

柿果实采后软化的生理生化和分子生物学研究进展

赵海悦^{1,2}, 魏创奇², 尚忠林^{1,*}, 关军锋^{2,*}

¹河北师范大学生命科学学院, 石家庄050024

²河北省农林科学院遗传生理研究所, 石家庄050051

*共同通信作者: 尚忠林(shangzhonglin@hebtu.edu.cn)、关军锋(junfeng-guan@263.net)

摘要: 本文就柿采后软化的生理生化变化及其分子机制方面的研究进展进行了综述, 详细论述了柿果实细胞壁结构和成分的变化, 细胞壁物质水解、乙烯、失水、CO₂、温度以及包装对柿软化的影响及相关的内在机理研究。

关键词: 柿; 软化; 细胞壁; 水解酶; 乙烯

Research progress on physiology, biochemistry and molecular biology of postharvest persimmon fruit during softening

ZHAO Haiyue^{1,2}, WEI Chuangqi², SHANG Zhonglin^{1,*}, GUAN Junfeng^{2,*}

¹College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China

²Institute of Genetics and Physiology, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China

*Co-corresponding authors: Shang ZL (shangzhonglin@hebtu.edu.cn), Guan JF (junfeng-guan@263.net)

Abstract: This article reviews the recent progress on the physiology, biochemistry, and molecular biology of postharvest persimmon fruit during softening. It summarizes the changes in cell wall structure and composition of persimmon fruit. The effects of the hydrolysis of cell wall substance, ethylene, water loss, CO₂, temperature, and packaging on persimmon softening and the internal mechanism are also discussed.

Key words: persimmon; softening; cell wall; hydrolase; ethylene

柿(*Diospyros kaki*)原产东亚, 在我国已有3 000多年的栽培历史, 现韩国、日本、巴西、西班牙和意大利等国家也有种植。柿分甜柿和涩柿, 果实中富含维生素、微量元素、抗氧化物质等对人体有益的营养物质, 具有很高的食用和药用价值, 深受消费者喜爱。柿果实属于典型的跃变型果实, 对乙烯较为敏感。其软化因品种特性而异, 相对涩柿来说, 甜柿软化较慢, 保脆期很长(约半年之久), 而涩柿在脱涩之前很硬, 脱涩后迅速软化, 货架期短, 制约其市场流通。本文主要总结柿果实软化过程中的生理生化变化及其分子机制研究状况, 以期为进一步解析柿果实的软化机理提供依据。

1 柿果实采后软化时细胞壁物质的变化

果实软化是柿果实成熟的最主要特征之一, 其过程复杂有序, 且主要发生在采后后熟阶段。此时, 果实中不溶性原果胶降解为可溶性果胶和果胶酸(张元薇等2019)。

柿果实软化主要是细胞壁物质降解导致的。细胞壁是一个由纤维素、半纤维素、果胶和结构蛋白组成的复杂网状结构, 约有100多个生物合成及水解酶基因参与细胞壁物质的合成、修饰和分

收稿 2021-01-08 修定 2021-04-16

资助 河北省农林科学院创新工程项目(2019-2-1)。

解(李江阔等2019)。柿果实在贮藏过程中,原果胶和纤维素含量逐渐减少,可溶性果胶含量逐渐升高。就不同品种来讲,‘富平’尖柿比‘新昌牛心’柿软化速度快、较不易贮藏。透射电镜观察显示,两个品种柿果实在贮藏初期细胞壁完整;贮藏18 d后,‘富平’尖柿细胞壁发生扭曲,而‘新昌牛心’柿细胞壁仍相对完整。这表明初生细胞壁被细胞壁水解酶降解,发生细胞壁松弛,最终导致软化(He等2020)。(‘富有’甜柿在室温贮藏过程中,细胞壁中胶层逐渐降解,出现质壁分离现象(胡芳等2009)。

纤维素是植物细胞壁中最具特征的成分,由一系列 β -1,4-葡聚糖链连接组成,这些葡聚糖链通过氢键相互作用形成结晶微纤维,从而确保细胞壁的刚性。半纤维素由木葡聚糖、半乳糖甘露聚糖和葡萄糖醛酸木聚糖组成。果胶是胞间层和初生细胞壁的主要成分,是一种复杂的多糖,能像“胶水”一样将细胞连接在一起。果胶包含3个主要结构域:同型半乳糖醛酸聚糖(homogalacturonan, HG)、I型鼠李半乳糖醛酸聚糖(rhamnogalacturonan I, RGI)和II型鼠李半乳糖醛酸聚糖(rhamnogalacturonan II, RGII)。HG被称为果胶的“平滑区”,由 α -1,4-半乳糖醛酸连接构成。RGI和RGII组成部分被称为“毛区”。因为鼠李糖乳糖多糖的鼠李糖残基被附加的中性糖侧链修饰,其中大部分是阿拉伯糖和半乳糖。富含果胶的胞间层是维持细胞间黏附和防止细胞分离的关键因素。果实采收后,果胶会降解为低分子物质,即果胶解聚降解,引起果实软化。中性糖侧链的丢失也会导致细胞壁的间隙增加,有利于其他水解酶更好地与对应底物结合,最终导致细胞壁降解。因此,果胶降解对果实后熟过程至关重要(Wang等2018)。

2 柿果实软化时细胞壁水解酶活性、调节蛋白及其相关基因表达的变化

果实软化过程中的细胞壁水解酶和调节蛋白包括纤维素酶、果胶裂解酶(pectate lyase, PL)、多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)、果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME)、内切葡聚糖酶(endo-1,4- β -D-glucanohydrolase, EG)、脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)、 β -半乳糖苷酶(β -galactosidase, β -GAL)、

木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, XTH)和木糖酶(xylanase, XYL),以及参与细胞壁松动的扩张蛋白(expansin, EXP)(Cosgrove 2000)。柿果实软化时,纤维素酶、PG、PME、 β -GAL、XTH、EG、LOX等酶的活性升高。

纤维素酶是一种复合酶,可被分为三大类:C1酶、Cx酶和 β 葡糖苷酶。C1酶能破坏纤维素的结晶结构,是最初降解纤维素的酶。Cx酶通过破坏 β -1,4-糖苷键降解由C1酶活化的纤维素。 β 葡糖苷酶可进一步将纤维素多糖降解为葡萄糖。研究表明,柿果实后熟软化过程中,Cx酶活性升高(罗自生2005)。

PG和PME是作用于细胞壁果胶部分的两种主要酶。PME裂解半乳糖醛酸残基之间的酯键,而PG裂解相邻半乳糖醛酸残基之间的糖苷键(Brummell和Harpster 2001)。PG与聚半乳糖醛酸主链一起水解果胶酸,促进果胶降解,最终导致果实软化。PG在果实成熟软化过程中发挥重要作用,PG基因是参与细胞壁中果胶降解的关键基因。植物PG基因家族的系统发育分析表明,PG从最初3个分支(A、B和C)调整和扩展到6个和7个分支(A~F和A~G)。PG基因家族成员参与了植物发育的各个过程,如花的发育、果实的成熟衰老和器官的脱落。刘乐(2009)采用RACE方法克隆得到‘富平’尖柿中3条完整的PG基因cDNA序列,依次命名为*DkPG1*、*DkPG2*、*DkPG3*,这些PG基因编码的氨基酸序列与番茄、猕猴桃、葡萄、桃的同源性高。姜妮娜等(2010)研究表明,在‘富平’尖柿果实软化过程中,*DkPG1*基因转录水平呈先上升后下降的趋势,且*DkPG1*基因表达受乙烯调控。

β -GAL属于糖基水解酶类,能够水解来自多种 β -D-半乳糖苷底物的末端非还原性 β -D-半乳糖基残基。在柿果实中分离和克隆出4个编码 β -GAL的基因*DkGAL1*、*DkGAL2*、*DkGAL3*、*DkGAL4*,虽然它们都可以在果实和其他营养组织中检测到,但是*DkGAL1*在果实生长过程中积累量较低,在果实成熟过程中积累量增加,*DkGAL2*则与之相反,而*DkGAL3*和*DkGAL4*在果实中转录本积累量低(Ban等2016)。异源表达*DkGAL1*能够改变番茄果实中半乳糖代谢,导致细胞间隙增加,促进果实成熟,

进一步证明了*DkGAL1*是参与柿果实软化的主要 β -GAL基因(Ban等2018)。

XTH是促进柿果实软化的重要酶之一,能降解细胞壁中占主导地位的半纤维素木聚糖,专一性水解木聚糖 β -1,4糖苷键,参与细胞壁中纤维素代谢,在细胞壁重构过程中发挥重要作用。在柿果实贮藏过程中,XTH基因家族成员*DkXTH1*和*DkXTH2*的表达上调(Nakatsuka等2011)。

EG能水解 β -1,4-葡聚糖主链中的糖苷键,导致纤维素降解。在柿果实后熟软化过程中,*DkEG1*表达量明显增加,且受赤霉素(gibberellin acid, GA_3)抑制,受脱落酸(abscisic acid, ABA)促进(宋康华等2011)。

EXP则通过破坏细胞壁多聚物之间的氢键,导致细胞壁松弛,参与果实软化。EXP主要包括 α -expansin和 β -expansin两大类。在柿果实发育不同时期,果实都具有一定的EXP活性,在软化前期*DkEXP3/4*表达量迅速升高(孙振营等2014)。

LOX途径是调节植物体内脂质过氧化的关键环节,在植物衰老和防御途径起重要作用。在柿果实中,*DkLOX1*主要在幼果中表达;*DkLOX3*在成熟果实的整个贮藏期间表达量都很高,且受 CO_2 处理和机械损伤影响;*DkLOX4*则在所有组织中都有表达。进一步研究显示,*DkLOX3*通过刺激脂质过氧化促进果实成熟和衰老,加速乙烯产生(Hou等2015)。此外,柿果实LOX基因的表达受植物生长调节剂的影响。例如,ABA处理提高‘富平’尖柿果实中LOX活性和乙烯生成量,提前3 d出现*DkLOX1/3*基因表达高峰,加速果实软化; GA_3 处理则下调*DkLOX1/3*基因表达,延缓果实成熟软化(Lv等2014)。

柿果实软化过程与一系列细胞壁中的生物合成及降解酶相关基因(*DkPG1*、*DkPME1/2*、*DkGAL1*、*DkXTH1/2/8/9/10/11*、*DkEG1*、*DkEXP3/4*和*DkLOX3*)的表达有关(Wang等2017; He等2020)。在柿不同品种果实中,这些基因的表达也不相同。例如,在‘富平’尖柿中,*DkPG1*、*DkXTH2*和*DkEXP4*的表达明显高于‘新昌牛心’柿(He等2020)。

尽管如此,研究者们对这些细胞壁水解酶在柿果实软化中的作用认识不一。田建文等(1991)研究表明,在‘火柿’采后软化过程中,PG比Cx酶发

挥更重要的作用。张子德等(1995)的研究结果也显示PG是导致柿果实软化的关键酶。而罗自生(2005)对‘扁花’柿的研究认为,PG活性与柿果实硬度变化相关性不明显。叶玲(2014)的研究表明,‘富有’甜柿果实贮藏期间,PG、Cx酶和 β -GAL活性的变化模式各不相同,并且不同成熟度也会影响酶活性的变化。就不同品种而言,采收时‘富有’甜柿果实中的PG活性约为‘爱宕’柿的2倍,而‘平核无’柿PG活性与‘爱宕’柿几乎相同;3个品种的PME活性同步达到最高,而在采收时3个品种果实中几乎没有PME活性(Matsui和Kitagawa 1991)。这些表明,果实细胞壁水解酶活性在不同品种柿果实的不同软化阶段中的表现和作用存在差异。

3 柿果实软化的调控及其机制

3.1 乙烯

植物激素参与柿果实的成熟软化。乙烯具有促进作用,研究相对深入。对其他激素的研究发现, GA_3 延缓果实软化,而ABA、油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)促进果实软化(He等2018)。

乙烯是参与柿果实软化和衰老的重要激素。采收前的柿果实乙烯含量很低,但在成熟开始时乙烯的产生量会增加,并伴随果实成熟过程。研究表明,不同品种柿果实的呼吸类型及内源乙烯含量存在差异,且对乙烯的敏感性不同(孙振营等2015)。“磨盘”柿成熟过程受乙烯调节,有明显呼吸跃变峰,且呼吸跃变峰在果实软化速率加快之后产生(Kou等2020a);“火柿”果实变软之后出现呼吸速率高峰和乙烯释放高峰,属于后期跃变型果实(田建文等1991);“富平”尖柿成熟过程受乙烯调节,果实软化后出现乙烯释放高峰,同属后期跃变型果实(He等2020)。这些表明,不同柿品种的呼吸跃变类型可能存在差异。

乙烯对果实的影响是通过一系列乙烯信号转导的调节来完成的,乙烯信号转导首先由乙烯受体ETR (ETHYLENE RESPONSE)感知,然后由CTR1 (CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE 1)、EIN2 (ETHYLENE-INSENSITIVE 2)和EIN3 (ETHYLENE INSENSITIVE 3)传递到细胞核,通过乙烯响应因子ERF (ETHYLENE RESPONSE FACTOR)和其他

下游转导元件最终调节相关蛋白的表达(Yoo等2009)。1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene, 1-MCP)是一种有效的乙烯抑制剂,能与乙烯受体竞争性结合,阻碍下游乙烯信号传导,从而抑制乙烯诱导的果实成熟和软化等生理变化(Park等2017b)。在柿果实中,乙烯信号转导有关的*DkERF1/3/8/16/18/19/24*、*DkETR1/2*、*DkCTR1*和*DkEIL1*等基因已被鉴定与克隆(Wang等2017)。

1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, ACS)和1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase, ACO)是植物体内乙烯生物合成途径的关键酶。在柿果实贮藏过程中,1-MCP能显著抑制ACS和ACO活性及其相关基因的表达,外施乙烯的作用相反(He等2020)。

ERF是植物特异性转录因子,是乙烯信号通路的重要下游成分。研究指出,*DkERF8/16/18/19/24*这5个*DkERF*基因转录本的积累受乙烯诱导和1-MCP抑制(He等2020)。其中,*DkERF16*能够激活*DkXTH11*和*DkEXP4*的启动子;*DkERF18*能够结合并增强*DkACS2*启动子活性,其瞬时过表达后乙烯生成明显增加;短暂过表达*DkERF8*促进柿果实中水溶性果胶含量升高。此外,*DkERF19*通过激活*DkXTH9*启动子参与柿子脱涩过程中的果实软化(Wang等2017)。这些结果表明*DkERF8/16/18/19*可能通过促进细胞壁修饰和乙烯生物合成参与柿果实成熟软化。

乙烯调节柿果实软化相关的细胞壁水解酶基因的表达。在柿果实贮藏过程中,乙烯诱导*DkXTH1* mRNA的积累,1-MCP预处理可延缓*DkXTH1* mRNA的积累(Zhu等2013)。此外,*DkPG1* (Kou等2020b)、*DkGAL1* (Ban等2016)、*DkEXP3/4* (孙振营等2015)的表达也受乙烯的诱导和1-MCP的抑制。

3.2 失水

柿果实贮藏在低湿度的环境时,失水较多,刺激乙烯生成,减少果胶和纤维素中的阿拉伯糖和半乳糖含量,促进高分子质量多糖物质降解,加速果实软化(Tsuchida等2003, 2004)。深入的研究表明,萼片是柿果实失水的主要部位。在低湿度贮藏时,萼片失水会上调*DkACS2*表达量,增加1-氨基环丙烷-1-

羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)含量,增强萼片乙烯生成能力,进一步自催化果实生成乙烯,加速软化(Nakano等2002, 2003)。柿幼果试验表明,失水胁迫诱导萼片中ABA快速积累,进一步触发乙烯生物合成(冷平等2009)。因此,保持其完整的萼片,可减少果实失水,延缓软化进程。

3.3 CO₂

高CO₂ (95%)处理加速‘磨盘’、‘镜面’、‘Rojo’和‘Saijo’柿果实软化(Xu等2003)。然而,高CO₂ (95%)处理后‘刀根早生’柿依然保持坚硬(Wang等2017)。*‘牛心’*柿在冷藏前进行高CO₂ (90%)处理,果实快速软化且货架期缩短;而冷藏前对果实进行CO₂ (90%)脱涩后用1-MCP (0.5 μL·L⁻¹)处理可延缓果实软化,延长贮藏时间(Min等2018)。Wu等(2020)研究比较了柿果实高CO₂ (95%)、CO₂ (95%)+1-MCP (0.5 μL·L⁻¹)和不处理(对照) 3种条件下的转录组数据,发现有227个差异表达基因和17个转录因子与果实脱涩软化有关,并且新生多肽结合复合体(nascent polypeptide-associated complex, NAC)家族成员DkN-AC9是*DkEG1*的直接转录激活因子。它能与乙烯应答因子DkERF8/16协同作用,促进柿果实脱涩后软化。

3.4 温度

温度是影响柿果实呼吸速率的关键要素,低温能有效抑制果实的呼吸速率和乙烯释放速率。比较乙烯处理后不同温度条件下‘Daebong’柿果实品质发现,在15和25℃条件下果实硬度和水溶性单宁含量的下降趋势相似,但与15℃相比,25℃贮藏果实中乙烯相关基因(*DkEIL*、*DkERF2*、*DkERF5*、*DkERF8*)的表达量更高(Park等2017a)。

冰温贮藏能明显延长柿果实的保脆期。与传统冷藏(1~2℃)相比,冰温(-2~-1℃)显著抑制‘方山’柿果实PG和Cx酶活性,延缓原果胶降解,降低水溶性果胶含量,延长柿果实贮藏期(周拥军等2011)。1-MCP预处理结合冰温贮藏(-0.5~-0.2℃),能明显降低‘磨盘’柿果实细胞壁水解酶活性,保持贮藏期和货架期的果实硬度(魏宝东等2014)。

柿果实发生冷害时,果实加速软化。其原因是冷害后柿果实初生细胞壁和胞间层无法正常降解,导致果实呼吸速率和乙烯释放速率显著增加,缩

短贮藏期(罗自生和席珣芳2005)。冷藏前采用1-MCP和热水预处理的方法,使柿果实中过氧化氢酶活性升高以及过氧化物酶活性降低,PG和PME活性升高趋势减慢,冷害症状减轻,果实软化延缓(Khademi等2014)。此外,收获后经低温(1 ± 1)°C、相对湿度(85±5)%的冷驯化处理有助于柿果实中热休克蛋白的表达,提高细胞壁降解酶的活性,促进果实正常成熟软化(de Souza等2011)。热激处理则能延缓柿果实中PG、PME以及Cx酶活性的升高,使原果胶降解缓慢,延长果实货架期(罗自生2006)。

3.5 包装

在不同包装条件下,柿果实软化进程不同。自发性气调包装(modified atmosphere packaging, MAP)能降低冷藏(1°C)过程中‘阳丰’柿果实的冷害率,有效抑制硬度下降(赵倩兮等2019)。但在常温条件下,用保鲜膜处理‘磨盘’柿可降低果实失水率,果实硬度与对照无显著差异(曹永庆等2007)。低氧(氧气分压1.3~1.6 kPa)下MAP可延长‘富有’柿低温贮藏时间至4个月左右(Liamnimitr等2018)。

研究表明,在低温条件下,相比于聚乙烯(polyethylene, PE)塑料薄膜袋包装结合魔芋葡甘聚糖涂膜的保鲜方法,利用保鲜膜结合GA₃、乙烯吸收剂的方法贮藏甜柿,可保持果实较高的硬度,明显延长货架期(李劼和刘兴华2011)。(‘富平’尖柿在有孔PE包装膜贮藏条件下能有效使果实保湿,减少失水,显著延缓柿果实硬度下降(李灿和饶景萍2004)。对于‘磨盘’柿来说,有孔PE包装膜贮藏条件也更有利于保持硬度(冷平等2004)。冰温(-0.5~-0.2°C)贮藏条件下,真空包装结合1-MCP处理‘磨盘’柿,能降低PG和Cx酶活性,减慢果实硬度下降速率;同时,还能促进不溶性单宁含量升高,明显延长果实贮藏期(李江阔等2012)。用含1-MCP ($1.35\ \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$)的保鲜纸包装‘安溪’柿,可显著降低PG、PME、 β -GAL和Cx酶活性,使细胞壁中水溶性果胶含量降低,细胞壁多糖含量增加,从而保持果实硬度,延缓果实软化(Wang等2020)。

3.6 减压处理

据报道,减压(经绝对压力0.07 MPa处理15 min)结合CO₂(90%~95%)脱涩处理再常温放置1 d,

可有效抑制‘金瓶’柿果实软化,处理后0°C贮藏能够有效达到脱涩保脆的效果(张雪丹等2018)。(‘磨盘’柿在减压贮藏条件下也能有效保持果实硬度,如结合1-MCP ($1.0\ \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$)处理对延缓果实软化效果更明显(孟宪军等2011)。

4 结论与展望

综上所述,柿果实软化过程中会发生一系列生理变化,例如,原果胶和纤维素含量减少,可溶性果胶含量升高,涩柿中可溶性单宁转化为不溶性单宁。这些复杂的生理变化不仅与不同类型柿果实的细胞壁水解酶、调节蛋白活性及相关基因表达的变化紧密联系,同时受内部因素(如乙烯、失水)和外部因素(如CO₂、温度和包装条件)等影响。目前,柿基因组数据已公布(Wu等2020),导致柿果实软化的关键酶、基因调控及其作用机理仍有待进一步研究,采用基因编辑方法进行果实软化调控有望实现突破,探讨新的保鲜技术方法势在必行。

参考文献(References)

- Ban QY, Han Y, He YH, et al (2018). Functional characterization of persimmon β -galactosidase gene *DkGAL1* in tomato reveals cell wall modification related to fruit ripening and radicle elongation. *Plant Sci*, 274: 109–120
- Ban QY, Han Y, Meng K, et al (2016). Characterization of β -galactosidase genes involved in persimmon growth and fruit ripening and in response to propylene and 1-methylcyclopropene. *J Plant Growth Regul*, 35: 1025–1035
- Brummell DA, Harpster MH (2001). Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants. *Plant Mol Biol*, 47: 311–340
- Cao YQ, Li Z, Ren J, et al (2007). Study on storage preservation of Mopanshi persimmon. *Stor Proc*, (6): 30–34 (in Chinese with English abstract) [曹永庆, 李壮, 任杰等 (2007). 磨盘柿贮藏保鲜试验研究. 保鲜与加工, (6): 30–34]
- Cosgrove DJ (2000). Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature*, 407: 321–326
- de Souza EL, de Souza ALK, Tiecher A, et al (2011). Changes in enzymatic activity, accumulation of proteins and softening of persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) flesh as a function of pre-cooling acclimatization. *Sci Hort*, 127: 242–248
- He YH, Li JY, Ban QY, et al (2018). Role of brassinosteroids

- in persimmon (*Diospyros kaki* L.) fruit ripening. *J Agric Food Chem*, 66: 2637–2644
- He YH, Xue J, Li H, et al (2020). Ethylene response factors regulate ethylene biosynthesis and cell wall modification in persimmon (*Diospyros kaki* L.) fruit during ripening. *Postharvest Biol Technol*, 168: 111255
- Hou YL, Meng K, Han Y, et al (2015). The persimmon 9-lipoxygenase gene *DkLOX3* plays positive roles in both promoting senescence and enhancing tolerance to abiotic stress. *Front Plant Sci*, 6: 1073
- Hu F, Ma SS, Zhang JS, et al (2009). Effects of 1-methylcyclopropene on postharvest physiology and cell ultra-structure of pollination-constant and non-astringent persimmon during storage. *Acta Horti Sin*, 36: 487–492 (in Chinese with English abstract) [胡芳, 马书尚, 张继澍等(2009). 1-甲基环丙烯对‘富有’甜柿采后主要生理指标及细胞超微结构的影响. *园艺学报*, 36: 487–492]
- Jiang NN, Rao JP, Fu RS, et al (2010). Effects of propylene and 1-methylcyclopropene on PG activities and expression of *DkPG1* gene during persimmon softening process. *Acta Horti Sin*, 37: 1507–1512 (in Chinese with English abstract) [姜妮娜, 饶景萍, 付润山等(2010). 柿果实采后软化中PG酶活性及其基因*DkPG1*的表达. *园艺学报*, 37: 1507–1512]
- Khademi O, Besada C, Mostofi Y, et al (2014). Changes in pectin methylesterase, polygalacturonase, catalase and peroxidase activities associated with alleviation of chilling injury in persimmon by hot water and 1-MCP treatments. *Sci Horti*, 179: 191–197
- Kou JJ, Wei CQ, Zhao ZH, et al (2020b). Effects of ethylene and 1-methylcyclopropene treatments on physiological changes and ripening-related gene expression of ‘Mopan’ persimmon fruit during storage. *Postharvest Biol Technol*, 166: 111185
- Kou JJ, Zhao ZH, Wang WJ, et al (2020a). Comparative study of ripening related gene expression and postharvest physiological changes between astringent and nonastringent persimmon cultivars. *J Am Soc Horti Sci*, 145: 203–212
- Leng P, Li B, Gao QJ, et al (2004). Influences of storage temperature and fresh-keeping wrap on shelf-life of ‘Mopan-shi’ persimmon fruits. *J Chin Agric Univ*, 9: 22–25 (in Chinese with English abstract) [冷平, 李宝, 高琪洁等(2004). 温度和保鲜膜处理对脱涩后磨盘柿货架期果实硬度的影响. *中国农业大学学报*, 9: 22–25]
- Leng P, Zhang GL, Li XX, et al (2009). Cloning of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase (NCED) gene encoding a key enzyme during abscisic acid (ABA) biosynthesis and ABA-regulated ethylene production in detached young persimmon calyx. *Chin Sci Bull*, 54: 2082–2088 (in Chinese) [冷平, 张光连, 李祥欣等(2009). 柿果萼ABA生物合成关键酶基因NCED的克隆及ABA对柿离体幼果乙烯的调节. *科学通报*, 54: 2082–2088]
- Li C, Rao JP (2004). Effect of film packaging on several physiological and qualitative changes of persimmon (*Diospyros kaki*) in cold storage. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 24: 1604–1608 (in Chinese with English abstract) [李灿, 饶景萍(2004). 薄膜包装对于柿果冷藏生理及品质变化的影响. *西北植物学报*, 24: 1604–1608]
- Li J, Liu XH (2011). Effect of different treatment on the storage of sweet persimmon. *J Anhui Agric Sci*, 39: 252–254 (in Chinese with English abstract) [李劫, 刘兴华(2011). 不同处理对甜柿贮藏效果的影响. *安徽农业科学*, 39: 252–254]
- Li JK, Yan B, Zhang P (2019). Research progress on postharvest preservation technology of persimmon. *Packag Eng*, 40: 1–8 (in Chinese with English abstract) [李江阔, 颜碧, 张鹏(2019). 柿果实采后保鲜技术研究进展. *包装工程*, 40: 1–8]
- Li JK, Zhang P, Kou WL, et al (2012). Effect of 1-methylcyclopropene and vacuum packaging on physiology quality of *Mopan persimmon* during controlled freezing point storage. *Food Ferment Ind*, 38: 201–205 (in Chinese with English abstract) [李江阔, 张鹏, 寇文丽等(2012). 1-MCP和真空包装对冰温贮藏磨盘柿品质的影响. *食品与发酵工业*, 38: 201–205]
- Liamnimitr N, Thammawong M, Techavuthiporn C, et al (2018). Optimization of bulk modified atmosphere packaging for long-term storage of ‘Fuyu’ persimmon fruit. *Postharvest Biol Technol*, 135: 1–7
- Liu L, Rao JP, Chang XX (2009). Cloning and sequencing full-length cDNA encoding *PG* gene from persimmon. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 29: 656–661 (in Chinese with English abstract) [刘乐, 饶景萍, 常晓晓(2009). 柿果实多聚半乳糖醛酸酶基因克隆与序列分析. *西北植物学报*, 29: 656–661]
- Luo ZS (2005). Changes in cell wall component metabolism and ultrastructure of postharvest persimmon fruit during softening. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31: 651–656 (in Chinese with English abstract) [罗自生(2005). 柿果实采后软化过程中细胞壁组分代谢和超微结构的变化. *植物生理与分子生物学学报*, 31: 651–656]
- Luo ZS (2006). Effects of heat shocks on softening and cell wall material metabolism in persimmon fruits. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 6: 84–88 (in Chinese with English abstract) [罗自生(2006). 热激处理对柿果实软化和细胞壁物质代谢的影响. *中国食品学报*, 6: 84–88]
- Luo ZS, Xi YF (2005). Effect of storage temperature on physiology and ultrastructure of persimmon fruit. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 31: 195–198 (in Chinese with English abstract) [罗自生, 席珣芳(2005). 贮藏温度对柿果

- 生理和超微结构的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 31: 195–198]
- Lv JY, Rao JP, Zhu YM, et al (2014). Cloning and expression of lipoxygenase genes and enzyme activity in ripening persimmon fruit in response to GA and ABA treatments. *Postharvest Biol Technol*, 92: 54–61
- Matsui T, Kitagawa H (1991). Seasonal changes in pectinmethylesterase and polygalacturonase activities in persimmon fruit. *Tech Bull Fac Agr Kagawa Univ*, 43: 45–50
- Meng XJ, Zhang P, Li JK, et al (2011). Effects of 1-MCP treatment on storage and physiological of Mopan persimmons during hypobaric storage. *Food Ferment Ind*, 37: 202–205 (in Chinese with English abstract) [孟宪军, 张鹏, 李江阔等(2011). 1-MCP处理对磨盘柿减压贮藏品质及生理变化的影响. *食品与发酵工业*, 37: 202–205]
- Min DD, Dong LL, Shu P, et al (2018). The application of carbon dioxide and 1-methylcyclopropene to maintain fruit quality of ‘Niuxin’ persimmon during storage. *Sci Hort*, 229: 201–206
- Nakano R, Inoue S, Kubo Y, et al (2002). Water stress-induced ethylene in the calyx triggers autocatalytic ethylene production and fruit softening in ‘Tonewase’ persimmon grown in a heated plastic-house. *Postharvest Biol Technol*, 25: 293–300
- Nakano R, Ogura E, Kubo Y, et al (2003). Ethylene biosynthesis in detached young persimmon fruit is initiated in calyx and modulated by water loss from the fruit. *Plant Physiol*, 131: 276–286
- Nakatsuka A, Maruo T, Ishibashi C, et al (2011). Expression of genes encoding xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase in ‘Saijo’ persimmon fruit during softening after deastringency treatment. *Postharvest Biol Technol*, 62: 89–92
- Park DS, Tilahun S, Heo JY, et al (2017a). Quality and expression of ethylene response genes of ‘Daebong’ persimmon fruit during ripening at different temperatures. *Postharvest Biol Technol*, 133: 57–63
- Park DS, Tilahun S, Heo JY, et al (2017b). Effect of 1-MCP on persimmon fruit quality and expression of ethylene response genes during ripening. *J Am Pololog Soc*, 71: 103–111
- Song KH, Rao JP, Chang XX, et al (2011). Studies on cloning and real-time expression of endo-1,4- β -glucanase gene in persimmon fruit. *Acta Hort* Sin, 38: 1893–1900 (in Chinese with English abstract) [宋康华, 饶景萍, 常晓晓等(2011). 柿果实内切-1,4- β -葡聚糖酶基因克隆与定量表达分析. *园艺学报*, 38: 1893–1900]
- Sun ZY, Han Y, Li XF, et al (2014). Effects of propylene and 1-methylcyclopropene on expression of two *EXP* genes in persimmon fruits. *Acta Hort* Sin, 41: 1089–1095 (in Chinese with English abstract) [孙振营, 韩叶, 李秀芳等(2014). 柿采后丙烯和1-甲基环丙烯处理对两个扩展蛋白基因表达的影响. *园艺学报*, 41: 1089–1095]
- Sun ZY, Ma QS, Li XF, et al (2015). Effects of propylene and 1-MCP on postharvest physiological changes of persimmon fruits with different storability. *J North A&F Univ (Nat Sci Ed)*, 43: 156–162 (in Chinese with English abstract) [孙振营, 马秋诗, 李秀芳等(2015). 丙烯和1-MCP对不同耐贮性柿果实采后生理变化的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 43: 156–162]
- Tian JW, Xu MX, He PC (1991). Studies on postharvest soften physiology of *Diospyros kaki* fruit. *Plant Physiol Commun*, 27: 109–111 (in Chinese) [田建文, 许明宪, 贺普超(1991). 柿果实采后软化生理分析. *植物生理学通讯*, 27: 109–111]
- Tsuchida Y, Sakurai N, Morinaga K, et al (2003). Effects of water loss of ‘Fuyu’ persimmon fruit on mesocarp cell wall composition and fruit softening. *J Japan Soc Hort Sci*, 72: 517–524
- Tsuchida Y, Sakurai N, Morinaga K, et al (2004). Effects of water loss ‘Fuyu’ persimmon fruit on molecular weights of mesocarp cell wall polysaccharides and fruit softening. *J Japan Soc Hort Sci*, 73: 460–468
- Wang DD, Yeats TH, Ullisik S, et al (2018). Fruit softening: revisiting the role of pectin. *Trends Plant Sci*, 23: 302–310
- Wang H, Chen YH, Lin HT, et al (2020). 1-Methylcyclopropene containing-papers suppress the disassembly of cell wall polysaccharides in Anxi persimmon fruit during storage. *Int J Biol Macromol*, 151: 723–729
- Wang MM, Zhu QG, Deng CL, et al (2017). Hypoxia-responsive *ERFs* involved in postdeastringency softening of persimmon fruit. *Plant Biotechnol J*, 15: 1409–1419
- Wei BD, Liang B, Zhang P, et al (2014). Effect of 1-MCP treatment combined with controlled freezing point storage on fruit softening and senescent of Mopan persimmon. *Food Sci*, 35: 236–240 (in Chinese with English abstract) [魏宝东, 梁冰, 张鹏等(2014). 1-MCP处理结合冰温贮藏对磨盘柿果实软化衰老的影响. *食品科学*, 35: 236–240]
- Wu W, Wang MM, Gong H, et al (2020). High CO₂/hypoxia-induced softening of persimmon fruit is modulated by DkERF8/16 and DkNAC9 complexes. *J Exp Bot*, 71: 2690–2700
- Xu C, Nakatani Y, Nakatsuka A, et al (2003). Effects of different methods of deastringency and storage on the shelf life of ‘Saijo’ persimmon fruit. *Food Preserv Sci*, 29: 191–196

- Ye L (2014). The change of physiology and the study of sugar and cell wall mechanisms on sweet persimmon at post-harvest (dissertation). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [叶玲(2014). 甜柿采后生理变化与糖及细胞壁物质代谢(学位论文). 福州: 福建农林大学]
- Yoo SD, Cho Y, Sheen J (2009). Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends Plant Sci*, 14: 270–279
- Zhang XD, Yang JX, Mu ZJ, et al (2018). Study on deastringency and crispness-keeping of Jinping persimmon of hypobaric impact. *J North Agric*, 46: 118–124 (in Chinese with English abstract) [张雪丹, 杨娟侠, 木志杰等(2018). 减压和CO₂处理对金瓶柿脱涩保脆效果的影响. *北方农业学报*, 46: 118–124]
- Zhang YW, Xin Y, Chen FS (2019). Research progress of pectin degrading enzymes and relatd genes in fruit softening. *Stor Proc*, 19: 147–153 (in Chinese with English abstract) [张元薇, 辛颖, 陈复生(2019). 果实软化过程中果胶降解酶及相关基因研究进展. *保鲜与加工*, 19: 147–153]
- Zhang ZD, Ma JL, Zhen ZL (1995). Study on postharvest physiology in persimmon fruit. *J Agric Univ Hebei*, 18: 105–107 (in Chinese) [张子德, 马俊莲, 甄增立(1995). 柿果采后生理研究. *河北农业大学学报*, 18: 105–107]
- Zhao QX, Guo LY, Pei HH, et al (2019). Effects of modified atmosphere packaging on chilling injury and its correlation physiological indexes of ‘Youhou’ sweet persimmon during storage. *China Fruits*, (3): 28–33 (in Chinese with English abstract) [赵倩兮, 郭乐音, 裴哗哗等(2019). 自发性气调包装对‘阳丰’甜柿贮藏期冷害及相关指标的影响. *中国果树*, (3): 28–33]
- Zhou YJ, Gao HY, Zhang M, et al (2011). Effects of ice-temperature storage on metabolism of cell wall material in persimmon fruits. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 11: 134–138 (in Chinese with English abstract) [周拥军, 邹海燕, 张慙等(2011). 冰温贮藏对柿果细胞壁物质代谢的影响. *中国食品学报*, 11: 134–138]
- Zhu QG, Zhang ZK, Rao JP, et al (2013). Identification of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase genes (*XTHs*) and their expression in persimmon fruit as influenced by 1-methylcyclopropene and gibberellic acid during storage at ambient temperature. *Food Chem*, 138: 471–477