

СТРОЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ *Aristolochia tomentosa* (Aristolochiaceae)

© 2020 г. О. В. Наконечная*[®], Г. В. Белова*, Т. Ю. Горпенченко*,
В. М. Казарин*, В. М. Локтионов*

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
просп. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

[®]E-mail: markelova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 24.12.2019 г.

Принята к публикации 02.02.2020 г.

Изучены динамика цветения, строение цветка, гинецея, андроеца редкой реликтовой лекарственной лианы *Aristolochia tomentosa* Sims. Установлено, что развитие от стадии едва заметного бутона до открытия цветка длится 20, цветения одного цветка – 5 сут. Отмечено, что цветки протогиничные, пыльцевые зерна *A. tomentosa* безапертурные, сфероидально-сплюснутые, полярный диаметр 30.72 ± 1.89 , экваториальный – 33.21 ± 0.56 мкм. Обнаружено, что анатомическое строение гинецея и андроеца *A. tomentosa* близко к таковому у азиатского вида *A. manshuriensis* и отражает консервативность признаков, сохранившихся у видов после отклонения от предковой формы.

DOI: 10.31857/S0002332920050082

Представители рода *Aristolochia* (Aristolochiaceae) – реликты третичного периода – найдены в отложениях с эоцена, в плиоцене на территориях Европы, Северной Америки, Восточной Азии (Колаковский, Дорофеев, 1963). Виды *Aristolochia* представлены разными жизненными формами, в частности лианами, кустарниками и корневищными травами (Razzak *et al.*, 1992; Endress, 1994). Большинство видов – источники лекарственных веществ, которые используют в восточной медицине (Zhou *et al.*, 2011).

Ранее была выдвинута гипотеза о расхождении предков травянистых восточно-североамериканских и древесных видов рода *Aristolochia* во время олигоцена (González *et al.*, 2014). Эти авторы выделили два кластера: неотропический и североамериканский/восточно-азиатский. Всплеск видообразования у представителей *Aristolochia* в каждом из двух кластеров произошел в миоцене. При расхождении континентов произошло разделение видов внутри этих кластеров. В результате два генетически наиболее близких один к другому представителя рода *Aristolochia* секции *Siphisia* (*A. tomentosa* Sims. и *A. manshuriensis* Kom.) оказались в разных точках земного шара, на разных континентах (González, Stevenson, 2002; Ohi-Toma *et al.*, 2006; González *et al.*, 2014).

A. tomentosa – древесная лиана, обитающая в 14 штатах США (Алабама, Арканзас, Джорджия, Иллинойс, Индиана, Канзас, Кентукки, Луизиана, Миссури, Оклахома, Северная Каролина,

Теннесси, Техас, Флорида) (Barringer, Whittermore, 1997). Несмотря на широкий ареал, этот вид редкий (Ward *et al.*, 2003), что связано с приуроченностью к определенным местообитаниям. Растения *A. tomentosa* произрастают на аллювиальных почвах вдоль рек и ручьев на высоте до 500 м над уровнем моря (Pfeifer, 1966; Joyner, Chester, 1994; Barringer, Whittermore, 1997) и на открытых участках под пологом леса вдоль дорог (Burk, Zebryk, 2001).

A. manshuriensis – древесная лиана, эндемик Маньчжурского флористического района с ограниченным фрагментированным ареалом (Куренцова, 1968). Она произрастает в Китае, на Корейском п-ове; в России небольшие популяции находятся на юго-западе Приморского края (Воробьев, 1968; Oh, Pak, 2001). Вид занесен в Красную книгу РСФСР (1988) как “исчезающий”. Условия обитания данного вида во многом сходны с условиями обитания *A. tomentosa* на территории Северной Америки.

При анализе данных о генетической близости *A. tomentosa* и *A. manshuriensis* (González, Stevenson, 2002; Ohi-Toma *et al.*, 2006; González *et al.*, 2014), произрастающих на разных континентах, возникает вопрос о сохранении от предковой формы черт морфологически сходных или эволюционировавших с течением времени у исследуемых видов. Существует гипотеза, что у видов секции *Siphisia* присутствуют черты стазиса (черты стазиса – определенные характеристики, ко-



Рис. 1. *Aristolochia tomentosa*. а – растение с цветками; б – цветок на третий день цветения; в – части околоцветника (часть отгиба, зева, трубки); г – участок трубки с восковым налетом; д – трубка в области сгиба и часть камеры; е – камера с волосками внутри; ж – гиностемий в женской фазе цветения; з – гиностемий в мужской фазе цветения; и – завязь с белым опушением; к – семена. Размер линейки: а – 100, б – 5, в – и – 1, к – 2 мм.

которые мало изменились или не изменились совсем в течение тысяч лет) или что некоторые характеристики видов претерпели значительные изменения (выработали адаптации), так как растения переместились в новые климатические и растительные зоны (Adams *et al.*, 2005b). Этими авторами было показано, что в прорастании семян видов в секции *Siphisia* обнаружены и черты стазиса, и адаптационные изменения, которые проявляются в особенностях покоя и прорастания семян, а также в разных требованиях к температурным режимам, которые необходимы для развития зародыша (Adams *et al.*, 2005a, b).

Данные о биологии размножения *A. tomentosa* фрагментарны. Исследования особенностей опыления цветков, строения репродуктивных органов в известной нам литературе отсутствуют. Полученные

характеристики репродуктивных органов *A. tomentosa* могут быть полезны для уточнения вопросов систематики растений семейства Aristolochiaceae.

Цель работы – исследовать цветение, морфологические и анатомические особенности строения гинецея и андроецея *A. tomentosa* в условиях интродукции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

A. tomentosa – одревесневающая лиана, высота которой достигает 25 м (рис. 1) (Barringer, Whittemore, 1997). Листья сердцевидные, заостренные или притупленные на вершине, мелкосердцевидные в основании (шириной 8–15, длиной 9–20 см), сильноопушенные сверху и снизу. Цветки одиночные, расположены в пазухах листа, по форме

коленчатые (Pfeifer, 1966), пурпурные, желтые и зеленые, цветут в конце весны и летом (Barringer, Whittermore, 1997). Камера (мешочек) околоцветника шаровидная или цилиндрическая, 0.5–1 × 0.5–0.8 см; сирикс отсутствует; трубка изогнутая, 1–3 (1.5) × 0.5 см (Barringer, Whittermore, 1997). Отгиб околоцветника 3-лопастной, лопасти треугольные (2 × 2 см). Гиностемий 3-лопастной, высотой 3 и шириной 6 мм, пыльников 6 в трех группах (Pfeifer, 1966).

Плоды *A. tomentosa* были собраны с нескольких лиан, произрастающих на берегах р. Камберленд и Лонг-Понд в округе Монтгомери (штат Теннесси), в ноябре 2000 г. и октябре 2001 г. Семена были пророщены в лабораторных условиях и перенесены в условия закрытого грунта в частной коллекции с неконтролируемыми условиями микроклимата – отоплением в осенне-зимний период, регулярным ручным поливом. Температура воздуха летом и зимой 20–28 и 10–15°C соответственно. Растения выращивали в контейнерах с почвенной смесью. Одна лиана достигла генеративного состояния. Ее цветки использовали для исследования динамики цветения, анатомического строения гинецея и андроеца. Систематическое положение *A. tomentosa* и других видов, использованных в обсуждении результатов, соответствует опубликованным ранее данным (González, Stevenson, 2002). Для определения сроков цветения отмечали даты раскрытия и увядания 50 цветков. Для получения морфометрических данных измеряли по 30 цветков *A. tomentosa* в 2017 и 2018 гг. и 20 цветков *A. manshuriensis*.

Для гистологического исследования использовали 10 цветков в женской фазе цветения (пыльники закрыты). Цветки и завязи фиксировали в смеси, содержащей формалин, уксусную кислоту и этиловый спирт (FAA) (7, 7 и 100 мл соответственно), затем заливали в парафин по общепринятой методике (Паушева, 1970). Срезы толщиной 8–10 мкм окрашивали гематоксилином и альциановым синим по модифицированным методикам (Камелина и др., 1992; Жинкина, Воронова, 2000). Для определения фертильности пыльцевых зерен использовали окраску ацеткармином (5 цветков в женской и 5 цветков в мужской фазах цветения (пыльники открыты)) (Паушева, 1970). При интерпретации результатов применили антоморфологический метод изучения пыльцы (Хохловым, 1978). Препараты анализировали под микроскопом Axioscop 40 (Zeiss, Германия). Для проведения электронного сканирующего микроскопического исследования поверхности пыльцевого зерна пыльники и пыльцевые зерна фиксировали в глицериновом альдегиде в течение 3 сут, перед проведением исследования их отмывали от фиксатора проточной водой. Далее образцы высушивали, монтировали на специальные подложки, напыляли углеродом и исследовали под мик-

роскопом EVO (Zeiss). Восприимчивость рыльца определяли по методике Робинсон (Robinson, 1924).

Для получения фотографий репродуктивных органов и семян использовали микроскоп Zeiss SteREO Discovery.V12 с цифровой видеокамерой AxioCam MRc и программное обеспечение CombineZM. Микроскопическое оборудование было предоставлено Центром коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток. Полученные данные обрабатывали с использованием компьютерного пакета стандартных программ Excel. Результаты представлены как средние значения со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения *A. tomentosa* в условиях закрытого грунта достигают раннего генеративного состояния через 17 лет после посадки проростков. К генеративному периоду длина лианы увеличивается более чем на 10 м. Растения *A. tomentosa* листопадные (рис. 1а). Разворачивание листьев происходит одновременно с цветением. Листья сердцевидные длиной 13.89 ± 0.46 , шириной 12.25 ± 0.39 , глубиной выемки пластинки листа 2.20 ± 0.07 , длиной черешка 3.85 ± 0.11 см.

В условиях закрытого грунта цветение начинается в конце февраля, заканчивается в середине мая. В пазухе листа развивается цветок и/или укороченный генеративный побег, несущий цветок. Развитие от стадии едва заметного бутона до стадии открытия цветка происходит за 20 сут. Цветки на цветоножках без прицветников, цветоножки длиной 20.83 ± 1.78 мм. Околоцветник светло-зеленый, зигоморфный (рис. 1б, табл. 1); в основании находится вздутие (камера), трубка изогнута, диаметр зева 4.98 ± 0.17 мм. Отгиб околоцветника ярко-желтый. С внутренней стороны трубка околоцветника окрашена бордовыми пятнами на белом фоне (рис. 1в–д); в области камеры окраска темно-бордовая, вокруг гиностемия околоцветник внутри почти белый (рис. 1е).

Цветки открываются в течение всего дня, чаще в утренние часы. Период цветения одного цветка – 5 сут. За весь период цветения на лиане открылось >100 цветков. Цветки обоеполюе, протогиничные. Репродуктивные органы (пыльники, рыльце и пестик) срастаются вместе с образованием гиностемия (рис. 1ж, з, 2), его размеры приведены в табл. 1. Секрет на рыльце пестика появляется в день открытия цветка; цветок готов к опылению. Пыльники раскрываются через 2.5–3 сут после раскрытия цветка. К этому времени лопасти рыльца смыкаются (рис. 1з), секрет на них отсутствует; опыления не происходит. Через 5 сут после открытия цветка околоцветник высыхает и опадает.

Таблица 1. Характеристики цветков *Aristolochia tomentosa* и *A. manshuriensis*

Характеристика цветков	<i>A. tomentosa</i>	<i>A. manshuriensis</i>
Период от появления бутона до распускания околоцветника, сут	20	18–20*
Период цветения отдельного цветка, сут	5	7–9*
Высота отгиба околоцветника, мм	18.31 ± 0.73	27.70*
Ширина отгиба околоцветника, мм	19.63 ± 0.73	28.70*
Длина трубки околоцветника, мм	17.27 ± 0.74	73.40*
Ширина трубки околоцветника, мм	4.81 ± 0.24	10.70*
Длина камеры околоцветника, мм	8.27 ± 0.23	17.10*
Ширина камеры околоцветника, мм	8.03 ± 0.17	15.30*
Высота гиностемия, мм	2.25 ± 0.09	4.86 ± 0.15
Ширина гиностемия, мм	3.43 ± 0.13	4.61 ± 0.12
Длина завязи, мм	14.61 ± 0.90	11.78 ± 0.38
Ширина завязи, мм	3.63 ± 0.09	3.52 ± 0.12
Полярный диаметр пыльцевого зерна, мкм	30.72 ± 1.89	44.00**
Экваториальный диаметр пыльцевого зерна, мкм	33.21 ± 0.56	48.50**

Примечание. * – данные, приведенные ранее (Нестерова, Наконечная, 2016); ** – данные, приведенные ранее (Наконеchnауа, Kalachev, 2018).

Рыльце *A. tomentosa* трехлопастное. Эпидерма рыльца представлена округлыми мелкими (до 15 мкм) плотно прижатыми одна к другой клетками (рис. 2б). Участки, воспринимающие пыльцу, находятся на апикальной и латеральной частях рыльца в области, прикрывающей пыльника (рис. 2б, в). Эти участки представлены одним слоем вытянутых в высоту слизеобразующих клеток (до 50 мкм), заполненных секреторными каплями. Нижние слои рыльца состоят из крупных паренхимных (до 70 мкм) многоугольных клеток. Столбик открытый, его составляют стилодии шести плодolistиков. Канал столбика выстлан стигматоидными клетками. Проводящие пучки столбика расположены по два в каждом из стилодиев, проходят вдоль столбика. В средней части столбика проводящие пучки разделяются и отходят к пыльникам.

Завязь синкарпная 6-гнездная, нижняя, цилиндрическая (рис. 1и, 2а, табл. 1). Мелкие низкопризматические клетки составляют эпидерму завязи, ниже расположен слой клеток субэпидермы, соответствующий по размеру клеткам эпидермы (рис. 2а, г). В завязи длина клеток паренхимы достигает 50 мкм (рис. 2г). Проводящая система состоит из трех проводящих пучков в дорсальной части каждого плодolistика и небольших проводящих тяжей в вентральной части на границе срастания плодolistиков. Проводящие пучки *A. tomentosa* коллатеральные закрытые. Внутри завязи располагаются многочисленные семязачатки размером ~300 мкм (рис. 2а). Они анатропные, крассиуцеллятные, битегмальные, с массивным фуникулузом длиной 274.28 ± 1.80 мкм, шириной 104.17 ± 1.45 мкм (рис. 2и, к). Наружный

интегумент короче внутреннего, состоит из двух слоев клеток, внутренний – из трех слоев. Нуцеллус эллипсоидной формы, длиной 163.69 ± 7.51, шириной 88.09 ± 2.13 мкм.

Пыльники биспорангиатные (рис. 2д), по 4 шт. на каждой из трех лопастей рыльца (рис. 1ж, з). Пыльники трехслойные. Наружный слой (эпидерма) состоит из мелких клеток, в среднем слое клетки крупные высокопризматические. Полость пыльника выстилают мелкие клетки тапетума (рис. 2б, в, д). Пыльцевые зерна округлой формы, безапертурные (рис. 2е, ж, табл. 1). Отношение длины полярного диаметра к экваториальному (коэффициент P/E) составляет 1.10. Согласно данному значению коэффициента по классификации Уокера и Дойла (Walker, Doyle, 1975) по форме такие зерна сфероидально-сплюснутые. Экзина бугорчатая с мелкими перфорациями (рис. 2з). В пыльниках 24 560 ± 990 пыльцевых зерен. Доля фертильности пыльцевых зерен в пыльниках в женскую фазу цветения цветка составила 97.79 ± 0.71, в мужской фазе – 60.34 ± 14.12%. Доля дефектности в женской фазе цветения низкая (2.20 ± 0.71%). Варианты дефектных пыльцевых зерен представлены на рис. 3а–г. Пророщенных пыльцевых зерен в пыльниках в женской фазе цветения цветка нет, в то время как мужская фаза цветения характеризовалась наличием пророщенных пыльцевых зерен с пыльцевыми трубками разной длины (29.24 ± 9.07%) (рис. 3д–ж).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно приведенным ранее данным (Barringer, Whittermore, 1997) в природных условиях *A. tomento-*

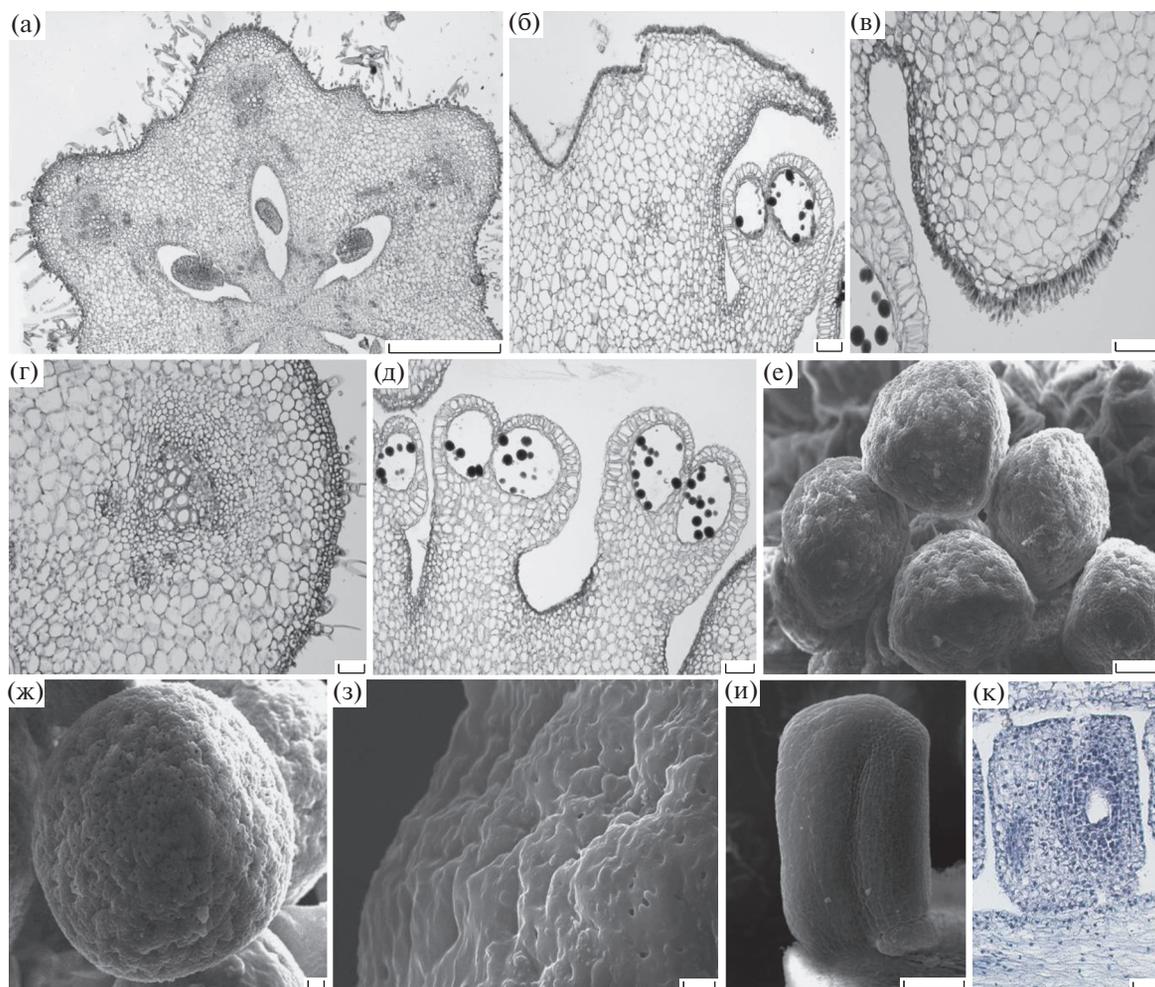


Рис. 2. Строение репродуктивных органов *Aristolochia tomentosa*. а – поперечный срез завязи; б – продольный срез части рыльца и пыльника; в – участок рыльца с волосками, воспринимающими пыльцу; г – участок завязи с проводящим пучком; д – поперечный срез пыльников с пыльцевыми зёрнами; е, ж – пыльцевые зёрна; з – поверхность пыльцевого зёрна; и, к – семязачаток. Масштаб: а – 500; б, в, д, и – 100; г, к – 50; е – 10; ж – 2; з – 1 мкм.

sa цветет поздней весной и летом. Более ранние сроки цветения в нашем эксперименте могут быть связаны с оптимальными условиями произрастания лианы в частной коллекции. Другие представители секции *Siphisia*, например североамериканский вид *A. macrophylla* Lam. и азиатский вид *A. manshuriensis*, в природных популяциях цветут также поздней весной, в начале лета (Barringer, Whittermore, 1997; Наконечная и др., 2014). При этом у *A. manshuriensis* период цветения короткий – 3 нед (Наконечная и др., 2014).

Длительность развития бутона от момента появления в пазухе листа до момента открывания цветка у видов рода *Aristolochia* разная. Так, развитие бутона у травянистых видов *A. fimbriata* Cham. и *A. elegans* Mast. (секция *Gymnolobus*) происходит быстрее, чем у древесного вида *A. tomentosa* (10 и 14 сут соответственно) (Наконечная и др., 2015, 2016). В то же время у древесного вида

A. manshuriensis длительность периода развития бутона такая же, как у *A. tomentosa* (Наконечная и др., 2014). Скорость развития бутона не зависит от размера цветка, но, вероятно, у травянистых форм она выше, и бутон открывается быстрее.

По окраске отгиба цветков *A. tomentosa* был выявлен полиморфизм. Ранее было отмечено (Pfeifer, 1966), что цветки данного вида пурпурные, желтые и зеленые. На нашей лиане цветки имели желтый отгиб околоцветника, как и цветки, описанные ранее (Barringer, Whittermore, 1997). Был выявлен полиморфизм окраски отгиба околоцветника у *A. manshuriensis*, *A. anguicida* Jacq., *A. oblongata* Jacq. и *A. pilosa* Kunth (Наконечная, Нестерова, 2013; González, Pabón-Mora, 2015). Разнообразная окраска, вероятно, имеет приспособительный характер для привлечения большего видового разнообразия потенциальных опылителей.

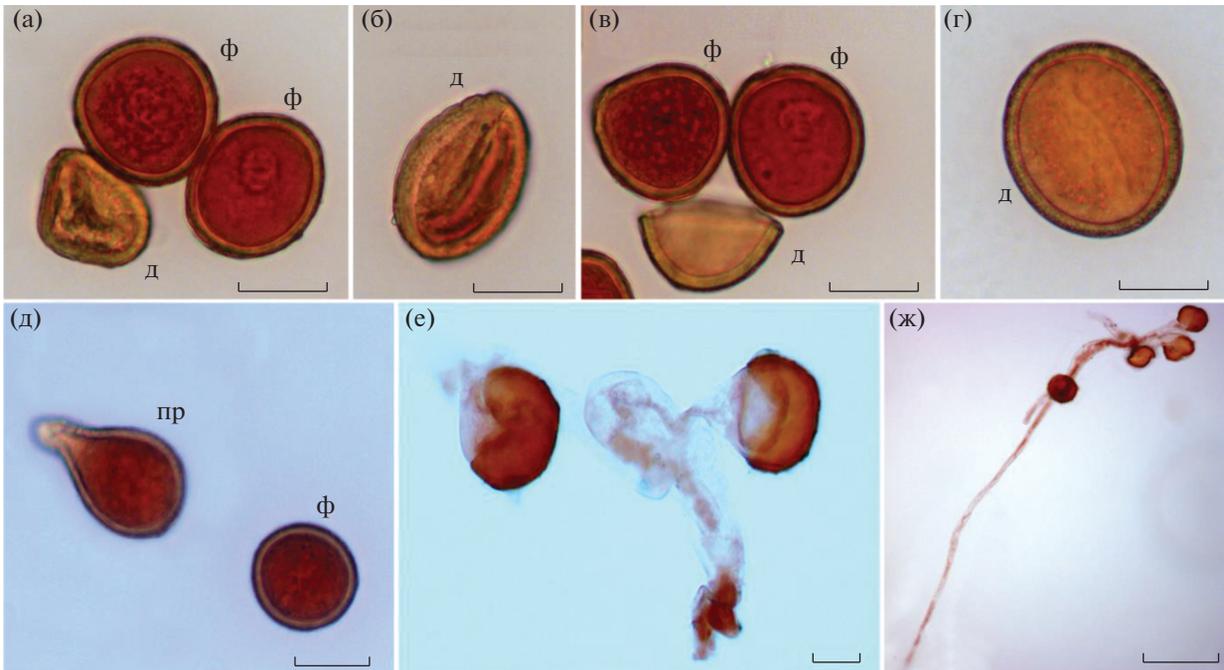


Рис. 3. Пыльцевые зерна *Aristolochia tomentosa*. а–г – фертильные (ф) и дефектные (д) пыльцевые зерна; д–ж – прорастание (пр) пыльцевой трубки. Масштаб: а–е – 20, ж – 100 мкм.

Размеры частей околоцветника цветков (камеры, трубки, отгиба) *A. tomentosa*, раскрывшихся на лиане в условиях интродукции, находятся в диапазоне значений, приведенных ранее для растений из природных популяций (Pfeifer, 1966; Barringer, Whittermore, 1997). Размеры частей околоцветника будут ограничивать потенциальных опылителей, так как ширина зева в верхней части трубки и ее диаметр не превышают 5 мм. Опылители должны быть достаточно мелкими, чтобы пролезть в отверстие. Ранее на цветках *A. tomentosa* были отмечены жуки *Canifa pallipes* (Melsheimer) (Scaptiidae) (Graham, 2010), мухи *Megaselia fungicola* (Coquillett) (Phoridae) (Robertson, 1928). На цветках других видов *Aristolochia* также были отмечены мухи, участвующие в опылении цветков (Verjano *et al.*, 2009; Наконечная и др., 2014).

Строение репродуктивных органов у представителей рода *Aristolochia* сходно. У видов секции *Siphisia*, к которой относится и *A. tomentosa*, рыльце трехлопастное, сформированное срастанием боковых поверхностей стилодий плодолистиков. Завязь *A. tomentosa*, как и все растение, имеет густое опушение, отсутствующее у других видов рода. Вероятно, данный признак можно использовать как систематический.

Морфологическое и анатомическое строения гинецея и андроцея *A. tomentosa* сходны с таковыми у *A. manshuriensis* (Наконечная и др., 2014). Строение проводящей системы завязи *A. tomentosa* имеет черты, сходные с отмеченными ранее для

A. manshuriensis (Наконечная и др., 2006), за исключением строения центрального дорсального проводящего пучка плодолистика, который коллатеральный открытый. Строение семязачатка *A. tomentosa* – систематический признак, совпадающий с таковым у других видов рода (*A. elegans*, *A. erecta* L., *A. fimbriata*, *A. grandiflora* Sw. и т.д.) (Nair, Narayanan, 1962; Igersheim, Endress, 1998; González, Rudall, 2003).

Пыльцевые зерна *A. tomentosa* безапертурные, как у других представителей рода (Nair, Narayanan, 1962; González *et al.*, 2001; Lu *et al.*, 2015; Nakonechnaya, Kalachev, 2018; и др.). Между тем наблюдаемая сплюснутость пыльцевых зерен *A. tomentosa* отличает их от большинства исследованных видов *Aristolochia*, за исключением *A. adalica* Tosunoğlu & Malyer, *A. hirta* H. Buek (Tosunoglu, Malyer, 2014) и *A. manshuriensis* (Nakonechnaya, Kalachev, 2018), у которых можно наблюдать то же соотношение P/E .

По размеру пыльцевые зерна *A. tomentosa* меньше, чем у большинства исследованных видов рода *Aristolochia*, но близки по размерам к пыльце *A. contorta* (27.0–30.0) (Lu *et al.*, 2015), *A. fimbriata* (25.0) (González *et al.*, 2001). При этом у генетически наиболее близкого к *A. tomentosa* азиатского вида *A. manshuriensis*, произрастающего на территории России, пыльцевые зерна крупнее в 1.5 раза (Nakonechnaya, Kalachev, 2018).

Для *A. tomentosa* выявлены высокая фертильность (~100%) и, соответственно, низкая дефектность пыльцевых зерен (~2%). Согласно мнению С.С. Хохлова (Хохлова, 1968), дефектной считает-

ся пыльца, степень дефектности которой >11%. Для исследованного вида дефектность пыльцевых зерен в цветках женской фазы цветения низкая, что свидетельствует о полноценном функционировании андроеца. В то же время изменение показателей фертильности и дефектности в мужской фазе цветения, когда многие пыльцевые зерна прорастают, свидетельствует о быстром изменении в морфологическом состоянии пыльцевых зерен.

В целом некоторые особенности *A. tomentosa* (одновременное разворачивание листьев и цветение, срок развития бутона от появления до раскрытия цветка, форма цветка с трехлопастным отгибом, наличие трехлопастного рыльца, анатомическое строение репродуктивных органов, форма пыльцевых зерен) близки к таковым у *A. manshuriensis* (табл. 1), что может отражать черты предковой формы, сохранившиеся в неизменном состоянии на протяжении тысячелетий. Вероятно, выявленные характеристики — черты эволюционного стаза у североамериканского и азиатского представителей рода *Aristolochia*. В то же время по размерам околоцветника, гиностемия, завязи, пыльцевых зерен виды различаются (табл. 1). Кроме того, наличие густого опушения цветков и завязей *A. tomentosa* отличает вид от других представителей рода. Данные характеристики могут быть результатом адаптации к измененным условиям существования и наличия иного состава опылителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучены динамика цветения, строение цветка и репродуктивных органов. Отмечено, что общий план строения репродуктивных органов *A. tomentosa* характерен для других представителей рода. Сходное строение репродуктивных органов у видов рода отражает консервативность данных признаков, сохранившихся у видов после отклонения от предковой формы, и может отражать черты стаза у *A. tomentosa*. Между тем различия в динамике цветения, форме околоцветника, размерах частей цветка и репродуктивных органов, пыльцевых зерен позволяют безошибочно идентифицировать *A. tomentosa* среди других видов рода.

Работа выполнена при финансовой поддержке ДВО РАН (грант № 18-4-049).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 275 с.
- Жинкина Н.А., Воронова О.Н. О методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 168–171.
- Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93–96.
- Колаковский А.А., Дорофеев П.И. Порядок 3. Aristolochiales // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Государственное научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр, 1963. С. 439.
- Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Куренцова Г.Э. Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 72 с.
- Наконечная О.В., Нестерова С.В. Примитивные признаки и адаптации реликтовой лианы *Aristolochia manshuriensis* // Вестн. КрасГАУ. 2013. Вып. 1. С. 40–47.
- Наконечная О.В., Нестерова С.В., Воронкова Н.М. Биология размножения *Aristolochia elegans* (Aristolochiaceae) в условиях *ex situ* // Ботан. журн. 2016. Т. 101. № 10. С. 1190–1201.
- Наконечная О.В., Горпенченко Т.Ю., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Строение гинецея и андроеца *Aristolochia manshuriensis* (Aristolochiaceae) // Растит. ресурсы. 2006. Т. 42. Вып. 3. С. 37–42.
- Наконечная О.В., Нестерова С.В., Воронкова Н.М., Холина А.Б. Онторморфогенез *Aristolochia fimbriata* Cham. (Aristolochiaceae) в условиях защищенного грунта // Вестн. ДВО. 2015. № 1. С. 50–57.
- Наконечная О.В., Журавлев Ю.Н., Булгаков В.П., Корень О.Г., Сундукова Е.В. Род Кирказон на Дальнем Востоке России (*Aristolochia manshuriensis* Kom. и *A. contorta* Bunge). Владивосток: Дальнаука, 2014. 153 с.
- Нестерова С.В., Наконечная О.В. Цветение и плодоношение представителей рода *Aristolochia* L. в условиях культуры // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. Шестой Междунар. науч. конф. СПб.: СИНЭЛ, 2016. С. 356–359.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 254 с.
- Хохлов С.С. Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Наука, 1968. 152 с.
- Хохлов С.С. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Наука, 1978. 223 с.
- 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. 2005a. V. 148. № 4. P. 433–436.
- Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C. Trait stasis versus adaptation in disjunct relict species: evolutionary changes in seed dormancy-breaking and germination requirements in a subclade of *Aristolochia* subgenus *Siphisia* (Piperales) // Seed Sci. Res. 2005b. V. 15. № 2. P. 161–173.
- Barringer K., Whittermore A.T. *Aristolochiaceae* Jusseu // Flora of North America, North of Mexico. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1997. V. 3. P. 44–53.
- 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 the genus // Plant Biol. 2009. V. 11. № 1. P. 6–16.

- Burk C.J., Zebryk T.M. Woody *Aristolochia* species in western Massachusetts // *Rhodora*. 2001. V. 103. № 916. P. 427–430.
- Endress P.K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances // *Plant Syst. Evol.* 1994. V. 192. P. 79–97.
- González F., Pabón-Mora N. Trickery flowers: the extraordinary chemical mimicry of *Aristolochia* to accomplish deception to its pollinators // *New Phytol.* 2015. V. 206. P. 10–13.
- González F., Rudall P.J. Structure and development of the ovule and seed in Aristolochiaceae, with particular reference to *Saruma* // *Plant Syst. Evol.* 2003. V. 241. № 3–4. P. 223–244.
- 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. V. 26. P. 25–60.
- González F., Rudall P.J., Furness C.A. Microsporogenesis and systematics of Aristolochiaceae // *Bot. J. Linn. Soc.* 2001. V. 137. № 3. P. 221–242.
- González F., Wagner S.T., Salomo K., Symmank L., Samain M.-S., Isnard S., Rowe N.P., Neinhuis Ch., Wanke S. Present trans-Pacific disjunct distribution of *Aristolochia* subgenus *Isotrema* (Aristolochiaceae) was shaped by dispersal, vicariance and extinction // *J. Biogeogr.* 2014. V. 41. P. 380–391.
- Graham E.E. Host plant relationships and chemical communication in the Cerambycidae: Doct. diss. Urbana: Univ. Illinois Urbana-Champaign, 2010. 116 p.
- Igersheim A., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // *Bot. J. Linn. Soc.* 1998. V. 127. № 4. P. 289–370.
- Joyner J.M., Chester E.W. The vascular flora of cross creeks national wildlife refuge, Stewart County, Tennessee // *Castanea*. 1994. V. 59. № 2. P. 117–145.
- Lu L., Wortley A.H., Li D., Wang H., Blackmore S. Evolution of angiosperm pollen. 2. The basal angiosperms // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2015. V. 100. № 3. P. 227–269.
- Nair N.C., Narayanan K.R. Studies on the *Aristolochiaceae*. I. Nodal and floral anatomy // *Proc. Natl Inst. Sci. India*. 1962. V. 28. P. 211–227.
- Nakonechnaya O.V., Kalachev A.V. Pollen ultrastructure in *Aristolochia manshuriensis* and *A. contorta* (Aristolochiaceae) // *Protoplasma*. 2018. V. 255. № 5. P. 1309–1316.
- Oh S.-Y., Pak J.-H. Distribution maps of vascular plants in Korea. Seoul: Academybook Publ. Co, 2001. 997 p.
- Ohi-Toma T., Sugawara T., Murata H., Wanke S., Neinhuis C., Murata J. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on sequences of *rbcL*, *matK*, and *phyA* genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers // *Syst. Bot.* 2006. V. 31. № 3. P. 481–492.
- Pfeifer H.W. Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1966. V. 53. № 2. P. 115–196.
- Razzak M.A., Ali T., Ali S.I. The pollination biology of *Aristolochia bracteolata* Lamk (Aristolochiaceae) // *Pak. J. Bot.* 1992. V. 24. № 1. P. 79–87.
- Robertson C. *Flowers and Insects*. Carlinville, Illinois, 1928. 221 p.
- Robinson I. Die Färbungsreaktion der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütenuntersuchungsmethode // *Sitzungsber. Akad. Wiss.* 1924. Bd 133. H. 6. S. 181–211.
- Tosunoglu A., Malyer H. *Aristolochia adalica* (Aristolochiaceae), a New Species from Anatolia, Turkey // *Ann. Bot. Fenn.* 2014. V. 51. № 3. P. 161–166.
- Walker J.W., Doyle J.A. The bases of angiosperm phylogeny: palynology // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1975. V. 62. P. 664–723.
- Ward D.B., Austin D.F., Coile N.C. Endangered and threatened plants of Florida, ranked in order of rarity // *Castanea*. 2003. V. 68. № 2. P. 160–17.
- Zhou J., Xie G., Yan X. *Encyclopedia of traditional chinese medicines: molecular structures, pharmacological activities, natural sources and applications*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. V. I. 557 p.; V. II. 525 p.; V. III. 669 p.; V. IV. 636 p.; V. V. 601 p.; V. VI. 730 p.

The Structure of *Aristolochia tomentosa* (Aristolochiaceae) Reproductive Organs

O. V. Nakonechnaya^{1, #}, G. V. Belova¹, T. Yu. Gorpenchenko¹, V. M. Kazarin¹, and V. M. Loktionov¹

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, prosp. 100-letya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia

[#]e-mail: markelova@biosoil.ru

The dynamics of flowering, the structure of the flowers, gynaecium, androecium of the rare relict medicinal liana *Aristolochia tomentosa* Sims were studied. The flower development from the stage of barely noticeable bud to opening was shown to last for 20 days, and each flower blooming continued for 5 days. The flowers were noted to be protogynous. The pollen grains were oblate-spheroidal without apertures, with the polar diameter of $30.72 \pm 1.89 \mu\text{m}$, equatorial – $33.21 \pm 0.56 \mu\text{m}$. The anatomical structure of *A. tomentosa* gynaecium and androecium was found to be close to that of Asian species *A. manshuriensis*. This similarity reflects the conservatism of the features that were kept in the species after deviating from their ancestral form.