

两种糖积累型枣品种果实糖积累生理代谢机制研究

郭雪飞¹, 周晓凤¹, 冯一峰¹, 蒲小秋³, 吴翠云^{1,2,*}

¹塔里木大学植物科学学院/新疆特色果树高效优质栽培与深加工技术国家地方联合工程实验室, 新疆阿拉尔843300

²新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护与利用重点实验室, 新疆阿拉尔843300

³新疆农业大学林学与园艺学院, 乌鲁木齐830000

摘要: 果实中的糖分是衡量和决定果实品质的重要因子。为探讨2种糖积累型枣品种果实糖含量差异形成的生理机制, 本文以蔗糖积累型枣品种‘骏2’、‘金芒果’和还原糖积累型枣品种‘金铃圆枣’、‘美蜜枣’为研究对象, 测定不同发育时期枣果实的蔗糖、果糖、葡萄糖含量及其代谢酶活性的变化。结果显示, 2种糖积累型枣果实糖组分积累特征在果实发育前期相似, 而在发育后期不同。2种糖积累型枣品种果实在白熟期前均表现为AI、NI和SS-CD活性较高, 白熟期后SS-SD和SPS活性较高。蔗糖积累型枣果实发育前期, 蔗糖与分解酶(AI、NI、SS-CD)活性呈极显著负相关, 发育中后期蔗糖与合成酶(SS-SD、SPS)活性呈显著正相关; 而还原糖积累型枣果实整个发育时期蔗糖与分解酶活性均呈显著负相关。

关键词: 枣果实; 糖积累; 蔗糖代谢相关酶

果实中的糖分不仅决定着果实的甜度, 而且还是果实其他重要品质成分如维生素、芳香物质和色素等合成的上游产物(Wang等2014; 黄丽萍等2017; 赵爱玲等2016a)。果实中主要积累的糖分有淀粉、还原糖和蔗糖。根据成熟时果实中各糖组分含量的多少, 可将糖直接积累型果实分为蔗糖积累型、还原糖积累型和中间型(陈俊伟等2004)。糖的积累受酸性转化酶(acid invertase, AI)、中性转化酶(neutral invertase, NI)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)的调控(袁晶晶等2017; 蒲小秋2017), 其调控作用在不同积累型果实的糖积累中存在差异, 并具有时空性(邱文伟等2005; Xi等2014)。目前, 国内外相关研究主要集中在橙(*Citrus sinensis*)、梨(*Pyrus spp.*)、桃(*Prunus persica*)等果实上, 蔗糖积累型果实‘罗伯逊脐橙’、‘纽荷尔脐橙’、‘丰脐’、‘红肉脐橙’和‘清家脐橙’发育中后期的糖含量变化均具有差异, 且均受到SPS和蔗糖合酶合成方向酶(SS-SD)的调控(刘训等2013; 刘曦2010)。己糖积累型果实‘甜莱檬’的蔗糖含量在幼果期高于己糖, 且SS-SD是调控蔗糖积累的关键酶, 而果实成熟时蔗糖含量不超过20%, SPS活性起主要调控作用(Echeverria等1997)。王德孚等(2014)研究发现, ‘鸭梨’、‘荏梨’在成熟期以积累还原糖为主, 而‘八里香’果实在成熟期以积累蔗糖为主; ‘鸭梨’与‘荏梨’在果实发

育后期还原糖含量迅速上升, 蔗糖含量趋于平缓; ‘八里香’果实在发育后期蔗糖含量变化与之相反, 且3个梨品种的蔗糖积累均以SS-SD起主要调控作用。水蜜桃‘改良白凤’(姜凤超等2016)和油桃‘超红珠’(赵永红等2006)成熟期均以积累蔗糖为主, 3个桃品种果实发育过程中糖含量变化趋势相近, 且SS-SD是最终调控蔗糖积累的关键酶。然而, 油桃‘艳光’成熟期还原糖积累占主导地位, 果实发育中后期糖含量变化与蔗糖积累型果实不同(张新生等2007)。在果实酶活性变化趋势上, AI、NI和SS-SD变化趋势与‘中油5号’基本相同, SS-CD和SPS存在一定差异。

枣(*Ziziphus jujube*)是高糖果实, 含有多种糖组分, 其中, 蔗糖、果糖和葡萄糖也是其主要糖类组成物质, 其含量占总糖含量的99.31%(王为为2013; 张春梅2016; 蒲小秋2017), 关于其果实糖代谢研究已有相关报道(姚宝花2014; 蒲小秋2017)。¹‘灵武长枣’(章英才等2014a, b)、‘壶瓶枣’和‘婆婆枣’(李洁等2017)果实均为蔗糖积累型, 但其果实发育过程中调控糖积累的关键酶不同, ‘灵武长枣’果实糖

收稿 2019-01-17 修定 2019-05-07

资助 新疆重点产业创新发展支撑计划项目(2017DB006)和塔里木大学校长基金育种专项(TDYZZX201401)。

* 通讯作者(wcyby@163.com)。

积累以SS-SD起主要调控作用,‘壶瓶枣’和‘婆婆枣’以SPS为调控关键酶。‘骏枣’果实是蔗糖积累型果实,且蔗糖的积累是以AI和NI活性的迅速降低为信号,同时伴随着果实中SS和SPS活性的增加(李湘钰2015;位杰2015)。由此可见,果实糖积累特征及其代谢酶的调控机制在不同果实中表现有差异。果实不同糖积累型形成的生理机制鲜有报道,其代谢机制有待于进一步阐释。本研究以2种不同糖积累型的4个枣品种为材料,通过研究其果实发育过程中糖含量及蔗糖代谢相关酶活性的动态变化,探讨2种糖积累型枣品种果实间糖含量差异形成的主要生理原因,为提高枣果实糖含量及风味品质改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以保存于塔里木大学枣(*Ziziphus jujube* Mill.)种质资源圃的‘骏2’、‘金芒果’、‘金铃圆枣’和‘美蜜枣’为材料,根据蒲小秋等(2017)文献及本课题组研究结果显示,‘骏2’、‘金芒果’为蔗糖积累型枣品种,‘金铃圆枣’、‘美蜜枣’为还原糖积累型枣品种(表1)。其砧木和树龄均一致。资源圃的土壤类型为沙壤土,土壤全氮含量为 $1.53 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全磷含量为 $1.27 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全钾含量为 $20.00 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (全亮等2016)。其它田间管理措施一致。

1.2 仪器与设备

1260型HPLC仪(配有G1311C型四元泵、G13-29B自动控温自动进样器、G1316A柱温箱、G4260B ELSD、OpenLAB CDS色谱工作站)购自美国Agilent公司;FA1104N电子分析天平购自上海菁海仪器有限公司;HH-S6数显恒温水浴锅购自金坛市医疗仪器厂;ROTINA 380R高速冷冻离心机购自德国Hettich科技仪器有限公司;RV-10控制型旋转蒸发器购自广州仪科实验室技术有限公司;雷磁PHSJ-4F pH

计购自上海仪器电科学仪器股份有限公司;UV 1800分光光度计购自上海菁华科技仪器有限公司。

1.3 试验方法

1.3.1 样品采集

选择生长发育良好、树势一致、花期一致的每个品种各3株枣树为试验树,于座果期选择枣树二次枝中部枣吊的幼果进行挂牌标记,自7月9日开始,每10 d左右采样一次,直至果实成熟。每次采样30个果实,放入冰盒带回实验室,去皮、去核切碎,并将果实分成均等两份,一份用于测定可溶性糖组分,另一份用于测定蔗糖代谢相关酶活性指标。液氮迅速冷冻后,贮存于 -80°C 超低温冰箱待用。

1.3.2 项目测定

可溶性糖含量测定以及酶的提取与测定参照蒲小秋(2017)的方法。

$$\text{酶活性}[\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}] = [X \times (V_1/V_2)] / (m \times t)$$

X 表示标准曲线上查得糖含量($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$); V_1 表示样品提取液总体积(mL); V_2 表示测定时取酶液体积(mL); m 表示样品质量(g); t 表示酶反应时间(h)。

样品糖与酶的测定均设置3次重复。

1.4 数据分析

采用DPS 7.05进行数据统计和分析。

2 实验结果

2.1 两种糖积累型枣果实生长发育过程中可溶性糖积累的动态变化

果实糖积累类型可根据成熟时糖组分含量分为蔗糖积累型、还原糖积累型和中间类型(邓丽莉等2013)。“骏2”、“金芒果”、“金铃圆枣”和“美蜜枣”4个品种成熟期(10月14日)果实的蔗糖含量与还原糖含量的比例分别为3.53:1、2.60:1、1:1.29、1:1.26。这说明,“骏2”与“金芒果”为蔗糖积累型果实,“金铃圆枣”与“美蜜枣”果实糖积累类型为还原糖积累型。

表1 两种糖积累型枣果实物候期划分

Table 1 Classification of phenological periods of two sugar-accumulated jujube fruits

枣类型	幼果期	果实膨大期	硬核期	白熟期	转色期	成熟期
蔗糖积累型	7月9日~7月16日	7月16日~8月4日	8月4日~8月14日	8月14日~9月6日	9月6日~10月7日	10月7日~10月14日
还原糖积累型	7月9日~7月16日	7月16日~7月23日	7月23日~8月14日	8月14日~9月6日	9月6日~9月26日	9月26日~10月14日

从图1~4可以看出, 随着果实生长发育, 2种积累型枣品种果实的糖组分变化有明显差异。其中, 蔗糖积累型的‘骏2’和‘金芒果’在8月26日之前以积累果糖和葡萄糖为主, 之后开始快速积累蔗糖, 直至果实成熟达最高, 蔗糖含量分别为28.37%和23.57%; 而还原糖含量略微上升之后缓慢下降。

还原糖积累型的‘金铃圆枣’与‘美蜜枣’果实发育前期也是以积累果糖和葡萄糖为主; 发育中

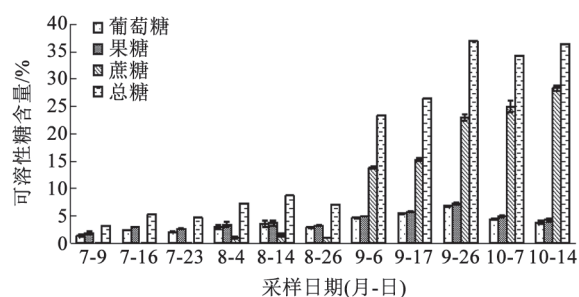


图1 ‘骏2’果实发育过程中的糖积累
Fig.1 Accumulation of sugar during the fruit development of ‘Jun 2’

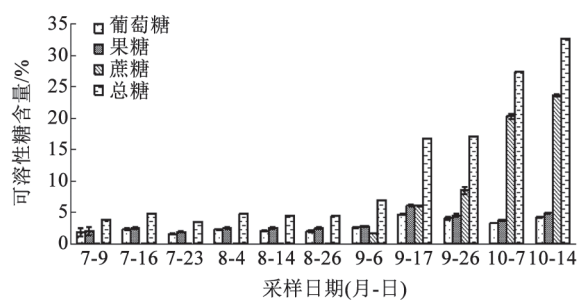


图2 ‘金芒果’果实发育过程中的糖积累
Fig.2 Accumulation of sugar during the fruit development of ‘Jinmangguo’

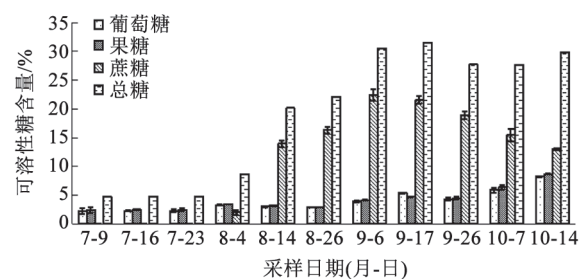


图3 ‘金铃圆枣’果实发育过程中的糖积累
Fig.3 Accumulation of sugar during the fruit development of ‘Jinlingyuanzao’

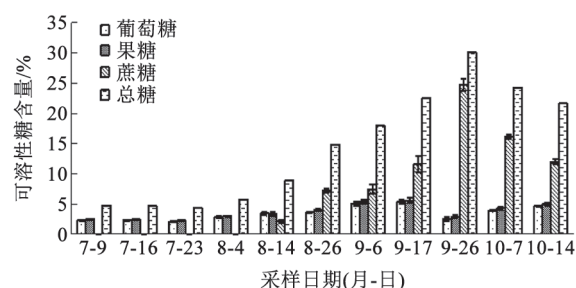


图4 ‘美蜜枣’果实发育过程中的糖积累
Fig.4 Accumulation of sugar during the fruit development of ‘Meimizao’

期开始积累蔗糖同期达到最高(22.47%、25.03%), 之后蔗糖含量缓慢下降至果实成熟, 而还原糖含量同期逐渐上升至果实成熟达最高。

结果显示, 2种糖积累型枣果实均在硬核期开始积累蔗糖, 且糖组分积累特征在发育前期相似而在发育后期不同。说明在果实生长发育过程中, 果实发育后期的糖组分含量变化差异是枣果实形成2种糖积累型的原因之一。

2.2 两种糖积累型枣果实生长发育过程中蔗糖代谢相关酶活性的变化

2.2.1 两种糖积累型枣果实生长发育过程中转化酶活性的变化

转化酶催化蔗糖分解为果糖和葡萄糖, 根据其最适pH值不同可分为酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI) (姚宝花2014)。由图5可知, 2种糖积累型的枣品种果实发育过程中, AI和NI活性变化趋势均表现为果实幼果期略微上升, 硬核期到白熟期活性逐渐下降, 白熟期之后AI和NI的活性变化趋于平稳, 且NI活性始终明显低于AI活性, 说明AI活性起主要调控作用。其中, ‘金铃圆枣’的AI活性在果实发育前期高于其他3个枣品种, ‘美蜜枣’最低。

2.2.2 两种糖积累型枣果实生长发育过程中蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性的变化

蔗糖合成酶具有合成(SS-SD)和分解(SS-CD)蔗糖的双重作用。由图6可知, 蔗糖积累型与还原糖积累型枣品种果实的SS-CD活性在幼果期到硬核期总体较高, 硬核期到白熟期以不同幅度下降, 之后趋于平稳。

而SS-SD活性在果实发育过程中呈波动变化。其中, ‘骏2’枣果实的SS-SD活性在果实发育前

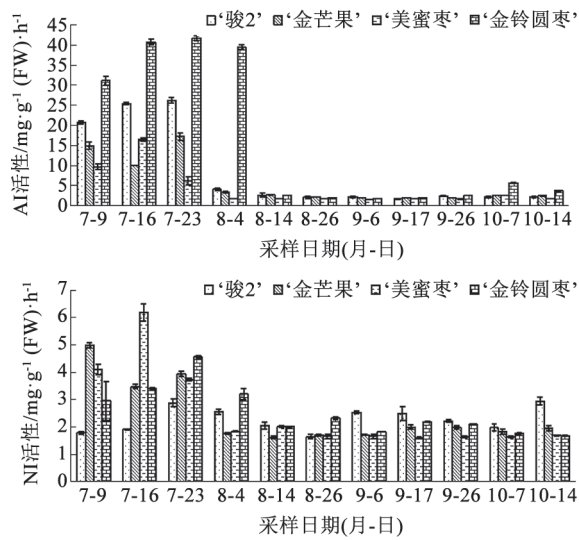


图5 两种糖积累型枣果实发育过程中转化酶活性的动态变化
Fig.5 The dynamic changes of Inv activities of two sugar-accumulated jujube fruits

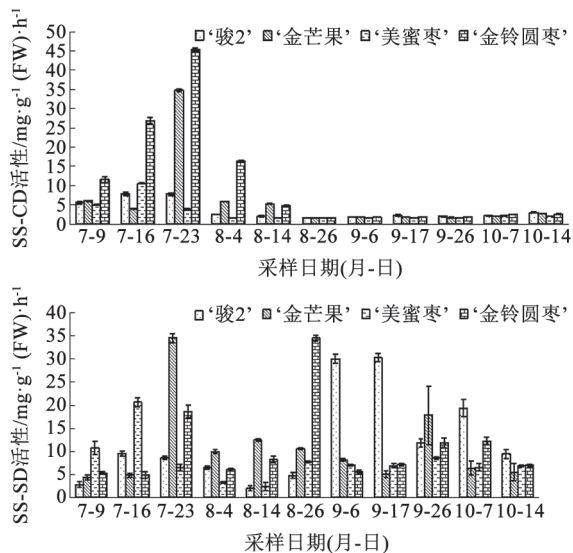


图6 两种糖积累型枣果实发育过程中蔗糖合成酶活性的动态变化
Fig.6 The dynamic changes of SS activities of two sugar-accumulated jujube fruits

期较平稳,在白熟期(8月26日)之后迅速上升,转色期(9月17日)之后开始下降,直至果实成熟。‘金芒果’枣果实SS-SD活性在果实膨大期(7月23日)达到峰值,为 $34.60 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$,之后趋于平稳,到转色期(9月26日)SS-SD活性回升,之后缓慢下降直

至果实成熟。‘金铃圆枣’果实SS-SD活性在白熟期(8月26日)达到峰值,为 $34.55 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$,之后迅速下降,转色期(9月6日)开始缓慢上升至果实近成熟,之后呈下降趋势直至果实成熟。‘美蜜枣’枣果实SS-SD活性在果实膨大期(7月16日)达到峰值,下降至白熟期(8月14日)后缓慢上升,直至果实成熟SS-SD活性趋于平稳。

SPS是催化尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和6-磷酸果糖不可逆的合成蔗糖。由图7可知,在蔗糖积累型与还原糖积累型枣品种果实发育过程中,SPS活性发育前期略高于发育后期,且发育中后期呈波动性变化,主要维持在 $1.46 \sim 9.47 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$ 范围内。其中,‘骏2’枣果实的SPS活性在果实膨大期(7月16日)达到第1次高峰,7月23日之后呈下降趋势直至白熟期(8月26日),之后缓慢上升至转色期(9月17日)达第二次高峰,转色期内SPS活性缓慢下降,转色期之后缓慢上升至果实成熟。‘金芒果’枣果实SPS活性在果实发育前期呈下降趋势,直至硬核期(8月4日),白熟期稍有回升之后趋于平稳直至果实成熟。‘金铃圆枣’枣果实SPS活性在果实膨大期(7月23日)达到峰值,之后呈下降趋势直至果实成熟。‘美蜜枣’枣果实SPS活性在果实膨大期(7月16日)达到峰值,之后缓慢下降直至硬核期(8月4日),硬核期内有所回升,之后SPS活性缓慢上升直至果实成熟。

2.2.3 两种糖积累型枣果实生长发育过程中蔗糖代谢酶的净活性变化

蔗糖合成酶类的净活性是反映代谢酶综合作用的重要指标。蔗糖代谢酶的净活性指各种合成酶的活性(SPS活性和SS的合成活性)减去各种分解酶的活性(AI、NI活性和SS的分解活性)。枣品种

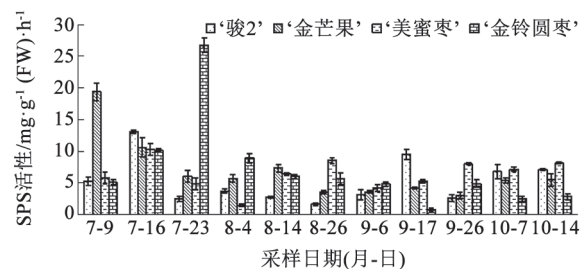


图7 两种糖积累型枣果实发育过程中SPS活性的动态变化
Fig.7 The dynamic changes of SPS activities of two sugar-accumulated jujube fruits

酶的净活性大都经历了一个由负值向正值增加的过程(姚宝花2014)。由图8可以看出, 2种积累型枣果实蔗糖代谢酶活性在白熟期(8月14日)之前以分解蔗糖为主, 白熟期之后以合成蔗糖为主。

2.3 两种糖积累型枣果实可溶性糖积累与蔗糖代谢相关酶活性的相关性

根据2种糖积累型枣品种果实中糖积累的变化趋势, 可将其分为3个阶段, 如表2~5所示。

‘骏2’枣果实在发育前期蔗糖与分解酶活性呈极显著负相关($P<0.01$); 发育中期3种糖与5种酶活

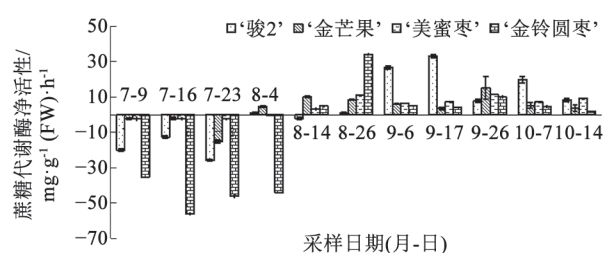


图8 两种糖积累型枣果实发育过程中蔗糖代谢酶净活性的动态变化

Fig.8 The dynamic changes of net activities of sucrose-metabolizing enzymes of two sugar-accumulated jujube fruits

表2 ‘骏2’枣果实可溶性糖含量及其代谢相关酶活性的相关性分析

Table 2 Correlation analysis among sugar contents and the activities of sucrose-metabolizing enzymes in the jujube fruit of ‘Jun 2’

日期	糖组分	AI	NI	SS-CD	SS-SD	SPS	净活性
发育前期	葡萄糖	-0.78*	-0.01	-0.69	-0.20	-0.27	0.82*
	果糖	-0.72	0.11	-0.62	-0.05	-0.21	0.80*
	蔗糖	-0.95**	-0.13	-0.92**	-0.56	-0.53	0.86*
	总糖	-0.84*	-0.01	-0.76*	-0.27	-0.34	0.85*
发育中期	葡萄糖	0.29	0.59	0.73	0.27	0.29	0.26
	果糖	0.29	0.57	0.73	0.25	0.29	0.24
	蔗糖	0.32	0.69	0.68	0.38	0.27	0.35
	总糖	0.32	0.67	0.70	0.35	0.28	0.32
发育后期	葡萄糖	0.96*	-0.44	-0.80	-0.12	-0.99**	-0.39
	果糖	0.94	-0.50	-0.83	-0.06	-0.98*	-0.33
	蔗糖	-0.68	0.84	-0.41	0.99**	0.79	-0.14
	总糖	0.73	0.54	0.11	-0.91	-0.61	-0.99**

*在 $P<0.05$ 水平上显著相关, **在 $P<0.01$ 水平上极显著相关。‘骏2’和‘金芒果’发育前期为7月9日~8月26日, 发育中期为8月26日~9月26日, 发育后期为9月26日~10月14日。‘金铃圆枣’和‘美蜜枣’发育前期为7月9日~8月4日, 发育中期为8月4日~9月17日, 发育后期为9月17日~10月14日。下表同此。

表3 ‘金芒果’枣果实可溶性糖含量及其代谢相关酶活性的相关性分析

Table 3 Correlation analysis among sugar contents and the activities of sucrose-metabolizing enzymes in the jujube fruit of ‘Jinmangguo’

日期	糖组分	AI	NI	SS-CD	SS-SD	SPS	净活性
发育前期	葡萄糖	-0.78	-0.60	-0.82*	-0.72	-0.16	0.73
	果糖	-0.91*	-0.78	-0.75	-0.59	-0.33	0.82*
	蔗糖	0	0	0	0	0	0
	总糖	-0.79	-0.76	-0.41	-0.17	-0.31	0.82*
发育中期	葡萄糖	-0.52	0.96**	-0.36	-0.90*	-0.21	-0.90*
	果糖	-0.48	0.97**	-0.36	-0.87	-0.20	-0.86
	蔗糖	-0.60	-0.97**	-0.43	0.94*	-0.29	-0.93*
	总糖	-0.92*	-0.90*	-0.82	0.98**	-0.73	-0.98**
发育后期	葡萄糖	-0.55	0.55	-0.42	-0.52	-0.06	-0.56
	果糖	-0.51	0.51	-0.37	-0.57	-0.01	-0.60
	蔗糖	-0.99**	-0.99**	-0.95*	0.27	0.77	-0.23
	总糖	-0.29	0.29	-0.43	0.99**	-0.73	1.00

表4 ‘金铃圆枣’枣果实可溶性糖含量及其代谢相关酶活性的相关性分析

Table 4 Correlation analysis among sugar contents and the activities of sucrose-metabolizing enzymes in the jujube fruit of ‘Jinlingyuanzao’

日期	糖组分	AI	NI	SS-CD	SS-SD	SPS	净活性
发育前期	葡萄糖	-0.59	-0.69	-0.68	-0.60	-0.69	0.52
	果糖	-0.77	-0.85	-0.84	-0.77	-0.85	0.66
	蔗糖	-0.88	-0.88*	-0.78	-0.80	-0.86	0.89*
	总糖	0.19	0.07	0.30	0.32	0.14	0.55
发育中期	葡萄糖	-0.79	-0.74	-0.18	0.66	0	0.42
	果糖	-0.79	-0.74	-0.17	0.67	0.02	0.44
	蔗糖	-0.80	-0.74	-0.17	0.69	0.08	0.49
	总糖	-0.82*	-0.76	-0.10	0.68	-0.06	0.40
发育后期	葡萄糖	0.39	0.92*	0.73	-0.37	0.73	0.08
	果糖	0.29	0.90*	0.70	-0.59	0.48	-0.14
	蔗糖	-0.34	-0.93*	-0.71	0.43	-0.67	-0.03
	总糖	0.46	0.85	0.70	-0.16	0.86	0.24

表5 ‘美蜜枣’枣果实可溶性糖含量及其代谢相关酶活性的相关性分析

Table 5 Correlation analysis among sugar contents and the activities of sucrose-metabolizing enzymes in the jujube fruit of ‘Meimizao’

日期	糖组分	AI	NI	SS-CD	SS-SD	SPS	净活性
发育前期	葡萄糖	0.20	-0.29	-0.36	-0.26	-0.25	0.07
	果糖	0.20	-0.29	-0.36	-0.26	-0.25	0.07
	蔗糖	0.16	-0.31	-0.39	-0.26	-0.26	0.11
	总糖	0.18	-0.30	-0.37	-0.26	-0.25	0.09
发育中期	葡萄糖	-0.23	-0.23	-0.30	-0.46	-0.69	-0.05
	果糖	-0.25	-0.26	-0.31	-0.49	-0.70	-0.05
	蔗糖	-0.91*	-0.90*	-0.95**	0.07	0.95**	0.73
	总糖	-0.85*	-0.84*	-0.89*	-0.03	0.96**	0.63
发育后期	葡萄糖	0.34	-0.81	0.77	-0.58	-0.66	-0.87
	果糖	0.38	-0.83	0.79	-0.56	-0.69	-0.88*
	蔗糖	-0.72	-0.99**	-0.96*	0.04	0.53	0.57
	总糖	-0.59	0.30	-0.29	-0.92*	-0.31	-0.57

性均没有显著相关性;发育后期还原糖与合成酶活性呈显著负相关($P<0.05$),蔗糖与合成酶活性呈极显著正相关($P<0.01$)。‘金芒果’枣果实发育前期还原糖与分解酶活性呈显著负相关($P<0.05$);发育中期还原糖与分解酶活性呈极显著正相关($P<0.01$),蔗糖与分解酶活性呈极显著负相关($P<0.01$),与合成酶活性呈显著正相关($P<0.05$);发育后期蔗糖与分解酶活性呈极显著负相关($P<0.01$)。说明蔗糖积累型枣果实发育前期蔗糖含量低由分解酶起主要调控作用,发育中后期蔗糖含量的升高主要由合成酶调控。

‘金铃圆枣’果实在发育前期蔗糖与分解酶活性呈显著负相关($P<0.05$);发育中期蔗糖、果糖、

葡萄糖与5种酶活性均没有显著相关性;发育后期还原糖与分解酶活性呈显著正相关($P<0.05$),蔗糖与分解酶活性呈显著负相关($P<0.05$)。‘美蜜枣’果实在发育前期蔗糖、果糖、葡萄糖与5种酶活性均没有显著相关性;发育中期蔗糖与分解酶活性呈显著负相关($P<0.05$),与合成酶活性呈极显著正相关($P<0.01$);发育后期蔗糖与分解酶活性呈显著负相关($P<0.05$)。说明还原糖积累型枣果实整个发育过程中分解酶起主要调控作用。

3 讨论

3.1 枣果实生长发育过程中的糖积累

本研究发现,2种糖积累型的枣品种果实在发

育前期以单糖积累为主,这与梨(徐文清2016;李芳芳等2014)、苹果(*Malus pumila*) (邓丽莉和生吉萍2012)、杨梅(*Citrus medica*) (程建徽2005)等果树的研究结果基本一致。在枣果实发育中后期,2种糖积累型枣果实硬核期均有一个明显的蔗糖积累的转折点(‘骏2’和‘金铃圆枣’为8月4日,‘金芒果’为9月6日,‘美蜜枣’为7月23日),这与‘嘉平大枣’中硬核前果实中只含单糖,硬核后出现双糖(甘霖等2000;彭艳芳等2008)的结论相似。本研究表明,‘骏2’与‘金芒果’枣果实成熟时以积累蔗糖为主,其糖分积累特征与‘灵武长枣’相似(章英才等2014b),也与赵爱玲等(2016b)对枣果实糖酸组分的研究结论一致。‘金铃圆枣’和‘美蜜枣’果实成熟时则以积累果糖和葡萄糖为主,其糖分积累形式与‘婆枣’相似(姚宝花2014)。无论是蔗糖积累型枣品种还是还原糖积累型枣品种,在果实发育初期还原糖含量均高,蔗糖含量少且转化酶活性较高,发育中期蔗糖开始大量积累,转化酶活性降低。高活性的转化酶可将蔗糖迅速分解为葡萄糖与果糖。Vizzotto等(1996)推断桃果实中蔗糖的积累部分是由叶片直接运入,部分由果实自身合成。本研究中2种糖积累型枣品种果实发育过程中蔗糖是否由叶片直接运入并积累有待进一步研究。在枣果实整个生长发育期间,葡萄糖和果糖含量变化趋势基本一致,但果糖含量始终略高于葡萄糖,这可能是由于较多的葡萄糖作为呼吸作用的底物被代谢消耗(潘俨等2016)。

3.2 蔗糖代谢相关酶在枣果实糖积累中的作用

蔗糖代谢相关酶对果实糖分的积累有重要作用。AI和NI是果实糖代谢的2个关键酶,它们对果实糖分的合成、运输及积累均有重要影响(章英才等2014a)。本研究发现2种糖积累型枣品种果实发育前期转化酶活性均较高,与蔗糖积累呈极显著负相关,较高的转化酶活性可将蔗糖迅速分解,增加葡萄糖与果糖的积累,满足了果实发育初期较高的物质代谢和能量代谢需求。发育后期随着转化酶活性的降低,蔗糖含量升高。其变化与杨梅(谢鸣等2005)、核桃(*Juglans regia*) (吴国良2004)、柑橘(*Citrus L.*) (Jiang等2014)等相类似,具有一定的时空性。在整个果实生长发育期间,2种糖积累

型枣品种果实中蔗糖合成酶以合成方向为主,郑惠文等(2016)在杏(*Armeniaca Mill.*)果实研究中也得到相似的结论。从净酶活性分析可看出2种糖积累型枣品种果实酶活性以白熟期为分界点,之前以分解蔗糖为主,之后以合成蔗糖为主,在‘温州蜜柑’(*Citrus unshiu*) (赵智中等2001)、苹果(宋焯等2006)等果实研究中有相似的结论。蔗糖积累型枣果实发育前期蔗糖含量低、还原糖含量高由分解酶起主要调控作用,发育中后期蔗糖含量的升高主要由合成酶调控。还原糖积累型果实在其发育初期还原糖含量高,蔗糖含量少且转化酶活性较高,合成酶活性较低;发育中后期蔗糖开始大量积累,转化酶活性降低,合成酶活性依旧很低,且果实发育前期蔗糖与分解酶活性呈显著负相关,发育中后期蔗糖与分解酶活性呈显著负相关。说明,合成酶在还原糖积累型枣果实蔗糖积累过程中不起主要调控作用。初步推测运入枣果实内的糖组分主要为蔗糖,且蔗糖运入果实内部后迅速被分解酶分解为还原糖,还原糖一部分用于积累,一部分用于其他途径。而蔗糖在两种糖积累型中如何运入果实内部的运输机制有待进一步验证。

参考文献(References)

- Cheng JH (2005). Studies on characteristic and physiological mechanism of sugar accumulation in *Myrica rubra* Seib. et Zucc. fruit (dissertation). Hefei, Anhui: Anhui Agricultural University (in Chinese with English abstract) [程建徽(2005). 杨梅果实糖积累特性与机制的研究(学位论文). 安徽合肥: 安徽农业大学]
- Chen JW, Zhang SL, Zhang LC (2004). Sugar transport, metabolism, accumulation and their regulation in fruits. *J Plant Physiol Mol Biol*, 30 (1): 1-10 (in Chinese with English abstract) [陈俊伟, 张上隆, 张良诚(2004). 果实中糖的运输、代谢与积累及其调控. 植物生理与分子生物学学报, 30 (1): 1-10]
- Deng LL, Shen L, Sheng JP (2013). Carbohydrate metabolism of two climacteric fruits and its impact on fruit quality. *Food Sci*, 34 (19): 351-355 (in Chinese with English abstract) [邓丽莉, 申琳, 生吉萍(2013). 两种典型呼吸跃变型果实糖代谢过程及其在果实品质形成中的作用. 食品科学, 34 (19): 351-355]
- Deng LL, Sheng JP (2012). Research progress in sugar metabolism and its regulation in apple. *Stor Proc*, 12 (1): 1-5, 11 (in Chinese with English abstract) [邓丽莉, 生吉萍(2012). 苹果果实糖代谢过程及其调控研究进展. 保鲜

- 与加工, 12 (1): 1-5, 11]
- Echeverria E, Gonzalez PC, Brune A (1997). Characterization of proton and sugar transport at the tonoplast of sweet lime (*Citrus limmetioides*) juice cells. *Physiol Plant*, 101: 291-300
- Gan L, Xie YH, Wu ZQ, et al (2000). Variation pattern of sugar, acid and vitamin C content during fruit development in jujube. *Acta Horti Sin*, 27 (5): 317-320 (in Chinese with English abstract) [甘霖, 谢永红, 吴正琴等(2000). '嘉平大枣'果实发育过程中糖、酸及维生素C含量的变化. *园艺学报*, 27 (5): 317-320]
- Huang LP, Shuai F, Zhang Z, et al (2017). Dynamic changes of main mineral elements content in fresh jujubes roots. *Chin Agric Bull*, 33 (4): 85-90 (in Chinese with English abstract) [黄丽萍, 帅芳, 张正等(2017). 鲜食枣树体根部矿质元素含量的年动态变化. *中国农学通报*, 33 (4): 85-90]
- Jiang FC, Wang YZ, Sun HY, et al (2016). Sugars and the activities of related metabolic enzymes in development of 'kairyo hakuho' peach fruit. *J Hunan Agric Univ (Nat Sci)*, 42 (2): 157-161 (in Chinese with English abstract) [姜凤超, 王玉柱, 孙浩元等(2016). '改良白凤'桃果实发育过程中糖分及代谢酶活性的变化. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 42 (2): 157-161]
- Jiang N, Jin LF, Jaime A, et al (2014). Activities of enzymes directly related with sucrose and citric acid metabolism in citrus fruit in response to soil plastic film mulch. *Sci Horti*, 168 (3): 73-80
- Li FF, He ZS, Tao ST, et al (2014). Effects of bagging on soluble sugar content during fruit development of 'Korla pear'. *J Fruit Sci*, (6): 1072-1078 (in Chinese with English abstract) [李芳芳, 何子顺, 陶书田等(2014). 套袋对'库尔勒香梨'果实发育过程中可溶性糖含量的影响. *果树学报*, (6): 1072-1078]
- Li J, Yao BH, Song YQ, et al (2017). Sugar accumulation and the relevant enzymes activities in different parts of fruit of three jujube cultivars. *Sci Silva Sin*, 53 (12): 31-40 (in Chinese with English abstract) [李洁, 姚宝花, 宋宇琴等(2017). 枣不同品种和果实不同部位糖积累及相关酶活性. *林业科学*, 53 (12): 31-40]
- Li XY (2015). Effect of light intensity on leaf development and fruit quality and metabolism of sugar related enzymes of *Zizyphus jujuba* Mill. cv. Junzao (dissertation). Alar, Xinjiang: Talli University (in Chinese with English abstract) [李湘钰(2015). 光照条件对骏枣叶片发育和果实品质及糖代谢相关酶变化的影响(学位论文). 新疆阿拉尔: 塔里木大学]
- Liu X (2010). Study on the mechanism of the altered qualities in cara navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck) fruits (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘曦(2010). 红肉脐橙果实品质性状差异形成机理研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Liu X, Gong RG, Zhang X, et al (2013). The activity analysis for sugar metabolizing related enzymes in 3 kinds of navel orange fruits. *J Northwest A&F Unive (Nat Sci Ed)*, 41 (5): 136-140 (in Chinese with English abstract) [刘训, 龚荣高, 张旭等(2013). 3个脐橙品种果实内糖代谢相关酶的活性分析. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 41 (5): 136-140]
- Pan Y, Meng XT, Che FB, et al (2016). Simultaneous determination of water-soluble sugars in fresh jujube by high performance liquid chromatography with evaporative light-scattering detector (HPLC-ELSD). *Sci Agric Sin*, 49 (17): 3391-3412 (in Chinese with English abstract) [潘俨, 孟新涛, 车凤斌等(2016). 库尔勒香梨果实发育成熟的糖代谢和呼吸代谢响应特征. *中国农业科学*, 49 (17): 3391-3412]
- Peng YF, Liu MJ, Zhao RB, et al (2008). Variations of the contents of dissoluble monosaccharides during fruit development of *Zizyphus jujuba* Mill. *J Hebei Agric Univ*, 31 (2): 48-51 (in Chinese with English abstract) [彭艳芳, 刘孟军, 赵仁邦等(2008). 枣果实发育过程中游离单糖含量动态研究. *河北农业大学学报*, 31 (2): 48-51]
- Pu XQ (2017). Study on the changes of sugar accumulation, metabolic enzyme activity and gene expression in the fruits of jujube (dissertation). Alar, Xinjiang: Tarim University (in Chinese with English abstract) [蒲小秋(2017). 枣果实糖积累和代谢酶活性变化及其基因表达的研究(学位论文). 新疆阿拉尔: 塔里木大学]
- Pu XQ, Bai HJ, Ma QQ, et al (2017). Simultaneous determination of different soluble sugar contents in fresh jujube fruits by HPLC-ELSD method. *Food Sci*, 38 (14): 170-174 (in Chinese with English abstract) [蒲小秋, 白红进, 马倩倩等(2017). HPLC-ELSD法同时测定鲜枣果实中不同种类可溶性糖含量. *食品科学*, 38 (14): 170-174]
- Qiu WW, Zhang GL, Zhang S (2005). Advances in research on sugar metabolism and its ecological control in citrus et al fruit. *J Sichuan Agric Univer*, 23 (1): 114-119 (in Chinese with English abstract) [邱文伟, 张光伦, 张嵩(2005). 柑橘等果实糖代谢及其生态调控研究进展. *四川农业大学学报*, 23 (1): 114-119]
- Quan L, Feng YF, Xiong RC, et al (2016). Effects of intercropping forage grass on soil physical and chemical properties and micro climate in jujube orchards. *Nor Horticult*, (9): 183-187 (in Chinese with English abstract) [全亮, 冯一峰, 熊仁次等(2016). 生草栽培对枣园微域环境及土壤理化性状的影响. *北方园艺*, (9): 183-187]
- Song Y, Liu JB, Wang XD, et al (2006). Sugar accumulation and related enzyme activities in sugar metabolism of

- processing apple cultivars. *J Fruit Sci*, 23 (1): 1–4 (in Chinese with English abstract) [宋焯, 刘金豹, 王孝娣等(2006). 苹果加工品质的糖积累与蔗糖代谢相关酶活性. *果树学报*, 23 (1): 1–4]
- Vizzotto G, Pinton R, Varanini Z, et al (1996). Sucrose accumulation in developing peach fruit. *Physiol Plant*, 96 (2): 225–230
- Wang DF, Yang ZJ, Sun JM, et al (2014). Differences in soluble sugar accumulation and related enzyme activity of fruits among different pear cultivars. *J Fruit Sci*, 31 (1): 30–38 (in Chinese with English abstract) [王德孚, 杨志军, 孙江妹等(2014). 梨不同品种果实可溶性糖积累差异及代谢相关酶活性. *果树学报*, 31 (1): 30–38]
- Wang WW (2013). Study on sugar composition and oligosaccharides in chinese jujube (dissertation). Shijiazhuang: Hebei Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王为为(2013). 枣的糖分构成分析及低聚糖研究(学位论文). 石家庄: 河北农业大学]
- Wei J (2015). The effect of light on jujube sugar accumulation and transformation of the salinization jujube orchard in Xinjiang (dissertation). Alar, Xinjiang: Tarim University (in Chinese with English abstract) [位杰(2015). 新疆盐碱地枣园光照对枣糖分积累与转化的影响研究(学位论文). 新疆阿拉尔: 塔里木大学]
- Wu GL (2004). Phloem unloading pathway in walnut fruit (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [吴国良(2004). 核桃果实韧皮部卸载的细胞学路径(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Xi WP, Zhang QY, Lu XY, et al (2014). Improvement of flavor quality and consumer acceptance during postharvest ripening in greenhouse peaches by carbon dioxide enrichment. *Food Chem*, 164 (24): 219–227
- Xie M, Chen JW, Cheng JH, et al (2005). Studies on the fruit development and its relationship with sugar accumulation in bayberry fruit. *J Fruit Sci*, 22 (6): 634–638 (in Chinese with English abstract) [谢鸣, 陈俊伟, 程建徽等(2005). 杨梅果实发育与糖的积累及其关系研究. *果树学报*, 22 (6): 634–638]
- Xu WQ (2016). Study on the changes of sugar and organic acid components and accumulation properties in pear fruits (dissertation). Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University (in Chinese with English abstract) [徐文清(2016). 梨果实生长过程中糖酸组分变化及积累特性的研究(学位论文). 江苏扬州: 扬州大学]
- Yao BH (2014). Study on the physiological mechanism of sugar accumulation in jujube fruits (dissertation). Jinzhong, Shanxi: Shanxi Agricultural University (in Chinese with English abstract) [姚宝花(2014). 枣果实糖积累生理机制的研究(学位论文). 山西晋中: 山西农业大学]
- Yuan JJ, Tong YA, Lu SH, et al (2017). Effects of biochar and nitrogen fertilizer application on soil fertility and jujube yield and quality. *J Plant Nutri Fert*, 23 (2): 468–475 (in Chinese with English abstract) [袁晶晶, 同延安, 卢绍辉等(2017). 生物炭与氮肥配施对土壤肥力及红枣产量品质的影响. *植物营养与肥料学报*, 23 (2): 468–475]
- Zhang CM (2016). Molecular mechanism to the metabolism of sugar, acid and domestication for *Ziziphus jujuba* Mill. (dissertation). Yanglin, Shanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [张春梅(2016). 枣糖酸代谢及其驯化的分子机制研究(学位论文). 陕西杨陵: 西北农林科技大学]
- Zhang XS, Chen H, Bo Y (2007). Study on Sugar Accumulation and Sucrose Metabolism Related Enzyme Activities of Different Nectarine Fruits. Chinese Horticultural Society, Chinese Horticultural Society Peach Branch (eds). Proceedings of the Establishment and Symposium of Chinese Horticultural Society Peach Branch. Beijing: China Science and Technology Press, 4 [张新生, 陈湖, 傅友(2007). 设施油桃不同品种果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性研究. 中国园艺学会: 中国园艺学会桃分会编. 中国园艺学会桃分会成立暨学术研讨会论文集. 北京: 中国科学技术出版, 4]
- Zhang YC, Chen YP, Jing HX, et al (2014a). Relation between sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzymes in fruit of ‘Lingwuchangzao’ (*Zizyphus jujuba* Mill.). *J Fruit Sci*, 31 (2): 250–257 (in Chinese with English abstract) [章英才, 陈亚萍, 景红霞等(2014a). ‘灵武长枣’果实糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系. *果树学报*, 31 (2): 250–257]
- Zhang YC, Chen YP, Jing HX, et al (2014b). Study on the difference of sugar accumulation in different types of Lingwuchangzao. *China Fruits*, (1): 45–47 (in Chinese) [章英才, 陈亚萍, 景红霞等(2014b). 不同类型灵武长枣果实糖积累差异研究. *中国果树*, (1): 45–47]
- Zhao AL, Xue XF, Wang YK, et al (2016a). The sugars and organic acids composition in fruits of different chinese jujube cultivars of different development stages. *Acta Horti Sin*, 43 (6): 1175–1185 (in Chinese with English abstract) [赵爱玲, 薛晓芳, 王永康等(2016a). 枣果实糖酸组分特点及不同发育阶段含量的变化. *园艺学报*, 43 (6): 1175–1185]
- Zhao AL, Xue XF, Wang YK, et al (2016b). Characteristic analysis of sugars and organic acids components and contents of chinese jujube and wild jujube fruits. *J Tarim Univer*, 28 (3): 29–35 (in Chinese with English abstract) [赵爱玲, 薛晓芳, 王永康等(2016b). 枣和酸枣果实糖酸组分及含量特征分析. *塔里木大学学报*, 28 (3): 29–35]
- Zhao YH, Li XL, Gao DS (2006). Sugar accumulation and related enzyme activities in nectarine fruit under protected cultivation. *J Fruit Sci*, 23 (1): 118–120 (in Chinese with

- English abstract) [赵永红, 李宪利, 高东升(2006). 设施油桃果实的糖积累与相关酶活性. 果树学报, 23 (1): 118–120]
- Zhao ZZ, Zhang SL, Xu CJ, et al (2001). Roles of sucrose metabolizing enzymes in accumulation of sugar in *Satsuma mandarin* fruit. *Acta Horti Sin*, 28 (2): 112–118 (in Chinese with English abstract) [赵智中, 张上隆, 徐昌杰等(2001). 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用. 园艺学报, 28 (2): 112–118]
- Zheng HW, Zhang QY, Li WH, et al (2016). Changes in soluble sugars and organic acids of xinjiang apricot during fruit development and ripening. *Sci Agric Sin*, 49 (20): 3981–3992 (in Chinese with English abstract) [郑惠文, 张秋云, 李文慧等(2016). 新疆杏果实发育过程中可溶性糖和有机酸的变化. 中国农业科学, 49 (20): 3981–3992]

Physiological metabolic mechanism of sugar accumulation in fruit of two sugar-accumulated jujube varieties

GUO Xue-Fei¹, ZHOU Xiao-Feng¹, FENG Yi-Feng¹, PU Xiao-Qiu³, WU Cui-Yun^{1,2,*}

¹College of Plant Sciences, Tarim University/National and Local Joint Engineering Laboratory of High Efficiency and Superior-Quality Cultivation and Fruit Deep Processing Technology of Characteristic Fruit Trees in South Xinjiang, Alar, Xinjiang 843300, China

²Key Laboratory of Biology Conservation and Utilization Corps of Tarim Basin in Xinjiang Production and Construction Corps, Alar, Xinjiang 843300, China

³College of Forestry and Horticulture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830000, China

Abstract: The sugar content in fruit is an important factor to measure and determine the quality of fruit. In order to explore the physiological mechanism of the difference in fruit sugar contents between two sugar-accumulating jujube cultivars, the contents of sucrose, fructose and glucose and changes of metabolic enzyme activities in jujube fruits at different developmental stages were determined by using sucrose-accumulating jujube cultivars ‘Jun 2’ and ‘Jinmanguo’ and reducing sugar-accumulating jujube cultivars ‘Jinlingyuanzao’ and ‘Meimeizao’. The results showed that the accumulation characteristics of sugar components in two sugar-accumulating jujube fruits were similar at the early stage of fruit development, but different at the later stage. The two sugar-accumulating jujube cultivars showed higher activities of AI, NI and SS-CD before white-ripening stage, and higher activities in SS-SD and SPS after white-ripening stage. In the sucrose-accumulating jujube fruits, the sucrose was extremely significantly negatively correlated with the activities of decomposing enzymes (AI, NI, SS-CD) at the early stage of fruit development, and significantly positively correlated with the activities of synthase (SS-SD, SPS) at the middle and late stages, while the sucrose was significantly negatively correlated with the activities of decomposing enzymes at the whole stage of reducing sugar-accumulating jujube fruit development.

Key words: *Ziziphus jujube* fruit; sugar accumulation; sucrose-metabolizing enzyme

Received 2019-01-17 Accepted 2019-05-07

This work was supported by the South Xinjiang Key Industry Innovation Development Support Plan Project (2017DB006) and the Tarim University President Fund Breeding Special (TDYZZX201401).

*Corresponding author (wcyby@163.com).