

УДК 581.1

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ДЕЙСТВИЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

© 2020 г. Ю. Е. Колупаев<sup>1,2</sup>, Т. О. Ястреб<sup>1</sup>, Ю. В. Карпец<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
(Харьков, Украина)

<sup>2</sup>Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина  
(Харьков, Украина)

Одним из механизмов токсического действия тяжелых металлов на растения является развитие окислительного стресса. Его причинами могут быть нарушения транспорта электронов в электрон-транспортных цепях хлоропластов и митохондрий, инактивация антиоксидантных ферментов, усиление образования активных форм кислорода в неферментативных реакциях, обусловленное прямым участием ионов железа и меди, а также других тяжелых металлов с переменной валентностью. Вопросы связи между накоплением растениями тяжелых металлов и активацией антиоксидантной системы, антиоксидантной активностью и устойчивостью к тяжелым металлам уже много лет являются предметом дискуссии. В обзоре рассмотрен вклад ферментативной антиоксидантной системы, фитохелатинов и флавоноидных соединений в защитные процессы при действии на растения тяжелых металлов. В последние годы накапливаются экспериментальные данные, свидетельствующие о возможности индуцирования антиоксидантной системы и устойчивости растений к ионам тяжелых металлов с помощью сигнальных посредников, в том числе газотрансмиттеров (NO, H<sub>2</sub>S). Также накоплены сведения об индуцировании протекторных систем и металлорезистентности растений с помощью brassinosteroidов, салициловой и жасмоновой кислот и некоторых других фитогормонов и метаболитов. В обзоре анализируются данные о связи между устойчивостью растений к действию тяжелых металлов и состоянием антиоксидантной системы, о возможностях регуляции антиоксидантной активности и устойчивости растений действием экзогенных физиологически активных веществ.

**Ключевые слова:** *тяжелые металлы, растение, антиоксидантная система, сигнальные посредники, фитогормоны, устойчивость*

**DOI:** <https://doi.org/10.35550/vbio2020.01.018>

Тяжелые металлы в связи с их цитотоксическим, мутагенным и канцерогенным действием считают одними из самых опасных загрязнителей окружающей среды. Как известно, на протяжении последних десятилетий содержание тяжелых металлов в окружающей среде – в воздухе, воде и почве – неуклонно повышается. Это обусловлено быстрым развитием и активной работой промышленных предприятий, в частности горнодобывающих, резким увеличением количества автотранспорта, еже-

годным внесением в почву высоких доз минеральных удобрений, широким применением пестицидов (Титов и др., 2014). При этом тяжелые металлы обладают кумулятивным действием, накапливаясь в среде и живых организмах (Sarwar et al., 2010; Nazar et al., 2012).

Термин «тяжелые металлы» применим к металлам с плотностью более 5 г/см<sup>3</sup> или с атомным номером более 20. К токсичным относятся следующие химические элементы: Co, Ni, Cu, Zn, Sn, Se, Te, Rb, Ag, Cd, Au, Hg, Pb, Bi, Pt (Wood, 1974). Отдельные тяжелые металлы (Fe, Cu, Zn, Mn, Mo) являются микроэлементами, необходимыми для роста и развития растений. Они действуют как кофакторы ряда ферментов (Hänsch, Mendel, 2009). Однако повышенная их

*Адрес для корреспонденции:* Колупаев Юрий Евгеньевич, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева, п/о Докучаевское-2, Харьков, 62483, Украина;  
e-mail: plant\_biology@ukr.net

концентрация обуславливает проявление токсических эффектов, в первую очередь вследствие неспецифического связывания со многими функциональными группами белков, в том числе ферментов (Khan, Khan, 2014; Белявская и др., 2018). Обычно по отношению к металлам-микроэлементам термин «тяжелые металлы» употребляют, когда речь идет о влиянии их избыточных количеств на живой организм.

Фитотоксичность тяжелых металлов обусловлена их химическими свойствами: валентностью, ионным радиусом, способностью к комплексообразованию. Оценка токсического действия металлов на растения очень сложна, поскольку она зависит от большого количества факторов, значения которых нельзя сравнить в единой линейной шкале (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В большинстве случаев элементы по степени токсичности располагают в такой ряд: Cu > Ni > Cd > Zn > Pb > Hg > Fe > Mo > Mn (Гуральчук, 1994). Однако этот ряд может меняться в связи с неодинаковым связыванием элементов почвой и переходом их в недоступное для растений состояние, физиолого-генетическими особенностями самих растений.

Обычно наиболее доступными и токсичными для растений являются водорастворимые формы, представленные, как правило, хлоридами, нитратами, сульфатами и органическими комплексными соединениями. Необходимо отметить, что последние могут быть как более, так и менее токсичными по сравнению с катионами того же элемента (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

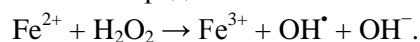
Повышенные концентрации тяжелых металлов могут приводить к общим малоспецифическим физиологическим изменениям, в частности, угнетению фотосинтеза, нарушению водного баланса и гормонального статуса растений, торможению росту. Такие эффекты являются следствием первичных токсических эффектов. В то же время эти эффекты трудно разграничить с вторичными изменениями практически всех физиологических процессов.

Выделяют следующие основные механизмы токсического действия тяжелых металлов (Гуральчук, 1994): изменение проницаемости клеточных мембран; реакции тиольных (сульфгидрильных) групп белков с катионами; высокое сродство металлов к фосфатным группам и активным центрам в АТФ и АДФ; конкуренция за мишени (лиганды) с жизненно важными ионами (прежде всего катионами).

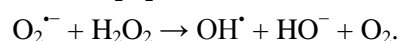
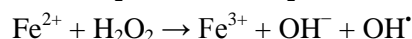
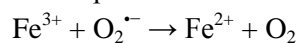
Одним из последствий действия тяжелых металлов является окислительный стресс. Его

причинами могут быть нарушения транспорта электронов в электрон-транспортных цепях хлоропластов и митохондрий (Prasad et al., 2005; Колупаев, Карпец, 2014; Asgher et al., 2017), инактивация антиоксидантных ферментов (Gill, Tuteja, 2010), усиление образования активных форм кислорода (АФК) в неферментативных реакциях с прямым участием ионов Cu, Fe, а также других тяжелых металлов с переменной валентностью (Hernandez et al., 2016; Asgher et al., 2017; Kohli et al., 2017).

К последним относятся известные реакции Фентона и Хабера-Вейса. Так, пероксид водорода, вступает в реакцию Фентона, приводящую к образованию крайне агрессивного гидроксильного радикала:



Также с участием ионов металлов с переменной валентностью (в первую очередь железа) возможна генерация агрессивных АФК в реакциях Хабера-Вейса:



Обобщению экспериментальных данных о влиянии тяжелых металлов на про-/антиоксидантное равновесие в растительных клетках и функционирование антиоксидантной системы посвящено большое количество обзоров и монографий (Башмаков, Лукаткин, 2009; Гарифзянов, Иванищев, 2012; Гришко, Сыщиков, 2012; Kohli et al., 2017; Fedenko et al., 2020; Sharma et al., 2020). В то же время вопросы о связи между накоплением растениями тяжелых металлов и активацией антиоксидантной системы, антиоксидантной активностью и устойчивостью к тяжелым металлам уже много лет являются предметом дискуссии. В последние годы происходит интенсивный поиск новых подходов к активации антиоксидантной системы растений с целью повышения их устойчивости к тяжелым металлам. Накапливаются экспериментальные данные, свидетельствующие о возможности индуцирования антиоксидантной системы и устойчивости растений к ионам тяжелых металлов с помощью сигнальных посредников, в том числе газотрансмиттеров, механизмы физиологического действия которых раскрыты еще далеко не полностью. Также накоплено немало сведений об успешном индуцировании протекторных систем и металлорезистентности растений с помощью так называемых «стрессовых» фитогормонов

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

(брасиностероидов, салициловой и жасмоновой кислот) и некоторых метаболитов (например, пролина). Анализ и обобщение таких данных и являются предметом настоящего обзора.

### *Возможная сигнальная роль АФК при действии на растения тяжелых металлов*

В течение двух последних десятилетий образование АФК в клетках растений при действии стрессоров различной природы рассматривается не только, а в последнее время не столько как фактор, вызывающий повреждения биомакромолекул и мембранных структур, сколько как фактор, формирующий сигнал стресса (Креславский и др., 2012; Колупаев, Карпец, 2014). Получены сведения о том, что при повышении содержания АФК происходит изменение активности практически всех известных классов эффекторных белков сигнальных систем (Прадедова и др., 2017). Функции этих белков реализуются как путем изменения их редокс-состояния при непосредственном контакте с АФК, так и путем редокс-регуляции их фосфорилирования/дефосфорилирования, а также за счет изменения содержания других сигнальных посредников (кальция, монооксида азота, сероводорода) (Черенкевич и др., 2013; Kolupaev et al., 2015; Прадедова и др., 2017; Li et al., 2016a; 2016b).

Основные сигнальные функции АФК ассоциируют с действием пероксида водорода, который фактически уже признан в качестве вторичного мессенджера (Ткачук и др., 2007). Молекулы  $H_2O_2$  имеет значительную продолжительность жизни и обладают способностью распространяться в клетках на значительные расстояния. Это связано с его относительно невысокой реакционной способностью и проникновением через мембраны благодаря отсутствию заряда (Ткачук и др., 2007). Кроме того, получены доказательства возможности облегченной диффузии  $H_2O_2$  при помощи белков аквапоринов (Bienert et al., 2007; Miller et al., 2010). Однако имеются пока немногочисленные (особенно для растительных объектов) сведения и об участии других АФК в сигнальных процессах.

Например, известно, что супероксидный анион-радикал является относительно короткоживущей АФК с периодом полужизни до 4 мкс. Соответственно он имеет очень небольшой радиус диффузии при нейтральных значениях рН (Креславский и др., 2012). Считается, что супероксид-радикал практически не проникает через биомембраны. Хотя сообщается, что при низких значениях рН  $O_2^{\cdot-}$  протонируется и в

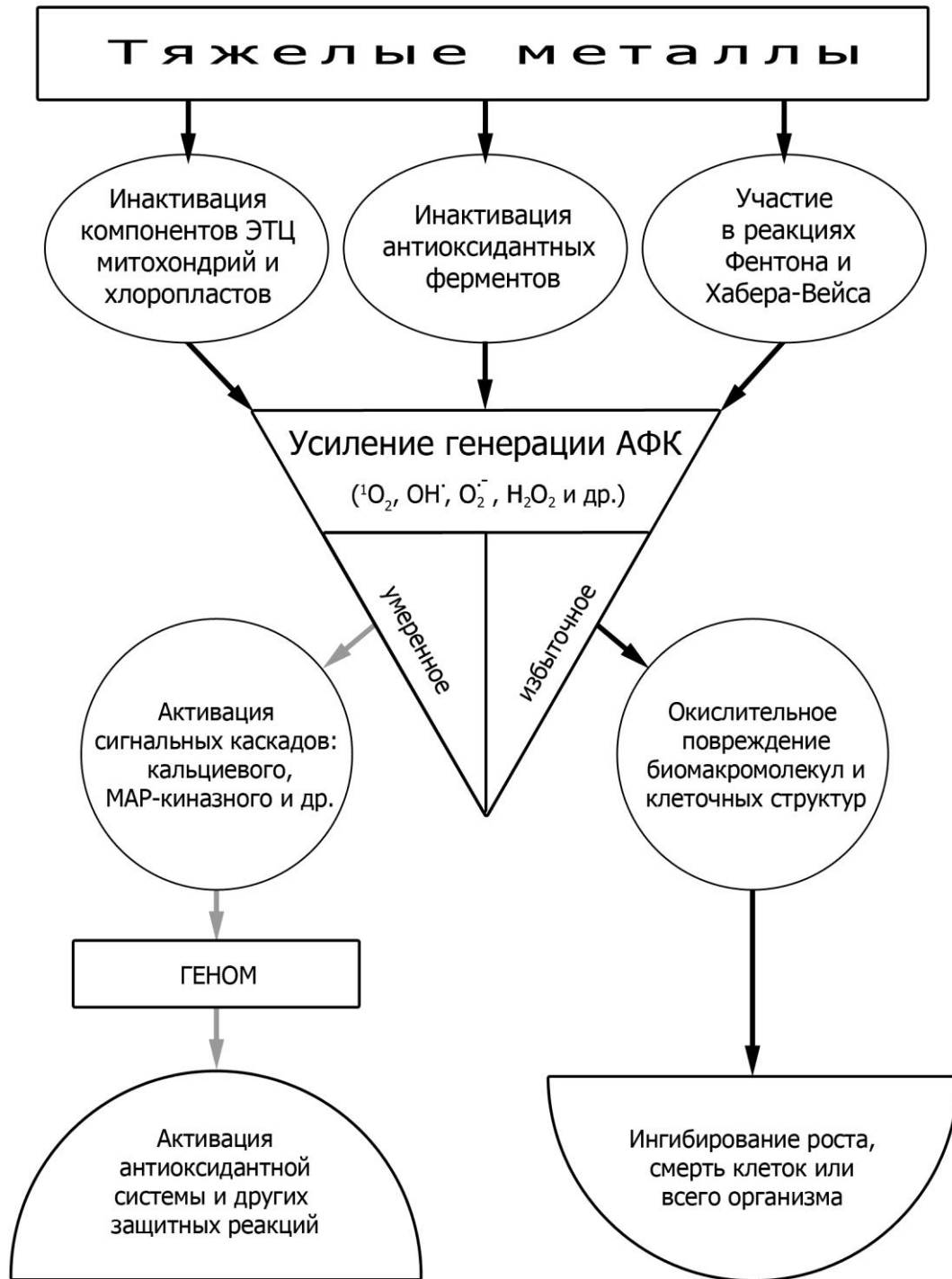
форме гидропероксила  $HO_2$  может проходить через мембранные барьеры (Sagi, Fluhr, 2006). Анализ генной экспрессии, проведенный с использованием ДНК-микрочипов, позволил получить некоторые доказательства сигнальной функции супероксидного анион-радикала, отличной от сигнала пероксида водорода (Scarpeci et al., 2008).

Синглетный кислород также отличается коротким временем жизни, поэтому, вероятно, выполняет сигнальные функции за счет вовлечения других сигнальных компонентов, к которым, в частности, относятся белки EXECUTER 1 и 2 (Lee et al., 2007). Молекулярно-генетическими методами показано участие синглетного кислорода в регуляции экспрессии ядерных генов (Laloi et al., 2007).

Усиление образования АФК при действии на растения тяжелых металлов, как и при других стрессах, может быть одним из сигналов, индуцирующих сигнальную сеть в целом. В формировании АФК-сигнала при действии на растения тяжелых металлов может участвовать НАДФН-оксидаза (Chmielowska-Bağ et al., 2017). Рассматривается роль АФК, образующихся в растительных клетках при действии тяжелых металлов, в формировании кальциевых сигналов и активации MAP-киназного (от MAP – mitogen-activated protein kinase) каскада (Kohli et al., 2017; Белявская и др., 2018; Sharma et al., 2020).

С участием АФК и связанных с ними сигнальных посредников и систем могут индуцироваться и защитные реакции растений на действие тяжелых металлов, в частности, активация экспрессии генов и повышение активности антиоксидантных ферментов (рисунок). Так, получены доказательства участия АФК и MAP-киназного каскада при металлоиндуцированной активации экспрессии генов каталазы, глутатион-S-трансферазы и других ферментов (Asgher et al., 2017; Kohli et al., 2017). Установлено, что индуцируемое ионами кадмия усиление экспрессии генов каталазы у растений арабидопсиса происходило с участием кальмодулин-зависимой протеинкиназы (Kohli et al., 2017).

Во многих случаях экспериментальные данные не позволяют оценить вклад различных сигнальных посредников в индуцируемые тяжелыми металлами защитные реакции клеток растений. В то же время предполагается связь между усилением образования супероксидного анион-радикала под влиянием тяжелых металлов и активацией антиоксидантной системы.



**Индукция образования АФК в растительных клетках под действием тяжелых металлов и формирование сигнального каскада, активирующего антиоксидантную систему или развитие процессов, вызывающих повреждение клеточных структур.**

Так, хром-индуцированное образование  $O_2^{\cdot-}$  вызвало повышение активности пероксидазы и глутатионредуктазы, а также содержания глутатиона у растений рапса (Ali et al., 2014). Под влиянием свинца у рапса также усиливалось образование  $O_2^{\cdot-}$ , которое сопровождалось последующим усилением экспрессии генов супероксиддисмутазы (СОД), неспецифической пе-

роксидазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы (Gill et al., 2015). У растений *Phaseolus coccineus* под влиянием меди отмечалось усиление генерации АФК с последующим повышением содержания пролина, активности СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и неспецифической пероксидазы (Hanaka et al., 2016).

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Как возможная сигнальная молекула рассматривается и синглетный кислород, образование которого в хлоропластах усиливается при действии тяжелых металлов (Kohli et al., 2017). Молекулярно-генетическими методами получены результаты, указывающие на его возможную роль в модуляции экспрессии генов СОД и каталазы у *Prunus cerasifera* (Lombardi, Sebastian, 2015).

Вполне естественно, что наиболее доказанным является участие пероксида водорода как сигнального посредника, индуцирующего антиоксидантную активность в ответ на действие повышенных концентраций ионов тяжелых металлов (Kohli et al., 2017).

### **Связь между накоплением тяжелых металлов в тканях растений и антиоксидантной активностью**

В ряде работ прослеживается зависимость активности антиоксидантных ферментов и содержания низкомолекулярных антиоксидантов от эндогенного содержания тяжелых металлов в тканях (Schickler, Caspi, 1999; Башмаков, Лукаткин, 2009). Чаще накопление умеренных доз тяжелых металлов вызывает активацию антиоксидантной системы. Так, у растений *Vigna radiate* активность каталазы и пероксидазы возрастала пропорционально увеличению концентрации  $CdCl_2$  (Roouchoudhuty, Ghosh, 2013). У растений гороха отмечено повышение активности глутатионредуктазы и глутатионпероксидазы в листьях и корнях, ассоциированное с накоплением умеренных концентраций кадмия и никеля в тканях (Гришко, Сыщиков, 2012). Повышение активности глутатионредуктазы рассматривается как одна из важных адаптивных реакций рапса на действие умеренно токсических доз кадмия (Asgher et al., 2017).

Однако многие авторы констатируют отсутствие концентрационной зависимости характера влияния тяжелых металлов на активность антиоксидантных ферментов (Ivanov et al., 2013; Титов и др., 2014). Например, не обнаружено корреляции активности СОД в корневой системе, гипокотиле, семядолях и хвое сеянцев сосны с действующими концентрациями свинца (Ivanov et al., 2013). При этом, однако, отмечено двукратное повышение активности фермента в ответ на действие 10 и 80 мкМ ацетата свинца в корнях и семядолях сеянцев. С другой стороны, в этой же работе обнаружена заметная корреляция активности каталазы в корневой системе с концентрациями свинца ( $r = 0,61$ ), значительное увеличение активности фермента (в 2-3 раза) происходило при дей-

ствии ацетата свинца в концентрациях 10, 80, 100 и 150 мкМ. В то же время активность аскорбатпероксидазы при действии  $Pb(CH_3COO)_2$  в концентрации 10-80 мМ в корневой системе снижалась приблизительно в два раза (Ivanov et al., 2013). Неоднозначным было влияние свинца на активность растворимой гваяколпероксидазы в корнях сеянцев сосны: низкие концентрации токсиканта вызывали ее существенное снижение, а высокие, наоборот, повышение.

Анализ данных о влиянии кадмия на активность аскорбатпероксидазы, гваяколпероксидазы, каталазы, СОД и ферментов глутатионного цикла позволил сделать заключение об увеличении их активности, которое практически не зависело от концентрации металла и вида растений (Титов и др., 2014). Предполагается, что активность антиоксидантных ферментов в большей степени зависит от продолжительности воздействия ионов тяжелых металлов. Так, например, в присутствии цинка и хрома активность каталазы после двух дней экспозиции растений пшеницы на среде с металлами увеличивалась, тогда как через четыре дня – уменьшалась, в то же время активность гваяколпероксидазы увеличивалась на 4-й и 6-й дни, а к 8-м суткам снижалась (Panda et al., 2003).

### **Связь между антиоксидантной активностью и устойчивостью растений к действию тяжелых металлов**

Во многих случаях удалось установить связь между активностью антиоксидантных ферментов и устойчивостью к тяжелым металлам растений различных генотипов. Так, показано, что у чувствительного к избытку марганца сорта райграса конститутивная активность СОД была ниже, чем у устойчивого. При действии избытка марганца, что характерно для кислых почв, это отличие проявлялось более заметно (Ribera-Fonseca et al., 2013). При этом у устойчивого генотипа отмечалось более существенное индуцирование экспрессии генов Mn-СОД и Cu/Zn-СОД в ответ на избыток марганца. При токсическом действии цинка на водоросли *Chlorella sorokiniana* и *Scenedesmus acuminatus* активности СОД, аскорбатпероксидазы, неспецифической пероксидазы и глутатионпероксидазы были выше у *C. sorokiniana*, которая отличалась большей устойчивостью к токсиканту и меньшим накоплением продуктов окислительного стресса – пероксида водорода и малонового диальдегида (Hamed et al., 2017).

В целом, возрастание уровня экспрессии генов антиоксидантных ферментов приводит к

повышению устойчивости растений к тяжелым металлам (Singh et al., 2016).

Вполне естественно, что антиоксидантную защиту растительных клеток при токсическом действии тяжелых металлов обеспечивают не только ферменты, но и соответствующие низкомолекулярные соединения. Так, наблюдались изменения содержания глутатиона в клетках листьев и корней гороха в зависимости от концентрации кадмия и никеля (Гришко, Сыщиков, 2012). Показана прямая зависимость между устойчивостью сортов гороха к ионам кадмия и содержанием восстановленного глутатиона (GSH) (Metwally et al., 2003). Предполагается, что при действии тяжелых металлов глутатион участвует в антиоксидантной защите непосредственно как низкомолекулярный антиоксидант и как субстрат для реакций с участием глутатионпероксидазы (Гришко, Сыщиков, 2012). Фактически глутатион и ферменты его цикла задействованы как в прямой антиоксидантной защите, так и в косвенной, обусловленной связыванием ионов тяжелых металлов фитохелатинами и самим глутатионом (см. ниже).

Последний механизм имеет особое значение при защите от избыточных концентраций металлов, непосредственно вызывающих образование АФК в реакциях Фентона и Хабера-Вейса (Hernandez et al., 2016). Показано, что растения арабидопсиса с низким уровнем GSH имели повышенную чувствительность к кадмию (Xiang et al., 2001). С другой стороны, сверхэкспрессия глутатионсинтазы и накопление глутатиона растениями приводили к повышению устойчивости к Cd (Zhu et al., 1999). Установлено, что ионы кадмия индуцировали повышение уровня мРНК генов ферментов, участвующих в синтезе глутатиона, и гена фитохелатинсинтазы (Semane et al., 2007). При этом однако регистрировалось значительное снижение содержания восстановленного глутатиона и одновременное увеличение содержания фитохелатинов. В настоящее время не вызывает сомнения, что при действии тяжелых металлов глутатион участвует не только в защите растений от окислительного стресса, но и в связывании ионов тяжелых металлов как исходный материал для синтеза фитохелатинов. Образование последних индуцируется действием на растения ионов кадмия, цинка, меди, ртути, свинца, сурьмы и других тяжелых металлов (Гришко, Сыщиков, 2012). Еще в 1989 году было показано, что синтез фитохелатинов происходит путем удлинения пептидной цепи глута-

тиона, которое катализируется специфическим энзимом –  $\gamma$ -глутамилцистеинди-peптидазой (фитохелатинсинтетазой, КФ 2.3.2.15) (Grill et al., 1989). Позднее были получены генетические доказательства существования этого фермента.

Как уже отмечалось, одним из наиболее распространенных растительных низкомолекулярных антиоксидантов является аскорбиновая кислота. В присутствии тяжелых металлов ее содержание обычно повышается, что рассматривают как механизм адаптации к окислительному стрессу (Martínez-Domínguez et al., 2008; Hu et al., 2009; Титов и др., 2014). Ряд других примеров, свидетельствующих о роли аскорбиновой кислоты в устойчивости растений к тяжелым металлам, приведен в обзоре Kaup, Nayyar (2014).

Многогранную роль в защите растений от окислительного стресса, вызываемого ионами тяжелых металлов, играет пролин. Известно, что он оказывает прямое антиоксидантное действие, взаимодействуя с гидроксильным радикалом, а также косвенное, защищая от денатурации антиоксидантные ферменты (Колупаев и др., 2014). Помимо этого, пролин может хелатировать ионы тяжелых металлов, уменьшая их токсическое действие, а также участие в неферментативных реакциях образования АФК (Emamverdian et al., 2015). Недавно показано повышение содержания пролина в корнях и листьях *Citrus volkameriana* (L.) в ответ на действие токсических доз марганца, что рассматривается авторами как одна из защитных реакций растений (Papadakis et al., 2020).

При действии тяжелых металлов в растениях зарегистрировано как повышение, так и снижение содержания флавоноидов (Treutter, 2006; Khlestrina, 2013). Противоречивость этих результатов, по-видимому, может быть объяснена тем, что при действии тяжелых металлов наряду с индуцированием синтеза флавоноидных соединений может происходить их расходование на связывание ионов тяжелых металлов (Lachman et al., 2005; Fedenko et al., 2017). Примечательно, что отличающиеся повышенным содержанием антоцианов и бесцветных флавоноидов проростки ржи оказались более устойчивыми к действию  $\text{FeSO}_4$  по сравнению с проростками пшеницы (Колупаев и др., 2016). При этом холодовое закаливание, вызывая увеличение содержания низкомолекулярных протекторов (флавоноидных соединений, пролина, сахаров), способствовало повышению устойчивости проростков ржи к действию сульфата же-

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

леза. У проростков пшеницы, проявляющих без закаливания низкую устойчивость к  $\text{FeSO}_4$ , после холодого закаливания увеличивались количество низкомолекулярных антиоксидантов и развивалась резистентность к действию  $\text{Fe}(\text{II})$  (Колупаев и др., 2016).

Флавоноидные соединения и другие вторичные метаболиты занимают особое место в адаптации к действию тяжелых металлов (Fedenko et al., 2020). В частности, усиление синтеза антоцианов у растений показано при действии свинца (Abass et al., 2016; Kiran, Prasad, 2017), кадмия (Chadzinicolau et al., 2017; Javed et al., 2017), цинка (Bretzel et al., 2014; Asad et al., 2015), кобальта и никеля (Aziz et al., 2007), мышьяка (Kagimi, Souri 2016; Kumar et al., 2017) и других элементов (Fedenko et al., 2020). Также адаптивной реакцией, связанной с антиоксидантной защитой, считается накопление фенольных кислот, которое зарегистрировано в ответ на действие на растения кадмия (De Benedictis et al., 2018), свинца (Zafari et al., 2016; Dresler et al., 2017), меди (Hojati et al., 2016) и цинка (Dresler et al., 2017).

В целом, считается доказанной связь между накоплением вторичных метаболитов и антиоксидантными свойствами у растений, подвергшихся действию различных тяжелых металлов. Вместе с тем, концентрационная зависимость накопления вторичных метаболитов при действии различных тяжелых металлов, определение доз, которые вызывают окислительный стресс и последующую активацию фенольного метаболизма, связь между содержанием фенольных и флавоноидных соединений и способностью растений к гипераккумуляции тяжелых металлов требуют дальнейших исследований (Fedenko et al., 2020).

### ***Индукция металлоустойчивости растений внешними воздействиями: связь с антиоксидантной активностью***

Феномены повышения устойчивости растений к действию тяжелых металлов под влиянием разнообразных внешних воздействий (стрессоров, сигнальных молекул, фитогормонов, синтетических регуляторов роста) зарегистрировано в большом количестве исследований (Титов и др., 2014; Колупаев и др., 2016; Sharma et al., 2020). Многие из них носят феноменологический характер и не позволяют объяснить физиологические механизмы таких эффектов. Однако накоплен довольно большой объем экспериментальных данных, которые позволяют говорить о значительной роли индукции антиоксидантной системы в разви-

тии под влиянием тех или иных воздействий устойчивости растений к тяжелым металлам.

*Доноры оксида азота (NO).* Функции оксида азота у растений целенаправленно изучаются с 1998 года (Delledonne et al., 1998; Durner et al., 1998). Установлено, что как важная внутри- и межклеточная сигнальная молекула, оксид азота участвует в регуляции клеточного цикла растительной клетки, процессах прорастания семян, деэтиоляции, ризогенеза (Wilson et al., 2008), взаимодействия растений с симбионтами (Del Giudice et al., 2011) и патогенами (Мамаева и др., 2015). В последнее время оксиду азота отводится особая роль в процессах адаптации растений к абиотическим стрессорам самой различной природы, в том числе гипогипертермии, избыточному освещению, ультрафиолету, засолению, тяжелым металлам (Lasplina et al., 2005; Zhang et al., 2006; Xu et al., 2010; Бакакина и др., 2011; Krasylenko et al., 2012; Карпец и др., 2015).

Оксид азота может индуцировать усиление генерации АФК растительными клетками (Pasqualini et al., 2009). Одной из причин такого эффекта может быть опосредованная кальцием активация НАДФН-оксидазы под его влиянием (Колупаев et al., 2015). Формирование АФК-сигнала под влиянием NO само по себе предполагает модификацию редокс-гомеостаза и возможность изменения активности антиоксидантных ферментов и содержания низкомолекулярных антиоксидантов. Получены данные о зависимости эффекта индуцирования донором оксида азота антиоксидантных ферментов от поступления кальция в цитозоль и усиления генерации АФК растительными клетками. Так, эффекты повышения активности СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы, вызываемые в изолированных колеоптилях пшеницы действием донора NO нитропруссидом натрия (НПН), угнетались ингибиторами НАДФН-оксидазы, антиоксидантами и различными кальциевыми антагонистами (Карпец, 2017).

Однако оксид азота может реализовать свое влияние на экспрессию генов и активность антиоксидантных ферментов не только путем усиления накопления в клетках других сигнальных посредников, таких как кальций и АФК. Эффекты NO могут быть обусловлены и прямой посттрансляционной модификацией молекул ферментативных белков.

Модификации белков, вызываемые NO, включают в себя главным образом S-нитрозилирование, нитрование остатков тирозина и металл-нитрозилирование (Astier,

Lindermayr, 2012). При этом в зависимости от способа модификации возможны как активация, так и ингибирование целевых ферментов (Мамаева и др., 2015; Arora et al., 2016).

При действии на растения тяжелых металлов в ряде работ зарегистрировано усиление синтеза NO наряду с активацией образования АФК (Sahay, Gupta, 2017). Среди механизмов защитного действия NO рассматривается непосредственное связывание им АФК, а также связывание со свободными ионами тяжелых металлов, в первую очередь железом и медью, что предотвращает участие последних в реакции Фентона (Sahay, Gupta, 2017) и таким образом уменьшает вероятность образования АФК. С другой стороны, в качестве важного механизма регуляции антиоксидантной активности под влиянием доноров NO рассматривается активация экспрессии генов антиоксидантных ферментов или генов энзимов, участвующих в синтезе низкомолекулярных антиоксидантов. Так, например, показано, что смягчение токсического действия цинка на растения подорожника оксидом азота сопровождалось активацией СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы в листьях и корнях (Nasiri-Savadkoobi et al., 2017). Протекторное влияние донора NO нитропруссид натрия (НПН) на проростки риса, подвергнутые токсическому действию никеля, сопровождалось повышением активности СОД, каталазы и пероксидазы, а также усилением накопления пролина и аскорбиновой кислоты (Rizwan et al., 2018).

В целом, в большинстве работ положительные эффекты экзогенного оксида азота на растения в условиях стрессового действия ионов тяжелых металлов связывают с повышением активности антиоксидантных ферментов и (или) накоплением низкомолекулярных антиоксидантов. В то же время возможны и другие причины защитного действия доноров NO. Так, обработка семян вигны НПН снижала накопление продукта пероксидного окисления липидов (ПОЛ) малонового диальдегида (МДА) при токсическом действии свинца на растения. При этом, однако, в стрессовых условиях у растений, выращенных из семян, обработанных НПН, активность СОД, каталазы и пероксидазы была ниже, чем у необработанных донором NO (Singh et al., 2017). Предполагают, что в этом случае оксид азота не индуцировал антиоксидантные ферменты, а ингибировал образование АФК и тем самым позволял растениям уменьшить затраты энергии, необходимые для активации антиоксидантной системы. Обработка

растений перца донором NO НПН в условиях стрессового действия свинца и кадмия также снимала стресс-индуцируемое накопление пролина (Kaya et al., 2019).

Следует отметить, что одним из механизмов влияния оксида азота на про-/антиоксидантное равновесие может быть его прямое ингибирующее действие на активность НАДФН-оксидазы. Показано, что NO может ингибировать НАДФН-оксидазу за счет S-нитрозилирования цистеина (Cys 890) (Yun et al., 2011). Хотя в определенных экспериментальных условиях NO может активировать НАДФН-оксидазу и способствовать формированию АФК-сигнала. Так, в культуре тканей корней женьшеня под влиянием донора NO зафиксированы эффекты активации НАДФН-оксидазы и усиления генерации супероксидного анион-радикала (Tewari et al., 2008). Обработка отрезков coleoptилей пшеницы донором оксида азота НПН также вызывала усиление генерации супероксидного анион-радикала. Этот эффект связан, по-видимому, с повышением активности НАДФН-оксидазы, поскольку угнетался ее ингибитором имидазолом (Карпец, 2017).

По-видимому, как активация образования АФК, так и его торможение под влиянием оксида азота могут иметь физиологическое значение и в определенных условиях уменьшать повреждение растений, вызываемые действием тяжелых металлов. Открытым остается вопрос о том, каким образом реализуются разные сценарии влияния NO на про-/антиоксидантное равновесие. Как уже отмечалось, прямое влияние оксида азота на активность антиоксидантных ферментов также может быть различным. Модификации белков, вызываемые NO, включают в себя S-нитрозилирование, нитрование остатков тирозина, и металл-нитрозилирование (Astier, Lindermayr, 2012; Карпец, Колупаев, 2017). Так, например, NO может связываться с железом в составе гема каталазы и приводить к образованию трехвалентного железа, что предотвращает связывание пероксида водорода с ионом металла, тем самым ингибируя каталазную активность (Arora et al., 2016). С другой стороны, сообщается и об активации каталазы оксидом азота за счет процесса нитрозилирования (Bai et al., 2011). Аскорбатпероксидаза и неспецифическая пероксидаза, как и каталаза, являются гемосодержащими ферментами. Установлена способность NO к связыванию с гемом пероксидаз (Arora et al., 2016). В частности, показано, что доноры NO ингибируют ак-



## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

тивность неспецифической пероксидазы у *Zinnia elegans*. Предполагалось, что NO обратимо ингибирует активность пероксидазы табака путем образования железо-нитроксильного комплекса с атомом железа в составе гема (Clark et al., 2000). Донор пероксинитрита вызывал тирозиновое нитрование *in vivo* аскорбатпероксидазы, выделенной из растений арабидопсиса (Lozano-Juste et al., 2011).

Таким образом, причины модификации антиоксидантной активности и образования АФК экзогенным NO могут быть очень разными. Вполне естественно, что изменение редокс-гомеостаза может влиять на чувствительность растений к действию тяжелых металлов. При этом защитный эффект NO может быть ассоциирован с угнетением образования АФК (например, с ингибированием НАДФН-оксидазы), прямой или опосредованной активацией антиоксидантных ферментов. Сигналом к усилению экспрессии генов антиоксидантных ферментов при определенных условиях, по-видимому, может быть и прямое ингибирование антиоксидантных ферментов оксидом азота, вызывающее накопление АФК и формирование сигнала, активирующего экспрессию генов антиоксидантных ферментов (Карпец, Колупаев, 2017).

*Доноры сероводорода (H<sub>2</sub>S)*. Сероводород в настоящее время рассматривается как сигнальная молекула-газотрансмиттер, участвующая в регуляции многих функций растительного организма, в частности, ростовых процессов, созревания и старения плодов, адаптации к действию стрессоров самой разной природы (Zhang et al., 2011; Shi et al., 2015; Li et al., 2017; Ziogas et al., 2018). На ряде объектов установлено изменение эндогенного содержания сероводорода в ответ на действие токсических доз тяжелых металлов и алюминия. У арабидопсиса оно увеличивалось под влиянием  $\text{Cr}^{6+}$  (Fang et al., 2017). У растений цуккини подобный эффект обнаружен при действии солей никеля (Valivand et al., 2019). Под влиянием токсических концентраций алюминия у растений сои повышалась активность ключевых ферментов синтеза сероводорода L-/D-цистеиндесульфгидраз и эндогенное его содержание (Wang et al., 2019).

Во многих работах обнаружен эффект повышения устойчивости растений к действию токсических доз тяжелых металлов при обработке донорами сероводорода (Колупаев, Ястреб, 2019). Наиболее популярным из них является гидросульфид натрия (NaHS). Положительное влияние доноров сероводорода на

устойчивость растений обычно сопровождается повышением активности антиоксидантных ферментов. Так, вызываемое донором H<sub>2</sub>S гидросульфидом натрия усиление прорастания семян пшеницы на фоне токсического действия кадмия, сопровождалось повышением активности гваяколпероксидазы, аскорбатпероксидазы и каталазы (Jin et al., 2017). Защитное действие NaHS на проростки кукурузы, подвергнутые действию  $\text{Cr}^{6+}$ , проявлялось в усилении активности СОД и пероксидаз и появлении их новых молекулярных форм (Kharbech et al., 2017). Повышение устойчивости *Cucurbita pepo* L. к действию никеля при обработке гидросульфидом натрия также сопровождалось увеличением активности антиоксидантных ферментов (Valivand et al., 2019).

Стресс-протекторные эффекты донора сероводорода на растения пшеницы, подвергнутые токсическому действию кобальта, проявлялись в повышении активности всего комплекса антиоксидантных ферментов: СОД, неспецифической пероксидазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, монодегидроаскорбатредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы, а также в увеличении пула аскорбиновой кислоты и восстановленного глутатиона (Ozfidan-Konakcia et al., 2020).

Иной эффект обнаружен при защитном действии донора сероводорода на проростки капусты, обработанные ионами  $\text{Pb}^{2+}$ . В них под влиянием обработки NaHS происходило снижение генерации супероксидного анион-радикала и пероксида водорода, но при этом снижалась и активность СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы (Chen et al., 2018). Авторы считают, что в данном случае донор сероводорода действовал как непосредственный скавенджер АФК. Антиоксидантное действие сероводорода также связывают с тем, что он может быть источником для синтеза других соединений серы, в том числе редокс-активных (цистеина, глутатиона и пр.). Предполагается, что благодаря своей газообразной природе, H<sub>2</sub>S может диффундировать в разные части клеток и уравнивать пулы антиоксидантов, поставляя серу в клетки (Kumar et al., 2020). С другой стороны, относительно ответственности такого вклада сероводорода в синтез антиоксидантов могут быть сомнения, поскольку его содержание в тканях растений обычно составляет лишь несколько мкмоль на грамм массы.

В целом, доноры сероводорода, в том числе медленно действующие органические,

оказывают прямое и косвенное влияние на редокс-статус клеток растений. Прямое влияние может быть связано с персульфидированием функциональных белков, в том числе антиоксидантных ферментов, что приводит к повышению их активности и/или устойчивости молекул к действию окислителей (Колупаев, Ястреб, 2019). Косвенное влияние обусловлено активацией сероводородом сигнальных путей, вовлечением в передачу сигналов других посредников (АФК, NO, кальция) и в конечном итоге изменением экспрессии генов, кодирующих антиоксидантные ферменты.

*Салициловая кислота* задействована в формировании многих адаптивных реакций растений на действие стрессоров различной природы (Wendehenne et al., 1998; Wang, Li, 2006). Ее эффекты очень тесно связаны с изменениями редокс-метаболизма. Достаточно давно показано ее участие в эффекте «окислительного взрыва», проявляющегося у устойчивых растений после контакта с патогенами (Wendehenne et al., 1998). В этом процессе принимают участие индуцируемые эндогенной салициловой кислотой пероксидазы клеточных стенок и НАДФН-оксидаза, генерирующие АФК (Kawano et al., 1998).

Считается, что усиление генерации АФК и, возможно, других сигнальных молекул индуцирует стресс-протекторные системы растений, в первую очередь антиоксидантную систему. На растениях разных таксономических групп показано индуцирование экзогенной салициловой кислотой устойчивости к действию стрессоров различной природы, в том числе тяжелых металлов, которое сопровождалось активацией антиоксидантной системы. Под ее влиянием зарегистрировано как повышение активности ключевых антиоксидантных ферментов, так и усиление экспрессии их генов (Kang et al., 2013). Например, салициловая кислота заметно смягчала последствия регуляции индуцированного Hg окислительного стресса в корнях люцерны (*Medicago sativa*). Растения, предварительно обработанные 0,2 мМ салициловой кислотой в течение 12 ч, и затем подвергнутые воздействию 10 мкМ Hg<sup>2+</sup> в течение 24 ч, показали уменьшение токсического действия ртути на корни (Zhou et al., 2009). Вызываемое салициловой кислотой уменьшение ингибирования роста корней при действии ртути сочеталось со снижением интенсивности пероксидного окисления липидов в клетках. При этом обработка 0,2 мМ салициловой кислотой увеличивала активность аскорбатпероксидазы и неспецифиче-

ской пероксидазы в корнях, подвергшихся воздействию Hg. Также корни, обработанные салициловой кислотой в присутствии ртути, накапливали больше аскорбата, восстановленного глутатиона и пролина, по сравнению с корнями, обработанными только Hg (Zhou et al., 2009).

Под влиянием салициловой кислоты повышалась и устойчивость сои к кадмию, что сопровождалось увеличением активности СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и усилением накопления пролина (Chandrakar et al., 2016). Примечательно, что под влиянием салициловой кислоты уменьшалась активность гваяколпероксидазы и липоксигеназы. Авторы рассматривают эти ферменты как источники образования АФК и продуктов пероксидного окисления липидов.

При действии свинца на растения пшеницы отмечалось увеличение содержания в листьях пролина, растворимых углеводов, активности СОД, каталазы и неспецифической пероксидазы. Эти защитные эффекты усиливались при фолитарной обработке салициловой кислотой (Almari et al., 2018). Устойчивость горчицы к действию свинца также повышалась под влиянием салициловой кислоты, что сопровождалось увеличением активности аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, глутатион-S-пероксидазы, гваяколпероксидазы и каталазы (Hasanuzzaman et al., 2019). Отмечалось при этом и повышение содержания аскорбата и GSH. Опрыскивание растений сорго 0,5 мМ салициловой кислотой смягчало токсическое действие Cr (VI), повышая активность аскорбатпероксидазы и снижая содержание пероксида водорода в листьях (Sihag et al., 2019).

Правда, обнаружены и феномены, выпадающие из общей тенденции. Так, у растений ячменя, обработанных салициловой кислотой, при действии кадмия экспрессия генов каталазы, аскорбатпероксидазы, глутатионпероксидазы была ниже, чем у необработанных (Metwally et al., 2003). Несмотря на это, обработка салициловой кислотой смягчала негативное влияние кадмия на рост растений и функционирование фотосинтетического аппарата. Авторы полагают, что в данном случае салициловая кислота активировала другие составляющие стресс-протекторных систем. Среди них может иметь значение синтез дегидринов, индуцирование которого салициловой кислотой обнаружено у растений пшеницы на фоне токсического действия кадмия (Shakirova et al., 2016).

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

*Жасмоновая кислота.* Функции жасмонов в адаптации растений достаточно хорошо изучены в отношении биотических стрессоров (прежде всего, некротрофных патогенов) (Santino et al., 2013). Однако их способность активировать антиоксидантную систему дает основания рассматривать их и как возможный фактор индуцирования адаптации растений к абиотическим стрессорам, в том числе тяжелым металлам.

Обработка растений сои жасмоновой кислотой положительно влияла на их устойчивость к действию никеля. Под влиянием  $Ni^{2+}$  происходило накопление низкомолекулярных протекторов – пролина, глицинбетаина и сахаров, а обработка жасмоновой кислотой усиливала эти эффекты (Sirhindi et al., 2016). Также при обработке жасмоновой кислотой у растений, подвергнутых стрессовому воздействию никеля, повышалась активность СОД, неспецифической пероксидазы, каталазы и аскорбатпероксидазы и усиливалась экспрессия генов Fe-СОД и отдельных молекулярных форм пероксидаз. Примечательно, что жасмоновая кислота уменьшала вызываемый действием никеля эффект повышения активности НАДФН-оксидазы – одного из источников АФК. Не исключено, что такой эффект связан с косвенным мембранопротекторным действием жасмоновой кислоты, обусловленным индуцированием антиоксидантной системы и предотвращением пероксидного окисления липидов.

Жасмоновая кислота также эффективно ослабляла ингибирующее действие свинца на рост растений фасоли (Hashem, El-Sherif, 2019). Авторы полагают, что этот эффект связан со снижением поглощения Pb, поддержанием ионного гомеостаза, повышением активности антиоксидантных ферментов (аскорбатпероксидазы, каталазы и глутатион-S-трансферазы) и молекул, связывающих металлы, включая GSH и аминокислоты, такие как пролин и цистеин. Похожие эффекты отмечались и при фолиарной обработке жасмоновой кислотой бобов, подвергнутых действию кадмия. Под влиянием фитогормона происходило повышение активности СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы, а также повышалось содержание пролина и глицинбетаина (Ahmad et al., 2017).

Обработка метилжасмонатом вызывала повышение устойчивости растений *Vaccinium corymbosum* к действию кадмия. В присутствии метилжасмоната повышалась активность СОД, а также содержание вторичных метаболитов в

листьях – общих фенолов и флавоноидов, обладающих антиоксидантным действием (Ulloa-Inostroza et al., 2016).

Обработка *Brassica napus* L. метилжасмонатом существенно уменьшала проявление окислительного стресса, связанного с действием мышьяка, что проявлялось в поддержании на бесстрессовом уровне генерации АФК в листьях и содержания восстановленных глутатиона и аскорбата (Ferooq et al., 2016). Также в присутствии метилжасмоната повышалась активность и экспрессия генов ключевых антиоксидантных ферментов (СОД, аскорбатпероксидазы и каталазы), энзимов, задействованных в синтезе и превращении вторичных метаболитов (фенилаланинаммонийлиазы и полифенолоксидазы).

*Брассиностероиды* (БС) относятся к стрессовым фитогормонам с широким спектром протекторных эффектов, проявляющихся при действии на растения стрессоров самой разной природы. Стабильные позитивные эффекты БС обнаружены и при действии на растения токсичных концентраций ионов металлов – кадмия, никеля, свинца, цинка, меди и алюминия. При этом нормализовались ростовые показатели, увеличивалось содержание хлорофилла, усиливались фиксация  $CO_2$ , восстановление нитратов (Колупаев, Вайнер, 2014). Примечательно, что в ряде работ, выполненных на растениях разных таксономических групп, показано уменьшение накопления тяжелых металлов под влиянием БС (Vajguz, Nayat, 2009; Ahammed et al., 2013). Важной составляющей протекторного действия брассиностероидов на растения, подвергнутые действию тяжелых металлов, является индуцирование антиоксидантной системы.

У растений *Rafanus sativus* и *Brassica juncea* в условиях токсического действия цинка и хрома обработка 24-эпибрассинолидом (24-ЭБЛ) вызывала повышение активности СОД, каталазы, неспецифической пероксидазы и содержания пролина (Shahzad et al., 2018). Усиление накопления пролина при стрессовом действии кадмия под влиянием брассиностероидов зафиксировано у растений томатов (Ahmad et al., 2018). У растений риса, подвергнутых действию никеля, под влиянием 24-ЭБЛ отмечено повышение активности СОД и аскорбатпероксидазы (Shahzad et al., 2018). Обработка брассиностероидами усиливала экспрессию генов двух молекулярных форм каталазы (*Cat1* и *Cat2*), а также Fe-СОД и Mn-СОД у 7-дневных проростков редиса, подвергнутых токсическо-

му действию кадмия и хрома (Sharma et al., 2018).

При токсическом действии ртути на растения нута обработка 24-ЭБЛ усиливала вызываемое стрессом накопление пролина и глицин-бетатина, вызывала повышение активности аскорбатпероксидазы, каталазы, глутатионредуктазы и способствовала повышению содержания восстановленного глутатиона (Ahmad et al., 2018).

Предпосевная обработка семян *Brassica juncea* кастастероном снижала накопление АФК в проростках, подвергнутых воздействию  $\text{Cu}^{2+}$  (Yadav et al., 2018). При этом под влиянием брассиностероида повышалась активность аскорбатпероксидазы, дегидроаскорбатредуктазы, глутатионредуктазы, глутатионпероксидазы и глутатион-S-трансферазы. Эти эффекты сочетались с увеличением содержания транскриптов данных ферментов. Авторами сделано заключение, что предобработка эпикастастероном улучшала систему антиоксидантной защиты при действии меди, модулируя аскорбат-глутатионовый цикл.

Положительное влияние брассиностероидов на устойчивость к тяжелым металлам зарегистрировано и у водных растений. Так, воздействие 24-ЭБЛ на растения *Acutodesmus obliquus*, подвергнутые обработке ионами свинца, приводило к снижению содержания эндогенного Pb и уменьшению проявления окислительного стресса (накопления  $\text{H}_2\text{O}_2$  и малонового диальдегида). Кроме того, 24-ЭБЛ увеличивал активность СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и содержание аскорбата и глутатиона. Также под влиянием 24-ЭБЛ повышалась активность фитохелатинсинтазы, в результате чего усиливался синтез фитохелатинов, ответственных как за связывание, так и за детоксикацию Pb (Talarek-Karwel et al., 2019).

*Пролин* условно относят к так называемым «неспециализированным» антиоксидантам, поскольку его антиоксидантные функции не считаются основными (Колупаев и др., 2014). Как одна из причин антиоксидантного действия пролина рассматривается его способность связывать ионы металлов с переменной валентностью и тем самым ограничивать неферментативные свободнорадикальные процессы (Liang et al., 2013). В то же время действие экзогенного пролина на клетки растений, подвергнутые влиянию тяжелых металлов, реализуется не только путем их связывания и может быть весьма сложным, а во многих случаях по-

нятым далеко не полностью. Так, в культурах клеток показано повышение экзогенным пролином активности ряда антиоксидантных ферментов при действии ионов кадмия (Islam et al., 2009a, 2009b), агентов окислительного стресса (Chen, Dickman, 2005). В таких условиях обнаружено положительное влияние пролина на СОД, каталазу и ферменты аскорбат-глутатионового цикла (Chen, Dickman, 2005; Islam et al., 2009a). Установлено, что пролин обладает способностью предотвращать образование агрегатов белковых молекул при действии денатурирующих агентов (Samuel et al., 2000). Показано его защитное влияние на нитратредуктазу растений риса, подвергнутых действию алюминия (Sharma, Dubey, 2005). В условиях *in vitro* пролин восстанавливал активность РНКазы проростков риса после денатурирующего действия арсенита на этот белок (Mishra, Dubey, 2006).

### **Заключение**

Одной из важных составляющих неблагоприятного действия ионов тяжелых металлов на растения является окислительный стресс. Такой эффект вызывают не только металлы с переменной валентностью, которые могут быть прямой причиной образования АФК в неферментативных реакциях, но и металлы с постоянной валентностью. Эффекты последних относятся к категории «вторичного окислительного стресса», являющегося следствием нарушений в функционировании мембран хлоропластов и митохондрий, инактивации тяжелыми металлами антиоксидантных ферментов и пр.

Воздействие на растения тяжелых металлов, по крайней мере, нелетальное, вызывает активацию антиоксидантной системы. При этом возможна связь между резистентностью растений и активностью их антиоксидантной системы. Однако эта связь не всегда прямая и обычно обнаруживается при оценке не одного-двух, а как минимум нескольких ключевых показателей антиоксидантного статуса. При этом наиболее важным ферментативным антиоксидантом является СОД. Существенное значение для металлоустойчивости может также иметь накопление вторичных метаболитов, глутатиона и пролина. Эти показатели, по видимому, могут быть использованы для скрининга генотипов растений, устойчивых к действию тяжелых металлов.

В целом же, антиоксидантная система является слишком сложной системой, которую вряд ли возможно охарактеризовать по одному

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

или даже нескольким показателям. Помимо многокомпонентности эта система отличается высокой динамичностью. На одних стадиях стрессовой реакции или адаптивного процесса вклад в поддержание редокс-баланса могут вносить одни компоненты системы, а на других – другие. В связи с этим для оценки редокс-статуса растений как характеристики адаптации и устойчивости необходимо оценивать в динамике определенный набор показателей, который может быть отчасти и видоспецифичным, и стрессоспецифичным.

Устойчивость растений к действию тяжелых металлов может быть индуцирована различными воздействиями, активирующими сигнальную сеть. Таковыми являются воздействие экзогенных сигнальных молекул (например, обработка растений донорами NO и H<sub>2</sub>S), стрессовых фитогормонов (салициловая и жасмоновая кислоты, брассиностероиды и пр.), а некоторых случаях и метаболитов (например, пролина).

Наряду с индуцированием антиоксидантной системы экзогенными воздействиями в последние десятилетия предпринимаются попытки повышения антиоксидантной активности растений путем трансгенеза, обеспечивающего сверхэкспрессию генов антиоксидантных ферментов либо энзимов, задействованных в синтезе низкомолекулярных АО. Во многих случаях в результате этого повышалась устойчивость растений к действию стрессоров.

Так, трансформация рапса геном Mn-SOD из *Triticum aestivum* повышала толерантность растений к действию алюминия (Basu et al., 2001). Увеличение количества транскриптов генов Cu/Zn-SOD у трансгенных растений *Festuca arundinacea* приводило к повышению их устойчивости к действию ионов кадмия и меди (Lee et al., 2007). Растения риса, коэкспрессирующие гены глутатион-S-трансферазы и каталазы (CAT1) из *Suaeda salsa*, отличались улучшением функционирования антиоксидантной системы при действии теплового шока и ионов кадмия (Zhao et al., 2009). Растения табака, трансформированные геном глутатион-S-трансферазы *Trichoderma virens*, проявляли высокую устойчивость к ионам кадмия, а также повышенную активность не только целевого фермента, но и СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы, гваяколпероксидазы (Dixit et al., 2011). В последние годы считается, что компоненты антиоксидантной системы находятся между собой в функциональном взаимодействии (Колупаев, 2016). Такое взаимодействие, по-

видимому, придает этой системе как стабильность, так и динамичность, необходимую для адаптации живых организмов к действию стрессоров. Вполне естественно, что помимо функционального взаимодействия компонентов антиоксидантной системы между собой, эта система постоянно находится под влиянием сигнальных посредников и фитогормонов. Обсуждение чрезвычайно сложных механизмов регуляции антиоксидантной системы при стрессах выходит далеко за рамки тематики настоящего обзора.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бакакина Ю.С., Колеснева Е.В., Дубовская Л.В., Вологовский И.Д. 2011. Влияние высокотемпературного стресса на внутриклеточную концентрацию NO и эндогенное содержание цГМФ в проростках *Arabidopsis thaliana*. Вісн. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. 1 : 50-56.
- Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. 2009. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та : 236 с.
- Белявская Н.А., Федюк О.М., Золотарева Е.К. 2018. Растения и тяжелые металлы: рецепция и сигналинг. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 3 (45) : 10-30.
- Гарифзянов А.Р., Иванищев В.В. 2012. Антиоксидантная система как основа устойчивости растений. Саарбрюккен : LAP LAMBERT Academic Publishing : 191 с.
- Гришко В.Н., Сыщиков Д.В. 2012. Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора. Киев : Наук. думка : 239 с.
- Гуральчук Ж.З. 1994. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам. Физиология и биохимия культ. растений. 26 : 107-118.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. Москва : Мир : 439 с.
- Карпец Ю.В. 2017. Роль ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором оксида азота. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (42) : 52-61.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. 2015. Функциональное взаимодействие оксида азота и пероксида водорода при формировании индуцированной теплоустойчивости проростков пшеницы. Физиология растений. 62 (1) : 72-78.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. 2017. Функциональное взаимодействие оксида азота с активными формами кислорода и ионами кальция при формировании адаптивных реакций растений. Вісн.

- Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2 (41) : 6-31.
- Колупаев Ю.Е. 2016. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений. *Успехи соврем. биологии*. 136 (2) : 181-198.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. 2014. Механизмы стресспротекторного влияния брассиностероидов на растения. *Агрохимия* 7 : 69-84.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. 2014. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях. *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія*. 2 (32) : 6-22.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2014. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений. *Ukr. Biochem. J.* 86 (4) : 18-35.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. 2016. Конститутивная и индуцированная холодом устойчивость проростков ржи и пшеницы к агентам окислительного стресса. *Физиология растений*. 63 (3) : 346-358.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2019. Сероводород и адаптация растений к действию абиотических стрессоров. *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология*. 48 : 158-190.
- Креславский В.Д., Лось Д.А., Аллахвердиев С.И., Кузнецов Вл.В. 2012. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений. *Физиология растений*. 59 (2) : 163-178.
- Мамаева А.С., Фоменков А.А., Носов А.В., Мошков И.Е., Мур Л.А.Дж., Холл М.А., Новикова Г.В. 2015. Регуляторная роль оксида азота у растений. *Физиология растений*. 62 (4) : 459-474.
- Прадедова Е.В., Нимаева О.Д., Саяев Р.К. 2017. Редокс-процессы в биологических системах. *Физиология растений*. 64 (6) : 433-445.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. 2014. Тяжелые металлы и растения. *Петрозаводск* : 194 с.
- Ткачук В.А., Тюрин-Кузьмин П.А., Белоусов В.В., Воротников А.В. 2012. Пероксид водорода как новый вторичный посредник. *Биол. мембраны*. 29 (1-2) : 21-37.
- Черенкевич С.Н., Мартинович Г.Г., Мартинович И.В., Горудко И.В., Шамова Е.В. 2013. Редокс-регуляция клеточной активности: концепции и механизмы. *Весці Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. Навук*. 1 : 92-108.
- Abass M.H., Neama J.D. Al-Jabary K. 2016. Biochemical responses to cadmium and lead stresses in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) plants. *AAB Bioflux*. 8 : 92-110.
- Ahammed G.J., Choudhary S.P., Chen S., Xia X., Shi K., Zhou Y., Yu J. 2013. Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato. *J. Exp. Bot.* V. 64. P. 199-213.
- Ahmad F., Singh A., Kamal A. 2018. Crosstalk of brassinosteroids with other phytohormones under various abiotic stresses. *J. App. Biol. Biotechnol.* 6 (1) : 56-62.
- Ahmad P., Alyemeni M.N., Wijaya L., Alam P., Ahanger M.A., Alamri S.A. 2017. Jasmonic acid alleviates negative impacts of cadmium stress by modifying osmolytes and antioxidants in faba bean (*Vicia faba* L.). *Arch. Agron. Soil Sci.* 63 (13) : 1889-1899. doi: 10.1080/03650340.2017.1313406
- Ali B., Mwamba T.M., Gill R.A., Yang C., Ali S., Daud M.K., Wu Y., Zhou W. 2014. Improvement of element uptake and antioxidative defense in *Brassica napus* under lead stress by application of hydrogen sulfide. *Plant Growth Regul.* 74 : 261-273.
- Alamri S.A., Siddiqui M.H., Al-Khaishany M.Y., Ali H.M., Al-Amri A., AlRabiah H.K. 2018. Exogenous application of salicylic acid improves tolerance of wheat plants to lead stress. *Adv. Agricult. Sci.* 6 (02) : 25-35.
- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Res.* 50 : 291-303.
- Asad S. A., Muhammad S., Farooq M., Afzal A., Broadley M., Young S., West, H. 2015. Anthocyanin production in the hyperaccumulator plant *Noccaea caerulea* in response to herbivory and zinc stress. *Acta Physiol. Plant.* 37 : 1715.
- Asgher M., Per T.S., Anjum S., Khan M.I.R., Masood A., Verma S., Khan N.A. 2017. Contribution of glutathione in heavy metal stress tolerance in plants. In: *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* (eds. M.I.R. Khan, N.A. Khan). Springer Nature Singapore Pte Ltd : 297-313.
- Astier J., Lindermayr C. 2012. Nitric oxide-dependent posttranslational modification in plants: an update. *Int. J. Mol. Sci.* 13 : 15193-15208.
- Aziz E.E., Gad N., Badran N.M. 2007. Effect of cobalt and nickel on plant growth, yield and flavonoids content of *Hibiscus sabdariffa* L. *Aust. J. Basic Appl. Sci.* 1 : 73-78.
- Bai X., Yang L., Tian M., Chen J., Shi J., Yang Y., Hu X. 2011. Nitric oxide enhances desiccation tolerance of recalcitrant *Antiaris toxicaria* seeds via protein S-nitrosylation and carbonylation. *PLoS One*. e20714.
- Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 47 : 1-8.
- Basu U., Good A.G., Taylor G.J. 2001. Transgenic *Brassica napus* plants overexpressing aluminium-induced mitochondrial manganese superoxide dis-

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- mutase cDNA are resistant to aluminium. *Plant Cell Environ.* 24 : 1278-1269.
- Bienert G.P., Moller A.L., Kristiansen K.A., Schulz A., Moller I.M., Schjoerring J.K., Jahn T.P. 2007. Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxide across membranes. *J. Biol. Chem.* 282 : 1183-1192.
- Bretzel F., Benvenuti S. Pistelli L. 2014. Metal contamination in urban street sediment in Pisa (Italy) can affect the production of antioxidant metabolites in *Taraxacum officinale* Weber. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21 : 2325-2333.
- Chadzinikolau T., Kozłowska M., Mleczek M. 2017. Induction of phytochelatin and flavonoids in cadmium polluted *Berberis thunbergii*. *Dendrobiology.* 77 : 139-146.
- Chandrakar V., Dubey A., Keshavkant S. 2016. Modulation of antioxidant enzymes by salicylic acid in arsenic exposed *Glycine max* L. *J. Soil Sci. Plant Nutrition.* 16 (3) : 662-676
- Chen Z., Yang B., Hao Z., Zhu J., Zhang Y., Xu T. 2018. Exogenous hydrogen sulfide ameliorates seed germination and seedling growth of cauliflower under lead stress and its antioxidant role. *J. Plant Growth Regul.* 37 : 5-15. doi: 10.1007/s00344-017-9704-8
- Chen C., Dickman M.B. 2005. Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 102 : 3459-3464.
- Clarke A., Desikan R., Hurst R.D., Hancock J.T., Neill S.J. 2000. NO way back: nitric oxide and programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures. *Plant J.* 24 : 667-677.
- Chmielowska-Bąk J., Arasimowicz-Jelonek M., Izbiańska K., Frontasyeva M., Zinicovscaia I, Guinace-Varela C., Deckert J. 2017. NADPH oxidase is involved in regulation of gene expression and ROS overproduction in soybean (*Glycine max* L.) seedlings exposed to cadmium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 86 (2) : 3551. <https://doi.org/10.5586/asbp.3551>
- De Benedictis M., Brunetti C., Brauer E.K., Andreucci A., Popescu S.C., Commisso M., Guzzo F., Sofo A., Castiglione M.R., Vatamaniuk O.K., Sanita di Toppi L. 2018. The *Arabidopsis thaliana* knockout mutant for phytochelatin synthase1 (*cad1-3*) is defective in callose deposition, bacterial pathogen defense and auxin content, but shows an increased stem lignification. *Front. Plant Sci.* 9 : 19.
- del Giudice J., Cam Y., Damiani I., Fung-Chat F., Meilhoc E., Bruand C., Brouquisse R., Puppo A., Boscar A. 2011. Nitric oxide is required for an optimal establishment of the *Medicago truncatula*–*Sinorhizobium meliloti* symbiosis. *New Phytol.* 191 : 405-417.
- Delledonne M., Xia Y., Dixon R.A., Lamb C. 1998. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature.* 394 : 585-588.
- Dixit P., Mukherjee P.K., Ramachandran V., Eapen S. 2011. Glutathione transferase from *Trichoderma virens* enhances cadmium tolerance without enhancing its accumulation in transgenic *Nicotiana tabacum*. *PLOS ONE.* 6 : e16360.
- Dresler S., Wojciak-Kosior M., Sowa I., Stanisławski G., Bany I., Wojcik M. 2017. Effect of short-term Zn/Pb or long-term multi-metal stress on physiological and morphological parameters of metallicolous and nonmetallicolous *Echium vulgare* L. populations. *Plant Physiol. Biochem.*, 115 : 380-389.
- Durner J., Wendehemme D., Klessig D.F. 1998. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP-ribose. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95 : 10328-10333.
- Emamverdian A., Ding Y., Mokhberdorran F., Xie Y. 2015. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Sci. World J.* 756120. doi: 10.1155/2015/756120.
- Fang H., Liu Z., Long Y., Liang Y., Jin Z., Zhang L., Liu D., Li H., Zhai J., Pei Y. The  $Ca^{2+}$ /calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and  $H_2S$  production to bolster  $Cr^{6+}$  tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2017. 91 (6) : 1038-1050. <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
- Fedenko V. S., Landi M., Shemet S.A. 2017. Detection of nickel in maize roots: A novel nondestructive approach by reflectance spectroscopy and colorimetric models. *Ecol. Indic.* 82 : 463-469.
- Fedenko V.S., Shemet S.A., Guidi L., Landi M. 2020. Metal/metalloid-induced accumulation of phenolic compounds in plants. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko N.Y.: Nova Science Publishers, pp. 67-115.
- Farooq M.A., Gill R.A., Islam F., Ali B., Liu H., Xu J., He S., Zhou W. 2016. Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *brassica napus* L. *Front. Plant Sci.* 7 : 468. doi: 10.3389/fpls.2016.00468
- Gill R.A., Ali B., Islam F., Farooq M.A., Gill M.B., Mwamba T.M., Zhou W. 2015. Physiological and molecular analyses of black and yellow seeded *Brassica napus* regulated by 5-aminolivulinic acid under chromium stress. *Plant Physiol. Biochem.* 94 : 130-143.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930.
- Grill E., Löffler S., Winnacker E.L., Zenk M.H. 1989. Phytochelatin, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific gamma-glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phyto-chelatin synthase). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 86 : 6838-6842.
- Hamed S.M., Zinta G., Klöck G., Asard H., Selim S., Abdelgawad H. 2017. Zinc-induced differential oxidative stress and antioxidant responses in *Chlorella*



- sorokiniana and *Scenedesmus acuminatus*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 140 : 256-263.
- Hänsch R., Mendel R.R. 2009. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Curr. Opin. Plant Biol.* 12 : 259-266.
- Hasanuzzaman M., Matin M.A., Fardus J., Hasanuzzaman M., Hossain M.S., Parvin K. 2019. Foliar application of salicylic acid improves growth and yield attributes by upregulating the antioxidant defense system in *Brassica campestris* plants grown in lead-amended soils. *Acta Agrobot.* 72 (2) : 1765. <https://doi.org/10.5586/aa.1765>
- Hanan A. Hashem, El-Sherif N.A. 2019. Exogenous jasmonic acid induces lead stress tolerance in kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by changing amino acid profile and stimulating antioxidant defense system. *Jordan J. Biol. Sci.* 12 : 3.
- Hernández L.E., González A., Navazas A., Barón-Sola Á., Martínez F., Cuypers A., Ortega-Villasante C. 2016. Glutathione metabolism in plants under metal and metalloid stress and its impact on the cellular redox homeostasis. In: *Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses* (eds. D.K. Gupta, J.M. Palma, F.J. Corpas). Switzerland : Springer International Publishing : 159-182.
- Hu Y., Ge Y., Zhang C., Ju T., Cheng, W. 2009. Cadmium toxicity and translocation in rice seedlings are reduced by hydrogen peroxidase pretreatment. *Plant Growth Regul.* 59. P. 51-61.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Banu M.N., Shimoishi Y., Nakamura Y., Murata Y. 2009a. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells. *J. Plant Physiol.* 166 : 1587-1597.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Jannat R., Banu M.N., Jahan M.S., Nakamura Y., Murata Y. 2009b. Proline and glycinebetaine confer cadmium tolerance on tobacco bright yellow-2 cells by increasing ascorbate-glutathione cycle enzyme activities. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 73 : 2320-2323.
- Ivanov Yu.V., Savochkin Yu.V., Kuznetsov V.V. 2013. Development of scots pine seedlings and functioning of antioxidant systems under the chronic action of lead ions. *Biol. Bull.* 40 (1) : 26-35.
- Javed M.T., Akram M.S., Tanwir K., Chaudhary H.J., Ali Q., Stoltz E., Lindberg S. 2017. Cadmium spiked soil modulates root organic acids exudation and ionic contents of two differentially Cd tolerant maize (*Zea mays* L.) cultivars. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 141, 216-225.
- Jin Z., Wang Z., Ma Q., Sun L., Zhang L., Liu Z., Liu D., Hao X., Pei Y. 2017. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Soil.* Vol. 419 (1-2) : 141-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
- Kang G.Z., Li G.Z., Liu G.Q., Xu W., Peng X.Q., Wang C.Y., Zhu Y.J., Guo T.C. 2013. Exogenous salicylic acid enhances wheat drought tolerance by influence on the expression of genes related to ascorbate-glutathione cycle. *Biol. Plant.* 57 (4) : 718-724.
- Karimi N., Souri, Z. 2016. Antioxidant enzymes and compounds complement each other during arsenic detoxification in shoots of *Isatis cappadocica* Desv. *Chem. Ecol.* 32 : 937-951.
- Kaur R., Nayyar H. 2014. Ascorbic acid a potent defender against environmental stresses. In: *Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling* (ed. P. Ahmad). Academic Press is an imprint of Elsevier : 235-287.
- Kawano T., Sahashi N., Takahashi K., Uozumi N., Muto S. 1998. Salicylic acid induces extracellular superoxide generation followed by an increase in cytosolic calcium ion in Tobacco suspension culture: the earliest events in salicylic acid signal transduction. *Plant Cell Physiol.* 39 : 721-730.
- Kaya C., Akram N.A., Sürücü A., Ashraf M. 2019. Alleviating effect of nitric oxide on oxidative stress and antioxidant defence system in pepper (*Capsicum annum* L.) plants exposed to cadmium and lead toxicity applied separately or in combination. *Sci. Hortic.* 255 : 52-60.
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PSII activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma.* 251 : 1007-1019.
- Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. 2017. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H<sub>2</sub>S donors through differential organo-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms. *J. Plant Physiol.* 219 : 71-80. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.* 41 : 185-198.
- Kiran B.R., Prasad M.N.V. 2017. Responses of *Ricinus communis* L. (castor bean, phytoremediation crop) seedlings to lead (Pb) toxicity in hydroponics. *Selcuk J. Agr. Food Sci.* 31 : 73-80.
- Kohli S.K., Handa N., Gautam V., Bali S., Sharma A., Khanna K., Arora S., Thukral K.A., Ohri P., Karpets Y., Kolupaev Y., Bhardwaj R. 2017. ROS signaling in plants under heavy metal stress. In: *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* (eds. M.I.R. Khan, N.A. Khan). Singapore : Springer Nature Pte Ltd. : 185-214.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) : 338-348.



## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- Krasylenko Y.A., Yemets A.I., Sheremet Y.A., Blume Y.B. 2012. Nitric oxide as a critical factor for perception of UV-B irradiation by microtubules in Arabidopsis. *Physiol. Plant.* 145 : 505-515.
- Kumar A., Pal L., Agrawal, V. 2017. Glutathione and citric acid modulates lead and arsenic-induced phytotoxicity and genotoxicity responses in two cultivars of *Solanum lycopersicum* L. *Acta Physiol. Plant.* 39 : 151.
- Pandey K.A., Gautam .P. 2020. Stress responsive gene regulation in relation to hydrogen sulfide in plants under abiotic stress. *Physiol. Plant.* 168 (2) : 511-525. <https://doi.org/10.1111/ppl.13064>
- Lachman J., Dudjak J., Miholova D., Kolihoval D., Pivec V. 2005. Effect of cadmium on flavonoid content in young barley (*Hordeum sativum* L.) plants. *Plant Soil Environ.* 51 (11) :513-516.
- Laloi C., Stachowiak M., Pers-Kamczyc E., Warzych E., Murgia I., Apel K. 2007. Cross-talk between singlet oxygen- and hydrogen peroxide-dependent signaling of stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 104 : 672-677.
- Laspina N.V., Groppa M.D., Tomaro M.L., Benavides M.P. 2005. Nitric oxide protects sunflower leaves against Cd-induced oxidative stress. *Plant Sci.* 169 : 323-330.
- Lee K.P., Kim C., Landgraf F., Apel K. 2007. EXECUTER1- and EXECUTER2-dependent transfer of stress-related signals from the plastid to the nucleus of *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 104 : 10270-10275.
- Li Q., Wang Z., Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. 2016a. 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 Rep.* 35 : 1155-1168.
- Li Z.G., Min X., Zhou Z.H. 2016b. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Front. Plant Sci.* 7 : 1621.
- Li H., Li M., Wei X., Zhang X., Xue R., Zhao Y., Zhao H. 2017. Transcriptome analysis of drought responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Mol. Genet. Genom.* 292 (5) : 1091-1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
- Liang X., Zhang L., Natarajan S.K., Becker D.F. 2013. Proline mechanisms of stress survival. *Antioxid. Redox Signal.* 19 : 998-1011.
- Lombardi L., Sebastian, L. 2015. Copper toxicity in *Prunus cerasifera*: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. *Plant Sci.* 168 : 797-802.
- Lozano-Juste J., Colom-Moreno R., Leon J. 2011. In vivo pro-teín tyrosine nitration in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.* 62 : 3501-3517.
- Martinez-Domínguez D., de las Heras M.A., Navarro F., Torronteras R., Cordob F. 2008. Efficiency of antioxidant response in *Spartina densiflora*: An adaptive success in a polluted environment. *Environ. Exp. Bot.* 62 : 69-77.
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiol.* 132 : 272-281.
- Miller E.W., Dickinson B.C., Chang C.J. 2010. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107 : 15681-15686.
- Mishra S., Dubey R.S. 2006. Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings: role of proline as enzyme protectant. *J. Plant Physiol.* 163 : 927-936.
- Nasiri-Savadkoobi S., Saeidi-Sar S., Abbaspour, H., Dehpour, A.A. 2017. Protective role of exogenous nitric oxide against zinc toxicity in *Plantago major* L. *Appl. Ecol. Environment. Res.* 15 (4) : 511524.
- Nazar R., Iqbal N., Masood A., Khan M., Syeed S., Khan N. 2012. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation. *Amer. J. Plant Sci.* 3 : 1476-1489.
- Ozfidan-Konakci C., Yildiztugay E., Elbasan F. Kucukoduk M., Turkan I. 2020. Hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) and nitric oxide (NO) alleviate cobalt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) by modulating photosynthesis, chloroplastic redox and antioxidant capacity. *J. Hazardous Materials.* 388 : 122061. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122061>
- Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.H. 2003. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves. *Biol. Plant.* 46 : 289-294.
- Papadakis I.E., Chatzistathis T., Giannakoula A., Sotiropoulos T., Antonopoulou C., Therios I. 2020. Effects of Excess Manganese on Growth, Mineral Nutrition, Carbohydrates, Malondialdehyde, Hydrogen Peroxide and Proline of Citrus Plants. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko). N.Y. : Nova Science Publishers : 237-252.
- Pasqualini S., Meier S., Gehring C., Madeo L., Fornaciari M., Romano B., Ederli L. 2009. Ozone and nitric oxide induce cGMP-dependent and -independent transcription of defense genes in tobacco. *New Phytol.* 181 : 860-870.
- Prasad S.M., Dwivedi R., Zeeshan M. 2005. Growth, photosynthetic electron transport, and antioxidant responses of young soybean seedlings to simultaneous exposure of nickel and UV-B stress. *Photosynthetica.* 43 : 177-185.
- Ribera-Fonseca A., Inostroza-Blancheteau C., Cartes P., Rengel Z., Mora M.L. 2013. Early induction of Fe-SOD gene expression is involved in tolerance to Mn toxicity in perennial ryegrass. *Plant Physiol. Biochem.* 73 : 77-82.

- Rizwan M., Mostofa M.G., Ahmad M.Z., Imtiaz M., Mehmood S., Adeel M., Dai Z., Li Z., Aziz O., Zhang Y., Tu S. 2018. Nitric oxide induces rice tolerance to excessive nickel by regulating nickel uptake, reactive oxygen species detoxification and defense-related gene expression. *Chemosphere*. 191 : 23-35.
- Roychoudhury A., Ghosh S. 2013. Physiological and biochemical responses of mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) to varying concentrations of cadmium chloride or sodium chloride. *Unique Journal of Pharmaceutical and Biological Sciences*. 1 : 11-21.
- Sagi M., Fluhr R. 2006. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiol*. 141 : 336-340.
- Sahay S., Gupta M. 2017. An update on nitric oxide and its benign role in plant responses under metal stress. *Nitric Oxide*. 67 : 39-52.
- Samuel D., Kumar T.K., Ganesh G., Jayaraman G., Yang P.W., Chang M.M., Trivedi V.D., Wang S.L., Hwang K.C., Chang D.K., Yu C. 2000. Proline inhibits aggregation during protein refolding. *Protein Sci*. 9 : 344-352.
- Santino A., Taurino M., De Domenico S., Bonsegna S., Poltronieri P., Pastor V., Flors V. 2013. Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (a)biotic stresses. *Plant Cell Rep*. 32 : 1085-1098.
- Sarwar, N., Saifullah, Malhi S.S., Zia M.H., Naeem A., Bibi S., Farid, G. 2010. Role of mineral nutrition in minimizing cadmium accumulation by plants. *J. Sci. Food Agricult*. 90 : 925-937.
- Scarpeci T.E., Zanon M.I., Carrillo N., Mueller Roerber B., Valle E.M. 2008. Generation of superoxide anion in chloroplasts of *Arabidopsis thaliana* during active photosynthesis: a focus on rapidly induced genes. *Plant Mol. Biol*. 66 : 361-378.
- Schickler H., Caspi H. 1999. Response of antioxidative enzymes to nickel and cadmium stress in hyperaccumulator plants of the genus *Alyssum*. *Physiol. Plant*. 105 : 39-44.
- Semane B., Cuypers A., Smeets K., Van B.F., Horemans N., Schat H., Vangronsveld J. 2007. Cadmium responses in *Arabidopsis thaliana*: glu-tathione metabolism and antioxidative defence system. *Physiol. Plant*. 129 : 519-528.
- Shahzad B., Tanveer M., Che Z., Rehman A., Cheema S.A., Sharma A., Song H., Rehman S., Zhaorong D. 2018. Role of 24-epibrassinolide (EBL) in mediating heavy metal and pesticide induced oxidative stress in plants: A review. *Ecotoxicol. Environ. Saf*. 147 : 935-944.
- Shakirova F.M., Allagulova Ch.R., Maslennikova D.R., Klyuchnikova E.O., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V. 2016. Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants. *Environ. Exp. Bot*. 122 : 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.08.002>
- Sharma A., Kumar V., Kumar R., Kohli S.K., Yadav P., Kapoor D., Khan E.A., Parihar R.D., Shahzad B., Thukral A.K., Bhardwaj R. 2020. Role of plant growth regulators in ameliorating heavy metal caused oxidative stress in plants: An update. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko). N.Y. : Nova Science Publishers ; 117-127.
- Sharma P., Dubey R.S. 2005. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *J. Plant Physiol*. 162 : 854-864.
- Shi H., Ye T., Han N., Bian H., Liu X., Chan Z. 2015. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis*. *J. Integr. Plant Biol*. 57 (7) : 628-640. <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
- Sihag S., Brar B., Joshi U.N. 2019. Salicylic acid induces amelioration of chromium toxicity and affects antioxidant enzyme activity in *Sorghum bicolor* L. *Int. J. Phytoremed.* doi: 10.1080/15226514.2018.1524827
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M. 2016. Heavy metal tolerance in plants: Role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics. *Front. Plant Sci*. 6 : 1143.
- Singh H., Singh N.B., Singh A., Hussain I., Yadav V. 2017. Oxidative stress induced by lead in *Vigna radiata* L. seedling attenuated by exogenous nitric oxide. *Tropical Plant Res*. 4 (2) : 225-234.
- Sirhindi G., Mir M.A., Abd-Allah E.F., Ahmad P., Guzel S. 2016. Jasmonic acid modulates the physio-biochemical attributes, antioxidant enzyme activity, and gene expression in glycine max under nickel toxicity. *Front. Plant Sci*. 7 : 591. doi: 10.3389/fpls.2016.00591
- Talarek-Karwel M., Bajguz A., Piotrowska-Niczyporuk A. 2019. 24-Epibrassinolide modulates primary metabolites, antioxidants, and phytochelatins in *Acutodesmus obliquus* exposed to lead stress. *J. Appl. Phycol.* <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01966-8>
- Tewari R.K., Hahn E.J., Paek K.Y. 2008. Function of nitric oxide and superoxide anion in the adventitious root development and antioxidant defence in *Panax ginseng*. *Plant Cell Rep*. 27 : 563-573.
- Treutter D. 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ. Chem. Lett*. 4 : 147-157.
- Ulloa-Inostroza E.M., Alberdi M., Meriño-Gergichevich C., Reyes-Díaz M. 2016. Low doses of exogenous methyl jasmonate applied simultaneously with toxic aluminum improve the antioxidant performance of *Vaccinium corymbosum*. *Plant Soil*. doi: 10.1007/s11104-016-2985-z
- Valivand M., Amooaghaie R., Ahadi A. 2019. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini.

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- Environ. Exp. Bot. 158 : 40-50. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
- Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. 2019. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant Cell Environ.* 42 (8) : 2340-2356. <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
- Wang L.J., Li S.H. 2006. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Plant Growth Regul.* 48 : 137-144.
- Wendehenne D., Durner J., Chen Z., Klessing D.F. 1998. Benzothiadiazole, an inducer of plant defenses, inhibits catalase and ascorbate peroxidase. *Phytochemistry.* 47 : 651-657.
- Wood J.M. 1974. Biological cycles for toxic elements in the environment. *Science.* 183 (4129) : 1049-1059.
- Xiang C., Werner B L., Christensen E.M., Oliver D.J. 2001. The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiol.* 126 : 564-574.
- Xu J., Yin H., Li Y., Liu X. 2010. Nitric oxide is associated with long-term zinc tolerance in *Solanum nigrum*. *Plant Physiol.* 154 : 1319-1334.
- Yadav P., Kaur R., Kumar M., Kanwar, Sharma A., Verma V., Sirhindi G., Bhardwaja R. 2018. Castasterone confers copper stress tolerance by regulating antioxidant enzyme responses, antioxidants, and amino acid balance in *B. juncea* seedlings. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 147 : 725-734.
- Yun B.W., Feechan A., Yin M., Saidi N.B.B., Le Bihan T., Yu M., Moore J.W., Kang J.G., Kwon E., Kang J.G., Spoel S.H., Pallas J.A., Loake G.J. 2011. S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity. *Nature.* 478 : 264-268.
- Zafari S., Sharifi M., Chashmi N. A., Mur L. A. 2016. Modulation of Pb-induced stress in *Prosopis* shoots through an interconnected network of signaling molecules, phenolic compounds and amino acids. *Plant Physiol. Biochem.* 99 : 11-20.
- Zhang Y., Wang L., Liu Y Zhang Q, Wei Q, Zhang W. 2006. Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiport in the tonoplast. *Planta.* 224 : 545-555.
- Zhang H., Hu S.-L., Zhang Z.-J., Hu L.-Y., Jiang C.-X., Wei Z.-J., Liu J., Wang H.-L., Jiang S.-T. 2011. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharvest Biology and Technology.* 60 (3) : 251-257. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
- Zhao F.Y., Liu W., Zhang S.Y. 2009. Different responses of plant growth and antioxidant system to the combination of cadmium and heat stress in transgenic and non-transgenic rice. *J. Integr. Plant Biol.* 51 (10) : 942-950.
- Zhou Z.S., Guo K., Elbaz A.A., Yang Z.M. 2009. Salicylic acid alleviates mercury toxicity by preventing oxidative stress in roots of *Medicago sativa*. *Environ. Exp. Bot.* 65 : 27-34.
- Zhu Y.L., Pilon-Smits E.A.H., Jouanin L., Terry N. 1999. Overexpression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance. *Plant Physiol.* 119 : 73-80.
- Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. 2018. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Front. Plant Sci.* 9 : 1375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>

## REFERENCES

- Bakakina Yu.S., Kolesneva E.V., Dubovskaya L.V., Volotovskii I.D. 2011. Effect of temperature stress on intracellular NO concentration and endogenous cGMP content in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Vestsi Nats. Akad. Navuk Belarusi, Ser. Biol. Navuk.* 1 : 50-56.
- Bashmakov D.I., Lukatkin A.S. 2009. *Ekologofiziologicheskiye aspekty akkumulyatsii i raspredeleniya tyazhelykh metallov u vysshikh rasteniy* (Eco-physiological aspects of heavy metals accumulation and allocation in higher plants). Saransk : Publishing House of Mordovian State University : 236 p.
- Belyavskaya N.A., Fediuk O.M., Zolotareva E.K. 2018. Plants and heavy metals: perception and signaling. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 3 (45) : 10-30.
- Garifzyanov A.R., Ivanishhev V.V. 2012. *Antioksidantnaya sistema kak osnova ustojchivosti rastenij* (Antioxidant system as basis for plant resistance). Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing : 191 c.
- Gryshko V.N., Syschykov D.V. 2012. *Funktsionirovaniye glutationzavisimoy antioksidantnoy sistemy i ustoychivost' rasteniy pri deystvii tyazhelykh metallov i flora* (Functioning of the glutathione-dependent antioxidant system and plant resistance under the action of heavy metals and fluorine). Kiev : Naukova dumka : 239 p.
- Gural'chuk, Zh.Z. 1994. The mechanisms of plant resistance to heavy metals. *Fiziol. Biokh. Kul't. Rast.* 26 : 107-118.
- Kabata-Pendias A., Pendias H. 1989. *Trance Elements in Soil and Plants.* Moscow : 439 p.
- Karpets Yu.V. 2017. Role of calcium ions and reactive oxygen species in induction of antioxidant enzymes and heat resistance of plant cells by nitric oxide donor. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 3 (42) : 52-61. <https://doi.org/10.35550/vbio2017.03.052>
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2015. Functional interaction between nitric oxide and hydrogen peroxide during formation of wheat seedling

- induced heat resistance. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (1) : 65-70. doi.org/10.1134/S1021443714060090
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E. 2017. Functional interaction of nitric oxide with reactive oxygen species and calcium ions at development of plants adaptive responses. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 2 (41) : 6-31. doi.org/10.35550/vbio2017.02.006
- Kolupaev Yu.E. 2016. Plant cell antioxidants and their role in ROS signaling and plant resistance. *Uspekhi Sovrem. Biologii.* 136 (2) : 181-198.
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2014. Mechanisms of the stress-protective effect of brassinosteroids on plants. *Agrokhimiya.* 7 : 69-84.
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O. 2014. Pro-line: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 2 (32) : 6-22
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2014. Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *Ukr. Biochem. J.* 86 (4) : 18-35. doi: http://dx.doi.org/10.15407/ubj86.04.018
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Oboznyi A.I., Ryabchun N.I., Kirichenko V.V. 2016. Constitutive and cold-induced resistance of rye and wheat seedlings to oxidative stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 63 (3) : 326-337. https://doi.org/10.1134/S1021443716030067
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 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
- Kreslavski V.D., Los D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.I. 2012. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 59 : 2 : 141-154. https://doi.org/10.1134/S1021443712020057
- Mamaeva A.S., Fomenkov A.A., Nosov A.V., Moshkov, I.E., Mur, L.A.J., Hall, M.A., and Novikova G.V. 2015. Regulatory role of nitric oxide in plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (4) : 427-440. https://doi.org/10.1134/S1021443715040135
- Pradedova E.V., Nimaeva O.D., Salyaev R.K. 2017. Redox processes in biological systems. *Russ. J. Plant Physiol.* 64 (6) : 822-832. https://doi.org/10.1134/S1021443717050107
- Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. 2014. Tya-zhelye metally i rasteniya (Heavy metals and plants). *Petrozavodsk* : 194 p.
- Tkachuk V.A., Tyurin-Kuzmi P.A., Belousov V.V., Vorotnikov A.V. 2012. Hydrogen peroxide as a new second messenger. *Biol. Membrany.* 29 (1) : 21-37.
- Cherenkevich S.N., Martinovich G.G., Martinovich I.V., Gorudko I.V., Shamova, E.V. 2013. Redox regulation of cellular activity: concepts and mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series of Biological Sciences.* 1 : 92-108.
- Abass M.H., Neama J.D. Al-Jabary K. 2016. Biochemical responses to cadmium and lead stresses in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) plants. *AAB Bioflux.* 8 : 92-110.
- Ahmed G.J., Choudhary S.P., Chen S., Xia X., Shi K., Zhou Y., Yu J. 2013. Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato. *J. Exp. Bot.* V. 64. P. 199-213.
- Ahmad F., Singh A., Kamal A. 2018. Crosstalk of brassinosteroids with other phytohormones under various abiotic stresses. *J. App. Biol. Biotechnol.* 6 (1) : 56-62.
- Ahmad P., Alyemeni M.N., Wijaya L., Alam P., Ahanger M.A., Alamri S.A. 2017. Jasmonic acid alleviates negative impacts of cadmium stress by modifying osmolytes and antioxidants in faba bean (*Vicia faba* L.). *Arch. Agron. Soil Sci.* 63 (13) : 1889-1899. doi: 10.1080/03650340.2017.1313406
- Ali B., Mwamba T.M., Gill R.A., Yang C., Ali S., Daud M.K., Wu Y., Zhou W. 2014. Improvement of element uptake and antioxidative defense in *Brassica napus* under lead stress by application of hydrogen sulfide. *Plant Growth Regul.* 74 : 261-273.
- Alamri S.A., Siddiqui M.H., Al-Khaishany M.Y., Ali H.M., Al-Amri A., AlRabiah H.K. 2018. Exogenous application of salicylic acid improves tolerance of wheat plants to lead stress. *Adv. Agricult. Sci.* 6 (02) : 25-35.
- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Res.* 50 : 291-303.
- Asad S. A., Muhammad S., Farooq M., Afzal A., Broadley M., Young S., West, H. 2015. Anthocyanin production in the hyperaccumulator plant *Noccaea caerulea* in response to herbivory and zinc stress. *Acta Physiol. Plant.* 37 : 1715.
- Asgher M., Per T.S., Anjum S., Khan M.I.R., Masood A., Verma S., Khan N.A. 2017. Contribution of glutathione in heavy metal stress tolerance in plants. In: *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* (eds. M.I.R. Khan, N.A. Khan). Springer Nature Singapore Pte Ltd : 297-313.
- Astier J., Lindermayr C. 2012. Nitric oxide-dependent posttranslational modification in plants: an update. *Int. J. Mol. Sci.* 13 : 15193-15208.
- Aziz E.E., Gad N., Badran N.M. 2007. Effect of cobalt and nickel on plant growth, yield and flavonoids content of *Hibiscus sabdariffa* L. *Aust. J. Basic Appl. Sci.* 1 : 73-78.

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- Bai X., Yang L., Tian M., Chen J., Shi J., Yang Y., Hu X. 2011. Nitric oxide enhances desiccation tolerance of recalcitrant *Antiaris toxicaria* seeds via protein S-nitrosylation and carbonylation. *PLoS One*. e20714.
- Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 47 : 1-8.
- Basu U., Good A.G., Taylor G.J. 2001. Transgenic *Brassica napus* plants overexpressing aluminium-induced mitochondrial manganese superoxide dismutase cDNA are resistant to aluminium. *Plant Cell Environ.* 24 : 1278-1269.
- Bienert G.P., Moller A.L., Kristiansen K.A., Schulz A., Moller I.M., Schjoerring J.K., Jahn T.P. 2007. Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxide across membranes. *J. Biol. Chem.* 282 : 1183-1192.
- Bretzel F., Benvenuti S. Pistelli L. 2014. Metal contamination in urban street sediment in Pisa (Italy) can affect the production of antioxidant metabolites in *Taraxacum officinale* Weber. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21 : 2325-2333.
- Chadzinikolau T., Kozłowska M., Mleczek M. 2017. Induction of phytochelatin and flavonoids in cadmium polluted *Berberis thunbergii*. *Dendrobiology.* 77 : 139-146.
- Chandrakar V., Dubey A., Keshavkant S. 2016. Modulation of antioxidant enzymes by salicylic acid in arsenic exposed *Glycine max* L. *J. Soil Sci. Plant Nutrition.* 16 (3) : 662-676
- Chen Z., Yang B., Hao Z., Zhu J., Zhang Y., Xu T. 2018. Exogenous hydrogen sulfide ameliorates seed germination and seedling growth of cauliflower under lead stress and its antioxidant role. *J. Plant Growth Regul.* 37 : 5-15. doi: 10.1007/s00344-017-9704-8
- Chen C., Dickman M.B. 2005. Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 102 : 3459-3464.
- Clarke A., Desikan R., Hurst R.D., Hancock J.T., Neill S.J. 2000. NO way back: nitric oxide and programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures. *Plant J.* 24 : 667-677.
- Chmielowska-Bąk J., Arasimowicz-Jelonek M., Izbiańska K., Frontasyeva M., Zinicovscaia I., Guinace-Varela C., Deckert J. 2017. NADPH oxidase is involved in regulation of gene expression and ROS overproduction in soybean (*Glycine max* L.) seedlings exposed to cadmium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 86 (2) : 3551. <https://doi.org/10.5586/asbp.3551>
- De Benedictis M., Brunetti C., Brauer E.K., Andreucci A., Popescu S.C., Comisso M., Guzzo F., Sofo A., Castiglione M.R., Vatamaniuk O.K., Sanita di Toppi L. 2018. The *Arabidopsis thaliana* knockout mutant for phytochelatin synthase1 (*cad1-3*) is defective in callose deposition, bacterial pathogen defense and auxin content, but shows an increased stem lignification. *Front. Plant Sci.* 9 : 19.
- del Giudice J., Cam Y., Damiani I., Fung-Chat F., Meilhoc E., Bruand C., Brouquisse R., Puppo A., Boscar A. 2011. Nitric oxide is required for an optimal establishment of the *Medicago truncatula*-*Sinorhizobium meliloti* symbiosis. *New Phytol.* 191 : 405-417.
- Delledonne M., Xia Y., Dixon R.A., Lamb C. 1998. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature.* 394 : 585-588.
- Dixit P., Mukherjee P.K., Ramachandran V., Eapen S. 2011. Glutathione transferase from *Trichoderma virens* enhances cadmium tolerance without enhancing its accumulation in transgenic *Nicotiana tabacum*. *PLOS ONE.* 6 : e16360.
- Dresler S., Wojciak-Kosior M., Sowa I., Stanisławski G., Bany I., Wojcik M. 2017. Effect of short-term Zn/Pb or long-term multi-metal stress on physiological and morphological parameters of metallicolous and nonmetallicolous *Echium vulgare* L. populations. *Plant Physiol. Biochem.*, 115 : 380-389.
- Durner J., Wendehenne D., Klessig D.F. 1998. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP-ribose. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95 : 10328-10333.
- Emamverdian A., Ding Y., Mokherdoran F., Xie Y. 2015. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Sci. World J.* 756120. doi: 10.1155/2015/756120.
- Fang H., Liu Z., Long Y., Liang Y., Jin Z., Zhang L., Liu D., Li H., Zhai J., Pei Y. The  $Ca^{2+}$ /calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and  $H_2S$  production to bolster  $Cr^{6+}$  tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2017. 91 (6) : 1038-1050. <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
- Fedenko V. S., Landi M., Shemet S.A. 2017. Detection of nickel in maize roots: A novel nondestructive approach by reflectance spectroscopy and colorimetric models. *Ecol. Indic.* 82 : 463-469.
- Fedenko V.S., Shemet S.A., Guidi L., Landi M. 2020. Metal/metalloid-induced accumulation of phenolic compounds in plants. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko N.Y.: Nova Science Publishers, pp. 67-115.
- Farooq M.A., Gill R.A., Islam F., Ali B., Liu H., Xu J., He S., Zhou W. 2016. Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *brassica napus* L. *Front. Plant Sci.* 7 : 468. doi: 10.3389/fpls.2016.00468
- Gill R.A., Ali B., Islam F., Farooq M.A., Gill M.B., Mwamba T.M., Zhou W. 2015. Physiological and molecular analyses of black and yellow seeded *Brassica napus* regulated by 5-aminolivulinic acid under chromium stress. *Plant Physiol. Biochem.* 94 : 130-143.

- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930.
- Grill E., Löffler S., Winnacker E.L., Zenk M.H. 1989. Phytochelatins, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific gamma-glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phyto-chelatin synthase). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 86 : 6838-6842.
- Hamed S.M., Zinta G., Klöck G., Asard H., Selim S., Abdelgawad H. 2017. Zinc-induced differential oxidative stress and antioxidant responses in *Chlorella sorokiniana* and *Scenedesmus acuminatus*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 140 : 256-263.
- Hänsch R., Mendel R.R. 2009. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Curr. Opin. Plant Biol.* 12 : 259-266.
- Hasanuzzaman M., Matin M.A., Fardus J., Hasanuzzaman M., Hossain M.S., Parvin K. 2019. Foliar application of salicylic acid improves growth and yield attributes by upregulating the antioxidant defense system in *Brassica campestris* plants grown in lead-amended soils. *Acta Agrobot.* 72 (2) : 1765. <https://doi.org/10.5586/aa.1765>
- Hanan A. Hashem, El-Sherif N.A. 2019. Exogenous jasmonic acid induces lead stress tolerance in kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by changing amino acid profile and stimulating antioxidant defense system. *Jordan J. Biol. Sci.* 12 : 3.
- Hernández L.E., González A., Navazas A., Barón-Sola Á., Martínez F., Cuypers A., Ortega-Villasante C. 2016. Glutathione metabolism in plants under metal and metalloid stress and its impact on the cellular redox homeostasis. In: *Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses* (eds. D.K. Gupta, J.M. Palma, F.J. Corpas). Switzerland : Springer International Publishing : 159-182.
- Hu Y., Ge Y., Zhang C., Ju T., Cheng, W. 2009. Cadmium toxicity and translocation in rice seedlings are reduced by hydrogen peroxidase pretreatment. *Plant Growth Regul.* V. 59. P. 51-61.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Banu M.N., Shimoishi Y., Nakamura Y., Murata Y. 2009a. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells. *J. Plant Physiol.* 166 : 1587-1597.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Jannat R., Banu M.N., Jahan M.S., Nakamura Y., Murata Y. 2009b. Proline and glycinebetaine confer cadmium tolerance on tobacco bright yellow-2 cells by increasing ascorbate-glutathione cycle enzyme activities. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 73 : 2320-2323.
- Ivanov Yu.V., Savochkin Yu.V., Kuznetsov V.V. 2013. Development of Scots pine seedlings and functioning of antioxidant systems under the chronic action of lead ions. *Biol. Bull.* 40 (1) : 26-35.
- Javed M.T., Akram M.S., Tanwir K., Chaudhary H.J., Ali Q., Stoltz E., Lindberg S. 2017. Cadmium spiked soil modulates root organic acids exudation and ionic contents of two differentially Cd tolerant maize (*Zea mays* L.) cultivars. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 141, 216-225.
- Jin Z., Wang Z., Ma Q., Sun L., Zhang L., Liu Z., Liu D., Hao X., Pei Y. 2017. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Soil.* Vol. 419 (1-2) : 141-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
- Kang G.Z., Li G.Z., Liu G.Q., Xu W., Peng X.Q., Wang C.Y., Zhu Y.J., Guo T.C. 2013. Exogenous salicylic acid enhances wheat drought tolerance by influence on the expression of genes related to ascorbate-glutathione cycle. *Biol. Plant.* 57 (4) : 718-724.
- Karimi N., Souri, Z. 2016. Antioxidant enzymes and compounds complement each other during arsenic detoxification in shoots of *Isatis cappadocica* Desv. *Chem. Ecol.* 32 : 937-951.
- Kaur R., Nayyar H. 2014. Ascorbic acid a potent defender against environmental stresses. In: *Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling* (ed. P. Ahmad). Academic Press is an imprint of Elsevier : 235-287.
- Kawano T., Sahashi N., Takahashi K., Uozumi N., Muto S. 1998. Salicylic acid induces extracellular superoxide generation followed by an increase in cytosolic calcium ion in Tobacco suspension culture: the earliest events in salicylic acid signal transduction. *Plant Cell Physiol.* 39 : 721-730.
- Kaya C., Akram N.A., Sürücü A., Ashraf M. 2019. Alleviating effect of nitric oxide on oxidative stress and antioxidant defence system in pepper (*Capsicum annum* L.) plants exposed to cadmium and lead toxicity applied separately or in combination. *Sci. Horticult.* 255 : 52-60.
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PSII activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma.* 251 : 1007-1019.
- Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. 2017. 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 Physiol.* 219 : 71-80. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.* 41 : 185-198.
- Kiran B.R., Prasad M.N.V. 2017. Responses of *Ricinus communis* L. (castor bean, phytoremediation crop) seedlings to lead (Pb) toxicity in hydroponics. *Selcuk J. Agr. Food Sci.* 31 : 73-80.

## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- Kohli S.K., Handa N., Gautam V., Bali S., Sharma A., Khanna K., Arora S., Thukral K.A., Ohri P., Karpets Y., Kolupaev Y., Bhardwaj R. 2017. ROS signaling in plants under heavy metal stress. In: *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* (eds. M.I.R. Khan, N.A. Khan). Singapore : Springer Nature Pte Ltd. : 185-214.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) : 338-348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
- Krasylenko Y.A., Yemets A.I., Sheremet Y.A., Blume Y.B. 2012. Nitric oxide as a critical factor for perception of UV-B irradiation by microtubules in *Arabidopsis*. *Physiol. Plant.* 145 : 505-515.
- Kumar A., Pal L., Agrawal, V. 2017. Glutathione and citric acid modulates lead and arsenic-induced phytotoxicity and genotoxicity responses in two cultivars of *Solanum lycopersicum* L. *Acta Physiol. Plant.* 39 : 151.
- Pandey K.A., Gautam .P. 2020. Stress responsive gene regulation in relation to hydrogen sulfide in plants under abiotic stress. *Physiol. Plant.* 168 (2) : 511-525. <https://doi.org/10.1111/ppl.13064>
- Lachman J., Dudjak J., Miholova D., Kolihoval D., Pivec V. 2005. Effect of cadmium on flavonoid content in young barley (*Hordeum sativum* L.) plants. *Plant Soil Environ.* 51 (11) :513-516.
- Laloi C., Stachowiak M., Pers-Kamczyc E., Warzych E., Murgia I., Apel K. 2007. Cross-talk between singlet oxygen- and hydrogen peroxide-dependent signaling of stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 104 : 672-677.
- Laspina N.V., Groppa M.D., Tomaro M.L., Benavides M.P. 2005. Nitric oxide protects sunflower leaves against Cd-induced oxidative stress. *Plant Sci.* 169 : 323-330.
- Lee K.P., Kim C., Landgraf F., Apel K. 2007. EXECUTER1- and EXECUTER2-dependent transfer of stress-related signals from the plastid to the nucleus of *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 104 : 10270-10275.
- Li Q., Wang Z., Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. 2016a. 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 Rep.* 35 : 1155-1168.
- Li Z.G., Min X., Zhou Z.H. 2016b. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Front. Plant Sci.* 7 : 1621.
- Li H., Li M., Wei X., Zhang X., Xue R., Zhao Y., Zhao H. 2017. Transcriptome analysis of drought responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Mol. Genet. Genom.* 292 (5) : 1091-1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
- Liang X., Zhang L., Natarajan S.K., Becker D.F. 2013. Proline mechanisms of stress survival. *Antioxid. Redox Signal.* 19 : 998-1011.
- Lombardi L., Sebastian, L. 2015. Copper toxicity in *Prunus cerasifera*: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. *Plant Sci.* 168 : 797-802.
- Lozano-Juste J., Colom-Moreno R., Leon J. 2011. In vivo protein tyrosine nitration in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.* 62 : 3501-3517.
- Martinez-Domínguez D., de las Heras M.A., Navarro F., Torronteras R., Cordob F. 2008. Efficiency of antioxidant response in *Spartina densiflora*: An adaptive success in a polluted environment. *Environ. Exp. Bot.* 62 : 69-77.
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiol.* 132 : 272-281.
- Miller E.W., Dickinson B.C., Chang C.J. 2010. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107 : 15681-15686.
- Mishra S., Dubey R.S. 2006. Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings: role of proline as enzyme protectant. *J. Plant Physiol.* 163 : 927-936.
- Nasiri-Savadkoobi S., Saeidi-Sar S., Abbaspour, H., Dehpour, A.A. 2017. Protective role of exogenous nitric oxide against zinc toxicity in *Plantago major* L. *Appl. Ecol. Environment. Res.* 15 (4) : 511524.
- Nazar R., Iqbal N., Masood A., Khan M., Syeed S., Khan N. 2012. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation. *Amer. J. Plant Sci.* 3 : 1476-1489.
- Ozfidan-Konakci C., Yildiztugay E., Elbasan F. Kucukoduk M., Turkan I. 2020. Hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) and nitric oxide (NO) alleviate cobalt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) by modulating photosynthesis, chloroplastic redox and antioxidant capacity. *J. Hazardous Materials.* 388 : 122061. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122061>
- Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.H. 2003. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves. *Biol. Plant.* 46 : 289-294.
- Papadakis I.E., Chatzistathis T., Giannakoula A., Sotiropoulos T., Antonopoulou C., Therios I. 2020. Effects of Excess Manganese on Growth, Mineral Nutrition, Carbohydrates, Malondialdehyde, Hydrogen Peroxide and Proline of Citrus Plants. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko). N.Y. : Nova Science Publishers : 237-252.
- Pasqualini S., Meier S., Gehring C., Madeo L., Fornaciari M., Romano B., Ederli L. 2009. Ozone and nitric oxide induce cGMP-dependent and -independent

- transcription of defense genes in tobacco. *New Phytol.* 181 : 860-870.
- Prasad S.M., Dwivedi R., Zeeshan M. 2005. Growth, photosynthetic electron transport, and antioxidant responses of young soybean seedlings to simultaneous exposure of nickel and UV-B stress. *Photosynthetica.* 43 : 177-185.
- Ribera-Fonseca A., Inostroza-Blancheteau C., Cartes P., Rengel Z., Mora M.L. 2013. Early induction of Fe-SOD gene expression is involved in tolerance to Mn toxicity in perennial ryegrass. *Plant Physiol. Biochem.* 73 : 77-82.
- Rizwan M., Mostofa M.G., Ahmad M.Z., Imtiaz M., Mehmood S., Adeel M., Dai Z., Li Z., Aziz O., Zhang Y., Tu S. 2018. Nitric oxide induces rice tolerance to excessive nickel by regulating nickel uptake, reactive oxygen species detoxification and defense-related gene expression. *Chemosphere.* 191 : 23-35.
- Roychoudhury A., Ghosh S. 2013. Physiological and biochemical responses of mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) to varying concentrations of cadmium chloride or sodium chloride. *Unique Journal of Pharmaceutical and Biological Sciences.* 1 : 11-21.
- Sagi M., Fluhr R. 2006. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiol.* 141 : 336-340.
- Sahay S., Gupta M. 2017. An update on nitric oxide and its benign role in plant responses under metal stress. *Nitric Oxide.* 67 : 39-52.
- Samuel D., Kumar T.K., Ganesh G., Jayaraman G., Yang P.W., Chang M.M., Trivedi V.D., Wang S.L., Hwang K.C., Chang D.K., Yu C. 2000. Proline inhibits aggregation during protein refolding. *Protein Sci.* 9 : 344-352.
- Santino A., Taurino M., De Domenico S., Bonsegna S., Poltronieri P., Pastor V., Flors V. 2013. Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (a)biotic stresses. *Plant Cell Rep.* 32 : 1085-1098.
- Sarwar, N., Saifullah, Malhi S.S., Zia M.H., Naeem A., Bibi S., Farid, G. 2010. Role of mineral nutrition in minimizing cadmium accumulation by plants. *J. Sci. Food Agric.* 90 : 925-937.
- Scarpeci T.E., Zanon M.I., Carrillo N., Mueller Roerber B., Valle E.M. 2008. Generation of superoxide anion in chloroplasts of *Arabidopsis thaliana* during active photosynthesis: a focus on rapidly induced genes. *Plant Mol. Biol.* 66 : 361-378.
- Schickler H., Caspi H. 1999. Response of antioxidative enzymes to nickel and cadmium stress in hyperaccumulator plants of the genus *Alyssum*. *Physiol. Plant.* 105 : 39-44.
- Semane B., Cuypers A., Smeets K., Van B.F., Horemans N., Schat H., Vangronsveld J. 2007. Cadmium responses in *Arabidopsis thaliana*: glu-tathione metabolism and antioxidative defence system. *Physiol. Plant.* 129 : 519-528.
- Shahzad B., Tanveer M., Che Z., Rehman A., Cheema S.A., Sharma A., Song H., Rehman S., Zhaorong D. 2018. Role of 24-epibrassinolide (EBL) in mediating heavy metal and pesticide induced oxidative stress in plants: A review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 147 : 935-944.
- Shakirova F.M., Allagulova Ch.R., Maslennikova D.R., Klyuchnikova E.O., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V. 2016. Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants. *Environ. Exp. Bot.* 122 : 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.08.002>
- Sharma A., Kumar V., Kumar R., Kohli S.K., Yadav P., Kapoor D., Khan E.A., Parihar R.D., Shahzad B., Thukral A.K., Bhardwaj R. 2020. Role of plant growth regulators in ameliorating heavy metal caused oxidative stress in plants: An update. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: M. Landi, S.A. Shemet, V.S. Fedenko). N.Y. : Nova Science Publishers ; 117-127.
- Sharma P., Dubey R.S. 2005. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *J. Plant Physiol.* 162 : 854-864.
- Shi H., Ye T., Han N., Bian H., Liu X., Chan Z. 2015. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis*. *J. Integr. Plant Biol.* 57 (7) : 628-640. <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
- Sihag S., Brar B., Joshi U.N. 2019. Salicylic acid induces amelioration of chromium toxicity and affects antioxidant enzyme activity in *Sorghum bicolor* L. *Int. J. Phytoremed.* doi: 10.1080/15226514.2018.1524827
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M. 2016. Heavy metal tolerance in plants: Role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics. *Front. Plant Sci.* 6 : 1143.
- Singh H., Singh N.B., Singh A., Hussain I., Yadav V. 2017. Oxidative stress induced by lead in *Vigna radiata* L. seedling attenuated by exogenous nitric oxide. *Tropical Plant Res.* 4 (2) : 225-234.
- Sirhindi G., Mir M.A., Abd-Allah E.F., Ahmad P., Guzel S. 2016. Jasmonic acid modulates the physio-biochemical attributes, antioxidant enzyme activity, and gene expression in glycine max under nickel toxicity. *Front. Plant Sci.* 7 : 591. doi: 10.3389/fpls.2016.00591
- Talarek-Karwel M., Bajguz A., Piotrowska-Niczyporuk A. 2019. 24-Epibrassinolide modulates primary metabolites, antioxidants, and phytochelatins in *Acutodesmus obliquus* exposed to lead stress. *J. Appl. Phycol.* <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01966-8>
- Tewari R.K., Hahn E.J., Paek K.Y. 2008. Function of nitric oxide and superoxide anion in the adventitious



## АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

- root development and antioxidant defence in Panax ginseng. *Plant Cell Rep.* 27 : 563-573.
- Treutter D. 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ. Chem. Lett.* 4 : 147-157.
- Ulloa-Inostroza E.M., Alberdi M., Meriño-Gergichevich C., Reyes-Díaz M. 2016. Low doses of exogenous methyl jasmonate applied simultaneously with toxic aluminum improve the antioxidant performance of *Vaccinium corymbosum*. *Plant Soil.* doi: 10.1007/s11104-016-2985-z
- Valivand M., Amooaghaie R., Ahadi A. 2019. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini. *Environ. Exp. Bot.* 158 : 40-50. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
- Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. 2019. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant Cell Environ.* 42 (8) : 2340-2356. <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
- Wang L.J., Li S.H. 2006. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Plant Growth Regul.* 48 : 137-144.
- Wendehenne D., Durner J., Chen Z., Klessing D.F. 1998. Benzothiadiazole, an inducer of plant defenses, inhibits catalase and ascorbate peroxidase. *Phytochemistry.* 47 : 651-657.
- Wood J.M. 1974. Biological cycles for toxic elements in the environment. *Science.* 183 (4129) : 1049-1059.
- Xiang C., Werner B L., Christensen E.M., Oliver D.J. 2001. The biological functions of glutathione revisited in Arabidopsis transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiol.* 126 : 564-574.
- Xu J., Yin H., Li Y., Liu X. 2010. Nitric oxide is associated with long-term zinc tolerance in *Solanum nigrum*. *Plant Physiol.* 154 : 1319-1334.
- Yadav P., Kaur R., Kumar M., Kanwar, Sharma A., Verma V., Sirhindi G., Bhardwaja R. 2018. Castasterone confers copper stress tolerance by regulating antioxidant enzyme responses, antioxidants, and amino acid balance in *B. juncea* seedlings. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 147 : 725-734.
- Yun B.W., Feechan A., Yin M., Saidi N.B.B., Le Bihan T., Yu M., Moore J.W., Kang J.G., Kwon E., Kang J.G., Spoel S.H., Pallas J.A., Loake G.J. 2011. S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity. *Nature.* 478 : 264-268.
- Zafari S., Sharifi M., Chashmi N. A., Mur L. A. 2016. Modulation of Pb-induced stress in *Prosopis* shoots through an interconnected network of signaling molecules, phenolic compounds and amino acids. *Plant Physiol. Biochem.* 99 : 11-20.
- Zhang Y., Wang L., Liu Y Zhang Q, Wei Q, Zhang W. 2006. Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiport in the tonoplast. *Planta.* 224 : 545-555.
- Zhang H., Hu S.-L., Zhang Z.-J., Hu L.-Y., Jiang C.-X., Wei Z.-J., Liu J., Wang H.-L., Jiang S.-T. 2011. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharvest Biology and Technology.* 60 (3) : 251-257. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
- Zhao F.Y., Liu W., Zhang S.Y. 2009. Different responses of plant growth and antioxidant system to the combination of cadmium and heat stress in transgenic and non-transgenic rice. *J. Integr. Plant Biol.* 51 (10) : 942-950.
- Zhou Z.S., Guo K., Elbaz A.A., Yang Z.M. 2009. Salicylic acid alleviates mercury toxicity by preventing oxidative stress in roots of *Medicago sativa*. *Environ. Exp. Bot.* 65 : 27-34.
- Zhu Y.L., Pilon-Smits E.A.H., Jouanin L., Terry N. 1999. Overexpression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance. *Plant Physiol.* 119 : 73-80.
- Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. 2018. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Front. Plant Sci.* 9 : 1375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>

Поступила в редакцию  
27.01.2020 г.

## ANTIOXIDATIVE SYSTEM AND RESISTANCE OF PLANTS TO ACTION OF HEAVY METALS

Yu. E. Kolupaev<sup>1,2</sup>, T. O. Yastreb<sup>1</sup>, Yu. V. Karpets<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University  
(Kharkiv, Ukraine)*

*E-mail: plant\_biology@ukr.net*

<sup>2</sup>*Karazin Kharkiv National University  
(Kharkiv, Ukraine)*

One of the mechanisms of toxic action of heavy metals on plants is the development of oxidative stress. The disturbances of transport of electrons in the electron-transport chains of chloroplasts and mitochondria, the inactivation of antioxidant enzymes, the intensifying of formation of reactive oxygen species in non-enzymatic reactions, caused by direct participation of ions of iron and copper

and also other heavy metals with the variable valency, can be its reasons. The questions of link between accumulation of heavy metals by plants and the activation of antioxidative system, antioxidative activity and resistance to heavy metals are many years the discussion subject. In the review the contributions of enzymatic antioxidative system, phytochelatins and flavonoid compounds to protective processes under the action of heavy metals on plants are considered. In the recent years the experimental data, testifying to the possibility of induction of antioxidative system and resistance of plants to ions of heavy metals with help of signal mediators, including gasotransmitters (NO, H<sub>2</sub>S), are collected. Information on the induction of protective systems and metalresistance of plants with use of brassinosteroids, salicylic and jasmonic acids and some other phytohormones and metabolites are also accumulated. In the review the data on the connection between resistance of plants to the action of heavy metals and the state of antioxidative system, on the opportunities of regulation of antioxidative activity and resistance of plants by the influence of exogenous physiologically active compounds are analyzed.

**Key words:** *heavy metals, plant, antioxidative system, signal mediators, phytohormones, resistance*

## **АНТИОКСИДАНТНА СИСТЕМА І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ**

Ю. С. Колупаєв<sup>1,2</sup>, Т. О. Ястреб<sup>1</sup>, Ю. В. Карпець<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва  
(Харків, Україна)*

*E-mail: plant\_biology@ukr.net*

<sup>2</sup>*Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна  
(Харків, Україна)*

Одним із механізмів токсичної дії важких металів на рослини є розвиток окиснювального стресу. Його причинами можуть бути порушення транспорту електронів в електрон-транспортних ланцюгах хлоропластів і мітохондрій, інактивація антиоксидантних ферментів, посилення утворення активних форм кисню в неферментативних реакціях, зумовлене прямою участю іонів заліза і міді, а також інших важких металів зі змінною валентністю. Питання зв'язку між накопиченням рослинами важких металів і активацією антиоксидантної системи, антиоксидантною активністю і стійкістю до важких металів уже багато років є предметом дискусії. В огляді розглянуто внесок ферментативної антиоксидантної системи, фітохелатинів і флавоноїдних сполук в захисні процеси при дії на рослини важких металів. В останні роки накопичуються експериментальні дані, які свідчать про можливість індукування антиоксидантної системи і стійкості рослин до іонів важких металів за допомогою сигнальних посередників, в тому числі газотрансмітерів (NO, H<sub>2</sub>S). Також накопичені відомості про індукування протекторних систем і металорезистентності рослин за допомогою брасиностероїдів, саліцилової і жасмонової кислот і деяких інших фітогормонів і метаболітів. В огляді аналізуються дані про зв'язок між стійкістю рослин до дії важких металів і станом антиоксидантної системи, про можливість регуляції антиоксидантної активності і стійкості рослин дією екзогенних фізіологічно активних речовин.

**Ключові слова:** *важкі метали, рослина, антиоксидантна система, сигнальні посередники, фітогормони, стійкість*