

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *ARISTOLOCHIA MANSHURIENSIS*
(*ARISTOLOCHIACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

© О. В. Наконечная*, О. Г. Корень*, С. В. Нестерова**,
В. С. Сидоренко*, А. Б. Холина*, Т. Б. Батыгина***, Ю. Н. Журавлев*

Семенная продуктивность, как составляющая репродуктивного процесса, является одним из важных показателей жизнеспособности вида в конкретных условиях (Вайнагий, 1974). Реальная семенная продуктивность может снижаться вследствие различных внешних факторов – температуры почвы и воздуха, влажности, длины светового дня и интенсивности освещения, условий погоды конкретного сезона, приходящие на такие фенофазы, как цветение и созревание плодов и семян (Пономарев, 1960; Вайнагий, 1974; Добрецова, Беговатова, 1974; *Seeds of woody plants ...*, 1974; Кузнецова, 1978; Левина, 1981; Батыгина, 1987). Важную роль в плодообразовании играют факторы, связанные с особенностями строения и развития репродуктивных органов (дефектная пыльца, малое количество пыльцевых зерен в гнездах пыльника, аномальные изменения зародышевого мешка и др.) (Charlesworth, 1989; Плотникова, Кудряшкина, 1976; Батыгина, 1987; Орел, Семенова, 1989), которые определяются генотипом (Charlesworth, 1989; Кузнецова, 2003). При неблагоприятных условиях нормальный процесс образования репродуктивных структур нарушается, что снижает продуктивность растения. Исследования реакции растений на действие каких-либо факторов позволяют выявить наиболее чувствительные фенофазы и критические стадии в развитии репродуктивных структур.

Сложно протекают процессы опыления и оплодотворения у реликтов, которые изначально существовали в условиях, отличающихся от современных. В связи с этим особенно важно изучить данные процессы у видов растений, находящихся под угрозой исчезновения. Ясность в этих вопросах необходима для разработки подходов и методов сохранения вида.

Кирказон маньчжурский *Aristolochia manshuriensis* Kom. – реликтовая лиана, эндемик Маньчжурского флористического района с ограниченным ареалом, постепенно сокращающимся из-за антропогенного воздействия. Вид занесен в Красную книгу России (1988) как находящийся под угрозой исчезновения. Л.Н. Слизик отметила (1978), что самовоспроизводство вида умеренное. Ранее Г.Э. Куренцова (1968) отнесла *A. manshuriensis* к «явно регрессирующим, поскольку он заметно сокращает свой ареал как под влиянием природных факторов, так и в еще большей степени в связи с деятельностью человека». По нашим наблюдениям в течение ряда лет (с 90-х гг.) численность популяций продолжает сокращаться.

Известно, что *A. manshuriensis* успешно выращивают во многих ботанических садах и в частных коллекциях вне его природных местообитаний. При этом взрослая лиана часто активно цветет, но не плодоносит. Подобное явление наблюдается у некоторых других представителей рода *Aristolochia* (Норматова, 1974). Детального

исследования биологии цветения *A. manshuriensis* до сих пор не было проведено. В ряде работ (Головач, 1973, Слизик, 1978) определяли длительность цветения, однако, описание детального наблюдения за динамикой цветения *A. manshuriensis* отсутствует.

Актуальность настоящих исследований диктуется необходимостью сохранения генофонда и выяснения причин слабого возобновления этого исчезающего ценного растения. Изучение репродуктивной биологии *A. manshuriensis* позволит выявить адаптивные возможности и критические периоды, играющие решающую роль в выживании данного вида и предложить определенные подходы и методы, позволяющие управлять отдельными этапами онтогенеза и прогнозировать успех реинтродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на растениях, произрастающих на территории Ботанического сада-института (БСИ) ДВО РАН и в условиях частной коллекции в пригороде Владивостока. В природных популяциях плодоносящие взрослые растения в настоящее время остались только в труднодоступных местах, при этом взрослые лианы взбираются на деревья так, что вся генеративная часть растения находится в верхнем ярусе леса, на высоте 15 м и выше. Это делает практически невозможным изучение цветения *A. manshuriensis* в природе. В условиях интродукции цветущие растения доступны, а цветение и созревание плодов, по нашим наблюдениям, проходит в те же сроки, что и в природных популяциях, поэтому изучение динамики цветения *A. manshuriensis* проводили на интродуцированных растениях в период массового цветения с 15 по 25 мая 2003 и 2004 гг.

Наблюдения за суточной ритмикой распускания цветков проводили по методике А.П. Пономарева (1960), но отмеченные цветки после раскрытия не удаляли в связи с ценностью данного растения. Количество раскрывшихся бутонов проверяли каждый час.

Проведение мониторинга проводили в 2003 г. в период массового цветения в пригороде Владивостока в условиях частной коллекции на ежегодно хорошо плодоносящих растениях. Опылителей собирали в период цветения в мае 2001-2003 гг.

Для изучения скорости прорастания пыльцы проводили темпоральную фиксацию пестиков в смеси: формалин, уксусная кислота и этиловый спирт (7 мл: 7 мл: 100 мл) с интервалами в 5, 10, 15 мин (до 6 часов). Постоянные препараты готовили 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 исследования фертильности пыльцы использовали ацетокарминовый метод (Паушева, 1970). Препараты исследовали с помощью микроскопа LM 2 при увеличении об. 6,3X, 16X, 40X, 90X и ок. РК 10x15,5X.

Для определения семенной продуктивности подсчитывали число цветков и завязавшихся плодов (для определения процента плодообразования наблюдали за 1500 цветков), потенциальную семенную продуктивность (ПСП), фактическую семенную продуктивность (ФСП) и процент семенификации (ПС) на плод (Работнов, 1960; Вайнагий, 1973, 1974; Злобин, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика цветения. По нашим наблюдениям, первые цветки *A. manshuriensis* появляются в конце апреля (25-30), массовое цветение происходит в период с 10 по 20

мая, а к 5 июня остаются лишь единичные цветки. По наблюдениям Л.Н. Слизык (1977), начало цветения отмечали 10-20 мая, массовое 29 мая – 15 июня. Смещение сроков цветения может объясняться изменениями метеорологических условий г. Владивостока за последние 30 лет.

При проведении опыта по изучению скорости роста околоцветника и завязи выявили, что у данного вида закладывается большое количество бутонов, но развиваются и раскрываются около 50%. Увеличение размеров околоцветника в течение первой недели незначительно, но в течение второй недели скорость роста околоцветника и завязи резко увеличивается. Развитие бутона до открытия цветка проходит в течение 20 дней.

Цветок *A. manshuriensis* представляет собой подковообразно или U-образно изогнутую трубку, до 9 см длиной. Отгиб околоцветника неглубоко трехлопастной (рис. 1). Цветки обоеполые, одиночные или по два в пазухах листа. Столбик образован кондупликатными стилодиями 6-ти плодолистиков, которые, глубоко срастаясь боковыми поверхностями друг с другом, образуют 6-ти-гнездную синкарпную завязь. Стилодии, частично сросшиеся по два, образуют трехлопастное рыльце и канал в центре столбика, т. е. столбик открытый. Пыльники биспорангиатные, по всей длине прирастают к рыльцу и столбику, с образованием гиностемия. Нами не выявлено морфологических различий в строении цветков по сравнению с описаниями, приведенными ранее (Головач, 1963; Слизык, 1978).

Наблюдения за суточной ритмикой цветения показали, что после 20.00 до 6.00 утра цветки не открываются, но после 6.00 лопасти околоцветника *A. manshuriensis* начинают отгибаться. Наиболее интенсивное цветение наблюдалось в первой половине дня (рис. 2). Обычно цветок раскрывается в течение нескольких минут, но иногда этот процесс затягивается на часы и даже дни (до двух суток). Раскрытие околоцветника начинается с появления щели между двумя лопастями (рис. 3), которая начинает расширяться и увеличивается в длину от края к центру околоцветника, одновременно с этим появляется вторая щель. Когда щели соединяются, лопасть отгибается (рис. 3б). С образованием 3-й щели отгибаются вторая и третья лопасти (рис. 3в), и околоцветник полностью открывается. Иногда щели образуются, но лопасти не отгибаются, т.к. остаются соединенными в центре, и околоцветник в таком состоянии увядает.



Рис. 1. Цветок *A. manshuriensis*.

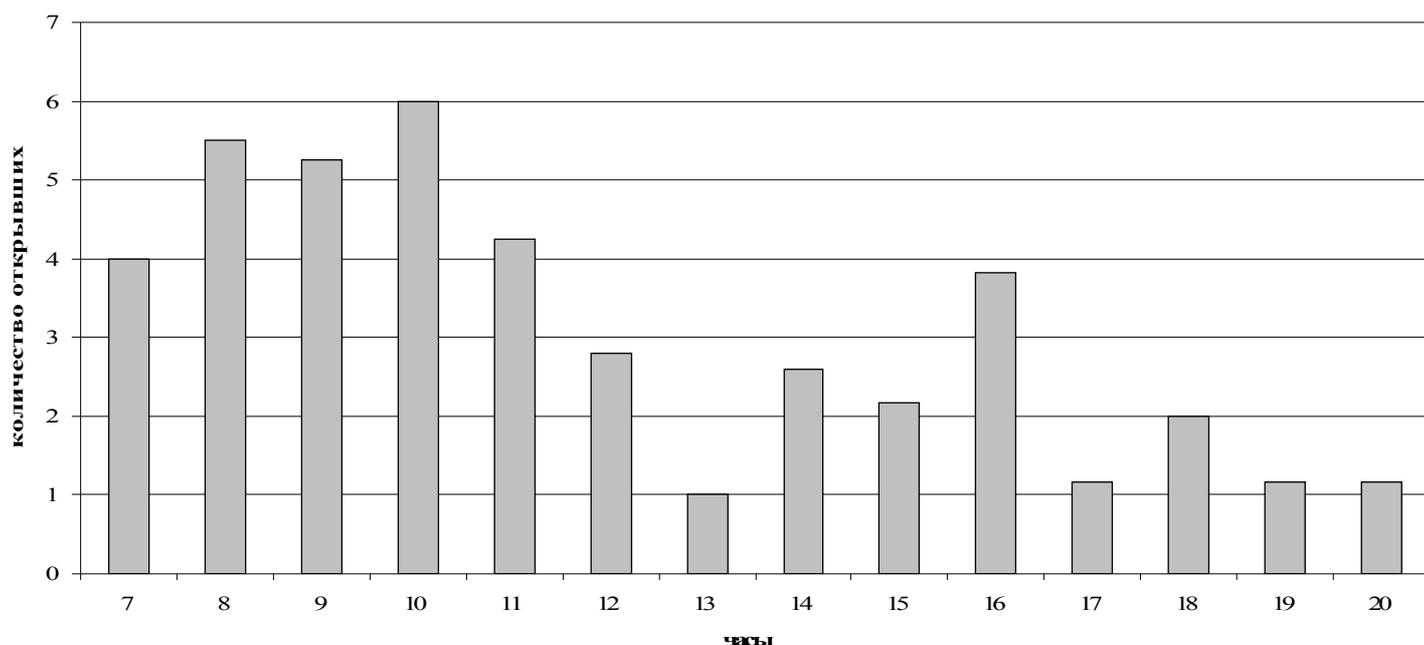


Рис. 2. Суточная ритмика цветения *A. manshuriensis*.

Цветки *A. manshuriensis* протогиничны. Рыльце становится влажным за день до того, как отогнутся лопасти околоцветника. Пыльники в этот период плотно сомкнуты. По нашим наблюдениям, пыльники раскрываются на 2-3 день после раскрытия бутона, в это время рыльца еще остаются восприимчивыми. К этому моменту зародышевый мешок полностью сформирован (рис. 4). Три слегка вытянутые антиподы расположены в халазальной части зародышевого мешка. В микропилярной части находятся две небольшие по размеру грушевидной формы клетки – синергиды и крупная яйцеклетка. Полярные ядра располагаются в центре, до оплодотворения не сливаются. Аномалий в строении зародышевого мешка не обнаружено.

Пыльца округлой формы с утолщенной оболочкой, без апертур. Экваториальный диаметр $27.1 \cdot 10^{-4}$ мкм. Процент фертильных пыльцевых зерен 97%, степень дефектности пыльцы – 3% от общего числа пыльцевых зерен. В пыльниках одного цветка обнаружено 10 000-13 000 пыльцевых зерен. Прорастание пыльцевых зерен наблюдается в течение второго часа после того, как пыльцевые зерна были нанесены на рыльце пестика.

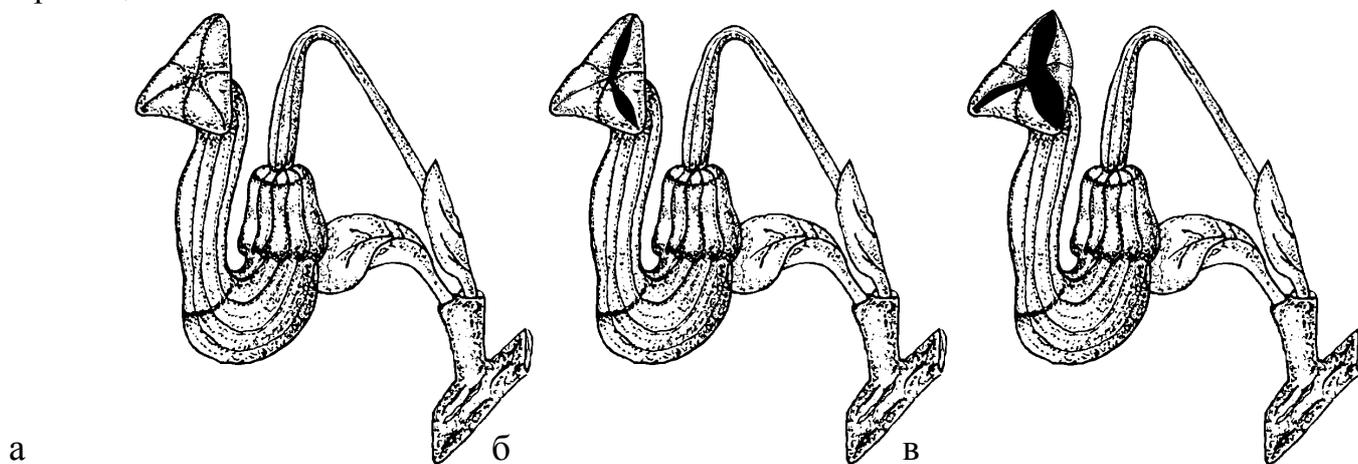


Рис. 3. Схема раскрывания венчиковидного околоцветника *A. manshuriensis*.

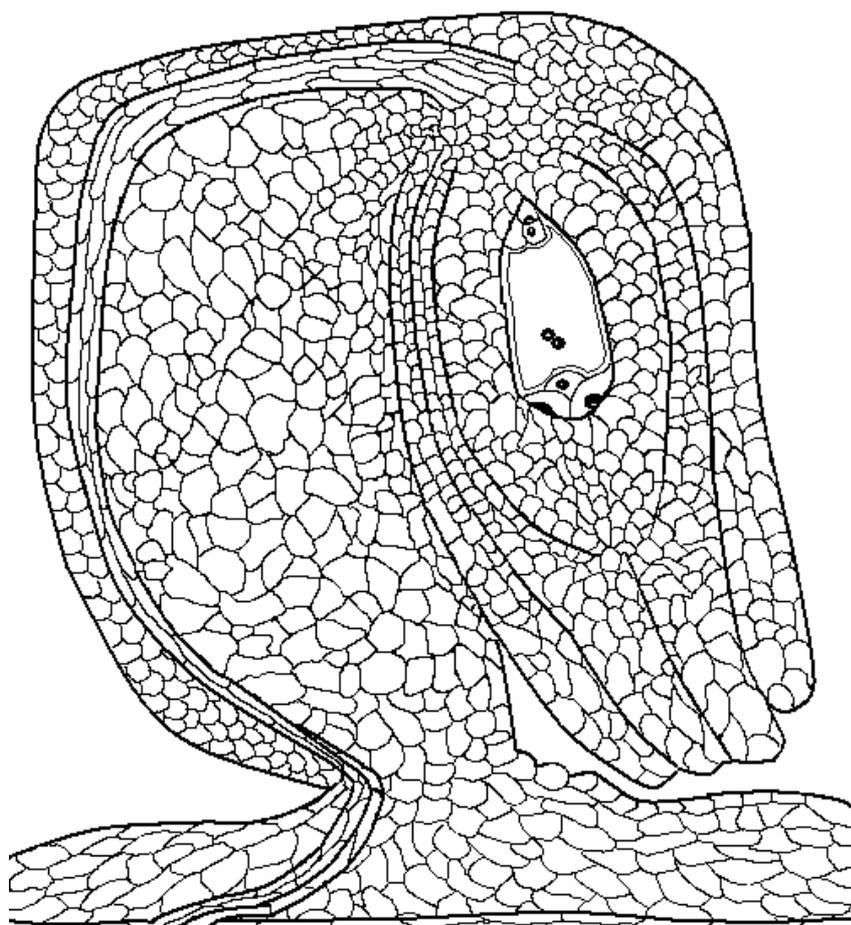


Рис. 4. Схема строения семязачатка *A. manshuriensis*: зм – зародышевый мешок, мк – микропиле.

Пыльцевая трубка растет и проникает в зародышевый мешок в течение недели.

Цветки увядают лишь на 3-5 день после окончания тычиночной фазы. В это время лопасти рыльца смыкаются, закрывая вход в канал столбика. При увядании венчик слегка бледнеет, и, становясь дряблым, опадает. Таким образом, продолжительность жизни одного цветка от момента раскрытия до опадания составляет 7-9 дней в зависимости от погодных и температурных условий (при низких температурах (8-9⁰С) цветы живут дольше).

Опылители. По нашим наблюдениям, наиболее активный лет насекомых проходит с 11 до 17 часов в теплую солнечную погоду. В пасмурную и холодную погоду опылители не летают. Нами было отмечено, что опылители, попадая в цветок, находятся в нем на протяжении нескольких часов. Среди пойманных внутри цветков кирказона насекомых (103 экземпляра), принадлежащих трем отрядам, наиболее многочисленны мухи: Anthomyiidae – 37, Chloropidae – 24, Muscidae – 11, Sepsidae – 7, Drosophilidae – 5, Lonchaeidae – 5, Phoridae – 3, Tachinidae – 3, Cecidomyiidae – 2, Sarcophagidae – 2, Calliphoridae – 1, Lauxaniidae – 1. Обнаруженные единичные представители отрядов Hymenoptera и Coleoptera, вероятно, попали в цветки *A. manshuriensis* случайно.

Плодообразование. Появление плодов в 2003, 2004 гг. нами отмечено уже в начале июня, полное созревание – в I-II декаде октября. Плод – шестигранная, более или менее цилиндрическая, коробочка, до 11 см длины и до 3 см ширины (рис. 5), при созревании растрескивается с концов на шесть створок.

Из 1500 наблюдаемых цветков в 2003 г. завязались 30 плодов, а в 2004 г. – 34 плода, т. е. процент плодообразования был 2% и 2.3% соответственно. Показатели

продуктивности на плод были довольно высокими, процент семенификации составил свыше 90% (табл.).

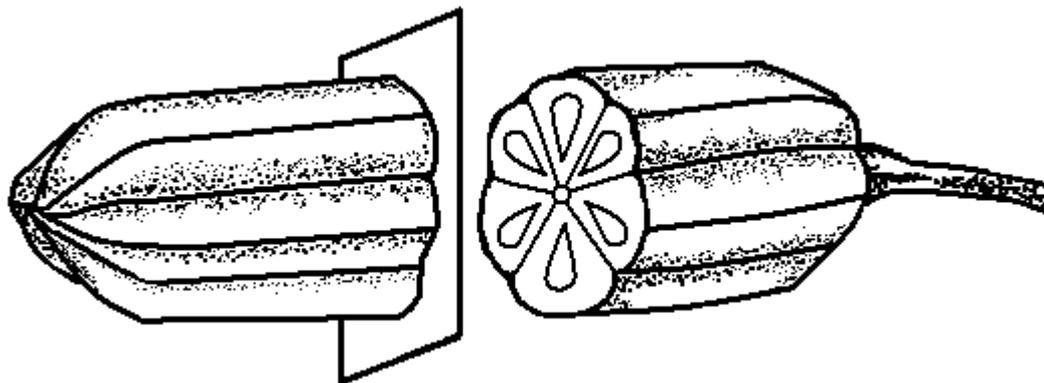


Рис. 5. Схема строения плода *A. manshuriensis*.

В условиях интродукции были установлены высокие показатели семенной продуктивности на плод (табл.), процент образования полноценных семян – 95%, что значительно выше среднего показателя для многолетних растений, составляющего 50% (Wiens, 1984). Интересно отметить, что в 1967 г. в Ботаническом саду Ленинграда этот показатель у *A. manshuriensis* был также достаточно высок и составил 80.84% (подсчитано нами на основании данных А.Г. Головач (1973)). Различие по величине реальной семенной продуктивности *A. manshuriensis*, полученной нами в 2003-2004 гг. и А.Г. Головачом в 1967 г. (1973), может быть связано с различными экологическими условиями Санкт-Петербурга и Приморья, так как известно, что уровень соотношения семян и семяночек может изменяться под действием экологических факторов (Орел, Казачковская, 1991). Высокий показатель семенной продуктивности (95%) косвенно свидетельствует о нормальном строении репродуктивных органов *A. manshuriensis*. Это предположение подтверждают и результаты исследования морфологии репродуктивных органов – нормальное строение зародышевого мешка, высокая фертильность пыльцевых зерен (97%), большое количество пыльцевых зерен в пыльниках (более 10 000). Казалось бы, растение потенциально способно производить на свет огромное количество плодов. Однако, процент плодообразования у *A. manshuriensis* очень низкий, и составляет всего 2-2.3%. Подобная картина наблюдается у древесного растения *Dipterocarpus tempehes*: завязываемость плодов – 9.6% (Kenta et all, 2002), а также у реликтового кустарника *Dedeckera eurekensis* – 2.5% (Wiens, 1989).

Причиной столь низкого процента плодообразования *A. manshuriensis* может быть следующее. Так как не более 50% бутонов развиваются до раскрытия цветка и только 2.3% плодов образуются при нормальном строении репродуктивных органов, очевидно, что среди этапов плодообразования у *A. manshuriensis* наиболее уязвимыми и критическими периодами являются 1) процесс роста бутона до момента раскрытия цветка и 2) опыление. На эти процессы влияют различные факторы, которые можно разделить на три группы – факторы внешней среды, внутренние и генотип особи.

В первую группу входят внешние факторы – температура, освещенность, влажность, почвенный субстрат. Эти факторы имеют важное значение для завязывания плодов у растений в целом (Батыгина, 1987), и у представителей рода *Aristolochia* в частности (Вульф, 1932; Норматова, 1974; Слизик, 1978). Так, было отмечено, что у *A. manshuriensis* и *A. tomentosa* плоды лучше завязываются в срединной части лианы в местах рассеянного освещения (Норматова, 1974; Слизик, 1978).

Семенная продуктивность *Aristolochia manshuriensis*

Номер плода	Семенная продуктивность		Процент семенификации
	потенциальная, шт. семян/завязь	реальная, шт. семян/плод	
1	149	145	97
2	143	136	95
3	164	156	95
4	134	132	98
5	170	160	94
6	147	139	94
7	153	141	92
Среднее	151.4±12.3	144.7±11.2	95±2

По наблюдениям Е.В. Вульфа (1932), влажность может быть принципиальным фактором, определяющим опыление кирказонов. Так, цветки *A. arborea* протогиничны. Полное созревание рыльца *A. arborea* происходит на день раньше, чем раскрываются пыльники. Однако при раскрытии цветок находится уже в тычиночной фазе, рыльца к этому моменту увядают. Данное обстоятельство объясняется влиянием высокой влажности климата, задерживающей раскрытие цветов *A. arborea* на один день. Вследствие этого, в момент полного развития рылец цветок еще закрыт, и насекомые не могут в него проникнуть, когда же он раскрывается, то рыльца уже увяли и утратили свою восприимчивость к пыльце. В отличие от *A. arborea*, рыльца цветков *A. manshuriensis*, по нашим данным, восприимчивы к пыльце около трех дней после раскрытия цветка, и влажность не является критическим фактором.

Наши наблюдения за суточной динамикой цветения вида при различных погодных условиях показали, что для раскрытия цветов *A. manshuriensis* влажность и температура не являются определяющими факторами, поскольку цветение интенсивно продолжалось как в дождь при относительно низкой температуре (около 8° С), так и в сухую теплую погоду (около 15°С). На раскрытие венчика влияет только достижение цветком определенного размера и его способность к дальнейшему функционированию как репродуктивного органа.

Однако низкая температура окружающей среды может влиять на процесс опыления. Понижение температуры способно замедлить полное открывание цветков, что может затруднить проникновение внутрь опылителей. Кроме этого, в пасмурную погоду при температуре 8-12° активность опылителей минимальна. Так как строение цветка и окраска кирказона приспособлены для перекрестного опыления, главным образом, цветочными мухами, дождливая и холодная погода может стать основной причиной отсутствия опыления. Таким образом, теплая погода не является определяющим фактором для развития цветка, но в значительной мере способствует его опылению.

Ранее было высказано предположение, что причиной низкой завязываемости плодов *A. manshuriensis* является недостаток или отсутствие опылителей (Головач, 1973). Во время наших наблюдений в БСИ ДВО РАН и в частной коллекции недостатка в опылителях не было. Так как на лиане одновременно с полностью открывшимися цветками присутствуют полураскрывшиеся и уже увядшие цветки, насекомые могут переносить зрелую пыльцу с одного цветка на другой. Период цветения *A. manshuriensis*, составляющий 3-4 недели, массовое цветение (на протяжении примерно

2-х недель) в совокупности с продолжительной жизнью отдельного цветка (7 дней) должны повышать вероятность опыления.

Отмеченные нами некоторые особенности, а именно, изогнутость трубки околоцветника, иногда неполное раскрытие венчика, протогиния - предполагают строгую специализацию цветка к перекрестному опылению. С одной стороны, это позволяет растению экономить ресурсы за счет того, что вызревают зародыши только с определенными, «приспособленными» генотипами. С другой стороны, эти особенности цветка затрудняют успешное протекание процесса опыления. Наличие насекомых, способных перенести пыльцевые зерна от одного цветка к другому, определяет успешное завязывание плодов. У *A. manshuriensis* такими насекомыми являются двукрылые: Anthomyiidae и Chloropidae. Выяснение видового состава опылителей, посещающих цветы *A. manshuriensis* в местах, где он активно цветет, но не плодоносит, могло бы ответить на вопрос о том, является ли наличие данных насекомых определяющим для осуществления опыления *A. manshuriensis*.

Вторую группу факторов, влияющих на плодообразование, составляют различные аномалии строения и функционирования репродуктивных органов: дефектность пыльцы, малое количество пыльцевых зерен в гнездах пыльника, строение зародышевого мешка, стерильность семяпочек и др. Так, у *Faba bona* выявлено, что если число стерильных семяпочек составляет 60% или более, то цветок опадает (Орел, Семенова, 1989). Эта закономерность установлена и для хлопчатника (Орел и др., 1989). Однако, как уже было отмечено ранее, аномалий в строении репродуктивных органов *A. manshuriensis* не установлено. Известно, что при длительной жизни цветка могут происходить необратимые изменения мужского и женского гаметофитов, увеличивается возможность появления аномалий на разных этапах онтогенеза (Орел и др., 1986; Казачковская и др., 1991; Орел, Казачковская, 1989, 1991), и как следствие - показатель потенциальной семенной продуктивности снижается. Для выяснения возможных изменений у *A. manshuriensis* необходимы дальнейшие исследования.

Несмотря на то, что цветок продуцирует большое количество пыльцы, немногие пыльцевые зерна прорастают на рыльце пестика. Вероятно, рыльце выполняет барьерную функцию, частично препятствуя прорастанию пыльцы. Известно, что структура поверхности рыльца, физиолого-биохимическое взаимодействие пыльцы и рыльца, состав и свойства их белков находятся под генетическим контролем и являются основными факторами, регулирующими оплодотворение (Roggen, 1972; Shivanna, 1979). У самонесовместимых растений, к которым, вероятно, относится *A. manshuriensis*, пыльца с того же самого цветка, попавшая на рыльце пестика, препятствует прорастанию пыльцы из других цветков, как это происходит у некоторых видов цветковых растений (Charlesworth, 1989). Возможно, физиолого-биохимическое взаимодействие пыльцы и рыльца, ведущее к избирательному прорастанию пыльцы в ткани пестика, является одной из причин низкой завязываемости плодов *A. manshuriensis* по отношению к обильному цветению.

Кроме этого, возможно, что растение просто не способно довести до полной зрелости такое количество закладывающихся плодов. Плодовая абортация является показателем ограниченного количества ресурсов для полного плодоношения, т.е. растение «экономит» ресурсы для роста и выживания на следующий сезон. Подобная картина была обнаружена при исследовании других видов растений (Bertin, Wilson, 1980; Wilson, Prece, 1980; Charlesworth, 1989; Тимонин, Савицкий, 1997).

В третью группу факторов, влияющих на семеношение, входит генотип особи и генетическое разнообразие популяции. Так, Н.Ф. Кузнецова (2003) причинами массовой

дегенерации зародышей в период раннего эмбриогенеза для сосны называют: 1) инбридинговую депрессию, проявление которой приурочено к раннему эмбриогенезу; 2) повышенное число нарушений в наследственной программе «сильных» мужских и женских гамет (если при слиянии гамет летали перейдут в гомозиготное состояние, это приведет к гибели возникающих от них «сильных (наиболее приспособленных к эндосперму)» зародышей. Другие авторы также считают, что у цветковых растений гибель зародышей и снижение завязываемости плодов часто обусловлены инбридинговой депрессией (Gigord et al, 1998) или разнонаправленностью отбора на разных стадиях онтогенеза (Солбриг, Солбриг, 1982). Наши популяционно-генетические исследования *A. manshuriensis* не выявили наличие инбридинга в природных популяциях; в то же время мы наблюдали избыток гетерозигот по полиморфным локусам (Наконечная и др., 2004). Одной из причин избытка гетерозигот может быть отбор в пользу гетерозигот на ранних стадиях развития растения, т.е. гибель гомозиготных зародышей. Кроме того, сегрегационный груз также может сильно влиять на плодообразование. Так, для *Dedeckera eurekensis*, обладающей высоким уровнем гетерозиготности, установлен низкий процент плодообразования, что, по мнению авторов, обусловлено генетическим грузом (Wiens, 1989). Для *A. manshuriensis* в наших исследованиях был определен высокий уровень гетерозиготности (Наконечная и др., 2004). Возможно, что низкая завязываемость плодов у *A. manshuriensis* также обусловлена генетическим грузом и отбором на ранних стадиях эмбриогенеза. Проверка этого предположения требует дальнейших генетических исследований.

Таким образом, выявлено, что семенное возобновление *A. manshuriensis* лимитируется на различных этапах развития цветка и завязывания плодов. На ранних этапах недоразвитие свыше 50% бутонов, скорее всего, связано с ограниченностью пластических ресурсов лианы. Следующим решающим этапом для успешного оплодотворения является осуществление перекрестного опыления: наличие достаточного количества подходящих опылителей и приемлемых погодных условий для лета насекомых. Кроме того, можно предположить, что генотип растения оказывает существенное влияние на процесс плодообразования. Для более детального выяснения причин пониженного плодообразования необходимы дальнейшие исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование репродуктивной биологии *A. manshuriensis* и охарактеризована динамика цветения, описано строение зародышевого мешка и пыльцевых зерен, определены продолжительность жизни одного цветка (7-9 дней), состав опылителей, фертильность пыльцы (97%), количество пыльцевых зерен в пыльниках (более 10 000-13 000), процент плодообразования (2-2.3%), семенная продуктивность на плод (95%). Показано, что, по крайней мере, два момента являются критическими в семенной репродукции *A. manshuriensis*: ранняя стадия развития цветка (до раскрытия), на которой растение теряет свыше 50% бутонов, и собственно оплодотворение, успешность которого у *A. manshuriensis* очень низка, несмотря на нормальное функционирование репродуктивных органов.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта «Изучение репродуктивной системы редких растений» ДВО РАН 2004 г. (№ 04-3-Г-06-040), гранта

Президента РФ по поддержке ведущих научных школ Российской Федерации: "Разработка теоретических основ семенной репродукции цветковых растений" (НШ-2148.2003.4).

Авторы благодарят сотрудников ДВО РАН С.Ф. Васюкевич, А.Г. Васюкевича за предоставленную возможность проведения экспериментов в условиях частной коллекции и Г.Е. Титову за помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л., Наука. 1987.
- Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т.9, вып. 2. С. 284-296.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826-831.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Л., 1932.
- Головач А.Г. Аристолохия маньчжурская (кирказон маньчжурский) *Aristolochia manshuriensis* Kom. // Зеленое строительство. Л., 1963. С. 35-52.
- Головач А.Г. Лианы, их биология и использование. Л., 1973.
- Добрецова Т.Н., Беговатова Н.А. Влияние фитоценотической среды на семенную продуктивность мари белой (*Chenopodium album* L.) и некоторые особенности биологии ее семян // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1974. С. 152-158.
- Жинкина Н.А., Воронова О.Н. О методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 6. С. 168 – 171.
- Злобин Ю.А. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. СПб, 2000. С. 260-262.
- Казачковская Е.Б., Вишнякова М.А., Орел Л.И. Самонесовместимость и отмирание семян до опыления как факторы снижения семенной продуктивности *Medicago sativa* и *Medicago varia* (Fabaceae) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 12. С. 1682-1695.
- Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 4. С. 93 – 96.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988.
- Кузнецова В.М. Сравнительное изучение цветения и плодоношения экзотов на родине и в районах интродукции // Бюлл. ГБС. 1978. Вып. 110. С. 18-22.
- Кузнецова Н.Ф. Направление отбора в жизненном цикле сосны обыкновенной // Лесоведение. 2003. 9-16.
- Куренцова Г.Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981.
- Наконечная О.В., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Аллозимная изменчивость исчезающего растения кирказона маньчжурского (*Aristolochia manshuriensis* Kom.): значение для сохранения генофонда // Цитология. 2004. Т. 46, № 9. С. 826-827.
- Норматова Р. К биологии плодоношения интродуцированных видов рода Аристолохия // Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 11. Ташкент. 1974. С. 104-106.
- Орел Л.И., Константинова Л.Н., Огородникова В.Ф. и др. Фертильность семян люцерны и методы их оценки // Тр. по прикл. бот., ген., сел. Л., 1986. Т. 99. С. 10-17.
- Орел Л.И., Семенова Е.В. Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (Fabaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 467-471.

- Орел Л.И., Семенова Е.В., Зулфикоров А.Н. О причинах опадения репродуктивных органов хлопчатника и бобов // Частная генетика растений: тез. докл. Т. 2. Киев, 1989. С. 10-11.
- Орел Л.И., Казачковская Е.Б. Эмбриологические особенности цветков разного возраста у люцерны // Тр. по прик. бот. ген., сел. 1989. Т. 124. С. 25-30.
- Орел Л.И., Казачковская Е.Б. Эмбриологическая гетерогенность как причина снижения семенной продуктивности *Medicago sativa* (Fabaceae) // Бот. журн. 1991. Т. 76. №2. С. 161-172.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1970.
- Плотникова И.В., Кудряшкина Р.И. Зависимость опадения плодов черной смородины от числа семян и положения на кисти // Бюлл. ГБС. 1976. Вып. 99. С. 40-47.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Работнов Т.А. Методы семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 20-40.
- Слизик Л.Н. Сравнительный анализ сезонной ритмики развития деревянистых лиан Приморья в условиях коллекции // Природная флора Дальнего Востока (биология, использование, охрана). 1977. С. 37-44.
- Слизик Л.Н. Особенности сезонной ритмики развития некоторых реликтовых древесных лиан // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока, 1978. С. 105-112.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
- Тимонин А.К., Савицкий М.Ю. Эффективность опыления *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae S. Str.) // Бот. журн., 1997. Т. 82, №5. С. 45-52.
- Bertin R.J., Wilson M.F. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 16. P. 1744-1746.
- Charlesworth D. Why do plants produce so many more ovules than seeds? // Nature. 1989. Vol. 338, N. 2. P. 21-22.
- Gigord L., Lavigne C., Skykoff J. Partial self-incompatibility and inbreeding depression in a native tree species of La Reunion (Indian Ocean) // Oecologia. 1998. Vol. 117. P. 342-352.
- Kenta T., Shimizu K., Nakagava M., Okada K., Hamid A., Nakashizuka T. Multiple factors contribute to outcrossing in a tropical emergent *Dipterocarpus tempehes*, including a new pollen-tube guidance mechanism for self-incompatibility // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89, N 1: P. 60-66.
- Roggen H.P.J.R. Scanning electron microscopical observations on compatible and incompatible pollen-stigma interactions in Brassica. – Euphytica. 1972. Vol. 21, N 1.
- Seeds of woody plants in the United States. Washington. 1974.
- Shivanna K.R. Recognition and rejection phenomena during pollen-pestil interaction // Proc. Indian Acad. Sci. 1979. Vol. B 88, N 2, Part 2.
- Wiens D. Ovule survivorship, broad size, life history, breeding system and reproductive success in plant // Oecologia. 1984. Vol. 64, N 1. P. 47-53.
- Wiens D. Developmental failure and loss of reproductive capacity in the rare palaeoendemic shrub *Dedeckera eurekaensis* // Nature. 1989. Vol. 338, N. 2. P. 65-67.
- Wilson M.F., Prece P.W. Resource limitation of fruit and seed production in soom *Asclepias* species // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 20. P. 2229-2233.

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

**Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

***Ботанический сад им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *ARISTOLOCHIA MANSHURIENSIS*
(*ARISTOLOCHIACEAE*) UNDO THE CONDITIONS OF INTRODUCTION

O. V. Nakonechnaya, O. G. Koren, S.V. Nesterova,
V. S. Sidorenko, A. B. Kholina, T. B. Batygina, Y. N. Zhuravlev

S U M M A R Y

Aristolochia manshuriensis Kom. is a rare plant species presented by a few small populations in Russia. The species was listed in Red Book of Russia as an endemic of Manchurian floristic region (1988). In the present study we attempt to research the reproductive biology of *A. manshuriensis* with a special focus on possible causes of poor reproduction. A normal structure of *A. manshuriensis* embryo sac was shown as well as a high fertility of pollen grains (97 %), multiplicity of pollen grains in anthers (more than 10 000), long life of a single flower (7-9 days) and high values of seed set per fruit (95%) in contrast to extremely low fruit set (about 2 %). Pollinators were determined at family level.

At least two stages were found to be crucial for *A. manshuriensis* seed reproduction. During early stage of flower development (before blossom) the plant lost over 50 % floral buds, and during fertilization stage some processes could prevent a successful fruit set despite of normal functions of *A. manshuriensis* reproductive system.

Раст. ресурсы, вып. 3, 2005