

## ОГЛЯДИ

---

---

УДК 581.1:577.13

### СЕРОВОДОРОД У РАСТЕНИЙ: УЧАСТИЕ В КЛЕТОЧНОМ СИГНАЛИНГЕ И АДАПТАЦИИ К СТРЕССОВЫМ ФАКТОРАМ

© 2016 г. Ю. Е. Колупаев, Е. Н. Фирсова, Т. О. Ястреб

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева*

*(Харьков, Украина)*

Проанализированы сведения о синтезе сероводорода ( $H_2S$ ) у растений, трансдукции его сигнала в геном, взаимодействии с другими сигнальными посредниками (активными формами кислорода, оксидом азота, ионами кальция). Обобщены данные о роли сероводорода в адаптации растений к действию стрессоров (экстремальных температур, засухи, засоления, тяжелых металлов и пр.). Приводятся сведения об участии  $H_2S$  в регуляции антиоксидантной системы, синтеза осмолитов и функционирования других протекторных систем растений.

**Ключевые слова:** *сероводород, растение, сигналинг, активные формы кислорода, оксид азота, кальций, антиоксидантная система, абиотические стрессоры*

По современным представлениям формирование адаптивных реакций растений на действие стрессоров происходит с участием многих сигнальных посредников, в т. ч. неорганических соединений и ионов. Среди них особо важными, имеющими большой сигнальный потенциал, считаются ионы кальция, активные формы кислорода (АФК), оксид азота (NO) (Mori, Schroeder, 2004; Kaur, Gupta, 2005; Jeandroz et al., 2013; Kolupaev et al., 2015). В последние годы в этот ряд сигнальных посредников включают и сероводород ( $H_2S$ ) (Lisjak et al., 2013; Guo et al., 2016).

До 90-х гг. прошлого столетия сероводород в физиологии и биохимии животных и растений рассматривался как токсикант, в первую очередь как мощный ингибитор цитохром-с-оксидазы (Hancock, Whiteman, 2013). На примере многих видов растений (люцерна, виноград, салат) показано, что фумигация сероводородом вызывает повреждения листьев, дефолиацию, угнетение роста (Rennenberg, 1984; Wang, 2012). С другой стороны, были выявлены эффекты активации роста растений под влиянием низких концентраций  $H_2S$  (Rennenberg, 1984).

Позднее стали накапливаться экспериментальные данные, свидетельствующие в пользу предположений о возможной сигнальной роли сероводорода в клетках растений (Li, 2013). К настоящему времени достаточно хорошо изучены функции сероводорода как сигнального трансмиттера в клетках млекопитающих, установлено его участие в регуляции сосудистого тонуса, нейромодуляции, цитопротекции, воспалении, апоптозе (Abe, Kimura, 1996; Lowicka, Beltowski, 2007; Gadalla, Snyder, 2010; Zaichko et al., 2014). В то же время представления о сигнальной функции сероводорода у растений сформировались далеко не полностью (Hancock, Whiteman, 2014). При этом, однако, за последнее десятилетие накоплен большой объем феноменологических данных о разнообразных эффектах сероводорода у растений. Лишь за последние пять лет, согласно поисковой системе Google Scholar, насчитывается более 18 тысяч публикаций с упоминанием сероводорода в контексте растений.

Известно, что сигнальным посредникам принадлежит особая роль в формировании адаптивных реакций растений на действие стрессоров (Колупаев, Карпец, 2010). Ныне показано индуцирование сероводородом многих протекторных систем растений (Wang et al., 2012; Li, 2013; Li, Zhu, 2014; Li et al., 2014a). Также есть сведения об изменениях эндогенно-

---

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

го содержания  $H_2S$  в растительных клетках в ответ на действие на растения внешних стимулов (Jin et al., 2013; Lai et al., 2014). Тем не менее, эти данные во многом противоречивы. До сих пор отсутствует однозначное мнение о том, является ли  $H_2S$  «самостоятельной» сигнальной молекулой у растений и каково ее место в сложных сигнальных сетях, что уже установлено для пероксида водорода ( $H_2O_2$ ) и оксида азота (Lisjak et al., 2013; Hancock, Whiteman, 2014). Еще не известны однозначно пути синтеза и деградации сероводорода в растительных клетках (Guo et al., 2016).

В связи с изложенным, в настоящем обзоре проанализированы сведения о путях образования сероводорода в растительных клетках, индуцировании экзогенным сероводородом адаптивных реакций растений, изменениях его содержания в клетках при действии неблагоприятных факторов и стрессовых фитогормонов, а также данные о взаимодействии сероводорода с другими сигнальными посредниками.

#### **Синтез и деградация сероводорода у растений**

В настоящее время ключевым ферментом синтеза сероводорода у растений считается L-цистеиндесульфгидраза (КФ 4.4.1.1), под влиянием которой  $H_2S$  образуется из L-цистеина (Wang, 2012; Li, 2013). Также считается возможным образование сероводорода из D-цистеина при действии соответственно D-цистеиндесульфгидразы (КФ 4.4.1.15). Возможность образования сероводорода как из L-цистеина, так и из D-цистеина была показана достаточно давно у растений разных видов – табака (Harrington Smith, 1980), перца, огурца (Rennenberg 1983), арабидопсиса (Riemenschneider et al., 2005a; Alvarez et al., 2010; 2012). Таким образом, считается, что L/D-цистеиндесульфгидраза может катализировать образование  $H_2S$  из L- или D-цистеина, соответственно (Guo, 2016). Кроме того, сероводород может образовываться из сульфита при действии сульфитредуктазы (КФ 1.8.7.1) (Li, 2013). В этом случае в качестве восстановителя серы используется восстановленный ферредоксин (рис. 1).

Внутриклеточная локализация ферментных систем, генерирующих сероводород, изучена пока недостаточно. Показано, что у растений арабидопсиса L-цистеиндесульфгидраза локализована преимущественно в пластидах (L'eon et al., 2002), а также в митохондриях (Riemenschneider et al., 2005b). С другой стороны, D-цистеиндесульфгидраза находится в ос-

новном в цитоплазме (Riemenschneider et al., 2005b; Guo et al., 2016).

Наряду с ферментами синтеза сероводорода, в растениях обнаружен фермент, специализирующийся на его деградации – O-ацетилсеринлиаза (Lisjak et al., 2013). Примечательно, что трансформация растений табака геном O-ацетилсеринлиазы вызывала устойчивость к действию высоких концентраций экзогенного  $H_2S$ , в связи с чем предполагается, что этот фермент участвует в регуляции содержания эндогенного и детоксикации экзогенного  $H_2S$  (Tai, Cook 2000).

Наличие в растительных клетках специализированных ферментативных систем синтеза и деградации сероводорода, позволяющих тонко регулировать его внутриклеточную концентрацию, косвенно свидетельствует о сигнально-регуляторной роли  $H_2S$ .

#### **Изменение содержания сероводорода в клетках растений при действии стрессоров и других стимулов**

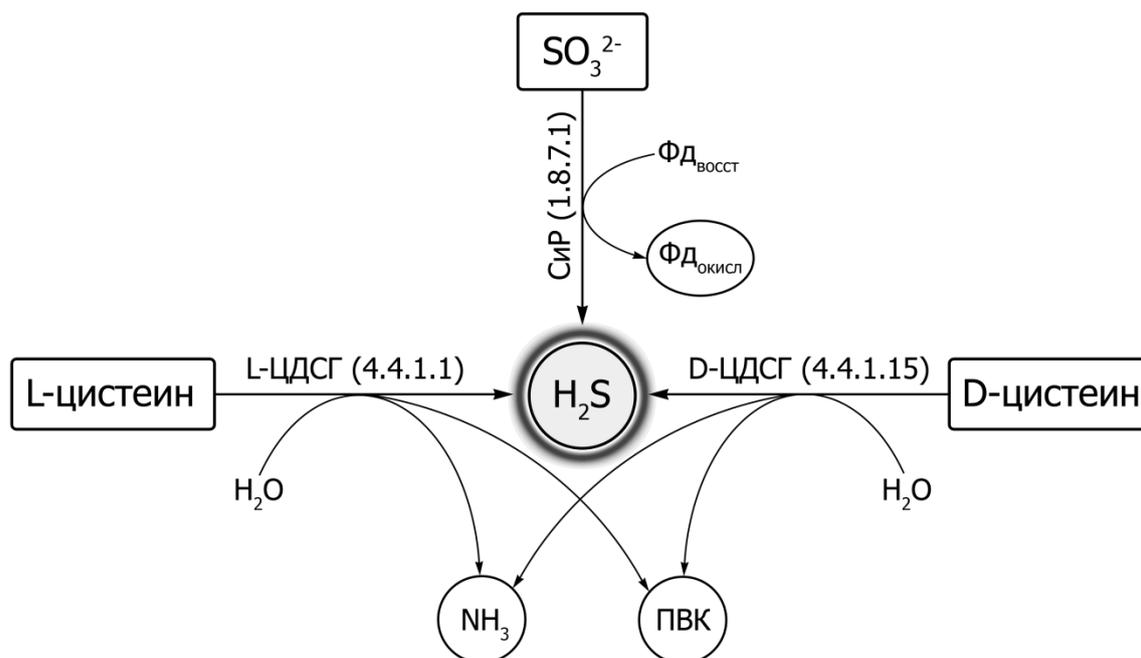
Биологические эффекты сероводорода у растений изучены в основном в экспериментах с использованием доноров  $H_2S$  (см. ниже). Данных о содержании эндогенного сероводорода в клетках растений и его динамике при действии неблагоприятных факторов значительно меньше.

Установлено усиление экспрессии генов L- и D-цистеиндесульфгидразы у растений арабидопсиса в ответ на действие засухи. При этом увеличивалась продукция растениями сероводорода (Jin et al., 2011). Показано увеличение количества транскриптов L-цистеиндесульфгидразы и эндогенного содержания сероводорода у люцерны при действии стрессовых концентраций хлорида натрия (Lai et al., 2014). Примечательно, что активность D-цистеиндесульфгидразы в этих условиях практически не изменялась.

Усиление экспрессии генов как L-, так и D-цистеиндесульфгидразы, и повышение содержания сероводорода показано у проростков могара (*Setaria italica*) при действии токсичных концентраций ионов  $Cr^{6+}$  (Fang et al., 2014). Эффект увеличения содержания  $H_2S$  выявлен и при действии кадмия на растения бермудской травы (*Cynodon dactylon*) (Shi et al., 2014).

Предобработка проростков кукурузы пероксидом водорода, индуцирующая развитие теплоустойчивости, вызывала повышение активности L-цистеиндесульфгидразы и содержания сероводорода (Li et al., 2015a). Такой же

## СЕРОВОДОРОД У РАСТЕНИЙ



**Рис. 1.** Синтез сероводорода в растительных клетках (по: Wang, 2012; Li, 2013 с изменениями и дополнениями).

L-ЦДСГ – L-цистеиндисульфидгидраза; D-ЦДСГ – D-цистеиндисульфидгидраза; ПВК – пировиноградная кислота; СиР – сульфитредуктаза; Фд – ферредоксин.

эффект вызвала и индуцирующая теплоустойчивость обработка проростков донором оксида азота нитропруссидом натрия (Li et al., 2013). Таким образом, синтез сероводорода может индуцироваться другими сигнальными посредниками, что свидетельствует о тесной функционально связи  $H_2S$  с активными формами кислорода и азота (см. ниже).

Имеются данные и о повышении содержания сероводорода в растительных клетках при обработке экзогенными стрессовыми фитогормонами. Так, показано увеличение активности L-цистеиндисульфидгидразы и содержания сероводорода в проростках кукурузы под влиянием салициловой кислоты. При этом обработка салицилатом индуцировала развитие теплоустойчивости растений, которое угнеталось антагонистами сероводорода (Li, 2015). Синтез сероводорода, по-видимому, также регулируется действием абсцизовой кислоты (АБК). Мутанты арабидопсиса по синтезу АБК отличались пониженным эндогенным содержанием сероводорода и низкой засухоустойчивостью (Jin et al., 2013).

### ***Влияние экзогенного сероводорода на устойчивость растений к действию стрессоров***

Предположения о сигнальных функциях  $H_2S$  в растительных клетках в последние годы способствовали интенсивному изучению дей-

ствия экзогенного сероводорода на резистентность растений к стресс-факторам самой разной природы.

Еще в 80-е гг. прошлого столетия было показано усиление образования сероводорода в проростках тыквы при действии различных серосодержащих соединений – цистеина, сульфата, сульфита и диоксида серы (Rennenberg, 1983). На основании этих результатов было высказано предположение о том, что сероводород в растениях может синтезироваться различными путями.

В настоящее время наиболее часто в качестве донора  $H_2S$  используется гидросульфид натрия (NaHS). Однако показано, что обработка растений этим соединением в относительно высоких концентрациях вызывает быстрое, существенное, но достаточно кратковременное увеличение внутриклеточного содержания сероводорода (Lisjak et al., 2013). Для использования в биомедицинских исследованиях были разработаны доноры с более «мягким» и пролонгированным действием, которые теперь используются и при исследовании растительных объектов. Одним из них является соединение, известное, как GYY4137 (morpholin-4-ium 4 methoxyphenyl(morpholino) phosphinodithionate) (Li et al., 2008; Fox et al., 2012). Показано, что обработка им растений арабидопсиса вызывала более длительное увеличение содержания  $H_2S$  в

тканях по сравнению с действием гидросульфида натрия (Lisjak et al., 2010). Тем не менее NaHS пока остается наиболее популярным донором сероводорода в физиологических исследованиях.

В настоящее время показано повышение устойчивости растений разных таксономических групп к действию стресс-факторов самой различной природы под влиянием экзогенного сероводорода.

В ряде работ показано повышение теплоустойчивости растений под влиянием доноров H<sub>2</sub>S. Так, 25 и 50 мкМ гидросульфид натрия индуцировал теплоустойчивость культуры клеток табака, что проявлялось в уменьшении выхода электролитов и содержания продукта пероксидного окисления липидов (ПОЛ) малонового диальдегида (МДА) после повреждающего прогрева (Li et al., 2012). Обработка проростков кукурузы 0,5-0,6 мМ раствором NaHS повышала их выживание после действия потенциально летальной температуры (Li, Zhu, 2014; Li et al., 2014b; 2014c). В растениях клубники, обработанных донором сероводорода, содержание пероксида водорода и МДА после теплового стресса было заметно ниже, чем у необработанных (Christou et al., 2014).

В некоторых работах показано повышение холодоустойчивости растений под влиянием обработки донором сероводорода. Так, обработка растений винограда гидросульфидом натрия снижала вызываемые холодом эффекты повышения проницаемости мембран и накопления МДА (Fu et al., 2013). Такой же эффект установлен на растениях бермудской травы.

Исследовано и влияние доноров сероводорода на засухоустойчивость растений. Под действием 50 мкМ гидросульфида натрия у растений батата отмечалось сохранение пула хлорофиллов и снижение содержания МДА и пероксида водорода в условиях стресса, вызываемого ПЭГ 6000 (Zhang et al., 2009). Показано, что обработка семян пшеницы NaHS повышала процент их прорастания в условиях осмотического стресса (Чжан и др., 2010). Другие серусодержащие соединения не были способны поддерживать прорастание семян при осмотическом стрессе, что, по мнению авторов, свидетельствует о специфичности эффекта сероводорода или гидросульфид-аниона. Обработка растений померанца (*Citrus aurantium*) гидросульфидом натрия предотвращала накопление токсических концентраций нитрита и нитрата, вызываемое действием ПЭГ (Ziogaz et al., 2015).

Зарегистрированы эффекты повышения солеустойчивости растений при действии гидросульфида натрия. Под его влиянием нормализовалось прорастание семян пшеницы и люцерны в условиях солевого стресса (Bao et al., 2011; Wang et al., 2012). Также у растений люцерны увеличивалось соотношение между ионами калия и натрия в клетках (Wang et al., 2012). Обработка растений донором сероводорода уменьшала вызываемое солевым стрессом накопление МДА (Lai et al., 2015).

Сообщается о положительном влиянии NaHS на устойчивость растений гороха к гипоксии. Показано уменьшение генерации корнями супероксидного анион-радикала и пероксида водорода, а также предотвращение эффекта клеточной гибели (Cheng et al., 2013).

Получены сведения и о влиянии сероводорода на устойчивость растений к действию тяжелых металлов и других ксенобиотиков. Так, обработка проростков пшеницы гидросульфидом натрия уменьшала эффект накопления в них продукта ПОЛ МДА, вызываемый действием токсических концентраций меди (Shan et al., 2012). У растений бермудской травы проявление эффектов окислительного стресса, индуцируемого ионами кадмия, в значительной степени смягчалось предобработкой NaHS (Shi et al., 2013). Экзогенный H<sub>2</sub>S уменьшал эффекты ингибирования роста проростков могоара и накопления в них пероксида водорода, вызываемые действием хрома (VI) (Fang et al., 2014). Обработка проростков рапса донором сероводорода NaHS препятствовала проявлению ростиингибирующего действия ионов алюминия, при этом она уменьшала вызываемое токсикантами накопление пероксида водорода и МДА (Qian et al., 2014). У растений ячменя экзогенный сероводород уменьшал ингибирование фотосинтеза, вызываемое действием Al<sup>3+</sup> (Dawood et al., 2012). Показано защитное влияние гидросульфида натрия на проростки гороха, подвергнутые токсическому действию мышьяка (Singh et al., 2015).

#### ***Стресс-протекторные системы растительных клеток, активируемые с участием сероводорода***

В последние годы находит все больше экспериментальных подтверждений точка зрения, согласно которой в основе устойчивости растений к стрессорам различной природы лежит универсальность основных клеточных протекторных систем (Соловьян, 1990). К таким защитным системам, сформированным в процессе длительной эволюции, в частности, отно-

## СЕРОВОДОРОД У РАСТЕНИЙ

сится антиоксидантная система, которая включает в себя широкий спектр соединений как белковой природы, так и низкомолекулярных (Blokhina et al., 2003; Shao et al., 2008; Колупаев, 2016). Полезным для устойчивости растений к стрессорам различной природы считается и накопление полифункциональных низкомолекулярных протекторов, в первую очередь пролина и некоторых других аминокислот (Szabados, Savoure, 2009; Liang et al., 2013; Колупаев и др., 2014), а также бетаинов (Sakamoto, Merata, 2002; Fitzgerald et al., 2009; Wu et al., 2012) и сахаров, в т. ч. олигосахаридов (Asada, 1999; Ramel et al., 2009; Колупаев, Карпец, 2010).

Обработка донором сероводорода гидросульфидом натрия семян пшеницы, прорастающих в условиях действия осмотического стресса, вызвала повышение активности каталазы и аскорбатпероксидазы (Чжан и др., 2010). Похожие эффекты при относительно длительном (8-дневное влияние 15% ПЭГ 6000) осмотическом стрессе обнаружены и в работе Zhang et al. (2009). Авторами установлено повышение активности СОД, каталазы и гваяколпероксидазы. Также показано повышение активности пероксидазы, каталазы и глутатионредуктазы у растений бермудской травы при их обработке NaHS, предшествовавшей осмотическому стрессу, вызываемому действием ПЭГ 6000. Такая обработка также стабилизировала пул восстановленного глутатиона (Shi et al., 2013). Повышение содержания аскорбата и восстановленного глутатиона, а также увеличение соотношения GSH/GSSG под влиянием обработки растений гидросульфидом натрия отмечалось в условиях солевого и осмотического стрессов у растений земляники (Christou et al., 2013). Примечательно, что у растений люцерны под влиянием обработки донором сероводорода не только повышалась активность, но и усиливалась экспрессия генов Cu/Zn-СОД, каталазы, различных форм пероксидаз (Wang et al., 2012; Lai et al., 2014).

У растений винограда в условиях гипотермии (4°C) отмечалось повышение активности СОД при их обработке NaHS (Fu et al., 2013). У растений пеларгонии, подвергнутых обработке донором сероводорода, при холодовом стрессе выявлено повышение содержания аскорбата и восстановленного глутатиона (Christou et al., 2014). Повышение устойчивости растений бермудской травы к действию холода, вызываемое донором сероводорода, сопровождалось увеличением активности каталазы, пе-

роксидазы и глутатионредуктазы (Shi et al., 2014).

Обработка проростков кукурузы гидросульфидом натрия, индуцирующая повышение теплоустойчивости, вызывала повышение активности СОД, каталазы, гваяколпероксидазы и глутатионредуктазы, а также увеличение пула аскорбата и восстановленного глутатиона (Li et al., 2014c). При проращивании семян пшеницы в присутствии 30 мМ соли алюминия под влиянием обработки сероводородом отмечалось повышение активности СОД, каталазы и гваяколпероксидазы через 12-48 ч после начала воздействия стрессора (Zhang et al., 2010). Примечательно, что при отсутствии действия стрессовых факторов во многих исследованиях изменений про-/антиоксидантного равновесия под влиянием донора сероводорода обнаружено не было (Zhang et al., 2009; 2010; Shi et al., 2013).

Обработка гидросульфидом натрия вызывала повышение активности СОД, глутатионпероксидазы, аскорбатпероксидазы и каталазы в корнях растений гороха, подвергнутых действию гипоксии, после их переноса в среду с нормальным содержанием кислорода (Cheng et al., 2013).

Окуривание сероводородом брокколи при хранении способствовало повышению активности гваяколпероксидазы, аскорбатпероксидазы, каталазы и глутатионредуктазы (Li et al., 2014a).

Наряду с активацией ферментативных антиоксидантов под влиянием сероводорода может происходить усиление накопления различных низкомолекулярных соединений, в т. ч. обладающих осмопротекторными и антиоксидантными свойствами. Так, обработка растений бермудской травы донором сероводорода способствовала повышению содержания сахаров в условиях действия агента осмотического стресса ПЭГ (Shi et al., 2013). У растений кукурузы индуцирование донором сероводорода теплоустойчивости сопровождалось увеличением количества трегалозы (Li et al., 2014b). Авторы делают заключение, что этот эффект имеет прямое отношение к развитию теплоустойчивости, поскольку повышение терморезистентности наблюдалось и под влиянием экзогенной трегалозы (Li et al., 2014b). Также в проростках кукурузы под действием донора H<sub>2</sub>S происходило повышение содержания бетаина. При этом ингибирование синтеза бетаина нивелировало положительное влияние экзогенного сероводорода на теплоустойчивость проростков (Li, Zhu, 2014).

Под влиянием обработки донорами сероводорода зарегистрированы и изменения содержания в растительных клетках другого низкомолекулярного протектора – пролина (Lisjak et al., 2013). Однако эти эффекты весьма неоднозначны. В зависимости от силы стрессора, а также от природы применяемого донора сероводорода, возможно как повышение, так и снижение содержания этой аминокислоты.

Механизмы положительного влияния донора сероводорода на функционирование антиоксидантной системы растений объяснить пока сложно. Не исключено, что улучшение им параметров функционирования антиоксидантной системы не является прямым эффектом, а опосредованно действием донора  $H_2S$  на другие протекторные системы. Так или иначе, формирования индуцированных донором сероводорода адаптивных реакций растений происходит при участии других сигнальных посредников (см. ниже).

Наряду с осмопротекторной и антиоксидантной системой универсальными защитными компонентами растительной клетки считаются стрессовые белки (белки теплового шока – БТШ), в первую очередь обладающие шаперонным эффектом (Basha et al., 2004; Wang et al., 2004; Wahid et al., 2007; Косаковская, 2008; Su, Li, 2008). Сведений о влиянии сероводорода на их синтез у растений пока очень мало. В экспериментах с растениями земляники показано индуцирование в корнях экспрессии генов БТШ 90, БТШ 80, БТШ 70, а также аквапоринов при обработке гидросульфидом натрия (Christou et al., 2014). Такой эффект сопровождался повышением теплоустойчивости растений.

#### **Сероводород как сигнальная молекула**

Определенные функции  $H_2S$  в сигнальной трансдукции и механизм его взаимодействия с другими сигнальными молекулами до сих пор изучены слабо (Guo et al., 2016). Так, пока не известны конкретные сенсоры, с помощью которых клетка узнает о повышении концентрации сероводорода (Li, 2014). Есть основания полагать, что  $H_2S$  находится не в начале цепей сигнальной трансдукции.

Сероводород как сигнальный посредник, по-видимому, тесно связан с оксидом азота. Так, при индуцировании теплоустойчивости проростков кукурузы действием донора NO нитропруссидом натрия (НПН) отмечалось увеличение эндогенного содержания  $H_2S$  (Li et al., 2013c). При этом ингибиторы синтеза сероводорода и его скавенджеры нивелировали этот

эффект, с другой стороны, донор  $H_2S$  GYY4137 усиливал положительное влияние НПН на теплоустойчивость проростков. Авторы делают заключение, что сероводород как сигнальный посредник расположен ниже оксида азота (Li et al., 2013c).

В то же время в экспериментах с растениями люцерны показано снятие положительного влияния донора сероводорода NaHS на солеустойчивость растений и экспрессию генов антиоксидантных ферментов обработкой скавенджером оксида азота РТЮ (Wang et al., 2012). Обработка проростков гороха гидросульфидом натрия повышала их устойчивость к токсическому действию мышьяка, при этом отмечалось повышение содержания оксида азота (Singh et al., 2015). Таким образом, оксид азота может быть посредником в трансдукции сигнала сероводорода в генетический аппарат растительной клетки.

Связь между сероводородом и оксидом азота может быть не только положительной, но и отрицательной (Hancock, Whiteman, 2014). Так, имеются сведения об ингибировании сероводородом фермента, подобного NO-синтазе животных, и блокировании сероводородом NO-сигналинга. Также предполагается возможность прямого взаимодействия оксида азота и сероводорода (Lisjak et al., 2013).

В последние годы получены данные о тесной связи между АФК- и NO-сигналингом в растительных клетках (Kolupaev et al., 2015). Сероводород, наряду с NO, также может участвовать в трансдукции и модуляции АФК сигналов. Показано, что индуцирующая теплоустойчивость обработка проростков кукурузы пероксидом водорода вызывала повышение в них активности L-цистеиндисульфидгидразы и содержания сероводорода (Li et al., 2015a). Этот эффект устраняла обработка проростков РТЮ, что может свидетельствовать об участии оксида азота в индуцированном пероксидом водорода образовании  $H_2S$ .

Между АФК и сероводородом как физиологически активными молекулами также, по-видимому, существуют тесные связи. Так, индуцированное засухой образование сероводорода в листьях арабидопсиса устранялось антиоксидантом аскорбиновой кислотой и ингибиторами ферментов, продуцирующих АФК – НАДФН-оксидазы (дифенилениодонием) и внеклеточной пероксидазы (салицилгидроксамовой кислотой) (Wang, 2012). Кроме того, у мутантов *atrbohD*, *atrbohF*, *atrbohD/F* не проявлялось усиления образования сероводорода в

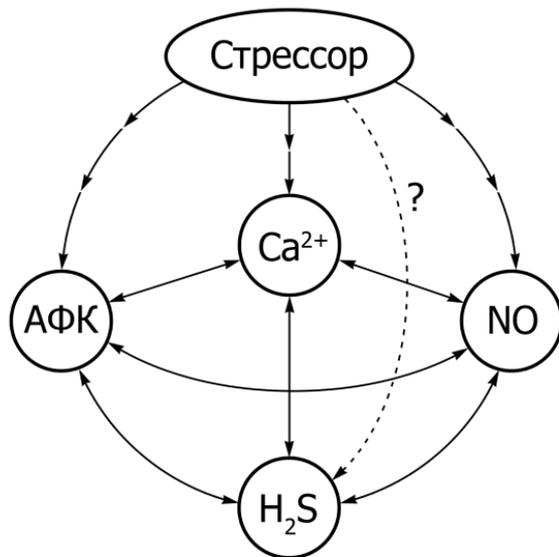


Рис. 2. Связи между сигнальными посредниками при действии стресс-факторов на растительные клетки (пояснения в тексте).

условиях засухи (Hancock, Whiteman, 2014) Можно полагать, что пероксид водорода является посредником в индуцировании образования сероводорода, который, в свою очередь, обуславливает формирование адаптивных реакций в ответ на засуху.

С другой стороны, между сероводородом и АФК могут быть и антагонистические отношения. В частности, во многих работах показано индуцирование антиоксидантной системы экзогенным сероводородом (Shan et al., 2011; Whiteman, 2014). В связи с этим предполагается, что увеличение содержания восстановленного глутатиона, аскорбиновой кислоты и активности ряда антиоксидантных ферментов, вызываемое сероводородом, должно приводить к снижению содержания АФК и модификации АФК-сигналов (Hancock, Whiteman, 2014). Сообщается также о прямом взаимодействии  $H_2S$  с АФК, в т. ч. супероксидным и гидроксильным радикалами, пероксидом водорода (Li, Lancaster, 2013). Правда, существенность прямого вклада сероводорода в регуляцию содержания АФК остается сомнительной, поскольку его концентрация в клетках намного ниже, чем у других антиоксидантов (Hancock, Whiteman, 2014). Кроме, того, подчеркивается очень низкая скорость взаимодействия  $H_2S$  с окислителями.

Кальций является признанным вторичным мессенджером растительных клеток (Kaur, Gupta, 2005; Kolupaev et al., 2015). В связи с этим вполне логично накопление сведений о его участии как в образовании сероводорода,

так и в трансдукции его сигналов в генетический аппарат. Показано, что активация L-цистеиндесульфгидразы в клетках суспензионной культуры табака в условиях теплового стресса происходила с участием «внешнего» кальция, поскольку данный эффект угнетался предобработкой ЭГТА (Li et al., 2015b). Также фермент активировался в присутствии кальмодулина.

Кальций задействован и в передаче сигналов  $H_2S$ . Так, обработка гидросульфидом натрия *Setaria italica* уменьшала проявление токсического влияния хрома (VI) (Fang et al., 2014). При этом экзогенный кальций вызывал усиление эффектов обработки растений сероводородом, а воздействие ЭГТА, наоборот, нивелировало проявление физиологического влияния сероводорода. В то же время экзогенный кальций усиливал хроминдуцируемую продукцию растениями сероводорода (Fang et al., 2014).

С другой стороны, растения, мутантные по гену L-цистеиндесульфгидразы, отличались слабым выходом кальция в цитозоль в ответ на действие засухи (Jin et al., 2013). Авторами сделано заключение, что сероводород оказывает влияние на состояние кальциевых каналов.

Таким образом, сероводород как сигнальный посредник функционирует в тесной связи с кальцием, АФК и оксидом азота (рис. 2). При этом увеличение концентрации внутриклеточного кальция, АФК или NO может быть стимулом для усиления синтеза сероводорода. С другой стороны, вероятно, сероводород может открывать определенные кальциевые каналы и способствовать поступлению кальция в цитозоль. Последний вместе с кальмодулином может выступать как мессенджер в трансдукции сигнала сероводорода в генетический аппарат. Посредниками в реализации эффектов сероводорода могут быть также АФК и оксид азота. При этом, однако, сероводород, вероятно, в зависимости от дозы, а также от наличия других сигнальных посредников, способен как вызывать эффект усиления образования АФК и NO в клетках, так и способствовать их обезвреживанию. Возможность прямого влияния стресс-факторов на ферментативные системы, генерирующие сероводород, пока экспериментально не доказана, хотя и не исключена (рис. 2).

В целом сведений о взаимодействии  $H_2S$  с другими сигнальными посредниками в растительных клетках также пока недостаточно, поэтому, очерченные выше сигнальные пути сле-

дует рассматривать как гипотетические и требующие экспериментального подтверждения.

### **Заклучение**

Полученные к настоящему времени экспериментальные данные позволяют рассматривать сероводород как молекулу, задействованную в адаптивных реакциях растений на стрессоры различной природы. Основанием для этого являются сведения об усилении экспрессии генов ферментов, катализирующих реакции синтеза сероводорода – L/D-цистеиндесульфгидраз – в ответ на действие на растения стрессоров различной природы, а также об увеличении внутриклеточного содержания  $H_2S$ . При этом угнетение образования сероводорода соответствующими ингибиторами обычно снижает устойчивость растений к стресс-факторам. В то же время под влиянием доноров сероводорода отмечается индуцирование устойчивости растений к неблагоприятным факторам самой различной природы: гипо- и гипертермии, осмотическому и солевому стрессам, гипоксии, действию ксенобиотиков.

Накоплен большой массив данных об индуцировании антиоксидантной системы растений сероводородом. При этом получены сведения как о повышении активности антиоксидантных ферментов, так и об увеличении содержания низкомолекулярных антиоксидантов, в частности, восстановленного глутатиона. В качестве причин указанного эффекта рассматривается не только общее положительное влияние сероводорода на антиоксидантный статус растительной клетки, но и возможность включения сероводорода как источника серы в процессы синтеза соответствующих восстановителей.

Также получены сведения о возможности прямого взаимодействия сероводорода с АФК и активными формами азота. С другой стороны,  $H_2S$ , по-видимому, находится в сложном функциональном взаимодействии с АФК, NO и ионами кальция как сигнальными посредниками. Указанные посредники могут как индуцировать накопление сероводорода в растительных клетках, так и участвовать в трансдукции его сигнала в генетический аппарат. При этом, однако, механизмы рецепции сероводорода как возможной сигнальной молекулы в растительных клетках остаются фактически неизвестными. Взаимодействие  $H_2S$  с другими сигнальными молекулами и со стрессовыми фитогормонами также остается пока недостаточно изученным. Тем не менее, богатая феноменология индуцирования сероводородом адаптивных ре-

акций растений свидетельствует о перспективности как изучения его места в стрессовом сигналинге и процессах адаптации растений, так и о возможности практического применения с целью повышения устойчивости растений к широкому спектру неблагоприятных факторов. Отдельного внимания заслуживает исследование механизмов участия сероводорода в регуляции содержания в растительных клетках различных осмолитов (пролина, трегаллозы, бетаинов), а также стрессовых белков.

### **ЛИТЕРАТУРА**

- Колупаев Ю.Е.* Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений // *Успехи соврем. биологии.* – 2016. – Т. 136, № 2. – С. 181-198.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О.* Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія.* – 2014. – Вип. 2 (32). – С. 6-22.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. – Киев: Основа, 2010. – 351 с.
- Косаковская И.В.* Стрессовые белки растений. – Киев: Укрфітосоціоцентр, 2008. – 150 с.
- Соловьян В.Т.* Приспособление клеток к неблагоприятным факторам. Характеристика адаптивных ответов // *Биополимеры и клетка.* – 1990. – Т. 6, № 4. – С. 32-42.
- Чжан Ш., Ван М.И., Ху Л.Я., Ван С.Ш., Ху К.Д., Бао Л.И., Ло И.П.* Сероводород стимулирует прорастание семян пшеницы при осмотическом стрессе // *Физиология растений.* – 2010. – Т. 57, № 4. – С. 571-579.
- Abe K., Kimura H.* The possible role of hydrogen sulfide as an endogenous neuromodulator // *J. Neurosci.* – 1996. – V. 16 (3). – P. 1066-1071.
- Alvarez C., Calo L., Romero L.C., Garcia I., Gotor C.* An Oacetylserine(thiol)lyase homolog with L-cysteine desulfhydrase activity regulates cysteine homeostasis in Arabidopsis // *Plant Physiol.* – 2010. – V. 152. – P. 656-669.
- Alvarez C., Garcia I., Moreno I., Perez-Perez M.E., Crespo J.L., Romero L.C., Gotor C.* Cysteine-generated sulfide in the cytosol negatively regulates autophagy and modulates the transcriptional profile in Arabidopsis // *Plant Cell.* – 2012. – V. 24. – P. 4621-4634.
- Asada K.* The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1999. – V. 50. – P. 601-639.
- Bao J., Ding T.L., Jia W.J., Wang L.Y., Wang B.S.* Effect of exogenous hydrogen sulfide on wheat seed

## СЕРОВОДОРОД У РАСТЕНИЙ

- germination under salt stress // *Modern. Agric. Sci. Technol.* – 2011. – V. 20. – P. 40-42.
- Basha E., Lee G.J., Demeler B., Vierling E.* Chaperone activity of cytosolic small heat shock proteins from wheat // *Eur. J. Biochem.* – 2004. – V. 271. – P. 1426-1436.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V.* Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review // *Ann. Bot.* – 2003. – V. 91. – P. 179-194.
- Cheng W., Zhang L., Jiao C., Su M., Yang T., Zhou L., Peng R., Wang R., Wang C.* Hydrogen sulfide alleviates hypoxia-induced root tip death in *Pisum sativum* // *Plant Physiol. Biochem.* – 2013. – V. 70. – P. 278-286.
- Christou A., Manganaris G.A., Papadopoulos I., Fotopoulos V.* Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways // *J. Exp. Bot.* – 2013. – V. 64. – P. 1953-1966.
- Christou A., Filippou P., Manganaris G., Fotopoulos V.* Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin // *BMC Plant Biol.* – 2014. – V. 14:42. doi:10.1186/1471-2229-14-42
- Dawood M., Cao F.B., Jahangir M.M., Zhang G.P., Wu F.B.* Alleviation of aluminum toxicity by hydrogen sulfide is related to elevated ATPase, and suppressed aluminum uptake and oxidative stress in barley // *J. Hazard. Mater.* – 2012. – V. 209/210. – P. 121-128.
- Fang H.H., Pei Y.X., Tian B.H., Zhang L.P., Qiao Z.J., Liu Z.Q.* Ca<sup>2+</sup> participates in H<sub>2</sub>S induced Cr<sup>6+</sup> tolerance in *Setaria italica* // *Chin. J. Cell. Biol.* – 2014. – V. 36. – P. 758-765.
- Fitzgerald T.L., Waters D.L.E., Henry R.J.* Betaine aldehyde dehydrogenase in plants // *Plant Biol.* – 2009. – V. 11. – P. 119-130.
- Fox B., Schantz J.T., Haigh R., Wood M.E., Moore P.K., Viner N., Spencer J.P., Winyard P.G., Whiteman M.* Inducible hydrogen sulfide synthesis in chondrocytes and mesenchymal progenitor cells: is H<sub>2</sub>S a novel cytoprotective mediator in the inflamed joint? // *J. Cell. Mol. Med.* – 2012. – V. 16. – P. 896-910.
- Fu P.N., Wang W.J., Hou L.X., Liu X.* Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 2013. – V. 82. – P. 295-302.
- Gadalla M.M., Snyder S.H.* Hydrogen sulfide as a gasotransmitter // *J. Neurochem.* 2010. – V. 113. – P. 14-26.
- Guo H., Xiao T., Zhou H., Xie Y., Shen W.* Hydrogen sulfide: a versatile regulator of environmental stress in plants // *Acta Physiol. Plant.* – 2016. – V. 38:16. DOI 10.1007/s11738-015-2038-x
- Hancock J.T., Whiteman M.* Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee? // *Plant Physiol. Biochem.* – 2014. – V. 78. – P. 37-42.
- Harrington H.M., Smith I.K.* Cysteine metabolism in cultured tobacco cells // *Plant Physiol.* – 1980. – V. 65. – P. 151-155.
- Jeandroz S., Lamotte O., Astier J., Rasul S., Trapet P., Besson-Bard A., Bourque S., Nicolas-Frances V., Berkowitz G.A., Wendehenne D.* There's more to the picture than meets the eye: nitric oxide cross talk with Ca<sup>2+</sup> signaling // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 163. – P. 459-470.
- Jin Z.P., Shen J.J., Qiao Z.J., Yang G.D., Wang R., Pei Y.X.* Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana* // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2011. – V. 414. – P. 481486.
- Jin Z., Xue S., Luo Y., Tian B., Fang H., Li H., Pei Y.* Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis* // *Plant Physiol Biochem.* – 2013. – V. 62. – P. 41-46.
- Kaur N., Gupta A.K.* Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // *Curr. Sci.* – 2005. – V. 88. – P. 1771-1780.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P.* Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species // *Cytol. Genet.* – 2015. – V. 49. – P. 338-348.
- Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y.* Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K<sup>+</sup> loss in seedlings of *Medicago sativa* // *Plant Sci.* – 2014. – V. 225. – P. 117-129.
- Leon S., Touraine B., Briat J.F., Lobr'eaux S.* The AtNFS2 gene from *Arabidopsis thaliana* encodes a NifS-like plastidial cysteine desulphurase // *Biochem. J.* – 2002. – V. 366. – P. 557-564.
- Li L., Whiteman M., Guan Y.Y., Neo K.L., Cheng Y., Lee S.W., Zhao Y., Baskar R., Tan C.H., Moore P.K.* Characterization of a novel, water-soluble hydrogen sulfide-releasing molecule (GYY4137): new insights into the biology of hydrogen sulfide // *Circulation.* – 2008. – V. 117. – P. 2351-2360.
- Li L., Wang Y.Q., Shen W.B.* Roles of hydrogen sulfide and nitric oxide in the alleviation of cadmium-induced oxidative damage in alfalfa seedling roots // *Biometals.* – 2012. – V. 25. – P. 617-631.
- Li S.P., Hu K.D., Hu, L.Y., Li Y.H., Jiang A.M., Xiao F., Han Y., Liu Y.S., Zhang, H.* Hydrogen sulfide alleviates postharvest senescence of broccoli by modulating antioxidant defense and senescence-related gene expression // *J. Agric. Food Chem.* 2014a. – V. 62. – P. 1119-1129.

- Li Q., Lancaster J.R.* Chemical foundations of hydrogen sulfide biology // *Nitric Oxide*. – 2013. – V. 35. – P. 21-34.
- Li Z.G.* Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2013. – V. 60. – P. 733-740.
- Li Z.G.* Synergistic effect of antioxidant system and osmolyte in hydrogen sulfide and salicylic acid cross-talk-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Plant Signal. Behav.* – 2015. – V. 10:9, e1051278
- Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X., Shen Z.Z.* Hydrogen sulphide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Plant Cell Environ.* – 2013. – V. 36. – P. 1564-1572.
- Li Z.G., Luo L.J., Zhu L.P.* Involvement of trehalose in hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced the acquisition of heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Bot. Stud.* – 2014b. – V. 55:20.
- Li Z.G., Yi X.Y., Li Y.T.* Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings // *Biologia*. – 2014c. – V. 69. – P. 1001-1009.
- Li Z.G., Luo L.J., Sun Y.F.* Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings // *Rus. J. Plant Physiol.* – 2015a. – V. 62. – P. 507-514.
- Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B.Yu., Min X.* Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures // *Acta Physiol. Plant.* – 2015b. – V. 37:219.
- Li Z.G., Zhu L.P.* Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced accumulation of betaine is involved in the acquisition of heat tolerance in maize seedlings // *Braz. J. Bot.* – 2014, DOI 10.1007/s40415-014-0106-x
- Liang X., Zhang L., Natarajan S.K., Becker D.F.* Proline mechanisms of stress survival // *Antioxid. Redox Signal.* – 2013. – V. 19. – P. 998-1011.
- Lisjak M., Srivastava N., Teklic T., Civale L., Lewandowski K., Wilson I., Wood M.E., Whiteman M., Hancock J.T.* A novel hydrogen sulphide donor causes stomatal opening and reduces nitric oxide accumulation // *Plant Physiol. Biochem.* – 2010. – V. 48. – P. 931-935.
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T.* Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? // *Plant Cell Environ.* – 2013. – V. 36. – P. 1607-1616.
- Lowicka E., Beltowski J.* Hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) – the third gas of interest for pharmacologists // *Pharmacol. Rep.* – 2007. – V. 59. – P. 4-24.
- Mori I.C., Schroeder J.S.* Reactive oxygen species activation of plant Ca<sup>2+</sup> channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 135. – P. 702-708.
- Qian P., Sun R., Ali B., Gill R., Xu L., Zhou W.* Effects of hydrogen sulfide on growth, antioxidative capacity, and ultrastructural changes in oilseed rape seedlings under aluminum toxicity // *J. Plant Growth Regul.* – 2014. – V. 33. – P. 526-538.
- Ramel F., Sulmon C., Bogard M., Couée I., Gouesbet G.* Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets // *BMC Plant Biol.* – 2009. – V. 9:28.
- Rennenberg H.* The fate excess of sulfur in higher plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1984. – V. 35. – P. 121-153.
- Riemenschneider A., Nikiforova V., Hoefgen R., De Kok L.J., Papenbrock J.* Impact of elevated H<sub>2</sub>S on metabolite levels, activity of enzymes and expression of genes involved in cysteine metabolism // *Plant Physiol. Biochem.* – 2005a. – V. 43. – P. 473-483.
- Riemenschneider A., Wegele R., Schmidt A., Papenbrock J.* Isolation and characterization of a D-cysteine desulfhydrase protein from *Arabidopsis thaliana* // *FEBS J.* – 2005b. – V. 272. – P. 1291-1304.
- Sakamoto A., Murata N.* The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 163-171.
- Shan C.J., Zhang S.L., Li D.F., Zhao Y.Z., Tian X.L., Zhao X.L., Wu Y.X., Wei X.Y., Liu R.Q.* Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress // *Acta Physiol. Plant.* – 2011. – V. 33. – P. 2533-2540.
- Shan C., Dai H., Sun Y.* Hydrogen sulfide protects wheat seedlings against copper stress by regulating the ascorbate and glutathione metabolism in leaves // *Austral. J. Crop Sci.* – 2012. – V. 6. – P. 248-254.
- Shao H.B., Chu L.Y., Lu Zh.H., Kang C.M.* Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells // *Int. J. Biol. Sci.* – 2008. – V. 4. – P. 8-14.
- Shi H., Ye T., Chan Z.* Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // *Plant Physiol. Biochem.* – 2013. – V. 71. – P. 226-234.
- Shi H., Ye T., Chan Z.* Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in

## СЕРОВОДОРОД У РАСТЕНИЙ

- bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // Plant Physiol. Biochem. – 2014. – V. 74. – P. 99-107.
- Singh V.P., Singh S., Kumar J., Prasad S.M. Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: possible involvement of nitric oxide // J. Plant Physiol. 2015. – V. 181. – P. 20-29.
- Su P.H., Li H.M. Arabidopsis stromal 70-kD heat shock proteins are essential for plant development and important for thermotolerance of germinating seeds // Plant Physiol. – 2008. – V. 146. – P. 1231-1241.
- Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid // Trends Plant Sci. – 2009. – V. 15, № 2. – P. 89-97.
- Tai C.H., Cook P.F. O-acetylserine sulfhydrylase // Adv. Enzym. Relat. Areas Mol. Biol. – 2000. – V. 74. – P. 185-234.
- Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R. Heat tolerance in plants: an overview // Environ. Exp. Bot. – 2007. – V. 61. – P. 199-223.
- Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed // Physiol. Rev. – 2012. – V. 92. – P. 791-896.
- Wang Y., Li L., Cui W., Xu S., Shen W., Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway // Plant Soil. – 2012. – V. 351. – P. 107-119.
- Wang W., Vinocur B., Shoseyov O., Altman A. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response // Trends Plant Sci. – 2004. – V. 9. – P. 244-252.
- Wu H.C., Luo D.L., Vignols F., Jinn T.L. Heat shock-induced biphasic Ca<sup>2+</sup> signature and OsCaM1-1 nuclear localization mediate downstream signalling in acquisition of thermotolerance in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Cell Environ. – 2012. – V. 35. – P. 1543-1557.
- Zaichko N.V., Melnik A.V., Yoltukhivskyy M.M., Olhovskiy A.S., Palamarchuk I.V. Hydrogen sulfide: metabolism, biological and medical role // Ukr. Biochem. J. – 2014. – V. 86, № 5. – P. 5-25.
- Zhang H., Ye Y.K., Wang S.H., Luo J.P., Tang J., Ma D.F. Hydrogen sulfide counteracts chlorophyll loss in sweet potato seedling leaves and alleviates oxidative damage against osmotic stress // Plant Growth Regul. – 2009. – V. 58. – P. 243-250.
- Zhang H., Hu LY., Li P., Hu K.D., Jiang C.X., Luo J.P. Hydrogen sulfide alleviated chromium toxicity in wheat // Biol. Plant. – 2010. – V. 54. – P. 743-747.
- Ziogas V., Tanou G., Filippou P., Diamantidis G., Vasilakakis M., Fotopoulos V., Molassiotis A. Nitrosative responses in citrus plants exposed to six abiotic stress conditions // Plant Physiol. Biochem. – 2013. – V. 68. – P. 118-126.

Поступила в редакцию  
03.10.2016 г.

## HYDROGEN SULFIDE IN PLANTS: PARTICIPATION IN CELL SIGNALING AND ADAPTATION TO STRESSORS

Yu. E. Kolupaev, K. M. Firsova, T. O. Yastreb

V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University  
(Kharkiv, Ukraine)  
e-mail: plant\_biology@ukr.net

Data about hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) synthesis in plants, transduction of its signal to genome, interaction with other signaling messengers (reactive oxygen species, nitrogen oxide, and calcium ions) were analyzed. Some information about role of hydrogen sulfide in plant adaptation to stressors (like extreme temperatures, drought, salinity, heavy metals etc.) was generalized. Evidences of H<sub>2</sub>S participation in regulation of antioxidant system, synthesis of osmolytes and functioning of other protective systems in plants are given.

**Key words:** hydrogen sulfide, plant, signaling, reactive oxygen species, nitrogen oxide, calcium, antioxidant system, abiotic stressors

**КОЛУПАЕВ, ФИРСОВА, ЯСТРЕБ**

**СІРКОВОДЕНЬ У РОСЛИН: СИНТЕЗ, УЧАСТЬ У КЛІТИННОМУ СИГНАЛІНГУ  
І АДАПТАЦІЇ ДО СТРЕСОВИХ ЧИННИКІВ**

Ю. Є. Колупаєв, К. М. Фірсова, Т. О. Ястреб

*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва*

*(Харків, Україна)*

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

Проаналізовано відомості про синтез сірководню ( $H_2S$ ) у рослин, трансдукцію його сигналу в геном, взаємодію з іншими сигнальними посередниками (активними формами кисню, оксидом азоту, іонами кальцію). Узагальнено дані про роль сірководню в адаптації рослин до дії стресорів (екстремальних температур, посухи, засолення, важких металів та ін.). Наводяться відомості про участь  $H_2S$  у регуляції антиоксидантної системи, синтезу осмолітів і функціонування інших протекторних систем рослин.

**Ключові слова:** *сірководень, рослина, сигналінг, активні форми кисню, оксид азоту, кальцій, антиоксидантна система, абіотичні стресори*