

张维一 毕 阳 编著

果蔬采后 病害与控制

中国农业出版社



内 容 提 要

本书以采后病害为基础,共十三章,1—3章分别介绍引起果蔬采后腐烂的病原种属,定殖后的症状,病原侵染途径,潜伏侵染;4—6章论述病原与寄主相互作用的病理变化,病原胞外酶与毒素在侵染过程中的作用及感病组织的生理变化,次生代谢;7—13章评述各种防腐技术措施,重点是化学防腐保鲜及各种果蔬防腐各论。因此,本书具有较高学术价值,又可直接指导新鲜果蔬防腐保鲜,可作大专院校的植物病理专业、农产品贮藏加工专业、园艺专业师生的教学参考书,也可供果蔬采后生理、贮藏保鲜科技工作者参考及从事果蔬贮运的商业人员、农业技术推广人员阅读。

果蔬采后病害与控制

张维一 毕 阳 编著

责任编辑 王琦琰

中国农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 北京市北方印刷厂印刷

787×1092mm32开本 7.75印张 168千字

1996年2月第1版 1996年2月北京第1次印刷

印数 1—5,000册 定价 10.50元

ISBN 7-109-04035-6/S·2519

前 言

新鲜水果、蔬菜采后腐烂是一个全球性问题。在世界范围内新鲜果蔬贮运过程中约有25%的产品因腐烂变质不能利用 (Hort and Schoort, 1983), 有些易腐水果和蔬菜采后腐烂损失达到30%以上。按照腐烂比例计算经济损失, 可以说是天文数字。自从有文字记载以来, 食品间歇性的短缺和损失, 一直是困扰人类的问题。据估计世界人口中约有5亿—10亿人, 处于营养不良状态。随着人口的继续增长, 食品短缺问题将会发展成为严重的社会问题, 有人估计果蔬采后的腐烂损耗, 几乎可满足2亿人口的基本营养需求 (Auther Kelman, 1987)。这些问题已经引起世界范围的极大关切。1974年在罗马世界食品会议上强调“应把减少作物采后损失, 作为增加食品供给的一项重要措施受到相应的重视。”1975年联合国第七次特别会议, 还通过一项减少果蔬采后损失的决议, 要求发展中国家重视减少采后损失问题, 所有国家和国际上的主管机构应在财政和技术上合作。

由于增加食品生产的迫切性, 通常强调开垦荒地扩大耕地面积和提高单位面积产量。然而世界上, 特别是我国绝大多数可耕地已被利用, 而且随着城市和工业发展, 占用农田, 使耕地面积减少的趋势还在继续发展, 而且, 我国现有耕地使用经济价值已经达到很高水平。要进一步提高单产的有效措施主要是培养抗病虫、抗逆的优良品种, 增加肥料、农药、机械、人力的投入。据估计 (Auther Kelman, 1987), 在

单产较高的情况下，食品每增加一倍，投入可能要增加10倍。很明显增加食品产量，除了增加耕地面积和提高单产外，减少采后损失是增加供给的一个有效途径，减少果蔬采后损失比增加同等数量的产品，所需的投入要少得多。遗憾的是避免采后损失问题，长期被忽视。

党的十一届三中全会以来，我国城乡经济迅速发展，人民生活水平大幅度提高，对新鲜水果、蔬菜的需求日益增高。市场经济的发展，促进了“南菜北调”，“北果南运”的大潮。一些边远山区农村把种植果树作为脱贫致富的途径，我国政府从中央到地方大抓菜篮子工程，各地新鲜水果、蔬菜市场出现了周年供应的局面。但是在果蔬采收、分级、包装、运输、贮藏、批发、零售整个采后流通过程中的腐烂损失相当严重，使生产者、经营者承担着巨大的经济风险，消费者承受价格上涨的负担。1992年我国水果产量达到2440万吨（不包括果用瓜及蔬菜），估计损失达到610万吨，价值人民币50亿元。

果蔬产品变质腐烂的原因可以归纳为三个方面：果蔬组织的生理失调或衰老，病原微生物侵染，采收及采后环节中的机械损伤。三者相互影响，但最终是病原微生物侵染引起果蔬采后腐烂。有关衰老变质及生理失调，国内外均有大量的报道，在“果蔬采后生理学”教科书中有系统的论述。有关引起果蔬采后腐烂的真菌和细菌的种或属，病原与寄主的相互作用关系，病原如何侵染及控制都很少研究报道。果树病理学和蔬菜病理学也很少涉及采后病害及控制的论述。长期以来我国重视采前栽培、育种及病虫害的防治，忽视采后。六五、七五期间国家科委、商业部虽然将水果的贮藏保鲜列为重点研究课题，但并未涉及采后病害。因此，采后腐烂的病原物，病害腐烂的生理及控制就成了空白点。在国外研究也

不多, 1962—1992年间美国发表的30卷《植物病理学年鉴》

(Annual Review of phytopathology) 中有近600篇综述文章, 其中仅有68篇是直接和果蔬采后病害有关。主要原因是进展的研究太少及科学管理机构对采后问题重视不够。

一般果蔬外部越娇嫩或越新鲜, 内部含水量越多, 对损伤及真菌的侵染越敏感。因此多汁肉质的果蔬, 如草莓、葡萄、桃、杏、番茄、葫芦科果蔬, 柑桔、青菜、香蕉、马铃薯以及切花等都不同程度地被病原微生物侵害。腐烂或损失的程度取决于特定的果蔬种和品种, 果蔬产品的生理状态, 病原微生物的种类以及包装贮运条件等。虽然新鲜水果和蔬菜的腐烂极为普遍。在采收的田间或包装场所, 在货摊或家里每个人都会遇到。感叹国外贮运新鲜的水果质优价高的议论也不少, 但并未引起有关领导部门的足够重视, 要解决水果和蔬菜的严重而普遍的腐烂损失是一个系统工程。它涉及到采前栽培技术与耐藏和抗病的果蔬品种, 包装、运输条件, 贮藏环境及采后处理技术。不是某一单项技术措施能完全解决腐烂问题。加工(脱水、罐藏、速冻)和冷藏无疑可减少果蔬产品的腐烂损失, 但所需成本较高, 能源消耗也较大, 而且一些易腐果蔬容积大, 处理困难, 单位重量的价值低廉, 所以许多发展中国家使用冷藏技术贮藏果蔬发展缓慢。应当指出冷藏降低贮藏温度是减少果蔬腐烂损失最有效的措施。但不能解决全部问题。在冷藏中也会出现适应低温的病原菌侵染果蔬组织, 引起腐烂。一些对低温敏感的果蔬, 在过低温度下会出现冷害生理损伤, 导致果蔬损失。控制果蔬采后病害腐烂问题的科学是植物病理学、园艺学、采后生理学、贮藏加工学、化学等多学科的边缘交叉点。

果蔬采后病害包括非侵染性病害与侵染性病害。果蔬采

后的生理失调，例如冷害、果皮烫伤、果肉或果心褐变，柑桔类果实的干疤、枯水、水肿等都属于非侵染性病害，由于果蔬贮藏环境条件不适宜或缺钙、硼等生理失调所致。这些非传染性的生理病害主要是果蔬组织与环境的关系，在果蔬采后生理学，贮藏保鲜有关著作中有大量的论述。果蔬采后传染性病害或侵染性病害，主要是指真菌或细菌引起软腐、干腐或病斑。生理病害与侵染性病害在一定条件下可以相互影响，相互作用。非侵染性生理病害可为侵染性病害开辟侵入组织的途径，使果蔬组织失去对病原菌的抵抗力，容易受到病原菌的侵染或诱发已经潜伏在果实组织中的病原物恢复活力和生长。如冷害引起果蔬细菌膜系统受到破坏，生理调节，容易受到适应低温环境的链格孢 (*Alternaria* sp.) 和灰霉葡萄孢 (*Botrytis cinerea*) 侵染，发生黑斑病或灰霉病。目前，人们对果蔬贮藏保鲜还存在一些片面或错误的认识：譬如片面夸大某一种措施或保鲜药物的防腐效果。必须指出：热带、亚热带水果或蔬菜与温带果蔬产品不仅要求的贮运条件不同，引起果蔬腐烂的病原物也不完全相同。采用某种防腐保鲜药物或某种措施，防腐效果不可能完全一致，更不可能是万能的。适于热带、亚热带水果和蔬菜的防腐保鲜药物不完全适用于温带果蔬。本书主要论述侵染性病害，包括，采后腐烂病原微生物的属和种，病原物侵染过程及发病条件，病原与寄主相互作用及控制方法，为农业、商业及一切从事果蔬流通，贮藏保鲜人员提供一个全面了解采后病害的基本知识及控制腐烂的实用技术，希望有助于减少我国果蔬采后腐烂程度及果蔬采后病害的研究工作。

编者

1994年12月

目 录

前言

第一章 果蔬采后腐烂的病原学	1
一、病原与果蔬的相互作用	1
二、真菌病害	3
三、细菌病害	24
第二章 采前因素对采后病害的影响	27
一、气候	28
二、植株营养	31
三、栽培技术措施	33
四、采前喷药	35
第三章 果蔬采后病害的侵入和发展	40
一、果蔬采后腐烂病害侵入期及侵入途径	40
二、潜育期	45
三、潜伏侵染	46
第四章 病原孢外酶与毒素	58
一、病原微生物产生的孢外酶	58
二、病原酶与寄主相互作用	64
三、毒素	68
第五章 感病植物组织的生理变化	71
一、呼吸变化	71
二、乙烯生物合成的病理变化	79
三、次生代谢的病理变化	81

第六章 病原微生物发展的环境条件	90
一、温度	90
二、空气湿度和寄主水分状态	92
三、寄主的pH值	94
四、空气成分	96
五、乙烯	98
第七章 果蔬采后腐烂的控制战略	100
一、减少潜伏侵染	100
二、减少环境和寄主表面的病原物水平	101
三、延缓衰老	102
四、使用灭菌剂控制采后病害	113
五、保护性包装	115
第八章 果蔬采后病害的化学控制	120
一、化学控制的处理技术	120
二、采后灭菌剂的特性及应用方法	126
第九章 采后热处理对果蔬腐烂的控制	148
一、热对病原物和寄主的影响	148
二、热处理的方法	151
三、采后热处理存在的问题及改进	154
第十章 果蔬采后病害的生物防治	158
一、果蔬遗传特性对采后病害的抵抗	158
二、用于生物防治的天然植物产品	160
三、用于生物防治的拮抗微生物	161
四、合理选择拮抗菌并使之商品化	169
第十一章 电离辐射	176
一、 γ -射线辐照保藏防腐	176
二、紫外线	187
三、臭氧	192
第十二章 各种果蔬的化学防腐	193

一、落叶果树产品.....	193
二、常绿果树产品.....	204
三、蔬菜产品	212
第十三章 采后真菌病原的抗药性	217
一、化学灭菌剂抗性的产生及机理.....	217
二、抗性菌株的生态.....	226
三、控制抗药性的措施.....	231
主要参考文献.....	235

第一章 果蔬采后腐烂的病原学

一、病原与果蔬的相互作用

引起新鲜果蔬采后腐烂的病原物主要是真菌和细菌。大约有25种真菌与细菌与果蔬采后严重腐烂有关。在生长期植物对真菌和细菌具有较强的抵抗力，采后成熟的果蔬对病原菌侵染比较敏感。但是，每一种水果或蔬菜仅受相对少的几种真菌或细菌侵染。由于营养的需求和产生胞外酶的潜力限制了病原菌在植物组织的发展。例如指状青霉 (*Penicillium digitatum*) 引起柑桔果实绿霉病，但是苹果和梨果实上不造成病害；另一方面扩展青霉 (*P. expansum*) 侵害苹果和梨，但不为害柑桔果实。链核盘菌 (*Monilinia fructicola*) 侵染桃、樱桃、苹果和梨引起褐腐病，而不侵染热带果实。匍枝根霉 (*Rhizopus stolonifer*)，灰霉葡萄孢 (*Botrytis cinerea*)、链格孢 (*Alternaria alternata*) 和白地霉 (*Geotrichum candidum*) 引起许多果蔬的腐烂。欧文氏杆菌 (*Erwinia*) 一般引起蔬菜的软腐病，除了番茄、甜椒、黄瓜、梨以外，其他果实受欧文氏杆菌侵染较少。

果蔬的贮藏库或包装房内空气中存在大量的病原孢子。张维一 (1985) 调查甜瓜、苹果、梨贮藏库内空气中有大量的细菌、青霉、曲霉、根霉、链格孢、葡萄孢、枝孢霉、镰刀菌、假丝酵母等。微生物种群除贮藏不同果蔬有差异外，

库温高低直接影响微生物种群，库温高于10℃以上苹果、梨、甜瓜库内均以青霉菌(*Penicillium* spp.)占优势，库温下降到10℃以下，链格孢(*Alternaria* sp.)占优势。果蔬的表面和角质层内附着有大量的病原孢子，繁殖也很快。Phillips和Harvey (1975)洗涤桃果实，计算表面有17万个链核盘菌(*Monilinia* sp.)孢子。只需少数孢子发芽侵入果实组织生长繁殖，就可引起桃果实的褐色腐病。病原孢子的增殖速度也是惊人的，一个指状青霉孢子，接种在柑桔果实上，在适宜的环境条件下，经过7天，孢子可以增殖到 10^{10} 个。但是果蔬组织本身并不是完全处于被动状态，相反它对侵染的病原菌进行抵抗。病原必须具有克服寄主(果蔬)的防卫能力，必须能够在寄主组织的营养、pH、水分条件下生长，必须能够合成，分泌浸解寄主组织的酶，释放出所需的营养物质，以维持病原菌在寄主组织内寄生性生长发育。所以，有大量的病原菌存在，植物是否生病，果蔬产品是否腐烂，取决于植物或果蔬组织抗病性的强弱。如果果蔬组织抗性强，虽然有病原孢子存在也可能很少腐烂。果蔬是贮藏在一定的温度，湿度，空气成分的环境中，环境条件一方面可以直接影响病原菌，促进或抑制其生长发育，另一方面也可以影响果蔬生理状态，保持或降低果蔬组织的抗病力。因此，只有贮藏环境条件有利于病原菌而不利于果蔬组织时，才能发生严重腐烂；反之，当环境条件有利于果蔬组织而不利于病原菌时，病原菌受到抑制，腐烂就会减少，也就是说侵染性病害应具备三个基本因素，即病原物、易感病的寄主(果蔬产品)和适宜的环境条件，三者缺一不可。这三个因素称为植物病害的三角关系。

二、真菌病害

果蔬采后腐烂主要由真菌病害引起。真菌的生长发育过程可分为营养阶段和繁殖阶段。营养阶段是真菌不断生长和积累养分的阶段；繁殖阶段是真菌产生各种类型的孢子，进行繁殖的时期。

（一）真菌的繁殖 真菌在生长发育过程中，经过营养阶段后，即进入繁殖阶段。绝大部分的真菌是通过孢子进行繁殖的，其繁殖方式分无性和有性两种：

1. 无性繁殖及无性孢子 无性繁殖是不经过性细胞或性器官的结合，直接从营养体上产生孢子。这种孢子称为无性孢子和真菌的无性孢子主要有游动孢子、孢囊孢子和分生孢子三种（图1—1）。

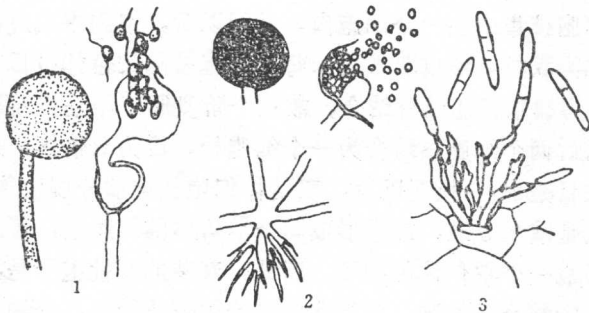


图 1—1 真菌的无性孢子

1. 孢子囊及游动孢子 2. 孢子囊及孢囊孢子 3. 分生孢子

（1）游动孢子 它是一种产生在孢子囊中的内生孢子。孢子囊产生在菌丝上，或生于有特殊形状和分枝的孢囊

梗上，球形、椭圆形、卵形或不规则形，单孢。孢子囊成熟后，孢子囊中的原生质分割成许多小块，没有细胞壁，有一根或两根鞭毛，可以在水中游动。

(2) 孢囊孢子 孢囊孢子也是一种孢子囊中的内生孢子。它和游动孢子的区别是，它具有细胞壁、没有鞭毛。成熟后孢子囊壁破裂，放出孢囊孢子。

(3) 分生孢子 分生孢子是真菌最常见的一种无性孢子。它是由菌丝顶端经转殖分化的分生孢子梗上产生，孢子成熟时容易从孢子梗上分生而脱落，分生孢子的种类很多，形态变化也很大。不同真菌的分生孢子梗，其分化程度也不一样，有散生的、丛生的、或聚生在一定的组织结构中。

2. 有性生殖 真菌的有性生殖是通过性细胞或性器官的结合而进行繁殖的一种方法。有性生殖产生的孢子称为有性孢子。真菌有性孢子的形成过程，要通过质配、核配和减数分裂三个阶段。质配是两个性细胞原生质的交配，使两个细胞的细胞核集中在一个细胞内。质配以后，细胞中成对的细胞核称为双核。形成双核后，每个细胞核的染色体数目都是 N ，因为细胞核还没有结合，故这个阶段属于单倍体阶段。核配以后两个细胞核结合为一个细胞核，成为双倍体，染色体的数目是 $2N$ 。核配以后，双倍体细胞核连续分裂两次，其中一次是减数分裂，最后形成四个单倍体的细胞核，每个细胞核形成一个单倍体的孢子。因此，真菌的有性孢子是指细胞核进行结合的细胞，或细胞核进行减数分裂后，最初形成的细胞核发育而成的孢子。经过有性繁殖，真菌可分别形成四种有性孢子（图1—2）。

(1) 卵孢子 鞭毛菌类产生的有性孢子，由两个异形的配子囊结合而成，小的配子囊称雄器，大的配囊称藏卵器，

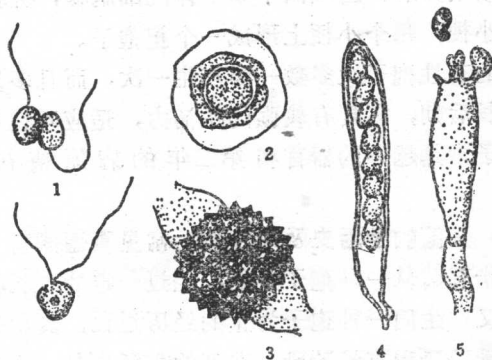


图 1—2 真菌的有性孢子

1. 接合子 2. 卵孢子 3. 接合孢子 4. 子囊孢子 5. 担孢子

两者接触后，雄器内的细胞质和细胞核，经受精管进入藏卵器，通过质配和核配，形成细胞核为双倍体的厚壁卵孢子。

（2）接合孢子 接合菌类产生的有性孢子为接合孢子，由两个同形的配子囊结合而形成的。两者接触后，接触处的细胞壁溶解，两个细胞的内含物融合在一起，经过质配和核配发育成细胞核为双倍体的厚壁接合孢子。

（3）子囊孢子 子囊菌类产生的有性孢子是子囊孢子，由两个异形的配子囊（雄器和产囊体）结合而成。两者交配后，产囊体上长出许多丝状分枝的产囊丝，后由产囊丝发育成为子囊。子囊内两性细胞核结合后，通过一次减数分裂和一次有丝分裂形成 8 个细胞核为单倍体的子囊孢子。子囊为圆筒形、棍棒状或球形，子囊孢子形状差异很大。

（4）担孢子 担子菌类产生的有性孢子是担孢子。它们一般没有明显的两性器官分化。直接由菌丝体经过质配形成双核菌丝，在双核菌丝顶端细胞中发育成棍棒状的担子，经

过核配和减数分裂，生成四个单倍体的细胞核，并在担子上生成四个小梗，每个小梗上形成一个担孢子。

真菌的有性孢子大多数一年产生一次，而且多发生在田间寄主生长后期，它具有较强的生活力，适应不良环境。所以有性孢子常是越冬的器官和第二年的病原菌初次侵染源。

(二) 真菌的生活史及果蔬采后常见真菌病害 真菌的生活史是指真菌从一种孢子开始，经过一定的生长和发育阶段，最后又产生同一种孢子为止的经历过程。真菌生活史一般包括无性阶段和有性阶段。典型的生活史是：真菌的菌丝体生长一段时间之后，产生无性孢子，无性孢子在适宜的环境条件下萌发，产生芽官或游动孢子。游动孢子经过休止孢子阶段再产生出芽官。芽官继续发育又形成菌丝体。在无性阶段中，如果环境适宜，可以连续进行，其繁殖代数多少决定于当时的环境条件和寄主的生理状况，这是病原真菌侵染寄主的主要阶段，无性阶段繁殖代数越多，无性孢子数量也越多，侵染寄主的可能性也越大。有性阶段多发生在寄主生长后期，

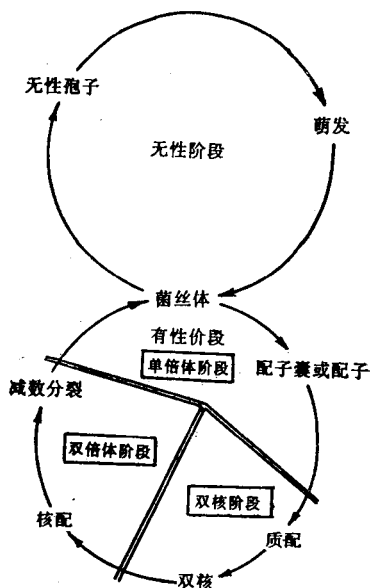


图 1—3 真菌生活史图解

从菌丝体上产生配子囊或配子，经过质配成为双核阶段，再经过核配成为双倍体阶段，最后经过减数分裂而成为单倍体阶段。有性阶段产生的有性孢子往往壁厚或具有保护组织，萌发后产生芽管进而发育成为菌丝体，回到产生无性孢子的无性阶段（图1—3）。

真菌种类较多，不可能用统一的图式来说明全部真菌的生活史。有些真菌的有性阶段，从质配到减数分裂的过程变化很大。例如卵孢子和接合子是在减数分裂之前形成的，它们的细胞核是双倍的，到萌发时才进行减数分裂而恢复为单倍体。子囊孢子和担孢子是在减数分裂后形成的。有一部分真菌的有性阶段还没有发现，只有无性阶段，属于这一类真菌的生活史，实际上是指它的无性阶段。

引起果蔬采后腐烂的真菌病原主要是半知菌，没有发现有性阶段，少数分属鞭毛菌、结合菌及子囊菌亚门。表1—1列出了一些果蔬常见的采后病害及与之相关的病原物。

表 1—1 果蔬常见采后侵染性病害及病原

作物	病名	病 原 菌
苹果、梨	青霉病	扩展青霉(<i>Penicillium expansum</i> Link)
	灰霉病	灰霉葡萄孢((<i>Botrytis cinerea</i> Pers.ex Fr.)
	黑腐病	仁果囊孢壳(<i>Phyalospora obtusa</i> (Schw.)Cooke)
	褐腐病	果生链核盘菌(<i>Monilinia fructigena</i> (Aderh,et. Ruhl)Honey)
	轮纹病	果生囊孢壳(<i>Phyalospora piricola</i> Nose)
	皮孔病	盘长孢状刺盘孢(<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> Penz)
	(炭疽病)	Penz)异名为果生盘长孢(<i>Gloeosporium fructigenum</i> Berk),有性阶段为小丛壳孢(<i>Glomerella cingulata</i> (Stonem)Schr.et Spauld)

(续)

作物	病名	病原菌
苹果、梨	疫腐病	恶疫霉[<i>Phytophthora cactorum</i> (Lebert & Cohn) Schroet.], 丁香疫霉[<i>Phytophthora syringae</i> (Kleb.) Kleb]
	根霉软腐	米根霉[<i>Rhizopus oryzae</i> Went & Prinsen Geerligs], 匍枝根霉[<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb. ex Fr.) Lind.]
	霉心病	包括: 链格孢[<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.], 粉红单孢菌[<i>Trichothecium roseum</i> Lk. et Fr.] 和串珠镰孢[<i>Fusarium moniliforme</i> Sheld.] 等。
香 蕉	冠垫腐 (花梗腐)	可可球二孢[<i>Botrytis diploidia theobromae</i> Pat.] 巴蕉刺盘孢[<i>Collectotrichum musae</i> (Berk. & Curt) V. Arx] 粉红镰刀孢[<i>Fusarium roseum</i> Link] 可可轮枝孢[<i>Verticillium theobromae</i> (Turc.) Hughes]
	炭疽病	奇异长喙壳[<i>Ceratomyces paradoxa</i> (Dade) Moreau] 香蕉盘长孢[<i>Gloeosporium musarum</i> Cooke et Mass.]
柑 桔	青霉病	意大利青霉[<i>Penicillium italicum</i> Wehmer.]
	绿霉病	指状青霉[<i>Penicillium digitatum</i> Sacc.]
	酸腐病	白地霉[<i>Geotrichum candidum</i> Ferr. Ciferri.]
	黑腐病	柑桔链格孢[<i>Alternaria citri</i> Ell. & Pierce.]
	茎端腐	柑桔茎点霉[<i>Phomopsis citri</i> Fawc.] 蒂腐色二孢[<i>Piplodia natalensis</i> P. Evans]
葡 萄	灰霉病	灰葡萄孢[<i>Botrytis cinerea</i> Pers.]
	青霉病	青霉菌[<i>Penicillium</i> sp.]
	软腐病	黑根霉[<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehr. ex Fr.) Vuill.]
	绿霉病	多主枝孢[<i>Cladosporium hebarum</i> Lk. Fr.]
	黑腐病	链格孢[<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.]