

<https://doi.org/10.15407/frg2022.05.371>

УДК 581.1:577.13

МЕЛАТОНІН У РОСЛИН: УЧАСТЬ У СИГНАЛІНГУ Й АДАПТАЦІЇ ДО АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ

Ю.Є. КОЛУПАЄВ¹, Д.А. ТАРАБАН², Ю.В. КАРПЕЦЬ², В.Г. ПАНЧЕНКО³

¹Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України

61060 Харків, пр. Героїв Харкова, 142

²Державний біотехнологічний університет

61002 Харків, вул. Алчевських, 44

³Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна

61002 Харків, майдан Свободи, 4

e-mail: plant_biology@ukr.net

У світі інтенсивно накопичуються дані стосовно синтезу й фізіологічних функцій у рослин нейротрансмітерів, властивих тваринним організмам. Одним із них є мелатонін, який останніми роками розглядають як поліфункціональний біорегулятор рослинних організмів. У першому вітчизняному огляді з фітофізіології мелатоніну узагальнено відомості про шляхи синтезу і метаболізму мелатоніну в рослин. Розглянуто феноменологію змін ендогенного вмісту мелатоніну в органах рослин різних видів за дії на них стресових чинників (екстремальних температур, посухи, засолення тощо). Наведено дані щодо впливу екзогенного мелатоніну на стійкість рослин до гіпо- і гіпертермії, зневоднення, сольового стресу, дії важких металів. Зазначено, що стрес-протекторні ефекти мелатоніну можуть бути зумовлені його прямою антиоксидантною і мембранопротекторною дією, впливом на експресію генів, активність антиоксидантних ферментів, синтез стресових білків і низькомолекулярних захисних сполук, зокрема поліамінів та проліну. Розглянуто молекулярні механізми дії мелатоніну. Обговорено роль рецептороподібних кіназ (RLK) та білка Cand2 (GPCR) як можливих рецепторів мелатоніну. Проаналізовано експериментальні дані щодо впливу мелатоніну на кальцієвий гомеостаз рослинних клітин і синтез у них активних форм кисню (АФК). Розглянуто роль оксиду азоту (NO) в реалізації стрес-протекторних ефектів мелатоніну. Зазначено, що ключовими складовими дії мелатоніну можуть бути пострасляційні модифікації білків, у тому числі транскрипційних факторів, зокрема S-нітрозилювання, тіольні модифікації, фосфорилювання різними кіназами. Такі модифікації змінюють експресію генів, причетних до формування адаптивних реакцій рослин. Наголошено, що досі маловивченими залишаються функціональні зв'язки між компонентами сигнальної мережі, задіяними в реалізації фізіологічних ефектів мелатоніну.

Ключові слова: мелатонін, стрес-протекторні реакції рослин, клітинний сигналінг, антиоксиданти, активні форми кисню, оксид азоту, кальцій.

Цитування: Колупаєв Ю.Є., Тарабан Д.А., Карпець Ю.В., Панченко В.Г. Мелатонін у рослин: участь у сигналінгу й адаптації до абіотичних чинників. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 5. С. 371–386. <https://doi.org/10.15407/frg2022.05.371>

Перелік фітогормонів, сигнальних посередників і стресових метаболітів, причетних до регуляції адаптивних реакцій рослин, постійно розширюється. Останніми роками інтенсивно накопичуються знання про функції у рослин нейротрансмітерів, які раніше були знайдені й досліджені у ссавців. Основними серед цих сполук є ацетилхолін, біогенні аміни (дофамін, норадреналін, адреналін, гістамін) та індол-аміни (мелатонін, серотонін) [1]. Нині відомо, що нейротрансмітери відіграють важливу роль у житті рослин, впливають на іонну проникність, фотосинтез, органогенез, цвітіння, циркадний ритм, розмноження, процеси росту і морфогенезу, адаптацію до змін навколишнього середовища [1, 2].

Серед зазначених вище сполук у контексті адаптації рослин до несприятливих чинників нині особливо інтенсивно вивчають мелатонін — N-ацетил-5-метокситриптамін [3]. У ссавців мелатонін вперше був ідентифікований у 1958 р., а в рослин — лише у 1995 р. [4]. Подальші дослідження показали, що мелатонін також дуже поширений і багатофункціональний метаболіт у царстві рослин. Він міститься в листках, стеблах, коренях, плодах і насінні різних видів рослин [2]. Нині мелатонін розглядають як кандидата у фітогормони, оскільки він є мультирегуляторною молекулою, задіяною в процесах росту і розвитку рослин, зокрема проростання насіння, розвитку коренів, дозрівання плодів, формування врожаю [3, 5, 6].

Останнім часом на прикладі рослин різних видів отримано дані щодо збільшення ендогенного вмісту мелатоніну у відповідь на дію стресових чинників [7, 8]. Накопчено також численні відомості про підвищення стійкості рослин до абіотичних стресорів різної природи під впливом екзогенного мелатоніну [2, 8]. Зафіксовано зміни у функціонуванні антиоксидантної [9, 10], осмопротекторної [11] та інших захисних систем рослин за дії мелатоніну. Водночас цілісних уявлень про роль мелатоніну в процесах адаптації рослин до стресових чинників ще немає. Дуже слабо досліджено його функціональні зв'язки з іншими біорегуляторами, нез'ясоване місце мелатоніну в сигнальній системі рослинних клітин. Розрізнені відомості з цих питань поки що слабо проаналізовані й недостатньо узагальнені. Спробу висвітлити ці питання і зроблено в першому вітчизняному огляді з фітофізіології мелатоніну.

Синтез і метаболізм мелатоніну в рослин. Мелатонін знайдено в різних органах, перш за все у коренях, стеблах і листках [2]. Проте дані про його ендогенний вміст у рослин досить суперечливі. Наприклад, в *Arabidopsis*, за даними різних авторів, які використовували різні методи аналізу, діапазон значень становить від 0,05 до 100 нг/г сирої речовини [12], розкид цих величин для рослин рису — від 0,15 нг/г до 4 мкг/г сирої речовини [13, 14]. Це може бути пов'язано як із видовими особливостями рослин, так і з недосконалістю методів аналізу. Повідомлялось, що навіть рідинна хроматографічна мас-спектрометрія не дає надійних результатів [12]. Водночас мелатонін та ферменти його синтезу й метаболізму виявлено в десятків видів рослин. На сьогодні шлях синтезу мелатоніну у вищих рослин вважають вивченим досить добре.

У більшості досліджених видів рослин біосинтез мелатоніну починається з перетворення триптофану на триптамін під впливом триптофандекарбоксілази (TDC) [2, 7] (рис. 1). Відомо, що триптофан синтезується в хлоропластах у шикіматному шляху [15]. Надалі локалізована в ендоплазматичному ретикулумі триптамін-5-гідроксилаза (T5H) каталізує перетворення триптаміну на серотонін. Останній перетворюється на мелатонін у два етапи [16]. Спершу серотонін перетворюється серотонін-N-ацетилтрансферазою (SNAT) на N-ацетилсеротонін. Процес відбувається в хлоропластах або мітохондріях [12]. Після цього гідроксііндол-О-метилтрансфераза (HIOMT) каталізує перетворення N-ацетилсеротоніну на мелатонін (див. рис. 1).

Крім того, SNAT може перетворювати триптамін на N-ацетилтриптамін, який далі перетворюється на N-ацетилсеротонін, з якого мелатонін може синтезуватися за допомогою гідроксііндол-О-метилтрансферази [17].

У деяких рослин, наприклад у *Hypericum perforatum*, триптофан перетворюється на 5-гідрокситриптофан за допомогою триптофан-гідроксилази, а надалі триптофан-D-карбоксілаза перетворює 5-гідрокситриптофан на серотонін [7]. Припускають також наявність шляху перетворення N-ацетилтриптаміну на N-ацетилсеротонін [2]. Проте переконливих експериментальних доказів його існування поки що немає. Ще один шлях полягає в перетворенні серотоніну на 5-метокситриптамін за допомогою HIOMT з наступним утворенням

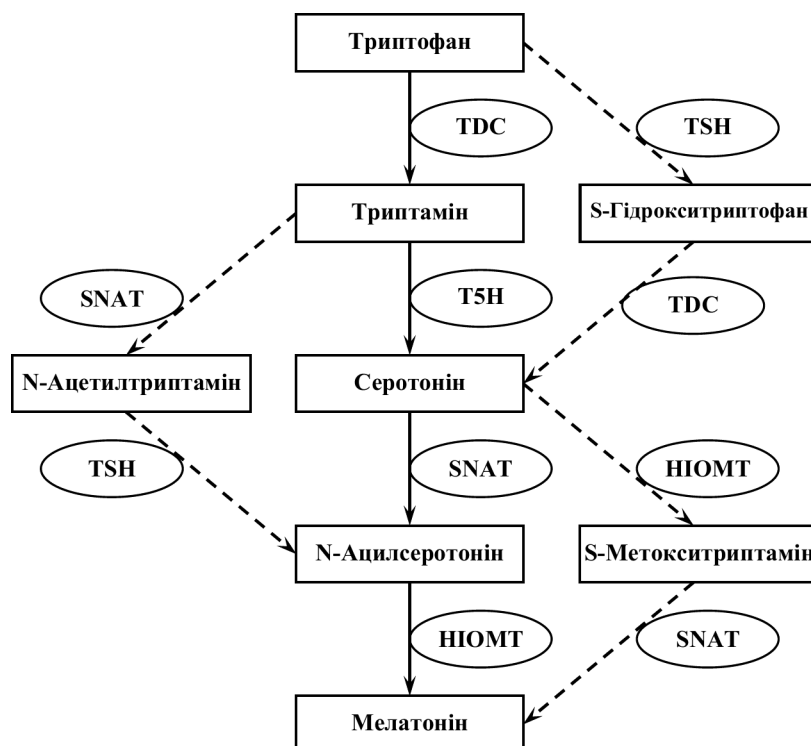


Рис. 1. Синтез мелатоніну в рослинах:

HIOMT — гідроксііндол-О-метилтрансфераза; SNAT — серотонін-N-ацетилтрансфераза; T5H — триптамін-5-гідроксилаза; TDC — триптофандекарбоксілаза

мелатоніну за участю SNAT [18] (див. рис. 1). Отже, вважають, що основні процеси, пов'язані з синтезом мелатоніну, відбуваються в хлоропластах, окремі перетворення проходять у мітохондріях. Процеси синтезу мелатоніну також функціонально пов'язані з ендоплазматичним ретикулумом [12].

Вважають, що метаболізм мелатоніну в рослин подібний до відповідних його перетворень у тварин. Першим виявленим у рослин метаболітом мелатоніну став N¹-ацетил-N²-форміл-5-метоксикінурамін (AFMK), що може утворюватися під дією різних ферментів, зокрема індоламін-2,3-діоксигенази та моноксигенази цитохрому P450 [12]. Загалом мелатонін у рослин катаболізується з утворенням різноманітних гідроксильованих похідних, перш за все 2-гідроксимелатоніну та циклічного 3-гідроксимелатоніну за допомогою мелатонін-2-гідроксилази і мелатонін-3-гідроксилази відповідно. Перший із цих ферментів міститься в хлоропластах, другий — у цитоплазмі. Крім ферментативних перетворень можливий окиснювальний метаболізм мелатоніну за безпосередньої реакції з активними формами кисню, передусім з гідроксильними радикалами, та активними формами азоту [12].

Вміст мелатоніну в рослин за дії стресових чинників. Хоча мелатонін вважають кандидатом у стресові гормони рослин, відомостей про зміни його ендогенного вмісту в рослин у відповідь на дію стресових чинників поки що недостатньо. Встановлено підвищення вмісту мелатоніну в коренях люпину під впливом стресорів різної природи: підкислення середовища, посухи, засолення, сульфату цинку, пероксиду водню, а також низької температури [19]. Особливо істотне підвищення вмісту мелатоніну (у 12 разів) виявлено за дії на кореневу систему рослин люпину сульфату цинку. В листках рису, оброблених солями кадмію, у 6 разів зростали вміст мелатоніну та активності ферментів його синтезу TDC, T5H, HIOMT [20].

За дії опромінення УФ-В у *Glycyrrhiza uralensis* вміст мелатоніну в коренях порівняно з контролем збільшувався в 7 разів [21].

У проростках рису зафіксовано підвищення вмісту мелатоніну за дії високих температур [22]. У листках і коренях рослин пшениці у відповідь на гіпертермію вміст мелатоніну зростав майже вдвічі [23]. Подібний ефект за дії високих температур зафіксовано у рослин арабідопсису [24] і томату [25]. Встановлено також, що в томатів із генетичними дефектами синтезу мелатоніну теплові пошкодження порівняно зі звичайними рослинами сильніші [10]. За умов посухи у двох видів *Malus* посилювалась експресія генів чотирьох ферментів біосинтезу мелатоніну — TDC, T5H, SNAT, HIOMT [26].

Стрес-протекторний вплив на рослини екзогенного мелатоніну. Захисна дія екзогенного мелатоніну зареєстрована на прикладі рослин різної таксономічної належності і за дії різних стресових чинників: екстремальних температур, посухи, засолення, важких металів тощо. При цьому його позитивні ефекти пов'язують як із посиленням неспецифічних (загальних) реакцій (активація антиоксидантної системи, накопичення мультифункціональних стресових метаболітів тощо), так і досить специфічних (наприклад, посилення експресії холодочутливих генів родин *CBF*, *COR* або генів трансфакторів теплового шоку).

Гіпотермія. За обробки мелатоніном підвищувалась холодостійкість рослин кавуна [27]. Цей ефект супроводжувався посиленням експресії генів *CBF 1*, *COR 47*, *CIERD 10* та ін. Триразове обприскування рослини пшениці 1 мМ мелатоніном спричинювало ефекти за дією подібні до холодового загартування [28]. При цьому праймінг мелатоніном зменшував холодоіндукований вияв ефекту окиснювального стресу, посилював експресію генів і підвищував активність антиоксидантних ферментів — супероксиддисмутази (СОД), каталази та аскорбатпероксидази. Повідомлялось також, що обробка мелатоніном насіння пшениці посилювала його проростання за низьких температур і підвищувала активність антиоксидантних ферментів [29].

Гіпертермія. За впливу мелатоніну підвищувалась теплостійкість проростків пшениці [23]. У дослідних варіантах зменшувались вияви індукованого гіпертермією окиснювального стресу на тлі зростання активності СОД, каталази, неспецифічної пероксидази й аскорбатпероксидази, посилювалась експресія відповідних генів. Водночас обприскування рослин мелатоніном активувало експресію генів низки транскрипційних факторів, відповідальних за адаптацію рослин до абіотичних стресорів — *MYB80*, *WRKY26*, *WRKY39* [23]. Також у рослин пшениці, оброблених мелатоніном, за умов теплового стресу підвищувались інтенсивність фотосинтезу, вміст розчинних вуглеводів, показники антиоксидантної активності [30].

Обробка рослин *Festuca altissima* мелатоніном так само пом'якшувала пошкодження, спричинювані гіпертермією: зменшувала вихід електролітів з тканин, знижувала генерування АФК і накопичення продукту пероксидного окиснення ліпідів малонового діальдегіду, сприяла збереженню пулу хлорофілу [31]. У рослин, оброблених мелатоніном, також зафіксовано підвищення активності СОД, каталази і пероксидази. Крім того, змінювались показники енергетичного метаболізму. Активність антиоксидантних ферментів за умов теплового стресу за обробки мелатоніном зростала й у рослин огірка [32].

За дії мелатоніну на рослини томатів, експоновані протягом 9 год за температури 40 °С, ослаблювались ефекти фотоінгібування та виходу електролітів із тканин [25]. У рослин, оброблених мелатоніном, вміст убіквітинованих білків за стресових умов був нижчим, ніж у необроблених. У дослідженні Jahan та співавт. [33] показано зменшення під дією мелатоніну спричинюваної тепловим стресом експресії генів каталітичної субодиниці НАДФН-оксидази — *RbohB*, *RbohC*, *RbohD*. Цей ефект автори вважають важливим для запобігання розвитку окиснювальних пошкоджень і старіння. В іншій праці у рослин томатів зафіксовано зниження генерування АФК під впливом мелатоніну за умов теплового стресу і відсутність такого ефекту за фізіологічно нормальних умов [11]. За обробки мелатоніном також підвищувалися вміст проліну, активності СОД, каталази, різних пероксидаз, посилювалась експресія відповідних генів. Під впливом мелатоніну в томатів зафіксовано й посилення експресії генів білків теплового шоку, зокрема *HSP20*, *HSP26*, *HSP90* [25]. В арабідопису за дії екзогенного мелатоніну зростав вміст транскриптів факторів теплового шоку класу А1 — *HSFA1S* [24].

За обробки мелатоніном райграсу зменшувались спричинювані тепловим стресом вияви старіння рослин, що сприяло збереженню функціональної активності фотосинтетичного апарату та пулу пігментів [34].

Посуха. Після обробки насіння пшениці мелатоніном значно підвищувалась швидкість його проростання і підтримувався подальший ріст за умов посухи, створюваної ПЕГ [35]. При цьому мелатонін сприяв збереженню редокс-гомеостазу, посилював синтез антиоксидантних ферментів на рівнях транскрипції і трансляції. За обробки насіння мелатоніном також посилювалась експресія генів ферментів гліколізу, зокрема фруктозо-1,6-бісфосфатальдолази, гексокінази, гліцеральдегід-3-фосфатдегідрогенази, енолази. Це означає, що мелатонін поліпшує вироблення енергії у проростків за дії стресу, створюваного ПЕГ. Крім того, автори праці [35] виявили активацію під дією мелатоніну експресії генів каскаду білків, пов'язаних із регуляцією аутофагії і зменшенням вмісту денатурованих білків. Лі та співавт. [36] асоціювали позитивний вплив мелатоніну на проростки пшениці за умов посухи передусім із підвищенням активності СОД і зменшенням окиснювальних ушкоджень. Підвищення теплостійкості двох видів м'яти під дією мелатоніну теж супроводжувалося значним зростанням активності антиоксидантних ферментів: СОД, каталази, неспецифічної пероксидази, глутатіон-S-трансферази [37].

Посилення адаптації рослин до зневоднення під дією мелатоніну, що супроводжується активацією ключових стрес-протекторних систем, може бути наслідком порушень гормонального балансу під впливом мелатоніну. Показано, що за обробки мелатоніном рослин пшениці нестійкого до посухи сорту Jimai 22 збільшувався вміст ауксину і зеатинрибозиду в коренях, інгібувався синтез абсцизової кислоти (АБК) і попередника етилену аміноциклопропан-1-карбонової кислоти у листках [38]. У цій же праці вказано на відсутність позитивного впливу мелатоніну на стійкість до дефіциту води посухостійкого сорту пшениці Hengguan 35. Отже, ефекти мелатоніну можуть залежати від конститутивної (базової) стійкості рослин, тобто сортових особливостей.

Сольовий стрес. Екзогенний мелатонін підвищував солестійкість томатів, що супроводжувалося зростанням експресії генів антиоксидантних ферментів — аскорбатпероксидази, глутатіонредуктази, гвакколпероксидази і пероксиредоксину [39]. За обробки мелатоніном рослин ріпаку [40] також підвищувалась їх солестійкість, що виявлялося у зменшенні інгібування росту та зниженні співвідношення іонів Na^+/K^+ в органах проростків. При цьому посилювалась експресія генів, підвищувалася активність різних молекулярних форм СОД і аскорбатпероксидази [40].

Як один із механізмів підвищення солестійкості пшениці за дії мелатоніну розглянуто зростання під його впливом вмісту поліамінів, пов'язане з підвищенням активності ферментів їхнього синтезу [41]. Повідомлялось також, що в польових умовах за фоліарної обробки рослин пшениці мелатоніном значно поліпшувались ріст і урожайність двох генотипів пшениці за їх вирощування в умовах засолення [42]. Водночас підвищення солестійкості рослин пшениці за дії

екзогенного мелатоніну супроводжувалось зменшенням вияву окиснювальних пошкоджень на тлі зростання активності СОД, каталази, пероксидази і підвищення співвідношення іонів K^+/Na^+ [43]. Зменшення відтоку іонів калію з коренів під дією мелатоніну в умовах сольового стресу зафіксовано й у рослин рису [44]. Захисний вплив мелатоніну на рослини огірка в умовах засолення пов'язують з підвищенням щільності бічних коренів [45]. У рослин огірка під впливом мелатоніну також зафіксовано посилення проростання насіння за умов засолення, що може бути пов'язано зі змінами співвідношення АБК і гіберелінів та з активацією антиоксидантної системи [46].

Важкі метали. Під впливом екзогенного мелатоніну встановлено підвищення виживаності рослин гороху за їх вирощування у забрудненому міддю ґрунті [47]. Передпосівна обробка насіння червоноголової капусти (*Brassica oleracea rubrum*) також зменшувала токсичний вплив міді на розсаду [48].

Виявлено вплив мелатоніну на редокс-гомеостаз рослин рису за умов стресу, спричинюваного арсеном: за дії мелатоніну зростає вміст відновленого глутатіону та інших небілкових тіолів, проте знижувалась активність каталази [49]. На рослинах томатів показано зменшення екзогенним мелатоніном вияву ефектів окиснювального стресу, спричинюваного дією кадмію [50]. У праці [51] встановлено, що мелатонін пом'якшував токсичний ефект кадмію поліпшенням мінерального живлення, зокрема надходження калію в рослини томатів. Це приводило до модуляції активності фруктозо-1,6-бісфосфатази та седогептулозо-1,7-бісфосфатази і підвищення фотосинтетичної ефективності.

За обробки мелатоніном посилювалось проростання зернівок пшениці за дії іонів Cr^{6+} [52]. При цьому підвищувались активність амілази, вміст цукрів і вільних амінокислот у проростках за одночасного зменшення вмісту пероксиду водню і генерування супероксидних аніон-радикалів. Під впливом мелатоніну посилювалась експресія генів СОД, каталази, аскорбатпероксидази, пригнічувалась експресія генів каталітичної субодиниці НАДФН-оксидази *RbohD* і *RbohF* [52].

Молекулярні механізми дії мелатоніну. Питання щодо специфічного рецептора мелатоніну в рослинних клітинах поки що залишається відкритим. Існує гіпотеза, згідно з якою у *Arabidopsis* рецептором мелатоніну може бути білок *Cand2* (GPCR — G-proteins coupled receptors). Показано, що цей локалізований у плазматичній мембрані білок опосередковує спричинюване мелатоніном закривання продихів через H_2O_2 і Ca^{2+} -сигнальний шлях. Встановлено, що у *cand2*-нокаутного мутанта продихи не закриваються у відповідь на обробку мелатоніном [53]. Проте виявлено феномени, що вказують на непричетність *Cand2* до інших стрес-протекторних ефектів, спричинюваних мелатоніном. Так, показано, що в нокаутних за *cand2* рослин арабідопсису відбувається виразна індукція багатьох пов'язаних із захистом генів у відповідь на обробку мелатоніном [54]. Встановлено також, що опосередкована мелатоніном активація МРК3/6 не пригнічувалась у мутантів за генами G-білка (*gpa liagb1*). Це вказує на те, що активація MAP-кіназного каскаду мелатоніном не по-

в'язана з передачею сигналів за участю білків GPCR, до яких належить Sand2 [54]. Як альтернативних кандидатів у рецептори мелатоніну в рослин розглядають рецептороподібні кінази (RLK). На підставі даних про активацію каскаду MAP-кіназ за дії мелатоніну зроблено припущення, що в *Arabidopsis* один із 600 гомологів RLK може діяти як рецептор цієї сполуки [12]. При цьому доведено роль MAP-кіназного каскаду, що активується мелатоніном, у формуванні захисних реакцій рослин на атаки патогенів. За участю цього каскаду активується експресія генів PR-білків, а також низки антиоксидантних ферментів: PR1, ICS1, GST1, APX1, PDF1.2 [55, 56].

Як уже зазначалося, на сьогодні накопичено великий обсяг даних щодо позитивного впливу екзогенного й ендогенного мелатоніну на стійкість рослин до дії абіотичних стресорів. Проте досліджено переважно феноменологію, а не механізми стрес-протекторних ефектів мелатоніну. Принаймні один зі шляхів захисного впливу мелатоніну пов'язаний з модифікацією редокс-гомеостазу. Зокрема припускають пряму антиоксидантну дію мелатоніну, зважаючи на його здатність взаємодіяти з АФК і значний вміст у рослинах [2, 7, 10]. Повідомлялось, що антиоксидантна активність мелатоніну вища, ніж аскорбінової кислоти, глутатіону, НАДФН і токоферолу [6]. Встановлено, що мелатонін відіграє роль скавенджера АФК й утворює три метаболіти: 2-гідроксимелатонін, циклічний 3-гідроксимелатонін та N¹-ацетил-N²-форміл-5-метоксикнурамін [57, 58]. Ці перетворення вважають і шляхами катаболізму мелатоніну [6].

Однак однозначно можна стверджувати, що пряма взаємодія мелатоніну з АФК не єдина причина його виразних антиоксидантних ефектів. Адже в багатьох дослідженнях вказано на вплив мелатоніну на експресію генів антиоксидантних ферментів [23, 28, 39, 40, 52]. Повідомлялось також про зниження під впливом мелатоніну експресії генів *Rboh*, що призводить до зменшення утворення АФК [33].

Водночас у літературі є відомості, які, навпаки, вказують на підвищення активності НАДФН-оксидази під впливом мелатоніну і залучення АФК як посередників у шляхи передачі його сигналів [27]. Зокрема показано, що підвищення холодостійкості рослин кавуна мелатоніном, пов'язане з активацією експресії генів транскрипційних факторів родини CBF, супроводжувалося посиленням генерування H₂O₂, пов'язаним з активацією експресії гена каталітичної субодиниці НАДФН-оксидази *RbohD*. При цьому за обробки рослин мелатоніном у цитозолі накопичувався кальцій, який розглядають як активатор НАДФН-оксидази. Антагоніст кальцію лантан усував спричинюване мелатоніном посилення експресії *RbohD*. Водночас La³⁺ та інгібітор НАДФН-оксидази дифеніленіодоніум усували ефект посилення мелатоніном експресії генів *CBF1*, *COR47*, *CIERD10* та деяких інших, важливих для розвитку холодостійкості [27]. Отже, іони кальцію та АФК відіграють роль сигнальних посередників при індукуванні холодостійкості рослин мелатоніном.

Ці посередники напевно причетні й до процесів індукування теплостійкості рослин під дією мелатоніну. Так, для томатів показано підвищення активності НАДФН-оксидази і вмісту H₂O₂ за оброб-

ки екзогенним мелатоніном [59]. Водночас дифеніленіодоніум нівелював ефект підвищення резистентності рослин до теплового й осмотичного стресів, спричинюваний мелатоніном. Екзогенний мелатонін індукував розвиток стійкості проростків пшениці до потенційно летального теплового стресу. При цьому в коренях виявляли транзиторне підвищення вмісту пероксиду водню [60]. Обробка проростків скавенджером пероксиду водню диметилтіосечовиною або інгібітором НАДФН-оксидази імідазолом усувала як спричинюване мелатоніном посилення генерування пероксиду водню, так і розвиток теплостійкості проростків. Ефекти посилення генерування АФК і підвищення теплостійкості проростків не виявлялися за наявності кальцієвих антагоністів — ЕГТА (хелатора позаклітинного кальцію) та неоміцину (інгібітора надходження кальцію в цитозоль із внутрішньоклітинних компартментів) [60]. Отже, стрес-протекторні ефекти мелатоніну напевно залежать від різних пулів кальцію — позаклітинного і внутрішньоклітинного.

Ймовірно, АФК і Ca^{2+} задіяні й у процесах посилення мелатоніном утворення бічних коренів рослин [61]. Припускають, що кальцій може діяти вище від АФК, проте пероксид водню здатний активувати кальцієві канали. Отже, може підтримуватися «петля» посилення сигналу. Згідно із запропонованою авторами моделлю, мелатонін, зв'язуючись з мембранним рецептором, сприяє вивільненню α -субодиниці G-білка, яка взаємодіє з сайтами кальцієвих каналів. Після цього надходження кальцію в цитозоль активує НАДФН-оксидазу й утворення пероксиду водню. Отже, сигнальний каскад, задіяний у регуляції утворення бічних коренів, складається з тих же компонентів, що й сигнальний ланцюг, який зумовлює закривання продихів (див. вище).

Крім кальцію та АФК у реалізації ефектів мелатоніну напевно бере участь і моноксид азоту (NO), який вважають функціонально зв'язаним із цими посередниками [62, 63]. Так, встановлено, що розвиток стійкості *Catharanthus roseus* до токсичної дії кадмію під впливом мелатоніну не виявлявся за наявності скавенджера NO 4-carboxyphenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide (сРТІО) [64].

За обробки мелатоніном рослин ріпаку, яка спричинювала зростання їхньої солестійкості, в клітинах підвищувався вміст NO. При цьому скавенджер оксиду азоту РТІО (phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) усував стрес-протекторний ефект мелатоніну [40]. Крім того, показано, що мутанти, дефектні за генами нітратредуктази і нездатні синтезувати достатню кількість NO, мали підвищену чутливість до сольового стресу і мелатонін не впливав на їхню солестійкість. Автори вважають, що S-нітрозилювання цільових білків є обов'язковою складовою сигнального шляху, що запускається мелатоніном і приводить до підвищення солестійкості.

Сигнальні каскади, які активуються під впливом мелатоніну, ймовірно, включають в себе й інші сигнальні молекули газотрансмітерів, зокрема сірководню. Так, встановлено, що спричинюване мелатоніном підвищення теплостійкості проростків пшениці супроводжувалося збільшенням вмісту ендogenous сірководню. Водночас

обробка скавенджером H_2S гіпотаурином усувала розвиток теплостійкості проростків за дії на них мелатоніну [30].

Підсумки. Незважаючи на досить коротку історію дослідження функцій мелатоніну в рослин (перша праця щодо наявності мелатоніну в рослин опублікована у 1995 р. [4]), на сьогодні накопичено досить широку феноменологію протекторної дії екзогенного й ендogenous мелатоніну за впливу на рослини стресорів різної природи. В цілому з'ясовано шляхи синтезу мелатоніну в рослин, хоча деякі ланки цих процесів відомі не повністю. Малодослідженими залишаються метаболізм мелатоніну, фізіологічна активність і значення продуктів його перетворень у рослин.

Існування специфічних рецепторів мелатоніну в рослинних клітинах не можна вважати доведеним, хоча ймовірно, що певні сигнальні каскади ініціюються за участю α -субодиниці G-білка та рецептороподібних кіназ (RLK).

У реалізації стрес-протекторних ефектів мелатоніну задіяні компоненти класичної сигнальної системи, що забезпечує розвиток адаптивних реакцій рослин: іони кальцію, АФК і NO (рис. 2). Мелатонін зв'язується з ймовірними рецепторами, роль яких можуть виконувати рецептороподібні кінази (RLK) та білок Cand2. Зв'язування мелатоніну з RLK активує процеси фосфорилування цільових білків, у тому числі транскрипційних факторів. Взаємодія мелатоніну з Cand2 приводить до відокремлення α -субодиниці G-білка, яка відкриває кальцієві канали. Надходження кальцію в цитозоль активує НАДФН-оксидазу і відповідно генерування АФК. АФК також можуть сприяти надходженню кальцію в цитозоль. Крім того, мелатонін

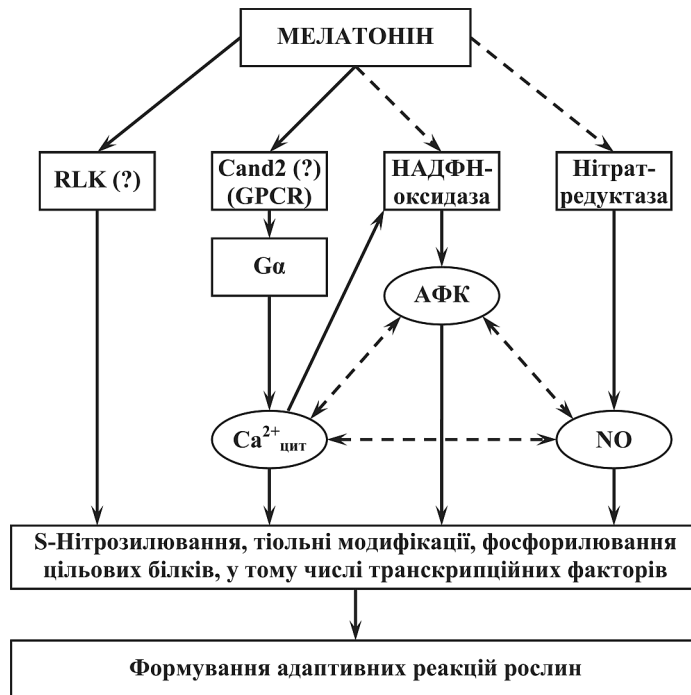


Рис. 2. Гіпотетичні шляхи активації мелатоніном сигнальної мережі рослинних клітин

здатний впливати на експресію генів нітратредуктази, внаслідок чого збільшується вміст NO. Оксид азоту здатний модулювати кальцеві та АФК-сигнали. Складовими дії мелатоніну можуть бути пострасляційні модифікації білків, у тому числі транскрипційних факторів (S-нітрозилювання, тіольні модифікації, фосфорилювання різними кіназами), а також інші регуляторні процеси. В результаті змінюється експресія генів і формуються адаптивні реакції.

Послідовність розміщення Ca^{2+} , АФК і NO, особливості їх функціональної взаємодії досі залишаються переважно нез'ясованими. Так само відкритим є питання щодо інтеграції різних фізіологічних механізмів дії мелатоніну: його прямої антиоксидантної і мембранопротекторної дії, здатності вступати у взаємодію з певними макромолекулами і залучення до функціонування сигнальної системи. Окремим питанням, яке нині активно досліджують, є функціональна взаємодія мелатоніну з «класичними» фітогормонами. Глибше розуміння місця мелатоніну в ансамблі фізіологічно активних молекул рослин напевно зробить його ще одним інструментом екзогенної регуляції функцій рослин, насамперед їхніх адаптивних реакцій на дію стресорів різної природи.

REFERENCES

1. Akula, R. & Mukherjee, S. (2020). New insights on neurotransmitters signaling mechanisms in plants. *Plant Signal. Behav.*, 15, No. 6, p. 1737450. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1737450>
2. Fan, J., Xie, Y., Zhang, Z. & Chen, L. (2018). Melatonin: a multifunctional factor in plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 19, pp. 1528. <https://doi.org/10.3390/ijms19051528>
3. Arnao, M.B. & Hernández-Ruiz, J. (2019). Melatonin: a new plant hormone and/or a plant master regulator? *Trends. Plant Sci.*, 24, No. 1, pp. 38-48. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.010>
4. Dubbels, R., Reiter, R.J., Klenke, E., Goebel, A., Schnakenberg, E., Ehlers, C., Schiwara, H.W. & Schloot, W. (1995). Melatonin in edible plants identified by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography-mass spectrometry. *J. Pineal Res.*, 18, pp. 28-31. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079x.1995.tb00136.x>
5. Sun, Q., Zhang, N., Wang, J., Zhang, H., Li, D., Shi, J., Li, R., Weeda, S., Zhao, B., Ren, S. & Guo, Y.D. (2015). Melatonin promotes ripening and improves quality of tomato fruit during postharvest life. *J. Exp. Bot.*, 66, No. 3, pp. 657-668. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru332>
6. Yu, Y., Lv, Y., Shi, Y., Li, T., Chen, Y., Zhao, D. & Zhao, Z. (2018). The role of phyto-melatonin and related metabolites in response to stress. *Molecules*, 23, No. 8, p. 1887. <https://doi.org/10.3390/molecules23081887>
7. Arnao, M.B. & Hernández-Ruiz, J. (2015). Functions of melatonin in plants: a review. *J. Pineal Res.*, 59, pp. 133-150. <https://doi.org/10.1111/jpi.12253>
8. Altaf, M.A., Shahid, R., Ren, M.X., Mora-Poblete, F., Arnao, M.B., Naz, S., Anwar, M., Altaf, M.M., Shahid, S., Shakoor, A., Sohail, H., Ahmar, S., Kamran, M. & Chen, J.T. (2021). Phytomelatonin: an overview of the importance and mediating functions of melatonin against environmental stresses. *Physiol. Plant.*, 172, No. 2, pp. 820-846. <https://doi.org/10.1111/ppl.13262>
9. Cui, G., Zhao, X., Liu, S., Sun, F., Zhang, C. & Xi, Y. (2017). Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 118, pp. 138-149. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.06.014>
10. Ahammed, G.J., Xu, W., Liu, A. & Chen, S. (2019). Endogenous melatonin deficiency aggravates high temperature-induced oxidative stress in *Solanum lycopersicum* L. *Environ. Exp. Bot.*, 161, pp. 303-311. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.06.006>

11. Jahan, M.S., Shu, S., Wang, Y., Chen, Z., He, M., Tao, M., Sun, J. & Guo, S. (2019). Melatonin alleviates heat-induced damage of tomato seedlings by balancing redox homeostasis and modulating polyamine and nitric oxide biosynthesis. *BMC Plant Biol.*, 19, No. 1, p. 414. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1992-7>
12. Back, K. (2021). Melatonin metabolism, signaling and possible roles in plants. *Plant J.*, 105, pp. 376-391. <https://doi.org/10.1111/tpj.14915>
13. Hong, Y., Zhang, Y., Sinumporn, S., Yu, N., Zhan, X., Shen, X., Chen, D., Yu, P., Wu, W., Liu, Q., Cao, Z., Zhao, C., Cheng, S. & Cao, L. (2018). Premature leaf senescence 3, encoding a methyltransferase, is required for melatonin biosynthesis in rice. *Plant J.*, 95, pp. 877-891. <https://doi.org/10.1111/tpj.13995>
14. Ye, T., Yin, X., Yu, L., Zheng, S.J., Cai, W.J., Wu, Y. & Feng, Y.Q. (2018). Metabolic analysis of the melatonin biosynthesis pathway using chemical labeling coupled with liquid chromatography-mass spectrometry. *J. Pineal Res.*, 66, p. e12531. <https://doi.org/10.1111/jpi.12531>
15. Schmid, J. & Amrhein, N. (1995). Molecular organization of the shikimate pathway in higher plants. *Phytochemistry*, 39, No. 4, pp. 737-749. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(94\)00962-S](https://doi.org/10.1016/0031-9422(94)00962-S)
16. Posmyk, M.M. & Janas, K.M. (2009). Melatonin in plants. *Acta Physiol. Plant.*, 31, p. 1. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0213-z>
17. Zuo, B., Zheng, X., He, P., Wang, L., Lei, Q., Feng, C., Zhou, J., Li, Q., Han, Z. & Kong, J. (2014). Overexpression of MzASMT improves melatonin production and enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* plants. *J. Pineal Res.*, 57, pp. 408-417. <https://doi.org/10.1111/jpi.12180>
18. Choi, G.H., Lee, H.Y. & Back, K. (2017). Chloroplast overexpression of rice caffeic acid O-methyltransferase increases melatonin production in chloroplasts via the 5-methoxytryptamine pathway in transgenic rice plants. *J. Pineal Res.*, 63, p. e12412. <https://doi.org/10.1111/jpi.12412>
19. Arnao, M.B. & Hernández-Ruiz, J. (2013). Growth conditions determine different melatonin levels in *Lupinus albus* L. *J. Pineal Res.*, 55, pp. 149-155. <https://doi.org/10.1111/jpi.12055>
20. Byeon, Y., Lee, H.Y., Hwang, O.J., Lee, H.J., Lee, K. & Back, K. (2015). Coordinated regulation of melatonin synthesis and degradation genes in rice leaves in response to cadmium treatment. *J. Pineal Res.*, 58, No. 4, pp. 470-478. <https://doi.org/10.1111/jpi.12232>
21. Afreen, F., Zobayed, S.M.A. & Kozai, T. (2006). Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *J. Pineal Res.*, 41, pp. 108-115. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2006.00337.x>
22. Byeon, Y. & Back, K. (2014). Melatonin synthesis in rice seedlings in vivo is enhanced at high temperatures and under dark conditions due to increased serotonin N-acetyltransferase and N-acetylserotonin methyltransferase activities. *J. Pineal Res.*, 56, p. 189-195. <https://doi.org/10.1111/jpi.12111>
23. Buttar, Z.A., Wu, S.N., Arnao, M.B., Wang, C., Ullah, I. & Wang, C. (2020). Melatonin suppressed the heat stress-induced damage in wheat seedlings by modulating the antioxidant machinery. *Plants (Basel)*, 9, No. 7, p. 809. <https://doi.org/10.3390/plants9070809>
24. Shi, H., Tan, D.X., Reiter, R.J., Ye, T., Yang, F. & Chan, Z. (2015). Melatonin induces class A1 heat-shock factors (HSFA1s) and their possible involvement of thermotolerance in *Arabidopsis*. *J. Pineal Res.*, 58, No. 3, pp. 335-342. <https://doi.org/10.1111/jpi.12219>
25. Xu, W., Cai, S.Y., Zhang, Y., Wang, Y., Ahammed, G.J., Xia, X.J., Shi K., Zhou, Y.H., Yu, J.Q., Reiter, R.J. & Zhou, J. (2016). Melatonin enhances thermotolerance by promoting cellular protein protection in tomato plants. *J. Pineal Res.*, 61, No. 4, pp. 457-469. <https://doi.org/10.1111/jpi.12359>
26. Li, C., Tan, D.X., Liang, D., Chang, C., Jia, D. & Ma, F. (2015). Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress. *J. Exp. Bot.*, 66, No. 3, pp. 669-680. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru476>
27. Chang, J., Guo, Y., Li, J., Su, Z., Wang, C., Zhang, R., Wei, C., Ma, J., Zhang, X. & Li, H. (2021). Positive interaction between H₂O₂ and Ca²⁺ mediates melatonin-induced

- CBF pathway and cold tolerance in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). *Antioxidants*, 10, p. 1457. <https://doi.org/10.3390/antiox10091457>
28. Sun, L., Li, X., Wang, Z., Sun, Z., Zhu, X., Liu, S., Song, F., Liu, F. & Wang, Y. (2018). Cold priming induced tolerance to subsequent low temperature stress is enhanced by melatonin application during recovery in wheat. *Molecules*, 23, No. 5, p. 1091. <https://doi.org/10.3390/molecules23051091>
 29. Zhang, H., Liu, L., Wang, Z., Feng, G., Gao, Q. & Li, X. (2021). Induction of low temperature tolerance in wheat by pre-soaking and parental treatment with melatonin. *Molecules*, 26, p. 1192. <https://doi.org/10.3390/molecules26041192>
 30. Iqbal, N., Fatma, M., Gautam, H., Umar, S., Sofo, A., Dippolito, I. & Khan, N.A. (2021). The crosstalk of melatonin and hydrogen sulfide determines photosynthetic performance by regulation of carbohydrate metabolism in wheat under heat stress. *Plants*, 10, p. 1778. <https://doi.org/10.3390/plants10091778>
 31. Alam, M.N., Zhang, L., Yang, L., Islam, M.R., Liu, Y., Luo, H., Yang, P., Wang, Q. & Chan, Z. (2018). Transcriptomic profiling of tall fescue in response to heat stress and improved thermotolerance by melatonin and 24-epibrassinolide. *BMC Genomics*, 19, No. 1, p. 224. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4588-y>
 32. Nawaz, K., Chaudhary, R., Sarwar, A., Ahmad, B., Gul, A., Hano, C., Abbasi, B.H. & Anjum, S. (2021). Melatonin as master regulator in plant growth, development and stress alleviator for sustainable agricultural production: current status and future perspectives. *Sustainability*, 13, p. 294. <https://doi.org/10.3390/su13010294>
 33. Jahan, M.S., Shu, S., Wang, Y., Hasan, M.M., El-Yazied, A.A., Alabdallah, N.M., Hajjar, D., Altaf, M.A., Sun, J. & Guo, S. (2021). Melatonin pretreatment confers heat tolerance and repression of heat-induced senescence in tomato through the modulation of ABA and GA-mediated pathways. *Front. Plant Sci.*, 12, p. 650955. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.650955>
 34. Zhang, J., Shi, Y., Zhang, X., Du, H., Xu, B. & Huang, B. (2017). Melatonin suppression of heat-induced leaf senescence involves changes in abscisic acid and cytokinin biosynthesis and signaling pathways in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Environ. Exp. Bot.*, 138, pp. 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.02.012>
 35. Cui, G., Sun, F., Gao, X., Xie, K., Zhang, C., Liu, S. & Xi, Y. (2018). Proteomic analysis of melatonin-mediated osmotic tolerance by improving energy metabolism and autophagy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 248, No. 1, pp. 69-87. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2881-2>
 36. Li, D., Batchelor, W.D., Zhang, D., Miao, H., Li, H., Song, S. & Li, R. (2020). Analysis of melatonin regulation of germination and antioxidant metabolism in different wheat cultivars under polyethylene glycol stress. *PLoS One*, 15, No. 8, p. e0237536. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237536>
 37. Haydari, M., Maresca, V., Rigano, D., Taleei, A., Shahnejat-Bushehri, A.A., Hadian, J., Sorbo, S., Guida, M., Manna, C., Piscopo, M., Notariale, R., De Ruberto, F., Fusaro, L. & Basile, A. (2019). Salicylic acid and melatonin alleviate the effects of heat stress on essential oil composition and antioxidant enzyme activity in *Mentha × piperita* and *Mentha arvensis* L. *Antioxidants (Basel)*, 8, No. 11, p. 547. <https://doi.org/10.3390/antiox8110547>
 38. Li, D., Zhang, D., Wang, H., Li, Y. & Li, R. (2017). Physiological response of plants to polyethylene glycol (PEG-6000) by exogenous melatonin application in wheat. *Zemdirbyste-Agriculture*, 104, No. 3, pp. 219-228. <https://doi.org/10.13080/z-a.2017.104.028>
 39. Martinez, V., Nieves-Cordones, M., Lopez-Delacalle, M., Rodenas, R., Mestre, T.C., Garcia-Sanchez, F., Rubio, F., Nortes, P.A., Mittler, R. & Rivero, R.M. (2018). Tolerance to stress combination in tomato plants: new insights in the protective role of melatonin. *Molecules*, 23, No. 3, p. 535. <https://doi.org/10.3390/molecules23030535>
 40. Zhao, G., Zhao, Y., Yu, X., Kiprotich, F., Han, H., Guan, R., Wang, R. & Shen, W. (2018). Nitric oxide is required for melatonin-enhanced tolerance against salinity stress in rapeseed (*Brassica napus* L.) seedlings. *Int. J. Mol. Sci.*, 19, No. 7, p. 1912. <https://doi.org/10.3390/ijms19071912>
 41. Talaat, N.B. (2021). Polyamine and nitrogen metabolism regulation by melatonin and salicylic acid combined treatment as a repressor for salt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Antioxidants*, 10, p. 1457. <https://doi.org/10.3390/antiox10091457>

- tivum L.) plants. *Plant Growth Regul.*, 95, pp. 315-329. <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00740-6>
42. Zafar, S., Hasnain, Z., Anwar, S., Perveen, S., Iqbal, N., Noman, A. & Ali, M. (2019). Influence of melatonin on antioxidant defense system and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under saline condition. *Pak. J. Bot.*, 51, No. 6, pp. 1987-1994. [https://doi.org/10.30848/PJB2019-6\(5\)](https://doi.org/10.30848/PJB2019-6(5))
 43. Zhang, Z., Liu, L., Li, H., Zhang, S., Fu, X., Zhai, X., Yang, N., Shen, J., Li, R. & Li, D. (2022). Exogenous melatonin promotes the salt tolerance by removing active oxygen and maintaining ion balance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.*, 12, p. 787062. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.787062>
 44. Liu, J., Shabala, S., Zhang, J., Ma, G., Chen, D., Shabala, L., Zeng, F., Chen, Z.H., Zhou, M., Venkataraman, G. & Zhao, Q. (2020). Melatonin improves rice salinity stress tolerance by NADPH oxidase-dependent control of the plasma membrane K⁺ transporters and K⁺ homeostasis. *Plant Cell Environ.*, 43, No. 11, pp. 2591-2605. <https://doi.org/10.1111/pce.13759>
 45. Zhang, N., Zhang, H.J., Zhao, B., Sun, Q.Q., Cao, Y.Y., Li, R., Wu, X.X., Weeda, S., Li, L., Ren, S., Reiter, R.J. & Guo, Y.D. (2014). The RNA-seq approach to discriminate gene expression profiles in response to melatonin on cucumber lateral root formation. *J. Pineal Res.*, 56, No. 1, pp. 39-50. <https://doi.org/10.1111/jpi.12095>
 46. Zhang, H.J., Zhang, N., Yang, R.C., Wang, L., Sun, Q.Q., Li, D.B., Cao, Y.Y., Weeda, S., Zhao, B., Ren, S. & Guo, Y.D. (2014). Melatonin promotes seed germination under high salinity by regulating antioxidant systems, ABA and GA4 interaction in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *J. Pineal Res.*, 57, No. 3, pp. 269-279. <https://doi.org/10.1111/jpi.12167>
 47. Tan, D.X., Manchester, L.C. & Helton, P. (2007). Phytoremediative capacity of plants enriched with melatonin. *Plant Signal. Behav.*, 2, pp. 514-516. <https://doi.org/10.4161/psb.2.6.4639>
 48. Posmyk, M.M., Kuran, H. & Marciniak, K. (2008). Pre sowing seed treatment with melatonin protects red cabbage seedlings against toxic copper ion concentrations. *J. Pineal Res.*, 45, pp. 24-31. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2007.00552.x>
 49. Nazarian, M. & Ghanati, F. (2020). The role of melatonin in reinforcement of antioxidant system of rice plant (*Oryza sativa* L.) under arsenite toxicity? *Plant Physiol. Rep.*, 25, pp. 395-404. <https://doi.org/10.1007/s40502-020-00523-7>
 50. Hasan, M., Ahammed, G.J., Yin, L., Shi, K., Xia, X., Zhou, Y., Yu, J. & Zhou, J. (2015). Melatonin mitigates cadmium phytotoxicity through modulation of phytochelatin biosynthesis, vacuolar sequestration, and antioxidant potential in *Solanum lycopersicum* L. *Front. Plant Sci.*, 6, p. 601. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00601>
 51. Siddiqui, M.H., Mukherjee, S., Kumar, R., Alansi, S., Shah, A.A., Kalaji, H.M., Javed, T. & Raza, A. (2022). Potassium and melatonin regulated—fructose-1, 6-bisphosphatase (FBPase) and sedoheptulose-1,7-bisphosphatase (SBPase) activity improve photosynthetic efficiency, carbon assimilation and modulate glyoxylase system and tolerance to cadmium stress in tomato seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 171, pp. 49-65. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.12.018>
 52. Lei, K., Sun, S., Zhong, K., Li, S., Hu, H., Sun, C., Zheng, Q., Tian, Z., Dai, T. & Sun, J. (2021). Seed soaking with melatonin promotes seed germination under chromium stress via enhancing reserve mobilization and antioxidant metabolism in wheat. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 220, p. 112241. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112241>
 53. Wei, J., Li, D.X., Zhang, J.R., Shan, C., Rengel, Z., Song, Z.B. & Chen, Q. (2018). Phytomelatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *J. Pineal Res.*, 65, No. 2, p. e12500. <https://doi.org/10.1111/jpi.12500>
 54. Lee, H.Y. & Back, K. (2020). The phytomelatonin receptor (PMRT1) *Arabidopsis* Cand2 is not a bona fide G protein-coupled melatonin receptor. *Melatonin Res.*, 3, pp. 177-186. <https://doi.org/10.32794/mr11250055>
 55. Lee, H.Y. & Back, K. (2016). Mitogen-activated protein kinase pathways are required for melatonin-mediated defense responses in plants. *J. Pineal Res.*, 60, No. 3, pp. 327-335. <https://doi.org/10.1111/jpi.12314>

56. Lee, H.Y. & Back, K. (2017). Melatonin is required for H₂O₂-and NO-mediated defense signaling through MAPKKK3 and OX11 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Pineal Res.*, 62, No. 2, p. e12379. <https://doi.org/10.1111/jpi.12379>
57. Kang, K., Kong, K., Park, S., Natsagdorj, U., Kim, Y.S. & Back, K. (2011). Molecular cloning of a plant N-acetylserotonin methyltransferase and its expression characteristics in rice. *J. Pineal Res.*, 50, No. 3, pp. 304-309. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2010.00841.x>
58. Tan, D.-X., Manchester, L., Esteban-Zubero, E., Zhou, Z. & Reiter, R. (2015). Melatonin as a potent and inducible endogenous antioxidant: Synthesis and metabolism. *Molecules*, 20, No. 10, pp. 18886-18906. <https://doi.org/10.3390/molecules201018886>
59. Gong, B., Yan, Y., Wen, D. & Shi, Q. (2017). Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidase: a novel downstream signaling pathway in melatonin-induced stress tolerance in *Solanum lycopersicum*. *Physiol. Plant.*, 160, No. 4, pp. 396-409. <https://doi.org/10.1111/ppl.12581>
60. Taraban, D.A., Karpets, Yu.V., Yastreb, T.O., Dyachenko, A.I. & Kolupaev, Yu.E. (2022). Ca²⁺- and ROS-dependent induction of heat resistance of wheat seedlings by exogenous melatonin. *Rep. Natl. Acad. Sci. Ukr.*, 4, pp. 98-105. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2022.04.098>
61. Bian, L., Wang, Y., Bai, H., Li, H., Zhang, C., Chen, J. & Xu, W. (2021). Melatonin-ROS signal module regulates plant lateral root development. *Plant Signal. Behav.*, 16, No. 5, p. 1901447. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1901447>
62. Kolupaev, Yu.E., Karpets, Yu.V. & Dmitriev, A.P. (2015). Signal mediators in plants in response to abiotic stress: Calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.*, 49, No. 5, pp. 338-348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
63. Yemets, A.I., Karpets, Yu.V., Kolupaev, Yu.E. & Blume, Ya.B. (2019). Emerging technologies for enhancing ROS/RNS homeostasis. In Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V., Nahar, K. & Fujita, M. (Eds.) *Reactive oxygen, nitrogen and sulfur species in plants: production, metabolism, signaling and defense mechanisms*, Vol. 2 (pp. 873-922), John Wiley & Sons Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119468677.ch39>
64. Nabaei, M. & Amooaghaie, R. (2019). Nitric oxide is involved in the regulation of melatonin-induced antioxidant responses in *Catharanthus roseus* roots under cadmium stress. *Botany*, 97, p. 12. <https://doi.org/10.1139/cjb-2019-0107>

Received 22.09.2022

MELATONIN IN PLANTS: PARTICIPATION IN SIGNALING AND ADAPTATION TO ABIOTIC FACTORS

Yu.E. Kolupaev¹, D.A. Taraban², Yu.V. Karpets², V.G. Panchenko³

¹Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine
142 Heroiv Kharkova Ave., Kharkiv, 61060, Ukraine

²State Biotechnological University
44 Alchevskiyh St., Kharkiv, 61002, Ukraine

³Karazin Kharkiv National University
4, Maidan Svobody, Kharkiv, 61002, Ukraine
e-mail: plant_biology@ukr.net

In the world, the data on the synthesis and physiological functions of plant neurotransmitters, characteristic for animal organisms, are being intensively accumulated. One of them is melatonin, which in recent years has been considered as a multifunctional bioregulator of plant organisms. The first national review on the phytophysiology of melatonin summarizes information about the ways of synthesis and metabolism of melatonin in plants. The phenomenology of changes in the endogenous content of melatonin in plant organs of various species under the influence of stress factors (extreme temperatures, drought, salinity, etc.) is considered. Data on the effect of exogenous melatonin on the resistance of plants to hypo- and hyperthermia, dehydration, salt stress, and the effects of heavy metals are presented. It is noted that the stress-protective effects of melatonin can be due to its direct antioxidant

and membrane-protective effect, influence on gene expression and activity of antioxidant enzymes, synthesis of stress proteins and low molecular weight protective compounds, in particular, polyamines and proline. The molecular mechanisms of action of melatonin are considered. The role of receptor-like kinases (RLK) and the protein Cand2 (GPCR) as possible melatonin receptors is discussed. Experimental data on the influence of melatonin on the calcium homeostasis of plant cells and the synthesis of reactive oxygen species in them are analyzed. The role of nitric oxide (NO) in the implementation of the stress-protective effects of melatonin is considered. It is noted that the key components of melatonin action can be post-translational modifications of proteins, including transcription factors, in particular, S-nitrosylation, thiol modifications, phosphorylation by various kinases. Such modifications lead to changes in the expression of genes involved in the formation of adaptive responses of plants. It is emphasized that the functional connections between the components of the signaling network involved in the realization of the physiological effects of melatonin remain poorly studied.

Key words: melatonin, stress-protective reactions of plants, cell signaling, antioxidants, reactive oxygen species, nitric oxide, calcium.