

동양배 ‘신고’와 ‘사과배’ 과실의 저장 중 세포벽 특성의 변화 비교

김진국¹ · 박일룡² · 천종필¹ · 카타오카이쿠오³ · 황용수^{1*}

Comparison of Changes in Cell Wall Characteristics during Storage in ‘Niitaka’ and ‘Pingguoli’ Pear Fruits

Jin Gook Kim¹ · Yilong Piao² · Jong Pil Chun¹ · Ikuo Kataoka³ · Yong Soo Hwang^{1*}

ABSTRACT

The characteristics of fruit ripening and cell wall modifications of two oriental pear fruits were compared during storage. The loss of fresh weight was lower in ‘Pingguoli’ than ‘Niitaka’, probably due to the difference in wax accumulation and skin structure. ‘Pingguoli’ produced much higher amount of ethylene and showed climacteric ripening pattern, but this response was not found in ‘Niitaka’. A significant difference in soluble pectin contents was found, thus, the amount of water soluble pectins were much higher in ‘Niitaka’ at harvest but this difference was not significant at later stage of storage. A severe loss of water soluble pectins in ‘Niitaka’ was confirmed whereas a similar tendency was not found in CDTA soluble ones. Even the amount of Na₂CO₃ soluble pectins was relatively low, ‘Pingguoli’ contained approximately 2 times higher than ‘Niitaka’ and both cultivars showed an increasing tendency in Na₂CO₃ soluble

2009년 3월 11일 접수; 2009년 5월 12일 수정; 2009년 6월 3일 채택

¹ 충남대학교 식물자원학부 원예학전공(Department of Horticulture, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea)

² 연변대학교 농학부 원예학전공(Agricultural College of Yanbian University, Longjing, Jilin 133400, China)

³ 카가와대학교 농학부 생물자원생산학전공(Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki, Kagawa, 761-0795, Japan)

* 교신저자: 황용수(E-mail: yshwang@cnu.ac.kr, Tel: +82-42-821-5738)

polymers at later stage of storage. No significant difference in alkali soluble polysaccharides (hemicelluloses fraction) was found between both cultivars. There was a significant change in gel filtration profiles regardless of cultivars, especially in water soluble pectins resulting from severe depolymerization probably due to degradation of higher molecular weight pectins and loss of their side chains. In gel filtration profiles of Na_2CO_3 soluble pectins, neutral sugars were evenly distributed regardless of molecular size of pectic polymers but the decrease of high molecular weight fraction was found. In comparison of alkali soluble polymers, a similar trend was found, that is, there was no difference in gel filtration profiles but 'Niitaka' seemed to have longer side chains in alkali soluble polysaccharides in both 4% and 24% of KOH soluble fractions.

Key words : fruit characteristics, *Pyrus pyrifolia*, pectin, hemicelluloses, ripening

서 언

현재 재배되고 있는 배는 지역적 구분에 의해 일본배(*Pyruspyrifolia*), 중국배(*Pyrusussuriensis*), 그리고 서양배(*Pyruscommunis*)로 구분된다. 이들 각각의 품종들은 유전적 조성이 다를 뿐만 아니라 성숙생리에서도 큰 차이를 보인다. 동양배에 있어서는 각 품종의 유전적 조성에 따라 에틸렌 발생 양상을 세 가지로 구분하였다(Itai 등, 1999). 그러나 에틸렌 발생량과 수확한 배 과실의 저장성과의 상관 관계는 명확하지 않은데 에틸렌 생합성량이 적은 그룹에 속해 있는 '신고'는 에틸렌 생합성량이 많은 그룹의 '사과배'에 비해 상대적으로 저장성이 우수하지 못한 것으로 추정되었다(Piao, 2002). 이러한 생리적 현상이 다른 배 품종의 수확 후 생리적 특성을 이해하는 것은 배의 수확 후 관리 기법 개발에 중요하다.

식물 조직의 연화는 대표적인 노화증상의 하나로

모든 식물조직에서 공통적으로 관찰된다(Huber, 1983; Brady, 1987; Fisher와 Bennett, 1991). 과실의 연화과정에서 발생하는 세포벽의 생화학적 연구에 따르면 펙틴, 헤미셀룰로스, 셀룰로스의 구조적 변화는 세포벽의 물리, 생화학적 변화를 가져와 결과적으로 품질을 저하시키는 요인으로 작용한다(Pesis 등, 1978; Huber, 1983; Fishman 등, 1989; McCollum 등, 1989; Tong과 Gross, 1989; Seymour 등, 1990). 특히 배는 종에 따라 성숙 생리에 많은 차이가 있는 것으로 밝혀져 있지만 이들의 성숙에 관련된 생리적 특성에 대한 연구는 제한적이다.

본 연구에서는 에틸렌 생합성 특성이 전혀 다른 '신고'와 '사과배'의 저장기간 중 생리적 변화 및 세포벽 변화 양상을 비교 검토함으로써 동양 배 과실의 생리적 이해를 높이고 저장기술의 기초 자료로 얻고자 실시하였다.

재료 및 방법

과실재료

실험용 ‘신고’와 ‘사과배’는 상업적 숙기에 각각 수확되었다. ‘신고’는 2003년 10월 15일 조치원의 농가에서 수확하였고, ‘사과배’는 2003년 10월 15일 충남대학교 실험포장에서 수확하였다. 수확한 과실은 20°C에서 3일간 노출시켜 저장전 처리를 마친 다음 상대습도 90%, 온도 4°C의 저장고에 저장하였다. 저장 당일로부터 30일 간격으로 과실을 꺼내 호흡률, 에틸렌 발생량 및 경도, 당, 가용성 고형물, 적정 산 등의 품질요인을 조사하였고 과육 시료를 채취하여 -24°C의 냉동고에 보관하였다. 세포벽 성분 조사는 냉동시료를 이용하여 분석하였다.

과실품질조사

가용성 고형물 함량은 굴절당도계(PR-1, Atago, Japan)로 측정하였고, 산함량은 과즙을 희석 후 0.1N NaOH로 적정하여 사과산함량으로 계산하였다. 과실의 경도는 적도면에서 과피를 제거한 후 flat probe(직경 8mm)를 장착한 Rheometer (C-R100D, Sunscientific, Japan)를 이용해 측정하였다.

총당과 환원당은 냉동조직에 80% 에탄올을 가하여 마쇄한 다음 80°C에서 30분간 2회 추출하여 원심분리(24,000×g, 20분)한 다음 상정액을 모아 분석시료로 삼았다. 총당 분석은 phenol-sulfuric acid(Dubois 등, 1956) 분석방법을 이용하였고 환원당은 2-cyanoacetamide 분석방법을 이용하였다(Gross, 1982).

전분함량은 냉동조직에 DMSO를 가하여 마쇄한 다음 24시간 저어주며 추출하였다(2회 반복). 마쇄물은 원심분리하여 잔사를 버리고 에탄올을

가하여 전분을 침지시킨 후 0.1N NaOH를 가하여 침전된 전분을 용해시켰다. 용해된 전분은 총당 분석과 동일한 방법으로 당을 분석하고 이를 무수 포도당으로 환산하였다.

과실의 호흡률과 ethylene 발생량 측정은 각각 TCD 및 FID가 장착된 gas chromatograph (Shimadzu, Japan)로 측정하였다.

세포벽성분의 추출 및 분석

알코올불용성 분획(Alcohol insoluble solids, AIS)의 추출은 과육조직을 80% 에탄올로 마쇄한 다음, 마쇄물은 끓는 수조에서 가열하였다. 가열 후 상온으로 식힌 다음 miracloth(Calbiochem, USA)로 걸러 잔사를 취하고 chloroform:methanol 1 : 1액으로 수세한 후, 연속해서 80% 에탄올과 아세톤으로 세척하고 35°C에서 건조시켰다. 건조한 조직은 정량한 다음 데시케이터에 넣어 상온에서 보관하였다. 가용성 펙틴 추출은 Cheng과 Huber(1996)의 방법으로, 4% 및 24% KOH 가용성 헤미셀룰로스는 Maclachlan과 Brady(1994)의 방법으로 추출하였다. AIS로 세포벽 성분을 추출하기 전 90% DMSO를 사용, AIS에 함유된 전분을 제거하였고(Campbell 등, 1990), 펙틴성분의 정량은 *m*-hydroxyphenyl법(Blumenkrantz와 Asboe-Hanson, 1973)으로, 당의 정량은 phenol-sulfuric acid법(Dubois 등, 1956)으로 측정하였다. 추출된 펙틴 및 헤미셀룰로스 분획의 분자량분획은 Sepharose CL-6B-100(Sigma, USA)를 이용하였다(Chun 등, 2003).

결과 및 고찰

저장중 ‘신고’와 ‘사과배’의 품질특성 변화 비교

수확 후 및 저장기간 중 ‘신고’와 ‘사과배’ 과실의 품질특성을 조사하였다(Table 1).가용성 당함량은 수확당일은 두 품종 모두 큰 차이가 없었으나 저장 기간이 길어질수록 ‘사과배’에서 유의하게 높아지는 경향을 보였다. 한편, 저장 기간별 두 품종의 차이는 저장 90일째 ‘사과배’에서 유의하게 높았다. 이는 ‘사과배’의 경우, 전분함량이

‘신고’에 비하여 약 2배 가량 높았기 때문에 가용성 고형물의 증가가 부분적으로는 전분의 가수분해에 의한 결과일 것으로 판단된다. 유기산 함량은 ‘신고’에 비해 ‘사과배’에 약 3배정도 함유량이 많았으나, 저장 기간 중의 유기산 함량은 두 품종 모두 큰 변화를 보이지 않았다.

Table 1. Changes in quality parameters during storage of ‘Niitaka’ and ‘Pingguoli’ pear fruit.

Quality parameter	Cultivar	Days after storage			
		0	30	60	90
Soluble solids content (%)	Niitaka	10.5 a	10.3 a	10.8 a	10.3 a ^z
	Pingguoli	10.8 a	11.4 ab	11.9 b	11.9 b
Titratable acidity (%)		NS	NS	NS	*y
	Niitaka	0.11 a	0.11 a	0.09 a	0.10 a
	Pingguoli	0.34 a	0.33 a	0.33 a	0.35 a
Starch (mg·g ⁻¹ FW)		*	*	*	*
	Niitaka	0.9 a	0.9 a	1.0 a	1.1 a
	Pingguoli	2.0 c	1.6 b	1.1 a	1.2 a
Total sugars (mg·g ⁻¹ FW)		*	NS	NS	NS
	Niitaka	63.4 a	68.7 a	77.7 ab	89.2 b
	Pingguoli	92.8 a	91.1 a	99.0 a	84.0 a
Reducing sugars (mg·g ⁻¹ FW)		*	*	NS	NS
	Niitaka	37.7 a	41.3 a	44.5 a	46.4 a
	Pingguoli	45.9 a	44.2 a	47.2 a	40.5 a
C ₂ H ₄ (μL·kg ⁻¹ ·hr ⁻¹)		*	NS	NS	NS
	Niitaka	0.0 a	0.0 a	0.2 b	0.0 a
	Pingguoli	0.0 a	62.7 b	110.2 d	75.8 c
CO ₂ (mg·kg ⁻¹ ·hr ⁻¹)		NS	*	*	*
	Niitaka	32.8 b	37.6 c	34.2 b	28.5 a
	Pingguoli	38.9 a	69.0 d	49.0 c	44.0 b
Firmness (N)		*	*	*	*
	Niitaka	25.4 a	27.1 a	26.2 a	23.6 a
	Pingguoli	33.8 a	33.4 a	29.9 a	32.2 a
Weight loss (%)		*	*	NS	*
	Niitaka	0.0 a	2.2 b	2.4 b	3.4 c
	Pingguoli	0.0 a	1.0 b	1.3 c	1.7 d
		NS	*	*	*

^zValues within a row with different letters are significantly different (P<0.05) by Tukey’s test.

^ySignificant difference between cultivars by t-test at 5%.

동양배 ‘신고’와 ‘사과배’ 과실의 저장 중 세포벽 특성의 변화 비교

Table 2. Uronic acid and total sugar among various cell wall-polymer fractions during storage of ‘Niitaka’ and ‘Pingguoli’ pear fruit.

Fraction	Storage (Days)	Uronic acid ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}\text{AIS}$)		Total sugar ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}\text{AIS}$)	
		Niitaka	Pingguoli	Niitaka	Pingguoli
Water-soluble	0	50.0 c	12.3 b	26.6 b	11.5 b ^z
	30	42.8 b	11.9 b	21.4 b	13.3 b
	60	5.9 a	0.8 a	11.8 a	8.8 a
	90	0.6 a	0.7 a	25.3 b	7.5 a
CDTA ^x -soluble	0	4.0 ab	3.2 a	7.9 b	6.8 ab
	30	2.7 a	3.6 a	8.4 b	6.4 ab
	60	7.1 b	7.9 b	7.6 b	4.3 a
	90	6.3 ab	5.6 ab	5.3 a	8.3 b
Na ₂ CO ₃ -soluble	0	2.4 a	3.8 ab	4.3 a	6.3 a
	30	1.2 a	1.8 a	2.7 a	8.7 a
	60	4.5 a	5.5 ab	14.8 b	24.5 b
	90	5.2 a	9.2 b	14.6 b	24.1 b
4% KOH-soluble	0	1.7 a	2.0 a	9.5 b	5.0 a
	30	0.8 a	4.8 b	6.5 ab	8.4 b
	60	0.8 a	2.3 a	5.2 a	5.3 a
	90	1.3 a	1.7 a	6.6 ab	4.7 a
24% KOH-soluble	0	2.0 a	2.2 a	45.4 a	60.5 a
	30	2.8 a	3.7 c	49.2 a	73.4 a
	60	2.3 a	3.0 b	38.2 a	76.2 a
	90	2.3 a	3.3 bc	50.4 a	71.8 a

^zValues within a column with different letters are significantly different ($P<0.05$) by Tukey’s test.

^ySignificant difference between cultivars and days of storage by two way-ANOVA at 5%.

^xtrans-1,2-diaminocyclohexane-N,N,N’,N’-tetraacetic acid

‘사과배’의 전분함량 변화는 저장초기에 급격하게 감소한 반면, ‘신고’는 저장 중 전분함량의 변화가 거의 없었다. 이는 ‘사과배’의 전분이 저장 기간 중 높은 호흡률에서 보듯이 호흡기질로 대량 소모되었던 것으로 판단된다. 저장 기간

중 총당과 환원당의 변화를 살펴보면 총당은 ‘사과배’가 저장 30일까지는 ‘신고’보다 유의하게 높았다. 총당의 저장 기간별 변화는 ‘사과배’에서는 유의한 차이를 보이지 않았으나, ‘신고’의 경우는 90일 저장 후 유의하게 증가하였다. 저

장 기간 중 환원당의 변화는 두 품종 모두 적었다. 두 과실에 있어서 가용성 고형물 함량변화와 총당, 환원당의 변화는 일치하지 않았는데, 이는 두 과실의 호흡기질 및 당대사가 서로 다르기 때문인 것으로 판단된다.

에틸렌 생합성과 호흡패턴에 있어 두 과실은 서로 다른 특성을 보였다. 저장 60일에 '신고'는 미량의 에틸렌이 검출된 반면, '사과배'의 경우는 저장 30일을 지나면서 에틸렌 생합성량이 급격하게 증가한 후, 저장 60에 최대치를 보인 후 감소하였다. '신고'에서는 호흡률의 변화가 크지 않았으나, '사과배'는 저장 30일을 지나면서 climacteric 형태의 호흡패턴을 나타내었다. 저장 기간 중 가스 조성변화를 살펴본 결과 두 품종은 에틸렌 발생량과 호흡패턴에서 상이한 결과를 보여 Itai 등(1999)이 제시한 바와 같이 두 품종은 에틸렌 생합성에서 현저한 차이를 보여주었다. 일반적으로 에틸렌은 과실의 연화를 촉진하고 성숙에 관련된 생리적 변화를 촉진하는 호르몬으로 알려져 있는데(Alexander, 2002; Lieberman, 1979), 본 실험의 결과를 보면 에틸렌 발생량이 많은 '사과배'가 발생량이 적은 '신고'에 비하여 저장 기간 중 전분의 감소를 제외하고 노화와 관련된 생리적 변화가 유의하게 적은 것으로 나타났는데, 이는 에틸렌 발생량에 관계없이 '사과배'가 '신고'보다 에틸렌에 대한 민감도가 낮은 것을 의미하는 것으로 판단된다.

경도의 변화는 두 품종 모두 저장 기간 중 유의한 차이를 보이지 않았다. '신고'와 '사과배'의 저장 기간별 무게감량 변화는 '신고'가 '사과배'에 비해 감량폭이 더 컸다. 이러한 결과는 Piao 등(2003)이 보고한 과실 표피의 구조적 차이에 기인하는 것 판단된다.

저장 중 '신고'와 '사과배'의 세포벽 특성 변화 비교

저장 중 세포벽 구성물질의 성분변화 양상을 살펴보기 위하여 수용성 펙틴, CDTA-가용성 펙틴, Na_2CO_3 -가용성펙틴의 함량변화를 살펴보았다(Table 2).

저장 시기별 수용성 펙틴 함량은 '신고'가 '사과배'에 비해 수확 당일과 저장 30일에는 훨씬 높은 것을 보여주었다. 두 품종 모두 저장기간이 길어질수록 수용성 펙틴의 함량이 감소하였다. CDTA-가용성 펙틴은 두 품종 모두 매우 낮았으며, 저장 60일째 두 품종 모두 함량이 유의하게 증가하였지만, 품종 및 저장기간에 따른 유의차는 보이지 않았다. 세포중층으로부터 기인하는 CDTA-가용성 펙틴은 칼슘 등 양이온과 결합한 형태(Morries 등, 1982), 전체 펙틴 중 CDTA-가용성 펙틴의 상대적 비율이 낮은 것은 배의 세포벽에 존재하는 칼슘은 bound 형태가 아니라 free ion 형태로 존재할 가능성이 높기 때문인 것으로 고찰되었다(Piao, 2002). Na_2CO_3 -가용성 펙틴은 '신고'에서는 저장 기간 중 증가하는 경향을 보였지만, 유의하지는 않았다. '사과배'의 경우는 저장 90일째 크게 증가하였으며, 두 과실 모두 수용성 펙틴함량이 감소한 것과는 반대의 경향을 보였다.

4% KOH 가용성펙틴과 24% KOH 가용성 펙틴함량은 '신고'에서는 저장 기간 중 큰 변화를 보이지 않았으나, '사과배'에서는 4% KOH 가용성펙틴 함량이 저장 30일째 유의하게 증가한 다음, 감소하였다(Table 2). 킬레이트 가용성 펙틴 및 알카리 가용성 펙틴에서 추출된 헤미셀룰로스 구성물질은 가용성 펙틴 함량보다 당 분포량이 훨씬 높은 것으로 조사되었다.

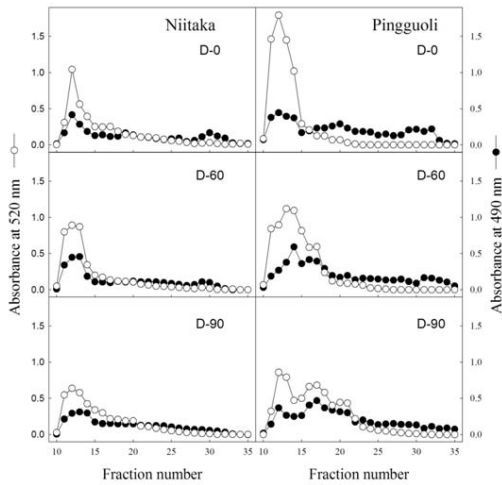


Fig. 1. Sepharose CL-6B profiles of water soluble polyuronides derived from ‘Niiitaka’ and ‘Pingguoli’ pear AIS after 0, 60, 90 days of storage. Sugars of each fraction (1.5 mL) were assayed by uronic acid(UA) analysis (-○-) and total sugar(TS) (-●-).

저장기간에 따른 두 품종의 펙틴 함량변화는 수용성 펙틴함량과 4% KOH 가용성펙틴함량 분포에 있어서 품종간 유의차를 보여 두 품종의 세포벽 조성 및 저장 중 노화과정이 서로 다르다는 점을 확인할 수 있었다.

따라서 이러한 펙틴 및 헤미셀룰로스 분획의 가용성 차이가 세포벽의 조성에 어떠한 변화를 가져왔는가를 확인하기 위하여 size exclusion chromatography를 실시하였다. 수용성 펙틴의 분획 결과 ‘신고’와 ‘사과배’의 저장 중 거대 분자의 구조 변화가 상당히 다른 것을 보여주었다 (Fig. 1). 그러나, ‘신고’와 ‘사과배’ 모두 저장 기간이 길어질수록 펙틴의 가수분해 및 당 분해가

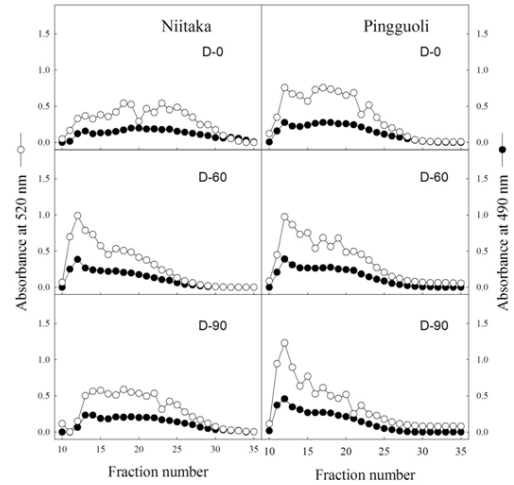


Fig. 2. Sepharose CL-6B profiles of Na_2CO_3 soluble polyuronides derived from ‘Niiitaka’ and ‘Pingguoli’ pear AIS after 0, 60, 90 days of storage. Sugars of each fraction (1.5mL) were assayed by uronic acid(UA) analysis(-○-) and total sugar(TS)(-●-).

이루어지는 것으로 조사되었다. 또한 저장 기간 중 ‘신고’와 ‘사과배’ 모두 고분자 부분과 저분자 부분의 당 수준이 감소하였다. Na_2CO_3 -가용성 펙틴의 경우 당 분포는 저장 시기별 일정한 분포를 보여준 데 반해 고분자를 구성하고 있는 펙틴의 가수분해가 큰 것으로 나타났다(Fig. 2).

헤미셀룰로스의 가용성은 ‘신고’와 ‘사과배’에서 서로 다른 경향을 보였다(Fig. 3, Fig. 4). ‘신고’의 경우는 4% KOH 및 24% KOH 가용성 분획 모두 저장 기간 중 큰 변화를 보이지 않았으나, ‘사과배’의 경우는 4% KOH 가용성 추출물의 분획에서 세포벽을 구성하고 있는 당들이 고분자에서 저분자로의 가수화가 크게 진행되었

다. 이미 연화 과정 중 헤미셀룰로스 중합체의 크기가 작아지는 것이 아보카도(Pesis 등, 1978), 배(Ahmed 등, 1980), 사과(Bartley, 1976) 토마토(Maclachlan 등, 1992)에서 보고된 바 있다. 본 실험에서는 ‘신고’보다 ‘사과배’에서 노화 과정 중 헤미셀룰로스의 변화가 더 큰 것으로 조사되었다.

초 록

동양배 ‘신고’와 ‘사과배’의 저장기간 중 서로 다른 생리적 특성과 세포벽 특성 변화를 비교

검토하여 과실생리 및 저장기술의 기초자료로 얻고자 본 실험을 실시하였다. 저장 기간 중 ‘신고’의 품질변화는 중량감소가 큰 반면, ‘사과배’에서는 급격한 호흡급등현상과 에틸렌 생합성이 많았으며, 전분감소가 컸다. 수용성 펙틴함량은 ‘신고’가 ‘사과배’보다 높았으며 CDTA-가용성 펙틴은 두 품종간의 차이가 크지 않았다. Na_2CO_3 -가용성 펙틴은 ‘사과배’가 ‘신고’보다 높았으며 수용성 펙틴과는 달리 저장 기간이 길어질수록 증가하였다. 4% 및 24% KOH 가용성 펙틴은 저장기간에 따른 변화 폭이 크지 않았다. 수용성 펙틴의 분획 결과, ‘신고’와 ‘사과배’ 저장 중 거대 분자의 구조 변화에서 많은 차이를 보였고

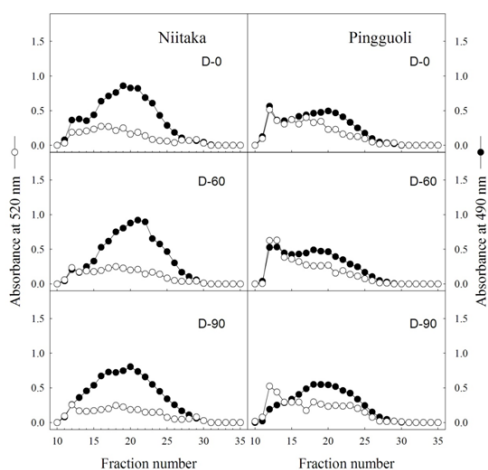


Fig. 3. Sepharose CL-6B profiles of 4% KOH soluble polyuronides derived from ‘Niitaka’ and ‘Pingguoli’ pear AIS after 0, 60, 90 days of storage. Sugars of each fraction (1.5 mL) were assayed by uronic acid(UA) analysis (-O-) and total sugar(TS) (-●-).

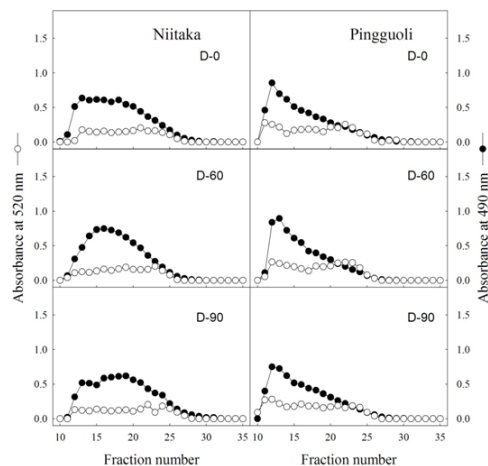


Fig. 4. Sepharose CL-6B profiles of 24% KOH soluble polyuronides derived from ‘Niitaka’ and ‘Pingguoli’ pear AIS after 0, 60, 90 days of storage. Sugars of each fraction (1.5 mL) were assayed by uronic acid(UA) analysis (-O-) and total sugar(TS) (-●-).

‘신고’와 ‘사과배’ 모두 저장 기간이 길어질수록 펙틴의 가수분해 및 측쇄 사슬의 당 분해가 관찰되었다. Na_2CO_3 -가용성 펙틴의 경우 당 분포는 저장 기간에 관계없이 일정하였지만 펙틴은 분자량 변화가 컸다. 4% 및 24% KOH 가용성 펙틴의 분획 결과 두 품종에 있어 헤미셀룰로스의 구조 변화가 서로 달라, ‘사과배’의 경우는 4% KOH 가용성 추출물의 분획에서 세포벽을 구성하고 있는 당들의 가수분해가 컸으며 ‘신고’보다 ‘사과배’에서 노화 과정 중 헤미셀룰로스의 변화가 더 심하였다.

추가주요어 : 과실특성, *Pyruspyrifolia*, 펙틴, 헤미셀룰로스, 후숙

인용문헌

- Ahmed, A.E. and J.M. Labavitch. 1980. Cell wall metabolism in ripening fruit. I. Cell wall changes in ripening ‘Bartlett’ pears. *Plant Physiol.* 65:1009-1013.
- Alexander, L. and D. Grierson. 2002. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. *J. Expt. Bot.* 53:2039-2055
- Bartley, I.M. 1976. Changes in the glucans of ripening apples. *Phytochemistry* 13:2107-2111.
- Blumenkrantz, N. and G. Asboe-Hanson. 1973. New method for quantitative determination of uronic acids. *Anal. Biochem.* 54:484-489.
- Brady, C.J. 1987. Fruit ripening. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38:155-178.
- Campbell, A.D., M. Huysamer, H.U. Stotz, L.C. Greve, and J.M. Labavitch. 1990. Comparison of ripening processes in intact tomato fruit and excised pericarp discs. *Plant Physiol.* 94:1582-1589.
- Cheng, G.W. and D.J. Huber. 1996. Alterations in structural polysaccharides during liquefaction of tomato locule tissue. *Plant Physiol.* 111:447-457.
- Chun, J.P., F. Tamura, K. Tanabe, A. Itai, and T. Tabuchi. 2003. Cell wall degradation and structural changes of GA-induced watercored tissues in Japanese pear ‘Akibae’ and ‘Housui’. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 72:488-496.
- Dubois, M.K.A., J.K. Hamilton, P.A. Rebers, and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28:350-356.
- Fisher, R.L. and A.B. Bennett. 1991. Role of cell wall hydrolases in fruit ripening. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:675-703.
- Fishman, M.L., K.C. Gross, D.T. Gillespie, and S.M. Sondey. 1989. Macromolecular components of tomato fruit pectin. *Arch. Biochem. Biophys.* 274:179-191.
- Gross, K.C. 1982. A rapid and sensitive spectrophotometric method for assaying polygalacturonase using 2-cyanoacetamide. *HortScience.* 17:933-934.
- Huber, D.J. 1983. Polyuronide degradation and hemicellulose modification in ripening tomato fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108:405-409
- Itai, A., T. Kawata, K. Tanabe, T. Tamura, M. Uchiyama, M. Tomomitsu, and N. Shiraiwa. 1999. Identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase genes controlling the ethylene level of ripening fruit in Japanese pear (*Pyruspyrifolia*Nakia). *Mol. Gen. Genet.* 261:42-49.
- Lieberman, M. 1979. Biosynthesis and action of

- ethylene. *Ann. Rev. Plant physiol.* 30:533-591
16. Maclachlan, G. and C. Brady. 1992. Multiple forms of 1,4- β -glucanase in ripening tomato fruit include a xyloglucanase activatable by xyloglucan oligosaccharides. *Aust. J. Plant Physiol.* 19:137-146.
 17. Maclachlan, G. and C. Brady. 1994. Endo-1,4- β -glucanase and xyloglucan endo-transglycosylase activities versus potential substrate in ripening tomatoes. *Plant Physiol.* 105:965-974.
 18. McCollum, T.G., D.J. Huber, and D.J. Cantliffe. 1989. Modification of polyuronides and hemicelluloses during muskmelon fruit softening. *Physiol. Plant.* 76:303-308.
 19. Morries, E.R., D.A. Powell, M.J. Gidley, and D.A. Rees. 1982. Conformations and interactions of pectins. I. Polymorphism between gel and solid states of calcium polygalactunates. *J. Mol. Biol.* 155:507-516.
 20. Pesis, E., Y. Fuchs. and G. Zauberman. 1978. Cellulase activity and fruit softening in avocado. *Plant Physiol.* 61:416-419.
 21. Piao, Y.L. 2002. Comparison of physiological and biochemical changes during storage between 'Pinguoli' and 'Niitaka' pear fruits. PhD Thesis. Chungnam National University.
 22. Piao, Y.L., J.P. Chun, and Y.S. Hwang. 2003. Comparison of physiological characteristics during storage between 'Pinguoli' and 'Niitaka' pear fruits. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 44:489-492.
 23. Seymour, G.B., I.J. Colqhoun, M.S. Dupont, K.R. Parsley, and R.R. Selvendran. 1990. Composition and structural features of cell wall polysaccharides from tomato fruits. *Phytochemistry* 29:725-731.
 24. Tong, C.B. and K.C. Gross. 1989. Ripening characteristics of a tomato mutant, dark green. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114:635-638.