

АГРОНОМИЯ



УДК 581.1

И.А. Нилова, А.А. Игнатенко, Н.М. Казнина, А.Ф. Титов

DOI: 10.53083/1996-4277-2025-253-11-5-12

I.A. Nilova, A.A. Ignatenko, N.M. Kaznina, A.F. Titov

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ НА ПРЕДПОСЕВНУЮ ОБРАБОТКУ СЕМЯН МЕТИЛЖАСМОНОМ И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТОЙ, НАПРАВЛЕННУЮ НА МИНИМИЗАЦИЮ НЕГАТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ ИЗБЫТКА ЦИНКА ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ

RESPONSE OF WHEAT PLANTS TO PRE-SOWING SEED TREATMENT WITH METHYL JASMONATE AND SALICYLIC ACID AIMED AT MINIMIZING THE NEGATIVE EFFECTS OF EXCESS ZINC IN THE ENVIRONMENT

Ключевые слова: пшеница, избыток цинка, метилжасмонат, салициловая кислота, предпосевная обработка семян, урожайность.

В условиях вегетационного опыта в течение 2023 и 2024 гг. исследовали влияние предпосевной обработки семян 10 мкМ метилжасмонатом (МЖ) и 100 мкМ салициловой кислотой (СК) на семенную продуктивность растений пшеницы, выращенных при оптимальном (5 мг/кг) и повышенном (46 мг/кг) содержании цинка в песчаном субстрате, а также на посевные качества полученных от них семян. Показано, что применение СК не оказывало эффекта на изученные показатели как при оптимальном, так и повышенном содержании цинка в субстрате. Ситуация с МЖ была иной. Обработка семян МЖ оказывала неодинаковое воздействие в разные вегетационные сезоны: в 2023 г. она не сказывалась на ис-

следуемых показателях продуктивности, а в 2024 г. вызывала уменьшение длины колоса, числа зерен в главном колосе и числа зерен на 1 растение. Важно, что сформированные на растениях семена всех вариантов обладали хорошим качеством и успешно прорастали. Сделан вывод, что реакция растений на предпосевную обработку семян МЖ и СК с целью минимизации негативного воздействия избытка цинка во внешней среде зависит не только от концентрации гормонов, но и ряда других сопутствующих факторов. Эффективное применение данного агроприема требует предварительного проведения исследований, направленных на выявление характера и силы влияния МЖ и СК на продуктивность и ее составляющие таких важных факторов, как биологические особенности объекта, температурные и световые условия, влагообеспеченность.

Keywords: *wheat, zinc excess, methyl jasmonate (MeJA), salicylic acid (SA), pre-sowing seed treatment, yielding capacity.*

During the pot experiment in 2023 and 2024, we examined the effect of pre-sowing seed treatment with 10 μM methyl jasmonate (MeJA) and 100 μM salicylic acid (SA) on wheat plant seed production. This was done under optimal (5 mg kg) and increased (46 mg kg) zinc content in a sandy substrate. Additionally, we evaluated the sowing qualities of seeds obtained from these plants. It was found that SA had no effect on the studied indices at either optimal or increased zinc content in the substrate. The situation with MeJA was different. MeJA seed treatment had a varying effect on different growing seasons. In 2023, it did not affect the studied producti-

ty indices. However, in 2024, it caused a decrease of ear length, the number of grains in the main ear, and the number of grains per plant. It is important that the seeds formed on all plant variants were of good quality and germinated successfully. It was concluded that the response of plants to the pre-sowing treatment of seeds with MeJA and SA to minimize the negative effects of excess zinc in the external environment depended on the concentration of hormones and a number of other related factors. Therefore, the effective application of this agricultural technique requires preliminary research to identify the nature and strength of MeJA and SA influence on productivity and its components. These components include the biological characteristics of the object, temperature and light conditions, and moisture supply.

Нилова Ирина Александровна, к.б.н., науч. сотр., Институт биологии – обособленное подразделение, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН», г. Петрозаводск, Российская Федерация, e-mail: im-ira@mail.ru.

Игнатенко Анна Анатольевна, к.б.н., науч. сотр., Институт биологии – обособленное подразделение, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН», г. Петрозаводск, Российская Федерация, e-mail: angelina911@ya.ru.

Казнина Наталья Мстиславовна, д.б.н., вед. науч. сотр., Институт биологии – обособленное подразделение, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН», г. Петрозаводск, Российская Федерация, e-mail: kaznina@krc.karelia.ru.

Титов Александр Федорович, д.б.н., профессор, гл. науч. сотр., чл.-корр. РАН, Институт биологии – обособленное подразделение, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН», г. Петрозаводск, Российская Федерация, e-mail: titov@krc.karelia.ru.

Nilova Irina Aleksandrovna, Cand. Bio. Sci., Researcher, Institute of Biology - separate subdivision, Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation, e-mail: im-ira@mail.ru.

Ignatenko Anna Anatolevna, Cand. Bio. Sci., Researcher, Institute of Biology - separate subdivision, Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation, e-mail: angelina911@ya.ru.

Kaznina Natalya Mstislavovna, Dr. Bio. Sci., Leading Researcher, Institute of Biology - separate subdivision, Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation, e-mail: kaznina@krc.karelia.ru.

Titov Aleksandr Fedorovich, Dr. Bio. Sci., Prof., Chief Researcher, Corresponding Member of Russian Academy of Sciences, Institute of Biology - separate subdivision, Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation, e-mail: titov@krc.karelia.ru.

Введение

Цинк является одним из основных загрязнителей сельскохозяйственных земель, что во многом связано с бесконтрольным внесением в почву большого количества Zn-содержащих удобрений [1]. И хотя этот металл является жизненно необходимым для растений микроэлементом, в высоких концентрациях он тормозит их рост и развитие, нарушая многие физиолого-биохимические процессы. В результате продук-

тивность растений снижается [2-4]. Поскольку период полураспада цинка в почве составляет более 70 лет, а его содержание уменьшается в основном за счет поглощения растениями, важной задачей для исследователей является поиск экологически безопасных способов и методов, направленных на повышение устойчивости сельскохозяйственных растений к избытку цинка и, соответственно, сохранение их урожайности.

Известно, что предпосевная обработка семян рядом фитогормонов, в том числе метилжасмонатом (МЖ) или салициловой кислотой (СК), повышает устойчивость растений к широкому спектру абиотических и биотических стрессоров, в том числе к избытку тяжелых металлов в почве [5, 6]. Однако повышение устойчивости, индуцируемое этими фитогормонами, может сопровождаться рядом физиолого-биохимических изменений, приводящих к замедлению роста растений [7]. Например, ранее нами было показано, что у растений пшеницы, семена которых обрабатывались СК или МЖ, при повышенном содержании цинка в субстрате увеличивалась фотосинтетическая активность, однако рост растений тормозился и уменьшалась их биомасса [8, 9]. При этом вопрос о том, какое влияние предпосевная обработка семян указанными фитогормонами может оказывать на семенную продуктивность растений при повышенном содержании цинка в субстрате, остается пока открытым.

Целью исследования было изучение реакции растений пшеницы на предпосевную обработку семян МЖ и СК, направленную на минимизацию негативного действия избытка цинка во внешней среде.

Материалы и методы

Объектом исследования служили растения мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) ярового сорта Злата. Семена были предоставлены ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Немчиновка».

Все семена после их дезинфекции и промывки в дистиллированной воде делили на 3 варианта: контроль – без обработки фитогормонами,

МЖ – семена обрабатывали раствором МЖ (10 мкМ) и СК – семена обрабатывали раствором СК (100 мкМ). Обработку семян фитогормонами проводили в течение суток, после чего семена промывали и оставляли прорасти на дистиллированной воде еще 2 сут. Семена в контрольном варианте проращивали в течение 3 сут. в термостате на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. В термостате поддерживали температуру $23 \pm 1^\circ\text{C}$ и влажность – 60-70%.

В дальнейшем проросшие семена всех вариантов переносили в вегетационные сосуды (объемом 5 л) с песком, промытым от примесей. В одну часть сосудов вносили цинк в форме сульфата ($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) в концентрации 5 мг/кг субстрата (оптимум), а в другую – в концентрации 46 мг/кг субстрата (избыток), что соответствует 2-кратному превышению предельно допустимой концентрации (ПДК) для сельскохозяйственных почв [10].

Плотность посева составляла 12 растений на сосуд. Растения выращивали в условиях вегетационного опыта при естественном освещении в течение 3 мес. (июнь-август) на Агробиологической станции КарНЦ РАН (61.75 с.ш. и 34.35 в.д.), расположенной в пригороде Петрозаводска. Во всех сосудах в течение периода поддерживали оптимальную влажность грунта (~ 70 %) путем полива питательным раствором Хогланда-Арнона без добавления соли цинка. Повторность для каждого варианта опыта была трехкратной. Опыт повторяли в течение двух вегетационных сезонов (2023 и 2024 гг.), которые заметно различались по метеорологическим условиям (табл. 1).

Таблица 1

Погодные условия вегетационных сезонов 2023 и 2024 гг.

Показатель	2023 г.			2024 г.		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Температура воздуха, °C	13,8	15,6	16,8	17,0	18,5	16,7
Относительная влажность воздуха, %	65,6	81,4	80,8	71,0	75,7	76,1
Ясные дни, шт.	10	4	8	13	12	14
Облачные дни, шт.	15	12	17	11	9	11
Дни с осадками, шт.	5	15	6	6	10	6

По завершению опыта во всех вариантах у растений анализировали следующие элементы структуры урожая: длину колоса главного побега, число зерен в колосе главного побега, общее число зерен на одно растение (с учетом боковых побегов), массу зерен с 1 растения и массу 1000 зерен. О качестве сформированных семян судили по энергии прорастания и всхожести.

В таблицах приведены средние величины и их стандартные отклонения. Статистическую обработку данных проводили в программной среде R (version 4.4.2) и RStudio (version 2024.12.0+467). Статистическую значимость различий между средними величинами оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа с последующим попарным сравнением средних с использованием критерия Тьюки. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые отличия средних значений при $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение

В ходе проведенных исследований было установлено, что в 2023 г. предпосевная обработка семян МЖ не повлияла на показатели семенной продуктивности растений, произрастающих при оптимальной концентрации цинка в субстрате. В вегетационном сезоне 2024 г. (бо-

лее теплом и сухом по сравнению с 2023 г.) данная обработка приводила к увеличению (по сравнению с необработанными растениями) числа зерен в колосе. Вместе с тем масса 1000 зерен при этом оказалась меньше (табл. 2).

Как известно, масса 1000 зёрен во многом зависит от внешних условий и применяемых агротехнологических приемов [11]. Так, в ряде работ показано, что обработка МЖ может приводить к снижению некоторых элементов структуры урожая злаковых культур. В частности, у растений риса под влиянием МЖ наблюдали уменьшение количества колосков в колосе [12] и массы выполненных зерен [13]. Возможно, снижение семенной продуктивности под влиянием МЖ обусловлено образованием abortивной пыльцы из-за накопления АБК, увеличением энергетических затрат на активизацию защитных и адаптивных реакций [12, 13].

В отличие от МЖ, предпосевная обработка семян СК в изученной концентрации не влияла на исследуемые показатели семенной продуктивности пшеницы, выращиваемой при оптимальной концентрации цинка в субстрате вегетационного сезона как в 2023 г., так и в 2024 г. (табл. 2).

Таблица 2

Влияние предпосевной обработки семян МЖ или СК на элементы структуры урожая у растений пшеницы сорта Злата при оптимальном (5 мг/кг) содержании цинка в субстрате

Показатель	Год	Варианты		
		контроль	МЖ	СК
Длина колоса, см	2023	5,74±0,73a	5,19±0,77a	5,48±0,66a
	2024	5,38±0,79a	5,56±0,76a	5,32±0,72a
Число зерен в главном колосе	2023	15,16±4,61a	13,28±4,53a	14,97±3,79a
	2024	14,31±3,67a	16,29±4,62a	14,06±3,38a
Число зерен на 1 растение	2023	17,69±6,01ab	14,94±6,05b	18,69±7,23a
	2024	14,33±3,63b	16,91±5,10a	14,48±3,76b
Масса зерен с 1 растения, г	2023	0,74±0,21a	0,64±0,23a	0,71±0,22a
	2024	0,54±0,12a	0,54±0,21a	0,55±0,15a
Масса 1000 зерен, г	2023	43,07±5,60a	43,93±7,12a	40,16±9,18a
	2024	39,46±11,33a	32,57±10,04b	38,25±5,74a

Примечание. Контроль – растения без обработки фитогормонами, выращенные при концентрации цинка 5 мг/кг субстрата; МЖ и СК – растения с предпосевной обработкой семян МЖ (10 мкМ) и СК (100 мкМ), соответственно, выращенные при концентрации цинка 5 мг/кг субстрата. Сравнения проводили между вариантами опыта в пределах 1 года. Статистически значимые различия отмечены разными латинскими буквами.

В наших исследованиях у растений пшеницы, семена которых не были обработаны МЖ или СК, в вегетационном сезоне 2023 г. при повышенном содержании цинка в субстрате большинство изученных показателей семенной продуктивности оказались меньше, чем при оптимальном содержании цинка. Однако в 2024 г. подобный эффект не наблюдался, и все изученные показатели при обеих концентрациях цинка были практически равными (табл. 3).

При повышенной концентрации цинка в субстрате в условиях вегетационного периода 2023 г. все изученные показатели были практически одинаковыми у растений с предпосевной обработкой семян МЖ и без нее (табл. 4). Однако при повышенном содержании цинка в субстрате в условиях 2024 г. у растений, семена которых были обработаны МЖ, зафиксировано уменьшение по сравнению с растениями без предпосевной обработки МЖ длины колоса (на 14%), количества зерен в главном колосе (на 9%) и количества зерен с 1 растения (на 14%). При этом масса 1000 зерен у растений с предпосевной обработкой семян МЖ не отличалась от массы 1000 зерен контрольных растений.

Как уже было отмечено выше, 2024 г. отличался от 2023 г. более высокой температурой воздуха и его низкой относительной влажностью. В таких условиях при поддержании оптимальной влажности субстрата растения активно

транспирируют, что позволяет им регулировать температуру листьев и избегать их перегрева. Известно, что и при действии тяжелых металлов, включая цинк [14], и при обработке МЖ [15] у растений происходит закрытие устьиц и снижение устьичной проводимости. Обнаруженное в нашем опыте значительное снижение семенной продуктивности у растений при повышенном содержании цинка в варианте МЖ в вегетационном сезоне 2024 г., возможно, связано с замедлением скорости фотосинтеза и транспирации именно вследствие уменьшения устьичной проводимости.

В наших исследованиях обработка семян СК не влияла на большинство исследуемых показателей семенной продуктивности пшеницы в условиях избытка цинка (табл. 4), за исключением некоторого снижения (по сравнению с контролем) массы 1000 зерен в 2023 г.

Из литературных источников известно, что обработка СК может повышать урожайность пшеницы и других злаковых культур в присутствии тяжелых металлов. В частности, при предпосевной обработке семян СК пшеницы [16] и кукурузы [14] возрастала семенная продуктивность растений в условиях избытка цинка или свинца. Однако для достижения подобных результатов применялись более высокие концентрации СК – 500 и 750 мкМ соответственно.

Таблица 3

Изменение величины показателей семенной продуктивности (%) у растений пшеницы сорта Злата без предпосевной обработки СК или МЖ, выращенных при повышенном содержании цинка в субстрате (5 мг/кг)

Показатель	2023 г.	2024 г.
Длина колоса, см	-21	+10
Число зерен в главном колосе	-46	ns
Число зерен на 1 растение	-20	ns
Масса зерен с 1 растения, г	-28	ns
Масса 1000 зерен, г	ns	ns

Примечание. +/-/ns увеличение/уменьшение/отсутствие статистически значимых изменений показателя у растений, выращенных при повышенной концентрации цинка по сравнению с растениями, выращенными при оптимальной концентрации цинка.

Таблица 4

Влияние предпосевной обработки семян МЖ или СК на элементы структуры урожая у растений пшеницы сорта Злата при повышенном (46 мкг/кг) содержании цинка в субстрате

Показатель	Год	Варианты		
		контроль	МЖ	СК
Длина колоса, см	2023	4,54±0,13a	4,66±0,69a	4,73±0,84a
	2024	5,90±0,55a	5,06±0,78b	5,70±0,78a
Число зерен в главном колосе	2023	8,14±4,31a	9,41±3,92a	9,31±4,22a
	2024	13,00±2,73a	11,86±3,58b	13,56±3,64ab
Число зерен на 1 растение	2023	14,20±8,26a	12,58±6,63a	13,11±5,91a
	2024	14,52±2,74a	12,42±3,86b	13,56±3,64ab
Масса зерен с 1 растения, г	2023	0,53±0,25a	0,48±0,23a	0,45±0,22a
	2024	0,57±0,12a	0,48±0,16b	0,55±0,16ab
Масса 1000 зерен, г	2023	46,80±25,75a	40,60±8,40ab	35,33±9,33b
	2024	39,40±3,31a	39,26±6,77a	41,75±12,85a

Примечание. Контроль – растения без обработки фитогормонами, выращенные при использовании концентрации цинка 46 мкг/кг субстрата; МЖ и СК – растения с предпосевной обработкой семян МЖ (10 мкг/кг) и СК (100 мкг/кг) соответственно, выращенные при концентрации цинка 46 мкг/кг субстрата. Сравнения проводили между вариантами опыта в пределах 1 года. Статистически значимые различия отмечены разными латинскими буквами.

Для оценки влияния внешних (экзогенных) факторов на урожай семян помимо количественных показателей чрезвычайно важны показатели его качества. Проведенные исследования показали, что независимо от содержания цинка в субстрате и обработки фитогормонами или ее отсутствия сформированные семена характеризовались хорошим качеством: энергия прорастания и всхожесть во всех вариантах опыта были высокими и приближались к 100% (данные не представлены).

Заключение

В ходе проведенных исследований было установлено, что при повышенном содержании цинка во внешней среде эффекты на растения пшеницы, вызванные предпосевной обработкой семян МЖ, существенным образом зависят от внешних условий. В частности, в более прохладных условиях с высокой влажностью предпосевная обработка семян МЖ не влияла на показатели семенной продуктивности растений, а в более теплых условиях даже усиливала

негативное действие металла в отношении изученных показателей. Предпосевная обработка семян СК на фоне избытка цинка во внешней среде не сказывалась на элементах структуры урожая растений независимо от условий сезона. При этом сформированные на растениях всех вариантов семена обладали хорошим качеством и успешно прорастали.

На основании совокупности полученных данных и анализа литературы сделан вывод, что реакция растений пшеницы на предпосевную обработку семян зависит не только от концентрации МЖ и СК, но и ряда других сопутствующих факторов. Эффективное использование данного агроприема требует предварительного проведения специальных исследований, направленных на выявление характера и силы влияния на продуктивность и ее составляющие применения МЖ и СК таких важных факторов, как биологические особенности объекта, температурные и световые условия, обеспеченность водой в период выращивания.

Библиографический список

1. Rout, G., Das, P. (2003). Effect of Metal Toxicity on Plant Growth and Metabolism: I. Zinc. *Agronomie*. 144. DOI: 10.1007/978-90-481-2666-8_53.
2. Mittler R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405–410. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9).
3. Sharma, S. S., Dietz, K. J. (2009). The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trends in Plant Science*, 14 (1), 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.007>.
4. Kaur, H., Garg, N. (2021). Zinc toxicity in plants: a review. *Planta*, 253 (6), 129. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03642-z>.
5. Rhaman, M. S., Imran, S., Rauf, F., et al. (2020). Seed Priming with Phytohormones: An Effective Approach for the Mitigation of Abiotic Stress. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10 (1), 37. <https://doi.org/10.3390/plants10010037>.
6. MacDonald, M. T., Mohan, V. R. (2025). Chemical Seed Priming: Molecules and Mechanisms for Enhancing Plant Germination, Growth, and Stress Tolerance. *Current Issues in Molecular Biology*, 47 (3), 177. <https://doi.org/10.3390/cimb47030177>.
7. Nguyen, T. H., Goossens, A., Lacchini, E. (2022). Jasmonate: A hormone of primary importance for plant metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 67, 102197. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102197>.
8. Ignatenko, A., Nilova, I., Kaznina, N., Titov, A. (2024). Influence of Seed Treatment with Salicylic Acid on Growth, Antioxidant Enzyme Activity, and Proline Content in Wheat Leaves at Excessive Zinc Level in the External Environment. *Russian Journal of Plant Physiology*. 71. DOI: 10.1134/S1021443724607286..
9. Nilova, I., Ignatenko, A., Kholoptseva, E., Kaznina, N. (2024). Effect of methyl jasmonate seed treatment on physiological processes in wheat plants under conditions of increased zinc content in substrate. *BIO Web of Conferences*. 139. DOI: 10.1051/bioconf/202413904004.
10. СанПиН 1.2.3685-21. Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания. Зарегистрирован 29.01.2021, регистрационный номер – 62296. – Текст: непосредственный.
11. Технология производства, хранения и первичной переработки сельскохозяйственных культур в нечерноземной зоне: учебное пособие. – Ленинград: Издание Ленинградского ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственного института, 1990. – 107 с. – Текст: непосредственный.
12. Kim, E. H., Kim, Y. S., Park, S. H., et al. (2009). Methyl jasmonate reduces grain yield by mediating stress signals to alter spikelet development in rice. *Plant Physiology*, 149 (4), 1751–1760. <https://doi.org/10.1104/pp.108.134684>.
13. Bhavanam, S., Stout, M. (2021). Seed Treatment With Jasmonic Acid and Methyl Jasmonate Induces Resistance to Insects but Reduces Plant Growth and Yield in Rice, *Oryza sativa*. *Frontiers in Plant Science*. 12. DOI: 691768. 10.3389/fpls.2021.691768.
14. Shekari, F., Mirzaie, H., Delavar, M., et al. (2025). Salicylic acid improved lead and zinc stress tolerance in maize by enhancement of growth and physiological characters. *Plant Growth Regulation*. 1-17. DOI: 10.1007/s10725-025-01346-y.
15. Jiang, Y., Ye, J., Niinemets, Ü. (2021). Dose-dependent methyl jasmonate effects on photosynthetic traits and volatile emissions: biphasic kinetics and stomatal regulation. *Plant Signaling & Behavior*, 16 (7), 1917169. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1917169>.
16. Sobhy, S. E., Abo-Kassem, E. M., Sewelam, N. A., et al. (2025). Growth, physiological and molecular response of calcium and salicylic acid primed wheat under lead stress. *Molecular Biology Reports*, 52 (1), 133. <https://doi.org/10.1007/s11033-025-10226-7>.

References

1. Rout, G., Das, P. (2003). Effect of Metal Toxicity on Plant Growth and Metabolism: I. Zinc.

Agronomie. 144. DOI: 10.1007/978-90-481-2666-8_53.

2. Mittler R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405–410. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9).

3. Sharma, S. S., Dietz, K. J. (2009). The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trends in Plant Science*, 14 (1), 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.007>.

4. Kaur, H., Garg, N. (2021). Zinc toxicity in plants: a review. *Planta*, 253 (6), 129. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03642-z>.

5. Rhaman, M. S., Imran, S., Rauf, F., et al. (2020). Seed Priming with Phytohormones: An Effective Approach for the Mitigation of Abiotic Stress. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10 (1), 37. <https://doi.org/10.3390/plants10010037>.

6. MacDonald, M. T., Mohan, V. R. (2025). Chemical Seed Priming: Molecules and Mechanisms for Enhancing Plant Germination, Growth, and Stress Tolerance. *Current Issues in Molecular Biology*, 47 (3), 177. <https://doi.org/10.3390/cimb47030177>.

7. Nguyen, T. H., Goossens, A., Lacchini, E. (2022). Jasmonate: A hormone of primary importance for plant metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 67, 102197. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102197>.

8. Ignatenko, A., Nilova, I., Kaznina, N., Titov, A. (2024). Influence of Seed Treatment with Salicylic Acid on Growth, Antioxidant Enzyme Activity, and Proline Content in Wheat Leaves at Excessive Zinc Level in the External Environment. *Russian Journal of Plant Physiology*. 71. DOI: 10.1134/S1021443724607286..

9. Nilova, I., Ignatenko, A., Kholoptseva, E., Kaznina, N. (2024). Effect of methyl jasmonate seed treatment on physiological processes in wheat plants under conditions of increased zinc content in substrate. *BIO Web of Conferences*. 139. DOI: 10.1051/bioconf/202413904004.

10. SaNPIN 1.2.3685-21 “Gigienicheskie normativy i trebovaniya k obespecheniyu bezopasnosti

(ili) bezvrednosti dlya cheloveka faktorov sredy obitaniya”. Zaregistrirovano 29.01.2021, registratsionnyy nomer – 62296.

11. Tekhnologiya proizvodstva, khraneniya i pervichnoy pererabotki selskokhozyaystvennykh kultur v nechernozemnoy zone: uchebnoe posobie. Leningrad: Izdanie Leningradskogo ordena Trudovogo Krasnogo Znameni selskokhozyaystvennogo instituta, 1990. 107 s.

12. Kim, E. H., Kim, Y. S., Park, S. H., et al. (2009). Methyl jasmonate reduces grain yield by mediating stress signals to alter spikelet development in rice. *Plant Physiology*, 149 (4), 1751–1760. <https://doi.org/10.1104/pp.108.134684>.

13. Bhavanam, S., Stout, M. (2021). Seed Treatment With Jasmonic Acid and Methyl Jasmonate Induces Resistance to Insects but Reduces Plant Growth and Yield in Rice, *Oryza sativa*. *Frontiers in Plant Science*. 12. DOI: 691768. 10.3389/fpls.2021.691768.

14. Shekari, F., Mirzaie, H., Delavar, M., et al. (2025). Salicylic acid improved lead and zinc stress tolerance in maize by enhancement of growth and physiological characters. *Plant Growth Regulation*. 1-17. DOI: 10.1007/s10725-025-01346-y.

15. Jiang, Y., Ye, J., Niinemets, Ü. (2021). Dose-dependent methyl jasmonate effects on photosynthetic traits and volatile emissions: biphasic kinetics and stomatal regulation. *Plant Signaling & Behavior*, 16 (7), 1917169. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1917169>.

16. Sobhy, S. E., Abo-Kassem, E. M., Sewelam, N. A., et al. (2025). Growth, physiological and molecular response of calcium and salicylic acid primed wheat under lead stress. *Molecular Biology Reports*, 52 (1), 133. <https://doi.org/10.1007/s11033-025-10226-7>.

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания FMEN-2022-0004 на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельского научного центра Российской академии наук».

