

鲜食枣与制干枣的成熟软化机理差异研究

李欢,张舒怡,张钟,张春梅,李新岗*

(西北农林科技大学 林学院 国家林业局枣工程技术研究中心,陕西 杨陵 712100)

摘要:为探讨鲜食枣和制干枣果实成熟软化过程中细胞壁组成物质及相关酶类活性变化,通过鲜食枣冬枣和制干枣骏枣转录组测序,筛选了枣果实不同发育阶段细胞壁代谢相关的差异基因;以冬枣和制干枣木枣为材料,测定了果实7个发育时期和采后30 d内的硬度、含水量、细胞壁物质含量及相关酶类活性变化。结果表明,枣果实成熟过程与果胶酶、纤维素酶和半纤维素酶基因等的调控相关。木枣成熟期果实硬度和含水量变化具有一致性。冬枣和木枣果实成熟软化过程中果胶显著降解,多聚半乳糖醛酸酶(PG)和果胶酯酶(PE)作用显著,但对冬枣采后软化作用不大。冬枣和木枣果实中纤维素分别积累至脆熟期和完熟期后发生降解,纤维素酶(Cx)在木枣完熟期的作用显著。这说明冬枣和木枣果实质地和成熟软化机制是不同的,该研究也为鲜食枣和制干枣果实的成熟采收和贮藏保鲜提供了依据。

关键词:枣;果实;成熟软化;细胞壁物质;果胶;纤维素

中图分类号:S759.8 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2017)05-0137-07

Differences in Ripening and Softening Mechanism between Fresh-eating and Dried Jujube Fruit

LI Huan,ZHANG Shu-yi,ZHANG Zhong,ZHANG Chun-mei,LI Xin-gang*

(College of Forestry, Northwest A&F University, National Research Center of Jujube Engineering and Technology, State Forestry Administration, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The available online transcriptomic sequencing data of typical fresh-eating jujube Dongzao and dry jujube Junzao were downloaded and used for the identification of differential expressed genes on cell wall metabolism and for the analysis of expression levels during ripening. The typical fresh-eating jujube Dongzao and dried jujube Muzao during seven developmental stages and 30-day-long storage were used as materials to measure the indices, such as the firmness, water content, content of cell wall materials and the activity of related enzymes. The results showed that the selected genes were related to the metabolism of pectin, cellulose, hemicellulose and regulating enzymes. The mature stages of Dongzao and Muzao were crispy mature and ripening stages respectively. The firmness and water content changed consistently in ripening Muzao. The degradations of pectin in mature Dongzao and Muzao were both active and were effected by the high activities of PG and PE markedly, but the softening of harvest Dongzao was rarely related to PE. The cellulose in two kinds of jujubes accumulated until half-red stage of Dongzao and mid-ripening stage of Muzao, then degraded, and the ripening and softening of Muzao were effected by Cx-cellulase more markedly than that in mature Dongzao. These findings suggested the difference of fruit ripening mechanisms between fresh-eating and dry jujubes, and gave evidence of the importance for further study on the ripening regulation and postharvest preservation in jujube fruit.

Key words: jujube (*Ziziphus jujuba*); fruit; ripening and softening; cell wall material; pectin; cellulose

收稿日期:2017-01-17 修回日期:2017-03-03
基金项目:国家“十二五”科技支撑课题(2013BAD14B03);陕西省科技统筹课题(2013KTZB03-03)。
作者简介:李欢,女,硕士,研究方向:经济林培育。E-mail:alicali2011@yeah.net
* 通信作者:李新岗,男,教授,博士生导师,研究方向:红枣产业技术。E-mail:xingangle@nwsuaf.edu.cn

枣(*Ziziphus jujuba*)是原产我国最重要的木本果树之一,根据其用途主要分为制干枣和鲜食枣两大类^[1-2]。鲜食枣在脆熟期(初红至全红期)成熟,由于果实含水量大,呼吸强度大,糖分较多,加上致病菌的作用,易失水、酒化和腐烂,且 Vc 大量损失^[3]。而制干枣在脆熟期果肉粗糙,口感较差,进入完熟期(软化期)后含糖量增加,含水量降低,果肉绵软,适合食用^[4]。兼用品种特性则介于鲜食枣和制干枣之间。所以,鲜食枣和制干枣的成熟过程存在差异,但两者成熟和软化过程的机制还不清楚。

果实成熟(ripening)包括果实质地、色泽、风味和香气等一系列变化,是一个复杂的遗传代谢调控过程^[5]。果实软化(softening)是果实成熟及采后极其重要的过程,包括细胞膨压、初生壁结构和胞间粘合等一系列变化^[6]。研究表明,果实软化与细胞壁结构变化、细胞壁物质(果胶、纤维素和半纤维素等)降解和相关酶类作用密切相关^[7]。目前,关于水果成熟软化的研究主要集中在植物激素调控、细胞壁代谢和细胞显微结构等方面^[8-10]。而关于枣果实成熟软化的研究主要集中在少数品种枣果实采后的软化和衰老机制方面,包括细胞壁物质变化和酶类调控,如果胶、纤维素、半纤维素、多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase,PG)、果胶(甲)酯酶(pectinesterase,PE 或 pectin methylesterase,PME)、 β -半乳糖苷酶(β -galactosidase, β -Gal)、脂氧合酶(lipoxygenase,LOX)等^[11-14]。目前已克隆出与枣果实成熟软化相关的基因,如木葡聚糖内糖基转移酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases,XTH)基因 *ZjXTH1*、*ZjXTH2* 和 β -半乳糖苷酶基因 *ZJ-GAL*^[15-16],但在基因组和转录组水平上还没有关于枣果实质地变化的研究。

为了比较鲜食枣和制干枣果实成熟和软化过程中细胞壁物质及相关酶类的变化,本研究通过冬枣和骏枣果实不同发育阶段的转录组数据,筛选出与枣果实成熟过程中细胞壁代谢相关的差异表达基因;选择代表性的鲜食品种冬枣和制干品种木枣,测定果实成熟期及采后常温贮藏条件下的硬度、含水量、细胞壁物质含量及其相关酶类活性变化,以便为枣果实的成熟采收和采后贮藏保鲜提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

样品采自西北农林科技大学清涧红枣试验站,选择 8 年生健康冬枣和木枣各 3 株,于 2015 年 9—10 月果实发育和成熟不同时期采集大小和成熟度一致、无病虫的果实。由于冬枣和木枣的成熟期分

别为脆熟期和完熟期,因此冬枣采集时期分为白熟期(果实不再膨大,着色之前)、初红期(着色 1/8~1/4)、半红期(着色 1/2)和全红期(完全着色变红)4 个时期,采集时间分别为 9 月 19 日、9 月 25 日、10 月 1 日和 10 月 7 日;木枣分为白熟、初红、半红、全红、完熟前期(果实约 1/4 软化)、完熟中期(果实 1/2 软化)和完熟后期(完全软化)7 个时期,采集时间为 9 月 10 日、9 月 15 日、9 月 22 日、9 月 28 日、10 月 3 日、10 月 6 日和 10 月 10 日。冬枣和木枣样品用于生理测定。转录组测序样品分别采自冬枣的膨大期、白熟、半红、全红 4 个时期和骏枣的白熟、半红、全红 3 个时期,均为 2 个生物学重复。

1.2 处理方法

把采下的果实当即切成约 0.5 cm×0.5 cm 的小块,迅速装入经液氮预冷的 50 mL 离心管中,在液氮环境下带回实验室,于-80℃冰箱中保存备用,作为转录组测序样品。用于生理测定的果实装在塑封袋中低温(4℃)带回,洗净,一部分果实用于硬度测定;另一部分去皮后取果肉组织,切成约 0.5 cm×0.5 cm 的小块,迅速装入用液氮预冷的 50 mL 离心管中,于-80℃冰箱中保存备用。再将冬枣和木枣全红期的果实各 2 kg 洗净、消毒,放置在干燥阴凉常温(20±1℃)下,于 0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d 时分别取一部分果实测定硬度并取果肉组织切块,于-80℃冰箱中保存备用。所有样品均为 3 个重复。

1.3 指标测定方法

1.3.1 枣果实细胞壁代谢相关差异基因筛选 转录组测序由北京诺禾致源生物信息科技有限公司完成。提取样品 RNA 并检测合格后,构建测序文库,利用 Illumina HiSeq™ 2500 测序平台进行 PE125 测序分析,比对到冬枣和骏枣基因组数据^[17-18],从中筛选出与枣果实细胞壁物质及其酶类代谢相关的基因,采用 RPKM(Read Per Kilo bases per Million mapped Reads)方法标准化后,从差异倍数和显著水平两个方面进行差异表达分析,阈值设定:|log 2 (FoldChange)|>1 且 qvalue<0.005。利用 R 语言,将筛选出的差异基因表达量绘制成热图。根据以上结果,选取枣果实成熟软化时细胞壁代谢相关生理指标进行测定。

1.3.2 硬度和含水量测定 在果实中部赤道线上均匀选 3 个点,削去外果皮,用 FHT-15 型手持硬度计测定,测定 10 个果实,重复 3 次。用烘干称重法^[19]测定果实含水量,3 个重复。

1.3.3 果胶和纤维素含量测定 果胶和纤维素含量测定参考曹建康等^[19]的咔唑比色法和蒽酮-硫酸

法,3 个重复。果胶含量为可溶性果胶(soluble pectin,SP)与原果胶(protopectin,PP)含量之和。

1.3.4 酶活性测定 PG 和纤维素酶(Cx-cellulase,Cx)活性测定参考曹建康等^[19]的比色法和 3,5-二硝基水杨酸(DNS)还原法。PE 活性测定参考 Hagerman 的连续分光光度计法^[20]。3 个重复。

1.4 数据处理

用 SPSS19.0 对测定数据进行统计和分析,用 SigmaPlot12.5 绘制图表。

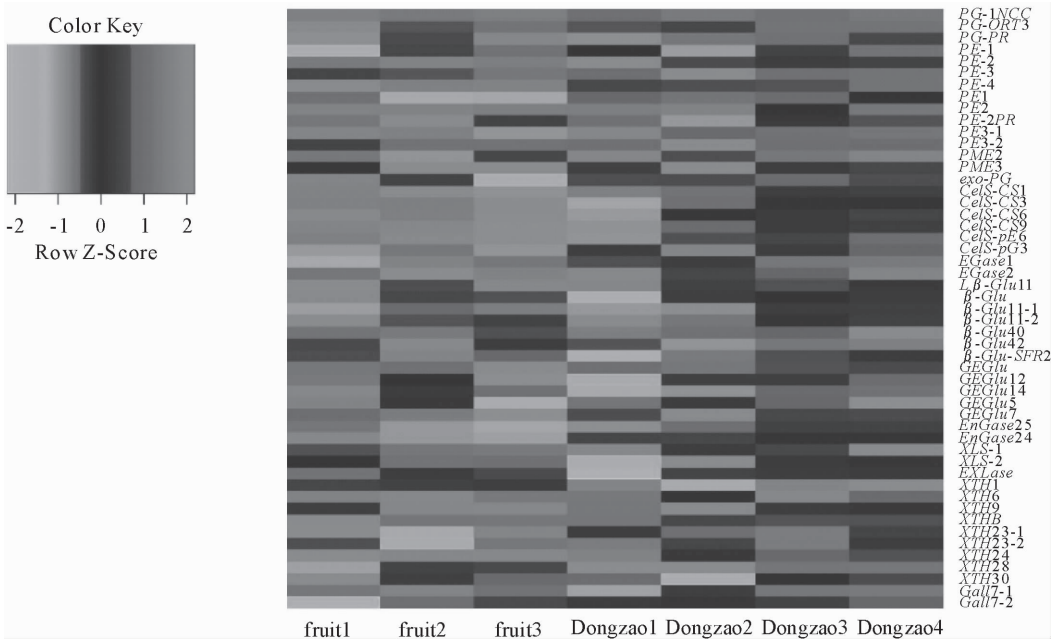
2 结果与分析

2.1 枣果实成熟过程中细胞壁代谢相关基因及其表达研究

利用冬枣和骏枣转录组测序结果中 KEGG 和 SWISSPLOT 注释,根据关键词搜索,共筛选出 11 个与细胞壁物质及其酶类代谢相关的基因家族,共 107 个基因,这些基因分别与果胶酶、纤维素酶和半纤维素酶等的代谢调控相关。差异基因家族的基因数较多和表达量较高的有 PG(*polygalacturonases*)、PE(*pectinesterases*)或 PME(*pectin methylesterases*)基因,与果胶酶调控相关;纤维素合酶(*cel-lulose synthase A*)、 β 葡萄糖苷酶(*β glucosidases*)和葡聚糖-1,3- β -葡萄糖苷酶(*glucanendo-1,3- β*

glucosidases)基因,与纤维素酶调控相关;以及木葡聚糖内糖基转移酶/水解酶(*xyloglucan endotrans-glucosylase/hydrolases*,XTH 或 XET)基因。基因数目较少或表达量较低的有 EGase(*endo-1,3- β -glucanases*)、内切葡聚糖酶(*endoglucanases*)、1,4- β -D-木聚糖合酶(1,4- β -D-xylan synthase)、内切-1,4- β -木聚糖酶(*endo-1,4- β -xylanase*)基因以及 β -半乳糖苷酶(*β galactosidases*)基因。

51 个表达量较高的差异基因的表达量热图(图 1)显示,枣果实成熟主要与果胶、纤维素和半纤维素及其酶类调控相关。PG 家族中 PG-PR 在 2 种枣白熟期到全红期的表达量逐渐上升,PE 家族各基因在两种枣发育期的表达量既有上升的也有下降。纤维素合酶基因(*CelS*)在骏枣各时期和冬枣后 3 个时期表达量均逐渐降低, β 葡萄糖苷酶(*β Glu*)与葡聚糖-1,3- β -葡萄糖苷酶(*GEGLu*)基因在骏枣和冬枣各时期表达量均呈升高趋势,表明它们调控的纤维素相关酶类对枣果实的发育和成熟具有重要作用。另外,与木葡聚糖相关的 XTH 家族基因数目较多,差异表达较显著。因此,本研究选取枣果实中的果胶和果胶酶(PG、PE)、纤维素和纤维素酶(Cx-cellulase)作为对象,研究其在枣果实发育和成熟软化过程中的动态变化。



2.2 枣果实成熟期和采后的形态、硬度和含水量变化

冬枣和木枣在 7 个成熟时期和采后的果实形态变化(图 2)显示,冬枣从白熟期到全红期一直保持脆挺状态;木枣从完熟前期开始软化,完熟后期已完全软化。采后 2 个品种果实在常温放置过程中均软化失水而皱缩,且有变质或变得干硬现象,失去食用价值。冬枣可维持 24 d 左右,木枣可维持约 30 d。

冬枣果实随着成熟硬度有所上升,白熟期硬度显著小于脆熟 3 个时期(图 3 A)。脆熟期的木枣硬度无显著变化,进入完熟期后硬度显著下降,完熟后

期降至 $6.54\text{ kg}\cdot\text{cm}^{-2}$ 。采后的冬枣和木枣硬度均显著下降,木枣最低降至 $2.33\text{ kg}\cdot\text{cm}^{-2}$ 。第 24 天的冬枣因为失水皱缩,果实变得干硬,硬度反而略微增大。

冬枣白熟期含水量显著高于脆熟期,脆熟 3 个时期内则有所上升;成熟期的木枣含水量呈线性下降,从白熟期的 76.8 %降至完熟后期的 59.0 %,差异显著,与硬度变化共同表现出制干枣的软化特性(图 3 B)。采后二者含水量均显著下降,冬枣含水量降至 30.5 %,木枣则下降趋势较缓,含水量降至 40.8 %。

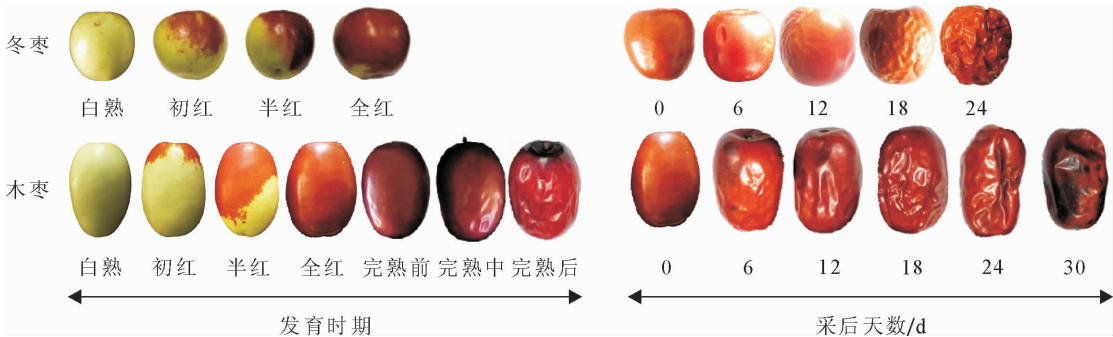


图 2 木枣和冬枣各成熟时期和采后的果实外观形态变化

Fig. 2 Morphological changes of Muzao and Dongzao fruit during ripening and storage

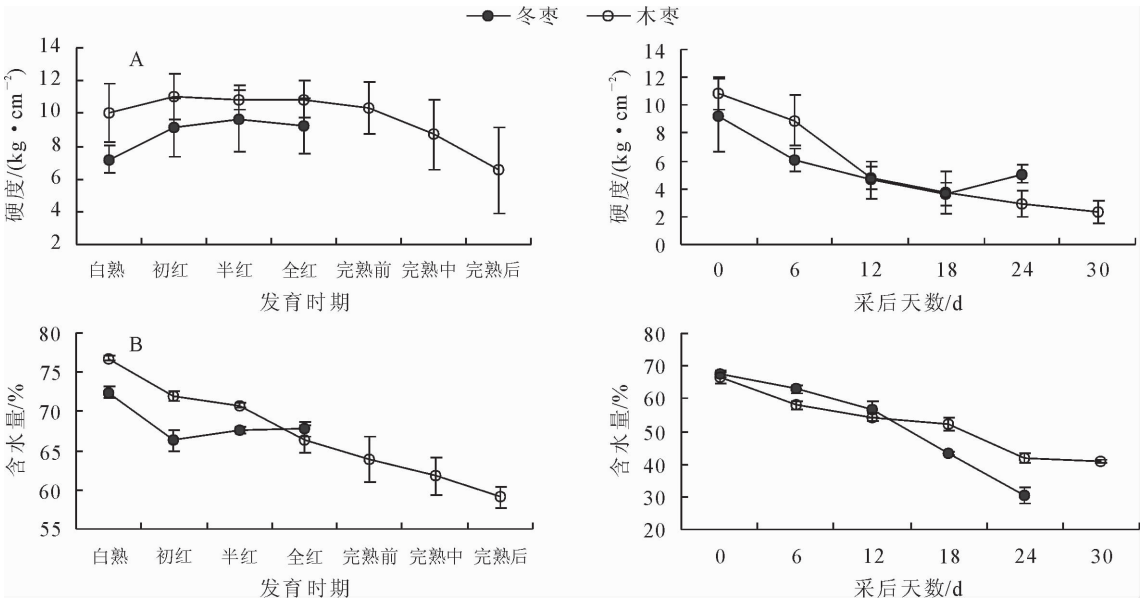


图 3 枣果实成熟期和采后硬度(A)和含水量(B)变化

Fig. 3 Changes of firmness (A) and water content (B) in Muzao and Dongzao during ripening and storage

2.3 枣果实成熟期和采后果胶、纤维素含量变化

枣果实成熟期和采后可溶性果胶(SP)和原果胶(PP)含量变化如表 1。发育时期的冬枣 SP 含量呈波动状态;冬枣白熟期 PP 含量显著高于脆熟期,表明原果胶的减少;冬枣总果胶含量(SP 与 PP 之和)白熟期仍显著高于脆熟期(图 4 A),说明冬枣成熟伴随着果胶降解。木枣 SP 含量无显著变化,PP 含量脆熟期高

于完熟期,这导致总果胶含量仍是脆熟期高于完熟期。说明冬枣和木枣在成熟和软化过程中伴随着原果胶的降解,但可溶性果胶变化不大。采后冬枣 SP 含量增加到 18 d 后有所减小,PP 含量除 0 d 外无显著变化,总果胶含量增加到 18 d 后有所下降;木枣 SP 含量呈线性增加,PP 含量除 0 d 外变化不大,总果胶含量急增至 6 d 后呈线性增长(表 1、图 4 A)。

冬枣和木枣纤维素含量从白熟期开始持续增加,分别至半红期和完熟中期时减少,表明 2 种枣果实各自的成熟期(全红期和完熟后期)到来之前都有纤维素积累的过程(图 4 B)。采后冬枣纤维素含量持续增加;木枣纤维素含量在 24 d 内较稳定,保持在 1.0~1.2 mg·g⁻¹,30 d 时有所升高(图 4 B)。

2.4 枣果实成熟期和采后细胞壁代谢酶类活性变化

随着果实成熟冬枣 PG 活性呈上升趋势,至全红期达到最大值;木枣 PG 活性从白熟期开始持续上升至完熟中期后有所下降,在成熟过程中活性持续升高(图 5 A)。采后冬枣在 12 d 之内变化不大,之后显著上升(最高达 10.26 mg·h⁻¹·g⁻¹);木枣 PG 活性上升至 12 d 时开始下降,30 d 时有所上升(图 5 A)。

成熟期的冬枣 PE 活性逐渐上升,至全红期最

高;木枣 PE 活性不稳定,总体上脆熟期低于完熟期,而全红和完熟前期时活性最高,之后有所下降,表明 PE 对于木枣从脆熟到软化关键时期起作用(图 5 B)。采后冬枣 PE 活性持续下降至 12 d 后稳定在 0.09 Δ620·min⁻¹·g⁻¹;木枣 PE 活性在 6 d 时有一个“峰值”,后期也趋于稳定,30 d 时略有上升(图 5 B)。

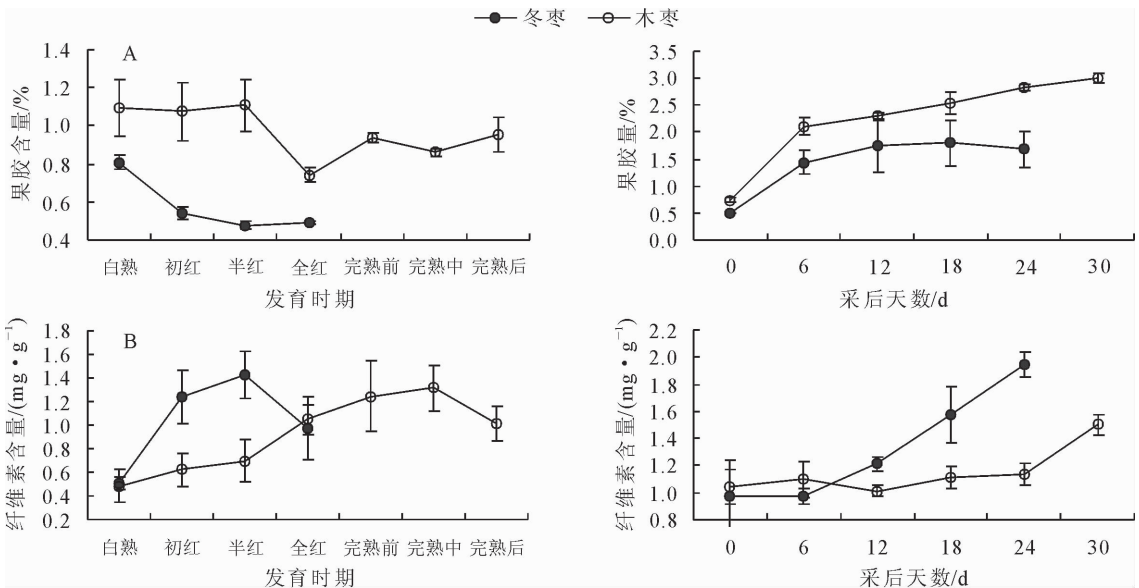
冬枣 Cx 活性在白熟期后缓慢上升;木枣 Cx 活性从初红期上升至全红期后有所下降,但完熟 3 个时期内显著上升,完熟后期高达 6.44 mg·h⁻¹·g⁻¹,这导致纤维素含量在木枣完熟最后一个时期从积累转变为降解(图 5 C、图 4B)。采后冬枣 Cx 活性持续上升,最高达 10.01 mg·h⁻¹·g⁻¹;木枣 Cx 活性在 24 d 时有一个“峰值”(8.61 mg·h⁻¹·g⁻¹),18 d 时活性最低(图 5 C)。

表 1 枣果实成熟期和采后果胶含量变化

Table 1 Changes of pectin content in Muzao and Dongzao during ripening and storage

含量/%	发育时期							采后天数/d					
	白熟	初红	半红	全红	完熟前	完熟中	完熟后	0	6	12	18	24	30
冬枣 SP	0.16d	0.31a	0.24c	0.27b	—	—	—	0.27a	0.59a	0.74b	0.76b	0.66b	—
冬枣 PP	0.65a	0.22b	0.24b	0.22b	—	—	—	0.22a	0.85b	1.00b	1.03b	1.03b	—
木枣 SP	0.66a	0.66a	0.71a	0.54a	0.71a	0.66a	0.72a	0.54a	0.77b	0.78b	0.99c	1.19d	1.33d
木枣 PP	0.94a	0.92a	0.89a	0.20b	0.23b	0.20b	0.23b	0.20a	1.33b	1.52bc	1.54c	1.64c	1.67c

注:SP;可溶性果胶,PP;原果胶。显著性水平为 0.05。



注:成熟期和采后果实果胶含量变化(A),成熟期和采后果实纤维素含量变化(B)。

图 4 枣果实成熟期和采后细胞壁物质含量变化

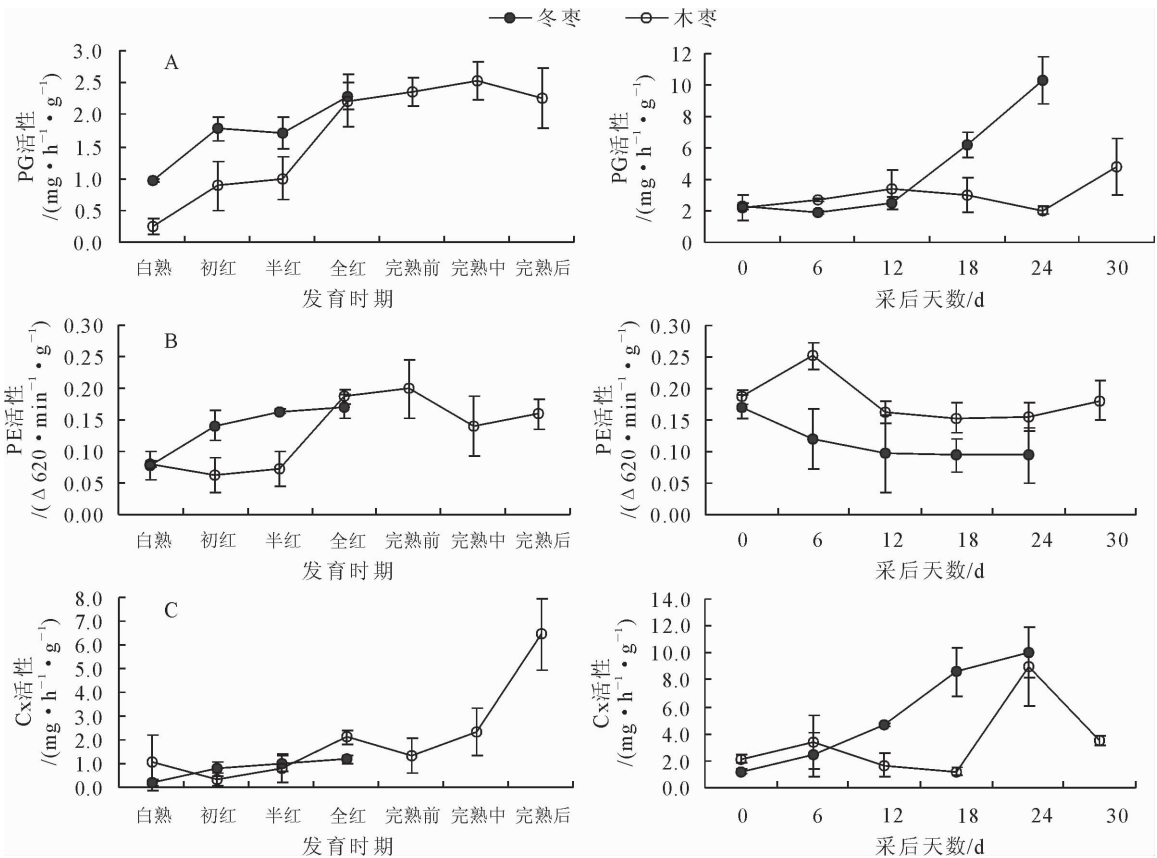
Fig. 4 Content changes of cell wall materials in Muzao and Dongzao during ripening and storage

3 结论与讨论

3.1 枣果实成熟相关的细胞壁代谢基因差异表达

根据冬枣和骏枣转录组数据,筛选出与枣果实成熟过程相关的 10 个细胞壁代谢调控基因家族,差异表达显著的有 PG、PE、纤维素合酶、β-葡萄糖苷

酶和葡聚糖-1,3-β-葡萄糖苷酶、XTH 等基因家族。对 51 个差异基因的表达量分析发现,有 22 个关键或重要基因,包括 1 个 PG、6 个 PE、7 个纤维素相关酶和 8 个半纤维素相关酶基因,它们在枣果实发育各阶段的表达量与成熟软化过程中细胞壁物质及酶类的变化具有一致性。其中,PG、6 个 PE 和 2 个



注：成熟期和采后 PG 活性变化(A)、PE 活性变化(B)和 Cx 活性变化(C)。

图 5 枣果实成熟期和采后成熟相关酶类活性变化

Fig. 5 Activity changes of ripening-related enzymes in Muzao and Dongzao during ripening and storage

纤维素酶基因的表达量变化与本研究结果中酶类活性变化具有一致性。另外,多数 XTH 家族的基因随着骏枣和冬枣果实成熟其表达量升高,这与已克隆出的 *ZjXTH1* 和 *ZjXTH1* 在梨枣和沾化冬枣中的表达水平相一致^[15]。而 β 半乳糖苷酶基因 *Gal17-1* 在冬枣中随果实成熟表达量逐渐上升, *Gal17-1* 在骏枣半红和全红期的表达量高于膨大期,这与 *ZJGAL* 在梨枣中的表达规律不一致^[16]。

3.2 冬枣果实的成熟机制

冬枣的成熟期为脆熟期,即初红至全红期。冬枣在脆熟期原果胶降解,可溶性果胶呈波动状态,这与枸杞果实成熟过程的果胶变化相似^[21];纤维素从白熟期增加至半红期后减少,之后仍保持脆熟状态,具有一定的硬度和含水量,无软化过程。到全红时,PG、PE 和 Cx 活性均达到最高;此时期也是冬枣呼吸高峰期和糖分积累的重要时期^[22]。PG、PE 的作用和果胶的降解在冬枣成熟过程中起重要的作用。采后常温下的冬枣可溶性果胶有所增加,总果胶含量较稳定;纤维素含量持续增加;半纤维素含量几乎无变化^[13];PG 和 Cx 活性均显著升高,而 PE 活性逐渐下降至稳定,对冬枣的软化作用不大,这与吴延军^[11]等的结果不同,与田寿乐^[23]等的结果一致。

3.3 木枣果实成熟软化机制及与冬枣的差异

木枣的成熟期为完熟期。木枣在脆熟期的着色和外观变化与冬枣无异,但进入完熟期后发生软化,硬度和含水量均显著下降,全红脆熟期的木枣在采后常温下仍然发生软化,表现出制干枣的特性。成熟期和采后软化过程中木枣的果胶含量均高于冬枣,且二者在成熟期果胶均呈降解趋势。不同的是,木枣中原果胶在完熟期显著减少,可溶性果胶无显著变化;冬枣原果胶在脆熟期显著低于白熟期,可溶性果胶则呈波动状态。丁胜华^[24]研究发现,鲜食与制干枣品种间果胶组分含量及分子量大小差异明显,与品种间口感和质地差异有关。齐秀东^[25]等发现,果胶多糖降解特性差异是造成梨果实在发育期与贮藏期质地软化差异和耐贮性差异的重要原因。木枣 PG 活性从白熟期持续升高至完熟期,对于成熟软化具有重要作用。PG 在许多水果成熟软化后期作用明显,但其并非软化的决定性因素^[26]。木枣 PE 活性在全红脆熟和完熟前期时最高,对于木枣从脆熟到软化的关键时期起重要作用。PE 分别参与冬枣和木枣的脆熟和完熟期,即成熟关键期,但对于冬枣采后的软化作用不大。PE 对木枣采后的软化有前导作用。PE 对果实软化的启动作用已在许多

水果中被证实^[25,27]。

冬枣和木枣分别在全红脆熟期和完熟后期之前有一个纤维素积累的过程,木枣纤维素含量在完熟中期时从积累转变为降解,冬枣的转变则发生在半红期,这与成熟期枣果实口感提升相一致。Cx 在木枣成熟期作用比冬枣成熟期更显著,在冬枣采后软化过程中作用比木枣更显著。

参考文献:

[1] 曲泽洲,王永蕙. 中国果树志·枣卷[M]. 北京:中国林业出版社,1993:33-37.

[2] 李新岗. 中国枣产业[M]. 北京:中国林业出版社,2015:1-2.

[3] 靳爱仙,王亚萍,梁丽松,等. 减压贮藏对冬枣果实呼吸及软化相关指标的影响[J]. 西北林学院学报,2006,21 (5):143-146.

JIN A X,WANG Y P,LIANG L S,*et al.* Effect of atmospheric pressures on the respiration and softening of ‘Dongzao’ jujube fruit during hypobaric storage[J]. Journal of Northwest Forestry University,2006,21 (5):143-146. (in Chinese)

[4] 徐斌,车凤斌,郑素慧,等. 不同含水量骏枣干枣自然条件下贮藏品质及生理指标变化[J]. 新疆农业科学,2015,52 (5):843-847.

XU B,CHE F B,ZHENG S H,*et al.* The quality and physiological index change of Junzao dried dates during storage under different moisture contents[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2015,52 (5):843-847. (in Chinese)

[5] ALEXANDER L,GRIERSON D. Ethylene biosynthesis and action in tomato;a model for climacteric fruit ripening[J]. Journal of Experimental Botany,2002,53:2039-2055.

[6] NATH P,BOUZAYEN M,MATTOO A K,*et al.* Fruit ripening:physiology,signalling and genomics[M]. Boston:CABI, 2014:15-27.

[7] SEYMOUR G B,HARDING S E,HOBSON G E. *et al.* Polyuronide solubilization during ripening of normal and mutant tomato fruit[J]. Phytochemistry,1987,26:1871-1875.

[8] BLEEKER A B,KENDE H. Ethylene;a gaseous signal molecule in plants[J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology,2000,16:1-40.

[9] BRUMMELL D A,CIN V D,CRISOSTO C H,*et al.* Cell wall metabolism during maturation, ripening and senescence of peach fruit [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55 (405):2029-2039.

[10] YASHODA H M,PRABHA T N,THARANATHAN R N. Mango ripening—chemical and structural characterization of pectic and hemicellulosic polysaccharides[J]. Carbohydrate Research,2005,340 (7):1335-1342.

[11] 吴延军,杨莉,王春生,等. 冬枣采后软化衰老研究[J]. 中国农学通报,2003,19 (3):47-50.

[12] 田寿乐,赵慧芹,薛晓敏,等. 冬枣软化衰老过程中 LOX 和 PG 的作用[J]. 食品科学,2008,29 (5):446-448.

TIAN S L,ZHAO H Q,XUE X M,*et al.* Effects of LOX and PG enzymes in Chinese jujube fruit on its softening and senescence (*Ziziphus jujuba* Mill. cv. Dong) [J]. Food Science, 2008,29 (5):446-448. (in Chinese)

[13] 李红卫,韩涛,晋彭辉,等. 冬枣后熟软化过程中细胞壁多糖降

解特性的研究[J]. 中国食品学报,2004,14 (2):109-117.

[14] 寇晓虹,闫师杰,吴彩娥,等. 脂氧合酶与枣果成熟软化的关系[J]. 农业工程学报,2002,18 (2):127-130.

[15] 吕燕荣,任小林. 枣木葡聚糖转移酶基因的表达分析[J]. 果树学报,2011,28 (6):998-1004.

LV Y R,REN X L. Cloning and expressing analysis of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) gene in jujube fruit[J]. Journal of Fruit Science,2011,28 (6):998-1004. (in Chinese)

[16] 吕燕荣,任小林,周会玲. 枣果实 β -半乳糖苷酶基因的克隆及表达分析[J]. 西北植物学报,2011,31 (7):1318-1325.

LV Y R,REN X L,ZHOU H L. Cloning and expressing analysis of β -galactosidase gene in jujube fruit[J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. ,2011,31 (7):1318-1325. (in Chinese)

[17] LIU M J,ZHAO J,CAI Q L,*et al.* The complex jujube genome provides insights into fruit tree biology [J]. Nature Communications,2014,5:5315.

[18] HUANG J,ZHANG C M,ZHAO X,*et al.* The jujube genome provides insights into genome evolution and the domestication of sweetness/acidity taste in fruit trees[J]. PLoS Genetics, 2016,12 (12):e1006433.

[19] 曹建康,姜微波,赵玉梅. 果蔬采后生理生化实验指导[M]. 北京:中国轻工业出版社,2007.

[20] HAGERMAN A E,AUSTIN P J. Continuous spectrophotometric assay for plant pectin methylesterase[J]. J Agrie. Food Chem. ,1986,34 (3):440-444.

[21] 冯美,张宁,张锦涛,等. 枸杞果实发育过程中细胞壁组分及相关酶活性的变化[J]. 西北林学院学报,2012,27 (1):40-42.

FENG M,ZHANG N,ZHANG J T,*et al.* Changes of cell wall and hydrolases in the fruit of *Lycium barbarum* during development and ripening[J]. Journal of Northwest Forestry University,2012,27 (1):40-42. (in Chinese)

[22] 朱向秋,刘长江,魏建梅. 冬枣采后果实呼吸强度和 Vc、糖含量变化的研究[J]. 特产研究,2006(4):39-40,43.

ZHU X Q,LIU C J,WEI J M. Study on changes of respiratory rate and Vitamin C, sugar in *Ziziphus jujuba* Mill. post-harvest[J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research,2006(4):39-40,43. (in Chinese)

[23] 田寿乐,周俊义,薛晓敏. 冬枣软化衰老过程中细胞壁酶的活动性变化[J]. 食品科学,2007,28 (4):220-222.

TIAN S L,ZHOU J Y,XUE X M. Activity changes of cell wall enzymes in the Chinese jujube fruit (*Ziziphus jujuba* Mill. cv. Dong) during softening and senescence[J]. Food Science,2007,28 (4):220-222. (in Chinese)

[24] 丁胜华. 生长成熟与干制对枣果品质特性及其果胶多糖的形成规律研究[D]. 北京:中国农业大学,2014.

[25] 齐秀东,魏建梅,高海生,等. 梨果实发育软化与果胶多糖降解特性的关系[J]. 中国农业科学,2015,48 (15):3027-3037.

[26] 段学武,张昭其,季作梁. PG 酶与果实的成熟软化[J]. 果树学报,2001,18 (4):229-233.

DUAN X W,ZHANG Z Q,JI Z L. Advances in research on the relationship between polygalacturonase and fruit softening [J]. Journal of Fruit Science,2001,18 (4):229-233. (in Chinese)

[27] 曾秀丽,张光伦,李春燕,等. 三个脐橙品种果实主要细胞壁酶动态变化研究[J]. 亚热带植物科学,2006,35 (2):12-16.