

НАУЧНЫЕ ОБЗОРЫ И СООБЩЕНИЯ

SCIENTIFIC REVIEWS AND REPORTS

DOI: 10.12731/2658-6649-2023-15-6-998

УДК 581.1:631.547.1:631.53.027.3



Научный обзор

**ФИЗИЧЕСКИЕ ЭУСТРЕССОРЫ
КАК ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ИНСТРУМЕНТЫ
ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР (ОБЗОР)**

*О.Н. Бахчевников, С.В. Брагинец,
Н.С. Кравченко, В.И. Пахомов*

***Обоснование.** Процессы, происходящие в растениях и их семенах при стрессовых воздействиях, а также защитные механизмы, используемые растениями при стрессе, мало изучены, что не позволяет использовать их для повышения урожайности.*

***Цель.** Обзор и анализ научных публикаций, посвященных феномену приобретенной растениями в результате действия физического эустрессора на их семена «памяти» на стресс, и возможному применению этого явления в растениеводстве и селекции сельскохозяйственных культур.*

***Материалы и методы.** Выполнен обзор научной литературы по теме исследования за период 2016-2023 гг. Выполнение исследования состояло из этапов: поиск научной литературы, ее оценка и отбор, синтез данных и их анализ.*

***Результаты.** Использование гормональных эффектов физических агентов для стимулирования прорастания семян сельскохозяйственных культур является эффективным. Реакция на абиотические стрессы может быть «натренирована» праймингом таким образом, что растение приобретает способность лучше переносить последующее воздействие стресса. Были найдены доказательства формирования краткосрочной и трансгенерационной памяти после прайминга растений. Установлен эпигенетический механизм формирования долгосрочной стрессовой памяти у растений в результате*

действия физического эустрессора. Эустрессор индуцирует специфические эпигенетические метки, связанные с адаптацией к окружающей среде, формируя новый стрессоустойчивый фенотип растения. Физические эустрессоры обладают потенциалом для придания сельскохозяйственным культурам устойчивости к стрессам путем усиления фенотипических характеристик, предотвращающих потери урожая.

Заключение. Обработка семян физическими эустрессорами формирует у растений устойчивость к абиотическим стрессам и память на них, но научные данные по этому вопросу являются неполными и отрывочными. На сегодняшний день понимание и применение стрессовой памяти в целях селекции ограничено, но она имеет большой потенциал для создания новых сортов сельскохозяйственных культур.

Ключевые слова: семена; растения; предпосевная обработка; стресс; эустресс; память на стресс; физический эустрессор; эпигеном; фенотип; селекция

Для цитирования. Бахчевников О.Н., Брагинец С.В., Кравченко Н.С., Пахомов В.И. Физические эустрессоры как потенциальные инструменты для повышения стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур (обзор) // Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. 2023. Т. 15, №6. С. 360-386. DOI: 10.12731/2658-6649-2023-15-6-998

Scientific Review

PHYSICAL EUSTRESSORS AS POTENTIAL TOOLS TO IMPROVE CROP STRESS TOLERANCE (REVIEW)

**O.N. Bakhchevnikov, S.V. Braginetz,
N.S. Kravchenko, V.I. Pakhomov**

Background. The processes occurring in plants and their seeds under stress, as well as the defense mechanisms used by plants under stress, are poorly understood, which makes it impossible to use them to increase yields.

Purpose. Review and analysis of scientific publications, devoted to the phenomenon of stress memory acquired by plants as a result of physical stressors on their seeds and possible applications of this phenomenon in plant growing and crop breeding.

Materials and methods. A selection and systematic review of scientific articles on the research topic for the period 2016-2023 was performed. The study con-

sisted of the following steps: research literature search, evaluation and selection, data synthesis and analysis.

Results. *The use of hormetic effects of physical agents to stimulate seed germination of crops is effective. Responses to abiotic stresses could be 'trained' by priming so that the plant becomes better able to cope with later stress. Evidence of short-term and transgenerational memory formation following plant priming has been obtained. An epigenetic mechanism for the formation of long-term stress memory in plants as a result of a physical eustressor has been identified. The eustressor induces specific epigenetic marks associated with environmental adaptation, forming a new stress-resistant plant phenotype. Physical eustressors have the potential to impart stress tolerance to crops to enhance phenotypic characteristics to prevent yield losses.*

Conclusion. *Seed treatment with physical stressors builds plant tolerance and memory to abiotic stresses, but scientific evidence on this issue is incomplete and sketchy. The understanding and application of stress memory for breeding purposes is currently limited, but it has great potential for the development of new crop varieties.*

Keywords: *seeds; plants; priming; stress; stress memory; physical eustressor; epigenome; phenotype; plant breeding*

For citation. *Bakhchevnikov O.N., Braginets S.V., Kravchenko N.S., Pakhomov V.I. Physical Eustressors as Potential Tools to Improve Crop Stress Tolerance (Review). Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture, 2023, vol. 15, no. 6, pp. 360-386. DOI: 10.12731/2658-6649-2023-15-6-998*

Введение

Приоритетным направлением научных исследований является поиск способов увеличения урожайности сельскохозяйственных культур.

Предпосевная обработка для улучшения всхожести (прайминг) – это хорошо известная операция для улучшения качества семян, являющаяся эффективным средством увеличения их всхожести, синхронизации прорастания, а также улучшения роста проростков в неблагоприятных условиях, что способствует увеличению урожайности сельскохозяйственных растений [1]. Для предпосевной обработки семян активно используют способы воздействия, основанные на физических эффектах, таких как микроволновое и ультрафиолетовое излучение, ионизирующие излучения, магнитное поле [1, 59].

Но растения подвергаются абиотическим (жара, холод, засуха) стрессам не только в фазе прорастания, но и на протяжении всего жизненного

цикла. Установлено, что растения, подвергшиеся действию малой дозы стрессора (эустресс) в фазе семян или ростков, в дальнейшем могут приобретать «память» на этот вид стресса, позволяющую им впоследствии эффективно противодействовать стрессу при его повторении путем изменения внутриклеточного метаболизма [70]. Были высказаны предположения, что предпосевная обработка семян физическими стрессорами, вызывающая изменение их метаболизма, позволит сформировать у растений «память» на определенные виды абиотических стрессов, что в дальнейшем будет способствовать повышению их урожайности [72].

Процессы, происходящие в растениях и их семенах при стрессовых воздействиях, а также защитные механизмы, используемые растениями при стрессе, и обеспечивающие их приспособление к повторяющимся стрессовым ситуациям, до сих пор мало изучены, что не позволяет просчитывать на практике их влияние на урожайность [8].

Все изложенное обусловило необходимость выполнения обзора и критического анализа научных статей, посвященных феномену приобретенной сельскохозяйственными растениями в результате действия физического эустрессора на их семена «памяти» на абиотический стресс, и перспективе практического использования этого эффекта в растениеводстве и селекции.

Цель исследования

Обзор и анализ научных публикаций, посвященных феномену приобретенной растениями в результате действия физического эустрессора на их семена «памяти» на стресс, и возможному применению этого явления в растениеводстве и селекции сельскохозяйственных культур.

Материалы и методы

Выполнение исследования состояло из четырех этапов: поиск научной литературы, ее оценка и отбор, синтез данных и их анализ.

Отбор и систематический обзор научной литературы по теме исследования был выполнен по методике, приведенной в работах R.J. Торрасо [67] и С. Okoli [50].

Для отбора научных статей на английском и русском языках произвели поиск по ключевым словам (стресс, семена, растения, предпосевная обработка, память на стресс, эустресс, физический эустрессор и др.) и их сочетаниям в научных библиографических базах «eLIBRARY», «Google Scholar», MDPI, «Wiley online Library», «Springer Link» и «ScienceDirect».

Также был выполнен обзор содержания авторитетных научных журналов по тематике исследования. При отборе статей для обзора приоритет был отдан публикациям с наибольшим количеством последующих цитирований. Кроме того в отобранных публикациях были изучены пристатейные списки литературы для обнаружения дополнительных релевантных источников сведений.

Период 2016-2023 гг. был принят в качестве временных рамок для настоящего обзора научных публикаций. Научные статьи, опубликованные ранее 2016 г., включали в обзор лишь для обозначения приоритета конкретного ученого в открытии или при отсутствии новейших публикаций по определенному аспекту темы исследования.

Результаты

1. Современные представления о действии стресса на растения и их семена

Растения в период вегетации подвергаются воздействию различных стрессовых факторов, ограничивающих их рост и урожайность. Стресс растений – это «любые неблагоприятные условия или вещества, которые влияют на метаболизм, рост или развитие растения или блокируют их» [40].

Действие стресса вызывает ответную реакцию растения. Баланс между реакцией растений и действием стрессора, т.е между толерантностью и чувствительностью, определяет оказывает ли стрессор положительное (эустресс) или отрицательное (дистресс) воздействие на метаболизм растений и, следовательно, на их рост [29, 32, 34].

Принятая теория эустресса гласит, что действие стрессоров в течение непродолжительного времени или с небольшой дозой зачастую увеличивает устойчивость растений к последующему стрессу, повышая их урожайность [70].

Теория эустресса сходна с теорией «гормезиса» [18]. Гормезис – это двухфазная адаптивная реакция на действие токсичных веществ и физических факторов, характеризующаяся стимуляцией (эустресс) живых существ низкими дозами стрессора и ингибированием (дистресс) высокими дозами [73]. Предполагается, что в основе горметической стимуляции лежит умеренная активация тех же неспецифических защитных систем, которые защищают растения от любых сильных стрессоров и включают активные химические соединения и гормоны [70].

До недавнего времени при изучении реакций растений на стресс очень мало внимания уделяли стрессовому воздействию на семена. В состоянии

покоя, защищенные оболочкой семена очень устойчивы к стрессовым факторам. Но семена могут быть очень уязвимы к стрессам на других стадиях развития, в частности во время развития на материнском растении, или в период прорастания. Эти вариации в устойчивости к стрессу, совпадающие с фазами развития, делают семена привлекательными моделями для изучения стресса растений [34].

Прорастание и появление всходов являются одними из самых уязвимых этапов развития растений, когда они наиболее подвержены стрессам. Дистрессы семян обычно включают все биотические и абиотические факторы, испытываемые взрослыми растениями. Если семена и проростки приспособятся к этим стрессам, дистресс может снова превратиться в эустресс [49].

Действие стресса значительно увеличивает синтез в клетках активных форм кислорода (АФК) и активных форм азота (АФА), которые являются ключевыми компонентами сигнальных сетей, через которые растения регулируют процессы развития и ответа на факторы, вызывающие стресс [16, 27]. АФК и АФА взаимодействуют с гормонами, изменяя состояние семени, в частности стимулируя его прорастание. Биохимическая концепция стресса состоит в том, что фаза тревоги включает восприятие стресса и передачу сигнала через сигнальную сеть в виде активных форм кислорода и азота, активируя механизмы защиты и восстановления в ответ на действие стрессора [34].

2. Память на стресс у растений – современные данные

В настоящее время все большей популярностью пользуется теория о наличии у растений стрессовой памяти. Ее суть состоит в том, что воздействие низких доз сублетального стресса подготавливает растения к повторному летальному стрессу, обеспечивая лучшую реакцию, чем у «наивных» растений [62]. Установлено, что эустресс запускает в клетках растения различные процессы, включая ремоделирование хроматина, альтернативный сплайсинг РНК и накопление метаболитов, которые совместно регулируют память о стрессе.

Новейшие исследования показывают, что наличие краткосрочной и долгосрочной памяти о перенесенных воздействиях окружающей среды характерно и для растений, хотя ее механизмы значительно отличаются от памяти животных [25]. Понятие памяти растений включает «обучение» при столкновении со стрессором и «воспоминание» при последующем воздействии того же фактора [65]. Сохранение потенциально полезной

памяти происходит в пределах одного поколения, в прямом потомстве (межпоколенческая) или может охватывать несколько поколений [15, 36].

Память на стресс может сохраняться в течение жизненного цикла растения (соматическая память), но она может стать стабильной и наследоваться в потомстве в продолжение нескольких неподлежащих стрессу поколений (трансгенерационная память) [24, 76]. Ее сохранение будет зависеть от стабильности определенных эпиаллелей ДНК, которые могут быть митотически или мейотически стабильными [24]. В первом варианте необходимое эпигенетическое состояние поддерживается в митозе, поэтому изменения, связанные с памятью на стресс, сохраняются в течение вегетативного роста и кратковременно наследуются во вновь развивающихся тканях в течение всего жизненного цикла растения. Во втором случае эпигенетическое состояние может передаваться через мейоз и гаметогенез, в результате чего влияние на фенотип является долгосрочным и распространяется на следующее поколение [17, 24, 36].

Исследования показали, что процесс «запоминания» стресса происходит в результате транскрипционной и эпигенетической регуляции, что создает дополнительные возможности для изменений в клетках растений в ответ на сигналы окружающей среды [28, 42, 47].

Реакция на абиотические стрессы может быть «натренирована» таким образом, что растение приобретает способность лучше переносить последующее воздействие стрессовых условий [11]. Индуцированная праймингом семян защита у растений является такой «тренированной» памятью [23, 43]. Были найдены доказательства формирования межпоколенческой и трансгенерационной памяти после прайминга тепла или засухи у различных видов растений [23, 74].

Предполагается, что воздействие сублетальных стрессов на разных стадиях развития, включая семена, подготавливает растение, позволяя ему переносить летальные дозы последующих стрессовых воздействий [24, 35]. Это происходит благодаря формированию краткосрочной памяти или наследственным эпигенетическим изменениям. Механизмы формирования памяти разнообразны и включают регуляцию экспрессии генов, посттранскрипционные модификации или опосредованную модификацию хроматина [25]. Существует гипотеза, что прионные белки или сигнальные молекулы, такие как мелатонин, могут быть вовлечены в формирование памяти о стрессе [25].

Точные каналы, по которым передаются сигналы памяти у растений, еще не до конца установлены. Химические и молекулярные формы памяти,

возможно, включают изменения в уровнях метаболитов или транскриптов, посттрансляционные модификации (краткосрочные ответы) или эпигенетические изменения, такие как модификация гистонов, ремоделирование хроматина, метилирование ДНК и даже привлечение некодирующей РНК для формирования трансгенерационной памяти растений [24, 42]. Примером молекул, участвующих в обеспечении устойчивости растений к стрессу путем «праймирования» реакции на него, является мелатонин, используемый для предварительной обработки семян и проростков [38, 39, 75]. Пример адаптивной эпигенетической памяти можно найти у растений арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*), подвергшихся солевому стрессу, память о котором передается по материнской линии следующему поколению [77].

Для полного понимания сложных механизмов памяти растений еще многое предстоит изучить, в том числе расшифровать точную природу молекул, способствующих ее формированию [25]. Кроме того, способы действия химических соединений, ответственных за краткосрочную и трансгенерационную память в растительных системах, являются в значительной степени неисследованной областью.

3. Предпосевная обработка семян и формирование стрессовой памяти у растений

Уже более 100 лет в сельском хозяйстве применяется операция грунтования (прайминга) семян, заключающаяся в их кратковременной обработке химическими веществами или физическими воздействиями, что стимулирует их прорастание [1, 62].

В ходе прайминга семян происходит активация предзародышевого метаболизма, который включает антиоксидантные функции и процессы восстановления ДНК [51]. Обработка агентами прайминга активирует в семенах различные ферменты, такие как гидролазы и протеазы, которые способствуют улучшению их жизнеспособности. Кроме того, в семенах повышается уровень стресс-реактивных транскрипционных факторов и белков, восстанавливающих ДНК, что в совокупности способствует формированию стрессоустойчивого фенотипа растения [20].

Хотя прайминг проводится только в течение короткого периода во время первоначального прорастания семян, его действие может продолжаться в течение всего жизненного цикла растения [31]. Умеренное воздействие стресса во время прайминга изменяет внутриклеточный метаболизм растения [41]. Это состояние может сохраняться в течение определенного времени и создает память о стрессе [22, 60].

При прайминге у растений иногда наблюдается явление возникновения перекрестной стрессовой толерантности. Кросс-стрессовая толерантность достигается за счет активации нескольких сигнальных путей во время первой встречи со стрессом, и эти активированные пути работают совместно или антагонистично во время последующих стрессовых событий [30]. Сообщается, что перекрестная стрессовая толерантность, полученная от одного стрессора, может привести к толерантности к нескольким стрессам [19, 37].

Эти исследования в области прайминга семян открыли новые пути для создания технологий, направленных на повышение продуктивности сельскохозяйственных культур [7].

4. Физические эустрессоры как средство стимулирования прорастания семян и повышения стрессоустойчивости растений

Новым направлением исследований в предпосевной обработке семян стала замена химических веществ, небезопасных для человека и вредных для экологии, на действие физических факторов (излучения, электромагнитное поле) [9]. Использование горметических эффектов действия физических агентов для стимулирования прорастания семян, появления всходов и укоренения растений является перспективным подходом [8].

Исследования по предпосевной обработке физическими эустрессорами до недавнего времени были направлены лишь на установление факта стимулирующего действия на семена определенного стрессора и определение рациональных параметров обработки, не сопровождаясь выяснением сути внутриклеточных процессов, обуславливающих положительный эффект. В результате этого полученные данные оставались разрозненными и фрагментарными, не давая ответа на вопрос, каков механизм действия физических эустрессоров на клеточном уровне.

Был обнаружен эффект последействия предпосевной обработки семян физическими стрессорами, выражающийся в повышении устойчивости растений к определенным видам стресса (засуха, засоление и др.). В частности, установлено, что обработка семян ультрафиолетовым и гамма-излучением впоследствии повышает засухоустойчивость растений [59]. Это делает перспективным рассмотрение эффекта физической предпосевной обработки семян в связи с вновь открытым явлением стрессовой эпигенетической памяти растений.

Наиболее широко применяемыми в качестве эустрессоров физическими воздействиями являются магнитное поле, ионизирующие излучения, в

частности гамма-излучение, ультрафиолетовое и микроволновое излучения, ультразвук и «холодная» плазма [59].

По мнению D.J. Bilalis и R. Romero-Galindo, растения различным образом реагируют на воздействие ионизирующих и неионизирующих излучений [8, 59]. В то время как ионизирующее излучение воздействует на нуклеиновые кислоты, такие как ДНК и РНК, неионизирующее излучение в основном оказывает тепловое воздействие на клетки растений. В тоже время как ионизирующее, так и неионизирующее излучение активизируют синтез в клетках активных форм кислорода (АФК) [8, 59].

Из соображений радиационной безопасности для работников сельского хозяйства и простоты использования наибольший интерес представляют неионизирующие виды физических стрессоров: ультрафиолетовое излучение, магнитное поле, ультразвук, микроволновое излучение (СВЧ).

Результатом действия магнитного поля на семена является активация антиоксидантного ответа, что способствует повышению толерантности растений к абиотическим стрессам [1]. Увеличение активности антиоксидантных ферментов в результате действия магнитного поля на семена огурца (*Cucumis sativus* L.) было зафиксировано в опытах J. Bhardwaj. По его данным, активность гидролитических ферментов амилазы и протеазы после обработки была больше, чем в необработанных семенах на 51 и 13 % соответственно [10]. S.M. Baby сообщает, что в обработанных магнитным полем семенах сои (*Glycine max* L.) происходит уменьшение синтеза супероксидных радикалов [4]. A. Vashisth и S. Nagarajan выяснили, что в результате воздействия магнитного поля в семенах подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) происходит усиление активности альфа-амилазы, дегидрогеназы и протеазы [69]. Установлено, что обработка магнитным полем может повысить толерантность растений к стрессу от засухи благодаря своей способности стимулировать усиленное поглощение воды семенами [59]. Таким образом, предпосевная обработка семян магнитным полем может минимизировать негативное влияние абиотических стрессов на урожайность сельскохозяйственных культур.

Механизм восприятия растениями магнитного поля и их ответной реакции до конца не изучен. Известно, что проницаемость клеточной мембраны зависит от воздействия магнитного поля, что отражается на ионообменной способности [33]. Было выдвинуто предположение, что метаболически активные клетки растений содержат неспаренные электроны свободных радикалов [8]. Действие магнитного поля вызывает ориентацию этих неспаренных электронов и преобразование их энергии в

химическую, которая помогает в активации и регулировании кинетики биохимических внутриклеточных процессов [56]. Однако до сих пор не подтверждено, что такие процессы происходят *in vivo*.

Сообщается, что обработка семян и проростков растений ультрафиолетовым излучением может быть потенциально полезным методом для решения проблемы стресса от засухи [5], но в этой области требуются дополнительные исследования. Согласно данным T.D. Thomas, низкая доза УФ-излучения (0,004–4 Вт/м²) стимулировала в семенах риса (*Oryza sativa* L.) увеличение производства метаболитов, активацию антиоксидантных ферментов, а также неферментативных антиоксидантов, что привело к улучшению устойчивости растений к различным абиотическим стрессам [66].

Неизученной областью остается возникновение у растений толерантности к абиогенным стрессам после предпосевной обработки семян микроволновым излучением. A. Vian установил, что низкоамплитудное короткодействующее СВЧ-излучение частотой 900 МГц вызывает накопление в клетках растений мРНК, кодирующей связанный со стрессом транскрипционный фактор bZIP [71]. Быстрота и амплитуда реакции обработанных растений были сравнимы с теми, которые наблюдаются после сильной стимуляции, такой как горение. Но эти исследования не получили дальнейшего развития.

Таким образом, научные данные о формировании устойчивости к стрессам в результате обработки семян растений физическими эустрессорами являются неполными и отрывочными, что мешает их практическому использованию.

Хотя результаты исследований воздействия физического прайминга на формирование стрессоустойчивости являются многообещающими, научное понимание происходящих физиологических реакций или молекулярных механизмов в семени все еще недостаточно. Необходимы исследования для раскрытия реальных механизмов действия физических эустрессоров на семена растений, чтобы определить возможности их применения и существующие ограничения.

5. Эустрессоры как потенциальные инструменты для селекции растений

В адаптации растений к стрессам важную роль играет фенотипическая вариация полезных признаков [52]. Основную роль во взаимодействии между генами и окружающей средой играет эпигенетический механизм. Это создает возможность его использования для создания нового направ-

ления в селекции растений [72]. Эпигенетика может помочь удовлетворить запрос селекционеров на вариации исходного материала для создания новых сортов сельскохозяйственных культур, потенциально вызывая толерантность к стрессам без генетической эрозии и с опосредованным балансом между стрессоустойчивостью и урожайностью [64].

Для этого перспективно использовать воздействие низких доз эустрессоров, в частности физических стрессоров, например электромагнитного поля [70]. Перспективным инструментом является формирование эпигенетических меток, полезных для сельского хозяйства, вызывающих физиологические реакции в течение нескольких поколений у растений, обработанных эустрессорами для приобретения стрессоустойчивости [72].

Есть три типа эпигенетических меток, которые являются стабильными и/или наследуемыми: метилирование ДНК, посттранскрипционные модификации гистонов и мРНК [15]. Эти эпигенетические метки изменяют доступность транскрипционного механизма ДНК и, как следствие, влияют на активацию или репрессию генов [72].

Процесс реакции растений на изменение внешних условий включает, с одной стороны, повышение синтеза метаболитов, сигнальных молекул и транскрипционных факторов, а с другой – изменение эпигенетических меток [15, 24, 36, 54, 76].

Согласно современным представлениям, эпигенетическая «память» определяет набор модификаций в ДНК клетки, но не изменяет последовательность ДНК [76]. Эти модификации могут изменять экспрессию генов и, следовательно, характеристики и поведение клетки [54]. Путем трансгенерационного эпигенетического наследования эти изменения могут передаваться потомству организма [72]. Таким образом, может быть изменена не последовательность, а функция генома [12]. Эпигеном может динамически изменяться под влиянием окружающей среды, в отличие от стабильного генома [14].

В последнее время эпигенетические механизмы считаются ключевыми в стратегиях противодействия неблагоприятным условиям окружающей среды [72].

Стрессы могут вызывать эпигенетические изменения в геноме [2]. Это приводит к фенотипической пластичности и появлению альтернативных фенотипов растений, выражаемых одним и тем же геномом, что объясняется изменениями эпигенетических меток в геноме для усиления транскрипционной регуляции, связанной с потребностями растений в зависимости от условий окружающей среды, приводящей к акклиматизации [2, 21, 72] (рис.).

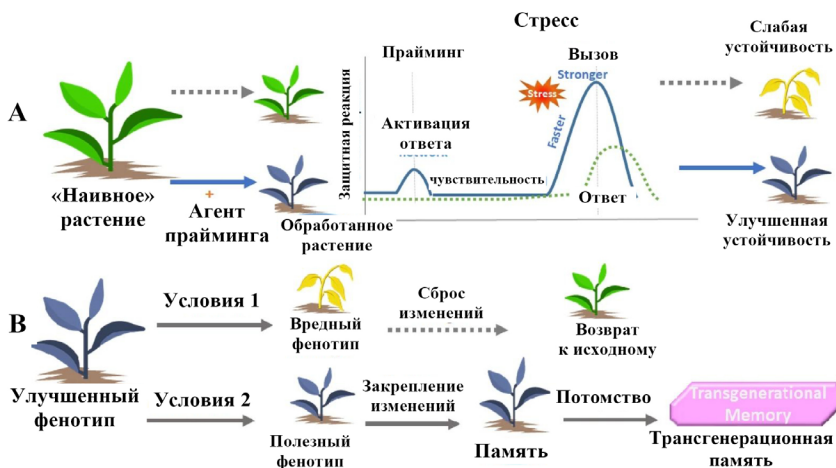


Рис. Концепции изменения фенотипа растения под действием стрессора (Villagómez-Aranda, 2022) [72]: А – прайминг; В – формирование «памяти» на стресс

Прайминг-агентом, запускающим процесс формирования эпигенетической «памяти», может быть непосредственное воздействие стресса или применение химических или физических стрессоров [72]. Эффективность предпосевной обработки в формировании «памяти» на стресс может варьироваться в зависимости от типа эустрессора, продолжительности обработки, вида растений. Хотя для применения праймирования в селекционных программах необходимы дополнительные исследования, это интересный потенциальный подход для смягчения воздействия изменения климата на сельскохозяйственные культуры [72]. Использование физических эустрессоров может стать потенциальным инструментом управления сельскохозяйственными культурами для создания трансгенерационной памяти и формирования у них устойчивости к стрессу путем усиления врожденной способности растений к естественному ответу на неблагоприятные условия [70].

Предварительное воздействие эустрессора на растения имитирует эндогенные сигналы стресса, что приводит к активации защитных механизмов в клетках для подготовки к противостоянию стрессу посредством системной приобретенной или индуцированной устойчивости [3].

В подвергнутых действию физического эустресса материнских растениях может происходить накопление в семенах антиоксидантов и иных

вторичных метаболитов, и этот ответ может распространяться на несколько поколений, поскольку прайминг способствует транскрипционной индукции защитных генов и сохраняется в последующих поколениях, если происходят эпигенетические изменения [15, 53]. Поэтому для активного использования физических эустрессоров в сельском хозяйстве желательно сосредоточиться на исследовании стрессовых факторов, используемых в низкой дозе, чтобы благоприятствовать праймингу «памяти» через эпигенетическое влияние [72].

До сих пор точно не установлено, какие именно факторы обуславливают возникновение у растений трансгенерационной «памяти» на стресс. В большинстве работ стрессовая «память» исследуется только в следующем поколении. Ученые, которые исследовали наличие «памяти» на стресс у растений во втором поколении, пришли к противоречивым выводам о том, что «память» о стрессе стирается во втором поколении [46, 61], либо о том, что «память» частично сохраняется во втором поколении [13, 57]. Вероятно, интенсивность стресса и продолжительность стадии развития растения до его воздействия являются критическими для эффективного формирования трансгенерационной «памяти» [58]. Кроме того, необходимо учитывать условия выращивания растений для определения эффективных параметров прайминга для закрепления интересующих селекционеров признаков [48].

Существуют два фактора, определяющих возможность формирования у растений стабильной долгосрочной «памяти»: интенсивность стресса и продолжительность его действия [72]. Эти два фактора определяют стабильность эпигенетических изменений в клетках растений. Установлено, что различные уровни стресса (по продолжительности и интенсивности) приводят к формированию разных уровней «памяти» на стресс [45].

Эпигенетические изменения при неоднократном действии стрессовых факторов на растения будут накапливаться, в результате чего фенотипическая стрессоустойчивость, обусловленная эпигенетической модификацией, превзойдет ту, причиной которой являются генетические изменения (мутации и генетическая рекомбинация) [72]. Но произошедшее фенотипическое изменение может внешне не проявляться до накопления генетических мутаций. Вызванные стрессом эпигенетические изменения могут стать заметными уже в первом поколении, но в следующих поколениях возможен их сброс [72]. По этой причине только совместное наследование генетических и эпигенетических изменений обеспечивает стабильную наследственную адаптацию растений к стрессу [68].

Эпигенетическая память способствует адаптации растения к определенному виду стрессу. Но кроме адаптации к конкретному стрессу, потенциальной целью научных исследований должно быть формирование у растений широкого спектра устойчивости на основе памяти, включающей реакции на несколько стресс-факторов [72]. В природе практически не бывает ситуаций, когда на растение действует лишь один стрессовый фактор [72]. Обычно присутствуют несколько факторов, взаимодействие которых вызывает определенный эффект в растении. Поэтому становится возможным формирование у растений перекрестной устойчивости к нескольким связанным стрессовым факторам [12, 44, 72]. Эустрессоры перспективны в качестве индукторов эпигенетической «памяти» из-за их влияния на перекрестные связи в сигнальных путях клеток растений [72]. Прайминг одним типом эустрессора иногда может усиливать ответ растений на другие типы стресса (так называемый «перекрестный прайминг») [36].

Тем не менее, способность вызывать желаемые признаки со стабильной эпигенетической основой неясна для каждого конкретного эустрессора, и, вероятно, воздействие на растение зависит от его вида и вида эустрессора.

На сегодняшний день доказано, что действие физических эустрессоров оказывает положительное влияние на растения. С одной стороны, они оказывают биостимулирующее действие, усиливая рост растения, что приводит к повышению урожайности. С другой стороны, в растениях повышается содержание биоактивных соединений, которые способствуют улучшенной реакции на стресс за счет формирования устойчивости к нему [72]. Однако постоянство такого эффекта от физических и иных эустрессоров не было изучено в последующих поколениях [63, 70]. Закрепление трансгенерационной «памяти» о стрессе у растений не всегда наблюдается даже у разных генотипов одного и того же вида растений [6, 55]. Поэтому необходимо провести дополнительные исследования для выявления эустрессоров, формирующих эпигенетическую «память» на стресс. Также важно учитывать вид прайминг-агента, его концентрацию и время экспозиции, дозы и периоды применения для создания желаемой «памяти».

Поскольку реакция растения может варьироваться в зависимости от используемого физического эустрессора, способа его применения, дозы, числа обработок и интервала между ними, а также стадии развития растения и его вида, то в ходе дальнейших исследований нужно определить рациональные параметры обработки для каждого конкретного случая [72].

Для эффективного применения физических эустрессоров в селекции сельскохозяйственных культур необходимо определить эпигенетические

изменения, индуцированные эустрессором, их влияние на фенотип, а также стабильность и наследуемость эпигенетических меток [62].

Ожидается, что физические эустрессоры станут инструментом, который, наряду с традиционными методами и редактированием генома, сможет вывести селекцию растений на новый уровень. Они обладают потенциалом для придания сельскохозяйственным культурам широкого спектра устойчивости к стрессам для усиления фенотипических характеристик, позволяющих предотвратить потери урожая [72]. Важно отметить, что применение контролируемого действия физических эустрессоров для формирования трансгенерационных эпигенетических вариаций не заменяет собой традиционные методы селекции растений. Физические эустрессоры, действующие контролируемым образом на растения, являются потенциальным инструментом для сокращения продолжительности и снижения затрат на создание устойчивых к стрессам сортов сельскохозяйственных культур [72].

Использование физических эустрессоров в сочетании с эпигенетической регуляцией может иметь большой потенциал в будущих сельскохозяйственных системах благодаря их преимуществам [72]. Это может быть экономически эффективным методом, учитывая, что эустрессоры используются в низких концентрациях. При использовании физических факторов растения могут быть обработаны в фазе семян или саженцев перед посадкой, что снижает расходы. Применение эустрессоров в большинстве случаев может быть реализовано в любой производственной системе.

Заключение

Установлено, что хотя действие физических факторов вызывает стресс у растений, низкие или умеренные уровни этих же агентов обуславливают эффект прайминга (стимулирования) – явление гормезиса. Поэтому использование горметических эффектов действия физических агентов для стимулирования прорастания семян сельскохозяйственных культур является перспективным подходом.

Наличие «памяти» об условиях окружающей среды и перенесенных воздействиях характерно и для растений, хотя ее механизмы значительно отличаются от памяти животных. Растения обладают как краткосрочной, так и долгосрочной «памятью», которая может быть «обучающей» при столкновении с определенным стрессором.

Исследования показали, что реакция на различные абиотические стрессы может быть «натренирована» праймингом таким образом, что растение приобретает способность лучше переносить последующее воздействие

стрессовых условий. Были найдены доказательства формирования межпоколенческой и трансгенерационной «памяти» после прайминга семян растений. Но механизмы действия эустрессоров, ответственных за краткосрочную и долгосрочную «память» на стресс в растениях, являются в значительной степени неисследованной областью.

В новейших исследованиях был установлен эпигенетический механизм формирования долгосрочной стрессовой «памяти» у растений в результате действия физического эустрессора. Эустрессор индуцирует специфические эпигенетические метки, связанные с адаптацией растения к окружающей среде, формируя новый стрессоустойчивый фенотип растения.

Существующие исследования показывают высокую эффективность предпосевной обработки семян физическими методами воздействия. Установлено, что обработка семян физическими эустрессорами формирует у растений устойчивость к абиотическим стрессам и «память» на них, но научные данные по этому вопросу являются неполными и отрывочными, что мешает их практическому использованию.

Научное понимание происходящих в семени физиологических реакций или молекулярных механизмов при физическом прайминге все еще недостаточно. Необходимы исследования для раскрытия механизмов действия методов физической стимуляции семян, чтобы установить потенциальные области ее применения и возможные ограничений.

На сегодняшний день понимание и применение стрессовой «памяти» в целях селекции ограничено, но она имеет большой потенциал для создания сортов сельскохозяйственных культур. Физические эустрессоры, используемые контролируемым образом во время выращивания растений, являются потенциальным инструментом для сокращения времени и затрат на создание устойчивых к стрессу сортов сельскохозяйственных культур.

Список литературы / References

1. Araujo S.D.S., Paparella S., Dondi D., et al. Physical methods for seed invigoration: advantages and challenges in seed technology. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, pp. 646. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00646>
2. Asensi-Fabado M.A., Amtmann A., Perrella G. Plant responses to abiotic stress: the chromatin context of transcriptional regulation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 2017, vol. 1860, no. 1, pp. 106-122. <https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2016.07.015>
3. Avramova Z. Defence-related priming and responses to recurring drought: two manifestations of plant transcriptional memory mediated by the ABA and JA

- signalling pathways. *Plant, Cell & Environment*, 2019, vol. 42, no. 3, pp. 983-997. <https://doi.org/10.1111/pce.13458>
4. Baby S.M., Narayanaswamy G.K., Anand A. Superoxide radical production and performance index of Photosystem II in leaves from magnetoprimed soybean seeds. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, vol. 6, no.11, pp. 1635-1637. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17720>
 5. Badridze G., Kacharava N., Chkhubianishvili E., Rapava L., Kikvidze M., Chanishvili S., Chigladze L. Effect of UV radiation and artificial acid rain on productivity of wheat. *Russian Journal of Ecology*, 2016, vol. 47, pp. 158-166. <https://doi.org/10.1134/S106741361602003X>
 6. Baenas N., García-Viguera C., Moreno D.A. Elicitation: a tool for enriching the bioactive composition of foods. *Molecules*, 2014, vol. 19, no. 9, pp. 13541-13563. <https://doi.org/10.3390/molecules190913541>
 7. Balmer A., Pastor V., Gamir J., Flors V., Mauch-Mani B. The ‘prime-ome’: towards a holistic approach to priming. *Trends in Plant Science*, 2015, vol. 20, no. 7, pp. 443-452. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.002>
 8. Bera K., Dutta P., Sadhukhan S. Seed priming with non-ionizing physical agents: Plant responses and underlying physiological mechanisms. *Plant Cell Reports*, 2022, vol. 41, no. 1, pp. 53-73. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02798-y>
 9. Bilalis D.J., Katsenios N., Efthimiadou A., Karkanis A. Pulsed electromagnetic field: an organic compatible method to promote plant growth and yield in two corn types. *Electromagnetic Biology and Medicine*, 2012, vol. 31, no. 4, pp. 333-343. <https://doi.org/10.3109/15368378.2012.661699>
 10. Bhardwaj J., Anand A., Nagarajan S. Biochemical and biophysical changes associated with magnetopriming in germinating cucumber seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, vol. 57, pp. 67-73. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.05.008>
 11. Brzezinka K., Altmann S., Czesnick H., Nicolas P., Gorka M., Benke E., et al. *Arabidopsis* FORGETTER1 mediates stress-induced chromatin memory through nucleosome remodeling. *eLife*, 2016, vol. 5, pp. e17061. <https://doi.org/10.7554/eLife.17061>
 12. Chang Y.N., Zhu C., Jiang J., Zhang H., Zhu J.K., Duan C.G. Epigenetic regulation in plant abiotic stress responses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, vol. 62, no. 5, pp. 563-580. <https://doi.org/10.1111/jipb.12901>
 13. Cong W., Miao Y., Xu L. et al. Transgenerational memory of gene expression changes induced by heavy metal stress in rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Plant Biology*, 2019, vol. 19, no. 1, pp. 1-14. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1887-7>

14. Conley A.B., Jordan I.K. Cell type-specific termination of transcription by transposable element sequences. *Mobile DNA*, 2012, vol. 3, pp. 1-13. <https://doi.org/10.1186/1759-8753-3-15>
15. Crisp P.A., Ganguly D., Eichten S.R., Borevitz J.O., Pogson B.J. Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, 2016, vol. 2, no. 2, pp. e1501340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>
16. De Gara L., de Pinto M.C., Moliterni V.M., D'Egidio M.G. Redox regulation and storage processes during maturation in kernels of *Triticum durum*. *Journal of Experimental Botany*, 2003, vol. 54, no. 381, pp. 249-258. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg021>
17. Deleris A., Halter T., Navarro L. (2016) DNA methylation and demethylation in plant immunity. *Annual Review of Phytopathology*, 2016, vol. 54, pp. 579-603. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080615-100308>
18. Erofeeva E.A. Environmental hormesis of non-specific and specific adaptive mechanisms in plants. *Science of the Total Environment*, 2022, vol. 804, pp. 150059. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150059>
19. Faralli M., Lektetur C., Rosellini D., Gürel F. Effects of heat shock and salinity on barley growth and stress-related gene transcription. *Biologia Plantarum*, 2015, vol. 59, pp. 537-546. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0518-x>
20. Farooq M., Usman M., Nadeem F., ur Rehman H., Wahid A., Basra S.M., Siddique K.H. Seed priming in field crops: potential benefits, adoption and challenges. *Crop and Pasture Science*, 2019, vol. 70, no. 9, pp. 731-771. <https://doi.org/10.1071/CP18604>
21. Fortes A.M., Gallusci P. Plant stress responses and phenotypic plasticity in the epigenomics era: perspectives on the grapevine scenario, a model for perennial crop plants. *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 8, pp. 82. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00082>
22. Friedrich T., Faivre L., Baurle I., Schubert D. Chromatin-based mechanisms of temperature memory in plants. *Plant, Cell & Environment*, 2019, vol. 42, no. 3, pp. 762-770. <https://doi.org/10.1111/pce.13373>
23. Friedrich T., Oberkofler V., Trindade I., Altmann S., Brzezinka K., Lämke J., et al. Heteromeric HSF A2/HSF A3 complexes drive transcriptional memory after heat stress in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 2021, vol. 12, no. 1, pp. 3426. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23786-6>
24. Galviz Y.C., Ribeiro R.V., Souza G.M. Yes, plants do have memory. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2020, vol. 32, no. 3, pp. 195-202. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00181-y>

25. Garai S., Sopory S. K. Memory of plants: present understanding. *The Nucleus*, 2023, vol. 66, pp. 47-51. <https://doi.org/10.1007/s13237-022-00399-y>
26. Goldberg A.D., Allis C.D., Bernstein E. Epigenetics: a landscape takes shape. *Cell*, 2007, vol. 128, no. 4, pp. 635-638. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.02.006>
27. Halliwell B. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiology*, 2006, vol. 141, no. 2, pp. 312-322. <https://doi.org/10.1104/pp.106.077073>
28. Hepworth J., Antoniou-Kourouniotti R.L., Bloomer R.H., Selga C., Berggren K., Cox D., et al. Absence of warmth permits epigenetic memory of winter in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 639. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03065-7>
29. Hideg E., Jansen M.A., Strid A. UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends in Plant Science*, 2013, vol. 18, no. 2, pp. 107-115. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.003>
30. Hossain M.A., Li Z.G., Hoque T.S., Burritt D.J., Fujita M., Munné-Bosch S. Heat or cold priming-induced cross-tolerance to abiotic stresses in plants: key regulators and possible mechanisms. *Protoplasma*, 2018, vol. 255, pp. 399-412. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1150-8>
31. Hussain S., Khan F., Cao W., Wu L., Geng M. Seed priming alters the production and detoxification of reactive oxygen intermediates in rice seedlings grown under sub-optimal temperature and nutrient supply. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, pp. 439. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00439>
32. Kacienė G., Milce J.Z.E., Juknys R. Role of oxidative stress on growth responses of spring barley exposed to different environmental stressors. *Journal of Plant Ecology*, 2015, vol. 8, no. 6, pp. 605-616. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv026>
33. Kornarzyński K., Dziwulska-Hunek A., Kornarzyńska-Gregorowicz A., Sujak A. Effect of electromagnetic stimulation of amaranth seeds of different initial moisture on the germination parameters and photosynthetic pigments content. *Scientific Reports*, 2018, vol. 8, no. 1, pp. 14023. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32305-5>
34. Kranner I., Minibayeva F.V., Beckett R.P., Seal C.E. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist*, 2010, vol. 188, no. 3, pp. 655-673. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x>
35. Kushwaha A.K., Khan A., Sopory S.K., Sanan-Mishra N. Priming by high temperature stress induces microRNA regulated heat shock modules indicating their involvement in thermoprimering response in rice. *Life*, 2021, vol. 11, no. 4, pp. 291. <https://doi.org/10.3390/life11040291>

36. Lämke J., Bäurle I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*, 2017, vol. 18, pp. 124. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>
37. Li X., Cai J., Liu F., Dai T., Cao W., Jiang D. Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. *Functional Plant Biology*, 2014, vol. 41, no. 7, pp. 690-703. <https://doi.org/10.1071/FP13306>
38. Li Z-G., Xu Y., Bai L-K., Zhang S-Y., Wang Y. Melatonin enhances thermotolerance of maize seedlings (*Zea mays* L.) by modulating antioxidant defense, methylglyoxal detoxification, and osmoregulation systems. *Protoplasma*, 2019, vol. 256, pp. 471-490. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1311-4>
39. Liang C., Zheng G., Li W., Wang Y., Hu B., Wang H., et al. Melatonin delays leaf senescence and enhances salt stress tolerance in rice. *Journal of Pineal Research*, 2015, vol. 59, no. 1, pp. 91-101. <https://doi.org/10.1111/jpi.12243>
40. Lichtenthaler H.K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology*, 1996, vol. 148, no. 1-2, pp. 4-14. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80287-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80287-2)
41. Ling Y., Serrano N., Gao G., Atia M., Mokhtar M., et al. Thermoprimering triggers splicing memory in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, no. 10, pp. 2659-2675. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery062>
42. Liu H., Able A.J., Able J.A. Priming crops for the future: Rewiring stress memory. *Trends in Plant Science*, 2022, vol. 27, no. 7, pp. 699-716. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.015>
43. Liu X., Quan W., Bartels D. Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: An overview. *Planta*, 2022, vol. 255, no. 2, pp. 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>
44. Locato V., Cimini S., De Gara L. ROS and redox balance as multifaceted players of cross-tolerance: epigenetic and retrograde control of gene expression. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, no. 14, pp. 3373-3391. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery168>
45. Lukić N., Kukavica B., Davidović-Plavšić B., Hasanagić D., Walter J. Plant stress memory is linked to high levels of anti-oxidative enzymes over several weeks. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, vol. 178, pp. 104166. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104166>
46. Luna E., Bruce T.J.A., Roberts M.R. et al. Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 2012, vol. 158, no. 2, pp. 844-853. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187468>

47. Michmizos D., Hilioti Z. A roadmap towards a functional paradigm for learning & memory in plants. *Journal of Plant Physiology*, 2019, vol. 232, pp. 209-215. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.11.002>
48. Magno Massuia de Almeida L., Avice J.C., Morvan-Bertrand A., et al. High temperature patterns at the onset of seed maturation determine seed yield and quality in oilseed rape (*Brassica napus* L.) in relation to sulphur nutrition. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, vol. 185, pp. 104400. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104400>
49. Noble L., Dhankher O.P., Puthur J.T. Seed priming can enhance and retain stress tolerance in ensuing generations by inducing epigenetic changes and trans-generational memory. *Physiologia Plantarum*, 2023, vol. 175, no. 2, pp. e13881. <https://doi.org/10.1111/ppl.13881>
50. Okoli C. A guide to conducting a standalone systematic literature review. *Communications of the Association for Information Systems*, 2015, vol. 37, pp. 879-910. <https://doi.org/10.17705/1cais.03743>
51. Paparella S., Araújo S.S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports*, 2015, vol. 34, pp. 1281-1293. <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1784-y>
52. Parejo-Farnés C., Aparicio A., Albaladejo R.G. An approach to the ecological epigenetics in plants. *Ecosistemas*, 2019, vol. 28, no. 1, pp. 69-74. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1605>
53. Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B. et al. Primed plants do not forget. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, vol. 94, pp. 46-56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.02.013>
54. Perrone A., Martinelli F. Plant stress biology in epigenomic era. *Plant Science*, 2020, vol. 294, pp. 110376. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110376>
55. Racette K., Rowland D., Tillman B. et al. Transgenerational stress memory in seed and seedling vigor of peanut (*Arachis hypogaea* L.) varies by genotype. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, vol. 162, pp. 541-549. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.03.006>
56. Radhakrishnan R. (2019) Magnetic field regulates plant functions, growth and enhances tolerance against environmental stresses. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, vol. 25, no. 5, pp. 1107-1119. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00699-9>
57. Ramírez-Carrasco G., Martínez-Aguilar K., Alvarez-Venegas R. Transgenerational defense priming for crop protection against plant pathogens: a hypothesis. *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 8, pp. 696. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00696>

58. Reza Rahavi S.M., Kovalchuk I. (2013) Transgenerational changes in *Arabidopsis thaliana* in response to UV-C, heat and cold. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2013, vol. 2, no. 3, pp. 226-233. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2013.05.001>
59. Romero-Galindo R., Hernández-Aguilar C., Dominguez-Pacheco A., Godina-Nava J.J., Tsonchev R.I. Biophysical methods used to generate tolerance to drought stress in seeds and plants: a review. *International Agrophysics*, 2022, vol. 35, no. 4, pp. 389-410. <https://doi.org/10.31545/intagr/144951>
60. Savvides A., Ali S., Tester M., Fotopoulos V. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? *Trends in Plant Science*, 2016, vol. 21, no. 4, pp. 329-340. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.003>
61. Slaughter A., Daniel X., Flors V. et al. Descendants of primed arabidopsis plants exhibit resistance to biotic stress. *Plant Physiology*, 2012, vol. 158, no. 2, pp. 835-843. <https://doi.org/10.1104/pp.111.191593>
62. Srivastava A.K., Suresh Kumar J., Suprasanna P. Seed ‘primeomics’: plants memorize their germination under stress. *Biological Reviews*, 2021, vol. 96, no. 5, pp. 1723-1743. <https://doi.org/10.1111/brv.12722>
63. Teklić T., Parađiković N., Špoljarević M. et al. (2021) Linking abiotic stress, plant metabolites, biostimulants and functional food. *Annals of Applied Biology*, vol. 178, no. 2, pp. 169-191. <https://doi.org/10.1111/aab.12651>
64. Tirnaz S., Batley J. Epigenetics: potentials and challenges in crop breeding. *Molecular Plant*, 2019, vol. 12, no. 10, pp. 1309-1311. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.09.006>
65. Thellier M., Lüttge U., Norris V., Ripoll C. Plant accommodation to their environment: the role of specific forms of memory. In: *Memory and Learning in Plants*. Springer, Cham. 2018, pp. 131-137. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0_7
66. Thomas T.D., Dinakar C., Puthur J.T. Effect of UV-B priming on the abiotic stress tolerance of stress-sensitive rice seedlings: Priming imprints and cross-tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, vol. 147, pp. 21-30. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.12.002>
67. Torraco R.J. Writing integrative literature reviews: Using the past and present to explore the future. *Human Resource Development Review*, 2016, vol. 15, no. 4, pp. 404-428. <https://doi.org/10.1177/1534484316671606>
68. Tricker P.J. Transgenerational inheritance or resetting of stress-induced epigenetic modifications: two sides of the same coin. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, pp. 699. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00699>
69. Vashisth A., Nagarajan S. Effect on germination and early growth characteristics in sunflower (*Helianthus annuus*) seeds exposed to static magnetic field.

- Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 167, no. 2, pp. 149-156. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.08.011>
70. Vázquez-Hernández M.C., Parola-Contreras I., Montoya-Gómez L.M., Torres-Pacheco I., Schwarz D., Guevara-González R.G. Eustressors: Chemical and physical stress factors used to enhance vegetables production. *Scientia Horticulturae*, 2019, vol. 250, pp. 223-229. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.053>
71. Vian A., Roux D., Girard S., et al. Microwave irradiation affects gene expression in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 2006, vol. 1, no. 2, pp. 67-70. <https://doi.org/10.4161/psb.1.2.2434>
72. Villagómez-Aranda A.L., Feregrino-Pérez A.A., García-Ortega L.F., González-Chavira M.M., Torres-Pacheco I., Guevara-González R.G. Activating stress memory: Eustressors as potential tools for plant breeding. *Plant Cell Reports*, 2022, vol. 41, no. 7, pp. 1481-1498. <https://doi.org/10.1007/s00299-022-02858-x>
73. Volkova P.Y., Bondarenko E.V., Kazakova E.A. Radiation hormesis in plants. *Current Opinion in Toxicology*, 2022, vol. 30, pp. 100334. <https://doi.org/10.1016/j.cotox.2022.02.007>
74. Wang X., Mao Z., Zhang J., Hemat M., Huang M., Cai J., et al. Osmolyte accumulation plays important roles in the drought priming induced tolerance to post-anthesis drought stress in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2019, vol. 166, pp. 103804. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103804>
75. Wei W., Li Q-T., Chu Y-N., Reiter R.J., et al. Melatonin enhances plant growth and abiotic stress tolerance in soybean plants. *Journal of Experimental Botany*, 2015, vol. 66, no. 3, pp. 695-707. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru392>
76. Weinhold A. Transgenerational stress-adaption: an opportunity for ecological epigenetics. *Plant Cell Reports*, 2018, vol. 37, pp. 3-9. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2216-y>
77. Wibowo A., Becker C., Marconi G., Durr J., Price J., Hagmann J., et al. Hyperosmotic stress memory in *Arabidopsis* is mediated by distinct epigenetically labile sites in the genome and is restricted in the male germline by DNA glycosylase activity. *eLife*, 2016, vol. 5, pp. e13546. <https://doi.org/10.7554/eLife.13546>

ВКЛАД АВТОРОВ

Бахчевников О.Н.: написание рукописи.

Брагинец С.В.: редактирование черновика рукописи.

Кравченко Н.С.: сбор и анализ данных.

Пахомов В.И.: разработка концепции научной работы.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Oleg N. Bakhchevnikov: writing of the manuscript.

Sergey V. Braginets: editing of the draft of the manuscript.

Nina S. Kravchenko: data collection and analysis.

Viktor I. Pakhomov: study conception and design.

ДАнные ОБ АВТОРАХ

Бахчевников Олег Николаевич, канд. техн. наук, старший научный сотрудник

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Аграрный научный центр «Донской»
ул. Научный городок, 3, г. Зерноград, Ростовская область, 347740,
Российская Федерация
oleg-b@list.ru*

Брагинец Сергей Валерьевич, д-р техн. наук, ведущий научный сотрудник

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Аграрный научный центр «Донской»; Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Донской государственный технический университет»
ул. Научный городок, 3, г. Зерноград, Ростовская область, 347740,
Российская Федерация; пл. Гагарина, 1, г. Ростов-на-Дону, 344002,
Российская Федерация
sbraginets@mail.ru*

Кравченко Нина Станиславовна, канд. биол. наук, старший научный сотрудник

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Аграрный научный центр «Донской»
ул. Научный городок, 3, г. Зерноград, Ростовская область, 347740,
Российская Федерация
ninaKravchenko78@mail.ru*

Пахомов Виктор Иванович, д-р техн. наук, член-корреспондент РАН, директор

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Аграрный научный центр «Донской»; Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Донской государственный технический университет» ул. Научный городок, 3, г. Зерноград, Ростовская область, 347740, Российская Федерация; пл. Гагарина, 1, г. Ростов-на-Дону, 344002, Российская Федерация
vniptim@gmail.com*

DATA ABOUT THE AUTHORS

Oleg N. Bakhchevnikov, Cand. (Engineering Science), Senior Researcher

*Agricultural Research Centre Donskoy
3, Nauchnyy Gorodok Str., Zernograd, Rostov Region, 347740, Russian Federation*

oleg-b@list.ru

SPIN-code: 3350-9055

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3362-5627>

ResearcherID: S-3312-2016

Scopus Author ID: 57202648620

Sergey V. Braginets, Dr. Sc. (Engineering Science), Leading Researcher

*Agricultural Research Centre Donskoy; Don State Technical University
3, Nauchnyy Gorodok Str., Zernograd, Rostov Region, 347740, Russian Federation; 1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 344002, Russian Federation
sbraginets@mail.ru*

SPIN-code: 4849-0287

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7137-5692>

ResearcherID: Y-6307-2019

Scopus Author ID: 57202639521

Nina S. Kravchenko, Cand. (Biological Science), Senior Researcher

*Agricultural Research Centre Donskoy
3, Nauchnyy Gorodok Str., Zernograd, Rostov Region, 347740, Russian Federation*

ninakravchenko78@mail.ru

SPIN-code: 8607-9860

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3388-1548>

Scopus Author ID: 57224925312

Viktor I. Pakhomov, Dr. Sc. (Engineering Science), Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Director
*Agricultural Research Centre Donskoy; Don State Technical University
3, Nauchnyy Gorodok Str., Zernograd, Rostov Region, 347740, Russian Federation; 1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 344002, Russian Federation*
vniptim@gmail.com
SPIN-code: 5815-4913
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8715-0655>
ResearcherID: Y-7085-2019
Scopus Author ID: 57202647293

Поступила 30.04.2023

После рецензирования 23.05.2023

Принята 29.05.2023

Received 30.04.2023

Revised 23.05.2023

Accepted 29.05.2023