УДК 581.1:577.13

ГІДРОГЕН СУЛЬФІД (H_2S) ЯК МУЛЬТИФУНКЦІОНАЛЬНИЙ УЧАСНИК КЛІТИННИХ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ РОСЛИН НА ДІЮ АБІОТИЧНИХ СТРЕСІВ

Ю.Є. КОЛУПАЄВ [1, 2, 3 *], О.І. ОБОЗНИЙ [1], В.П. КОЛОМАЦЬКА [1], С.П. БЕСЧАСНИЙ [4, 5], Н.П. КОВАЛЕНКО [2], В.М. ПИСАРЕНКО [2]

[1] Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, пр-т Героїв Харкова, 142, Харків, 61060, Україна
[2] Полтавський державний аграрний університет, вул. Сковороди, 1/3, Полтава, 36003, Україна
[3] Державний біотехнологічний університет, вул. Алчевських, 44, Харків, 61022, Україна
[4] ДУ «Інститут фармакології та токсикології НАМН України», вул. Антона Цедіка, 14, Київ, 03057, Україна
[5] Херсонський державний університет, вул. Шевченка, 14, Івано-Франківськ, 76000, Україна

E-mail: plant_biology@ukr.net

Автор для кореспонденції – Колупаєв Ю.Є., e-mail: plant_biology@ukr.net

Газоподібні сигнальні молекули, що вперше були ідентифіковані у тварин і названі газотрансмітерами, нині надзвичайно активно досліджуються біологами рослин. Останніми роками особливо стрімко накопичуються відомості про стрес-протекторні властивості одного із газотрансмітерів – гідроген сульфіду (H_2S). Разом з тим, відомості про зв'язки між ефектами посттрансляційної модифікації (ПТМ) білків, спричинюваними H_2S, та функціонуванням сигнальних шляхів, які забезпечують формування конкретних адаптивних реакцій рослин, поки що залишаються слабо проаналізованими. В огляді наведено відомості про основні і мінорні шляхи синтезу H_2S. Аналізуються дані про ПТМ конкретних білків (антиоксидантних ферментів, іонних каналів, білків сигнальних систем, у тому числі протеїнкіназ), що беруть участь у формуванні адаптивних реакцій рослин на дію стресорів. Наводяться відомості про зв'язки H_2S з іншими сигнальними посередниками, зокрема іонами кальцію та активними формами оксигену (АФО) і нітроген оксидом (NO), котрі також здатні реагувати з цільовими білками. Детально розглянуто участь H_2S в функціонуванні антиоксидантної системи, активації синтезу стресових метаболітів та регуляції стану продихового апарату рослин. Аналізуються нові відомості про ПТМ гідроген сульфідом білків, причетних до формування сигналів, що зумовлюють зміни іонного гомеостазу замикальних клітин продихів. Відзначається перспективність ідентифікації повного спектра сайтів персульфідування цистеїну та проведення досліджень механізмів регуляції ПТМ конкретних білків, задіяних в адаптації рослин до стресорів, важливість детальнішого з'ясування функціональних зав'язків H_2S зі стресовими фітогормонами.

Ключові слова: *гідроген сульфід, сигнальні посередники, активні форми оксигену, нітроген оксид, стрес-протекторні системи, посттрансляційна модифікація білків.*

© ІНСТИТУТ КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ НАН УКРАЇНИ, 2026

Вступ. За оцінками експертів, зміни клімату та супутні їм чинники процеси загрожують глобальній продовольчій безпеці (Sahu et al., 2026). Щорічні світові втрати врожайності основних сільськогосподарських культур, пов'язані з дією абіотичних (насамперед кліматичних) стресів, нині оцінюються у 51–82 % (Oshunsanya, Nwosu, 2019). Згідно з прогнозами, глобальні підвищення температури та дефіцит води до

2050 року можуть призвести до зменшення площ земель, придатних для землеробства, на 50 %, що критично зменшить продуктивність сільського господарства (Mittler et al., 2025). В одній з недавніх доповідей ФАО (Food and agriculture organization of the United Nations) доводиться необхідність інвестицій у створення та проектування кліматично стійкіших сільськогосподарських систем (https://openknowledge.fao.org/items/e5a5771a-6127-4e4a-ae1c-9f26fe8aa770). Поряд із селекційно-генетичними підходами, що вимагають значних інвестицій та тривалого часу для створення нових стійких генотипів рослин, перспективи у вирішенні проблем продовольчої безпеки пов'язують із менш затратним підходом, в основі якого використання різних екзогенних біорегуляторів, що індукують стійкість рослин (Syed, Mishra, 2025). Спектр цих сполук постійно розширюється. Особливо ефективними в цьому плані можуть бути сполуки, що синтезуються самими рослинами та індукують розвиток їх адаптивних реакцій (Bashir et al., 2025). Серед таких сполук все більший інтерес викликають різні клітинні сигнальні посередники, зокрема газотрансмітери (Kolupaev et al., 2022).

Терміном «газотрансміттери» називають невеликі газоподібні молекули, які виконують сигнальні функції в живих організмах (Yao et al., 2019). Особливостями цих молекул є: здатність проходити через клітинні мембрани, можливість функціонувати незалежно від конкретних рецепторів, синтез за допомогою ферментів, наявність специфічних клітинних компонентів-мішеней та тісний зв'язок з іншими сигнальними посередниками (Kolupaev et al., 2019; Karle et al., 2021). До основних сигнальних молекул-газотрансмітерів належать нітроген оксид (NO), карбон монооксид (CO) та гідроген сульфід (H_2S) (Yao et al., 2019; Kolupaev et al., 2022). Останніми роками фокус досліджень у галузі сигналінгу рослинних клітин зміщується саме до H_2S, а кількість публікацій, присвячених цьому газотрансмітеру, у контексті фізіологічних функцій рослин постійно зростає (Raza et al., 2022).

Як нейромедіатор у ссавців H_2S почали вивчати лише з середини 90-х років минулого століття (Abe, Kimura, 1996). Нині H_2S розглядається як повноцінний ендогенний газотрансмітер тварин поряд з NO і CO, що виконує сигнальні, цитопротекторні та метаболічні функції (Kimura, 2017; Munteanu et al., 2025).

З точки зору хімії, H_2S – слабка кислота, яка у водному середовищі дисоціює з утворенням гідросульфід (HS^-) і сульфід (S^{2-}) аніонів. Зазвичай терміном «гідроген сульфід» поєднують молекулярну та іонні форми (Huang, Xie, 2023). Однак з цих форм лише H_2S є газотрансмітером у прямому значенні слова, оскільки тільки така молекулярна форма здатна вільно дифундувати через клітинні мембрани, HS^- може переміщатися специфічними іонними каналами між різними субклітинними органелами або клітинами (Kabil, Banerjee, 2010).

Вивчення сигнально-регуляторних функцій H_2S у рослин почалося у першому десятилітті XXI століття. Нині стає зрозумілим, що H_2S бере участь майже в усіх фізіологічних процесах у рослин і особливо у формуванні реакцій у відповідь на абіотичні та біотичні стреси (Corpas et al., 2026; Jin, 2026). Визнано, що H_2S так само важливий для рослин, як і інші ключові сигнальні молекули, такі як NO та H_2O_2 (Aroca et al., 2021).

В останні роки відбувається своєрідний прорив у вивченні механізмів участі H_2S у стресовому сигналінгу у рослин та формуванні адаптивних реакцій. Виявлено безліч конкретних білків, задіяних у загальних та специфічних реакціях рослин на дію стрес-факторів, активність яких регулюється персульфідуванням (Corpas, Palma, 2020; Liu et al., 2021; 2024b). Серед них транскрипційні фактори, ферменти сигнальних систем, ферменти, що беруть участь в антиоксидантному захисті, редокс-регуляції, клітинній енергетиці (Hao et al., 2024; Li et al., 2024b; Saini et al., 2024; Zhang et al., 2025). Поряд з цим накопичуються дані про опосередковане регулювання стану білків дією H_2S із залученням інших сигнальних посередників, а також впливом H_2S на експресію багатьох генів, що забезпечують захисні реакції (Caverzan et al., 2022; Yadav et al., 2025). При цьому H_2S вбудований в сигнальні мережі більшості відомих фітогормонів (Li et al., 2021; Zhou et al., 2022; Tu et al., 2025; Jin, 2026). Перелічені ефекти H_2S, що реалізуються

на рівні біомакромолекул, є основою для регуляції ним процесів на організмовому рівні – проростання насіння (Sharma et al., 2022), зміни архітектури коренів (Ahmed et al., 2021; Li et al., 2022), розвитку і стану продихового апарату (Khanna et al., 2021; Liu et al., 2025b), дозрівання плодів (Tayal et al., 2022). Проте наявні відомості про зв'язки між ефектами H_2S, що вивчаються на рівні конкретних білків, які зазнають ПТМ, і функціонуванням сигнальних шляхів, що забезпечують формування конкретних адаптивних реакцій рослин на дію стресорів, поки що проаналізовані дуже слабо. Це і стало передумовою для підготовки даного огляду, в якому дія H_2S розглядається на різних рівнях – від ПТМ білків та взаємодії з іншими учасниками сигнальних шляхів до формування основних адаптивних реакцій рослин на стресори на клітинному рівні (активація антиоксидантної системи, накопичення стресових метаболітів, регуляція стану продихів).

Синтез H_2S у тварин

У тварин синтез H_2S здійснюється переважно за рахунок піридоксаль-5′-фосфат-залежних ферментів метаболізму сульфуровмісних амінокислот, а також сульфуртрансфераз, що формують локальні пули H_2S, та реакційноздатних полісульфідів. Ключовими джерелами H_2S є цистатіонін-β-синтаза, цистатіонін-γ-ліаза і 3-меркаптопіруват сульфуртрансфераза (MST), що функціонують в різних тканинах і субклітинних компартментах (Wang, 2012; Kimura, 2017). При цьому MST є окремою функціональною гілкою синтезу H_2S. Цей фермент використовує 3-меркаптопіруват, який утворюється з L-цистеїну під дією цистеїнамінотрансферази, і локалізується як у цитозолі, так і в мітохондріях. Мітохондріальна локалізація MST підкреслює роль H_2S як регулятора енергетичного обміну у тварин. Крім того, MST бере активну участь в утворенні полісульфідів (H_2S_n), які мають підвищену сигнальну активність і відіграють роль у персульфідуванні білків (Kimura, 2017).

Додатковою та еволюційно значимою відмінністю тваринних систем є наявність альтернативного шляху синтезу H_2S з D-цистеїну, що реалізується через послідовну дію оксидази D-амінокислот та MST. Цей шлях особливо виражений у мозку та нирках і практично відсутній або мінорний у рослин, що підкреслює функціональну спеціалізацію H_2S-сигнальної системи у тварин (Shibuya, Kimura, 2013).

Синтез та метаболізм H_2S у рослин

H_2S утворюється в процесі асиміляції рослинами сульфуру та метаболізму цистеїну (Corpas et al., 2026). H_2S може синтезуватися ферментативними шляхами в цитозолі, хлоропластах та мітохондріях рослинних клітин (рис. 1).

Вважається, що значний пул H_2S у рослин синтезується в цитозолі за допомогою L-цистеїндесульфгідрази (LCD), також деяка кількість H_2S в цитозолі утворюється з D-цистеїну під дією D-цистеїндесульфгідрази (DCD), побічними продуктами реакцій є аміак і пируват (Li et al., 2024). Крім того, в цитозолі може бути локалізований гомолог LCD L-цистеїндесульфгідраза 1 (DES1). Цитозольну локалізацію має і *O*-ацетилсерин (тіол) ліаза (OAS-TL), також відома як L-цистеїнсинтетаза (рис. 1). Зворотна реакція, що каталізується нею, може призвести до утворення H_2S і *O*-ацетил-серину (Huang, Xie, 2023). Нарешті, ще одним каталізатором утворення H_2S в цитозолі може бути карбоангідраза, що використовує як субстрат N-тіокарбонові ангідриди (Liu et al., 2024b).

У хлоропластах H_2S може утворюватися шляхом відновлення сульфату, який спочатку перетворюється на 5′-аденілсульфат (APS), що далі відновлюється за допомогою APS редуктази (APR) до сульфіту (рис. 1). Сульфіт під дією сульфітредуктази (SiR) та за участю фередоксину як кофактора відновлюється до H_2S (Liu et al., 2024b). Вважається, що в хлоропластах функціонує ще один шлях синтезу H_2S, пов'язаний з активністю білків, подібних до NifS. Відомо, що білки NifS каталізують утворення елементарного сульфуру та аланіну з цистеїну або елементарного селену та аланіну з селеноцистеїну (Pilon-Smits et al., 2002). Виявилося, що вони мають активність цистеїндесульфурази і можуть бути джерелом

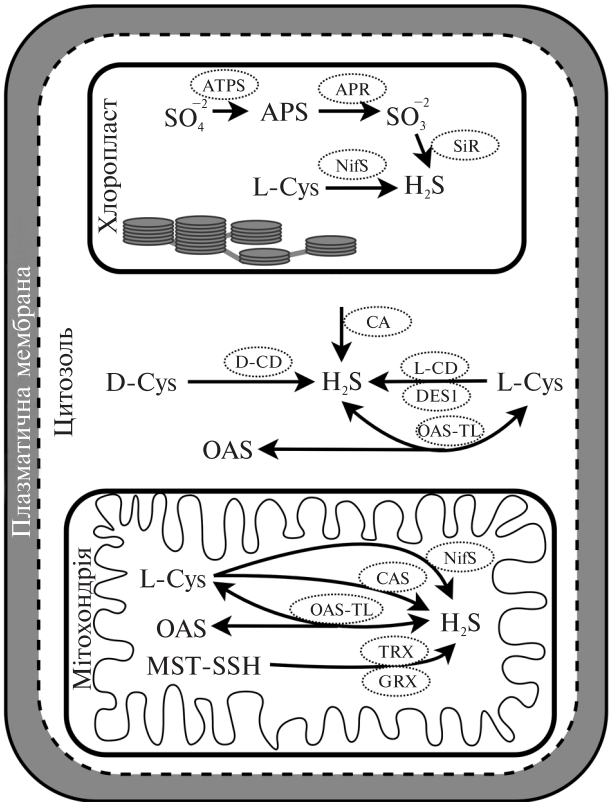


Рис. 1. Синтез H_2S у рослинних клітинах. ATPS – АТФ-сульфурилаза; APS – 5′-аденілсульфат; APR – 5′-аденілсульфатредуктаза; SiR – сульфітредуктаза; NifS – цистеїндесульфгідраза, подібна до NifS; L-Cys – L-цистеїн; D-Cys – D-цистеїн; L-CD – L-цистеїндесульфгідраза; D-CD – D-цистеїндесульфгідраза; OAS-TL – *O*-ацетилсерин (тіол) ліаза; DES1 – цистеїндесульфгідраза, що належить до родини *O*-ацетилсерин (тіол) ліаз, гомолог L-CD; NTAs – N-тіокарбонові ангідриди; CA – карбоангідраза; CAS – ціаноаланінсинтаза; OAS – *O*-ацетилсерин; MST-SSH – персульфідована форма 3-меркаптопіруват сульфотрансферази; TRX – тіоредоксин; GRX – глутаредоксин. Інші пояснення в тексті

S, що перетворюється на H_2S (Van Hoewyk et al., 2008; Liu et al., 2024b). Проте, наскільки значимий внесок цього мінорного шляху формування пулу H_2S поки що неясно.

У мітохондріях синтез H_2S може каталізуватися ферментом β-ціаноаланінсинтазою (CAS) (рис. 1). При цьому як субстрати використовуються ціанід і L-цистеїн. Реакція супроводжується вивільненням ціаноаланіну та зв'язуванням HCN (Li et al., 2024). Також у мітохондріях, як і в цитозолі, утворення H_2S може відбуватися за допомогою OAS-TL (Liu et al., 2021). Поряд з цим, є дані про синтез в мітохондріях H_2S у реакції, що каталізується кластером нітрогеназа-Fe-S (Aroca et al., 2020). З використанням Arabidopsis також виявлено, що 3-меркаптопіруват сульфотрансфераза (MST) може піддаватися персульфідуванню з утворенням форми MST-SSH. Остання може вивільняти H_2S шляхом взаємодії або з тіоредоксином (TRX), або з глутаредоксином (GRX). Таким чином, окислювально-відновні системи TRX і GRX можуть не тільки регулювати активність MST, а й включатися в ще один шлях біосинтезу H_2S у рослин (Moseler et al., 2021).

Поряд із множинними ферментативними шляхами синтезу H_2S у рослин можливе і його утворення в реакціях, що відбуваються без участі ферментів. Персульфідні групи білків (PSSH) можуть окиснюватися окисниками з виділенням H_2S (Li et al., 2024). Наприклад, згадуваний MST-SSH може бути відновлений до MST-SH і персульфіду глутатіону (GSSH) за допомогою глутатіону (GSH). Потім GSSH може перетворюватися на H_2S і окиснену форму глутатіону за допомогою його відновленої форми (GSH). Аналогічно, P-SSH може взаємодіяти з іншими білками, що містять тіольні групи (P-SH), утворюючи дисульфідні зв'язки між білками (PSSP) та вивільняючи H_2S (Pedre et al., 2023). Проте властивості MST вивчені переважно на прикладі бактеріального ферменту, тому її роль у перелічених вище процесах не можна вважати експериментально доведеною для рослин.

Метаболізація H_2S відбувається у мітохондріях. H_2S використовується мітохондріальною ізоформою *O*-ацетилсеринтіол-ліази для синтезу цистеїну (Pandey et al., 2024). Таким чином у мітохондріях підтримується цикл H_2S та цистеїну. Крім того, H_2S може реагувати з АФО, сульфенільованими (P-SOH) та нітрозованими білками (P-SNO) з утворенням персульфідів та/або полісульфідів (Yang et al., 2022). Вважається, що ці персульфіди та полісульфіди також можуть виступати у ролі сигнальних молекул, що сприяють подальшому виконанню фізіологічних функцій H_2S в рослинах (Li et al., 2024).

Зміни вмісту H_2S в тканинах рослин при стресах

Показано, що у відповідь на дію абіотичних стресорів різної природи, зокрема екстремальної температури, посухи, засолення і дії важких металів, у рослин відбувається посилення синтезу H_2S. Наприклад, синтез H_2S посилювався у листках огірка після 12-годинної дії низької позитивної температури (Liu et al., 2019). У більш холодостійких рослин арабідопсису за дії низьких температур у листках також виявлено підвищення вмісту H_2S та посилення експресії генів L/D-цистеїндесульфгідраз (Shi et al., 2015). У рослин винограду показана транзиторна активація експресії гена L-цистеїндесульфгідрази та вмісту H_2S у відповідь на дію температури 4 °C (Fu et al., 2013). У рослин персика при дії низьких температур виявлено підвищення ендогенного вмісту H_2S за рахунок збільшення активності L/D-цистеїндесульфгідраз, а також *O*-ацетилсерин (тіол) ліази (Wang et al., 2022).

Ефекти підвищення вмісту H_2S в клітинах та органах зареєстровані за відносно тривалої (години, дні) дії помірно високих температур на рослини полуниці (Christou et al, 2014) та тютюну (Chen et al, 2016). У той же час встановлено транзиторне підвищення вмісту ендогенного H_2S в коренях після короткочасної дії загартувальних високих температур на проростки пшениці (Havva et al., 2022).

За дії посухи у Arabidopsis виявлено посилення експресії генів L- та D-цистеїндесульфгідраз, що супроводжувалося активацією синтезу H_2S. Цей ефект був зворотним і усувався після поновлення поливу рослин (Jin et al., 2011). При сольовому стресі також зафіксовано підвищення вмісту H_2S у рослин. Так, вплив на рослини люцерни (*Medicago sativa*) зростаючих концентрацій NaCl (від 50 до 300 мМ) спричиняв прогресивну індукцію загальної експресії гена *L-DES* та збільшення ендогенного утворення H_2S (Lai et al., 2014) Підвищення вмісту H_2S після 1-денного впливу 50 мМ NaCl виявлено і в клітинах коренів огірка (Janicka et al., 2018).

У відповідь на дію стресу, пов'язаного з токсичним впливом хрому на рослини Arabidopsis, показано посилення продукування H_2S, яке було зумовлено кальційзалежною активацією транскрипції гена L-цистеїндесульфгідрази (Fang et al., 2017). За токсичного вплив нікелю на рослини цукіні також зафіксовано підвищення вмісту H_2S (Valivand et al., 2019).

ПТМ білків як основний спосіб реалізації регуляторних ефектів H_2S

Як основний механізм реалізації сигнальних ефектів H_2S розглядається персульфідування білків (Huang, Xie, 2023; Zhou et al., 2025). Однак вважається, що H_2S або його іонні форми HS^- і S^{2-} не можуть безпосередньо реагувати з тіольними групами білків. Припускають, що процес такої модифікації білка активується сигналом АФО – окисненням тіольної групи цистеїну до сульфенової, найчастіше під впливом гідроген пероксиду (Aroca et al., 2021):

$$\text{protein-SH} + \text{ROS} \rightarrow \text{protein-SOH} \qquad (1)$$

У свою чергу сульфенові залишки легко вступають в реакцію персульфідування з H_2S з утворенням персульфідних груп:

$$\text{protein-SOH} + H_2S \rightarrow \text{protein-SSH} \qquad (2).$$

Персульфідовані залишки з участю тіоредоксинової системи (Trx/TrxR) можуть перетворюватися на звичайні сульфгідрильні групи (Zivanovic et al., 2019):

$$\text{protein-SSH} + \text{Trx/TrxR} \rightarrow \text{protein-SH} \qquad (3).$$

За допомогою високопродуктивного протеомного аналізу в протеомі Arabidopsis показано наявність персульфідування для 3417 білків з тканин листків і 5214 з коренів (Aroca et al., 2021). Також встановлено, що кількість таких ПТМ може змінюватись у несприятливих умовах (García-Calderyn et al., 2023). Дослідження результатів цих ПТМ специфічних білків показали, що вони призводять до змін каталітичної активності або внутрішньоклітинної локалізації цільових білків. Такі ПТМ задіяні у важливих фізіологічних ефектах, наприклад, у формуванні стійкості до окиснювального стресу, регуляції аутофагії, закритті продихів, розвитку кореневих волосків тощо (Aroca et al., 2021).

Модифікація тіольних груп у послідовних реакціях із ROS та H_2S – важливий, але єдиний спосіб ПТМ білків. H_2S також здатний ковалентно приєднуватися до гемових порфі-

ринів, що містяться у складі метало-протеїнів. Наприклад, добре відомо, що H_2S є інгібітором білків цитохромного перенесення електронів у мітохондріях (Vitvitsky et al., 2018).

Однак найбільш важливою з точки зору регуляції фізіологічних процесів є взаємодія H_2S з тими ж білками, які зазнають ПТМ під впливом NO (Corpas et al., 2026) При цьому H_2S може діяти спільно з NO як синергічно, так і антагоністично (Corpas et al., 2026). Зокрема, аскорбатпероксидаза та монодегідроаскобатредуктаза активуються шляхом персульфідування, але S-нітрозування та нітрування тирозину спричиняють інгібування цих ферментів (Begara-Morales et al., 2014; Mucoz-Vargas et al., 2024). Також для НАДФ-залежної гліцеральдегід-3-фосфат дегідрогенази і каталази (Aroca et al., 2015; Rodríguez-Ruiz et al., 2019; González-Gordo et al., 2024) показано, що H_2S-індуковане персульфідування може виступати в ролі захисного механізму від наслідків впливу надлишку NO (Aroca et al., 2017; Corpas et al., 2021). Таким чином, конкуренція за спільні сайти (-SH Cys) дозволяє клітині зберігати функціональність цих ферментів навіть за високого нітрозативного тиску.

Також модуляції H_2S та NO піддаються і ключові ферменти, від яких залежить кількість цих газотрансмітерів. Зокрема, нітратредуктаза, яка генерує нітроген оксид, може бути пригнічена двома ПТМ, спричинюваними самим NO (нітруванням за тирозином і S-нітрозуванням), а також H_2S (персульфідування) (Costa-Broseta et al., 2021; Corpas et al., 2025). GSNO-редуктаза, що регулює кількість S-нітрозоглутатіону (GSNO), по-різному модулюється дією NO та H_2S. S-нітрозування призводить до інгібування цього ферменту (Jahnová et al., 2019; Corpas et al., 2026). Водночас ефекти H_2S на активність GSNO-редуктази можуть бути як активуючими, так і інгібуючими, що може мати значення для модуляції нітрозативного стресу (Corpas et al., 2026).

Ще одну групу мішеней для персульфідування можуть становити деякі фактори транскрипції. Останніми роками активно накопичуються дані про вплив H_2S на стан транскрипційних факторів, важливих контролю адаптивних реакцій рослин. Наприклад, показано, що обробка арабідопсису донором H_2S викликала активацію транскрипційних факторів сімейств bHLH, NAC і MYB, які опосередковували експресію генів, що кодують антиоксидантні ферменти, зокрема, аскорбатпероксидазу, супероксиддисмутазу (СОД), каталазу, глутатіонредуктазу і монодегідроаскорбатредуктазу (Corpas, 2025). Такі ефекти H_2S супроводжувалися підвищенням посухостійкості рослин (Hao et al., 2024). На прикладі томатів встановлено, що обробка екзогенним H_2S призводила до персульфідування кількох транскрипційних факторів WRKY (Sun et al., 2023). Кількість транскрипційних факторів, які прямо регулюються H_2S за рахунок реакцій персульфідування, поки що залишається невідомою, проте зв'язок функціонування багатьох транскрипційних факторів з метаболізмом сульфуру може вказувати на важливу роль такого регуляторного механізму (Corpas, 2025).

Малодослідженою групою мішеней H_2S залишаються білки цитоскелету. Проте повідомляється про інгібування полімеризації актину під впливом персульфідування і, як наслідок, пригнічення дією H_2S росту кореневих волосків (Li et al., 2018). Зважаючи на відомості про роль NO в полімеризації актинових філаментів і активації утворення кореневих волосків (Yemets et al., 2009; Plohovska et al., 2019), можна припустити наявність функціональної взаємодії, зокрема, антагонізму, між NO і H_2S за їх впливу на стан окремих білків цитоскелету. Однак це питання залишається майже не дослідженим.

Зв'язок H_2S з іншими сигнальними посередниками у процесах індукування захисних реакцій рослин

Крім прямого впливу H_2S на білкові мішені, його участь у формуванні адаптивних реакцій рослин може бути пов'язана зі зміною вмісту інших сигнальних посередників, особливо ROS та NO. H_2S може безпосередньо взаємодіяти з гідроксильним і супероксидним радикалами, гідроген пероксидом, нітроген діоксидом, пероксинітритом та ін. (Aroca et al., 2021). Таким чином, залежно від вмісту H_2S в клітинах може змінюватися кількість вільних радикалів та активних молекул в клітинах. Однак важливішим з точку зору регуляції внутрішньоклітинних процесів вважається модифікація H_2S

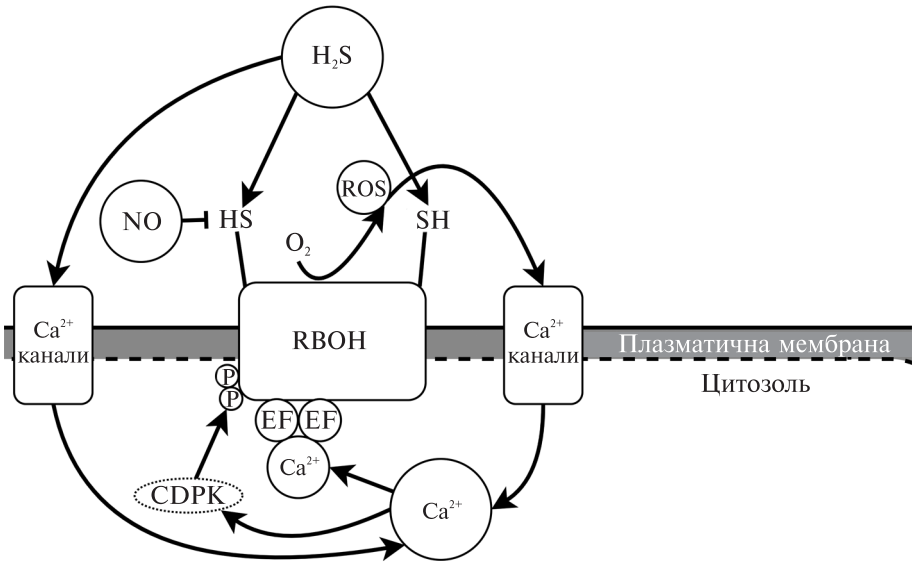


Рис. 2. Функціональні зв'язки H_2S з іншими посередниками при регуляції активності НАДФН-оксидази. RBOH – respiratory burst oxidase homolog або НАДФН-оксидаза; ROS – активні форми оксигену; CDPK – кальмодулін-залежна протеїнкіназа; -SH – сульфгідрильні групи білків, що є мішенями для персульфідування або S-нітрозування. Звичайними стрілками показана активація, стрілками з тупим кінцем – інгібування. Інші пояснення в тексті

функціональних груп ферментів, що синтезують сигнальні посередники, а також його опосередкований вплив на експресію генів ферментів, задіяних у клітинному сигналінгу.

Одним із ферментів сигнальних систем, регуляція якого включає в себе функціональну взаємодію H_2S, NO і кальцію, є НАДФН-оксидаза або RBOH (від respiratory burst oxidase homolog). H_2S здатний прямо активувати цей фермент шляхом персульфідування двох залишків цистеїну (Cys825 і Cys890) RBOH (Shen et al., 2020) (рис. 2).

Ймовірно, така ПТМ RBOH є складовою залучення АФО в передачу сигналу, спричинюваного дією H_2S, і необхідного для реалізації фізіологічних (стрес-протекторних) ефектів H_2S. Наприклад, індукція стійкості рослин ячменю до УФ-В-випромінювання донором H_2S супроводжувалася збільшенням вмісту H_2O_2 і наступним підвищенням активності антиоксидантних ферментів у листках (Li et al., 2016). Ці ефекти усувалися скавенджером H_2O_2 диметилтіосечовиною (ДМТС) та інгібітором НАДФН-оксидази дифеніленіодинієм, що вказує на роль цього ферменту у генерації сигнальних АФО під дією екзогенного H_2S. У наших експериментах на модельному об'єкті, ізольованих колеоптилях пшениці, було показано, що обробка NaHS призводила до транзиторного збільшення генерації супероксидних аніон-радикалів та вмісту H_2O_2 (Kolupaev et al., 2017). Посилення генерації АФО у часі передувало наступному підвищенню активності СОД, каталази та гваяколпероксидази та розвитку стійкості колеоптилів до ушкоджувального нагрівання. Всі ці ефекти усувалися обробкою скаведжером H_2O_2 ДМТС або інгібітором НАДФН-оксидази імідазолом. Таким чином, вплив екзогенного H_2S на теплостійкість рослинних клітин опосередкований АФО, що утворюються за участю НАДФН-оксидази. Як зазначалося вище, НАДФН-оксидаза може безпосередньо активуватися H_2S шляхом персульфідування двох тіольних залишків. Однак можлива і опосередкована кальцієм активація НАДФН-оксидази під впливом H_2S. Зокрема, показано, що спричинюване екзогенним H_2S посилення генерації супероксидних аніон-радикалів і накопичення гідроген пероксиду у клітинах колеоптилів пшениці усувалося антагоністами Ca^{2+}, такими як хелатор позаклітинного каль-

цію ЕГТА та інгібітор надходження кальцію до цитозолю з внутрішньоклітинних компартментів неоміцин (Kolupaev et al., 2017).

Можна навести й інші приклади, що свідчать про зв'язок реалізації регуляторних ефектів H_2S зі змінами кальцієвого гомеостазу. Показано, що обробка гідросульфідом натрію рослин *Setaria italica* зменшувала прояв токсичного впливу хрому (VI) (Fang et al., 2014). При цьому екзогенний кальцій посилював стрес-протекторні ефекти обробки рослин донором H_2S, а ЕГТА, навпаки, усував вплив екзогенного H_2S. Рослини, мутантні за геном L-цистеїндесульфгідрази, відрізнялися слабким виходом кальцію в цитозоль у відповідь на дію посухи (Jin et al., 2013). Це дозволило припустити, що H_2S впливає стан кальцієвих каналів. Нещодавно з'явилися відомості про можливість персульфідування білків кальцієвих каналів при підвищенні концентрації H_2S в примембранному просторі (Li et al., 2024). У свою чергу, зміна кальцієвого гомеостазу може бути причиною посилення генерації клітинами АФО з участю НАДФН-оксидази (рис. 2).

У даний час відомо декілька механізмів активації НАДФН-оксидази іонами кальцію. Так, згідно з однією з моделей, кальцій активує кальмодулінзалежну протеїнкіназу, яка фосфорилює N-кінцеву ділянку мембранозв'язаної субодиниці RBOH та спричиняє її конформаційні зміни, що сприяють зв'язуванню з нею цитозольного компонента – Rop-білка (ГТФази) і призводять до посилення генерації АФО (Wong et al., 2007). Пізніше була запропонована модель, яка передбачає вплив кальцію як на протеїнкіназу, що фосфорилює RBOH, так і безпосередньо на молекули RBOH. Відповідно до цієї моделі фосфорилювання RBOHD і RBOHF у арабідопсису передує процесу зв›язування кальцію. При цьому фосфорилювання RBOH саме собою активує фермент, що призводить до посилення генерації АФО, котрі сприяють відкриттю кальцієвих каналів (Kimura et al., 2012). Надходження кальцію в цитозоль викликає додаткову активацію НАДФН-оксидази за рахунок його зв'язування з спеціальними сайтами – «EF-руками» (рис. 2).

НАДФН-оксидаза є мішенню прямого впливу не лише H_2S і кальцію, а й NO. Відомо, що S-нітрозування RBOH Cys890 може інгібувати фермент (Yun et al., 2011) (рис. 2). Таким чином, можливий прямий антагонізм ефектів NO та H_2S, пов'язаний з конкуренцією їхнього зв'язування з однією і тією ж мішенню. Ймовірно, результат такої конкуренції між двома газотрансмітерами може залежати від їх локальних концентрацій та інших факторів у мікрооточенні білка-мішені. Також цілком ймовірно, що як H_2S, так і NO можуть чинити опосередкований кальцієм активуючий вплив на НАДФН-оксидазу, оскільки обидва газотрансмітери здатні посилювати надходження кальцію в цитозоль (Kolupaev et al., 2023). Нарешті, трансдукція сигналів H_2S і NO в генетичний апарат через ряд інших посередників, ймовірно, також може впливати на активність цього ферменту, модулюючи експресію відповідних генів. Враховуючи ключову роль НАДФН-оксидази в утворенні сигнального пулу АФО, можна припустити, що вона є своєрідним хабом у функціональній взаємодії між NO, H_2S та Ca^{2+}.

Слід зауважити, що АФО як сигнальні посередники у відповідних ланцюгах можуть розташовуватися не лише нижче, а й вище від H_2S. Так, показано, що у рослин арабідопсису відбувалося посилення експресії генів L/D-цистеіндесульфгідраз у відповідь на обробку гідроген пероксидом (Shi et al., 2015). У мутантів *atrbohD*, *atrbohF*, *atrbohD/F*, на відміну від рослин дикого типу, не виявлялося посилення утворення H_2S у відповідь на дію посухи, що вказує на роль АФО, що генеруються за участю НАДФН-оксидази, в активації стрес-індукованого синтезу H_2S.

Функціональні зв'язки, виявлені між H_2S та NO, неоднозначні. Є відомості про зниження стрес-індукованого накопичення NO у листках полуниці під дією H_2S (Christou et al., 2014). Такий ефект може бути зумовлений стимулюючою дією H_2S на експресію гена S-нітрозоглутатіонредуктази (Cheng et al., 2018). Крім того, як уже зазначалося, встановлено, що H_2S викликає персульфідування цистеїнових залишків нітратредуктази, що знижує її активність (Costa-Broseta et al., 2021; Corpas et al., 2025). Таким чином, з одного боку, можливі ефекти антагонізму між NO і H_2S, а з іншого боку, NO може виступати посеред-

ником у трансдукції сигналу, індукованого H_2S. Так, на участь АФО і NO як посередників у реалізації стрес-протекторної дії H_2S вказують дані, отримані на проростках пшениці при дослідженні індукування теплостійкості. Підвищенню теплостійкості проростків пшениці, спричинюваному донором гідроген сульфіду NaHS, передувало транзиторне зростання вмісту в коренях H_2S та NO, а також збільшення активності нітратредуктази (Karpets et al., 2020). Підвищення вмісту NO, спричинюване донором H_2S, не виявлялося в присутності скавенджера АФО ДМТС та інгібітору НАДФН-оксидази імідазолу. У той же час збільшення кількості H_2O_2 у коренях, яке також викликала обробка H_2S, не усувалося скавенджером NO PTIO (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl 3-oxide) та інгібітором нітратредуктази вольфраматом натрію. Це вказує на те, що H_2O_2 в сигнальному H_2S, який індукує розвиток теплостійкості, розташований вище від NO. Питання про те, які саме чинники визначають синергічний або антагоністичний характер взаємодії між NO і H_2S, залишаються відкритими.

Вплив H_2S на стан антиоксидантної системи рослин

Пом'якшення окиснювальних ушкоджень рослинних клітин, спричинюваних стресовими факторами, є одним з найбільш відомих феноменів захисної дії H_2S (Huang, Xie, 2023). Накопичено чимало експериментальних даних, що вказують на зниження під впливом донорів H_2S вмісту продуктів пероксидного окислення ліпідів (зокрема, основного маркера окиснювального стресу малонового діальдегіду − МДА), а також генерації АФО. Так, наприклад, обробка рослин бермудської трави (*Cynodon dactylon*) NaHS значно знижувала генерацію супероксидного аніон-радикала, вміст H_2O_2 та МДА у тканинах при холодовому, осмотичному та сольовому стресах (Shi et al., 2013). Також екзогенний H_2S знижував вміст H_2O_2 та МДА у шпинату (Chen et al., 2016), пшениці (Ding et al., 2019) і томату (Subba et al., 2026) в умовах осмотичних стресів. Обробка плодів цукіні NaHS перед їх низькотемпературним зберіганням знижувала вихід електролітів з тканин та генерацію АФО (Yi et al., 2024). Зафіксовано зниження розвитку окиснювального стресу екзогенним H_2S і при дослідженні впливу на рослини різних токсикантів, наприклад, кадмію (Cao et al., 2024) та миш'яку (Alsahli et al., 2021). Антиоксидантні ефекти H_2S можуть бути зумовлені різними причинами, серед яких його пряма взаємодія з АФО, активація за рахунок персульфідування ключових антиоксидантних ферментів, залучення H_2S у сигнальні шляхи, які призводять до активації експресії генів антиоксидантних ферментів.

Наприклад, у оброблених NaHS етіольованих проростків пшениці показано посилення експресії генів та підвищення активності аскорбатпероксидази, глутатіонредуктази та монодегідроаскорбатредуктази за модельної посухи (Shan et al., 2018). Схожі ефекти під впливом донора H_2S зафіксовано і за умов сольового стресу (Ding et al., 2019). На рослинах квасолі звичайної в умовах сольового стресу показано, що попередня обробка донором H_2S ефективно знижувала окиснювальний стрес за рахунок підвищення кількості транскриптів генів, що кодують Cu/Zn-СОД, каталазу і глутатіон-S-трансферазу, а також активності цих ферментів (Dawood et al., 2022). Обробка розсади томатів донором H_2S на фоні сольового стресу підвищувала активність СОД, глутатіонредуктази, каталази, аскорбатпероксидази та неспецифічної пероксидази (Subba et al., 2026).

При токсичній дії кадмію обробка рослин часнику підвищувала в листках активність СОД та аскорбатпероксидази (Gharehbaghli, Sepehri, 2022). Схожі ефекти виявлені на рослинах пажитника (*Trigonella foenum-graecum*) в умовах вирощування на ґрунті, забрудненому кадмієм (Javad et al., 2022).

Екзогенний H_2S впливає і на вміст у рослинних клітинах різних груп низькомолекулярних сполук. Наприклад, підвищення вмісту аскорбату та відновленого глутатіону, а також збільшення співвідношення GSH/GSSG під впливом обробки рослин донором H_2S відзначалося в умовах осмотичного та сольового стресів у рослин суниці (*Fragaria* × *ananassa* cv. *Camarosa*) (Christou et al., 2013).

Є відомості про активацію H_2S накопичення вторинних метаболітів, більшість з яких вважаються ефективними антиоксидантами (Khlest-

kina, 2013). Так, обробка проростків пшениці донором H_2S NaHS перед холодовим загартуванням посилювала холодоіндуковану активацію фенілаланінамонійліази (Kolupaev et al., 2018) – ферменту, який перетворює L-фенілаланін на *транс*-коричну кислоту. Остання є попередником більшості вторинних метаболітів і вважається стартовим метаболітом у складних процесах синтезу флавоноїдів (Khlestkina, 2013). При цьому в проростках підвищувався загальний вміст флавоноїдів та кількість антоціанів, які мають особливо високу антиоксидантну активність (Kolupaev et al., 2018). Замочування в розчинах NaHS насіння тритикале, схожість якого була знижена в результаті старіння, спричиняла значне підвищення в проростках вмісту антоціанів і зниження кількості маркерів окислювального стресу, що позитивно відбивалося на енергії та проростання та рості проростків (Yastreb et al., 2024). У рослин пажитника в умовах стресу, спричинюваного токсичною дією кадмію, обробка екзогенним H_2S сприяла підтриманню пулу фенольних сполук та флавоноїдів (Javad et al., 2022). У лаванди вузьколистої (*Lavandula angustifolia*) за дії посухи або сольового стресу обробка NaHS підвищувала вміст цінних компонентів ефірних олій та кількість вторинних метаболітів, у тому числі галової, хлорогенової та розмаринової кислот (Daneshvand et al., 2026).

Екзогенний H_2S за стресових умов модулює вміст у рослин проліну – одного з ключових мультифункціональних стресових метаболітів (Kiriziy et al., 2026). Обробка NaHS плодів цукіні перед початком низькотемпературного зберігання підвищувала активність ферментів синтезу проліну, що сприяло його накопиченню (Yi et al., 2024). Автори вважають ці ефекти важливими для підтримання цілісності мембран та інгібування окиснювального стресу, що уповільнює пошкодження плодів холодом.

Разом з тим під впливом H_2S можливе і зниження стрес-індукованого накопичення проліну у рослин. Наприклад, додавання NaHS у живильне середовище при вирощуванні рослин арабідопсису дикого типу за умов сольового стресу зменшувала стрес-індуковане накопичення вмісту проліну у листках, підвищуючи водночас вміст цукрів, активність гваяколпероксидази та стабілізуючи активність СОД і каталази (Yastreb et al., 2020). У рослин томату при екзогенному застосуванні H_2S в умовах стресової дії NaCl так само виявлено зменшення вмісту проліну з одночасним істотним збільшенням активності антиоксидантних ферментів (Yi et al., 2024).

Накопичення проліну рослинами розглядається як маркер достатньо сильних стресових впливів (Meena et al., 2019). Крім того, відомо, що відносний внесок накопичення проліну у стійкість рослин до дії стресорів варіює залежно від стадії адаптивної відповіді, фази розвитку рослин, а також тривалості стресового впливу (Mockevičiūtė et al., 2023; Kiriziy et al., 2026). Можна припустити, що зменшення стрес-індукованого накопичення проліну рослинами за впливу H_2S є результатом загального пом'якшення стресового навантаження, пов'язаних з активацією інших компонентів стрес-протекторних систем, зокрема, накопиченням розчинних вуглеводів, які поряд з проліном виконують осмопротекторні, мембранопротекторні та антиоксидантні функції (Ramel et al., 2009), а також з активацією ферментативної складової антиоксидантної системи (Yastreb et al., 2020). Крім того, слід зауважити, що посилення синтезу проліну у рослин при стресах може бути зумовлене впливом сигналу NO (Kolupaev et al., 2025). Зокрема, у рослин томату за умов сольового стресу і посухи виявлений ефект S-нітрозування Δ^1-піролін-карбоксилатредуктази (Liu et al., 2024a). Така ПТМ одного з ключових ферментів синтезу проліну збільшувала його спорідненість до НАДФН і каталітичну активність, що сприяло накопиченню проліну. Одночасно зафіксовано і посилення під впливом NO експресії генів основних ферментів синтезу проліну – Δ^1-піролін-карбоксилатсинтази і Δ^1-піролін-карбоксилатредуктази (Liu et al., 2024a). Зважаючи на дані про можливий антагонізм сигналів NO і H_2S, можна припустити, що за певних умов H_2S здатний перешкоджати активації синтезу проліну, спричинюваній дією NO. Однак питання функціональної взаємодії цих двох газотрансмітерів в контексті регуляції синтезу проліну поки що залишається не дослідженим.

Вплив H_2S на накопичення інших поліфункціональних стресових метаболітів поки що вивчений недостатньо навіть на рівні феноменології. Разом з тим, є окремі дані про активацію під впливом H_2S накопичення досить широкого спектра таких метаболітів. Наприклад, у рослин *Spinacia oleracea* в умовах модельної посухи під впливом екзогенного H_2S зафіксовано підвищення вмісту гліцин-бетаїну, цукрів та поліамінів (Chen et al., 2016). У проростків пажитника в умовах кадмієвого стресу екзогенний H_2S посилював біосинтез поліамінів спермідину та путресцину, що, на думку авторів, є одним з важливих механізмів підвищення стійкості рослин до дії важких металів (Javad et al., 2022).

Вплив H_2S на продиховий апарат рослинних клітин

H_2S може синтезуватися безпосередньо у замикальних клітинах продихів. Посилений синтез H_2S у цих клітинах пов'язаний з активацією експресії гена L-цистеїндесульфгідрази (*DES*) під впливом екзогенної АБК – основного гормону, що спричиняє ефект закривання продихів (Huang, Xie, 2023) і класичних стресових факторів, що викликають зневоднення, таких як посуха або засолення (Wang et al., 2024) (рис. 3).

Одним з початкових ефектів АБК на формування сигналу, що викликає закривання продихів, є персульфідування Cys44 і Cys205 в молекулі L-цистеїндесульфгідрази, основного ферменту, що бере участь у синтезі H_2S (Huang et al., 2021). Потім, після збільшення вмісту H_2S в замикальних клітинах продихів, відбувається персульфідування протеїнкінази OST1 за залишками Cys131 і Cys137 (рис. 3). Вони розташовані поруч із каталітичною петлею кінази та основним сайтом фосфорилювання, Ser175. Вважається, що персульфідування Cys131 і Cys137 сприяє фосфорилюванню серину і таким чином призводить до підвищення активності ферменту (Chen et al., 2021). Активація OST1 спричиняє модуляцію активності транскрипційного фактора ABF2, що, як вважається, впливає на кальцієвий гомеостаз, сприяючи надходженню кальцію до цитозолю. Підвищення концентрації цитозольного Ca^{2+} викликає активацію кальмодулін-залежних протеїнкіназ (CDPK), що впливають на стан іонних каналів замикальних клітин (рис. 3).

Ще одним білком, що регулює стан продихів і змінюється під впливом персульфідування, є транскрипційний фактор ABI4 (ABSCISIC ACID INSENSITIVE 4). Персульфідування ABI4 за залишком Cys250 посилює його трансактиваційну активність щодо MAPKKK18 – білка, котрий активує каскад MAP-кіназ (Zhou et al., 2022; Huang, Xie, 2023). Ці ефекти також можуть бути причетні до підвищення концентрації цитозольного кальцію (рис. 3).

Важливою мішенню при пресульфідуванні, індукованому АБК і H_2S, також вважається НАДФН-оксидаза. Як уже зазначалося, H_2S, викликаючи персульфідування двох залишків цистеїну в білку RBOHD, призводить до підвищення активності ферменту. За рахунок цього відбувається в замикальних клітинах відбувається накопичення АФО (Shen et al., 2020). АФО здатні безпосередньо впливати на стан окремих іонних каналів (рис. 3).

В цілому, H_2S ймовірно впливає на закривання продихів за допомогою різних механізмів. Наприклад, показано, що субмікромолярні концентрації H_2S вибірково інактивують вхідні випрямляючі калієві канали у *Nicotiana tabacum*, які транспортують іони калію в замикальні клітини. Це знижує їх тургор та сприяє зменшенню розміру продихового отвору (Papanatsiou et al., 2015; Aroca et al., 2021). Важливо відзначити, що автори використали антагоністи H_2S, щоб відокремити його ефект від ефекту АБК.

Ще один механізм, за допомогою якого H_2S знижує осмотичний тиск у замикальних клітинах, пов'язаний з активацією відтоку аніонів. Наприклад, показано, що за участю H_2S і протеїнкінази OST1 відбувається фосфорилювання аніонних каналів SLAC1 (Samantaray, Kumari, 2023). Дослідження реакції китайської капусти на посуху засвідчили, що активація хлоридних каналів є однією з основних причин закривання продихів під впливом H_2S (Zhang et al., 2023).

Крім того, для закривання продихів, стимульованого H_2S, необхідне надходження кальцію в цитозоль замикальних клітин. Показано, що ефекти зменшення розміру апертури продихів і кількості відкритих продихів під

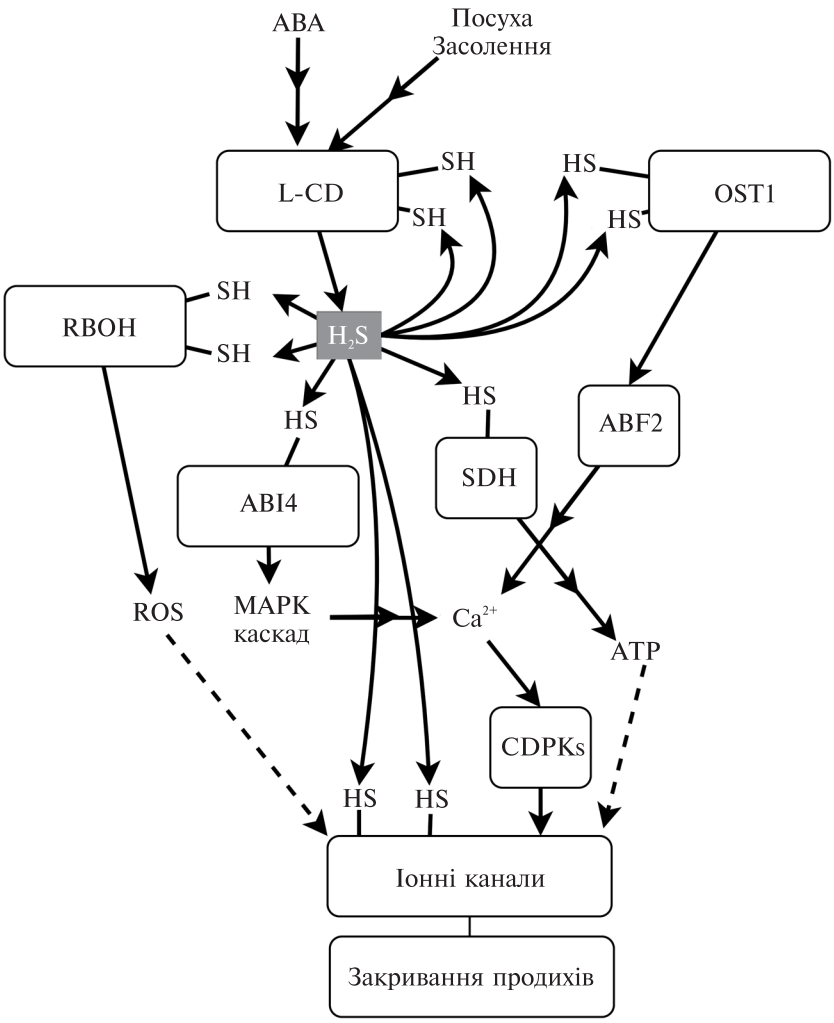


Рис. 3. Механізми участі гідроген сульфіду у регуляції стану продихів. ABA – абсцизова кислота; L-CD – L-цистеїндесульфгідраза; OST1 – протеїнкіназа Open Stomata 1; RBOH – НАДФН-оксидаза; ABI4 – транскрипційний фактор ABSCISIC ACID INSENSITIVE 4; ABF2 – транскрипційний фактор ABA response element-binding factor 2; ROS – активні форми оксигену; SDG – сукцинатдегідрогеназа; ATP – аденозинтрифосфат; MAPK-каскад – каскад мітоген-активованих протеїнкіназ; CDPKs – кальмодулін-залежні протеїнкінази; SH – сульфгідрильні групи білків, що є мішенями для персульфідування. Інші пояснення в тексті

впливом донора H_2S NaHS практично не виявляються за попередньої обробки листків Arabidopsis блокатором кальцієвих каналів хлоридом лантану, хелатором позаклітинногокальцію ЕГТА та інгібітором надходження кальцію через внутрішньоклітинні кальцієві канали нікотинамідом (Yastreb et al., 2019). Примітно, що нікотинамід також пригнічував ефект закриття продихів, спричинюваний дією «повільного» донора H_2S GYY4137 (Honda et al., 2015). Припускають, що ефекти H_2S у опосередковуються принаймні частково його впливом на чутливі до нікотинаміду кальцієві канали в тонопласті. Однак NO також бере участь у цих ефектах H_2S (Honda et al., 2015). На це вказує збільшення утворення NO при обробці листків донором H_2S GYY4137, а також зниження ефекту закривання продихів скавенджерами NO та інгібіторами ферментів синтезу NO. Було також показано, що обробка GYY4137 активує NO-опосередкований синтез 8-нітро-цГМФ та 8-меркапто-цГМФ.

За даними Honda et al. (2015), 8-меркаптоцГМФ опосередковує каскад сигналів H_2S в замикальних клітинах і бере участь у регуляції їх кальцієвих каналів разом з NO.

Однак у літературі також є дані, що вказують на можливість антагонізму впливу H_2S та NO на стан продихів. Одним із прикладів такої взаємодії є S-нітрозування OST1 за залишком Cys137, що інгібує цю ключову протеїнкіназу, котра бере участь у реакціях продихів (Wang et al., 2015). При цьому, як згадувалося раніше, H_2S активує OST1 за допомогою персульфідування залишків Cys131 і Cys137. У зв'язку з цим вважається, що NO може інгібувати закривання продихів, спричинюване АБК, як антагоніст ефектів H_2S (Huang, Xie, 2023).

Нещодавно було виявлено ще один механізм впливу H_2S на стан продихів, пов'язаний зі змінами в клітинній енергетиці. У дослідженні Zhang та ін. (2025) показано, що H_2S спричиняє персульфідування сукцинатдегідрогенази SDH1-1, що посилює активність цього ферменту та сприяє синтезу АТФ. Крім того, H_2S посилює експресію гена *SDH1-1*. Такі зміни в енергетичному метаболізмі зумовлюють відтік аніонів із замикальних клітин та швидке закривання продихів (рис. 3).

Також недавно було встановлено, що H_2S у листках арабідопсису спричиняє персульфідування білків двох катіонних каналів замикальних клітин – KAT1 і KAT2, тим самим перешкоджаючи надходженню в них іонів K^+ (Liu et al., 2025a), що, поряд зі стимуляцією виходу аніонів, зумовлює закривання продихів.

Таким чином, H_2S впливає на стан продихів шляхом прямої і опосередкованої модифікації різних мішеней. H_2S у процесах регуляції стану продихів перебуває у тісній функціональній взаємодії з NO, АФО, іонами кальцію як ключовими сигнальними посередниками і АБК як основним фітогормоном, відповідальним за реакцію продихів на зневоднення рослин.

Підсумки та перспективи

Дослідження біологічних функцій H_2S в останнє десятиліття сфокусовані насамперед на його сигнальних ефектах, повязаних з персульфідуванням конкретних білків. Незважаючи на те, що методами біоінформатики розраховано, що персульфідування можуть зазнавати сотні і навіть тисячі різних білків, конкретні молекулярні механізми персульфідування і значення цього процесу для функціональної активності досліджено лише для кількох десятків білків. При цьому залишається мало зрозумілим, чим саме визначається вибіркова взаємодія молекул H_2S з цистеїновими залишками конкретних білків, чи існує специфічність або селективність у модифікації цистеїну на різних ділянках одного і того ж білка? Чи залежить ця селективність від локального мікрооточення (впливу інших молекул та іонів і яких саме), конформації білка-мішені і концентрації H_2S. Вважають, що відповіді на ці питання сприятимуть розкриттю своєрідного «молекулярного коду» H_2S (Jin et al., 2025).

Ще одна група нез'ясованих питань перебуває у площині функціональної взаємодії H_2S з іншими сигнальними посередниками, зокрема, тими, які мають спільні з H_2S мішені впливу. Йдеться в першу чергу про один з основних сигнальних ефектів іншого газотрансмітера – нітроген оксиду, який спричиняє S-нітрозування цистеїнових залишків, причому нерідко тих самих, що зазнають персульфідування. Водночас загальновідомо, що тіольні групи можуть зазнавати і окиснення під впливом АФО. Чинники, від яких залежить зміна ПТМ конкретних білків, залишаються маловідомими. Водночас H_2S, залучаючись в складну сигнальну мережу, здатний впливати на експресію генів антиоксидантних та інших ферментів. Однак молекулярні механізми цього явища також залишаються майже не дослідженими. Таким чином, його участь в підтриманні редокс-гомеостазу різноманітна і надзвичайно складна. З'ясуванню її механізмів серед іншого заважає відсутність надійних неінвазивних методів визначення концентрацій H_2S в клітинному просторі і часі, при тому, що для детекції H_2O_2 і глутатіону такі методи вже існують (Huang, Xie, 2023). В цілому очікується, що застосування стратегій протеомного профілювання для ідентифікації повного спектра сайтів персульфідування цистеїну у рослин стане багатообіцяючим напрямом у недалекому майбутньому.

Окремим перспективним напрямом у з'ясуванні механізмів дії H_2S є дослідження його впливу на стан різних іонних каналів клітин. Останніми роками показано, що H_2S може безпосередньо взаємодіяти з тіолами білків кальцієвих, калієвих і аніонних каналів. Як ці ефекти співвідносяться з впливом H_2S на білки сигнальних мереж, зокрема, протеїнкінази, що також задіяні в регуляції активності іонних каналів, залишається майже не дослідженим.

Таким чином, незважаючи на стрімке накопичення відомостей про біологічні ефекти H_2S у рослин, регуляторний потенціал цієї молекули розкритий далеко не повністю. Водночас останніми роками активно розвиваються прикладні дослідження з індукування стійкості рослин до різноманітних стресових чинників дією донорів H_2S, з посилення екзогенним H_2S проростання насіння та розробки біотехнологічних прийомів поліпшення зберігання плодів та овочів (Yi et al., 2024; Jin, 2026). У зв'язку з цим набуває актуальності пошук «повільних» сполук-донорів H_2S. Найбільш відомий і доступний донор H_2S NaHS має суттєві обмеження у біотехнологічних застосуваннях через швидке розкладання з виділенням значної кількості H_2S. Серед альтернативних сполук, які можуть стати придатними для застосування у польових умовах, розглядають полісульфіди натрію (Na_2S_n), що у біологічному середовищі повільно розкладаються з утворенням H_2S (Corpas, Palma, 2020). Можна очікувати, що створення стабільніших і екологічно безпечних донорів H_2S може прискорити використання біотехнологічного потенціалу сигнальної молекули H_2S, оціненого ще далеко не повністю.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень з використанням людей і тварин як об'єктів.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Робота виконувалась за підтримки проєкту 16.00.01.06.Ф «Регуляція стійкості зернових злаків до абіотичних стресорів дією рослинних нейротрансмітерів і сигнальних посередників», номер держреєстрації 0126U000678.

HYDROGEN SULFIDE (H_2S) AS A MULTIFUNCTIONAL MEDIATOR OF CELLULAR ADAPTIVE RESPONSES IN PLANTS UNDER ABIOTIC STRESS

Yu.E. Kolupaev, A.I. Oboznyi, V.P. Kolomatska, S.P. Beschasnyi, N.P. Kovalenko, V.M. Pysarenko*

Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
Heroiv Kharkova ave., 142, Kharkiv, 61060, Ukraine
State Biotechnological University,
Alchevskih str., 44, Kharkiv, 61022 Ukraine
Poltava State Agrarian University,
Skovorody str., 1/3, Poltava, 36003 Ukraine
Institute of Pharmacology and Toxicology of National Academy of Medical Sciences of Ukraine,
Antona Tsedika str., 14, Kyiv, 03057, Ukraine
Kherson State University,
Shevchenka str., 14, Ivano-Frankivsk, 76000, Ukraine
E-mail: *plant_biology@ukr.net

Gaseous signaling molecules, originally identified in animal systems as gasotransmitters, are currently a focal point of intensive research in plant biology. In recent years, evidence for the stress-protective properties of hydrogen sulfide (H_2S) has accumulated rapidly. However, the precise functional interactions between H_2S-mediated post-translational modifications (PTMs) and the signaling pathways governing specific adaptive responses remain insufficiently characterized. This review consolidates current knowledge on both the primary and minor pathways of H_2S biosynthesis. We analyze data concerning the PTMs of key proteins (including antioxidant enzymes, ion channels, and signaling components such as protein kinases) involved in orchestrating plant adaptation to environmental stressors. Furthermore, the interplay between H_2S and other signaling intermediates, such as calcium ions (Ca^{2+}), reactive oxygen species (ROS), and nitric oxide (NO), is discussed, particularly with regard to their shared capacity to modify target proteins. Special attention is given to the role of H_2S in modulating the antioxidant defense system, activating the synthesis of stress-related metabolites, and regulating stomatal dynamics. We examine emerging data on H_2S-induced PTMs of proteins that trigger shifts in ion homeostasis within guard cells. Finally, the review highlights the critical need to identify the full spectrum of cysteine persulfidation sites and to elucidate the regulatory mechanisms of PTMs in specific proteins during stress adaptation. The importance of further deciphering the functional crosstalk between H_2S and stress-related phytohormones is also emphasized.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Abe, K., and Kimura, H., The possible role of hydrogen sulfide as an endogenous neuromodulator, *J. Neu-*

rosci., 1996, vol. 16, no. 3, pp. 1066–1071. https://doi.org/10.1523/jneurosci.16-03-01066.1996

Ahmed, M., Fahad, S., Ali, M.A., et al., Hydrogen sulfide: A novel gaseous molecule for plant adaptation to stress, *J. Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 40, pp. 2485–2501. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10284-0

Alsahli, A.A., Bhat, J.A., Alyemeni, M.N. et al., Hydrogen sulfide (H_2S) mitigates arsenic (As)-induced toxicity in pea (*Pisum sativum* L.) plants by regulating osmoregulation, antioxidant defense system, ascorbate glutathione cycle and glyoxalase system, *J. Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 40, pp. 2515–2531. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10254-6

Aroca, A., Serna, A., Gotor, C., and Romero, L.C., S-sulfhydration: a cysteine posttranslational modification in plant systems, *Plant Physiol.*, 2015, vol. 168, no. 1, pp. 334–342. https://doi.org/10.1104/pp.15.00009

Aroca, A., Benito, J.M., Gotor, C., and Romero, L.C., Persulfidation proteome reveals the regulation of protein function by hydrogen sulfide in diverse biological processes in Arabidopsis, *J. Exp. Bot.*, 2017, vol. 68, no. 17, pp. 4915–4927. https://doi.org/10.1093/jxb/erx294

Aroca, A., Zhang, J., Xie, Y., et al., Hydrogen sulfide signaling in plant adaptations to adverse conditions: molecular mechanisms, *J. Exp. Bot.*, 2021, vol. 72, no. 16, pp. 5893–5904. https://doi.org/10.1093/jxb/erab239

Bashir, K., Todaka, D., Sako, K., et al., Chemical application improves stress resilience in plants, *Plant Mol. Biol.*, 2025, vol. 115, no. 2, p. 47. https://doi.org/10.1007/s11103-025-01566-w

Begara-Morales, J.C., Sánchez-Calvo, B., Chaki, M., et al., Dual regulation of cytosolic ascorbate peroxidase (APX) by tyrosine nitration and S-nitrosylation, *J. Exp. Bot.*, 2014, vol. 65, no. 2, pp. 527–538. https://doi.org/10.1093/jxb/ert396

Cao, H., Song, K., Hu, Y., et al., The role of exogenous hydrogen sulfide in mitigating cadmium toxicity in plants: A comprehensive meta-analysis, *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2024, vol. 31, no 21, pp. 30273–30287. https://doi.org/10.1007/s11356-024-33298-7

Carter, J.M., Brown, E.M., Irish, E.E., and Bowden, N.B., Characterization of dialkyldithiophosphates as slow hydrogen sulfide releasing chemicals and their effect on the growth of maize, *J. Agric. Food Chem.*, 2019, vol. 67, no. 43, pp. 11883–11892. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b04398

Caverzan, A., Ebone, L. A., Chiomento, J. L. T., and Chavarria, G., Physiological role of hydrogen sulfide in seed germination and seedling development under stress conditions, *Archiv. Agron. Soil Sci.*, 2022, vol. 68, no. 11, pp. 1530–1542. https://doi.org/10.1080/03650340.2021.1912321

Chen, J., Shang, Y.T., Wang, W.H., et al., Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings, *Front. Plant Sci.*, 2016, vol. 7, p. 1173. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173

Chen, S., Wang, X., Jia, H., et al., Persulfidation-induced structural change in SnRK2.6 establishes intramolecular interaction between phosphorylation and persulfidation, *Mol. Plant*, 2021, vol. 14, no. 11, pp. 1814–1830. https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.07.002

Cheng, T., Shi, J., Dong, Y., et al., Hydrogen sulfide enhances poplar tolerance to high-temperature stress by increasing S-nitrosoglutathione reductase (GSNOR) activity and reducing reactive oxygen/nitrogen damage, *Plant Growth Regul.*, 2018, vol. 84, pp. 11–23. https://doi.org/10.1007/s10725-017-0316-x

Christou, A., Manganaris, G.A., Papadopoulos, I., and 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, vol. 64, no. 7, pp. 1953–1966. doi: https://doi.org/10.1093/jxb/ert055

Christou, A., Filippou, P., Manganaris, G., and Fotopoulos, V. Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin, *BMC Plant Biol.*, 2014, vol. 14, pp. 42. https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-42

Corpas, F.J., González-Gordo, S., and Palma, J.M., Nitric oxide and hydrogen sulfide modulate the NADPH-generating enzymatic system in higher plants, *J. Exp. Bot.*, 2021, vol. 72, no. 3, pp. 830–847. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa440

Corpas, F.J., Mucoz-Vargas, M.A., González-Gordo, S., et al., Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H_2S): new potential biotechnological tools for postharvest storage of horticultural crops, *J. Plant Growth Regul.*, 2025, vol. 44, pp. 1203–1034. https://doi.org/10.1007/s00344-023-11150-5

Corpas, F.J., Taboada, J., and Palma, J.M. Integration of NO and H_2S signaling in higher plants, *Plant Commun.*, 2026, vol. 7, no. 3, pp. 101664. https://doi.org/10.1016/j.xplc.2025.101664

Corpas FJ., Plant H_2S and transcription factors (TFs) interactions: unexplored area, *Front. Biosci.,* 2025, vol. 30, no. 5, pp. 27736. https://doi.org/10.31083/FBL27736

Corpas, F.J., and Palma, J.M., H_2S signaling in plants

and applications in agriculture, *J. Adv. Res.*, 2020, vol. 24, pp. 131–137. https://doi.org/10.1016/j.jare.2020.03.011

Costa-Broseta, Á., Castillo, M., and Leyn J. Post-translational modifications of nitrate reductases autoregulates nitric oxide biosynthesis in Arabidopsis, *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 549. https://doi.org/10.3390/ijms22020549

Daneshvand, E., Rahmani, F., Abbaspour, N., and Rahimi, A., Hydrogen sulfide signaling fortifies lavender: Antioxidant defense, phytochemical modulation, and genetic responses under salt and drought stress, *Sci. Horticult.* 2026, vol. 357, pp. 114632. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2026.114632

Dawood, M.F.A., Sofy, M.R., Mohamed, H.I., et al., Hydrogen sulfide modulates salinity stress in common bean plants by maintaining osmolytes and regulating nitric oxide levels and antioxidant enzyme expression, *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 2022, vol. 22, pp. 3708–3726. https://doi.org/10.1007/s42729-022-00921-w

Ding, H., Ma, D., Huang, X., et al., Exogenous hydrogen sulfide alleviates salt stress by improving antioxidant defenses and the salt overly sensitive pathway in wheat seedlings, *Acta Physiol. Plant.*, 2019, vol. 41, no. 7, p. 123. https://doi.org/10.1007/s11738-019-2918-6

Fang, H., Jing, T., Liu, Z., et al., Hydrogen sulfide interacts with calcium signaling to enhance the chromium tolerance in *Setaria italic*, *Cell Calcium*, 2014, vol. 56, no. 6, pp. 472–481. https://doi.org/10.1016/j.ceca.2014.10.004

Fang, H., Liu, Z., Long, Y., et al., 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, vol. 91, no. 6, pp. 1038–1050. https://doi.org/10.1111/tpj.13627

Fu, P.N., Wang, W.J., Hou, L.X., and Liu, X., Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L., *Acta Soc. Botan. Poloniae*. 2013, vol. 82, no. 4, pp. 295–302. https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031

García-Calderyn, M., Vignane, T., Filipovic, M.R., et al., Persulfidation protects from oxidative stress under nonphotorespiratory conditions in Arabidopsis, *New Phytol.*, 2023, vol. 238, pp. 1431–1445. https://doi.org/10.1111/nph.18838

Gharehbaghli, N., and Sepehri, A., The ameliorative effect of hydrogen sulfide on cadmium toxicity and oxidative stress damage in garlic (*Allium sativum*) seedlings, *South Afr. J. Bot.*, 2022, vol. 150, pp. 161–170. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.07.014

González-Gordo, S., Lypez-Jaramillo, J., Rodríguez-Ruiz, M., et al., Pepper catalase: a broad analysis of its modulation during fruit ripening and by nitric oxide, *Biochem. J.*, 2024, vol. 481, no. 13, pp. 883–901. https://doi.org/10.1042/BCJ20240247

Hao, X., Cao, H., Wang, Z., et al., Hydrogen sulfide improves plant drought tolerance by regulating the homeostasis of reactive oxygen species, *Plant Growth Regul.*, 2024, vol. 104, pp. 803–821. https://doi.org/10.1007/s10725-024-01197-z

Havva, E.N., Kolupaev Yu.E., Shkliarevskyi, M.A., et al., Hydrogen sulfide participation in the formation of wheat seedlings' heat resistance under the action of hardening temperature, *Cytol. Genet.*, 2022, vol. 56, no. 3, pp. 218–225. https://doi.org/10.3103/S0095452722030045

Honda, K., Yamada, N., Yoshida, R., et al., 8-Mercapto-cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in Arabidopsis, *Plant Cell Physiol.*, 2015, vol. 56, no. 8, pp. 1481–1489. https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069

Huang, D., Huo, J., and Liao, W., Hydrogen sulfide: roles in plant abiotic stress response and crosstalk with other signals, *Plant Sci.*, 2021, vol. 302, pp. 110733. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110733

Huang, J., and Xie, Y., Hydrogen sulfide signaling in plants, *Antioxid. Redox Signal.*, 2023, vol. 39, pp. 40–58. https://doi.org/10.1089/ars.2023.0267

Jahnová, J., Luhová, L., and Petřivalský, M., S-nitrosoglutathione reductase — the master regulator of protein S-nitrosation in plant NO signaling, *Plants*, 2019, vol. 8, no. 2, pp. 48. https://doi.org/10.3390/plants8020048

Janicka, M., Reda, M., Czyzewska, K., and Kabala, K., Involvement of signalling molecules NO, H_2O_2 and H_2S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress, *Function. Plant Biol.*, 2018, vol. 45, no. 4, pp. 428–439. https://doi.org/10.1071/FP17095

Javad, S., Shah, A.A., Ramzan, M., et al., Hydrogen sulphide alleviates cadmium stress in Trigonella foenum-graecum by modulating antioxidant enzymes and polyamine content, *Plant Biol.*, 2022, vol. 24, no. 4, pp. 618–626. https://doi.org/10.1111/plb.13393

Jin, Z.P., Shen, J.J., Qiao, Z.J., et al., Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2011, vol. 414, no. 3, pp. 481–486. https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090

Jin, Z., Xue, S., Luo, Y., et al., Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in Arabidopsis, *Plant Physiol. Biochem.*, 2013, vol. 62, pp. 41–46. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.017

Jin, Z., García-Mata, C., and Pei, Y. Hydrogen sulfide:

a tiny molecule with a big role in stomatal regulation, *J. Plant Physiol.*, 2025, vol. 311, p. 154539. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2025.154539

Jin Z., From odor to order: unveiling the crucial role of hydrogen sulfide in plant life, *Horticult. Res.*, 2026, vol. 13, no. 1, p. uhaf273. https://doi.org/10.1093/hr/uhaf273

Kabil, O., Banerjee, R. Redox biochemistry of hydrogen sulfide, *J. Biol. Chem.*, 2010, vol. 285, no. 29, pp. 21903–21907. https://doi.org/10.1074/jbc.R110.128363

Karle, S.B., Guru, A., Dwivedi, P., and Kumar, K., Insights into the role of gasotransmitters mediating salt stress responses in plants, *J. Plant Growth Regul.* 2021, vol. 40, no. 6, pp. 2259–2275. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10293-z

Karpets, Y.V., Kolupaev, Y.E., Lugovaya, A.A. et al., Functional interaction of ROS and nitric oxide during induction of heat resistance of wheat seedlings by hydrogen sulfide donor, *Russ. J. Plant Physiol.*, 2020, vol. 67, no. 4, pp. 653–660. https://doi.org/10.1134/S1021443720030140

Khanna, K., Sharma, N., Kour, S., et al., Hydrogen sulfide: A robust combatant against abiotic stresses in plants, *Hydrogen*, 2021, vol. 2, pp. 319–342. https://doi.org/10.3390/hydrogen2030017

Khlestkina, E.K., The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals, *Cereal Res. Commun.*, 2013, vol. 41, pp. 185–198. https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004

Kimura, S., Kaya, H., Kawarazaki, T., et al., Protein phosphorylation is a prerequisite for the Ca^{2+}-dependent activation of Arabidopsis NADPH oxi-dases and may function as a trigger for the positive feedback regulation of Ca^{2+} and reactive oxygen species, *Biochim. Biophys. Acta*, 2012, vol. 1823, no. 2, pp. 398–405. https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2011.09.011

Kimura, H., Hydrogen sulfide and polysulfide signaling, *Antioxid. Redox Signal.*, 2017, vol. 27, no. 10, pp. 619–621. https://doi.org/10.1089/ars.2017.7076

Kiriziy, D.A., Dubrovna, O.V., Sokolovska-Sergiienko, O.G., et al., Partial suppression of the proline dehydrogenase gene mitigates the impact of drought on the photosynthetic apparatus and productivity in winter wheat, *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 2026, vol. 95, no. 1, p. 6. https://doi.org/10.32604/phyton.2026.075371

Kolupaev, Y.E., Firsova, E.N., Yastreb, T.O., and Lugovaya, A.A., The participation of calcium ions and reactive oxygen species in the induction of antioxidant enzymes and heat resistance in plant cells by hydrogen sulfide donor, *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2017, vol. 53, no. 5, pp. 573–579. https://doi.org/10.1134/S0003683817050088

Kolupaev, Yu.E., Horielova, E.I., Yastreb, T.O., et al., Phenylalanine ammonia-lyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor, *Ukr. Biochem. J.*, 2018, vol. 90, no. 6, pp. 12–20. https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012

Kolupaev, Y.E., Karpets, Y.V., Beschasniy, S.P., et al., Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells, *Cytol. Genet.*, 2019, vol. 53, no. 5, pp. 392–406. https://doi.org/10.3103/S0095452719050098

Kolupaev, Y.E., Karpets, Y.V., Shkliarevskyi, M.A., et al., Gasotransmitters in plants: Mechanisms of participation in adaptive responses, *Open Agricult. J.*, 2022, vol. 16, pp. e187433152207050. https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2207050

Kolupaev, Y.E., Yemets, A.I., Yastreb, T.O., and Blume, Y.B., The role of nitric oxide and hydrogen sulfide in regulation of redox homeostasis at extreme temperatures in plants, *Front. Plant Sci.*, 2023. vol. 14, pp. 1128439. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1128439

Kolupaev, Yu.E., Yastreb, T.O., Yemets, A., and Blume, Y., Nitric oxide functional relationships with nitrogen-containing stress metabolites: Role in plant adaptation to adverse abiotic factors, *Nitric Oxide*, 2025, vol. 159, pp. 126–146. https://doi.org/10.1016/j.niox.2025.10.003

Lai, D.W., Mao Y., Zhou H., et al., Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K^+ loss in seedlings of *Medicago sativa*, *Plant Sci.*, 2014, vol. 225, pp. 117–129. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.006

Li, Z.G., Min, X., and Zhou, Z.H., Hydrogen sulfide: a signal molecule in plant cross-adaptation, *Front. Plant Sci.*, 2016, vol. 7, pp. 1621. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621

Li, J., Chen, S., Wang, X., et al., Hydrogen sulfide disturbs actin polymerization via s-sulfhydration resulting in stunted root hair growth, *Plant Physiol.*, 2018, vol. 178, no. 2, pp. 936–949. https://doi.org/10.1104/pp.18.00838

Li, Z.G., Xiang, R.H., and Wang, J.Q., Hydrogen sulfide–phytohormone interaction in plants under physiological and stress conditions, *J. Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 40, pp. 2476–2484. https://doi.org/10.1007/s00344-021-10350-1

Li, H., Chen, H., Chen, L., and Wang, C. The role of hydrogen sulfide in plant roots during development and in response to abiotic stress, *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, pp. 1024. https://doi.org/10.3390/ijms23031024

Li, Z.-G., Fang, J.-R., and Bai, S.-J. Hydrogen sulfide signaling in plant response to temperature stress,

Front. Plant Sci., 2024, vol. 15, p. 1337250. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1337250

Liu, Z., Li, Y., Cao, C., et al., The role of H_2S in low temperature-induced cucurbitacin C increases in cucumber, *Plant Mol. Biol.*, 2019, vol. 99, no. 6, pp. 535–544. https://doi.org/10.1007/s11103-019-00834-w

Liu, H., Wang, J., Liu, J., et al., Hydrogen sulfide (H_2S) signaling in plant development and stress responses, *aBIOTECH*, 2021, vol. 2, no. 1, pp. 32–63. https://doi.org/10.1007/s42994-021-00035-4

Liu, W., Wei, J.-W., Shan, Q., et al., Genetic engineering of drought- and salt-tolerant tomato via Δ^1-pyrroline-5-carboxylate reductase S-nitrosylation, *Plant Physiol.*, 2024a, vol. 195, pp. 1038–1052. https://doi.org/10.1093/ plphys/kiae156.

Liu, Z., Liu, Y.. Liao, W. Hydrogen sulfide in the oxidative stress response of plants: crosstalk with reactive oxygen species. *Int. J. Mol. Sci.*, 2024b, vol. 25, pp. 1935. https://doi.org/10.3390/ijms25031935

Liu, H., Liang, X., Liu, R., et al., Hydrogen sulfide inhibits Arabidopsis inward potassium channels via protein persulfidation, *J. Integr. Plant Biol.*, 2025a, vol. 67, no. 5, pp. 1217–1219. https://doi.org/10.1111/jipb.13851

Liu, T., Zhang, Z., Chen, H., et al., Hydrogen sulfide persulfidates OAS-A1 to balance cysteine levels in regulating Arabidopsis stomatal development, *Cell Rep.*, 2025b, vol. 45, no. 2, pp. 116879. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2025.116879

Meena, M., Divyanshu K., Kumar S., et al., Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions, *Heliyon*, 2019, vol. 5, no 12, p. e02952. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02952

Mittler, R., Karlova, R., Bassham, D.C., and Lawson, T., Crops under stress: can we mitigate the impacts of climate change on agriculture and launch the 'Resilience Revolution'?, *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2025, vol. 380, pp. 20240228. https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0228

Mockevičiūtė, R., Jurkonienė, S., Šveikauskas, et al., Probiotics, proline and calcium induced protective responses of *Triticum aestivum* under drought stress, *Plants*, 2023, vol. 12, no. 6, p. 1301. https://doi.org/10.3390/plants12061301

Moseler, A., Dhalleine, T., Rouhier, N., and Couturier, J., Arabidopsis thaliana 3-mercaptopyruvate sulfurtransferases interact with and are protected by reducing systems, *J. Biol. Chem.*, 2021, vol. 296, pp. 100429. https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100429

Mucoz-Vargas, M.A., González-Gordo, S., Aroca, A., et al., Persulfidome of sweet pepper fruits during ripening: The case study of leucine aminopeptidase that is positively modulated by H_2S, *Antioxidants*, 2024, vol. 13, no. 6, pp. 719. https://doi.org/10.3390/antiox13060719

Munteanu, C., Galaction, A.I., Onose, G., et al., The janus face of oxidative stress and hydrogen sulfide: insights into neurodegenerative disease pathogenesis, *Antioxidants*, 2025, vol. 14, no. 3, pp. 360. https://doi.org/10.3390/antiox14030360

Oshunsanya, S. O., Nwosu, N. J., and Li, Y., Abiotic stress in agricultural crops under climatic conditions. In: Jhariya, M., Banerjee, A., Meena, R., Yadav, D. (eds) *Sustainable Agriculture, Forest and Environmental Management*. Springer, Singapore, 2019, pp. 71–100. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6830-1_3

Pandey, A.K., Borokotoky, S., Tripathi, K., and Gautam, A., Interplay of hydrogen sulfide and plant metabolites under environmental stress. In: Modolo, L.V., Da-Silva, C.J., (eds). *H_2S in Plants. Past, Present and Beyond*. Elsevier Inc., 2024, pp. 297–317. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99035-6.00004-X

Papanatsiou, M., Scuffi, D., Blatt, M.R., and Garcна-Mata, C., Hydrogen sulfide regulates inward-rectifying K^+ channels in conjunction with stomatal closure, *Plant Physiol.*, 2015, vol. 168, pp. 29–35. https://doi.org/10.1104/pp.114.256057

Pedre, B., Talwar, D., Barayeu, U., et al., 3-Mercaptopyruvate sulfurtransferase is a protein persulfidase, *Nat. Chem. Biol.*, 2023, vol. 19, pp. 507–517. https://doi.org/10.1038/s41589-022-01244-8

Pilon-Smits, E.A., Garifullina, G.F., Abdel-Ghany S. et al., Characterization of a Nifs-like chloroplast protein from Arabidopsis. Implications for its role in sulfur and selenium metabolism, *Plant Physiol.* 2002, vol. 130, pp. 1309–1318. https://doi.org/10.1104/pp.102.010280

Plohovska, S.H., Krasylenko, Y.A., and Yemets, A.I., Nitric oxide modulates actin filament organization in *Arabidopsis thaliana* primary root cells at low temperatures, *Cell Biol. Intern.*, 2019, vol. 43, no. 9, pp. 1020–1030. https://doi.org/10.1002/cbin.10931

Ramel, F., Sulmon, C., Bogard, M., et al., Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets, *BMC Plant Biol.*, 2009, vol. 9, pp. 28. https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-28

Raza, A., Tabassum, J., Mubarik, M.S., et al., Hydrogen sulfide: an emerging component against abiotic stress in plants, *Plant Biol.*, 2022, vol. 24, no. 4, pp. 540–558. https://doi.org/10.1111/plb.13368

Rodríguez-Ruiz, M., González-Gordo, S., Cacas, A., et al., Sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) fruits contains an atypical peroxisomal catalase that is

modulated by reactive oxygen and nitrogen species, *Antioxidants*, 2019, vol. 8, no. 9, pp. 374. https://doi.org/10.3390/antiox8090374

Sahu, S.K., Patel, M.K., and Mishra, A., Exogenous priming and manipulation of metabolic/regulatory genes for crop stress tolerance, *Curr. Plant Biol.*, 2026, vol. 45, pp. 100572. https://doi.org/10.1016/j.cpb.2025.100572

Saini, N., Modolo, L. V., Deswal, R., et al., Expanding roles of cross-talk between hydrogen sulfide and nitric oxide under abiotic stress in plants, *Plant Physiol. Biochem.*, 2024, vol. 214, pp. 108852. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108852

Samantaray, S., and Kumari, K., Hydrogen sulfide: An evolving gasotransmitter regulating salinity and drought stress response in plants. In: *Gasotransmitters Signaling in Plant Abiotic Stress: Gasotransmitters in Adaptation of Plants to Abiotic Stress*. Cham: Springer International Publishing, 2023, pp. 71–91. https://doi.org/10.1007/978-3-031-30858-1_5

Shan, C., Zhang, S., Ou, X. The roles of H_2S and H_2O_2 in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress, *Protoplasma*, 2018, vol. 255, no. 4, pp. 1257–1262. https://doi.org/10.1007/s00709-018-1213-5

Sharma, P., Meyyazhagan, A., Easwaran, M., et al., Hydrogen sulfide: A new warrior in assisting seed germination during adverse environmental conditions, *Plant Growth Regul.*, 2022, vol. 98, pp. 401–420 https://doi.org/10.1007/s10725-022-00887-w

Shen, J., Zhang, J., Zhou, M., et al., Persulfidation-based modification of cysteine desulfhydrase and the NADPH oxidase RBOHD controls guard cell abscisic acid signaling, *Plant Cell*, 2020, vol. 32, no. 4, pp. 1000–1017. https://doi.org/10.1105/tpc.19.00826

Shi, H., Ye T., and 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, vol. 71, pp. 226–234. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.021

Shi, H., Ye, T., Han, N., et al., Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in Arabidopsis, *J. Integr. Plant Biol.*, 2015, vol. 57, no. 7, pp. 628–640. https://doi.org/10.1111/jipb.12302

Shibuya, N., and Kimura, H., Production of hydrogen sulfide from D-cysteine and its therapeutic potential, *Front. Endocrinol.*, 2013, vol. 4, pp. 87. https://doi.org/10.3389/fendo.2013.00087

Subba, R., Mukherjee, S., and Mathur, P., Exogenous H_2S regulates growth, and antioxidative defense in tomato seedings in a concentration dependent manner under salt stress, *Protoplasma*, 2026, vol. 263, no. 2, pp. 469–496. https://doi.org/10.1007/s00709-025-02111-8

Sun, C., Yao, G.F., et al., E3 ligase BRG3 persulfidation delays tomato ripening by reducing ubiquitination of the repressor WRKY71, *Plant Physiol.,* 2023, vol. 192, pp. 616–632. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad070

Syed, S., and Mishra, A., Multi-modal priming for plant stress resilience: Emerging agents and applications, *Curr. Plant Biol.*, 2025, vol. 44, pp. 100548. https://doi.org/10.1016/j.cpb.2025.100548

Tayal, R., Kumar, V., and Irfan, M., Harnessing the power of hydrogen sulphide (H_2S) for improving fruit quality traits, *Plant Biol.*, 2022, vol. 24, no. 4, pp. 594–601. https://doi.org/10.1111/plb.13372

Tu, M.X., Zhou, H.D., Luo, X.P., et al., Salicylic acid-triggered hydrogen sulfide improves maize seed germination under drought stress by bolstering osmoregulatory system, *Plant Cell Rep.*, 2025, vol. 44, pp. 246. https://doi.org/10.1007/s00299-025-03638-z

Valivand, M., Amooaghaie, R., and Ahadi, A. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini, *Environ. Exp. Bot.*, 2019, vol. 158, pp. 40–50. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006

Van Hoewyk, D., Pilon, M., and Pilon-Smits, E.A.H., The functions of Nifs-like proteins in plant sulfur and selenium metabolism, *Plant Sci.*, 2008, vol. 174, pp. 117–123. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.10.004

Vitvitsky, V., Miljkovic, J.L., Bostelaar, T., et al., Cytochrome c reduction by H_2S potentiates sulfide signaling, *ACS Chem. Biol.*, 2018, vol. 13, pp. 2300–2307. https://doi.org/10.1021/acschembio.8b00463

Wang, P., Du, Y., Hou, Y.J., et al., Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2015, vol. 112, pp. 613–618. https://doi.org/10.1073/pnas.1423481112

Wang, Z., Mu, Y., Zhang, L., et al. Hydrogen sulfide mediated the melatonin induced stoma closure by regulating the K^+ channel in *Arabidopsis thaliana*, *Environ. Exp. Bot.*, 2023, vol. 205, no. 2, pp. 105125. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105125

Wang, L., Chen, S., Shao, J., et al., Hydrogen sulfide alleviates chilling injury in peach fruit by maintaining cell structure integrity via regulating endogenous H_2S, antioxidant and cell wall metabolisms, *Food Chem.*, 2022, vol. 391, pp. 133283. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133283

Wang, S., Zhang, C., Chen, R., et al., H_2S is involved in drought-mediated stomatal closure through PLDα1

in Arabidopsis, *Planta*, 2024, vol. 259, no. 6, p. 142. https://doi.org/10.1007/s00425-024-04421-2

Wang, R., Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed, *Physiol. Rev.*, 2012, vol. 92, no. 2, pp. 791–896. https://doi.org/10.1152/physrev.00017.2011

Wong, H.L., Pinontoan, R., Hayashi, K., et al., Regulation of rice NADPH-oxidase by Rac GTPase to its N-terminal extension, *Plant Cell*, 2007, vol. 19, pp. 4022–4034. https://doi.org/10.1105/tpc.107.055624

Yadav, P.K., Kumar, A., and Singh, A., Hydrogen sulfide (H_2S) as a protagonist to regulate metal stress in plants: an overview of physiological steps. *J. Plant Biochem. Biotechnol.*, 2025, vol. 34, pp. 133–148. https://doi.org/10.1007/s13562-025-00966-9

Yang, Z., Wang, X., Feng, J., and Zhu, S. Biological functions of hydrogen sulfide in plants, *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, p. 15107. https://doi.org/10.3390/ijms232315107

Yao, Y., Yang, Y., Li, C., et al., Research progress on the functions of gasotransmitters in plant responses to abiotic stresses, *Plants*, 2019, vol. 8, no. 12, p. 605. http://dx.doi.org/10.3390/plants8120605

Yastreb, T.O., Kolupaev, Y.E., Havva, E.N., et al., Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on the state of stomata in *Arabidopsis thaliana*, *Cytol. Genet.,* 2019, vol. 53, no. 2, pp. 99–105. https://doi.org/10.3103/S0095452719020099

Yastreb, T.O., Kolupaev, Y.E., Havva, E.N., et al., Involvement of the JIN1/MYC2 Transcription factor in inducing salt resistance in arabidopsis plants by exogenous hydrogen sulfide, *Cytol. Genet.* 2020, vol. 54, no. 2, pp. 96–102. https://doi.org/10.3103/S0095452720020127

Yastreb, T.O., Kokorev A.I., Dyachenko A.I., et al., Indices of carbohydrate metabolism and antioxidant system state during germination of aged wheat and triticale seeds treated with H_2S donor, *Ukr. Biochem. J.*, 2024, vol. 96, no. 5, pp. 79–95. https://doi.org/10.15407/ubj96.05.079

Yemets, A.I., Krasylenko, Y.A., Sheremet, Y.A., and Blume, Y.B., Microtubule reorganization as a response to implementation of NO signals in plant cells, *Cytol. Genet.*, 2009, vol. 43, no. 2, pp. 73–79. https://doi.org/10.3103/S0095452709020017

Yi, B., Liu, Y., Wu, Z., et al. Hydrogen sulfide alleviates chilling injury of zucchini fruit by regulating antioxidant capacity, endogenous hydrogen sulfide, proline, and polyamine metabolism, *Postharvest Biol. Technol.*, 2024, vol. 208, p. 112638. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2023.112638

Yun, B.W., Feechan, A., Yin, M., et al., S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity, *Nature*, 2011, vol. 478, pp. 264–268. https://doi.org/10.1038/nature10427

Zhang, W., Wang L., Zhang L., et al., H_2S-mediated balance regulation of stomatal and non-stomatal factors responding to drought stress in Chinese cabbage, *Horticult. Res.*, 2023, vol. 10, no. 3, pp. uhac284. https://doi.org/10.1093/hr/uhac284

Zhang, J., Zhang, L., Zhang, W., et al., H_2S activates succinate dehydrogenase through persulfidation to induce stomatal closure in Arabidopsis, *Plant Soil*, 2025, vol. 508, no. 1, pp. 939–954. https://doi.org/10.1007/s11104-024-06837-x

Zhou, M., Zhang, J., Zhou, H., et. al., Hydrogen sulfide-linked persulfidation maintains protein stability of ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 4 and delays seed germination, *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, p. 1389. https://doi.org/10.3390/ijms23031389

Zhou, M., Xie, Y., Van Breusegem, F., and Huang, J. Hydrogen sulfide and protein persulfidation in plant stress signaling, *J. Exp. Bot.*, 2025, vol. 76, no. 13, pp. 3738–3757. https://doi.org/10.1093/jxb/eraf10

Надійшла в редакцію 08.03.2026
Після доопрацювання 03.04.2026
Прийнята до друку 18.07.2026