БОТАНИКА

УДК 581.48:582.65

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ВИДОВ РОДА *ARISTOLOCHIA* (ARISTOLOCHIACEAE)

О.В. Наконечная[1,*], **С.В. Нестерова**[2], **Н.М. Воронкова**[1]

[1]*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159;*
[2]*Ботанический сад-институт ДВО РАН, 690024 Владивосток, ул. Маковского, 142*
[*]*e-mail: markelova@biosoil.ru*

В работе приведены результаты исследования семян 17 видов рода *Aristolochia* (*A. arborea, A. baetica, A. inflata, A. gigantea, A. gracilis, A. clematitis, A. contorta, A. fimbriata, A. labiata, A. littoralis, A. macrophylla, A. manshuriensis, A. maxima, A. rotunda*, *A. sempervirens, A. tomentosa, A. trilobata*). Более высокими размерными показателями характеризуются семена *A. clematitis, A. contorta, A. labiata, A. maxima* и *A. trilobata* а также все представители секции *Siphisia*, семена которых лишены крыла. Масса семян видов, произрастающих в условиях тропического климата (секция *Gymnolobus*), на порядок ниже, чем у видов двух других секций, представители которых обитают на территориях с умеренным климатом. Бóльшая масса семян видов секций *Siphisia* и *Diplolobus* связана с наличием объемного эндосперма, необходимого для развития зародыша и прорастания семян через длительный промежуток времени от момента диссеминации до прорастания семян. Период от посева семян до начала прорастания и продолжительность периода прорастания индивидуальны для каждого вида; семена прорастают за время от 1 мес. до 3,5 лет. Семена видов умеренной климатической зоны секций *Diplolobus* и *Siphisia* характеризуются морфофизиологическим неглубоким покоем, начинают прорастать через 1–11 мес. после посева. Отмечено, что часть семян некоторых видов секции *Diplolobus* остается в покое, их прорастание задерживается на 2–12 мес., после чего семена продолжают прорастать. Семена большей части представителей рода тропической флоры из секции *Gymnolobus* имеют морфологический тип покоя и прорастают без задержки. Растянутый период прорастания и определенный тип эндогенного органического покоя семян имеют адаптивное значение для сохранения и выживания видов в условиях как *in situ*, так и *ex situ*.

Ключевые слова: *Aristolochia, семена, морфология, размеры, масса, всхожесть, покой семян, период прорастания, распространение, секция Diplolobus, секция Gymnolobus, секция Siphisia*

Род *Aristolochia* L. (сем. Aristolochiaceae) – кирказон – один из наиболее крупных, включает около 500 видов деревянистых и травянистых растений, распространенных в тропической, субтропической и умеренной зонах земного шара [1]. Представители рода вызывают интерес как модельная система для изучения вопросов эволюции покрытосеменных растений [2]. Многие виды обладают уникальными лекарственными свойствами. *A. littoralis* используется как противоастматическое, обезболивающее, антигистаминное, слабительное, спазмолитическое, абортивное, антидиарейное, антиревматическое средство и как инсектицид [3–5]; в мексиканской народной медицине – в качестве противоопухолевого, жаропонижающего, противоядия от укусов скорпионов [5, 6]. *A. contorta* применяется при снижении кровяного давления; проблемах с печенью, для облегчения боли; как слабительное средство; для остановки кишечного кровотечения, очистки и снятия отеков легких при воспалении [7]. Настой *A. manshuriensis* пьют при ревматизме, радикулите, используют как мочегонное, болеутоляющее, а также при укусах змей, териотоксикозах, стоматите, диуретических явлениях, гематурии [8]. Виды рода *Aristolochia* являются перспективным ресурсом для получения новых медицинских препаратов, так как содержат целый спектр биологически активных компонентов [7]. Декоративные виды кирказонов выращивают в культуре для озеленения закрытых помещений, создания ландшафтных композиций. Ряд таксонов относятся к категории редких, эндемичных или реликтовых, сохранившихся с третичного периода [9] и требуют разработки научных подходов к сохранению генофонда *in situ* и *ex situ*.

Первым этапом в решении теоретических и практических вопросов размножения ценных и редких растений является изучение морфометрических характеристик и особенностей прорастания семян. Для ряда видов рода *Aristolochia*, представленных в данной статье, в литературных источниках имеются немногочисленные результаты исследования морфологии [10] и прорастания семян [11–18]. Зрелые семена многих растений находятся в состоянии эндогенного органического покоя [19]

и прорастают через определенный промежуток времени после посева. Это свойство имеет адаптивное значение, способствуя переживанию неблагоприятных периодов для развития проростков. Морфологический покой имеют семена *A. debilis* Sieb. et Zucc. [18], *A. esperanzae* O. Kuntze [16], *A. fimbriata* Cham. [2]. Морфофизиологический тип покоя различной глубины характерен для семян *A. galeata* Mart. et Zucc. [17], *A. baetica* L. [15], *A. macrophylla* Lam., *A. manshuriensis* Kom., *A. tomentosa* Sims [13], *A. paucinervis* Pomel. [15], *A. californica* Torr. [13]. Подобные работы немногочисленны, а в отношении многих видов рода биология семян изучена недостаточно полно.

Основной целью исследования было изучение морфометрических характеристик и особенностей прорастания семян видов рода *Aristolochia*.

Материалы и методы

Исследования проводили в Ботаническом саду-институте ДВО РАН и Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Изучали семена 17 видов рода *Aristolochia*. Для классификации видов использовали систему, предложенную Гонзалесом и Стивенсоном [1]. К подроду *Orthoaristolochia* относятся 5 представителей секции *Diplolobus* и 9 представителей секции *Gymnolobus*. Подрод *Siphisia* представлен 3 видами секции *Siphisia*. Семена двух видов (*A. contorta* Bunge, *A. manshuriensis*) были собраны в естественных популяциях на юге Приморского края России, семена 15 видов получены по обмену из ботанических садов Франции (*A. clematitis, A. fimbriata, A. inflate, A. littoralis, A. maxima, A. trilobata*), Германии (*A. arborea, A. clematitis, A. gracilis, A. fimbriata, A. littoralis, A. macrophylla*), Австрии (*A. fimbriata, A. gigantea, A. macrophylla*), Румынии (*A. littoralis*), США (*A. tomentosa*), Чехии (*A. clematitis*), Италии (*A. baetica, A. sempervirens*), Швейцарии (*A. trilobata*). В работе использовали оборудование ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН: стереомикроскоп Stemi 2000C (Carl Zeiss, Германия) с программным обеспечением AxioVision 4.8, весы электронные аналитические AW 220 (Shimadzu, Япония).

Размерно-весовые характеристики семян, а также их внешнее строение изучали и описывали по общепринятой методике: измеряли длину, ширину семян с крылом и без крыла, площадь всего семени, а также массу 100 семян.

Семена были единовременно заложены на проращивание в чашки Петри на поверхность прокаленного влажного песка в условиях естественного освещения. Всхожесть рассчитывали как отношение числа проросших семян к числу заложенных на проращивание и выражали в процентах. В эксперименте появление первого проростка от даты посева отмечали как начало прорастания, появление последнего – как конец прорастания, дополнительным критерием окончания наблюдений был факт инфицирования и загнивания семян, после чего наблюдения прекращали. Если часть семян оставалась в покое, то есть прорастание задерживалось, при этом семена имели здоровый вид без признаков инфицирования, учитывали перерывы в прорастании. Продолжительность периода прорастания определяли как период времени от даты посева семян до окончания наблюдений. Дефектность семян оценивали визуально.

Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Объем выборки семян (n) для морфометрической характеристики был 40 шт. и более для всех видов, кроме *A. baetica*, где n = 20. Проращивание семян проводили в трех повторностях по 30 шт. Данные обрабатывали при помощи программы Statistica 9.0 и пакета программ с описательной статистикой MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Морфометрические особенности семян. Семена исследованных представителей рода *Aristolochia* по форме округло–треугольные или сердцевидные (рис. 1), с брюшной стороны гладкие, со спинной – мелкобородавчатые (*A. baetica, A. fimbriata, A. rotunda* L.) или слегка шершавые (*A. arborea* Linden, *A. macrophylla*, *A. manshuriensis, A. sempervirens* L.), могут быть плоские (*A. littoralis* D.Parodi, *A. labiata* Willd., *A. inflata* Kunth, *A. gracilis* Duch., *A. gigantea* Mart. & Zucc., *A. maxima* Jacq.) или слегка выпуклые со спинки (*A. arborea*, *A. baetica, A. macrophylla*, *A. manshuriensis, A. rotunda, A. sempervirens*) (рис. 1). На спинной стороне семени у ряда представителей рода расположен хорошо заметный присемянник – строфиоль. Строфиоль *A. macrophylla* и *A. manshuriensis* по форме и толщине идентична семени и легко отделяется от него. Зрелое семя *A. clematitis* полностью окружено пористым губчатым присемянником. Тонкая пленчатая строфиоль *A. contorta, A. gracilis, A. gigantea* полностью прирастает к семени, у *A. maxima* срастание частичное. У остальных видов строфиоль малозаметна.

Семена исследованных видов *Aristolochia* можно разделить на две группы: с крылом и без крыла (рис. 1, табл. 1). Семена с крылом имеют *A. contorta* из секции *Diplolobus* и почти все представители секции *Gymnolobus*. Между тем виды *A. arborea* и *A. fimbriata* (секции *Gymnolobus*) лишены крыла. Можно утверждать, что наличие крыла не является систематическим признаком для характеристики секции. Семена изученных видов из секции *Siphisia* не имеют крыла – *A. macrophylla, A. manshuriensis*, *A. tomentosa*.

Наличие или отсутствие крыла определяет способ диссеминации. Семена, окруженные крылом, приспособлены к анемохории. Семена без крыла с губчатым пористым присемянником могут рас-

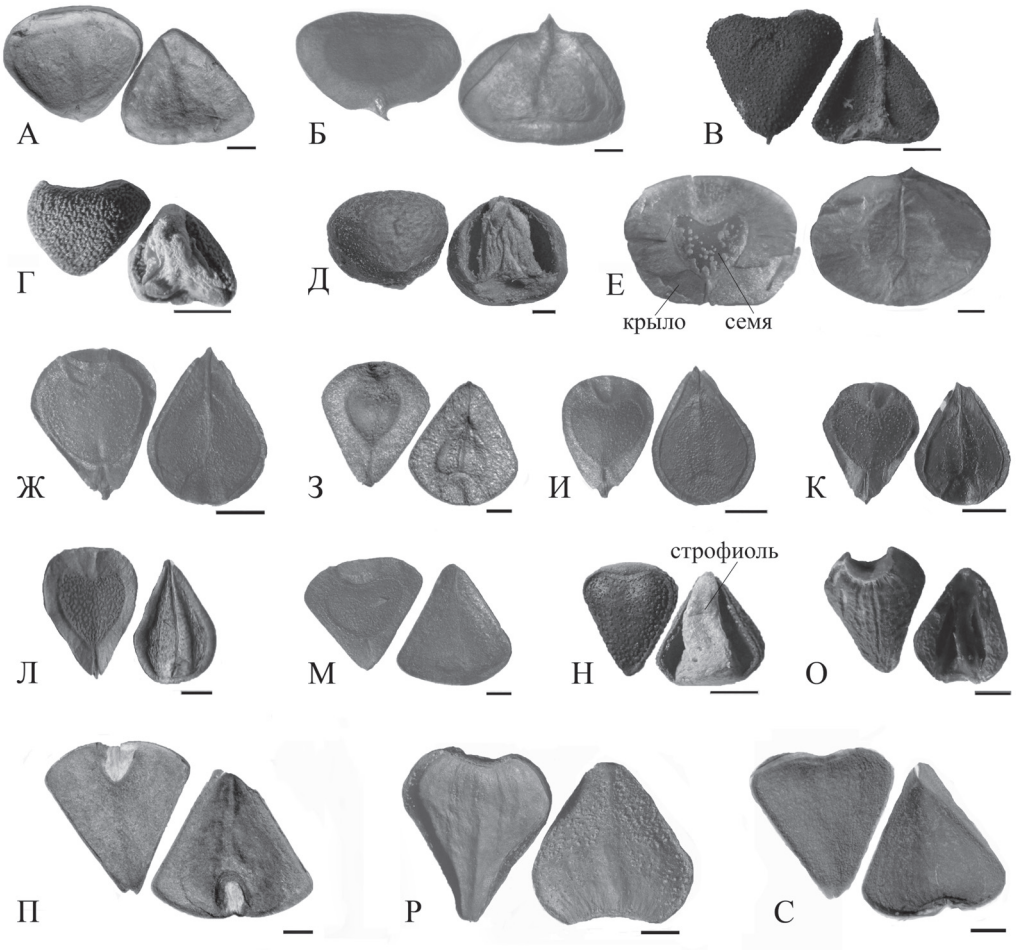

Рис. 1. Семена видов рода *Aristolochia*. Секция *Diplolobus:* А – *A. clematitis,* Б – *A. contorta,* В – *A. baetica,* Г – *A. rotunda,* Д –*A. sempervirens*; секция *Gymnolobus*: Е – *A. maxima,* Ж – *A. littoralis,* З – *A. labiata,* И – *A. inflata,* К – *A. gracilis,* Л – *A. gigantea,* М – *A. trilobata,* Н – *A. fimbriata,* О – *A. arborea*; секция *Siphisia*: П – *A. tomentosa,* Р – *A. macrophylla,* С – *A. manshuriensis*

пространяться водой. Ранее было показано [20], что семена *A. clematitis*, благодаря наличию пробковой ткани, способны к длительному нахождению в потоках речных вод (до 9 мес.). Для семян *A. arborea, A. fimbriata, A. rotunda, A. tomentosa* характерно опадение под влиянием силы тяжести (барохория). Семена *A. manshuriensis* и *A. macrophylla* имеют лентовидные придатки, что увеличивает способность к планированию в воздушных потоках (анемохория) – полет со снижением по наклонной траектории под воздействием собственной силы тяжести. Семена *A. baetica* со съедобной строфиолью разносятся муравьями [15].

Семена исследованных таксонов отличаются по своим морфометрическим характеристикам (табл. 1). Более высокими размерными показателями характеризуются семена *A. clematitis, A. contorta, A. trilobata, A. labiata* и *A. maxima,* а также все представители секции *Siphisia*, семена которых лишены крыла (табл. 1). По сравнению с ними остальные исследованные виды имели средние или очень мелкие семена. Следует заметить, что анализ не выявил заметных расхождений между нашими и литературными данными [10]. Незначительные отклонения в размерах семян некоторых видов можно объяснить неоднородностью семян по размерам и массе.

При анализе массы семян было отмечено, что весовые характеристики семян видов, произрастающих в условиях тропического климата (секция *Gymnolobus*), на порядок ниже, чем у видов из двух других секций, изученные представители которых распространены на территориях с умеренным климатом (табл. 1, 2). Возможно, это является характерной особенностью для секции *Gymnolobus* по причине генетического родства видов.

По результатам нашего исследования масса семян *A. clematitis* в два раза выше по сравнению с литературными данными [11]. Однако представленные в литературе результаты не выходят за пределы полученных значений массы других исследованных нами представителей секции *Diplolobus*. Анализ морфометрических признаков семян показал, что в плодах *A. clematitis* доля дефектных семян достигает 45,8%. Масса семян *A. macrophylla, A. tomentosa* и *A. manshuriensis* сопоставима с данными, полученными и Адамсом с соавт. [13].

В целом морфометрические параметры семян *A. manshuriensis* и *A. macrophylla* близки по своим значениям. Некоторые авторы считают, что размеры,

Таблица 1

Размерно-весовые параметры семян исследованных видов *Aristolochia*

Вид	Размеры		Масса 100 семян, г	Площадь, мм^2
	Длина, мм	Ширина, мм		
Секция *Diplolobus*				
*A. baetica**	5,97±0,37	5,53±0,35	2,06±0,03	21,33±1,76
*A. clematitis***	8,06±0,06 5,13±0,04	9,42±0,07 7,49±0,07	3,08±0,2	52,00±0,66
*A. contorta***	6,67±0,06 3,59±0,04	10,02±0,10 5,60±0,02	1,13±0,02	67,63±1,14
*A. rotunda**	3,91±0,06	4,54±0,11	1,45±0,09	9,93±0,88
*A. sempervirens**	5,78±0,14	6,07±0,17	––	29,41±1,62
Секция *Gymnolobus*				
*A. arborea**	6,98±0,10	6,44±0,10	––	25±1.54
*A. fimbriata**	4,16±0,05	3,37±0,03	0,44±0,03	9,57±0,19
*A. gigantea***	6,21±0,08 4,24±0,06	5,09±0,09 3,89±0,07	0,34±0,00	17,33±0,88
*A. gracilis***	6,28±0,08 3,71±0,05	4,95±0,05 3,86±0,05	0,31±0.01	16,33±0,88
*A. inflata***	5,67±0,10 3,12±0,07	4,37±0,09 3,52±0,21	0,20±0,00	17,62±0,52
*A. labiata***	9,35±0,12 4,34±0,08	8,04±0,11 4,14±0,06	0,32±0,25	50,18±1,42
*A. littoralis***	6,12±0,04 3,34±0,02	4,58±0,03 3,57±0,03	0,22±0,02	19,22±0,22
*A. maxima***	8,54±0,31 4,19±0,26	10,40±0,66 5,13±0,20	––	81,40±1,67
*A. trilobata***	8,09±0,06 4,05±0,04	7,75±0,08 5,03±0,06	0,67±0,03	40,82±5,30
Секция *Siphisia*				
*A. macrophylla**	8,50±1,10	7,38±0,12	2,24±0,10	46,81±1,26
*A. manshuriensis**	8,02±0,07	8,37±0,04	2,45±0,02	46,88±0,49
*A. tomentosa**	10,59±0,11	11,60±0,13	2,54±0,04	81,19±1,47

Примечание: * – семена не имеют крыла; ** – семена с крылом, в числителе размеры с крылом, в знаменателе размеры без крыла, площадь семени с крылом

форма, окраска и масса семян, а также размеры зародыша и проростка *A. manshuriensis* идентичны таковым *A. macrophylla* [13]. Сходство видов можно объяснить совместной эволюционной историей. Согласно генетическим данным Гонзалиса с соавт. [8], эти виды имели общего предка и разошлись примерно 8 млн. лет назад. Между тем оба вида до настоящего времени сохранили общие черты. Это явление носит название эволюционного стазиса [14].

Площадь семян исследованных видов варьирует от 10 мм^2 (*A. fimbriata* и *A. rotunda*) до 80 мм^2 (*A. tomentosa*) (табл. 1). Наименьшими значениями характеризуются семена представителей секций *Diplolobus* и *Gymnolobus*, лишенные крыла. Более значительные показатели площади отмечены для видов секции *Siphisia*, у которых отсутствие крыла, вероятно, компенсировано более плоской формой и увеличенными размерами семени, что имеет значение для их успешного распространения.

Прорастание семян. Результаты исследования всхожести семян представлены в табл. 2. Представители секции *Diplolobus* произрастают в условиях умеренного и субтропического климата и характеризуются подземным типом прорастания семян. Всхожесть варьировала от 24% до 64% в зависимости от вида. Виды секции *Gymnolobus*, обитающие

Таблица 2

Всхожесть семян видов рода *Aristolochia*

Вид	Всхожесть, %,		Распространение	Климат
	Наши данные	Литературные данные		
Секция *Diplolobus*. Подсекция *Euaristolochia*				
A. baetica	37,5*	30,0 [12]	Средиземноморье	Умеренный, субтропический
A. clematitis	24,0±1,1	17,1 [8]	Европейская часть	Умеренный
A. contorta	58,13±3,80	––	Азия	Умеренный
A. rotunda	38,9*	––	Европейская часть	Субтропический
A. sempervirens	64,0*	––	Средиземноморье	Субтропический
Секция *Gymnolobus*. Подсекция *Hexandrae*				
A. fimbriata	86,7±13,3	59,0 [2]	Южная Америка	Тропический
A. gigantea	42,1*	––	Центральная и Южная Америка	Тропический
A. gracilis	98,7±0,67	––	Южная Америка	Тропический
A. inflata	100*	––	Северная, Центральная и Южная Америка	Тропический
A. littoralis	84,5±1,2	56,0 [9]	Центральная Америка	Тропический
A. maxima	11,5*	––	Центральная и Южная Америка	Тропический
A. trilobata	100±0	––	Центральная Америка	Тропический
Секция *Siphisia*				
A. macrophylla	56,5*	60,0–70,0 [11], 70,0 [24]	Северная Америка	Умеренный
A. manshuriensis	84,0±4,62	53,0 [11]	Азия	Умеренный

Примечание: * – проращивались все имеющиеся семена без деления на повторности

в условиях тропического влажного климата – главным образом, в Южной и Центральной Америке, имеют надземный тип прорастания семян. Всхожесть значительно варьировала, тем не менее для бóльшей части видов секции доля проросших семян составила от 84% до 100%. Изученные виды секции *Siphisia* распространены в умеренной климатической зоне. Прорастание семян надземное, всхожесть более 50% (табл. 2). Низкая всхожесть семян (*A. maxima*) или отсутствие прорастания (*A. arborea, A. labiata*) можно объяснить недоразвитием зародыша, характерным для видов рода [13–15, 19, 21]; разной глубиной покоя семян; развитием в период прорастания внутренней инфекции, что приводит к гибели проростков (*A. arborea*).

Анализ наблюдений за прорастанием семян видов и образцов *Aristolochia* позволил выявить различный период времени от посева до появления первого проростка (рис. 2, табл. 3). У видов секции *Diplolobus*, представленных в эксперименте несколькими образцами, разница между календарными датами начала прорастания составила от 15–60 сут (*A. clematitis, A. rotunda, A. sempervirens*) до 122–275 сут (*A. contorta*). Представленные несколькими образцами виды секции *Gymnolobus* начинали прорастать через 15–30 сут (*A. littoralis*, *A. trilobata*) после посева, либо все образцы прорастали в один и тот же день (*A. fimbriata*). Среди видов, представленных одним образцом, самый короткий промежуток времени от посева семян до появления проростков был отмечен у *A. gracilis*, самый длинный – у *A. baetica*. Семена некоторых образцов имели перерывы в прорастании, т.е. часть семян оставалась в покое, который длился от 60 до 365 сут, после чего они вновь начинали прорастать (табл. 3). В целом продолжительность периода прорастания значительно различалась у разных видов и образцов. Более трех лет с двумя перерывами прорастали семена *A. clematitis*; часть изученных образцов *A. contorta* имели перерыв, и самая большая продолжительность периода прорастания составила 533 сут (табл. 3); без перерыва прорастали семена *A. baetica* и *A. sempervirens* – секция *Diplolobus*. Около двух лет с одним перерывом

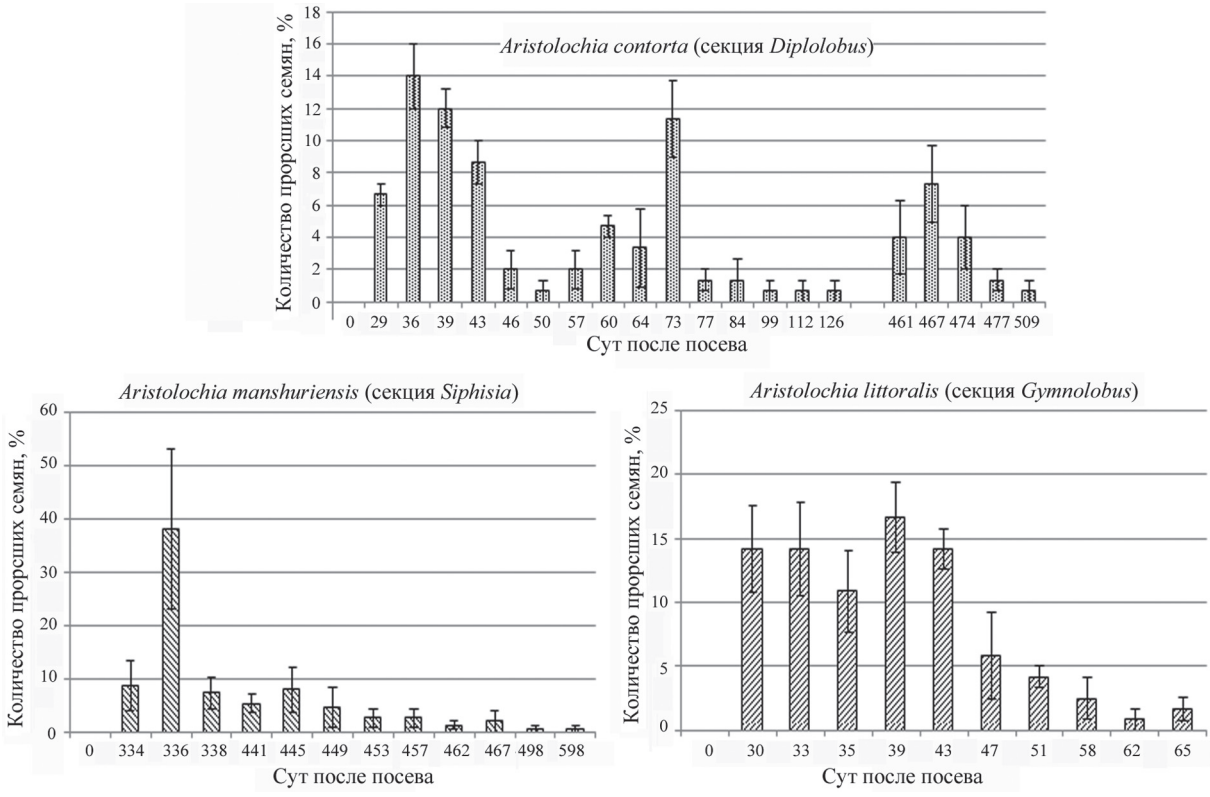

Рис. 2. Динамика прорастания семян некоторых видов рода *Aristolochia*

прорастали семена *A. fimbriata*; в течение 30–92 сут прорастали семена других представителей секции *Gymnolobus*. Без перерыва прорастали семена видов секции *Siphisia* (рис. 2, табл. 3).

Представители рода *Aristolochia* имеют мелкий слабо дифференцированный зародыш, обильный эндосперм и многослойную семенную кожуру [13–15, 21]. Так, соотношение длины зародыша и длины семени *A. baetica* и *A. contorta* составляет 13% [15, 21], *A. bracteata* – 12,5% [22], *A. clematitis* – 6,2% [11], *A. galeata* – 8% [17], *A. paucinervis* – 9% [15], *A. californica* – 38%, *A. macrophylla* – 23% [13], *A. manshuriensis* – 21% [13], *A. tomentosa* – 27% [13]. Согласно классификации Баскин и Баскина [19], зародыш, чей размер не превышает 25% длины семени, считается недоразвитым. Морфологическая недоразвитость зародыша, а также его физиологическое состояние определяют тип эндогенного покоя семян и характер прорастания. Для завершения постэмбрионального развития зародыша и увеличения его размеров, необходимых для преодоления сопротивления семенной кожуры, требуются оптимальная температура и время, разные для каждого вида. В нашем эксперименте семена не подвергали холодной стратификации, поэтому завершение дифференциации зародыша и прорастание наблюдали при температуре +22–24°C.

Для семян *A. contorta* был проведен тест на холодную стратификацию, однако сокращение периода от посева до начала прорастания, как и повышение общей всхожести семян, не наблюдалось. Дифференциация зародыша *A. contorta* происходит при положительной температуре [21]. Тип покоя семян охарактеризован как морфофизиологический неглубокий [23]. Наши наблюдения показали, что семена этого вида прорастают без перерыва или с периодом покоя (перерывом), т.е. у части исследуемых семян покой более глубокий (табл. 3). Покой семян *A. clematitis* и *A. rotunda* можно характеризовать как морфофизиологический неглубокий на основании того, что семена имели период доразвития зародыша и перерыв в прорастании такой, как у *A. contorta*. Семена других видов секции *Diplolobus*, например, *A. baetica* имеют морфологический и морфофизиологический простой неглубокий покой [15], покой семян *A. paucinervis* – морфофизиологический комплексный промежуточный [15].

Семена представителей секции *Gymnolobus*, за исключением *A. fimbriata*, прорастали без перерыва, следовательно, для них характерен морфологический тип покоя.

Семена *A. fimbriata* прорастают с перерывом, что позволяет характеризовать покой как морфофизиологический неглубокий. Однако было обнаружено, что часть семян имеет морфологический тип покоя, о чем свидетельствует прорастание через 1 мес. после посева и без перерыва. Представители секции *Gymnolobus* произрастают в условиях тропического климата, поэтому, вероятно, для семян необходима теплая стратификация, но с меньшим по длительности периодом времени по сравнению с семенами видов секции *Diplolobus*.

По данным Адамса с соавт. [13], семена видов секции *Siphisia*, такие как *A. macrophylla*, *A. mans-*

Таблица 3

Прорастание семян видов рода *Aristolochia*

Вид	Начало прорастания*	Перерыв	Продолжение прорастания**	Продолжительность периода прорастания
Секция *Diplolobus.* Подсекция *Euaristolochia*				
A. baetica	153	–	7	159
A. clematitis–1***	76	213; 336	730	1281
A. clematitis–2***	91	229; 183	761	1265
A. clematitis–3***	44	213; 183	701	1141
A. contorta–1***	214	61	20	305
A. contorta–2***	305	–	22	327
A. contorta–3***	122	–	21	143
A. contorta–4***	153	–	30	183
A. contorta–5***	30	336	45	410
A. contorta–6***	153	244	137	533
A. rotunda–1***	153	–	25	183
A. rotunda–2***	198	365	7	549
A. sempervirens–1***	76	–	35	107
A. sempervirens–2***	137	–	30	168
Секция *Gymnolobus.* Подсекция *Hexandrae*				
A. fimbriata–1***	30	350	365	745
A. fimbriata–2***	30	275	304	610
A. fimbriata–3***	30	290	365	686
A. gigantea	23	–	18	41
A. gracilis	4	–	28	30
A. inflata	22	–	18	40
A. littoralis–1***	18	–	17	35
A. littoralis–2***	15	–	25	40
A. littoralis–3***	30	–	31	61
A. maxima	40	–	15	45
A. trilobata–1***	61	–	153	229
A. trilobata–2***	45	–	45	92
A. trilobata–3***	30	–	60	92
Секция *Siphisia*				
A. macrophylla	122	–	60	183
A. manshuriensis	336	–	60	395

Примечание: * – время от даты посева до появления первого проростка; ** – период времени после перерыва до появления последнего проростка; *** – 1–6 – выборки семян, полученные из разных ботанических садов; для *A. contorta* использовали семена разных популяций; «––» – отсутствует перерыв в прорастании. Данные приведены в сут

huriensis, *A. tomentosa*, имеют морфологический или морфофизиологический простой неглубокий покой. Наши результаты согласуются с приведенными литературными данными (табл. 3).

Прорастание семян одного и того же вида без перерыва и с перерывом (периодом покоя), неоднозначным по времени (табл. 3), отражает их физиологическую неоднородность, вследствие чего различны тип и глубина покоя, а также продолжительность периода прорастания семян (*A. clematitis*, *A. rotunda* и др.).

Выше нами было отмечено, что масса семян видов секций *Diplolobus* и *Siphisia*, представители которых обитают в условиях умеренного климата, примерно в 10 раз превышает массу семян тропических видов секции *Gymnolobus*. Принимая во внимание, что семена представителей секций *Diplolobus* и *Siphisia* имеют морфофизиологический покой, бóльшую массу семян этих видов можно объяснить наличием объемного эндосперма, необходимого для перенесения длительных промежутков времени от момента диссеминации до прорастания. Покой семян различной глубины и продолжительный период прорастания, вероятно, необходимы для выживания проростков в неблагоприятных условиях окружающей среды.

Таким образом, анализ полученных результатов позволил выявить ряд общих и индивидуальных морфометрических характеристик 17 видов рода *Aristolochia*. Бóльшая часть исследованных видов имеет семена, окруженные крылом, за исключением *A. contorta* (секция *Diplolobus*), *A. arborea* и *A. fimbriata* (секция *Gymnolobus*). Наличие крыла не является систематическим признаком секции, но носит приспособительный характер для распространения семян ветром. Отсутствие крыла у видов секции *Siphisia*, вероятно, компенсируется плоской формой и бóльшей площадью семян. Масса семян видов секций *Diplolobus* и *Siphisia* значительно превышает массу семян видов секции *Gymnolobus*, что может быть связано с произрастанием видов в условиях умеренного климата.

Период от посева семян до начала прорастания и в целом продолжительность периода прорастания индивидуальны для каждого изученного вида, семена прорастают за время от 1 мес. до 3,5 лет. Семена видов умеренной климатической зоны секций *Diplolobus* и *Siphisia* характеризуются морфофизиологическим неглубоким покоем, начинают прорастать через 1–11 мес. после посева. Как следствие физиологической неоднородности семян и разной глубины покоя у ряда видов секции *Diplolobus* наблюдались перерывы в прорастании продолжительностью от 2 до 12 мес., в этот период семена находились в покое, после чего вновь продолжали прорастать.

Семена бóльшей части представителей рода тропической флоры из секции *Gymnolobus* имеют морфологический тип покоя и прорастают без перерыва. Растянутый период прорастания и определенный тип эндогенного органического покоя семян имеют адаптивное значение для сохранения и выживания видов в условиях как *in situ*, так и *ex situ*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *González F.A., Stevenson D.W.* A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae) // Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exactas. 2002. Vol. 26. N 98. P. 25–60.

2. *Bliss B.J., Wanke S., Barakat A. et al.* Characterization of the basal angiosperm *Aristolochia fimbriata*: a potential experimental system for genetic studies // BMC Plant Biol. 2013. Vol. 13:13. DOI: 10.1186/1471-2229-13-13

3. *Shi L.S., Kuo P.C., Tsai Y.L., Damu A.G., Wu T.S.* The alkaloids and other constituents from the root and stem of *Aristolochia elegans* // Bioorg. Med. Chem. 2004. Vol. 12. N 2. P. 439–446.

4. *Austin D.F.* Ethnobotany of Florida's weedy vines // Florida's garden of good and evil. Proceedings of a Joint Conference of the Exotic Pest Plant Council and the Florida Native Plant Society. West Palm Beach: South Florida Water Management District, 1999. P. 171–179.

5. *Jiménez-Ferrer J.E., Pérez-Terán Y.Y., Román-Ramos R., Tortoriello J.* Antitoxin activity of plants used in Mexican traditional medicine against scorpion poisoning // Phytomedicine. 2005. Vol. 12. N 1–2. P. 116–122.

6. *Argueta A., Cano L., Rodarte M.* Atlas de las plantas de la medicina tradicional Mexicana. Vol. 2–3. Mexico: Editorial Instituto Nacional Indigenista, 1994. 1786 pp.

7. *Zhou J., Xie G., Yan X.* Encyclopedia of traditional Chinese medicines: molecular structures, pharmacological activities, natural sources and applications. Berlin – Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. 730 pp.

8. *Teng L., Shaw D., Barnes J.* Traditional Chinese herbal medicine // Pharm. J. 2006. Vol. 276. P. 361–363.

9. *González F., Wagner S.T., Salomo K., Symmank L., Marie-Stéphanie Samain M.-S., Isnard S., Rowe N.P., NeinhuisCh., Wanke S.* Present trans-Pacific disjunct distribution of *Aristolochia* subgenus *Isotrema* (Aristolochiaceae) was shaped by dispersal, vicariance and extinction // J. Biogeogr. 2014. Vol. 41. N 2. P. 380–391.

10. *Pfeifer H.W.* Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1966. Vol. 53. P. 116–196.

11. *Давидюк Л.К.* Жизненный цикл кирказона обыкновенного в пойменных дубравах Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький: Изд-во ГГУ, 1974. С. 76–81.

12. *Hall D.W., Brown B.V.* Pollination of *Aristolochia littoralis* (Aristolochiales: Aristolochiaceae) by Males of *Megaselia* spp. (Diptera: Phoridae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 1993. Vol. 86. N 5. P. 609–613.

13. *Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C.* Comparative morphology of seeds of four closely related species of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Aristolochiaceae Piperales) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 148. N 4. P. 433–436.

14. *Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C.* Trait stasis versus adaptation in disjunct relict species: evolutionary changes

in seed dormancy-breaking and germination requirements in a subclade of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Piperales) // Seed Sci. Res. 2005. Vol. 15. N 2. P. 161–173.

15. *Berjano Pérez R.* Biología de la reproducción de dos especies mediterráneas de *Aristolochia*. Sevilla: Universidad de Sevilla, 2006. 295 pp.

16. *Maekawa L., Albuquerque M.C.F., Coelho M.F.B.* Germination of *Aristolochia esperanzae* O. Kuntze seeds under different temperatures and light conditions // Rev. Bras. Pl. Med. 2010. Vol. 12. N 1. P. 23–30.

17. *Alves-da-Silva D., Borghetti, F., Thompson K., Pritchard H., Grime J.P.* Underdeveloped embryos and germination in *Aristolochia galeata* seeds // Plant Biol. 2011. Vol. 13. N S1. P. 104–108.

18. *Zhou J., Teixeira da Silva J.A., Ma G.* Effects of smoke water and karrikin on seed germination of 13 species growing in China // Centr Eur J Biol. 2014. Vol. 9. N 11. P. 1108–1116.

19. *Baskin C.C., Baskin J.M.* Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, 1st ed. San Diego: Academic Press, 1998. 666 pp.

20. *Келлер Б.А.* О плодах и семенах, распространяемых весенней водой в заливных долинах рек // Русск. гидробиол. журн. 1922. Т. 1. № 1. С. 7–9.

21. *Nakonechnaya O.V., Gorpenchenko T.Yu., Voronkova N.M., Kholina A.B., Zhuravlev Yu.N.* Embryo structure, seed traits, and productivity of relict vine *Aristolochia contorta* (Aristolochiaceae) // Flora. 2013. Vol. 208. N 4. P. 293–297.

22. *Johri B.M., Bhatnagar S.P.* A contribution to the morphology and life history of *Aristolochia* // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. N 3. P. 123–137.

23. *Voronkova N.M., Kholina A.B., Koldaeva M.N., Nakonechnaya O.V., Nechaev V.A.* Morphophysiological dormancy, germination, and cryopreservation in *Aristolochia contorta* seeds // Plant Ecol Evol. 2018. Vol. 151. N 1. P. 77–86.

Поступила в редакцию
06.04.18

Принята к печати
12.09.18

BOTANY

GERMINATION OF *ARISTOLOCHIA* SEEDS (ARISTOLOCHIACEAE)

O.V. Nakonechnaya[1,*], ***S.V. Nesterova***[2], ***N.M. Voronkova***[1]

[1]Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Pr. 100 let Vladivostoku 159, Vladivostok, 690022, Russian Federation;
[2]Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Makovskii Str. 142, Vladivostok, 690024, Russian Federation
[*]e-mail: markelova@biosoil.ru

The seed morphology and germination of 17 *Aristolochia* species (*A. arborea*, *A. baetica*, *A. inflata*, *A. gigantea*, *A. gracilis*, *A. clematitis*, *A. contorta*, *A. fimbriata*, *A. labiata*, *A. littoralis*, *A. macrophylla*, *A. manshuriensis*, *A. maxima*, *A. rotunda*, *A. sempervirens*, *A. tomentosa*, *A. trilobata*) were studied. The highest seed morphometric parameters were observed for *A. clematitis*, *A. contorta*, *A. trilobata*, *A. labiata* and *A. maxima*, as well as for all representatives of the section *Siphisia*, whose seeds had no wings. The seed weight characteristics of species growing in tropical climatic conditions (the *Gymnolobus* section) were an order of magnitude lower than those of the species of other two sections, growing in temperate climates. The greater weight of seeds studied for the species of *Siphisia* and *Diplolobus* sections is associated with the presence of a voluminous endosperm, which enabled the seed to be alive during a long period from dissemination to germination. The period from seed sowing to beginning of germination and length of the germination period are individual for each species, and take from 1 mo. to 3,5 yr. The seeds of the species that grow in the temperate climatic zone (sections *Diplolobus* and *Siphisia*) are characterized by a morphophysiological shallow dormancy. They began to germinate 1–11 mos after sowing. Intervals in germination from 2 to 12 mo. were observed for the species of *Diplolobus* section, after which the seeds continued to germinate. Seeds of the majority of the *Gymnolobus* section species from the tropics have a morphological type of dormancy and germinate without intervals. The prolonged germination period and non-deep simple morphophysiological dormancy of seeds have adaptive value for the species conservation and survival *in situ* and *ex situ*.

Keywords: *Aristolochia, seeds, morphology, seeds size, weight, germination, seed dormancy, germination period, distribution, section Diplolobus, section Gymnolobus, section Siphisia*

Сведения об авторах

Наконечная Ольга Валериевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. сектора микроклонального размножения ценных сельскохозяйственных и декоративных видов растений ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Тел. 8-423-231-07-02; e-mail: markelova@biosoil.ru

Нестерова Светлана Владимировна – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сад-института ДВО РАН. Тел. 8-423-238-80-41; e-mail: svnesterova@rambler.ru

Воронкова Нина Михайловна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории клеточной биологии и биологии развития ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Тел. 8-423-231-04-10; e-mail: voronkova@biosoil.ru