

# 苹果山梨醇脱氢酶的基因表达、组织分布和活性调控

任秋萍<sup>1</sup> 周淑梅<sup>2</sup> 王秀玲<sup>2\*</sup>

(<sup>1</sup>聊城大学农学院, 聊城 252059; <sup>2</sup>山东农业大学生命科学学院作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018)

**摘要** 木本蔷薇科植物光合作用产物以山梨醇为主。成熟叶片中合成的山梨醇运输到果实等库器官后不是作为储存形式而是被转化为其它形式的糖参与代谢。NAD- 依赖的山梨醇脱氢酶 (EC 1.1.1.14) 催化山梨醇转化为果糖, 是苹果等植物库器官分解利用山梨醇的关键酶, 其含量和活性直接影响光合同化物在不同组织器官间的分配, 关系到果实产量和品质。本文对苹果 NAD- 依赖的山梨醇脱氢酶的基因表达、组织分布以及酶活性调控等方面的研究进展进行了综述和讨论。

**关键词** 苹果; NAD<sup>+</sup>- 依赖的山梨醇脱氢酶; 基因表达; 组织分布; 活性调控

苹果、梨、桃、樱桃等木本蔷薇科植物中, 光合产物的主要形式是山梨醇, 例如苹果叶片中山梨醇占可溶性碳水化合物的 70%~80%<sup>[1,2]</sup>。但是苹果果实内山梨醇含量仅占总糖的 3%~8%<sup>[3]</sup>, 表明山梨醇运输到果实后被迅速转化为其它糖, 而不是糖的主要储存形式。木本蔷薇科植物中催化山梨醇分解的酶是 NAD- 依赖的山梨醇脱氢酶 (NAD<sup>+</sup>-dependent sorbitol dehydrogenase, NAD-SDH) 和山梨醇氧化酶 (SOX)<sup>[4-6]</sup>。NAD-SDH 将山梨醇转化为果糖, SOX 将山梨醇氧化为葡萄糖。实验表明在苹果果实发育过程中 SOX 活性比 NAD-SDH 低得多, 因此 NAD-SDH 是苹果果实等库器官内催化山梨醇分解的关键酶<sup>[1]</sup>。NAD-SDH 催化的反应是苹果等蔷薇科植物利用光合产物的第一步, 植物通过调控 NAD-SDH 的含量和活性来调节光合产物在各个代谢库之间的分配, 使碳水化合物的供应和利用维持一个动态的平衡。因此 NAD-SDH 活性通常作为衡量库强的重要生长指标<sup>[7]</sup>。

## 1 山梨醇脱氢酶基因是一个多基因家族

Yamada 等<sup>[8]</sup>于 1998 年首次从苹果果实中克隆出了 NAD-SDH 的 cDNA 全序列 (GenBank: AB016256), 全长 1 478 bp, 编码 371 个氨基酸。迄今为止, 已从枇杷、樱桃、桃等多种蔷薇科植物以及模式植物拟南芥中克隆到 NAD-SDH cDNA 全序列或者片段。在苹果果实中克隆出的 cDNA 全序列共 11 个 (表 1)。其中 SDH (AB016256)、MdSDH2、MdSDH3 已经被证明具有山梨醇脱氢酶活性。根据其 cDNA 和氨基酸序列的同源性分析, 可以将其归为两个亚家族。

其中 AB016256、MdSDH1、MdSDH5、SDH1 为一个亚家族 (sub-family I), SDH2、SDH9、MdSDH2、MdSDH3、MdSDH4 和 MdSDH6 间同源性较高, 为一个亚家族 (sub-family II) (图 1)。亚家族 I 的成员与枇杷间的同源性比与亚家族 II 成员的同源性还高 (图 1), 推测这两个亚家族成员经过长期的进化而具有了某些独立的特征。

NAD-SDH 属于含 Zn 离子的乙醇脱氢酶家族

Table 1 cDNAs of NAD-SDH in apple

GenBank accession number	Gene	References
AB016256		8
AF323504	<i>MdSDH1</i>	11
AF323505	<i>MdSDH2</i> <sup>a</sup>	
AF323506	<i>MdSDH3</i> <sup>a</sup>	
AF323507	<i>MdSDH4</i>	
AY849315	<i>MdSDH5</i> <sup>a</sup>	13
AY849316	<i>MdSDH6</i> <sup>a</sup>	
AY053504		b
AY244806	<i>SDH1</i>	12
AY244807	<i>SDH2</i>	
AY244810	<i>SDH9</i>	

a: the expression products having the activity of sorbitol dehydrogenase *in vitro*; b: submitted by Clements and Archbold (2001) in GenBank.

收稿日期: 2010-03-02 接受日期: 2010-07-06  
 高等学校博士学科点专项科研基金 (No. 20093702120010) 和山东省优秀中青年科学家科研奖励基金 (No. BS2009SW035) 资助项目  
 \* 通讯作者。Tel: 0538-8247826, E-mail: xlwang@sdau.edu.cn

(zinc-containing alcohol dehydrogenase, ADH), 虽然与人和动物中的 NAD-SDH cDNA 序列同源性较低(图 1), 但 11 个苹果 NAD-SDH 的氨基酸序列中都含有此家族蛋白的几个保守结构域(图 2), 如:

(1) 乙醇脱氢酶标签结构域(alcohol dehydrogenase signature domain)

序列特征为 Gly-His-Glu-X(2)-Gly-X(5)-[Gly/Ala]-X(2)-[Ile/Val/Ser/Ala/Cys]<sup>[9]</sup>。

(2) NAD 结合口袋(NAD-binding pocket)

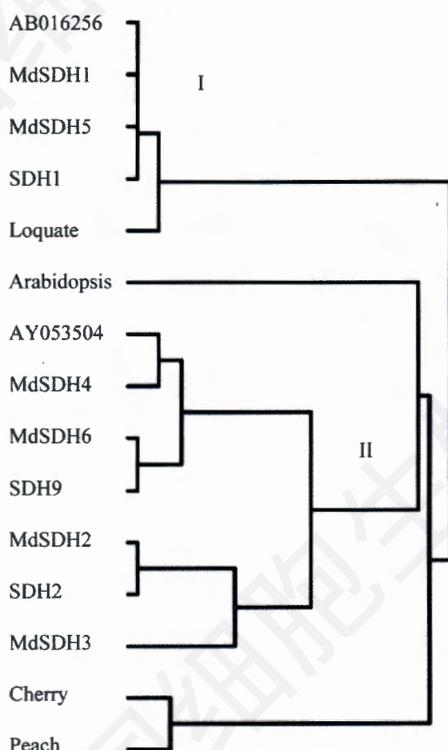


Fig.1 Alignment of NAD-SDH cDNA of plant

GenBank accession numbers are as follows: AB016256, AY053504, Arabidopsis (putative SDH): AY133848, Cheery: AY037946, Loquat: AB042810, MdSDH1: AF323504, MdSDH2: AF323505, MdSDH3: AF323506, MdSDH4: AF323507, MdSDH5: AY849315, MdSDH6: AY849316, Peach: AB025969, SDH1: AY244806, SDH2: AY244807, SDH9:AY244810.

序列特征为 Gly-X-Gly-X(2)-Gly-X(n)-Asp。其中 Asp 高度保守<sup>[9]</sup>。

(3) 催化Zn离子结合位点(catalytic zinc binding site)

ADH 中催化结构域中和 Zn 离子结合的位点是 Cys-His-Cys。但是人和哺乳动物的 NAD-SDH 中此保守氨基酸为 Cys-His-Glu<sup>[10]</sup>。通过序列比推测植物中的 NAD-SDH 和人及哺乳动物一样, 在 His 后为 Glu 而非 Cys<sup>[9]</sup>, 但尚需进一步通过定点突变的方法加以证明。

(4) 结构Zn离子结合位点(structural zinc binding site)

植物中的 NAD-SDH 同 ADH 一样具有结构 Zn 离子结合位点, 且比较保守<sup>[9]</sup>。序列特征为 Cys-X(2)-Cys-X(2)-X(7)-Cys。但人和动物的 NAD-SDH 没有此结构域。

## 2 山梨醇脱氢酶基因的表达和分布

NAD-SDH 是一个多基因家族, 但不同的成员表达时空模式不同。Park 等<sup>[11]</sup>的 Northern blot 结果表明 *MdSDH2*、*MdSDH3*、*MdSDH4* 主要在幼叶、茎、根等库器官中表达, *MdSDH1* 除了在这些库器官中表达外, 还在成熟叶片中高量表达。Nosarzewski 等<sup>[12]</sup>也发现多个 NAD-SDH 基因或片段(*SDH1-9*)在开花初期的果实和种子中表达具有特异性。有 5 个基因在开花后 2~5 周的果实中表达, 其中 *SDH1* 和 *SDH3* 在果肉和种子中都表达, 但 *SDH2* 只在果肉中表达, *SDH6* 和 *SDH9* 只在种子中表达, 并且种子中 *SDH* 转录本的量远高于果肉中。*MdSDH5*、*MdSDH6* 在果实、种子、幼叶和成熟叶片中都表达<sup>[13]</sup>。

以往报道认为 NAD-SDH 主要在库器官(消耗光合产物)内存在, 如愈伤组织、果实、根、幼苗、幼叶、种子<sup>[2,14]</sup>。Loescher 等<sup>[4]</sup>报道在成熟苹果叶片内山梨醇不被 NAD<sup>+</sup>-SDH 分解, 山梨醇或者被输送到库器官或者在成熟叶片中贮存。在李<sup>[15]</sup>、杏<sup>[16]</sup>中也有类似的报道, 认为成熟叶片内蔗糖不断地被分解参与其自身的糖代谢, 而山梨醇不被代谢。但随着研

MGKGGMSDGDHADRCCGEAINGDVQENMAAWLLGVKNLKIOPYKLPNLGPHDVRVRLKAVGICGSDVHHFKNMRCV  
DFIVKEPMVIG**HECAGIIEEV**GVSEVEDLVPGDRALEPGISCKRCKNLCKQGRYNLCRKMKFFGSPNNGCLANQVVHPPGD  
LCFKLPDINSLEEGAMCEPLSVGIHACRRANVCQETNVLVVG\*AG\*PIG\*LVITLLAARAFGAPRIVAD\*VNDERLLIAKSLG  
ADAVVKVSTNIEDVAEEVAKIQKVLENGVDVTFDCAGFNKTITTTALSATRPGGKVCVLVGMGQREMTLPLATREIDVIGIFRY  
QNTWPLCLEFLRSQKIDVKPLITHRFGFSQKEVEEAFETSARGGNAIKVMFNL

Fig. 2 Conserved domains of NAD-SDH (AB016256)

Note: alcohol dehydrogenase signature (bold), structural zinc binding site (rectangle), NAD-binding pocket (wave line) and catalytic zinc binding site (underlining).

究的深入,发现作为制造光合产物的苹果成熟叶片(源器官)中存在高量NAD-SDH的mRNA<sup>[11]</sup>和蛋白质<sup>[13]</sup>。由于NAD-SDH在苹果体内主要催化山梨醇的分解<sup>[2]</sup>,因此成熟叶片中存在NAD-SDH说明山梨醇在源器官内也可能被代谢。另外,在桃成熟叶片的细胞质、叶绿体和液泡内都含有较高浓度的山梨醇<sup>[17]</sup>。通过多种方法检测到NAD-SDH在不同发育时期的苹果叶片和果实内普遍存在,如维管组织中除导管之外的细胞、叶肉细胞和果肉细胞。但在不同组织内的亚细胞定位情况并不完全相同,如在叶片维管组织和叶肉细胞的液泡内发现有NAD-SDH,但在果实的维管组织和果肉薄壁细胞液泡内都没有检测到NAD-SDH<sup>[13]</sup>。由此可见NAD-SDH在苹果的多种组织器官内广泛分布,但是在不同的组织器官内其亚细胞定位情况并不完全相同。目前尚不清楚是否各个NAD-SDH成员具有特定的亚细胞定位?一个特定的NAD-SDH是否具有多个分布位点?

真核生物的基因表达受非翻译区的调控。mRNA 5'非翻译区参与调控翻译的起始作用,3'非翻译区可以调节转录本的稳定性和翻译水平。通过对苹果已知11个成员的非翻译区序列进行比对分析发现,两个亚家族成员间的同源性很低。亚家族I成员间的同源性较高,亚家族II成员间同源性较低。这些非翻译区的序列如何调控山梨醇脱氢酶的时空表达、分布是下一步需要深入研究的问题之一。

### 3 苹果山梨醇脱氢酶活性调节机制

山梨醇脱氢酶活性在基因表达水平上受到调控。苹果果实发育过程中转录本的和酶活性变化基本一致:在发育中期迅速升高后又降低,在发育后期又升高,至果实成熟期达到最高<sup>[18]</sup>。Loescher等<sup>[4]</sup>报道苹果幼叶NAD-SDH活性较高,随着叶片的发育成熟(从库器官转换为源器官),NAD-SDH活性迅速降低,成熟叶片中几乎检测不到NAD-SDH活性,但在成熟叶片中NAD-SDH蛋白量含量并无减少<sup>[13]</sup>。在苹果果实发育后期,NAD-SDH蛋白的含量迅速升高,但是约8周后酶的活性才开始急剧增加<sup>[19]</sup>。这些研究结果表明苹果中NAD-SDH的活性可能也受到翻译后水平的调控。

#### 3.1 离子和糖对山梨醇脱氢酶活性的调控

和动物组织中的NAD-SDH一样,苹果内的NAD-SDH活性也被重金属离子完全抑制,如0.1 mmol/L  $\text{Ag}^+$ , 1.0 mmol/L  $\text{Hg}^+$ 。实验还发现,10 mmol/L 半胱

氨酸能完全抑制苹果愈伤组织中NAD-SDH的活性,0.25 mmol/L  $\text{ZnSO}_4$ 完全逆转半胱氨酸的抑制作用,推测NAD-SDH结构中可能具有巯基结构,其活性调节依赖 $\text{Zn}^{2+}$ <sup>[14]</sup>。但也有实验报道认为 $\text{Zn}^{2+}$ 对苹果中NAD-SDH的活性不是起激活作用,而是抑制其活性<sup>[2]</sup>。推测 $\text{Zn}^{2+}$ 对NAD-SDH的活性调节具有浓度效应。另外, $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Ba}^{2+}$ 等二价阳离子对苹果中NAD-SDH活性起抑制作用<sup>[2]</sup>。

在酵母中已经证明NAD-SDH的活性能被山梨醇诱导<sup>[20]</sup>。在苹果的NAD-SDH提取液中加入200 mmol/L山梨醇或葡萄糖可以提高酶的活性,但如果改为加入蔗糖、PEG(27 mmol/L,渗透势与200 mmol/L山梨醇相同)时,NAD-SDH的活性不变,表明NAD-SDH活性受山梨醇、葡萄糖的诱导,而蔗糖、PEG则不起作用;山梨醇和葡萄糖分子可能作为信号分子诱导NAD-SDH活性增加,这种诱导NAD-SDH活性的增加并不是由渗透势的变化引起的<sup>[7]</sup>。Beruter<sup>[21]</sup>对苹果枝条进行环剥以减少果实山梨醇卸载量,发现在果实内NAD-SDH活性降低。

#### 3.2 ABA对山梨醇脱氢酶活性的调控

脱落酸(ABA)是一种重要的植物激素,不仅参与植物对环境胁迫的响应、调节种子成熟与萌发等过程,还具有促进肉质果实光合同化物卸载和调控有机物代谢的作用<sup>[22,23]</sup>。ABA能有效提高苹果果实的可溶性糖含量<sup>[3,24,25]</sup>。有报道发现ABA能在转录水平调控苹果中合成山梨醇的关键酶—山梨醇-6-磷酸脱氢酶(S-6-PDH)基因的表达<sup>[26]</sup>。但ABA对蔗糖代谢关键酶—酸性转化酶的活性调控发生在翻译后水平<sup>[27]</sup>。体外实验发现ABA能提高苹果NAD-SDH的活性<sup>[28,29]</sup>,但调控机制还不清楚。在苹果果实发育过程中,内源性ABA含量在发育初期(坐果期)最高,然后急剧下降,在中后期后逐渐升高,至成熟期达到最高<sup>[3,27]</sup>,这一变化趋势与苹果果实NAD-SDH活性的变化在时间上是一致的<sup>[12,30]</sup>。多项实验证明蛋白可逆磷酸化参与ABA调控的多种生理效应<sup>[31]</sup>。邹迅<sup>[29]</sup>发现ABA对NAD-SDH活性的促进作用受Herbimcin A(酪氨酸激酶抑制剂)的抑制,PP1、PP2A类蛋白磷酸酶抑制剂奥克代酸(Okadaic acid)能加强ABA对NAD-SDH活性的正调控作用。由此推测蛋白可逆磷酸化可能参与了ABA对NAD-SDH活性调控的信号转导过程。但到底是哪种(些)蛋白激酶/蛋白磷酸酶起作用?这种可逆磷酸化的调控作用是直接作用还是通过其它成分间接起作用?这些问题还需要进一步研究。

### 3.3 pH 对山梨醇脱氢酶活性的调控

有报道认为山梨醇在苹果叶片的细胞质内合成, 在果实等库器官的细胞质内被分解。我们发现在苹果果实内, NAD-SDH 除了存在于细胞质溶胶中, 还存在于叶绿体内; 在成熟叶片内, 除细胞质溶胶和叶绿体外, NAD-SDH 还分布于液泡中<sup>[13]</sup>。Yamaki<sup>[32]</sup>研究发现苹果子叶中 S-6-PDH 主要存在于叶绿体内和细胞质溶胶中, 说明细胞质溶胶和叶绿体内都能合成山梨醇。最近 Nadwodnik 等<sup>[17]</sup>发现在桃叶肉细胞的细胞质溶胶、叶绿体和液泡内也都含有山梨醇。推测苹果等蔷薇科木本植物内细胞质溶胶、叶绿体和液泡可能都存在山梨醇代谢。Yamaguchi 等<sup>[2]</sup>对苹果果实中纯化的 NAD-SDH 进行酶学分析发现, NAD-SDH 催化山梨醇氧化为果糖时 pH 要求在 7.5~10.5 之间, 最适 pH 为 9.6; 催化果糖还原为山梨醇的反应 pH 要求低于 7.5(5.0~7.5), 最适 pH 为 6.0。叶绿体内 pH 呈碱性, 推测叶绿体内的 NAD-SDH 表现为催化山梨醇氧化的活性。叶绿体内 NAD-SDH 的作用可能是通过分解山梨醇参与维持叶绿体渗透平衡。

在 pH 为酸性的液泡内和中性的细胞质溶胶内, NAD-SDH 可能表现为催化果糖还原为山梨醇的反应, 即: NAD-SDH 催化山梨醇的合成而不是山梨醇的分解。如果这种推测正确的话, 可以解释我们的实验结果: 作为源器官的苹果成熟叶片细胞液泡内存在 NAD-SDH, 而作为分解消耗山梨醇的果实细胞的液泡内不存在 NAD-SDH。

## 4 小结与展望

山梨醇作为木本蔷薇科植物主要的光合产物, 其代谢直接关系到果实品质和产量。并且随着玉米、番茄等以蔗糖为主要光合产物的非蔷薇科植物中山梨醇脱氢酶基因的克隆和功能的研究, 山梨醇代谢受到越来越多的关注<sup>[33,34]</sup>。山梨醇脱氢酶在苹果等蔷薇科果树的库器官对光合同化物的竞争中起关键作用, 其活性常被作为衡量库强的重要指标。因此山梨醇脱氢酶的基因表达、组织分布和亚细胞定位、酶活性调节等是了解其细胞和分子机制的核心问题。综上所述, 虽然人们对其在分子水平和细胞水平的研究取得了一些进展, 但仍有一些机理性的问题需要进一步研究, 如: (1)不同的 NAD-SDH 成员在基因表达、蛋白翻译以及翻译后的调控机制是否不同? (2)不同组织器官内 NAD-SDH 亚细胞定位为什么不同? (3)细胞质溶胶和叶绿体内 NAD-SDH 的功

能、活性调控机制是否不同? (4)激素对山梨醇脱氢酶的调控发生在基因转录、翻译还是翻译后水平? (5)蛋白可逆磷酸化是否参与了 ABA 调控的 NAD-SDH 活性的信号转导过程, 等。只有弄清这些问题, 才能真正进一步了解这类植物内的山梨醇代谢。

### 参考文献 (References)

- 1 Yamaki S, Ishikawa K. Role of four sorbitol related enzymes and invertase in the seasonal alteration of sugar metabolism in apple tissue. *J Am Soc Hort Sci* 1986; 111: 134-7.
- 2 Yamaguchi H, Kanayama Y, Yamaki S. Purification and properties of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from apple fruit. *Plant Cell Physiol* 1994; 35: 887-92.
- 3 Beruter J. Effect of abscisic acid on sorbitol uptake in growing apple fruits. *J Exp Bot* 1983; 34: 737-43.
- 4 Loescher WH, Marlow GC, Kennedy RA. Sorbitol metabolism and sink-source interconversions in developing apple leaves. *Plant Physiol* 1982; 70: 335-9.
- 5 Loescher WH, Everard JD. Sugar alcohol metabolism in sinks and sources. In E Zamski, AA Schaffer, eds. *Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships*. New York: Marcel Dekker, 1996, 185-207.
- 6 Yamaki S. A sorbitol oxidase that converts sorbitol to glucose in apple leaf. *Plant Cell Physiol* 1980; 21: 591-9.
- 7 Douglas DA. Carbohydrate availability modifies sorbitol dehydrogenase activity of apple fruit. *Physiol Plantum* 1999; 105: 391-5.
- 8 Yamada K, Oura Y, Mori H, Yamaki S. Cloning of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from apple fruit and gene expression. *Plant Cell Physiol* 1998; 39: 1375-9.
- 9 Yamada K, Niwa N, Shiratake K, Yamaki S. cDNA cloning of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from peach fruit and its expression during fruit development. *J Hort Sci Biotech* 2001; 76: 581-7.
- 10 Karlsson C, Hoog JO. Zinc coordination in mammalian sorbitol dehydrogenase: replacement of putative zinc ligands by site-directed mutagenesis. *Eur J Biochem* 1993; 216: 103-8.
- 11 Park SW, Song KJ, Kim MY, Hwang JH, Shin YU, Kim WC, et al. Molecular clone and characterization of four cDNAs encoding the isoforms of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from the Fuji apple. *Plant Sci* 2002; 162: 513-9.
- 12 Nosarszewski M, Archbold DD. Tissue-specific expression of sorbitol dehydrogenase in apple fruit during early development. *J Exp Bot* 2007; 58: 1863-72.
- 13 Wang XL, Xu YH, Peng CC, Fan RC, Gao XQ. Ubiquitous distribution and different subcellular localization of sorbitol dehydrogenase in fruit and leaf of apple. *J Exp Bot* 2009; 60: 1025-34.
- 14 Negm FB, Loescher WH. Detection and characterization of sorbitol dehydrogenase from apple callus tissue. *Plant Physiol* 1979; 64: 69-73.
- 15 Merlo L, Passera C. Changes in carbohydrate and enzyme levels during development of leaves of *Prunus persica*, a sorbitol synthesizing species. *Physiol Plantum* 1991; 83: 621-6.
- 16 Bielecki RL, Redgwell RJ. Sorbitol versus sucrose photosynthe-

- sis and translocation products in developing apricot leaves. *Aust J Plant Physiol* 1985; 132: 657-68.
- 17 Nadwodnik J, Lohaus G. Subcellular concentrations of sugar alcohols and sugars in relation to phloem translocation in *Plantago major*, *Plantago maritima*, *Prunus persica*, and *Apium graveolens*. *Planta* 2008; 227: 1079-89.
- 18 Yamada K, Mori H, Yamaki S. Gene expression of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase during fruit development of apple. *J Japan Soc Hort Sci* 1999; 68: 1099-103.
- 19 Yamaguchi H, Kanayama Y. Changes in the amounts of the NAD-dependent sorbitol dehydrogenase and its involvement in the development of apple fruit. *J Am Soc Hort Sci* 1996; 121: 848-52.
- 20 Sarthy AV, Schopp C, Idler KB. Cloning and sequence determination of the gene encoding sorbitol dehydrogenase from *Saccharomyces cerevisiae*. *Gene* 1994; 140: 121-6.
- 21 Beruter J, Studer FME. The effect of girdling on carbohydrate partitioning in the growing apple fruit. *J Plant Physiol* 1997; 151: 277-5.
- 22 Davies WJ, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Bio* 1991; 42: 55-76.
- 23 Rock C, Quatrano RS. The role of hormones during seed development. In P. Davies, ed. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1995, 671-97.
- 24 Yamaki S, Asakura T. Stimulation of the uptake of sorbitol into vacuoles from apple fruit flesh by abscisic acid and into protoplasts by indoleacetic acid. *Plant Cell Physiol* 1991; 32: 315-8.
- 25 Lu YM, Zhang DP, Yan HY. Sugar unloading mechanism in the developing apple fruit. *Acta Hort Sin* 1999; 26: 141-6.
- 26 Kanayama Y, Moriguchi R, Deguchi M, Yamaki S, Kanahama K. Effects of environmental stresses and abscisic acid on sorbitol-6-phosphate dehydrogenase expression in *Rosaceae* fruit trees. *Acta Hort* 2007; 738: 375-81.
- 27 Pan QH, Yu XC, Zhang N, Zou X, Peng CC, Wang XL, *et al.* Activity, but not expression, of soluble and cell wall-bound acid invertases is induced by abscisic acid in developing apple fruit. *J Integr Plant Bio* 2006; 48: 536-49.
- 28 单守明, 王永章, 董晓颖, 刘成连, 原永兵. IAA、GA 和 ABA 对苹果果实山梨醇代谢相关酶活性的影响. *园艺学报* 2005; 32: 990-3.
- 29 邹迅. 脱落酸和可逆磷酸化试剂处理对葡萄和苹果果实糖代谢酶活性的效应. 硕士论文. 北京: 中国农业大学, 2004.
- 30 Nosarszewski M, Clements AM, Downie AB, Archbold DD. Sorbitol dehydrogenase expression and activity during apple fruit set and early development. *Physiol Plantum* 2004; 121: 395-8.
- 31 杨洪强, 张大鹏. 失水对苹果新根 ABA 含量和蛋白激酶活性的影响. *园艺学报* 2000; 27: 79-84.
- 32 Yamaki S. Subcellular localization of NADP-dependent sorbitol-6-phosphate dehydrogenase in protoplast from apple cotyledons. *Plant Cell Physiol* 1981; 22: 359-67.
- 33 Ohta K, Moriguchi R, Kanahama K, Yamaki S, Kanayama Y. Molecular evidence of sorbitol dehydrogenase in tomato, a non-Rosaceae plant. *Phytochem* 2005; 66: 2822-8.
- 34 de Sousa SM, Paniago Mdel G, Arruda P, Yunes JA. Sugar levels modulate sorbitol dehydrogenase expression in maize. *Plant Mol Biol* 2008; 68: 203-13.

## Gene Expression, Tissue Distribution and Activity Regulation of NAD<sup>+</sup>-dependent Sorbitol Dehydrogenase in Apple

Qiu-Ping Ren<sup>1</sup>, Shu-Mei Zhou<sup>2</sup>, Xiu-Ling Wang<sup>2\*</sup>

(<sup>1</sup>Agricultural College, Liaocheng University, Liaocheng, 252059, China; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

**Abstract** Sorbitol is the major photosynthetic product in woody Rosaceae. It is synthesized in mature leaves and is imported into fruit and other sink tissue. In these sink tissues, sorbitol is not stored but converted to other metabolites. NAD<sup>+</sup>-dependent sorbitol dehydrogenase (NAD-SDH, EC 1.1.1.14), responsible for the oxidation of sorbitol to fructose, plays the key role in sorbitol metabolism in apple. The content and activity of NAD-SDH affect directly the transportation and partitioning of sorbitol among sink tissues. Recent progress on gene expression, tissue distribution and activity regulation of NAD-SDH in apple are summarized and discussed in this paper.

**Key words** apple; NAD-SDH; gene expression; tissue distribution; activity regulation

Received: March 2, 2010 Accepted: July 6, 2010

This work was supported by Research Fund for the Doctoral Program of Higher Education(No.20093702120010) and Outstanding Young Scientists Foundation Grant of Shandong Province(No.BS2009SW035)

\*Corresponding author. Tel: 86-538-8247826, E-mail: xlwang@sdau.edu.cn