

# 甜瓜与单囊壳白粉菌亲和互作组织病理学及超微结构研究\*

马鸿艳<sup>1,2</sup>, 高 鹏<sup>2</sup>, 祖元刚<sup>1</sup>, 栾非时<sup>2\*\*</sup>

1. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030

**摘 要:** 利用光学显微镜与透射电镜技术, 观察了单囊壳白粉菌(*Podosphaera xanthii*) 1号生理小种侵染感病甜瓜叶片组织病理学和超微结构特征。结果表明: 分生孢子接种后 4h 开始萌发产生管状芽管, 生出的第 1 个芽管顶端膨大形成附着胞, 随后附着胞中部产生吸器侵入寄主表皮细胞, 其余芽管也不断分化出菌丝并产生吸器, 接种后 120h 形成串生分生孢子完成侵染。病原菌成功侵染后诱导吸器周围寄主细胞细胞器大量增加, 表皮细胞中甚至分化出一些结构简单的小型叶绿体。随着病原菌不断侵染扩张使侵染点下方及邻近寄主叶肉细胞发生质壁分离, 叶绿体解体, 线粒体空泡化, 最终细胞壁折叠, 细胞内含物释放出来。

**关键词:** 甜瓜; 单囊壳白粉菌; 侵染; 超微结构

中文分类号: S642.9; S436.429 文献标识码: A 文章编号: 1000-5684(2011)

DOI:

网络出版地址:

## Histopathology and Ultrastructure of Infection of *Podosphaera xanthii* on Melon Leaves

MA Hong-yan<sup>1,2</sup>, GAO Peng<sup>2</sup>, ZU Yuan-gang<sup>1</sup>, LUAN Fei-shi<sup>2</sup>

1. Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

**Abstract:** Using of optical microscopy and transmission electron microscopy, the histological and the ultrastructural characters of infection of *Podosphaera xanthii* Race1 on the susceptible host (Topmark) were observed. The spores on the leaf germinated and formed germ tubes 4h after inoculation. The top of the first germ tube swelled and formed appressorium. At the middle of appressorium, the haustorium formed and invaded into the epidermis cells of melon leaf. The other tubes differentiated and the haustorium formed in the following time. The catenate conidia formed 120h after inoculation, indicating the completion of the infecting process. Some small and simple chloroplasts differentiated in the infected epidermis cells. With the extension of hyphae, plasmolysis phenomena, degeneration of chloroplasts and mitochondrias vacuolization happened in the host mesophyll cells under or next to the attacked epidermis cells, and the cell wall folded and cell contents released from the cells.

**Key words:** melon; *Podosphaera xanthii*; penetration; ultrastructure

甜瓜(*Cucumis melo* L.)是重要的经济作物, 染色体数=2X=24, 属葫芦科(Cucurbitaceae)甜瓜属(*Cucucumia* L.)中的栽培种, 果实甜度高, 营养丰富, 口感俱佳, 是全球十大水果之一。2007年全国甜瓜种

植面积达 35.70 万hm<sup>2</sup>, 总产量达到 1034.1 万t<sup>[1]</sup>。目前, 白粉病已成为我国甜瓜无公害生产的主要障碍之一<sup>[2]</sup>, 给甜瓜生产造成巨大损失。

\* 基金项目: 国家西甜瓜现代产业技术体系分子育种岗位科学家项目(nycytx-36-01-01-02), 黑龙江省自然科学基金重点项目(ZJN0705)

作者简介: 马鸿艳, 女, 助理研究员, 在读博士, 研究方向: 西甜瓜抗病育种。

收稿日期: 2010-11-17 网络出版时间:

\*\* 通讯作者

甜瓜白粉菌为专性寄生菌, 侵染寄主组织后, 通过吸器吸收营养, 菌丝在叶片组织上生长和扩展, 最后形成肉眼可见的菌落。对于白粉菌侵染甜瓜叶片后组织病理学<sup>[3-5]</sup>及超微结构<sup>[6-8]</sup>方面前人做了一些研究, 研究手段不同试验结果也不尽相同。利用光学显微镜和透射电镜技术结合考马斯亮蓝组织染色对甜瓜与白粉菌亲和性互作组织病理学及超微结构方面研究国内外报道较少。

本研究利用东北农业大学西甜瓜遗传育种研究室分离保存的单囊壳白粉菌 (*Podosphaera xanthii*) 1号生理小种, 与感白粉病甜瓜材料 Topmark 组成亲和性互作组合, 利用考马斯亮蓝染色技术, 应用光学显微镜与透射电镜观察了白粉菌侵染感病甜瓜叶片组织病理变化和超微结构特征, 为揭示甜瓜与白粉菌互作机制及甜瓜白粉菌的致病机理奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 接种方法

试验在隔离温室内进行, 将甜瓜幼苗培养至2叶期, 采用孢子悬浮液法接种, 接种浓度  $1.0 \times 10^5$  个/mL。接种后置于温度为 20~25℃/15~18℃(昼/夜)、湿度 > 75% 的温室内, 保湿 12h。试验设 3 次重复, 每重复 30 株。

### 1.2 光镜样品制备和显微观察

分别于接种后 4, 8, 12, 24, 48, 72, 96, 120 h 取样, 每次取 3~5 片叶, 所取叶片为第二片真叶。用打孔器随机取下直径为 1.5cm 的叶碟, 考马斯亮蓝法染色<sup>[9]</sup>, 以水为浮载剂, 在光学显微镜 (Motic BA300) 下观察病原菌在寄主叶面上孢子萌发、菌丝伸长及分生孢子形成情况, 并进行测定和记载。观测指标: (1) 分生孢子萌发率: 分别在接种 4, 8, 24, 48 h 观察记录孢子萌发时间和比率 (%); (2) 初生菌丝长度: 分别于接种后 4, 8, 24, 48 h, 用目镜测微尺测量初生菌丝长度; (3) 菌落长和宽: 分别在接种 48, 72, 96, 120 h 后测量菌落长和宽, 菌落面积  $S = \pi \times \text{菌落长} \times \text{菌落宽} / 4$ <sup>[10]</sup>; (4) 分生孢子形成时间: 记录白粉菌在 Topmark 开始产孢的时间。分生孢子萌发率每处理随机统计 100 个孢子, 其余指标随机检查 30 个侵染点。

### 1.3 透射电镜样品制备及观察

于接种后 12, 96, 240 h 取样 1 次, 以未接种健康叶片作对照。将所取叶片切成约 1mm×3mm 小块, 按康振生<sup>[11]</sup>方法制备样品: 在 4% 戊二醛 (磷酸缓冲液 pH=6.8) 中固定 4h, 相同缓冲液冲洗后, 用 1% 锇酸固定, 系列乙醇脱水, 环氧树脂 Epon 812 浸透和包埋, 包埋块先在旋转切片机上半薄切片, 厚 500~1000 nm, 按 Wurms 等<sup>[12]</sup>方法用 0.2% 甲苯胺蓝水溶液染色, 在光学显微镜下观察, 初步定位后的包埋

块样品经超薄切片后用醋酸铀和柠檬酸铅染色, 在 H 7650 型透射电子显微镜下观察和照相。

## 2 结果

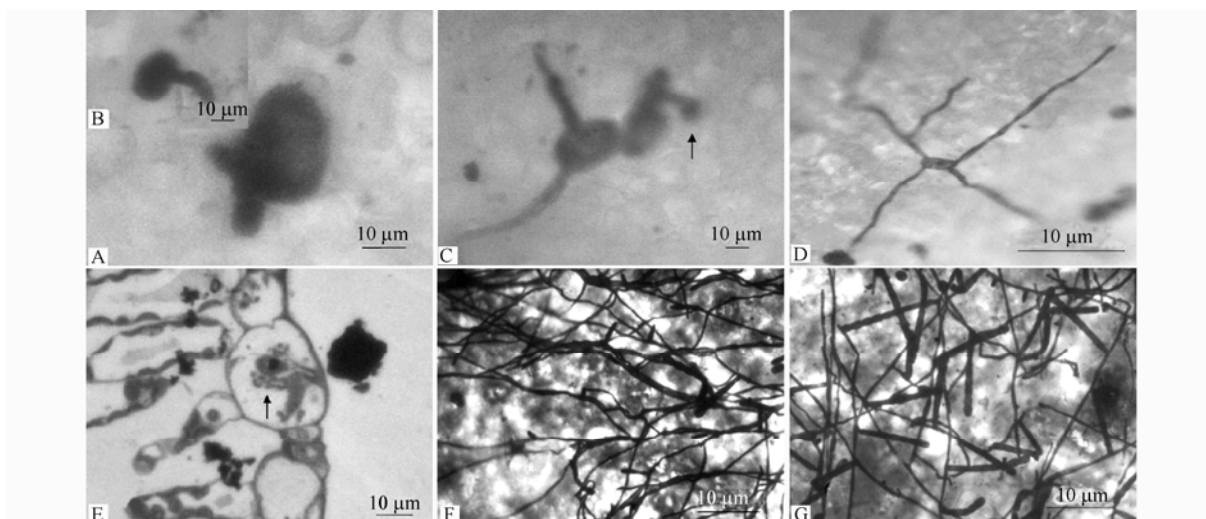
### 2.1 白粉菌侵染甜瓜组织病理学研究

甜瓜白粉菌 *P. xanthii* 1 号生理小种接种感病材料后 4h 分生孢子开始萌发, 从分生孢子侧面长出初生芽管, 呈管状或叉状 (图 1-A, B), 每个分生孢子可产生 2~4 条芽管, 大多数 3~4 条, 生出第 1 个芽管的顶端逐渐膨大形成椭圆或长圆形附着胞, 随后附着胞中部产生侵入钉侵入寄主表皮细胞 (图 1-E), 第 2 个芽管相继产生吸器并在叶片表面形成菌丝, 原附着胞部位也产生菌丝。若第一次侵染未成功便在附着胞另一侧产生分瓣, 以进行第二次侵染 (图 1-C)。其余芽管也不断分化出菌丝并生出吸器。接种处理 48h 后, 寄主表面形成的初生菌丝开始分支产生次生菌丝 (图 1-D), 到接种后 96h 叶片上可观察到交错生长的菌丝 (图 1-F), 接种 120h 产生串生分生孢子, 完成侵染过程 (图 1-G)。试验结果表明, *P. xanthii* 1 号生理小种在感病寄主 Topmark 上侵染过程分 5 个阶段: 分生孢子萌发、附着胞形成、吸器产生、菌丝形成与生长、分生孢子形成。

*P. xanthii* 1 号生理小种接种后 24~72h 菌丝体的扩展速度明显加快, 72h 后菌落长、宽度较 48h 增加近 1 倍, 菌落面积增加 2 倍; 接种后 72~96h, 菌丝生长稠密, 菌落面积又扩大 1 倍, 表现为肉眼可见的潜育斑, 120h 后叶片表面可见明显的白色病斑 (表 1)。

### 2.2 白粉菌侵染甜瓜超微结构研究

2.2.1 白粉菌侵染甜瓜叶片超微结构观察 本试验在透射电镜下观察到, 病原菌产生侵入钉侵入叶片表皮细胞后, 继续向寄主细胞内延伸, 形成狭窄的管状结构, 即吸器颈部 (HN), 颈部延伸停止后, 其顶部逐渐膨大形成吸器中心体。随着病菌原生质和细胞器不断流入, 中心体进一步膨大发育成椭圆形的吸器体 (HMB), 并且进一步产生分支 (HL)。因此, 典型的吸器由吸器颈和椭圆形的吸器中心体及分支组成 (图 2-A), 但少数吸器颈不明显或没有 (图 2-B), 只穿透寄主细胞壁 (HCW), 被寄主细胞质膜所阻隔, 同寄主细胞原生质分隔开。吸器体中原生质分布均匀, 有 1 个体积较大的细胞核, 染色均匀, 其他细胞器如线粒体等包埋在富含核糖体的细胞质中。在吸器分支中没有发现细胞核, 主要细胞器仍为密集分布的核糖体和线粒体。



A. 4h后孢子萌发形成叉状芽管Spore germinated and formed forked germ tubes 4h after inoculation; B. 孢子萌发形成管状芽管Spore germinated and formed tubular germ tubes; C. 芽管顶端形成附着泡Appressorium formed at the top of germ tube; D. 48h形成的初生及次生菌丝Primary and secondary hyphae 48h after inoculation; E. 半薄切片观察到的侵入表皮细胞内的吸器Haustoria invaded epidermal cell; F. 96h交错生长的菌丝Staggered hyphae 96h after inoculation; G.120h形成串生的分生孢子Catenate conidia 120h after inoculation

图 1 甜瓜白粉菌感染感病甜瓜叶片组织病理学观察

Fig.1. Histopathological observation of infection of *P. xanthii* Race1 on susceptible melon leaves (Topmark)

表 1 *P. xanthii* 1 号生理小种侵染感病寄主 Topmark 叶片组织病理学表现

Table 1. Histopathology of *P. xanthii* Race1 on susceptible host (Topmark)

接种时间/h <i>t</i>	孢子萌发率/% Conidium germination	初生菌丝长/μm Length of primary hyphae	菌落 Clony			有无分生孢子 Conidium formation
			线性长/μm Length	线性宽/μm Breadth	面积/mm <sup>2</sup> Area	
4	26.78±1.62	17.50±1.38				—
8	53.44±3.17	33.59±2.26				—
24	82.35±5.40	94.62±5.71				—
48	92.31±6.63	122.43±10.91	350.1±15.73	159.42±13.63	0.0438±0.0034	—
72			602.37±48.68	284.41±20.28	0.1334±0.0035	—
96			865.24±57.46	401.05±36.08	0.2724±0.0059	+
120			996.85±68.89	504.71±45.32	0.3907±0.0148	+

注：表中数据为 3 次重复平均值；“—”，无分生孢子形成；“+”，有分生孢子形成

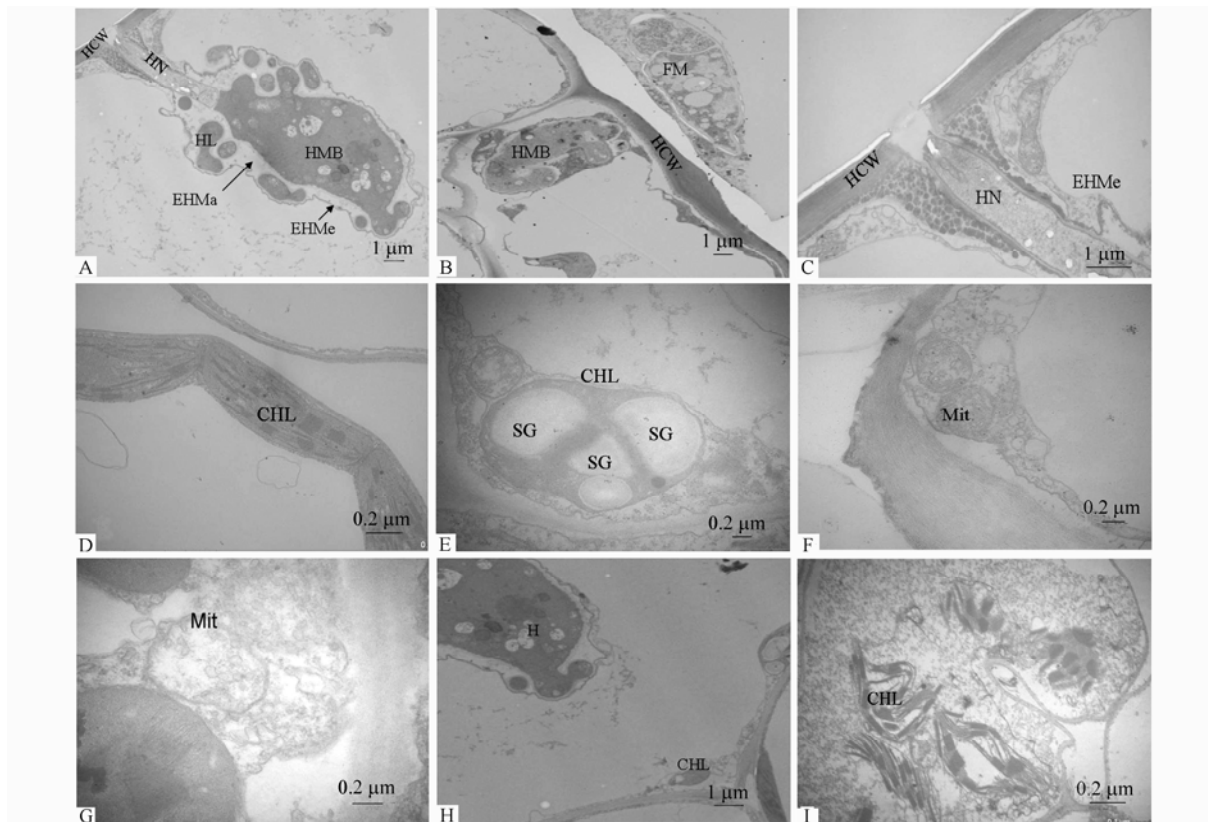
Note: The data in the table were the average of three replications; “—”, absence of conidia; “+”, abundance of conidia

2.2.2 侵染点处寄主表皮细胞观察 在亲和互作初期，即侵入钉穿透寄主细胞壁并在细胞内延伸发育成吸器时，寄主表皮细胞原生质膜也随之向内凹陷，并紧贴吸器外壁。随着吸器体的膨大，吸器体四周寄主细胞原生质膜面积也相应扩大，始终将寄主原生质与吸器体隔开，被吸器包围的这部分寄主细胞质膜称为吸器外膜 (EHMe, 图 2-A)。在吸器颈部，吸器外膜紧贴颈外壁，在颈部与吸器体交接部位，吸器外膜渐渐远离吸器体壁，而在吸器体部、吸器外膜和吸器体壁之间始终保持一定距离形成吸器外间质 (EHMa, 图 2-A)。由于吸器体是伸入到寄主细胞的唯一结构，白粉菌同寄主营养物质交换、寄主病原的相互识别等

均有可能发生在这一区域。图 2-B 为颈部不明显的吸器。对吸器与寄主细胞界面超微结构观察发现，感病寄主表皮细胞侵染点处细胞壁稍变厚，有些受侵细胞不断向吸器颈部分泌沉积物质即胼胝质 (图 2-C)。2.2.3 侵染诱导的寄主叶肉细胞变化 尽管白粉菌产生的吸器只侵染植物表皮细胞，但随着病原菌不断侵染扩张对寄主表皮下方叶肉细胞也造成一定影响。透射电镜观察发现，侵染点下方及邻近寄主叶肉细胞超微结构变化较明显。接种白粉菌 96h 后，感病材料 Topmark 表皮细胞侵染点下方叶肉细胞中发生轻微的壁分离现象，使叶绿体、线粒体等细胞器和细胞质离开细胞壁，与正常叶绿体 (图 2-D) 相比，叶绿体膜

结构不清晰,类囊体结构模糊,形态均一性降低,且部分叶绿体中有少量的淀粉粒积累(图 2-E);与正常线粒体(图 2-G)相比,线粒体空泡化(图 2-F);而远离侵染点的叶肉细胞超微结构变化不大,叶绿体

膜和片层正常。接种后 120h,被侵染寄主细胞中形成小型叶绿体(图 2-H)。接种后 240h,感病寄主侵染点下方叶肉细胞中多数叶绿体只存在零散的基质、基粒片层,细胞壁折叠,细胞内含物释放出来(图 2-I)。



A. 典型的吸器结构 Typical haustorium; B. 颈部不明显的吸器形态 Haustorium with obsolete haustorial neck; C. 吸器颈部两侧的沉积物 Accumulation of dense material around the haustorial neck; D. 叶肉细胞中正常的叶绿体 Normal chloroplast in Topmark mesophyll cells. E. 接种后 96h 侵染点下方叶肉细胞中的叶绿体形态 Shape of chloroplast of in mesophyll cells under the point of infection 96h after inoculation.; F. 叶肉细胞中正常的线粒体 Normal mitochondria in Topmark mesophyll cells 96h after inoculation.; G. 接种后 96h 侵染点下方叶肉细胞中的线粒体形态 Shape of mitochondria in Topmark mesophyll cells under the point of infection 96h after inoculation; H. 接种 120h 被侵染寄主细胞中新形成的小型叶绿体 Some small chloroplasts are differentiated in the infected host cell 120h after inoculation; ; I. 接种后 240h 时侵染点下方叶肉细胞及叶绿体形态 The shape of Topmark mesophyll cell and chloroplast under the point of infection 240h after inoculation; HCW. 寄主细胞壁 Host cell wall; HN. 吸器颈 Haustorial neck; HMB. 吸器体 Haustorial main body; HL. 吸器分支 Haustorial lobe; EHMe. 吸器外膜 Extrahaustorial membrane; EHMa. 吸器外间质 Extrahaustorial matrix; FM. 菌丝 Fungus mycelium; CHL. 叶绿体 Chloroplast; SG. 淀粉粒 Starch granules; Mit. 线粒体 Mitochondria

图 2 *P. xanthii* 1 号生理小种侵染感病甜瓜叶片超微结构

Fig.2. Ultrastructural observation of infection of *P. xanthii* Race 1 on susceptible melon leaves (Topmark)

### 3 讨论

本试验运用光学显微镜和透射电镜技术对白粉菌在感病寄主上侵染过程的组织病理学及超微结构进行研究,甜瓜白粉菌 *P. xanthii* 1 号生理小种在感病寄主上侵染过程与马青<sup>[13]</sup>、周威<sup>[14]</sup>等人在黄瓜和南瓜上的结果基本一致,只是由于试验所用寄主材料不同,病原菌发育、入侵具体时间与前人描述有所偏差。

白粉菌是一类专性寄生真菌,侵染时菌丝一般不侵染到寄主细胞中,而是菌丝上产生吸器,通过吸器从寄主细胞中吸取营养。吸器是活营养寄生菌为从寄主获得营养而形成的特殊结构<sup>[15]</sup>。本试验在透射电镜下观察到了甜瓜白粉菌吸器结构,即由吸器颈、椭

球形的吸器中心体及分支组成,但少数吸器颈不明显或没有。研究还发现,病原菌成功侵染后诱导吸器周围的寄主细胞器大量增加,表皮细胞中甚至分化出一些结构简单的小型叶绿体。邵伯飞等<sup>[16]</sup>对大豆与白粉菌相互作用的超微结构研究也观察到这种现象。有关大麦表皮细胞超微结构研究发现,病原菌的侵染可导致被侵染细胞代谢进一步活跃,细胞增殖,甚至出现具有光合能力的叶绿体,越是感病小麦品种越容易产生大量原生质体和与能量代谢及分泌行为有关的细胞器<sup>[17-18]</sup>。

本研究还发现 *P. xanthii* 1 号生理小种在感病寄主 Topmark 上首次未侵染成功时,便在附着胞另一侧产生分瓣,进行第二次侵染。并且表皮细胞侵染点处细胞壁稍变厚,有些受侵细胞不断向吸器颈部分泌沉积

物质,说明在亲和互作中,寄主细胞也表现出一定的抗性反应。大量研究表明,感病寄主对病原菌感染也会做出一定的抗性反应,但抗性程度低于不亲和组合中寄主细胞的反应<sup>[19-20]</sup>。

目前关于甜瓜叶片受白粉菌感染后超微结构的报道较少,但在麦类白粉病这方面已有大量研究。兰景华<sup>[21]</sup>研究报道,小麦感染白粉病菌后,叶片叶绿体肿胀,双层膜不完整或消失,基粒片层排列疏松紊乱,细胞中出现许多由单层膜围成的大小不等的空泡和类似纤维状的膜状物,质壁分离。杨若林等<sup>[22]</sup>报道,受感染小麦叶肉细胞细胞壁上局部沉积大量团状电子致密颗粒,叶绿体膜破裂,类囊体膨大,线粒体膜解体,内含物分散到了细胞质中;赵淑芳等<sup>[23]</sup>报道,被白粉菌感染的大麦表皮细胞叶肉细胞因受病原菌的侵染,前期表现出早衰现象,而其周围组织衰老相对较慢。

本试验在透射电镜下观察发现,随着病原菌的不断侵染扩张,其对寄主表皮下方叶肉细胞也造成一定影响。主要表现为叶肉细胞中叶绿体与细胞壁发生分离现象,叶绿体膜不清晰,类囊体结构模糊,且部分叶绿体中有少量的淀粉粒积累,线粒体空泡化,随着接种时间的延长,侵染点下方叶肉细胞中多数叶绿体只存在零散基质、基粒片层,细胞壁折叠,细胞内含物释放出来,这与麦类作物的报道基本一致,可能是亲和互作后期,白粉菌侵染对营养的过分吸收,导致寄主细胞由于营养缺乏而自身发生消解。叶绿体破坏后,外膜和基粒片层消失,必然会影响光合作用的进行,降低光合强度,叶绿体中淀粉粒的积累也间接说明这一点,淀粉粒的积累表明光合作用产物的运输受阻,使其在叶绿体中积累,这些积累的光合作用产物反馈回来进一步抑制光合作用。本文主要从显微及超微结构上揭示白粉菌同甜瓜的互作机制,但要从本质上了解两者互作的实质,还有待于借助免疫学和分子生物学等手段进一步研究。

#### 参考文献:

[1] 中国蔬菜编辑部. 2007 年全国各地蔬菜、西瓜、甜瓜、草莓、马铃薯播种面积和产量[J]. 中国蔬菜, 2009 (1) :51.

[2] 王娟, 邓建新, 宫国义, 等. 甜瓜抗白粉病育种研究进展[J]. 中国瓜菜, 2006 (1):33-36.

[3] Yigal Cohen, Helena Eyal. Epifluorescence microscopy of *Sphaerotheca fuliginea* race 2 on susceptible and resistant genotypes of *Cucumis melo* [J]. Phytopathology, 1988, 78(7):144-148.

[4] Alejandro Perez -Garcia, Laura Olalla, Eugenia Rivera, et al. Development of *Sphaerotheca fuliginea* on susceptible, resistant, and temperature-sensitive resistant melon cultivars[J]. Mycological Research, 2001,105(10):1216-1222.

[5] Eugenia Rivera M, Juan C Codina, Francisco Olea, et al. Differential expression of  $\beta$ -1,3-glucanase in susceptible and resistant melon cultivars in response to infection by *Sphaerotheca fuliginea*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2002,61(5):257-265.

[6] Dekhuijzen H M, Christina Van Der Scheer. The ultrastructure of powdery mildew, *Sphaerotheca* isolated from cucumber leaves [J]. European Journal of Plant Pathology, 1969,75(1-2):169-177.

[7] Yigal Cohen, Helena Eyal, Hanania J. Ultrastructure, autofluorescence, callose deposition and lignification in compatible and resistant muskmelon leaves infected with the powdery mildew fungus *Sphaerotheca fuliginea*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1990,36(3),191-204.

[8] Kuzuya M, Yashiro K, Tomita K et al. Powdery mildew (*Podospheera xanthii*) resistance in melon is categorized into two types based on inhibition of the infection processes[J]. Journal of Experimental Botany, 2006,57(9): 2093-2100.

[9] Gerhard Wolf, Friedrich Fric. A rapid staining method for *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in and on whole barley leaves with a protein-specific dye[J]. Phytopathology, 1981, 71(6): 596-598.

[10] 黄国红, 康振生, 朱之培, 等. 小麦叶锈菌在感病寄主上发育的组织病理学和超微结构研究[J]. 植物病理学报, 2003,33(1):52-56.

[11] 康振生. 植物病原真菌的超微结构[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1996: 5-74.

[12] ]Kirstin Wurms, Caroline Labbé, Nicole Benhamou, et al. Effects of milsana and benzothiadiazole on the ultrastructure of powdery mildew haustoria on Cucumber [J]. Phytopathology, 1999, 89(9):728-736.

[13] 马青, 崔鸿文, 张管曲, 等. 黄瓜抗白粉性组织病理学研究[J]. 西北农业学报, 1996,5(3):1-4.

[14] 周威, 李彩霞, 王飞, 等. 白粉病菌入侵对不同抗性南瓜品种的病理和生理影响[J]. 安徽农业科学, 2007,35(6) :1711-1713.

[15] Kurt Mendgen, Matthias Hahn. Plant infection and the establishment of fungal biotrophy [J]. Trends in Plant Science, 2002,7(8):352-356.

[16] 邵伯飞, 胡东维, 李德葆. 大豆与白粉病菌相互作用的超微结构与细胞化学[J]. 电子显微学报, 2001,20(6):744-747.

[17] Hippe-Sanwald S, Hermanns M, Somerville S C. Ultrastructural comparison of incompatible and compatible interactions in the barley powdery mildew disease[J]. Protoplasma, 1992, 168(1/2): 27-40.

[18] 胡东维, 李振岐, 康振生. 不同抗性小麦上白粉病菌吸器超微结构研究[J]. 菌物系统, 1997,16(2):122-127.

[19] 张凤国, 王智祁. 不同亲和性的小麦品种和叶锈菌小种相互作用的组织病理学研究[J]. 植物病理学报, 1991,21(4):271-275.

[20] 徐建强, 曹远银, 侯颖, 等. 小麦/小麦秆锈菌亲和性互作的组织病理学及超微结构研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2005,36(5):536-540.

[21] 兰景华. 感染白粉病小麦叶片细胞的超微变化[J]. 西南农业大学学报, 1992,14(4):289-291.

[22] 杨若林, 刘建云, 吕欣, 等. 白粉菌侵染对小麦叶片显微及超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2001,21(2):293-296.

[23] 赵淑芳, 胡东维. 白粉病菌侵染诱导的大麦叶肉细胞变化的超微结构与细胞化学[J]. 植物病理学报, 2003,33(5):444-448.