

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202512042

冯新, 黄青青, 高敏霞, 等. 2026. 猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的鉴定及在果实成熟过程的表达 [J]. 广西植物, 46(4): 601–614.

FENG X, HUANG Q Q, GAO M X, et al., 2026. Identification of kiwifruit *AcPAL* family genes and their expression patterns during fruit ripening [J]. *Guihaia*, 46(4): 601–614.



猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的鉴定及在果实成熟过程的表达

冯新^{1,2}, 黄青青¹, 高敏霞^{1,2}, 陈义挺^{1,2*}

(1. 福建省农业科学院果树研究所, 福州 350013; 2. 福建省落叶果树工程技术研究中心, 福州 350013)

摘要: 苯丙氨酸解氨酶(PAL)在植物生长发育和果实成熟中发挥重要作用。为探究猕猴桃 *AcPAL* 家族成员特征及其在果实成熟过程中的表达特性, 该文从全基因组水平鉴定 *AcPAL* 成员并分析不同成员的序列特征、编码蛋白特性、启动子顺式元件、基因结构及系统进化关系, 应用实时荧光定量 PCR(qRT-PCR)研究它们在不同组织和果实成熟过程中的表达模式。结果表明:(1)共鉴定到7个猕猴桃 *PAL* 基因, 分别命名为 *AcPAL1*–*AcPAL7*。*AcPAL* 家族基因编码蛋白含 706~722 个氨基酸, 均为稳定的酸性蛋白。它们具有植物 *PAL* 家族的保守结构域(PLN02457)和活性中心基序(GTITASGDLVPLSYIA)。(2)染色体定位和共线性结果表明, 1 个串联重复和 10 次片段重复事件是驱动 *AcPAL* 家族成员扩张的主要因素。(3)系统进化树结果表明, *AcPAL* 家族成员均聚在双子叶植物分支, 与茶树 *CsPAL* 的亲缘关系近。(4) *AcPAL* 家族基因启动子存在多种光响应、胁迫响应、激素响应和生长发育调控元件。(5)qRT-PCR 结果表明, 不同 *AcPAL* 成员在猕猴桃根、茎、叶、花和果实中差异性表达, 其中 4 个成员 (*AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*) 在果实采后成熟阶段显著上调表达, 与 PAL 酶活性的显著升高一致, 并受脱落酸(ABA)诱导表达。该研究结果为进一步探究 *AcPAL* 在猕猴桃果实采后品质形成中的功能提供了候选基因和理论依据。

关键词: 猕猴桃, 苯丙氨酸解氨酶(PAL), 家族基因特征, 果实成熟, 表达模式

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2026)04-0601-14

Identification of kiwifruit *AcPAL* family genes and their expression patterns during fruit ripening

FENG Xin^{1,2}, HUANG Qingqing¹, GAO Minxia^{1,2}, CHEN Yiting^{1,2*}

(1. Fruit Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; 2. Research Centre for Engineering Technology of Fujian Deciduous Fruits, Fuzhou 350013, China)

Abstract: Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) plays an important role in plant growth and development as well as fruit ripening. To investigate the characteristics of the *AcPAL* gene family in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) and their expression profiles during fruit ripening, a genome-wide identification of *AcPAL* genes was performed, followed by

收稿日期: 2026-03-01 接受日期: 2026-04-07

基金项目: 福建省自然科学基金(2023J01367); 福建省属公益类科研院所基本科研专项(2023R1026002)。

第一作者: 冯新(1986—), 博士, 助理研究员, 主要从事猕猴桃育种与果实品质调控研究, (E-mail) fengxin1506@163.com。

*通信作者: 陈义挺, 博士, 研究员, 主要从事果树栽培与育种研究, (E-mail) fujiankiwifruit@163.com。

analyses of their sequence characteristics, encoded protein properties, promoter *cis*-acting elements, gene structures, and phylogenetic relationships. Quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was employed to detect the expression patterns of these genes in different tissues and during fruit ripening. The results were as follows: (1) A total of seven kiwifruit *AcPAL* genes were identified and designated as *AcPAL1*–*AcPAL7*, respectively. The proteins encoded by the *AcPAL* family genes consisted of 706–722 amino acids, and all of them were stable acidic proteins. These proteins possess the conserved domain (PLN02457) and active site motif (GTITASGDLVPLSYIA). (2) Chromosomal localization and collinearity analyses revealed that one tandem duplication event and ten segmental duplication events were the major driving forces for the expansion of the *AcPAL* family members. (3) Phylogenetic tree analysis indicated that all *AcPAL* family members clustered within the dicotyledon clade and showed a close genetic relationship with *CsPAL* proteins from *Camellia sinensis*. (4) The promoters of *AcPAL* family genes contained various *cis*-acting elements involved in light response, stress response, hormone response, as well as growth and development regulation. (5) qRT-PCR results showed that different *AcPAL* members exhibited differential expression patterns in roots, stems, leaves, flowers and fruits of kiwifruit. Notably, four members (*AcPAL2*, *AcPAL3*, *AcPAL4* and *AcPAL5*) were significantly up-regulated during postharvest fruit ripening. This expression pattern was consistent with the marked increase in PAL enzyme activity, and their expression was induced by abscisic acid (ABA). These findings provide candidate genes and a theoretical basis for further investigation into the functions of *AcPAL* genes in the formation of postharvest fruit quality in kiwifruit.

Key words: kiwifruit (*Actinidia chinensis*), phenylalanine ammonia-lyase (PAL), family gene characteristics, fruit ripening, expression patterns

猕猴桃是 20 世纪 80 年代发展起来的新兴水果作物,其果实富含抗坏血酸、酚类等多种生物活性物质,深受消费者喜爱(Yu et al., 2020; Zhu et al., 2022)。猕猴桃果实发育成熟过程涉及大量酚类等次生代谢物质的生成与转化(黄春辉等, 2019)。有研究表明,次生代谢产物的积累与代谢对猕猴桃果实品质形成具有重要影响(Yu et al., 2020; Wang et al., 2022)。苯丙烷代谢通路是植物产生次生代谢产物的主要途径之一。苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)是该通路的起始酶与限速酶,能够催化 L-苯丙氨酸生成反式肉桂酸,进而形成黄酮类、木质素、酚苷等多种苯丙烷类化合物,在植物的生长发育及果实成熟中发挥重要作用(Shahidi et al., 2024; An et al., 2025)。

苯丙氨酸解氨酶广泛存在于植物、藻类、真菌及酵母中。植物苯丙氨酸解氨酶由多基因家族编码,目前已陆续从海南粗榧(He et al., 2020)、香蕉(杨会晓等, 2019)、水稻(Yu et al., 2018)、拟南芥(Cochrane et al., 2004)、山核桃(刘晨等, 2025)和大豆(Rizwan et al., 2025)等多种裸子植物、单子叶植物与双子叶植物中鉴定得到。植物 *PAL* 家族的成员数量因物种而异,如拟南芥含有 4 个 *AtPALs* (Cochrane et al., 2004),水稻和陆地棉中

则分别含有 9 个 *OsPALs* (Gho et al., 2020) 和 12 个 *GhPALs* (李雨哲等, 2021)。诸多研究表明, *PAL* 基因参与植物的生长发育及果实成熟等生物学过程。美洲南瓜 *PAL* 基因在自交授粉 20 d 后的有壳品种中表达上调,而在露仁品种中表达下调,其在不同品种中的差异表达影响种皮发育,进而形成有壳或露仁性状(刘佳等, 2014);蜜柚果实发育过程中 *CmPAL3* 的表达量与木质素含量显著相关(黄汉唐等, 2020);香蕉 *MaPAL4* 在果实后熟过程中特异性上调表达(杨会晓等, 2019);软枣猕猴桃 *PAL* 基因 (TRINITY_DN6191_c0-g1) 在果实发育过程中上调表达,与花色苷积累趋势一致(Niu et al., 2022);毛花猕猴桃果实 *PAL* 基因 (DTZ79_15g06470) 的表达量则与多酚类物质(4-咖啡酰奎宁酸和山奈酚-3-O-葡萄糖苷)的积累高度相关(Jia et al., 2022)。作者课题组前期在脱落酸(abscisic acid, ABA)促进猕猴桃果实采后成熟的转录组研究中发现,部分 *PAL* 基因呈现显著差异表达,推测 *PAL* 家族基因参与猕猴桃果实成熟过程(Chen et al., 2021)。此外, *PAL* 基因的转录水平与其启动子区的顺式作用元件密切相关(Li et al., 2019)。目前,虽已有猕猴桃部分 *PAL* 基因表达量的相关报道,但其家族成员的系统特征,以及该家族在不同组织、果实发育及成熟进程中的表

达谱与调控特征仍不明确。因此,系统解析猕猴桃 *PAL* 家族基因的序列特征与表达调控模式,对揭示猕猴桃果实成熟及品质形成的分子机制和筛选关键功能基因具有重要理论意义。

本研究基于‘Red5’猕猴桃基因组数据,从全基因组水平鉴定 *AcPAL* 家族成员,采用 qRT-PCR 技术检测其在不同组织部位、果实成熟过程及 ABA 处理后的表达水平,拟探讨以下问题:(1)猕猴桃 *AcPAL* 家族成员的序列特征、编码蛋白特性、启动子区的响应元件、共线性模式、基因组外显子与内含子组成及系统进化特征等;(2) *AcPAL* 家族成员在不同组织、果实成熟过程及 ABA 处理后的表达模式。本研究旨在为后续深入探究 *AcPAL* 基因在猕猴桃果实成熟中的生物学功能奠定基础。

1 材料与amp;方法

1.1 猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的筛选与鉴定

以植物苯丙氨酸解氨酶基因的保守结构域(Pfam 编号 PF00221)为种子序列,利用 HMMER 程序在已公布的‘Red5’猕猴桃(*Actinidia chinensis* ‘Red5’)基因组中进行检索(Pilkington et al., 2018),设置 *e*-value 阈值 $<1 \times 10^{-5}$,获得候选序列。将候选序列分别提交至 BLASTp 数据库(<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>)和 CD-Search 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>),进行植物 *PAL* 序列同源性比对与保守结构域分析,剔除结构域缺失或不完整的冗余序列,最终确定 *AcPAL* 家族成员。

采用 ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>)分析 *AcPAL* 家族基因编码蛋白的分子量和等电点等理化特性;通过数据库 ProtComp v9.0 (<http://www.softberry.com/berry.phtml?topic=protcomppl&group=programs&subgroup=proloc>)预测 *AcPAL* 家族成员的亚细胞定位。

1.2 *AcPAL* 家族基因的染色体定位和共线性分析

从猕猴桃基因组注释文件中提取 *AcPAL* 家族基因的染色体位置信息,并利用 TBtools 软件的 Gene Location Visualize 程序进行可视化。从 Ensembl Plants 数据库下载茶树、水稻和玉米的基因组数据,从 TAIR 数据库下载拟南芥的基因组数据。利用 TBtools 的 One-Step MCScanX 工具完成种内和种间的共线性分析,并采用 Simple *Ka/Ks*

Calculator 计算共线性基因对的非同义替换率/同义替换率(*Ka/Ks*)比值。

1.3 *AcPAL* 家族基因的系统进化树

从 Ensembl Plants 数据库下载水稻、玉米、拟南芥、毛果杨和茶树的 *PAL* 蛋白序列,将其与猕猴桃 *AcPAL* 蛋白序列一同在 Clustal X 软件中进行多序列比对,再应用 MEGA X 软件的邻接法(neighbor joining)构建分子系统进化树。

1.4 *AcPAL* 家族的保守结构域与基因结构

将 *AcPAL* 家族编码的氨基酸序列分别提交到 MEME (<https://meme-suite.org/meme/>)和 CD-Search 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>),开展保守基序与保守结构域分析;将 *AcPAL* 家族基因的基因组序列及 CDS 序列提交至 GSDS 2.0 平台(<http://gsds.gao-lab.org/>),完成基因内含子-外显子结构的可视化分析。

1.5 *AcPAL* 家族启动子的顺式作用元件分析

提取 *AcPAL* 基因起始密码子上游 2 000 bp 的启动子序列,提交至 PlantCARE 数据库(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>),分析其顺式作用元件的类型、数量及分布特征。

1.6 *AcPAL* 家族基因的表达分析

以福建省农业科学院果树研究所基地的‘米良 1 号’猕猴桃(*Actinidia chinensis* var. *deliciosa* ‘Miliang-1’)为试材,分别采集根、茎、叶、花瓣、幼果果肉(授粉后 16 d)及硬熟期果肉(授粉后 160 d),经液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存,用于 *AcPAL* 基因的组织表达特性分析。

将硬熟期果实[可溶性固形物含量(6.83 ± 0.33)%、果肉硬度(15.89 ± 0.91) N]置于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏,分别在果实软化中期[可溶性固形物含量(15.05 ± 0.40)%、果肉硬度(7.52 ± 0.46) N]和软化末期[可溶性固形物含量(17.41 ± 0.38)%、果肉硬度(1.12 ± 0.21) N]取果肉冻存,用于果实成熟软化过程中 *AcPAL* 基因表达及 *PAL* 酶活性分析,所有处理均设 3 次重复。

果实采后 ABA 处理 0 d 和 7 d 的转录组数据(PRJNA639739)下载自 NCBI 的 SRA 数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>)。选取大小均一的硬熟期果实,采用 $50\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 溶液浸润 2 min 后贮藏于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,分别于 1、3、5、7、9 d 时取果肉冻存,以蒸馏水浸润并在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏相同时间的

果肉作为对照,所有处理均重复 3 次,用于验证 ABA 处理下 *AcPAL* 基因在果实成熟软化过程中的表达特征。

根据 *AcPAL* 家族基因的序列特征,在 DNAMAN 软件上设计定量 PCR 引物,引物信息见表 1。采用 RNAprep Pure Plant Plus Kit (Tiangen) 提取猕猴桃总 RNA。以 TransScript® One-Step gDNA Removal and cDNA Synthesis SuperMix

(TransGen) 反转录的 cDNA 为模板, *Actin* 为内参基因,参照 TransStart® Top Green qPCR SuperMix (TransGen) 操作指南配置反应液进行 qRT-PCR 分析。Eppendorf 荧光定量 PCR 仪的扩增程序包括 1 个预变性(94 °C 30 s)、40 个循环扩增(94 °C 5 s、60 °C 15 s、72 °C 10 s)和 1 个熔解反应(94 °C 15 s、60 °C 15 s、94 °C 15 s)。通过 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 计算,获得 *AcPAL* 基因的相对表达量。

表 1 实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 分析引物

Table 1 Primers used for quantitative real-time PCR (qRT-PCR) analysis

基因名称 Gene name	正向引物序列(5'→3') Forward primer sequence (5'→3')	反向引物序列(5'→3') Reverse primer sequence (5'→3')
<i>AcPAL1</i>	TGGTAATGGTAATGGTAATGGC	GCTGCCCTTCATCGACTC
<i>AcPAL2</i>	CAGTCAAGTGTTGTGAAATTTGTG	TTATAGCTGCTAATCGTGGTTTGTG
<i>AcPAL3</i>	GATTGTTTGAAGGAGTGGAAATG	TCTAGCACGTGGATCCTGTAAC
<i>AcPAL4</i>	GATTGCTCAAGGAGTGGAAATG	ACTTAAAGTCTTCTTCATTATTGGC
<i>AcPAL5</i>	GCTTCAGCTATTAAGAAATGTGTCA	ATTCCCAAATATTCCAGCATTG
<i>AcPAL6</i>	AAGTTGGTTGATCCATTGCTG	GGATTCACGTGAATTAATTCTGG
<i>AcPAL7</i>	CAGCTATTTGTGAAGGGAAATTG	TGTTGCATGTTATTGGTCTTTAGC
<i>Actin</i>	GTGCTCAGTGCTGGTTCAA	GACGCTGTATTTCTCTCAG

1.7 苯丙氨酸解氨酶活性测定

参照苯丙氨酸解氨酶(PAL)试剂盒(PAL-1-Y,苏州科铭生物技术有限公司)说明书,依据 PAL 催化 L-苯丙氨酸生成的裂解产物(反式肉桂酸)在 290 nm 波长处具有最大吸收峰的原理,通过测定各样品在该波长下的吸光值,计算 PAL 酶活性。

2 结果与分析

2.1 猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的鉴定

经 HMMER 检索及 BLASTp 同源性分析,剔除结构域缺失及冗余序列后,从猕猴桃基因组中共鉴定出 7 条 *AcPAL* 基因。根据其在染色体上的位置顺序,依次命名为 *AcPAL1*–*AcPAL7*(表 2)。理化性质分析结果表明,*AcPAL* 家族编码的蛋白长度均大于 700 aa,其中 *AcPAL1* 最短(706 aa),*AcPAL7* 最长(722 aa);分子量范围为 76 586.57 (AcPAL2)~77 824.86 Da (AcPAL7);理论等电点为 5.92~6.17,均小于 7,表明所有 *AcPAL* 蛋白均

为酸性蛋白;不稳定系数为 29.35 (AcPAL7)~35.57 (AcPAL4),均低于 40,说明其均属于稳定蛋白;总亲水性值在 -0.097 (AcPAL6)至 -0.174 (AcPAL5)之间,说明 *AcPAL* 蛋白均具亲水性。亚细胞定位预测结果显示 7 个 *AcPAL* 蛋白均定位于细胞质中。

2.2 *AcPAL* 家族基因的染色体定位与共线性模式

染色体定位结果如图 1 所示,7 个 *AcPAL* 基因不均匀分布于猕猴桃的 5 条染色体上,其中 LG8 和 LG18 染色体各含有 2 个成员,LG3、LG26、LG28 染色体各含有 1 个成员。值得注意的是,*AcPAL4* 和 *AcPAL5* 均定位在 LG18 染色体上且具有相同的转录方向;它们的基因间隔区仅跨越 3 637 bp 且该区域未发现其他功能基因,同时它们在核苷酸和氨基酸水平的序列相似性分别高达 95.65%和 94.66%,表明 *AcPAL4* 和 *AcPAL5* 起源于串联重复事件。此外,基因密度分析显示,*AcPAL* 基因主要分布于基因密度相对较高的基因组区域。

种内共线性结果显示,*AcPAL* 家族内存在 10 对共线性基因对,单个成员可与多个其他成员形

表 2 *AcPAL* 基因编码蛋白的基本理化特性Table 2 Basic physical and chemical characteristics of proteins encoded by *AcPAL* genes

基因名称 Gene name	基因 ID Gene ID	氨基酸 Amino acid (aa)	分子量 Molecular weight (Da)	等电点 pI	不稳定系数 Instability index	总亲水性值 GRAVY	亚细胞定位 Subcellar localization
<i>AcPAL1</i>	CEY00_Acc03785	706	77 044.20	6.09	32.93	-0.135	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL2</i>	CEY00_Acc08481	709	76 586.57	5.92	33.16	-0.101	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL3</i>	CEY00_Acc08530	713	77 100.31	6.00	34.73	-0.103	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL4</i>	CEY00_Acc20943	709	77 502.72	6.03	35.57	-0.150	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL5</i>	CEY00_Acc20944	712	77 697.71	6.17	34.42	-0.174	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL6</i>	CEY00_Acc30147	716	77 075.00	5.96	29.44	-0.097	细胞质 Cytoplasmic
<i>AcPAL7</i>	CEY00_Acc32206	722	77 824.86	6.13	29.35	-0.126	细胞质 Cytoplasmic

成共线性基因对,如 *AcPAL1* 与 *AcPAL2*、*AcPAL1* 与 *AcPAL7*、*AcPAL2* 与 *AcPAL3*、*AcPAL2* 与 *AcPAL6*、*AcPAL2* 与 *AcPAL7* 等(图 1:A),说明片段重复事件是推动 *AcPAL* 家族基因数量扩张的重要因素。为评估选择压力,计算了每对共线性基因的非同义替换率(K_a)和同义替换率(K_s),结果表明 10 对共线性 *AcPAL* 基因对的 K_a/K_s 比值为 0.048~0.138,均小于 1,说明 *AcPALs* 家族基因经历了纯化选择。

此外,为鉴定 *AcPAL* 家族的直系同源基因,分析并绘制了猕猴桃与两种双子叶植物(拟南芥、茶树)及两种单子叶植物(水稻、玉米)的种间同源图谱。结果(图 1:B、C)表明,猕猴桃 *AcPAL* 家族基因与其他双子叶植物的 *PAL* 基因存在显著的共线性关系。其中,*AcPAL* 家族与茶树 *CsPAL* 家族的共线性基因对数量最多(16 对),与拟南芥 *AtPAL* 家族的共线性基因对为 8 对。相比之下,猕猴桃 *AcPAL* 家族与单子叶植物 *PAL* 基因的共线性关系较弱,与水稻 *OsPAL*、玉米 *ZmPAL* 家族的共线性基因对均仅为 1 对。

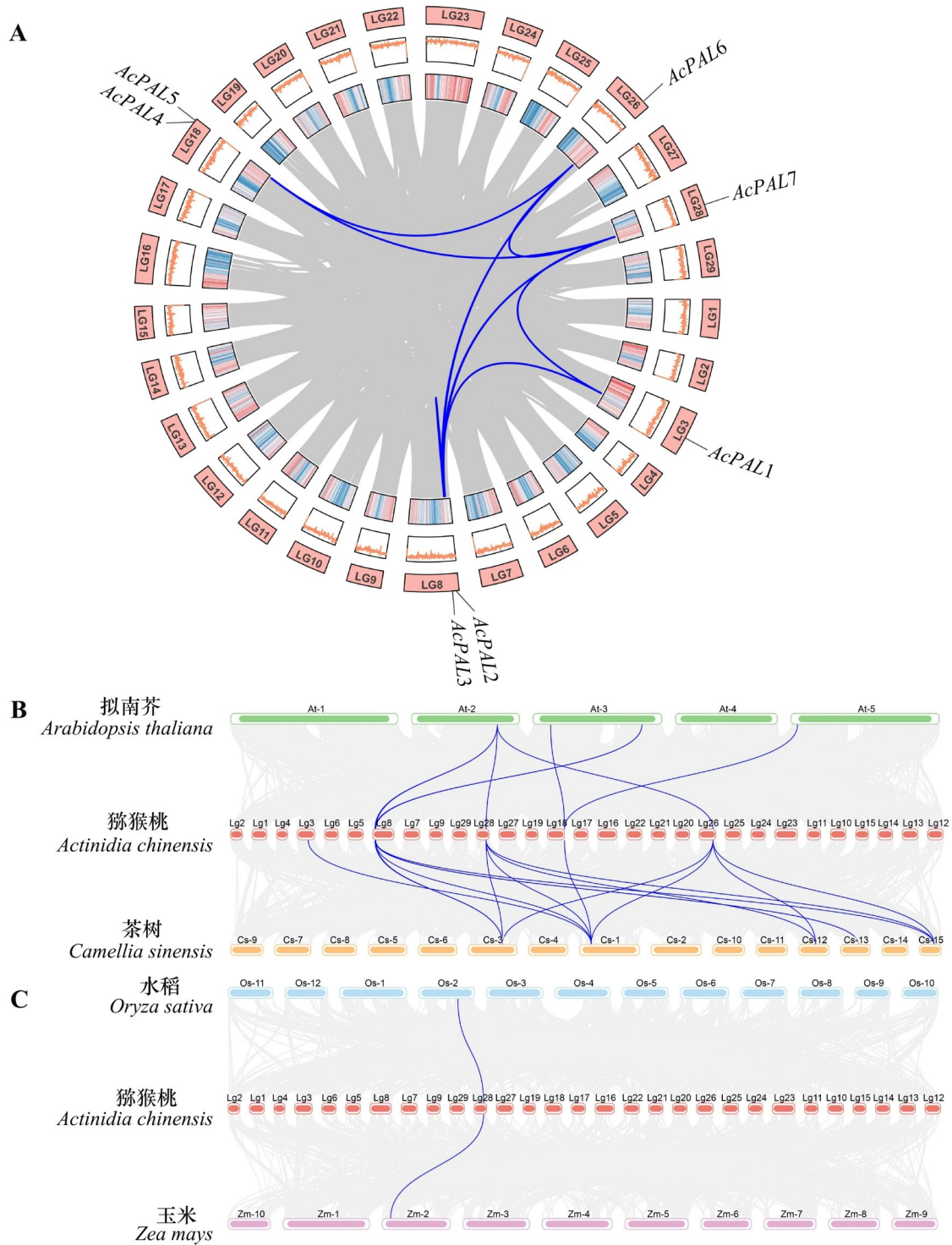
2.3 *AcPAL* 家族基因的系统进化

为了评估系统进化关系,利用猕猴桃与水稻、玉米、拟南芥、毛果杨及茶树的 *PAL* 蛋白序列比对数据集,构建种间系统发育树,结果如图 2 所示,所有植物 *PAL* 蛋白聚类形成 2 大分支,即单子植物分支(分支 I)和双子叶植物分支(分支 II),表明植物 *PAL* 家族基因随物种进化而出现分歧。双子叶植物分支进一步聚类为 5 个小分支(分支 IIa-分支 IIe),7 个猕猴桃 *AcPAL* 成员分别聚类于分支 IIa、分支 IIb 和分支 IIc 且与茶树 *CsPAL* 成员的

亲缘关系最近。此外,*AcPAL* 成员呈现出物种特异性聚类,如分支 IIa 的 *AcPAL1*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*,分支 IIb 的 *AcPAL2* 和 *AcPAL3*,以及分支 IIc 的 *AcPAL6* 和 *AcPAL7*,这与同一物种特异性分支内的 *AcPAL* 成员具有更高序列相似性的结果相符。

2.4 *AcPAL* 家族基因的结构域与外显子和内含子组成

种内系统发育分析结果显示,7 个 *AcPAL* 基因被分为 3 个主要分支(图 3:A),该结果与种间系统发育树的聚类趋势一致。采用 MEME 工具从 *AcPAL* 家族中鉴定到 12 个保守基序且 7 个 *AcPAL* 基因编码蛋白的基序排列顺序与数量完全一致(图 3:B)。保守结构域分析结果(图 3:C)表明,所有 *AcPAL* 基因均含有完整的 PLN02457 结构域,提示其均具备 *PAL* 蛋白的核心功能特征。氨基酸序列的同源比对结果如图 4 所示,猕猴桃 *AcPAL* 蛋白之间,以及 *AcPAL* 蛋白与其他物种 *PAL* 蛋白之间均具有高度的氨基酸序列保守性,并且所有 *AcPAL* 蛋白均含有 *PAL* 活性中心基序,即 GTITASGDLVPLSYIA,该基序是催化 L-苯丙氨酸转化为反式肉桂酸的关键结构。此外,*AcPAL* 蛋白中还存在保守的 FL(苯丙氨酸-亮氨酸)二肽,该 FL 残基在调控 *PAL* 酶的底物特异性中起关键作用;同时,*AcPAL* 蛋白还包含植物 *PAL* 家族保守的催化活性位点 GLALVNG、NDN 及 HNQD。上述结构特征表明,7 个 *AcPAL* 蛋白均具有保守的催化活性,为其行使苯丙氨酸解氨酶功能提供了结构基础。

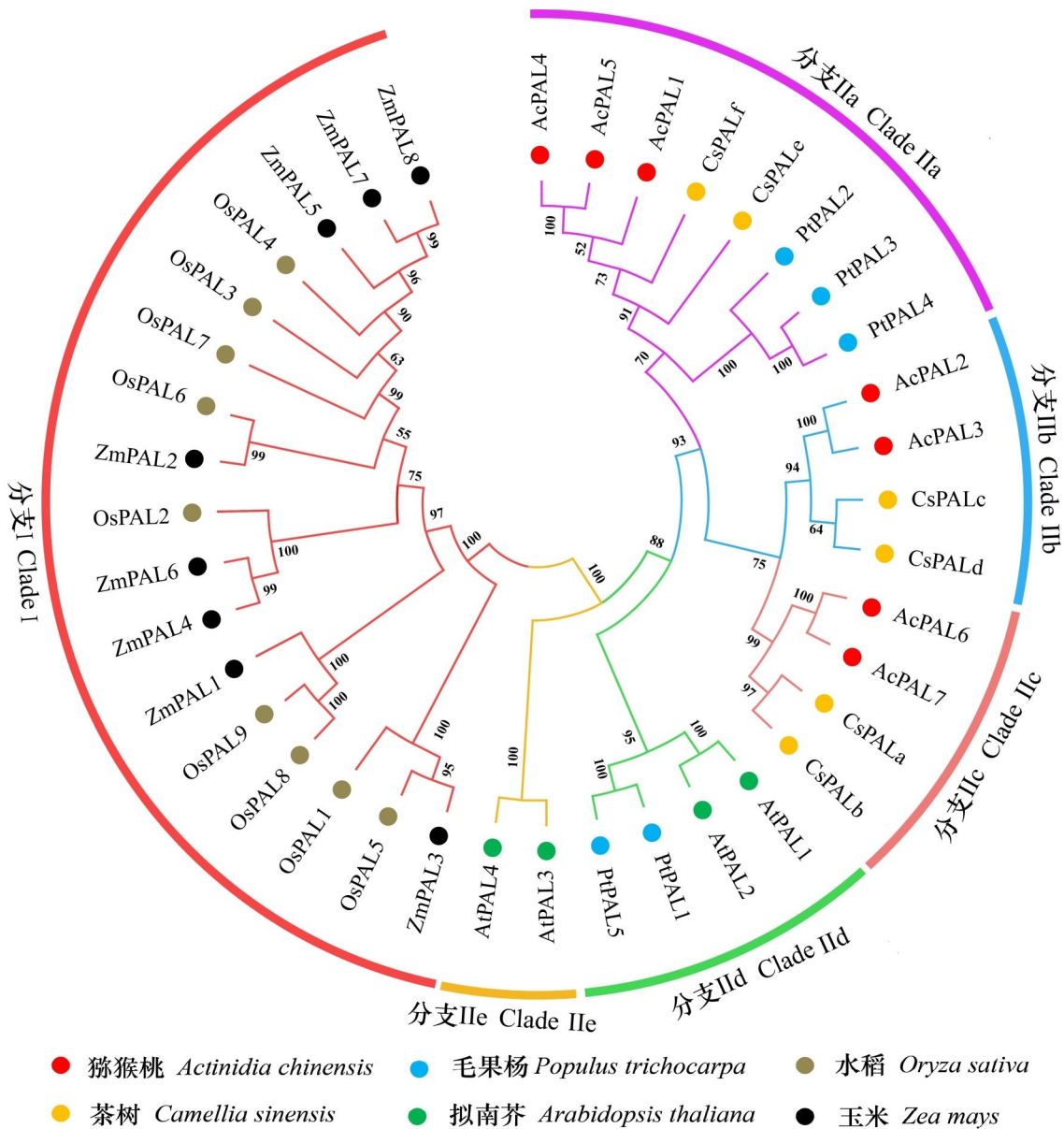


A. 猕猴桃染色体间的共线性(最外圈表示染色体,中间圈表示 GC 含量,最内圈表示基因密度); B. 猕猴桃与拟南芥、茶树间的共线性; C. 猕猴桃与水稻、玉米间的共线性(灰色线条表示共线性基因对,蓝色线条表示 PAL 基因间的共线性)。

A. Interchromosomal collinearity of *Actinidia chinensis* (the outermost circle indicates chromosomes, the middle circle indicates GC content, and the innermost circle indicates gene density); B. Collinearity between *Actinidia chinensis*, *Arabidopsis thaliana* and *Camellia sinensis*; C. Collinearity between *Actinidia chinensis*, *Oryza sativa* and *Zea mays* (gray lines indicate collinear gene pairs, whereas blue lines indicate collinear pairs of PAL genes).

图 1 猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的染色体定位和共线性模式

Fig. 1 Chromosomal localization and collinearity patterns of kiwifruit *AcPAL* family genes

图 2 猕猴桃 *AcPALs* 与其他植物 *PALs* 的系统进化树Fig. 2 Phylogenetic tree of kiwifruit *AcPALs* and other plant *PALs*

基因结构分析结果(图 3:D)表明,7 个 *AcPAL* 基因均由 2 个外显子和 1 个内含子组成且内含子均在 GT-AG 处剪切;外显子长度具有高保守性,其中第 1 外显子长度为 371~419 bp,第 2 外显子长度除 *AcPAL2* 为 1 738 bp 以外,其余 6 个成员均为 1 750 bp;与外显子不同,内含子长度在家族成员间差异显著,最短为 568 bp,最长可达 2 377 bp。

2.5 *AcPAL* 家族基因的启动子顺式作用元件

为进一步分析猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的转录

调控特征,对 *AcPAL* 基因启动子区的顺式响应元件进行了分析。结果(图 5)表明,7 个 *AcPAL* 基因的启动子区均包含核心启动子元件 TATA box 和 CAAT-box,说明它们均具有启动子功能。

在 *AcPAL* 家族启动子区共检测到 238 个已知功能的顺式作用元件,按功能分为 4 类,即光响应元件、胁迫响应元件、激素响应元件及生长发育相关元件(图 5)。其中,光响应元件在启动子区的分布数量最多,每个 *AcPAL* 家族成员均含有 7~14

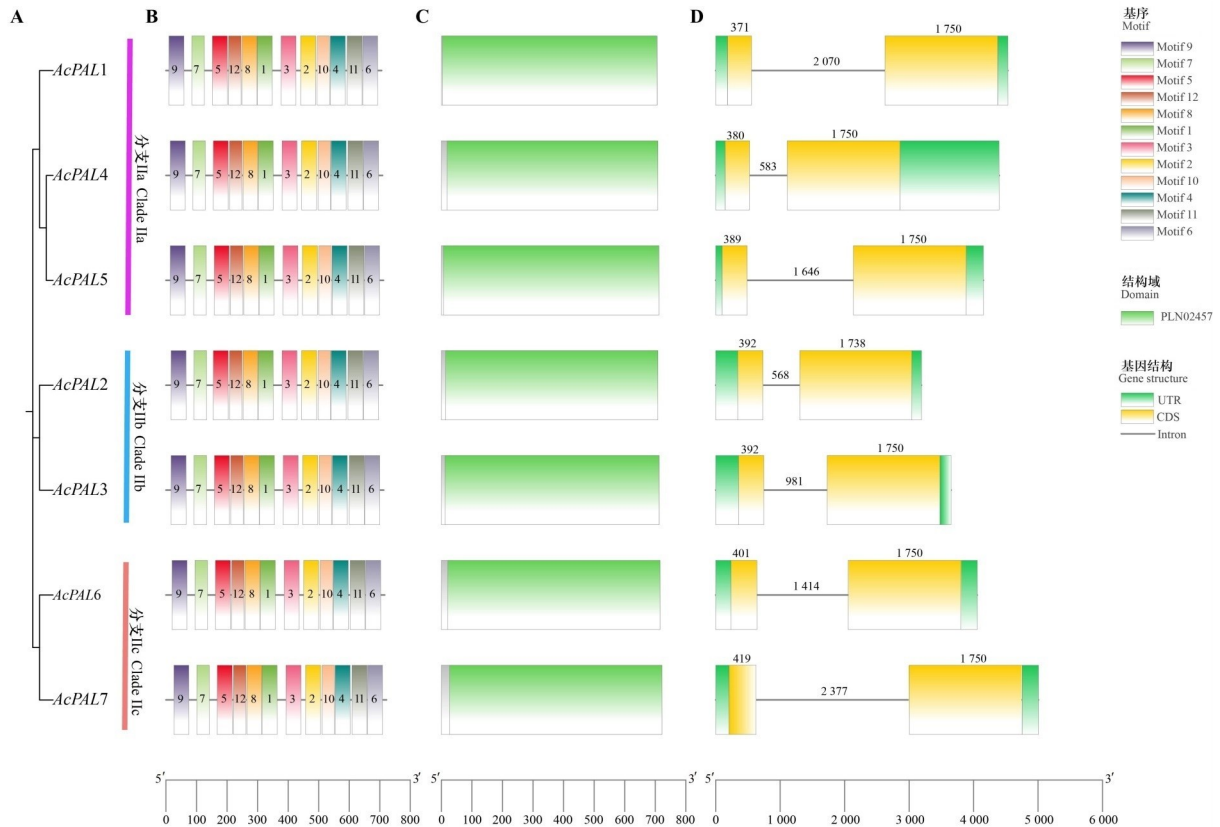


图 3 *AcPAL* 家族基因的种内进化树 (A)、保守基序 (B)、结构域 (C) 和基因结构 (D)

Fig. 3 Intraspecific evolutionary tree (A), conserved motif (B), domain (C), and gene structure (D) of *AcPAL* family genes

个且以 G-box 为主要类型。胁迫响应元件共鉴定出 9 种, 主要响应干旱 (MBS)、低温 (LTR)、防御与胁迫 (TC-rich repeats)、伤口 (WUN-motif)、厌氧诱导 (ARE) 及缺氧特异性诱导 (GC-motif) 等。除 *AcPAL1* 以外, 其余 6 个 *AcPAL* 的启动子均含有 1~6 个响应厌氧诱导元件 (ARE)。此外, 还在 *AcPAL* 启动子区检测到 10 种激素响应元件, 分别响应脱落酸 (ABRE)、赤霉素 (TATC-box、GARE-motif 和 P-box)、茉莉酸甲酯 (CGTCA-motif 和 TGACG-motif)、水杨酸 (TCA-element)、乙烯 (ERE) 及生长素 (TGA-element 和 AuxRR-core)。除 *AcPAL3* 以外, 其余 6 个 *AcPAL* 启动子均含有 2~6 个脱落酸响应元件 (ABRE), 推测它们参与脱落酸介导的生理生化过程。生长和发育相关元件共发现 8 种, 主要参与昼夜节律调节、细胞周期调控、分生组织表达及木质素合成等过程。其中, 6 个 *AcPAL* 启动子区均含有至少 1 个木质素合成必需元件 (AC-I

或 AC-II), 这与 PAL 作为苯丙烷代谢通路的关键酶相符。这表明 *AcPAL* 家族基因可能广泛参与猕猴桃对各种环境胁迫的响应及激素信号调控过程, 为其多功能性提供了转录调控层面的支撑。

2.6 *AcPAL* 家族基因在猕猴桃不同组织部位和果实成熟过程中的表达分析

通过 qRT-PCR 检测猕猴桃 *AcPAL* 家族基因在根、茎、叶、花瓣、幼果 (花后 16 d)、硬熟期果实 (花后 160 d)、软化中期果实及软化末期果实中的相对表达量。结果如图 6 所示, *AcPAL* 家族不同成员的表达模式差异明显。其中, 3 个成员 (*AcPAL1*、*AcPAL6* 和 *AcPAL7*) 仅在营养器官及幼果中表达, 即根、茎、叶、花瓣和幼果 (花后 16 d) 中可检测到其表达, 而在果实硬熟期及后熟过程均不表达, 并且表达模式存在差异性, *AcPAL6* 和 *AcPAL7* 在叶片的表达量最高, *AcPAL1* 在茎的表达量最高。另外 4 个成员 (*AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*) 在

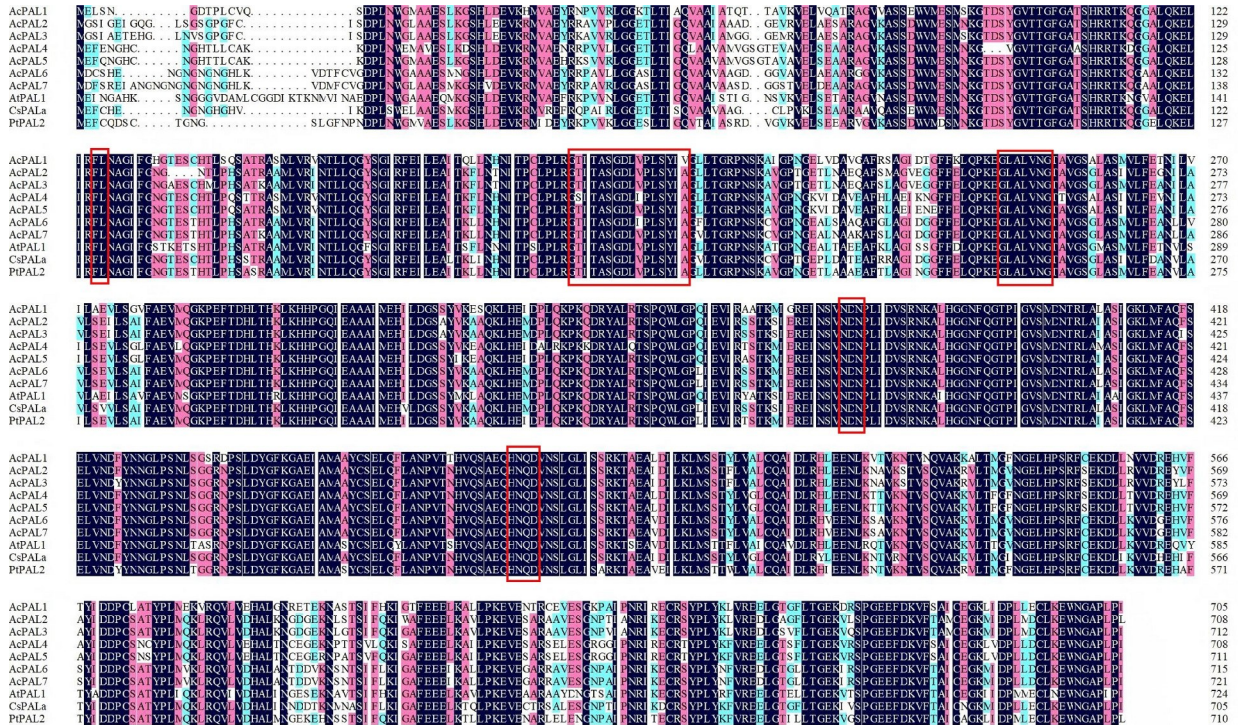


图 4 *AcPAL* 家族与其他植物 *PALs* 氨基酸序列的同源比对

Fig. 4 Homology comparison of the amino acid sequences between *AcPAL* family and other plant *PALs*

根、茎、叶、花瓣和幼果(花后 16 d)中的表达量均高于硬熟期果实,而随着果实成熟软化,其表达量呈显著上调趋势,该表达模式与果实成熟软化期间 *PAL* 酶活性的显著上调趋势一致(图 6),推测这 4 个 *AcPAL* 成员可能在猕猴桃果实成熟过程发挥作用。

2.7 *AcPAL* 家族基因在 ABA 处理后果实成熟过程的转录特征

脱落酸处理显著促进猕猴桃果实采后的成熟进程,并影响果实品质(兰德国等,2023)。ABA 处理果实的转录组分析结果(图 7:A)表明,*AcPAL* 家族基因的转录模式主要聚为 2 类。第 1 类包含 4 个成员(*AcPAL1*、*AcPAL2*、*AcPAL6* 和 *AcPAL7*),其中仅 *AcPAL2* 在 ABA 处理后呈轻微上调表达,其余 3 个成员在 ABA 处理前后均未检测到表达;第 2 类包含 3 个成员(*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*),这 3 个成员在 ABA 处理后均呈现显著上调表达趋势。

进一步通过 qRT-PCR 验证这 4 个猕猴桃 *AcPAL* 成员(*AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*) 在 ABA 处理后的表达模式。结果如图 7:B 所示,在果实贮藏第 3 天时,ABA 处理组中这 4 个 *AcPAL* 基因的表达量均显著高于对照组;而对照组中,这 4 个基因的上调表达直至贮藏第 5 天才被检测到。这表明 *AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5* 的表达均受 ABA 诱导,推测它们可能参与 ABA 介导的猕猴桃果实成熟过程。

3 讨论与结论

本研究共鉴定到 7 个猕猴桃 *AcPAL* 基因,其数量介于拟南芥(4 个)和水稻(9 个)之间。物种间 *PAL* 家族成员数量的差异,与其经历的全基因组加倍、染色体重组、基因片段复制与丢失等事件密切相关(Li et al., 2019; 李雨哲等,2021)。染色体定位、共线性及系统进化树结果共同表明,基因

红色方框标注的 5 个底物识别位点或催化活性位点分别表示 FL 残基、GTTASGDLVPLSYIA 基序、GLALVNG、NDN 和 HNQD。 Five substrate recognition sites or catalytic active sites are boxed in red indicating FL residues, GTTASGDLVPLSYIA motif, GLALVNG, NDN, and HNQD.

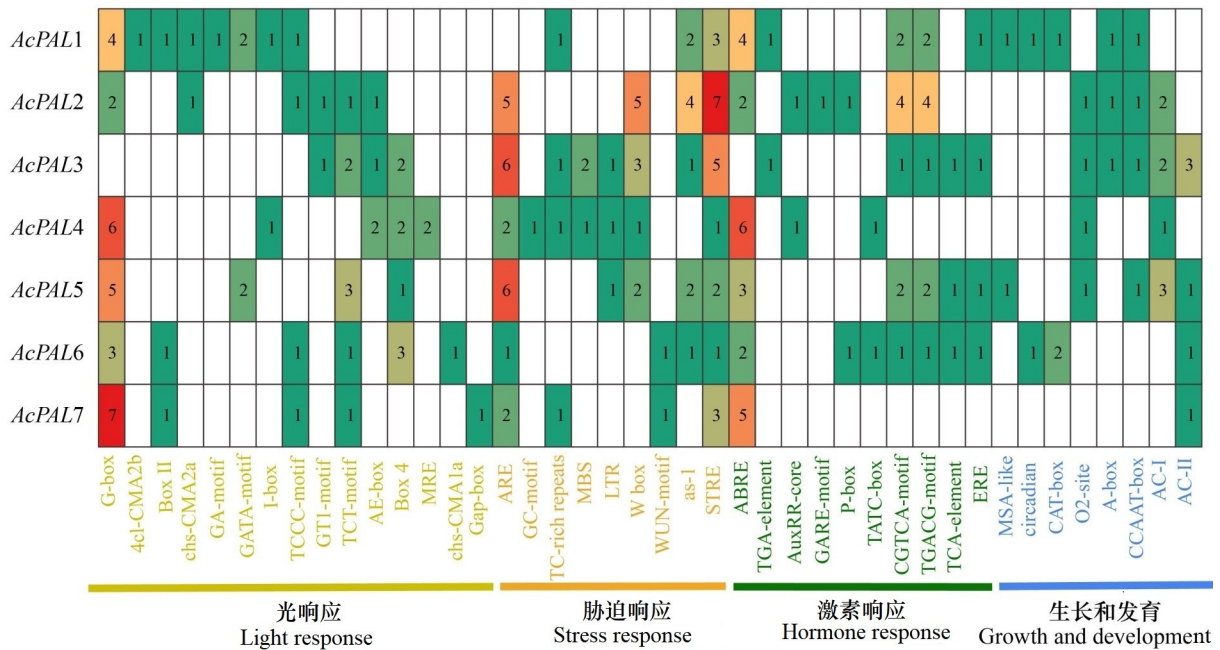


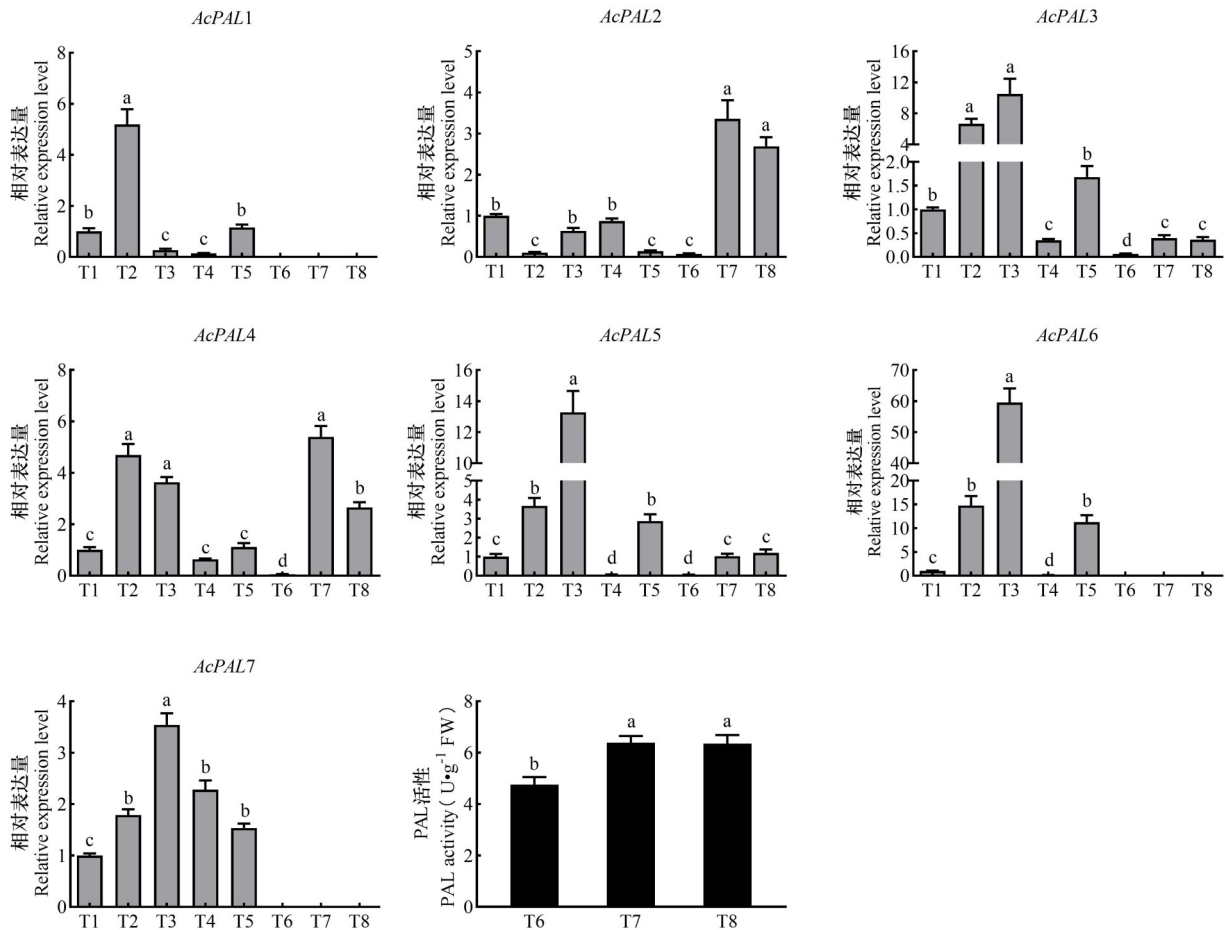
图 5 *AcPAL* 家族启动子的顺式作用元件

Fig. 5 The *cis*-acting elements present in *AcPAL* family promoters

串联重复与片段复制是驱动猕猴桃 *AcPAL* 家族数量扩张的主要因素。猕猴桃 *AcPAL* 家族编码的蛋白不仅基序的排列顺序和数量高度一致,还含有相同的保守结构域(PLN02457),这一特征在山核桃 *CcPAL* 家族蛋白中同样存在(刘晨等, 2025)。而且, *AcPAL* 家族蛋白均含有酶活性中心序列 GTITASGDLVPLSYIA, 其中 ASG(即丙氨酸-丝氨酸-甘氨酸, Ala-Ser-Gly)三联体可经自动内部环化脱水形成亚甲基咪唑酮亲电基团,进而作为 *PAL* 的重要辅因子发挥作用(Song & Wang, 2009)。综上所述,所获得的 7 个 *AcPAL* 成员均具备行使植物苯丙氨酸解氨酶的基本功能。此外,利用 *AcPAL* 与其他植物 *PAL* 蛋白构建的系统进化树聚类结果与植物的种属分类特征一致,说明植物 *PAL* 基因随物种演化而进化。其中,7 个猕猴桃 *AcPAL* 成员分别与茶树的 *CsPAL* 家族成员聚在 3 个小分支(分支 IIa、IIb 和 IIc),提示二者具有较近的亲缘关系。这一结果也进一步验证了 Wei 等(2018)的研究结论,即猕猴桃与茶树起源于约 8 000 万年前的共同原始祖先。多数被子植物的 *PAL* 基因含有 2 个外显子和 1 个内含子,如拟南芥 *AtPAL1* 和 *AtPAL2* 及紫花苜蓿 *PAL* 基因等;仅有少数 *PAL* 基

因不含或含有 1 个以上内含子。猕猴桃 *AcPAL* 家族基因均具有 2 个外显子和 1 个内含子且第 1 个外显子长度为 371~419 bp,第 2 外显子长度为 1 738~1 750 bp,这与郝向阳等(2018)在 14 种被子植物 *PAL* 基因结构中的研究结果相似,表明 *PAL* 基因在物种内及物种间的长度差异由内含子长度决定。虽然猕猴桃 *AcPAL* 家族的结构域与基因结构在进化上较为保守,但其启动子区的顺式作用元件存在明显差异,推测不同 *AcPAL* 成员的表达模式与生物学功能存在分化。

已有研究表明,植物 *PAL* 家族不同成员在各组织器官的转录水平差异明显。非洲菊 *GjPAL1* 在叶片大量表达, *GjPAL2*、*GjPAL3* 和 *GjPAL4* 则在根部的转录水平较高(郝向阳等, 2021);半夏 *PtPAL* 基因在叶中高表达,其次为块茎和根,在花中的表达最弱(何潇等, 2021);茉莉花 *JsPAL* 基因在花蕾和花瓣的表达水平最高,其次为叶片和茎部,在根部的表达水平最低(孙君等, 2020)。本研究发现,猕猴桃 *AcPAL* 家族的 7 个成员同样存在时空表达差异,如 *AcPAL1* 主要在茎中表达,而 *AcPAL2* 则在果实成熟后期高表达。植物 *PAL* 的组织器官特异性表达与其功能密切相关。剑麻 *PAL1* 和 *PAL2* 基



T1. 根; **T2.** 茎; **T3.** 叶片; **T4.** 花瓣; **T5.** 幼果; **T6.** 硬熟期果实; **T7.** 软化中期果实; **T8.** 软化末期果实。不同小写字母表示显著性差异 ($P < 0.05$), 下同。

T1. Roots; **T2.** Stems; **T3.** Leaves; **T4.** Flowers; **T5.** Young fruits; **T6.** Firm-ripe fruits; **T7.** Mid-softening fruits; **T8.** Late-softening fruits. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), the same below.

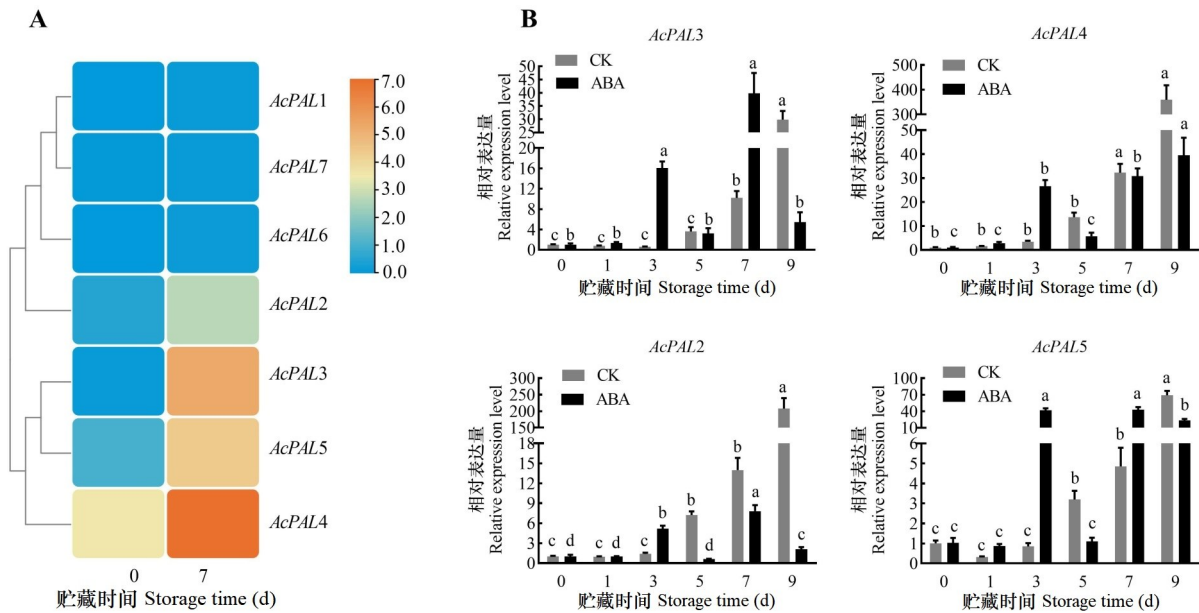
图 6 猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的表达模式及 PAL 酶活性

Fig. 6 Expression patterns and PAL activities of kiwifruit *AcPAL* family genes

因在叶片发育过程中的转录模式与 PAL 酶活性在纤维形成过程的变化模式一致,说明这 2 个基因与木质素合成密切相关(黄兴等, 2021); *JsPAL* 在茉莉花开放前期高表达,与香气形成相关(孙君等, 2020);猕猴桃的根、茎、叶含有丰富的酚类和黄酮类物质且这些物质参与植株的生长发育过程(Mao et al., 2024)。PAL 是连接初级代谢与苯丙烷通路,进而调控酚类和黄酮类等次生代谢物质合成的关键限速酶。猕猴桃 *AcPAL* 家族中共有 4 个成员(*AcPAL3*、*AcPAL5*、*AcPAL6* 和 *AcPAL7*) 在叶片高表达,1 个成员(*AcPAL1*) 在茎部高转录,推测它们分别在叶片和茎部的次生代谢合成中发挥重

要作用,但其具体分工及参与合成的活性物质仍待进一步研究。

猕猴桃果实的生长发育与采后成熟是食用品质形成的重要阶段,涉及多种初级及次生代谢物质的生成与转化(Commisso et al., 2019; Nie et al., 2020)。苹果(张丽之等, 2018)和琯溪蜜柚(黄汉唐等, 2020)的 *PAL* 基因均参与果实的生长发育进程,香蕉 *MaPAL4* 则在果实后熟过程特异性上调表达(杨会晓等, 2019)。本研究中,猕猴桃 *AcPAL* 家族 7 个成员在幼果期均有表达,但在果实发育成熟时(即硬熟期)的表达量明显下调,其中 3 个成员(*AcPAL1*、*AcPAL6* 和 *AcPAL7*) 甚至不表达,这与



A. 基于转录组数据的 *AcPAL* 家族基因的表达模式; B. qRT-PCR 验证 *AcPAL* 家族基因在 ABA 处理后不同时间点的表达特征。
A. Expression patterns of *AcPAL* family genes based on transcriptome data; B. qRT-PCR validation of *AcPAL* family genes at different time points after ABA treatment.

图 7 ABA 处理后猕猴桃 *AcPAL* 家族基因的表达模式

Fig. 7 Expression patterns of kiwifruit *AcPAL* family genes after ABA treatment

黄春辉等(2019)的研究结果相符,即猕猴桃果实中类黄酮和酚类物质含量随果实发育呈由高到低的变化趋势。孙兴盛等(2021)对软枣猕猴桃采后后熟过程总酚与类黄酮含量变化的研究表明,果实后熟期间的总酚含量呈上升趋势,类黄酮含量则先升后降,并在后熟中后期达到峰值。本研究同样发现,4个 *AcPAL* 基因 (*AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*) 在果实后熟过程中显著上调表达且与 PAL 酶活性的显著升高趋势一致,推测这4个成员可能参与猕猴桃果实后熟过程中酚类等次生代谢物质合成,但其具体作用机制仍待深入研究。

植物 *PAL* 基因的转录受脱落酸等外源激素调控。丹参幼苗 *SmPAL1* 基因在 ABA 处理后的表达水平升高了 10 倍 (Song & Wang, 2009)。类似地,本研究通过 qRT-PCR 检测到 4 个 *AcPAL* 基因 (*AcPAL2*、*AcPAL3*、*AcPAL4* 和 *AcPAL5*) 在 ABA 处理后 7 d 的表达量显著高于 0 d 的表达量,这与前期转录组数据结果 (Chen et al., 2021) 一致。*AcPAL* 基因的 ABA 诱导表达特性,可能与其启动子区富含 ABRE 元件有关。进一步比较发现,这 4 个 *AcPAL* 基因在 ABA 处理后第 3 天即开始显著上调

表达,较对照组 (CK) 提前了 2~4 d。该表达模式与兰德国等 (2023) 报道的结果相吻合,即 ABA 处理可使猕猴桃果实呼吸峰、物质转化等进程提前,加速果实后熟。据此推测,采后 ABA 处理可能通过诱导 *AcPAL* 等基因提前表达,加快果实酚类等代谢物的合成与转化,进而促进果实后熟品质 (酚类、抗氧化能力、香气等) 形成。然而,*AcPAL* 基因在果实后熟过程中的具体生物学功能,仍需借助过表达、基因敲除等手段进行多维度验证。

综上所述,本研究共鉴定出猕猴桃 *AcPAL* 家族 7 个成员,分布于 5 条染色体上;其编码蛋白均具有保守的 *PAL* 基序与结构域,能行使苯丙氨酸解氨酶的基本功能。串联重复和片段重复驱动了 *AcPAL* 家族成员的数量扩张。*AcPAL* 家族启动子区共含有 238 个已知功能的顺式作用元件,分别参与光响应、生物和非生物胁迫响应、激素信号及生长发育调控等过程。*AcPAL* 家族基因的表达具有组织差异性,其中 4 个成员在果实采后成熟过程中上调表达且受脱落酸诱导表达。本研究结果为深入解析 *AcPAL* 基因在果实发育成熟中的功能提供了候选基因与理论基础。

参考文献:

- AN X H, LI G Z, CHEN A Y, et al., 2025. Identification and expression analysis of *PAL* genes related to chlorogenic acid synthesis in *Vaccinium dunalianum* Wight [J]. *Frontiers in Plant Science*, 16: 1544303.
- CHEN Y T, CHENG C Z, FENG X, et al., 2021. Integrated analysis of lncRNA and mRNA transcriptomes reveals the potential regulatory role of lncRNA in kiwifruit ripening and softening [J]. *Scientific Reports*, 11(1): 1671.
- COCHRANE F C, DAVIN L B, LEWIS N G, 2004. The *Arabidopsis* phenylalanine ammonia lyase gene family: kinetic characterization of the four *PAL* isoforms [J]. *Phytochemistry*, 65(11): 1557–1564.
- COMMISSO M, NEGRI S, BIANCONI M, et al., 2019. Untargeted and targeted metabolomics and tryptophan decarboxylase *in vivo* characterization provide novel insight on the development of kiwifruits (*Actinidia deliciosa*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(4): 897.
- GHO Y S, KIM S J, JUNG K H, 2020. Phenylalanine ammonia-lyase family is closely associated with response to phosphate deficiency in rice [J]. *Genes & Genomics*, 42(1): 67–76.
- HAO X Y, LIU F, WU H, et al., 2021. Cloning and expression analysis of *GjPAL* genes in *Gerbera jamesonii* [J]. *Biotechnology Bulletin*, 37(6): 13–23. [郝向阳, 刘范, 武欢, 等, 2021. 非洲菊 *GjPAL* 的克隆及表达分析 [J]. *生物技术通报*, 37(6): 13–23.]
- HAO X X, SUN X L, WANG T C, et al., 2018. Characteristics and functions of plant *phenylalanine ammonia lyase* genes and the encoded proteins [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 39(7): 1452–1461. [郝向阳, 孙雪丽, 王天池, 等, 2018. 植物 *PAL* 基因及其编码蛋白的特征与功能研究进展 [J]. *热带作物学报*, 39(7): 1452–1461.]
- HE X, LIU X, XIN Z Q, et al., 2021. Molecular cloning, expression, and enzyme kinetic analysis of a phenylalanine ammonia-lyase gene in *Pinellia ternate* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 47(10): 1941–1952. [何潇, 刘兴, 辛正琦, 等, 2021. 半夏 *PtPAL* 基因的克隆、表达与酶动力学分析 [J]. *作物学报*, 47(10): 1941–1952.]
- HE Y D, ZHONG X H, JIANG X F, et al., 2020. Characterisation, expression and functional analysis of *PAL* gene family in *Cephalotaxus hainanensis* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156: 461–470.
- HUANG C H, LIAO G L, XIE M, et al., 2019. Dynamic changes in total phenols, flavonoids and antioxidant capacity during fruit development of different kiwifruit cultivars [J]. *Journal of Fruit Science*, 36(2): 174–184. [黄春辉, 廖光联, 谢敏, 等, 2019. 不同猕猴桃品种果实发育过程中总酚和类黄酮含量及抗氧化活性的动态变化 [J]. *果树学报*, 36(2): 174–184.]
- HUANG H T, XU Y, SHE W Q, et al., 2020. Cloning and expression analysis of phenylalanine ammonia-lyase (*CmPAL*) genes in ‘Guanximiyou’ pummelo [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 26(4): 902–910. [黄汉唐, 徐玉, 余文琴, 等, 2020. ‘瑄溪蜜柚’ *CmPAL* 基因的克隆与表达 [J]. *应用与环境生物学报*, 26(4): 902–910.]
- HUANG X, XI J G, CHEN T, et al., 2021. Identification and expression of *PAL* genes in sisal [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 47(6): 1082–1089. [黄兴, 习金根, 陈涛, 等, 2021. 剑麻苯丙氨酸裂解酶基因的鉴定及表达分析 [J]. *作物学报*, 47(6): 1082–1089.]
- JIA H M, TAO J J, ZHONG W Q, et al., 2022. Nutritional component analyses in different varieties of *Actinidia eriantha* kiwifruit by transcriptomic and metabolomic approaches [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 23: 10217.
- LAN D G, LIAO X Q, ZHAI X W, et al., 2023. Effects of ABA treatment on postharvest ripening and key genes of *Actinidia chinensis* cv. ‘Hongyang’ [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 45(6): 1358–1369. [兰德国, 廖星强, 翟夏琬, 等, 2023. 外源 ABA 处理对红阳猕猴桃果实采后成熟及关键基因的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 45(6): 1358–1369.]
- LI G H, WANG H, CHENG X, et al., 2019. Comparative genomic analysis of the *PAL* genes in five Rosaceae species and functional identification of Chinese white pear [J]. *PeerJ*, 7: e8064.
- LI Y Z, XING L X, LIU M J, et al., 2021. Bioinformatics analysis of the phenylalanine ammonia lyase (*PAL*) gene family in cotton [J]. *Cotton Science*, 33(1): 66–74. [李雨哲, 邢淋雪, 刘梦洁, 等, 2021. 棉花苯丙氨酸解氨酶基因家族的生物信息学分析 [J]. *棉花学报*, 33(1): 66–74.]
- LIU C, FAN H R, ZHOU M B, et al., 2025. Genome-wide identification and expression profiling of *PAL* gene family in *Carya cathayensis* [J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 42(4): 725–735. [刘晨, 樊鸿瑞, 周明兵, 等, 2025. 山核桃 *PAL* 基因家族的全基因组鉴定及表达模式分析 [J]. *浙江农林大学学报*, 42(4): 725–735.]
- LIU J, XU B L, XUE Y Y, et al., 2014. Cloning and expression analysis of *PAL* gene in seed coat of *Cucurbita pepo* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(6): 1216–1226. [刘佳, 徐秉良, 薛应钰, 等, 2014. 美洲南瓜 (*Cucurbita pepo*) 种皮苯丙氨酸解氨酶基因克隆与表达分析 [J]. *中国农业科学*, 47(6): 1216–1226.]

- MAO J P, GAO Z, WANG X L, et al., 2024. Integrated transcriptome and targeted metabolome analyses provide insights into flavonoid biosynthesis in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) [J]. *Scientific Reports*, 14(1): 19417.
- NIE X R, LI H Y, WEI S Y, et al., 2020. Changes of phenolic compounds, antioxidant capacities, and inhibitory effects on digestive enzymes of kiwifruits (*Actinidia chinensis*) during maturation [J]. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 14: 1765-1774.
- NIU B, LI Q H, FAN L J, et al., 2022. *De novo* assembly of a sarcocarp transcriptome set identifies *AaMYB1* as a regulator of anthocyanin biosynthesis in *Actinidia arguta* var. *purpurea* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 23: 12120.
- PILKINGTON S M, CROWHURST R, HILARIO E, et al., 2018. A manually annotated *Actinidia chinensis* var. *chinensis* (kiwifruit) genome highlights the challenges associated with draft genomes and gene prediction in plants [J]. *BMC Genomics*, 19(1): 257.
- RIZWAN H M, HE J Y, ARSHAD M B, et al., 2025. Characterization of phenylalanine ammonia-lyase genes in soybean; genomic insights and expression analysis under abiotic stress tolerance [J]. *Plant Stress*, 16: 100896.
- SHAHIDI P, BAHRAMNEJAD B, VAFAEE Y, et al., 2024. Isolation and characterization of phenylalanine ammonia lyase (*PAL*) genes in *Ferula pseudalliacea*; insights into the phenylpropanoid pathway [J]. *Genes*, 15(6): 771.
- SONG J, WANG Z Z, 2009. Molecular cloning, expression and characterization of a phenylalanine ammonia-lyase gene (*SmPAL1*) from *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Molecular Biology Reports*, 36(5): 939-952.
- SUN J, CHEN X J, CHEN D, et al., 2020. Cloning and expression analysis of phenylalanine ammonia-lyase gene from *Jasminum sambac* and isolation of its promoter [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 40(6): 949-956. [孙君, 陈雪津, 陈笛, 等, 2020. 茉莉花 *JsPAL* 基因及其启动子克隆与表达分析 [J]. *西北植物学报*, 40(6): 949-956.]
- SUN X S, GU S T, JIANG H F, et al., 2021. Physiology and quality change laws of *Actinidia arguta* during late ripening [J]. *Packaging Engineering*, 42(5): 45-54 [孙兴盛, 顾思彤, 蒋海峰, 等, 2021. 软枣猕猴桃后熟过程中生理及品质变化规律 [J]. *包装工程*, 42(5): 45-54.]
- WANG R C, SHU P, ZHANG C, et al., 2022. Integrative analyses of metabolome and genome-wide transcriptome reveal the regulatory network governing flavor formation in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) [J]. *New Phytologist*, 233: 373-389.
- WEI C L, YANG H, WANG S B, et al., 2018. Draft genome sequence of *Camellia sinensis* var. *sinensis* provide insights into the evolution of the tea genome and tea quality [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 115(18): E4151-E4158.
- YANG H X, SUN Y Y, JIA C H, et al., 2019. Identification and expression analysis of phenylalanine ammonia-lyase gene family in banana [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 40(10): 1949-1957. [杨会晓, 孙媛媛, 贾彩虹, 等, 2019. 香蕉苯丙氨酸解氨酶基因家族的全基因组鉴定及表达分析 [J]. *热带作物学报*, 40(10): 1949-1957.]
- YU M, MAN Y P, LEI R, et al., 2020. Metabolomics study of flavonoids and anthocyanin-related gene analysis in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) and kiwiberry (*Actinidia arguta*) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 38: 353-369.
- YU X Z, FAN W J, LIN Y J, et al., 2018. Differential expression of the *PAL* gene family in rice seedlings exposed to chromium by microarray analysis [J]. *Ecotoxicology*, 27: 325-335.
- ZHANG L Z, FAN S, AN N, et al., 2018. Identification and expression analysis of *PAL* gene family in apple [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 30(12): 2031-2043. [张丽之, 樊胜, 安娜, 等, 2018. 苹果全基因组 *PAL* 基因家族成员的鉴定及表达分析 [J]. *浙江农业学报*, 30(12): 2031-2043.]
- ZHU C, CHOU O, LEE F Y, et al., 2021. Characterization of phenolics in rejected kiwifruit and their antioxidant potential [J]. *Processes*, 9(5): 781.

(责任编辑 周翠鸣)