

褪黑素在果实发育和采后保鲜中的作用综述

赵雨晴, 陈 涛, 袁 明*

(四川农业大学生命科学院, 四川雅安 625014)

摘 要: 褪黑素 (melatonin) 是一种植物生长调节因子和生物刺激因子, 具有调控植物生长发育和提高植物逆境耐受性等作用。近年来, 褪黑素在调控果实发育和采后果实保鲜中的作用是研究热点。本文中总结了褪黑素在果实中的含量及分布; 重点阐述了褪黑素调控果实生长发育、促进采后果实成熟和延缓果实衰老等方面的生理作用及机制, 分析了当前研究存在的不足, 并对未来研究方向提出了建议, 以期褪黑素应用到调控果实发育和果实保鲜提供参考。

关键词: 果实; 褪黑素; 发育; 成熟; 保鲜

中图分类号: S 6

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 06-1233-17

Review of the Role of Melatonin in Fruit Development and Postharvest Preservation

ZHAO Yuqing, CHEN Tao, and YUAN Ming*

(College of Life Science, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract: Melatonin is a plant growth regulator and bio-stimulator, which can regulate plant growth and development, and improve plant stress tolerance. In recent years, the roles of melatonin in fruit development regulation and postharvest preservation have been hot researches. This paper summarizes the content and distribution of melatonin in different fruit. The physiological functions and mechanisms of melatonin in regulating fruit growth and development, promoting postharvest fruit ripening and delaying fruit senescence are emphasized. It points out the shortcomings in the present studies and puts forward suggestion for the future research direction of melatonin, and provides reference for melatonin to be widely used in the regulation of fruit development and preservation.

Keywords: fruit; melatonin; development; maturation; postharvest preservation

褪黑素 (*N*-乙酰-5-甲氧基色胺, melatonin) 是生物进化过程中一种保守的小分子吲哚化合物, 广泛存在于动物、植物和微生物中 (Dubbles et al., 1995; Hattori et al., 1995; Byeon et al., 2013; Zhao et al., 2019)。自 Hattori 等 (1995) 首次在植物中发现褪黑素的存在后, 在过去的 26 年里, 国内外学者在植物褪黑素的检测方法、合成途径、生理功能及其作用机制等方面的研究取得了丰硕的成果。已有研究表明, 褪黑素不仅是一种兼具亲水性和亲脂性的高效抗氧化剂 (Angel, 2007), 也是一种植物生长调节因子, 广泛参与调控植物种子萌发 (Hernández et al., 2015; Hardeland, 2016)、

收稿日期: 2020-11-27; 修回日期: 2021-01-14

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31801826)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yuanming@sicau.edu.cn)

根系发育 (Chen et al., 2018b)、开花 (Zhang et al., 2019a, 2019b)、果实发育 (Liu et al., 2016)、叶片衰老 (Wang et al., 2014; Zhang et al., 2016) 和体细胞胚的诱导 (雅蓉 等, 2020) 等。同时大量文献已证实, 褪黑素能够提高植物对干旱 (Ding et al., 2018; Gao et al., 2018b; Huang et al., 2019)、低温 (Ding et al., 2017; Han et al., 2017; Aghdam et al., 2019)、重金属 (Gu et al., 2017)、高盐 (Chen et al., 2018a; José & Carlos, 2019) 等非生物胁迫的耐受性和病原菌侵染等生物胁迫的抗性 (Lee & Back, 2016, 2017)。

采摘后的果实因在运输、贮藏过程中极易受到碰撞挤压、低温、缺水、病原菌侵染等因素的伤害, 其颜色、风味、口感和货架期直接受到影响。延长果实采后的贮藏时间、保持果实优良的品质和营养特性是目前果蔬保鲜技术的热点研究。近年来越来越多的研究表明, 褪黑素具有调控果实发育、促进果实成熟和延缓衰老的作用, 其有望作为一种新型的生长调节剂和保鲜剂应用于园艺产品。本文中对褪黑素在果实发育和采后保鲜中的作用进行综述, 探讨其促进果实成熟和延缓衰老的机制, 旨在为其今后在果实保鲜中的应用提供参考。

1 褪黑素在果实中的合成及含量

1.1 果实中褪黑素的生物合成

植物褪黑素的生物合成是以色氨酸 (tryptophan, Trp) 为前体, 经历 4 个连续的酶促反应, 即色氨酸在色氨酸脱羧酶 (tryptophan decarboxylase, TDC) 的作用下催化产生色胺 (tryptamine), 色胺在色胺-5-羟化酶 (tryptamine 5-hydroxylase, T5H) 催化下转化为 5-羟色胺 (serotonin); 5-羟色胺在 5-羟色胺-N-乙酰转移酶 (serotonin N-acetyltransferase, SNAT) 的催化下生成 N-乙酰-5-羟色胺, 最后在 N-乙酰基-5-羟色胺-甲基转移酶 (N-acetylserotonin methyltransferase, ASMT) 和咖啡酸-O-甲基转移酶 (caffeic acid O-methyltransferase, COMT) 催化 N-乙酰-5-羟色胺合成褪黑素 (Zhao et al., 2019)。研究发现, 在植物中, 当 5-羟色胺含量高时或植物处于逆境生长条件下, 褪黑素的合成途径会发生转变: TDC 催化色氨酸合成色胺, 色胺在 ASMT 和 COMT 催化下转化为 5-甲氧基色胺 (5-methoxytryptamine), SNAT 进一步催化 5-甲氧基色胺合成褪黑素 (Back et al., 2016)。

已有大量文献报道从多种果实中克隆到褪黑素合成相关基因。Lei 等 (2013) 在‘红富士’苹果 (*Malus × domestica*) 中克隆到 4 个参与褪黑素合成的基因 (*MdTDC*、*MdT5H*、*MdAANAT* 和 *MdASMT*), 这些基因的表达与苹果发育过程中褪黑素的合成完全协同。*CiTDC*、*CiT5H*、*CiSNAT*、*CIASMT* 和 *CIComT* 是西瓜 (*Citrullus lanatus*) 中参与褪黑素合成的 5 个关键基因 (Mandal et al., 2018)。Xia 等 (2020) 在甜樱桃 (*Prunus avium*) 果实中发现 5 个参与褪黑素合成的基因 (*PacTDC*、*PacT5H1*、*PacT5H2*、*PacSNAT* 和 *PacASMT*), 且 *PacTDC* 和 *PacSNAT* 的高表达是樱桃果实中褪黑素大量积累的主要原因。在黑桑 (*Morus nigra*) 和樱桃中, *TDC* 的表达水平与褪黑素合成呈正相关, 表明 *TDC* 可能是黑桑和樱桃褪黑素生物合成过程中的限速酶 (Zhao et al., 2013; Wang et al., 2016)。Guo 等 (2020) 在‘Carignan’葡萄 (*Vitis vinifera*) 中检测到 5-甲氧基色胺, 但在‘Cabernet Sauvignon’葡萄中未检测到其含量, 说明不同的葡萄品种中褪黑素合成的途径是有差异的。因此, 褪黑素在果实中的合成途径与果实的种类和品种有关。同时, 在葡萄发育期对其进行套袋处理, 能够促进褪黑素合成前体物质的积累, 使葡萄果皮中合成更多的褪黑素; 但葡萄成熟以后, 果皮中的 *VvSNAT* 和 *VvT5H* 的表达水平和前体物质含量显著降低, 同时伴随着褪黑素含量的降低 (Guo et al.,

2020)。这一现象在套袋的番茄中也存在 (Riga et al., 2014)。总体而言, 不同果实中褪黑素的合成途径和分解代谢途径等相关领域的研究还非常有限, 还需进一步的研究, 这将有助于挖掘褪黑素在果实中的其他生理功能。

1.2 果实中褪黑素的含量

褪黑素广泛分布于植物的根、茎、叶、花、果实和种子中, 且在不同的组织和器官中含量差异较大。现已检测了许多果实中褪黑素的含量, 如番茄、苹果、桃、芒果、猕猴桃、草莓、葡萄、柑橘等 (表 1)。Reinholds 等 (2016) 用优化后的超高效液相色谱—四极杆轨道质谱法 (UHPLC-q-Orbitrap) 测定了 18 个酸樱桃品种和 28 个番茄品种褪黑素含量: 酸樱桃中褪黑素含量 $< 0.010 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$; 而番茄中的褪黑素浓度范围为 $0.01 \sim 0.15 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 。González-Gómez (2009) 采用高效液相色谱—质谱联用技术 (HPLC - MS) 测定 8 个甜樱桃品种中褪黑素和 5 - 羟色胺的含量, 发现不同品种之间褪黑素含量差异较大且褪黑素含量与 5 - 羟色胺含量呈负相关; 其中 ‘Burlat’ 品种褪黑素含量最高, 为 $0.22 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 。同时, Rosado 等 (2017) 使用高效液相偶联电化学方法 (HPLC - ECD) 测定了 5 个樱桃品种褪黑素水平, 其范围为 $11 \sim 28 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$, 其中也是以 ‘Burlat’ 品种的含量最高, 但其含量为 $27.62 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 。综上所述, 果实的种类、品种、种植地理区域的气候条件、土壤特性等都影响果实中的褪黑素含量。此外, 不同检测方法对褪黑素的感应灵敏度、测定的精密度和准确度均有差异, 因此在试验中需要优化检测条件, 建立灵敏、高效的褪黑素检测方法。尽管目前已建立多种果实褪黑素含量测定方法, 但这些方法对所需仪器设备要求高, 操作复杂, 测定成本较高, 因此进一步研究和优化褪黑素的测定方法是十分必要的。

褪黑素在果实的不同发育时期含量差异较大。Okazaki 和 Ezura (2009) 用酶联免疫方法 (ELISA) 测定了番茄果实中褪黑素的含量, 发现含量随果实发育发生改变, 表明褪黑素可能参与果实的成熟。甜樱桃果实在胚胎发育和果皮木质化阶段其褪黑素含量最高 (González-Gómez et al., 2009; Zhao et al., 2013)。LC-ESI-MS/MS 分析结果表明, 黑桑果实在坐果初期褪黑素水平增加, 成熟期逐渐减低 (Wang et al., 2016)。在 ‘Moldova’ 葡萄中, 褪黑素在果实转色期开始积累, 在开花后 94 d 达到最高值, 成熟后期含量降少 (Xu et al., 2018)。以上结果表明, 果实中褪黑素含量主要遵循绿熟期 $>$ 转色期 $>$ 完全成熟期的规律。

果实不同部位褪黑素含量也不相同。葡萄在转色前期, 果皮中的褪黑素含量最高 ($17.5 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$), 但在转色期降低了 4%; 而其种子中褪黑素含量在转色期最高 (Vitalini et al., 2011)。Zhang 等 (2018a) 采用高效液相色谱测定了 18 个苹果品种的果皮和果肉中褪黑素含量, 发现果皮中含量最高, 其中 ‘富士’ 和 ‘Granny Smith’ 这两个品种果皮中的含量是其果肉中的 79 倍和 10 倍。现有研究结果表明, 果实中褪黑素含量主要遵循果皮 $>$ 种子 $>$ 果肉的规律。Boccalandro 等 (2011) 发现, 葡萄果皮中褪黑素含量在一天中随光周期发生变化, 光照期浓度降低, 暗期积累。动物体内褪黑素对光照敏感, 其合成主要在夜晚, 具有明显的昼夜节律 (Majidinia et al., 2018)。研究发现, 部分植物褪黑素的合成与动物体内褪黑素合成表现相似 (Wolf et al., 2001), 但许多植物褪黑素的合成受光诱导 (Byeon et al., 2012; Zhang et al., 2019a)。

表 1 不同水果中褪黑素含量
 Table 1 Contents of endogenous melatonin in different fruits

拉丁名 Latin name	品种 Variety	测定方法 Method	褪黑素含量/ (ng · g ⁻¹ FW) Melatonin content	发育阶段 Stage	测定部位 Part	参考文献 Reference
香蕉 <i>Musa s</i>		GC-MS	0.47		果肉 Flesh	Dubbles et al., 1995
		GC-MS	0.66		果肉 Flesh	Badria, 2002
		HPLC-FD	0.0089			Johns et al., 2013
柑橘 <i>Citrus reticulata</i>		HPLC-FD	0.15			Johns et al., 2013
菠萝 <i>Ananus comosus</i>		HPLC-FD	0.30			Johns et al., 2013
杧果 <i>Mangifera indica</i>		HPLC-FD	0.67			Johns et al., 2013
番木瓜 <i>Carica papyra</i>		HPLC-FD	0.24			Johns et al., 2013
草莓 <i>Fragaria magna</i>		GC-MS	0.14			Badria, 2002
猕猴桃 <i>Actinidia chinensis</i>		HPLC-FD	0.24			Hattori et al., 1995
黑桑 <i>Fructus mori</i>	红果 2 号	HPLC-ESI-MS/MS	1.41	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Wang et al., 2016
	Hongguo 2	MS		成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Wang et al., 2016
	白玉王	HPLC-ESI-MS/MS	0.58	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Wang et al., 2016
苹果 <i>Malus × domestica</i>	Baiyuwang	MS		成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Zhang et al., 2018a
	富士 Fuji	HPLC	67.63	成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Zhang et al., 2018a
	富士 Fuji	HPLC	0.86	成熟期 Mature stage	果肉 Peel	Zhang et al., 2018a
	Granny Smith	HPLC	7.37	成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Zhang et al., 2018a
	Granny Smith	HPLC	0.72	成熟期 Mature stage	果肉 Flesh	Zhang et al., 2018a
	Cheery	UHPLC-q-Orbitrap	0.079	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Reinholds et al., 2016
	Cherry Red	UHPLC-q-Orbitrap	0.15	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Reinholds et al., 2016
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	Roma	UHPLC-q-Orbitrap	0.059	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Reinholds et al., 2016
	Bmei	HPLC	5.90	成熟期 Mature stage	全果 Whole fruit	Sun et al., 2015
	Merlot	HPLC-ELISA	0.26	成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Iriti et al., 2006
	Nebbiolo	HPLC-ELISA	0.97	成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Iriti et al., 2006
	Croatina	HPLC-ELISA	0.87	成熟期 Mature stage	果皮 Peel	Iriti et al., 2006
葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	Merlot	UPLC-MS/MS	17.50	转色前期 Pre-veraison	果皮 Peel	Vitalini et al., 2011
	Merlot	UPLC-MS/MS	9.30	转色期 Veraison	果皮 Peel	Vitalini et al., 2011
	Merlot	UPLC-MS/MS	3.60	转色前期 Pre-veraison	种子 Seed	Vitalini et al., 2011
	Merlot	UPLC-MS/MS	10.04	转色期 Veraison	种子 Seed	Vitalini et al., 2011
	Merlot	UPLC-MS/MS	0.20	转色前期 Pre-veraison	果肉 Flesh	Vitalini et al., 2011
	Merlot	UPLC-MS/MS	3.90	转色期 Veraison	果肉 Flesh	Vitalini et al., 2011
	Burlat	HPLC-MS	0.22	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Navalinda	HPLC-MS	0.027	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Van	HPLC-MS	0.014	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Pico Limón	HPLC-MS	0.0060	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
樱桃 <i>Prunus avium</i>	Negro	HPLC-MS	0.060	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Sweetheart	HPLC-MS	0.060	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Pico Negro	HPLC-MS	0.115	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Pico Colorado	HPLC-MS	0.048	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	González-Gómez et al., 2009
	Sweetheart	HPLC-ECD	16.52	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Rosado et al., 2017
				成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	
				成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	

续表 1

拉丁名 Latin name	品种 Variety	测定方法 Method	褪黑素含量/ (ng · g ⁻¹ FW) Melatonin content	发育阶段 Stage	测定部位 Part	参考文献 Reference
樱桃 <i>Prunus avium</i>	Summit	HPLC-ECD	11.36	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Rosado et al., 2017
	Sunburst	HPLC-ECD	11.79	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Rosado et al., 2017
	Saco	HPLC-ECD	12.05	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Rosado et al., 2017
	红灯 Hongdeng	HPLC	1.41	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Zhao et al., 2013
	Rainier	HPLC	0.58	成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	Zhao et al., 2013
				成熟期 Mature stage	果肉和果皮 Flesh and peel	

生物或者非生物胁迫等多种刺激能诱导植物内源褪黑素合成相关基因的表达，促进内源褪黑素的积累，增强植物对胁迫的耐受性（Lee et al., 2017）。黑暗和氧化应激均会诱导樱桃‘红灯’和‘Rainier’内源褪黑素含量增加；且在高温和强光条件下果实中丙二醛（malondialdehyde, MDA）含量增加，同时伴随着褪黑素含量的升高（Zhao et al., 2013），说明褪黑素可能作为保护果实氧化胁迫的第一道防线，参与果实抵御逆境伤害的保护机制。

2 褪黑素调控果实发育

近年来，越来越多的文献报道了褪黑素在调控果实发育中的作用。番茄种子发芽前用 0.1 mmol · L⁻¹ 褪黑素浸种可以提高果实的产量，增加果实中抗坏血酸（ascorbic acid, AsA）、番茄红素和 Ca 的含量，降低 N、Mg、Cu、Zn、Fe、Mn 等的含量（Liu et al., 2016）。此外，用添加 0.1 mmol · L⁻¹ 褪黑素的营养液浇灌番茄植株，果实中可溶性固形物、AsA、番茄红素、柠檬酸和 P 元素的含量显著增加（Liu et al., 2016）。葡萄、杏和甜樱桃的叶片（Çolak, 2018; El-Naby et al., 2019; Xia et al., 2020）喷施褪黑素能够显著增加果实中可溶性糖、总多酚、黄酮等的含量，提高果实质量和产量。因此，通过种子浸泡、根系浇灌和叶片喷施等手段施加外源褪黑素，而非直接用褪黑素处理果实，也能达到促进果实生长和提高果实品质的作用，说明褪黑素信号能在植物中长时间存在，且能够在整个植物中进行传递，协同调控植株各个发育时期。

用 100 mg · L⁻¹ 褪黑素处理葡萄幼果，能够促进果实膨大，使果实质量增加 6.6%；同时，减少了果实的欠熟和过熟，提高了果实的同步性（Meng et al., 2015）。Liu 等（2019d）发现，在‘早酥’梨果发育后期，施加 100 μmol · L⁻¹ 褪黑素可以提高果实光合速率和光系统 II 最大光化学效率（maximum photochemical efficiency of PS II, F_v/F_m ），使果实质量增加 47.85%；而在果实成熟期，褪黑素处理降低了蔗糖转化酶基因 *Pbinvertase1/2* 的表达水平和酶活性，提高了蔗糖磷酸合成酶基因 *PbSPS1/2/3* 表达水平及其酶活性，使果实中淀粉和可溶性糖含量显著增加。由子房发育而来的果实，在授粉受精后，子房需要接受花粉分泌的生长素（indole-3-acetic acid, IAA）刺激后才开始膨大。褪黑素和 IAA 由相同的前体物质——色氨酸合成，具有相似的化学结构；而结构的相似可能是褪黑素具有与 IAA 作用效果相似的生理功能的主要原因。目前有研究表明，低浓度的褪黑素处理可以诱导 IAA 的合成，与 IAA 协同调节植物生长（Chen et al., 2009）。IAA 含量坐果时较高，在果实成熟的过程中持续降低，到果实全熟前降至最低（Given et al., 1988; Davies et al., 1997）。这一变化规律似乎与褪黑素在果实发育期过程中的变化保持一致。但也有研究发现，樱桃在开花后 35 d，

IAA 大量积累 (王霞 等, 2008); 而在同一时期, 褪黑素水平降低 (Zhao et al., 2013)。因此, 褪黑素调控果实膨大的机制以及其与 IAA 在果实发育中的关系值得深入探究。

Lei 等 (2013) 报道, 在‘红富士’苹果的发育阶段, 褪黑素合成基因的表达与褪黑素的产生高度一致, 其合成的褪黑素被用来中和过量的活性氧 (reactive oxygen species, ROS), 保护果实免受氧化应激损伤。草莓在轻、中、重度盐胁迫下, 叶面喷施褪黑素提高了其耐盐性, 增加了果实中可溶性固形物、AsA、多酚和糖含量, 提高了果实品质和产量 (Zahedia et al., 2020)。在酸雨胁迫下, 用 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理番茄果实后, 提高了果实中 SOD、POD 和 APX 酶活, 降低 ROS 和 MDA 含量, 并促进果实中可溶性固形物、胡萝卜素、可溶性糖和可溶性蛋白的积累, 增加果实的质量和产量 (Debnath et al., 2018)。Wei 等 (2017) 的研究表明, 在香蕉中, 褪黑素通过促进热休克蛋白基因 *MaHSP90s* 的表达, 诱导内源褪黑素、IAA、水杨酸 (salicylic acid, SA)、茉莉酸 (jasmonate, JA) 和乙烯 (ethylene, ETH) 的积累, 提高对枯萎病菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*) 引起的香蕉枯萎病的抗性。

Liu 等 (2018b) 发现用 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源褪黑素处理梨 (*Pyrus communis*) 花序能够调控果实中赤霉素合成基因 *GA20ox* 和 *GA2ox* 的表达, 促进 GA_3 和 GA_4 积累, 诱导果皮细胞的增殖和分裂, 从而促进无籽果实的产生。这是褪黑素诱导无籽果实的首例报道, 表明褪黑素处理花序是一种潜在的获得无籽果实的方法。但目前尚未有更多的结论支持其作用机制, 这一领域的研究亟待进一步加强和重视。

3 褪黑素促进果实成熟, 提高果实品质

成熟的果实在运输途中容易腐烂, 为了适应长途运输的需要, 部分果实在未完全成熟时就要被采摘, 如香蕉、芒果、猕猴桃等。而在销售时为使果实达到优良的食用品质往往需要喷施催熟剂, 促进果实成熟。目前常用的催熟剂是乙烯。研究发现, 外源褪黑素也能促进果实成熟, 提高果实品质。褪黑素处理葡萄的转录组分析发现, 葡萄成熟的过程中多酚代谢、碳代谢、乙烯合成及其信号转导途径变化最为显著 (Xu et al., 2017)。无标记差异蛋白质组学分析结果表明, 番茄施加 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理后, 显著影响了其采摘后 241 种蛋白的水平, 这些蛋白参与多种成熟相关的途径, 包括细胞壁代谢、氧化磷酸化、碳水化合物和脂肪酸代谢 (Sun et al., 2016)。

果实的颜色、香味、营养价值和保质期直接影响消费者的满意度。 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素浸泡绿熟期番茄 2 h, 其番茄红素合成酶 (phytoene synthase) 基因 *PSY1* 和类胡萝卜素异构酶 (carotenoid isomerase) 基因 *CRTISO* 的表达水平上调 2 倍, 番茄红素含量增加 5.8 倍 (Sun et al., 2015)。外源褪黑素可提高番茄果实成熟期苯丙氨酸裂解酶 (phenylalanine lyase, PAL)、肉桂酸 4-羟化酶 (cinnamate 4-hydroxylase, C4H)、4-香豆酸 CoA 连接酶 (coumarate CoA Ligase, 4CL)、查尔酮合成酶 (chalcone synthase, CHS)、花青素合成酶 (anthocyanidin synthase, ANS)、类黄酮-3-葡萄糖基转移酶 (flavonoid-3-O-glucosyltransferase, 3GT)、黄烷酮-3-羟化酶 (flavanone 3-hydroxylase, F3H) 等的水平, 花青素含量在褪黑素处理 13 d 后增加 50% (Sun et al., 2016)。未成熟的果实硬度较大, 是由于细胞被果胶紧密固定; 而在果实成熟过程中果胶在果胶酶的作用下分解, 细胞彼此分散, 果实硬度降低, 果肉由硬变软。外源褪黑素促进番茄果实细胞壁修饰蛋白聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase, PG) 基因 *PG*、果胶酯酶 (pectin esterase 1) 基因 *PE1*、 β -半乳糖苷酶 (β -galactosidas) 基因 *TBG4* 和扩张蛋白 (expansin 1) 基因 *Exp1* 的表达, 使水溶性果胶增加 22.5%,

原果胶减少 19.5%, 果实软化 (Sun et al., 2015)。

果实的香味主要来源于其芳香挥发物。脂氧合酶 (lipoxygenase, LOX) 在果实形成挥发性风味化合物中起重要作用。经褪黑素处理的番茄果实中, 脂肪酸代谢相关基因 *ACOX4*、*accD*、*LOX5* 和 *LOXB* 的表达水平明显升高 (Sun et al., 2015), 说明褪黑素可能通过影响果实脂质代谢来提高其挥发性风味化合物的合成和营养物质含量。Liu 等 (2019b) 发现在 ‘Korla’ 梨果实中, 褪黑素通过下调脂氢过氧化物裂解酶 (hydroperoxide lyase, HPL) 基因 *PbHPL* 表达和抑制 HPL 酶活, 降低乙醛 (acetaldehyde) 和 2 - 乙烯醛 (*E*-hex-2-enal) 的含量; 而在 ‘Abbé Fetel’ 梨果实中, 褪黑素下调 *PbLOX1* 和 *PbLOX2* 的表达, 抑制 LOX 活性, 促进乙醇脱氢酶 (alcohol dehydrogenase, ADH) 和醇酰基转移酶 (alcohol acyltransferase, AAT) 活性, 从而降低乙醛和 2 - 乙烯醛的含量, 促进乙酸丙酯 (propyl acetate) 和乙酸乙酯 (hexyl acetate) 合成。这些结果说明, 褪黑素调控果实芳香挥发物合成的机制是存在差异的, 这主要与品种特性有关。

呼吸跃变型果实中, 在跃变期间果实体内的生理代谢发生了根本性的转变, 是果实向成熟发育的转折点, 其中乙烯起关键作用。褪黑素上调番茄乙烯合成基因 *ACS* 和乙烯信号转导相关基因 *NR*、*ETR4*、*EIL1*、*EIL3*、*ERF2* 的表达, 使乙烯含量增加了 27.1%, 从而促进番茄果实成熟和品质提高 (Sun et al., 2015)。在褪黑素处理后的成熟葡萄中, 脱落酸 (abscisic acid, ABA)、 H_2O_2 和 ETH 含量显著增加。氟啶草酮 (fluridone, Flu)、二苯基碘 (diphenylene iodonium, DPI) 和 1 - 甲基环丙烯 (1-methylcyclopropene, 1-MCP) 分别是 ABA 合成、 H_2O_2 合成和乙烯受体的抑制剂。在 Flu 或 DPI 或 1-MCP 存在下, 褪黑素促进葡萄成熟的作用被减弱, 且与 ABA、 H_2O_2 相比, 抑制乙烯生物合成对褪黑素诱导的果实成熟的抑制作用最大; 当 3 种抑制剂同时使用时, 褪黑素不能促进葡萄成熟, 说明 ABA、 H_2O_2 和乙烯参与了褪黑素诱导果实成熟的调控 (Xu et al., 2018)。研究发现, 外源褪黑素通过增加葡萄果实中乙烯含量, 促进果实的成熟, 并诱导果实中多酚的积累; 但当使用 $NiCl_2$ 和 1-MCP 抑制乙烯信号转导时, 多酚积累量减少 (Xu et al., 2017), 说明乙烯可能参与了褪黑素调控多酚代谢。在成熟过程中, 果实软化不仅与细胞壁解体有关, 还与水通道蛋白介导的细胞膨压降低有关。有研究发现, 乙烯在果实成熟过程中可能参与调控了水通道蛋白 (Chervin et al., 2008)。褪黑素处理上调了番茄果实水通道蛋白基因 *SIPIP12Q*、*SIPIPQ*、*SIPIP21Q* 和 *SIPIP22* 的表达, 使果实在成熟过程中失水率增加, 而这一现象可能与番茄乙烯含量的增加有关 (Sun et al., 2015)。

4 褪黑素延缓果实衰老

近年来, 大量文献报道了褪黑素具有延缓果实衰老的作用, 其有望成为一种新型的保鲜剂。褪黑素的应用能够延缓果实硬度、可滴定酸度和可溶性固形物含量的下降, 降低呼吸速率和果实腐烂率, 使果实保持较好的品质 (Gao et al., 2016; Liu et al., 2018a; Wang et al., 2019a)。根据现有文献报道, 褪黑素延缓果实衰老的机制主要体现在清除活性氧自由基、诱导蛋白氧化损伤修复酶、调控能量代谢和抑制乙烯合成等 4 个方面。

4.1 清除活性氧自由基

自由基学说认为衰老的过程是 ROS 代谢失调与积累的过程。褪黑素是高效的抗氧化剂, 能够直接清除 ROS。褪黑素及其代谢产物环状 3 - 羟基褪黑激素 (cyclic 3-hydroxymelatonin, C-3HOM)、N1 - 乙酰基 - N2 - 甲酰基 - 5 - 甲氧基尿嘧啶 (N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine, AFMK) 和 N1 - 乙酰基 - 5 - 甲氧基尿嘧啶 (N1-acetyl-5-methoxykynuramine, AMK) 形成一个抗氧化级联

反应, 基于这个级联反应, 一分子褪黑素至少可以清除 10 个自由基分子 (López-Burillo et al., 2003; Ressmeyer et al., 2003)。由于褪黑素分子量小, 又兼具亲脂性和亲水性, 它能够作为桥梁将水溶性抗氧化剂和脂溶性抗氧化剂联系起来, 形成细胞内抗氧化网络, 最大程度地清除胞内 ROS (Barsacchi et al., 1998; Mahal et al., 1999; Tan et al., 2005)。外源褪黑素的应用可诱导果实内源褪黑素含量增加, 从而进一步增强果实的抗氧化能力。0.1 mmol · L⁻¹ 褪黑素可诱导草莓果实中褪黑素合成基因 *FaTDC*、*FaT5H*、*FaSNAT* 和 *FaASMT* 的表达, 促进内源褪黑素含量增加 (Liu et al., 2018a)。^{‘Kyoho’} 葡萄采后用 200 μmol · L⁻¹ 褪黑素浸 25 min, 贮藏时浆果脱落率和腐烂率分别降低了 37.5% 和 58.37%; 同时 *TDC*、*SNAT* 和 *ASMT* 表达水平上调, 从而激活果实内源褪黑素的合成 (Wang et al., 2020a)。

果实在贮藏过程中 ROS 的大量积累和自身保护防御系统清除能力的降低, 是果实衰老的主要机理。果实细胞具有自身 ROS 清除系统, 包括酶促抗氧化系统和非酶促抗氧化系统。褪黑素作为一种信号分子, 能够调控果实细胞酶促和非酶促抗氧化系统。褪黑素通过增强 SOD、CAT、APX、GR 和 LOX 活性, 抑制超氧阴离子、H₂O₂、MDA 的积累和相对膜透性的增加, 从而维持果实细胞膜的稳定性 (Gao et al., 2016; Zhang et al., 2018c, 2019a)。值得注意的是, 经 100 μmol · L⁻¹ 褪黑素处理的草莓果实, 其 SOD 活性升高, CAT、APX 活性降低, 导致果实中 H₂O₂ 积累; 而较高的 H₂O₂ 水平诱导果实总多酚的合成, 最终使 H₂O₂ 水平降低 (Aghdam & Fard, 2017)。褪黑素处理引起果实 H₂O₂ 水平的升高是处理的早期反应, 这种短暂升高可能是诱导果实抗氧化系统的重要因素。

果实的非酶促抗氧化物质包括 GSH、AsA、多酚、黄酮、黄烷醇、胡萝卜素等。经褪黑素处理的樱桃果实 AsA 水平升高, AsA/DHA 和 GSH/GSSG 的比值增加 (Wang et al., 2019a)。0.1 mmol · L⁻¹ 褪黑素提高猕猴桃果实中总多酚、总黄酮、黄烷醇等抗氧化物质的含量, 从而增强 ABTS 清除活性和总抗氧化能力 (Wang et al., 2019b)。外源褪黑素通过上调梨果实苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonialyase) 基因 *PAL*、*CHS* 的表达和增强 *PAL* 和 *CHS* 酶活性, 促进多酚的合成, 从而提高果实的抗氧化能力 (Zheng et al., 2019)。研究发现, 褪黑素促进草莓果实中多酚和黄酮的积累, 使果实具有较高 DPPH 和 ATBS 清除活性; 但其 AsA 含量降低, 这是因为 AsA 在草莓中能够通过 D - 半乳糖醛酸合成, D - 半乳糖醛酸是细胞壁果胶的主要成分, 果胶水解时, 释放出 D - 半乳糖醛酸。褪黑素能够保持果实的硬度和细胞的完整性, 导致较少的 D - 半乳糖醛酸从细胞壁中释放, 最终影响草莓中 AsA 的合成 (Liu et al., 2018a)。以上结果表明, 褪黑素调控果实非酶促抗氧化系统所表现出的差异, 可能与品种特性、果实发育时期、处理条件等不同有关。

褪黑素处理使荔枝果实中 ROS 水平降低, 减弱了 ROS 对细胞膜不饱和脂肪酸的攻击, 使不饱和脂肪酸 (unsaturated fatty acid, USFA) 含量增加, 饱和脂肪酸 (saturated fatty acids, SFA) 含量降低, 从而使果实中 USFA/SFA 比值增加 (Wang et al., 2020b)。此外, 褪黑素能够抑制磷脂酶 D (phospholipase D, PLD)、脂肪酶 (lipase) 和 LOX 活性的增加, 阻止磷脂酰胆碱 (phosphatidylcholine, PC) 水解为磷脂酸 (phosphatidic acid, PA), 从而维持膜的完整性 (Mirshekaria et al., 2020; Wang et al., 2020b)。

4.2 诱导蛋白氧化损伤修复酶

生物为适应环境胁迫和衰老过程中 ROS 导致的氧化损伤, 除了自身活性氧清除系统外, 还进化出蛋白氧化损伤修复系统对 ROS 损伤的蛋白质进行修复 (Li et al., 2012)。Jiang 等 (2017) 在采收后的荔枝中检测到蛋氨酸亚砷还原酶 (methionine sulfoxide reductases, Msr) 基因 *LcMsrA1*、*LcMsrA2*、*LcMsrB1* 的表达, 推测这些基因可能参与调控衰老过程中蛋白质的氧化损伤; 在荔枝果实生长发育的过程中, *LcMsrA1*、*LcMsrA2*、*LcMsrB1* 和 *LcMsrB2* 基因表现为稳定的低水平表达, 而在采摘后

贮藏的早期和中期随着 ROS 含量的升高、MDA 的积累和氧化损伤蛋白质增多, 这 4 个基因的表达水平显著增加, 在贮藏后期由于氧化损伤蛋白大量积累与蛋白修复潜力的失衡, 会导致其基因表达水平降低, 最终导致细胞死亡, 果实腐烂。Zhang 等 (2018c) 的研究表明, $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理荔枝果实, 促进了 *LcMsra1*、*LcMsra2*、*LcMsrb1* 和 *LcMsrb2* 氧化损伤修复酶基因的表达, 说明褪黑素参与了 ROS 造成的损伤蛋白的修复。但是目前对于蛋白氧化损伤修复系统在果实保鲜中的研究较少。考虑到近几年各种组学研究的迅猛发展, 未来可以利用转录组学和蛋白组学等手段, 探究蛋白氧化损伤修复系统在果实保鲜中的作用以及褪黑素在调控蛋白氧化损伤修复系统的具体作用机理。

4.3 调控能量代谢

较低的细胞能量水平和较弱的 ATP 酶活性会加速果实细胞的衰老, 缩短其保质期 (Zhang et al., 2018b)。Lin 等 (2020) 研究发现 H_2O_2 能够降低龙眼果实贮藏过程中 ATP 酶活性、ATP、ADP 和能量电荷水平, 最终使果实由于能量缺失而腐坏。因此, ROS 能够调控果实能量代谢水平, 最终影响果实衰老和保质期。生物膜的完整性也与细胞的能量状态紧密相关, ATP 的缺乏会减少脂肪酰链的去饱和作用, 从而严重限制脂质的合成。外源褪黑素可增强荔枝果实贮藏期间 H^+ -ATPase、 Ca^{2+} -ATPase、琥珀酸脱氢酶 (succinate dehydrogenase, SDH) 和细胞色素 C 氧化酶 (cytochrome C oxidase, CCO) 活性, 使 ATP 含量和能量电荷增加, 维持果实较高的能量状态 (Wang et al., 2020b)。此外, Liu 等 (2020) 发现在低温贮藏条件下, 经褪黑素处理的荔枝果实, H^+ -ATPase、 Ca^{2+} -ATPase、SDH、CCO 酶活增强, ATP 水平升高, 从而缓解细胞能量水平的降低, 提高果实对冷胁迫的耐受性。

4.4 抑制乙烯合成

乙烯不仅能促进果实的成熟, 还可以加速果实的衰老, 使果实品质下降。Zhai 等 (2018) 比较了褪黑素对 3 种西洋梨乙烯合成的影响, 结果表明: 褪黑素处理延缓早熟品种 ‘Starkrimson’ 乙烯的爆发, 抑制两个晚熟品种 ‘Abbé Fetel’ 和 ‘Red Anjou’ 整个衰老过程中乙烯的产生。由此可见, 褪黑素调控乙烯的合成机制与品种本身特性有关。研究表明, 褪黑素处理使梨果实乙烯合成基因 *ACS* 和 *ACO* 的表达被抑制, 乙烯产生速率降低, 从而使果实的衰老延缓 (Zhai et al., 2018; Liu et al., 2019c)。进一步研究发现, 外源褪黑素通过上调 *NOS* 的表达和增加 NO 合酶 (nitric oxide synthase, NOS) 的活性, 诱导一氧化氮 (nitric oxide, NO) 积累; 但当抑制 NO 合成或清除 NO 时, MT 对果实衰老的延缓作用几乎消失 (Liu et al., 2019c), 说明褪黑素作用于果实 NO 合成的上游, 调控果实的衰老。高浓度的 NO 能够抑制 *ACS* 和 *ACO* 的表达, 从而降低乙烯的合成 (Zhang et al., 2020)。由于褪黑素不能直接拮抗乙烯的产生, 因此推测 NO 可能参与了褪黑素调控乙烯的合成, 但具体的调控机理还需进一步探究。

果实的成熟和衰老并没有明确的分界点, 但这两个过程所发生的生理变化是不同的。褪黑素对果实成熟和衰老的调控是一个平衡机制, 褪黑素能够诱导果实成熟, 同时还能延缓果实衰老。但目前其具体的调控机制尚不明确, 如褪黑素如何平衡乙烯水平从而同时调控果实的成熟和衰老尚不清楚。

5 褪黑素提高冷藏果实的抗寒性

低温贮藏 ($0 \sim 4 \text{ }^{\circ}\text{C}$) 是果实采摘后最常用的一种保鲜和运输手段, 但长期处于低温环境会影

响其细胞壁的稳定性和细胞膜的流动性及酶活性, 导致其生理代谢发生改变, 降低品质 (Liu et al., 2011)。因此, 如何提高耐低温能力是果实保鲜和运输中亟待解决的问题。

Cao 等 (2018a) 发现, 桃果实贮藏过程中用 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理可通过维持细胞壁修饰酶相关基因 *PpPME* 和 *PpPG* 的转录平衡, 缓解果实硬度下降, 降低果实的绵软程度。在褪黑素处理的石榴 (*Punica granatum*) 中, CAT、SOD、APX、GR 和 PAL 活性显著增加, AsA、GSH 和酚类物质大量积累, 从而降低果实细胞中 MDA 含量和相对电导率, 维持寒冷胁迫下细胞膜的完整性 (Jannatizadeh, 2019)。Aghdam 等 (2020) 的研究表明, $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理的石榴果实细胞内 NADPH 供应充足, 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶 (glucose-6-phosphate dehydrogenase, G6PDH) 和 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶 (6-phosphogluconate dehydrogenase, 6PGDH) 活性较高, 从而维持了果实冷藏期间的营养特性。 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理桃果实有助于保持其 USFA/SFA 的较高比例; 并通过增强 G6PDH、PAL 和莽草酸脱氢酶 (shikimate dehydrogenase, SKDH) 活性, 抑制多酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性, 促进多酚和内源水杨酸的积累 (Gao et al., 2018a)。

在桃果实冷藏初期, 褪黑素诱导 H_2O_2 的积累, 此时 H_2O_2 作为信号分子, 上调 AsA 生物合成基因 *GGT*、*MPH*、*GPP* 和 *LDH* 的转录丰度, 从而增加 AsA 含量, 增强抗氧化能力, 使得后期果实中 H_2O_2 和 MDA 含量降低 (Cao et al., 2018b)。Sharafi 等 (2019) 也在番茄中观察到相似的现象, $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理番茄会导致 H_2O_2 的积累, H_2O_2 作为信号分子诱导褪黑素合成基因 *TDC*、*T5H*、*SNAT* 和 *ASMT* 表达, 使内源褪黑素大量合成, 清除积累的 H_2O_2 。

脯氨酸是植物体重要的渗透调节物质, 在调节细胞渗透压、稳定蛋白结构和清除羟自由基上具有重要作用。褪黑素通过增强鸟氨酸氨基转移酶 (ornithine- δ -aminotransferase) 基因 *OAT* 和 Δ^1 -吡咯-5-羧酸合酶 (Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthase) 基因 *P5CS* 表达及其酶活性, 抑制脯氨酸脱氢酶 (proline dehydrogenase) 基因 *PDH* 表达和酶活性, 诱导低温下果实脯氨酸含量的增加 (Cao et al., 2016; Aghdam et al., 2019; Liu et al., 2020)。此外, 多胺是一类低分子量的脂肪族含氮碱, 能够抑制果实软化, 其原理可能是多胺及其催化酶均结合在细胞壁上, 一方面其可与果胶酸和其他多糖形成阳离子桥对细胞壁起保护作用, 另一方面多胺能够抑制多聚半乳糖醛酸酶活性, 防止果胶分解 (潘永贵, 1999)。Cao 等 (2016) 研究发现 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理诱导桃果实中 *PpADC* 和 *PpODC* 表达水平增加, 促进多胺的积累。进一步研究发现, 褪黑素通过上调番茄 *ZAT2/6/12* 基因的表达, 从而激活 *CBF1* 信号通路, 提高鸟氨酸脱羧酶 (ornithine decarboxylase) 基因 *ODC* 和精氨酸脱羧酶 (arginine decarboxylase) 基因 *ADC* 表达水平和相应的酶活性, 促进番茄积累大量的多胺 (Aghdam et al., 2019)。

γ -氨基丁酸 (γ -aminobutyric acid, GABA) 是天然存在的非蛋白质氨基酸, 广泛存在于动植物和微生物中。GABA 分布于植物的胚、种子、根、茎、叶、花和果实中。GABA 支路 (GABA shunt pathway) 是植物 GABA 合成和代谢的主要途径。在植物中, 谷氨酸脱羧酶 (glutamic acid decarboxylase, GAD) 是 GABA 合成的关键; 而 GABA 在 γ -氨基丁酸转氨酶 (γ -aminobutyrate transaminase, GABA-T) 和琥珀酸半醛脱氢酶 (succinic semialdehyde dehydrogenase, SSADH) 的作用下分解为琥珀酸盐进入三羧酸循环加快循环进程, 可为细胞提供足够的 ATP, 并抑制 ROS 的积累 (张海龙 等, 2020)。Mirshekaria 等 (2020) 发现, 外源褪黑素通过增强 SOD、CAT 活性和促进脯氨酸、GABA 积累, 缓解低温对人心果 (*Manilkara zapota*) 果实的损伤。褪黑素处理的草莓果实具有较高的 GABA-T 活性, 确保果实充足的 ATP 供应 (Aghdam & Fard, 2017)。番茄经褪黑素处

理后, 果实中 H_2O_2 短时间内大量积累, 积累的 H_2O_2 进一步诱导内源褪黑素的大量合成, 并通过增强 GAD、GABA-T 和 SSADH 活性, 激活 GABA 支路 (Sharafif et al., 2019)。0.1 mmol · L⁻¹ 褪黑素可上调桃果实 *PpGAD* 表达水平和 GABA 的合成, 激活 GABA 支路 (Cao et al., 2016)。以上结果表明, GABA 参与褪黑素调节果实冷藏期间细胞能量水平的变化。

已有研究表明, GABA 能够诱导 ACS 的表达, 从而促进乙烯合成, 加快果实成熟 (Kathresan et al., 1997)。由此可以推测, GABA 可能参与了褪黑素促进乙烯的合成, 从而促进果实的成熟。而前面提到, NO 参与了褪黑素抑制乙烯的合成, 从而抑制延缓果实的衰老。因此, 褪黑素对不同时期水果的生理作用表现出较大差异, 可能是由于其诱导的信号转导途径或者下游信号响应物质不同, 最终表现出不同的生理状态; 但具体的机制还需进一步探究。

6 褪黑素提高果实采后的抗病性

大量文献已证实, 褪黑素能够促进 SA、JA 的积累, 诱导植物防御基因的表达, 提高植物对病原菌的抗性 (Moustafa-Farag et al., 2020)。已有研究表明, 病原菌侵染果实诱导褪黑素合成基因表达水平升高, 促进内源褪黑素的积累 (Liu et al., 2019a), 说明褪黑素可能是果实自身防御系统的重要组成部分。

体外试验表明, 褪黑素并不能直接抑制病原菌的生长, 如炭疽菌、灰霉病菌等, 而是在植物体内通过激活相关防御途径, 从而提高植物对病原菌的抗性 (Li et al., 2019a; Lin et al., 2019)。Li 等 (2019b) 对香蕉果皮转录组进行分析, 发现褪黑素处理后果皮中 339 个基因表达上调, 241 个基因表达下调, 这些上调基因主要参与信号转导、细胞壁形成、次生代谢、挥发性化合物合成和应激反应等过程, 可能与褪黑素诱导香蕉果实抗炭疽病有关; 其代谢组学分析进一步说明, 褪黑素通过增加果皮中挥发性成分、细胞壁成分、IAA 和 ETH 含量, 激活 MAPK 信号通路, 从而提高了香蕉果实采后对炭疽病的抗性。褪黑素提高番茄果实防御相关酶 CHI、GLM、PAL、PPO 的活性, 上调 *LoxD*、*AOC*、*PII* 的表达水平, 降低 *MYC2*、*JAZI* 的表达, 使果实 JA 含量增加, 激活茉莉酸信号通路, 提高番茄对灰霉病的抗性 (Liu et al., 2019a)。此外, Li 等 (2019a) 发现褪黑素诱导番茄果实 ROS 的爆发, 内源褪黑素和 SA 的积累; 同时, 通过提高 PAL、4CL 和 POD 酶活性, 诱导苯丙氨酸代谢途径, 合成木质素, 从而增强番茄对灰霉病的抗性。

ROS 和 NO 作为信号分子, 在植物抵御病原菌过程中起重要作用。ROS 和 NO 作用于褪黑素的上游, 诱导内源褪黑素积累, 褪黑素通过进一步激活 MAPK 信号途径, 促进防御基因表达, 提高植物抗病能力 (Lee & Back, 2017)。然而, 褪黑素对采后果实抗病的研究结果并非一致。Lin 等 (2019) 发现, 外源褪黑素降低柑橘果实采摘后细胞内 H_2O_2 水平, 使其对绿霉病的抗性减弱。这一结果的出现, 说明褪黑素提高采后果实抗病性可能与病原菌类型、果实的种类等有关。

7 总结与展望

近年来, 越来越多的文献从转录和代谢水平揭示了褪黑素促进果实成熟, 延缓衰老的作用机制。褪黑素可提高果实发育时期营养物质的积累和采摘时期的产量。而对于成熟前采摘的果实, 褪黑素通过加速乙烯的合成促进果实的成熟, 同时通过促进花青素的积累和芳香挥发物的合成, 使果实更加鲜亮, 果香突出, 更易吸引消费者。此外, 褪黑素通过清除 ROS、维持果实较高的能量状态、诱导蛋

白氧化损伤修复酶,抑制乙烯合成,提高低温耐受性和抗病性,延缓衰老和提高采后品质(图1)。

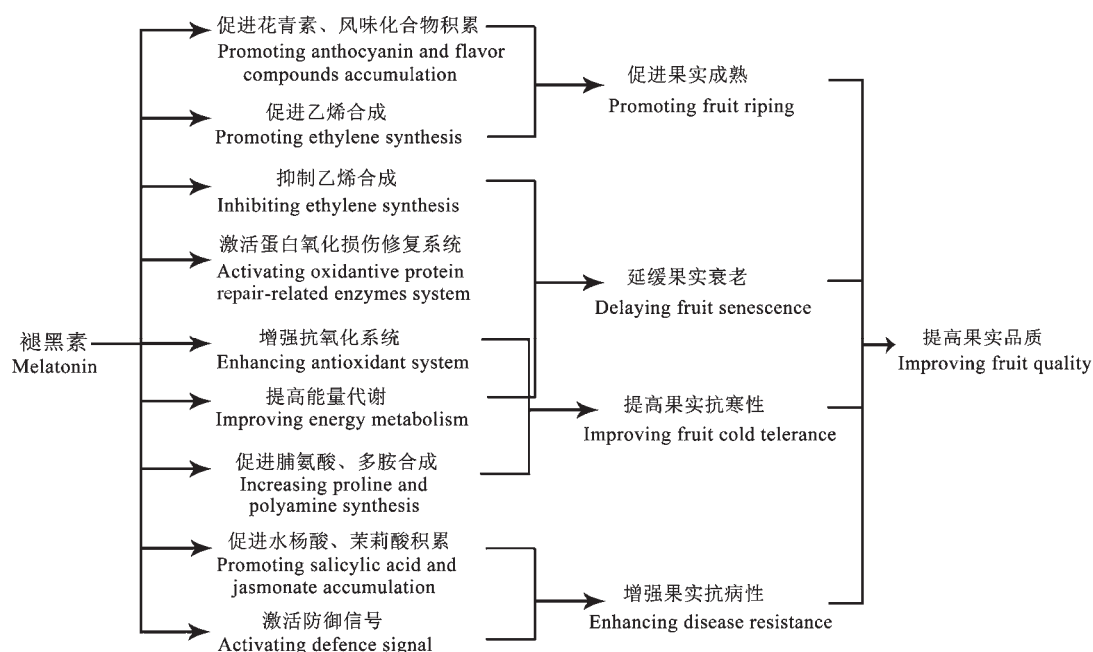


图1 褪黑素提高果实采后品质

Fig. 1 Melatonin improves post-harvest quality of fruit

目前,果实褪黑素的测定方法无法满足低成本、短时间、低设备和无需专业人员的要求,因此开发果实褪黑素快速检测方法有利于褪黑素在园艺产品中的推广应用。褪黑素作用的多样性说明了其作用机理的复杂性。尽管目前已有部分文献阐释了褪黑素在促进果实采后成熟和延缓衰老的作用机制,但这些研究还远远不够。迄今为止,果实中褪黑素的受体还未发现,因此对褪黑素在果实中依赖或者非依赖受体的信号传递机制尚缺乏深入了解。外源褪黑素在促进果实成熟和延缓衰老时对乙烯的双重调控机制尚未见系统的研究报道。此外,在实际生产应用中,还需要考虑投入和最终的经济效益,因此需筛选适宜的褪黑素处理浓度,建立不同品种果实褪黑素处理方法。褪黑素是广泛存在于动植物中的天然活性分子,这使得其应用于调控果实发育和保鲜上更加安全可靠。研究表明,食用富含褪黑素的果实后,人体血液中褪黑素含量增加,抗氧化能力增强,且血液中高水平的褪黑素能够延缓人体衰老(Tan et al., 2012)。褪黑素处理果实,果实内源褪黑素的含量先增加后降低,最终稳定在低水平。因此,食用褪黑素处理的水果,不会因高浓度的褪黑素被人体吸收后造成机体代谢紊乱;相反,适量摄入褪黑素能够起到调节人体睡眠紊乱,提高人体免疫能力等作用。

由于褪黑素在调控果实发育和采后保鲜中的卓越功效,其应用潜力将会越来越大,对褪黑素的需求也会与日俱增。因此,筛选富含褪黑素的果实品种用于生产更富营养价值、产量更高的果实,将会显著提高经济价值。同时,现已经从番茄、苹果、西瓜、樱桃等果实中克隆到褪黑素合成相关基因,可以利用转基因技术提高果实中褪黑素的含量。与传统外施褪黑素给予短期补给相比,过表达褪黑素合成相关基因,促进内源褪黑素的合成,可达到给果实持续补充褪黑素和按需补给的作用,将会更有助于促进果实发育和采后保鲜。如利用诱导型启动子与褪黑素合成相关基因结合,在果实采摘前诱导基因表达,使采后果实褪黑素含量增加。此外,褪黑素与一些传统的促生长剂、保鲜剂联合使用可能会发挥更大的生理作用,但相关研究鲜有报道,有待进一步探究。

References

- Aghdam M S, Fard J R. 2017. Melatonin treatment attenuates postharvest decay and maintains nutritional quality of strawberry fruit (*Fragaria × ananassa* cv. Selva) by enhancing GABA shunt activity. *Food Chemistry*, 221: 1650 – 1657.
- Aghdam M S, Luo Z S, Jannatizadeh A, Sheikh-assadi M, Sharafi Y, Farmani B, Fard J R, Razavi F. 2019. Employing exogenous melatonin applying confers chilling tolerance in tomato fruits by upregulating *ZAT2/6/12* giving rise to promoting endogenous polyamines, proline, and nitric oxide accumulation by triggering arginine pathway activity. *Food Chemistry*, 275: 549 – 556.
- Aghdam M S, Luo Z S, Li L, Jannatizadeh A, Fard J R, Pirzad F. 2020. Melatonin treatment maintains nutraceutical properties of pomegranate fruit during cold storage. *Food Chemistry*, 303: 125385.
- Angel C. 2007. The ability of melatonin to counteract lipid peroxidation in biological membranes. *Current Molecular Medicine*, 7 (7): 638 – 649.
- Back K, Tan D X, Reitter 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.
- Badria F A. 2002. Melatonin, serotonin, and tryptamine in some Egyptian food and medicinal plants. *Journal of Medicinal Food*, 5(3): 153 – 157.
- Barsacchi R, Kusmic C, Damini E, Carloni P, Greci L, Donato L. 1998. Vitamin E consumption induced by oxidative stress in red blood cells is enhanced by melatonin and reduced by *N*-acetylserotonin. *Free Radical Biology and Medicine*, 24 (7/8): 1187 – 1192.
- Boccalandro H E, Gonzalez C V, Wunderlin D A, Silva M F. 2011. Melatonin levels, determined by LC-ESI-MS/MS, fluctuate during the day/night cycle in *Vitis vinifera* cv Malbec: evidence of its antioxidant role in fruits. *Journal of Pineal Research*, 51 (2): 226 – 232.
- 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.
- Byeon Y, Park S, Kim Y S, Park D H, Lee S, Back K. 2012. Light-regulated melatonin biosynthesis in rice during the senescence process in detached leaves. *Journal of Pineal Research*, 53: 107 – 111.
- Cao S F, Bian K, Shi L Y, Chung H H, Chen W, Yang Z F. 2018a. The Role of melatonin in affecting cell wall disassembly and chilling tolerance in cold-stored peach fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66 (22): 5663 – 5670.
- Cao S F, Shao J R, Shi L Y, Xu L W, Shen Z M, Chen W, Yang Z F. 2018b. Melatonin increases chilling tolerance in postharvest peach fruit by alleviating oxidative damage. *Science Reports*, 8: 806.
- Cao S F, Song C B, Shao J R, Bian K, Chen W, Yang Z F. 2016. Exogenous melatonin treatment increases chilling tolerance and induces defense response in harvested peach fruit during cold storage. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64 (25): 5215 – 5222.
- Chen Q, Qi W B, Reiter R J, Wei W, Wang B M. 2009. Exogenously applied melatonin stimulates root growth and raises endogenous indoleacetic acid in roots of etiolated seedlings of *Brassica juncea*. *Journal of Plant Physiology*, 166 (3): 324 – 328.
- 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, Yuan M. 2018a. Exogenous melatonin enhances salt stress tolerance in maize seedlings by improving antioxidant and photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, 164 (3): 349 – 363.
- Chen Z P, Gu Q, Yu X L, Huang L Q, Xu S, Wang R, Shen W, Shen W B. 2018b. Hydrogen peroxide acts downstream of melatonin to induce lateral root formation. *Annals of Botany*, 121 (6): 1127 – 1136.
- Chervin C, Tira-Umphon A, Terrier N, Zouine M, Severac D, Roustan J P. 2008. Stimulation of the grape berry expansion by ethylene and effects on related gene transcripts, over the ripening phase. *Physiologia Plantarum*, 134 (3): 534 – 546.
- Çolak A M. 2018. Effect of melatonin and gibberellic acid foliar application on the yield and quality of Jumbo blackberry species. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25 (6): 1242 – 1246.
- Davies C, Boss P K, Robinson S P. 1997. Treatment of grape berries, a nonclimacteric fruit with a synthetic auxin, retards ripening and alters the expression of developmentally regulated genes. *Plant Physiology*, 115(3): 1155-1161.
- Debnath B, Hussain M, Li M, Lu X C, Sun Y T, Qiu D L. 2018. Exogenous melatonin improves fruit quality features, health promoting antioxidant compounds and yield traits in tomato fruits under acid rain stress. *Molecules*, 23 (8): 1868.
- Ding F, Liu B, Zhang S X. 2017. Exogenous melatonin ameliorates cold-induced damage in tomato plants. *Scientia Horticulturae*, 219: 264 – 271.
- Ding F, Wang G, Wang M L, Zhang S X. 2018. Exogenous melatonin improves tolerance to water deficit by promoting cuticle formation in tomato plants. *Molecules*, 23 (7): 1605.
- Dubbles R, Reiter R J, Klenke E, Goebel A, Schnakenberg E, Ehlers C, Schiwara H W, Schloot W. 1995. Melatonin in edible plants identified

- by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography – mass spectrometry. *Journal of Pineal Research*, 18 (1): 28 – 31.
- El-Naby S K M A, Mohamed A A A, El-Naggar Y I M. 2019. Effect of melatonin, GA₃ and NAA on vegetative growth, yield and quality of ‘Canino’ apricot fruit. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*, 18 (3): 167 – 174.
- Gao H, Lu Z M, Yang Y, Wang D N, Yang T, Cao M M, Cao W. 2018a. Melatonin treatment reduces chilling injury in peach fruit through its regulation of membrane fatty acid contents and phenolic metabolism. *Food Chemistry*, 245: 659 – 666.
- Gao H, Zheng Z K, Chai H K, Cheng N, Yang Y, Wang D N, Yang T, Cao W. 2016. Melatonin treatment delays postharvest senescence and regulates reactive oxygen species metabolism in peach fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 118: 103 – 110.
- Gao W Y, Zhang Y J, Feng Z, Bai Q Q, He J J, Wang Y J. 2018b. Effects of melatonin on antioxidant capacity in naked oat seedlings under drought stress. *Molecules*, 23 (7): 1580.
- Given N K, Venis M A, Gierson D. 1988. Hormonal regulation of ripening in the strawberry, a non-climacteric fruit. *Planta*, 174 (3): 402 – 406.
- González-Gómez D, Lozano M, Fernández-León M F, Ayuso M C, Bernalte M J, Rodríguez A B. 2009. Detection and quantification of melatonin and serotonin in eight sweet cherry cultivars (*Prunus avium* L.). *European Food Research and Technology*, 229 (2): 223 – 229.
- Gu Q, Chen Z P, Yu X L, Cui W T, Pan J C, Zhou G, Xu S, Wang R, Shen W B. 2017. Melatonin confers plant tolerance against cadmium stress via the decrease of cadmium accumulation and reestablishment of microRNA-mediated redox homeostasis. *Plant Science*, 261: 28 – 37.
- Guo S H, Xu T F, Shi T C, Jin X Q, Feng M X, Zhao X H, Zhang Z W, Meng J F. 2020. Cluster bagging promotes melatonin biosynthesis in the berry skins of *Vitis vinifera* cv. Cabernet Sauvignon and Carignan during development and ripening. *Food Chemistry*, 305: 125502.
- 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.
- Hardeland R. 2016. Melatonin in plants-diversity of levels and multiplicity of functions. *Frontiers in Plant Science*, 7: 198.
- Hattori A, Migita H, Iigo 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 I G, Gomez F J V, Cerutti S, Arana M V, Silva M F. 2015. Melatonin in *Arabidopsis thaliana* acts as plant growth regulator at low concentrations and preserves seed viability at high concentrations. *Plant Physiology and Biochemistry*, 94: 191 – 196.
- Huang B, Chen Y E, Zhao Y Q, Dong C B, Liao J Q, Hu C, Zhao 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: 677.
- Iriti M, Rossoni M, Faoro F. 2006. Melatonin content in grape: myth or panacea? *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86 (10): 1432 – 1438.
- Jannatizadeh A. 2019. Exogenous melatonin applying confers chilling tolerance in pomegranate fruit during cold storage. *Scientia Horticulturae*, 246: 544 – 549.
- Jiang G X, Xiao L, Yan H L, Zhang D D, Wu F W, Liu X C, Su X G, Dong X H, Wang J S, Duan X W. 2017. Redox regulation of methionine in calmodulin affects the activity levels of senescence-related transcription factors in litchi. *Biochimica Et Biophysica Acta-General Subjects*, 1861 (5): 1140 – 1151.
- Johns N P, Johns J, Porasuphatana S, Plaimée P, Sae-Teaw M. 2013. Dietary intake of melatonin from tropical fruit altered urinary excretion of 6-sulfatoxymelatonin in healthy volunteers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61 (4): 913 – 919.
- José Luis Castañares and Carlos Alberto Bouzo. 2019. Effect of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth in melon (*Cucumis melo* L.) under salt stress. *Horticultural Plant Journal*, 5 (2): 79 – 87.
- Kathresan A, Tung P, Chinnappa C C, Reid D M. 1997. γ -aminobutyric acid stimulates ethylene biosynthesis in sunflower. *Plant Physiology*, 115 (1): 129 – 135.
- Lee H Y, Back K. 2016. Mitogen-activated protein kinase pathways are required for melatonin-mediated defense responses in plants. *Journal of Pineal Research*, 60 (3): 327 – 335.
- Lee H Y, Back K. 2017. Melatonin is required for H₂O₂- and NO-mediated defense signaling through MAPKKK3 and OXI1 in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*, 62 (2): e12379.
- Lee K, Choi G H, Back K. 2017. Cadmium-induced melatonin synthesis in rice requires light, hydrogen peroxide, and nitric oxide: key regulatory roles for tryptophan decarboxylase and caffeic acid O-methyltransferase. *Journal of Pineal Research*, 63 (4): e12441.
- Lei Q, Wang L, Tan D X, Zhao Y, Zheng X D, Chen H, Li Q T, Zuo B X, Kong J. 2013. Identification of genes for melatonin synthetic enzymes

- in ‘Red Fuji’ apple (*Malus domestica* Borkh. cv. Red) and their expression and melatonin production during fruit development. *Journal of Pineal Research*, 55 (4): 443 – 451.
- Li C W, Lee S H, Chieh P S, Lin C S, Wang Y C, Chan M T. 2012. *Arabidopsis* root-abundant cytosolic methionine sulfoxide reductase *B* genes *MsrB7* and *MsrB8* are involved in tolerance to oxidative stress. *Plant Cell Physiology*, 53 (10): 1707 – 1719.
- Li S E, Xu Y H, Bi Y Zhang B, Shen S L, Jiang T J, Zheng X L. 2019a. Melatonin treatment inhibits gray mold and induces disease resistance in cherry tomato fruit during postharvest. *Postharvest Biology and Technology*, 157: 110962.
- Li T T, Wu Q X, Zhu H, Zhou Y J, Jiang Y M, Gao H J, Yun Z. 2019b. Comparative transcriptomic and metabolic analysis reveals the effect of melatonin on delaying anthracnose incidence upon postharvest banana fruit peel. *BMC Plant Biology*, 19: 289.
- Lin Y L, Fan L Q, Xia X H, Wang Z K, Yin Y P, Cheng Y L, Li Z G. 2019. Melatonin decreases resistance to postharvest green mold on citrus fruit by scavenging defense-related reactive oxygen species. *Postharvest Biology and Technology*, 153: 21 – 30.
- Lin Y X, Ling H T, Lin M S, Chen Y H, Wang H, Fan Z Q, Ritenour M A, Lin Y F. 2020. Hydrogen peroxide reduced ATPase activity and the levels of ATP, ADP, and energy charge and its association with pulp breakdown occurrence of longan fruit during storage. *Food Chemistry*, 311: 126008.
- Liu C H, Zheng H H, Sheng K L, Liu W, Zheng L. 2018a. Effects of melatonin treatment on the postharvest quality of strawberry fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 139: 47 – 55.
- Liu C X, Chen L L, Zhao R R, Li R, Zhang S J, Yu W Q, Sheng J P, Shen L. 2019a. Melatonin induces disease resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit by activating jasmonic acid signaling pathway. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67 (22): 6116 – 6124.
- Liu G S, Zhang Y X, Yun Z, Hu M J, Liu J L, Jiang Y M, Zhang Z K. 2020. Melatonin enhances cold tolerance by regulating energy and proline metabolism in litchi fruit. *Foods*, 9 (4): 454.
- Liu H, Song L L, You Y L, Li Y B, Duan X W, Jiang Y M, Joyce D C, Ashraf M, Lu W J. 2011. Cold storage duration affects litchi fruit quality, membrane permeability, enzyme activities and energy charge during shelf time at ambient temperature. *Postharvest Biology and Technology*, 60 (1): 24 – 30.
- Liu J L, Liu H T, Wu T, Zhai R, Yang C Q, Wang Z G, Ma F W, Xu L F. 2019b. Effects of melatonin treatment of postharvest pear fruit on aromatic volatile biosynthesis. *Molecules*, 24 (23): 4233.
- Liu J L, Yang J, Zhang H Q, Cong L, Zhai R, Yang C Q, Wang Z G, Ma F W, Xu L F. 2019c. Melatonin inhibits ethylene synthesis via nitric oxide regulation to delay postharvest senescence in pears. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67 (8): 2279 – 2288.
- Liu J L, Yue R R, Si M, Wu M, Cong L, Zhai R, Yang C Q, Wang Z G, Ma F W, Xu L F. 2019d. Effects of exogenous application of melatonin on quality and sugar metabolism in ‘Zaosu’ pear fruit. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38 (3): 1161 – 1169.
- Liu J L, Zhai R, Liu F X, Zhao Y X, Wang H B, Liu L L, Yang C Q, Wang Z G, Ma F W, Xu L F. 2018b. Melatonin induces parthenocarpy by regulating genes in gibberellin pathways of ‘Starkrimson’ pear (*Pyrus communis* L.). *Frontiers in Plant Science*, 9: 946.
- Liu J L, Zhang R M, Sun Y K, Liu Z Y, Jin W, Sun Y. 2016. The beneficial effects of exogenous melatonin on tomato fruit properties. *Scientia Horticulturae*, 207: 14 – 20.
- López-Burillo S, Tan D X, Rodríguez-Gallego V, Manchester L C, Mayo J C, Sainz R M, Reiter R J. 2003. Melatonin and its derivatives cyclic 3-hydroxymelatonin, N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and 6-methoxymelatonin reduce oxidative DNA damage induced by Fenton reagents. *Journal of Pineal Research*, 34 (3): 178 – 184.
- Mahal H S, Sharma H S, Mukherjee T. 1999. Antioxidant properties of melatonin: a pulse radiolysis study. *Free Radical Biology and Medicine*, 26 (5/6): 557 – 565.
- Majidinia M, Reiter R J, Shakouri S K, Yousefi B. 2018. The role of melatonin, a multitasking molecule, in retarding the processes of ageing. *Ageing Research Reviews*, 47: 198 – 213.
- Mandal M K, Suren H, Ward B, Boroujerdi A, Kousik C. 2018. Differential roles of melatonin in plant-host resistance and pathogen suppression in cucurbits. *Journal of Pineal Research*, 65 (3): e12505.
- Meng J F, Xu T F, Song C Z, Yu Y, Hu F, Zhang L, Zhang Z W, Xi Z M. 2015. Melatonin treatment of pre-veraison grape berries to increase size and synchronicity of berries and modify wine aroma components. *Food Chemistry*, 185: 127 – 134.
- Mirshekaria A, Madanib B, Yahic E M, Golding J B, Vand S H. 2020. Postharvest melatonin treatment reduces chilling injury in sapota fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 100 (5): 1897 – 1903.

- Moustafa-Farag M, Almoneafy A, Mahmoud A, Elkelsh A, Arnao M B, Li L F, Ai S Y. 2020. Melatonin and its protective role against biotic stress impacts on plants. *Biomolecules*, 10 (1): 54.
- Okazaki M, Ezura H. 2009. Profiling of melatonin in the model tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivar Micro-Tom. *Journal of Pineal Research*, 46 (3): 338 – 343.
- Pan Yong-gui. 1999. Effect of polyamines on physiology of postharvest fruits and vegetables and its application. *Tropic Agricultural Science*, (4): 68 – 74. (in Chinese)
- 潘永贵. 1999. 多胺对采后果蔬生理影响及其应用. *热带农业科学*, (4): 68 – 74.
- Reinholds I, Pugajva I, Radenkova V, Rjabova J, Bartkevics V. 2016. Development and validation of new ultra-high-performance liquid chromatography-hybrid quadrupole-orbitrap mass spectrometry method for determination of melatonin in fruits. *Journal of Chromatographic Science*, 54 (6): 977 – 984.
- Ressmeyer A R, Myao, J C, Zelosko V, Sainz R M, Tan D X, Poeggeler B, Antolin I, Zsizsik B K, Reiter R J, Hardeland R. 2003. Antioxidant properties of the melatonin metabolite N1-acetyl-5-methoxykynuramine (AMK): scavenging of free radicals and prevention of protein destruction. *Redox Report: Communications in Free Radical Research*, 8 (4): 205 – 213.
- Riga P, Medina S, Garcia-Flores L A, Gil-Lzquierdo A. 2014. Melatonin content of pepper and tomato fruits: effects of cultivar and solar radiation. *Food Chemistry*, 156 (4): 347 – 352.
- Rosado T, Henriques I, Gallardo E, Duarte A P. 2017. Determination of melatonin levels in different cherry cultivars by high-performance liquid chromatography coupled to electrochemical detection. *European Food Research and Technology*, 243 (10): 1749 – 1757.
- Sharafi F Y, Aghdama M S, Luo Z S, Jannatizadeh A, Razavi F, Fard J R, Farmani B. 2019. Melatonin treatment promotes endogenous melatonin accumulation and triggers GABA shunt pathway activity in tomato fruits during cold storage. *Scientia Horticulturae*, 254: 222 – 227.
- Sun Q Q, Zhang N, Wang J F, Zhang H J, Li D B, Shi J, Li R, Weeda S, Zhao B, Ren S X, Guo Y D. 2015. Melatonin promotes ripening and improves quality of tomato fruit during postharvest life. *Journal of Experimental Botany*, 66 (3): 657 – 668.
- Sun Q S, Zhang N, Wang J F, Cao Y Y, Li X S, Zhang H J, Zheng L, Tan D X, Guo Y D. 2016. A label-free differential proteomics analysis reveals the effect of melatonin in promoting fruit ripening and anthocyanin accumulation upon post-harvest in tomatoes. *Journal of Pineal Research*, 61 (2): 138 – 153.
- Tan D X, Hardeland R, Manchester L C, Korkmaz A, Ma S R, 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.
- Tan D X, Manchester L C, Sainz R M, Mayo J C, Leon J, Hardeland R, Poeggeler B, Reiter R J. 2005. Interactions between melatonin and nicotinamide nucleotide: NADH preservation in cells and in cell-free systems by melatonin. *Journal of Pineal Research*, 39 (2): 185 – 194.
- 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.
- Wang C, Yin L Y, Shi X Y, Xiao H, Kang K, Liu X Y, Zhan J C, Huang W D. 2016. Effect of cultivar, temperature, and environmental conditions on the dynamic change of melatonin in mulberry fruit development and wine fermentation. *Journal of Food Science*, 81 (4): 958 – 967.
- Wang F, Zhang X P, Yang Q Z, Zhao Q F. 2019a. Exogenous melatonin delays postharvest fruit senescence and maintains the quality of sweet cherries. *Food Chemistry*, 301: 125311.
- Wang L, Luo Z S, Yang M Y, Li D, Qi M, Xu Y Q, Abdelshafy A M, Ban Z J, Wang F Z, Li L. 2020a. Role of exogenous melatonin in table grapes: first evidence on contribution to the phenolics-oriented response. *Food Chemistry*, 329: 127155.
- Wang P, Sun X, Xie Y P, Li M J, Chen W, Zhang S, Liang D, Ma F W. 2014. Melatonin regulates proteomic changes during leaf senescence in *Malus hupehensis*. *Journal of Pineal Research*, 57 (3): 291 – 307.
- Wang T, Hu M J, Yuan D B, Yun Z, Gao Z Y, Su Z H, Zhang Z K. 2020b. Melatonin alleviates pericarp browning in litchi fruit by regulating membrane lipid and energy metabolisms. *Postharvest Biology and Technology*, 160: 111066.
- Wang X, Liang D, Xie Y, Lv X L, Wang J, Xia H. 2019b. Melatonin application increases accumulation of phenol substances in kiwifruit during storage. *Emirates Journal of Food Agriculture*, 31 (5): 361 – 367.
- Wang Xia, Wang Yong-zhang, Liu Geng-sen, Liu Cheng-lian, Li Pei-huan. 2008. Effects of IAA, GA and ABA on the activities of Ca²⁺-ATPase in variety 'Hongdeng' sweet cherry fruit. *Journal of Qingdao Agricultural University*, 25 (2): 88 – 90. (in Chinese)

- 王 霞, 王永长, 刘更森, 刘成连, 李培环. 2008. IAA、GA 和 ABA 对 ‘红灯’ 樱桃果实 Ca^{2+} -ATPase 活性的影响. 青岛农业大学报 (自然科学版), 25 (2): 88 – 90.
- Wei Y, Hu W, Wang Q, Zheng H Q, Li X L, Yan Y, Reiter R J, He C Z. 2017. Identification, transcriptional and functional analysis of heat-shock protein 90s in banana (*Musa acuminata* L.) high light their novel role in melatonin-mediated plant response to *Fusarium* wilt. Journal of Pineal Research, 62 (1): e12367.
- Wolf K, Kolář J, Witters E, van Dongen W, van Onckelen H, Macháčeková I. 2001. Daily profile of melatonin levels in *Chenopodium rubrum* L. depends on photoperiod. Journal of Plant Physiology, 158 (11): 1491 – 1493.
- Xia H, Shen Y Q, Shen T, Wang X, Zhang X F, Hu P, Liang D, Lin L J, Deng H H, Wang J. 2020. Melatonin accumulation in sweet cherry and its influence on fruit quality and antioxidant properties. Molecules, 25 (3): 753.
- Xu L L, Yue Q Y, Bian F E, Sun H, Zhai H, Yao Y X. 2017. Melatonin enhances phenolics accumulation partially via ethylene signaling and resulted in high antioxidant capacity in grape berries. Frontiers in Plant Science, 8: 1426.
- Xu L L, Yue Q Y, Xiang G Q, Bian F E, Yao Y X. 2018. Melatonin promotes ripening of grape berry via increasing the levels of ABA, H_2O_2 , and particularly ethylene. Horticulture Research, 5: 1 – 16.
- Ya Rong, Xu Weirong, Zhang Ying, Xia Siqi, Zhang Ningbo. 2020. Investigation of melatonin on somatic embryo induction for ‘Thompson Seedless’ grapevine. Acta Horticulturae Sinica, 47 (5): 953 – 962. (in Chinese)
- 雅 蓉, 徐伟荣, 张 莹, 夏思琪, 张宁波. 2020. 褪黑素对 ‘无核白’ 葡萄体细胞胚的诱导作用. 园艺学报, 47 (5): 953 – 962.
- Zahedi S M, Hosseini M S, Abadia J, Marjani M. 2020. Melatonin foliar sprays elicit salinity stress tolerance and enhance fruit yield and quality in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.). Plant Physiology and Biochemistry, 149: 313 – 323.
- Zhai R, Liu J L, Liu F X, Zhao Y X, Liu L L, Fang C, Wang H B, Li X Y, Wang Z G, Ma F W, Xu L F. 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.
- Zhang Hai-long, Chen Ying-ying, Yang Li-xin, Shen Ying-bai. 2020. Regulation of γ -aminobutyric acid on plant growth and development and stress resistance. Plant Physiology Journal, 56 (4): 600 – 612. (in Chinese)
- 张海龙, 陈迎迎, 杨立新, 沈应柏. 2020. γ -氨基丁酸对植物生长发育和抗逆性的调节作用. 植物生理学报, 56 (4): 600 – 612.
- Zhang H X, Liu X, Chen T, Ji Y Z, Shi K, Wang L, Zheng X D, Kong J. 2018a. Melatonin in apples and juice: inhibition of browning and microorganism growth in apple juice. Molecules, 23 (3): 521.
- Zhang H X, Wang L, Shi K, Shan D Q, Zhu Y P, Wang C Y, Bai Y X, Yan T C, Zheng X D, Kong J. 2019a. Apple tree flowering is mediated by low level of melatonin under the regulation of seasonal light signal. Journal of Pineal Research, 66: e12551.
- Zhang J, Li H B, Xu B, Li J, Huang B R. 2016. Exogenous melatonin suppresses dark-induced leaf senescence by activating the superoxide dismutase-catalase antioxidant pathway and down-regulating chlorophyll degradation in excised leaves of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Frontiers in Plant Science, 7: 1500.
- Zhang L, Wang J W, Zhou X, Shi F, Fu W W, Ji S J. 2018b. Effect of ATP treatment on enzymes involved in energy and lipid metabolisms accompany peel browning of ‘Nanguo’ pears during shelf life after low temperature. Scientia Horticulturae, 240: 446 – 452.
- Zhang W L, Cao J K, Fan X G, Jiang W B. 2020. Applications of nitric oxide and melatonin in improving postharvest fruit quality and the separate and crosstalk biochemical mechanisms. Trends in Food Science Technology, 99: 531 – 541.
- Zhang Y Y, Huber D J, Hu M J, Jiang G X, Gao Z Y, Xu X B, Jiang Y M, Zhang Z K. 2018c. Melatonin delays postharvest browning in litchi fruit by enhancing anti-oxidative processes and oxidation repair. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 66 (28): 7475 – 7484.
- Zhang Z X, Hu Q, Liu Y A, Cheng P L, Cheng H, Liu W X, Xing X J, Guan Z Y, Fang W M, Chen S M. 2019b. Strigolactone represses the synthesis of melatonin, thereby inducing floral transition in *Arabidopsis thaliana* in an FLC-dependent manner. Journal of Pineal Research, 67 (2): e12582.
- Zhao D K, Yu Y, Shen Y, Liu Q, Zhao Z W, Sharma R, Reiter R J. 2019. Melatonin synthesis and function: evolutionary history in animals and plants. Frontiers in Endocrinology, 10: 249.
- Zhao Y, Tan D X, Lei Q, Chen H, Wang L, Li Q T, Gao Y A, Kong J. 2013. Melatonin and its potential biological functions in the fruits of sweet cherry. Journal of Pineal Research, 55 (1): 79 – 88.
- Zheng H H, Liu W, Liu S, Liu C H, Zheng L. 2019. Effects of melatonin treatment on the enzymatic browning and nutritional quality of fresh-cut pear fruit. Food Chemistry, 299: 125116.