Heringeriana
Jardim Botânico de Brasília
https://revistas.jardimbotanicodf.org/index.php/heringeriana
ISSN 2359-165X

Artigo de Revisão

Hormônio vegetal melatonina: principais atributos e importância para as plantas

Thaynná dos Santos Nascimento[1], Ellen de Moura Vale[1], Mara de Menezes de Assis Gomes[1]

[1]*Setor de Fisiologia Vegetal, Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal, UENF, Av. Alberto Lamego, 2000 Campos dos Goytacazes-RJ CEP:28013-602*

*Corresponding author: maramag@uenf.br

Recebido 05 de agosto de 2025 | **Aceito** 07 de julho de 2026 | **Publicado** 02 de setembro de 2026

Citação: Nascimento, T. dos S., Vale, E. de M., & Gomes, M. de M. de A. (2026). Hormônio vegetal melatonina: principais atributos e importância para as plantas. Heringeriana, 20(1), e918079. https://doi.org/10.70782/heringeriana.v20i1.918079

Resumo: A melatonina, uma molécula derivada do triptofano, está presente em diversos organismos, incluindo as plantas. Nas plantas, ela desempenha um papel essencial, influenciando processos cruciais como crescimento, desenvolvimento e resposta a estresses bióticos e abióticos. A melatonina interage com outros fitormônios, contribuindo para sua regulação e atua como um potente antioxidante, eliminando espécies reativas de oxigênio e nitrogênio. Além disso, estudos recentes apontam que o uso da melatonina exógena favorece o aumento da vida útil pós-colheita de frutas e verduras, garantindo produtos de qualidade e ambientalmente amigáveis. Esta revisão tem como objetivo reunir as principais características da melatonina em plantas e destacar sua importância, gerando um material de consulta em língua portuguesa para estudantes. Além disso, busca incentivar mais pesquisas e a inclusão do tema na grade curricular de disciplinas como Fisiologia Vegetal nas universidades.

Palavras-chave: fitomelatonina, fitormônio, melatonina exógena, melatonina em plantas.

Abstract: (Plant hormone melatonin: Main attributes and importance for plants) Melatonin is a molecule derived from tryptophan present in several organisms including plants. In plants it plays an essential role influencing crucial processes such as growth, development and response to biotic and abiotic stresses. Melatonin interacts with other phytohormones contributing to their regulation and acts as a potent antioxidant eliminating reactive species of oxygen and nitrogen. Besides, recent studies indicate the promising use of exogenous melatonin to increase the post-harvest shelf life of fruits and vegetables, ensuring quality and more environmentally friendly products. This review aims to summarize the main characteristics of melatonin in plants and highlight its importance, thereby providing a reference resource in Portuguese for students. In addition, it seeks to encourage further research and the inclusion of this topic in the curriculum of courses such as Plant Physiology at universities.

Keywords: exogenous melatonin, melatonin in plants, phytomelatonin, phytohormone.

A melatonina (N-acetil-5-metoxitriptamina) é uma indolamina versátil derivada do triptofano (TRP) amplamente distribuída em bactérias, fungos, animais e plantas, mas originalmente identificada no tecido pineal bovino (Q. Chen et al., 2022). Em plantas, sua presença foi descoberta em 1995 (Dubbels et al., 1995; Hattori et al., 1995; Murch & Erland, 2021). O nome "melatonina" deriva do grego melano (preto ou escuro) e serotonina (com a qual possui similaridade estrutural), pois funciona para clarear a pele de certos peixes, répteis e anfíbios (Q. Chen et al., 2022).

A melatonina tem sido considerada um potente agente terapêutico, demostrando notável eficácia no tratamento de infecções respiratórias, como a doença do coronavírus-2019 (COVID-19; Okeke et al., 2022), e na prevenção de doenças hepáticas (Bonomini et al., 2018). Esses resultados destacam as implicações mais amplas da interação entre compostos botânicos e a saúde humana. Nesta revisão, para diferenciar a melatonina endógena, encontrada em plantas, daquela presente em outros organismos, utilizaremos o termo fitomelatonina (FMT).

A FMT regula diversos processos no desenvolvimento vegetal, incluindo a germinação, o crescimento do hipocótilo, o desenvolvimento das raízes, a floração, a senescência foliar, a formação e o amadurecimento de sementes e frutos, a partenocarpia, a eficiência fotossintética, além do rendimento de biomassa (Faizan et al., 2024). Essa molécula também atua na mitigação de estresses bióticos, reduzindo os danos causados por infecções virais, bacterianas e fúngicas, o que destaca seu potencial como um estimulador de defesa e também na mitigação de estresses abióticos (W. J. Park, 2024).

Em condições de estresse, a FMT endógena funciona como um potente antioxidante, eliminando espécies reativas de oxigênio (EROs) e nitrogênio (ERNs), cujos níveis aumentam significativamente sob estresses (Sati et al., 2024; Tiwari et al., 2020). Essa atividade antioxidante intrínseca é devida às propriedades químicas da molécula de FMT, de modo que a proteção das plantas por altas concentrações de FMT é uma resposta independente da sinalização celular. Muitos estudos sugerem que a interação entre FMT e a sinalização das EROs desempenha um papel na regulação de vários processos biológicos, incluindo germinação de sementes, movimentos estomáticos, atraso da senescência foliar, rizogênese, amadurecimento de frutos e adaptação da planta a condições ambientais desfavoráveis (Ahammed et al., 2024).

A descoberta de um receptor potencial para FMT em plantas proporcionou avanços fundamentais na compreensão de sua função sinalizadora, culminando no reconhecimento científico da melatonina como fitormônio (Arnao & Hernández-Ruiz, 2019a; Arnao & Hernández-Ruiz, 2020b; W. J. Park, 2024). Apesar desses avanços, seus mecanismos moleculares ainda não são totalmente elucidados. Como característica típica dos fitormônios, a FMT exibe ação pleiotrópica - capacidade de regular múltiplos processos fisiológicos aparentemente não relacionados (W. J. Park, 2024). Essa propriedade explica como um número limitado de hormônios vegetais pode coordenar diversas respostas fisiológicas em diferentes espécies (Q. Chen & Arnao, 2022).

Há inúmeras evidências indicando que a regulação de diversos processos fisiológicos em plantas é influenciada pela interação sinérgica ou antagônica entre a FMT e outros hormônios vegetais (Ahammed et al., 2024). Em muitos casos, os efeitos pleiotrópicos da FMT não ocorrem diretamente, mas por meio de uma rede de interações com outros fitormônios como auxinas, giberelinas, citocininas, ácido abscísico, etileno, brassinosteroides, ácido salicílico e ácido jasmônico (W. J. Park, 2024). Além disso, a FMT e outros fitormônios frequentemente compartilham vias de sinalização, podendo alterar mutuamente suas concentrações, incluindo a regulação dos níveis endógenos de FMT (Arnao & Hernández-Ruiz, 2021).

Neste trabalho, foi realizada uma pesquisa bibliográfica através das plataformas Google Acadêmico e *ScienceDirect* (Elsevier) utilizando busca avançada, usando aspas como recurso para que o buscador assimilasse as palavras-chave como uma palavra única e, algumas vezes, foram utilizados os operadores booleanos a fim de refinar a busca dos artigos. A busca foi feita pesquisando o tema em inglês já que a maioria dos trabalhos feitos sobre a FMT são encontrados em inglês. As principais palavras-chave utilizadas na busca de artigos foram: "melatonina em plantas" (do inglês *melatonin in plants*), "fitomelatonina" (do inglês *phytomelatonin*), "uso de melatonina em cultivos de plantas" (do inglês *use of melatonin in plant crops*) e melatonina exógena em plantas (do inglês *exogenous melatonin in plants*). Foram selecionados artigos publicados nos últimos cinco anos em revistas científicas de reconhecimento internacional, preferencialmente com alto fator de impacto. Além disso, artigos-chave relacionados à história da fitomelatonina em plantas também foram incluídos nesta revisão. As figuras foram criadas no software *BioRender* (Criado em https://BioRender.com) com adaptações de figuras de artigos científicos ou idealizadas especificamente para esta revisão.

Os tópicos foram selecionados de forma a verificar o papel antioxidante da fitomelatonina e sua capacidade de eliminar espécies reativas de oxigênio e nitrogênio; explorar como a fitomelatonina contribui para a mitigação de estresses bióticos e abióticos em plantas; analisar as interações da fitomelatonina com outros fitormônios e seu impacto nas vias de sinalização vegetal e examinar a influência da fitomelatonina na fisiologia pós-colheita de produtos hortícolas, incluindo o prolongamento da vida útil e a manutenção da qualidade.

O estudo da melatonina em plantas é um tema emergente e ainda pouco explorado no meio acadêmico, especialmente no Brasil, onde apenas um número reduzido de grupos de pesquisa tem se dedicado ao seu estudo. Nos cursos de graduação em Ciências Biológicas, Ciências Ambientais, Agronomia, Engenharia Florestal, Zootecnia e áreas afins, a melatonina geralmente é tratada de maneira superficial, com pouca ênfase em sua relevância como fitormônio e em seu papel nos processos fisiológicos e adaptativos das plantas.

Nesse contexto, esta revisão tem como objetivo consolidar o conhecimento atual sobre melatonina vegetal, fornecendo um material didático em português para estudantes de graduação e pós-graduação. Buscamos ainda estimular novas pesquisas sobre FMT no contexto brasileiro e sua incorporação nos currículos de Fisiologia Vegetal. Tal inclusão permitiria a formação de profissionais mais qualificados, atualizados e melhor preparados para os desafios da área.

Biossíntese de Fitomelatonina

A molécula de FMT apresenta uma estrutura química que lhe proporciona uma grande estabilidade por possuir um alto mesomerismo de ressonância (Mannino et al., 2021) (Figura 1). Essa molécula é exatamente a mesma encontrada em animais e humanos, porém as rotas de síntese são diferenciadas, sendo a síntese em plantas considerada mais complexa. Ela é biossintetizada e catabolizada como os outros fitormônios, e suas vias metabólicas consistem em uma rede reguladora juntamente com outros fitormônios (Arnao & Hernández-Ruiz, 2021; W. J. Park, 2024).

A fitomelatonina é sintetizada a partir do triptofano (TRP), um aminoácido aromático encontrado em todos os organismos vivos (plantas, animais, algas e bactérias). As evidências que sugerem a FMT produzida a partir do TRP foram relatadas pela primeira vez a partir de estudos com radioisótopos marcados usando ^{14}C-TRP, os quais demonstraram a rápida conversão de FMT (em menos de uma hora) em plântulas de *Hypericum perforatum* L. cv. Anthos cultivadas *in vitro* (Murch et al., 2000).

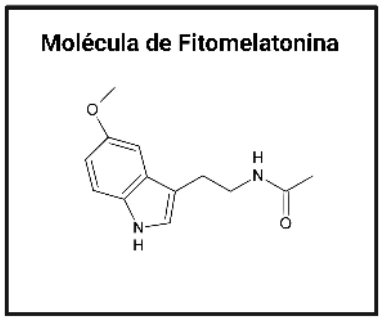


Figura 1: Estrutura da molécula de fitomelatonina, representada pela fórmula química $C_{13}H_{16}N_2O_2$. Sua estrutura química, baseada no núcleo indol, apresenta os grupos funcionais 3-amida e 5-alcoxi. Figura criada pelo autor utilizando o software *BioRender* (Scientific Image and Illustration Software®). Nascimento, T. (2025) https://BioRender.com/jqn7c5m, adaptada de uma imagem disponível no PNGEgg.

A biossíntese da FMT ocorre principalmente via triptamina, serotonina (SER ou 5-hidroxitriptamina - 5HT) e N-acetilserotonina (W. J. Park, 2024), conforme detalhado na Figura 2. As vias responsáveis pela biossíntese endógena de TRP (Aghdam & Arnao, 2024) ocorrem a partir do fosfoenolpiruvato, proveniente da via da glicólise, e da eritrose 4-fosfato, fornecida pela via da pentose fosfato oxidativa. Esses precursores são integrados à via do ácido chiquímico, que é mediada por enzimas como a chiquimato desidrogenase (dependente de NADPH) e a chiquimato quinase (dependente de ATP) (Aghdam & Arnao, 2024).

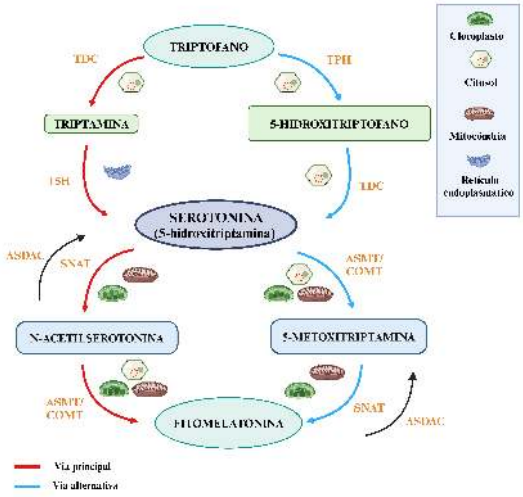


Figura 2: Via de biossíntese de fitomelatonina em plantas. Enzima triptofano descarboxilase (TDC); Enzima triptofano-5-hidroxilase (TPH); Enzima triptamina-5-hidroxilase (T5H); Enzima serotonina-N-acetiltransferase (SNAT); Enzima N-acetilserotonina O-metil transferase (ASMT); Enzima ácido cafeico-O-metiltransferase (COMT); Enzima NAS desacetilase (ASDAC); Locais: citosol, cloroplasto, mitocôndrias e retículo endoplasmático. Figura criada pelo autor utilizando o software *BioRender* (Scientific Image and Illustration Software®). Nascimento, T. (2025) https://BioRender.com/pn88qtb.

O TRP é o ponto de partida para a síntese de FMT em plantas, envolvendo quatro etapas enzimáticas e pelo menos seis enzimas. As seguintes enzimas estão na ordem de importância para a síntese de FMT em plantas: triptofano descarboxilase (TDC), triptofano-5-hidroxilase (TPH), triptamina-5-hidroxilase (T5H), serotonina-N-acetiltransferase (SNAT), acetilserotonina O-metiltransferase (ASMT) e ácido cafeico-O-metiltransferase (COMT) (Figura 2) (Faizan et al., 2024).

A TDC é responsável pela biossíntese de triptamina a partir do TRP no citosol, enquanto a T5H é responsável pela biossíntese de SER a partir da triptamina no retículo endoplasmático, embora as mitocôndrias vegetais tenham sido identificadas como a principal fonte de FMT (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024). Então, a SNAT, presente em cloroplastos e mitocôndrias, é responsável pela biossíntese de N-acetilserotonina a partir da SER ou biossíntese de FMT a partir da 5-metoxitriptamina (5-MT). A ASMT ou a COMT é responsável pela biossíntese de FMT a partir da N-acetilserotonina ou pela biossíntese de 5-MT a partir da SER no citoplasma, cloroplasto e mitocôndrias (Aghdam & Arnao, 2024).

Na via principal, o TRP é primeiro convertido em triptamina por meio de uma reação de descarboxilação catalisada pela TDC (Y. Zhou et al., 2020). TDC é a primeira enzima limitante na via de biossíntese da FMT e catalisa a conversão de TRP para triptamina com alta especificidade. Em seguida, a triptamina é hidroxilada em SER pela T5H (Murch & Erland, 2021). Embora a TDC seja altamente regulada na maioria das espécies de plantas, a conversão de triptamina em SER parece ocorrer rapidamente e com pouco feedback ou regulação, além da competição pela triptamina, que também serve como um precursor para muitas vias metabólicas secundárias (Kang et al., 2007; Erland et al., 2019). Nos cloroplastos, o TRP é descarboxilado em triptamina por TDC e depois em SER, que é catalisada via hidroxilação por T5H no retículo endoplasmático (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

A biossíntese de FMT a partir da SER ocorre por meio de dois intermediários principais: (1) N-acetilserotonina (NAS), em uma reação catalisada pela SNAT seguindo o mesmo caminho que em animais, ou (2) 5-metoxitriptamina (5-MT) que é catalisada pelo COMT (Murch & Erland, 2021). A acetilação de SER, que é catalisada por SNAT em plantas, é o penúltimo estágio da biossíntese de FMT (Back et al., 2016). SNAT pode usar triptamina como substrato para a produção de NAS, ignorando a necessidade de produção de 5HT, e também pode catalisar a acetilação de 5-MT para formar FMT (Byeon et al., 2013). Recentemente, uma nova enzima desacetilase, NAS desacetilase (ASDAC), foi caracterizada como catalisadora das reações reversas que convertem NAS em SER, ou FMT em 5-MT, permitindo a possibilidade de interconversão entre SER e FMT (K. Lee et al., 2018). A etapa final na via primária é a metilação de NAS em FMT catalisada pela enzima ASMT (Murch & Erland, 2021; S. Park et al., 2013), ou COMT (Byeon et al., 2014).

A biossíntese de FMT é influenciada por fatores ambientais, incluindo fatores abióticos, como exposição à luz, flutuações de temperatura e disponibilidade de água e nutrientes, e fatores bióticos, como ataques de patógenos fúngicos ou bacterianos (Kołodziejczyk & Kaźmi-

erczak, 2024). Nessas condições, a FMT pode ser produzida por vias alternativas, usando 5-hidroxitriptofano, 5-metoxitriptofano ou ambos como intermediários. Já o ácido indol-3-acético, a auxina (AUX) representada com um anel indol, assim como a FMT, é essencialmente produzida a partir do TRP via ácido indol pirúvico em *Arabidopsis* (X. Cao et al., 2019). A produção de FMT nessas vias alternativas depende da disponibilidade de isoformas e da localização subcelular das enzimas SNAT e ASMT. Entre essas, as isoformas de ASMT são mais reativas na produção de 5-HT a partir de 5-metoxitriptamina (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

A molécula de melatonina atua como um oscilador circadiano, influenciando o ritmo do relógio biológico e vários marcadores fisiológicos em humanos e plantas (Chang et al., 2021). Em muitas plantas, incluindo *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., arroz (*Oryza sativa* L.) e cevada (*Hordeum vulgare* L.), os níveis de FMT geralmente aumentam durante a noite (M. Khan et al., 2024). A síntese de FMT é regulada pela luz e interage com fotorreceptores, cuja ausência pode comprometer a expressão dos genes relacionados à sua biossíntese e o tratamento com FMT pode restaurar a expressão rítmica dos principais genes do relógio circadiano (M. Khan et al., 2024).

A FMT também afeta sua própria biossíntese em algumas plantas. Estudos demostraram que a aplicação exógena de melatonina aumenta os níveis de FMT endógena em plantas de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) (W. Hu et al., 2018) e milho (*Zea mays* L.) (B. Huang et al., 2019). Esses estudos sugerem a existência de mecanismos autoestimulatórios, possivelmente ativados por diversos tipos de estresse (hídrico, salino, térmico, metais pesados).

Até o presente momento ainda não foi observada a ocorrência de conjugação da FMT com outros compostos como ocorre com outros fitormônios (W. J. Park, 2024). Em contrapartida, foi possível observar a presença de metabólitos oriundos dos processos de catabolismo da FMT. Esses metabólitos formam um grupo de compostos que possuem propriedades antioxidantes que são gerados através da oxidação da FMT que é conhecida como a cascata antioxidante de FMT (Back, 2021; Reina & Martínez, 2018). Os principais metabólitos da FMT são: (i) a 3-hidroximelatonina cíclica (C3-OHM), (ii) N1-acetil-N2-formil-5-metoxiquinuramina (AFMK), (iii) N1-acetil-5-metoxiquinuramina (AMK), (iv) 6-hidroximelatonina (6-OHM), e (v) a 2-hidroximelatonina (2-OHM) (Mannino et al., 2021).

Localização e Translocação

A FMT é encontrada em todas as partes das plantas, como raízes, brotos, caules, folhas, flores, frutos e seus níveis mais altos foram encontrados em órgãos reprodutivos, particularmente em sementes (Faizan et al., 2024). As concentrações endógenas de FMT variam de alguns picogramas a centenas de microgramas por grama de tecido (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024). Entretanto, há de se considerar as diferenças nos métodos de quantificação, da temperatura de extração, do tempo de duração da coleta de órgãos da planta (especialmente para sementes), do estágio de desenvolvimento e do conteúdo de umidade do tecido que podem interferir nas concentrações endógenas de FMT. Diferenças nas concentrações também podem variar em função das características genéticas, características varietais, morfologia, fisiologia e condições ecológicas, bem como as condições ambientais do habitat da planta, se os estudos foram realizados em espécimes de ocorrência natural ou plantas mutantes (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

Os níveis de FMT endógena variam dentro de uma espécie, entre cultivares ou ecótipos e até mesmo dentro de diferentes órgãos do mesmo organismo em diferentes estágios de desenvolvimento (Kołodziejczyk et al., 2015; Vitalini et al., 2011). Há grande variação na concentração de FMT durante o armazenamento de sementes. Em sementes de milho e pepino (*Cucumis sativus* L.), o papel de FMT está relacionado à memória de um calendário bioquímico anual que regula a dormência. Este processo é acompanhado por um aumento significativo na concentração de FMT endógena nos meses de inverno (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

Ela pode ser encontrada a nível celular em várias organelas como, por exemplo, cloroplastos, mitocôndrias e retículo endoplasmático. Em relação aos cloroplastos, a necessidade da formação e ação de FMT foi verificada por sua capacidade de inibir a degradação da clorofila, que foi testada, entre outros fatores, durante o processo de senescência das folhas de nabo (*Brassica rapa* L.) (D.-X. Tan & Reiter, 2019).

A FMT se move através do apoplasma e dos feixes vasculares em plantas. O transporte foi observado ocorrendo em longas distâncias e de uma forma relativamente rápida. A translocação da FMT também foi encontrada em resposta ao estresse de temperatura, o que resulta em um padrão difuso de localização e transporte da FMT para órgãos distais onde funciona como um antioxidante (Erland et al., 2019; Murch & Erland, 2021).

Embora o transporte da FMT ainda seja pouco compreendido, evidências indicam que a melatonina exógena fornecida às raízes do milho se acumula nas folhas. Esse acúmulo diminui quando os estômatos se fecham, sugerindo que a FMT se move ao longo do fluxo de transpiração via xilema, assim como ocorre com o ácido abscísico. No entanto, os detalhes do processo de transporte de FMT permanecem desconhecidos (W. J. Park, 2024).

Um de seus efeitos peculiares é também auxiliar nos mecanismos de fechamento estomático ao regular a sinalização de ácido abscísico (ABA), um dos principais hormônios vegetais na regulação do fechamento estomático. Em condições de estresses abiótico, a FMT ajuda a manter o equilíbrio hídrico e a melhorar a eficiência do uso da água (Sati et al., 2024).

Receptores de Fitomelatoninas

O primeiro receptor candidato de FMT CAND2/PMTR1 (*Candidate G-protein coupled recep-*

tor 2/ Phytomelatonin receptor 1) foi descrito em 2018 em *Arabidopsis thaliana* e foi diretamente relacionado com o fechamento estomático pela ativação da cascata de sinalização de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e íons de cálcio (Ca^{2+}) em resposta a estresses (D. Li et al., 2020; Murch & Erland, 2021; Sati et al., 2024). Essa descoberta ofereceu evidências convincentes para apoiar o reconhecimento da FMT como um novo hormônio vegetal (J. Wei et al., 2018). Como este receptor foi encontrado em *Arabidopsis*, ele foi denominado *At*CAND2/*At*PMTR1, que funciona como um receptor acoplado à proteína G, aumentando sua interação direta com a subunidade α da proteína G heterotrimérica (Gα; GPA1) que leva ao aumento da produção de EROs pela ativação da NADPH oxidase localizada na membrana plasmática (homóloga da oxidase respiratória, RBOH). Esse mecanismo desencadeia o influxo de Ca^{2+} e o efluxo de íon de potássio (K^+), resultando no fechamento estomático (Aghdam & Arnao, 2024) (Figura 3).

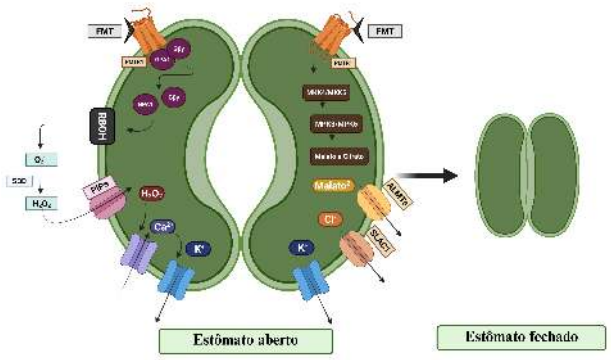


Figura 3: Sinalização de fitomelatonina (FMT) mediada por PMTR1 no fechamento estomático. A ligação da fitomelatonina ao PMTR1 promove a dissociação de proteínas G ou a ativação de mitogen-activated protein kinase (MAPKs). GPA1 pode interagir diretamente com homólogos de NAPDH oxidase respiratória (ROBHs) para regular a produção de superóxido (O2•–), que é convertido em peróxido de hidrogênio (H_2O_2) espontaneamente ou pela superóxido dismutase (SOD). O H_2O_2 produzido pode ser transportado para dentro das células. Essa explosão transitória de H_2O_2 aumenta o influxo de Ca^{2+} e promove o efluxo de K^+, resultando no fechamento estomático. A ativação de cascatas de MAPK também desempenha um papel essencial no fechamento estomático pela regulação do metabolismo de ácidos orgânicos (Su et al., 2017). O efluxo de ânions de ácidos orgânicos (por exemplo, malato $^{2^-}$) através de canais aniônicos (ALMTs) ativa o efluxo de íons cloreto (Cl^-) mediado por SLAC1, resultando na despolarização da membrana plasmática e subsequente efluxo de K^+ (por meio de canais de K^+ retificadores para fora) e fechamento estomático. Figura modificada a partir de Chen et al. (2022), que por sua vez foi realizada a partir das pesquisas de Wang & Blatt (2011) e Su et al. (2017). Figura remodelada pelo programa *BioRender* (Scientific Image and Illustration Software®). Nascimento, T. (2025) https://BioRender.com/3gtlfje.

Quando a melatonina exógena é aplicada na planta ela acelera o fechamento estomático. Primeiro ocorre a formação do complexo hormônio-receptor (PMTR1), a síntese de GPA1 e de EROs pela ativação da NADPH oxidase em plantas de tabaco (*Nicotiana benthamiana* Domin). Com isso ocorre o influxo de Ca^{2+} e o efluxo de íon de potássio (K^+), ocasionando assim o fechamento estomático. Além do tratamento com melatonina exógena, a biossíntese endógena de FMT em células guarda de tabaco transgênico com superexpressão de SNAT1 de soja pode ser responsável por acelerar o fechamento estomático via receptor de FMT PMTR1 e GPA1 e sinalizar a produção de EROs pela ativação da NADPH oxidase (Aghdam & Arnao, 2024; L. Xiao et al., 2023).

Após a descoberta do receptor de FMT em *Arabidopsis* foi possível identificar os homólogos putativos, ZmPMTR1 em milho (*Zea mays* L.), MsPMTR1 em alfafa (*Medicago sativa* L.), trP47363 e trP13076 em tabaco (*Nicotiana benthamiana* Domin) e MePMTR1 em mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) (Barman et al., 2023).

Além disso, A FMT é um poderoso antioxidante e pode neutralizar diretamente os oxidantes gerados durante o estresse da planta sem a necessidade de receptores, uma vez que a FMT também é conhecida por interagir com espécies reativas de oxigênio (EROs) e espécies reativas de nitrogênio (ERNs) (D. Khan et al., 2023).

Efeitos no Crescimento e Desenvolvimento

Por influenciar consideravelmente o crescimento das plantas e apresentar efeitos associados à tolerância ao estresse abiótico (Figura 4), a FMT, em muitos casos, interfere no crescimento das plantas ao regular o metabolismo do nitrogênio. Ademais, desempenha um papel fundamental no estabelecimento de associações simbióticas com microrganismos, melhorando o crescimento, a produtividade e a sobrevivência das plantas.

Crescimento de raízes

Nos primeiros estudos relacionados à melatonina e ao sistema radicular foi observado que o tratamento com melatonina controlava o desenvolvimento do fuso mitótico nas pontas das raízes, inibindo a replicação celular. Isso forneceu o primeiro indício de que a FMT pode inibir o crescimento da raiz primária (Banerjee & Margulis, 1973; Jackson, 1969). Vale ressaltar que, à época, a melatonina em plantas não havia sido descoberta.

Quando a FMT inibe o crescimento da raiz primária, ela acaba promovendo a formação de raízes secundárias ou laterais, favorecendo uma rede de raízes curtas e ramificadas. Observou-se que a FMT inibe o transporte polar de auxina, mediado por proteínas de transporte de auxina PINFORMED (PIN), bem como sua biossíntese. Isso leva à redução do tamanho do meristema da raiz primária e à promoção subsequente de raízes laterais em *Arabidopsis* (Ren et al., 2019; Q. Wang et al., 2016). Estudos realizados em plantas de arroz, tomate e maçã demonstraram que a aplicação exógena da melatonina promove positivamente o desenvolvimento de raízes adventícias (Mao et al., 2020).

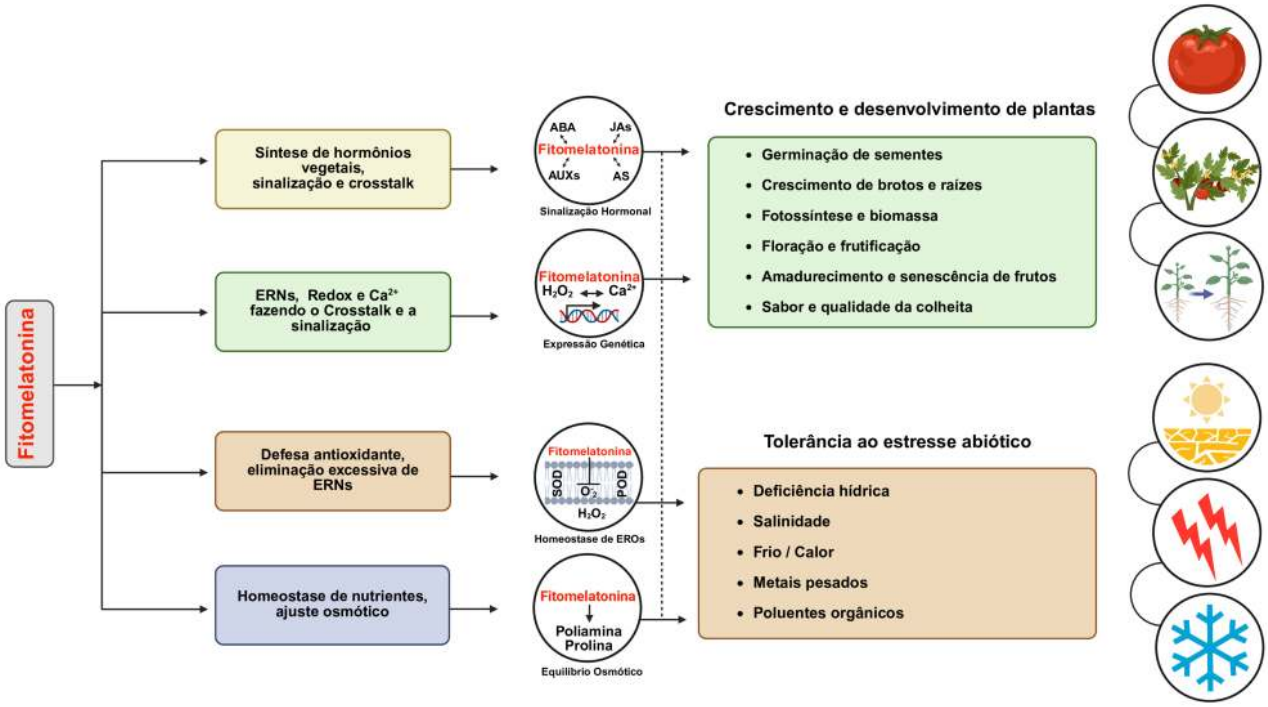


Figura 4: Funções da melatonina relacionadas ao crescimento e tolerância a estresses abióticos nas plantas. Superóxido dismutase (SOD); Guaiacol peroxidase (POD); Íons de cálcio (Ca^{2+}); Peróxido de hidrogênio (H_2O_2); Radical superóxido (O^{2-}); EROs – Espécies Reativas de Oxigênio; ABA- ácido abscísico; JAs- jasmonatos; AUXs- auxinas; AS- ácido salicílico. Figura adaptada e traduzida de Ahammed et al. (2024) e modificada com o programa BioRender (Scientific Image and Illustration Software®). Nascimento, T. (2024) https://BioRender.com/zvj8lcd.a

A correlação da FMT com outros fitormônios envolvidos no crescimento da raiz demonstra que os efeitos não são exclusivos de um ou outro hormônio, mas todos atuam de modo a coordenar este crescimento radicular (Murch & Erland, 2021). Além disso, o papel da FMT no desenvolvimento radicular revelou novas redes de sinalização, como o acúmulo de H_2O_2 e óxido nítrico (NO) (J. Chen et al., 2019; W. Hu et al., 2020), promovendo a formação de raízes laterais de maneira dependente de cálcio (Z. Chen et al., 2018).

Esses estudos sugerem que a melatonina, tanto endógena quanto exógena, desempenha um papel significativo no desenvolvimento do sistema radicular, que por sua vez estimula o crescimento, a produtividade e a adaptação das plantas a ambientes adversos. Porém, mais estudos são necessários para viabilizar o uso da FMT em larga escala na melhoria do crescimento e sobrevivência das plantas (M. Khan et al., 2024).

Germinação

A FMT desempenha um papel crucial na aceleração da germinação de sementes em diferentes plantas, contribuindo para aumento da produtividade e sobrevivência (M. Khan et al., 2024). Esse efeito é mediado por sua interação com outros fitormônios, como auxinas, ácido abscísico, giberelinas e citocininas (L. Chen et al., 2021; X. Yin et al., 2022).

Em sementes de algodão (*Gossypium hirsutum* L.), concentrações baixas de melatonina (20 µM) aumentaram a germinação. No entanto, concentrações mais altas (50, 100 e 200 µM) reduziram e, em alguns casos, inibiram esse processo (S. Xiao et al., 2019). Chen et al. (2020) corroboraram essas pesquisas, indicando que a concentração de 20 µM também foi mais eficaz para aumentar a germinação de sementes em algodão. Em contraste, Lv et al. (2021) relataram que, em *Arabidopsis*, baixas concentrações (10 e 100 µM) não induziram a germinação, enquanto concentrações mais altas (500 e 1000 µM) resultaram em inibição. Estes estudos demonstraram que a melatonina exógena promoveu o aumento da atividade das enzimas antioxidantes, reduzindo, assim, o acúmulo de malondialdeido e a regulação dos hormônios vegetais.

Assim, as concentrações ideais para estimular a germinação de sementes em diversas espécies é dose-específica, dependendo das características intrínsecas para a germinação de cada espécie em particular.

Floração

A FMT é uma molécula multifuncional potencialmente envolvida com os processos fisiológicos relacionados à floração. Ela participa da indução floral, fazendo a especificação do meristema e a diferenciação de órgãos florais (Mou et al., 2022). Além disso, a FMT parece atuar na regulação da floração e na proteção dos órgãos reprodutivos durante a formação floral, funcionando como um sinal interno para o desenvolvimento do gametófito. Suas concentrações endógenas apresentam flutuações ao longo do processo de floração (Arnao & Hernández-Ruiz, 2020a).

A síntese de FMT é induzida durante a transição do

crescimento vegetativo para o reprodutivo. A intensidade e as alterações da luz azul e vermelha/vermelho distante podem ser interpretadas como sinais de floração sazonal (Susila et al., 2016). A menor intensidade anual dessas luzes na estação de floração pode levar a uma diminuição do nível de FMT devido à regulação transcricional dos genes de sua biossíntese, desencadeando o crescimento reprodutivo (H. Zhang et al., 2019). A expressão dos genes da biossíntese da FMT é induzida pela exposição ao sol, e esses genes são expressos mais fortemente quando expostos à luz azul do que quando expostos à luz vermelha (Mou et al., 2022).

A ocorrência das oscilações diárias dos níveis de FMT foi estudada em *Chenopodium rubrum* L., uma planta de dia longo. Nessa espécie, as concentrações de FMT são baixas durante o dia e aumentam à noite (Kolář et al., 1997; Macháčková & Krekule, 2002). Com o aumento da duração da noite, o pico de FMT foi atrasado, adiando o tempo de floração (Macháčková & Krekule, 2002; Wolf et al., 2001). Observou-se que o pico máximo de concentração de FMT coincidiu precisamente com o sinal fotoperiódico responsável pela indução floral em *C. rubrum* (Wolf et al., 2001). Em relação ao período diurno, foi visto que após a aplicação exógena de melatonina (500 µM), ocorreu a repressão da indução floral em 40 a 50% (Kolář et al., 2003; Kolář & Macháčková, 2005).

Assim, a aplicação exógena de melatonina pode vir a suprimir a floração tanto em plantas de dias longos como em plantas de dias curtos. Sua influência na floração é considerada um fenômeno variável em plantas superiores, em vez de ser relacionado ao fotoperiodismo exclusivamente (Mou et al., 2022). Ela também está relacionada com um padrão sazonal ou anual. Com relação ao padrão anual de floração da macieira, foi visto que a menor quantidade de FMT antes da brotação dos botões florais serviu como um sinalizador para a floração na primavera que, por sua vez, foi coordenada por alterações sazonais dos comprimentos de onda da luz azul e da luz vermelho distante (H. Zhang et al., 2019).

A FMT acumula-se abundantemente nas flores, e seu conteúdo é muito maior do que ao encontrado em folhas e raízes. Os níveis de FMT nas flores flutuam também de acordo com os estágios de desenvolvimento das flores e diferem entre as espécies de plantas. O acúmulo de FMT nas flores é considerado uma forma de proteção para tecidos reprodutivos contra estresses abióticos nos estágios mais importantes e vulneráveis do ciclo de vida das plantas (Mou et al., 2022). Podem-se observar dois picos de grande concentração de FMT diariamente. O primeiro pico ocorre ao meio-dia, provavelmente para proporcionar proteção à planta contra o estresse luminoso (D. Zhao et al., 2018) e o segundo pico ocorre à noite, sendo este provavelmente relacionado à amplitude da floração (Macháčková & Krekule, 2002). Além disso, o conteúdo elevado de FMT da flor pode retardar sua senescência, induzida por sinais internos, assim como ocorre na senescência das folhas (Y.-Q. Zhao et al., 2021).

Em relação à modulação da floração, as giberelinas (GAs) também estão envolvidas na floração mediada pela FMT. Esta promove a biossíntese de GAs e a transcrição de genes como GA_{20ox}, GA_{3ox} e GA_{2ox}, facilitando o crescimento das mudas e a floração (Arnao & Hernández-Ruiz, 2021).

Até o momento, conclui-se que a FMT regula a floração por meio de interações com genes centrais da família MADS-box, outros fitormônios e EROs. No entanto, mais estudos são necessários para esclarecer os mecanismos moleculares envolvidos, e o significado fisiológico das diferentes concentrações de FMT nesse processo (Mou et al., 2022).

Senescência

A senescência faz parte do ciclo de vida natural das plantas, mas também pode ser causada por estresses ambientais. Ela se manifesta por sinais visíveis, como o amarelecimento das folhas e a perda de massa de órgãos como frutos, e por sinais invisíveis, como mudanças estruturais nos tecidos e diminuição da hidratação celular (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

A FMT apresenta propriedades anti-senescentes ao regular negativamente as enzimas catabólicas da molécula de clorofila (CCE, *chlorophyll catabolic enzymes*) e os genes associados à senescência (SAG, *senescence associated genes*). Dessa forma, a FMT protege elementos essenciais do aparato fotossintético, incluindo os fotossistemas, a cadeia de transporte de elétrons e as adenosinas trifosfatases (ATPases), além de parâmetros fisiológicos como taxa de transpiração, fotossíntese, rendimento quântico, controle estomático, proteção de células-guarda, proteínas de canal, desidrinas e níveis de CO_2 intracelular (Q. Yang et al., 2021). Ainda, a FMT regula positivamente a biossíntese de flavonoides, contribuindo para o retardamento da senescência (D. Liang, Shen et al., 2018). Ela também consegue retardar a senescência foliar inibindo a produção de EROs, o que leva à prevenção da degradação da clorofila e de proteínas envolvidas na fotossíntese. Com isso, aumenta a taxa e a eficiência da fotossíntese, aumentando a capacidade de produção das plantas (Ahmad et al., 2020; Arnao & Hernández-Ruiz, 2009; P. Wang et al., 2012).

Amadurecimento dos frutos

A FMT possui um papel importante no amadurecimento, na produção e na qualidade dos frutos. Ela aumenta o conteúdo de ácidos orgânicos, fenólicos, flavonoides e proteínas inibidoras de apoptose, bem como regula a expressão de genes da invertase de sacarose e a taxa fotossintética líquida (M. Khan et al., 2024). Além disso, a FMT desencadeia o metabolismo da maioria dos hormônios, aumenta o conteúdo de ácido abscísico, H_2O_2 e etileno, participa de moléculas de sinalização e coordena vias bioquímicas e de desenvolvimento que afetam a textura e a qualidade nutricional das frutas (M. Khan et al., 2024).

Adicionalmente, a FMT beneficia os processos metabólicos, como respiração e transpiração, ajudando a reduzir o gradiente de pressão de vapor de água entre a fruta e a atmosfera circundante (Rastegar et al., 2020). Durante a

pós-colheita, o tratamento com melatonina exógena pode reduzir a síntese de etileno, atrasando a senescência em maçãs e tomates armazenados sob refrigeração (Q. Sun et al., 2020; Verde et al., 2022).

Efeitos Fisiológicos

Metabolismo Primário e Secundário

O estímulo do metabolismo primário da planta, especificamente nas mitocôndrias e cloroplastos, pela FMT resulta no aumento da acessibilidade dos metabólitos precursores necessários para o metabolismo secundário (Sheikhalipour et al., 2022). Além disso, a FMT regula inúmeras enzimas envolvidas em diferentes fases do metabolismo secundário, influenciando diretamente a biossíntese de polifenóis, glucosinolatos, terpenoides e alcaloides (Arabia et al., 2023).

A FMT desempenha um papel importante na regulação dos processos fotossintéticos, especificamente nas reações do ciclo de luz e no ciclo de Calvin (Arnao et al., 2022) e na modulação dos componentes essenciais envolvidos nesses processos, aumentando a eficiência fotossintética e facilitando a assimilação de carbono inorgânico na forma de carboidratos, aminoácidos e ácidos graxos (S. Yang et al., 2022).

Autofagia

A autofagia é um processo responsável pela formação de autofagossomos e atividade autofágica em plantas, que ocorre através de estímulos ambientais externos e sinais internos de desenvolvimento a fim de manter a homeostase celular por remover seletivamente e rapidamente os componentes celulares danificados ou indesejados (Gross et al., 2025).

A busca por ligações entre FMT e morte celular é nova, porque a FMT era anteriormente associada apenas a processos diretos de sobrevivência (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024). No entanto, estudos demonstraram que ela é capaz de induzir uma cascata metabólica associada à autofagia (Cui et al., 2018; G. Zhao et al., 2019).

Em plantas de mandioca tratadas com a melatonina exógena, foi observado que a FMT promoveu a expressão de genes autofágicos (Y. Wei et al., 2020). Como a FMT efetivamente elimina EROs, que são sinais que impulsionam a autofagia, pode-se considerar que a FMT pode ter um efeito duplo, dependendo se a indolamina consegue lidar sozinha com o que dá errado nas células ou se uma resposta mais forte e destrutiva por meio de vias autofágicas é necessária. No entanto, deve-se reconhecer que a FMT desempenha um papel na eficácia da autofagia, especialmente em termos de sobrevivência do organismo (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

Resposta à Luz

As plantas apresentam respostas diárias e sazonais à luz. A FMT foi descrita como um hormônio que auxilia na estabilização de pigmentos fotossintéticos e, consequentemente, do aparelho fotossintético durante a senescência sazonal. Além disso, contribui para o retardo da abscisão foliar por meio de sua interação com o ácido abscísico (Murch & Erland, 2021; P. Wang et al., 2012). Assim, a FMT regula a síntese de pigmentos fotossintéticos, incluindo clorofilas, antocianinas, carotenoides e betalaínas, ajudando a manter o funcionamento do aparelho fotossintético, mesmo sob estresse de luz e temperatura que reduzem sua eficiência (Murch & Erland, 2021).

A radiação ultra-violeta, particularmente a UV-B, é um estressor abiótico que afeta o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Quando em alta intensidade, a UV-B danifica o DNA, desencadeia o acúmulo de EROs e prejudica a fotossíntese (Shi & Liu, 2021). Essa radiação pode alterar os níveis endógenos de FMT ao regular positivamente os genes de sua biossíntese, como SNAT, COMT e ASMT. Além disso, a FMT afeta a expressão de vários componentes-chave da via de sinalização UV-B, incluindo COP1, HY5, HYH e RUP1/2, os quais ajudam a proteger as plantas do estresse causado pela radiação UV-B (Yao et al., 2021). Também foi relatado que a FMT aumenta o conteúdo total de flavonoides e monômeros de isoflavona, além de reduzir os efeitos inibitórios no crescimento e na biomassa da soja germinada sob estresse de luz UV-B (Y. Yin et al., 2022).

Resposta aos estresses

As plantas, em seu habitat natural, estão sujeitas a uma infinidade de condições adversas, que incluem estresses bióticos e abióticos. O estresse biótico ocorre devido à ação de organismos prejudiciais como insetos, fungos, bactérias e vírus. Por outro lado, o estresse abiótico é causado por fatores ambientais adversos, como alta intensidade de luz, radiação ultravioletas (UV), deficiência hídrica, salinidade e temperaturas extremas (altas e baixas).

Como organismos sésseis, as plantas não podem se mover para evitar esses estresses. No entanto, elas desenvolveram mecanismos que lhes permitem responder aos estímulos ambientais ao seu redor. Esses processos envolvem diversas moléculas de sinalização, incluindo fitormônios, mensageiros secundários, EROs, ERNs, Ca^{2+} e sinais elétricos (Ahammed et al., 2024).

As EROs, como o superóxido (O^{2-}), o radical hidroxila (HO•) e o H_2O_2, são geradas principalmente durante a fosforilação oxidativa nas mitocôndrias e a fotossíntese nos cloroplastos durante o dia. No entanto, sua produção também pode ser induzida por vários estresses (X. Li et al., 2022). Do ponto de vista clássico, as EROs são geradas em todos os organismos vivos aeróbicos, incluindo plantas, juntamente com mecanismos para sua eliminação (S. Ali et al., 2023). Além disso, as EROs atuam como moléculas de sinalização eficazes que regulam muitos processos metabólicos nas plantas. Elas influenciam não apenas em locais próximos a um estímulo, mas também em tecidos e órgãos distantes (Czarnocka & Karpiński, 2018). No entanto, é imperativo manter um controle rigoroso sobre a formação e eliminação de EROs devido à sua reatividade e toxicidade aumentadas quando presentes em

altas concentrações (S. Ali et al., 2023; Choudhary et al., 2020).

Foi sugerido que a concentração endógena de FMT pode regular os níveis de EROs por meio de dois mecanismos distintos. No primeiro, a melatonina interage diretamente com as EROs, atuando como um eliminador e facilitando sua desintoxicação (Arnao & Hernández-Ruiz, 2019b; Kaur et al., 2015). No segundo, a melatonina induz a expressão de genes relacionados à biossintese de enzimas antioxidantes, aumentando a atividade dessas enzimas (A. Khan et al., 2020).

A capacidade de neutralizar EROs também desempenha um papel importante no controle da FMT sobre EROs e redes de sinalização de ERNs dentro das plantas, em particular redes de sinalização de H_2O_2 e NO que permitem sinalização rápida em resposta a estímulos (H. Y. Lee & Back, 2017). De forma geral, a FMT atua como um antioxidante eficaz para proteger os organismos do estresse oxidativo. Estudos sugerem que a molécula de FMT pode ser um eliminador de EROs mais eficaz do que as vitaminas E e C em condições *in vitro* (Arnao & Hernández-Ruiz, 2019b).

Estresses bióticos

Os estresses bióticos podem causar distúrbios hormonais e fisiológicos, levando ao desenvolvimento de doenças patogênicas e até a morte das plantas. Em cultivos agrícolas, esses estresses resultam na diminuição da produtividade e em grandes perdas.

Resistência contra a herbivoria

As vias de sinalização associadas à defesa das plantas contra herbívoros podem ser reguladas pela fitomelatonina. No geral, os efeitos específicos da FMT na resistência à herbivoria variam de acordo com a espécies de planta, o tipo de herbívoro e a situação ecológica (M. Khan et al., 2024). Ela pode atuar repelindo herbívoros ou atraindo seus inimigos naturais, como predadores e parasitoides, diminuindo suas populações (M. Khan et al., 2024). Além disso, a FMT induz a produção de compostos de defesa tóxicos ou repelentes para herbívoros, como metabólitos secundários (compostos fenólicos, alcaloides e terpenoides), que causam distúrbios nos organismos dos herbívoros após ingestão ou contato com a planta (Arnao et al., 2022). Durante a herbivoria, as plantas produzem EROs, que causam danos celulares aos tecidos. Pelo fato da FMT ser um potente eliminador de EROs, sua presença neste processo leva a menores danos nas plantas (Tiwari et al., 2020).

Ela também influencia os níveis e a atividades de hormônios vegetais, como o ácido jasmônico e etileno, fundamentais para induzir respostas de defesa contra herbívoros. Ao regular essas vias de sinalização, a FMT melhora a capacidade das plantas de detectar e responder de maneira mais rápida e eficiente ao ataque dos herbívoros (M. Khan et al., 2022). Em alguns casos, plantas com altos níveis de FMT, se consumidas por herbívoros, podem aumentar o nível de melatonina exógena em seus organismos e perturbar sua fisiologia (M. Khan et al., 2022). Plantas de olmo americano (*Ulmus americana* Planch) apresentaram maior resistência ao ataque de besouros (*Scolytus multistriatus* (Marsham, 1802)) com o aumento da produção de fitomelatonina, serotonina e jasmonatos (Saremba et al., 2017).

Efeitos antivirais

As infecções virais impactam negativamente o sistema fotossintético das plantas, reduzindo seu crescimento e produtividade. Nessas situações, a FMT protege o sistema fotossintético ao mitigar o estresse oxidativo (Sharafi et al., 2021; Sofy et al., 2021). A FMT exibe atividade antiviral direta contra certos vírus, inibindo a replicação viral e reduzindo a disseminação da infecção nos tecidos vegetais. Esse efeito é atribuído à capacidade da FMT de induzir a produção de proteínas antivirais e outras moléculas de defesa (Hernández-Ruiz et al., 2023).

Por exemplo, em um estudo com berinjela (*Solanum melongena* L.), a pulverização foliar de 100 µM de melatonina em associação com o ácido salicílico diminuiu o estresse oxidativo causado pelo vírus do mosaico da alfafa (alfafa mosaic virus, AMV-Alfamovirus), além de melhorar o conteúdo de clorofila e aspectos morfológicos, como comprimento de raiz e área foliar (Sofy et al., 2021).

Embora o mecanismo exato pelo qual a FMT confere resistência contra doenças virais ainda esteja sob investigação, as evidências sugerem seu potencial como um protetor vegetal e pode vir a ser uma ferramenta promissora no desenvolvimento de estratégias sustentáveis para o controle de doenças na agricultura (M. Khan et al., 2024).

Efeitos antibacterianos

Os patógenos bacterianos causam doenças severas em plantas, resultando em perdas agrícolas significativas. O desenvolvimento de estratégias eficientes para diminuir esses prejuízos é essencial para garantir a segurança alimentar.

Evidências sugerem que a FMT pode ajudar no combate a infecções bacterianas em plantas (Gupta, 2023). A FMT pode aumentar a atividade do sistema imunológico inato das plantas, levando à síntese de EROs, o fortalecimento da parede celular e a indução de morte celular programada (MCP) nos tecidos infectados. Essas respostas diminuem a infecção bacteriana e limitam a disseminação da doença (M. Khan et al., 2024). Além disso, a FMT pode aumentar a expressão de genes que codificam peptídeos antimicrobianos, proteínas relacionadas à patogênese e outras moléculas de defesa.

A FMT interfere diretamente na fisiologia bacteriana, afetando a divisão celular, a integridade da membrana e induzindo o estresse oxidativo, o que pode levar à morte celular bacteriana (M. Khan et al., 2024). Também interage com fitormônios como ácido salicílico, jasmonatos e etileno, modulando suas concentrações e atividades para elevar a imunidade contra infecções bacterianas (Gao et al., 2020; H. Y. Lee & Back, 2017). Outro aspecto importante é a indução de resistência sistêmica adquirida (SAR) pela FMT, que protege partes não infectadas das plantas contra infecções subsequentes (Y. Wei et al., 2016).

Estudos demonstram a eficácia da FMT no combate a bactérias em tomates cereja (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Alef.) Fosberg), devido à inibição do crescimento de *Bacillus cereus, B. licheniformis* e *B. subtilis* na fruta. Para *B. subtilis*, a FMT foi capaz de diminuir a divisão celular e a fosforilação oxidativa, além de elevar a biossíntese de compostos fenólicos e flavonoides que auxiliam no controle bacteriano (Zhu et al., 2021).

Efeitos antifúngicos

Os patógenos fúngicos representam uma ameaça à produção sustentável de alimentos. A FMT tem mostrado potencial no manejo de doenças fúngicas, promovendo a geração de fitoalexinas, peptídeos antimicrobianos e proteínas relacionadas à patogênese. Esses compostos atuam como mecanismos de defesa naturais, inibindo o crescimento e a disseminação de patógenos fúngicos (Gupta, 2023; Rehman et al., 2022). Além disso, a FMT regula vias de sinalização imunológica, gerando um aumento em seus métodos de defesa contra fungos nocivos (J. Liu, Yang et al., 2019). Sua atividade antioxidante reduz os níveis de EROs gerados durante infecções fúngicas, minimizando o estresse oxidativo e os danos celulares.

Ela também regula o equilíbrio entre os processos de morte e sobrevivência celular, eliminando células infectadas enquanto preserva os tecidos saudáveis. Essa regulação contribui para a resistência das plantas a infecções fúngicas (P. Wang et al., 2015). Em um estudo com pimenta (*Capsicum annum* L.) contra a antracnose (doença causada por *Colletotrichum gloeosporioides*), a FMT induziu a expressão do gene da quitinase (*CaChiIII2*) e outros genes relacionados à imunidade inata. Também elevou a atividade de enzimas antioxidantes, favorecendo a resistência ao patógeno (M. Ali et al., 2020).

Estresses abióticos

As culturas hortícolas são altamente vulneráveis a estresses abióticos, que impactam negativamente o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Esses estresses podem afetar a germinação de sementes, prejudicar a atividade fotossintética, danificar o desenvolvimento de raízes e, consequentemente, diminuir a produção, a qualidade e a produtividade dos frutos.

Condições desfavoráveis, como alta intensidade de luz, exposição a raios UV, seca, inundações, salinidade, frio e calor, podem causar o desequilíbrio no estado redox celular devido ao acúmulo excessivo de EROs. Esse desequilíbrio, quando extremo, pode resultar em morte celular e na inibição do acúmulo de biomassa vegetal, comprometendo o desempenho geral da planta (Ahammed et al., 2024).

Estresse de deficiência hídrica

Uma das consequências das mudanças climáticas é o aumento do estresse por secagem do solo em extensas áreas agrícolas, comprometendo tanto a qualidade e a produtividade das culturas. A deficiência hídrica restringe severamente a produtividade agrícola, pois essa limitação hídrica ocasiona grandes mudanças nos processos fisiológicos das plantas, como a formação de EROs e redução do desenvolvimento da planta.

A FMT tem demonstrado proteger positivamente os processos metabólicos das plantas, como a manutenção da atividade fotossintética, o reparo dos sistemas de arquitetura das raízes e a regulação da atividade das enzimas antioxidantes. Além disso, a FMT evita a degradação da clorofila durante a seca e aumenta a expressão de genes fotossintéticos (D. Liang, Gao et al., 2018).

Além disso, a molécula também atua no fechamento estomático, reduzindo a taxa de transpiração, ajudando as plantas a conservar água (Z. Li et al., 2021). Além disso, regula sistemas antioxidantes eliminando o excesso de EROs e reduzindo danos oxidativos. Sob estresse de seca, a FMT regula principalmente o sistema de defesa antioxidante e os processos fotossintéticos (D. Liang et al., 2019; Ahmad et al., 2021). O ajustamento osmótico promovido pela FMT, por meio do acúmulo de prolina, açúcares e poliaminas contribui para a adaptação ao estresse hídrico (M. Khan et al., 2024).

Em macieiras, o pré-tratamento com FMT atrasou significativamente a senescência foliar, aumentou a capacidade do ciclo ascorbato-glutationa e aumentou a eficiência do fotossistema II, promovendo o desenvolvimento sob condições de seca (P. Wang et al., 2013). Em milho, a aplicação de melatonina aumentou notavelmente as atividades de enzimas antioxidantes (APX, CAT, POD e SOD) diminuindo a produção de EROs e protegendo as plantas contra o estresse oxidativo (Ye et al., 2016).

Estudos recentes também mostraram que a pulverização com melatonina (100 µM) elevou a capacidade fotossintética e o crescimento, e reduziu os danos oxidativos em plantas de rabanete (*Raphanus sativus* L.) submetidos à seca (Oliveira et al., 2025).

As aquaporinas são um dos principais transportadores que regulam a condutância hidráulica da raiz e a FMT ajuda a aliviar o estresse da seca. Assim, a relação entre FMT e aquaporinas é inevitável (Rajora et al., 2022). Foi observado que a aplicação exógena de melatonina aumenta a capacidade de absorção de água pelas raízes de arroz, modulando proteínas intrínsecas da membrana plasmática (PIPs), que são aquaporinas localizadas na membrana plasmática das plantas. Em plantas de milho, a FMT melhora a condutância hidráulica da raiz e de toda a planta ao aumentar a expressão de PIPs (Rajora et al., 2022). Os resultados positivos que mostram alterações na expressão de aquaporinas em resposta ao tratamento com melatonina exógena abrem um vasto caminho para futuras pesquisas e análises.

Estresse salino

A presença de altos níveis de sais no solo provoca um desequilíbrio na homeostase iônica, desencadeando o estresse salino. Esse tipo de estresse gera deficiência hídrica e impede processos metabólicos cruciais, como a fotossíntese (Faizan et al., 2024).

O estresse salino, geralmente associado ao acúmulo de cloreto de sódio no solo, altera a distribuição e o acúmulo de íons nas plantas. Enquanto o excesso de íons tóxi-

cos é prejudicial, a retenção de íons essenciais, como K^+ e Ca^{2+}, é vital para o crescimento das plantas e tolerância ao estresse salino (Mukherjee et al., 2023; Sheikhalipour et al., 2022). O ajuste osmótico desempenha um papel essencial no equilíbrio hídrico, proteção celular e absorção de nutrientes, permitindo que as plantas mantenham a homeostase iônica sob condições adversas (Faizan et al., 2024).

A FMT desempenha um papel significativo no ajuste osmótico para manter a hidratação celular e a estabilização de proteínas, bem como na proteção dos órgãos vegetais dos efeitos adversos do estresse salino (Farouk & Al-Huqail, 2022). Além disso, a FMT atua como um eliminador de radicais livres, reduzindo o acúmulo excessivo de EROs e protegendo as plantas de danos oxidativos durante o estresse salino (Y.-E. Chen et al., 2018).

Como amenizador do estresse salino, a FMT regula a homeostase iônica por meio da absorção e transporte de íons para evitar seu acúmulo tóxico em células e tecidos (Farouk & Al-Huqail, 2022; Zhan et al., 2019). Além disso, a FMT regula os estômatos, promovendo o fechamento estomático sob condições de estresse salino. Esse mecanismo reduz a perda de água pela transpiração, melhora a eficiência no uso da água e ajuda na conservação de água pelas plantas (T. A. Khan et al., 2023).

O estresse salino também afeta negativamente o crescimento e a morfologia das raízes, limitando a absorção de água e nutrientes. A FMT contribui para a melhora do sistema radicular ao estimular o alongamento das raízes, aumentar a ramificação lateral e induzir a formação de pelos radiculares, melhorando assim a capacidade da planta de explorar o solo para absorção de água (Duan et al., 2022; J. Li et al., 2019).

Em estudos com tomateiro (cv. *falcato*), a aplicação de melatonina exógena (500 µM) diminuiu os efeitos negativos do excesso de salinidade, promovendo o crescimento das plantas (Masoumi et al., 2024). Além disso, sob estresse salino, o suprimento de melatonina aumentou o acúmulo de açúcares, a biossíntese de clorofila e a proteção do PSII. A melatonina também reduziu a geração de EROs ao aumentar as atividades de enzimas antioxidantes (APX, CAT, GR, GPX, POD e SOD), além de reduzir o acúmulo de malondialdeido (MDA) sob estresse salino (Faizan et al., 2024).

Outro exemplo da ação benéfica da melatonina foi observado em sementes de algodão sob estresse salino, onde ela promoveu a germinação e regulou genes relacionados aos fitormônios ácido abscísico e giberelinas (L. Chen et al., 2021). A FMT também regula vias de sinalização hormonal, particularmente a via do ABA, que desempenha um papel importante na resposta ao estresse salino (C.-H. Hu et al., 2022; E. Hu et al., 2021).

Estresses relacionados à temperatura

O estresse térmico abrange os efeitos adversos causados por temperaturas extremas tanto baixas quanto altas. A FMT apresenta potencial para mitigar os efeitos negativos desses estressores.

Temperatura baixa

O estresse pelo frio, caracterizado pela exposição a baixas temperaturas, afeta negativamente o crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas, principalmente das culturas agrícolas. O estresse pelo frio tem um efeito catastrófico nas plantas, por meio da cristalização do gelo (M. A. Hassan et al., 2021).

O estresse pelo frio compromete a integridade das membranas celulares, levando a danos celulares, ou seja, baixas temperaturas podem prejudicar e até mesmo causar a morte da planta, o que pode ter um impacto negativo na capacidade de produção agrícola (Ritonga & Chen, 2020). O equilíbrio entre a absorção de água e a transpiração é interrompido nas membranas devido a alterações induzidas pelo frio, como diminuição da fluidez e desidratação dos tecidos vegetais. Esses efeitos prejudicam a abertura e o fechamento dos estômatos, reduzindo a taxa de fotossíntese (Faizan et al., 2024).

A FMT atua como um protetor químico aumentando significativamente a tolerância das plantas ao frio. Ela melhora a eficiência fotossintética ao aumentar as atividades de enzimas-chave envolvidas na fixação de carbono, como a ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (RUBISCO) (Peng et al., 2023; M. Wang et al., 2020). Além disso, a FMT regula o metabolismo dos carboidratos, promovendo o acúmulo de açúcares solúveis, como os produzidos pela sacarose-fosfato sintase, que funcionam como osmoprotetores, estabilizando as células contra a desidratação causada pelo frio (Sati et al., 2024).

A melatonina vegetal também aumenta a expressão de genes envolvidos na tolerância ao frio (Turk & Genisel, 2020) e interage com fitormônios, aumentando a atividade dos antioxidantes (Arnao & Hernández-Ruiz, 2018; X. Li et al., 2018). Esses efeitos resultam na redução do MDA e do H_2O_2 por meio de atividades antioxidantes elevadas e expressão gênica antioxidante.

As propriedades antioxidantes do FMT e sua capacidade de estabilizar a membrana da planta, regular a expressão gênica, aumentar a fotossíntese e modular o equilíbrio hormonal contribuem coletivamente para melhorar o crescimento e a sobrevivência das plantas em condições de estresse pelo frio (M. Khan et al., 2024).

Várias espécies de plantas sofrem muito quando expostas a temperaturas abaixo de sua faixa ideal durante seus ciclos de vida. Estudos demonstraram que a pulverização de mudas de arroz com diferentes concentrações de melatonina (0, 20 ou 100 mM) promoveu o crescimento das plantas, prevenindo a geração de MDA e aumentando a eficiência do PSII (Han et al., 2017).

Em uma interação simbiótica, a aplicação de 10 µM de FMT em azevém perene (*Lolium perene* L.) associado ao fungo micorrízico arbuscular *Rhizophagus irregularis* mitigou os prejuízos ocasionados pelo frio devido ao aumento da atividade antioxidante e da atividade da enzima fenilalanina amônia-liase (PAL), ao mesmo tempo em que reduziu a atividade da polifenol oxidase (PPO) e alterou a regulação osmótica nas raízes (H. Wei et al., 2023). Em mudas de pepino, o pré-tratamento com 100 µM de melatonina exógena reduziu os impactos negativos do frio, incrementando a fotossíntese, fortalecendo o sistema an-

tioxidante e ativando as vias de sinalização Ca^{2+}/CPKs (proteína quinase dependente de cálcio), que parecem ter uma importância na tolerância ao frio (Ma et al., 2024).

Temperatura alta

As mudanças climáticas e o aquecimento global estão, a cada dia, impactando o desenvolvimento vegetal, gerando preocupações sobre a produtividade das culturas e a segurança alimentar. O estresse por calor ocorre quando há um aumento prolongado na temperatura acima do limite tolerável, o que prejudica a germinação das sementes, a fotossíntese, o crescimento e o desenvolvimento das plantas, reduzindo, assim, a produtividade (S. Huang & Jin, 2024).

As altas temperaturas modificam a integridade das membranas celulares, resultando no vazamento de conteúdo celular, além de induzir o estresse oxidativo. A FMT estabiliza as membranas, evitando a peroxidação lipídica e contribuindo para a manutenção de sua fluidez, o que preserva a estrutura e a funcionalidade das células, aumentando a atividade do sistema antioxidante e reduzindo a produção de EROs (M. U. Hassan, Ghareeb et al., 2022). Além disso, a FMT regula a expressão de genes e a produção de proteínas de choque térmico (HSPs, do inglês *heat shock proteins*), que estão envolvidos nas respostas ao estresse por calor (M. Khan et al., 2024).

Estudos mostram que a FMT reduz a senescência foliar induzida pelo calor, conforme visto pela diminuição do amarelecimento das folhas e pelo aumento da razão Fv/Fm (rendimento quântico máximo do PSII), indicando menor estresse foto-oxidativo. Por exemplo, em tomate a FMT diminuiu a geração de EROs sob condições de calor (Jahan et al., 2021).

Em mudas jovens de cravo (*Dianthus caryophyllus* L.), a aplicação de melatonina em concentrações de 5 e 10 mM aumentou o conteúdo de clorofila, a massa fresca e a altura das plantas em maior extensão do que outras concentrações. Esses benefícios foram atribuídos à redução de danos oxidativos e à ativação dos mecanismos de defesa antioxidante (Elmongy & Abd El-Baset, 2024).

Outro estudo realizado em tomate (cv. *liaoyuanduoli*), revelou que a pulverização de 50 µM de melatonina duas vezes ao dia, por três dias, aumentou a taxa fotossintética líquida em 11,3% sob estresse por calor. Isso foi possível graças à redução de danos ao PSII e ao aumento da atividade de enzimas antioxidantes, que preservam o equilíbrio das EROs (C. Sun et al., 2023).

Metais pesados

Os metais pesados representam uma ameaça à produção mundial de alimentos e ao meio ambiente, principalmente devido ao aumento de sua concentração nos solos agrícolas em função de atividades antropogênicas (Faizan et al., 2024). Plantas cultivadas em solos contaminados com metais pesados apresentam reduções no crescimento, na produção de biomassa, no conteúdo de clorofila e na atividade de enzimas antioxidantes. Entre os metais mais problemáticos estão o chumbo, o mercúrio, o cádmio e o arsênio, que se acumulam nos solos e comprometem o crescimento e o desenvolvimento das plantas (M. Khan et al., 2021).

A ação da FMT, como um agente protetor contra o estresse causado por metais pesados, envolve sua habilidade na quelação desses metais, formando fitoquelatinas, que sequestram os metais nos vacúolos, reduzindo sua biodisponibilidade e mobilidade nos tecidos vegetais (M. Khan et al., 2024). A capacidade da melatonina em desintoxicar e sequestrar elementos tóxicos é essencial para minimizar os efeitos prejudiciais.

Ela também regula positivamente a expressão de metalotioneínas, pequenas proteínas que sequestram metais, protegendo contra sua toxicidade e atuando na manutenção do equilíbrio de metais essenciais (L. Xu et al., 2020). Ela modula a expressão de transportadores envolvidos na exclusão ou compartimentalização desses metais dentro das plantas (Tang et al., 2021), inibe a translocação de metais pesados e aumenta a sua expressão gênica, promovendo assim a sua concentração endógena para combater o estresse ocasionado pelos metais pesados (Faizan et al., 2024).

A melatonina atua como um eliminador de radicais livres e alivia o estresse oxidativo causado pela geração de EROS e ERNs durante estresse por metais pesados em plantas (Galano & Reiter, 2018). Plantas sob estresse por metais pesados parecem ter atividade aumentada de enzimas envolvidas na biossíntese de melatonina, incluindo triptofano descarboxilase (TDC), triptamina 5-hidroxilase (T5H), serotonina N-acetiltransferase (SNAT) e acetilserotonina metiltransferase (ASMT), corroborando assim seu papel na tolerância ao estresse por metais pesados (Ni et al., 2018).

Devido a esses efeitos protetores, a FMT também é considerada uma ferramenta promissora para estratégias de fitorremediação, onde plantas são usadas para remover metais pesados de solos contaminados (Arnao & Hernández-Ruiz, 2019b).

Interações da Fitomelatonina com outros Hormônios

As plantas desenvolveram mecanismos reguladores sofisticados de biossíntese, catabolismo e conjugação de hormônios vegetais. Por sua vez, a FMT desempenha um papel crucial na regulação da homeostase de outros hormônios vegetais de várias formas diferentes como será explorado nos subtópicos seguintes.

Auxina

O papel da FMT no aumento da concentração de auxina (AUX) envolve a regulação positiva de genes responsivos à AUX (Sati et al., 2024). A molécula de FMT é estruturalmente semelhante a do ácido indol-3-acético (AIA). Assim, a FMT pode desempenhar funções semelhantes ao das AUXs em plantas ou interferir com as AUXs (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024; Kołodziejczyk et al., 2021).

A biossíntese de FMT e AIA compete pelo TRP, mas

a aplicação exógena de melatonina estimula a produção de melatonina endógena (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024; Kołodziejczyk & Posmyk, 2016). Esse efeito depende da concentração de melatonina exógena e do método de sua aplicação (Arnao & Hernández-Ruiz, 2018; C. Liang et al., 2017). Pode-se supor que FMT e AUX operam por meio de vias divergentes de transdução de sinal que ocasionalmente se entrelaçam, mas certamente não em todos os pontos de verificação regulatórios (Kołodziejczyk & Kaźmierczak, 2024).

Estudos demonstram que a aplicação conjunta de AIA e FMT promove a formação de raízes laterais, embora por meio de vias ligeiramente diferentes (Arnao & Hernández-Ruiz, 2006; D.-X. Tan et al., 2012). Além disso, a interação entre FMT e AUX ajuda as plantas a lidarem com os efeitos deletérios do estresse hídrico, tais como o desequilíbrio osmótico e o dano oxidativo (Sati et al., 2024).

Análises transcriptômicas em mudas de pepino revelaram que a expressão de genes relacionados à biossíntese de AUX diferiu ligeiramente sob a influência de FMT, especialmente durante a formação de raízes laterais (N. Zhang et al., 2014).

Citocinina

A citocinina (CIT) é um hormônio vegetal essencial, envolvido em funções fisiológicas como divisão celular, crescimento de brotos e raízes, absorção de nutrientes, no retardo da senescência e na degradação da clorofila.

A FMT desempenha funções semelhantes às da CIT, contribuindo para o aumento da absorção de CO_2, proteção de clorofilas e carotenoides, aumento da eficiência fotossintética e do conteúdo relativo de água em plantas sob estresse, retardando a senescência (Sati et al., 2024; Wan et al., 2018). A aplicação exógena de melatonina eleva as concentrações de CIT. Estudos indicam que a CIT pode ativar proteínas heterólogas de FMT em resposta a um aumento de melatonina endógena (M. S. S. Khan et al., 2023).

Ela regula positivamente genes envolvidos na biossíntese de CIT, como *IPT2* e *OG1*, e influencia os fatores de transcrição relacionados à sinalização de CIT, incluindo as vias de reguladores de resposta dos tipos A e B (ARRs) (Sati et al., 2024). Essa regulação favorece os parâmetros fisiológicos, como eficiência fotoquímica, conteúdo relativo de água e de clorofila total em espécies selvagens de cebolinha de folhas largas (*Allium fistulosum* var. *giganteum* Makino) estressadas pela seca, bem como em mutantes transgênicos com superexpressão de isopentenil transferase (X. Chen et al., 2020).

Da mesma forma, em colza (*Brassica napus* L.), a superexpressão de várias moléculas de sinalização de CIT, como A-ARR e B-ARR, foi associada ao aumento do crescimento após tratamento com melatonina mediado por CIT (Arnao & Hernández-Ruiz, 2014).

A interação da FMT com a CIT induziu uma melhor regulação do sistema antioxidante em grama curvada rasteira (*Agrostis stolonifera* L.) para tolerar o estresse da seca (Sati et al., 2024). Já a aplicação de CIT e melatonina foram relacionados ao amadurecimento da cereja doce (*Prunus avium* (L.) L.) (Tijero et al., 2019).

Giberelinas

As giberelinas (GAs) são hormônios vegetais fundamentais para vários processos fisiológicos, incluindo alongamento do caule, germinação de sementes e floração.

A FMT afeta a biossíntese e a regulação de GAs. Os homólogos ativos de GAs são produzidos pela GA_3 oxidase, enquanto sua inativação ocorre via GA_2 oxidase. A FMT regula esse ajuste fino da biossíntese de GA, sugerindo uma rede complexa na regulação dos níveis hormonais (W. J. Park, 2024).

Estudos em pepinos expostos à salinidade demonstraram que o tratamento com melatonina regula positivamente a expressão dos genes GA_{20ox} e GA_{3ox}, responsáveis pela síntese de GA. A concentração aumentada de GA levou à sinalização adequada de carboidratos, resultando na germinação de sementes mesmo em condições salinas (Sati et al., 2024; H.-J. Zhang et al., 2014).

Da mesma forma, em colza estressada por sal, a melatonina aumentou os níveis de GAs por meio da regulação dos genes GA_{20ox}, GA_{3ox} e GA_{2ox}, além de aumentar a expressão dos genes GID, que codificam os receptores de GAs (X. Tan et al., 2019). Essa interação afetou o crescimento e a tolerância ao estresse salino de culturas como a do arroz, o que pode vir a proporcionar possíveis usos agronômicos (Sati et al., 2024).

A aplicação de melatonina junto com as GAs também demonstrou efeitos positivos em mudas de tomate (cv. Five Star) sob estresse salino, resultando no aumento da absorção de prolina, da eficiência fotossintética e da atividade de enzimas antioxidantes, além de diminuir o dano oxidativo (Siddiqui et al., 2020).

Ácido abscísico

Ácido abscísico (ABA) é um fitormônio essencial que desempenha um papel importante na germinação de sementes, no fechamento estomático em condições de estresse e no estabelecimento de mudas.

Em cevada, a FMT desempenha um papel importante na memória de estresse induzida por seca e na tolerância ao frio, controlando sistemas antioxidantes subcelulares e os níveis de ABA. Em verbena (*Lippia citrodora* (Paláu) Kunth), a interação da FMT com o ABA equilibra os níveis minerais e aumenta o rendimento sob condições de estresse por seca (Hosseini et al., 2021). Dependendo da espécie vegetal e da extensão das condições do estresse, essa interação pode ser antagônica ou sinérgica (Sati et al., 2024).

Durante o estresse hídrico, o aumento acentuado nos níveis de ABA promove o fechamento dos estômatos. Quando o conteúdo de ABA aumenta, a homeostase do hormônio é alcançada por meio de sua degradação e/ou conjugação (Ma et al., 2024; W. J. Park, 2024). A FMT contribui para a manutenção do equilíbrio hormo-

nal em *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh. ao diminuir a expressão do gene NECD, que codifica a enzima 9-cis-epoxicarotenoide dioxigenase responsável pela biossíntese do ABA e ao estimular a expressão de enzimas que promovem seu catabolismo (C. Li et al., 2015).

Em *Arabidopsis*, a melatonina compartilha componentes de sinalização com o ABA no fechamento estomático, como a ativação da subunidade α da proteína G (GPA1), a produção de ROS dependente de NADPH oxidase, o influxo transitório de Ca^{2+} e ativação de cascatas de MAPKs (S.-J. Yang et al., 2021). No entanto, enquanto o ABA promove o fechamento estomático em uma ampla gama de concentrações, a FMT induz esse efeito apenas em concentrações específicas (5-20 µM) (J. Wei et al., 2018).

Etileno

O etileno (ET) é um hormônio importante envolvido no manejo pós-colheita e no aumento da vida útil de frutas e vegetais. Ele é responsável por regular o amadurecimento e melhorar a qualidade sensorial e nutricional dos produtos.

A FMT influencia a produção de ET ao interagir com a enzima ACC oxidase (ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico oxidase), que participa da via biossintética do ET, reduzindo sua produção (Q. Zhang et al., 2019). Além disso, fatores ambientais como luz, umidade e temperatura influenciam a interação entre a FMT e o ET (Sati et al., 2024).

Estudos demonstraram que a FMT pode exercer diferentes efeitos sobre o ET dependendo do contexto fisiológico e da espécie vegetal. Em videiras, a FMT aumenta a expressão do gene *MYB108A*, relacionado à biossíntese do ET, elevando o amadurecimento das bagas em condições de estresse salino (L. Xu et al., 2019). De maneira similar, em tomates (cv. *cerasiforme*), a FMT induz a expressão de genes-chave de enzimas como 1-ACC sintase (aminociclopropano-1-ácido carboxílico) e ACC oxidase, que regulam a biossíntese de ET durante o amadurecimento do fruto (Q. Sun et al., 2020).

Entretanto, a ação da melatonina pode ser inversa em outras espécies. Em peras europeias (*Pyrus communis* L.), a melatonina inibiu a expressão de genes da biossíntese do ET, diminuindo sua produção e retardando o envelhecimento dos frutos (C. Liu et al., 2019). Já em mandioca, a expressão aumentada dos genes *MeRAV1* e *MeRAV2* – membros da família de fatores de resposta ao etileno / APETALA2 - aumentou a biossíntese de FMT, conferindo resistência a doenças (Y. Wei et al., 2017).

Esses estudos indicam que a FMT regula a biossíntese e a sinalização de ET, promovendo respostas adaptativas que variam entre espécies e condições ambientais. No entanto, permanece desconhecido como a FMT é percebida e integrada aos mecanismos de regulação genética da via do ET, embora fatores de transcrição do tipo MYB estejam diretamente associados à expressão de genes como o da ACC sintase em plantas de videira (L. Xu et al., 2019).

Ácido salicílico

O ácido salicílico (SA) é um fitormônio multifuncional, essencial para a defesa das plantas contra patógenos, além de controlar estágios de crescimento e desenvolvimento.

A aplicação exógena de melatonina e/ou SA tem mostrado grande eficácia na mitigação de estresses abióticos. Em trigo (*Triticum aestivum* L.), o uso desses hormônios reduziu significativamente os efeitos prejudiciais do estresse salino no desenvolvimento e no rendimento das plantas. Esse efeito foi acompanhado por um aumento na atividade de enzimas ligadas à absorção e metabolismo de nitrogênio - nitrato redutase, nitrito redutase, glutamina sintetase e glutamato sintase - e pelo aumento nos níveis de nitrogênio, nitrato e proteínas em plantas sob salinidade. Adicionalmente, a combinação FMT-SA diminuiu a peroxidação lipídica, os níveis de H_2O_2, o conteúdo de carbonila e atividade de proteases (Talaat, 2021).

A sinergia entre FMT e SA também foi evidente em plantas expostas à toxicidade do cádmio (Cd). Estudos indicaram que a interação entre FMT e SA reduziu a absorção de Cd, aumentou a produção de clorofila e estimulou mecanismos de defesa antioxidante como o ciclo ascorbato-glutationa, além de modificar o sistema glioxalase. Esses efeitos contribuíram para maior tolerância ao estresse induzido pelo Cd (Amjadi et al., 2021).

Jasmonatos

Os jasmonatos (JAs) são hormônios vegetais pleiotrópicos que influenciam o crescimento, o desenvolvimento e defesa das plantas contra estresses abióticos e bióticos. Entre suas formas mais comuns estão o metil jasmonato (MeJA) e o ácido jasmônico (JA), que regulam um amplo espectro de respostas relativas à produtividade de culturas e tolerância ao estresse.

Estudos em trigo no estágio de muda mostraram que a aplicação de melatonina aumentou os níveis de JA, regulando positivamente a expressão de fatores de transcrição como *HY5* e *MYB86*, além de genes relacionados à biossíntese de JA, como *LOX1.5* e *LOX2.1*, durante o estresse da seca. A FMT também ajuda a manter os níveis de H_2O_2 baixos, prevenindo danos às membranas celulares e à fotossíntese causados pela deficiência hídrica (Luo et al., 2023).

Brassinosteroides

Os brassinosteroides (BRs) são hormônios esteroides essenciais para o crescimento e desenvolvimento das plantas, principalmente nos processos de expansão e multiplicação celular. Seu papel na proteção das plantas contra diferentes tipos de estresses é amplamente reconhecido.

A interação de BRs com a FMT auxilia em vários processos como germinação de sementes, crescimento vegetal, fotossíntese, osmorregulação, metabolismo e proteção contra estresses (H. Zhou et al., 2023). A melatonina exógena estimula a expressão de genes ligados à sinalização

e à síntese de BRs e FMT (Sati et al., 2024).

Em azevém perene, a interação entre H_2O_2 e a sinalização de BRs contribui para a tolerância ao frio/seca induzida por FMT, evidenciando um mecanismo regulatório único. Os BRs aumentam a tolerância ao estresse abiótico e, curiosamente, quando os níveis de FMT são reduzidos, há um aumento nos níveis de AUXs nas plantas. Isso se deve à regulação positiva dos genes de biossíntese de BR, como *D11*, *DWARF4* e *RAVL1*, o que resulta no aumento da quantidade de BRs nas plantas (Moustafa-Farag et al., 2020). O gene *DWARF4*, mediado por FMT, limita a taxa de biossíntese de BRs e desempenha um papel importante na interação entre FMT e BR, contribuindo para o desenvolvimento das plantas ao controlar as vias biossintéticas de BR (Sati et al., 2024).

Métodos de Aplicação de Melatonina nas Plantas

O uso da melatonina exógena no crescimento das plantas e na tolerância ao estresse tem demonstrado que sua aplicação regula processos bioquímicos e fisiológicos, contribuindo para a manutenção de características relacionadas à defesa, melhoria do rendimento e da qualidade das colheitas e aumento da tolerância aos estresses (M. U. Hassan, Mahmood et al., 2022; K. Wang et al., 2022).

Assim como verificado com os outros reguladores vegetais, a melatonina pode ser aplicada de diferentes formas, como aspersão direta sobre a planta, integração com os sistemas de irrigação, priming (embebição de sementes) ou ainda em associação com nanoveículos para facilitar sua ação (Figura 5).

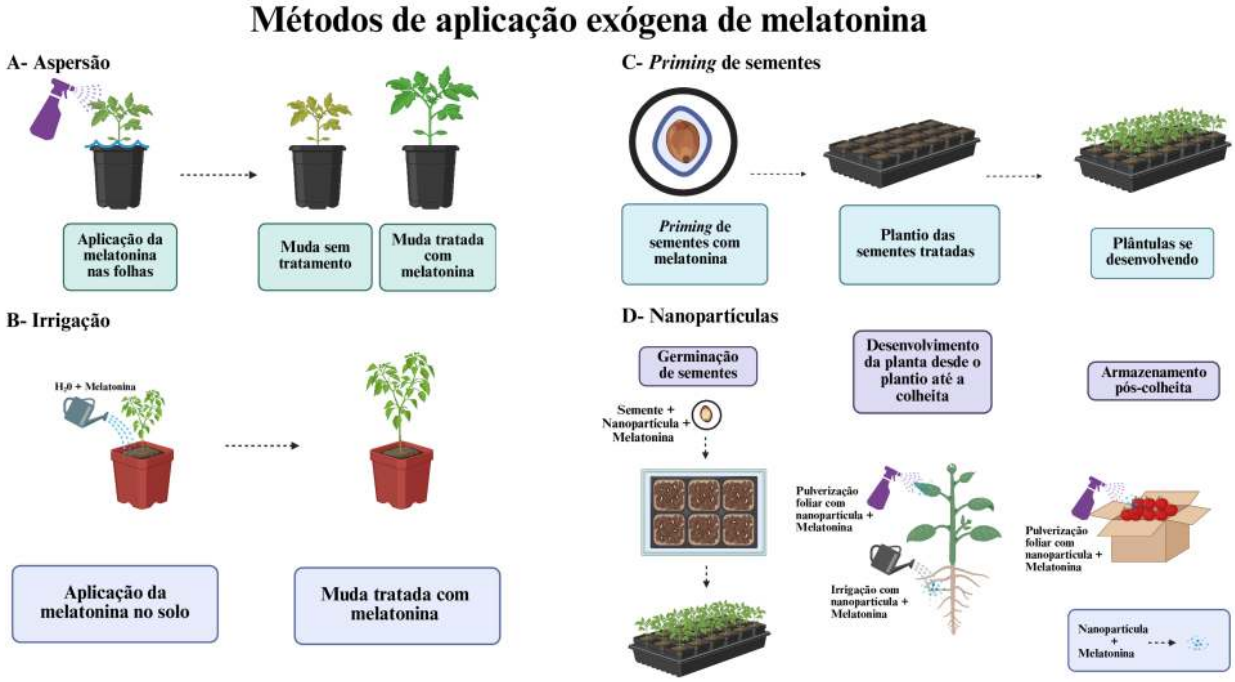


Figura 5: Métodos de Aplicação Exógena de melatonina. A- Aspersão; B- Irrigação; C- Priming de sementes e D- Nanoveículos. Figura criada pelo autor utilizando o Programa BioRender (Scientific Image and Illustration Software®). Nascimento, T. (2025) https://BioRender.com/4oirj2e.

Aplicação por Aspersão

A aspersão é uma das formas mais comuns de aplicar reguladores vegetais, podendo ser realizada pela utilização de um simples pulverizador manual, pulverizadores acoplados a tratores e até mesmo via aérea com auxílio de aviões agrícolas ou drones.

As concentrações da melatonina exógena, os intervalos de aplicação, e a época de aplicação de acordo com o desenvolvimento da cultura podem variar muito em função da planta de interesse. Na gramínea *Festuca*, a melatonina foi pulverizada em três concentrações (10, 50 e 100 µM), com pulverização foliar realizada três vezes a cada cinco dias, quatro semanas após a germinação das sementes. Esse tratamento teve um efeito benéfico na tolerância ao estresse oxidativo quando a planta foi submetida a poluentes ambientais (Rostami et al., 2021). Já em tomateiro, a pulverização foliar de melatonina (100 µM), em dias alternados durante sete dias consecutivos, ajudou a mitigar os efeitos derivados do estresse por alagamento. O tratamento diminuiu os danos oxidativos e resultou em aumento foliar de 36%, 56% e 42%, respectivamente, em relação às concentrações utilizadas de 50, 100 e 200 µM (Jahan et al., 2024). Em brócolis (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck) submetido à deficiência hídrica, a aplicação foliar de melatonina (100 µM) aumentou o comprimento das raízes, a altura das plantas, a massa fresca e seca das raízes e da parte aérea, em comparação com plantas controle sob estresse hídrico (Sardar et al., 2024).

Os exemplos anteriores demonstram como as pulverizações foliares de melatonina podem ser benéficas nas plantas de acordo com os estresses a que são submetidas

durante o desenvolvimento.

Aplicação via irrigação

A aplicação de melatonina via irrigação tem se mostrado eficaz para melhorar a tolerância das plantas a diversos estresses. Um exemplo disso foi observado em mudas de kiwi, onde a melatonina exógena foi utilizada em conjunto com fungos micorrízicos arbusculares (*Rhizophagus intraradices*) para investigar o efeito na tolerância à seca. Após o surgimento das primeiras seis folhas verdadeiras, as mudas foram irrigadas com 200 mL de água ou solução de melatonina (100 µM) duas vezes, seguidos de um tratamento de controle com água durante 12 dias. Os resultados mostraram que a combinação de melatonina e fungos gerou um aumento na massa seca da parte aérea (25%) e da raiz (41,18%) em comparação com o controle, demonstrando um efeito sinérgico entre os dois tratamentos (Xia et al., 2022).

Além disso, a aplicação de melatonina via irrigação pode ser bem-sucedida em diversas situações. Em plantas de tomate, a suplementação de melatonina (20 µM) na irrigação desbloqueou efetivamente a inativação do pólen induzida por altas temperaturas e a inibição da germinação do pólen (Qi et al., 2018). Em condições de estresse pelo frio, a aplicação de melatonina no substrato em mudas de *Capsicum annuum* L. ajudou na mitigação dos efeitos negativos do frio por melhorar o crescimento e as variáveis fotossintéticas e, quando aplicada na época da floração, mesmo em temperaturas baixas, a melatonina exógena foi benéfica para o aumento da produção inicial de frutos (Korkmaz et al., 2021).

Embebição controlada das sementes (Seed priming)

O priming de sementes é um método usado para regular os processos metabólicos das plantas durante os estágios iniciais da germinação, especialmente sob condições de estresse, e baseia-se no pré-tratamento das sementes para estimular vários processos metabólicos (Pawar & Laware, 2018; Marthandan et al., 2020). Além disso, o priming promove a germinação uniforme, diminuindo o tempo de embebição, ativando indutores de germinação, reparando quebras no DNA e regulando os níveis de hidratação (Marthandan et al., 2020).

A utilização da melatonina no priming de sementes tem mostrado efeitos positivos em várias espécies de plantas. Entre os exemplos, destacam-se a promoção da germinação de sementes sob estresse de metal de cromo em trigo (Lei et al., 2021), o aumento da atividade antioxidante em condições de salinidade em manjericão (Bahcesular et al., 2020), a regulação do metabolismo do amido sob estresse de frio em milho (Q. Cao et al., 2019) e a melhoria da qualidade das sementes e o equilíbrio osmótico sob estresse de seca em colza (M. N. Khan et al., 2019).

Nanoveículos

A nanotecnologia é uma área de pesquisa em ascensão na biologia vegetal, com amplas possibilidades de aplicação na agricultura. As nanopartículas (0,5-100 nm) podem ser consideradas bioestimulantes quando derivadas de produtos à base de plantas e conseguem estimular crescimento e a produtividade das plantas de forma mais correta ecologicamente (Rasheed et al., 2022). Quando desempenham a função de ajudar no transporte de substâncias, são chamadas de nanocarreadoras ou nanoveículos. Esses nanoveículos permitem o transporte mais direcionado e estável de substâncias, aumentando a eficiência desse processo (Mukherjee et al., 2024).

As moléculas de melatonina possuem meias-vidas curtas e o uso de nanoveículos ajuda a proteger a melatonina de uma oxidação prematura, melhorando assim a biodisponibilidade e o transporte através de várias barreiras fisiológicas nas células. A aplicação de nanoveículos com melatonina pode ser realizada em diferentes etapas do desenvolvimento vegetal, desde a germinação das sementes até a colheita e o armazenamento pós-colheita (Mukherjee et al., 2024).

Existem vários tipos de nanoveículos, tanto orgânicos (lipossomas, niossomas e quitosanas) quanto inorgânicos (nanoveículos de sílica (SiO_2), óxido de zinco (ZnO) e nanopartículas de sílica mesoporosas (MSNs)). Os nanoveículos de silício poroso (*porous silicon* ou pSi) e quitosana têm sido os mais utilizados como carreadores da melatonina exógena em plantas a fim de auxiliar na qualidade pós-colheita (Sruthi et al., 2017).

Uma pesquisa mostrou que a coaplicação de quitosana e melatonina diminuiu a absorção de metais pesados pelas plantas, facilitando o rendimento de grãos de trigo e a aquisição de nutrientes (Dradrach et al., 2022). Além disso, devido ao grande potencial antioxidante da melatonina foi desenvolvido um sistema de montagem camada por camada à base de quitosana, com o objetivo de conservar a qualidade e os atributos de frutas e vegetais fatiados específicos (H. Zhao et al., 2020).

Melatonina Exógena no Manejo Pós-Colheita de Frutas e Hortaliças

Durante a fase pós-colheita, a deterioração qualitativa e quantitativa dos produtos hortícolas como *commodities* altamente perecíveis causa perdas econômicas significativas às indústrias do setor. A aplicação de melatonina exógena tem demonstrado aumentar a vida útil pós-colheita de muitos produtos agrícolas (J. Liu, Yue et al., 2019; Verde et al., 2022). Esse efeito ocorre principalmente pela eliminação das EROs, reduzindo, assim, os sintomas de deterioração fisiológica após a colheita (Rajora et al., 2022). Dessa forma, a utilização de melatonina exógena pode adiar a senescência e preservar as qualidades organolépticas e nutricionais de frutas e hortaliças durante o armazenamento pós-colheita.

Injúria pelo frio

O armazenamento de produtos de origem vegetal em baixas temperaturas é um procedimento de rotina para preservar e manter a qualidade dos alimentos. Embora

o frio possa ser um aliado na manutenção do metabolismo pós-colheita, ele também pode causar danos, especialmente em produtos sensíveis, como legumes, verduras e frutas provenientes de regiões tropicais e subtropicais. Tais danos comprometem de forma irreversível a fisiologia do produto, afetando seu apelo sensorial e sua viabilidade comercial (L. Liu et al., 2024).

A imersão do produto hortícola em soluções contendo melatonina exógena tem se mostrado eficaz em muitos produtos agrícolas como o pepino e a pera atrasando a senescência, o amolecimento e induzindo respostas de defesa desses produtos (Madebo et al., 2021; Zhai et al., 2018).

Diminuição de ataque de fungos

A infecção fúngica é um fator limitante no manejo pós-colheita de frutas e vegetais frescos. Os elicitores fúngicos, com origem microbiana, surgem como uma alternativa sustentável ao uso de agroquímicos, sendo responsáveis pela geração de EROs extracelulares. Este processo é dependente do receptor da membrana plasmática e acelerado pela peroxidase da parede celular dependente de NADH (NADH-CWP, *cell wall peroxidase*) (Aghdam & Arnao, 2024).

A melatonina exógena tem sido empregada para conferir resistência a várias infecções fúngicas, como as causadas por *Botryosphaeria dothidea* em peras chinesas (H. Xu et al., 2024), a antracnose causada por *Colletotrichum gloeosporioides* em mangas (*Mangifera indica* L.) (Lu et al., 2025) e o mofo cinzento (*Botrytis cinerea* Pers.) em pimentões (*Capsicum annuum* cv. California Wonder) (Nasiri et al., 2024).

Retardo da senescência e preservação da qualidade

O amadurecimento pós-colheita e a senescência de frutas e vegetais envolvem mecanismos moleculares complexos, incluindo fatores genéticos, como a expressão de genes relacionados ao amadurecimento e vias de sinalização hormonal que coordenam a maturação dos frutos (Figueroa et al., 2021).

A melatonina exógena é capaz de diminuir o estresse oxidativo em frutos pós-colheita, reduzindo a concentração de H_2O_2, que contribui para o atraso da senescência (S. Y. Wang et al., 2020). Por meio da aplicação de melatonina exógena, o retardo da senescência e a preservação da qualidade organoléptica e nutricional dos produtos vegetais podem ser atribuídos à promoção do acúmulo endógeno de melatonina, à prevenção da degradação da clorofila, à inibição da biossíntese de etileno, à inibição do acúmulo de carotenoides, à promoção da via de sinalização da guanosina 3,5-monofosfato cíclico (cGMP), à supressão da biossíntese de ABA, à expressão de genes de degradação da clorofila e à supressão de fatores de transcrição que são inibitórios da biossíntese de flavonoides (Aghdam & Arnao, 2024).

Em um estudo realizado com maracujá (*Passiflora edulis* Sims) e diferentes concentrações de melatonina exógena (100, 200, 300 e 400 µmol/L), foi observado que 200 µmol/L de melatonina exógena foi capaz de reduzir significativamente o índice de encolhimento, o índice de escurecimento, a perda de peso, a produção de etileno e a taxa de respiração. Além disso, retardou o declínio da firmeza, dos sólidos solúveis totais (SST), da cor e reduziu os danos oxidativos (Cai et al., 2024).

Em cereja, a melatonina exógena aplicada em diferentes concentrações (0, 1, 10, 100 e 1000 µM) foi observado que 100 µM foi a que obteve o melhor resultado, apresentando a menor incidência de escurecimento da polpa e deterioração (Sharafi et al., 2021).

A melatonina exógena também pode ser usada para aumentar o período de comercialização ("tempo de prateleira") pós colheita de flores como o cravo (*Dianthus caryophyllus* L.). Constatou-se que concentrações de 5 e 10 µM de melatonina exógena aumentaram o conteúdo de clorofila, o peso fresco e a altura da planta em comparação com outras concentrações, além de diminuir os danos oxidativos e reduzir os danos do estresse por calor em cravos (Elmongy & Abd El-Baset, 2024).

Redução de resíduos químicos em produtos pós-colheita

Na produção hortícola, as aplicações de agrotóxicos (fungicidas, bactericidas, inseticidas, etc.) causam preocupações em relação à saúde humana, animal e ambiental, devido à possibilidade de ocorrência de resíduos desses compostos em produtos pós-colheita.

Em relação ao uso de pesticidas no manejo pós-colheita, tratamentos com melatonina exógena em frutas de jujuba (*Ziziphus jujuba* Mill.) resultaram em menor acúmulo endógeno de malationa, clorotalonil e glifosato durante o armazenamento pós-colheita. Ao empregar p-clorofenil alanina (p-CPA, inibidor da biossíntese de FMT) e L-butionina sulfoximina (BSO, inibidor do acúmulo de glutationa), Deng et al. (2021) relataram que o tratamento com melatonina exógena promoveu o acúmulo endógeno de FMT, o que aumentou a atividade da glutationa redutase (GR) e melhorou o acúmulo endógeno de glutationa. Em manga, verificou-se que a melatonina exógena foi capaz de diminuir o estresse oxidativo causado pelo fungicida Procloraz e reduzir o seu resíduo em 30,7% nos frutos após oito dias de armazenamento (Z. Hu et al., 2024).

Quantificação da Fitomelatonina

Os primeiros estudos relacionados à quantificação da FMT em plantas usaram técnicas baseadas em anticorpos, como o radioimunoensaio (RIA) (Dubbels et al., 1995; Hattori et al., 1995). No entanto, atualmente, técnicas baseadas em espectrometria de massa (MS), incluindo quadrupolo, tempo de voo e sistemas tandem, compõem a maioria dos métodos empregados. O desenvolvimento de novas tecnologias reflete-se em mudanças nas preferências analíticas como a transição de RIA para ensaios imunoenzimáticos (ELISA) (Murch & Erland, 2021).

Entretanto, a reação cruzada com compostos utilizados na extração torna métodos como RIA ou ELISA não muito adequados para realizar a quantificação, pois podem apresentar sérios problemas de interferência dos extratores durante a análise quantitativa de FMT (Aguilera et al., 2016; Pape & Lüning, 2006).

A quantificação de FMT pode ser feita por cromatografia líquida acoplada à espectrometria de massa (LC-MS) que apresenta grande sensibilidade, associada à maior facilidade de uso, maior número de protocolos publicados e custos reduzidos (Murch & Erland, 2021). Além disso, abordagens de LC-MS apresentam vantagens em comparação aos métodos de detecção eletroquímica, que exige longos tempos de equilíbrio e à cromatografia gasosa (GC), que exige derivatização antes da análise. Outra vantagem da LC-MS é sua capacidade de quantificar múltiplos analitos simultaneamente (Murch & Erland, 2021).

Embora métodos como LC com detecção eletroquímica ou fluorométrica sejam altamente sensíveis, eles são menos específicos. Contudo, sua eficácia aumenta quando complementados por identificação via LC-MS/MS (Okeke et al., 2022). A FMT poder ser convertida em um volátil, como o derivado de pentafluoropropionil, e quantificado por GC-MS (Çalişkan et al., 2017). Porém, esse método exige derivatização, o que o torna mais difícil de ser praticado. Adicionalmente, a existência de vários isômeros da FMT pode dificultar sua detecção, pois há controvérsias sobre se esses isômeros são formas verdadeiras de FMT ou ésteres etílicos de TRP (Murch & Erland, 2021). Outra dificuldade nessas tecnologias decorre de compostos com potenciais de oxidação semelhantes apresentarem tempos de retenção similares aos da FMT, dificultando sua real análise quantitativa (Okeke et al., 2022).

Considerações Finais

Em suma a fitomelatonina é um hormônio tão importante que é conhecido como um regulador "maior (*master*)" para as plantas, pelo fato de regular outros fitormônios e estar presente durante todas as fases de desenvolvimento (germinação, crescimento, desenvolvimento, reprodução e até no processo da senescência).

A FMT possui uma alta capacidade antioxidante e, por isso, consegue amenizar vários estresses bióticos e abióticos. Além disso, atualmente a melatonina exógena vem sendo cada vez mais utilizada em pesquisas com o propósito de no futuro ser usada como um regulador vegetal para promover a produtividade dos cultivos e aumentar a vida útil pós-colheita de várias frutas e hortaliças, garantindo produtos com mais qualidade e ecologicamente amigáveis.

Entretanto, não há produtos comerciais à base de melatonina registrados no Brasil para serem aplicados em plantas, embora existam produtos comercializados como suplemento alimentar para humanos que possui em sua composição 1% de melatonina vegetal oriunda de três espécies vegetais (*Oryza sativa* L., *Medicago sativa* L. e *Chlorella vulgaris*) e outro produto em forma líquida que possui em sua composição 5% de FMT oriunda dos frutos de *Prunus cerasus* L. (ambos os produtos da empresa Florien®).

Assim, há a necessidade de desenvolvimento de produtos voltados para o uso em agricultura, principalmente para o uso em pós-colheita, já que ao longo de todo este trabalho verificamos que a melatonina exógena pode contribuir por aumentar o tempo de sobrevida e a preservação da qualidade dos produtos hortifrutigranjeiros.

Em relação à quantificação da FMT, existem formas não quantitativas tão importantes quanto as quantitativas que estão sendo utilizadas para investigar e compreender melhor os mecanismos de respostas que a planta tem em relação à melatonina endógena e melatonina exógena. As abordagens usando as tecnologias ômicas como a transcriptômica, a proteômica, o CRISPR (*Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats* ou Repetições Palindrômicas Curtas Agrupadas e Regularmente Interespaçadas) ou técnicas de linhagens transgênicas de superprodução ou *knockout* tem sido promissoras.

Há inúmeras questões ainda a serem esclarecidas, incluindo os padrões de distribuição e funções da FMT em diferentes partes da planta, o metabolismo sob estresse, o papel na defesa contra fatores bióticos e as interações em nível de gene, RNA e proteína, que são importantes considerando os papéis fisiologicamente positivos dessa molécula. Além disso, aspectos como a metodologia de aplicação, a época mais adequada de utilização, as doses limítrofes e as diferentes formas de aplicação ainda necessitam de investigação mais aprofundada.

No meio acadêmico-científico brasileiro, o estudo da FMT é quase inexistente apesar da grande importância que tem para as plantas. Este trabalho se consolida como um material atual, organizado em tópicos estruturados com embasamento científico, redigido na língua portuguesa e que se propõe a fomentar pesquisas e debates sobre a FMT. Além disso, esta revisão pretende servir como estímulo para que os professores incluam a FMT nas ementas curriculares, principalmente da disciplina Fisiologia Vegetal nas universidades, para que mais estudantes possam ter conhecimento sobre esse hormônio.

Referências

Aghdam, M. S., & Arnao, M. B. (2024). Phytomelatonin: From Intracellular Signaling to Global Horticulture Market. *Journal of Pineal Research*, *76*(5), e12990. https://doi.org/10.1111/jpi.12990

Aguilera, Y., Rebollo-Hernanz, M., Herrera, T., Cayuelas, L. T., Rodríguez-Rodríguez, P., de Pablo, Á. L. L., Arribas, S. M., & Martin-Cabrejas, M. A. (2016). Intake of bean sprouts influences melatonin and antioxidant capacity biomarker levels in rats. *Food & Function*, *7*(3), 1438–1445. https://doi.org/10.1039/c5fo01538c

Ahammed, G. J., Li, Z., Chen, J., Dong, Y., Qu, K., Guo, T., Wang, F., Liu, A., Chen, S., & Li, X. (2024). Reactive oxygen species signaling in melatonin-

mediated plant stress response. *Plant Physiology and Biochemistry*, *207*, 108398. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108398

Ahmad, S., Muhammad, I., Wang, G. Y., Zeeshan, M., Yang, L., Ali, I., & Zhou, X. B. (2021). Ameliorative effect of melatonin improves drought tolerance by regulating growth, photosynthetic traits and leaf ultrastructure of maize seedlings. *BMC Plant Biol*, *21*(368). https://doi.org/10.1186/s12870-021-03160-w

Ahmad, S., Su, W., Kamran, M., Ahmad, I., Meng, X., Wu, X., Javed, T., & Han, Q. (2020). Foliar application of melatonin delay leaf senescence in maize by improving the antioxidant defense system and enhancing photosynthetic capacity under semi-arid regions. *Protoplasma*, *257*(4), 1079–1092. https://doi.org/10.1007/s00709-020-01491-3

Ali, M., Tumbeh Lamin-Samu, A., Muhammad, I., Farghal, M., Khattak, A. M., Jan, I., ul Haq, S., Khan, A., Gong, Z.-H., & Lu, G. (2020). Melatonin mitigates the infection of *Colletotrichum gloeosporioides* via modulation of the chitinase gene and antioxidant activity in *Capsicum annuum* L. *Antioxidants*, *10*(1), 7. https://doi.org/10.3390/antiox10010007

Ali, S., Tyagi, A., & Bae, H. (2023). ROS interplay between plant growth and stress biology: Challenges and future perspectives. *Plant Physiology and Biochemistry*, *203*, 108032. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108032

Amjadi, Z., Namdjoyan, S., & Abolhasani Soorki, A. (2021). Exogenous melatonin and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seedlings. *Ecotoxicology*, *30*(3), 387–401. https://doi.org/10.1007/s10646-021-02364-y

Arabia, A., Muñoz, P., Pallarés, N., & Munné-Bosch, S. (2023). Experimental approaches in studying active biomolecules modulating fruit ripening: Melatonin as a case study. *Plant Physiology*, *192*(3), 1747–1767. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad106

Arnao, M. B., Cano, A., & Hernández-Ruiz, J. (2022). Phytomelatonin: an unexpected molecule with amazing performances in plants. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5779–5800. https://doi.org/10.1093/jxb/erac009

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2019a). Role of Melatonin to Enhance Phytoremediation Capacity. *Applied Sciences*, *9*(24), 5293. https://doi.org/10.3390/app9245293

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2020a). Melatonin in Flowering, Fruit Set and Fruit Ripening. *Plant Reproduction*, *33*(2), 77–87. https://doi.org/10.1007/s00497-020-00388-8

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2006). The Physiological Function of Melatonin in Plants. *Plant Signaling & Behavior*, *1*(3), 89–95. https://doi.org/10.4161/psb.1.3.2640

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2009). Protective Effect of Melatonin Against Chlorophyll Degradation During the Senescence of Barley Leaves. *Journal of Pineal Research*, *46*(1), 58–63. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2008.00625.x

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2014). Melatonin: Plant Growth Regulator and/or Biostimulator During Stress? *Trends in Plant Science*, *19*(12), 789–797. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.07.006

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2018). Melatonin and its Relationship to Plant Hormones. *Annals of Botany*, *121*(2), 195–207. https://doi.org/10.1093/aob/mcx114

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2019b). Melatonin: A New Plant Hormone and/or a Plant Master Regulator? *Trends in Plant Science*, *24*(1), 38–48. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.010

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2020b). Is Phytomelatonin a New Plant Hormone? *Agronomy*, *10*(1), 95. https://doi.org/10.3390/agronomy10010095

Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. (2021). Melatonin as a Regulatory Hub of Plant Hormone Levels and Action in Stress Situations. *Plant Biology*, *23*, 7–19. https://doi.org/10.1111/plb.13202

Back, K. (2021). Melatonin Metabolism, Signaling and Possible Roles in Plants. *The Plant Journal*, *105*(2), 376–391. https://doi.org/10.1111/tpj.14915

Back, K., Tan, D.-X., & Reiter, R. J. (2016). Melatonin Biosynthesis in Plants: Multiple Pathways Catalyze Tryptophan to Melatonin in the Cytoplasm or Chloroplasts. *Journal of Pineal Research*, *61*(4), 426–437. https://doi.org/10.1111/jpi.12364

Bahcesular, B., Yildirim, E. D., Karaçocuk, M., Kulak, M., & Karaman, S. (2020). Seed Priming with Melatonin Effects on Growth, Essential Oil Compounds and Antioxidant Activity of Basil (*Ocimum basilicum* L.) under Salinity Stress. *Industrial Crops and Products*, *146*, 112165. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112165

Banerjee, S., & Margulis, L. (1973). Mitotic Arrest by Melatonin. *Experimental Cell Research*, *78*(2), 314–318. https://doi.org/10.1016/0014-4827(73)90074-8

Barman, D., Kumar, M. N., Dalal, M., Khan, F. N., Yadav, J., Nagar, S., Kumar, V. S., Singh, M. P., Sathee, L., Krishnan, S. G., & Chinnusamy, V. (2023). Identification of Rice Melatonin Receptor OsPMTR and its Comparative in Silico Analysis with *Arabidopsis* AtCAND2 Receptor. *South African Journal of Botany*, *162*, 813–829. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.09.054

Bonomini, F., Borsani, E., Favero, G., Rodella, L. F., & Rezzani, R. (2018). Dietary Melatonin Supplementation could be a Promising Preventing/Therapeutic Approach for a Variety of Liver Diseases. *Nutrients*, *10*(9), 1135. https://doi.org/10.3390/nu10091135

Byeon, Y., Lee, H. Y., Lee, K., & Back, K. (2014). Caffeic Acid O-methyltransferase is involved in

the Synthesis of Melatonin by methylating N-acetylserotonin in *Arabidopsis*. *Journal of Pineal Research*, *57*(2), 219–227. https://doi.org/10.1111/jpi.12160

Byeon, Y., Lee, K., Park, Y.-I., Park, S., & Back, K. (2013). Molecular Cloning and Functional Analysis of Serotonin N-acetyltransferase from the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Journal of Pineal Research*, *55*(4), 371–376. https://doi.org/10.1111/jpi.12080

Cai, S., Zhang, Z., Wang, J., Fu, Y., Zhang, Z., Khan, M. R., & Cong, X. (2024). Effect of exogenous melatonin on postharvest storage quality of passion fruit through antioxidant metabolism. *LWT Food Science and Technology*, *194*, e115835. https://doi.org/10.1016/j.lwt.2024.115835

Çalişkan, U., Aka, C., & Bor, E. (2017). Melatonin in Edible and Non-Edible Plants. *Turk J Pharm Sci*, *14*(1), 75–83. https://doi.org/10.4274/tjps.33043

Cao, Q., Li, G., Cui, Z., Yang, F., Jiang, X., Diallo, L., & Kong, F. (2019). Seed Priming with Melatonin Improves the Seed Germination of Waxy Maize under Chilling Stress via Promoting the Antioxidant System and Starch Metabolism. *Sci Rep*, *9*, e15044. https://doi.org/10.1038/s41598-019-51122-y

Cao, X., Yang, H., Shang, C., Ma, S., Liu, L., & Cheng, J. (2019). The Roles of Auxin Biosynthesis YUCCA Gene Family in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(24), e6343. https://doi.org/10.3390/ijms20246343

Chang, T., Zhao, Y., He, H., Xi, Q., Fu, J., & Zhao, Y. (2021). Exogenous melatonin improves growth in hulless barley seedlings under cold stress by influencing the expression rhythms of circadian clock genes. *PeerJ*, *9*, e10740. https://doi.org/10.7717/peerj.10740

Chen, J., Li, H., Yang, K., Wang, Y., Yang, L., Hu, L., Liu, R., & Shi, Z. (2019). Melatonin facilitates lateral root development by coordinating PAO-derived hydrogen peroxide and Rboh-derived superoxide radical. *Free Radical Biology and Medicine*, *143*, 534–544. https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2019.09.011

Chen, L., Liu, L., Lu, B., Ma, T., Jiang, D., Li, J., Zhang, K., Sun, H., Zhang, Y., Bai, Z., & Li, C. (2020). Exogenous melatonin promotes seed germination and osmotic regulation under salt stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *PLoS ONE*, *15*(1), e0228241. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228241

Chen, L., Lu, B., Liu, L., Duan, W., Jiang, D., Li, J., Zhang, K., Sun, H., Zhang, Y., Li, C., & Bai, Z. (2021). Melatonin promotes seed germination under salt stress by regulating ABA and GA3 in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *Plant Physiology and Biochemistry*, *162*, 506–516. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.03.029

Chen, Q., & Arnao, M. B. (2022). Phytomelatonin: an emerging new hormone in plants. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5773–5778. https://doi.org/10.1093/jxb/erac307

Chen, Q., Hou, S., Pu, X., Li, X., Li, R., Yang, Q., Wang, X., Guan, M., & Rengel, Z. (2022). Dark secrets of phytomelatonin. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5828–5839. https://doi.org/10.1093/jxb/erac168

Chen, X., Laborda, P., Dong, Y., & Liu, F. (2020). Evaluation of suitable reference genes for normalization of quantitative real-time PCR analysis in rice plants under *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*–infection and melatonin supplementation. *Food Prod Process and Nutr*, *2*(21). https://doi.org/10.1186/s43014-020-00035-9

Chen, Y.-E., Mao, J.-J., Sun, L.-Q., Huang, B., Ding, C.-B., Gu, Y., Liao, J.-Q., Hu, C., Zhang, Z.-W., Yuan, S., et al. (2018). Exogenous melatonin enhances salt stress tolerance in maize seedlings by improving antioxidant and photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, *164*(3), 349–363. https://doi.org/10.1111/ppl.12737

Chen, Z., Gu, Q., Yu, X., Huang, L., Xu, S., Wang, R., Shen, W., & Shen, W. (2018). Hydrogen peroxide acts downstream of melatonin to induce lateral root formation. *Annals of Botany*, *121*(6), 1127–1136. https://doi.org/10.1093/aob/mcx207

Choudhary, A., Kumar, A., & Kaur, N. (2020). ROS and oxidative burst: Roots in plant development. *Plant Diversity*, *42*(1), 33–43. https://doi.org/10.1016/j.pld.2019.10.002

Cui, G., Sun, F., Gao, X., Xie, K., Zhang, C., Liu, S., & Xi, Y. (2018). Proteomic analysis of melatonin-mediated osmotic tolerance by improving energy metabolism and autophagy in wheat (*Triticum aestivum* L.) *Planta*, *248*(1), 69–87. https://doi.org/10.1007/s00425-018-2881-2

Czarnocka, W., & Karpiński, S. (2018). Friend or foe? Reactive oxygen species production, scavenging and signaling in plant response to environmental stresses. *Free Radical Biology and Medicine*, *122*, 4–20. https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.011

Deng, B., Xia, C., Tian, S., & Shi, H. (2021). Melatonin reduces pesticide residue, delays senescence, and improves antioxidant nutrient accumulation in postharvest jujube fruit. *Postharvest Biology and Technology*, *173*, 111419. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2020.111419

Dradrach, A., Iqbal, M., Lewińska, K., Jędroszka, N., Rana, M. A. K., & Tanzeem-Ul-Haq, H. S. (2022). Effects of soil application of chitosan and foliar melatonin on growth, photosynthesis, and heavy metals accumulation in wheat growing on wastewater polluted soil. *Sustainability*, *14*(14), 8293. https://doi.org/10.3390/su14148293

Duan, W., Lu, B., Liu, L., Meng, Y., Ma, X., Li, J., Zhang, K., Sun, H., Zhang, Y., Dong, H., et al. (2022). Effects of exogenous melatonin on root physiology, transcriptome and metabolome of cotton seedlings under salt stress. *International Journal*

of Molecular Sciences, *23*(16), 9456. https://doi.org/10.3390/ijms23169456

Dubbels, R., Reiter, R., Klenke, E., Goebel, A., Schnakenberg, E., Ehlers, C., Schiwara, H., & Schloot, W. (1995). Melatonin in edible plants identified by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Journal of Pineal Research*, *18*(1), 28–31. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.1995.tb00136.x

Elmongy, M. S., & Abd El-Baset, M. M. (2024). Melatonin application induced physiological and molecular changes in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) under heat stress. *Horticulturae*, *10*(2), 122. https://doi.org/10.3390/horticulturae10020122

Erland, L. A., Yasunaga, A., Li, I. T., Murch, S. J., & Saxena, P. K. (2019). Direct visualization of location and uptake of applied melatonin and serotonin in living tissues and their redistribution in plants in response to thermal stress. *Journal of Pineal Research*, *66*(1), e12527. https://doi.org/10.1111/jpi.12527

Faizan, M., Sultan, H., Alam, P., Karabulut, F., Cheng, S.-H., Rajput, V. D., Minkina, T., Hayat, S., Khan, M. N., & Nie, L. (2024). Melatonin and its cross-talk with other signaling molecules under abiotic stress. *Plant Stress*, *11*, 100410. https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100410

Farouk, S., & Al-Huqail, A. A. (2022). Sustainable biochar and/or melatonin improve salinity tolerance in borage plants by modulating osmotic adjustment, antioxidants, and ion homeostasis. *Plants*, *11*(6), 765. https://doi.org/10.3390/plants11060765

Figueroa, C. R., Jiang, C.-Z., Torres, C. A., Fortes, A. M., & Alkan, N. (2021). Regulation of Fruit Ripening and Senescence. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.711458

Galano, A., & Reiter, R. J. (2018). Melatonin and its metabolites vs oxidative stress: From individual actions to collective protection. *Journal of Pineal Research*, *65*(1), e12514. https://doi.org/10.1111/jpi.12514

Gao, S., Ma, W., Lyu, X., Cao, X., & Yao, Y. (2020). Melatonin may increase disease resistance and flavonoid biosynthesis through effects on DNA methylation and gene expression in grape berries. *BMC Plant Biology*, *20*(1), 231. https://doi.org/10.1186/s12870-020-02445-w

Gross, A. S., Raffeiner, M., Zeng, Y., Üstün, S., & Dagdas, Y. (2025). Autophagy in Plant Health and Disease. *Annual Review of Plant Biology*, *76*(1), 197–227. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-060324-094912

Gupta, R. (2023). Melatonin: A promising candidate for maintaining food security under the threat of phytopathogens. *Plant Physiology and Biochemistry*, *198*, 107691. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107691

Han, Q.-H., Huang, B., Ding, C.-B., Zhang, Z.-W., Chen, Y.-E., Hu, C., Zhou, L.-J., Huang, Y., Liao, J.-Q., Yuan, S., & Yuan, M. (2017). Effects of melatonin on anti-oxidative systems and photosystem II in cold-stressed rice seedlings. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 785. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00785

Hassan, M. A., Xiang, C., Farooq, M., Muhammad, N., Yan, Z., Hui, X., Yuanyuan, K., Bruno, A. K., Lele, Z., & Jincai, L. (2021). Cold stress in wheat: plant acclimation responses and management strategies. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 676884. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.676884

Hassan, M. U., Ghareeb, R. Y., Nawaz, M., Mahmood, A., Shah, A. N., Abdel-Megeed, A., Abdelsalam, N. R., Hashem, M., Alamri, S., Thabit, M. A., & Qari, S. (2022). Melatonin: a vital pro-tectant for crops against heat stress: mechanisms and prospects. *Agronomy*, *12*(5), 1116. https://doi.org/10.3390/agronomy12051116

Hassan, M. U., Mahmood, A., Awan, M. I., Maqbool, R., Aamer, M., Alhaithloul, H. A., Huang, G., Skalicky, M., Brestic, M., Pandey, S., El-Sabagh, A., & Qari, S. H. (2022). Melatonin-induced protection against plant abiotic stress: mechanisms and prospects. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 902694. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.902694

Hattori, A., Migitaka, H., Iigo, M., Itoh, M., Yamamoto, K., Ohtani-Kaneko, R., Hara, M., Suzuki, T., & Reiter, R. J. (1995). Identification of Melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates. *Biochemistry and Molecular Biology International*, *35*(3), 627–634.

Hernández-Ruiz, J., Giraldo-Acosta, M., El Mihyaoui, A., Cano, A., & Arnao, M. B. (2023). Melatonin as a possible natural anti-viral compound in Plant Biocontrol. *Plants*, *12*(4), 781. https://doi.org/10.3390/plants12040781

Hosseini, M. S., Samsampour, D., Zahedi, S. M., Zamanian, K., Rahman, M. M., Mostofa, M. G., & Tran, L.-S. P. (2021). Melatonin alleviates drought impact on growth and essential oil yield of lemon verbena by enhancing antioxidant responses, mineral balance, and abscisic acid content. *Physiologia Plantarum*, *172*(2), 1363–1375. https://doi.org/10.1111/ppl.13335

Hu, C.-H., Zheng, Y., Tong, C.-L., & Zhang, D.-J. (2022). Effects of exogenous melatonin on plant growth, root hormones and photosynthetic characteristics of trifoliate orange subjected to salt stress. *Plant Growth Regulation*, *97*(3), 551–558. https://doi.org/10.1007/s10725-022-00814-z

Hu, E., Liu, M., Zhou, R., Jiang, F., Sun, M., Wen, J., Zhu, Z., & Wu, Z. (2021). Relationship between melatonin and abscisic acid in response to salt stress of tomato. *Scientia Horticulturae*, *285*, 110176. https://doi.org/0.1016/j.scienta.2021.110176

Hu, W., Cao, Y., Loka, D. A., Harris-Shultz, K. R., Reiter, R. J., Ali, S., Liu, Y., & Zhou, Z. (2020). Exogenous melatonin improves cotton (*Gossypium hir-*

sutum L.) pollen fertility under drought by regulating carbohydrate metabolism in male tissues. *Plant Physiology and Biochemistry*, *151*, 579–588. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.001

Hu, W., Tie, W., Ou, W., Yan, Y., Kong, H., Zuo, J., Ding, X., Ding, Z., Liu, Y., Wu, C., Guo, Y., Shi, H., Li, K., & Guo, A. (2018). Crosstalk between calcium and melatonin affects postharvest physiological deterioration and quality loss in cassava. *Postharvest Biology and Technology*, *140*, 42–49. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.02.007

Hu, Z., Wei, J., Zhang, W., Wu, L., Gong, D., Xiang, Y., Liu, J., & Zhang, Z. (2024). Attenuation of prochloraz phytotoxicity to postharvest mango fruit by melatonin is associated with the regulation of detoxification capacity. *Postharvest Biology and Technology*, *208*, 112671. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2023.112671

Huang, B., Chen, Y.-E., Zhao, Y.-Q., Ding, C.-B., Liao, J.-Q., Hu, C., Zhou, L.-J., Zhang, Z.-W., Yuan, S., & Yuan, M. (2019). Exogenous Melatonin Alleviates Oxidative Damages and Protects Photosystem II in Maize Seedlings Under Drought Stress. *Frontiers in Plant Science*, *10*. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00677

Huang, S., & Jin, S. (2024). Melatonin Interaction with Other Phytohormones in the Regulation of Abiotic Stresses in Horticultural Plants. *Antioxidants*, *13*(6). https://doi.org/10.3390/antiox13060663

Jackson, W. (1969). Regulation of mitosis: II. interaction of isopropyl N-phenyl-carbamate and melatonin. *J Cell Sci*, *5*(3), 745–755. https://doi.org/10.1242/jcs.5.3.745

Jahan, M. S., Guo, S., Sun, J., Shu, S., Wang, Y., El-Yazied, A. A., Alabdallah, N. M., Hikal, M., Mohamed, M. H., Ibrahim, M. F., & Hasan, M. M. (2021). Melatonin-mediated photosynthetic performance of tomato seedlings under high-temperature stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *167*, 309–320. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.08.002

Jahan, M. S., Huang, Y., Qin, N. M., Wu, H. Y., & Zhou, X. B. (2024). Exogenous application of melatonin attenuates waterlogging stress through adopting quiescence adaptation technique in tomato seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, *225*, 105855. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105855

Kang, S., Kang, K., Lee, K., & Back, K. (2007). Characterization of tryptamine 5-hydroxylase and serotonin synthesis in rice plants. *Plant Cell Rep*, *26*, 2009–2015. https://doi.org/10.1007/s00299-007-0405-9

Kaur, H., Mukherjee, S., Baluska, F., & Bhatla, S. C. (2015). Regulatory roles of serotonin and melatonin in abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling & Behavior*, *10*(11), e1049788. https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1049788

Khan, A., Numan, M., Khan, A., Lee, I., Imran, M., Asaf, S., & Al-Harrasi, A. (2020). Awakening the defense mechanisms during plant oxidative stress. *Plants*, *9*(4), 407. https://doi.org/10.3390/plants9040407

Khan, D., Cai, N., Zhu, W., Li, L., Guan, M., Pu, X., & Chen, Q. (2023). The role of Phytomelatonin receptor 1-mediated signaling in plant growth and stress response. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1142753. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1142753

Khan, M. N., Zhang, J., Luo, T., Liu, J., Rizwan, M., Fahad, S., Xu, Z., & Hu, L. (2019). Seed priming with melatonin coping drought stress in rapeseed by regulating reactive oxygen species detoxification: Antioxidant defense system, osmotic adjustment, stomatal traits and chloroplast ultrastructure perseveration. *Industrial Crops and Products*, *140*, 111597. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111597

Khan, M. S. S., Ahmed, S., ul Ikram, A., Hannan, F., Yasin, M. U., Wang, J., Zhao, B., Islam, F., & Chen, J. (2023). Phytomelatonin: A key regulator of redox and phytohormones signaling against biotic/abiotic stresses. *Redox Biology*, *64*, 102805. https://doi.org/10.1016/j.redox.2023.102805

Khan, M., Al Azzawi, T. N. I., Imran, M., Hussain, A., Mun, B.-G., Pande, A., & Yun, B.-W. (2021). Effects of lead (Pb)-induced oxidative stress on morphological and physio-biochemical properties of rice. *Biocell*, *45*(5), 1413. https://doi.org/10.32604/biocell.2021.015954

Khan, M., Ali, S., Manghwar, H., Saqib, S., Ullah, F., Ayaz, A., & Zaman, W. (2022). Melatonin function and crosstalk with other phytohormones under normal and stressful conditions. *Genes*, *13*(10), 1699. https://doi.org/10.3390/genes13101699

Khan, M., Hussain, A., Yun, B.-W., & Mun, B.-G. (2024). Melatonin: The multifaceted molecule in plant growth and defense. *International Journal of Molecular Sciences*, *25*(12), 6799. https://doi.org/10.3390/ijms25126799

Khan, T. A., Saleem, M., & Fariduddin, Q. (2023). Melatonin influences stomatal behavior, root morphology, cell viability, photosynthetic responses, fruit yield, and fruit quality of tomato plants exposed to salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, *42*(4), 2408–2432. https://doi.org/10.1007/s00344-022-10713-2

Kolář, J., Johnson, C. H., & Macháčková, I. (2003). Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum*. *Physiologia Plantarum*, *118*(4), 605–612. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00114.x

Kolář, J., & Macháčková, I. (2005). Melatonin in higher plants: occurrence and possible functions. *Journal of Pineal Research*, *39*(4), 333–341. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2005.00276.x

Kolář, J., Macháčková, I., Eder, J., Prinsen, E., Van Dongen, W., Van Onckelen, H., & Illnerová, H. (1997). Melatonin: occurrence and daily rhythm in *Chenopodium rubrum*. *Phytochemistry*, *44*(8), 1407–1413. https://doi.org/10.1016/S0031-9422(96)00568-7

Kołodziejczyk, I., Bałabusta, M., Szewczyk, R., & Posmyk, M. M. (2015). The levels of melatonin and its metabolites in conditioned corn (*Zea mays* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) seeds during storage. *Acta Physiologiae Plantarum*, *37*(6), 105. https://doi.org/10.1007/s11738-015-1850-7

Kołodziejczyk, I., & Kaźmierczak, A. (2024). Melatonin — This is important to know. *Science of The Total Environment*, *919*, 170871. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.170871

Kołodziejczyk, I., Kaźmierczak, A., & Posmyk, M. M. (2021). Melatonin application modifies antioxidant defense and induces endoreplication in maize seeds exposed to chilling stress. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(16), 8628. https://doi.org/10.3390/ijms22168628

Kołodziejczyk, I., & Posmyk, M. M. (2016). Melatonin-a new Plant Biostimulator? *Journal of Elementology*, *21*(4). https://doi.org/10.5601/jelem.2015.20.3.1012

Korkmaz, A., Değer, Ö., Szafrańska, K., Köklü, Ş., Karaca, A., Yakupoğlu, G., & Kocacinar, F. (2021). Melatonin effects in enhancing chilling stress tolerance of pepper. *Scientia Horticulturae*, *289*, 110434. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110434

Lee, H. Y., & Back, K. (2017). Melatonin is required for H2O2- and NO-mediated defense signaling through MAPKKK 3 and OXI1 in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*, *62*(2), e12379. https://doi.org/10.1111/jpi.12379

Lee, K., Lee, H. Y., & Back, K. (2018). 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*, *64*(2), e12460. https://doi.org/10.1111/jpi.12460

Lei, K., Sun, S., Zhong, K., Li, S., Hu, H., Sun, C., Zheng, Q., Tian, Z., Dai, T., & Sun, J. (2021). Seed soaking with melatonin promotes seed germination under chromium stress via enhancing reserve mobilization and antioxidant metabolism in wheat. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *220*, 112241. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112241

Li, C., Tan, D.-X., Liang, D., Chang, C., Jia, D., & Ma, F. (2015). Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, *66*(3), 669–680. https://doi.org/10.1093/jxb/eru476

Li, D., Wei, J., Peng, Z., Ma, W., Yang, Q., Song, Z., Sun, W., Yang, W., Yuan, L., Xu, X., et al. (2020). Daily rhythms of phytomelatonin signaling modulate diurnal stomatal closure via regulating reactive oxygen species dynamics in *Arabidopsis*. *Journal of Pineal Research*, *68*(3), e12640. https://doi.org/10.1111/jpi.12640

Li, J., Liu, J., Zhu, T., Zhao, C., Li, L., & Chen, M. (2019). The role of Melatonin in salt stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(7), 1735. https://doi.org/10.3390/ijms20071735

Li, X., Rengel, Z., & Chen, Q. (2022). Phytomelatonin prevents bacterial invasion during nighttime. *Trends in Plant Science*, *27*(4), 331–334. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.12.008

Li, X., Wei, J.-P., Scott, E. R., Liu, J.-W., Guo, S., Li, Y., Zhang, L., & Han, W.-Y. (2018). Exogenous melatonin alleviates cold stress by promoting antioxidant defense and redox homeostasis in *Camellia sinensis* L. *Molecules*, *23*(1), 165. https://doi.org/10.3390/molecules23010165

Li, Z., Su, X., Chen, Y., Fan, X., He, L., Guo, J., Wang, Y., & Yang, Q. (2021). Melatonin improves drought resistance in maize seedlings by enhancing the antioxidant system and regulating abscisic acid metabolism to maintain stomatal opening under PEG-induced drought. *Journal of Plant Biology*, *64*(4), 299–312. https://doi.org/10.1007/s12374-021-09297-3

Liang, C., Li, A., Yu, H., Li, W., Liang, C., Guo, S., Zhang, R., & Chu, C. (2017). Melatonin regulates root architecture by modulating auxin response in rice. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 134. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00134

Liang, D., Gao, F., Ni, Z., Lin, L., Deng, Q., Tang, Y., Wang, X., Luo, X., & Xia, H. (2018). Melatonin improves heat tolerance in kiwifruit seedlings through promoting antioxidant enzymatic activity and glutathione S-transferase transcription. *Molecules*, *23*(3), 584. https://doi.org/10.3390/molecules23030584

Liang, D., Ni, Z., Xia, H., Xie, Y., Lv, X., Wang, J., Lin, L., Deng, Q., & Luo, X. (2019). Exogenous melatonin promotes biomass accumulation and photosynthesis of kiwifruit seedlings under drought stress. *Scientia Horticulturae*, *246*, 34–43. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.10.058

Liang, D., Shen, Y., Ni, Z., Wang, Q., Lei, Z., Xu, N., Deng, Q., Lin, L., Wang, J., Lv, X., & Xia, H. (2018). Exogenous melatonin application delays senescence of kiwifruit leaves by regulating the antioxidant capacity and biosynthesis of flavonoids. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 426. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00426

Liu, C., Chen, L., Zhao, R., Li, R., Zhang, S., Yu, W., Sheng, J., & Shen, L. (2019). Melatonin induces disease resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit by activating jasmonic acid signaling pathway. *Journal of Agricultural and Food Che-*

mistry, *67*(22), 6116–6124. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b00058

Liu, J., Yang, J., Zhang, H., Cong, L., Zhai, R., Yang, C., Wang, Z., Ma, F., & Xu, L. (2019). Melatonin inhibits ethylene synthesis via nitric oxide regulation to delay postharvest senescence in pears. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *67*(8), 2279–2288. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.8b06580

Liu, J., Yue, R., Si, M., Wu, M., Cong, L., Zhai, R., Yang, C., Wang, Z., Ma, F., & Xu, L. (2019). Effects of exogenous application of melatonin on quality and sugar metabolism in 'Zaosu' pear fruit. *Journal of Plant Growth Regulation*, *38*(3), 1161–1169. https://doi.org/10.1007/s00344-019-09921-0

Liu, L., Huang, A., Wang, B., Zhang, H., Zheng, Y., & Wang, L. (2024). Melatonin mobilizes the metabolism of sugars, ascorbic acid and amino acids to cope with chilling injury in postharvest pear fruit. *Scientia Horticulturae*, *323*, 112548. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112548

Lu, D., Ren, Y., Yan, T., Jia, X., Xu, H., Yang, B., Zhang, X., & He, J. (2025). Melatonin improves the postharvest anthracnose resistance of mango fruit by regulating antioxidant activity, the phenylpropane pathway and cell wall metabolism. *European Journal of Plant Pathology*, *171*(1), 17–36. https://doi.org/10.1007/s10658-024-02930-0

Luo, M., Wang, D., Delaplace, P., Pan, Y., Zhou, Y., Tang, W., Chen, K., Chen, J., Xu, Z., Ma, Y., et al. (2023). Melatonin enhances drought tolerance by affecting jasmonic acid and lignin biosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) *Plant Physiology and Biochemistry*, *202*, 107974. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107974

Lv, Y., Pan, J., Wang, H., Reiter, R. J., Li, X., Mou, Z., Zhang, J., Yao, Z., Zhao, D., & Yu, D. (2021). Melatonin inhibits seed germination by crosstalk with abscisic acid, gibberellin, and auxin in *Arabidopsis*. *Journal of Pineal Research*, *70*(4), e12736. https://doi.org/10.1111/jpi.12736

Ma, C., Pei, Z.-Q., Zhu, Q., Chai, C.-H., Xu, T.-T., Dong, C.-Y., Wang, J., Zheng, S., & Zhang, T.-G. (2024). Melatonin-mediated low-temperature tolerance of cucumber seedlings requires Ca2+/CPKs signaling pathway. *Plant Physiology and Biochemistry*, *214*, 108962. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108962

Macháčková, I., & Krekule, J. (2002). Sixty-five years of searching for the signals that trigger flowering. *Russian Journal of Plant Physiology*, *49*(4), 451–459. https://doi.org/10.1023/A:1016395405884

Madebo, M. P., Li, W., Zheng, Y.-h., & Peng, J. (2021). Melatonin treatment induces chilling tolerance by regulating the contents of polyamine, γ-aminobutyric acid, and proline in cucumber fruit. *Journal of Integrative Agriculture*, *20*(11), 3060–3074. https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63485-2

Mannino, G., Pernici, C., Serio, G., Gentile, C., & Bertea, C. M. (2021). Melatonin and Phytomelatonin: Chemistry, Biosynthesis, Metabolism, Distribution and Bioactivity in plants and animals—An overview. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(18), 9996. https://doi.org/10.3390/ijms22189996

Mao, J., Niu, C., Li, K., Chen, S., Tahir, M. M., Han, M., & Zhang, D. (2020). Melatonin promotes adventitious root formation in apple by promoting the function of MdWOX11. *BMC Plant Biol*, *20*(536). https://doi.org/10.1186/s12870-020-02747-z

Marthandan, V., Geetha, R., Kumutha, K., Renganathan, V. G., Karthikeyan, A., & Ramalingam, J. (2020). Seed priming: a feasible strategy to enhance drought tolerance in crop plants. *International Journal of Molecular Sciences*, *21*(21), 8258. https://doi.org/10.3390/ijms21218258

Masoumi, Z., Haghighi, M., & Mozafarian, M. (2024). Effects of foliar spraying with melatonin and chitosan Nano-encapsulated melatonin on tomato (*Lycopersicon esculentum* L. cv. Falcato) plants under salinity stress. *BMC Plant Biology*, *24*(1), 961. https://doi.org/10.1186/s12870-024-05672-7

Mou, Z., Wang, H., Chen, S., Reiter, R. J., & Zhao, D. (2022). Molecular mechanisms and evolutionary history of phytomelatonin in flowering. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5840–5850. https://doi.org/10.1093/jxb/erac164

Moustafa-Farag, M., Mahmoud, A., Arnao, M. B., Sheteiwy, M. S., Dafea, M., Soltan, M., Elkelish, A., Hasanuzzaman, M., & Ai, S. (2020). Melatonin-induced water stress tolerance in plants: Recent Advances. *Antioxidants*, *9*(9), 809. https://doi.org/10.3390/antiox9090809

Mukherjee, S., Roy, S., & Arnao, M. B. (2024). Nanovehicles for melatonin: a new journey for agriculture. *Trends in Plant Science*, *29*(2), 232–248. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.11.016

Mukherjee, S., Khan, M. N., & Mathur, P. (2023). Exogenous calcium (Ca2+) and verapamil-sensitive Ca2+ channel activity differentially modulates melatonin-mediated regulation of endogenous hydrogen sulphide (H2S) homeostasis, and L-cysteine desulfhydrase (L-DES) activity in NaCl-stressed etiolated sunflower seedlings. *South African Journal of Botany*, *152*, 124–135. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.11.029

Murch, S. J., KrishnaRaj, S., & Saxena, P. K. (2000). 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*, *19*, 698–704. https://doi.org/10.1007/s002990000206

Murch, S. J., & Erland, L. A. E. (2021). A Systematic Review of Melatonin in Plants: An Example of Evo-

lution of Literature. *Frontiers in Plant Science*, *12*. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683047

Nascimento, T. d. S. (2024). *Hormônio Vegetal Melatonina: Principais atributos e importância para as plantas*. Monografia de Graduação, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.

Nasiri, S., Rezaei, M., & Mojerlou, S. (2024). Impacts of Preharvest Treatment with Salicylic Acid and Melatonin in Suppressing Gray Mold (*Botrytis cinerea* Pers.) in Bell Pepper. *Journal of Crop Health*, *76*, 981–994. https://doi.org/10.1007/s10343-024-01007-6

Ni, J., Wang, Q., Shah, F. A., Liu, W., Wang, D., Huang, S., Fu, S., & Wu, L. (2018). Exogenous Melatonin Confers Cadmium Tolerance by Counterbalancing the Hydrogen Peroxide Homeostasis in Wheat Seedlings. *Molecules*, *23*(4). https://doi.org/10.3390/molecules23040799

Okeke, E., Ogugofor, M., Nkwoemeka, N., Nweze, E., & Okoye, C. (2022). Phytomelatonin: a potential phytotherapeutic intervention on COVID-19-exposed individuals. *Microbes Infect.*, *24*(1), 104886. https://doi.org/10.1016/j.micinf.2021.104886

Oliveira, T. D. d., Andrade, A. N. d., Dantas, E. F. O., Araujo, D. J., Silva, R. R. d., Lopes, A. S., Dias, T. J., Henschel, J. M., & Batista, D. S. (2025). Melatonin Mitigates Drought Stress on Radish and Promotes its Recovery After Rehydration. *J Plant Growth Regul*, *44*, 1963–1972. https://doi.org/10.1007/s00344-024-11516-3

Pape, C., & Lüning, K. (2006). Quantification of melatonin in phototrophic organisms. *Journal of Pineal Research*, *41*(2), 157–165. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2006.00348.x

Park, S., Le, T.-N. N., Byeon, Y., Kim, Y. S., & Back, K. (2013). Transient induction of melatonin biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) during the reproductive stage. *Journal of Pineal Research*, *55*(1), 40–45. https://doi.org/10.1111/jpi.12021

Park, W. J. (2024). Have All of the Phytohormonal Properties of Melatonin Been Verified? *International Journal of Molecular Sciences*, *25*(6). https://doi.org/10.3390/ijms25063550

Pawar, V. A., & Laware, S. L. (2018). Seed Priming: A Critical Review. *International Journal of Scientific Research in Biological Sciences*, *5*(5), 94–101. https://doi.org/10.26438/ijsrbs/v5i5.94101

Peng, X., Wang, N., Sun, S., Geng, L., Guo, N., Liu, A., Chen, S., & Ahammed, G. J. (2023). Reactive oxygen species signaling is involved in melatonin-induced reduction of chlorothalonil residue in tomato leaves. *Journal of Hazardous Materials*, *443*, 130212. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.130212

Qi, Z.-Y., Wang, K.-X., Yan, M.-Y., Kanwar, M. K., Li, D.-Y., Wijaya, L., Alyemeni, M. N., Ahmad, P., & Zhou, J. (2018). Melatonin Alleviates High Temperature-Induced Pollen Abortion in *Solanum lycopersicum*. *Molecules*, *23*(2). https://doi.org/10.3390/molecules23020386

Rajora, N., Vats, S., Raturi, G., Thakral, V., Kaur, S., Rachappanavar, V., Kumar, M., Kesarwani, A. K., Sonah, H., Sharma, T. R., & Deshmukh, R. (2022). Seed priming with melatonin: A promising approach to combat abiotic stress in plants. *Plant Stress*, *4*, 100071. https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100071

Rasheed, A., Li, H., Tahir, M. M., Mahmood, A., Nawaz, M., Shah, A. N., Aslam, M. T., Negm, S., Moustafa, M., Hassan, M. U., & Wu, Z. (2022). The role of nanoparticles in plant biochemical, physiological, and molecular responses under drought stress: A review. *Frontiers in Plant Science*, *13*. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.976179

Rastegar, S., Hassanzadeh Khankahdani, H., & Rahimzadeh, M. (2020). Effects of melatonin treatment on the biochemical changes and antioxidant enzyme activity of mango fruit during storage. *Scientia Horticulturae*, *259*, 108835. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108835

Rehman, R. S., Hussain, M., Ali, M., Zafar, S., Pasha, A., Bashir, H., Ashraf, N., Javed, A., & Shah, W. (2022). A Comprehensive Review on Melatonin Compound and its Functions in Different Fungi and Plants. *International Journal of Pathogen Research*, 9–21. https://doi.org/10.9734/IJPR/2022/v10i230243

Reina, M., & Martínez, A. (2018). A new free radical scavenging cascade involving melatonin and three of its metabolites (3OHM, AFMK and AMK). *Computational and Theoretical Chemistry*, *1123*, 111–118. https://doi.org/10.1016/j.comptc.2017.11.017

Ren, S., Rutto, L., & Katuuramu, D. (2019). Melatonin acts synergistically with auxin to promote lateral root development through fine tuning auxin transport in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS One*, *14*(8), e0221687. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221687

Ritonga, F. N., & Chen, S. (2020). Physiological and Molecular Mechanism Involved in Cold Stress Tolerance in Plants. *Plants*, *9*(5). https://doi.org/10.3390/plants9050560

Rostami, S., Azhdarpoor, A., Baghapour, M. A., Dehghani, M., Samaei, M. R., Jaskulak, M., Jafarpour, S., & Samare-Najaf, M. (2021). The effects of exogenous application of melatonin on the degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere of *Festuca*. *Environmental Pollution*, *274*, 116559. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116559

Sardar, H., Shafiq, M., Naz, S., Ali, S., Ahmad, R., & Ejaz, S. (2024). Enhancing drought tolerance in broccoli (*Brassica oleracea* L.) through melatonin application: Physiological and biochemical insights into growth, photosynthesis, and antioxidant defense mechanisms. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, *59*, 103256. https://doi.org/10.1016/j.bcab.2024.103256

Saremba, B., Tymm, F., Baethke, K., Rheault, M., Sherif, S., Saxena, P., & SJ, M. (2017). Plant signals during beetle (*Scolytus multistriatus*) feeding in American elm (*Ulmus americana* Planch). *Plant Signal Behav.*, *12*(5), e1296997. https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1296997

Sati, H., Chinchkar, A. V., Kataria, P., & Pareek, S. (2024). The role of phytomelatonin in plant homeostasis, signaling, and crosstalk in abiotic stress mitigation. *Physiologia Plantarum*, *176*(3), e14413. https://doi.org/10.1111/ppl.14413

Sharafi, Y., Jannatizadeh, A., Fard, J. R., & Aghdam, M. S. (2021). Melatonin treatment delays senescence and improves antioxidant potential of sweet cherry fruits during cold storage. *Scientia Horticulturae*, *288*, 110304. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110304

Sheikhalipour, M., Mohammadi, S. A., Esmaielpour, B., Zareei, E., Kulak, M., Ali, S., Nouraein, M., Bahrami, M. K., Gohari, G., & Fotopoulos, V. (2022). Exogenous melatonin increases salt tolerance in bitter melon by regulating ionic balance, antioxidant system and secondary metabolism-related genes. *BMC Plant Biol*, *22*(380). https://doi.org/10.1186/s12870-022-03728-0

Shi, C., & Liu, H. (2021). How plants protect themselves from ultraviolet-B radiation stress. *Plant Physiology*, *187*(3), 1096–1103. https://doi.org/10.1093/plphys/kiab245

Siddiqui, M. H., Alamri, S., Alsubaie, Q. D., & Ali, H. M. (2020). Melatonin and Gibberellic Acid Promote Growth and Chlorophyll Biosynthesis by Regulating Antioxidant and Methylglyoxal Detoxification System in Tomato Seedlings Under Salinity. *J Plant Growth Regul*, *39*, 1488–1502. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10122-3

Sofy, A. R., Sofy, M. R., Hmed, A. A., Dawoud, R. A., Refaey, E. E., Mohamed, H. I., & El-Dougdoug, N. K. (2021). Molecular Characterization of the Alfalfa mosaic virus Infecting *Solanum melongena* in Egypt and the Control of Its Deleterious Effects with Melatonin and Salicylic Acid. *Plants*, *10*(3), 1–26. https://doi.org/10.3390/plants10030459

Sruthi, S., Millot, N., & Mohanan, P. (2017). Zinc oxide nanoparticles mediated cytotoxicity, mitochondrial membrane potential and level of antioxidants in presence of melatonin. *International Journal of Biological Macromolecules*, *103*, 808–818. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.05.088

Su, J., Zhang, M., Zhang, L., Sun, T., Liu, Y., Lukowitz, W., Xu, J., & Zhang, S. (2017). Regulation of stomatal immunity by interdependent functions of a pathogen-responsive MPK3/MPK6 cascade and abscisic acid. *The Plant Cell*, *29*, 526–542. https://doi.org/10.1105/tpc.16.00577

Sun, C., Meng, S., Wang, B., Zhao, S., Liu, Y., Qi, M., Wang, Z., Yin, Z., & Li, T. (2023). Exogenous melatonin enhances tomato heat resistance by regulating photosynthetic electron flux and maintaining ROS homeostasis. *Plant Physiology and Biochemistry*, *196*, 197–209. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.01.043

Sun, Q., Liu, L., Zhang, L., Hongmei, L., He, Q., Guo, L., Zhang, X., He, H., Ren, S., Zhang, N., Zhao, B., & Y-D, G. (2020). Melatonin promotes carotenoid biosynthesis in an ethylene-dependent manner in tomato fruits. *Plant Science*, *298*, 110580. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110580

Susila, H., Jin, S., & Ahn, J. H. (2016). Light Intensity and Floral Transition: Chloroplast Says "Time to Flower!" *Molecular Plant*, *9*(12), 1551–1553. https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.10.013

Talaat, B. (2021). Polyamine and nitrogen metabolism regulation by melatonin and salicylic acid combined treatment as a repressor for salt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) plants. *Plant Growth Regulation*, *95*(3), 315–329. https://doi.org/10.1007/s10725-021-00740-6

Tan, D.-X., Hardeland, R., Manchester, L. C., Korkmaz, A., Ma, S., Rosales-Corral, S., & Reiter, R. J. (2012). Functional roles of melatonin in plants, and perspectives in nutritional and agricultural science. *Journal of Experimental Botany*, *63*(2), 577–597. https://doi.org/10.1093/jxb/err256

Tan, D.-X., & Reiter, R. J. (2019). Mitochondria: the birth place, battle ground and the site of melatonin metabolism in cells. *Melatonin Research*, *2*(1), 44–66. https://doi.org/10.32794/mr11250011

Tan, X., Long, W., Zeng, L., Ding, X., Cheng, Y., Zhang, X., & Zou, X. (2019). Melatonin-Induced Transcriptome Variation of Rapeseed Seedlings under Salt Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*, 5355. https://doi.org/10.3390/ijms20215355

Tang, M., Xu, L., Wang, Y., Dong, J., Zhang, X., Wang, K., Ying, J., Li, C., & Liu, L. (2021). Melatonin-induced DNA demethylation of metal transporters and antioxidant genes alleviates lead stress in radish plants. *Horticulture Research*, *8*, 124. https://doi.org/10.1038/s41438-021-00561-8

Tijero, V., Muñoz, P., & Munné-Bosch, S. (2019). Melatonin as an inhibitor of sweet cherries ripening in orchard trees. *Plant Physiology and Biochemistry*, *140*, 88–95. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.05.007

Tiwari, R. K., Lal, M., Naga, K., Kumar, R., Chourasia, K., Shivaramu, S., Kumar, D., & Sharma, S. (2020). Emerging roles of melatonin in mitigating abiotic and biotic stresses of horticultural crops. *Scientia Horticulturae*, *272*, 109592. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109592

Turk, H., & Genisel, M. (2020). Melatonin-related mitochondrial respiration responses are associated with growth promotion and cold tolerance in plants. *Cryobiology*, *92*, 76–85. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2019.11.006

Verde, A., Míguez, J. M., & Gallardo, M. (2022). Role of Melatonin in Apple Fruit during Growth and Ripening: Possible Interaction with Ethylene.

Plants, *11*(5). https://doi.org/10.3390/plants11050688

Vitalini, S., Gardana, C., Zanzotto, A., Simonetti, P., Faoro, F., Fico, G., & Iriti, M. (2011). The presence of melatonin in grapevine (*Vitis vinifera* L.) berry tissues. *Journal of Pineal Research*, *51*(3), 331–337. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2011.00893.x

Wan, J., Zhang, P., Wang, R., Sun, L., Ju, Q., & Xu, J. (2018). Comparative physiological responses and transcriptome analysis reveal the roles of melatonin and serotonin in regulating growth and metabolism in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, *18*, 362. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1548-2

Wang, K., Xing, Q., Ahammed, G. J., & Zhou, J. (2022). Functions and prospects of melatonin in plant growth, yield, and quality. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5928–5946. https://doi.org/10.1093/jxb/erac233

Wang, M., Zhang, S., & Ding, F. (2020). Melatonin Mitigates Chilling-Induced Oxidative Stress and Photosynthesis Inhibition in Tomato Plants. *Antioxidants*, *9*(3). https://doi.org/10.3390/antiox9030218

Wang, P., Sun, X., Li, C., Wei, Z., Liang, D., & Ma, F. (2013). Long-term exogenous application of melatonin delays drought-induced leaf senescence in apple. *Journal of Pineal Research*, *54*(3), 292–302. https://doi.org/10.1111/jpi.12017

Wang, P., Sun, X., Wang, N., Tan, D.-X., & Ma, F. (2015). Melatonin enhances the occurrence of autophagy induced by oxidative stress in *Arabidopsis* seedlings. *Journal of Pineal Research*, *58*(4), 479–489. https://doi.org/10.1111/jpi.12233

Wang, P., Yin, L., Liang, D., Li, C., Ma, F., & Yue, Z. (2012). Delayed senescence of apple leaves by exogenous melatonin treatment: toward regulating the ascorbate–glutathione cycle. *Journal of Pineal Research*, *53*(1), 11–20. https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2011.00966.x

Wang, Q., An, B., Wei, Y., Reiter, R. J., Shi, H., Luo, H., & He, C. (2016). Melatonin Regulates Root Meristem by Repressing Auxin Synthesis and Polar Auxin Transport in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, *7*. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01882

Wang, S. Y., Shi, X. C., Wang, R., Wang, H. L., Liu, F., & Laborda, P. (2020). Melatonin in fruit production and postharvest preservation: A review. *Food Chemistry*, *320*, 126642. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126642

Wang, Y., & Blatt, M. R. (2011). Anion channel sensitivity to cytosolic organic acids implicates a central role for oxaloacetate in integrating ion flux with metabolism in stomatal guard cells. *Biochem J*, *439*(1), 161–170. https://doi.org/10.1042/BJ20110845

Wei, H., Wang, J., Wang, Q., He, W., Liao, S., Huang, J., Hu, W., Tang, M., & Chen, H. (2023). Role of melatonin in enhancing arbuscular mycorrhizal symbiosis and mitigating cold stress in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) *Frontiers in Microbiology*, *14*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1123632

Wei, J., Li, D.-X., Zhang, J.-R., Shan, C., Rengel, Z., Song, Z.-B., & Chen, Q. (2018). Phytomelatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*, *65*(2), e12500. https://doi.org/10.1111/jpi.12500

Wei, Y., Bai, Y., Cheng, X., Zhu, B., Reiter, R. J., & Shi, H. (2020). The dual roles of melatonin biosynthesis enzymes in the coordination of melatonin biosynthesis and autophagy in cassava. *Journal of Pineal Research*, *69*(1), e12652. https://doi.org/10.1111/jpi.12652

Wei, Y., Hu, W., Wang, Q., Liu, W., Wu, C., Zeng, H., Yan, Y., Li, X., He, C., & Shi, H. (2016). Comprehensive transcriptional and functional analyses of melatonin synthesis genes in cassava reveal their novel role in hypersensitive-like cell death. *Scientific Reports*, *6*. https://doi.org/10.1038/srep35029

Wei, Y., Liu, G., Bai, Y., Xia, F., He, C., & Shi, H. (2017). Two transcriptional activators of N-acetylserotonin O-methyltransferase 2 and melatonin biosynthesis in cassava. *Journal of Experimental Botany*, *68*(17), 4997–5006. https://doi.org/10.1093/jxb/erx305

Wolf, K., Kolář, J. A. N., Witters, E., Dongen, W. V., Onckelen, H. V., & Macháčková, I. (2001). Daily profile of melatonin levels in *Chenopodium rubrum* L. depends on photoperiod. *Journal of Plant Physiology*, *158*(11), 1491–1493. https://doi.org/10.1078/0176-1617-00561

Xia, H., Yang, C., Liang, Y., He, Z., Guo, Y., Lang, Y., Wei, J., Tian, X., Lin, L., Deng, H., Wang, J., Lv, X., & Liang, D. (2022). Melatonin and arbuscular mycorrhizal fungi synergistically improve drought toleration in kiwifruit seedlings by increasing mycorrhizal colonization and nutrient uptake. *Frontiers in Plant Science*, *13*. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1073917

Xiao, L., Ma, W., Zhang, J., Pu, X., Rengel, Z., Song, Z., & Chen, Q. (2023). Phytomelatonin interferes with flavonols biosynthesis to regulate ROS production and stomatal closure in tobacco. *Journal of Plant Physiology*, *284*, 153977. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2023.153977

Xiao, S., Liu, L., Wang, H., Li, D., Bai, Z., Zhang, Y., Sun, H., Zhang, K., & Li, C. (2019). Exogenous Melatonin accelerates seed germination in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *PLOS One*, *14*(6), e0216575. https://doi.org/10.1101/618959

Xu, H., Zhang, S., Liang, C., Li, M., Wang, R., Song, J., Cui, Z., Yang, Y., Liu, J., & Li, D. (2024). Melatonin enhances resistance to *Botryosphaeria dothidea* in pear by promoting jasmonic acid and phlorizin biosynthesis. *BMC Plant Biology*, *24*. https://doi.org/10.1186/s12870-024-05187-1

Xu, L., Zhang, F., Tang, M., Wang, Y., Dong, J., Ying, J., Chen, Y., Li, C., & Liu, L. (2020). Melatonin

confers cadmium tolerance by modulating critical heavy metal chelators and transporters in radish plants. *Journal of Pineal Research*, *69*. https://doi.org/10.1111/jpi.12659

Xu, L., Xiang, G., Sun, Q., Ni, Y., Jin, Z., Gao, S., & Yao, Y. (2019). Melatonin enhances salt tolerance by promoting MYB108A-mediated ethylene biosynthesis in grapevines. *Horticulture Research*, *6*, 114. https://doi.org/10.1038/s41438-019-0197-4

Yang, Q., Peng, Z., Ma, W., Zhang, S., Hou, S., Wei, J., Dong, S., Yu, X., Song, Y., Gao, W., Rengel, Z., Huang, L., Cui, X., & Chen, Q. (2021). Melatonin functions in priming of stomatal immunity in *Panax notoginseng* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, *187*(4), 2837–2851. https://doi.org/10.1093/plphys/kiab419

Yang, S.-J., Huang, B., Zhao, Y.-Q., Hu, D., Chen, T., Ding, C.-B., Chen, Y.-E., Yuan, S., & Yuan, M. (2021). Melatonin Enhanced the Tolerance of *Arabidopsis thaliana* to High Light Through Improving Anti-oxidative System and Photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, *12*. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.752584

Yang, S., Zhao, Y., Qin, X., Ding, C., Chen, Y., Tang, Z., Huang, Y., Reiter, R. J., Yuan, S., & Yuan, M. (2022). New insights into the role of melatonin in photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, *73*(17), 5918–5927. https://doi.org/10.1093/jxb/erac230

Yao, J.-W., Ma, Z., Ma, Y.-Q., Zhu, Y., Lei, M.-Q., Hao, C.-Y., Chen, L.-Y., Xu, Z.-Q., & Huang, X. (2021). Role of melatonin in UV-B signaling pathway and UV-B stress resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment*, *44*(1), 114–129. https://doi.org/10.1111/pce.13879

Ye, J., Wang, S., Deng, X., Yin, L., Xiong, B., & Wang, X. (2016). Melatonin increased maize (*Zea mays* L.) seedling drought tolerance by alleviating drought-induced photosynthetic inhibition and oxidative damage. *Acta physiologiae plantarum*, *38*. https://doi.org/10.1007/s11738-015-2045-y

Yin, X., Bai, Y.-L., Gong, C., Song, W., Wu, Y., Ye, T., & Feng, Y.-Q. (2022). The phytomelatonin receptor PMTR1 regulates seed development and germination by modulating abscisic acid homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*, *72*(4), e12797. https://doi.org/10.1111/jpi.12797

Yin, Y., Tian, X., Yang, J., Yang, Z., Tao, J., & Fang, W. (2022). Melatonin mediates isoflavone accumulation in germinated soybeans (*Glycine max* L.) under ultraviolet-B stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *175*, 23–32. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.02.001

Zhai, R., Liu, J., Liu, F., Zhao, Y., Liu, L., Fang, C., Wang, H., Li, X., Wang, Z., Ma, F., & Xu, L. (2018). Melatonin limited ethylene production, softening and reduced physiology disorder in pear (*Pyrus communis* L.) fruit during senescence. *Postharvest Biology and Technology*, *139*, 38–46. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.01.017

Zhan, H., Nie, X., Zhang, T., Li, S., Wang, X., Du, X., Tong, W., & Song, W. (2019). Melatonin: A Small Molecule but Important for Salt Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(3). https://doi.org/10.3390/ijms20030709

Zhang, H.-J., Zhang, N., Yang, R.-C., Wang, L., Sun, Q.-Q., Li, D.-B., Cao, Y.-Y., Weeda, S., Zhao, B., Ren, S., & Guo, Y.-D. (2014). Melatonin promotes seed germination under high salinity by regulating antioxidant systems, ABA and GA4 interaction in cucumber (*Cucumis sativus* L.) *Journal of Pineal Research*, *57*(3), 269–279. https://doi.org/10.1111/jpi.12167

Zhang, H., Wang, L., Shi, K., Shan, D., Zhu, Y., Wang, C., Bai, Y., Yan, T., Zheng, X., & Kong, J. (2019). Apple tree flowering is mediated by low level of melatonin under the regulation of seasonal light signal. *Journal of Pineal Research*, *66*(2), e12551. https://doi.org/10.1111/jpi.12551

Zhang, N., Zhang, H.-J., Zhao, B., Sun, Q.-Q., Cao, Y.-Y., Li, R., Wu, X.-X., Weeda, S., Li, L., Ren, S., Reiter, R. J., & Guo, Y.-D. (2014). The RNA-seq approach to discriminate gene expression profiles in response to melatonin on cucumber lateral root formation. *Journal of Pineal Research*, *56*(1), 39–50. https://doi.org/10.1111/jpi.12095

Zhang, Q., Liu, X., Zhang, Z., Liu, N., Li, D., & Hu, L. (2019). Melatonin Improved Waterlogging Tolerance in Alfalfa (*Medicago sativa*) by Reprogramming Polyamine and Ethylene Metabolism. *Frontiers in Plant Science*, *10*. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00044

Zhao, D., Wang, R., Liu, D., Wu, Y., Sun, J., & Tao, J. (2018). Melatonin and Expression of Tryptophan Decarboxylase Gene (TDC) in Herbaceous Peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) Flowers. *Molecules*, *23*(5). https://doi.org/10.3390/molecules23051164

Zhao, G., Yu, X., Lou, W., Wei, S., Wang, R., Wan, Q., & Shen, W. (2019). Transgenic *Arabidopsis* overexpressing MsSNAT enhances salt tolerance via the increase in autophagy, and the reestablishment of redox and ion homeostasis. *Environmental and Experimental Botany*, *164*, 20–28. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.04.017

Zhao, H., Wang, L., Belwal, T., Jiang, Y., Li, D., Xu, Y., Luo, Z., & Li, L. (2020). Chitosan-based melatonin bilayer coating for maintaining quality of fresh-cut products. *Carbohydrate Polymers*, *235*, 115973. https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.115973

Zhao, Y.-Q., Zhang, Z.-W., Chen, Y.-E., Ding, C.-B., Yuan, S., Reiter, R. J., & Yuan, M. (2021). Melatonin: A Potential Agent in Delaying Leaf Senescence. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *40*(1), 1–22. https://doi.org/10.1080/07352689.2020.1865637

Zhou, H., Cheng, L., & Wang, Z. (2023). Current understanding of unlocking the power of melatonin and other phytohormones to boost abiotic stress tolerance in solanaceous vegetable crops. *Scientia Horticulturae*, *321*, 112313. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112313

Zhou, Y., Liao, L., Liu, X., Liu, B., Chen, X., Guo, Y., Huang, C., Zhao, Y., & Zeng, Z. (2020). Crystal structure of *Oryza sativa* TDC reveals the substrate specificity for TDC-mediated melatonin biosynthesis. *Journal of Advanced Research*, *24*, 501–511. https://doi.org/10.1016/j.jare.2020.06.004

Zhu, G. Y., Sha, P. F., Zhu, X. X., Shi, X. C., Shahriar, M., Zhou, Y. D., Wang, S. Y., & Laborda, P. (2021). Application of melatonin for the control of food-borne *Bacillus* species in cherry tomatoes. *Postharvest Biology and Technology*, *181*, 111656. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2021.111656

Editora Responsável: Priscila Oliveira Rosa

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.