

УДК 581.1

ВПЛИВ ДОНОРА ГІДРОГЕН СУЛЬФІДУ НА ПІГМЕНТНИЙ КОМПЛЕКС І ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

© 2019 р. К. М. Гавва¹, М. В. Швиденко¹,
Д. В. Гавва¹, Ю. Є. Колупаєв^{1,2}

¹Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)

²Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна
(Харків, Україна)

Гідроген сульфід (H₂S) є однією з молекул-газотрансмітерів, задіяних в трансдукції сигналів у рослинних клітинах. Останніми роками встановлена його участь у ростових процесах і адаптації рослин до стресорів. Доведена можливість індукування стійкості рослин до несприятливих чинників дією донорів Гідроген сульфід, зокрема, гідросульфід натрію (NaHS). Водночас їх фізіологічні ефекти у природних умовах дотепер не досліджувалися. У дрібноділянковому польовому досліді вивчали вплив обробки NaHS рослин пшениці ярої (*Triticum aestivum* L.) сорту Улюблена на ростові процеси, вміст фотосинтетичних пігментів, загальну і зернову продуктивність. Протягом вегетації рослини тричі (у фазах виходу в трубку, колосіння/цвітіння та молочної стиглості) обприскували розчинами NaHS в концентраціях 50, 100 і 500 мкМ. За обробки рослин донором Гідроген сульфід в оптимальній концентрації (100 мкМ) посилювався їх лінійний ріст, збільшувався вміст фотосинтетичних пігментів та антоціанів у листках, зменшувався водний дефіцит. У дослідних варіантах зростала загальна і (більшою мірою) зернова продуктивність, збільшувалася маса 1000 зерен. Зроблено висновок, що принаймні частково позитивний вплив обробок рослин гідросульфідом натрію на показники продуктивності зумовлений стрес-протекторними ефектами донора H₂S.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, Гідроген сульфід, фотосинтетичні пігменти, водний дефіцит, стійкість, продуктивність

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2019.03.066>

Гідроген сульфід (сірководень, H₂S) поряд Нітроген монооксидом (NO) та Карбон монооксидом (CO) належить до важливих молекул-газотрансмітерів в клітинах рослин і тварин (Yamasaki, Cohen, 2016; Singh et al., 2019; Kolupaev et al., 2019b). Досить давно були виявлені ефекти активації росту рослин під впливом H₂S в низьких концентраціях (Rennenberg et al., 1984). Пізніше стали накопичуватися експериментальні дані, які свідчили про можливу сигнальну роль Гідроген сульфід у клітинах рослин (Li, 2013; Li et al., 2013).

Фізіологічні ефекти H₂S реалізуються за його тісної взаємодії з іншими сигнальними посередниками, насамперед, іонами кальцію, Нітроген оксидом та активними формами кисню (АФК) (Kolupaev et al., 2019). Сірководень взаємодіє і зі складною мережею гормонального сигналінгу, зокрема, «стресовими» фітогормонами – етиленом, абсцизовою, жасмоновою і саліциловою кислотами, путресцином (Li, 2013; Li et al., 2014; Li et al., 2015b; Li et al., 2016a; Tian et al., 2017; Ziogas et al., 2018; Shan et al., 2017; 2018).

Більшою мірою фізіологічні ефекти сірководню проявляються за дії стресорів на рослини. Підвищення ендogenous вмісту сірководню у рослин виявлено при стресах різної природи (Fu et al., 2013; Du et al., 2017). В окремих

Адреса для кореспонденції: Колупаєв Юрій Євгенович, Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/в Докучаєвське, 2, Харків, 62483, Україна; e-mail: plant_biology@ukr.net

ВПЛИВ ДОНОРА ГІДРОГЕН СУЛЬФІДУ

Таблиця 1. Висота (см) надземної частини рослин пшениці ярої (2019 р.)

Варіант	Фаза розвитку рослин		
	Вихід в трубку	Колосіння/цвітіння	Наливу/молочної стиглості
Контроль	41,3 ± 0,6	56,7 ± 0,9	71,2 ± 1,2
NaHS (50 мкМ)	42,0 ± 1,0	62,5 ± 1,2	81,9 ± 2,3
NaHS (100 мкМ)	42,0 ± 0,8	64,5 ± 1,4	81,1 ± 1,9
NaHS (500 мкМ)	41,5 ± 1,2	63,2 ± 1,2	80,6 ± 2,4

роботах показаний ефект транзитного збільшення вмісту сірководню у відповідь на дію гіпертермії (Lisjak et al., 2013; Chen et al., 2016a). Встановлено ефект активації експресії генів ключових ферментів синтезу H₂S – L- і D-цістеїндесульфгідраз – у рослин арабідопсису за умов посухи, що супроводжувався посиленням генерації сірководню (Jin et al., 2011). Підвищення вмісту H₂S у відповідь на дію осмотичного стресу виявлено і у рослин пшениці (Shan et al., 2011). Під впливом донорів сірководню зареєстровано підвищення стійкості рослин різних таксономічних груп до дії абіотичних стресорів різної природи: гіпо- і гіпертермії, посухи, засолення, іонів важких металів (Li et al., 2013; Li et al., 2015a; Li et al., 2015b; Chen et al., 2016b; Kharbech et al., 2017). Проте досліджень, в яких би ефекти донорів H₂S вивчалися на різних фазах розвитку інтактних рослин за умов, наближених до природних, майже не проводилося.

Раніше нами в умовах ґрунтової культури було показано підвищення стійкості рослин пшениці до посухи обробкою донором H₂S гідросульфідом натрію. Цей ефект супроводжувався зростанням у листках активності антиоксидантних ферментів та накопиченням сумісних осмолітів (Колупаєв и др., 2019). Метою даної роботи було дослідження впливу обприскування NaHS на ріст і продуктивність рослин пшениці на різних фазах розвитку в умовах дрібноділянкового польового дослідження, у тому числі за природної дії на рослини гіпертермії та посухи.

МЕТОДИКА

Для досліджень використовували рослини пшениці ярої (*Triticum aestivum* L.) сорту Улюблена. Експерименти проводили у 2018-2019 рр. на дослідній ділянці кафедри ботаніки і фізіології рослин ХНАУ ім. В.В. Докучаєва. Ґрунт – чорнозем типовий низькогумусований (вміст гумусу – 4,0%, рН_{KCl} – 7,2, азот амонійний – 31,6, азот нітратний – 26,8, фосфор за Мачигінім – 17,1, калій за Чіриковим – 297 мг/кг). Облікові площі ділянок – 2 м².

Сівбу проводили на початку другої декади квітня. Рослини вирощували на неудобреному фоні. У періоди вегетації 2018 і 2019 років кількість опадів становила 70,8 і 67,6% від норми, відповідно, а температура була вищою на 3,8 та 3,2°C від середньої багаторічної.

Обприскування рослин розчинами NaHS в концентраціях 0,05; 0,1 і 0,5 мМ проводили тричі: в фазах виходу в трубку, колосіння/цвітіння та наливу/молочної стиглості. На певних фазах розвитку рослин визначали їх висоту, вміст фотосинтетичних пігментів і антоціанів у прапорцевому листку, а також величину водного дефіциту.

Кількість хлорофілів та каротиноїдів у листках аналізували в етанольній витяжці (Шльк, 1971). Для визначення вмісту антоціанів наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 1% розчині HCl в метанолі (Nogues, Baker, 2000). Після центрифугування гомогенату при 8000 g протягом 15 хв визначали світлопоглинання супернатанту за довжини хвилі 530 нм. Величину неспецифічного поглинання визначали при 657 нм (Li et al., 2014).

Водний дефіцит листків визначали за методикою, описаною Е.А. Гончаровою (Гончарова, 2005) і виражали у відсотках від загальної вмісту води в стані повного насичення.

Після закінчення вегетації рослини зрізали вручну і визначали загальну масу надземної частини і масу зерна та показник маси тисячі зерен.

Повторність дослідів чотириразова. У таблицях наведені середні величини та їх стандартні похибки або величини НР_{0,05}.

РЕЗУЛЬТАТИ

Обробка рослин донором Гідроген сульфідом посилювала лінійний ріст надземної маси рослин пшениці. Достовірний ефект збільшення висоти рослин в усіх дослідних варіантах відносно контролю відзначався у фазах колосіння/цвітіння та наливу зерна/молочної стиглості (табл. 1).

У фазі виходу в трубку (після першої обробки розчинами NaHS) достовірних відмінно-

Таблиця 2. Водний дефіцит (%) листків рослин пшениці ярої (2019 р.)

Варіант	Фаза розвитку рослин		
	Вихід в трубку	Колосіння/цвітіння	Наливу/молочної стиглості
Контроль	7,32 ± 0,26	8,18 ± 0,28	13,06 ± 0,34
NaHS (50 мкМ)	7,45 ± 0,35	6,87 ± 0,31	12,71 ± 0,31
NaHS (100 мкМ)	8,55 ± 0,45	5,48 ± 0,24	10,53 ± 0,33
NaHS (500 мкМ)	8,15 ± 0,35	5,48 ± 0,24	11,16 ± 0,36

Таблиця 3. Вміст фотосинтетичних пігментів (мг/г сухої маси) і антоціанів (A_{530} /г сухої маси) у прапорцевих листках пшениці ярої (2019 р.)

Варіант	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Сумарний вміст хлорофілів	Каротиноїди	Антоціани
<i>Фаза колосіння/цвітіння</i>					
Контроль	1,97 ± 0,03	0,760 ± 0,012	2,73	1,67 ± 0,04	1,60 ± 0,04
NaHS (50 мкМ)	1,91 ± 0,03	0,778 ± 0,009	2,69	1,79 ± 0,03	1,66 ± 0,02
NaHS (100 мкМ)	2,15 ± 0,05	0,980 ± 0,010	3,13	1,81 ± 0,03	1,71 ± 0,01
NaHS (500 мкМ)	1,97 ± 0,03	0,711 ± 0,013	2,68	1,84 ± 0,00	1,73 ± 0,03
<i>Фаза молочно-воскової стиглості</i>					
Контроль	0,487 ± 0,009	0,140 ± 0,000	0,627	0,392 ± 0,006	0,80 ± 0,02
NaHS (50 мкМ)	0,509 ± 0,000	0,168 ± 0,009	0,677	0,411 ± 0,004	0,88 ± 0,04
NaHS (100 мкМ)	0,529 ± 0,000	0,170 ± 0,010	0,699	0,418 ± 0,006	0,91 ± 0,01
NaHS (500 мкМ)	0,499 ± 0,007	0,140 ± 0,005	0,639	0,395 ± 0,010	0,95 ± 0,04

стей за показником водного дефіциту між варіантами не спостерігалось. Проте після другої обробки (фаза колосіння/цвітіння) у варіантах з впливом 100 і 500 мкМ гідросульфиду натрію величина водного дефіциту тканин листків зменшувалася (табл. 2). На момент спостережень у фазі наливу зерна/молочної стиглості водний дефіцит помітно зростав в усіх варіантах, що, ймовірно, пов'язано з впливом природної посухи. При цьому обробка рослин 100 і 500 мкМ NaHS спричиняла вірогідне зменшення водного дефіциту. Слід зауважити, що ефекти зменшення водного дефіциту за дії на рослини гідросульфиду натрію відзначалося і при аналогічних спостереженнях у 2018 році (результати не наводяться).

Вміст фотосинтетичних пігментів у прапорцевих листках визначали у фазах колосіння/цвітіння та молочно-воскової стиглості. Обприскування рослин 100 мкМ гідросульфідом натрію спричиняло підвищення вмісту хлорофілів і каротиноїдів у листках порівняно з контрольним варіантом, при цьому збільшувався і вміст каротиноїдів (табл. 3).

У фазі молочно-воскової стиглості вміст хлорофілів в усіх варіантах істотно зменшував-

ся, що зумовлено старінням листків. При цьому, однак, у варіантах з 50 і 100 мкМ NaHS він був більшим, ніж у контролі (табл. 4). Обробка 100 мкМ розчином донора сірководню також сприяла збереженню більшого вмісту каротиноїдів у старіючих листках (табл. 3).

Під впливом донора сірководню у концентраціях 100 і 500 мкМ відзначалося невелике, але вірогідне збільшення вмісту антоціанів у листках. Такий ефект спостерігався у фазах як колосіння/цвітіння, так і молочно-воскової стиглості (табл. 4). При цьому у міру старіння листків в усіх варіантах дослідження вміст антоціанів зменшувався. Необхідно відзначити, що схожий вплив донора сірководню на вміст хлорофілів, каротиноїдів та антоціанів у листках відзначався і у 2018 році (результати не наведено).

У варіантах з обробкою донором сірководню зростала загальна надземна біомаса рослин (табл. 4). Найбільш помітний ефект відзначався за дії концентрації 100 мкМ. Фоліарна обробка рослин NaHS у концентраціях 50, 100 і 500 мкМ спричиняла також вірогідне при $P \leq 0,05$ збільшення урожаю зерна. За впливу гідросульфиду натрію у концентраціях 50 і 100 мкМ спостерігалось збільшення маси 1000 зерен. У

ВПЛИВ ДОНОРА ГІДРОГЕН СУЛЬФІДУ

Таблиця 4. Показники продуктивності пшениці ярої (2019 р.)

Варіант	Надземна біомаса, г/м ²	Маса зерна, г/м ²	Маса 1000 зерен, г
Контроль	653	222	25,02
NaHS (50 мкМ)	674	244	26,28
NaHS (100 мкМ)	735	281	28,18
NaHS (500 мкМ)	675	240	25,96
НІР _{0,05}	22	16	1,04

2018 році також відзначався позитивний вплив обробки NaHS на продуктивність рослин. Так, при використанні 50, 100 і 500 мкМ NaHS зернова продуктивність відносно контролю зростала на 6,8, 9,6 і 7,7%, відповідно.

ОБГОВОРЕННЯ

Фоліарна обробка рослин пшениці речовинами гідросульфиду натрію позитивно позначалася практично на всіх досліджуваних показниках. Вона посилювала лінійний ріст рослин, зменшувала водний дефіцит і сприяла підвищенню вмісту фотосинтетичних пігментів. Як уже відзначалося, помірний рістактивуючий вплив донора сірководню гідросульфиду натрію за росту рослин навіть у сприятливих умовах описано в літературі (Rennenberg, 1984). Показано, що за несприятливих умов такий ефект стає яскраво вираженим (Колупаев и др., 2019).

Важливим позитивним ефектом обробки рослин донором H₂S є зменшення водного дефіциту (табл. 2). Ймовірно, це пов'язано з виявленням за умов посухи посилення роботи осмопротекторної системи. Так, під впливом екзогенного сірководню відбувалося підвищення вмісту проліну у рослин різних таксономічних груп. Є дані про посилення під впливом донорів сірководню накопичення в органах рослин й інших осмолітів – цукрів, трегалози, бетаїну (Li, Zhu, 2015; Li et al., 2016b). Ще одна складова позитивного впливу H₂S на водний статус рослин може бути зумовлена його участю в регуляції стану проростків (Hu et al., 2014; Honda et al., 2015; Yastreb et al., 2019).

Одним з інтегральних показників фізіологічного стану рослин є вміст хлорофілів (Santos, 2004). В умовах наших експериментів обробка донором сірководню позитивно впливала на вміст хлорофілів і каротиноїдів. Примітно, що істотним такий ефект був в період старіння листка, коли цей показник знижувався в контрольному варіанті (табл. 3). Не виключено, що обробка сірководнем уповільнює процеси старіння листків, оскільки відомо, що H₂S здатний блокувати процеси, спричинювані етиленом, оскільки зв'язується з Cu-вмісним білком-рецептором цього фітогормону (Ziogas et al.,

2018). Природно, що підвищений вміст хлорофілів може позитивно позначатися на інтенсивності фотосинтезу і накопиченні асимілятів, зокрема цукрів, що мають осмопротекторні властивості і, як уже зазначалося, важливі для підтримання відповідного водного статусу рослин.

Як складову позитивного впливу обробки гідросульфідом натрію на стійкість рослин до різних несприятливих чинників слід розглядати і підвищення вмісту в листках антоціанів (табл. 3). Вони відрізняються дуже високою антиоксидантною активністю (Neill, Gould, 2003). Їм належить важлива роль у захисті фотосинтетичного апарату рослин. Крім того, антоціани проявляють поліфункціональну захисну дію в рослинних клітинах, складовими якої є їх мембрано- і осмопротекторні ефекти, а також здатність зв'язувати важкі метали (Khlestkina, 2013). У наших експериментах, проведених раніше, показано істотне підвищення вмісту антоціанів під впливом 300 мкМ NaHS в листках рослин пшениці у звичайних умовах і за ґрунтової посухи (Колупаев и др., 2019). На проростках пшениці показано підвищення активності фенілаланінамонійліази – ключового ферменту вторинного метаболізму – за обробки гідросульфідом натрію (Kolupaev et al., 2018). Цей ефект супроводжувався підвищенням загального вмісту флавоноїдів і антоціанів. Накопичення флавоноїдних сполук розглядається як один з важливих механізмів захисної дії донора сірководню на рослини при стресах різної природи (Колупаев и др., 2019). Виявлено збільшення вмісту безбарвних флавоноїдів (що поглинають УФ) і антоціанів у рослин ячменю при індукованні їх стійкості до дії УФ-В обробкою донором H₂S (Li et al., 2016b). Показано також підвищення під дією NaHS загального вмісту флавоноїдів і кількості антоціанів при низькотемпературному зберіганні плодів глоду (Aghdama et al., 2018). При зберіганні коренів лотоса (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) за низької температури під впливом екзогенного сірководню підвищувалися активність фенілаланінамонійліази та вміст фенольних сполук (Sun et al., 2015).

Ймовірно, в умовах польового досліду спричинюване обробкою донором Гідроген сульфїду зменшення водного дефіциту рослин, збільшення пулу фотосинтетичних пігментів, накопичення протекторних сполук позитивно позначалося на асимілятивній здатності рослин, а отже на їх продуктивності. Таким чином, наші дослідження вперше засвідчили можливість підвищення продуктивності пшениці ярї в польових умовах шляхом фоліарної обробки рослин донором сірководню.

ЛІТЕРАТУРА

- Гончарова Э.А. 2005. Водный статус культурных растений и его диагностика. Санкт-Петербург : 112 с.
- Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. 2019. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе. Физиология растений. 66 (1) : 26-34.
- Шлык А.А. 1971. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. Биохимические методы в физиологии растений. Под ред. О.А. Павлиновой. Москва : 154-170.
- Aghdama M.S., Mahmoudi R., Razavi F., Rabiei V., Soleimani A. 2018. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H₂S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation. Sci Horticult. 238 : 264-271. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063>
- Chen X., Chen Q., Zhang X., Li R., Jia Y., Ef A.A., Jia A., Hu L., Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. Plant Physiology and Biochemistry. 2016a. 104 : 174-179. doi: [org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033)
- Chen J., Shang Y.T., Wang W.H., Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shanguan Z. 2016b. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings // Frontiers in Plant Science. 7 : 1173. doi: [org/10.3389/fpls.2016.01173](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173)
- Du X., Jin Z., Liu D., Yang G., Pei Y. 2017. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiology and Biochemistry. 120 : 112-119. doi: [org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028)
- Fu P.N., Wang W.J., Hou L.X., Liu X. 2013. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 82 (4) : 295-302. doi: [org/10.5586/asbp.2013.031](https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031)
- Honda K., Yamada N., Yoshida R., Ihara H., Sawa T., Akaike T., Iwai S., 2015. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. Plant Cell Physiol., 56 (8) : 1481-1489. doi: [10.1093/pcp/pcv069](https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069)
- Hu K.D., Tang J., Zhao D.L., Hu L.Y., Li Y.H., Liu Y.S., Jones R. Zhang H., 2014. Stomatal closure in sweet potato leaves induced by sulfur dioxide involves H₂S and NO signaling pathways. Biol. Plant. 58 (4) : 676-680. doi: [org/10.1007/s10535-014-0440-7](https://doi.org/10.1007/s10535-014-0440-7)
- Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. 2018. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. Functional Plant Biology. 45 (4) : 428-439. doi: [org/10.1071/FP17095](https://doi.org/10.1071/FP17095)
- Jin Z.P., Shen J.J., Qiao Z.J., Yang G.D., Wang R., Pei Y.X. 2011. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 414 (3) : 481-486. doi: [org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090)
- Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. 2017. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H₂S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms. J. Plant Physiol. 219 : 71-80. doi: [org/10.1016/j.jplph.2017.09.010](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010)
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. Cereal Res. Commun. 41 : 185-198. doi: [org/10.1556/CRC.2013.0004](https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004)
- Kolupaev Yu.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Popov Yu.V., Ryabchun N.I. 2018. Phenylalanine ammonia-lyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor. Ukr. Biochem. J. 90 (6) : 12-20. doi: [org/10.15407/ubj90.06.012](https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012)
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Beschasniy S.P., Dmitriev A.P. 2019. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. Cytol. Genet. 53 (5) : 392-406. doi: [10.3103/S0095452719050098](https://doi.org/10.3103/S0095452719050098)
- Li Q., Wang Z, Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. 2016a. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H₂S- and H₂O₂-mediated signaling pathways. Plant Cell Rep. 3 (5) : 1155-1168. doi: [org/10.3389/fpls.2016.01621](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621)
- Li T., Jia K.P., Lian H.L., Yang X., Li L., Yang H.Q. 2014. Jasmonic acid enhancement of anthocyanin accumulation is dependent on phytochrome A signaling pathway under far-red light in *Arabidopsis*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 454 (1) : 78-83.
- Li Z.G. 2013. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants. Russ. J. Plant Physiol. 60 (6) : 733-740. doi: [org/10.1134/S1021443713060058](https://doi.org/10.1134/S1021443713060058)
- Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B.Yu., Min X. 2015a. Endogenous hy-

- drogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures. *Acta Physiol. Plant.* 37 : 219. doi : org/10.1007/s11738-015-1971-z
- Li Z.G., Min X., Zhou Z.H. 2016b. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Front. Plant Sci.* Vol. 7, 1621.
- Li Z.G., Xie L.R., Li X.J. 2015b. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J. Plant Physiol.* 177 : 121-127. doi: org/10.1016/j.jplph.2014.12.018
- Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X., Shen Z.Z. 2013. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.* 36 (8) : 1564-1572. doi : org/10.1111/pce.12092
- Li Z.G., Zhu L.P. 2015. Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced accumulation of betaine is involved in the acquisition of heat tolerance in maize seedlings. *Braz. J. Bot.* 391 : 31-38.
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. 2013. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.* 36. (9) 1607-1616. doi : org/10.1111/pce.12073
- Neill S.O., Gould K.S. 2003. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? *Funct. Plant Biol.* 30 (8) : 865-873.
- Nogues S., Baker N.R. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under UV-B radiation. *J. Exp. Bot.* 51 : 1309-1317.
- Rennenberg H. 1984. The fate excess of sulfur in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35 : 121-153.
- Santos C.V. 2004. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Sci. Hortic.* 103 : 93-99.
- Shan C., Wang T., Zhou Y., Wang W. 2018. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Biol. Plant.* 62 (1) : 188-193. doi : org/10.1007/s10535-017-0740-9
- 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. 2011. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 2533-2540. doi: org/10.1007/s11738-011-0746-4
- Shan C., Zhang S., Zhou Y. 2017. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Cereal Res. Commun.* 45 (3) : 411-420. doi: org/10.1556/0806.45.2017.021
- Singh S., Kumar V., Kapoor D., Kumar S., Singh S., Dhanjal D.S., Datta S., Samuel J., Dey P., Wang S., Prasad R., Singh J. 2019. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions. *Physiol. Plant.* doi: org/10.1111/ppl.13002
- Sun Y., Zhang W., Zeng T., Nie Q., Zhang F., Zhu L. 2015. Hydrogen sulfide inhibits enzymatic browning of fresh-cut lotus root slices by regulating phenolic metabolism. *Food Chem.* 177 : 376-381.
- Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. 2017. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Front. Biosci. (Landmark)*. 22: 530-538. http://dx.doi.org/10.2741/4500
- Yamasaki H., Cohen M.F. 2016. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies. *Nitric Oxide.* 55-56 : 91-100. doi: org/10.1016/j.niox.2016.04.002
- Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E., Havva E.N., Shkliarevskiy M.A., Dmitriev A.P. 2019. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana*. *Cytol. Genet.* 53 (2) : 99-105. doi: org/10.3103/S0095452719020099
- Ye S.C., Hu L.Y., Hu K.D., Li Y.-H., Yan H., Zhang XQ, Zhang H. 2015. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress. *Cereal Res. Commun.* 43 (2) : 2130-224. doi: org/10.1556/CRC.2014.0037
- Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. 2018. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Front. Plant Sci.* 9 : 1375. doi: org/10.3389/fpls.2018.01375

REFERENCES

- Goncharova E.A. 2005. Water Status of Cultivated Plants and its Diagnostics. St. Petersburg : 112 p.
- Kolupaev Yu.E., Firsova E.N., Yastreb T.O., Kirichenko V.V., Ryabchun N.I. 2019. Influence of hydrogen sulfide donor on state of antioxidant system and resistance of wheat plants to soil drought. *Russ J Plant Physiol.* 66 (1) 59-66. https://doi.org/10.1134/S1021443719010084
- Shlyk A.A. 1971. Determination of chlorophylls and carotenoids in extracts of green leaves. In: *Biochemical Methods in Plant Physiology* (ed. Pavlinova O.A.), Moscow : 154-170.
- Aghdama M.S., Mahmoudi R., Razavi F., Rabiei V., Soleimani A. 2018. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H₂S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation. *Sci Hortic.* 238 : 264-271. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063
- Chen X., Chen Q., Zhang X., Li R., Jia Y., Ef A.A., Jia A., Hu L., Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. *Plant Physiology and*

- Biochemistry. 2016a. 104 : 174-179. doi: org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033
- Chen J., Shang Y.T., Wang W.H., Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shanguan Z. 2016b. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings // *Frontiers in Plant Science*. 7 : 1173. doi: org/10.3389/fpls.2016.01173
- Du X., Jin Z., Liu D., Yang G., Pei Y. 2017. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 120 : 112-119. doi: org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028
- Fu P.N., Wang W.J., Hou L.X., Liu X. 2013. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 82 (4) : 295-302. doi: org/10.5586/asbp.2013.031
- Honda K., Yamada N., Yoshida R., Ihara H., Sawa T., Akaike T., Iwai S., 2015. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.*, 56 (8) : 1481-1489. doi: 10.1093/pcp/pcv069
- Hu K.D., Tang J., Zhao D.L., Hu L.Y., Li Y.H., Liu Y.S., Jones R. Zhang H., 2014. Stomatal closure in sweet potato leaves induced by sulfur dioxide involves H₂S and NO signaling pathways. *Biol. Plant*. 58 (4) : 676-680. doi: org/10.1007/s10535-014-0440-7
- Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. 2018. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Functional Plant Biology*. 45 (4) : 428-439. doi: org/10.1071/FP17095
- Jin Z.P., Shen J.J., Qiao Z.J., Yang G.D., Wang R., Pei Y.X. 2011. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 414 (3) : 481-486. doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090
- Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. 2017. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H₂S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms. *J. Plant Physiol.* 219 : 71-80. doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.* 41 : 185-198. doi.org/10.1556/CRC.2013.0004
- Kolupaev Yu.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Popov Yu.V., Ryabchun N.I. 2018. Phenylalanine ammonia-lyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor. *Ukr. Biochem. J.* 90 (6) : 12-20. doi.org/10.15407/ubj90.06.012
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Beschasniy S.P., Dmitriev A.P. 2019. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. *Cytol. Genet.* 53 (5) : 392-406. doi: 10.3103/S0095452719050098
- Li Q., Wang Z, Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. 2016a. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H₂S- and H₂O₂-mediated signaling pathways. *Plant Cell Rep.* 3 (5) : 1155-1168. doi : org/10.3389/fpls.2016.01621
- Li T., Jia K.P., Lian H.L., Yang X., Li L., Yang H.Q. 2014. Jasmonic acid enhancement of anthocyanin accumulation is dependent on phytochrome A signaling pathway under far-red light in *Arabidopsis*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 454 (1) : 78-83.
- Li Z.G. 2013. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 60 (6) : 733-740. doi : org/10.1134/S1021443713060058
- Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B.Yu., Min X. 2015a. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures. *Acta Physiol. Plant.* 37 : 219. doi : org/10.1007/s11738-015-1971-z
- Li Z.G., Min X., Zhou Z.H. 2016b. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Front. Plant Sci.* Vol. 7, 1621.
- Li Z.G., Xie L.R., Li X.J. 2015b. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J. Plant Physiol.* 177 : 121-127. doi: org/10.1016/j.jplph.2014.12.018
- Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X., Shen Z.Z. 2013. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.* 36 (8) : 1564-1572. doi : org/10.1111/pce.12092
- Li Z.G., Zhu L.P. 2015. Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced accumulation of betaine is involved in the acquisition of heat tolerance in maize seedlings. *Braz. J. Bot.* 391 : 31-38.
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D. Whiteman M., Hancock J.T. 2013. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.* 36. (9) 1607-1616. doi : org/10.1111/pce.12073
- Neill S.O., Gould K.S. 2003. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? *Funct. Plant Biol.* 30 (8) : 865-873.
- Nogues S., Baker N.R. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under UV-B radiation. *J. Exp. Bot.* 51 : 1309-1317.
- Rennenberg H. 1984. The fate excess of sulfur in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35 : 121-153.
- Santos C.V. 2004. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Sci. Horticul.* 103 : 93-99.

- Shan C., Wang T., Zhou Y., Wang W. 2018. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Biol. Plant.* 62 (1) : 188-193. doi : org/10.1007/s10535-017-0740-9
- 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. 2011. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 2533-2540. doi: org/10.1007/s11738-011-0746-4
- Shan C., Zhang S., Zhou Y. 2017. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Cereal Res. Commun.* 45 (3) : 411-420. doi: org/10.1556/0806.45.2017.021
- Singh S., Kumar V., Kapoor D., Kumar S., Singh S., Dhanjal D.S., Datta S., Samuel J., Dey P., Wang S., Prasad R., Singh J. 2019. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions. *Physiol. Plant.* doi: org/10.1111/ppl.13002
- Sun Y., Zhang W., Zeng T., Nie Q., Zhang F., Zhu L. 2015. Hydrogen sulfide inhibits enzymatic browning of fresh-cut lotus root slices by regulating phenolic metabolism. *Food Chem.* 177 : 376-381.
- Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. 2017. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Front. Biosci. (Landmark)*. 22: 530-538. http://dx.doi.org/10.2741/4500
- Yamasaki H., Cohen M.F. 2016. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies. *Nitric Oxide*. 55-56 : 91-100. doi: org/10.1016/j.niox.2016.04.002
- Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E., Havva E.N., Shkliarevskiy M.A., Dmitriev A.P. 2019. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana*. *Cytol. Genet.* 53 (2) : 99-105. doi: org/10.3103/S0095452719020099
- Ye S.C., Hu L.Y., Hu K.D., Li Y.-H., Yan H., Zhang XQ, Zhang H. 2015. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress. *Cereal Res. Commun.* 43 (2) : 2130-224. doi: org/10.1556/CRC.2014.0037
- Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. 2018. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Front. Plant Sci.* 9 : 1375. doi: org/10.3389/fpls.2018.01375

Надійшла до редакції
15.10.2019 р.

EFFECT OF HYDROGEN SULFIDE DONOR ON PIGMENT COMPLEX AND PRODUCTIVITY OF WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

E. M. Havva¹, M. V. Shvydenko¹, D. V. Havva¹, Yu. E. Kolupaev^{1, 2}

¹*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

²*Karazin Kharkiv National University
(Kharkiv, Ukraine)*

Hydrogen sulfide (H₂S) is one of the gasotransmitters involved in signal transduction in plant cells. In recent years, it has been found to be involved in growth processes and plant adaptation to stressors. The possibility of inducing plant resistance to adverse factors by action of hydrogen sulfide donors, in particular sodium hydrosulfide (NaHS), has been proved. At the same time, their physiological effects in natural conditions have not yet been investigated. In a small-plot field experiment, the influence of the NaHS-treatment of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) plants of the Lyubimaya variety on growth processes, content of photosynthetic pigments, and total and grain productivity was studied. During the growing season, plants were sprayed three times (in phases of booting, earing/flowering, and milk ripeness) with NaHS solutions at concentrations of 50, 100, and 500 μM. When plants were treated with a hydrogen sulfide donor in the optimal concentration (100 μM), their linear growth was enhanced, the content of photosynthetic pigments and anthocyanins in the leaves increased, and the water deficit decreased. In the experimental variants, the total and (to a greater extent) grain productivity increased, the mass of 1000 grains increased. It was concluded that at least partially the positive effect of the sodium hydrosulfide treatment on the productivity indices is due to the stress-protective effect of the H₂S donor.

Key words: *Triticum aestivum*, hydrogen sulfide, photosynthetic pigments, water deficit, resistance, productivity

**ВЛИЯНИЕ ДОНОРА СЕРОВОДОРОДА
НА ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ
ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

Е. Н. Гавва¹, Н. В. Швиденко¹, Д. В. Гавва¹, Ю. Е. Колупаев^{1,2}

¹*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

²*Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина
(Харьков, Украина)*

Сероводород (H₂S) является одной из молекул газотрансмиттеров, задействованных в трансдукции сигналов в растительных клетках. В последние годы установлено его участие в ростовых процессах и адаптации растений к действию стрессоров. Доказана возможность индуцирования устойчивости растений к неблагоприятным факторам действием доноров сероводорода, в частности, гидросульфида натрия (NaHS). В то же время их физиологические эффекты в естественных условиях до сих пор не исследовались. В мелкоделяночном полевом опыте изучали влияние обработки NaHS растений пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.) сорта Любимая на ростовые процессы, содержание фотосинтетических пигментов, общую и зерновую продуктивность. В течение вегетации растения трижды (в фазах выхода в трубку, колошения/цветения и молочной спелости) опрыскивали растворами NaHS в концентрациях 50, 100 и 500 мкМ. При обработке растений донором сероводорода в оптимальной концентрации (100 мкМ) усиливался их линейный рост, увеличивалось содержание фотосинтетических пигментов и антоцианов в листьях, уменьшался водный дефицит. В опытных вариантах повышалась общая и (в большей степени) зерновая продуктивность, увеличивалась масса 1000 зерен. Сделано заключение, что по крайней мере частично положительное влияние обработок растений гидросульфида натрия на показатели продуктивности обусловлено стресс-протекторным эффектом донора H₂S.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, сероводород, фотосинтетические пигменты, водный дефицит, устойчивость, продуктивность