

叶欣悦, 闫见敏, 杨雪莲, 等. *SlCOMT1* 基因克隆及在番茄组织器官中的表达和褪黑素生物合成变化[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(23): 49–54.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.23.007

# *SlCOMT1* 基因克隆及在番茄组织器官中的表达和褪黑素生物合成变化

叶欣悦<sup>1</sup>, 闫见敏<sup>1,2</sup>, 杨雪莲<sup>1</sup>, 李云洲<sup>1,2</sup>, 须文<sup>1,2</sup>

(1. 贵州大学农学院, 贵州贵阳 550025; 2. 贵州大学蔬菜研究院, 贵州贵阳 550025)

**摘要:**为探讨咖啡酸-*O*-甲基转移酶关键基因(*SlCOMT1*) 在番茄不同生育期和组织器官中的表达特异性和褪黑素含量变化, 采用 RT-PCR 技术从矮生型番茄 Micro-Tom 叶片中克隆了 *SlCOMT1* 基因, 其全长 1 074 bp, 编码 357 个氨基酸。生物信息学分析结果表明, *SlCOMT1* 蛋白具有 SAM(*S*-腺苷甲硫氨酸) 依赖型甲基转移酶超家族典型的保守结构域, 不含跨膜结构, 是一种稳定的高脂溶性蛋白, 含有 31 个磷酸化位点, 二级结构以  $\alpha$  螺旋为主。系统进化树和保守基序分析结果表明, 该蛋白序列与茄科的辣椒和马铃薯具有较高的亲缘关系且含有相同的保守基序。荧光定量 PCR 和内源褪黑素含量分析结果表明, *SlCOMT1* 和褪黑素在番茄不同组织器官中均有表达和积累, 分别在开花后 5 d、花苞中表达量最高, 在其他组织中 *SlCOMT1* 的表达和褪黑素含量之间存在一定的相关性。本研究结果可为深入研究 *SlCOMT1* 基因的生物学功能提供理论依据。

**关键词:** 番茄; 咖啡酸-*O*-甲基转移酶; 基因克隆; 褪黑素; 表达模式

**中图分类号:** S641.201 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)23-0049-06

褪黑素(melatonin) 化学名为 *N*-乙酰基-5-甲氧基色胺(*N*-acetyl-5-methoxytryptamine), 分子式为  $C_{13}H_{16}N_2O_2$ , 相对分子质量为 232.27, 是一种高度保守的小分子色氨酸吲哚类衍生化合物。由褪黑素及其代谢产物组成的持续性清除活性氧(ROS) 或活性氮(RNS) 的过程被称为自由基清除级联(free radical scavenging cascade)<sup>[1]</sup>。据估计, 通过这种自由基级联清除, 1 分子的褪黑素可以清除多达 10 个 ROS 或 RNS 分子, 这使得褪黑素能够在较低的剂量下也能够有效保护生物免受氧化应激<sup>[2-3]</sup>。研究表明, 外源褪黑素的应用可以减缓不同非生物胁迫诱导的衰老, 因此也被称为植物非生物胁迫的通用调节剂<sup>[4-6]</sup>。除此之外, 褪黑素还作为一种多功能信号分子, 参与植物昼夜节律<sup>[7]</sup>、外植体生长、开花<sup>[8]</sup> 和种子萌发<sup>[9]</sup> 等生理过程。

近年来, 植物褪黑素合成途径已被阐明。植物褪黑素的合成主要由 6 种不同的酶参与, 包括色氨酸脱羧酶(tryptophan decarboxylase, 简称 TDC)、色氨酸羟化酶(tryptophan hydroxylase, 简称 TPH)、色胺 5-羟化酶(tryptamine 5-hydroxylase, 简称 T5H)、血清素 *N*-乙酰基转移酶(serotonin *N*-acetyltransferase, 简称 SNAT)、乙酰 5-羟色胺甲基转移酶(acetylserotonin methyl transferase, 简称 ASMT)、咖啡酸-*O*-甲基转移酶(caffeic acid *O*-methyltransferase, 简称 COMT)<sup>[8]</sup>。根据 Byeon 等的研究<sup>[10]</sup>, COMT 与 ASMT 同属于 *O*-甲基转移酶家族, 能够甲基化苯丙烷类化合物、黄酮类化合物和生物碱, 而能够甲基化 *N*-乙酰血清素的 COMT 则被重新命名为 COMT1。过表达番茄咖啡酸-*O*-甲基转移酶基因(*SlCOMT1*) 提高了番茄内源褪黑素的含量, 并通过提高抗坏血酸(ASA)-谷胱甘肽(GSH) 循环减轻多菌灵带来的药害<sup>[11]</sup>。而通过病毒诱导的基因沉默(VIGS) 技术沉默 *SlCOMT1* 基因减少了内源褪黑素的含量, 并加剧了番茄在高温胁迫下诱导的衰老<sup>[12]</sup>。

番茄(*Solanum lycopersicum*) 是我国重要的经济作物, 同时也是茄科的模式作物。Micro-Tom 作为一种小型栽培品种具有株型小和生长周期短等特点, 被广泛用作番茄研究的模式作物<sup>[13]</sup>。目前, 关

收稿日期: 2022-02-14

基金项目: 国家自然科学基金(编号: 31760594); 贵州省“千”层次人才基金项目(编号: 贵大“千”层次[2018]02 号); 贵州省自然科学基金(编号: 黔科合基础[2018]1041)。

作者简介: 叶欣悦(1993—), 男, 贵州贵阳人, 硕士研究生, 主要从事番茄逆境调控生理及分子机制研究。E-mail: yexinyue1993@163.com。

通信作者: 须文, 博士, 教授, 主要从事蔬菜生长发育调控研究。E-mail: wxul@gzu.edu.cn。

于 *SICOMT1* 基因的研究主要集中在番茄栽培变种 Ailsa Craig 中<sup>[14]</sup>。本试验以研究较少的番茄品种 Micro-Tom 作为试验材料,通过设计特异性引物,克隆 *SICOMT1* 基因。利用 qRT-PCR 技术和酶联免疫法探讨 *SICOMT1* 基因在不同组织器官、不同生育时期的表达模式和褪黑素含量变化,以期为深入研究 *SICOMT1* 基因的功能以及番茄的抗逆育种和栽培提供借鉴和参考。

1 材料与方法

1.1 番茄幼苗的培养

2021 年 9 月,于贵州大学农学院园艺系实验室将番茄(*Lycopersicon esculentum* var. Micro-Tom)种子经过 50 ℃ 的无菌水温汤浸种 10 min 后,在恒温 25 ℃ 的黑暗条件下进行催芽。2 d 后将萌发的种子置入装满基质的 50 穴穴盘中,并置入培养室中进行培养,2 叶 1 心后将番茄幼苗移栽至 10 cm 宽的圆形营养钵中,并置于贵州大学农学院园艺系温室中,每 5 d 施用 1 次霍格兰德营养液,培养室温度为恒定 25 ℃,光暗周期为 16 h/8 h。

1.2 样品的取样分析

分别取 4 叶 1 心番茄幼苗的同一叶位的幼叶、成熟叶和衰老叶为待测叶片样品;在花期分别取花苞、正在开放的花和开放后 5 d 衰老的花为待测花样品;在结果期分别取绿熟期、破色期、红熟期的番

茄果实为待测果实样品。所有样品从正常生长的番茄植株上取下后迅速用液氮速冻后置于 -80 ℃ 超低温冰箱中保存备用。

1.3 番茄总 RNA 提取及逆转录

使用 RNA 提取试剂盒 (DP432,北京天根)对番茄样品进行总 RNA 的提取,通过 1% 琼脂糖凝胶电泳确定 RNA 质量。使用 cDNA 第一链合成试剂盒 (KR118,北京天根)完成 RNA 的逆转录。获得的 cDNA 保存在 -20 ℃ 的冰箱中待用。

1.4 *SICOMT1* 基因的克隆

从番茄基因组数据库 (<https://solgenomics.net/>)中获得 *SICOMT1* 基因 (Soly03g080180) 的蛋白质编码区 (CDS) 序列,通过 Primer 5.0 设计全长引物并使用 Primer-BLAST 进行检测引物特异性后交由生工生物工程 (上海) 股份有限公司合成。以番茄叶片 cDNA 为模板,在 BIO-RAD T100 Thermal Cycler 平台进行 RT-PCR 克隆 *SICOMT1* 基因序列,反应总体积为 20 μL,其中 cDNA 2 μL,正、反引物各 0.5 μL,2 × Taq PCR 10 μL,ddH<sub>2</sub>O 7 μL;PCR 反应程序:94 ℃ 预变性 3 min;94 ℃ 30 s,56 ℃ 30 s,72 ℃ 5 min,共 35 个循环;72 ℃ 延伸 5 min。PCR 产物经 1.2% 琼脂糖凝胶电泳分离,回收所需的条带并连接到 pMD18-T 克隆载体上交由北京擎科生物科技有限公司进行测序。*SICOMT1* 基因克隆所使用的引物见表 1。

表 1 本研究中使用的引物

基因	上游引物(5'→3')	下游引物(5'→3')	用途
<i>SICOMT1</i>	ATGGGTTCACAAAGCCTAACTCA	TCACTTGGTGAATTCATAATCCA	分子克隆
<i>SICOMT1</i>	TGCTGGATCGAATGCTTAGGCTTC	GGGCAACGGAACACCATCGG	qRT-PCR
<i>Actin</i>	TGGTCGGAATGGGACAGAAG	CTCAGTCAGGAGAACAGGGT	内参

1.5 *SICOMT1* 蛋白的生物信息学分析

通过番茄基因组数据库 (<https://solgenomics.net/>) 获得 *SICOMT1* (Soly03g080180.2.1) 编码的碱基序列和氨基酸序列;使用 NCBI 中的 Batch CD-Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 搜索 *COMT1* 蛋白质保守结构域,拟南芥和西瓜的 *COMT1* 蛋白序列分别参考 Byeon<sup>[10]</sup>、Chang 等的序列<sup>[15]</sup>,经过 MUSLE 多序列比对后使用 Tbttools MSA trimmer 修剪后进行可视化;使用 ExPASy (<https://web.expasy.org/>) 分析 *SICOMT1* 蛋白的理化性质;使用 TMHMM 2.0 (<https://services.healthtech.dtu.dk/>) 预测 *SICOMT1* 蛋白的跨膜区域;使用 NCBI 的

Protein BLAST 工具寻找同源蛋白序列,通过 ClustalW 进行多序列比对后使用 MEGA (V. 10.2.6) 采用邻接法 (Neighbor-Joining) 构建系统发育树 (bootstrap = 1 000);使用 Plant-mPloc (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/>) 预测亚细胞定位;用 SOPMA (<https://npsa-prabi.ibcp.fr/>) 和 SWISS-MODEL (<https://swissmodel.expasy.org/>) 预测 *SICOMT1* 的二级及三级结构。

1.6 番茄内源性褪黑素含量的检测

分别精确称取 0.3 g 番茄各组织样品,添加 3 mL 磷酸缓冲溶液,在冰上研磨成匀浆,3 000 r/min 离心 10 min 取上清液。按照植物褪黑

素(MT)ELISA 试剂盒(深圳子科生物科技有限公司)说明书上的方法检测褪黑素含量,在多功能酶标仪 Multiskan FC(赛默飞世尔科技公司)测定 450 nm 波长下上清反应液的吸光度,计算不同组织中内源性褪黑素的含量,每个组织部位含 3 次生物学重复。结果通过 DPS 软件采用最小显著性差异(LSD)法检验不同组织内源性褪黑素含量的差异显著性( $\alpha=0.05$ )。

### 1.7 *SICOMT1* 基因的表达模式分析

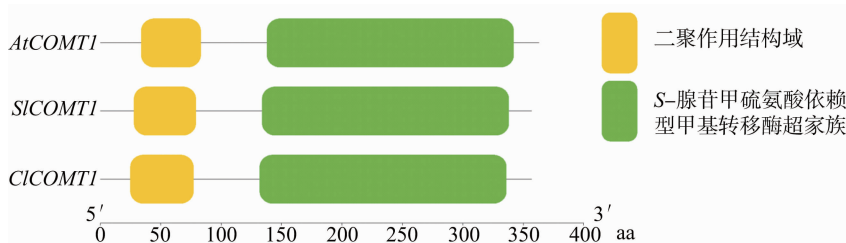
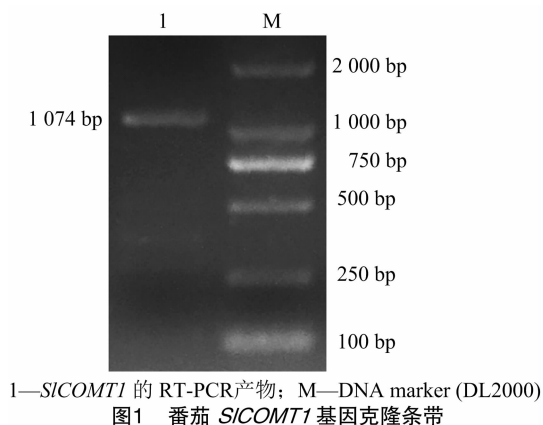
用 qRT-PCR 检测 *SICOMT1* 基因在不同组织的表达情况。以 *Actin* (Soly03g078400) 为内参基因,用 SYBR-Green 染料在 FQD-96A (BIOER, 杭州)平台进行 qRT-PCR。体系及步骤参照周露等的方法<sup>[16]</sup>,用  $2^{-\Delta\Delta C_T}$  法计算相对表达倍数。每个处理 3 次生物学重复,每次生物学重复 3 次技术重复。结果通过 DPS 软件用 LSD 法检验不同组织或处理间 *SICOMT1* 基因相对表达量的差异显著性( $\alpha=0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 *SICOMT1* 基因克隆及序列分析

为了从番茄中获得 *SICOMT1* 基因,以成熟 Micro-Tom 番茄叶片的 cDNA 为模板,使用特异性的 *SICOMT1* 引物(表 1)进行 PCR,在 1.2% 的琼脂糖凝胶上检测到预期大小的条带(图 1),并对其进行测序和特征分析。*SICOMT1* 基因全长为 1 074 bp,编

码 357 个氨基酸。保守结构域分析结果表明,与其他 COMT1 类似,番茄 *SICOMT1* 蛋白序列在第 28 ~ 79 氨基酸和第 134 ~ 338 氨基酸处分别含有二聚化保守结构域和甲基转移酶 2 保守结构域,属于 SAM(S-腺苷甲硫氨酸)依赖型甲基转移酶超家族成员(图 2),表明该基因在不同物种中较为保守。多序列比对结果(图 3)表明,番茄 *SICOMT1* 的 S-腺苷甲硫氨酸(SAM)结合位点、催化残基和酚类底物结合位点,都显示出较高保守性。根据 ExPASy 预测对蛋白质理化性质进行分析,结果表明,*SICOMT1* 蛋白分子量为 38.95 ku,结构式为  $C_{1\,746}H_{2\,740}N_{448}O_{513}S_{23}$ ,理论等电点(PI)为 5.63,负电荷残基(Asp + Glu)总数 41 个,正电荷残基(Asp + Glu)总数 33 个。不稳定系数为 29.20,属于稳定蛋白。脂肪系数为 88.26,表明 *SICOMT1* 蛋白脂溶性很强。



### 2.2 *SICOMT1* 蛋白亲水性分析

用 ProtScale 对 *SICOMT1* 蛋白亲水性预测结果(图 4)表明,*SICOMT1* 的亲水性均值(GRAVY)为 0.020,表明该蛋白为疏水性蛋白。其中,多肽链第 120 位的脯氨酸具有最高的疏水性(2.344),第 324 位的精氨酸具有最高的亲水性(-2.700)。

### 2.3 *SICOMT1* 跨膜结构预测

通过 TMHMM 2.0 对番茄 *SICOMT1* 进行蛋白质跨膜区域预测,结果(图 5)表明 *SICOMT1* 蛋白不含有跨膜区域,属于非跨膜蛋白。

### 2.4 *SICOMT1* 蛋白磷酸化位点预测

使用 NetPhos 预测了 *SICOMT1* 蛋白的磷酸化位点,结果(图 6)表明,*SICOMT1* 含有预测的磷酸化位点 31 个,其中丝氨酸磷酸化位点 18 个;苏氨酸磷酸化位点 11 个;酪氨酸磷酸化位点 2 个。

### 2.5 *SICOMT1* 亚细胞定位预测

使用 Plant-mPloc 预测 *SICOMT1* 的亚细胞定位,结果表明,*SICOMT1* 定位于叶绿体中。

### 2.6 *SICOMT1* 蛋白的二级、三级结构预测

使用 SOPMA 预测 *SICOMT1* 蛋白的二级结构(图

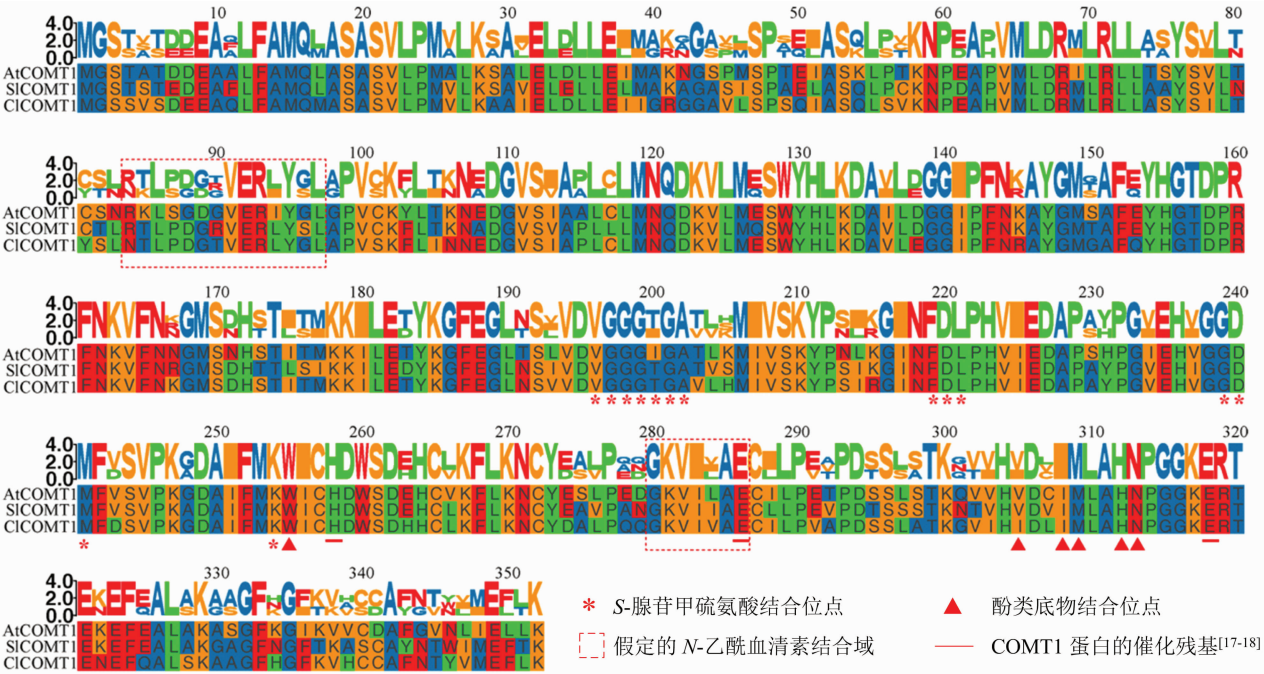


图3 番茄、拟南芥、西瓜COMT1的多序列比对

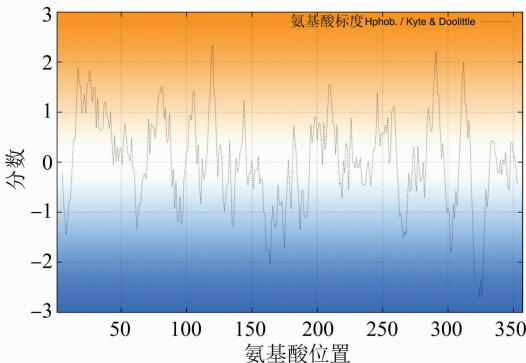


图4 SICOMT1 蛋白亲水性预测分析

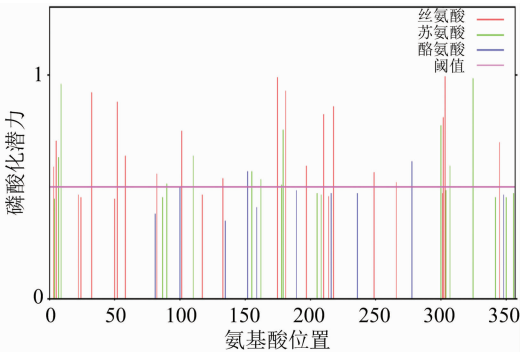


图6 SICOMT1 蛋白磷酸化位点预测

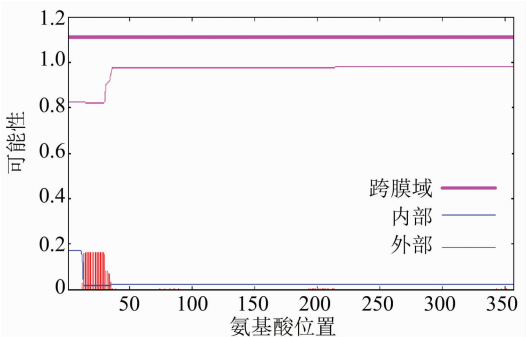


图5 SICOMT1 蛋白跨膜区域预测

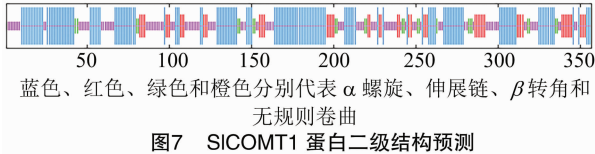


图7 SICOMT1 蛋白二级结构预测

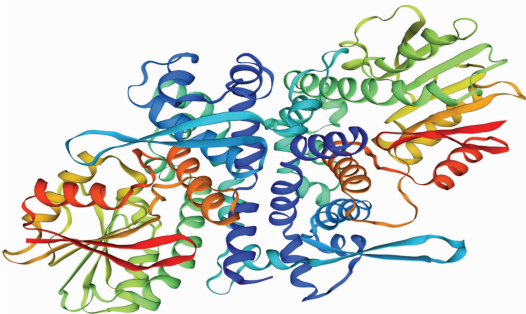


图8 SICOMT1 蛋白三级结构预测

7), 在 SICOMT1 的二级结构中,  $\alpha$  螺旋占 45.10%, 无规则卷曲占 32.77%, 延展链占 15.41%,  $\beta$  转角占 6.72%, 推测 SICOMT1 蛋白主要由  $\alpha$  螺旋和无规则卷曲组成。使用 SWISS - MODEL 预测 SICOMT1 蛋白的三级结构, 结果见图 8。



## 2.7 *SICOMT1* 的系统发育树及保守基序分析

通过系统发育树及 MEME 保守基序分析 *SICOMT1*, 结果(图 9)表明, 番茄 *SICOMT1* 与同科的辣椒和马铃薯具有较高的亲缘关系且具有相同的保守结构域数量。

## 2.8 *SICOMT1* 在番茄不同组织器官中的表达模式及褪黑素含量变化

采用 qRT-PCR 技术, 笔者检测了不同发育阶段的番茄叶片、花和果实中 *SICOMT1* 基因的相对表达量、内源性褪黑素的含量。结果(图 10)表明, *SICOMT1* 基因在番茄幼叶、成熟叶、衰老叶、花苞、开放当天的花、开放后 5 d 的花、绿熟果、破色期果

实、红熟果等不同组织器官中都有表达, 而且表达量不同。在叶片和果实的不同发育阶段, *SICOMT1* 的表达随着叶片和果实器官的发育其相对表达量显著降低。不同组织器官中内源褪黑素的含量变化也表现出类似的变化趋势, 表明番茄叶片和果实中 *SICOMT1* 基因的表达与内源褪黑素的生物合成密切相关。而在花器官中, *SICOMT1* 的表达随着花的发育呈现出先下调后上调的变化趋势, 并在衰老花(开放后 5 d 的花)中表达量最高。而衰老花的内源褪黑素含量与其他时期的花之间没有显著差异, 表明褪黑素在花发育进程中发挥的功能可能有别于其他组织。

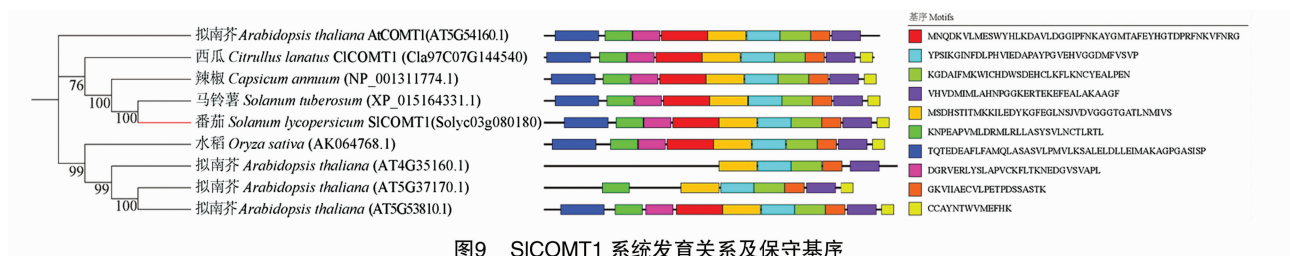
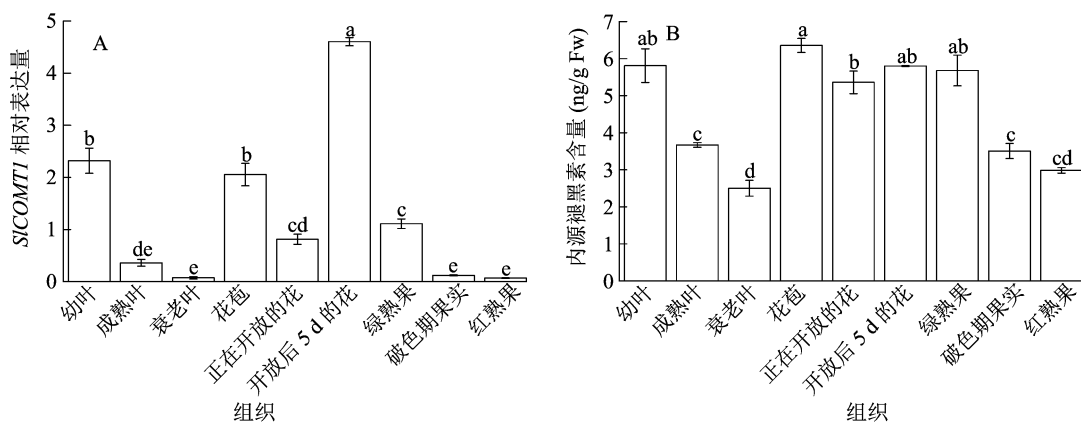


图9 *SICOMT1* 系统发育关系及保守基序



圆柱上不同小写字母表示番茄不同组织间差异显著( $P < 0.05$ )

图10 不同组织中 *SICOMT1* 的差异表达和内源褪黑素含量

## 3 讨论与结论

褪黑素是一种重要的信号分子, 在植物响应非生物和生物胁迫中具有多种生理功能<sup>[19]</sup>。番茄 *SICOMT1* 是与拟南芥褪黑素合成相关的 *AtCOMT1* 核苷酸序列最相似的基因, 通过过表达和基因沉默技术证明了 *SICOMT1* 与番茄褪黑素合成有关<sup>[14]</sup>。本研究发现 *SICOMT1* 在 Micro-Tom 不同时期的组织器官中表达水平与内源性褪黑素的含量存在一定的关联, 并在幼嫩组织中 *SICOMT1* 的相对表达和褪黑素含量最高, 这可能与 *SICOMT1* 参与组织发育以及褪黑素的代谢水平有关, 因为这些组织的代谢

活动较高。Okazaki 等采用酶联免疫吸附剂测定 (ELISA) 方法<sup>[20]</sup>, 在 Micro-Tom 所有器官中均检测到褪黑素含量在 1.5 ~ 66.6 ng/g 之间, 种子中褪黑素的含量最高, 其次是发芽后生长 4 d 的幼苗, 叶片中的含量高于花中的含量。Liu 等采用实时荧光定量 PCR 方法<sup>[14]</sup>检测 Ailsa Craig 番茄中 *SICOMT1* 的时空表达情况。结果表明, *SICOMT1* 在番茄的根、芽、叶、花、果实等组织中具有时空特异性, 在这些组织中表达水平不同。在根中表达量最低, 在果实中表达量最高, 说明 *SICOMT1* 可能参与了果实发育的调控。本研究结果是 Micro-Tom 正在开放的花和开放后 5 d 的花中褪黑素含量高于成熟叶片,

红熟果中的褪黑素含量显著低于绿熟果,这与 Liu 等的研究结果<sup>[14,19]</sup>不太一致,这可能与分析的样品、植株生长发育的状态不同有关。Okazaki 等的研究是取包括花苞到开放了的花,也就是全部花的混合样品进行分析;他们对不同成熟阶段的果实褪黑素含量分析结果表明,进入绿熟阶段后,随着果实的进一步成熟,果实中褪黑素含量有所增加,但是差异并不显著<sup>[19]</sup>。Liu 等没有对 *SICOMT1* 的表达量进行差异显著性分析<sup>[14]</sup>。本研究 and Okazaki 等的研究<sup>[19]</sup>一致表明在番茄叶、花、果实中均检测到褪黑素,且褪黑素在幼叶中的积累量高于成熟叶,并和 Liu 等的研究<sup>[14]</sup>一致表明,褪黑素在番茄花中的积累量高于叶片。褪黑素的浓度因番茄发育阶段的不同而不同,表明褪黑素在番茄发育过程中起着作用,可能参与番茄成熟的一些过程。

番茄 *SICOMT1* 蛋白具有 SAM(*S*-腺苷甲硫氨酸)依赖型甲基转移酶超家族典型的保守结构域,不含跨膜结构,是一种稳定的高脂溶性蛋白。*SICOMT1* 基因及褪黑素在矮生型番茄 Micro-Tom 的叶片、花、果实等不同组织器官中都有表达和积累,*SICOMT1* 的表达和内源褪黑素生物合成在番茄不同发育时期的叶片和果实之间存在一定的相关性,并在幼嫩组织中检测到 *SICOMT1* 较高表达和褪黑素积累,这可能与 *SICOMT1* 参与组织发育以及褪黑素的代谢水平有关,*SICOMT1* 在花发育过程中的生物学功能将是进一步研究的重点。

#### 参考文献:

- [1] Tan D X, Manchester L C, Reiter R J, et al. Significance of melatonin in antioxidative defense system: reactions and products [J]. *Biological Signals and Receptors*, 2000, 9(3/4): 137–159.
- [2] Rosen J, Than N N, Koch D, et al. Interactions of melatonin and its metabolites with the ABTS cation radical: extension of the radical scavenger cascade and formation of a novel class of oxidation products, C2-substituted 3-indolinones [J]. *Journal of Pineal Research*, 2006, 41(4): 374–381.
- [3] Tan D X, Manchester L C, Terron M P, et al. One molecule, many derivatives: a never-ending interaction of melatonin with reactive oxygen and nitrogen species? [J]. *Journal of Pineal Research*, 2007, 42(1): 28–42.
- [4] Fan J B, Xie Y, Zhang Z C, et al. Melatonin: a multifunctional factor in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(5): 1528.
- [5] Back K. Melatonin metabolism, signaling and possible roles in plants [J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 376–391.
- [6] Wang Y P, Reiter R J, Chan Z L. Phytomelatonin: a universal abiotic stress regulator [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 69(5): 963–974.
- [7] Wolf K, Kolář J A N, Witters E, et al. Daily profile of melatonin levels in *Chenopodium rubrum* L. depends on photoperiod [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(11): 1491–1493.
- [8] Murch S J, Campbell S S B, Saxena P K. The role of serotonin and melatonin in plant morphogenesis: regulation of auxin-induced root organogenesis in *in vitro*-cultured explants of st [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 2001, 37(6): 786–793.
- [9] Xiao S, Liu L T, Wang H, et al. Exogenous melatonin accelerates seed germination in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *PLoS One*, 2019, 14(6): e0216575.
- [10] Byeon Y, Lee H Y, Lee K, et al. Caffeic acid *O*-methyltransferase is involved in the synthesis of melatonin by methylating *N*-acetylserotonin in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, 57(2): 219–227.
- [11] Yan Y Y, Sun S S, Zhao N, et al. *COMT1* overexpression resulting in increased melatonin biosynthesis contributes to the alleviation of carbendazim phytotoxicity and residues in tomato plants [J]. *Environmental Pollution*, 2019, 252: 51–61.
- [12] Ahammed G J, Xu W, Liu A R, et al. *COMT1* silencing aggravates heat stress-induced reduction in photosynthesis by decreasing chlorophyll content, photosystem II activity, and electron transport efficiency in tomato [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 998.
- [13] Aoki K, Yano K, Suzuki A, et al. Large-scale analysis of full-length cDNAs from the tomato (*Solanum lycopersicum*) cultivar Micro-Tom, a reference system for the Solanaceae genomics [J]. *BMC Genomics*, 2010, 11: 210.
- [14] Liu D D, Sun X S, Liu L, et al. Overexpression of the melatonin synthesis-related gene *SICOMT1* improves the resistance of tomato to salt stress [J]. *Molecules*, 2019, 24(8): 1514.
- [15] Chang J J, Guo Y L, Yan J Y, et al. The role of watermelon caffeic acid *O*-methyltransferase (*CICOMT1*) in melatonin biosynthesis and abiotic stress tolerance [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8: 210.
- [16] 周露, 化文平, 杨滢, 等. 丹参法呢基焦磷酸合酶基因 (*SmFPPSI*) 的表达模式 [J]. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 2013, 41(2): 70–75.
- [17] Byeon Y, Choi G H, Lee H Y, et al. Melatonin biosynthesis requires *N*-acetylserotonin methyltransferase activity of caffeic acid *O*-methyltransferase in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6917–6925.
- [18] Yang W J, Du Y T, Zhou Y B, et al. Overexpression of *TaCOMT* improves melatonin production and enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(3): 652.
- [19] 千春录, 朱芹, 高珊, 等. 外源褪黑素处理对采后水蜜桃冷藏品质及冷害发生的影响 [J]. *江苏农业学报*, 2020, 36(3): 702–708.
- [20] Okazaki M, Ezura H. Profiling of melatonin in the model tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivar Micro-Tom [J]. *Journal of Pineal Research*, 2009, 46(3): 338–343.