

(총 설)

KOREAN J. POST-HARVEST SCI. TECHNOL. AGRI. PRODUCTS

Vol. 3. No. 1, pp.93~104(1996)

## 과실의 연화중에 세포벽 성분과 세포벽분해효소의 변화

신 승 렬 · 김 광 수\*

경산대학교 식품공학과, \*영남대학교 식품영양학과

### Changes in Cell Wall Components and Cell Wall-degrading Enzymes during Softening of Fruits

Seung-Ryeul Shin, Kwang-Soo Kim\*

*Department of Food Science, Kyungsan University*

*\*Department of Food and Nutrition, Yeungnam University*

#### Summary

The cell wall components of fruit include cellulose, hemicellulose, pectin, glycoprotein, etc., and the cell wall composition differs according to the kind of fruit. Fruit softening occurs as a result of a change in the cell wall polysaccharides : the middle lamella which links primary cell walls is composed of pectin, and primary cell walls are decomposed by a solution of middle lamella caused due to a result of pectin degradation by pectin degrading enzymes during ripening and softening. During fruit ripening and softening, contents of arabinose and galactose among non-cellulosic neutral sugars are notably decreased, and this occurs as a result of the degradation of pectin during fruit ripening and softening since they are side-chained with pectin in the form of arabinogalactan and galactan. Enzymes involved in the degradation of the cell wall include polygalacturonase, cellulase, pectinmethylesterase, glycosidase, etc., and various studies have been done on the change in enzyme activities during the ripening and softening of fruit. Among cell wall-degrading enzymes, polygalacturonase has the greatest effect on fruit softening, and its activity increases during the maturing and softening of fruit. This softening leads to the textural change of fruit as a result of the degradation of cell wall polysaccharides by a cell wall degrading enzyme which exists in fruit.

Key words : fruit, softening, polygalacturonase, cell wall.

#### 서 론

과실의 연화는 성숙저장 및 유통과정중에 일어나는 생화학적 변화로써 과실의 품질 평가에 많은 영향을 주며 소비자의 기호성과 밀접한 관계

가 있을 뿐만 아니라 변질과 변질과 부패를 유발하며 많은 경제적 손실을 초래하기도 한다.

이러한 연화현상은 생체 내에 존재하는 세포벽 분해효소에 의하여 세포벽 구성성분의 변화를 초래함으로써 일어난다[1-3]. 즉, 과실의 성숙중에

Polygalacturonase, cellulase, glycosidase, pectinmethylesterase 등 세포벽분해효소의 활성이 증가[4-6]하며, 이들 효소들이 작용하여 세포벽을 분해시킴으로써 연화가 일어난다[7-10]. 특히 polygalacturonase는 세포벽 중층의 구성성분인 pectin질을 분해하여 가용성 polyuronide를 유리[11-14]시키며, 동시에  $\beta$ -galactosidase는 pectin질의 측쇄인 galactan과 arabinogalactan을 galactose와 arabinose로 유리[15]시켜, 중층이 용해됨으로써 연화가 촉진된다[16-18].

이와 관련된 연구로는 토마토에 관한 것이 가장 많으며[19-26], 식물유전학적으로 세포벽분해효소의 출현을 억제시켜 연화되지 않는 rin (ripening inhibitor)과 Nr(non-ripening)토마토가 개발[27]되었으며 연구는 물론이고 식품가공에 크게 이바지되고 있다.

또한 감과실의 연화현상에 관한 연구[28-33]에 의하면 감과실은 성숙말기에 세포벽분해효소 중 polygalacturonase와  $\beta$ -galactosidase활성이 증가하고, 세포벽과 pectin질의 함량의 감소하며 성숙 중에 증가하던 알칼리 가용성 hemicellulose가 연사에서 현저히 감소하는 반면 산 가용성 hemicellulose는 증가하였다. 그리고, 비섬유성 중성당인 galactose와 arabinose가 감소하며, 세포벽단백질도 유리되었다. 또한 전자현미경으로 관찰한 바에 의하면 성숙 중에 세포 간극이 발달하고, 세포간극에서 pectin질로 구성되어 있는 중층이 분리되는 등의 변화가 관찰되었다.

과실의 연화에 대한 연구는 토마토[3,20,24,25, 34-39], 아보가도[1,2], 인과류[6-8, 12, 13, 40-46]등을 대상으로 많이 연구되었으며, 주로 세포벽의 구조, 세포벽 구성 성분과 조성, 성숙과 저장 중에 일어나는 세포벽 구성 성분의 변화[47]와 세포벽분해효소들의 조성과 활성의 변화[48-54], 그리고 이들 효소의 작용기전을 구명하는데 초점을 두고 있다. 연화의 정도는 세포벽분해효소의 활성과 세포벽구성 성분의 조성과 결합방법, 이들의 상호작용, 다당류의 크기, 측쇄결합의 정도와 분해정도, 수소결합의 정도, 칼슘의 함량에 영향을 받는다[56].

## 1. 세포벽의 구조

Albersheim[57], Keegstra 등[58], Robinson[59] 및 Rees[60]에 의하면, 과실의 세포벽은 단백질과 3종의 다당류, 즉 pectin질, cellulose, hemicellulose로 분류된다. 세포벽다당류는 세포벽의 약 90~95%를 차지하며, 단백질은 약 5~10% 정도이나 과실의 종류에 따라 그 조성에는 차이가 있다. Pectin질은 homogalacturonan과 rhamnogalacturonan이 상호결합하여 주성으로 구성되어 있고 galactan, arabinan 또는 arabinogalactan이 측쇄결합하고 있다. Rhamnogalacturonan은 egg box모양을 하고 있으며 polygalacturonan backbone은 C-6 carboxyl기에 methylester화되거나, 인접한 carboxyl기 사이 혹은 인접한 galacturonan 사슬사이에  $Ca^{++}$ 과 강한 이온결합을 하고 있다. Hemicellulose는 xyloglucan과 glucuronoarabinoxylan들로 구성되어 있으며 cellulose와 강한 수소결합을 하고 있다. 단백질은 hydroxyproline을 특히 많이 함유하고 있으며 pectin질의 arabinosyl이나 galactosyl잔기와 결합되어 있다. 수소결합하고 있는 cellulose-hemicellulose 복합체는 세포벽 단백질이 결합된 pectin질과 결합되어 세포벽을 구성한다.

세포벽 성분에 관한 연구로서 Kuee[40]는 사과조직에서 중성 다당류 Polyuronide 및 hydroxyproline을 많이 함유한 단백질로 구성된 복합체로 분리하였다. Darvill 등 [60]은 과실의 세포벽 구성성분은 cellulose, hemicellulose, polyuronide, 당단백질로 구성되어 있고 이들의 조성은 과실의 종류와 품종에 따라 차이가 있다고 하였다. 그리고 세포벽 다당류의 형태와 상호작용은 분자의 크기, 측쇄 결합의 빈도, 분포, 수화정도, pH, Ca함량에 의존한다[60-64].

## 2. 세포벽 분해효소의 작용과 활성 변화

### 1) Polygalacturonase

Prossey와 Avants[65]는 pectin질 분해효소는 polygalacturonase이며 무작위로 작용하는 endo 형태와 말단에 작용하는 exo 형태가 존재한다고

하였다. 과실의 종류와 품종에 따라 endo-, exo-polygalacturonase의 조성에는 차이가 있다. 즉, 두 형태의 효소 모두를 함유한 것은 복숭아[65], 배[5], 오이[66,67], 바나나[68], 파파야[69,70]등이 있으며, 이중 exo-polygalacturonase가 pectin질 분해에서 우세한 과실은 배[5], 바나나[68], 접핵성 복숭아[65], 파파야[69,70]등이다. 그러나 사과에는 exo-polygalacturonase만 존재한다고 보고하였다[43].

Endo-polygalacturonase는 미숙과실에서는 활성이 없거나 매우 낮으며, 성숙과 연화 시에 급격히 증가한다[9, 71-73]. Polygalacturonase에 대한 최근의 연구 동향은 endo-polygalacturonase isoenzyme의 존재와 생리화학적 특성에 초점을 두고 있다[22, 23, 74, 75]

Tucker 등[22]은 토마토 성숙 중에 polygalacturonase isoenzyme의 조성을 조사하였는데, 미숙한 토마토에서는 polygalacturonase I만 존재하였고, 변색기에는 polygalacturonase I과 II가 함께 존재하였으나 완숙기에는 polygalacturonase I의 활성이 급격히 감소하는 반면에 polygalacturonase II의 활성이 증가하였다. 두 isoenzyme의 단백질조성은 매우 유사하나 polygalacturonase I은 78°C에서 활성이 50%로 감소하는 반면 polygalacturonase II는 57°C에서 같은 현상이 일어났다고 하였다. 또한 변이종인 Nr 토마토에 polygalacturonase I만 존재하는 것을 고려할 때 토마토의 연화에 관여하는 효소는 polygalacturonase isoenzyme은 II라고 보고하였다. 토마토 성숙 중에 polygalacturonase 활성이 증가하는 것은 비활성형 효소의 활성화와 *de novo* 합성에 의한 것으로 알려져 있으나 현재까지 명확하게 구명되어 있지는 않다[22].

중층을 구성하고 있는 pectin질은 rhamnogalacturonan이 주 구성 성분이고[18,76,77], 여기에 arabinan과 galactan이 측쇄결합으로 연결되어 있고, 중성당들은 polygalacturonase의 분해력을 방해하며 pectin질의 용해성에 영향을 미칠 가능성이 있다[78].

Gross와 Wallner[26]는 토마토 세포벽 대사에

서 polygalacturonase의 작용에 대해서 상세히 보고하였다. 즉, 완숙 토마토의 세포벽 galacturonic acid의 20~30%는 증류수에 4시간 동안 침지하였을 때 수용성 다당류로 용해되었고, 이들의 분자량은 20,000정도이고 galacturonic acid와 rhamnose의 비가 일정한 다당류였다. 그리고 녹숙 토마토 조직과 완숙 토마토에서 추출한 polygalacturonase를 함께 침지하였을 때도 같은 현상이 일어난다고 하였다. Albersheim 등[76]은 polygalacturonic acid의 저분자화는 비효소적 대사에 의한 것이 아니고 polygalacturonase에 의한 것이라고 하였다. 한편 딸기에는 Neal[79]과 Barnes와 Patchett[80]는 polygalacturonase가 존재하지 않는다고 보고하였고, Huber[81]는 토마토도 성숙 중에 수용성 pectin질이 뚜렷하게 증가하지 않는다고 하였다. 그래서 아직 pectin질의 가용화 현상은 구체적으로 구명되지 않고 있지만 과실의 성숙과 저장 중에 polygalacturonase에 의해서 pectin질의 저분자화 현상이 일어나는 것은 틀림없는 사실로 보고되고 있다.

## 2) $\beta$ -Galactosidase

$\beta$ -Galactosidase는 사과 성숙과 연화 중에 활성이 증가[42]하고, 세포벽의 galactose와 arabinose를 유리시켜 연화를 촉진한다[82]. Pressey[15]는 완숙 토마토에서 3종의  $\beta$ -galactosidase isoenzyme를 분리 정제하였고, Wallner와 Walker[37]는 토마토 성숙 중에 활성이 증가하는 것은 galactan을 분해할 수 있는 능력이 있는 하나의 isoenzyme의 증가에 의한 것이라고 보고하였다. Bartley[43,44]의 보고에 의하면  $\beta$ -galactosidase는 과실의 pectin galactan을 분해하여 galactose를 유리시키며, *in vitro* 실험에서도 사과 조직에  $\beta$ -galactosidase를 처리하였을 때 같은 현상이 나타난다고 하였다. 한편 Gross와 Wallner[26]는 토마토에는  $\beta$ -galactosidase의 활성이 매우 높지만 *in vitro* 실험에서 세포벽의 용해현상이 일어나지 않으며  $\beta$ -galactosidase는 pectin질의 측쇄결합을 분해하는 것으로 보고하였다.  $\beta$ -galactosidase는 pectin galactan을 분해하여 galactose를 유리시킴

으로써 과실의 연화를 촉진하는 것으로 알려져 있으며, 근년에는 많은 학자들이 galactose대사에 관한 연구를 행하고 있다[83,84].

### 3) Cellulase

Cellulase는 polygalacturonase와 같이 완숙 과실에서 많이 보고되고 있다[85-90]. Cellulase는 미숙 과실에서 활성이 없거나 매우 낮으나 성숙과 연화 중에 활성이 급격히 증가한다[21]. 그러나 토마토의 경우는 미숙기와 성숙기에 활성이 나타나지만 그 활성이 낮고[19,20], 완숙 'Bartlett'배[8]와 완숙 사과[42]에서는 cellulase가 존재하지 않는다고 보고되고 있다.

완숙 토마토 과실에 cellulase가 분포되어 있고 연화와 관련은 있지만 cellulase의 역할이 정확히 구명되지 않았고, 많은 연구자들은 cellulase가 연화에 미치는 영향은 매우 적을 것으로 생각한다[19,58,86]. 사과[40]와 배[91,92]는 성숙중에 cellulose의 함량이 감소한다고 보고하였으나 대부분의 연구자들은 과실의 성숙과 연화 중에 cellulose level이 변화가 없거나 극히 소량이 감소한다고 하였다[8,85,86].

현재까지 과실의 연화에 대한 cellulase의 역할에 대한 연구는 주로 완숙 과실 세포벽의 구조적 연구에 바탕을 두고 있다. 즉, Pesis 등[93]은 아보가도의 중층의 용해는 polygalacturonase의 작용 때문이고 cell wall fibrillar network의 변화는 cellulase에 의한 것이라고 하였다. Platt-Aloia 등[18]도 아보가도의 전자현미경에 의한 연구에서 중층과 cellulosic fiber의 용해현상을 관찰하였다. Ben-Arie 등[17]은 사과와 배는 climacteric 중에 cellulolytic enzyme에 의해서 fibrillar material의 분리와 감소가 일어나고, 또 완숙한 사과조직에 polygalacturonase를 처리하고, 배조직에는 polygalacturonase와 cellulase를 각각 처리하였을 때 자연적으로 완숙 과실에서 일어나는 것과 유사한 결과가 일어났다고 하였다. Hinton과 Pressey[94], Awad와 Young[88]은 아보가도 과실의 연화에서 cellulase의 작용에 대한 증거로서 polygalacturonase가 출현하기 전에 cellulase가 출현하여 연화가 일어나며, 아보가도의 경우는

cellulase가 연화에 중요한 역할을 한다. Pesis 등[93]은 호흡과 연화 중에 cellulase의 활성과 climacteric rise는 밀접한 관계가 있다고 하였고, 한편 Awad와 Young[87]은 cellulase는 polygalacturonase와 ethylene 생성을 유도하여 연화를 촉진한다고 하였다.

### 4) Pectinmethylesterase

Pectinmethylesterase는 고등식물에 널리 분포되어 있으며 대부분의 과실에도 존재한다. 과실의 pectinmethylesterase의 활성은 성숙 중에 증가[23, 96]하여 일정하게 유지[97-99]되거나, 감소[2,89, 100]하며, 다른 효소들과 함께 과실의 연화에 관여하는 것으로 보고되고 있다. Pectinmethylesterase는 polygalacturonase와 같이 많은 과실에서 여러 isoenzyme 형태로 존재한다. Hultin과 공동 연구자들[101,102]은 바나나에는 3종의 isoenzyme이 존재하며 이들 모두는 생화학적 성질이 다르다고 하였고, Markovic 등[67]은 전기영동법에 의해서 바나나에서 6종의 isoenzyme을 분리한 반면 Brady[98]는 분자량이 30,000이고 pH와 NaCl에 대한 특성이 유사한 2종의 isoenzyme을 분리하였다. Pressey와 Avants[100], Moshref과 Luh[103]는 여러 종의 토마토에서 4종의 isoenzyme을 분리하였고, 이들의 생화학적 특성과 품종과 성숙단계에 따라 차이가 있다고 보고하였다. Tucker 등[23]은 pectinmethylesterase I과 pectinmethylesterase II로 명하는 2종의 isoenzyme을 분리하였으며 성숙 중에 활성의 증가는 pectinmethylesterase II의 활성이 증가하기 때문이라고 하였다. Gross[104-106], Timothy와 Tigchelaar[107]는 pectinmethylesterase의 활성은 일반 토마토와 Nr 토마토에서는 증가하고 rin 토마토에서는 변화가 없다고 보고하였다.

Pectinmethylesterase는 과실의 연화에 중요한 영향을 미치지 않으며, 최근에 와서 연화와 관련된 연구는 거의 행해지지 않고 있는 실정이다. Tucker 등[23]과 Brady[98]는 미숙과에서 pectinmethylesterase의 출현과 높은 활성은 연화와 관련이 없는 다른 세포벽대사에 관여하는 것이라고 하였다. 아보가도의 경우는 climacteric

전에 활성이 최대치에 도달하고 이후에는 급격히 감소하여 완숙한 과실에서 50%정도 활성만 존재하고 그 활성을 측정함으로써 수확기와 연화기를 알 수 있다고 하였다[1].

Pectinmethylesterase는 세포벽의 polygalacturonan의 methoxyl 기를 제거하여 polygalacturonase의 작용을 용이하게 해주는 역할을 한다[108,109]. 세포벽의 pectin 질의 methylation의 정도는 연화 중에 일정하게 유지된다[110, 111]. Knee[12]는 사과 성숙 중에 pectin질의 ester화는 평균 70% 정도로 일정하게 유지되는 반면 수용성 분획에서는 그 비가 증가한다고 하였고, Shewfelt 등[11]은 완숙 복숭아의 수용성 pectin질의 ester화 정도는 75%로 일정하나 불용성 pectin질에서는 ester화가 감소한다고 보고하였다. 성숙 중에 총 protopectin의 함량 감소가 일어남[112-115]으로 ester화의 감소는 총 protopectin의 random ester화에서 감소되기보다는 고도로 ester화한 protopectin에서 감소를 초래한 결과이다.

### 3. 세포벽 다당류의 조성과 변화

과실의 세포벽 구성성분은 pectin질, cellulose, hemicellulose 및 세포벽단백질로 구성되어 있으며, 세포벽 다당류가 약 90~95%를 차지하고 단백질은 약 5~10% 정도이나 종류와 품종에 따라 그 조성에는 차이가 있다. Pectin질과 hemicellulose은 galactan, arabinan 또는 arabinogalactan들이 측쇄결합하여 다당류사이를 서로 연결하고 있다.

과실의 성숙과 연화 중에 세포벽 구성 다당류의 변화는 세포벽분해효소의 작용에 의해 세포벽 다당류가 분해되는 매우 복잡한 변화이다. 효소적 작용을 받기 매우 어려운 cellulose는 여러 glycanase와 다른 효소의 복합적 작용에 의해서만 분해가 일어나며, 과실에는 cellulase가 존재하고 성숙과 연화 중에 활성이 증가하지만 거대분자인 cellulose에는 거의 영향을 미치지 못한다.

Huber[81]는 토마토 성숙 중에 hemicellulose의 용해성이 증가하고 저분자화 현상이 일어난다고

하였고, Gross 등[121]도 고추 성숙 중에 같은 현상을 관찰하였다. 그러나 사과를 제외한 모든 과실에  $\beta$ -1,4 glucanase를 함유[20,81]하고 있지만, hemicellulose 구성 단당류인 xylose, glucose 및 mannose의 함량은 감소되지 않는다[35,41,81]. 이는 과실 성숙 중에 mannose나 glucomannan을 생합성 하거나, 혹은 mannose와 glucomannan을 동시에 생합성함을 암시한다[78].

1922년 Carre[114]와 완숙 사과에서 가용성 pectin질이 증가한다고 보고한 이래 여러 학자들은 불용성 pectin질이 가용성 pectin질로 전환되기 때문에 불용성 pectin질은 감소하고 가용성 pectin질은 증가[115]하며, 가용성 pectin질에는 중성 다당류의 비율이 낮다고 하였다[39]. 1970년초에 여러 연구자들은 Pectin질의 가용화현상은 과실 중에 존재하는 polygalacturonase의 작용에 기인한 것이라고 하였다[40,80,116]. Pressey와 Avants[14]는 endo-exo-polygalacturonase를 모두 함유한 이핵성 복숭아는 성숙 중에 가용성 pectin질이 뚜렷이 증가하나 endo-polygalacturonase의 활성이 낮은 점핵성 복숭아는 연화와 pectin질의 가용화가 매우 적게 나타난다고 보고하였다. 사과의 경우는 endo-polygalacturonase를 함유하지 않고 exo-polygalacturonase만 함유하고 있기 때문에 pectin질의 가용화와 연화가 매우 느리게 진행되어 저장성이 크다[44]. 과실의 성숙과 연화 중에 pectin질의 변화는 polygalacturonase와 밀접한 관계가 있다[12-14,79,117]. Knee[39]는 사과의 세포벽으로부터 polygalacturonide, 중성 다당류, 세포벽 단백질을 분리하였고, 또 pectin질과 단백질의 glycopeptide는 protease와 glycanase에 의해 분해가 되지 않는다고 하였다[118].

### 4. 세포벽 비섭유성 중성당의 변화

과실의 연화중에 일어나는 중성당의 변화와 세포벽 구성당의 대사에 대해서 많은 연구가 행해지고 있다. 대부분의 과실의 세포벽에 함유된 galactose와 arabinose는 pectin 다당류에 galactan이나 galactoarabinan 형태로 측쇄결합을 하고 있

으며[63], 성숙과 연화 중에 감소한다[7,27,41,91, 118-120]. Ahmed와 Labavitch[7]는 복숭아 성숙 중에 arabinose는 전체의 50%가 감소하였는데 80% ethanol 불용성 다당류에서 회수되었으며, chromatography로 동정한 결과, arabinose는 arabinan 형태로 유리된다고 하였다. Gross와 Wallner[26]는 정상 토마토와 변이종인 rin 토마토의 세포벽 다당류 대사의 연구에서 정상 토마토에서는 pectin질의 가용화와 더불어 galactose와 arabinose가 50% 감소한 반면에 rin 토마토에서는 pectin질의 가용화 현상은 일어나지 않았으나 galactose와 arabinose는 40% 감소하였다는 결과로부터 증성당 대사와 pectin질의 대사는 독립적으로 일어난다고 하였다. 한편 Huber[55]는 연화 중에 유리된 수용성 pectin질은 galacturonic acid의 증성당이 6:1 비율로 구성되어 있다고 하였다. Knee[6,40]와 Bartley[42]는 사과 연화 중에 유리된 가용성 pectin질에서는 비록 그 함량은 낮지만 arabinose와 galactose 등이 세포벽에서 유리된다고 하였다. Bartley[43,44]는 pectin질의 galactan을 분해할 수 있는 효소를  $\beta$ -galactosidase이고, 사과조직에 이 효소를 처리하였을 때 자연적으로 일어나는 연화현상과 같이 galactose와 arabinose가 유리된다고 하였으며, Knee[41]도 wall-bound enzyme을 처리하였을 때 동일한 결과가 일어남을 보고하였다. Bartley[44]는  $\beta$ -galactosidase가 pectin질의 측쇄결합인 galactan을 분해함으로써 polygalacturonase의 작용을 보다 용이하게 해주는 역할을 한다고 보고하였다.

## 결 론

과실의 세포벽구조는 pectin질, cellulose, hemicellulose 및 세포벽단백질이 공유결합, 칼슘이온에 의한 이온결합 등으로 3층을 구성하고 있으며, 중층을 구성하는 pectin질은 homogalacturonan과 rhamnagalacturonan이 상호결합하여 주성분으로 구성되어 있고 galactan, arabinan 또는 arabinogalactan이 측쇄결합하고 있다. 과실의 성숙과 저장 중에 생체 내에 존재

하는 세포벽분해효소인 polygalacturonase, glycosidase, pectinmethylesterase, cellulase 등의 효소가 활성이 증가하고 특히 polygalacturonase와  $\beta$ -galactosidase의 활성이 토마토와 같은 호흡상승형 과실에서 성숙 말기이후에 급격히 증가하여 연화에 많은 영향을 준다. 세포벽 구성 성분은 pectin질, cellulose, hemicellulose 및 세포벽 단백질로 구성되어 있으며 종류와 품종에 따라 그 조성에는 차이가 있다. 과실의 연화 중에 세포벽 구성 성분의 변화는 polygalacturonase에 의해 pectin질이 분해되어 저분자의 polyuronide로 유리됨으로써 가용성 pectin질이 증가하고 저분자화되고, hemicellulose는 세포벽분해효소에 의해 분해되기도 하나 pectin의 분해에 의해 결합정도가 약해짐으로 분해되어 저분자화되나 cellulose는 거의 변화가 없는 것으로 알려지고 있다. 과실의 연화 중에 pectin질과 hemicellulose의 측쇄결합을 하고 있는 arabinogalactan과 galactan이 세포벽 다당류와 함께 유리되었거나  $\beta$ -galactosidase와 같은 효소에 의해 분해됨으로 arabinose와 galactose가 감소한다. 이상과 같이 과실의 성숙과 저장 중에 세포벽분해효소의 활성이 증가하고 이들 효소에 세포벽 구성성분들이 분해되어 세포벽 구조의 변화가 일어남으로써 연화가 초래된다.

## 참 고 문 헌

1. Barmore, C.R. and A.H. Rouse : Pectinesterase activity in controlled atmosphere stored avocado. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 101, 294-296 (1976)
2. Awad, M. and R.E. Young : Avocado pectinmethylesterase activity in relation to temperature, ethylene and ripening. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 105, 638-641(1980)
3. Hobso, G.E. : Cellulase activity during maturation and ripening of tomato fruit. J. Food Sci., 33, 588-599(1978)
4. Pressey, R. and J.K. Avants : Solubilization of cell walls by tomato polygalacturonase; Effects

- of pectinesterases. *J. Food Biochem.*, 6, 57-74 (1982)
5. Pressey, R. and J.K. Avants : Pear polygalacturonase. *Phytochemistry*, 15, 1349-1351 (1976)
  6. Knee, M. : Changes in structural polysaccharides of apple ripening during storage. *Facteurs et Regulation de la Maturation des fruits. Collog. Inter. C.N.R.S.*, 23, 241-245(1975)
  7. Ahmed, A.E. and J.M. Labavitch : Cell wall metabolism in ripening fruit. I. Cell wall changes in the ripening "Bartlett" pears. *Plant Physiol.*, 65, 1009-1013(1980)
  8. Ahmed, A.E. and J.M. Labavitch : Cell wall metabolism in ripening fruit. II. Changes in carbohydrate degrading enzymes in ripening "Bartlett" pears. *Plant Physiol.*, 65, 1014-1016 (1980)
  9. Hobson, G.E. : Enzymes and texture changes during ripening. In; Friend, J. And M.J.C. Rhodes(eds), *Recent advances in the biochemistry of fruit and vegetables*. Academic Press, London, p.123-132(1981)
  10. Knee, M. and I.M. Bartley : Composition and metabolism of cell wall polysaccharides in ripening fruits. In; Friend, J. and M.J.C. Rhodes (eds), *Recent advances in the biochemistry of fruit and vegetable*. Academic Press, London, p. 133-148(1980)
  11. Shewfelt, A.L., V.A. Payter and J.J. Jen : Textural changes and molecular characteristics of pectin constituent in ripening peaches. *J. Food Sci.*, 36, 573-575(1971).
  12. Knee, M. : Properties of polygalacturonate and cell cohesion in apple fruit cortical tissue. *Phytochemistry*, 17, 1257-1260(1978)
  13. Knee, M. : Metabolism of polymethylgalacturonate in apple fruit cortical tissue during ripening. *Phytochemistry*, 17, 1261-1264 (1978)
  14. Pressey, R. and J.K. Avants : Difference in polygalacturonase composition of clingstone and freestone peaches. *J. Food Sci.*, 43, 1415-1423 (1978)
  15. Pressey, R. :  $\beta$ -Galactosidase in ripening tomatoes. *Plant Physiol.*, 71, 132-135(1983)
  16. Ben-Arie, R., L. Sonego and C. Frenkel : Metabolism of the pectic substances in ripening pears. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 104(4), 500-505(1979)
  17. Ben-Arie, R., N. Kisler and C. Frenkel : Ultrastructural changes in the cell wall of ripening apple and pear fruits. *Plant Physiol.*, 64, 197-202(1979)
  18. Platt-Aloia, K.A., W.W. Thomson and R.E. Young : Ultrastructural changes in the walls of ripening avocads : Transmission, scanning and freeze fracture microscopy. *Bot. Gaz.*, 142, 366-373(1980)
  19. Babbitt, J.K., M.J. Power and M.E. Patterson : Effects of growth-regulators on cellulase, polygalacturonase, respiration, color, and texture of ripening tomatoes, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 98(1), 77-81(1973)
  20. Hobson, G.E. : Cellulase activity during maturation and ripening of tomato fruit. *J. Food Sci.*, 33, 558-592(1968)
  21. Poovaiah, B.W. and A. Nukaya : Polygalacturonase and cellulase enzymes in the normal rutgers and mutant rin tomato fruits and their relationship to the respiratory climacteric. *Plant Physiol.*, 64, 534-537(1979)
  22. Tucker, G.A., N.G. Robertson and D. Grierson : Changes in polygalacturonase isoenzymes during the ripening of normal and mutant tomato fruit. *Eur. J. Biochem.*, 112, 119-124(1980)
  23. Tucker, G.A. and D. Grierson : Synthesis of polygalacturonase during tomato fruit ripening. *Planta.*, 155, 64-67(1982)

24. Themmen, A.P.N., A.G. Tucker and D. Grierson : Degradation of isolated tomato cell walls by purified polygalacturonase in vitro. *Plant Physiol.*, 69, 122-124(1982)
25. Besford, R.T. and G.E. Hobson : Pectic enzymes associated with the softening of tomato fruit. *Phytochemistry*, 11, 2201-2205(1972)
26. Gross, K.C. and S.J. Wallner : Degradation of cell wall polysaccharides during tomato fruit ripening. *Plant Physiol.*, 63, 117-120(1979)
27. Bueschelaar, E.C., W.B. McGlasson and R.W. Buesher : Genetic regulation of tomato fruit ripening. *Hort. Science*, 13, 508-513(1978)
28. 신승렬, 김진구, 김순동, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중의 Polygalacturonase의 활성 변화 및 특성, *한국영양식량학회지*, 19(6), 596-604(1990)
29. 신승렬, 김진구, 김순동, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중의  $\beta$ -Galactosidase의 활성 변화 및 특성, *한국영양식량학회지*, 19(6), 605-611(1990)
30. 신승렬, 김순동, 김주남, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중의 세포벽 구성 성분의 변화, *한국식품과학회지*, 22(7), 738-742(1990)
31. 신승렬, 김순동, 송준희, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중의 세포벽 다당류의 비섭유성 다당류의 변화, *한국식품과학회지*, 22(7), 743-747(1990)
32. 신승렬, 김주남, 송준희, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중 염가용성 및 세포벽 단백질의 변화, *한국농화학회지*, 34(1), 38-42(1991)
33. 신승렬, 송준희, 김순동, 김광수 : 감과실의 성숙과 추숙중 조직의 변화, *한국농화학회지*, 34(1), 32-37(1991)
34. Hobson, G.E. and C.M. Richardson : Changes in tomato cell wall during ripening. *Plant Physiol.*, 69, S-491, 88(1982)
35. Wallner, S.J. and J.E. Walker : Glycosidase in cell wall-degrading extracts of ripening tomato fruit. *Plant Physiol.*, 55, 94-98(1975)
36. Wallner, S.J. and H.L. Bloom : Characteristics of tomato cell wall degradation in vitro. Implication for the study of fruit softening enzymes. *Plant Physiol.*, 60, 207-210(1977)
37. Wallner, S.J. and J.E. Walker : Glycosidase in cell wall-degrading extracts of ripening tomato fruits. *Plant & Cell Physiol.*, 20(2), 311-321(1979)
38. Tucker, G.A., N.G. Roberston and D. Grierson : Purification and changed in activities of tomato pectinesterase isoenzymes. *J. Sci. Food Agr.*, 33, 396-400(1982)
39. Hobson, G.E. : Pectinesterase in normal and abnormal tomato fruit. *J. Biochem.*, 86, 358-365(1963)
40. Knee, M. : Polysaccharides and glycoprotein of apple fruit cell wall. *Phytochemistry*, 12, 637-653(1973)
41. Knee, M. : Polysaccharide changes in cell walls of ripening apples. *Phytochemistry*, 12, 1543-1549(1973)
42. Bartley, I.M. : Changes in the glucans of ripening apples. *Phytochemistry*, 15, 625-626(1976)
43. Bartley, I.M. :  $\beta$ -Galactosidase activity in ripening apple. *Phytochemistry*, 13, 2017-2111(1974)
44. Bartley, I.M. : A further study of  $\beta$ -Galactosidase activity in apple ripening in storage. *J. Exper. Bot.*, 28, 943-948(1977)
45. Bartley, I.M. : Exo-polygalacturonase of apple. *Phytochemistry*, 17, 213-216(1978)
46. Bartley, I.M. and M. Knee : The chemistry of textural changes in fruit during storage. *Food Chem.*, 9, 47-58(1982)
47. Arpaia, M.L., J.M. Labavitch, G. Greve and A. A. Kader : Changes in the cell wall components of kiwi fruit during storage in air or controlled atmosphere. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 112(3), 474-481(1987)
48. Ali, Z.M. and C.J. Brady : Purification and



- characterization of the polygalacturonase of tomato fruits. *Aust. J. Plant Physiol.*, 9, 155-169 (1982)
49. Aspinall, G.O. : Chemistry of cell wall polygalacturonases. In; J.Preiss(ed), *The Biochemistry of plants, Vol. 3. Carbohydrates : Structure and Function.* Academic Press, New York, p.473-500(1980)
  50. Bartley, I.M. : Changes in the glucans of ripening apples. *Phytochemistry*, 15, 625-626(1975)
  51. Brady, C.J., S.K. Meldrum and W.B. McGlsson : Differential accumulation of the molecular forms of polygalacturonase in tomato mutants. *J. Food Biochem.*, 7, 7-14(1983)
  52. Bueschet, R.W. and E.C. Tigchelaar : Pectinesterase, polygalacturonase, Cx-cellulase activities and softening of the rin tomato mutant. *Hort., Science*, 10(6), 624-625(1975)
  53. Hasegawa, S., V.P. Maier, H.P. Kaszycki and J. K. Crawford : Polygalacturonase content of dates and its relation to maturity and softness. *J. Food Sci.*, 34, 527-529(1969)
  54. Labavitch, J.M. : Cell wall turnover in plant development. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 32, 385-406(1981)
  55. John, M.A. and P.M. Dey : Postharvest changes in fruit cell wall. *Advances in Food Research*, 30, 139-193(1986)
  56. Huber, D.J. : The role of cell wall hydrolases in fruit softening. *Horticultural Reviews* 5, 169-219(1938)
  57. Albersheim, P. : The primary cell wall. In; J. Bonner and J.E. Varner(eds), *Plant Biochemistry*, Academic Press, New York, p.225-274 (1975)
  58. Keegstra, K., K.W. Talmadge, W.D. Bauer and P. Albersheim : A model of the wall of suspension-cultured sycamore cells based on the interconnection of the macromolecular components. *Plant Physiol.*, 51, 188-197(1973)
  59. Robinson, D.G. : Plant cell wall synthesis. *Adv. Bot. Res.*, 5, 89-95(1977)
  60. Rees, D.A. : Polysaccharide shapes. In; Chapman and Hall, *Outline studies in botany series.* London, Wiley, New York, p.1096(1977)
  61. Darvill, A., M. McNeil, P. Albersheim and D.P. Delmer : The primary cell walls of flowering plants. In; P.K. Stumpf and E.E. Conn(eds), *The Biochemistry of plants. Vol. 1. The plant cell.* Academic Press, p.132-157(1980)
  62. Hall, M.A. : Cell wall structure in relation to texture. In; P.W. Goodenough and R.K. Atkin (eds), *Quality in stored and processed vegetables and fruit.* Academic Press, New York, p.53-64(1981)
  63. McNeil, M., A.G. Darvill, S.C. Fry and P. Albersheim : Structure and function of the primary cell wall of plant. *Ann. Rev. Biochem.*, 5, 625-663(1984)
  64. Preston, R.D. : Polysaccharide conformation and cell wall function. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 30, 55-78(1979)
  65. Pressey, R., P.M. Hinton and J.K. Avants : Development of polygalacturonase activity and solubilization of pectin in peaches during ripening. *J. Food Sci.*, 36, 1070-1072(1971)
  66. Pressey, R. and J.K. Avants : Cucumber polygalacturonase. *J. Food Sci.*, 40, 937-939 (1975)
  67. McFeeters, R.F., T.A. Bell and H.P. Fleming : An endo-polygalacturonase in cucumber fruit. *J. Food Biochem.*, 3, 1-16(1980)
  68. Markovic, O., K. Herrlichova and B. Lenkey : Pectolytic enzymes from banana. *Chem. Commun.*, 40, 769-774(1975)
  69. Chan, H.T., S.Y.T. Tam and S.T. Seo ; Papaya polygalacturonase and its role in thermally injured ripening fruit. *J. Food Sci.*, 46, 190-191 (1981)
  70. Pal, D.K. and Y. Selvaraj : Biochemistry of pa-

- paya(*Carica papaya* L.) fruit ripening changes in RNA, DNA, protein and enzymes of mitochondrial, carbohydrate, respiratory and phosphate metabolism. *J. Hort. Sci.*, 62(1), 117-124 (1987)
71. Hobson, G.E. : Polygalacturonase in normal and abnormal tomato fruit. *Biochem. J.*, 92, 324-332(1964)
72. Pressey, R. : Enzymes involved in fruit softening. In; R.L. Ory and A.St. Angelo(eds), *Enzymes in food and beverage processing*. ACS Symposium Series 47, p.172-191(1977)
73. Pressey, R. and J.K. Avants : Separation and characterization of endo-polygalacturonase and exo-polygalacturonase from peaches. *Plant Physiol.*, 52, 252-256(1973)
74. Chambat, G., F. Barnound and J.P. Joseleau : Structure of primary cell walls of suspension-cultured *Rosa Glauca* cells. I. Polysaccharide associated with cellulose. *Plant Physiol.*, 74, 687-693(1984)
75. Grierson, D., A. Tucker and N.G. Robertson : The molecular biology of ripening. In; J. Friend and M.J.C. Rhodes(eds), *Recent advances in the biochemistry of fruit and vegetable*. Academic Press, London, p.149-160 (1983)
76. Albersheim, P. and V. Killas : Histochemical localization at the electron microscope level. *Amer. J. Bot.*, 50, 732-745(1976)
77. Albersheim, P., K. Muhlethaler and A. Frey-Wyssling Stained pectin as seen in the electron microscope. *J. Biochem. Cytol.*, 8, 501-506 (1960)
78. Gkross, K.C. : Recent developments on tomato fruit softening. *Postharvest News and Information*, 1, 109-112(1990)
79. Neal, G.E. : Changes occurring in the cell walls of strawberries during ripening. *J. Sci. Food Agr.*, 16, 604-611(1965)
80. Barnes, M.F. and B.J. Patchett : Cell wall degrading enzymes and the softening of senescent strawberry fruit. *J. Food Sci.*, 41, 1392-1395 (1976)
81. Huber, D.J. : Polyuronide degradation and hemicellulose modification in ripening tomato fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108(3), 405-409 (1983)
82. Lackey, G.D., K.C. Gross and S.J. Wallner : Loss of tomato cell wall galactan may involve reduced rate of synthesis. *Plant Physiol.*, 69, 122-124(1982)
83. Kim, J.K., K.C. Gross and T. Solomos : Galactose metabolism and ethylene production during development and ripening of tomato fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 1, 67-80 (1991)
84. Yamamoto, R., M. Inouhe, and Y. Masuda : Galactose inhibition of auxininduced growth of mono and dicotyledonous plants. *Plant Physiol.*, 86, 1223-1227(1988)
85. Dicinson D.B. and J.P. McCollum : Cellulase in tomato fruits. *Nature*, 203, 525-526(1964)
86. Pharr, H.J. and A.L. Demain : Partial characterization of Cx-cellulase and cellobiase from ripening tomato fruits. *Plant Physiol.*, 51, 557-583(1973)
87. Abdel-Rahman, M : Pattern of hormones, respiration and enzymes during development, maturation and ripening of cerry tomato fruit. *Physiol. Plant.*, 39, 115-118(1977)
88. Awad, M. and R.E. Young : Postharvest variation in cellulase, polygalacturonase and pectinmethylesterase in avocado(*Persea Americana* Mill, cv. Fuete) fruits in relation to respiration and ethylene production. *Plant Physiol.*, 64, 306-308(1979)
89. Roe, B. and J.H. Bruemmer : Changes in pectic substances and enzymes during ripening and storage of "keitt" mangos. *J. Food Sci.*, 46, 186

- 189(1981)
90. Hinton, D.M. and R. Pressey : Cellulase activity in peaches during ripening. *J. Food Sci.*, 39, 783-785(1965)
  91. Yamaki, S and N. Kakiuchi : Changes in hemi-cellulose-degrading enzymes during development and ripening of Japanese pear fruit. *Plant cell Physiol.*, 20, 301-309(1979)
  92. Yamaki, S., Y. Machida and N. Kakiuchi : Changes in cell wall polysaccharides and monosaccharides during development and ripening of Japanese pear fruit. *Plant & Cell Physiol.*, 20(2), 311-321(1979)
  93. Pesis, E. Fuchs, Y. and Zauberman, G. : Cellulase activity and softening in Avocado. *Plant Physiol.*, 61, 416-420(1978)
  94. Hinton, D.M. and R. Pressey : Cellulase activity in peaches during ripening. *J. Food Sci.*, 39, 783-785(1974)
  95. Rexova-Benkova, L. and O. Markovic : Advances in carbohydrate chemistry and biochemistry, Academic Press, New York, 33, 323-385(1976)
  96. Hultin, H.O. and A.S. Levine : Pectinmethylesterase in the ripening banana. *J. Food Sci.*, 30, 917-921(1985)
  97. Palmer, J.K. : The biochemistry of fruits and their products. Academic Press, London, 65-105(1971)
  98. Brady, C.J. : The Pectinesterase of the pulp of the banana fruit. *Austral. J. Plant Physiol.*, 3, 163-172(1976)
  99. Ashraf, M., N. Khana, M. Ahmed and M. Elahi : Studies on the pectinesterase activity and some chemical constituents of some pakisunimago varieties during storage ripening. *J. Ager. Food Chem.*, 29, 526-528(1981)
  100. Pressey, R. and J.K. Avants : Multiple forms of pectinesterase in tomatoes. *Phytochemistry*, 11, 3139-3142(1972)
  101. Hultin, H.O. and A.S. Levine : On the occurrence of multiple molecular forms of pectinesterase. *Arch. Biochem. Biophys.*, 101, 396-402(1963)
  102. Hultin, H.O., B. Sun and J. Bulger : Pectinmethylesterase of the banana. *J. Food Sci.*, 31, 320-327(1966)
  103. Moshrefi, M. and B.S. Luh : Purification and characterization of two tomato polygalacturonase isoenzymes. *J. of Food Biochem.*, 8, 39-54(1984)
  104. Gross, K.C. : Fractionation and partial characterization of cell wall from normal and non-ripening mutant tomato fruit. *Physiol. Plant*, 62, 25-32(1972)
  105. Gross, K.C. : Changes in free galactose, myo-inositol and other monosaccharides in normal and non-ripening mutant tomatoes. *Phytochemistry*, 22(5), 1137-1139(1983)
  106. Gross, K.C. and M.E. Saltveit : Galactose concentration and metabolism in pericarp tissue from normal and non-ripening tomato fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107(2), 328-330(1982)
  107. Timothy, J. Ng. and E.C. Tigchelaar : Action of the non-ripening(nor) mutant on fruit ripening of tomato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 102(4), 504-509(1977)
  108. Jansen, E.F. and L.R. McDonnell : Influence of methoxyl content of pectic substances on the action of polygalacturonase. *Arch. Biochem.*, 8, 97-112(1945)
  109. Dah Od Wala, S., A. Humphrey, and M. Weibel : Pectic enzymes : Individual and concerted kinetic behavior of pectinesterase and pectinase, *J. Food Sci.*, 39, 920-926(1974)
  110. Gee, M., R.M. Reeve and R.M. McCready : Reaction of hydroxylamine with pectinic acids. Chemical studies and histochemical estimation of the degree of esterification of pectic

- substances in fruit. *Agr. Food Chem.*, 7, 34—38 (1959)
111. Dolendo, A.L., B.S. Luh and H.K. Praatt : Relation of pectic and fatty acid changes to respiration rate during the ripening of Avocado fruits. *J. Food Sci.*, 31, 332—336(1966)
112. Gross, K.C., A.E. Watada, M.S. Kang, S.D. Kim K.S. Kim and S.W. Lee : Biochemical changes associated with the ripening of hot pepper fruit. *Physiol. Plant*, 66, 31—36(1986)
113. Shewfelt, A.L. : Changes and variation in the pectic constitution of ripening peaches as related to product firmness. *J. Food Sci.*, 30, 573—576(1965)
114. Carre, M.H. : *Biochem. J.*, 16, 704—712 (1922)
115. Joslyn, M.A. : The chemistry of protopectin : A critical review of historical data and recent developments. *Adv. Food Res.*, 11, 1—107(1962)
116. Pressey, R. and J.K. Avants : Effect of substrate size on the activity of tomato polygalacturonase *J. Food Sci.*, 36, 486—489 (1971)
117. Sawamura, M., E. Knecht and J. Bruinsma : Levels of endogenous ethylene, carbon dioxide, methyl esterase and polygalacturonase in ripening tomato fruits. *Plant & Cell Physiol.*, 19(6), 1061—1069(1978)
118. Knee, M., A.H. Fielding, S.A. Archer and F. Laborda : Enzymic analysis of cell wall structure in apple fruit cortical tissue. *Phytochemistry*, 14, 2213—2222(1975)
119. Knee, M., J.A. Sargent and D.J. Osborne : Cell wall metabolism in developing strawberry fruits. *J. Exper. Bot.*, 28(103), 377—396 (1977)
120. Gross, K.C. and C.E. Sams : Changes in cell wall neutral sugar composition during fruit ripening : A species survey. *Phytochemistry*, 23 (11)2257—2461(1984)