

# 果实中果胶代谢相关酶基因的研究进展

陈凯莉, 许 轲, 张贤聪, 王亚楠, 汪志辉, 王 迅\*

(四川农业大学果蔬研究所, 成都 611130)

**摘 要:** 对果实果胶代谢相关酶基因的研究概况进行综述, 总结了参与果胶合成和分解途径的重要酶类编码基因的家族信息、基因功能鉴定、基因表达分析等研究, 为果胶代谢分子机制的深入研究及果实品质改良育种提供参考。

**关键词:** 果实; 果胶酶; 代谢; 基因

**中图分类号:** S 66

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2017) 10-2008-07

## Advances in Genes Information Involved in Pectin Metabolism in Fruit

CHEN Kaili, XU Ke, ZHANG Xiancong, WANG Yanan, WANG Zhihui, and WANG Xun\*

(Sichuan Agricultural University, Institute of Pomology & Olericulture, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** This review summarized the studies concerning with genetic researches of fruit pectin. The gene family information, gene function identification and gene expression analysis of genes involved in pectin biosynthesis and degradation were concluded. It is expected to provide references for further studies in pectin metabolism and methods for fruit quality improvement.

**Keywords:** fruit; pectin enzyme; metabolism; gene

果胶是具有复杂结构和功能的大分子多糖, 包括同型半乳糖醛酸聚糖 (HG)、鼠李半乳糖醛酸聚糖 I (RGI)、鼠李半乳糖醛酸聚糖 II (RG II) 以及少量木糖半乳糖醛酸聚糖 (XGA) 和芹菜糖半乳糖醛酸聚糖 (AGA) (Harholt et al., 2007)。

果胶主要存在于植物细胞壁中的初生壁和中胶层中, 与植物的生长发育、组织结构形成、逆境应答等生物学过程密切相关。

果胶合成与降解等生理代谢活动是影响果实软硬质地的主要因素。果胶的合成是大量转移酶催化完成的复杂生化过程。研究表明, 至少有 67 种转移酶参与果胶的合成 (Mohnen, 2008), 其中大部分为糖基转移酶, 其次是甲基转移酶和乙酰基转移酶。果胶的降解同样需要大量酶参与, 降解果胶的酶统称为果胶酶。根据催化反应的类型, 可将果胶酶大致分为酯酶、水解酶和裂解酶三大类。解析上述酶类的遗传信息对于改良果实品质具有重要意义。

对果实果胶代谢途径中重要酶类的分子机制进行综述, 包括基因家族信息、基因功能鉴定、基因表达分析等内容, 以期分子标记开发、基因定位以及果品改良育种提供理论参考。

收稿日期: 2017-04-12; 修回日期: 2017-08-18

基金项目: 四川省科技计划国际合作项目 (2017HH0055)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wangxun0104@hotmail.com)

## 1 果胶合成途径相关酶基因的研究

果胶的合成过程可分为 3 个阶段: 果胶单体的合成, 果胶多聚体的形成, 果胶分子上相关位点的修饰。果胶合成需要众多糖基转移酶参与, 由于糖基转移酶较难分离, 此类酶的功能分析和编码基因克隆等工作进展缓慢。果胶的主要结构是同型半乳糖醛酸聚糖 (homogalacturonan, HG), 由半乳糖醛酸 ( $\alpha$ -D-GalA) 单体通过  $\alpha$ -1,4-糖苷键连接组成。目前在植物中, 催化 HG 果胶多聚体形成的半乳糖醛酸转移酶 (HG: $\alpha$ -1,4-D-galacturonosyltransferase, HG:GalAT) 研究成果相对较多, 果树中也有报道。

HG:GalAT (EC 2.4.1.43) 的编码基因命名为 GALACTURONOSYLTRANSFERASE (GAUT)。

GAUT 是一个庞大的家族, 在番茄 (*Solanum lycopersicum*) 中发现 67 个以上的 GAUT 家族成员, 对各 GAUT 家族成员表达情况进行研究, 发现番茄中 *gaut4* 的表达量最高。*gaut4* 突变体果实中果胶结构发生明显改变, 果实其他性状也相应改变, 比如淀粉含量、果实产量、单果质量均降低 (Godoy et al., 2013)。Hyodo 等 (2013) 对番茄 *gaut1* 的研究表明, 该基因在果实发育成熟过程中持续表达, 尤其是在果实表皮中; 在中果皮、内果皮、隔膜、小室组织 (locular tissue)、果核等部位, *gaut1* 是在果实进入成熟期后开始表达。

除 HG:GalAT 外, 果胶合成途径中其他酶类的基因功能鉴定及表达模式等研究在果树中鲜有报道。

## 2 果胶分解途径相关酶基因的研究

分解 HG 果胶的酶类可大致分为两大类: 酯酶 (esterase) 和解聚酶 (depolymerase)。HG 果胶形成初期, GalA 单体上的 C-6 高度甲酯化, 而 C-2 和 C-3 部分乙酰酯化, 酯酶催化水解 HG 果胶中甲酯化或乙酰化的羧基。解聚酶催化断裂 GalA 单体之间的  $\alpha$ -1,4-糖苷键, 根据催化反应类型, 可进一步区分为水解酶 (hydrolase) 与裂解酶 (lyase)。

### 2.1 酯酶基因

果胶降解过程中, 果胶分子的高度酯化抑制了半乳糖醛酸长链的断裂。因此, 果胶降解的第一步是果胶酯酶水解甲酯化或乙酰化的羧基, 释放出半乳糖醛酸, 半乳糖醛酸进一步被其他酶类降解。

果胶甲酯酶 (pectin methyl esterase, PME; EC 3.1.1.11) 是研究与应用比较透彻的果胶酯酶。PME 是一种水解酶, 水解果胶分子 HG 中 C-6 甲酯化的羧基, 形成带负电荷的果胶酸, 果胶酸进而成为果胶降解酶的底物。PME 是一个大的基因家族, 如在桃 (*Prunus persica*) 基因组中, 共鉴定出 69 个 PME 基因, 这些基因在桃的 8 条染色体上呈现不均匀分布, 并存在明显的串联重复现象, 共发现 18 个串联重复基因簇, 包含 47 个基因 (霍如雪 等, 2016)。Christensen 等 (1998) 用原位杂交技术对柑橘 (*Citrus sinensis*) PME 基因在果实中表达的部位进行研究, 发现果肉中 PME 基因 mRNA 表达水平较高, 此外在果核和外果皮油脂腺附近的细胞中也具有较高表达水平。Hyodo 等 (2013) 研究了番茄 *PME2* 基因在果实不同部位的表达模式, 发现在果实发育过程中, *PME2* 基因在外果皮中的表达始终保持较高水平, 而在内果皮、中心柱、种子等组织中几乎检测不到 *PME2* 基因表达。苹果 (*Malus × domestica*) 果实发育转录组数据的分析表明, *MdPME2* 在粉质化程度不同的果实中呈现表达差异, 说明 *MdPME2* 与苹果果实的粉质化性状密切相关 (Segonne et al., 2014)。草莓

(*Fragaria* × *ananassa* Duch.) 果实的 PME 基因 (*FaPEI*) 在成熟转色期表达量最高; 绿果期喷施生长素可促进 *FaPEI* 表达, 而对成熟果施以外源乙烯, *FaPEI* 表达受到抑制 (Castillejo et al., 2004)。在龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 果实中发现 3 个 PME 基因 (*DIPME1*、*DIPME2* 和 *DIPME3*), 在采后“果肉自溶”过程中, 3 个基因在不同贮藏温度下的表达模式各不相同 (赵明磊 等, 2011)。

果胶乙酰酯酶 (pectin acetyl esterase, PAE; EC 3.1.1.6) 也是一种水解酶, 特异性水解 HG 果胶 C-2 和 C-3 位置上乙酰酯化的羧基, 释放出半乳糖醛酸和乙醇。目前在果实中 PAE 基因的相关研究鲜有报道。

## 2.2 多聚半乳糖醛酸酶基因

多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase, PG) 是水解性解聚酶, 通过水解作用催化断裂多聚半乳糖醛酸之间的  $\alpha$ -1,4-糖苷键。PG 能促进果肉细胞的解体而导致果实软化。根据其作用方式, PG 可分为两类, 内切 PG (endo-PG; EC 3.2.1.15) 和外切 PG (exo-PG; EC 3.2.1.67), 目前的研究主要集中于内切作用类型的 PG 酶。

PG 酶及编码基因在果实中的研究相对较早。1984 年, PG 同工酶 PG-2a 的编码基因在番茄中克隆得到 (Grierson et al., 1986)。随后, 同源克隆得到‘Golden Delicious’苹果 PG 酶 cDNA 序列 *pGDPG-1* (Atkinson, 1994) 和鳄梨 (*Persea americana*) PG 酶 cDNA 序列 *pAVOpg* (Kutsunai et al., 1993)。原位杂交实验发现, *pGDPG-1* 和 *pAVOpg* 主要表达时期均为果实成熟期, 而在未成熟期几乎未见表达。在果实的不同部位, PG 基因呈现不同的表达模式。在番茄外果皮中, *PG2* 基因从果实绿果期开始表达, 一直持续到果实成熟, 在过成熟果实中仍有表达; 而在种子周围的果肉组织中, 该基因是从破色期开始表达, 持续到果实成熟 (Hyodo et al., 2013)。PG 基因的表达除了与果实的成熟特性有关, 还与乙烯浓度、果胶降解、细胞壁解离与扩张等相关生理生化过程有关 (Hadfield et al., 1998; Wang et al., 2000; Asif & Math, 2005), 并且 PG 基因的同源 cDNA 表达模式可能不同。比如香蕉 (*Musa accuminata*) PG 基因的 4 个 cDNA 克隆 (*MAPG1* ~ *MAPG4*), 其中 *MAPG3* 和 *MAPG4* 的表达与果实成熟和乙烯调节相关, *MAPG2* 表达与果实衰老相关, 而 *MAPG1* 在果实发育过程中呈持续稳定表达模式 (Asif & Nath, 2005)。外界理化刺激, 如植物生长调节剂喷施、低温处理、伤口等也能明显改变 PG 基因的表达 (Rosas-Cárdenas et al., 2007; Liu et al., 2011; Godoy et al., 2013; 杨勇 等, 2015)。品种不同 PG 基因的表达也有明显差异, 柑橘 PG 基因 (*CitPG*) 在咀嚼性优良的品种 *Citrus sinensis* ‘Fengjie Wancheng’ 和 *C. reticulata* ‘KinokuniF’ 中的表达均明显优于咀嚼性较差的品种 *C. sinensis* ‘Fengjie 72-1’ 和 *C. reticulata* ‘Miguang’ (Liu et al., 2011)。

## 2.3 裂解酶基因

果胶的裂解酶通过反式消去作用断开果胶质主链, 根据底物的不同, 可分为果胶酸裂解酶 (pectate lyase, PL) 和果胶裂解酶 (pectin lyase, PNL)。PL 的底物为经 PME 去甲酯化后的果胶酸, 催化产生不饱和寡聚半乳糖醛酸, 有内切 PL (endo-PL; EC 4.2.2.2) 和外切 PL (exo-PL; EC 4.2.2.9) 之分, 研究较多的是内切 PL 酶及其编码基因。PNL (EC 4.2.2.10) 的底物是未经 PME 去甲酯化的果胶, 催化产生甲基化不饱和寡聚半乳糖醛酸。PNL 主要存在于微生物细胞中, 在动植物中有少量报道 (Whitaker, 1990), 目前在果树中未见报道。

PL 基因的表达与果实成熟密切相关 (Dominguez-Puigjaner et al., 1997; Nunan et al., 2001; Pua et al., 2001; Chourasia et al., 2006)。比如香蕉 (*Musa acuminata*) 的 PL 基因 (*MWPL*) 在果实成熟初期开始表达, 直到过熟果实中依然保持较高的表达水平, 而在未成熟果实 (未进行呼吸跃变)

中没有检测到其表达 (Pua et al., 2001)。PL 基因在呼吸跃变型果实中的表达可能是由果实内乙烯诱导, 例如香蕉 PL 基因 cDNA 克隆 *Ban17* 在果实成熟初期开始表达, 果实内乙烯含量也伴随增加 (Dominguez-Puigjaner et al., 1997)。外源乙烯同样能诱导呼吸跃变型果实中 PL 基因超量表达, Pua 等(2001)在香蕉中观察到此现象; 而 Chourasia 等(2006)用乙烯作用抑制剂 1-甲基环丙烯(1-MCP)对成熟过程中的芒果 (*Mangifera indica*) 进行处理, 明显降低了其 PL 基因的表达量。在非呼吸跃变型果实草莓中的研究发现, 果实绿果期和白果期前期, PL 基因未表达, 在白果期后期果实出现红色时开始表达, 一直持续至红果期, 并且在红果期达到最高值; PL 基因的表达受外源植物生长素处理影响而降低; 采收后的果实在高 CO<sub>2</sub> 浓度储藏条件下, PL 基因表达也明显降低 (Medina-Escobar et al., 1997; Benítez-Burraco et al., 2003; 周鹤莹 等, 2015)。

## 2.4 果胶“毛发区”降解相关酶基因

HG 结构之外的果胶结构统称为“毛发区”。果胶“毛发区”主要有鼠李半乳糖醛酸聚糖 I (rhamngalacturonan I, RG I)、鼠李半乳糖醛酸聚糖 II (rhamngalacturonan II, RG II) 和木糖半乳糖醛酸 (xylogalacturonan, XGA)。由于果胶“毛发区”结构复杂, 降解过程需要更多的酶类参与, 本文中主要介绍目前研究较集中的几种酶类编码基因。

### 2.4.1 $\beta$ -半乳糖苷酶基因

$\beta$ -半乳糖苷酶 (beta-galactosidase,  $\beta$ -Gal; EC 3.2.1.23) 水解去除非还原末端的  $\beta$ -D-半乳糖残基。在细胞壁中, RGI 果胶和半纤维素的木葡聚糖 (xyloglucan) 部分都含有  $\beta$ -D-半乳糖末端, 是  $\beta$ -Gal 的主要作用底物。

$\beta$ -Gal 编码基因命名为 GAL, 目前发现的 GAL 同源基因通常为 4~7 个 (Smith & Gross, 2000; Mwaniki et al., 2005; Tateishi et al., 2007; Ban et al., 2016)。这些同源基因在果实发育过程中表现出不同的表达模式, 根据试验结果, 可归结为 4 类: (1) 果实发育过程中表达量逐渐增加, 果实成熟时达到最高; (2) 果实发育过程中表达量较高, 随着果实成熟逐渐降低; (3) 始终保持较高稳定的表达量; (4) 保持较低甚至为零的表达量。第 1 类表达模式的 GAL 在外源乙烯处理下表达量明显升高, 比如梨 (*Pyrus communis*) *PpGAL1*、*PpGAL4* (Mwaniki et al., 2005), 鳄梨 (*Persea americana*) *AV-GAL1* (Tateishi et al., 2007), 柿 (*Diospyros kaki*) *DkGAL1* (Ban et al., 2016), 该类基因可能参与 RGI 果胶降低, 果实硬度的改变 (Tateishi et al., 2007; Ban et al., 2016)。

### 2.4.2 $\alpha$ -L-阿拉伯呋喃糖苷酶基因

$\alpha$ -L-阿拉伯呋喃糖苷酶 ( $\alpha$ -L-arabinofuranosidase/ $\alpha$ -L-arafase, AF; EC 3.2.1.55) 水解末端为非还原性阿拉伯呋喃糖的多糖类物质, 如阿拉伯半乳聚糖 (arabinogalactan)、阿拉伯聚糖 (arabinan) 和阿拉伯木聚糖 (arabinoxylan) 等。AF 酶通过水解 1-3 或 1-5 糖苷键释放出一个阿拉伯呋喃糖分子 (Saha, 2000)。AF 的多糖底物主要是半纤维素成分, RGI 果胶阿拉伯半乳聚糖支链也是其底物之一。在高等植物细胞中, 根据底物的不同, AF 酶可归类到 2 个糖苷水解酶 (glycoside hydrolase), GH3 和 GH51 家族 (Tateishi, 2008)。

在对沙梨 (*Pyrus pyrifolia*) (Tateishi et al., 2005)、草莓 (Rosli et al., 2009)、苹果 (Goulao et al., 2008; Storch et al., 2015; 刘静轩 等, 2017) 的研究中发现, AF 的编码基因在果实发育和成熟过程一直持续表达, 苹果的 AF 基因甚至在果实采后冷藏 180 d 内仍然持续表达 (Storch et al., 2015); 并且 AF 基因的表达受乙烯诱导上调 (Storch et al., 2015)。但 Itai 等 (2003) 对番茄 AF 基因 (*LeARF1*) 的研究结果表明, *LeARF1* 在果实发育初期表达量较高, 果实成熟时表达量下降, *LeARF1* 表达受乙烯诱导下调。近年的研究还发现不依赖于乙烯诱导而表达的 AF 基因。苹果 AF 基

因 (*MdAF3*) 在苹果粉质化品种 ‘Mealiness’ 果实中高量表达, *MdAF3* 的表达与乙烯浓度相关不明显, 此基因的表达可能是由与成熟相关的内在发育机制调控 (Nobile et al., 2011)。不同来源 AF 基因表达模式的差异, 可能源于 AF 酶催化底物的多样性。在质地较软的草莓品种 ‘Toyonoka’ 中, AF 基因 (*FaAra*) 在整个红果期的表达量均高于质地相对较硬的品种 ‘Camarosa’ (Rosli et al., 2009)。

#### 2.4.3 鼠李糖半乳糖醛酸降解酶基因

鼠李糖半乳糖醛酸降解酶主要分为两种, 鼠李糖半乳糖醛酸酶 (rhamnogalacturonase A, RGase A; EC 3.2.1.171) 和鼠李糖半乳糖醛酸裂解酶 (rhamnogalacturonan lyase, RGlyase; EC 4.2.2.23)。RGase A 水解催化 RG-I 分子中半乳糖醛酸 (GalA) 和鼠李糖 (Rha) 残基之间形成的  $\alpha$ -1,2-糖苷键 (Naran et al., 2007), 在番茄、苹果、葡萄 (Gross et al., 1994) 的果实中有 RGase A 酶活性的相关报道, 但其编码基因信息还未见报道。RGlyase 催化 RGI 分子中 GalA 和 Rha 残基之间形成的  $\alpha$ -1,4-糖苷键, 生成不饱和半乳糖醛酸 (Naran et al., 2007)。Molina-Hidalgo 等 (2013) 的分析表明, 草莓 *FaRGlyase1* 与果实薄壁组织细胞胞间薄层中的果胶降解密切相关, 是导致草莓硬度下降和货架期缩短的重要原因。*FaRGlyase1* 表达量随果实成熟而增加, 受脱落酸诱导表达量增加, 受生长素抑制表达减少。

### 3 结语

研究果胶代谢途径的分子机制有助于改善果胶的理化性质, 从而提高果实品质。目前与果胶代谢途径相关的分子机制研究主要集中在番茄、苹果、草莓等大宗果品中, 由于果树种类繁多, 在植物分类学上分布广泛, 在大宗模式果实中的研究成果并不具有绝对的参考价值。今后的相关研究应延展到更多的种类中, 甚至具体到品种上。

目前果胶代谢途径分子机制的研究主要集中在 HG 果胶上, 虽然 HG 果胶是最主要的果胶结构, 但是越来越多的研究表明, RG I 和 RG II 等果胶在果实发育过程中有着至关重要的作用, 今后对其他类型果胶的研究应加以侧重。现阶段, 研究内容更偏重于基因表达模式的研究, 基因功能鉴定、分子标记开发、基因家族成员分布、染色体定位、亚细胞定位等并不十分明确, 今后应着重上述内容的研究。近年来, 众多果树基因组序列信息的逐步公开, 有望为解析果胶代谢的分子机制提供更多机会。

### References

- Asif M H, Nath P. 2005. Expression of multiple forms of polygalacturonase gene during ripening in banana fruit. *Plant Physiology & Biochemistry*, 43 (2): 177 - 184.
- Atkinson R G. 1994. A cDNA clone for endopolygalacturonase from apple. *Plant Physiology*, 105 (4): 1437 - 1438.
- Ban Q, Han Y, Meng K, Hou Y, He Y H, Rao J P. 2016. Characterization of  $\beta$ -galactosidase genes involved in persimmon growth and fruit ripening and in response to propylene and 1-methylcyclopropene. *Journal of Plant Growth Regulation*, 35 (4): 1025 - 1035.
- Benítez-Burraco A, Blanco-Portales R, Redondo-Navado J, Bellido M L, Moyano E, Caballero J, Muñoz-Blanco J. 2003. Cloning and characterization of two ripening-related strawberry (*Fragaria × ananassa* cv. Chandler) pectate lyase genes. *Journal of Experimental Botany*, 54 (383): 633 - 645.
- Castillejo C, Fuente J I D L, Iannetta P, Botella M A, Valpuesta V. 2004. Pectin esterase gene family in strawberry fruit study of *FaPE1*, a ripening-specific isoform. *Journal of Experimental Botany*, 55 (398): 909 - 918.
- Chourasia A, Sane V, Nath P. 2006. Differential expression of pectate lyase during ethylene-induced postharvest softening of mango (*Mangifera*

- indica* var. Dashehari) . *Physiologia Plantarum*, 128 (3): 546 – 555.
- Christensen T M I E, Nielsen J E, Kreiberg J D, Rasmussen P, Mikkelsen J D. 1998. Pectin methyl esterase from orange fruit: characterization and localization by in-situ hybridization and immunohistochemistry. *Planta*, 206 (4): 493 – 503.
- Dominguez-Puigjaner E, Llop I, Vendrell M, Prat S. 1997. A cDNA clone highly expressed in ripe banana fruit shows homology to pectate lyases. *Plant Physiology*, 114 (3): 1071 – 1076.
- Godoy F D, Bermúdez L, Lira B S, Souza A P D, Elbl P, Dcmarco D, Alseekh S, Insani M, Buckeridge M, Almeida J, Grigioni G, Fernie A R, Carrari F, Rossi M. 2013. Galacturonosyltransferase 4 silencing alters pectin composition and carbon partitioning in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 64 (8): 2449 – 2466.
- Goulao L F, Cosgrove D J, Oliveira C M. 2008. Cloning, characterization and expression analyses of cDNA clones encoding cell wall-modifying enzymes isolated from ripe apples. *Postharvest Biology & Technology*, 48 (1): 37 – 51.
- Grierson D, Tucker G A, Keen J, Ray J, Bird C R, Schuch W. 1986. Sequencing and identification of a cDNA clone for tomato polygalacturonase. *Nucleic Acids Research*, 14 (21): 8595 – 8603.
- Gross K C, Starrett D A, Chen H. 1994. Rhamnogalacturonase,  $\alpha$ -galactosidase, and  $\beta$ -galactosidase: potential roles in fruit softening. *Postharvest Physiology of Fruits*, 398: 121 – 130.
- Hadfield K A, Rose J K, Yaver D S, Berka R M, Bennett A B. 1998. Polygalacturonase gene expression in ripe melon fruit supports a role for polygalacturonase in ripening-associated pectin disassembly. *Plant Physiology*, 117 (2): 363 – 373.
- Harholt J, Suttangkakul A, Scheller H V. 2007. Biosynthesis of pectin. *Physiologia Plantarum*, 153 (2): 384 – 395.
- Huo Ru-xue, Liu Zheng-ning, Yang Qing, Wang Guang-quan. 2016. Identification and analysis of PG gene family in peach. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 44 (5): 33 – 40. (in Chinese)
- 霍如雪, 刘振宁, 杨 青, 王光全. 2016. 桃 PG 基因家族的鉴定与分析. *江苏农业科学*, 44 (5): 33 – 40.
- Hyodo H, Terao A, Furukawa J, Sakamoto N, Yurimoto H, Satoh S, Iwai H. 2013. Tissue specific localization of pectin –  $\text{Ca}^{2+}$ , cross-linkages and pectin methyl-esterification during fruit ripening in tomato (*Solanum lycopersicum*) . *PLoS ONE*, 8 (11): e78949 – e78949.
- Itai A, Ishihara K, Bewley J D. 2003. Characterization of expression, and cloning, of  $\beta$ -D-xylosidase and  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase in developing and ripening tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit. *Journal of Experimental Botany*, 54 (393): 2615 – 2622.
- Kutsunai S Y, Lin A C, Percival F W, Laties G G, Christoffersen R E. 1993. Ripening-related polygalacturonase cDNA from avocado. *Plant Physiology*, 103 (1): 289 – 290.
- Liu Jingxuan, Xu Haifeng, Wang Deyun, Zhang Zongying, Wang Yicheng, Zuo Weifang, Wang Nan, Jiang Shenghui, Mao Zhiquan, Chen Xuesen. 2017. Changes of firmness, aroma, cell wall-modifying enzyme activities and analysis of related-gene expression in 2 red flesh apple strains during fruit storage. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (2): 330 – 342. (in Chinese)
- 刘静轩, 许海峰, 王得云, 张宗营, 王意程, 左卫芳, 王 楠, 姜生辉, 毛志泉, 陈学森. 2017. 两个耐贮性不同的红肉苹果株系果实硬度与香气成分及相关酶活性与基因表达差异分析. *园艺学报*, 44 (2): 330 – 342.
- Liu Y Z, Dong T, Lei Y, Deng X X, Gu Q Q. 2011. Isolation of a polygalacturonase gene from citrus sinensis fruit and its expression relative to fruit mastication trait, fruit development, and calcium or boron treatments. *Plant Molecular Biology Reporter*, 29 (1): 51 – 59.
- Medina-Escobar N, Cárdenas J, Moyano E, Caballero J L, Muñoz-Blanco J. 1997. Cloning, molecular characterization and expression pattern of a strawberry ripening-specific cDNA with sequence homology to pectate lyase from higher plants. *Plant Molecular Biology*, 34 (6): 867 – 877.
- Mohnen D. 2008. Pectin structure and biosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 11: 266 – 277.
- Molina-Hidalgo F J, Franco A R, Villatoro C, Medina-Puche L, Mercado J A, Hidalgo M A, Monfort A, Caballero J L, Muñoz-Blanco J, Blanco-Portales R. 2013. The strawberry (*Fragaria × ananassa*) fruit-specific rhamnogalacturonate lyase 1 (*FaRGLyase1*) gene encodes an enzyme involved in the degradation of cell-wall middle lamellae. *Journal of Experimental Botany*, 64 (6): 1471 – 1483.
- Mwaniki M W, Mathooko F M, Matsuzaki M, Hiwasa K, Tateishi A, Ushijima K, Nakano R, Nakano A, Kubo Y. 2005. Expression characteristics of seven members of the  $\beta$ -galactosidase gene family in ‘La France’ pear (*Pyrus communis* L.) fruit during growth and their regulation by 1-methylcyclopropene during postharvest ripening. *Postharvest Biology & Technology*, 36 (3): 253 – 263.
- Naran R, Pierce M L, Mort A J. 2007. Detection and identification of rhamnogalacturonan lyase activity in intercellular spaces of expanding cotton

- cotyledons. *Plant Journal*, 50 (1): 95 – 107.
- Nobile P M, Wattebled F, Quecini V, Girardi C L, Lormeau M, Laurens F. 2011. Identification of a novel  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase gene associated with mealiness in apple. *Journal of Experimental Botany*, 62 (12): 4309 – 4321.
- Nunan K J, Davies C, Robinson S P, Fincher G B. 2001. Expression patterns of cell wall-modifying enzymes during grape berry development. *Planta*, 214 (2): 257 – 264.
- Pua E C, Ong C K, Liu P, Liu J Z. 2001. Isolation and expression of two pectate lyase genes during fruit ripening of banana (*Musa acuminata*). *Physiologia Plantarum*, 113 (1): 92 – 99.
- Rosas-Cárdenas F D F, Valderrama-Cháirez M L, Cruz-Hernández A, Paredes-Lopez O. 2007. Prickly pear polygalacturonase gene: cDNA cloning and transcript accumulation during ethylene treatment, cold storage and wounding. *Postharvest Biology & Technology*, 44 (3): 254 – 259.
- Rosli H G, Civello P M, Martínez G A. 2009.  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase from strawberry fruit: cloning of three cDNAs, characterization of their expression and analysis of enzymatic activity in cultivars with contrasting firmness. *Plant Physiology & Biochemistry*, 47 (4): 272 – 281.
- Saha B C. 2000.  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase: biochemistry, molecular biology and application in biotechnology. *Biotechnology Advances*, 18 (5): 403 – 423.
- Segonne S M, Bruneau M, Celton J M, Gall S L, Francin-Allami M, Juchaux M, Laurens F, Orsel M, Penou J P. 2014. Multiscale investigation of mealiness in apple: an atypical role for a pectin methylesterase during fruit maturation. *BMC Plant Biology*, 14 (1): 375.
- Smith D L, Gross K C. 2000. A family of at least seven beta-galactosidase genes is expressed during tomato fruit development. *Plant Physiology*, 123 (3): 1173 – 1183.
- Storch T T, Finatto T, Pegoraro C, Cero J D, Laurens F, Rombaldi C V, Quecini V, Girardi C L. 2015. Ethylene-dependent regulation of an  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase is associated to firmness loss in ‘Gala’ apples under long term cold storage. *Food Chemistry*, 182: 111 – 119.
- Tateishi A. 2008.  $\beta$ -galactosidase and  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase in cell wall modification related with fruit development and softening. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 77 (4): 329 – 340.
- Tateishi A, Mori H, Watari J, Nagashima K, Ymaki S, Inoue H. 2005. Isolation, characterization, and cloning of  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase expressed during fruit ripening of Japanese pear. *Plant Physiology*, 138 (3): 1653 – 1664.
- Tateishi A, Shiba H, Ogihara J, Isobe K, Nomura K, Watanabe K, Inoue H. 2007. Differential expression and ethylene regulation of  $\beta$ -galactosidase genes and isozymes isolated from avocado (*Persea americana* Mill.) fruit. *Postharvest Biology & Technology*, 45 (1): 56 – 65.
- Wang Z Y, Macrae E A, Wright M A, Bolitho K M, Ross G S, Atkinson R G. 2000. Polygalacturonase gene expression in kiwifruit: relationship to fruit softening and ethylene production. *Plant Molecular Biology*, 42 (2): 317 – 328.
- Whitaker J R. 1990. Microbial pectolytic enzymes. New York: Springer Netherlands: 133 – 176.
- Yang Yong, Ma Rui-juan, Zhang Bin-bin, Song Zhi-zhong, Zhang Chun-hua, Guo Shao-lei, Yu Ming-liang. 2015. Differential expression analysis in fruit softening and ethylene biosynthetic pathways in peaches of different flesh textures. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (10): 1869 – 1878. (in Chinese)
- 杨 勇, 马瑞娟, 张斌斌, 宋志忠, 张春华, 郭绍雷, 俞明亮. 2015. 不同溶质桃果实的软化与乙烯合成相关基因的差异表达. *园艺学报*, 42 (10): 1869 – 1878.
- Zhao Ming-lei, Kuang Jian-fei, Lu Wang-jin, Chen Jian-ye. 2011. Expression analysis of pectin methylesterase genes in post harvest longan fruit during aril breakdown. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 19 (2): 135 – 141. (in Chinese)
- 赵明磊, 邝健飞, 陆旺金, 陈建业. 2011. 采后龙眼果肉自溶过程中 PME 基因的表达分析. *热带亚热带植物学报*, 19 (2): 135 – 141.
- Zhou He-ying, Zhang Wei, Zhang Qing, Shen Yuan-yue, Qin Ling, Xing Yu. 2015. The cloning and quantitative expression analysis of pectate lyase gene in *Fragaria vesca*. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (3): 455 – 461. (in Chinese)
- 周鹤莹, 张 玮, 张 卿, 沈元月, 秦 岭, 邢 宇. 2015. 森林草莓 ‘Ruegen’ 果胶裂解酶基因的克隆及荧光定量表达分析. *园艺学报*, 42 (3): 455 – 461.