



華夏英才基金學術文庫

毕 阳 主编

果蔬采后病害 原理与控制

POSTHARVEST DISEASES OF FRUIT AND VEGETABLES
PRINCIPLE AND CONTROL



科学出版社



华夏英才基金学术文库

果蔬采后病害：原理与控制

毕 阳 主编

科学出版社

北 京

2155571

内 容 简 介

本书系统描述了主要果蔬采后病害或腐烂的症状、病原物特征和侵染过程;分析讨论了病原物侵入和寄主防卫的发生机理,以及感病果蔬的生理和生化变化;归纳总结了影响采后病害发生的采前和采后因素;全面介绍了控制采后病害的化学、物理、生物及诱导抗性的原理及方法;深入阐述了真菌性病原物抗药性的发生原理及控制措施。此外,本书还附录了80张主要果蔬采后病害症状及病原物的典型图片,以便读者参照。本书是编写人员多年来从事果蔬采后病害教学和研究工作的经验总结,也是国内外最新研究成果的资料汇集。既具丰富的专业基础理论,又有实际的生产应用价值,是果蔬采后生物学与技术领域颇具新意的一部专著。

本书可供高等院校食品、园艺、植保、物流、制冷及相关专业的师生使用,也可供从事果蔬防腐保鲜及相关行业的科技和从业人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

果蔬采后病害:原理与控制/毕阳主编. —北京:科学出版社,2016.6
(华夏英才基金学术文库)
ISBN 978-7-03-048474-1

I. ①果… II. ①毕… III. ①果蔬保藏-病害-防治 IV. ①S436

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 121641 号

责任编辑:李秀伟 白 雪 / 责任校对:郑金红
责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京东华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2016 年 6 月第一次印刷 印张:15 1/4

字数:350 000

定价:98.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

编委会名单

主 编 毕 阳 甘肃农业大学 博士、教授、博士生导师

编 者 (按姓氏笔画排序)

王 毅 甘肃农业大学 博士、实验师 (第一章、第四章、第八章)

王军节 北方民族大学 博士、副教授 (第十章、第十一章、第十二章)

朱 艳 甘肃农业大学 博士、讲 师 (第五章、第七章)

李永才 甘肃农业大学 博士、教 授 (第五章、第九章)

宗元元 甘肃农业大学 博士、讲 师 (第二章、第六章)

葛永红 渤海大学 博士、副教授 (第二章、第三章、第四章)

薛华丽 甘肃农业大学 博士、副教授 (第三章、第八章)

序 言

病害是生物之间彼此联系与生存竞争的一种重要表现形式。自古以来，人类的生死均与病害息息相关。近年来，人类在攻克病害方面的研究层层递进，不断深入，取得了举世瞩目的成绩，为挽救无数生命和减少由病害造成的巨额经济损失作出了突出贡献。

果蔬为人类健康提供了丰富的营养及功能，是人们膳食结构中不可或缺的重要组分。我国是世界上最大的果蔬生产和消费国，果蔬产业在现代农业中具有重要的地位，为千万农民的脱贫致富作出了突出贡献。然而，我国每年有 20%~30% 的新鲜果蔬在采后因腐烂和变质而失去商品价值，经济损失高达数千亿元。导致果蔬采后腐烂和变质的因素很多，其中由病原真菌和细菌引起的腐烂最为重要。因此，开展果蔬采后病理学研究、推广采后病害的控制技术不仅具有重要的生物学意义，也具有减轻腐烂、保持品质的应用价值。

与植物病理学 (plant pathology) 相比，采后病理学 (postharvest pathology) 的研究起步较晚。1919 年两位美国植物病理学家在纽约和芝加哥市场根据发现的新鲜果蔬腐烂现象，首次提出了市场病理学 (market pathology) 的概念，但直到 20 世纪 80 年代世界各国才较为系统地开展了果蔬采后病理学方面的研究，并相继出版了相关的专著。1996 年新疆农业大学的张维一教授与弟子毕阳编著了《果蔬采后病害与控制》(中国农业出版社)，这是我国果蔬采后病害方面的第一本专业书。之后，在国家“十五”到“十二五”科研项目的支持下，我国科研工作者在果蔬采后病理学方面开展了深入系统的研究，在果实抗性应答机制、病原真菌分子致病机制、真菌毒素生物合成分子基础及生物防病技术等研究方面达到了国际领先水平。20 年过去，一直致力于果蔬采后病理学研究的毕阳教授带领其团队编写了这本《果蔬采后病害：原理与控制》。该书从果蔬采后病害种类、病原菌的致病性、病害发生原理及其规律、环境条件对病害的影响及病害控制技术等方面系统地阐述了国内外研究进展，也承载了果蔬采后病理学研究者不懈努力、求实求新的探索精神，是我国采后生物学与技术研究领域不可多得的一本专业书，适于高等院校食品、园艺、植保、物流、制冷及相关专业的师生使用，以及从事果蔬防腐保鲜及相关行业的科技和从业人员参考。

科学研究在与时俱进，我期待更多致力于果蔬采后病理学研究的年轻学者能够继往开来、锐意创新，用勤劳和智慧不断丰富和完善果蔬采后病理学的理论和技术，为探索病害发生规律、研发防病新技术、拓展防病新途径、促进我国果蔬产业的健康和可持续发展作出积极的贡献。

田世平

中国科学院植物研究所 研究员
中国科学院大学 教授
2016 年 4 月于北京香山

前 言

采后病害或腐烂是造成果蔬损失的重要原因，也是长期以来困扰果蔬产业发展的瓶颈。致病病原物既可在果蔬生长期侵入，潜伏至采收以后发病，又可在果蔬采收及采收以后的分级、包装、运输、贮藏、销售及消费等环节中侵染。采后病害不仅造成果蔬变质腐烂，污染环境，而且导致十分巨大的经济损失，给生产者、经营者和消费者带来了沉重的经济负担。由于大多数国产果蔬采后缺乏合理的包装和采后处理、必要的低温运输和贮藏条件及有效的物流配送，颇易变质腐烂。常温贮运条件易导致果蔬衰老，衰老的果蔬自身抗病性降低，易被各类病原物侵染。即使在低温条件下贮运，由于某些果蔬对低温敏感，冷害也会频频发生，导致表面保护组织破坏，内部抗性减弱，腐烂加速。除了造成巨大的经济损失外，采后病害还会在果蔬体内积累真菌和细菌毒素，导致潜在的食用安全隐患。虽然近年来我国的果蔬品质、采后生理及贮运技术的基础研究和应用推广有了长足的发展，但采后病害的基础研究及控制技术开发和推广依然不足，对病害发生原理和防腐知识的认识非常有限，错用和滥用杀菌剂的现象仍颇为普遍。因此，掌握采后病害的发生原理及发展规律，通过有效措施对其加以控制，是果蔬采后科技工作者及从业人员所面临的挑战。

本书是在张维一和毕阳编著的《果蔬采后病害与控制》（中国农业出版社，1996）一书基础上的进一步完善、凝练和提升。由甘肃农业大学采后生物学与技术团队人员历时 5 年共同努力完成。全书从病害发生、发展、互作及控制的角度系统阐述了果蔬采后病害的发生原理和控制方法，力求系统阐述专业知识，全面反映最新成果，通过总结、归纳与分析，努力做到理论和实践的有机统一。

全书共 12 章，内容涉及常见真菌及细菌性采后病害的症状及其病原物（第一章）；采后病害的发生及发展过程（第二章）；胞外酶、毒素等致病因子对寄主的破坏（第三章）；寄主防御病原物侵染的主动及被动抗病反应（第四章）；感病果蔬的呼吸变化、乙烯变化及品质变化（第五章）；采前生物、生态及农业技术因素对采后病害的影响（第六章）；影响病害发生的采后温度、湿度、气体成分及化学药物（第七章）；杀菌剂、公认安全的化学药物和天然化学成分的特点及其对采后病害的控制（第八章）；热处理、电离辐射和紫外线照射等物理措施控制病害的原理及方法（第九章）；拮抗菌的生防原理及其分离、筛选、开发和应用（第十章）；生物、化学和物理激发子对果蔬采后抗病性的诱导（第十一章）；采后真菌性病原物抗药性的发生机理及其控制（第十二章）。同时，本书还附录了 80 张主要果蔬采后病害症状及病原物的典型图片，以便读者参照。

本书的编写承蒙华夏英才基金的慷慨资助。编写资料全部来源于国内外相关专业刊物、专著和学位论文，以及甘肃农业大学采后生物学与技术团队多年来在采后病害研究与推广方面的成果。本书的编写还得到科学出版社李秀伟和白雪两位编辑的大力支持，以及本团队研究生李欣、董伯余、包改红、龚迪、尚琪等的热情协助，书中部分图片由

中国热带农业科学院环境与植物保护研究所胡美姣研究员和中国科学院华南植物园屈红霞研究员提供，部分来自 <http://images.yahoo.com>，毕先先生进行图片加工，在此一并向各位作者及支持本书编写的各位同仁、朋友和学生表示衷心的感谢！

由于作者水平有限，书中缺点和错误在所难免，恳请广大读者提出宝贵意见，我们将诚恳改进完善。

毕 阳
2016年2月

谨以本书纪念我国果蔬采后病理学的奠基人张维一教授（1931年3月~2015年4月）。

目 录

序言

前言

第一章 果蔬采后病害、症状及病原物	1
第一节 真菌性病害	1
第二节 细菌性病害	14
参考文献	17
第二章 病程	19
第一节 侵入期	19
第二节 潜育期	25
第三节 发病期	26
参考文献	26
第三章 病原物对寄主的破坏	29
第一节 胞外酶	29
第二节 毒素	35
第三节 调控生长环境的 pH	44
第四节 活性氧	45
参考文献	47
第四章 寄主对病原物的防御	52
第一节 表皮结构及其成分	52
第二节 天然抗性物质	56
第三节 植物保卫素	59
第四节 愈伤及形成寄主屏障	61
第五节 活性氧	63
第六节 病程相关蛋白、保护功能蛋白和胞外酶抑制物质	65
参考文献	67
第五章 感病果蔬的生理生化变化	72
第一节 呼吸变化	72
第二节 乙烯变化	77
第三节 品质变化	81
参考文献	84
第六章 采前因素对采后病害的影响	89
第一节 生物因素	89
第二节 生态因素	92

第三节 农业技术因素	95
参考文献	102
第七章 采后环境因素对病害发生的影响	107
第一节 温度	107
第二节 果蔬的水分状态和空气相对湿度	110
第三节 气体成分	114
第四节 化学药物	116
参考文献	120
第八章 果蔬采后病害的化学控制	124
第一节 采前化学药物处理	124
第二节 采后化学药物处理	125
第三节 常用的杀菌剂	127
第四节 公认安全的化学药物	135
第五节 天然化学成分	138
参考文献	141
第九章 果蔬采后病害的物理控制	148
第一节 热处理	148
第二节 电离辐射	153
第三节 紫外线照射	155
参考文献	158
第十章 果蔬采后病害的生物防治	165
第一节 拮抗微生物	165
第二节 拮抗菌的作用方式	169
第三节 拮抗菌的分离、筛选、开发和应用	174
第四节 提高生防效力的途径	179
参考文献	184
第十一章 诱导抗病性	193
第一节 生物诱导	193
第二节 化学诱导	197
第三节 物理诱导	205
参考文献	205
第十二章 采后真菌性病原物的抗药性	211
第一节 抗药性及发生机理	211
第二节 控制抗药性的措施	221
参考文献	224
索引	227

第一章 果蔬采后病害、症状及病原物

侵染性病害 (infectious disease) 即由病原物侵染引起的病害, 也就是常说的腐烂。所有果蔬均可发生不同程度的腐烂, 严重者几乎全军覆没。造成果蔬腐烂的微生物, 即病原物 (pathogen), 主要为真菌和细菌。而被病原物侵染的产品被定义为寄主 (host), 主要包括各类水果和蔬菜。只有病原物、寄主和适宜环境共同存在的情况下侵染性病害才会发生。因此, 掌握侵染性病害发生的原因及其发病规律, 通过有效措施对其加以减轻或控制, 即防腐, 是果蔬采后面临的关键问题。有 40 多种真菌和细菌与果蔬腐烂相关。大多数水果由于 pH 较低, 故主要受真菌的侵染, 而蔬菜则受真菌和细菌的双重危害, 但以真菌为主。因此, 真菌是导致果蔬采后腐烂的重要病原物。

第一节 真菌性病害

每种果蔬均可受到十几乃至几十种病原真菌的侵染, 但只有少数几种最为典型。例如, 由扩展青霉引起的青霉病是苹果和梨的主要采后病害, 由匍枝根霉引起的软腐病是桃和杏等核果类果实的主要采后病害, 灰葡萄孢主要造成葡萄等浆果腐烂等。有些病原物寄主范围较广, 如灰葡萄孢、交链孢、镰刀菌和白地霉等可侵染多种果蔬。相反, 有些病原物对寄主具有较强的选择性。例如, 指状青霉能引起柑橘的绿霉病, 但很少侵染苹果和梨; 扩展青霉侵染苹果和梨, 但不为害柑橘; 果生链核盘菌引起温带水果的褐腐病, 但不侵染热带果实; 可可球二孢危害热带和亚热带水果, 但很少侵染温带水果。真菌性病原物主要归属半知菌亚门, 少数分属鞭毛菌亚门、结合菌亚门及子囊菌亚门。病原物引起的症状主要表现为霉变、软腐、干腐等 (张维一和毕阳, 1996)。

一、半知菌亚门真菌

该亚门真菌只有无性阶段, 可以产生多种多样的分生孢子和分生孢子梗, 尚未发现其有性阶段。因此, 半知菌的生活史相当于子囊菌的无性阶段, 也有少数是担子菌的无性阶段。半知菌都是非专性寄生菌, 与果蔬采后病害的关系最为密切。

(一) 青霉属 (*Penicillium*)

青霉菌分生孢子梗较多, 先端分枝呈扫帚状, 其上串生分生孢子, 分生孢子单孢无色。采后常见的青霉主要包括扩展青霉、指状青霉和意大利青霉三种。

1. 扩展青霉 (*P. expansum*)

分生孢子梗直立, 有分隔, 无色, 顶端 3 次分枝, 帚状, 产孢细胞瓶梗型, 分生孢子串生, 无色单孢, 球形或扁球形 (彩图 1)。生长适温 15~27℃, 但在 0℃左右的低温

下仍可缓慢生长。分生孢子通过果实采收及采后过程中产生的机械伤口侵入，也可通过病健果接触传染。主要引起苹果（彩图 2）、梨（彩图 3）、山楂、桃、杏、李、樱桃和葡萄（彩图 4）等果实的青霉病。病斑呈黄褐色水渍状圆斑，边缘明显，表面凹陷，病斑处果肉软腐，呈圆锥状向果心扩展。温度较高时，病斑发展十分迅速，10 余天后全果即腐烂。在湿度较高的条件下，病斑表面会生出小疣状霉粒，初为白色，后变为蓝色，表面覆有一层青色粉状物，即病原菌的子实体。果实感病后，病斑处及周围果肉霉味严重。苹果青霉病病斑色泽依品种颜色而异，绿色和黄色品种呈现淡褐色，红色和深色品种呈深褐色。

2. 指状青霉 (*P. digitatum*)

分生孢子主梗较粗短，有分隔，顶端 2 次分枝，偶尔 3 次分枝，帚状，分枝大而不规则，分生孢子较大，卵形至圆柱形（彩图 5）。生长适温 21~27℃，分生孢子从果面机械伤口和果蒂剪口侵入，可通过病健果接触传染，主要引起柑橘的绿霉病（彩图 6）。病部初呈水渍状圆斑，以后病斑逐渐扩大，表面密生霉状物，初为白色，后变为蓝绿色，即病原菌的子实体。病部组织软烂，果肉苦而不堪食用（韩青梅等，2013）。温度较高时，病斑扩展十分迅速，2~3 天后表面就出现白色菌丝。

3. 意大利青霉 (*P. italicum*)

分生孢子主梗较细长，顶端规则或者不规则的 3 次分枝，瓶梗近圆筒形，上部突然变窄，分生孢子较小，孢子链较长（彩图 7）。生长适温 18~27℃，相对湿度为 95%~98%，主要引起柑橘的青霉病（彩图 8）。病原菌通过果皮的伤口侵入，也可通过衰老果实的皮孔侵入，并可通过病健果接触传染。病部初呈水浸状斑点，以后病斑逐渐扩大，靠近病斑的中心先出现白霉，后开始产生孢子，孢子形成区为蓝色、淡蓝色、绿色或橄榄绿色，通常外有白色菌丝圈带环绕，在菌丝外围又有一圈水浸状组织。

（二）链格孢属 (*Alternaria*)

分生孢子梗深色，单枝，顶端单生或串生分生孢子。分生孢子淡褐色至褐色，形状不一，倒棍棒形、椭圆形或卵圆形，有纵隔膜，顶端有一喙状细胞（彩图 9）。链格孢作为果蔬采后的主要病原物，可在采前和采后通过各种途径侵入（呼丽萍等，1995；Larsen et al., 1980）。

1. 互隔交链孢 (*A. alternata*)

分生孢子梗直立，不分枝，褐色至暗褐色，分隔，其顶端单生或串生棍棒状的分生孢子。该病原物生长适温范围较宽，在 0℃左右的低温条件下也能缓慢生长，是果蔬低温贮藏期间的常见病原物。在 25℃、pH5.6 和有水滴存在等条件下分生孢子萌发最好、产孢最多；黑暗有利于产孢（刘勇和冷怀琼，1991）。互隔交链孢不仅可以在采后过程中侵染多种果蔬，而且具有良好的采前侵染能力。其寄主范围广泛，主要引起梨、桃、杏、李、樱桃、草莓、枣、枸杞、柿子、甜瓜、番茄、辣椒、马铃薯和花椰菜的黑斑病（彩图 10~15），以及苹果的霉心病（彩图 16）和洋葱的紫斑病等。病部初呈浅褐色或深

褐色斑点，明显边缘，表面凹陷，以后病斑逐渐扩大，表面着生黑色霉状物，湿度较高时表面有白色菌丝产生。有时病部表面少有菌丝体或黑色霉状物，下部组织呈现深褐色或黑色海绵状，病健部明显分离。

2. 柑橘链格孢 (*A. citri*)

分生孢子梗暗褐色，通常不分枝，直或曲折，隔膜褐色或深褐色，有典型的纵横隔；分生孢子孔出，顶生，卵形、倒棍棒形，纺锤形或长椭圆形（陈元平等，2010）。柑橘链格孢主要引起柑橘黑腐病，该病在不同种类柑橘果实上所表现的症状分为褐斑型（彩图 17）、蒂腐型（彩图 18）、心腐型（黑心型）（彩图 19）和干疤型（彩图 20）4 类（陈绍光，1988）。褐斑型：病菌从伤口或脐部侵入，初呈黑褐色或褐色圆形病斑，扩大后稍凹陷，边缘不整齐，中部常呈黑色，病部果肉呈黑褐色腐烂，在软腐状病斑上，常生黑绿色霉状物。病斑可发生在除蒂部外的各个部位，以温州蜜柑和甜橙上最为常见。蒂腐型：病部发生在蒂部，呈现圆形、褐色、大小不一的软腐病斑，直经常常在 1cm 左右，多见于甜橙。心腐型：病菌自果蒂部伤口侵入果实中心柱，沿中心柱蔓延，引起心腐，常在中心柱空隙处长有污白色至墨绿色霉状物，除甜橙果皮有时稍呈暗色外，在果实外表一般无任何症状。常见于枳柑和柠檬。干疤型：可在包括蒂部在内的果皮任何部位发病，常为深褐色、圆形、干腐状病斑，其上极少见霉状物，多发生在失水较多的果实上，主要危害温州蜜柑。

（三）葡萄孢属 (*Botrytis*)

分生孢子梗细长，有分枝，略带灰色，顶端细胞膨大成球状，上面有许多小梗，小梗上着生分生孢子。分生孢子聚生，呈葡萄穗状，分生孢子卵圆形（彩图 21）。单细胞，无色或灰色。菌核不规则，黑色。该属中最重要的采后病原物就是灰葡萄孢 (*B. cinerea*)。

灰葡萄孢子实体灰色，老熟后灰褐色；分生孢子梗呈树杈分枝，末端稍膨大，其上簇生分生孢子；孢子近球形或卵圆形，无色单胞，有时形成球形、无色单胞的小分生孢子。该病原物生长适温范围较宽，在低温条件下也能良好生长，是低温贮藏期间的常见病原物（许玲等，2006）。作为重要的采后病原物，灰葡萄孢不仅具有很好的潜伏侵染能力，而且可在采后各环节侵染果蔬，并通过病健产品接触侵染。该病原物寄主范围很广，可引起仁果类、核果类、浆果类、茄果类、瓜类及叶菜类等多种果蔬的灰霉病，尤其在葡萄、草莓、番茄、桃等果实上发病严重（彩图 22~25）。病部初呈水渍状浅褐色圆斑，以后病斑逐渐扩大，表面密生霉状物，初为白色，后变为土灰色，即病原菌的子实体。葡萄果蒂是灰葡萄孢的主要侵染部位，常导致果粒脱落。

（四）镰刀菌属 (*Fusarium*)

镰刀菌的菌丝均具隔膜，每个细胞中常含多个核，在有隔菌丝体上形成分化程度不同的分生孢子梗，丛生或散生。分生孢子梗聚集成垫状的分生孢子座。分生孢子座生于气生菌丝上或基质底部，呈蓝色、浅紫色或橙色。分生孢子梗的形状大小不一。分生孢子有两种类型，大型分生孢子镰刀形，两端稍尖，略弯曲，无色，多细胞；小型分生孢子卵圆形，无色，单细胞（彩图 26）。镰刀菌能在 1~39℃ 的温度范围内生长，最适温度为 25~30℃。可在采前或采后侵染西瓜、甜瓜、香蕉和马铃薯等多种果蔬，主要在采后发病，不同产品的症状

差异较大。由半裸镰孢 (*F. semitectum*) 等多种镰刀菌引起的甜瓜白霉病 (彩图 27), 病部多发生在果实两端及近地的一侧, 以果柄处较多。果面最初呈直径 1~3cm 的淡褐色凹陷圆斑, 病部果皮往往开裂, 裂缝中出现浓密的白色霉丛, 当病斑直径扩至 4~6cm 时, 周围水浸状, 中心为较紧密的白色绒垫状霉层, 以后呈粉红色。病部果肉充满着菌丝, 呈海绵状软木质团块, 并伴有霉味, 病部果肉与邻近果肉显著分离 (毕阳和王春玲, 1987)。亚粘团串珠镰孢 (*F. moniliforme* var. *subglutinans*)、半裸镰孢、导管镰孢 (*F. aquaeductuum*) 和弯喙镰孢 (*F. camptoceras*) 等镰刀菌是引起香蕉冠腐病的主要致病菌 (曾莉莎等, 2013)。在采后 25~30℃ 及高湿度下贮藏 7~10 天, 蕉梳切口处出现白色棉絮状菌丝体, 含大量大、小分生孢子, 造成轴腐, 进而向果柄扩展; 病部暗褐色, 前缘水渍状, 指果脱落; 20~25 天后果身发病, 果皮爆裂, 覆盖许多白色菌丝体及分生孢子, 蕉肉僵死, 不易催熟转黄。青果外软而中央胎座硬, 食之有淀粉味感, 一旦发病, 扩展极为迅速 (戚佩坤, 1994)。镰刀菌侵染马铃薯块茎引起的干腐病 (彩图 28) 是马铃薯贮藏期间的常见病害 (李金花等, 2007; 杨志敏等, 2012)。该病主要由疏色镰孢、接骨木镰孢、茄镰孢和半裸镰孢等多种镰刀菌引起, 发病块茎初期仅局部变褐稍凹陷, 扩大后病部出现很多皱褶, 呈同心轮纹状, 其上有时长出灰白色的绒状颗粒。剖开病薯可见空腔, 内密生菌丝, 组织呈深褐色或灰褐色, 发病后期整个块茎僵缩或干腐 (魏周全等, 2006)。

(五) 地霉属 (*Geotrichum*)

白地霉 (*G. candidum*) 是该属中的主要病原物。在马铃薯葡萄糖琼脂 (PDA) 培养基上的菌落为白色, 表面粉状, 菌丝无色, 有隔膜, 2~3 次分叉, 产生内生孢子; 老熟菌丝断裂为分生孢子即节孢子, 节孢子圆筒形或椭圆形, 串生 (彩图 29), 大小为 (5~15) $\mu\text{m} \times$ (2~10) μm ; 生长适温 24~28℃, pH 为 8~9, 生长适温为 28~32℃ (蔡学清等, 2009)。主要通过果蔬表面的各类伤口侵入, 导致柑橘 (彩图 30)、荔枝 (彩图 31)、龙眼 (彩图 32) 和番茄等果蔬的酸腐。对柑橘来说, 初期病部呈水渍状淡黄色至褐色圆形病斑, 病部可见稀疏白色霉层, 随着病斑的扩展, 很快呈烂柿子状的黏湿团, 难以用手拣出。病果可流出汁液, 散发出强烈的酸臭气味。酸腐病在库房密闭或用塑料薄膜密封的适温条件下更易蔓延。番茄果实病部初呈水渍状褐斑, 组织软化, 之后病部产生大量白色霉层, 闻之有酸臭味 (杨蕊等, 2013)。龙眼和荔枝果实常自蒂部开始发病, 病斑呈褐色不规则形小斑, 以后逐渐扩大为暗褐色大斑, 最终全果变暗褐色腐烂, 果肉腐败, 酸臭, 果皮硬化, 转暗褐色, 流出酸水, 病部有白色霉状物生出。

(六) 刺盘孢属 (*Colletotrichum*)

分生孢子着生在分生孢子盘上 (彩图 33), 分生孢子盘盘状或垫状, 埋生在寄主表皮下, 成熟后突破表皮露出体外。生长适温 28~32℃, 最高 40℃, 最低 12℃, 分生孢子在相对湿度 95% 以上才能萌发, 是高温和高湿条件下的常见病害, 常见的有两种。

1. 盘长孢状刺盘孢 (*C. gloeosporioides*)

盘长孢状刺盘孢也称胶胞刺盘孢, 是该属中最常见的一种, 在 PDA 上菌落圆形, 边缘整齐, 初为白色, 后转为灰白色、浅褐色或浅粉红色, 有些菌落具同心轮纹, 部分菌

落在培养过程中有扇变现象；产孢量大的菌落出现大量粉红色或黑色小颗粒，即分生孢子的黏孢团或分生孢子盘，但分生孢子盘上极少产生刚毛。菌丝毛绒状，圆筒形，有隔膜和分枝。分生孢子产生于分生孢子盘内或直接产生于菌丝体上，单胞，无色透明，圆筒形、椭圆形或棍棒形，两端钝圆，直或中间略凹，内有 1~2 个油球（彩图 34）。附着胞深褐色，近圆形或不规则形。寄主范围广泛，可在采前或采后引起苹果、香蕉、芒果等多种果蔬的炭疽病（曾大兴等，2003）。

由盘长孢状刺盘孢引起的苹果炭疽病有两类症状。常见的典型症状为果腐型（彩图 35），在果面出现淡褐色至红褐色小斑，扩展后变褐至黑褐色圆斑，凹陷，边缘清晰，剖切后可见病斑下果肉变褐呈锥形向果心腐烂，病斑表面常出现轮纹状排列的黑色小粒。潮湿条件下出现肉红色黏状的分生孢子团。另一种症状为斑点型，病斑扩展至 2~3mm 时即停止扩展，边缘紫红色或黑褐色，中间凹陷，病斑上黑色小粒稀少，不呈同心轮纹排列，病斑下果肉局部坏死（吴芳芳等，2002）。该病原物引起的芒果炭疽病，病斑圆形或近圆形、凹陷、深褐色至黑色，潮湿时病部产生橘红色黏质小点，随后病斑连成斑块，最终全果变黑腐烂，并产生大量粉红色孢子堆（彩图 36）（胡美姣等，2012）。

2. 芭蕉刺盘孢 (*C. musae*)

在 PDA 上气生菌丝茂盛，白色，老熟后呈灰色或暗灰色；分生孢子盘无刚毛，不形成菌核。产孢细胞瓶梗状，无色，不分枝，顶生分生孢子；分生孢子单胞，近圆筒形，直，末端稍窄，无色。潮湿条件下聚生在一起呈粉红色；附着胞不规则形，暗褐色，常有较大的瓣（戚佩坤，1994）。菌丝生长温度范围 10~35℃，生长适温 28℃，其分生孢子萌发和附着胞形成的适宜温度 25~30℃，分生孢子在 28℃ 萌发率最高；光照对菌丝生长速率、分生孢子和附着胞形成无显著影响；适宜菌丝生长和孢子萌发的 pH 为 5.0~8.0，最适 pH 为 6.0（张德涛等，2011）。该病原物是香蕉上最主要的潜伏侵染性真菌，成熟香蕉上的病斑初为黑褐色小圆斑。以后几个小圆斑汇合成不规则的大斑，病部长出红色黏性小点（彩图 37、彩图 38）。病原物侵染采前无伤害的未成熟果实，导致出现大量小的黑色环状斑点，之后斑点逐渐扩大，趋向于连片（胡美姣等，2005）。

3. 葫芦科刺盘孢 (*C. orbiculare*, 异名: *C. lagenarium*)

分生孢子盘初埋生，后突破寄主表皮；产孢细胞瓶梗型；分生孢子单胞，无色，长圆筒形，较直，末端稍尖，(14~20) μm × (5.0~6.0) μm，潮湿条件下，分生孢子成堆，呈橙红色，刚毛如产生，则呈暗褐色，具 2~3 个隔膜，长 90~120 μm。孢子萌发最适温度 22~27℃，4℃ 下不能萌发，生长适温 24℃，30℃ 以上或 10℃ 以下即停止生长。附着胞褐色，棍棒形或稍不规则形。该菌主要危害瓜类作物，以西瓜、冬瓜、甜瓜最易感病。西瓜果实受害，初出现水浸状暗绿色斑，扩大后呈圆形或椭圆形，黑褐色，病斑凹陷，龟裂，潮湿时病斑中部产生粉红色黏性物质，严重时果实上产生大量病斑，使皮下果肉干腐，并引起烂瓜（戚佩坤，1994）。

（七）单端孢属 (*Trichothecium*)

该属中的主要病原物是粉红单端孢 (*T. roseum*)。分生孢子倒洋梨形、卵形，孢基具

偏乳头状突起，透明而略带颜色，成熟时具 1 个横隔，分隔处稍缢缩，孢壁光滑略厚。分生孢子梗细长，直立，无色，不分枝，无隔膜，偶有 1~2 个隔膜，顶端有时稍大，以倒合轴式序列产生孢子。分生孢子在孢子梗顶端密生形成孢子堆，挤压成由上往下的“Z”形扭曲，新生孢子在“Z”形下方形成（彩图 39）。菌丝体绒毛状，初为白色，后变成粉红色。菌丝无色，具隔膜（李宝聚等，2005）。生长适温 25~30℃，相对湿度 85%~95%。主要通过果蔬表面的各类伤口侵入，引起番茄和甜瓜的粉霉病（彩图 40）。

该病原物侵染番茄后，果实顶端先出现病斑，呈褐色或深褐色水浸斑，不凹陷；湿度大时，病斑初期布满致密的白色，后转为浅粉红色绒状霉状物。该病原物多从甜瓜表皮裂纹处开始侵染，果面病斑圆形或不规则形。初期病斑为淡褐色，边缘不明显，初生白色，后转为粉红色霉状物。随着病斑的扩展，病部组织轻度腐烂，果肉苦而不堪食用（Bi et al., 2007; 毕阳和王春玲，1987）。由粉红单端孢引起的苹果心腐病多发生于元帅系列及富士系列的品种，属果实霉心病的二次侵染，果实多在后熟期或贮藏期发病，感病果实果肉褐色，边缘不明显，苦而不堪食用（呼丽萍等，1995）。

（八）拟茎点霉属（*Phomopsis*）

分生孢子器埋生，黑色至暗褐色，分散或集中，球形。分生孢子梗分枝，分隔，无色，多数细长；产孢细胞无色，圆柱状。分生孢子二型：甲型孢子无色、单胞、纺锤形；乙型分生孢子线形，一端弯曲呈钩状，不能萌发（张忠义等，1988）（彩图 41）。该属病原物主要引起柑橘和芒果的褐色蒂腐病。

1. 柑橘拟茎点霉（*P. citri*）

主要引起柑橘的褐色蒂腐（陈绍光，1988）（彩图 42）。分生孢子器在表皮下形成，球形，椭圆形或不规则形，具瘤状孔口。分生孢子有两种类型，其一为椭圆形，无色，单胞，含有油球 1~4 个，一般 2 个；另一种丝状或钩状，无色，单胞；前者易发芽。菌丝生长最适温度为 20℃ 左右，在 10℃ 以下或 35℃ 以上生长缓慢。卵形分生孢子发芽的温度范围为 5~35℃，适温为 15~25℃（汪末根等，2004）。病菌主要通过各类伤口侵入，经过 5~13 天的潜育期，显现病状，之后病部上产生大量分生孢子，进行再侵染（高超跃，2006）。柑橘的褐色蒂腐主要发生在成熟果实上，尤在贮运期间发生较多。环绕果实蒂部先出现水渍状浅褐色病斑，逐渐成为深褐色，病部渐向脐部扩展，边缘呈波纹状，最后使全果腐烂。患病果皮较坚韧，手指按压有革质柔韧感。由于病果的内部较果皮腐烂更快，因此，当外界果皮变色扩大至果面 1/3~2/3 时，果心已全部腐烂，故有“穿心烂”之称。但因果实种类及成熟度不同，以及发病环境的温湿度不同，其外部症状略有差异。早橘、本地早、慢橘、甜橙等，最初仅在蒂部周围略褪色，用指压法探测，微有革质柔韧感。不久患部扩大，色泽也略变深，早橘和本地早呈淡黄褐色，慢橘为黄褐色，甜橙由淡黄色、黄褐色而变为褐色。甜橙患部扩大至果面 1/3~1/2 时，色泽加浓，呈深褐色，柔韧感更强。柠檬果实初发病时，病部仅略具柔韧感而不变色，以后随着病部扩大，则柔韧感更甚，而色泽也由黄色变为蜜黄色或淡黄色。剖视病果，可看到白色菌丝体循果实的中轴很快扩展，并达到瓢囊间及果皮的白色部而使之变色腐烂。在高温、高湿的贮藏条件下，病果迅速腐烂，有时在病果表面生长白色菌丝体，并形成灰褐色及黑色的分

生孢子器（高超跃，2006）。

2. 芒果拟茎点霉（*P. mangiferae*）

主要引起芒果的褐色蒂腐（甘瑾等，2008）（彩图 43）。在 PDA 上菌落圆形，边缘整齐，白色薄绒状，疏松，后期为白色或浅黄色，10~15 天长出黑色小粒，即分生孢子器，分生孢子器近球形、三角形或不规则形，质硬、黑色；分生孢子梗分枝，产孢细胞瓶梗型；分生孢子无色透明、单胞；从形态上可分为 α 型分生孢子和 β 型分生孢子。前者多为近梭形或椭圆形，无色透明，内有 1~2 个油球；后者多为线形，有的呈钩状，一端弯曲，无色透明。感病果实病斑不规则，病健交界明显，浅褐色至黑褐色，果肉液化、流汁、有酸味。后期全果腐烂，果皮上出现大量初为白色后转淡黄色，最后变为黑色的小粒（胡美姣等，2012）。

（九）根串珠霉属（*Thielaviopsis*）

菌落初期无色，后呈白色（幼嫩型无性孢子出现），最后转成灰黑色至深黑色（成熟型无性孢子出现），菌丝分枝分隔。产生两种无性孢子：大分生孢子（亦称厚垣孢子）与小分生孢子，均呈链状排列，若基物表面有水膜则可互聚成团。大分生孢子梗在形态上与菌丝无大差别；小分生孢子梗两端粗细不一，长孢的一端较细（彩图 44）。病菌生长温度 12~38℃，适温 25~30℃，最适 28℃。在 38℃ 时，孢子虽仍可萌发，但不能形成正常菌落，芽管伸长受明显抑制，可形成内生孢子；高于 40℃ 时，病菌容易死亡。病菌能正常生长的 pH 为 3~8（黄思良等，1990）。该属中重要的病原物是奇异根串珠霉（*T. paradoxa*），引起菠萝的黑腐病（彩图 45、彩图 46）。未成熟或成熟的果实均可受害（唐友林等，1997）。通常在田间无显著症状，成熟果实症状明显。病斑先出现于果柄切端，切面初为暗色水渍状软斑，后扩大并互相联结，发展至整个果面，呈暗褐色，无明显边缘的大斑块，内部组织变软，水渍状部分与健康组织有明显的分界，果轴及其周围发黑，向上扩展，组织逐渐崩解，发出特殊的芳香味。后期病果大量渗出液体（戚佩坤，1994）。

（十）球二孢属（*Botryodiplodia*）

本属引起采后病害的主要为可可球二孢（*B. theobromae* Pat.），可可毛色二孢 [*Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Criff. et Maubl.]、蒂腐色二孢（*Diplodia natalensis* Pole-Evans）为其异名，柑橘葡萄座腔菌 [*Botryosphaeria rhodina* (Cke.) Arx.] 为其有性世代，属子囊菌门子囊菌纲葡萄座腔菌属。该病原菌主要引起香蕉轴腐病（彩图 47）、荔枝蒂腐病（彩图 48）、柑橘焦腐病（黑色蒂腐病）（彩图 49）、芒果蒂腐病（彩图 50）（胡美娇等，2010）。

虽然在寄主上发病迅速，但分生孢子器形成慢，为真子座，初埋生，后渐突出，单个或 2~3 个聚生在子座内，直径 0.8~2mm，球形或近球形，黑色，壁几层细胞，喙短。分生孢子初为单胞无色，成熟的孢子双胞、褐色至暗褐色，表面具纵纹（彩图 51），大小 (19.4~25.8) μm × (10.3~12.9) μm 。子囊果埋生，近球形，暗褐色，偶有两个聚生在子座内，孔口突出病组织。子囊棍棒状，双层壁，有拟侧丝；子囊孢子 8 个，椭圆形，

单胞，无色至淡色，大小为 $(21.3\sim 32.9)\mu\text{m}\times(10.3\sim 17.4)\mu\text{m}$ 。PDA培养基上菌丝体生长迅速，初期白色至灰白色，有光泽，后渐转灰黑色至黑褐色，基质灰色转灰绿色至黑色。在 $28\sim 30^{\circ}\text{C}$ 光照条件下，12天形成分生孢子器，28天后分生孢子成熟。分生孢子器近球形，有的2~3个聚生于子座内，器壁较厚。分生孢子椭圆形，初期单胞，无色，成熟的分生孢子双胞，褐色至暗褐色，表面有纵纹，大小为 $(20.7\sim 28.4)\mu\text{m}\times(11.6\sim 14.9)\mu\text{m}$ 。

该病菌以菌丝体和分生孢子器在病残组织上越冬。分生孢子由雨水飞溅到果实上，并潜伏在果轴、果皮等部位，或在花器的坏死组织上腐生，能耐较长时间的干燥环境。在适宜条件下，由果轴切口处或果蒂处侵入。一旦侵入，发展很快，虽然其腐烂过程中难产生孢子，但腐烂果实病部流出的带菌汁液可加速病害的传播。该病菌寄主范围广，又易导致二次侵染，在高温高湿条件下生长极快，常覆盖初次侵入的病原物。

香蕉焦腐病病原菌主要从主轴的切口处侵入，与镰刀菌共同为害时引起轴腐病。该病也可单独为害，发病初期局部变褐，出现水渍状病斑，后迅速扩展，使整个轴部变黑腐烂；为害指果时，开始自果蒂先变黑，迅速扩展，病部腐烂，果肉发黑。若相对湿度较高，病部则长满灰绿色菌丝体，后期在发黑部位长出许多小黑点，即病原菌的分生孢子器。荔枝蒂腐病主要发生在果实蒂部，果皮出现褐色水渍状的病斑，果肉常比果皮腐烂迅速。在高湿度的条件下，病斑上出现灰色絮状物，即病原菌的菌丝体。柑橘发生焦腐病时，果蒂周围初呈水渍状斑，迅速扩展而呈暗褐色，失去光泽，手压果皮易破裂。蒂部腐烂后，病原菌很快进入果实，并穿过果心，引起顶部出现同样的腐烂症状。被害瓢瓣与健瓣之间常界线分明。烂果常溢出棕褐色黏液，病部果肉发黑、味苦。后期病部密生许多小黑粒，即病原菌的分生孢子器。芒果蒂腐病发病初期果实蒂部呈灰白色至暗褐色，病健交界不明显。在湿热($28\sim 32^{\circ}\text{C}$)条件下，病部向果身扩展，病果皮由暗褐色变为深褐色或紫黑色。同时，果肉组织软化、流汁，有蜜甜味，3~5天全果腐烂变黑，病果皮出现密集的黑色小粒。

二、鞭毛菌亚门真菌

该亚门真菌的特征是营养体是单细胞或无隔膜、多核的菌丝体，孢子和配子或者其中一种可以游动。无性繁殖形成孢子囊，有性繁殖形成卵孢子。与果蔬采后病害有密切关系的主要有腐霉属和疫霉属。

(一) 腐霉属 (*Pythium*)

菌丝体发达、有分枝、无分隔、生长旺盛时呈白色絮状。孢子囊在菌丝顶端形成。孢子囊球形，柠檬形或不规则裂片状，成熟后一般不脱落，成熟时产生游动孢子。游动孢子肾形，鞭毛两根。藏卵器圆形，单卵球，形成一个卵孢子(彩图 52)。该属中的瓜果腐霉(*P. aphanidermatum*)、巴特勒腐霉(*P. butler*)和终极腐霉(*P. ultimum*)与甜瓜和西瓜的腐霉病(彩图 53)，以及草莓的絮状泄漏病有关。属典型的土传病害，适宜于潮湿的土壤环境，可直接穿透果皮侵入甜瓜或草莓果实，西瓜通常经过茎端割切伤口或其他机械损伤侵入，感病果实初呈水浸状浅褐色斑点，以后病斑迅速扩大，果肉软腐，严重时汁液外流。