

台湾独蒜兰生长发育过程中源库关系转换研究

韩茹¹, 游乐¹, 江鸣涛², 汪得凯³, 陈妮¹, 翟俊文¹, 吴沙沙^{1*}

1. 福建农林大学风景园林与艺术学院, 福建福州 350002; 2. 福建省厦门市市政园林局, 福建厦门 361001; 3. 浙江理工大学生命科学与医药学院, 浙江杭州 310018

摘要: 光合同化物具体的运输途径影响着营养物质在不同生长阶段的资源分配, 最重要的是可以影响开花质量和果实品质, 促进观赏植物的人工栽培和生产。本研究以台湾独蒜兰 (*Pleione formosana*) 为研究对象, 利用羧基荧光素 (CFDA) 示踪和激光扫描共聚焦显微技术, 分别研究休眠期、盛花期、旺盛生长期和半枯期 4 个不同生长发育阶段的同化物运输方向, 以了解不同器官在不同时期担负的源、库功能。结果发现: (1) 在休眠期, 同化物从母球导入经过鳞茎盘后最终运输到芽, 以供新芽的生长和发育; (2) 在盛花期, 同化物主要从母球向花器官运输且运输方向不可逆, 以保证开花的数量和质量; (3) 在旺盛生长期, 同化物主要从叶片输出供给叶结构部位和母球顶端新萌生顶芽球的生长; (4) 在半枯期, 2 个新球之间竞争来自母球的营养物质, 同时仍有一部分同化物用于满足顶芽球的生长发育。研究表明, 台湾独蒜兰不同的营养器官或组织在不同生长发育阶段扮演的源、库角色各不相同, 明确其在不同阶段发挥的具体功能, 为今后的人工栽培和养护管理、商业化生产提供参考依据。

关键词: 台湾独蒜兰; 假鳞茎; 羧基荧光素; 源库转换

中图分类号: S682.31 文献标识码: A

Source-sink Exchange During the Growth and Development of *Pleione formosana*

HAN Ru¹, YOU Le¹, JIANG Mingtao², WANG Dekai³, CHEN Ni¹, ZHAI Junwen¹, WU Shasha^{1*}

1. College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China; 2. Xiamen Municipal Works and Gardens Administration Bureau, Xiamen, Fujian 361001, China; 3. College of Life Science and Medicine, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou, Zhejiang 310018, China

Abstract: The specific transport routes of photosynthetic compounds affect the resource allocation of nutrients at different growth stages. The most important is to affect the quality of flowering and fruit, and promote the artificial cultivation and production of ornamental plants. In this study, *Pleione formosana*, an endangered species, was used as the material, carboxylfluorescein (CFDA) tracer and laser scanning confocal microscopy were used to study the assimilate transport directions in four different growth and development periods, namely, dormancy period, blossom period, vigorous growth period and half dry period to understand the function of source and reservoir of different organs in different periods. During the dormancy period, assimilates were introduced from mother pseudobulb to bulb plate and finally transported to bud for the growth and development of new bud. In the blossom period, the assimilates were transported irreversibly from the mother bulb to the flower organs to ensure the quantity and quality of flowering. In the vigorous growth period, the assimilates mainly supplied the growth of the leaf and new bulbils at the apex of the mother pseudobulb. In the half dry period, the two daughter pseudobulbs competed with each other for nutrients from the mother pseudobulb, while some assimilates were still used to satisfy the growth and development of apex bulbils. The results showed that pseudobulb, as a nutrient storage organ, played an important role in assimilate distribution and generation

收稿日期 2022-11-07; 修回日期 2022-11-29

基金项目 福建农林大学 2021 年度乡村振兴服务团队项目 (No. 11899170151); 浙江省省级重点研发项目 (No. 2021C02043); 国家林草局珍稀濒危物种调查监管与行业规范项目 (No. 2020073001)。

作者简介 韩茹 (1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 园林植物种质资源与应用。*通信作者 (Corresponding author): 吴沙沙 (WU Shasha), E-mail: shashawu1984@126.com。

regeneration succession in four different periods. Its special function would provide reference for artificial cultivation and commercial production in the future.

Keywords: *Pleione formosana*; pseudobulb; CFDA; source and sink exchange

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.11.022

同化物的运输和分配是影响作物产量及品质的重要因素^[1]。1928年, MASON等^[2]提出了影响作物产量的源库理论。经典的源库理论认为: 源(source)是指产生或输出同化物的器官或组织; 库(sink)是指利用或贮藏同化物的器官和组织^[3]。同时根据碳水化合物输入作物生长中心器官的特点, 一般将生长中心器官定义为库; 为生长中心器官提供营养物质的器官定义为源^[4]。植物体源库关系与植株的生长发育息息相关^[5]。源与库之间功能上的相互作用及其能力大小, 直接影响到作物的产量和质量。

假鳞茎指兰科植物变态的茎, 通常肉质, 呈卵球形至椭圆形。作为兰科植物区别于其他科植物最典型的结构特征, 假鳞茎是水分、碳水化合物和矿物质的重要贮存器官, 因此它们在营养物质供给、调节兰花的光合作用、花发育及果实成熟等营养和生殖生长阶段有着十分关键的作用^[6]。当兰科植物遭受水环境胁迫时, 假鳞茎往往会发挥其作为“储水库”的作用, 从而使兰科植物免受干旱的胁迫影响。当然, 不同年龄阶段的假鳞茎在干旱胁迫下的形态和生理特性也会表现出很大的差异^[7]。可见, 在兰科植物的整个生长发育过程中, 假鳞茎始终扮演着不可替代的作用。

与此同时, 在兰科某些植物当中, 对同化物的运输与卸载路径也已经有了部分相关研究。如: 通过研究一卡特兰杂交品种(*Laeliocattleya* ‘Tirlemont’×*Cattleya* ‘White pearl’)的光合器官和生殖器官之间的碳平衡, 确定出花发育和形成直到花瓣褪色过程中同化物主要来自假鳞茎和老叶中的碳源^[8]; 通过探究单茎兰杂交种(*Aranda Tay Swee Eng*)同化物运输和卸载途径发现, 花序和营养枝的顶端会同时竞争来自完全展开叶片的同化物, 且完全展开的叶片是此时植株最主要的源器官^[9]。然而, 目前对于假鳞茎的存在与源库转换之间的相关性还鲜见报道。而在园艺生产实践中, 了解清楚假鳞茎的结构、功能与源库转换之间的关系对改善兰科植物的栽培和培育工作具有重要的指导作用。

独蒜兰属(*Pleione*)为兰科(*Orchidaceae*)

重要观赏植物, 全属约有 24 种 9 个天然杂交种, 中国有 19 种 4 个天然杂交种, 主要分布在我国的云南、四川、西藏、福建、台湾等地以及缅甸、泰国、老挝^[10-11]。该属植物最典型的特征就是假鳞茎每年更新, 且假鳞茎结构简单。台湾独蒜兰(*P. formosana*)为独蒜兰属最易栽培且已在中国台湾地区实现规模化人工栽培的物种, 具有先花后叶的特征, 通常 1 株仅有 1 个假鳞茎、1 个花芽和 1 个叶芽, 随着植株的不断生长和发育, 2 个芽的基部膨大形成新的假鳞茎作为翌年的生长中心^[12]。根据台湾独蒜兰在生长过程中外部形态变化特征可划分为休眠期、盛花期、旺盛生长期和半枯期。在休眠期, 植株停止生长, 叶片枯萎凋落, 地下假鳞茎连同其基部的芽处于休眠状态; 盛花期集中在 3 月中下旬到 4 月中旬, 由于其具有先花后叶的特性, 花期时叶子未开始生长或处于幼嫩状态; 叶片在花凋谢后快速生长, 处于旺盛生长期, 此时授粉成功的子房膨大发育形成果荚, 叶片基部开始膨大形成新的假鳞茎作为翌年的生长材料。在叶片半枯期, 果荚已经成熟, 此时新球已变得饱满充实、同时母球顶端的顶芽球也逐渐膨大, 植株完成了有性和无性繁殖, 为第二年的生长做好了准备^[13-15]。在其生长更新过程中植株各个部位承担着源和库的功能, 且呈现出动态变化, 尤其是作为世代交替的假鳞茎在其中发挥的作用及如何更好地利用源库理论为栽培生产提供科学合理的措施值得深入研究。

荧光示踪技术使用的示踪剂羧基荧光素(CFDA)是一种无毒害的活细胞染料, 符合标记原理的任何植株部位都能被追踪到, 同时操作方便快捷, 使用成本较低; 最重要的是荧光染料与光合同化物的结合发生特定反应使得光合同化物的卸载运输途径探究精准化、可视化。通过激光共聚焦显微镜的观察使得实验结果更加明显, 清晰可靠, 具有广泛的应用价值。

因此, 本研究以台湾独蒜兰为研究对象, 分别在休眠期、盛花期、旺盛生长期和半枯期 4 个时期, 利用 CFDA 荧光示踪技术和激光共聚焦显微镜观察, 明确植株不同部位间的源库转换关系

及同化物的运输方向, 确定出台湾独蒜兰在生长发育过程中源库关系转换以及不同器官或组织在不同时期担任的源、库功能。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究以台湾独蒜兰假鳞茎为材料, 选用课题组于 2015 年 9 月无菌播种组培苗栽培 3 年的直径为(3.0±0.5)cm 成熟假鳞茎。根据台湾独蒜兰生长状况, 分别于休眠期(2020 年 2 月 20 日, 图 1A)、盛花期(2020 年 4 月 11 日, 图 1B)、

旺盛生长期(2020 年 6 月 15 日, 图 1C)、半枯期(2020 年 11 月 14 日, 图 1D) 4 个时期进行试验。

在这 4 个时期分别从不同的部位导入 CFDA 荧光染料(表 1), 各个时期每个引入部位均在 3 株不同植株上进行 3 个生物学重复。引入及检测部位选择依据: 参照台湾独蒜兰生长发育过程中的物候特征, 选择有代表性或仅有的植株部位进行荧光导入和检测。导入部位的选择不表示该部位就是源器官, 只是为了进一步验证试验前期提出的假设是否成立。



A: 休眠期; B: 盛花期; C: 旺盛生长期; D: 半枯期(白色物质为锡箔纸, 目的是为了避光以防止荧光物质淬灭)。
A: Dormancy period; B: Blossom period; C: Vigorous growth period; D: Half dry period (the white substance is tin foil, the purpose is to avoid light to prevent the quenching of fluorescent substances).

图 1 台湾独蒜兰 4 个发育时期

Fig. 1 Four developmental stages of *P. formosana*

表 1 台湾独蒜兰生长发育过程中荧光强度检测结果

Tab. 1 Fluorescence intensity detection results in the growth and development of *P. formosana*

检测部位 Detection site	休眠期引入部位 Introduction part in dormancy period			盛花期引入部位 Introduction part in blossom period			旺盛生长期引入部位 Introduction part in vigorous growth period			半枯期引入部位 Introduction part in half dry period	
	母球 Mother bulb	母球 Mother bulb	花瓣 Petals	母球 Mother bulb	新球 1 New bulb 1	新球 2 叶片 Leaves of new bulb 2	母球 Mother bulb	新球 1 叶片 Leaves of new bulb 1	母球 Mother bulb	新球 1 叶片 Leaves of new bulb 1	
母球	较强	弱	弱	弱	弱	弱	弱	较强	弱	较强	
侧芽(新球)1	强	弱	/	/	弱	较弱	较强	较弱	较强	较弱	
侧芽(新球)2	强	/	/	/	/	较弱	较强	较弱	较强	较弱	
花器官	—	较强	强	—	—	—	—	—	—	—	

注: “弱、较弱、较强、强”表示荧光信号强弱程度; “/”表示该时期在该部位未检测到荧光信号; “—”表示该时期无该部位; 侧芽与新球为不同时期同一部位的表现形态。

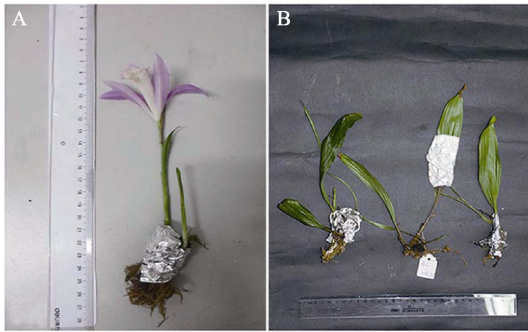
Note: “weak, relatively weak, strong, relatively strong” indicates the intensity of fluorescence signal; “/” indicates that no fluorescence signal was detected in this region during this period; “—” indicates that this part is not present at this time; The lateral bud and the new bulb were the same part in different periods.

1.2 方法

1.2.1 CFDA 标记方法 为了研究台湾独蒜兰在不同生长发育过程中的源库转换变化, 本研究利用 CFDA 示踪技术, 对同化物的运输方向和路径

进行研究, 从而确定植株不同部位所担负的源或库的功能。从母球、新球、唇瓣基部或叶背中部的韧皮部将 CFDA 引入到植物体内。用双面刀在假鳞茎的中部横切出 1 条 0.3 mm 宽的楔形切口,

深度以贯穿维管束为准。当从叶片或者唇瓣基部引入时，则用耐水细砂纸（360 #）将叶背或侧瓣外侧轻轻摩擦，以磨破维管束为准^[16]。后将浸泡有 120 μL 浓度为 1 mg/mL CFDA 丙酮饱和溶液的一小块医用脱脂棉塞入假鳞茎的切口，或者平铺在叶背或侧瓣外侧的维管束横断面处，让溶液随着筛管运输，并迅速用锡箔纸包裹假鳞茎或叶片，避免光照以防止荧光物质淬灭和丙酮溶液挥发（图 2）。



A: 从母球导入 CFDA; B: 从叶片导入 CFDA。
A: CFDA is introduced from the mother bulb; B: CFDA is introduced from the leaf.

图 2 从不同部位导入 CFDA 后的处理图示

Fig. 2 Processing after importing from different parts

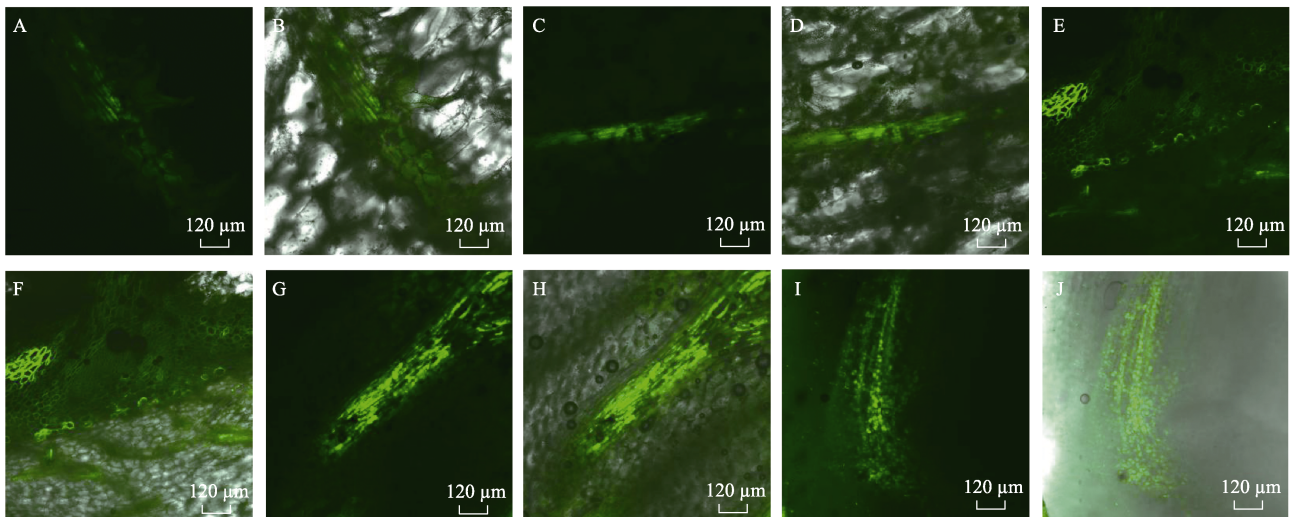
1.2.2 组织切片及显微观察 引入 CFDA 溶液的植株经过代谢 72 h 后，用自来水洗净并擦干，采

取徒手切片法，用双面剃须刀片切取假鳞茎、鳞茎盘、叶柄等部位，切片后立即置于滴有 80% 甘油液滴的载玻片上以防止染料卸出丢失，盖上盖玻片进行观察^[17]。在激发光 488 nm 下使用 Fluo View FV1200 激光共聚焦扫描电子显微镜（Olympus，日本）和 Olympus SIM scanner 扫描器观察并拍照，用 Adobe Photoshop CC（Creative Cloud）软件进行图片处理^[18]。

2 结果与分析

2.1 休眠期同化物运输方向

休眠期自假鳞茎中上部引入 CFDA，在假鳞茎侧边中下部（图 3A、图 3B）、通往鳞茎盘的筛管（图 3C、图 3D）、鳞茎盘底部（图 3E、图 3F）均检测到了连续的 CF 绿色荧光，其中在鳞茎盘底部检测到的荧光最强。说明此时同化物通过筛管向鳞茎盘底部运输，在此过程中无卸出。在假鳞茎与芽相接处（图 3G、图 3H）、芽内（图 3I、图 3J）2 个部位均检测到了大量的 CF 绿色荧光，且明显强于在假鳞茎中检测到的荧光。说明假鳞茎中的同化物通过鳞茎盘后再运输到芽。此时假鳞茎作为唯一的源，为芽的后续生长发育提供营养物质，此时芽为整个植株最主要的库。



A~B: 假鳞茎侧边中下部; C~D: 通往鳞茎盘的筛管; E~F: 鳞茎盘底部; G~H: 芽接处; I~J: 芽。

A~B: The lower side of the pseudobulb; C~D: The sieve tube to the bulb plate; E~F: The bottom of bulb plate; G~H: Bud grafting; I~J: Bud.

图 3 休眠期由假鳞茎中上部导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 3 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from middle and upper part of pseudobulb at dormancy period

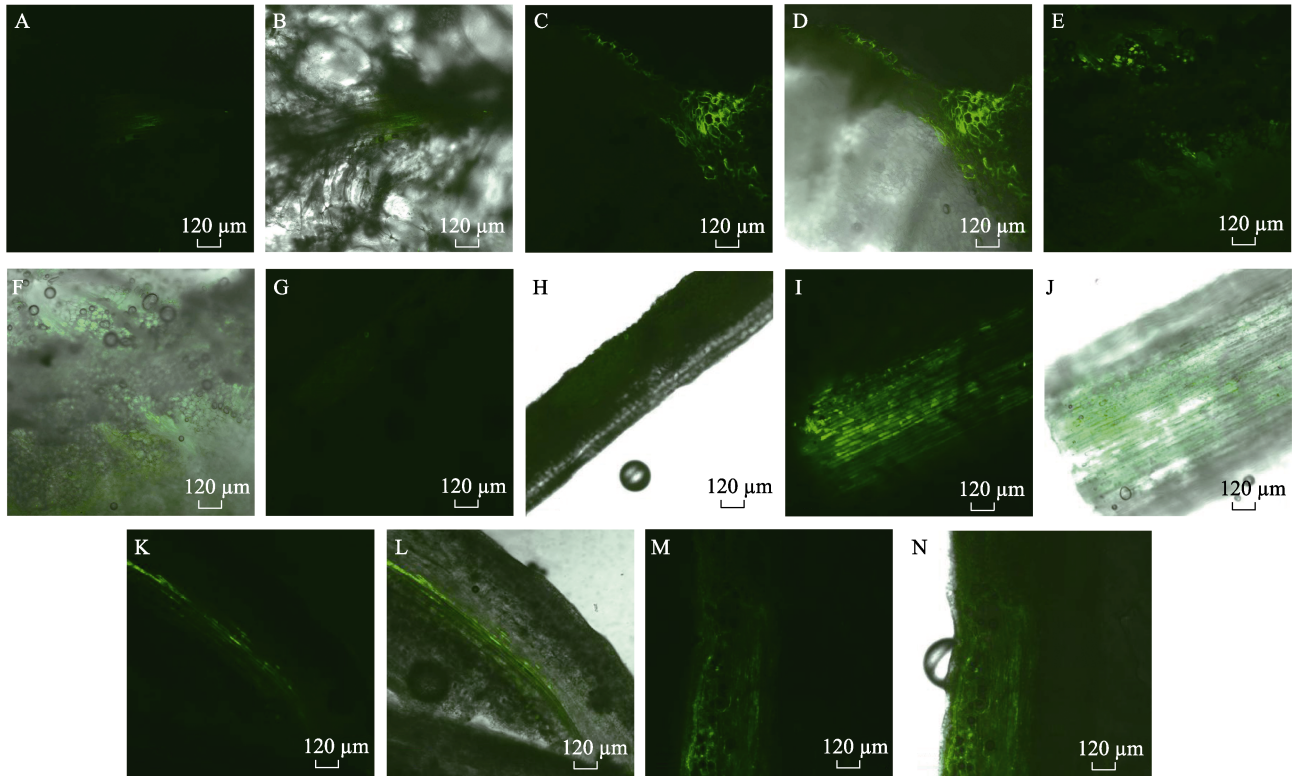
2.2 盛花期同化物的运输方向

2.2.1 从假鳞茎导入 CFDA 盛花期自假鳞茎导入 CFDA，在假鳞茎中部（图 4A、图 4B）和底

部（图 4C、图 4D）均检测到了少量的荧光信号，且底部的荧光要比中部更强。在新芽（图 4E、图 4F）和叶（图 4G、图 4H）中仅检测到非常弱的

绿色荧光,说明叶和新芽并不是主要的库。而在花器官中,花梗(图 4I、图 4J)、柱头(图 4K、图 4L)、子房(图 4M、图 4N)这些部位均检测到大量的 CF 荧光。这些现象充分表明,在盛花

期,假鳞茎作为源,花器官作为主要的库,同化物由假鳞茎通过鳞茎盘后最终会向花器官运输。与此同时,新芽、叶与花器官之间也存在着一定的竞争关系。



A~B: 母球中部; C~D: 母球底部; E~F: 新芽连接处; G~H: 叶; I~J: 花梗; K~L: 柱头; M~N: 子房。
A~B: The middle of the mother bulb; C~D: The bottom of the mother bulb; E~F: The budding junction; G~H: Leaf;
I~J: Pedicel; K~L: Stigma; M~N: Ovary.

图 4 盛花期由母球导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 4 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from pseudobulb at blossom period

2.2.2 从花瓣导入 CFDA 自花瓣导入 CFDA,在柱头子房连接处检测到了大量的绿色荧光(图 5A、图 5B),说明此时来自假鳞茎的同化物主要向花器官运输。而在假鳞茎顶部(图 5C、图 5D)、中部(图 5E、图 5F)、底部(图 5G、图 5H)几乎检测不到绿色荧光,表明同化物并未出现向假鳞茎运输的现象。因此,在盛花期同化物主要由假鳞茎向花器官运输,以满足花器官的生长发育及果实形成所需,且同化物为单方向运输。

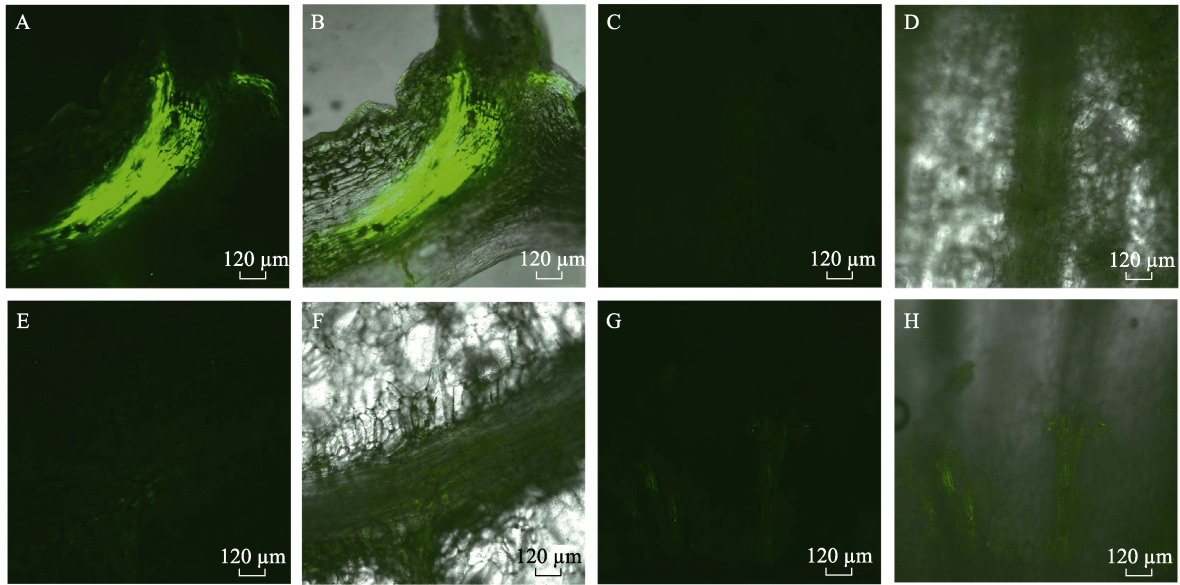
2.3 旺盛生长期同化物的运输方向

2.3.1 从母球导入 CFDA 在旺盛生长期由母球导入 CFDA,仅在母球底部和顶芽检测到极弱的荧光,其他部位未发现荧光信号。由于荧光极弱,故未用图片呈现。

2.3.2 从新球导入 CFDA 旺盛生长期由新球导

入 CFDA,在新球底部(图 6A、图 6B)、上部(图 6C、图 6D)、顶芽(图 6E、图 6F)以及母球上部(图 6G、图 6H)均检测到较弱的绿色荧光,这种现象表明此时新球并不是主要的库,同化物从新球运输到母球也不是主要的运输方向。而在母球与叶片连接处(图 6I、图 6J)检测到大量的 CF 荧光,并且该处是所有部位中检测到荧光量最多的,说明母球的顶芽与叶片连接处才是这一阶段主要的库。这与台湾独蒜兰的繁殖方式密切相关。在旺盛生长期,随着母球的营养消耗,母球顶部会形成新的 2~3 个小的假鳞茎(称为顶芽球),以进行无性繁殖。

2.3.3 从开花新球叶片导入 CFDA 在旺盛生长期由花梗基部膨大形成的开花新球对应的叶片导入 CFDA,在导入球叶柄连接处(图 7A、图 7B)

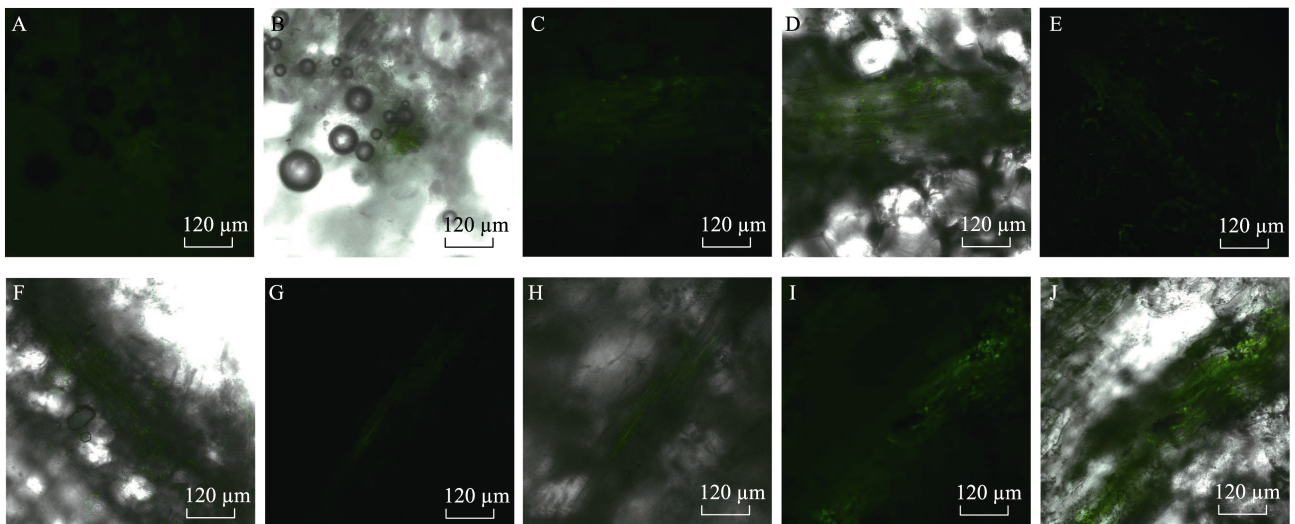


A~B: 柱头子房连接处; C~D: 母球顶部; E~F: 母球中部; G~H: 母球底部。

A~B: Stigma ovary junction; C~D: The top of the mother bulb; E~F: The middle of the mother bulb; G~H: The bottom of the mother bulb.

图 5 盛花期由花瓣导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 5 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from flower at blossom period



A~B: 新球底部; C~D: 新球上部; E~F: 新球顶芽; G~H: 母球上部; I~J: 母球与叶片连接处。

A~B: The bottom of new bulb; C~D: The top of new bulb; E~F: The new bulb crown; G~H: The top of mother bulb;

I~J: The connection of mother bulb top buds and leaf.

图 6 旺盛生长期由新球导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 6 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from side bulb at vigorous growth period

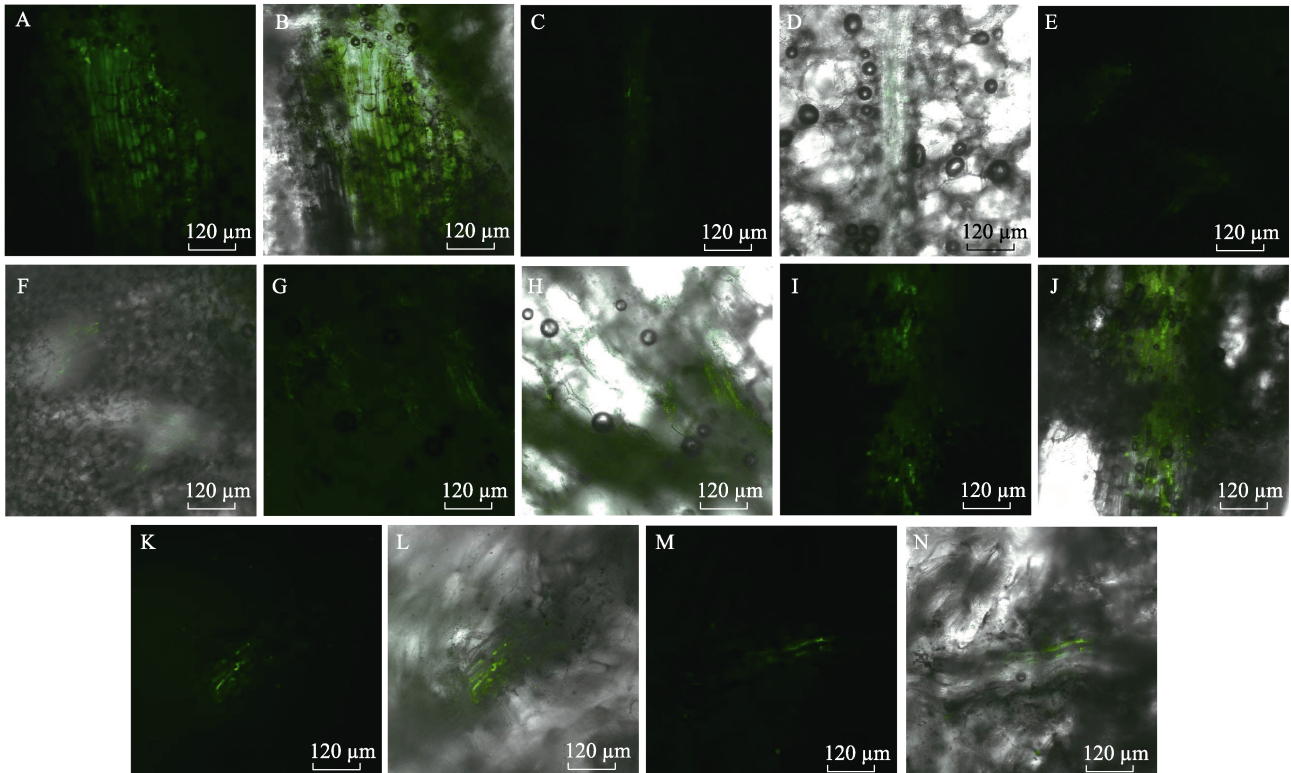
检测到明显的荧光, 在新球上部(图 7C、图 7D)、新球新芽连接处(图 7E、图 7F)仅检测到较弱的荧光, 说明此时叶片作为源器官, 同化物主要向叶结构部位运输, 仅有少量同化物供应新芽生长。在另一个尚未开花的新球叶柄处(图 7G、图 7H)也检测到了大量的 CF 荧光, 说明同化物也会向另一新球方向运输, 促进该球叶片生长。

与此同时, 在母球顶部(图 7I、图 7J)、中

部(图 7K、图 7L)、底部(图 7M、图 7N)3 部分中均检测到少量的绿色荧光。这些现象表明, 同化物会从导入球经过母球向另一个新球运输, 同时有少量同化物向母球中上部运输, 以提供母球顶端形成顶芽球所需的营养物质。

2.4 半枯期同化物的运输方向

2.4.1 从母球导入 CFDA 在半枯期自母球导入 CFDA 后, 发现在母球的上部(图 8A、图 8B)



A~B: 导入球叶柄连接处; C~D: 新球上部; E~F: 新球新芽连接处; G~H: 另一个新球叶柄处; I~J: 母球顶部;
K~L: 母球中部; M~N: 母球底部。

A~B: Lead into the bulb petiole junctions; C~D: The top of new bulb; E~F: New bulb and new bud junction; G~H: Another side of the petiole at the bulb; I~J: The top of mother bulb; K~L: The middle of mother bulb; M~N: The bottom of mother bulb.

图 7 旺盛生长期由新球叶片导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 7 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from side bulb leaves at vigorous growth period

和下部(图 8C、图 8D)仅存在微量绿色荧光,说明此时大部分同化物向其他部位进行运输,仅留有很小一部分的同化物维持母球的生活。对其中一个新球各部位进行检测发现,其中上部(图 8E、F)、叶柄(图 8G、图 8H)、新芽(图 8K、图 8L)以及新芽连接处(图 8I、图 8J)等部位都有大量绿色荧光存在。同时,发现另一个新球上部(图 8M、图 8N)荧光覆盖范围更大。说明此时 2 个新球均作为库储存同化物,但出现了同化物不均等分配的现象。

2.4.2 从新球叶片导入 CFDA 由新球叶片导入 CFDA,在对新球和母球各部位进行检测时发现,新球上部(图 9A、图 9B)和叶柄(图 9C、图 9D)处发现较多的绿色荧光,而新球与新芽连接处(图 9E、图 9F)几乎看不到绿色荧光。这一现象说明同化物会向新球假鳞茎输送,而没有向新芽运输的趋势,此时新的假鳞茎作为一个库积累部分同化物;与此同时,在另一个新的假鳞茎中部(图 9G、图 9H)、新球叶柄处(图 9I、图 9J)和新

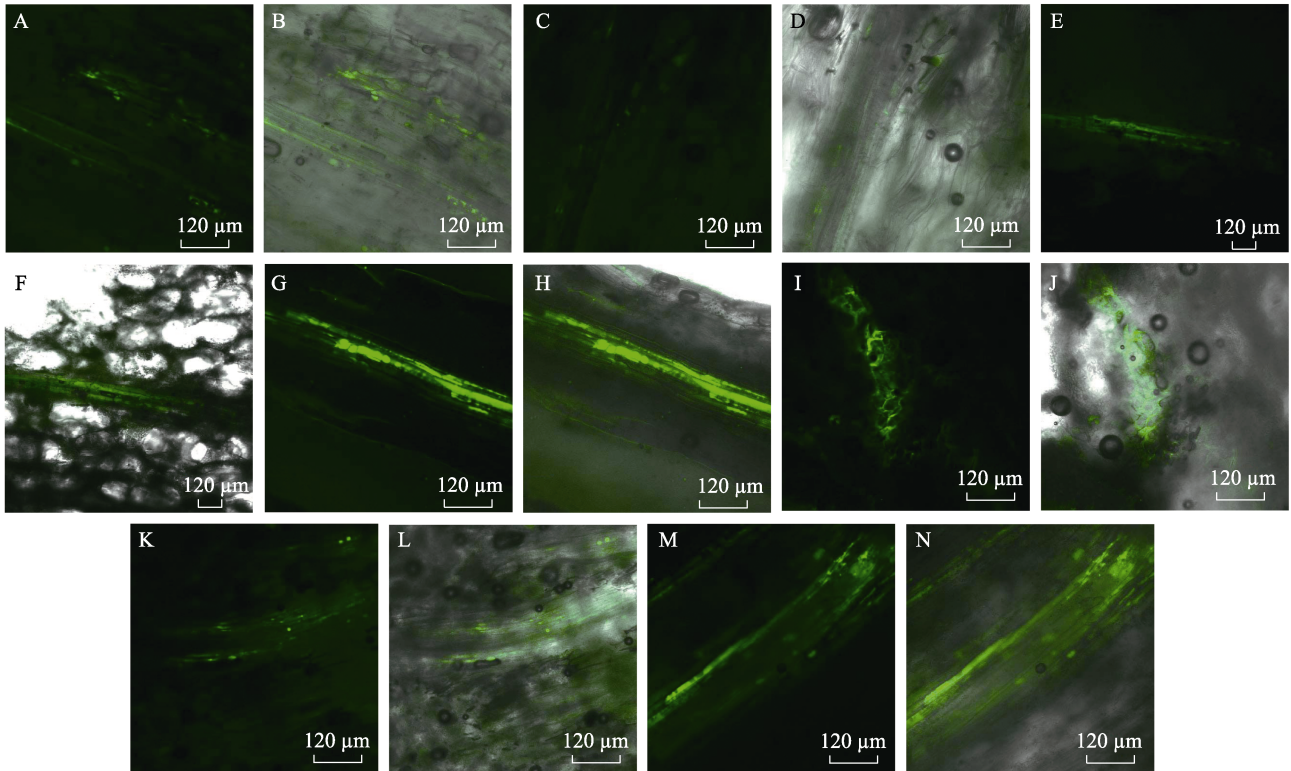
芽连接处(图 9K、图 9L)均发现了大量的荧光,说明这一新球是半枯期最主要的库,它具有更强的竞争优势;在母球上部(图 9M、图 9N)也看到了部分绿色荧光,这说明母球顶端的顶芽球会对其他新球的生长产生较大影响。因此,在半枯期,同化物会向 2 个新球以及母球顶端方向进行运输,新球是主要的库,且较小的新球是最重要的库。

3 讨论

光合同化物的分配和运输方向在很大程度上可以决定开花质量、作物的产量和品质^[19],因此探究同化物在不同时期的运输方向和目的就成为研究者重要的关注点。本研究利用 CFDA 结合激光扫描共聚焦显微技术来研究台湾独蒜兰 4 个发育时期同化物具体的运输情况,通过同化物的运输方向确定在不同时期不同组织或器官所承担的来源、库功能。

3.1 独蒜兰同化物运输途径

目前,对兰科植物的源库关系研究已经有了



A~B: 母球上部; C~D: 母球下部; E~F: 新球中上部; G~H: 新球叶柄; I~J: 新球新芽连接处; K~L: 新球新芽;
M~N: 另一个新球假鳞茎上部。

A~B: The top of mother bulb; C~D: The bottom of mother bulb; E~F: The middle and the upper part of new bulb; G~H: The lateral bulb petiole; I~J: New bulb and new bud junction; K~L: New bud and new bulb; M~N: The top of another new bulb.

图 8 半枯期由母球导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 8 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from the mother ball pseudobulb at half-dry period

一定进展。如利用 $^{14}\text{CO}_2$ 定量测定技术探究在深山紫兰 (*Spathoglottis unguiculata*) 和白芨兰 (*Bromheadia finlaysoniana*) 中源库光合同化物的分配模式, 通过对二者营养生长期、开花期、结果期 3 个不同生长阶段同化物的分配情况进行观察和比较, 结果在 2 种兰花中同时发现, 生殖期的花序和营养生长期的腋芽中都具有最高的库活性和同化物含量; 与此同时, 正在发育中的花序也要比已经成熟的花序具有更高的库活性。因此得出花器官是深山紫兰和白芨兰同化物储存最主要的库器官这一结论^[20]。同样, 在文心兰品种 (*Oncidium 'Goldiana'*) 中也得出了相同的结论^[21]。

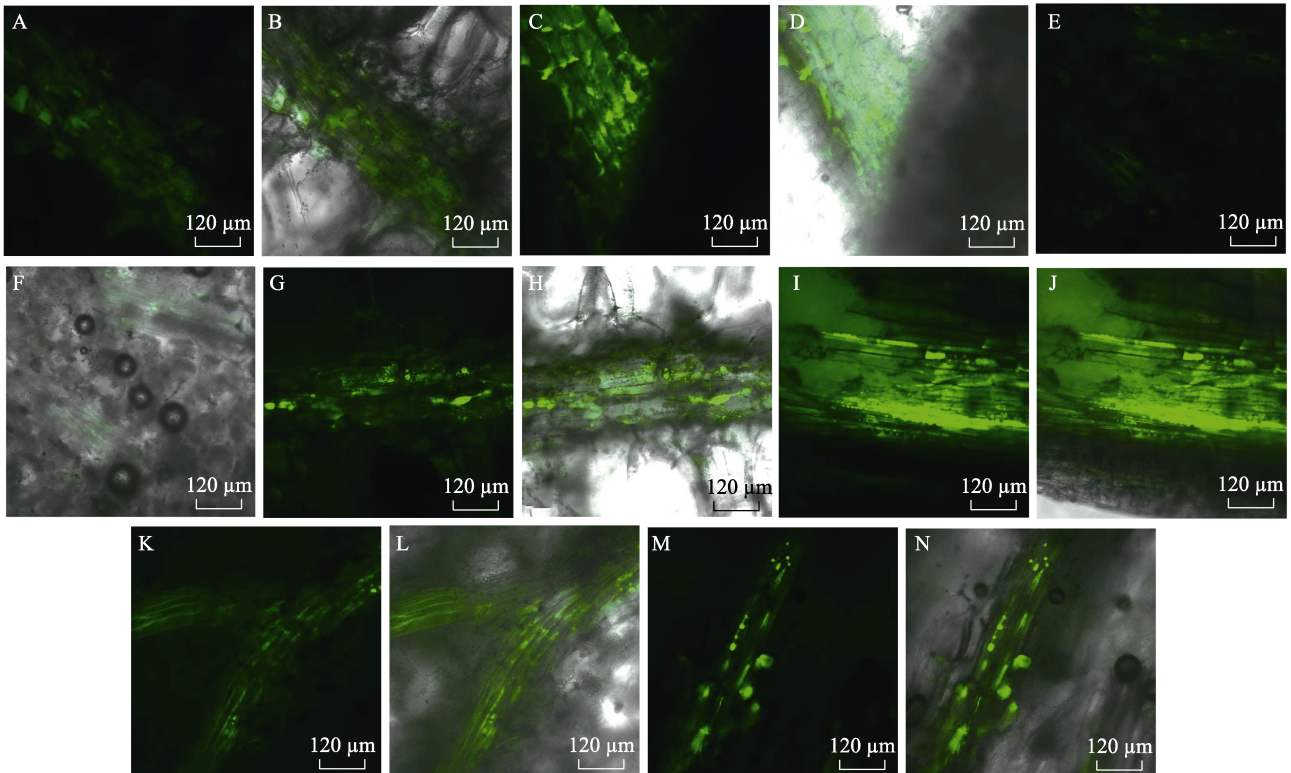
而光合同化物的运输途径具体包括 3 种方式: 共质体运输、质外体运输以及二者交替式运输^[22]。如: 梨 (*Pyrus sp.*)^[23]、苹果 (*Malus pumila*)^[24]、猕猴桃 (*Actinidia chinensis*)^[25] 等果实的同化物都以质外体途径进行运输; 而葡萄 (*Vaccinium uliginosum*)^[26]、文冠果 (*Xanthoceras sorbifolia*)^[27-28]、枣 (*Ziziphus jujuba*)^[29-30] 等果实的同化物运输在

不同发育时期存在着共质体途径和质外体途径的相互转化。如冬枣、葡萄等在发育早期为共质体运输, 到了中期同化物转变成质外体途径运输。前期课题组的研究通过对台湾独蒜兰假鳞茎的超微结构进行观察, 发现筛管和伴胞之间是通过胞间连丝相联系的, 证实了在休眠期台湾独蒜兰的假鳞茎主要以共质体途径进行物质运输^[12]。

3.2 独蒜兰源库资源分配与竞争

在休眠期观察到从母球导入的荧光在经过鳞茎盘之后最终会到达母球与芽的相接处、芽内等部位, 这充分说明了母球中储存的营养物质主要供给新芽的生长。在此时期的营养分配较单一、明确, 无资源竞争现象出现。

在盛花期观察到从母球导入的荧光在新芽、叶以及花器官中有较强的信号, 其中花器官中的信号最强。这表明了新芽和叶的生长与花器官之间存在着明显的资源竞争, 但更多的资源还是用来供给花器官的发育以保证开花的数量和质量。在对东方百合 (*Lilium Oriental hybrid*) 不同时期



A~B: 新球上部; C~D: 新球叶柄; E~F: 新球新芽连接处; G~H: 另一新球假鳞茎中部; I~J: 另一新球叶柄;
K~L: 另一新球新芽连接处; M~N: 母球上部。

A~B: The top of new bulb; C~D: The new bulb petiole; E~F: New bulb and new bud junction; G~H: The middle of another new bulb;
I~J: The lateral bulb petiole; K~L: New bud junction; M~N: The top of mother bulb.

图 9 半枯期由新球叶片导入的 CFDA 在各部位检测到的绿色荧光

Fig. 9 CLSM imaging of CF transport in after CFDA loading from the side ball leaves at half-dry period

的碳同化分配情况进行研究时发现, 含苞期时的同化物主要在花苞部位处积累, 以满足开花所需要的能量, 而在花后期, 植株的光合产物主要用于供给百合鳞茎的发育和膨大^[31]。

在旺盛生长期观察到从新球导入的荧光在母球与叶片连接处有较强的信号, 这是因为这一阶段母球的顶部会形成 2~3 个新的假鳞茎 (顶芽球), 同化物表现出这样的运输路径主要是为了满足无性繁殖的营养需要; 同时从开花新球叶片导入的荧光在母球中也检测到了信号, 说明此时母球作为一个“加油中转站”, 会有部分同化物卸出供其自身的生长。在这一时期, 母球和新球之间是相互依赖又相互竞争的, 依赖体现在母球吸收的物质也会运输给新球, 而竞争则体现在二者都会同时去吸收养分, 尽管发现母球的吸收效率远低于新球。在其他植物的营养资源竞争与分配研究中, 也有出现竞争同化物的现象。对唐菖蒲 ‘Rose Supreme’ (*Gladiolus* ‘Rose Supreme’) 盛花期时的营养分配情况进行研究时发现, 花序

与新球会同时竞争来自叶片的同化物^[32]。为了保证地下器官的健康生长, 生产上常常会选择在盛花期时去除花序, 从而减少对养分的消耗以及与地下器官之间的资源竞争。

在半枯期观察到从母球导入的荧光在新球 1 和新球 2 中都有较强信号, 且在新球 2 (较小籽球) 中信号最为明显, 这说明 2 个新球之间存在着明显的资源竞争; 同时从新球叶片中导入的荧光在母球的上部也检测到了信号, 这主要是为了满足母球顶端新长顶芽球的营养需求。

因此, 资源竞争主要体现在 3 方面: (1) 新芽、叶与花器官之间; (2) 新旧假鳞茎之间; (3) 2 个新球之间。其中, 新旧假鳞茎的资源竞争体现了假鳞茎世代更新的特性。当新旧假鳞茎同时存在时, 二者均能吸收营养物质, 但是新球会比母球吸收更多的养分以保证之后其他器官的需要, 而完成使命任务的母球在一段时间之后就会枯萎死亡, 此时的新球又会成为下一阶段之母球, 如此反复进行世代更替, 新旧假鳞茎之间交接完

任务后就会选择继续存活还是生命终结。对球根花卉同化物的研究中也发现存在类似现象，但略有不同。例如在唐菖蒲的生长发育过程中，虽然新球与籽球会同时竞争同化物，但是相对而言，新球仍然扮演“源”的角色将营养物质运输给籽球^[32]。另外，在对艳花独蒜兰（*Pleione aurita*）进行研究时发现，其果实和叶片之间也存在资源竞争的现象，这是因为果实在叶片旺盛生长期就已经开始发育，此时的果实生长需要一定的营养物质作为支撑^[33]。而本研究因未对台湾独蒜兰的果实进行同化物分配研究，故无法比较其异同之处。

3.3 假鳞茎的功能与指导人工栽培

兰科植物中的假鳞茎既可以作为营养器官，又可以作为繁殖器官存在。在储存养分、水分的同时还能生根发芽，促进植株的纵向生长^[34]。作为储存水分、碳水化合物以及矿物质的器官，假鳞茎对兰花的生长发育至关重要。首先，假鳞茎作为一个“水库”，能够使兰花在干旱胁迫的情况下及时补充水分，维持整个植株的水分平衡；其次，假鳞茎中储存的养分可以供给植株顺利完成光合作用、开花和繁殖^[35-37]。

在独蒜兰属植物休眠期的假鳞茎超微结构中观察到了淀粉粒的存在，这说明碳水化合物在休眠期的假鳞茎中主要以淀粉的形式存在，为这一时期的生长发育提供必需的营养物质^[12]。这一结论在荧光信号的检测中也得到了证实。与此同时，假鳞茎在独蒜兰属植物的氮素经济中也有着重要作用。在艳花独蒜兰的假鳞茎氮素分配和吸收的定量研究中发现，当外源氮素营养和母球中储存的氮同时存在时，果实会优先吸收老球中的氮源^[33]。

本研究通过对台湾独蒜兰假鳞茎这一特殊结构在不同时期的功能进行研究，从而找到在特定生长时期可以采取的栽培管理措施，以保证植株正常的生长和繁殖，从而满足市场的需求。

在休眠期，假鳞茎作为唯一存在器官，对整个植株的存活有着决定性的作用。这一时期假鳞茎的大小决定着养分储存量的多少。而养分储存量的多少决定着后续开花的数量和质量，养分储备充足将为后续植株的生长和存活提供有效保障。因此在栽培生产中应给予台湾独蒜兰充足的光照和水分，浇水标准常以土表面湿润为宜。同时对其进行每月一次的松土处理以保证假鳞茎的

大小和生长质量，使其拥有充足的营养储备以备后续的能量供给。

在盛花期虽然已经开始有叶片出现，但这时的叶片还不具备制造大量同化物的能力，母球仍然是作为源器官存在，以维持开花这一耗能的过程。在一些鳞茎类的球根花卉中，也有得出类似的结论。前人的研究发现，百合鳞茎只有生长到一定的大小范围才能满足植株开花的需求^[22]。同时，对东方百合进行去花苞和未去花苞对比处理时发现，未去花苞植株的鳞茎淀粉积累进程要远远慢于去花苞植株，这是由于未去花苞植株的鳞茎生长需要消耗大量的淀粉。因此在栽培生产中，适当的去花苞处理对百合鳞茎的养分积累有极强的促进作用^[31]。此外，对中国石蒜（*Lycoris chinensis* Traub）盛花期进行研究时发现，鳞茎的外层鳞叶作为“源”持续不断地向内部鳞叶提供养分，中层鳞叶作为“备用源”，待外层鳞叶营养耗尽时，能够及时的补给营养以满足生长发育中心一内层鳞叶的需要^[38]。在这一时期的栽培管理中仍然要重点关注母球的生长状态，以保证开花所需的大量能量供给。

在旺盛生长期，叶片已经成熟成为植株主要的源，这时产生的同化物主要用于满足基部新球的膨大和母球顶端顶芽球的膨大，通过比较二者之间对于营养物质的需求差异，明确了栽培时叶面施肥的必要性^[39-40]。为了保证叶片的生长质量，可以选择在晴朗天气的早上或下午使用磷酸二氢钾以 1 : 1000 的比例进行叶面喷施，施肥频率为 10~15 天 1 次，以促进叶片的光合作用和同化物的积累。同时，由于这一时期的养分消耗量大，为了保证源器官的储备满足需求，生产栽培时也可选择去除顶芽球，以减少同化物竞争，将同化物集中于新球的膨大。

在半枯期，除了 2 个新球需要大量养分之外，通过新球的荧光导入在母球上部依然能检测到信号，说明此时的顶芽球生长依旧需要一定的养分供给，但此时母球已经不再作为源，新球顶端的叶片承担着这项任务。因此，这一时期的养护栽培可继续使用磷酸二氢钾进行叶面喷施，使叶片积累一定同化物供应顶芽球的生长。

4 结论

以上结果表明，在不同的生长阶段源与库的部位各不相同。在休眠期，同化物从假鳞茎向新

芽运输；在盛花期，同化物主要从假鳞茎向花器官运输，为植株的有性生殖提供能量；在旺盛生长期，同化物主要用于供给母球顶端顶芽球的生长；而在半枯期同化物主要从叶片向未开过花的侧芽运输。总体看来，发育时期不同，同化物的分配中心也不同^[41]，运输方向也会存在着很大差异。

对台湾独蒜兰不同时期源库转换关系的研究发现，无论在任何生长时期，同化物的运输主要是为了促进有性繁殖^[42-43]。台湾独蒜兰各组织或器官之间的源库转换关系，与植株的生长、发育、繁殖密切相关^[44]。了解清楚台湾独蒜兰在不同生长发育时期同化物的运输方向，明确不同器官或组织所承担的源、库功能，将能有效解决今后人为栽培过程中的实际生产应用问题^[45]，比如在休眠期和盛花期补给充足的光照和水分以保证假鳞茎的生长质量；在旺盛生长期和半枯期使用磷酸二氢钾以叶面喷施的方式促进光合同化物的积累，满足应用生产过程中的开花数量和品质，为今后指导独蒜兰属植物的人工栽培提供一定的参考依据^[46]。

参考文献

- [1] VENKATESWARLU B, VISPERAS R M. Source-sink relationships in crop plants[J]. *Irrig Research Paper Series*, 1987(125): 19.
- [2] MASON T G, MASKELL E J. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant: II. the factors determining the rate and the direction of movement of sugars[J]. *Annals of Botany*, 1928, 42(167): 571-636.
- [3] 王超. 角倍与寄主盐肤木源库关系研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2018.
WANG C. Study on the relationship of source-sink between horn gall and its host plant *Rhus chinensis*[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2018. (in Chinese)
- [4] 邓永辉, 郭世泽, 刘平润, 程湘钰, 王焯, 唐天睿, 刘宏斌, 彭奇慧, 李琦, 杨学虎. 影响特早熟柑橘果实品质的源库关系研究[J]. *中国果树*, 2021(10): 29-35.
DENG Y H, GUO S Z, LIU P R, CHENG X Y, WANG Y, TANG T R, LIU H B, PENG Q H, LI Q, YANG X H. Research on source-sink relationship affecting the fruit quality of early maturing citrus[J]. *China Fruits*, 2021(10): 29-35. (in Chinese)
- [5] NING Y W, HONG-BO M A, ZHANG H, WANG J D, XU X J, ZHANG Y C. Response of sweetpotato in source-sink relationship establishment, expanding, and balance to nitrogen application rates[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(3): 432.
- [6] HE J, TAN B H G, QIN L. Source-to-sink relationship between green leaves and green pseudobulbs of *C₃* orchid in regulation of photosynthesis[J]. *Photosynthetica*, 2011, 49: 209-218.
- [7] HE J, NORHAFIS H, QIN L. Responses of green leaves and green pseudobulbs of CAM Orchid *Cattleya laeliocattleya* aloha case to drought stress[J]. *Journal of Botany*, 2013, 2013: 1-9.
- [8] DOGANE Y, ANDO T. An estimation of carbon evolution during flowering and capsule development in a *Laeliocattleya* orchid[J]. *Scientia Horticulturae*, 1990, 42(4): 339-349.
- [9] CLIFFORD P E, NEO H H, HEW C S. Partitioning of ¹⁴C-assimilate between sources and sinks in the monopodial orchid *Aranda* Tay Swee Eng[J]. *Annals of Botany*, 1992(3): 209-212.
- [10] 李招文, 陈文光. 独蒜兰属的资源 and 它的组织培养初探[J]. *福建果树*, 1988(1): 35-38.
LI Z W, CHEN W G. A preliminary study on the resources and tissue culture of *Pleione*[J]. *Fujian Fruits*, 1988(1): 35-38. (in Chinese)
- [11] 张伟. 独蒜兰属植物的环境适应性研究[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2017.
ZHANG W. Study on the environmental adaptability of *Pleione*[D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2017. (in Chinese)
- [12] 吴春梅, 秦思, 吴梅, 翟俊文, 吴沙沙. 台湾独蒜兰假鳞茎显微及超微结构观察[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(2): 242-254.
WU C M, QIN S, WU M, ZHAI J W, WU S S. Micro and ultrastructure of pseudobulb of *Pleione formosana*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(2): 242-254. (in Chinese)
- [13] 周育真. 台湾独蒜兰 (*Pleione formosana*) 传粉与生殖策略研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
ZHOU Y Z. The research on pollination and reproductive strategy of an orchid *Pleione formosana*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2013. (in Chinese)
- [14] 陈进燎, 周育真, 吴沙沙, 兰思仁, 彭东辉. 台湾独蒜兰传粉机制和繁育系统研究[J]. *森林与环境学报*, 2019, 39(5): 460-466.
CHEN J L, ZHOU Y Z, WU S S, LAN S R, PENG D H. Pollination mechanism and breeding system of *Pleione formosana*[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2019, 39(5): 460-466. (in Chinese)
- [15] 吴沙沙, 陈蕾, 赵亚梅, 郑泽新, 张衡, 翟俊文. 独蒜兰属种质资源及杂交育种研究进展[J]. *植物遗传资源学报*,

- 2020, 21(4): 785-793.
- WU S S, CHEN L, ZHAO Y M, ZHENG Z X, ZHANG H, ZHAI J W. Review of the germplasm resources and cross-breeding of *Pleione*[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(4): 785-793. (in Chinese)
- [16] HAUPT S, DUNCAN G H, HOLZBERG S, OPARKA K J. Evidence for symplastic phloem unloading in sink leaves of barley[J]. Plant Physiology, 2011, 125(1): 209-218.
- [17] ZHANG L Y, PENG Y B. Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit[J]. Plant Physiology, 2004, 135(1): 574-586.
- [18] WU S S, LIU X H, ZHANG Q X, LYU Y M. The role of the basal plate during the development of lily oriental hybrid cultivar 'Sorbonne'[J]. Philippine Agricultural Scientist, 2012, 95(3): 236-245.
- [19] 黄月, 海源, 张浩澜, 扈亚杰, 赵梦怡, 章英才. 荧光示踪技术在果实同化物卸载运输中的研究进展[J]. 宁夏农林科技, 2021, 62(3): 66-69.
- HUANG Y, HAI Y, ZHANG H L, HU Y J, ZHAO M Y, ZHANG Y C. Progress of fluorescence tracer technique in fruit photosynthate unloading and transportation[J]. Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology, 2021, 62(3): 66-69. (in Chinese)
- [20] HEW C S, KOH K T, KHOO G H. Pattern of photoassimilate partitioning in pseudobulbous and rhizomatous terrestrial orchids[J]. Environmental and Experimental Botany, 1998, 40(2): 93-104.
- [21] YONG J W H, HEW C S. Partitioning of ^{14}C assimilates between sources and sinks during different growth stages in the sympodial thin-leaved orchid *Oncidium goldiana*[J]. International Journal of Plant Sciences, 1995, 156(2): 188-196.
- [22] WU S S, CHEN L N, ZHANG Q X, LYU Y M. Source and sink changes of lily bulb and the transportation role of the basal plate during the development of oriental hybrid lily 'Sorbonne'[J]. Journal of Food Agriculture and Environment, 2012, 10(2): 1213-1219.
- [23] 张虎平. 梨果实内糖的转运及积累特性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- ZHANG H P. Study on characteristic of transport and accumulation of sugar in developing *Pyrus* ssp[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011. (in Chinese)
- [24] 吕英民. 苹果果实内糖卸载机制的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 1999.
- LYU Y M. Study on the mechanism of sugar unloading in apple fruit[D]. Beijing: China Agricultural University, 1999. (in Chinese)
- [25] 陈成. 美味猕猴桃果实中糖卸载特性分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- CHEN C. Characteristics of carbohydrate unloading in kiwi-fruit (*Actinidia deliciosa*)[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2016. (in Chinese)
- [26] ZHANG X Y, WANG X L, WANG X F, XIA G H, PAN Q H, FAN R C, WU F Q, YU X C, ZHANG D P. A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry[J]. Plant Physiology, 2006, 142(1): 220-232.
- [27] 赵阳阳. 文冠果果实同化物韧皮部卸载路径研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- ZHAO Y Y. Study on phloem unloading pathway of photosynthates of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019. (in Chinese)
- [28] 赵阳阳, 郭雨潇, 孙永江, 张凌云. 文冠果果实韧皮部及其周围薄壁细胞的超微结构观察及功能分析[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9): 1581-1588.
- ZHAO Y Y, GUO Y X, SUN Y J, ZHANG L Y. Ultrastructure of phloem and its surrounding parenchyma cells during fruit development of *Xanthoceras sorbifolium* Bunge[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(9): 1581-1588. (in Chinese)
- [29] 侯思皓, 边媛, 牛辉陵, 李新岗. 枣和酸枣果实韧皮部糖分卸载途径及其积累研究[J]. 果树学报, 2017, 34(12): 1580-1589.
- HOU S H, BIAN Y, NIU H L, LI X G. Phloem unloading and sugar accumulation in jujube fruits[J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(12): 1580-1589. (in Chinese)
- [30] 景红霞. 灵武长枣果实糖分卸载与运输机制研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- JING H X. Studies on sugar unloading and transport mechanism in *Ziziphus jujuba* Mill cv. Lingwuchangzao fruit[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2015. (in Chinese)
- [31] 夏宜平, 郑慧俊, 黄春辉, 徐伟伟. 东方百合鳞茎更新发育的碳同化物积累与分配[J]. 核农学报, 2006 (5): 417-422.
- XIA Y P, ZHENG H J, HUANG C H, XU W W. Accumulation and distribution of ^{14}C -Photosynthate during bulb development of *Lilium* oriental hybrid[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2006(5): 417-422. (in Chinese)
- [32] 苑智华, 何秀丽, 徐哲, 义鸣放. 唐菖蒲球茎形成期蔗糖和淀粉代谢及其相关酶活性[J]. 林业科学, 200(8): 47-51.
- YUAN Z H, HE X L, XU Z, YI M F. Metabolism and related enzymes activities of sucrose and starch in the stages of bulb formation of *Gladiolus hybridus*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008(8): 47-51. (in Chinese)
- [33] ZHANG W, ZHANG S B, FAN Z X. Quantifying the nitrogen allocation and resorption for an orchid pseudobulb in relation to nitrogen supply[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 291: 110580.

- [34] ZHEN Z F, CRAIG E M, JENEY D, CHE L H, BABS W. Functional relationship between leaf/stem pseudobulb size and photosynthetic pathway in the Orchidaceae[J]. Canadian Journal of Plant Science, 2021, 102(2): 419-426.
- [35] HE J. Physiological roles of the green pseudobulb in tropical epiphytic orchids[J]. Advances in Plants & Agriculture Research, 2018, 8(1): 75-77.
- [36] HEW N. Orchid pseudobulbs—'false' bulbs with a genuine importance in orchid growth and survival![J]. Scientia Horticulturae, 2000, 83: 165-173.
- [37] LI J W, ZHANG S B. Physiological responses of orchid pseudobulbs to drought stress are related to their age and plant life form[J]. Plant Ecology, 2019, 220: 83-96.
- [38] 王晓静. 中国石蒜淀粉积累与鳞茎生长的关系研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2011.
WANG X J. Study on accumulation of starch and growth of *Lycoris chinensis* Traub bulbs[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2011. (in Chinese)
- [39] 何华, 康绍忠, 曹红霞. 灌溉施肥部位对玉米同化物分配和水分利用的影响[J]. 西北植物学报, 2003(8): 1458-1461.
HE H, KANG S Z, CAO H X. Effect of irrigation and fertilization sites on dry matter partition and water use efficiency of corn[J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 2003(8): 1458-1461. (in Chinese)
- [40] 何华, 康绍忠. 灌溉施肥深度对玉米同化物分配和水分利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2002(4): 454-458.
HE H, KANG S Z. Effect of fertilization depth on dry matter partition and water use efficiency of corn[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2002(4): 454-458. (in Chinese)
- [41] 刘颖慧, 贾海坤, 高琼. 植物同化物分配及其模型研究综述[J]. 生态学报, 2006(6): 1981-1992.
LIU Y H, JIA H K, GAO Q. Review on researches of photoassimilates partitioning and its models[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006(6): 1981-1992. (in Chinese)
- [42] 吴沙沙, 周育真, 李淑娴, 麻学勇, 彭东辉. 台湾独蒜兰种群动态与繁殖方式研究[J]. 福建林学院学报, 2014, 34(4): 297-303.
WU S S, ZHOU Y Z, LI S X, MA X Y, PENG D H. Population dynamics and reproductive modes of *Pleione formosana* Hayata[J]. Journal of Fujian College of Forestry, 2014, 34(4): 297-303. (in Chinese)
- [43] 吴沙沙, 周育真, 兰思仁, 刘江枫, 徐建国, 彭东辉. 福建省台湾独蒜兰分布及居群特征[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2014, 43(4): 379-384.
WU S S, ZHOU Y Z, LAN S R, LIU J F, XU J G, PENG D H. Distribution of *Pleione formosana* Hayata in Fujian province and its population characteristics[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2014, 43(4): 379-384. (in Chinese)
- [44] RUAN Y L, PATRICK J W. The cellular pathway of post-phloem sugar transport in developing tomato fruit[J]. Planta, 1995, 196(3): 434-444.
- [45] SHI Y C, ZHANG W, ZHANG S B. Biomass and active compounds accumulation of the medicinal orchid *Pleione bulbocodioides* in response to light intensity and irrigation frequency[J]. Chemistry & Biodiversity, 2022, 19: e202200056.
- [46] ZHANG W, HUANG W, ZHANG S B. The study of a determinate growth orchid highlights the role of new leaf production in photosynthetic light acclimation[J]. Plant Ecology, 2017, 218(8): 997-1008.