

慈姑属植物的生态及进化生物学研究进展

戴 璨^{1,2,3*}, 覃道凤¹, 罗文杰¹

(1. 湖北大学资源环境学院, 武汉 430062; 2. 湖北省生物资源绿色转化协同创新中心, 武汉 430062;

3. 区域开发与环境响应湖北省重点实验室, 武汉 430062)

摘 要: 慈姑属 (*Sagittaria* L.) 隶属于泽泻科, 是世界广布的水生植物, 其生境多样、叶形和繁殖表型复杂, 进化地位较特殊, 是生态和进化生物学研究较典型的材料。笔者在查阅相关慈姑属研究的大量文献的基础上, 对前人研究的物种、探讨的问题及研究结果进行了归纳与总结: 慈姑属物种存在广布种和濒危种, 且个别物种的濒危现状可能与其生境条件相关; 慈姑属的个别种类成为稻田入侵杂草, 其竞争能力因慈姑种类及水稻栽培品种的不同而各异; 环境对慈姑属植物有很强的塑造作用, 不同环境还会造成慈姑所在的水生植物群落结构发生变化; 慈姑属植物具有较高的遗传多样性; 在繁殖方面, 慈姑属植物体现出不同繁殖方式和两性功能的权衡, 以及在繁育系统上从雌雄同株到雌雄异株的进化途径。本文还提出了相关研究存在的不足、研究中应注意的科学问题, 并对慈姑属植物未来的研究方向提供了新思路。

关键词: 慈姑属; 生态; 进化; 生态修复; 表型可塑性; 经典分类; 谱系地理; 生活史权衡

中图分类号: Q949.71⁺2.5 文献标识码: A 文章编号: 2095-0837(2015)05-0620-13

Ecological and Evolutionary Studies on *Sagittaria* (Alismataceae)

DAI Can^{1,2,3*}, QIN Dao-Feng¹, LUO Wen-Jie¹

(1. School of Resources and Environmental Science, Hubei University, Wuhan 430062, China; 2. Hubei Collaborative Innovation Center for Green Transformation of Bio-Resources, Wuhan 430062, China; 3. Hubei Provincial Key Laboratory of Regional Development and Environmental Response, Wuhan 430062, China)

Abstract: The genus *Sagittaria* belongs to Alismataceae, of which many aquatic plants have worldwide distribution. The plants in *Sagittaria* live in diverse habitats, with complex phenotypic response to their environment (both vegetative and reproductive), and are basal lineages in monocots, which make them a good study system for ecologists and evolutionary biologists. Among all related studies on *Sagittaria*, this review generalized the species of interest, the questions being asked and their conclusions. Typically, there are both common and endangered species in this genus, and ecological factors probably account for the endangerment. Some *Sagittaria* species have become invasive weeds in areas of paddy fields; however, competitive ability seems variable depending on different rice cultivars. Environment plays a big role in shaping phenotypes and has a large effect on the community structure of aquatic systems with *Sagittaria* plants. There are relatively high levels of genetic variation in *Sagittaria* species. With regard to reproduction, the plants show tradeoffs between sexual and asexual reproduction, and between two gender functions. There is strong evidence in the evolutionary path from monoecy to dioecy in *S. trifolia*. In this review, we also mention the lack of research in certain areas, emphasize some methods and ideas, and point out future directions.

收稿日期: 2015-06-18, 退修日期: 2015-07-23。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270279); 教育部留学回国人员科研启动基金。

作者简介: 戴璨(1983-), 女, 博士, 研究方向为植物生态和进化生物学。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: daican@hubu.edu.cn)。

Key words: *Sagittaria*; Ecology; Evolution; Ecological restoration; Phenotypic plasticity; Classic taxonomy; Phylogeography; Life-history tradeoff

生态和进化生物学(ecology and evolutionary biology, EEBio)是生物学和环境科学领域最热门的研究方向之一,从这个角度对不同的个体、种群、群落,甚至生态系统的探索能揭示物种与生物和非生物环境之间的关系,阐明生物体适应环境变化的机制,理解自然界多样性和一致性的缘由,探求人与自然和谐共处的方法和途径。生态和进化生物学的综合性较强,从分子层面的多样性和发育适应机制、个体性状的变异、生态系统的结构和功能,到物种的分化形成和种间关系,均是EEBio的关注热点;其研究的时间和空间跨度也很广。我国在学科的分类上(中国教育部)没有把进化生物学作为独立的一级或二级学科,生态学也是近期(2011年)才提升为一级学科的。尽管如此,国内学者对开展此类研究的兴趣始终不亚于欧美国家,相关成果也让我们对自然界的有机体及其环境产生了更深的认识和理解。

慈姑属(*Sagittaria* L.)是单子叶植物基部类群泽泻科(Alismataceae)的一个属,属内全部为水生或沼生草本植物。该属植物生长范围较广,淡水、江河入海口、滨海盐水、湿地、沼泽、水稻田等均有分布。目前,世界范围内已确认的慈姑属物种有近40个,且多数分布于美洲的热带和北温带地区^[1],其中北美洲现已确认的物种有24个^[2],热带地区(包括拉丁美洲和南美洲)已确认的物种有14个^[3]。中国分布的慈姑属植物有7种(陈家宽^[4]报道的8个物种中,武夷慈姑现已被并入利川慈姑,此结果来自 *Flora of China*: <http://www.efloras.org>),其中小慈姑(*S. potamogetifolia*)和利川慈姑(*S. lichuanensis*)为中国特有。慈姑属内很多物种都有球茎大、淀粉含量高、可食用的特点,因此被世界各地作为作物种植^[4-6]。我国作为食用或药用植物而栽培的慈姑一般认为是野慈姑(*S. trifolia*)的一个变种^[7]。

慈姑属植物被许多生态学家和进化生物学家所关注有其特殊原因。第一,慈姑属植物的水生生境

呈多样性,特别是能在不同盐度、水深和淹没期的区域生长,生长环境的变化给特定种群和群落结构带来的影响和表型可塑性提供了研究便利;第二,目前全世界正面临水生环境的富营养化和污染问题,慈姑属作为世界广布的水生植物,其在生态修复中的机理和功效被广泛关注;第三,慈姑属很多种类的生境与栽培水稻的生境相似,它们常形成稻田恶性杂草,已有很多研究关注其与水稻之间的相对竞争能力和防控措施,并观察和记录了各地的人侵慈姑属植物;第四,慈姑属作为单子叶植物的基部类群之一,其中一些种类已处于濒危或接近濒危,因此,对其经典分类和利用现代分子生物学手段探明种群内和种群间的遗传多样性和谱系地理也是学者们的研究兴趣;第五,该属植物特殊的性别表达(雌雄异花同株或雌雄异株)和兼有有性和克隆的生殖方式,使慈姑属的开花传粉生态学和繁殖进化研究成为热点之一。

在阅读和整理文献的过程中,笔者发现很多中国学者都将其研究材料列为欧洲慈姑的常见种(*S. sagittifolia*)^[8-20],经过反复阅读、仔细核对其取材方法并咨询有关专家,我们认为其中绝大多数都应该是野慈姑(*S. trifolia*)的一个栽培变种(文献^[13]除外,因其采用的材料为外来物种,笔者不确定其是否为*S. sagittifolia*)。据中国植物志(<http://frps.eflora.cn>)介绍:“本种(笔者注:*S. sagittifolia*)主要分布于欧洲,在我国仅在新疆阿勒泰地区采到少量标本。长期以来,我国一些学者把慈姑误定为本种者甚多,应予以澄清”。故我们建议有关学者仔细核对研究材料,避免物种混淆。笔者将收集的所有文献从两方面进行汇总:一方面为每篇文献研究涉及到的慈姑属具体物种(如果只涉及到属或科,没有具体物种的就不进行分类);另一方面为每篇文献研究涉及到的生态学、进化生物学的研究方向及其研究结果。本文的目的在于归纳慈姑属的生态和进化生物学研究,分析总结慈姑属植物的研究进展,并对慈姑属植物未来的研究方向

提出建议。

1 慈姑属研究涉及的物种

从文献研究的物种来看,慈姑属中分布较广的物种关注度最高。例如,中国分布的慈姑属7个物种中,虽然只有2个中国特有种,但是在79篇相关研究文献中,除2篇来自日本学者^[21,22]的报道外,其余77篇全部为中国学者的研究成果。其中对分布最广、最常见的野慈姑(*S. trifolia*)的研究较多,占有所有研究文献的46.8%(37篇),这与研究材料获取的便利性是分不开的。在美洲分布较广的慈姑属物种有*S. trifolia*和*S. lancifolia*,在我们查阅的54篇相关文献中,有31篇都是针对这2个物种的研究。值得一提的是,对中国分布的慈姑属物种的研究基本是陈家宽及其学术团队的贡献,而对美洲分布的慈姑属物种的研究被Spencer Barrett及其合作者所垄断。此二位学者可以说是研究慈姑属进化及生态学的奠基人,从他们辐射出来的众多学者也成为慈姑属研究乃至植物生态和进化生物学领域不可忽视的中坚力量。

慈姑属中的几个分布相对狭域或面临濒危的物种也受到关注。例如,中国特有物种利川慈姑(*S. lichuanensis*)^[23,24]和小慈姑(*S. potamogetifolia*)^[25,26],濒危物种浮叶慈姑(*S. natans*)^[27,28];仅分布于美国南、北卡罗莱纳州(South Carolina & North Carolina)几个郡(County)的*S. fasciculata*^[29,30]。

此外,还有一些研究关注的对象是慈姑属的入侵植物或新纪录种。例如,对原产美洲的加州慈姑(*S. montevidensis*)^[31,32]和阔叶慈姑(*S. platyphylla*)^[33]入侵形成稻田恶性杂草的研究;以及刘帆等^[34]对利川慈姑(*S. lichuanensis*)在贵州省分布的新纪录报道和张彦文等^[35]对美洲入侵中国东北的禾叶慈姑(*S. graminea*)的研究报道。

2 慈姑属研究的内容及结果分析

2.1 环境对慈姑属植物的影响

此类研究大致可分为两类:一为环境对慈姑属特定物种的影响;二为环境对水生植物群落结构的

影响,其中涉及到了慈姑属的植物。

第一类研究包括物候和光照对慈姑生长和繁殖的影响^[21]、营养对叶形的影响^[36]、水位对生长的影响^[37,38]、生境对濒危物种分布的影响^[29,30],以及温度对发育的影响^[39]等。从这些研究来看,慈姑的表型可塑性很强,其叶形、营养生长、花芽分化和干物质积累都在一定程度上受环境的控制,特别是在不同磷水平影响下其叶形态不同,这或许能成为水营养环境的指示指标。关于慈姑属植物的繁殖资源投入受环境影响的相关研究,我们将其归并入2.5小节(慈姑属的开花传粉生态学和繁育系统进化)。

第二类研究的物理环境包括水流速度^[40]、水位^[41-46](如hydroperoid^[41,42]; flood/water depth^[43,44])、盐度^[42-47](包括salinity concentration^[42-47]; salinity influx rate and duration of exposure to salinity^[44,46,47])、基质^[42]、富营养化^[48]和原油的泄漏^[49]等;生物环境包括种间竞争^[41,45]和群落演替的不同进程^[50]等。慈姑属植物通常是水生环境中的常见种和优势种,但由于各种环境因子的改变,其相对多度也会发生变化。特别是有一些研究指出*S. latifolia*、*S. platyphylla*的耐盐性不强,而*S. lancifolia*是慈姑属植物在淡水和盐水环境中最有竞争力的物种,但不如*Spartina*等盐沼优势植物。恶劣的环境如富营养化和原油污染对慈姑属植物并没有负面影响,富营养化水体还能增加其在群落中的相对多度。但水深对慈姑的影响多种多样,这可能与其它环境因子的共同作用相关,且环境因子之间还可能存在交互作用,群落内可能有不同物种间的竞争作用。因此,在此类研究中应特别注意控制多个变量。

2.2 慈姑属植物作为生态修复物种的能力及其评价

水环境污染大致分为富营养化、重金属和原油泄漏3大类,慈姑属植物作为生态修复物种,对其修复能力的评价也主要针对这3大污染。

对水体富营养化的研究颇多^[8-16,19,51-58],大多是针对慈姑属植物对水体中总氮总磷去除作用的研究。此类研究结果的差异很大,单纯研究慈姑属植物的均认为其去除水体内总氮总磷的能力

较强; 在多种植物的比较研究中, 有4篇文献研究得出的结论是慈姑属植物去除总氮总磷的能力最强, 有2篇文献研究结果评价其去除能力中等, 有6篇文献研究认为慈姑去除能力最弱。不同的研究结果, 可能与不同水体富营养化的程度相关, 也可能与相比较的其他物种相关, 还与不同的实验条件(如温度、季节、栽种水平等)或水体的其他理化条件相关。有研究对两种水体中相同5个物种的去氮能力进行比较, 结果发现其中一种水体中慈姑的去氮能力较强, 而在另一种水体中则较弱^[56], 说明在此类研究中可能没有统一的最佳选择, 而必须因地制宜的治理水体富营养化。还有研究指出, 矮慈姑(*S. pygmaea*)对富营养水体中的蓝绿藻类有一定的抑制作用^[59], 这暗示其对富营养化水体有多重修复作用。我们认为, 慈姑去除水体中总氮总磷的一个不可比拟的优势是其球茎的可收获性, 因为慈姑在自然环境中的生长一般需吸收氮元素, 这与富营养化水体中过多的氮正好互补, 最重要的是慈姑的球茎可食用有市场需求, 如果能在富营养化水体中广泛栽种, 可达到既治理水体又收获球茎的双重效果。

在治理重金属污染方面, 有关研究均显示慈姑对铜、铅、镉、锌、锰等重金属的富集能力较强^[20,60], 在此类污染水域的生态治理中有较大的发展潜能。在治理原油泄漏方面, 慈姑属植物对柴油和原油污染水体的耐受性较强, 在一定的实验条件下有降解油污染的能力^[18,61]; 但也有研究指出燃烧原油不失为一种快速降解的途径, 且慈姑等水生植物在火后的恢复能力较强^[62]。总体来看, 利用慈姑属植物对水体(或土壤)重金属和原油污染进行生态修复的研究不多, 鉴于其具有分布广泛且生命力顽强的特点, 笔者认为有待深入开展这方面的研究。

值得一提的是, 美国 Kissimmee 河的生态修复中, 并不是针对水体的某种污染, 而注重的是恢复 Kissimmee 水生态系统原有的复杂性和多样性, 特别是其湿地植物群落(因为水坝对水流的控制大大降低了原来的洪水区域)。慈姑属植物作为阔叶

沼泽群落(broadleaf marsh)的主要物种之一, 其盖度的恢复是量化修复效果的参数之一。在不同时间段长期跟踪观测后, 研究人员指出恢复这类群落不但要考虑平均水深和持续时间, 更重要的是要考虑水淹没的周期和洪水脉冲效应(flood pulse)^[63,64]。这对我国相关生态修复的研究有极大的启示和借鉴作用。

2.3 慈姑属植物作为稻田恶性杂草的竞争能力和防控措施

慈姑属植物如果生长在稻田中, 则会与水稻竞争光照和养分, 造成水稻减产。有研究指出, 在持续施用农药的地方, 野慈姑的抗药性很强^[22], 一般的农药浓度对其基本不起作用^[65]。真菌寄生会导致慈姑生长不良和叶枯病, 因而被认为是生物防控的一种有效手段^[32,66]。还有少量研究关注到水稻对慈姑的化感作用^[31,67], 发现27个水稻栽培品种中有7个品种的化感作用很强, 对杂草生长的抑制达到90%以上。这给慈姑属恶性杂草的防控提供了一个新视角, 即栽培水稻本身的竞争能力就能达到抵制杂草的较好效果。还有研究发现即使在高密度下, 慈姑对水稻的产量影响也不大^[68]。然而也有研究发现慈姑会造成水稻大量减产^[69], 这可能与所研究的慈姑属物种不同有关, 或与水稻不同栽培品种相关。

2.4 慈姑属的经典分类、遗传多样性和谱系地理学

慈姑属的经典分类吸引了大批中国学者, 他们从染色体数目到核型分析^[17,70-72]、营养和繁殖器官的形态结构到花器官、果实的发育^[73,74], 以及叶形多样性的量化^[75]等方面进行了研究, 为探索慈姑属内的种间关系奠定了基础。也有研究从多个表型和核型性状出发, 结合分子证据, 总结了 中国乃至世界慈姑属的亲缘关系^[76-83], 这些结论与陈家宽^[4]对慈姑属植物系统进化研究的结果基本一致。

前人对慈姑属植物的遗传多样性从种群内、种群间和种间3个水平进行了研究, 并解决了以下几方面问题:

第一, 慈姑属植物的无性系繁殖能力通常较强, 那么其无性繁殖对于现有种群的贡献如何? 多

数研究指出, 慈姑属植物多个物种的克隆水平处于中、低水平^[84-87], 也就是说, 野外种群的有性繁殖占有重要的地位。这与笔者在野外观察到的其水生生境的短暂性相吻合, 因为浅水或沼泽区域的水位年际变化较大, 造成自然种群维持生长的时间十分有限, 种子库从而成为建立种群的重要基因来源。因此, 在对该属植物进行相关实验时, 应特别注意其自然种群的历史和连续性, 因为这可能会导致无性系分株的相对比率和种群遗传结构的改变。

第二, 慈姑属植物的遗传多样性如何? 前人对该属的研究表明, 多个物种遗传多样性都处于中高水平^[27, 28, 88-92], 特别是一些濒危物种均表现出较高的遗传多样性, 这说明其濒危原因可能与生态因素相关, 而非遗传变异的限制。然而, 少数狭域分布的物种, 如利川慈姑的克隆多样性和遗传多样性均较低^[32], 暗示其自然种群的有性生殖能力较弱, 基本靠无性繁殖, 且其东、西区域的种群分化^[101]表现出奠基者效应或瓶颈效应。

第三, 慈姑属植物种群间的基因流动如何? 多个研究结果均显示种群间的分化程度相对较低, 即基因流水平很高^[93-95]。这表明该属植物的花粉流或种子散布能力较强, 水体的连通性可能在一定程度上促进了种子的扩散。

第四, 慈姑属植物的谱系地理格局如何? 相关研究表明, 不同物种经历的演变和扩散历史是有其特殊性的, 如野慈姑没有特殊的避难所^[95], 而美洲慈姑(*S. latifolia*)的冰期避难所十分明显^[92]。美国2个不同分布的濒危物种极有可能是同祖先分化的姐妹物种对^[91]。随着慈姑属物种新的分子标记的发现^[96]和高分辨率遗传变异技术的应用(如SNP等), 有望将该属植物生态和进化生物学研究引入一个崭新的时代。

2.5 慈姑属的开花传粉生态学和繁育系统进化

此部分研究占有慈姑属生态和进化研究的比例最大, 论文的数量占有研究文献的三分之一以上, 研究的物种几乎囊括了慈姑属所有中国分布的物种和常见的美洲种。具体研究领域可概括为以下4个方面:

(1) 有性繁殖和无性繁殖的基本特征和交配系统

此类研究包括开花观察和传粉生物学研究方法^[97-102]、传粉相关器官和过程的定性定量描述^[101-106]、株芽形成和生活史^[23]、异交率估测^[105-108]和种子萌发条件^[25]等, 此类文献发表年代相对较早且研究内容比较基础, 这也是深层次研究的基础和前提。由于慈姑属植物有性繁殖和无性繁殖并存, 且这2种繁殖方式之间既可能受资源的制约权衡, 也可能直接互相影响, 如果无性繁殖的程度过高则会影响有性繁殖的真实异交率, 从而降低种子质量和有性繁殖的优势。例如, 对矮慈姑估测的异交率为50%左右, 而近一半的自交被认为是克隆分株之间的传粉造成的^[106], 与之相似的交配格局也发生在美洲慈姑(*S. latifolia*)的雌雄同株种群内^[109]。但是野慈姑(*S. trifolia*)和小慈姑(*S. potamogetifolia*)表现出中、高水平的异交^[105, 107, 108, 110], 这2个物种内有限的自交被认为是同株植物花序内或花序间传粉造成的。还有研究对实生苗和株芽萌发的幼苗进行比较, 发现实生苗虽然在前期(春夏季)的生物量大大低于株芽繁殖苗, 但由于其生长速率更快, 在生长后期(秋季)两者生物量相当^[111]。在比较有性和无性繁殖后代的表现方面的研究仅见此篇论文, 且样本量较小, 对生物量之外的其他性状和适合度有待更多的研究。

(2) 繁殖的相对投入和受环境的影响

生物的生活史由于资源限制和同化作用的限制存在各种各样的权衡(trade-off)。在慈姑属植物中, 由于存在营养生长、有性和无性繁殖, 以及有性繁殖中雌性和雄性在花水平或个体水平上的分离, 给研究权衡的机制和规律提供了绝好的材料。有研究指出, 不同的营养水平^[112]、传粉水平^[26, 112]、种植密度^[113]、同质性和异质性土壤^[113], 以及潮汐^[114]都会影响有性和无性繁殖的资源投入方式。总体趋势是, 在环境胁迫时(营养中等、传粉匮乏、种植密度大、土壤异质性程度大、有潮水冲刷等条件), 无性繁殖的相对投入会提高。这可能与一般认为的植物在恶劣环境中的耐受性相关; 但也可能是由有性繁殖的失败直接导致的^[26, 112, 113], 即植物不是主动选择了该资源投入方

式, 而是投入有性繁殖失败后不得已才把资源分配给无性繁殖。株芽的形成多在9月到11月^[31], 这正好与植物主要的花期和果期(6月-9月)相衔接(笔者观察结果), 这种时间上的先后顺序暗示植物的有性繁殖程度会决定其对无性繁殖的相对投入。然而这个假说还有待实验验证, 比如控制基因型后模拟不同的有性繁殖水平, 继而量化无性繁殖的投入。应该指出的是, 不同的环境会影响植物对生长和繁殖的绝对投入, 正如植物在营养条件较好时各方面的繁殖指标都会提高^[115], 所以在这类研究中, 相对的概念十分重要, 也能帮助我们更有力的鉴别资源获得(resource acquisition)与资源分配(resource allocation)。

在雌雄两性功能的权衡方面, 不同营养条件^[115-117]、生长状态(花序顺序)^[113, 118-120]、植株大小^[118-123]和植株密度^[122]等都会影响雌花和雄花的相对投入。由于土壤营养充足、花序顺序靠后、植株更大或密度更小都可能对应植株高的资源水平, 我们整合了在这些高资源水平时的研究结果: 其中有3个实验发现雌花和雄花的生长是类似的, 有8个实验发现雌花的相对投入会增高, 有5个实验发现雄花的相对投入会增高, 还有1个实验结果在两个种群中不相同。植株个体大小决定的性分配规律(size-dependent sex allocation, SDS)预示植株随着资源水平的提高, 其会分配相对多的资源给雌性功能^[124], 但是该规律与上述研究结果有较大差异。这也提示我们上述不同实验环境可能还包括影响植株大小之外的其他因素, 如高营养条件下的氮、磷相对含量不同^[115]或微量元素的变化以及植物真正吸收的效率差异, 花序顺序还与前期的繁殖状况相关, 植株密度还可能伴随着不同的地下生物量投入和一定的次生代谢等等, 这些都不能简单的等同于植株大小。的确, 在同时研究植株密度和大小的文献中, 植株资源分配的格局是不同的^[122]。在同时研究花序顺序和植株大小的文献中, 只有植株大小对雌雄分配有影响^[120]。有意思的是, 同样的课题组对同一个物种在不同实验中的研究结果也不一样, 其中一个观察结果是, 随着植株增大, 性表达偏雌^[123], 而另一个的实验结果

是, 随着植株增大, 雌雄表现为相同速率增长^[122]。因此这方面的研究需要更细致的实验设计和细化的环境处理。

由于美洲慈姑(*S. latifolia*)存在雌雄异株的种群, 这给研究复杂的两性权衡提供了机会。有研究证实慈姑在繁殖中有性和无性之间的权衡取决于其性别^[125], 无性繁殖更多的与雌性竞争资源, 而雄性不受影响。此研究还阐明了这种规律的差异是因为雄性功能更受氮素限制, 而雌性功能和无性繁殖更受碳水化合物限制。还有研究探讨了不同性别个体的数量比在不同区域的变化及其原因^[126], 揭示了地理环境和种群规模对种群繁育系统多样性的选择和维持作用。另外, 慈姑属植物的种群规模对雌雄花的同步开放、性比(floral sex ratio)和有性繁殖成功也十分重要^[127]。

(3) 花二态和性二态的形成机制和性选择

性二态(sexual dimorphism)是从达尔文开始就被普遍关注的现象, 达尔文将这种现象产生的原因归功于性选择^[128]。有花植物中的性二态(雌雄个体分离)和花二态(雌雄异花)现象和成因也被很多学者关注^[129], 不同的是在植物学研究里通常称为传粉昆虫介导的选择作用(pollinator-mediated selection), 其本质和性选择是一样的^[130]。在慈姑属植物中绝大多数是雌雄异花同株的性表达, 有多个文献报道, 在两个物种(*S. trifolia* & *S. latifolia*)中雄花和雌花相比, 其花瓣更大, 开花数量更多, 但开花的速率(每天同时开花的数量或花展示, floral display)更慢^[131-134], 通过对昆虫传粉的观察和量化研究发现, 昆虫对雄花的花展示变化的响应不明显(雌花则相反), 但对更大的雄花表现出更多的访问, 且访花次数与花粉移出量呈正相关, 也就是说, 更大的雄花能提高雄性适合度, 而花展示大小与雄性适合度关系不大, 所以较小的花展示度能延长雄性功能的持续时间, 给雄性繁殖带来更多的机会。有意思的是, 这些研究结果惊人的一致, 体现出性选择在不同物种和种群中对性状相同的选择作用。在另一个雄全同株的繁育系统(*S. guyanensis*, 雄花和两性花同株)研究中, 通过比较不同传粉水平的结实率发现, 其两性花的产生可

能是为了提供自交的繁殖保障^[135]。

在性二态方面, 由于美洲慈姑 (*S. latifolia*) 存在雌雄异株的种群, 雌株有繁育果实的营养需求, 这可能给雌株带来更大程度的资源限制。有少量研究关注到其雄株和雌株在营养需求、开花能力和克隆水平上的异同^[51, 136]。与预期相反的是, 两种性别的植株在上述方面都没有表现出较大区别, 这一结果暗示雌株可能在生长能力和竞争能力方面本来就强于雄株, 但还需要更多的实验才能进一步理解造成这些两性异同的原因。

利用同样的繁育系统, 学者们还用模型和实验证实了雌雄异株植物的花展示普遍偏小的原因^[137], 因为花展示的大小通常与昆虫一次持续访问花的数量相关, 而与访问的植株个体数目关系不大, 所以在雌雄同株的植物里, 昆虫访花次数增多往往会带来繁殖的成功, 而雌雄异株的性功能分离在不同的植株上, 单个花的繁殖成功取决于昆虫访问植株个体的数量而不是花朵数, 也就是说在不同的繁育系统里其花粉的成功输送取决于不同的花部展示策略。

(4) 植物繁育系统从雌雄同株 (monoecy) 到雌雄异株 (dioecy) 的进化证据

此类研究由于实验材料的特殊性, 全部集中于美洲慈姑 (*S. latifolia*)。Marcel Dorken 课题组完成了两种繁育系统多个种群的取样和多方面的实验, 包括单倍体的变异和种群间的谱系地理关系^[92]、性别决定的遗传因素^[138]、自交率和自交衰退的估测^[109]、恶劣环境对雌性个体的塑造作用^[139]、雄性个体的形成^[140], 以及生态因子和生活史的异同^[141]。他们从遗传和种群分化角度、生态选择作用、自然选择对两性适合度的最大化和自交最小化的促进作用等多层面阐明了该物种的雌雄异株繁育系统是从雌雄同株进化而来的。这一系列研究提供了植物繁育系统最全面最权威的进化证据之一。这也从另一个角度启示我们在对待特殊材料时, 一定要全面的调查和取样, 运用多种实验手段将其特殊性全面、科学的揭示出来。

3 结语

慈姑属作为世界广泛分布的水生植物, 各国学

者对其开展了内容广泛、程度深入且长期的研究。笔者在归纳概括慈姑属植物生态和进化生物学研究成果的基础上, 指出慈姑属植物不论是营养生长还是繁殖方面其表型可塑性均较强。其在群落中的竞争能力与生境、慈姑物种及共存的物种相关, 特别是慈姑作为稻田杂草的负面效应也随着水稻栽培品种的不同而各异。慈姑作为水生生态系统的修复物种, 具有较强的优势和发展潜力。慈姑属中有多种植物的遗传多样性较高, 种群间基因流动也处于较高水平, 暗示其能随着环境变化产生进化响应 (即可进化性, evolvability), 同时濒危物种更多的是被生态因子限制。对慈姑属植物繁殖生态和进化方面的研究使我们对生活史的制约权衡有了新的理解, 花二态的形成主要源于性选择, 以及繁育系统从雌雄同株到雌雄异株的进化途径。在慈姑属未来的相关研究中, 以下几点值得学者们关注: 利用慈姑的不同表型特点作为水环境的指示; 慈姑对不同类型水污染的生态修复和应用; 有性和无性繁殖后代的比较研究; 细化实验设计下的植物资源分配格局探索。

致谢: 感谢武汉大学和 google scholar 为文献搜索下载提供的支持和便利。感谢中国科学院武汉植物园王青锋研究员和审稿专家对本文提出的宝贵意见。

参考文献:

- [1] Haynes RR, Les D, Holm-Nielsen LB. Alismataceae[M]. Berlin: Springer, 1998: 11-25.
- [2] Haynes RR, Hellquist BC. Alismataceae[M]// Flora of North American Editorial Committee, eds. Flora of North America (<http://www.fna.org/FNA>), 2004.
- [3] Haynes RR, Holm-Nielsen LB. The Alismataceae [J]. *Flora Neotropica*, 1994, 64: 1-112.
- [4] 陈家宽. 中国慈姑属的系统与进化植物学研究[M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1989.
- [5] Neumann A, Holloway R, Busby C. Determination of prehistoric use of arrowhead (*Sagittaria*, Alismataceae) in the Great Basin of North America by scanning electron microscopy [J]. *Econ Bot*, 1989, 43(3): 287-296.
- [6] 潘晓军, 刘芬. 慈姑的研究进展[J]. *西北药学杂志*, 2006, 21(3): 4.

- [7] 李峰, 柯卫东. 慈姑种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2013.
- [8] 付晓云, 梁茵, 黄彦青. 污染水体中水生植物的生理效应研究[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(1): 63-66.
- [9] 单丹, 罗安程. 不同水生植物对磷的吸收特性[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(2): 135-138.
- [10] 何娜, 孙占祥, 张玉龙, 刘鸣达. 不同水生植物去除水体氮磷的效果[J]. 环境工程学报, 2013, 7(4): 1295-1300.
- [11] 温胜芳. 不同种类湿地植物的磷素根际效应[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [12] 张毅敏, 高月香, 吴小敏, 陈楚星, 魏京玲. 复合立体生物浮床技术对微污染水体氮磷的去除效果[J]. 生态与农村环境学报, 2010, 26(S1): 24-29.
- [13] 胡萃, 刘强, 龙婉婉, 郭琳, 廖国平, 周松. 水生植物对不同富营养化程度水体净化能力研究[J]. 环境科学与技术, 2011, 34(10): 6-9.
- [14] 李淑英, 周元清, 胡承, 章新, 和桂凤. 水生植物组合后根际微生物及水净化研究[J]. 环境科学与技术, 2010, 33(3): 148-153.
- [15] 吕金虎, 钟艳霞, 高鹏. 银川平原人工湿地水生植物去污能力研究[J]. 水土保持通报, 2013, 33(1): 192-195.
- [16] 朱莹. 慈姑对磷、氮污染物的去除规律研究[D]. 南京: 河海大学, 2005.
- [17] 李林初. 泽泻和慈姑核型的比较研究[J]. 武汉植物学研究, 1985, 3(4): 397-402.
- [18] Liu X, Zou J, Wang ZZ, Hu X, Liang X, Wei J. Degradation of diesel pollutants in Huangpu-Yangtze River estuary wetland using a plant-microbes system [J]. *Procedia Environ Sci*, 2012, 16: 656-660.
- [19] Fu XY, He XY, Chen W, Liu ZL. A test of three macrophyte species to reduce total nitrogen and total phosphorus from wastewater [J]. *Adv Mat Res*, 2012, 518-523: 2288-2292.
- [20] Hu JZ, Pei DL, Liang F, Shi GX. Growth responses of *Sagittaria sagittifolia* L. plants to water contamination with cadmium [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2009, 56(5): 686-694.
- [21] Daimon N, Miura R, Tominaga T. Growth and reproductive success of the seed-derived plants of *Sagittaria trifolia* emerging at different times [J]. *Weed Biol Manag*, 2014, 14(3): 178-185.
- [22] Iwakami S, Watanabe H, Miura T, Matsumoto H, Uchino A. Occurrence of sulfonyleurea resistance in *Sagittaria trifolia*, a basal monocot species, based on target-site and non-target site resistance [J]. *Weed Biol Manag*, 2014, 14(1): 43-49.
- [23] 王海洋, 陈家宽, 周进. 武夷慈姑珠芽营养繁殖的生物学研究[J]. 武汉大学学报: 自然科学版, 1997, 43(6): 756-758.
- [24] Zhao SY, Chen JM, Wang QF, Liu F, Guo YH, Wahiti RG. The extent of clonality and genetic diversity in *Sagittaria lichuanensis* (Alismataceae), an endemic marsh herb in China [J]. *Bot Stud*, 2010, 51(3): 363-369.
- [25] 刘贵华, 袁龙义, 苏睿丽, 李伟. 储藏条件和时间对六种多年生湿地植物种子萌发的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(2): 371-374.
- [26] Liu F, Liao YY, Li W, Chen JM, Wang QF, Motley TJ. The effect of pollination on resource allocation among sexual reproduction, clonal reproduction, and vegetative growth in *Sagittaria potamogetifolia* (Alismataceae) [J]. *Eco Res*, 2010, 25(3): 495-499.
- [27] 戴璨, 汤璐瑛. 濒危植物浮叶慈姑遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 氨基酸和生物资源, 2005, 27(1): 6-9.
- [28] Yue XL, Chen JM, Guo YH, Wang QF. Population genetic structure of *Sagittaria natans* (Alismataceae), an endangered species in China, revealed by nuclear SSR loci analyses [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2011, 39(4): 412-418.
- [29] Baugh T, Schlosser KK. Management considerations for the restoration of bunched arrowhead *Sagittaria fasciculata* [J]. *Nat Areas J*, 2013, 33(1): 105-108.
- [30] Dripps W, Lewis GP, Baxter R, Brannon AC. Hydrogeochemical characterization of headwater seepages inhabited by the endangered bunched arrowhead (*Sagittaria fasciculata*) in the Upper Piedmont of South Carolina [J]. *Southeas Nat*, 2013, 12(3): 619-637.
- [31] Seal AN, Pratley JE. The specificity of allelopathy in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Weed Res*, 2010, 50(4): 303-311.
- [32] Lima BV, Soares DJ, Barreto RW. Inoculum density of *Plectosporium alismatis*, a potential mycoherbicide, in relation to control of the aquatic weed *Sagittaria montevidensis* [J]. *Trop Plant Pathol*,

- 2010, 35(4): 236–240.
- [33] Sithole J. *Sagittaria platyphylla* a new invader of South Africa's water systems: Please report sightings[J]. *S Afr J Bot*, 2011, 77(2): 578–579.
- [34] 刘帆, 张彦文, 崔心红, 陈进明, 王青锋. 贵州泽泻科植物分布新记录——利川慈姑[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(1): 86–88.
- [35] 张彦文, 黄胜君, 赵兴楠, 刘帆, 赵骥民. 鸭绿江口湿地新记录外来种——禾叶慈姑[J]. 武汉植物学研究, 2010, 28(5): 631–633.
- [36] Richards JH, Ivey CT. Morphological plasticity of *Sagittaria lancifolia* in response to phosphorus[J]. *Aquat Bot*, 2004, 80(1): 53–67.
- [37] Demetrio GR, Barbosa MEA, Coelho FF. Water level-dependent morphological plasticity in *Sagittaria montevidensis* Cham. and Schl. (Alismataceae)[J]. *Brazi J Biol*, 2014, 74(S3): 199–206.
- [38] Sanchez-Reyes V, Gomez CZ, Manjarrez FJ, White-Olascoaga L. Effect of water level on the size and leaf biomass of *Sagittaria macrophylla* (Alismataceae)[J]. *Interciencia*, 2012, 37(10): 775–781.
- [39] 韦三立. 环境温度对阔叶慈姑发育的影响[J]. 北方园艺, 2007, 12: 125–126.
- [40] Jakubas E, Gabka M, Joniak T. Morphological forms of two macrophytes (yellow water-lily and arrowhead) along velocity gradient[J]. *Biologia*, 2014, 69(7): 840–846.
- [41] López-Rosas H, Moreno-Casasola P. Invader versus natives: effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh[J]. *Basic App Ecol*, 2012, 13(1): 40–49.
- [42] Martin SB, Shaffer GP. *Sagittaria* biomass partitioning relative to salinity, hydrologic regime, and substrate type: implications for plant distribution patterns in coastal Louisiana, United States[J]. *J Coast Res*, 2005, 1(1): 167–174.
- [43] Holm GO, Sasser CE. Differential salinity response between two Mississippi River subdeltas: implications for changes in plant composition[J]. *Estuaries*, 2001, 24(1): 78–89.
- [44] Howard RJ, Mendelssohn IA. Structure and composition of oligohaline marsh plant communities exposed to salinity pulses[J]. *Aquat Bot*, 2000, 68(2): 143–164.
- [45] La Peyre MKG, Grace JB, Hahn E, Mendelssohn IA. The importance of competition in regulating plant species abundance along a salinity gradient[J]. *Ecology*, 2001, 82(1): 62–69.
- [46] Howard RJ, Mendelssohn IA. Salinity as a constraint on growth of oligohaline marsh macrophytes. I. Species variation in stress tolerance[J]. *Am J Bot*, 1999, 86(6): 785–794.
- [47] Howard RJ, Mendelssohn IA. Salinity as a constraint on growth of oligohaline marsh macrophytes. II. Salt pulses and recovery potential[J]. *Am J Bot*, 1999, 86(6): 795–806.
- [48] Egertson CJ, Kopaska JA, Downing JA. A century of change in macrophyte abundance and composition in response to agricultural eutrophication[J]. *Hydrobiologia*, 2004, 524(1): 145–156.
- [49] DeLaune RD, Pezeshki SR, Jugsujinda A, Lindau CW. Sensitivity of US Gulf of Mexico coastal marsh vegetation to crude oil: Comparison of greenhouse and field responses[J]. *Aquat Ecol*, 2003, 37(4): 351–360.
- [50] Kors A, Vilbaste S, Kaeiro K, Peeter P, Kai P, Jack T, Malle V. Temporal changes in the composition of macrophyte communities and environmental factors governing the distribution of aquatic plants in an unregulated lowland river (Emajogi, Estonia)[J]. *Boreal Environ Res*, 2012, 17(6): 460–472.
- [51] 赵慧娟. 慈姑对水体中氮、磷的吸收作用及其生长和生理生态响应[D]. 上海: 华东理工大学, 2012.
- [52] 姚瑶, 黄立章, 陈少毅, 许超, 张云涛. 不同沉水植物对水体氮磷的净化效果[J]. 浙江农业科学, 2011(4): 789–792.
- [53] 王庆海, 段留生, 李瑞华, 武菊英. 几种水生植物净化能力比较[J]. 华北农学报, 2008, 23(2): 217–222.
- [54] 刘丹. 生物浮岛技术对八干渠景观水富营养化的修复效果研究[D]. 沈阳: 沈阳建筑大学, 2012.
- [55] 赖闻玲, 胡菊芳, 陈章和. 四种挺水植物生理生态特性和污水净化效果研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(4): 421–427.
- [56] Lenhart HA, Hunt WF, Burchell MR. Harvestable nitrogen accumulation for five storm water wetland plant species: trigger for storm water control measure maintenance[J]. *J Environ Eng*, 2012, 138(9): 972–978.

- [57] Kearney MA, Zhu W. Growth of three wetland plant species under single and multi-pollutant wastewater conditions[J]. *Ecol Eng*, 2012, 47: 214–220.
- [58] Clarke E, Baldwin AH. Responses of wetland plants to ammonia and water level[J]. *Ecol Eng*, 2002, 18(3): 257–264.
- [59] 汤仲恩, 种云霄, 朱文玲, 吴启堂. 几种观赏型沉水植物对富营养化蓝绿藻类的抑制作用[J]. *生态环境*, 2007, 16(6): 1637–1642.
- [60] 黄永杰, 刘登义, 王友保, 王兴明, 李晶. 八种水生植物对重金属富集能力的比较研究[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(5): 541–545
- [61] Dowty RA, Shaffer GP, Hester MW, Childers GW, Campo FM, Greene MC. Phytoremediation of small-scale oil spills in fresh marsh environments: a mesocosm simulation [J]. *Mar Environ Res*, 2001, 52(3): 195–211.
- [62] Lindau CW, Delaune RD. Vegetative response of *Sagittaria lancifolia* to burning of applied crude oil [J]. *Water Air Soil Pollut*, 2000, 121(1–4): 161–172.
- [63] Toth LA. Restoration response of relict broadleaf marshes to increased water depths[J]. *Wetlands*, 2010, 30(2): 263–274.
- [64] Toth LA. Unrealized expectations for restoration of a floodplain plant community [J]. *Restor Ecol*, 2010, 18(6): 810–819.
- [65] 陈丽丽, 何付丽, 范丹丹, 张明波, 李灼, 郭晓慧, 赵长山. 黑龙江省野慈姑对吡啶磺隆的敏感性测定 [J]. *植物保护*, 2013, 39(6): 120–123.
- [66] Ash GJ, Chung YR, McKenzie C, Cother E. A phylogenetic and pathogenic comparison of potential biocontrol agents for weeds in the family Alismataceae from Australia and Korea[J]. *Australas Plant Pathol*, 2008, 37(4): 402–405.
- [67] Seal AN, Haig T, Pratley JE. Evaluation of putative allelochemicals in rice root exudates for their role in the suppression of arrowhead root growth[J]. *J Chem Ecol*, 2004, 30(8): 1663–1678.
- [68] Gibson KD, Breen JL, Hill JE, Caton BP, Foin TC. California arrowhead is a weak competitor in water-seeded rice[J]. *Weed Sci*, 2009, 49(3): 381–384.
- [69] Filizadeh Y, Farhadi E, Agahi K, Amini M, Younesi Z, Khangholi S. Competition of arrowhead in rice (Source: 22nd German Conference on Weed Biology and Weed Control, Stuttgart, Germany, March 2–4, 2004) [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection(JPDP)*, 2004, 19: 339–344.
- [70] 李林初. 矮慈姑的核型研究[J]. *上海农业学报*, 1985, 1(3): 67–72.
- [71] 陈家宽, 孙祥钟, 王徽勤. 中国慈姑属植物的染色体研究初报[J]. *武汉大学学报: 自然科学版*, 1986(4): 108.
- [72] 王青锋, 王勇, 郭友好. 中国特有植物——腾冲慈姑 (*Sagittaria tengtsungensis* H. Li) 的核型研究[J]. *武汉植物学研究*, 2001, 19(2): 169–170.
- [73] 陈乐. 泽泻科和花蔺科四种植物发育形态学研究 (Alismataceae, Butomaceae) [D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2012.
- [74] 王玉国, 王青锋, 陈家宽, 袁秀平, 孙坤. 冠果草的花部发育——兼论冠果草与近缘属的亲缘关系[J]. *武汉植物学研究*, 1999, 17(2): 158–162.
- [75] Huang LJ, Liu YC. Understanding diversity in leaf shape of Chinese *Sagittaria* (Alismataceae) by geometric tools [J]. *Pak J Bot*, 2014, 46(6): 1927–1934.
- [76] 梁士楚. Shannon 信息系数在泽泻科分类中的应用 [J]. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 1990, 15(1): 76–83.
- [77] 陈家宽, 孙祥钟, 王徽勤. 中国慈姑属的特有种 *Sagittaria potamogetifolia* 的居群研究初报[J]. *武汉大学学报: 自然科学版*, 1986(4): 119–120.
- [78] 李伟, 陈家宽, 钟扬, 黄德世. 世界慈姑属植物的数量分类研究[J]. *武汉大学学报: 自然科学版*, 1990(3): 102–108.
- [79] 黄德世, 钟扬, 陈家宽. 图论在中国慈姑属数量分类研究中的应用[J]. *武汉植物学研究*, 1988, 6(4): 405–406.
- [80] 杜光伟, 易清明, 陈家宽. 运用 AP-PCR 对中国慈姑属内亲缘关系的研究[J]. *植物分类学报*, 1998, 36(3): 216–221.
- [81] 陈家宽, 孙祥钟, 王徽勤, 钟扬, 黄德世. 中国慈姑属的数量分类研究[J]. *武汉大学学报: 自然科学版*, 1988(1): 107–114.
- [82] 钟扬, 陈家宽. 中国慈姑属系统发育的研究[J]. *武汉植物学研究*, 1992, 3: 243–248.
- [83] 梁士楚, 谢强. 中国泽泻科植物数量分类的研究 [J]. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 1989, 7(1): 64–69.
- [84] 陈锦华, 汪小凡. 小慈姑克隆多样性与居群分化

- [J]. 华中农业大学学报, 2006, 25(2): 194–198.
- [85] 陈锦华, 汪小凡, 吕应堂. 矮慈姑自然居群的克隆生长格局[J]. 武汉大学学报: 理学版, 2003, 49(4): 523–527.
- [86] Yakimowski SB, Barrett SCH. Clonal genetic structure and diversity in populations of an aquatic plant with combined vs. separate sexes[J]. *Mol Ecol*, 2014, 23(12): 2914–2928.
- [87] Edwards AL, Sharitz RR. Clonal diversity in two rare perennial plants: *Sagittaria isoetiformis* and *Sagittaria teres* (Alismataceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2003, 164(1): 181–188.
- [88] 陈锦华, 汪小凡, 梁述平. 矮慈姑一个自然居群的遗传多样性[J]. 华中农业大学学报, 2003, 22(4): 344–347.
- [89] 陈锦华, 孙爱珍, 汪小凡. 小慈姑的遗传多样性和居群分化[J]. 水生生物学报, 2006, 30(5): 570–577.
- [90] Chen JM, Gituru WR, Wang QF. A comparison of the extent of genetic variation in the endangered *Sagittaria natans* and its widespread congener *S. trifolia*[J]. *Aquat Bot*, 2007, 87(1): 1–6.
- [91] Edwards AL, Sharitz RR. Population genetics of two rare perennials in isolated wetlands: *Sagittaria isoetiformis* and *S. teres* (Alismataceae)[J]. *Am J Bot*, 2000, 87(8): 1147–1158.
- [92] Dorken ME, Barrett SCH. Chloroplast haplotype variation among monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) in eastern North America [J]. *Mol Ecol*, 2004, 13(9): 2699–2707.
- [93] Liu F, Zhao SY, Li W, Wang QF. Population genetic structure and phylogeographic patterns in the Chinese endemic species *Sagittaria lichuanensis*, inferred from cpDNA *atpB-rbcL* intergenic spacers [J]. *Botany*, 2010, 88(10): 886–892.
- [94] Tan B, Liu K, Yue XL, Liu F, Chen JM, Wang QF. Chloroplast DNA variation and phylogeographic patterns in the Chinese endemic marsh herb *Sagittaria potamogetifolia* [J]. *Aquat Bot*, 2008, 89(4): 372–378.
- [95] Chen JM, Liu F, Wang QF, Motley TJ. Phylogeography of a marsh herb *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) in China inferred from cpDNA *atpB-rbcL* intergenic spacers [J]. *Mol Phylogen Evol*, 2008, 48(1): 168–175.
- [96] Wu ZH, Wang SZ, Hu JH, Li F, Ke WD, Ding Y. Development and characterization of microsatellite markers for *Sagittaria trifolia* var. *sinensis* (Alismataceae) [J]. *Am J Bot*, 2011, 98(2): e36–8.
- [97] 陈家宽, 孙祥钟, 王徽勤. 湖北矮慈姑居群的初步研究[J]. 武汉大学学报: 自然科学版, 1983(1): 106–110.
- [98] 汪小凡. 中国泽泻科四属的花部综合特征及对传粉方式的适应性[J]. 武汉大学学报: 理学版, 2001, 47(4): 385–392.
- [99] 李左栋, 刘静萱, 黄双全. 传粉生物学中几种花蜜采集和糖浓度测定方法的比较[J]. 植物分类学报, 2006, 44(3): 320–326.
- [100] 陶友保. 一种观察慈姑属植物花粉管“再分配”现象的优化方法[J]. 生物学通报, 2003, 38(7): 54–54.
- [101] 王金平, 赵立志. 慈姑雌花蜜腺的解剖学观察[J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 2006, 19(3): 297–299.
- [102] 汪小凡, 王金平. 慈姑雌花在自然居群中的受粉过程——花粉粒落置、萌芽及花粉管生长的荧光显微观察[J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 1999, 12(3): 16.
- [103] 简永兴, 王徽勤. 湖北省泽泻科、水鳖科、眼子菜科及茨藻科植物花粉形态研究[J]. 武汉植物学研究, 1991, 9(1): 21–27.
- [104] 王金平. 矮慈姑人工授粉后花粉管生长的荧光显微观察[J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 1999, 12(2): 185–188.
- [105] 汪小凡, 陈家宽. 小慈姑的开花状态、传粉机制与交配系统[J]. 植物生态学报, 2001, 25(2): 155–160.
- [106] 汪小凡, 陈家宽. 矮慈姑的传粉机制与交配系统[J]. 云南植物研究, 1999, 21(2): 225–231.
- [107] 汪小凡, 陈家宽. 野慈姑自然群体异交率的定量估测[J]. 遗传, 2000, 22(5): 316–318.
- [108] 汪小凡, 陈家宽. 小慈姑自然居群异交率的定量估测[J]. 武汉大学学报: 自然科学版, 1998(2): 217–220.
- [109] Dorken ME, Friedman J, Barrett SCH. The evolution and maintenance of monoecy and dioecy in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Evolution*, 2002, 56(1): 31–41.
- [110] 李婷, 覃道凤, 戴臻. 利用 SSR 荧光标记对野慈姑异交率的估测[J]. 植物科学学报, 2015, 33

- (4): 554–563.
- [111] 罗晓铮, 崔心红, 陈家宽, 何建农. 繁殖方式对矮慈姑生长的影响[J]. 武汉植物学研究, 2000, 18(2): 157–159.
- [112] Liu F, Chen JM, Wang QF. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels[J]. *Plant Syst Evol*, 2009, 277(1–2): 61–65.
- [113] Zou Y, Wang J. Vegetative and reproductive traits of *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) in response to sediment heterogeneity and plant density[J]. *Fundam Appl Limnol*, 2010, 177(3): 197–208.
- [114] Zhang YW, Zhang LH, Zhao XN, Huang SJ, Zhao JM. Effects of tidal action on pollination and reproductive allocation in an estuarine emergent wetland plant – *Sagittaria graminea* (Alismataceae)[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(11): e78956.
- [115] Zhang LH, Zhang YW, Zhao XN, Huang SJ, Zhao JM, Yang YF. Effects of different nutrient sources on plasticity of reproductive strategies in a monoecious species, *Sagittaria graminea* (Alismataceae)[J]. *J Syst Evol*, 2014, 52(1): 84–91.
- [116] Dorken ME, Barrett SCH. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant[J]. *J Ecol*, 2004, 92(1): 32–44.
- [117] 黄双全, 宋旒, 汪泉, 唐璐璐, 汪小凡. 冠果草的性表达状态及其进化含义[J]. 植物学报: 英文版, 2000, 42(11): 1108–1114.
- [118] Dorken ME, Barrett SCH. Gender plasticity in *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae), a monoecious aquatic species[J]. *Plant Syst Evol*, 2003, 237(1–2): 99–106.
- [119] Liu F, Yue XL, Chen JM, Wang QF. Gender modification in a monoecious species *Sagittaria potamogetifolia* (Alismataceae)[J]. *Plant Ecol*, 2008, 199(2): 217–223.
- [120] Liu F, Chen JM, Wang QF. Size-dependent sex allocation in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae)[J]. *Ann Bot Fenn*, 2009, 46(2): 95–100.
- [121] Sarkissian TS, Barrett SCH, Harder LD. Gender variation in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): is size all that matters? [J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 360–373.
- [122] Han B, Wang XF, Huang SQ. Production of male flowers does not decrease with plant size in insect-pollinated *Sagittaria trifolia*, contrary to predictions of size-dependent sex allocation[J]. *J Syst Evol*, 2011, 49(5): 379–385.
- [123] Huang SQ, Sun SG, Takahashi Y, Guo YH. Gender variation of sequential inflorescences in a monoecious plant *Sagittaria trifolia* (Alismataceae)[J]. *Ann Bot*, 2002, 90(5): 613–622.
- [124] Klinkhamer PGL, deJong TJ, Metz H. Sex and size in cosexual plants[J]. *Trends Ecol Evol*, 1997, 12: 260–265.
- [125] Van Drunen WE, Dorken ME. Trade-offs between clonal and sexual reproduction in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) scale up to affect the fitness of entire clones[J]. *New Phytol*, 2012, 196(2): 606–616.
- [126] Yakimowski SB, Barrett SCH. Variation and evolution of sex ratios at the northern range limit of a sexually polymorphic plant [J]. *J Evol Biol*, 2014, 27(7): 1454–1466.
- [127] Wang X, Zhou W, Lu J, Wang HB, Xiao C, Xia J, Liu GH. Effects of population size on synchronous display of female and male flowers and reproductive output in two monoecious *Sagittaria* species[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(10): e48731.
- [128] Darwin CR. On the Origin of Species by Means of Natural Selection[M]. London: Murray, 1859.
- [129] Geber MA, Dawson TE, Delph LF, eds. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants[M]. Berlin: Springer, 1998.
- [130] Dai C. Sexual selection in a hermaphroditic plant [D]. Ph. D. Dissertation. School of Arts and Sciences, University of Virginia, USA, 2011.
- [131] 黄双全, 靳宝锋, 王青锋, 郭友好. 慈姑花的开放式样及其花粉流[J]. 植物学报, 1999, 41(7): 726–730.
- [132] Huang SQ, Tang LL, Sun JF, Lu Y. Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism [J]. *New Phytol*,

- 2006, 171(2): 417–424.
- [133] Glaetli M, Barrett SCH. Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *New Phytol*, 2008, 179(4): 1193–1201.
- [134] Yakimowski SB, Glaetli M, Barrett SCH. Floral dimorphism in plant populations with combined versus separate sexes [J]. *Ann Bot*, 2011, 108(4): 765–776.
- [135] Huang SQ. Flower dimorphism and the maintenance of andromonoecy in *Sagittaria guyanensis* ssp. *lappula* (Alismataceae) [J]. *New Phytol*, 2003, 157(2): 357–364.
- [136] Wright VL, Dorken ME. Sexual dimorphism in leaf nitrogen content but not photosynthetic rates in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Botany*, 2014, 92(2): 109–112.
- [137] Vamosi JC, Vamosi SM, Barrett SCH. Sex in advertising: dioecy alters the net benefits of attractiveness in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Proc R Soc B: Biol Sci*, 2006, 273(1599): 2401–2407.
- [138] Dorken ME, Barrett SCH. Sex determination and the evolution of dioecy from monoecy in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Proc R Soc London B: Biol Sci*, 2004, 271(1535): 213–219.
- [139] Dorken ME, Mitchard ETA. Phenotypic plasticity of hermaphrodite sex allocation promotes the evolution of separate sexes: an experimental test of the sex-differential plasticity hypothesis using *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Evolution*, 2008, 62(4): 971–978.
- [140] Perry LE, Dorken ME. The evolution of males: support for predictions from sex allocation theory using mating arrays of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Evolution*, 2011, 65(10): 2782–2791.
- [141] Dorken ME, Barrett SCH. Life-history differentiation and the maintenance of monoecy and dioecy in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *Evolution*, 2003, 57(9): 1973–1988.

(责任编辑: 张平)