

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И БИОХИМИЯ

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/37/8

**И.Ф. Головацкая, Е.В. Бойко, Р.А. Карначук**

*Национальный исследовательский  
Томский государственный университет, г. Томск, Россия*

### **Роль мелатонина в регуляции ИУК-зависимых реакций растений в разных условиях освещения**

*Показаны способность мелатонина (Мел) регулировать ИУК-зависимые ростовые реакции 7-дневных проростков *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа *Columbia* дикого типа Col и его мутантной линии *axr1-3* с нарушенной трансдукцией сигнала ауксина, а также возможность совместного действия Мел и ИУК на растяжение сегментов coleoptилей пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Иргина. Направление и величина действия Мел зависели от условий освещения (темнота, свет разного спектрального состава: синий, красный и белый свет), уровня ИУК и трансдукции ее сигнала. Поскольку Мел только частично компенсировал нарушения трансдукции сигнала ИУК и усиливал эффективность регуляции ростовых процессов только в присутствии ИУК, то нами высказано предположение, что действие Мел не связано с активацией им  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы, но изменяет эффективность действия ИУК.*

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana*; Col; *axr1-3*; *Triticum aestivum*; мелатонин; ИУК; фотоморфогенез; пигменты.

#### **Введение**

К настоящему времени установлено широкое распространение мелатонина (Мел) в царстве растений, начиная от одноклеточных водорослей и заканчивая высшими растениями. Известно об уровне Мел более чем в 100 видах пищевых и лекарственных растений [1–4]. Этот индоламин найден в надземных и подземных органах растений. Содержание Мел в растениях разных видов колеблется от 9,5 (*Asparagus officinalis*) до 5 288,1 пг/г ткани (*Festuca aurundinacea*) [5], что усложняет интерпретацию функций этого вещества в растении.

На уровень Мел в растениях оказывают действие УФ-излучение [6, 7], низкая температура [8, 9], токсичные органические вещества и тяжелые металлы [10]. Максимальное содержание Мел наблюдают при воздействии на растение УФ-В-излучения в диапазоне 280–315 нм [6]. Также установлена

E-mail: [elybai@mail.ru](mailto:elybai@mail.ru)

зависимость содержания Мел в растениях от спектрального состава света [6]. Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что изменение уровня Мел может служить ответной реакцией растений на воздействие многих внешних факторов.

В настоящее время установлено, что Мел оказывает влияние на многие процессы в растениях. Например, показано его действие на рост корней (*Phalaris canariensis*, *Avena sativa* и *Brassica juncea*) и гипокотилей (*Lupinus albus*), а также цветение растений (*Chenopodium rubrum*) [2, 8, 13–15]. Мел обладает уникальными антиоксидантными свойствами, определяющими его протекторную функцию при свободно радикальном повреждении ДНК, белков и липидов. Мел может непосредственно связывать  $H_2O_2$  и/или усиливать деятельность ферментов антиоксидантной системы [16]. Установлено, что Мел непосредственно действует на уровень экспрессии большого числа генов в геноме *Arabidopsis* [17]. В том числе показано, что Мел влияет на содержание фитогормонов, избирательно регулируя ген синтеза АБК *MdNCED3* и гены катаболизма АБК *MdCYP707A1* и *MdCYP 707A2* и тем самым снижая содержание гормона у представителей рода *Malus* [16].

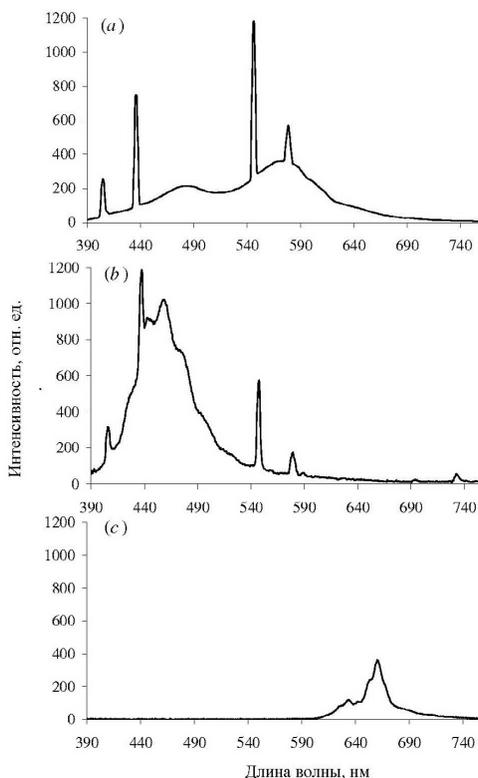
Предшественником Мел, вещества индольной природы, служит аминокислота триптофан [11, 12], которая является также предшественником хорошо изученного гормона растений индолил-3-уксусной кислоты (ИУК). Существование общих звеньев в пути биосинтеза этих двух соединений позволяет предполагать взаимосвязь между ними на уровне синтеза или регуляции процессов растительного организма.

ИУК и Мел имеют сходную молекулярную структуру. У обеих молекул отмечено присутствие индольного кольца. Отличия связаны с количеством замещающих групп. Мелатонин имеет ацетильную группу в положении 3 и метоксигруппу в положении 5, а ИУК имеет одну карбоксильную группу в положении 3. Поскольку молекулы со сходной структурой часто имеют и сходные функции, то J. Kolar и I. Machackova [3] предположили, что мелатонин обладает в растениях ауксиноподобной активностью. Hernandez-Ruiz et al. [14] выявили ауксин-подобное действие Мел на рост этиолированных гипокотилей у *Lupinus albus*. Однако при изучении регуляции органогенеза у *Hypericum perforatum* L. *in vitro* S.J. Murch et al. [18] не показали для Мел стимулирующего влияния на образование корней, характерного для ИУК. Существование противоречивых данных о гормональной функции Мел в растениях является основанием для дальнейших исследований в этом направлении. Кроме того, не выявлена взаимосвязь Мел и ИУК как продуктов метаболизма триптофана в регуляции ростовых процессов растений.

В связи с этим цель нашей работы заключалась в исследовании роли Мел в ауксин-зависимых ростовых реакциях *Arabidopsis thaliana* и *Triticum aestivum* и в выяснении характера взаимодействия Мел и ИУК в регуляции роста в условиях ростнокачественного освещения.

### Материалы и методики исследования

Исследования проводили на 7-дневных проростках *A. thaliana* (L.) Neunh. экотипа Columbia дикого типа Col и его мутантной линии *axr1-3*, выращенных в темноте и на белом (БС), синем (СС) и красном (КС) свете в условиях длинного дня (16 ч свет : 8 ч темнота) при температуре 22–25°C. Источником света служили белые TL-D 36W/54-765, синие TL-D 36W/18 и красные TL-D 36W/15 люминесцентные лампы («Philips», Нидерланды) (рис. 1). Проростки культивировали в чашках Петри при плотности потока фотонов ФАР на уровне семядолей около 120 мкмоль / (м<sup>2</sup> с) в асептических условиях на безгормональной агаризованной питательной среде Мурасиге-Скуга (контроль) и с добавлением Мел и ИУК («Sigma», США) в диапазоне концентраций 0,1 пМ – 1 мкМ (опыт). В каждом варианте взято по 3 чашки Петри, в которые было заложено по 100 семян.



**Рис. 1.** Спектры излучения белых TL-D 36W/54-765 (a), синих TL-D 36W/18 (b) и красных TL-D 36W/15 (c) люминесцентных ламп

[Fig. 1. Radiation spectra of white TL-D 36W/54-765 (a), blue TL-D 36W/18 (b) and red TL-D 36W/15 (c) luminescent lamps. On the Y-axis - Intensity, relative unit; on the X-axis - Wavelength, nm]

Совместное действие ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов в темноте оценивали по величине прироста сегментов колеоптилей пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Иргина – компетентной к ИУК и более простой, чем проростки, биологической системе. Для этого из зоны растяжения 3-дневных колеоптилей вырезали с помощью станочка Бояркина сегменты по 5 мм и помещали в 2%-ный раствор сахарозы без (контроль) и с добавлением ИУК или Мел, или ИУК + Мел (опыт). Мел или ИУК добавляли к раствору в диапазоне концентраций от 0,1 пМ до 1 мкМ, при совместном внесении гормонов Мел добавляли в двух концентрациях – 0,1 пМ или 1 мкМ.

В ходе эксперимента измеряли ростовые параметры и определяли содержание фотосинтетических пигментов. Регистрацию оптической плотности экстракта пигментов проводили на спектрофотометре «Genesys 10S UV-VIS» (США) при длине волны 470, 648 и 664 нм. Для расчета содержания фотосинтетических пигментов в семядолях использовали коэффициенты для 96%-ного раствора этилового спирта [19].

В каждом варианте измерено по 50 осевых органов проростков *A. thaliana* или сегментов колептилей *T. aestivum* при помощи бинокулярной лупы БМ-51-2 (8,75 $\times$ ). Измерение площади поверхности семядоли (с учетом черешка и пластинки) проводили с использованием программы «Moticam 2300» (Испания) на фотографиях, сделанных с помощью цифровой камеры через микроскоп «Micros» (Австрия). Содержание основных фотосинтетических пигментов измеряли 5-кратно для каждого варианта. На рисунках приведены средние арифметические и их среднеквадратичные отклонения из двух независимых опытов. Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе Microsoft Office Excel 2010. Данные представлены в виде средних арифметических и среднеквадратичных отклонений.

### Результаты исследования и обсуждение

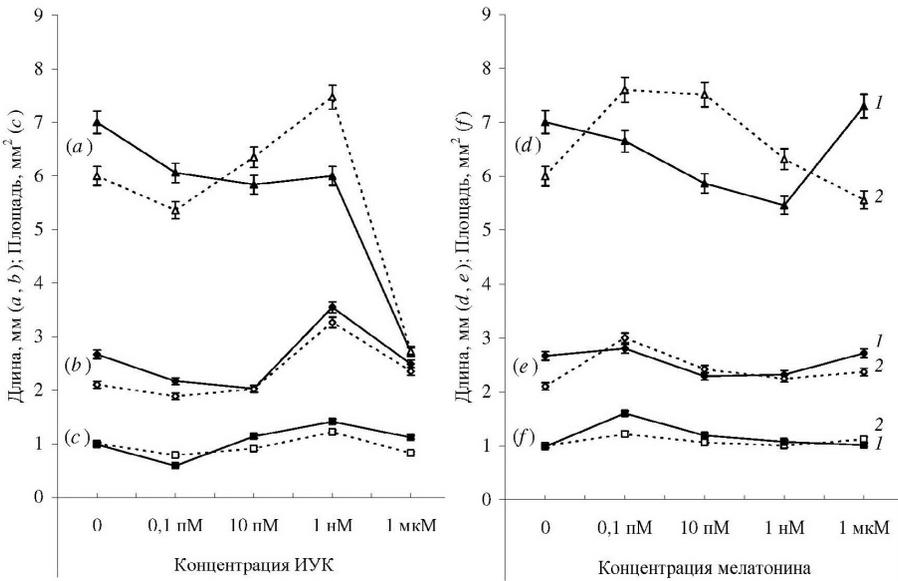
Моделью для исследования роли Мел в ИУК-зависимом морфогенезе растений и взаимодействия ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов служили проростки двух линий Col и *axr1-3* *A. thaliana* экотипа Columbia. Выбор мутантной линии *axr1-3* обусловлен тем, что мутации по гену *AXR1* определяли нарушение трансдукции сигнала ауксина, а следовательно, и механизма действия ауксина на растительные клетки [20]. К настоящему времени стало известно, что ген *AXR1* (*AUXIN RESISTANT 1*, Gene ID: AT1G05180) кодирует белок, связанный с убиквитин-активирующим ферментом E1 и его мутации вызывают аномалии развития растений, связанные с изменением морфогенеза (размеров и формы), и направления роста мутантных растений [16, 20, 21]. Мутантные растения характеризуются более короткими побегами, большим количеством боковых побегов вследствие сниженного апикального доминирования и большим количеством соцветий с мелкими цветками и меньшим образованием пыльцы. У них нарушается геотропизм корней [21]. Сосудистые пучки стеблей у мутанта менее дифференцированы, чем у дикого типа.

Как известно, действие гормонов подчиняется дозовому эффекту, поэтому установление аналогии между Мел и ИУК в регуляции морфогенеза *A. thaliana* на БС осуществляли на основе оценки эффективности их различных концентраций на рост разных органов у проростков. Нами показано, что действие ИУК в малых концентрациях (0,1 и 10 пМ) тормозило растяжение корня и гипокотили проростков дикого типа и не влияло на рост проростков мутанта (рис. 2). Реакция корня объясняется нарушением пути передачи сигнала ауксина у мутанта *axr1-3*, которое даже при равном с диким типом содержании ИУК, определяет его устойчивость к ауксинам [21]. С увеличением концентрации экзогенная ИУК (1 нМ) повышала растяжение корня у мутанта и гипокотили у обеих линий. Диапазон концентраций ауксина (10 пМ – 1 мкМ), стимулирующих рост семядолей у мутанта, шире, чем у дикого типа (1 нМ). Реакция на действие высокой концентрации ИУК (1 мкМ) сильнее выражена у корня, чем у гипокотили, что проявилось в значительном торможении его растяжения.

Следует отметить, что причиной торможения 1 мкМ ИУК корня проростков *A. thaliana* могло быть ИУК-индуцированное увеличение уровня этилена [22], ингибирующего рост корней в длину [23]. В свою очередь этилен мог стимулировать биосинтез ауксина в корнях путем активации генов  $\alpha$ - и  $\beta$ -субъединиц антранилат-синтазы (*ASA1*), *TAA1* (*TRYPTOPHAN AMINO-TRANSFERASE OF ARABIDOPSIS 1*) и *TAR* (*TAA-Related*). Под контролем этилена мог находиться транспорт ауксина в зону растяжения с использованием транспортера ауксина AUX1 и переносчиков ауксина PIN2/EIR1 или эффективность ауксина на деление клеток покоящего центра меристемы [23].

Различия ростовых реакций корня *axr1-3* с реакциями дикого типа в ответ на ИУК также могли быть связаны с его сниженной чувствительностью к этилену, жасмоновой кислоте и метилжасмонату. Это предположение согласуется с обнаруженной связью сигнальных путей жасмоновой кислоты и ИУК. Белок AXR1-3 нужен для связи протеосомных путей этих фитогормонов и важен в ответе растений на их действие [24, 25].

В отличие от действия ИУК экзогенный Мел в малых концентрациях стимулировал растяжение гипокотили (0,1 пМ), корня и семядоли (0,1–10 пМ) у проростков *axr1-3* и семядоли (0,1 пМ) у проростков дикого типа (см. рис. 2). Рост осевых органов у Col не изменялся или тормозился. Поскольку Мел низкой концентрации (0,1 пМ) вызывал удлинение корня и гипокотили у мутанта *axr1-3*, аналогичное действию более высокой концентрации ИУК (1 нМ), то можно предположить, что взаимодействие между этими двумя гормонами выражалось в изменении биосинтеза эндогенной ИУК или трансдукции ее сигнала. Первое предположение находит подтверждение в экспериментах на этиолированных проростках *Brassica juncea* [2]. Авторами установлено, что максимальный положительный эффект Мел на удлинение корня сопровождался увеличением эндогенного уровня ауксина. Однако действие высоких концентраций Мел незначительно увеличивало уровень эндогенного ауксина, опосредуя ингибирование корня.



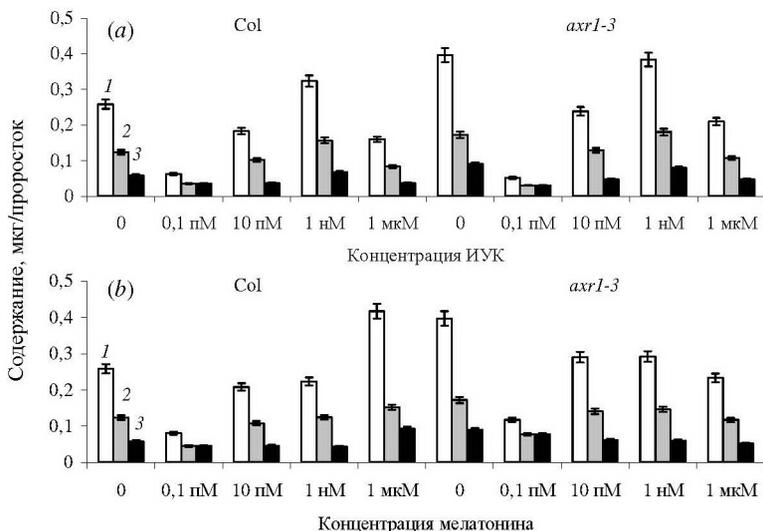
**Рис. 2.** Влияние ИУК (a, b, c) и Мел (d, e, f) на длину корня (a, d) и гипокотыля (b, e) и площадь поверхности семядоли (c, f) 7-дневных проростков *A. thaliana* на белом свете: 1 – Col, 2 – *axr1-3*  
**[Fig. 2.** The effect of IAA (a, b, c) and Mel (d, e, f) on the root (a, d) and hypocotyl (b, e) length, and the area of cotyledon surface (c, f) of 7-day-old *A. thaliana* seedlings under white light: 1 – Col, 2 – *axr1-3*. On the Y-axis - Root and hypocotyl length, mm and Cotyledon area, mm<sup>2</sup>; on the X-axis - IAA and melatonin concentration, M]

Разное по величине действие экзогенного Мел на ростовые реакции проростков дикого типа и мутанта *A. thaliana* могло быть связано с разным уровнем эндогенного Мел. В соответствии с данными других авторов Мел ингибировал удлинение корня у *Phalaris canariensis* и *Avena sativa* при более низких концентрациях (0,01 мМ), чем у *B. juncea* (100 мМ). При этом уровень Мел у однодольных ниже, чем у 2 близких видов *Brassica* [13, 15].

Изменение ростовых процессов при адаптации растений к свету сопряжено с изменением его метаболизма. Основным процессом в растении, осуществляющим поставку энергии и субстратов для синтетических процессов на свету, является фотосинтез. Его интенсивность зависит от сформированности фотосинтетического аппарата, в том числе и уровня фотосинтетических пигментов. Первыми фотосинтезирующими органами проростков *A. thaliana* являются семядоли, для которых показана зависимость содержания фотосинтетических пигментов от сигналинга ИУК (рис. 3).

На безгормональной среде у проростков *axr1-3* содержание пигментов на БС выше, чем у Col. Действие экзогенных веществ изменяло уровень зеленых и желтых пигментов в семядолях. Введение 1 нМ ИУК в питательную среду повышало содержание всех трех групп пигментов у Col или сохраняло

его на уровне контроля у *axr1-3*. Поддержание высокого уровня пигментов могло обеспечить достаточную интенсивность фотосинтеза, поставляющего метаболиты для активации роста гипокотилей и семядолей. Действие остальных концентраций гормона снижало содержание пигментов.



**Рис. 3.** Содержание фотосинтетических пигментов у 7-дневных проростков *A. thaliana* в зависимости от концентрации ИУК в питательной среде на белом свете: 1 – хлорофилл *a*, 2 – хлорофилл *b*, 3 – каротиноиды [Fig. 3. The content of photosynthetic pigments in 7-day-old *A. thaliana* seedlings depending on IAA concentration in the nutrient medium under white light: 1 - chlorophyll *a*, 2 - chlorophyll *b*, 3 - carotenoids. On the Y-axis - Content, µg/seedling; on the X-axis - IAA concentration, M (a), Melatonin concentration, M (b)]

Экзогенный Мел оказывал стимулирующее действие на уровень фотосинтетических пигментов в семядолях у Col при большей концентрации (1 мкМ), чем ИУК (1 нМ). Действие других концентраций Мел снижало содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов в семядолях проростков обеих линий. Интересно то, что действие высокой концентрации Мел (1 мкМ) увеличивало содержание всех пигментов в семядоле проростков Col до уровня пигментов у мутанта. С другой стороны, обработка Мел (10 пМ, 1 нМ) восстанавливала у мутанта *axr1-3* содержание пигментов до уровня дикого типа, как и размеров гипокотилей (0,1 пМ) и корня (0,1 и 10 пМ), возможно, компенсируя нарушение трансдукции сигнала ИУК в проростках. Обнаруженная зависимость интенсивности процессов в растении от концентрации Мел, вероятно, опосредована его влиянием на уровень экспрессии разного числа генов в геноме. Анализ профилей экспрессии генов *Arabidopsis* показал, что обработка 100 пМ Мел существенно затрагивала экспрессию только 81 гена, тогда как обработка 1 мМ мелатонином – 1 308 генов [17].

Нами установлено, что Мел и ИУК в низких концентрациях (0,1 и 10 пМ) одинаково тормозили накопление пигментов фотосинтеза в семядолях дикого типа, тогда как у мутанта с нарушением трансдукции сигнала ИУК эффективность Мел снижалась по сравнению с таковой ИУК.

Поскольку известно о влиянии света на уровень Мел в растении [6], то представляется возможным взаимодействие света и гормона в регуляции морфогенеза. Нами проведены исследования на СС, КС и БС. В качестве контроля взяты этиолированные проростки. В эксперименте использован Мел в концентрации 1 мкМ, оказывающей стимулирующее действие на содержание фотосинтетических пигментов у линии *Col A. thaliana*.

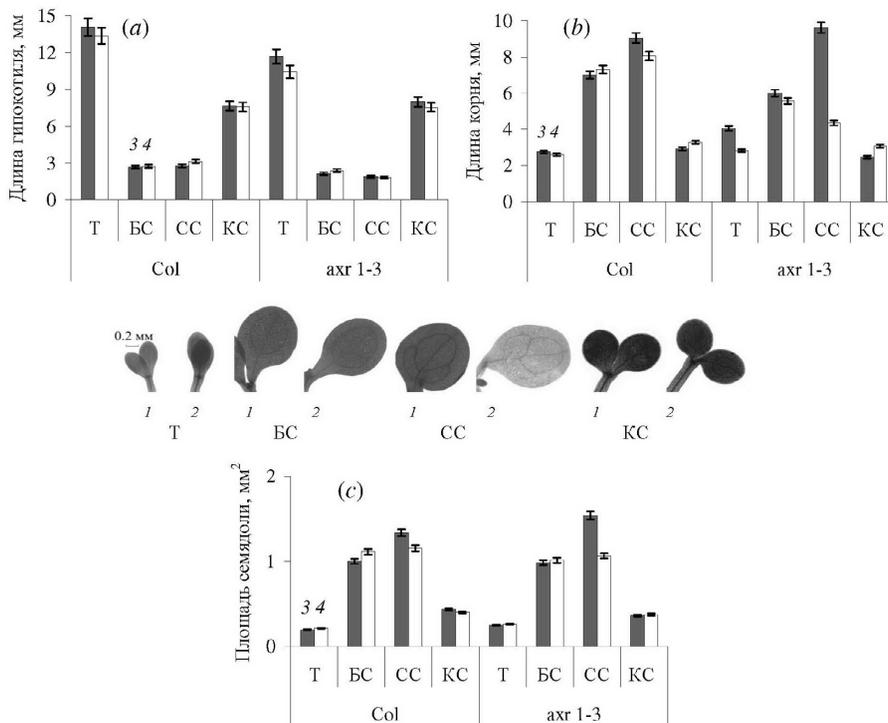
Исследование морфогенеза *A. thaliana* на начальных этапах онтогенеза показало, что рост проростков исходной линии *Col* в темноте (Т) сопровождался активным растяжением гипокотилия и сохранением его петли и сложенных семядолей. Эти признаки характеризуют нормальный темновой фенотип проростков в процессе скотоморфогенеза. У этиолированных проростков мутанта *axr1-3* отметили укороченные и утолщенные гипокотили по сравнению с *Col* (рис. 4), ингибирование растяжения которых составило 17%. Карликовый фенотип мутанта *axr1-3* в темноте связан с нарушением функционирования гена *AXR1*, который у родительской линии *Col* участвует в подавлении реакций фотоморфогенеза в темноте [24].

В соответствии с донорно-акцепторными связями между органами одновременно с торможением роста гипокотилия у проростков мутанта увеличилась длина их корня (рис. 4) и составила 147% от нормы. Реакция семядолей мутанта на темноту кардинально отличалась от реакции дикого типа. Несмотря на отсутствие света, происходило увеличение площади их поверхности за счет поперечного роста черешков и пластинки, тогда как у дикого типа меньшие по размерам семядоли имели узкие пластинки. Форму и размеры семядолей хорошо иллюстрирует рис. 3, на котором также показано 20%-ное увеличение диаметра апикальной зоны гипокотилия у мутанта *axr1-3*.

Действие белого света (БС) на проростки выражалось в торможении растяжения гипокотилия и активации роста корня и развития фотосинтетического аппарата (семядолей). Эти признаки характеризовали световой фенотип проростков обеих линий в процессе фотоморфогенеза. Форма и размеры семядолей проростков *A. thaliana*, выросших на БС, показаны на рис. 3. Достаточно наглядно представлено многократное увеличение площади поверхности семядолей на свету по сравнению с этиолированными семядолями (темнота). Кроме того, у мутанта отмечено торможение растяжения корня на 21% относительно дикого типа (см. рис. 4).

Культивирование проростков *Col A. thaliana* на синем свете (СС) сопровождалось схожими фотоморфогенетическими реакциями, вызванными БС (см. рис. 4), однако больше удлинялся корень и расширялись семядоли. У мутанта реакция на СС выражена сильнее, что проявилось в увеличении ингибирования элонгации гипокотилия на 33% и стимуляции роста семядоли на

15% по сравнению с диким типом. Установленные нами реакции проростков *A. thaliana* в ответ на длительное действие СС согласуются с реакциями проростков при их кратковременной деэтиоляции на СС (439 нм) [25].



**Рис. 4.** Ростовые параметры 7-дневных проростков *A. thaliana* линий Col (1) и *axr1-3* (2) на безгормональной среде (3) и в присутствии 1 мкМ мелатонина (4) в темноте (Т), на белом (БС), синем (СС) и красном (КС) свете:

*a* – длина гипокотыля, мм; *b* – длина корня, мм; *c* – площадь семядоли, мм<sup>2</sup>

[Fig. 4. Growth parameters of 7-day-old *A. thaliana* seedlings of lines Col (1) and *axr1-3* (2) in control medium (3) and 1 μM melatonin (4) in darkness (T), and under white (BC), blue (CC) and red (KC) light. On the Y-axis - Hypocotyl length, mm (a), Root length, mm (b) and Cotyledon area, mm<sup>2</sup>(c); on the X-axis - Lighting conditions]

Красный свет (КС) оказывал меньшее морфогенное действие на проростки, чем БС и СС. У проростков обеих линий формировались более короткий корень и меньшая пластинка семядолей, а также более длинный гипокотиль по сравнению с другими участками спектра.

Оценивая изменения ростовых параметров органов проростка в зависимости от условий освещения, мы показали положительную корреляцию между длиной корня и площадью поверхности семядолей (см. рис. 4).

В соответствии с результатами нашего исследования на ранних этапах онтогенеза *A. thaliana* мутации по гену *AXR1-3* обуславливали уменьшение

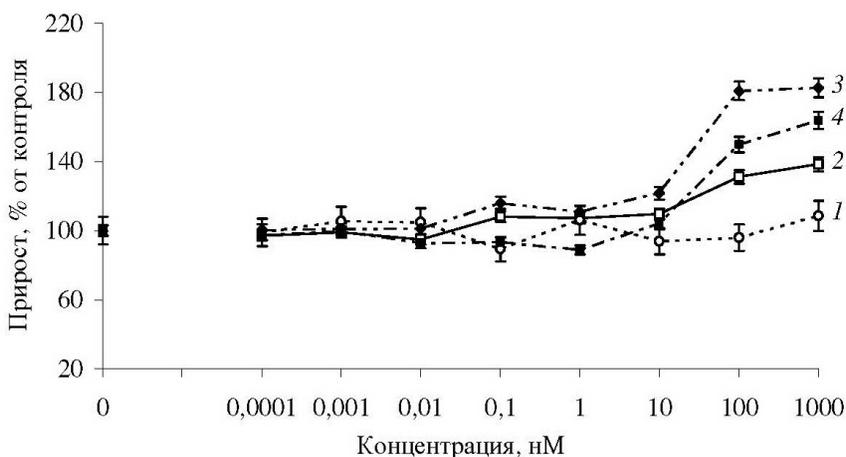
длины гипокотилия, увеличение длины корня и площади поверхности семядолей в темноте, на СС и БС. При этом на СС происходили более сильные фотоморфогенетические реакции в проростке мутанта, чем на смешанном БС. Это, вероятно, связано с тем, что на БС [26] активировалось большее число регуляторных фоторецепторов, но в силу перекрестного взаимодействия путей сигналинга света разного спектрального состава их действия частично ослаблялись. В частности, показано зависимое от света взаимодействие фоторецепторов CRY1 и PHYB [27], участвующих в подстройке реакций на действие света различного спектрального состава по СС/УФ-А и КС/ДКС. Другим объяснением могут служить известные принципы фоторегуляции активности криптохромов. СС активирует криптохромы, тогда как присутствие ЗС в смешанном световом потоке БС инактивирует их, а следовательно, снижает эффективность СС [28].

Исследования роли Мел в регулировании ростовых и биохимических процессов растений показали, что направление и величина действия 1 мкМ Мел зависели от условий освещения и уровня сигналинга ИУК. В темноте Мел ингибировал растяжение гипокотилия и корня только у проростков мутанта относительно контроля без гормона (см. рис. 4). В то же время на БС Мел увеличивал размеры семядолей дикого типа. У обеих линий Мел уменьшал размеры корня и семядолей на СС, но увеличивал размеры корня на КС. При этом эффективность Мел в регулировании роста *axr1-3* повышалась в 5 и 2 раза (на СС) и в 2 раза (на КС) по сравнению с таковой у Col соответственно.

Наблюдаемые нами различия реакций корней на действие Мел в условиях разного селективного света могли быть опосредованы эндогенным уровнем Мел. Данное предположение подтверждается результатами других авторов [6]. Высокое содержание Мел показано в корнях *Glycyrrhiza uralensis*, выращенных на КС, в то время как в корнях растений, выращенных на СС, оно не отличалось от варианта на БС.

Таким образом, нами установлено светозависимое действие мелатонина на формирование проростков *A. thaliana*. Мел снижал эффективность СС в регуляции роста корней и семядолей и повышал эффективность КС для корней. При длительном действии на БС Мел оказывал стимулирующее влияние на рост проростков *A. thaliana* в более низких концентрациях (0,1 пМ), чем ИУК (1 нМ). Мел восстанавливал у мутанта *axr1-3* рост осевых органов и содержание пигментов до уровня дикого типа, компенсируя нарушения трансдукции сигнала ИУК.

Другой моделью для нашего исследования взаимодействия ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов служили сегменты зоны растяжения coleoptилей пшеницы сорта Иргина. При анализе элонгации клеток coleoptилей показали, что экзогенная ИУК в диапазоне концентраций от 0,0001 до 0,01 нМ не изменяла темпы их роста, тогда как с увеличением концентрации в диапазоне от 0,1 до 1000 нМ постепенно увеличивала их растяжение (рис. 5). Стимулирующее действие ауксина в диапазоне 100–1000 нМ составило 30–40%.



**Рис. 5.** Влияние ИУК и Мел на растяжение сегментов coleoptилей *Triticum aestivum* сорта Иргина в темноте: 1 – Мел;

2 – ИУК; 3 – ИУК + 0,1 пМ Мел; 4 – ИУК + 1 мкМ Мел

[Fig. 5. The effect of IAA and Mel on the elongation of coleoptile segments of *Triticum aestivum* cv. Irgina in darkness: 1 - Mel, 2 - IAA, 3 - IAA + 0,1 pM Mel,

4 - IAA + 1 μM Mel. On the Y-axis - Increment, % of control; on the X-axis - Concentration, nM]

Действие Мел в диапазоне исследуемых концентраций достоверно не изменяло растяжения coleoptилей в темноте по сравнению с контролем (см. рис. 4). Полученные данные могли свидетельствовать об его инертности по отношению к росту клеток растяжением с помощью механизма закисления клеточных стенок, контролируемого ауксином. Присутствие Мел модифицировало действие ИУК. Отмечена дозовая зависимость активности веществ в регуляции роста. При низкой концентрации мелатонина неактивные в биотесте низкие концентрации ИУК не изменяли скорость растяжения, тогда как более высокие концентрации от 10 до 1 000 нМ увеличивали стимулирование растяжения coleoptилей (см. рис. 5). Наиболее сильный эффект ИУК при совместном действии с Мел (ИУК + 0,1 пМ Мел) отмечен при ее концентрациях 100 и 1 000 нМ. Прирост сегментов coleoptилей увеличился на 80% по отношению к контролю без гормонов или на 40% по отношению к приросту, вызванному действием одной ИУК.

Напротив, увеличение концентрации Мел в смеси с ИУК (ИУК + 1 мкМ Мел) снижало их совместный эффект на 20–40% по сравнению с ИУК + 0,1 пМ Мел в диапазоне концентраций ИУК от 0,1 до 1 000 нМ. Полученные результаты свидетельствовали об изменении чувствительности coleoptилей к ИУК или изменении трансдукции сигнала гормона под влиянием Мел. Увеличение концентрации Мел могло влиять также на окислительно-восстановительный потенциал клеток, поскольку, проявляя про- и антиоксидантные функции [16], он контролирует уровень морфогенных АФК [29]. Сопоставляя полученные нами данные по росту сегментов coleoptилей

*T. aestivum* с данными по росту проростков *A. thaliana*, установили общую закономерность: Мел в низких концентрациях в присутствии ИУК увеличивал растяжение клеток.

Поскольку мутации по гену *AXR1* связаны с нарушением трансдукции сигнала ауксина, то полученные нами результаты могут свидетельствовать о важной роли Мел в морфогенезе *A. thaliana* и его возможном взаимодействии с ауксином в регуляции ростовых процессов. Оценивая действие Мел на различные процессы, следует также рассматривать возможность того, что вносимый Мел включается в регуляцию метаболизма растительных клеток. Для растений пока не установлены рецепторы Мел, тогда как у животных показано присутствие ядерных (RZR/ROR $\alpha$  and RZR/ROR $\beta$ ) и мембранных рецепторов Мел MT1 в клетках крови [30] и MT2 у предиапоцитов – незрелых жировых клеток (3T3-L1) [31]. Для этих клеток установлено участие Мел в регуляции синтеза цитокинов и окислительно-восстановительного статуса [30, 31] за счет увеличения активности марганец- и медь/цинк-содержащих супероксиддисмутаз (MnSOD, Cu/ZnSOD).

### Заключение

Полученные нами данные свидетельствуют об участии мелатонина в ИУК-зависимых реакциях ското- и фотоморфогенеза проростков арабидопсиса, а также о его совместном действии с ИУК на растяжение coleoptилей пшеницы. Мел оказывал стимулирующее влияние на рост корня и гипокотилиа *axr1-3* и семядолей Col проростков *A. thaliana* в более низких концентрациях, чем ИУК. Мел был менее эффективен при нарушении трансдукции сигнала ИУК и неэффективен в отсутствие ИУК. Мел частично снимал нарушения морфогенеза и синтеза фотосинтетических пигментов у мутанта *axr1-3*. Из сказанного следует, что действие Мел не связано с активацией им H<sup>+</sup>-АТФазы плазмалеммы, но изменяет эффективность действия ИУК. Нами получены новые данные о фенотипическом проявлении мутации по гену *AXR1* у проростков *A. thaliana* в разных условиях освещения.

### Литература

1. Hattori A., Migitaka H., Iigo M., Itoh M., Yamamoto K., Ohtani-Kaneko R., Hara M., Suzuki T., Reiter R.J. Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates // Biochem. Mol. Biol. 1995. Vol. 35. PP. 627–634.
2. Chen G., Huo Y., Tan D.X., Liang Z., Zhang W., Zhang Y. Melatonin in Chinese medicinal herbs // Life Sci. 2003. Vol. 73. PP. 19–26.
3. Kolar J., Machackova I. Melatonin in higher plants : occurrence and possible functions // Pineal Res. 2005. № 39. PP. 333–341.
4. Reiter R.J., Tan D.X., Manchester L.C., Simopoulos A.P., Maldonado M.D., Flores L.J., Terron M.P. Melatonin in edible plants (phytomelatonin) : Identification, concentrations, bioavailability and proposed functions // World Rev Nutr Diet. 2007. Vol. 97. PP. 211–230.

5. Caniato R., Filippini R., Piovan A., Puricelli L., Borsarini A., Cappelletti E.M. Melatonin in plants In: Developments in Tryptophan and Serotonin Metabolism 7. Melatonin / eds. Allegri G., Costa C.V.L., Ragazzi E., Steinhart H., Laresio L. // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2003. Vol. 527. PP. 593–597. Springer Science+Business Media, LLC.
6. Afreen F., Zobayed S.M.A., Kozai T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV–B radiation // *J. Pineal Research*. 2006. Vol. 41. PP. 108–115.
7. Hardeland R., Pandi-Perumal S.R., Poeggeler B. Melatonin in plants: focus on a vertebrate night hormone with cytoprotective properties // *FPSB*. 2007. Vol. 1. PP. 32–45.
8. Kolar J., Johnson C.H., Machackova I. Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum* // *Physiol. Plant*. 2003. Vol. 118. PP. 605–612.
9. Lei X.Y., Zhu R.Y., Zhang G.Y., Dai Y.R. Attenuation of cold-induced apoptosis by exogenous melatonin in carrot suspension cells: The possible involvement of polyamines // *J. Pineal Res*. 2004. Vol. 36. PP. 126–131.
10. Tan D.X., Manchester L.C., Mascio P., Martinez G.R., Prado F.M., Reiter R.J. Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation // *J. FASEB*. 2007. Vol. 21. PP. 1724–1729.
11. Murch S.J., Krishna Raj S., Saxena P.K. Tryptophan is a precursor for melatonin and serotonin biosynthesis *in vitro* regenerated St John’s wort (*Hypericum perforatum* L. cv. Anthos) plants // *Plant Cell Reports*. 2000. Vol. 19. PP. 698–704.
12. Arnao M.B., Hernandez-Ruiz J. The physiological function of melatonin in plants // *Plant Signal. Behav*. 2006. Vol. 1. PP. 89–95.
13. Manchester L.C., Tan D.X., Reiter R.J., Park W., Monis K., Qi W. High levels of melatonin in the seeds of edible plants: possible function in germ tissue protection // *Life Sci*. 2000. Vol. 67. PP. 3023–3029.
14. Hernandez-Ruiz J., Cano A., Arnao M.B. Melatonin: a growth-stimulating compound present in lupin tissues // *Planta*. 2004. Vol. 220. PP. 140–144.
15. Hernandez-Ruiz J., Cano A., Arnao M.B. Melatonin acts as a growth-stimulating compound in some monocot species // *J. Pineal Research*. 2005. Vol. 39. PP. 137–142.
16. Li C., Tan D.X., Liang D., Chang C., Jia D., Ma F. Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress // *J. Exp Bot*. 2015. Vol. 66. PP. 669–680.
17. Weeda S., Zhang N., Zhao X. Ndip G., Guo Y., Buck G.A., Fu C., Ren S. *Arabidopsis* transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9 : e93462.
18. Murch S.J., Campbell S.S.B., Saxena P.K. The role of serotonin and melatonin in plant morphogenesis: regulation of auxin-induced root organogenesis *in vitro* cultured explants of St. John’s wort (*Hypericum perforatum* L.) // *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant*. 2001. Vol. 37. PP. 786–793.
19. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoides: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol*. 1987. Vol. 148. PP. 350–382.
20. Lincoln C., Britton J.H., Estelle M. Growth and development of the *axr1* mutants of *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 1990. Vol. 2. PP. 1071–1080.
21. Estelle M.A., Somerville C. Auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* with an altered morphology // *Mol. Gen. Genet*. 1987. Vol. 206. PP. 200–206.
22. Song Y.J., Joo J.H., Ryu H.Y., Lee J.S., Bae Y.S., Nam K.H. Reactive oxygen species mediate IAA-induced ethylene production in mungbean (*Vigna radiata* L.) hypocotyls // *J. Plant Biol*. 2007. Vol. 50. PP. 18–23.

23. Новикова Г.В., Носов А.В., Степанченко Н.С., Фоменков А.А., Мамаева А.С., Мошков И.Е. Пролиферация клеток растений и ее регуляторы // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 4. С. 529–537.
24. Schwechheimer C., Serino G., Deng X.-W. Multiple ubiquitin ligase-mediated processes require COP9 signalosome and AXR1 function // Plant Cell. 2002. Vol. 14. PP. 2553–2563.
25. Карначук Р.А., Большакова М.А., Ефимова М.В., Головацкая И.Ф. Интеграция сигналов синего света и жасмоновой кислоты в морфогенезе *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 534–538.
26. Головацкая И.Ф., Дорощев В.Ю., Медведева Ю.В., Никифоров П.Е., Карначук Р.А. Оптимизация условий освещения при культивировании микроклонов *Solanum tuberosum* L. сорта Луговской *in vitro* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 133–144.
27. Hughes R.M., Vrana J.D., Song J., Tucker C.L. Light-dependent, dark-promoted interaction between *Arabidopsis* cryptochrome 1 and phytochrome B proteins // J. Biol. Chem. 2012. Vol. 287. PP. 22165–22172.
28. Головацкая И.Ф., Карначук Р.А. Роль зеленого света в жизнедеятельности растений // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 6. С. 776–791.
29. Dunand C., Crevecoeur M., Penel C. Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in *Arabidopsis* root and their influence on root development : possible interaction with peroxidases // New Phytologist. 2007. Vol. 174. PP. 332–341.
30. Guerrero J.M., Reiter R.J. Melatonin-immune system relationships // Curr. Top. Med. Chem. 2002. Vol. 2. PP. 167–179.
31. Adamczyk-Sowa M., Sowa P., Zwirska-Korczala K., Pierzchala K., Bartosz G., Sadowska-Bartosz I. Role of melatonin receptor MT2 and quinone reductase II in the regulation of the redox status of 3T3-L1 preadipocytes *in vitro* // Cell Biol. Int. 2013. Vol. 37. PP. 835–842.

Поступила в редакцию 17.12.2016 г.; повторно 10.01.2017 г.;  
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

**Авторский коллектив:**

**Головацкая Ирина Феофитовна** – д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [golovatskaya.irina@mail.ru](mailto:golovatskaya.irina@mail.ru)

**Бойко Екатерина Владимировна** – аспирант, м.н.с. кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [CaterinaSoloveva@gmail.com](mailto:CaterinaSoloveva@gmail.com)

**Карначук Раиса Александровна** – д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

Golovatskaya IF, Boyko EV, Karnachuk RA. Role of melatonin in the regulation of IAA-dependent plant reactions in different lighting conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:144-160. doi: 10.17223/19988591/37/8 In Russian, English summary

Irina F. Golovatskaya, Ekaterina V. Boyko, Raisa A. Karnachuk

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

### Role of melatonin in the regulation of IAA-dependent plant reactions under different lighting conditions

Currently, expansion of melatonin (Mel) in the plant kingdom has been established. Mel has an impact on many processes in a plant. The existence of contradictory data about the Mel hormonal function in a plant is the basis for further research. Moreover, in the regulation of plant growth processes an interrelation of Mel and indole-3-acetic acid (plant hormone IAA) (as metabolic products of tryptophan) has not been found. In this regard, the aim of this research was to determine the role of Mel in auxin-dependent growth reactions and possible interaction of Mel and IAA in the regulation of plant processes in the dark and in the light.

Our studied objects were 7-day-long seedlings of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Columbia ecotype Col wild type and its mutant line *axr1-3* with impaired transduction of auxin signal. They were grown in hormone-free Murashige and Skoog medium in the dark, under blue, red and white light (control) and with an addition of Mel (an experience) under long-day conditions (16 h light: 8 h dark) at PAR photon flux density about  $120 \mu\text{mol} / (\text{m}^2 \text{ s})$ , at a temperature 22-25°C. The light source was white TL-D 36W / 54-765, blue TL-D 36W / 18 and red TL-D 36W / 15 fluorescent lamps (Fig. 1). Also, we studied wheat coleoptile segments *Triticum aestivum* L. of Irgina variety. These segments were cultured in the darkness using 2% sucrose (control) with an addition of IAA or Mel, or Mel + IAA (experience). The range of the studied concentrations of Mel and IAA varied from 0.1 pM to 1  $\mu\text{M}$ . In the experiment, we measured growth parameters and determined the content of photosynthetic pigments. The optical density of the extract of pigments in 96%-ethanol was registered using the spectrophotometer at a wavelength of 470, 648 and 664 nm.

Our experiments showed that direction and magnitude of 1  $\mu\text{M}$  Mel influence depended on the lighting conditions and IAA signal transduction (Fig. 4). In the darkness Mel inhibited the elongation of mutant axial organs, whereas it increased the size of the cotyledon wild type under the white light. Mel reduced the size of the root and the cotyledons under the white light in both lines, but increased the size of the root under the red light. Furthermore, the efficiency of Mel during *axr1-3* growth regulation was higher than Col. The experience has shown that the exogenous Mel under the white light has a stimulating effect on the growth of seedlings of *A. thaliana* in lower concentrations (0.1 pM) than IAA (1 nM). Mel was restoring *axr1-3* mutant axial organs growth and the content of photosynthetic pigments to the wild-type levels, probably by compensating violations of IAA signal transduction (Fig. 2, 3). In the absence of the IAA Mel did not affect the coleoptile segments of *T. aestivum* elongation, but during their coeffect Mel intensified its effectiveness in the regulation of the growth processes (Fig. 5). It appears from this that the action of Mel was not associated with the activation of plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase, but changed the efficiency of IAA action.

The article contains 5 Figures, 31 References.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana*; Col; *axr1-3*; *Triticum aestivum*; melatonin; IAA; photomorphogenesis; pigments.

### References

1. Hattori A, Migitaka H, Iigo M, Itoh M, Yamamoto K, Ohtani-Kaneko R, Hara M, Suzuki T, Reiter RJ. Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates. *Biochem. Mol. Biol.* 1995;35(3):627-634. PMID: [7773197](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7773197/)

2. Chen G, Huo Y, Tan DX, Liang Z, Zhang W, Zhang Y. Melatonin in Chinese medicinal herbs. *Life Sci.* 2003;73:19-26. PMID: [12726883](#)
3. Kolar J, Machackova I. Melatonin in higher plants: occurrence and possible functions. *Pineal Res.* 2005;39:333-341. doi: [10.1111/j.1600-079X.2005.00276.x](#)
4. Reiter RJ, Tan DX, Manchester LC, Simopoulos AP, Maldonado MD, Flores LJ, Terron MP. Melatonin in edible plants (phytomelatonin): Identification, concentrations, bioavailability and proposed functions. *World Rev Nutr Diet.* 2007;97:211-230. doi: [10.1159/000097917](#)
5. Caniato R, Filippini R, Piovano A, Puricelli L, Borsarini A, Cappelletti EM. Melatonin in plants. In: *Developments in Tryptophan and Serotonin Metabolism*. Allegri G, Costa CVL, Ragazzi E, Steinhart H, Laresio L, editors. Springer US. *Advances in Experimental Medicine and Biology.* 2003;527:593-597. doi: [10.1007/978-1-4615-0135-0\\_68](#)
6. Afreen F, Zobayed SMA, Kozai T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *J. Pineal Research.* 2006;41:108-115. doi: [10.1111/j.1600-079X.2006.00337.x](#)
7. Hardeland R, Pandi-Perumal SR, Poeggeler B. Melatonin in plants: focus on a vertebrate night hormone with cytoprotective properties. *FPSB.* 2007;1:32-45. Available at: [http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0706/FPSB\\_1\(1\)/FPSB\\_1\(1\)32-45o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0706/FPSB_1(1)/FPSB_1(1)32-45o.pdf) (accessed 20.12.2016)
8. Kolar J, Johnson CH, Machackova I. Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum*. *Physiologia Plantarum.* 2003;118:605-612. doi: [10.1034/j.1399-3054.2003.00114.x](#)
9. 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. *J. Pineal Res.* 2004;36(2):126-131. PMID: [14962064](#)
10. Tan DX, Manchester LC, Mascio P, Martinez GR, Prado FM, Reiter RJ. Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation. *The FASEB Journal.* 2007;21(8):1724-1729. doi: [10.1096/fj.06-7745com](#)
11. Murch SJ, KrishnaRaj S, Saxena PK. Tryptophan is a precursor for melatonin and serotonin biosynthesis *in vitro* regenerated St John's wort (*Hypericum perforatum* L. cv. Anthos) plants. *Plant Cell Reports.* 2000;19:698-704. doi: [10.1007/s002990000206](#)
12. Arnao MB, Hernandez-Ruiz J. The physiological function of melatonin in plants. *Plant Signal. Behav.* 2006;1(3):89-95. PMID: [19521488](#)
13. Manchester LC, Tan DX, Reiter RJ, Park W, Monis K, Qi W. High levels of melatonin in the seeds of edible plants: Possible function in germ tissue protection. *Life Sci.* 2000;67(25):3023-3029. doi: [10.1016/S0024-3205\(00\)00896-1](#)
14. Hernandez-Ruiz J, Cano A, Arnao MB. Melatonin: a growth-stimulating compound present in lupin tissues. *Planta.* 2004;220:140-144. doi: [10.1007/s00425-004-1317-3](#)
15. Hernandez-Ruiz J, Cano A, Arnao MB. Melatonin acts as a growth-stimulating compound in some monocot species. *J. Pineal Research.* 2005;39:137-142. doi: [10.1111/j.1600-079X.2005.00226.x](#)
16. Li C, Tan DX, Liang D, Chang C, Jia D, Ma F. Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress. *J. Exp Bot.* 2015;66(3):669-680. doi: [10.1093/jxb/eru476](#)
17. Weeda S, Zhang N, Zhao X, Ndip G, Guo Y, Buck GA, Fu C, Ren S. *Arabidopsis* transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems. *PLoS ONE.* 2014;9(3):e93462. doi: [10.1371/journal.pone.0093462](#)
18. Murch SJ, Campbell SSB, Saxena PK. The role of serotonin and melatonin in plant morphogenesis: regulation of auxin-induced root organogenesis *in vitro* cultured explants of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.). *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant.* 2001;37:786-793. doi: [10.1007/s11627-001-0130-y](#)

19. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 1987;148:350-382. doi: [10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
20. Lincoln C, Britton JH, Estelle M. Growth and development of the *axr1* mutants of *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 1990;2(11):1071-1080. doi: [10.1105/tpc.2.11.1071](https://doi.org/10.1105/tpc.2.11.1071)
21. Estelle MA, Somerville C. Auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* with an altered morphology. *Mol Gen Genet.* 1987;206:200-206. doi: [10.1007/BF00333575](https://doi.org/10.1007/BF00333575)
22. Song YJ, Joo JH, Ryu HY, Lee JS, Bae YS, Nam KH. Reactive oxygen species mediate IAA-induced ethylene production in mungbean (*Vigna radiata* L.) hypocotyls. *J Plant Biol.* 2007;50:18-23. doi: [10.1007/BF03030595](https://doi.org/10.1007/BF03030595)
23. Novikova GV, Nosov AV, Stepanchenko NS, Fomenkov AA, Mamaeva AS, Moshkov IE. Plant cell proliferation and its regulators. *Russ J Plant Physiol.* 2013;60(4):500-506. doi: [10.1134/S102144371304010](https://doi.org/10.1134/S102144371304010)
24. Schwechheimer C, Serino G, Deng X-W. Multiple ubiquitin ligase-mediated processes require COP9 signalosome and AXR1 function. *The Plant Cell.* 2002;14(10):2553-2563. doi: [10.1105/tpc.00343](https://doi.org/10.1105/tpc.00343)
25. Karnachuk RA, Bol'shakova MA, Efimova MV, Golovatskaya IF. Interaction of jasmonic acid and blue light in the regulation of *Arabidopsis* morphogenesis. *Russ J Plant Physiol.* 2008;55(5):597-602. doi: [10.1134/S1021443708050026](https://doi.org/10.1134/S1021443708050026)
26. Golovatskaya IF, Dorofeev VYu, Medvedeva YuV, Nikiforov PE, Karnachuk RA. Optimization of illumination conditions in cultivation process of *Solanum tuberosum* L. cv. Lugovskoy microcuttings *in vitro*. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;4(24):133-144. In Russian, English summary. doi: [10.17223/19988591/24/11](https://doi.org/10.17223/19988591/24/11)
27. Hughes RM, Vrana JD, Song J, Tucker CL. Light-dependent, dark-promoted interaction between *Arabidopsis* cryptochrome 1 and phytochrome B proteins. *J Biol Chem.* 2012;287:22165-22172. doi: [10.1074/jbc.M112.360545](https://doi.org/10.1074/jbc.M112.360545)
28. Golovatskaya IF, Karnachuk RA. Role of green light in physiological activity of plants. *Russ J Plant Physiol.* 2015;62(6):727-740. doi: [10.1134/S1021443715060084](https://doi.org/10.1134/S1021443715060084)
29. Dunand C, Crevecoeur M, Penel C. Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in *Arabidopsis* root and their influence on root development: Possible interaction with peroxidases. *New Phytologist.* 2007;174:332-341. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.01995.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01995.x)
30. Guerrero JM, Reiter RJ. Melatonin-immune system relationships. *Curr Top Med Chem.* 2002;2(2):167-179. doi: [10.2174/1568026023394335](https://doi.org/10.2174/1568026023394335)
31. Adamczyk-Sowa M, Sowa P, Zwirska-Korczala K, Pierzchala K, Bartosz G, Sadowska-Bartosz I. Role of melatonin receptor MT2 and quinone reductase II in the regulation of the redox status of 3T3-L1 preadipocytes *in vitro*. *Cell Biol Int.* 2013;37(8):835-842. doi: [10.1002/cbin.10105](https://doi.org/10.1002/cbin.10105)

Received 17 December, 2016; Revised 10 January, 2017;

Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017

**Author info:**

**Golovatskaya Irina F**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., 634050 Tomsk, Russian Federation.

E-mail: [golovatskaya.irina@mail.ru](mailto:golovatskaya.irina@mail.ru)

**Boyko Ekaterina V**, Postgraduate, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [CaterinaSoloveva@gmail.com](mailto:CaterinaSoloveva@gmail.com)

**Karnachuk Raisa A**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.