

УДК 581.4.1:582.651

О.В. НАКОНЕЧНАЯ, С.В. НЕСТЕРОВА, Н.М. ВОРОНКОВА,  
А.Б. ХОЛИНА

## Онторморфогенез *Aristolochia fimbriata* Cham. (Aristolochiaceae) в условиях защищенного грунта

Изучен онторморфогенез кирказона бахромчатого *Aristolochia fimbriata* Cham. при выращивании в защищенном грунте на юге Приморского края. Охарактеризован морфологический тип *A. fimbriata* – плейохазальное растение с удлинёнными полегающими побегами и подземным клубнем. В первый год жизни особи обильно цветут и образуют плоды. Показатели продуктивности культивируемых растений довольно высокие: плодородность – 42 %, фактическая семенная продуктивность –  $33,9 \pm 6,2$  семени на плод, семенификация –  $42,6 \pm 6,3$  %.

Ключевые слова: *Aristolochia fimbriata*, онторморфогенез, побег, клубень, морфологический тип, продуктивность.

**Ontomorphogenesis of *Aristolochia fimbriata* Cham. (Aristolochiaceae) in protected ground.**  
O.V. NAKONECHNAYA (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok), S.V. NESTEROVA (Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Vladivostok), N.M. VORONKOVA, A.B. KHOLINA (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

The ontomorphogenesis of *Aristolochia fimbriata* Cham. when cultured under greenhouse conditions in southern Primorye has been studied. The morphological type of *Aristolochia fimbriata* is a polychasium plant with elongated decumbent shoots and underground tuber. In the first year of life the individuals blossom plentifully and form fruits. Parameters of productivity in cultivated plants are quite high: fruit set – 42 %, the actual seed production –  $33.9 \pm 6.2$  seeds per fruit, seed set –  $42.6 \pm 6.3$  %.

Key words: *Aristolochia fimbriata*; ontomorphogenesis; shoot; tuber; morphological type; productivity.

Кирказон бахромчатый *Aristolochia fimbriata* Cham. (*A. ciliata* Hook., *A. ciliosa* Benth.) – травянистая лиана, относится к секции *Hexodon* Ducharte подрода *Siphisia* Schmidt рода *Aristolochia* L. трибы *Aristolochieae* Schmidt подсемейства *Aristolochioideae* Schmidt семейства *Aristolochiaceae* Juss. [24]. В природе вид встречается в ряде стран Южной Америки – Бразилии, Аргентине и др.; как и другие представители рода *Aristolochia*, растения *A. fimbriata* содержат аристолохиевые кислоты и ряд вторичных метаболитов, представляющих лекарственную ценность [19]. Растение очень декоративно – густая зелень его листьев сочетается с оригинальными по форме и окраске цветками. Культивирование растений, принадлежащих к группе субтропических и тропических видов Южной Америки, к которым относится *A. fimbriata*, в защищенном грунте умеренной зоны является одним из способов сохранения биоразнообразия мировых растительных ресурсов. Виды, адаптированные к условиям интродукции, могут с успехом использоваться при оптимизации среды различных помещений.

---

НАКОНЕЧНАЯ Ольга Валериевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ВОРОНКОВА Нина Михайловна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, \*ХОЛИНА Алла Борисовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), НЕСТЕРОВА Светлана Владимировна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник (Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток). \*E-mail: kholina@biosoil.ru

При интродукции за пределом ареала на развитие растений оказывают влияние многие факторы – температура воздуха, освещенность, влажность. Выращивание в защищенном грунте умеренной зоны позволяет в определенной степени регулировать основные факторы внешней среды, и особи в целом сохраняют свойственную им морфологическую структуру. Успех адаптации растений к условиям иного географического региона проявляется в завершении жизненного цикла цветением и плодоношением. Работы по интродукции тропических и субтропических видов весьма важны для исследования их жизненной формы и способов размножения, сохранения генофонда, выявления потенциала адаптации к новым условиям существования, введения в культуру декоративных растений.

Ранее для некоторых видов рода *Aristolochia* (*A. elegans* Mast., *A. macrophylla* Lam., *A. californica* Torr., *A. baetica* L., *A. sempervirens* L., *A. rotundata* L. и др.) были получены данные по биологии размножения, строению семени и зародыша [16–18, 20, 21], однако сведения об онтоморфогенезе отдельных видов рода малочисленны. Исследован жизненный цикл *A. clematidis* L. [3], изучены особенности роста и развития видов кирказона, произрастающих в России на юге Приморского края, где проходит северная граница их ареалов, – *A. manshuriensis* Kom. [7] и *A. contorta* Bunge [5]. Для *A. fimbriata* имеется описание морфологии растений [4], строения плода [10], особенностей биологии при культивировании в условиях открытого и закрытого грунта [8, 19]. Информации об онтоморфогенезе этого вида в известной нам литературе не обнаружено.

Цель настоящей работы – изучить особенности роста и развития *A. fimbriata* в защищенном грунте на юге Приморского края.

### Материалы и методы

*A. fimbriata* – многолетнее травянистое растение с удлиненными побегами (рис. 1а). Семена *A. fimbriata* были получены из ботанических садов Германии (Botanischer Garden Universität Rostok, D-18051 Rostok) и Франции (Muséum National



Рис. 1. *Aristolochia fimbriata*: а – растение, б – семена, в и г – цветок, д – подземный клубень, е – плод

D'Histoire Naturelle, Departement des Jardins Botaniques et Zoologiques, Val Rahmeh Chemin Saint Jacques, 06500 Menton). Основные наблюдения проводили в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (г. Владивосток) с августа 2012 г. по август 2013 г. Растения выращивали в условиях защищенного грунта – это остекленная оранжерея с неконтролируемыми условиями микроклимата, которая отапливается в течение осенне-зимнего периода. Температура зимой колеблется от +10 до +15 °С, летом – от +19 до +28 °С. Строение семян и проростков изучали при помощи стереомикроскопа Stemi 2000C (Carl Zeiss) и программного обеспечения AxioVision 4.8. Морфологические, метрические исследования и описания проводили по общепринятым методикам [1, 13]. Семена проращивали в песке в чашках Петри без предпосевной подготовки. Сеянцы пересаживали в контейнеры, наполненные почвенной смесью из дерновой земли, перегноя, торфа и песка (2 : 1 : 1 : 1), поливали по мере необходимости. Структуру надземных и подземных органов в процессе роста и развития изучали с использованием онтоморфогенетического метода [11]. Анализируя изменения подземных и надземных органов, выделяли периоды морфогенеза. Морфологический тип характеризовали по совокупности признаков, предложенных для тропических и субтропических растений: отмечали направление роста побегов, форму роста осевой основы, длину метамеров, способ ветвления особи [12]. Для исследования возможного самоопыления на 25 бутонов надевали мелкосетчатые изоляторы, в качестве контроля использовали 50 цветков. Часть растений с цветками (30 шт.) без изоляции оставили в закрытом помещении без доступа насекомых. Плодопродуктивность (ПП) выражали в процентах завязавшихся плодов от числа цветков, наблюдали за 50 цветками. Семенную продуктивность изучали по общепринятой методике [2]. Определяли показатели потенциальной семенной продуктивности (ПСП) – число семязачатков и семян на один плод и фактической семенной продуктивности (ФСП) – число спелых неповрежденных семян на один плод. Процент семенификации (ПС) – долю завязавшихся семян – рассчитывали по формуле:  $ПС = (ФСП / ПСП) \times 100 \%$ .

Данные обрабатывали при помощи программы Statistica, версия 9.0. Результаты представлены как средние значения со стандартной ошибкой.

## Результаты и обсуждение

При анализе разновозрастных особей в жизненном цикле *A. fimbriata* были выделены пять периодов морфогенеза, отражающих особенности развития и строения надземных и подземных органов.

Жизнь растения начинается с прорастания семени. Семена *A. fimbriata* треугольно-сердцевидные, темно-каштановые, уплощенные (рис. 1б). Длина выполненных семян составляет  $4,16 \pm 0,05$  мм, ширина –  $3,37 \pm 0,03$  мм; площадь поверхности семени –  $9,57 \pm 0,19$  мм<sup>2</sup>; масса 100 семян –  $0,44 \pm 0,03$  г.

**Первый период морфогенеза (I).** Семена прорастают через 20–25 дней после посева. Прорастание надземное. Над поверхностью почвы появляются две семядоли. Пластинки семядолей широкоовальные,  $0,92 \pm 0,04$  см длиной,  $0,73 \pm 0,04$  см шириной, с тупой верхушкой, на черешках  $0,65 \pm 0,08$  см, зеленые. Гипокотиль  $0,59 \pm 0,06$  см длиной, светло-зеленый. Через 3–4 дня на семядольном узле появляются два первых настоящих листа, они супротивные, накрест расположенные по отношению к семядолям. Эпикотиль не развит. Листовые пластинки в очертании обратноклиновидные,  $0,67 \pm 0,03$  см длиной,  $0,9 \pm 0,001$  см шириной, на верхушке тупые, постепенно суженные в черешок. Между настоящими листьями формируется почка. В подземной части главный корень с боковыми корнями второго порядка проникает на глубину 4–5 см (рис. 2а). В первый период морфогенеза формируются проростки со смешанным типом питания и стержневой корневой системой. Длительность первого периода 30–35 дней.

**Второй период морфогенеза (II).** Семядоли увеличиваются в размерах: пластинки широкоовальные,  $1,03 \pm 0,06$  см длиной,  $0,78 \pm 0,2$  см шириной, черешки  $1,5 \pm 0,09$  см

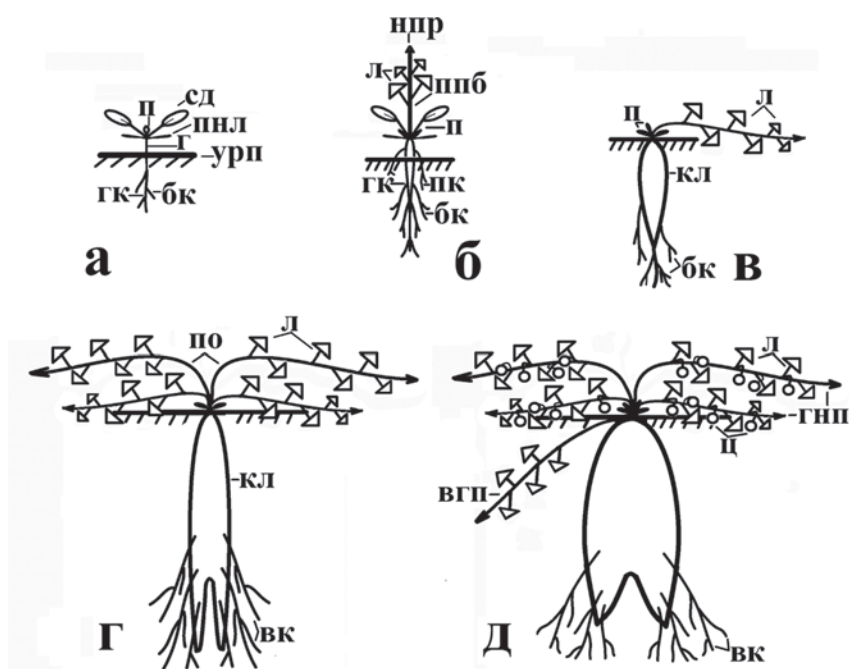


Рис. 2. Онтотморфогенез *Aristolochia fimbriata*: а – I период развития, б – II период, в – III период, г – IV период, д – V период. сд – семядоли, п – почка, пнл – первые настоящие листья, г – гипокотиль, урп – уровень почвы, гк – главный корень, бк – боковые корни, нпр – направление роста, л – листья, ппб – первичный побег, пк – придаточные корни, кл – клубень, по – побеги обогащения, вк – всасывающие корни, гнп – генеративный побег, ц – цветки, вгп – вегетативный побег

длиной. Размеры первых настоящих листьев не меняются. Из почки начинает развиваться первичный удлинённый побег. Направление роста ортотропное. Побег достигает длины 2,5–3,5 см, листья очередные в числе 2–3, их пластинки почковидные,  $1,01 \pm 0,06$  см длиной,  $1,32 \pm 0,09$  см шириной, черешки  $0,87 \pm 0,09$  см длиной. В пазухах первых настоящих листьев закладываются почки. Главный корень ветвится до 3-го порядка и проникает на глубину 8–10 см. В этот период одновременно с образованием первичного побега в результате утолщения стебля в области гипокотыля и главного корня формируется клубень 2,0–2,5 см длиной, 0,4–0,5 см в диаметре. Стеблевая часть клубня располагается над поверхностью почвы, в нижней части развиваются придаточные корни (рис. 2б). Таким образом, во второй период морфогенеза формируется одноосное растение с ортотропным удлинённым первичным побегом и веретеновидным клубнем стеблекорневого происхождения. Длительность периода 35–40 дней.

**Третий период морфогенеза (III).** Семядоли и первые настоящие листья отмирают. Первичный побег продолжает нарастать в апикальной части и достигает длины  $12,93 \pm 0,27$  см. Листья очередные в числе 6–8, по форме типичные для *A. fimbriata*: пластинки в очертании округло-сердцевидные,  $1,74 \pm 0,06$  см длиной,  $2,27 \pm 0,08$  см шириной, черешки  $1,47 \pm 0,12$  см длиной. Первичный побег, не найдя опоры, изменяет направление роста: под собственной тяжестью побег полегает, и ортотропный рост меняется на плагиотропный. В основании стебля в дополнение к почкам, заложенным в пазухах первых листьев, формируются 1–2 почки. Надземная часть клубня втягивается в почву за счет контрактивных свойств придаточных корней на гипокотыле и системы главного корня, поэтому почки располагаются на уровне почвы или несколько ниже. Клубень 3,5–4,0 см длиной, в верхней части 1,0–1,2 см в диаметре. Главный корень ветвится, боковые корни выполняют всасывающую функцию (рис. 2в). В описываемый период происходит смена ориентации первичной оси в пространстве – полегание побега, клубень занимает подземное положение. Длительность периода 50–60 дней.

**Четвертый период морфогенеза (IV).** Период характеризуется началом ветвления. Из почек в основании первичной оси развиваются 3–4 удлинённых боковых побега – побеги обогащения. Они  $28,43 \pm 0,74$  см длиной, междоузлия  $5,17 \pm 0,21$  см длиной. Листья увеличиваются в размерах. Пластинки округло-сердцевидные,  $3,31 \pm 0,08$  см длиной,  $4,06 \pm 0,11$  см шириной, черешки  $2,73 \pm 0,14$  см длиной. Побеги растут ортотропно, удлиняются в апикальной части, и после образования 5–7 хорошо развитых листьев направление роста меняется на плагиотропное за счет изгибания стеблей в основании. В пазухах нижних стеблевых листьев и в основании стебля формируются почки возобновления. Клубень в верхней части овальный  $1,5–2,5$  см в диаметре, в нижней корневой части ветвится до второго порядка, с многочисленными всасывающими корнями третьего и четвертого порядка (рис. 2г). Особи *A. fimbriata* в четвертом периоде морфогенеза характеризуются базисимподиальным ветвлением и формированием побеговой системы по типу плейохазия. Запасная часть клубня увеличивается в размерах. Длительность периода 40–50 дней.

**Пятый период морфогенеза (V).** Боковые побеги, нарастая в апикальной части, достигают длины  $0,5–0,6$  м и характеризуются плагиотропной формой роста. Одновременно увеличиваются размеры листьев до  $5,50 \pm 0,28$  см длиной,  $6,17 \pm 0,42$  см шириной, глубина выемки пластинки –  $1,73 \pm 0,10$  см, черешок –  $4,19 \pm 0,36$  см. Часть побегов остаются вегетативными, остальные переходят в генеративное состояние. В пазухах верхних листьев закладываются генеративные почки, и затем развивается по одному цветку (рис. 2д). Клубень увеличивается, достигает длины  $6,6–8,0$  см,  $3,0–5,0$  см в диаметре, корневая часть ветвится, с многочисленными всасывающими корнями. На верхушке клубня формируются шесть и более почек, дающих новые побеги (рис. 1д, 2д).

От момента появления бутона до полного раскрытия цветка проходит 10 дней. Цветки зигоморфные, желтовато-зеленые, на цветоножках  $1,12 \pm 0,03$  см длиной (рис. 1в, г). Трубка околоцветника слегка согнута,  $1,95 \pm 0,05$  см длиной, в основании  $0,46 \pm 0,01$  см шириной, внутри по всей длине с желтыми и бурными продольными полосками и мелкими волосками. Трубка вдавливается в полость камеры, внутренний переход трубки в камеру – сиринокс,  $1,8$  мм длиной. Камера  $1,85 \pm 0,03 \times 1,24 \pm 0,01$  см, внутри желтая; в центре камеры расположен гиностемий около  $2,5$  мм длиной. Вокруг гиностемия тонкое бурое кольцо. Отгиб околоцветника  $2,15 \pm 0,03$  см длиной,  $2,27 \pm 0,04$  см шириной, бурого цвета с желтыми крапинами, по краю с желтыми волосками до  $1$  см. Для *A. fimbriata* характерна протогиния. Секрет на рыльце пестика появляется еще в бутоне, при раскрытии цветка секрета становится меньше, окраска рыльца менее яркая, хотя пыльники еще остаются сомкнутыми. Цветки живут 1–3 дня в зависимости от влажности почвы. Отмечено появление плодов в случае, когда цветки были только на одном растении. При этом в опытах с изоляцией бутонов образования плодов не обнаружено.

Генеративные особи *A. fimbriata*, достигшие наиболее полного развития, имеют плагиотропные побеги  $2,0–2,5$  м длиной. Листья темно-зеленые, плотные, сердцевидные, пластинка –  $8,02 \pm 0,30 \times 8,87 \pm 0,43$  см, глубина выемки пластинки  $2,92 \pm 0,22$  см, черешок  $6,30 \pm 0,53$  см длиной. Число цветков на одном растении может достигать 50 шт., около половины при свободном опылении развиваются в плоды, ПП = 42 %. Плод – сухая шестигнездная коробочка  $1,63 \pm 0,11$  см длиной,  $1,15 \pm 0,04$  см шириной (рис. 1е); ПСП =  $73,0 \pm 5,4$  семени/плод, ФСП =  $33,9 \pm 6,2$  семени/плод, ПС =  $42,6 \pm 6,3$  %. Семена частично высыпаются из коробочки. В пятом периоде морфогенеза у *A. fimbriata* развиваются побеги с полным циклом развития и особи переходят в генеративное состояние. В подземной части формируется многолетний клубень, запасая питательные вещества. В защищенном грунте особи цветут и плодоносят через 9–10 мес. после посева семян.

Согласно классификации Т.А. Работнова [9], I–IV периоды морфогенеза соответствуют прегенеративному этапу онтогенеза многолетних травянистых растений, V – генеративному. Сенильные растения в культуре не выявлены.

В оранжерее Ботанического сада-института прегенеративное развитие *A. fimbriata* длится с сентября по февраль. В это время происходит наращивание вегетативной массы и усложняется тип морфологической структуры – из одноосных ортотропных растений со стержнекорневой системой развиваются растения с плагиотропными травянистыми длиннотематерными ветвящимися побегами и подземным клубнем. В результате множественного базисимподиального ветвления формируется плейохазиальная побеговая система, что позволяет *A. fimbriata* осваивать новое жизненное пространство. Генеративный период развития (V период морфогенеза) начинается с наступлением весны; цветение и плодоношение продолжительное. Генеративные особи имеют развитую систему побегов и клубень стеблекорневого происхождения, погруженный в почву. Клубень запасает питательные вещества и может быть органом вегетативного размножения.

Исследованные нами растения *A. fimbriata*, культивируемые в условиях защищенного грунта на юге Приморского края, характеризуются быстрым развитием, в первый год жизни особи цветут и образуются плоды. Подобные результаты были получены при выращивании *A. fimbriata* в открытом грунте в Ботаническом саду АН УзССР (г. Ташкент), где отмечалась высокая пластичность растений, которые одинаково долго цвели и плодоносили в тени, полутени и на открытых солнечных участках [8]. Культивируемые в теплице Университета штата Пенсильвания (США), высаженные в небольшие горшки особи *A. fimbriata* отличались быстрым темпом развития и ранним переходом в генеративное состояние – через 2 мес. после посадки [19]. Имеющиеся в литературе данные по онтогенезу других представителей рода *Aristolochia* свидетельствуют о большей продолжительности периодов морфогенеза и более длительном жизненном цикле. Так, в естественных условиях для травянистых видов рода, сформированных в более суровом климате, переход особей *A. contorta* в генеративное состояние происходит на 3–4-м году жизни [5], *A. clematitidis* – через 6–10 лет [3]. В условиях интродукции возраст вступления видов *Aristolochia* в генеративный период зависит от степени обеспеченности питательными веществами и влагой, от общего физиологического состояния растений и места их произрастания. Согласно данным Р. Норматовой [8], *A. debilis* Siebold et Zucc. плодоносит на 2-м году жизни, *A. clematitidis* – на 3-м, *A. tomentosa* Sims – через 4–5 лет, *A. durior* Hill – с 5-летнего возраста. В возрасте 6–8 лет в условиях интродукции начинает плодоносить *A. manshuriensis* [7].

Цветение в искусственно созданных условиях за пределом ареала, особенно образование плодов и семян, говорит о широком приспособительном спектре растений. По нашим наблюдениям, в оранжерее особи *A. fimbriata* зацветают через 9–10 мес. после посева семян. От раскрытия цветка до опадения околоцветника проходит 3 дня. Для других видов рода продолжительность жизни цветка более длительна: у *A. tagala* Cham. вскрытие пыльников происходит на третьи сутки, а околоцветник опадает через 4–5 дней после этого, следовательно, жизнь цветка длится 7–8 дней [20]. Подобная последовательность событий отмечена для *A. manshuriensis* [6], *A. paucinervis* Pomel и *A. baetica* [18]. Морфология и особенности вскрывания плода *A. fimbriata* были описаны ранее [10]: автор характеризует плод как нижнюю фрагмокарпную коробочку, которая вскрывается септифрагмо, акропетаально, при этом фрагменты плода, соответствующие отдельным гнездам, остаются соединенными в дистальной части (посредством септ), но расходятся в проксимальной части. Однако размеры плода в данной работе не представлены. Небольшие размеры плодов *A. fimbriata* (1,63 × 1,15 см) сопоставимы с таковыми для некоторых видов кирказона из того же подрода *Siphisia*, обитающих в Северной и Центральной Америке: *A. panamensis* Standl. (2,5 × 1,5 см), *A. reticulata* Nutt. (1–2 × 1–3 см), *A. serpentaria* L. (0,8–2 × 1–2 см) [15]. Интенсивность плодообразования у растений *A. fimbriata* в условиях защищенного грунта (ПП = 42 %) в 1,5–2,5 раза выше по сравнению с другими представителями рода. Например, у *A. argentina* Griseb. при свободном опылении завязывается 14,8 % плодов [25], у *A. inflata* Kunth – 15,9 [23], у *A. tagala* – 17 % [20]. Крайне низкие показатели известны для *A. maxima* Jacq. – около 2 % [24] и *A. manshuriensis* – 2,4% [6]. Весьма высоким показателем характеризуется *A. elegans* – 72,5% [22]. Согласно нашим результатам, среднее число

семян в коробочке *A. fimbriata* – 73 шт. В плодах от свободного опыления, полученных в теплице Университета штата Пенсильвания (США), насчитывалось более 100 семян [19]. По литературным данным, у представителей рода наблюдается довольно широкий диапазон варьирования числа семян на плод: от 11 шт. у *A. paucinervis* [16], около 30 шт. у *A. baetica* [17] до 85–91 у *A. californica* [14] и до 520 шт. у *A. maxima* [23]. Показатель семенной продуктивности *A. fimbriata* (ПС = 42,6 %) несколько выше, чем у других травянистых видов кирказона – *A. paucinervis* (25,6 %) [16] и *A. contorta* (26,7 %) [21]. Наиболее высокий показатель имеет деревянистая лиана *A. manshuriensis* – 95,5 % [6].

## Заключение

Растения *A. fimbriata*, культивируемые в защищенном грунте на юге Приморского края, в течение года проходят полный цикл развития. Выявлены и охарактеризованы пять периодов морфогенеза. В первый год развития как результат последовательной смены периодов морфогенеза формируется морфологический тип *A. fimbriata* – плейохазиальное растение с удлинёнными полегающими побегами и подземным клубнем стеблекорневого происхождения. Генеративные особи характеризуются сменой направления роста побегов; длительным периодом цветения и плодоношения; протогиничными цветками, приспособленными к перекрестному опылению, при этом отмечено наличие самосовместимости, что обеспечивает возможность самоопыления; уровнем плодородности и семенной продуктивности выше 40 %; развитием многолетнего подземного запасующего клубня.

Выявленные особенности роста и развития позволяют *A. fimbriata* адаптироваться к новым географическим условиям и за пределом ареала сохранить свойственный растению этого вида облик.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.П. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семья. Л.: Наука, 1990. 204 с.
2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
3. 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: сб. ст. Горький: Изд-во ГГУ, 1974. Вып. 2. С. 76–81.
4. Колаковский А.А. Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1980. Т. 1. 210 с.
5. Наконечная О.В., Нестерова С.В., Воронкова Н.М. Онтогенез *Aristolochia contorta* (Aristolochiaceae) в Приморском крае // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1505–1515.
6. Наконечная О.В., Корень О.Г., Нестерова С.В. и др. Репродуктивная биология *Aristolochia manshuriensis* Ком. (Aristolochiaceae) в условиях интродукции // Растительн. ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 3. С. 14–25.
7. Нестерова С.В., Наконечная О.В. Онтогенез кирказона маньчжурского (*Aristolochia manshuriensis* Ком.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. 5. С. 59–63.
8. Норматова Р.К. Биологии плодоношения интродуцированных видов рода Аристолохия // Интродукция и акклиматизация растений / ред. Ф.Н. Русанов. Ташкент: Фан, 1974. Вып. 11. С. 104–106.
9. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
10. Романов М.С. Сравнительная карпология рода *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) // Вестн. ИрГЦХА. 2011. Вып. 44. С. 124–130.
11. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–205.
12. Смирнова Е.С. Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 5. С. 578–588.
13. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 353 с.
14. Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C. Comparative morphology of seeds of four closely related species of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Aristolochiaceae, Piperales) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 148. P. 433–436.
15. Barringer K., Whittemore A.T. Aristolochiaceae // Flora of North America, North of Mexico. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. Vol. 3. P. 44–53.

16. Berjano R., de Vega C., Arista M. et al. A multi-year study of factors affecting fruit production in *Aristolochia paucinervis* (Aristolochiaceae) // *Am. J. Bot.* 2006. Vol. 93, N 4. P. 599–606.
17. Berjano R., Arista M., Ortiz P.L., Talavera S. Persistently low fruiting success in the Mediterranean pipevine *Aristolochia baetica* (Aristolochiaceae): a multi-year study // *Plant Biol.* 2011. Vol. 13 (Suppl. 1). P. 109–117.
18. Berjano R., Ortiz P.L., Arista 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. Vol. 11. P. 6–16.
19. 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. Vol. 13, N 13. 25 p. – <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/13/13>.
20. Murugan R., Shivanna K.R., Rao R.R. Pollination biology of *Aristolochia tagala*, a rare species of medicinal importance // *Current Science.* 2006. Vol. 91, N 6. P. 795–798.
21. Nakonechnaya O.V., Gorpenchenko T.Yu., Voronkova N.M. et al. Embryo structure, seed traits, and productivity of relict vine *Aristolochia contorta* (Aristolochiaceae) // *Flora.* 2013. Vol. 208. P. 293–297.
22. Petch T. Notes on *Aristolochia* // *Ann. R. Bot. Gard. Perad.* 1924. Vol. 8. P. 1–108.
23. Sakai S. *Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama // *Am. J. Bot.* 2002. Vol. 89, N 3. P. 527–534.
24. Schmidt O.C. Aristolochiaceae // Engler A., Prantl K. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Ed. 2. Leipzig: W. Engelmann, 1935. Bd. 16b. S. 204–242.
25. Trujillo C.G., Sérsic A.N. Floral biology of *Aristolochia argentina* (Aristolochiaceae) // *Flora.* 2006. Vol. 201. P. 374–382.