

# 嘎拉苹果果实质地发育软化与细胞壁降解及其基因表达的关系

齐秀东<sup>1</sup>, 魏建梅<sup>2</sup>, 赵伶俐<sup>3</sup>

(1. 河北科技师范学院继续教育学院, 河北秦皇岛 066004) (2. 中国环境管理干部学院生态学系, 河北秦皇岛 066004) (3. 中国农业科学院农业信息研究所, 北京 100081)

**摘要:** 以嘎拉苹果为试材, 分析了果实发育软化过程细胞壁组分、细胞壁酶活性及其酶基因表达的变化。结果表明, 发育期, 细胞壁物质 (CWM) 及其组分均先升后降, 果胶中共价结合果胶 (CSP) 含量最高, 纤维素含量远高于半纤维素, 此期 CSP 和纤维素含量与硬度显著相关, 细胞壁酶表现不同的活性变化和基因表达, 并与细胞壁组分存在一定相关性, 表明细胞壁降解参与了果实发育期的相关生理过程。采后 CSP 含量快速降低, 水溶性果胶 (WSP) 含量开始增加, 纤维素和半纤维素含量降低, 均与硬度显著或极显著相关; 细胞壁酶中,  $\beta$ -Gal 活性和基因表达量增幅最快,  $\alpha$ -Af 和 PG 次之, PME 活性和基因表达的增加时期相对滞后, 且  $\beta$ -Gal 和  $\alpha$ -Af 活性与硬度和各细胞壁组分的相关性强于 PG 和 PME, PG 与 CSP 和半纤维素表现较强相关性, 而在 PME 上的相关性最差, 说明细胞壁代谢与嘎拉果实软化密切相关,  $\beta$ -Gal 和  $\alpha$ -Af 可能对果实软化的作用更强。

**关键词:** 嘎拉苹果; 果实发育和软化; 细胞壁组分; 细胞壁酶; 基因表达

文章编号: 1673-9078(2015)6-91-96

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2015.6.015

## Correlation of Fruit Texture Development and Softening with Cell Wall Degradation and Related Gene Expression in Gala Apples

QI Xiu-dong<sup>1</sup>, WEI Jian-mei<sup>2</sup>, ZHAO Ling-li<sup>3</sup>

(1. School of Continuing Education, Hebei Normal University of Science & Technology, Qinhuangdao 066004, China)

(2. Environmental Management College of China, Qinhuangdao 066004, China)

(3. Agricultural Information Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Changes in cell wall composition, enzyme activity, and gene expression during development and softening of Gala apples was investigated to identify correlations. The results indicated that the content and composition of cell wall material (CWM) showed a dynamic trend during development. Covalent soluble pectin (CSP) showed the highest content among the three pectins assessed and cellulose content was always significantly higher than that of hemicellulose. Firmness correlated significantly with CSP and hemicellulose content. Additionally, changes were noted in the activity and gene expression of cell wall enzymes during this stage, showing that cell wall degradation was involved in the physiological process of fruit development. After harvest, CSP content decreased rapidly with softening, water soluble pectin (WSP) content began to increase, while cellulose and hemicellulose contents decreased, all of which, correlated significantly with firmness loss. Among the cell wall enzymes,  $\beta$ -galactosidase ( $\beta$ -Gal) activity and *MdGal* gene expression increased most rapidly, followed by that of  $\alpha$ -Arabinofuranosidase ( $\alpha$ -Af) and PG polygalacturonase (PG), while pectin methylesterase (PME) activity and *MdPME* increased at a later stage. Moreover, correlation with firmness and cell wall components was stronger for  $\beta$ -Gal and  $\alpha$ -Af than that for PG and PME. PG activity correlated strongly with CSP and hemicellulose content, while PME activity showed the least correlation with changes in cell wall components. This indicated that cell wall metabolism had a close relationship with texture softening of 'Gala' apple, and both,  $\beta$ -Gal and  $\alpha$ -Af may play relatively more important roles in fruit softening.

**Key words:** Gala apple; fruit development and softening; cell wall components; cell wall enzymes; gene expression

收稿日期: 2015-02-13

基金项目: 河北省科技支撑计划项目 (12226806)

作者简介: 齐秀东 (1970-), 男, 副研究员, 研究方向为果品贮藏保鲜与加工

通讯作者: 魏建梅 (1973-), 女, 博士, 副研究员, 研究方向为果实采后生理与分子生物学

嘎拉苹果 (*Malus domestica* Borkh. Cv. Gala) 品质优良, 但由于果实成熟期较早, 采收时气温高, 常温下贮藏极易软化, 即使在冷藏条件下, 也仅能贮藏 4 个月, 耐贮性差<sup>[1]</sup>, 严重影响了嘎拉苹果的生产、贮运和销售, 极大地限制了其经济效益的提高。因此, 研究嘎拉苹果果实发育过程及采后贮藏过程中质地变化的理化特性及其分子机制, 将为保持果实采后品质和延长贮藏期提供理论依据, 并对促进嘎拉苹果产业链的延伸及其产业发展具有重要意义。

果实的成熟软化是一个复杂的生理生化过程, 包括果实内含物质的合成、风味品质形成以及果皮色泽、果肉质地和香气成分的变化等, 其中, 质地软化不仅是果实发育成熟最明显的变化, 也是贮藏过程中最受关注的果实品质指标之一。细胞壁结构和成分的改变直接影响果实质地软化, 其主要成分是果胶质、纤维素、半纤维素等, 果胶质有序地分布在纤维素和半纤维素微丝中形成网状结构, 使果实具有一定形状和维持果实硬度<sup>[2]</sup>。细胞壁组分含量的多少与果实硬度、松实、脆韧、臃粗等密切相关, 是果实质地发育的重要因子<sup>[3]</sup>, 而果实软化往往是细胞壁水解酶降解细胞壁、造成细胞间连接减少、细胞离散所致<sup>[4]</sup>, 所以细胞壁降解特性与果实软化的关系便成为采后工作者研究的焦点内容<sup>[2,5]</sup>。但目前该方面的研究主要集中在采后贮藏阶段, 而对果实发育阶段的研究很少, 将采前发育阶段与采后贮藏期结合起来的综合研究更是鲜见报道。本文以嘎拉苹果为试材, 从果实发育、成熟和软化的全过程系统分析果实质地发育软化特性与细胞壁组分含量、细胞壁降解酶活性及其关键酶基因表达变化的关系, 以期阐明细胞壁代谢在嘎拉果实质地发育和软化中的作用, 为果实软化生理研究和果实品质提高及贮藏技术完善提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验以河北省燕山苹果产区(昌黎县两山乡果园)的嘎拉苹果为试材, 每 5 株树为一组, 设 3 个重复, 从花后 14 d 开始采样, 间隔 2 周采样 1 次, 每次采 15 个果实, 直至果实成熟 (8 月 25 日), 即生长期的采样时期分别为花后 14 d、28 d、42 d、70 d 和 98 d。果实于 8 月 25 日采收后在湿度为 90% 的常温 (20±1 °C) 环境下贮藏, 每 5 d 采样 1 次, 至贮藏 20 d 果实完全后熟软化为止。每次随机选 10 个果实, 测定去皮硬度后, 将果肉切成小块, 液氮速冻, 保存于 -70 °C 冰箱中用于测定其他各项指标。

### 1.2 果肉硬度的测定

每次采样后随机取 10 个果实, 采用 TMS-PRO 物性分析仪 (FTC, USA) 测定果实带皮硬度, 探头直径为 2 mm, 刺入深度 0.5 cm, 重复 10 次, 单位为 N。

### 1.3 果实细胞壁组分的提取分离和含量测定

按 Brummell 等<sup>[2]</sup>的方法, 略加改进。称 3.0 g 果肉, 分别用 80% 乙醇、纯丙酮和 90% 的二甲基亚砷依次去除细胞壁中的糖、色素和淀粉成分, 离心后将其沉淀物烘干得粗细胞壁物质 (CWM)。再分别用 50 mmol/L 乙酸钠 (pH 6.5)、50 mmol/L CDTA 和乙酸钠 (pH 6.5)、50 mmol/L 的 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 和 4 mmol/L KOH 依次提取得到水溶性果胶 (WSP)、离子型果胶 (ISP)、共价结合果胶 (CSP) 和半纤维素, 剩下的沉淀即为纤维素成分。果胶含量用咔唑法测定, 半纤维素含量用蒽酮法测定, 重量法测定纤维素含量。重复 3 次。

### 1.4 果实细胞壁水解酶活性测定

按 Wei 等<sup>[6]</sup>的方法制备细胞壁酶液, 参考 Lin 等<sup>[7]</sup>的方法测定果胶甲酯酶 (PME) 活性, 用氰乙酰胺法<sup>[8]</sup>测定多聚半乳糖醛酸酶 (PG) 活性, β-半乳糖苷酶 (β-Gal) 活性和 α-阿拉伯呋喃糖苷酶 (α-Af) 活性的测定参考 Brummell 等<sup>[2]</sup>的方法。重复 3 次。

### 1.5 细胞壁水解关键酶基因的实时荧光定量

#### 检测

改良 CTAB 法提取果实总 RNA<sup>[9]</sup>, 用 primer5.0 软件设计 MdPG、MdPME、MdGal、MdAf 基因的定量引物 (表 1)。用 TaKaRa 逆转录试剂盒合成各基因的 cDNA 第一链后, 在多重 Real-time 荧光定量 PCR 仪下进行各基因的相对表达量的测定。以 18S 为内参基因。重复 3 次。

### 1.6 数据统计分析

分别用 Excel 软件和 DPS 7.05 软件进行数据分析、作图和统计, 采用 Duncan 新复极差法进行 5% 和 1% 的显著性水平分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 果实硬度和细胞壁物质含量的变化

图 1 表明, 嘎拉果实发育初期 CWM 含量高且呈上升趋势, 花后 28 d 达最大值后开始降低, 一直到贮

藏阶段果实 CWM 含量仍呈降低趋势。而果实质地硬度变化与 CWM 含量变化基本一致, 在果实发育初期

有所增加, 花后 42 d 硬度达最大值, 之后开始降低, 进入贮藏期, 嘎拉果实硬度仍表现较快的降低趋势。

表 1 果实细胞壁代谢关键酶基因的定量引物序列

Table 1 Genes primers for cell wall enzymes used for quantitative polymerase chain reaction (qPCR)

基因名称	上游引物	下游引物
MdPG	S5' GTAACCTGCACCAGAGGACA 3'	A5' TTCTTACCACCAAGTTATT 3'
MdPME	S5' GATGCCTTGGAGTGGAGA 3'	A5' TGCTAATGTATTGCGTTC 3'
MdGal	S5' AAGAACGGAAAGTCCCCAC 3'	A5' TCCAATGACCCATACACGG 3'
MdAf	S5' AGAAACGCCTATCCTGAC 3'	A5' CACGGCATACTCGCTCAC 3'
18S	S5' CCATTGGAGGGCAAGTCT 3'	A5' GGTTCACGCTACACGA 3'

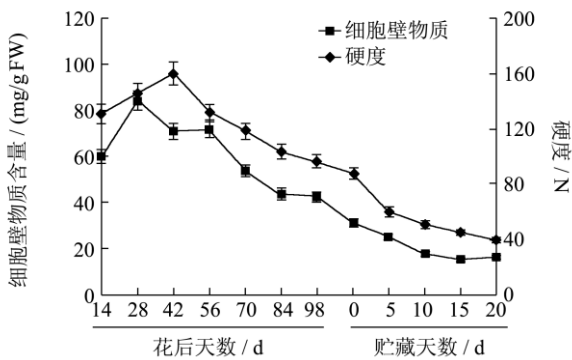


图 1 果实发育成熟软化期间细胞壁物质含量和硬度变化

Fig.1 Changes in cell wall material content and firmness during fruit development and softening

## 2.2 果胶、纤维素和半纤维素含量的变化

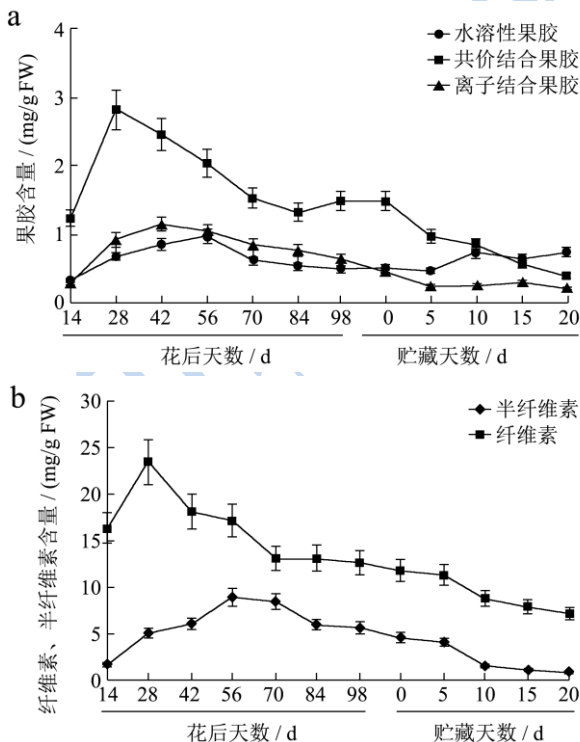


图 2 细胞壁果胶组分、半纤维素和纤维素含量的变化

Fig.2 Changes in pectin, hemi-cellulose, and cellulose content

发育初期, 嘎拉果实 CSP 含量显著增加, 花后

28 d 达最大值后迅速降低, 成熟期 CSP 含量稳定, 但在整个发育期嘎拉果实 CSP 含量均高于 ISP 和 WSP 含量; 采收时 CSP 含量仍最高, 随果实软化其含量显著下降, 贮藏 10 d 后低于 WSP。而发育期嘎拉果实 WSP 与 ISP 含量相近, 呈缓慢的先升后降的趋势; 贮藏期 WSP 含量显著升高, ISP 含量略有下降后基本稳定 (图 2a)。图 2b 显示, 发育期, 纤维素含量高且于花后 28 d 达最大值后显著降低, 而半纤维素含量在发育前期远低于纤维素并缓慢增加, 花后 56 d 达最大值后逐渐降低, 半纤维素含量虽一直低于纤维素, 但二者降低速率相近。而且, 仅 CSP 和纤维素均在果实发育软化过程中与硬度显著相关, 而 WSP 和半纤维素含量变化与硬度的显著相关性则只表现在贮藏阶段, ISP 含量变化与硬度相关性不显著 (表 2)。

## 2.3 果胶甲酯酶 (PME) 和多聚半乳糖醛酸酶

### (PG) 活性及其基因表达变化

发育期间, 嘎拉果实 PME 活性不断增加, 花后 70 d 达最高活性, 之后开始降低, 采后第 5 d 其活性开始较快上升, 贮藏末期又有所降低 (图 3a)。但 PME 活性仅在贮藏期与硬度变化显著相关 ( $r=-0.769^*$ ), 在发育期仅与 CSP 显著相关 ( $r=-0.708^*$ ), 贮藏期 PME 活性分别与 WSP 含量 ( $r=0.718^*$ ) 变化和半纤维素含量 ( $r=-0.796^*$ ) 变化显著相关 (表 2)。然而, MdPME 基因在发育初期表达量很高, 花后 14~28 d 略有增加, 之后随果实发育成熟其表达量不断降低, 尤其在花后 28~70 d 的下降速率较快, 采收时 MdPME 基因表达量降至最低, 随果实软化又开始增加, 与 PME 活性的增加趋势相一致 (图 3a)。但 PG 活性随果实生长发育不断上升, 仅在花后 70 d 至采收前期有所下降, 贮藏期其活性开始大幅度增加。而在果实发育、成熟、软化过程中, 嘎拉果实 MdPG 基因的表达量呈连续增加的趋势, 与其酶活性的变化趋势基本同步 (图 3b)。然而, PG 活性仅与贮藏期的硬度变化显著相关

( $r=-0.812^*$ ), 在这一时期分别与 CSP ( $r=0.926^{**}$ ) 和半纤维素 ( $r=0.918^{**}$ ) 含量变化极显著相关, 与纤维素含量变化显著相关 ( $r=-0.740^*$ ); 但在发育期 PG 活性与 ISP ( $r=0.718^*$ ) 和半纤维素 ( $r=0.873^*$ ) 含量变化均显著相关 (表 2)。

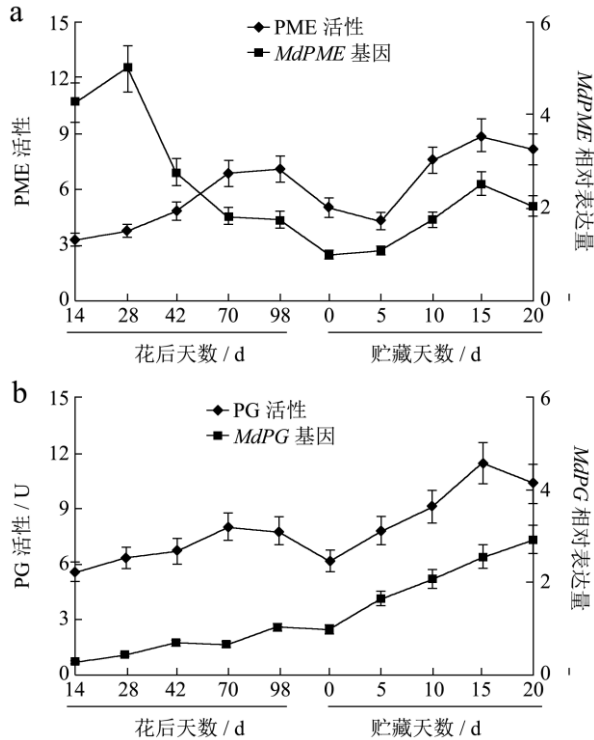


图 3 果胶甲酯酶和多聚半乳糖醛酸酶活性及其基因表达变化

Fig.3 Changes in PG and PME activities and their respective gene expressions

## 2.4 $\beta$ -半乳糖苷酶 ( $\beta$ -Gal) 和 $\alpha$ -阿拉伯呋喃糖苷酶 ( $\alpha$ -Af) 活性及其基因表达变化

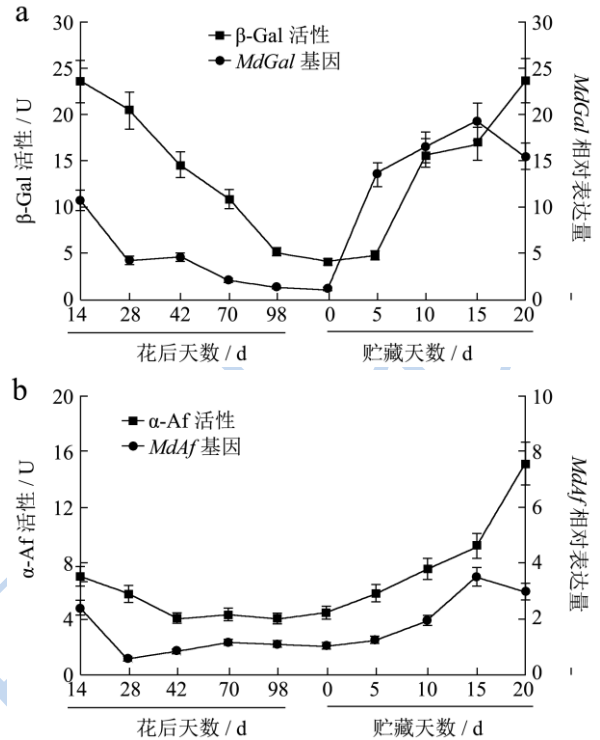


图 4  $\beta$ -半乳糖苷酶和  $\alpha$ -阿拉伯呋喃糖苷酶活性及其基因表达变化

Fig.4 Changes in  $\beta$ -Gal and  $\alpha$ -Af activities and their respective gene expressions

表 2 果实硬度、细胞壁组分和水解酶活性变化的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between fruit firmness, CWM components and cell wall enzymes

细胞壁组分	时期	硬度	果胶甲酯酶	多聚半乳糖醛酸酶	$\beta$ -半乳糖苷酶	$\alpha$ -阿拉伯呋喃糖苷酶
硬度	发育期	-	-0.052	0.585	0.699	0.310
	贮藏期	-	-0.769*	-0.812*	-0.907**	-0.860**
水溶性果胶	发育期	0.502	-0.426	0.231	0.311	-0.428
	贮藏期	-0.759*	0.718*	-0.624	0.863**	0.773*
共价结合果胶	发育期	0.749*	-0.708*	-0.008	0.943*	-0.196
	贮藏期	0.982**	-0.210	0.926**	-0.993**	-0.999**
离子结合果胶	发育期	0.471	-0.005	0.718*	0.656	-0.624
	贮藏期	0.590	-0.105	-0.348	0.906**	0.668
半纤维素	发育期	-0.087	-0.607	0.873*	0.784*	-0.648
	贮藏期	0.897*	-0.796*	0.918**	-0.783*	-0.792*
纤维素	发育期	0.794*	-0.336	0.364	0.672	-0.581
	贮藏期	0.887*	-0.717	-0.740*	0.502	-0.869*

随果实发育软化,  $\beta$ -Gal 活性呈高-低-高的动态变化, 即发育初期  $\beta$ -Gal 活性很高, 随果实发育快速降低直至果实采收, 贮藏期间其活性又迅速升高; 且 MdGal 基因的表达变化与其酶活性变化基本一致, 即

MdGal 基因的表达量随果实发育不断降低, 近成熟期表达量较低, 但进入贮藏期, MdGal 基因的表达量急剧增加, 且其增加时期早于其酶活性提高的时期 (图 4a)。嘎拉果实  $\beta$ -Gal 活性仅在贮藏期与硬度变化显著

相关 ( $r=-0.907^{**}$ ), 并与 3 种果胶和半纤维素的含量变化显著或极显著相关 (表 2)。图 4b 表明, 发育初期  $\alpha$ -Af 活性呈下降趋势, 盛花 42 d 后其活性基本稳定, 贮藏期其活性开始显著增加; 而且, MdAf 基因表达与  $\alpha$ -Af 活性变化相一致。但与  $\beta$ -Gal 相比较,  $\alpha$ -Af 活性与 MdAf 基因表达水平均较低, 尤其在果实发育前期。表 2 显示,  $\alpha$ -Af 活性与贮藏期的硬度、WSP、CSP、纤维素和半纤维素含量变化均显著或极显著相关, 与 ISP 的相关性不显著, 但在发育期  $\alpha$ -Af 活性与硬度和各细胞壁组分间的相关性均不显著。

### 3 结论

3.1 研究表明, 嘎拉果实细胞壁物质 (CWM) 含量与其硬度变化趋势一致, 果胶组分、纤维素和半纤维素含量均随果实发育表现不同程度的先升后降的趋势, 说明细胞壁代谢参与了其果实的发育过程, 这在甜瓜<sup>[10]</sup>、香蕉<sup>[11]</sup>和草莓<sup>[12]</sup>等果实上有相关报道。其中, 果胶组分中 CSP 为主导成分, 纤维素含量显著高于半纤维素, 且只有 CSP 和纤维素的含量变化与硬度下降显著或极显著相关, 表明 CSP 和纤维素与嘎拉果实质地发育的关系较为密切。采收时, 果胶中仍以 CSP 含量最高且随果实软化显著降低, 此时 WSP 含量开始增加, 纤维素和半纤维素含量仍呈降低趋势, 而 ISP 含量变化不大, 除 ISP 外各细胞壁组分均与硬度显著或极显著相关, 表明嘎拉果实质地软化伴随了显著的水溶性细胞壁组分 (WSP) 增加和难溶性细胞壁组分 (CSP、纤维素和半纤维素) 降低的现象, 这与不耐贮的金冠和乔纳金苹果<sup>[5,6]</sup>以及易软化的京白梨<sup>[13]</sup>果实上的相关研究结果一致。

3.2 果实软化与细胞壁降解酶引起的细胞壁组分变化密切相关, 细胞壁水解酶在果实软化的不同阶段起不同的作用<sup>[14]</sup>。本研究在嘎拉果实发育软化过程中均检测到 PG、PME、 $\beta$ -Gal 和  $\alpha$ -Af 活性和基因的表达, 但在果实发育软化的不同阶段各细胞壁酶表现显著不同的变化特点, 进而对果实生长发育表现不同的作用和功能。PG 与 PME 活性随果实发育不断升高, 进入果实成熟期则表现出活性下降的趋势, 其相关的酶基因均有不同程度的表达, 而且 PG 与 ISP 和半纤维素表现显著的相关性, 这说明嘎拉果实生长过程需要果胶酶催化细胞壁果胶多糖组分的不断降解来促进细胞壁疏松和细胞膨大, 进而参与果实组织的生长发育及其形态建成等, 这在草莓<sup>[12]</sup>、枇杷<sup>[14]</sup>、脐橙<sup>[15]</sup>和荔枝<sup>[16]</sup>等果实有类似的相关研究报道。而该阶段  $\beta$ -Gal 与  $\alpha$ -Af 活性及其基因表达与硬度下降表现相反趋势, 表明果实发育期以物质合成为主要特征, 所以细胞壁中

性多糖的解离会受到反馈抑制以维持细胞结构的稳定和完整性。果实采收后, 这 4 种细胞壁酶活性均迅速升高, 并伴随基因的大量表达, 其中,  $\beta$ -Gal 活性和基因表达量的增幅最快,  $\alpha$ -Af 和 PG 表现居中, 而 PME 活性和基因表达的增加时期相对滞后, 而且,  $\beta$ -Gal 和  $\alpha$ -Af 均与硬度的相关性强于 PME 和 PG,  $\beta$ -Gal 与 3 种果胶成分含量变化极显著相关, 并与纤维素含量显著相关, 而  $\alpha$ -Af 除了 ISP 外与其它各细胞壁组分均达到显著或极显著的相关水平, PG 与 CSP 和半纤维素含量的相关性较强, 而 PME 活性变化与细胞壁组分间的相关性最差, 认为  $\beta$ -Gal 和  $\alpha$ -Af 在嘎拉果实质地软化及其细胞壁降解中可能起更重要作用, 尤其是  $\beta$ -Gal 的作用更为突出, 进而表明细胞壁中性多糖的解离与嘎拉果实软化启动的关系更为密切, 这与我们在京白梨<sup>[13]</sup>上的研究结果相符, 阚娟<sup>[17]</sup>和 Jin<sup>[18]</sup>等在桃上也获得了类似结论。

3.3 总之, 细胞壁代谢与嘎拉果实质地发育和软化存在密切关系。在发育期, 细胞壁酶活性和基因表达通过参与影响细胞壁组分含量的变化, 引起细胞壁多糖长链上的成分和结构发生改变, 使细胞壁疏松, 进而通过促进细胞膨大及其组织的形态建成等参与果实生长发育过程。而在贮藏期, 细胞壁降解则是引起果实质地软化的主导生理过程, 不同细胞壁组分及其酶活性和基因表达在其软化的不同阶段所起的作用存在显著差异。然而, 果实质地发育软化经历了复杂的生理生化过程, 其形态结构及细胞内部结构变化也是多种因素参与协同作用的结果, 所以, 还需对果实质地发育软化进行深入细致的研究, 以全面阐述其生理机制。

### 参考文献

- [1] Drake S, Eisele K. Quality of 'Gala' apple as influenced by harvest maturity, storage atmosphere and concomitant storage with 'Baktleff' pears [J]. *J Food Qualify*, 1991, 20: 41-45
- [2] Brummell D A, Cin V D, Crisosto C H. Cell wall metabolism during maturation, ripening and senescence of peach fruit [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 2029-2039
- [3] Raffo M D, Ponce N M A, Sozzi G O, et al. Changes on the cell wall composition of tree-ripened "Bartlett" pears (*Pyrus communis* L.) [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2012, 73, 72-79
- [4] Ng J KT, Schröder R, Sutherland P W, et al. Cell wall structures leading to cultivar differences in softening rates develop early during apple (*Malus x domestica*) fruit growth [J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13, 183-199
- [5] Gwanpua S G, Buggenhout S V, Verlinden B E, et al. Pectin

- modifications and the role of pectin-degrading enzymes during postharvest softening of Jonagold apple [J]. Food Chemistry, 2014, 158, 283-291
- [6] Wei J, Ma F, Shi S, et al. Changes and the postharvest regulation in the activity and gene expression of enzymes related to cell wall degradation in ripening apple fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2010, 56: 147-154
- [7] Lin T P, Liu C C, Chen S W. Purification and characterization of pectinmethylesterase from *Ficus awkeotsang* Makino achenes [J]. Plant Physiol., 1989, 91: 1445-1453
- [8] Gross K C. A rapid and sensitive spectrophotometric method for assaying polygalacturonase using 2-cyanoacetamide [J]. Horticultural Science, 1982, 17(6): 933-934
- [9] Gasic K, Hernandez A, Schuyler S. RNA extraction from different apple tissues rich in polyphenols and polysaccharides for cDNA library construction [J]. Plant Molecular Biology Report, 2004, 22: 437-437
- [10] Rose J K C, Hadfield K A, Labavitch J M. Temporal sequence of cell wall disassembly in rapidly ripening melon fruit [J]. Plant Physiol., 1998, 117: 345-361
- [11] 庄军平,林焕章,陈维信.香蕉果实成熟软化过程中细胞壁物质的变化[J].热带亚热带植物学报,2006,14(3):218-221  
Zhuang Jun-ping, Lin Huan-zhang, Chen Wei-xin. Changes of cell wall substances during ripening of banana fruit [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2006, 14(3): 218-221
- [12] 薛炳焯,毛志泉,束怀瑞.草莓果实发育成熟过程中糖苷酶和纤维素酶活性及细胞壁组成变化[J].植物生理与分子生物学学报,2006, 32(3): 363-368  
XUE Bing-ye, MAO Zhi-quan, SHU Huai-rui. Changes in glycosidases and cellulase activities, and cell wall composition in strawberry fruits during development and ripening [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2006, 32(3): 363-368
- [13] 魏建梅,马锋旺,关军锋,等.京白梨果实后熟软化过程中细胞壁代谢及其调控[J].中国农业科学,2009,42(8):2984-2996.  
WEI Jian-mei, MA Feng-wang, GUAN Jun-feng, et al. Cell wall metabolism and its regulation in harvested *Pyrusussuriensis* Maxim. cv. Jingbaili fruit during ripening [J]. Scientia Agricultura Sinica. 2009, 42 (8): 2984-2996. (in Chinese)
- [14] 黄志明,林素英,傅明连,等.枇杷果实发育过程中果肉质地与胞壁酶活性的变化[J].热带作物学报,2012,33(1):24-29  
HUANG Zhi-ming, LIN Su-ying, FU Ming-lian, et al. The change of cell wall enzymes and fruit texture during the development and maturation of *eriobotrya japonica* [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2012, 33 (1): 24-29. (in Chinese)
- [15] 曾秀丽,张光伦,李春燕,等.三个脐橙品种果实主要细胞壁酶动态变化研究[J].亚热带植物学报,2006,35(2):12-16.  
ZENG Xiu-li, ZHANG Guang-lun, LI Chun-yan, et al. Studies on cell wall enzymes of navel orange (*Citrus sinensis*) fruit [J]. Subtropical Plant Science, 2006, 35(2): 12-16
- [16] 李建国,黄旭明,黄辉白.裂果易发性不同的荔枝品种果皮中细胞壁代谢酶活性的比较[J].植物生理与分子生物学学报,2003,29(2): 141-146  
LI Jian-guo, HUANG Xu-ming, HUANG Hui-bai. Comparison of cell wall metabolic enzyme activities in litchi pericarp of different varieties with different cracking susceptibility [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2003, 29(2): 141-146
- [17] 阚娟,刘俊,金昌海.桃果实成熟软化与细胞壁降解相关糖苷酶及乙烯生物合成的关系 [J]. 中国农业科学,2012,45(14):2931-2938  
KAN Juan, LIU Jun, JIN Chang-hai. Study on the relationship between peach fruit softening, cell wall degradation related glycosidase and ethylene biosynthesis [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(14): 2931-2938
- [18] Jin C H, Kan J, Wang Z J, et al. Activities of  $\beta$ -galactosidase and  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase, ethylene biosynthetic enzymes during peach ripening and softening [J]. Journal of Food Processing and Preservation, 2006, 30: 515-526