

نقش تنظیمی و محافظتی ملاتونین گیاهی

مانی جباری^{۱*} و میترا جباری^۲

^۱ ایران، بیرجند، دانشگاه بیرجند، دانشکده کشاورزی، گروه علوم و مهندسی باغبانی

^۲ ایران، گرگان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، دانشکده تولید گیاهی، گروه علوم و مهندسی باغبانی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۴/۳۰ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۵/۳۱

چکیده

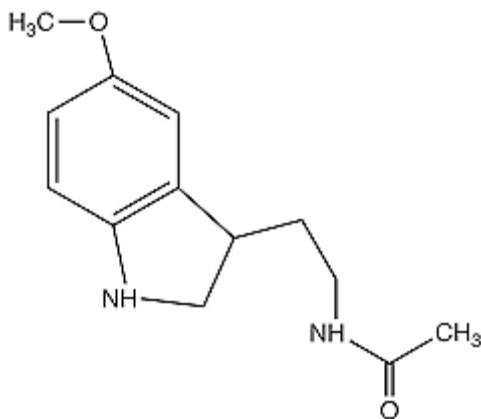
ملاتونین (N-استیل-۵-متوکسی تریپتامین) به عنوان یک تنظیم کننده رشد گیاه، ترکیبی طبیعی است که در انواع زیادی از گونه‌های گیاهی در ریشه، برگ، میوه و دانه شناسایی شده است و دارای خواص آنتی‌اکسیدانی قوی و طبیعی است. ملاتونین به عنوان یک محرک زیستی موجب افزایش تحمل به تنش‌های محیطی و همچنین بهبود رشد و توسعه گیاه می‌گردد. در فرایندهایی مانند جوانه‌زنی، نمو و توسعه ریشه و اندام هوایی، القای رشد، افزایش سطح برگ، به تعویق انداختن پیری برگ و در نتیجه افزایش محتوی کلروفیل و کارتنوئیدها، فتوسنتز و کربوکسیلاسیون و در نهایت افزایش کمیت و کیفیت محصولات نقش دارد. به عنوان یک جاذب برای رادیکال‌های آزاد عمل می‌کند و می‌تواند بطور مستقیم گونه‌های فعال اکسیژن را در فضای سلولی از بین ببرد و موجب کاهش تنش اکسیداتیو در گیاهان شود. در گیاهان، ملاتونین در قسمت‌های مختلفی از جمله ریشه، هیپوکوتیل، برگ، ساقه، گل، میوه و بذر وجود دارد و گیاهان دارای مسیرهای مختلف سنتز ملاتونین هستند.

کلیدواژگان: تنش، سیتوکروم، فتوسنتز، هورمون گیاهی

* نویسنده مسئول، پست الکترونیکی: mani.jabbari.mp@gmail.com

مقدمه

تغییرات چرخه‌ای در مقدار ملاتونین درون زا در گیاهان تحت شرایط فیزیولوژیکی مختلف تعیین کردند.



شکل ۱- ساختار شیمیایی ملاتونین

با توسعه فناوری جداسازی و شناسایی، شواهد متعددی نشان می‌دهد که گیاهان دارای مسیرهای مختلف سنتز ملاتونین هستند. کاربرد جامع زیست‌شناسی مولکولی، ژنومیک و زیست‌شناسی محاسباتی همچنین امکان درک جامع از عملکردهای فیزیولوژیکی ملاتونین گیاهی را فراهم کرده است. علیرغم این واقعیت که چندین بررسی ملاتونین گیاهی منتشر شده است، داده‌ها هنوز محدود و

در سال ۱۹۱۷، ماده‌ای از غده صنوبری گاو (یک غده درون ریز کوچک در اپیتالاموس مهره‌داران) استخراج شد که می‌توانست برای محو شدن و سفید شدن ملانین در پوست قورباغه‌ها استفاده شود (۱). چند دهه بعد، لرنر موفق به شناسایی ساختار شیمیایی این ماده شد و نام آن را ملاتونین گذاشت. ملاتونین، معروف به 5-acetyl-N-methoxytryptamine، یک ترکیب ایندول با فرمول مولکولی $C_{13}H_{16}N_2O_2$ و وزن مولکولی ۲۳۲/۲۷ گرم بر مول است. این ماده دارای خاصیت آمفی‌دوستی است و یک ترکیب بسیار چربی‌دوست و تا حدی آب‌دوست است.

اگرچه مدت‌ها تصور می‌شد ملاتونین با مهره‌داران مرتبط است، اما از دهه ۱۹۹۰، در بی‌مهرگان، گیاهان عالی، باکتری‌ها و قارچ‌ها نیز شناسایی شده است (۲) که نشان می‌دهد ملاتونین دسته‌ای از مولکول‌های کوچک حفاظت‌شده است که در همه موجودات در حیوانات، گیاهان و میکروارگانیسم‌ها وجود دارد (۳). در حال حاضر، دانشمندان ملاتونین را در اکثر گیاهان روز کوتاه پیدا کرده‌اند (۴). دانشمندان عملکرد ملاتونین را با شناسایی

نامشخص هستند و نقش ملاتونین در گیاهان نیاز به توضیح بیشتر دارد.

مسیرهای بیوسنتزی ملاتونین

بیوسنتز ملاتونین اساساً به دو مرحله تقسیم می‌شود، یعنی تریپتوفان به سروتونین و سروتونین به ملاتونین. کل فرآیند به طور عمده شامل شش آنزیم، یعنی تریپتوفان هیدروکسیلاز (TPH)، تریپتوفان دکربوکسیلاز (TDC)، تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز (T5H)، سروتونین N استیل ترانسفراز (SNAT)، N-استیل سروتونین متیل ترانسفراز (ASMT) و کافئیک اسید O متیل ترانسفراز (COMT) است. همه این آنزیم‌ها، به جز تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز، با موفقیت در گیاهان شبیه‌سازی شده‌اند، که در آن‌ها سروتونین N استیل ترانسفراز با نام آرالکیلامین N استیل ترانسفراز (AANAT) و N استیل سروتونین متیل ترانسفراز به هیدروکسی‌اندول O متیل ترانسفراز (HIOMT) نامیده می‌شود. دانشمندان قبلاً فکر می‌کردند که مسیرهای سنتز ملاتونین در حیوانات و گیاهان یکسان است (۲). اما در مطالعات بعدی به تدریج مشخص شد که گیاهان مسیرهای بیوسنتزی متفاوتی نسبت به حیوانات دارند. از سال ۲۰۱۰، تمرکز تدریجی بر شناسایی ترشحات مربوطه صورت گرفته است. این محبوبیت تقریباً ۵ سال به طول انجامید و کشف یک مسیر جایگزین از سروتونین به ملاتونین (سروتونین-۵-متوکسی تریپتامین-ملاتونین) به یکی از نقاط عطف تحقیقات در این مرحله تبدیل شد. از سال ۲۰۱۷، دانشمندان تحقیقات عمیقی بر روی جزئیات انجام داده‌اند و تلاش کرده‌اند نشان دهند که میتوکندری‌ها می‌توانند ملاتونین درون‌زا ترشح کنند و مهارکننده‌های سنتز مربوطه را شناسایی کنند (۵).

تریپتوفان هیدروکسیلاز آنزیمی است که تریپتوفان را هیدروکسیله می‌کند. در سال ۲۰۰۰، ۵-هیدروکسی تریپتوفان، پیش‌ساز سنتز سروتونین، در مخمر یافت شد، که از آن به این نتیجه رسیدند که تریپتوفان هیدروکسیلاز در سنتز ۵-هیدروکسی تریپتوفان نقش دارد (۶). متأسفانه، هنوز با موفقیت در گیاهان شبیه‌سازی نشده است.

تریپتوفان دکربوکسیلاز متعلق به خانواده دکربوکسیلاز اسید ال آمینه آروماتیک است. این ژن برای اولین بار از پریونیک کلون شد (۷). مطالعات نشان داده‌اند که این ژن می‌تواند از تریپتوفان و ۵-هیدروکسی تریپتوفان به عنوان سوبسترا برای تولید تریپتامین و سروتونین استفاده کند. محققان بیان کردند که بیان ژن *PaTDC* را در گیلاس^۹ از طریق یک واکنش زنجیره ای پلیمرز (RT-PCR) شناسایی کرد و دریافت که بیان ژن به طور متناسب با تولید ملاتونین درون ژا در گیلاس مرتبط است. این یافته ثابت کرد که ژن تریپتوفان دکربوکسیلاز در سنتز ملاتونین درون‌زا گیاه نقش دارد و باعث ایجاد آنزیم محدود کننده سرعت در سنتز ملاتونین می‌شود (۸). علاوه بر این، تریپتوفان دکربوکسیلازها، ممکن است حاوی یک خانواده ژن کوچک باشند که اعضای مختلف تحت شرایط مختلف فعالیت‌های متفاوتی از خود نشان می‌دهند. محققین دریافتند که غلظت ملاتونین در دانه‌های برنج که *TDC3* را بیش از حد بیان می‌کنند، یعنی ۳۱ برابر بیشتر از دانه‌های نوع وحشی برنج است (۹). در مقابل، میزان ملاتونین نهال‌های تراریخته تنها دو برابر نوع وحشی بود. محققین گزارش دادند که مکانیسم پیری گیاهان بیان *TDC1* و تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز افزایش می‌یابد (۱۰). مهار تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز ممکن است به طور غیرمستقیم بیان *TDC1* را تقویت کند (۱۱).

تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز یک آنزیم سیتوکروم P450 است. محققان نقش و مسیر سنتز سروتونین را مطالعه کرده‌اند و مشخص شد که سروتونین کاتالیزور تریپتامین است (۱۲). در یک مطالعه قبلی بطور موفقیت آمیزی تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز را در برنج شبیه سازی و مشخص کرد (۱۳). علاوه بر این، محققین حدس زدند که مسیر تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز، می‌تواند ملاتونین را از طریق ۵-هیدروکسی تریپتوفان سنتز کند (۱۴). لازم به ذکر است که بیان بیش از حد تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز، اغلب منجر به تولید بیش از حد سروتونین و ملاتونین نمی‌شود، شاید به این دلیل که کارایی کاتالیزوری تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز بسیار بالاتر از تریپتوفان دکربوکسیلاز است و در نتیجه سطح تریپتوفان در گیاهان در شرایط عادی پایین می‌آید.

¹ Tryptophan Hydroxylase
² Tryptophan Decarboxylase
³ Tryptamine 5-Hydroxylase
⁴ Serotonin N-Acetyltransferase
⁵ N-Acetylserotonin Methyltransferase
⁶ Caffeic Acid O-Methyltransferase
⁷ Aralkylamine N-Acetyltransferase
⁸ Hydroxyindole O-Methyltransferase

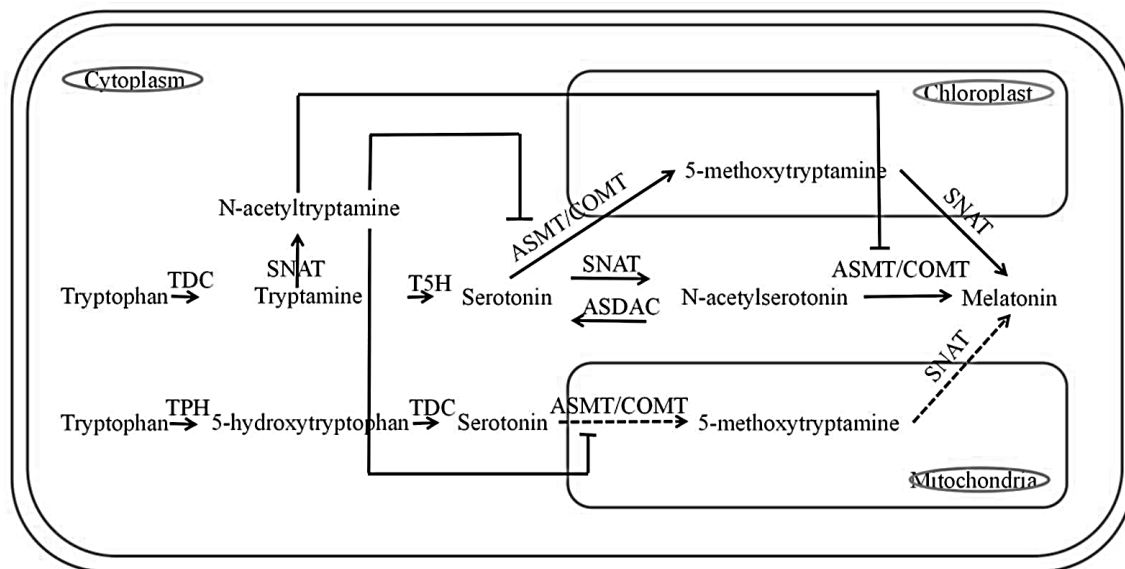
⁹ Sweet Cherries

درجه شباهت بین ASMT2 و ASMT3 تقریباً ۷۸٪ است و میزان ملاتونین سه لاین تراریخته مرتبط بیشتر از نوع وحشی است (۱۸). محققان در *Arabidopsis thaliana* مشخص شد که ژن *OMT3* که در *E. coli* خالص شده است، عملکرد و فعالیت‌های مشابهی با N-استیل سروتونین متیل ترانسفراز دارد. به همین دلیل، *OMT3* به عنوان یک آنزیم است و تمایل بیشتری به استفاده از سروتونین به عنوان سوبسترا برای تولید ۵-متوکسی تریپتامین در دمای پایین (۳۷°C) دارد (۱۹). سنتز آنزیم مربوطه نشان می‌دهد که بازده کاتالیزوری بیشتر از N-استیل سروتونین متیل ترانسفراز است (۲۰).

مطالعات نشان داده‌اند که گیاهان می‌توانند ملاتونین را به روش‌های مختلف در میتوکندری، کلروپلاست (۲۱) و سیتوپلاسم (۲۲) سنتز کنند (شکل ۲). سیتوپلاسم عمدتاً از مسیر (سروتونین-N-استیل سروتونین-ملاتونین) برای ترشح ملاتونین استفاده می‌کند. در کلروپلاست، ملاتونین عمدتاً از طریق یک مسیر جایگزین (سروتونین-۵-متوکسی تریپتامین-ملاتونین) ترشح می‌شود. اهلی سازی موفقیت آمیز سروتونین N-استیل ترانسفراز در میتوکندری سبب نشان می‌دهد که میتوکندری‌ها احتمالاً مسیر ترشچی مشابهی با کلروپلاست دارند. با این حال، تجزیه و تحلیل فیلوژنتیک مربوطه نشان داد که *MzSNAT5* جدا شده در سبب شبیه سروتونین N-استیل ترانسفراز حیوانی است. مهار بیان تریپتامین ۵-هیدروکسیلاز منجر به افزایش سطح ۵-هیدروکسی تریپتوفان و ملاتونین در گیاهان می‌شود (۱۱). می‌توان نتیجه گرفت که میتوکندری‌های گیاهی برای ترشح ملاتونین به مسیر ۵-هیدروکسی تریپتوفان-سروتونین-۵-متوکسی تریپتامین-ملاتونین) متکی هستند. تجمع بیوسنتز ملاتونین تحت تحریک رادیکال‌های آزاد اکسیژن (ROS) توسط تنش، از جمله سرما، خشکسالی، نمک، فلزات سنگین، پیری و عوامل بیماری‌زا تغییر می‌کند. از آنجایی که ویژگی یک آنزیم برای سوبستراهای مختلف متفاوت است، نتایج مطالعات بر روی سیتتیک آنزیم و سایر مطالعات مرتبط نشان داده‌اند که انتقال واسطه‌ها از سیتوپلاسم به اندامک‌ها محدود است (۲۳).

دانشمندان دریافته‌اند که فعالیت عملکردی پروتئین سروتونین N-استیل ترانسفراز ارتباط نزدیکی با سنتز N-acetylserotonin و ملاتونین دارد. سروتونین درون زا با استفاده از *Chlamydomonas CrAANAT* و *AANAT* انسانی با روش‌های تراریخته در گوجه‌فرنگی و برنج با موفقیت فعال شد و در نتیجه محتوای ملاتونین بالایی داشت. محققین با تجزیه و تحلیل محتوای نسبی متابولیت‌ها در فرآیند سنتز ملاتونین دریافته‌اند که تبدیل سروتونین به N-استیل سروتونین کمترین میزان را دارد و سروتونین N-استیل ترانسفراز یک عامل محدودکننده مهم در کل مسیر ملاتونین فرض می‌شود. اخیراً، بیشتر N-استیل سروتونین را می‌توان تحت اثر *N-acetylserotonin deacetylase (ASDAC)* به سروتونین کاهش داد (۱۵). سروتونین N-استیل ترانسفراز می‌تواند تبدیل تریپتوفان انباشته شده به N-acetyltryptamine را کاتالیز کند و در نتیجه ترشح ملاتونین را مهار کند (۱۴). با توجه به تفاوت‌های زیاد در همسانی آنزیم‌های سروتونین N-استیل ترانسفراز در حیوانات و گیاهان، مشخص شد که خانواده N-استیل ترانسفراز مربوط به GCN5 انتقال گروه‌های استیل از استیل کوآنزیم A به تعدادی از مولکول‌ها را کاتالیز می‌کند (۱۶)، محققین، ۳۱ ژن خانواده GNAT برنج را در *E. coli* بیان کرد، فعالیت سروتونین N-استیل ترانسفراز را مطالعه کرد و در نهایت سروتونین N-استیل ترانسفراز برنج را با موفقیت کلون کرد (۱۶). مطالعات مشابه بر روی سنتز آنزیم نشان داد که حداکثر سرعت واکنش سروتونین N-استیل ترانسفراز به ۵-متوکسی تریپتامین بالاتر از سروتونین بود، که منجر به این نتیجه شد که ممکن است سروتونین N-استیل سروتونین-ملاتونین تنها راه گیاهان برای سنتز ملاتونین نباشد.

N-استیل سروتونین متیل ترانسفراز، در گیاهان به عنوان یک خانواده ژنی کوچک (*ASMT1-ASMT3*) رخ می‌دهد و آنزیم‌های کدگذاری شده عمدتاً در سیتوپلاسم یافت می‌شوند (۱۷). *ASMT1* با موفقیت در برنج توسط کلون شد (۱۶). این مطالعه نشان داد که این ژن دارای همسانی بالایی با کافئیک اسید ۳-O-متیل ترانسفراز از گندم است و به راحتی در طول پیری القا می‌شود. در مقایسه با *ASMT1*،



شکل ۲- مسیر بیوسنتزی ملاتونین در گیاهان

نقش تنظیمی ملاتونین در گیاهان

بهبود سرعت جوانه زنی بذر: جوانه زنی بذر با نور قرمز (شکل غیرفعال PR؛ ۶۶۶ نانومتر) و نور قرمز دور (فرم فعال PFR؛ ۷۳۰ نانومتر) رخ می‌دهد. با تغییر ساختار پروتئین‌های دایمر، دانه‌ها سیگنال‌های نور را به سیگنال‌های بیولوژیکی تبدیل می‌کنند که جوانه‌زنی را تنظیم می‌کند. ملاتونین و مشتقات آن به دلیل خواص آلفی‌فیلیک و آنتی‌اکسیدانی خود می‌توانند به راحتی در طول فرآیند جوانه‌زنی به دانه نفوذ کنند تا از لیبیدهای غشای سلولی در برابر پراکسیداسیون محافظت کنند و در نتیجه بنیه بذر و سرعت جوانه‌زنی را بهبود بخشند (۲۴). علاوه بر این، فرآیند جوانه‌زنی بذر با مقدار زیادی متابولیسم قند همراه خواهد بود و افزودن ملاتونین مسیر گلوکونئوزنز سلول‌ها را تغییر می‌دهد تا تبدیل اسیدهای آمینه به نشاسته را افزایش دهد (۲۵). مشخص شد که دانه‌های گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L) مقدار زیادی ملاتونین را قبل از جوانه زنی جمع می‌کنند (۲۶). افزودن ملاتونین آگزوژن در طی تیمار بذر کلم با آب، درصد جوانه‌زنی بذر را از ۷۱/۷ درصد به ۸۷/۵ درصد افزایش داد (۲۷). در شرایط دمایی پایین، ترکیب پرایمینگ اسمزی و تیمار ملاتونین دانه‌های خیار می‌تواند سرعت جوانه‌زنی بذر را از ۴٪ به ۹۸٪ افزایش دهد (۲۸). در تاریکی در دمای ۳۰ درجه سانتیگراد، القای بذر *Phacelia tanacetifolia* با ملاتونین آگزوژن ۶ میکرومولار درصد جوانه‌زنی بذر را از ۲/۵٪ به ۵۲٪ افزایش داد (۲۹). تیمار بذرهای خیار (*Cucumis*

sativus L) با غلظت‌های مختلف محلول ملاتونین نشان داد که ملاتونین می‌تواند بطور موثری اثر بازدارندگی پلی‌اتیلن‌گلیکول را بر جوانه‌زنی بذر کاهش دهد (۳۰). نتیجه مشابهی نیز در پنبه (۳۱) و *Arabidopsis* (۳۲) مشاهده شد. این نتایج نشان داد که ملاتونین خارجی ۲۰ میکرومولار غلظت بهینه برای ترویج جوانه‌زنی بذر پنبه است. علاوه بر این، ملاتونین می‌تواند اسید آبسزیک، جیبرلین و اکسین را در جوانه‌زنی بذر ادغام کند. اخیراً، محققین دریافتند که ۱۰۰ میکرومولار ملاتونین می‌تواند مقاومت حرارتی بذر برنج را بهبود و سرعت جوانه‌زنی آنها را در دمای بالا افزایش دهد (۳۳).

تحریک ریشه‌زایی

ریشه‌های گیاه شامل ریشه‌های فرعی و اصلی است. ریشه‌های بذر در طول جنین‌زایی رشد می‌کنند و ریشه‌های فرعی و ریشه‌های جانبی پس از جنین‌زایی رشد می‌کنند. تحقیقات نشان می‌دهد که بیشتر ویژگی‌های رشد ریشه توسط اکسین تنظیم می‌شود. ملاتونین گیاهی دارای همان پیش‌ساز سنتزی سروتونین ایندول استیک اسید (IAA) است. بنابراین، غلظت ملاتونین پایین می‌تواند باعث ایجاد ریشه‌های جانبی و فرعی شود، در حالی که غلظت‌های بالای ملاتونین اثر مهاری دارد. در طول رشد ریشه گیاه برنج، ملاتونین داخلی تحت تأثیر ملاتونین ۳ هیدروکسیلاز به ۲-هیدروکسی ملاتونین و ۳-هیدروکسی

^۱ *Gossypium hirsutum* L.

^۲ Indoleacetic Acid

ملاتونین تجزیه می‌شود. این می‌تواند دلیل اصلی محتوای نسبتاً کم ملاتونین در ریشه گیاهان باشد.

مطالعات روی بافت لوپین نشان داده است که این دو هورمون درون‌زا دارای مشخصات غلظت مشابهی هستند. در مطالعه اثر ملاتونین بر ریشه‌زایی پایه‌های گیلاس، مشخص شد که ملاتونین ۱ میکرومولار می‌تواند تعداد و طول ریشه را افزایش دهد، در حالی که ملاتونین ۱۰ میکرومولار اثر مهار بر ریشه‌زایی انگورهای پایه آزمایش شده دارد (۳۴). محققان، بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به اکسین را در گیاه تراریخته *Arabidopsis* تجزیه و تحلیل کرد و دریافت که پروموتورهای پاسخ‌دهنده به اکسین (*DR5::uidA* و *BA3::uidA*) و *HS*، پروموتور شوک حرارتی (*HS::AXR3NT*)-*GUS*) به طور قابل توجهی تغییر نکرد (۳۵)، بنابراین استنباط شد که ملاتونین آگزوزن مستقل از اکسین در طول رشد ریشه عمل می‌کند. علاوه بر این، مشخص شد که افزایش بیوماس ریشه در برنج تراریخته نمی‌تواند بر رشد ناخواسته ریشه تأثیر بگذارد. بنابراین، محققین فرض کردند، که ملاتونین بعید است در فرآیند سنتز اکسین برنج یا انتقال علامت اکسین دخیل باشد (۳۶). نتایج تحقیق در گوجه فرنگی نشان داد که ۱۰۰ میکرومولار ملاتونین می‌تواند تنش‌های محیطی روی ریشه نهال‌ها را در شرایط تنش خشکی کاهش دهد. این باعث بهبود میزان بقای گوجه فرنگی شد (۳۷). در بررسی پایه‌های سیب، محققین، دریافتند که ملاتونین آگزوزن می‌تواند با تغییر ساختار ریشه، جذب نیترات و تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با انتقال نیتروژن و متابولیسم، تنش کم نیترات را کاهش دهد (۳۸).

رشد و نمو گیاهان

علاوه بر تجزیه غیر آنزیمی ملاتونین توسط اکسیدان‌های رایج، برخی از مسیرهای تجزیه آنزیمی نیز وجود دارد. مطالعات نشان داده‌اند که ایندولامین ۲،۳-دی‌اکسیژناز (*IDO*) موجود در سنبل آبی می‌تواند ملاتونین را هر از چند گاهی به (5-formyl-N2-acetyl-N1) (*AFMK* methoxykynuramine) متابولیزه کند (۳۹). با استفاده از ژن *OsIDO* برنج، بوته‌های گوجه‌فرنگی تراریخته نه تنها محتوای ملاتونین کمتری داشتند، بلکه تعداد برگ‌های جانبی آن نیز کاهش یافت. این به طور کامل

نشان می‌دهد که تعامل بین *IDO* و ملاتونین بر رشد برگ-های گیاه تأثیر می‌گذارد (۴۰). گلدهی نشانه مهمی از گیاهان از مرحله رویشی تا مرحله زایشی است و جیبرلیک اسید، یک ماده ضروری در فرآیند گلدهی است. در حضور جیبرلیک اسید آگزوزن، جیبرلیک اسید به گیرنده *GID1* متصل می‌شود. عملکرد *GID1* واسطه تخریب پروتئین *DELLA* است. ملاتونین می‌تواند ثبات پروتئین *DELLA* را تا حد امکان تضمین کند، بدون اینکه بر سطح جیبرلیک اسید درون‌زا تأثیر بگذارد و در نتیجه دوره گلدهی را به تاخیر بیندازد (۴۱). تحت شرایط کاشت یکسان، برنج تراریخته ساخته شده با بیان بیش از حد سروتونین *N*-استیل ترانسفراز گوسفند رشد گیاهچه را افزایش و گلدهی را به تاخیر انداخت و سنبلیچه‌ها را در خوشه در مقایسه با نوع وحشی کاهش داد (۴۲). محققان دریافتند که استفاده از غلظت کم ملاتونین در ذرت می‌تواند فتوسنتز و متابولیسم قند را در آوند آبکش نهال ذرت افزایش دهد (۴۳). غلظت بالای ملاتونین آگزوزن می‌تواند از رشد نهال ذرت جلوگیری کند. علاوه بر این، ملاتونین می‌تواند تشکیل جوانه را القا کند (۴۴). مشخص شده است که مهار *SNAT2*، که اغلب در شب در برنج بیان می‌شود، منجر به کوتوله شدن گیاهان می‌شود. پدیده مشابهی در سیب نیز مشاهده شده است. ملاتونین را می‌توان با سیگنال‌های نوری برای تنظیم دوره گلدهی سیب به روشی وابسته به غلظت (۴۵) و سطح ملاتونین درون‌زا در فلفل نیز در شرایط نور افزایش می‌یابد (۴۶). به نظر می‌رسد استریگولاکتون (*SL*) یک اثر بازدارنده بر ترشح ملاتونین دارد، زمانی که اختلال در سیگنال‌دهی و انتقال سنتز استریگولاکتون در جهش یافته‌های *Arabidopsis d14-1* و *max4-1* منجر به ژن‌های متعددی می‌شود که ملاتونین سنتاز را کد می‌کنند. بنابراین، سطح بیان تنظیم شده است. محققان دریافتند که ملاتونین، می‌تواند تنش اکسیداتیو ناشی از یون‌های مس را القا کند و سیستم‌های دفاعی و سیستم‌های مختلف را در برنج برای اطمینان از رشد طبیعی گیاه برنج ادغام کند (۴۷). در نهایت، باید توجه داشت که برخی از محققان معتقدند که ملاتونین می‌تواند با تنظیم جذب کربن و تجمع *ATP*، رشد گیاه را تقویت کند (۴۸).

² Strigolactone

¹ Indoleamine 2,3-Dioxygenase

تنظیم تولید مثل گیاهان

اثر تسکین دهنده بر پیری گیاه

مطالعات نشان داده‌اند که ملاتونین اثر محافظتی بر بافت زایشی گیاهان دارد و محتوای آن با بلوغ بافت میوه و گل تغییر می‌کند. برنج پیش ساز سنتز ملاتونین تریپتوفان را در گل‌ها در مرحله تولید جمع می‌کند و میزان ملاتونین در سنبله گل شش برابر بیشتر از برگ‌های پرچم مربوطه است (۴۹). گیاه گندم در مرحله پر شدن دانه ملاتونین ترشح می‌کند که می‌تواند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را افزایش دهد و تحمل سرما را بهبود بخشد. در یک مطالعه، مشخص شد که میزان ملاتونین در مراحل اولیه رشد جوانه‌های گل بالاترین میزان بود و به تدریج با بالغ شدن جوانه‌های گل در گل‌های گیاه دارویی تاتوره کاهش یافت (۵۰). محتوای ملاتونین در پوست انگور قبل از تولید مثل به ۴۵ درصد ارغوانی کاملاً رشد یافته افزایش یافت (۵۱). میوه لیچی‌های (Litchi chinensis) تیمار شده با ملاتونین در کل محتوای فنولیک، فلاونوئید و آنتوسیانین افزایش یافته و در نتیجه قهوه‌ای شدن پس از برداشت خود را به تاخیر می‌اندازد. غلظت ملاتونین، در نهال‌های فلفل دلمه‌ای بیشتر بود اما به تدریج کاهش یافت (۵۲). در حالی که محتوای ملاتونین، در نوک برگ‌های توت بالاترین بود و برگ‌های جوان محتوای بیشتری نسبت به برگ‌های پیر داشتند (۵۳). علاوه بر این، در طی فرآیند رسیدن سیب «قرمز فوجی» (Fuji apple) افزایش شدت تنفس میوه منجر به افزایش گونه‌های اکسیژن فعال می‌شود و روند تغییر آن‌ها به موازات روند تغییر در محتوای ملاتونین درون‌زا مرتبط بود (۵۴). ملاتونین خارجی می‌تواند بطور موثری پروتئین‌های اصلاح‌کننده دیواره سلولی پلی‌گالاکتوروناز (۵۵)، پکتین استراز ۱ (PE1)، β -گالاکتوزیداز^۲ (TBG4) و اکسپانسین ۱ (Exp1)^۳ ژن‌های توسعه رنگ میوه، مانند فیتوئن سنتاز ۱ (PSY1)^۴ و کاروتنوئید ایزومراز^۵ (CRTISO). بیان ژن‌های آکوپورین مانند SIPIP2Q، SIPIPQ، SIPIP21Q، و SIPIP22. افزایش تولید اتیلن؛ و نرم شدن و رسیدن میوه را القا کند.

پیری گیاه یک مکانیسم پیچیده است. هورمون‌هایی مانند اسید جاسمونیک^۶ (JA)، اتیلن^۷ (ET)، اسید آبسزیک^۸ (ABA) و اسید سالیسیلیک^۹ (SA) و عوامل خارجی، از جمله دوره نوری، تنش زیستی و غیرزیستی و محدودیت مواد مغذی، بیان پیری را فعال می‌کنند. ژن‌های مرتبط (SAGs) با کاهش پایداری کمپلکس‌های کلروفیل-پروتئین، مقدار زیادی کلروفیل تحت تأثیر^{۱۰} CLH (کلروفیلاز a هیدرولاز کلروفیل) و PAO (فئوفورباید آکسیژناز، یک مونواکسیژناز وابسته به فرودوکسین) آزاد شده و تجزیه می‌شود. تحقیقات نشان می‌دهد که پیری ناشی از افزایش کنترل نشده رادیکال‌های آزاد اکسیژن است و تجمع قندهای هگزوز، علائمی برای شروع یا تسریع پیری است. یک مدل آرابیدوپسیس نشان می‌دهد که ژن هگزوکیناز^{۱۱} (*AtHXK1*) به عنوان یک حسگر قند عمل می‌کند و باعث ایجاد علائمی در مکانیسم پیری می‌شود. در مرحله اولیه پیری گیاه، PAO، CLH و کلروفیل بطور هم افزایی برای کاهش تجمع رادیکال‌های آزاد اکسیژن و سایر مولکول‌های فوتوتوکسیک عمل می‌کنند (۵۶). بنابراین، این عملکرد به موازات اثر آنتی‌اکسیدانی ملاتونین در این سطح از کاهش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن است. مطالعات روی کیوی نشان داد که ملاتونین می‌تواند پیر شدن برگ‌های کیوی را از طریق سطح رونویسی ژن‌های دخیل در سنتز فلاونوئیدها به تأخیر بیندازد (۵۷). در فرآیند نگهداری میوه در دمای پایین، ملاتونین با افزایش فعالیت نیتریک اکسید سنتز و مهار تنفس و سرعت تولید اتیلن میوه، سرعت پیری میوه را پس از برداشت مجدد کاهش داد (۵۸). در گیاه خیار، ملاتونین با فعال کردن سیستم آنتی‌اکسیدانی سنتز و سیگنال‌دهی اکسین به عنوان یک آنتی‌اکسیدان قوی برای کاهش پیری برگ عمل می‌کند، در حالی که سنتز و سیگنال‌دهی آبسزیک اسید را در گیاهان خیار مهار می‌کند.

^۶ jasmonic acid^۷ ethylene^۸ abscisic acid^۹ salicylic acid^{۱۰} chlorophyllase, a^{۱۱}chlorophyll hydrolase^۱ pheophorbide^۱ aoxxygenase, a ferredoxin-dependent

monooxygenase

^{۱۱} hexokinase 2^۱ pectin esterase1^۲ β -galactosidase^۳ expansin1^۴ phytoene synthase1^۵ carotenoid isomerase

نقش محافظتی ملاتونین در گیاهان

رادیکال‌های آزاد دسته‌ای از مواد با الکترون‌های جفت نشده هستند که می‌توانند به سرعت با هر مولکولی در یک سلول زنده واکنش دهند. غلظت کم رادیکال‌های آزاد نه تنها می‌تواند باعث تقسیم میتوز شود، بلکه باعث القای یک ماده ضروری در بلوغ ساختارهای سلولی می‌شود. با این حال، هنگامی که غلظت آن تعادل بین تولید و مصرف را بر هم می‌زند، می‌تواند منجر به تنش اکسیداتیو در گیاهان شود (۵۹). تحت تحریک تنش اکسیداتیو، کارایی چرخه کالوین، گیاه کاهش می‌یابد و میزان مصرف NADPH به تدریج کاهش می‌یابد. فردوکسین تولید شده در طول انتقال الکترون فتوسنتزی تولید گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) در کلروپلاست را تسریع می‌کند. علاوه بر این، گونه‌های اکسیژن فعال می‌تواند در صورت نشت انتقال الکترون در داخل میتوکندری تولید شود.

گیاهان با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مربوطه یا غلظت آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی، رادیکال‌های آزاد اضافی را در سلول‌ها از بین می‌برند. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی مانند کاتالاز (CAT)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، گلوکوتاتیون پراکسیداز (GSH-Px)، کاروتنوئیدها و اسید اسکوربیک می‌توانند این گونه‌های اکسیژن فعال را متابولیزه کنند. مطالعات نشان داده‌اند که ملاتونین می‌تواند با فعال کردن فاکتورهای رونویسی در نواحی پروموتور ژن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، کارایی رونویسی mRNA های این آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را افزایش داده و در نتیجه سطح آنتی‌اکسیدان را افزایش دهد. علاوه بر این، واکنش زنجیره ای ملاتونین و متابولیت‌های آن نیز اثرات مهار رادیکال‌های آزاد را ایجاد می‌کند که از گیاهان در غلظت ملاتونین پایین محافظت می‌کند. بنابراین می‌توان گفت ملاتونین پاک‌کننده رادیکال‌های آزاد درون‌زا با قوی‌ترین اثر آنتی‌اکسیدانی شناخته شده در حال حاضر است.

اتوفازی^۵ یکی دیگر از فرآیندهای دفاعی سلول‌های گیاهی در برابر تنش اکسیداتیو است. اندامک‌هایی که از آسیب اکسیداتیو رنج می‌برند به واکوئل‌ها یا لیزوزوم‌ها منتقل می‌-

شوند. تحقیقات نشان می‌دهد که سلول‌های گیاهی شامل میکرواتوفازی (سیتوپلاسم بطور مستقیم توسط غشای واکوئلی فاگوسیتوز می‌شود) و ماکرواتوفازی (سیتوپلاسم توسط ساختارهای دو غشایی احاطه شده است تا اتوفازوزوم‌ها را تشکیل می‌دهد) می‌شود. مطالعات در *Arabidopsis* نشان داده است که ملاتونین احتمالاً در مسیر کونژوگاسیون^۶ گیاه شرکت می‌کند و در نتیجه اتوفازی خود را افزایش می‌دهد (۶۰). علاوه بر این، تحقیقات نشان می‌دهد که ملاتونین می‌تواند با مهار مسیر سیگنالینگ MAPK p38 آپوپتوز مرتبط را القا کند (۶۱). تنش‌های مانند خشکسالی، دمای پایین، فلزات سنگین، اشعه ماوراء بنفش و می‌تواند باعث آسیب اکسیداتیو به سلول‌های گیاهی شوند و ملاتونین نقش مهمی در مقابله با این تنش‌ها دارد. گاهی اوقات، متابولیت‌های تولید شده توسط ملاتونین حتی می‌تواند فلور خاک نزدیک گیاه را تغییر دهند و اثرات غیرمنتظره‌ای به همراه داشته باشند (۶۲).

بهبود مقاومت گیاه در برابر تنش سرما

ملاتونین توانایی افزایش مقاومت گیاهان در برابر تنش سرما را دارد. محتوای ملاتونین در برگ‌های گوجه‌فرنگی در مزرعه حدود ۱۰ برابر بیشتر از نهال‌های گوجه‌فرنگی گلخانه‌ای بود (۶۳). مطالعات نشان داده‌اند که سلول‌های هویج اگر وزن تیمار شده با ملاتونین ناشی از دمای پایین می‌تواند آپوپتوز ناشی از آسیب سرما را با افزایش سطح پلی‌آمین‌های داخل سلولی از جمله پوترسین و اسپرمیدین کاهش دهند (۶۴). انجماد کالوس در گیاه *Rhodiola grandiflorum* پیش‌تیمار شده در محیط حاوی ملاتونین ۰/۱ میکرومولار منجر به نرخ بقای قابل توجهی بالاتر از بافت تیمار نشده شد (۶۵). ژن COR گیاهان مقاوم در برابر یخ زدگی بیشتر از گیاهان غیر متحمل به یخ زدگی بیان می‌شود. مطالعه قبلی تأیید کرد که ملاتونین آگزوزن و تیمار در دمای پایین باعث افزایش قابل توجهی در بیان ملاتونین درون‌زا و همچنین سطح *EnCBFs*، *EnCOR14a* و آبسیزیک اسید می‌شود. این به وضوح نشان داد که ملاتونین با سیگنال‌های سنتز آبسیزیک اسید برای بهبود مقاومت در برابر سرما / یخ زدگی در گیاهان تعامل متقابل خواهد داشت. محققین نشان دادند که مسیر CBF فعال شده توسط ZAT6 در تنش انجماد ناشی از ملاتونین در

¹ Calvin cycle² catalase³ superoxide dismutase⁴ glutathione peroxidase⁵ Autophagy⁶ conjugation

بهبود توانایی ضد حشرات و ضد باکتریایی گیاهان

هنگامی که سلول‌های گیاهی توسط باکتری‌ها آلوده می‌شوند، تعادل گونه‌های فعال اکسیژن و NO در سلول‌ها به هم می‌خورد. تحت تحریک دوگانه NO و ROS سلول‌های گیاهی با فعال کردن مسیر سیگنالینگ MAPK MAPKK4، MAPKK5، MAPKK7، MAPKK9 و MAPK3 را فعال می‌کنند. ترشح ملاتونین درون خود را افزایش می‌دهند (۷۲). ملاتونین می‌تواند تکثیر باکتری را تنظیم کند. رشد سریع باکتری‌ها به شدت به یون‌های آزاد آهن خارج سلولی وابسته است. از طرف دیگر ملاتونین دارای ظرفیت اتصال فلزی بالایی است و هنگامی که بر روی دیواره سلولی اثر می‌کند، به طور موثری حیات باکتری‌ها را محدود می‌کند. علاوه بر این، زمانی که ملاتونین بر روی غشای سلولی اثر می‌کند، از جذب باکتری‌ها به محرک‌های خاصی (اغلب اسیدهای چرب) جلوگیری می‌کند و باعث کاهش فعال شدن ژن‌هایی می‌شود که تکثیر سلولی را تقویت می‌کنند (۷۳). همچنین ملاتونین می‌تواند HSP90s و فاکتورهای رونویسی مرتبط را القا کند و ژن‌های دفاعی از جمله دیفنسین ۱/۲ گیاهی (PDF1.2)، ایزوکوریزمات سنتاز ۱ (ICS1) را تحت اثر هم‌افزایی مجموعه‌ای از هورمون‌های IAA، SA و ET فعال کند (۷۴). آسکوربات پراکسیداز ۱ (APX1) برای دفاع در برابر آسیب‌های ناشی از پاتوژن‌هایی مانند *Podosphaera*، *Pseudomonas syringae* و *Colletotrichum musae xanthii* فعال می‌شود (۷۵). بیماری کاشت مجدد سیب (ARD) منجر به کاهش عملکرد سیب می‌شود و استفاده از ملاتونین به تغییر ترکیب جوامع باکتریایی و قارچی در خاک کمک می‌کند و در نتیجه اثرات ARD را کاهش می‌دهد (۷۶).

بهبود مقاومت گیاه در برابر آلودگی شیمیایی

ملاتونین از گیاهان در برابر آسیب‌های شیمیایی و فلزات سنگین محافظت می‌کند. تولید ROS توسط علف‌کش‌های پراکسیداتیو تولید می‌شود که باعث مرگ گیاه می‌شود. از سوی دیگر، گیاهان برنج تراریخته (MRT^۱) غنی از ملاتونین مقاومت بالایی در برابر علف‌کش‌های پراکسیداتیو

Arabidopsis نقش دارد. با توجه به چشم انداز کاربرد گسترده ملاتونین در بهبود تحمل گیاه به سرما، برخی از تیم‌های تحقیقاتی نیز از ملاتونین برای کاهش تحریک گونه‌های کمیاب نگهداری شده در محیط‌های با دمای بسیار پایین استفاده کرده‌اند (۶۶).

بهبود مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی

تحت تنش خشکی، گیاهان با ترشح آبسزیک اسید (ABA)، از دست دادن آب را کاهش می‌دهند، که به نوبه خود سلول‌های خود را وادار می‌کند تا آب و مواد مغذی را در طول چرخه تولید مثل حفظ کنند. این امر از تجمع مواد مغذی در برگ‌ها جلوگیری می‌کند و در نتیجه پیری و ریزش برگ را تسریع می‌کند. محققان ۱۰۰ میکرومولار ملاتونین را در خاک خشک اضافه کرد، که می‌تواند به طور موثری از بیان SAG12 و PAO جلوگیری کند و پیری برگ ناشی از خشکی را به تاخیر بیندازد (۶۷). کمبود آب نیز اغلب بر اندازه روزنه تأثیر می‌گذارد و در نتیجه تجمع زیادی ROS در برگ‌ها ایجاد می‌شود. ملاتونین نه تنها می‌تواند بر روی گیرنده‌های روزنه (CAND2/PMTR1) عمل کند، بلکه می‌تواند به طور موثر اندازه روزنه را خنثی کند. تنش خشکی با اعمال ۱۰ درصد PEG به قلمه‌های انگور شبیه‌سازی شد. استفاده از ملاتونین روی قلمه‌ها نه تنها پایداری انتقال الکترون فتوسنتزی را در فتوسیستم II حفظ می‌کند بلکه اثرات PEG را بر ساختار سلولی نیز کاهش می‌دهد (۶۸). هنگامی که خشکسالی با دمای بالا همراه باشد، بیان عوامل شوک حرارتی کلاس A1 خود گیاه (HSA1s) اغلب القا می‌شود. ملاتونین می‌تواند تا حد زیادی این ژن و برخی از ژن‌های رایج پاسخ دهنده به حرارت (HSP101، HSP90، HSA32، HSA2) و بیان ubiquitination پس از بیان را مهار کند. محققان ثابت کردند که *OsABIS* و *OsSGT1* کلیدهای ملاتونین برای بهبود تنش خشکی هستند (۶۹). هنگامی که نهال‌ها در *OsSGT1* و *OsABIS* جهش یافتند، اثر کاهش ملاتونین تا حد زیادی کاهش یافت. دانشمندان دریافتند که اگر ملاتونین و H₂S مخلوط شوند، بهتر می‌توانند با تنش اسمزی ناشی از خشکسالی مقابله کنند (۷۰). ملاتونین آگزورژن بیان ژن‌های مرتبط با متابولیسم نیتروژن را در پنبه تحت تنش خشکی القا می‌کند (۷۱).

¹ defensin 1.2 (PDF1.2)
² isochlorismate synthase 1
³ ascorbate peroxidase 1
⁴ Apple Replant Disease (ARD)
⁵ melatonin-rich transgenic

به‌عنوان یک ترکیب آلی، از پیوند کووالانسی خود جدا می‌شود و پس از جذب انرژی موج نور، تحت فتولیز قرار می‌گیرد (۸۴). غلظت ملاتونین در بافت‌های ریشه گیاه تحت پرتوهای با شدت بالا UV-B در مقایسه با تحریک اشعه UV-B با شدت پایین در گیاه *Glycyrrhiza uralensis* بطور قابل توجهی افزایش یافت (۸۵). هنگام مشاهده قانون نوسانات میزان ملاتونین در انگور در چرخه روز/شب، میزان ملاتونین انگور تحت تأثیر نور خورشید قرار می‌گیرد، زیرا در طول روز نسبت به شب کاهش می‌یابد. محتوای مالون دی آلدئید حاصل نیز همین روند را نشان داد (۸۶). اخیراً، محققین، یک گیرنده نور اکسیداتیو *Arabidopsis thaliana* با *CAND2/PMTR1* واسطه ملاتونین را در *thaliana* کشف کرد (۸۷). دانشمندان دریافت که تحت تابش لیزر با انرژی بالا، ملاتونین برای تولید اکسیژن منفرد اکسید می‌شود (۸۸). مطالعات نشان داد که pH در گیاهان سرعت HRP^3 را تعیین می‌کند و اکسیداسیون ملاتونین را کاتالیز می‌کند (۸۹). این تحقیقات نشان می‌دهد که اگرچه ملاتونین می‌تواند به عنوان یک پاک‌کننده رادیکال‌های آزاد کارآمد در گیاهان استفاده شود، اما یک مولد رادیکال آزاد است.

نتیجه‌گیری

ملاتونین بعنوان یک مولکول چندکاره در تعدادی از فرآیندهای گیاهی نقش دارد. ملاتونین یک ترکیب مولکولی کوچک در سلول‌های گیاهی است که به عنوان یک مولکول، تنظیم‌کننده رشد و آنتی‌اکسیدان در گیاهان عمل می‌کند. همچنین به عنوان یک ماده موثر در کاهش اثرات تنش‌های مختلف زیستی و غیر زیستی از جمله شوری، خشکی و سرمازدگی شناخته شده است. و برای مقابله با تنش اکسیداتیو معرفی شده است و سایر آنتی‌اکسیدان‌ها به صورت پشتیبان بعد از ملاتونین وارد عمل می‌شوند. ملاتونین نقش مهمی در تنظیم روند نور شبانه روزی در گیاهان دارد، اکسیداسیون نوری دستگاه‌های فتوسنتز را کاهش می‌دهد و در غلظت‌های متوسط، کلروفیل را در طول پیری محافظت می‌کند. گیاهان عمدتاً برای ترشح ملاتونین به سیتوپلاسم متکی هستند. در کل مسیر ترشح ملاتونین پیچیده و متنوع است.

نشان می‌دهند. محققین، گیاهان جو را با کلرید سدیم، سولفات روی و پراکسید هیدروژن تیمار کردند و دریافتند که میزان ملاتونین در ریشه گیاهان تحت تنش ۶ برابر بیشتر از ریشه‌های گروه شاهد است (۷۷). یون‌های فلزی مانند کادمیوم، سرب، مس و آلومینیوم به راحتی توسط سایر مواد موجود در بدن موجودات زنده مانند اسید اسکوربیک احیا می‌شوند و باعث واکنش فتون^۱ می‌شوند. کل فرآیند مقدار زیادی OH تولید می‌کند. محققان، بر بیان ژن‌های کانال یونی تمرکز کردند و دریافتند که ملاتونین بیان ضد حمل *MdAKT1* و *MdNHX1* را بر روی واکوئل‌های *Malus hupehensis* Rehd افزایش می‌دهد، هموستاز یونی را در برگ‌ها حفظ می‌کند و عدم تعادل یونی را برای گیاهان کاهش می‌دهد (۷۸). در عین حال، ملاتونین بیان ژن‌های انتقال‌دهنده پتاسیم با میل ترکیبی بالا (HAK) و مسیر *CBL1-CIPK23* را افزایش می‌دهد و باعث جذب یون‌های پتاسیم در گیاهان می‌شود (۷۹). استفاده بیش از حد از کودهای نیتروژن اغلب منجر به عدم تعادل عناصر در میوه‌ها و سبزیجات می‌شود. در این حالت، پیش‌تیمار مناسب نهال‌ها با ملاتونین می‌تواند بطور موثری از تجمع نیترات جلوگیری کرده و فعالیت آنزیم‌های متابولیزه‌کننده نیترات را افزایش دهد (۷۹). محققین دریافتند که تیمار ترکیبی سلنیوم (Se) و ملاتونین تحت تنش کادمیوم (Cd) به طور قابل توجهی اثرات مضر تنش کادمیوم را کاهش می‌دهد (۸۰). دانشمندان از نوع جدیدی از نانوذرات پیچیده (MT-Se NPs) برای کاهش اثرات آرسنیک بر کلزا استفاده کرد (۸۱). محققان دریافتند که ملاتونین می‌تواند تنش شوری را در گندم با تنظیم سنتز پروتئین‌های محلول و قندها، که تعادل یونی را در گیاه تنظیم می‌کند و سیستم آنزیمی آنتی‌اکسیدانی را افزایش می‌دهد، بالا برد (۸۲).

محافظت از نور

اشعه ماوراء بنفش (UV) یک القاء‌کننده قوی ROS است. اکسیژن منفرد القا شده توسط اشعه ماوراء بنفش، غشای سلولی را تخریب و DNA را اکسید می‌کند. ملاتونین بدلیل ویژگی‌های لیپوفیلیک خود می‌تواند به راحتی از غشاهای سلولی عبور و آسیب سلولی را کاهش دهد (۸۳). ملاتونین

³ plant enzyme horseradish peroxidase

¹ Fenton Reaction
² Ultraviolet light

منابع

- Bertolesi GE, Debnath N, Malik, HR, Man LLH, McFarlane S. Type II Opsins in the Eye, the Pineal Complex and the Skin of *Xenopus laevis*: Using Changes in Skin Pigmentation as a Readout of Visual and Circadian Activity. *Frontiers in Neuroanatomy*. 2021; 15, 784478.
- Hardeland R, Poeggeler B. Non-vertebrate melatonin. *Journal of Pineal Research*. 2003; 34, 233–241.
- Arnao MB, Hernández-Ruiz J. Melatonin A New Plant Hormone and/or a Plant Master Regulator? *Trends in Plant Science*. 2019; 24, 38–48.
- Caniato R, Filippini R, Piovan A, Puricelli L, Borsarini A, Cappelletti EM. Melatonin in Plants. In *Developments in Tryptophan and Serotonin Metabolism*; Allegri, G., Costa, C.V.L., Ragazzi, E., Steinhart, H., Varesio, L., Eds.; Springer: Boston, MA, USA, 2003; pp. 593–597.
- Lee K, Hwang OJ, Reiter RJ, Back K. Flavonoids inhibit both rice and sheep serotonin N - acetyltransferases and reduce melatonin levels in plants. *Journal of Pineal Research*. 2018; 65, e12512.
- Murch SJ, KrishnaRaj S, Saxena PK. Tryptophan is a precursor for melatonin and serotonin biosynthesis in in vitro regenerated St. John's wort (*Hypericum perforatum* L. cv. Anthos) plants. *Plant Cell Reports*. 2000; 19: 698–704.
- De Luca V, Marineau C, Brisson N. Molecular cloning and analysis of cDNA encoding a plant tryptophan decarboxylase: Comparison with animal dopa decarboxylases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. USA 1989; 86: 2582–2586.
- Zhao Y, Tan DX, Lei Q, Chen H, Wang L, Li QT, Gao Y, Kong J. Melatonin and its potential biological functions in the fruits of sweet cherry. *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 79–88.
- Byeon Y, Park S, Lee HY, Kim YS, Back K. Elevated production of melatonin in transgenic rice seeds expressing rice tryptophan decarboxylase. *Journal of Pineal Research*. 2014; 56: 275–282.
- Byeon Y, Park S, Kim YS, Park DH, Lee S, Back K. Light regulated melatonin biosynthesis in rice during the senescence process in detached leaves. *Journal of Pineal Research*. 2012; 53: 107–111.
- Park S, Byeon Y, Back K. Transcriptional suppression of tryptamine 5-hydroxylase, a terminal serotonin biosynthetic gene, induces melatonin biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 131–137.
- Schröder P, Abele C, Gohr P, Stuhlfauth-Roisch U, Grosse W. Latest on Enzymology of Serotonin Biosynthesis in Walnut Seeds. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 1999; 467: 637–644.
- Fujiwara T, Maisonneuve S, Isshiki M, Mizutani M, Chen L, Wong HL, Kawasaki T, Shimamoto K. Sekiguchi Lesion Gene Encodes a Cytochrome P450 Monooxygenase That Catalyzes Conversion of Tryptamine to Serotonin in Rice. *Journal of Biological Chemistry*. 2010; 285: 11308–11313.
- Park S, Lee K, Kim YS, Back K. Tryptamine 5-hydroxylase-deficient Sekiguchi rice induces synthesis of 5-hydroxytryptophan and N-acetyltryptamine but decreases melatonin biosynthesis during senescence process of detached leaves. *Journal of Pineal Research*. 2011; 52: 211–216.
- Lee K, Lee HY, Back, K. Rice histone deacetylase 10 and Arabidopsis histone deacetylase 14 genes encode N-acetylserotonin deacetylase, which catalyzes conversion of N acetylserotonin into serotonin, a reverse reaction for melatonin biosynthesis in plants. *Journal of Pineal Research*. 2017; 64: e12460.
- Kang K, Kong K, Park S, Natsagdorj U, Kim YS, Back K. Molecular cloning of a plant N-acetylserotonin methyltransferase and its expression characteristics in rice. *Journal of Pineal Research*. 2011; 50: 304–309.
- Byeon Y., Lee HY, Lee K, Park S, Back K. Cellular localization and kinetics of the rice melatonin biosynthetic enzymes SNAT and ASMT. *Journal of Pineal Research*. 2013; 56: 107–114.
- Park S, Byeon Y, Back K. Functional analyses of three ASMT gene family members in rice plants. *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 409–415.
- Zubieta C, Kota P, Ferrer JL, Dixon RA, Noel JP. Structural Basis for the Modulation of Lignin Monomer Methylation by Caffeic Acid/5-Hydroxyferulic Acid 3/5-O-Methyltransferase. *Plant Cell* 2002; 14: 1265–1277.
- Byeon Y, Lee HY, Lee K, Back K. Caffeic acid O-methyltransferase is involved in the synthesis of melatonin by methylating N-acetylserotonin in *Arabidopsis* *Journal of Pineal Research*. 2014; 57: 219–227.
- Choi GH, Lee HY, Back K. Chloroplast overexpression of rice caffeic acid O-methyltransferase increases melatonin production in chloroplasts via the 5-methoxytryptamine pathway in transgenic rice plants. *Journal of Pineal Research*. 2017; 63: e12412.
- Back K, Tan DX, Reiter RJ. Melatonin biosynthesis in plants: Multiple pathways catalyze tryptophan to melatonin in the cytoplasm or chloroplasts. *Journal of Pineal Research*. 2016; 61: 426–437.
- Posmyk MM, Bałabusta M, Wieczorek M, Sliwiska E, Janas KM. Melatonin applied to cucumber (*Cucumis sativus* L.) seeds improves

- germination during chilling stress. *Journal of Pineal Research*. 2009; 46: 214–223.
24. Kobylin'ska A, Borek S, Posmyk MM. Melatonin redirects carbohydrates metabolism during sugar starvation in plant cells. *Journal of Pineal Research*. 2018; 64: e12466.
 25. Okazaki M, Ezura H. Profiling of melatonin in the model tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivar MicroTom. *Journal of Pineal Research*. 2009; 46: 338–343.
 26. Posmyk MM, Kuran H, Marciniak K, Janas KM. Presowing seed treatment with melatonin protects red cabbage seedlings against toxic copper ion concentrations. *Journal of Pineal Research*. 2008; 45: 24–31.
 27. Tiryaki I, Keles H. Reversal of the inhibitory effect of light and high temperature on germination of *Phacelia tanacetifolia* seeds by melatonin. *Journal of Pineal Research*. 2011; 52: 332–339.
 28. Viana VE, Busanello C, da Maia LC, Pegoraro C, de Oliveira AC. Activation of rice WRKY transcription factors: An army of stress fighting soldiers? *Current Opinion in Plant Biology*. 2018; 45: 268–275.
 29. Xiao S, Liu L, Wang H, Li D, Bai Z, Zhang Y, Sun H, Zhang K, Li C. Exogenous melatonin accelerates seed germination in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS ONE*. 2019; 14: e0216575.
 30. Lv Y, Pan J, Wang H, Reiter RJ, Li X, Mou Z, Zhang J, Yao Z, Zhao D, Yu D. Melatonin inhibits seed germination by crosstalk with abscisic acid, gibberellin, and auxin in *Arabidopsis*. *Journal of Pineal Research*. 2021; 70: e12736.
 31. Yu Y, Deng L, Zhou L, Chen G, Wang Y. Exogenous Melatonin Activates Antioxidant Systems to Increase the Ability of Rice Seeds to Germinate under High Temperature Conditions. *Plants*. 2022; 11: 886.
 32. Arnao MB, Hernández-Ruiz J. Melatonin promotes adventitious- and lateral root regeneration in etiolated hypocotyls of *Lupinus albus* L. *Journal of Pineal Research*. 2007; 42: 147–152.
 33. Altaf MA, Shahid R, Ren MX, Naz S, Altaf MM, Khan LU, Tiwari RK, Lal MK, Shahid MA, Kumar R. Melatonin Improves Drought Stress Tolerance of Tomato by Modulating Plant Growth, Root Architecture, Photosynthesis, and Antioxidant Defense System. *Antioxidants* 2022; 11: 309.
 34. Du P, Yin B, Cao Y, Han R, Ji J, He X, Liang B, Xu J. Beneficial Effects of Exogenous Melatonin and Dopamine on Low Nitrate Stress in *Malus hupehensis*. *Frontiers in Plant Science*. 2021; 12: 807472.
 35. Tan D, Manchester LC, Di Mascio P, Martinez G.R, Prado FM, Reiter RJ. Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: Importance for phytoremediation. *FASEB Journal*. 2007; 21: 1724–1729.
 36. Okazaki M, Higuchi K, Aouini A, Ezura H. Lowering intercellular melatonin levels by transgenic analysis of indoleamine 2,3-dioxygenase from rice in tomato plants. *Journal of Pineal Research*. 2010; 49: 239–247
 37. Shi H, Wei Y, Wang Q, Reiter RJ, He C. Melatonin mediates the stabilization of DELLA proteins to repress the floral transition in *Arabidopsis*. *Journal of Pineal Research*. 2016; 60: 373–379.
 38. Byeon Y, Back K. An increase in melatonin in transgenic rice causes pleiotropic phenotypes, including enhanced seedling growth, delayed flowering, and low grain yield. *Journal of Pineal Research*. 2014; 56: 408–414.
 39. Zhao H, Su T, Huo L, Wei H, Jiang Y, Xu L, Ma F. Unveiling the mechanism of melatonin impacts on maize seedling growth: Sugar metabolism as a case. *Journal of Pineal Research*. 2015; 59: 255–266.
 40. Erland LAE, Shukla MR, Singh AS, Murch SJ, Saxena PK. Melatonin and serotonin: Mediators in the symphony of plant morphogenesis. *Journal of Pineal Research*. 2018; 64: e12452.
 41. Zhang H, Wang L, Shi K, Shan D, Zhu Y, Wang C, Bai Y, Yan T, Zheng X, Kong J. Apple tree flowering is mediated by low level of melatonin under the regulation of seasonal light signal. *Journal of Pineal Research*. 2019; 66: e12551.
 42. Riga P, Medina S, García-Flores LA, Gil-Izquierdo A. Melatonin content of pepper and tomato fruits: Effects of cultivar and solar radiation. *Food Chemistry*. 2014; 156: 347–352.
 43. Li R, Wu L, Shao Y, Hu Q, Zhang H. Melatonin alleviates copper stress to promote rice seed germination and seedling growth via crosstalk among various defensive response pathways. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022; 179: 65–77.
 44. Teng Z, Zheng W, Jiang S, Hong SB, Zhu Z, Zang Y. Role of melatonin in promoting plant growth by regulating carbon assimilation and ATP accumulation. *international journal of experimental plant biology*. 2022; 319: 111276.
 45. Park S, Le TNN, Byeon Y, Kim YS, Back K. Transient induction of melatonin biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) during the reproductive stage. *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 40–45.
 46. Murch SJ, Alan AR, Cao J, Saxena PK. Melatonin and serotonin in flowers and fruits of *Datura metel* L. *Journal of Pineal Research*. 2009; 47: 277–283.
 47. Murch SJ, Hall BA, Le CH, Saxena PK. Changes in the levels of indoleamine phytochemicals during véraison and ripening of wine grapes. *Journal of Pineal Research*. 2010; 49: 95–100.
 48. Xu T, Chen Y, Kang H. Melatonin Is a Potential Target for Improving Post-Harvest Preservation of

- Fruits and Vegetables. *Frontiers in Plant Science*. 2019; 10: 1388.
49. Pothinuch P, Tongchitpakdee S. Melatonin contents in mulberry (*Morus* spp.) leaves: Effects of sample preparation, cultivar, leaf age and tea processing. *Food Chemistry*. 2011; 128: 415–419.
 50. Lei Q, Wang L, Tan DX, Zhao Y, Zheng XD, Chen H, Li QT, Zuo BX, Kong, J. Identification of genes for melatonin synthetic enzymes in 'Red Fuji' apple (*Malus domestica* Borkh.cv.Red) and their expression and melatonin production during fruit development. *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 443–451.
 51. Estravis-Barcala M, Mattera MG, Soliani C, Bellora N, Opgenoorth L, Heer K, Arana, M.V. Molecular bases of responses to abiotic stress in trees. *Journal of Experimental Botany*. 2020; 71: 3765–3779.
 52. Hörtensteiner, S. Chlorophyll degradation during senescence. *Annual Review of Plant Biology*. 2006; 57: 55–77.
 53. Liang D, Shen Y, Ni Z, Wang Q, Lei Z, Xu N, Deng Q, Lin L, Wang J, Lv X. Exogenous Melatonin Application Delays Senescence of Kiwifruit Leaves by Regulating the Antioxidant Capacity and Biosynthesis of Flavonoids. *Frontiers in Plant Science*. 2018; 9: 426.
 54. Jing T, Liu K, Wang Y, Ai X, Bi H. Melatonin Positively Regulates Both Dark and Age-Induced Leaf Senescence by Reducing ROS Accumulation and Modulating Abscisic Acid and Auxin Biosynthesis in Cucumber Plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022; 23: 3576.
 55. Galano A, Tan DX, Reiter RJ. Melatonin as a natural ally against oxidative stress: A physicochemical examination. *Journal of Pineal Research*. 2011; 51: 1–16.
 56. Wang P, Sun X, Wang N, Tan DX, Ma F. Melatonin enhances the occurrence of autophagy induced by oxidative stress in *Arabidopsis* seedlings. *Journal of Pineal Research*. 2015; 58: 479–489.
 57. Song D, Liu Y, Yao Y, Liu F, Tao W, Zhou X, Li R, Zhang X, Li X. Melatonin improves bisphenol A-induced cell apoptosis, oxidative stress and autophagy impairment via inhibition of the p38 MAPK signaling pathway in FLK-BLV cells. *Environmental Toxicology*. 2022; 37: 1551–1562.
 58. Jiang Y, Huang S, Ma L, Kong L, Pan S, Tang X, Tian H, Duan M, Mo Z. Effect of Exogenous Melatonin Application on the Grain Yield and Antioxidant Capacity in Aromatic Rice under Combined Lead–Cadmium Stress. *Antioxidants*. 2022; 11: 776.
 59. Arnao MB, Ruiz JH. Growth conditions influence the melatonin content of tomato plants. *Food Chemistry*. 2013; 138: 1212–1214.
 60. Lei XY, Zhu RY, Zhang GY, Dai YR. Attenuation of cold-induced apoptosis by exogenous melatonin in carrot suspension cells: The possible involvement of polyamines. *Journal of Pineal Research*. 2004; 36: 126–131.
 61. Zhao Y, Qi LW, Wang WM, Saxena PK, Liu CZ. Melatonin improves the survival of cryopreserved callus of *Rhodiola crenulata*. *Journal of Pineal Research*. 2011; 50: 83–88.
 62. Uchendu EE, Shukla MR, Reed BM, Saxena PK. Melatonin enhances the recovery of cryopreserved shoot tips of American elm (*Ulmus americana* L.). *Journal of Pineal Research*. 2013; 55: 435–442.
 63. Wang P, Sun X, Li C, Wei Z, Liang D, Ma F. Long-term exogenous application of melatonin delays drought induced leaf senescence in apple. *Journal of Pineal Research*. 2013; 54: 292–302.
 64. Meng JF, Xu TF, Wang ZZ, Fang YL, Xi ZM, Zhang ZW. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water deficient stress: Antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. *Journal of Pineal Research*. 2014; 57: 200–212.
 65. Li R, Yang R, Zheng W, Wu L, Zhang C, Zhang H. Melatonin Promotes SGT1-Involved Signals to Ameliorate Drought Stress Adaption in Rice. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022; 23: 599.
 66. Wang Z, Mu Y, Hao X, Yang J, Zhang D, Jin Z, Pei Y. H₂S aids osmotic stress resistance by S-sulfhydration of melatonin production-related enzymes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*. 2022; 41: 365–376.
 67. Bai Y, Xiao S, Zhang Z, Zhang Y, Sun H, Zhang K, Wang X, Bai Z, Li C, Liu L. Melatonin improves the germination rate of cotton seeds under drought stress by opening pores in the seed coat. *PeerJ*. 2020; 8: e9450.
 68. Wei Y, Chang Y, Zeng H, Liu G, He C, Shi H. RAV transcription factors are essential for disease resistance against cassava bacterial blight via activation of melatonin biosynthesis genes. *Journal of Pineal Research*. 2018; 64: e12454.
 69. Tekbas OF, Ogur R, Korkmaz A, Kilic A, Reiter RJ. Melatonin as an antibiotic: New insights into the actions of this ubiquitous molecule. *Journal of Pineal Research*. 2008; 44: 222–226.
 70. Mandal MK, Suren H, Ward B, Boroujerdi A, Kousik C. Differential roles of melatonin in plant host resistance and pathogen suppression in cucurbits. *Journal of Pineal Research*. 2018; 65: e12505.
 71. Li C, Zhao Q, Gao T, Wang H, Zhang Z, Liang B, Wei Z, Liu C, Ma F. The mitigation effects of exogenous melatonin on replant disease in apple. *Journal of Pineal Research*. 2018; 65: e12523.
 72. Arnao MB, Hernandez Ruiz J. Chemical stress by different agents affects the melatonin content of

- barley roots. *Journal of Pineal Research*. 2009; 46: 295–299.
73. Li C, Wang P, Wei Z, Liang D, Liu C, Yin L, Jia D, Fu M, Ma F. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis*. *Journal of Pineal Research*. 2012; 53: 298–306.
74. Li C, Liang B, Chang C, Wei Z, Zhou S, Ma F. Exogenous melatonin improved potassium content in *Malus* under different stress conditions. *Journal of Pineal Research*. 2016; 61: 218–229.
75. Zhang R, Sun Y, Liu Z, Jin W, Sun Y. Effects of melatonin on seedling growth, mineral nutrition, and nitrogen metabolism in cucumber under nitrate stress. *Journal of Pineal Research*. 2017; 62: e12403.
76. Farooq MA, Islam F, Ayyaz A, Chen W, Noor Y, Hu W, Hannan F, Zhou W. Mitigation effects of exogenous melatonin- selenium nanoparticles on arsenic induced stress in *Brassica napus*. *Environmental Pollution*. 2022; 292: 118473.
77. Zhang Z, Liu L, Li H, Zhang S, Fu X, Zhai X, Yang N, Shen J, Li R, Li D. Exogenous Melatonin Promotes the Salt Tolerance by Removing Active Oxygen and Maintaining Ion Balance in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2022; 12.
78. Lee HY, Back K. Melatonin induction and its role in high light stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*. 2018; 65: e12504.
79. Brömme HJ, Peschke E, Israel G. Photo-degradation of melatonin: Influence of argon, hydrogen peroxide, and ethanol. *Journal of Pineal Research*. 2008; 44: 366–372.
80. Afreen F, Zobayed SMA, Kozai T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: Response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *Journal of Pineal Research*. 2006; 41: 108–115.
81. Boccalandro HE, González CV, Wunderlin DA, Silva MF. Melatonin levels, determined by LC-ESI-MS/MS, fluctuate during the day/night cycle in *Vitis vinifera* cv Malbec: Evidence of its antioxidant role in fruits. *Journal of Pineal Research*. 2011; 51: 226–232.
82. Bychkov IA, Kudryakova NV, Shugaev AG, Kuznetsov VV. The Melatonin Receptor CAND2/PMTR1 Is Involved in the Regulation of Mitochondrial Gene Expression under Photooxidative Stress. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2022; 502: 15–20.
83. Maharaj DS, Molell H, Antunes EM, Maharaj H, Maree DM, Nyokong T, Glass BD, Daya S. Melatonin generates singlet oxygen on laser irradiation but acts as a quencher when irradiated by lamp photolysis. *Journal of Pineal Research*. 2005; 38: 153–156.
84. Ximenes VF, Fernandes JR, Bueno VB, Catalani LH, De Oliveira GH, Machado RGP. The effect of pH on horseradish peroxidase-catalyzed oxidation of melatonin: Production of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine versus radical-mediated degradation. *Journal of Pineal Research*. 2007; 42: 291–296.

Plant Melatonin: Regulatory and Protective Role

Jabari M.*¹ and Jabari M.²

¹ Dept. of Horticultural Science and Engineering, Faculty of Agriculture, Birjand University, Birjand, I.R. of Iran

² Dept. of Horticultural Science and Engineering, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, I.R. of Iran

Abstract

Melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) as a plant growth regulator is a natural compound that has been identified in many types of plant species in roots, leaves, fruits and seeds and has strong and natural antioxidant properties. As a biological stimulant, melatonin increases tolerance to environmental stress and improves plant growth and development. It plays a role in processes such as germination, growth and development of roots and shoots, inducing growth, increasing leaf area, postponing leaf senescence, and as a result, increasing the content of chlorophyll and carotenoids, photosynthesis and carboxylation, and ultimately increasing the quantity and quality of products. It acts as an absorber for free radicals and can directly destroy reactive oxygen species in the cellular space and reduce oxidative stress in plants. In plants, melatonin is present in different parts such as root, hypocotyl, leaf, stem, flower, fruit and seed, and plants have different melatonin synthesis pathways.

Keywords: Stress, cytochrome, photosynthesis, plant hormone