

Обзоры, проблемы

УДК 631.811.982:581.1:632

doi: 10.15389/agrobiology.2023.1.3rus

**ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ЖАСМОНАТОВ, САЛИЦИЛАТОВ
И АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ В СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ
ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ***
(обзор)**А.В. ПИГОЛЕВ¹, Е.А. ДЕГТЯРЁВ^{1, 2}, Д.Н. МИРОШНИЧЕНКО^{1, 3, 4},
Т.В. САВЧЕНКО¹ ✉**

В настоящее время по-прежнему актуален поиск новых эффективных способов и подходов, позволяющих контролировать рост, развитие и продуктивность растений, но при этом оказывающих минимальное негативное воздействие на окружающую среду и здоровье человека. Одним из направлений, способствующих экологизации сельскохозяйственного производства, стало внедрение препаратов на основе фитогормонов, которые обладают выраженными протекторными функциями, таких как абсцизовая кислота, салициловая кислота и жасмонаты. Применение указанных фитогормонов может значительно повысить устойчивость растений к неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы. В представленном обзоре суммирована актуальная информация о биологических функциях абсцизовой кислоты, жасмонатов и салицилатов, а также собраны примеры, демонстрирующие возможности применения препаратов на основе этих веществ на значимых сельскохозяйственных культурах, и обозначены перспективные направления использования таких препаратов в растениеводстве. Абсцизовая кислота участвует в регуляции роста и развития растения на протяжении всего онтогенеза, а также определяет устойчивость к абиотическим и биотическим стрессовым факторам (J. Li с соавт., 2017), играет важную роль в закрытии устьиц, регулируя потоки ионов в замыкающих клетках, вовлечена в регуляцию всех этапов созревания семян (K. Chen с соавт., 2020). Она может оказывать как положительное, так и отрицательное воздействие на устойчивость растений к патогенам (L. Lievens с соавт., 2017; K. Xie с соавт., 2018) и влиять на симбиотические взаимоотношения растений с грибами и бактериями (А. Цыганова с соавт., 2015). Салициловая кислота обеспечивает устойчивость растений к патогенам (А. Vlot с соавт., 2009; P. Ding с соавт., 2020), играет ключевую роль в развитии реакции сверхчувствительности, локальной гибели клеток вместе с патогеном (D. Klessig с соавт., 1994; M. Alvarez, 2000), а также формировании устойчивости в непораженных частях растения (системная приобретенная устойчивость) (M. Bürger с соавт., 2019). Салициловая кислота также может быть вовлечена в формирование устойчивости к солевому и низкотемпературному стрессам (E. Norvath с соавт., 2015; Ю. Колупаев с соавт., 2021; W. Wang с соавт., 2018) и поддержание микробиома в зоне корней (S. Lebeis с соавт., 2015). Регуляторные эффекты жасмонатов разнообразны, однако в первую очередь их функции связывают с регуляцией механизмов, определяющих устойчивость растений к некротрофным патогенам и насекомым, включая вредителей корней (C. Rohwer с соавт., 2008; S. Johnson с соавт., 2018). Жасмонаты также контролируют устойчивость к низкотемпературному стрессу, солевому стрессу, затоплению, засухе, озону, тяжелым металлам и ультрафиолетовому излучению (Т. Савченко с соавт., 2014; D. Pandita, 2022; T. Savchenko и соавт., 2019; K. Kazan, 2015; H. Kim с соавт., 2021). Высокая биологическая активность абсцизовой кислоты, салицилатов и жасмонатов определяет значительный потенциал их применения в различных областях сельского хозяйства для повышения стрессоустойчивости растений. Вместе с тем опосредованное этими фитогормонами повышение устойчивости зачастую сопровождается подавлением ростовых процессов, что может негативно сказаться на урожайности сельскохозяйственных культур и качестве получаемой продукции. Чтобы оценить перспективы практического использования препаратов на основе абсцизовой кислоты, жасмонатов и салициловой кислоты, необходим углубленный анализ доступных данных о физиологических эффектах, вызываемых этими веществами, поскольку их действие во многом определяется видовой и сортовой специфичностью, фазой развития растений, восприимчивостью ткани-мишени, концентрацией препарата, продолжительностью обработки и условиями применения.

Ключевые слова: фитогормоны, абсцизовая кислота, жасмоновая кислота, салициловая кислота, физиологические эффекты, устойчивость растений, абиотический стресс, биотические стрессовые факторы, экзогенная обработка, адаптивные реакции.

Фитогормоны — соединения, при помощи которых растения регулируют рост, развитие, метаболизм и адаптивные реакции при изменении

* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках проекта № 22-24-00489.

условий окружающей среды. За прошедшие с начала XXI века два десятилетия достигнут значительный прогресс в понимании биологических функций фитогормонов, выявлении контролируемых ими регуляторных механизмов и путей передачи сигналов. Это позволило сформировать научный фундамент для их применения в сельскохозяйственной практике. Помимо так называемых классических фитогормонов, хорошо известных с середины XX столетия (ауксины, этилен, гиббереллины, абсцизовая кислота, цитокинины), в настоящее время активно исследуется потенциал соединений, регуляторные функции которых доказаны относительно недавно — жасмонатов, салициловой кислоты, brassinosterоидов и стриголактонов. Число вновь открываемых регуляторных молекул растет, и, помимо перечисленных выше классов соединений, гормоноподобные свойства были обнаружены у полиаминов, каррикинов, триаконтанола, тургоринов, пептидных гормонов (1-3).

Перспективность использования фитогормонов в сельском хозяйстве в качестве регуляторов роста и индукторов защитных ответных реакций не вызывает сомнений (4-6). Применение препаратов на основе цитокининов, ауксинов, гиббереллинов, brassinosterоидов и их функциональных аналогов для обработки плодов в послеплодородный период (7), а также семян и вегетативных тканей (8-10) успешно вошло в сельскохозяйственную практику. Потенциал фитогормонов, обладающих выраженными протекторными свойствами, таких как абсцизовая кислота, жасмонаты и салицилаты, все еще не раскрыт. В России препараты на основе этих фитогормонов до настоящего времени не используются. Более широкому применению препятствуют не только сложности, связанные с производством этих соединений в промышленных масштабах, но и отсутствие необходимых подходов и практических рекомендаций для различных сельскохозяйственных культур.

Цель нашего обзора — проанализировать современные данные о влиянии абсцизовой кислоты, жасмонатов и салицилатов на различные сельскохозяйственные культуры, а также обозначить возможные перспективы практического использования каждого из рассматриваемых фитогормонов в широкой сельскохозяйственной практике.

А б с ц и з о в а я к и с л о т а. Абсцизовая кислота (АБК) участвует в регуляции роста и развития растения на протяжении всего онтогенеза, определяет устойчивость к абиотическим и биотическим стрессовым факторам (11). АБК регулирует потоки ионов в замыкающих клетках устьиц. Опосредованное АБК закрытие устьиц может происходить в ответ на засуху, низкую влажность, высокие концентрации CO₂, атаку патогенов, темноту и т.д. Через устьица осуществляется газообмен и транспирация, а также могут проникать патогены, поэтому регулирование процесса открытия и закрытия устьиц имеет важное значение в обеспечении устойчивости растения к неблагоприятным воздействиям окружающей среды (12).

АБК принимает участие в регуляции созревания семян (12). На раннем этапе АБК замедляет клеточный цикл на стадии перехода G1/S (13, 14), что тормозит рост зародыша посредством деления клеток и активирует рост в результате их растяжения. На ранних этапах развития семени АБК накапливается за счет транспорта из материнского растения (15). Позже АБК синтезируется уже в клетках самого эмбриона и регулирует активность сети транскрипционных факторов LAFL — LEC1/ABSCISIC ACID (ABA)-INSENSITIVE3 (ABI3), FUSCA3 (FUS3) и LEAFY COTYLEDON2 (LEC2),

контролирующих созревание семян. Высыхание семени и накопление питательных веществ также находятся под контролем АБК (12). АБК — ключевой регулятор состояния покоя семени, поскольку у мутантов со сниженным содержанием АБК семена прорастают преждевременно еще на материнском растении (15).

В процессе эволюции у растений выработались сложные механизмы, обеспечивающие прорастание семян только в оптимальных условиях окружающей среды. Решающее значение в поддержании покоя семян имеет соотношение АБК и гибберелловой кислоты (ГК), которое регулируется как эндогенными факторами, связанными с развитием растений, так и внешними воздействиями. Во время прорастания усиливается катаболизм АБК и синтез гиббереллинов, активируется передача сигналов ГК (11). Изменение соотношения АБК:ГК, достигается в первую очередь за счет изменения экспрессии гена *RGL2*, кодирующего белок-репрессор гибберелловой кислоты, *RGA-like 2 (Repressor of GA)*. Экзогенная АБК способна активировать экспрессию *RGL2*, а в семенах мутантных растений, несущих нефункциональный вариант *rgl2*, после набухания понижено содержание АБК, что приводит к ускоренному выходу из состояния покоя и прорастанию. При высоком содержании гиббереллинов разрушаются белки DELLA — ключевые негативные регуляторы гиббереллинового сигнала. Это приводит к снижению активности регуляторного модуля, в который, помимо DELLA, входят белки ABI3 и ABI5 (АБК-зависимые факторы транскрипции, основные негативные регуляторы прорастания семян). Как следствие, индуцируется экспрессия гиббереллин-зависимых генов и ускоряется прорастание. Показано, что во время холодовой стратификации усиливается экспрессия генов семейства *CYP707A*, участвующих в катаболизме АБК, и гена *AtGA3OX1*, вовлеченного в биосинтез гиббереллинов (12). При воздействии высокой температуры повышенная активность регуляторного модуля, включающего DELLA, ABI3 и ABI5, подавляет прорастание (12). АБК, образующаяся в тканях материнского растения, играет важную роль в развитии зародыша и влияет на урожайность растений (16). При наступлении неблагоприятных условий АБК приводит к остановке роста для защиты проростка (12).

Действие АБК ингибирует деление и растяжение клеток, регулирует переход от пролиферации клеток к дифференцировке, развитие боковых корней, формирование суберинового барьера в корнях, подверженных водному стрессу, обеспечивая контроль потоков воды и питательных веществ (17). В нормальных условиях АБК подавляет появление новых листьев (18) и играет решающую роль в ускорении старения листьев. Это необходимо для эффективного распределения ресурсов от стареющих листьев к цветочной меристеме и семенам. АБК служит ингибитором в регуляции активности меристемы цветка и времени цветения (12). Участие АБК в развитии мужского, женского гаметофитов и цветка в целом подробно рассматривается в работе Y. Zhao с соавт. (19).

На трансгенных растениях арабидопсиса, в мезофиле листьев которых конститутивно подавлен сигналинг АБК, было показано, что АБК напрямую не влияет на фотосинтез, однако наличие АБК необходимо для достижения максимальной продуктивности растений. В оптимальных условиях трансгенные растения с нарушенным сигналингом АБК характеризовались более энергичным ростом на начальных стадиях развития, ранним цветением, более мелкими цветками, задержкой в деградации хлорофилла и меньшим числом семян по сравнению с растениями дикого типа, однако в условиях засухи таких различий не наблюдалось (20).

АБК быстро накапливается в растениях в ответ на разнообразные

стрессовые факторы. При возвращении благоприятных условий содержание АБК снижается за счет гликозилирования или окисления до фазеевой кислоты, которая далее превращается в дигидрофазеевую кислоту. В случае воздействия стрессового фактора на растение при участии АБК закрываются устьица, ингибируется экспрессия генов аквапоринов, но активируется экспрессия генов, кодирующих белки шапероны, гидрофильные LEA-белки (late embryogenesis abundant, дегидрины) и белки-антифризы, ферменты синтеза воска и суберина, накапливаются сахара и пролин, активируется работа антиоксидантной системы, происходят другие защитные изменения (11). В научном сообществе преобладает мнение, что АБК — гормон-ингибитор роста, однако исследования последних лет показывают, что наномольные концентрации экзогенной АБК способны стимулировать рост, в том числе положительно влиять на рост гипокотыля в темноте (21).

Функции АБК в защите растений от патогенов осуществляются во взаимодействии с другими гормонами: салициловой кислотой (СК), жасмоновой кислотой (ЖК) и этиленом. АБК может вызвать закрытие устьиц, чтобы блокировать проникновение патогена, стимулировать отложение каллозы в клетках растений, ограничивая распространение патогена. Факторы вирулентности некоторых патогенов направлены на подавление сигналинга АБК в растениях, хотя в других случаях, напротив, АБК, продуцируемая патогеном, выступает в качестве эффектора, подавляющего защитные ответы (22). Интересно, что АБК может играть как положительную, так и отрицательную роль в устойчивости растений к вирусам (23). Положительное влияние АБК на симбиотические взаимоотношения растений с грибами и бактериями заключается в образовании арбускулярной микоризы, отрицательное — в установлении ризобиального симбиоза (24).

Применение экзогенной АБК для предпосевной обработки семян и внекорневой обработки растений повышает стрессоустойчивость зерновых культур, что приводит к увеличению урожайности (9). На основе АБК компанией «Valent BioSciences» (США) разработан препарат BioNik™, который применяется для задержки развития растений инбредных линий доноров пыльцы, чтобы синхронизировать и продлить период переопыления при выращивании кукурузы на зерно (<https://www.valentbiosciences.com>).

Экзогенная обработка растений сои абсцизовой кислотой в течение нескольких сезонов полевых и тепличных испытаний способствовала увеличению сухой массы надземных частей, плотности корней, площади листьев, росту числа семян в стручке и содержания масла в семенах (25). За счет этого, а также благодаря распределению метаболических потоков из вегетативных частей растения в семена использование АБК позволило увеличить урожайность сои (25).

Применение АБК на подсолнечнике в условиях достаточного обеспечения водой отрицательно влияет на растения, тогда как опрыскивание в условиях засухи может смягчить негативные последствия стресса за счет увеличения площади листовой пластинки, диаметра корзинки, числа семян в корзинке, урожайности, массы 1000 семян и выхода масла (26, 27). Распыление АБК в фазу бутонизации приводило к лучшему результату, чем опрыскивание в фазу цветения, при этом у разных гибридов эффективность обработки была неодинаковой.

Применение препарата ProTone™ (20 % АБК, «Valent BioSciences») способствовало 100 % опадению листьев с деревьев яблони ранней осенью, не оказывая влияния на побеги пазушных почек (28), что указывает на

возможность использования этого препарата для подготовки растения к сбору урожая и зимовке. Экзогенная АБК защищала яблони в период засухи, стимулируя закрытие устьиц (29). Опрыскивание кроны деревьев черешни или непосредственная обработка ее плодов усиливала окраску костянок у разных сортов (30). Применение АБК на цитрусовых деревьях улучшало окраску плодов, повышало устойчивость к холоду, снижало содержание органических кислот в плодах. Отмечено, что наблюдаемый эффект достигался только внекорневой обработкой, тогда как обработка корневой не оказывала какого-либо влияния (31, 32).

Хорошо изучено применение АБК на винограде. АБК стимулирует созревание ягод, усиливает их окраску за счет повышения содержания антоцианов и фенольных соединений, снижает содержание органических кислот (33). Это связано с тем, что АБК контролирует биосинтез фенольных соединений и антоцианов (34-36). Способность АБК контролировать сроки созревания ягод винограда зависит не только от концентрации распыляемого раствора, но и от органа-мишени, поскольку разные ткани демонстрируют неодинаковую скорость поглощения из-за проницаемости кутикулы. Ягоды сорта Каберне-совиньон слабее поглощали АБК, чем листья, но в обоих случаях обработка АБК ускоряла наступление срока окрашивания ягод. Прохладный и влажный вегетационный период усиливает влияние экзогенной АБК на качество плодов. Грозди, обработанные АБК, имели меньшую массу ягод и большую сухую массу кожицы (допустимо для виноделия). Экзогенное применение АБК можно рассматривать как альтернативный агротехнический прием для ускорения созревания ягод и улучшения их качества в прохладные годы, в условиях влажного климата и в регионах, где высока вероятность ранних заморозков (33).

В недавнем исследовании J. Li с соавт. (37) показали взаимосвязь между экзогенным воздействием АБК и содержанием эндогенных фитогормонов и метаболитов, определяющих качество ягод винограда сорта Ruidu Hongyu. Обработка АБК значительно улучшала внешний вид ягод и содержание в них ряда метаболитов (сахаров, антоцианов, полифенолов, растворимых сахаров, аскорбиновой кислоты) за счет повышения экспрессии генов, вовлеченных в биосинтез этих веществ. Помимо этого, наблюдалось увеличение содержания эндогенной АБК, ауксина и цитокинина, а также усиливалась транскрипция генов, связанных с биосинтезом и передачей сигналов АБК в плодах.

Препарат ProTone™ на основе АБК (от 200 до 400 г/га) применяется во многих странах для улучшения цвета ягод красных столовых сортов винограда. Действие препарата основано на увеличении активности UDP-глюкозофлавоноидной 3-0-глюкозилтрансферазы (UGFT). Результат действия ProTone™ схож с действием 2-хлорэтилфосфоновой кислоты (Этефона) — предшественника этилена, однако ProTone™ не приводит к размягчению тканей плодов и более технологичен, поскольку не летуч в отличие от этилена (<https://www.valentbiosciences.com>). Механизмы, посредством которых АБК регулирует созревание плодов, подробно рассмотрены в обзорной статье X. Kou с соавт. (38).

АБК может найти применение в овощеводстве. Показано, что экзогенная обработка АБК красного и зеленого листового салата значительно снижала урожайность, но индуцировала накопление хлорофилла b и повышение содержания общего количества каротиноидов в листьях, при этом в красном листовом салате существенно повышалось содержание фенолов и антоцианов (39). Экзогенная обработка АБК увеличивала накопление каротиноидов в томатах (40).

С а л и ц и л о в а я к и с л о т а. Салициловая кислота (СК) обеспечивает устойчивость растений к патогенам (41, 42). В процессе заражения синтез СК играет ключевую роль в развитии реакции сверхчувствительности, локальной гибели клеток растения вместе с патогеном (43, 44), а также формировании устойчивости (системная приобретенная устойчивость) в непораженных частях растения (45).

Наиболее веское подтверждение защитной роли СК получено при анализе растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., не способных ее накапливать вследствие экспрессии бактериального гена *NahG*, кодирующего фермент салицилат-гидроксилазу, которая превращает СК в катехол. После заражения эти растения не могли развить системную приобретенную устойчивость, поскольку не экспрессировали PR (pathogenesis-related)-гены и оказались уязвимы при атаке патогена. Обработка синтетическим аналогом СК восстанавливала устойчивость растений и экспрессию PR-генов (46, 47).

Основными молекулами, при помощи которых осуществляется передача сигнала СК, служат белки NPR1 и NPR3/NPR4 (non-expressor of PR proteins) и группа SABP (salicylic acid-binding proteins) белков (48). Передача сигнала в ядро идет через NPR белки, которые после действия СК попадают в ядро и активируют экспрессию большой группы генов, кодирующей PR-белки, среди которых выделяют гены, кодирующие хитиназы (PR-3) и β -1,3-глюканазы (PR-2), ингибиторы протеиназ (PR-6), богатые цистеином белки, подобные тауматину (PR-5), а также группу белков, объединенных в семейство PR-1, ингибирующих рост грибов в системе *in vitro* (49). Роль других СК-регулируемых белков еще не вполне ясна, но их экспрессия связана с повышением устойчивости к большому числу бактериальных, грибных и вирусных инфекций. Следует отметить, что если NPR1 позитивно регулирует экспрессию PR-генов, то NPR3 и NPR4 (паралоги NPR1) больше функционируют как транскрипционные репрессоры салицилат-активируемых генов при низком содержании СК в клетке (50). SABP белки не передают сигнал в ядро, а изменяют свою активность при связывании СК. Среди SABP белков выделяют, в частности, каталазы (SABP1, CAT2) и фосфатазу 2A, которая негативно регулирует PIN2 белок, связанный с транспортом ауксина (51, 52).

Обработку салицилатами часто используют для придания растениям устойчивости к различным инфекциям (53). Например, обработка томатов СК повышала устойчивость к заражению *Fusarium oxysporum* (54) и вирусу желтой курчавости листьев (55), риса — к *Magnaporthe grisea* и *Xanthomonas oryzae* (56, 57), цитрусовых — к *Xanthomonas axonopodis* (58). Следует, однако, учитывать, что СК находится в антагонистических отношениях с жасмонатами и часто ингибирует регулируемые жасмонатами ответы на воздействие некротрофных патогенов (59-61). Так, экзогенная обработка СК подавляет устойчивость растений к некротрофным инфекциям, за которую отвечают жасмонаты. В то же время СК важна для формирования устойчивости к *Botrytis cinerea*. S. Ferrari с соавт. (62) показали, что, наряду с этиленом и ЖК, активность сигнальных путей СК необходима для формирования локальной устойчивости к *B. cinerea* у арабидопсиса. Обработка СК томатов приводила к накоплению активных форм кислорода в тканях и повышению устойчивости к патогенам рода *Botrytis* (63).

СК может быть вовлечена в формирование устойчивости растений к абиотическим стрессам. Обработка СК способствовала повышению устойчивости томатов к солевому стрессу (64, 65) и морозостойкости пшеницы (66). Известны примеры участия СК в регуляции роста и развития растений

(67) и в процессе формирования микробиома в зоне корней (68).

Один из эффектов, связанных с применением СК, — ингибирование роста растений. Как и другие защитные гормоны, СК регулирует распределение ресурсов между процессами, обеспечивающими рост и защиту растений. Экзогенная СК может по-разному влиять на рост растений в зависимости от дозы, продолжительности обработки, вида и стадии развития растения (67). Если применение малых доз стимулирует прорастание семян, то в высоких концентрациях СК почти всегда оказывает негативное влияние. Например, обработка 1 мМ раствором СК в значительной степени ингибировала рост и развитие проростков арабидопсиса (69). Нарушение в гидроксилровании СК приводило к выраженному карликовому фенотипу у *A. thaliana* (48, 70, 71).

Особый физиологический эффект СК был обнаружен при изучении термогенеза у ароидных. Во время цветения *Saurumatum guttatum* (Wall.) Schott отмечают два периода термогенеза (повышение температуры в цветке на 10-12 °С), и незадолго до этого происходит почти 100-кратное увеличение эндогенного содержания СК (72). Экзогенная обработка СК или его аналога способна стимулировать термогенез, при этом только два вещества (аспирин и 2,6-дигидробензойная кислота), имеющие наибольшее сходство с СК, повышали температуру у цветков, тогда как другие анализируемые аналоги СК (31 соединение) таким эффектом не обладали. Наблюдаемое повышение температуры связано с активацией альтернативной оксидазы митохондрий (73).

В 1970-х годах было высказано предположение, что СК может быть индуктором цветения, поскольку экзогенная обработка стимулировала цветение у растений как короткого, так и длинного дня (74). Участие СК в регуляции цветения подтверждается следующими фактами: мутантные растения арабидопсиса с дефицитом СК и трансгенные *NahG* формы, экспрессирующие ген салицилат-гидроксилазы, существенно запаздывают в цветении в условиях короткого дня (75); синтез и накопление СК необходимы для перехода к цветению, активируемому дальним ультрафиолетом (UV-C, длина волны 200-290 нм) (75); для растений, аккумулирующих СК, характерен фенотип раннего цветения (48, 76).

Существуют данные о вовлечении СК в регуляцию процесса старения растений. Так, во время старения арабидопсиса возрастало количество СК в тканях. Кроме того, у растений со сниженным содержанием СК (*npr1* мутант и растения с суперэкспрессией *NahG*) наблюдалось снижение числа транскриптов ряда генов, связанных со старением (77).

Обработка СК может улучшать урожайность сельскохозяйственных культур. Например, обработка листьев томатов раствором СК (> 0,125 мМ) в течение 2 нед увеличивала урожайность (число и размер плодов) и улучшала потребительские качества (повышалась плотность мякоти плодов, возрастало содержание фенолов, ликопена и витамина С) (78). Эффективный способ повышения стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур — обработка СК на стадии семян и ранних проростков. Замачивание семян томатов и фасоли в растворе СК или полив почвы при посеве повышали выживаемость проростков в условиях засухи, во время высоко- и низкотемпературных стрессов (79). Предобработка проростков люпина СК повышала устойчивость растений к действию высоких температур (80). Обработка СК листьев взрослых растений томата стимулировала рост в условиях засоления, увеличивала корневую массу, содержание пролина и растворимых углеводов в листьях, значительно повышая солеустойчивость (81). Салициловая кислота помогает сохранить свежесть срезанных цветов (82).

Ж а с м о н а т ы. В современной научной литературе накоплен значительный объем экспериментальных данных о физиологических эффектах, вызываемых эндогенно продуцируемыми и экзогенно нанесенными на растения жасмонатами (83-86). У высших растений жасмонаты представлены 12-оксо-фитодиеновой кислотой (12-ОФДК), жасмоновой кислотой (ЖК) и ее производными, включая метилжасмонат (МеЖК) и конъюгат жасмоната с изолейцином, отвечающий за регуляцию большинства жасмонат-зависимых процессов. Было установлено, что 12-ОФДК, которая служит конечным продуктом пластидного этапа биосинтеза, ЖК и ее производные проявляют биологическую активность, при этом их функции перекрываются лишь частично (87, 88). Вопрос о функциональной специфичности тех или иных жасмонатов представляет особый интерес. Так, известны гены, экспрессия которых регулируется 12-ОФДК, но не ЖК или МеЖК, при этом передача сигнала 12-ОФДК может осуществляться с привлечением компонентов пути передачи сигналов ЖК или по другим сигнальным путям (89-92).

Регуляторные эффекты жасмонатов разнообразны, однако в первую очередь функции ЖК связывают с регуляцией механизмов, определяющих устойчивость растений к некротрофным патогенам и насекомым, включая вредителей корней (93, 94). Растения, лишенные жасмонатов, очень чувствительны к действию этих биотических факторов среды. Многочисленные данные свидетельствуют о роли этих веществ в регуляции устойчивости к биотрофным патогенам (95). В ответ на механические повреждения и нарушение целостности тканей жасмонаты активируют комплекс ответных реакций, так называемых раневых ответов, связанных с изменением экспрессии множества генов (96, 97). К защитным ответам, индуцируемым жасмонатами, можно отнести биосинтез вторичных метаболитов, токсичных соединений, а также веществ или ферментов, понижающих питательную ценность растительных тканей, таких как ингибиторы протеиназ, деаминазы и полифенолоксидазы (98-101). Важный аспект участия ЖК в защитных ответах растений на атаки насекомых — регуляция циркадных генов, которая позволяет синхронизировать ритмы защитных процессов с поведением насекомых (102). В ответ на присутствие патогенов именно при участии жасмонатов инициируется биосинтез защитных вторичных метаболитов, обладающих антимикробными и антиоксидантными свойствами, — фитоалексинов, фенилпропаноидов, терпеноидов, полиаминов и алкалоидов (103). Жасмонаты регулируют накопление свободных аминокислот, обладающих протекторными свойствами (104). Есть сведения о том, что эти гормоны оказывают непосредственное влияние на сами патогены (93). Жасмонаты помогают растению бороться с конкурентами. Например, МеЖК активирует в корнях сорго биосинтез соргалеона — соединения, обладающего выраженной гербицидной активностью (105).

Жасмонаты вовлечены в регуляцию непрямых защитных ответов, связанных с выделением летучих соединений, способных привлечь естественных врагов, атакующих насекомых (106-108). Ответ растений на атаки насекомых-вредителей в значительной степени зависит от характера повреждений, типа питания насекомого и типа ротового аппарата (103, 109, 110). Выделяемые летучие соединения также могут служить своеобразным сигналом тревоги для соседних растений, делая возможной координацию защитных ответов на уровне популяции (111, 112).

Регуляция адаптивных ответов в условиях биотических стрессов осуществляется в результате скоординированного действия жасмонатов и других фитогормонов, включая салициловую кислоту, этилен, АБК.

Роль жасмонатов в регуляции адаптации растений к абиотическим стрессам также хорошо известна (113-118). Жасмонаты контролируют устойчивость к низкотемпературному и солевому стрессу, затоплению, засухе, озону, тяжелым металлам и ультрафиолетовому излучению. Они служат основными регуляторами важнейшего сигнального пути, контролирующего морозостойкость растений, — (ICE)-C-repeat Binding Factor/DRE Binding factor1 (CBF/DREB1) (119). Данные о роли жасмонатов в формировании устойчивости растений к повышенным температурам очень противоречивы. Скорее всего, жасмонаты играют негативную роль в условиях высоких температур, и усиление катаболизма активных форм жасмонатов в этих условиях — важный адаптивный механизм (120). Значение ЖК и МеЖК в защите растений в условиях засухи продемонстрировано на многих культурах (117, 118, 121, 122). Также было определено участие 12-ОФДК в формировании устойчивости растений арабидопсиса к засухе (121, 124). Многочисленные работы свидетельствуют о протекторных эффектах жасмонатов в условиях засоления (116, 117, 125, 126). Коронатин — фитотоксин из *Pseudomonas syringae* (функциональный аналог жасмонатов) значительно увеличивает устойчивость кукурузы к дефициту воды и осмотическому стрессу, вызванному полиэтиленгликолем, стимулируя образование АФК и активируя антиоксидантную систему (127).

Сигнальные и защитные функции жасмонатов в условиях биотических и абиотических стрессов во многих случаях связаны как с окислительным стрессом, так и с антиоксидантной системой (128). При этом жасмонаты регулируют образование АФК, в первую очередь $O_2^{\bullet-}$ (супероксид анион-радикал) и HO^{\bullet} (гидроксильный радикал). В то же время обработка жасмонатами стимулирует активность антиоксидантных ферментов (129).

Помимо регуляции адаптивных процессов в условиях стрессов, жасмонаты регулируют рост и развитие растений (95, 130-132), формирование цветков (133), контролируют фертильность (87, 134) и время цветения (135), влияют на фотосинтез (136), прорастание семян (137). Они подавляют рост корней и стеблей (96), однако при очень низких концентрациях обработка этими фитогормонами может усиливать рост стебля, как это было показано на винограде и ипомее (*Pharbitis nil*) (138, 139).

Высокая биологическая активность жасмонатов, безусловно, определяет значительный потенциал их применения в различных областях сельского хозяйства (140). Применение находят не только жасмонаты, но и их функциональные аналоги, такие как коронатин (83) и прогидрожасмон (141). МеЖК может применяться как летучее соединение в закрытых контейнерах/помещениях, а также в составе аэрозолей, в виде разбавленных растворов. Известны примеры использования жасмонатов для регуляции времени цветения, замедления роста растений, изменения их морфологии, накопления вторичных метаболитов и, конечно, для защиты от насекомых и патогенов (140, 142). Стимулирование формирования запасующих органов, клубней, луковиц продемонстрировано на многих культурах, включая картофель, китайский ямс, орхидеи (143-146). Показано, что экзогенная обработка жасмонатом подавляет нежелательное прорастание клубней картофеля, а также предотвращает изменение цвета при переработке или приготовлении (147). Недавние исследования показывают, что жасмонаты регулируют распределение метаболических и энергетических ресурсов между процессами, ведущими к росту и накоплению биомассы, и процессами, связанными с синтезом защитных метаболитов (148). То есть, влияя на активность жасмонатной системы, можно контролировать центральный катаболизм, устойчивость, а следовательно, продуктивность растений и качество

урожая. Важно, что эффекты подавления роста имеют кратковременный характер. Это означает, что правильное краткосрочное применение этих гормонов не должно сказаться на росте и продуктивности растений, делая возможным их широкое использование на практике (149).

Жасмонаты могут применяться в полевых условиях для защиты растений от абиотических и биотических стрессовых факторов во время роста, созревания урожая и после его уборки без дополнительного использования химикатов. Помимо этого, жасмонаты способны улучшить качество и фитохимический состав продовольственных культур, сделать плоды более яркими, ароматными, сладкими, вкусными, устойчивыми к растрескиванию, ускорить их созревание и повысить в них содержание вторичных метаболитов (особенно фенольных соединений), антиоксидантов и витаминов (93, 141, 150-152), замедлить порчу и размягчение тканей ягод и фруктов (153-155), увеличить способность улавливать свободные радикалы (153, 154), сохранить яркий цвет срезанных цветов (156). В отличие от многих химических веществ, применяемых при выращивании сельскохозяйственных культур, жасмонаты считаются абсолютно безопасными соединениями, и нет ограничений на их использование в качестве регуляторов роста растений (150).

Эффекты, полученные при обработке различных сельскохозяйственных культур жасмонатами, салицилатами и абсцизовой кислотой

Культура	Концентрация	Фазы развития культур/органы	Наблюдаемые эффекты	Ссылка
А б с ц и з о в а я к и с л о т а				
Пшеница <i>Triticum aestivum</i> L., рис <i>Oryza sativa</i> L., сорго <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench, кукуруза <i>Zea mays</i> L.	1 мкМ-1 мМ	Семена, прорастание семян, цветение	Регуляция роста и метаболических процессов; стимулирование антиоксидантной защиты, биосинтеза стрессовых белков и вторичных метаболитов; повышение стрессоустойчивости и урожайности	(9)
Соя <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	300 мг/л	7 листьев	Улучшение распределения метаболических потоков; увеличение сухой массы надземных частей, плотности корней, площади листьев, количества семян в бобе и концентрации масла, но не белка в семенах; увеличение урожайности сои	(25)
Подсолнечник <i>Helianthus annuus</i> L.	0,5-10 мкМ	Бутонизация (предпочтительно), цветение	Смягчение негативных последствий стресса; увеличение листовой площади, диаметра корзинки, количества семян на корзинку, урожайности, массы 1000 семян, выхода масла. В условиях достаточного увлажнения наблюдаются негативные эффекты	(26, 27)
Яблоня <i>Malus domestica</i> Borkh.	20 % коммерческий препарат ProTone™ («Valent BioSciences», США)	Крона	Опадение листьев (не затрагивая побеги пазушных почек)	(28)
Черешня <i>Prunus avium</i> (L.) L.	400 мг/л	Крона, плоды	Увеличение окраски костянок	(30)
Цитрусовые <i>Citrus × paradise</i> Macfad и <i>Citrus reticulata</i> Blanco	500 мкМ и 1 мМ (крона), 1 нМ-1 мМ (корни)	Крона, корни (отсутствие эффекта)	Повышение холодоустойчивости; улучшение окраски плодов и снижение содержания в них органических кислот	(31, 32)
Виноград <i>Vitis vinifera</i> L.	300 и 500 мг/л, 10 или 20 % коммерческий препарат ProTone™ («Valent BioSciences», США) с нормой расхода 200-400 г/га	Лозы, только листья или только грозди	Ускорение начала созревания ягод и усиление интенсивности окраски; уменьшение массы ягод при увеличении сухой массы кожицы; увеличение содержания сахара, фенолов, антоцианов; снижение скорости транспирации	(33, 37, 157)

Листовой салат <i>Lactuca sativa</i> L.	150 и 300 мкМ	Листья	Снижение урожайности; повышение содержания фенольных соединений и антоцианов в красном листовом салате, но не в зеленом; индуцирование накопления хлорофилла b и общего количества каротиноидов	(39)
Томат <i>Solanum lycopersicum</i> L.	500 мг/л (внекорневая обработка) и 50 мг/л (корневая обработка)	Листья, корни	Внекорневое применение увеличивает содержание каротиноидов и хлорофиллов в листьях и плодах, а корневое — снижает; внекорневая и корневая обработка увеличивает содержание сахаров в плодах и снижает содержание в них органических кислот	(40)
Кукуруза <i>Zea mays</i> L.	25 % коммерческий препарат BioNik™ («Valent BioSciences», США)	Семена	Задержка прорастания мужских инбредных линий для синхронизации периода опыления с женскими цветами	(157)
С а л и ц и л о в а я к и с л о т а				
Томаты <i>Solanum lycopersicum</i> L.	0,2 мМ	Корневая подкормка и обработка листьев	Устойчивость к <i>Fusarium oxysporum</i>	(54)
Томаты <i>Solanum lycopersicum</i> L.	2 мМ	Обработка листьев обрызгиванием	Устойчивость к вирусу желтой курчавости листьев томата	(55)
Рис <i>Oryza sativa</i> L.	0,05-8 мМ	В гидропонном растворе и обработка листьев спреем	Устойчивость к патогенам <i>Magnaporthe grisea</i> и <i>Xanthomonas oryzae</i>	(56, 57)
Томаты <i>Solanum lycopersicum</i> L.	0,1 мкМ и 0,1 мМ	В питательном растворе	Устойчивость к солевому стрессу	(64)
Пшеница <i>Triticum aestivum</i> L.	10-1000 мкМ; 100 мкМ — оптимальная концентрация	Листья	Повышение морозостойкости	(66)
Томаты <i>Solanum lycopersicum</i> L.	0,025 мМ-0,125 мМ	Листья	Повышение урожайность (числа плодов и их размера) и потребительских качеств (повышение плотности, возрастание содержания фенолов, ликопена и витамина С)	(78)
Фасоль <i>Phaseolus vulgaris</i> L. и томаты <i>Lycopersicon esculentum</i> L.	0,1-0,5 мМ	Семена	Увеличение выживаемости при засухе, высоко- и низкотемпературном стрессе	(79)
Люпин <i>Lupinus angustifolius</i> L.	0,5 мМ	Проростки	Устойчивость к повышенным температурам	(80)
Томаты <i>Solanum lycopersicum</i> L.	100 мг/л	Корни и листья	Стимуляция роста растений в условиях засоления	(81)
Роза <i>Rosa hybrida</i> E.H.L. Krause, лилия <i>Lilium asiaticum</i> , гербера <i>Gerbera jamesonii</i> Bolus ex Hooker f.	100-300 мг/л	Срезанные цветы в вазе	Срезанные цветы дольше сохраняются свежими	(82)
Ж а с м о н о в а я к и с л о т а и ж а с м о н а т ы				
Садовые и овощные культуры, злаки, бобовые	Жасмонаты, 10^{-7} - 10^{-3} М	Различные	Формирование запасающих органов, дегградация хлорофилла и опадение листьев, уменьшение транспирации, синтез вторичных метаболитов, защита от вредителей и патогенов	(93)
Пастбищная трава <i>Microlaena stipoides</i> (Labill.) R.Br.	МеЖК, 10 мкг/мл	Листья	Защита от корневого вредителя майского жука <i>Dermolepida albohirtum</i>	(94)
Лиственница ольгинская <i>Larix olgensis</i> A. Henry	Цис-жасмон, МеЖК, ЖК, 0,01-1 мМ	Проростки	Индукция защитных механизмов благодаря накоплению свободных аминокислот	(104)
Сорго <i>Sorghum bicolor</i> L.	МеЖК, 0,5-500 мкМ	Замачивание семян и обработка проростков	Биосинтез натурального гербицида соргалеона	(105)
Рис <i>Oryza sativa</i> L.	ЖК, 30 мкМ	Гидропонная система	Повышение солеустойчивости	(126)

Кукуруза <i>Zea mays</i> L.	Коронатин, 0,0001-0,1 мкМ	Погружение стеблей в раствор на 12 ч	Повышение устойчивости к засухе и осмотическому стрессу (127)
Картофель <i>Solanum tuberosum</i> L.	МеЖК, ЖК, 0,1-0 мкМ	Сегменты стеблей	Стимуляция формирования клубней (144)
Картофель <i>Solanum tuberosum</i> L.	МеЖК, 0,001 мМ-0,1 мМ	Клубни картофеля	Подавление прорастания клубней и потемнения (147)
Японский абрикос <i>Prunus mume</i> Sieb.	Прогидрожасмон, 0,4 мМ	Погружение плодов в раствор	Усиление аромата и устойчивости к <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (152)
Яблоня <i>Malus domestica</i> Borkh.	Прогидрожасмон, ~ 1 л/га	Обработка плодов на растении	Усиление окраски, синтез антоцианов, повышение устойчивости к низким температурам, защита от вредителей (158)
виноград <i>Vitis vinifera</i> L.			

Примечание. МеЖК — метилжасмонат, ЖК — жасмоновая кислота.

Использование фитогормонов, регулирующих стрессовые ответы растений, представляется перспективной альтернативой современным средствам защиты растений, применяемым в сельском хозяйстве. В таблице приведены примеры обработки различных растений фитогормонами и описание эффектов, вызываемых обработкой.

Таким образом, в современной литературе представлен значительный объем информации о влиянии абсцизовой кислоты, жасмонатов и салицилатов на различные сельскохозяйственные культуры, однако большая часть данных основывается на результатах экспериментов, проведенных в лабораторных условиях, и очевиден недостаток информации о физиологических эффектах, вызываемых этими веществами при их применении в полевых условиях. Широкое использование этих соединений в значительной степени ограничивается возможностью их производства, поскольку получение некоторых фитогормонов и их функциональных аналогов в промышленных масштабах до сих пор остается сложной задачей. Если стоимость производства препаратов на основе салицилатов экономически целесообразна, то производство жасмонатов, а тем более абсцизовой кислоты требует привлечения дорогостоящих процессов. К важным аспектам относятся и химическая стабильность соединений. Следует помнить, что растительные гормоны представляют собой низкомолекулярные вещества (≤ 500 Да) (за исключением полипептидных гормонов), которые служат производными базовых в биохимии растений соединений, а именно аминокислот, каротиноидов, терпеноидов, фитостероидов и жирных кислот. Поэтому наиболее перспективным способом наработки фитогормонов представляется реконструкция биосинтетических путей в живой клетке и создание биопродукторов. Скорее всего, именно успешное развитие биотехнологий, основанных на использовании биопродукторов, будет определять масштабы производства и внедрения новых препаратов на основе фитогормонов в сельское хозяйство в ближайшем будущем.

ЛИТЕРАТУРА

- Meng Y., Shuai H., Luo X., Chen F., Zhou W., Yang W., Shu K. Karrikins: regulators involved in phytohormone signaling networks during seed germination and seedling development. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 7: 02021 (doi: 10.3389/fpls.2016.02021).
- Banerjee A., Roychoudhury A. Chapter 18 — Roles of turgorins and systemins in promoting agriculture. In: *Emerging plant growth regulators in agriculture* /T. Aftab, M. Naeem (eds.). Academic Press, 2022: 415-422 (doi: 10.1016/B978-0-323-91005-7.00003-5).
- Handa A.K., Fatima T., Mattoo A.K. Polyamines: bio-molecules with diverse functions in plant and human health and disease. *Frontiers in Chemistry*, 2018, 6: 10 (doi: 10.3389/fchem.2018.00010).
- Koprna R., De Diego N., Dundáková L., Spichal L. Use of cytokinins as agrochemicals. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 2016, 24(3): 484-92 (doi: 10.1016/j.bmc.2015.12.022).
- Skúpa P., Opatrný Z., Petrášek J. Auxin biology: applications and the mechanisms behind. In: *Applied plant cell biology: cellular tools and approaches, vol. 22* /P. Nick, Z. Opatrný (eds.). Berlin,

- Springer, 2014 (doi: 10.1007/978-3-642-41787-0_3).
6. Rademacher W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. In: *Annual plant reviews /J.A. Roberts (eds.)*. Wiley-Blackwell, Hoboken, 2017: 359-403 (doi: 10.1002/9781119312994.apr0541).
 7. Ghosh S., Halder S. Effect of different kinds of gibberellin on temperate fruit crops: a review. *Pharma Innovation*, 2018, 7(3): 315-319.
 8. Bagale P., Pandey S., Regmi P., Bhusal S. Role of plant growth regulator “gibberellins” in vegetable production: an overview. *International Journal of Horticultural Science and Technology*, 2022, 9(3): 291-299 (doi: 10.22059/ijhst.2021.329114.495).
 9. Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49(1): 617-628 (doi: 10.1007/s11033-021-06802-2).
 10. Coll Y., Coll F., Amorys A., Pujol M. Brassinosteroids roles and applications: an up-date. *Biologia*, 2015, 70(6): 726-732 (doi: 10.1515/biolog-2015-0085).
 11. Li J., Wu Y., Xie Q., Gong Z. Abscisic acid. In: *Hormone metabolism and signaling in plants /S.M. Smith (eds.)*. Academic, Elsevier, New York, 2017: 161-202.
 12. Chen K., Li G.-J., Bressan R.A., Song C.-P., Zhu J.-K., Zhao Y. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1): 25-54 (doi: 10.1111/jipb.12899).
 13. Levi M., Brusa P., Chiatante D., Sparvoli E. Cell cycle reactivation in cultured pea embryo axes. Effect of abscisic acid. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 1993, 29(2): 47-50 (doi: 10.1007/BF02632250).
 14. Liu Y., Bergervoet J.H.W., De Vos C.H.R., Hilhorst H.W.M., Kraak H.L., Karssen C.M., Bino R.J.. Nuclear replication activities during imbibition of abscisic acid and gibberellin-deficient tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds. *Planta*, 1994, 194(3): 368-373 (doi: 10.1007/BF00197537).
 15. Finkelstein R. Abscisic acid synthesis and response. *The Arabidopsis Book*, 2013, 11: e0166 (doi: 10.1199/tab.0166).
 16. Frey A., Godin B., Bonnet M., Sotta B., Marion-Poll A. Maternal synthesis of abscisic acid controls seed development and yield in *Nicotiana plumbaginifolia*. *Planta*, 2004, 218(6): 958-964 (doi: 10.1007/s00425-003-1180-7).
 17. Hewage K.A.H., Yang J.-F., Wang D., Hao G.-F., Yang G.-F., Zhu J.-K. Chemical manipulation of abscisic acid signaling: a new approach to abiotic and biotic stress management in agriculture. *Advanced Science*, 2020, 7(18): 2001265 (doi: 10.1002/advs.202001265).
 18. Yoshida T., Obata T., Feil R., Lunn J.E., Fujita Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Fernie A.R. The role of abscisic acid signaling in maintaining the metabolic balance required for arabidopsis growth under nonstress conditions. *The Plant Cell*, 2019, 31(1): 84-105 (doi: 10.1105/tpc.18.00766).
 19. Zhao Y., Zhang Z., Gao J., Wang P., Hu T., Wang Z., Hou Y.-J., Wan Y., Liu W., Xie S., Lu T., Xue L., Liu Y., Macho A.P., Tao W.A., Bressan R.A., Zhu J.-K. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity. *Cell Reports*, 2018, 23(11): 3340-3351 (doi: 10.1016/j.celrep.2018.05.044).
 20. Negin B., Yaaran A., Kelly G., Zait Y., Moshelion M. Mesophyll Abscisic Acid restrains early growth and flowering but does not directly suppress photosynthesis. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 910-925 (doi: 10.1104/pp.18.01334).
 21. Humplik J.F., Bergougnoux V., Van Volkenburgh E. To stimulate or inhibit? That is the question for the function of abscisic acid. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(10): 830-841 (doi: 10.1016/j.tplants.2017.07.009).
 22. Lievens L., Pollier J., Goossens A., Beyaert R., Staal J. Abscisic acid as pathogen effector and immune regulator. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 587 (doi: 10.3389/fpls.2017.00587).
 23. Xie K., Li L., Zhang H., Wang R., Tan X., He Y., Hong G., Li J., Ming F., Yao X., Yan F., Sun Z., Chen J. Abscisic acid negatively modulates plant defence against rice black-streaked dwarf virus infection by suppressing the jasmonate pathway and regulating reactive oxygen species levels in rice: a negative role of ABA in rice response to RBSDV. *Plant, Cell and Environment*, 2018, 41(10): 2504-2514 (doi: 10.1111/pce.13372).
 24. Цыганова А.В., Цыганов В.Е. Негативная гормональная регуляция развития симбиотических клубеньков. Сообщение II. Салициловая, жасмоновая и абсцизовая кислоты (обзор). *Сельскохозяйственная биология*, 2015, 50(3): 267-277 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.3.267rus).
 25. Travaglia C., Reinoso H., Bottini R. Application of abscisic acid promotes yield in field-cultured soybean by enhancing production of carbohydrates and their allocation in seed. *Crop and Pasture Science*, 2009, 60(12): 1131-1136 (doi: 10.1071/CP08396).
 26. Hussain S., Ma B.L., Saleem M.F., Anjum S.A., Saeed A., Iqbal J. Abscisic acid spray on sunflower acts differently under drought and irrigation conditions. *Agronomy Journal*, 2012, 104(3): 561-568 (doi: 10.2134/agronj2011.0315).
 27. Hussain S., Saleem M.F., Iqbal J., Ibrahim M.M., Atta S., Ahmed T., Rehmani M.I.A. Exogenous application of abscisic acid may improve the growth and yield of sunflower hybrids

- under drought. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 2014, 51(1): 49-58.
28. Esperança C.D.F., Petri J.L., Rossi A.D., Couto M., Sezerino A.A., Gabardo G.C. Induction of senescence and foliar abscission in apple trees with the use of abscisic acid. *Journal of Experimental Agriculture International*, 2019, 35(5): 1-10 (doi: 10.9734/JEAI/2019/v35i530217).
 29. Jarolmasjed S., Sankaran S., Kalcits L., Khot L.R. Proximal hyperspectral sensing of stomatal conductance to monitor the efficacy of exogenous abscisic acid applications in apple trees. *Crop Protection*, 2018, 109: 42-50 (doi: 10.1016/j.cropro.2018.02.022).
 30. Time A., Ponce C., Kuhn N., Arellano M., Sagredo B., Donoso J.M., Meisel L.A. Canopy spraying of abscisic acid to improve fruit quality of different sweet cherry cultivars. *Agronomy*, 2021, 11(10): 1947 (doi: 10.3390/agronomy11101947).
 31. Melgoza F.J., Kusakabe A., Nelson S.D., Melgar J.C. Exogenous applications of abscisic acid increase freeze tolerance in citrus trees. *International Journal of Fruit Science*, 2014, 14(4): 376-387 (doi: 10.1080/15538362.2014.899138).
 32. Wang X., Yin W., Wu J., Chai L., Yi H. Effects of exogenous abscisic acid on the expression of citrus fruit ripening-related genes and fruit ripening. *Scientia Horticulturae*, 2016, 201: 175-183 (doi: 10.1016/j.scienta.2015.12.024).
 33. Balint G., Reynolds A.G. Impact of exogenous abscisic acid on vine physiology and grape composition of Cabernet Sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture*, 2013, 64(1): 74-87 (doi: 10.5344/ajev.2012.12075).
 34. Gagné S., Esteve K., Deytieux-Belleau C., Saucier C., Geny L. Influence of abscisic acid in triggering "véraison" in grape berry skins of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet-Sauvignon. *OENO One*, 2006, 40(1): 7 (doi: 10.20870/oeno-one.2006.40.1.882).
 35. Gambetta G.A., Matthews M.A., Shaghasi T.H., McElrone A.J., Castellarin S.D. Sugar and abscisic acid signaling orthologs are activated at the onset of ripening in grape. *Planta*, 2010, 232(1): 219-234 (doi: 10.1007/s00425-010-1165-2).
 36. Koyama K., Sadamatsu K., Goto-Yamamoto N. Abscisic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape. *Functional and Integrative Genomics*, 2010, 10(3): 367-381 (doi: 10.1007/s10142-009-0145-8).
 37. Li J., Liu B., Li X., Li D., Han J., Zhang Y., Ma C., Xu W., Wang L., Jiu S., Zhang C., Wang S. Exogenous abscisic acid mediates berry quality improvement by altered endogenous plant hormones level in "Ruiduhongyu" grapevine. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 739964 (doi: 10.3389/fpls.2021.739964).
 38. Kou X., Yang S., Chai L., Wu C., Zhou J., Liu Y., Xue Z. Abscisic acid and fruit ripening: Multifaceted analysis of the effect of abscisic acid on fleshy fruit ripening. *Scientia Horticulturae*, 2021, 281: 109999 (doi: 10.1016/j.scienta.2021.109999).
 39. Li Z., Zhao X., Sandhu A.K., Gu L. Effects of exogenous abscisic acid on yield, antioxidant capacities, and phytochemical contents of greenhouse grown lettuces. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(10): 6503-6509 (doi: 10.1021/jf1006962).
 40. Barickman T.C., Kopsell D.A., Sams C.E. Abscisic acid impacts tomato carotenoids, soluble sugars, and organic acids. *HortScience*, 2016, 51(4): 370-376 (doi: 10.21273/HORTSCI.51.4.370).
 41. Vlot A.C., Dempsey D.A., Klessig D.F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 2009, 47: 177-206 (doi: 10.1146/annurev.phyto.050908.135202).
 42. Ding P., Ding Y. Stories of salicylic acid: a plant defense hormone. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(6): 549-565 (doi: 10.1016/j.tplants.2020.01.004).
 43. Klessig D.F., Malamy J. The salicylic acid signal in plants. *Plant Molecular Biology*, 1994, 26(5): 1439-1458 (doi: 10.1007/BF00016484).
 44. Alvarez M.E. Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. *Plant Molecular Biology*, 2000, 44(3): 429-442 (doi: 10.1023/a:1026561029533).
 45. Bürger M., Chory J. Stressed out about hormones: how plants orchestrate immunity. *Cell Host & Microbe*, 2019, 26(2): 163-172 (doi: 10.1016/j.chom.2019.07.006).
 46. Delaney T.P., Uknes S., Vernooij B., Friedrich L., Weymann K., Negrotto D., Gaffney T., Gut-Rella M., Kessmann H., Ward E., Ryals J. A central role of salicylic acid in plant disease resistance. *Science*, 1994, 266(5188): 1247-1250 (doi: 10.1126/science.266.5188.1247).
 47. Vernooij B., Friedrich L., Goy P.A., Staub T., Kessmann H., Ryals J. 2, 6-Dichloroisonicotinic acid-induced resistance to pathogens without the accumulation of salicylic acid. *Molecular plant-Microbe Interactions*, 1995, 8(2): 228-234 (doi: 10.1094/MPMI-8-0228).
 48. Peng Y., Yang J., Li X., Zhang Y. Salicylic acid: biosynthesis and signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 2021, 72: 761-791 (doi: 10.1146/annurev-arplant-081320-092855).
 49. Sinha M., Singh R.P., Kushwaha G.S., Iqbal N., Singh A., Kaushik S., Kaur P., Sharma S., Singh T.P. Current overview of allergens of plant pathogenesis related protein families. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 543195 (doi: 10.1155/2014/543195).
 50. Zhang Y., Cheng Y.T., Qu N., Zhao Q., Bi D., Li X. Negative regulation of defense responses in *Arabidopsis* by two NPR1 paralogs. *The Plant Journal*, 2006, 48(5): 647-656 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02903.x).
 51. Chen Z., Silva H., Klessig D.F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science*, 1993, 262(5141): 1883-1886 (doi: 10.1126/science.8266079).

52. Tan S., Abas M., Verstraeten I., Glanc M., Molnár G., Hajný J., Lasák P., Petřík I., Russinova E., Petrásek J., Novák O., Pospíšil J., Friml J. Salicylic acid targets protein phosphatase 2A to attenuate growth in plants. *Current Biology*, 2020, 30(3): 381-395 e8 (doi: 10.1016/j.cub.2019.11.058).
53. Koo Y.M., Heo A.Y., Choi H.W. Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. *The Plant Pathology Journal*, 2020, 36(1): 1-10 (doi: 10.5423/PPJ.RW.12.2019.0295).
54. Mandal S., Mallick N., Mitra A. Salicylic acid-induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici in tomato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47(7): 642-649 (doi: 10.1016/j.plaphy.2009.03.001).
55. Li T., Huang Y., Xu Z.-S., Wang F., Xiong A.-S. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 173 (doi: 10.1186/s12870-019-1784-0).
56. Daw B.D., Zhang L.H., Wang Z.Z. Salicylic acid enhances antifungal resistance to *Magnaporthe grisea* in rice plants. *Australasian Plant Pathology*, 2008, 37(6): 637-644 (doi: 10.1071/AP08054).
57. Mohan Babu R., Sajena A., Vijaya Samundeeswari A., Sreedhar A., Vidhyasekaran P., Seetharaman K., Reddy M.S. Induction of systemic resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* by salicylic acid in *Oryza sativa* (L.). *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2003, 110(5): 419-431 (doi: 10.1007/BF03356119).
58. Wang Y., Liu J.H. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates occurrence of citrus canker in susceptible navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck). *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(12): 1143-1149 (doi: 10.1016/j.jplph.2012.03.018).
59. Glazebrook J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 2005, 43: 205-227 (doi: 10.1146/annurev.phyto.43.040204.135923).
60. El Oirdi M., El Rahman T.A., Rigano L., El Hadrami A., Rodriguez M.C., Daayf F., Vojnov A., Bouarab K. *Botrytis cinerea* manipulates the antagonistic effects between immune pathways to promote disease development in tomato. *The Plant Cell*, 2011, 23(6): 2405-2421 (doi: 10.1105/tpc.111.083394).
61. Khanam N.N., Ueno M., Kihara J., Honda Y., Arase S. Suppression of red light-induced resistance in broad beans to *Botrytis cinerea* by salicylic acid. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2005, 66(1-2): 20-29 (doi: 10.1016/j.pmp.2005.03.006).
62. Ferrari S., Plotnikova J.M., De Lorenzo G., Ausubel F.M. *Arabidopsis* local resistance to *Botrytis cinerea* involves salicylic acid and camalexin and requires EDS4 and PAD2, but not *SID2*, *EDS5* or *PAD4*. *The Plant Journal*, 2003, 35(2): 193-205 (doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01794.x).
63. Li L., Zou Y. Induction of disease resistance by salicylic acid and calcium ion against *Botrytis cinerea* in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 2016, 29(1): 78-82 (doi: 10.9755/ejfa.2016-10-1515).
64. Horvath E., Csiszar J., Galle A., Poor P., Szepesi A., Tari I. Hardening with salicylic acid induces concentration-dependent changes in abscisic acid biosynthesis of tomato under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 183: 54-63 (doi: 10.1016/j.jplph.2015.05.010).
65. Колупаев Ю.Е., Карпельц Ю.В. Салициловая кислота и формирование адаптивных реакций растений на абиотические стрессоры: роль компонентов сигнальной сети. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 2021, 55 (doi: 10.17223/19988591/55/8).
66. Wang W., Wang X., Huang M., Cai J., Zhou Q., Dai T., Cao W., Jiang D. Hydrogen peroxide and abscisic acid mediate salicylic acid-induced freezing tolerance in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1137 (doi: 10.3389/fpls.2018.01137).
67. Rivas-San Vicente M., Plasencia J. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3321-3338 (doi: 10.1093/jxb/err031).
68. Lebeis S.L., Paredes S.H., Lundberg D.S., Breakfield N., Gehring J., McDonald M., Malfatti S., Glavina del Rio T., Jones C.D., Tringe S.G., Dangl J.L. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science*, 2015, 349(6250): 860-864 (doi: 10.1126/science.aaa8764).
69. Rajjou L., Belghazi M., Huguet R., Robin C., Moreau A., Job C., Job D. Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiology*, 2006, 141(3): 910-923 (doi: 10.1104/pp.106.082057).
70. Zeilmaker T., Ludwig N.R., Elberse J., Seidl M.F., Berke L., Van Doorn A., Schuurink R.C., Snel B., Van den Ackerveken G. DOWNY MILDEW RESISTANT 6 and DMR6-LIKE OXYGENASE 1 are partially redundant but distinct suppressors of immunity in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2015, 81(2): 210-222 (doi: 10.1111/tpj.12719).
71. Zhang Y., Zhao L., Zhao J., Li Y., Wang J., Guo R., Gan S., Liu C.-J., Zhang K. *S5H/DMR6* encodes a salicylic acid 5-Hydroxylase that fine-tunes salicylic acid homeostasis. *Plant Physiology*, 2017, 175(3): 1082-1093 (doi: 10.1104/pp.17.00695).
72. Raskin I., Turner I.M., Melander W.R. Regulation of heat production in the inflorescences of an *Arum* lily by endogenous salicylic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1989, 86(7): 2214-2218 (doi: 10.1073/pnas.86.7.2214).
73. Rhoads D.M., McIntosh L. Salicylic acid regulation of respiration in higher plants: alternative oxidase expression. *The Plant Cell*, 1992, 4(9): 1131-1139 (doi: 10.1105/tpc.4.9.1131).

74. Cleland C.F., Tanaka O. Effect of daylength on the ability of salicylic acid to induce flowering in the long-day plant *Lemna gibba* G3 and the short-day plant *Lemna paucicostata* 6746. *Plant Physiology*, 1979, 64(3): 421-424 (doi: 10.1104/pp.64.3.421).
75. Martinez C., Pons E., Prats G., Leon J. Salicylic acid regulates flowering time and links defence responses and reproductive development. *The Plant Journal*, 2004, 37(2): 209-217 (doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01954.x).
76. Jin J.B., Jin Y.H., Lee J., Miura K., Yoo C.Y., Kim W.-Y., Van Oosten M., Hyun Y., Somers D.E., Lee I., Yun D.-J., Bressan R.A., Hasegawa P.M. The SUMO E3 ligase, *AtSIZ1*, regulates flowering by controlling a salicylic acid-mediated floral promotion pathway and through affects on *FLC* chromatin structure. *The Plant Journal*, 2008, 53(3): 530-540 (doi: 10.1111/j.1365-313x.2007.03359.x).
77. Morris K., A.-H.-Mackerness S., Page T., John C.F., Murphy A.M., Carr J.P., Buchanan-Wollaston V. Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence. *The Plant Journal*, 2000, 23(5): 677-685 (doi: 10.1046/j.1365-313x.2000.00836.x).
78. Sariñana-Aldaco O., Sánchez-Chávez E., Troyo-Diéguez E., Tapia-Vargas L.M., Díaz-Pérez J.C., Preciado-Rangel P. Foliar aspersions of salicylic acid improves nutraceutical quality and fruit yield in tomato. *Agriculture*, 2020, 10(10): 482 (doi: 10.3390/agriculture10100482).
79. Senaratna T., Touchell D., Bunn E., Dixon K. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regulation*, 2000, 30(2): 157-161 (doi: 10.1023/A:1006386800974).
80. Буцанец П.А., Шугаев А.Г. Салициловая кислота повышает устойчивость проростков люпина к гипертермии. *Международный научно-исследовательский журнал*, 2021, 12(114): 63-66 (doi: 10.23670/IRJ.2021.114.12.043).
81. Souri M.K., Tohidloo G. Effectiveness of different methods of salicylic acid application on growth characteristics of tomato seedlings under salinity. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 2019, 6(1): 26 (doi: 10.1186/s40538-019-0169-9).
82. Bayat H., Aminifard M.H. Salicylic acid treatment extends the vase life of five commercial cut flowers. *Electronic Journal of Biology*, 2017, 13(1): 67-72.
83. Ahmad P., Rasool S., Gul A., Sheikh S.A., Akram N.A., Ashraf M., Kazi A.M., Gucel S. Jasmonates: multifunctional roles in stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 813 (doi: 10.3389/fpls.2016.00813).
84. Huang H., Liu B., Liu L., Song S. Jasmonate action in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(6): 1349-1359 (doi: 10.1093/jxb/erw495).
85. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals of Botany*, 2013, 111(6): 1021-1058 (doi: 10.1093/aob/mct067).
86. Tran L.-S.P., Pal S. *Phytohormones: a window to metabolism, signaling and biotechnological applications*. New York, Springer-Verla, 2014.
87. Stintzi A., Browse J. The *Arabidopsis* male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97(19): 10625-10630 (doi: 10.1073/pnas.190264497).
88. Schaller A., Stintzi A. Enzymes in jasmonate biosynthesis — structure, function, regulation. *Phytochemistry*, 2009, 70(13-14): 1532-1538 (doi: 10.1016/j.phytochem.2009.07.032).
89. Stintzi A., Weber H., Reymond P., Browse J., Farmer E.E. Plant defense in the absence of jasmonic acid: the role of cyclopentenones. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(22): 12837-12842 (doi: 10.1073/pnas.211311098).
90. Taki N., Sasaki-Sekimoto Y., Obayashi T., Kikuta A., Kobayashi K., Aina T., Yagi K., Sakurai N., Suzuki H., Masuda T., Takamiya K., Shibata D., Kobayashi Y., Ohta H. 12-oxo-phytodienoic acid triggers expression of a distinct set of genes and plays a role in wound-induced gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2005, 139(3): 1268-1283 (doi: 10.1104/pp.105.067058).
91. Ribot C., Zimmerli C., Farmer E.E., Reymond P., Poirier Y. Induction of the *Arabidopsis* PHO1;H10 gene by 12-oxo-phytodienoic acid but not jasmonic acid via a CORONATINE INSENSITIVE1-dependent pathway. *Plant Physiology*, 2008, 147(2): 696-706 (doi: 10.1104/pp.108.119321).
92. Arnold M.D., Gruber C., Flokova K., Miersch O., Strnad M., Novak O., Wasternack C., Hause B. The recently identified isoleucine conjugate of cis-12-Oxo-Phytodienoic acid is partially active in cis-12-oxo-phytodienoic acid-specific gene expression of *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 2016, 11(9): e0162829 (doi: 10.1371/journal.pone.0162829).
93. Rohwer C.L., Erwin J.E. Horticultural applications of jasmonates. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2008, 83(3): 283-304 (doi: 10.1080/14620316.2008.11512381).
94. Johnson S.N., Glauser G., Hiltbold I., Moore B.D., Ryalls J.M.W. Root herbivore performance suppressed when feeding on a jasmonate-induced pasture grass. *Ecological Entomology*, 2018, 43(4): 547-550 (doi: 10.1111/een.12527).
95. Trang Nguyen H., Thi Mai To H., Lebrun M., Bellafiore S., Champion A. Jasmonates—the master

- regulator of rice development, adaptation and defense. *Plants*, 2019, 8(9): 339 (doi: 10.3390/plants8090339).
96. Vega-Muñoz I., Duran-Flores D., Fernández-Fernández Á.D., Heyman J., Ritter A., Stael S. Breaking bad news: dynamic molecular mechanisms of wound response in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 610445 (doi: 10.3389/fpls.2020.610445).
 97. Pieterse C.M., Van der Does D., Zamioudis C., Leon-Reyes A., Van Wees S.C. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2012, 28: 489-521 (doi: 10.1146/annurev-cellbio-092910-154055).
 98. Felton G.W., Donato K.K., Broadway R.M., Duffey S.S. Impact of oxidized plant phenolics on the nutritional quality of dipter protein to a noctuid herbivore, *Spodoptera exigua*. *Journal of Insect Physiology*, 1992, 38(4): 277-285 (doi: 10.1016/0022-1910(92)90128-Z).
 99. Fidantsef A.L., Stout M.J., Thaler J.S., Duffey S.S., Bostock R.M. Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1999, 54: 97-114 (doi: 10.1006/pmpp.1998.0192).
 100. Farmer E.E., Ryan C.A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1990, 87(19): 7713-7716 (doi: 10.1073/pnas.87.19.7713).
 101. Chen H., Wilkerson C.G., Kuchar J.A., Phinney B.S., Howe G.A. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102(52): 19237-19242 (doi: 10.1073/pnas.0509026102).
 102. Goodspeed D., Chehab E.W., Min-Venditti A., Braam J., Covington M.F. Arabidopsis synchronizes jasmonate-mediated defense with insect circadian behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(12): 4674-4677 (doi: 10.1073/pnas.1116368109).
 103. Okada K., Abe H., Arimura G. Jasmonates induce both defense responses and communication in monocotyledonous and dicotyledonous plants. *Plant Cell Physiology*, 2015, 56(1): 16-27 (doi: 10.1093/pcp/pcu158).
 104. Meng Z.J., Yan S.C., Liu D., Yang C.P. Effects of exogenous jasmonates on free amino acid contents in needles of *Larix olgensis* seedlings. *African Journal of Agricultural Research*, 2012, 7(19): 2995-3006 (doi: 10.5897/AJAR11.2385).
 105. Uddin M.R., Thwe A.A., Kim Y.B., Park W.T., Chae S.C., Park S.U. Effects of jasmonates on sorgoleone accumulation and expression of genes for sorgoleone biosynthesis in sorghum roots. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39(6): 712-722 (doi: 10.1007/s10886-013-0299-7).
 106. Wasternack C., Hause B. Jasmonates and octadecanoids: signals in plant stress responses and development. *Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology*, 2002, 72: 165-221 (doi: 10.1016/S0079-6603(02)72070-9).
 107. Howe G.A., Jander G. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 41-66 (doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092825).
 108. Paré P.W., Tumlinson J.H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 1999, 121(2): 325-332 (doi: 10.1104/pp.121.2.325).
 109. De Moraes C.M., Lewis W.J., Paré P.W., Alborn H.T., Tumlinson J.H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Letters to Nature*, 1998, 393: 570-573 (doi: 10.1038/31219).
 110. Savchenko T., Pearse I.S., Ignatia L., Karban R., Dehesh K. Insect herbivores selectively suppress the HPL branch of the oxylipin pathway in host plants. *The Plant Journal*, 2013, 73(4): 653-662 (doi: 10.1111/tpj.12064).
 111. Engelberth J., Alborn H.T., Schmelz E.A., Tumlinson J.H. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(6): 1781-1785 (doi: 10.1073/pnas.0308037100).
 112. Farag M.A., Fokar M., Abd H., Zhang H., Allen R.D., Paré P.W. (Z)-3-Hexenol induces defense genes and downstream metabolites in maize. *Planta*, 2005, 220(6): 900-909 (doi: 10.1007/s00425-004-1404-5).
 113. Савченко Т.В., Застрижная О.М., Климов В.В. Оксиплины и устойчивость растений к абиотическим стрессам. *Биохимия*, 2014, 79(4): 458-475 (doi: 10.1134/S0006297914040051).
 114. Pandita D. Chapter 5 - Jasmonates: key players in plant stress tolerance. In: *Emerging plant growth regulators in agriculture* /T. Aftab, M. Naeem (eds.). Academic Press, 2022: 165-192 (doi: 10.1016/B978-0-323-91005-7.00020-5).
 115. Savchenko T., Rolletschek H., Heinzl N., Tikhonov K., Dehesh K. Waterlogging tolerance rendered by oxylipin-mediated metabolic reprogramming in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(10): 2919-2932 (doi: 10.1093/jxb/erz110).
 116. Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(4): 219-229 (doi: 10.1016/j.tplants.2015.02.001).
 117. Kim H., Seomun S., Yoon Y., Jang G. Jasmonic acid in plant abiotic stress tolerance and interaction with abscisic acid. *Agronomy*, 2021, 11(9): 1886 (doi: 10.3390/agronomy11091886).
 118. Siddiqi K.S., Husen A. Plant response to jasmonates: current developments and their role in changing environment. *Bulletin of the National Research Centre*, 2019, 43(1): 153 (doi: 10.1186/s42269-019-0195-6).

119. Hu Y., Jiang L., Wang F., Yu D. Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION-C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25(8): 2907-2924 (doi: 10.1105/tpc.113.112631).
120. Zhu T., Herrfurth C., Xin M., Savchenko T., Feussner I., Goossens A., De Smet I. Warm temperature triggers JOX and ST2A-mediated jasmonate catabolism to promote plant growth. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 4804 (doi: 10.1038/s41467-021-24883-2).
121. Riemann M., Dhakarey R., Hazman M., Miro B., Kohli A., Nick P. Exploring jasmonates in the hormonal network of drought and salinity responses. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1077 (doi: 10.3389/fpls.2015.01077).
122. Wang X., Li Q., Xie J., Huang M., Cai J., Zhou Q., Dai T., Jiang D. Abscisic acid and jasmonic acid are involved in drought priming-induced tolerance to drought in wheat. *The Crop Journal*, 2021, 9(1): 120-132 (doi: 10.1016/j.cj.2020.06.002).
123. Savchenko T., Kolla V.A., Wang C.Q., Nasafi Z., Hicks D.R., Phadungchob B., Chehab W.E., Brandizzi F., Froehlich J., Dehesh K. Functional convergence of oxylipin and abscisic acid pathways controls stomatal closure in response to drought. *Plant Physiology*, 2014, 164(3): 1151-1560 (doi: 10.1104/pp.113.234310).
124. Savchenko T., Dehesh K. Drought stress modulates oxylipin signature by eliciting 12-OPDA as a potent regulator of stomatal aperture. *Plant Signaling & Behavior*, 2014, 9(4): e28304 (doi: 10.4161/psb.28304).
125. Delgado C., Mora-Poblete F., Ahmar S., Chen J.-T., Figueroa C.R. Jasmonates and plant salt stress: molecular players, physiological effects, and improving tolerance by using genome-associated tools. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(6): 3082 (doi: 10.3390/ijms22063082).
126. Kang D.-J., Seo Y.-J., Lee J.-D., Ishii R., Kim K.U., Shin D.H., Park S., Jang S.W., Lee I.-J. Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2005, 191(4): 273-282 (doi: 10.1111/j.1439-037X.2005.00153.x).
127. Yu H., Wang Y., Xing J., Zhang Y., Duan L., Zhang M., Li Z. Coronatine modulated the generation of reactive oxygen species for regulating the water loss rate in the detaching maize seedlings. *Agriculture*, 2021, 11(7): 685 (doi: 10.3390/agriculture11070685).
128. Ho T.-T., Murthy H.N., Park S.-Y. Methyl jasmonate induced oxidative stress and accumulation of secondary metabolites in plant cell and organ cultures. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(3): 716 (doi: 10.3390/ijms21030716).
129. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Жасмонатный сигналинг и адаптация растений к действию абиотических стрессоров. *Прикладная биохимия и микробиология*, 2021, 57(1): 3-23 (doi: 10.31857/S0555109921010281).
130. Chen Q., Sun J.Q., Zhai Q.Z., Zhou W.K., Qi L.L., Xu L., Wang B., Chen R., Jiang H., Qi J., Li X., Palme K., Li C. The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses PLETHORA expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23(9): 3335-3352 (doi: 10.1105/tpc.111.089870).
131. Goetz S., Hellwege A., Stenzel I., Kutter C., Hauptmann V., Forner S., Mccaig B., Hause G., Miersch O., Wasternack C., Hause B. Role of cis-12-oxo-phytodienoic acid in tomato embryo development. *Plant Physiology*, 2012, 158(4): 1715-1727 (doi: 10.1104/pp.111.192658).
132. Pigolev A., Miroshnichenko D., Dolgov S., Savchenko T. Regulation of sixth seminal root formation by jasmonate in *Triticum aestivum* L. *Plants*, 2021, 10(2): 219 (doi: 10.3390/plants10020219).
133. Hause B., Stenzel I., Miersch O., Maucher H., Kramell R., Ziegler J., Wasternack C. Tissue-specific oxylipin signature of tomato flowers: allene oxide cyclase is highly expressed in distinct flower organs and vascular bundles. *The Plant Journal*, 2000, 24(1): 113-126 (doi: 10.1046/j.1365-313x.2000.00861.x).
134. Feys B., Benedetti C.E., Penfold C.N., Turner J.G. Arabidopsis mutants selected for resistance to the phytotoxin coronatine are male sterile, insensitive to methyl jasmonate, and resistant to a bacterial pathogen. *Plant Cell*, 1994, 6(5): 751-759 (doi: 10.1105/tpc.6.5.751).
135. Krajnc B., Kristl J., Janzekovic I. Possible role of jasmonic acid in the regulation of floral induction, evocation and floral differentiation in *Lemna minor* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44(11-12): 752-758 (doi: 10.1016/j.plaphy.2006.10.029).
136. Creelman R.A., Mullet J.E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 1997, 48: 355-381 (doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.355).
137. Xu Q., Truong T.T., Barrero J.M., Jacobsen J.V., Hocart C.H., Gubler F. A role for jasmonates in the release of dormancy by cold stratification in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(11): 3497-3508 (doi: 10.1093/jxb/erw172).
138. Ravnikař M., Rode J., Gogala N., Benedic D. Regulation of organogenesis with jasmonic acid. *Acta Horticulturae*, 1990, 280: 169-172 (doi: 10.17660/ActaHortic.1990.280.29).
139. Maciejewska B., Kopcewicz J. Inhibitory effect of methyl jasmonate on flowering and elongation growth in *Pharbitis nil*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2002, 21(3): 216-223 (doi: 10.1007/s003440010061).
140. Lalotra S., Hemantaranjan A., Yashu B.R., Srivastava R., Kumar S. Jasmonates: an emerging approach in biotic and abiotic stress tolerance. In: *Plant science — structure, anatomy and*

- physiology in plants cultured in vivo and in vitro* /A. Gonzalez, M. Rodriguez, N.G. Saglam (eds.). London, IntechOpen, 2020 (doi: 10.5772/intechopen.84608).
141. Kondo S., Roles of jasmonates in fruit ripening and environmental stress. *Acta Horticulturae*, 2010, 884: 711-716 (doi: 10.17660/ActaHortic.2010.884.96).
 142. Chiu Y.-C., Matak K., Ku K.-M. Methyl jasmonate treated broccoli: Impact on the production of glucosinolates and consumer preferences. *Food Chemistry*, 2019, 299: 125099 (doi: 10.1016/j.foodchem.2019.125099).
 143. Koda Y. Possible involvement of jasmonates in various morphogenic events. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100(3): 639-646 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03070.x).
 144. Koda Y., Kikuta Y. Effects of jasmonates on in vitro tuberization in several potato cultivars that differ greatly in maturity. *Plant Production Science*, 2001, 4(1): 66-70 (doi: 10.1626/pps.4.66).
 145. Kim S.K., Kim J.T., Jang S.W., Lee S.C., Lee B.H., Lee I.J. Exogenous effect of gibberellins and jasmonate on tuber enlargement of *Dioscorea opposita*. *Agronomy Research*, 2005, 3: 39-44.
 146. Debeljak N., Regvar M., Dixon K.W., Sivasithamparam K. Induction of tuberisation in vitro with jasmonic acid and sucrose in an Australian terrestrial orchid, *Pterostylis sanguinea*. *Plant Growth Regulation*, 2004, 36: 253-260 (doi: 10.1023/A:1016570319387).
 147. Lulai E.C., Orr P.H., Glynn M.T. *Natural suppression of sprouting in stored potatoes using jasmonates*. A01N37/42. *North Dakota State University (USA)*. № US5436226A. *Appl. 01.11.93. Publ. 25.07.95*.
 148. Savchenko T.V., Rolletschek H., Dehesh K. Jasmonates-mediated rewiring of central metabolism regulates adaptive responses. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(12): 2613-2620 (doi: 10.1093/pcp/pcz181).
 149. Boughton A.J., Hoover K., Felton G.W. Impact of chemical elicitor applications on greenhouse tomato plants and population growth of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2006, 120(3): 175-188 (doi: 10.1111/j.1570-7458.2006.00443.x).
 150. Asghari M. Impact of jasmonates on safety, productivity and physiology of food crops. *Trends in Food Science & Technology*, 2019, 91: 169-183 (doi: 10.1016/j.tifs.2019.07.005).
 151. Tassoni A., Fornali S., Franceschetti M., Musiani F., Michael A.J., Perry B., Bagni M. Jasmonates and Na-orthovanadate promote resveratrol production in *Vitis vinifera* cv. Barbera cell cultures. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 895-905 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01383.x).
 152. Nimitkeatkai H., Shishido M., Okawa K., Ohara H., Ban Y., Kita M., Moriguchi T., Ikeura H., Hayata Y., Kondo S. Effect of jasmonates on ethylene biosynthesis and aroma volatile emission in japanese apricot infected by a pathogen (*Colletotrichum gloeosporioides*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(12): 6423-6429 (doi: 10.1021/jf2010996).
 153. Ayala-Zavala J.F., Wang S.Y., Wang C.Y., González-Aguilar G.A. Methyl jasmonate in conjunction with ethanol treatment increases antioxidant capacity, volatile compounds and postharvest life of strawberry fruit. *European Food Research and Technology*, 2005, 221: 731-738 (doi: 10.1007/s00217-005-0069-z).
 154. Wang C.Y. Maintaining postharvest quality of raspberries with natural volatile compounds. *International Journal of Food Science & Technology*, 2003, 38(8): 869-785 (doi: 10.1046/j.0950-5423.2003.00758.x).
 155. Jin P., Zheng Y.H., Cheng C., Gao H.-Y., Chen W.X., Chen H.J. Effect of methyl jasmonate treatment on fruit decay and quality in peaches during storage at ambient temperature. *Acta Horticulturae*, 2006, 712: 711-716 (doi: 10.17660/ActaHortic.2006.712.90).
 156. Meir S., Droby S., Kochanek B., Salim S., Philosoph-Hadas S. Use of methyl jasmonate for suppression of botrytis rot in various cultivars of cut rose flowers. *Acta Horticulturae*, 2005, 669: 91-98 (doi: 10.17660/ActaHortic.2005.669.10).
 157. Valent BioSciences. Режим доступа: <https://www.valentbiosciences.com>. Дата обращения: 01.06.2022.
 158. IUPAC. *Prohydrojasmon*. Режим доступа: <http://sitem.herts.ac.uk/aeru/iupac/Reports/2945.htm>. Дата обращения: 01.06.2022.

¹ФГБУН Пушчинский научный центр биологических исследований,

Институт фундаментальных проблем биологии РАН,
142290 Россия, Московская обл., г. Пушкино, ул. Институтская, 2,
e-mail: alexey-pigolev@rambler.ru, savchenko_t@rambler.ru ✉;

²ФГБОУ ВО Пушчинский государственный

естественно-научный институт,

142290 Россия, Московская обл., г. Пушкино, Проспект Науки, 3,
e-mail: evkras99@yandex.ru;

³Филиал ФГБУН Институт биоорганической химии РАН

им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова,
142290 Россия, Московская обл., г. Пушкино, Проспект Науки, 6;

⁴ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии,

127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42,
e-mail: miroshnichenko@bibch.ru

Поступила в редакцию
31 июля 2022 года

PROSPECTS FOR THE APPLICATION OF JASMONATES, SALICYLATES, AND ABSCISIC ACID IN AGRICULTURE TO INCREASE PLANT STRESS RESISTANCE

(review)

A.V. Pigolev¹, E.A. Degtyaryov^{1, 2}, D.N. Miroshnichenko^{1, 3, 4}, T.V. Savchenko¹ ✉

¹Institute of Basic Biological Problems, Pushchino Scientific Center for Biological Research RAS, 2, ul. Institutskaya, Pushchino, 142290 Russia e-mail alexey-pigolev@rambler.ru, savchenko_t@rambler.ru (✉ corresponding author);

²Pushchino State Institute of Natural Sciences, 3, Prospect Nauki, Pushchino, 142290 Russia e-mail evktras99@yandex.ru;

³Branch of Shemyakin and Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry RAS, 6, Prospect Nauki, Pushchino, 142290 Russia;

⁴All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, 42, ul. Timiryazevskaya, Moscow, 127550 Russia, e-mail miroshnichenko@bibch.ru

ORCID:

Miroshnichenko D.N. orcid.org/0000-0003-3975-7484

Pigolev A.V. orcid.org/0000-0002-4488-240X

Degtyaryov E.A. orcid.org/0000-0002-9266-7317

Savchenko T.V. orcid.org/0000-0003-0126-4932

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially from the Russian Science Foundation, project № 22-24-00489.

Final revision received July 31, 2022

doi: 10.15389/agrobiologia.2023.1.3eng

Accepted August 26, 2022

Abstract

Nowadays, the search for new effective methods and approaches based on using natural bioactive compounds that control plant growth, development, and plant productivity with minimal impact to the environment and human health is still in great demand. One of the directions developing during the last decades contributing to the “greening” of agricultural production is the application agrochemicals based on phytohormones with protective functions, such as abscisic acid, salicylic acid, and jasmonates. The use of these phytohormones is very promising since it can significantly increase plant tolerance to unfavorable factors of biotic and abiotic nature. This review summarizes the current information on the biological functions of abscisic acid, jasmonates, and salicylates, presents the examples demonstrating crop species treatment with the agrochemicals based on these phytohormones, and discusses the promising directions for the phytohormones application in agriculture. Abscisic acid, jasmonates, and salicylates are often referred to as stress hormones because they regulate the plant adaptive responses to adverse environmental conditions. Abscisic acid is a regulator of plant growth and development throughout ontogenesis, as well as tolerance to abiotic and biotic stress factors (J. Li et al., 2017), plays a role in the stomata closure, regulating the ion flow in the guard cells, controls all stages of seed maturation (K. Chen et al., 2020). Abscisic acid can play positive and negative roles in plant protection against pathogens (L. Lievens et al., 2017; K. Xie et al., 2018) and influence the symbiotic relationships with fungi and bacteria (A. Tsyganova, V. Tsyganov, 2015). Salicylic acid controls plant tolerance to pathogens (A. Vlot et al., 2009; P. Ding, Y. Ding, 2020), plays a role in the development of hypersensitive response, death of infected cells (D. Klessig and J. Malamy, 1994; M. Alvarez, 2000), and formation of tolerance in unaffected plant parts (systemic acquired resistance) (M. Bürger, J. Chory, 2019). Salicylic acid may also be involved in the enhancement of plant tolerance to salt and low temperature stress (E. Horvath et al., 2015; Yu. Kolupaev, Yu. Karpets, 2021; W. Wang et al., 2018) and maintenance of the root zone microbiome (S. Lebeis et al., 2015). The range of regulatory effects of jasmonates is broad, but their functions are primarily associated with the regulation of mechanisms that determine plant tolerance to necrotrophic pathogens and insects, including root pests (C. Rohwer, J. Erwin, 2008; S. Johnson et al., 2018). Jasmonates also control plant tolerance to low temperature, salt stress, flooding, drought, ozone, heavy metals, and ultraviolet radiation (T. Savchenko et al., 2014; D. Pandita, 2022; T. Savchenko et al., 2019; K. Kazan, 2015; H. Kim et al., 2021). The high biological activity of abscisic acid, salicylates and jasmonates determines the significant potential of their application in agriculture to increase plant stress tolerance. At the same time, according to published data, the increase in plant tolerance mediated by the mentioned phytohormones is often accompanied by the suppression of growth-related processes, which can adversely affect crop yields and product quality. To assess the prospects for the practical use of agrochemicals based on abscisic acid, jasmonates, and salicylic acid, a comprehensive analysis of the available data on the physiological effects caused by these substances is necessary due to their spectrum of actions, dependent on species/variety specificity, phase of plant development, -susceptibility of the target tissue, chemicals concentration, duration of treatment and conditions of application.

Keywords: phytohormones, abscisic acid, jasmonic acid, salicylic acid, physiological effects, plant tolerance, abiotic stress, biotic stressors, exogenous treatment, adaptive response.