

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.60762

唐莎莎, 费采虹, 杨聪, 尚书禾, 熊浩镧, 王欣怡, 汪小凡. 野慈姑和矮慈姑种间花粉传递与生殖干扰不对称性[J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 762~770

Tang SS, Fei CH, Yang C, Shang SH, Xiong HL, Wang XY, Wang XF. Interspecific pollen transfer and asymmetry in reproductive interference between *Sagittaria trifolia* L. and *Sagittaria pygmaea* L. [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(6): 762~770

野慈姑和矮慈姑种间花粉传递与生殖干扰不对称性

唐莎莎, 费采虹, 杨聪, 尚书禾, 熊浩镧, 王欣怡, 汪小凡*

(武汉大学生命科学学院, 武汉 430072)

摘要: 本研究观测了两种慈姑属(*Sagittaria*)植物野慈姑(*S. trifolia* L.)和矮慈姑(*S. pygmaea* L.)共享传粉者的种间访花活动, 利用染色示踪方法检测了种间花粉传递是否存在及其强度, 通过统计二者在单生/混生样地中的结实情况判断物种间生殖干扰存在与否, 以及对植株有性生殖成功率的影响。结果显示: (1) 主要共享传粉者存在种间访花行为, 但访花者种间运动频率显著低于种内运动, 且对野慈姑雄花存在访花偏好。(2) 在混生样地中野慈姑和矮慈姑的雌蕊群上均能检测到共享传粉者带来的种间花粉传递, 约 1.4% 的柱头上落置了染色标记的异种花粉; 野慈姑花粉散布于矮慈姑花上的距离较远, 数量较多, 而矮慈姑花粉主要表现为近距离传递。(3) 两物种在自然生境中共存时, 矮慈姑种子不完整胚比例显著增加, 而野慈姑完整胚比例维持在 80% 以上, 表现为种间生殖干扰的不对称性。此外, 本研究还对减轻生殖干扰的生态机制进行了探讨。

关键词: 共享传粉者; 种间花粉传递; 生殖干扰; 种子折损; 慈姑属

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)06-0762-09

Interspecific pollen transfer and asymmetry in reproductive interference between *Sagittaria trifolia* L. and *Sagittaria pygmaea* L.

Tang Sha-Sha, Fei Cai-Hong, Yang Cong, Shang Shu-He, Xiong Hao-Lan,
Wang Xin-Yi, Wang Xiao-Fan*

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

Abstract: Closely-related sympatric species are often at risk of interspecific reproductive interference due to similar reproductive biological characteristics. Fruits can be formed in hand-pollination hybridization experiments of *Sagittaria trifolia* L. and *S. pygmaea* L., but the arrival of interspecific pollen tubes to the ovule is delayed due to different growth routes. Here, we investigated sympatrically growing *S. trifolia* and *S. pygmaea* populations with overlapping flowering periods and observed the interspecific movement patterns of shared pollinators, using pollen tracers to detect the existence and intensity of interspecific pollen transfer. The existence of reproductive interference and its effect on sexual reproductive fitness were measured using seed set in single-/mixed-plots of the two species. Results showed that: (1) The main shared pollinators visited flowers of both species, but the frequency of interspecific movements was significantly lower than that of intraspecific movements, and pollinators showed a preference for male flowers of *S. trifolia*. (2) Interspecific pollen transfer by shared pollinators was detected in both species under natural conditions, and the

收稿日期: 2022-07-16, 修回日期: 2022-08-20。

基金项目: 国家自然科学基金(31970250)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31970250).

作者简介: 唐莎莎(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物交配系统与进化生态学(E-mail: 2019202040003@whu.edu.cn)。

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

proportion of stigma with alien pollen was only about 1.4%. The pollen of *S. trifolia* was carried further and in greater quantity to *S. pygmaea* flowers, while the pollen of *S. pygmaea* was mainly transferred in short distances. (3) When the two species coexisted in natural habitats, the proportion of undeveloped *S. pygmaea* seeds increased significantly, while the proportion of developed *S. trifolia* seeds remained above 80%, indicating asymmetry in interspecific reproductive interference. In this study, we explored the ecological mechanisms that mitigate reproductive interference, providing a new perspective for understanding the coexistence and reproductive strategies of related plant species in the wild.

Key words: Shared pollinator; Interspecific pollen transfer; Reproductive interference; Seed discounting; *Sagittaria*

生殖干扰被定义为同域分布的物种在获得配偶过程中, 对至少一个相关物种的适合度产生不利影响的种间相互作用, 这种相互作用是由不完全的物种识别引起的^[1], 其生态学意义和进化后果已引起广泛关注^[2]。研究发现, 在实验或自然居群中, 植物近缘种之间通常因具有相似的生殖生物学表现而产生生殖干扰^[1, 3, 4], 极大地限制了给定物种的适应性, 并可能导致该物种的竞争性排斥或性状位移^[1, 5-7]。已有报道揭示了生殖干扰是导致亲缘关系密切的物种倾向于分布区隔离的主要因素^[8]。但也有学者提出, 当干扰很小或者可以忽略时, 近缘本地物种对可能为同域分布, 并占据相同的栖息地^[9]。作为进化生态学研究关注的重要科学问题, 同域分布的近缘物种之间生殖干扰的式样和机制有待深入研究, 以拓展对于物种间相互作用与共存机制间关系的理解。

对于同域分布、花期重叠的物种, 种间花粉传递在植物群落中普遍存在^[10], 是开花植物之间生殖干扰的主要原因^[11-13], 并影响花的进化, 异种花粉传递和落置可显著降低植物的雌性或雄性适合度^[14]。研究表明, 异种花粉落置可能是植物生殖干扰的主要机制^[15-17], 可以导致受精失败、发育缺陷(花粉化感作用或胚珠折损)或产生育性低的杂种而浪费母本生殖投资, 降低子代数量和质量, 这些影响对于亲缘关系相近的物种而言更加突出^[16, 18, 19]。目前, 很多研究在物种对、混生居群、植物群落等不同尺度通过检测异种花粉落置强度以及不同物种对其的适应性结果来评估种间生殖干扰程度及其对植物繁殖与进化的影响^[2, 14, 20-22]。深入阐述物种间花粉干扰的表现式样、程度及其直接影响的研究是理解生殖干扰的重要前提。

慈姑属(*Sagittaria*)因其复杂的性系统构成和多样化的繁殖策略, 是生态和进化生物学研究中较典型的材料。野慈姑(*S. trifolia* L.)和矮慈姑(*S. pygmaea* L.)为慈姑属同域分布物种, 存在自然混生居群, 且花期重叠, 共享传粉者^[23]。由于该属植物心皮边缘不完全缝合, 形成了雌蕊外通道^[24], 野慈姑和矮慈姑在人工杂交授粉时, 虽然因同种/异种花粉管的生长路径不同而具有明显的同种花粉优势, 但异种花粉管也能在雌蕊群中生长并进入胚珠^[25]。前期研究发现, 二者种间杂交能形成膨大的瘦果但不能产生可育的种子, 导致了胚珠的折损; 种间花粉传递将会带来明显的生殖干扰。考虑到野慈姑和矮慈姑同域分布属性, 本文致力于回答以下问题: (1)在自然生境中野慈姑和矮慈姑种间花粉传递是否存在以及强度如何? (2)混生群落中二者之间是否存在避免或减轻种间干扰的生态机制?

本研究以野慈姑和矮慈姑自然或半自然居群为研究对象, 通过观测不同开花数量及比例下访花者的种间访花活动频率, 利用染色示踪检测种间花粉传递的强度, 统计单种或混生样地收集到的果实完整胚、不完整胚、败育胚所占的比例, 以期从雌性适合度方面评估野慈姑和矮慈姑种间生殖干扰实际发生的程度, 并探讨影响生殖干扰的可能因素及其避免干扰的机制。

1 材料与方法

1.1 植物材料

研究材料为野慈姑和矮慈姑。前者是多年生水生或沼生草本, 挺水叶箭形; 后者为一年生或多年生沼生或沉水草本, 叶条形, 稀披针形。两者广泛

分布于我国各省区，多生于沼泽、水田、沟溪浅水处。它们均为雌雄同株异花，雌花具有多数离生心皮，常先于雄花开放。

实验地点位于武汉大学水稻试验田中($30^{\circ}55'N$ 、 $114.37^{\circ}56'E$)，以自然生长的野慈姑和矮慈姑为研究对象。于 2020 年，将 380 株矮慈姑移植到含 120 株野慈姑的居群构成一个半自然混生样地，选择若干个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 样方进行观测和统计。2021 年 5 月，在同地水稻田旁的空地用盆栽矮慈姑(408 株)和野慈姑(15 株)构建了 3 个样方。每个样方均由 5 株野慈姑和 136 株矮慈姑构成，野慈姑位于样方中心，矮慈姑环绕其均匀分布，但植株开花类型和数量均随着花期变化而各不相同，从而可在相同环境条件下观测两物种不同开花数量及比例时的传粉者花间运动模式。

1.2 研究方法

1.2.1 花期记录和昆虫访花监测

在野慈姑和矮慈姑样地分别随机选择 3 个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样方，在整个花期每隔 1 周记录 1 次每株植物雌、雄花开放数量。在混生样地盛花期，于晴好天气分别对 3 个样方中的昆虫访花活动进行 3 d 以上的观测。每天上午 7:30 – 11:30 观察和记录若干个 15 min 时间段中上述两种植物雌、雄花的访花昆虫种类、次数、花间运动模式。观测结束后统计雌花和雄花数量，并对访花昆虫拍照和采集标本。2020 年 8 – 9 月累计观测 45 个时间段，2021 年 8 月累计观测 60 个时间段。

1.2.2 花粉示踪实验

2021 年 7 – 8 月，为了评估混生样地中花粉种间传播距离，分别选取生长于 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 区域内的野慈姑/矮慈姑的 50 朵雄花作为花粉源，用番红染色标记花粉粒，以另一种植物(矮慈姑/野慈姑)的雌花作为单一花粉受体，检测距离花粉源不同远近的雌花受体对标记花粉的接收情况。坐标纸标记当天实验植株位置，花粉供体植株所在位置记为 (x_0, y_0) ，花粉受体植株所在位置记为 (x, y) ，其距花粉源距离的计算公式为： $L = \sqrt{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}$ ，取每一花粉受体植株所对应的异种花粉的传播距离 L 的最小值进行后续数据分析。由于本实验仅保留异种花粉供体，所以雌花柱头上检测到的均为异种花粉，包括染色或未染色花粉。柱头上落置花粉计数在体视显微

镜下完成，累计统计野慈姑雌花 82 朵，矮慈姑雌花 43 朵。

为了检测混生样地中种间花粉传递强度，在混生样地自然开花状态下，分别将其中一种植物的雄花全部染色，统计另一种植物雌花上异种花粉落置的数量及其比例。每朵花随机统计 50 个柱头，柱头上落置花粉计数在体视显微镜下完成，累计统计野慈姑雌花 74 朵，矮慈姑雌花 64 朵。

1.2.3 结实情况统计

为了检测种间花粉传递对两个物种繁殖成功的影响，收集野慈姑和矮慈姑单种或混生样地成熟聚合果，并将瘦果分为 3 种类型(I，种子的胚发育完整，呈“U”型；II，心皮膨大但种子的胚发育不完整；III，心皮完全败育)，统计不同类型瘦果所占的比例，以 I 型所占比例衡量物种的繁殖效益。

1.3 数据处理

采用 ANOVA 单因素方差分析比较不同物种开花特征及昆虫访花频率的差异。通过建立广义线性混合模型 GLMM 探究昆虫访花频率及种内(种间)花间运动比例与竞争物种的相对花丰度的关系。其中将每种植物的昆虫种间运动比例作为响应变量，而植物物种、花丰度、竞争物种的相对花丰度以及它们的相互作用是解释变量。观察日期和传粉者个体身份作为随机变量包括在内。另外，根据给定日期每个样方中两个物种的相对花朵丰度，使用卡方检验判断所观察到的 3 种主要传粉者种内(种间)移动的比例是否与预期偏离。

使用曲线估计不同物种间花粉散布潜力，计算异种花粉落置强度与花粉源距离函数中的最佳拟合分布曲线。为了衡量种间生殖干扰实际发生的程度，采用 ANOVA 单因素方差分析比较两个物种单种或混生样地和不同相对花丰度混生样地的结实差异。

所有实验数据均采用 SPSS 24 软件进行统计分析，采用 Origin 2021b 软件作图。

2 结果与分析

2.1 开花物候特征分析

本研究花期记录结果表明，野慈姑和矮慈姑居群在武汉地区的花期均为 5 – 11 月，两物种花期存在大幅度重叠(图 1)。

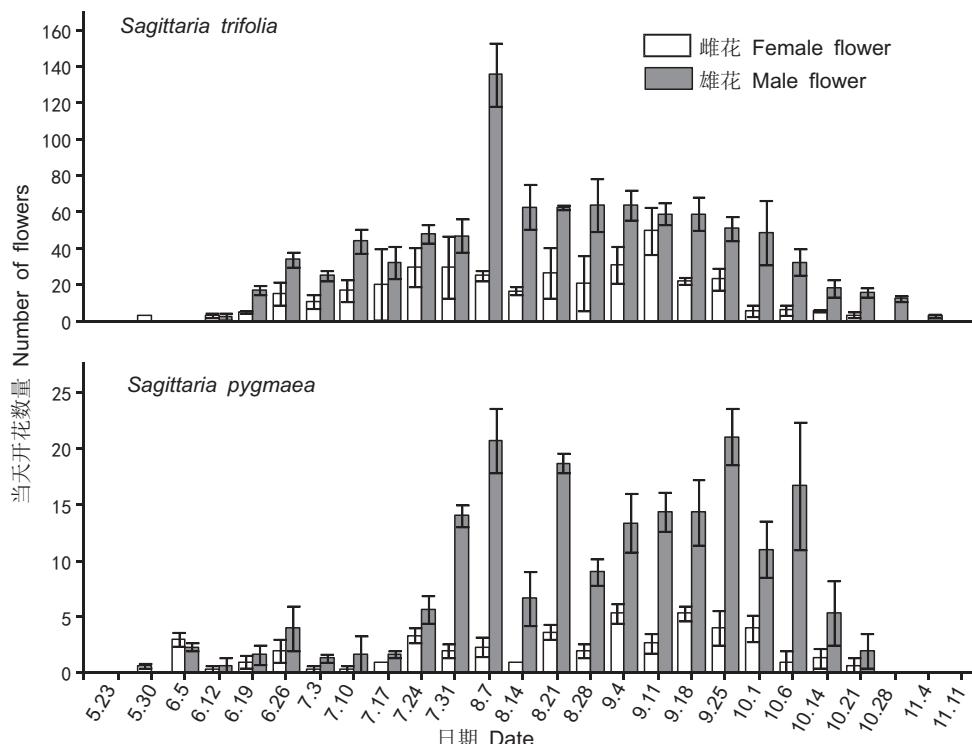


图 1 2021 年野慈姑和矮慈姑的花期
Fig. 1 Flowering time of *S. trifolia* and *S. pygmaea* in 2021

2.2 共享传粉者及种间(种内)访花行为

本研究在 2020 年和 2021 年访花观测时间段里,共观测到野慈姑访花昆虫 26 种,矮慈姑访花昆虫 9 种,累计记录 2173 次昆虫访花,访问野慈姑 1732 次,矮慈姑 441 次。将传粉者离开一朵花到达另一朵单花的过程记为一次访花回合,野慈姑记为 S.t,矮慈姑记为 S.p。种内花间运动的统计:单次访花回合只访问野慈姑的花记为 S.t → S.t,只访问矮慈姑的花记为 S.p → S.p,在两种植物的花之间交替访问记为 S.t - S.p。累计记录 1837 次访花回合,其中种内花间运动 1663 次,野慈姑(S.t → S.t)1393 次,矮慈姑(S.p → S.p)270 次,野慈姑-矮慈姑种间花间运动(S.t - S.p)174 次。

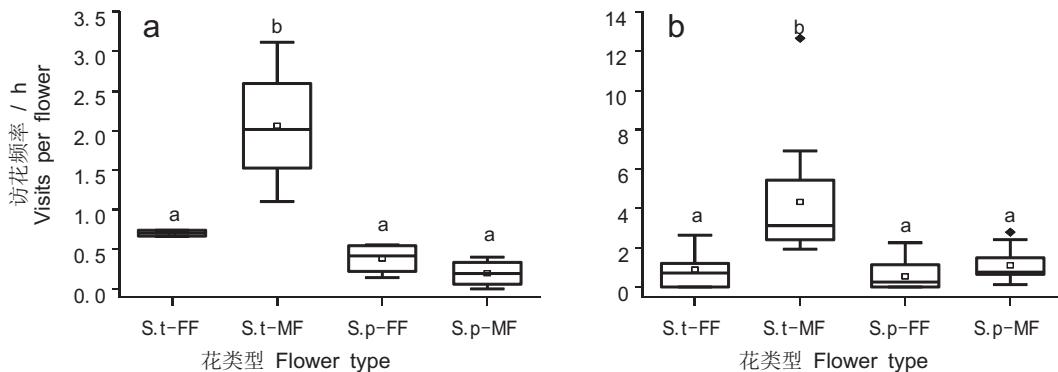
经鉴定,确认两者主要存在以下 3 种共享传粉者:淡脉隧蜂属(*Lasioglossum*, sp1)、淡脉隧蜂属(*Lasioglossum*, sp2)、中华蜜蜂(*Apis cerana*)。两年的实验结果均表明,共享传粉者对野慈姑的访花频率显著高于矮慈姑,对野慈姑雄花的访问频率显著高于其他花类型。2021 年,共享传粉者对野慈姑的访花频率为(4.0 ± 0.7)次 · 朵 · 15 min⁻¹,显著高于矮慈姑的(1.3 ± 0.3)

次 · 朵 · 15 min⁻¹($P < 0.05$),对野慈姑雄花的访问频率为(3.5 ± 0.5)次 · 朵 · 15 min⁻¹,显著高于其他花类型(野慈姑雌花(0.4 ± 0.2)次 · 朵 · 15 min⁻¹;矮慈姑雄花(0.9 ± 0.2)次 · 朵 · 15 min⁻¹;矮慈姑雌花(0.3 ± 0.1)次 · 朵 · 15 min⁻¹)(图 2: b)。传粉者对两物种的相对访花频率均随竞争物种相对花丰度的增加而显著降低($z = -3.790$, $P = 0.001$)。

2021 年,3 种主要共享传粉者的种内运动比例均显著大于种间运动(*Lasioglossum* sp.1, $\chi^2 = 51.892$, $df = 645$, $P = 0.000$; *Lasioglossum* sp.2, $\chi^2 = 6.202$, $df = 344$, $P = 0.013$; *Apis cerana*, $\chi^2 = 7.695$, $df = 273$, $P = 0.006$)。传粉者种内运动比例均随竞争物种相对花丰度的增加而显著降低(图 3),种间花间传粉者运动比例与之相反。相对花丰度与物种之间的相互作用以及共享传粉者类型对种内花间运动比例没有显著影响。

2.3 种间花粉传递

在野慈姑-矮慈姑人工混生样地中,对野慈姑雄花花粉用番红染色,可在矮慈姑雌花的柱头上检测到野慈姑染成红色的花粉,反之亦然。实验



a: 2020年, b: 2021年。S.t-FF, 野慈姑雌花; S.t-MF, 野慈姑雄花; S.p-FF, 矮慈姑雌花; S.p-MF, 矮慈姑雄花。不同小写字母代表在 $P < 0.05$ 水平上差异显著, 相同字母代表在 $P < 0.05$ 水平上没有显著性差异。

a: Experiment in 2020, b: Experiment in 2021. S.t-FF, female flower of *S. trifolia*; S.t-MF, male flower of *S. trifolia*; S.p-FF, female flower of *S. pygmaea*; S.p-MF, male flower of *S. pygmaea*. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level, same letters indicate no significant differences at $P < 0.05$ level.

图2 野慈姑和矮慈姑不同花类型的访问频率

Fig. 2 Visitation rate of *Sagittaria trifolia* and *S. pygmaea* flower types

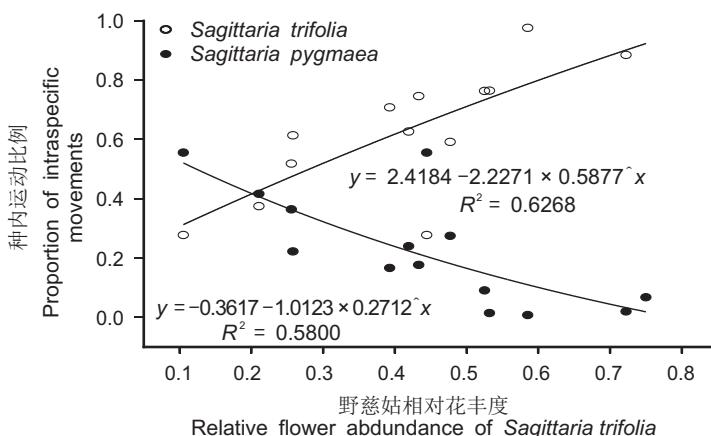


图3 传粉者种内运动比例和野慈姑相对花丰度的关系

Fig. 3 Relationship between relative flower abundance of *Sagittaria trifolia* and proportion of intraspecific movements of pollinators

结果表明, 野慈姑和矮慈姑存在种间花粉传递, 且异种花粉散布强度均随距花粉源距离的增加呈衰减趋势。野慈姑种间花粉散布距离可达 7.8 m, 单花异种花粉落置数最多可达 679 粒, 检测到的染色花粉散布的最远距离为 6.3 m, 单花染色花粉最多为 39 粒(图 4)。矮慈姑种间花粉散布距离可达 3.0 m, 单花异种花粉落置数量最多可达 462 粒, 检测到的染色花粉散布的最远距离为 0.8 m, 单花染色花粉最多为 30 粒(图 5)。

2021 年, 在混生样方自然开花且种间花间距均在 1 m 以内的条件下, 针对每个物种展开花粉示踪实验 4 d 以上, 每天收取野慈姑雌花 18 ~ 25 朵, 矮慈姑雌花 10 ~ 17 朵。结果显示, 野慈

姑和矮慈姑的雌蕊群上均能检测到共享传粉者带来的异种花粉, 两者存在异种花粉落置的雌花比例分别为 $(19.75 \pm 2.46)\%$ 和 $(24.75 \pm 7.10)\%$, 柱头比例分别为 $(1.29 \pm 0.05)\%$ 和 $(1.70 \pm 0.18)\%$ 。但通常认为, 用染色示踪方法在柱头上检测到的花粉落置数量或比例往往是被低估了的数值。

2.4 种间花粉传递对结实(结籽)的影响

本研究中, 共统计了野慈姑的 85 个成熟聚合果(平均各含瘦果 (330 ± 115) 枚), 来自单种样地和野慈姑-矮慈姑混生样地的果实分别为 40 和 45 个; 统计矮慈姑的 137 个成熟聚合果(平均各含瘦果 (95 ± 20) 枚), 来自单种样地和混生样地分别为 26 和 111 个。

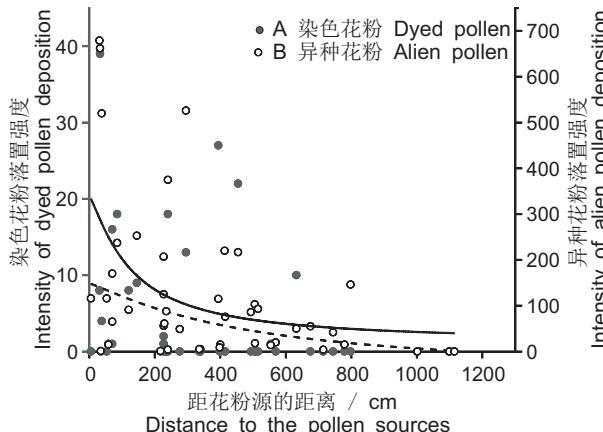


图 4 野慈姑花粉传递强度随距离的变化

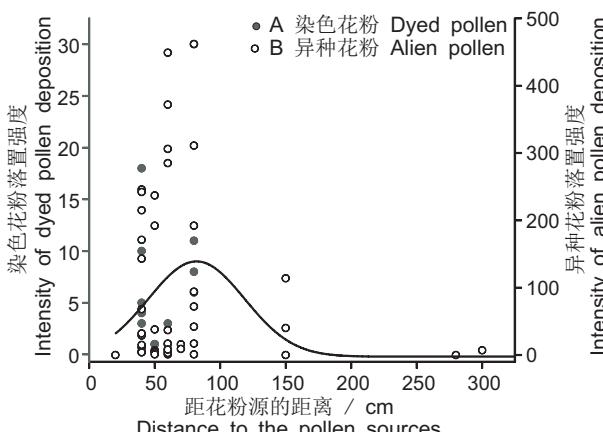
Fig. 4 Variation in pollen transfer intensity with distance in *Sagittaria trifolia*

图 5 矮慈姑花粉传递强度随距离的变化

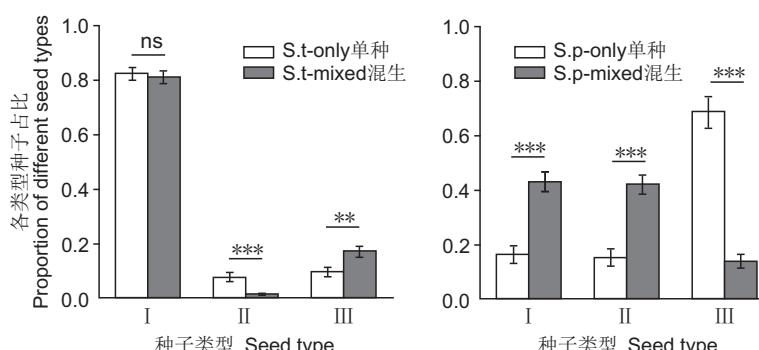
Fig. 5 Variation in pollen transfer intensity with distance in *Sagittaria pygmaea*

野慈姑在单种样地和混生样地中所产生的瘦果完整胚比例分别为 $(82.5 \pm 2.2)\%$ 和 $(81.1 \pm 2.2)\%$ (图 6)，二者并无显著差异。与单种样地相比，矮慈姑在混生样地中败育胚比例显著下降，完整胚比例显著上升，但不完整胚比例也显著增加($P = 0.000$)。我们对野慈姑和矮慈姑进行的人工种间授粉实验可以产生膨大的果实，但种子中通常为不完整胚，因此不完整胚的产生意味着种间受精导致胚珠折损。

2021 年，根据混生样地内当天野慈姑和矮慈姑的开花数量划分为高相对花丰度(HA)和低相对花丰度(LA)，并比较了两物种不同相对花丰度下的结实情况。野慈姑 HA 为 $0.61 \sim 0.75$ ，LA 为 $0.11 \sim 0.45$ ，矮慈姑 HA 为 $0.52 \sim 0.89$ ，LA 为 $0.25 \sim 0.39$ 。随着自身相对花丰度的增大，无论野慈姑还是矮慈姑，瘦果完整胚比例均显著上升(图 7， $P = 0.000$)。野慈姑完整胚比例始终维持在 80% 以上，不完整胚比例始终低于 6%。矮慈姑完整胚比例由 $(17.0 \pm 2.3)\%$ (LA) 显著上升至 $(42.8 \pm 3.8)\%$ (HA)，不完整胚均占比 40% 以上，败育胚比例由 $(35.8 \pm 3.3)\%$ (LA) 显著下降为 $(13.7 \pm 2.4)\%$ (HA)。

3 讨论

本研究探讨了自然生境下共存野慈姑和矮慈姑之间的生殖干扰强度及其避免机制。通过花粉示踪检测异种花粉落置强度，结合昆虫访花观测以及结

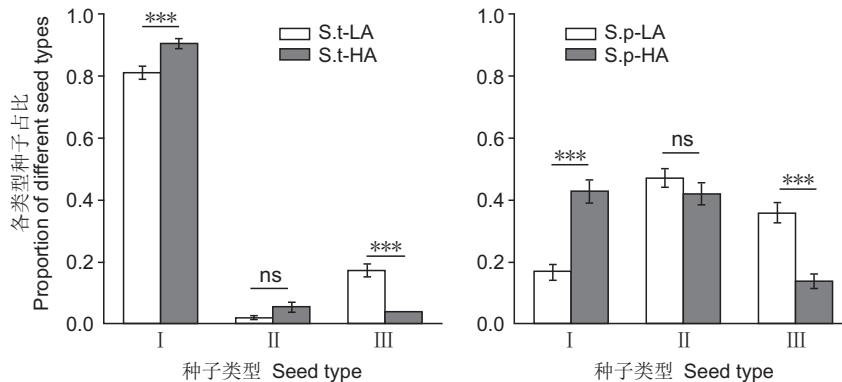


I：胚发育完整的种子；II：胚发育不完整的种子；III：心皮完全败育。S.t：野慈姑，S.p：矮慈姑。** 表示 $P < 0.01$ ，*** 表示 $P < 0.001$ ，ns 表示无显著差异。下同。

I：Developed seeds；II：Undeveloped seeds；III：Carpels fully aborted. S.t: *S. trifolia*; S.p: *S. pygmaea*. ** means $P < 0.01$, *** means $P < 0.001$, ns means no significant difference. Same below.

图 6 2021 年野慈姑和矮慈姑单种或混生样地结实情况

Fig. 6 Seed set of single or mixed plots of *Sagittaria trifolia* and *S. pygmaea* in 2021



LA: 低相对花丰度; HA: 高相对花丰度。

LA: Low relative flower abundance; HA: High relative flower abundance.

图 7 2021 年野慈姑和矮慈姑不同相对花丰度样地结实情况

Fig. 7 Seed set in plots with different relative flower abundance of *Sagittaria trifolia* and *S. pygmaea* in 2021

实情况分析了相对花丰度与传粉者行为的关系，量化了种间花粉传递对两个物种生殖成功的影响。主要结论为：(1)在野慈姑与矮慈姑混生样地中的主要共享传粉者存在种间访花行为，并能检测到共享传粉者带来的种间花粉传递；两物种在自然生境中共存时，矮慈姑受到较为显著的种间生殖干扰，所产生的种子中不完整胚比例显著增加。(2)在混生样地中，野慈姑种子的完整胚比例维持在 80% 以上，相对于矮慈姑而言表现为种间生殖干扰的不对称性。(3)由于共享传粉者的访花行为倾向于种内运动，异种花粉落置的柱头比例较低，在一定程度上减少了种间传粉带来的干扰；另一方面，混生样地中同属异种的花的存在带来更多的访花者可能帮助增加同种传粉而提高有效结实率^[22]。

鉴于在植物群落内部和群落之间发现的异种花粉接收量存在极大的差异^[10, 26–29]，各种异源花粉落置的适应性后果代表了未来研究的领域^[14]。在本研究中，花粉染色示踪检测到的种间花粉传递强度表现为较低水平。低水平的异种花粉落置结果在很多植物群落中普遍存在(例如对来自 17 个不同来源的包括 77 种植物的群落异种花粉传播影响评估的综合研究报告^[30])，这也被视为被子植物在长期进化过程中减轻种间花粉传递对其繁殖适合度负面影响的一种策略^[31]。其与访花观测结果一致，主要共享传粉者的种间运动比例(0.02 ~ 0.22)均显著低于种内运动比例，具有较强的访花恒定性，因此我们推测这种低水平的种间花粉传递与传粉者种内(种间)运动有关，具体机制需更多研究来阐述。此外，传粉者种内运动与物种自身相对花丰度

成正相关，当矮慈姑相对花丰度大于 0.8 时，传粉者在其种内运动比例可超过野慈姑，这让我们看到了高度不对称物种之间仍存在动态的传粉竞争优势。

同时，本研究发现野慈姑比矮慈姑对传粉者具有更大的吸引力，而两物种相对花丰度的变化并没有改变传粉者对野慈姑雄花的访问率。花粉示踪多次重复实验可以反映不同物种花粉的散布特征，野慈姑花粉散布到矮慈姑雌花的距离较远，数量较多，而矮慈姑花粉主要表现为近距离传递，种间花粉传递强度在物种间不对称。访花频率和种间运动只能作为衡量传粉有效性的参考^[32]，但种子统计结果表明，混生样地中野慈姑完整胚比例维持在 80% 以上，远高于矮慈姑的约 40%。因此，共享传粉者的访花偏好和不对称的花粉流在一定程度上决定了混生样地中两个物种之间生殖干扰的不对称性。

开花稀有植物在植物群落中的共存问题已引起广泛重视^[22]，野外矮慈姑开花稀少，有性生殖可能面临着环境因素和生殖干扰的双重风险。早期研究发现，田间矮慈姑植株开花率低，只有 8.7%，且开花延续时间因环境而异，水位变化对慈姑属小慈姑(*S. potamogetonifolia* Merr.)和野慈姑样地的花性别分化及开花数量具有显著影响^[33]。本研究结果显示，和单种样地相比，混生样地矮慈姑种子不完整胚比例显著升高，说明野慈姑对矮慈姑造成了强烈的生殖干扰，表现为种子折损。然而，当矮慈姑在混生样地处于较高相对花丰度时，种子完整胚比例显著增加。即混生样地野慈姑对传粉者极大的吸引力有利于解除矮慈姑单种样地中存在的花粉

限制,表现为种间的促进作用。上述实验结果有助于理解自然生境中的矮慈姑有性繁殖效益取决于多重因素作用下的权衡。

慈姑属物种复杂多样的繁殖表型和特殊的生境为植物共存机制研究提供了更多的可能性,兼具有性(无性繁殖)的物种面临生殖干扰时的资源分配和繁殖效益是后续的研究方向。本研究证明了野慈姑和矮慈姑在自然生境下存在种间花粉传递带来的生殖干扰,在结实上表现为种子胚发育不完整。获得传粉是植物生殖进程的第一步,生殖干扰的风险还可以在接下来的传粉后机制中被部分解除。而野慈姑和矮慈姑在杂交授粉同种(异种)花粉管的生长路径不同而具有明显的同种花粉优势^[25],这是一个十分重要的发现。毫无疑问,这种同种花粉优势可以作为一种特殊的生理机制对避免种间生殖干扰发挥作用。植物-传粉者的相互作用作为减轻种间生殖干扰的生态机制,对于存在生殖干扰风险的本地近缘种同域共存具有更为普遍的意义。

参考文献:

- [1] Gröning J, Hochkirch A. Reproductive interference between animal species[J]. *Q Rev Biol*, 2008, 83(3): 257–282.
- [2] Katsuhara KR, Ushimaru A. Prior selfing can mitigate the negative effects of mutual reproductive interference between coexisting congeners [J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(8): 1504–1513.
- [3] Cothran RD. The importance of reproductive interference in ecology and evolution: from organisms to communities [J]. *Popul Ecol*, 2015, 57(2): 339–341.
- [4] Whitton J, Sears CJ, Maddison WP. Co-occurrence of related asexual, but not sexual, lineages suggests that reproductive interference limits coexistence [J]. *Proc Biol Sci*, 2017, 284(1868): 20171579.
- [5] Burdfield-Steel ER, Shuker DM. Reproductive interference [J]. *Curr Biol*, 2011, 21(12): R450–R451.
- [6] Huang SQ, Shi XQ. Floral isolation in *Pedicularis*: how do congeners with shared pollinators minimize reproductive interference? [J]. *New Phytol*, 2013, 199(3): 858–865.
- [7] Kishi S, Nishida T, Tsubaki Y. Reproductive interference determines persistence and exclusion in species interactions [J]. *J Anim Ecol*, 2009, 78(5): 1043–1049.
- [8] Nishida S, Takakura KI, Naiki A, Nishida T. Habitat partitioning in native *Geranium* species through reproductive interference [J]. *Ann Bot*, 2020, 125(4): 651–661.
- [9] Nishida T, Takakura K, Iwao K. Host specialization by reproductive interference between closely related herbivo-
- rous insects [J]. *Popul Ecol*, 2015, 57(2): 273–281.
- [10] Lopes SA, Bergamo PJ, Queiroz SNP, Ollerton J, Santos T, Rech AR. Heterospecific pollen deposition is positively associated with reproductive success in a diverse hummingbird-pollinated plant community [J]. *Oikos*, 2022, 2022: e08714.
- [11] Campbell DR. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination [J]. *Evolution*, 1985, 39(2): 418–431.
- [12] Mitchell RJ, Flanagan RJ, Brown BJ, Waser NM, Karron JD. New frontiers in competition for pollination [J]. *Ann Bot*, 2009, 103(9): 1403–1413.
- [13] Ye ZM, Dai WK, Jin XF, Gituru R, Wang QF, Yang CF. Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant-plant interactions? [J]. *Plant Ecol*, 2014, 215(1): 3–13.
- [14] Moreira-Hernandez JI, Muchhal N. Importance of pollinator-mediated interspecific pollen transfer for angiosperm evolution [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2019, 50: 191–217.
- [15] Kyogoku D. Reproductive interference: ecological and evolutionary consequences of interspecific promiscuity [J]. *Popul Ecol*, 2015, 57(2): 253–260.
- [16] Nishida S, Kanaoka MM, Hashimoto K, Takakura KI, Nishida T. 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.
- [17] Takemori A, Naiki A, Takakura KI, Kanaoka MM, Nishida S. Comparison of mechanisms of reproductive interference in *Taraxacum* [J]. *Ann Bot*, 2019, 123(6): 1017–1027.
- [18] Harder LD, Cruzan MB, Thomson JD. Unilateral incompatibility and the effects of interspecific pollination for *Erythronium americanum* and *Erythronium albidum* (Liliaceae) [J]. *Can J Bot*, 1993, 71(2): 353–358.
- [19] Runquist RDB. Pollinator-mediated competition between two congeners, *Limnanthes douglasii* subsp. *rosea* and *L. alba* (Limnanthaceae) [J]. *Am J Bot*, 2012, 99(7): 1125–1132.
- [20] Arceo-Gómez G, Ashman TL. Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? [J]. *New Phytol*, 2011, 192(3): 738–746.
- [21] Briggs HM, Anderson LM, Atalla LM, Delva AM, Dobbs EK, Brosi BJ. Heterospecific pollen deposition in *Delphinium barbeyi*: linking stigmatic pollen loads to reproductive output in the field [J]. *Ann Bot*, 2016, 117(2): 341–347.
- [22] Wei N, Kaczorowski RL, Arceo-Gómez G, O'Neill EM, Hayes RA, Ashman TL. Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity [J]. *Nature*, 2021, 597(7878): 688–692.

- [23] 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: 24–27.
- [24] Huang LJ, Wang XW, Wang XF. The structure and development of incompletely closed carpels in an apocarpous species, *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) [J]. *Am J Bot*, 2014, 101(7): 1229–1234.
- [25] Lyu N, Du W, Wang XF. Unique growth paths of heterospecific pollen tubes result in late entry into ovules in the gynoecium of *Sagittaria* (Alismataceae) [J]. *Plant Biol*, 2017, 19(2): 108–114.
- [26] Arceo-Gómez G, Raguso RA, Geber MA. Can plants evolve tolerance mechanisms to heterospecific pollen effects? An experimental test of the adaptive potential in *Clarkia* species[J]. *Oikos*, 2016, 125(5): 718–725.
- [27] Fang Q, Huang SQ. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community[J]. *Ecology*, 2013, 94(5): 1176–1185.
- [28] Johnson AL, Ashman TL. Consequences of invasion for pollen transfer and pollination revealed in a tropical island ecosystem[J]. *New Phytol*, 2019, 221(1): 142–154.
- [29] Tur C, Sáez A, Traveset A, Aizen MA. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities[J]. *Ecol Lett*, 2016, 19(5): 576–586.
- [30] Ashman TL, Arceo-Gómez G. Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen receipt and its importance in co-flowering communities[J]. *Am J Bot*, 2013, 100(6): 1061–1070.
- [31] Kay KM, Zepeda AM, Raguso RA. Experimental sympatry reveals geographic variation in floral isolation by hawk-moths[J]. *Ann Bot*, 2019, 123(2): 405–413.
- [32] Albrecht M, Kleijn D, Williams NM, Tschumi M, Blaauw BR, et al. The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis[J]. *Ecol Lett*, 2020, 23(10): 1488–1498.
- [33] 王啸闻. 密度和水位变化对小慈姑和野慈姑居群的性别分化及表型可塑性的影响[D]. 武汉: 武汉大学, 2015: 52–80.

(责任编辑: 周媛)