

<https://doi.org/10.15407/frg2023.02.095>

УДК 581.132

ПРАЙМУВАННЯ ТА КРОС-АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСІВ: СТАН ПРОБЛЕМИ І ПЕРСПЕКТИВИ

Д.А. КІРІЗІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: kiriziy@gmail.com*

В огляді висвітлено сучасний стан і перспективи досліджень проблеми праймування і крос-адаптації рослин до впливу абіотичних стресових чинників — переважно посухи і високої температури. Такі дослідження стають дедалі актуальнішими у зв'язку з глобальними змінами клімату, оскільки розкривають нові підходи до підвищення стійкості сільськогосподарських культур до дії стресорів. Ключовою ланкою у цьому разі є формування під дією помірного стресу так званої стресової пам'яті (праймування), що дає змогу рослині за впливу наступного жорсткішого стресу такої самої або іншої (крос-адаптація) природи швидше і ефективніше активувати захисні механізми і тим самим зм'якшити його наслідки порівняно з непраймованими рослинами. У зв'язку з цим розглянуто відомості щодо сигнальних систем, які беруть участь у сприйнятті стресового чинника рослиною і через розгалужені багатокаскадні мережі запускають захисні механізми. Наведено результати експериментів з праймування рослин високими температурами і посухою на початку вегетації до дії цих стресорів у пізніші фази розвитку, а також приклади крос-адаптації, коли праймування посухою підвищувало термотолерантність і навпаки. Коротко розглянуто можливі механізми формування і збереження стресової пам'яті в межах одного покоління та її передавання в наступні покоління (трансгенераційна стресова пам'ять). В цьому разі однією з невирішених проблем залишається коректність екстраполяції результатів, отриманих у лабораторних чи контрольованих умовах, на практику вирощування рослин у полі. Також слід зважати на певні побічні ефекти праймування, оскільки первинна обробка може спричинити деякі негативні наслідки для фізіології та продуктивності рослин, що зумовлює необхідність перевірки, чи будуть праймовані рослини «працювати» так само, як і контрольні, за відсутності стресу.

Ключові слова: праймування, крос-адаптація, висока температура, посуха, сигнальні системи.

Виробництво рослинної продукції часто зазнає впливу негативних абіотичних чинників навколишнього середовища, таких як посуха, спека, низькі температури, засолення тощо. З глобальною зміною клімату очікується збільшення як сили, так і частоти таких небезпечних погодних явищ, як екстремальні температури та нестача води [1,

Цитування: Кірізій Д.А. Праймування та крос-адаптація рослин до абіотичних стресів: стан проблеми і перспективи. *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55, № 2. С. 95—118. <https://doi.org/10.15407/frg2023.02.095>

2]. Повторювані та частіші випадки посух, повеней, хвиль спеки та заморозків становлять істотну загрозу для рослинництва [3, 4]. Тому підвищення стійкості сільськогосподарських культур до абіотичних стресів, або пошук стратегій зменшення їхнього несприятливого впливу на врожайність і якість рослинної продукції має велике значення для сталого розвитку сільського господарства і продовольчої безпеки. Потрібні дослідження механізмів адаптації рослин до стресів, особливо тих, що виникають в період репродуктивного росту, з метою їх покращення для підтримання врожайності сільськогосподарських культур за мінливіших кліматичних умов у майбутньому.

Різні стратегії можуть покращити стійкість рослин до абіотичних стресів, але деякі з них потребують багато часу (наприклад, класична селекція), а деякі залежать від генотипу та дози (наприклад, екзогенне внесення рослинних гормонів чи інших фізіологічно активних речовин). Рослини мають складну мережу передавання сигналів, яка за впливу стресора активує відповідні захисні механізми [5]. Цю систему можна стимулювати, щоби посилити захист рослин і підготувати їх до наступних стресів. Відомо, що дія помірному стресу на рослини у ранні фази росту може підвищити їхню стійкість до наступного епізоду серйознішого стресу під час критичної фази. Таке явище називають праймуванням або крос-адаптацією. Праймування — це адаптивна стратегія, внаслідок якої рослини можуть ефективно «організувати» швидшу та/або сильнішу захисну відповідь і поліпшувати свій функціональний стан за дії стресора порівняно з рослинами без праймування (рис. 1).

У пропонованому огляді праймуванням будемо називати вплив первинного стресового чинника на рослину, який спричинює підвищення стійкості до дії стресів у подальшому. Якщо повторний стрес такої самої природи, як і попередній то це праймування, якщо ж спостерігалось підвищення стійкості до стресів інших типів — крос-адаптація. Також у загальних рисах торкнемося можливих механізмів формування стресової пам'яті в рослинах під дією первинного праймування в межах одного покоління та передавання її між поколіннями (трансгенераційне праймування).

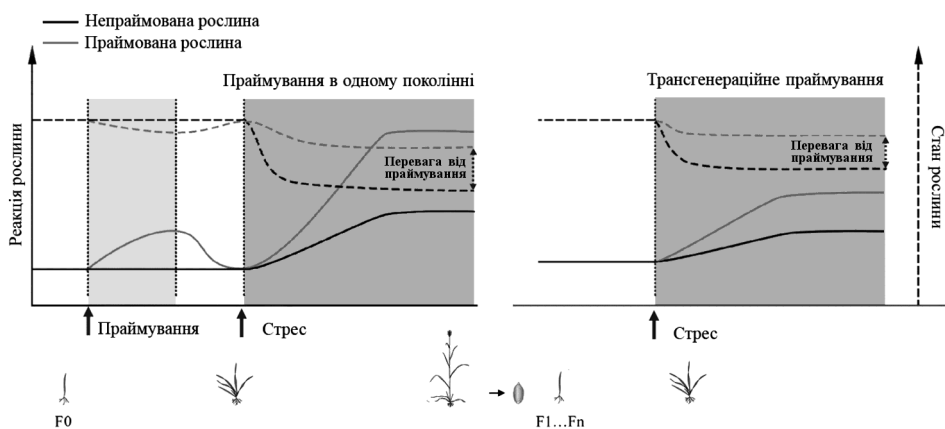


Рис. 1. Загальна схема ефектів праймування на реакцію (суцільні лінії) та стан (штрихові лінії) рослини [6]

Наразі праймування розглядається як економічно ефективна стратегія для покращення стійкості рослин до несприятливих чинників і тому інтенсивно досліджується [5, 7—11]. Відомо, що хімічне праймування, зокрема насіння, здатне підвищити стійкість рослин до стресів [12—16], проте це окрема велика проблема, яка поза межами нашого огляду. Також ми не будемо розглядати праймування до біотичних стресів, оскільки це швидше проблема захисту рослин.

Встановлено, що праймування абіотичним стресом спричинює формування так званої післястресової пам'яті у рослин, яка навіть може передаватись наступному поколінню (трансгенераційна стресова пам'ять), а отже скласти основу активних стратегій боротьби з несприятливими екологічними чинниками [10, 14]. Феномен стресової пам'яті рослин полягає у тривалому ефекті, так званому відбитку стресу, коли попередній стрес після певного періоду відновлення значно впливає на перебіг реакцій за наступного стресу у нинішньому або майбутньому поколіннях [17—21]. Стресову пам'ять здебільшого описують за двома категоріями: соматична пам'ять, що впливає на поточне покоління, і трансгенераційна пам'ять, яка впливає на майбутні покоління [22]. Показано, що молекулярна основа соматичної та трансгенераційної стресової пам'яті відрізняється, і що відбиток стресу зникає з поколіннями [23]. Соматична пам'ять, за звичай, тимчасова й активується під час стресу, однак може зберігатися тривало упродовж багатьох фаз розвитку в межах поточного життєвого циклу. Пам'ять між поколіннями безпосередньо передається від батьків нащадкам першого покоління, але може втратитись в нащадках другого покоління. Коли відбиток стресу передається за межі потомства першого покоління (тобто успадковується потомством другого покоління та й надалі), це вважається тривалою трансгенераційною пам'яттю [24, 25].

Праймування насіння перед проростанням впливає на його метаболізм, що забезпечує належне проростання, раннє укорінення сходів, підвищену стресостійкість і врожайність навіть за несприятливих умов навколишнього середовища [26]. Підготовка насіння передбачає попередню дію на насіння легкого стресу, що спричинює специфічні зміни на фізіологічному та молекулярному рівнях. Показано, що праймування може підвищити ефективність механізму відновлення ДНК разом із активацією специфічних сигнальних білків і факторів транскрипції для швидкої та ефективної індукції стійкості до подальшого стресу. Епігенетичні та засновані на хроматині механізми, такі як метилування ДНК, модифікації гістонів і позиціонування нуклеосом, є одними з ключових молекулярних змін, залучених до праймування і стресової пам'яті [27, 28].

Завдяки широкому використанню різних «омічних» підходів (наприклад, транскриптоміка, епігеноміка, деградоміка, протеоміка та метаболоміка) за допомогою високопродуктивних аналітичних методів було отримано й систематизовано значний обсяг даних, щоб зв'язати молекулярні механізми з агрономічними показниками, і таким чином забезпечити нове розуміння матеріальної основи стресової пам'яті рослин [7, 18, 19, 29, 30]. Однак фізіологічна основа прай-

мування, спричиненого абіотичним стресом, все ще мало зрозуміла і потребує подальших досліджень.

У цій статті ми висвітлюємо сучасний стан досліджень фізіологічних, біохімічних і частково молекулярних механізмів, задіяних у праймуванні переважно до головних абіотичних стресів — посухи і високої температури, включно як з первинним станом після обробки, так і трансгенераційним станом.

Сигнальні системи рослин, задіяні у праймуванні й крос-адаптації.

Покращення стійкості сільськогосподарських культур до абіотичних стресів потребує глибокого розуміння механізмів відповіді рослин на зміни в навколишньому середовищі. Ця відповідь в першу чергу залежить від ранніх і пізніх ланок передавання сигналів, в яких беруть участь важливі сигнальні молекули — активні форми кисню (АФК), рослинні гормони, монооксид азоту (NO), сірководень (H_2S) тощо. Саме інтеграція сигнальних подій, опосередкована взаємодією між АФК і рослинними гормонами, регулює відповідь рослин на абіотичний стрес і стимулює зміни в транскриптомних, метаболічних і протеомних мережах, які сприяють аклімації та виживанню рослин [31]. Значний обсяг досліджень присвячено складним механізмам адаптації та узгодженим мережам відповідей на стрес провідних продовольчих культур — пшениці, кукурудзи, рису і сої [32—34].

Показано, що рослини мають розгалужені сигнальні мережі, в тому числі АФК, фітогормони, транскрипційні фактори (TF) та індують експресію генів, пов'язаних зі стресом (SAG), щоб пом'якшити його несприятливі наслідки. У процесі передавання сигналу TF відіграють ключову роль у його сприйнятті та експресії SAG. TF можуть бути активаторами/репресорами в регуляції транскрипції SAG. Недавні дослідження виявили, що комбінація стресів викликає унікальні молекулярні реакції, які відрізняються від тих, що відбуваються за дії окремих стресорів [35, 36]. Також у сигнальних каскадах, пов'язаних з явищем крос-адаптації, беруть участь мікроРНК (міРНК), оскільки вони впливають на регуляцію експресії генів шляхом епігенетичних модифікацій.

Універсальною сигнальною молекулою, задіяною у багатьох ланках сигнальних мереж, є така АФК як пероксид водню (H_2O_2). Ця сполука є природним побічним продуктом численних окисно-відновних процесів, які відбуваються при фотодиханні, фотосинтезі і темновому диханні. Дослідження, пов'язані зі збільшенням концентрації H_2O_2 через ендогенне утворення, екзогенне надходження або генетичну трансформацію, засвідчили її участь у формуванні крос-адаптації до подальшого впливу абіотичного стресу [5, 37, 38].

Упродовж останніх років виявлено, що важливою багатofункціональною сигнальною молекулою є H_2S , який раніше розглядали лише як цитотоксин. Показано, що ця сполука задіяна у загальному процесі життєвого циклу рослин від проростання насіння до досягання і старіння, а також у реакціях й адаптації рослин до стресових впливів навколишнього середовища. H_2S виступає як сигнальна молекула у сприйнятті стресу, передаванні та інтеграції сигналів, експресії генів, фізіологічних і біохімічних реакціях, а також є компонентом сигнальної мережі механізмів формування крос-адаптації [5, 39—41]

Взаємодія АФК і гормонів під час абіотичного стресу є важливою ланкою відповіді рослин на стрес [42, 43]. На початковій фазі стресу стабільний рівень АФК і гормонів, який існував до стресу, може швидко змінюватися через його вплив на метаболізм рослин. Під час цієї фази рівень АФК може змінюватись через дисбаланс в утворенні та видаленні АФК, а гормональний статус — через дисбаланс у швидкості біосинтезу й розпаду різних гормонів [43]. Крім того, активні форми гормонів можуть вивільнятися з кон'югованих форм, а гормони можуть окиснюватися АФК, або навпаки — індукувати їх детоксифікацію. Тому початковий кумулятивний вплив стресу на АФК і рівні гормонів, що відбувається на ранніх його стадіях, генерує новий баланс цих сполук, який різко відрізняється від того, що існував у клітинах до стресу, і ці зміни беруть участь у процесі сприйняття дії стресора рослинами. У другу фазу реакції рослини на стрес, тобто після активації різних шляхів передавання сигналу відповіді на нього, АФК і гормони взаємодіють через різні регуляторні механізми [42, 43]. До них належать транскрипційні та посттранскрипційні події. Гормони можуть ініціювати виробництво АФК через активацію НАДФН-оксидази респіраторного вибуху (RВОН), а АФК, у свою чергу, можуть впливати на біосинтез, деградацію, розподіл і транспорт гормонів. Ці взаємодії між АФК і гормонами беруть участь у запуску й інтеграції різних мереж реакцій на стрес, модулюванні й координації загальної відповіді та пристосуванні рослин до абіотичного стресу. У літературі зазначається, що хоча роль і спосіб регуляції RВОН під час відповіді на патогенез добре вивчені в різних рослинах, набагато менше відомо про регуляцію RВОН під час відповідей на абіотичні стреси [44].

Дослідження системної реакції рослин на абіотичний стрес можуть виявити взаємозв'язки між гормонами та АФК. Наприклад, було показано, що абсцизова кислота необхідна для запуску системної хвилі АФК місцевою тканиною, саліцилова кислота (СК) — для системних відповідей, а жасмонова кислота (ЖК) — як для місцевої, так і для системної відповідей [42, 45, 46]. Крім того, виявлено, що інтеграція різних системних сигналів, спричинених різними абіотичними стресами, контролюється взаємодією між СК, ЖК та АФК [35]. Важливу роль у формуванні стресової пам'яті відіграють також антиоксидантні ферменти [47].

Праймування до теплового стресу. Висока температура є одним із основних абіотичних стресорів, які обмежують ріст і продуктивність видів рослин помірною клімату. Передбачається, що до кінця 21 століття глобальна середня температура навколишнього середовища може зрости на 6 °С [48]. За деякими оцінками, кожен градус підвищення середньої температури знижує врожайність пшениці на 6,0 %, рису — 3,2, кукурудзи — 7,4, сої — 3,1 % [49]. Коли температура повітря протягом тривалого часу перевищує безпечний поріг, тепловий стрес спричинює незворотне пошкодження клітин, що негативно впливає на фотосинтетичну здатність, транспорт поживних речовин, ефективність використання води (ЕВВ), стабільність клітинних мембран, сплайсинг РНК і синтез білка, життєздатність квіток, розвиток ембріонів, урожайність та якість зерна [50—52]. Тепловий стрес

також впливає на фотосинтез через пригнічення біохімічних реакцій асиміляції вуглецю, реакцій світлової фази й транспорту електронів [53]. Тому розробка прийомів підвищення термостійкості рослин критично важлива для підтримання росту та продуктивності, надто зернових, у районах із частими тривалими періодами високих температур упродовж репродуктивного росту, що призводить до скорочення періоду наливання зерна та спричинює значну втрату врожаю.

Стійкість до теплового стресу залежить від здатності рослин сприймати подразник, передавання сигналів, фізіологічної та біохімічної адаптації [54]. Було підтверджено, що теплове праймування може ефективно покращити термостійкість до повторюваного теплового стресу [55–57]. У пшениці теплова обробка, застосована у фазу вегетативного росту, з денною/нічною температурою 32/28 °С (збільшення на 8 °С порівняно з контролем) упродовж двох днів, підвищила стійкість до теплового стресу після цвітіння [56]. Під час високо-температурного стресу після цвітіння дослідні рослини мали вищі інтенсивність фотосинтезу і здатність знешкоджувати АФК, про що свідчила вища активність супероксиддисмутази (СОД) у хлоропластах, а також глутатіонредуктази (ГР) і пероксидази в мітохондріях порівняно з непраймованими рослинами. Це сприяло захисту внутрішньоклітинних мембран, що підтверджено нижчим вмістом малового діальдегіду (МДА) в хлоропластах і мітохондріях листків пшениці. Підвищення інтенсивності фотосинтезу та антиоксидантної здатності було пов'язано з активацією експресії генів Рубіско, Cu/Zn-СОД, Mn-СОД і ГР у праймованих рослинах [58]. Крім того, порівняно з необробленими рослинами, праймовані рослини за високої температури після цвітіння мали краще виповнене зерно за рахунок посилення ремобілізації резервних речовин з вегетативних органів до зерен [59].

Відомо, що білки теплового шоку (БТШ) пов'язані з набутою термотолерантністю [60]. Виявлено, що БТШ індуються тепловим праймуванням, застосованим під час проростання насіння або в період вегетативного росту, внаслідок чого зменшується вплив теплового стресу під час наливання зерен у пшениці [57]. Аналіз транскриптомів і протеомів виявив підвищення експресії генів, пов'язаних із сприйняттям сигналу стресу та його трансдукцією (сигнальний шлях ЖК та етилену), а також генів, що кодують БТШ й білки, відповідальні за підтримання окиснювально-відновного гомеостазу [61].

Інші дослідження на арабідопсисі показали, що у формуванні стресової пам'яті, спричиненої тепловим праймуванням, беруть участь модифікації хроматину. Підтверджено, що стресова пам'ять щодо стійкості до тепла була пов'язана з підвищеними рівнями триметилування лізину 4 у гістонах H3K4me2 і H3K4me3, що залежало від фактора транскрипції теплового шоку HSFA2 [62, 63]. Спричинені тепловим стресом епігенетичні зміни є центральними для формування стресової пам'яті, яка пізніше швидко відновлюється за повторного стресу, а також процесів передавання сигналів та експресії генів для покращення пристосованості рослин [23, 64, 65].

Інші важливі механізми пам'яті теплового стресу включають детоксикацію АФК, стабілізацію мембран, синтез захисних метаболітів і координацію сигнальних каскадів [21, 66]. Регуляція передавання сигналів АФК також важлива для підтримання пам'яті теплового стресу. Наприклад, у чутливих до тепла помідорів мітохондріальна RВОН-Н₂О₂ реагувала на аклімацію до теплового стресу, сприяла експресії пов'язаних із ним генів і підвищенню активності антиоксидантних ферментів [66]. Навпаки, Н₂О₂, що утворюється в хлоропластах, посилював експресію генів програмованої загибелі клітин [67]. Однак обидва джерела Н₂О₂ були корисними для формування пам'яті теплового стресу, сприяючи підтриманню нижчого та стабільнішого рівня Н₂О₂ за повторного теплового стресу після періоду відновлення.

Праймування до посухи. Нарівні із високими температурами посуха також один із найшкодочинніших абіотичних стресорів, що спричинює зниження врожаю [68]. Сильний дефіцит води може бути згубним для більшості рослин, тоді як легкий дефіцит або короткі періоди посухи можуть підвищити їх стресостійкість, викликаючи загартування. Зі зміною клімату, що впливає на кількість та розподіл опадів між регіонами, доступність води для сільськогосподарських культур стає менш передбачуваною. Посуха спричинює гальмування росту, закриття продихів, зменшення кількості хлорофілу в листках, пригнічення фотосинтезу, підвищення утворення АФК та інші негативні явища [69, 70].

У відповіді рослини на посуху відіграє важливу роль абсцизова кислота (АБК), яка регулює закриття продихів і підтримання водного балансу, а також як ключова сигнальна молекула, що контролює експресію багатьох генів, особливо дегідринподібних білків [71]. Важливе значення для стійкості пшениці до посухи в період після цвітіння має накопичення осмолітів, спричинене посухою у більш ранні фази розвитку [72]. На додаток до фізіологічних змін, індукованих водним стресом, можуть бути ініційовані фенотипні та морфологічні реакції, такі як ріст коренів у глибших шарах ґрунту для сприяння поглинанню доступної води [73, 74].

Доведено, що праймування помірною посухою на ранніх фазах росту рослин ефективно зменшує негативний вплив дефіциту зволоження у пізніші фази росту [75–77]. Виявлено, що рослини пшениці, які піддавали помірній посузі у фазу проростків (21-добовий вік) упродовж дев'яти діб, а потім відновлювали нормальний полив протягом двох діб, набагато краще витримували наступну 11-добову сильнішу посуху, переважно через активацію ферментних і неферментних процесів у аскорбат-глутатіоновому циклі, підтримання тургору, водного режиму рослин та окисно-відновного гомеостазу. Рослини, праймовані посухою, були стійкішими до окиснювального стресу внаслідок індукції антиоксидантного захисту не лише в цілих клітинах, а й у мітохондріях коренів проростків пшениці [75].

Посуха упродовж п'яти діб, застосована у фазі шести листків і видовження стебла пшениці (відносний вміст вологи в ґрунті 35–40 %), пом'якшила сильніший стрес від посухи (відносний вміст вологи в ґрунті 20–25 %) під час наливання зерна [77]. Підвищення

стійкості до посухи було підтверджено покращеною зерновою продуктивністю, підвищеною фотосинтетичною активністю та здатністю знешкоджувати АФК порівняно з рослинами без праймування. Відповідно до фізіологічних реакцій в праймованих рослинах збільшилась кількість білків малої субодиниці Рубіско, Рубіско-активази та аскорбатпероксидази. Ці білки були запропоновані як можливі біомаркери для визначення фізіологічних ефектів на молекулярному рівні та як мішені для покращення посухостійкості пшениці. Толерантність до посухи також тісно пов'язана зі змінами ЕВВ — важливої фізіологічної ознаки, яку необхідно поліпшити для вирощування стійких до змін клімату культур [78, 79].

Нещодавно масштабними дослідженнями двох основних сільськогосподарських культур Середнього Заходу США, кукурудзи та сої, перевірено припущення, що посушливі умови на початку вегетації сприяють їх праймуванню до посухи і ця реакція захистить від втрат врожаю внаслідок посухи у пізніші фази вегетації [11]. Для цього використовували щоденні дані про погоду, фенологічні показники, отримані із супутників з високою роздільною здатністю, про врожайність полів та екосистемне моделювання (комп'ютерний симулятор системи сільськогосподарського виробництва). Результати показали, що праймування зменшило втрати врожаю від пізньої посухи для кукурудзи та сої відповідно на 4 і 7 % порівняно з непраймованими культурами, які зазнали лише пізньої посухи. Автори дійшли до дещо парадоксального висновку, що за збереження кліматичної тенденції, яка намітилась в цьому регіоні в останні роки, до вологої весни з посушливішим літом, відносний вплив посухи на продуктивність досліджених сільськогосподарських культур, швидше за все, посилиться.

Як вже згадувалось, модифікація гістонів вважається потенційним агентом пам'яті первинного захисту шляхом активації генів для швидшої та сильнішої їх транскрипції в подальшому у відповідь на стрес. Показано, що кілька попередніх впливів помірного водного стресу уможливили рослинам арабідопсису краще протистояти подальшому водному стресу (скорочення часового лагу реакції) [80]. У цьому випадку підвищений рівень експресії H3K4me3 і активність РНК-полімерази II корелювали з активацією генів RD29B (кодують гідрофільні білки) і RAB18 (кодують гідролази, які зв'язують і гідролізують гуанозинтрифосфат), що свідчить про залучення модифікації гістонів до формування пам'яті до посухи. Проте тривалість періоду між ініціюванням і повторним стресом була досить короткою (кілька годин), і, отже, молекулярні механізми праймування попередньою посухою толерантності до набагато пізнішої наступної посухи у цьому дослідженні не висвітлені. Комбінація «омічних» підходів (наприклад, транскриптом, протеом) може сприяти виявленню нових стресових реакцій, щоб краще зрозуміти молекулярні механізми праймування посухою.

Наразі феномен пам'яті до посухи та різні фізіолого-біохімічні процеси і молекулярні механізми, пов'язані з її набуттям, активно досліджуються [19, 30, 81, 82]. Доведено, що здебільшого перша посуха (праймування) викликає епігенетично опосередковані зміни в

експресії генів, які реагують на посуху, що сприяє виживанню рослин у відповідь на повторну посуху [83–85]. Некодуючі РНК відіграють важливу роль у формуванні та підтриманні пам'яті до посухи, особливо такі, що опосередковують шляхи трансдукції сигналу, біосинтез гормонів і різного роду ТФ. Нещодавнє дослідження на твердій пшениці показало, що захисний вплив попереднього водного стресу залежав від генотипу, і був більший у сортів, які мали нижчу толерантність до посухи [19].

Роль некодуючих РНК у формуванні пам'яті водного стресу разом з іншими регуляторами, що реагують на нього, була продемонстрована на рослинах рису. Розсада, яка пройшла три цикли праймування посухою, мала сильну пам'ять за відповідних рівнів водного дефіциту, зі значно меншим зниженням вмісту води та циклічною зміною вмісту ЖК та АБК [30]. Гени, що брали участь у формуванні стресової пам'яті, були також задіяні стосовно процесів фіксації вуглецю, біосинтезу каротиноїдів, метаболізму аргініну/проліну та шляхів трансдукції гормональних сигналів. Більшість генів стресової пам'яті рису, особливо ті, що контролюють утворення вторинних метаболітів і передавання гормональних сигналів, безпосередньо регулювалися метилуванням ДНК.

Подібним чином було показано, що в кукурудзі за посухи функціонують одночасно кілька регуляторних механізмів, що забезпечує скоординований механізм пам'яті для швидшої адаптації та збільшення шансів на репродуктивний успіх за стресових умов [82]. Зважаючи на складний характер механізмів стресової пам'яті, різні класи генів можуть бути використані як кандидати для скринінгу її успадкування в програмах селекції рослин.

Праймування абіотичним стресом викликає крос-адаптацію. Праймування абіотичним стресом може стимулювати перехресну толерантність до інших абіотичних стресів, які діють пізніше. Наприклад, повідомлялося, що обробка посухою, застосована у фазу видовження стебла пшениці, стимулювала перехресну стійкість до теплового стресу у репродуктивний період та привела до значно менших втрат урожаю зерна [86].

Підвищення теплостійкості праймуванням посухою в різних видів рослин пов'язують з пом'якшенням впливу теплового стресу на фотосинтез. Так, було виявлено, що праймування посухою може пом'якшити фотоінгібування в прапорцевих листках ярої пшениці, спричинене епізодами теплового стресу під час наливу зерна, і що вища швидкість асиміляції CO_2 прапорцевих листків збігається з нижчими показниками нефотохімічного гасіння флуоресценції в рослинах, які раніше були піддані посузі [86]. Рослини пшениці, попередньо піддані помірній посузі у фазу п'ятого листка протягом 11 днів, мали вищий водний потенціал листків, вміст хлорофілу та вищу швидкість фотосинтезу під час теплового стресу після цвітіння [87].

Протеомні дослідження показали, що основні регуляторні механізми підвищеної посухостійкості озимої пшениці включають покращення фотосинтезу через регульовану експресію білків, які беруть участь у світлових реакціях, циклі Кальвіна та фотодиханні, таким чином збільшуючи зернову продуктивність [88]. Отже, праймування

посухою може посилити захист фотосинтетичних механізмів, коли рослини піддаються пізніше іншому стресу.

Флуоресценцію хлорофілу використовують як ефективний та неінвазивний діагностичний інструмент для оцінювання сприйнятливості фотосинтетичних процесів рослин до стресу [89]. Співвідношення змінної флуоресценції (F_v) до максимальної флуоресценції (F_m) (F_v/F_m) відображає максимальну ефективність фотохімічних реакцій фотосистеми II (ФС II) і може використовуватися як орієнтир для скринінгу термостійких сортів [90, 91]. Наприклад, костриця очеретяна (*Festuca arundinacea*), піддана посусі, зберігала вищі показники F_v/F_m порівняно з непраймованими рослинами під час наступного періоду теплового стресу [81]. Отже, праймування посухою зменшило чутливість ФС II до теплового стресу, таким чином фотосинтетичні механізми рослин мали змогу підтримувати їх функціонування.

Вміст загального білка, субодиниць глютеніну з високою молекулярною масою і макрополімерів глютеніну, а також основні показники якості зерна пшениці за теплового стресу були майже ідентичними в рослинах, праймованими посухою, і контрольними (рослини без теплового стресу). Отже, праймування посухою стабілізувало якість зерна пшениці за умов пізнішого теплового стресу [92].

Рання помірна посуха (у фазу п'ятого листка за вмісту вологи в ґрунті 18,8 % протягом трьох діб) зменшила пошкодження від пізнішого низькотемпературного стресу у пшениці активацією ферментної антиоксидантної системи в хлоропластах і мітохондріях та підтриманням фотосинтезу, що привело до менших втрат урожаю зерна [93]. Праймування посухою може пом'якшити інгібування фотосинтетичного апарату внаслідок підтримання вищої швидкості карбоксилювання за низької температури, що сприяє накопиченню розчинних цукрів і зменшує шкоду від наступного холодного стресу [93]. У рослинах, праймованих посухою, було виявлено підвищену експресію генів, які кодують Cu/Zn-СОД, Mn-СОД і аскорбатпероксидазу, що збігається з вищою активністю цих ферментів за наступного низькотемпературного стресу [93, 94]. АБК в листках індукувалася праймуванням посухою і могла брати участь в активації антиоксидантних ферментів та регуляції експресії генів, що сприяло підвищенню толерантності до низьких температур [93, 95]. Також показано, що два цикли дегідратації/відновлення впливали на метаболізм деяких ліпідів під час третього стресу від посухи та могли підвищити термостійкість *Bombax ceiba* L. регулюванням ліпідного складу й плинності мембран [96].

Показано, що тимчасове засолення субстрату за вирощування саджанців оливок у теплиці покращило подальшу реакцію рослин на посуху [97]. Порівняно з непраймованими рослинами, у них спостерігалось посилення накопичення біомаси пагонів, підвищувались продуктивність фотосинтезу, ефективність використання води та стан гідратації. Крім того, у праймованих рослин відзначено ослаблення окиснювального стресу і стабілізація вмісту структурних ліпідів мембран, а також їх жирнокислотного складу. Праймування засоленням модулювало фізіологічні й біохімічні реакції рослин оли-

вок на подальшу посуху через коригування вмісту осмолітів (розчинних цукрів і проліну), активності ферментативної антиоксидантної системи — СОД, каталази і гваяколпероксидази (ГП), а також неферментативної (феноли), що підвищувало стійкість до посухи.

Зміни фізіологічних характеристик, протеому та специфічних метаболітів вивчали на молекулярних і клітинних рівнях у двох сортів сої, які незалежно та в поєднанні зазнали різних умов теплового та водного стресу [98]. У рослин виявлено генетичні відмінності у відповідях на водний і тепловий стреси, при цьому була значно змінена відносна кількість тридцяти дев'яти білків у відповідь на поєднані водний, тепловий і комбінований вплив обох стресів. Більшість цих білків брали участь у фотосинтезі, метаболізмі, реакції на високу температуру, демонструючи наявність механізмів перехресної толерантності. Підвищена активність антиоксидантних ферментів також свідчить, що рослини стійкішого сорту можуть краще стабілізувати рівень окисно-відновних реакцій під час стресу. Той факт, що рослина стійкішого сорту має вищу толерантність до перехресного стресу, може бути використано для обґрунтування доцільності постійних генетичних модифікацій стійкості до стресу генно-інженерними методами [99].

У дослідах з нутом 24-добові саджанці були піддані помірній посусі і дії трьох підвищених температур — 38 °С, 35 і 32 °С упродовж 12, 24 і 36 годин відповідно, як окремо, так і у поєднанні з посухою [100]. Результати показали, що найсильніша відповідь спостерігалася за 35 °С порівняно з 32 і 38 °С щодо зменшення вмісту води в листках, збільшення витоку електроліту, перекисного окиснення ліпідів, зниження вмісту хлорофілу, збільшення накопичення проліну і загального вмісту цукрів, підвищення активності СОД, каталази, ГП, аскорбатпероксидази та ГР. Наслідки комбінованого стресу були чіткішими, ніж індивідуальних теплових стресів, їх було неможливо екстраполювати на основі синергічного ефекту двох стресів. Крім того, праймування спричинило перехресну толерантність за 35 °С через зменшення пошкодження мембрани, фотодихання, фотосинтетичних пігментів, накопичення осмолітів та деяких антиоксидантних ферментів. Автори дійшли висновку, що як гострота, так і тривалість стресу важливі, а праймування можна розглядати як інструмент для індукції перехресної толерантності у культурних рослин.

У наших дослідженнях реакції фотосинтетичного апарату прапорцевого листка різних сортів м'якої пшениці озимої на ґрунтову посуху, високу температуру та їх сукупну дію як за умов дефіциту ґрунтової вологи (7-дובה посуха (30 % ПВ) під час колосіння—цвітіння), так і в період відновлення після повернення нормального поливу показано, що підвищення температури листка з 25 до 42 °С істотно знижувало швидкість асиміляції CO₂ у контрольних і підданих посусі рослин [101]. При цьому на початку посухи ступінь зниження фотосинтезу в дослідних рослин був значно більшим, ніж у контролі, але після 7 днів водного дефіциту теплостійкість фотосинтезу підданих водному стресу рослин усіх сортів не відрізнялася від контролю, а на сьому добу після поновлення оптимального поливу навіть була вищою, ніж у контролі, що свідчить про формування пе-

перехресної толерантності фотосинтетичного апарату до високої температури у рослин за умов посухи.

Конвергентна природа багатьох шляхів відповіді на стрес, наприклад, передавання сигналів ауксину, антиоксидантний метаболізм або каскади мітогенактивованої протеїнкінази означає, що розподіл обмежених ресурсів і корисних метаболітів у рослині може бути ефективнішим за перехресних стресів [8, 102]. Успіх крос-стрессового праймування підкріплюється ієрархічною взаємодією синергічних сигнальних шляхів, які задіяні у сприйнятті стресів різної природи. Гомеостаз АФК є одним із ключових факторів, який сприяє толерантності до перехресного стресу. Так, у проростках пшениці обробка високою температурою (3 год за 45 °С) викликала перехресну адаптацію до токсичності алюмінію шляхом активації глутатіонового циклу у коренях генотипів пшениці, як толерантних до алюмінію, так і чутливих до нього [103]. Зміни корелювали з підвищенням регуляції ключових ферментів, включно аскорбатпероксидазу, монодегідроаскорбатредуктазу, дегідроаскорбатредуктазу і ГР.

У нуту праймування розсади м'якою посухою спричинювало стійкість до підвищеної температури у пізні фази розвитку [104]. Витік електроліту з клітин та перекисне окиснення ліпідів під час теплового стресу були менші в рослинах із попереднім праймуванням, що свідчить про підтримання цілісності мембран, тоді як вища активність СОД і каталази, ймовірно, сприяла кращому знешкодженню АФК, утворених під час теплового стресу. Крім того, праймовані рослини мали вищу експресію генів БТШ, які підтримують клітинний гомеостаз внаслідок захисту білків від агрегації та неправильного згортання за високих температур.

Рослинні гормони, такі як АБК, відіграють значну роль у формуванні стійкості до перехресного стресу. Наприклад, було показано, що АБК сприяє підвищенню толерантності до теплового стресу через праймування посухою у багаторічної трави костриці очеретяної (*Festuca arundinacea*) та арабідопсису [71]. У праймованих рослин підвищилися відносний вміст води в листках, фотохімічна активність і стабільність мембран, а також рівні АБК і експресія генів, що реагують на стрес. Цікаво, що позакореневе обприскування АБК також привело до подібних позитивних ефектів праймування, тоді як застосування флуридону (інгібітор АБК) зменшило ефект праймування АБК і посухи, що свідчить про важливу роль АБК у встановленні та підтриманні толерантності до перехресного стресу.

Регуляція, опосередкована короткими РНК, також може бути залучена у формування толерантності до перехресного стресу. У сільськогосподарських культурах мікроРНК швидко реагують майже на всі сигнали навколишнього середовища, внаслідок центральної регуляторної ролі у перехресних зв'язках антагоністичних і синергічних шляхів відповіді на численні стреси [105]. Так, відомо, що дефіцит азоту значно обмежує врожайність, негативно впливає на ріст і продуктивність рослин через зменшення поглинання поживних речовин, пригнічення активності ферментів, фотосинтезу і дихання. Показано, що праймування батьківських рослин твердої пшениці посухою та тепловим стресом може покращити продуктивність потомства за

умов нестачі азоту [17]. Тепловий стрес допоміг зменшити негативний вплив нестачі азоту на продуктивність проростків у жаростійкого сорту, але посилив у чутливого сорту. Секвенування виявило мікроРНК, які сприяють формуванню крос-адаптації, включно родини мікроРНК, які є «центровими регуляторами», що контролюють клітинний гомеостаз, передавання сигналів гормонів і ТГ.

Трансгенераційне праймування. Останнім часом прогрес у розумінні генетичної та епігенетичної регуляції стресової пам'яті рослин надав нові ідеї та стратегії для покращення стійкості культур [18, 19, 21, 66]. Як вже зазначалось, стресова пам'ять базується на епігенетичних модифікаціях у рослинах після виникнення початкового стресу [106]. Стрес-праймування, яке також називають стрес-загартуванням, тренуванням або кондиціонуванням, може спричинювати короточасну або довгострокову пам'ять про стрес, що дає змогу рослинам бути толерантнішими до додаткового стресу в поточному або навіть наступних поколіннях [107–109]. Піддаючи сільськогосподарські культури впливу стресових чинників у ранні фази розвитку або у попередніх поколіннях, праймування може покращити адаптацію та прояв сприятливих ознак у подальшому. Коли епігенетичні варіації зберігаються упродовж багатьох поколінь, може відбутися генетична асиміляція [110], що, імовірно, уможливить фіксовані фенотипи стресової пам'яті в довгостроковій перспективі [111].

Отже, сучасні дані свідчать, що стресова пам'ять значною мірою є епігенетичною та включає механізми ремоделювання хроматину, метилування ДНК, позиціонування нуклеосом, модифікацію гістонів і регуляцію, опосередковану некодувальною РНК [112]. Ці регулятори взаємодіють один з одним, щоб точно налаштувати свої молекулярні функції, причому цикл зворотного зв'язку зазвичай опосередковується малими некодувальними РНК [105, 113, 114]. Особливість стресової пам'яті полягає в тому, що її механізми не просто повторювана активація одних і тих самих шляхів, які реагують на вплив початкового стресу. Активація існуючих відбитків стресу і петель зворотного зв'язку часто ініціює швидше залучення та ефективніше утворення корисних сигнальних сполук і метаболітів. Незважаючи на це стресова пам'ять залежить від типу стресу, його інтенсивності, тривалості та виду/генотипу рослини, як продемонстрували нещодавні дослідження агрономічно важливих культур, таких як рис, м'яка пшениця, тверда пшениця, соя, арахіс [18, 19, 109, 115–117]. Ідентифікація спільних механізмів стресової пам'яті може забезпечити потенціал для покращення стійкості рослин.

Так, повідомлялося, що після праймування батьківських рослин ячменю посухою в репродуктивний період рослини наступного покоління мали дещо довші корені за посухи, ніж потомство рослин, які не були праймовані [118]. Також виявлено, що потомство підданих посусі рослин може виявляти перехресну стійкість до теплового стресу під час наливання зерна внаслідок вищої фотосинтетичної здатності, меншого пошкодження клітинної мембрани і, як наслідок, зберігати зернову продуктивність [88]. Аналіз протеомів показав, що білки, які беруть участь у сприйнятті сигналу та його трансдукції, підтриманні білкових структур, фотосинтетичному процесі, синтезі

цукрози та накопиченні БТШ, були активовані в потомстві праймованих рослин і можуть бути потенційними біомаркерами підвищеної термотолерантності у потомстві [57].

Трансгенераційна термотолерантність може бути індукована тепловим праймуванням у батьківському поколінні, що пропонується як ефективний захід для подолання жорстких теплових стресів під час критичних фаз росту при виробництві пшениці [119]. Трансгенераційна стійкість до теплового стресу підтверджується вищим урожаєм зерна, кращим підтриманням фотосинтезу листків, посиленою активністю антиоксидантних ферментів і зменшенням пошкодження клітинних мембран у пшениці в наступному поколінні. Аналіз транскриптомів показав, що термотолерантність була індукована через спадкову епігенетичну зміну та трансдукцію сигналів, обидва процеси додатково спричиняли швидкі модифікації відповідей, пов'язаних із захистом у антиоксидантній, транскрипційній системах, енергетичному забезпеченні та захисті білкових структур у потомстві праймованих рослин за високої температури [119]. Важливо, що ген, який кодує лізинспецифічну гістондеметилазу 1, що бере участь у деметилюванні гістонів, пов'язаному з епігенетичною модифікацією, був активований у потомстві праймованих рослин. Це свідчить, що епігенетична модифікація залучена до трансгенераційної стресової пам'яті, яка посилює толерантність до стресової події в наступному поколінні.

Проте щодо стресостійкості, спричиненої трансгенераційним праймуванням, багато питань ще залишаються відкритими. Наприклад, припускається, що трансгенераційні реакції можуть містити як успадковувані (зміни структури хроматину), так і неуспадковувані компоненти (метаболіти, білки або мікроРНК за їх більшого накопичення в батьківському насінні). Тому подальші дослідження мають бути зосереджені на первинних механізмах трансгенераційних реакцій (успадковуваних чи неуспадковуваних). Крім того, необхідно оцінити реакції на стрес у багатьох поколіннях, щоб з'ясувати чи зменшуються відбитки стресу у кількох поколіннях.

З огляду на те, що фенотипна або фізіологічна стресова пластичність, передана нащадкам без модифікації генних послідовностей (тобто епігенетична трансгенераційна стресова пам'ять), може бути втрачена, вирішальне значення має перевірка в полі [120]. Період відновлення після початкового стресу або повторювані періоди відновлення після циклічних стресів можуть впливати на встановлення та зміцнення стресової пам'яті, оскільки саме тоді формується та інтегрується більшість біологічної інформації в рослинному організмі. Якщо наслідки стресової пам'яті негативні (часто в чутливій до стресу зародковій плазмі), то було б краще стерти таку пам'ять у майбутньому поколінні (поколіннях). Потрібні подальші дослідження, щоб повністю зрозуміти основні механізми того, як викликати та скидати стресову пам'ять. Такі дослідження мають включати широкий спектр зародкової плазми сільськогосподарських культур з різними швидкостями розвитку, рівнями стійкості до стресу, стратегіями селекції та географічним поширенням. Важливі також визначення найбільш ефективної фази для праймування та його інтенсивності. Наприклад,

праймування тепловим стресом під час посіву м'якої пшениці спричинило найбільш виражений сприятливий вплив на адаптацію до високої температури після цвітіння порівняно з праймуванням, застосованим у фазі видовження стебла чи цвітіння [109]. Можлива схема формування стійкої стрес-толерантності рослин, спричиненої праймуванням абіотичним стресом, наведена на рис. 2.

Підсумок. Різноманіття видів сільськогосподарських культур, що вирощуються в різних регіонах світу, забезпечує широку варіабельність фізіологічних, біохімічних і молекулярних механізмів, які протидіють стресам різної природи. Виявлення того, що рослини можуть формувати та зберігати пам'ять про стресові явища, відкриває нові можливості для урізноманітнення підходів до формування короткострокової та/або довгострокової стресової пам'яті, щоб забезпечити створення комбінацій ознак, які надають адаптивні переваги.

Проте слід зазначити, що часто результати досліджень в контрольованих (рослини в посудинах у фітотроні) або напівконтрольованих (рослини у теплиці чи на вегетаційному майданчику) умовах намагаються екстраполювати на культури, що вирощуються в полі за реалістичніших умов. У зв'язку з цим необхідна ретельна оцінка



Рис. 2. Теоретичний механізм індукції стресової пам'яті в рослинах [6]

адекватності екстраполяції знань, отриманих у лабораторних або контрольованих умовах, для практики вирощування в полі.

Насіння також має потенціал для формування трансгенераційної стресової пам'яті, але це питання потребує пильного розгляду для забезпечення його комерційної життєздатності. Зазвичай виробники зберігають насіння найвищої якості, щоб максимально підвищити схожість посівів. Отже, компроміс між можливим зниженням якості насіння внаслідок батьківського стресу та покращеною енергією росади та/або стійкістю до стресу у нащадків потрібно ретельно контролювати. Також необхідно враховувати певні побічні ефекти праймування за умов відсутності стресу, оскільки первинна обробка може спричинити деякі негативні наслідки для фізіології та продуктивності рослин. Тому потрібне дослідження прийомів швидкої дезактивації відбитків стресу, щоб гарантувати, що праймовані рослини будуть працювати так само, як контроль, коли стрес відсутній.

REFERENCES

1. Deryng, D., Conway, D., Ramankutty, N., Price, J. & Warren, R. (2014). Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures. *Environmental Research Letters*, 9, 034011.
2. Raza, A., Razzaq, A., Mehmood, S.S., Zou, X., Zhang, X., Lv, Y. & Xu, J. (2019). Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: a review. *Plants*, 8, 34. <https://doi.org/10.3390/plants8020034>
3. Atlin, G.N., Cairns, J.E. & Das, B. (2017). Rapid breeding and varietal replacement are critical to adaptation of cropping systems in the developing world to climate change. *Glob. Food Secur.*, 12, pp. 31-37. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2017.01.008>
4. He, T. & Li, C. (2020). Harness the power of genomic selection and the potential of germplasm in crop breeding for global food security in the era with rapid climate change. *Crop J.*, 8, pp. 688-700. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.04.005>
5. Hossain, M.A., Liu, F., Burritt, D.J., Fujita, M., Huang, B. (Eds.). (2020). *Priming-Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2018-0-02626-2>
6. Wang, X., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T.B. & Jiang, D. (2021). Physiological Mechanisms of Abiotic Stress Priming Induced the Crops Stress Tolerance: A Review. *Scientia Agricultura Sinica*, 54 (11), pp. 2287-2301. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2021.11.004>
7. Balmer, A., Pastor, V., Gamir, J., Flors, V. & Mauch-Mani, B. (2015). The 'prime-ome': Towards a holistic approach to priming. *Trends in Plant Science*, 20, pp. 443-452. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.002>
8. Hossain, M.A., Li, Z.G., Hoque, T.S., Burritt, D.J., Fujita, M. & Munne-Bosch, S. (2018). Heat or cold priming-induced cross-tolerance to abiotic stresses in plants: key regulators and possible mechanisms. *Protoplasma*, 255, pp. 399-412. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1150-8>
9. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2022). Priming crops for the future: rewiring stress memory. *Trends in Plant Science*, 27, No. 7. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.015>
10. Wang, X., Liu, Fu-lai & Jiang, D. (2017). Priming: A promising strategy for crop production in response to future climate. *Journal of Integrative Agriculture*, 16 (12), pp. 2709-2716. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61786-6](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61786-6)
11. Fu, P., Jaiswal, D., McGrath, J.M., Wang, S., Long, S.P. & Bernacchi, C.J. (2022). Drought imprints on crops can reduce yield loss: Nature's insights for food security. *Food and Energy Security*, 11 (1), e332. <https://doi.org/10.1002/fes3.332>
12. Antoniou, C., Savvides, A., Christou, A. & Fotopoulos, V. (2016). Unravelling chemical priming machinery in plants: The role of reactive oxygen-nitrogen-sulfur species in

- abiotic stress tolerance enhancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 33, pp. 101-107. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.020>
13. Johnson, R. & Puthur, J.T. (2021). Seed priming as a cost effective technique for developing plants with cross tolerance to salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 162, pp. 247-257. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.02.034>
 14. Liu, X., Quan, W. & Bartels, D. (2022). Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: an overview. *Planta*, 255, 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>
 15. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2019). Effect of exogenous abscisic acid on morphological characteristics of winter wheat and spelt under hyperthermia. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 4, pp. 324-337 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.04.324>
 16. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2020). Effect of priming with abscisic acid on the growth and post-stress rehabilitation of the wheat and spelt under conditions of a simulated moderate soil drought. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 1, pp. 74-83 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.074>
 17. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2021). Nitrogen starvation-responsive microRNAs are affected by transgenerational stress in durum wheat seedlings. *Plants*, 10, No. 5, 826. <https://doi.org/10.3390/plants10050826>
 18. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2021). Small RNA, transcriptome and degradome analysis of the transgenerational heat stress response network in durum wheat. *Int. J. Mol. Sci.*, 22, No. 11, 5532. <https://doi.org/10.3390/ijms22115532>
 19. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2021). Small RNAs and their targets are associated with the transgenerational effects of water-deficit stress in durum wheat. *Sci. Rep.*, 11, No. 1, 3613. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83074-7>
 20. Racette, K., Zurweller, B., Tillman, B. & Rowland, D. (2020). Transgenerational stress memory of water deficit in peanut production. *Field Crop Res.*, 248, 107712. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107712>
 21. Urrea Castellanos, R., Friedrich, T., Petrovic, N., Altmann, S., Brzezinka, K., Gorka, M., Graf, A. & B?urle, I. (2020). FORGETTER2 protein phosphatase and phospholipase D modulate heat stress memory in Arabidopsis. *Plant J.*, 104, pp. 7-17. <https://doi.org/10.1111/tpj.14927>
 22. Crisp, P.A., Ganguly, D., Eichten, S.R., Borevitz, J.O. & Pogson, B.J. (2016). Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Sci. Adv.*, 2, No. 2, e1501340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>
 23. Liu, J., Feng, L., Gu, X., Deng, X., Qiu, Q., Li, Q., Zhang, Y., Wang, M., Deng, Y., Wang, E., He, Y., B?urle, I., Li, J., Cao, X. & He, Z. (2019). An H3K27me3 demethylase-HSFA2 regulatory loop orchestrates transgenerational thermomemory in Arabidopsis. *Cell Res.*, 29, No. 5, pp. 379-390. <https://doi.org/10.1038/s41422-019-0145-8>
 24. Lamke, J. & Baurle, I. (2017). Epigenetic and chromatinbased mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biol.*, 18, 124. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>
 25. Oberkofler, V., Pratz, L. & B?urle, I. (2021). Epigenetic regulation of abiotic stress memory: maintaining the good things while they last. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 61, 102007. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102007>
 26. Louis N., Dhankher, O.P. & Puthur, J.T. (2023). Seed priming can enhance and retain stress tolerance in ensuing generations by inducing epigenetic changes and trans-generational memory. *Physiol. Plant.*, 175, (2), e13881. <https://doi.org/10.1111/ppl.13881>
 27. Bhadouriya, S.L., Mehrotra, S., Basantani, M.K., Loake, G.J. & Mehrotra, R. (2021). Role of chromatin architecture in plant stress responses: An update. *Front. Plant Sci.*, 11, 603380. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020>
 28. Iwasaki, M. & Paszkowski, J. (2014). Epigenetic memory in plants. *EMBO J.*, 33, pp. 1987-1998. <https://doi.org/10.15252/embj.201488883>
 29. de Freitas Guedes, F.A., Nobres, P., Ferreira, D.C.R., Menezes-Silva, P.E., Ribeiro-Alves, M., Correa, R.L., DaMatta, F.M. & Alves-Ferreira, M. (2018). Transcriptional

- memory contributes to drought tolerance in coffee (*Coffea canephora*) plants. *Environ. Exp. Bot.*, 147, pp. 220-233. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.004>
30. Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y. & Liu, L. (2019). Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. *Front. Genet.*, 10, 55. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00055>
 31. Devireddy A.R., Zandalinas, S.I., Fichman, Y. & Mittler, R. (2021). Integration of reactive oxygen species and hormone signaling during abiotic stress *The Plant Journal*, 105 (2), pp. 459-476. <https://doi.org/10.1111/tpj.15010>
 32. Abhinandan, K., Skori, L., Stanic, M., Hickerson, N.M.N., Jamshed, M. & Samuel, M.A. (2018). Abiotic stress signaling in wheat - an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Front. Plant Sci.*, 9, 734. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>
 33. Mohammad, I., Dar, M.I., Raghieb, F., Ahmad, B., Raina, A., Khan, F.A. & Naushin, F. (2019). Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview. In: Khan, M.R., Reddy, P.S., Ferrante, A., Khan, N.A. (Eds.). *Plant Signaling Molecules* (pp. 157-168). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816451-8.00009-5>
 34. Tiwari, Y.K. & Yadav, S.K. (2019). High temperature stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): physiological and molecular mechanisms. *Journal of Plant Biol.*, 62, pp. 93-102. <https://doi.org/10.1007/s12374-018-0350-x>
 35. Zandalinas, S.I., Fichman, Y., Devireddy, A.R., Sengupta, S., Azad, R.K. & Mittler, R. (2020). Systemic signaling during abiotic stress combination in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 117, pp. 13810-13820. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005077117>
 36. Zandalinas, S.I., Fritschi, F.B. & Mittler, R. (2020). Signal transduction networks during stress combination. *J. Exp. Bot.*, 71, pp. 1734-1741. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz486>
 37. Radchenko, M., Sychuk, A. & Morderer, Ye. (2014). Decrease of the herbicide fenoxaprop phytotoxicity in the drought condition: the role of antioxidant enzymatic system. *Journal of Plant Protection Research*, 54, No. 4, pp. 390-394. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0058>
 38. Kolupaev, Yu.E. & Oboznyi, A.I. (2013). Reactive oxygen species and antioxidative system at cross adaptation of plants to activity of abiotic stressors. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, Iss. 3, pp. 18-31 [in Ukrainian].
 39. Li, H., Li, M., Wei, X., Zhang, X., Xue, R., Zhao, Y. & Zhao, H. (2017). Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Mol. Genet. Genom.*, 292 (5), pp. 1091-1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
 40. Li, Z.G., Min, X. & Zhou, Z.H. (2016). Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Front. Plant Sci.*, 7, 1621. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621>
 41. Kolupaev, Yu.E. & Havva, K.M. (2022). Molecular mechanisms of hydrogen sulfide's participation in adaptive reactions of plants. *Fiziol. rast. genet.*, 54, No. 1, pp. 3-25 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.01.003>
 42. Kollist, H., Zandalinas, S.I., Sengupta, S., Nuhkat, M., Kangasjarvi, J. & Mittler, R. (2019). Rapid responses to abiotic stress: priming the landscape for the signal transduction network. *Trends Plant Sci.*, 24, pp. 25-37. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.003>
 43. Choudhury, F.K., Rivero, R.M., Blumwald, E. & Mittler, R. (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J.*, 90, pp. 856-867. <https://doi.org/10.1111/tpj.13299>
 44. Fichman, Y. & Mittler, R. (2020). Rapid systemic signaling during abiotic and biotic stresses: is the ROS wave master of all trades? *Plant J.*, 102, pp. 887-896. <https://doi.org/10.1111/tpj.14685>
 45. Devireddy, A.R., Zandalinas, S.I., Gomez-Cadenas, A., Blumwald, E. & Mittler, R. (2018). Coordinating the overall stomatal response of plants: rapid leaf-to-leaf communication during light stress. *Sci. Signal.*, 11 (518), eaam9514. <https://doi.org/10.1126/scisignal.aam9514>

46. Devireddy, A.R., Arbogast, J. & Mittler, R. (2020). Coordinated and rapid whole-plant systemic stomatal responses. *New Phytol.*, 225, pp. 21-25. <https://doi.org/10.1111/nph.16143>
47. Lukic, N., Kukavica, B., Davidovic-Plavsic, B., Hasanagic, D. & Walter, J. (2020). Plant stress memory is linked to high levels of anti-oxidative enzymes over several weeks. *Environ. Exp. Bot.*, 178, 104166. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104166>
48. De Costa, W. (2011). A review of the possible impacts of climate change on forests in the humid tropics. *J. Natl. Sci. Found. Sri Lanka*, 39, pp. 281-302. <http://dx.doi.org/10.4038/jnsfsr.v39i4.3879>
49. Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D.B., Huang, Y., Huang, M., Yao, Y., Bassu, S., Ciais, P., Durand, J.L., Elliott, J., Ewert, F., Janssens, I.A., Li, T., Lin, E., Liu, Q., Martre, P., Muller, C., Peng, S., Penuelas, J., Ruane, A.C., Wallach, D., Wang, T., Wu, D., Liu, Z., Zhu, Y., Zhu, Z. & Asseng, S. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114, pp. 9326-9331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701762114>
50. Nadeem, M., Li, J., Wang, M., Shah, L., Lu, S., Wang, X. & Ma, C. (2018). Unraveling field crops sensitivity to heat stress: mechanisms, approaches, and future prospects. *Agronomy*, 8, 128. <https://doi.org/10.3390/agronomy8070128>
51. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2019). Genotypic performance of Australian durum wheat under single and combined water-deficit and heat stress during reproduction. *Sci. Rep.*, 9, No. 1, 14986. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49871-x>
52. Begcy, K., Nosenko, T., Zhou, L.-Z., Fragner, L., Weckwerth, W. & Dresselhaus T. (2019). Male sterility in maize after transient heat stress during the tetrad stage of pollen development. *Plant Physiol.*, 181, pp. 683-700. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00707>
53. Jedmowski, C., Ashoub, A., Momtaz, O. & Bruggemann, W. (2015). Impact of drought, heat, and their combination on chlorophyll fluorescence and yield of wild barley (*Hordeum spontaneum*). *J. Bot.*, 2015 (6), pp. 1-9. <https://doi.org/10.1155/2015/120868>
54. Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. & Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14, pp. 9643-9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>
55. Ahrens, C.W., Challis, A., Byrne, M., Leigh, A., Nicotra, A.B., Tissue, D. & Rymer, P. (2021). Repeated extreme heatwaves result in higher leaf thermal tolerances and greater safety margins. *New Phytol.*, 232 (3), pp. 1212-1225. <https://doi.org/10.1111/nph.17640>
56. Wang, X., Cai, J., Liu, F., Dai, T., Cao, W., Wollenweber, B. & Jiang, D. (2013). Multiple heat priming enhances thermo-tolerance to a later high temperature stress via improving subcellular antioxidant activities in wheat seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 74, pp. 185-192. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.014>
57. Zhang, X., Zhou, Q., Wang, X., Cai, J., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2016). Physiological and transcriptional analyses of induced postanthesis thermo-tolerance by heat-shock pretreatment on germinating seeds of winter wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 131, pp. 181-189. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.08.002>
58. Wang, X., Cai, J., Jiang, D., Liu, F., Dai, T. & Cao, W. (2011). Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat. *Journal of Plant Physiology*, 168, pp. 585-593. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.09.016>
59. Wang, X., Cai, J., Liu, F., Jin, M., Yu, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T. & Cao, W. (2012). Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates the negative effects of post-anthesis heat stress on stem stored carbohydrates remobilization and grain starch accumulation in wheat. *Journal of Cereal Science*, 55, pp. 331-336. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.01.004>
60. Xue, G.P., Sadat, S., Drenth, J. & McIntyre, C.L. (2014). The heat shock factor family from *Triticum aestivum* in response to heat and other major abiotic stresses and their role in regulation of heat shock protein genes. *Journal of Experimental Botany*, 65, pp. 539-557. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert399>

61. Xin, C., Wang, X., Cai, J., Zhou, Q., Liu, F., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2016). Changes of transcriptome and proteome are associated with the enhanced post-anthesis high temperature tolerance induced by pre-anthesis heat priming in wheat. *Plant Growth Regulation*, 79, pp. 135-145. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0119-x>
62. Lamke, J., Brzezinka, K., Altmann, S. & Baurle, I. (2016). A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory. *EMBO Journal*, 35, pp. 162-175. <https://doi.org/10.15252/embj.201592593>
63. Oberkofler, V. & Baurle, I. (2022). Inducible epigenome editing probes for the role of histone H3K4 methylation in Arabidopsis heat stress memory. *Plant Physiology*, 189 (2), pp. 703-714. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac113>
64. Brzezinka, K., Altmann, S., Czesnick, H., Nicolas, P., Gorka, M., Benke, E., Kabelitz, T., Jahne, F., Graf, A., Kappel, C. & Baurle, I. (2016). Arabidopsis FORGETTER1 mediates stress-induced chromatin memory through nucleosome remodeling. *eLife*, 5, e17061. <https://doi.org/10.7554/eLife.17061>
65. Song, Z.T., Zhang, L.L., Han, J.J., Zhou, M. & Liu, J.X. (2021). Histone H3K4 methyltransferases SDG25 and ATX1 maintain heat-stress gene expression during recovery in Arabidopsis. *Plant J.*, 105, pp. 1326-1338. <https://doi.org/10.1111/tjp.15114>
66. Sun, M., Jiang, F.L., Zhou, R., Wen, J.Q., Cui, S.Y., Wang, W.Z. & Wu, Z. (2019). Respiratory burst oxidase homologue-dependent H₂O₂ is essential during heat stress memory in heat sensitive tomato. *Sci. Hortic.*, 258, 108777. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108777>
67. Sun, M., Jiang, F., Cen, B., Wen, J., Zhou, Y. & Wu, Z. (2018). Respiratory burst oxidase homologue-dependent H₂O₂ and chloroplast H₂O₂ are essential for the maintenance of acquired thermotolerance during recovery after acclimation. *Plant Cell Environ.*, 41, pp. 2373-2389. <https://doi.org/10.1111/pce.13351>
68. Sallam, A., Alqudah, A.M., Dawood, M.F.A., Baenziger, P.S. & Borner, A. (2019). Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, 3137. <https://doi.org/10.3390/ijms20133137>
69. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Sokolovska-Sergiienko, O.G. (2019). Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 1, pp. 16-25. <https://doi.org/10.15421/021903>
70. Kiriziy, D.A. & Stasik, O.O. (2022). Effects of drought and high temperature on physiological and biochemical processes, and productivity of plants. *Fiziol. rast. genet.*, 54, No. 2, pp. 95-122 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>
71. Zhang, X., Wang, X., Zhuang, L., Gao, Y. & Huang, B. (2019). Abscisic acid mediation of drought priming-enhanced heat tolerance in tall fescue (*Festuca arundinacea*) and Arabidopsis. *Physiol. Plant.*, 167, pp. 488-501. <https://doi.org/10.1111/pp1.12975>
72. Wang, X., Mao, Z., Zhang, J., Hemat, M., Huang, M., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T. & Jiang, D. (2019). Osmolyte accumulation plays important roles in the drought priming induced tolerance to post-anthesis drought stress in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environ. Exp. Bot.*, 166, 103804. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103804>
73. Rodriguez-Calcerrada, J., Li, M., Lopez, R., Cano, F.J., Oleksyn, J., Atkin, O.K., Pita, P., Aranda, I. & Gil, L. (2017). Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. *New Phytologist*, 213, pp. 597-610. <https://doi.org/10.1111/nph.14150>
74. Rogers, E.D. & Benfey, P.N. (2015). Regulation of plant root system architecture: Implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 32, pp. 93-98. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.015>
75. Selote D S, Khanna-Chopra R. 2010. Antioxidant response of wheat roots to drought acclimation. *Protoplasma*, 245, 153-163. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0169-x>
76. Tankari, M., Wang, C., Ma, H., Li, X., Li, L., Soothar, R.K., Cui, Zaman-Allah, M., Hao, W., Liu, F. & Wang, Y. (2021). Drought priming improved water status, photosynthesis and water productivity of cowpea during post-anthesis drought stress. *Agric. Water Manag.*, 245, 106565. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106565>
77. Wang, X., Vignjevic, M., Jiang, D., Jacobsen, S. & Wollenweber, B. (2014). Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat

- (Triticum aestivum L.) var. Vinjett. *Journal of Experimental Botany*, 65, pp. 6441-6456. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru362>
78. Ullah, H., Santiago-Arenas, R., Ferdous, Z., Attia, A. & Datta, A. (2019). Improving water use efficiency, nitrogen use efficiency, and radiation use efficiency in field crops under drought stress: a review. *Adv. Agron.* 156, pp. 109-157. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2019.02.002>
 79. Mega, R., Abe, F., Kim, J.S., Tsuboi, Y., Tanaka, K., Kobayashi, H., Sakata, Y., Hanada, K., Tsujimoto, H., Kikuchi, J., Cutler, S.R. & Okamoto, M. (2019). Tuning water-use efficiency and drought tolerance in wheat using abscisic acid receptors. *Nat. Plants*, 5, pp. 153-159. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0361-8>
 80. Ding, Y., Fromm, M. & Avramova, Z. (2012). Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in Arabidopsis. *Nature Communications*, 3, 740. <https://doi.org/10.1038/ncomms1732>
 81. Zhang, X., Xu, Y. & Huang, B. (2019). Lipidomic reprogramming associated with drought stress priming-enhanced heat tolerance in tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant Cell Environ.*, 42, pp. 947-958. <https://doi.org/10.1111/pce.13405>
 82. Forestan, C., Farinati, S., Zambelli, F., Pavesi, G., Rossi, V. & Varotto, S. (2020). Epigenetic signatures of stress adaptation and flowering regulation in response to extended drought and recovery in Zea mays. *Plant Cell Environ.*, 43, pp. 55-75. <https://doi.org/10.1111/pce.13660>
 83. de Freitas Guedes, F.A., Menezes-Silva, P.E., DaMatta, F.M. & Alves-Ferreira, M. (2019). Using transcriptomics to assess plant stress memory. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 31, pp. 47-58. <https://doi.org/10.1007/s40626-018-0135-0>
 84. Avramova, Z. (2015). Transcriptional 'memory' of a stress: transient chromatin and memory (epigenetic) marks at stress-response genes. *Plant J.*, 83, pp. 149-159. <https://doi.org/10.1111/tbj.12832>
 85. Avramova, Z. (2019). Defence-related priming and responses to recurring drought: two manifestations of plant transcriptional memory mediated by the ABA and JA signalling pathways. *Plant Cell Environ.*, 42, pp. 983-997. <https://doi.org/10.1111/pce.13458>
 86. Wang, X., Vignjevic, M., Liu, F., Jacobsen, S., Dong, G., Jiang, M. & Wollenweber, B. (2015). Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regulation*, 75, No. 3, pp. 677-687. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x>
 87. Liu, S., Li, X., Larsen, D.H., Zhu, X., Song, F. & Liu, F. (2017). Drought priming at vegetative growth stage enhances nitrogen-use efficiency under post-anthesis drought and heat stress in wheat. *J. Agron. Crop Sci.*, 203 (1), pp. 29-40. <https://doi.org/10.1111/jac.12190>
 88. Zhang, X., Wang, X., Zhong, J., Zhou, Q., Wang, X., Cai, J., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2016). Drought priming induces thermotolerance to post-anthesis high-temperature in offspring of winter wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 127, pp. 26-36. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.03.004>
 89. Stirbet, A., Lazar, D., Kromdijk, J. & Govindjee. (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*, 56 (1), pp. 86-104. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>
 90. Xu, Y., Wang, J., Bonos, S., Meyer, W. & Huang, B. (2018). Candidate genes and molecular markers correlated to physiological traits for heat tolerance in fine fescue cultivars. *Int. J. Mol. Sci.*, 19 (1), 116. <https://doi.org/10.3390/ijms19010116>
 91. Haque, M.S., Kjaer, K.H., Rosenqvist, E., Sharma, D.K. & Ottosen, C.O. (2014). Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environ. Exp. Bot.*, 99, pp. 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.017>
 92. Zhang, X., Cai, J., Wollenweber, B., Liu, F., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2013). Multiple heat and drought events affect grain yield and accumulations of high molecular weight glutenin subunits and glutenin macropolymers in wheat. *Journal of Cereal Science*, 57, pp. 134-140. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.10.010>
 93. Li, X., Topbjerg, H.B., Jiang, D. & Liu, F. (2015). Drought priming at vegetative stage improves the antioxidant capacity and photosynthesis performance of wheat exposed to

- a short term low temperature stress at jointing stage. *Plant and Soil*, 393, pp. 307-318. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2499-0>
94. Li, X., Cai, J., Liu, F., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2014). Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. *Functional Plant Biology*, 41, pp. 690-703. <https://doi.org/10.1071/FP13306>.
 95. Wang, X., Zhang, J., Song, J., Huang, M., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T. & Jiang, D. (2020). Abscisic acid and hydrogen peroxide are involved in drought priming-induced drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biol.*, 22, pp. 1113-1122. <https://doi.org/10.1111/plb.13143>
 96. Zheng, Y., Xia, Z., Wu, J. & Ma, H. (2021). Effects of repeated drought stress on the physiological characteristics and lipid metabolism of *Bombax ceiba* L. during subsequent drought and heat stresses. *BMC Plant Biol.*, 21, 467. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03247-4>
 97. Ben Abdallah, M., Methenni, K., Taamalli, W., Hessini, K. & Ben Youssef, N. (2022). Cross-Priming Approach Induced Beneficial Metabolic Adjustments and Repair Processes during Subsequent Drought in Olive. *Water*, 14, 4050. <https://doi.org/10.3390/w14244050>
 98. Katam, R., Shokri, S., Murthy, N., Singh, S.K., Suravajhala, P., Khan, M.N., Bahmani, M., Sakata, K. & Reddy, K.R. (2020). Proteomics, physiological, and biochemical analysis of cross tolerance mechanisms in response to heat and water stresses in soybean. *PLoS ONE*, 15 (6), e0233905. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233905>
 99. Morgun, V.V., Dubrovna, O.V. & Morgun, B.V. (2016). The modern biotechnologies of producing wheat plants resistant to stresses. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 3, pp. 196-213 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.03.196>
 100. Yadav, R., Juneja, S., Kumar, R., Saini, R. & Kumar, S. (2022). Understanding cross-tolerance mechanism and effect of drought priming on individual heat stress and combinatorial heat and drought stress in chickpea. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 25 (5). <https://doi.org/10.1007/s12892-022-00148-2>
 101. Kedruk, A.C., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergienko, O.G. & Stasik, O.O. (2021). Response of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties to the combined action of drought and high temperature. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 5, pp. 387-405 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>
 102. Dhanya Thomas, T.T., Dinakar, C. & Puthur, J.T. (2020). Effect of UV-B priming on the abiotic stress tolerance of stress-sensitive rice seedlings: priming imprints and cross-tolerance. *Plant Physiol. Biochem.*, 147, pp. 21-30. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.12.002>
 103. Liu, W., Huang, L., Liang, X., Liu, L., Sun, C. & Lin, X. (2021). Heat shock induces cross adaptation to aluminum stress through enhancing ascorbate-glutathione cycle in wheat seedlings. *Chemosphere*, 278, 130397. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130397>
 104. Yadav, R., Juneja, S. & Kumar, S. (2021). Cross priming with drought improves heat-tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) by stimulating small heat shock proteins and antioxidative defense. *Environ. Sustain.*, 4, pp. 171-182. <https://doi.org/10.1007/s42398-020-00156-4>
 105. Liu, H., Able, A.J. & Able, J.A. (2016). SMARTER de-stressed cereal breeding. *Trends Plant Sci.*, 21, pp. 909-925. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.006>
 106. Jaskiewicz, M., Conrath, U. & Peterhansel, C. (2011). Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. *EMBO Rep.*, 12, pp. 50-55. <https://doi.org/10.1038/embor.2010.186>
 107. Thakur, A., Sharma, K.D., Siddique, K.H.M. & Nayyar, H. (2020). Cold priming the chickpea seeds imparts reproductive cold tolerance by reprogramming the turnover of carbohydrates, osmo-protectants and redox components in leaves. *Sci. Hortic.*, 261, 108929. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108929>
 108. Wang, W., Wang, X., Zhang, J., Huang, M., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T. & Jiang, D. (2020). Salicylic acid and cold priming induce late-spring freezing tolerance by maintaining cellular redox homeostasis and protecting photosynthetic apparatus in wheat. *Plant Growth Regul.*, 90, pp. 109-121. <https://doi.org/10.1007/s10725-019-00553-8>

109. Fan, Y., Ma, C., Huang, Z., Abid, M., Jiang, S., Dai, T., Zhang, W., Ma, S., Jiang, D. & Han, X. (2018). Heat priming during early reproductive stages enhances thermo-tolerance to post-anthesis heat stress via improving photosynthesis and plant productivity in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.*, 9, 805. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00805>
110. Anastasiadi, D., Venney, C.J., Bernatchez, L. & Wellenreuther, M. (2021). Epigenetic inheritance and reproductive mode in plants and animals. *Trends Ecol. Evol.*, 36, pp. 1124-1140. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.08.006>
111. Miryeganeh, M. & Saze, H. (2020). Epigenetic inheritance and plant evolution. *Popul. Ecol.*, 62, pp. 17-27. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12018>
112. Friedrich, T., Faivre, L., Baurle, I. & Schubert, D. (2019). Chromatin-based mechanisms of temperature memory in plants. *Plant Cell Environ.*, 42, pp. 762-770. <https://doi.org/10.1111/pce.13373>
113. Liu, J. & He, Z. (2020). Small DNA methylation, big player in plant abiotic stress responses and memory. *Front. Plant Sci.*, 11, 595603. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.595603>
114. Yakovlev, I.A. & Fossdal, C.G. (2017). In silico analysis of small RNAs suggest roles for novel and conserved miRNAs in the formation of epigenetic memory in somatic embryos of Norway spruce. *Front. Physiol.*, 8, 674. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00674>
115. Wijewardana, C., Reddy, K.R., Krutz, L.J., Gao, W. & Bellaloui, N. (2019). Drought stress has transgenerational effects on soybean seed germination and seedling vigor. *PLoS ONE*, 14, e0214977. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214977>
116. Racette, K., Rowland, D., Tillman, B., Erickson, J., Munoz, P. & Vermerris, W. (2019). Transgenerational stress memory in seed and seedling vigor of peanut (*Arachis hypogaea* L.) varies by genotype. *Environ. Exp. Bot.*, 162, pp. 541-549. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.03.006>
117. do Amaral, M.N., Auler, P.A., Rossatto, T., Barros, P.M., Oliveira, M.M. & Braga, E.J.B. (2020). Long-term somatic memory of salinity unveiled from physiological, biochemical and epigenetic responses in two contrasting rice genotypes. *Physiol. Plant.*, 170, pp. 248-268. <https://doi.org/10.1111/ppl.13149>
118. Nosalewicz, A., Siecinska, J., Smiech, M., Nosalewicz, M., Wiacek, D., Pecio, A. & Wach, D. (2016). Transgenerational effects of temporal drought stress on spring barley morphology and functioning. *Environmental and Experimental Botany*, 131, pp. 120-127. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.07.006>
119. Wang, X., Xin, C., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2016). Heat priming induces trans-generational tolerance to high temperature stress in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 7, 501. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00501>
120. Tricker, P.J. (2015). Transgenerational inheritance or resetting of stress-induced epigenetic modifications: two sides of the same coin. *Front. Plant Sci.*, 6, 699. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00699>

Received 14.04.2023

PRIMING AND CROSS-ADAPTATION OF PLANTS TO ABIOTIC STRESSES:
STATE OF THE PROBLEM AND PROSPECTS

D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: kiriziy@gmail.com

The review is devoted to the current state and prospects of research on the problem of plants priming and cross-adaptation to abiotic stress factors — mainly drought and high temperature. These studies are becoming increasingly relevant due to global climate change, as they reveal new approaches to increasing the crops resistance to stressors. The key link in this case is the formation of the so-called stress memory (priming) under the influence of moderate stress, which allows the plant to activate protective mechanisms faster and more effec-

tively under the effect of the next harder stress of the same or a different nature (cross-adaptation) and thereby mitigate its impact compared to non-primed plants. In this regard, information on signaling systems that participate in the perception of a stress factor by a plant and trigger protective mechanisms through multi-cascade networks is considered. The results of experiments on priming plants with high temperature or drought at the beginning of the growing season to the action of these stressors at later development stages, as well as examples of cross-adaptation, when priming with drought increased thermotolerance and vice versa, are given. Possible mechanisms of stress memory formation and retention within one generation and its transference to subsequent generations (transgenerational stress memory) are briefly considered. At the same time, one of the unsolved problems remains the correctness of extrapolation results obtained in laboratory or controlled conditions to the practice of growing plants in the field. Certain side effects of priming should also be considered, as priming may cause some negative effects on plant physiology and productivity. Therefore, it is necessary to test whether the primed plants will perform as well as the control if the stress will not happen.

Key words: priming, cross-adaptation, high temperature, drought, signaling systems.

ORCID

Д.А. КИРІЗІЙ — Kiriziy Dmytro <https://orcid.org/0000-0001-6079-893X>