

Vplivi salicilne kisline in njenih derivatov na rastline, škodljive in koristne organizme in njihove interakcije v okolju

Saša GAČNIK^{1,2}, Stanislav TRDAN¹, Maja MIKULIČ-PETKOVŠEK¹

Received December 07, 2022; accepted January 09, 2023.
Delo je prispelo 7. decembra 2022, sprejeto 9. januarja 2023

Effects of salicylic acid and its derivatives on plants, harmful and beneficial organisms and their interactions in the environment

Abstract: Global food production is forced to search for new approaches to protect plants from harmful organisms and environmental factors. One of the alternatives could be the use of salicylic acid (SA) and its derivatives. Overall, the effects of SA at the primary ecosystem level are encouraging, contributing to improved productivity and quality of many plants and improving tolerance to many stressors. The secondary level of effects of SA in the environment represents the effects on harmful organisms due to direct action and also the indirect effects of SA that occur due to morphological and physiological changes when the plant adapts to stressors. In many cases, SA has the effect of reducing infections, and it also acts as a deterrent to some pests. After being attacked by a pest, plants release volatile compounds into the environment, mainly SA derivatives such as methylated SA (MeSA). This attracts the natural enemies of pests, which could be used to protect plants from pests, as MeSA has been found to act as an attractant in many species. Salicylates have a very wide spectrum of action, which trigger various effects in the environment, which intertwine with each other and consequently affect several levels in the exosystem. In this article, we divided the effects of salicylates according to different levels in the environment, which gave us a broader insight into the potential use of salicylates in agriculture.

Key words: salicylic acid; methyl salicylic acid; acetyl salicylic acid; biosynthesis; induced systemic resistance; plant protection

Vplivi salicilne kisline in njenih derivatov na rastline, škodljive in koristne organizme in njihove interakcije v okolju

Izvleček: Svetovna proizvodnja hrane je prisiljena v iskanje novih pristopov za zaščito rastlin pred škodljivimi organizmi in okoljskimi dejavniki. Ena izmed alternativ, bi lahko bila uporaba salicilne kisline (SA) in njenih derivatov. Na splošno so učinki SA na primarni ravni ekosistema, vzpodbudni, saj pripomorejo k izboljšani produktivnosti in kakovosti številnih rastlin ter izboljšujejo toleranco na številne stresorje. Sekundarna raven učinkov SA v okolju predstavlja učinke na škodljive organizme zaradi direktnega delovanja in tudi posrednih učinkov SA, ki nastanejo zaradi morfoloških in fizioloških sprememb, ko se rastlina prilagaja stresorjem. SA v veliko primerih vpliva na zmanjšanje okužb, na nekatere škodljivce pa deluje tudi odvračalno. Rastline po napadu škodljivega organizma sproščajo v okolje hlapne spojine, predvsem derivate SA kot je metilirana SA (MeSA). Ta privablja naravne sovražnike škodljivcev, kar bi se lahko uvedlo v varovanje rastlin pred škodljivimi organizmi, saj je bilo ugotovljeno pri številnih vrstah, da MeSA nanje deluje kot atraktant. Salicilati imajo zelo širok spekter delovanja, ki v okolju sprožajo različne vplive, ki se med seboj prepletajo in posledično vplivajo na več ravni v ekosistemu. V tem članku smo učinke salicilatov razdelili glede na različne nivoje v okolju, kar nam je dalo širši vpogled na potencialno uporabo salicilatov v kmetijstvu.

Ključne besede: salicilna kislina; metil salicilna kislina; acetil salicilna kislina; biosinteza; varstvo rastlin; sistemska inducirana odpornost

¹ University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Agronomy Department, Ljubljana, Slovenia

² Corresponding author, e-mail: sasa.gacnik@bf.uni-lj.si

1 UVOD

Salicilna kislina (SA), znana tudi kot *orto*-hidroksibenzojska kislina in 2-hidroksibenzojska kislina, je rastlinski hormon, ki spada v raznoliko skupino fenolnih spojin in ima pomembno vlogo pri obrambi rastlin na različne patogene organizme in rastlinojede (Raskin, 1992; Vlot in sod., 2009; Dempsey in Klessig, 2012; Klessig in sod., 2018). Poznamo jo tudi kot signalno molekulo, ki pripomore k sistemski inducirani odpornosti (systemic inducing resistance; SAR) na biotični in abiotični stres (Raskin, 1992).

Poleg omenjenih osnovnih lastnosti lahko uporaba SA in njenih derivatov vpliva tudi na izboljšanje nekaterih parametrov kakovosti sadja in zelenjave (Zhang in sod., 2013; Dieryckx in sod., 2015; Giménez in sod., 2017). Med drugim tretiranje sadnih vrst s SA poveča maso in trdoto plodov ter vsebnost vitamina C v hruškah (Tareen in sod., 2012), izboljša obarvanje in zakasnitev zorenja plodov jagod (Gačnik in sod., 2021a) in povzroča počasnejšo degradacijo karotenoidov v pomarančah (Huang in sod., 2008). S povečanjem aktivnosti nekaterih ključnih encimov v fenil-propanoidni poti, kot je fenilalanin amonijak-liaza (PAL) (Gačnik in sod., 2021b; Gačnik in sod., 2021c), vpliva SA tudi na povečanje nekaterih bioaktivnih komponent (Huang in sod., 2008; Giménez in sod., 2017; Blanch in sod., 2020; Gačnik in sod., 2021a; Gačnik in sod. 2021c). SA pozitivno vpliva tudi na skupni pridelek nekaterih gojenih rastlin, naprimer endivije (Trdan in sod., 2008).

Svetovno kmetijstvo se sooča z različnimi izzivi, ki jih povzročajo podnebne spremembe, odpornost škodljivih organizmov na fitofarmacevtska sredstva in želje potrošnikov po varni hrani, ki je pridelana s čim manjšo porabo fitofarmacevtskih sredstev, zaradi njihovih negativnih vplivov na zdravje ljudi in okolje. To vodi v iskanje novih pristopov varstva rastlin pred škodljivimi organizmi in okoljskimi dejavniki. Med temi so tudi alternativna, okolju bolj prijazna sredstva za varstvo rastlin. Ena od alternativ bi lahko bila eksogena uporaba SA in njenih derivatov (Babalar in sod., 2007), ki imajo kot rastlinski hormoni pomembno vlogo pri izražanju inducibilnih lastnosti pri aktivaciji obrambe rastlin ob napadu škodljivcev ali okužbi patogenih organizmov (Stella de Freitas in sod., 2019). Uporaba SA se je izkazala za učinkovito pri direktnem zatiranju povzročitelja plodove monilije (*Monilinia fructicola* [G. Winter] Honey (Yao in Tian, 2005), glive *Botrytis cinerea* var. *sclerotiophila* (Klotzsch) Sacc. na jagodah (Babalar in sod., 2007) glive *Erysiphe cichoracearum* DC. (Trdan in sod., 2004) ter pri zatiranju jablanovega škrlupa (*Venturia inaequalis* var. *inaequalis* (Cooke) G. Winter) in jablanove rjave listne pegavosti (*Botryosphaeria obtusa* (Schwein.) Shoemaker) (Abbasi

in sod., 2019). Uporaba SA kot vzpodbujevalca (elicitorja) lahko v rastlinah sproži obrambne mehanizme, ki vodijo v odpornost na škodljive organizme, kar se je pokazalo v študiji Stella de Freitas in sod. (2019), kjer so dokazali odpornost riža, tretiranega s 16 mmol l⁻¹ SA na stenico *Oebalus pugnax* (Fabricius, 1775).

Uporaba SA in njenih derivatov bi bila lahko uspešna alternativa sintetičnim sredstvom za zaščito rastlin, ki poleg tega lahko izboljša produktivnost rastlinske pridelave in hkrati ohranja kakovost pridelka ali jo celo pri nekaterih gojenih vrstah izboljša. Vendar pa je še vedno nekaj odprtih vprašanj, na katera je treba odgovoriti, preden se lahko salicilate na odgovoren način priporoči za splošno uporabo, zlasti na polju oziroma v nasadih. Potrebno je poznati učinke tretiranja s salicilati in njihov vpliv na okolje. Namen članka je prikazati čim širšo sliko vplivov SA in njenih derivatov na različnih ravneh ekosistema in na interakcije med njimi.

2 SALICILNA KISLINA IN NJENI DERIVATI

Salicilna kislina (SA) ali *orto*-hidroksibenzojska kislina in 2-hidroksibenzojska kislina je rastlinski hormon, ki spada med fenolne spojine, natančneje med monohidroksibenzojske fenolne kisline, saj je sestavljena iz aromatskega obroča, na katerega je vezana hidroksilna skupina. SA je brezbarvna kristalinična organska kislina v obliki prahu, zmerno topna v vodi in fluorescira pri 412 nm, kar se lahko izkorišča za njeno detekcijo v rastlinah. Ime je dobila po latinskem imenu za vrbo (*Salix*), saj so že ameriški Indijanci in stari Grki ugotovili, da listi in predvsem lubje vrbe zaradi velike vsebnosti salicilne kisline pomagajo proti bolečinam in zmanjševanju telesne temperature (Raskin, 1992). Nahaja se tudi v drugih rastlinskih vrstah, kar so potrdili s študijo 36 kmetijsko pomembnih vrst (Hayat in sod., 2010). Ima vlogo rastlinskega hormona in signalne molekule v lokalnem odzivu rastlin na napad škodljivcev ali okužbo s patogeni ter v sistemsko pridobljeni odpornosti (SAR) (Raskin, 1992; Durner in sod., 1997). SA ima pomembno vlogo tudi pri uravnavanju nekaterih fizioloških procesov v rastlini, kot so fotosinteza, stomatalna prevodnost, glikoliza in transpiracija ter pri razvoju rastlin (npr. cvetenje, kalitev semen) (Klessig in Malamy, 1994; Durner in sod., 1997). Fizikalne lastnosti SA so prilagojene za prenos na dolge razdalje po floemu, s čimer se hitro prenese z mesta aplikacije ali sinteze v oddaljena tkiva, kar je zelo pomembno pri signalizaciji rastline ob napadu škodljivcev ali okužbi s škodljivimi organizmi (Raskin, 1992). V rastlinah se večinoma nahaja v obliki neaktivnih derivatov, sintetiziranih z glukozilacijo, konjugacijo aminokislin, hidroksilacijo in sulfoniranjem (Kumar, 2014).

Salicilna kislina predstavlja pomemben aktivni presnovek njenega bolj znanega derivata - acetilsalicilne kisline (ASA), ki je bolj znana kot aspirin. Uporaba ASA v komercialne namene se je začela leta 1898 v Nemčiji v farmacevtski družbi Bayer in se hitro razširila zaradi njene učinkovitosti ter manjše razdraženosti prebavnega sistema pri ljudeh. ASA je v ljudeh prisotna endogeno, nekaj pa je dobimo s hrano (Raskin, 1992; Paterson in sod., 2008). Za razliko od SA, ASA kot naravne substance v rastlinah niso identificirali. ASA se od SA razlikuje po acetilni skupini, katera se s hidrolizo v vodnih raztopinah odcepi do nastanka SA. Znano je, da to pretvorbo v krvi katalizirajo arilesteraze, katere najdemo v vseh živih tkivih in znanstveniki predvidevajo, da se podobno zgodi tudi ob eksogenih aplikacijah ASA na rastline, kar je podprto z raziskavami učinkov ASA, ki so navadno zelo podobni učinkom SA v primerjavi z drugimi salicilati (Raskin, 1992).

Pogosto se v raziskavah preverja tudi vpliv znanega derivata SA – metil-salicilne kisline (MeSA) (Wang in Li, 2008; Martínez-Esplá in sod., 2017; Martínez-Esplá in sod., 2018; Gačnik in sod., 2019; Gačnik in sod., 2021a; Gačnik in sod., 2021b; Gačnik in sod., 2021c) in metil estra SA - metil salicilata, ki je neaktiven prekurzor SA in ima ključno vlogo pri signalizaciji na dolge razdalje od okuženega do neokuženega tkiva skozi floem (Shulaev in sod., 1997; Hayat in sod., 2010; Valverde in sod., 2015). Gre za hlapno molekulo, ki lahko hitro prehaja membrane in ima pomembno vlogo pri razvoju, rasti in vzpostavitvi obrambnega sistema rastlin in njihovi sposobnosti prilagoditve na abiotični stres (Hayat in Ahmad, 2007). Ravnovesje med SA in MeSA v rastlinah nadzorujeta encima SABP2 (SA vezani protein 2), ki pretvarja neaktivno obliko MeSA v aktivno obliko SA (Forouhar in sod., 2005) in SAMT1 (SA metiltransferaza 1), ki katalizira nastanek MeSA iz SA (Park in sod., 2007).

Med derivate SA štejemo tudi njene druge metil estre in glukozide, ki se zlahka pretvorijo v SA in katere so že v 19. stoletju izolirali iz številnih rastlinskih vrst (Raskin, 1992). Za glikozide SA se predvideva, da so glavna skladiščna oblika SA, ki se po potrebi lahko pretvarja z encimom SA- β -glukozidazo (Kumar, 2014).

3 BIOSINTEZA SALICILNE KISLINE

Danes je znano, da lahko biosinteza SA v rastlinah poteka po dveh različnih poteh iz cimetine kisline in ne le prek sinteze v fenilpropanopidni poti, kot se je sprva predvidevalo. Druga možna pot, ki je bolj značilna za mikroorganizme, je izohorizmatna pot (Shah, 2003), katera dokazano poteka tudi v kloroplastih rastlin in v večini rastlin omogoča biosintezo SA v stresnih situaci-

jah (Kumar, 2014). To so ugotovili Wildermuth in sod. (2001) v svoji raziskavi, kjer je prišlo do sinteze SA, kljub inhibiciji fenilpropanoidne poti.

Večina SA, ki jo najdemo v rastlinah, se sintetizira v fenilpropanoidni poti v citosolu, prek pretvorbe fenilalanina v trans-cimetno kislino s pomočjo encima fenilalanin amonijak liaza (PAL). Cimetna kislina se lahko nato pretvori po dveh možnih poteh; prva je tako imenovana β -oksidativna pot, kjer gre za dekarboksilacijo cimetine kisline do benzojske kisline in nato 2-hidroksilacija benzojske kisline do SA, kar so prvič opisali v raziskavi na tobaku (Yalpani in sod., 1993). Druga je oksidativna pot, kjer se cimetna kislina hidroksilira v *o*-kumarno kislino, kateri sledi dekarboksilacija do SA. Obe omenjeni poti lahko delujeta neodvisno ena od druge v isti rastlini (Raskin, 1992; Zhang in Li, 2019; Lefevre in sod., 2020).

Izokorizmatna pot poteka v kloroplastu z dvostopenjsko reakcijo, in sicer iz korizmata, katerega rastline dobijo iz šikimatske biosintezne poti, prek izokorizmata in jo pogojujeta dva encima – izokorizmat sintaza (ICS) in izokorizmat piruvat liaza (IPL) (Wildermuth in sod., 2001; Dempsey in sod., 2011). SA, sintetizirana po tej poti, ima pomembno vlogo pri obrambi rastline pred patogeni, predvsem pri tako imenovani lokalno pridobljeni odpornosti (LAR) in SAR (Wildermuth in sod., 2001).

Aktivacija sintezne poti SA je navadno sprožena z napadom škodljivcev ali okužbo s patogeni, možno pa jo je spodbuditi tudi z eksogeno uporabo elicitorjev in prav ta ima pomembno vlogo pri interakcijah SA s patogeni in škodljivci ter njihovim potencialnim zatiranjem (Filgueiras in sod., 2019) ter prilagoditvami rastlin na stresne dejavnike. Kar nekaj elicitorjev je bilo uporabljenih za uspešno povečanje vsebnosti SA v rastlini, med drugimi sama SA in njen derivat MeSA (Gačnik in sod., 2021a; Gačnik in sod., 2021b), benzotiadiazol (BTH) in S-metilmetionin salicilat (Bektas in Eulgem, 2015).

4 PRIMARNI, SEKUNDARNI IN TERCIARNI UČINKI SA V OKOLJU

Znano je, da je SA ena ključnih molekul za obrambni sistem rastlin, predvsem za hitro prilagoditev rastlin na abiotične in biotične stresne dejavnike (Klessig in Malamy, 1994) ter da vpliva na širok spekter fizioloških, metabolnih in morfoloških lastnosti rastlin, kar bi v prihodnosti lahko privedlo do res široke splošne uporabe salicilatov v kmetijstvu za doseg boljše tolerance na stresne dejavnike, za doseg boljše kakovosti pridelkov in večje produktivnosti pridelave ter tudi uporabo v varstvu rastlin pred škodljivimi organizmi in za privabljanje naravnih sovražnikov. Preden pa se lahko salicilate na odgovoren način priporoči za praktično uporabo, je

potrebno da poznamo natančne vplive SA na rastline, širše okolje in interakcije v okolju (Janda in sod., 2020). Lahko jih razdelimo na primarne, sekundarne in terciarne. Biosinteza SA ima primarne učinke na samo rastlino, kar povzroči morfološke in fiziološke spremembe, ko se rastlina prilagaja stresnim dejavnikom ali pa se le te pojavijo, če salicilate apliciramo eksogeno. Posledično imajo te spremembe lahko vplive na škodljive organizme, ki napadajo rastlino (sekundarni učinek SA). Vzpostavitev obrambe rastline s pomočjo SA, vpliva tudi na odziv naravnih sovražnikov, v interakcijah s škodljivci, kar opredeljujemo kot terciarni učinek SA (Filgueiras in sod., 2019).

4.1 PRIMARNI UČINKI SA

SA ima v rastlini več pomembnih vlog in ključno vpliva na procese, kot so rast in razvoj rastline ter njene prilagoditve na stresne dejavnike (Klessig in Malamy, 1994). V rastlinah redko zasledimo SA v prosti obliki, pogosteje se nahajajo v vezani obliki, ki je za rastline bolj uporabna. Najpogosteje je glukozilirana (neaktivna oblika SA, ki je primerna za shranjevanje v celičnih vakuolah), metilirana (mobilna oblika SA, ki lahko hitro prehaja med celičnimi membranami) in konjugirana z aminokislinami (povezava z razgradnjo SA), kar rastlini omogoča širok spekter uporabe (Filgueiras in sod., 2019). Kot že zgoraj omenjeno, se SA sintetizira prek dveh sinteznih poti: fenilpropanopidne in izokorizmatne poti (Shah, 2003). Za slednjo velja, da se aktivira predvsem v stresnih situacijah (Kumar, 2014). Raziskave kažejo, da sta lahko obe sintezni poti inducirani z abiotičnimi in biotičnimi stresorji (Dempsey in sod., 2011) ter z elicitorji (Filgueiras in sod., 2019).

Endogeno ali eksogeno prisotna SA ima na rastlino primarne učinke, kar se lahko vidi po morfoloških in fizioloških spremembah, ki se pojavijo, ko se rastlina prilagaja stresnim dejavnikom (Filgueiras in sod., 2019), med drugim SA vpliva na termogenezo rastlin, rast celic, fotosintezo, stomatalno prevodnost, glikolizo in transpiracijo ter na razvoj rastlin (npr. vegetativno rast, cvetenje, kalitev semen) (Klessig in Malamy, 1994; Durner in sod., 1997). Poleg omenjenih osnovnih lastnosti lahko uporaba SA in njenih derivatov pomembno vpliva tudi na izboljšanje nekaterih kakovostnih parametrov pomembnejših kulturnih rastlin. Med drugim tretiranje sadnih vrst s SA poveča maso in trdoto plodov ter vsebnost vitamina C v hruškah (Tareen in sod., 2012), izboljša obarvanje in zakasnitev zorenja plodov jagod (Gačnik in sod., 2021a) in povzroča počasnejšo degradacijo karotenoidov v pomarančah (Huang in sod., 2008). S povečanjem aktivnosti nekaterih ključnih encimov v fenilpropanoidni

poti, kot je fenilalanin amonijak-liaza (PAL) (Gačnik in sod., 2021b; Gačnik in sod., 2021c), vpliva SA tudi na povečanje nekaterih bioaktivnih komponent, kot so flavonoli, flavanoli, hidroksicimetne kisline in antocianini (Huang in sod., 2008; Giménez in sod., 2017; Blanch in sod., 2020; Gačnik in sod., 2021a; Gačnik in sod. 2021c). So pa na drugi strani različni avtorji poročali tudi o negativnem vplivu SA na nekatere kakovostne parametre, kot je zmanjšanje obarvanja jabolk sorte 'Topaz' (zmanjša se delež rdeče barve na plodu) in posledično zmanjšanje količine pridelka prve kakovosti (Gačnik in sod., 2021b) ter o negativnem učinku na vsebnost nekaterih bioaktivnih snovi, kot so karotenoidi v marelicah (Wang in sod., 2015) in paradižniku (Nirupama in sod., 2010) ter rutina in apigenina v ingverju (Ghasemzadeh in sod., 2012).

SA že dolgo povezujejo s posredovanjem odziva rastlin na abiotične stresne dejavnike, predvsem toleranco za težke kovine, slanostjo, ozonom, odpornostjo na sušo, poškodbami zaradi zmrzali, toplotnim oksidativnim in sušnim stresom ter UV-B sevanjem (Strobel in Kuc, 1995; Clarke in sod., 2010; Liu in sod., 2013; Jayakanan in sod., 2013; Sibozza in sod., 2014; Martel in Qaderi, 2016; Zanelli in sod., 2022). Težke kovine so ene izmed bolj proučevanih stresnih dejavnikov rastlin, kjer je bila dokazana zaščitna vloga SA, med drugim je tretiranje s SA povzročilo toleranco proti toksičnosti bakra v kumarah in tobaku (Strobel in Kuc, 1995), zmanjšalo škodljive učinke svinca in živega srebra v rižu (Mishra in Choudhuri, 1999) ter zmanjšalo toksičnost kadmija v kalčkih ječmena (Metwally in sod., 2003), ki je eden od najbolj problematičnih onesnaževal tal in lahko povzroči motnje v rastlinskih fizioloških procesih, preko hrane pa ga vnesemo v svoje telo tudi ljudje. SA je odgovorna tudi za zmanjševanje sušnega stresa, kar so v svoji raziskavi potrdili tudi Zanelli in sod. (2022). V odziv na abiotične dejavnike navadno rastlina prek sintezne poti SA poveča učinkovitost antioksidantnega sistema in niža raven kisikovih reaktivnih spojin (ROS), ki nastajajo v stresnih razmerah. Te povzročajo poškodbe lipidov, beljakovin in nukleinskih kislin. (Hayat in Ahmad, 2007). Tudi Strobel in Kuc (1995) sta poročala o vplivu eksogeno dodane SA na ublažitev oksidativnega stresa, ki nastane ob uporabi herbicida parakvata. Ugotovljeno je bilo tudi, da je prisotnost SA začasno zmanjšala aktivnost encima katalaze in povečala raven vodikovega peroksida, ki ima pomembno vlogo pri zagotavljanju SAR in odzivu rastline proti oksidativnemu stresu (Janda in sod., 2007). SA izboljša tudi aktivnost nekaterih drugih encimov, ki so pomembni v fenilpropanoidni poti, sintezni poti fenolov, kot sta PAL, halkan sintaza/halkon izomeraza (CHS/CHI) ter poveča vsebnosti nekaterih flavonoidov, ki delujejo kot čistilci ROS (van Lith in Ameer, 2016; Gačnik in sod., 2021b). Povečana toleranca na oksidativni stres rastlin vpliva tudi

na interakcije z drugimi organizmi, saj lahko SA povzroči lokalne in sistemske obrambne mehanizme rastline (Filgueiras in sod., 2019).

Na biotski stres, ki ga povzročajo škodljivci in patogeni, se rastline odzovejo z različnimi obrambnimi mehanizmi, ki se prav tako odražajo v različnih genetskih in fizioloških spremembah v ali na rastlini. Nekatere rastline se odzovejo na okužbo s patogeni s hipersenzitivnim odzivom (HR) oziroma preventivno nadzorovano celično smrtjo, kar lahko vodi do pridobljene odpornosti ob poznejši okužbi. Pridobljena odpornost je lahko lokalna (LAR) in jo zaznamo v bližini lezij ali sistemski (SAR), katero zaznamo v neokuženih delih rastline (Raskin, 1992). Raziskave so pokazale, da ima kopičenje SA ključno vlogo pri vzpostavljanju SAR v rastlini in povečanju proteinov, ki so povezani s patogenezno (PR proteini) (Schlösser 1999, Shah in Zeier, 2013). V zagotavljanju SAR pa ni pomembna samo SA, temveč tudi njen derivat MeSA, ki predstavlja eno glavnih signalnih molekul SAR in lahko zaradi svoje hlapne narave hitro posreduje drugim, oddaljenim tkivom signale za vzpostavitev obrambnih mehanizmov v oddaljenih tkivih, ki niso okužena. Aktivacija SAR zahteva kopičenje ustrezne ravni SA in MeSA, ki jo uravnava SA metiltransferaza in MeSA esteraza ter optimalno komunikacijo med listi, ki razvijajo LAR in listi, ki so neokuženi. (Chen in sod., 2019).

4.2 SEKUNDARNI UČINKI SA

Indukcija sintezne poti SA imam za rastlino lahko več učinkov, ki se odražajo v različnih morfoloških in fizioloških spremembah rastline, ki lahko posredno vplivajo na škodljive organizme. SA pa ima pri aplikaciji salicilatov na rastline lahko tudi direktni vpliv na nekatere povzročitelje bolezni. Oboje opredeljujemo v sekundarni učinek SA (Filgueiras in sod., 2019).

SA je ena izmed najpomembnejših fenolnih spojin, saj ključno vpliva na vzpostavitev obrambnih mehanizmov v rastlini pred patogeni in škodljivci (Raskin, 1992; Vlot in sod., 2009; Klessig in sod., 2018). Znanstveniki zaradi te lastnosti že dlje raziskujejo možnosti uporabe SA v varstvu rastlin, in sicer najbolj raziskujejo sledeča področja: (1) eksogena uporaba različnih elicitorjev, ki inducirajo sintezno pot SA in vodijo v povečanje vsebnosti SA v rastlini ter zagotavljajo posredno varstvo rastlin z vzpostavitvijo SAR; (2) eksogena uporaba SA in njenih derivatov za direktno zatiranje škodljivih organizmov, (3) genski inženiring s spreminjanjem izražanja genov za obrambo rastlin, ki selektivno aktivirajo obrambne poti SA; (4) eksogena uporaba salicilatov (SA, MeSA, ASA,...) za privabljanje naravnih sovražnikov (Filgueiras in sod., 2019).

Prisotnost SA v rastlini ima neposredno vlogo pri posredovanju interakcij med rastlino, patogeni, in škodljivci. Indukcija biosintezne poti SA lahko sproži obrambne mehanizme, kar vodi v sintezo proteinov PR in vzpostavitev SAR, kar ima lahko negativne posledice za druge organizme, ne glede na način indukcije biosintezne poti SA (Dempsey in sod., 2011; Klessig in sod., 2018; Filgueiras in sod., 2019). Ta je lahko inducirana z abiotskim in biotskim stresom ali pa je posledica eksogeno dodane SA. Dandanes je na voljo že kar nekaj študij, ki preučujejo vplive eksogeno dodane SA in njenih derivatov na zatiranje škodljivih organizmov. Predvsem se veliko preučuje vplive SA in njenih derivatov na zatiranje bolezni na kmetijsko pomembnih rastlinah (Joyce in sod., 2001; Yao in Tian, 2005; Babalar in sod., 2007; Halim in sod., 2007; Abbasi in sod., 2019; Gačnik in sod., 2019), manj pa je raziskav, ki bi preučevale vpliv bodisi naravno prisotne SA v rastlinah, bodisi eksogeno dodane SA na zatiranje škodljivcev.

Med drugim so ugotovili, da tretiranje s SA proti krompirjevemu virusu X (PVX) sproži metabolni odziv, ki poveča odpornost na okužbo na paradižniku in okužbo za nekaj časa zakasni (Falcioni in sod., 2014), direktno zatira rast micelija glive plodove monilije (*Monilinia fructicola*) in kalitev spor in vitro kar znatno zmanjša premer lezij na plodovih češenj (Yao in Tian, 2005). Izkazalo pa se je, da je učinkovitost induciranja odpornosti pri plodovih češenj, ki so bili tretirani s SA pred obiranjem boljša kot pri plodovih tretiranih po obiranju. SA zavira tudi antraknozo, ki jo povzroča gliva *Colletotrichum gleosporioides* Penz. na mangu (Joyce in sod., 2001), kjer so ugotovili, da koncentracija 2000 mg SA l⁻¹ znatno zmanjša pojav bolezni. Ugotovljeno je bilo tudi, da je SA pomembna spojina, ki je potrebna za osnovno zaščito krompirja pred krompirjevo plesnijo (*Phytophthora infestans* var. *phaseoli* (Thaxt.) Leonian), saj se je pokazala drastično povečana rast glive v transgenem krompirju, ki ne more kopičiti salicilne kisline (Halim in sod., 2007). Gačnik in sod. (2019) so *in vitro* preučevali vpliv SA in MeSA na rast micelija različnih gliv (*Monilinia fructicola*, *Monilinia laxa* (Aderh. & Ruhland) Honey, *Gnomoniopsis smithogilvyi* L.A. Shuttlew., E.C.Y. Liew & D.I. Guest) in ugotovili, da sta obe raztopini zaustavili njihovo rast. Poleg tega so preučevali *in vivo* vpliv SA in MeSA na okužbo jabolok z glivo *Monilinia laxa* in ugotovili, da je imela MeSA najboljši učinek pri zmanjšanju nekroz. Na drugi strani so nekateri poročali o neučinkovitosti SA pri preventivnem zatiranju sive plesni (*Botrytis cinerea*) na plodovih breskev 5 dni po inokulaciji, kjer je bila uporabljena le 0,5 mM raztopina SA. Z dodatkom antagonista kvasovk *Rhodotorula glutinis* (Fresen.) F.C. Harrison jim je uspelo znatno zmanjšati intenzivnost okužbe (Zhang in sod., 2008). Da Rocha Neto in sod. (2016) so primer-

jali preventivni, kurativni in eradikativni način 2-minutnega tretiranja z 2,5 mM SA, kjer je eradikativno dodana SA 100 % inhibirala modro plesen (*Penicillium expansum* Link), medtem ko 2-minutno potapljanje v raztopino SA ni imelo preventivnega in kurativnega učinka po 4 in 10 dneh po inokulaciji. Wang in sod. (2011) po drugi strani poročajo o preventivni uporabi SA, ki je zavirala okužbo in zmanjšala premer lezije *B. cinerea* v plodovih paradižnika, ki so bili 15 minut tretirani s 5 mM raztopino SA.

SA vpliva tudi na škodljivce, kot je kapusov belin (*Pieris brassicae* [L., 1758]), kjer so opazili, da SA regulira odziv listov repnjakovca *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyhn. na odlaganje jajčec in na poznejše prehranjevanje gosenic (Lortzing in sod., 2019). Njen derivat MeSA pa naj bi z eksogenim tretiranjem repnjakovca odvrnil kapusovega belina od odlaganja jajčec (Groux in sod., 2014). Z eksogeno uporabo SA je mogoče učinkovito zatreti južno plodovrtno (*Helicoverpa armigera* Hubner, [1808]) na arašidih (War in sod., 2015), paradižnikovega molja (*Tuta absoluta* [Meyrick, 1817]) in navadno pršico (*Tetranychus urticae* Koch, 1836) na paradižniku (Pulga in sod., 2020).

SA lahko poleg neposrednega zatiranja okužbe s patogeni povzroči tudi njen posredni sekundarni učinek na druge organizme (Filgueiras in sod., 2019). S tem vpliva na posredne interakcije med patogeni in škodljivci. Vpliv SA na interakcije lahko poteka v obe smeri: patogen-škodljivec in škodljivec-patogen. Eden od zgledov takšne interakcije je hranjenje gosenic vrste *Helicoverpa stombleri* (Okumura and Bauer, 1969) na listih paradižnika, ki inducira sintezo pot SA, kar sproži obrambno reakcijo in vpliva na zmanjšanje okužbe z bakterijo *Pseudomonas syringae* van Hall (Stout in sod., 1999).

4.3 TERCIARNI UČINKI SA

Vpliv SA na privabljanje in vedenje naravnih sovražnikov škodljivih organizmov lahko opredelimo kot terciarni vpliv SA v ekosistemu. Naravni sovražniki so obsežna skupina organizmov, ki se uporabljajo v biotičnem varstvu rastlin za zatiranje škodljivih organizmov na številnih rastlinskih vrstah. Med naravne sovražnike na splošno štejemo plenilce, parazitoide in entomopatogene ogorčice, glive, bakterije in viruse (Hajek in Eilenberg, 2018; Trdan in sod., 2020). V Sloveniji je uporaba predstavnikov prvih treh skupin pravno določena s Pravilnikom o biotičnem varstvu rastlin (Uradni list RS, št. 45/06) in zajema 35 domorodnih ter 78 tujerodnih vrst.

Rastlinski obrambni sistemi lahko delujejo neposredno proti herbivorom in patogenom in s sproščanjem toksinov odvrčajo škodljive organizme od njihovega prehranjevanja. Te obrambne reakcije pa lahko posredno

povzročijo sproščanje hlapnih komponent, ki privabljajo naravne sovražnike rastlinskih škodljivih organizmov (van Poecke in Dicke, 2002; De Boer in Dicke, 2004). Te, tako imenovane tritrofne interakcije med rastlinami, herbivori in njihovimi naravnimi sovražniki, so pogojene s stimulacijo obrambnih poti, ki so lahko izzvane zaradi rastlinojedstva, komunikacije med rastlinami ali uporabe kemičnih sredstev, ki delujejo kot elicitorji obrambnega odziva rastline (Filgueiras in sod., 2016). Ena od pomembnih spojin pri teh tritrofičnih interakcijah je SA, ki pomembno vpliva na obrambni sistem rastlin, znano pa je tudi, da deluje kot atraktant za naravne sovražnike (van Poecke in Dicke, 2002).

Naravni sovražniki se odzivajo na različne hlapne spojine, ki jih rastline sproščajo v okolje ob napadu herbivorov ter tako locirajo svoje gostitelje. Vloga SA oziroma njenega hlapnega derivata MeSA se že dolgo povezuje z naravnimi sovražniki, ki plenijo ali zajedajo škodljive organizme nad tlemi (De Moraes in sod., 1998; Filgueiras in sod., 2019). Številne rastlinske vrste sproščajo MeSA kot sestavino hlapnih mešanec ob napadu herbivorov ali ob okužbi. MeSA med drugimi rastlinami sproščajo fižol, kumare in paradižnik ob napadu navadne pršice (*Tetranychus urticae*) (Dicke in sod., 1990; Dicke in sod., 1998), zelje ob napadu kapusovega belina (*Pieris brassicae*) (Gerviliet in sod., 1997) in hmelj ob napadu hmeljeve uši (*Phorodon humuli* [Schrank, 1801]) (Campbell in sod., 1993). V kar nekaj študijah se je izkazalo, da MeSA deluje kot atraktant za številne naravne sovražnike, predvsem na plenilce in parazitoide. Z zaznavanjem MeSA najdejo svojega gostitelja med drugimi tančičarica *Chrysopa nigricornis* Burmeister, 1839 (Mallinger in sod., 2011), plenilska pršica *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, 1957 (De Boer in Dicke, 2004) in entomopatogena ogorčica *Steinernema diaprepesi* Nguyen in Duncan, 2002 (Filgueiras in sod., 2016). Vse več se raziskuje vpliv MeSA na naravne sovražnike škodljivih organizmov tudi v koreninah oz. talnih organih rastlin, saj le-ta še ni dobro raziskan. Znano je, da je stimulacija obrambe nadzemskih delov rastlin lahko povezana s podzemnimi deli, kar so dokazali v študiji Filgueiras in sod. (2016), kjer so z eksogeno uporabo MeSA v nadzemnih delih citrusov privabili entomopatogene ogorčice v podzemne dele. Dodatno je uporaba MeSA povzročila izločanje še ene hlapne spojine – limonena, ki prav tako privablja entomopatogene ogorčice.

Uporaba SA in njenih derivatov za privabljanje naravnih sovražnikov za zatiranje škodljivih organizmov, je eden od perspektivnih, okolju prijaznih načinov varstva rastlin, ki je mogoč predvsem z uporabo vab, ki sproščajo hlapne snovi, kot je MeSA (Filgueiras in sod., 2019). Vseeno pa privabljanje naravnih sovražnikov s hlapnimi spojinami, kot način varstva rastlin pred škodljivci, po-

trebuje še več raziskav. Vsesplošna in časovno neomejena uporaba takšnega načina varstva rastlin, bi namreč lahko povzročila več škode, kot koristi. Potrebno je upoštevati čas uporabe oziroma fenologijo ter relativno gostoto populacije škodljivcev, saj lahko naravni sovražniki na dolgoročno sproščanje privabilnih signalov odreagirajo negativno, če jim niso zagotovljene ustrezne razmere za prehranjevanje, saj se le ti lahko naučijo odreagirati na za njih zavajajoče signale (Hajek in Eilenberg, 2018; Filgueiras in sod., 2019).

5 ZAKLJUČEK

Dandanes se kmetijstvo sooča s pomembnim izzivom, kako pridelati dovolj kakovostne hrane za hitro rastočo svetovno prebivalstvo ob vseh spreminjajočih se okoljskih dejavnikih. Ključna naloga je izboljšanje odpornosti gojenih rastlin na stres, izboljšanje produktivnosti in kakovosti pridelka. Zaradi negativnih vplivov sintetičnih sredstev za varstvo rastlin na okolje, je nujno, da se jih poskuša zamenjati z alternativnimi načini varovanja rastlin, kot je uporaba naravnih rastlinskih spojin. Uporaba SA in njenih derivatov lahko izboljša produktivnost rastlinske pridelave in hkrati ohranja kakovost pridelka ali jo celo pri nekaterih gojenih vrstah izboljša. Vendar pa je še vedno nekaj odprtih vprašanj, na katera je treba odgovoriti, preden se lahko salicilate na odgovoren način priporoči za splošno uporabo, zlasti na polju oziroma v nasadih. Potrebno je poznati učinke obravnavanj s salicilati in kakšen je njihov vpliv na okolje. SA in MeSA sta eni ključnih molekul za obrambni sistem rastlin, predvsem za hitro prilagoditev rastlin na abiotične in biotične stresne dejavnike, kar povzroča različne spremembe v rastlinah, okolju in interakcijah v okolju. V tem članku smo predstavili pomembnejše derivate SA in opisali ter razdelili učinke salicilatov v okolju na primarne, sekundarne in terciarne, kar nam je dalo širši vpogled na potencialno uporabo SA in njenih derivatov v pridelavi hrane in varstvu rastlin pred škodljivimi organizmi in pri prilagajanju različnim okoljskim dejavnikom. Na splošno so učinki SA na primarni ravni, predvsem učinki eksogene dodane SA vzpodbudni in bi lahko pomenili dobro iztočnico v prihodnosti za zamenjavo okolju škodljivih sintetičnih sredstev, saj salicilati največkrat pripomorejo k povečani odpornosti na različne stresne dejavnike, prav tako pa pripomorejo k izboljšanju kakovosti in produktivnosti pomembnejših gojenih rastlin. Sekundarna raven učinkov SA v okolju predstavlja učinke na škodljive organizme zaradi direktnega delovanja SA in posrednih učinkov SA, ki nastanejo zaradi morfoloških in fizioloških sprememb, ko se rastlina prilagaja stresnim dejavnikom. Tudi tu se v večini primerov kažejo vzpodbudni rezulta-

ti. Rastline posredno po napadu škodljivega organizma sproščajo hlapne snovi, ki privabljajo naravne sovražnike rastlinskih škodljivcev, predvsem kot hlapni derivati SA - MeSA. Narejenih je bilo že kar nekaj raziskav, kjer so proučevali na katere organizme MeSA deluje kot atraktant. Potrebno pa bi se bilo osredotočiti še bolj specifično na ustrezen čas aplikacije s salicilati, saj je pomembno vedeti, kdaj bi bila uporaba MeSA kot atraktanta smotrna in pri kakšni številčnosti škodljivcev, saj lahko naravni sovražniki na dolgoročno sproščanje signalov odreagirajo negativno, če jim niso zagotovljene ustrezne razmere za prehranjevanje.

6 REFERENCE

- Abbasi, P. A., Ali, S., Braun, G., Bevis, E., & Fillmore, S. (2019). Reducing apple scab and frog eye or black rot infections with salicylic acid or its analogue on field-established apple trees. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 41(3), 345-354. <https://doi.org/10.1080/07060661.2019.1610070>
- Babalar, M., Asghari, M., Talaei, A., & Khosroshahi, A. (2007). Effect of pre- and postharvest salicylic acid treatment on ethylene production, fungal decay and overall quality of Selva strawberry fruit. *Food Chemistry*, 105(2), 449-453. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.03.021>
- Bektas, Y., & Eulgem, T. (2015). Synthetic plant defense elicitors. *Frontiers in Plant Science*, 5, 804. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00804>
- Bezemer, T. M., Wagenaar, R., Van Dam, N. M., & Wäckers, F. L. (2003). Interactions between above- and belowground insect herbivores as mediated by the plant defense system. *Oikos*, 101(3), 555-562. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12424.x>
- B Blanch, G. P., Gómez-Jiménez, M. C., & Del Castillo, M. L. R. (2020). Exogenous salicylic acid improves phenolic content and antioxidant activity in table grapes. *Plant Foods for Human Nutrition*, 75(2), 177-183. <https://doi.org/10.1007/s11130-019-00793-z>
- De Boer, J. G., & Dicke, M. (2004). The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(2), 255-271. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000017976.60630.8c>
- Campbell, C. A. M., Pettersson, J., Pickett, J. A., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (1993). Spring migration of damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Homoptera, Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *Journal of Chemical Ecology*, 19(7), 1569-1576. <https://doi.org/10.1007/BF00984897>
- Chen, L., Wang, W. S., Wang, T., Meng, X. F., Chen, T. T., Huang, X. X., ... & Hou, B. K. (2019). Methyl salicylate glucosylation regulates plant defense signaling and systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 180(4), 2167-2181. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00091>
- Clarke, S. M., Mur, L. A., Wood, J. E., & Scott, I. M. (2004). Salicylic acid dependent signaling promotes basal thermotolerance but is not essential for acquired thermotolerance

- in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 38(3), 432-447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02054.x>
- da Rocha Neto, A. C., Luiz, C., Maraschin, M., & Di Piero, R. M. (2016). Efficacy of salicylic acid to reduce *Penicillium expansum* inoculum and preserve apple fruits. *International Journal of Food Microbiology*, 221, 54-60. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.01.007>
- Dempsey, D. M. A., & Klessig, D. F. (2012). SOS—too many signals for systemic acquired resistance?. *Trends in Plant Science*, 17(9), 538-545. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.05.011>
- Dempsey, D. M. A., Vlot, A. C., Wildermuth, M. C., & Klessig, D. F. (2011). Salicylic acid biosynthesis and metabolism. *The Arabidopsis book/American Society of Plant Biologists*, 9. <https://doi.org/10.1199/tab.0156>
- Dicke, M., Sabelis, M. W., Takabayashi, J., Bruin, J., & Posthumus, M. A. (1990). Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology*, 16(11), 3091-3118. <https://doi.org/10.1007/BF00979614>
- Dicke, M., Takabayashi, J., Posthumus, M. A., Schütte, C., & Krips, O. E. (1998). Plant—phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & Applied Acarology*, 22(6), 311-333. <https://doi.org/10.1023/A:1024528507803>
- Dieryckx, C., Gaudin, V., Dupuy, J. W., Bonneau, M., Girard, V., & Job, D. (2015). Beyond plant defense: insights on the potential of salicylic and methylsalicylic acid to contain growth of the phytopathogen *Botrytis cinerea*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 859. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00859>
- Durner, J., Shah, J., & Klessig, D. F. (1997). Salicylic acid and disease resistance in plants. *Trends in Plant Science*, 2(7), 266-274. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)86349-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)86349-2)
- Falcioni, T., Ferrio, J. P., Del Cueto, A. I., Giné, J., Achón, M. Á., & Medina, V. (2014). Effect of salicylic acid treatment on tomato plant physiology and tolerance to potato virus X infection. *European Journal of Plant Pathology*, 138(2), 331-345. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0333-1>
- 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. <https://doi.org/10.3390/ijms20235851>
- Filgueiras, C. C., Willett, D. S., Junior, A. M., Pareja, M., Borai, F. E., Dickson, D. W., ... & Duncan, L. W. (2016). Stimulation of the salicylic acid pathway aboveground recruits entomopathogenic nematodes belowground. *PloS One*, 11(5), e0154712. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154712>
- Forouhar, F., Yang, Y., Kumar, D., Chen, Y., Fridman, E., Park, S. W., ... & Tong, L. (2005). Structural and biochemical studies identify tobacco SABP2 as a methyl salicylate esterase and implicate it in plant innate immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5), 1773-1778. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409227102>
- Gačnik, S., Munda, A., & Petkovšek, M. M. (2019). Effect of salicylic and methyl-salicylic acid on mycelial growth of different fungi and on infection of apple fruits with *Monilinia laxa*. *Zbornik predavanj in referatov, 14. slovensko posveto-*
- vanje o varstvu rastlin z mednarodno udeležbo, 5.-6. marec 2019, Maribor, Slovenija*, 513-518.
- Gačnik, S., Veberič, R., Hudina, M., Koron, D., & Mikulič-Petkovšek, M. (2021). Salicylate treatment affects fruit quality and also alters the composition of metabolites in strawberries. *Horticulturae*, 7(10), 400. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7100400>
- Gacnik, S., Veberič, R., Hudina, M., Marinovic, S., Halbwirth, H., & Mikulič-Petkovšek, M. (2021). Salicylic and methyl salicylic acid affect quality and phenolic profile of apple fruits three weeks before the harvest. *Plants*, 10(9), 1807. <https://doi.org/10.3390/plants10091807>
- Gačnik, S., Veberič, R., Marinović, S., Halbwirth, H., & Mikulič-Petkovšek, M. (2021). Effect of pre-harvest treatments with salicylic and methyl salicylic acid on the chemical profile and activity of some phenylpropanoid pathway related enzymes in apple leaves. *Scientia Horticulturae*, 277, 109794. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109794>
- Ghasemzadeh, A., Jaafar, H. Z., & Karimi, E. (2012). Involvement of salicylic acid on antioxidant and anticancer properties, anthocyanin production and chalcone synthase activity in ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) varieties. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(11), 14828-14844. <https://doi.org/10.3390/ijms131114828>
- Geervliet, J. B., Posthumus, M. A., Vet, L. E., & Dicke, M. (1997). Comparative analysis of headspace volatiles from different caterpillar-infested or uninfested food plants of *Pieris* species. *Journal of Chemical Ecology*, 23(12), 2935-2954. <https://doi.org/10.1023/A:1022583515142>
- Giménez, M. J., Serrano, M., Valverde, J. M., Martínez-Romero, D., Castillo, S., Valero, D., & Guillen, F. (2017). Preharvest salicylic acid and acetylsalicylic acid treatments preserve quality and enhance antioxidant systems during postharvest storage of sweet cherry cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97(4), 1220-1228. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7853>
- Groux, R., Hilfiker, O., Gouhier-Darimont, C., Peñaflor, M. F. G. V., Erb, M., & Reymond, P. (2014). Role of methyl salicylate on oviposition deterrence in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Chemical Ecology*, 40(7), 754-759. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0470-9>
- Hajek, A. E., & Eilenberg, J. (2018). *Natural enemies: an introduction to biological control*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781107280267>
- Halim, V. A., Eschen-Lippold, L., Altmann, S., Birschwilks, M., Scheel, D., & Rosahl, S. (2007). Salicylic acid is important for basal defense of *Solanum tuberosum* against *Phytophthora infestans*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 20(11), 1346-1352. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-11-1346>
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M., & Ahmad, A. (2010). Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 68(1), 14-25. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.08.005>
- Hayat, S., Ali, B., & Ahmad, A. (2007). Salicylic acid: biosynthesis, metabolism and physiological role in plants. In *Salicylic acid: A plant hormone* (pp. 1-14). Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/1-4020-5184-0>
- Huang, R. H., Liu, J. H., Lu, Y. M., & Xia, R. X. (2008). Effect of salicylic acid on the antioxidant system in the pulp of

- 'Cara' navel orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) at different storage temperatures. *Postharvest Biology and Technology*, 47(2), 168-175. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2007.06.018>
- Janda, T., Horváth, E., Szalai, G., & Paldi, E. (2007). Role of salicylic acid in the induction of abiotic stress tolerance. In *Salicylic acid: A plant hormone* (pp. 91-150). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/1-4020-5184-0_5
- Janda, T., Szalai, G., & Pál, M. (2020). Salicylic acid signalling in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(7), 2655. <https://doi.org/10.3390/ijms21072655>
- Jayakannan, M., Bose, J., Babourina, O., Rengel, Z., & Shabala, S. (2013). Salicylic acid improves salinity tolerance in *Arabidopsis* by restoring membrane potential and preventing salt-induced K⁺ loss via a GORK channel. *Journal of Experimental Botany*, 64(8), 2255-2268. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert085>
- Joyce, D. C., Wearing, H., Coates, L., & Terry, L. (2001). Effects of phosphonate and salicylic acid treatments on anthracnose disease development and ripening of 'Kensington Pride' mango fruit. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41(6), 805-813. <https://doi.org/10.1071/EA99104>
- Klessig, D. F., Choi, H. W., & Dempsey, D. M. A. (2018). Systemic acquired resistance and salicylic acid: past, present, and future. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(9), 871-888. <https://doi.org/10.1094/MPMI-03-18-0067-CR>
- Klessig, D. F., & Malamy, J. (1994). The salicylic acid signal in plants. *Plant Molecular Biology*, 26(5), 1439-1458. <https://doi.org/10.1007/BF00016484>
- Kumar, D. (2014). Salicylic acid signaling in disease resistance. *Plant Science*, 228, 127-134. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.04.014>
- Lefevre, H., Bauters, L., & Gheysen, G. (2020). Salicylic acid biosynthesis in plants. *Frontiers in Plant Science*, 11, 338. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00338>
- van Lith, R., & Ameer, G. A. (2016). Antioxidant polymers as biomaterial. In *Oxidative Stress and Biomaterials* (pp. 251-296). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803269-5.00010-3>
- Liu, P., Xu, Z. S., Pan-Pan, L., Hu, D., Chen, M., Li, L. C., & Ma, Y. Z. (2013). A wheat PI4K gene whose product possesses threonine autophosphorylation activity confers tolerance to drought and salt in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 64(10), 2915-2927. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert133>
- Lortzing, V., Oberländer, J., Lortzing, T., Tohge, T., Steppuhn, A., Kunze, R., & Hilker, M. (2019). Insect egg deposition renders plant defence against hatching larvae more effective in a salicylic acid-dependent manner. *Plant, Cell & Environment*, 42(3), 1019-1032. <https://doi.org/10.1111/pce.13447>
- Mallinger, R. E., Hogg, D. B., & Gratton, C. (2011). Methyl salicylate attracts natural enemies and reduces populations of soybean aphids (Hemiptera: Aphididae) in soybean agroecosystems. *Journal of Economic Entomology*, 104(1), 115-124. <https://doi.org/10.1603/EC10253>
- Martínez-Esplá, A., Serrano, M., Valero, D., Martínez-Romero, D., Castillo, S., & Zapata, P. J. (2017). Enhancement of antioxidant systems and storability of two plum cultivars by preharvest treatments with salicylates. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(9), 1911. <https://doi.org/10.3390/ijms18091911>
- Martínez-Esplá, A., Zapata, P. J., Valero, D., Martínez-Romero, D., Díaz-Mula, H. M., & Serrano, M. (2018). Preharvest treatments with salicylates enhance nutrient and antioxidant compounds in plum at harvest and after storage. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 98(7), 2742-2750. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8770>
- Martel, A. B., & Qaderi, M. M. (2016). Does salicylic acid mitigate the adverse effects of temperature and ultraviolet-B radiation on pea (*Pisum sativum*) plants? *Environmental and Experimental Botany*, 122, 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.002>
- Metwally, A., Finkemeier, I., Georgi, M., & Dietz, K. J. (2003). Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiology*, 132(1), 272-281. <https://doi.org/10.1104/pp.102.018457>
- Mishra, A., & Choudhuri, M. A. (1999). Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice. *Biologia Plantarum*, 42(3), 409-415. <https://doi.org/10.1023/A:1002469303670>
- De Moraes, C. M., Lewis, W. J., Pare, P. W., Alborn, H. T., & Tumlinson, J. H. (1998). Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393(6685), 570-573. <https://doi.org/10.1038/31219>
- Nirupama, P., Gol, N. B., & Rao, T. R. (2010). Effect of post harvest treatments on physicochemical characteristics and shelf life of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruits during storage. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 9(5), 470-479.
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.1147113>
- Paterson, J. R., Baxter, G., Dreyer, J. S., Halket, J. M., Flynn, R., & Lawrence, J. R. (2008). Salicylic acid sans aspirin in animals and man: persistence in fasting and biosynthesis from benzoic acid. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(24), 11648-11652. <https://doi.org/10.1021/jf800974z>
- Pravilnikom o biotičnem varstvu rastlin. Ur. l. RS št. 45/06
- Pulga, P. S., Henshel, J. M., Resende, J. T. V. D., Zeist, A. R., Moreira, A. F. P., Gabriel, A., ... & Gonçalves, L. S. A. (2020). Salicylic acid treatments induce resistance to *Tuta absoluta* and *Tetranychus urticae* on tomato plants. *Horticultura Brasileira*, 38, 288-294. <https://doi.org/10.1590/s0102-053620200308>
- Raskin, I. (1992). Salicylate, a new plant hormone. *Plant Physiology*, 99(3), 799. <https://doi.org/10.1104/pp.99.3.799>
- Schlösser, E. (1999). Učinkovitost in omejitve pri izrabi sistemsko aktivirane odpornosti (SAR) proti rastlinskim patogenom. *Zb Pred Ref 4 Slov posvetovanje o varstvu Rastl*, 3.-4. marec 1999, Portorož, Slov.: 1-6.
- Shah, J. (2003). The salicylic acid loop in plant defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(4), 365-371. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00058-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00058-X)
- Shah, J., & Zeier, J. (2013). Long-distance communication and signal amplification in systemic acquired resistance. *Frontiers in Plant Science*, 4, 30. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00030>

- Shulaev, V., Silverman, P., & Raskin, I. (1997). Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 385(6618), 718-721. <https://doi.org/10.1038/385718a0>
- Siboza, X. I., Bertling, I., & Odindo, A. O. (2014). Salicylic acid and methyl jasmonate improve chilling tolerance in cold-stored lemon fruit (*Citrus limon*). *Journal of Plant Physiology*, 171(18), 1722-1731. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.05.012>
- Stella de Freitas, T. F., Stout, M. J., & Sant'Ana, J. (2019). Effects of exogenous methyl jasmonate and salicylic acid on rice resistance to *Oebalus pugnax*. *Pest Management Science*, 75(3), 744-752. <https://doi.org/10.1002/ps.5174>
- Stout, M. J., Fidantsef, A. L., Duffey, S. S., & Bostock, R. M. (1999). Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 54(3-4), 115-130. <https://doi.org/10.1006/pmpp.1998.0193>
- Strobel, N. E., & Kuc, J. A. (1995). Chemical and biological inducers of systemic resistance to pathogens protect cucumber and tobacco plants from damage caused by paraquat and cupric chloride. *Phytopathology (USA)*. <https://doi.org/10.1094/Phyto-85-1306>
- Tareen, M. J., Abbasi, N. A., & Hafiz, I. A. (2012). Effect of salicylic acid treatments on storage life of peach fruits cv. 'Flordaking'. *Pakistan Journal of Botany*, 44(1), 119-124.
- Trdan, S., Valič, N., Jerman, J., Ban, D., & Žnidarčič, D. (2004). Efficacy of three natural chemicals to reduce the damage of *Erysiphe cichoracearum* on chicory in two meteorologically different growing seasons. *Journal of Phytopathology*, 152(10), 567-574. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2004.00897.x>
- Trdan, S., Žnidarčič, D., Vidrih, M., & Kač, M. (2008). Three natural substances for use against *Alternaria cichorii* on selected varieties of endive: antifungal agents, plant strengtheners, or foliar fertilizers?. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115(2), 63-68. <https://doi.org/10.1007/BF03356240>
- Trdan, S., Laznik, Ž., & Bohinc, T. (2020). Thirty years of research and professional work in the field of biological control (predators, parasitoids, entomopathogenic and parasitic nematodes) in Slovenia: a review. *Applied Sciences*, 10(21), 7468. <https://doi.org/10.3390/app10217468>
- Valverde, J. M., Giménez, M. J., Guillen, F., Valero, D., Martínez-Romero, D., & Serrano, M. (2015). Methyl salicylate treatments of sweet cherry trees increase antioxidant systems in fruit at harvest and during storage. *Postharvest Biology and Technology*, 109, 106-113. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2015.06.011>
- van Poecke, R. M., & Dicke, M. (2002). Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. *Journal of Experimental Botany*, 53(375), 1793-1799. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf022>
- Vlot, A. C., Dempsey, D. M. A., & Klessig, D. F. (2009). Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47, 177-206. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202>
- Wang, L., & Li, S. (2008). Role of salicylic acid in postharvest physiology. *Fresh Produce*, 2(1), 1-5.
- Wang, Y. Y., Li, B. Q., Qin, G. Z., Li, L., & Tian, S. P. (2011). Defense response of tomato fruit at different maturity stages to salicylic acid and ethephon. *Scientia Horticulturae*, 129(2), 183-188. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.021>
- Wang, Z., Ma, L., Zhang, X., Xu, L., Cao, J., & Jiang, W. (2015). The effect of exogenous salicylic acid on antioxidant activity, bioactive compounds and antioxidant system in apricot fruit. *Scientia Horticulturae*, 181, 113-120. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.055>
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2015). Induced resistance to *Helicoverpa armigera* through exogenous application of jasmonic acid and salicylic acid in groundnut, *Arachis hypogaea*. *Pest Management Science*, 71(1), 72-82. <https://doi.org/10.1002/ps.3764>
- Wildermuth, M. C., Dewdney, J., Wu, G., & Ausubel, F. M. (2001). Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature*, 414(6863), 562-565. <https://doi.org/10.1038/35107108>
- Yalpani, N., León, J., Lawton, M. A., & Raskin, I. (1993). Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco. *Plant Physiology*, 103(2), 315-321. <https://doi.org/10.1104/pp.103.2.315>
- Yao, H., & Tian, S. (2005). Effects of pre-and post-harvest application of salicylic acid or methyl jasmonate on inducing disease resistance of sweet cherry fruit in storage. *Postharvest Biology and Technology*, 35(3), 253-262. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2004.09.001>
- Zanelli, B., Ocvirk, M., Jože Košir, I., Vidrih, M., Bohinc, T., & Trdan, S. (2022). Environmental parameters and fertilisers as factors affecting the salicylic acid and total polyphenol contents in sport turfgrasses. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*, 72(1), 81-91. <https://doi.org/10.1080/09064710.2021.1990390>
- Zhang, K., Halitschke, R., Yin, C., Liu, C. J., & Gan, S. S. (2013). Salicylic acid 3-hydroxylase regulates Arabidopsis leaf longevity by mediating salicylic acid catabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(36), 14807-14812. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302702110>
- Zhang, Y., & Li, X. (2019). Salicylic acid: biosynthesis, perception, and contributions to plant immunity. *Current Opinion in Plant Biology*, 50, 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.02.004>
- Zhang, H., Ma, L., Wang, L., Jiang, S., Dong, Y., & Zheng, X. (2008). Biocontrol of gray mold decay in peach fruit by integration of antagonistic yeast with salicylic acid and their effects on postharvest quality parameters. *Biological Control*, 47(1), 60-65. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.06.012>