

王 婷,陈茂婷,王卓源,等. 乌头霜霉病病原菌生物学特性及致病力[J]. 江苏农业科学,2019,47(21):172-175.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.21.040

乌头霜霉病病原菌生物学特性及致病力

王 婷,陈茂婷,王卓源,周 丹,王光志

(成都中医药大学,四川成都 611137)

摘要:通过系统测定乌头霜霉病病原菌的生物学特性,研究其致病力,为乌头霜霉病的深入研究和防治提供理论依据。采用悬滴法研究环境条件温度、pH 值、碳源对孢子囊萌发的影响,采用硫酸法控制小容器内相对湿度,测定相对湿度对孢子囊萌发的影响,并用离体叶盘法接种霜霉菌孢子囊悬浮液观察乌头发病情况并统计病情指数。结果显示,孢子囊在 4~25℃ 范围内均可萌发,18℃ 时萌发率最高;相对湿度低于 95% 时孢子囊不能萌发,在相对湿度为 100% 时孢子囊萌发率最高,水分孢子囊萌发的必需条件;孢子囊在 pH 值为 5.74~8.06 的条件下均可萌发,且在 pH 值为 5.93 时萌发率最高;在 4 种供试碳源的培养条件下,孢子囊都可萌发,其中可溶性淀粉培养条件下孢子囊萌发率最高。接种 48 h 后,叶背面初现水渍状病斑,2.5 d 后可以看到明显病斑,呈弥散型,7 d 后病斑开始坏死。观察期内,随着接种时间的延长,病情指数逐渐升高。该研究明确了不同环境条件下乌头霜霉病病原菌的生物学特性,为该病的深入研究提供了理论依据。

关键词:乌头;霜霉病;病原菌;孢子囊;生物学特性;致病力;离体叶盘法;病情指数

中图分类号: S435.67 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)21-0172-03

乌头(*Aconitum carmichaelii* Debx.) 为毛茛科乌头属药用植物,其干燥母根称川乌,子根的加工品称附子,均为川产道地药材,疗效好,用量大。乌头在四川省栽培面积广,在道地产区江油地区有 1 900 多年的种植历史。在多年栽培过程中,乌头病害频发,其中以根腐病、白绢病、霜霉病对产量的影响较大。霜霉病在苗期尤为普遍,一般发病率为 3%~20%,最高达 30%^[1];乌头霜霉病具有发病率高、传染性强的特点,重病苗最后褐化枯死,造成缺株,对附子药材的产量造成严重影响,也对药农造成了严重的经济损失。余永年在 1979 年首次对乌头霜霉病进行报道,将该病原菌鉴定为乌头霜霉 *Peronospora aconiti* Yu^[2],该菌为专性寄生真菌。笔者所在课题组前期对四川省江油地区乌头种植基地感病乌头做了初步探索研究,根据病原菌形态学特征以及 rDNA-ITS 区序列对其进行鉴定^[3]。本研究探讨了乌头霜霉病致病菌的生物学特性和致病性特征,以期进一步为该病害的深入研究提供理论依据和基础。

1 材料与方法

1.1 样品采集

乌头霜霉病病叶采自四川省江油市太平镇普照村附子种植基地(104°41'27"E,31°43'47"N),海拔 512 m。病叶采集后装于无菌密封袋中,置于采样箱中带回。健康叶采自成都中医药大学药用植物园内栽培的健康植株。以上供试材料的来

源均经成都中医药大学中药资源教研室王光志教授鉴定为毛茛科乌头属植物乌头(*A. carmichaeli* Debx.)。

1.2 孢子囊悬浮液制备

用流动自来水将采集病叶表面的泥土等杂质冲洗干净,经无菌蒸馏水润洗后用灭菌滤纸吸干表面水分,在 18℃、相对湿度为 100% 的黑暗条件下过夜培养^[4]。培养后用无菌毛刷刷下新鲜孢子囊,以无菌蒸馏水配制新鲜孢子囊悬浮液,4 层灭菌纱布过滤即得。

1.3 乌头霜霉病病原菌孢子囊萌发方式观察

参照崔铁军等的方法^[5]并稍作改动,新鲜孢子囊悬浮液在 18℃ 下培养 24 h 后吸取少量悬浮液制片并于显微镜下观察。

1.4 乌头霜霉病病原菌生物学特性测定

1.4.1 温度对乌头霜霉病病原菌孢子囊萌发的影响 悬滴法培养新鲜孢子囊悬浮液^[6]。分别置于温度为 0、4、10、16、18、22、25℃ 下,于 3、6、8、12、24 h 后分别镜检孢子囊萌发率,每处理设 3 次重复,每重复观察不少于 200 个孢子囊。

1.4.2 相对湿度对乌头霜霉病病原菌孢子囊萌发的影响 采取新发病叶片,将孢子囊弹撒在载玻片上,在干燥器内用硫酸法控制湿度^[7],置于相对湿度分别为 90%、95%、98%、100% 的干燥器中,18℃ 下培养,以蒸馏水为对照,3、5、10、24、36 h 后分别镜检孢子囊萌发率。每处理设 3 次重复,每重复观察不少于 200 个孢子囊。

1.4.3 pH 值对乌头霜霉病病原菌孢子囊萌发的影响 用 Na₂HPO₄ 和 NaH₂PO₄ 配制 pH 值 5.74~8.06 范围内 7 个不同梯度的磷酸缓冲液,室温下悬滴法培养,3、6、9、12、24 h 后镜检孢子囊萌发率。每处理设 3 次重复,每重复观察不少于 200 个孢子囊。

1.4.4 碳源对乌头霜霉病病原菌孢子囊萌发的影响 用无菌蒸馏水分别配制葡萄糖、蔗糖、可溶性淀粉及甘油溶液,使

收稿日期:2018-08-20

基金项目:四川省教育厅重点项目(编号:15ZA0098)。

作者简介:王 婷(1993—),女,四川达州人,硕士研究生,研究方向为中药资源学。E-mail:1747817056@qq.com。

通信作者:王光志,博士,教授,研究方向为中药资源学。E-mail:kzwon@163.com。

其浓度均为 5%,室温下悬滴法培养,3、6、9、12、24 h 后镜检孢子囊萌发率。每处理设 3 次重复,每重复观察不少于 200 个孢子囊。

1.5 乌头霜霉病原菌的致病力研究

取健康乌头植株顶端第 2 张至第 3 张真叶,自来水冲洗干净表面杂质,75% 乙醇浸泡 30 s,灭菌蒸馏水润洗 3 次,无菌滤纸吸干表面水分^[8]。健康叶片消毒后,取叶尖部分制成直径为 10 mm 的叶盘。将叶盘和完整叶片放入 0.8% 水琼脂培养皿中,每皿 5 个叶盘或 1 张整叶,叶背朝上。每个叶盘点滴法接种 35 μL 孢子囊悬浮液,整叶均匀点接孢子囊悬浮液,每点 5 μL,对照组接种等量灭菌蒸馏水^[9]。接种后放置于 18 ℃、相对湿度为 100% 的培养箱中,12 h 光照/12 h 黑暗条件下培养。每天观察并拍照记录离体健康叶的变化,统计病情指数(乌头霜霉分级标准见表 1),7 d 后每天取 1 组叶片撕取表皮进行显微观察,直至叶片坏死。

表 1 乌头霜霉病病情分级标准

病情等级	分级依据
0 级	无症状
1 级	病斑面积占全叶片面积的比例 < 1/4
2 级	1/4 ≤ 病斑面积占全叶片面积的比例 < 1/2
3 级	1/2 ≤ 病斑面积占全叶片面积的比例 < 3/4
4 级	3/4 ≤ 病斑面积占全叶片面积的比例

2 结果与分析

2.1 乌头霜霉病原菌孢子囊萌发方式

如图 1 所示,孢子囊以形成芽管的方式萌发,可产生 1 个或 2 个芽管,芽管可形成分支,未见游动孢子囊形成。

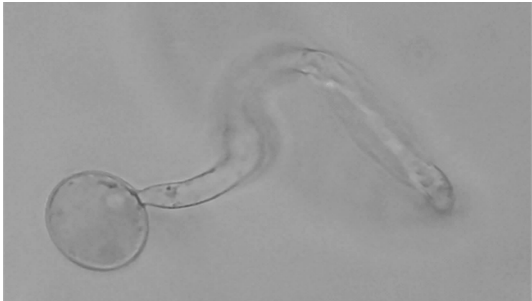


图1 乌头霜霉病原菌孢子囊萌发(40×)

2.2 温度对乌头霜霉病原菌孢子囊萌发的影响

在供试温度范围内,0 ℃ 条件下无孢子囊萌发,4 ~ 25 ℃ 范围内孢子囊均可萌发,但 4 ℃ 条件下前 9 h 无孢子囊萌发。孢子囊萌发率随温度升高呈先升高后降低的趋势,18 ℃ 时达最大值(表 2)。温度过低或过高都会降低孢子囊萌发能力。

2.3 相对湿度对乌头霜霉病原菌孢子囊萌发的影响

孢子囊在相对湿度 98% ~ 100% 范围内可萌发,相对湿度 ≤ 95% 时,孢子囊不萌发,且相对湿度 98% 与相对湿度 100% 条件下孢子囊萌发率差异较大。在供试相对湿度范围内,相对湿度为 100% 条件下孢子囊萌发率最高。但对照组蒸馏水条件下孢子囊萌发率高于供试组(表 3)。

2.4 pH 值对乌头霜霉病原菌孢子囊萌发的影响

pH 值 5.74 ~ 8.06 范围内乌头霜霉病原菌孢子囊均可萌发,在 pH 值为 5.93 时孢子囊萌发率最高(表 4)。

表 2 不同温度下孢子囊萌发率

温度 (℃)	萌发率(%)				
	3 h	6 h	9 h	12 h	24 h
0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.00	1.17	2.00
10	0.83	1.00	1.50	2.00	2.50
16	0.83	1.00	1.33	2.83	3.00
18	2.00	3.50	4.50	11.50	14.00
22	0.00	0.00	0.00	1.17	2.00
25	1.00	1.00	0.50	0.50	1.00

表 3 不同湿度下孢子囊萌发率

湿度 (%)	萌发率(%)				
	3 h	5 h	10 h	24 h	36 h
90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
98	0.00	0.00	0.00	1.00	1.50
100	4.00	5.50	8.50	9.00	11.50
对照	2.00	3.50	4.50	11.50	14.00

表 4 不同 pH 值下孢子囊萌发率

pH 值	萌发率(%)				
	3 h	6 h	9 h	12 h	24 h
5.74	3.00	3.33	5.50	4.00	3.00
5.93	5.83	5.83	5.83	6.00	7.25
6.48	4.00	3.00	3.50	5.50	6.00
6.95	3.30	4.50	4.40	4.50	5.33
7.35	2.50	2.67	2.67	3.00	4.33
7.71	2.00	2.50	2.67	3.00	4.75
8.06	1.00	1.67	2.00	4.00	4.50

2.5 碳源对乌头霜霉病原菌孢子囊萌发的影响

在 4 种供试碳源处理下,乌头霜霉病原菌孢子囊均可萌发,且以可溶性淀粉作为碳源时孢子囊萌发率最高(表 5)。

表 5 不同碳源处理的孢子囊萌发率

碳源	萌发率(%)				
	3 h	6 h	9 h	12 h	24 h
葡萄糖	2.83	3.00	3.25	3.00	4.83
蔗糖	2.16	2.67	2.50	3.00	3.30
可溶性淀粉	5.00	5.50	7.00	7.50	9.00
甘油	3.00	3.00	3.30	5.25	7.25

2.6 乌头霜霉菌致病力

形态学观察结果显示,接种 2 d 后,叶背面初现水渍状病斑,病斑新增速度较快,对照组接种点 2 d 没有病斑显现。接种 2.5 d 后,可看到明显病斑,呈弥散型。病斑于 7 d 后增长速度减缓,且叶背开始坏死,坏死病斑呈棕褐色。对照组开始坏死时间与试验组相差不大。由图 2 可知,观察期内随着培养时间的延长,病情指数显著增长,从 0 增长至 77.8%。接种 7 d 后,孢子囊大量萌发;接种 10 d 后,叶片开始腐烂。

3 结论与讨论

余永年于 1979 年首次对乌头霜霉病进行报道,首次发现致病菌为霜霉属新种乌头霜霉(*P. aconiti* Yu),并于 1984 年

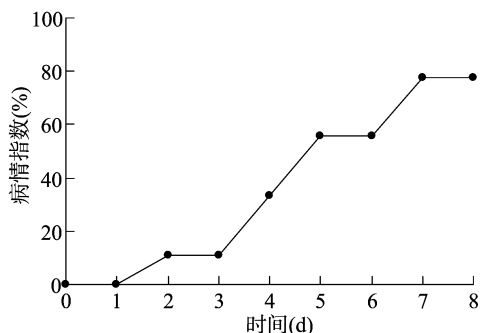


图2 病情指数变化

补充了对乌头霜霉卵孢子的描述^[2],此后未见乌头霜霉相关研究报道。笔者所在课题组欧洪根据病原菌形态学特征以及 rDNA-ITS 区序列 2 个方面对病原菌进行了鉴定,明确了病原菌的分类地位;同时初步研究了乌头霜霉病的传播机制,并建立了快速分子检测病原菌的方法^[3]。李娜等以四川省江油地区栽培乌头为研究对象,探索了乌头叶面微生物菌群动态变化特征及其与乌头霜霉病的相关性^[10]。江油地区的药农目前多用多菌灵防治乌头霜霉病,但效果甚微。关于乌头霜霉病病原菌生物学特性的研究鲜有报道。基于此,本试验在笔者所在课题组前期鉴定乌头霜霉病原菌为乌头霜霉的基础上,就不同温度、pH 值、相对湿度、碳源等环境因素对乌头霜霉病原菌孢子囊萌发的影响进行了对比分析。

霜霉目真菌主要通过菌丝分化的或不分化的孢囊梗上产生孢子囊而进行无性繁殖,孢子囊萌发产生游动孢子或直接产生芽管,然后发育成菌丝,霜霉属卵菌的孢子囊萌发方式为直接萌发产生芽管^[12],单轴霉属的葡萄霜霉以产生游动孢子的方式萌发^[13]。本试验观察到乌头霜霉仅以孢子囊形成芽管的方式萌发,未见游动孢子释放。在崔铁军等的研究中,寄生霜霉孢子囊萌发除了以产生芽管的方式外还可以通过形成孢囊梗产生次生孢子囊^[5]。乌头霜霉与寄生霜霉同为卵菌门 (Oomycota) 霜霉目 (Peronosporales) 霜霉科 (Peronosporaceae) 霜霉属 (*Peronospora*)。但在本试验中,未见次生孢子囊。

初步研究表明,在供试温度条件范围内,孢子囊在 4 ~ 25 ℃ 范围内均可萌发,但 4 ℃ 条件下孢子囊萌发率较低且前 9 h 无孢子囊萌发,0 ℃ 时孢子囊无萌发力,孢子囊萌发的最适温度为 18 ℃。江油地区的乌头霜霉病多暴发于 3—4 月,这与乌头霜霉病原菌萌发的最适温度很可能有关。李金花等在罂粟霜霉病原菌及其生物学特性研究中表明,孢子囊在最适温度 16 ℃ 条件下培养 24 h,萌发率为 58.5%^[7]。在王艳等对菰蓝霜霉病原菌生物学特性研究中,霜霉菌孢子囊在最适温度 16 ℃ 条件下培养 24 h,萌发率为 34.00%^[13]。本试验结果与之相比明显偏低,这可能是病原菌寄主不同所导致的。

在供试 pH 值条件下,孢子囊均可萌发,孢子囊萌发的最适 pH 值为 5.93,试验表明弱酸性有利于乌头霜霉病原菌孢子囊萌发。刘绍芹对三裂叶豚草霜霉菌生物学特性研究显示,在最适 pH 值 8 条件下的孢子囊培养 12 h,萌发率为 43.30%^[14]。本试验显示,在最适 pH 值 5.93 条件下培养 24 h,萌发率为 7.25%,这可能与江油乌头种植地区土壤酸碱

性有关。这为乌头霜霉病的防治提供了一条新的思路,也许可以通过调节乌头种植的土壤 pH 值来降低乌头霜霉病感染率。此外,在不同 pH 值的缓冲液中孢子囊萌发率都比在蒸馏水条件下的孢子囊萌发率低,这表明不同 pH 值的缓冲液都可以抑制孢子囊的萌发,对此有待进行更深层次的研究。

在供试相对湿度范围内,孢子囊在相对湿度 95% 以下不能萌发;相对湿度 98% 时孢子囊萌发率较低,且前 10 h 无孢子囊萌发,至 24 h 孢子囊萌发率仅为 1.00%;相对湿度 100% 时孢子囊萌发率达到最大值,36 h 孢子囊萌发率为 11.50%;蒸馏水条件下孢子囊 36 h 萌发率则达到了 14.00%,表明水分为孢子囊萌发的必需条件。而江油地区 3—5 月是感染传播霜霉病的高发时节,且多雨。在王艳等所做的菰蓝霜霉病原菌及其生物学特性研究中,相对湿度 100% 条件下孢子囊 36 h 萌发率为 3.20%,蒸馏水中孢子囊 36 h 萌发率为 18.33%^[13],本试验与其结果相近。

在葡萄糖、蔗糖、可溶性淀粉和甘油这 4 种供试碳源中,可溶性淀粉培养条件最适合孢子囊萌发,该条件下培养 24 h 萌发率为 9.00%。在刘旭等对不同地区葡萄霜霉病病原菌生物学特性研究中,重庆地区的葡萄霜霉菌在葡萄糖、麦芽糖、蔗糖这 3 种碳源条件下培养 24 h,孢子囊萌发率分别为 62.52%、56.17%、62.16%,陕西地区的葡萄霜霉菌在这 3 种碳源条件下培养 24 h,孢子囊萌发率分别为 43.75%、38.31%、49.47%^[15]。不同地区的同一种霜霉菌在相同条件下的孢子囊萌发率具有明显差异,土壤营养成分可能也是影响孢子囊萌发率的主要因素之一。

孢子囊悬浮液接种 1 d 后,叶片表面未观察到病斑的形成,病情指数仍然为 0,接种 2 d 后叶背开始出现水渍状病斑,同时病情指数经统计为 11.1%,这与司胜伟观察的黄瓜霜霉病病情指数较为接近^[16]。之后病斑扩散速度较快,病情指数也随之增加。接种 7 d 后病情指数增长速度放缓,坏死病斑也开始出现,但坏死病斑出现时间与李佩芳观察到的时间^[17]有所出入。

综上,在离体条件下孢子囊萌发率均较低,但在乌头叶片上接种孢子囊悬浮液后,观察到叶片上的孢子囊几乎全部产生芽管萌发,推测寄主选择性是乌头霜霉萌发的重要因素。与其他学者关于不同植物的霜霉病病原菌生物学特性研究结果相比,乌头霜霉病原菌孢子囊萌发率普遍偏低。如常永义等在全球红葡萄霜霉病病原菌生物学特性研究中,发现清水中培养 24 h 孢子囊萌发率高达 89.25%^[18]。在王艳等的研究中,与乌头霜霉同为霜霉属的菰蓝霜霉在清水中最高萌发率也较低,为 34%^[13]。这可能与霜霉病原菌的种属来源、寄主以及不同霜霉菌萌发方式不同有关。鉴于乌头霜霉菌专性寄生的特点,乌头霜霉可能只在寄主乌头叶片上大量萌发,离体情况下无法大量萌发。本研究明确了乌头霜霉在不同环境条件下的生物学特性及其致病力,旨在为乌头霜霉病的相关研究奠定基础,为该病的发生与防治提供理论依据。附子及川乌作为川产道地药材,乌头霜霉病的发生严重影响了其产量和质量,目前对该病害的发生和防治均未引起足够重视。因此,须要尽快开展针对该病害的抗病品种选育工作,从源头保证乌头植株的健康,同时还应该筛选出高效防治药剂,从而有效控制乌头霜霉病的发生和蔓延。

宋利沙,蒋妮,蓝祖裁,等. 濒危药用植物青天葵内生真菌的鉴定及抑菌活性研究[J]. 江苏农业科学,2019,47(21):175-178.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.21.041

濒危药用植物青天葵内生真菌的鉴定及抑菌活性研究

宋利沙,蒋妮,蓝祖裁,郭晓云,张占江

(广西壮族自冶区药用植物园,广西南宁 530023)

摘要:研究广西青天葵内生真菌的抗菌活性,并筛选出具有抗菌活性的菌株。从广西青天葵植株中共分离得到23株内生真菌,以15种病原真菌为指示菌株,用平板对峙法对分离的内生真菌进行抑菌试验,结果显示,内生真菌MQY-1对多种病原真菌指示菌具有较强的抗菌活性,结合其形态特征和分子生物学分析结果,将其鉴定为*Colletotrichum truncatum*,证明青天葵中存在一定的抗菌活性物质,为寻找新型抑菌物质提供一定基础。

关键词:药用植物;内生真菌;青天葵;抑菌活性;拮抗真菌;抑菌谱

中图分类号: S182 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)21-0175-04

青天葵 [*Nervilia fordii* (Hance) Schltr.] 属兰科芋兰属植物,别称独叶莲、珍珠叶、天葵、地沙、半边伞、青莲、芋兰等,主要分布在广东、广西和海南等地,生长于海拔400~600 m的山林阴湿处、田边等,首载于《岭南采药录》,为华南地区的特

有药材。全草可供药用,性寒味甘,具有润肺止咳、清热解毒、散瘀止痛等功效,主治肺癆咯血、肺热咳嗽、口疮、咽喉肿痛、跌打损伤等症^[1-7]。

内生真菌是指在其生活史的某一时期生活在不同植物组织内,对植物组织没有引起明显病害症状的一类真菌,普遍定殖在健康植物组织和器官中,种类繁多,分布广泛^[8]。近年来的研究表明,从健康药用植物的不同组织器官中可分离到多种内生真菌,采用不同的培养基可筛选出多种能够产生抑制病原真菌的活性物质的内生真菌,如从人参中分离到的2株内生真菌 *Fusarium* sp. PN8 和 *Aspergillus* sp. PN17,具有抗菌活性,并可用于发酵制备人参皂苷等成分^[9];从印度药用植物黄花稔 (*Sida acuta*) 中分离得到的具有抗菌活性的硫色曲霉 (*Aspergillus sulphureus*),可抗金黄色葡萄球菌、枯草杆菌、大肠杆菌、伤寒杆菌^[10];Shah等发现,光果甘草的内生真

收稿日期:2019-01-26

基金项目:广西药用植物园青年基金(编号:桂药基201801);广西科技基地人才专项(编号:桂科AD16380013);有机药材种植与评价研究团队(编号:桂药创2019007);中央引导地方科技发展专项(编号:桂科ZY1949023);广西壮族自治区中医药管理局项目(编号:gzzc1225)。

作者简介:宋利沙(1987—),女,河南鹤壁人,博士,助理研究员,主要从事中药材病虫害防治研究。E-mail:lishasong@126.com。

通信作者:蒋妮,硕士,副研究员,主要从事中药材病虫害防治研究。E-mail:jiangni292@126.com。

参考文献:

- [1]唐莉,梁丽娟,叶华智,等. 附子常见病害的调查研究[J]. 现代中药研究与实践,2004,18(6):29-32.
- [2]余永年. 霜霉一新种[J]. 植物病理学报,1979,9(2):127-130.
- [3]欧洪. 乌头霜霉病病原物鉴定及传播机制初步研究[D]. 成都:成都中医药大学,2016.
- [4]Wong F P, Wilcox W F. Distribution of baseline sensitivities to azoxystrobin among isolates of *Plasmopara viticola* [J]. Plant Disease, 2007,84(3):275-281.
- [5]崔铁军,刘跃庭,罗加凤,等. 寄生霜霉 *Peronospora parasitica* (Pers.) Fr. 孢子囊萌发方式的观察[J]. 菌物学报,2008,27(5):775-777.
- [6]刘宝玉,王玉杰,曾军,等. 无壳葫芦根腐病原菌的鉴定及生物学特性初步研究[J]. 植物保护,2010,36(5):82-85.
- [7]李金花,柴兆祥,董克勇,等. 罂粟霜霉病病原及其生物学特性[J]. 中国中药杂志,2002,27(3):176-179.
- [8]Kong X J, Qin W T, Huang X Q, et al. Development and application of loop-mediated isothermal amplification (LAMP) for detection of *Plasmopara viticola* [J]. Scientific Reports, 2016,6:28935.
- [9]Yu Y, Zhang Y L, Yin L, et al. The mode of host resistance to

Plasmopara viticola infection of grapevines [J]. Phytopathology, 2012,102(11):1094-1101.

- [10]李娜,胡亮,王婷,等. 乌头叶面微生物菌群变化特征及其与乌头霜霉病相关性[J]. 中国实验方剂学杂志,2017,23(5):42-46.
- [11]余永年. 中国真菌志第六卷[M]. 北京:科学出版社,1998.
- [12]Abdalla M A, Win H Y, Islam T, et al. Khatmiamycin, a motility inhibitor and zoosporeicide against the grapevine downy mildew pathogen *Plasmopara viticola* from *Streptomyces* sp. ANK313 [J]. The Journal of Antibiotics, 2011,64(10):655-659.
- [13]王艳,陈秀蓉. 苋蓝霜霉病原及其生物学特性研究[J]. 中药材,2008,31(12):1782-1784.
- [14]刘绍芹. 三裂叶豚草霜霉菌生物学特性及其致病机理研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2006.
- [15]刘旭,梁曼,王阳,等. 不同地区葡萄霜霉病菌生物学特性及致病力研究[J]. 北方园艺,2013(6):119-122.
- [16]司胜伟. 依据过敏反应划分黄瓜抗霜霉病类型[D]. 郑州:河南农业大学,2011.
- [17]李佩芳. 黄瓜霜霉病过敏反应的研究[D]. 郑州:河南农业大学,2013.
- [18]常永义,朱建兰. 全球红葡萄霜霉病防治及病菌生物学特性研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒,2001(1):17-20.