

竹子遗传育种研究进展

陈光才, 马乃训

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要:竹子遗传育种研究因为受到其生物学特性的限制,一直进展缓慢。近年来,国内外对竹子遗传育种的研究投入加大,竹子的组织培养技术以及转基因育种发展迅速并获得了较大的进展。本文从遗传基础、常规育种和分子育种3个方面对国内外的竹子遗传育种的研究状况进行了系统的研究概述,并提出加强竹子种质资源保护,重视种质资源保存新技术的研究,加强竹子开花机理和开花人工诱导的研究,把现代生物技术与传统育种相结合,建立稳定的技术平台,以推动竹子遗传育种的新发展。

关键词:竹子;遗传基础;分子标记;常规育种

中图分类号:S791.27 **文献标识码:**A

Advances in Studies on Genetics and Breeding of Bamboos

CHEN Guang-cai, MA Nai-xun

(Research Institute of Subtropical of Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: The research on Bamboo genetics and breeding were limited by bamboo's characteristics and progressed slowly. In this paper, genetics study, traditional breeding and molecular breeding were discussed. In order to accelerate the research on genetics and breeding of bamboo, the authors suggested that the new technology on bamboo germplasm conservation should be invented, flowering mechanism and flower induced should be strengthened, molecular breeding and traditional breeding should be integrated and new technological basis of tissue culture should be established.

Key words: bamboo; genetics; traditional breeding; molecular marker

竹子是重要的森林资源之一,具有生长快、产量高、用途广、一次造林可以永续利用等特性,不仅具有重要的经济价值,而且具有良好生态功能,在人类经济生活和生存环境中起着重要的作用。尤其是近20年来,随着我国现代化林业建设的发展和退耕还林政策的实施,竹子越来越受到人们的关注和青睐。中国地处东南亚季风区的竹子分布中心,拥有丰富的竹子种质资源,共有竹类40属500余种,变种变型100种,另有存疑种13种,竹林面积500多万 hm^2 ,占全国森林总面积的4%,竹种和竹林面积约占世界的1/4。广大科技人员在竹子分类、竹林培育、形态结构、

竹材理化性质、加工利用、种质资源收集、良种繁育等领域开展了研究并取得了进展。在竹子研究中,遗传育种是相对薄弱的环节,原因在于竹子很少开花结实,限制了人们对竹子遗传基础及遗传规律的研究,难以进行选育种和多世代的遗传改良。近年来,生物技术应用到竹子育种中,在组织培养、试管苗诱导开花、转基因育种等方面取得了一定的进展,但是竹子遗传育种总体上仍然处于较低的水平,亟需根据国内外竹子遗传育种研究现状,制定并实施竹子遗传改良的策略和目标,从而促进竹子这一宝贵资源的开发和利用。

收稿日期:2004-10-22

基金项目:国家科技基础条件平台工作项目(2003DEB6J080)部分研究内容

作者简介:陈光才(1978—),男,山东高密人,硕士,研究实习员,从事竹子资源保护与开发利用,植物逆境生物学与调控等研究。

1 遗传基础研究

1.1 遗传物质的研究

染色体是细胞核内遗传物质的载体,在不同的物种间有其特异性、稳定性和数目的相对稳定性,通过对染色体的研究,可以了解物种间的亲缘关系并解释众多的遗传现象。对竹子染色体的研究始于20世纪30年代^[1,2],国内也对多种散生竹、丛生竹的染色体数目进行了比较多的研究。李秀兰^[3]对散生竹类刚竹属(*Phyllostachys*)19种、大明竹属(*Pleioblastus*)9种、唐竹属(*Sinobambusa*)3种、少穗竹属(*Oligostachyum*)2种、大节竹属(*Indosasa*)2种、赤竹属(*Sasa*)2种和倭竹属(*Shibataea*)、箬竹属(*Indocalamus*)、矢竹属(*Pseudosasa*)各1种竹子进行了研究,发现散生竹染色体数目比较稳定,均为 $2n=48$ 。对13属94种丛生竹的研究发现^[4],丛生竹染色体种内染色体数目不恒定,每个竹种都有几个染色体数目,但是有一定的规律,一般为 $2n=70\pm 2$ 。李秀兰首次发现的 $2n=104$,与张光楚^[5]发现的 $2n=64$,都是用Janaki的竹亚科(*Bambusoideae*)植物染色体基数 $x=12$ 理论无法解释,推断竹亚科植物染色体基数为 $x=8$, $2n=48$ 的散生竹是六倍体, $2n=72$ 的丛生竹是九倍体, $2n=64,96,104$ 依次为八、十二、十三倍体,竹亚科植物是典型的多倍体复合体。同一竹种染色体数目的多变性,有人认为是长期无性繁殖受到环境因子的影响而导致,深入的研究尚待进一步的开展。

1.2 开花生物学特性研究

竹子的繁殖生物学研究主要集中在花器形态、花器构造、花粉形态、花粉生活力等研究上,此外还有少量关于胚胎的研究。张文燕^[6]等通过对安吉竹种园开花竹种的研究提出竹子开花是周期和环境共同作用的结果,并提出竹类植物开花后结实率低在于雄性不育、花的形态构造及开花习性不利于授粉结实以及花期病虫害共同作用的结果。何奇江^[7]等对雷竹(*Ph. praecox* f. *prevernalis* S. Y. Chen et C. Y. Yao)花穗和花器进行了研究,发现:(1)雷竹开花时绝大多数花穗无竹叶,如3年生雷竹,无叶花穗比例高达93.32%,据此推断可能是开花植株处于生殖生长期抑制了营养生长而引起的,并最终导致开花植株的衰败死亡。(2)雷竹开花时,花丝细长使花药吐出稃片,而柱头很少露出稃片,而且花柱多弯曲,给雷竹花授粉带来了困难。另外,由于春季多雨

多风,花药常被雨水冲淋,使其花粉脱落或吸水破裂,给授粉带来了更大的困难,所以雷竹花的结构也是其不育的主要原因之一。

花粉与植物遗传育种有十分密切的关系,探讨竹类植物花粉的特性,是竹类植物开花结实、遗传育种研究的主要内容之一。花粉的生活力表现为它维持受精功能长短的能力,是由遗传基础决定的,同时也受各种环境条件的影响。张文燕^[9]等对12种竹子的花粉败育、生活力和自然授粉进行了研究,结果表明:(1)存在两种雄性不育的类型:花药合并粘连型的篨竹(*Phyllostachys nidularia* Munro)和无花粉型的雄性不育如斑苦竹(*Pleioblastus maculatus* (McClure) C. D. Chu et C. S. Chao)。(2)竹类植物花粉普遍存在着不同类型的败育现象,观察到典型圆败型和浅染型等花粉败育类型,10个竹种以浅染型败育为主,并有部分圆败。花粉败育受环境条件和遗传因子的影响,各竹种的花粉败育类型和败育程度是有变化的,华丝竹(*Pleioblastus intermedius* S. Y. Chen)、水竹(*Phyllostachys heteroclada* Oliver)等竹种盛花期的花粉败育率均达50%以上。(3)竹类植物自然授粉率很低,常常导致即使是处于盛花期的竹种也很少结实,处于盛花期的五月季竹(*Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.)自然授粉率仅仅44.4%,而斑箬茶秆竹(*Pseudosasa notata* Z. P. Wang et G. H. Ye)仅仅10%的授粉率。张文燕等^[8]对五月季竹的研究表明,发现其有性繁殖的障碍主要在于:(1)雄性器官存在着败育花药和败育花粉,花粉的发芽率在0~30%之间;(2)授粉不良,3粒以上花粉的授粉率不足40%;(3)花粉和花柱发育不良,子房闭锁及花柱过长,再加上授粉后子房发育因胚囊发育受阻或受精不良而致使种子早期败育而不能形成饱满的种子。竹类植物开花后结实率普遍低下,主要原因在于竹类植物的雄性不育和花粉败育。

植物胚胎学是植物育种的基础,但因竹子开花的不确定性及种子难以获得的原因,相关研究报道较少,只有乔士义^[10]、胡成华^[11]分别对毛竹(*Phyllostachys heterocycla* Mitford f. *pubescens* (Mazuel) Muroi)和寒竹(*Chimonobambusa marmorata* (Mitford) Makino)的胚胎学进行了研究,对小孢子的发生、花粉粒形成到雄配子体的形成、花药壁的发育、大孢子的发生与雌配子体的形成、胚的发育、胚乳及籽实皮的发育、颖果的形成进行了细致的研究。

1.3 遗传多样性的研究

20世纪70年代发展起来的DNA分子标记在竹子的分子遗传学基础和遗传变异等方面得到广泛应用。Friar^[12]首先应用 AFLP 方法对26种竹子的42个基因型进行了遗传多样性研究。Watanabe^[13]等对亚洲19种竹子的叶绿体DNA(cpDNA)的RFLP分子标记的研究表明,叶绿体DNA的多态性可以有效地解决竹子在属的水平上的系统演化关系。Taguchi^[14]通过线粒体DNA的多态性研究了刚竹属竹种的种间以及种内的遗传变异。Hsiao^[15]对台湾玉山竹(*Yushania nütakaya mensis* (Hayata) Keng f.)的群体遗传结构进行的研究,发现群体内的遗传变异十分大,51个样本中,有31个不同的克隆。Lai^[16]研究了台湾岛内23个样地的毛竹的遗传变异,鉴定出了9个克隆,而毛竹从大陆引种到台湾只有200多年的历史。可见,竹子种内的遗传变异还是非常丰富的,加强这方面的研究,对揭示竹类植物的群体遗传变异规律将是十分重要的。

国内对该方面的研究近年来也进行得比较多,傅懋毅等收集了50多个主要丛生竹种和10多个毛竹的种源,方伟^[18]等对不同种源的早竹(*Phyllostachys praecox* C. D. Chu et C. S. Chao)遗传性状进行了研究,李鹏等^[19]对巨龙竹(*Dendrocalamus sinicus* Chia et J. L. Sun)的遗传多样性进行了研究,杨光耀等^{20~22}对毛竹、苦竹(*Pleioblastus amarus* (Keng) Keng f.)、倭竹族(*Shibataeae* Nakai emend. Keng f.)竹类的遗传多样性进行了研究。

2 常规育种

2.1 无性繁殖与无性系改良

竹子由于其自身的生物学特性,开花周期不确定,开花后结实率低,不易获得种子,生产上很少进行有性繁殖育苗造林,曾经尝试的毛竹实生苗造林也因成林竹株直径小、不能达到丰产培育目的而推广甚少。在长期的生产实践中,人们发展了移竹、埋鞭、竹秆主枝、侧枝扦插、高空压条等方式进行无性繁殖等一系列成熟技术,并对无性系的改良作了较多的研究^[23~25]。

张光楚^[23]的研究表明,普遍栽培的品种中,无性系间无论形态、产量、竹笋的风味等方面存在着差异,开发利用现有优良无性系是比较现实的一种获得遗传增益的好方法;从收集的包括种源、栽培类型、栽培变种等麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Mun-

ro)种质资源中筛选优良的无性系进行繁殖推广,并且通过不同的种源之间人工辅助授粉,从获得的实生苗中挑选优良无性系,同时进行了无性系选育方法的研究。郑维鹏^[24]对福建绿竹(*Dendrocalamopsis oldhami* (Munro) Keng f.)地理种源的生长适应性进行了研究,发现种源间的差异随着造林时间的延长逐渐增强,标准枝的叶片数各处理间(不同造林年代的竹林)的差异显著性较其它性状大。陈存及^[25]等对8省16个毛竹种源的鲜笋产量、品质、新竹胸径、单株竹质量、总竹质量和抗性等性状应用主成份进行了定量的综合评价,发现毛竹地理种源间存在明显的遗传变异,不同种源毛竹抗性(病虫害)差异显著,采用多元主成分遗传指数方法,根据主成分得分值进行综合评价,筛选出综合性状优良的I类种源4个,即福建武夷、福建建瓯、福建沙县和江西上饶种源,中选种源的鲜笋质量大于群体平均值17.21%~16.42%,8种人体必需氨基酸含量平均增益15.01%,感病虫指数低于平均值24.93%~63.37%。

2.2 杂交育种

竹类的杂交育种难度非常大,利用偶然的竹子天然开花的机会,收集杂交亲本,进行属间、种间杂交,在杂种一代选择优良个体,然后进行无性扩繁,已经在丛生竹育种方面取得了一定的成果^[26~29],为世人所瞩目。近30多年来,我国仅广东和广西通过竹子有性杂交选育出10余个优良杂交种。张光楚等^[26]通过撑篙竹(*Bambusa pervariabilis* McClure) × (麻竹 + 青皮竹(*Bambusa textilis* McClure))杂交,率先成功获得的杂交子代,获得撑麻青1号、撑麻7号、青麻11号、麻版1号等优良杂交种;宁材强^[27]等用撑篙竹与大绿竹(*Dendrocalamopsis Daii* Keng f.)杂交,经过对F1代的观察、对比,选育出了撑绿3、6、8、30号4个优良杂交种,已在热带和南亚热带众多地区推广种植。竹类容易无性繁殖,只要得到一个优良杂种就能较快地大量繁殖,而且不易产生性状分离,杂种优势亦得以保存。邢新婷^[28]等利用不同种源的麻竹进行种内杂交得到了部分杂交种,袁金玲^[29]等利用麻竹和绿竹进行杂交,也得到了部分麻竹 × 绿竹杂交种,并正在进行相关组合的优选研究。利用田间竹子开花进行有目的杂交授粉,然后通过人工选择及无性系途径来繁殖优良杂种,仍然是当前技术条件下进行竹子遗传育种的重点突破口所在。

3 分子遗传改良

3.1 组织与细胞培养

国外对竹子组织培养的研究始于1968年,国内从80年代开始先后对18个属70多个竹种进行过比较系统的组培研究,其中的60种获得成功。其主要的途径为:(1)以秆芽作为外植体,诱导产生芽和根,形成竹苗的途径。(2)以成熟胚、茎尖、幼嫩的小花、再生小植株等为外植体,通过愈伤组织途径,获得再生植株。(3)以分离的竹子原生质体为外植体,通过悬浮培养,形成细胞团,但尚无竹子原生质体培养成再生植株的报道。90%以上的竹子组织培养成功的报道是丛生竹种。丛生竹主要分布在温暖湿润的热带地区,器官再生能力强,竹秆和枝条上大多具有隐芽,通常为6倍体($2n=72$)。丛生竹的休眠芽在适宜的条件下容易萌芽生根,长成新的植株。散生竹主要分布在冷暖气候交替分明的亚热带、暖温带地区,器官再生能力较弱,通常为4倍体($2n=48$),组培难度大,但是随着技术投入的加大,Gieles^[30]通过技术改进,以种子或成年竹材料为外植体,通过组培获得了11个竹属的幼苗,其中包括寒竹属(*Chimonobambusa*; 寒竹)、刚竹属(罗汉竹 *Ph. aurea* Carr. ex A. et Riviere, 黄槽竹 *Ph. aureosulcata* McClure, 白夹竹 *Ph. bissetii* McClure, 龟甲竹 *Ph. edulis* var. *heterocyclus* (Carr.) Makino, 紫竹 *Ph. nigra* (Lodd. Ex Lindl.) Munro, 乌哺鸡竹 *Ph. vivax* McClure), 大明竹属(*Pleioblastus*; *P. auricomus*, *P. variegates*), 赤竹属(*Sasa*; *S. palmate*), 业平竹属(*Semiarundinaria*; *S. fastuosa*), 筱竹属(*Thamnocalamus*; *Th. falconerii*)等温带竹种。

3.2 人工诱导开花

竹子开花的人工诱导多在离体培养条件下,通过组织培养的手段进行的。印度的Nadgauda^[31]等在1990年首次报道了印度刺竹(*Bambusa arundinacea* (Retz.) Willd.)、勃氏甜龙竹(*Dendrocalamus brandisii* (Munro) Kurz)和牡竹(*Dendrocalamus strictus* (Roxb.) Nees)3个竹种在试管内人工诱导开花现象。这之后,印度、日本、中国、中国台湾等已报道有10余个竹种人工诱导开花获得成功,但目前均未获得有效的试管种子。竹子开花的人工诱导成功率与竹种、外植体类型、培养基成分和培养条件等关系密切。已诱导开花的竹种大都属于刺竹属(*Bambusa*)、牡竹属(*Dendrocalamus*)等丛生竹类;散生竹类

即使取得成功,诱导频率也极低。同一竹种不同的基因类型也有极显著差异,张光楚^[32]对麻竹的20个无性系在相同培养条件下继代微繁,仅有17号无性系被诱导开花,并在生长初期就表现出极强的芽分化能力。

3.3 基因序列、成花转变基因分离及转基因研究

近年来,许多特殊的DNA序列用于植物系统分类的研究,如叶绿体基因组的 $rbcL$ (RUBiSCO大亚基编码基因), $matK$ (tRNA成熟酶编码基因), ndh (乙醇脱氢酶编码基因)及核rDNA的内转录间隔区(ITS)等等;Guo^[33]研究了筱竹属、箭竹属(*Fargesia*)和玉山竹属(*Yushania*)3个属21个竹种的ITS序列,结果指出:基于形态特征界定的箭竹属和玉山竹属并不是单源发生,因此需对其作进一步的研究,同时认为ITS序列可用于帮助属一级的分类。对刚竹属20种竹子的5S核糖体基因组18S~26S的内转录间隔区(ITS)的测序结果表明,刚竹属5S核糖体基因组和ITS种间的分化很小,说明这些种的起源非常年轻^[34]。

严远鑫^[35]以水稻(*Oryza sativa* L.)、拟南芥菜(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) CO基因的序列设计引物,从玉山竹(*Yushania nitakaya mensis* (Hayata) Keng f.)等5种竹种中扩增得到了CO基因的部分序列,约1.5 kb,初步分析表明竹子的CO基因与小麦(*Triticum aestivum* L.)的CO基因更接近。同时还从玉山竹等2种竹子中分离到一个2.0 kb的全新序列片断。严远鑫还采用RACE方法从麻竹中分离到了18个MADS-box基因的cDNA全长,其系统学分析表明它们明显地分为5个支。选择了5个基因分别代表这5个支的MADS-box基因,通过转化拟南芥来确定基因功能。目前已建立通过浸花法转化拟南芥的转基因体系,已将5个目的基因与启动子相连接,并连接进入载体pCAMBIA 2301的多克隆位点上,形成了5个转化质粒。目前这5个质粒正在转染农杆菌,待已种植的拟南芥达到初花时用于转化。

4 研究展望

我国拥有丰富的竹子种质资源,但是竹子遗传育种研究基础相对薄弱,为了使竹子这一宝贵的森林资源在人类的经济和生态生活中发挥更大的作用,应该重视和进一步加强竹类遗传育种的研究,建议在近期开展以下方面的工作:

(1) 竹类植物物种和种质资源是竹类遗传育种的基础,要加强竹子种质资源的保护,重视种质资源保存新技术的研究,加快优良竹种的快速繁殖,重视其遗传多样性研究,保护竹子的遗传多样性,防止特产珍稀、濒危竹种基因的灭亡或丢失。

(2) 加强竹类遗传育种应用理论基础与研究方法。实践证明,加强竹子遗传育种的基础理论研究,把握竹子自然开花的机会,进行杂交育种,仍然是进行种质创新,选育优质高产抗逆竹种的最为有效的途径,应该结合前人的工作,总结优化前人的经验,深入开展竹子遗传育种的基础理论研究,以寻求种质创新的新突破。结合竹子产业迅速发展的大好时机,开展优良抗逆(耐盐碱、水湿、干旱、寒冷等)竹种的定向筛选、培育并进行相关机理的研究,满足竹业迅速发展的需要。

(3) 继续加强竹子开花机理和开花人工诱导的研究。虽然已经对竹子的开花生物学及其开花机理进行了有益的探讨,但控制竹子开花的内在机制需要深入研究,以从根本上消除竹子开花的不确定性给遗传育种带来的困难。竹子试管开花诱导虽然已有成功的报道,但尚未获得成熟种子,因此,研究试管花形成机理,改良培养基配方,提高可孕率,获得成熟种子,加强对自然生长竹子开花的人工诱导研究,以及花粉生活力保存技术有待进一步提高。

(4) 强化现代生物技术在竹子遗传育种中的应用。现代生物技术为植物育种提供了新技术,把现代生物技术与传统育种相结合,建立稳定的技术平台。组织培养和植株再生是竹子基因工程育种的基础,其培养体系已成为研究植物形态、生理生化反应和进行遗传改良的良好载体。应重视竹子组织培养的深化研究,特别是竹子愈伤组织、胚状体诱导等机理的探讨与规律的总结,进一步完善竹子组织培养技术,充分发挥其在竹子生理、细胞、遗传等研究中的基础作用,加快竹类植物遗传图谱的构建和基因定位的研究进展,为竹子抗逆基因的转导奠定基础。

参考文献:

- [1] Hunter A W S. A karyo systematic investigation in the Gramineae [J]. Canadian Journal Research, 1934,11(4):213 ~ 241
- [2] McClure F A. New genera and species of Bambusoideae from eastern [J]. Asia Lingnan Science Bulletin, 1940,9:66 ~ 67
- [3] 李秀兰,刘松,宋文芹,等. 40种散生竹的染色体数目[J]. 植物分类学报,1999,37(6):541 ~ 544
- [4] 李秀兰,林汝顺,冯学琳,等. 中国部分丛生竹类染色体数目报道 [J]. 植物分类学报,2001,39(5):433 ~ 442
- [5] 张光楚. 丛生竹染色体数的研究[J]. 广东林业科技,1985,(4):16 ~ 21
- [6] 张文燕,马乃训. 竹类植物花期生物学特性[J]. 林业科学研究,1989,2(6):596 ~ 600
- [7] 何奇江,汪奎宏,华锡奇,等. 雷竹花穗和花器的观察研究[J]. 浙江林业科技,2003,23(2):10 ~ 15
- [8] 张文燕,马乃训,吴玲玲,等. 五月季竹开花结实的研究[J]. 竹子研究汇刊,1992,11(2):15 ~ 24
- [9] 张文燕,马乃训. 竹类植物花粉的生活力和自然授粉[J]. 1990,3(3):250 ~ 255
- [10] 乔士义,廖光庐. 毛竹的胚胎学观察[J]. 竹类研究,1984,3(1):15 ~ 23
- [11] 胡成华,喻富根,庞延军. 寒竹胚胎学观察与研究[J]. 竹子研究汇刊,1994,13(4):6 ~ 13
- [12] Friar E, Kochert G. Bamboo germplasm screening with nuclear restriction fragment length polymorphisms [J]. Theoretical Applied Genetics, 1991,82:697 ~ 703
- [13] Watanabe M. Chloroplast DNA phylogeny of Asian Bamboos (Bambusoideae, Poaceae) and its systematic implication [J]. Journal of Plant Research, 1994,107:253 ~ 261
- [14] Taguchi F. Intra and inter specific variation of mitochondrial DNA in three *Phyllostachys* species [J]. Bamb Journal, 1988,(6):28 ~ 36
- [15] Hsiao J Y, Rieseberg L H. Population genetic structure of *Yushanu nutakaya mensis* (Bambusoideae, Poaceae) in Taiwan [J]. Molecular Ecology, 1994,3:201 ~ 208
- [16] Lai C C, Hsiao J Y. Genetic variation of *Phyllostachys pubescens* in Taiwan based on DNA polymorphisms [J]. Bot Bull Acad Sin, 1997,38:145 ~ 152
- [17] 方伟,何祯祥,黄坚钦,等. 雷竹不同栽培类型 RAPD 分子标记的研究[J]. 浙江林学院学报,2001,18(1):1 ~ 6
- [18] 李鹏,杜凡,普晓兰,等. 巨龙竹种下不同变异类型的 RAPD 分析[J]. 云南植物研究,2004,26(3):290 ~ 296
- [19] 师丽华,杨光耀,林新春,等. 毛竹种下等级的 RAPD 研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2002,26(3):65 ~ 68
- [20] 杨光耀,赵奇僧. 苦竹类植物 RAPD 分析及其系统学意义[J]. 江西农业大学学报,2000,22(4):551 ~ 553
- [21] 杨光耀,赵奇僧. 用 RAPD 分子标记探讨倭竹族的属间关系 [J]. 竹子研究汇刊,2001,20(2):1 ~ 5
- [22] 张光楚,王裕霞. 竹子遗传育种工作现状及前景 [J]. 竹子研究汇刊,1998,17(1):6 ~ 9
- [23] 郑维鹏. 福建绿竹地理种源的生长适应性 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2003,27(5):51 ~ 54
- [24] 陈存及,梁一池,邱尔发,等. 毛竹种源多性状综合选择的研究 [J]. 林业科学,2001,37(Sp. 1):18 ~ 23
- [25] 张光楚,王裕霞. 竹子育种工作现状及前景 [J]. 竹子研究汇刊,1998,17(1):6 ~ 9
- [26] 宁材强,戴启惠. 撑篙竹 × 大绿竹杂交选育的研究 [J]. 广西林业科学,1995,24(4):167 ~ 168
- [27] 邢新婷. 麻竹不同地理群体遗传变异分析及良种选育研究 [D]. 中国林业科学研究院,2003

- [29] 袁金玲,傅懋毅,姜景民,等.几个丛生竹种杂交育种的研究 [A].见:中国林学会竹子分会编.中国林学会首届竹业学术大会论文集[C].2004
- [30] Gielis Johan, Woods John E, Woods Susan H, et al. Micropropagation, synthetic and germplasm storage of bamboos. United States Patent Application. PUB. APP. NO. 20020086425 [EB/OL]. <http://appft1.uspto.gov/netacgi/nph-Parser?Sect1=PTO2&Sect2=HITOFF&p=1&u=%2Fnethtml%2FPTO%2Fsearch-bool.html&r=6&f=G&l=50&col=AND&d=PG01&s1=bamboo&s2=Micropropagation&OS=bamboo+AND+Micropropagation&RS=bamboo+AND+Micropropagation>
- [31] Nadganda R S, Parasharami V A, Mascarenhas A F. Precocious flowering and seeding behavior in tissue culture bamboo[J]. Nature, 1990, 344(22): 335 ~ 336
- [32] 张光楚,陈富枢,王裕霞.麻竹离体快速繁殖技术的研究[J].竹类文摘, 1993, 6(1): 1 ~ 7
- [33] Guo Zhen-Hua, Chen Yong-Long, Li De-Zhu, et al. Genetic variation and evolution of the Alpine Bamboos (Poaceae: Bambusoideae) using DNA sequence data[J]. J Plant Research, 2001, 114: 315 ~ 322
- [34] Renvoize S A, Hodkinson T R. Classification of *Phyllostachys* [A]. In: Chappman G P. Linn Soc Sym Ser 19 [C]. London: Academic Press, 1996: 95 ~ 106
- [35] 昆明植物所.竹子开花相关基因的分离及功能研究解竹子开花之谜[EB/OL]. <http://www.cas.ac.cn/html/Dir/2003/11/24/5288.htm>