

微齿眼子菜繁殖生物学特性的初步研究

靳宝锋 郭友好

(武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

摘要: 微齿眼子菜以风媒传粉为主, 具有明显的雌蕊先熟性, 显示出明显的异交特性; 同时其雌雄可育期部分重叠, 被片、花药和柱头三者的空间布局使其极利于自花受粉, 暗示了自交存在的可能性。花粉保持萌发活力的时间短(约 20h)及萌发率低(< 10%)可能是导致其自然结实率(20.16%)低的主要原因。自交作为衍生性状在其有性生殖中占有相当的比例, 繁育系统属于兼性的交配类型, 并有向自交演化的趋势。有性生殖分配与其营养体生物量呈显著正相关, 异质性程度不同的生境中, 微齿眼子菜表现出不同的繁殖对策, 在稳定生境中以克隆生长为主, 在变动生境中有性生殖率则有所增加, 存在着有性生殖与无性繁殖之间的平衡。

关键词: 水生被子植物; 微齿眼子菜; 传粉生物学; 繁育系统

中图分类号: Q948.8 文献标识码: A 文章编号: 1000- 3207(2001)05- 0439- 010

微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus* A. Benn)是长江中下游草型湖泊沉水植被中常见优势种之一, 在淡水生态系统及湖泊渔业中扮演重要角色^[1]。然而近年来在其分布区内的许多湖泊中, 微齿眼子菜居群规模急剧萎缩, 甚至在一些湖泊中已经消失。已有研究表明, 人为干扰所引起的生境片段化或生境退化是可能的原因之一^[2]。但对其内在的生物学因素, 迄今尚缺乏必要的了解。作为植物内部遗传机制与外部环境相互作用的一种表现形式, 繁育系统在植物进化路线和表征变异上起重要作用^[3]。微齿眼子菜既以高强度的克隆生长进行扩张, 又不乏在自然条件下大量开花结实的现象, 其繁育系统在种群动态过程中有可能起着关键的作用。因此, 对微齿眼子菜繁殖生物学特性的研究, 将有助于在了解其繁殖对策的基础上, 探明引起种居群衰退的内在原因。

1 材料与方法

1.1 材料 选择武汉市黄陂区木兰湖、湖北省嘉鱼县西凉湖微齿眼子菜自然居群为野外观测点, 并随机取样移栽于武汉大学实验网室内水池中供室内研究。两湖自然概况见表 1。对各居群都进行了细致的传粉生物学观测, 分别用 FAA 固定不同发育时期的花序, 4℃下保存。凭证标本存于武汉大学植物标本馆(WH)。

收稿日期: 1999- 11- 8; 修订日期: 2000- 12- 14

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39893360)

作者简介: 靳宝锋(1973—), 男, 河南省西峡县人; 硕士; 现从事植物群体遗传学研究

通讯作者: 郭友好

表 1 西凉湖、木兰湖自然概况

Tab. 1 The natural data of Xiliang Lake and Mulan Lake

地点 Site	位置 Location	底质 Sediment	平均水位 [*] (m) Mean water level	海拔(m) Elevation	酸碱度 pH	年降水(mm) Annual precipitation
西凉湖 Xiliang Lake	E 114° 5'	腐泥	2. 3	46	8. 1	1134
	N 29° 59'	Muddy substratum				
木兰湖 Mulan lake	E 114° 28'	Muddy substratum	3. 3	50	8. 3	1162
	N 31° 5'	砂质				
		Sandy substratum				

注: 示微齿眼子菜分布区内的平均水位 indicates the mean water level of areas as habitats of *P. Maackianus*

1.2 花粉胚珠比(P/O 值)统计、花粉粒大小检测 随机选取花药即将开裂的花 20 朵, 把每朵花的四个花药先用 1mol/L HCl 室温软化 12h, 然后转移到 1mL 的乳酸: 甘油(3: 1 体积比)溶液中, 用玻棒捣碎并混匀, 取 0.05 mL 的溶液于一血球计数板, 在普通光学显微镜下统计 6 个随机选取的方格内的花粉数, 从而算出单花花粉量。P/O 值的计算是用单花花粉数平均值除以单花平均胚珠数。用混匀于乳酸: 甘油(3: 1 体积比)溶液中的花粉, 封片后在 60 倍下用目镜测微尺随机测 60 粒花粉。微齿眼子菜花粉为球形, 在此将花粉粒的直径作为花粉大小的数值。

1.3 柱头可受期的估测、花粉在柱头上的萌发及花粉管生长 选花药开裂前不同时期的花, 人工授粉后隔离(即把带花的枝单独置于小玻璃缸内), 3h 后用 FAA 固定; 选带刚伸出苞片的花序的枝单独栽植, 花药开裂后不同时期用 FAA 固定, 并观察自然状态下花药开裂后不同时期柱头表面的形态和颜色变化。固定的材料用 8mol/L NaOH 软化 12h, 彻底水洗后雌蕊用 0.1% 苯胺蓝溶液(0.03mol/L K₃PO₄ 溶液配制)染色 1h, 甘油封片, OPTON 荧光显微镜下镜检。

1.4 花粉活力检测 取花药刚开裂的花粉, 在 25℃ 用 0.01% 硼酸溶液配制的 0, 1%, 2.5%, 5%, 10%, 15% 蔗糖溶液中作液体培养(每毫升溶液中约含 1×10^5 粒花粉), 8h 后统计萌发率。然后在水中培养花药开裂后不同时期(每隔 2h)的花粉, 8h 后统计萌发率。

1.5 花粉粒、粒头形态观察 取 4% 戊二醛固定的花序, 经 0.2mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.4)洗去固定液, 乙醇-乙酸异戊酯系列脱水, 每次 20min, 其中 100% 乙醇中两次; CO₂ 临界点干燥、粘台、喷金, Hitachi S-650 扫描电镜观测并拍照。

1.6 繁育系统受控实验及其他 受控处理包括将花序用细线固定于水上、水下、隔离、去雄后隔离、去被片等, 由于正常花序高出水面只有 1.5—2.5cm, 不易套袋, 故选带花序的枝单独植入小玻璃缸内作单独处理, 完成开花、传粉及胚发育过程, 以检验其是否具有自交不亲和性。以上处理的花序均与自然状态下的花序比较。

测有性生殖分配时, 于盛花中后期(6月 14 日)在木兰湖自然居群中取不同水位面积约 314cm² 内的植株, 每一水位 6 个重复, 分别称量其有性生殖部分(包括花、果及花序梗)、营养体部分(分为匍匐茎和垂直生长部分)的湿重, 并对其进行相关性分析。在木兰湖和西凉湖随机取匍匐茎各 30 个, 分别测其长度及其上直立茎的数目。

观测自然居群微齿眼子菜开花传粉过程及花粉流, 并取样根据柱头上花粉的有无统计风媒的传粉效率。用 601 型风速仪测风速, 对花药刚开裂的花吹气以检测引起风媒的风速阈值。

2 结果与分析

2.1 开花物候

微齿眼子菜在华中地区盛花期为 4 月中旬至 5 月末, 华北及东北地区约迟半个月, 这反映了北方居群对当地较低气温气候条件的适应, 也许与光周期影响花发育有关; 部分湖区由于受到水位或其他因素的影响, 多年不见开花。

前一年的营养体在冬季沉入水底并覆盖在底质上形成垫层, 经过整个冬季缓慢生长, 部分茎枝腐烂分解, 部分在节部生根成为匍匐茎, 次年节上萌生新芽。4 月初为其大量萌生期, 接着便以近乎指数速度生长, 达到水表的茎叶体在端部分化发育出穗状花序, 每花序含 2—3 朵花, 花序起初紧贴水表生长, 随后伸出由叶鞘围成的苞片, 向水面弯曲 90° 出水, 接着花序梗迅速伸长至 2—3cm, 同时花与花之间的距离也相应拉大。花序下无对生浮水叶, 花序的出水主要依赖于花序梗的伸长及其浮力(图 1)。花的开放是向顶的, 开放时间受环境因子的影响很大。

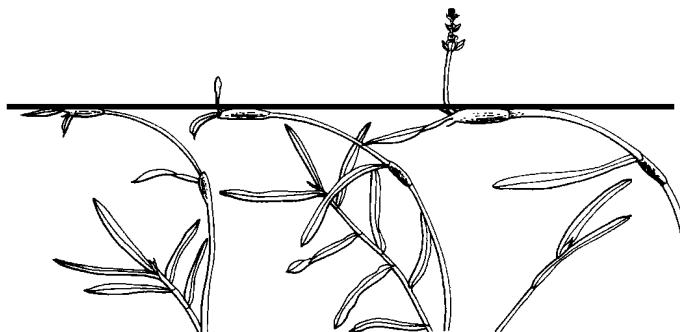


图 1 微齿眼子菜花序的花前出水行为

Fig. 1 Behavior of inflorescence before anthesis

2.2 花生物学特征

2.2.1 花粉、柱头表面形态 扫描电镜观察表明, 微齿眼子菜的花粉为规则的圆球形, 无萌发孔或萌发沟, 花粉表面为网状雕纹, 这和同属的其它种花粉的表面纹饰相似(图版 I: 6)。柱头为近似盾状, 中间凹陷, 表面布满小突起, 这些结构都扩大了花粉承接面积, 增大了花粉与柱头相遇的机会(图版 I: 4)。

2.2.2 P/O 值及花粉粒大小 检测表明每花的花粉量为 28557 ± 5693 粒, P/O 值为 14278 ± 2846 , 花粉粒大小为 $27.24 \pm 4.6 \mu\text{m}$ 。可以看出微齿眼子菜的花粉粒较小、花粉量大、P/O 值高, 这都与其风媒传粉的特征相一致。其中 P/O 值是两性花植物中表示性比的有效方法, 能较好的反映繁育系统的基本类型^[4]; 微齿眼子菜的 P/O 值对照 Cruden 所总结的繁育系统与 P/O 值的对应关系, 应将微齿眼子菜归为异株(异花)受粉的繁育系

统类型。但考虑到微齿眼子菜的繁殖特性: 高强度的克隆生长、有限的有性生殖、自交亲合以及极少的幼苗更新等, 因此仅从 P/O 值推演其繁育系统类型可能是片面的。

2.2.3 柱头可受期、花粉活力测定 荧光检测表明, 柱头在花药开裂前约 17h, 人工所授的花粉即可萌发(图版 I: 8), 说明柱头已处于可受期, 而自然状态下此时花序刚弯曲 90°使花序出水, 花序露出水面约 0.5—1cm, 虽然花药正处于膨大期, 但仍被被片裹着, 而柱头已完全伸出被片。花药开裂后不同时期在柱头上均可检测到刚萌发的花粉, 说明柱头仍处于可受期。在花序顶部的花花药开裂后 7h, 用体视显微镜检测柱头, 此时柱头表面部分突起已开始皱缩, 整个柱头的颜色也由浅褐色变为深褐色, 表明此时柱头已失去受粉能力。

花粉体外萌发试验表明, 与常用的蔗糖-硼酸溶液相比, 水更适合于微齿眼子菜花粉的萌发, 即花粉在水中的萌发率大于在不同浓度蔗糖溶液中的萌发率(图 2: a)。花粉在花药开裂后 8h 活力最强, 萌发率可达 8.04% (图 2: b), 20h 后几乎没有花粉萌发。花粉活力总的来说比较低, 最高萌发率也不超过 10%, 萌发活力持续时间短及萌发率低可能是限制其自然结实率的主要原因。

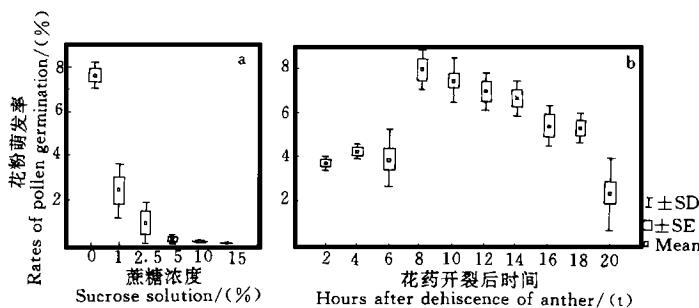


图 2 花粉在不同蔗糖溶液中(a)和花药开裂后不同时期在水中的萌发率(b)

Fig. 2 Rates of pollen germination in sucrose solution of different concentrations (a) and in water at various times after dehiscence of anther (b)

2.3 繁殖生物学特性

2.3.1 传粉机制 刚露出水面的花序离水表面仅 4—9mm, 此时花序长度约 4—6mm, 接着花序梗迅速伸长, 同时基部花的被片开始向外展开, 露出花药(图 3: 2)。花药在被片展开后约 3h 开裂, 大量的花粉同时涌出, 此时如风速大于 1.2m/s, 花粉便随风散布, 可明显观察到花粉如雾状飘散; 如风速小于 0.9m/s, 涌出的花粉被被片所承接, 暂时储存; 由于花序离水表仅 2—5cm, 因此在花药开裂后大量的花粉落入水表形成灰白色花粉层, 花粉散布时呈明显的粉状而不集结成团或块(图 3: 4, 5. 图版 I: 2)。落入水中的花粉呈集团状浮于水面, 显示其比重较小, 利于其稳定传播, 且在风速较大时可作长距离传播。单个花药花粉的释放需约 20min, 单花花粉的释放需 1h。被片基部具爪, 先端钝圆且微凹呈匙形, 此结构可能具有空气动力学作用, 便于形成涡流, 以利于花粉散布(图版 I: 7)。已有研究表明此种被片与花药、柱头的空间分布格局在花粉释放的初期极利于自花受粉^[5]。

2.3.2 受控实验 经不同处理的受控实验结果见表 2。实验表明, 花序被置于水上或水

下时, 在所检测的花序中均无果实出现。其中置于水上处理的花序, 经体视显微镜检测表明, 柱头上布满花粉, 风媒传粉的效率几近 100%, 但整个柱头已出现干缩状, 子房颜色也

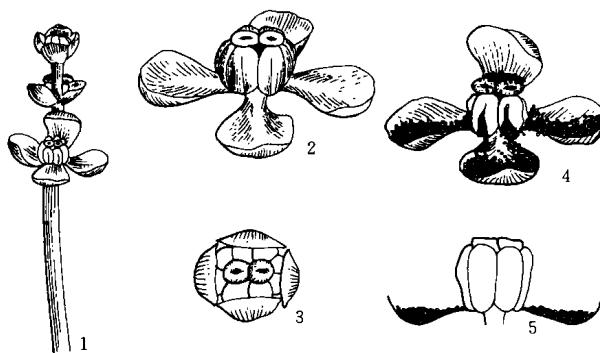


图 3 微齿眼子菜的开花、传粉过程

Fig. 3 Anthesis and pollination of *P. maackianus*

1. An inflorescence;
2. A flower at female phase, viewed from the side;
3. A distally viewed flower at female phase, showing the exserted stigmas and the unopened anthers closely adnate by tepals;
4. A flower at male phase, viewed from the side;
5. Longitudinal section of flower at male phase, showing the connective tepals as pollen arresting organs

表 2 微齿眼子菜不同条件下的结实率

Tab. 2 Fruit set of *P. maackianus* under different conditions

处理方法	检测花序数	心皮数	结实数	果实数	结实率(%)
Treatments	No. of inflor. examined	No. of carpels	Range of fruit set per inflor.	No. of total fruits	Fruit set
自然状态下 Natural state	412	2452	0—6	495	20.16 [*]
置于水上 Kept over water surface	52	308	0	0	0
置于水下 Kept under water surface	48	284	0	0	0
隔离 Isolated	25	140	0—3	19	13.6
去雄后隔离 Emasculated and isolated	11	57	0	0	0
去被片 Removal of tepal	46	231	0—5	43	18.3

注: 示木兰湖自然居群的结实率 Indicate the fruit set of natural population from Mulan Lake

变为深褐色,花序梗也因脱水而收缩。在自然状态下,花序在花期挺出水面,开花后沉入水中,说明水是其传粉后过程所必须的条件。置于水下处理的花序,处于幼态的不能开放,发育后期的花序可正常开放。在光照下也和同属水下传粉的种一样,在花药裂口处出现气泡^[6]。气泡不断胀大,同时花粉附于气泡表面,以后各个气泡融为一大气泡后,脱离花序,升到水表面后破裂。检测柱头表面表明,柱头的指状突起已在水作用下极度膨胀,部分已破裂。柱头上虽也检测到花粉,但均没有萌发,因此排除了微齿眼子菜水下有效传粉的可能。自然状态下,暂时性水位抬升后所出现的结实现象,可能是由于水位上升以前已完成传粉过程。

隔离是为了避免不同植株之间及同一植株不同花序之间的传粉,在所检测的140个心皮中,结实率为13.6%,而自然结实率为20.16%。表明其自交是亲和的,同时暗示了其有性生殖中,自交占有相当的比例,这和已有的研究结果相吻合,即:眼子菜属植物表现出非同寻常的开花式样,在花粉释放初期极利于自花受粉^[7]。

由于花小,不易操作,因此本试验只对11个花序去雄。在所处理的57个心皮中无一发育为成熟果实。检测自然状态和去被片后一朵花两柱头上的花粉数发现,自然状态下为152±32粒,去被片处理的为121±56粒,表明在自然状态下风媒为一有效的传粉方式,同时也说明被片在贮存花粉并导致自花授粉中起重要作用。

2.3.3 有性生殖分配 木兰湖自然居群中,不同水位微齿眼子菜的生物量配置情况见图4。其生长水位为0.5—6m之间,其中1.8—2.5m为最适水位,营养体生物量达到最大值。野外调查表明,部分湖区在水深6m处仍有微齿眼子菜生长,说明其具有较强的耐弱光能力,但其生物量与最适水位相比明显下降。对营养体部分与有性部分的生物量进行相关性分析表明,二者之间的回归方程为: $y = 22.43 + 12.65x$,其中相关系数 $r = 0.857 > r_{0.05(9)} = 0.602$,说明二者呈显著的正相关。

检测横走茎的长度和其上直立茎的数目时,排除了正在腐烂部分及被拉断的横走茎。其中木兰湖所检测的横走茎长度为19.4±7.1cm,横走茎上直立茎的数目为3±1.2个;西凉湖的对应值分别为:27.5±8.7cm和4±1.1个。

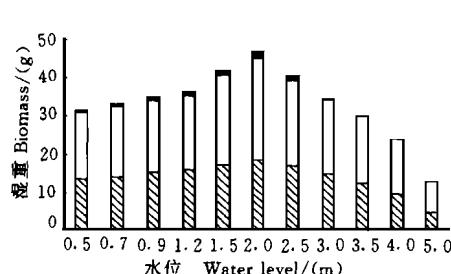


图4 微齿眼子菜不同水位的生物量配置

Fig. 4 Biomass allocation of *P. maackianus* at various depths of water

■ 花序和果实 Inflorescence and fruit

□ 茎叶体 Shoot and leave in water column

▨ 根和匍匐茎 The root and rhizome fraction

西凉湖平均水位2.3cm,基底为腐泥且平坦,风浪较小,微齿眼子菜形成单一群落,偶有菹草、穗花狐尾藻和部分苦草伴生,在此生境中微齿眼子菜很少出现有性生殖,以高强度的克隆生长进行扩张。木兰湖为1960年建成的人工湖,基底坡度很大,建湖以前不存在微齿眼子菜,作为外来种现以斑块状分布于湖汊内,分布区域的平均水位为3.3m。在此湖微齿眼子菜大量开花,虽然结实率低,但其绝对结实量很大,在所检测的2500cm²内就有570枚果实;不过其横走茎长度及其上直立茎数目都相应比西凉湖少,说明微齿眼子菜在这两种风险程度不同的生境中,存在着不同的繁殖策略。Luther也认为,不同的生

境条件可以极大的影响植物的许多性状,如:生物量的增长速率、最大生物量、生物量的配置及繁殖特性等^[12]。

3 讨论

3.1 花生物学特征与传粉机制的关系

生殖成功是植物适应环境条件的重要组成部分^[8],在有性生殖中,植物的花生物学特征与其传粉机制是相适应的;虽然已有研究表明水生植物中风媒不是一个与水环境有重要联系的特征,但在从陆生到水生的成功过渡中,水环境压力不仅作用于水生植物的营养结构,而且也以同样的压力作用于其生殖结构。而与陆生风媒植物相比,对于水生被子植物的风媒传粉及与之相适应的花部特征仍知之甚少^[9]。有效的传粉以大量的花粉、有效的传粉和处于可受期的柱头为前提^[10]。微齿眼子菜的花粉量大、P/O值高、花粉粒较小、网状纹饰、短时间内花粉的大量释放、雌蕊先熟、柱头膨大并布满突起(利于增大花粉接受面积)、心皮数目有进一步减小的趋势,并有特化的结构(匙形被片)保证花粉的散布,这些均为其适应风媒传粉的花部特征。其中P/O值作为物种繁育系统的指标,不同的P/O值反映了不同的繁育系统类型。Cruden在总结P/O值与繁育系统的关系时,根据P/O值将繁育系统分为专性异交、兼性异交、兼性自交、专性自交和闭花受精等类型。Philbrick在研究眼子菜属P/O值及花粉大小的繁殖生物学意义时也发现,在所统计的17种78个个体中,只具气生花的种其P/O值明显比既有气生花又有沉水花的种以及只具沉水花种的P/O值高^[10]。针对三维水下传粉应当具有高P/O值而实际上则具有低P/O值的矛盾,Philbrick提出了这些种已进化出通过气泡进行自交的繁育系统作为从风媒、水表水媒到真正水下水媒演化的过渡类型的假说。基于Cruden提供的数据,微齿眼子菜应为风媒所引起的异株受精,但其拥有高强度克隆生长,且不同基株之间基因有效交流的可能性不大,因此简单的从P/O值推演繁育系统类型对水生植物来说可能引致片面的结论。一般认为风媒所导致的花粉传播是随机、缺乏方向性的,因而具有浪费的性质^[11]。但微齿眼子菜花结构独特,易于导致自花受粉,自然条件下柱头的受粉率高达100%,并具自交亲和性,从而保证其有性繁殖体(种子)的产生,而种子对于其居群恢复及物种的长期适应可能具有重要意义。Cook列出了水生植物适应于风媒的八个特征,其中只有花单性和微齿眼子菜不符合。

3.2 繁育系统的演化与繁殖策略的环境适应性

在两性花植物中自交是一种相当普遍而又频繁发生的现象,且在由陆至水的演化过程中,水环境的选择压对专性自交系统的演化具有加速,甚至导向作用。虽然微齿眼子菜的雌蕊先熟性以及有效的风媒传粉都是利于异交的特征,但这并不意味着完全阻止自交,雌雄期的部分重叠性以及独特的花粉释放模式为自花受粉提供了机会,保证其在变动环境中能够行有性生殖而结实。Philbrick称眼子菜属中的这种现象为两时相的繁育系统,第一时相为雌性期,只可能发生异交;第二时相为雌性兼雄性期,此期异交和自交均可能出现^[12]。这为微齿眼子菜在水选择压作用下逐步适应水生生境、向自交演进的趋势提供了合理的解释。对于其自交和异交的相对频度、遗传后果及其进化意义,仍有待于进一步深入探讨。

环境影响植物的繁殖过程,反过来在稳定程度不同的环境中,植物可能通过某些遗传和生态反应来保证生殖成功^[13]。Harper 认为,面临环境变异,植物可能演化出最佳的繁殖对策,以达到对局部环境条件的最佳适应^[14]。这种适应常表现在生活史特征或生殖方式的变异上。微齿眼子菜有性生殖的分配量与其营养体的生物量呈显著的正相关,在稳定生境和变动生成中的繁殖方式不同,采取了不同的繁殖对策。在稳定生境以克隆生长为主,不形成特化的营养休眠体,以植株方式越冬,这样虽然变异少、抗异能力差,但损耗的能量少,具有更大的初始生长潜力,利于微齿眼子菜在稳定的水生态系统中生存和竞争;在变动生成以有性生殖为主,损耗能量多、繁殖体较小,但其优点是更能抵抗环境压力和保持种质,并适应于长期休眠和远距离散布。这种有性生殖和无性繁殖之间存在着 Warner 提出的有性生殖和无性繁殖之间的进化平衡^[15],但这种现象的出现是由于遗传因子的作用,还仅仅是由环境因子所决定的,有必要从蛋白质和核酸水平对不同居群的遗传分化程度进行深入探讨。

参考文献:

- [1] 金刚, 崔奔波. 黄丝草生物量相对增长率与初始生物量关系的季节变化 [J]. 水生生物学报, 1996, 20(增刊): 186—190
- [2] 倪乐意. 武汉东湖水生植被的退化过程机理和恢复生态学 [D]. 中国科学院水生生物研究所博士论文, 1997
- [3] Grant V. Plant Speciation (Second Edition) [M]. New York: Columbia Univ Press, 1981
- [4] Cruden R W. Pollen ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. *Evolution*, 1977, 31: 32—46
- [5] 郭友好, 黄双全, 陈家宽. 水生被子植物的繁育系统与进化 [J]. 水生生物学报, 1998, 22(1): 79—85
- [6] Philbrick C T, Anderson G J. Implications of pollen/ ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms [J]. *Systematic Botany*, 1988, 12(1): 98—105
- [7] Guo Youhao. Studies on the floral biology of some genera of Potamogetonaceae Sensu lato [D]. Ph. D. Thesis. Wuhan Univ. 1990
- [8] Tius J E, Hoover D T. Toward predicting reproductive success in submerged freshwater angiosperms [J]. *Aquat Bot*, 1991, 41: 111—136
- [9] Cook C D K. Wind pollination in aquatic angiosperms [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1988, 75: 768—777
- [10] 陈家宽, 杨继主编: 植物进化生物学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1994, 232—280
- [11] Faegri K, van der Pijl. The Principles of Pollination Ecology (Third Edition) [M]. Oxford: Pergamon Press Ltd, 1979
- [12] Philbrick C L. Aspects of floral biology in three species of *Potamogeton* (Pondweeds) [J]. *The Michigan Botanist*, 1983, 23: 35—39
- [13] Doust J J, Doust L L 著. 方炎明等译, 植物生殖生态学 [M]. 山东: 山东大学出版社, 1988, 17—18
- [14] Harper J L. Population Biology of Plants [M]. London: Academic Press, 1997
- [15] Warner R R. Sexual-aseexual evolutionary equilibrium [J]. *Amer Naturalist*, 1978, 112: 960—962

PRIMARY STUDIES ON THE REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF *POTANOGETON MAACKIANUS*

JIN Bao-feng and GUO You-hao

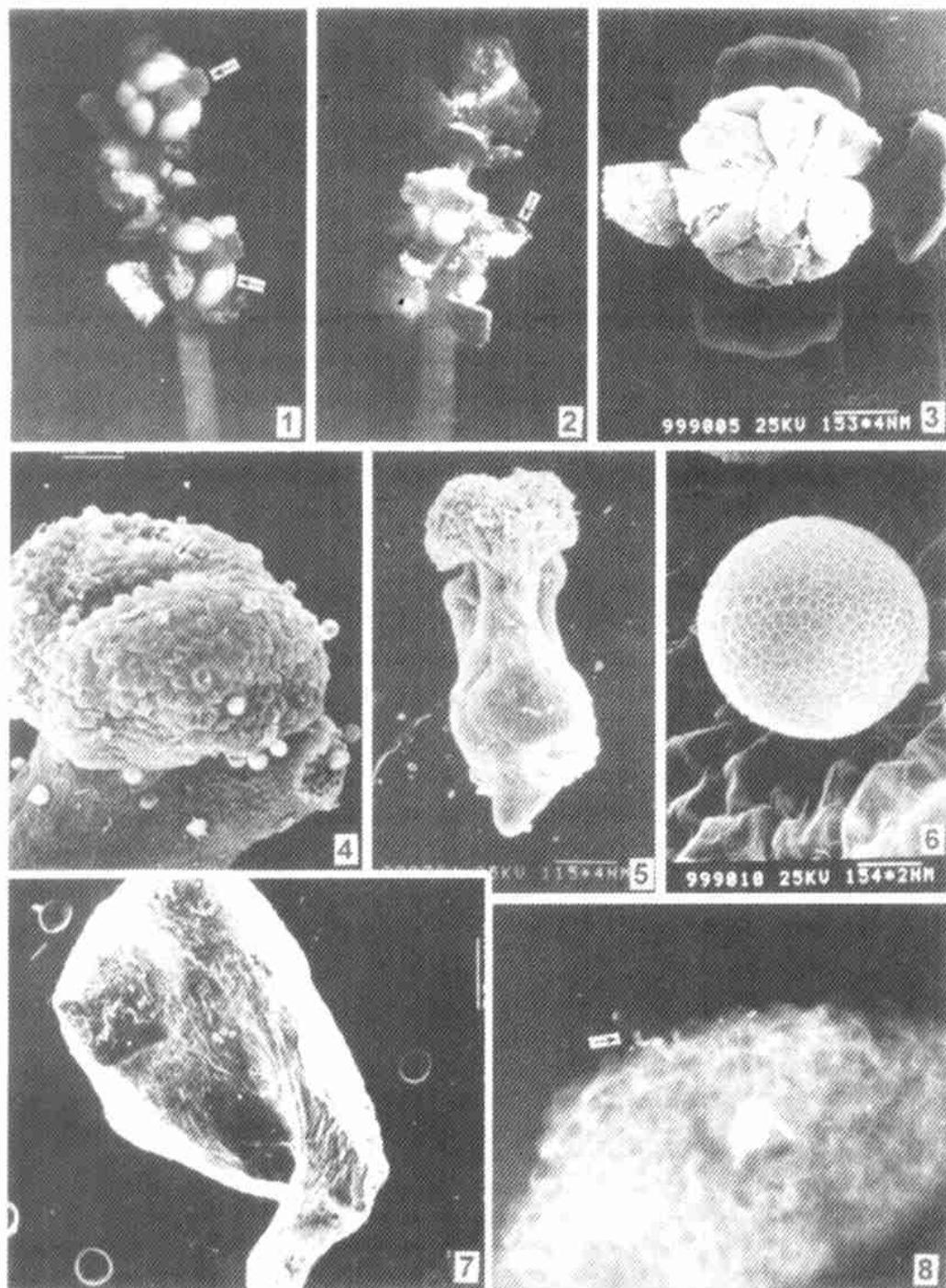
(School of life sciences, Wuhan University, Wuhan 430072)

Abstract: Studies on the reproductive characteristics of *Potamogeton maackianus* A. Benn. were carried out under cultivation and in nature. *P. maackianus*, native to East Asia, is primarily wind pollinated and exhibits highly protogynous development: stigma receptivity prior to anther dehiscence. This is suitable for outcrossing, but stigmas are found to be still in receptive state when staminate stage begins, namely a “part-overlapping” of male and female stages. The overall arrangement of stigmas, anthers and spatulate tepals is very beneficial for self-pollination at the outset of anther dehiscence and suggests the possibility of autogamy. Low fruit set (20.16%) in nature may be attributed to short time of pollen viability (about 20h) and low rate of pollen germination (< 10%). Experimental evidences indicate that *P. maackianus* is self-compatible, self-pollination is presumably the derived condition and there is a tendency from outcrossing to selfing. Fruit set under isolated condition (13.6%) suggests that autogamy is an important component of the breeding system. Resource allocation to sexual reproduction is proportionally correlated with the degree of total biomass. *P. maackianus* shows different reproductive strategies in different habitats, and exists a sexual-aseexual evolutionary equilibrium.

Key words: Aquatic angiosperms; *Potamogeton maackianus*; Pollination biology; Breeding system

图版 I 说明

1. 处于花期的花序, 上箭头示处于雌性期的柱头, 下箭头示开裂前的花药。× 7; 2. 处于开花盛期的花序, 箭头示匙形被片内贮存的花粉。× 7; 3. 整花的俯视图, 示被片、花药、柱头的空间布局。× 25; 4. 柱头, 示表面乳突。× 200; 5. 雌蕊, 示子房、花柱、柱头布局。× 90; 6. 花粉表面结构, 示表面的网状纹饰。× 2500; 7. 匙形被片。× 110; 8. 花粉在柱头表面的萌发, 箭头示发荧光的花粉管。× 100
1. Inflorescence in anthesis, the arrow above shows two stigmas at female phase, the arrow below shows anther before dehiscence. × 7; 2. Inflorescence in anthesis, the arrow shows pollen grains in spatulate tepal. × 7; 3. A whole flower, shows the arrangement of anther, tepal and stigma. × 25; 4. A stigma, shows stigmatic papillae × 200; 5. Carpel, shows the arrangement of stigma, style and ovary. × 90; 6. SE-micrograph of pollen grain, show the net like sculpture of exine. × 2500; 7. Show spatulate tepal. × 110; 8. Germinated pollen on the stigma, the arrow shows fluorescent pollen tube. × 100



图版 I