

<https://doi.org/10.15407/frg2023.02.119>

УДК 581.1

## ПРАЙМУВАННЯ НАСІННЯ ДОНОРАМИ ГАЗОТРАНСМІТЕРІВ І СПОЛУКАМИ З ГОРМОНАЛЬНОЮ АКТИВНІСТЮ: РОСТОВІ ТА СТРЕС-ПРОТЕКТОРНІ ЕФЕКТИ

Ю.Є. КОЛУПАЄВ<sup>1,2,3</sup>, І.В. ШАХОВ<sup>1,2</sup>, О.І. КОКОРЕВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України

61060 Харків, пр. Героїв Харкова, 142

<sup>2</sup>Державний біотехнологічний університет

61002 Харків, вул. Алчевських, 44

<sup>3</sup>Полтавський державний аграрний університет

36003 Полтава, вул. Сквороди, 1/3

e-mail: [plant\\_biology@ukr.net](mailto:plant_biology@ukr.net)

Проаналізовано новітні підходи до праймування насіння, які застосовуються з метою підвищення його посівних якостей та стійкості рослин до стресових чинників на ранніх фазах розвитку. Розглянуто особливості фізіологічних процесів, котрі супроводжують проростання насіння. Зазначено, що ці процеси пов'язані зі сприйняттям зовнішніх сигналів (насамперед зміни температури й вологості), активацією сигнальної мережі та трансдукцією сигналів у генетичний апарат, а отже схожі з переходом організму в класичний стресовий стан. Наголошено, що за активації передгермінативного метаболізму посилюється утворення активних форм кисню, яке може призводити до окиснювальних пошкоджень ліпідів, білків і нуклеїнових кислот. Відзначено роль систем антиоксидантного захисту і репарації ДНК у запобіганні пошкодженню зародка. Схарактеризовано значення змін у гормональному балансі, зокрема зменшення вмісту й активності абсцизової кислоти та підвищення кількості гіберелінів за проростання насіння. Описано феноменологію й механізми активації стрес-протекторних систем внаслідок праймування насіння. Наведено класифікацію методів праймування. Особливу увагу зосереджено на ефектах сигнальних сполук або їх донорів як агентів для праймування. Висвітлено вплив праймування донорами газотрансмітерів (оксиду азоту, сірководню і монооксиду вуглецю) на проростання насіння, у тому числі за несприятливих умов. Подано дані про можливі фізіологічні механізми дії на проростання насіння малодосліджених сполук з гормональною активністю: мелатоніну,  $\beta$ - і  $\gamma$ -аміномасляних кислот тощо. Вказано, що праймування насіння є перспективним, економним і здебільшого екологічно безпечним способом управління ростовими й адаптивними процесами у рослин.

**Ключові слова:** проростання насіння, праймування, активні форми кисню, газотрансмітери, фітогормони, антиоксидантна система

Період між сівбою насіння та появою сходів відіграє вирішальну роль у формуванні посівів більшості сільськогосподарських культур [1]. Низька та нерівномірна схожість насіння, її варіювання залежно від погодних умов і антропогенних чинників може критично лімітувати урожайність культурних рослин [2]. Кліматичні зміни, зокрема частіші весняні й осінні посухи [3], знижують схожість насіння ярих і озимих культур в Україні. Останнім часом з'явилися й інші виклики, що загрожують формуванню посівів. Через активні воєнні дії з лютого 2022 р. в Україні ускладнюється належне зберігання насіння, внаслідок чого знижуються його посівні якості. Також через форсмажорні обставини можуть порушуватися регламенти пересіву насіння колекцій вітчизняних банків генетичних ресурсів.

Для підвищення швидкості й однорідності проростання насіння та індукування стійкості рослин на ранніх фазах розвитку у світі дедалі ширше використовуються технології праймування [4, 5]. Цим терміном визначають фізіологічний метод контрольованого зволоження та висушування насіння для посилення у ньому передгермінативних метаболічних процесів [2].

Праймування, яке набуло високої популярності в останнє десятиріччя, насправді має надзвичайно давню історію. Наприклад, згадується, що Теофраст (371—287 до н. е.), досліджуючи ріст огірка (*Cucumis sativus* L.), помітив, що насіння, замочене у воді перед посівом, проростає значно швидше (Theophrastus, *Enquiry into Plants*, Book VII, I.6, цит. за [4]). Римський натураліст Пліній Старший (Gaius Plinius Secundus, 23—79 pp. н. е.) узагальнив тогочасні знання про фізіологію насіння у своїй енциклопедії «*Naturalis Historia*». Зокрема, він посилався на ефективність попереднього замочування насіння огірка у воді з медом для поліпшення схожості (Gaius, 1949—1954, цит. за [4]). Ефекти підсилення проростання насіння латуку та крес-салату замочуванням у морській воді описував Чарльз Дарвін [4]. Таким чином, сучасна концепція праймування насіння, в основі якої лежить тимчасове зволоження насіння з його наступним висушуванням, має дуже давню передісторію [6].

Проте впродовж кількох десятиліть, що минули з часу впровадження технології праймування, у світі було відпрацьовано чимало способів підсилення ефективності цього прийому. Наприклад, через поєднання власне праймування як процедури зволоження насіння з іншими прийомами, зокрема з осмотичними і термічними впливами, обробкою насіння різноманітними фізіологічно активними речовинами, мікроелементами, штамми бактерій, наночастинками тощо [5, 7].

Поєднання зволоження з дією фітогормонів або стресових метаболітів може підвищувати не лише швидкість і рівномірність проростання насіння, а й стійкість рослин до стресових чинників різноманітної природи [8]. Це зумовлено насамперед індукуванням праймувальними агентами клітинної сигнальної мережі та посиленням експресії генів, що контролюють захисні системи клітин, зокрема, антиоксидантну й осмопротекторну [9]. Спектр речовин, які пропонується використовувати для праймування насіння, постійно розши-

рюється. Так, новим імпульсом стало з'ясування механізмів сприйняття рослинними клітинами зовнішніх і внутрішніх сигналів і виявлення численних сигнальних посередників, що перебувають між собою у функціональних зв'язках і формують сигнальну мережу [10]. Зокрема, для праймування насіння можуть використовуватися солі кальцію, який є універсальним внутрішньоклітинним посередником [11], активні форми кисню (АФК) у вигляді  $H_2O_2$  [12] та газотрансмітери [13].

Терміном «газотрансмітери» (ГТ) об'єднують невеликі газоподібні молекули, що синтезуються живими організмами і виконують сигнальні функції. Особливостями цих молекул є: здатність проходити крізь клітинні мембрани, можливість функціонувати незалежно від конкретних рецепторів, генерація за допомогою ферментів, наявність специфічних клітинних компонентів-мішеней та тісний зв'язок з іншими сигнальними посередниками [14]. Також вважається, що екзогенний вплив ГТ на живі організми має імітувати їхню функцію. Основними ГТ у рослин вважають монооксид азоту (NO), сірководень ( $H_2S$ ) та монооксид вуглецю (CO) [15, 16]. Найбільш вивченими є біологічні ефекти оксиду азоту (NO) та сірководню ( $H_2S$ ) [13, 15]. В останнє десятиріччя інтенсивно вивчають можливість їхнього використання як праймувальних агентів. Проте механізми їхньої фізіологічної дії на проростання насіння залишаються малодослідженими, незважаючи на значний обсяг феноменологічних даних [9, 17].

Інша нова група праймувальних агентів репрезентована стресовими фітогормонами та стресовими метаболітами з гормональними (регуляторними) властивостями [18]. Поряд з АБК, саліциловою і жасмоновою кислотами, брасиностероїдами до цієї групи увійшли поліаміни, мелатонін,  $\beta$ - і  $\gamma$ -аміномасляні кислоти і навіть оцтова кислота [19]. Однак молекулярні механізми дії цих сполук за їх потрапляння в рослинні клітини багато в чому не з'ясовані.

У даній роботі проаналізовано і узагальнено новітні уявлення як про вплив вказаних фізіологічно активних речовин (ФАР) на процеси проростання насіння в оптимальних умовах, так і відомості щодо стрес-протекторної дії праймувальних агентів.

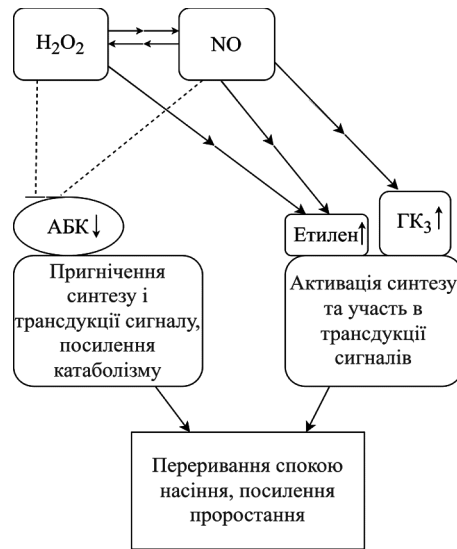
**Короткі відомості про фізіологічні процеси, що супроводжують проростання насіння та їх регуляцію.** На фізіологічному рівні позитивні ефекти праймування зумовлені специфічними метаболічними змінами, що відбуваються в насінні, коли починається поглинання води [20]. Внаслідок регідратації запускаються основні клітинні процеси — синтез нуклеїнових кислот та білків, утворення АТФ, накопичення фосфоліпідів і стеролів [4].

Як відомо, насіння містить нову мініатюрну рослину у вигляді зародка, який за проростання дає наступне покоління рослин. Зважаючи на критично важливу роль насіння у відтворенні рослин, можна апріорі очікувати, що рослини мають досконалі механізми, які захищають їхнє насіння від стресу. Деякі автори процес проростання насіння розглядають з точки зору класичної теорії стресу Г. Сельє [21]. У сухому стані спокою насіння захищене насінневою оболон-

кою, і на відміну від рослин у стадії вегетації, має дуже високу стійкість до стресових чинників, зокрема, перепадів температур. Проте насіння може бути дуже уразливим до дії стресорів під час його розвитку на материнській рослині (наприклад, за умов посухи) та під час проростання. Власне, сам процес проростання насіння (навіть у сприятливих умовах) спричинює його перехід у стресовий стан, оскільки супроводжується сприйняттям зовнішніх сигналів (насамперед зміни температури і вологості), активацією сигнальної мережі й трансдукцією сигналів у генетичний апарат [4]. Припускають, що швидке поглинання води може супроводжуватися різким переходом мембран з гелевого стану у рідкокристалічний і діяти як стресовий чинник [22]. Після досягнення достатнього рівня гідратації та запуску сигнальних процесів відбувається активація експресії великої кількості генів, синтезу білків і посилення метаболічної активності, необхідне для мобілізації запасних речовин ендосперму й синтезу нових сполук, яким супроводжується наступне проростання. За проростання насіння зародкові клітини відновлюють клітинний цикл, відбувається реплікація ДНК. Але стрімке посилення метаболічної активності здатне спричинювати пошкодження ДНК, що може призвести до загибелі клітин [23, 24]. Зважаючи на це надзвичайно важливим є посилення механізмів репарації ДНК у зародку, без чого неможливе збереження енергії насіння та його успішне проростання. Репарація ДНК є ключовим компонентом «передгермінативного метаболізму», що активується на початку поглинання води та під час її вбирання насінням, і супроводжується неконтрольованим накопиченням активних форм кисню (АФК) [4].

Власне, посилення АФК є неодмінним атрибутом процесу проростання насіння [21]. Відомо, що карбонілювання білків насіння, зумовлене підвищенням вмісту АФК, супроводжує процеси його старіння [25]. Водночас АФК беруть участь у формуванні редокс-сигналів, які стимулюють проростання насіння [21]. Так, карбонілювання запасних білків насіння арабідопсису підвищує їхню сприйнятливості до протеолітичного розщеплення [26]. У насінні соняшника карбонілювання білків є необхідним для переривання спокою [27]. Продукування АФК в апопласті у проростаючого насіння спричинює зменшення щільності клітинних стінок [21]. Показано, що утворення апопластних гідроксильних радикалів у зародкових корінцях крес-салату та частинах ендосперму запускає розщеплення полісахаридів клітинних стінок [28].

Відомо, що процеси виходу насіння зі стану спокою та ініціації проростання зумовлені збільшенням рівня обводненості осьових частин зародка та зміною балансу фітогормонів, насамперед таких, як абсцизова кислота (АБК), гібереліни, ауксини та етилен. Встановлено, що активація клітинного циклу, необхідна для проростання зародка, індукується підвищеним вмістом етилену та гіберелінів (особливо гіберелової кислоти 3 — ГК<sub>3</sub>) та зменшенням вмісту АБК [29] (рис. 1). Відповідні зрушення можуть бути спричинені сигнальними посередниками, зокрема оксидом азоту і пероксидом водню, у тому числі за їхнього екзогенного застосування [30].



**Рис. 1.** Участь активних форм кисню і азоту у гормональній регуляції проростання насіння. Пояснення в тексті

Нині з'ясовані загальні молекулярні механізми впливу оксиду азоту на гормональний баланс насіння, яке проростає [31]. Ці ефекти значною мірою пов'язані з S-нітрозуванням і нітруванням тирозину цільових білків. Так, у зародкових осях сорго під час проростання зафіксовано збільшення вмісту білків, нітрованих за тирозином [32]. Показано, що у арабідопсису нітрування за тирозином інгібує Мокофактор сульфурози — ферменту останнього етапу синтезу АБК [33]. Припускають, що інактивація синтезу АБК за цим механізмом може сприяти проростанню насіння [34]. Також під впливом NO відбувається S-нітрозування низки білків, задіяних у рецепції та трансдукції сигналу АБК, внаслідок чого передавання цього сигналу пригнічується [35]. Зрештою відомо, що NO спричинює посилення катаболізму АБК [36], імовірно, індукцією експресії гена 8'-гідроксилази АБК [31]. Молекули АБК, насамперед  $H_2O_2$ , також здатні підсилювати процеси деградації АБК [37]. Все це усуває регуляторні ефекти АБК, які зумовлюють спокій насіння (див. рис. 1).

Водночас оксид азоту спричинює активацію ферментів синтезу  $GK_3$  [36] та етилену [38], здатних сприяти проростанню. Зокрема, встановлено, що переривання спокою насіння яблуні дією екзогенного NO викликало продукування етилену і усувалося інгібіторами його синтезу [38]. Індукуванню проростання насіння *Amaranthus retroflexus* донорами NO так само передувало посилення синтезу етилену [29]. Є відомості, що вказують на роль взаємозалежного підсилення синтезу етилену та оксиду азоту в активації проростання насіння арабідопсису за несприятливих умов засолення [39]. Відомо також, що активація ключового компонента етиленового сигналіну *ERF1* може здійснюватися під впливом перексиду водню [40].

Загалом дані, отримані з використанням насіння різних видів рослин, свідчать про функціональну взаємодію NO, АБК та фітогор-

монів (етилену, АБК, ГК<sub>3</sub>) під час переривання спокою насіння та регуляції його проростання [41] (див. рис. 1).

Поряд з активацією сигнальної мережі та змінами гормонального балансу за проростання насіння посилюється функціонування низки захисних систем. Так, тонкий баланс між АФК-сигналігом, що посилюється під час проростання насіння, і окиснювальними пошкодженнями, які можуть здійснюватися внаслідок генерації АФК, підтримується активацією антиоксидантної системи [21]. Водночас активується система білків з шаперонною активністю, яка сприяє перескладанню частково пошкоджених білків [5]. Зрештою, ще на стадіях, які передують проростанню насіння, в них відбувається активація механізмів відновлення ДНК [42].

**Загальні відомості про прийоми праймування та їх класифікація.** Як зазначалося, основою процедури праймування насіння є його контрольоване зволоження з наступним підсушуванням до вихідного стану [2]. Така процедура сама по собі створює передумови для пришвидшеної активації ферментів, що гідролізують запасні біополімери ендосперму, та забезпечують посилення дихання й енергетичного метаболізму, синтезу нуклеїнових кислот і білків. Водночас праймування може забезпечувати індукування захисних систем, що готують насіння до «зустрічі» зі стресом проростання. Поряд з давно відомим прийомом гідропраймування замочування насіння може поєднуватися з різноманітними іншими впливами, які називають вже усталеними термінами (рис. 2). В цілому можна виділити групу абіотичних і біотичних методів праймування [43].

Абіотичні методи праймування полягають у впливі на насіння хімічних і фізичних агентів. До найпростіших методів поряд з гідропраймуванням належить осмопраймування, яке може здійснюватися за впливу розчинів непроникних або низькомолекулярних осмотичних речовин.

Під час гідропраймування насіння замочують у воді за оптимальної температури (зазвичай у діапазоні 5–20 °С). Часом насіння зану-

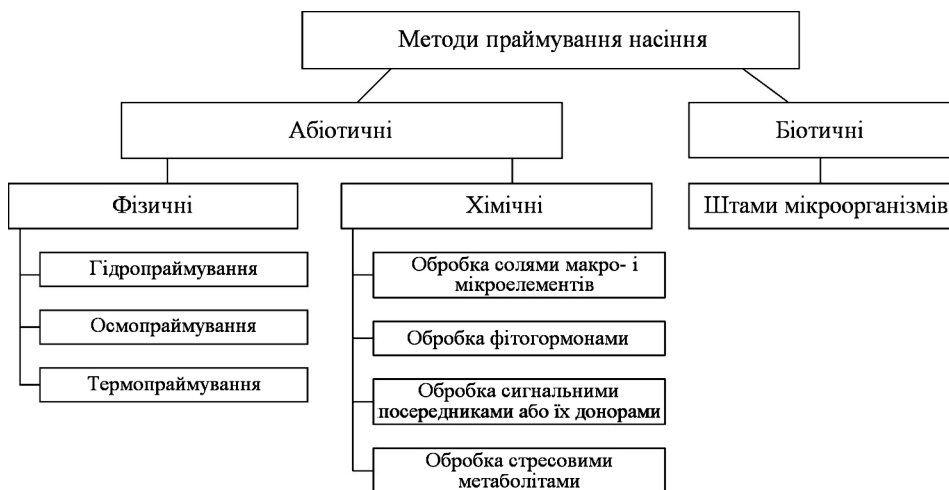


Рис. 2. Класифікація методів праймування насіння

роють у воду з аерацією, що може бути додатковим чинником, який покращує схожість [4]. Водночас гідропраймування може спричинювати неконтрольоване поглинання води, і критичний момент цього методу полягає у тому, щоб знайти і підтримувати оптимальні умови температури й вологості та не допустити протрузії корінця [44].

Вказані труднощі легше здолати при осмопраймуванні, яке полягає в обробці насіння розчинами осмотично активних речовин з низьким водним потенціалом, що дає змогу контролювати водопоглинання [4]. Як осмотичний агент здебільшого використовується ПЕГ, інертна природа молекули якого допомагає уникнути цитотоксичних ефектів, а велика молекулярна маса (6000—8000 Д) запобігає абсорбції молекул насінням [45]. Незважаючи на ці позитивні властивості, ПЕГ має деякі недоліки, зокрема надзвичайно високу в'язкість [4]. Крім того, його використання у великих кількостях обмежується через значну вартість. Зважаючи на це, як альтернативу осмопраймуванню з використанням ПЕГ нерідко застосовують низькомолекулярні осмотичні речовини — солі, найчастіше хлорид натрію, маніт чи інші вуглеводи, які не метаболізуються [43].

Ще одним дуже простим способом праймування є термопраймування. Відомо, що цей метод підвищує ефективність проростання насіння за несприятливих температурних умов [46]. Вважається, що низькі температури дають кращі результати [4]. Проте термопраймування насіння дією високих температур посилювало проростання рослин, адаптованих до теплого клімату [47].

Сучасніші методи праймування полягають у застосуванні агентів, які безпосередньо залучені до сигнальних процесів у насінні, зокрема пероксиду водню та донорів ГТ. Наприклад, праймування насіння *Sakile maritima* пероксидом водню підвищувало стійкість проростків до посухи і сольового стресу [12]. Припускають, що така обробка уможливує «запам'ятовування» і декодування ранніх сигналів, які швидко активуються, коли рослини піддаються впливу стресорів. Як зазначалося, АФК (насамперед пероксид водню) поряд з активними формами азоту (передусім NO) задіяні і в стимуляції проростання насіння за звичайних умов.

До окремої групи праймувальних агентів належать елементи мінерального живлення (переважно солі макро- та мікроелементів). Використання цих агентів не завжди має достатнє наукове обґрунтування і часто базується переважно на феноменологічних даних [5]. Показано, що обробка насіння  $KNO_3$  поліпшувала солестійкість насіння салату, що супроводжувалося підвищенням активності кислій фітази та фосфатази в коренях, сім'ядолях і пагонах [48]. Замочування насіння бамії в розчинах простого або подвійного суперфосфату підвищувало відсоток його проростання й прискорювало ріст розсади [49]. Водночас праймування насіння сої розчинами  $KH_2PO_4$  менш помітно впливало на проростання порівняно із звичайним гідропраймуванням [50]. Праймування насіння *Brassica napus* сульфатом цинку активувало антиоксидантні ферменти в проростках: каталазу, супероксиддисмутази і пероксидазу [51]. Внаслідок цього ефекти праймування  $ZnSO_4$  помітно перевершували дію гідропраймування.

Досить популярним є праймування насіння розчинами фітогормонів. Серед класичних гормонів найбільш вивченим у цьому плані є гіберелін. Обробка насіння перцю гіберелінами підвищує швидкість проростання через збільшення вмісту амінокислот у зародку [52]. Загальновідомо, що гіберелова кислота (ГК<sub>3</sub>) також активує  $\alpha$ -амілазу, яка забезпечує гідроліз крохмалю, що зберігається здебільшого в ендоспермі та гідролізується для росту зародка під час проростання [5]. Крім того, гібереліни збільшують проростання насіння через пригнічення активності і синтезу АБК, а також активують ферменти катаболізму АБК [53, 54].

Іншою сполукою, яка широко використовується під час праймування насіння, є стресовий фітогормон саліцилова кислота. Виявлено, що обробка саліциловою кислотою підвищує параметри схожості насіння дині внаслідок покращення його біохімічної активності [55]. Особливо помітний вплив саліцилової кислоти на проростання насіння фіксується за несприятливих умов. Так, насіння квасолі, оброблене саліциловою кислотою, мало вищу солестійкість, імовірно через активацію комплексу антиоксидантних ферментів [56]. Обробка насіння кукурудзи саліциловою кислотою посилювала його проростання і ріст розсади як за нормальної, так і за низької температури, що також пов'язують з активацією антиоксидантної системи [55].

Саліцилова кислота посилювала ріст проростків рису за низької температури внаслідок активації утворення розчинних цукрів і білків [57]. Показано також підвищення схожості насіння моркви за низької температури (5 °C) [58]. Проростки кукурудзи, отримані з насіння, праймованого саліциловою кислотою, мали підвищену кількість сумісних осмолітів та вищий відносний вміст води, особливо при вирощуванні за умов дефіциту води [59]. Передпосівна обробка насіння проса саліциловою кислотою підвищувала урожайність рослин в польових умовах, а найпомітніший ефект спостерігався у роки з природною посухою та високою температурою у літній період [60].

Брасиностероїди також відіграють позитивну роль у механізмі проростання насіння. Різні дослідження свідчать про наявність ендогенних брасиностероїдів у проростаючому насінні, а їх екзогенне застосування також покращує проростання різних видів злаків, пасльонових та бобових [61, 62]. Наприклад, передпосівна обробка насіння проса 20 нМ розчином 24-епібрасинолідів підвищувала стійкість рослин до посухи на ранніх фазах розвитку, причому виявлено відмінності в реакції на посуху стрес-протекторних систем контрольних рослин і вирощених з насіння, обробленого 24-епібрасинолідом. У перших домінувало накопичення проліну, тоді як у других адаптація досягалася внаслідок збереження високої активності антиоксидантних ферментів і частково — підвищення вмісту цукрів [63].

Поряд з класичними фітогормонами нині для праймування насіння активно використовують стресові метаболіти і нові сполуки з гормональною активністю: поліаміни, мелатонін,  $\beta$ - і  $\gamma$ -аміномасляні кислоти.

В останні роки набувають популярності також біотичні способи праймування насіння, тобто суміші для праймування інтегруються з корисними мікроорганізмами [4]. Припускають, що асоціація рослин



зі специфічними грибами або бактеріями має тривалий результат, оскільки ці мікроорганізми здатні до ендоефітних відносин з рослиною, що посилює ріст рослин та продукцію фітогормонів, підвищує стійкість до біотичних і абіотичних стресів. Штами, які використовуються для біопраймування, належать здебільшого до *Trichoderma* spp., *Enterobacter* spp., *Pseudomonas* spp. та *Bacillus* spp. [64]. Зазвичай процедура біопраймування виглядає як замочування насіння у мікробній суспензії, що забезпечує прикріплення мікробів до насіння і надходження води та, імовірно, мікробних метаболітів всередину насіння [65]. Водночас нерідко ефективнішим виявляється обробка інокулятом коренів або його внесення в ґрунт [66].

Отже, процедури праймування є надзвичайно різноманітними, проте деталі біологічних механізмів цих процедур дотепер багато в чому залишаються не дослідженими. У другій частині цього огляду ми сфокусуємо увагу на речовинах, використання яких як праймувальних агентів почалося порівняно недавно — донорах ГТ та нових класах сполук з гормональною активністю.

**Праймування насіння донорами газотрансмітерів.** Отримано дані про значення ГТ для регуляції клітинного циклу процесів проростання насіння, деетіоляції, ризогенезу [13, 67], а також адаптації рослин до несприятливих умов середовища [68—70].

*Оксид азоту.* Нині монооксид азоту (NO) вважається одним із найважливіших компонентів сигнальної мережі клітинних рослин і тварин [71]. NO у рослин може утворюватися відновним (з нітратів/нітритів) або окиснювальним (з *L*-аргініну) шляхами [72]. Накопичено значний обсяг відомостей щодо впливу оксиду азоту на проростання насіння рослин різних видів. Зазвичай в експериментах використовують не чистий NO, а його донори. Відомо понад 15 класів, що охоплюють понад 300 сполук, які можуть виступати донорами NO [73, 74], найчастіше — нітроглицерин, спермідин- або діетиламін-NONOати, S-нітросо-N-ацетилпеніциламін, S-нітросоглутатіон (GSNO) і нітропрусид натрію (НПН) [71, 74]. Саме НПН в даний час є найпоширенішим донором NO, який використовується як для наукових досліджень, так і в практичній діяльності [13], у тому числі для праймування насіння.

Феномени активації проростання насіння донорами NO були виявлені досить давно. Так, обробка НПН стимулювала проростання насіння *Stellaria media* (L.) [75]. Встановлено посилення проростання насіння арабідопсису під впливом НПН і нітрату натрію [69]. Також дія НПН знімала інгібування світлом проростання насіння ячменю [75]. Показано, що обробка насіння *Amaranthus retroflexus* газоподібним NO і його донорами — нітритом натрію або НПН так само посилювала проростання [30]. Як зазначалося, механізми посилення проростання насіння під впливом оксиду азоту пов'язані зі змінами гормонального балансу на користь гіберелової кислоти та етилену при одночасному інгібуванні синтезу і трансдукції сигналів АБК (див. рис. 1).

Особливо помітно позитивний вплив оксиду азоту на проростання насіння проявляється за несприятливих умов [11]. Встановлено, що попередня обробка насіння *Chenopodium quinoa* НПН пом'якшу-

вала несприятливий вплив сольового стресу на цей процес. Водночас підвищувалась активність амілази, що посилювало розщеплення крохмалю та спричинювало збільшення вмісту водорозчинних цукрів у насінні, зменшуючи тим самим негативний вплив сольового стресу [76]. Дослідження впливу праймування насіння пшениці НПН на стійкість до сольового стресу виявило зменшення окиснювальних пошкоджень у рослинах на різних стадіях онтогенезу і в кінцевому підсумку сприяло підвищенню врожайності зерна [77]. Автори пояснюють позитивні ефекти праймування підвищенням енергії проростання та схожості насіння, швидшим укоріненням проростків за умов засолення. При цьому праймування НПН підвищувало активність антиоксидантних ферментів, вміст аскорбінової кислоти, фенольних сполук і проліну. Подібні результати отримано і на рослинах рису, зокрема обробка насіння 0,1 мМ НПН спричинювала підвищення накопичення біомаси і врожайності зерна рису за умов засолення. Так само спостерігалось посилення функціонування антиоксидантної системи у рослин з праймованого НПН насіння [78].

Виявлено також підвищення стійкості до засолення рослин *Jatropha curcas* на стадії проростків під впливом праймування насіння НПН. Рослини, вирощені з насіння, обробленого донором NO, накопичували менше іонів  $\text{Cl}^-$  і  $\text{Na}^+$  порівняно з контрольними. Водночас спостерігалось зменшення накопичення АФК і окиснювальних пошкоджень мембран [79].

Праймування насіння кукурудзи донором NO також підсилювало антиоксидантний захист проростків за умов теплового стресу. Відзначено зростання активності СОД, каталази і неспецифічної пероксидази та зменшення вмісту пероксиду водню й продукту пероксидного окиснення ліпідів малонового діальдегіду (МДА) у проростків з насіння, праймованого НПН [80].

Подібне до цього праймування насіння *Arachis hypogaea* L. НПН посилювало проростання насіння в умовах модельної посухи. Водночас під його впливом спостерігалось підвищення активності СОД, неспецифічної пероксидази, аскорбатпероксидази, вмісту цукрів, розчинних білків і зменшення вмісту МДА [81]. Також праймування насіння *Poncirus trifoliata* донором NO спричинювало підвищення посухостійкості [82]. Примітно, що рослини, вирощені з праймованого насіння, за умов посухи малу меншу апертуру продихів.

В іншому дослідженні вивчали вплив праймування насіння пшениці на стійкість проростків до низьких температур [83]. За таких умов у контрольному варіанті відзначалося зниження активності  $\alpha$ -амілази, схожості насіння і росту проростків. Попередня обробка НПН підвищувала активність амілаз, накопичення цукрів, індекс схожості та здатність насіння до проростання за неоптимальних температур.

Стимуляція проростання насіння праймуванням НПН виявлена і на прикладі рослин люпину (*Lupinus luteus* L.). Позитивна дія NO на проростання насіння зберігалася і за наявності у середовищі важких металів (Pb, Cd) та хлориду натрію [17]. Автори роблять висновок, що захисний ефект NO за дії важких металів, принаймні частково,

зумовлений підвищенням активності СОД та/або прямим видаленням супероксид-аніону.

*Сірководень.* У даний час сірководень ( $H_2S$ ) розглядається як агент, що бере участь у регуляції ростових процесів, проростання насіння, дозрівання та старіння плодів, адаптації рослин до дії стресорів різної природи [84—86]. Понад те, сірководень вважають тригером перехресної адаптації рослин [13].

Сірководень у рослин може синтезуватися різними шляхами, але основним з них вважають перетворення *L*-цистеїну на піруват з вивільненням сірководню та амонію [87]. Ця реакція каталізується *L*-цистеїндесульфгідразою, яка, імовірно, локалізована в цитоплазмі, пластидах і мітохондріях [13].

Найчастіше як донор сірководню та/або гідросульфід-аніону використовується гідросульфід натрію ( $NaHS$ ). Показано, що обробка рослин цією сполукою у досить високих концентраціях викликає істотне, але короткочасне підвищення внутрішньоклітинного вмісту сірководню [88]. Незважаючи на короткочасність ефектів  $NaHS$  як донора сірководню, ця сполука може бути використана для праймування насіння. З'ясовано, що насіння кукурудзи, попередньо замочене в  $NaHS$ , мало більші відсоток схожості, довжину пагонів і коренів та масу сирої речовини порівняно з контролем за пророщування насіння за високої температури ( $39\text{ }^\circ\text{C}$ ) [9]. Крім того, попереднє замочування насіння у розчині  $NaHS$  стимулювало активність антиоксидантних ферментів (СОД, аскорбатпероксидази, глутатіонредуктази, гваяколпероксидази і каталази), а також підвищувало вміст водорозчинних неферментативних антиоксидантів — аскорбінової кислоти та глутатіону. Водночас під впливом донора сірководню підвищувалась активність ферментів синтезу проліну —  $\Delta^1$ -піролін-5-карбоксилатсинтетази та орнітинамінотрансферази, а також ключового ферменту синтезу гліцин-бетаїну — бетаїнальдегіддегідрогенази і одного з ферментів синтезу трегалози — трегалозо-6-фосфатфосфатази. В результаті накопичувались відповідні осмоліти: пролін, гліцин-бетаїн і трегалоза [9].

Попередня обробка насіння пшениці донором сірководню пом'якшувала інгібувальний ефект стресу за дії  $Cu^{2+}$  дозозалежним чином [89]. Авторами підтверджено, що саме  $H_2S$  або  $HS^-$ , а не інші сірковмісні компоненти, стимулювали проростання насіння за дії токсичних концентрацій міді. В той самий час показано, що  $NaHS$  може стимулювати активність амілази та естерази, зменшувати індуковане  $Cu^{2+}$  порушення цілісності плазматичної мембрани в кінчиках корінців і підтримувати нижчі рівні МДА та  $H_2O_2$  в насінні, що проростає. Обробка  $NaHS$  запобігала поглинанню іонів міді й сприяла накопиченню вільних амінокислот у насінні.

Як зазначалося,  $NaHS$  спричиняє лише короткочасне підвищення вмісту сірководню у рослинних тканинах. У деяких працях повідомляють про тривалішу і м'якшу дію як потенційних джерел сірководню неорганічних полісульфідів натрію ( $Na_2S_n$ ), таких як  $Na_2S_2$ ,  $Na_2S_3$  і  $Na_2S_4$ , які в біологічному середовищі можуть утворювати  $H_2S$  [90]. Однак ефективність таких перетворень залежить від рН середовища та відповідного рКа.

**Праймувальні ефекти стресових гормонів і метаболітів.** Спектр сполук, які можуть бути використані для стимуляції проростання насіння і захисту проростків від дії стресових чинників, постійно розширюється. Нині інтенсивно накопичуються відомості про фізіологічні функції у рослин сполук, регуляторні функції яких добре досліджені у тварин.

До них, зокрема, належить і *мелатонін* — широко вивчена біомолекула з хімічною назвою *N*-ацетил-5-метокситриптамін. Функції цієї біомолекули були досліджені у рослин, бактерій, риб, рептилій, амфібій, птахів і ссавців [91]. Синтез мелатоніну у рослин дещо відрізняється від такого у тварин [92], але цей процес вже добре вивчений і пов'язаний з перетвореннями триптофану.

Встановлено, що мелатонін впливає на експресію значного різноманіття генних елементів рослин у різних умовах, у тому числі стресових [93, 94]. З'ясована участь мелатоніну у регуляції проростання насіння, розвитку коренів, формуванні урожаю [95, 96].

Одна з особливостей мелатоніну — дуже висока антиоксидантна активність, яка може на порядок перевищувати ефекти інших відомих клітинних антиоксидантів [97]. Зважаючи на це, деякі автори пов'язують функції мелатоніну насамперед з його антиоксидантною активністю. Проте мелатонін залучається у функціонування клітинної сигнальної мережі й може індукувати зміни вмісту ключових сигнальних посередників — АФК, іонів кальцію, оксиду азоту тощо [98]. Частіше його функції досліджують у контексті стресових реакцій рослин. Однак він здатний впливати на деякі процеси, у тому числі на проростання насіння, і за нормальних умов. Так, показано, що праймування зернівок кукурудзи мелатоніном спричинювало посилення накопичення проростками сухої і сирої речовини як за дії сольового стресу, так і за фізіологічно нормальних умов [99]. Така обробка зменшувала вміст МДА у проростках за стресових і звичайних умов. У цій самій праці зафіксовано підвищення у варіантах з праймуванням насіння мелатоніном активності антиоксидантних ферментів. Вказано, що мелатонін значно покращував схожість насіння стеїї за його додавання в агарове середовище для пророщування [100]. Проте такі ефекти мелатоніну виявлялися лише на насінні, попередньо інкубованому протягом 24 год в темряві.

Водночас більше відомостей отримано про вплив праймування насіння мелатоніном на подальший ріст проростків за стресових умов. Так, виявлено позитивний вплив обробки зернівок пшениці мелатоніном на ріст проростків за екстремальних низьких температур [101]. Обробка мелатоніном насіння кукурудзи підвищувала толерантність проростків до холодного стресу [102]. Праймування насіння бобів мелатоніном підвищувало стійкість рослин до сольового стресу [103].

У наших експериментах порівнювався вплив обробки зернівок пшениці і жита мелатоніном на подальший ріст проростків за умов теплового стресу [104]. Встановлено, що замочування насіння пшениці у розчинах мелатоніну в концентраціях 20—100 мкМ значно зменшувало інгібування росту пагонів і коренів, спричинюване дією високої температури. Однак попередня обробка насіння жита мела-

тоніном впливала на ріст проростків за стресових умов менш помітно, зменшуючи лише пригнічення росту пагонів. Водночас обробка мелатоніном зернівок обох видів злаків перешкоджала розвитку окиснювального стресу, зумовленого дією високої температури, що виявлялося у зниженні показників генерації супероксидного радикала, вмісту пероксиду водню і малонового діальдегіду. Також обробка зернівок обох видів злаків мелатоніном спричинювала підвищення активності каталази на фоні теплового стресу та сприяла стабілізації активності пероксидази за стресових умов у пшениці й викликала її підвищення у жита [104].

*β-аміномасляна кислота.* Непротеїногенні амінокислоти виявляють помітну фізіологічну активність за екзогенної дії на рослини, тому використовуються як один з інструментів для праймування насіння. Головними їх ефектами є індукування стійкості рослин до абіотичних і біотичних стресових чинників [105]. Серед синтетичних сполук, що використовуються для праймування, β-аміномасляна кислота (β-АМК) посідає особливе місце завдяки дуже широкому спектру дії [106].

У природі β-амінокислоти зустрічаються набагато рідше порівняно з протеїногенними α-(L)-амінокислотами [107]. Більшість β-амінокислот є будівельними блоками для невеликих біоактивних пептидних сполук, що утворюються у вигляді метаболітів різними мікроорганізмами [108]. Донедавна вважали, що самі рослини не здатні синтезувати β-АМК або ж утворюють її лише у виняткових випадках. Проте наявність рецептора β-АМК у *Arabidopsis thaliana* (специфічного білка ІВІ1) змусила інакше поглянути на механізми дії і застосування цієї сполуки. На даний час виявлені ефекти зростання вмісту β-АМК у рослин за впливу різних типів несприятливих умов і отримано молекулярні докази синтезу цієї сполуки [109]. Показано, що β-АМК є природним продуктом метаболізму рослини, її ендогенні рівні швидко зростають після інфікування некротрофними, біотрофними та гемібіотрофними патогенами, а також після сольового стресу й затоплення. Ці нові фундаментальні відомості стають теоретичним підґрунтям для використання β-АМК як ефективного агента для праймування [110].

Здатність β-АМК запускати широкий спектр захисних реакцій рослин проти інвазивних фітопатогенів здебільшого вивчена. Встановлено посилення β-АМК таких реакцій рослин, як відкладання лігніну та калози в клітинні стінки, продукція АФК, синтез вторинних метаболітів (антоціанів, фітоалексинів), а також пов'язаних з патогенезом білків [105].

Є підстави вважати, що її вплив може індукувати різні сигнальні шляхи, які зумовлюють адаптацію саме до відповідного стресового чинника. Наприклад, при зараженні *Plectosphaerella cucumerina*, праймування β-АМК індукувало АБК-залежне посилення утворення калози у місцях спроб проникнення інфекції й таким чином спричиняло розвиток стійкості до цього некротрофа [106]. Водночас за умов сольового стресу або посухи рослини, оброблені β-АМК, відрізнялися посиленням накопиченням АБК, що зумовлювало розвиток АБК-залежних специфічних адаптивних реакцій на ці чинники [111]. За

обробки  $\beta$ -АМК рослини також набувають здатності швидше реагувати на посуху шляхом закривання продохів через активацію передавання сигналів АБК. Вважають, що така відповідь дуже ефективна з економічної точки зору, оскільки ранне закривання продохів уможливує рослині долання стресу без енергетичних витрат на біосинтез проліну та інших осмотично активних речовин [105].

Дослідження впливу  $\beta$ -АМК на насіння *Vigna radiata* показало зменшення пригнічення росту проростків за осмотичного стресу, створеного дією NaCl/ПЕГ. Водночас обробка  $\beta$ -АМК збільшувала вміст фотосинтетичних пігментів, підвищувала активність антиоксидантних ферментів, знижуючи вміст МДА [112].

Подібні результати було отримано і на рослинах рису [113]. Праймування насіння  $\beta$ -АМК посилювало ріст проростків як за фізіологічно нормальних, так і за стресових умов. Водночас зростала фотосинтетична і мітохондріальна активність проростків. У проростках з праймованого насіння спостерігалася підвищена активність гваякопероксидази і СОД. Однак слід зазначити, що наявність  $\beta$ -АМК було виявлено високоефективною тонкошаровою хроматографією лише в праймованому насінні, а не у проростках. Автори припускають, що праймування  $\beta$ -АМК запускало пролонговані фізіологічні програми, які, активуючись в насінні, надалі розвивалися в проростках за відсутності значної кількості  $\beta$ -АМК [113].

*$\gamma$ -аміномасляна кислота.* Ще одна непротеїногенна амінокислота —  $\gamma$ -аміномасляна кислота ( $\gamma$ -АМК) — також має високу біологічну активність. Вона була виявлена як в рослинах, так і організмах ссавців ще у 1950-х роках. Синтез  $\gamma$ -АМК у рослин відбувається в реакціях так званого  $\gamma$ -АМК-шунту, які проходять в цитозолі й мітохондріях, починаючи з декарбоксилювання глутамату глутаматдекарбоксилазою [114]. Цей фермент є ключовим при стрес-індукованому синтезі  $\gamma$ -АМК [115]. Його активність може зростати як внаслідок спричинюваного стресовим станом підкислення цитозолу, так і під впливом збільшення концентрації кальцію в цитозолі й відповідної активації кальмодуліну [114].

За наявності  $\gamma$ -АМК посилювалося проростання насіння арабідопсису за стресової високої температури (32 °C) [115]. Такий ефект був зумовлений послабленням індукованого високою температурою накопичення АФК, посиленням біосинтезу гіберелової кислоти та зниженням стрес-індукованого синтезу АБК. В експериментах з різними видами культурних рослин (рисом, пшеницею, сочевицею, динею) також показано, що екзогенне застосування  $\gamma$ -АМК ефективно поліпшувало проростання насіння або зменшувало пригнічення росту рослин, спричинюване екстремальними температурами [116], посухою [117], засоленням [114].

Праймування насіння рису (*Oryza sativa* L.) дією  $\gamma$ -аміномасляної кислоти у концентрації 0,5 мМ за умов осмотичного стресу, індукованого ПЕГ, і засолення показало помітне ослаблення впливу цих стресів та їх поєднання на проростання насіння та ріст молодих рослин [118]. Праймування значно збільшило ендогенний вміст  $\gamma$ -АМК, а також вміст цукрів, білків, крохмалю і активність глутатіонредуктази. Обробка  $\gamma$ -АМК знизилася концентрацію  $\text{Na}^+$ , проліну, вільних ра-

дикалів і МДА за стресових умов. Крім того, за умов стресу вміст транскриптів і активність антиоксидантних ферментів, ензимів метаболізму фенолів були підвищені за допомогою праймування  $\gamma$ -АМК [118].

Сольовий стрес спричинював накопичення  $\gamma$ -АМК у рослин кукурудзи. Проростання насіння пригнічувалося обробкою NaCl, водночас екзогенна  $\gamma$ -АМК зменшувала цей ефект. Також виявлено підвищення активності СОД, пероксидази і каталази у кукурудзи за обробки  $\gamma$ -АМК [119].

Замочування насіння конюшини білої (*Trifolium repens* L.) у 2 мкМ розчинах  $\gamma$ -АМК значно зменшувало спричинюване осмотичним стресом зниження ендogenous вмісту цієї амінокислоти та схожості насіння й енергії росту проростків [120]. Крім того, обробка насіння  $\gamma$ -АМК збільшила накопичення цукрів, неферментативних антиоксидантів й активність антиоксидантних ферментів. Також у насінні, попередньо обробленому  $\gamma$ -АМК, був більший вміст дегідрину масою 56 кД під час проростання за умов дефіциту води.

Таким чином, праймування полягає в складному впливі на насіння різних чинників. Зазвичай воно поєднує гідропраймування з дією інших чинників: температури, мінеральних солей, донорів сигнальних сполук, фітогормонів. Головним елементом праймування є активація сигнальної мережі, експресії певних генів, синтезу білків і енергетичного метаболізму внаслідок надходження води у насіння. Отже, гідропраймування здебільшого є основною складовою процедури праймування. Водночас його ефективність може бути значно підсилена додаванням у розчин для праймування донорів сигнальних посередників, фітогормонів та інших фізіологічно активних сполук. Процедура праймування готує зародок до зустрічі зі стресовими чинниками, які супроводжують процес проростання. Активація метаболізму під час проростання насіння супроводжується посиленням утворення АФК і зростанням окиснювальних пошкоджень ліпідів, білків і нуклеїнових кислот. Водночас праймування зазвичай активує антиоксидантну систему та механізми репарації пошкоджень ДНК. Проте механізми цих процесів ще не зовсім зрозумілі. Не з'ясовано як саме і упродовж якого часу насіння «пам'ятає» праймування. Імовірними механізмами можуть бути ефекти збереження упродовж певного часу транскриптів білків, відповідальних за захисні механізми, а також епігенетичні зміни. Водночас праймування супроводжується гормональними змінами, які зазвичай полягають у зменшенні вмісту й прояву ефектів АБК і натомість у зростанні кількості й активності гіберелінів та етилену. Такі зміни сприяють пришвидшенню проростання праймованого насіння. Разом з тим гормональні зміни можуть запускати фізіологічні програми, що виявляються не лише під час проростання насіння, а й на наступних стадіях онтогенезу рослин.

Для ефективного практичного використання праймування як інструменту для поліпшення посівних якостей насіння та «стресменеджменту» необхідне глибше дослідження механізмів фізіологічних процесів, які воно активує. На жаль, незважаючи на величезний обсяг експериментальних даних стосовно впливу праймування на

проростання насіння і стійкість рослин на ранніх фазах онтогенезу, далеко не всі вони є інформативними. У багатьох дослідженнях дії фізіологічно активних речовин відсутні додаткові контрольні варіанти з гідропраймуванням, котре, як зазначалося, саме по собі є істотним чинником зміни гомеостазу насінини. Недостатньо уваги приділяється впливу праймування на гормональний баланс, який визначає фізіологічні програми не лише на стадії проростання, а й на наступних фазах розвитку рослин. Разом з тим інструментарій праймування постійно зростає залученням як нових фізіологічно активних речовин, так і прийомів обробки ними насіння. Одним з перспективних напрямів вважають нанопраймування, яке поки що стосується переважно обробки насіння наночастинками мікроелементів. В цілому праймування можна розглядати як ефективний, економний і здебільшого екологічно безпечний спосіб поліпшення проростання насіння, управління адаптивними процесами рослин і впливу на їх продуктивність.

#### REFERENCES

1. Hubbard, M., Germida, J. & Vujanovic, V. (2012). Fungal endophytes improve wheat seed germination under heat and drought stress. *Botany*, 90, pp. 137-149. <https://doi.org/10.1139/b11-091>
2. Waqas, M., Korres, N.E., Khan, M.D., Nizami, Al.-S., Deeba, F., Ali, I. & Hussain, H. (2019). Advances in the concept and methods of seed priming. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. 11-41. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_2)
3. Romanenko, O., Kushch, I., Zayets, S. & Solodushko, M. (2018). Viability of seeds and sprouts of winter crop varieties under drought conditions of Steppe. *Agroecol. J.*, 1, pp. 87-95 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2018.160584>
4. Paparella, S., Araújo, S.S., Rossi, G., Wijayasinghe, M., Carbonera, D. & Balestrazzi, A. (2015). Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Rep.*, 34 (8), pp. 1281-1293. <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1784-y>
5. Ibrahim, E.A.-A. (2019). Fundamental Processes Involved in Seed Priming. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. 63-115. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_4)
6. Meseret, E. (2020). Effect of priming on seed quality of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. Varieties at Assosa, Western Ethiopia. *Sci. Res.*, 8 (3), pp. 59-72. <https://doi.org/10.11648/j.sr.20200803.11>
7. Mitter, B., Sessitsch, A. & Naveed, M. (2018). Method for producing plant seed containing endophytic microorganisms. U.S. patent app. Pub. US 2018 / 0132486 A1
8. Hasanuzzaman, M. & Fotopoulos, V. (2019). Preface. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. v-vi.
9. Zhou, Z.-H., Wang, Y., Ye, X.-Y. & Li, Z.-G. (2018). Signaling molecule hydrogen sulfide improves seed germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.) under high temperature by inducing antioxidant system and osmolyte biosynthesis. *Front. Plant Sci.* 9, art. 1288. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01288>
10. Singh, S., Kumar, V., Kapoor, D., Kumar, S., Singh, S., Dhanjal D.S., Datta, S., Samuel, J., Dey, P., Wang, S., Prasad, R. & Singh, J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions. *Physiol. Plant.*, 2020, 168 (2), pp. 301-317. <https://doi.org/10.1111/ppl.13002>
11. Ashraf, M.A., Rasheed, R., Hussain, I., Iqbal, M., Riaz, M. & Arif, M.S. (2019). Chemical priming for multiple stress tolerance. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. 385-415. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_19](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_19)



12. Ellouzi, H., Sghayar, S. & Abdelly, C. (2017). H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> seed priming improves tolerance to salinity; drought and their combined effect more than mannitol in *Cakile maritima* when compared to *Eutrema salsugineum*. *J. Plant Physiol.*, 210, pp. 38-50. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.11.014>
13. Kolupaev, Y.E., Karpets, Y.V., Shkliarevskiy, M.A., Yastreb, T.O., Plohovska, S.H., Yemets, A.I. & Blume Y.B. (2022). Gasotransmitters in plants: Mechanisms of participation in adaptive responses. *Open Agricult. J.*, 16 (Suppl-1, M5), art. e187433152207050. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2207050>
14. Karle, S.B., Guru, A., Dwivedi, P. & Kumar, K. (2021). Insights into the role of gasotransmitters mediating salt stress responses in plants. *J. Plant Growth Regul.*, 40, pp. 2259-2275. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10293-z>
15. Kolupaev, Y.E., Karpets, Y.V., Beschastnyy, S.P. & Dmitriev, A.P. (2019). Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. *Cytol. Genet.*, 53 (5), pp. 392-406. <https://doi.org/10.3103/S0095452719050098>
16. Yao, Y., Yang, Y., Li, C., Huang, D., Zhang, J., Wang, C., Li, W., Wang, N., Deng, Y. & Liao, W. (2019). Research progress on the functions of gasotransmitters in plant responses to abiotic stresses. *Plants*, 8 (12), art. 605. <https://doi.org/10.3390/plants8120605>
17. Kopyra, M. & Gwóźdz, E.A. (2003). Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. *Plant Physiol. Biochem.*, 41, pp. 1011-1017. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2003.09.003>
18. Sako, K., Nguyen, M.H. & Seki, M. (2020). Advances in chemical priming to enhance abiotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Physiol.*, 61 (12), pp. 1995-2003. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa119>
19. Kim, J.M., To, T.K., Matsui, A., Tanoi, K., Kobayashi, N.I., Matsuda, F., Habu, Y., Ogawa, D., Sakamoto, T., Matsunaga, S., Bashir, K., Rasheed, S., Ando, M., Takeda, H., Kawaura, K., Kusano, M., Fukushima, A., Takahashi, A.E., Kuromori, T., Ishida, J., Morosawa, T., Tanaka, M., Torii, C., Takebayashi, Y., Sakakibara, H., Ogihara, Y., Saito, K., Shinozaki, K., Devoto, A. & Seki, M. (2017). Acetate-mediated novel survival strategy against drought in plants. *Nature Plants*, 3, art. 17097. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.97>
20. Bray, C.M. (1995). Biochemical processes during the osmopriming of seeds. In: Kigel, J., Galili, G. (eds) *Seed development and germination*. Marcel Dekker Inc, New York, pp. 767-789.
21. Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P. & Seal, C.E. (2010). What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytol.*, 188 (3), pp. 655-73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x>
22. Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., Van Aelst, A.C. & Hemminga, M.A. (1999). Imbibitional leakage from anhydrobiotes revisited. *Plant Cell Environ.*, 22, pp. 1121-1131. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00491.x>
23. Waterworth, W.M., Masnavi, G., Bhardwaj, R.M., Jiang, Q., Bray, C.M. & West, C.E. (2010) A plant DNA ligase is an important determinant of seed longevity. *Plant J.*, 63, pp. 848-860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04285.x>
24. Balestrazzi, A., Confalonieri, M., Macovei, A., Dona, M. & Carbonera, D. (2011). Genotoxic stress and DNA repair in plants: emerging functions and tools for improving crop productivity. *Plant Cell Rep.*, 30, pp. 287-295. <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0975-9>
25. Rajjou, L., Lovigny, Y., Groot, S.P.C., Belghazi, M., Job, C. & Job, D. (2008). Proteome-wide characterization of seed aging in *Arabidopsis*: a comparison between artificial and natural aging protocols. *Plant Physiol.*, 148, pp. 620-641. <https://doi.org/10.1104/pp.108.123141>
26. Job, C., Rajjou, L., Lovigny, Y., Belghazi, M. & Job, D. (2005). Patterns of protein oxidation in *Arabidopsis* seeds and during germination. *Plant Physiol.*, 138, pp. 790-802. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062778>
27. Oracz, K., El-Maarouf Bouteau, H., Farrant, J.M., Cooper, K., Belghazi, M., Job, C., Job, D., Corbineau, F. & Bailly, C. (2007). ROS production and protein oxidation as a novel mechanism for seed dormancy alleviation. *Plant J.*, 50, pp. 452-465. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03063.x>

28. Muller, K., Linkies, A., Vreeburg, R.A.M., Fry, S.C., Krieger-Liszkay, A. & Leubner-Metzger, G. (2009). In vivo cell wall loosening by hydroxyl radicals during cress seed germination and elongation growth. *Plant Physiol.*, 150, pp. 1855-1865. <https://doi.org/10.1104/pp.109.139204>
29. Kepczynski, J., Cembrowska Lech, D. & Sznigir, P. (2017). Interplay between nitric oxide, ethylene, and gibberellic acid regulating the release of *Amaranthus retroflexus* seed-dormancy. *Acta Physiol. Plant.*, 39, art. 254. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2550-2>
30. Liu, X., Wang, L., Liu, L., Guo, Y. & Ren, H. (2011). Alleviating effect of exogenous nitric oxide in cucumber seedling against chilling stress. *Afr. J. Biotechnol.*, 10, pp. 4380-4386.
31. Arc, E., Sechet, J., Corbineau, F., Rajjou, L. & Marion-Poll, A. (2013). ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front. Plant Sci.*, 4, art. 63. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00063>
32. Jasid, S., Simontacchi, M. & Puntarulo, S. (2008). Exposure to nitric oxide protects against oxidative damage but increases the labile iron pool in sorghum embryonic axes. *J. Exp. Bot.*, 59, pp. 3953-3962. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern235>
33. Lozano Juste, J., Colom Moreno, R. & Leon, J. (2011). In vivo protein tyrosine nitration in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.*, 62, pp. 3501-3517. <https://doi.org/10.1093/jxb/err042>
34. Rajjou, L., Duval, M., Gallardo, K., Catusse, J., Bally, J., Job, C. & Job, D. (2012). Seed germination and vigor. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 63, pp 507-533. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105550>
35. Signorelli, S. & Consideine, M.J. (2018). Nitric oxide enables germination by a four-pronged attack on ABA induced seed dormancy. *Front. Plant Sci.*, 9, art. 296. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00296>
36. Šírová, J., Sedlářová, M., Piterková, J., Luhová, L. & Petřivalský, M. (2011). The role of nitric oxide in the germination of plant seeds and pollen. *Plant Sci.*, 181 (5), pp. 560-572. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.03.014>
37. Bailly, C. (2004). Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Sci. Res.*, 14, pp. 93-107. <https://doi.org/10.1079/SSR2004159>
38. Kolbert, Z.; Feigl, G.; Freschi, L. & Poór, P. Gasotransmitters in Action: Nitric Oxide-Ethylene Crosstalk during Plant Growth and Abiotic Stress Responses. *Antioxidants*, 2019, 8, 167. <https://doi.org/10.3390/antiox8060167>
39. Lin, Y., Yang, L., Paul, M., Zu, Y. & Tang, Z. (2013). Ethylene promotes germination of *Arabidopsis* seed under salinity by decreasing reactive oxygen species: evidence for the involvement of nitric oxide simulated by sodium nitroprusside. *Plant Physiol Biochem.*, 73, pp. 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.003>
40. Oracz K., El-Maarouf-Bouteau, H., Kranner, I., Bogatek, R., Corbineau, F. & Bailly, C. (2009). The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination. *Plant Physiol.*, 150, pp. 494-505. <https://doi.org/10.1104/pp.109.138107>
41. Yemets, A. I., Karpets, Y.V., Kolupaev, Y.E. & Blume, Y.B. (2019). Emerging technologies for enhancing ROS/RNS homeostasis. In: *Reactive oxygen, nitrogen and sulfur species in plants: Production, metabolism, signaling and defense mechanisms*, vol. 2. (John Wiley & Sons Ltd), pp. 873-922. <https://doi.org/10.1002/9781119468677.ch39>
42. Huang, Z., Boubriak, I., Osborne, D.J., Dong, M. & Gutterman, Y. (2008). Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. *Ann. Bot.*, 101, pp. 277-283. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm089>
43. Sen, A., Johnson, R. & Puthur, J.T. Seed priming: A Cost-effective Strategy to Impart Abiotic Stress Tolerance. In: Husen, A. (ed.), *Plant Performance Under Environmental Stress*, Springer Nature Switzerland AG 2021, p. 459. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5\\_18](https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_18)
44. Taylor, A.G., Allen, P.S., Bennet, M.A., Bradford, K.J., Burris, J.S. & Misra, M.K. (1998). Seed enhancements. *Seed Sci. Res.*, 8, pp. 245-256. <https://doi.org/10.1017/S0960258500004141>
45. Heydecker, W. & Coolbear, P. (1977). Seed treatments for improved performance-surveys and attempted prognosis. *Seed Sci. Tech.*, 5, pp. 353-425.
46. Huang, Y.M., Wang, H.H. & Chen, K.H. (2002). Application of seed priming treatments in spinach (*Spinacia oleracea* L.) production. *J. Chinese Soc. Hort. Sci.*, 48, pp. 117-123.

47. Khalil, S., Moursy, H.A. & Saleh, S.A. (1983). Wheat plant reactions to presowing heat hardening of grains. II. Changes in photosynthetic pigments, nitrogen and carbohydrate metabolism. *Bull. Egyptian Soc. Physiol. Sci.*, 3, pp. 161-175.
48. Nasri, N., Kaddour, R., Mahmoudi, H., Baatour, O., Bouraoui, N. & Lachaâl, M. (2011). The effect of osmopriming on germination, seedling growth and phosphatase activities of lettuce under saline condition. *Afr. J. Biotechnol.*, 10 (65), pp. 14366-14372.
49. Shah, A.R., Ara, N. & Shafi, G. (2011). Seed priming with phosphorus increased germination and yield of okra. *Afr. J. Agric. Res.*, 6 (16), pp. 3859-3876.
50. Meseret, E. (2020). Effect of priming on seed quality of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] varieties at Assosa, Western Ethiopia. *Sci. Res.*; 8 (3), pp. 59-72. <https://doi.org/10.11648/j.sr.20200803.11>
51. Aboutalebian, M.A. & Nazari, S. (2017). Seedling emergence and activity of some antioxidant enzymes of canola (*Brassica napus*) can be increased by seed priming. *J. Agric. Sci.*, 155 (10), pp. 1541-1552. <https://doi.org/10.1017/S0021859617000661>
52. Sedghi, M., Amanpour-Balaneji, B. & Bakhshi, J. (2014). Physiological enhancement of medicinal pumpkin seeds (*Cucurbita pepo* var. *styriaca*) with different priming methods. *Iran. J. Plant Physiol.*, 5 (1), pp. 1209-1215.
53. Miransari, M. & Smith, D.L. (2014). Plant hormones and seed germination. *Environ. Exp. Bot.*, 99, pp. 110-121. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>
54. Younesi, O. & Moradi, A. (2015). Effect of priming of seeds of *Medicago sativa* 'bami' with gibberellic acid on germination, seedlings growth and antioxidant enzymes activity under salinity stress. *J. Hortic. Res.*, 22, pp. 167-174. <https://doi.org/10.2478/johr-2014-0034>
55. Farooq, M., Aziz, T., Basra, S.M.A., Cheema, M.A. & Rehman, H. (2008). Chilling tolerance in hybrid maize induced by seed priming with salicylic acid. *J. Agron. Crop. Sci.*, 194, pp. 161-168. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00300.x>
56. Azooz, M.M. (2009). Salt stress mitigation by seed priming with salicylic acid in two faba bean genotypes differing in salt tolerance. *Int. J. Agric. Biol.*, 11, pp. 343-350.
57. Pouramir-Dashtman, F., Khajeh-Hosseini, M. & Esfahani, M. (2014). Improving rice seedling physiological and biochemical processes under low temperature by seed priming with salicylic acid. *Int. J. Plant Anim. Environ. Sci.*, 4 (2), pp. 565-572.
58. Lada, R., Stiles, A., Surette, M.A., Caldwell, C., Nowak, J., Sturz, A.V. & Blake, T.J. (2004). Stand establishment technologies for processing carrots. *Acta Hort.*, 631, pp. 105-116. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.631.12>
59. Namdari, A. & Baghbani, A. (2017). Consequences of seed priming with salicylic acid and hydro priming on Smooth Vetch seedling growth under water deficiency. *J. Agric. Sci.*, 9 (12), art. 259. <https://doi.org/10.5539/jas.v9n12p259>
60. Kots, G.P., Yastreb, T.O., Shvidenko, M.V., Batova, O.M., Miroshnichenko, M.M., Turenko, V.P. & Kolupaev, Yu.Ye. (2012). Influence of exogenous salicylic and succinic acids on millet plants resistance to abiotic and biotic stressors. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 1 (25), pp. 32-38.
61. Rao, M.J., Hussain, S., Anjum, M.A., Saqib, M., Ahmad, R., Khalid, M.F., Sohail, M., Nafees, M., Ali, M.A., Ahmad, N., Zakir, I. & Ahmad, S. (2019). Effect of Seed Priming on Seed Dormancy and Vigor. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. 135-145. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_6)
62. Zhang, S., Hu, J., Zhang, Y., Xie, X.J. & Knapp A. (2007) Seed priming with brassinolide improves lucerne (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth in relation to physiological changes under salinity stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 58 (8), art. 811.
63. Vayner, A.A., Kolupaev, Yu.E., Oboznyi, O.I., Yastreb, T.O. & Khripach, V.A. Influence of 24 epibrassinolide on resistance of millet (*Panicum miliaceum* L.) plants to water stress. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 2014, Issue 2 (32), pp. 46-55.
64. Niranjana, R.S., Shetty, N.P. & Shetty, H.S. (2004). Seed bio-priming with *Pseudomonas fluorescens* isolates enhances growth of pearl millet plants and induces resistance against downy mildew. *Int. J. Pest. Manag.*, 50, pp. 41-48. <https://doi.org/10.1080/09670870310001626365>
65. Mahmood, A., Turgay, O.C., Farooq, M. & Hayat, R. (2016). Seed biopriming with plant growth promoting rhizobacteria: a review. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 92 (8), pp. 1-14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw112>

66. Ali, M.A., Hussain, S., Iqbal, M., Saboor, S.A., Mustafa, G. & Ahmed, N. (2019). Microbial Inoculation of Seeds for Better Plant Growth and Productivity. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (eds), Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings. Springer, Singapore, pp. 523-550. [https://doi. Ahmad.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_26](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_26)
67. Correa-Aragunde, N., Graziano, M. & Lamattina, L. (2004) Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato. *Planta*; 218 (6), pp. 900-917. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1172-7>
68. Wilson, I.D., Neill, S.J. & Hancock, J.T. (2008). Nitric oxide synthesis and signaling in plants. *Plant Cell Environ*; 31 (5), 622-631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01761.x>
69. Yemets, A.I., Krasylenko, Yb.A., Lytvyn, DI, Sheremet, Ya.A. & Blume, Ya.B. (2011). Nitric oxide signaling via cytoskeleton in plants. *Plant Sci.*, 181 (5), pp. 545-54. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.04.017>
70. Hancock, J.T.(2019). Hydrogen sulfide and environmental stresses. *Environ. Exp. Bot*; 61 (9), 50-56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.034>
71. Mur, L.A.J., Mandon, J., Persijn, S., Cristescu, S.M., Moshkov, I.E., Novikova, G.V., Hall, M.A, Harren, F.J.M., Hebelstrup, K.H. & Gupta, K.J. (2013). Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. *AoB Plants*, 5, frt. pls052. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls052>
72. Corpas, F.J. & Barroso, J.B. (2017). Nitric oxide synthase-like activity in higher plants. *Nitric Oxide*, 68, 5-6. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.10.009>
73. Wang, P.G., Xian, M., Tang, X., Wu, X., Wen, Z., Cai, T. & Janczuk, A.J. (2002). Nitric oxide donors: chemical activities and biological applications. *Chem Rev.*, 102 (4), pp. 1091-134. <https://doi.org/10.1021/cr000040l>
74. Oliveira, C., Benfeito, S., Fernandes, C., Cagide, F., Silva, T., Borges, F. (2018). NO and HNO donors, nitrones, and nitroxides: Past, present, and future. *Med. Res. Rev.*, 38 (4), pp. 1159-1187. <https://doi.org/10.1002/med.21461>
75. Bethke, P.C., Gubler, F., Jacobsen, J.V. & Jones, R.L. (2004). Dormancy of Arabidopsis seeds and barley grains can be broken by nitric oxide. *Planta*, 219, pp. 847-855. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1282-x>
76. Hajhashemi, S., Skalicky, M., Brestic, M. & Pavla, V. (2020). Cross-talk between nitric oxide, hydrogen peroxide and calcium in salt-stressed *Chenopodium quinoa* Willd. At seed germination stage. *Plant Physiol. Biochem.*, 154, pp. 657-664. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.022>
77. Ali, Q., Daud, M.K., Haider, M.Z., Ali, S., Rizwan, M., Aslam, N., Noman, A., Iqbal, N., Shahzad, F., Deeba, F., Ali, I., Zhu & S.J. (2017). Seed priming by sodium nitroprusside improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. *Plant Physiol. Biochem.*, 119, pp. 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.08.010>
78. Habib, N., Akram, M., Javed, M., Azeem, M., Ali, Q., Shaheen, H. & Ashraf, M. (2016). Nitric oxide regulated improvement in growth and yield of rice plants grown under salinity stress: antioxidant defense system. *Appl. Ecol. Environ. Res.*, 14, pp. 91-105. [https://doi.org/10.15666/aeer/1405\\_091105](https://doi.org/10.15666/aeer/1405_091105)
79. Gadelha, C.G., Miranda, R.S., Alencar, N.L.M., Costa, J.H., Prisco, J.T. & Gomes-Filho, E. (2017). Exogenous nitric oxide improves salt tolerance during establishment of *Jatropha curcas* seedlings by ameliorating oxidative damage and toxic ion accumulation. *J. Plant Physiol.*, 212, pp. 69-79. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.02.005>
80. Kaur, K. & Kaur, K. (2018). Nitric oxide improves thermotolerance in spring maize by inducing varied genotypic defense mechanisms. *Acta Physiol. Plant*, 40, art. 55. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2632-9>
81. Sepehri, A. & Rouhi, H.R. (2016). Enhancement of seed vigor performance in aged groundnut (*Arachis hypogaea* L.) seeds by sodium nitroprusside under drought stress. *Philipp. Agric. Sci.*, 99, pp. 339-347.
82. Fan, Q.-J. & Liu, J.-H. (2012). Nitric oxide is involved in dehydration/drought tolerance in *Poncirus trifoliata* seedlings through regulation of antioxidant systems and stomatal response. *Plant Cell Rep.*, 31, pp. 145-154. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1148-1>
83. Li, X., Jiang, H., Liu, F., Cai, J., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2013). Induction of chilling tolerance in wheat during germination by pre-soaking seed with nitric oxide and

- gibberellin. *Plant Growth Regul.*, 71, pp. 31-40. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9805-8>
84. Zhang, H., Hu, S.L., Zhang, Z.J., Hu, L.Y., Jiang, C.X., Wei, Z.J., Liu, J., Wang, H.L. & Jiang, S.T. (2011). Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharv. Biol. Technol.*, 60 (3), pp. 251-257. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
  85. Li, Z.G., Gong, M., Xie, H., Yang, L. & Li, J. (2012). Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L) suspension cultured cells and involvement of Ca<sup>2+</sup> and calmodulin. *Plant Sci.*, 185-186, pp. 185-189. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.10.006>
  86. Ziogas, V., Molassiotis, A., Fotopoulos, V. & Tanou, G. (2018). Hydrogen sulfide: Apotent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Front. Plant Sci.*, 9, art. 1375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375> [PMID: 30283483]
  87. Romero, L.C., García, I. & Gotor, C. (2013). L-cysteine desulfhydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol. *Plant Signal. Behav.*, 8 (5), pp. 4621-4634. <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
  88. Lisjak, M., Teklic, T., Wilson, I.D., Whiteman, M. & Hancock, J.T. (2013). Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.*, 36 (9), pp. 1607-1616. <https://doi.org/10.1111/pce.12073>
  89. Zhang, H., Hu, L.-Y., Hu, K.-D., He, Y.-D., Wang, S.-H. & Luo, J.-P. (2008). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination and alleviates oxidative damage against copper stress. *J. Integr. Plant Biol.*, 50 (12), pp. 1518-1529. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00769.x>
  90. Corpas, F.J. & Palma, J.M. (2020). H<sub>2</sub>S signaling in plants and applications in agriculture. *J. Adv. Res.*, 24, pp. 131-137. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2020.03.011>
  91. Altaf, M.A., Shahid, R., Ren, M.X., Mora-Poblete, F., Arnao, M.B., Naz, S., Anwar, M., Altaf, M.M., Shahid, S., Shakoor, A., Sohail, H., Ahmar, S., Kamran, M. & Chen, J.T. (2021). Phyto-melatonin: An overview of the importance and mediating functions of melatonin against environmental stresses. *Physiol. Plant.*, 172 (2), pp. 820-846. <https://doi.org/10.1111/ppl.13262>
  92. Fan, J., Xie, Y., Zhang, Z. & Chen, L. (2018). Melatonin: A multifunctional factor in plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 19, art. 1528. <https://doi.org/10.3390/ijms19051528>
  93. Wang, Y., Reiter, R.J. & Chan, Z. (2018). Phyto-melatonin: a universal abiotic stress regulator. *J. Exp. Bot.*, 69 (5), pp. 963-974. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx473>
  94. Yu, Y., Lv, Y., Shi, Y., Li, T., Chen, Y., Zhao, D. & Zhao, Z. (2018). The role of phyto-melatonin and related metabolites in response to stress. *Molecules*, 23 (8), art. 1887. <https://doi.org/10.3390/molecules23081887>
  95. Sun, Q., Zhang, N., Wang, J., Zhang, H., Li, D., Shi, J., Li, R., Weeda, S., Zhao, B., Ren, S. & Guo, Y.D. (2015). Melatonin promotes ripening and improves quality of tomato fruit during postharvest life. *J. Exp. Bot.*, 66 (3), pp. 657-668. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru332>
  96. Arnao, M. & Hernández-Ruiz, J. (2019). Melatonin and reactive oxygen and nitrogen species: a model for the plant redox network. *Melatonin Res.*, 2 (3), pp. 152-168. <https://doi.org/10.32794/11250036>
  97. Tan, D.-X., Manchester, L.C., Esteban-Zubero, E., Zhou, Z. & Reiter, R.J. (2015). Melatonin as a potent and inducible endogenous antioxidant: synthesis and metabolism. *Molecules*, 20, pp. 18886-18906. <https://doi.org/10.3390/molecules201018886>
  98. Kolupaev, Yu.E., Taraban, D.A., Karpets, Yu.V. & Panchenko, V.G. (2022). Melatonin in plants: participation in signaling and adaptation to abiotic factors. *Fiziol. rast. genet.*, 54, No. 5, pp. 371-386 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.05.371>
  99. Jiang, X., Li, H. & Song, X. (2016). Seed priming with melatonin effects on seed germination and seedling growth in maize under salinity stress. *Pak. J. Bot.*, 48 (4), pp. 1345-1352.
  100. Simlat, M., Ptak, A., Skrzypek, E., Warchoń, M., Morańska, E., Piórkowska, E. (2018). Melatonin significantly influences seed germination and seedling growth of *Stevia rebaudiana* Bertoni. *Peer J.*, 6, art. e5009. <https://doi.org/10.7717/peerj.5009>
  101. Zhang, H., Liu, L., Wang, Z., Feng, G., Gao, Q. & Li, X. (2021). Induction of low temperature tolerance in wheat by pre-soaking and parental treatment with melatonin. *Molecules*, 26, art. 1192. <https://doi.org/10.3390/molecules26041192>

102. Kołodziejczyk, I., Dzitko, K., Szewczyk, R. & Posmyk, M.M. (2016). Exogenous melatonin improves corn (*Zea mays* L.) embryo proteome in seeds subjected to chilling stress. *J. Plant Physiol.*, 193, 47-56. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.012>
103. Dawood, M.G. & El-Awadi, M.E. (2015). Alleviation of salinity stress on *Vicia faba* L. plants via seed priming with melatonin. *Acta Biol. Colomb.*, 20 (2), pp. 223-235. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n2.43291>
104. Kolupaev, Y.E., Taraban, D.A., Karpets, Y.V., Makaova, B.E., Ryabchun, N.I., Dyachenko, A.I. & Dmitriev, O.P. (2023). Induction of cell protective reactions of *Triticum aestivum* and *Secale cereale* to the effect of high temperatures by melatonin. *Cytol. Genet.*, 57 (2), 117-127 <https://doi.org/10.3103/S0095452723020068>
105. Choudhary, A., Kumar, A., Kaur, H., Balamurugan, A., Padhy, A.K. & Mehta, S. (2021). Plant Performance and Defensive Role of  $\beta$ -Amino Butyric Acid Under Environmental Stress. In: Husen, A. (eds) *Plant Performance Under Environmental Stress*. Springer, Cham., pp. 249-275. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_10)
106. Baccelli, I. & Mauch-Mani, B. (2016). Beta-aminobutyric acid priming of plant defense: the role of ABA and other hormones. *Plant Mol. Biol.*, 91 (6), pp. 703-711. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0406-y>
107. Walsh, C.T., O'Brien, R.V. & Khosla, C. (2013). Nonproteinogenic amino acid building blocks for nonribosomal peptide and hybrid polyketide scaffolds. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, 52 (28), pp. 7098-7124. <https://doi.org/10.1002/anie.201208344>
108. Kudo, F., Miyanaga, A. & Eguchi, T. (2014). Biosynthesis of natural products containing  $\beta$ -amino acids. *Natural Product Reports*, 31, pp. 1056-1107. <https://doi.org/10.1039/C4NP00007B>
109. Thevenet, D., Pastor, V., Baccelli, I., Balmer, A., Vallat, A., Neier, R., Glauser, G. & Mauch-Mani, B. (2017). The priming molecule  $\beta$ -aminobutyric acid is naturally present in plants and is induced by stress. *New Phytol.*, 213 (2), pp. 552-559. <https://doi.org/10.1111/nph.14298>
110. Sahoo, S., Borgohain, P., Saha, B., Moulick, D., Tanti, B. & Panda, K.S. (2019). Seed priming and seedling pre-treatment induced tolerance to drought and salt stress: Recent Advances. In: Hasanuzzaman, M., Fotopoulos V. (eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*, Springer Nature Singapore Pte Ltd., pp. 253-263. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_12)
111. Jakab, G., Ton, J., Flors, V., Zimmerli, L., Metraux, J.P. & Mauch-Mani, B. (2005). Enhancing *Arabidopsis* salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. *Plant Physiol.*, 139 (1), pp. 267-274. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065698>
112. Jisha, K.C., Puthur, J.T. (2015). Seed priming with BABA ( $\beta$ -amino butyric acid): a cost-effective method of abiotic stress tolerance in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Protoplasma*, 253 (2), 277-289. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0804-7>
113. Jisha, K.C. & Puthur, J.T. (2016). Seed Priming with beta-amino butyric acid improves abiotic stress tolerance in rice seedlings. *Rice Sci.*, 23 (5), pp. 242-254. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2016.08.002>
114. Sita, K. & Kumar, V. (2020). Role of gamma amino butyric acid (GABA) against abiotic stress tolerance in legumes: a review. *Plant Physiol. Rep.*, 25 (4), pp. 654-663. <https://doi.org/10.1007/s40502-020-00553-1>
115. Zhang, Q., He, D., Ying, S., Lu, S., Wei, J. & Li P. (2020). GABA enhances thermotolerance of seeds germination by attenuating the ROS damage in *Arabidopsis*. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 89 (3), pp. 619-631. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.010379>
116. Nayyar, H., Kaur, R., Kaur, S., & Singh, R. (2014).  $\gamma$ -Aminobutyric acid (GABA) imparts partial protection from heat stress injury to rice seedlings by improving leaf turgor and upregulating osmoprotectants and antioxidants. *J. Plant Growth Regul.*, 33, pp. 408-419. <https://doi.org/10.1007/s00344-013-9389-6>
117. Li, M.F., Guo, S.J., Yang, X.H., Meng, Q.W. & Wei, X.J. (2016). Exogenous gamma-aminobutyric acid increases salt tolerance of wheat by improving photosynthesis and enhancing activities of antioxidant enzymes. *Biol. Plant.*, 60, pp. 123-131. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0559-1>
118. Sheteiwy, M.S., Shao, H., Qi, W., Hamoud, Y.A., Shaghaleh, H., Khan, N.U., Yang, R. & Tang, B. (2019). GABA-alleviated oxidative injury induced by salinity, osmotic

- stress and their combination by regulating cellular and molecular signals in rice. *Int. J. Mol. Sci.*, 20 (22), art. 5709. <https://doi.org/10.3390/ijms20225709>
119. Tian, X.L., Wu, X.L., Li, Y. & Zhang, S.Q. (2005) The effect of gamma-aminobutyric acid in superoxide dismutase, peroxidase and catalase activity response to salt stress in maize seedling. *Acta Biol. Exp. Sin.*, 38, pp. 75-79.
120. Zhou, M., Hassan, M.J., Peng, Y., Liu, L., Liu, W., Zhang, Y. & Li, Z. (2021).  $\gamma$ -Aminobutyric Acid (GABA) Priming improves seed germination and seedling stress tolerance associated with enhanced antioxidant metabolism, DREB expression, and dehydrin accumulation in white clover under water stress. *Front. Plant Sci.*, 12, art. 776939. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.776939>

Received 04.05.2023

SEED PRIMING BY DONORS OF GASOTRANSMITTERS AND COMPOUNDS WITH HORMONAL ACTIVITY: GROWTH AND STRESS-PROTECTIVE EFFECTS

*Yu.E. Kolupaev<sup>1,2,3</sup>, I.V. Shakhov<sup>1,2</sup>, O.I. Kokorev<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine

142 Heroiv Kharkova Ave., 61060 Kharkiv, Ukraine

<sup>2</sup>State Biotechnological University

44 Alchevskykh Street, 61002 Kharkiv, Ukraine

<sup>3</sup>Poltava State Agrarian University

1/3 Skovorody St., 36003 Poltava, Ukraine

e-mail: plant\_biology@ukr.net

The review analyzes the latest approaches to seed priming, which are used to improve seed quality and plant resistance to stress factors at the early stages of development. The peculiarities of physiological processes accompanying the seeds germination are considered. It was noted that these processes are related to the perception of external signals (primarily about changes in temperature and moisture), the activation of the signaling network and the transduction of signals into the genetic apparatus, and therefore are similar to the transition of the organism into a classical stress state. It is emphasized that activation of pre-germinative metabolism increases the formation of reactive oxygen species, which can lead to oxidative damage to lipids, proteins, and nucleic acids. The role of antioxidant protection and DNA repair systems in preventing damage to the embryo is noted. The importance of changes in the hormonal balance is characterized, in particular, a decrease in the content and activity of abscisic acid and an increase in the amount of gibberellins during seed germination. The phenomenology and mechanisms of stress-protective systems activation as a result of seed priming are described. The classification of priming methods is given. Special attention is paid to the effects of signaling compounds or their donors as priming agents. The effect of priming by donors of gasotransmitters (nitrogen oxide, hydrogen sulfide, and carbon monoxide) on seed germination is characterized, including under adverse conditions. Data on the possible physiological mechanisms of action on seed germination of little-studied compounds with hormonal activity are given: melatonin,  $\beta$ - and  $\gamma$ -aminobutyric acids, etc. It is noted that seed priming is a perspective, economical and mainly ecologically safe way of managing growth and adaptive processes in plants.

*Key words:* seed germination, priming, reactive oxygen species, gas transmitters, phytohormones, antioxidant system.

**ORCID**

**Ю.Є. КОЛУПАЄВ** — Kolupaev Yuriy <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

**І.В. ШАХОВ** — Shakhov I.V. <https://orcid.org/0009-0009-6378-9866>

**О.І. КОКОРЕВ** — Kokorev Aleksandr <https://orcid.org/0000-0002-0429-0514>