

植物褪黑素功能及其作用机制的研究进展

马成, 裴子琦, 白雪, 张腾国
(西北师范大学生命科学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 褪黑素是一种重要的植物生长调节剂, 在植物中具有多种功效。鉴于褪黑素在植物中的多种功能作用, 为了给褪黑素在农业生产中的应用提供理论依据, 通过查阅并梳理相关文献, 阐述了植物中褪黑素的合成及代谢途径, 褪黑素对植物生长发育的调控及对植物响应逆境胁迫的影响和褪黑素诱导作用的机制。褪黑素不仅参与植物种子萌发、根系发育、开花结果等生长发育过程, 还能充当胁迫缓解剂, 调节植物对多种生物胁迫/非生物胁迫的响应, 且用外源褪黑素处理能够有效地缓解低温、干旱、盐碱以及病虫害等对植物的损伤程度, 今后的研究应将盆栽试验与田间试验结合起来, 以加速褪黑素在农业中的广泛应用。

关键词: 褪黑素; 植物; 生长发育; 胁迫响应; 抗逆; 信号通路

中图分类号: S482.8

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)10-0883-06

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2023.10.001

Advances in Functions and Action Mechanisms of Phytomelatonin

MA Cheng, PEI Ziqi, BAI Xue, ZHANG Tengguo
(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: As a master plant growth regulator, melatonin possesses multiple functions in plants. Given the multiple functional roles of melatonin in plants, the synthesis and metabolic pathways of phytomelatonin, the regulation of plant growth and development, the effects on plant response to adversity stress by melatonin and the mechanism of melatonin-induced effects are elaborated through literature review to provide theoretical bases for melatonin's application in agricultural production. Melatonin is not only involved in the growth and development stages such as seed germination, root development, flowering, and fruiting, but also acts as stress mitigator to regulate the response of plants to a wide range of biotic/abiotic stresses, and the treatment with exogenous melatonin could effectively alleviate the damage of plants caused by low temperatures, droughts, salinity, as well as diseases and pests. Future research should link pot trials with field trials to accelerate the extensive use of melatonin in agriculture.

Key words: Melatonin; Plant; Growth and development; Stress response; Stress resistance; Signaling pathway

褪黑素(Melatonin)又名N-乙酰基-5-甲氧基色胺, 是一种吲哚胺类物质。最初发现于牛的松果体中, 因其能引起蝌蚪肤色由黑到白的变化而得名。此后的研究表明这种物质广泛分布于动植物体中^[1]。在动物中, 它具有调节昼夜节律、增强免疫力、抑制衰老等多种功效^[2]。在植物中, 褪黑素扮演着生长促进剂和抗氧化剂的角色, 参与植物各种各样的生长发育和生理生化代谢过程, 能促进种子萌发、调控根系形态建成、调节气孔的开度、调节碳同化和ATP积累等^[3-5]。基于褪

黑素具有自由基清除和抗氧化等功能, 褪黑素在植物响应生物或非生物胁迫过程中同样发挥着重要的作用, 并且外源褪黑素处理能够有效地缓解低温、干旱、盐碱以及病虫害等胁迫对植物的损伤程度^[6]。目前对于褪黑素生物学功能及其作用机制的研究较受关注, 褪黑素已逐渐成为植物生长调节剂和激素研究的新热点。随着生命科学领域研究技术的不断进步和突破, 研究人员已对植物褪黑素的合成和代谢、不同物种和组织中褪黑素的含量和分布及植物褪黑素的生物学功能进行

收稿日期: 2023-09-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060711)。

作者简介: 马成(1997—), 男, 青海西宁人, 博士在读, 主要从事褪黑素等激素及生长调节剂对植物逆境胁迫的缓解作用及分子机制研究工作。Email: 799134494@qq.com。

通信作者: 张腾国(1971—), 男, 甘肃会宁人, 教授, 博士生导师, 研究方向为植物抗逆生理与分子生物学。Email: zhangtengguo@163.com。

了全方位、深层次的阐述；鉴于褪黑素在植物响应逆境胁迫中的卓越贡献，研究人员也已分别从表型、生理和分子等不同层面揭示了褪黑素对逆境胁迫下植物的影响并对其具体作用机制进行了逐一解析。现从植物褪黑素的合成和代谢途径、褪黑素对植物生长发育的调控、褪黑素对植物响应逆境胁迫的影响以及褪黑素诱抗作用的机制四个方面进行了综述，以期为褪黑素的研究及其在农业生产中的应用提供参考。

1 褪黑素在植物体内的合成及代谢

在动物体内褪黑素的生物合成途径已被广泛研究，其以色氨酸为底物通过 4 个连续的步骤合成^[7]。然而，研究发现植物中褪黑素的合成途径与动物的明显不同。植物中褪黑素合成的主要部位在叶绿体和线粒体中，这些细胞器根据共内生假说从他们的蓝藻和 α- 变形菌祖先那里继承了褪黑素生物合成能力^[8]；在植物中，色氨酸首先在色氨酸脱羧酶(TDC)作用下脱羧生成色胺，随后色胺被色胺 5-羟化酶 (T5H)羟化生成 5-羟色胺^[9]。此后有两个独立的途径合成褪黑素(图 1)，第一个途径与动物中的后两步途径类似：5-羟色胺被 5-羟色胺-N-乙酰基转移酶(SNAT)乙酰化为 N-乙酰-5-羟色胺，最后在 5-羟色胺-N-乙酰基转移酶(ASMT)/咖啡酸-O-甲基转移酶(COMT)作用下生成褪黑素。另外一个替代途径，它的褪黑素合成顺序刚好与动物中的顺序相反：5-羟色胺首先在 ASMT/COMT 作用下生成 5-甲氧基色胺，后被 SNAT 乙酰化为褪黑素^[10]。值得注意的是在植物中，虽然这两条途径是平行存在的，但是在正常条件下前者是褪黑素合成的主要途径，而在胁迫条件下，后者是褪黑素合成的主要途径^[7]。

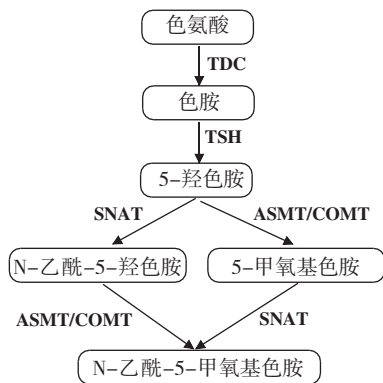


图 1 褪黑素在植物体内的合成途径

在动物中褪黑素能够通过酶促反应、假酶促反应以及非酶促反应分解产生多种代谢物，表明褪黑素在动物中的代谢是高度复杂的^[11]。在植物中对于褪黑素代谢的研究相对滞后，研究发现，植物褪黑素能够通过酶和非酶促反应降解；N1-乙酰基-N2-甲酰基-5-甲氧基犬尿酰胺(AFMK)是第一个在植物中被发现的褪黑素代谢物，它是由细胞色素 P450、吡啶胺 2, 3-双加氧酶等通过催化褪黑素产生的^[12]。此外，在植物中还发现了另一种代谢物—羟基化褪黑素，其包括 2-羟褪黑素(2-OHM)、4-羟褪黑素(4-OHM)、6-羟褪黑素(6-OHM)以及环-3-羟褪黑素(C3-OHM)，2-OHM 代谢途径被认为是植物褪黑素分解的主要途径，褪黑素 2-羟基酶 (M2H) 催化褪黑素分解形成 2-OHM^[2]。最后，研究表明褪黑素催化效率要远远高于其合成速率，褪黑素的代谢速率在植物体始终维持在较高水平，说明褪黑素的生理活性与其分解代谢物密切相关^[13]。

2 褪黑素在植物生长发育过程中的作用

自从 1995 年 Dubbels 等^[14]在几种植物中鉴定出褪黑素后，越来越多的研究开始关注褪黑素在植物中的作用。在目前看来，植物褪黑素具有多种作用，参与调控植物体内多种生理生化代谢过程^[15]。研究表明，褪黑素可以自由穿透种皮，通过改变糖异生途径为种子萌发提供能量，提高种子活力和萌发率^[16]。此外，褪黑素也能整合 ABA、赤霉素以及生长素信号调控种子的萌发^[17]，在植物根系形态建成过程中褪黑素同样发挥着重要的作用，可在侧根诱导阶段能够通过诱导 IAA 水平和上调 *MdWOX11* 促进苹果不定根的形成^[18]，并且外源褪黑素以生长素信号通路依赖的方式显著促进了水稻侧根形成和发育^[19]。10⁻⁹~ 10⁻⁶ M 的褪黑素能够如同 IAA 一样促进拟南芥野生型及 *pin-formed(pin)* 单突变体和双突变体的初生根生长，然而，在高浓度的生长素生物合成抑制剂或极性转运抑制剂存在下，褪黑素处理对初生根生长几乎没有影响^[20]。Yang 等^[21]发现，当褪黑素的浓度超过 1 000 μM 时，会抑制拟南芥初生根的生长，促进其侧根的发育。在调控植物生长发育方面，褪黑素也是植物激素中的佼佼者；Teng 等^[5]发现，外源褪黑素处理促进了油菜幼苗茎和根的

生长, 同时提高了 PSI 中的循环电子传输速率、荧光量子产率与 PSII 和 PSI 之间的电子传输效率, 并且通过引起由广泛基因表达谱的协调变化引发的代谢调整来促进油菜生长。在培养基中添加较低浓度褪黑素(20 μM)能够促进甜菊种子萌发, 提高甜叶菊植株的鲜重、茎长以及叶片的数量^[22]。在另外一项研究中, Mir 等^[23]发现 40 μM 的褪黑素能够引起大多数指标(如生长、光合作用、养分和酶活性等)以浓度依赖性的方式增加, 并且通过增强抗氧化酶活性来减少芥菜中活性氧(ROS)的积累。150 μM 褪黑素处理通过增加葡萄幼苗的生物量和促进叶片的光合性能促进了葡萄幼苗的发育和生长; 光合作用水平的提高则引起光合产物——蔗糖含量的增加。褪黑素处理同样提高了蔗糖代谢相关酶的活性, 使大量蔗糖水解为葡萄糖和果糖, 满足葡萄幼苗快速生长的需要, 导致葡萄幼苗的抵抗力和对环境变化的适应能力更强^[24]。在玉米中, 50 μM 褪黑素浸种显著增加了玉米单粒重及优质、中等和劣质种子的种子灌浆率, 且褪黑素的应用显著增加了玉米素 + 玉米素核苷(Z+ZR)、吲哚-3-乙酸(IAA)和赤霉素(GA)的含量^[25]。外源应用褪黑激素(10、100、1000 μM)显著增加了玉米幼苗根长、株高、叶表面积以及蛋白质、碳水化合物和叶绿素含量, 对参与氮同化过程的酶的活性和基因表达产生了强烈的诱导作用。此外, 也显著诱导了柠檬酸合成酶和细胞色素氧化酶的基因表达、提高了 Rubisco 活性和 Rubisco 活化酶的基因表达水平^[26]。木质素含量的变化在植物生长发育中起着重要作用。褪黑激素处理在茶叶中的第 8 天和第 16 天触发了木质化, 提高了参与木质素形成的 POD 的活性^[27]。另外, Liu 等^[28]的研究发现褪黑素通过提高梨果实发育后期的净光合速率和光系统 II 光化学的最大量子效率增加了梨果实的大小, 并且褪黑激素通过调节 *vAINV*、*NINV*、*SUSY* 和 *SPS* 的活性, 使可溶性糖和还原糖含量增加, 进而引起蔗糖和山梨糖醇含量的升高。调控花发育方面, 褪黑素通过保护花器官和参与光周期诱导的花转变, 直接或间接地调节花的节律和数量^[1]。褪黑素作为一种强大的抗氧化剂, 能有效清除冗余的 ROS, 抑制衰老相关基因的表达^[29]; 褪黑素也能够通过调控黄酮类化合物

的合成来缓解叶片的衰老^[30]。

3 褪黑素在植物响应逆境胁迫中的作用

随着对褪黑素研究的不断深入, 越来越多的研究揭示了它在植物响应逆境胁迫中的作用。研究发现褪黑素能够缓解渗透胁迫、极端温度胁迫、盐碱胁迫、营养元素匮乏胁迫以及重金属离子胁迫等非生物胁迫和病虫害等生物胁迫对植物的损伤, 增强植物自身胁迫耐受性^[31]。通过激活 ICE-CBF-COR 途径, 褪黑素能够缓解低温对植物造成的损伤, 提高植物对低温胁迫的耐受性^[32]。过表达 SNAT(5-羟色胺-N-乙酰基转移酶)的水稻同样表现出更强的耐寒性^[33]。此外, 研究发现褪黑素也能通过清除过量的 ROS 和维持氧化还原稳态来降低极端温度胁迫对植物的损伤^[34]。对于盐胁迫而言, 褪黑素可以缓解盐胁迫对植物光合机构的氧化损伤, 提高光合作用的效率^[35]; 并且外源褪黑素的应用也能够激活抗氧化酶系统、增加渗透调节物质含量以及诱导胁迫响应基因表达, 减少 ROS 的过量积累^[36]。干旱胁迫严重制约着农作物的产量, 研究发现褪黑素通过调控渗透调节物质含量、糖代谢和 ABA 稳态以及抗氧化酶系统有效缓解了干旱胁迫诱导的马铃薯氧化应激^[37]。镉、铅和锌等重金属对植物有较强的生长抑制作用, 褪黑素可以控制植物对金属离子的吸收和螯合, 进而调控植物对重金属胁迫的耐受性^[38]。此外, 褪黑素也能够通过协同信号分子或激活信号转导途径, 提高植物对众多生物胁迫的抗性。过表达 N-乙酰血清素甲基转移酶(ASMT)或血清素 N-乙酰转移酶(SNAT)的拟南芥株系表现出抗性基因 *PR1* 和 *PR5*、转录因子基因 *WRKY33* 和茉莉酸(JA)防御途径标记基因 *PDF1.2* 的表达上调, 从而减轻了植物病害症状, 减少了叶片中灰霉病的病斑大小^[39]。炭疽病是最具破坏性的辣椒病害之一, 研究表明, 褪黑素能够有效调控几丁质酶基因(*CaChiIII2*)和其他致病相关基因的表达, 维持细胞内 H_2O_2 浓度的稳定, 并增强抗氧化酶的活性, 最终提高辣椒对炭疽病的抗性^[40]。

4 褪黑素诱抗作用机制的探究

研究表明, 褪黑素主要从以下几个方面增强植物对逆境胁迫的抗性(图 2)。第一, 褪黑素本身作为一种多功能的自由基清除剂和抗氧化剂, 能

够参与清除植物体内过量积累的 ROS，维持氧化还原稳态^[41]。褪黑素能够有效降低 ROS 的积累水平，缓解低温、干旱等胁迫引起的氧化应激损伤^[36]。外源褪黑素处理后，很多抗氧化酶的活性和抗氧化剂的水平都会出现不同程度的提高，抗氧化酶编码基因的表达水平同样会被上调，由此提高植物对胁迫的耐受性^[6]。此外，研究证实褪黑素代谢物也具有抗氧化特性。相比褪黑素，3-OHM 具有更强的抗氧化性，能够有效清除·OH 和·OOH^[42]。第二，褪黑素在逆境胁迫中可以作为光合作用的增强剂或保护剂。研究发现褪黑素能够对糖代谢和糖异生途径产生影响，从而控制植物的光合碳循环；也有研究发现，褪黑素能够调控光系统基因的表达水平，调节叶绿素的合成和降解以及促进叶黄素循环，减轻外界环境胁迫引起的光合抑制^[43]。第三，褪黑素能够参与调控抗逆相关基因的表达，提高植物胁迫耐受性。响应低温胁迫的 CBF、响应盐胁迫的 SOS、响应热胁迫的 HSP、响应干旱胁迫的 NAC 等胁迫响应基因的表达都会受到褪黑素不同程度的调节^[15, 31]。此外，褪黑素也通过参与调控激素分解代谢基因和合成基因的表达来提高植物的抗逆性^[44]。第四，褪黑素可直接与其他信号分子/途径或植物激素信号相互作用，从而增强植物对逆境胁迫的抗性^[31]。已有的研究表明，褪黑素赋予植物胁迫耐受性的过程与 ROS 或活性氮(RNS)信号以及植物激素信号之间存在着密切的关系^[45]。褪黑素诱导西瓜幼苗 CBF 反应途径和耐寒性的过程依赖于 H₂O₂ 信号^[32]。NO 清除剂与褪黑素的复合处理显著抑制了外源褪黑素对盐渍胁迫下黄瓜幼苗氧化还原稳态和光合效率的调控作用^[46]。褪黑素通过调节 ABA 信号和 JA 的积累促

进了低温胁迫下黄瓜种子的萌发和嫁接西瓜幼苗的耐寒性^[47-48]。此外，钙信号在褪黑素行使其生物学功能的过程中同样发挥着重要的作用。褪黑素拮抗 ABA 信号促进甜瓜种子萌发的过程依赖于液泡 H⁺/Ca²⁺ 反转运体 3(CAX3)介导的 Ca²⁺ 外排^[49]。RNA-seq 分析同样表明褪黑素提高棉花耐盐性的过程需要钙信号的参与^[50]。由此可见，褪黑素介导植物对逆境胁迫的诱抗效应需要多种信号分子/途径或激素的参与。

5 展望

作为一种多功能的植物生长调节剂，褪黑素已成为近些年来国内外研究的热点。研究发现植物自身也能够合成这种吲哚类物质，并且在植物整个生命进程中发挥着不可替代的作用。随着对植物褪黑素研究的不断深入，研究人员已分别从表型、生理和分子等不同层面揭示了褪黑素对逆境胁迫下植物的影响。然而，目前对于褪黑素作用机制的研究仍处于起始阶段，一些参与褪黑素发挥功能的关键信号分子以及信号通路仍没有被完全解析。因此使用多组学整合分析和 CRISPR-Cas9 技术来全面揭示褪黑素具体作用分子机制具有十分重要的意义。此外，CAND2/PMTR1 是第一个被鉴定的植物褪黑素受体，是褪黑素诱导拟南芥气孔关闭所必需的^[51]；研究发现与野生型 Col-0 相比，褪黑素介导的丝裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 激活在 *cand2* 突变系中没有被消除^[52]，因此对于植物褪黑素受体的研究仍然是需要的。最后，目前关于褪黑素在植物上的应用主要集中在实验室可控环境下的盆栽试验研究，今后的研究应该更多的将盆栽试验与田间试验结合起来，推广褪黑素在农业生产上的应用。

参考文献：

[1] WANG K, XING Q, AHAMMED G J, et al. Functions and prospects of melatonin in plant growth, yield, and quality [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73 (17): 5928-5946.

[2] ZENG W, MOSTAFA S, LU Z, et al. Melatonin-mediated abiotic stress tolerance in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 847175.

[3] PAN Y, XU X, LI L, et al. Melatonin-mediated development and abiotic stress tolerance in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1100827.

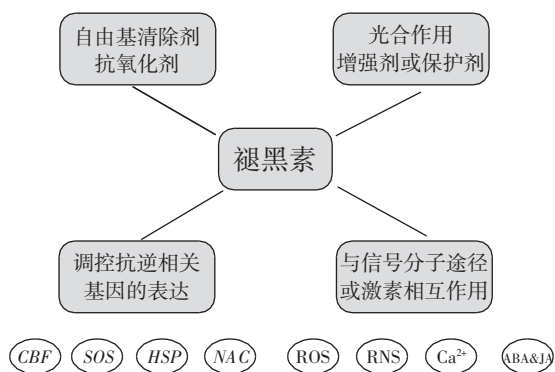


图 2 褪黑素作用机制模式

- [4] HU D, ZHANG X, XUE P, et al. Exogenous melatonin ameliorates heat damages by regulating growth, photosynthetic efficiency and leaf ultrastructure of carnation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 198: 107698.
- [5] TENG Z, ZHENG W, JIANG S, et al. Role of melatonin in promoting plant growth by regulating carbon assimilation and ATP accumulation[J]. *Plant Science*, 2022, 319: 111276.
- [6] KHANNA K, BHARDWAJ R, ALAM P, et al. Phyto-melatonin: A master regulator for plant oxidative stress management[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 196: 260–269.
- [7] TAN D X, REITER R J. An evolutionary view of melatonin synthesis and metabolism related to its biological functions in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(16): 4677–4689.
- [8] KHAN M S S, AHMED S, IKRAM A U L, et al. Phyto-melatonin: A key regulator of redox and phytohormones signaling against biotic/abiotic stresses[J]. *Redox Biology*, 2023, 64: 102805.
- [9] LIU G, HU Q, ZHANG X, et al. Melatonin biosynthesis and signal transduction in plants in response to environmental conditions[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(17): 5818–5827.
- [10] COLOMBAGE R, SINGH M B, BHALLA P L. Melatonin and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(8): 7447.
- [11] TAN D X, HARDELAND R, MANCHESTER L C, et al. The changing biological roles of melatonin during evolution: from an antioxidant to signals of darkness, sexual selection and fitness[J]. *Biological Reviews*, 2009, 85(3): 607–623.
- [12] BACK K. Melatonin metabolism, signaling and possible roles in plants[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 376–391.
- [13] BYEON Y, TAN D X, REITER R J, et al. Predominance of 2-hydroxymelatonin over melatonin in plants[J]. *Journal of Pineal Research*, 2015, 59(4): 448–454.
- [14] DUBBELS R, REITER R J, KLENKE E, et al. Melatonin in edible plants identified by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography–mass spectrometry[J]. *Journal of Pineal Research*, 1995, 18(1): 28–31.
- [15] ZHANG T, WANG J, SUN Y, et al. Versatile roles of melatonin in growth and stress tolerance in plants[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 41: 507–523.
- [16] KOBYLIŃSKA A, BOREK S, POSMYK M M. Melatonin redirects carbohydrates metabolism during sugar starvation in plant cells[J]. *Journal of Pineal Research*, 2018, 64(4): e12466.
- [17] LV Y, PAN J, WANG H, et al. Melatonin inhibits seed germination by crosstalk with abscisic acid, gibberellin, and auxin in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Pineal Research*, 2021, 70(4): e12736.
- [18] MAO J, NIU C, LI K, et al. Melatonin promotes adventitious root formation in apple by promoting the function of MdWOX11[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 536.
- [19] LIANG C, LI A, YU H, et al. Melatonin regulates root architecture by modulating auxin response in rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 134.
- [20] YANG L, YOU J, LI J, et al. Melatonin promotes *Arabidopsis* primary root growth in an IAA-dependent manner[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(15): 5599–5611.
- [21] YANG L, SUN Q, WANG Y, et al. Global transcriptomic network of melatonin regulated root growth in *Arabidopsis*[J]. *Gene*, 2021, 764: 145082.
- [22] SIMLAT M, PTAK A, SKRZYPEK E, et al. Melatonin significantly influences seed germination and seedling growth of *Stevia rebaudiana* Bertoni[J]. *PeerJ*, 2018, 6: e5009.
- [23] MIR A R, SIDDIQUI H, ALAM P, et al. Melatonin modulates photosynthesis, redox status, and elemental composition to promote growth of *Brassica juncea*—a dose-dependent effect[J]. *Protoplasma*, 2020, 257(6): 1685–1700.
- [24] ZHONG L, LIN L, YANG L, et al. Exogenous melatonin promotes growth and sucrose metabolism of grape seedlings[J]. *PLOS ONE*, 2020, 15(4): e0232033.
- [25] AHMAD S, KAMRAN M, ZHOU X, et al. Melatonin improves the seed filling rate and endogenous hormonal mechanism in grains of summer maize[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1059–1072.
- [26] ERDAL S. Melatonin promotes plant growth by maintaining integration and coordination between carbon and nitrogen metabolisms[J]. *Plant Cell Reports*, 2019, 38(8): 1001–1012.
- [27] HAN M HUA, YANG N, WAN Q WEN, et al. Exogenous melatonin positively regulates lignin biosynthesis in *Camellia sinensis*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 179: 485–499.
- [28] LIU J, YUE R, SI M, ET al. Effects of Exogenous application of melatonin on quality and sugar metabolism in ‘zaosu’ pear fruit[J]. *Journal of Plant Growth Reg-*

- ulation, 2019, 38(3): 1161–1169.
- [29] JAHAN M S, SHU S, WANG Y, et al. Melatonin pre-treatment confers heat tolerance and repression of heat-induced senescence in tomato through the modulation of ABA- and GA-mediated pathways[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:650955.
- [30] LIANG D, SHEN Y, NI Z, et al. Exogenous melatonin application delays senescence of kiwifruit leaves by regulating the antioxidant capacity and biosynthesis of flavonoids[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 426.
- [31] WANG Y, REITER R J, CHAN Z. Phytomelatonin: a universal abiotic stress regulator[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(5): 963–974.
- [32] CHANG J, GUO Y, LI J, et al. Positive interaction between H₂O₂ and Ca²⁺ mediates melatonin-induced CBF pathway and cold tolerance in watermelon (*Citrullus lanatus* L.)[J]. *Antioxidants*, 2021, 10(9): 1457.
- [33] KANG K, LEE K, PARK S, et al. Enhanced production of melatonin by ectopic overexpression of human serotonin N-acetyltransferase plays a role in cold resistance in transgenic rice seedlings[J]. *Journal of Pineal Research*, 2010, 49(2): 176–182.
- [34] QARI S H, HASSAN M U, CHATTHA M U, et al. Melatonin induced cold tolerance in plants: physiological and molecular responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 843071.
- [35] YAN F, ZHANG J, LI W, et al. Exogenous melatonin alleviates salt stress by improving leaf photosynthesis in rice seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 163: 367–375.
- [36] KHAN M, ALI S, MANGHWAR H, et al. Melatonin function and crosstalk with other phytohormones under normal and stressful conditions[J]. *Genes*, 2022, 13(10): 1699.
- [37] EL-YAZIED A A, IBRAHIM M F M, IBRAHIM M A R, et al. Melatonin mitigates drought induced oxidative stress in potato plants through modulation of osmolytes, sugar metabolism, ABA homeostasis and antioxidant enzymes[J]. *Plants*, 2022, 11(9): 1151.
- [38] ALTAF M A, SHARMA N, SRIVASTAVA D, et al. Deciphering the melatonin-mediated response and signalling in the regulation of heavy metal stress in plants [J]. *Planta*, 2023, 257(6): 115.
- [39] ZHU Y, GUO M J, SONG J B, et al. Roles of endogenous melatonin in resistance to *Botrytis cinerea* infection in an *Arabidopsis* model[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 683228.
- [40] ALI M, TUMBEH LAMIN-SAMU A, MUHAMMAD I, et al. Melatonin mitigates the infection of *Colletotrichum gloeosporioides* via modulation of the chitinase gene and antioxidant activity in *Capsicum annuum* L. [J]. *Antioxidants*, 2020, 10(1): 7.
- [41] PARDO-HERNÁNDEZ M, LÓPEZ-DELACALLE M, RIVERO R M. ROS and NO regulation by melatonin under abiotic stress in plants [J]. *Antioxidants*, 2020, 9(11): 1078.
- [42] ZHANG H M, ZHANG Y. Melatonin: a well-documented antioxidant with conditional pro-oxidant actions[J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, 57(2): 131–146.
- [43] YANG S, ZHAO Y, QIN X, et al. New insights into the role of melatonin in photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(17): 5918–5927.
- [44] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ J. Melatonin as a regulatory hub of plant hormone levels and action in stress situations[J]. *Plant Biology*, 2021, 23(S1): 7–19.
- [45] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ J. Melatonin: A new plant hormone and/or a plant master regulator?[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(1): 38–48.
- [46] SUN Y, MA C, KANG X, et al. Hydrogen sulfide and nitric oxide are involved in melatonin-induced salt tolerance in cucumber[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 167: 101–112.
- [47] ZHANG H, QIU Y, JI Y, et al. Melatonin promotes seed germination via regulation of ABA signaling under low temperature stress in cucumber[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(4): 2232–2245.
- [48] LI H, GUO Y, LAN Z, et al. Methyl jasmonate mediates melatonin-induced cold tolerance of grafted watermelon plants[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 57.
- [49] LI H, GUO Y, LAN Z, et al. Melatonin antagonizes ABA action to promote seed germination by regulating Ca²⁺ efflux and H₂O₂ accumulation[J]. *Plant Science*, 2021, 303: 110761.
- [50] ZHANG Y, FAN Y, RUI C, et al. Melatonin improves cotton salt tolerance by regulating ROS scavenging system and Ca²⁺ signal transduction [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 693690.
- [51] WEI J, LI D X, ZHANG J R, et al. Phytomelatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Pineal Research*, 2018, 65(2): e12500.
- [52] LEE H Y, BACK K. The phytomelatonin receptor(PM-RT1) *Arabidopsis* Cand2 is not a bona fide G protein-coupled melatonin receptor [J]. *Melatonin Research*, 2020, 3(2): 177–186.