

DOI: 10.14188/j.ajsh.2021.06.010

慈姑属4种同域分布植物的人工种间杂交

代 洁, 杜 巍*

(武汉大学 生命科学学院, 湖北 武汉 430072)

摘要: 泽泻科(Alismataceae)是现存最原始的单子叶植物类群之一,慈姑属(*Sagittaria*)是泽泻科相对进化的分类群,地域分布广泛,其物种大多集中分布于北温带,且有物种同域分布现象。为了探究同域分布物种之间的杂交可能性,我们通过选取同域分布且在系统进化树上具有代表性的冠果草(*S. guayanensis* subsp. *lappula*)、小慈姑(*S. potamogetonifolia*)、利川慈姑(*S. lichuanensis*)和野慈姑(*S. trifolia*)为研究对象,调研中国数字植物标本馆(CVH)的标本信息和已有文献,分析这4种慈姑的地理分布格局,并分别以这4种慈姑为母本进行人工授粉实验以检验种间杂交的可能性。基于对1172份4种慈姑属腊叶标本的分析,表明这4种慈姑在福建省武夷山地区存在同域分布情况。通过对4种慈姑之间的人工授粉实验结果分析表明,冠果草、小慈姑、利川慈姑和野慈姑异种授粉后均出现心皮膨大现象,所有异种授粉产生的种子均不可育,败育胚种子比例各不相同,且该比例与父本和母本在系统进化树上的位置有关。

关键词: 慈姑属;冠果草;利川慈姑;小慈姑;野慈姑;种间杂交

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2021)06-0617-08

Artificial interspecific hybridization of four sympatric species in *Sagittaria*

DAI Jie, DU Wei*

(College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China)

Abstract: Alismataceae is one of the most primitive groups of monocots in existence. *Sagittaria* is a relatively evolved taxon of Alismataceae. It has a wide geographical distribution. Most of its species are concentrated in the northern temperate zone, and there is a sympatric distribution among species in the genus *Sagittaria*. In order to explore the possibility of hybridization between sympatric species, we selected the representative species of *S. guayanensis* subsp. *lappula*, *S. potamogetonifolia*, *S. lichuanensis* and *S. trifolia* from the phylogenetic tree of the genus as our research targets. Through investigating the specimen information of the China Virtual Herbarium (CVH) and existing literature, the geographical distribution pattern of these 4 species of *Sagittaria* were analyzed, and these 4 species of *Sagittaria* were used as female parents for artificial pollination to test the possibility of interspecies hybridization. Based on the analysis of 1172 dehydrated specimens of 4 species in *Sagittaria*, it is shown that these 4 species of *Sagittaria* have the same geographical distribution at Wuyishan area of Fujian Province. The results of the artificial pollination experiments among the 4 species of *Sagittaria* show that the carpels of *S. guayanensis* subsp. *lappula*, *S. potamogetonifolia*, *S. lichuanensis* and *S. trifolia* expand after heterogeneous pollination and all seeds produced by heterogeneous pollination are infertile. In addition, the proportion of aborted embryos varies, and the proportion is related to the position of the male parent and the female parent on the phylogenetic tree.

收稿日期: 2021-05-17 修回日期: 2021-06-05 接受日期: 2021-06-07

作者简介: 代洁(1995-),女,硕士生,研究方向为植物生态学。E-mail: Jiedai@whu.edu.cn

*通讯联系人: 杜巍(1981-),男,讲师,博士,研究方向为植物繁殖生态学与植物分类学。E-mail: wdu@whu.edu.cn

引用格式: 代洁,杜巍. 慈姑属4种同域分布植物的人工种间杂交[J]. 生物资源, 2021, 43(6): 617-624.

Dai J, Du W. Artificial interspecific hybridization of four sympatric species in *Sagittaria* [J]. Biotic Resources, 2021, 43 (6) : 617-624.

Key words: *Sagittaria*; *S. guayanensis* subsp. *lappula*; *S. lichuanensis*; *S. potamogetonifolia*; *S. trifolia*; interspecific hybridization

0 引言

自然杂交(natural hybridization)是指在自然条件下,来自具有可明显区分的一个或多个可遗传性状的两个或多个群体的个体之间的成功杂交^[1],种间杂交是自然杂交的一种。自然杂交对植物居群的遗传多样性和物种多样性既可产生正面影响,也可能造成负面影响。有研究表明,种间杂交可以提供适应进化的新材料,以适应快速改变的环境^[1,2]。杂交后产生的可存活的杂交后代能够综合亲本的优势,提高物种适合度,丰富基因库,扩宽生境,进而增加植物遗传多样性和物种多样性,促进基因组进化和新种形成^[3~5]。但也有研究显示,种间杂交会产生不可育后代,带来一定程度的生殖干扰并造成花粉和胚珠的浪费^[6~8]。

泽泻科(Alismataceae)是现存最原始的单子叶植物类群之一^[9],慈姑属(*Sagittaria* L.)是泽泻科中相对进化的分类群。慈姑属植物广泛分布于世界各地,中国已知9种,除西藏等少数地区无记录外,其他各省区均有分布(植物智 <http://www.ipplant.cn/>)。相对于世界其他地区,分布于中国的慈姑属植物种类较少^[10],种间形态变异大,中间过渡类型较多^[11]。慈姑属植物通常分布于湖泊浅水区、沼泽、湿地、水稻田等,物种形态特征极易受到环境影响,且存在属内物种同域分布现象^[12,13],这种分布类型为同属物种间相互杂交提供了便利条件。

有研究表明,野慈姑和矮慈姑之间杂交可产生二倍体的种子^[12]。而自然杂交的发生,与分布区重叠、花期重叠及传粉者共享密不可分^[14~16]。慈姑属存在属内分类群同域分布和花期重叠现象,传粉形式普遍为泛化传粉^[12,13]。为了研究这种杂交潜质是否在慈姑属其他物种之间也普遍存在,我们选取在系统进化树上4种慈姑属代表植物为研究材料:冠果草(*S. guayanensis* subsp. *lappula*)、利川慈姑(*S. lichuanensis*)、野慈姑(*S. trifolia*)和小慈姑(*S. potamogetonifolia*)。冠果草是慈姑属中最原始的种,雄全同株;利川慈姑是慈姑属植物中具有过渡性特征的种,其繁殖和种群扩张以珠芽繁殖为主,较少见有性繁殖;小慈姑和利川慈姑都是中国特有物种;野慈姑是慈姑属最进化的物种^[11]。基于叶绿体DNA和核DNA对慈姑属种间系统发育关系的

研究^[17],与冠果草的亲缘关系由近及远依次是小慈姑、利川慈姑、野慈姑;与小慈姑的亲缘关系由近及远的依次是利川慈姑、野慈姑、冠果草;与利川慈姑的亲缘关系由近及远的依次是小慈姑、野慈姑、冠果草;与野慈姑的亲缘关系由近及远的依次是利川慈姑、小慈姑、冠果草。

本文通过植物标本信息探究慈姑属植物的地理分布格局,以此了解其同域分布情况,为进一步研究慈姑属植物之间种间杂交的可能性提供依据。在此基础上我们选取慈姑属植物分布较为集中的武夷山地区作为研究物种主要采集地,并对冠果草、利川慈姑、野慈姑和小慈姑进行种间杂交实验,以探究它们之间形成杂种的可能性。

1 材料和方法

1.1 研究地点与物种

根据标本信息调查结果,利川慈姑、小慈姑、野慈姑和冠果草在武夷山有同域分布情况。2019—2020年7月份至8月份分别在湖南省怀化市通道侗族自治县采集冠果草植株,在福建省武夷山地区采集利川慈姑、小慈姑和野慈姑植株,并移栽于武汉大学生命科学学院温室培育,以进行后续的人工杂交实验。

冠果草(*S. guayanensis* subsp. *lappula*)为多年生水生浮叶草本植物,花序总状,花两性或单性,通常生于花序下部1~3轮者为两性,花果期5—11月。利川慈姑(*S. lichuanensis*),珠芽褐色,倒卵形。圆锥花序,花单性;因心皮不孕,未见成熟果实,花期7—8月。小慈姑(*S. potamogetonifolia*)叶柄基部渐宽,每一叶鞘内具珠芽1或3枚,花序总状,花轮生,2~6轮。花单性,雌花1~2朵,常与1~2朵雄花组成一轮;雄花多数,花梗细弱。花果期5—11月。野慈姑(*S. trifolia*)花序总状或圆锥状。花单性;雌花通常1~3轮;雄花多轮,花梗斜举,花果期5—10月。

1.2 实验方法

1.2.1 4个植物标本信息的同域分布分析

物种标本信息来自中国数字植物标本馆(<https://www.cvh.ac.cn/index.php>),标本信息包括采集地点、经度和纬度。通过与“植物智”(<http://www.ipplant.cn/frps>)上慈姑属4种植物的生长区域信息作交叉对比以保留正确的标本信息。

将比对后得到的植物标本地理信息导入 ArcGIS,生成物种采集地地理分布图,以便直观观察 4 种慈姑的同域分布情况(图 1)。

1.2.2 人工授粉

从自然居群中分别采集 50~100 株冠果草、利川慈姑、小慈姑和野慈姑的活体植株,移栽于武汉大学生命科学学院温室内。为了探究这 4 种慈姑的种间杂交情况,本研究设计了以下 16 种人工授粉组合(表 1),每种组合处理 10 朵花。

在 4 种慈姑的盛花期时 7 月中旬,前一天傍晚 17 点左右用纱袋分别对第二天即将开放的 4 种慈姑的雌花和雄花进行套袋(冠果草是雄全同株植物,所以套袋前需要对冠果草的两性花作去雄处理),第二天早上 8 点左右对雌花进行人工授粉。每组处理的 10 朵雌花均生长在不同植株上,授粉所用雄花来自生长状态良好的不同植株,一朵雌花柱头授一朵雄花的花粉。授粉时将花粉均匀涂抹于雌蕊表面并保证充足授粉,授粉结束后立即套袋以避免其他花粉的干扰,并挂上标签注明授粉日期、授粉时间、授粉组合及天气情况。

表 1 慈姑属 4 种植物间人工杂交授粉处理
Table 1 Artificial pollination among 4 species of *Sagittaria*

植株	冠果草 (♂)	利川慈姑 (♂)	小慈姑 (♂)	野慈姑 (♂)
冠果草(♀)	×(10)	×(5)*	×(10)	×(10)
利川慈姑(♀)	×(3)*	×(10)	×(10)	×(10)
小慈姑(♀)	×(10)	×(10)	×(10)	×(10)
野慈姑(♀)	×(10)	×(10)	×(10)	×(10)

注:括号内为雌性花朵数; *部分花朵被昆虫啃食

Note: the number of female flowers is in parentheses; * means some flowers were eaten by insects

1.2.3 果实的采收及种子胚生长情况统计

人工及自然授粉 10 d 左右收集以冠果草为母本得到的果实,20 d 左右收集以利川慈姑为母本得到的果实,15 d 左右收集以小慈姑和野慈姑为母本得到的果实,每种组合收 10 个果实。在 SMZ800 Nikon 体式显微镜(Nikon, Tokyo, Japan)下进行解剖并观察统计种子胚的生长情况。

1.2.4 数据处理

本文种子统计数据采用 Excel 2016 处理,用 IBM SPSS 25 对 4 种慈姑不同处理下产生的败育胚种子比例、不完整胚比例和完整胚比例作单因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 基于标本信息的物种分布格局

本文共调研了 92 份冠果草标本,9 份利川慈姑标本,121 份小慈姑标本和 950 份野慈姑标本。由图 1 看出,野慈姑标本的分布区域最广,其次是小慈姑,主要分布在我国华东地区,而冠果草和利川慈姑的分布区域最小,主要集中在江西和福建两个省份。4 种慈姑在福建省武夷山地区分布较为集中,存在同域分布的情况。

2.2 果实和胚的形态

在体式显微镜下观察,冠果草同种授粉产生的果实稍鼓起,椭圆形或倒卵形,具短柄,具一轮鸡冠状深齿的膜状翅;利川慈姑同种授粉产生的果实喙侧生,柱状,背翅极窄,腹翅几乎没有;小慈姑同种授粉产生的果实喙侧生,具背翅,平滑或有波状突起;野慈姑同种授粉产生的果实倒卵形,喙顶生,直立,背翅宽约为腹翅的两倍,具微齿,这些与 Chen 等^[18]描述 4 种慈姑野生型果实形态一致。单纯从形态观察的结果来看,分别以冠果草、利川慈姑、小慈姑和野慈姑为母本所获得的杂交型果实及种子与同种授粉形成的果实及种子并没有明显的差异(图 2)。根据观察,同种授粉及杂交种子胚的生长情况分以下 3 种情况:①完整胚:种子膨大,胚完整且饱满;②不完整胚:种子膨大,胚不完整;③败育胚:种子膨大但胚为水状质地或种子不膨大无胚(图 2)。

2.3 自然条件下形成的种子及胚

自然条件下,4 种慈姑均会产生一定比例的败育胚种子和不完整胚种子,只有利川慈姑不会产生完整胚种子,其他 3 种慈姑都会产生完整胚种子(图 3)。冠果草、小慈姑和野慈姑产生败育胚和不完整胚种子所占比例明显小于完整胚种子所占比例,说明冠果草、小慈姑和野慈姑在自然条件下产生败育种子比例很低。而利川慈姑的种子不具完整胚,败育胚种子所占比例最高,说明利川慈姑在自然条件下不能产生有性繁殖后代。

2.4 杂交条件下形成的种子及胚

杂交条件下种子形成及胚的发育情况见表 2。以冠果草为母本时,只有在同种授粉条件下产生的种子才有完整胚,所有异种授粉产生的种子全部是败育胚,表明冠果草为母本时与其他 3 种慈姑都无法产生杂交后代。

以利川慈姑为母本时,无论是同种授粉还是异种授粉产生的种子都没有完整胚,说明以利川慈姑为母本时,同种授粉和异种授粉都不会产生可育后

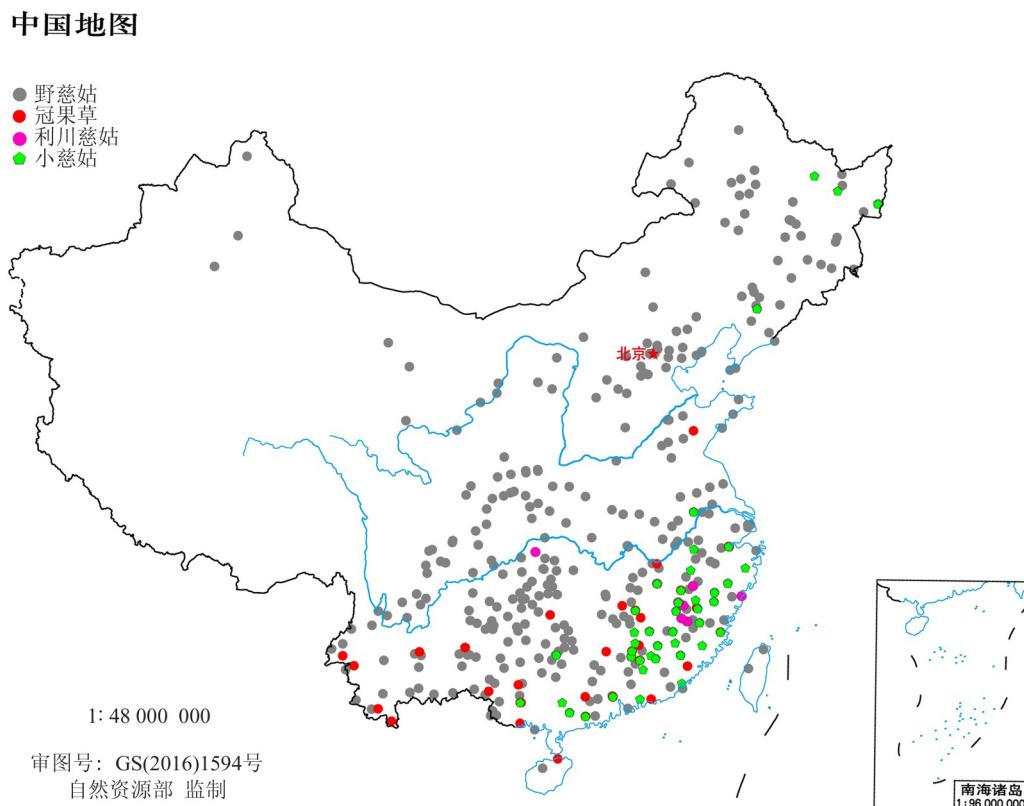


图1 基于数字植物标本数据获得的冠果草、利川慈姑、小慈姑与野慈姑野外分布图

Fig. 1 Distribution map of *S. guayanensis* subsp. *lappula*, *S. lichuanensis*, *S. potamogetonifolia* and *S. trifolia* based on the specimen data from Chinese Virtual Herbarium

代。除冠果草为父本进行杂交时产生的全是败育胚种子外,同种授粉产生的败育胚种子比例最高,且明显高于小慈姑($P<0.05$)和野慈姑($P<0.05$)为父本进行杂交产生的败育胚种子比例。小慈姑为父本进行杂交产生的败育胚种子比例明显低于野慈姑为父本的种间杂交($P<0.05$)。

以小慈姑为母本进行杂交,产生的都是败育种子,只有同种授粉时产生的种子才有完整胚,异种授粉产生的败育胚种子比例均明显高于同种授粉产生的败育胚种子(冠果草为父本, $P<0.05$;利川慈姑为父本, $P<0.05$;野慈姑为父本, $P<0.05$)。以利川慈姑为父本时进行杂交产生的败育胚种子比例低于以野慈姑为父本,但差异不显著($P=0.090>0.05$)。

以野慈姑为母本,以小慈姑和利川慈姑为父本进行杂交产生的败育胚种子比例均明显高于同种授粉(小慈姑为父本, $P<0.05$;利川慈姑为父本, $P<0.05$),以冠果草为父本进行杂交产生的败育胚种子比例高于同种授粉,但差异不显著($P=0.062>0.05$),以利川慈姑为父本进行杂交产生的败育胚种子比例低于小慈姑为父本,但差异不显著($P=0.130>0.05$)。

以上结果说明除了冠果草外,其他慈姑作母本

时,异种花粉和同种花粉一样可以使心皮发育,但种子均败育,不同的花粉源对败育胚种子的数量有一定的影响。

3 讨 论

3.1 同域分布与种间花粉传递的可能性

大部分有花植物依赖昆虫授粉来实现有性繁殖。大量研究表明泛化传粉是有花植物普遍的传粉形式,同一传粉昆虫倾向于访问同时开花的不同植物^[19~21],这种传粉方式为同域分布的开花植物带来了种间花粉传递的可能。种间杂交主要通过花粉传递来完成,花粉的运动在很大程度上限定了植物个体间的基因流和群体的交配方式,从而影响后代的基因重组和遗传变异^[22,23]。因此,同域分布物种间存在潜在的杂交可能。腊叶标本记载了植物空间分布的相关信息,是分析物种空间分布的重要信息来源,甚至是唯一来源^[24]。本文通过调研CVH中冠果草、利川慈姑、小慈姑和野慈姑的标本信息,发现冠果草、利川慈姑、小慈姑和野慈姑在福建武夷山地区存在同域分布情况,这为4种慈姑的种间花粉传递及种间杂交的发生创造了条件。

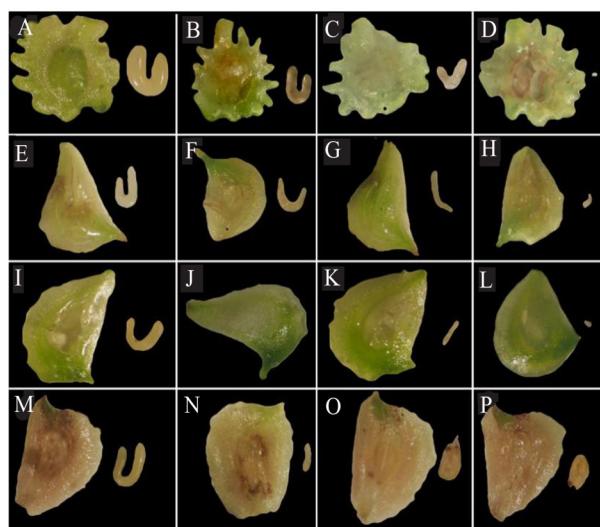


图2 果实及胚形态

Fig. 2 Morphology of the fruit and embryo

注: A, 冠果草(♀)×冠果草(♂); B, 冠果草(♀)×利川慈姑(♂); C, 冠果草(♀)×小慈姑(♂); D, 冠果草(♀)×野慈姑(♂); E, 利川慈姑(♀)×利川慈姑(♂); F, 利川慈姑(♀)×冠果草(♂); G, 利川慈姑(♀)×小慈姑(♂); H, 利川慈姑(♀)×野慈姑(♂); I, 小慈姑(♀)×小慈姑(♂); J, 小慈姑(♀)×冠果草(♂)(种子无胚); K, 小慈姑(♀)×利川慈姑(♂); L, 小慈姑(♀)×野慈姑(♂); M, 野慈姑(♀)×野慈姑(♂); N, 野慈姑(♀)×冠果草(♂); O, 野慈姑(♀)×利川慈姑(♂); P, 野慈姑(♀)×小慈姑(♂)

Note: A, *S. guayanensis* subsp. *lappula* (♀) × *S. guayanensis* subsp. *lappula* (♂); B, *S. guayanensis* subsp. *Lappula* (♀) × *S. lichuanensis* (♂); C, *S. guayanensis* subsp. *Lappula* (♀) × *S. potamogetonifolia* (♂); D, *S. guayanensis* subsp. *Lappula* (♀) × *S. trifolia* (♂); E, *S. lichuanensis* (♀) × *S. lichuanensis* (♂); F, *S. lichuanensis* (♀) × *S. guayanensis* subsp. *Lappula* (♂); G, *S. lichuanensis* (♀) × *S. potamogetonifolia* (♂); H, *S. lichuanensis* (♀) × *S. trifolia* (♂); I, *S. potamogetonifolia* (♀) × *S. potamogetonifolia* (♂); J, *S. potamogetonifolia* (♀) × *S. guayanensis* subsp. *lappula* (♂) (Seeds without embryo); K, *S. potamogetonifolia* (♀) × *S. lichuanensis* (♂); L, *S. potamogetonifolia* (♀) × *S. trifolia* (♂); M, *S. trifolia* (♀) × *S. trifolia* (♂); N, *S. trifolia* (♀) × *S. guayanensis* subsp. *lappula* (♂); O, *S. trifolia* (♀) × *S. lichuanensis* (♂); P, *S. trifolia* (♀) × *S. potamogetonifolia* (♂)

本研究中慈姑属植物均为多年生水生草本植物且存在无性繁殖现象,研究表明无性分株在干扰后较实生苗具更强的恢复能力^[25,26]和对干扰的抵抗能力^[27]。因此,利用标本调研来判断慈姑属植物的同域分布情况具有一定可靠性。

3.2 种间杂交与系统关系

杂交对于植物类群的进化十分重要,研究表明现存被子植物中40%~80%的物种有杂交历史起

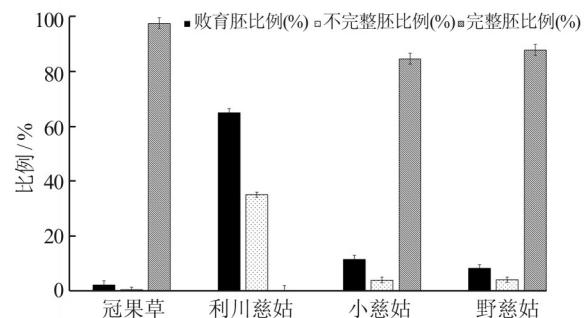


图3 自然条件下4种慈姑产生败育胚种子、不完整胚种子和完整胚种子所占的比例

Fig. 3 The proportions of aborted embryo seeds, incomplete embryo seeds, and intact embryo seeds of 4 species of *Sagittaria* under natural conditions

源^[28,29]。种间杂交不亲和有受精前障碍和受精后障碍^[30,31]两种情况。受精前不亲和现象称为配子体不亲和,在此过程中柱头会沉积胼胝质以对不亲和花粉表现特异性排斥反应,且反应的强弱与不亲和性呈正相关^[32,33],不亲和现象的明显程度与杂交种属间的远近成正相关^[31]。受精后不亲和是由于杂交打破了物种长期进化过程中形成的稳定遗传系统,导致杂交后代胚停止发育而夭折等^[6]。对于受精后障碍的形成机制有很多假说,其中比较流行的观点是杂种胚发育时因胚乳发育异常不能为其提供营养而停止发育并降解^[34~36]。也有观点认为是母体组织发育时异常增生导致胚和胚乳失去发育空间而败育^[34]或认为是杂种胚缺少某些化学物质或它们的浓度发生变化而引起幼胚的死亡^[37],但目前尚无一种理论受到普遍认可。

本文4种慈姑的人工授粉实验表明,异种授粉产生的种子均含不完整胚或败育胚,亲本的亲缘关系越近,种间杂交产生的败育种子比例越低(表2),可能与亲本间杂交亲和性有关,亲本间亲缘关系越近,亲和性越高。如杜鹃属植物种间杂交研究表明,杂交亲和性与系统演化有关,总的的趋势是亲缘关系越近,其亲和性越高,亲缘关系越远,则亲和性越低^[38]。

利川慈姑作母本时,小慈姑为父本杂交产生的种子败育比例明显低于野慈姑为父本的种间杂交($P<0.05$),这与三者之间的系统位置关系是一致的^[17]。小慈姑和野慈姑作母本时,父本在系统进化树上的位置离小慈姑(母本)和野慈姑越近,异种授粉产生的败育种子比例越低(表2)。

冠果草两性花一般在中午11点开始开花,而其雄花在中午10点半左右开花^[39],但是小慈姑、野慈姑的花药在早上7点左右开始散粉,4 h后花粉萌发

表2 4种慈姑种间杂交产生的完整胚种子、不完整胚种子和败育胚种子所占的比例

Table 2 The proportions of intact embryo seeds, incomplete embryo seeds and aborted embryo seeds produced by interspecific hybridization among 4 species of *Sagittaria*

杂交类型	种子总数/个	完整胚种子/%	不完整胚种子/%	败育胚种子/%
冠果草(♀)	冠果草♂	1 946	84.94±4.12	1.16±1.22
	野慈姑♂	1 297	0	0
	小慈姑♂	1 346	0	0
	利川慈姑♂	1 337	0	0
利川慈姑(♀)	利川慈姑♂	1 465	0	5.57±1.19
	小慈姑♂	1 370	0	80.83±4.45
	野慈姑♂	1 472	0	49.05±14.60
	冠果草♂	498	0	100
小慈姑(♀)	小慈姑♂	1 067	88.58±4.57	0
	野慈姑♂	1 081	0	34.91±10.50
	利川慈姑♂	1 022	0	43.49±13.49
	冠果草♂	1 244	0	5.48±1.73
野慈姑(♀)	野慈姑♂	2 777	82.15±5.90	2.89±0.25
	小慈姑♂	3 010	0	42.38±6.47
	利川慈姑♂	2 976	0	48.27±10.08
	冠果草♂	5 243	1.06±0.71	22.30±7.12

注: 完整胚, 种子膨大、胚完整且饱满; 不完整胚, 种子膨大、胚不完整; 败育胚, 种子膨大但胚为水状质地或种子不膨大无胚
Note: complete embryo, enlarged seeds, embryo is complete and full; incomplete embryo, enlarged seed, embryo is not complete; abortive embryo, the seeds are enlarged but the embryo is watery texture or the seeds are not enlarged and have no embryos

率仅10%左右^[13]。因此, 以冠果草为亲本时, 异种授粉产生的种子基本都是败育。利川慈姑的繁殖策略表现为发达的珠芽繁殖取代有性生殖^[40], 其心皮不育在野外未见成熟果实^[18]。因此, 以利川慈姑为母本时, 无论是人工授粉还是自然条件下产生的种子均不具有完整胚, 进而不能正常萌发并长成完整的植株。

小慈姑和野慈姑的繁殖方式均以有性生殖为主^[41], 自然条件下和同种授粉均可产生完整胚种子。异种授粉产生不完整胚或败育胚, 无法正常萌发进而发育成完整的植株, 这可能是自然条件下小慈姑和野慈姑的混生居群中无明显的杂种个体存在的原因。

4 结 论

经标本调研及人工杂交授粉试验, 我们发现: ①4种慈姑生长重叠分布区主要集中在福建省武夷山地区。②同域分布的这4种慈姑属植物的种间授粉虽然不能产生可育的子代, 但4种慈姑的种间花粉传递可能会导致生殖干扰。③4种慈姑种间授粉产生的种子败育胚比例与亲本间亲缘关系有关, 亲缘关系越近, 败育胚比例越低。

参考文献

- Barton N. Natural hybridization and evolution (review of Arnold) [J]. Genetical Research (Cambridge), 1997 (70): 178-180.
- Rieseberg L H, Carney S E. Plant hybridization [J]. New Phytol, 1998, 140(4): 599-624.
- Nettel A, Dodd R S, Afzal-Rafii Z, et al. Genetic diversity enhanced by ancient introgression and secondary contact in East Pacific black mangroves [J]. Mol Ecol, 2008, 17(11): 2680-2690.
- Abbott R J, Hegarty M J, Hiscock S J, et al. Homoploid hybrid speciation in action [J]. Taxon, 2010, 59 (5): 1375-1386.
- Wissemann V. Plant evolution by means of hybridization [J]. Syst Biodivers, 2007, 5(3): 243-253.
- 李桂芬, 杨向晖, 乔燕春, 等. 枇杷属植物种间及近缘属杂交亲和性研究[J]. 园艺学报, 2016, 43(6): 1069-1078.
- Li G F, Yang X H, Qiao Y C, et al. Study on interspecific and intergeneric hybridization compatibility of *Eriobotrya* and related genera [J]. Acta Hortic Sin, 2016, 43(6): 1069-1078.
- 李娜, 邓童, 罗乐, 等. 榆叶梅的远缘杂交亲和性和花粉管行为[J]. 分子植物育种, 1-19[2021-03-20]. <https://doi.org/10.16418/j.mtp.2021.03.20>.

- //kns-cnki-net. webvpn. jxutcm. edu. cn/kcms/detail/46. 1068. S. 20210308. 1134. 008. html.
- Li N, Deng T, Luo L, et al. Distant hybridization compatibility and pollen tube behavior of *Prunus trilobal* [J]. Molecular Plant Breeding, 1-19 [2021-03-20]. https://kns-cnki-net. webvpn. jxutcm. edu. cn/kcms/detail/46. 1068. S. 20210308. 1134. 008. html.
- [8] Nishida S, Kanaoka M M, Hashimoto K, et al. Pollen-pistil interactions in reproductive interference: comparisons of heterospecific pollen tube growth from alien species between two native *Taraxacum* species [J]. *Funct Ecol*, 2014, 28(2): 450-457.
- [9] Robert R H, H-N Lauritz B. The Alismataceae [J]. *Flora Neotropica*, 1994(64): 1-112.
- [10] 李伟, 陈家宽, 钟扬, 等. 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, 36(3): 102-108.
- Li W, Chen J K, Zhong Y, et al. A study on numerical classification of *Sagittaria* in the world [J]. *J Wuhan Univ Nat Sci Ed*, 1990, 36(3): 102-108.
- [11] 钟扬, 陈家宽, 邹洪才, 等. 中国慈姑属系统发育的研究 [J]. 武汉植物学研究, 1992, 10(3): 243-248.
- Zhong Y, Chen J K, Zou H C, et al. Studies on the phylogenetic relationships of Chinese *Sagittaria* (Alismataceae) [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1992, 10(3): 243-248.
- [12] 吕娜. 慈姑属植物的种间杂交及同种花粉优势 [D]. 武汉: 武汉大学, 2015: 56-58.
- Lü N. The interspecific hybridization in *Sagittaria* and conspecific pollen precedence [D]. Wuhan: Wuhan University, 2015: 56-58.
- [13] 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): 485-492.
- Wang X F. The floral syndromes adapted to pollination patterns of four genera in Alismataceae from China [J]. *Wuhan Univ J Nat Sci Ed*, 2001, 47(4): 485-492.
- [14] Wu W, Zhou R, Huang Y, et al. Molecular evidence for natural intergeneric hybridization between *Liquidambar* and *Altingia* [J]. *J Plant Res*, 2010, 123(2): 231-239.
- [15] Guo M M, Zhou R C, Huang Y L, et al. Molecular confirmation of natural hybridization between *Lumnitzera racemosa* and *Lumnitzera littorea* [J]. *Aquat Bot*, 2011, 95(1): 59-64.
- [16] Mameli G, López-Alvarado J, Farris E, et al. The role of parental and hybrid species in multiple introgression events: evidence of homoploid hybrid speciation in *Centaura* (Cardueae, Asteraceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2014, 175(3): 453-467.
- [17] Ito Y, Tanaka N, Keener B R, et al. Phylogeny and biogeography of *Sagittaria* (Alismataceae) revisited: evidence for cryptic diversity and colonization out of South America [J]. *J Plant Res*, 2020, 133(6): 827-839.
- [18] 刘鸣远. 关于陈家宽著“中国慈姑属的系统与进化植物学研究”一书的评介[J]. 武汉植物学研究, 1991, 9(1): 99-100.
- Liu M Y. A review about “systematic and evolutionary botanical studies on Chinese *Sagittaria*” written by Chen Jiakuan [J]. *J Wuhan Bot Res*, 1991, 9(1): 99-100.
- [19] Johnson S D, Steiner K E. Generalization versus specialization in plant pollination systems [J]. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15(4): 140-143.
- [20] Waser N M, Chittka L, Price M V, et al. Generalization in pollination systems, and why it matters [J]. *Ecology*, 1996, 77(4): 1043-1060.
- [21] 张敬丽, 张长芹, 吴之坤, 等. 探讨种间传粉在杜鹃花属自然杂交物种形成中的作用[J]. 生物多样性, 2007, 15(6): 658-665.
- Zhang J L, Zhang C Q, Wu Z K, et al. The potential roles of interspecific pollination in natural hybridization of *Rhododendron* species in Yunnan, China [J]. *Biodiversity Science*, 2007, 15(6): 658-665.
- [22] Huang S Q, Guo Y H. New advances in pollination biology and the studies in China [J]. *Chin Sci Bull*, 2000, 45(16): 1441-1447.
- [23] 黄双全. 浅谈传粉生物学中几个术语的含义及其中文译名[J]. 植物分类学报, 2004, 42(3): 284-288.
- Huang S Q. On several scientific terms in pollination biology and their Chinese translation [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2004, 42(3): 284-288.
- [24] Suarez A V, Tsutsui N D. The value of museum collections for research and society [J]. *BioScience*, 2004, 54(1): 66-74.
- [25] Hartnett D C, Setshogo M P, Dalgleish H J. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana [J]. *African J Ecol*, 2006, 44(2): 256-263.
- [26] Coelho F F, Capelo C, Figueira J E C. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupes-trian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae) [J]. *Flora Morphol Distribution Funct Plants*, 2007, 203(2): 152-161.
- [27] 杨允菲, 魏春雁, 张宝田, 等. 松嫩平原碱化草甸旱地生境芦苇种群的芽流和芽库动态[J]. 应用生态学报, 2005, 16(5): 854-858.
- Yang Y F, Wei C Y, Zhang B T, et al. Dynamics of bud flow and bud bank of *Phragmites communis* population in dry land habitat of alkalized meadow in the Song-

- nen Plains of China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(5): 854-858.
- [28] Stebbins G L. Variation and evolution in plants [M]. New York: Columbia University Press, 1950.
- [29] Rieseberg L H, Ellstrand N C, Arnold M. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? [J]. Crit Rev Plant Sci, 1993, 12(3): 213-241.
- [30] Marta A E, Camadro E L, Diaz-Ricci J C, et al. Breeding barriers between the cultivated strawberry, *Fragaria* × *ananassa*, and related wild germplasm [J]. Euphytica, 2004, 136(2): 139-150.
- [31] Deng Y M, Teng N J, Chen S M, et al. Reproductive barriers in the intergeneric hybridization between *Chrysanthemum grandiflorum* (Ramat.) Kitam. and *Ajania przewalskii* Poljak. (Asteraceae) [J]. Euphytica, 2010, 174(1): 41-50.
- [32] van Tuyl J M. Interspecific hybridization of flower bulbs: a review [J]. Acta Hortic, 1997(430): 465-476.
- [33] 胡适宜. 被子植物生殖生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2005.
- Hu S Y. Reproductive biology of angiosperms [M]. Beijing: Higher Education Press, 2005.
- [34] Raghavan V. 双受精: 有花植物的胚和胚乳发育 [M]. 杨弘远, 译. 北京: 科学出版社, 2007.
- Raghavan V. Double fertilization: embryo and endosperm development of flowering plants [M]. Yang H Y, Trans. Beijing: Science Press, 2007.
- [35] Johnston S A, Hanneman R E. Manipulations of endosperm balance number overcome crossing barriers between diploid *Solanum* species [J]. Science, 1982, 217(4558): 446-448.
- [36] Friedman W E. The evolution of double fertilization and endosperm: an "historical" perspective [J]. Sex Plant Reprod, 1998, 11(1): 6-16.
- [37] 孙晓梅, 罗风霞, 王萍, 等. 百合属植物的种间杂交研究进展 [J]. 辽宁农业科学, 2002(2): 20-24.
- Sun X M, Luo F X, Wang P, et al. Research progress on interspecific hybridization of *Lilium* [J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2002(2): 20-24.
- [38] 庄平. 杜鹃花属植物种间可交配性及其特点 [J]. 广西植物, 2018, 38(12): 1588-1594.
- Zhuang P. Crossability and its characteristics of *Rhododendron* [J]. Guihaia, 2018, 38(12): 1588-1594.
- [39] Huang S Q, Song N, Wang Q, et al. Sex expression and the evolutionary advantages of male flowers in an andromonoecious species, *Sagittaria guayanensis* subsp. *lappula* (Alismataceae) [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(11): 1108-1114.
- [40] 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.
- Wang H Y, Chen J K, Zhou J. Studies on vegetative reproduction of bulbils in *Sagittaria wuyiensis* [J]. Journal of Wuhan University (Natural Science Edition), 1997, 43(6): 756-758.
- [41] 戴璨, 覃道凤, 罗文杰. 慈姑属植物的生态及进化生物学研究进展 [J]. 植物科学学报, 2015, 33(5): 620-632.
- Dai C, Qin D F, Luo W J. Ecological and evolutionary studies on *Sagittaria* (Alismataceae) [J]. Plant Science Journal, 2015, 33(5): 620-632.

□

(编辑: 杨晓翠)