A. A., & Srivastava, V. (2020). The contribution of phytohormones in plant thermotolerance. *Heat Stress Tolerance in Plants*, 213–238. doi:10.1002/9781119432401.ch10  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Mohammed, N., El-Hendawy, S., Alsamin, B., Mubushar, M., & Dewir, Y. H. (2023). Integrating application methods and concentrations of salicylic acid as an avenue to enhance growth, production, and water use efficiency of wheat under full and deficit irrigation in arid countries. *Plants*, 12(5), 1019. doi:10.3390/plants12051019  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Momeni, M., Pirbalouti, A. G., Mousavi, A., & Badi, H. N. (2020). Effect of foliar applications of salicylic acid and chitosan on the essential oil of *Thymbra spicata* L. under different soil moisture conditions. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 23(5), 1142–1153. doi:10.1080/0972060x.2020.1801519  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Moussa, H. R., & El-Gamal, S. M. (2010). Effect of salicylic acid pretreatment on cadmium toxicity in wheat. *Biologia Plantarum*, 54(2), 315–320. doi:10.1007/s10535-010-0054-7  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Mutlu, S., Karadağoğlu, Ö., Atici, Ö., & Nalbantoğlu, B. (2013). Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast. *Biologia Plantarum*, 57(3), 507–513. doi:10.1007/s10535-013-0322-4  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Napoleão, T. A., Soares, G., Vital, C. E., Bastos, C., Castro, R., Loureiro, M. E., & Giordano, A. (2017). Methyl jasmonate and salicylic acid are able to modify cell wall but only salicylic acid alters biomass digestibility in the model grass *Brachypodium distachyon*. *Plant Science*, 263, 46–54. doi:10.1016/j.plantsci.2017.06.014  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Nawrath, C., Heck, S., Parinthewong, N., & Métraux, J.-P. (2002). EDS5, an essential component of salicylic acid – dependent signaling for disease resistance in Arabidopsis, is a member of the MATE transporter family. *The Plant Cell*, 14(1), 275–286. doi:10.1105/tpc.010376  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Pan, Q., Zhan, J., Liu, H., Zhang, J., Chen, J., Wen, P., & Huang, W. (2006). Salicylic acid synthesized by benzoic acid 2-hydroxylase participates in the development of thermotolerance in pea plants. *Plant Science*, 171(2), 226–233. doi:10.1016/j.plantsci.2006.03.012  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Parinthewong, N., Cottier, S., Buchala, A., Nawrath, C., & Métraux, J.-P. (2015). Localization and expression of EDS5H a homologue of the SA transporter EDS5. *BMC Plant Biology*, 15(1). doi:10.1186/s12870-015-0518-1  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Park, S.-W., Kaimoyo, E., Kumar, D., Mosher, S., & Klessig, D. F. (2007). Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. *Science*, 318(5847), 113–116. doi:10.1126/science.1147113  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Parry, D. W., Jenkinson, P., & McLeod, L. (1995). *Fusarium* ear blight (scab) in small grain cereals – a review. *Plant Pathology*, 44(2), 207–238. doi:10.1111/j.1365-3059.1995.tb02773.x  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Peng, Y., Yang, J., Li, X., & Zhang, Y. (2021). Salicylic acid: biosynthesis and signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 72(1), 761–791. doi:10.1146/annurev-arplant-081320-092855  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Pluhařová, K., Leontovychová, H., Stoudková, V., Pospíchalová, R., Maršík, P., Klouček, P., Starodubtseva, A., Iakovenko, O., Krčková, Z., Valentová, O., Burketová, L., Janda, M., & Kalachova, T. (2019). “Salicylic acid mutant collection” as a tool to explore the role of salicylic acid in regulation of plant growth under a changing environment. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24), 6365. doi:10.3390/ijms20246365  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Pokotylo, I., Kravets, V., & Ruelland, E. (2019). Salicylic acid binding proteins (SABPs): the hidden forefront of salicylic acid signalling. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(18), 4377. doi:10.3390/ijms20184377  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Powell, J. J., Carere, J., Fitzgerald, T. L., Stiller, J., Covarelli, L., Xu, Q., Gubler, F., Colgrave, M. L., Gardiner, D. M., Manners, J. M., Henry, R. J., & Kazan, K. (2016). The *Fusarium* crown rot pathogen *Fusarium pseudograminearum* triggers a suite of transcriptional and metabolic changes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, mcw207. doi:10.1093/aob/mcw207  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Qi, P.-F., Zhang, Y.-Z., Liu, C.-H., Chen, Q., Guo, Z.-R., Wang, Y., Xu, B.-J., Jiang, Y.-F., Zheng, T., Gong, X., Luo, C.-H., Wu, W., Kong, L., Deng, M., Ma, J., Lan, X.-J., Jiang, Q.-T., Wei, Y.-M., Wang, J.-R., & Zheng, Y.-L. (2019). Functional analysis of *FgNahG* clarifies the contribution of salicylic acid to wheat (*Triticum aestivum*) resistance against *Fusarium* head blight. *Toxins*, 11(2), 59. doi:10.3390/toxins11020059  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Ramirez-Estrada, K., Vidal-Limon, H., Hidalgo, D., Moyano, E., Golenioswki, M., Cusidó, R., & Palazon, J. (2016). Elicitation, an effective strategy for the biotechnological production of bioactive high-added value compounds in plant cell factories. *Molecules*, 21(2), 182. doi:10.3390/molecules21020182  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Raskin, I., Ehmann, A., Melander, W. R., & Meeuse, B. J. D. (1987). Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science*, 237(4822), 1601–1602. doi:10.1126/science.237.4822.1601  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Raskin, I. (1992). Role of salicylic acid in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43(1), 439–463. doi:10.1146/annurev.pp.43.060192.002255  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Ratzinger, A., Riediger, N., von Tiedemann, A., & Karlovsky, P. (2009). Salicylic acid and salicylic acid glucoside in xylem sap of *Brassica napus* infected with *Verticillium longisporum*. *Journal of Plant Research*, 122(5), 571–579. doi:10.1007/s10265-009-0237-5  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Rekhter, D., Lüdke, D., Ding, Y., Feussner, K., Zienkiewicz, K., Lipka, V., Wiermer, M., Zhang, Y., & Feussner, I. (2019). Isochorismate-derived biosynthesis of the plant stress hormone salicylic acid. *Science*, 365(6452), 498–502. doi:10.1126/science.aaw1720  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Research and Markets. (2022, June 17). The worldwide salicylic acid industry is projected to reach \$886 million by 2030. *Globe Newswire News Room*. Retrieved from <https://www.globenewswire.com/en/news-release/2022/06/17/2464645/28124/en/The-Worldwide-Salicylic-Acid-Industry-is-Projected-to-Reach-886-Million-by-2030.html>
- Robert-Seilaniantz, A., Grant, M., & Jones, J. D. G. (2011). Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism. *Annual Review of Phytopathology*, 49(1), 317–343. doi:10.1146/annurev-phyto-073009-114447  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Saleem, M., Fariduddin, Q., & Castroverde, C. D. M. (2021). Salicylic acid: a key regulator of redox signalling and plant immunity. *Plant Physiology and Biochemistry*, 168, 381–397. doi:10.1016/j.plaphy.2021.10.011  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Sambyal, K., & Singh, R. V. (2021). Production of salicylic acid; a potent pharmaceutically active agent and its future prospects. *Critical Reviews in Biotechnology*, 41(3), 394–405. doi:10.1080/07388551.2020.1869687  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Sanmartín, N., Pastor, V., Pastor-Fernández, J., Flors, V., Pozo, M. J., & Sánchez-Bel, P. (2020). Role and mechanisms of callose priming in mycorrhiza-induced resistance. *Journal of Experimental Botany*, 71(9), 2769–2781. doi:10.1093/jxb/eraa030  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Schmid, J., Day, R., Zhang, N., Dupont, P.-Y., Cox, M. P., Schardl, C. L., Minards, N., Truglio, M., Moore, N., Harris, D. R., & Zhou, Y. (2017). Host tissue environment directs activities of an *Epichloë* endophyte, while it induces systemic hormone and defense responses in its native perennial ryegrass host. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(2), 138–149. doi:10.1094/mpmi-10-16-0215-r  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Schreinemachers, P., & Tipraqsa, P. (2012). Agricultural pesticides and land use intensification in high, middle and low income countries. *Food Policy*, 37(6), 616–626. doi:10.1016/j.foodpol.2012.06.003  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Scott, I. M., Clarke, S. M., Wood, J. E., & Mur, L. A. J. (2004). Salicylate accumulation inhibits growth at chilling temperature in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 135(2), 1040–1049. doi:10.1104/pp.104.041293  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Serrano, M., Wang, B., Aryal, B., Garcion, C., Abou-Mansour, E., Heck, S., Geisler, M., Mauch, F., Nawrath, C., & Métraux, J.-P. (2013). Export of salicylic acid from the chloroplast requires the multidrug and toxin extrusion-like transporter EDS5. *Plant Physiology*, 162(4), 1815–1821. doi:10.1104/pp.113.218156  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)



- Seyfferth, C., & Tsuda, K. (2014). Salicylic acid signal transduction: the initiation of biosynthesis, perception and transcriptional reprogramming. *Frontiers in Plant Science*, 5, 697. doi:10.3389/fpls.2014.00697  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Shah, K., An, N., Kamanova, S., Chen, L., Jia, P., Zhang, C., Mobeen Tahir, M., Han, M., Ding, Y., Ren, X., & Xing, L. (2021). Regulation of flowering time by improving leaf health markers and expansion by salicylic acid treatment: a new approach to induce flowering in *Malus domestica*. *Frontiers in Plant Science*, 12. doi:10.3389/fpls.2021.655974  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Sharma, A., Sidhu, G. P. S., Araniti, F., Bali, A. S., Shahzad, B., Tripathi, D. K., Brestic, M., Skalicky, M., & Landi, M. (2020). The role of salicylic acid in plants exposed to heavy metals. *Molecules*, 25(3), 540. doi:10.3390/molecules25030540  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Sharma, M., Gupta, S. K., Majumder, B., Maurya, V. K., Deeba, F., Alam, A., & Pandey, V. (2017). Salicylic acid mediated growth, physiological and proteomic responses in two wheat varieties under drought stress. *Journal of Proteomics*, 163, 28–51. doi:10.1016/j.jprot.2017.05.011  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Shehroz, M., Aslam, M., Ali Khan, M., Aiman, S., Gul Afridi, S., & Khan, A. (2019). The *in silico* characterization of a salicylic acid analogue coding gene clusters in selected *Pseudomonas fluorescens* strains. *Iranian Journal of Biotechnology*, 17, e2250. doi:10.30498/ijb.2019.95299  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Shelton, C. L., & Lamb, A. L. (2018). Unraveling the structure and mechanism of the MST(ery) enzymes. *Trends in Biochemical Sciences*, 43(5), 342–357. doi:10.1016/j.tibs.2018.02.011  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Shi, X., Qin, T., Liu, H., Wu, M., Li, J., Shi, Y., Gao, Y., & Ren, A. (2020). Endophytic fungi activated similar defense strategies of *Achnatherum sibiricum* host to different trophic types of pathogens. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1607. doi:10.3389/fmicb.2020.01607  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Snoeren, T. A. L., Mumm, R., Poelman, E. H., Yang, Y., Pichersky, E., & Dicke, M. (2010). The herbivore-induced plant volatile methyl salicylate negatively affects attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum*. *Journal of Chemical Ecology*, 36(5), 479–489. doi:10.1007/s10886-010-9787-1  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Soliman, M. H., Alayafi, A. A. M., El Kelish, A. A., & Abu-Elsaoud, A. M. (2018). Acetylsalicylic acid enhance tolerance of *Phaseolus vulgaris* L. to chilling stress, improving photosynthesis, antioxidants and expression of cold stress responsive genes. *Botanical Studies*, 59(1), 6. doi:10.1186/s40529-018-0222-1  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Sorahinobar, M., Niknam, V., Ebrahimzadeh, H., Soltanloo, H., Behmanesh, M., & Enferadi, S. T. (2015). Central role of salicylic acid in resistance of wheat against *Fusarium graminearum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 35(2), 477–491. doi:10.1007/s00344-015-9554-1  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Souri, M. K., & Tohidloo, G. (2019). Effectiveness of different methods of salicylic acid application on growth characteristics of tomato seedlings under salinity. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 6(1), 26. doi:10.1186/s40538-019-0169-9  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Stanislawska-Glubiak, E., & Korzeniowska, J. (2021). Effect of salicylic acid foliar application on two wheat cultivars grown under zinc stress. *Agronomy*, 12(1), 60. doi:10.3390/agronomy12010060  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Su, H., Song, S., Yan, X., Fang, L., Zeng, B., & Zhu, Y. (2018). Endogenous salicylic acid shows different correlation with baicalin and baicalein in the medicinal plant *Scutellaria baicalensis* Georgi subjected to stress and exogenous salicylic acid. *PLoS One*, 13(2), e0192114. doi:10.1371/journal.pone.0192114  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Takagi, K., Tasaki, K., Komori, H., & Katou, S. (2022). Hypersensitivity-related genes *HSR201* and *HSR203J* are regulated by calmodulin-binding protein 60-type transcription factors and required for pathogen signal-induced salicylic acid synthesis. *Plant and Cell Physiology*, 63(7), 1008–1022. doi:10.1093/pcp/pcac074  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Torrens-Spence, M. P., Bobokalonova, A., Carballo, V., Glinkerman, C. M., Pluskal, T., Shen, A., & Weng, J.-K. (2019). PBS3 and EPS1 complete salicylic acid biosynthesis from isochorismate in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 12(12), 1577–1586. doi:10.1016/j.molp.2019.11.005  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Tran, P. N., Yen, M.-R., Chiang, C.-Y., Lin, H.-C., & Chen, P.-Y. (2019). Detecting and prioritizing biosynthetic gene clusters for bioactive compounds in bacteria and fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(8), 3277–3287. doi:10.1007/s00253-019-09708-z  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Tsuda, K., Sato, M., Stoddard, T., Glazebrook, J., & Katagiri, F. (2009). Network properties of robust immunity in plants. *PLoS Genetics*, 5(12), e1000772. doi:10.1371/journal.pgen.1000772  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Vaca, E., Behrens, C., Theccanat, T., Choe, J.-Y., & Dean, J. V. (2017). Mechanistic differences in the uptake of salicylic acid glucose conjugates by vacuolar membrane-enriched vesicles isolated from *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 161(3), 322–338. doi:10.1111/ppl.12602  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Vlot, A. C., Dempsey, D. A., & Klessig, D. F. (2009). Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47(1), 177–206. doi:10.1146/annurev.phyto.050908.135202  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Wallis, C. M., & Galarneau, E. R.-A. (2020). Phenolic compound induction in plant-microbe and plant-insect interactions: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 11, 580753. doi:10.3389/fpls.2020.580753  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Walters, D. R., Ratsep, J., & Havis, N. D. (2013). Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *Journal of Experimental Botany*, 64(5), 1263–1280. doi:10.1093/jxb/ert026  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Wang, C., Liu, Y., Li, S.-S., & Han, G.-Z. (2015). Insights into the origin and evolution of the plant hormone signaling machinery. *Plant Physiology*, 167(3), 872–886. doi:10.1104/pp.114.247403  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Wang, F., Tan, H., Zhang, Y., Huang, L., Bao, H., Ding, Y., Chen, Z., & Zhu, C. (2021). Salicylic acid application alleviates cadmium accumulation in brown rice by modulating its shoot to grain translocation in rice. *Chemosphere*, 263, 128034. doi:10.1016/j.chemosphere.2020.128034  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Wang, W., Wang, X., Huang, M., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T., Cao, W., & Jiang, D. (2018). Hydrogen peroxide and abscisic acid mediate salicylic acid-induced freezing tolerance in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1137. doi:10.3389/fpls.2018.01137  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Wang, Y., & Liu, J.-H. (2012). Exogenous treatment with salicylic acid attenuates occurrence of citrus canker in susceptible navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck). *Journal of Plant Physiology*, 169(12), 1143–1149. doi:10.1016/j.jplph.2012.03.018  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Weber, T., & Kim, H. U. (2016). The secondary metabolite bioinformatics portal: computational tools to facilitate synthetic biology of secondary metabolite production. *Synthetic and Systems Biotechnology*, 1(2), 69–79. doi:10.1016/j.synbio.2015.12.002  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Widiastuti, A., Yoshino, M., Hasegawa, M., Nitta, Y., & Sato, T. (2013). Heat shock-induced resistance increases chitinase-1 gene expression and stimulates salicylic acid production in melon (*Cucumis melo* L.). *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 82, 51–55. doi:10.1016/j.pmp.2013.01.003  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Xia, C., Zhang, X., Christensen, M. J., Nan, Z., & Li, C. (2015). *Epichloë* endophyte affects the ability of powdery mildew (*Blumeria graminis*) to colonise drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *Fungal Ecology*, 16, 26–33. doi:10.1016/j.funeco.2015.02.003  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Yang, J., Duan, L., He, H., Li, Y., Li, X., Liu, D., Wang, J., Jin, G., & Huang, S. (2021). Application of exogenous  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  and salicylic acid and optimization of the sowing date enhance rice yield under high-temperature conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(4), 1532–1546. doi:10.1007/s00344-021-10399-y  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Yamasaki, K., Motomura, Y., Yagi, Y., Nomura, H., Kikuchi, S., Nakai, M., & Shiina, T. (2013). Chloroplast envelope localization of EDS5, an essential factor for salicylic acid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling & Behavior*, 8(4), e23603. doi:10.4161/psb.23603  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zafar, Z., Rasheed, F., Mushtaq, N., Khan, M. U., Mohsin, M., Irshad, M. A., Summer, M., Raza, Z., & Gailing, O. (2023). Exogenous application of salicylic acid improves physiological and biochemical attributes of *Morus alba* saplings under soil water deficit. *Forests*, 14(2), 236. doi:10.3390/f14020236  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Zavala-Gómez, C. E., Rodríguez-deLeón, E., Bah, M. M., Feregrino-Pérez, A. A., Campos-Guillén, J., Amaro-Reyes, A., Rodríguez-Morales, J. A., García-Trejo, J. F., Flores-Macias, A., Figueroa-Brito, R., & Ramos-López, M. A. (2021). Effect of salicylic acid in the yield of ricinine in *Ricinus communis* under greenhouse condition. *Plants*, 10(9), 1902. doi:10.3390/plants10091902  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zhang, Y., & Li, X. (2019). Salicylic acid: biosynthesis, perception, and contributions to plant immunity. *Current Opinion in Plant Biology*, 50, 29–36. doi:10.1016/j.pbi.2019.02.004  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Zhang, Y., Li, S., Deng, M., Gui, R., Liu, Y., Chen, X., Lin, Y., Li, M., Wang, Y., He, W., Chen, Q., Zhang, Y., Luo, Y., Wang, X., & Tang, H. (2022). Blue light combined with salicylic acid treatment maintained the postharvest quality of strawberry fruit during refrigerated storage. *Food Chemistry: X*, 15, 100384. doi:10.1016/j.fochx.2022.100384  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zhong, Q., Hu, H., Fan, B., Zhu, C., & Chen, Z. (2021). Biosynthesis and roles of salicylic acid in balancing stress response and growth in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(21), 11672. doi:10.3390/ijms222111672  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zhou, Y., Memelink, J., & Linthorst, H. J. M. (2018). An *E. coli* biosensor for screening of cDNA libraries for isochorismate pyruvate lyase-encoding cDNAs. *Molecular Genetics and Genomics*, 293(5), 1181–1190. doi:10.1007/s00438-018-1450-5  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

## STRESS-PROTECTIVE AND REGULATORY PROPERTIES OF SALICYLIC ACID AND PROSPECTS OF ITS USE IN PLANT PRODUCTION

**Yana Kavulych, Myroslava Kobyletska, Nataliya Romanyuk, Olga Terek**  
*Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevsky St., Lviv 79005, Ukraine*

Salicylic acid (SA), as a secondary phenolic metabolite with phytohormonal activity, is an important component of the plant defense system against biotic and abiotic stresses. The scale of industrial synthesis of SA in the world is constantly growing, it is used as an intermediate for the synthesis of drugs and dyes, it is also used in cosmetology, food industry, plant biotechnology, etc. Recently, it has been considered as a promising growth-regulating agent in crop production for decreasing harmful effects of biotic and abiotic stresses in plants. Over the past two decades, numerous data have been published concerning the metabolic pathways of SA synthesis and its signaling in plant immunity. It regulates and affects various stages of plant ontogenesis and metabolism: seed germination, flowering, stomatal movements, pigment synthesis, photosynthesis and respiration, ethylene biosynthesis, thermoregulation, the activity of antioxidant enzymes, nutrient absorption, membrane integrity and functioning, nodulation in legumes, synthesis of secondary metabolites, general growth and development of plants. Numerous studies have confirmed that endogenous SA and/or its derivatives are involved in stress responses to heavy metals (HMs), hyper- and hypothermia, salinity, water deficiency, and, primarily, pathogenic infections. In parallel with fundamental studies of regulatory functions of SA and/or its derivatives, new ways of their exogenous application are constantly discovered. The use of low concentrations of exogenous SA (0.1–0.5 mM) for seed priming or foliar treatment is reported as an economically viable alternative approach for increasing plant tolerance from both economic and environmental points of view. Exogenous SA leads to an increase in endogenous SA levels that induces plant adaptive responses by changing phytohormonal status, increased synthesis of a number of secondary metabolites (alkaloids, cyanogenic glycosides, phenolics, terpenes), by increasing activity of antioxidant enzymes. One of the main advantages of using SA in crop production is the ability to reduce the dosage of pesticides and fertilizers that are potentially harmful to the environment and human health. It is also reported that the use of SA in some cases may lead to negative results – growth retardation, sterility, and yield decrease; the causes of this phenomenon are actively investigated. Further studies are necessary to clarify the mechanisms of exogenic SA action and its use on various crops in different growing conditions. This review aims to analyze the recent data on SA, crop production, and biotechnology areas where it is possible to effectively apply the SA and/or its derivatives.

**Keywords:** salicylic acid, plant resistance, secondary metabolites, biotic and abiotic stress, crop production

Received / Одержано  
27 April, 2023

Revision / Доопрацьовано  
17 May, 2023

Accepted / Прийнято  
01 June, 2023

Published / Опубліковано  
28 June 2023