

DOI: 10.13376/j.cbils/2014067

文章编号: 1004-0374(2014)05-0451-07

寡糖类能源植物菊芋及其综合利用研究进展

寇一翻, 吕世奇, 刘建全, 赵长明*

(兰州大学生命科学学院草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 菊芋作为我国最具发展前景的非粮寡糖类能源植物之一, 具有宜于边际地生长、生物质产量高、抗逆性强、易转化等优点。综合国内外菊芋研究现状, 以菊芋生物质原料生产为核心, 从能源植物分类、菊芋生长特性、种质资源、遗传改良、丰产栽培、采后贮藏、生物燃料研发等方面对其研究现状进行了详细阐述, 并展望了菊芋在生物质原料生产方面的未来研究趋势和重点, 为我国寡糖类能源植物的长远发展和科学研究提供参考。

关键词: 能源植物; 菊芋; 种质资源; 遗传改良; 综合利用

中图分类号: Q949.783.5; Q949.99 **文献标志码:** A

The review of *Helianthus tuberosus* L. and its comprehensive utilization as a bioenergy plant rich in oligosaccharide

KOU Yi-Xuan, LÜ Shi-Qi, LIU Jian-Quan, ZHAO Chang-Ming*

(State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: *Helianthus tuberosus* L. rich in oligosaccharide is considered as one of the most promising no-food bioenergy plants in China, because it is plantable in marginal land, high biomass yield, strong resistance to biotic and abiotic stresses, easy to convert into biofuels and so on. In this review, we elaborated the current research progress on *H. tuberosus* which belongs to oligosaccharide-type bioenergy plant. The growth characteristics, germplasm resources, genetic improvement, cultural techniques, postharvest storage and biofuel development of *H. tuberosus* at home and abroad were introduced. Finally, the future reasearch trends and priorities of biomass production for *H. tuberosus* were also discussed. All of the above mentioned things will be an important reference for the long-term development and scientific researches of energy plants rich in oligosaccharide in China.

Key words: bioenergy plant; *Helianthus tuberosus* L.; germplasm; genetic improvement; comprehensive utilization

中国是继美国之后的第二大能源消费国家, 据统计, 2011年消耗的总能源相当于34.80亿t标准煤, 而2010年中国石油进口量就达2.94亿t, 占石油总消费量的68.07%^[1], 预计到2020年总能源需求量将达到50亿t标准煤, 且国家要实现可再生能源占到15%^[2]。随着化石燃料的耗竭, 以及随之带来的严重环境污染问题, 使可再生清洁能源开发成为当前全世界亟待解决的问题之一。生物质能是植物通过光合作用将太阳能转化为化学能贮存在生物质中的能量形式, 占可再生能源的50%, 具有极大的开发潜力^[3]。

虽然可用于发展生物质能的植物种类较多, 但

也相继出现了一系列负面现象或问题, 如高投入、低回报、争地争粮等, 使得以玉米、小麦、大豆、水稻等为代表的第一代能源作物逐渐被淘汰^[4]。同时, 以柳枝稷、芒草、麻疯树、柳树、杨树等为代表的第二代木本纤维能源植物, 由于成本高转化难度大而发展缓慢^[5-6]; 而以藻类为代表的第三代能

收稿日期: 2013-08-18; 修回日期: 2013-10-09

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金(LZUJB-KY2012-K20)

*通信作者: E-mail: zhaochm@lzu.edu.cn; Tel: 0931-8914305

源植物, 由于居高不下的成本也使其发展逐渐受到限制^[7]。然而, 以甜高粱、甘蔗、甜菜、菊芋等为代表的寡糖类能源植物, 由于其低投入、高回报、非争地争粮等特性, 逐渐受到研究人员的关注^[8-11]。本文综合国内外菊芋研究现状, 以菊芋生物质原料生产为核心, 从能源植物分类, 寡糖类能源植物菊芋研究进展、综合利用等方面进行了详细阐述, 并展望了菊芋在生物质原料生产方面的未来研究趋势和重点。

1 能源植物分类

全世界可供开发的能源植物种类繁多, 其分类方法也多种多样。Guo 等^[12]根据能源植物所含的化学成分差异和来源不同对其做了更为系统的分类, 也是目前较为全面且被广泛采纳的分类体系。首先, 将能源植物分为陆生能源植物和水生能源植物。然后, 按照其所含的化学成分差异, 又将陆生能源植物分为富含烃类、富含碳水化合物和富含油脂 3 种类型。富含烃类的能源植物主要有绿玉树、油楠、牛角瓜等; 富含碳水化合物的能源植物又可分为含淀粉类能源植物, 如马铃薯、玉米、木薯等, 含糖类能源植物, 如菊芋、甜菜、甜高粱、甘蔗等, 含纤维素类能源植物, 如芒草、桤柳等; 富含油脂的能源植物主要有巴豆属植物、豆科植物和其他木本植物, 如棕榈树、南洋油桐树等。水生能源植物主要是指一些藻类植物, 按照其产物的化学成分不同, 将其分为: (1) 生产含烃成分的藻类, 如巨藻、布朗葡萄藻等; (2) 含油或脂肪成分的藻类, 如硅藻、小球藻等; (3) 生产氢气的藻类植物, 如衣藻、鱼腥藻等。

目前在已开发利用的能源植物中, 含碳水化合物的能源植物所占的比例最高^[7], 预计到 2050 年, 其年产能达到 1 272 EJ^[13]。按照英国营养协会和美国食品与药品管理局制定的相关标准, 蔗糖和菊糖都属于寡糖范畴, 即由 2 至 20 个单糖通过糖苷键链接而成的化合物^[14]。因此, 含淀粉类和纤维素类能源植物可称为多糖类能源植物, 而含糖类能源植物则可称为寡糖类能源植物。寡糖类能源植物相比多糖类能源植物更容易被转化和利用, 特别是相对于含纤维素的能源植物^[15], 其研究和应用也更加深入和广泛。由于菊芋适应能力较强, 对土壤的要求较低, 因此其种植面积也相对较广, 可种植于中国各个省份^[16], 而甘蔗主要种植于南方地区, 甜高粱主要种植于北方地区, 甜菜主要种植于华北、东北和新

疆^[17]; 在产量上, 菊芋块茎每公顷可产 45~90 t^[18], 新鲜茎叶可产 75~150 t^[19], 而甜高粱新鲜茎叶可产约 60 t, 种子可产 2~6 t, 甘蔗可产 66~73.5 t, 甜菜块根可产 30~60 t^[17]; 在抗病虫害能力方面, 菊芋具有明显的优势^[20], 其田间管理相对简单容易, 且投入少。综上所述, 菊芋作为寡糖类能源植物其优势明显, 应用前景广阔。

2 寡糖类能源植物菊芋研究进展

2.1 生长特性

菊芋 (*Helianthus tuberosus* L.) 是菊科向日葵属一种年生草本植物, 起源于美国俄亥俄州和密西西比河及其支流的山谷地带, 随后被引入欧洲, 现已遍布于世界各个国家, 包括中国、韩国、埃及、澳大利亚、新西兰等。在生产实践中, 菊芋最大的优势是生物量高^[18], 适应能力极强, 表现为抗旱、抗寒、耐盐碱和耐贫瘠, 在年降水量大于 150 mm、最低温度大于 -40 °C 和土壤 NaCl 浓度小于 150 mmol/L 的条件下都能够生长良好, 且管理粗放、投入少^[16,18], 可广泛种植于中国北方和西部大面积的荒地、坡地、盐碱地等边际土地。

菊芋地上部分以茎叶为主, 茎秆直立, 上部和下部均有分枝, 表面密布白色短糙毛, 成熟叶片呈心形、卵圆形或卵状椭圆形, 长 11~20 cm, 宽 7~12 cm, 叶缘呈锯齿状, 有深裂和浅裂之分; 花序为头状花序, 其数目因生长环境和品系的不同而表现出较大的差异, 通常花序中央部分为管状花, 四周部分为舌状花, 舌状花为无性花, 约 12~20 朵, 中间管状花为两性花, 聚药雄蕊。茎秆以纤维素成分为主, 同时茎叶中富含粗蛋白、碳水化合物、矿物质等营养物质。地下部分包括根系和块茎, 根系发达, 长达 0.5~2.0 m, 块茎约含 80% 的水分, 干物质中菊糖含量达 70%~90%^[21]。

2.2 种质资源研究

菊芋种植范围广泛, 全世界可分为三大主要栽培区域, 即欧洲、北美和亚洲栽培区域, 其种质资源数量庞大。目前, 菊芋种质资源的研究主要集中于欧洲和北美栽培区域的种质, 且已从不同角度进行了深入的研究, 主要包括基于形态农艺性状的研究, 如茎、叶、花、块茎等的形态特征^[22-23], 以及产量、熟性、抗病性、无性繁殖能力、花期、分枝等重要农艺性状^[24-26]; 基于化学成分变异的研究, 如菊糖、还原糖、粗蛋白、矿物质含量等^[27-29]; 基于 DNA 分子标记的研究, 如 SSR、RAPD、ISSR

等^[30-32]。亚洲栽培区域则是以中国为代表, 对于该区域的种质资源研究报道相对较少, 且主要集中在基于形态农艺性状的研究^[33-34]。

由此可见, 国内外关于菊芋种质资源的研究多基于表型性状, 而基于 DNA 分子标记的应用研究较少, 且鲜有将表型性状和分子标记相结合来研究种质资源的报道。我们课题组研究人员通过多年的努力, 收集了全世界菊芋三大主要栽培区共 115 份种质资源, 建立了兰州大学菊芋种质资源圃, 并首次利用 AFLP 分子标记技术结合形态和块茎品质特征, 精确地评价了亚洲栽培区域, 以及亚洲与欧洲栽培区域之间的种质资源遗传关系, 同时进一步证实了菊芋种质资源遗传改良的可行性^[35]。通过 AFLP 分子标记我们鉴定了 3 个不同的菊芋遗传种质组, 且各自表现出不同的优势, 其中 Group I 具有较高的营养品质、较强的有性繁殖和抗逆能力; Group II 具有较长的营养生长期; 而 Group III 具有较高的块茎产量和糖含量, 这一结果为菊芋人工杂交亲本的选择建立了良好的理论基础。同时, 将 AFLP 分子标记与表型特征结果对比分析, 发现菊芋棕色和紫色块茎种质在遗传上和表型上都具有各自独立的分支, 为菊芋种质资源形态分类和管理提供标准和依据。此外, 遗传数据分析还表明, 亚洲和欧洲菊芋种质资源在地域上并没有明显的分化, 原因可能是其繁殖方式以无性方式为主, 进一步也可推断全世界三大主要菊芋栽培区域之间也存在着同样的遗传格局。上述研究结果为全世界菊芋种质资源管理、新品种培育及其生物质能源发展奠定了坚实的理论基础。

2.3 种质遗传改良

菊芋作为生产生物燃料的主要糖原料之一, 首先是通过遗传改良提高其产量和菊糖含量; 其次, 菊芋作为具有广阔发展前景适于边际土地种植的非粮能源植物, 提高其抗逆性也势在必行。因此, 现阶段菊芋作为能源植物, 其种质遗传改良的主要目标为高产量、高菊糖和高抗逆。

第一, 菊芋高菊糖品种培育研究。目前, 并未见针对菊芋高菊糖品种培育的报道, 但有大量菊糖代谢途径的相关研究。菊糖合成代谢通路已经研究地比较清晰, 而且已克隆得到相关酶的基因序列^[21], 控制菊糖合成的酶有蔗糖果糖基转移酶 (1-SST) 和果聚糖果糖基转移酶 (1-FFT)。1-SST 催化两个蔗糖分子 (G-F) 生成蔗糖三糖 (G-F-F); 1-FFT 则以 G-F-F 和 G-F_n (n ≥ 1) 为底物, 催化延长果聚糖链, 产生

更高聚合度的果聚糖^[36]。然而, 在菊芋生长发育过程中, 还存在一个催化降解果聚糖为小分子果聚糖和果糖的酶, 即果聚糖转化酶 (1-FEH), 该酶主要在休眠的块茎中表达^[37]。基于以上研究结果, 将来可以借助成熟的基因工程手段改良菊糖代谢途径, 增加菊糖合成酶 1-SST 和 1-FFT 的表达量, 同时抑制转化酶 1-FEH 的表达量, 最终达到提高菊糖合成量的目的, 加速菊芋高菊糖品种培育进程。

第二, 菊芋高产品种培育研究。由于菊芋以无性繁殖方式为主, 高度自交不亲和, 且有性繁殖存在严重障碍^[21], 因此, 其遗传变异主要依赖于自然条件诱导。目前, 国内已审定的优良菊芋品系有南芋系列、青芋系列、定芋 1 号等, 都是通过自然变异筛选获得的, 虽然它们在产量上有所提高, 但并没有实质性的突破。我们课题组研究人员首次系统地开展了菊芋人工杂交育种尝试^[38], 已获批相关国家发明专利 2 项和获得优良杂交品系 100 余份, 而且从杂交后代中已筛选获得产量上明显高于亲本的优良品系 10 余份, 为菊芋高产新品种培育提供了理论与技术支撑。

第三, 菊芋抗逆品种培育研究。菊芋具有优异抗逆特性, 这方面研究主要集中在盐胁迫^[39-41]、干旱胁迫^[42]及重金属离子 (如 Cr⁶⁺、Al³⁺、Fe³⁺、Co²⁺、Zn²⁺ 等) 胁迫^[43-44]对菊芋生长发育和生理生化特性的影响, 并对其抗盐碱、干旱及重金属能力进行了初步的评价, 这些研究可为菊芋抗逆新品种培育奠定良好的理论基础。目前, 虽然对于菊芋抗逆性相关的研究较多, 但并未有专一型 (如抗盐、抗旱或抗重金属离子) 品种及其抗性程度系统评价的研究报道。我们课题组研究人员正针对菊芋抗盐、抗旱、抗重金属离子等优良品系进行系统筛选, 并已成功审定适于半旱区种植的菊芋高产新品种“兰芋 1 号”, 预期不久将在这一领域有所进展和突破, 有望培育出一批专一型菊芋新品种。此外, 菊芋抗病虫害特性也得到了深入的研究和广泛的应用^[20,45]。

2.4 丰产栽培技术

菊芋播种: (1) 可选择在春季或者秋季, 春播通常为 3 月下旬和 4 月上旬土壤解冻后, 而秋播通常为 10 月中下旬和 11 月上旬; (2) 选择 30 g 左右的完整块茎作为种薯, 播种深度可根据土壤性质选择, 通常粘重土为 5~10 cm, 砂壤土为 10~15 cm 为宜; (3) 株距和行距通常分别为 30~60 cm 和 60~100 cm, 需要根据具体的品种特性和种植条件选择株距和行距, 以达到最佳种植密度; (4) 栽培模式通常有平栽、

垄栽、覆膜等, 需要根据成本投入和利益产出来选择合适的模式^[19,46-48]。此外, 虽有部分菊芋相关研究单位借鉴马铃薯机械化种植经验, 已将机械化引入菊芋规模化种植中, 但目前仍存在较多的问题, 有待进一步完善。

虽然菊芋对土壤水肥条件要求不严格, 但水肥条件的改变对菊芋块茎产量具有一定的影响。在海水灌溉的我国东部沿海滩涂地区, 氮素是限制菊芋生长的关键因子, 当施氮量大于 150 kg/hm² 而小于 225 kg/hm² 时, 其地下和地上生物量达到最大^[49]; 在我国内蒙古自治区的半干旱地区, 当土壤氮、磷和钾的增施量分别为 52.5 kg/hm²、103.5 kg/hm² 和 75 kg/hm² 时, 再辅以合理的种植密度可使产量达到最高^[50]; 在我国西北的干旱地区, 当灌溉定额为 340 mm, 即 2 700 m³/hm² 时, 能达到较高的产量和水分利用效率^[51]。因此, 在实际种植栽培过程中需根据不同种植区域和土壤条件选择最佳的水肥增施量。此外, 由于菊芋抗病虫害能力较强, 通常不会出现影响其生长发育的病虫害, 且其竞争能力较强, 在生长中后期杂草对其生长发育同样影响较小。因此, 在大田生产过程中可根据实际情况做除草和病虫害防治工作。

菊芋收获时间既可秋季也可春季, 需根据具体的用途和气候条件来确定最佳的收获时间。若用做青贮, 通常在早霜前刈割; 若利用块茎, 根据天气条件既可以在 10 月下旬至 11 月上旬待茎秆完全干枯后收获, 也可在早春土壤解冻后块茎萌发前收获。然而, 有研究报道不同的收获时间对菊芋块茎产量和糖含量有非常大的影响^[52], 从 9 月至 12 月块茎中的果糖与葡萄糖含量的比率 (F/G) 从 11 逐渐降到 3, 菊糖聚合度也逐渐降低^[53]。因此, 可根据实际生产应用中对果糖、葡萄糖和菊糖的需求不同而选择合适的收获时间。

2.5 采后贮藏

采后贮藏可以有效缓解工业生产原料和种植种薯供给的紧张局面, 目前有两种可供选择的贮藏方式。一种是将鲜块茎处理成干样品贮存, 这种方式不但贮存时间较长, 而且也便于长距离运输; 另一种是鲜块茎直接贮藏, 除需干燥通风的环境之外, 最重要的是贮藏温度的选择。贮藏温度对菊芋块茎中的菊糖、蔗糖、果糖和葡萄糖含量有很大影响, 分别在 -18°C、4°C 和 18°C 的贮藏温度下, 糖含量都会在贮藏过程中逐渐降低, 但在 -18°C 的条件下其损失过程较缓慢, 且保持高相对分子质量果聚糖

(1 200) 的时间最长^[54], 并且在此贮藏过程中, 果糖和蔗糖含量会逐渐增加, 相对分子质量小于 1 200 的果聚糖含量也同样增加^[55]。另外, Volk 和 Richards^[56] 对菊芋贮藏方法做了研究, 同样证明了温度对菊芋贮藏时间具有很大的影响, 支持采用降低温度或深低温贮藏的方法来延长菊芋块茎的保存时间, 以减少菊糖在贮藏过程中的损耗。

3 寡糖类能源植物菊芋综合利用

菊芋作为一种极具开发潜力的能源植物, 其用途多种多样。目前菊芋最重要的一个应用是生物燃料研发, 而且已经获得了很大的研究进展。在菊粉酶菌株研究方面, Wei 等^[57] 对易受碳代谢抑制的 *Kluyveromyces* SP. Y-85 菌株通过 EMS (ethylmethane sulfonate) 诱变剂处理, 筛选出一株消除碳代谢抑制而且稳定表达的菌株 *Kluyveromyces* SP. Y-85 K₆, 且菊粉酶的表达量高于野生菌株 2 倍; Viswanathan 和 Kulkarni^[58] 将从土壤中分离的黑曲霉通过紫外诱变处理, 产生的第一代突变菌株的菊粉酶生产率与其亲本菌株相比提高了 3 倍, 在最佳生产条件下产生的菊粉酶活力高达 377 U/mL, 能够满足工业生产需求, 应用前景广阔。在下游燃料发酵试验中, 主要针对乙醇发酵工艺研究, 包括不同菌种对乙醇发酵产量的影响, 如 *Saccharomyces cerevisiae*、*Zymomonas mobilis*、*Kluyveromyces fragilis* 等^[59], 不同发酵方式对乙醇发酵产量的影响, 如同步糖化发酵、连续发酵等^[60-61]; 不同发酵原料对乙醇发酵产量的影响, 如菊芋浆和菊芋汁^[62-63], 以及发酵过程中主要控制条件的研究, 如温度、时间、pH 值等^[64-65]。菊芋块茎乙醇转化效率高, 原料与乙醇转化比率为 12.2~15.4 t/t^[17], 每吨鲜块茎可生产乙醇为 80~110 L^[66], 转化技术相对较成熟, 应用高效的生物工程菌 *Saccharomyces cerevisiae* 和 *Zymomonas mobilis*, 使五碳糖的利用效率超过 80%, 结合第二代乙醇发酵技术可明显提高乙醇产量, 而且能耗较低^[67]。

此外, 利用菊芋生产沼气和生物柴油在国内外也有报道。Lehtomäki 等^[68] 详细比较了牧草类、豆类、秸秆类和包括菊芋在内的叶用能源作物的沼气生产能力, 结果显示菊芋茎叶鲜原料可生产沼气达 93.3 m³/t, 每公顷可生产 3 100~5 400 m³, 远高于其他能源作物的生产量, 是一种理想的生产沼气的原料植物。在生产生物柴油方面国内研究也取得了一系列进展, 如将菊芋块茎水解液作为碳源, 若利用圆红冬孢酵母发酵, 最佳条件下干菌体油脂含量达

到 40%^[69], 而利用原始小球藻, 其干菌体油脂含量高达 44%, 碳源转化率达 25%, 预计每公顷菊芋块茎可生产柴油 1~3.75 t^[70], 成功实现了菊芋块茎生产生物柴油的高效利用。

4 寡糖类能源植物菊芋未来研究趋势

虽然国内外在寡糖类能源植物菊芋研究方面做了大量的工作, 从上游品种选育到下游燃料生产都获得了巨大的研究进展, 但据目前国内外的研究现状, 仍然存在一系列限制生物燃料产业发展的主要瓶颈。

首先, 缺乏优良的专一型菊芋品种。目前, 虽然国内已拥有少量优良菊芋高产品种, 如南芋系列、青芋系列、定芋 1 号等, 但是对菊芋大宗生物质原料供给并未展现出较大的推动作用。在中国, 可用于发展生物质能源的边际土地主要位于北方干旱和半干旱地区, 包括盐碱地、草地、滩涂、荒地等。因此, 除了高产和高菊糖含量品种以外, 急需有针对性地培育一批适合特定土壤和气候条件大面积种植的新品种(如抗盐碱、抗旱品种), 才能真正意义上解决寡糖类能源植物菊芋原料供给的问题。

其次, 菊芋规模化高效丰产种植技术欠缺。我国北方边际土地资源丰富, 平坦广阔, 有利于能源植物规模化种植。在获得优良的新品种之后, 需要建立一套菊芋高效规模化种植技术, 优化其种植条件和田间管理措施, 包括种植、施肥、灌溉、管理等, 实现低投入和高收益。此外, 目前适合菊芋规模化种植的机械设备仍然很落后, 处于一种半机械化状态, 相对投入较大, 今后科研人员急需在机械化种植方面加强研究与实践。

最后, 菊芋综合利用效率仍需进一步提高。如燃料乙醇发酵的菌种和生产工艺的转化效率、发酵后的残渣等废弃物再利用, 以及茎叶中特殊化学成分的研发等方面, 今后仍需加大研究力度, 在菊芋综合利用方面再上一个新台阶。

[参 考 文 献]

- [1] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴2012 [EB/OL]. 北京: 中国统计出版社, 2012. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2012/indexch.htm>
- [2] 李跃群. 2020年我能源消费量增43.7%[N/OL]. 中国石化报, 2012-6-12 (5) [2013-06-16]. http://enews.sinopecnews.com.cn/shb/html/2013-06/14/node_2.htm
- [3] Ladanai S, Vinterbäck J. Global potential of sustainable biomass for energy [R]. Uppsala: Rapport (Institutionen energi och teknik, SLU), 2009
- [4] 李艳君. 世界燃料乙醇新发展及其对中国的启示. 国际经济合作, 2008, (2): 28-34
- [5] 郑文. 纤维素乙醇的技术开发与发展前景. 精细化工原料及中间体, 2008, (5): 10-4
- [6] 王亚静, 毕于运, 唐华俊. 中国能源作物研究进展及发展趋势. 中国科技论坛, 2009, (3): 124-8
- [7] Li SZ, Chan-Halbrecht C. Ethanol production in (the) People's Republic of China: potential and technologies. Appl Energ, 2009, 86(S1): S162-9
- [8] 赵凯, 马龙彪, 耿贵, 等. 能源作物甜高粱的综合开发与利用. 中国糖料, 2008, (3): 67-71
- [9] 李金宝, 何丽莲, 李富生. 甘蔗作为能源作物的优势分析及前景展望. 中国农学通报, 2007, 23(12): 427-33
- [10] 金明亮, 贾海伦. 甜菜作为能源作物的优势及发展前景. 中国糖料, 2011, (1): 58-66
- [11] 刘祖昕, 谢光辉. 菊芋作为能源植物的研究进展. 中国农业大学学报, 2012, 17(6): 122-32
- [12] Guo DG, Zhang XY, Shao HB, et al. Energy plants in the coastal zone of China: category, distribution and development. Renew Sust Energ Rev, 2011, 15(4): 2014-20
- [13] Thrän D, Seidenberger T, Zeddies J, et al. Global biomass potentials-resources, drivers and scenario results. Energ Sustain Dev, 2010, 14(3): 200-5
- [14] Roberfroid M, Slavin J. Nondigestible oligosaccharides. Crit Rev Food Sci Nutr, 2000, 40(6): 461-80
- [15] Dien BS, Sarath G, Pedersen JF, et al. Improved sugar conversion and ethanol yield for forage sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) lines with reduced lignin contents. Bioenerg Res, 2009, 2(3): 153-64
- [16] Li XF, Hou SL, Su M, et al. Major energy plants and their potential for bioenergy development in China. Environ Manage, 2010, 46(4): 579-89
- [17] Tian YS, Zhao LX, Meng HB, et al. Estimation of un-used land potential for biofuels development in (the) People's Republic of China. Appl Energ, 2009, 86(3): S77-85
- [18] Zhuang DF, Jiang D, Liu L, et al. Assessment of bioenergy potential on marginal land in China. Renew Sust Energ Rev, 2011, 15(2): 1050-6
- [19] 牛建彪. 菊芋的特征特性及高产栽培技术. 甘肃农业科技, 2005, (7): 40-1
- [20] Van Damme EJ, Barre AM, Mazard AM, et al. Characterization and molecular cloning of the lectin from *Helianthus tuberosus*. Eur J Biochem, 1999, 259(1-2): 135-42
- [21] Kays JS, Nottingham FS. Biology and chemistry of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) [M]. Florida: CRC Press, 2008
- [22] Slimstad R, Seljaasen R, Meijer K, et al. Norwegian-grown Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.): morphology and content of sugars and fructo-oligosaccharides in stems and tubers. J Sci Food Agric, 2010, 90(6): 956-64
- [23] Puttha R, Jogloy S, Suriham B, et al. Variations in morphological and agronomic traits among Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions. Genet Resour Crop Evol, 2013, 60(2): 731-46
- [24] Serieys H, Souyris I, Gil A, et al. Diversity of Jerusalem artichoke clones (*Helianthus tuberosus* L.) from the INRA-Montpellier collection. Genet Resour Crop Evol, 2010, 57(8):

- 1207-15
- [25] Diederichsen A. Phenotypic diversity of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm preserved by the Canadian genebank. *Helia*, 2010, 33(53): 1-16
- [26] Sikora V, Berenji J, Latkovi D. Yield component analysis and diversity in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Helia*, 2010, 33(53): 37-44
- [27] Terzić S, Atlagić J. Nitrogen and sugar content variability in tubers of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*). *Genetika*, 2009, 41(3): 3289-95
- [28] Puttha R, Jogloy S, Wangsomnuk PP, et al. Genotypic variability and genotype by environment interactions for inulin content of Jerusalem artichoke germplasm. *Euphytica*, 2012, 183(1): 119-31
- [29] Terzić S, Atlagić J, Maksimović I, et al. Genetic variability for concentrations of essential elements in tubers and leaves of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Sci Hortic-Amsterdam*, 2012, 136: 135-44
- [30] Wangsomnuk PP, Khampa S, Jogloy S, et al. Assessment of genome and genetic diversity in (*Helianthus tuberosus* L.) with ISSR markers. *Khon Kaen Agric J*, 2006, 34(2): 124-38
- [31] Wangsomnuk PP, Khampa S, Jogloy S, et al. Assessing genetic structure and relatedness of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm with RAPD, ISSR and SRAP markers. *Am J Plant Sci*, 2011, 2(6): 753-64
- [32] Wangsomnuk PP, Khampa S, Wangsomnuk P, et al. Genetic diversity of worldwide Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) germplasm as revealed by RAPD markers. *Gene Mol Res*, 2011, 10(4): 4012-25
- [33] Liu ZX, Han LP, Steinberger Y, et al. Genetic variation and yield performance of Jerusalem artichoke germplasm collected in China. *Agric Sci Chn*, 2011, 10(5): 668-78
- [34] Liu ZX, Spiertz JHJ, Sha J, et al. Growth and yield performance of Jerusalem artichoke clones in a semiarid region of China. *Agron J*, 2012, 104(6): 1538-46
- [35] Kou YX, Zeng J, Liu JQ, et al. Germplasm diversity and differentiation of *Helianthus tuberosus* L. revealed by AFLP marker and phenotypic traits. *J Agric Sci*, 2013, 128(2): 164-71
- [36] Van der Meer IM, Koops AJ, Hakkert JC, et al. Cloning of the fructan biosynthesis pathway of Jerusalem artichoke. *Plant J*, 1998, 15(4): 489-500
- [37] Van den Ende W, Michiels A, De Roover J, et al. Cloning and functional analysis of chicory root fructan 1-exohydrolase I (1-FEH I): a vacuolar enzyme derived from a cell-wall invertase ancestor? Mass fingerprinting of the 1-FEH I enzyme. *Plant J*, 2006, 24(4): 447-56
- [38] 曾军, 寇一翻, 赵长明, 等. 菊芋有性繁殖特性与人工杂交育种研究[C]. 2011国际菊芋研讨会论文集, 2011
- [39] Long XH, Huang ZR, Huang YL, et al. Response of two Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) cultivars differing in tolerance to salt treatment. *Pedosphere*, 2010, 20(4): 515-24
- [40] Long XH, Huang ZR, Zhang ZH, et al. Seawater stress differentially affects germination, growth, photosynthesis, and ion concentration in genotypes of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *J Plant Growth Regul*, 2010, 29(2): 223-31
- [41] Huang ZR, Long XH, Wang L, et al. Growth, photosynthesis and H⁺-ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress. *Process Biochem*, 2012, 47(4): 591-6
- [42] Zhang MD, Chen Q, Shen SH. Physiological responses of two Jerusalem artichoke cultivars to drought stress induced by polyethylene glycol. *Acta Physiol Plant*, 2011, 33(2): 313-8
- [43] Chen L, Long XH, Zhang ZH, et al. Cadmium accumulation and translocation in two Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) cultivars. *Pedosphere*, 2011, 21(5): 573-80
- [44] Sat IG. The effect of heavy metals on peroxidase from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. *Afr J Biotechnol*, 2008, 7(13): 2248-53
- [45] Encheva J, Christov M, Ivanov P. Characterization of interspecific hybrids between cultivated sunflower *H. annuus* L. (cv. Albena) and wild species *Helianthus tuberosus*. *Helia*, 2003, 26(39): 43-50
- [46] Rodrigues MA, Sousa L, Cabanas JE, et al. Tuber yield and leaf composition of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) grown under different cropping practices. *Span J Agric Res*, 2007, 5(4): 545-53
- [47] 隆小华, 田静, 钟启文, 等. 新疆干旱区与青海寒区菊芋品种比较与优化栽培技术. *中国农学通报*, 2010, 26(13): 354-8
- [48] 谢逸萍, 孙厚俊, 王欣, 等. 新型能源植物菊芋资源的引种鉴定与海涂利用评价. *江西农业学报*, 2010, 22(9): 62-3
- [49] 赵秀芳, 杨劲松, 蔡彦明, 等. 苏北滩涂区施肥对菊芋生长和土壤氮素累积的影响. *农业环境科学学报*, 2010, 29(3): 521-6
- [50] 门果桃, 杨文耀, 刘锦川, 等. 不同密度和N、P、K施肥水平对菊芋产量的影响. *内蒙古农业科技*, 2013, (1): 49-51
- [51] 杨斌, 张恒嘉, 李有先, 等. 不同灌水量对菊芋生长及水分利用效率的影响. *灌溉排水学报*, 2010, 29(4): 140-2
- [52] Bach V, Kidmose U, Bjørn GK, et al. Effects of harvest time and variety on sensory quality and chemical composition of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. *Food Chem*, 2012, 133(1): 82-9
- [53] Schorr-Galindo S, Guiraud JP. Sugar potential of different Jerusalem artichoke cultivars according to harvest. *Bioresource Technol*, 1997, 60(1): 15-20
- [54] Cabezas MJ, Rabert C, Bravo S, et al. Inulin and sugar contents in *Helianthus tuberosus* and *Cichorium intybus* tubers: effect of postharvest storage temperature. *J Food Sci*, 2002, 67(8): 2860-5
- [55] Saengthongpinit W, Sajjaanantakul T. Influence of harvest time and storage temperature on characteristics of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. *Postharvest Biol Technol*, 2005, 37(1): 93-100
- [56] Volk GM, Richards K. Preservation methods for Jerusalem artichoke cultivars. *Hort Sci*, 2006, 41(1): 80-3
- [57] Wei WL, Wang SY, Zhu XS, et al. Isolation of a mutant of *Kluyveromyces* SP. Y-85 resistant to catabolite repression.

- J Biosci Bioeng, 1999, 87(6): 816-8
- [58] Viswanathan P, Kulkarni PR. Enhancement of inulinase production by *Aspergillus niger* van Teighem. J Appl Bacteriol, 1995, 78(4): 384-6
- [59] Szambelan K, Nowak J, Jeleń H. The composition of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) spirits obtained from fermentation with bacteria and yeasts. Eng Life Sci, 2005, 5(1): 68-71
- [60] Ohta K, Hamada S, Nakamura T. Production of high concentrations of ethanol from inulin by simultaneous saccharification and fermentation using *Aspergillus niger* and *Saccharomyces cerevisiae*. Appl Environ Microbiol, 1993, 59(3): 729-33
- [61] Kim C, Ryu YW. A continuous alcohol fermentation by *Kluyveromyces fragilis* using Jerusalem artichoke. Korean J Chem Eng, 1993, 10(4): 203-6
- [62] Szambelan K, Nowak J, Chrapkowska JK. Comparison of bacterial and yeast ethanol fermentation yield from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers pulp and juices. Acta Sci Pol Technol Aliment, 2004, 3(1): 45-53
- [63] Koren DW, Duvnjak Z. Continuous production of fructose syrup and ethanol from hydrolysed Jerusalem artichoke juice. J Ind Microbiol, 1991, 7(2): 131-6
- [64] Rosa MF, Correia IS, Novais JM. Production of ethanol at high temperatures in the fermentation of Jerusalem artichoke juice and a simple medium by *Kluyveromyces marxianus*. Biotechnol Lett, 1987, 9(6): 441-4
- [65] Schorr-Galindo S, Ghommidh C, Guiraud JP. Influence of yeast flocculation on the rate of Jerusalem artichoke extract fermentation. Curr Microbiol, 2000, 41(2): 89-95
- [66] Sachs RM, Low CB, Vasavada A, et al. Fuel alcohol from Jerusalem artichoke. California Agric, 1981, 35(9): 4-6
- [67] Qiu HG, Huang JK, Yang J, et al. Bioethanol development in China and the potential impacts on its agricultural economy. Appl Energ, 2010, 87(1): 76-83
- [68] Lehtomäki A, Viinikainen TA, Rintala JA. Screening boreal energy crops and crop residues for methane biofuel production. Biomass Bioenerg, 2008, 32(6): 541-50
- [69] Zhao X, Wu SG, Hu CM, et al. Lipid production from Jerusalem artichoke by *Rhodospiridium toruloides* Y4. J Ind Microbiol Biotchnol, 2010, 37(6): 581-5
- [70] Cheng Y, Zhou WG, Gao CF, et al. Biodiesel production from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tuber by heterotrophic microalgae *Chlorella protothecoides*. J Chem Technol Biotechnol, 2009, 84(5): 777-81