

Бухара имеет некоторую общность с флорой прудах Узбекистана и Средней Азии. Начинаем наши сопоставления в прудах Узбекистана и Средней Азии. При сравнении флоры водорослей в биологических прудах очистных сооружений с некоторыми другими местами Узбекистана и Средней Азии и здесь можно видеть, что она имеет много общего с флорой других регионов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баринава С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Экологические и географические характеристики водоро-

слей-индикаторов // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. Часть II. М.: ВНИИприроды, 2000. С. 60–150.

2. Бобкова Г.И. Альгофлора низовьев реки Оми и ее сезонные изменения // Тр. Ом. мед. ин-та, 1963. №37. С. 165–177

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА ARISTOLOCHIA L.

Наконечная Ольга Валериевна

Канд. биол. наук, с.н.с., БПИ ДВО РАН, г. Владивосток

Корень Ольга Геннадьевна

Канд. биол. наук, в.н.с., БПИ ДВО РАН, г. Владивосток

АННОТАЦИЯ

При исследовании аллозимной изменчивости редких реликтовых растений, представителей рода *Aristolochia* подрода *Isotrema* (*A. tomentosa*, *A. californica*, *A. macrophylla* и *A. manshuriensis*) на основе анализа 9 ферментных систем, которые кодируются предположительно 16 локусами, определены основные параметры генетической изменчивости. Показано, что примерно 25% из выявленных локусов являются полиморфными с высокой гетерозиготностью. Выявлены видоспецифические аллели для *A. californica*, *A. tomentosa* и *A. macrophylla*. Показатели полиморфизма у видов сходные, невысокие. Формирование уровня изменчивости, вероятно, связано с особенностями размножения, с приуроченностью к определенным местообитаниям, а также с историческим прошлым видов.

ABSTRACT

Using allozyme analysis, genetic variation of four rare relict *Aristolochia* plants from subgenus *Isotrema* such as *A. tomentosa*, *A. californica*, *A. macrophylla* from USA and *A. manshuriensis* from Russia Primorsky krai was examined. The main parameters of genetic variation were shown by analyzing 9 enzyme systems that are encoded by 16 presumed loci. It has been shown that approximately 25% of the identified loci are polymorphic with high heterozygosity. The species-specific alleles for *A. californica*, *A. tomentosa* and *A. macrophylla* were identified. The polymorphism parameters in species are similar and low. Formation of the level variation probably are related to the reproduction characteristics, as well as determined by narrow ecological association to specific habitats. Definitely the historical past of the species reflect on them allozyme parameters.

Ключевые слова: аллозимы, *Aristolochia*, реликтовые растения, США, Приморский край.

Keywords: allozyme, *Aristolochia*, relict plants, USA, Primorsky Krai.

Род *Aristolochia* L. (*Aristolochiaceae*) включает в себя три подрода *Aristolochia*, *Pararistolochia*, *Isotrema*. В *Isotrema* собрано около 70 видов, 50 из которых произрастают в восточной Азии (включая Японию, Хайнань и Тайвань) до Гималаев и южного Приморья [1]. Часть видов подрода встречаются в США (*Aristolochia californica* Torr., *A. tomentosa* Sims, *A. macrophylla* Lam. и др.) [2]. Сходство североамериканских видов с *A. manshuriensis*, произрастающем на территории Китая и юге Приморского края России [3] неоднократно привлекало внимание исследователей [4–7]. Все виды являются многолетними одревесневающими лианами.

A. californica – опушенная лиана; листья широко сердцевидные, заостренные или притупленные на вершине, основание сердцевидное, 3–10 см шир., 4–12 см дл. Цветы одиночные в пазухе листа, коленчатые, пурпурные. Плод цилиндрический, 6 см дл., 2.5 см шир. Семена многочисленные, плоские, 1 см шир., 1 см дл., 1 мм толщиной. Произрастает вдоль рек в Калифорнии [8]. Корни *A. californica* используют в качестве тоника с горьким вкусом, который

помогает улучшить аппетит, для восстановления азотного обмена; также для повышения метаболизма белков печени, и для стимулирования макрофагов [9].

A. tomentosa – кирказон пушистый, опушенная лиана. Листья широко сердцевидные, заостренные или притупленные на вершине, мелко сердцевидные в основании, 8–15 см шир., 9–20 см дл., сильно опушенные сверху и снизу. Цветы одиночные, в пазухах листа, коленчатые, пурпурные. Плод деревянистый, непадающий, сильно опушенный, 6–8 см дл., 4–6 см шир. Семена многочисленные, плоские, 1 см шир., 1 см дл., 1 мм толщиной. Растет в наносных почвах вдоль потоков рек [8]. Лиана *A. tomentosa* обладает лекарственными свойствами, способствует потоотделению и улучшению аппетита; также его используют как отхаркивающее, при лихорадке, как средство от высокой температуры и различных расстройствах желудочно-кишечного тракта; при болях в горле, для лечения змеиных укусов; для нормализации менструального цикла женщин [10].

A. macrophylla (*A. siphon* L'Herit., *A. durior* Hill.) – кирказон крупнолистный – неопушенная лиана. Листья широко сердцевидные, 7–45 см дл., сверху неопушенное, снизу слегка опушенное или гладкие. Цветы одиночные в пазухе листа, колеччатые, пятнисто-зеленые с пурпурными крапинами. Плод деревянистый, гладкий или опушенный, 6–8 см дл, 4–6 см шир. Семена многочисленные, плоские, 1 см шир., 1 см дл., 1 мм толщиной [8]. Растет в лесах по берегам рек. В более сухих и жарких областях необходим полив и притененное местоположение [11]. Стебли *A. macrophylla* применяют в урологии, наружно при опухании ног [12].

A. manshuriensis неопушенная лиана. Листья округло-яйцевидные, 10–30 см дл. и 10–28 см шир., островатые, заостренные, с почковидным или вырезным основанием. Цветки по одному, редко по два на очень укороченных пазушных веточках. Трубка околоцветника "U"-образно изогнутая, до 9 см дл., бледно-зеленая, желтовато- или фиолетово-зеленая. Плод – коробочка до 11 см дл. и до 2.5 см в шир. Семена сердцевидно-треугольные. 9.24±0.13 мм дл., 9.44±0.26 мм шир. [3].

Еще в 1903 г. Комаров отмечал, что «*A. siphon* L'Herit. (синоним *A. macrophylla*) *proxime affinis, deffert imprimis fructibus multo majoribus*» [4] (*A. manshuriensis* и *A. siphon* тесно связаны между собой, у первой плоды отличаются большим размером) (перевод автора). Сходство видов можно объяснить близкими родственными отношениями [13, 14]. Три североамериканских вида считаются элементами Третичной Неотропической геофлоры, согласно мнению А. Грахама [1, 15]. *A. manshuriensis* также является реликтом третичной флоры [Куренцова, 1968]. Предполагается, что виды имеют общего предка и разошлись в миоцене [1].

Несмотря на постоянный интерес исследователей к видам рода *Aristolochia*, в литературе работы с использованием аллозимных маркеров малочислены. Ранее приведены данные для *A. contorta* и *A. manshuriensis*, произрастающих в природных местообитаниях [17–19]. Поэтому целью данной работы было изучение генетического разнообразия четырех видов рода *Aristolochia* (*A. tomentosa*, *A. californica*, *A. macrophylla*, *A. manshuriensis*) и сравнение с ранее приведенными данными.

Исследованные ферментные системы и количество полиморфных локусов и аллелей, выявленных в листьях представителей рода *Aristolochia*

Фермент	Сокращение	Номер по К.Ф.	Интерпретируемые локусы	Моно-морфные локусы	Аллели
Аспартаминотрансфераза	AAT	2.6.1.1.	2	0	5
Глюкозофосфатизомераза	GPI	5.3.1.9.	4	0	9
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42.	2	1	3
Кислая фосфатаза	ACP	3.1.3.2.	3	1	4
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	1	0	4
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37.	4	1	5
Малик-энзим	ME	1.1.1.40.	1	0	3
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1.	2	0	4

Таблица 1.

Для проведения анализа 4 видов рода *Aristolochia* (*A. tomentosa* – 36 шт., *A. californica* – 4 шт., *A. macrophylla* – 2 шт., *A. manshuriensis* – 134 шт.) использовали листья проростков, полученные из семян. Семена *A. macrophylla* были собраны на северном склоне Сосновых гор вблизи Уайтберга (Литчер округ, Кентуки) в октябре 1999, 2000 и 2001 гг. Семена *A. tomentosa* найдены на берегу р. Камберленд близ оз. Лонг-Понд (округ Монтгомери, штат Теннесси), в ноябре 2000 г. и октябре 2001 г. Семена *A. californica* получены с плодов растений, произрастающих в поймах рек вдоль Чико-Крик в Бьютт (штат Калифорния), в сентябре 2000 г. и сентябре 2001 г. Листья гомогенизировали в 200 мкл экстрагирующего раствора (1% PVP-40, 1% сахарозы, 1% β -меркаптоэтанола в дистиллированной воде). Электрофорез проводили в горизонтальном 13% крахмальном геле с добавлением 10% сахарозы, в 3 буферных системах, трис-цитратная (pH 6.2), трис-цитратная (pH 7.8) и трис-ЭДТА-боратная (pH 8.6). Состав буферных систем и режимы фракционирования описаны ранее [17]. Гистохимическое окрашивание зон ферментной активности выполняли по стандартным методикам [20]. Из-за отсутствия некоторых локусов у разных видов эти локусы не были включены в сравнительный анализ. Исследованные ферментные системы представлены в табл. 1. Аллели обозначали в соответствии с электрофоретической подвижностью по отношению к наиболее распространенному варианту у *A. manshuriensis* [17], подвижность которого принимается за 1.00. Для сравнительного описания использовали данные по *A. contorta*, полученные ранее [19]. Показатели полиморфности (P), среднего числа аллелей на локус (A), средней наблюдаемой (No) и ожидаемой (Ne) гетерозиготности рассчитывали общепринятыми методами [21, 22].

При исследовании отобрано 9 ферментных систем, которые стабильно выявлялись у всех видов, было идентифицировано 47 аллельных вариантов, предположительно кодируемых 16 локусами (табл. 1, рис. 1). Ниже представлено описание фенотипов и генетическая интерпретация для исследованных ферментных систем. Полное название каждой ферментной системы приведено в табл. 1.

Флюоресцентная эстераза	FE	3.1.1.2.	6	0	10
Всего			23	3	47

Примечание: данные приведены с учетом локусов и аллелей, отмеченных у *A. manshuriensis* и *A. contorta* [3, 19].

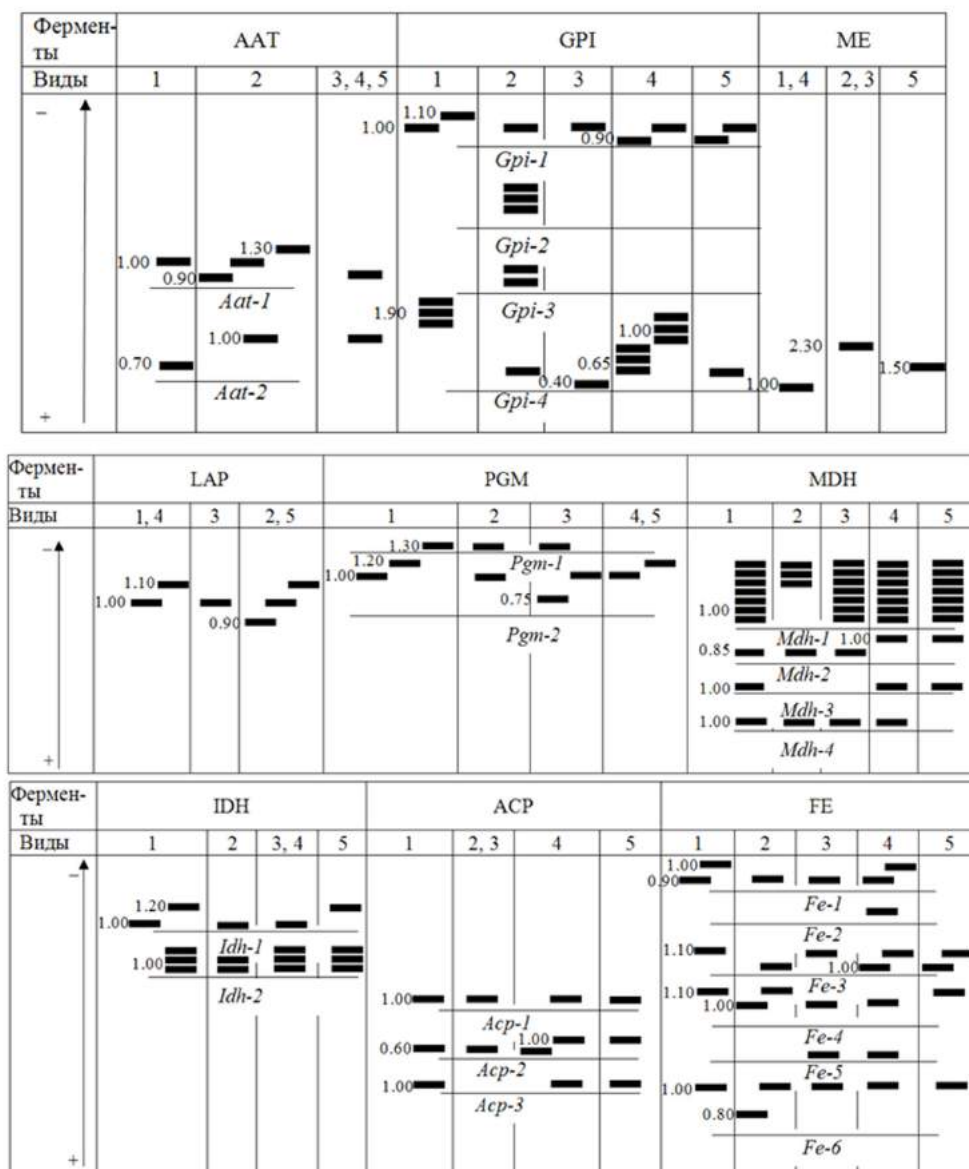


Рисунок. 1. Схематическое изображение электрофоретических вариантов ферментов в листьях представителей *Aristolochia*: 1) *A. californica*, 2) *A. contorta*, 3) *A. macrophylla*, 4) *A. manshuriensis*, 5) *A. tomentosa*.

AAT у всех видов представлена двумя локусами; Aat-1, предположительно, у всех кроме *A. contorta* мономорфный, аллели видов совпадают по подвижности (табл. 1); Aat-2 также мономорфный, но для *A. californica* отмечен другой аллель Aat-20.70. GPI у большинства видов представлена двумя зонами активности, находящимися под контролем двух полиморфных локусов с двумя аллелями; у *A. contorta* отмечено 4 зоны, каждая из которых предположительно контролируется мономорфными локусами, при этом зоны GPI-1 и GPI-3 выявлялись двойными фракциями, а зона GPI-2 – тройными [19]. У *A. californica* и *A. manshuriensis* зона GPI-4 также представлена тройными фракциями. ME у всех видов выявляется двумя зонами, наиболее подвижная зона выявлялась не стабильно, в работе не учитывалась. Более медленная зона проявляется у всех видов, находится под контролем мономорфного гена Me, представлена разными по подвижности аллелями. LAP была представлена у

большинства видов одной зоной активности, предположительно контролируемой полиморфным локусом Lap с двумя аллелями у *A. californica* и *A. manshuriensis*, тремя – у *A. tomentosa*, четырьмя – у *A. contorta*. У *A. contorta* отмечены две зоны, в анализе использовали только одну, более подвижную, менее подвижная выявлялась нестабильно. PGM у видов проявляется одной (у *A. manshuriensis*, *A. tomentosa*) или двумя зонами активности (*A. macrophylla* и *A. contorta*). Более подвижная зона находится под контролем мономорфного локуса Pgm-1, более медленная зона является продуктом полиморфного локуса Pgm-2. Для *A. californica* отмечены три аллеля, для *A. macrophylla* и *A. tomentosa* – 2. У *A. manshuriensis* в данном исследовании локус представлен одним аллелем, т.е. локус мономорфный. Ранее для растений *A. manshuriensis*, собранных в природных популяциях, были показаны 2 аллеля [17, 23]. MDH представлена 3 зонами активности у *A. tomentosa*, *A. macrophylla* и *A. contorta*,

4 зонами – у *A. manshuriensis* и *A. californica*, при этом самая подвижная зона – в виде трех фракций у *A. contorta*, семи – у всех остальных. Зоны были интерпретированы как продукты мономорфных для каждого вида в отдельности генов Mdh-1, Mdh-2, Mdh-3, Mdh-4. В анализ были включены Mdh-1 и Mdh-2, найденные у всех пяти видов. Локус Mdh-2 у кирказонов представлен двумя аллелями Mdh-20.85 (*A. californica*, *A. contorta*, *A. macrophylla*) и Mdh-21.00 (*A. manshuriensis*, *A. tomentosa*). IDH выявлялась двумя зонами, быстрая зона IDH-1 представлена одной фракцией фермента, менее подвижная IDH-2 – двумя фракциями у *A. contorta*, у остальных видов – тремя. Быстрая зона была изменчива у *A. californica*; менее подвижную зону учитывали как продукт мономорфного локуса Idh-2. АСР у видов рода окрашивается двумя зонами активности, при этом Аср-1 мономорфна для всех видов с единым совпадающим по подвижности аллелем; Аср-2 проявляется двумя аллелями, у *A. manshuriensis* локус полиморфный. FE у большинства представителей *Aristolochia* выявляется четырьмя зонами активности, 5 зон у *A. macrophylla*, 6 – у *A. manshuriensis*. В анализе использовали Fe-3, Fe-4 и Fe-6, отмеченные для всех исследованных видов *Aristolochia*. Fe-3 полиморфный с двумя аллелями у *A. tomentosa*. У *A. manshuriensis* полиморфизм по локусу отмечен ранее при исследовании растений из природных популяций [17, 23], в этих работах он был приведен как Fe-2 с двумя аллелями. В настоящем исследовании Fe-3 у *A. manshuriensis* мономорфный, представлен аллелем Fe-31.00, также как у *A. contorta*. У *A. californica* и *A. macrophylla* показан аллель Fe-31.10. Fe-4 у всех видов мономорфный, у половины видов он представлен аллелем Fe-41.10, у остальных аллелем Fe-41.00. Fe-6 у всех исследованных *Aristolochia* отмечен аллель Fe-61.00, для *A. contorta*

локус был описан полиморфным с двумя аллелями Fe-61.00 и Fe-60.80 (ранее он был охарактеризован как Fe-3) [19].

Интересно отметить, что выявленная ранее множественность фракций фермента в одной зоне, отмеченная ранее для локуса Gpi-4, Idh-2 и Mdh-1 у *A. manshuriensis* [17], и Gpi-2, Gpi-3, Idh-2 и Mdh-1 у *A. contorta* [19] выявилась также по локусам Gpi-4, Idh-2 и Mdh-1 у *A. californica*; по локусам Idh-2 и Mdh-1 у *A. tomentosa* и *A. macrophylla*. При этом подвижность аллелей по локусам Idh-2 и Mdh-1 у всех видов полностью совпадает. Считается, что множественность форм рассмотренных ферментов является результатом дубликаций отдельных генов [24]. Также интересно, что для *A. contorta* по локусам Mdh-1 и Idh-2 показаны по три и две фракции, соответственно, в то время как для остальных видов семь и три фракции, соответственно. Это может быть связано с количеством хромосом у видов, так у *A. contorta* отмечено $2n=14$ [25], у всех остальных $2n=28$ [26, 27].

На рис. 1 можно увидеть, что для видов рода *Aristolochia* показано 25 локусов, при этом большое число локусов являются общими. Это отражает генетическую близость исследованных *Aristolochia*. Так у *A. manshuriensis* и *A. californica* совпадают по подвижности 19 локусов, у *A. manshuriensis* и *A. macrophylla* – 17, у *A. manshuriensis* и *A. tomentosa* – 18. В то же время у представителей подрода *Isotrema* отсутствуют локусы Gpi-2, Gpi-3, отмеченные у представителя другого подрода *Orthoaristolochia A. contorta*.

В целом идентифицировано 13 полиморфных и 3 мономорфных гена у видов *Aristolochia* (табл. 1, 2, рис. 1). Большинство полиморфных локусов оказались высоко изменчивыми (наблюдаемая гетерозиготность – выше 35%): Fe-3 – 0.556, Lap – 0.409, Pgm – 0.593 (для *A. tomentosa*), Аср-2 – 0.96, Gpi-1 – 0.756, Gpi-4 – 0.7313 (для *A. manshuriensis*), Gpi-1 – 1.000 (для *A. californica*) (табл. 2, 3).

Таблица 2.

Частоты аллелей полиморфных локусов представителей рода *Aristolochia*

Локусы	Аллели	<i>A. tomentosa</i>	<i>A. californica</i>	<i>A. macrophylla</i>	<i>A. contorta</i>	<i>A. manshuriensis</i>
Aat-1	1.30	0	0	0	0.4783	0
	1.00	1.0000	1.0000	1.0000	0.4387	1.0000
	0.90	0	0	0	0.0830	0
Aat-2	1.00	1.0000	0	1.0000	1.0000	1.0000
	0.70	0	1.0000	0	0	0
Аср-1	1.00	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
Аср-2	1.00	1.0000	0	0	0	0.5040
	0.60	0	1.0000	1.0000	1.0000	0.4960
Idh-1	1.20	1.0000	0.2500	0	0	0
	1.00	0	0.7500	1.0000	1.0000	1.0000
Idh-2	1.00	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
Fe-3	1.10	0.6111	1.0000	1.0000	0	0
	1.00	0.3889	0	0	1.0000	1.0000
Fe-4	1.10	1.0000	1.0000	0	0.6210	1.0000
	1.00	0	0	1.0000	0.3790	0
Fe-6	1.00	1.0000	1.0000	1.0000	0.3615	1.0000
	0.80	0	0	0	0.6385	0
Gpi-1	1.10	0.8333	0.5000	0	0	0
	1.00	0.1667	0.5000	0	1.0000	0.5669
	0.90	0	0	1.0000	0	0.4331

Gpi-4	1.90	0	1.0000	0	0	0
	1.00	0	0	0	1.0000	0.5224
	0.65	1.0000	0	0	0	0.4776
	0.40	0	0	1.0000	0	0
Lap	1.10	0.4091	0.5000	0	0.3356	0.1212
	1.00	0.3409	0.5000	1.0000	0.4882	0.8788
	0.90	0.2500	0	0	0.1572	0
	0.00	0	0	0	0.0190	0
Mdh-1	1.00	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
Mdh-2	1.00	1.0000	0	0	1.0000	1.0000
	0.85	0	1.0000	1.0000	0	0
Me	2.30	0	0	1.0000	1.0000	0
	1.50	1.0000	0	0	0	0
	1.00	0	1.0000	0	0	1.0000
Pgm-2	1.30	0.5185	0.5000	0	0	0
	1.20	0.4815	0.3750	0	0	1.0000
	1.00	0	0.1250	1.0000	1.0000	0

В отдельности для каждого исследованного вида выделено 3–4 полиморфных локуса (*A. tomentosa*: Gpi-1, Fe-3, Lap, Pgm; *A. manshuriensis*: Acp-2, Gpi-1, Gpi-4, Lap; *A. californica*: Gpi-1, Lap, Pgm, Idh-1) и 9–10 мономорфных локусов (табл. 2, 3). В целом, по результатам анализа было обнаружено 33 аллельных варианта 16 структурных локусов (табл. 1, 2), использованных в работе. Для *A. tomentosa* и *A. californica* выявлен 21 аллельный вариант, *A. manshuriensis* – 20, для *A. macrophylla* – 16. Было найдено шесть видоспецифических аллелей: Aat-20.70, Gpi-41.90 (*A. californica*), Gpi-40.40 (*A. macrophylla*), Me1.50 (*A. tomentosa*), Aat-11.30 и Aat-10.90 (*A. contorta*). Необходимо отметить, что также найдены видоспецифические локусы, например, Gpi-2 и Gpi-3 (*A. contorta*) [19]. Сравнительный анализ аллельного разнообразия показал, что различия между видами часто заключаются в фиксации альтернативных аллелей (табл. 2).

При исследовании показателей аллозимного разнообразия отмечено, что для видов характерен близкий уровень полиморфизма, наблюдаемая гетерозиготность (H_o) варьирует от 0.078 до 0.155 (табл. 4). Сходство значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности *A. tomentosa* свидетельствует

о том, что выборка находится в состоянии, близком к равновесному. Дефицит гетерозигот показан для *A. californica*, но небольшое количество проб не позволяет нам сделать такое заключение с уверенностью. У *A. manshuriensis* обнаружен избыток гетерозигот. Интересно отметить, что картина преобладания гетерозигот отмечена для виргинильных растений *A. manshuriensis*, в то время как на уровне вида отмечен их недостаток. В целом можно отметить, что для видов рода определены сходные показатели полиморфизма – P , A и ne . Для *A. macrophylla* отсутствие изменчивости можно объяснить малым числом проб.

Известно, что жизненная форма вносит определенный вклад в формирование уровня изменчивости. Виды *A. tomentosa*, *A. macrophylla*, *A. manshuriensis* и *A. californica* являются деревянистыми лианами, последняя достигает 5 м., в то же время остальные три могут подниматься на высоту до 20–25 м [Barringer, 1997; Наконечная и др., 2014]. Между тем показатели полиморфизма исследованных видов значительно ниже таковых, приведенных для древесных видов ($P=49.3\%$, $A=1.76$, $HE=0.148$) [28, 29].

Таблица 3.

Наблюдаемая гетерозиготность полиморфных локусов (H_o) у видов рода *Aristolochia*

Виды	Локусы						
	Acp-2	Idh-1	Fe-3	Gpi-1	Gpi-4	Lap	Pgm
<i>Aristolochia</i>							
<i>A. tomentosa</i>	–	–	0.556	0.333	–	0.409	0.593
<i>A. manshuriensis</i>	0.960	–	–	0.756	0.731	0.030	–
<i>A. californica</i>	–	0	–	1.000	–	0	0.250

Примечание: «–» – полиморфизм по локусу у вида отсутствует.

Сходство выявленного уровня изменчивости для видов, вероятно, связано с особенностями размножения. Цветки всех видов *Aristolochia* приспособлены для перекрестного опыления: имеют гиностемий, околоцветник изогнут, его окраска наиболее яркая внутри, присутствует специфический запах для привлечения опылителей, характерно наличие протогении и др. Такие особенности способствуют снижению вероятности самоопыления. *A. californica* опыляют грибные мухи (Muscetophilidae) [30]. Для *A. manshuriensis* основными посетителями являются представители сем. Anthomyiida [3]. Для *A. macrophylla* отмечено большое разнообразие посетителей из сем. Agromyzidae, Ceratopogonidae, Empididae, Fanniidae, Heteromyzinae, Lauxanidae, Lonchaecidae, Muscidae, Otitidae и Phoridae [31]. Цветки *A. macrophylla* привлекают *Megaselia* sp.

[32], *M. nigriceps* [33]. Для *A. tomentosa* показан один вид жуков [34]. Интересно, что выявленный у исследованных видов уровень полиморфизма близок по значениям к самоопыляющимся видам ($P=20\%$, $A=1.31$, $H_o=0.149$, $H_e=0.074$) [29]. Ранее было отмечена вероятность самоопыления для *A. manshuriensis* [3]. Между тем наличие самосовместимости было показано для видов рода *Aristolochia* [31, 35–39]. Важно подчеркнуть, что и при наличии самосовместимости для успешного опыления цветков необходимы опылители [3, 39]. В тоже время наличие апомиксиса также может вносить определенный вклад в формирование уровня полиморфизма. Первичные данные по репродуктивной биологии *A. contorta* косвенно указывают на возможное наличие апомиксиса у вида. Кроме того для апомиктических видов свойственно превышение значений наблюдаемой гетерозиготности над ожидаемой, что ранее отмечено для *A. contorta* [19].

Таблица 4.

Основные показатели генетического полиморфизма видов рода *Aristolochia*

Виды	P95	P99	Ho	He	A	ne
<i>A. tomentosa</i>	25	25	0.118	0.119	1.31	1.14
<i>A. californica</i>	25	25	0.078	0.123	1.31	1.14
<i>A. macrophylla</i>	0	0	0	0	1	1
<i>A. manshuriensis</i>	25	25	0.155	0.106	1.25	1.12
<i>A. manshuriensis*</i>	26.39	26.39	0.108	0.125	1.27	1.28
<i>A. manshuriensis**</i>	22.22	27.78	0.109	0.089	1.27	1.10
<i>A. contorta***</i>	22.73	22.73	0.128	0.119	1.36	1.14

Примечание: P95, P99,% – полиморфность с учетом 95 и 99% критерия, Ho – наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, A – количество аллелей на локус, ne – эффективное число аллелей на локус. * – данные приведены для растений виргинильного состояния из природных популяций [23]; ** – данные приведены по виду в целом [3]; *** – данные приведены по виду в целом [19].

Невысокий уровень полиморфизма исследованных видов может быть обусловлен их довольно узкой экологической приуроченностью. Виды американской флоры обитают вместе в общих биотопах, условия их существования близки к условиям, в которых произрастает *A. manshuriensis*. Так для всех видов необходима близость водоемов, каменистые склоны, притененность [40]. В биотопах, где произрастают исследованные кирказоны, характерны дубы, клены, орех [3, 41]. Такая приуроченность к определенным биотопам у видов, разделенных тысячами километров, вероятно, сохранилась миллионы лет, которые насчитывают исследованные виды, согласно данным Ф. Гонзалеса с соавторами [1].

Определенный вклад в уровень изменчивости видов вносит также историческое прошлое видов. *A. californica* и *A. manshuriensis* являются эндемиками [16, 40], и все четыре вида (*A. macrophylla*, *A. californica*, *A. tomentosa* и *A. manshuriensis*) – реликтами Третичной флоры [1, 16]. Согласно данным Дж. Хэмрика и М. Годт [29], для эндемичных видов характерны невысокие показатели изменчивости ($P=26.3$, $H_o=0.163$, $H_e=0.056$, $A=1.48$). В нашем исследовании близкими параметрами к приведенным данным обладает только *A. manshuriensis* по доле полиморфных локусов (P) и наблюдаемой гетерозиготности. У остальных видов выявленные показатели значительно ниже.

Таким образом, было показано, что для 4 видов рода *Aristolochia* характерен единый набор ферментных систем. Из выявленных 16 локусов четвертую часть составляют полиморфные с высокой гетерозиготностью. Для видов выявлены видоспецифические аллели, при этом 2 аллеля определены для *A. californica*, по одному аллелю для *A. tomentosa* и *A. macrophylla*. Показатели полиморфизма у видов сходные, невысокие. Такой уровень изменчивости, вероятно, связан с особенностями размножения, с приуроченностью к определенным местообитаниям, а также задается историческим прошлым видов.

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. Кристоферу Адамсу (Christopher A. Adams, Department of Biology, University of Kentucky, Lexington) за предоставление семян *A. tomentosa*, *A. californica*, *A. macrophylla*.

Работа поддержана проектом РАН № 15-I-6-030.

Список литературы:

- González F., Wagner S.T., Salomo K. et al. Present trans-Pacific disjunct distribution of *Aristolochia* subgenus *Isotrema* (Aristolochiaceae) was shaped by dispersal, vicariance and extinction // *J. Biogeogr.* 2014. V. 41. № 2. P. 380–391.
- Barringer K., Whittermore A.T. *Aristolochiaceae* Jusseu // *Flora of North America, North of Mexico*. 1997. V. 3. P. 44–53.
- Наконечная О.В., Журавлев Ю.Н., Булгаков В.П., Корень О.Г., Сундукова Е.В. Род кирказон на Дальнем Востоке России (*Aristolochia manshuriensis* Kom. и *A. contorta* Bunge). Владивосток: Дальнаука, 2014. 153 с.
- Комаров В.Л. Избранные сочинения. Флора Маньчжурии. М.-Л.: Изд-во Академии наук, 1950. Т. 4. 768 с.
- González F. Inflorescence morphology and the systematics of *Aristolochiaceae* // *Syst. Geogr. Pl.* 1999. P. 159–172.
- 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.* 2005a. V. 15. № 02. P. 161–173.
- Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C. Comparative morphology of four closely-related species of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Aristolochiaceae, Piperales) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2005b. V. 148. № 4. P. 433–436.
- Pfeifer H.W. Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1966. V. 53. N 2. P. 115–196.
- Moore M. *Medicinal Plants of the Pacific West*. Santa Fe: Red Crane Books, 1993. 360 p.

10. Foster S., Duke J.A. A field guide to medicinal plants: eastern and central North America. Peterson Field Guide Series. Boston: Houghton Mifflin Co., 1977. 366 p.
11. Рубцов Л.И., Шипчинский Н.В. Сем. Aristolochiaceae Blume // Деревья и кустарники СССР. М.–Л.: АН СССР, 1951. Т. 2. С. 539–542.
12. Duke J.A. Handbook of Northeastern Indian Plants. Lincoln, MA: Quaterman Publ. 1986. 33 p.
13. Wanke S., Quandt D., Neinhuis C. Universal primers for a large cryptically simple cpDNA microsatellite region in *Aristolochia* (Aristolochiaceae) // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. № 4. P. 1051–1053.
14. Wanke S., Jaramillo M. A., Borsch T. et al. Evolution of Piperales—matK gene and trnK intron sequence data reveal lineage specific resolution contrast // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2007. V. 42. № 2. P. 477–497.
15. Graham A. Outline of the origin and historical recognition of floristic affinities between Asia and eastern North America // Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Co., 1972. P. 1–18.
16. Куренцова Г.Э. Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 72 с.
17. Наконечная О.В., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Аллозимная изменчивость реликтового растения *Aristolochia manshuriensis* Kom. (Aristolochiaceae) // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 217–226.
18. Корень О.Г., Наконечная О.В., Журавлев Ю.Н. Генетическая структура природных популяций редкого реликтового вида *Aristolochia manshuriensis* (Aristolochiaceae) в нарушенных и ненарушенных местообитаниях // Генетика. 2009. Т. 45. №. 6. С. 773–780.
19. Наконечная О.В., Холина А.Б., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Генетическое разнообразие редкого вида *Aristolochia contorta* Bunge (Aristolochiaceae) в Приморском крае // Генетика. 2012. Т. 48. №. 2. С. 175–185.
20. Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. Новосибирск: Наука, 1986. 144с.
21. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Потенко В.В. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: Полеспечать, 1989. 164 с.
22. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
23. Наконечная О.В., Корень О.Г. Аллозимная изменчивость двух возрастных состояний кирказона маньчжурского (*Aristolochia manshuriensis*) в природных популяциях // Вестник КрасГАУ. 2011. №. 10. С. 65–69.
24. Gottlieb L.D. Conservation and duplication of isozymes in plants // Science. 1982. V. 216. P. 373–380.
25. Probatova N.S., Rudyka E.G., Seledets V.P., Nechaev V.A. *Aristolochia contorta* // Taxon. 2008. V. 57. №. 4. P. 1268.
26. Gregory M. P. A phyletic rearrangement in the Aristolochiaceae // Am. J. Bot. 1956. V. 43. №. 2. P. 110–122.
27. Соколовская А.П., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г. Число хромосом некоторых видов флоры Советского Дальнего Востока из семейств Actinidiaceae, Aristolochiaceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae // Бот. журн. 1989. Т. 74. С. 268–271.
28. Hamrick J.L., Godt M.J.W. Allozyme diversity in plant species // Plant population genetics, breeding and genetic resources. Massachusetts: Sinauer Associates, 1989. P. 43–63.
29. Hamrick J.L., Godt M.J., Sherman-Broyles S.L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests. 1992. V. 6. P. 95–124.
30. Stebbins G.L. 1971. California pipe vine: a light trap for unwary flies // Calif. Native Plant Soc. Newsl. V. 7. № 3. P. 4–5.
31. Berjano R., Ortiz P.L., Arišta M., Talavera S. Pollinators, flowering phenology and floral longevity in two Mediterranean *Aristolochia* species, with a review of flower visitor records for genus // Plant Biol. 2009. V. 11. P. 6–16.
32. Carr J.W. The Diptera pollinating the flowers of *Aristolochia siphon* // Entomol. Mon. Mag. 60. 1924. P. 258.
33. Disney R.H.L. Scuttle flies: the Phoridae. London: Chapman and Hall, 1994. 466 p.
34. Graham E.E. Host plant relationships and chemical communication in the Cerambycidae: Doctoral dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign (Illinois), 2010. 116 p.
35. Petch T. Notes on *Aristolochia* // Ann. R. Bot. Gard. Perad. 1924. V. 8. P. 1–108.
36. Razzak M.A., Ali T., Ali S.I. The pollination biology of *Aristolochia bracteolata* Lamk. (Aristolochiaceae) // Pak. J. Bot. 1992. V. 24. P. 79–87.
37. Berjano R., de Vega C., Arišta M. et al. A multi-year study of factors affecting fruit production in *Aristolochia paucinervis* (Aristolochiaceae) // Am. J. Bot. 2006. V. 93. № 4. P. 599–606.
38. 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 Biology. 2013. V. 13. № 13. 25 p.
39. Наконечная О.В., Нестерова С.В., Воронкова Н.М., Холина А.Б. Онтоморфогенез *Aristolochia fimbriata* Cham. (Aristolochiaceae) в условиях защищенного грунта // Вестник ДВО РАН. 2015. №. 1. С. 50–57.
40. Fordyce J.A. Aggregative feeding of pipevine swallowtail larvae enhances hostplant suitability // Oecologia. 2003. V. 135. P. 250–257.
41. Koch-Munz M., Holyoak M. An evaluation of the effects of soil characteristics on mitigation and restoration involving Blue Elderberry, *Sambucus Mexicana* // Environmental Management. 2008. V. 42. P. 49–65.