

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/48/8

Ю.Е. Колупаев, Т.О. Ястреб

*Харьковский национальный аграрный университет  
им. В.В. Докучаева, г. Харьков, Украина*

## **Сероводород и адаптация растений к действию абиотических стрессоров**

*Сероводород ( $H_2S$ ) является одним из ключевых газотрансмиттеров в растительных и животных клетках. Однако представления о его месте в сигнальных сетях растительных клеток, характере взаимодействия с другими посредниками и роли в формировании конкретных защитных реакций при действии стресс-факторов в настоящее время лишь формируются. В обзоре кратко описаны основные пути синтеза сероводорода, его функциональное взаимодействие с другими сигнальными посредниками (ионами кальция, активными формами кислорода, оксидом азота) и некоторыми фитогормонами. Приведены сведения о влиянии  $H_2S$  на процессы адаптации растений к действию экстремальных температур, обезвоживания, засоления, тяжелых металлов. Акцентируется внимание на его роли в регуляции состояния антиоксидантной системы, синтеза пролина и вторичных метаболитов с протекторными свойствами. Обсуждены сведения о механизмах влияния сероводорода на состояние устьиц. Рассмотрены возможности использования доноров сероводорода для индуцирования устойчивости растений к стрессорам, регуляции прорастания семян, предотвращения потерь урожая при хранении.*

**Ключевые слова:** сероводород; активные формы кислорода; кальций; оксид азота; фитогормоны; антиоксидантная система; устойчивость.

### **Введение**

Сероводород ( $H_2S$ ), наряду с монооксидом азота (NO) и монооксидом углерода (CO) относится к ключевым молекулам-газотрансмиттерам в клетках растений и животных [1–3]. Под термином «сероводород» подразумевают не только  $H_2S$  как растворенное газообразное соединение, но и анион  $HS^-$ , в который в физиологически нормальных условиях превращается около 80% молекулярного сероводорода [4].

До 90-х гг. прошлого столетия сероводород в физиологии и биохимии животных и растений рассматривался в основном как токсикант. На при-

---

**Сокращения:** GYY4137 – morpholin-4-ium-4-methoxyphenyl [morpholino] phosphinodithioate; PTIO – 2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide; АБК – абсцизовая кислота; АФК – активные формы кислорода; ЖАК – жасмоновая кислота; НППН – нитропруссид натрия; СОД – супероксиддисмутаза; ФЛ – фосфолипаза; ЭГТА – этиленгликоль-бис(2-аминоэтил-эфир)тетрауксусная кислота.

мере многих видов растений было показано, что фумигация сероводородом вызывает повреждения листьев, дефолиацию и угнетение роста [5, 6]. С другой стороны, достаточно давно были обнаружены эффекты активации роста растений под влиянием  $H_2S$  в низких концентрациях [5]. Позднее стали накапливаться экспериментальные данные, свидетельствующие о возможной сигнальной роли сероводорода в клетках растений [7]. В настоящее время получены сведения о его тесных функциональных связях с другими известными сигнальными посредниками (в частности, с ионами кальция, монооксидом азота (NO), активными формами кислорода (АФК)), а также с рядом фитогормонов [8, 9]. В связи с этим сероводород рассматривается как агент, участвующий в регуляции многих функций растительного организма, в частности, ростовых процессов, созревания и старения плодов, адаптации к действию стрессоров самой разной природы [9–12].

Активация адаптивных реакций растений является одним из наиболее ярких физиологических эффектов сероводорода [3, 8, 13]. Однако механизмы активации стресс-протекторных систем растений под влиянием  $H_2S$ , непосредственные мишени его действия, сигнальные и гормональные посредники, обеспечивающие физиологические эффекты, остаются малоизученными. Также не сформировались четкие представления о функциях сероводорода как посредника в реализации действия других физиологически активных веществ, в частности, фитогормонов [9–14]. Анализ и систематизация таких сведений и стали целью настоящего обзора.

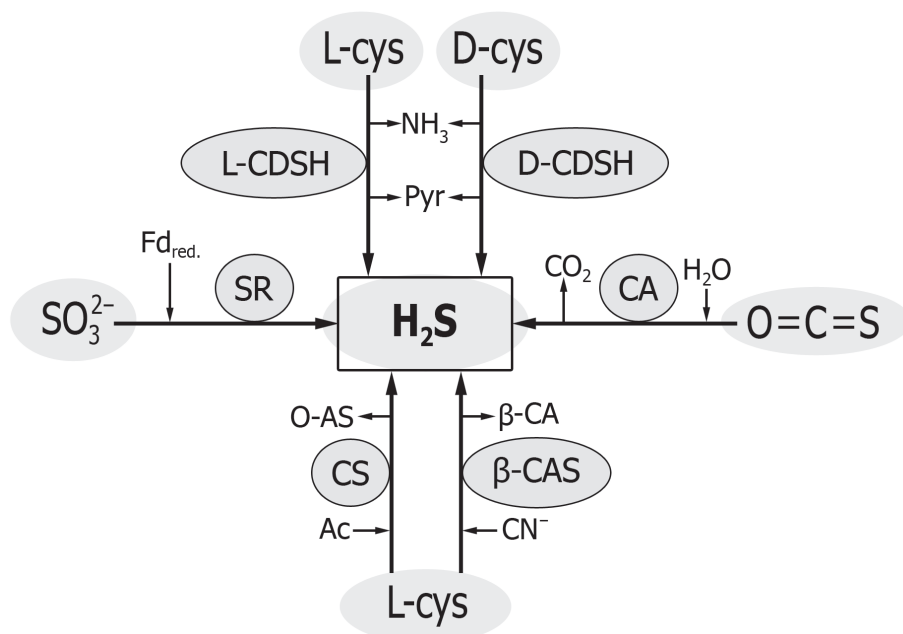
### **Образование сероводорода у растений**

Одним из критериев, позволяющих отнести то или иное соединение к газотрансмиттерам, является наличие у живых организмов ферментативной системы его синтеза и деградации [4]. К настоящему времени установлено, что сероводород у растений может синтезироваться, как минимум, с помощью шести ферментов.

Одним из основных путей синтеза  $H_2S$  у растений считается превращение L-цистеина в пируват с высвобождением сероводорода и аммония (рис. 1) [15]. Эта реакция катализируется L-цистеиндесульфгидразой (КФ 4.4.1.1), которая может быть локализована в цитоплазме, пластидах и митохондриях [7, 16]. Также возможно образование сероводорода из D-цистеина под действием находящейся в цитоплазме D-цистеиндесульфгидразы (КФ 4.4.1.15) [16, 17]. Кроме того, сероводород может синтезироваться путем восстановления сульфита с участием сульфитредуктазы (КФ 1.8.7.1) [7]. При этом в качестве восстановителя серы используется восстановленный ферредоксин.

Образование сероводорода у растений может происходить и с участием  $\beta$ -цианоаланин-синтазы (КФ 4.1.1.9) [8]. Этот митохондриальный фермент катализирует реакцию конденсации L-цистеина и цианида с выделением сероводорода [18]. Считается, что его основная функция связана с контролем

содержания токсичного  $\text{CN}^-$ . Цистеинсинтаза (КФ 2.5.1.47), локализованная в цитозоле, митохондриях и хлоропластах, также может вносить вклад в образование сероводорода (рис. 1). Она катализирует обратимую реакцию между L-цистеином и ацетатом с образованием O-ацетил-L-серина и  $\text{H}_2\text{S}$  [18, 19]. Наконец, сероводород может выделяться при разложении карбонилсульфида с помощью находящейся в хлоропластах и цитоплазме карбоангидразы (КФ 4.2.1.1) (рис. 1) [20].



**Рис. 1.** Пути синтеза сероводорода у растений (пояснения в тексте):

Ac – ацетат; CA – карбоангидраза; SR – сульфитредуктаза;  $\text{Fd}_{\text{red}}$  – ферредоксин восстановленный; CS – цистеинсинтаза; Pyr – пируват; L-cys, D-cys – L- и D-цистеин соотв.; L-, D-CDSH – L- и D-цистеиндесульфгидраза соотв., O-AS – O-ацетилсерин;  $\beta$ -CA –  $\beta$ -цианоаланин;  $\beta$ -CAS –  $\beta$ -цианоаланинсинтаза

[Fig 1. Ways of hydrogen sulfide synthesis in plants (explanation in the text).

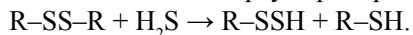
Ac - Acetate; CA - Carbonic anhydrase; SR - Sulfite reductase;  $\text{Fd}_{\text{red}}$  - Ferredoxin reduced; CS - Cysteine synthase; Pyr - Pyruvate; L-cys, D-cys - L- and D-cysteine, resp.; L-, D-CDSH - L- and D-cysteine desulphydrase, resp., O-AS - O-acetylserine;  $\beta$ -CA -  $\beta$ -cyanoalanine;  $\beta$ -CAS -  $\beta$ -cyanoalanine synthase]

Наряду с ферментативными системами синтеза сероводорода, в растениях присутствует энзим, обеспечивающий его деградацию, – O-ацетилсеринлиаза [21].

### Сигналинг с участием сероводорода в растительных клетках

Сероводород, как и другие молекулы-газотрансмиттеры, в растительных клетках не имеет специфических молекулярных рецепторов. Предполагает-

ся, что первичные молекулярные эффекты  $H_2S$  связаны с S-сульфгидратацией (персульфидированием) – превращением остатков цистеина  $-SH$  в  $-SSH$  [22]. Также возможно его взаимодействие с дисульфидами белков, при котором образуются восстановленный и персульфидированный остатки [23]:



Сульфгидратация относится к важным посттрансляционным модификациям белков. Наиболее распространёнными белками, состояние которых регулируется путем сульфгидратации, являются пероксиредоксины [23], которые, в свою очередь, относятся к ключевым участникам клеточной редокс-регуляции [24]. В то же время данные, полученные методами биоинформатики, указывают что персульфидированию может подвергаться до 5% протеома растительной клетки [25]. Среди персульфидированных белков могут быть участники гликолиза, цикла трикарбоновых кислот, цикла Кальвина, биосинтеза крахмала.

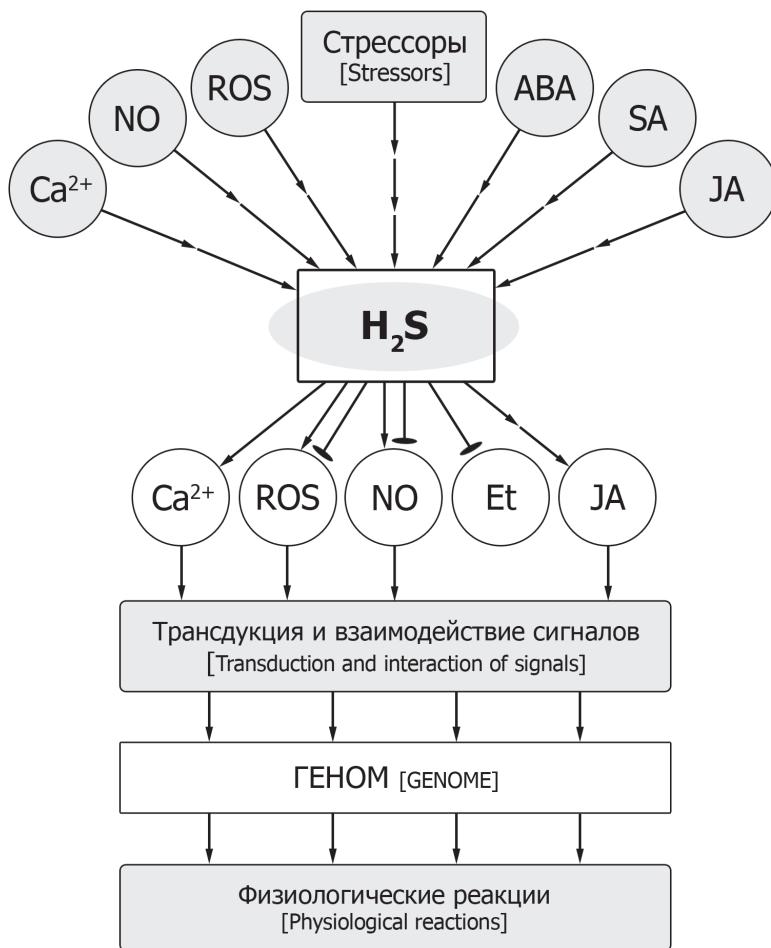
Однако сведений, которые бы позволяли связать процессы персульфидирования определенных белковых мишеней с сигнальными процессами, обеспечивающими изменение экспрессии конкретных генов, пока очень мало. Интересным примером может быть зависимый от сероводорода холодоиндуцированный синтез вторичного метаболита кукурбитацина у растений огурца [26]. Этот терпеноид повышает устойчивость растений к патогенам, в частности, к *Phytophthora melonis*. Показано, что его синтез связан с S-сульфгидратацией двух транскрипционных факторов, связывающихся с промотором гена синтазы кукурбитацина. Данный процесс, происходящий в клетках листьев огурца, может быть следствием вызываемого холодом (действием температуры  $4^{\circ}C$ ) усиления экспрессии генов различных молекулярных форм L- и D-дисульфгидраз и увеличения содержания сероводорода [26].

В целом же более или менее четкие представления о механизмах передачи клеточных сигналов с участием сероводорода еще не сформировались. Предполагается, что сероводород вовлекается в процессы редокс-регуляции, происходящие с участием АФК и  $NO$ , а также может влиять на кальциевый гомеостаз (рис. 2) [8].

Вероятно, во многих случаях АФК выступают в роли посредников в реализации сигнальных процессов, в которых задействован сероводород. Так, обработка проростков пшеницы ингибитором синтеза сероводорода аминоксикусной кислотой частично устраняла вызываемое осмотическим стрессом повышение содержания пероксида водорода и нивелировала эффект активации антиоксидантных ферментов [27]. Авторы полагают, что пероксид водорода в цепи сигналинга, индуцируемого обезвоживанием, находится ниже сероводорода.

АФК, в частности, пероксид водорода, могут быть посредниками и в реализации сигнальных эффектов экзогенного сероводорода. Так, вызываемое донором сероводорода гидросульфидом натрия повышение теплоустойчи-

ности клеток coleoptiles пшеницы, которому предшествовало транзитное усиление генерации АФК, устранялось под действием антиоксидантов бутилгидрокситолуола и диметилтиомочевина [28]. Ингибиторными методами показано, что экзогенный сероводород вызывает зависимое от НАДФН-оксидазы, но не от внеклеточной пероксидазы, усиление генерации клеточной поверхностью супероксидного анион-радикала и последующее его превращение в пероксид водорода с помощью супероксиддисмутазы (СОД) [29].



**Рис. 2.** Функциональное взаимодействие сероводорода с сигнальными посредниками и фитогормонами: ROS – активные формы кислорода; ABA – абсцизовая кислота; SA – салициловая кислота; JA – жасмоновая кислота; Et – этилен  
**[Fig. 2.** Functional interaction of hydrogen sulfide with signaling messengers and phytohormones.

ROS - Reactive oxygen species; ABA - Abscissic acid;  
 SA - Salicylic acid; JA - Jasmonic acid; Et - Ethylene]

В то же время пероксид водорода может индуцировать синтез сероводорода в клетках растений. Обработка семян ятрофы (*Jatropha curcas* L.) пероксидом водорода, активирующая их прорастание, вызывала повышение в проростках активности L-цистеиндесульфгидразы и содержания сероводорода [11]. У растений арабидопсиса также происходило усиление экспрессии L-/D-цистеиндесульфгидраз в ответ на обработку пероксидом водорода [13]. У мутантов *atrbohD*, *atrbohF*, *atrbohD/F* не проявлялось усиление образования сероводорода в условиях засухи [30]. При действии солевого стресса на растения бобов в них увеличивалось содержание как сероводорода, так и пероксида водорода. При этом антагонисты  $H_2S$  не влияли на эффект повышения количества пероксида водорода [31]. Авторы полагают, что сероводород в сигнальной цепи, индуцируемой солевым стрессом, находится ниже  $H_2O_2$ . Однако имеются и данные, указывающие на роль АФК в реализации эффектов сероводорода при солевом стрессе. Так, активация  $Na^+/H^+$ -антипортера у растений арабидопсиса, вызываемая донором сероводорода, подавлялась антиоксидантами и ингибиторами НАДФН-оксидазы [32].

В целом есть основания полагать, что пероксид водорода и сероводород находятся в сложном функциональном взаимодействии, при этом они могут усиливать синтез друг друга. С другой стороны, между сероводородом и АФК могут быть и антагонистические отношения. В частности, во многих работах показано индуцирование антиоксидантной системы экзогенным сероводородом [33, 34]. В связи с этим предполагается, что увеличение содержания восстановленного глутатиона, аскорбиновой кислоты и активности ряда антиоксидантных ферментов, вызываемое сероводородом, должно приводить к снижению содержания АФК и модификации АФК-сигналов [34]. Сообщается также о прямом взаимодействии  $H_2S$  с АФК, в том числе супероксидным и гидроксильным радикалами, пероксидом водорода [35]. Правда, существенность прямого вклада сероводорода в регуляцию содержания АФК остается сомнительной, поскольку его концентрация в клетках намного ниже, чем у других антиоксидантов [34]. Кроме, того, подчеркивается очень низкая скорость взаимодействия  $H_2S$  с окислителями.

Другим посредником, с которым сероводород находится в очень тесном функциональном взаимодействии, является оксид азота (NO) (см. рис. 2). Одним из таких механизмов является прямое взаимодействие молекул. Сероводород может реагировать с NO и пероксинитритом ( $ONOO^-$ ) [21, 36]. Следствием такого взаимодействия будет их взаимная нейтрализация и ослабление сигналов, а также появление нового соединения – нитрозотиола, который сам может обладать сигнальными свойствами [37].

Взаимодействие между  $H_2S$  и NO может обуславливаться и наличием у них общих сайтов связывания с белковыми мишенями. В первую очередь, речь идет о тиоловых группах. Оксид азота способен изменять состояние этих групп путем S-нитрозилирования, а сероводород – путем персульфидирования [22]. Одним из примеров белков, состояние которых регулируется

таким образом, является глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа, играющая ключевую роль в процессе гликолиза [38, 39]. Взаимодействие этого белка с сероводородом приводит к появлению у него способности транспортироваться из цитоплазмы в ядро и самому выступать в иной роли, влияя на состояние факторов регуляции транскрипции и экспрессию генов [22].

Еще одним и, пожалуй, наиболее изученным в физиологических экспериментах механизмом взаимодействия между сероводородом и оксидом азота является их влияние на синтез друг друга. В ряде работ сообщается о том, что физиологические эффекты сероводорода могут быть опосредованы оксидом азота и наоборот. Так, положительное влияние донора сероводорода NaHS на солеустойчивость растений люцерны и экспрессию генов антиоксидантных ферментов устранялось скавенджером оксида азота РТЮ (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) [40]. Повышение устойчивости проростков гороха к токсичному действию мышьяка обработкой гидросульфидом натрия было опосредовано увеличением содержания оксида азота [41]. Индуцирование гидросульфидом натрия теплоустойчивости проростков пшеницы сопровождалось транзиторным увеличением в них содержания пероксида водорода и оксида азота. При этом скавенджер пероксида водорода диметилтиомочевина и ингибитор НАДФН-оксидазы имидазол полностью устраняли влияние сероводорода на содержание NO, а антагонисты оксида азота слабо влияли на содержание  $H_2O_2$  [42]. По-видимому, в сигнальном пути сероводорода, индуцирующем развитие теплоустойчивости, оксид азота находится ниже пероксида водорода. Под влиянием донора сероводорода NaHS у растений томата уменьшались последствия окислительного стресса, вызываемого действием высокой (100 мМ) концентрации нитрата [43]. При этом донор  $H_2S$  вызывал повышение эндогенного содержания NO в корнях, которое ассоциировалось с увеличением активности нитратредуктазы, но не фермента, подобного NO-синтазе животных [43].

С другой стороны, в отдельных работах показаны эффекты повышения содержания сероводорода в тканях растений под влиянием экзогенного оксида азота. Например, при повышении теплоустойчивости проростков кукурузы, вызываемом действием донора NO нитропруссидом натрия (НПН), зафиксировано увеличение эндогенного содержания сероводорода [44]. Ингибиторы ферментов синтеза сероводорода устраняли этот эффект. В то же время донор  $H_2S$  GYY4137 (morpholin-4-ium-4-methoxyphenyl [morpholino] phosphinodithioate) усиливал положительное влияние НПН на теплоустойчивость проростков. Авторы полагают, что сероводород как сигнальный посредник расположен после оксида азота [44]. Следует отметить, что в некоторых случаях эффект увеличения содержания  $H_2S$  при обработке растений донором NO НПН может быть методическим артефактом, связанным с образованием цианида из НПН, который может индуцировать  $\beta$ -цианоаланинсинтазу, обезвреживающую  $SCN^-$  с использованием L-цистеина и образованием сероводорода [2].



Кальций, как известно, является универсальным вторичным мессенджером растительных клеток [45, 46]. Имеются сведения о его участии как в образовании сероводорода, так и в трансдукции сигналов  $H_2S$  в генетический аппарат (см. рис. 2). Так, экзогенный кальций в концентрациях, повышающих теплоустойчивость клеток суспензионной культуры табака, вызывал увеличение содержания сероводорода, связанное с ростом активности L-цистеиндесульфгидразы [47]. Активация L-цистеиндесульфгидразы в клетках суспензионной культуры табака в условиях теплового стресса угнеталась предобработкой хелатором внеклеточного кальция ЭГТА, что указывает на роль кальция в индуцируемом тепловым стрессом синтезе сероводорода [47]. Зависимым от кальция и кальмодулина оказалось и образование сероводорода в проростках арабидопсиса, вызываемое действием хрома ( $Cr^{6+}$ ) [48]. Показано, что кальций в комплексе с кальмодулином 2 взаимодействует с транскрипционным фактором TGA3, что необходимо для его связывания с промотором гена L-цистеиндесульфгидразы и усиления его экспрессии. Похожие механизмы усиления синтеза сероводорода в ответ на действие никеля, по-видимому, функционируют и в клетках корней и листьев *Cucurbita pepo* L. Индуцируемое  $Ni^{2+}$  повышение содержания сероводорода устранялось ЭГТА, блокатором потенциалзависимых кальциевых каналов верапамилем и антагонистом кальмодулина трифторперазиним [49].

Кальций задействован и в передаче сигналов  $H_2S$ . Так, обработка гидросульфидом натрия *Setaria italica* уменьшала проявление токсического влияния  $Cr^{6+}$  [50]. При этом экзогенный кальций вызывал усиление эффектов обработки растений сероводородом, а воздействие его хелатора, ЭГТА, наоборот, нивелировало проявление физиологического влияния сероводорода. Растения арабидопсиса, мутантные по гену L-цистеиндесульфгидразы, отличались слабым выходом кальция в цитозоль в ответ на действие засухи [51]. Авторами сделано заключение, что сероводород оказывает влияние на состояние кальциевых каналов. С этим предположением согласуются данные об угнетении различными антагонистами кальция влияния сероводорода на теплоустойчивость клеток coleoptилей пшеницы, генерацию АФК и активность антиоксидантных ферментов [28].

Сероводород взаимодействует и со сложной сетью гормонального сигналинга (см. рис. 2) [8, 12, 52, 53].

Получены экспериментальные данные, указывающие на роль АБК в синтезе сероводорода. Экзогенная АБК повышала содержание сероводорода у растений арабидопсиса [13]. Мутанты арабидопсиса по синтезу АБК отличались пониженным эндогенным содержанием сероводорода и низкой засухоустойчивостью [51]. С другой стороны, показана роль сероводорода как посредника в реализации эффектов АБК. Антагонисты сероводорода угнетали положительное влияние экзогенной АБК на функционирование аскорбат-глутатионового цикла у проростков пшеницы при осмотическом стрессе [53].



Есть сведения о том, что сероводород блокирует физиологические реакции, контролируемые этиленом, в частности, старение плодов. Предполагается, что он связывается с атомом меди, входящим в состав белка-рецептора этилена [12].

Сероводород, по-видимому, является положительным регулятором реакций, активируемых жасмонатами. Так, показано повышение эндогенного содержания сероводорода у растений арабидопсиса и проса под влиянием экзогенных жасмоновой кислоты (ЖАК) и метилжасмоната [54, 55]. Индуцируемое метилжасмонатом повышение устойчивости растений к токсическому действию кадмия было опосредовано сероводородом и устранялось обработкой растений ингибитором L-цистеиндисульфгидразы гидроксиламином [55]. С другой стороны, молекулярно-биологическими методами показано, что сероводород может активировать экспрессию гена, кодирующего белок-рецептор ЖАК COI1 и таким образом участвовать в регуляции жасмонатного сигналинга [9]. По-видимому, сероводород может индуцировать и синтез ЖАК. Так, воздействие на растения табака высокой температуры, вызывающее синтез никотина, сопровождалось быстрым усилением генерации  $H_2S$  и синтезом ЖАК. Подавление сигнала сероводорода действием его скавенджеров или ингибиторов L-цистеиндисульфгидразы снимало высокотемпературную индукцию синтеза ЖАК и никотина [52]. Авторы делают заключение, что в сигнальном пути, индуцирующем синтез никотина, сероводород находится выше ЖАК.

Еще одним стрессовым фитогормоном, в сигнальных эффектах которого задействован сероводород, является салициловая кислота. Индуцируемое экзогенной салициловой кислотой повышение теплоустойчивости проростков кукурузы сопровождалось активацией L-цистеиндисульфгидразы и увеличением содержания сероводорода [56]. Эффект индуцируемого салициловой кислотой повышения теплоустойчивости проростков и увеличения в них содержания  $H_2S$  устранялся действием скавенджера сероводорода гипотаурина и ингибитора его синтеза пропаргилглицина. С другой стороны, ингибитор синтеза салициловой кислоты паклобутразол не влиял на индуцированное донором сероводорода NaHS развитие теплоустойчивости проростков кукурузы, что позволяет сделать заключение о роли сероводорода как посредника в реализации эффектов салициловой кислоты, а не наоборот [56].

Недавно появились сведения об участии сероводорода в реализации стресс-протекторного действия на растения одного из наиболее распространенных полиаминов путресцина [57]. Полиамины в последнее время рассматриваются не столько в качестве стрессовых метаболитов, обладающих протекторными свойствами, сколько как физиологически активные соединения, индуцирующие многие компоненты сигнальных сетей и проявляющие активность, подобную стрессовым фитогормонам [58]. Показано, что при действии ультрафиолета (УФ) В у молодых растений ячменя повышалось содержание путресцина [57]. Их обработка путресцином уменьшала повреждения, вызываемые действием УФ-В. При этом действие как УФ-В, так и путресцина увеличивало содержание сероводорода в листьях. Стресс-

протекторное влияние путресцина, выражающееся в повышении активности антиоксидантных ферментов и уменьшении окислительных повреждений, устранялось действием скавенджера сероводорода гипотаурина [57].

В целом сероводород, по-видимому, вовлечен в сложную регуляторную сеть сигнальных и гормональных посредников. С такими представлениями хорошо согласуются многочисленные феноменологические данные об индуцировании сероводородом многих стресс-протекторных систем и его участии в формировании перекрестной устойчивости растений к действию стресс-факторов.

### **Сероводород и адаптивные реакции растений**

Увеличение эндогенного содержания сероводорода у растений в настоящее время обнаружено при стрессах различной природы. Так, при действии низкой температуры показано транзиторное повышение эндогенного содержания сероводорода и усиление экспрессии генов ключевых ферментов его синтеза – L-/D-цистеиндисульфидраз у растений арабидопсиса, винограда и огурца [26, 59, 60]. В отдельных работах показан эффект транзиторного увеличения содержания сероводорода в ответ на действие гипертермии [21, 52].

Установлена активация экспрессии генов L- и D-цистеиндисульфидразы у растений арабидопсиса при засухе, сопровождающаяся усилением образования сероводорода [61]. Повышение содержания  $H_2S$  в ответ на действие осмотического стресса обнаружено и у растений пшеницы [33].

При солевом стрессе также зафиксировано повышение содержания сероводорода у растений. Показано увеличение количества транскриптов L-цистеиндисульфидразы и содержания  $H_2S$  у люцерны и огурца при действии стрессовых концентраций NaCl [62, 63]. Активация L-/D-цистеиндисульфидраз и увеличение содержания  $H_2S$  оказались необходимы для индуцируемого солевым стрессом закрывания устьиц у растений бобов [31].

На ряде объектов изучено изменение содержания сероводорода в ответ на действие токсических доз тяжелых металлов и алюминия. У растений арабидопсиса оно увеличивалось под влиянием  $Cr^{6+}$  [48]. Подобный эффект при действии солей никеля обнаружен у растений цуккини [49]. Под влиянием токсических концентраций алюминия у растений сои повышалась активность L-/D-цистеиндисульфидраз и  $\beta$ -цианоаланинсинтазы, а также эндогенное содержание сероводорода [64].

Влияние сероводорода на функционирование стресс-протекторных систем растений обычно изучается с использованием его экзогенных доноров. Чаще всего в таком качестве используется гидросульфид натрия ( $NaHS$ ). Однако показано, что обработка растений этим соединением в достаточно высоких концентрациях вызывает существенное, но кратковременное повышение внутриклеточного содержания сероводорода [21]. Для использования в биомедицинских исследованиях были разработаны доноры с более «мягким» и пролонгированным действием, которые теперь используются и в физио-

логии растений. Одним из них является соединение, известное, как GYY4137 (morpholin-4-ium 4-methoxyphenyl(morpholino) phosphinodithionate) [65, 66]. Установлено, что обработка им растений арабидопсиса вызывала более длительное увеличение содержания  $H_2S$  в тканях по сравнению с действием гидросульфида натрия [67]. Тем не менее NaHS до сих пор остается наиболее популярным донором сероводорода в физиологических исследованиях [8, 68].

Под влиянием доноров сероводорода зарегистрировано повышение устойчивости растений различных таксономических групп к действию абиотических стрессоров самой разной природы: гипо- и гипертермии, засухи, засоления, ионов тяжелых металлов, УФ-В (таблица).

Исследовано функционирование ключевых стресс-протекторных систем при действии на растения доноров сероводорода в обычных условиях и на фоне стрессоров. Весьма подробно изучено влияние экзогенного сероводорода на функционирование антиоксидантной системы, которая относится к универсальным стресс-протекторным системам [24].

Так, у винограда в условиях гипотермии отмечалось повышение активности СОД при обработке NaHS [59]. Повышение устойчивости растений бермудской травы (*Cynodon dactylon* L.) к действию холода, вызываемое донором сероводорода, сопровождалось увеличением активности каталазы, гваяколпероксидазы и глутатионредуктазы [69]. Предобработка проростков пшеницы гидросульфидом натрия на фоне холодового закаливания способствовала повышению активности гваяколпероксидазы и каталазы, содержания сахаров и пролина [71], обладающих антиоксидантными свойствами [78, 79]. Также установлено, что под действием донора сероводорода при холодовом закаливании проростков пшеницы существенно повышалась активность фенилаланинаммонийлиазы [72] – фермента, который превращает L-фенилаланин в *транс*-коричную кислоту, являющуюся предшественником большинства вторичных метаболитов, и считается стартовым ферментом в сложных процессах синтеза флавоноидов [80]. При этом в проростках повышалось общее содержание флавоноидов и количество антоцианов, которые обладают очень высокой антиоксидантной активностью [81].

Индукция донором сероводорода теплоустойчивости колеоптилей пшеницы сопровождалась повышением активности ключевых антиоксидантных ферментов. Этот эффект угнетался различными антагонистами кальция и был зависимым от генерации АФК с участием НАДФН-оксидазы [28].

У обработанных гидросульфидом натрия этиолированных проростков пшеницы показано усиление экспрессии генов и повышение активности аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и монодегидроаскорбатредуктазы при осмотическом стрессе [27]. Ингибирование синтеза сероводорода в проростках пшеницы обработкой аминоксикусной кислотой устраняло вызываемое осмотическим стрессом повышение активности аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы и монодегидроаскорбатредуктазы [27].

**Индукция стресс-протекторных систем растений сероводородом**  
**[Induction of plant protective systems by hydrogen sulfide]**

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H <sub>2</sub> S (мМ) [H <sub>2</sub> S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
Гипотермия [Hypothermia]	<i>Vitis vinifera</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение холодоиндуцируемых окислительных повреждений, усиление экспрессии холодоустойчивых генов <i>VvICE1</i> и <i>VvCBF3</i> [Reduction of cold-induced oxidative damage; increased expression of cold-sensitive genes <i>VvICE1</i> and <i>VvCBF3</i> ]	[59]
	<i>Cucumis sativus</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение активности H <sup>+</sup> -АТФазы плазмалеммы при холодном стрессе [Increased activity of H <sup>+</sup> -ATPase in plasmalemma under cold stress]	[63]
	<i>Cynodon dactylon</i> L.	NaHS (0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes; increased plant survival after freezing]	[69, 70]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1; 0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, содержания пролина, сахаров и флавоноидов, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes and the content of proline and sugars; increased plant survival after freezing]	[71, 72]
	<i>Secale cereale</i> L.	NaHS (0,1; 0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, содержания пролина и сахаров, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes and the content of proline and sugars; increased plant survival after freezing]	[71]
Гипертермия [Hyperthermia]	<i>Zea mays</i> L.	GY4137 (0,1)	Уменьшение окислительных повреждений, вызываемых нагревом [Reduction of heat-induced oxidative damage]	[44]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение выживания отрезков coleoptилей, увеличение активности антиоксидантных ферментов [Increased survival of coleoptile segments, increased activity of antioxidant enzymes]	[28]

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H <sub>2</sub> S (мМ) [H <sub>2</sub> S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение вызываемых нагревом окислительных повреждений клеток [Reduction of heat-induced oxidative damage to cells]	[47]
Обезво- живание [Dehydration]	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Усиление прорастания семян в присутствии ПЭГ [Enhanced seed germination in PEG presence]	[73]
		NaHS (0,1; 0,5)	Усиление роста растений при почвенной засухе, повышение активности супероксиддисмутазы, содержания пролина и антоцианов [Enhanced plant growth during soil drought; increased superoxide dismutase activity and the content of proline and anthocyanins]	[74]
	<i>Spinacia oleracea</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение относительного содержания воды, снижение окислительных повреждений, повышение содержания глицин-бетаина, сахаров и полиаминов [Increase in relative water content; decrease in oxidative damage; increase in the content of glycine-betaine, sugars and polyamines]	[75]
Солевой стресс [Salt stress]	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов [Increased activity of antioxidant enzymes]	[13]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Усиление прорастания семян в присутствии NaCl [Enhanced seed germination in NaCl presence]	[76]
	<i>Medicago sativa</i> L.	NaHS (0,1)	Поддержание ионного гомеостаза [Maintaining ion homeostasis]	[40]
	<i>Vicia faba</i> L.	–	Участие эндогенного H <sub>2</sub> S в индуцируемом солевым стрессом закрывании устьиц [Participation of endogenous H <sub>2</sub> S in salt-induced stomata closure]	[31]
Ni <sup>2+</sup>	<i>Cucurbita pepo</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, усиление роста растений [Increased activity of antioxidant enzymes and enhanced plant growth]	[49]
Cr <sup>6+</sup>	<i>Zea mays</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, уменьшение окислительных повреждений [Increased activity of antioxidant enzymes and reduced oxidative damage]	[77]

Окончание таблицы [Table (end)]

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H <sub>2</sub> S (мМ) [H <sub>2</sub> S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение накопления ионов хрома в тканях [Reducing chromium ions accumulation in tissues]	[48]
Al <sup>3+</sup>	<i>Glycine max</i> L.	NaHS (0,025)	Снижение накопления ионов алюминия в тканях, смягчение ростингибирующего эффекта [Reducing accumulation of aluminium ions in tissues; mitigating growth-inhibiting effect]	[64]
УФ-В [UV-B]	<i>Hordeum vulgare</i> L.	NaHS (1,0)	Предотвращение окислительных повреждений, уменьшение выхода электролитов из тканей после стрессового воздействия [Prevention of oxidative damage; reduced release of electrolytes from tissues after stress exposure]	[57]

Обработка зеленых растений пшеницы раствором гидросульфида натрия перед почвенной засухой способствовала повышению активности СОД и предотвращала вызываемое стрессом снижение активности каталазы и гваяколпероксидазы в листьях [74]. Также под влиянием донора сероводорода при почвенной засухе в листьях растений пшеницы повышалось содержание низкомолекулярных протекторов – пролина и антоцианов [74].

Показано повышение активности пероксидазы, каталазы и глутатионредуктазы у растений бермудской травы при их обработке донором сероводорода NaHS, предшествовавшей осмотическому стрессу, вызываемому действием ПЭГ 6000. Такая обработка также стабилизировала пул восстановленного глутатиона [70]. Повышение содержания аскорбата и восстановленного глутатиона, а также увеличение соотношения GSH/GSSG под влиянием обработки растений донором сероводорода отмечались в условиях осмотического и солевого стрессов у растений земляники (*Fragaria × ananassa* cv. Camarosa) [68]. У растений *Spinacia oleracea* L. под влиянием донора сероводорода в условиях засухи происходило повышение содержания глицин-бетаина и трегалозы, обладающих осмопротекторными и антиоксидантными свойствами [75]. После возобновления полива в варианте с действием донора сероводорода также отмечалось повышение содержания полиаминов – путресцина и спермидина [75]. Полиамины могут оказывать прямое антиоксидантное и мембранопротекторное действие, а также рассматриваются в качестве регуляторов адаптивных процессов, связанных с изменением экспрессии ряда генов [58].

Обнаружена активация СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы донором сероводорода у растений пшеницы при солевом

стрессе [27, 82]. Обработка растений арабидопсиса NaHS вызывала повышение их выживания при продолжительном солевом стрессе и увеличение активности СОД, глутатиоредуктазы и неспецифической пероксидазы [13].

Усиление прорастания семян пшеницы, вызываемое донором  $H_2S$  на фоне токсического действия кадмия, сопровождалось повышением активности гваяколпероксидазы, аскорбатпероксидазы и каталазы [83]. Стресс-протекторное действие гидросульфида натрия на проростки кукурузы, подвергнутые действию  $Cr^{6+}$ , проявлялось в усилении активности СОД и пероксидаз, появлении их новых молекулярных форм, а также в стабилизации активности каталазы [77].

По-видимому, положительное влияние доноров сероводорода на устойчивость растений к стрессорам не исчерпывается активацией антиоксидантной и осмопротекторной систем. В экспериментах с растениями земляники показано индуцирование при обработке гидросульфидом натрия экспрессии генов БТШ 90, БТШ 80, БТШ 70, а также аквапоринов в корнях [68]. Такой эффект сопровождался повышением теплоустойчивости растений.

Еще одним физиологическим эффектом сероводорода, важным для устойчивости растений к засухе и засолению, является его влияние на состояние устьичного аппарата. Показано, что при действии осмотического стресса, индуцируемого ПЭГ, у растений арабидопсиса Col-0 устьичная апертура уменьшалась, в то время как у мутантов *des*, дефектных по генам ферментов синтеза сероводорода цистеиндесульфгидраз, она почти не изменялась [84]. Вызываемое солевым стрессом закрывание устьиц в листьях бобов устранялось скавенджером сероводорода гипотаурином и ингибиторами цистеиндесульфгидраз [31]. Воздействие 100 мкМ гидросульфидом натрия в течение 90 мин вызывало уменьшение апертуры устьиц у растений арабидопсиса [85]. Обработка эпидермиса листьев сладкого картофеля (*Ipomoea batatas* L.) 100 мкМ NaHS увеличивала относительное количество полностью закрытых устьиц [85]. В то же время в работах Lisjak et al. [67, 86] было показано увеличение устьичной апертуры у растений разных видов после 2,5-часовой обработки эпидермиса 100 и 200 мкМ NaHS на свету. Обнаружено, что при обработке отделенных листьев арабидопсиса органическим донором сероводорода GYY4137 в концентрации 100 мкМ через 90 мин происходило закрывание устьиц, а через 120 мин, наоборот, отмечалось увеличение апертуры с последующим уменьшением к 180 мин [87]. Таким образом, эффекты доноров сероводорода на состояние устьиц могут иметь сложную временную динамику.

Влияние сероводорода на устьичную апертуру, как и других индукторов закрывания устьиц, связано с изменением состояния ионных каналов, в частности, калиевых каналов ( $K^{+}_{out}$ ) замыкающих клеток. Установлено, что их открывание, обуславливающее выход калия из замыкающих клеток, происходит с участием АФК, генерируемых под влиянием НАДФН-оксидазы [88]. Другим посредником в реализации устьичных эффектов сероводорода



является кальций. В работе Honda et al. [87] показано, что обработка листьев арабидопсиса проницаемым для клеток хелатором кальция снимала вызываемое GYY4137 закрытие устьиц. Наши исследования показали, что в реализации действия сероводорода на состояние устьиц принимают участие различные пулы кальция. Вызываемое донором сероводорода уменьшение устьичной апертуры и относительного количества открытых устьиц почти полностью нивелировалось предобработкой листьев блокатором кальциевых каналов хлоридом лантана, хелатором внеклеточного кальция ЭГТА, ингибитором фосфолипазы С неомицином и антагонистом образования циклической аденозин-5'-дифосфатрибозы никотинамидом [89]. Также устьичный эффект донора  $H_2S$  частично устранялся антагонистом кальмодулина хлорпромазином. Нивелирование действия донора сероводорода на состояние устьичного аппарата листьев арабидопсиса отмечалось и при предварительной обработке листьев бутанолом-1 – ингибитором зависимого от фосфолипазы D образования фосфатидной кислоты [89]. Можно предположить, что в сложном пути действия сероводорода на состояние устьиц принимают участие два фермента липидного сигналинга – фосфолипазы (ФЛ) С и D. Какова конкретная роль продуктов реакций, катализируемых этими ферментами, в проявлении влияния сероводорода на состояние устьиц, пока не ясно. Возможно, что посредники, образующиеся под влиянием ФЛ С, участвуют в регуляции кальциевого гомеостаза. Фосфатидная кислота, которая образуется под влиянием ФЛ D, может активировать НАДФН-оксидазу, генерирующую сигнал АФК, по-видимому, также необходимый для проявления индуцированного сероводородом эффекта закрытия устьиц у растений арабидопсиса. Так, показано, что у мутантов арабидопсиса по двум формам НАДФН-оксидазы (*rbohD* и *rbohE*) не происходило закрытия устьиц в ответ на обработку NaHS [85].

В целом можно полагать, что действие сероводорода на состояние устьичного аппарата реализуется с участием цитозольного кальция, компонентов липидного сигналинга [89], АФК [85] и оксида азота [87]. По-видимому, эти посредники функционируют как взаимосвязанные элементы большой сигнальной сети, однако характер этих взаимосвязей во многом остается неясным.

Возможно, что участие в регуляции состояния устьиц является одной из причин положительного влияния экзогенного сероводорода на засухо- и солеустойчивость растений. В частности, есть данные о предотвращении обработкой донором сероводорода падения относительного содержания воды у растений в неблагоприятных условиях [75]. Следует, однако, отметить, что данные о механизмах влияния сероводорода на состояние устьиц были получены в основном в экспериментах с эпидермисом листьев либо с отделенными кусочками листьев, в связи с чем экстраполяция этих результатов на процессы регуляции водного обмена интактных растений в естественных условиях весьма дискуссионна.

### Заключение

Несмотря на то, что физиологические функции сероводорода изучены значительно меньше по сравнению с функциями таких сигнальных посредников, как ионы кальция, АФК и оксид азота, его роль в устойчивости растений к большинству известных стресс-факторов не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют обнаруженные эффекты увеличения эндогенного содержания сероводорода в клетках при действии стресс-факторов, блокирования многих адаптивных реакций при обработке растений его скавенджерами либо ингибиторами основных ферментов синтеза  $H_2S$  и многочисленные данные о повышении устойчивости растений действием его доноров. Первичные молекулярные эффекты сероводорода, по-видимому, обусловлены с S-сульфидратацией (персульфидированием) белковых мишеней. Связь этого эффекта с процессами передачи сигналов в генетический аппарат через сигнальные сети остается малоизученной. Однако накоплены многочисленные примеры опосредованности эффектов сероводорода путем изменения кальциевого гомеостаза, образования АФК и оксида азота (см. рис. 2). Правда, последовательность расположения этих посредников при формировании тех или иных адаптивных реакций растений во многих случаях остается неизвестной. Так, о неоднозначности связей между двумя ключевыми газотрансмиттерами – сероводородом и оксидом азота – свидетельствует остроумное название недавнего обзора Corpas et al. [90] «Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide ( $H_2S$ ) in plants: Which is first?». Показано, что эти газотрансмиттеры могут действовать на одни и те же белковые мишени, вызывая эффекты персульфидирования либо нитрозилирования [90]. В то же время NO и  $H_2S$  оказывают влияние и на внутриклеточное содержание друг друга. Результаты исследований свидетельствуют о том, что в зависимости от природы стресс-фактора и регулируемых процессов NO в сигнальных цепях может быть расположен как выше, так и ниже сероводорода [90]. Не менее сложным, по-видимому, может быть и функциональное взаимодействие сероводорода с другими посредниками. Так, активация синтеза сероводорода, связанная с усилением экспрессии гена L-цистеиндесульфгидразы, может быть индуцирована с помощью кальция и кальмодулина [48]. С другой стороны, кальций является посредником в трансдукции сигналов сероводорода [49]. Многие физиологические эффекты сероводорода опосредованы усилением генерации АФК растительными клетками, но и  $H_2S$  может выступать в роли посредника в реализации эффектов пероксида водорода [91].

Сероводород является участником трансдукции сигналов ключевых фитогормонов, задействованных в адаптивных процессах: АБК, ЖАК и салициловой кислоты [8, 9]. С другой стороны,  $H_2S$  может индуцировать синтез ЖАК [75] и активировать экспрессию гена *COI1*, кодирующего рецептор жасмоната [9].

Функциональное взаимодействие со многими сигнальными посредниками и фитогормонами, по-видимому, обуславливает участие сероводорода в

формировании перекрестной устойчивости растений к стрессорам различной природы [12]. Сероводород оказывает выраженное активирующее влияние на адаптивные процессы, обуславливающие неспецифическую устойчивость растений к стрессорам, в частности, на экспрессию генов антиоксидантных ферментов и на накопление полифункциональных низкомолекулярных соединений с защитными эффектами, например вторичных метаболитов. Эти эффекты сероводорода позволяют рассматривать его доноры в качестве соединений, перспективных для применения в растениеводстве [92]. Однако их использование пока ограничивается недостаточной изученностью механизмов действия сероводорода и отсутствием технологически «удобных» доноров. Наиболее популярный донор сероводорода NaHS, как уже отмечалось, быстро разлагается и вызывает резкое и кратковременное повышение содержания  $H_2S$  в клетках. В то же время органические доноры сероводорода, используемые в фармакологии, пока являются дорогими и малодоступными для применения в растениеводстве. Более успешным оказалось практическое применение сероводорода в технологии хранения сельскохозяйственной продукции. Так, использование NaHS при хранении плодов и ягод препятствует их созреванию и старению, способствует сохранению пула антиоксидантов, в частности, аскорбиновой кислоты, фенольных соединений, флавоноидов [12, 93]. Также сероводород может быть использован для продления жизни срезанных цветков [10]. В целом, несомненно, что дальнейшее изучение эффектов сероводорода позволит, с одной стороны, глубже понять механизмы адаптации и, вероятно, скорректировать представления о действии уже достаточно изученных стресс-протекторов, с другой – создать теоретические основы для новых подходов в агробиотехнологиях.

### *Литература*

1. He H., He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses // *Nitric Oxide*. 2014. Vol. 42. PP. 40–43. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011>
2. Yamasaki H., Cohen M.F. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies // *Nitric Oxide*. 2016. Vol. 55–56. PP. 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.04.002>
3. 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 // *Physiologia Plantarum*. 2019. <https://doi.org/10.1111/pp1.13002>
4. Сукманский О.И., Реутов В.П. Газотрансмиттеры: физиологическая роль и участие в патогенезе заболеваний // *Успехи физиологических наук*. 2016. Т. 47, № 3. С. 30–58.
5. Rennenberg H. The fate excess of sulfur in higher plants // *Annual Review of Plant Physiology*. 1984. Vol. 35. PP. 121–153.
6. Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed // *Physiological Reviews*. 2012. Vol. 92, № 2. PP. 791–896. <https://doi.org/10.1152/physrev.00017.2011>
7. Li Z.G. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants // *Russian J Plant Physiology*. 2013. Vol. 60, № 6. PP. 733–740. <https://doi.org/10.1134/S1021443713060058>

8. Li Z.-G., Min X., Zhou Z.-H. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, № 1621. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621>
9. Li H., Li M., Wei X., Zhang X., Xue R., Zhao Y., Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Molecular Genetics and Genomics*. 2017. Vol. 292, № 5. PP. 1091–1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
10. 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. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants // *Postharvest Biology and Technology*. 2011. Vol. 60, № 3. PP. 251–257. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
11. Li Z.-G., Gong M., Liu P. Hydrogen sulfide is a mediator in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-induced seed germination in *Jatropha curcas* // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012. Vol. 34, № 6. PP. 2207–2213. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1021-z>
12. Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. P. 1375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>
13. Shi H., Ye T., Han N., Bian H., Liu X., Chan Z. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis* // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2015. Vol. 57, № 7. PP. 628–640. <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
14. Banerjee A., Tripathi D.K., Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 132. PP. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028>
15. Romero L.C., García I., Gotor C. L-cysteine desulphydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol // *Plant Signaling & Behavior*. 2013. Vol. 8, № 5. PP. 4621–4634. <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
16. Riemenschneider A., Wegele R., Schmidt A., Papenbrock J. Isolation and characterization of a D-cysteine desulphydrase protein from *Arabidopsis thaliana* // *The FEBS Journal*. 2005. Vol. 272, № 5. PP. 1291–1304. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2005.04567.x>
17. Guo H., Xiao T., Zhou H., Xie Y., Shen W. Hydrogen sulfide: a versatile regulator of environmental stress in plants // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016. Vol. 38. P. 16. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x>
18. Li Z.G. Chapter thirteen – Analysis of some enzymes activities of hydrogen sulfide metabolism in plants // *Methods Enzymology*. 2015. Vol. 555. PP. 253–269. <https://doi.org/10.1016/bs.mie.2014.11.035>
19. Wirtz M., Hell R. Functional analysis of the cysteine synthase protein complex from plants: structural, biochemical and regulatory properties // *Journal of Plant Physiology*. 2006. Vol. 163, № 3. PP. 273–286. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.11.013>
20. Zhang H. Hydrogen Sulfide in Plant Biology // *Signaling and Communication in Plants*. Lamattina L and Garcia-Mata C., editors. Vol. Gasotransmitters in Plants. The Rise of a New Paradigm in Cell Signaling. Baluška F., series editor. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. PP. 23–51.
21. Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? // *Plant Cell & Environment*. 2013. Vol. 36, № 9. PP. 1607–1616. <https://doi.org/10.1111/pce.12073>
22. Hancock J.T. Hydrogen sulfide and environmental stresses // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 161. PP. 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.034>
23. Gruhlke M.C. Reactive Sulfur Species A New Player in Plant Physiology? // *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms* / eds Hasanuzzaman M. et al. John Wiley & Sons Ltd., 2019. Vol. 2. PP. 715–728.

24. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 5. С. 419–440.
25. Cuevasanata E., Lange M., Bonanata J., Coitino E.L., Ferrer-Sueta G., Filipovic M.R., Alvarez B. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide // The Journal of Biological Chemistry. 2015. Vol. 290, № 45. PP. 26866–26880. doi: 10.1074/jbc.M115.672816
26. Liu Z., Li Y., Cao C., Liang S., Ma Y., Liu X., Pei Y. The role of H<sub>2</sub>S in low temperature-induced cucurbitacin C increases in cucumber // Plant Molecular Biology. 2019. Vol. 99, № 6. PP. 535–544. <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00834-w>
27. Shan C., Zhang S., Ou X. The roles of H<sub>2</sub>S and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress // Protoplasma. 2018. Vol. 255, № 4. PP. 1257–1262. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1213-5>
28. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Участие ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором сероводорода // Прикладная биохимия и микробиология. 2017. Т. 53, № 5. С. 502–509.
29. Kolupaev Yu.E., Firsova E.N., Yastreba T.O. Induction of plant cells heat resistance by hydrogen sulfide donor is mediated by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generation with participation of NADPH oxidase and superoxide dismutase // The Ukrainian Biochemical Journal. 2017. Vol. 89, № 4. PP. 34–42. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj89.04.034>
30. Wang L., Hou Z., Hou L., Zhao F., Liu X. H<sub>2</sub>S induced by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mediates drought-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana* // Chinese Bulletin of Botany. 2012. Vol. 47, № 3. PP. 217–225.
31. Ma Y., Zhang W., Niu J., Ren Y., Zhang F. Hydrogen sulfide may function downstream of hydrogen peroxide in salt stress-induced stomatal closure in *Vicia faba* // Functional Plant Biology. 2019. Vol. 46, № 2. PP. 136–145. <https://doi.org/10.1071/FP18096>
32. Li Z.G., Yi X.Y., Li Y.T. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings // Biologia. 2014. Vol. 69, № 8. PP. 1001–1009. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0396-2>
33. Shan C.J., Zhang S.L., Li D.F., Zhao Y.Z., Tian X.L., Zhao X.L., Wu Y.X., Wei X.Y., Liu R.Q. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress // Acta Physiologiae Plantarum. 2011. Vol. 33. PP. 2533–2540. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0746-4>
34. Hancock J.T., Whiteman M. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee? // Plant Physiology and Biochemistry. 2014. Vol. 78. PP. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.012>
35. Li Q., Lancaster J.R. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology // Nitric Oxide. 2013. Vol. 35. PP. 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2013.07.001>
36. Carballal S., Trujillo M., Cuevasanta E., Bartsaghi S., Möller M.N., Folkes L.K., García-Bereguain M.A., Gutiérrez-Merino C., Wardman P., Denicola A., Radi R., Alvarez B. Reactivity of hydrogen sulfide with peroxynitrite and other oxidants of biological interest // Free Radical Biology and Medicine. 2011. Vol. 50, № 1. PP. 196–205. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2010.10.705>
37. Whiteman M., Li L., Kostetski I., Chu S.H., Siau J.L., Bhatia M., Moore P.K. Evidence for the formation of a novel nitrosothiol from the gaseous mediators nitric oxide and hydrogen sulphide // Biochemical and Biophysical Research Communications. 2006. Vol. 343, № 1. PP. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.02.154>
38. Hancock J.T., Henson D., Nyirenda M., Desikan R., Harrison J., Lewis M., Hughes J., Neill S.J. Proteomic identification of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase as an inhibitory target of hydrogen peroxide in *Arabidopsis* // Plant Physiology and Biochemistry. 2005. Vol. 43, № 9. PP. 828–835. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2005.07.012>

39. Aroca A., Schneider M., Scheibe R., Gotor C., Romero L.C. Hydrogen sulfide regulates the cytosolic/nuclear partitioning of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase by enhancing its nuclear localization // *Plant and Cell Physiology*. 2017. Vol. 58, № 6. PP. 983–992. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx056>
40. Wang Y., Li L., Cui W., Xu S., Shen W., Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway // *Plant and Soil*. 2012. Vol. 351, № 1–2. PP. 107–119. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0936-2>
41. Singh V.P., Singh S., Kumar J., Prasad S.M. Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: possible involvement of nitric oxide // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 181. PP. 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.015>
42. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Beschasniy S.P., Dmitriev A.P. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells // *Cytology and Genetics*. 2019. Vol. 53, № 5. PP. 392–406. DOI: 10.3103/S0095452719050098
43. Liang Y., Zheng P., Li S., Li K., Xu H. Nitrate reductase-dependent NO production is involved in H<sub>2</sub>S-induced nitrate stress tolerance in tomato via activation of antioxidant enzymes // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 229. PP. 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.044>
44. Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X., Shen Z.Z. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Plant, Cell & Environment*. 2013. Vol. 36. № 8. PP. 1564–1572. <https://doi.org/10.1111/pce.12092>
45. Kaur N., Gupta A.K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // *Current Science*. 2005. Vol. 88, № 11. PP. 1771–1780.
46. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species // *Cytology and Genetics*. 2015. Vol. 49, № 5. PP. 338–348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
47. Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B.Yu., Min X. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37 : 219. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z>
48. Fang H., Liu Z., Long Y., Liang Y., Jin Z., Zhang L., Liu D., Li H., Zhai J., Pei Y. The Ca<sup>2+</sup>/calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and H<sub>2</sub>S production to bolster Cr<sup>6+</sup> tolerance in *Arabidopsis* // *The Plant Journal*. 2017. Vol. 91, № 6. PP. 1038–1050. <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
49. Valivand M., Amooaghaie R., Ahadi A. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 158. PP. 40–50. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
50. Fang H.H., Pei Y.X., Tian B.H., Zhang L.P., Qiao Z.J., Liu Z.Q. Ca<sup>2+</sup> participates in H<sub>2</sub>S induced Cr<sup>6+</sup> tolerance in *Setaria italica* // *Chinese Journal of Cell Biology*. 2014. Vol. 36, № 6. PP. 758–765.
51. Jin Z., Xue S., Luo Y., Tian B., Fang H., Li H., Pei Y. Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 62. PP. 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.017>
52. Chen X., Chen Q., Zhang X., Li R., Jia Y., Ef A.A., Jia A., Hu L., Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016. Vol. 104. PP. 174–179. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033>



53. Shan C., Zhang S., Zhou Y. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress // *Cereal Research Communications*. 2017. Vol. 45, № 3. PP. 411–420. <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.021>
54. Shan C., Wang T., Zhou Y., Wang W. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* // *Biologia Plantarum*. 2018. Vol. 62, № 1. PP. 188–193. <https://doi.org/10.1007/s10535-017-0740-9>
55. Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet // *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 2017. Vol. 22. PP. 530–538. <http://dx.doi.org/10.2741/4500>
56. Li Z.-G., Xie L.-R., Li X.-J. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 177. PP. 121–127. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.018>
57. Li Q., Wang Z., Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H<sub>2</sub>S- and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-mediated signaling pathways // *Plant Cell Reports*. 2016. Vol. 35, № 5. PP. 1155–1168. <https://doi.org/10.1007/s00299-016-1952-8>
58. Pal M., Szalai G., Janda T. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling // *Plant Science*. 2015. Vol. 237. PP. 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.003>
59. Fu P.N., Wang W.J., Hou L.X., Liu X. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2013. Vol. 82, № 4. PP. 295–302. <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031>
60. Du X., Jin Z., Liu D., Yang G., Pei Y. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017. Vol. 120. PP. 112–119. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028>
61. Jin Z.P., Shen J.J., Qiao Z.J., Yang G.D., Wang R., Pei Y.X. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana* // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2011. Vol. 414, № 3. PP. 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090>
62. Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K<sup>+</sup> loss in seedlings of *Medicago sativa* // *Plant Science*. 2014. Vol. 225. PP. 117–129. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.006>
63. Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. Involvement of signalling molecules NO, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress // *Functional Plant Biology*. 2018. Vol. 45, № 4. PP. 428–439. <https://doi.org/10.1071/FP17095>
64. Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity // *Plant, Cell & Environment*. 2019. Vol. 42, № 8. PP. 2340–2356. <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
65. Li L., Whiteman M., Guan Y.Y., Neo K.L., Cheng Y., Lee S.W., Zhao Y., Baskar R., Tan C.H., Moore P.K. Characterization of a novel, water-soluble hydrogen sulfide-releasing molecule (GYY4137): new insights into the biology of hydrogen sulfide // *Circulation*. 2008. Vol. 117. PP. 2351–2360. <https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.107.753467>
66. Fox B., Schantz J.T., Haigh R., Wood M.E., Moore P.K., Viner N., Spencer J.P., Winyard P.G., Whiteman M. Inducible hydrogen sulfide synthesis in chondrocytes and mesenchymal progenitor cells: is H<sub>2</sub>S a novel cytoprotective mediator in the inflamed joint? // *Journal of Cellular and Molecular Medicine*. 2012. Vol. 16, № 4. PP. 896–910. <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2011.01357.x>
67. Lisjak M., Srivastava N., Teklic T., Civale L., Lewan-dowski K., Wilson I., Wood M.E., Whiteman M., Hancock J.T. A novel hydrogen sulphide donor causes stomatal opening



- and reduces nitric oxide accumulation // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. Vol. 48, № 12. PP. 931–935. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.016>
68. Christou A., Manganaris G.A., Papadopoulos I., Fotopoulos V. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways // *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64, № 7. PP. 1953–1966. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert055>
69. Shi H., Ye T., Chan Z. Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014. Vol. 74. PP. 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.001>
70. Shi H., Ye T., Chan Z. Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 71. PP. 226–234. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.021>
71. Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Стресс-протекторные реакции проростков пшеницы и ржи при индуцировании устойчивости к низким температурам донором сероводорода // *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 4. С. 277–285.
72. Kolupaev Yu.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Popov Yu.V., Ryabchun N.I. Phenylalanine ammonia-lyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor // *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2018. Vol. 90, № 6. PP. 12–20. <https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012>
73. Чжан Ш., Ван М.И., Ху Л.Я., Ван С.Ш., Ху К.Д., Бао Л.И., Ло И.П. Сероводород стимулирует прорастание семян пшеницы при осмотическом стрессе // *Физиология растений*. 2010. Т. 57, № 4. С. 571–579.
74. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе // *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 1. С. 26–34.
75. Chen J., Shang Y.T., Wang W.H., Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shanguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 1173. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173>
76. Ye S.C., Hu L.Y., Hu K.D., Li Y.-H., Yan H., Zhang XQ, Zhang H. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress // *Cereal Research Communications*. 2015. Vol. 43, № 2. PP. 213–224. <https://doi.org/10.1556/CRC.2014.0037>
77. Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H<sub>2</sub>S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms // *Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 219. PP. 71–80. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
78. Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 2. С. 186–192.
79. Шевякова Н.И., Бакулина Е.А., Кузнецов Вл.В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 5. С. 736–742.
80. Luo Z., Li D., Du R., Mou W. Hydrogen sulfide alleviates chilling injury of banana fruit by enhanced antioxidant system and proline content // *Scientia Horticulturae*. 2015. Vol. 183. PP. 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.021>
81. Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Research Communications*. 2013. Vol. 41. PP. 185–198. <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004>

82. da-Silva C.J., Modolo L.V. Hydrogen sulfide: a new endogenous player in an old mechanism of plant tolerance to high salinity // *Acta Botanica Brasilica*. 2018. Vol. 32. PP. 150–160. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0229>
83. Huang Z.-Q., Shao-Can Y.L., Hu L.-Y., Hu D. Hydrogen sulfide promotes wheat grain germination under cadmium stress // *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*. 2016. Vol. 86, № 4. PP. 887–895. <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0554-5>
84. Jin Z., Wang Z., Ma Q., Sun L., Zhang L., Liu Z., Liu D., Hao X., Pei Y. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana* // *Plant and Soil*. 2017. Vol. 419, № 1–2. PP. 141–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
85. Scuffi D., Nietzel T., Di Fino L.M., Meyer A.J., Lamattina L., Schwarzländer M., Laxalt A.M., García-Mata C. Hydrogen sulfide increases production of NADPH oxidase-dependent hydrogen peroxide and phospholipase D-derived phosphatidic acid in guard cell signaling // *Plant Physiology*. 2018. Vol. 176, № 3. PP. 2532–2542. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01636>
86. Lisjak M., Teklić T., Wilson I.D., Wood M.E., Whiteman M., Hancock J.T. Hydrogen sulfide effects on stomatal apertures // *Plant Signaling & Behavior*. 2011. Vol. 6, № 10. PP. 1444–1446. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17104>
87. Honda K., Yamada N., Yoshida R., Ihara H., Sawa T., Akaike T., Iwai S. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol*. 2015. Vol. 56, № 8. PP. 1481–1489. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069>
88. Wang L., Ma X., Che Y., Hou L., Liu X., Zhang W. Extracellular ATP mediates H<sub>2</sub>S-regulated stomatal movements and guard cell K<sup>+</sup> current in a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-dependent manner in *Arabidopsis* // *Science Bulletin*. 2015. Vol. 60, № 4. PP. 419–427. <https://doi.org/10.1007/s11434-014-0659-x>
89. Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E., Havva E.N., Shkliarevskiy M.A., Dmitriev A.P. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana* // *Cytology and Genetics*. 2019. Vol. 53, № 2. PP. 99–105. <https://doi.org/10.3103/S0095452719020099>
90. Corpas F.J., González-Gordo S., Canas A., Palma J.M. Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) in plants: Which is first? // *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 70, № 17. PP. 4391–4404. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz031>
91. Li Z.G., Luo L.J., Sun Y.F. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62, № 4. PP. 507–514. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030127>
92. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Yastreb T.O. Induction of wheat plant resistance to stressors by donors of nitric oxide and hydrogen sulfide // *Wheat Production in Changing Environments*, eds. Hasanuzzaman M. et al. Singapore : Springer Nature Pte Ltd., 2019. PP. 521–556. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7\\_21](https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_21)
93. Aghdam M.S., Mahmoudi R., Razavi F., Rabiei V., Soleimani A. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H<sub>2</sub>S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 238. PP. 264–271. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063>

Поступила в редакцию 27.09.2019 г.;  
принята 13.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

*Авторский коллектив:*

**Колупаев Юрий Евгеньевич** – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений Харьковского национального аграрного университета им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: [plant.biology.knau@gmail.com](mailto:plant.biology.knau@gmail.com)

**Ястреб Татьяна Олеговна** – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений Харьковского национального аграрного университета им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

E-mail: [plant.biology.knau@gmail.com](mailto:plant.biology.knau@gmail.com)

**For citation:** Kolupaev YuE, Yastreb TO. Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:158-190. doi: 10.17223/19988591/47/8 In Russian, English Summary

**Yuriy E. Kolupaev, Tetiana O. Yastreb**

*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, Kharkiv, Ukraine*

### Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors

Hydrogen sulfide ( $H_2S$ ) is one of the key gasotransmitters in plant and animal cells. The term “hydrogen sulfide” means not only  $H_2S$  as a dissolved gaseous compound, but also the  $HS^-$  anion, into which, under physiologically normal conditions, about 80% of molecular hydrogen sulfide is converted. One of the most notable hydrogen sulfide physiological effects is the activation of adaptive plant responses. However, the activation mechanisms of plant stress-protective systems under the  $H_2S$  influence, direct targets of its action, signaling and hormonal mediators providing physiological effects, remain poorly understood. Analysis and systematization of information on hydrogen sulfide synthesis, signaling, and activation of adaptive reactions with its participation became the aim of this review.

*Hydrogen sulfide synthesis.* To date, it has been found that in plants hydrogen sulfide can be synthesized using six enzymes (See Fig. 1). Conversion of L-cysteine to pyruvate catalyzed by L-cysteine desulfhydrase with release of hydrogen sulfide and ammonium is considered as one of the main ways of synthesizing  $H_2S$  in plants. It is also possible to form hydrogen sulfide from D-cysteine under the action of D-cysteine desulfhydrase. Hydrogen sulfide can also be synthesized by sulfite reduction with the participation of sulfite reductase. Formation of hydrogen sulfide in plants involving  $\beta$ -cyanoalanine synthase, cysteine synthase and carbonic anhydrase is also expected.

*Hydrogen sulfide signaling.* Hydrogen sulfide does not have specific molecular receptors. It is assumed that primary molecular effects of  $H_2S$  are associated with S-sulphydration (persulfidation) – conversion of  $-SH$  cysteine residues to  $-SSH$ . The most common proteins whose state is regulated by sulphydration are peroxiredoxins, which, in turn, are among the key participants in cellular redox regulation. Hydrogen sulfide is also involved in processes of redox regulation occurring with participation of reactive oxygen species (ROS) and nitric oxide (NO), and can affect cell calcium homeostasis (See Fig. 2). In this case, however, the sequence of arrangement of these intermediaries in formation of various adaptive reactions of plants in many cases remains unknown. There is evidence of an increase in the ROS content in plant cells under the influence of hydrogen sulfide, due, primarily, to the activation of NADPH oxidase. At the same time, synthesis of hydrogen sulfide can be induced by an action of hydrogen peroxide on plant objects. Hydrogen sulfide can directly and indirectly influence activity and expression of antioxidant enzyme genes, which also affects cell redox homeostasis.

It was shown that hydrogen sulfide and nitric oxide can act on the same protein targets, causing effects of persulfidation or nitrosylation. Moreover, NO and H<sub>2</sub>S also affect the intracellular content of each other. Hydrogen sulfide is in a rather complex functional interaction with calcium ions. Activation of hydrogen sulfide synthesis associated with increased expression of L-cysteine desulfhydrase gene can be induced with calcium and calmodulin. On the other hand, hydrogen sulfide can cause an opening of calcium channels of plant cells.

Hydrogen sulfide interacts with a complex network of hormonal signaling too (See Fig. 2). In particular, its synthesis can be induced by abscisic acid (ABA). On the other hand, H<sub>2</sub>S can mediate physiological effects of ABA. Hydrogen sulfide can activate synthesis of jasmonic acid in plants. Also, H<sub>2</sub>S is involved in plant adaptive reactions induction under influence of salicylic acid and polyamines. In general, hydrogen sulfide is involved in a complex regulatory network of signaling and hormonal mediators.

*Participation in plant adaptation.* In response to the impact of many stressors (high and low temperatures, dehydration, salinization), the content of endogenous hydrogen sulfide in plants increases. Moreover, mutants defective in the hydrogen sulfide synthesis were not resistant to action of these stress factors. Plant treatment with hydrogen sulfide donors (in particular, sodium hydrosulfide NaHS) increases resistance of plants to stress temperatures, drought, salt stress, action of heavy metals, UV-B and other factors (See Table). Hydrogen sulfide has a pronounced activating effect on expression of antioxidant enzyme genes, accumulation of polyfunctional low-molecular-weight protective compounds, in particular proline and sugars. Of particular importance for plant adaptation is the accumulation under the influence of hydrogen sulfide of a wide range of secondary metabolites, including phenolic compounds and flavonoids, which have a pronounced antioxidant effect. Hydrogen sulfide is also involved in regulation of plant stomatal reactions. Dependence of the stomata closing process under osmotic and salt stress on the activity of cysteine desulfhydrase and H<sub>2</sub>S synthesis was shown. The effect of hydrogen sulfide on stomatal aperture, as well as other stomata closing inducers, is associated with a change in the ion channels state, in particular, potassium channels (K<sup>+</sup><sub>out</sub>) of guard cells. ROS, calcium ions and, possibly, components of lipid signaling are involved in the implementation of these effects of hydrogen sulfide.

Hydrogen sulfide donors can be used not only to induce adaptive reactions of plants, but also in storage technology for agricultural products. The use of NaHS during storage of fruit and berries prevents their ripening and aging, contributes to the preservation of a pool of antioxidants, in particular, ascorbic acid, phenolic compounds and flavonoids. Also, hydrogen sulfide can be used to extend the life of cut flowers. A further study of stress-protective effects of hydrogen sulfide will allow, on the one hand, to more deeply understand the adaptation mechanisms, and, on the other hand, to create theoretical foundations for new approaches in agrobiotechnology.

*The paper contains 2 Figures, 1 Table and 93 References.*

**Key words:** hydrogen sulfide; reactive oxygen species; calcium; nitric oxide; phytohormones; antioxidant system; resistance.

*The authors declare no conflict of interest.*

## References

1. He H, He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses. *Nitric Oxide*. 2014;42:40-43. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011>
2. Yamasaki H, Cohen MF. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies. *Nitric Oxide*. 2016;55-56:91-100. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.04.002>

3. Singh S, Kumar V, Kapoor D, Kumar S, Singh S, Dhanjal DS, Datta S, Samuel J, Dey P, Wang S, Prasad R, Singh J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals coordination for plant growth under stress conditions. *Physiologia Plantarum*. 2019. doi: <https://doi.org/10.1111/ppl.13002>
4. Sukmanskiy OI, Reutov VP. Gasotransmitters: Physiological role and involvement in the pathogenesis of the diseases. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*. 2016;47(3):30-58. In Russian
5. Rennenberg H. The fate excess of sulfur in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 1984;35:121-153.
6. Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed. *Physiological Reviews*. 2012;92(2):791-896. doi: <https://doi.org/10.1152/physrev.00017.2011>
7. Li ZG. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants. *Russian J Plant Physiology*. 2013;60(6):733-740. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443713060058>
8. Li ZG, Min X, Zhou ZH. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1621. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621>
9. Li H, Li M, Wei X, Zhang X, Xue R, Zhao Y, Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Molecular Genetics and Genomics*. 2017;292(5):1091-1110. doi: <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
10. Zhang H, Hu SL, Zhang ZJ, Hu LY, Jiang CX, Wei ZJ, Liu J, Wang HL, Jiang ST. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharvest Biology and Technology*. 2011;60(3):251-257. doi: <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
11. Li ZG, Gong M, Liu P. Hydrogen sulfide is a mediator in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-induced seed germination in *Jatropha curcas*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34(6):2207-2213. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1021-z>
12. Ziogas V, Molassiotis A, Fotopoulos V, Tanou G. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:1375. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>
13. Shi H, Ye T, Han N, Bian H, Liu X, Chan Z. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis*. *J of Integrative Plant Biology*. 2015;57(7):628-640. doi: <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
14. Banerjee A, Tripathi DK, Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;132:46-53. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028>
15. Romero LC, Garcia I, Gotor C. L-cysteine desulphydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol. *Plant Signaling & Behavior*. 2013;8(5):4621-4634. doi: <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
16. Riemenschneider A, Wegele R, Schmidt A, Papenbrock J. Isolation and characterization of a D-cysteine desulphydrase protein from *Arabidopsis thaliana*. *The FEBS J*. 2005;272(5):1291-1304. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2005.04567.x>
17. Guo H, Xiao T, Zhou H, Xie Y, Shen W. Hydrogen sulfide: A versatile regulator of environmental stress in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38:16. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x>
18. Li ZG. Chapter thirteen – Analysis of some enzymes activities of hydrogen sulfide metabolism in plants. *Methods Enzymology*. 2015;555:253-269. doi: <https://doi.org/10.1016/bs.mie.2014.11.035>
19. Wirtz M, Hell R. Functional analysis of the cysteine synthase protein complex from plants: structural, biochemical and regulatory properties. *J Plant Physiology*. 2006;163(3):273-286. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.11.013>
20. Zhang H. Hydrogen sulfide in plant biology. In: *Signaling and Communication in Plants*. Lamattina L and Garcia-Mata C editors. Vol. *Gasotransmitters in Plants. The Rise of a New*

- Paradigm in Cell Signaling*. Baluška F, series editor. Switzerland: Springer International Publishing; 2016. pp. 23-51. doi: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-40713-5\\_](https://doi.org/10.1007/978-3-319-40713-5_)
21. Lisjak M, Teklic T, Wilson ID, Whiteman M, Hancock JT. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell & Environment*. 2013;36(9):1607-1616. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12073>
  22. Hancock JT. Hydrogen sulfide and environmental stresses. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;161:5056. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.034>
  23. Gruhlike MC. Reactive sulfur species a new player in plant physiology? In: *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms*. Vol. 2. Hasanuzzaman M, Fotopoulos V, Nahar K and Fujita M, editors. John Wiley & Sons Ltd.; 2019. pp. 715-728.
  24. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Kabashnikova LF. Antioxidative system of plants: Cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (Review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):441-459. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>
  25. Cuevasanata E, Lange M, Bonanata J, Coitino EL, Ferrer-Sueta G, Filipovic MR, Alvarez B. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide. *The J Biological Chemistry*. 2015;290(45):26866-26880. doi: <http://www.jbc.org/cgi/doi/10.1074/jbc.M115.672816>
  26. Liu Z, Li Y, Cao C, Liang S, Ma Y, Liu X, Pei Y. The role of H<sub>2</sub>S in low temperature-induced cucurbitacin C increases in cucumber. *Plant Molecular Biology*. 2019;99(6):535-544. doi: <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00834-w>
  27. Shan C, Zhang S, Ou X. The roles of H<sub>2</sub>S and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress. *Protoplasma*. 2018;255(4):1257-1262. doi: <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1213-5>
  28. Kolupaev YuE, Firsova EN, Yastreb TO, Lugovaya AA. The participation of calcium ions and reactive oxygen species in the induction of antioxidant enzymes and heat resistance in plant cells by hydrogen sulfide donor. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2017;53(5):573-579. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683817050088>
  29. Kolupaev Yu, Firsova EN, Yastreb TO. Induction of plant cells heat resistance by hydrogen sulfide donor is mediated by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generation with participation of NADPH oxidase and superoxide dismutase. *The Ukrainian Biochemical J*. 2017;89(4):34-42. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj89.04.034>
  30. Wang L, Hou Z, Hou L, Zhao F, Liu X. H<sub>2</sub>S induced by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mediates drought-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Bulletin of Botany*. 2012;47(3):217-225.
  31. Ma Y, Zhang W, Niu J, Ren Y, Zhang F. Hydrogen sulfide may function downstream of hydrogen peroxide in salt stress-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Functional Plant Biology*. 2019;46(2):136-145. doi: <https://doi.org/10.1071/FP18096>
  32. Li ZG, Yi XY, Li YT. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings. *Biologia*. 2014;69(8):1001-1009. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0396-2>
  33. Shan CJ, Zhang SL, Li DF, Zhao YZ, Tian XL, Zhao XL, Wu YX, Wei XY, Liu RQ. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2011;33:2533-2540. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0746-4>
  34. Hancock JT, Whiteman M. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee? *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014;78:37-42. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.012>
  35. Li Q, Lancaster JR. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology. *Nitric Oxide*. 2013;35:21-34. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2013.07.001>
  36. Carballal S, Trujillo M, Cuevasanta E, Bartsaghi S, Möller MN, Folkes LK, García-Bereguiaín MA, Gutiérrez-Merino C, Wardman P, Denicola A, Radi R, Alvarez B.



- Reactivity of hydrogen sulfide with peroxynitrite and other oxidants of biological interest. *Free Radical Biology and Medicine*. 2011;50(1):196-205. doi: <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2010.10.705>
37. Whiteman M, Li L, Kostetski I, Chu SH, Siau JL, Bhatia M, Moore PK. Evidence for the formation of a novel nitrosothiol from the gaseous mediators nitric oxide and hydrogen sulphide. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2006;343(1):303-310. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.02.154>
  38. Hancock JT, Henson D, Nyirenda M, Desikan R, Harrison J, Lewis M, Hughes J, Neill SJ. Proteomic identification of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase as an inhibitory target of hydrogen peroxide in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2005;43(9):828-835. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2005.07.012>
  39. Aroca A, Schneider M, Scheibe R, Gotor C, Romero LC. Hydrogen sulfide regulates the cytosolic/nuclear partitioning of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase by enhancing its nuclear localization. *Plant and Cell Physiology*. 2017;58(6):983-992. doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx056>
  40. Wang Y, Li L, Cui W, Xu S, Shen W, Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant and Soil*. 2012;351(1-2):107-119. doi: <https://doi.org/10.1007/s1104-011-0936-2>
  41. Singh VP, Singh S, Kumar J, Prasad SM. Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: Possible involvement of nitric oxide. *J Plant Physiology*. 2015;181:20-29. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.015>
  42. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Beschasny SP, Dmitriev AP. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. *Cytology and Genetics*. 2019;53(5):392-406. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452719050098>
  43. Liang Y, Zheng P, Li S, Li K, Xu H. Nitrate reductase-dependent NO production is involved in H<sub>2</sub>S-induced nitrate stress tolerance in tomato via activation of antioxidant enzymes. *Scientia Horticulturae*. 2018;229:207-214. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.044>
  44. Li ZG, Yang SZ, Long WB, Yang GX, Shen ZZ. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 2013;36(8):1564-1572. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12092>
  45. Kaur N, Gupta AK. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. *Current Science*. 2005;88(11):1771-1780.
  46. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Dmitriev AP. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: Calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytology and Genetics*. 2015;49(5):338-348. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
  47. Li ZG, Long WB, Yang SZ, Wang YC, Tang JH, Wen L, Zhu BYu, Min X. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015;37: 219. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z>
  48. Fang H, Liu Z, Long Y, Liang Y, Jin Z, Zhang L, Liu D, Li H, Zhai J, Pei Y. The Ca<sup>2+</sup>/calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and H<sub>2</sub>S production to bolster Cr<sup>6+</sup> tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant J*. 2017;91(6):1038-1050. doi: <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
  49. Valivand M, Amooaghaie R, Ahadi A. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;158:40-50. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
  50. Fang HH, Pei YX, Tian BH, Zhang LP, Qiao ZJ, Liu ZQ. Ca<sup>2+</sup> participates in H<sub>2</sub>S induced Cr<sup>6+</sup> tolerance in *Setaria italica*. *Chinese J Cell Biology*. 2014;36(6):758-765.



51. Jin Z, Xue S, Luo Y, Tian B, Fang H, Li H, Pei Y. Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;62:41-46. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.017>
52. Chen X, Chen Q, Zhang X, Li R, Jia Y, EfAA, Jia A, Hu L, Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016;104:174-179. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033>
53. Shan C, Zhang S, Zhou Y. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Cereal Research Communications*. 2017;45(3):411-420. doi: <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.021>
54. Shan C, Wang T, Zhou Y, Wang W. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Biologia Plantarum*. 2018;62(1):188-193. doi: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10535-017-0740-9>
55. Tian B, Zhang Y, Jin Z, Liu Z, Pei Y. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 2017;22:530-538. doi: <http://dx.doi.org/10.2741/4500>
56. Li ZG, Xie LR, Li XJ. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J Plant Physiology*. 2015;177:121-127. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.018>
57. Li Q, Wang Z, Zhao Y, Zhang X, Zhang S, Bo L, Wang Y, Ding Y, An L. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H<sub>2</sub>S- and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-mediated signaling pathways. *Plant Cell Reports*. 2016;35(5):1155-1168. doi: <https://doi.org/10.1007/s00299-016-1952-8>
58. Pal M, Szalai G, Janda T. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Science*. 2015;237:16-23. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.003>
59. Fu PN, Wang WJ, Hou LX, Liu X. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2013;82(4):295-302. doi: <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031>
60. Du X, Jin Z, Liu D, Yang G, Pei Y. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017;120:112-119. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028>
61. Jin ZP, Shen JJ, Qiao ZJ, Yang GD, Wang R, Pei YX. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2011;414(3):481-486. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090>
62. Lai DW, Mao Y, Zhou H, Li F, Wu M, Zhang J, He Z, Cui W, Xie Y. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K<sup>+</sup> loss in seedlings of *Medicago sativa*. *Plant Science*. 2014;225:117-129. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.006>
63. Janicka M, Reda M, Czyżewska K, Kabala K. Involvement of signalling molecules NO, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Functional Plant Biology*. 2018;45(4):428-439. doi: <https://doi.org/10.1071/FP17095>
64. Wang H, Ji F, Zhang Y, Hou J, Liu W, Huang J, Liang W. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant, Cell & Environment*. 2019;42(8):2340-2356. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
65. Li L, Whiteman M, Guan YY, Neo KL, Cheng Y, Lee SW, Zhao Y, Baskar R, Tan CH, Moore PK. Characterization of a novel, water-soluble hydrogen sulfide-releasing molecule (GYY4137): New insights into the biology of hydrogen sulfide. *Circulation*. 2008;117:2351-2360. doi: <https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.107.753467>

66. Fox B, Schantz JT, Haigh R, Wood ME, Moore PK, Viner N, Spencer JP, Winyard PG, Whiteman M. Inducible hydrogen sulfide synthesis in chondrocytes and mesenchymal progenitor cells: Is H<sub>2</sub>S a novel cytoprotective mediator in the inflamed joint? *J Cellular and Molecular Medicine*. 2012;16(4):896–910. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2011.01357.x>
67. Lisjak M, Srivastava N, Teklic T, Civalo L, Lewan-dowski K, Wilson I, Wood ME, Whiteman M, Hancock JT. A novel hydrogen sulphide donor causes stomatal opening and reduces nitric oxide accumulation. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(12):931–935. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.016>
68. Christou A, Manganaris GA, Papadopoulos I, Fotopoulos V. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways. *J Experimental Botany*. 2013;64(7):1953–1966. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert055>
69. Shi H, Ye T, Chan Z. Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014(7):4 99–107. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.001>
70. Shi H, Ye T, Chan Z. Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;71:226–234. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.021>
71. Kolupaev YuE, Horielova EI, Yastreb TO, Ryabchun NI, Kirichenko VV. Stress-protective responses of wheat and rye seedlings whose chilling resistance was induced with a donor of hydrogen sulfide. *Russian J Plant Physiology*. 2019;66(4):540–547. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443719040058>
72. Kolupaev YuE, Horielova EI, Yastreb TO, Popov YuV, Ryabchun NI. Phenylalanine ammonialyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor. *The Ukrainian Biochemical J*. 2018;90(6):12–20. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012>
73. Zhang H, Wang MJ, Hu LY, Wang SH, Hu KD, Bao LJ, Luo JP. Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination under osmotic stress. *Russian J Plant Physiology*. 2010;57(4):532–539. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443710040114>
74. Kolupaev YuE, Firsova EN, Yastreb TO, Ryabchun NI, Kirichenko VV. Effect of hydrogen sulfide donor on antioxidant state of wheat plants and their resistance to soil drought. *Russian J Plant Physiology*. 2019;66(1):59–66. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443719010084>
75. Chen J, Shang YT, Wang WH, Chen XY, He EM, Zheng HL, Shangguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. *Frontiers in Plant Science*. 2016. 7:1173. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173>
76. Ye SC, Hu LY, Hu KD, Li YH, Yan H, Zhang XQ, Zhang H. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress. *Cereal Research Communications*. 2015;43(2):213–224. doi: <https://doi.org/10.1556/CRC.2014.0037>
77. Kharbech O, Houmani H, Chaoui A, Corpas FJ. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H<sub>2</sub>S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms. *J Plant Physiology*. 2017;219:71–80. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
78. Sin'kevich MS, Deryabin AN, Trunova TI. Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(2):168–174. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443709020046>
79. Shevyakova NI, Bakulina EA, Kuznetsov VIV. Proline antioxidant role in the common ice plant subjected to salinity and paraquat treatment inducing oxidative stress. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(5):663–669. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443709050124>

80. Luo Z, Li D, Du R, Mou W. Hydrogen sulfide alleviates chilling injury of banana fruit by enhanced antioxidant system and proline content. *Scientia Horticulturae*. 2015;183:144-151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.021>
81. Khlestkina EK. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Research Communications*. 2013;41:185-198. doi: <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004>
82. da-Silva CJ, Modolo LV. Hydrogen sulfide: a new endogenous player in an old mechanism of plant tolerance to high salinity. *Acta Botanica Brasilica*. 2018;32:150-160. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0229>
83. Huang ZQ, Shao-Can YL, Hu LY, Hu D. Hydrogen sulfide promotes wheat grain germination under cadmium stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*. 2016;86(4):887-895. doi: <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0554-5>
84. Jin Z, Wang Z, Ma Q, Sun L, Zhang L, Liu Z, Liu D, Hao X, Pei Y. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*. 2017;419(1-2):141-152. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
85. Scuffi D, Nietzel T, Di Fino LM, Meyer AJ, Lamattina L, Schwarzländer M, Laxalt AM, García-Mata C. Hydrogen sulfide increases production of NADPH oxidase-dependent hydrogen peroxide and phospholipase D-derived phosphatidic acid in guard cell signaling. *Plant Physiology*. 2018;176(3):2532-2542. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01636>
86. Lisjak M, Teklić T, Wilson ID, Wood ME, Whiteman M., Hancock JT. Hydrogen sulfide effects on stomatal apertures. *Plant Signaling & Behavior*. 2011;6(10):1444-1446. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17104>
87. Honda K, Yamada N, Yoshida R, Ihara H, Sawa T, Akaike T, Iwai S. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*. 2015;56(8):1481-1489. doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069>
88. Wang L, Ma X, Che Y, Hou L, Liu X, Zhang W. Extracellular ATP mediates H<sub>2</sub>S-regulated stomatal movements and guard cell K<sup>+</sup> current in a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-dependent manner in *Arabidopsis*. *Science Bulletin*. 2015;60(4):419-427. doi: <https://doi.org/10.1007/s11434-014-0659-x>
89. Yastreb TO, Kolupaev YuE, Havva EN, Shkliarevskiy MA, Dmitriev AP. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana*. *Cytology and Genetics*. 2019;53(2):99-105. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452719020099>
90. Corpas FJ, González-Gordo S, Canas A, Palma JM. Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) in plants: Which is first? *J Experimental Botany*. 2019;70(17):4391-4404. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz031>
91. Li ZG, Luo LJ, Sun YF. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings. *Russian J Plant Physiology*. 2015;62(4):507-514. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443715030127>
92. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Yastreb TO. Induction of wheat plant resistance to stressors by donors of nitric oxide and hydrogen sulfide. In: *Wheat Production in Changing Environments*. Hasanuzzaman M, Nahar K and Hossain A, editors. Singapore: Springer Nature Pte Ltd.; 2019. pp. 521-556. doi: [https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7\\_21](https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_21)
93. Aghdam MS, Mahmoudi R, Razavi F, Rabiei V, Soleimani A. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H<sub>2</sub>S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation. *Scientia Horticulturae*. 2018;238:264-271. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063>

Received 27 September 2019;

Revised 13 November 2019; Accepted 27 December 2019

**Author info:**

**Kolupaev Yuriy E.**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevske-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: [plant.biology.knau@gmail.com](mailto:plant.biology.knau@gmail.com)

**Yastreba Tetiana O.**, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevske-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

E-mail: [plant.biology.knau@gmail.com](mailto:plant.biology.knau@gmail.com)