

- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.
- Cadiz R. T., Florido H. B. *Gnetum gnemon* Linn. // Research Information Series on Ecosystems. 2001. Vol. 3. N 2. P. 1—6.
- Carmichael J. S., Friedman W. E. Double fertilization in *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the Gnetales and the anthophyte clade // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83. N 6. P. 767—780.
- Doyle J. A. Molecules, morphology, fossils, and the relationship of angiosperms and Gnetales // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1998. Vol. 9. N 3. P. 448—462.
- Inamdar J. A., Bhatt D. C. Epidermal structure and ontogeny of stomata in vegetative and reproductive organs of *Ephedra* and *Gnetum* // Ann. Bot. 1972. Vol. 36. N 4. P. 1041—1046.
- Fisher J. B., Ewers F. W. Vessel dimension in liana and tree species of *Gnetum* (*Gnetales*) // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 11. P. 350—357.
- Friedman W. E. The evolution of double fertilization and endosperm: an «historical» perspective // Sex Plant Reprod. 1998. Vol. 11. P. 6—16.
- Manner H. I., Elevitch C. R. *Gnetum gnemon* (gnetum), ver. 1.1 / C. R. Elevitch (ed.). Species Profiles for Pacific Island Agroforestry. 2006. www.traditionaltree.org. <<http://www.agroforestry.net/tti/Gnetum-gnetum.pdf>>
- Maheshwari P., Vasil V. The stomata of *Gnetum* // Ann. Bot. 1961. Vol. 25. P. 313—319.
- Muhammad A. F., Sattler R. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of angiosperms // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 6. P. 1004—1021.
- Nautiyal D. D., Singh S., Pant D. D. Epidermal structure and ontogeny of stomata in *Gnetum gnemon*, *G. montanum* and *G. ula* // Phytomorphology. 1976. Vol. 26. N 3. P. 282—296.
- Orwa C., Mutua A., Kindt R. et al. 2009. Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0 (<http://www.worldagroforestry.org/af/treedb/>)
- Rodin R. Ontogeny of foliage leaves in *Gnetum* // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. P. 118—128.
- Tomlinson B., Fisher J. B. Development of nonlignified fibers in leaves of *Gnetum gnemon* (*Gnetales*) // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92. P. 383—389.

SUMMARY

The structure of leaves of *Gnetum gnemon*, variability and correlations of their characters are studied. By the combination of structural characteristics they are similar to the leaves of flowering plants typical for tropical rain forest. Leaves of *Gnetum* are characterized by relative stability of the mesophyll structure, plasticity of the structures related to water supply. A number of correlations common with flowering plants is revealed. Possible causes of development of a large number of contiguous, aborted and abnormal stomata in the epidermis of *Gnetum* leaves are discussed.

УДК 581.4.1 : 582.651(571.63)

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 12

© О. В. Наконечная,¹ С. В. Нестерова,² Н. М. Воронкова¹

ОНТОГЕНЕЗ *ARISTOLOCHIA CONTORTA* (*ARISTOLOCHIACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

O. V. NAKONECNAVAYA, S. V. NESTEROVA, N. M. VORONKOVA. ONTOGENY OF *ARISTOLOCHIA CONTORTA* (*ARISTOLOCHIACEAE*) IN PRIMORSKY KRAI

¹ Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук

² Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук

690000 Приморский край, Владивосток

Факс (423) 231-01-93

E-mail: markelova@biosoil.ru;

Поступила 14.11.2011

Окончательный вариант получен 13.06.2012

Изучен онтогенез *Aristolochia contorta* (*Aristolochiaceae*). Выделено четыре периода развития и девять возрастных состояний. Онтогенез можно характеризовать как полный, с коротким прегенеративным и продолжительным генеративным периодом. Уточнены морфометрические параметры побе-

гов и цветков. *A. contorta* — многолетняя длиннокорневищная травянистая лиана, поликарпик с летне-зелеными удлинёнными вьющимися побегами, вегетативно-подвижный криптофит с корневищем двух типов: эпигеогенным и гипогеогенным. Вид размножается преимущественно вегетативно.

Ключевые слова: *Aristolochia contorta*, онтогенез, травянистая лиана, Приморский край.

Aristolochia contorta Bunge (кирказон скрученный) — травянистая лиана, в России произрастает на юге Приморского края (Харкевич, 1987) в пойменных лесах по берегам рек Шкотовка, Суходол, Артемовка, Петровка (Шкотовский р-н), Раздольная (Уссурийский и Октябрьский районы), Борисовка (Уссурийский р-н), на побережье оз. Птичьё (Хасанский р-н). Известно одно местообитание на территории Еврейской автономной области (Рубцова, 2006). Основной ареал — п-ов Корея (Oh, Pak, 2001), Япония (Ohwi, 1965) и Китай (et al., 2003). Вид внесен в Красные книги Еврейской АО (Рубцова, 2006) и Приморского края (Нестерова, 2008).

A. contorta представляет интерес как лекарственное растение (Chen et al., 2005). В настоящее время природные популяции на территории Приморского края фрагментарны, численность их невелика и сокращается из-за усиливающейся антропогенной нагрузки. Несмотря на это, вид обладает определенным запасом генетической изменчивости, способным обеспечить его длительное существование в естественных местах обитания (Наконечная и др., 2010; 2012). Между тем, проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения в природных популяциях встречаются крайне редко. Для успешного сохранения вида в природных ценозах на территории Приморского края необходимо всестороннее исследование особенностей семенного и вегетативного размножения.

Необходимо отметить, что работы, посвященные изучению онтогенеза представителей рода *Aristolochia*, малочисленны. Изучен жизненный цикл *Aristolochia clematitidis* — многолетнего травянистого растения (Давидюк, 1974). Исследован онтогенез деревянистой лианы — *A. manshuriensis* (Нестерова, Наконечная, 2007). Описаны семена и проростки *Aristolochia macrophylla* (Деревья..., 1939; Васильченко, 1960; Сазонова, 1991). Онтогенез *A. contorta* ранее не изучался.

Цель данной работы — изучение особенностей онтогенеза редкого вида *A. contorta*. Результаты настоящей работы будут полезны для понимания механизмов выживания вероятно, реликтового вида, сохранившегося с третичного периода. Об этом свидетельствуют ценолитические связи с реликтовой бабочкой, *Sericinus montela* Gray (Красная..., 1983), для личинок которой единственным субстратом питания является *A. contorta*.

Материал и методика

Aristolochia contorta — многолетняя травянистая лиана (Комаров, 1903; Харкевич, 1987). Растение голое. Корневище горизонтальное. Кора темно-желтая, гладкая. Листья черешковые, треугольно-сердцевидные до 10 см дл., 8 см шир. Цветки по 1—6 (8) расположены в пазухах листьев, светло-желтые, до 3 см дл., на цветоножках. Околоцветник неправильный, со вздутой у основания, слегка согнутой трубкой и косым отгибом; трубка около 1,5 см дл., отгиб такой же длины. Плод — овальная или шаровидная коробочка, 3,5—5,0 см дл., 25—32 мм шир. Семена 5—6 мм в диам., темно-каштановые (Иванова, 1936; Харкевич, 1987; Нестерова, 2008).

Исследование онтогенетических состояний проводили в 2007—2012 гг. Латентный период изучали в лабораторных условиях. Семена были посеяны в песок в чашки Петри без предпосевной подготовки. Проростки переносили в контейнеры с землей. Дальнейшие наблюдения за сменой возрастных состояний прегенеративного периода проводили в условиях закрытого грунта.

Последующие периоды онтогенеза (генеративный и постгенеративный) изучали на коллекционном участке Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток) и в местах естественного обитания вида на территории Приморского края (бассейны рек Шкотовка, Суходол, Артемовка, Петровка, Раздольная, Борисовка и побережье оз. Птичьё). Из почвы извлекали 15 растений каждой возрастной группы и исследовали высоту растений, размеры листьев и подземных органов. Измеряли длину и ширину отгиба, трубки, камеры околоцветника, завязи 50 цветков. Изучали линейные параметры 40 плодов и 500 семян.

Выделение периодов онтогенеза и возрастных состояний проводили по Т. А. Работнов (1950) с некоторыми дополнениями и изменениями (Ценопопуляции..., 1976). При описании морфологических особенностей цветков, плодов и семян руководствовались атласами (Федоров, Артюшенко, 1975; Артюшенко, Федоров, 1986; Артюшенко, 1990). Тип вскрывания плода описан согласно рекомендациям М. С. Романова (2011).

Все природные популяции, в которых проводили наблюдения, находятся на юге Приморского края и незначительно удалены друг от друга (около 150 км), поэтому в работе приведено общее описание сезонного развития *A. contorta* без детального описания фенофаз в каждой популяции. Краткое описание фенологии приведено по И. Н. Бейдеман (1974).

Термин «онтогенез» мы применяем в понимании А. А. Уранова (1967) как последовательность сменяющих друг друга морфологических состояний и изменений растений от прорастания семени до отмирания особи.

Данные обработаны при помощи программы Statistica, версия 9.0. Результаты представлены как средние значения со стандартными ошибками.

Результаты

Сезонное развитие. В природных условиях вегетация *A. contorta* начинается в первой декаде мая — разворачиваются почки. В конце мая побеги достигают 70—80 см дл. и обвивают опору. Далее они быстро нарастают, появляются побеги второго порядка. В первой половине июня начинается бутонизация, первые цветки раскрываются в третьей декаде июня—начале июля, массовое цветение наблюдается во второй половине июля. Цветение продолжается до конца августа. Плоды созревают в октябре. С наступлением первых заморозков (вторая половина сентября) вегетация заканчивается. В условиях закрытого грунта растения могут зимовать с зелеными листьями; при недостатке влаги надземные побеги отмирают (особи входят в состояние покоя). В тех же условиях отмечено возобновление вегетации в середине февраля, что позволяет заключить, что выход растений из состояния покоя не связан с сезонностью, а определен температурой и влажностью.

В онтогенезе *A. contorta* выявлены четыре периода развития и девять онтогенетических состояний, 8 из которых приведены на рис. 1.

1. Латентный период.

1. *Семя.* Семена темно-каштановые, плоские, неправильно треугольной или почковидной формы, окруженные крылом. Длина выполненных семян вместе с крылом составляет 6.7 ± 0.9 (4.3—8.5) мм, ширина — 10.0 ± 1.4 (7.2—13.5) мм; длина семени без крыла — 3.6 ± 0.5 (2.3—4.9) мм; ширина — 5.6 ± 0.9 (2.4—8.0) мм; масса 1000 выполненных семян — 11.3 ± 0.2 г.

Зародыш по форме линейный, составляет около 1/5 длины эндосперма, имеет гипокотиль, зародышевый корешок и семядоли, между которыми расположена апикальная меристема. Зародыш погружен в обильный эндосперм.



Рис. 1. Онтогенез *A. contorta*.

se — латентный период (семена), *p* — проростки, *i* — ювенильные растения, *im* — иммаурные растения *v* — виргинильные растения, *g*₁ — молодые генеративные растения, *g*₂ — средневозрастные генеративные растения, *g*₃ — старые генеративные растения. ЭПК — эпигеогенное корневище, ГПК — гипогеогенное корневище.

Морфометрические данные прегенеративного периода онтогенеза *Aristolochia contorta* Bunge

Параметры, единицы измерений	Возрастные состояния растений			
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>
Длина семядолей, см	<u>0.6—1.2</u> 0.8 ± 0.0	<u>0.6—1.2</u> 0.8 ± 0.0	—	—
Ширина семядолей, см	<u>0.3—0.9</u> 0.6 ± 0.0	<u>0.3—0.9</u> 0.6 ± 0.0	—	—
Высота растений, см	<u>1.1—3.0</u> 2.1 ± 0.1	≤7	≤10	≥40
Длина листа, см	<u>0.2—0.7</u> 0.5 ± 0.0	<u>0.2—0.9</u> 0.6 ± 0.0	<u>0.4—0.9</u> 0.6 ± 0.0	<u>1.3—3.1</u> 2.2 ± 0.1
Ширина листа, см	<u>0.2—0.9</u> 0.6 ± 0.0	<u>0.2—1.1</u> 0.7 ± 0.0	<u>0.4—1.2</u> 0.8 ± 0.0	<u>2.1—4.3</u> 3.0 ± 0.1
Длина черешка листа, см	<u>0.1—0.5</u> 0.3 ± 0.0	<u>0.1—0.5</u> 0.3 ± 0.0	<u>0.1—0.8</u> 0.4 ± 0.0	<u>0.9—3.4</u> 2.0 ± 0.1
Длина корня, см	<u>1.5—4.5</u> 2.6 ± 0.8	≤5	≤10	≥25

Примечание. *p* — проросток, *j* — ювенильное растение, *im* — имматурное растение, *v* — виргинильное растение. В числителе — минимальное и максимальное значение параметра, в знаменателе — средняя и ошибка среднего значения. Прочерк — в имматурном и виргинильном состоянии семядоли отсутствуют.

II. Прегенеративный период. Метрические величины возрастных характеристик растений *A. contorta* приведены в таблице.

2. *Проросток.* Высеванные через 2—3 мес после сбора семена прорастали в июне следующего года. Прорастание надземное. Мощный гипокотиль выносит на поверхность почвы две семядоли. Пластинки семядолей округлые, немного отогнуты вниз, с тупой верхушкой, светло-зеленые, с пятью продольными жилками, жилкование пальчатое; черешки в 2 раза короче длины пластинок. Почти одновременно с семядолями появляются два первых настоящих листа, расположенных супротивно. Они меньше семядолей, в очертании треугольные, до 3 мм дл. Через 35—40 дней появляются следующие настоящие листья, более крупные, чем первые. Они очередные, цельнокрайние, треугольно-сердцевидные, с закругленной верхушкой, с хорошо заметной центральной и двумя боковыми ветвящимися жилками. Главный корень с многочисленными корневыми волосками. У проростков в возрасте 10—15 дней появляются боковые корни второго порядка.

3. *Ювенильное состояние.* Побег удлиняется, нарастает моноподиально, в возрасте 2 мес растения достигают высоты 7 см, имеют 6—7 междоузлий, при этом семядоли остаются зелеными. Листорасположение очередное. Пластинка листа округло-треугольная, без четко выраженной выемки в основании. Корневая система стержневая, главный корень 4—5 см дл.

4. *Имматурное состояние.* Первичный побег продолжает нарастать моноподиально и начинает ветвиться. При этом из пазушных почек 2-го и/или 3-го листьев развивается по одному боковому побегу, которые по высоте не превышают главный побег. Линейные размеры листьев больше, чем у ювенильных особей (см. таблицу). Растения в возрасте трех месяцев достигают высоты 10 см. Главный корень проникает в почву на глубину до 10 см.

В условиях закрытого грунта в имматурное состояние к концу вегетации (сентябрь—октябрь) переходит 11 % особей от общего числа растений. К этому момен-

ту у *A. contorta* побеги не одревесневают, листья не опадают, и растение зимует в зеленом состоянии. В зимний период листья не увеличиваются в размерах. Длительность имматурного состояния 1—2 года.

В этом состоянии в основании надземного побега закладываются 1—2 почки, из которых в дальнейшем начинает развиваться корневище.

5. *Виргинильное состояние*. Двух-трехлетние особи *A. contorta* приобретают облик типичной травянистой лианы. Метрические данные двухлетних растений даны в таблице. Развиваются побеги с удлинёнными междоузлиями. При наличии опоры направление роста ортотропное. Растения достигают 40—80 см выс. и способны верхней частью стебля обвивать опору по спирали. Боковые побеги второго порядка 30—45 см дл., в числе 6—7. Развиваются до 10 побегов третьего порядка. У некоторых исследованных растений было отмечено образование тонких бледно-желтых придаточных корней.

Главный корень постепенно отмирает. Из почек в основании побега развивается тонкое горизонтальное гипогоегенное корневище, которое через 2—3 мес достигает 6—8 см дл. На нем образуются почки возобновления и многочисленные придаточные корни.

Из почек, расположенных на гипогоегенном корневище, развиваются надземные побеги. Они в конце вегетационного периода отмирают, при этом остаются основания побегов (до 1 см выс.) с 2—3 почками возобновления. Основания побегов сохраняются в верхнем слое почвы и частично выходят на поверхность, со временем образуя укороченное вертикальное эпигоегенное корневище. В новый вегетационный сезон из почек развиваются побеги следующего порядка. Постепенно из оснований отмерших годичных надземных побегов на гипогоегенном корневище формируется вертикальное эпигоегенное корневище. Таким образом, у *A. contorta* развиваются два типа корневищ — гипогоегенное и эпигоегенное.

III. Генеративный период.

6. *Молодое (раннее) генеративное состояние*. В это состояние особи переходят на 3—4-й год жизни, и длится оно 2—3 года. Новые выходящие побеги развиваются из почек возобновления, расположенных на эпигоегенных корневищах. Генеративные побеги до 1.2 м дл., монокарпические, моноциклические, ортотропные. Цветение необильное, плодоношение либо отсутствует, либо единичное. Отмечено усыхание завязей. Гипогоегенная часть корневища продолжает увеличиваться и достигает длины 30—40 см.

7. *Средневозрастное (зрелое) генеративное состояние*. Продолжительность этого возрастного состояния до 10 лет. На эпигоегенных участках корневища развиваются 4—5 и более почек, дающих новые побеги текущего года. Побеги отдельных особей поднимаются на высоту до 10 м при наличии опоры. Длина междоузлий в средней части лианы — 7—15 см. Листья темно-зеленые, плотные, крупные, треугольно-сердцевидные (рис. 2, а), пластинка — 9.3 ± 0.3 см дл., 10.3 ± 0.3 см шир., глубина выемки пластинки — 2.7 ± 0.1 см, черешок 6.3 ± 0.3 см дл.; четко выражены главная жилка и две боковые, жилкование перисто-сетчатое. В пазухе листа развиваются 4—12 цветков и/или 1—2 укороченных генеративных побега, несущих 2—3 цветка. Цветки светло-желтые или желто-зеленые, на цветоножках. Цветоножка 1.8 ± 0.1 см дл. Околоцветник неправильный (рис. 2, б): в основании находится вздутие — камера 0.5 ± 0.0 см дл., 0.6 ± 0.0 см шир. Трубка слегка согнута — 1.0 ± 0.0 см дл., в основании около 1 мм шир., с косым отгибом 1.8 ± 0.0 см дл., 0.8 ± 0.0 см шир. и сильно вытянутой верхушкой. Число цветков на высоте 2—4 м достигает 190 штук, однако плодов завязывается немного — 5—10 шт. На одной из лиан, достигшей 10 м выс., было отмечено 50 коробочек.

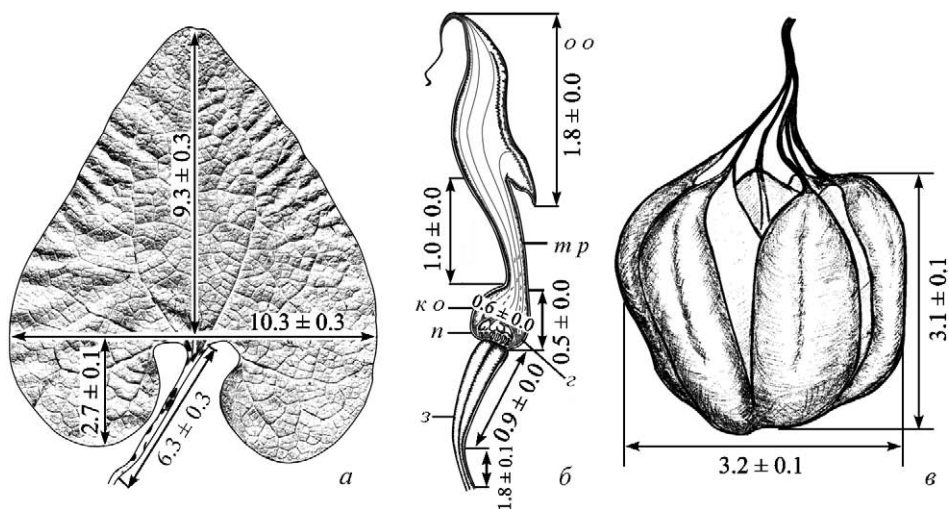


Рис. 2. *Aristolochia contorta*.

a — лист, *б* — цветок, *в* — плод, *z* — гиностемий, *з* — завязь, *к о* — камера околоцветника, *о о* — отгиб околоцветника, *п* — пыльники, *т о* — трубка околоцветника. Указаны средние размеры из 50 сформированных листьев и цветков особей средневозрастного состояния.

Плод — сухая коробочка, 3.2 ± 0.1 см дл., 3.1 ± 0.1 см шир. (рис. 2, *в*); вскрывается септифрагмо, акропетально, при этом фрагменты плода, соответствующие отдельным гнездам, остаются соединенными в дистальной части, но расходятся в проксимальной части. Плод повисает на разделяющихся проводящих пучках плодоножки. Коробочка шестигнездная, в каждом гнезде от 18 до 45 семян. Число семян в плоде 182.1 ± 5.8 . Они частично или полностью высыпаются из коробочки в октябре, к концу декабря в коробочке обычно остаются единичные семена.

Подземная часть растения характеризуется мощным ветвящимся гипогеегенным корневищем с большим количеством придаточных корней первого, второго, третьего и других порядков, и симподиально нарастающим эпигеегенным корневищем, достигающем 2.5—6 см выс., с диаметром 1.0—1.5 см. На нем также развиваются придаточные корни (рис. 3). Корневище с почками возобновления активно разрастается, благодаря чему одна особь может занимать территорию до 30 м² и быть представлена 24 раметами. Наблюдается формирование клонов при нарушении целостности корневища.

8. *Старое* или позднее генеративное возрастное состояние. Особи находятся в этом состоянии от 4 до 8 лет. За это время происходит уменьшение числа надземных побегов, развивающихся из почек возобновления. На некоторых эпигеегенных корневищах, диаметр которых достигает 1.5—2 см, могут закладываться до 20 почек возобновления, однако развиваются только 4—7, некоторые переходят в спящее состояние или засыхают; часть эпигеегенных участков перестает функционировать. Наблюдается снижение массы придаточных корней.

IV. Постгенеративный период.

9. *Субсенильное состояние*. Происходит отмирание частей гипогеегенного корневища при сохранении небольших функционирующих участков. На эпигеегенных частях корневища — 2—3 почки возобновления, развивается 1, редко 2 побега.

Продолжительность жизненного цикла особей семенного происхождения может достигать 50 лет.



Рис. 3. Корневище *Aristolochia contorta*: а — эпигеогенное, б — гипогеогенное.

Обсуждение

A. contorta характеризуется надземным типом прорастания, как было ранее показано для другого представителя семейства кирказоновых, произрастающего на Дальнем Востоке России — *A. manshuriensis* Kom. (Нестерова, Наконечная, 2007) и вида Северной Америки — *A. macrophylla* Lamk. (Сазонова, 1991). В то же время для травянистого кирказона *A. clematitis* L. — вида, более близкого морфологически и генетически к *A. contorta* (González, Stevenson, 2002), показан подземный тип прорастания (Давидюк, 1974). Вероятно, *A. contorta* и *A. manshuriensis* могли возникнуть в более теплом и влажном климате, в то время как северо-западный вид *A. clematitis*, появившись или заняв новую территорию, вынужден был приспособиться к подземному типу прорастания, как более надежному для защиты проростков (Васильченко, 1936).

Проростки *A. clematitis* (Давидюк, 1974) и *A. contorta* сходны по расположению и размерам первых настоящих листьев, а также по строению корневой системы. Листья *A. contorta* не имеют опушения в отличие от деревянистых лиан *A. macrop-*

hylla и *A. manshuriensis*; кроме того у видов наблюдаются различия в форме и размерах семян (Деревья., 1939; Нестерова, Наконечная, 2007).

В имматурное состояние переходит 11 % особей, это свидетельствует о различных темпах развития растений. Можно предположить, что в естественных местах обитания вида часть ювенильных особей погибает при воздействии различных отрицательных факторов окружающей среды и только небольшая часть переходит в имматурное состояние во второй год развития. Возрастные состояния онтогенеза *A. contorta* и длительность их прохождения идентичны таковым *A. clematitidis* (Давидюк, 1974). Самый длительный этап у обоих видов генеративный, продолжается он 15—20 лет (*A. contorta*) или 16—22 лет (*A. clematitidis*).

Согласно литературным данным, *A. contorta* — травянистая лиана с побегами до 1 м дл. (Харкевич, 1987). В природных популяциях встречаются особи с побегами, поднимающимися на высоту более 1 м, о которых В. Л. Комаров (1903) писал: «Растение вьется довольно высоко и эффектно свешивает вниз свои плоды ...». По нашим наблюдениям, цветоносные побеги зрелых генеративных особей способны подниматься на высоту до 10 м. Увеличение числа побегов и их длины зависит от условий произрастания. Как было показано ранее, наиболее благоприятные условия для *A. contorta* — долины рек с разреженными пойменными черемухо-ольхово-ивовыми лесами, граничащие с редколесьем из дуба, клена, бархата, ясеня, ореха и другими деревьями на высоких береговых террасах вблизи открытых пространств (полян, лугов, залежей, дорог и т. д.) (Наконечная и др., 2010).

Следует заметить, что в литературе существует два мнения относительно жизненной формы *A. contorta*. Ряд отечественных исследователей характеризуют ее как травянистую лиану (Ворошилов, 1962; Воробьев, 1982; Безделев, Безделева, 2006; Рубцова, 2006). Во флоре Китая этот вид также считается травянистой лианой (Huang et al., 2003). В то же время, ссылаясь на «Определитель растений Кореи», Н. И. Денисов (2007) относит этот вид к деревянистым лианам, а позднее (Денисов, 2010) — к полудеревянистым (подтип 2) — промежуточному типу между деревянистыми и травянистыми лианами, указывая, что «побеги, вызревшие на 1—3 междоузлиях (в нижней части), в течение зимы вымерзают». Согласно нашим данным, стебли *A. contorta* в целом имеют первичное строение (есть эпидерма, немногослойная первичная кора, проводящие пучки разделены широкими участками паренхимы), в период вегетации существенно выраженные вторичные структуры не образуются (Нестерова, неопубликованные данные). Основываясь на этих результатах, а также принимая во внимание полное отмирание надземных побегов в конце вегетационного периода, мы относим *A. contorta* к травянистым лианам.

Исследование подземных органов *A. contorta* показало, что вид имеет потенциал для постоянного поддержания численности с помощью вегетативного размножения. Особенно это важно в популяциях, подверженных наибольшему антропогенному воздействию (Наконечная и др., 2010). Значимость такого способа размножения в природных популяциях была показана ранее при исследовании генотипической изменчивости *A. contorta*. Так уровень вегетативного возобновления в среднем для 9 природных популяций составил 62.3 %, полового возобновления — 37.7 %. Поскольку для генотипического анализа использовали листья растений, произрастающих на расстоянии не менее 15 м друг от друга, то можно с уверенностью сказать, что одно материнское растение может быть представлено разным числом рамет от трех до 24 (Наконечная и др., 2012). Важно отметить, что клональное возобновление способствует повышению конкуренции с другими видами. Так в природных популяциях вид представлен группами особей («пятнами»), которые могут быть мультиклональны. Внутри такой группы особи произрастают

близко друг от друга (до 0.5 м). Подобное расположение растений *Aristolochia manshuriensis* в природных местообитаниях Л. Н. Слизик (1978) назвала монодоминантными зарослями.

Вегетативный способ размножения был отмечен и для других видов рода: *A. manshuriensis* (Куренцова, 1968), произрастающего на юге Приморского края, и *A. schultzeana* O. C. Schmidt — эндемика Кубы (Goldman, 2008), а также для деревянистых лиан — *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. и *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. (Комарова, 1994), встречается у сенильных особей травянистой лианы *Dioscorea nipponica* Makino (Шибнева, 1992).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотруднику лаборатории флоры Дальнего Востока БСИ ДВО РАН Т. А. Безделева за консультацию в подготовке материала.

Работа поддержана программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие», проект «Генетическое разнообразие природных популяций представителей флоры Дальнего Востока» (№ 09-И-П23-06); грантом ДВО РАН «Апомиксис как путь выживания реликтовых растений на примере *Aristolochia contorta*».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л., 1990. 204 с.
- Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л., 1986. 392 с.
- Бездедев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с.
- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с.
- Васильченко И. Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения // Тр. БИН АНССР. 1936. Сер. 1. Вып. 3. С. 7—66.
- Васильченко И. Т. Вскоды деревьев и кустарников (определитель). М.; Л., 1960. 304 с.
- Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л., 1982. 254 с.
- Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1962. 479 с.
- 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, 1974. Вып. 2. С. 76—81.
- Денисов Н. И. К систематическому обзору деревянистых лиан российского Дальнего Востока // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2007. Вып. 1. № 1. С. 44—50.
- Денисов Н. И. Жизненные формы деревянистых лиан // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 46—50.
- Дерева и кустарники // Тр. Никитского бот. сада. Ялта, 1939. Т. XXII. Вып. 2. С. 226.
- Иванова Н. А. Порядок Аристолюецветные *Aristolochiales* Lindl // Флора СССР / Под ред. В. Л. Комарова. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 431—442.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1903. Т. 2. 787 с.
- Комарова Т. А. Возрастное развитие кустарниковых лиан *Schisandra chinensis* (*Schisandraceae*) и *Actinidia kolomikta* (*Actinidiaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 42—52.
- Красная книга РСФСР. Животные. М., 1983. 456 с.
- Куренцова Г. Э. Растительность Приморского края. Л., 1968. 192 с.
- Наконечная О. В., Нечаев В. А., Холина А. Б. Характеристика местообитаний кирказона скрученного *Aristolochia contorta* Bunge в Приморье // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 12. С. 35—41.
- 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.
- Нестерова С. В., Наконечная О. В. Онтогенез кирказона маньчжурского (*Aristolochia manshuriensis* Kom.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 59—63.

- Нестерова С. В. Кирказон скрученный // Красная книга Приморского края: Растения. Владивосток, 2008. С. 65.
- Нечаев В. А., Наконечная О. В. Строение плодов, семян и способы диссеминации двух видов рода *Aristolochia* L. в Приморском крае // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 4. С. 468—472.
- Работинов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. № 6. С. 7—204.
- Романов М. С. Сравнительная карпология рода *Aristolochia* L. (*Aristolochiaceae*) // Вестн. ИРЦХА. 2011. Вып. 44. № 6. С. 124—130.
- Рубцова Т. А. Семейство Кирказоновые *Aristolochiaceae* // Красная книга Еврейской автономной области. Новосибирск, 2006. С. 25.
- Сазонова Л. Н. Особенности семенного размножения кирказона крупнолистного // Репродуктивная биология интродуцированных растений. Тез. докладов IX Всес. совещ. по семеноведению интродуцентов. Умань, 1991. С. 174.
- Слизик Л. Н. Особенности сезонной ритмики развития некоторых реликтовых древесных лиан флоры Приморья // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока (биология, экология, кариология) / Под ред. О. А. Смирновой. Владивосток, 1978. С. 105—112.
- Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.
- Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 352 с.
- Харкевич С. С. Сем. *Aristolochiaceae* // Сосудистые растения / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1987. Т. 2. С. 19—21.
- Шибнева И. В. Диоскорея nipпонская — *Dioscorea nipponica* Makino // Современное состояние флоры и фауны заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1992. С. 32—47.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Chen Y.-G., Yu L.-L., Huang R. et al.—hydroxyamentoflavone and its 7-O-methyl ether, two new biflavonoids from *Aristolochia contorta* // Arch. Pharm. Res. 2005. Vol. 28. N 11. P. 1233—1235.
- Goldman D. N. *Aristolochia schultzeana* (*Aristolochiaceae*) new to Ecuador // J. Bot. Res. Inst. Texas. 2008. Vol. 2. N. 2. P. 1337—1339.
- González F., Stevenson D. W. A phylogenetic analysis of the subfamily *Aristolochioideae* (*Aristolochiaceae*). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas // Físicas y Naturales. 2002. Vol. 26. N. 8. P. 25—60.
- Huang S., Kelly L. M., Gilbert M. G. *Aristolochia* Linnaeus // Flora of China (Ulmaceae through *Basellaceae*) / Z.-Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds). 2003. Vol. 5. P. 258—269.
- Lee H. S., Han D. S. A new acylated N-glycosyl lactam from *Aristolochia contorta* // J. Nat. Prod. 1992. Vol. 55. N 9. P. 1165—1169.
- Oh S.-Y., Pak J.-H. Distribution maps of vascular plants in Korea. Seoul, 2001. 997 p.
- Ohwi J. Flora of Japan by J. Ohwi. Washington, 1965. 1067 p.

SUMMARY

The results of the study of *Aristolochia contorta* Bunge ontogeny are presented. Nine age classes in the ontogenetic development of *A. contorta* individuals have been distinguished according to their morphological features: (1) seed, (2) seedling, (3) juvenile plant, (4) immature plant, (5) virgin plant, (6) young generative plant, (7) mature generative plant, (8) old generative plant and (9) senile plant. It was found that the plant undergoes all age states consistently. The ontogeny can be defined as full with short juvenile, immature and virgin ages and long generative period. *A. contorta* is a perennial, polycarpic, herbaceous vine and cryptophyte according to its morphological structure. The duration of life-cycle is 50 years. The species mainly reproduces vegetatively. It can be concluded that the rarity of the species is not related to development features in its ontogenesis.