

Elisitasi Stres Abiotik pada Kultur Jaringan Tanaman Obat untuk Produksi Metabolit Sekunder: Tinjauan Literatur

Murgayanti^{1*}, Alifiyan Anur², Zahira Shofa³

¹ Departemen Budidaya Pertanian, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran, Jatinangor, Kabupaten Sumedang, Jawa Barat, Indonesia

^{2,3} Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran, Jatinangor, Kabupaten Sumedang, Jawa Barat, Indonesia

*Corresponding author's e-mail: murgayanti@unpad.ac.id

Riwayat Artikel

Diterima: 26/07/2026

Direvisi: 20/08/2026

Diterbitkan: 01/08/2026

Kata Kunci:

Elisitasi, Kultur in Vitro, Metabolit Sekunder, Stres Abiotik, Tanaman Obat

Abstrak

Tanaman obat merupakan sumber metabolit sekunder yang bernilai penting dalam bidang farmasi, pangan fungsional, kosmetik, dan industri bahan alam. Namun, produksi senyawa tersebut sering tidak stabil karena dipengaruhi oleh faktor genetik, lingkungan, jenis organ, dan kondisi pertumbuhan. Artikel review ini bertujuan mengkaji peran elisitasi stres abiotik *in vitro* pada kultur jaringan tanaman obat dalam meningkatkan produksi metabolit sekunder melalui tinjauan respons fisiologis, biokimia, dan metabolik. Penyusunan artikel dilakukan melalui penelusuran literatur dari berbagai basis data ilmiah dengan fokus pada kultur jaringan, stres abiotik, elisitasi, dan metabolit sekunder tanaman obat. Hasil kajian menunjukkan bahwa stres abiotik seperti salinitas, stres osmotik, suhu, radiasi *ultraviolet*, logam berat, dan nanopartikel dapat memicu perubahan status air, turgor, biomassa, klorofil, dan viabilitas kultur. Respons tersebut berkaitan dengan pembentukan spesies oksigen reaktif, aktivasi enzim antioksidan, akumulasi prolin dan osmoprotektan, serta regulasi fitohormon dan jalur biosintesis metabolit sekunder. Dengan demikian, elisitasi stres abiotik *in vitro* berpotensi menjadi strategi bioteknologi untuk meningkatkan produksi metabolit sekunder tanaman obat secara lebih terkontrol dan aplikatif.

Abstract

Medicinal plants are important sources of secondary metabolites with high value in pharmaceutical, functional food, cosmetic, and natural product industries. However, the production of these compounds is often unstable because it is influenced by genetic factors, environment, plant organ, and growth conditions. This review aims to examine the role of in vitro abiotic stress elicitation in medicinal plant tissue culture for enhancing secondary metabolite production through physiological, biochemical, and metabolic responses. The article was prepared through literature analysis from scientific databases focusing on tissue culture, abiotic stress, elicitation, and secondary metabolites in medicinal plants. The review shows that abiotic stresses such as salinity, osmotic stress, temperature, ultraviolet radiation, heavy metals, and nanoparticles can induce changes in water status, turgor, biomass, chlorophyll, and culture viability. These responses are associated with the formation of reactive oxygen species, activation of antioxidant enzymes, accumulation of proline and osmoprotectants, as well as regulation of phytohormones and secondary metabolite biosynthetic pathways. Therefore, in vitro abiotic stress elicitation has potential as a biotechnological strategy to improve secondary metabolite production in medicinal plants in a more controlled and applicable manner.

Keywords:

Abiotic Stress, Elicitation, in Vitro Culture, Medical Plant, Secondary Metabolites

PENDAHULUAN

Tanaman obat merupakan sumber penting senyawa bioaktif yang banyak digunakan dalam bidang farmasi, pangan fungsional, kosmetik, dan industri berbasis bahan alam. Senyawa bioaktif tersebut sebagian besar berasal dari metabolit sekunder, yaitu kelompok

senyawa organik yang tidak berperan langsung dalam pertumbuhan primer, tetapi memiliki fungsi penting dalam adaptasi, pertahanan terhadap patogen dan herbivora, serta respons tanaman terhadap stres abiotik (Elbouzidi et al., 2025; Khan et al., 2025). Selain memiliki fungsi biologis, metabolit sekunder juga bernilai tinggi dalam bidang farmakologis dan industri karena banyak dimanfaatkan sebagai bahan obat, antioksidan, pewarna alami, dan bahan kosmetik (Lv et al., 2024; Seca & Pinto, 2019). Senyawa yang termasuk metabolit sekunder meliputi fenolik seperti flavonoid, tanin, dan asam fenolat; alkaloid seperti nikotin, kafein, dan morfin; terpenoid seperti monoterpen dan seskuiterpen; serta glikosida dan turunannya. Setiap kelompok senyawa tersebut memiliki peran spesifik dalam sistem pertahanan tanaman sekaligus memiliki aplikasi farmakologis yang berbeda (Rahmat et al., 2025; Manongko et al., 2020; Wisdayanti & Sumardi, 2025).

Produksi metabolit sekunder pada tanaman obat tidak selalu stabil. Akumulasinya dipengaruhi oleh faktor genetik, jenis organ, fase perkembangan, kondisi lingkungan, dan perlakuan *in vitro*. Pada kondisi lapang, perubahan cahaya, suhu, ketersediaan air, salinitas, nutrisi, dan tekanan lingkungan lain dapat menyebabkan variasi kandungan metabolit. Kondisi tersebut menjadi tantangan dalam penyediaan bahan baku tanaman obat yang seragam dan berkualitas. Di sisi lain, stres abiotik tidak selalu bersifat merugikan. Pada tingkat tertentu, stres abiotik dapat memicu mekanisme pertahanan tanaman melalui pembentukan *reactive oxygen species* (ROS), aktivasi enzim antioksidan, penyesuaian osmotik, dan perubahan jalur biosintesis metabolit sekunder (Muthusamy & Lee, 2023; Qaderi et al., 2023). Mekanisme ini melibatkan peningkatan aktivitas enzim antioksidan seperti *superoxide dismutase* (SOD), *catalase* (CAT), dan *peroxidase* (POD), yang berperan dalam mendetoksifikasi radikal bebas serta mendukung akumulasi senyawa fenolik dan flavonoid sebagai bagian dari sistem pertahanan tanaman (Mohagheghian et al., 2025; Rao et al., 2025). Beberapa studi menunjukkan bahwa stres abiotik dapat memodulasi distribusi dan alokasi metabolit sekunder pada jaringan tanaman, sehingga akan berpengaruh terhadap kualitas dan kuantitas senyawa bioaktif yang dihasilkan.

Kultur jaringan *in vitro* menjadi pendekatan penting untuk mempelajari dan meningkatkan produksi metabolit sekunder pada tanaman obat secara lebih terkontrol (Chandran et al., 2020; Clarissa et al., 2025). Sistem ini memungkinkan pertumbuhan sel, jaringan, atau organ tanaman dalam kondisi aseptik dan terkendali. Melalui pengaturan media, zat pengatur tumbuh, sumber karbon, cahaya, suhu, dan elisitor, kultur *in vitro* dapat digunakan untuk mengarahkan respons metabolik tanaman secara lebih terukur dibandingkan sistem lapang. Pentingnya pengaturan media dan zat pengatur tumbuh dalam sistem *in vitro* juga dinyatakan oleh Murgayanti et al., (2025) pada kultur kunyit putih (*Curcuma zedoaria*). Penelitian tersebut menunjukkan bahwa pemberian meta-topolin dan kinetin pada konsentrasi berbeda memengaruhi multiplikasi tunas, dengan 1 mg L⁻¹ meta-topolin menghasilkan jumlah tunas terbaik. Temuan ini menunjukkan bahwa sebelum elisitasi stres abiotik diterapkan, kondisi dasar kultur, terutama komposisi media dan zat pengatur tumbuh, perlu dioptimasi agar kultur memiliki pertumbuhan dan kapasitas regenerasi yang baik. Kultur kalus, suspensi sel, kultur tunas, akar adventif, dan *hairy root culture* telah banyak digunakan sebagai *platform* produksi senyawa bioaktif. Selain itu, pendekatan *in vitro* memungkinkan peneliti menguji pengaruh jenis stres, konsentrasi, waktu aplikasi, dan lama paparan terhadap respons fisiologis, biokimia, dan metabolik tanaman secara lebih konsisten.

Elisitasi merupakan salah satu strategi yang banyak digunakan untuk meningkatkan produksi metabolit sekunder dalam kultur jaringan. Dalam konteks ini, elisitor dapat berupa faktor biotik maupun abiotik yang diberikan untuk memicu respons pertahanan tanaman. Elisitasi stres abiotik *in vitro* dapat dilakukan melalui pemberian NaCl untuk salinitas, *polyethylene glycol* atau manitol untuk stres osmotik, suhu ekstrem, cahaya atau UV, logam berat, serta nanopartikel tertentu. Perlakuan tersebut dapat mengubah pertumbuhan kultur,

meningkatkan akumulasi senyawa osmoregulator seperti prolin, mengaktifkan enzim antioksidan seperti SOD, CAT, POD, dan *ascorbate peroxidase* (APX), serta meningkatkan aktivitas enzim kunci biosintesis metabolit seperti *phenylalanine ammonia-lyase* (PAL). Dengan demikian, stres abiotik yang diberikan secara terkendali dapat berfungsi sebagai sinyal untuk mengarahkan metabolisme tanaman menuju peningkatan senyawa bioaktif.

Meskipun penelitian mengenai kultur jaringan dan produksi metabolit sekunder telah berkembang, kajian yang mengintegrasikan respons fisiologis, biokimia, dan metabolik akibat elisitasi stres abiotik *in vitro* pada tanaman obat masih terbatas. Banyak studi hanya melaporkan peningkatan biomassa, total fenol, total flavonoid, atau aktivitas antioksidan, tetapi belum menjelaskan hubungan mekanistik antara jenis stres, respons pertahanan seluler, dan perubahan jalur biosintesis metabolit sekunder. Selain itu, perbandingan antarjenis kultur, konsentrasi stres, durasi paparan, dan stabilitas produksi metabolit masih belum tersintesis secara komprehensif. Kesenjangan ini penting dikaji karena keberhasilan elisitasi tidak hanya ditentukan oleh peningkatan metabolit, tetapi juga oleh keseimbangan antara pertumbuhan kultur dan aktivasi respons pertahanan tanaman. Tantangan lain yang perlu diperhatikan meliputi standardisasi metode, optimasi proses, validasi bioaktivitas, dan keterbatasan penerapan skala produksi.

Berdasarkan latar belakang tersebut, artikel review ini bertujuan untuk meninjau peran elisitasi stres abiotik *in vitro* dalam meningkatkan produksi metabolit sekunder pada kultur jaringan tanaman obat. Kajian ini difokuskan pada tiga aspek utama, yaitu respons fisiologis, respons biokimia, dan respons metabolik. Selain itu, artikel ini juga membahas jenis stres abiotik yang umum digunakan, faktor yang memengaruhi keberhasilan elisitasi, serta arah penelitian lanjutan untuk mendukung pengembangan sistem produksi metabolit sekunder yang lebih stabil, terukur, dan aplikatif.

METODE PENELITIAN

Penyusunan artikel review ini dilakukan melalui penelusuran literatur secara terstruktur menggunakan *Google Scholar*, Scopus, PubMed, dan EBSCO. Kata kunci yang digunakan meliputi “*in vitro culture*”, “*plant tissue culture*”, “*medicinal plants*”, “*secondary metabolites*”, “*abiotic stress*”, “*elicitation*”, “*physiological responses*”, “*biochemical responses*”, dan “*metabolic responses*”. Literatur yang digunakan mencakup artikel penelitian, artikel review, dan bab buku yang diterbitkan pada tahun 2016–2026.

Kriteria inklusi meliputi literatur yang membahas produksi metabolit sekunder pada tanaman obat melalui sistem kultur *in vitro*, menggunakan perlakuan stres abiotik atau elisitor abiotik, serta mengkaji respons fisiologis, biokimia, atau metabolik. Literatur yang tidak berkaitan dengan kultur *in vitro* atau tidak membahas stres abiotik dikeluarkan dari analisis, kecuali memberikan dasar teoritis yang relevan. Artikel yang memenuhi kriteria dianalisis secara deskriptif kritis untuk menyintesis informasi mengenai jenis tanaman, jenis kultur, jenis stres abiotik, kelompok metabolit sekunder, serta parameter fisiologis dan biokimia yang berperan dalam peningkatan produksi metabolit sekunder.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Stres Abiotik sebagai Pemicu Produksi Metabolit Sekunder dalam Sistem In Vitro

Stres abiotik merupakan salah satu faktor lingkungan utama yang memengaruhi pertumbuhan, perkembangan, dan aktivitas metabolik tanaman pada tingkat organ, jaringan, maupun seluler (Jeyasri et al., 2021; Yu et al., 2025). Cekaman seperti kekeringan, salinitas, suhu tinggi, dan stres osmotik dapat mengganggu homeostasis sel, menurunkan keseimbangan air, mengubah aktivitas enzim, serta memicu perubahan fisiologis dan biokimia tanaman (Lamers et al., 2020; Santos et al., 2022). Dalam konteks metabolisme sekunder, stres abiotik tidak hanya berperan sebagai faktor pembatas pertumbuhan, tetapi juga dapat bertindak sebagai

sinyal yang mengaktifkan mekanisme pertahanan dan biosintesis senyawa metabolit sekunder (Chen et al., 2022; Jan et al., 2021; Qaderi et al., 2023). Berbagai metode simulasi stres abiotik yang telah digunakan untuk memengaruhi produksi metabolit sekunder tanaman dirangkum pada Tabel 1.

Tabel 1. Metode Simulasi Stres Abiotik dan Dampaknya terhadap Metabolit Sekunder Tanaman

Jenis stres	Agen/ perlakuan	Tanaman	Metabolit yang dipengaruhi	Respons utama	Referensi
Salinitas	NaCl	<i>Centella asiatica</i>	Fenolik, flavonoid	Meningkat pada konsentrasi tertentu	(Hanifah & Purwestri, 2021)
Salinitas	NaCl	<i>Capsicum</i> spp.	Capsaicinoid, fenolik, flavonol	Respons tanaman bergantung pada konsentrasi NaCl	(Zamljen et al., 2022)
Salinitas	NaCl	<i>Gossypium</i> spp.	Flavonoid, tannin	Meningkat pada kondisi salinitas	(Wang et al., 2015)
Salinitas	NaCl	<i>Silybum marianum</i>	Alkaloid, antosianin, saponin	Beberapa metabolit meningkat	(Zahra et al., 2022)
Salinitas	NaCl	<i>Sesbania grandiflora</i>	Fenolik, flavonoid	Meningkat pada salinitas tertentu	(Nikam et al., 2024)
Salinitas	NaCl	<i>Syzygium aromaticum</i> L.	Fenolik, flavonoid	Respons fluktuatif terhadap NaCl	(Tripama et al., 2023)
Osmotik	PEG/Manitol	<i>Trigonella foenum</i>	Fenolik, flavonoid, tannin	Cekaman meningkatkan metabolit	(Hussein & Aqlan, 2011)
Osmotik	PEG/Manitol	<i>Datura inoxia</i>	Scopolamine	Produksi alkaloid meningkat	(Twaij et al., 2022)
Osmotik	PEG/Manitol	<i>Chrysanthemum morifolium</i>	Kuersetin	PEG pada konsentrasi tertentu meningkatkan metabolit sekunder	(Setiawati et al., 2020)
Osmotik	PEG/Manitol	<i>Nepeta nervosa</i> Royle	Fenolat	Respons fenolat meningkat akibat cekaman PEG	(Nestorović Živković et al., 2023)

Berdasarkan Tabel 1, salinitas dan stres osmotik merupakan dua bentuk stres abiotik yang paling banyak digunakan untuk memodulasi produksi metabolit sekunder. Perlakuan NaCl umumnya berhubungan dengan peningkatan senyawa fenolik, flavonoid, alkaloid, dan aktivitas antioksidan, meskipun responsnya bergantung pada jenis tanaman, konsentrasi, dan sistem penelitian. Sementara itu, PEG, manitol, dan sorbitol lebih sering digunakan untuk mensimulasikan stres osmotik atau kekeringan pada sistem kultur, terutama karena mampu menurunkan potensial air media. Namun, tidak semua studi dalam tabel menggunakan sistem *in vitro* secara langsung.

Kompleksitas respons tanaman terhadap stres abiotik pada kondisi lapang dipengaruhi oleh interaksi berbagai faktor lingkungan yang berlangsung secara simultan, seperti intensitas cahaya, suhu, ketersediaan air, status hara, dan kondisi tanah (Mansoor & Chung, 2024). Kompleksitas tersebut menyebabkan hubungan sebab akibat antara stres tertentu dan produksi metabolit sekunder sulit diamati secara langsung. Oleh karena itu, kultur *in vitro* menjadi pendekatan strategis karena menyediakan kondisi eksperimental yang lebih terkontrol, homogen, dan mudah direproduksi (Mohaddab et al., 2022). Melalui kultur jaringan, para peneliti dapat mengatur jenis stres, konsentrasi perlakuan, waktu aplikasi, dan durasi paparan secara lebih presisi sehingga respons fisiologis, biokimia, dan metabolik tanaman dapat diamati

dengan lebih spesifik (Espinosa-Leal et al., 2018; Mushtaq et al., 2025; Wijerathna-Yapa & Hiti-Bandaralage, 2023).

Stres abiotik secara fisiologis berpotensi mengganggu keseimbangan osmotik sel dan memicu peningkatan pembentukan *reactive oxygen species* (ROS). Pada konsentrasi tinggi, ROS dapat merusak membran, protein, lipid, dan komponen seluler lain. Namun, pada tingkat moderat, ROS berperan sebagai sinyal molekuler yang mengaktifkan respons pertahanan tanaman, termasuk sintesis osmoprotektan, peningkatan aktivitas enzim antioksidan, dan aktivasi jalur biosintesis metabolit sekunder (Singh, 2022). Peningkatan ROS juga berkaitan dengan ekspresi gen yang terlibat dalam biosintesis flavonoid, senyawa fenolik, alkaloid, dan kelompok metabolit sekunder lainnya (Hong et al., 2024; Huang et al., 2019). Selain itu, perubahan fitohormon selama kondisi stres dapat mengatur toleransi tanaman serta memengaruhi alokasi metabolisme menuju produksi senyawa pertahanan (Iqbal et al., 2022). Dengan demikian, stres abiotik dalam kultur *in vitro* dapat dipahami sebagai sinyal terkontrol yang menghubungkan perubahan fisiologis dan biokimia dengan peningkatan metabolit sekunder.

Simulasi Stres Abiotik dalam Kultur *In Vitro* sebagai Strategi Elisitasi

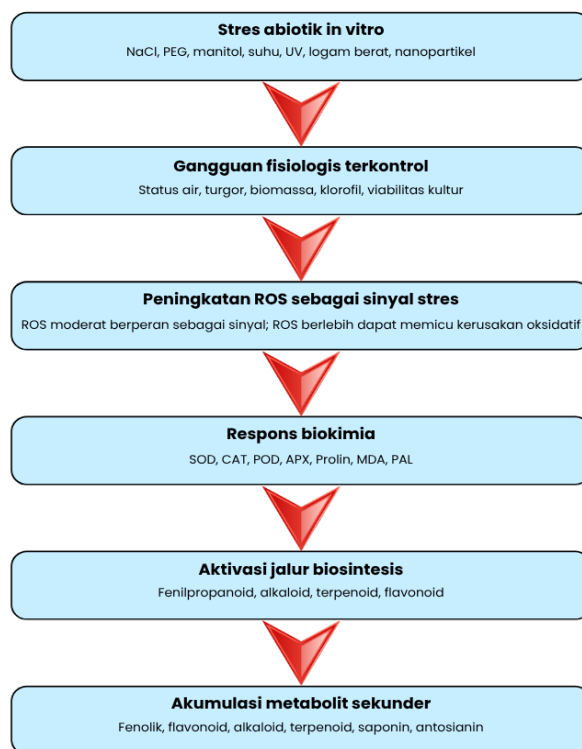
Simulasi stres abiotik dalam kultur *in vitro* merupakan strategi yang banyak digunakan untuk menginduksi respons metabolik tanaman secara terkontrol (Karalija et al., 2025). Berbeda dengan kondisi lapang yang bersifat dinamis dan sulit diprediksi, kultur *in vitro* memungkinkan pengaturan stres dengan presisi lebih tinggi, baik dari segi jenis, intensitas, maupun durasi perlakuan (Espinosa-Leal et al., 2018). Dalam konteks ini, stres abiotik berfungsi sebagai elisitor, yaitu faktor eksternal yang diberikan untuk memicu mekanisme pertahanan dan meningkatkan biosintesis metabolit sekunder pada tanaman.

Berbagai bentuk stres abiotik dapat disimulasikan dalam kultur *in vitro*. Stres kekeringan atau osmotik umumnya dimodelkan menggunakan *polyethylene glycol* (PEG), manitol, atau sorbitol. Senyawa tersebut menurunkan potensial air media sehingga sel mengalami tekanan osmotik tanpa selalu menimbulkan toksisitas langsung pada jaringan tanaman (Maqbool et al., 2017; Qi et al., 2023; Rusdiana et al., 2023). Sementara itu, stres salinitas biasanya disimulasikan melalui penambahan NaCl ke dalam media kultur. Perlakuan NaCl dapat memicu stres osmotik dan ionik, mengubah keseimbangan ion sel, serta mendorong aktivasi respons antioksidan dan metabolit sekunder (Bres et al., 2022; Farkas et al., 2023). Selain PEG, manitol, sorbitol, dan NaCl, stres abiotik juga dapat diberikan melalui modifikasi suhu, intensitas cahaya, radiasi UV, logam berat, nanopartikel, serta pembatasan unsur hara tertentu.

Efektivitas stres abiotik sebagai elisitor sangat dipengaruhi oleh konsentrasi dan lama paparan. Stres dengan intensitas ringan sampai sedang umumnya lebih berpotensi menstimulasi produksi metabolit sekunder karena masih berada dalam batas toleransi sel. Sebaliknya, stres yang terlalu kuat dapat menekan pertumbuhan, menurunkan viabilitas kultur, bahkan menyebabkan kematian jaringan (Isah, 2019; Rochmah & Rahayu, 2021). Oleh karena itu, optimasi jenis stres, konsentrasi, waktu aplikasi, dan fase pertumbuhan kultur menjadi aspek penting dalam strategi elisitasi. Keberhasilan elisitasi tidak hanya ditentukan oleh peningkatan metabolit, tetapi juga oleh keseimbangan antara tekanan stres dan kemampuan adaptasi sel tanaman.

Komposisi media kultur juga berperan dalam membentuk kondisi stres dan mengatur respons metabolik tanaman. Perubahan konsentrasi unsur hara makro dan mikro, sumber karbon, rasio nitrogen, serta zat pengatur tumbuh dapat memengaruhi pertumbuhan kultur dan alokasi metabolisme tanaman (Bhat et al., 2020; Kumar et al., 2021). Pada kondisi tertentu, keterbatasan nutrisi dapat mengalihkan sebagian sumber daya metabolik dari pertumbuhan primer menuju pembentukan senyawa pertahanan, termasuk metabolit sekunder (Fañanás-Pueyo et al., 2025). Dengan demikian, simulasi stres abiotik dalam kultur *in vitro* tidak hanya

berfungsi sebagai alat untuk memahami mekanisme adaptasi tanaman, tetapi juga sebagai strategi aplikatif untuk meningkatkan produksi senyawa bioaktif melalui teknologi kultur jaringan (Halder et al., 2019; Rejeb et al., 2023).



Gambar 1. Kerangka Mekanisme Elisitais Stres Abiotik

Sumber: disusun Berdasarkan Espinosa-Leal et al., (2022); Guru et al., (2022); Yeshi et al., (2022)

Mekanisme pada Gambar 1 didukung oleh berbagai kajian yang menunjukkan bahwa stres abiotik dalam kultur *in vitro* dapat digunakan sebagai strategi elisitasi untuk meningkatkan produksi metabolit sekunder. Stres air, radiasi *ultraviolet*, suhu, dan faktor abiotik lain dapat diterapkan secara terkontrol dalam kultur jaringan untuk merangsang produksi metabolit sekunder (Espinosa-Leal et al., 2022). Respons tersebut melibatkan perubahan morfofisiologi, biokimia, dan ekspresi gen pada tanaman *in vitro* (Guru et al., 2022). Pada tingkat seluler, stres abiotik memicu pembentukan *reactive oxygen species* yang dapat berperan sebagai sinyal stres sekaligus pemicu aktivasi sistem antioksidan (Hasanuzzaman et al., 2020; Sewelam et al., 2016). Aktivasi sistem pertahanan tersebut kemudian berkaitan dengan peningkatan jalur biosintesis metabolit, terutama jalur fenilpropanoid yang menghasilkan senyawa fenolik dan flavonoid (Sharma et al., 2019).

Respons Fisiologis Sel dan Jaringan terhadap Stres Abiotik *In Vitro*

Respons fisiologis merupakan tahap awal adaptasi sel dan jaringan tanaman terhadap stres abiotik. Dalam kultur *in vitro*, stres yang disimulasikan melalui media atau kondisi lingkungan akan langsung memengaruhi keseimbangan fisiologis sel, terutama status air, tekanan turgor, pertumbuhan biomassa, viabilitas jaringan, dan efisiensi pemanfaatan nutrisi. Pada tanaman utuh, stres kekeringan dapat menurunkan kinerja fisiologis melalui perubahan fotosintesis, efisiensi penggunaan air, dan alokasi sumber daya (Sun et al., 2020). Kerangka respons tersebut tetap relevan untuk memahami kultur *in vitro*, meskipun indikator yang diamati dapat berbeda sesuai jenis kultur yang digunakan. Respons fisiologis dan biokimia merupakan penghubung utama antara stres abiotik *in vitro* dan peningkatan metabolit sekunder. Perubahan status air, pertumbuhan kultur, keseimbangan redoks, sistem antioksidan,

osmoprotektan, enzim biosintesis, dan fitohormon menunjukkan bahwa stres tidak hanya memengaruhi pertumbuhan, tetapi juga mengarahkan metabolisme tanaman menuju pembentukan senyawa pertahanan. Ringkasan respons tersebut disajikan pada Tabel 2.

Tabel 2. Respons Fisiologis dan Biokimia Tanaman terhadap Stres Abiotik

Aspek respons	Indikator utama	Perubahan di bawah stress abiotik	Implikasi terhadap metabolit sekunder
Status air sel	Potensial air, tekanan turgor, kadar air relatif	Menurun akibat stres osmotik, salinitas, atau kekeringan	Memicu penyesuaian osmotik dan aktivasi senyawa pelindung
Pertumbuhan kultur	Bobot segar, bobot kering, warna dan tekstur kalus, viabilitas	Menurun pada stres tinggi, tetapi dapat tetap stabil pada stres moderat	Stres moderat dapat mengalihkan sebagian metabolisme dari pertumbuhan primer menuju metabolit sekunder
Fotosintesis dan pigmen	Klorofil, efisiensi fotosintesis, warna kultur	Dapat menurun akibat kerusakan pigmen atau gangguan metabolisme energi, terutama pada kultur tunas atau plantlet	Perubahan metabolisme energi dapat memengaruhi biosintesis fenolik dan flavonoid
Keseimbangan redoks	ROS dan MDA	ROS meningkat; MDA meningkat apabila stres menyebabkan kerusakan membran	ROS pada tingkat moderat berperan sebagai sinyal untuk aktivasi jalur metabolit sekunder
Osmoprotektan	Prolin, gula terlarut, glisin betain	Meningkat untuk menjaga stabilitas osmotik, protein, dan membran	Menunjukkan aktivasi respons pertahanan yang berkaitan dengan peningkatan metabolit sekunder
Enzim biosintesis metabolit	PAL, CHS, HMGR	Aktivitas enzim biosintesis dapat meningkat setelah elisitasi	Mendorong pembentukan fenolik, flavonoid, terpenoid, dan metabolit spesifik lain
Fitohormon	ABA, jasmonat, salisilat, etilen	Komposisi fitohormon berubah selama stres	Mengatur ekspresi gen pertahanan dan jalur biosintesis metabolit sekunder

Sumber: disusun berdasarkan Iqbal et al., (2022); Isah, (2019); Sajid & Aftab, (2022); Sun et al., (2020); Tajaragh et al., (2022)

Berdasarkan Tabel 2, stres abiotik *in vitro* dapat memicu respons berlapis pada kultur tanaman. Respons awal terlihat pada perubahan fisiologis, seperti penurunan status air, perubahan biomassa, dan gangguan pigmen. Respons tersebut kemudian diikuti oleh perubahan biokimia, terutama peningkatan ROS, aktivitas enzim antioksidan, akumulasi osmoprotektan, serta aktivasi enzim biosintesis metabolit. Hubungan ini menunjukkan bahwa peningkatan metabolit sekunder tidak terjadi secara langsung, tetapi melalui rangkaian respons adaptif yang melibatkan keseimbangan antara tekanan stres dan kemampuan kultur mempertahankan viabilitas sel.

Perubahan status osmotik sel menjadi salah satu respons fisiologis utama ketika kultur menghadapi stres abiotik. Stres osmotik yang disimulasikan melalui PEG, manitol, atau sorbitol dapat menurunkan potensial air media sehingga sel harus menyesuaikan keseimbangan air internalnya (Tajaragh et al., 2022; Wellpott et al., 2024). Penyesuaian ini melibatkan perubahan tekanan turgor, redistribusi senyawa terlarut, dan aktivasi mekanisme perlindungan sel. Dalam kultur kalus atau suspensi sel, respons tersebut dapat tampak melalui perubahan warna, tekstur, pertambahan biomassa, serta viabilitas kultur. Pada kultur tunas atau plantlet,

respons fisiologis dapat terlihat melalui perubahan tinggi tunas, jumlah daun, panjang akar, kadar klorofil, dan aktivitas fotosintesis.

Respons fisiologis juga berkaitan dengan efisiensi pemanfaatan nutrisi. Tanaman yang mengalami stres dapat mengubah strategi penggunaan unsur hara untuk mempertahankan fungsi metabolik utama (Liang et al., 2023; Singhal et al., 2023). Dalam kultur *in vitro*, konsep ini dapat dipahami sebagai kemampuan sel atau jaringan untuk tetap menggunakan sumber karbon, nitrogen, mineral, dan zat pengatur tumbuh di bawah kondisi cekaman. Efisiensi pemanfaatan nutrisi berpengaruh terhadap kapasitas biosintesis metabolit sekunder karena berbagai unsur hara berperan sebagai prekursor atau kofaktor dalam jalur metabolisme.

Stres abiotik juga sering diikuti oleh perubahan keseimbangan redoks sel. Peningkatan ROS dapat menyebabkan kerusakan oksidatif, tetapi pada tingkat moderat ROS berperan sebagai sinyal fisiologis untuk mengaktifkan respons adaptif (Hasanuzzaman et al., 2020; Noctor & Foyer, 2016). Bukti empiris mengenai hubungan antara stres abiotik, stabilitas pigmen, dan aktivitas antioksidan juga terlihat pada penelitian yang dilakukan oleh Murgayanti, et al., (2025) terhadap kultivar ubi jalar Awachy-1 di bawah cekaman kekeringan. Penelitian tersebut menunjukkan bahwa Awachy-1 memiliki stabilitas klorofil dan karotenoid yang lebih baik dibandingkan kultivar lain, serta menunjukkan aktivitas *superoxide dismutase* yang tinggi pada interval penyiraman tiga dan lima hari. Temuan ini memperkuat bahwa kemampuan tanaman mempertahankan pigmen fotosintetik dan meningkatkan sistem antioksidan merupakan indikator penting dalam toleransi terhadap stres abiotik. Namun, karena penelitian tersebut dilakukan pada tanaman utuh, hasilnya digunakan sebagai pembandingan fisiologis, bukan sebagai bukti langsung pada sistem kultur *in vitro*. Dalam kultur *in vitro*, sinyal ROS dapat memicu aktivasi sistem antioksidan, akumulasi osmoprotektan, serta peningkatan jalur biosintesis metabolit sekunder. Dengan demikian, respons fisiologis terhadap stres abiotik menjadi dasar penting yang menghubungkan kondisi cekaman dengan respons biokimia dan peningkatan produksi metabolit sekunder.

Peran Fitohormon dalam Regulasi Respons Stres dan Biosintesis Metabolit Sekunder

Fitohormon berperan penting dalam mengatur respons tanaman terhadap stres abiotik dan biosintesis metabolit sekunder. Pada kondisi cekaman, tanaman tidak hanya mengalami perubahan fisiologis dan biokimia, tetapi juga mengatur ulang keseimbangan hormonal untuk menyesuaikan pertumbuhan, pertahanan, dan aktivitas metabolik. Beberapa fitohormon yang banyak terlibat dalam regulasi stres dan metabolit sekunder meliputi *abscisic acid* (ABA), *jasmonic acid* (JA), *salicylic acid* (SA), etilen, giberelin, auksin, dan sitokinin (Li et al., 2025; Z. Y. Lv et al., 2021; Zheng et al., 2023). Fitohormon tersebut bekerja melalui jalur transduksi sinyal yang dapat memengaruhi ekspresi gen, aktivitas enzim, serta akumulasi senyawa pertahanan tanaman.

ABA dikenal sebagai hormon utama yang berperan dalam respons terhadap kekeringan, salinitas, dan stres osmotik. Peningkatan ABA dapat membantu tanaman mempertahankan keseimbangan air, mengatur respons stomata pada tanaman utuh, serta mengaktifkan gen yang berkaitan dengan toleransi stres. Dalam kultur *in vitro*, peran ABA tetap relevan karena cekaman osmotik yang diinduksi melalui PEG, manitol, atau NaCl dapat memicu respons yang mirip dengan kondisi kekeringan atau salinitas pada tanaman utuh. Aktivasi sinyal ABA dapat mendukung akumulasi osmoprotektan, peningkatan aktivitas antioksidan, dan perubahan metabolisme yang berkaitan dengan produksi senyawa pertahanan (Zheng et al., 2023).

Selain ABA, JA dan SA banyak dikaji sebagai regulator sekaligus elisitor metabolit sekunder pada tanaman obat. JA sering dikaitkan dengan peningkatan biosintesis alkaloid, terpenoid, flavonoid, antosianin, dan beberapa kelompok senyawa fenolik. SA juga berperan dalam aktivasi respons pertahanan, peningkatan antioksidan, serta akumulasi senyawa fenolik dan terpenoid tertentu. Beberapa *review* menunjukkan bahwa *methyl jasmonate* dan *salicylic*

acid efektif digunakan sebagai elisitor untuk meningkatkan produksi metabolit sekunder pada kultur sel, kultur akar adventif, *hairy root culture*, dan sistem kultur *in vitro* tanaman obat (Jeyasri et al., 2023; Sohn et al., 2022). Dengan demikian, fitohormon berperan sebagai penghubung antara sinyal stres, aktivasi pertahanan sel, dan peningkatan biosintesis metabolit sekunder.

Namun, respons hormonal tidak bersifat tunggal. Interaksi antarfitohormon atau *hormonal crosstalk* dapat menghasilkan respons yang berbeda tergantung spesies tanaman, tipe kultur, fase pertumbuhan, konsentrasi hormon, dan jenis hormon yang diberikan. Konsentrasi hormon yang tepat dapat meningkatkan produksi metabolit, sedangkan konsentrasi berlebih dapat menekan pertumbuhan kultur atau menghambat akumulasi senyawa target. Oleh karena itu, regulasi fitohormon perlu dipahami sebagai bagian dari strategi elisitasi yang harus dioptimasi, bukan sekadar perlakuan tambahan dalam media kultur.

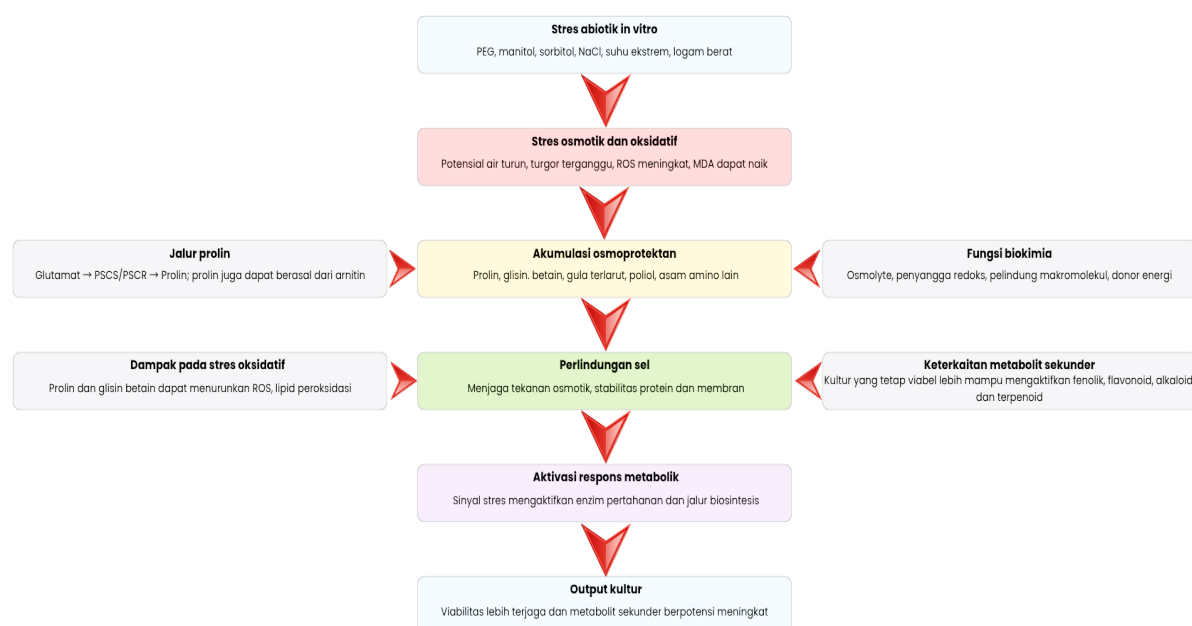
Akumulasi Prolin dan Osmoprotektan sebagai Mekanisme Perlindungan Sel pada Kondisi Stres *In Vitro*

Prolin merupakan salah satu osmoprotektan utama yang banyak terakumulasi pada tanaman saat menghadapi stres abiotik, terutama kekeringan, salinitas, stres osmotik, suhu ekstrem, dan logam berat. Dalam kultur *in vitro*, peningkatan prolin sering terjadi ketika jaringan tanaman mengalami penurunan potensial air media akibat penambahan PEG, manitol, sorbitol, atau NaCl. Akumulasi prolin menunjukkan bahwa sel sedang melakukan penyesuaian osmotik untuk mempertahankan keseimbangan air, tekanan turgor, dan stabilitas struktur seluler (Guo et al., 2022; Hosseinifard et al., 2022; Raza et al., 2023).

Fungsi prolin tidak terbatas sebagai penyeimbang osmotik. Prolin juga berperan dalam menjaga stabilitas protein dan membran, melindungi enzim dari denaturasi, mengatur keseimbangan redoks, serta membantu detoksifikasi *reactive oxygen species* (ROS). Pada kondisi stres moderat, prolin dapat mendukung kelangsungan metabolisme sel sehingga kultur tetap aktif secara fisiologis. Hal ini penting dalam strategi elisitasi karena produksi metabolit sekunder membutuhkan sel yang masih hidup, stabil, dan memiliki kapasitas metabolik yang cukup. *Review* terbaru juga menegaskan bahwa prolin memiliki hubungan erat dengan ROS, baik sebagai pelindung dari kerusakan oksidatif maupun sebagai bagian dari sistem sinyal stres (Renzetti et al., 2025).

Selain prolin, osmoprotektan lain seperti gula terlarut, glisin betain, dan beberapa asam amino juga berperan dalam perlindungan sel pada kondisi stres. Gula terlarut dapat berfungsi sebagai sumber energi, penstabil membran, dan molekul sinyal. Glisin betain membantu menjaga struktur protein dan aktivitas enzim pada kondisi cekaman. Dalam kultur *in vitro*, peningkatan osmoprotektan dapat menjadi indikator bahwa sel sedang mengalami aktivasi mekanisme adaptif. Mekanisme ini dapat berkaitan dengan peningkatan metabolit sekunder karena stres osmotik dan salinitas sering memicu jalur pertahanan, termasuk jalur fenilpropanoid, flavonoid, alkaloid, dan terpenoid.

Dengan demikian, akumulasi prolin dan osmoprotektan dapat dipahami sebagai respons perlindungan sel sekaligus bagian dari jaringan regulasi metabolik pada kultur *in vitro*. Ketika stres berada pada tingkat moderat, osmoprotektan membantu mempertahankan viabilitas sel, sementara sinyal stres mengaktifkan jalur biosintesis metabolit sekunder. Namun, jika stres terlalu tinggi, akumulasi osmoprotektan tidak selalu cukup untuk mencegah kerusakan sel. Oleh karena itu, kadar prolin dan osmoprotektan dapat digunakan sebagai indikator fisiologis-biokimia untuk menilai tingkat stres dan keberhasilan elisitasi. Peran prolin dalam perlindungan sel divisualisasikan pada gambar 2.



Gambar 2. Peran Prolin dan Osmoprotektan dalam Perlindungan Sel

Sumber: disusun berdasarkan Fazili et al., (2022); Guru et al., (2022); Mohaddab et al., (2022); Muthusamy & Lee, (2023)

Kerangka pada Gambar 2 disusun berdasarkan konsep bahwa stres abiotik *in vitro*, terutama stres osmotik dan salinitas, dapat menurunkan potensial air media, mengganggu keseimbangan air sel, dan meningkatkan stres oksidatif. Kondisi tersebut memicu akumulasi prolin, glisin betain, gula terlarut, dan osmoprotektan lain yang berperan dalam menjaga keseimbangan osmotik, stabilitas membran, stabilitas protein, serta keseimbangan redoks sel. Pada kultur sel, prolin dan glisin betain dilaporkan mampu menekan akumulasi *reactive oxygen species*, lipid peroksidasi, permeabilitas membran, dan kematian sel akibat stres natrium klorida (Guo et al., 2022; Khalid et al., 2022; Rhaman et al., 2024). Oleh karena itu, akumulasi osmoprotektan tidak hanya berfungsi sebagai indikator stres, tetapi juga menjadi bagian dari mekanisme perlindungan sel yang membantu mempertahankan viabilitas kultur. Kondisi kultur yang tetap viabel berpotensi mendukung aktivasi respons metabolik, termasuk biosintesis metabolit sekunder yang berkaitan dengan mekanisme pertahanan tanaman terhadap stres abiotik (Kishor et al., 2022; Yeshe et al., 2022).

Produksi Metabolit Sekunder sebagai Bentuk Adaptasi Biokimia terhadap Stres Abiotik

Produksi metabolit sekunder merupakan salah satu bentuk adaptasi biokimia tanaman terhadap stres abiotik. Ketika tanaman atau jaringan *in vitro* menghadapi cekaman, metabolisme sel dapat bergeser dari pertumbuhan primer menuju pembentukan senyawa pertahanan. Pergeseran ini terjadi karena stres memicu pembentukan ROS, perubahan keseimbangan redoks, aktivasi enzim antioksidan, perubahan fitohormon, dan regulasi jalur biosintesis metabolit sekunder (Muthusamy & Lee, 2023; Yeshe et al., 2022). Dalam konteks kultur jaringan, respons tersebut dapat dimanfaatkan melalui pemberian elisitor abiotik secara terkontrol untuk meningkatkan produksi senyawa bioaktif (Ozyigit et al., 2023).

Senyawa fenolik dan flavonoid merupakan kelompok metabolit yang sering meningkat akibat stres abiotik. Kedua senyawa ini berperan sebagai antioksidan non-enzimatis yang membantu menekan kerusakan oksidatif akibat ROS. Peningkatan fenolik dan flavonoid sering berkaitan dengan aktivasi jalur fenilpropanoid, terutama melalui peningkatan aktivitas *phenylalanine ammonia-lyase* (PAL). Pada kultur kalus, kultur suspensi sel, atau kultur tunas, peningkatan total fenol dan flavonoid sering digunakan sebagai indikator bahwa elisitasi

berhasil mengaktifkan respons pertahanan tanaman (Hasanuzzaman et al., 2020; Sewelam et al., 2016; Sharma et al., 2019).

Alkaloid, terpenoid, saponin, antosianin, dan tanin juga dapat mengalami perubahan akibat stres abiotik. Alkaloid sering berperan dalam pertahanan kimia tanaman dan dapat meningkat pada kondisi salinitas, logam berat, atau stres osmotik tertentu. Terpenoid dan minyak atsiri dapat dipengaruhi oleh cahaya, suhu, UV, dan regulasi hormonal. Antosianin sering meningkat sebagai respons terhadap cahaya tinggi, UV, suhu rendah, atau stres oksidatif karena berfungsi sebagai pigmen pelindung dan antioksidan. Namun, respons setiap metabolit tidak selalu sama. Pada satu kondisi, metabolit tertentu dapat meningkat, sedangkan metabolit lain menurun. Hal ini menunjukkan bahwa respons metabolik sangat bergantung pada spesies tanaman, tipe kultur, jaringan asal, konsentrasi stres, dan lama paparan.

Secara umum, stres abiotik dapat meningkatkan produksi metabolit sekunder melalui tiga mekanisme utama. Pertama, stres menghasilkan ROS sebagai sinyal awal pertahanan. Kedua, stres mengaktifkan enzim antioksidan dan enzim biosintesis metabolit seperti PAL, *chalcone synthase* (CHS), dan *3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase* (HMGR). Ketiga, stres mengubah alokasi karbon, nitrogen, dan energi menuju pembentukan senyawa pertahanan. Oleh karena itu, produksi metabolit sekunder bukan hanya akibat sampingan dari stres, tetapi bagian dari strategi adaptasi biokimia tanaman yang dapat diarahkan melalui teknologi kultur jaringan.

Faktor Penentu Keberhasilan, Kesenjangan Penelitian, dan Arah Pengembangan

Keberhasilan elisitasi stres abiotik *in vitro* dalam meningkatkan produksi metabolit sekunder sangat dipengaruhi oleh spesies tanaman, genotipe, jenis eksplan, tipe kultur, komposisi media, zat pengatur tumbuh, konsentrasi elisitor, durasi paparan, dan fase pertumbuhan kultur. Kultur kalus dan suspensi sel lebih mudah dimanipulasi karena sel berinteraksi langsung dengan media dan elisitor. Namun, stabilitas produksi metabolit dapat berubah selama subkultur. Sebaliknya, kultur tunas, akar adventif, dan *hairy root culture* cenderung lebih stabil karena memiliki diferensiasi jaringan yang lebih jelas (Fazili et al., 2022; Mohaddab et al., 2022).

Konsentrasi dan durasi stres menjadi faktor penting dalam menentukan keberhasilan elisitasi. Stres ringan mungkin belum cukup kuat untuk mengaktifkan respons pertahanan, sedangkan stres yang terlalu tinggi dapat menurunkan viabilitas kultur. Kondisi yang paling efektif umumnya berada pada tingkat stres moderat, yaitu cukup kuat untuk memicu respons fisiologis dan biokimia, tetapi tidak merusak kapasitas metabolik sel. Oleh karena itu, keberhasilan elisitasi tidak hanya dinilai dari peningkatan metabolit, tetapi juga dari keseimbangan antara pertumbuhan biomassa dan aktivasi jalur metabolit sekunder (Guru et al., 2022; Sohail et al., 2023).

Meskipun penelitian tentang elisitasi stres abiotik *in vitro* terus berkembang, beberapa kesenjangan masih terlihat. Banyak studi masih berfokus pada satu spesies tanaman, satu jenis stres, atau satu kelompok metabolit tertentu. Selain itu, sebagian penelitian masih memakai parameter umum seperti total fenol, total flavonoid, dan aktivitas antioksidan. Parameter tersebut penting, tetapi belum cukup untuk menjelaskan peningkatan senyawa bioaktif spesifik. Analisis berbasis HPLC, GC-MS, LC-MS/MS, NMR, dan metabolomics diperlukan untuk mengidentifikasi metabolit target secara lebih akurat (Muthusamy & Lee, 2023).

Kesenjangan lain terletak pada lemahnya integrasi antara respons fisiologis, biokimia, dan metabolik. Beberapa studi melaporkan bahwa NaCl, PEG, manitol, UV, logam berat, atau nanopartikel dapat meningkatkan metabolit sekunder. Namun, hubungan mekanistik antara stres, ROS, aktivitas enzim antioksidan, akumulasi prolin, perubahan fitohormon, aktivitas PAL, dan peningkatan metabolit target belum selalu dijelaskan secara utuh. Padahal, hubungan ini penting untuk membuat strategi elisitasi yang lebih presisi dan dapat direplikasi.

Arah penelitian ke depan perlu menekankan optimasi perlakuan dan validasi mekanisme. Pendekatan seperti desain faktorial, *response surface methodology*, *metabolomics*, *transcriptomics*, dan analisis bioaktivitas dapat digunakan untuk menentukan kombinasi terbaik antara jenis stres, konsentrasi, durasi, tipe kultur, dan metabolit target. Selain itu, pengembangan ke arah bioreaktor, stabilitas produksi, efisiensi biaya, dan standarisasi mutu perlu diperkuat agar kultur jaringan tanaman obat dapat digunakan sebagai platform produksi metabolit sekunder yang lebih stabil dan aplikatif.

KESIMPULAN DAN SARAN

Berdasarkan kajian literatur, elisitasi stres abiotik *in vitro* pada kultur jaringan tanaman obat berpotensi menjadi strategi untuk meningkatkan produksi metabolit sekunder secara lebih terkontrol. Perlakuan seperti NaCl, PEG, manitol, dan suhu dapat memicu respons fisiologis berupa perubahan status air, turgor, biomassa, klorofil, dan viabilitas kultur. Respons tersebut berkaitan dengan peningkatan ROS sebagai sinyal stres, aktivasi enzim antioksidan, akumulasi prolin dan osmoprotektan, serta regulasi fitohormon dan enzim biosintesis seperti PAL. Mekanisme ini dapat mendorong aktivasi jalur fenilpropanoid, flavonoid, alkaloid, terpenoid, saponin, dan antosianin sebagai bagian dari adaptasi metabolik tanaman. Namun, efektivitas elisitasi sangat bergantung pada jenis tanaman, tipe kultur, komposisi media, konsentrasi stres, durasi paparan, dan fase pertumbuhan kultur. Oleh karena itu, penelitian selanjutnya perlu menekankan optimasi perlakuan, analisis metabolit spesifik berbasis HPLC, GC-MS, LC-MS/MS, NMR, atau *metabolomics*, validasi bioaktivitas, serta pengembangan sistem produksi skala bioreaktor agar kultur jaringan tanaman obat dapat digunakan sebagai platform produksi metabolit sekunder yang lebih stabil dan aplikatif.

DAFTAR PUSTAKA

- Bhat, B. A., Islam, S. T., Ali, A., Sheikh, B. A., Tariq, L., Islam, S. U., & Hassan Dar, T. U. (2020). Role of micronutrients in secondary metabolism of plants. In *Plant Micronutrients: Deficiency and Toxicity Management* (pp. 311–329). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-49856-6_13
- Breś, W., Kleiber, T., Markiewicz, B., Mieloszyk, E., & Mieloch, M. (2022). The Effect of NaCl Stress on the Response of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Agronomy*, 12(2). <https://doi.org/10.3390/agronomy12020244>
- Chandran, H., Meena, M., Barupal, T., & Sharma, K. (2020). Plant tissue culture as a perpetual source for production of industrially important bioactive compounds. In *Biotechnology Reports* 26. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2020.e00450>
- Chen, D., Mubeen, B., Hasnain, A., Rizwan, M., Adrees, M., Naqvi, S. A. H., Iqbal, S., Kamran, M., El-Sabrou, A. M., Elansary, H. O., Mahmoud, E. A., Alaklabi, A., Sathish, M., & Din, G. M. U. (2022). Role of Promising Secondary Metabolites to Confer Resistance Against Environmental Stresses in Crop Plants: Current Scenario and Future Perspectives. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 13). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.881032>
- Clarissa, G. I., Wana Kelana, H., & Hamdani, S. (2025). Literature Review: Media Kultur Jaringan Tanaman Untuk Produksi Kuersetin. *Jurnal NERS*, 9(4), 7846–7854. <http://journal.universitaspahlawan.ac.id/index.php/ners>
- Elbouzidi, A., Haddou, M., Baraich, A., Taibi, M., El Hachlafi, N., Pareek, A., Mesnard, F., & Addi, M. (2025). Biochemical insights into specialized plant metabolites: Advancing cosmeceutical applications for skin benefits. In *Journal of Agriculture and Food Research* (Vol. 19). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2025.101651>
- Espinosa-Leal, C. A., Mora-Vásquez, S., Puente-Garza, C. A., Alvarez-Sosa, D. S., & García-Lara, S. (2022). Recent advances on the use of abiotic stress (water, UV radiation,

- atmospheric gases, and temperature stress) for the enhanced production of secondary metabolites on in vitro plant tissue culture. In *Plant Growth Regulation* 97(1). Springer Science and Business Media B.V. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00810-3>
- Espinosa-Leal, C. A., Puente-Garza, C. A., & García-Lara, S. (2018). In vitro plant tissue culture: means for production of biological active compounds. In *Planta*, 248(1). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2910-1>
- Fañanás-Pueyo, I., Carrera-Castaño, G., Pernas, M., & Oñate-Sánchez, L. (2025). Signalling and regulation of plant development by carbon/nitrogen balance. In *Physiologia Plantarum*, 177(2). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/ppl.70228>
- Farkas, A., Pap, B., Zsíros, O., Patai, R., Shetty, P., Garab, G., Bíró, T., Ördög, V., & Maróti, G. (2023). Salinity stress provokes diverse physiological responses of eukaryotic unicellular microalgae. *Algal Research*, 73. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103155>
- Fazili, M. A., Bashir, I., Ahmad, M., Yaqoob, U., & Geelani, S. N. (2022). In vitro strategies for the enhancement of secondary metabolite production in plants: a review. *Bulletin of the National Research Centre*, 46(1). <https://doi.org/10.1186/s42269-022-00717-z>
- Guo, S., Ma, X., Cai, W., Wang, Y., Gao, X., Fu, B., & Li, S. (2022). Exogenous Proline Improves Salt Tolerance of Alfalfa through Modulation of Antioxidant Capacity, Ion Homeostasis, and Proline Metabolism. *Plants*, 11(21). <https://doi.org/10.3390/plants11212994>
- Guru, A., Dwivedi, P., Kaur, P., & Pandey, D. K. (2022). Exploring the role of elicitors in enhancing medicinal values of plants under in vitro condition. In *South African Journal of Botany* (Vol. 149, pp. 1029–1043). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.10.014>
- Halder, M., Sarkar, S., & Jha, S. (2019). Elicitation: A biotechnological tool for enhanced production of secondary metabolites in hairy root cultures. In *Engineering in Life Sciences*, 19(12), pp. 880–895). Wiley-VCH Verlag. <https://doi.org/10.1002/elsc.201900058>
- Hanifah, N., & Purwestri, Y. A. (2021). The Effect Of NaCl Salinity Stress To Phenolic Compound, Total Flavonoid And Antioxidant Activity Of Pegagan (Centella asiatica (L.) Urban) Leaves. *BIO Web of Conferences*, 41. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20214106004>
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Al Mahmud, J., Fujita, M., & Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. In *Antioxidants*, 9(8), pp. 1–52). MDPI. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
- Hong, Y., Boiti, A., Vallone, D., & Foulkes, N. S. (2024). Reactive Oxygen Species Signaling and Oxidative Stress: Transcriptional Regulation and Evolution. In *Antioxidants*, 13(3). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/antiox13030312>
- Hosseinifard, M., Stefaniak, S., Javid, M. G., Soltani, E., Wojtyla, Ł., & Garnczarska, M. (2022). Contribution of Exogenous Proline to Abiotic Stresses Tolerance in Plants: A Review. In *International Journal of Molecular Sciences*, 23(9). MDPI. <https://doi.org/10.3390/ijms23095186>
- Huang, H., Ullah, F., Zhou, D. X., Yi, M., & Zhao, Y. (2019). Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses. In *Frontiers in Plant Science*, 10. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00800>
- Hussein, E. A., & Aqlan, E. M. (2011). PTC&B Effect of Mannitol and Sodium Chloride on Some Total Secondary Metabolites of Fenugreek Calli Cultured In vitro. In *Plant Tissue Cult. & Biotech*, 21(1).

- Iqbal, S., Wang, X., Mubeen, I., Kamran, M., Kanwal, I., Díaz, G. A., Abbas, A., Parveen, A., Atiq, M. N., Alshaya, H., Zin El-Abedin, T. K., & Fahad, S. (2022). Phytohormones Trigger Drought Tolerance in Crop Plants: Outlook and Future Perspectives. In *Frontiers in Plant Science*, 12. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.799318>
- Isah, T. (2019). Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. In *Biological research*, 52(1), p. 39. NLM (Medline). <https://doi.org/10.1186/s40659-019-0246-3>
- Jan, R., Asaf, S., Numan, M., Lubna, & Kim, K. M. (2021). Plant secondary metabolite biosynthesis and transcriptional regulation in response to biotic and abiotic stress conditions. In *Agronomy*, 11(5). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050968>
- Jeyasri, R., Muthuramalingam, P., Karthick, K., Shin, H., Choi, S. H., & Ramesh, M. (2023). Methyl jasmonate and salicylic acid as powerful elicitors for enhancing the production of secondary metabolites in medicinal plants: an updated review. In *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 153(3), pp. 447–458. Springer Science and Business Media B.V. <https://doi.org/10.1007/s11240-023-02485-8>
- Jeyasri, R., Muthuramalingam, P., Satish, L., Pandian, S. K., Chen, J. T., Ahmar, S., Wang, X., Mora-Poblete, F., & Ramesh, M. (2021). An overview of abiotic stress in cereal crops: Negative impacts, regulation, biotechnology and integrated omics. In *Plants*, 10(7). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/plants10071472>
- Karalija, E., Macanović, A., & Ibragić, S. (2025). Revisiting Traditional Medicinal Plants: Integrating Multiomics, In Vitro Culture, and Elicitation to Unlock Bioactive Potential. In *Plants*, 14,(13). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/plants14132029>
- Kishor, P. B., Suravajhala, P., Rathnagiri, P., & Sreenivasulu, N. (2022). Intriguing Role of Proline in Redox Potential Conferring High Temperature Stress Tolerance. In *Frontiers in Plant Science*, 13. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.867531>
- Khalid, M., Rehman, H. M., Ahmed, N., Nawaz, S., Saleem, F., Ahmad, S., Uzair, M., Rana, I. A., Atif, R. M., Zaman, Q. U., & Lam, H. M. (2022). Using Exogenous Melatonin, Glutathione, Proline, and Glycine Betaine Treatments to Combat Abiotic Stresses in Crops. In *International Journal of Molecular Sciences*, 23(21). MDPI. <https://doi.org/10.3390/ijms232112913>
- Khan, A., Kanwal, F., Ullah, S., Fahad, M., Tariq, L., Altaf, M. T., Riaz, A., & Zhang, G. (2025). Plant Secondary Metabolites—Central Regulators Against Abiotic and Biotic Stresses. In *Metabolites*, 15(4). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/metabo15040276>
- Kumar, S., Kumar, S., & Mohapatra, T. (2021). Interaction Between Macro- and Micro-Nutrients in Plants. In *Frontiers in Plant Science*, 12. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665583>
- Lamers, J., Der Meer, T. Van, & Testerink, C. (2020). How plants sense and respond to stressful environments. *Plant Physiology*, 182(4), 1624–1635. <https://doi.org/10.1104/PP.19.01464>
- Li, W., Lin, S., Wang, R., Chen, C., Ni, L., Wang, W., & Liang, Z. (2025). Regulation of plant hormones on the secondary metabolism of medicinal plants. *Medicinal Plant Biology*, 4. <https://doi.org/10.48130/mpb-0025-0016>
- Liang, B. W., Li, C., Bai, T. H., & Wang, P. (2023). Editorial: Nutrient use efficiency of plants under abiotic stress. In *Frontiers in Plant Science*, 14. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1179842>
- Lv, J., Yang, S., Zhou, W., Liu, Z., Tan, J., & Wei, M. (2024). Microbial regulation of plant secondary metabolites: Impact, mechanisms and prospects. In *Microbiological Research*, 283. Elsevier GmbH. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127688>

- Lv, Z. Y., Sun, W. J., Jiang, R., Chen, J. F., Ying, X., Zhang, L., & Chen, W. S. (2021). Phytohormones jasmonic acid, salicylic acid, gibberellins, and abscisic acid are key mediators of plant secondary metabolites. In *World Journal of Traditional Chinese Medicine*, 7(3), pp. 307–325. Wolters Kluwer Medknow Publications. https://doi.org/10.4103/wjtc.wjtc_20_21
- Manongko, S. P., Sangi, S., & Momuat, I. (2020). Uji Senyawa Fitokimia dan Aktivitas Antioksidan Tanaman Patah Tulang (*Euphorbia tirucalli* L.). *Jurnal MIPA*, 9, 64–69.
- Mansoor, S., & Chung, Y. S. (2024). Functional phenotyping: Understanding the dynamic response of plants to drought stress. In *Current Plant Biology*, 38, Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2024.100331>
- Maqbool, M. A., Aslam, M., & Ali, H. (2017). Breeding for improved drought tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). In *Plant Breeding*, 136(3), pp. 300–318. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/pbr.12477>
- Mohaddab, M., El Goumi, Y., Gallo, M., Montesano, D., Zengin, G., Bouyahya, A., & Fakiri, M. (2022a). Biotechnology and In Vitro Culture as an Alternative System for Secondary Metabolite Production. In *Molecules*, 27,(22). MDPI. <https://doi.org/10.3390/molecules27228093>
- Mohaddab, M., El Goumi, Y., Gallo, M., Montesano, D., Zengin, G., Bouyahya, A., & Fakiri, M. (2022b). Biotechnology and In Vitro Culture as an Alternative System for Secondary Metabolite Production. In *Molecules*, 27(22). MDPI. <https://doi.org/10.3390/molecules27228093>
- Mohagheghian, B., Saeidi, G., & Arzani, A. (2025). Phenolic compounds, antioxidant enzymes, and oxidative stress in barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes under field drought-stress conditions. *BMC Plant Biology*, 25(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06750-0>
- Murgayanti, M., Azizah, A. N. N., Nuraini, A., Suminar, E., & Mubarak, S. (2025). Effect of meta-topolin and kinetin at various concentrations on shoot multiplication in white turmeric (*Curcuma zedoaria* Rosc.). *Kultivasi*, 24(1). <https://doi.org/10.24198/kultivasi.v24i1.61664>
- Murgayanti, M., Mubarak, S., Nuraini, A., Karuniawan, A., Nur Rahmat, B. P., & Aprilia, E. (2025). Antioxidative response of new cultivar of sweet potato ‘Awachy-1’ under drought stress. *Cogent Food and Agriculture*, 11(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2025.2554258>
- Mushtaq, W., Li, J., Liao, B., Miao, Y., & Liu, D. (2025). Unlocking crop resilience: How molecular tools enhance abiotic stress tolerance. In *Plant Stress*, 17. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.100950>
- Muthusamy, M., & Lee, S. I. (2023a). Abiotic stress-induced secondary metabolite production in Brassica: opportunities and challenges. In *Frontiers in Plant Science*, 14. Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1323085>
- Muthusamy, M., & Lee, S. I. (2023b). Abiotic stress-induced secondary metabolite production in Brassica: opportunities and challenges. In *Frontiers in Plant Science*, 14. Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1323085>
- Nestorović Živković, J., Aničić, N., Matekalo, D., Skorić, M., Filipović, B., Marković, T., & Dmitrović, S. (2023). Polyethylene Glycol (PEG)-Induced Dehydration Alters Enzymatic and Non-Enzymatic Components of the Antioxidant Defense System in *Nepeta nervosa* Royle ex Benth. *Horticulturae*, 9(12). <https://doi.org/10.3390/horticulturae9121277>
- Nikam, N., Kolla, V. P., Choudhari, Y., & Tiwari, R. (2024). Effect of salinity on Growth and Secondary Metabolites of *Sesbania Grandiflora* seedlings: An Analytical Study.

- International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 9(2). <https://doi.org/10.22161/ijeab>
- Noctor, G., & Foyer, C. H. (2016). Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling. *Plant Physiology*, 171(3), 1581–1592. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00346>
- Ozyigit, I. I., Dogan, I., Hocaoglu-Ozyigit, A., Yalcin, B., Erdogan, A., Yalcin, I. E., Cabi, E., & Kaya, Y. (2023). Production of secondary metabolites using tissue culture-based biotechnological applications. In *Frontiers in Plant Science*, 14. Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1132555>
- Qaderi, M. M., Martel, A. B., & Strugnelli, C. A. (2023). Environmental Factors Regulate Plant Secondary Metabolites. In *Plants*, 12(3). MDPI. <https://doi.org/10.3390/plants12030447>
- Qi, Y., Ma, L., Ghani, M. I., Peng, Q., Fan, R., Hu, X., & Chen, X. (2023). Effects of Drought Stress Induced by Hypertonic Polyethylene Glycol (PEG-6000) on *Passiflora edulis* Sims Physiological Properties. *Plants*, 12(12). <https://doi.org/10.3390/plants12122296>
- Rahmat, S., Nadila Nadila, Deswita Deswita, Sasmita Putri Hairani, Yeyen Yeyen, & Ensu Ensu. (2025). Identifikasi Senyawa Metabolit Sekunder Sebagai Senyawa Kompleks pada Tanaman Tradisional. *Polygon : Jurnal Ilmu Komputer Dan Ilmu Pengetahuan Alam*, 3(5), 17–26. <https://doi.org/10.62383/polygon.v3i5.747>
- Rao, M. J., Duan, M., Ikram, M., & Zheng, B. (2025). ROS Regulation and Antioxidant Responses in Plants Under Air Pollution: Molecular Signaling, Metabolic Adaptation, and Biotechnological Solutions. In *Antioxidants*, 14(8). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/antiox14080907>
- Raza, A., Charagh, S., Abbas, S., Hassan, M. U., Saeed, F., Haider, S., Sharif, R., Anand, A., Corpas, F. J., Jin, W., & Varshney, R. K. (2023). Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. In *Plant Biology*, 25(3), 379–395. John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/plb.13510>
- Rejeb, F. Ben, Chograni, H., Romdhane, M. Ben, & Riahi, L. (2023). Effects of two abiotic elicitors on secondary metabolites accumulation and bioactivity in tree wormwood in vitro shoot cultures. *Natural Resources for Human Health*, 3(2), 189–195. <https://doi.org/10.53365/nrfhh/154953>
- Renzetti, M., Funck, D., & Trovato, M. (2025). Proline and ROS: A Unified Mechanism in Plant Development and Stress Response? In *Plants*, 14(1). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/plants14010002>
- Rhaman, M. S., Rauf, F., Tania, S. S., Bayazid, N., Tahjib-ul-Arif, M., Robin, A. H. K., Hoque, M. A., Yang, X., Murata, Y., & Brestic, M. (2024). Proline and glycine betaine: A dynamic duo for enhancing salt stress resilience in maize by regulating growth, Stomatal size, and Oxidative stress responses. *Plant Stress*, 14. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100563>
- Rochmah, S., & Rahayu, E. S. (2021). Peranan jenis media, sumber hormon alami dan teknik induksi akar planlet dalam aklimatisasi pule pandak. *Life Science*, 10(2), 149.
- Rusdiana, R. Y., Sa'diyah, H., & Fariroh, I. (2023). Toleransi tekanan osmotik pada perkecambahan padi varietas inpari menggunakan mannitol. *Jurnal Agrotek Tropika*, 11(4), 555. <https://doi.org/10.23960/jat.v11i4.6683>
- Sajid, Z. A., & Aftab, F. (2022). Improvement of Polyethylene Glycol, Sorbitol, Mannitol, and Sucrose-Induced Osmotic Stress Tolerance through Modulation of the Polyamines, Proteins, and Superoxide Dismutase Activity in Potato. *International Journal of Agronomy*, 2022. <https://doi.org/10.1155/2022/5158768>
- Santos, T. B., Ribas, A. F., de Souza, S. G. H., Budzinski, I. G. F., & Domingues, D. S. (2022). Physiological Responses to Drought, Salinity, and Heat Stress in Plants: A Review. In

- Stresses*, 2(1), 113–135. Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
- Seca, A. M. L., & Pinto, D. C. G. A. (2019). Biological Potential and Medical Use of Secondary Metabolites. *Medicines*, 6(2), 66. <https://doi.org/10.3390/medicines6020066>
- Setiawati, T., Zazuli, S. F., Annisa, A., Nurzaman, M., & Irawan, B. (2020). Pengaruh polyethylene glycol (peg) terhadap kadar kuersetin kultur kalus chrysanthemum morifolium ramat pada kondisi pencahayaan berbeda. *Al-Kauniyah: Jurnal Biologi*, 13(1), 116–127. <https://doi.org/10.15408/kauniyah.v13i1.13688>
- Sewelam, N., Kazan, K., & Schenk, P. M. (2016). Global plant stress signaling: Reactive oxygen species at the cross-road. In *Frontiers in Plant Science*, 7. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00187>
- Sharma, A., Shahzad, B., Rehman, A., Bhardwaj, R., Landi, M., & Zheng, B. (2019). Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. In *Molecules*, 24(13). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
- Singh, D. (2022). Juggling with reactive oxygen species and antioxidant defense system – A coping mechanism under salt stress. *Plant Stress*, 5. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100093>
- Singhal, R. K., Fahad, S., Kumar, P., Choyal, P., Javed, T., Jinger, D., Singh, P., Saha, D., Md, P., Bose, B., Akash, H., Gupta, N. K., Sodani, R., Dev, D., Suthar, D. L., Liu, K., Harrison, M. T., Saud, S., Shah, A. N., & Nawaz, T. (2023). Beneficial elements: New Players in improving nutrient use efficiency and abiotic stress tolerance. In *Plant Growth Regulation*, 100(2), 237–265). Springer Science and Business Media B.V. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00843-8>
- Sohail, R., Mathew, M., Patel, K. K., Reddy, S. A., Haider, Z., Naria, M., Habib, A., Abdin, Z. U., Razzaq Chaudhry, W., & Akbar, A. (2023). Effects of Non-steroidal Anti-inflammatory Drugs (NSAIDs) and Gastroprotective NSAIDs on the Gastrointestinal Tract: A Narrative Review. *Cureus*. <https://doi.org/10.7759/cureus.37080>
- Sohn, S. I., Pandian, S., Rakkammal, K., Largia, M. J. V., Thamilarasan, S. K., Balaji, S., Zoclanclounon, Y. A. B., Shilpha, J., & Ramesh, M. (2022). Jasmonates in plant growth and development and elicitation of secondary metabolites: An updated overview. In *Frontiers in Plant Science*, 13. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.942789>
- Sun, J., Qiu, C., Ding, Y., Wang, Y., Sun, L., Sun, L., Fan, K., Gai, Z., Dong, G., Wang, J., Li, X., Song, L., & Ding, Z. (2020). Fulvic acid ameliorates drought stress-induced damage in tea plants by regulating the ascorbate metabolism and flavonoids biosynthesis. *BMC Genomics*, 21(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06815-4>
- Tajaragh, R. P., Rasouli, F., Giglou, M. T., Zahedi, S. M., Hassanpouraghdam, M. B., Aazami, M. A., Adámková, A., & Mlček, J. (2022). Morphological and Physiological Responses of In Vitro-Grown Cucurbita sp. Landraces Seedlings under Osmotic Stress by Mannitol and PEG. *Horticulturae*, 8(12). <https://doi.org/10.3390/horticulturae8121117>
- Tripama, B., Siswoyo, T. A., Dewanti, P., & Soeparjono, S. (2023). Response of NaCl stress to morphology and content of phenolic compounds, flavonoids, and antioxidant activity in clove seeds (*Syzygium aromaticum*L.). *Jurnal Penelitian Pertanian Terapan*, 23(1), 81–93. <https://doi.org/10.25181/jppt.v23i1.2504>
- Twaij, B. M., Taha, A. J., Bhuiyan, F. H., & Hasan, M. N. (2022). Effect of saccharides on secondary compounds production from stem derived callus of *Datura innoxia*. *Biotechnology Reports*, 33. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2022.e00701>
- Wang, Q., Eneji, A. E., Kong, X., Wang, K., & Dong, H. (2015). Salt stress effects on secondary metabolites of cotton in relation to gene expression responsible for aphid development. *PLoS ONE*, 10(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129541>

- Wellpott, K., Herde, M., Winkelmann, T., & Bündig, C. (2024). Liquid in vitro culture system allows gradual intensification of osmotic stress in *Solanum tuberosum* through sorbitol. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 157(1). <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02720-w>
- Wijerathna-Yapa, A., & Hiti-Bandaralage, J. (2023). Tissue Culture—A Sustainable Approach to Explore Plant Stresses. In *Life*, 13(3). MDPI. <https://doi.org/10.3390/life13030780>
- Wisdayanti, & Sumardi, R. (2025). Kajian Profil Senyawa Flavonoid, Fenolik, Alkaloid Dan Terpenoid Pada Genus *Ceriops*. *Sains Medisina*, 4(1), 1–9. <https://doi.org/10.63004/snsmed.v4i1.829>
- Yeshi, K., Crayn, D., Ritmejerytė, E., & Wangchuk, P. (2022). Plant Secondary Metabolites Produced in Response to Abiotic Stresses Has Potential Application in Pharmaceutical Product Development. In *Molecules*, 27(1). MDPI. <https://doi.org/10.3390/molecules27010313>
- Yu, T., Ma, X., Zhang, J., Cao, S., Li, W., Yang, G., & He, C. (2025). Progress in Transcriptomics and Metabolomics in Plant Responses to Abiotic Stresses. In *Current Issues in Molecular Biology*, 47(6). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/cimb47060421>
- Zahra, N., Wahid, A., Hafeez, M. B., Lalarukh, I., Batool, A., Uzair, M., El-Sheikh, M. A., Alansi, S., & Kaushik, P. (2022). Effect of Salinity and Plant Growth Promoters on Secondary Metabolism and Growth of Milk Thistle Ecotypes. *Life*, 12(10). <https://doi.org/10.3390/life12101530>
- Zamljen, T., Medic, A., Hudina, M., Veberic, R., & Slatnar, A. (2022). Salt Stress Differentially Affects the Primary and Secondary Metabolism of Peppers (*Capsicum annum* L.) According to the Genotype, Fruit Part, and Salinity Level. *Plants*, 11(7). <https://doi.org/10.3390/plants11070853>
- Zheng, Y., Wang, X., Cui, X., Wang, K., Wang, Y., & He, Y. (2023). Phytohormones regulate the abiotic stress: An overview of physiological, biochemical, and molecular responses in horticultural crops. In *Frontiers in Plant Science*, 13. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1095363>