



Generative properties of *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) genus

Hasan KORKMAZ ^{*1}, Alper DURMAZ ²

¹ Department of Biology, Faculty of Arts and Sciences, Ondokuz Mayıs University, 55139, Kurupelit, Samsun, Turkey

² Graduate School of Sciences, Ondokuz Mayıs University, 55139, Kurupelit, Samsun, Turkey

Abstract

Aristolochia genus, which has about 450 species all over the world flora attracts attention especially with its unique generative properties besides it's highly variable vegetative properties. In this study we tried to explain the structure of flower, fruit and seed and pollination and breeding properties of *Aristolochia* genus.

Key words: *Aristolochia*, floral biology, generative, pollination

----- * -----

Aristolochia L. (Aristolochiaceae) cinsinin generatif özellikleri

Özet

Dünya florasında yaklaşık 450 türü bulunan *Aristolochia* (lohusa otu) cinsi, oldukça değişkenlik gösteren vejetatif özelliklerinin yanında, özgün generatif özellikleri ile dikkat çekicidir. Biz bu çalışmamızda, *Aristolochia* cinsinde görülen çiçek, meyve ve tohum yapıları ile polinasyon ve döllenme özelliklerini açıklamaya çalıştık.

Anahtar kelimeler: *Aristolochia*, floral biyoloji, generatif, polinasyon

1. Giriş

Aristolochia, dünya florasında yaklaşık 550 tür ile temsil edilen Aristolochiaceae familyasının, en fazla türe sahip cinsidir (Wanke vd., 2006). Biz bu makalemizde, oldukça özgün generatif özellikleri ile dikkati çeken *Aristolochia* cinsinin çiçek, polinasyon, meyve ve tohum özellikleri hakkında, son dönemlerde yapılan çalışmalarını da kapsayan bulgularını sunmayı amaçladık. Böylece konuyla ilgili çalışmalar yapacak olan araştırmacılara, kapsamlı bir kaynak oluşturacağımız kanısındayız.

Çalı, liyan, yarı çalı ve otsu (bazı türler geofit) yaşam formunda olabilen *Aristolochia* üyeleri (Pfeifer, 1966; Wagner vd., 2012; Wagner vd., 2014) gövde, yapraklar, çiçek ve yardımcı organları ile meyve yapılarından oluşur (Şekil 1). Herdem yeşil ve yaprak döken türlere sahip *Aristolochia* cinsindeki saplı, basit yapraklar genel olarak kordat, reniform, hastat veya palmat olup alternat diziliş gösterirken, bazı *Aristolochia* türlerinde heteromorfik yaprak durumu da görülür. Genellikle stipulsuz olan türlerin yanında, pseudostipula sahip türler de bulunmaktadır (Pfeifer, 1966).

Genellikle tropik, subtropik ve ılıman bölgelerde yayılış gösteren ve yaklaşık 450 türü bulunan *Aristolochia* cinsinin (Wanke vd., 2006), en fazla dikkat çeken özelliği, ileri derecede synorganizasyon (organ birleşmesi) gösteren ve diğer Angiospermae taksonlarından oldukça farklılaşmış adaptif fonksiyonlara sahip, "pipo şeklinde" çiçeğinin olmasıdır. Nitekim, *Aristolochia* türlerinin geleneksel sistematik ayırılmanması, öncelikli olarak periant şekli, gynostemiumun morfolojisi, meyvelerinin açılma şekli ve tohumlarının morfolojisi gibi generatif karakterleri üzerine kurulmuştur (Wanke vd., 2006). Ayrıca Aristolochiaceae familyası, çiçeğinin özelleşmiş yapıları sayesinde, filogenetik olarak "tuzaklayıcı" çiçek geliştiren ilk Angiospermae taksonudur (Hall ve Brown, 1993).

* Corresponding author / Haberleşmeden sorumlu yazar: Tel.: +903623121919/5432; Fax.: +903624576081; E-mail: hasank@omu.edu.tr



Şekil 1. *Aristolochia* nin organları A) genel görünüm, 1) çiçek dıştan görünüşü 2) çiçek boyuna kesit 3) ovaryum ve gynostemium 4) ovaryum enine kesit 5) meyve 6) tohum 7) tohum boyuna kesit 8) tohum enine kesit 9) (*A. clematitis*) (Tavola, 2007)

2. Çiçek Özellikleri

Aristolochia cinsinde çiçeklenme durumu oldukça değişkenlik gösterir. Tek çiçekli ya da çiçekleri yaprak koltuklarından tek veya çok sayıda çıkan, rasemous ya da monokazial diziliş gösteren türlerin yanında, çiçekleri yapraksız gövde-dal üzerinde umbelliform tarzda gelişen türler de vardır. Çiçekler brakteli ya da braktesiz olup, pediselli veya pedankılıdır (Pfeifer, 1966; González, 1999) (Şekil 2).



Şekil 2. *Aristolochia* türlerinde çiçek dizilişleri A) *A. arborea* da umbelliform çiçek, (Germer, 2006), B) *A. sempervirens* te yaprak koltuğunda tek çiçek (Sapir, 2007), C) *A. clematitis* te yaprak koltuğunda çok sayıda çiçek (Eden Project, 2012), D) *A. cathcartii* de dal üzerinde tek çiçek (Academic, 2010).

2.1 Çiçeğin Yapısal (Strüktürel) Özellikleri

Aristolochia'nın floral biyolojisi üzerine yapılan çalışmaların çoğu polinasyon biyolojisi üzerinedir. Buna karşın çiçek yapısı, çiçek fenolojisi, döllenme yeteneği, osmoforların konumu, uyumluluğu, üreme sistemleri vb. hakkındaki araştırmalar daha azdır (Trujillo ve Sérsic, 2006). Biz burada *Aristolochia* çiçeğindeki yapı ve organları, polinasyondaki fonksiyonlarına göre temel organlar ve yardımcı organlar olarak iki grup altında inceledik.

2.1.1 Temel Organlar

Çiçeğin polinasyonunda doğrudan işlevsel olan ve bütün *Aristolochia* türlerinin çiçeklerinde bulunan temel yapı ve organlarıdır

2.1.1.1 Perigon

Aristolochia nın sepaloid perigonu polinatörler için cezbedici parlak renklere ve diğer dikkat çekici petaloid özelliklere sahiptir (Jaramillo ve Kramer, 2004). Monosimetrik ve trimerous (üç segmentli) olan perigon, tübüler olup (gamosepalous) morfolojik ve fonksiyonel bakımdan farklı üç alt kısımdan oluşur. Bu alt birimler **limb**, **tüp** ve **utrakil** olup, her biri *Aristolochia* türlerinde fonksiyon, yapı, renk ve diğer özellikleri bakımından oldukça değişiklik gösterir (González ve Stevenson, 2002) (Şekil 3). Perigon kısımlarından özellikle tüp yapısı, dikkat çekicidir. Nitekim bir çok araştırmacı *Aristolochia* türlerini, çiçeğinin tüp yapısına göre I (düz), L ve U şeklinde üç farklı tipe ayırarak gruplandırmıştır (Oelschlägel vd., 2009) (Şekil 4).

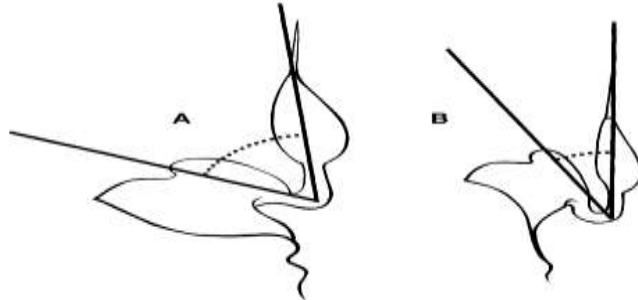


Şekil 3. Genel bir *Aristolochia* çiçeği (*A. bilobata*). li: limb, an: annulus, tu: tüp, sy: syrinks, ut: utrakil, gy: gynostemium, ov: ovaryum (Hao, 2009)



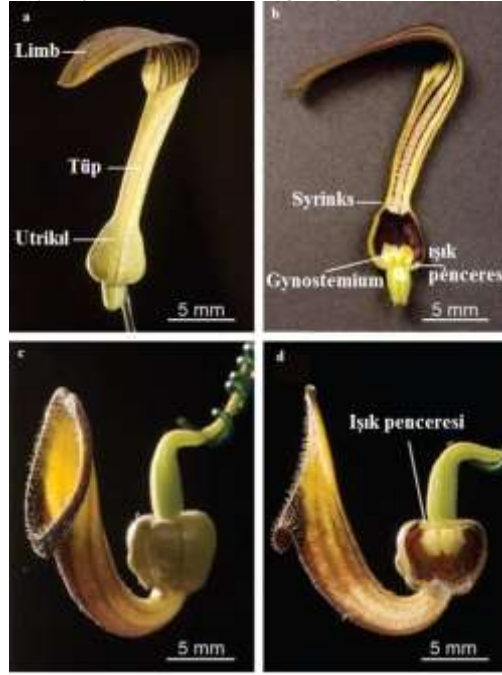
Şekil 4. *Aristolochia* çiçeğinde tüp tipleri A: *A. rotunda* (I) (Sotgui, 2012), B: *A. ringens* (L) (Shyamal, 2006), C: *A. cretica* (U) (Lenton, 2010)

Filogenetik görüşe göre tüp yapısının düz olması en ilkel durum olup, L ve U şeklinde kıvrılmış tüp yapıları bu durumdan gelişmiş olmalıdır. Ayrıca tüpün uzunluğu ve çapı ile renk ve trikomlarının durumu da türden türe değişmektedir. Örneğin *A. tagala*'nın perigon tüpü 2 mm genişlikte ve iç yüzeyi polinatör böceklerin içeri doğru hareketini kolaylaştırmak ve çıkışını zorlaştırmak için içe doğru eğik trikomlarla (tüy) kaplıdır (Murugan vd., 2006). Bunun yanında "U" şeklindeki tüpün bükülme açısı da çiçeğin üreme fazına göre değişir. Örneğin *A. grandiflora*'da utrakil ile limb arasındaki açı pistillate (dişi) fazda dar, staminate (erkek) fazda ise daha geniştir (Burgess vd., 2004) (Şekil 5). Bunun nedeni çiçeğin, tozlaşmasını sağlamak için tuzakladığı polinatör böceklerin çıkışını kolaylaştırmaktır.



Şekil 5. *A. grandiflora*'da tüpün bükülme açısının fazlara göre değişmesi. A-staminate (erkek) faz, B-pistillate (dişi) faz (Burgess vd., 2004)

Tüpün dış yüzeyi genellikle açık kahverengi-yeşil renkte iken, iç yüzeyi daha koyu mor, soluk sarı veya kahverengi tonlarındadır. Ayrıca tüpün dış yüzeyinde damarlar bulunur ya da bulunmaz ve türlere bağlı olarak değişen sık ya da seyrek tüylü (strigose) veya tamamen tüysüz olurken, iç yüzeyi her zaman içeri doğru eğik trikomalara kaplıdır (Şekil 6).



Şekil 6. *Aristolochia* çiçek tüpünün dıştan ve içten görünümü: a-b: *A. rotunda*, c-d: *A. sempervirens* (Oelschlägel vd., 2009)

Bazı *Aristolochia* türlerinde, tüpün içeri doğru girinti yapmasıyla oluşmuş ve trikomalara daha yoğun bulunduğu, limb tarafında “annulus”, utrikül tarafında ise “syrinks” halkaları bulunur (Pfeifer, 1966). Bu yapılar nedeniyle ancak tüpün ve halkaların çapına uyumlu böcek türleri polinatör olarak kabul edilmektedir (Oelschlägel vd., 2009) (Şekil 7). Hangi tipten olursa olsun *Aristolochia* çiçeğindeki perigon tüpünün temel fonksiyonu, limbden içeri alınan polinatör böceğin, utrikula doğru yönlendirilmesi ve yol almasını sağlamaktır.

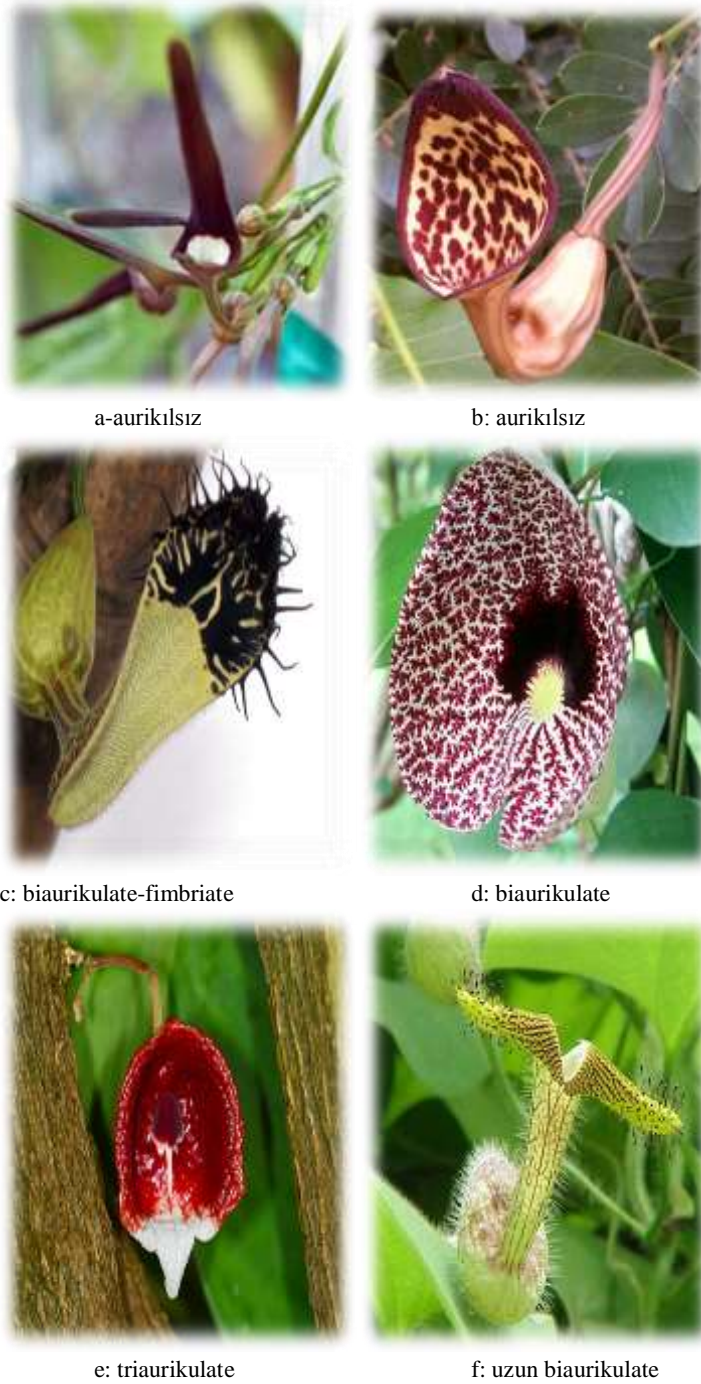


Şekil 7. *A. grandiflora*'da annulus ve syrinks yapıları ile polinatörün giriş-çıkış yolu (BGUB, 2014).

Perigon tüpünün bazal kısmı tüpe göre daha şişkin, küresel ya da konik yapıda utrikıldan oluşur. Utrikülün iç yüzeyi mor, koyu kahverengi olup, kalın bir tabaka ile kaplıdır. Temel üreme organları olan stamenler, stilus ve stigma yapılarının, birleşerek oluşturduğu özel gynostemium yapısı, utrikül içinde bulunur. Utrikülün boyu, çapı ve gynostemium ile aralık mesafesi, polinatör böceklerin faaliyetleri bakımından önemli olup, *Aristolochia* türlerine göre değişir (Tablo 1).

Perigon tüpün apikal (distal) tarafında oldukça genişleyen bir limb yapısı oluşturur. Limb polinatör böceklerin çiçeğe ulaştığı ilk kısım olup, yapısı türden türe oldukça değişkenlik gösterir. Sözelimi limb, bazı taksonlarda farklı sayılarda kulakçık (aurikül) yapısı ile bölmeli veya eklemli iken, diğer bazı taksonlarda bu yapıları belirgin olmayıp, dairesel ya da ovattır (Şekil 8). Ayrıca bazı *Aristolochia* türlerinin limbi üzerinde ek yapılar da bulunmaktadır (Şekil 9).

Limbin türler göre değişen geniş yüzeye sahip olması, üzerindeki osmoforlar tarafından üretilen çürükçül kokuların, daha geniş alanlara yayılarak cezbedilen böceklerin çiçeğe daha kolay ulaşmalarını ve tuzaklanmalarını sağlar. Bazı türlerin limbi üzerinde bulunan içeriye doğru eğik trikomalara, böceğin hareketini tüp kısmına doğru kolaylaştırarak yönlendirirler. Ayrıca bazı türlerde çiçek oldukça geniş limbi ve zigomorfik yapısından dolayı ve yer çekimine duyarlı olması nedeniyle, farklı derecelerden dönüş hareketi (resupination) yapar (Pfeifer, 1966) (Şekil 10).



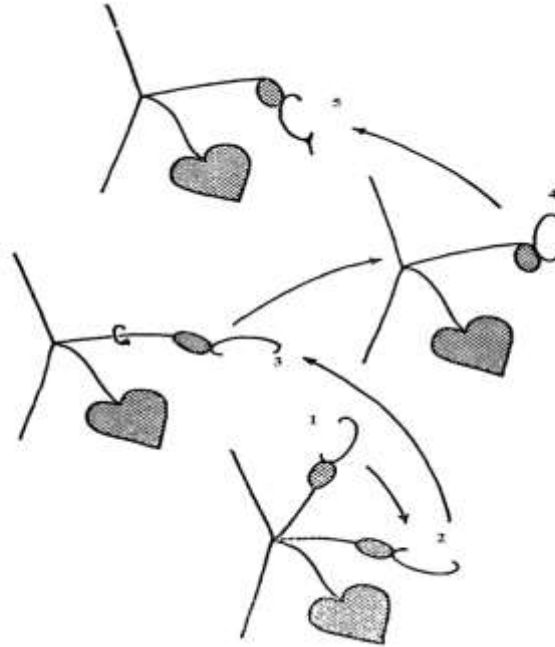
Şekil 8. *Aristolochia* türlerinde bulunan farklı limb tipleri; a: *A. tagala* (Toptropicals, 2007), b: *A. maxima* (Stuber, 2014), c: *A. arcuata* (Shimizu, 2007), d: *A. elegans* (Payton, 2005), e: *A. arborea* (Scheper, 2002), f: *A. eriantha* (Boettel, 2012)



Şekil 9. Bazı *Aristolochia* türlerinde limb üzerindeki ek yapılar: a-limb üzerindeki appendix (ek) (*A. grandiflora*) (Goldman, 2011), b-fimbriate yapı (*A. fimbriata*) (Bailey, 2006)

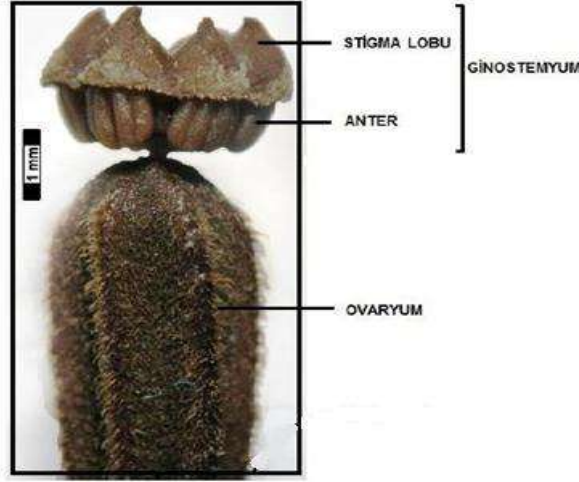
Tablo 1. Bazı *Aristolochia* türlerinde trikom uzunluğu, utrikül çapı ve gynostemium- utrikül mesafesi (Oelschlägel vd., 2009)

Türler ve Çiçeklerinin Ölçülen Yapıları	Çiçek Ölçümleri			
	Ölçüm sayısı	Ortalama \pm SD	Minimum	Maksimum
<i>Aristolochia baetica</i>				
Tüp çapı (mm)	30	3.5 \pm 0.5	2.2	4.7
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)		Ölçüm yok		
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)	4	1498 \pm 198	1321	1672
<i>Aristolochia clematitis</i>				
Tüp çapı (mm)	27	1.5 \pm 0.2	1.2	2.1
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)	27	0.7 \pm 0.2	0.5	1.2
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)	10	804 \pm 35	723	850
<i>Aristolochia clusii</i>				
Tüp çapı (mm)	32	2.4 \pm 0.2	2.0	3.0
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)		Ölçüm yok		
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)	10	907 \pm 84	773	1053
<i>Aristolochia navicularis</i>				
Tüp çapı (mm)	13	2.2 \pm 0.3	1.7	2.5
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)		Ölçüm yok		
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)		Ölçüm yok		
<i>Aristolochia rotunda</i>				
Tüp çapı (mm)	54	1.6 \pm 0.2	1.3	2.0
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)	54	0.6 \pm 0.2	0.2	1.2
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)	24	766 \pm 146	532	1070
<i>Aristolochia sempervirens</i>				
Tüp çapı (mm)	21	2.2 \pm 0.2	1.8	2.9
Gynostemium/utrikül mesafesi (mm)	21	1.3 \pm 0.3	0.5	1.8
Tuzaklayıcı trikom uzunluğu (μ m)	10	877 \pm 103	697	1025

Şekil 10. *Aristolochia* çiçeğindeki resupinasyon basamakları. 1. Çiçeğin dal üzerindeki ilk pozisyonu, 2. pedankıldaki basit bükülme hareketi, 3. çiçeğin resupinasyonu, 4. tüpün genikulate kemerlenmesi (dikleşme), 5. ileri resupinasyon (Pfeifer, 1966)

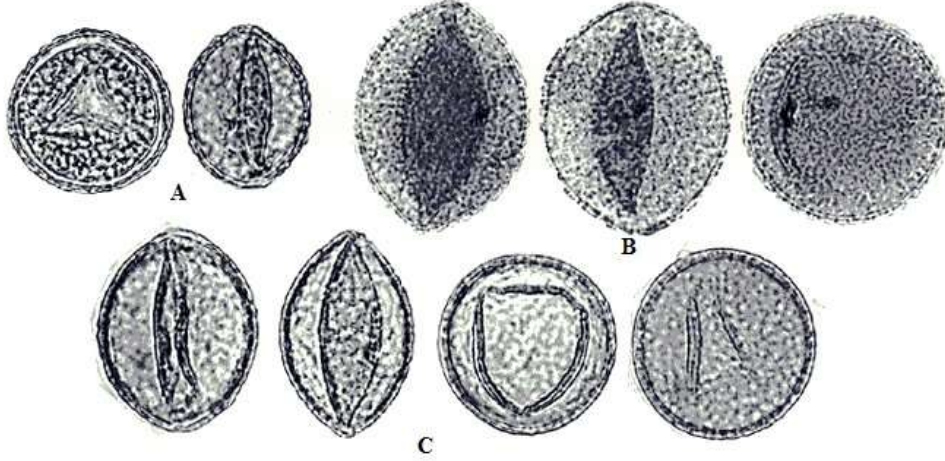
2.1.1.2 Üreme Organları

Stylidiaceae (Eudicot) ve Aristolochiaceae (Magnoliid) familyalarında bulunan ve çiçekli bitkiler için ender bir yapı olan gynostemium, *Aristolochia* çiçeğinin karakteristik bir yapısıdır (Rudal ve Bateman, 2002). Karpeloid kökenli gynostemium (Jaramillo ve Kramer, 2004) stilusun kısalıp stigma lobları ile birleşerek disk şeklini alması ve diskin üzerine, türlere göre farklı sayıdaki (5-25) sapsız anterlerin bağlanmasıyla oluşmuş özgün bir yapıdır (González ve Stevenson, 2002) (Şekil 11).



Şekil 11. *Aristolochia* da gynostemium yapısı (Malyer vd., 2011)

Staminate faza ulaşan *Aristolochia* çiçeğinin anterleri olgunlaştıklarında, yarılarak açılırlar. Serbest kalan ve türlere göre değişen tek yarıkli (monocolpate) veya tek delikli (monoporate) polenlerin üzerinde, yine türlere göre değişen eksin süsler bulunur. Polenler çimlenirken por veya yarıklarından polen tüpünü verirler (González, 1999) (Şekil 12).



Şekil 12. Bazı *Aristolochia* türlerinin polenleri: A): *A. chapmaniana*, B): *A. gigantea*:C): *A. pilosa* (Roubik, 2003)

Gynostemiumun terminalinde ve anterlerden yukarıda, türlere göre değişen, birleşik veya serbest 3-12 loblu stigma bulunur (herkogamik). Stigmaların üzerinde papillalar (kabarcık) bulunur ya da bulunmaz (González ve Stevenson, 2000). Stigma bazı türlerde pistillate fazda, polenlerin yüzeye kolayca tutunmasını sağlayan bol müsilajlı olup, aşağı doğru anterler üzerine saçak şeklinde sarkan, papillalı uzantılar verir. Herkogamik özelliği sayesinde *Aristolochia* stigmalarının kendi anter ve poleni ile teması önlenir. Ayrıca üreme organlarının dikogamik (erkek ve dişi organlar farklı zamanlarda olgunlaşması) ve protojin (dişi organın erken olgunlaşması) olması sayesinde, otopolinyasyon hem fiziksel hem de zamansal olarak önlenmiştir. Ovaryum yarı veya tamamen alt durumlu olup 4, 5, 6 birleşik ya da kısmen birleşik karpelden oluşur. Plasentalanma eksensel olup, ovüller genellikle anatrop, bitegmik ve karpel başına çok sayıda dirlar (Aytaç ve Kaptaner, 2012). Genel çiçek formülü $K_{(3)}, C_0 A_6, G_{(6)}$ şeklindedir (Wanke vd., 2006).

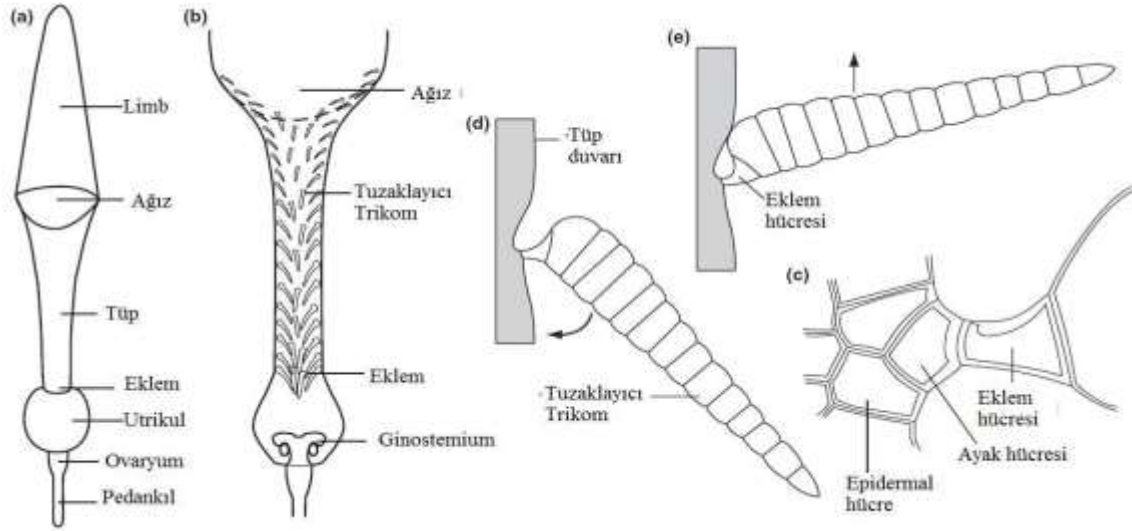
2.1.2. Yardımcı Organlar

Polinasyonun sağlanmasını kolaylaştıran yapı ve organlar olup, bir çok *Aristolochia* türünde değişik yapılarda bulunur ya da bulunmazlar.

2.1.2.1. Trikomlar

Aristolochia çiçeğindeki trikomlar, özellikle polinatör böceklerin tuzaklanmasında, önemli fonksiyonları olan yardımcı organlardır. Trikomlar bitkinin vejetatif organlarında da (gövde, yaprak, vs.) bulunmakla birlikte, özellikle perigonun farklı kısımlarının iç yüzeyindekiler, böcek tuzaklamak için özelleşmişlerdir. Nitekim bu trikomlar, polinatör böceklerin çiçek tüpünün içine kolayca girmesini fakat, çıkışlarını engelleyecek şekilde tüpün içine doğru eğik, ucu kıvrık veya düz yapıdadırlar. Böylece trikomlar entomofilik çapraz polinasyon sağlanmasına yardımcı olurlar.

Epidermal kökenli bir trikom, 1 ayak hücresi, 1 eklem hücresi, 1 küresel ana hücre ve bir sıra hücrelerden oluşmuş trikom gövdesinden oluşur. Ayak hücreleri trikomu perigonun iç duvarına bağlayan kalın bir hücre duvarına sahiptir. Konik şekilli eklem hücrelerinin boyu eninden 2 kat uzun olup, ayak hücrelerine bağlıdır ve bağlandığı yerde daralarak sonlanır. İç yüzeye (utrikula) bakan tarafındaki geniş kısmı ile de trikomun küresel ana hücrelerine bir açı yaparak bağlanmıştır (Murugan vd., 2006) (Şekil 13).



Şekil 23. Bir *Aristolochia* çiçeği ve trikomonun yapısı. a- çiçeğin şematik çizimi, b- tüp ve utrikül yapısının boyuna kesiti, c-e- ayak, eklem, ve tek sıra hücrelerden oluşan tuzaklayıcı trikom (Murugan vd., 2006).

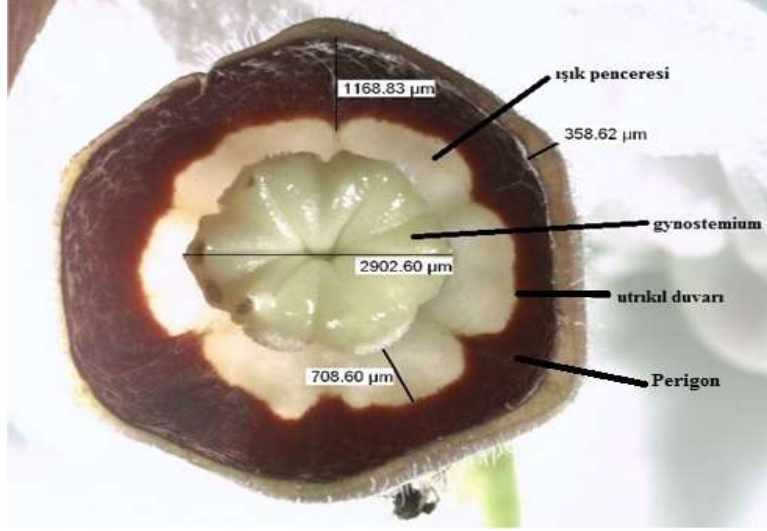
Polinasyonun pistillate (dişi) fazında, turgora bağlı olarak canlı ve sağlam olan trikomlar, tuzaklanarak utrikülda tutulan polinatör böceklerin çıkışını engellemede başarılı olurlar. Fakat çiçeğin staminate (erkek) faza geçmesiyle, perigonla birlikte çiçek trikomları da turgor durumlarını kaybederek, solgunlaşırlar ve polinatör böcekler perigon tüpünden dışarı çıkabilirler.

2.1.2.2. Osmofor

Birçok türün çiçeklerinde farklı yapıları olan ve koku üreten osmoforlar, özel bir histolojik yapıya sahiptirler (Endress ve Steiner-Gafner, 1996). *Aristolochia* perigonunun özellikle limb yapısı üzerinde ve diğer kısımlarında da bulunmaktadır. *Aristolochia* çiçeğindeki osmoforlar nektar üreten yapılar olmayıp, polinatör Dipteranları cezbedebilmek için, çürümüş organik madde kokusu yayan (sapromyophly) yapılarıdır. Çünkü nektar üretebilmek, fizyolojik bakımdan çok daha yüksek enerjiye ihtiyaç gösterir. Bu durumda yeterli nektar üretemeyen *Aristolochia*, hoş olmayan çürükçül kokularını, perigonundaki osmoforlarından yayarak, saprofag böcekleri polinatör olarak cezbeder. Nitekim yüksek enlemlerin ve yüksek bölgelerin kanatlı polinatör böcekleri, nektarla beslenen ve bal üreten böcekler değildir (Trujillo ve Sérsic, 2006). Konuyla ilgili olarak *A. argentina* üzerinde yapılan bir araştırmada, osmoforların limb üzerinde bulunduğu, çiçeğin pistillate fazında güçlü bir çürük kokusu yayarken, staminate fazında daha düşük bir koku yaydığı ve senesens fazında ise koku yayılmasının olmadığı belirlenmiştir. Çünkü *Aristolochia* çiçeği pistillate (dişi) fazda iken, diğer tüm çiçek organ ve kısımlarının yanında osmoforları da, metabolik bakımdan oldukça aktiftirler. Nitekim *A. argentina* çiçeği üzerinde yapılan lugol ile boyama sonuçlarına göre, çiçeğin pistillate aşamasında limb ve tüpün üst kısmında bol miktarda nişasta tanelerinin varlığı belirlenirken, staminate aşamasında nişasta miktarında belirgin bir azalma olduğu görülmüştür. Senesens aşamasındaki boyamada ise nişastaya rastlanmamıştır. Bu sonuçlar çiçeklenme sırasında nişastanın koku üretiminde kullanıldığını ortaya koyar (Trujillo ve Sérsic, 2006).

2.1.2.3. Işık Penceresi

Utrikülün taban kısmında ve gynostemiumun altında yarı saydam, ışığı geçiren bir pencere yapısı bulunur (Murugan vd., 2006). Işık geçiren bu dairesel saydam yapı, çiçek içindeki böceğe çıkış kapısı gibi görünen, aldatıcı-tuzaklayıcı yardımcı yapılarından birisidir (Şekil 14). Böylece tüp içinde tuzağa düşürülmüş olan polinatör böcekler, güçlü bir fototaksi gösterdikleri için ışığa doğru ilerleyerek, yanlış bir çıkış olan utrikül tabanına, yani gynostemiuma doğru yönlendirilmektedirler. Bunun sonucunda perigon tüpünün proximalindeki utriküla ulaşan böcek, gynostemium ile temas ederken, üzerindeki başka bir *Aristolochia* çiçeğine ait stigmaları de müsülajla kaplı stigmaya bırakır. Müsülajlı stigma bu polenleri kolaylıkla tutarken, aynı zamanda papillalı yapısı ile de stigma üzerinden düşmelerini önler (Burgess vd., 2004).



Şekil 34. Utrıkıldaki tuzaklayıcı ışık penceresi

2.1.2.4.Brakte

Çiçekleri braktesiz türlerinin yanında değişik tipten brakteli olan *Aristolochia* türleri de vardır (González, 1999). Bazı türlerde brakteler yapraklar ile aynı şekil ve büyüklüğe sahipken, bazılarında indirgenmiş şekilde de bulunabilmektedir. Kalkanımsı ya da yaprağımsı olarak iki tipte olabilen brakte, bazı türlerde pedankılı tamamen kuşatırken, bazı türlerde serbest halde de olabilmektedir (González ve Stevenson, 2002). (Şekil 15, 16)



Şekil 45. *A. grandiflora*'da indirgenmiş brakte (Goldman, 2011)



Şekil 56. *A. tomentosa*'da yaprak şeklinde brakte (Fleig, 2002)

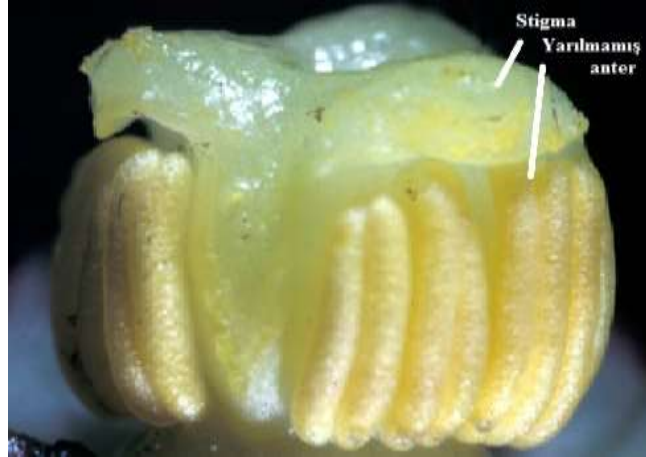
3. Tozlaşma (Polinasyon)

Aristolochia cinsinin entemofilik tozlaşmasını açıklarken, konuyla ilgili bazı temel kavramları kısaca tanımlamak gerekir.

Bunlar:

Herkogamy: Stigma ve anterlerin farklı düzlemlerde oluşudur. Yukarı (approach) herkogamy’de stigma yukarıda anterler aşağıdadır (Şekil 17). Böyle bir herkogamik pozisyonda, başka bir çiçekten gelen polinatörler, önce olgunlaşmış stigmaya temas edeceğinden, başka bir çiçekten getirdikleri polenleri buraya bırakır. Ters (reverse) herkogamy’de ise anterler stigmadan daha yukarı seviyede bulunurlar ve bu nedenle, polinatörler stigmadan önce anterlere temas ederler. Böylesi bir durumda da, diğer çiçeğe daha fazla polen gönderilmiş olur.

Protogyny: Hermafrodit çiçeklerdeki dişi üreme organlarının, erkek üreme organlarından önce eşeyssel olgunluğa ulaşmasıdır. *Aristolochia* çiçeğinde hem herkogamy hem de protogyny görülür. (Protandry ise önce erkek organ, sonra dişi organın olgunlaşmasıdır). *Aristolochia* cinsinde görülen herkogamy ve protogyny durumu otogamiyi önleyerek, çapraz döllenmeyi de zorunlu kılar (Trujillo ve Sérsic, 2006).



Şekil 17. *A. californica*’nın pistillate fazdaki yukarı (approach) herkogamik gynostemium yapısı (Uc Davis, 2012)

Geitonogamy: Aynı birey üzerinde gelişmiş başka bir çiçekten, polinatörlerle taşınan polenlerle sağlanan tozlaşmadır. *Aristolochia*’da yapay otogamy yoluyla yapılan döllenmelerde meyve üretilememişken, geitonogamy ile yapılan döllenmelerde meyve elde edilmiştir (Trujillo ve Sérsic, 2006).

Xenogamy: Başka bireylerin çiçekleri arasında gerçekleşen çapraz tozlaşmadır. *Aristolochia* cinsinde herkogamy durumu ve protogyny nedeniyle, hem xenogamy hem de geitonogamy ile çapraz tozlaşma gerçekleşirken; xenogamy ile gerçekleşen tozlaşmada meyve sayısı ve kalitesinin arttığı gözlenmiştir (Trujillo ve Sérsic, 2006).

3.1. Böcek Tuzaklama

Aristolochia cinsi entemofil (böcekler ile tozlaşan) polinasyon gösteren ve çiçeklerinde buna uygun birçok özgün adaptif yapılar geliştirmiş bir cinistir. Nitekim *Aristolochia* da polinasyon, polinatör böcekleri nektaryumlar ile “ödüllendirici” değil, fakat birçok cezbedici adaptasyonlarla “mimikriye (taklit) dayalı aldatma, tuzaklama ve alıkoyma” yöntemleriyle sağlanır (Faegri ve van der Pijl, 1966; Oelschlägel vd., 2015). Bunun için de polinatörleri, çiçeklerinin renk ve kokuları ile aldatarak, doğal yumurtlama ve beslenme substratı gibi algılatılırlar (Burgess vd., 2004; Oelschlägel vd., 2015). Böylece polinatör böcek, sapromyophil (çürükçül) kokularla cezbedilip tuzaklanır ve polinasyon tamamlanmaya kadar perigon tüpü içinde, geçici bir süre hapsedilir (Dafni, 1984; Proctor vd., 1996). Nitekim *Aristolochia* çiçeğinin tüp şeklindeki perigonu, değişik tonlardaki kahverengi, sarı, mor, siyah vs. koyu renklerden oluşan, çürümüş organik madde görüntüsü ve kokusu veren bir yapıdadır. Bunun yanında *Aristolochia* türlerinin çürükçül beslenen (saprophagous), mantarla beslenen (mycetophagous), gübreye beslenen (coprophagous) ve kleptoparazitik böcekler için cezbedici kokular yaydığı ve alternatif olarak da polinatörler için bazı eşey feromonları salgıladığı da belirtilmektedir (Rulik vd., 2008; Oelschlägel vd., 2015). Sözelimi; *Aristolochia* polinatörlerinin başında gelen Dipteranlar yumurtlama substratı olarak, böyle spesifik yüzeyleri tercih ederler. Çünkü çürümüş organik materyal Dipteranlar için, hem ovipositorları ile yumurtalarını kolaylıkla enjekte edebilecekleri ve hem de yumurtadan çıkan larvaları için besleyici bir ortam olma özelliğine sahiptir. Bu nedenle *Aristolochia*, osmoforlarından ürettiği saprofilik koku ve görüntüyle polinatör Dipteranların, çiçeklerine yönelmesini sağlar (Burgess vd., 2004). *Aristolochia* ile polinatör böcekleri arasındaki ilişki, farklı *Aristolochia* türlerinde değişik boyutlar kazanmıştır. Nitekim *A. maxima* ve *A. inflata* perigonunun dökülmesiyle kopan floral parçalar üzerinde, başarılı bir şekilde üreyen polinatör sineklerin larvaları tespit edilmiştir. Örneğin *Megaselia sakaiiae* (Phoridae), sadece *A. inflata* çiçeklerinde başarılı bir larva gelişimi sağlayabilir (Sakai, 2002a). Bunun yanında, bazı *Aristolochia* türlerinin ziyaretçilere nektar içeren, besin ödülü sağladığı da bildirilmiştir (Knuth, 1909; Sakai, 2002a). Çünkü polinasyonda nektar, polinatör için bir ödül olduğu gibi, aynı zamanda polinatörlerin tuzaktan canlı çıkmasını sağlayan bir besin kaynağıdır. Nitekim nektar üretmeyen çiçeklerdeki bir çok polinatör böcek ölü olarak bulunmuştur (Sakai, 2002b).

3.2. Polinatör Seçimi

Bazı *Aristolochia* türleri, kendilerine özgü tür ve boyuttaki böcekleri tuzaklamak için uzmanlaşmışlardır (Brantjes, 1980). Çünkü geniş tür çeşitliliğine sahip organizmalara dayalı polinasyon, bazen en etkili bir yol olmayabilir. Bu nedenle bazı *Aristolochia* türlerinde potansiyel polinatörler, özel tuzak mekanizmasının yapısı sayesinde, çiçek büyüklüğüne uygun olarak seçilir (Knuth,

1909). Böylece ziyaretçi böceklerden, toraks yüksekliği çiçek yapılarının ölçülerine uygun olanlar, bir filtreden geçirilerek, polinasyon için uygun olmayan polinatörler çiçek dışında tutulur (Oelschlägel vd., 2009). Bunun yanında gerekli olan büyüklüğün altındaki bir toraks yüksekliğine sahip böcekler de, anterler ve stigma lobları ile yeterli temasta bulunamayacakları için, polinatör olarak nitelendirilemezler. Kısaca söylemek gerekirse polinatörler, uygun büyüklükte olmak zorundadırlar. Bunun için polinatör böcekler perigon tüpünün en dar kısmından (annulus ve syrinx), geçebilecek ve gynostemiuma polen aktarma ve polen alma için temas edebilecek ölçülerde toraksa sahip olmalıdırlar. Yani utrikül duvarı ile gynostemium arasındaki mesafeyi kapatacak kadar bir büyüklüğe sahip olmaları gerekir (Trujillo ve Sérsic, 2006).

Buna göre *Aristolochia* tozlayıcısının (polinatör) şu özelliklere sahip olması gerektiği düşünülmektedir: 1. Çiçeğe girip çıkabilme yeteneği, 2. Utrikül duvarında yürürken anterlere temas edebilme yeteneği, 3. Defalarca çiçek tarafından cezbedilebilir olması ve 4. Polen yüklenme yeteneğinde olması (Rulik vd., 2008). Nitekim yapılan bir polinasyon-polinatör çalışmasında; *A. pallida* ya ait 183 çiçekte, toplam 73 Arthropod bireyi belirlenmiş ve bunların çoğunluğunun Diptera'nın iki grubu olan Sciaridae (%37) ve Phoridae (%19) familyalarına ait olmasına karşın, sadece Phoridae'ye ait bireyler, yoğun olarak polen bulundurdıkları için, polinatör olarak kabul edilmişlerdir (Rulik vd., 2008).

Yapılan çalışmalara göre *Aristolochia* üyelerinin polinatör böcekleri, genellikle Diptera ordosuna ait farklı familyalara dahil türlerdir (Anthomyiidae, Chloropidae, Milichiidae, Phoridae, Sarcophagidae ve Syrphidae). Polinatör türler, *Aristolochia* türünün yaşam alanı ve yüksekliğine bağlı olarak değişimle birlikte, tümünün ortak özelliği sapromiyofil koku ile cezbedilebilen ve çürükçül beslenen (saprophagous) böcekler olmalarıdır (Murugan vd., 2006). Nitekim, *A. grandiflora* üzerinde yapılan bir araştırmada, Diptera ordosuna ait Calliphoridae, Sepsidae, Muscidae ve Heleomyzidae familyaları üyelerinin, büyük polen kümeleri ile birlikte çiçekten ayrıldıkları, *A. grandiflora*'yı en çok ziyaret eden sineğin Phoridae olduğu ve en fazla poleni Calliphoridae ve Muscidae sineklerinin taşıdığı belirlenmiştir (Burgess vd., 2004).

3.3. Polinasyonun Evreleri

Aristolochia çiçeği polinasyon ve döllenme sürecinde farklı özelliklere sahip gelişme dönemleri geçirir. Bunlar 1-Pistillate (dişi) faz 2-Staminate (erkek) faz ve 3-Floral senesens fazlarıdır. Süreleri türlere göre değişen her üç aşamada da *Aristolochia* çiçeğinin anatomik, morfolojik ve fizyolojik özelliklerinde, döneme bağlı birçok değişimler görülür.

3.3.1. Pistillate (dişi) Faz

Bu aşamada çiçeğin bir çok yapıları turgor halinde ve oldukça canlı olup, osmoforların da aktif olmaları nedeniyle, sapromiyofil koku yoğunudur. Stigma ise cezbedici yoğun koku ile tuzaklanan polinatörler tarafından getirilmiş polenleri almaya hazırdır. Bu fazda perigonun limb kısmı genişler ve yukarı doğru açılır, bazen hafifçe geriye katlanır ve tüp iç kısımlarına doğru genişler. Tüpün iç kısmı şişkin, duvara dik olarak bağlanmış ve aşağı doğru kavis yapan, özelleşmiş trikomal ile kaplıdır. Bu sayede trikomal polinatör için, sadece tüp içine doğru harekete izin verirler. Gynostemium stigma yıldız şeklinde açılır, kenarları dışarı katlanır ve anterlerin üstünü kısmen kaplar. Stigma yüzeyi, polenlerin yapışabilmesi için bol müsülajla kaplıdır (Trujillo ve Sérsic, 2006).

Türlere göre ortalama 1-2 gün süren pistillate fazda, tuzaklanmış çok sayıda polinatör böcek koku, renk ve ışık penceresinin de yönlendirmesiyle utrikula ulaşarak, başka çiçekten getirdikleri polenleri, gynostemiumun stigma loblarına bırakırlar (Oelschlägel vd., 2009).

3.3.2. Staminate (erkek) Faz

Anterlerin yarılarak açılması ile pistillate faz biter (1-2 gün) ve staminate faz başlamış olur. Bu sırada polinatör böceğin başka çiçekten getirdiği polenler, stigma tarafından alınmış ve stigmanın kenarları kuruyarak yukarı doğru kıvrılmış ve böylece başka polenlerin alınmasına karşı kapalı hale gelmiştir. Bu sırada turgor kaybına bağlı olarak limb, kendi içine doğru kıvrılarak, perigon tüpü içine başka polinatör böceklerin girişini önlemek için kapanır (Şekil 18).



Şekil 18. *A. maxima*'nın staminate fazdaki perigon, limb yapısı (CSX. 2009)

Bu dönemde utrikül içinde tutulan polinatör böcek üzerine, yeni yarılmış olan anterlerin polenleri yüklenir. Staminate fazın sonlarına doğru çiçek organları, polinatörü serbest bırakmak için değişikliğe uğrar. Örneğin sapromiyofil koku kaybolur, renk işaretleri değişir, tüyler turgor kaybederek gevşer ve tüpün daralan kısımları (annulus ve syrinx) genişler (Burgess vd., 2004). Ortalama 2-3 gün süren staminate fazın sonunda, böceği utrikülda hapsedmeye yarayan mekanizmaların bozulmasıyla, polinatör

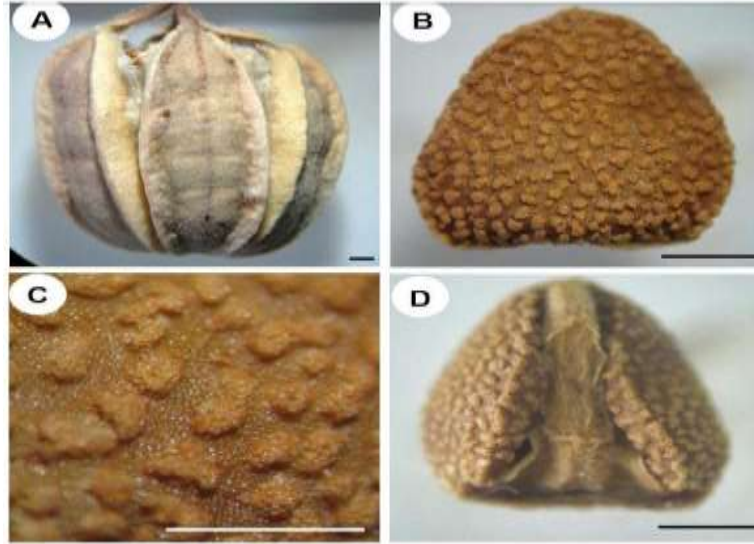
böcekler dışarı çıkar ve başka bir *Aristolochia* çiçeğinin polinasyonunu sağlamak üzere üzerindeki polen yükünü taşır (Proctor vd., 1996).

3.3.3. Floral Senesens:

Staminate (erkek) fazın bitişinden sonra katlanmış olan limb solar ve çiçeğin girişini tamamen kapatır. Hem perigon hem de gynostemium artık turgor durumunda değildir ve solgunluğu barizleşmiştir. Solgun haldeki perigon, döllenmeyi takiben şişkinleşerek meyveye dönüşen ovaryum üzerinde, uzun süre kalır ve zamanla dökülür. Döllenmenin olmadığı bazı çiçeklerde ise perigonun, topsenesens gerçekleşinceye kadar, solgun halde bitki üzerinde kaldığı durumlar da gözlenmiştir.

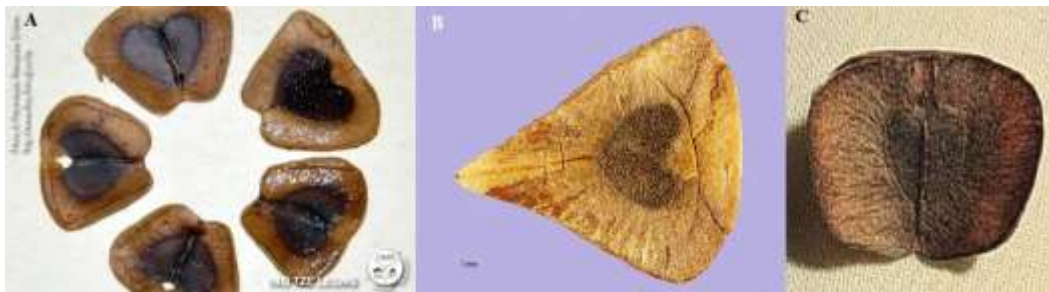
4. Meyve ve Tohum

Aristolochia meyvesi 6 septumlu, septisidal kapsül tipinde olup, olgunlaştıklarında çoğunlukla basal (akrosidal) ya da apikal tarafından (basisidal) başlayan yarıklarla açılırlar (Şekil 19). Perikarp (meyve kabuğu) türlere göre değişen zarımsı, kırıkdagimsı veya odunsu yapıda olabilir (González ve Stevenson, 2002).



Şekil 19. *A. billardieri* de meyve ve tohum yapısı A-Meyve B- tohum üstten görünüm C- tohum yüzeyi D- tohum alttan görünüm. (Ölçek: 1 mm) (Malyer vd., 2011)

Tohumlar triangular veya rectangular şekilli olup, yassılaştırmış veya konveks, kanatlı veya değildir (Şekil 20). Tohum kabuğu (testa) yüzeyi düz, tüberküllü (verrukoz) veya kabarcıklı (papillat) ya da benekli (punktat) olabilmektedir (González ve Stevenson, 2002). Karpel başına düşen tohum sayısı 1-2 ya da, çok sayıda olan türler vardır. Odonlaşmış testa, yüzmeyi kolaylaştırıcı bir yapıda olup, tohumların suyla ve hava akımlarıyla dağıldığı düşünülmektedir (Nardi, 1984). Bol endospermli tohumlardaki embriyo tam gelişmesini tamamlayamamış durumda olabilir (underdeveloped) ve uzunluğu genişliğinin bir kaç katı (linear tip) olup düz, eğri veya kendi içinde birkaç kıvrım yapacak tarzda bükülmüş olabilirler (Adams vd., 2005).



Şekil 20. *Aristolochia* tohum tipleri. A-kanatlı (*A. acuminata*) (Leong, 2012) B-triangular (*A. odoratissima*) (Slotta, 2010) C-yassı (*A. maxima*) (Crawford, 2014)

Tohum özellikle ornamentasyon açısından önemli olabilecek karakterler taşımakla birlikte, meyve tamamen kendiliğinden açılmadan alınan tohumlar, tam gelişmiş olmamaktadırlar. Meyvenin açılması için bitkinin tamamen kuruması gerekmektedir ki (*A. sempervirens* gibi odunsu gövdeye sahip türler hariç) bu durumda arazide olgunlaşmış tohumlu meyvenin bulunabilmesi, meyve olgunlaştığında kuruyup tohumları dağıldığından mümkün olmamaktadır. Dolayısıyla tohum örnekleme oldukça zordur. Bunun yanı sıra gözlemlere dayanarak, Türkiye *Aristolochia*'larında tohum tutma yüzdesi, oldukça düşük bulunmuştur (Malyer vd., 2011).

4.1. Meyve Oluşumu Oranı

Aristolochia türlerinde genel olarak döllenme ve meyve oluşumu yetersizliği ve meyve sayısında yıldan yıla oldukça değişkenlik görülür. Bu durumun başlıca sebepleri arasında, polinasyon için spesifik polinatörlere ihtiyaç duyulması ve meyve oluşumu için tuber içeriğinin yeterli olmaması sayılabilir. Ayrıca ovüllerin döllenmesi için çok sayıda polen tanesine de ihtiyaç

duyulmaktadır. Tek bir ovülün bile döllenmesi için birden fazla sayıda çimlenmiş polen tanesine ihtiyaç vardır. Örneğin; *A. paucinervis* te, 1 meyve elde edebilmek için, en az 50 tane çimlenmiş polen tanesi gereklidir. Bir çiçekte ortalama 43 tane ovül olduğuna göre, ovül başına 1.2 çimlenmiş polen tanesi gerekir. *A. paucinervis* meyveleri ortalama 11 adet tohum oluşturduğundan, 1 tohumu üretmek için 4.5 çimlenmiş polen tanesi gerekli görünmektedir. Bir tohum üretebilmek için, birden fazla polen tanesinin gerekli olması ise yaygın karşılaşılan bir durumdur (Berjano vd., 2006).

Kaynak eksikliği veya yetersiz polinasyon, seyrek meyve oluşumunun ana sebeplerinden olabilir. Tuber kütlesi, reproduktif üreme için, kullanılabilir durumdaki depolanmış kaynak miktarının bir indikatörüdür. Nitekim *A. paucinervis* üzerine yapılan bir çalışmada, küçük tubere sahip bitkilerin meyve üretmedikleri ve tuber kütlesi ile meyve tutma arasında bir korelasyon olduğu belirlenmiştir. Bu nedenle küçük tubere sahip bitkilerde, meyve tutmanın kullanılabilir kaynaklar (tuber büyüklüğü) tarafından sınırlandırıldığı bildirilmiştir (Berjano vd., 2006). Bütün bu sınırlamalara karşın, *Aristolochia* türlerinde seyrek meyve oluşumu, başarılı döllenmeyi takiben, ovaryumun gelişmesi ile sağlanır. Septisidal kapsül tipteki meyvenin oluşum süreci, türden türe değişimle birlikte, ortalama 4-5 hafta kadar sürer ve olgunlaşan meyveler akrosidal veya basisidal olarak açılırlar.

Kaynaklar

- Academic. 2010. *Aristolochia clematitis* [Online resim]. [http://en.academic.ru/pictures/enwiki/65/Aristolochia clematitis 002.JPG](http://en.academic.ru/pictures/enwiki/65/Aristolochia_clematitis_002.JPG). Erişim tarihi: 18 Aralık 2014.
- Adams, C. A., Baskin, J. M., Baskin, C. C. 2005. Comparative morphology of seeds of four closely related species of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Aristolochiaceae, Piperales). Botanical Journal of the Linnean Society. 148:433-436.
- Aytaç, Z., Kaptaner, B. İ. 2012. Bitki Sistematiği. Nobel Yayınevi, Ankara.
- Bailey, D. 2006. *Aristolochia fimbriata* [Online resim]. http://toptropicals.com/pics/garden/m1/Donna/Aristolochia_fimbriata7DB.jpg. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- Berjano, R., de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P.L., Talavera, S. 2006. A multi-year study of factors affecting fruit production in *Aristolochia paucinervis* (Aristolochiaceae). American Journal of Botany. 93/4: 599-606.
- BGUB. (Botanischer Garten der Universität Basel). 2014. *Aristolochia grandiflora* [Online resim]. <http://www.youtube.com/watch?v=QZ1zHFycJcI>. Erişim tarihi: Aralık 2014.
- Boettel, M. 2012. *Aristolochia eriantha* [Online resim]. <http://m-b-images.com/root/m-b-images/iphoto/photos/preview/prvAristolochia-eriantha-11.jpg>. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Brantjes, N.B.M. 1980. Flower morphology of *Aristolochia* species and the consequences for pollination. Acta Bot. Neerl. 29 /2,3: 212-213.
- Burgess, K.S., Singfield, J., Melendez, V., Kevan, P.G., 2004. Pollination biology of *Aristolochia grandiflora* (Aristolochiaceae) in Veracruz, Mexico. Annals of the Missouri Botanical Garden. 91/2: 346-356.
- Crawford, J. 2014. *Aristolochia maxima* [Online resim]. http://s262.photobucket.com/user/7_Heads/media/Vines/Aristolochia_maxima_007.jpg.html. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- CSX. 2009. *Aristolochia maxima* [Online resim]. <http://floralsyndromes.blogspot.com.tr/2009/11/aristolochia-maxima.html>. Erişim tarihi: 22 Aralık 2014.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. Annual Review of Ecology and Systematics. 15: 259-278.
- Eden Project. 2012. *Aristolochia cathcartii* [Online resim]. http://www.edenproject.com/sites/default/files/styles/plant_record_carousel_main/public/image-carousel/aristolochia-cathcartii-flower-2.jpg?itok=n-HRqVuK. Erişim tarihi: 18 Aralık 2014.
- Endress, P.K., Steiner-Gafner, B. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K., van der Pijl, L. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Fleig, N. G. 2002. *Aristolochia tomentosa* [Online resim]. http://www.wildflower.org/image_archive/640x480/PCD2741/PCD2741_IMG0096.JPG. Erişim tarihi: 22 Aralık 2014.
- Germer, J. 2006. *Aristolochia arborea* [Online resim]. <http://www.virboga.de/pics/big/004549.jpg>. Erişim tarihi: 18 Aralık 2014.
- Goldman, D. 2011. *Aristolochia grandiflora* [Online resim]. http://botlib.huh.harvard.edu/libraries/Gray_Bicent/Images/article_aristo.jpg. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- González, F. 1999. Inflorescence morphology and the systematics of Aristolochiaceae. Systematics and Geography of Plants. 68/1, 2: 159-172.
- González, F., Stevenson, D.W. 2000. Gynostemium development in *Aristolochia* (Aristolochiaceae). Bot. Jahrb. Syst. 122/2: 249-291.
- González, F., Stevenson, D.W. 2002. A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochiodieae (Aristolochiaceae). Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact. Fis. Nat. 26: 25-60.
- Hall, D. W., Brown, B. V. 1993. Pollination of *Aristolochia littoralis* (Aristolochiales: Aristolochiaceae) by males of *Megaselia* spp. (Diptera: Phoridae). Annals of the Entomological Society of America. 86/ 5: 609-613.
- Hao, W. 2009. *Aristolochia bilobata* [Online resim]. <https://www.flickr.com/photos/34695382@N03/4128529882/?rb=1>. Erişim tarihi: 19 Aralık 2014.
- Jaramillo, M.A., Kramer, E. M. 2004. APETALA3 and PISTILLATA homologs exhibit novel expression patterns in the unique perianth of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). Evolution & Development. 6/6: 449-458.
- Knuth, P. 1909. Handbook of flower pollination. (J.R. Ainsworth Davis Trans.), London, Clarendon Press.
- Lenton, S. 2010. *Aristolochia cretica* [Online resim]. <http://www.cretanflora.com/images/Aristolochia%20cretica%20thumb.jpg>. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Leong, Y. T. 2012. *Aristolochia acuminata* seed [Online resim]. <http://www.chm.frim.gov.my/getattachment/7489a782-3993-40db-88b7-50a19d1357f1/Aristolochia%20acuminata%20-%20Seed.aspx>. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- Malyer, H., Bıçakçı, A., Neinhuis, C., Wanke, S., Tosunoğlu, A. 2011. Türkiye’de Yetişen *Aristolochia* L. Türleri Üzerine Taksonomik, Moleküler ve Palinolojik Araştırmalar. TUBİTAK Proje TBAG 107T707, 2011: 1-320.

- Murugan, R., Shivanna, K.R., Rao, R.R. 2006. Pollination biology of *Aristolochia tagala*, a rare species of medicinal importance. *Current Science*.91/6: 795-798.
- Nardi, E. 1984. The genus *Aristolochia* L.(Aristolochiaceae) in Italy. *Webbia*. 38/1: 221-300.
- Oelschlägel, B., Gorb, S., Wanke, S., Neinhuis, C. 2009. Structure and biomechanics of trapping flower trichomes and their role in the pollination biology of *Aristolochia* plants (Aristolochiaceae). *New Phytologist*, 184/4: 988-1002.
- Oelschlägel, B., Nuss, M., von Tschirnhaus, M., Pätzold, C., Neinhuis, C., Dötterl, S., Wanke, S. 2015. The betrayed thief- the extraordinary strategy of *Aristolochia rotunda* to deceive its pollinators. *New Phytologist*, 206: 342-351.
- Payton, S. 2005. *Aristolochia maxima* [Online resim]. http://www.discoverlife.org/IM/I_SP/0003/320/Aristolochia_maxima_flower,I_SP309.jpg. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Pfeifer, H. W. 1966. Revision of the North and Central American Hexandrous Species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 53/2: 115-196.
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. New York, Harper Collins Publishers.
- Roubik, D. 2003. Plate 36 [Online resim]. <http://stri.si.edu/sites/roubik/images/36.gif>. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- Rudall, P. J., Bateman, R. M. 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 77/3: 403-441.
- Rulik, B., Wanke, S., Nuss, M., Neinhuis, C. 2008. Pollination of *Aristolochia pallida* Willd. (Aristolochiaceae) in the Mediterranean. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 203/2: 175-184.
- Sakai, S. 2002a. *Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama. *American Journal of Botany*.89/3: 527-534.
- Sakai, S. 2002b. A review of brood-site pollination mutualism: plants providing breeding sites for their pollinators. *Journal of Plant Research*.115/3: 0161-0168.
- Sapir, O. F. 2007. *Aristolochia sempervirens*[Online resim]. http://i1.treknature.com/photos/1990/aaa_0133.jpg. Erişim tarihi: 18 Aralık 2014.
- Scheper, J. 2002. *Aristolochia elegans* [Online resim]. http://www.floridata.com/wallpaper/jpg/Aristolochia_elegans800.jpg. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Shimizu, G. H. 2007. *Aristolochia arcuata* [Online resim]. http://www.plantsystematics.org/users/sv22/1_8_07/Aristolochia_arcuata.jpg. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Shyamal, L. 2006. *Aristolochia ringens* [Online resim]. http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fe/Aristolochia_sp.jpg. Erişim tarihi: 19 Aralık 2014.
- Slotta, T. 2010. *Aristolochia odoratissima* [Online resim]. http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Aristolochia_odoratissima_seeds.jpg. Erişim tarihi: 21 Aralık 2014.
- Sotgui, F. 2012. *Aristolochia rotunda* [Online resim]. <http://4.bp.blogspot.com/-KVqmQPlazb8/UGIV5SqSjI/AAAAAAAAAa0/7N-5QTwbFog/s1600/rotunda.jpg>. Erişim tarihi: 19 Aralık 2014.
- Stuber, K. 2014. *Aristolochia arborea* [Online resim]. http://www.exot-nutz-zier.de/images/prod_images/Aristolochia_arborea.jpg. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Tavola, 2007. *Aristolochia clematitis* [Online resim]. <http://www.summagallicana.it/lessico/a/Aristolochia.htm>. Erişim tarihi: 19 Haziran 2015.
- Topropicals, 2007. *Aristolochia tagala* [Online resim]. <https://topropicals.com/pics/garden/07/olymp6/P6266326.jpg>. Erişim tarihi: 20 Aralık 2014.
- Trujillo, C.G., Sérsic, A.N. 2006. Floral biology of *Aristolochia argentina* (Aristolochiaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*.201/5: 374-382.
- Uc Davis (The Uc Davis Department Of Plant Sciences). 2012 *Aristolochia californica* [Online resim]. [http://www.plantsciences.ucdavis.edu/courses/plb102/photos for lab manual/lab2/Aristolochia californica.jpg](http://www.plantsciences.ucdavis.edu/courses/plb102/photos%20for%20lab%20manual/lab2/Aristolochia_californica.jpg). Erişim tarihi: 22 Aralık 2014.
- Wagner, S.T., Isnard, S., Rowe, N.P., Samain, M.S., Neinhuis, C., Wanke, S. 2012. Escaping the lianoid habit: evolution of shrub-like growth forms in *Aristolochia* subgenus *Isotrema* (Aristolochiaceae). *American Journal of Botany*. 99: 1609–1629.
- Wagner, S.T., Hesse, L., Isnard, S., Samain, M.S., Bolin, J., Maass, E., Neinhuis, C., Nick, P.R., Wanke, S. 2014. Major trends in stem anatomy and growth forms in the perianth-bearing Piperales, with special focus on *Aristolochia*. *Ann Bot* 113: 1139–1154.
- Wanke, S., González, F., Neinhuis, C. 2006. Systematics of Pipevines: Combining Morphological and Fast-Evolving Molecular Characters to Investigate the Relationships within Subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 167/6: 1215-1227.

(Received for publication 07 July 2015; The date of publication 15 December 2015)