

UNIVERSIDAD MIGUEL HERNÁNDEZ DE ELCHE
ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR DE ORIHUELA
GRADO EN CIENCIA Y TECNOLOGÍA DE LOS ALIMENTOS



**“LA MELATONINA COMO ELICITOR MULTIFUNCIONAL EN
PLANTAS SUPERIORES”**

TRABAJO FIN DE GRADO

Julio-2022

Autora: Carmen Elena Castro Heredia

Tutor: Antonio Fabián Guillén Arco

Co-tutora: María Celeste Ruiz Aracil

AGRADECIMIENTOS

Mi más sentido agradecimiento a toda mi familia, sobre todo a mis padres, Jorge y Carmen, que han sido y seguirán siendo mis primeros maestros de la vida por darme ánimos durante todas las fases de esta etapa académica y por no soltarme nunca de la mano y por confiar en mí más que yo misma. A mis hermanos, Juan Carlos, Mónica y Jorge que siempre me han aconsejado sabiamente y por su gran apoyo moral.

A todos los profesores, y en especial a mi tutor, Dr. Antonio Fabián Guillén Arco por aceptarme en realizar este trabajo Fin de Grado bajo su dirección. Su ayuda y su valioso tiempo y su gran capacidad para guiarme en desarrollar esta revisión bibliográfica.

Quiero extender un sincero agradecimiento hacia la subdirectora del Grado de Ciencias y Tecnología de los Alimentos, Dra. Estrella Sayas Barberá por su amabilidad y disponibilidad en todo momento porque sin su ayuda, esto no hubiera sido posible.

Muchísimas gracias a todos los que han formado parte de mi vida y a mis amistades que me acompañan desde siempre.

TITULO: LA MELATONINA COMO ELICITOR MULTIFUNCIONAL EN PLANTAS SUPERIORES

RESUMEN:

La melatonina es una sustancia natural propia de las plantas y otros organismos, capaces de inducir un cambio fisiológico en los tejidos, a partir del cual se activan una serie de mecanismos similares a las respuestas de defensa en la planta. En esta revisión bibliográfica, se han analizado las evidencias que podrían permitir en el futuro la aplicación comercial de este compuesto como herramienta post-cosecha. Para ellos se han estudiado la influencia de estos tratamientos sobre el desarrollo, calidad post-cosecha, daños por frío y otros factores ambientales. Dada la eficacia de la melatonina observada en los distintos estudios revisados este compuesto podría ser una herramienta útil a la hora tanto de proteger los tejidos vegetales frente estrés biótico y abiótico tanto en precosecha como en el almacenamiento post-cosecha.

PALABRAS CLAVES:

Melatonina, antioxidante, estrés, producción post-cosecha, daños por frío

ABSTRACT:

Melatonin is a natural substance found in plants and other organisms, capable of inducing a physiological change in tissues, from which a series of mechanisms similar to plant defense responses are activated. In this literature review, we have analyzed the evidence that could allow in the future the commercial application of this compound as a post-harvest tool. The influence of these treatments on development, post-harvest quality, chilling injury and other environmental factors has been studied. Given the efficacy of melatonin observed in the different studies reviewed, this compound could be a useful tool to protect plant tissues against biotic and abiotic stresses in both preharvest and postharvest storage.

KEYWORDS:

Melatonin, antioxidant, stress, postharvest production, chilling injury.

ÍNDICE

1. ANTECEDENTES.....	2
2. BIOSÍNTESIS DE MELATONINA EN LAS PLANTAS.....	5
3. CONTENIDO ENDÓGENO DE MELATONINA EN LAS PLANTAS	15
4. EFECTO DE LA MELATONINA EN LA REGULACIÓN DEL CRECIMIENTO Y FISIOLÓGÍA DE LA PLANTA.....	17
4.1 EFECTO SOBRE LA GERMINACIÓN Y PROPAGACIÓN DE LAS PLANTAS.....	19
4.2 EFECTO SOBRE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO	20
4.3 ACCIÓN DE LA MELATONINA SOBRE LA FOTOSÍNTESIS.....	28
4.4 PROPIEDADES ANTIOXIDANTES DE LA MELATONINA	29
4.5 LA MELATONINA COMO ELICITOR DE LOS MECANISMOS DE DEFENSA FRENTE AL ESTRÉS MEDIOAMBIENTAL	30
5. EFECTO DE LA APLICACIÓN EXÓGENA DE MELATONINA EN EL DESARROLLO DEL FRUTO Y SOBRE LAS PRODUCCIONES FRUTÍCOLAS.....	34
6. PAPEL DE LA MELATONINA SOBRE LA MADURACIÓN Y SENESCENCIA EN POST-COSECHA	38
7. PAPEL DE LA MELATONINA EXÓGENA EN LA REDUCCIÓN DEL DAÑO POR FRÍO DURANTE EL ALMACENAMIENTO DE LOS FRUTOS.....	44
8. CONCLUSIONES.....	45
9. BIBLIOGRAFÍA	46

1. ANTECEDENTES

La melatonina o N-acetil-5-metoxitriptamina es una hormona secretada por la glándula pineal y está presente en los animales y plantas (Lerner et al., 1958 ; Reiter, 1991). Se denominó molécula secretora pineal de los vertebrados ya que es responsable de la producción de melatonina que controla el comportamiento de todos los organismos vivientes (Tan et al., 2018). A pesar de ello, la existencia de melatonina en plantas se ha podido obtener en más de 20 clasificaciones de plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas (Posmyk y Janas, 2009).

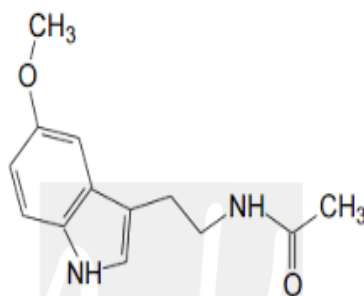


Figura 1. Estructura de la melatonina.

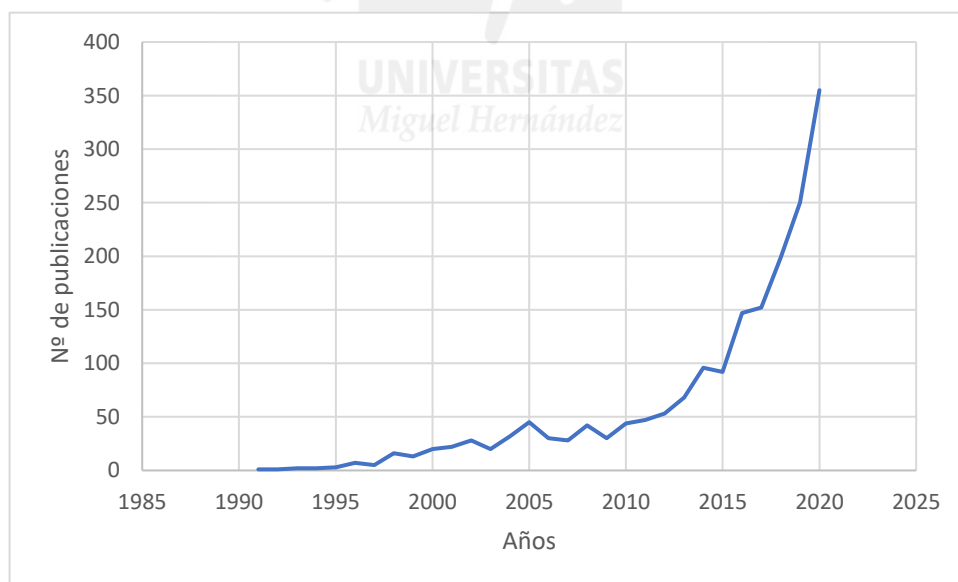
El nombre de esta molécula se le dio después de que Lerner et al. (Lerner y Case, 1959) garantizó que es la responsable de causar la iluminación de la piel en ranas. Además, una de las características importantes de la melatonina es que controla el ciclo circadiano en los vertebrados y que su secreción logra su máximo potencial durante la noche (Reiter, 1991); asimismo, es un excelente antioxidante que se puede ingerir en la dieta y que también el cuerpo lo produce de manera endógena, pese a que, su producción decrece sucesivamente con el aumento de los años. (Sack et al., 1986 ; Reiter, 1991 ; Hardeland, 2013). La presencia y el papel de la melatonina en las plantas aun han sido objeto de interés en la investigación (Tal et al., 2011 ; Arnao y Hernández-Ruiz, 2013 ; Byeon y Back, 2014).

El descubrimiento de la melatonina fue a partir del año 1965 y desde entonces, aproximadamente 34,000 artículos de investigaciones están disponibles en la base de datos Scopus; esto indica la relevancia que tiene esta molécula con respecto al campo

de las ciencias de las plantas por los científicos y jóvenes investigadores (Kolár y Machácková, 2005 ; Pape y Lüning, 2006 ; Reiter et al., 2015 ; Arnao y Hernández-Ruiz, 2015).

Esta molécula se considera un neurotransmisor que está involucrado en diversos procesos biológicos y juega un papel con diferentes funciones como: la maduración de los frutos, el desarrollo y germinación de las semillas, el desarrollo de las raíces, la fotosíntesis, la senescencia de las hojas y estrés abiótico y biótico (Kolár et al., 2003 ; Lee et al., 2014 ; Shi et al., 2014 ; Zhang et al., 2014 ; Lee et al., 2015 ; Shi et al., 2015 ; Shi et al., 2015 ; Shi et al., 2015 ; Qian et al., 2015). Adicionalmente desempeña un papel beneficioso al proteger las plantas en un medio de estrés biótico (Arnao y Hernández-Ruiz, 2015). Por lo tanto, la melatonina es de gran interés utilizarlo ya que también estimula la producción de los cultivos sostenibles sin perjudicar el medio ambiente.

En la **gráfica 1** podemos apreciar que a partir del año 1990 la melatonina ha tenido un auge de interés en la investigación y no ha mermado su progresión. Por tanto, estos estudios siguen siendo de gran interés.



Gráfica 1. Número de estudios publicados en los últimos años utilizando como palabra clave “melatonina” + “plantas”. Fuente Scopus.

Dentro de los usos más comunes de la melatonina podemos destacar:

Tratamiento en el reflujo gastroesofágico

Es un buen precursor como suplementación dietética ante los síntomas de las enfermedades digestivas como el reflujo gastro-esofágico. Se demostró que la adición de melatonina, vitaminas B6 y B12, y aminoácidos mostraba una acción que reprime los efectos de las secreciones de los ácidos gástricos; además contribuye a las cicatrizaciones ocasionadas por las úlceras dando lugar un efecto analgésico y mejora la calidad del sueño (Pereira, 2006).

Alteración en el sueño

Se ha demostrado que la adición de la melatonina es un método eficaz y duradero para conseguir una mejor calidad de sueño en los niños, adolescentes y adultos.

Está indicado en personas que sufren insomnio, ya que tienen mayor inclinación de padecer ansiedad y depresión o por el abuso de medicamentos (Xie et al., 2017).

Diabetes

La predisposición de desarrollar diabetes se ve ocasionada por factores genéticos y ambientales pero actualmente se desconoce su causa. La melatonina afecta de primera mano en la secreción de glucosa e insulina y se ve afectada en la noche cuando los niveles de insulina aumentan mientras que la melatonina desciende a lo largo de la edad.

La hiperglucemia persiste cuando la producción de radicales superóxido en la cadena mitocondrial es afectada por el aumento de los radicales ya que es culpable de los problemas de ocasionar diabetes, aterosclerosis, enfermedades de corazón y retinopatía (Zephy y Ahmad, 2015).

Obesidad

La melatonina como suplementación apropiada tiene cierto impacto sobre la pérdida de peso corporal. Por consiguiente, es una molécula mediadora ya que establece los procesos fisiológicos para un metabolismo saludable y un equilibrio energético (Cipolla-Neto et al., 2014). Además, la administración de la melatonina no solo acelera el metabolismo también ayuda a disminuir la grasa intraabdominal (Genario et al., 2021).

2. BIOSÍNTESIS DE MELATONINA EN LAS PLANTAS

Varios factores ambientales determinan la biosíntesis de melatonina en los órganos de las plantas, una de ellas, es la luz que regula la biosíntesis de melatonina en plantas (Byeon et al., 2012). Además, integra distintos procesos de desarrollo como la maduración de las frutas (Van Tassel et al., 2001), el desarrollo de la hoja (Okazaki y Ezura, 2009), la senescencia (Shi et al., 2015a , 2015b), estrés ambiental (Afreen et al., 2006), estrés por sequía y frío (Arnao y Hernández-Ruiz, 2013a, 2013b) y estrés generado por altas temperaturas (Byeon y Back, 2014).

El precursor de la biosíntesis de la melatonina es el aminoácido triptófano que es una ruta para las diferentes variedades vegetales y requiere simplemente cuatro vías enzimáticas.

La primera, es la transformación del triptófano en triptamina en presencia de la enzima triptófano descarboxilasa (TDC), seguidamente se convierte en 5-hidroxitriptamina, llamada serotonina, catalizada por la triptamina 5-hidroxilasa (T5H), ésta es la principal vía biosintética de la serotonina en plantas. (Posmyk y Janas, 2009).

Como segundo paso, en la biosíntesis de la serotonina, el triptófano se convierte en 5-hidroxitriptófano por la triptófano 5-hidroxilasa (TPH) y luego el 5-hidroxitriptófano se cataliza en serotonina (Murch et al., 2000).

A continuación, la serotonina es transformada en N-acetil-serotonina, catalizada por dos enzimas diferentes N-acetiltransferasa (SNAT) y arilalquilamina N-acetiltransferasa (AANAT).

Por último, la biosíntesis de la melatonina se origina a partir de N-acetil-serotonina mediante una reacción catalítica de N-acetil-serotonina metiltransferasa (ASMT) o hidroxindol-O-metiltransferasa (HIOMT). Además, la N-acetil-triptamina es el producto catalítico de la triptamina catalizada por SNAT, pero la T5H no puede convertir más la N-acetil-triptamina en N-acetil-serotonina (Zuo et al., 2014).

Aparte de estas vías, existe otra vía alternativa, la cual utiliza el 5-metoxi-triptamina catalizada por HIOMT, generado a partir de la serotonina, y finalmente, 5-metoxi-triptamina convertida en melatonina por una reacción catalítica de la enzima SNAT (Tan et al., 2016). **(Figura 2)**

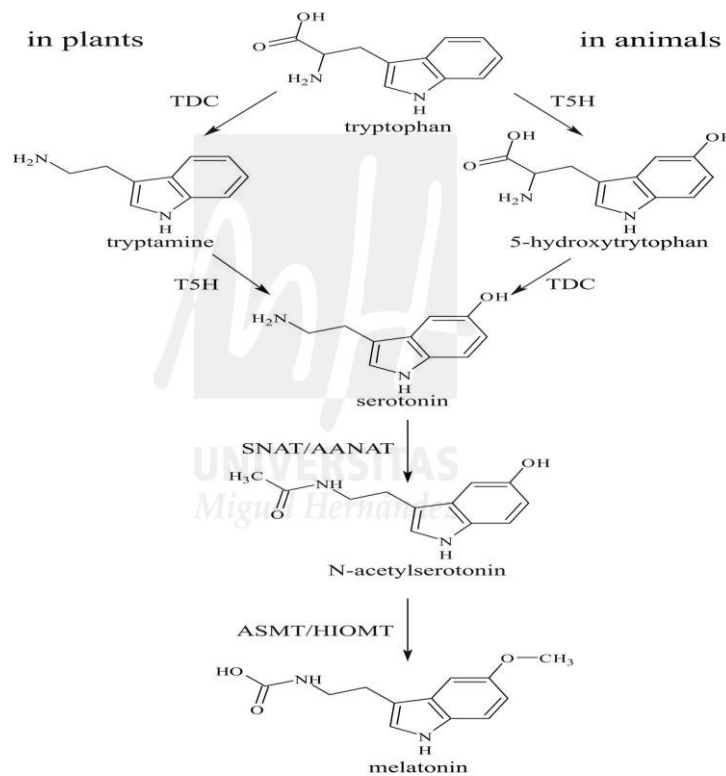


Figura 2. Ruta biosintética de la melatonina en plantas y en animales (Zhang et al., 2014)

Últimamente, se demostró una reacción inversa para la biosíntesis de melatonina, en la que la N-acetil-serotonina es catalizada por la N-acetil-serotonina deacetilasa para producir serotonina (Lee et al., 2018).

Melatonina endógena presente en diferentes tejidos vegetales

Considerando la presencia de melatonina en los seres humanos y sus efectos beneficiosos, en el año 1995 se decidió investigar en las plantas donde se pudo apreciar grandes cantidades de melatonina (Dubbels et al., 1995 ; Hattori et al., 1995).

Se ha podido observar que la melatonina se encontraba en diversidad de plantas como hierbas, verduras/hortalizas, en plantas frutales (Arnao y Hernández-Ruiz, 2013a, 2013b ; Chen et al., 2003), y en muchas partes de las plantas como raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas (Van Tassel et al., 2001 ; Boccalandro et al., 2011 ; Koca Caliskan et al., 2017).

En la **Tabla 1 y Tabla 2** podemos observar diferentes especies vegetales donde se aprecia las concentraciones de melatonina que en este Trabajo Final de Grado se han organizado de menor concentración a mayor concentración expresado en peso seco y peso fresco respectivamente. Se ha evidenciado que la melatonina se identifica ampliamente en diferentes variedades de plantas y de órganos pero su cantidad en ng/g varía de una planta a otra así mismo, como de un órgano a otro.

Tabla 1 . Melatonina identificada en diferentes partes de plantas hortícolas en peso seco.

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Capsicum annuum</i> L. (Rojo)	Fruta	HPLC-MS	0.1795	(Huang y Mazza, 2011)
<i>Capsicum annuum</i> L. (Verde)	Fruta	HPLC-MS	0.5214	(Huang y Mazza, 2011)
<i>Capsicum annuum</i> L. (Naranja)	Fruta	HPLC-MS,	0.5811	(Huang y Mazza, 2011)
<i>Papaver somniferum</i> L.	Semilla	RIA	6.00	(Reiter y Tan, 2002)
<i>Coriandrum sativum</i> L.	Semilla	ELISA	7.00	(Jinying et al., 2009; Manchester et al., 2000)
<i>Apium graveolens</i> L.	Semilla	ELISA	7.00	(Reiter y Tan, 2002)
<i>Elettaria cardamomum</i> L.	Semilla	HPLC-MS	15.00	(Reiter y Tan, 2002; Arnao, 2014)
<i>Foeniculum vulgare</i> L.	Semilla	ELISA	28.00	(Reiter y Tan, 2002)

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Prunus amygdalus</i> Batsch.	Semilla	ELISA	39.00	(Manchester et al., 2000 ; Arnao, 2014)
<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	Semilla	ELISA	43.00	(Manchester et al., 2000)
<i>Curcuma aeruginosa</i> Roxb.	Rizoma	ELISA	120.00	(Arnao, 2014)
<i>Morus alba</i> .	Polvo de hoja	ELISA	151.00	(Chen et al., 2003)
<i>Ziziphus jujube</i> L.	Polvo de fruta	HPLC-FD-MS	256.00	(Chen et al., 2003)
<i>Aloe vera</i> L.	Hojas	HPLC-FD-MS	516.00	(Chen et al., 2003)
<i>Coffea canephora</i> Pierre.	Granos	ELISA	5800.00	(Hattori et al., 1995)
<i>Coffea arabica</i> L.	Granos	ELISA	6800.00	(Hattori et al., 1995)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

Tabla 2. Melatonina identificada en diferentes partes de plantas hortícolas en peso fresco

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Musa acuminata</i> Colla	Fruta	GC-MS	0.00046	(Arnao, 2014)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Fruta	HPLC	0.02460	(Hattori et al., 1995 ; Badria, 2002)
<i>Baccaurea ramiflora</i> Lour	Fruta	ELISA	0.07670	(Badria, 2002)
<i>Asparagus officinalis</i> L.	Brotes	ELISA	0.0095	(Hattori et al., 1995)
<i>Olea europaea</i> L.	Aceite	ELISA	0.050–0.0119	(De la Puerta et al., 2007)
<i>Fragaria ananassa</i> Duch.	Fruta	ELISA	0.0124	(Stürtz et al., 2011)
<i>Actinidia deliciosa</i>	Fruta	ELISA	0.0244	(Hattori et al., 1995)
<i>Allium cepa</i> L.	Fruta	RIA	0.0315	(Hattori et al., 1995 ; Aguilera et al., 2015)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Hoja, flores, fruta, semillas y raíces	HPLC-UV	0.0322	(Okazaki y Ezura, 2009 ; Arnao, 2014)

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Ananas comosus</i> L.	Fruta	ELISA	0.0362	(Hattori et al., 1995 ; Badria, 2002)
<i>Basella alba</i> L.	Hoja y brotes	ELISA	0.0387	(Hattori et al., 1995)
<i>Malus domestica</i> Borkh	Fruta	ELISA	0.0480	(Hattori et al., 1995 ; Badria, 2002)
<i>Colocasia esculenta</i>	Raíz	ELISA	0.0546	(Hattori et al., 1995)
<i>Daucus carota</i> Hoffm.	Raíz	ELISA	0.0553	(Hattori et al., 1995 ; Badria, 2002)
<i>Brassica oleracea capitata</i> L.	Semilla y hoja	ELISA	0.1074	(Hattori et al., 1995 ; Aguilera et al., 2015)
<i>Citrus sinensis</i> L.	Fruta	HPLC-UV	0.1500	(Johns et al., 2013)
<i>Solanum melongena</i>	Fruta	HPLC	0.3230	(Arnao, 2014)
<i>Lantana camara</i> L.	Hoja	ELISA	0.3890	(Zohar et al., 2011)
<i>Brassica oleraceae</i>	Semilla	ELISA	0.4390	(Aguilera et al., 2015)
<i>Zingiber officinale</i> Rose	Rizoma	HPLC-MS	0.5837	(Badria, 2002)

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Raphanus sativus</i> L.	Raíz	ELISA	0.6572	(Hattori et al., 1995 ; Aguilera et al., 2015)
<i>Brassica oleraceae capitata rubra</i>	Semilla y hoja	ELISA	0.8570	(Aguilera et al., 2015)
<i>Vitis vinifera</i> L.	Fruta	ELISA	0.9650	(Manchester et al., 2000; Mercolini et al., 2012)
<i>Beta vulgaris</i> L.	Raíz	RIA	0.002	(Dubbels et al., 1995)
<i>Carica papaya</i> L	Fruta	ELISA	0.240	(Johns et al., 2013)
<i>Vitis vinifera</i> L.	Vino tinto	ELISA	0.140– 0.277	(Rodríguez-Naranjo et al., 2011)
<i>Prunus avium</i> L.	Fruta	HPLC-MS	0.06	(González-Gómez et al., 2009)
<i>Phoenix dactylifera</i>	Fruta	HPLC	0.01–0.17	(Verde et al., 2019)
<i>Punica granatum</i> L.	Fruta	HPLC-MS	0.540–5.50	(Badria, 2002)
<i>Brassica compestris</i> L.	Raíz	ELISA	0.50	(Badria, 2002)

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Allium sativum</i> L.	Bulbo	ELISA	0.58	(Badria, 2002)
<i>Mangifera indica</i> L.	Fruta	ELISA	0.70	(Johns et al., 2013)
<i>Raphanu sativus</i>	Raíz	ELISA	0.6	(Hattori et al., 1995 ; Aguilera et al., 2015)
<i>Morus nigra</i> cv. 'Hongguo2' <i>Morus alba</i> cv. 'Baiyuwang'	Fruta	HPLC-ESI- MS/MS	0.58–1.41	(Wang et al., 2016a)
<i>Datura stramonium</i>	Flores	HPLC	1.50	(Arnao, 2014)
<i>Juglans regia</i> L.	Fruta	ELISA	3.50	(Reiter et al., 2005)
<i>Sesbania grandiflora</i>	Hoja	HPLC	8.7	(Padumanonda et al., 2014)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Semilla	HPLC	11.00	(Posmyk et al., 2009)
<i>Vitis vinifera</i> L.	Tejido de bayas	HPLC-MS	3.00–18.00	(Vitalini et al., 2011)
<i>Prunus cerasus</i> L.	Fruta	ELISA	1.00–19.50	(Burkhardt et al., 2001)

Nombre botánico	Partes de la planta	Métodos	Cantidad (ng/ g)	Referencias
<i>Momordica charantia</i> L.	Hoja	HPLC	21.40	(Padumanonda et al., 2014)
<i>Lupinus albus</i> L.	Hipocótilo	HPLC-EC	28.10	(Hernández-Ruiz et al., 2004)
<i>Vaccinium oxycoccos</i>		UPLC-MS	40.00	(Brown et al., 2012)
<i>Baccaurea ramiflora</i> Lour	Hoja	HPLC	43.20	(Padumanonda et al., 2014)
<i>Brassica rapa</i> L.	Semilla y hoja	ELISA	485.00	(Hattori et al., 1995)
<i>Piper nigrum</i> L.	Hoja	ELISA	865.00	(Padumanonda et al., 2014)
<i>Piper nigrum</i> L.	Hoja	HPLC-MS	1092.70	(Padumanonda et al., 2014)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

3. CONTENIDO ENDÓGENO DE MELATONINA EN LAS PLANTAS

Según los estudios revisados, parece existe una relación entre el contenido de melatonina dependiendo el tejido vegetal en el que se encuentre. De hecho, se ha descrito que hay una mayor cantidad de melatonina en las plantas aromáticas y en las hojas que en las semillas (Arnao, 2014), presentando mayor contenido de melatonina aquellas plantas de la familia *Rosaceae*, *Vitaceae*, *Poaceae*, *Apiaceae* y *Brassicaceae*. En el transcurso del tiempo, a través de la investigación, se observó que la concentración de melatonina difiere entre las variedades de la misma especie, etapa de crecimiento, partes de la planta y en la cosecha (Burkhardt et al., 2001 ; Murch et al., 2009 ; Okazaki y Ezura, 2009). Asimismo, la melatonina endógena tiene una importante función regulatoria de los atributos de crecimiento de las plantas en diferentes especies (Wei et al., 2018).

Por este motivo, se han realizado diferentes procedimientos de detección y ensayos para la especificación de contenido en plantas, que comprende: radioinmunoensayo (RIA), ensayo inmunoabsorbente ligado a enzimas (ELISA), cromatografía de gases-espectrometría de masas (GC-MS) y cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) con detección electroquímica (HPLC-ECD), detección de fluorescencia (HPLC-FD) o cromatografía líquida de alta resolución con espectrometría de masas (HPLC-MS) (Feng et al., 2014).

En la **Tabla 3** podemos ver el contenido de melatonina en plantas comestibles con su respectiva metodología utilizada. Estos valores podrían ser menores ya que la producción de melatonina se mantiene baja durante el día y se activa en la noche por lo que se demostró que estos estudios podrían ser provechosa para futuros ensayos de investigación, en los que se trate de evaluar el contenido de melatonina endógena en las plantas (Underwood, 1989 ; Luboshitzky et al., 1998).

Tabla 3. Concentración de melatonina en plantas comestibles.

Cosecha	Metodología utilizada	Contenido de melatonina (pg/g tejido)	Referencia
Arroz	HPLC	100 Hoja ; 500 Semilla ; 200 Raíz ; 400 Flor	(Park y Back, 2012)
Cebada (raíz)	LC	500 – 12.000 Raíz	(Hernández-Ruiz et al., 2005 ; Arnao y Hernández-Ruiz, 2009)
Cebada (semilla)	LC	82.300 Semilla	(Hernández-Ruiz et al., 2005 ; Arnao y Hernández-Ruiz, 2009)
Chiles	UHPLC-MS/MS	31-93	(Riga et al., 2014)
Espárragos	RÍA	9.5	(Hattori et al.,1995)
Girasol	HPLC	29.000 Peso seco	(Manchester et al., 2000)
Kiwi	RÍA	0.02	(Hattori et al.,1995)
Manzana	GC-EM	0.16	(Badria, 2002)
Poroto	ELISA	529 Peso seco	(Aguilera et al., 2016)
Semillas de pepino	RÍA	24.6, - 11.000	(Hattori et al.,1995 ; Posmyk et al., 2009)
Té verde Shiya	HPLC	2120	(Chen et al., 2003)

Cosecha	Metodología utilizada	Contenido de melatonina (pg/g tejido)	Referencia
Tomate	LC	15.000 - 142.000 Hoja	(Arnao y Hernández-Ruiz, 2013)
Trigo	LC	124.700 Semilla	(Hernández-Ruiz et al., 2005)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

4. EFECTO DE LA MELATONINA EN LA REGULACIÓN DEL CRECIMIENTO Y FISIOLÓGÍA DE LA PLANTA

La melatonina tiene un papel importante en la regulación de los procesos fisiológicos vegetales, por su acción antioxidante ya que es soluble en agua y en la grasa permitiendo el libre paso en cualquier medio acuoso (Menendez-Pelaez et al., 1993 ; Tan et al., 2013), de esta manera facilita el crecimiento general de las plantas (Hernández-Ruiz et al., 2005 ; Murch et al., 2001).

Se ha descrito que las semillas de maíz tratadas con melatonina dieron como resultado plantas con mayor fuerza, calidad y proteínas en la semilla (Kołodziejczyk et al., 2016). De acuerdo con otros estudios, las semillas de soja con melatonina mejoraron de modo relevante la altura y de la planta, así como el número de las semillas por vaina (Wei et al., 2014). Y en otro estudio similar se observó que en *Lupinus albus* L. la melatonina fue responsable del crecimiento vegetativo y la regeneración de las raíces laterales, así como de las raíces adventicias (Hernández-Ruiz et al., 2004 ; Arnao y Hernández-Ruiz, 2007). Además, en las plantas de pepino se pudo apreciar un aumento en el crecimiento de las plántulas y una mejora en la absorción de nutrientes y en el metabolismo de nitrógeno en condiciones de estrés salino (Zhang et al., 2017).

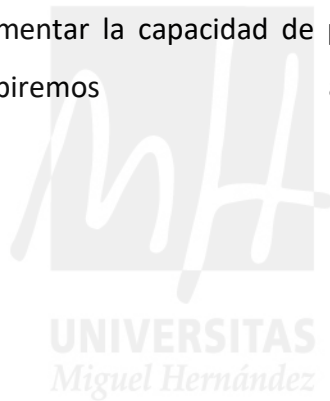
Con respecto al desarrollo de las plantas, diversos estudios confirmaron que el tratamiento con melatonina mejora la actividad fotosintética, la homeostasis redox, el

crecimiento y desarrollo de las raíces (Park y Back, 2012 ; Sarropoulou et al., 2012 ; Li et al., 2016 ; Liang et al., 2017 ; Zuo et al., 2017 ; Li et al., 2018).

Además, las hormonas vegetales como las auxinas, el etileno o el ácido indol 3-acético (IAA) intervienen en la regulación del crecimiento y el desarrollo de las plantas (Denancé et al., 2013).

Tanto la melatonina como el IAA tienen efectos que pueden ser regulados mediante la aplicación de melatonina exógena (Arnao y Hernández-Ruiz, 2017), ya que esta tiene estructura y funciones similares (Hernández-Ruiz et al., 2005 ; Pelagio-Flores et al., 2012). En consonancia con estas teorías, se demostró que el tratamiento exógeno con melatonina mejora la producción de IAA (Wang et al., 2016).

En definitiva, la melatonina se puede considerar como un regulador biológico del crecimiento vegetal para aumentar la capacidad de producción de las plantas tal y como describiremos a continuación.



4.1 EFECTO SOBRE LA GERMINACIÓN Y PROPAGACIÓN DE LAS PLANTAS

La melatonina desempeña un gran papel en la germinación de semillas y en la propagación de las plantas. La crioconservación es una herramienta eficaz para la conservación in vitro del germoplasma arbóreo, pero las células y los tejidos vegetales son susceptibles a múltiples estreses, como daño osmótico, desecación y daño por baja temperatura, que presenta varias complicaciones durante su crecimiento. (Uchendu et al., 2013).

Tabla 4. Melatonina en la germinación y propagación de semillas de plantas hortícolas bajo estrés ambiental.

Producto	Dosis	Efecto	Referencia
Pepino	100 μ M	↑ eficazmente la germinación de las semillas	(Zhang et al., 2013)
Pepino	1 μ M	↑ la germinación de las semillas bajo estrés salino de NaCl 150 mM	(Zhang et al., 2014a, 2014b, 2014c)
Pepino	100 μ M y 500 μ M	↑ la germinación de las semillas a bajas temperaturas	(Posmyk et al., 2009)
<i>Limonium bicolor</i>	200 μ M	↑ la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas.	(Li et al., 2019a, 2019b, 2019c, 2019d)
Melón	50 μ M	↑ la germinación y desarrollo del crecimiento de las semillas	(Nabaei y Amooaghaie, 2019).

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

En la **Tabla 4** podemos observar que los resultados obtenidos en los distintos estudios indican que la melatonina realiza un papel importante durante la germinación de las semillas y la propagación de las plantas en diferentes cultivos hortícolas. No obstante, los efectos observados durante la germinación de las semillas dependen de la cantidad de dosis de melatonina y de las condiciones ambientales, así como de la intensidad del estrés.

4.2 EFECTO SOBRE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Los efectos positivos que ocasiona la melatonina sobre el crecimiento de las plantas bajo diferentes estreses abióticos de los cultivos hortícolas es un punto muy importante en los diversos estudios consultados (Meng et al., 2014 ; Wang et al., 2016a , 2016b , 2016c).

Estos estudios, la acción de la melatonina aplicada de forma exógena, siendo capaz de permeabilizar la membrana plasmática, incrementando los niveles endógenos de melatonina. Este efecto desempeña un papel importante en las primeras etapas del desarrollo de las flores. (Kolař et al., 2003).

Se pudo comprobar que la melatonina es responsable de mejorar el crecimiento de las plantas y la regeneración de las raíces laterales y adventicias (Kolař et al., 2003). Asimismo, la melatonina y las rizobacterias son inductoras del incremento del crecimiento de las plantas a través de mecanismos como: la producción de fitohormonas, la fijación de nitrógeno, fijación de nitrógeno y la solubilización de fosfatos en condiciones de estrés abiótico. (Asif et al., 2019).

Adicionalmente, la melatonina actúa como una molécula de señalización en respuesta al estrés en las plantas dando lugar a una serie de genes de defensa como el ácido salicílico (SA), ácido giberélico (GA) y el ácido abscísico (ABA). También, participa en la actividad del metabolismo de las hormonas vegetales como IAA, ABA, GA, citoquininas (CK) y etileno (Arnao y Hernández-Ruiz, 2018).

Al igual que, la melatonina trabaja conjuntamente con el IAA, utilizando el aminoácido triptófano ya que es la base en la biosíntesis y actúa como regulador del crecimiento. (Pelagio-Flores et al., 2012 ; Wang et al., 2016a , 2016b , 2016c). De modo que, la melatonina aplicada de forma exógena incentiva las vías de señalización como: la estimulación de auxinas, del etileno y de distintas proteínas que participan en el incremento de la resistencia de la fruta mediante la modulación de las características fisiológicas, el incremento de las proteínas resistentes a las enfermedades y los metabolitos secundarios en la fruta. Estos efectos se han constatado, por ejemplo, en la planta del banano (Li et al., 2019a).

En la **Tabla 5** podemos observar las diferentes funciones fisiológicas de la melatonina en plantas frente a condiciones ambientales y distintos niveles de estreses. Estos estudios demuestran que en determinadas concentraciones de melatonina son capaces de mitigar el estrés por salinidad mejorando el contenido de la clorofila y de la fotosíntesis. Del mismo modo, que disminuye el estrés a altas y bajas temperaturas tras la aplicación de melatonina según la concentración empleada son capaces de aumentar la actividad de las enzimas antioxidantes dando como resultados una mejoría en el desarrollo del crecimiento y protección.



Tabla 5. Papel de la melatonina frente a diferentes estreses ambientales en diferentes cultivos hortícolas.

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
<i>Malus domestica</i> Borkh	Oxidativo	1 mm	Aumenta la actividad de las enzimas antioxidantes y protege del estrés oxidativo.	(Wei et al., 2018)
<i>Malus domestica</i> Borkh	Sequía	100 μ	Inhibición de la acumulación de ABA y reducción de la actividad de eliminación de radicales	(Li et al., 2014)
<i>Malus domestica</i> Borkh	Anegamiento	200 μ	Protegido de la clorosis y del marchitamiento de las plántulas.	(Zheng, Zhou, et al., 2017)
<i>Brassica oleraceae capitata rubra</i>	Metal pesado	10 μ	Mejoró la germinación de semillas y redujo el efecto tóxico del metal en la plántula.	(Posmyk et al., 2008)
<i>Catharanthus roseus</i>	Cadmio	100 μ	Germinación de semillas mejorada, crecimiento de plántulas e índice de vigor.	(Nabaei y Amooaghaie, 2019)
<i>Malus hupehensis</i>	Salinidad	0,1 mm	Mejora de la actividad fotosintética y mejor crecimiento de las plantas.	(Li et al., 2012)
<i>Malus hupehensis</i>	Alcalino	5 μ	Indujo significativamente la tolerancia frente al estrés alcalino al aumentar la actividad antioxidante y la biosíntesis de poliaminas	(Gong et al., 2017)

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
<i>Malus Zumi</i>	Salinidad	10 μ	Reducción de ROS, reducción de la peroxidación de lípidos y aumento de la fotosíntesis.	(Zheng, Tan, et al., 2017b)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Salinidad	100 μ	Actividad de enzimas antioxidantes mejorada y concentración de antioxidantes.	(Wang et al., 2016a)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Frío	50 μ	Estructura de membrana protegida durante el daño por frío.	(Posmyk et al., 2009)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Ácido cinámico	10 μ	Plántulas de pepino rescatadas del estrés por ácido cinámico y aumento de la asignación de peso seco en las raíces	(Li et al., 2017a)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Salinidad	1 μ M	Alivio del estrés por salinidad al activar la biosíntesis de ABA y GA.	(Zhang et al., 2014a)
<i>Cucumis sativus</i> L.	Sequía	100 micras	Aumento de la actividad de las enzimas antioxidantes y protección contra la condición de estrés hídrico.	(Zhang et al., 2013)
<i>Solanum melongena</i>	Cadmio	150 μ M/L	Actividad fotosintética enriquecida	(Tang et al., 2015)
<i>Vicia faba</i>	Salinidad	500 μ	Actividad fotosintética enriquecida y acumulación de minerales.	(Dawood y El-Awadi, 2015)
<i>Vitis vinifera</i> L.	Agua deficiente	200 μ	Actividad de enzimas antioxidantes modificada	(Meng et al., 2014)

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
<i>Vitis vinifera</i> L.	Salinidad	50 μ	La melatonina indujo la biosíntesis de etileno y promueve la tolerancia a la sal.	(Xu et al., 2019)
<i>Limonium bicolor</i>	Salinidad	200 μ	Mejora de la germinación de semillas bajo estrés salino mediante la regulación de la melatonina endógena, ácido giberélico.	(Li et al., 2019a)
<i>Cucumis melo</i>	Salinidad	50 μ	Alivia el efecto del estrés de los listones durante la germinación de las semillas y acelera la primera etapa de desarrollo	(Luís y Alberto, 2018)
<i>Cucumis melo</i>	Frío	200 μ	Contenido mejorado de prolina y ácido ascórbico	(Zhang, Xu, et al., 2017)
<i>Dracocephalum moldavica</i>	Sequía	100 μ	Aumentó el contenido de prolina y clorofila, mejoró el contenido relativo de agua y protegió de la sequía.	(Kabiri et al., 2018)
<i>Ipomoea batatas</i>	Salinidad	100 μ	Mejor contenido de clorofila, actividades antioxidantes y contenido de agua.	(Yu et al., 2018)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Salinidad	150 μ	Aumento de la actividad de eliminación de ROS y al mejorar la actividad de las enzimas asociadas al ascorbato-glutación.	(Yin et al., 2019)
<i>Solanum</i>	Frío y salinidad	100 μ	Fotosíntesis mejorada y regulación del transporte de	(Yang et al.,

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
<i>lycopersicum L.</i>			electrones fotosintéticos.	2018 ; Zhou et al., 2016)
<i>Solanum lycopersicum L</i>	Alcalino sódico	0,5 µM	Promueve la actividad de eliminación de ROS que conduce a una mayor tolerancia contra el estrés alcalino.	(Yan et al., 2019)
<i>Actinidia chinensis</i>	Sequía	50 y 100 µM	Ciclo de ácido ascórbico-glutatión inducido (AsA-GSH), biosíntesis de carotenoides y aumento de las actividades de las enzimas de defensa, lo que mejora el crecimiento de las plántulas bajo estrés por sequía.	(Xia et al., 2020)
<i>Actinidia chinensis</i>	Sequía	100 µ	Mejora de la adaptabilidad de las plántulas al estrés por sequía al mejorar la supresión de la acumulación de biomasa y la fotosíntesis.	(Liang et al., 2019)
<i>Fragaria ananassa Duch</i>	Salinidad	100 y 200 µM	Estrés salino mitigado al mejorar la actividad de las enzimas antioxidantes y el contenido de ABA.	(Zahedi et al., 2020)
<i>moringa oleifera l.</i>	Sequía	100 µ	Promovió el crecimiento y el rendimiento bajo estrés por sequía al aumentar las actividades de las enzimas antioxidantes y redujo la peroxidación de lípidos.	(Sadak et al., 2020)
<i>Solanum lycopersicum L</i>	Calor y salinidad	100 µ	Actividad de enzimas antioxidantes inducida y mejor rendimiento fotosintético.	(Martínez et al., 2018)

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Sequía	100 μ	Estrés por sequía inhibido al mejorar la eficiencia fotosintética.	(Yang et al., 2018)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Bajo contenido de azufre	100 μ	Planta protegida del estrés por azufre al aumentar la eficiencia en el uso de azufre.	(Hasan et al., 2018)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Lluvia ácida	100 μ	Mayor tolerancia frente a la lluvia ácida simulada y mayor actividad fotosintética y compuestos bioactivos de la planta.	(Debnath et al., 2018)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Calor	100 μ	Aumentó la actividad de las enzimas antioxidantes relacionadas con la defensa.	(Jahan et al., 2019)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Estrés oxidativo	100 μ	Mejora la expresión génica relacionada con el estrés oxidativo y la actividad de las enzimas.	(Martínez et al., 2018)
<i>Camellia sinensis</i>	Frío	100 μ	Desencadenó actividades de enzimas fotosintéticas y antioxidantes.	(Li et al., 2018)
<i>Camellia sinensis</i>	Frío, sal y sequía	100 μ	Mayor eficiencia fotosintética, mejoró la actividad de las enzimas antioxidantes.	(Li et al., 2019a)
<i>Citrullus lanatus</i>	Salinidad	150 μ	Homeostasis redox y actividad fotosintética mejorada	(Li, Chang, Chen y otros, 2017)
<i>Citrullus lanatus</i>	Vanadio	0,1 μ M	Reducir la concentración de vanadio en hoja, tallo y mejor	(Nawaz et al.,

Nombre botánico	Estrés	Concentración utilizada	Función	Referencias
			actividad fotosintética y antioxidante	2018)
<i>Citrullus lanatus</i>	Frío	150 μ M y 1,5 μ M	Alivie el estrés por frío al inducir señales de larga distancia en el tejido no tratado.	(Li, Chang, Zheng, et al., 2017)
<i>Carya catayensis</i>	Sequía	100 μ	Aumento de la eficiencia de la fotosíntesis y aceleración de las actividades de diferentes enzimas de defensa.	(Sharma et al., 2020)
<i>Café arábica</i>	Estrés hídrico	300 μ	Aumento de la actividad de carboxilación y antioxidantes que conduce a una mayor tolerancia contra el estrés hídrico.	(Campos et al., 2019)
<i>Trigonella foenum-gracum</i> L.	Sequía	100 y 300 μ M	Mejóro las actividades de las enzimas depuradoras de ROS, y aumentó la tolerancia contra el estrés por sequía.	(Zamani et al., 2019)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

4.3 ACCIÓN DE LA MELATONINA SOBRE LA FOTOSÍNTESIS

La melatonina se ha tomado en consideración como un importante regulador del crecimiento de las plantas frente al estrés abiótico como acabamos de resaltar en el apartado anterior (Tiryaki y Keles, 2012 ; Marta et al., 2016 ; Zhang et al., 2017a , 2017b , 2017c , 2017d). Como resultado, al estrés abiótico de las plantas, el mecanismo de acción vital que se activa para contrarrestarlo se basa en la mejora de la actividad fotosintética al reducir la degradación de la clorofila. Cuando el tratamiento se aplica como tratamiento precosecha en el suelo donde se planten manzanos, estos árboles muestran un mayor contenido de clorofila y mayores tasas fotosintéticas en las hojas del manzano (Wang et al., 2013).

Con base a la información investigada, se puede deducir que la melatonina juega un papel muy relevante a la hora de mantener el contenido de clorofila y la capacidad fotosintética de los cultivos hortícolas bajo diferentes condiciones de estrés ambiental.

Tabla 6. La melatonina reduce la degradación de la clorofila en condiciones de estrés ambiental en cultivos hortícolas.

Producto	Dosis	Efecto	Referencia
Pepino	100 μ M	Incremento de la clorofila	(Zhang et al., 2013)
Bálsamo de Moldavia	100 μ M	Incremento de la clorofila	(Kabiri et al., 2018)
Planta de Gardenia	1,0 mM	Incremento de clorofila y fluorescencia de la clorofila	(Zhao et al., 2017)
Pepino	50-150 μ M	Incremento de la clorofila	(Wang et al., 2016a , 2016b , 2016c)
Melón	50 μ M	Incremento de la clorofila	(Castañares y Bouzo, 2019)
Café	300 μ M	Incremento de clorofila	(Campos et al., 2019)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

4.4 PROPIEDADES ANTIOXIDANTES DE LA MELATONINA

Las plantas están continuamente sometidas a factores ambientales que generan estrés y perjudican su hábitat natural. Para afrontar dichas condiciones, las plantas han desarrollado un sistema eficaz y complejo en su sistema inmunológico innato. Diferentes bioestimuladores hormonales participan en el ajuste metabólico de la planta a un entorno desfavorable acelerando sus capacidades de biorremediación. Sin embargo, la melatonina actúa como un compuesto antioxidante potencialmente capaz de mejorar el rendimiento fisiológico frente a varias condiciones desfavorables (Debnath et al., 2019).

La melatonina puede pasar fácilmente de la membrana celular al citoplasma de las plantas y presenta amplios grados de capacidad antioxidante (Galano et al., 2011 , 2013 ; Zhang et al., 2014a , 2014b , 2014c).

Burkhard Poeggeler et al. (2002), detallaron que la melatonina es 5 veces más eficaz que el glutatión y 15 veces más eficaz que el manitol para neutralizar el radical hidroxilo (OH⁻).

En otros estudios, Shi et al. (2015a ; 2015b) describen que la melatonina no solo elimina directamente los radicales libres, especies reactivas de oxígeno (ROS) y especies reactivas de nitrógeno (RNS), sino que además, también actúa como una molécula de señalización a nivel celular y aumenta la cantidad de enzimas antioxidantes que promueven su actividad como antioxidante.

Diferentes enzimas antioxidantes, concretamente, superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato oxidasa (APX), glutatión peroxidasa (GPX) y glutatión reductasa (GR) mostraron una eliminación potencial y específica de ROS en las plantas y la actividad de estas enzimas aumentó cuando la planta hizo frente a las condiciones adversas del medio ambiente (Mittler, 2002). Por otro lado, se estima que la melatonina es sintetizada en la mitocondria y aumenta la efectividad en la cadena de transporte de electrones reduciendo la generación de radicales libres, y con ello dando lugar a la protección del daño oxidativo de las ROS. (Parida y Das, 2005).

Otro estudio de Wei et al. (2018) describen que la aplicación exógena de la melatonina hace mejorar la capacidad de tolerancia de las plantas de ciertas enzimas antioxidantes. Por otra parte, la melatonina aplicada exógenamente mejoró la actividad de las enzimas antioxidantes y las concentraciones de antioxidantes, y como resultado incrementó la resistencia contra la salinidad del suelo (Zhang et al., 2014a , 2014b , 2014c ; Wang et al., 2016a , 2016b , 2016c) y del estrés hídrico en planta de pepino (Zhang et al., 2013).

Por tanto, se puede concluir, que existe una relación dinámica entre la melatonina y diferentes enzimas antioxidantes, vías de señalización que resultan en el desarrollo de tolerancia a diferentes condiciones ambientales bajo estrés y por tanto son de gran interés.

4.5 LA MELATONINA COMO ELICITOR DE LOS MECANISMOS DE DEFENSA FRENTE AL ESTRÉS MEDIOAMBIENTAL

El mecanismo de defensa de la melatonina en las plantas actualmente no está completamente descrito y no se ha propuesto todavía ningún mecanismo de defensa específico. Sin embargo, muchos investigadores sugieren distintas teorías sobre dicho mecanismo. Por ejemplo, se ha podido demostrar que la melatonina es un eliminador de ROS al inducir las actividades de las enzimas antioxidantes y su regulación a través de la expresión genética que han ayudado a proteger a las plantas de diferentes estreses producidos por cambios climáticos. (Li et al., 2012 ; Keunen et al., 2013).

Xu et al. (2016) describen que la melatonina aumentaba la expresión de distintas proteína tras experimentar un cambio térmico para tratar de proteger a la planta contra el estrés por altas temperaturas. Asimismo, las mitocondrias y los cloroplastos están involucradas en el uso común de la melatonina en las plantas (Tan et al., 2013) y en las mitocondrias ya que son la fuente principal de energía de las células para su crecimiento y desarrollo. (Robles y Quesada, 2017). De la misma manera, las mitocondrias son el principal lugar de generación de NO y ROS, que desempeñan una labor en la reducción de varios estreses a través de la acumulación de NO y la

reducción de las ROS al inducir la actividad de diferentes enzimas antioxidantes (Gupta et al., 2018).

La melatonina es una importante hormona vegetal, que ha sido estudiada en sus vías sintéticas y metabólicas (Back et al., 2016). En varias condiciones de estrés, la melatonina tiene el efecto de cambiar la concentración de Ca^{2+} en las células vegetales y de regular la permeabilidad de la membrana celular (Li et al., 2016). Anteriormente, los investigadores observaron que las señales producidas por la melatonina (ROS y RNS) desempeñan un papel fundamental, en cuanto a las respuestas secundarias ante el estrés de las plantas como mensajero secundario. Los mensajeros secundarios, como el calcio y el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) desempeñan un papel importante en las respuestas al estrés de las plantas mediante la regulación de los receptores y la reducción de la transducción de señales. (Shi et al., 2016 ; Zhang et al., 2015).

Se ha descrito que casi todos los estreses ambientales, incluidos la salinidad, la sequía, el frío, el calor, el sulfato de zinc ($ZnSO_4$), peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y la senescencia, pueden incrementar la producción de melatonina en varias plantas. (Shi et al., 2016 ; Tan et al., 2012 ; J. Reiter et al., 2015), demostraron el posible papel de la melatonina como un importante regulador de las respuestas al estrés de las plantas. Las principales enzimas depuradoras de ROS de las plantas son SOD, APX, CAT y GPX. Además de las enzimas que detoxifican las ROS, los antioxidantes como el ascorbato, el glutatión GSH y el tocoferol juegan un papel importante en la regulación de la homeostasis celular de las ROS. Evidentemente, el tratamiento con melatonina mejoró significativamente en litchi la acumulación de melatonina endógena y las actividades de las enzimas antioxidantes como SOD, catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX) y glutatión reductasa (GR), lo que resultó en el mantenimiento de la homeostasis redox y la reparación del daño oxidativo de las proteínas (Zhang et al., 2018).

Asimismo, la actividad y el nivel de expresión del ARNm de SOD, CAT y POD también fueron mejorados por el tratamiento con melatonina, lo que llevó a mejorar el crecimiento de las plántulas de kiwi bajo estrés por sequía (Xia et al., 2020a , 2020b).

La espermidina (Spd), la putrescina (Put) y la espermina (Spm) son tres principales poliaminas de las plantas, que desempeñan un gran papel en su crecimiento y desarrollo de las plantas y en la respuesta a varios tipos de estrés abiótico (Gill y Tuteja, 2010 ; Sánchez-Rodríguez et al., 2016 ; Masson et al., 2017).

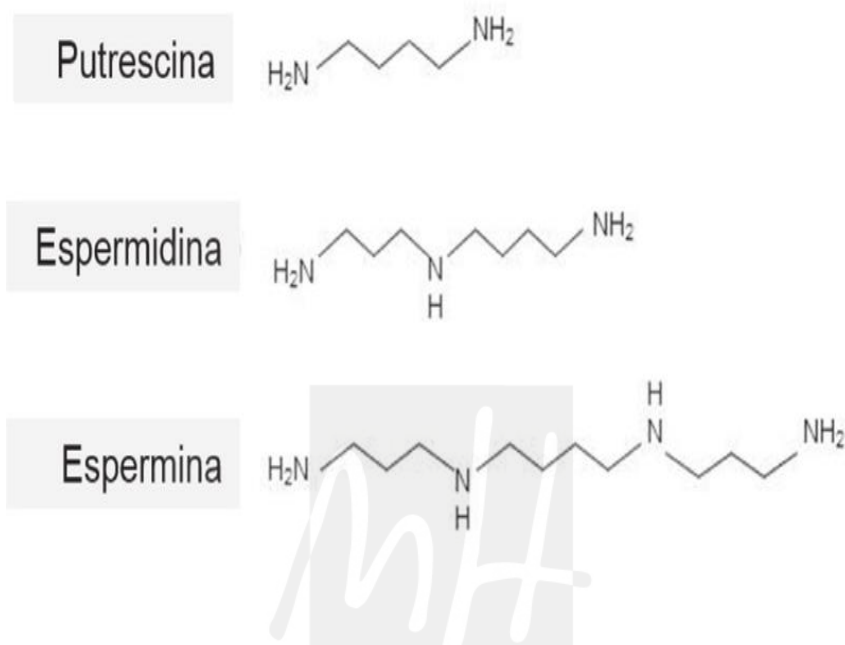


Figura 3. Estructura de las moléculas Putrescina, Espermidina y Espermina.

Las poliaminas, tanto exógenas como endógenas, promueven eficazmente la tolerancia de las plantas al estrés (Sánchez-Rodríguez et al., 2016). Anteriormente, se observó que la melatonina desempeña un papel importante en las vías de señalización mediadas por las poliaminas bajo diversos estreses abióticos, como el estrés alcalino, el frío, la oxidación y la tolerancia a la deficiencia de hierro (Ke et al., 2018). No obstante, a partir de los resultados anteriores se puede concluir que la melatonina regula positivamente la función de las poliaminas en las plantas bajo condiciones de estrés.

Las hormonas vegetales son importantes moléculas de señalización, que cumplen un importante papel en el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Zhang et al., 2014a , 2014b , 2014c). La melatonina participa en gran medida en el metabolismo de la mayor parte de las hormonas vegetales, como IAA, ABA, GA, CK y etileno (Arnao y Hernández-Ruiz, 2018). Entre las hormonas vegetales, ABA, GA y ABA están implicadas en la

regulación de varias respuestas al estrés de las plantas. El ABA mantiene positivamente la latencia de las semillas y la induce, pero regula negativamente la germinación de estas, mientras que el GA modula positivamente la germinación de las semillas y puede reducir la latencia (Li et al., 2019a).

Estudios anteriores demostraron que la melatonina modula la biosíntesis y el metabolismo del ABA en condiciones de estrés (Li et al., 2015).

En resumen, la investigación sobre la biosíntesis y el catabolismo la hormona (ABA) es útil para comprender los mecanismos de la melatonina en respuesta al estrés abiótico.

La fotosíntesis es un importante proceso fisicoquímico responsable de la obtención de energía en las plantas superiores. (Li et al., 2017 ; 2019). El estrés ambiental tiene un efecto directo sobre el sistema fotosintético induciendo la fotoinhibición en ambos fotosistemas, como el PSI y el PSII, y la inhibición inducida del transporte de electrones fotosintético da lugar a la acumulación de un exceso de ROS (Li et al., 2017a , 2017b , 2017c).

En otro estudio relacionado, el tratamiento con melatonina exógena promovió la fotosíntesis al inhibir la absorción de energía de la luz mediante el cierre estomático mejorando el transporte de electrones en el PSII. (Liang et al., 2019).

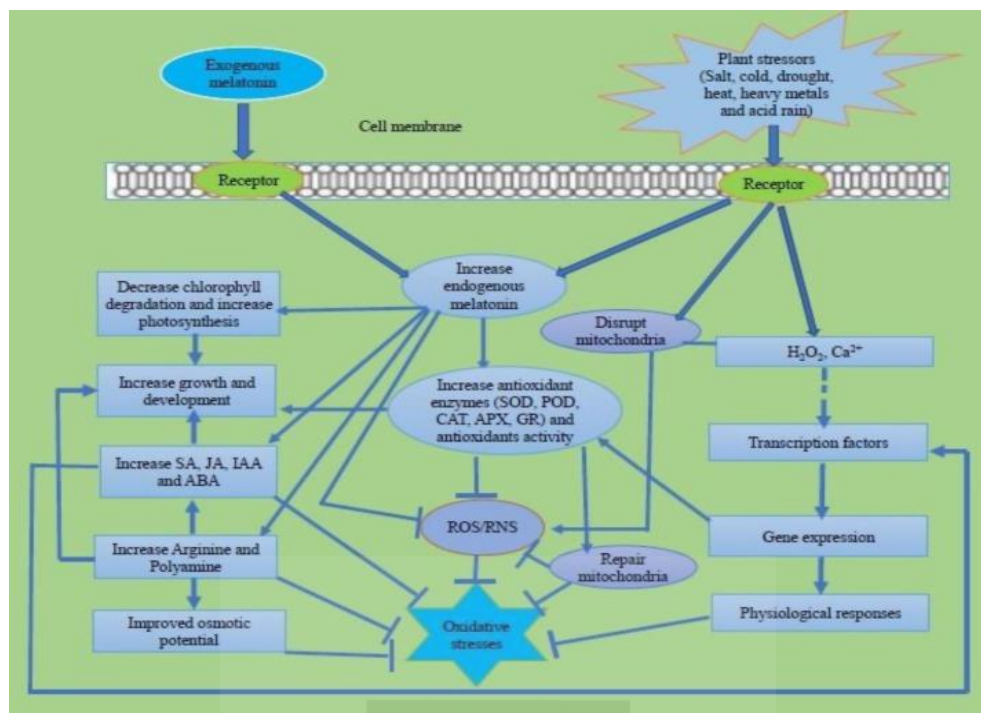


Figura 4. Representación esquemática de la melatonina sobre los mecanismos de defensa. Fuente: (Bose y Howlader, 2020)

5. EFECTO DE LA APLICACIÓN EXÓGENA DE MELATONINA EN EL DESARROLLO DEL FRUTO Y SOBRE LAS PRODUCCIONES FRUTÍCOLAS

Como ya se ha observado en otros artículos, la melatonina utilizada en plantas mejora el rendimiento del cultivo, sobre todo, al aumentar el peso y altera la composición del fruto. **(Tabla 7).**

En concreto, Meng et al. (2015) describieron que dos aplicaciones precosecha con melatonina en los viñedos aumentaron el peso de las bayas de uva aproximadamente un 6,6%. El vino procedente de las bayas tratadas con melatonina presentó unas propiedades sensoriales más afrutadas y dulces, en comparación con los vinos elaborados con bayas no tratadas. La aplicación de melatonina exógena mejoró el contenido endógeno de las bayas en el vino, y aumentó la concentración de compuestos fenólicos (Xu et al., 2017 ; 2018).

Liu et al. (2019) demostraron que las aplicaciones exógenas de melatonina en precosecha sobre perales aumentaron el tamaño de la fruta al mejorar la tasa fotosintética neta y la máxima eficiencia cuántica del fotosistema II durante la última etapa del desarrollo de la fruta del peral. En ese estudio, la melatonina aumentó el peso de la fruta en un 47,8% en comparación con las peras de control, como también el contenido de azúcares solubles, en especial de sacarosa y sorbitol.

Liu et al. (2016) describieron que el desarrollo de la germinación de los tomates aumentó un 13% y que, además, comprendía un mayor contenido de ácido ascórbico (Vitamina C).

En los manzanos incrementó cantidades de sólidos solubles, fenoles y ácidos orgánicos de las frutas (Okatan et al., 2018), como también en los albaricoques "Canino" causaron un aumento del 7,5% y 15,2% del rendimiento y de la biosíntesis de clorofila respectivamente (Abd El-Naby y El-Naggar, 2019).

Sun et al. (2019) observaron que en las plantas de pepino al aplicar melatonina disminuyeron los síntomas del mildiú veloso que es causado por la *Pseudoperonospora cubensis*.

Por otro lado, Wei et al. (2017) destacó, la aplicación de melatonina mejoró la resistencia del plátano a su marchitez por *Fusarium* (*Fusarium oxysporum*), una plaga fúngica implicada en importantes pérdidas de rendimiento en las zonas subtropicales y tropicales cultivadas de plátano.

Tabla 7. Efectos de la aplicación exógena de melatonina en precosecha durante el desarrollo de los frutos.

Aplicación exógena	Fruta	Efecto	Nivel de MLT (mmol/L)	Referencia
Aplicación de melatonina durante el desarrollo del fruto	Manzana	Mayor producción de frutos	0,21 , 0,32 0.015	(Okatan et al., 2018) (Chen, Wang, et al., 2019)
		Defensa mejorada	0,1, 0,5	(Yin et al., 2013)
	Albaricoque	Mayor producción de frutos	0.04	(Abd El-Naby y El-Naggar, 2019)
	Banana	Defensa mejorada	0.1	(Wei et al., 2017)
	Mora	Mayor producción de frutos	0.04	(Colak, 2018)
	Cereza	Inhibición de la maduración	0.01	(Tijero et al., 2019)
	Pepino	Defensa mejorada	0.1	(Sun et al., 2019)

	Uva	Mayor producción de frutos	0.4 0.1 0.1	(Meng et al., 2015) (Xu et al., 2017) (Xu et al., 2018)
		Promoción de maduración	0.1	(Xu et al., 2018)
	Pera	Mayor producción de frutos	0.1	(Liu, Yue, et al., 2019)
		Partenocarpia	0.1	(Liu et al., 2018)
	Pimienta	Defensa mejorada	0.001	(Sarafi et al., 2017)
	Tomate	Mayor producción de frutos	0.1	(Liu et al., 2016)
		Defensa mejorada	0.1	(Debnath et al., 2018)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

6. PAPEL DE LA MELATONINA SOBRE LA MADURACIÓN Y SENESCENCIA EN POST-COSECHA

Tras revisar distintos artículos de investigación se ha comprobado que la melatonina exógena da lugar un contenido elevado de melatonina endógena en la fruta después de la cosecha. **(Tabla 8).**

Por ejemplo, Hu et al., 2017 describe que la melatonina exógena aumentó el contenido de melatonina endógena en los plátanos, y el mismo efecto se observó en tomate, lichi y las cerezas (Aghdam et al., 2019).

Se ha podido comprobar que este efecto se produce debido a que la melatonina desencadena la activación de la vía del ácido shikímico, lo que tiene como resultado la acumulación de aminoácidos y, posteriormente, en la elevación de la biosíntesis de melatonina (Aghdam et al., 2019). Sin embargo, los receptores de melatonina en la fruta, así como la permeabilidad y la difusión de la melatonina exógena en la piel de la fruta todavía no se han descrito.

Aunque a menudo se intercambian los términos de maduración y senescencia, la maduración es un programa activo y genéticamente regulado por el que la fruta prepara las transformaciones bioquímicas y moleculares necesarias durante las últimas etapas del desarrollo para culminar con la senescencia, que implica cambios y trastornos de deterioro (Alós y Zacarías, 2019).

Aunque la maduración y la senescencia no están separadas por un punto de separación claro, los cambios fisiológicos son distintos durante estos dos periodos. La maduración del fruto está modulada principalmente por la producción de etileno, mientras que la senescencia está controlada por agentes antioxidantes como los ácidos orgánicos, los compuestos fenólicos, y el etileno.

El estrés oxidativo en la fruta durante la post-cosecha disminuye en función de la concentración de melatonina mediante la reducción de las concentraciones intracelulares de H_2O_2 , y este efecto ha estado implicado en la inhibición de la senescencia de la fruta inducida por la melatonina.

La reducción del contenido de H_2O_2 es el resultado del aumento de las actividades de CAT, SOD, GR, APX y POD. En función de los efectos antioxidantes, el contenido de malondialdehído (MDA), que provoca el estrés oxidativo, se reduce, y el contenido de compuestos fenólicos y flavonoides aumenta tras los tratamientos con melatonina.

Además, la melatonina puede afectar al contenido de óxido nítrico (NO) en la fruta al modificar la expresión de NO sintasa (Mukherjee, 2019). Se ha descrito que las altas concentraciones de NO disminuyen la producción de etileno a través de la disminución de la expresión de las enzimas biosintéticas del etileno como 1-aminociclopropanocarboxílico (ACC) y del ACC sintasa (ACS) así como del ACC oxidasa (ACO), mientras que las bajas concentraciones de NO implican la potenciación de la biosíntesis de etileno (Mukherjee, 2019). Los efectos de la melatonina exógena en la producción de etileno de la fruta post-cosecha son muy contradictorios.

Zhai et al. (2018) describieron que la melatonina inhibió la producción de etileno en las peras “Starkrimson”, lo que provocó un retraso en la senescencia del fruto.

Liu, Yang, et al. (2019) detallaron que la melatonina retrasó la senescencia en peras, *Pyrus communis* L., a través de la reducción del etileno y las tasas de respiración.

Si bien la melatonina no tuvo efectos relevantes sobre los niveles de producción de etileno en las fresas, retrasó el deterioro de la fruta y redujo la producción de CO_2 (El-Mogy et al., 2019). En cambio, algunos grupos de investigación han indicado que la melatonina induce la producción de etileno.

Sol et al. (2016) explican que la biosíntesis de etileno es incrementada por la melatonina y la acumulación de antocianinas tomates. En cualquier caso, los altos niveles de etileno siempre suelen acompañar a la aceleración de la maduración de los frutos.

Aunque se demostró que la regulación mejorada de la biosíntesis de etileno es parcialmente responsable de la acumulación de compuestos fenólicos (Xu et al, 2017), la concentración de fenoles también se incrementó tras el tratamiento con melatonina cuando no se produjo ninguna variación de etileno (El-Mogy et al., 2019), lo que indica que otras vías también

están implicadas en este efecto. Sin embargo, hay que indicar que el etileno se encuentra regulada negativamente en las plantas de plátano justo después del tratamiento con melatonina, pero se incrementó a las 12 horas después del tratamiento, lo que indica que los efectos de la melatonina exógena varían también a lo largo del tiempo (Wei et al., 2017).

En definitiva, se ha demostrado que la melatonina puede inhibir la senescencia de la fruta a través de la reducción de las concentraciones intracelulares de H_2O_2 , y otras especies oxidativas. La forma en que la melatonina afecta a la maduración de la fruta y a la biosíntesis de etileno en la fruta post-cosecha necesita ser explorado más a fondo.



Tabla 8. Efectos de la aplicación exógena de melatonina durante la post-cosecha en los frutos.

Aplicación exógena	Fruta	Efecto	Nivel de MLT (mmol/L)	Referencia
Aplicación de melatonina en post-cosecha de frutos	Banana	Inhibición de la senescencia	10	(Li, Wu, et al., 2019)
		Inhibición de la maduración	0,05, 0,02	(Hu et al., 2017)
		Resistencia a enfermedades	0.01	(Li, Wu, et al., 2019)
		Cereza	Tolerancia al frío	0,05, 0,1, 0,15
	Pepino	Inhibición de la senescencia	0.1	(Xin et al., 2017)
Kiwi	Inhibición de la senescencia	0,05, 0,1, 0,15	(Wang et al., 2019)	
Litchi	Inhibición de la senescencia	0.4	(Zhang, Huber, et al., 2018)	

	Melocotón	Inhibición de la senescencia	0,1 0.1 0.1	(Gao et al., 2016) (Cao, Bian, et al., 2018) (Cao, Shao, et al., 2018)
		Tolerancia al frío	0.1 0.1	(Cao et al., 2016) (Gao et al., 2018)
	Pera	Inhibición de la senescencia	0.1 0.1 0.1	(Liu, Yang, et al., 2019) (Zhai et al., 2018) (Zheng et al., 2019)
	Ciruela	Tolerancia al frío	0.1 , 1	(Bal, 2019)
	Granada	Tolerancia al frío	0.1	(Aghdam et al., 2020)
	Fresa	Inhibición de la senescencia	0.1 0.1	(Janatizadeh, 2019) (El-Mogy et al., 2019)
			Tolerancia al frío	0.1 , 1 0.1

	Tomate	Inhibición de la senescencia	0.05	(Sun et al., 2016)
		promoción de maduración	0.05	(Sun et al., 2016)
		Tolerancia al frío	0.1	(Sun et al., 2015)
		Resistencia a enfermedades	0.1	(Aghdam et al., 2019)
			0.1	(Janatizadeh et al., 2019)
			0.1	(Sharafi et al., 2019)
			0.1	(Li et al., 2019)
			0.05	(Liu et al., 2019a)
	Sandía	Resistencia a enfermedades	1	(Mandal et al., 2018)

FUENTE: Adaptado de distintos autores.

7. PAPEL DE LA MELATONINA EXÓGENA EN LA REDUCCIÓN DEL DAÑO POR FRÍO DURANTE EL ALMACENAMIENTO DE LOS FRUTOS

Se ha comprobado que los efectos antioxidantes de la melatonina exógena son capaces de retrasar el deterioro de la fruta a bajas temperaturas entre 0 a 4 °C. Este efecto se ha debido principalmente al aumento del contenido de GABA en la fruta tratada, lo que se refleja en un elevado suministro de ATP y, por consiguiente, en mayor proporción de ácidos grasos insaturados y saturados (Cao et al., 2018).

Gao et al. (2018) detallan que el tratamiento post-cosecha con melatonina mejoró el contenido de GABA, reguló el metabolismo fenólico y mantuvieron una alta proporción de ácidos grasos insaturados y saturados en melocotón.

Aghdam y Fard. (2017) expusieron que las fresas tratadas con melatonina mostraron una mayor actividad de la GABA transaminasa en comparación con las fruta no tratadas, aumentando el suministro de ATP e incrementando la relación de ácidos grasos insaturados/saturados.

Janatizadeh et al. (2019) describieron que la melatonina exógena redujo el daño por frío en el tomate, y que se le atribuyó este efecto a la mejora de las actividades de la H-ATPasa, Ca-ATPasa y Citocromo C oxidasa durante el almacenamiento en frío. También, Janatizadeh et al. (2019) confirmaron que la melatonina induce la acumulación de los ácidos linoleico y linolénico, mientras que la concentración de ácidos palmítico, esteárico y oleico disminuyeron. Además, la melatonina estimuló las actividades de la enzima shikimato deshidrogenasa, así como la enzima fenilalanina amonio liasa (PAL) en este fruto. Ambas enzimas están involucradas en la síntesis de los aminoácidos.

Aghdam et al. (2020) describieron que, en las granadas almacenadas a 4 °C, los tratamientos post-cosecha con melatonina provocaron la acumulación de aminoácidos y de glutatión antioxidante, lo que dio lugar a un aumento de los niveles fenólicos y de antocianinas.

En otras especies vegetales, la melatonina hizo disminuir la incidencia de la deterioro post-cosecha, reduciendo la tasa de respiración y la pérdida de peso en cerezas durante el almacenamiento a 0 °C (Wang et al., 2019). Este efecto se produjo por el bajo contenido de

O_2 , H_2O_2 y MDA como resultado del aumento de las actividades de SOD y CAT. El tratamiento con melatonina proporcionó tolerancia al frío en las granadas al mejorar las actividades de las enzimas CAT, SOD, APX y GR que eliminan las ROS, lo que dio lugar a la reducción de H_2O_2 y a la acumulación de fenoles (Jannatizadeh, 2019).

Bal. (2019) especifica que el contenido de ácido ascórbico, de fenoles y la actividad antioxidante se encontró mayoritariamente en las ciruelas “Santa Rosa” tras tratadas con melatonina en comparación con las ciruelas control, encontrando una reducción del deterioro durante el almacenamiento en frío.

Sin embargo, y de forma contraria a los resultados mencionados, Sharafi et al. (2019) también describieron que la melatonina llevó a una mayor acumulación de H_2O_2 en el tomate, que a su vez aumentó la síntesis de melatonina y GABA endógenos.

8. CONCLUSIONES

Tras la revisión de los principales estudios basados en la función de la melatonina o en sus aplicaciones podemos concluir que la melatonina es una molécula biodegradable no tóxica, que puede ser utilizada como una sustancia segura y respetuosa con el medio ambiente para mantener el crecimiento y el desarrollo de las plantas.

Las plantas producen melatonina de forma endógena y los estudios científicos han demostrado que es muy importante para mantener el crecimiento y desarrollo de las plantas. Sin embargo parece probado que la melatonina producida de forma endógena a veces no es suficiente para hacer frente a situaciones complejas de estrés

No obstante, la melatonina al producirse de forma endógena es capaz de desempeñar un importante papel en el alivio de estreses ambientales al regular las ROS y las RNS, dando como resultado la disminución de la degradación de la clorofila y mejorando la fotosíntesis gracias a las enzimas antioxidantes.

La presencia de melatonina a escala de ng/g parece ser una característica omnipresente en la fruta. Sin embargo, los tratamientos post-cosecha con melatonina exógena y otras

técnicas parecen ser tecnologías positivas que incrementar la resistencia a distintos estreses tanto en precosecha como en post-cosecha, así como la capacidad de crecimiento de la planta

La gran mayoría de los estudios revisados de los investigadores y científicos demuestran que el estudio de las funciones biológicas de la melatonina en los tejidos vegetales es un tema de investigación que sigue teniendo un gran interés y que no ha mermado, pero todavía no hay evidencias suficientes sobre el uso de la melatonina para ciertos mecanismos no revelados. Los estudios futuros deberán centrarse en estos mecanismos que permitan dilucidar el diferente comportamiento según la especie, la variedad e incluso el estado de madurez de las frutas.

9. BIBLIOGRAFÍA

Abd El-Naby, S.K.M., Mohamed, L., El-Naggar, Y.I.M. 2019. Effect of melatonin, GA (3) and NAA on vegetative growth, yield, and quality of 'Canino' apricot fruits. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*, 18 (3): 167–174.

Afreen F., Zobayed S.M.A., Kozai T. 2006. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *Journal of Pineal Research*, 41 (2):108-15.

Aghdam, M.S., Luo, Z., Li, L., Jannatizadeh, A., Fard, J. R., Pirzad, F. 2020. Melatonin treatment maintains nutraceutical properties of pomegranate fruits during cold storage. *Food Chemistry*, 303: 125 - 385.

Aghdam, M.S., Luo, Z.S., Jannatizadeh, A., Sheikh-Assadi, M., Sharafi, Y., Farmani, B., 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., y Fard, J.R. 2017. Melatonin treatment attenuates postharvest decay and maintains nutritional quality of strawberry fruits (*Fragaria X anannasa* cv. Selva) by enhancing GABA shunt activity. *Food Chemistry*, 221: 1650–1657.
- Aguilera, Herrera T., Benítez V., Arribas S.M., López de Pablo A.L., Esteban R.M. 2015. Estimation of scavenging capacity of melatonin and other antioxidants: Contribution and evaluation in germinated seeds. *Food Chemistry*, 170: 203-11.
- Aguilera, Y., Rebollo Hernández, M., Herrera, T., Cayuelas, L.T., Rodríguez Rodríguez, P., de Pablo, Á.L.L., Arribas, S.M., Martín Cabrejas, M.A. Intake of bean sprouts influences melatonin and antioxidant capacity biomarker levels in rats. *Food and Function*, 2016, (7): 1438–1445.
- Alós, E., Rodrigo, M.J., Zacarias, L. 2019. Ripening and Senescence. In E. M. Yahia (Ed.). *Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetables*, Chapter 7: 131–155.
- Arnao M.B, Hernández-Ruiz J. 2015. Functions of melatonin in plants: a review. *Journal of Pineal Research*, 59 (2): 133-50.
- Arnao, M.B, Hernández-Ruiz, J. 2013. Growth conditions influence the melatonin content of tomato plants. *Food Chemistry*, 138: 1212–1214.
- Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. 2007 Melatonin promotes adventitious-and lateral root regeneration in etiolated hypocotyls of *Lupinus albus* L. *Journal of Pineal Research*, 42: 147–152.
- Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. 2009. Chemical stress by different agents affects the melatonin content of barley roots. *Journal of Pineal Research*, 2009, (46): 295–299.
- Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. 2013. Growth conditions determine different melatonin levels in *Lupinus albus* L. *Journal of Pineal Research*, 55: 149–155.
- Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. 2014. Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress. *Trends in Plant Science*, 19 (12): 789–797.
- Arnao, M.B., Hernández-Ruiz, J. 2018. Melatonin and its relationship to plant hormones. *Ann. Bot*, 121 (2): 195–207.

- Badria, F.A. 2002. Melatonin, serotonin, and tryptamine in some Egyptian food and medicinal plants. *Journal of Medicinal Food*, 5: 153–157.
- Bal, E. 2019. Physicochemical changes in ‘Santa Rosa’ plum fruit treated with melatonin during cold storage. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 13 (3): 1713–1720.
- Boccalandro, H.E, González, 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): 226-32.
- Burkhardt, S., Tan, D.X, Manchester, L.C, Hardeland, R., Reiter, R.J. 2001. Detection and Quantification of the Antioxidant Melatonin in Montmorency and Balaton Tart Cherries (*Prunus cerasus*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49 (10): 4898-902.
- 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 (1): 107-11.
- Campos, C.N., Ávila, R.G., de Souza, K.R.D., Azevedo, L.M., Alves, J.D., 2019. Melatonin reduces oxidative stress and promotes drought tolerance in young *Coffea arabica* L. Plants. *Agricultural Water Management*, 211: 37–47.
- Cao, S.F., Shao, J.R., Shi, L.Y., Xu, L.W., Shen, Z.M., Chen, W., Yang, Z.F. 2018. Melatonin increases chilling tolerance in postharvest peach fruit by alleviating oxidative damage. *Scientific 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.
- Castañares, J.L., Bouzo, C.A., 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.

- Chen, G., Huo, Y., Tan, D.X., Liang, Z., Zhang, W., Zhang, Y. 2003. Melatonin in Chinese medicinal herbs. *Life Sciences*, 73 (1): 19–26.
- Chen, G., Huo, Y., Tan, D.X., Liang, Z., Zhang, W., Zhang, Y. 2003. Melatonin in Chinese medicinal herbs. *Life Sciences*, 73 (1): 19–26.
- Chen, L., Wang, M.R., Li, J.W., Feng, C.H., Cui, Z.H., Zhao, L., Wang, Q.C. 2019. Exogenous application of melatonin improves eradication of apple stem grooving virus from the infected in vitro shoots by shoot tip culture. *Plant Pathology*, 68 (5): 997–1006.
- Cipolla-Neto, J., Amaral, F.G, Afeche, S.C, Tan, D.X, Reiter, R.J. 2014. Melatonin, energy metabolism, and obesity: a review. *Journal of Pineal Research*, 56 (4): 371-81.
- Colak, 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.
- Dawood, M.G., El-Awadi, M.E. 2015. Alleviation of salinity stress on *Vicia faba* L. Plants via seed priming with melatonin. *Acta Biologica Colombiana*, 20 (2): 223–235.
- De la Puerta, C., Carrascosa-Salmoral, M.P., García-Luna, P.P., Lardone, P.J., Herrera, J.L., Fernández-Montesinos R. 2007. Melatonin is a phytochemical in olive oil. *Food Chemistry*, 104 (2): 609-12.
- Debnath, B., Hussain, M., Irshad, M., Mitra, S., Li, M., Liu, S., Qiu, D. 2018. Exogenous melatonin mitigates acid rain stress to tomato plants through modulation of leaf ultrastructure, photosynthesis, and antioxidant potential. *Molecules*, 23 (2): 388.
- Dubbels R., Reiter R.J, Klenke E., Goebel A., Schnakenberg E., Ehlers C. 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-Mogy, M.M., Ludlow, R.A., Roberts, C., Muller, C.T., y Roger, H.J. 2019. Postharvest exogenous melatonin treatment of strawberry reduces postharvest spoilage but affects components of the aroma profile. *Journal of Berry Research*, 9 (2): 297–307.

- Feng, X., Wang, M., Zhao, Y., Han, P., Dai, Y. 2014. Melatonin from different fruit sources, functional roles, and analytical methods. *Trends in Food Science and Technology*, 37: 21–31.
- Gao, H., Lu, Z., Yang, Y., Wang, D., Yang, T., Cao, M., Cao, W. 2018. 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., Zhang, Z.K., Chai, H.K., Cheng, N., Yang, Y., Wang, D.N., Cao, W. 2016. Melatonin treatment delays postharvest senescence and regulates reactive oxygen species metabolism in peach fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 118: 103–110.
- Genario, R., Cipolla-Neto, J., Bueno, A.A, Santos, H.O. 2021. Melatonin supplementation in the management of obesity and obesity-associated disorders: A review of physiological mechanisms and clinical applications. *Pharmacological Research*, 163: 105 - 254.
- Gong, X., Shi, S., Dou, F., Song, Y., Ma, F. 2017. Exogenous melatonin alleviates alkaline stress in *Malus hupehensis* Rehd. By regulating the biosynthesis of polyamines. *Molecules*, 22 (9): 1542.
- 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): 223-9.
- Hardeland, R. 2013. Melatonin and the theories of aging: A critical appraisal of melatonin's role in antiaging mechanisms. *Journal of Pineal Research*, 55: 325–356.
- Hasan, M.K., Liu, C.X., Pan, Y.T., Ahammed, G.J., Qi, Z.Y., Zhou, J., 2018. Melatonin alleviates low-sulfur stress by promoting sulfur homeostasis in tomato plants. *Scientific Reports*, 8 (1): 10182.
- Hattori, A., Migitaka, H., Iigo, M., Itoh, M., Yamamoto, K., Ohtani Kaneko, R., Hara, M., Suzuki, T., Reiter, R.J. 1995. Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates. *Biochemistry and Molecular Biology International*, 35 (3): 627–634.

- Hernández-Ruiz, J., Cano, A., Arnao, M.B. 2004. Melatonin: a growth-stimulating compound present in lupin tissues. *Planta*, 220 (1): 140–144.
- Hernández-Ruiz, J., Cano, A., Arnao, M.B. 2005. Melatonin acts as a growth-stimulating compound in some monocot species. *Journal of Pineal Research*, 39: 137–142.
- Hu, W., Yang, H., Tie, W., Yan, Y., Ding, Z., Liu, Y., Jin, Z. 2017. Natural variation in banana varieties highlights the role of melatonin in postharvest ripening and quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65 (46): 9987–9994.
- Huang, X., Mazza, G. 2011. Simultaneous analysis of serotonin, melatonin, piceid and resveratrol in fruits using liquid chromatography tandem mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 1218 (25): 3890-9.
- Jahan, M.S., Shu, S., Wang, Y., Chen, Z., He, M., Tao, M., Sun, J., Guo, S. 2019. Melatonin alleviates heat-induced damage of tomato seedlings by balancing redox homeostasis and modulating polyamine and nitric oxide biosynthesis. *BMC Plant Biology*, 19 (1): 1–16.
- Jannatizadeh, A. 2019. Exogenous melatonin applying confers chilling tolerance in pomegranate fruit during cold storage. *Scientia Horticulture*, 246: 544–549.
- Jannatizadeh, A. 2019. Exogenous melatonin applying confers chilling tolerance in pomegranate fruit during cold storage. *Scientia Horticulturae*, 246: 544–549.
- Jinying, W., Chuan, J., Shuke, L., Jingui, Z. 2009. Study on analysis method of melatonin and melatonin content in corn and rice seeds. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 17: 6.
- 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.
- Kabiri, R., Hatami, A., Oloumi, H., Naghizadeh, M., Nasibi, F., Tahmasebi, Z. 2018. Foliar application of melatonin induces tolerance to drought stress in Moldavian balm plants (*Dracocephalum moldavica*) through regulating the antioxidant system. *Folia Horticulturae*, 30 (1): 155–167.

- Kolář, J., Johnson, C.H., Macháčková, I., 2003. Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum*. *Physiologia Plantarum*, 118 (4): 605–612.
- Kołodziejczyk, I., Dzitko, K., Szewczyk, R., Posmyk, M.M. 2016. Exogenous melatonin expediently modifies proteome of maize (*Zea mays* L.) embryo during seed germination. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38: 146.
- Lee, H.Y., Byeon, Y., Tan, D.X., Reiter, R.J., Back, K. 2015. Arabidopsis serotonin N-acetyltransferase knockout mutant plants exhibit decreased melatonin and salicylic acid levels resulting in susceptibility to an avirulent pathogen. *Journal of Pineal Research*, 58: 291–299.
- Lerner, A., Case, J. 1959. Pigment cell regulatory factors. *The Journal of Investigative Dermatology*, 32: 211–221.
- Li, C., Tan, D.X., Liang, D., Chang, C., Jia, D., Ma, F. 2015. Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 66 (3): 669–680.
- Li, C., Wang, P., Wei, Z., Liang, D., Liu, C., Yin, L., Jia, D., Fu, M., Ma, F. 2012. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis*. *Journal of Pineal Research*, 53 (3): 298–306.
- Li, H., Chang, J., Chen, H., Wang, Z., Gu, X., Wei, C., Zhang, Y., Ma, J., Yang, J., Zhang, X., 2017a. Exogenous melatonin confers salt stress tolerance to watermelon by improving photosynthesis and redox homeostasis. *Frontiers in Plant Science*, 8: 295.
- Li, H., Chang, J., Zheng, J., Dong, Y., Liu, Q., Yang, X., Wei, C., Zhang, Y., Ma, J., Zhang, X., 2017b. Local melatonin application induces cold tolerance in distant organs of *Citrullus lanatus* L. Via long distance transport. *Scientific Reports*, 7: 40858.
- Li, J., Li, Y., Tian, Y., Qu, M., Zhang, W., Gao, L., 2017c. Melatonin has the potential to alleviate cinnamic acid stress in cucumber seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1193

- Li, J., Liu, J., Zhu, T., Zhao, C., Li, L., Chen, M. 2019a. The Role of melatonin in salt stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 20 (7).
- Li, J., Yang, Y., Sun, K., Chen, Y., Chen, X., Li, X., 2019b. Exogenous Melatonin enhances cold, salt and drought stress tolerance by improving antioxidant defence in tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze). *Molecules*, 24 (9): 1826.
- Li, J., Zhao, C., Zhang, M., Yuan, F., Chen, M. 2019c. Exogenous melatonin improves seed germination in *Limonium bicolor* under salt stress. *Plant Signaling and Behavior*, 14 (11): 1–10.
- Li, T., Wu, Q., Zhu, H., Zhou, Y., Jiang, Y., Gao, H., Yun, Z. 2019d. Comparative transcriptomic and metabolic analysis reveals the effect of melatonin on delaying anthracnose incidence upon postharvest banana fruit peel. *BMC Plant Biology*, 19 (1): 289.
- Li, T.T., Wu, Q.X., Zhu, H., Zhou, Y. J., Jiang, Y. M., Gao, H. J., Yun, Z. 2019. Comparative transcriptomic and metabolic analysis reveals the effect of melatonin on delaying anthracnose incidence upon postharvest banana fruit peel. *BMC Plant Biology*, 19: 289.
- Li, X., Wei, J.P., Scott, E., Liu, J.W., Guo, S., Li, Y., Zhang, L., Han, W.Y. 2018. Exogenous melatonin alleviates cold stress by promoting antioxidant defense and redox homeostasis in *Camellia sinensis* L. *Molecules*, 23 (1): 165.
- Liang, D., Ni, Z., Xia, H., Xie, Y., Lv, X., Wang, J., Lin, L., Deng, Q., Luo, X. 2019. Exogenous melatonin promotes biomass accumulation and photosynthesis of kiwi- fruit seedlings under drought stress. *Scientia Horticulturae*, 246: 34–43.
- Liu, C., Zheng, H., Sheng, K., Liu, W., & Zheng, L. 2018. Effects of melatonin treatment on the postharvest quality of strawberry fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 139: 47–55.
- Liu, J., Liu, H., Wu, T., Zhai, R., Yang, C., Wang, Z., Xu, L. 2019. Effects of melatonin treatment of postharvest pear fruit on aromatic volatile biosynthesis. *Molecules*, 24 (23): 4233.

Liu, J., Yue, R., Si, M., Wu, M., Cong, L., Zhai, R., Xu, L. 2019. Effects of exogenous application of melatonin on quality and sugar metabolism in 'Zaosu' pear fruit. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38 (3): 1161–1169

Liu, J., Zhang, R., Sun, Y., Liu, Z., Jin, W., Sun, Y. 2016. The beneficial effects of exogenous melatonin on tomato fruit properties. *Scientia Horticulturae*, 207: 14–20.

Liu, J.L., Zhai, R., Liu, F. X., Zhao, Y.X., Wang, H. B., Liu, L.L., Xu, L.F. 2018. Melatonin induces parthenocarpy by regulating genes in gibberellin pathways of 'Starkrimson' pear (*Pyrus communis* L.). *Frontiers in Plant Science*, 9, 946.

Luis, C.J., Alberto, B.C. 2018. 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.

Manchester, L.C., Tan, D.X., Reiter, R.J., Park, W., Monis, K., Qi, W. 2000. High levels of melatonin in the seeds of edible plants: possible function in germ tissue protection. *Life Sciences*, 67 (25): 3023–3029.

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.

Martínez, V., Nieves Cordones, M., López De la calle, M., Rodenas, R., Mestre, T., Garcia Sánchez, F., Rubio, F., Nortes, P.A., Mittler, R., Rivero, R. 2018. Tolerance to stress combination in tomato plants: new insights in the protective role of melatonin. *Molecules*, 23 (3): 535.

Meng, J.F., Xu, T.F., Song, C.Z., Yu, Y., Hu, F., Zhang, L., Xi, Z.M. 2015. Melatonin treatment of preveraison grape berries to increase size and synchronicity of berries and modify wine aroma components. *Food Chemistry*, 185: 127–134.

Meng, J.F., Xu, T.F., Wang, Z.Z., Fang, Y.L., Xi, Z.M., Zhang, Z.W., 2014. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water-deficient stress:

antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. *Journal of Pineal Research*, 57 (2): 200–212.

Meng, J.F., Xu, T.F., Wang, Z.Z., Fang, Y.L., Xi, Z.M., Zhang, Z.W. 2014. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water-deficient stress: antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. *Journal of Pineal Research*, 57 (2): 200–212.

Mercolini, L., Mandrioli, R., Raggi, M.A. 2012. Content of melatonin and other antioxidants in grape-related foodstuffs: measurement using a MEPS-HPLC-F method. *Journal of Pineal Research*, 53 (1): 21-8.

Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7 (9): 405–410.

Mukherjee, S. 2019. Recent advancements in the mechanism of nitric oxide signalling associated with hydrogen sulfide and melatonin crosstalk during ethylene-induced fruit ripening in plants. *Nitric Oxide*, 82: 25–34.

Murch, S.J., Alan, A.R., Cao, J., Saxena, P.K. 2009. Melatonin and serotonin in flowers and fruits of *Datura metel* L. *Journal of Pineal Research*, 47: 277–283.

Nabaei, M., Amooaghaie, R. 2019. Interactive Effect of melatonin and sodium nitroprusside on seed germination and seedling growth of *catharanthus roseus* under cadmium stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 1–12.

Nawaz, M.A., Huang, Y., Bie, Z., Ahmed, W., Reiter, R.J., Niu, M., Hameed, S. 2016. Melatonin: Current status and future perspectives in plant science. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1230.

Nawaz, M.A., Jiao, Y., Chen, C., Shireen, F., Zheng, Z., Imtiaz, M., Bie, Z., Huang, Y. 2018. Melatonin pretreatment improves vanadium stress tolerance of watermelon seedlings by reducing vanadium concentration in the leaves and regulating melatonin biosynthesis and antioxidant-related gene expression. *Journal of Plant Physiology*, 220: 115–127.

- Okatan, V., Bulduk, I., Sekara, A., Colak, A. M., Kaki, B., Gundogdu, M. 2018. Bioactive components and market quality of apple (*Malus x domestica* Borkh.) fruits could be effectively controlled by trees pretreatment with boric acid, melatonin and gibberellic acid. *Fresenius Environmental Bulletin*, 27 (10): 6933-6944.
- Okazaki, M., Ezura, H. 2009. Profiling of melatonin in the model tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivar Micro-Tom. *Journal of Pineal Research*, 46 (3): 338-43.
- Padumanonda, T., Johns, J., Sangkasat, A., Tiyaworanant S. 2014. Determination of melatonin content in traditional Thai herbal remedies used as sleeping aids. *DARU Journal of Pharmaceutical Sciences*, 22 (1): 6.
- Park, S., Back, K. 2012. Melatonin promotes seminal root elongation and root growth in transgenic rice after germination. *Journal of Pineal Research*, 53: 385–389.
- Park, S., Le, T.N.N., Byeon, Y., Kim, Y.S., Back, K. 2013. Transient induction of melatonin biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) during the reproductive stage. *Journal of Pineal Research*, 55: 40-45.
- Pelagio-Flores, R., Muñoz-Parra, E., Ortiz-Castro, R., López-Bucio, J. 2012. Melatonin regulates Arabidopsis root system architecture likely acting independently of auxin signalling. *Journal of Pineal Research*, 53: 279–288.
- Pereira, R. de S. 2006. Regression of gastroesophageal reflux disease symptoms using dietary supplementation with melatonin, vitamins and aminoacids: comparison with omeprazole. *Journal of Pineal Research*, 41 (3): 195-200.
- Posmyk, M.M., Bałabusta, M., Wieczorek, M., Sliwinska, E., Janas, K. 2009. Melatonin applied to cucumber (*Cucumis sativus* L.) seeds improves germination during chilling stress. *Journal of Pineal Research*, 46: 214–223.
- Posmyk, M.M., Janas, K.M. 2009. Melatonin in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31.
- Posmyk, M.M., Kuran, H., Marciniak, K., Janas, K.M. 2008. Presowing seed treatment with melatonin protects red cabbage seedlings against toxic copper ion concentrations. *Journal of Pineal Research*, 45 (1): 24–31.

- Reiter, R.J, Manchester, L.C, Tan, D. Xian. 2005. Melatonin in walnuts: Influence on levels of melatonin and total antioxidant capacity of blood. *Nutrition*, 21 (9): 920-4.
- Reiter, R.J., Tan, D.X., 2002. Melatonin: an antioxidant in edible plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 957 (1): 341–344.
- Riga, P., Medina, S., García-Flores, L.A., Gil-Izquierdo, Á. 2014. Melatonin content of pepper and tomato fruits: Effects of cultivar and solar radiation. *Food Chemistry*, 156: 347–352.
- Robles, P., Quesada, V., 2017. Emerging roles of mitochondrial ribosomal proteins in plant development. *International Journal of Molecular Sciences*, 18 (12): 2595.
- Rodriguez-Naranjo, M.I, Gil-Izquierdo, A., Troncoso, A.M, Cantos, E., Garcia-Parrilla, M.C. 2011. Melatonin: A new bioactive compound in wine. *Journal of Food Composition and Analysis*, 24 (4): 603-8.
- Sack, R.L., Lewy, A.J., Erb, D.L., Vollmer, W.M., Singer, C.M. 1986. Human melatonin production decreases with age. *Journal of Pineal Research*, 3: 379–388.
- Sadak, M.S., Abdalla, A.M., Abd Elhamid, E.M., Ezzo, M.I. 2020. Role of melatonin in improving growth, yield quantity and quality of *Moringa oleifera* L. Plant under drought stress. *Bulletin of the National Research Centre*, 44 (1).
- Sánchez-Rodríguez, E., Romero, L., Ruiz, J., 2016. Accumulation of free polyamines enhances the antioxidant response in fruits of grafted tomato plants under water stress. *Journal of Plant Physiology*, 190: 72–78.
- Sarafi, E., Tsouvaltzis, P., Chatzissavvidis, C., Siomos, A., y Therios, I. 2017. Melatonin and resveratrol reverse the toxic effect of high boron (B) and modulate biochemical parameters in pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 112: 173–182.
- Sarropoulou, V.N., Therios, I.N., Dimassi-Theriou, K.N. 2012. Melatonin promotes adventitious root regeneration in in vitro shoot tip explants of the commercial sweet

cherry rootstocks CAB-6P (*Prunus cerasus* L.), Gisela 6 (*P. cerasus* × *P. canescens*), and MxM 60 (*P. avium* × *P. mahaleb*). *Journal of Pineal Research*, 52: 38–46.

Sharafi, Y., Aghdam, 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.

Sharafi, Y., Aghdam, 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.

Sharma, A., Wang, J., Xu, D., Tao, S., Chong, S., Yan, D., Li, Z., Yuan, H., Zheng, B. 2020. Melatonin regulates the functional components of photosynthesis, antioxidant system, gene expression, and metabolic pathways to induce drought resistance in grafted *Carya cathayensis* plants. *The Science of the Total Environment*, 713: 136675.

Shi H, Reiter RJ, Tan DX, Chan Z. 2015. Indole-3-acetic acid inducible 17 positively modulates natural leaf senescence through melatonin-mediated pathway in Arabidopsis. *Journal of Pineal Research*, 58 (1): 26-33.

Stürtz M, Cerezo AB, Cantos-Villar E, Garcia-Parrilla MC. 2011. Determination of the melatonin content of different varieties of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) and strawberries (*Fragaria ananassa*). *Food Chemistry*, 127 (3): 1329-34.

Sun, Q.Q., Zhang, N., Wang, J.F., Cao, Y.Y., Li, X.S., Zhang, H.J., Guo, Y.D. 2016. A label free differential proteomics analysis reveals the effect of melatonin on promoting fruit ripening and anthocyanin accumulation upon postharvest in tomato. *Journal of Pineal Research*, 61 (2): 138–153.

Sun, Q.Q., Zhang, N., Wang, J.F., Zhang, H.J., Li, D.B., Shi, J., 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, Y., Liu, Z., Lan, G., Jiao, C., Sun, Y. 2019. Effect of exogenous melatonin on resistance of cucumber to downy mildew. *Scientia Horticulturae*, 255: 231–241.
- Tal, O., Haim, A., Harel, O., Gerchman, Y. 2011. Melatonin as an antioxidant and its semi-lunar rhythm in green macroalga *Ulva* sp. *Journal of Experimental Botany*, 62 (6): 1903-10.
- Tan, D.X, Hardeland, R., Back, K., Manchester, L.C, Alatorre-Jimenez, M.A, Reiter, R.J. 2016. On the significance of an alternate pathway of melatonin synthesis via 5-methoxytryptamine: comparisons across species. *Journal of Pineal Research*, 61 (1): 27-40.
- Tan, D.X.; Xu, B.; Zhou, X.; Reiter, R.J. 2018. Pineal Calcification, Melatonin Production, Aging, Associated Health Consequences and Rejuvenation of the Pineal Gland. *Molecules*, 23: e301.
- Tang, Y., Li, J., Li, H. 2015. Effects of exogenous melatonin on photosynthetic characteristics of eggplant (*solanum melongena* L.) Under cadmium stress. Paper Presented at the 2015 6th International Conference on Manufacturing Science and Engineering.
- Tijero, V., Munoz, P., Munne-Bosch, S. 2019. Melatonin as an inhibitor of sweet cherries ripening in orchard trees. *Plant Physiology and Biochemistry*, 140: 88–95.
- Tiryaki, I., Keles, H. 2012. Reversal of the inhibitory effect of light and high temperature on germination of *Phacelia tanacetifolia* seeds by melatonin. *Journal of Pineal Research*, 52 (3): 332–339.
- Uchendu, E.E., Shukla, M.R., Reed, B.M., Saxena, P.K., 2013. Melatonin enhances the recovery of cryopreserved shoot tips of American elm (*Ulmus americana* L.). *Journal of Pineal Research*, 55 (4): 435–442.
- Underwood, H. 1989. The pineal and melatonin: Regulators of circadian function in lower vertebrates. *Experientia*, 45: 914–922.
- Verde, A., Míguez, J.M, Gallardo, M. 2019. Melatonin and related bioactive compounds in commercialized date palm fruits (*Phoenix dactylifera* L.): correlation with some antioxidant parameters. *European Food Research and Technology*, 245 (1): 51-9.

- Vitalini, S., Gardana, C., Zanzotto, A., Simonetti, P., Faoro, F., Fico, G. 2011. The presence of melatonin in grapevine (*Vitis vinifera* L.) berry tissues. *Journal of Pineal Research*, 51 (3): 331-7.
- Wang, C., Yin, L.Y., Shi, X.Y., Xiao, H., Kang, K., Liu, X.Y., Zhan, J.C., Huang, W.D. 2016a. Effect of cultivar, temperature, and environmental conditions on the dynamic change of melatonin in mulberry fruit development and wine fermentation. *Journal of Food Sciences*, 81 (4): 958–967.
- Wang, F., Zhang, X., Yang, Q., Zhao, Q. 2019. Exogenous melatonin delays post-harvest fruit senescence and maintains the quality of sweet cherries. *Food Chemistry*, 301: 125-311.
- Wei, Z., Gao, T., Liang, B., Zhao, Q., Ma, F., Li, C. 2018. Effects of exogenous melatonin on methyl viologen-mediated oxidative stress in apple leaf. *International Journal of Molecular Sciences*, 19 (1): 316.
- Xia, H., Ni, Z., Hu, R., Lin, L., Deng, H., Wang, J., Tang, Y., Sun, G., Wang, X., Li, H., Liao, M., Lv, X., Liang, D. 2020. Melatonin alleviates drought stress by a non-enzymatic and enzymatic antioxidative system in kiwifruit seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*, 21 (3): 852.
- Xie, Z., Chen, F., Li, W.A, Geng, X., Li, C., Meng, X. 2017. A review of sleep disorders and melatonin. *Neurol Research*, 39 (6): 559-65.
- Xin, D., Si, J., & Kou, L. 2017. Postharvest exogenous melatonin enhances quality and delays the senescence of cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 44: 891–901.
- Xu, L., Xiang, G., Sun, Q., Ni, Y., Jin, Z., Gao, S., Yao, Y. 2019. Melatonin enhances salt tolerance by promoting MYB108A-mediated ethylene biosynthesis in grapevines.
- 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., Bian, F.E., Zhai, H., Yao, Y.X. 2018. Melatonin treatment enhances the polyphenol content and antioxidant capacity of red wine. *Horticultural Plant Journal*, 4 (4): 144–150.
- Xu, W., Cai, S.Y., Zhang, Y., Wang, Y., Ahammed, G.J., Xia, X.J., Shi, K., Zhou, Y.H., Yu, J.Q., Reiter, R.J., Zhou, J. 2016. Melatonin enhances thermotolerance by promoting cellular protein protection in tomato plants. *Journal of Pineal Research*, 61 (4): 457–469.
- Yan, Y., Jing, X., Tang, H., Li, X., Gong, B., Shi, Q. 2019. Using transcriptome to discover a novel melatonin-induced sodic alkaline stress resistant pathway in *Solanum lycopersicum* L. *Plant and Cell Physiology*, 60 (9): 2051–2064.
- Yang, X., Xu, H., Li, D., Gao, X., Li, T., Wang, R. 2018. Effect of melatonin priming on photosynthetic capacity of tomato leaves under low-temperature stress. *Photosynthetica* 56 (3): 884–892.
- Yin, L., Wang, P., Li, M., Ke, X., Li, C., Liang, D., Ma, F. 2013. Exogenous melatonin improves *Malus* resistance to Marssonina apple blotch. *Journal of Pineal Research*, 54 (4): 426–434.
- Yin, Z., Lu, J., Meng, S., Liu, Y., Mostafa, I., Qi, M., Li, T. 2019. Exogenous melatonin improves salt tolerance in tomato by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate–glutathione cycle. *Journal of Plant Interactions*, 14 (1): 453–463
- Yu, Y., Wang, A., Li, X., Kou, M., Wang, W., Chen, X., Xu, T., Zhu, M., Ma, D., Li, Z., Sun, J. 2018. Melatonin-stimulated triacylglycerol breakdown and energy turnover under salinity stress contributes to the maintenance of plasma membrane H⁺ –ATPase activity and K⁺/Na⁺ homeostasis in sweet potato. *Frontiers in Plant Science*, 9: 256.
- Zahedi, S.M., Hosseini, M.S., Abadía, 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.
- Zamani, Z., Amiri, H., Ismaili, A. 2019. Improving drought stress tolerance in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum*) by exogenous melatonin. *Plant Biosystems*, 1–13.

- Zephy, D., Ahmad, J. 2015. Type 2 diabetes mellitus: Role of melatonin and oxidative stress. *Diabetes and Metabolic Syndrome: Clinical Research and Reviews*, 9 (2): 127-31.
- Zhai, R., Liu, J.L., Liu, F.X., Zhao, Y.X., Liu, L.L., Fang, C., 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, H.J., Zhang, N., Yang, R.C., Wang, L., Sun, Q.Q., Li, D.B., Cao, Y.Y., Weeda, S., Zhao, B., Ren, S., Guo, Y.D. 2014a. Melatonin promotes seed germination under high salinity by regulating antioxidant systems, ABA and GA 4 interaction in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Pineal Research*, 57 (3): 269–279.
- Zhang, H.X., Liu, X., Chen, T., Ji, Y.Z., Shi, K., Wang, L., Kong, J. 2018. Melatonin in apples and juice: Inhibition of browning and microorganism growth in apple juice. *Molecules*, 23 (3): 521.
- Zhang, H.X., Liu, X., Chen, T., Ji, Y.Z., Shi, K., Wang, L., Kong, J. 2018. Melatonin in apples and juice: Inhibition of browning and microorganism growth in apple juice. *Molecules*, 23 (3): 521.
- Zhang, N., Sun, Q., Zhang, H., Cao, Y., Weeda, S., Ren, S., Guo, Y.D. 2014b. Roles of melatonin in abiotic stress resistance in plants. *Journal of Experimental Botany* 66 (3): 647–656.
- Zhang, N., Zhang, H.J., Zhao, B., Sun, Q.Q., Cao, Y.Y., Li, R., Wu, X.X., Weeda, S., Li, L., Ren, S., Reiter, R.J., Guo, Y.D. 2014c. The RNA-seq approach to discriminate gene expression profiles in response to melatonin on cucumber lateral root formation. *Journal of Pineal Research*, 56 (1): 39–50.
- Zhang, N., Zhao, B., Zhang, H.J., Weeda, S., Yang, C., Yang, Z.C., Ren, S., Guo, Y.D. 2013. Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Pineal Research*. 54 (1): 15–23.
- Zhang, N., Zhao, B., Zhang, H.J., Weeda, S., Yang, C., Yang, Z.C., Ren, S., Guo, Y.D. 2013. Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Pineal Research*, 54 (1): 15–23.

- Zhang, R., Sun, Y., Liu, Z., Jin, W., Sun, Y. 2017. Effects of melatonin on seedling growth, mineral nutrition, and nitrogen metabolism in cucumber under nitrate stress. *Journal of Pineal Research*, 62: e12403.
- Zhao, D., Wang, R., Liu, D., Wu, Y., Sun, J., Tao, J. 2018. Melatonin and Expression of Tryptophan Decarboxylase Gene (TDC) in Herbaceous Peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) Flowers. *Molecules*, 23: 1164.
- Zhao, D., Wang, R., Meng, J., Li, Z., Wu, Y., Tao, J. 2017. Ameliorative effects of melatonin on dark-induced leaf senescence in gardenia (*Gardenia jasminoides* Ellis): leaf morphology, anatomy, physiology and transcriptome. *Scientific Reports*, 7 (1): 1–19.
- 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.
- Zheng, X., Zhou, J., Tan, D.X., Wang, N., Wang, L., Shan, D., Kong, J. 2017. Melatonin improves waterlogging tolerance of *Malus baccata* (Linn.) Borkh. Seedlings by maintaining aerobic respiration, photosynthesis and ROS migration. *Frontiers in Plant Science*, 8: 483.
- Zohar, R., Izhaki, I., Koplovich, A., Ben-Shlomo, R. 2011. Phytomelatonin in the leaves and fruits of wild perennial plants. *Phytochemistry Letters*, 4 (3): 222-6.
- Zuo, Z., Sun, L., Wang, T., Miao, P., Zhu, X., Liu, S., Song, F., Mao, H., Li, X. 2017. Melatonin Improves the Photosynthetic Carbon Assimilation and Antioxidant Capacity in Wheat Exposed to Nano-ZnO Stress. *Molecules*, 22, 1727.