

竹子发育生物学研究进展

丁雨龙, 林树燕, 魏强, 姚文静, 却枫, 李龙

(南京林业大学, 南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学竹类研究所, 江苏 南京 210037)

摘要: 尽管人们利用竹子资源的历史可以追溯到7 000年以前, 但直到18世纪后期人们才真正认识到竹子是禾本科植物中一个特殊的类群。现代植物分类的奠基人林奈在《植物种志》(*Species Plantarum*)一书中, 还只是将全世界的竹子归为芦竹属的一个种 *Arundo arbor*, 直到1789年, 竹子才从芦竹属(*Arundo*)独立出来, 成立了籐竹属(*Bambusa*)。自竹类被认识到有别于其他禾本科植物至今, 有关竹子的形态学、解剖学、系统分类学、生理学、生态学、细胞学、遗传学以及分子生物学等, 已经有大量的研究报道, 但对竹类植物各个器官的发生、发育和衰老过程尚缺乏系统的研究。笔者对竹类植物的根、地下茎、竹秆、竹叶和生殖器官发育生物学的研究进行了回顾与总结, 分析了目前竹子发育生物学领域有待继续深入研究的问题。建议竹子发育生物学的研究应关注细胞分裂、分化和形态建成的全过程, 明确整个过程中生理生化指标的变化规律, 进而揭示植物发育全过程每个环节的信号转导途径和基因调控网络。

关键词: 竹子; 个体发育; 根; 地下茎; 竹秆; 竹叶; 花序; 果实

中图分类号: S795; Q12

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2006(2022)06-0023-18



Advances in developmental biology of bamboos

DING Yulong, LIN Shuyan, WEI Qiang, YAO Wenjing, QUE Feng, LI Long

(Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Bamboo Research Institute, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: Although the history of bamboo resources utilization can be traced back to 7 000 years ago, the understanding of bamboo as a special group of Gramineae was not established until the late 18th century. Carl von Linné, the founder of modern plant classification, treated all bamboo species in the world as one species belonging to the genus *Arundo* (*Arundo arbor*) in his book “*Species Plantarum*”. It was not until 1789 that bamboo was separated from *Arundo* and the first bamboo genus, *Bambusa*, was established. Since its recognition as a distinct species from other grasses, there has been a wealth of literature addressing these aspects, including morphology, anatomy, systematics, physiology, ecology, cytology, genetics and molecular biology. However, systematic research on the occurrence, development and senescence of various organs of bamboo plants is still lacking. This article reviews and summarizes research on the developmental biology of the bamboo root, rhizome, culm, leaves and reproductive organs. We highlight what is insufficient or lacking in the field of bamboo developmental biology and what should be further investigated. We proposed to consider the entire process of cell division, differentiation and morphogenesis when studying the developmental biology of bamboo, and to investigate the dynamics of physiological and biochemical indices throughout the process to reveal the gene expression and signal transduction pathways that control each step of the entire developmental process.

Keywords: bamboo; ontogeny; root; rhizome; bamboo stem; bamboo leaf; inflorescence; fruit

竹子被认为是世界上生长最快的植物。已有证据表明竹子起源不迟于2 300万年前^[1-4]。在长期的演化过程中, 竹子通过种子(颖果)进行自然更新或通过营养体复壮两种方式延续种群。

收稿日期 Received: 2022-08-29

修回日期 Accepted: 2022-09-29

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD2200503); 江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

第一作者: 丁雨龙(ylding@vip.163.com), 教授。

引文格式: 丁雨龙, 林树燕, 魏强, 等. 竹子发育生物学研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 23-40. DING Y L, LIN S Y, WEI Q, et al. Advances in developmental biology of bamboos[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(6): 23-40. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202208067.

尽管有关竹子个体发育已经有了大量报道,但由于竹子种类多、分布广,相关的基础研究缺乏系统性,许多研究领域还是空白,亟待进行梳理。从一粒种子(颖果)萌发出幼苗到下一次开花结实的整个过程需要几十年、甚至上百年的时间,与发育相关的重大事件众多,贯穿竹子的整个生活史^[5]。笔者回顾竹类植物根、地下茎、秆(包括笋芽分化、竹笋-幼竹高生长)、叶(包括笋箨)、花和花序以及果实等器官发育的研究,对已有的研究报道进行综述,归纳竹子发育生物学研究存在的问题,对进一步开展相关研究提出一些思路。

1 根的开发

竹类植物的根系根据其发育部位可以分为由胚根发育而来的初生根、竹秆基部(竹蔸)节部发育形成的蔸生根、竹鞭节上发育形成的鞭根以及竹秆节部或枝条基部发育形成的气生根。

1.1 实生苗根的开发

有关竹子实生苗的研究已经有很多报道,但主要集中在毛竹(*Phyllostachys edulis*)、勃氏甜龙竹(*Dendrocalamus brandisii*)和冷箭竹(*Bashania fangiana*)等重要经济竹种或在生态系统中有重要价值的竹种^[6,7-12]。相关研究重点关注了种子的萌发率、实生苗地上部分的生长发育和育苗技术以及天然更新的过程等,对地下竹根的开发过程研究相对较少。

大多数竹类植物种子的萌发过程是胚根首先突破种皮,向下发育形成初生根,然后胚芽突破种皮向上发育形成原生苗。但也有少数竹种种子萌发时是胚芽首先突破种皮,然后从幼苗的基部发育出不定根^[13-14]。胚根突破种皮所需的时间以及初生根生长速度因竹种不同而异^[8,15-16]。以毛竹为例,种子萌发后3 d,初生根长度达到18 mm,根毛的发育随着根尖位置的变动而变动。1周后,初生根长度平均达到39.2 mm,且大多数都能观测到1~6条侧根。但在随后的2~4周内,根的长度只增加了27.3 mm,初生根生长速率降低与地上部分器官的发育密切相关^[12,17]。至第7周,由胚根发育而来的初生根长度生长基本结束,平均长度约70 mm,并发育出大量的侧根。

梨竹(*Melocanna baccifera*)的果实浆果状,Roxburgh在发表新种时就注意到它的果实落地前就已经生根发芽。但有关梨竹根开发的文献却很少^[18-19]。

1.2 蔸根系与鞭根系的发育

当由胚芽发育而来的原生苗高生长结束后,幼苗基部发育出新的不定根。随着分蘖代数的增加,幼苗基部形成独立的不定根系统,并逐渐替代由胚根发育而来的初生根的功能^[12]。毛竹实生苗第4代分蘖形成的新秆秆柄开始外延,1年后开始发育出真正的竹鞭。这时,各竹鞭节上开始发育鞭根系。但像翠竹(*Pleioblastus pygmeus*)这样的地被类竹种,播种6个月后就发育出真正的竹鞭和形成鞭根系统^[20]。

正常生长的竹林,竹笋出土前位于地下部分竹蔸的节上就已经发育出大量的不定根,形成蔸根系。地下竹鞭发育过程中,随着鞭稍在地下延伸,新竹鞭也不断产生新的鞭根。有关蔸根系和鞭根系的研究主要集中于它们在土壤中的分布^[17,21-25]、生物量^[26-27]、根系与环境以及竹林培育措施等的关系等方面^[25,28-32]。根系的发育与生长具有明显的季节性变化^[33],但蔸根和鞭根系统形态建成的研究报道很少。根系生长动态自动化观察是了解根系生长动态过程的有效途径^[34]。

1.3 气生根的发育

麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)、勃氏甜龙竹、吊丝球竹(*Bambusa beecheyana*)、大头典竹(*Bambusa beecheyana* var. *pubescens*)等部分丛生竹的主枝基部能够发育气生根,利用这一生物学特性可以进行插枝育苗^[15]。方竹属(*Chimonobambusa*)和香竹属(*Chimonocalamus*)的竹秆中下部节上能够发育出刺状的气生根。刺状气生根的发育过程报道不多^[35],有关其进化意义的研究也鲜见报道。方竹属与香竹属地下茎结构类型不同,花序类型不同,在这两属的竹种分布区内还存在着许多其他竹种,“趋同进化”观点不能解释竹子刺状气生根的进化。

1.4 不定根的人工诱导

由实生苗分蘖基部、竹秆蔸部、竹鞭节部以及竹秆节上等部位形成的不定根属于自然的不定根。在林业生产过程中,人们根据不同竹种不定根的生物特性可通过埋秆、埋节、埋鞭和实验室快繁体系等方法成功诱导不定根,从而在短时间内获得大量造林所需的竹苗。能否成功诱导不定根的发生涉及外植体的年龄、田间管理措施、使用的生长调节剂种类与剂量,以及培养基的配方等众多因素。重要经济竹种种苗繁育已经有大量研究报道,研究内容都涉及不定根的发生,因为不定根的发育是种苗快速繁育能否成功的关键^[15,36-42]。

1.5 根的解剖学研究

植物解剖构造的研究是揭示植物组织和器官发育过程的重要手段。尽管竹根的解剖学研究报道相对较少^[43-49],基本上都是静态切片观察,但这些研究揭示了竹类植物根的基本结构,为竹根系发育的研究提供了重要资料。关注不同发育阶段的竹子根的解剖构造将有助于揭示竹子根系发育的基本规律。

2 地下茎的发育

2.1 地下茎的类型

竹子的地下茎通常被区分为合轴型和单轴型两大类^[50]、或粗短型和细长型两大类^[51]。人们已经习惯将丛生竹的竹蔸也称为地下茎,并将连接相邻竹蔸的结构称为鞭柄^[52]。从发育的角度看,丛生竹的竹蔸与散生竹的竹蔸都是竹秆的一部分,并非真正意义的地下茎,应称为秆基。秆基与母竹相连的部分,俗称“螺丝钉”,称为秆柄。秆柄解剖构造的研究显示,无论是丛生竹,还是散生竹,结构都是一致的^[53-54]。因此,只有广义的散生竹(包括混生竹)地下横走的根状茎(竹鞭)才是真正意义的地下茎,包括鞭身和鞭柄^[53]。散生竹实生苗在初期分蘖时呈丛生状,并不形成地下茎^[12, 15-16]。地下茎的进化,使得植物能够拓展更大空间,获取更多资源,并在克隆基株体系内进行资源整合,是一种进化性状。丛生竹主要分布在热带和南亚热带地区,被称为广义的热带竹。散生竹则主要分布在我国中亚热带至暖温带地区,我国西藏、云南和广西相邻的南亚和东南亚国家在海拔较高的地方也有少量散生竹的分布,被称为广义的温带竹。主要分布于拉丁美洲海拔较高的山地的丘斯夸属(*Chusquea*)有197个种,是竹亚科种类最多、多样性最丰富的属,其中绝大多数为丛生竹,极少数为有横走地下茎的散生竹^[55-56]。有关散生竹横走地下茎这一性状的起源与地理分布的相关性研究还鲜见报道^[57]。Xu等^[58]认为FT基因与竹类植物地下茎类型有密切的相关性。

2.2 散生竹地下茎的发育

散生竹实生苗一般需要1年后才能发育真正横走的地下茎,但有些竹种6个月后就能发育横走的地下茎^[20]。尽管已有一些有关竹子地下茎形成机制的研究^[59-60],但是目前有关实生苗基部的芽如何发育成横走地下茎的机制仍不清楚。

散生竹的地下茎是竹子行克隆繁殖的重要器官。地下茎上的芽何时分化形成新的竹鞭,因竹种

的不同或同一竹种在不同分布区域而存在差异。1980年熊文愈等^[61]研究了毛竹新鞭萌动时间、鞭稍顶端分生组织和居间分生组织的活动与不同季节竹鞭生长发育的动态过程、竹鞭上侧芽的形成等,揭示了地下茎在一个生长季节内延伸的速率遵循“慢—快—慢”的节律。一些竹种的地下茎先端部分(鞭稍)在冬季死亡,来年则在接近断稍处的若干个节上的侧芽发育形成新的竹鞭。但也有相当一部分竹种,据作者调查,如巴山木竹(*Bashania fargesia*)、翠竹的地下茎先端在冬季有可能不死亡,来年可以继续向前延伸。对于有大小年的毛竹林,其地下茎的发育规律在不同年份也不相同^[62]。1991年Valade等^[63]对刚竹(*Phyllostachys sulphurea* ‘Viridis’)埋鞭造林后5~10a的竹林地下茎的发育规律进行了研究,发现埋鞭后1~2a内,竹鞭侧芽发育的竹秆基部首先进行分蘖生长,与实生苗的幼期类似;到第3或第4年时,秆基上的芽才分化形成新的竹鞭。

有关地下茎在土壤中分布规律的研究报道很多,其中研究毛竹地下茎的最多^[21, 64-66],还对台湾桂竹(*Phyllostachys makinoii*)、雷竹(*Phyllostachys violascens* ‘Prevernalis’)、箬竹(*Qiongzhusa tumidinoda*)、铺地竹(*Pleiolobus argenteostriatus*)、黄甜竹(*Acidosasa edulis*)、茶秆竹(*Pseudosasa amabilis*)、拐棍竹(*Fargesia robusta*)等经济和生态竹种进行了研究^[67-73]。研究内容涉及地下茎的分布格局、数量、年生长量、年龄结构、地下茎上侧芽的动态变化、生物量等。此外,栽培措施对地下茎的生长和在土壤中的分布也有很大影响^[60, 74]。

2.3 地下茎解剖构造的研究

地下茎解剖构造特征不仅能反映竹种间个体发育的差异,也能反映地下茎在发育过程中对环境的响应,对揭示竹类植物的系统演化有一定的意义。最早关注地下茎解剖构造的是日本学者竹内叔雄,他根据4属7种竹子地下茎的解剖特征将原产日本的竹子地下茎分为3大类。McClure^[75]首次报道了地下茎通气道的存在,并作为区分*Arundinaria gigantea*和*A. tecta*的重要依据。竹子地下茎解剖学的研究大多是探讨不同竹种之间解剖结构的差异和对竹子分类的意义^[76-77]。丛生竹秆柄解剖学特征与竹子分类也有少量报道^[53, 78]。

3 竹秆生长发育

竹秆是竹子经济价值最大的部分。竹秆的整

个生长过程大致可以分为地下生长(笋芽的发生与笋芽增粗生长)和地上生长(竹笋高生长、成竹竹秆材质形成、竹秆衰老)两大过程。目前笋芽发生鲜见系统的研究与报道。笋芽的增粗生长与竹笋高生长特别是后者已有较多研究报道,而成竹竹秆材质形成与竹秆衰老仅见零星报道。

3.1 笋芽增粗生长

竹子由于缺乏形成层而不存在次生增粗生长。因此,竹子笋芽的增粗生长在很大程度上决定了竹秆的直径。关于竹子笋芽增粗生长的研究最早见于2010年冯建元^[79]对笋芽解剖结构的分析,其描述了毛竹笋芽增粗生长过程中顶端分生组织、周围分生组织、髓组织、节间和节解剖结构的变化。通过对毛竹笋芽增粗生长发育的解剖学研究和数量学统计,冯建元^[79]认为顶端分生组织的活动是毛竹笋芽增粗生长的重要基础。毛竹的顶端分生组织是典型的原套-原体结构,其中原体细胞会分化成髓组织,髓组织细胞数量的增加和细胞体积的增大被认为是笋径增粗的主要原因,而维管组织和基本组织的分化发育被认为是第二和第三重要的因素。2016年Wei等^[80]对毛竹笋芽的发育阶段进行了精确的界定和分析,发现毛竹笋芽的增粗生长表现为一种螺旋式生长,并且同样发现了髓组织在笋芽增粗生长中的作用,同时通过调查近50种不同秆径的竹子,发现髓面积与秆横切面积密切相关。该研究还使用厚竹(*Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’)(一种稳定的毛竹变体),作为研究对象与野生型毛竹进行比较。厚竹与野生型毛竹相比,髓腔狭窄,顶端分生组织扁平,是一种研究髓发育的理想材料^[80]。通过比较野生型毛竹和厚竹萌动芽的解剖结构和转录组数据,发现一些参与髓组织发育的候选基因,揭示了厚竹髓发育异常的可能机制^[80]。2019年Wang等^[81]则通过研究篌竹(*Phyllostachys nidularia*)及其厚壁变体实肚竹(*Phyllostachys nidularia* ‘Farcta’)顶端分生组织的解剖结构,再次证实髓组织在笋芽增粗生长过程中的重要作用。该研究认为顶端分生组织缩小和原体细胞比例低是导致实肚竹秆壁变厚且呈多样化的主要原因。原套与原体细胞数量比例的异常导致壁成分细胞侵入髓组织,使实肚竹秆壁变厚。此外,通过转录组数据的比较分析,发现实肚竹顶端分生组织变小及原体细胞较少可能是KNOX1、ELPs和SIZ1等参与顶端分生组织维持或细胞分裂的转录因子表达水平下调导致的^[81]。2022年Li等^[82]通过转录组和小RNA测序,发现毛竹笋芽

增粗生长的调控机制涉及小RNA、基因和植物激素,认为玉米素在笋芽组织分化过程中起重要的作用。此外,miRNA167可能参与了对毛竹笋芽增粗生长的调控。在Wei等^[80]的研究中,生长素、细胞分裂素等激素也被发现与笋芽增粗生长有关。

3.2 竹笋高生长

竹子是地球上生长速度最快的植物,如毛竹生长速度最快可超过1 m/d^[83]。竹笋茎秆的快速生长是竹子的关键生物学特征之一,可能有助于它们更好地适应森林环境,如获取更多的阳光^[84]。因此,竹笋高生长的研究一直是竹子发育生物学研究的热点领域。

3.2.1 竹笋高生长的细胞学研究

最早关于竹笋高生长规律的描述见于周芳纯等^[15]在1998年编写的《竹林培育》一书。书中对毛竹高生长规律进行了详细的描述,认为竹笋的高生长按“慢—快—慢”的规律进行,符合Logistic增长模型。2018年Wei等^[85]发现竹节间的生长是一种螺旋生长,认为节间的这种生长模式可能有助于竹笋在快速生长阶段更好地克服重力影响。1980年熊文愈等^[61,86]研究了毛竹茎秆的解剖构造,明确了毛竹茎秆各部分的显微结构,并认为居间分生组织分布于竹笋的整个节间,其旺盛的细胞分裂能力是竹笋快速生长的重要动力。2007年董丽娜^[87]则通过分析毛竹(*Phyllostachys varioauriculata*)高生长期秆的解剖结构,认为竹类植物居间分生组织可解释为初生分生组织被节分隔后形成的一种次生增高分生组织,没有固定的位置。2022年Chen等^[83]通过对毛竹典型单节间高生长发育模式的分析发现,快速生长期毛竹节间存在细胞分裂区、细胞伸长区和次生细胞壁增厚区。这些生长区每天最快可伸长11.8 cm,产生约5.7亿个细胞,同时沉积约28 mg/g(干质量)木质素和约44 mg/g(干质量)纤维素,远超其他植物的营养生长^[83]。但是通过比较毛竹、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、燕麦(*Avena sativa*)、深水稻(*Oryza sativa* “Habiganj Aman II”)等植物的相对细胞伸长速率和细胞分裂速率发现,毛竹节间细胞的相对细胞生长和细胞分裂速率均不是最快的^[83]。因此,该研究认为毛竹节间的快速生长是由于节间的细胞分裂区和细胞伸长区内有大量进行分裂和伸长的细胞所致,而非传统认为的单细胞水平生长快所致。2019年Wei等^[88]在孝顺竹(*Bambusa multiplex*)单个节间中也发现有类似模块化生长现象,但其细胞分裂区与细胞伸长区各为1 cm,小于毛

竹细胞分裂区与伸长区长度。竹秆节间是竹类植物生长的基本单位,而竹秆有多个节间组成。因此,竹子整体的高生长速率还与在同一时期进行伸长生长的节间数量有关。2022年Chen等^[83]发现毛竹在快速生长阶段有多达40个节间在同时进行不同程度的伸长生长,而孝顺竹在最快速生长阶段只有10个节间在进行不同程度的生长。因此,大量节间的同时生长、单个节间不同生长区的大量细胞同时分裂与生长以及快速的细胞壁增厚协同导致了毛竹的快速生长。

3.2.2 竹笋高生长的激素调控

植物激素是植物生长发育重要的调控因子,在竹子的高生长过程中也不例外。1997年丁兴萃^[89]、2012年Cui等^[90]通过分析毛竹不同生长期内源激素的含量情况,发现赤霉素(gibberellin acid A₃, GA₃)和吲哚乙酸(3-indoleacetic acid, IAA)含量与竹笋生长速率呈正相关,而节间伸长过程中细胞的分裂速度与玉米素(zeatin)含量呈正相关,与脱落酸(abscisic acid, ABA)含量呈负相关^[90]。这些研究都主要集中于竹笋生长过程中不同时期、不同组织的激素含量变化,并没有直接证明哪些激素在毛竹高生长过程中起决定性作用。在2018年,Zhang等^[91]通过利用外源赤霉素(GA₃)对毛竹的实生苗进行处理实验,发现外源赤霉素处理能够显著增加节间长度。Chen等^[83]通过分析毛竹第18节间不同生长区中IAA、GA、细胞分裂素(cytokinin, CK)的含量,在快速生长节间中的细胞分裂区与细胞伸长区中均发现了高含量的赤霉素(GA₄)。进一步通过用外源GA₄处理毛竹实生苗,发现GA₄处理能够同时促进细胞分裂和伸长,从而显著提高毛竹幼苗的生长速度(提高2.23~3.89倍)^[83]。这些研究表明赤霉素很可能是触发毛竹快速生长的主要激素。

3.2.3 竹笋高生长的分子调控

近年来,高通量测序技术在竹笋高生长机理的研究中得到广泛应用。2012年Cui等^[90]利用蛋白组测序率先对毛竹高生长过程中的蛋白组变化进行了探索。近年来针对竹笋高生长的转录组解析从未间断^[92-94],如2019年Wei等^[88]通过转录组测序结合后续分子生物学验证发现糖分可能通过抑制蔗糖非发酵-1基因(*BmSnf1*)的表达来促进孝顺竹节间的快速生长。2022年Chen等^[83]在精确建立毛竹单节间生长发育模式的基础上,构建了毛竹高生长典型单节间不同生长区各阶段转录组图谱,并发现CK减少和IAA积累是诱导细胞分裂

区细胞停止分裂并开始伸长生长的潜在生理因素;脱落酸(ABA)和机械压力可通过上调MYB转录因子PeMYB83L刺激次生细胞壁快速增厚。2021年Yang等^[95]利用转录组、小RNA和降解组测序等多学科方法,对毛竹快速生长过程中的木质化调控网络进行了系统研究,结合模式植物验证等实验,提出了一个miRNA介导的“MYB-PeLAC20”调控木质素合成分子模块,为竹笋高生长期节间木质化的分子调控机制提供了新见解。2021年Jin等^[84]从基因进化的角度,基于毛竹的基因组数据,对竹子高生长特性进行了研究,在竹子中鉴定到了1622个竹子特有的孤儿基因,其中包含19个从头起源的基因。通过分析新基因在毛竹笋不同生长阶段的表达水平,发现新基因主要在竹笋快速生长期表达。此外,毛竹演化过程中的全基因组复制事件也被认为与竹子的高生长特性有关。该研究强调了新基因和基因组复制之间的相互作用在植物新性状的产生中的重要性,认为新基因和全基因组复制是木本竹演化出快速生长特性的分子基础^[84]。2021年,Wang等^[94]利用转录组、miRNA结合降解组测序分析,在毛竹节间不同部分鉴定到了63个差异表达的miRNA,其中表达最为富集的miRNA为miR396,其次为miR167,表明miRNA在调节毛竹节间生长中具有潜在作用。2022年,Niu等^[96]以热带木本竹代表竹种芸香竹(*Bonio amplexicaulis*)为研究对象,对其节间快速生长过程中的DNA甲基化变化进行了研究,发现DNA甲基化在调节竹笋节间快速生长中具有潜在重要作用,同时发现DNA甲基化与木本竹的发育时间或年龄有关。2018年Wei等^[85]借助一个节间缩短的稳定变异体——平安竹(*Pseudosasa japonica* var. *tsutsumiana*),从“突变体”角度解析了竹子高生长的分子基础。2022年Gao等^[97]进一步在亚节间层面对平安竹节间重新进行了解剖学观察并发现,平安竹节间基部分裂区存在明显的细胞分裂不规则现象,而这应是导致其后续细胞伸长生长异常且其节间细胞数目减少的上游细胞学成因之一,后续利用转录组测序结合生理生化测定发现,油菜素内酯信号途径受抑是其节间分裂区异常的成因。

3.2.4 竹笋高生长物质与能量代谢

竹笋的高生长涉及大量细胞分裂、细胞伸长、细胞壁加厚等生理过程,必然需要大量的碳水化合物、水分等植物生长所需要的营养物质来支撑。2016年Song等^[98]通过观察毛竹快速生长期间,新笋和通过地下茎与其连接的成熟竹子中非结构性

碳水化合物含量的变化,发现母竹可能为快速生长的竹笋提供了大量的非结构性碳水化合物^[98]。随后,2020年Wang等^[99]通过研究云南箭竹(*Fargesia yunnanensis*)新笋生长过程中蔗糖和淀粉的代谢情况,发现在笋出土时,笋中的淀粉和蔗糖会急剧耗尽,分解为单糖,并且笋芽中淀粉的存储不能满足笋快速伸长期所需的碳水化合物。2019年Fang等^[100]还发现竹笋和成竹能够通过地下茎进行水分的交换,认为成熟竹子在水分方面的支持可以促进竹笋的快速生长。

竹笋箨鞘是竹子系统分类的一个重要形态特征^[101]。它们是绿色或其他颜色的,但即使在变成棕色后也会包裹竹节间一段时间^[102]。大多数研究都集中在它们的机械功能上,很少集中在其生理功能上。在竹子生长的早期阶段,茎鞘完全包围并保护新芽^[103]。Wong^[102]也认为箨鞘对保护竹节间的柔嫩下部起着重要的作用。其他研究表明,箨鞘可以通过提供关键的刚度来避免可能对竹笋造成的损害^[104-106]。与竹叶不同,箨鞘有大面积的背面和正面表面,并通过维管束直接与茎秆的节部相连^[107-108]。作为一种独特的竹笋器官,很少有涉及它们对竹笋伸长生长的生理功能的研究报道。2017年Wang等^[108]认为箨鞘和鞘叶是竹笋和幼龄伸长茎秆的主要蒸腾和呼吸器官;它们的蒸腾速率和气孔导度明显高于叶片,并提出竹笋箨鞘作为水分和同化物运输的控制器在竹笋快速生长中扮演着重要角色。2021年Chen等^[109]则发现孝顺竹(*Bambusa multiplex*)绿色笋箨中含有大量的叶绿体,其光合作用产物能够为节间生长提供超过40%的碳水化合物。孝顺竹笋箨的衰老还被发现始于其包裹节间生长减缓之后。根据这些研究,笔者认为快速生长期孝顺竹的笋箨与节间之间可能是一种源-库的关系。

3.2.5 竹笋高生长的生物与非生物因子调控

竹子髓腔的形成对竹秆有效抵抗高生长过程中不断增加的弯力具有重要的作用,据调查,髓腔缩小的厚竹其竹笋生长速率相比野生型毛竹下降了约30%。但是有关竹子髓腔形成机制的研究仅见于零星报道。2019年Guo等^[110]利用多学科研究手段,系统研究了竹笋高生长期竹秆髓腔形成过程中髓细胞从形态学至分子生物学各层面的变化,揭示了细胞程序性死亡在竹子髓腔形成中的重要作用。2022年Chen等^[83]则发现环境温度与毛竹高生长正相关,并可促进节间细胞分裂区细胞分裂相关基因以及伸长区细胞生长部分基因如 *EXPA1*

的表达。有趣的是该研究还发现毛竹种群节间长度的差异与节间细胞数目密切相关,但节间细胞数目却与环境温度呈显著负相关。因此,该研究指出,环境温度虽然与竹笋高生长密切相关,但是过快的生长速度可能也导致了过快的机械压力,从而使其下部节间细胞分裂过早停止,降低了节间细胞数目,使得节间相对较短。人工提前实施机械加压处理显著下调了节间细胞分裂相关基因的表达量。因此,该研究指出毛竹种群节间长度的差异可能是由快速生长引起的机械压力介导的一种权衡,并受环境温度与细胞分裂和伸长相关基因的共同调控。

3.3 成竹竹秆材质形成

竹子在完成高生长过程后会经历多年的成熟期,在高生长完成后竹秆的高度、体积、粗度等不再发生明显的变化,但含水率会明显下降。竹秆壁中的干物质会随着秆龄的增加而逐年增加,并在6~8 a达到最高,之后会有所下降^[111]。据报道,竹子完成高生长后的3~5 a,材质达到最优状态,强度最强^[112]。成竹竹秆材性构建在细胞层面主要体现在次生壁的形成和生长。2008年甘小洪等^[113]曾发现竹秆细胞壁随着年龄的增加而逐渐加厚,且一年之中细胞壁的积累具有季节性变化。整体而言,有关竹秆材性构建的研究还处在现象发现阶段,而对其机理的研究因没有很好的切入点迄今鲜见报道。

3.4 竹秆衰老

竹秆在达到一定的秆龄后会出现衰老和死亡。目前关于竹秆衰老和死亡普遍被接受的观点是秆内运输系统随着秆龄的增加出现堵塞崩溃导致竹秆衰老死亡。1996年Weiner等^[114]通过解剖学观察,确实观察到在12年生竹秆节间导管中发现了大量侵填体。但是,总体而言,目前关于竹秆衰老的生理和分子机制还未取得实质性进展。

4 叶的发育

4.1 实生苗叶片的发育

竹子种子萌发时,胚根鞘与胚芽鞘先后突破种皮,胚芽向上发育成原生苗。胚芽顶端分生组织的原套通过细胞分裂与分化逐渐形成环绕整个节并覆盖另一侧的环状叶原基。由下向上,第1、第2节上的叶通常是不完全叶,只有叶鞘。从第3节开始出现第1片真叶^[17, 20]。奥尔梅克竹属(*Olmeca*)和梨竹属(*Melocana*)竹种的果实为浆果状颖果,果实在尚未脱落母体之前就开始萌动,胚芽鞘首先突破果皮,然后是胚根鞘突破种皮,呈现胎生植物的

习性。这一性状与果实特性和所处的生态环境的相关性鲜见报道。这一类实生苗基部节密集,不完全叶成苞片状,直至第10节才出现第1片真叶^[13]。

4.2 叶片的发育

完整的竹叶包括叶鞘、叶舌、叶耳(可能缺失)、假叶柄和叶片等部分。叶片的发育顺序是向顶性的,以主脉为轴紧卷的幼叶从叶鞘的鞘口逐渐向上伸展。居间生长和边缘生长的能力决定了今后叶片的长度和宽度。Gao等^[115]对矢竹(*Pseudosasa japonica*)叶片发育过程中不同区域进行了精确的细胞学观察,并发现有21 933个与叶片发育相关的单基因。进一步的动态转录组分析揭示,细胞分裂区中细胞分裂的转录本变为细胞伸长、光合发育、次生代谢、抗逆性和向叶远端输送营养相关转录本。叶片的发育受温度、环境的影响。Lin等^[116]观察到两种地被竹在实生苗出苗和叶片展开阶段的发育速率与环境温度之间存在线性关系。但对于不同竹种,发育阶段的较低热阈值显著不同。竹叶如何从叶原基逐渐发育成包裹幼嫩小枝的叶鞘,进而从叶鞘先端发育出假叶柄和叶片的细胞学研究尚鲜见报道。

竹子叶片在发育过程中经常发生叶色的变异。Yang等^[117]对花叶矢竹(*Pseudosasa japonica* 'Aakebonosuji')可能导致叶色变异的基因进行了鉴定。认为与叶绿体 *cyt b6f* 复合物组装和降解相关的基因 *Lhca1* 过低表达有关,白化表型至少部分归因于叶绿体内膜损伤或光合色素受损积累。

4.3 叶片解剖构造

竹子叶片解剖构造的研究已经有大量的文献报道,Brandis^[118]对泡状细胞(bulliform cell)、梭形细胞(fusoid cell)、叶肉细胞、叶脉结构、表皮特征、叶鞘解剖构造等进行了非常系统的总结,是经典之作。在此之后发表的有关竹叶解剖构造的研究,大多是探讨竹子系统分类的意义^[115, 119-123],成熟叶片的解剖构造反映的是不同属、种竹子叶片的静态特征,不能真正揭示竹子叶片发育过程中各类组织、细胞的动态发育过程。

梭形细胞被看作是竹类植物叶片特征性的细胞,几乎所有关于竹子叶片解剖学的研究报道都提及它,但直到近年才有少量研究探讨其动态发育过程^[124-125]。事实上,梭形细胞不是竹类植物所特有的。禾本目(Poales)须叶藤科(Flagellariaceae)的印度须叶藤(*Flagellaria indica*)、拟苇科(Joinvilleaceae)的拟苇(*Joinvillea ascendens*)以及禾本

科(除竹亚科外)的稻亚科、黍亚科、早熟禾亚科等其他6亚科的植物均有梭形细胞的存在。2018年Leandro等^[126]对梭形细胞的发育过程进行了非常精细的研究,并对梭形细胞的起源、在禾本目植物系统进化方面的意义以及生理功能等进行了讨论。

泡状细胞是禾本科植物叶片上表皮的显著特征之一,在对于旱和高温控制叶片卷曲起重要作用。水稻、玉米等最重要的农作物叶片中泡状细胞的发育受到了高度关注^[127-128]。但有关竹叶泡状细胞的发育研究却鲜见报道。

4.4 竹子叶片衰老

竹子是常绿植物,全年各个时期都能形成新叶,也有衰老的竹叶凋落,但通常每年有一个集中落叶的时期。不同竹种叶片的寿命和集中换叶时间不同,同一竹种在不同地区因气候的不同,换叶时间也不同。毛竹是比较特殊的竹种,除1年生新竹在第2年春季集中换1次叶外,其他年龄竹秆每2年集中换1次叶。毛竹4—5月叶凋落物量最大,其次是秋季11月^[129]。麻竹林凋落物量11月最大,3月次之^[130],勃氏甜龙竹叶凋落物量夏季最高、秋季、冬季次之,春季最少^[131]。

有关竹叶衰老的研究主要集中在生理指标的研究。2004年谢海平^[132]以茶秆竹、福建茶秆竹(*Pseudosasa amabilis* 'Convexa')和异叶苦竹(*Pleioblastus simonii* 'Heterophyllus')等3个竹种为研究对象,测定了超氧化物歧化酶(SOD)与过氧化物酶(POD)活性、IAA、GA、ZR含量等一系列指标,认为竹叶中IAA含量与POD、SOD活性存在较为明显的负相关,ABA含量与POD、SOD活性存在明显相互促进的正相关,IAA与ABA含量存在较明显的负相关关系。有关研究也关注了福建茶秆竹和鹅毛竹(*Shibataea chinensis*)开花结实期间叶片衰老的生理生化指标^[133-134]。近年来,更多的研究关注了调控竹叶衰老的分子机理^[135-137]。

5 花与果实的发育

5.1 竹子开花现象与开花行为

竹子开花现象最早在《山海经》(公元前300多年)一书中确切记载^[138]。《广志》(公元270年)中记载竹子果实可食用。之后,在《晋书》《种艺必备补遗》《本草纲目》及一些地方志里面都对各个时期不同地区的竹子开花现象进行了详细的描述^[15, 139]。日本的竹子发生开花的现象在《日本记略》(813年)和《大日本史》(1130年)这两本书也相关的记载^[140]。由于竹类植物具有营养周期长、

开花时间不确定等特点,制约了竹子开花生物学的研究。但自1975年以来陕西黔灵山和四川西北部箭竹(*F. spathacea*)、冷箭竹以及巴山木竹等上万公顷竹子开花枯死,影响到大熊猫的生存,这一事件引起了世界以及我国社会各界人士的关注,尤其是竹子开花周期。国内外对竹子开花周期的研究很多,但仍有许多未知之处。南京林业大学竹类研究所经过几十年的实地考察结合文献报道,收集到600多个竹子开花事件,总结了90种竹类植物的具体开花周期,阐述了竹子开花周期的理论并探讨了竹子开花的原因,以及竹林开花复壮的两种途径,并利用竹子开花周期理论解释了竹林中常见的几种复杂的开花现象^[141]。多数竹子开花后叶片减少,结实要消耗掉大量来自根、莖、秆、枝、叶等营养器官的有机养分,当器官内贮存的养分被消耗后,植株会逐渐枯死,如车筒竹(*Bambusa sinospinosa*)、箭竹、撑篙竹(*Bambusa pervariabilis*)、吊丝竹(*Dendrocalamus minor*)等^[142]。据笔者观察,还有一部分竹子如鹅毛竹、翠竹、黄条金刚竹(*Sasaella kongosanensis* 'Aureostriatus')等竹种开花后,地上开花竹秆陆续死亡,地下竹鞭仍能复壮更新。由于竹子营养生长期长、花期不确定、遗传背景不清楚等因素导致竹类开花研究成为难点。

5.2 竹子花形态学特征以及花器官发育

竹子的花为颖花,由内外稃、雄蕊、雌蕊、浆片组成。每朵小花有内稃和外稃各1片;雄蕊3枚、6枚或更多(*Gigantochloa*和*Oxytenanthera*两个属的竹种以及*Ochlandra travancorica*有单体雄蕊,此外,*Ochlandra*属竹种雄蕊数目多达120枚),个别种如福建茶秆竹(*Pseudosasa amabilis* var. *convexa*)可出现4枚或5枚;雌蕊1,具花柱1,柱头2~3枚,少数1或4枚;浆片常3片或缺失。多朵小花排成两列状组成小穗,小穗具柄或不具柄生于花序轴上,多个小穗组成混合花序^[5, 143-145]。

5.2.1 竹子花序建成

竹类植物花序最早由Nees于1841年提出,他认为竹花序为有较少分枝的圆锥状,在有些竹子中,可退缩成总状或穗状,甚至可退缩成具单穗的花序^[5, 146]。随后Gamble^[147]对竹花序描述为“花序多样,通常为具穗状花枝的复合圆锥状”。在后续的研究中,许多研究者注意到不同竹种花序中小穗排列和小花花药数的不同,McClure在前人研究的基础上,通过研究中国篋笏竹属(*Schizostachyum*)的花序,在1934年首次提出“假小穗”这一概念,并对竹类植物的花序样式进行了分类,

根据小穗基部有无潜伏芽的存在,将竹类植物花序分为两类:determinate/semelactant inflorescence和indeterminate/iteractant inflorescence^[5, 148]。由于McClure定义的这两种花序类型与经典植物学中的有限花序(determinate inflorescence)和无限花序(indeterminate inflorescence)的定义刚好相反,20世纪80年代耿伯介^[149]对此进行了补充解释,分别将determinate inflorescence和indeterminate inflorescence译为有限花序(有限的一次发生的真花序)和无限花序(无限制的次序发生的假花序),以区别于经典植物解剖学中的有限花序和无限花序。2018年林树燕等^[145]对‘霞早’绿竹(*Bambusa oldhamii* 'Xia Zao')、黄条金刚竹和翠竹的花序建成进行了系统研究,从花序发育角度认为这3个竹种/品种花序建成发育顺序是一致的,即小穗发育是由上而下、向基性的;而小花发育是由下而上、向顶性的,并将竹子花序类型统一为混合花序。

竹类植物花序外在形态上表现多样化,不同属的竹子在花序(小穗、小穗轴、小穗柄、小花、外稃、内稃、浆片、雄蕊以及雌蕊)形态上差别显著,表现出各自的特点,而且不同竹种在同一小穗上的开花先后是不一致的,这与不同竹种的生物学特性紧密相关^[145]。如角竹(*Phyllostachys fimbriiligula*)、绵竹(*Bambusa intermedia*)、‘霞早’绿竹、孝顺竹、异叶苦竹等,小穗基部小花先开放^[145, 150-151];麻竹、巨龙竹(*Dendrocalamus sinicus*)等,小穗顶部小花先开放^[152-153]。虽然不同竹种小穗中开花顺序有不同,但各竹种在花芽分化早期发育进程却是一致的。

5.2.2 雌、雄配子体的发育

大、小孢子及雌、雄配子体的发育是竹类植物生殖生物学的一个重要内容,是胚胎学研究中最重要的一部分,也是竹类植物开花较难研究的主要问题之一,但由于竹子特殊的开花特性给实验材料的获取带来极大的困难,因此竹类植物胚胎的研究报道相对较少。乔士义等^[154]初步报道了毛竹胚胎发育的特征,为竹类植物胚胎学的研究开辟了先河。随后寒竹(*Chimonobambusa marmorea*)、爬竹(*Drepanostachyum microphyllum*)以及雷竹的胚胎发育也陆续得到研究^[155-157]。王曙光等^[158]、林树燕等^[145, 159-162]通过近十几年的观察结合常规石蜡切片、荧光显微技术、激光共聚焦等技术,目前已经比较系统地掌握了异叶苦竹(*Arundinaria simonii* f. *heterophylla*)、翠竹等雌、雄蕊发育的解剖结构。至今已对24个竹种的胚胎学开展了研究。对花药

的发育阶段、花药壁的组成、花药壁发育类型、绒毡层类型、小孢子类型以及雌蕊胚囊发育过程等进行了描述,并建立了雄蕊形态与内部发育结构的关系^[163-167]。

竹子花药壁结构较为一致,发育类型属于单子叶型,为典型的腺质绒毡层。花药壁结构从外到内依次为表皮、药室内壁、中层和绒毡层^[161]。但个别竹种如雷竹,花药在整个发育过程中始终无药室内壁的存在,最终形成表皮+2层中层+绒毡层的结构,表皮层在花药成熟时帮助开裂,起药室内壁的作用^[157]。减数分裂产生左右对称型或四面体型小孢子,花粉粒为2或3细胞型,具1个萌发孔^[158,161]。

竹子雌蕊一般由2或3心皮卷合而成,子房1室,内具1倒生胚珠、双珠被、薄珠心,胚囊的发育类型为蓇葖型。由孢原细胞直接发育为大孢子母细胞,减数分裂后形成4个呈一字排列的单倍体细胞,其中3个退化,仅合点端的一个发育为功能大孢子,异叶苦竹、翠竹、金佛山方竹(*Chimonobambusa utilis*)属于这种类型。但也有竹类植物与此不同,如庞延军等^[156]在观察爬竹大孢子发生的过程中发现,合点端的第2个大孢子具功能;鹅毛竹^[160]和孝顺竹^[168]在成熟胚囊的发育过程中,功能大孢子均来自靠近珠孔端四分体中的大孢子。竹子成熟胚囊为7胞8核,即3个反足细胞,具两核的中央细胞,2个助细胞和1个卵细胞。3个反足细胞具有继续分裂增殖的能力,形成反足细胞团^[161,167]。

5.2.3 花粉活力与柱头可授性

目前对竹类植物花粉特性的研究比较有限,多数学者将花粉的活力视为研究重点。前期研究表明,竹子花粉普遍存在败育现象,花粉生活力及萌发率低,败育程度受遗传和环境因子的影响,斑苦竹(*Plieoblastus maculatus*)、篾竹等竹种的雄性甚至不育。张文燕等^[169]、汪奎宏等^[170]认为萌发率低和柱头自然受粉能力弱是导致竹子开花不实的主要原因^[170]。林树燕等^[171]对5种竹子的花粉形态、萌发率、贮藏方式等进行了研究,结果也表明竹子花粉生活力低,在自然状态下极易失活。Souza等^[172]通过研究发现*Bambusa tuldoidea*花药成熟开裂释放花粉粒之后,花粉粒失去活性,导致雄性不育。研究发现,竹子花粉发育过程中确实存在由于小孢子以及绒毡层的异常发育导致花粉败育的现象,如绵竹中绒毡层过度发育而小孢子未见发育^[151],慈竹(*Bambusa emeiensis*)和车筒竹

(*Bambusa sinospinosa*)中花药室收缩变形、出现空壳花粉粒,而龙竹(*Dendrocalamus giganteus*)中则常见花药室变形、药室内物质融成一团的现象^[173]。在爬竹、青丝黄竹(*Bambusa eutuldoides* 'Viridivittata')、鹅毛竹中也均报道过小孢子空洞、收缩变形或绒毡层细胞过度发育等现象^[156,160,163]。新小竹(*Neomicrocala musprainii*)雄配子体也存在发育异常现象^[164]。

此外,现有关于竹类植物涉及花粉量的研究表明,竹类植物的花粉量巨大。如异叶苦竹和鹅毛竹的单花花粉量分别达到了32 250和11 825粒^[174],水竹(*Phyllostachys heteroclada*)的单个花药的花粉量为9 450~11 060粒^[175]。但是,如此大量的花粉,植株自然状态下的授粉率却非常低。如五月季竹(*Phyllostachys bambusoides*)有1/3的柱头上接收不到花粉,另外有一部分的柱头只接收到1粒花粉,两者的总和占到了55.6%^[169];早竹(*Phyllostachys violascens*)的自然授粉率只有65%,其中约有一半的柱头只接收到1粒花粉^[170]。

竹类植物中,少数竹种的柱头不具可授性,如鹅毛竹和水竹^[174-175]。大部分的竹种都具有可授性,无浆片型花(长花柱型花)的柱头可授期一般要大于有浆片型花(短花柱型花),如牡竹(*D. strictus*)的可授期为3~4 d^[176],异叶苦竹的可授期只有3~5 h^[174]。

5.2.4 传粉受精过程

早竹花粉管生长过程中的稳定速率为1 μm/min^[170]。在对异叶苦竹双受精、胚和胚乳发育过程的研究中,发现其双受精发生在授粉后15~20 h,合子休眠期5 d,胚的发育类型为禾本型,胚乳发育类型为核型^[159]。对孝顺竹的授粉过程观察发现授粉30 min后在柱头分支结构中萌发,1~2 h后在分支结构的间隙内伸长生长,2~3 h后进入花柱基部与子房顶部之间的子房壁,之后沿子房壁与外珠被之间的间隙向珠孔方向生长,最终经珠孔进入胚囊^[168]。

5.2.5 果实类型及结实

竹类植物的果实类型根据其形态可分为基本型颖果、坚果状颖果、半坚果状颖果以及浆果状颖果,其形态解剖结构可以作为竹类植物分属的重要依据^[155]。竹类植物果实由果皮、种皮、胚和胚乳组成,但也有例外,如*Dinocloa*、*Melocalamus*、*Melocanna*、*Oclalandra*等属的竹种成熟果实中无胚乳^[177]。Stapf^[178]最早在1902年对象鼻竹(*M. bambusoides*)的果实形态及解剖结构进行了研究。

1957年 Reeder^[179]先后解剖观察了9种竹子果实,根据竹果的解剖结构建立了禾本科的“胚型公式”。Ruiz-Sanchez等^[14]描述了新热带木本竹子 *Olmeca* 属一种肉质果实的解剖结构和形态特征^[14]。1992年胡成华等^[180]对方竹(*Chimonobambusa quadrangularis*)、爬竹、神农箭竹(*Fargesia murielae*)、箬竹(*Indocalamus tessellatus*)等13种竹果胚体形态的解剖学观察后,认为竹果胚体类型是多种多样的,包括竹稻-莪莉禾型(F+PP、P+PP)和少数其他类型。2016年郑笑等^[181]对9属13种竹类植物的果实形态特征进行了观察和描述,并对果实形态指标进行了分析,认为果实千粒质量、带稃长宽比和去稃长宽比较果实长和宽更适合作为竹类植物种的分类依据。大多数竹子如翠竹、异叶苦竹的果实中胚的发生类型为禾本型,成熟胚具有盾片、胚芽鞘、胚芽、外胚叶、胚根、胚根鞘等结构,胚乳为核型胚乳^[182-183]。不同果实类型果皮厚度差异较大。金佛山方竹的果实为浆果状颖果,在竹类果实中为相对原始的类型,果实一般为圆球形、椭球形,绿色,不具有腹沟,果皮较厚,肉质,含水量高,由大量薄壁细胞组成。果皮由基部向顶部逐渐增厚。其他竹类植物果实如翠竹、黄条金刚竹,其种子类型属于基本型颖果,为梭形、纺锤形,具有明显的腹沟,果皮膜质,果皮厚度薄,与种皮结合在一起^[184]。

竹子作为克隆植物,无性繁殖占优势,结实率相对偏低。竹子以风媒传粉为主,而风媒传粉植物的传粉有效性通常较虫媒植物低。多数栽培竹子又恰恰是零星开花的,所以其开花结实率低可能与零星开花的传粉有效性有关,另外还涉及花粉和胚囊的发育是否正常、花粉生活力和败育状况、受精是否亲和等各方面^[143]。张文燕等^[185]认为竹类植物普遍存在花而不实的现象,不少竹种大面积开花,且持续多年,但很少结实或不结实。上田弘一郎^[186]最早在开花刚竹中试验得到了皱缩的种子。张文燕等^[169]对安吉竹种园12个开花竹种的结实情况研究显示,能采到种子的只有红竹(*Phyllostachys iridescens*),结实率仅为6.1%;五月季竹的繁殖障碍是由雄性败育、自然授粉不良和花柱发育不良等因素引起的;此外,竹子花而不实还跟花的形态构造、开花类型以及花期虫害有极大关系。杜凡等^[187]通过研究发现,野生型竹种的结实率高于栽培型竹种。栽培型竹种可以通过人工移栽等无性繁殖方式传播,而野生型只能依赖有性繁殖来传播,长时间选择导致了结实率野生型高于栽

培型。例如,对于浙江的角竹、雷竹等,因长期无性繁殖繁衍后代致使有性繁殖的机能明显退化,导致开花“华而不实”,很难采到发育饱满的成熟种子。

5.3 开花调控的分子生物学基础

随着分子生物学的发展,从分子水平上解释竹子开花机理的研究是近年来的新热点。通过麻竹转录组测序发现有290个可能与开花时间控制相关的基因^[188]。2013年毛竹全基因组序列公布^[189],发现30%的成花相关基因属于Dof和MADS等转录因子、热激蛋白类基因和逆境相关基因。转录组测序发现 *FmFT*、*FmHd3a* 以及碳水化合物代谢和信号转导相关基因参与西藏箭竹(*F. macclureana*)成花转换^[190]。2021年Zhang等^[191]从甲基化水平以及circular RNAs的角度解释了毛竹有营养生长向生殖生长的转变。2016年Biswas等^[192]通过同源比对和基因表达分析发现春化途径、光周期途径、自主途径的基因参与竹子的开花诱导。光周期途径 *CO*、*FT*、*FLC*、和 *SOC1* 等基因在马甲竹(*Bambusa teres*)开花中发挥着重要的作用^[193]。Yao等^[194]在翠竹转录组数据中共筛选出119种与开花调控相关的基因,分布于光信号传导途径、GA途径、春化途径、自主途径和年龄途径中,其中年龄途径中相关基因的成员较完整,通过生物信息学分析,在翠竹中鉴定出28个SPL基因家族成员。另外,研究表明 *PheDof12-1*、*BoTFL1-like*、*PvSOC1*、*PI-like*、*PvPin1*、*BoYAB1*、*PvFRI*、*PvMADS-box* 等基因在开花调控过程中同样起着非常重要的作用,且竹子开花机制和水稻(*Oryza sativa*)有一定差异^[195-200]。

大量研究表明,MADS-box在竹类植物花发育过程中起着主导功能。Cheng等^[201]对毛竹MADS-box家族进行基因组学和表达模式分析,认为ABCDE模型在毛竹花发育过程中同样适用。其中,*BeMADS1* 是其他BeMADS核定位的关键因子,在 *Bambusa odashimae* 花发育过程中发挥着重要功能^[202]。

基于蛋白质组数据分析发现SEP3、UBI和HIS3等蛋白参与 *Dendrocalamus manipureanus* 和龙头竹(*Bambusa vulgaris*)花发育^[203]。Ge等^[204]发现毛竹花发育过程主要涉及植物-病原体互作通路、植物激素信号转导通路和内质网蛋白加工通路3条主要通路,并发现 *PheDof1*、*PheMADS14* 以及 *miR164* 在毛竹生殖器官发育中起重要调控作用。雷竹的 *PvSVP1*、*PvMADS56*、*PvAPI*、*PvVRN1*、*PvSEP3* 在竹子开花时间和花发育方面起到调控

作用^[205]。毛竹 *Phe-miR159* 通过调控 *AtMYB33* 表达,负向调节花药内皮层次生增厚相关基因表达,最终影响花药开裂^[206]。

近年来,科研人员开展了大量关于竹子开花相关基因的功能验证。在拟南芥中异源表达麻竹 *DL-MADS18* 能够促使拟南芥提早开花^[207]。*DIFT1* 在麻竹开花时显著上调,过表达 *DIFT1* 的转基因水稻提早开花^[208]。*PheMADS15* 和 *PheMADS5* 的过表达会引起拟南芥提前开花,推测其参与毛竹成花转变^[201]。*BoMADS50* 通过正调控 *HORT VEGETATIVE PHASE (SVP)-like gene (BoSVP)* 等开花相关基因表达,调控绿竹 (*Bambusa oldhamii*) 开花^[232]。雷竹 *PvSVP2* 通过调控 *PvMADS56* 和 *PvVRN1* 的表达,促进提早开花,且拟南芥转基因株系萼片变小无法保护花的内部结构^[210]。2018年 Xiao 等^[211] 在早竹 (*Phyllostachys praecox*) 中鉴定了两个 *CO* 同源基因,并在拟南芥中进行了过表达分析,表明 *PvCO1* 参与了植物开花调控,并且推断竹类植物较长的营养生长周期也与 *PvCO1* 的调控相关。早竹 *PvGF14c* 与 *PvFT* 互作,在拟南芥中过表达 *PvGF14c* 导致植株开花延迟^[212]。

6 竹子发育生物学研究展望

1) 根的发育研究。竹根总的生物量因竹种不同而有很大差异,即使是同一竹种,由于研究地点、方法不同等因素导致得到的结论相差很大^[15,25,213]。由于菟根系和鞭根系在土壤中,制约了无损伤的动态跟踪观察。根系不仅从土壤中吸收水分和养分,还对植物的耐寒性、竹秆高生长也都起到关键作用。2015年 Ito 等^[48] 发现竹根内存储了大量的淀粉粒,以往的研究通常都忽视了根的存储功能。有关不同类型根发育过程的细胞学、生理学、根的生命和对环境响应的分子调控机制等方面的研究还是空白。

2) 地下茎的发育研究。散生竹横走的地下茎担负着克隆种群的繁衍、领地拓展、养分存储等诸多功能。一些竹种的1年生地下茎的稍部在冬季死亡,而另一些竹种的地下茎稍部冬季则不死亡,从而导致地下茎分岔格局不同。位于地下茎先端两侧交互排列的芽,通常发育为新的地下茎,远离先端的芽发育为笋。但地下茎在竹林经营过程发生断裂时,靠近断裂处的侧芽又转向分化成地下茎。这种位置效应的机理尚未有详细的报道。在生产上,人们习惯将地下茎区分为幼鞭、壮鞭和老鞭。老鞭虽然逐渐丧失发笋能力,但仍然能存活很

多年。据笔者观察,毛竹地下茎的寿命长达15a以上。至今,尚无从细胞学、解剖学、生理学等方面系统研究地下茎个体发育全过程的报道。对于开花后依赖地下茎复壮的竹种,是研究竹类植物从生殖生长转向营养生长过程的地下茎发育的最好材料。

3) 竹秆的发育研究。竹秆是竹子资源最主要的利用对象,有关竹秆个体发育的研究报道也最多。竹秆结构的非均匀性是竹子与其他木本植物最大的区别。竹秆在个体发育过程中,每个节的长度以及竹壁的厚度不同,同一个节间内由下至上、由外至内各类组织的数量、密度、细胞大小等也不相同。已有的文献报道,尚不能清晰阐明竹秆的这种非均匀性发育的细胞学过程,更不能从分子水平真正揭示竹秆发育过程中信号转导和基因表达及调控的机理。

竹秆发育中所有非均匀性结构都源自笋芽顶端分生组织的活动,和原套细胞向竹秆表皮的发育过程、原体细胞产生的初生分生组织向竹秆基本组织、维管组织分化、髓组织和节隔分化的过程,以及居间分生组织在不同部位细胞的分裂能力、分裂次数、细胞分化的速率;需要厘清已经启动细胞程序性死亡的纤维细胞随竹秆年龄的变化而变化的过程^[214-215]。

4) 竹叶的发育研究。竹类植物的叶性器官包括横走的地下茎上的苞片(鞭箨)、笋箨(随着幼竹的发育也被称为秆箨)、枝条上的叶子、芽鳞、枝条基部的前出叶、花序下面的各类苞片等。笋箨和枝条上的叶是与竹子发育相关性最密切的两个叶性器官。从实生苗开始,原生苗秆上由下至上,每一片叶子的形态都不同;成熟竹林发笋形成的笋箨由下至上,每一片箨的形态不同;每条小枝上的叶子形态不同。因此,竹类植物叶性器官的发育也是非均匀性的。

传统上一直认为笋箨主要起保护作用,保护笋芽顶端幼嫩的分生组织。但笋箨除了保护作用,还有极其重要的生理功能,如重重叠叠的笋箨为幼嫩的笋芽出土后的继续发育创造了一个黑暗和高湿度的环境;箨片作为光信号的接受器,可能启动竹笋苦涩成分的生成。但有关竹笋顶端分生组织的原套是如何发育形成环状的箨鞘原基,而后进一步发育出箨鞘、箨舌、箨耳、箨片以及表皮上相应的附属物(各类毛被、色斑等、蜡质粉状物)等尚无系统研究报道。

枝条上的叶子是最重要的光合作用器官。不

同竹种每根枝条上的叶片数量、叶片的大小差异巨大。但有关小枝顶端分生组织的原套是如何发育形成环状的叶鞘原基,而后进一步发育出叶鞘、叶舌、叶耳(可能缺失)、假叶柄和叶片箨片以及表皮上相应的附属物等也鲜见系统研究报道。竹类植物的叶肉细胞在远离上表皮一侧强烈皱褶,形成所谓的臂细胞,与水稻、小麦(*Triticum aestivum*)的叶肉细胞的形态完全不同。被忽视的还有上表皮带状分布的泡状细胞的发育过程。

Bar 等^[216]综述了植物叶子的发育与形态建成。引用文献所研究的对象主要是模式植物如拟南芥、主要农作物如水稻、小麦和番茄等,水稻、小麦等农作物茎秆上每一片叶子的发育与功能都得到了研究。相比之下,竹子叶性器官的发育生物学还有许多工作要做。

5)生殖器官的发育研究。竹类植物独特的开花生物学特性,阻碍了竹类植物生殖器官发育学的研究。生殖器官的发育涉及生殖生长的启动、花芽分化与发育、雌雄蕊的分化与发育、雌雄配子体的发育、传粉与双受精、胚胎的发育、果实的发育等众多事件。竹子由营养生长向生殖生长转变时,最直观的现象首先就是生殖枝的出现。生殖枝上的叶片变得很小,由下而上逐渐变为苞片状,苞片叶腋内的芽发育成花序。林树燕等^[149]对部分竹种花序从发育学的角度进行了分析,认为竹类植物的花序属于混合花序,修正了分类学者对竹子花序类型的划分。但观察的花序类型还不够多,尚需对更多类型的花序发育进行观察。

从发育生物学的角度,首先应对花枝顶端分生组织的细胞学和解剖学进行研究,阐明由叶片逐渐转向苞片全过程的细胞分化、解剖构造的变化、苞片腋内侧芽的分化与发育等基础问题。同时对不同部位的苞片和侧芽开展生理生化等代谢指标进行分析,并在此基础上针对不同发育阶段的特点开展相关分子生物学的研究,进而分析调控每一个发育步骤的基因或基因网络。麻竹花发育早期的形态学和基因表达的定量分析,为跟踪从营养阶段到生殖阶段的过渡提供了关键的候选分子标记。

竹类植物的结实率通常很低。有必要从花芽分化开始,跟踪观察雌雄蕊的发育和雌雄配子体的发育是否正常;在自然条件下花粉粒萌发能力,雌蕊柱头的可授性;花粉管能否正常在花柱中通过到达胚珠的珠孔端;能否正常形成合子;合子能否正常发育成健康的胚等等。尽管已经有了一些相关的研究报道,但仍需要继续完善。

胚芽和胚根顶端分生组织的细胞是植物的“干细胞”,一切其他的器官、组织都源自“干细胞”。因此,竹子发育生物学的研究要始终从顶端分生组织出发,借助先进的研究设备,追踪各类器官发育全过程中细胞分裂、分化的动态变化。在此基础上开展与各类器官、组织和细胞分化的基因调控网络相关的研究,才有可能真正阐明竹子各类细胞、组织和器官发育的机理。

参考文献(reference):

- [1] WOROBIEC E, WOROBIEC G. Leaves and pollen of bamboos from the Polish Neogene[J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2005, 133(1/2): 39-50. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2004.08.004.
- [2] WOROBIEC E, WOROBIEC G, GEDL P. Occurrence of fossil bamboo pollen and a fungal conidium of *Tetraploac f. aristata* in upper miocene deposits of Józefina (Poland)[J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2009, 157(3/4): 211-217. DOI:10.1016/j.revpalbo.2009.05.002.
- [3] WANG Q, MA F, YANG Y, et al. Bamboo leaf and pollen fossils from the late miocene of eastern Zhejiang, China and their phyto-geological significance[J]. *Acta Geo Sin-Engl*, 2014, 88(4): 1066-1083. DOI:10.1111/1755-6724.12274.
- [4] SRIVASTAVA G, SU T, MEHROTRA R C, et al. Bamboo fossils from Oligo-Pliocene sediments of northeast India with implications on their evolutionary ecology and biogeography in Asia [J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2019, 262:17-27. DOI:10.1016/j.revpalbo.2018.12.002.
- [5] MCCLURE F A. The bamboos; a fresh perspective [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1966, 138-142.
- [6] TAYLOR A H, ZISHENG Q. Regeneration from seed of *Sinarundinaria fangiana*, a bamboo, in the wolong giant panda reserve, Sichuan, China[J]. *Am J Bot*, 1988, 75(7): 1065-1073. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1988.tb08813.x.
- [7] 董敦义.毛竹实生苗发育规律研究[D].南京:南京林业大学, 2005. DONG D Y. Study on the developmental law of *Phyllostachys edulis* seedling[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2005. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2004.02.003.
- [8] WANG W, FRANKLIN S B, CIRTAIN M C. Seed germination and seedling growth in the arrow bamboo *Fargesia qinlingensis* [J]. *Ecol Res*, 2007, 22: 467-474. DOI: 10.1007/s11284-006-0027-7.
- [9] 徐振国,李立杰,黄大勇,等.广西种丛生竹种子形态特性与萌发初探[J]. *江西农业大学学报*, 2013, 35(6): 1206-1211. XU Z G, LI L J, HUANG D Y, et al. Morphological characteristics and seed germination capacity of four species of sympodial bamboo in Guangxi[J]. *Acta Agric Univ Jiangxiensis*, 2013, 35(6): 1206-1211. DOI: 10.13836/j.jjau.2013209.
- [10] 杨汉奇,梁宁,李春芳,等.云南6种竹子种子萌发和贮藏特性初步研究[J]. *林业科学研究*, 2013, 26(6): 710-714. YANG H Q, LIANG N, LI C F, et al. Seed germination and storage of six woody bamboo species in Yunnan, China[J]. *For Res*, 2013, 26(6): 710-714. DOI: 10.3969/j.issn.1001-1498.2013.06.007.
- [11] ZHUO L, ZHU F W, JIN D K, et al. Seed germination and seedling growth of *Dendrocalamus brandisii* *in vitro*, and the inhibitory mechanism of colchicine[J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12:784581. DOI: 10.3389/fpls.2021.784581.
- [12] 傅华君,董晓波,万雅雯,等.南京地区秋季播种一年生毛竹实生苗生长发育规律[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(18): 187-190. FU H J, DONG X B, WAN Y W, et al. Growth law of annual *Phyllostachys edulis* seedlings sown in autumn in Nanjing area[J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2019, 47(18): 187-190. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2019.18.040.
- [13] SODERSTROM T R. *Olmeca*, a new genus of Mexican bamboos with fleshy fruits[J]. *Amer J Bot*, 1981, 68(10): 1361-1373. DOI: 10.2307/2442735.
- [14] RUIZ-SANCHEZ E, SOSA V, T MEJÍA-SAULES, et al. Comparative anatomy and morphology of the fleshy fruit and the first

- record of seedlings in *Olmea reflexa* in Bambusoideae (Poaceae) [J]. Flora-morphology Distribution Functional Ecology of Plants, 2017, 231:43-50. DOI: 10.1016/j.flora.2017.04.006.
- [15] 周芳纯. 竹林培育学[M]. 北京:中国林业出版社, 1998: 125. ZHOU F C. Bamboo forest cultivation [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1998: 125.
- [16] 姚文静, 王茹, 王星, 等. 毛竹实生苗生长发育规律及其模型拟合研究[J]. 西部林业科学, 2020a, 49(3): 14-20. YAO W J, WANG R, WANG X, et al. The growth law and Its fitting model of *Phyllostachys edulis* seedlings[J]. J West Chin For Sci, 2020a, 49(3): 14-20. DOI: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2020.03.003
- [17] 陈红, 冯云, 周建梅, 等. 毛竹根系生物量分布与季节动态变化[J]. 生态环境学报, 2013, 22(10): 1678-1681. CHEN H, FENG Y, ZHOU J M, et al. Root biomass distribution and seasonal variation of *Phyllostachys edulis* [J]. Ecol Environ Sci, 2013, 22(10): 1678-1681. DOI: 10.3969/j.issn.1674-5906.2013.10.006.
- [18] CM J, RAVEENDRAN V P, LAKSHMI S. Seed and seedling attributes of *Melocanna baccifera* and *Ochlandra travancorica* [J]. J Bamboo Rattan, 2008, 7(1/2): 101-108.
- [19] BANIK R L. Tropical forestry silviculture of south Asian priority bamboos; *Bambusa* [M]. Singapore: Springer, 2016, 211-233. DOI: 10.1007/978-981-10-0569-5_3.
- [20] 姚文静, 王茹, 林树燕, 等. 翠竹实生苗生长发育规律及构件生物量模型拟合研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020b, 44(6): 103-110. YAO W J, WANG R, LIN S Y, et al. Growth mechanisms and model fitting of module biomass of *Pleioloblastus pygmaeus* seedlings[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2020b, 44(6): 103-110. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201912014.
- [21] 肖江华. 材用毛竹林的地下系统结构[J]. 竹类研究, 1983, 2(1): 114-119. XIAO J H. Underground system structure of timber *Phyllostachys edulis* forest [J]. Bamboo Res, 1983, 2(1): 114-119.
- [22] 骆仁祥, 张春霞, 王福升, 等. 毛竹等3个竹种的根系分布特征及其林地土壤抗冲性比较研究[J]. 竹子研究汇刊, 2009, 28(4): 23-26. LUO R Y, ZHANG C X, WANG F S, et al. A study on the root distribution of three bamboo species and their soil anti-scourability[J]. J Bamboo Res, 2009, 28(4): 23-26. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2009.04.005.
- [23] 李谦, 周本智, 安艳飞, 等. 绿竹根系分布及生物力学性质[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1319-1326. LI Q, ZHOU B Z, AN Y F, et al. Root system distribution and biomechanical characteristics of *Bambusa oldhamii* [J]. Chin J Appl Ecol, 2014, 25(5): 1319-1326. DOI: 10.13287/j.1001-9332.20140314.0027.
- [24] DALASAK N. Morphological investigation of the underground system of *Dendrocalamus brandisii* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2019.
- [25] KAUSHAL R, TEWARI S, BANIK R L, et al. Root distribution and soil properties under 12-year-old sympodial bamboo plantation in central Himalayan tarai region, India [J]. Agroforestry Systems, 2020, 94(3): 917-932. DOI: 10.1007/s10457-019-00459-4.
- [26] TRIPATHI S K, SINGH K P S K. Temporal changes in spatial pattern of fine-root mass and nutrient concentrations in Indian bamboo savanna [J]. Appl Veg Sci, 1999, 2(2): 229-238. DOI: 10.2307/1478986.
- [27] 范少辉, 肖复明, 汪思龙, 等. 毛竹林细根生物量及其周转[J]. 林业科学, 2009, 45(7): 1-6. FAN S H, XIAO F M, WANG S L, et al. Fine root biomass and turnover in Moso bamboo plantation in Huitong forest station, Hunan Province [J]. Sci Silvae Sin, 2009, 45(7): 1-6. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7488.2009.07.001.
- [28] 安艳飞, 周本智, 温从辉, 等. 不同经营方式对绿竹地下结构和林分生物量的影响[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 1-6. AN Y F, ZHOU B Z, WEN C H, et al. Effects of Different management patterns on root system structure and biomass of *Bambusa oldhamii* [J]. For Res, 2009, 22(1): 1-6. DOI: 10.3321/j.issn:1001-1498.2009.01.001.
- [29] WANG F, TIAN X, DING Y, et al. A survey of root pressure in 53 Asian species of bamboo [J]. Ann Forest Sci, 2011, 68(4): 783-791. DOI: 10.1007/s13595-011-0075-1.
- [30] CAO K F, YANG S J, ZHANG Y J, et al. The maximum height of grasses is determined by roots [J]. Ecol Lett, 2012, 15: 666-672. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01783.x.
- [31] YAN W, LIU D, LI S, et al. Effect of copper toxicity on root morphology, ultrastructure, and copper accumulation in Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) [J]. Zeitschrift Für Naturforschung C, 2014, 69(9-10): 399-406. DOI: 10.5560/znc.2014-0022.
- [32] NI H, SU W, FAN S, et al. Effects of intensive management practices on rhizosphere soil properties, root growth, and nutrient uptake in Moso bamboo plantations in subtropical China [J]. Forest Ecol Manag, 2021, 493:119083. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119083.
- [33] FUKUZAWA K, DANNOURA M, KANEMITSU S, et al. Seasonal patterns of root production of Japanese oak seedlings and dwarf bamboo grown in rhizoboxes [J]. Giornale Botanico Italiano, 2010, 144(2): 434-439. DOI: 10.1080/11263501003725971.
- [34] LIU J, ZHANG Y W. An automatic aeroponics growth system for bamboo seedling and root observation [J]. Mechatronics and Computational Mechanics, 2013, 307: 97-99. DOI: 10.4028/www.scientific.net/AMM.307.97.
- [35] 傅华君, 万雅雯, 王星, 等. 刺黑竹气生根发育与秆芽的生长发育规律[J]. 安徽农业大学学报, 2020, 47(2): 200-204. FU H J, WAN Y W, WANG X, et al. The development law of aerial root and stem buds of young *Chimonobambusa neopurpurea* Yi [J]. J Anhui Agric Univ, 2020, 47(2): 200-204. DOI: 10.13610/j.cnki.1672-352x.20200518.002.
- [36] 王光萍, 丁雨龙, 王明麻, 等. 观赏竹的试管快繁研究[J]. 林业科学, 2005, 41(5): 51-56. WANG G P, DING Y L, WANG M X, et al. Tissue culture of some ornamental bamboos [J]. Sci Silvae Sin, 2005, 41(5): 51-56. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7488.2005.05.009.
- [37] RAMANAYAKE S, MADDEGODA K, VITHARANA M C, et al. Root induction in three species of bamboo with different rooting abilities [J]. Sci Hort, 2008, 118(3): 270-273. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.06.004.
- [38] JOSHI R, TEWARI S K, KAUSHAL R, et al. Rooting behaviour of *Bambusa balcooa* Roxb. in relation to season, age and growing conditions [J]. Ind For, 2012, 138(1): 79-83. DOI: 10.54207/bsmps2000-2020-51Y0G1.
- [39] BELLINI C, PACURAR D I, PERRONE I. Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences [J]. Annu Rev Plant Biol, 2014, 65(1): 639-666. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-035645.
- [40] 徐振国, 梁晓静, 黄大勇, 等. 麻竹扦插生根解剖学特性及激素调控[J]. 广西林业科学, 2018, 47(2): 184-189. XU Z G, LIANG X J, HUANG D Y, et al. Rooting anatomical characteristics and the hormonal regulation of *Dendrocalamus latiflorus* cutting [J]. Guangxi For Sci, 2018, 47(2): 184-189. DOI: 10.3969/j.issn.1006-1126.2018.02.013.
- [41] SHIRIN F, MISHRA J P, BHADRAWALE D, et al. Seasonal and hormonal variation during adventitious rhizogenesis in five commercially important bamboo species for production of quality planting material [J]. J Forest Res, 2021(9): 1-9. DOI: 10.1080/13416979.2021.1935548.
- [42] 郑毅, 郑笑, 林树燕, 等. 翠竹鞭芽组培快繁高效再生技术体系的构建[J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(6): 1-6. ZHENG Y, ZHENG X, LIN S Y, et al. Establishing an efficient regeneration system for tissue culture in *Pleioloblastus pygmaeus* with rhizome lateral buds [J]. J Northeast For Univ, 2022, 50(6): 1-6. DOI: 10.13759/j.cnki.dlxb.2022.06.020
- [43] ROSS H. Beitrage zur anatomie abnormer Monocotylenwurzel (Musaceen, Bambusaceen) [J]. Ber Deutsch Bot Ges, 1883, 1: 331-339.
- [44] SHIBATA K. Beitrage zur Wachstumsgeschichte der Bambusgewachse [J]. Journal of the College of Science Imperial University of Tokyo Japan, 1900: 13.
- [45] MAKINO T, SHIBATA K. On sasa, a new genus of bambusea, and its affinities [J]. Bot Mag Tokyo, 1901: 15. DOI: 10.15281/jplantres1887.15.168_18.
- [46] RAECHAL L J, CURTIS J D. Root anatomy of the *Bambusoideae* (Poaceae) [J]. Amer J Bot, 1990, 77(4): 475-482. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1990.tb13578.x.
- [47] 胡成华, 陈玲, 王金荣, 等. 竹类植物根部解剖的初步观察[J]. 竹子研究汇刊, 1990, 9(2): 11-21. HU C H, CHEN L, WAN J R, et al. A preliminary study on the anatomical structure

- of roots of bamboos[J]. J Bamboo Res, 1990, 9(2): 11-21. DOI: CNKI; SUN: ZZYJ.0.1990-02-001.
- [48] ITO R, MIYAFUJI H, KASUYA N, et al. Rhizome and root anatomy of moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) observed with scanning electron microscopy[J]. J Wood Sci, 2015, 61: 431-437. DOI: 10.1007/s10086-015-1482-y.
- [49] 初彩华, 黄玲, 王曙光. 勃氏甜龙竹不同部位根的解剖结构比较[J]. 西北植物学报, 2020, 40(1): 43-52. CHU C H, HUANG L, WANG S G. Comparison on the anatomical structures of the roots generated from different parts of *Dendrocalamus brandisii*[J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2020, 40(1): 43-52. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2020.01.0043.
- [50] MCCLURE F A. Some observations on the bamboo of Kwangtung [J]. Lingnan Agr Rev, 1925(3): 40-47.
- [51] TAKENOUCI Y. On the rhizome of Japanese bamboos [J]. Trans Nat Hist Soc Formosa, 1926, 16: 37-46.
- [52] MCCLURE F A. The Bamboos; a fresh perspective [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1966: 14-17.
- [53] DING Y L, TANG G G, CHAO C S. Anatomical studies on the culm neck of some pachymorph bamboos [J]. Linnean Soc, 1997, 19: 285-292.
- [54] 李鹏程, 敖超毅, 王曙光. 云南箭竹不同年龄段假鞭的解剖学结构特征及木质化观察[J]. 西北植物学报, 2019, 39(1): 84-91. LI P C, AO C Y, WANG S G. Anatomical structure and lignification observation of *Fargesia yunnanensis* underground rhizome from different ages [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2019, 39(1): 84-91. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2019.01.0084.
- [55] JUDZIEWICZ E J, CLARK L G, LONDOÑO X, et al. American bamboos [M]. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1999. DOI: 10.2307/2666622.
- [56] RUIZ-SANCHEZ E, CASTRO-CASTRO A, CLARK L G. A new informal group in *Chusquea* subg. *Swallenochloa* (Poaceae; Bambusoideae; Bambuseae) and emended descriptions for the Mexican endemics *C. nigmatica* and *C. septentrionalis* [J]. Phytotaxa, 2022, 554(1): 47-58. DOI: 10.11646/phytotaxa.358.3.2.
- [57] GU H J, ZHANG C C, CHEN F S, et al. The bamboo rhizome evolution in China is driven by geographical isolation and trait differentiation [J]. Forests, 2021, 12(9): 1280. DOI: 10.3390/f12091280.
- [58] XU Z E, CHEN H J, JI L F, et al. Polymorphisms of the *FT* gene as a tool to identify underground rhizome types of bamboos [J]. Euphytica, 2017, 213(1): 25. DOI: 10.1007/s10681-016-1824-x.
- [59] WANG K H, PENG H Z, LIN E P, et al. Identification of genes related to the development of bamboo rhizome bud [J]. J Exp Bot, 2010, 61(2): 551-561. DOI: 10.1093/jxb/erp334.
- [60] XU M J, ZHUANG S Y, GUI R Y. Soil hypoxia induced by an organic material mulching technique stimulates the bamboo rhizome up foating of *Phyllostachys praecox* [J]. Sci Rep-UK, 2017, 7: 14353. DOI: 10.1038/s41598-017-14798-8.
- [61] 熊文愈, 丁祖福, 李又芬. 竹类植物的居间分生组织与节间生长: I 秆茎的居间分生组织与节间生长[J]. 林业科学, 1980(2): 81-89. HSIUNG W Y, DING Z F, LI Y F. Intercalary meristem and internodal elongation of bamboo plants [J]. Sci Silvae Sin, 1980(2): 81-89.
- [62] 廖光庐, 夏少平, 朱兆洪, 等. 毛竹鞭年生长规律观察[J]. 江西林业科技, 1980(4): 19-25. LIAO G L, XIA S P, ZHU Z H, et al. Observation on the annual growth of *Phyllostachys pubescens* [J]. For Sci Technol, 1980(4): 19-25.
- [63] VALADE I, DAHLAN L. Approching the underground development of a bamboo with leptomorph rhizome: *Phyllostachys viridis* [J]. J Amer Bamboo Soc, 1991, 8(1/2): 23-42.
- [64] 胡超宗, 张仁照. 毛竹笋用林地下竹鞭分布规律与竹笋个体发育的关系[J]. 浙江林学院学报, 1990, 7(4): 322-328. HU C Z, ZHANG R Z. Bamboo rhizome distribution and bamboo shoots development of moso forest producing bamboo shoots [J]. J Zhejiang For Coll, 1990, 7(4): 322-328.
- [65] 郑郁善, 洪伟, 陈礼光, 等. 毛竹丰产林竹鞭结构特征研究[J]. 林业科学, 1998, 34(1): 53-59. ZHENG Y S, HONG W, CHEN G L, et al. Study on structure characteristics of rhizomes in high-yield *Phyllostachys pubescens* forests [J]. Sci Silvae Sin, 1998, 34(1): 53-59. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7488.1998.Z1.009.
- [66] 汪奎宏, 何奇江, 翁甫金, 等. 毛竹笋用丰产林地下鞭根系统调查分析[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19(1): 38-43. WANG K H, HE Q J, WENG P J, et al. Investigation and analysis on underground rhizome and root system of *Phyllostachys pubescens* for shoot and timber [J]. J Bamboo Res, 2000, 19(1): 38-43. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2000.01.006.
- [67] 黄克福, 梁达丽, 曾昭琴. 台湾桂竹竹鞭生长规律的研究[J]. 福建林学院学报, 1994, 14(3): 191-194. HUANG K F, LIANG D L, ZENG S Q. Rhizome-wood distribution of *Phyllostachys makinoi* [J]. J Fujian Coll For, 1994, 14(3): 191-194.
- [68] 何均潮, 方伟, 卢学可, 等. 雷竹双季丰产高教笋用林的地下结构[J]. 浙江林学院学报, 1995, 12(3): 247-252. HE J C, FANG W, LU X K, et al. Rhizome structure of Lei bamboo shoot-stand with high yield and good benefit [J]. J Zhejiang For Coll, 1995, 12(3): 247-252.
- [69] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 等. 箬竹无性系地下茎生长规律的研究[J]. 竹子研究汇刊, 2002, 21(4): 56-60. DONG W Y, HUANG B L, XIE Z X, et al. Study on the pattern of rhizome growth of *Qiongzhusa tumidinoda* clone [J]. J Bamboo Res, 2002, 21(4): 56-60. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2002.04.014.
- [70] 代全林. 茶秆竹生物学特性与丰产技术研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2002. DAI Q L. Studies on the high-yield techniques and biological characters of *Pseudosasa amabilis* McClure. [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture & Forestry University, 2002.
- [71] 王波, 丁雨龙, 汪奎宏, 等. 铺地竹竹鞭生长规律的调查研究[J]. 林业科技开发, 2007, 21(6): 16-18. WANG B, DING Y L, WANG K H, et al. Study on the rhizome system growth regularity of *Arundinaria argenteostriata* [J]. Chin For Sci Technol, 2007, 21(6): 16-18. DOI: 10.3969/j.issn.1000-8101.2007.06.005.
- [72] 黄金燕, 廖景平, 蔡绪慎, 等. 卧龙自然保护区拐棍竹地下茎结构特点研究[J]. 竹子研究汇刊, 2008, 27(4): 13-19. HUANG J Y, LIAO J P, CAI X S, et al. A study on the feature of the rhizome structure of *Fargesia robusta* [J]. J Bamboo Res, 2008, 27(4): 13-19. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2008.04.003.
- [73] 何林, 傅冰, 王军峰, 等. 黄甜竹丰产林地下竹鞭结构生长规律研究[J]. 竹子学报, 2011, 30(3): 13-17. HE L, FU B, WANG J F, et al. Growth pattern of the rhizome system in high-yield stands of *Acidosasa edulis* [J]. J Bamboo Res, 2011, 30(3): 13-17. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6567.2011.03.003.
- [74] ZACZEK J J, BAER S G, DALZOTTO D J. Fire and fertilization effects on the growth and spread of rhizome-transplanted giant cane (*Arundinaria gigantea*) [J]. Restor Ecol, 2009, 18(2): 462-468. DOI: 10.1111/j.1526-100x.2009.00560.x.
- [75] MCCLURE F A. Typification of the genera of the Bambusoideae [J]. Taxon, 1957, 6(7): 199-210. DOI: 10.2307/1215998.
- [76] 龚祝南, 赵惠如. 国产散生竹地下茎的比较解剖观察及分类学的初步研究[J]. 南京师大学报(自然科学版), 1990, 13(3): 62-29. GONG Z N, ZHAO H R. A comparative anatomical interstigation and systematic classification studies and rhizome of Chinese monopodial bamboos [J]. J Nanjing Normal Univ (Nat Sci Ed), 1990, 13(3): 62-29. DOI: CNKI; SUN: NJSF.0.1990-03-010.
- [77] DING Y L, LIESE W, GROSSER D, et al. Anatomic studies on rhizome of some monopodial bamboos [J]. Chin J Bot, 1993, 5(2): 122-129.
- [78] 宋桂卿, 王正平. 国产节柱竹族地下茎的解剖及其在分类中的意义[J]. 云南植物研究, 1994, 16(4): 272-378. SONG G Q, WANG Z P. Anatomy of the rhizomes of Chinese Arthrostyliidae (s.l.) and its taxonomic significance [J]. Acta Bot Yunnanica, 1994, 16(4): 272-378.
- [79] 冯建元. 毛竹笋芽初生增粗生长机理研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2010. FENG J Y. Studies on primary thickening growth mechanism of *Phyllostachys edulis* shoot bud [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2010.
- [80] WEI Q, JIAO C, GUO L, et al. Exploring key cellular processes and candidate genes regulating the primary thickening growth of Moso underground shoots [J]. New Phytol, 2016, 214(1): 81-96. DOI: 10.1111/nph.14284.
- [81] WANG Y J, SUN X P, DING Y L, et al. Cellular and molecular characterization of a thick-walled variant reveal a pivotal role of shoot apical meristem in transverse development of bamboo culm

- [J]. *J Exper Bot*, 2019, 70(15): 3911–3926. DOI: 10.1093/jxb/erz201.
- [82] LI Y, ZHANG D Q, ZHANG S Q, et al. Transcriptome and miRNAome analysis reveals components regulating tissue differentiation of bamboo shoots[J]. *Plant physiol*, 2022, 188(4): 2182–2198. DOI: 10.1093/plphys/kiac018.
- [83] CHEN M, GUO L, RAMAKRISHNAN M, et al. Rapid growth of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*): cellular roadmaps, transcriptome dynamics, and environmental factors[J]. *Plant Cell*, 2022. DOI: 10.1093/plcell/koac193.
- [84] JIN G H, MA P F, WU X P, et al. New genes interacted with recent whole-genome duplicates in the fast stem growth of bamboos[J]. *Molec Biol Evol*, 2021, 38(12): 5752–5768. DOI: 10.1093/molbev/msab288.
- [85] WEI Q, JIAO C, DING Y L, et al. Cellular and molecular characterizations of a slow-growth variant provide insights into the fast growth of bamboo[J]. *Tree Physiol*, 2018, 38(4): 641–654. DOI: 10.1093/treephys/tpx129.
- [86] 熊文愈, 乔士义, 李又芬. 毛竹(*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie) 秆茎的解剖结构[J]. *植物学报*, 1980, 22(4): 343–348. HSIUNG W Y, QIAO S Y, LI Y F. The anatomical structure of culms of *Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie[J]. *Acta Bot Sin*, 1980, 22(4): 343–348.
- [87] 董丽娜. 毛竹秆茎高生长的发育解剖研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2007. DONG L N. Studies on developmental anatomy of elongated growth about bamboo culms[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2007. DOI: 10.7666/d.y1111969.
- [88] WEI Q, GUO L, JIAO C, et al. Characterization of the developmental dynamics of the elongation of a bamboo internode during the fast growth stage[J]. *Tree Physiol*, 2019, 39(7): 1201–1214. DOI: 10.1093/treephys/tpz063.
- [89] 丁兴萃. 毛竹笋体生长发育过程中内源激素的动态分析[J]. *竹子研究汇刊*, 1997, 16(2): 53–62. DING X C. Dynamic analysis for endogenous phytohormones of bamboo shoots (*Phyllostachys pubescens*) during different growth and differentiation stage[J]. *J Bamboo Res*, 1997, 16(2): 53–62.
- [90] CUI K, HE C Y, ZHANG J G, et al. Temporal and spatial profiling of internode elongation-associated protein expression in rapidly growing culms of bamboo[J]. *J Prot Res*, 2012, 11(4): 2492–2507. DOI: 10.1021/pr2011878.
- [91] ZHANG H, WANG H, ZHU Q, et al. Transcriptome characterization of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) seedlings in response to exogenous gibberellin applications[J]. *BMC Plant Biol*, 2018, 18(1): 125. DOI: 10.1186/s12870-018-1336-z.
- [92] PENG Z H, ZHANG C L, ZHANG Y, et al. Transcriptome sequencing and analysis of the fast growing shoots of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *PloS One*, 2013, 8(11): e78944. DOI: 10.1371/journal.pone.0078944.
- [93] GAMUYAO R, NAGAI K, AYANO M, et al. Hormone distribution and transcriptome profiles in bamboo shoots provide insights on bamboo stem emergence and growth [J]. *Plant and Cell Physiol*, 2017, 58(4): 702–716. DOI: 10.1093/pcp/px023.
- [94] WANG K L, ZHANG Y Y, ZHANG H M, et al. MicroRNAs play important roles in regulating the rapid growth of the *Phyllostachys edulis* culm internode[J]. *New Phytol*, 2021, 231(6): 2215–2230. DOI: 10.1111/nph.17542.
- [95] YANG K, LI L, LOU Y, et al. A regulatory network driving shoot lignification in rapidly growing bamboo[J]. *Plant Physiol*, 2021, 187(2): 900–916. DOI: 10.1093/plphys/kiab289.
- [96] NIU L Z, XU W, MA P F, et al. Single-base methylome analysis reveals dynamic changes of genome-wide DNA methylation associated with rapid stem growth of woody bamboos[J]. *Planta*, 2022, 256(3): 1–17.
- [97] GAO Z, GUO L, RAMAKRISHNAN M, et al. Cellular and molecular characterizations of the irregular internode division zone formation of a slow growing bamboo variant[J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(3): 570–584. DOI: 10.1093/treephys/tpab129.
- [98] SONG X Z, PENG C H, ZHOU G M, et al. Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 25908. DOI: 10.1038/SREP25908.
- [99] WANG S G, PEI J L, LI J, et al. Sucrose and starch metabolism during *Fargesia yunnanensis* shoot growth [J]. *Physiol Plantarum*, 2020, 168(1): 188–204. DOI: 10.1111/ppl.12934.
- [100] FANG D, MEI T T, ROLL A, et al. Water transfer between bamboo culms in the period of sprouting[J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 786. DOI: 10.3389/fpls.2019.00786.
- [101] LIESE W, KÖHL M. Bamboo: the plant and its uses[M]. Berlin, German: Springer, 2015.
- [102] WONG K M. Bamboo—the amazing grass: a guide to the diversity and study of bamboos in South East Asia [J]. IPGRI-APO, 2004.
- [103] SINGH K, GUPTA I, GUPTA S. Classification of bamboo species by fourier and legendre moment[J]. *Int J Adv Sci Tech*, 2012, 50: 61–70.
- [104] NIKLAS K J. The mechanical significance of clasping leaf sheaths in grasses: evidence from two cultivars of *Avena sativa* [J]. *Ann Bot*, 1990(5): 505–512. DOI: 10.1093/oxford-journals.aob.a087962.
- [105] NIKLAS K J. The mechanical roles of clasping leaf sheaths: evidence from *Arundinaria tecta* (Poaceae) shoots subjected to bending and twisting forces[J]. *Ann Bot*, 1998(1): 23–34. DOI: 10.1006/anbo.1997.0513.
- [106] ZEBROWSKI J. Complementary patterns of stiffness in stem and leaf sheaths of Triticale[J]. *Planta*, 1992, 187(3): 301–305. DOI: 10.1007/BF00195652.
- [107] LIESE W. The anatomy of bamboo culms[M]. Beijing: International Network for Bamboo and Rattan Press, 1998.
- [108] WANG S G. Bamboo sheath: a modified branch based on the anatomical observations[J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 16132. DOI: 10.1038/s41598-017-16470-7.
- [109] CHEN M, JU Y, AHMAD Z, et al. Multi-analysis of sheath senescence provides new insights into bamboo shoot development at the fast growth stage[J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(3): 491–507. DOI: 10.1093/treephys/tpaa140.
- [110] GUO L, SUN X, LI Z, et al. Morphological dissection and cellular and transcriptome characterizations of bamboo pith cavity formation reveal a pivotal role of genes related to programmed cell death[J]. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17(5): 982–997. DOI: 10.1111/pbi.13033.
- [111] 汪奎宏, 黄伯惠. 中国毛竹[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1996.
- [112] 江泽慧. 世界竹藤[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2002.
- [113] 甘小洪, 丁雨龙. 一种特殊的长寿细胞: 毛竹茎秆纤维细胞[J]. *云南植物研究*, 2008, 30(2): 151–158. GAN X H, DING Y L. A special long-lived cell: the culm fiber cell of *Phyllostachys edulis* (Gramineae) [J]. *Acta Bot Yunnanica*, 2008, 30(2): 151–158. DOI: 10.3969/j.issn.2095-0845.2008.02.005.
- [114] WEINER G, LIESE W. Ageing of bamboo culms; a review[J]. *Wood Sci Technol*, 1996, 30: 77–89. DOI: 10.1007/BF00224958.
- [115] GAO Z P, GUO L, CHEN M, et al. Characterization of the development dynamics within the linear growth bamboo leaf [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(3): 1518–1534. DOI: 10.1111/ppl.13346.
- [116] LIN S Y, SHAO L J, HUI S H, et al. The effect of temperature on the developmental rates of seedling emergence and leaf-unfolding in two dwarf bamboo species [J]. *Trees*, 2018, 32: 751–763. DOI: 10.1007/s00468-018-1669-0.
- [117] YANG H Y, XIA X W, FANG W, et al. Identification of genes involved in spontaneous leaf color variation in *Pseudosasa japonica* [J]. *Genet Mol Res*, 2015, 14(4): 11827–11840. DOI: 10.4238/2015.October.2.16.
- [118] BRANDIS D V. Remarks on the structure of bamboo leaves[J]. *Trans Linn Soc London 2nd Series: Botany*, 1907, 7: 69–92. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1907.tb00152.x.
- [119] SODERSTROM T R. Some evolutionary trends in the Bambusoideae (Poaceae) [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1981, 68: 15–47. DOI: 10.1007/BF01874860.
- [120] METCALFE C R. Anatomy of the Monocotyledons I, Gramineae [M]. London: Oxford University Press, 1960.
- [121] RENVOIZE S A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V: the bamboo allies[J]. *Kew Bull*, 1985, 40: 509–535. DOI: 10.2307/4109902.
- [122] 丁雨龙, 赵奇僧, 陈志银, 等. 竹叶结构的比较解剖及其对系统分类意义的评价[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 1994, 36(3): 1–6. DING Y L, ZHAO Q S, CHEN Z Y,

- et al. Studies on the comparative anatomy of bamboo leaves and its significance for bamboo systematic taxonomy [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 1994, 36(3): 1-6. DOI: 10.3969/j.jssn.1000-2006.1994.03.001.
- [123] LEANDRO T D, SHIRASUNA R T, FILGUEIRAS T S, et al. The utility of Bambusoideae (Poaceae, Poales) leaf blade anatomy for identification and systematics [J]. Braz J Biol, 2016, 76(3): 708-717. DOI: 10.1590/1519-6984.01715.
- [124] WANG S G, ZHANG H, LIN S Y, et al. Anatomical characteristics of fusoid cells and vascular bundles in *Fargesia yunnanensis* leaves [J]. J For Res, 2016, 27(6): 1237-1247. DOI 10.1007/s11676-016-0271-9
- [125] VEGA A S, CASTRO M A, GUERREIRO C. Ontogeny of fusoid cells in *Guadua* species (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae): evidence for transdifferentiation and possible functions [J]. Flora, 2016, 222: 13-19. DOI: 10.1016/j.flora.2016.03.007.
- [126] LEANDRO T D, RODRIGUES T M, CLARK L G, et al. Fusoid cells in the grass family Poaceae (Poales): a developmental study reveals homologies and suggests new insights into their functional role in young leaves [J]. Ann Bot, 2018, 122: 833-848. DOI: 10.1093/aob/mcy025.
- [127] JUAREZ M T, TWIGG R W, TIMMERMANS M C P. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development [J]. Development, 2004, 131(18): 4533-4544. DOI: 10.1242/dev.01328.
- [128] ZHANG J J, WU S Y, JIANG L, et al. A detailed analysis of the leaf rolling mutant *sl2* reveals complex nature in regulation of bulliform cell development in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Biol, 2015, 17: 437-448. DOI: 10.1111/plb.12255.
- [129] 傅懋毅, 方敏瑜, 谢锦忠, 等. 竹林养分循环 I. 毛竹纯林的叶凋落物及其分解 [J]. 林业科学研究, 1989, 2(3): 207-213. FU M Y, FANG M Y, XIE J Z, et al. Nutrient cycling in bamboo stands I. leaf litter and its decomposition in pure *Phyllostachys pubescens* stands [J]. For Res, 1989, 2(3): 207-213.
- [130] 邱尔发, 陈卓梅, 郑郁善, 等. 麻竹山地笋用林凋落物发生、分解及养分归还动态 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(5): 811-814. QIU E F, CHEN Z M, ZHEN Y S, et al. Dynamics of litterfall and its decomposition and nutrient return of shoot-used *Dendrocalamus latiflorus* in mountainous areas of Fujian province [J]. Chin J Appl Ecol, 2005, 16(5): 811-814. DOI: 10.13287/j.1001.9332.2005.0047.
- [131] BAHRU T. Application of silviculture for *Dendrocalamus brandisii* (Munro) Kurz sustainable shoot production towards food security at Simao district, southwestern China [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2020.
- [132] 谢海平. 竹类植物叶片衰老机理研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2004. XIE H P. Study on senescence mechanism of bamboo leaves [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2004. DOI: 10.7666/d.y606674.
- [133] 张春霞, 谢寅峰, 丁雨龙. 福建茶秆竹开花结实期间的叶片衰老 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2003, 27(2): 59-61. ZHANG C X, XIE Y F, DING Y L. The studies of leaf senescence of *Pseudosasa amabilis* var. *convexa* during flowering and seeding stage [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2003, 27(2): 59-61. DOI: 10.3969/j.jssn.1000-2006.2003.02.014.
- [134] 谢寅峰, 林候, 张千千, 等. 鹅毛竹花后叶片衰老生理特性 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2009, 33(6): 39-43. XIE Y F, LIN H, ZHANG Q Q, et al. Physiological characteristics of leaf senescence in *Shibataea chinensis* after anthesis [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2009, 33(6): 39-43. DOI: 10.3969/j.jssn.1000-2006.2009.06.013.
- [135] CHEN Y X, QIU K, KUAI B K, et al. Identification of an NAP-like transcription factor *BeNAC1* regulating leaf senescence in bamboo (*Bambusa emeiensis* 'Viridiflavus') [J]. Physiol Plantarum, 2011, 142(4): 361-371. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2011.01472.x.
- [136] CHEN Y X, QIU K, KUAI B K et al. Molecular cloning and characterization of a chlorophyll degradation regulatory gene from bamboo [J]. Biol Plantarum, 2013, 57(1): 63-69. DOI: 10.1007/s10535-012-0139-6.
- [137] WEI Q, CAO H M, LI Z R, et al. Identification of an At-CRN1-like chloroplast protein *BeCRN1* and its distinctive role in chlorophyll breakdown during leaf senescence in bamboo (*Bambusa emeiensis* 'Viridiflavus') [J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2013, 114: 1-10. DOI: 10.1007/s11240-013-0298-y.
- [138] 袁珂. 山海经校注: 十八卷 [M]. 上海: 上海古籍出版社, 1980. YUAN K. Annotation of Shanhaijing: Volume 18 [M]. Shanghai: Shanghai Ancient Books Publishing House, 1980.
- [139] 陈守良, 贾良智. 中国竹谱 [M]. 北京: 科学出版社, 1988. CHEN S L, JIA Z L. Chinese bamboo spectrum [M]. Beijing: Science Press, 1988.
- [140] HIROICHIRO U. On the flowering and death of bamboos and the proper treatment; No. 2 relation between the flowering bamboo and a rhizome system in the bamboo grove with non flowering bamboo [in Japanese] [J]. Bull Kyoto Univ For, 1961(33): 1-26.
- [141] ZHENG X, LIN S Y, FU H J, et al. The bamboo flowering cycle sheds light on flowering diversity [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 381-394. DOI: 10.3389/fpls.2020.00381.
- [142] 黄大勇. 竹子开花结果 [J]. 广西林业, 2016, 12: 2. HUANG D Y. The results of bamboo flowering [J]. Guangxi For, 2016, 12: 2. DOI: CNKI: SUN: GXLY.0.2016-12-018.
- [143] 林树燕, 石文文, 缪彬彬, 等. 竹类植物生殖生物学研究进展 [J]. 世界竹藤通讯, 2010, 8(2): 1-6. LIN S Y, SHI W W, MIU B B, et al. Research advances in reproduction biology of bamboos [J]. World Bamboo Rattan, 2010, 8(2): 1-6. DOI: 10.3969/j.jssn.1672-0431.2010.02.001.
- [144] 孙立方, 郭起荣, 王青. 毛竹花器官的形态与结构 [J]. 林业科学, 2012, 48(11): 124-129. SUN L F, GUO Q R, WANG Q. Flower organs morphology and structure of *Phyllostachys edulis* [J]. Sci Silvae Sin, 2012, 48(11): 124-129. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20121120.
- [145] 林树燕, 万雅雯, 傅华君, 等. 竹类植物花序建成及花序类型修正 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(6): 1-6. LIN S Y, WAN Y W, FU H J, et al. Research on inflorescence establishment and revision of inflorescence type in bamboo plants [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2018, 42(6): 1-6. DOI: 10.3969/j.jssn.1000-2006.201711031.
- [146] 温太辉. 竹类四新种及若干新组合 [J]. 竹子研究汇刊, 1988, 7(1): 23-31. WEN T H. Four new species and some combinations of bamboos [J]. J Bamboo Res, 1988, 7(1): 23-31.
- [147] GAMBLE J S. Bambuseae of British India [J]. Ann Roy Bot Garden Calcutta, 1896, (7): 1-133.
- [148] MCCLURE F A, 洪效训. 竹子的生殖相(上) [J]. 竹子研究汇刊, 1982, 1(2): 104-116. MCCLURE F A, HONG X X. Reproductive phase of bamboos: 1 [J]. J Bamboo Res, 1982, 1(2): 104-116.
- [149] 耿伯介. 试论竹类的花序及其演变 [J]. 武汉植物学研究, 1986, 4(4): 323-336. GENG B J. On the inflorescence and evolution of bamboos [J]. J Wuhan Bot Res, 1986, 4(4): 323-336.
- [150] 程有龙, 任德唐, 朱白玉. 角竹开花习性观察及复壮更新对策 [J]. 浙江林业科技, 1995, 15(2): 50-56. CHENG Y L, REN D T, ZHU B Y. Observations on flowering habit of *Phyllostachys fimbriiligura* and its rejuvenation measures [J]. Zhejiang For Sci Technol, 1995, 15(2): 50-56. DOI: CNKI: SUN: ZJLK.0.1995-02-019.
- [151] 王雨珺, 罗剑, 陈楠楠, 等. 绵竹花形态结构及雌、雄配子体的发育研究 [J]. 植物研究, 2017, 37(4): 492-498. WANG L J, LUO J, CHEN N N, et al. Floral morphology and development of female and male gametophyte of *Bambusa intermedia* Hsueh et Yi [J]. Bull Bot Res, 2017, 37(4): 492-498. DOI: 10.7525/j.jssn.1673-5102.2017.04.002.
- [152] 钟远标, 岳晋军, 楼崇. 麻竹的花器官与繁育系统 [J]. 林业科学, 2017, 53(1): 1-10. ZHONG Y B, YUE J J, LOU C. Floral organ and breeding system of *Dendrocalamus latiflorus* [J]. Sci Silvae Sin, 2017, 53(1): 1-10. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20170101.
- [153] 黄新红. 巨龙竹生殖生物学研究 [D]. 昆明: 西南林学院, 2008. HUANG X H. Study on reproductive biology of *Dendrocalamus giganteus* [D]. Kunming: Southwest Forestry University, 2008.
- [154] 乔士义, 廖光庐. 毛竹的胚胎发育观察 [J]. 竹类研究, 1984, 1: 15-20. QIAO S Y, LIAO G L. Observation on embryonic development of *Phyllostachys pubescens* [J]. Bamboo Res, 1984, 1: 15-20.
- [155] 喻富根, 胡成华, 陈玲, 等. 竹类果实的形态解剖特征与系

- 统进化[J]. 植物学报, 1993, 35(10): 779-792. YU F G, HU C H, CHEN L, et al. The morphological and anatomical characters of bamboo fruits with relation to systematics and evolution[J]. J Integr Plant Biol, 1993, 35(10): 779-792.
- [156] 庞延军, 喻富根, 胡成华. 爬竹雄蕊发育异常的初步观察[J]. 竹子研究汇刊, 1994, 4: 42-46. PANG Y J, YU F G, HU C J. Preliminary observation on abnormal development of the stamens of *Drepanostachyum microphyllum* [J]. J Bamboo Res, 1994, 4: 42-46.
- [157] 黄坚钦, 黄华宏, 何福基, 等. 雷竹的小孢子发生和雄配子体形成[J]. 竹子研究汇刊, 1999, 18(3): 55-58. HUANG J Q, HUANG H H, HE F J, et al. Microsporogenesis and male gametophyte formation of *Phyllostachys praecox* [J]. J Bamboo Res, 1999, 18(3): 55-58.
- [158] 王曙光, 普晓兰, 丁雨龙. 巨龙竹生殖器官形态结构及雌、雄配子体的发育[J]. 植物研究, 2006, 26(3): 270-274. WANG S G, PU X L, DING Y L. The structures of reproductive organs and development of the female and male gametophyte of *Dendrocalamus sinicus* [J]. Bull Bot Res, 2006, 26(3): 270-274. DOI: 10.3969/j.issn.1673-5102.2006.03.006.
- [159] 林树燕, 赵荣, 徐强, 等. 异叶苦竹花粉管生长及双受精过程[J]. 西北植物学报, 2015, 35(11): 2197-2203. LIN S Y, ZHAO R, XU Q, et al. Characteristics of pollen tube growth and double fertilization in *Arundinaria simonii* f. *heterophylla* (Bambusoideae) [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2015, 35(11): 2197-2203. DOI: 10.76067/j.issn.1000-4025.2015.11.2197.
- [160] 林树燕, 丁雨龙. 鹅毛竹大小孢子及雌雄配子体发育[J]. 西北植物学报, 2012, 32(5): 907-914. LIN S Y, DING Y L. Development of the male and female gametophytes in *Shibataea chinensis* (Bambusoideae) [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2012, 32(5): 907-914. DOI: 1000-4025(2012)05-0907-08.
- [161] 林树燕, 丁雨龙. 异叶苦竹大小孢子及雌雄配子体的发育[J]. 林业科学, 2013, 49(8): 168-175. LIN S Y, DING Y L. Observations on megasporogenesis, microsporogenesis and development of the male and female gametophytes of *Pleioblastus simonii* f. *heterophyllus* [J]. Sci Silvae Sin, 2013, 49(8): 168-175. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20130824.
- [162] 林树燕, 傅华君, 万雅雯, 等. ‘霞早’绿竹花形态特征及花药发育的组织学观察[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(2): 7-13. LIN S Y, FU H J, WAN Y W, et al. Anther development and floral morphology characteristics of *Bambusa oldhamii* ‘Xia Zao’ ZSX [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2019, 43(2): 7-13. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201711031.
- [163] 唐国建, 杨金, 丁雨龙, 等. 青丝黄竹花形态与结构研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(2): 71-75. TANG G J, YANG J, DING Y L, et al. Studies on the flower morphology and structure in *Bambusa eutuldoides* McClure var. *viridivittata* (W.T.Lin) Chia [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2016, 40(2): 71-75. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2016.02.012.
- [164] 初彩华, 黄玲, 王曙光. 新小竹花形态结构及雌、雄配子体的发育研究[J]. 西北植物学报, 2019, 39(5): 763-769. CHU C H, HUANG L, WANG S G. Floral morphology and development of female and male gametophytes of *Neomicrocalamus prainii* [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2019, 39(5): 763-769. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2019.05.0763.
- [165] 邓琳, 黄玲, 初彩华, 等. 棉花竹花形态与结构研究[J]. 植物研究, 2019, 39(6): 801-807. DENG L, HUANG L, CHU C H, et al. Study on the flower morphology and structure of *Fargesia fungosa* [J]. Bull Bot Res, 2019, 39(6): 801-807. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2019.06.001.
- [166] 杨南, 崔允姬, 王茜, 等. 木竹的花器官形态与解剖结构研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(4): 90-96. YANG N, CUI Y J, WANG Q, et al. A study on the morphology and anatomical structure of *Bambusa rutila* spiklets [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2021, 45(4): 90-96. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202006042.
- [167] 杨蒙, 张玉, 丁雨龙, 等. 金佛山方竹开花特性及花器官发育特征[J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(1): 7-13. YANG M, ZHANG Y, DING Y L, et al. Flowering characteristics and floral organ development characteristics of *Chimonobambusa utilis* [J]. J Northwest For Univ, 2022, 50(1): 7-13. DOI: 10.3969/j.issn.1000-5382.2022.01.002.
- [168] 李洁. 孝顺竹的生殖生物学研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2013. LI J. Studies on the reproductive biology of *Bambusa multiplex* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2013.
- [169] 张文燕, 马乃训, 吴玲玲. 五月季竹开花结实的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1992, 11(2): 15-25. ZHANG W Y, MA N X, WU L L. Floral organ and breeding system of *Dendrocalamus latiflorus* [J]. J Bamboo Res, 1992, 11(2): 15-25.
- [170] 汪奎宏, 何奇江, 吴蓉. 早竹花粉形态与生物学特性[J]. 浙江农林大学学报, 2000, 17(2): 137-141. WANG K H, HE Q J, WU R. Studies on morphology and biological characteristics of pollen from *Phyllostachys praecox* [J]. J Zhejiang For Coll, 2000, 17(2): 137-141.
- [171] 林树燕, 丁雨龙, 张昊. 5种竹子花粉萌发率及开花特性[J]. 林业科学, 2008, 44(10): 159-163. LIN S Y, DING Y L, ZHANG H. Pollen germination percentage and the floral character of five bamboo species [J]. Sci Silvae Sin, 2008, 44(10): 159-163. DOI: 1001-7488(2008)10-0159-05.
- [172] SOUZA P, SANTOS C, REE J, et al. Male sterility in *Bambusa tuldoidea* Munro [J]. Protoplasma, 2020, 257(4). DOI: 10.1007/s00709-019-01479-8.
- [173] WANG S G, PU X L, LIN S Y, et al. Reproductive characteristics of three bamboo species [J]. Pak J Bot, 2015, 47(6): 2301-2308.
- [174] 林树燕. 鹅毛竹和异叶苦竹的生殖生物学研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2009. LIN S Y. Reproductive biology of *Shibataea chinensis* and *Pleioblastus simonii* f. *heterophyllus* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2009. DOI: 10.7666/d.y1645758.
- [175] 王小红, 吴红梅. 水竹开花生物学特性研究[J]. 成都大学学报(自然科学版), 2009, 28(3): 195-198. WANG X H, WU H M. Biological characteristics study of *Phyllostachys heteroclada*'s flowering [J]. J Chengdu Univ (Nat Sci Ed), 2009, 28(3): 195-198. DOI: 10.3969/j.issn.1004-5422.2009.03.003.
- [176] NADGAUDA R S, JOHN C K, MASCARENHAS A F. Floral biology and breeding behavior in the bamboo *Dendrocalamus strictus* Nees [J]. Tree Physiology, 1993, 13(4): 401-408. DOI: 10.1093/treephys/13.4.401.
- [177] BRANDIS D. Biological notes on Indian bamboos [J]. Ann Roy Bot Cult, 1896(7): 1-133.
- [178] STAPF O I X. On the fruit of *Melocanna bambusoides* Trin, an endospermless, viviparous genus of Bambuseae [J]. Trans Linn Soc London. 2nd Series, 2010, 6(9): 401-425. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1904.tb00010.x.
- [179] REEDER J R. The embryo in grass systematics [J]. Amer J Bot, 1957, 44(9): 756-768. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1957.tb08261.x.
- [180] 胡成华, 喻富根, 陈玲. 竹类果实胚体的比较解剖与系统分类[J]. 云南植物研究, 1992, 14(1): 49-58. HU C H, YU F G, CHEN L. Comparative anatomy of bamboo embryo and their systematic classification [J]. Acta Bot Yunnanica, 1992, 14(1): 49-58.
- [181] 郑笑, 姜明云, 张莉, 等. 13种竹类植物的果实形态特征[J]. 植物资源与环境学报, 2016, 25(4): 96-103. ZHENG X, JIANG M Y, ZHANG L, et al. Fruit morphological characteristics of thirteen bamboo species [J]. J Plant Resour Environ, 2016, 25(4): 96-103. DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2016.04.12.
- [182] 林树燕, 刘国华, 丁雨龙. 异叶苦竹胚和胚乳的发育及淀粉粒动态[J]. 林业科学, 2011, 47(9): 33-35. LIN S Y, LIU G H, DING Y L. Accumulation dynamics of starch grains and the development of embryo and endosperm in *Pleioblastus simonii* f. *heterophyllus* [J]. Sci Silvae Sin, 2011, 47(9): 33-35. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20110906.
- [183] YAO W, LI C, LIN S, et al. The structures of floral organs and reproductive characteristics of ornamental bamboo species, *Pleioblastus pygmaeus* [J]. Hortic Plant J, 2022, DOI: 10.1016/j.hpj.2022.06.002.
- [184] 张玉. 金佛山方竹生殖生物学及种子萌发特性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2019. ZHANG Y. Study on reproductive biology and seed germination characteristics of *Chimonobambusa utilis* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2019.
- [185] 张文燕, 马乃训. 竹类植物花粉的生活力和自然授粉[J]. 林业科学研究, 1990, 3(3): 250-255. ZHANG W Y, MA N X. Vitality of bamboo pollens and natural pollination in bamboo

- plants[J]. For Res, 1990, 3(3): 250-255. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.1990.03.011.
- [186] 上田弘一郎. 竹子的开花和死亡[J]. 竹类研究, 1974, 11(2): 57-60. HIROICHIRO U. Flowering and death of bamboo[J]. Bamboo Res, 1974, 11(2): 57-60.
- [187] 杜凡, 薛嘉榕, 杨宇明, 等. 十五年来云南竹子的开花现象及其类型研究[J]. 林业科学, 2000, 36(6): 57-69. DU F, XUE J R, YANG Y M, et al. Study on flowering phenomenon and its type of bamboo in Yunnan in past fifteen years[J]. Sci Silvae Sin, 2000, 36(6): 57-69. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7488.2000.06.009.
- [188] ZHANG X M, ZHAO L, LARSON-RABIN Z, et al. De novo sequencing and characterization of the floral transcriptome of *Dendrocalamus latiflorus* (Poaceae: Bambusoideae) [J]. PLoS One, 2012, 7(8): e42082. DOI: 10.1371/journal.pone.0042082.
- [189] PENG Z H, LU Y, LI L, et al. The draft genome of the fast-growing non-timber forest species moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) [J]. Nat Genet, 2013, 45(4): 456-461. DOI: 10.1038/ng.2569.
- [190] LI Y, ZHANG C, YANG K, et al. De novo sequencing of the transcriptome reveals regulators of the floral transition in *Fargesia macclureana* (Poaceae) [J]. BMC Genomics, 2019, 20. DOI: 10.1186/s12864-019-6418-2.
- [191] ZHANG Z Y, WANG H H, Wang Y S, et al. Whole-genome characterization of chronological age associated changes in methylome and circular RNAs in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) from vegetative to floral growth[J]. Plant J, 2021, 106: 435-353. DOI: 10.1111/tpj.15174.
- [192] BISWAS P, CHAJRABORTY S, DUTTA S, et al. Bamboo flowering from the perspective of comparative genomics and transcriptomics[J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1900. DOI: 10.3389/fpls.2016.01900.
- [193] DUTTA S, BISWAS P, CHAKRABORTY S, et al. Identification, characterization and gene expression analyses of important flowering genes related to photoperiodic pathway in bamboo[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 190. DOI: 10.1186/s12864-018-4571-7.
- [194] YAO W, LI C, LIN S, et al. Morphological characteristics and transcriptome comparisons of the shoot buds from flowering and non-flowering *Pleioblastus pygmaeus* [J]. Forests, 2020, 11(11): 1229. DOI: 10.3390/f11111229.
- [195] ZENG H Y, LU Y T, YANG X M, et al. Ectopic expression of the BoTFL1-like gene of *Bambusa oldhamii* delays blossoming in *Arabidopsis thaliana* and rescues the *tfl1* mutant phenotype[J]. Genet Mol Re, 2015, 14(3): 9306-9317. DOI: 10.4238/2015.August.10.11.
- [196] ZHU L, SHI Y, ZANG Q, et al. Functional analysis of PI-like gene in relation to flower development from bamboo (*Bambusa oldhamii*) [J]. J Genet, 2016, 95(1), 71-78. DOI: 10.1007/s12041-015-0605-y.
- [197] ZHENG Z, YANG X, FU Y, et al. Overexpression of PvPin1, a bamboo homolog of PIN1-Type parvulin 1, delays flowering time in transgenic *Arabidopsis* and rice [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1526. DOI: 10.3389/fpls.2017.01526.
- [198] LIU S, LI X, YANG H, et al. Ectopic expression of *BoYAB1*, a member of *YABBY* gene family in *Bambusa oldhamii*, causes leaf curling and late flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. J Hort Sci Biotech, 2019, 1-6. DOI: 10.1080/14620316.2019.1661289.
- [199] LIU S, QI T, MA J, et al. Ectopic expression of a *SOCI* homolog from *Phyllostachys violascens* alters flowering time and identity of floral organs in *Arabidopsis thaliana* [J]. Trees, 2016, 30(6): 2203-2215. DOI: 10.1007/s00468-016-1445-y.
- [200] JIAO Y L, HU Q T, ZHU Y, et al. Comparative transcriptomic analysis of the flower induction and development of the Lei bamboo (*Phyllostachys violascens*) [J]. BMC Bioinformatics, 2019, 20:687. DOI: 10.1186/s12859-019-3261-z.
- [201] CHENG Z, GE W, LI L, et al. Analysis of MADS-box gene family reveals conservation in floral organ ABCDE model of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 656. DOI: 10.3389/fpls.2017.00656.
- [202] SHIH M C, CHOU M L, YUE J J, et al. BeMADS1 is a key to delivery MADSs into nucleus in reproductive tissues: *De novo* characterization of *Bambusa edulis* transcriptome and study of mads genes in bamboo floral development[J]. BMC Plant Biol, 2014, 14(1): 179-179. DOI: 10.1186/1471-2229-14-179.
- [203] LOUIS B, WAIKHOM SD, GOYARI S, et al. First proteome study of sporadic flowering in bamboo species (*Bambusa vulgaris* and *Dendrocalamus manipureanus*) reveal the boom is associated with stress and mobile genetic elements[J]. Gene, 2015, 574(2). DOI: 10.1016/j.gene.2015.08.010.
- [204] GE W, ZHANG Y, CHENG Z, et al. Main regulatory pathways, key genes and microRNAs involved in flower formation and development of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. Plant Biotechnol J, 2017, 15(1): 82-96. DOI: 10.1111/pbi.12593.
- [205] 刘世男. 雷竹 *SVP-Like*, *SOCI-like* 基因的克隆及功能分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2016. LIU S N. Cloning and functional analysis of *SVP like* and *SOCI-like* genes of *Phyllostachys violascens* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.
- [206] CHENG Z, HOU D, GE W, et al. Integrated mRNA, MicroRNA transcriptome and degradome analyses provide insights into stamen development in moso bamboo[J]. Plant Cell Physiol, 2019, 61(1): 76-87. DOI: 10.1093/pcp/pcz179.
- [207] 田波, 陈永燕, 严远鑫. 一个竹类植物 MADS 盒基因的克隆及其在拟南芥中的表达[J]. 科学通报, 2005, 50(2): 145-151. TIAN B, CHEN Y Y, YAN Y X. Cloning and expression of a bamboo MADS box gene in *Arabidopsis thaliana* [J]. Chin Sci Bull, 2005, 50(2): 145-151.
- [208] FAN H, ZHUO R, WANG H, et al. A comprehensive analysis of the floral transition in ma bamboo (*Dendrocalamus latiflorus*) reveals the roles of DIFTs involved in flowering [J]. Tree Physiol, 2022. DOI: 10.1093/treephys/tpac035.
- [209] HOU D, LI L, MA T F, et al. The *SOCI*-like gene *BoMADS50* is associated with the flowering of *Bambusa oldhamii* [J]. Hort Res, 2021, 8:133. DOI: 10.1038/s41438-021-00557-4.
- [210] LIU S N, VASUPALLI N, HOU D, et al. Ectopic expression of a bamboo SVP-like gene alters flowering time and floral organs in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Tiss Org, 2022, DOI: 10.1007/s11240-022-02343-z.
- [211] XIAO G, LI B, CHEN H, et al. Overexpression of *PvCO1*, a bamboo CONSTANS-LIKE gene, delays flowering by reducing expression of the *FT* gene in transgenic *Arabidopsis* [J]. BMC Plant Biol, 2018, 18:232. DOI: 10.1186/s12870-018-1469-0.
- [212] LI, B J, XIAO G H, LUO K S, et al. Overexpression of *PvGF14c* from *Phyllostachys violascens* delays flowering time in transgenic *Arabidopsis* [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 105. DOI: 10.3389/fpls.2018.00105.
- [213] 童亮, 李平衡, 周国模, 等. 竹林鞭根系统研究综述[J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(1): 183-192. TONG L, LI P H, ZHOU G M, et al. A review of research about rhizome-root system in bamboo forest [J]. J Zhejiang A&F Univ, 2019, 36(1): 183-192. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.2019.01.023.
- [214] ALVIN K L, MURPHY R J. Variation in fibre and parenchyma wall thickness in culms of the bamboo *Sinobambusa tootsik* [J]. IAWA Bull, 1988, 9: 353-361. DOI: 10.1163/22941932-90001095.
- [215] 甘小洪, 丁雨龙. 毛竹茎秆纤维发育过程的超微结构观察[J]. 植物学通报, 2004, 21(2): 180-188. GAN X H, DING Y L. Ultrastructural study of the fiber developmental process in the culms of *Phyllostachys edulis* [J]. Chin Bull Bot, 2004, 21(2): 180-188. DOI: 10.3969/j.issn.1674-3466.2004.02.007.
- [216] BAR M N. Leaf development and morphogenesis [J]. Development, 2014, 141: 4219-4230. DOI: 10.1242/dev.106195.

(责任编辑 吴祝华)