

ВЛИЯНИЕ ПРОИЗВОДНЫХ ИНДОЛА НА МЕТАБОЛИЗМ РАСТЕНИЙ: МИНИ-ОБЗОР

И.А. Журавлев¹, А.В. Скорлуханова¹, А.В. Сорокин¹, М.С. Лавлинская¹,
М.Г. Холявка^{1,2}, В.Г. Артюхов¹

¹ФГБОУ ВО Воронежский государственный университет

²ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет

Поступила в редакцию 26.12.2024 г.

Аннотация. Сельскохозяйственное растениеводство – одна из ключевых отраслей экономики Российской Федерации. Меняющиеся климатические условия создают новые вызовы для этой сферы, требующие поиска способов защиты растений от засух и снижения качества почв, а также повышения урожайности промышленно значимых культур. Одним из возможных способов решения обозначенных проблем является использование стимуляторов роста – биологически активных веществ, комплексно воздействующих на растительный организм. Особое место среди них занимают ауксины – производные ароматического гетероциклического индола. Благодаря своим уникальным свойствам, таким как способность имитировать структуры пептидов и обратимо связываться с ферментами, эти соединения широко используются для регуляции роста растений. Они стимулируют формирование корней, листьев и плодов, а также способствуют активации иммунной системы растений, помогая им противостоять биотическим и абиотическим стрессам. Анализ мишеней, рецепторов, ключевых сайтов связывания и механизмов активации производных индола для промышленно значимых культур является важным шагом для дальнейшей разработки регуляторов роста растений и стимуляторов их иммунитета. Данный обзор сосредоточен на механизмах действия индольных производных в регуляции роста растений и повышении их устойчивости к биотическому и абиотическому стрессу. Материал разделен на четыре раздела. Первый посвящен использованию индольных соединений (в основном, индол-3-уксусной кислоты и ее аналогов) в качестве стимуляторов роста растений, второй содержит сведения о применении ауксинов в качестве ингибиторов роста, в третьем разделе представлена информация о влиянии продуктов модификации индола на переносимость растениями биологического стресса, четвертый – абиотического.

Таким образом, в результате анализа научной литературы установлено, что описанные производные индола обладают высокой биологической активностью и эффективно способствуют регуляции роста и иммунной системы растений, причем их активность во многом зависит от строения молекул. В связи с этим целесообразным является синтез новых молекул на основе индольного цикла и исследование механизмов их взаимодействия с компонентами регуляционных путей растений.

Ключевые слова: производные индола, регуляторы роста растений, индукторы иммунитета растений, биологический стресс, абиотический стресс, механизмы действия

Сельскохозяйственное растениеводство – одна из ключевых отраслей экономики Российской Федерации. Меняющиеся климатические условия создают новые вызовы для этой сферы, требующие поиска новых способов защиты растений от засух и снижения качества почв, а также повышения урожайности промышленно значимых культур. Одним из возможных способов решения обозначенных проблем является использование стимуляторов роста – биологически активных со-

единений, комплексно воздействующих на растительный организм.

Искусственно вводимые регуляторы роста растений обладают физиологическим эффектом, сравнимым с действием растительных гормонов, выделяемых непосредственно организмом. Они связываются с рецепторами в растительных клетках, образуя комплексы, распознающие гормональные сигналы, которые, в свою очередь, запускают ряд физиологических и биохимических реакций в организме растения, что, в конечном итоге, приводит к морфологическим изменениям

[1]. Имунные индукторы действуют как «катализатор» для активации иммунной системы растений и защиты от сельскохозяйственных вредителей и болезней. Например, индукция биосинтеза салициловой и жасмоновой кислот [2] приводит к гиперчувствительности растительной клетки и последующей ее гибели с целью защитить растение от дальнейшего поражения [3].

Индольное ароматическое кольцо является структурной основой биологически активных веществ (БАВ) – ауксинов, способных взаимодействовать с различными рецепторами клеток растений [4, 5]. Его производные, такие как индол-3-уксусная и индол-3-масляная кислоты широко используются в качестве регуляторов роста растений в сельском хозяйстве [6, 7]. Ауксины обладают различной биологической активностью, зависящей от их строения: так, например, в качестве стимулятора роста эффективность индол-3-ацетонитрила приблизительно в десять раз превышает таковую у индол-3-уксусной кислоты (ИУК), несмотря на то, что в дальнейшем каскаде биохимических превращений он трансформируется в ИУК [8, 9]. Исследования производных индола также позволили выявить множество соединений, способных активировать иммунитет растений. В работах [10, 11] показано, что индол может усиливать сопротивляемость растений к воздействиям насекомых-вредителей. Мелатонин повышает устойчивость растений к патогенам за счет активации МАРК-путей, что приводит к экспрессии множества генов, связанных с защитой растений [12].

Для использования ранее неописанных производных индола в качестве регуляторов роста и/или индукторов иммунитета растений необходимо идентифицировать их мишени и рецепторы, а также механизмы действия [13]. Настоящий обзор обобщает уже известные данные о влиянии производных индола и механизмах их действия на рост, развитие и иммунитет растений и, таким образом, может являться некой теоретической основой для выбора пути модификации индольного ядра для дальнейшего синтеза новых БАВ растений.

Производные индола как стимуляторы роста растений

Стимуляторы роста растений – это регуляторы, способствующие делению и удлинению клеток, развитию или созреванию вегетативных и репродуктивных органов растений соответственно [14]. Среди индольных соединений, обладающих регуляторными свойствами, наиболее распространенным и хорошо изученным является

индол-3-уксусная кислота (ИУК). Соединение выполняет роль сигнального вещества между ризобиями и растениями. Экспериментальные исследования продемонстрировали, что применение штаммов *Stenotrophomonas maltophilia* Sg3, *Proteus mirabilis* Bjb17, *Providencia rettgeri* AlDp5, *Bacillus thuringiensis* TNJbx.3.3 и *Bacillus cereus* GR12, способных продуцировать индол-3-уксусную кислоту, приводит к увеличению количества стручков у бобовых [15]. Культивирование представителей рода *Arabidopsis* совместно *Falciophora oryza*, также синтезирующих ИУК, способствует развитию боковых корней [16]. В работах [17, 15] показано, что индол-3-уксусная кислота может модулировать транскрипцию и экспрессию множества генов через убиквитиновый комплекс, входящий в сигнальный путь репрессоров и активаторов транскрипции генов. При высоком уровне гормонов роста в клетке убиквитиновый комплекс активируется TIR-белками, входящими в сигнальный путь гормонов роста, что приводит к разрушению молекул-репрессоров генов AUX1, позволяя транскрипционным факторам активировать транскрипцию генов в ответ на введение гормона роста.

Индол-3-масляная кислота (ИМК) – это ауксин, структурно схожий с ИУК, но отличающийся длиной цепи бокового заместителя [18, 19]. Из-за этого индольное кольцо ИМК мало доступно для связывания с активными центрами TIR1-белков, что затрудняет взаимодействие с пероксидазами IBR1, IBR3, IBR10 и ECH2, участвующими в процессе β-окисления, приводящего к образованию индол-3-уксусной кислоты. В свою очередь, этот процесс запускает каскад сигнальных путей, связанных с регулированием уровня ауксинов [20, 21]. К настоящему моменту точно не известно, является ли индол-3-масляная кислота независимой сигнальной молекулой или действует исключительно за счет ее преобразования ИУК.

Недавно был выявлен новый фактор роста – индол-3-гексановая кислота (ИГК). Структурно она схожа с ранее описанными ИУК и ИМК. Индол-3-гексановая кислота распознается белком TIR1, что вызывает каскад реакций, схожих с процессами, в которых участвует ИУК [22]. Исследования показали, что индол-3-гексановая кислота может регулировать секрецию гормонов роста за счет трансформации в индол-3-масляную кислоту, а также ингибировать превращение индол-3-масляной кислоты в индол-3-уксусную кислоту. Кроме того, ИГК вызывает некоторые реакции, отличные от ответов на присутствие индол-3-

масляной кислоты, например, интенсификация экспрессии генов GH3.3 и ACS4 [23]. Однако к настоящему моменту сигнальные пути индол-3-гексановой кислоты до конца не изучены.

4-Хлор-индол-3-уксусная кислота (4-Cl-ИУК) – аналог индол-3-уксусной кислоты, отличающийся наличием атома хлора в четвертом положении индольного кольца. Впервые выделена из незрелых семян гороха [24]. Для этого растения только 4-Cl-ИУК способна стимулировать биосинтез гиббереллинов, ингибировать уровни экспрессии генов биосинтеза этилена (PsACS4, PsACO2 и PsACO3) в перикарпии и повышать уровни экспрессии генов, связанных с его рецепторами (PsERS1, PsETR2, PsEBF1 и PsEBF2) [25]. Сообщается, что 4-Cl-ИУК является важной сигнальной молекулой в процессе старения цветков овса, однако, точный механизм ее действия остается неясным [26].

Исследования показывают, что расстояние между индольным ароматическим ядром и карбоксильной группой является определяющим фактором биологической активности карбоксилат-содержащих ауксинов. Оптимальное расстояние между кольцом и карбоксильной группой ИУК, ИМК, 4-Cl-ИУК и других структурно схожих регуляторов роста составляет 0.55 Å [27, 19]. Также активность некоторых соединений в регуляции роста растений зависит от их пространственной конфигурации. Например, индол-3-янтарная кислота оказалась более эффективным стимулятором развития проростков, чем индол-3-уксусная или индол-3-масляная кислоты. Более того, установлено, что активность R-(–)-индол-3-янтарной кислоты в стимулировании роста растений выше, чем у S-(+)-индол-3-янтарной кислоты [28].

Индоламиновые соединения также играют важную роль в росте и развитии растений, участвуя в таких биологических процессах, как реакция на стресс, рост, развитие и размножение. Индол-3-ацетамид (ИАМ) является прекурсором биосинтеза индол-3-уксусной кислоты и влияет на рост растений двумя возможными путями, включающими в себя трансформацию индол-3-ацетамида в индол-3-уксусную кислоту под действием специфической гидролазы AMI1 – в этом случае происходит стимуляция роста. Второй путь состоит в превращении ИАМ в абсцизовую кислоту и ингибировании роста растений [29].

Триптофан – аминокислота, содержащая ароматическое ядро индола, стимулирует выработку ИУК-содержащих метаболитов *Clonostachys rosea*, применение которых способствует стимуля-

ции роста корней томатов [30]. Использование аммонийных солей триптофана, полученных с применением ионных жидкостей, увеличивает биомассу салата на 12–20 % и улучшает усвоение некоторых питательных веществ [31]. Экзогенный жасмоноил-L-триптофан способен нарушать функцию гена AUX1, что приводит к нарушению каскадов биохимических превращений с участием индол-3-уксусной кислоты [32]. Кроме того, триптофан может превращаться в мелатонин под действием L-триптофан декарбоксилазы и триптофан-5-гидроксилазы [15]. Этот процесс влияет на рост растений, например, стимулирует рост корней [33], регулирует время цветения и метаболизм углеводов [34, 35]. Влияние мелатонина на стимуляцию роста корней зависит от доступности индол-3-уксусной кислоты. В низких концентрациях мелатонин повышает экспрессию генов, обеспечивающих трансдукцию (IAA19 и IAA24) и биосинтез (YUC1, YUC2, YUC3, YUC6 и TAR2) ИУК, а также некоторых PIN-белков, что способствует развитию боковых корней. Ауксин и его нисходящий сигнал – оксид азота – может активировать сигнальный путь гормонов роста, что приводит к образованию придаточных корней [36, 37].

В работе Zang M. и соавт. [15] показано, что для представителей рода *Arabidopsis* основным рецептором мелатонина является G-белок–сопряженный рецептор 2 (CAND2) – мембранный белок, который легко связывается с ауксином [38]. Исследования показали, что экзогенный мелатонин может индуцировать повышение экспрессии генов RPOTm и RPOTmp за счет взаимодействия с CAND2 и его G-белковой альфа-субъединицей (GPA1) [39]. Рецептор CAND2/PMRT1, расположенный на плазматической мембране, взаимодействует с GPA1 и контролирует движение устьиц через НАДФ-оксидаза-опосредованный путь передачи сигналов [40]. Позднее было показано, что экзогенный мелатонин может стимулировать экспрессию генов PITDC и PICOMT1 и увеличивать содержание эндогенного мелатонина. Эндогенный мелатонин, в свою очередь, способствует экспрессии генов, связанных с биосинтезом лигнина (PIPAL, PICCR, PICAD, PICOMT и PIPOD), и увеличивает накопление лигнина, повышая прочность стеблей *Paeonia lactiflora* Pall [41].

Производные индола как ингибиторы роста растений

Ингибиторы роста растений – это синтетические или природные соединения, подавляющие развитие всего растения или его отдельных

частей [42, 43]. Исследование активности некоторых индольных соединений в отношении корневых паразитических растений показало, что индол-3-уксусная кислота ингибирует прорастание их семян. Последующая модификация структуры ИУК путем присоединения 3-метил-2(5Н)-фуранона к карбоксильной группе привело к образованию соединения, которое проявляло двойную активность: индуцировало прорастание семян, после чего подавляло рост зародышевых корней [44]. Фторсодержащие продукты модификации ИУК также продемонстрировали ингибирующий эффект по отношению к представителям вида *Brassica napus*: наблюдалось уменьшение их роста по сравнению с контрольными образцами до 96 или до 93 % при использовании растворов с концентрациями 100 и 10 мг/л соответственно [45]. Было показано, что наличие алкильной цепи в α -положении увеличивало сродство продуктов модификации ИУК к рецептору TIR1, а дополнительное бензольное кольцо способствовало связыванию ИУК с ним [45, 46].

Индол-3-ацетамид оказывает двойное влияние на рост растений: может выступать как в качестве стимулятора, так и ингибитора, и эффект напрямую связан с его концентрацией в клетках растений. Повышение содержания индол-3-ацетамида приводит к экспрессии NCED3 – ключевого фермента биосинтеза абсцизовой кислоты. Это, в свою очередь, вызывает сверхэкспрессию генов транскрипционного фактора R2R3 MYB (MYB74) или прямое индуцирование сверхэкспрессии MYB74 [29, 47]. Сверхэкспрессия MYB74 влияет на гены, связанные с пролиферацией гифальных клеток (например, MYB11, MYB77), а также на гены, участвующие в образовании боковых корней, что в конечном итоге приводит к ингибированию роста растений.

Такстомины – это класс индольных производных, содержащих 4-нитроиндольную и дикетопиперазиновую группы [48]. Такстомины A16 и C17, выделенные из растительного сырья, проявляют ингибирующую активность в отношении *B. campestris* и *A. retroflexus*, замедляя рост более, чем на 60% как до, так и после прорастания семян. Соединения, полученные в работах [48–50], проявляли значительную ингибирующую активность ($\geq 85\%$) в отношении *B. campestris* и *A. retroflexus*.

Производные индол-3-уксусной кислоты, содержащие нитро-группу, снижают содержание сухого вещества в биомассе сорных растений *Ipotoea grandifolia* и *Senna alata* до 40%. Меха-

низм действия соединений связан с подавлением синтеза АТФ и фиксации CO_2 , что нарушает развитие растений [51]. Введение дополнительных метиленовых групп повышает липофильность этих соединений и способствует их проникновению в клетки растений для оказания ингибирующего эффекта [52, 53].

Производные индола как протекторы от биологического стресса растений

Биологический стресс – это общий термин для различных биологических факторов, неблагоприятных для выживания и развития растений. Обычно он вызван инфекциями или паразитами [54].

Исследования показали, что скорость биосинтеза индола кукурузой и рисом значительно увеличивается при атаках насекомых-паразитов. Индол способствует усилению иммунитета растений при угрозе патогенов, стимулируя накопление H_2O_2 , что активирует MAPK-каскад и фосфорилирование транскрипционных факторов. Это приводит к активации защитных генов [55–59], включая гены биосинтеза жасмоновой кислоты и фитоалексинов, а также антиоксидантных ферментов [2, 58]. У представителей вида *Camellia sinensis* индол стимулирует экспрессию защитных генов, связанных с сигналами Ca^{2+} , митоген-активируемой протеинкиназы и биосинтезом жасмоновой кислоты, а также запускает биосинтез вторичных метаболитов, что повышает устойчивость растений к паразитам [59].

Мелатонин также играет ключевую роль в повышении устойчивости растений к биотическим стрессам. Было отмечено, что совместно с активными формами кислорода и азота он способствует гибели клеток и предотвращает попадание патогенов в организм, формируя интегрированную петлю положительной обратной связи на ранних стадиях инфекции [60–64]. Кроме того, их комплекс передает сигналы о попадании патогенов от места заражения по всему организму растения, обеспечивая биологическую устойчивость на ранних этапах инфекции. Этот гормон также может повышать иммунитет растений, изменяя состав клеточной стенки и влияя на взаимодействие между сигнальными путями ауксина и жасмоновой кислоты. Кроме того, мелатонин снижает количество активных форм кислорода и азота, активируя экспрессию генов антиоксидантных ферментов, и способствует поддержанию редокс-гомеостаза в растительных системах [65, 66]. Уровень мелатонина повышается на ранних стадиях инфекции и восстанавливается до нормальных значений за

счет экспрессии метаболических генов (IDO или 2-OGDD) [67–69].

Индол-3-формальдегид и индол-3-карбоновая кислота, выделенные из представителей вида *Purpureocillium lilacinum*, показали высокую иммуностимулирующую активность у растений, инфицированных вирусом табачной мозаики. Их применение увеличивает уровень транскрипции генов NPR1, PR1, PR2, PR5 и PAL, а также повышает активность каталазы и пероксидазы, что снижает вероятность повреждения мембран пероксидами. Кроме того, индол-3-формальдегид повышает активность гена PAL и уровень транскрипции генов ICS и PBS3, способствуя накоплению салициловой кислоты [70, 71].

Введение в молекулу индола дисульфидной группы приводит к увеличению содержания хлорофилла, интенсифицируя фотосинтез, а также повышает устойчивость к вирусам табачной и огуречной мозаики, вирусу Y картофеля за счет повышения активности защитных ферментов (супероксиддисмутазы, пероксидазы и каталазы) [72].

Индольные производные, содержащие пиридиновые соли, могут регулировать протекание гликолиза, включаться в цикл лимонной кислоты, где НАД⁺ восстанавливается до НАДН. Продуцируемый НАДН при этом поступает в путь окислительного фосфорилирования. Результатом этих тесно связанных процессов является повышение устойчивости растений к *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* и *X. oryzae* pv. *oryzae* за счет окисления питательных веществ и высвобождения энергии [73].

Производные индола как протекторы от абиотического стресса растений

Абиотический стресс возникает в результате воздействия на растение неблагоприятных факторов окружающей среды, что может нарушить процессы его роста и развития [74 – 76].

Индол-3-уксусная кислота, один из наиболее распространенных фитогормонов, не только способствует росту корней, но и повышает устойчивость растений к абиотическим стрессам. Исследования показали, что ее применение может значительно увеличить активность пероксидазы и супероксиддисмутазы, а также содержание хлорофилла, каротиноидов и растворимых белков у сеянцев *Cyphomandra betacea*. Кроме того, ИУК снижает содержание кадмия в различных органах растений, а также повышает их устойчивость к нему [77, 78]. Солевой стресс у растений приводит к сверхэкспрессии гормонов роста, что проявляется в увеличении интенсивно-

сти образования корневых волосков. Это изменение усиливает способность растений поглощать воду в условиях засухи [79]. Индол-3-масляная кислота продемонстрировала эффективность в снижении воздействия кадмия и маннита на придаточные корни растений, ее применение приводило к успешному восстановлению уровня растворимых белков, сниженного из-за повышенных концентраций кадмия и маннита [7]. В работе [80] получена ионная жидкость, состоящая из алкилированных катионов холина и анионов индол-3-масляной кислоты, характеризующаяся высокой гидрофобностью и поверхностной активностью. Это соединение способствовало поглощению необходимых питательных веществ (P, K, Ca, Mg, Na и Mn), одновременно препятствуя поглощению нежелательных Fe, Zn и Cu, что привело к увеличению биомассы салата на 20 %. Однако точный механизм действия полученной ионной жидкости еще предстоит выяснить. Кроме того, индол-3-масляная кислота, как предшественник индол-3-уксусной кислоты, может повышать устойчивость растений к абиотическим стрессам за счет усиления экспрессии некоторых генов [81 – 83].

Абиотический стресс может вызывать образование большого количества активных форм азота и кислорода в клетках растений, что приводит к их окислительному повреждению [76]. Мелатонин обладает антиоксидантными свойствами, которые повышают активность антиоксидантных ферментов и уровень экспрессии связанных с ними генов [84–89]. Кроме того, при низкотемпературном стрессе мелатонин может ингибировать активность сульфгидрильного нитрозилирования и повышать активность НАДФН-оксидазы для синтеза H₂O₂ [90]. У растений с дефицитом железа мелатонин регулирует выделение NO, индуцированное полиаминами [91]. При тепловом стрессе мелатонин способствует повышению уровня экспрессии генов синтеза цитокининов и их транскрипционных факторов типа В ARRr [92], при солевом – индуцирует экспрессию генов синтеза гиббереллинов GA20ox и GA3ox [91]. Кроме того, мелатонин противодействует ингибирующему эффекту абиотического стресса на фотосинтез, регулируя баланс фотосинтетического восстановления углерода, фотодыхания и альтернативного электронного потока, зависящего от O₂ [94–98].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование роли индольных соединений в процессе регуляции роста растений, а также их воз-

действия на сопротивляемость растений как биологическим, так и абиотическим стрессам, является чрезвычайно актуальной задачей, в связи с тем, что эти соединения находят широкое применение в сельском хозяйстве, продукты которого вносят значительный вклад в экономику Российской Федерации. На данный момент установлено, что стимуляция роста растений индольными аналогами тесно связана с индол-3-уксусной кислотой. Например, индол-3-бутановая кислота требует β -окисления для образования индол-3-уксусной кислоты, а индол-3-ацетамид может преобразоваться в ИУК с помощью специфической гидролазы AM1. Мелатонин необходим для усиления экспрессии генов, связанных с индол-3-уксусной кислотой, и биосинтеза некоторых PIN-белков, способствующих развитию корней растений. Индольные соединения могут повышать сопротивляемость растений различным биотическим стрессам через прямое или косвенное воздействие на пути превращения салициловой и жасмоновой кислот, а также повышать активность защитных ферментов. Исследования показали, что некоторые производные индола могут усиливать защиту растений от вирусов табачной и огуречной мозаики, повышая активность каталазы и пероксидазмутазы, и стимулируя накопление салициловой кислоты. Мелатонин является ключевым фактором, индуцирующим повышение уровня салициловой кислоты, что, в свою очередь, активирует каскад MAPK-сигналов для регуляции иммунного ответа растений. Кроме того, он способствует снижению неблагоприятных эффектов, связанных с засаливанием почв, засух и холодов, стимулируя активность различных антиоксидантных ферментов и экспрессию связанных с ними генов. Было отмечено, что многочисленные индольные соединения влияют на рост растений и их устойчивость к стрессу. Однако, как эти сигналы воспринимаются растением и усиливаются для дальнейшей регуляции развития и сопротивляемости стрессам, остается в значительной степени недостаточно изученным. Последующие исследования должны сосредоточиться на изучении воздействия сигналов индольных аналогов на рецепторы сигналов биотического и абиотического стресса и на том, как они могут усиливать процесс трансдукции сигналов. Изучение взаимодействия между индольными сигналами и другими фитогормонами будет полезно для понимания механизма действия индольных соединений в регуляции роста растений и их устойчивости к стрессам, а также поиска новых эффективных биологически

активных веществ, способствующих интенсификации сельского хозяйства.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания ВУЗам в сфере научной деятельности на 2023-2025 годы, проект № FZGU-2023-0009

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ/ REFERENCES:

1. Nikonorova N. The Arabidopsis Root Tip (Phospho)Proteomes at Growth-Promoting versus Growth-Repressing Conditions Reveal Novel Root Growth Regulators / N. Nikonorova, E. Murphy, C. F. Fonseca De Lima, S. Zhu, B. Van De Cotte, L. D. Vu, B. Balcerowicz, L. Li, X. Kong, G. De Rop, T. Beeckman, J. Friml, K. Vissenberg, P. C. Morris, Z. Ding, I. De Smet // *Cells*. – 2021. – Vol. 10, № 7. – P. 1665.
2. Gozzo F. Systemic acquired resistance (50 years after discovery): Moving from the Lab to the field / F. Gozzo, F. Faoro // *J. Agric. Food Chem.* – 2013. – Vol. 61. – P. 12473–12491.
3. Chen M. A novel elicitor identified from magnaporthe oryzae triggers defense responses in tobacco and rice / M. Chen, C. Zhang, Q. Zi, D. Qiu, W. Liu, H. Zeng // *Plant Cell Rep.* – 2014. – Vol. 33. – P. 1865–1879.
4. de Sá Alves F. R. From nature to drug discovery: the indole scaffold as a 'privileged structure' / F. R. de Sá Alves, E. J. Barreiro, C. A. M. Fraga // *Mini-Rev. Med. Chem.* – 2009. – Vol. 9. – P. 782–793.
5. Zhang M. Z. A review on recent developments of indole-containing antiviral agents / M. Z. Zhang, Q. Chen // *Eur. J. Med. Chem.* – 2014. – Vol. 89. – P. 421–441.
6. Chen Y. Rice GROWTH-REGULATING FACTOR7 modulates plant architecture through regulating GA and indole-3-Acetic acid metabolism / Y. Chen, Z. Dan, F. Gao, P. Chen, F. Fan, S. Li // *Plant Physiol.* – 2020. – Vol. 184. – P. 393–406.
7. Li S. W. Indole-3-butyric acid mediates antioxidative defense systems to promote adventitious rooting in mung bean seedlings under cadmium and drought stresses / S. W. Li, X. Y. Zeng, Y. Leng, L. Feng, X. H. Kang // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2018. – Vol. 161. – P. 332–341.
8. Osborne D. J. A synergistic interaction between 3-indolylacetonitrile and 3-indolylacetic acid / D. J. Osborne // *Nature*. – 1952. – Vol. 170. – P. 210–211.
9. Sun S. L. The plant growth-promoting rhizobacterium variovorax boronicumulans CGMCC 4969 regulates the level of indole-3-Acetic acid synthesized from indole-3-Acetonitrile / S. L. Sun,

W. L. Yang, W. W. Fang, Y. X. Zhao, L. Guo, Y. J. Dai // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2018. – Vol. 84. – Article No e00298–18.

10. Stahl E. Regulatory and functional aspects of indolic metabolism in plant systemic acquired resistance / E. Stahl, P. Bellwon, S. Huber, K. Schlaeppli, F. Bernsdorff, A. Vallat-Michel, F. Mauch, J. Zeier // *Mol. Plant.* – 2016. – Vol. 9. – P. 662–681.

11. Ye M. Molecular dissection of early defense signaling underlying volatile-mediated defense regulation and herbivore resistance in rice / M. Ye, G. Glauser, Y. Lou, M. Erb, L. Hu // *Plant Cell.* – 2019. – Vol. 31. – P. 687–698.

12. Lee H. Y. Mitogen-activated protein kinase pathways are required for melatonin-mediated defense responses in plants / H. Y. Lee, K. Back // *J. Pineal. Res.* – 2016. – Vol. 60. – P. 327–335.

13. Kusajima M. Studies on the mechanism of agricultural chemicals focused on plant hormone signals / M. Kusajima // *J. Pestic. Sci.* – 2019. – Vol. 44. – P. 270–274.

14. Cai L. Foliar exposure of Fe₃O₄ nanoparticles on *Nicotiana benthamiana*: Evidence for nanoparticles uptake, plant growth promoter and defense response elicitor against plant virus / L. Cai, L. Cai, H. Jia, C. Liu, D. Wang, X. Sun // *J. Hazard. Mater.* – 2020. – Vol. 393. – Article No 122415.

15. Zhang M. Melatonin and indole-3-Acetic acid synergistically regulate plant growth and stress resistance / M. Zhang, C. Gao, L. Xu, H. Niu, Q. Liu, Y. Huang, G. Lv, H. Yang, M. Li // *Cells.* – 2022. – Vol. 11. – Article No 3250.

16. Sun X. Endophytic fungus *Falciphora oryzae* promotes lateral root growth by producing indole derivatives after sensing plant signals / X. Sun, N. Wang, P. Li, Z. Jiang, X. Liu, M. Wang, Z. Su, C. Zhang, F. Lin, Y. Liang // *Plant Cell Environ.* – 2020. – Vol. 43. – P. 358–373.

17. Gomes G. Auxin and its role in plant development: structure, signalling, regulation and response mechanisms / G. Gomes, K. Scortecci // *Plant Biol.* – 2021. – Vol. 23. – P. 894–904.

18. Dong H. Preparation and characterization of indole-3-butyric acid nanospheres for improving its stability and utilization / H. Dong, M. Guo, Y. Liang, C. Fan, G. Ding, W. Zhang, G. Tang, J. Yang, D. Kong, Y. Cao // *Mater. Sci. Eng. C-Mater. Biol. Appl.* – 2018. – Vol. 89. – P. 175–181.

19. Damodaran S. Indole 3-butyric acid metabolism and transport in *Arabidopsis thaliana* / S. Damodaran, L. C. Strader // *Front. Plant Sci.* – 2019. – Vol. 10. – Article No 851.

20. Fattorini L. Indole-3-butyric acid promotes adventitious rooting in *Arabidopsis thaliana* thin cell layers by conversion into indole-3-acetic acid and stimulation of anthranilate synthase activity / L. Fattorini, A. Velocchia, F. Della Rovere, S. D'angeli, G. Falasca, M. Altamura // *BMC Plant Biol.* – 2017. – Vol. 17. – Article No 121.

21. Alhebaier S. Membrane-protected molecularly imprinted polymer for the microextraction of indole-3-butyric acid in mung bean sprouts / S. Alhebaier, T. Muhammad, A. Wei, A. Mamat, M. Abuduaini, P. Pataer, A. Yigamu, A. Yimit // *ACS Omega.* – 2019. – Vol. 4. – P. 16789–16793.

22. Napier R. M. Auxin receptors and perception / R. M. Napier // *Auxin and its role in plant development* / Eds. E. Zazimalova, J. Petrasek, E. Benkova. – Springer, 2014. – P. 101–116.

23. Song P. Functional analysis of indole 3-hexanoic acid as a novel auxin from *Arabidopsis thaliana* / P. Song, H. Xu, J. Zhang, H. Chen, L. Li, Y. Qu, F. Lin, Q. Zhang // *Planta.* – 2021. – Vol. 254. – Article No 69.

24. Marumo S. Isolation of 4-chloroindolyl-3-acetic acid from immature seeds of *Pisum sativum* / S. Marumo, H. Hattori, H. Abe, K. Munakata // *Nature.* – 1968. – Vol. 219. – P. 959–960.

25. Jayasinghege C. P. A. Regulation of ethylene-related gene expression by indole-3-acetic acid and 4-chloroindole-3-acetic acid in relation to pea fruit and seed development / C. P. A. Jayasinghege, J. A. Ozga, K. D. Waduthanthri, D. M. Reinecke // *J. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 68. – P. 4137–4151.

26. Dziurka K. Endogenous phytohormone profile during oat (*Avena sativa* L.) haploid embryo development / K. Dziurka, M. Dziurka, M. Warchoń, I. Czyczyło-Mysza, I. Marcinska, A. Noga, K. Kaploniak, E. Skrzypek // *In Vitro Cell. Dev. Biol.: Plant.* – 2019. – Vol. 55. – P. 221–229.

27. Cao X. The roles of auxin biosynthesis YUCCA gene family in plants / X. Cao, H. Yang, C. Shang, S. Ma, L. Liu, J. Cheng // *Int. J. Mol. Sci.* – 2019. – Vol. 20. – Article No 6343.

28. Armstrong D. W. Potent enantioselective auxin: indole-3-succinic acid / D. W. Armstrong, Y.-S. Liu, L. He, K. H. Ekborg-Ott, C. L. Barnes, C. F. Hammer // *J. Agric. Food Chem.* – 2002. – Vol. 50. – P. 473–476.

29. Pérez Alonso M. M. Endogenous indole-3-acetamide levels contribute to the crosstalk between auxin and abscisic acid, and trigger plant stress responses in *Arabidopsis* / M. M. Pérez Alonso, P. Ortiz García, J. Moya Cuevas, T. Lehmann, B.

- Sánchez Parra, R. G. Björk, S. Karim, M. R. Amirjani, H. Aronsson, M. D. Wilkinson, S. Pollmann // *J. Exp. Bot.* – 2020. – Vol. 72. – P. 459–475.
30. Han Z. Clonostachys rosea promotes root growth in tomato by secreting auxin produced through the tryptamine pathway / Z. Han, H. Ghanizadeh, H. Zhang, X. Li, T. Li, Q. Wang, J. Liu, A. Wang // *J. Fungi.* – 2022. – Vol. 8. – Article No 1166.
31. Szymaniak D. Conversion of l-tryptophan derivatives into biologically active amino acid ionic liquids / D. Szymaniak, T. Kleiber, M. Wojcieszak, K. Materna, J. Pernak // *ChemistrySelect.* – 2021. – Vol. 6. – P. 5614–5621.
32. Staswick P. Jasmonoyl-L-Tryptophan Disrupts IAA Activity through the AUX1 Auxin Permease / P. Staswick, M. Rowe, E. P. Spalding, B. L. Splitt // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – Article No 736.
33. Park S. Melatonin promotes seminal root elongation and root growth in transgenic rice after germination / S. Park, K. Back // *J. Pineal. Res.* – 2012. – Vol. 53. – P. 385–389.
34. Zhao H. B. Unveiling the mechanism of melatonin impacts on maize seedling growth: sugar metabolism as a case / H. B. Zhao, T. Su, L. Huo, H. Wei, Y. Jiang, L. Xu, F. Ma // *J. Pineal Res.* – 2015. – Vol. 59. – P. 255–266.
35. Lee H. Y. Knockout of Arabidopsis Serotonin N-Acetyltransferase-2 Reduces Melatonin Levels and Delays Flowering / H. Y. Lee, K. Lee, K. Back // *Biomolecules.* – 2019. – Vol. 9. – Article No 712.
36. Wang Q. Melatonin regulates root meristem by repressing auxin synthesis and polar auxin transport in arabidopsis / Q. Wang, B. An, Y. Wei, R. J. Reiter, H. Shi, H. Luo, C. He // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article No 1882.
37. Wen D. Promoting roles of melatonin in adventitious root development of solanum lycopersicum l. by regulating auxin and nitric oxide signaling / D. Wen, B. Gong, S. Sun, S. Liu, X. Wang, M. Wei, F. Yang, Y. Li, Q. Shi // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article No 718.
38. Wei J. Phyto-melatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in arabidopsis thaliana / J. Wei, D. X. Li, J. R. Zhang, C. Shan, Z. Rengel, Z. B. Song, Q. Chen // *J. Pineal. Res.* – 2018. – Vol. 65. – Article No e12500.
39. Bychkov I. A. The melatonin receptor CAND2/PMTR1 is involved in the regulation of mitochondrial gene expression under photooxidative stress / I. A. Bychkov, N. V. Kudryakova, A. G. Shugaev, V. V. Kuznetsov, V. V. Kusnetsov // *Dokl. Biochem. Biophys.* – 2022. – Vol. 502. – P. 15–20.
40. Li D. Daily rhythms of phyto-melatonin signaling modulate diurnal stomatal closure via regulating reactive oxygen species dynamics in arabidopsis / D. Li, J. Wei, Z. Peng, W. Ma, Q. Yang, Z. Song, W. Sun, W. Yang, L. Yuan, X. Xu, W. Chang, Z. Rengel, J. Shen, R. J. Reiter, X. Cui, D. Yu, Q. Chen // *J. Pineal. Res.* – 2020. – Vol. 68. – Article No e12640.
41. Zhao D. Melatonin enhances stem strength by increasing the lignin content and secondary cell wall thickness in herbaceous peony / D. Zhao, Y. Luan, W. Shi, Y. Tang, X. Huang, J. Tao // *J. Exp. Bot.* – 2022. – Vol. 73. – P. 5974–5991.
42. Tuyen P. Weed suppressing potential and isolation of potent plant growth inhibitors from castanea crenata sieb. et zucc. / P. Tuyen, T. Xuan, T. Tu Anh, T. Mai Van, A. Ahmad, A. Elzaawely, T. D. Khanh // *Molecules.* – 2018. – Vol. 23. – Article No 345.
43. Ellis G. D. Increasing the production efficiency of potato with plant growth retardants / G. D. Ellis, L. O. Knowles, N. R. Knowles // *Am. J. Potato Res.* – 2019. – Vol. 97. – P. 88–101.
44. Kuruma M. Tryptophan derivatives regulate the seed germination and radicle growth of a root parasitic plant, orobanche minor / M. Kuruma, T. Suzuki, Y. Seto // *Bioorg. Med. Chem. Lett.* – 2021. – Vol. 43. – Article No 128085.
45. Wang X. Design, synthesis, and herbicidal activity of indole-3-carboxylic acid derivatives as potential transport inhibitor response 1 antagonists / X. Wang, M.-J. Luo, Y.-X. Wang, W.-Q. Han, J.-X. Miu, X.-P. Luo, A.-D. Zhang, Y. Kuang // *Front. Chem.* – 2022. – Vol. 10. – Article No 975267.
46. Hayashi K. I. The interaction and integration of auxin signaling components / K. I. Hayashi // *Plant Cell Physiol.* – 2012. – Vol. 53. – P. 965–975.
47. Ortiz García P. The indole-3-Acetamide-Induced arabidopsis transcription factor MYB74 decreases plant growth and contributes to the control of osmotic stress responses / P. Ortiz García, M. M. Pérez Alonso, A. G. O. Villaizan, B. SánchezParra, J. LudwigMüller, M. D. Wilkinson, S. Pollmann // *Front. Plant Sci.* – 2022. – Vol. 13. – Article No 928386.
48. King R. R. The thaxtomin phytotoxins: Sources, synthesis, biosynthesis, biotransformation and biological activity / R. R. King, L. A. Calhoun // *Phytochemistry.* – 2009. – Vol. 70. – P. 833–841.
49. Zhang H. Synthesis and biological evaluations of a series of thaxtomin analogues / H. Zhang, Q. Wang, X. Ning, H. Hang, J. Ma, X. Yang, X. Lu, J. Zhang, Y. Li, C. Niu, H. Song, X. Wang, P.

G. Wang // *J. Agric. Food Chem.* – 2015. – Vol. 63. – P. 3734–3741.

50. Duke S. O. Protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides / S. O. Duke, J. Lydon, J. M. Becerril, T. D. Sherman, L. P. Lehnen, H. Matsumoto // *Weed Sci.* – 2019. – Vol. 39. – P. 465–473.

51. de Souza J. M. Rational design, synthesis and evaluation of indole nitrogen hybrids as photosystem II inhibitors / J. M. de Souza, B. R. Fazolo, J. W. Ferreira Lacerda, M. D. S. Moura, A. C. Rodrigues Dos Santos, L. G. De Vasconcelos, P. T. de Souza J., E. L. Dall'Oglio, A. Ali, O. M. Sampaio, L. C. C. Vieira // *Photochem. Photobiol.* – 2020. – Vol. 96. – P. 1233–1242.

52. Chotpatiwetchkul W. Structure-activity relationship study of xanthoxyline and related small methyl ketone herbicides / W. Chotpatiwetchkul, N. Chotsaeng, C. Laosinwattana, P. Charoenying // *ACS Omega.* – 2022. – Vol. 7. – P. 29002–29012.

53. Ndikuryayo F. 4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase inhibitors: From chemical biology to agrochemicals / F. Ndikuryayo, B. Moosavi, W. C. Yang, G. F. Yang // *J. Agric. Food Chem.* – 2017. – Vol. 65. – P. 8523–8537.

54. Moustafa-Farag M. Melatonin and its protective role against biotic stress impacts on plants / M. Moustafa-Farag, A. Almoneafy, A. Mahmoud, A. Elkelish, M. B. Arnao, L. Li, S. Ai // *Biomolecules.* – 2019. – Vol. 10. – Article No 54.

55. Jalmi S. K. ROS mediated MAPK signaling in abiotic and biotic stress-striking similarities and differences / S. K. Jalmi, A. K. Sinha // *Front. Plant Sci.* – 2015. – Vol. 6. – Article No 769.

56. Mittler R. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation / R. Mittler, E. Blumwald // *Plant Cell.* – 2015. – Vol. 27. – P. 64–70.

57. Perez I. B. The role of ROS signaling in cross-tolerance: from model to crop / I. B. Perez, P. J. Brown // *Front. Plant Sci.* – 2015. – Vol. 5. – Article No 754.

58. Shen Q. Indole primes plant defense against necrotrophic fungal pathogen infection / Q. Shen, L. Liu, L. Wang, Q. Wang // *PLoS One.* – 2018. – Vol. 13. – Article No e0207607.

59. Ye M. Indole primes defence signalling and increases herbivore resistance in tea plants / M. Ye, M. Liu, M. Erb, G. Glauser, J. Zhang, X. Li, X. Sun // *Plant Cell Environ.* – 2021. – Vol. 44. – P. 1165–1177.

60. Курсанов А. Л. Физиология растений и ее роль в развитии растениеводства / А. Л. Курсанов // *Природа.* – 1954. – № 7. – С. 21-34. // Kursanov A. L. Fiziologiya rastenii i ee rol' v razvitiu rastenievodstva / A. L. Kursanov // *Priroda.* – 1954. – № 7. – С. 21-34.

61. Kursanov A. L. Metabolism and the Transport of Organic Substances in the Phloem / A. L. Kursanov // *Advances in Botanical Research.* – 1963. – Vol. 1. – P. 209-278.

62. Zhao D. Phytomelatonin: An emerging regulator of plant biotic stress resistance / D. Zhao, H. Wang, S. Chen, D. Yu, R. J. Reiter // *Trends Plant Sci.* – 2020. – Vol. 26. – P. 70–82.

63. Gaupels F. Production, amplification and systemic propagation of redox messengers in plants? The phloem can do it all / F. Gaupels, J. Durner, K. H. Kogel // *New Phytol.* – 2017. – Vol. 214. – P. 554–560.

64. Arnao M. B. Melatonin and its relationship to plant hormones / M. B. Arnao, J. Hernandez-Ruiz // *Ann. Bot.* – 2018. – Vol. 121. – P. 195–207.

65. Reiter R. J. Reducing oxidative/nitrosative stress: a newly-discovered genre for melatonin / R. J. Reiter, S. D. Paredes, L. C. Manchester, D. X. Tan // *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* – 2009. – Vol. 44. – P. 175–200.

66. Arnao M. B. Melatonin: A new plant hormone and/or a plant master regulator? / M. B. Arnao, J. Hernández-Ruiz // *Trends Plant Sci.* – 2019. – Vol. 24. – P. 38–48.

67. Tan D. X. Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation / D. X. Tan, L. C. Manchester, P. Di Mascio, G. R. Martinez, F. M. Prado, R. J. Reiter // *FASEB J.* – 2007. – Vol. 21. – P. 1724–1729.

68. Lee K. Molecular cloning of melatonin 3-hydroxylase and its production of cyclic 3-hydroxymelatonin in rice (*Oryza sativa*) / K. Lee, A. Zawadzka, Z. Czarnocki, R. J. Reiter, K. Back // *J. Pineal. Res.* – 2016. – Vol. 61. – P. 470–478.

69. Yu Y. The role of phyto-melatonin and related metabolites in response to stress / Y. Yu, Y. Lv, Y. Shi, T. Li, Y. Chen, D. Zhao, Z. Zhao // *Molecules.* – 2018. – Vol. 23. – Article No 1887.

70. Sun Y. Effects of indole derivatives from *Purpureocillium lilacinum* in controlling tobacco mosaic virus / Y. Sun, H. Wu, W. Zhou, Z. Yuan, J. Hao, X. Liu, L. Han // *pestic. Biochem. Physiol.* – 2022. – Vol. 183. – Article No 105077.

71. Wang H. Synthesis of four optical isomers of antiviral agent NK0209 and determination of their configurations and activities against a plant virus / H. Wang, H. Song // *J. Agric. Food Chem.* – 2020. – Vol. 68. – P. 2631–2638.

72. Якушкин И. В. Масличные культуры / И. В. Якушкин, И. А. Минкевич – Москва: Сельхозгиз, 1952. – 264 с. // Yakushkin I. V. Maslichnye

- kul'tury / I. V. Yakushkin, I. A. Minkevich – Moskva: Sel'khozgiz, 1952. – 264 s.
73. Wei C. Synthesis, antiviral activity, and induction of plant resistance of indole analogues bearing dithioacetal moiety / C. Wei, J. Zhang, J. Shi, X. Gan, D. Hu, B. Song // *J. Agric. Food Chem.* – 2019. – Vol. 67. – P. 13882–13891.
74. Alekhina N. D. A multi compartments model of nitrate metabolism regulation in plant roots / N. D. Alekhina, E. V. Kharitonashvili, G. Y. Riznichenko, T. Y. Plushina, A. B. Rubin, S. V. Sidorov // *Journal of Biological Systems.* – 2000. – Vol. 8. – P. 219-235.
75. Bulychev A. A. Influence of electrochemical proton gradient on electron flow in photosystem I of pea leaves / A. A. Bulychev, N. N. Bezmenov, A. B. Rubin // *Russian Journal of Plant Physiology.* – 2008. – Vol. 55 – P. 433-440.
76. Li H. Synthesis, antibacterial activity, and mechanisms of novel indole derivatives containing pyridinium moieties / H. Li, S. Wu, X. Yang, H. He, Z. Wu, B. Song, R. Song // *J. Agric. Food Chem.* – 2022. – Vol. 70. – P. 12341–12354.
77. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // *Trends Plant Sci.* – 2002. – Vol. 161. – P. 4–25.
78. Якушкин И. В. Растениеводство / И. В. Якушкин – Москва: Сельхозгиз, 1953. – 716 с. // Yakushkin I. V. Rastenievodstvo / I. V. Yakushkin – Moskva: Sel'khozgiz, 1953. – 716 s.
79. Li Z. Y. Effects of exogenous indole acetic acid on growth and cadmium accumulation of *Cyphomandra betacea* seedlings / Z. Y. Li, J. P. Zhu, Y. X. Wang, L. J. Lin, M. A. Liao, J. Wang, Q. Deng, Y. Tang, X. Wang, J. Wang // *Int. J. Environ. Anal. Chem.* – 2022. – Vol. 102. – P. 771–779.
80. Germanà M. A. Biotization of encapsulated vitro-derived propagules of carrizo citrange / M. A. Germanà, M. Micheli, B. Chiancone, C. Bianco, F. Casales, R. Defez // *Acta Hort.* – 2015. – Vol. 1065. – P. 663–669.
81. Kaczmarek D. K. Transformation of indole-3-butyric acid into ionic liquids as a sustainable strategy leading to highly efficient plant growth stimulators / D. K. Kaczmarek, T. Kleiber, L. Wenping, M. Niemczak, Ł. Chrzanowski, J. Pernak // *ACS Sustain. Chem. Eng.* – 2020. – Vol. 8. – P. 1591–1598.
82. Эрдели Г. С. Люди и растения в моей жизни / Г. С. Эрдели – Воронеж: ВГУ, 2005. – 239 с. // Erdeli G. S. Lyudi i rasteniya v moei zhizni / G. S. Erdeli – Voronezh: VGU, 2005. – 239 s.
83. Kim J. Functional analysis of a calcium-binding transcription factor involved in plant salt stress signaling / J. Kim, H. Y. Kim // *FEBS Lett.* – 2006. – Vol. 580. – P. 5251–5256.
84. Ding Y. Four distinct types of dehydration stress memory genes in *Arabidopsis thaliana* / Y. Ding, N. Liu, L. Virlouvet, J. J. Riethoven, M. Fromm, Z. Avramova // *BMC Plant Biol.* – 2013. – Vol. 13. – Article No 229.
85. Shi H. Comparative physiological, metabolomic, and transcriptomic analyses reveal mechanisms of improved abiotic stress resistance in bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) pers.] by exogenous melatonin / H. Shi, C. Jiang, T. Ye, D. X. Tan, R. J. Reiter, H. Zhang, R. Liu, Z. Chan // *J. Exp. Bot.* – 2014. – Vol. 66. – P. 681–694.
86. Артюхов В. Г. Влияние ретарданта 2,3-дихлоризобутирата натрия на термостойкость молекул сывороточного альбумина / В. Г. Артюхов, Г. С. Эрдели, Г. Н. Хожайнова, Г. А. Вашанов, И. А. Лавриненко, Н. К. Бабенко, Г. Шиллинг // оронезский государственный университет, 1998. – С. 94-104. // Artyukhov V. G. Vliyanie retardanta 2,3-dikhlorizobutirata natriya na termostoikost' molekul syvorotochnogo al'bumina / V. G. Artyukhov, G. S. Erdeli, G. N. Khozhainova, G. A. Vashanov, I. A. Lavrinenko, N. K. Babenko, G. Shilling // *Voronezhskii gosudarstvennyi universitet*, 1998. – S. 94-104.
87. Li X. Melatonin enhances cold tolerance in drought-primed wild-type and abscisic acid-deficient mutant barley / X. Li, D.-X. Tan, D. Jiang, F. Liu // *J. Pineal. Res.* – 2016. – Vol. 61. – P. 328–339.
88. Marta B. Exogenous melatonin improves antioxidant defense in cucumber seeds (*Cucumis sativus* L.) germinated under chilling stress / B. Marta, K. Szafranska, M. M. Posmyk // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article No 575.
89. Артюхов В. Г. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства деревьев березы по вислой (*Betula pendula* Roth), произрастающих в различных экологических условиях / В. Г. Артюхов, В. Н. Калаев, С. С. Карпова // Экологическая генетика. – 2009. – Т. 7. – С. 30-40. // Artyukhov V. G. Tsitogeneticheskii polimorfizm semennogo potomstva derev'ev berezy po visloi (*Betula pendula* Roth), proizrastayushchikh v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh / V. G. Artyukhov, V. N. Kalaev, S. S. Karpova // *Ekologicheskaya genetika.* – 2009. – Т. 7. – С. 30-40.
90. Cui G. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings / G. Cui, X. Zhao, S. Liu, F. Sun, C. Zhang, Y. Xi // *Plant Physiol. Biochem.* – 2017. – Vol. 118. – P. 138–149.

91. Gong B. Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidase: a novel downstream signaling pathway in melatonin-induced stress tolerance in solanum lycopersicum / B. Gong, Y. Yan, D. Wen, Q. Shi // *Physiol. Plant.* – 2017. – Vol. 160. – P. 396–409.

92. Zhou C. Exogenous melatonin improves plant iron deficiency tolerance via increased accumulation of polyamine-mediated nitric oxide / C. Zhou, Z. Liu, L. Zhu, Z. Ma, J. Wang, J. Zhu // *Int. J. Mol. Sci.* – 2016. – Vol. 17. – Article No 1777.

93. Zhang J. Melatonin suppression of heat-induced leaf senescence involves changes in abscisic acid and cytokinin biosynthesis and signaling pathways in perennial ryegrass (*lolium perenne* L.) / J. Zhang, Y. Shi, X. Zhang, H. Du, B. Xu, H. Huang // *Environ. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 138. – P. 36–45.

94. Zhang H. J. Melatonin promotes seed germination under high salinity by regulating antioxidant systems, ABA and GA4 interaction in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / H. J. Zhang, N. Zhang, R. C. Yang, L. Wang, Q. Q. Sun, D. B. Li, Y. Y. Cao, S. Weeba, B. Zhao, S. Ren, Y.-D. Guo // *J. Pineal. Res.* – 2014. – Vol. 57. – P. 269–279.

95. Zhao H. Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle / H. Zhao, L. Ye, Y. Wang, X. Zhou, J. Yang, J. Wang, K. Cao, Z. Zou // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article No 1814.

96. Chen L. Melatonin is involved in regulation of bermudagrass growth and development and response to low K^+ stress / L. Chen, J. Fan, Z. Hu, X. Huang, E. Amombo, A. Liu, A. Bi, K. Chen, Y. Xie, J. Fu // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – Article No 2038.

97. Li H. Exogenous melatonin confers salt stress tolerance to watermelon by improving photosynthesis and redox homeostasis / H. Li, J. Chang, H. Chen, Z. Wang, X. Gu, C. Wei, Y. Zhang, J. Ma, J. Yang, X. Zhang // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – Article No 295.

98. Artyukhov V. G. Activation of superoxide dismutase molecules on exposure to ultraviolet radiation / V. G. Artyukhov, O. V. Basharina, F. A. Filiptsov // *Biophysics.* – 1992. – Vol. 37. – P. 8-11.

*Воронежский государственный университет
Журавлев Иван Андреевич, студент и лаборант-исследователь кафедры высокомолекулярных соединений и коллоидной химии; лаборант-исследователь кафедры биофизики и биотехнологии
E-mail: ivan.geranos@yandex.ru*

*Voronezh State University
Zhuravlev Ivan A., Student and Laboratory Assistant of Polymer Science and Colloid Chemistry Department; Laboratory Assistant of Biophysics and Biotechnology Department
E-mail: ivan.geranos@yandex.ru*

*Скорлуханова Анастасия Валерьевна, магистрант второго года обучения кафедры высокомолекулярных соединений и коллоидной химии
E-mail: nastya.smolianinova@icloud.com*

*Skorlukhanova Anastasia V., Master Student of Polymer Science and Colloid Chemistry Department
E-mail: nastya.smolianinova@icloud.com*

*Сорокин Андрей Викторович, к.б.н., старший научный сотрудник и доцент кафедры высокомолекулярных соединений, старший научный сотрудник кафедры биофизики и биотехнологии
E-mail: andrew.v.sorokin@gmail.com*

*Sorokin Andrey V., PhD, Senior Researcher and Associate Professor of Polymer Science and Colloid Chemistry Department, Senior Researcher of Biophysics and Biotechnology Department
E-mail: andrew.v.sorokin@gmail.com*

*Лавлинская Мария Сергеевна, к.х.н., старший научный сотрудник кафедры биофизики и биотехнологии
E-mail: maria.lavlinskaya@gmail.com*

*Lavlinskaya Maria S., PhD, Senior Researcher of Biophysics and Biotechnology Department
E-mail: maria.lavlinskaya@gmail.com*

*Холявка Марина Геннадьевна, д.б.н., профессор кафедры биофизики и биотехнологии, профессор кафедры «Физика», ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет
E-mail: holyavka@rambler.ru*

*Holyavka Marina G., PhD., DSci., Full Professor; department of biophysics and biotechnology, Full Professor department of physics, Sevastopol State University
E-mail: holyavka@rambler.ru*

*Артюхов Валерий Григорьевич, д.б.н., профессор, зав. кафедрой биофизики и биотехнологии
E-mail: artyukhov@bio.vsu.ru*

*Artyukhov Valery G., PhD., DSci., Full professor, Head of the Biophysics and Biotechnology Department
E-mail: artyukhov@bio.vsu.ru*

THE INFLUENCE OF INDOLE DERIVATIVES ON PLANT METABOLISM: MINI-REVIEW

**I.A. Zhuravlev¹, A.V. Skorlukhanova¹, A.V. Sorokin¹, M.S. Lavlinskaya¹,
M.G. Holyavka^{1,2}, V.G. Artyukhov¹**

¹Voronezh State University

²Sevastopol State University

Abstract. Agricultural crop production is a key sector of the Russian economy. Changing climatic conditions present new challenges for this sector, necessitating the development of methods to protect plants from drought and soil degradation, as well as to increase the yield of industrially important crops. One potential solution is the use of growth stimulants – biologically active substances that have a complex effect on plant organisms. Among these, auxins, which are derivatives of aromatic heterocyclic indole, hold a special place. Due to their unique properties, such as the ability to mimic peptide structures and reversibly bind to enzymes, these compounds are widely used to regulate plant growth. They stimulate the formation of roots, leaves, and fruits, and also help activate the plant immune system, enabling plants to better withstand both biotic and abiotic stresses. Analyzing the targets, receptors, key binding sites, and activation mechanisms of indole derivatives in industrially important crops is a crucial step for advancing the development of plant growth regulators and immune stimulants. This review focuses on the mechanisms through which indole derivatives regulate plant growth and enhance resistance to biotic and abiotic stress. The review is divided into four sections. The first section discusses the use of indole compounds (primarily indole-3-acetic acid and its analogues) as plant growth stimulants. The second section addresses the use of auxins as growth inhibitors. The third section covers the impact of modified indole products on plant tolerance to biological stress, and the fourth section focuses on their role in abiotic stress tolerance.

In conclusion, based on the analysis of scientific literature, it is evident that indole derivatives exhibit high biological activity, effectively regulating plant growth and immune responses. Their activity is largely dependent on the molecular structure. Therefore, synthesizing new molecules based on the indole structure and studying their interactions with components of plant regulatory pathways is highly advisable.

Keywords: indole derivatives, plant growth regulators, plant immunity inducers, biological stress, abiotic stress, mechanisms of action