

中国马铃薯单倍体诱导进展

罗 杰, 唐 唯, 李灿辉*

(云南师范大学生命科学学院, 云南 昆明 650500)

摘 要: 马铃薯产量、品质、加工等方面都较其他作物有更大的提升空间, 但由于四倍体马铃薯存在遗传基础狭窄且复杂、难以创新等诸多问题阻碍了相关研究的深入开展。利用马铃薯单倍体或双单倍体植株有望解决上述诸多难题。马铃薯单倍体具有加速育种过程、提高选择效率等优点。马铃薯单倍体的获得包括花药培养、花粉培养、孤雌生殖、子房培养。其中, 花药培养因更易取材, 并且得到胚性细胞团、愈伤组织或胚状体的几率更大等优点而研究最为广泛。获得单倍体植株的成功率与试验材料的基因型、培养条件、培养基添加物等诸多因素相关。根据不同的诱导方法简要阐述了中国马铃薯单倍体研究的历史及进展。

关键词: 马铃薯; 单倍体诱导; 花药培养; 花粉培养; 孤雌生殖; 子房培养

Progress in Potato Haploid Induction in China

LUO Jie, TANG Wei, LI Canhui*

(College of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming, Yunnan 650500, China)

Abstract: Potato has more room for improvement of yield, quality and processing than other crops. However, due to its narrow and complex genetic background of tetraploid chromosome, innovation and further development are extremely delayed. Using haploid or dihaploid potato could shoot these problems. Potato haploid has the advantages of accelerating breeding process and improving selection efficiency. Main methods of haploid induction in potato include anther culture, pollen culture, parthenogenesis and ovary culture. Due to the advantages of easier acquirement to plant materials and higher probability of obtaining embryogenic cell, callus or embryoid, the anther culture is the most extensively choice among these methods. The success rate of obtaining haploid potato is dependent on many factors, such as the genotype of planting materials, culture conditions and culture medium additives. This review aims to describe haploid potato induction history and progress made in China.

Key Words: potato; haploid induction; anther culture; pollen culture; parthenogenesis; ovary culture

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是全球四大粮食作物之一, 广泛分布于全球 150 多个国家和地区。2015 年, 中国启动了马铃薯主粮化战略^[1], 旨在推进把马铃薯加工成馒头、面条、米粉等主食。生产上利用的绝大多数是四倍体栽培种^[2], 四倍体种在遗传行为上较为复杂。由于遗传背景

狭窄, 基因库贫乏, 使得四倍体马铃薯在育种过程中性状分离不明显, 导致选择效率降低。并且, 染色体的倍性水平不同等诸多原因, 使得不能直接利用自然界中的二倍体种资源, 这在很大程度上限制了马铃薯优良品种的选育。若从四倍体马铃薯中获得双单倍体材料, 就可以直接将其

收稿日期: 2018-04-11

基金项目: 云南省科技厅高端人才引进计划(2013HA025); 国家自然科学基金(31660503)。

作者简介: 罗杰(1990-), 女, 硕士研究生, 从事生物化学与分子生物学研究。

*通信作者(Corresponding author): 李灿辉, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种研究, E-mail: ch2010201@163.com。

双单倍体种与野生种进行杂交, 以此可将野生种中的高干物质、抗病性、抗虫性等优良基因转移到普通栽培种中。

1 获得单倍体的方法

单倍体诱导包括花药培养、花粉培养、子房培养和孤雌生殖四大类。

1.1 花药培养

花药培养是在无菌条件下把发育到一定阶段的花药接种到人工培养基上, 使花粉粒的发育程序发生改变, 并诱导其分化, 进行有丝分裂形成细胞团、愈伤组织, 或分化成胚状体, 最后使其分化成完整植株的一种植物组织培养技术。利用马铃薯花药培养首次获得单倍体植株是在 1973 年, Dunwell 和 Sunderland^[3]以马铃薯品种‘Pentland Crow’进行花药培养获得再生植株。花药培养是获得单倍体最重要的方法, 如今, 在马铃薯的单倍体培养方面, 许多科研人员也进行了广泛的研究, 并取得了一些重要的成果。

中国最早的马铃薯花药培养研究始于 1982 年, 戴朝曦^[4]接种四倍体栽培种的花药 20 720 枚, 获得愈伤组织 204 块、胚状体 24 个、胚性细胞团 3 块, 最终分化获得 61 株小苗, 但均未进行倍性镜检。同年, 王玉娟等^[5]同样利用四倍体栽培种马铃薯材料, 接种花药 6 880 枚, 获得愈伤组织 41 块, 最终分化成苗共 6 株, 镜检后发现 79-1、80-1、80-2、80-4 是双单倍体, 79-2 是混倍体, 80-3 未鉴定。1985 年, 朱明凯等^[6]接种马铃薯花药 7 850 枚, 获得愈伤组织 88 块、胚状体 8 个, 分化成苗共 19 株, 镜检后发现其中有 9 株双单倍体、5 株四倍体、5 株混倍体。1990 年, 王蒂等^[7]利用四倍体、二倍体马铃薯材料进行花药培养, 最终有 6 份材料产生了胚状体并成苗; 但关于接种花药数、获得的愈伤组织数等均未在文中提及。1993 年, 戴朝曦等^[8]利用马铃薯双单倍体材料, 接种花药 1 850 枚, 获得愈伤组织 23 块、胚状体 28 个, 成苗 24 株, 能正常生长的植株都具有一倍体特征, 无多倍化现象。同年, 柳俊^[9]对马铃薯花药接种 602 枚, 获得愈伤组织 1 块、胚状体 1 个, 植株小苗 12 株, 镜检发现有 8 株双单倍体、2 株混倍体、

2 株四倍体。1993 年, 冉毅东和戴朝曦^[10]利用四倍体、双单倍体马铃薯材料, 接种花药 3 040 枚, 获得愈伤组织 19 块、胚状体 127 个, 植株小苗 69 株。1996 年, 冉毅东等^[11]利用二倍体材料, 接种花药 760 枚, 获得小苗 35 株, 镜检发现有 1 株一倍体, 33 株二倍体, 1 株四倍体; 关于获得的愈伤组织数或胚状体数未报道。2005 年, 卢翠华等^[12]利用四倍体栽培种马铃薯, 接种花药 21 640 枚, 最终只有 2 份材料分化出了小植株。2006 年, 梁彦涛等^[13]接种花药 11 200 枚, 获得愈伤组织 2 205 块、胚状体 171 个、植株小苗 45 株; 镜检发现有 43 株双单倍体、2 株四倍体。2007 年, 卢翠华等^[14]利用四倍体栽培种马铃薯, 接种花药 1 400 枚, 获得愈伤组织 74 块、胚状体 126 个、植株小苗 45 株、镜检发现有 41 株双单倍体。同年, 陈宝辉等^[15]利用四倍体栽培种马铃薯, 接种花药 7 762 枚, 获得愈伤组织 186 块、胚状体 65 个, 植株小苗 10 株, 镜检发现有 9 株二倍体、1 株四倍体。2008 年, 李凤云等^[16]接种花药 43 200 枚, 最终获得 16 株小苗, 镜检发现有 15 株双单倍体、1 株四倍体。2008 年, 王梓全等^[17]进行马铃薯花药培养, 最终获得 8 株小苗, 其中 6 株单倍体、2 株四倍体; 但接种花药数、获得愈伤组织数等均未报道。同年, 越恋和何凤发^[18]利用四倍体栽培种马铃薯进行花药培养, 最终获得 37 株小苗, 其中有 28 株单倍体、9 株四倍体; 接种花药数、获得愈伤组织数等也均未报道。2009 年, 卢翠华等^[19]利用四倍体栽培种, 接种花药 3 670 枚, 获得愈伤组织 241 块, 植株小苗 62 株, 其中双单倍体小苗 50 株、四倍体 12 株。同年, 李霞等^[20]利用二倍体栽培种材料, 接种花药数 5 544 枚, 获得愈伤组织和胚状体共 80 块, 是否获得成苗植株未报道。2010 年, 赵欣等^[21]接种花药 3 520 枚, 获得愈伤组织 94 块, 植株小苗 23 株, 其中 15 株双单倍体、3 株三倍体、5 株四倍体。2011 年, 李文霞等^[22]利用二倍体栽培种马铃薯材料, 接种花药 2 160 枚, 获得愈伤组织 55 块, 是否获得植株小苗未报道。2012 年, 李文霞等^[23]利用二倍体栽培种, 接种花药 3 290 枚, 获得愈伤组织 215 块, 植株小苗 94 株。2014 年, 贺苗苗^[24,25]利用四倍体栽培种马铃薯材料, 接种花药 9 990 枚, 获得愈伤组织 938 块, 其中‘青薯 2 号’、

‘高原4号’、‘青05-12-6’分化出了小植株;另外还接种了花药4 800枚,但未说明取材品种,最终获得愈伤组织392块。

1.2 花粉培养

花粉培养与花药培养类似,将花药在无菌条件下接种到人工液体培养基中进行震荡,过滤出花粉培养成完整植株。花粉培养技术在创建之时只是为了除去花药培养时花药壁和绒毡层组织的干扰,以达到直接研究小孢子胚胎发生机制的目的。人工诱导被子植物产生胚状体和幼苗植株的首次报道是在1964年^[26]。从严格意义上来说,花粉培养与单细胞培养类似,但花粉培养可避免花药壁形成的植株混杂。

中国最早的相关报道始于1988年,高秀云^[27]接种了9 369枚花药,从中取得了4 353个小孢子进行培养,最终获得愈伤组织50块、胚状体10个、胚性细胞团4块,植株小苗共4株,其中3株双单倍体、1株四倍体。1990年,左秋仙等^[28]利用四倍体栽培种进行花粉培养,但只比较了不同处理下的花粉萌发率,是否获得愈伤组织、胚状体和小苗等均未报道。2001年,张峰等^[29]利用四倍体栽培种、双单倍体材料,接种小孢子2 400个以上,同样只比较了不同处理下花粉的萌发率。2005年,吴旺泽等^[30]利用四倍体栽培种马铃薯,接种花药1 501枚,从中得到小孢子3 692个,最终萌发的小孢子数有2 182个,同时也比较了不同处理下的花粉萌发率;是否获得愈伤组织、胚状体、植株小苗以及数量均未有报道。2009年,滕长才和张永成^[31]在不同处理下获得了8株小苗。2009年,杨甲锁等^[32]利用四倍体栽培种马铃薯进行花粉培养,也只是比较了不同处理下小孢子的萌发率和破碎率。同年,吴旺泽等^[33]利用四倍体栽培种马铃薯,从接种的6 555枚花药中获得花粉并培养获得11个胚状体。

1.3 孤雌生殖

孤雌生殖是指生长到一定时期的母本花蕾去雄,进行人工授粉后自然生长结实,在无菌条件下将果实中的种子接种在人工培养基上,使其分化成完整植株的过程。最早的孤雌生殖大多为自然产生的,并且发生的几率非常低,现今可用人工诱导孤雌生殖。1957年,Hougas和Peloquin^[34]首次从四倍体品种‘Katahdin’与‘Phureja’的杂交后

代中得到了一株双单倍体。1964年,Hougas等^[35]发现,要提高双单倍体产生的频率就要选择合适的母本材料和优良的授粉者。

中国研究者利用孤雌生殖的方法也获得了一些马铃薯双单倍体材料。1987年,肖增宽等^[36]利用1个父本材料和9个母本材料共授粉花朵4 930朵,获得浆果262个、种子1 295粒,其中无胚斑的种子有922粒,最终诱导出双单倍体植株148株。1989年,张景涛等^[37]利用1个父本材料和1个母本材料,共获得浆果46个、种子3 442粒,其中有24份为四倍体。1996年,巩秀峰等^[38]利用6份父本材料和40份母本材料,获得浆果534个、种子4 363粒,但并未报道最终获得的双单倍体植株数量。同年,庞万福等^[39]利用3份父本材料和11份母本材料,授粉花朵2 340朵,获得浆果348个、种子2 797粒,其中无胚斑标记的种子1 468粒,最终得到了63株双单倍体。1997年,张希近等^[40]利用11份父本材料和4份母本材料,获得无胚斑标记的种子2 180粒,最终得到125株双单倍体。2006年,李先平等^[41]利用9份父本材料和13份母本材料,授粉花朵3 226朵,得到浆果596个、种子44 131粒,其中无胚斑标记的种子共3 789粒,最终得到27株双单倍体。

1.4 子房培养

子房培养与花药培养类似,是指在无菌条件下将生长到一定时期未受精的子房切下培养成完整植株的过程。对于雄性不育的品种而言,未受精子房诱导双单倍体的效果优于花药培养,并且由子房诱导成愈伤组织较容易。马铃薯花药、花粉培养及孤雌生殖获得双单倍体的研究颇多,但未受精子房诱导双单倍体的研究却很少。1988年,陶自荣等^[42]利用四倍体栽培种马铃薯,接种子房548个,获得愈伤组织299个,最终培育出小苗2株,且2株均为双单倍体。2011年,张凤军和张永成^[43]利用四倍体栽培种马铃薯,接种子房6 860个,获得愈伤组织2 854个,最终培育出小苗4株,其中1株死亡,另3株为双单倍体。

2 单倍体诱导现状及存在问题

在马铃薯单倍体诱导方面,研究最多并成功获

得小植株的是花药培养。虽然花粉培养较孤雌生殖和子房培养的研究多一些,但大部分研究者的目的不是为了获得单倍体植株,而是为了研究在不同处理下的花粉萌发率。国内关于花药培养较完善的早期研究是在1982年,戴朝曦^[4]采用了5种不同的培养基,共接种花药20 720枚,诱导出愈伤组织204块,胚状体24个,胚性细胞团3块,共分化出小植株61株,但文中并未说明最终获得的植株倍性及数量。从研究的时间点来看,除了花药培养,其余几类研究都较少,特别是子房培养,目前只有2项研究。

多数研究者选择花药培养获得小植株大多基于以下原因:(1)取材:花药获取较容易且数量大,一定程度上提高了成功率。在采摘单核靠边期的花蕾^[44]预处理后经过剥离即可得到花药,而要获得花粉却要预培养花药后获得有效小孢子才能进行后续试验;虽然子房的获取与花药获取方法类似,但是在相同条件下,能获得的子房数量却远小于花药数;孤雌生殖诱导的工作量大而繁琐,必须要种植供试材料及授粉者材料经人工授粉后才能进行后续工作。(2)培养基添加物:所有研究的试验方法都大致相同,不同的是培养基中各类添加物及用量。例如,糖、琼脂、活性炭、马铃薯提取液、椰子汁、激素等的不同选择及用量的微小变化都会影响培养过程中获得愈伤组织、胚性细胞团和胚状体的数量。(3)培养条件:光照、pH、温度和湿度等也会影响最终的成功率。(4)供体基因型:不同材料的基因型也同样影响着试验的成功率,有研究者专门做了不同基因型马铃薯的花药培养,基因型的不同使最终花药培养成功的概率不同,说明基因型是影响试验成功率的因素之一。综上所述,只有取材时期、培养基添加物、材料的基因型、培养条件等因素都非常合适时,才能大大提高培养的成功率,并获得完整植株。

在各类研究中,有极大一部分试验都获得了单倍体或双单倍体的小植株,但是获得小植株后的用途或相关研究并未有报道。虽然单倍体植株比较弱小,并且只含有双亲中一方的遗传物质,但其仍然能正常生长,且具有生长发育、遗传变异的功能。这对所获单倍体抗病虫害、产量、重要农艺性状等表型的研究都非常有意义。

3 单倍体诱导的展望

近些年,马铃薯育种规模不断增加,根据联合国粮农组织(FAO)2014年统计的数据显示,中国马铃薯的种植面积已达564.7万hm²^[45],是世界上马铃薯生产大国。2015年中国在启动马铃薯主食产品及产业发展战略的同时,还加快了中国特色马铃薯产品的发展,为降低其成本、促进其成为主食产品等起到了推动作用^[46]。马铃薯单倍体诱导的方法都大同小异,想要成功获得单倍体小植株,除了前文提到的很多困难需要解决以外,成功诱导出单倍体小苗本身还存在一定的偶然性,且后代的变异机制不明确,该领域也无重大创新成果,因此单倍体诱导及单倍体育种在近年都发展缓慢。但马铃薯单倍体在种质资源利用、分子育种、优良品种选育以及全基因组拼接等方面具有重大意义,利用马铃薯单倍体或双单倍体植株有望加速育种过程、改良马铃薯优良性状并提高其经济实用价值。

[参 考 文 献]

- [1] 冯华. 我国力推马铃薯主粮化战略土豆成第四大主粮[J]. 新农村: 黑龙江, 2015(17): 7.
- [2] 黑龙江省农业科学院马铃薯研究所. 中国马铃薯栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [3] Dunwell J M, Sunderland N. Anther culture of *Solanum tuberosum* L. [J]. Euphytica, 1973, (22): 317-323.
- [4] 戴朝曦. 用花药培养法诱导马铃薯产生双单倍体植株的研究[J]. 科学通报, 1982(24): 1529-1523.
- [5] 王玉娟, 王敏生, 王克兰. 马铃薯花药培养简报[J]. 遗传, 1982, 4(2): 34-35.
- [6] 朱明凯, 程天庆, 高湘玲, 等. 早熟马铃薯四倍体栽培种花药诱导成株[J]. 园艺学报, 1985, 12(3): 177-180.
- [7] 王蒂, 冉毅东, 戴朝曦. 马铃薯花药培养中高温预处理的作用及不同基因型的反应[J]. 马铃薯杂志, 1990, 4(3): 138-143.
- [8] 戴朝曦, 于品华, 冉毅东. 用花药培养法由马铃薯雄性不育双单倍体诱导—单倍体植株的研究[J]. 遗传学报, 1993, 20(2): 141-146.
- [9] 柳俊. 马铃薯花药培养植株的变异[J]. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 1993, 11(2): 65-68.

- [10] 冉毅东, 戴朝曦. 马铃薯花药培养硝酸根对诱导双单倍体及一单倍体的效果 [J]. 西北农业学报, 1993, 2(4): 43-47.
- [11] 冉毅东, 王蒂, 戴朝曦. 提高马铃薯双单倍体花药培养产生胚状体及再生植株频率的研究 [J]. 马铃薯杂志, 1996, 10(2): 74-78.
- [12] 卢翠华, 梁彦涛, 石瑛, 等. 四倍体马铃薯的花药培养 [C]/陈伊里, 屈冬玉. 马铃薯产业与东北振兴. 哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2005: 142-147.
- [13] 梁彦涛, 邸宏, 卢翠华, 等. 马铃薯花药培养影响因素的研究 [J]. 东北农业大学学报, 2006, 37(5): 604-609.
- [14] 卢翠华, 石瑛, 邸宏, 等. 马铃薯栽培品种双单倍体植株的诱导 [C]/全国植物组培、脱毒快繁及工厂化生产种苗技术学术研讨会, 2007.
- [15] 陈宝辉, 蒲秀琴, 李瑛, 等. 抗晚疫病马铃薯的花药培养研究 [J]. 青海大学学报: 自然科学版, 2007, 25(5): 35-38.
- [16] 李风云, 盛万明, 田国奎, 等. 不同基因型马铃薯的花药培养 [J]. 中国马铃薯, 2008, 22(3): 140-143.
- [17] 王梓全, 卢翠华, 邸宏, 等. 马铃薯花药培养再生植株的诱导与鉴定 [J]. 东北农业大学学报, 2008, 39(8): 10-14.
- [18] 越恋, 何风发. 马铃薯花药培养影响因素的研究 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2008, 30(10): 56-61.
- [19] 卢翠华, 石瑛, 邸宏, 等. 马铃薯四倍体栽培品种花药培养及再生植株的鉴定 [J]. 中国蔬菜, 2009(18): 60-63.
- [20] 李霞, 白雅梅, 李文霞, 等. 温度预处理对二倍体马铃薯花药培养诱导愈伤的影响 [J]. 中国马铃薯, 2009, 23(2): 65-67.
- [21] 赵欣, 卢翠华, 陈伊里, 等. 培养基添加物对马铃薯花药褐化及愈伤诱导的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(1): 24-28.
- [22] 李文霞, 张永根, 石瑛, 等. 硫代硫酸银对二倍体马铃薯花药培养的影响 [J]. 作物杂志, 2011(3): 55-56.
- [23] 李文霞, 宁海龙, 张永根, 等. 二倍体马铃薯花药培养再生体系的优化 [J]. 中国蔬菜, 2012(18): 68-74.
- [24] 贺苗苗. 不同基因型马铃薯的花药培养研究 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(9): 90-91.
- [25] 贺苗苗. 培养基中添加硝酸银对马铃薯花药培养的影响 [J]. 陕西农业科学, 2014, 60(1): 21-23.
- [26] Guha S, Maheshwaril. *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura* [J]. Nature, 1964, 204: 497.
- [27] 高秀云. 马铃薯雄核发育和花粉植株的形成 [J]. 园艺学报, 1988, 15(4): 264-268.
- [28] 左秋仙, 李淑媛, 林自安, 等. 马铃薯花粉粒的分离培养和愈伤组织的形成 [J]. 马铃薯杂志, 1990, 4(1): 19-22.
- [29] 张峰, 王玉萍, 王蒂. 马铃薯花粉的立体萌发 [J]. 中国马铃薯, 2001, 15(6): 326-328.
- [30] 吴旺泽, 王蒂, 王清, 等. 马铃薯脱外壁花粉的制备与人工萌发 [J]. 园艺学报, 2005, 32(1): 39-43.
- [31] 滕长才, 张永成. 硼酸和蔗糖对马铃薯花粉离体萌发的影响 [J]. 种子, 2009, 28(2): 15-17, 20.
- [32] 杨甲锁, 吴旺泽, 彭晓莉, 等. 马铃薯花粉离体萌发及花粉管生长影响因子分析 [J]. 安徽农业学报, 2009, 37(17): 7881-7883, 7902.
- [33] 吴旺泽, 彭晓莉, 王蒂, 等. 马铃薯花粉离体培养影响因子分析 [J]. 甘肃农业大学学报, 2009, 44(5): 40-43.
- [34] Hougas R W, Peloquin S J. A haploid plant of the potato variety Katahdin [J]. Nature, 1957, 180(4596): 1209-1210.
- [35] Hougas R W, Peloquin S J, Gabert A C. Effect of seed-parent and pollinator on frequency of haploids in *Solanum tuberosum* [J]. Crop Sci, 1964(4): 593-595.
- [36] 肖增宽, 陈伊里, 于丽杰, 等. 马铃薯新型栽培种 (Neo-tuberosum, *Solanum tuberosum* ssp. andigena) 双单倍体产生 2n 配子突变体的研究(一) [J]. 马铃薯杂志, 1987, 1(3): 1-6.
- [37] 张景涛, 肖增宽, 吕文河, 等. 马铃薯极早熟品种东农 303 2n 卵孤雌生殖无性繁殖系变异的研究 [J]. 马铃薯杂志, 1989, 3(1): 23-28.
- [38] 巩秀峰, 李文刚, 赵秀艳, 等. 马铃薯孤雌生殖诱导规律的研究 [C]/陈伊里. 中国马铃薯学术研讨文集. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1996.
- [39] 庞万福, 屈冬玉, 高占旺, 等. 高频率诱导马铃薯双单倍体的研究 [J]. 马铃薯杂志, 1996, 10(2): 70-74.
- [40] 张希近, 庞万福, 高占旺, 等. 孤雌生殖诱导马铃薯双单倍体的遗传操作技术 [J]. 国外农学(杂粮作物), 1997, 17(4): 33-35.
- [41] 李先平, 李树莲, 隋启君, 等. 云南马铃薯主要栽培品种的孤雌生殖诱导研究 [J]. 云南农业大学学报, 2006, 21(3): 293-302.
- [42] 陶自荣, 刘敏颂, 祝仲纯. 马铃薯未受粉子房离体培养诱导双单倍体植株 [J]. 遗传学报, 1988, 6(5): 329-334.
- [43] 张凤军, 张永成. 马铃薯未受粉子房离体培养诱导双单倍体植株初探 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(1): 144-148.
- [44] 柳俊. 马铃薯花蕾大小与花粉发育关系的研究 [J]. 马铃薯杂志, 1993, 7(4): 202-204.
- [45] Food and Agriculture Organization. FAOstat [EB/OL]. (2017-01-13) [2018-04-15]. <http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>.
- [46] 李文娟, 秦军红, 谢开云, 等. 从世界马铃薯的发展看中国马铃薯 [J]. 农业工程技术, 2015(23): 16-19.