

Обзор / Review

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-28-36>
УДК 631.531.027:005.591.6

А.Ф. Бухаров*, А.В. Янченко, А.Ю. Федосов

Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (ВНИИО – филиал ФГБНУ ФНЦО)
140153, Россия, Московская область, Раменский район, д. Верея, стр. 500

*Автор для переписки: afb56@mail.ru

Конфликт интересов. Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов при написании данной работы.

Вклад авторов: Все авторы участвовали в анализе материалов, написании текста статьи и формировании выводов.

Для цитирования: Бухаров А.Ф., Янченко А.В., Федосов А.Ю. Прайминг – инновационное развитие методологии подготовки семян к посеву (обзор). *Овощи России*. 2023;(5):28-36. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-28-36>

Поступила в редакцию: 06.08.2023

Принята к печати: 06.09.2023

Опубликована: 29.09.2023

Alexander F. Bukharov*, Aleksey V. Yanchenko, Alexander Yu. Fedosov

All-Russian Research Institute of Vegetable Growing – branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Federal Scientific Vegetable Center"
p. 500, Vereya village, Ramensky district, Moscow region, 140153, Russia

*Correspondence: afb56@mail.ru

Conflict of interest. The authors declare that there are no conflicts of interest.

Authors' Contribution: All authors participated in the analysis of materials, writing the text of the article and forming conclusions.

For citation: Bukharov A.F., Yanchenko A.V., Fedosov A.Yu. Priming – innovative development of methodology preparation of seeds for sowing (review). *Vegetable crops of Russia*. 2023;(5):28-36. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-5-28-36>

Received: 06.08.2023

Accepted for publication: 06.09.2023

Published: 29.09.2023

Прайминг – инновационное развитие методологии подготовки семян к посеву (обзор)



Резюме

Показано развитие классических приемов намачивания и подращивания семян до метода гидропраймирования и дальнейшего его совершенствование на основе внедрения новых знаний и комплексных подходов. Праймирование – это контролируемая гидратация семян (насыщение ограниченным количеством воды), вызывающая активацию метаболизма, инициацию прорастания (не допуская появления корешка) и обеспечивая последующую обратимость этого процесса (путем подсушивания) с сохранением стимулирующего эффекта. Основоположителем метода (предпосевого закаливания по терминологии автора) по праву можно считать П.А. Генделя, который представил тщательное теоретическое обоснование и подробное экспериментальное подтверждение эффективности предпосевого намачивания и последующего подсушивания (часто многократного) для повышения засухоустойчивости и солеустойчивости растений. Для комплекса методов воздействия на семена воды и растворов осмотиков У. Хайдекер предложил термин затравка (priming), который широко распространен в англоязычной, но поначалу не прижился в отечественной литературе. Дана характеристика внутренних причин снижения жизнеспособности семян, связанных прежде всего, с процессом старения, в ходе которого происходит истощение запасов питательных веществ, накопление ингибиторов роста, мутагенов, активных форм кислорода и других вредных веществ, денатурация белков и нуклеиновых кислот, окисление ненасыщенных липидов и внешних (абиотических и биотических), и их взаимодействия. В статье изложены сведения об агентах и способах, технических решениях и технике праймирования. Описаны роль воды, условия, факторы, параметры, фундаментальные морфо-анатомическое, физиологическое и биохимическое обоснование процесса прорастания. Изложены недостатки праймирования, пути их преодоления на основе углубленного изучения метаболических процессов, происходящих в процессе праймирования и последующего прорастания, для понимания механизмов повышения посевных и продуктивных свойств семян. Отмечена необходимость максимального расширения практики применения праймирования, особенно в сложных экологических условиях.

Ключевые слова: экологический стресс, качество семян, методы праймирования

Priming – innovative development of methodology preparation of seeds for sowing (review)

Abstract

The development of classical methods of soaking and growing seeds to the method of hydropriming and its further improvement based on the introduction of new knowledge and integrated approaches are shown. Priming is a controlled hydration of seeds (saturation with a limited amount of water), which causes the activation of metabolism, the initiation of germination (preventing the appearance of a root) and ensuring the subsequent reversibility of this process (by drying) while maintaining a stimulating effect. P.A. Genkel, who presented a thorough theoretical justification and detailed experimental confirmation of the effectiveness of pre-sowing soaking and subsequent drying (often multiple times) to increase drought and salt tolerance of plants. For a complex of methods for influencing seeds with water and osmotic solutions, W. Heidecker proposed the term priming, which is widely used in the English language, but at first did not take root in Russian literature. The characteristic of the internal reasons for the decrease in the viability of seeds, associated primarily with the aging process, during which the depletion of nutrient reserves, the accumulation of growth inhibitors, mutagens, reactive oxygen species and other harmful substances, the denaturation of proteins and nucleic acids, the oxidation of unsaturated lipids and external (abiotic and biotic), and their interactions. The article provides information about agents and methods, technical solutions and priming techniques. The role of water, conditions, factors, parameters, fundamental morpho-anatomical, physiological and biochemical substantiation of the germination process are described. The shortcomings of priming and ways to overcome them are outlined on the basis of an in-depth study of the metabolic processes occurring in the process of priming and subsequent germination in order to understand the mechanisms for increasing the sowing and productive properties of seeds. The necessity of maximizing the practice of applying priming, especially in difficult environmental conditions, was noted.

Keywords: environmental stress, seed quality, priming methods

Культурные растения в течение своей жизни подвергаются многочисленным биотическим и абиотическим стрессам, что значительно снижает их урожайность [1]. Прорастание семян и начальный этап роста являются наиболее чувствительными стадиями развития растений [2-4]. Неблагоприятные условия, складывающиеся после посева в период прорастания семян (внешние факторы), могут самым негативным образом отразиться на развитии и продуктивности растений [5]. Отрицательное влияние стрессовых факторов значительно усугубляется, если на посев были использованы семена недостаточно высокого качества. Внутренние причины снижения жизнеспособности семян сопряжены, прежде всего, с процессом старения, в ходе которого происходит истощение запасов питательных веществ, накопление ингибиторов роста, мутагенов, активных форм кислорода и других вредных веществ, денатурация белков и нуклеиновых кислот, окисление ненасыщенных липидов [6,7]. Обобщенная картина влияния внешних (абиотических и биотических), внутренних факторов и их взаимодействия представлена в работе [8]. Постепенный кумулятивный процесс всех нарушений приводит к ухудшению проницаемости мембран, функционирования органелл, других структурных, физиологических, химических изменений зародыша [9].

Поэтому предпосевная подготовка семян, способствующая повышению их качества, дружности появления всходов, преодолению стрессов в процессе прорастания и на более поздних этапах, как следствие, минимизация потерь урожая и сохранения его качества, всегда была одним из важнейших элементов технологии выращивания сельскохозяйственных культур [10-12]. В последние десятилетия научные исследования в этом направлении развиваются особенно активно, поскольку значительная часть посевных площадей (доля которых непрерывно увеличивается) в мире находится в зоне рискованного земледелия. Почвы подвергаются деградации вследствие интенсивных методов ведения сельского хозяйства, индустриализации, урбанизации на фоне явных изменений климата [13-17].

Классические приемы предпосевной подготовки семян претерпевают существенные изменения, основанные на внедрении новых знаний и комплексных подходов. Особый интерес представляет развитие инновационной технологии праймирования семян [18,19]. Праймирование – это контролируемая гидратация семян (насыщение ограниченным количеством воды), вызывающая активацию метаболизма, инициацию прорастания (не допуская появления корешка) и обеспечивая последующую

обратимость этого процесса (путем подсушивания) с сохранением стимулирующего эффекта. Праймирование, облегчая прорастание семян, способствует повышению скороспелости, урожайности и качества продукции [20,21]. Методы праймирования семян помогают реализовать потенциальную урожайность, особенно в неблагоприятных условиях, таких как засуха, тепловой стресс, засоление, загрязнение почвы тяжелыми металлами, других экологических стрессов [22,23].

Праймирование – современная технология подготовки семян к посеву, в основе которой лежит очень древний прием воздействия водой (намачивание, подращивание, проращивание). У. Хайдекер для комплекса методов воздействия на семена воды и растворов осмотиков предложил термин затравка (priming), который широко распространен в англоязычной, но поначалу не прижился в отечественной литературе [5]. Чаще используют термин стимулирование (воздействие стимулов). Подробную информацию о стимулирующих факторах, способах и эффективности их применения можно найти в работах [6,24,25]. Одним из первых подробную сводку по этому методу (предпосевного закаливания по терминологии автора) составил П.А. Генкель. Он же представил тщательное теоретическое обоснование и подробное экспериментальное подтверждение эффективности предпосевного намачивания и последующего подсушивания (часто многократного) для повышения засухоустойчивости и солеустойчивости растений. Одновременно он показал и ограничения по использованию этого метода в отношении мезофитов и некоторых других растений, которые не приспособлены к перенесению водного дефицита и завядания [3].

Со времен К.А. Тимирязева твердо устоялись знания об основных факторах, необходимых для прорастания семян (вода, температура, кислород, свет) [6,24,26]. Однако поглощение воды (набухание) – ключевой момент, запускающий процесс прорастания, что является теоретической базой технологии праймирования [27,28]. Принято выделять три этапа прорастания семян [29]. На первом этапе происходит поглощение основного количества воды, активное набухание и выход семян из состояния анабиоза. На втором этапе запускается комплекс сложных биохимических процессов, активизация ферментов, сначала обеспечивающих гидролиз (сложных углеводов, белков, жиров), а затем и синтез веществ, необходимых для роста и развития зародыша. На третьем этапе осуществляется интенсивный рост зародыша (сначала за счет растяжения, а затем и деления клеток), завершающийся наклеиванием семян [13,30,31].

В практике процесс праймирования, как правило, ограничен первыми двумя этапами, которые в сумме составляют первую фазу (наиболее важную, составляющую суть) праймирования. Вторая фаза праймирования - подсушивание семян, несмотря на кажущуюся простоту, не менее ответственная. При сушке семян следует учитывать интенсивность (скорость) потери воды и конечное состояние (пересушивание) семян, на что неоднократно указывал У. Хайдекер [5].

Для технологии праймирования (в отличие от предшествующих) характерна очень высокая точность разработки и соблюдения всех параметров процесса воздействия технологических агентов на семя. Если ранее намачивание или подрачивание семян проводили непосредственно перед посевом (за несколько часов, реже суток до посева) и выполняли это непосредственно на сельхозпредприятии, то праймирование, как правило, выполняют организации, производящие и реализующие семена, что связано со сложностью и достаточно высокой стоимостью оборудования и самого процесса праймирования. Это в свою очередь вызывает необходимость хранения праймированных семян (для доставки потребителю) в течение нескольких дней и даже недель. Поэтому семена подсушивают до влажности, при которой процесс прорастания приостанавливается, а положительный эффект праймирования в максимальной степени сохраняется. Этому в значительной степени способствует оптимальная температура хранения. В большинстве инструкций указано, что подсушивание проводят до исходного состояния семян [13,31,32]. Однако в некоторых случаях процесс подсушивания останавливают при более высокой оводненности семян, что обеспечивает более ранний старт при посеве, но требует более внимательного отношения к хранению семян [33,34]. В редких случаях прорастание доводят до наклевывания (единичного), но такие семена высевают сразу после обработки, а если хранят, то непродолжительно при температуре +2...+4°C. Известна и методика посева наклюнувшихся семян, помещенных в гидрогель [35,36].

Учитывая, что в практику сельского хозяйства все чаще внедряется прецизионное земледелие и использование семян с очень высокими посевными качествами, праймирование таких семян преследует иные цели. В задачи намачивания и подрачивания семян входило, прежде всего, повышение энергии и всхожести, ускорения и дружности прорастания. Праймирование помимо этого преследует и другую более важную цель – адаптацию прорастающих семян к неблагоприятным условиям, преодоление экстремальных факторов внешней среды. Для этого помимо воды в технологический процесс

праймирования семян дополнительно включают и специфические агенты самого разного спектра действия. Это могут быть соли неорганических кислот, минеральные питательные вещества (макро- и микроэлементы), физиологически активные вещества (гормоны, синтетические регуляторы роста, витамины, аминокислоты, другие низкомолекулярные органические соединения), высокомолекулярные осмотически активные вещества, экстракты растений. Вещества (агенты праймирования) могут находиться в водном растворе в виде ионов недиссоциированных молекул, комплексных соединений, а также взвесей, гелей. В зависимости от вида агента (вещества), его состояния в растворе и основной цели, с которой применяют, различают гидро-, химио-, осмо-, нано-, гормоно-, био- и другие способы праймирования.

Наибольшей популярностью (после гидропраймирования) пользуется праймирование растворами осмотически активных веществ (полиэтиленгликоль, сахароза, сорбит, глицерин) для придания семенам засухоустойчивости [5,37].

Для преодоления солевого стресса широко использовано галопраймирование, при котором агентами воздействия являются соли неорганических кислот, являющиеся причиной солевого стресса [38]. Устойчивость к солевому стрессу обеспечивает применение широкого спектра агентов праймирования, в том числе полиэтиленгликоля, гиббереллина, пролина и других биологически активных веществ [39,40].

Гормонопраймирование – направление, предполагающее использование природных и синтетических физиологически активных веществ (ауксины, гиббереллины, кинетин, АБК, этиленпродуценты и другие вещества, обеспечивающие регуляцию роста и развития) [41,42]. Регуляторные функции этих соединений подробно разбираются в работах отечественных и иностранных физиологов [43-45]. С помощью гормонопраймирования решаются самые разные задачи, в том числе повышение засухоустойчивости и солеустойчивости, активизация фотосинтеза и биопродуктивности [46]. Физиологически активные вещества удачно сочетают с нутрио- и осмопраймированием [47].

Нутриопраймирование – метод, предусматривающий использование макроэлементов (P, K, N), что положительно влияет на эффективность извлечения и усвоение питательных веществ, рост, развитие растений и урожайность [18,48]. Использование для обработки семян микроэлементов (B, Mg, Mo, Mn, Zn, Co, Cu и др.) базируется на глубоких исследованиях [49-51]. В качестве питательных веществ для праймирования также используют органические

вещества (гуматы, аминокислоты, витамины) [17], а также полифункциональные органоминеральные комплексы [52].

Еще одно активно развивающееся новое направление исследований – нанопраймирование. В качестве агентов праймирования применяют наночастицы металлов (Ag, Fe, Cu.) или оксиды (TiO₂, ZnO, SiO₂) [53-55]. Наночастицы характеризуются размером, который измеряется единицами или десятками нанометра (нм) и электрокинетическим потенциалом (мВ). В растворе они присутствуют в хелатной форме или качестве гидрогеля, стабилизированные биологически активными веществами (КМЦ, Олеат натрия, ПАВ). Применяют наночастицы также в очень малых (1-100 ppm) концентрациях. Поскольку в качестве наночастиц часто используют микроэлементы, механизм их действия близок, но не идентичен и требует тщательного изучения. Эффект от нанопраймирования чрезвычайно специфичен (от токсического до стимулирующего) и зависит не только от химического элемента (вещества), дозы (концентрации), но размера частиц, а также вида растений, на которых их применяют [18,56].

Все эти методики можно объединить общим термином химиопраймирование, поскольку они предусматривают использование для праймирования химических веществ - природных или синтетических, органических или неорганических.

Несколько особняком стоит праймирование семян экстрактами из растений и других живых объектов (водоросли, хитиновые покровы членистоногих). Специфика этой методики заключается в том, что невозможно установить все вещества (их строение и роль), присутствующие в растворе. Большинство положительных результатов теоретических исследований в этом направлении были получены в рамках опытов по изучению явления аллелопатии [57-60]. Позднее обработка семян экстрактами из растений и хитина широко вошли в практику растениеводства [61].

Биопраймирование предусматривает замачивание семян в воде, содержащей микроорганизмы (бактерии, грибы) и продукты их жизнедеятельности [62]. Азотфиксирующие микроорганизмы свободно живущие (*Clostridium*, *Azotobacter*, *Beijerinckia* и др.) или развивающиеся в симбиозе с культурными растениями (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium* и др.) являются для них дополнительным источником азота [63,64]. Солюбилизирующие бактерии (*Pseudomonas* spp., *Agrobacterium* spp., *Bacillus* spp. и др.) высвобождают и мобилизуют питательные вещества, способствуя повышению в почве доступных форм фосфора и калия [65]. Биопраймирование способствует накоплению в корневой зоне антаго-

нистов (*Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus subtilis*, *Trichoderma harzianum*) вредных микроорганизмов, которые подавляют развитие болезней и вредителей, и способствует оздоровлению почвы [66-68].

Применение некоторых отдельных агентов дает возможность одновременно решать сразу нескольких задач. Технология праймирования позволяет совместно применять несколько веществ, обеспечивая получение комплексного эффекта [61]. Так биопраймирование бобовых культур азотфиксирующими микроорганизмами в сочетании с использованием биологически активных веществ или микроэлементов (Mo, Co) существенно увеличило не только число клубеньков и фиксацию азота, но и содержание хлорофилла в листьях и биопродуктивность растений в целом [69,70]. Выявлено, что обработка препаратом эпин-экстра на фоне инокуляции ризоторфином приводила к увеличению азотфиксирующей активности в клубеньках растений сои на фоне увеличения содержания ИУК – в корнях с клубеньками, цитокинина и АБК – в листьях и стеблях, ГК – в листьях, стеблях и корнях с клубеньками [64]. Поскольку антиоксидантная [71] и гормональная [72] системы играют ключевую роль в формировании и функционировании симбиотической фиксации азота у бобовых растений.

Развиваются технические решения и техника праймирования. Ранее, когда намачивание осуществляли вручную в кучах или емкостях, это достигали периодическим перелопачиванием семян [3]. В современной иностранной литературе аналогичный метод (замачивания в воде с последующей сушкой) принято называть «праймирование на ферме». Это наиболее простые, доступные и дешевые методы, не требующие значительных материальных и технических ресурсов [36,73,74]. В настоящее время праймирование осуществляют в приборах барабанного типа, (непрерывного или периодического вращения) в которых располагают семена и куда через определенный интервал впрыскивается вода или раствор. При этом можно точно регулировать соотношение семян и воды и время праймирования. Можно заранее рассчитать заданную влажность семян, обеспечить равномерность их увлажнения [35,75,76]. Известен прием барботирования, при котором семена помещают в емкость с водой (раствор питательных или физиологически активных веществ), через который непрерывно пропускают воздух или кислород [77]. Интенсивное перемешивание семян способствует более быстрому и равномерному увлажнению. Аэрация обеспечивает дыхание семян, выделение и удаление ингибиторов роста и вредных веществ. Предложен метод насы-

щения семян водой и растворенными веществами в вакуумной установке под действием быстрой смены давления. При такой обработке из семян удаляется воздух, а освободившиеся полости занимает вода [12].

Широкое применение получил способ праймирования твердой матрицей, для чего семена смешивают и инкубируют с влажным твердым носителем в течение определенного времени, а затем отделяют от субстрата, очищают и сушат. Этот способ позволяет семенам медленно увлажняться, имитируя естественный процесс впитывания воды из почвы [13,32,78]. Материалы, применяемые в праймировании твердой матрицей, должны обладать высокой влагоудерживающей способностью [79,80]. Этому требованию соответствуют вермикулит, торф, мох, древесный уголь, песок, некоторые синтетические субстраты [81,82].

Важнейшее условие праймирования – равномерный доступ к семенам воды, воздуха и других агентов воздействия. Основные параметры, которые необходимо соблюдать при праймировании: соотношение семян и воды (раствора), температура, продолжительность воздействия, концентрация праймирующих агентов, степень аэрации. Параметры процесса сильно зависят от видовой, сортовой специфики и особенностей партии семян [83,84].

На физиологические качества семян оказывают влияние окружающая среда в период их формирования и уборки, условия и продолжительность хранения, механические повреждения и микрофлора. Семена на протяжении всего периода их существования претерпевают различные изменения (цитологические, физиологические, биохимические), негативно отражающиеся на их жизнеспособности. Поэтому в каждом конкретном случае требуется проводить предварительные исследования с целью уточнения условий праймирования [85-87]. Для этого проводят предварительный анализ изначального качества и контроль за морфофизиологическим состоянием семян в процессе праймирования. Такие наблюдения за прорастанием семян и исследования необходимо проводить в динамике, в том числе учитывать продолжительность сохранения посевных качеств и стимулирующего эффекта [88]. Для этого целесообразно использовать методы изучения морфометрических параметров внутреннего строения и физиологических показателей качества семян, основанные на использовании кинетических показателей и многофакторного дисперсионного анализа [86,87,89]. Главное, чего следует избегать при праймировании – это радикального прорастания семян и как следствие необратимости процесса после подсушивания. В большинстве случаев кри-

тической точкой является наклеивание единичных семян [90].

Как уже отмечено, стратегия праймирования достаточно давно известная, основана на эмпирических знаниях. Глубинные механизмы, лежащие в основе действия воды и растворенных в ней химических веществ во время предпосевной обработки семян, долгое время оставались недостаточно ясными. Поэтому всегда и в настоящее время особенно технология праймирования является предметом обширных не только практических, но и в первую очередь теоретических исследований. Выявлено, что положительный эффект праймирования достигается за счет самых разных эндогенных механизмов. Бесспорно одно, что праймированные семена, пройдя первую и частично вторую стадии прорастания при предпосевной обработке, затем в полевых условиях повторяют эти процессы уже в ускоренном режиме, поскольку находятся «на краю» или «у барьера» прорастания [27,28]. Это позволяет семенам быстрее и эффективнее использовать запас воды в почве и сокращает период прорастания (даже с учетом обратимости этого процесса в процессе подсушивания). Семена, подвергнутые воздействию стимулов (агентов праймирования), модулируют ответную реакцию в виде взаимосвязанных метаболических, физиологических и структурных изменений, в том числе на клеточном уровне [14,37,91,92]. Наиболее изучен процесс активации ферментов, в первую очередь обеспечивающих гидролиз крахмала до простых растворимых сахаров [61,93]. Увеличивается синтез антиоксидантных ферментов, в том числе каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы [94,95]. При этом увеличивается дыхательная активность. Отмечено разрушение ингибиторов роста [96]. Регистрируют и синтетические процессы, в том числе образование нуклеиновых кислот РНК, ДНК и белков. Наиболее важным является репарация повреждений ДНК, которые могут быть причиной гибели клеток в процессе прорастания [34,97]. Устойчивость семян к стрессу связана с синтезом и накоплением стрессовых белков (обладающих шаперонной активностью) при экстремальных условиях, в том числе белков теплового шока (БТШ), которые способны защищать другие белки от денатурации и необратимых разрушений, исправлению структурных ошибок, а при необходимости обеспечивают выбраковку поврежденных, неактивных пептидов [98-100]. Накопившиеся под влиянием праймирования (термической или других видов закалки) БТШ помогают клеткам зародыша выжить не только в условиях повышенной температуры, но и других стрессов [101-104]. Под влиянием праймирования происходит активная выработка АТФ, образо-

вание дополнительного числа митохондрий и в целом увеличение энергетического потенциала клеток [14,34]. При длительном хранении семян, а также при прорастании в экстремальных условиях происходит накопление в клетках активных форм кислорода, что вызывает повреждение органелл и молекул и препятствует активному прорастанию. Праймирование способствует синтезу веществ, обладающих антиоксидантной активностью (аскорбиновой кислоты, витамина Е, каротина, пролина) [85]. Увеличиваются в размере морфологические органы семени (прежде всего, зародыш) сначала за счет растяжения, а затем и деления клеток. Линейный рост зародыша в процессе предпосевного намачивания наиболее характерен для семян, у которых он находится в недоразвитом состоянии [86,87]. К числу таких растений относятся многочисленные представители семейства Зонтичные, в том числе морковь, укроп, сельдерей, кориандр и многие другие [105-107]. Предварительное намачивание в сочетании с воздействием пониженной температуры позволяет в значительной степени преодолеть состояние покоя, что также приводит к ускорению прорастания и развитию проростка [83,88].

Все эти положительные изменения в клетках зародыша, накопленные в процессе праймирования, способствуют нормальному прорастанию семян. Бесспорный положительный практический эффект самых разных методов праймирования и для многих культур достигнут в лабораторных условиях, а также в полевых условиях на ранних этапах развития [8]. Это наиболее изученный аспект исследований праймирования, результаты которого часто теоретически проецируются на развитие и продукционный процесс взрослого растения. В ряде работ пролонгированный эффект праймирования статистически доказан и отмечен в виде более активного роста корневой системы и листостебельной массы [17,108], ускоренного прохождения фазы фенотипа [61], регуляции защитных систем организма [109], увеличении количества фотосинтетических пигментов и активизации фотосинтеза [13], повышения продуктивности [21]. Известны исследования, свидетельствующие об экономической эффективности применения праймированных семян. С одной стороны, это может быть связано со снижением затрат на применение удобрений, мелиорантов, поливной воды, пестицидов за счет более экономного их использования растениями [47,62,65], а с другой - за счет повышения урожайности и качества продукции [91,92].

Следует иметь в виду, что праймирование может иметь ряд недостатков. Невозможно установить единые правила осуществления процесса прайми-

рования даже применительно для вида и сорта. Как правило, для каждой партии семян и каждой конкретной ситуации необходимо выбирать оптимальную стратегию праймирования и сопровождать ее проведением многочисленных предварительных испытаний. Это естественно усложняет процесс и увеличивает стоимость праймированных семян [110]. Обсуждаются токсикологические характеристики наночастиц [111].

Главным недостатком праймированных семян является снижение их долговечности по сравнению с необработанными [112-115]. Возникает необходимость разрабатывать приемы поддержания стимулирующего эффекта и посевных качеств подготовленных семян на достигнутом уровне в течение приемлемого срока хранения, что может быть достигнуто снижением температуры до 4°C (холодильные установки) или доступа кислорода (вакуумная упаковка) [116,117]. Ухудшение качества семян можно преодолеть повторным праймированием [115]. Однако в некоторых случаях физиологические изменения после определенного срока хранения оказываются необратимыми [118]. В любом случае все это требует дополнительных затрат и увеличивает себестоимость семян. Процесс праймирования часто сопряжен с риском размножения на семенах грибов и бактерий, что также негативно отражается на их качестве и снижает эффективность подготовки семян [119], поэтому для борьбы с патогенами приходится дополнительно применять пестициды, что может снизить эффективность праймирования.

Таким образом, праймирование семян можно рассматривать как один из актуальных способов решения проблем, связанных с прорастанием семян, в тех случаях, когда семена имеют низкую жизнеспособность, или их приходится высевать в неблагоприятных условиях. Праймирование – сложное, многогранное направление исследований, требующее комплексного, системного подхода для решения практических задач по повышению качества семян и преодолению экстремальных условий в процессе роста растений. Одновременно необходимо углубленное изучение метаболических процессов, происходящих в процессе праймирования и последующего прорастания, что обеспечило бы понимание механизмов повышения посевных и продуктивных свойств семян, способствовало бы максимальному использованию этой технологии в сложных экологических условиях. Широкая практика применения методов праймирования показала, что с одной стороны они, безусловно, требуют стандартизации, а с другой – индивидуального подхода с учетом физиологического состояния семян и факторов среды, на преодоление которых они направлены.

Об авторах:

Алексей Владимирович Янченко – кандидат с.-х. наук, ведущий научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-1031-9459>, Scopus ID 504024344650, Researcher ID J-7300-2018, laboratoria2008@yandex.ru

Александр Федорович Бухаров – доктор с.-х. наук, главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0003-1910-5390>, Scopus ID 57193127775, Researcher ID J-6605-2018, автор для переписки, afb56@mail.ru

Александр Юрьевич Федосов – младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-9492-8667>, ffed@rambler.ru

About the Authors:

Aleksey V. Yanchenko – Candidate of Agricultural Sciences Sci., Leading Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-1031-9459>, Scopus ID 504024344650, Researcher ID J-7300-2018, laboratoria2008@yandex.ru

Alexander F. Bukharov – Doc. Sci. (Agriculture), <https://orcid.org/0000-0003-1910-5390>, Scopus ID 57193127775, Researcher ID J-6605-2018, Correspondence Author, afb56@mail.ru

Alexander Yu. Fedosov – Junior Researcher, <https://orcid.org/0000-0001-9492-8667>, ffed@rambler.ru

• Литература

1. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (Эколого-генетические основы). - М.: Изд-во «Агрорус». 2000. 813 с.
2. Максимов Н.А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л.: тип. «Коминтерн» Гос. изд-ва, 1926. 436 с.
3. Генкель П.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. института физиологии растений им. К.А. Тимирязева. 1946. Т. 5. Вып. 1. 258 с.
4. Генкель П.А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. Изд. АН СССР. 1954. 84 с.
5. Хайдекер У. Стресс и прорастание семян: агрономическая точка зрения. *Физиология и биохимия покоя и прорастания семян*. М: Колос, 1982. С. 273–19.
6. Овчаров К.Е. Физиология формирования и прорастания семян. М.: Колос. 1976. 256 с.
7. Илли И.Э. Жизнеспособность семян. *Физиология семян*. - М.: Колос. 1982. С. 102-124.
8. Робертс Е.Г. Влияние условий хранения семян на их жизнеспособность. *Жизнеспособность семян*. М.: Колос. 1978. С. 22-62.
9. Майер А.М. Метаболическая регуляция прорастания. *Физиология и биохимия покоя и прорастания семян*. М: Колос. 1982. С. 397-424.
10. Мухин В.Д. Подготовка семян овощных культур к посеву. М.: Московский Рабочий. 1979. 116 с.
11. Кононов П.Ф. Повышение полевой всхожести семян овощных культур. М.: ВНИИССОК. 1986. 86 с.
12. Лудилов В.А. Семеноведение овощных и бахчевых культур. М.: МСХ РФ. «Росинформарготех». 2005. 391 с.
13. Paparella S., Araújo S.S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Rep.* 2015;(34):1281–1293. doi: 10.1007/s00299-015-1784-y
14. Chatterjee N., Sarkar D., Sankar A., Sumita P.A.L., Singh H.B., Singh R.K., et al. On-farm seed priming interventions in agronomic crops. *Acta Agric. Slov.* 2018;(111):715–735. doi: 10.14720/aas.2018.111.3.19
15. Zulfiqar F. Effect of seed priming on horticultural crops. *Scientia Hort.* 2021;(286):110197. doi: 10.1016/j.scienta.2021.110197
16. Abhilash P.C. Restoring the unrestored: strategies for restoring global land during the UN decade on ecosystem restoration (UN-DER). *Land.* 2021;(10):201. doi: 10.3390/land10020201
17. Николаева А.А., Филиппова О.И., Куликова Н.А. Влияние праймирования гуминовыми веществами семян пшеницы на появление и развитие проростков в условиях засухи и переувлажнения. *Проблемы агрохимии и экологии*. 2023;(1):3-10. DOI 10.26178/AE.2023.45.88.001. EDN KSJLJT. =
18. Rakshit A., Singh, H.B. (Eds.). *Advances in Seed Priming*. Singapore: Springer. 2018. doi: 10.1007/978-981-13-0032-5
19. Sarkar D., Kar S.K., Chattopadhyay A., Rakshit A., Tripathi V.K., Dubey, P. K., et al. Low input sustainable agriculture: a viable climate-smart option for boosting food production in a warming world. *Ecol. Indic.* 2020;(115):106412. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106412
20. Ajouri A., Asgedom H., Becker M. Seed priming enhances germination and seedling growth of barley under conditions of P and Zn deficiency. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2004;(167):630–636. doi: 10.1002/jpln.200420425
21. Marthandan V., Geetha R., Kumutha K., Renganathan V.G., Karthikeyan A., Ramalingam, J. Seed priming: a feasible strategy to enhance drought tolerance in crop plants. *Int. J. Mol. Sci.* 2020;(21):8258. doi: 10.3390/ijms21218258
22. Gopalakrishnan T., Kumar L. Modeling and mapping of soil salinity and its impact on paddy lands in jaffna peninsula, Sri Lanka. *Sustainability.* 2020;(12):8317. doi: 10.3390/su12208317
23. Tisarum R., Theerawitaya C., Samphumphuang T., Polisipitak K., Thongproem P., Singh H. P. et al. Alleviation of salt stress in upland rice (*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. Leum Pua) using arbuscular mycorrhizal fungi inoculation. *Front. Plant Sci.* 2020;(11):348. doi: 10.3389/fpls.2020.00348
24. Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. Изд-во Иностранной литературы. 1955. 399 с.
25. Кан А.А. Предварительная обработка, прорастание и жизнедеятельность семян. *Физиология и биохимия покоя и прорастания семян*. М.: Колос. 1982. С. 320-354
26. Дженн Р.К., Амен Р.Д. Что такое прорастание? *Физиология и биохимия покоя и прорастания семян*. М: Колос. 1982. С.19–44.
27. Обручева Н.В., Антипова О.В. Физиология инициации прорастания семян. *Физиология растений*. 1997. Т.44. С. 287-302.
28. Обручева Н.В. Прорастание семян. Физиология семян. М.: Наука. 1982. С.223-274.
29. Bewley J.D. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell.* 1997;9(7):1055-1066.

30. Tanou G., Fotopoulos V., Molassiotis A. Priming against environmental challenges and proteomics in plants: update and agricultural perspectives. *Frontiers in Plant Science.* 2012;(3):216.
31. Gamir J., Sánchez-Bel P., Flors V. Molecular and physiological stages of priming: how plants prepare for environmental challenges. *Plant Cell Reports.* 2014;(33):1935-1949.
32. McDonald M.B. Seed priming. In: Black M, Bewley JD, editors. *Seed Technology and its Biological Basis*. Sheffield, Sheffield Academic Press; 2000. p 287-325.
33. Hussain M., Farooq M., Basra S.M.A., Ahmad N. Influence of seed priming techniques on the seedling establishment, yield and quality of hybrid sunflower. *International Journal of Agriculture & Biology.* 2006;(8):14-18. DOI: 1560-8530/2006/08-1-14-18
34. Varier A., Vari A.K., Dadlani M. The subcellular basis of seed priming. *Curr. Sci.* 2010. P.450–456.
35. Rowse H.R. Methods of priming seeds. 1992. United States Patent No. 5,119,589.
36. Harris D., Joshi A., Khan P.A., Gothkar P., Sodhi P.S. On-farm seed priming in semi-arid agriculture: development and evaluation in maize, rice and chickpea in India using participatory methods. *Experimental Agriculture.* 1999;(35):15-29.
37. Hussain M., Farooq M., Sattar A., Ijaz M., Sher A., Ul-Allah S. Mitigating the adverse effects of drought stress through seed priming and seed quality on wheat (*Triticum aestivum* L.) productivity. *Pakistan J. Agric. Sci.* 2018;(55):313–319. doi:10.21162/PAKJAS/18.5833
38. Yacoubi R., Job C., Belghazi M., Chaibi W., Job D. Proteomic analysis of the enhancement of seed vigour in osmoprimed alfalfa seeds germinated under salinity stress. *Seed Science Research.* 2013;(23):99-110. DOI: 10.1017/S0960258513000093
39. Farooq M., Wahid A., Siddique K.H.M. Micronutrients application through seed treatments – a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition.* 2012;(12):125-142. DOI: 10.4067/S0718-95162012000100011
40. Nascimento W.M., Huber D.J., Cantliffe D.J. Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming. *Seed Science and Technology.* 2013;(41):164-169.
41. Никелл Л. Регуляторы роста растений (применение в сельском хозяйстве). М.: 1984. 190 с.
42. Муромцев Г.С., Агнестикова В.Н. Гиббереллины и урожай. М.: Колос. 1971. 127 с.
43. Благовещенский А.В. Биогенные стимуляторы в сельском хозяйстве. *Природа.* 1955;(7):43-47.
44. Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука. 1974. 253 с.
45. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М.: Мир. 1985. 304 с.
46. Mangena P. Effect of hormonal seed priming on germination, growth, yield and biomass allocation in soybean grown under induced drought stress. *Indian J. Agric. Res.* 2020;(54):441. doi: 10.18805/IJARe.A-441
47. Arun M.N., Hebbar S.S., Bhanuprakash K., Senthivel T. Seed priming improves irrigation water use efficiency, yield and yield components of summer cowpea under limited water conditions. *Legume Res.* 2017;(40):864–871. doi: 10.18805/LR-3785
48. Sarkar D., Rakshit A., Al-Turki A.I., Sayeed R.Z., Datta R. Connecting bio-priming approach with integrated nutrient management for improved nutrient use efficiency in crop species. *Agriculture.* 2021;(11):372. doi: 10.3390/agriculture11040372
49. Школьник М.Я., Макарова Н.А. Микроэлементы в сельском хозяйстве. М.-Л. Изд-во АН СССР. 1957. 292 с.
50. Каталимов М.В. Микроэлементы и микроудобрения. М.-Л. Изд-во «Химия». 1965. 332 с.
51. Пейве Я.В. Руководство по применению микроудобрений. М.: Сельхозиздат. 1963. 224 с.
52. Шаповал О.А., Можарова И.П., Федотова Л.С. Эффективность применения полифункциональных удобрений с аминокислотами. *Проблемы агрохимии и экологии.* 2018;(4):21-26. DOI 10.26105/AE.2018.4.20.004. EDN YRYEPB.
53. Raja K., Sowmya R., Sudhagar R., Moorthy P.S., Govindaraju K., Subramanian K.S. Biogenic ZnO and Cu nanoparticles to improve seed germination quality in blackgram (*Vigna mungo*). *Mater. Lett.* 2019;(235):164–167.
54. Rai-Kalal P., Jajoo A. Priming with zinc oxide nanoparticles improve germination and photosynthetic performance in wheat. *Plant Physiol. Biochem.* 2021;(160):341–351.
55. Куликова Н.А., Филиппова О.И., Зиганшина А.Р. Эффективность праймирования семян пшеницы наночастицами серебра: влияние продолжительности обработки и стабилизирующего агента. *Проблемы агрохимии и экологии.* 2021;(3-4):25-31. DOI 10.26178/1914.2021.10.89.010. – EDN ZAZLKB.

56. Chernysheva M.G., Myasnikov I.Yu., Badun G.A., Matorin D.N., Gabbasova D.T., Konstantinov A.I., Korobkov V.I., Kulikova N.A. Humic substances alter the uptake and toxicity of nanodiamonds in wheat seedlings. *J. Soil Sediments*. 2018;18(4):1335–1346.
57. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. Киев: Наукова думка, 1991. 430 с.
58. Наумов Г.Ф. Аллелопатические свойства выделений прорастающих семян полевых культур и их сельскохозяйственное значение. Сб. науч. тр. Харьков: Изд-во Харьковского СХИ им. В.В. Докучаева, 1988. С.5–12.
59. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н. Аллелопатическая активность у семян овощных сельдерейных культур. *Сельскохозяйственная биология*. 2014;49(1):86–90. EDN RXSXSX.
60. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Инструментальные методы биотестирования аллелопатической активности. М: Изд-во РГАУ. 2015. 151 с.
61. Bajwa A.A., Farooq M., Nawaz A. Seed priming with sorghum extracts and benzyl aminopurine improves the tolerance against salt stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2018;(24):239–249. doi: 10.1007/s12298-018-0512-9
62. Askari A., Ardakani M.R., Paknejad F., Hosseini Y. Effects of mycorrhizal symbiosis and seed priming on yield and water use efficiency of sesame under drought stress condition. *Sci. Hortic*. 2019;(257):108749. doi: 10.1016/j.scienta.2019.108749
63. Солдатова Л.Т., Пополухина Н.А., Асанов А.М., Юсонова О.А. Оценка действия бактерицизации на урожайность и качество зерна сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в южной лесостепи Западной Сибири. *Проблемы агрохимии и экологии*. 2022;(1):16–20. DOI 10.26178/AE.2022.22.66.006. EDN AWQCWK.
64. Волобуева О.Г. Влияние препарата эпин-экстра на содержание фитогормонов в растениях сои разных сортов и эффективность симбиоза. *Агрохимия*. 2015;(7):34–41. EDN TZFIZR.
65. Kumar P., Aeron A., Shaw N., Singh A., Bajpai V. K., Pant S. et al. Seed bio-priming with tri-species consortia of phosphate solubilizing rhizobacteria (PSR) and its effect on plant growth promotion. *Heliyon*. 2020;(6):e05701. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e05701
66. Sarkar D., Pal S., Singh H. B., Yadav R. S. Rakshit A. "Harnessing bio-priming for integrated resource management under changing climate," in *Advances in PGPR Research*, eds H. B. Singh, B. K. Sarma, and C. Keswani (London, UK: CAB International). 2017. 349–363.
67. Пусенкова Л.И., Гарипова С.Р., Ласточкина О.В., Юлдашев Р.А. Эффективность инокуляции семян яровой пшеницы эндофитными бактериями *Vacillus subtilis* 26Д. *Проблемы агрохимии и экологии*. 2020;(3):56–64. DOI 10.26178/AE.2020.19.55.005. EDN HBDFFB.
68. Ха Т.З., Канарский А.В., Канарская З.А., Щербак А.В., Щербак Е.Н. Ключевой стимулятор роста растений – ризобактерии. *Вестник ПГТУ*. 2020;3(47). DOI: <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2020.3.58>
69. Pattanayak S.K., Dash D., Jena M.K., Nayak R.K. Seed treatment of green gram with molybdenum and cobalt: effect on nodulation, biomass production and N uptake in an acid soil. *Journal of the Indian Society of Soil Science*, 2000;48(4):769–773.
70. Mirshekari B. Seed priming with iron and boron enhances germination and yield of dill (*Anethum graveolens*). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2012;(36):27–33.
71. Иванова К.А., Цыганов В.Е. Антиоксидантная система защиты в симбиотических клубеньках бобовых растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(5):878–894. DOI 10.15389/agrobiol.2017.5.878rus. EDN ZRXNWT.
72. Долгих Е.А., Кириенко А.Н., Лепянен И.В., Долгих А.В. Роль фитогормонов в контроле развития симбиотических клубеньков у бобовых растений. Сообщение 2. Ауксины. *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(5):585–592. DOI 10.15389/agrobiol.2016.5.585rus. EDN WZJQCP.
73. Harris D., Raghuvanshi B.S., Gangwar J.S., Singh S.C., Joshi K.D., Rashid I., Hollington P.I. Participatory evaluation by farmers for on-farm seed priming in wheat in India, Nepal and Pakistan. *Experimental Agriculture*. 2001;(37):403–415.
74. Harris D., Breese W.A., Kumar Rao J.V.D.K. The improvement of crop yield in marginal environments using 'on-farm' seed priming: nodulation, nitrogen fixation and disease resistance. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2005;(56):1211–1218. DOI: 10.1071/AR05079
75. Warren J.E., Bennett M.A. Seed hydration using the drum priming system. *HortScience*. 1997;(32):1220–1221.
76. Da Silva C.B., Marcos-Filho J., Jourdan P., Bennett M.A. Performance of bell pepper seeds in response to drum priming with addition of 24-Epibrassinolide. *HortScience*. 2015;(50):873–878.
77. Способы предпосевной подготовки семян овощных культур (рекомендации). М. ВНИИО. 2000. 31 с.
78. Di Girolamo G., Barbanti L. Treatment conditions and biochemical processes influencing seed priming effectiveness. *Italian Journal of Agronomy*. 2012;(7):8–18. DOI: 10.4081/ija.2012.e25
79. Mereddy R., Wu L., Hallgren S.W., Conway K.E. Solid matrix priming improves vigor of okra seeds. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*. 2000;(80):1–5.
80. Singh P.K., Pandita V.K., Tomar B.S., Seth R. Standardization of priming treatments for enhancement of seed germination and field emergence in carrot. *Indian Journal of Horticulture*. 2015;(72):306–309. DOI: 10.5958/0974-0112.2015.00059.6
81. Zhang C.F., Hu J., Lou J., Zhang Y., Hu W.M. Sand priming in relation to physiological changes in seed germination and seedling growth of waxy maize under high-salt stress. *Seed Science and Technology*. 2007;(35):733–738.
82. Pandita V.K., Anand A., Nagarajan S., Seth R., Sinha S.N. Solid matrix priming improves seed emergence and crop performance in okra. *Seed Science and Technology*. 2010;(38):665–674. DOI: 10.15258/sst.2010.38.3.14
83. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф. Специфика прорастания семян овощных зонтичных культур при различных температурных режимах. *Овощи России*. 2012;(3):38–46. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2012-3-38-46>. EDN PFOCAH.
84. Бухаров А.Ф. Зародыш и морфометрические параметры семян овощных растений семейства зонтичные как предмет селекции. *Овощи России*. 2023;(2):11–16. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2023-2-11-16>. EDN FZYMTI.
85. Oliveira A.B., Gomes-Filho E.Eneas-Filho J., Prisco J.T., Alencar N.L.M. Seed priming effects on growth, lipid peroxidation, and activity of ROS scavenging enzymes in NaCl stressed sorghum seedlings from aged seeds. *Journal of Plant Interactions*. 2012;7(2):151–159.
86. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Кинетика прорастания семян. Система методов и параметров (учебно-методическое пособие). М: изд-во РГАУ. 2016. 64 с.
87. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Морфометрия в системе тестирования качества семян. М.: Издательство ФГБНУ ФНЦО. 2020. 80 с.
88. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н. Температурный стресс и термопокой семян овощных зонтичных культур. Особенности индукции, проявления и преодоления (часть первая). *Овощи России*. 2013;(2):36–41. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2013-2-36-41>. EDN RAWRIZ.
89. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Иванова М.И., Бухарова А.Р., Разин О.А. Морфометрия зародыша как элемент системы тестирования качества семян укропа. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2018;(72):63–66. DOI 10.21515/1999-1703-72-63-66. EDN XYNOWL.
90. Бухаров А.Ф. Разнокачественность семян: теория и практика (обзор). *Овощи России*. 2020;(2):23–31. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-23-31>. EDN GBELBZ.
91. Farooq M., Usman M., Nadeem F., Rehman H., Wahid A., Basra S. M., et al. Seed priming in field crops: potential benefits, adoption and challenges. *Crop Past. Sci*. 2019;(70):731–771. doi: 10.1071/CP18604
92. Farooq M., Hussain M., Habib M. M., Khan M. S., Ahmad I., Farooq S., et al. Influence of seed priming techniques on grain yield and economic returns of bread wheat planted at different spacings. *Crop Past. Sci*. 2020;(71):725–738. doi: 10.1071/CP20065
93. Hameed A., Sheikh M. A., Hameed A., Farooq T., Basra S. M. A., Jamil A. Chitosan priming enhances the seed germination, antioxidants, hydrolytic enzymes, soluble proteins and sugars in wheat seeds. *Agrochimica*. 2013;(57):97–110.
94. Wojtyla Ł., Lechowska K., Kubala S., Garnczarska M. Molecular processes induced in primed seeds—increasing the potential to stabilize crop yields under drought conditions. *J. Plant Physiol*. 2016;(203):116–126. doi: 10.1016/j.jplph.2016.04.008
95. Farooq M., Hussain M., Nawaz A., Lee D. J., Alghamdi S. S., and Siddique K. H. Seed priming improves chilling tolerance in chickpea by modulating germination metabolism, trehalose accumulation and carbon assimilation. *Plant Physiol. Biochem*. 2017;(111):274–283. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.12.012
96. Chiari F., Ajay S., Anjali S., Alma S., Prasad V., Anca M. Hydropriming and biopriming improve *Medicago truncatula* seed germination and upgrade DNA repair and antioxidant genes. *Genes*. 2020;(11):1–15.
97. Lutts S., Benincasa P., Wojtyla Ł., Kubala S., Pace R., Lechowska K., et al. Seed priming: new comprehensive approaches for an old empirical technique / in *New Challenges in Seed Biology – Basic and Translational Research Driving Seed Technology*, eds S. Araújo and A. Balestrazzi (Rijeka, Croatia: InTechOpen). 2016. 1–46. doi: 10.5772/64420
98. Кулаева О.Н. Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу. *Соровский образовательный журнал*. 1997;(2):5–13.
99. Kozeko L.Ye. Heat shock proteins 90 kDa: diversity, structure, functions. *Tsitologiya*. 2010;52(11): 893–910. EDN OJPDZD.
100. Косаковская И.В. Стрессовые белки растений. Киев. 2008. 152 с.
101. Kubala S., Garnczarska M., Wojtyla Ł., Clippe A., Kosmala A., Zmieńko A., Lutts S., Quinet M. Deciphering priming-induced improvement of rapeseed (*Brassica napus* L.) germination through an integrated transcriptomic and proteomic approach. *Plant Science*. 2015;(231):94–113. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.11.008
102. Chen K., Fessehaie A., Arora R. Dehydrin metabolism is altered during seed osmopriming and subsequent germination under chilling and desiccation in *Spinacia oleracea* L. cv. Bloomsdale: possible role in stress tolerance. *Plant Science*. 2012;(183):27–36. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.11.002
103. Chen K., Arora R. Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 2013;(94):33–45.
104. Li F., Wu X., Tsang E., Cutler A.J. Transcriptional profiling of imbibed *Brassica napus* seed. *Genomics*. 2005;(86):718–30. DOI: 10.1016/j.ygeno.2005.07.006
105. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н. Морфометрия семян петрушки и сельдерея. *Картофель и овощи*. 2014;(5):34–36. EDN SBZHMV.
106. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Кашнова Е.В., Касаева Г.В., Иванова М.И., Разин О.А. Экологическая и сортовая изменчивость морфометрических параметров семян моркови. *Картофель и овощи*. 2019;(3):37–40. DOI 10.25630/PAV.2019.26.44.009. EDN YZKORN.
107. Бухаров А.Ф., Харченко В.А., Еремина Н.А. Специфика проявления морфометрических параметров семян в сортовых популяциях фенхеля овощного (*Foeniculum vulgare* ssp. *vulgare* (Miller) Thell.). *Овощи России*. 2022;(1):33–38. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2022-1-33-38>. EDN JXXXXU.

108. Chen X., Zhang R., Xing Y., Jiang B., Li B., Xu X. The efficacy of different seed priming agents for promoting sorghum germination under salt stress. *PLoS One*. 2021;16(1):e0245505.

109. Devika O. S., Rakshit A. Economic appraisal of bio-priming mediated stress moderation in crop plants. *Econ. Affairs*. 2019;(64):295570. doi: 10.30954/0424-2513.3.2019.12

110. Tallowin J.R.B., Rook A.J., Brookman S.K.E. The effect of osmotic resowing treatment on laboratory germination in a range of wild flower species. *Annals of Applied Biology*. 1994;(124):363-370.

111. Асанова А.А., Полонский В.И. Некоторые токсикологические характеристики наночастиц диоксида кремния. *Проблемы агрохимии и экологии*. 2019;(2):75-82. DOI 10.26178/AE.2019.65.64.012. EDN EPRNAO.

112. Chiu K.Y., Chen C.L., Sung J.M. Effects of priming temperature on storability of primed sh-2 sweet corn seeds. *Crop Science*. 2002;(42):1996-2003.

113. Hill H.J., Cunningham J.D., Bradford K.J., Taylor A.G. Primed lettuce seeds exhibit increased sensitivity to moisture content during controlled deterioration. *HortScience*. 2007;(42):1436-1439.

114. Schwember A.R., Bradford K.J. Drying rate following priming affect temperature sensitivity of germination and longevity of lettuce seeds. *HortScience*. 2005;(40):778-781.

115. Hacisalihoglu G., Taylor A.G., Paine D.H., Hildebrand M.B., Khan A.A. Embryo elongation and germination rate as sensitive indicators of lettuce seed quality: priming and ageing studies. *HortScience*. 1999;(34):1240-1243.

116. Hussain S., Zheng M., Khan F., Khaliq A., Fahad S., Peng S., Huang J., Cui K., Nie L. Benefits of rice seed priming are offset permanently by prolonged storage and the storage conditions. *Scientific Reports*. 2015;(5):8101.

117. Buitink J., Hemminga M.A., Hoekstra F.A. Is there a role for oligosaccharides in seed longevity? An assessment of intercellular glass stability. *Plant Physiology*. 2000;122:1217-1224.

118. Butler L.H., Hay F.R., Ellis R.H., Smith R.D., Murray T.B. Priming and redrying improve the survival of mature seeds of *Digitalis purpurea* during storage. *Annals of Botany*. 2009;(103):1261-1270.

119. Wright B., Rowse H., Whipps J.M. Microbial population dynamics on seeds during drum and steeping priming. *Plant and Soil*. 2003;(255):631-640.

• References

1. Zhuchenko A.A. Adaptive crop production (Ecological and genetic bases). - M.: Publishing house "Agrorus". 2000. 813 p.

2. Maksimov N.A. Physiological bases of drought resistance of plants. L.: type. "Comintern" State. publishing house, 1926. 436 p.

3. Genkel P.A. Plant resistance to drought and ways to improve it. Tr. Institute of Plant Physiology. K.A. Timiryazev. 1946. V. 5. Issue. 1. 258 p.

4. Genkel P.A. Salt tolerance of plants and ways of its directed increase. Ed. Academy of Sciences of the USSR. 1954. 84 p.

5. Heidecker W. Stress and seed germination: an agronomic point of view. Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. M: Kolos, 1982. P. 273-19.

6. Ovcharov K.E. Physiology of seed formation and germination. M.: Kolos. 1976. 256 p.

7. Illy I.E. Viability of seeds. Physiology of seeds. M.: Kolos. 1982. P. 102-124.

8. Roberts E.G. Influence of seed storage conditions on their viability. Viability of seeds. M.: Kolos. 1978. P. 22-62.

9. Mayer A.M. Metabolic regulation of sprouting. Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. M: Kolos. 1982. P. 397-424.

10. Mukhin V.D. Preparation of vegetable seeds for sowing. Moscow: Moscow Worker. 1979. 116 p.

11. Kononkov P.F. Increasing the field germination of vegetable seeds. Moscow: VNISSOK. 1986. 86 p.

12. Ludilov V.A. Seed production of vegetable and melon crops. M.: Ministry of Agriculture of the Russian Federation. Rosinformagrotech. 2005. 391 p.

17. Nikolaeva A.A., Filippova O.I., Kulikova N.A. Effect on wheat seeds priming with humic substances on the emergence and development of seedlings under conditions of drought and water excess. *Agrochemistry and ecology problems*. 2023;(1):3-10. DOI 10.26178/AE.2023.45.88.001. EDN KSJLJT.

24. Crocker V., Barton L. Physiology of seeds. Publishing House of Foreign Literature. 1955. 399 p.

25. Kan A.A. Pretreatment, germination and vital activity of seeds. Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. M.: Kolos. 1982. P. 320-354.

26. Jenn R.K., Amen R.D. What is germination? Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. M: Kolos. 1982. P.19-44.

27. Obrucheve N.V., Antipova O.V. Physiology of seed germination initiation. Physiology of plants. 1997. V.44. pp. 287-302.

28. Obrucheve N.V. Germination of seeds. Physiology of seeds. M.: Science. 1982. S.223-274.

41. Nickell L. Plant growth regulators (application in agriculture). M.: 1984. 190 p.

42. Muromtsev G.S., Agnistikova V.N. Gibberellins and harvest. M.: Kolos. 1971. 127 p.

43. Blagoveshchensky A.V. Biogenic stimulators in agriculture. Nature. 1955;(7):43-47.

44. Kefeli V.I. Natural growth inhibitors and phytohormones. M.: Science. 1974. 253 p.

45. Derfling K. Plant hormones. Systems approach. M.: Mir. 1985. 304 p.

49. Shkolnik M.Ya., Makarova N.A. Microelements in agriculture. M.-L.

Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR. 1957. 292 p.

50. Katalymov M.V. Microelements and microfertilizers. M.-L. Publishing house "Chemistry". 1965. 332 p.

51. Peive Ya.V. Guidelines for the use of microfertilizers. Moscow: Selkhozizdat. 1963. 224 p.

52. Shapoval O.A., Mozharova I.P., Fedotova L.S. Efficiency of application of polyfunctional fertilizers with amino acids. *Agrochemistry and ecology problems*. 2018;(4):21-26. DOI 10.26105/AE.2018.4.20.004. EDN YRYEPB.

55. Kulikova N.A., Filippova O.I., Ziganshina A.R. The performance of wheat seeds priming with silver nanoparticles of various compositions: effect of treatment duration and stabilizing agent. *Agrochemistry and ecology problems*. 2021;(3-4):25-31. DOI 10.26178/1914.2021.10.89.010. EDN ZAZLKB.

57. Grodzinsky A.M. Plant allelopathy and soil fatigue. Kyiv: Naukova Dumka, 1991. 430 p.

58. Naumov G.F. Allelopathic properties of secretions of germinating seeds of field crops and their agricultural significance. Sat. scientific tr. Kharkov: Publishing House of the Kharkov Agricultural Institute named after. V.V. Dokuchaeva, 1988. P.5-12.

59. Bukharov A.F., Baleev D.N. Seed allelopathy effect in vegetable celery crops. *Agricultural biology*. 2014;49(1):86-90. EDN RXSXSf.

60. Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R. Instrumental methods of biotesting of allelopathic activity. M: Publishing house of RGAZU. 2015. 151 p..

63. Soldatova L.T., Popolzukhina N.A., Asanov A.M., Yusova O.A. Evaluation of the effect of bacterization on yield and quality of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) grain in the southern forest steppe of Western Siberia. *Agrochemistry and ecology problems*. 2022;(1):16-20. DOI 10.26178/AE.2022.22.66.006. EDN AWQCWK.

64. Volobueva O.G. The influence of epin-extra on the content of phytohormones in different soybean varieties and efficiency of symbiosis. *Agrohimia*. 2015;(7):34-41. EDN TZFIZR.

67. Pusenkova L.I., Garipova S.R., Lastochkina O.V., Yuldashev R.A. Efficiency of spring wheat seed inoculation with endophytic bacteria *Bacillus subtilis*. *Agrochemistry and ecology problems* 2020;(3):56-64. DOI 10.26178/AE.2020.19.55.005. EDN HBDFBN.

68. Kha T.Z., Kanarsky A.V., Kanarskaya Z.A., Shcherbakov A.V., Shcherbakova E.N. The key plant growth stimulator is rhizobacteria. *Bulletin of PSTU*. 2020;3(47). DOI: <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2020.3.58>

71. Ivanova K.A., Tsyganov V.E. Antioxidant defense system in symbiotic nodules of leguminous plants (review). *Agricultural biology*. 2017;52(5):878-894. DOI 10.15389/agrobiology.2017.5.878rus. EDN ZRXNWT.

72. Dolgikh E.A., Kirienko A.N., Lepyanen I.V., Dolgikh A.V. The role of phytohormones in the control of the development of symbiotic nodules in legumes. Message 2. Auxins. *Agricultural biology*. 2016;51(5):585-592. DOI 10.15389/agrobiology.2016.5.585rus. EDN WZJQCP.

77. Methods for pre-sowing preparation of seeds of vegetable crops (recommendations). M. VNIIO. 2000. 31 p.

83. Baleev D.N., Buharov A.F. Specific vegetable seeds germination of umbelliferae cultures at different temperatures. *Vegetable crops of Russia*. 2012;(3):38-46. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2012-9146-2012-3-38-46>. EDN PFOCAX.

84. Bukharov A.F. Germ and seed morphometric parameters of seeds of vegetable plants of the Umbelliferae family as a breeding subject. *Vegetable crops of Russia*. 2023;(2):11-16. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2012-9146-2023-2-11-16>. EDN FZYMTI.

86. Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R. Kinetics of seed germination. System of methods and parameters (educational manual). M: RGAZU publishing house. 2016. 64 p.

87. Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R. Morphometry in the seed quality testing system. M. 2020. 80 p.

88. Buharov A.F., Baleev D.N. Temperature stress and thermo dormancy of vegetable seeds of *Umbelliferae* crops. Features of induction, manifestation and overcome. *Vegetable crops of Russia*. 2013;(2):36-41. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2012-9146-2013-2-36-41>. EDN RAWRIZ.

89. Bukharov A.F., Baleev D.N., Ivanova M.I., Bukharova A.R., Razin O.A. Morphometry of the embryo as an element of system testing quality of till seeds. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2018;(72):63-66. DOI 10.21515/1999-1703-72-63-66. EDN XYNOWL.

90. Bukharov A.F. Variability and heterogeneity of seeds: theory and practice (review). *Vegetable crops of Russia*. 2020;(2):23-31. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2012-9146-2020-2-23-31>. EDN GBELBZ.

98. Kulaeva O.N. Heat shock proteins and plant resistance to stress. Sorov educational journal. 1997;(2):5-13.

100. Kosakovskaya I.V. Stress proteins in plants. Kyiv. 2008. 152 p.

105. Bukharov A.F., Baleev D.N. Morphometry of heterogeneity of parsley and celery seeds. *Potato and vegetables*. 2014;(5):34-36. EDN SBZHMV.

106. Bukharov A.F., Baleev D.N., Kashnova E.V., Kasaeva G.V., Ivanova M.I., Razin O.A. Ecological and variety variability morphometric parameters of carrots seeds. *Potato and vegetables*. 2019;(3):37-40. DOI 10.25630/PAV.2019.26.44.009. EDN YZKORN.

107. Bukharov A.F., Kharchenko V.A., Eremina N.A. The specifics of the manifestation of morphometric parameters of seeds in varietal populations of vegetable fennel (*Foeniculum vulgare* ssp. *vulgare* (Miller) Thell.). *Vegetable crops of Russia*. 2022;(1):33-38. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2012-9146-2022-1-33-38>. EDN JXXXFU.

111. Asanova A.A., Polonskiy V.I. Toxicological impact of silicon dioxide nanoparticles. *Agrochemistry and ecology problems*. 2019;(2):75-82. DOI 10.26178/AE.2019.65.64.012. EDN EPRNAO.