



УДК 581.4

**К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РАЗВИТИЯ
ПРОРОСТКОВ И ИМАТУРНЫХ РАСТЕНИЙ
ARAUCARIA ARAUCANA (MOLINA) K. KOCH
(ARAUCARIACEAE) В ЕСТЕСТВЕННЫХ
МЕСТООБИТАНИЯХ (АРГЕНТИНА, ШТАТ НЕУКИН)**

Н.Л. Казакова * и И.С. Антонова

Аннотация. Проведено исследование араукариевых лесов, выделены и описаны соответствующие их типы в районе исследования. Сделана оценка восстановления подроста, и выживаемость семян *Araucaria araucana*. Проведено сравнение анатомического строения хвои иматурных и генеративных растений. Описано существование *A. araucana* от проростка до иматурного состояния. Выделены группы жизнеспособности иматурных растений в зависимости от экологических условий роста *A. araucana*.

Ключевые слова: *Araucaria araucana*, возрастные состояния, семя, проросток, побег, хвойные растения, жизнеспособность

Санкт-Петербургский Государственный Университет, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия; * nakazyalka@gmail.com, ulmaceae@mail.ru

Введение

В литературе имеется обширный материал по описанию лесных насаждений араукарии арауканы (SCHMIDT 1977; DONOSO 2006; DONOSO *et al.* 2008; DRAKE *et al.* 2012; HADAD *et al.* 2012). В последние годы обильны работы по популяционной изменчивости вида внутри ареала (CARDEMIL *et al.* 1984; RAFFI & DODD 1998; BEKESSY *et al.* 2002; RUIZ *et al.* 2007). Но в представленных работах обычно рассматривается общий возраст растений, в то время как работ по периодизации ростовых процессов *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch до сих пор не существует. Описывая разнообразие внешнего вида особей разного возраста в угнетенных и благоприятных условиях, авторы сталкиваются с фенотипической изменчивостью, которая затрудняет описание состояния растительного сообщества и возможности особей перейти на следующую стадию развития.

В русской школе морфобиологических исследований существует представление о периодизации большого жизненного цикла

древесных растений и выделении возрастных состояний онтогенеза растений (РАБОТНОВ 1950; Смирнова *и др.* 1976; Чистякова 1994; Савиных *и др.* 2008; Жукова 2012). Эта методика основана на подробном описании морфологических, экологических и ценотических свойств растений и позволяет предсказывать успешность развития особи и сообщества в разных ценотических состояниях.

Араукария араукана относится к весьма древнему семейству Araucariaceae. Мегастробилы *A. araucana* вызревают в течение двух лет. На зрелом дереве количество шишек достигает 20-30 шт. (SANGUINETTI 2004), содержащих 100-200 семян каждая (DONOSO & CABELLO 1978; VENÍTEZ 2005). По осени семена опадают, радиус их разбрасывания составляет до 11-15 м (MUNOS 1984; CARO 1995). Форма семени коническая, до 4 см в длину и 1-1,5 см в ширину, с треугольным выступом на вершине 1-1,5 см. Окраска покровов семени коричневая, блестящая. Вес одного семени от 3,5 до 5 г (МУРАВЬЕВА *и др.* 1974; RODRIGUES *et al.* 1983; MARTICORENA & RODRIGUEZ 1995).

A. araucana – эндемичный вид для Южной Америки, она занимает склоны Анд, со стороны Аргентины (штат Неукин) и Чили на широте от 37,4° до 40,2° с выраженным зимним периодом. Вид распространен на высоте от 800 до 2000 м н.у.м. (DONOSO 2006).

Распространение вида связывают с расселением племен Арауканов (MARINO DE LOVERA 1865; PASTORE 1939; МУРАВЬЕВА и др. 1974; GUNCKEL 1968; AAGESEN 1993). Для местного населения, плоды дерева с давних времен, являются важным продуктом питания. К настоящему времени естественные территории лесов сократились более чем в два раза и к 1999 году составляли 254 000 га. (LARA et al. 1999; DONOSO 2006). Следовательно, проблема сохранения и восстановления лесов *A. araucana* – актуальная задача современности.

В связи с этим, представляет интерес подробно охарактеризовать возрастные особенности *A. araucana* и подойти к выделению возрастных состояний. Для этого мы рассмотрели стадии онтогенеза от проростка до иматурных растений в различных типах леса. Поскольку известно, что *A. araucana* характеризуется разной степенью теневыносливости в молодом и зрелом возрасте, проведено сопоставление строения хвои на стадиях ювенильных и взрослых возрастных состояний.

Материалы и методы исследований

Исследования проводились на территории Аргентины, штат Неукин, северный берег озера Мокэуэ, граница между Аргентиной и Чили. В районе исследования *A. araucana* встречается на средних и верхних участках гор, и отдельные экземпляры достигают высоты 40 м. Верхние участки гор покрыты практически чистыми араукарниками, с уменьшением высоты над уровнем моря, к ней примешиваются разные виды рода *Nothofagus* Blume.

Район относится к зоне умеренного климата. Среднегодовые температуры +8°C - +10°C, максимальные температуры летом +20°C градусов, минимальные зимой до

-15°C - -20°C (GIGANTI & DAROTO 1990). Среднегодовое количество осадков 1000-2000 мм (GIGANTI & DAROTO 1990; DONOSO 2006), большая часть из них выпадает в виде снега в середине осени либо начале зимы и лежит до середины весны. Летом возможен период засухи продолжительностью до двух месяцев.

Описаны три группы лесов, на разных высотах. У подножия гор на высоте 1200-1340 м н.у.м. *A. araucana* встречается совместно с *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst., подлесок в этих сообществах образован *Chusquea culeou* E. Desv. На склонах на высоте 1350-1450 м н.у.м. леса образованы *A. araucana* + *Nothofagus dombey* (Mirb.) Oerst, или *A. araucana* + *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl) Krasser, изредка встречается *A. araucana* с обоими видами и подлеском из *Chusquea culeou*, *Pernettya mucronata* (L.F.) Hook et Arn, *Escallonia myrtilloides* L.f. Верхние участки гор на высоте 1450-1600 м н.у.м. занимают леса из чистой *A. araucana*, или же здесь представлены *Nothofagus dombey* + *A. araucana* с подлеском *C. culeou*, *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *Maytenus disticha* (Hook. f.) J.B. Urban. Проективное покрытие подлеска варьирует сильно от участка к участку, от 5% до 90%. С высотой над уровнем моря уменьшается участие *C. culeou* в подлеске, возрастает участие *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *M. disticha*, единично встречается *Berberis montana* Gay.

Были заложены 9 экспериментальных геоботанических площадок, размером 20×20 м, сделаны общие описания леса (формула древостоя, ярусность, средние и максимальные высоты деревьев разных видов и ярусов, средний и максимальный диаметр деревьев разных видов и ярусов, форма и высота поднятия кроны, видовой состав подлеска, его проективное покрытие и высота, уклон, экспозиция, высоты над уровнем моря). Собраны и проанализированы почвенные образцы на приборе Лесо СНН628 (для определения С, Н, N и S). Описано восстановление подроста, в пределах каждой геоботанической площадки, взяты по 3 участка 3×3 м, произведен

подсчет подроста разных групп (ювенильные растения до 0,15 м; ранние иматурные – до 0,5 м, от 0,5 до 1,5 м, от 1,5 до 3 м, и более 3 м). Сделан пересчет семян на фрагментах 1×1 м в пределах каждой геоботанической площадки, отмечено общее количество опавших семян и количество прорастающих семян. Всего проанализировано 4940 семян, из них 760 проросших. Количество проанализированных растений подроста на различных стадиях составляет 307 единиц.

В соответствии с анализом полученных данных выделили типы леса:

- Араукарник кустарниковый, 2 площадки.
- Араукариево-нотофагусовый лес с преобладанием бамбука, 5 площадок.
- Нотофагусово-араукарный мертвопокровник, 2 площадки.

Собраны проростки (ювенильная стадия) для подробного описания, (высота, диаметр, длина корня, длины ежегодных приростов, число хвои в пределах одного года, форма хвои). Взяты и проанализированы образцы хвои с деревьев G2 (генеративные растения, активно плодоносящие) для сравнения с образцами ювенильных особей.

Результаты исследований

Араукарник кустарниковый: (первая площадка – 9А.А.+1N.D.+N.P. (1560 м н.у.м.); вторая площадка – 10А.А.+N.D. (1600 м н.у.м.); Табл. 1). Они занимают самые высокие, пологие участки гор 12° и 5° соответственно, эти участки являются конечными высотными точками. Снег здесь лежит долго, и температура достаточно низкая – 0°С в начале лета в дневное время и до –5°С в ночное время. Эти участки с одной стороны (западной и северной) имеют очень крутые склоны с уклоном до 70-80°, с ручьями у подножия. Хорошо продуваемы. Здесь располагаются практически чистые араукарники, с небольшим участием *N. dombey* и *N. pumilio*. Сомкнутость крон – 0,7. Араукарии в верхнем ярусе до 25 м, средний диаметр стволов 94 см, с высоко поднятыми, зонтиковидными кронами, активно плодоносящие. Второй ярус образован также

A. araucana, 14 м, деревья угнетенные, не плодоносящие, с зонтиковидными кронами. Высота крон араукарий в верхнем ярусе – в среднем 5 м, высота крон араукарий во втором ярусе – в среднем 3 м. *N. dombey* и *N. pumilio* представлены во втором ярусе, кроны неправильной формы, с рассредоточенными по стволу ветвями. Третий ярус представлен равномерным пологом вечнозеленых кустарников *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *M. disticha* в среднем до 0,6 м, единично встречается *C. culeou* (до 1,5 м) и *B. montana* (до 1 м). Их проективное покрытие 50-70%.

Опад состоит из хвои и ветвей араукарий. На этих участках количество семян, лежащих на земле, в среднем составляет 975 тыс.шт/га. При этом прорастают, в среднем, 12,3% семян. Малое количество проросших семян может быть связано с низкими температурами этих участков и существенным колебанием температур вызванных продуваемостью участка. Влажность воздуха в таких лесах большая, и ежедневный густой туман в начале летнего периода рассеивается после 10 часов утра. Следовательно, почвы влажные. Для *A. araucana* характерно подземное прорастание, поскольку на этих пологих участках, в отсутствии поверхностного сноса, все семена попадают на мощную подстилку (2,5-3 см) из опада хвои, там и остаются. Процент выживаемости семян на первой площадке – 6,02%, а на второй площадке – 2,5% (рассчитан из семян с хорошо выраженным проклюнувшимся корнем, срок подсчета – начало лета). Больше количество проросших семян на стадии укоренения сталкиваются с условиями не подходящими для выживания и отмирают. Было рассчитано количество укорененных особей, большая их часть приходится на ювенильные и ранние иматурные особи (Рис. 1, верхние площадки).

В дальнейшем развитие молодых особей сталкивается с проблемой нехватки света и питательных веществ. Большая часть деревьев отмирает на ювенильной стадии и стадии ранней иматурной. Только 22% растений продолжают существовать в иматурной стадии в разной степени выраженности

Табл. 1. Некоторые характеристики подлеска и подроста на исследованных маршрутах: АН – Араукариено-нотофагусовый лес с преобладанием бамбука; НА – нотофагусово-араукариный мертвопопоянник; АК – Араукариный кустарничковый; А.А. – *Авасиария авасиана*; N.D. – *Нотхофагус домбер*; N.P. – *Нотхофагус ринийо*; N.A. – *Нотхофагус аляксиса*.
Table 1. Some characteristics of undergrowth and regrowth found along itineraries: АН – *Avicaria and Notoifagus forests rich in bamboo*; НА – *Notoifagus and Avicaria litterfall forest*; АК – *suffrutescose Avicaria forest*; А.А. – *Avicaria aviciana*; N.D. – *Notoifagus domber*; N.P. – *Notoifagus riniiyo*; N.A. – *Notoifagus alyaksisa*.

Тип леса	Высота, м н.у.м.	Формула древостоя	Сомкнутость древостоя	Проективное покрытие подлеска и его состав	Σ кол-во подроста (тыс./га)	К-во ювенильных растений (тыс./га)	К-во растений до 0,5 м (тыс./га)	К-во растений 0,5-1,5 м (тыс./га)	К-во растений 1,5-3 м (тыс./га)	К-во растений более 3 м (тыс./га)	Кол-во семян (тыс./га)	Кол-во прорастающих семян (тыс./га)
1 гора												
1 АН	1200	3А.А. + 7N.A.	0,5	90% <i>Clusquea cilicoi</i>	11,1	8,1	1,9	1,1	0	0	150	30
2 АН	1350	7N.P. + 3А.А. + N.D.	0,6	90% <i>Clusquea cilicoi</i>	41,75	13,3	12,2	5,55	7,4	3,3	170	40
3 АН	1460	4N.D. + 4А.А. + 2N.P.	0,7	80% <i>Clusquea cilicoi</i> , <i>Pernettya mucronata</i>	36,64	26,6	6,7	2,6	0	0,74	260	40
2 гора												
1 АН	1340	8А.А. + 2N.P. + N.D.	0,6	80% <i>Clusquea cilicoi</i> , <i>Pernettya mucronata</i>	37,77	25,2	6,7	3,7	1,8	0,37	780	130
2 НА	1440	8А.А. + 2N.D. + N.P.	0,7	5% <i>Clusquea cilicoi</i>	26,72	17,41	5,2	3	0,74	0,37	420	60
3 АК	1580	9А.А. + IN.D. + N.P.	0,7	50% <i>Pernettya mucronata</i> , <i>Escallonia myrtilloides</i> , <i>Myrtenus disticha</i>	57,8	34,4	10,4	12,6	0	0,37	960	130
3 гора												
1 АН	1230	8А.А. + 2 N.P.	0,8	35% <i>Clusquea cilicoi</i>	1,6	1,6	0	0	0	0	810	140
2 НА	1370	8А.А. + IN.P. + IN.D.	0,6	5% <i>Clusquea cilicoi</i> , <i>Pernettya mucronata</i>	16,34	11,5	4,1	0,74	0	0	400	80
3 АК	1600	10 А.А. + N.D.	0,7	70% <i>Clusquea cilicoi</i> , <i>Pernettya mucronata</i> , <i>Escallonia myrtilloides</i> , <i>Myrtenus disticha</i>	23,9	11,8	6,7	4,07	0,74	0,37	990	110

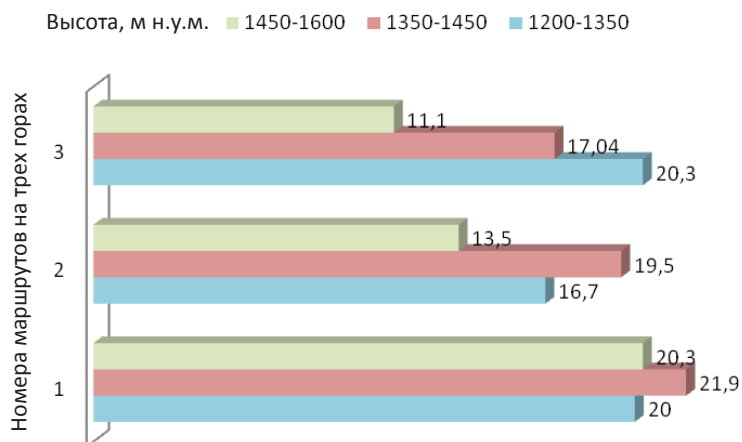


Рис.1 Процент прорастания от общего количества семян *Araucaria araucana* на исследуемых площадках, в зависимости от высоты над уровнем моря.

Fig. 1. Percent of seed germination from total seeds count of *Araucaria araucana* in study parcels depending on their altitude above sea level.

(Табл. 1; Рис. 2; Рис. 3).

Если не сложатся благоприятные условия, такие как вывал верхнего дерева, эти растения умирают. Существование в этих условиях чистых араукарников не встречает проблем, появление других пород здесь лимитируется высотой и низкими температурами.

Араукариево-нотофагусовый тип леса с участием бамбука в напочвенном покрове был отмечен на 5 площадках, занимающих разные высоты от 1200 до 1460 м н.у.м. (первая – 3А.А.+7Н.А.; вторая – 7Н.Р.+3А.А.+Н.Д.; третья – 4Н.Д.+4А.А.+2Н.Р.; четвертая – 8А.А.+2Н.Р.+Н.Д.; пятая – 8А.А.+2 Н.Р.; Табл. 1).

Здесь отмечено разное участие *A. araucana* в составе древостоя от 3 до 8 единиц. Сопутствующими породами являются *N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombey*, а участие этих пород в составе древостоя варьирует в зависимости от высоты над уровнем моря (Табл. 1). Уклон местности для этого типа леса варьирует от 6° до 37°, тип рельефа относительно равномерный, без заметных понижений или возвышений. Данный тип леса встречается в предгорьях. Здесь часто встречаются коровьи тропы, а все пологие и солнечные участки вытоптаны. Сомкнутость

крон варьирует от 0,5 до 0,8. Древостой *A. araucana* верхнего яруса – в среднем 22 м. Высота поднятия их крон составляет 16,4 м, средний диаметр их стволов – 87,3 см; кроны шаровидные или зонтиковидные, активно плодоносящие. Второй ярус образован *N. pumilio*, *N. dombey* и *A. araucana*. Средняя высота *A. araucana* второго яруса – 13,7 м, высота поднятия кроны – 7,8 м, крона зонтиковидная в стадии G1 или виргинильной. Кроны *Nothofagus* ssp. неправильной формы, с рассредоточенными по стволу ветвями. Третий ярус представлен *C. culeou*, средние его высоты – до 1,5 м. Отмечено также незначительное участие вечнозеленых кустарничков на средних высотах (Табл. 1). Проективное покрытие от 35% до 90%. Подстилка 0,5-2 см, образована опадом хвои араукарии, листьями и веточками нотофагуса и бамбука. Много валежа *Nothofagus* ssp.

Количество семян варьирует, в зависимости от участия *A. araucana* в составе древостоя, от 150 до 810 тыс. шт./га. Для этого типа леса отмечен достаточно схожий процент прорастания семян, в среднем – 18,48%. Количественная оценка выживаемости семян сильно различается, от 0,2% до 13%, хотя большая часть приходится также на ювенильные и ранние иматурные

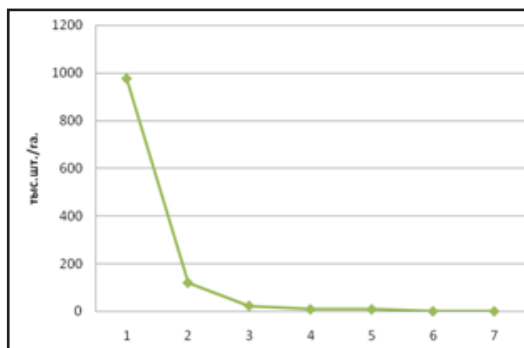


Рис. 2. Выживаемость семян в араукарнике кустарничковом: 1 – количество упавших семян; 2 – количество прорастающих семян; 3 – количество ювенильных растений; 4 – количество растений до 0,5 м в высоту; 5 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 6 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 7 – количество растений более 3 м в высоту.

Fig. 2. Seed survival in the suffruticose araucaria forest (thousands of counts per hectare): 1 – dropped seeds; 2 – germinating seeds; 3 – juvenile plants; 4 – plants having heights below 0.5 m; 5 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 6 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 7 – plants having heights equal to or above 3 m.

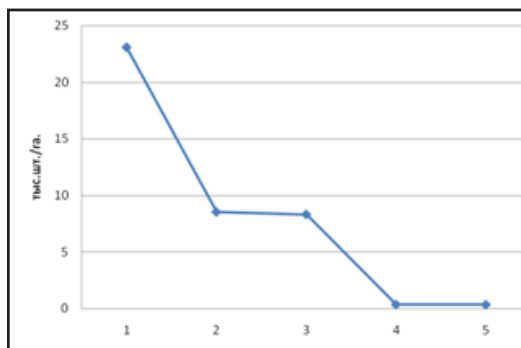


Рис. 3. Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарриевом-кустарничковом лесу: 1 – количество ювенильных растений; 2 – количество растений до 0,5 м в высоту; 3 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 4 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 5 – количество растений более 3 м в высоту.

Fig. 3. Regrowth survival in the suffruticose araucaria and nothofagus forest (thousands of counts per hectare): 1 – juvenile plants; 2 – plants having heights below 0.5 m; 3 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 4 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 5 – plants having heights equal to or above 3 m.

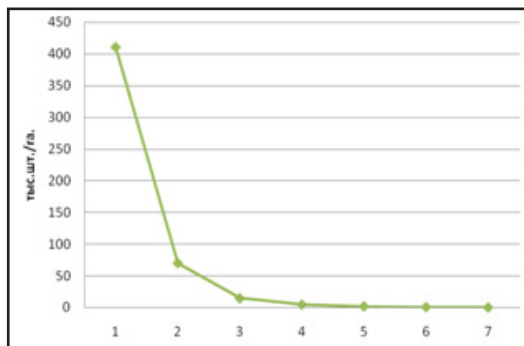


Рис. 4. Выживаемость семян в нотофагусово-араукарно-бамбуковом лесу. Обозначения – см. Рис. 2.

Fig. 4. Seed survival in the araucaria, nothofagus and bamboo forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 2.

растения. Оценка дальнейшего развития растений сильно отличается от участка к участку, на одной из площадок процент перехода на следующую стадию онтогенеза равен 0, а на другой площадке он составляет 38,9%. (Табл. 1, Рис. 4; Рис.5).

В этом типе леса проростки и подрост испытывают сильную конкуренцию за место,

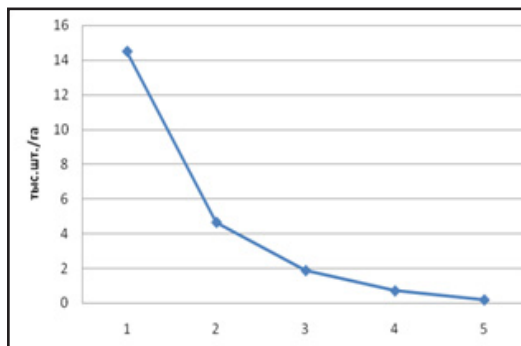


Рис. 5. Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарно-бамбуковом лесу. Обозначения – см. Рис. 3.

Fig. 5. Regrowth survival in the araucaria, nothofagus and bamboo forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 3.

воду, и питательные вещества с бамбуком, но здесь, же формируются условия достаточного прогрева, что и способствует большему, по сравнению с кустарничковым типом леса, выживанию и прорастанию араукарии. Все опушечные участки пологие и хорошо освещенные вытоптаны скотом, поэтому возобновление здесь невозможно.

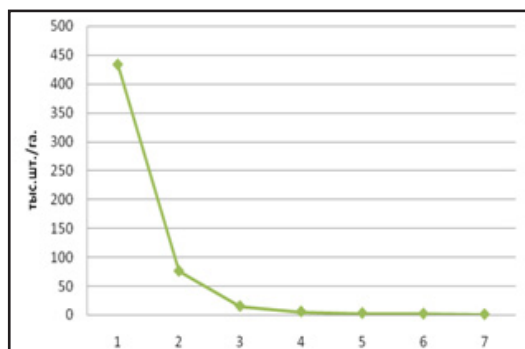


Рис. 6. Выживаемость семян в нотофагусово-араукарном мертвопокровнике. Обозначения – см. Рис. 2.

Fig. 6. Seed survival in the araucaria and nothofagus litterdrop forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 2.

Нотофагусово-араукариевый мертвопокровник был отмечен на двух площадках (первая площадка – 8А.А.+2N. D+N.P.; вторая площадка – 8А.А.+1N. P+1N.D.) на средних высотах (Табл. 1; Рис. 8). Занимает участки склонов с уклоном 40° и 20° соответственно.

В древостое преобладает араукария с 8 единицами участия. Верхний ярус на первой площадке представлен *A. araucana*, средняя высота которых составляет 25 м, средняя высота поднятия кроны – 19,5 м, а средний диаметр стволов – 95,8 см. Растения имеют зонтиковидные или шаровидные кроны, активно плодоносят. Второй ярус на этом участке слагает *N. pumilio* и *N. dombey*, их средние высоты – 23 м, кроны рассредоточены по стволам. Третий ярус образован *A. araucana*, *N. pumilio* и *N. dombey* средняя высота – 15 м, высота поднятия кроны араукарии – до 11 м; кроны зонтиковидные, не плодоносят. Сомкнутость крон – 0,6-0,7.

Проективное покрытие меньше 5%, представлено единичными экземплярами *S. culeou*, *P. micronata* высотой до 0,5 м. Отмечены коровьи тропы, пологие участки сильно вытоптаны, присутствует в массе помет. Подстилка 1-1,5 см, представлена опадом хвои араукарии, а также веточек и листьев нотофагуса, много его же валежа. Количество семян – в среднем 410 тыс. шт./га, из них прорастающих – 17,15%.

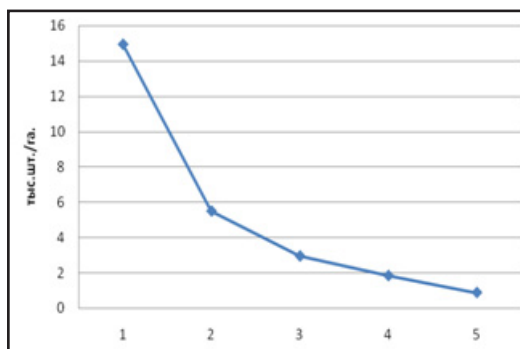


Рис. 7. Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарном мертвопокровнике. Обозначения – см. Рис. 3.

Fig. 7. Regrowth survival in the araucaria and nothofagus litterdrop forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 3.

Количественная оценка выживаемости семян на первой площадке – 6,3% (1440 м н.у.м.), а на второй площадке – 4% (1370 м н.у.м.); большая часть приходится на ювенильные и ранние иматурные растения. Дальнейшее развитие растений показывает 18,1% и 4,7% соответственно (Табл. 1; Рис. 6; Рис. 7).

В этом типе леса достаточно активно выражен снеговой сток, подстилка местами отсутствует, подрост находится в конкурентных отношениях с родительскими особями за питательные ресурсы. Активный сток, вероятно, обедняет почвы, и меняет направления ветвления (ветви подроста направлены вниз по склону). Частый веткопад, вывал и снос деревьев, повреждают подрост, в частности его корневые системы.

Материал для подробного анализа иматурных растений собран на склоне 20° уклона восточной экспозиции, в срединном поясе на высоте 1340 м н.у.м., в нотофагусово-араукариевом лесу с преобладанием в нижнем ярусе бамбука (до 2,5 м в высоту) и отдельно встречающимися экземплярами *P. micronata* (до 0,6 м в высоту). Формула – 8 *A. araucana* + 2 *N. pumilio* + *N. dombey*. Проективное покрытие 80%. Средняя высота древостоя 20 м, окружность ствола – 185 см. Среднее расстояние между деревьями – 8,58 м, средний диаметр кроны верхнего яруса – 5,5-6 м (для деревьев второго яруса), а для араукарии и



Рис. 8. Восстановление в нотофагусово-араукариевом мертвопокровнике, на участке с разреженным верхним древесным ярусом.

Fig. 8. Regrowth in the araucaria and nothofagus litterdrop forest with a sparse upper arboreal layer.

нотифагуса – 3,2-3,5 м. Много сухостоя и валежа нотифагуса. Почва влажная, рН 5,8, верхние горизонты насыщены органическим веществом. С глубины от 0,5 до 1,2 м залегают туфоподобная порода вулканического происхождения. Подстилка 1,5-2 см, состоит из опада хвои *A. araucana*, а также веток и листьев нотифагусов и бамбука. Количество семян – около 780 тыс. шт./га, из них проросших – 16,7%, выживших – 4,8%. Общее количество возобновления (от ювенильных до иматурных особей) – 37,77 тыс. шт./га. Количество ювенильных особей до 15 см без ветвления – 25,2 тыс. шт./га, до 0,5 м – 6,7 тыс. шт./га, от 0,5 до 1,5 м – 3,7 тыс. шт./га, от 1,5 до 3 м – 1,8 тыс. шт./га, более 3 м – 0,37 тыс. шт./га. Образцы G2, были взяты с упавших деревьев в верхней части кроны.

По форме и размеру хвои иматурные растения значительно отличаются от зрелых деревьев, что отражает условия существования. Иматурные растения характеризуются теневой хвоей с тонкими листовыми пластинками и мелкими, по сравнению с взрослыми растениями, клетками. Тогда как хвоя зрелого дерева,

отличается значительным количеством механических тяжей, подстилающих эпидерму и более мощным развитием крупноклеточных слоев паранхиматической ткани в центре хвоинки. Проводящие пучки очень мелкоклеточные. Устьица расположены в эпидерме густыми рядами. Плотность расположения устьиц зависит от участка на хвоинке, в срединной части листовой пластинки ряды устьиц отстоят дальше друг от друга, чем у ее окончания. Кроме того, у иматурных растений плотность расположения устьиц меньше. Отличием хвои взрослых растений от хвои иматурных растений, является присутствие большого количества астеросклерид. Часть смоляных ходов чередуется с проводящими пучками, а часть расположена ниже. Существенное различие отмечено в толщине верхней эпидермы, у взрослых особей она мощнее.

Известно, что *A. araucana* характеризуется подземным прорастанием (Муравьева и др. 1974; URRUTIA 1986; DONOSO 2006). Весной при увеличении дневных температур, из почвы появляется росток, представляющий собой развитие заложенного в семени

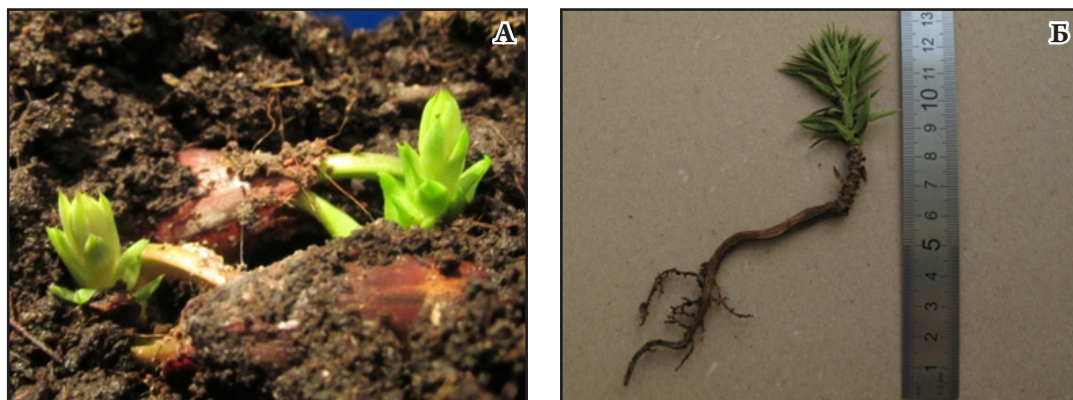


Рис. 9. Внешний вид 10- и 12-дневных проростков (А), а также 4-летней особи во время перехода к иматурной стадии (Б) *Araucaria araucana*.

Fig. 9. Common view of 10- and 12-days seedlings (А), as well as four-year plant passing to the immature stage (Б) in *Araucaria araucana*.

ростового побега, и имеющий на первом этапе 9, а затем – 12 листочков. Сначала все листочки прижаты к оси, но по мере роста распускаются и проросток вытягивается (Рис. 9).

Количество хвоинок у проростка первого дня жизни 7 шт., у пятидневного – 9 шт., у десятидневного – 15 шт., у двенадцатидневного – 21 шт. Закончивший развертывание заложенных в почке хвоинок проросток имеет, по нашим наблюдениям, 21 хвоинку, и, по видимому, столько же их заложено в семени (Рис. 9). В дальнейшем у проростка происходит растягивание междоузлий, и побег достигает окончательной величины. Гипокотиль, и по нашим наблюдениям, и по литературным данным утолщен (Муравьева и др. 1974; URRUTIA 1986), его длина составляет 41 ± 4 мм, а диаметр – 8 ± 1 мм. Высота растения в возрасте трех лет составляет 58 ± 22 мм. В основании стебля хорошо видны остатки черешков семядольных листьев. Длина корня 230 ± 30 мм, на нем развиты корневые клубеньки, а на главном корне много боковых корешков. Длина побега первого года – $13 \pm 1,5$ мм. Размер листьев первого года – 10 ± 1 мм в длину и $2,02 \pm 0,25$ мм в ширину. Расстояние между листовыми пластинками 1-1,5 мм. В первый год из семени развивается 21 ± 3 лист. Прирост второго года составляет 10 ± 2 мм. Меньшие размеры прироста второго года связаны с

необходимостью получения питательных веществ за счет работы корневой системы, а не запасов семени, из которых строится побег первого года. Количество образующихся на второй год листьев 15 ± 2 шт. Длина листа второго года 11 ± 1 мм, ширина – $3 \pm 0,3$ мм. Расстояние между листовыми пластинками мало вариабельно. Прирост третьего года обычно характеризуется большим размером, т.к. корневая система к этому моменту более развита, и составляет в среднем 35 ± 5 мм, хотя в благоприятных условиях может быть существенно больше. Длина листовой пластинки третьего года варьирует по побегу от 18 до 24 ± 4 мм, ширина – $3,5 \pm 0,5$ мм. У листьев третьего года, хорошо выражена килеватость, отчетливо сформирован шипик на конце листа. Листовая пластинка имеет короткую низбегающую часть. В верхней части побега третьего года пластинка имеет более вытянутую форму. Первые листья побега короткие и имеют серповидно замкнутые листовые пластинки. Наиболее крупные листья характерны для нижней части верхней трети побега. На вершине побега третьего года закладываются 3 почки – одна верхушечная, и две боковых, развитие которых означает начало ветвления и переход в иматурное состояние.

В иматурном состоянии растения сильно отличаются по высоте и степени ветвления.

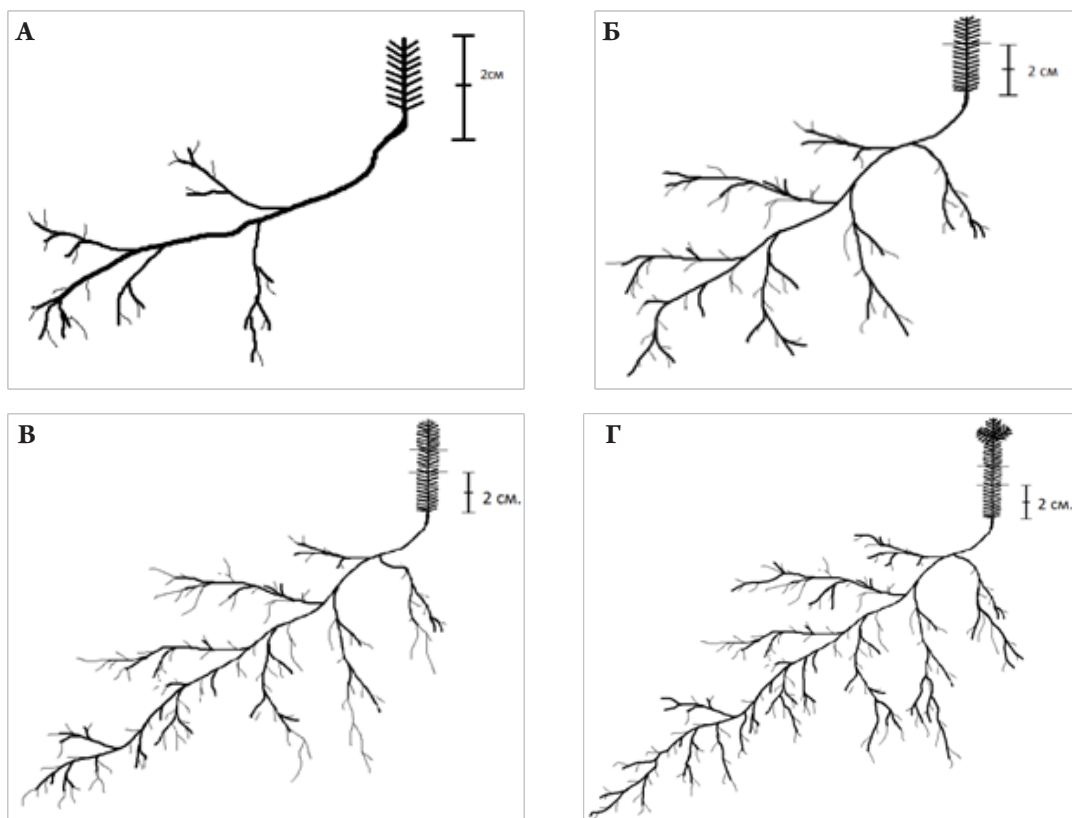


Рис. 10. Развитие проростка *Araucaria araucana* 1-4 годов: **А** – проросток в первый год жизни; **Б** – проросток во второй год жизни; **В** – проросток в третий год жизни; **Г** – проросток в начале 4 года жизни.

Fig. 10. *Araucaria araucana* seedling development in 1-4 years of life: **A** – the first year; **Б** – the second year; **В** – the third year; **Г** – the beginning of the fourth year.

Это напрямую связано с экологическими условиями, в которые попадает растение. С самого момента прорастания, молодое растение бурно развивает корневую систему, состоящую из мощного главного корня, и значительного количества боковых корешков, и энергично проникает вглубь почвы. Развитие корневой системы в несколько раз превышает развитие надземной части растений (Рис. 10). На корнях разных порядков уже у трехлетнего проростка отмечено множество клубеньков.

На основании анализа проведенного по всем площадкам, были выделены три группы жизнеспособности иматурных растений:

I группа. При нехватке освещения, воды, места или питательных веществ, проросток

отмирает, не переходя в иматурное состояние. Если условия позволяют перейти в иматурное состояние, то происходит образование одного-двух боковых побегов. Переход к иматурному состоянию происходит на 4-8(10) году жизни растения. При этом хвоя первого года жизни усыхает и частично опадает. Успешность развития иматурного растения целиком зависит от окружения проростка и поступления к нему света. В условиях затенения рост в высоту подавляется, тогда как, боковые ветви вытягиваются, прирастая год от года. В таком состоянии растение может существовать до 100 лет, достигая при этом высоты 1,5 м. Оно имеет искривленный ствол и крону на самой вершине, состоящую из трех-четырёх «мутовок» по две-три ветви каждая.

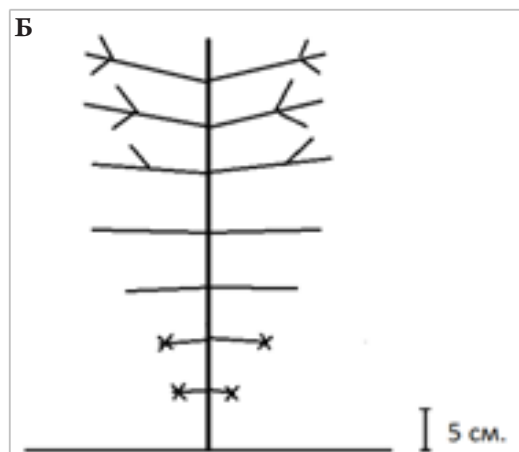
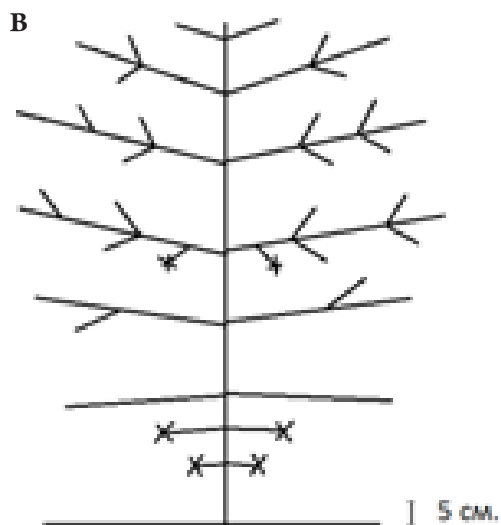
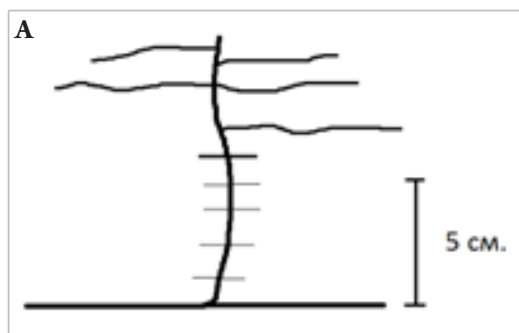


Рис. 11. Группы жизнеспособности подростка *Araucaria araucana* (возраст растений более 10 лет): **А** – I группа жизнеспособности; **Б** – II группа жизнеспособности (усредненный вариант, группе свойственна очень большая фенотипическая изменчивость); **В** – III группа жизнеспособности; **x** – отмирающие ветви.

Fig. 11. Growth power groups of *Araucaria araucana* regrowth: **A** – group I; **Б** – group II (an average variety of a highly variable phenotype); **В** – group III; **x** – dying-off branches.

Приросты боковых ветвей составляет от 1 до 3 см. При этом растение имеет не более двух порядков ветвления (Рис. 11 А).

II группа. В условиях среднего снабжения водой, питательными веществами и светом, растение переходит в иматурное состояние на 3-4 год жизни, образуя в первом ветвлении две боковые почки. В последующем развитии растение вытягивается вверх, а образование «мутовок» происходит более или менее регулярно. Нижние ветви постепенно частично или полностью отмирают, сбрасывая хвою, но на уровне 3-4 «мутовок» ветви сохраняют жизнеспособность и хвою. На уровне 4 и 5 «мутовок» могут образовываться одна или две симметричные ветви третьего порядка; следовательно, крона становится более наполненной побегами. В возрасте 10-15 лет дерево имеет высоту от 0,7-0,8 м до 1,5 м. В этих условиях достаточно сильно выражена фенотипическая

изменчивость, зависящая от конкретных условий среды (Рис. 11 Б).

III группа. В условиях хорошего освещения, и достатка питательных веществ, а также воды, на 3-4 годы закладываются две боковые почки, а растение имеет хороший прирост. На второй «мутовке» образуется третий порядок ветвления за счет почти симметричного образования двух боковых побегов на осях второго порядка. Третья «мутовка» может иметь уже четыре ветви второго порядка. Такие особи наиболее жизнеспособны и образуют ежегодный прирост в 20-45 см. К 15 годам растения могут достигать высоты в 3-3,8 м. Нижние 3-4 «мутовки» второго порядка в этом возрасте часто отмирают. Последовательно развивающиеся «мутовки» второго порядка обогащаются новыми направлениями роста, и количество веток в них достигает (4)5-6(7). Преобладающими среди успешно

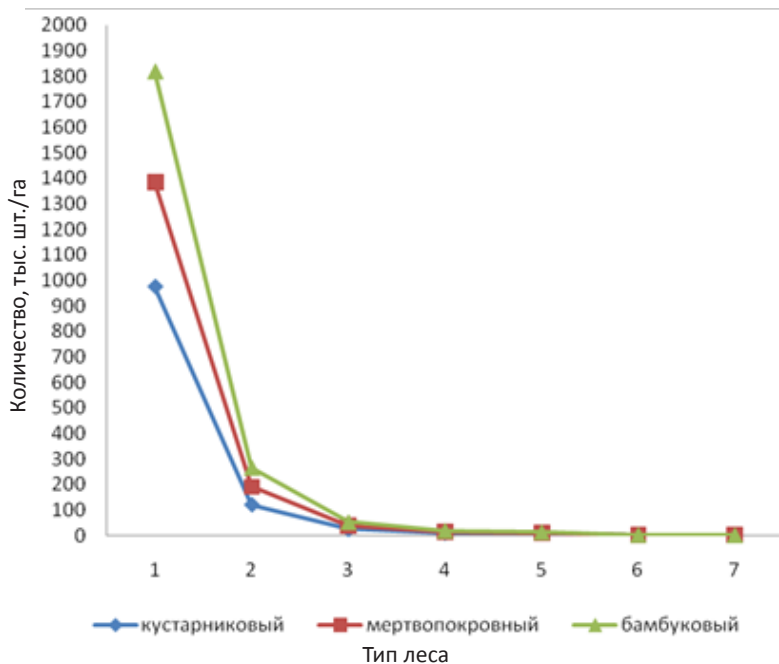


Рис. 12. Выживаемость семян в различных типах леса: 1 – количество упавших семян; 2 – количество прорастающих семян; 3 – количество ювенильных растений; 4 – количество растений до 0,5 м в высоту; 5 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 6 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 7 – количество растений более 3 м в высоту.

Fig. 12. Seed survival in different forest types (thousands of counts per hectare): 1 – dropped seeds; 2 – germinating seeds; 3 – juvenile plants; 4 – plants having heights below 0.5 m; 5 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 6 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 7 – plants having heights equal to or above 3 m.

развивающихся растений являются шести-веточные «мутовки». Побеги третьего порядка хорошо представлены в кроне и позволяют успешно заселять захваченное пространство (Рис. 11 В). Характерной особенностью кроны в этом состоянии является ее симметричность.

Обсуждение и заключение

Выявлена отчетливая зависимость между формулой древостоя и количеством семян на метровой площадке. Чем больше араукарий в составе древостоя, тем больше количество семян. Что говорит о более или менее успешном плодоношении на всех исследованных высотных площадках. Наибольшее количество семян на площадку выявляется в практически чистых кустарниковых араукарниках (Табл. 1).

При одинаковом количестве араукарий в сообществах с нотофагусами разных видов в

мертвопокровных араукарниках наблюдается меньшее количество семян, на площадку, по сравнению с сообществами, где в нижнем ярусе присутствует бамбук и вечнозеленые кустарники. Возможно, это связано с рельефом участков и большим сносом (снеговым и дождевым) упавших семян. Другой причиной этого явления, может быть меньшее плодоношение араукарий в этих условиях, что требует дальнейших исследований.

Соотношение количества проросших семян, с общим числом семян на площадке в зависимости от высоты над уровнем моря и имеет тенденцию к увеличению на меньших высотах; чем ниже расположено лесное сообщество, тем больше проросших семян (Табл. 1; Рис. 12).

Несмотря на то, что варьирование количества проросших семян в пределах лесных сообществ с бамбуком в подлеске довольно велико, именно такие

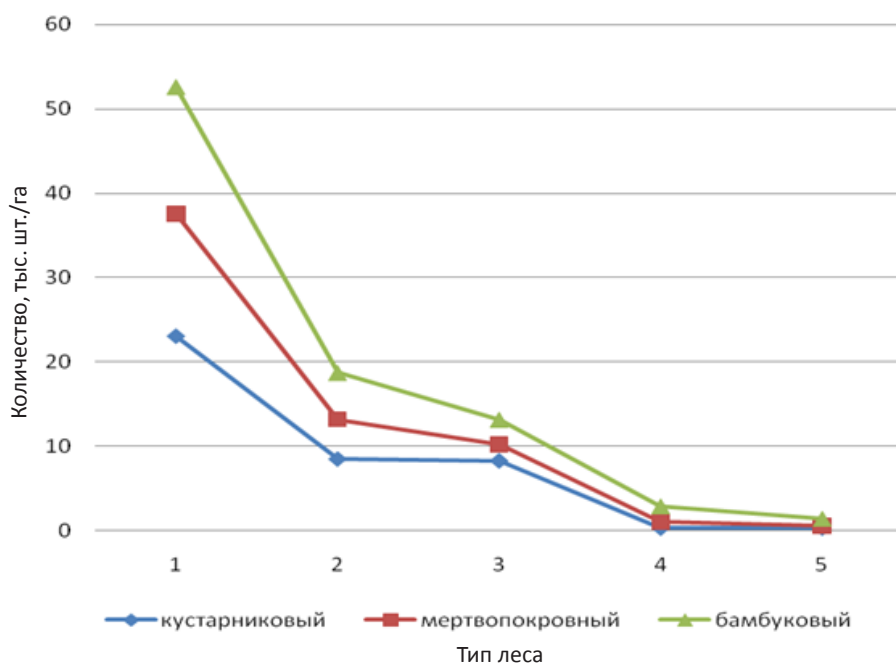


Рис. 13. Выживаемость подроста в различных типах леса: **1** – количество ювенильных растений; **2** – количество растений до 0,5 м в высоту; **3** – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; **4** – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; **5** – количество растений более 3 м в высоту.

Fig. 13. Regrowth survival in different forest types (thousands of counts per hectare): **1** – juvenile plants; **2** – plants having heights below 0.5 m; **3** – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; **4** – plants having heights from 1.5 to 3 m; **5** – plants having heights equal to or above 3 m.

сообщества имеют наибольшее количество укоренившихся и развивающихся растений (Табл. 1; Рис. 13). А наименьшее число укоренившихся и развивающихся особей наблюдается в араукарнике кустарниковом. Возможно, это связано с более низкими температурами на этих участках.

Результаты исследования по прорастанию семян *A. araucana* в обследованных нами типах араукариевых лесов показали большой процент прорастания в лесах араукариевых с участием бамбука в подлеске. Вероятно, это связано с преобладанием данного типа леса на более низких высотах над уровнем моря. Такие сообщества располагаются в более теплых, прогреваемых местообитаниях. Показатели выживаемости подроста, и их переход в следующее возрастное состояние в этих же условиях оказывается более успешным. Большинство растений, обнаруженных на площадках в таких лесах, могут быть отнесены ко второй

группе жизнеспособности подроста, изредка встречаются растения третьей группы (Рис. 12; Рис. 13). Можно предполагать, что на первых годах жизни ювенильные и ранние иматурные особи не испытывают сильного подавляющего влияния со стороны *S. culeuo*. В последствие, эти отношения становятся более конкурентными.

В араукарнике мертвопокровном подрост относится в большей части ко II, и в меньшей части – к I группе жизнеспособности подроста, и имеет средний показатель приживаемости среди изученных типов леса. Несмотря на то, что араукария имеет прозрачную на первый взгляд крону, тем не менее, по нашим наблюдениям, этот тип леса создает большее затенение в нижних ярусах, где развивается подрост. Опад представлен хвоей взрослых деревьев араукарии, и т.к. данные участки расположены на склонах, здесь присутствует снос опада и семян, а также частично подстилка нарушается валежом деревьев.

В араукарнике кустарниковом отмечено наименьшее количество подроста разных возрастных групп, практически все присутствующие здесь особи относятся к первой группе жизнеспособности. Подстилка на данном участке представлена опадом хвои взрослых особей *A. araucana* и препятствует укоренению семян в почве.

Таким образом, наилучшая жизнеспособность подроста араукарии наблюдается в нотофагусово-араукарном типе леса с преобладанием бамбука в подлеске, а наименьшая – в араукарнике кустарничковом.

Для растений в ювенильном и иматурном возрастных состояниях характерно мощное развитие корневой системы, с выраженным главным корнем и активным боковым ветвлением. Кроме того на корнях отмечено присутствие большого количества клубеньков (Рис. 9 Б). Мощное развитие корневой системы молодых растений характерно для всех типов исследованных лесов.

Хвоя молодых растений имеет черты анатомического строения, отражающие приспособленность к существованию в затененных условиях, что существенно отличает ее от хвои взрослых растений.

Цитируемые источники

Жукова Л.А. 2012. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований. В сб.: Савиных Н.П. (ред.), Актуальные проблемы биоморфологии. Радуга-ПРЕСС, Киров.

Муравьева О.А., Борхвард В.С., Жилин С.Г. 1974. Семейство араукариевые (Araucariaceae). В кн.: Тахтаджян А.Л. (ред.), Жизнь растений. Т. 4: 335–350. Просвещение, Москва.

Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Геоботаника. Сер. 3* 6: 7–204.

Савиных Н.П., Боброва Ю.А. 2008. Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. 1976. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*: 14–44. Наука, Москва.

Чистякова А.А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 84 (1): 85–97.

AAGESEN D. 1993. The natural and social geography of *Araucaria araucana*. MSc. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis.

BEKESSY S.A., ALLNUT T.R., PREMOLI A.C., LARA A., ENNOS R.A., BURGMAN M.A., CORTES M., NEWTON A.C. 2002. Genetic variation in the vulnerable and endemic monkey puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity* 88: 243–249.

BENÍTEZ C. 2005. Viabilidad de las semillas y crecimiento inicial de plántulas de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch. de la Cordillera de Nahuelbuta en la IX región de Chile. Tesis presentada a la facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de la Frontera.

CARDEMIL L., SALAS E., GODOY M. 1984. Comparative study of the karyotypes of South American species of *Araucaria*. *Heredity* 75: 121–125.

CARO M. 1995. Producción y dispersión de semillas de *Araucaria araucana* en Lonquimay, Memoria para optar al título de Ing. Forestal. Fac. de Cs. Agr. y Forestales. Universidad de Chile.

DONOSO C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile.

DONOSO C., CABELLO A. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies lenosas chilenas. *Ciencias Forestales* 1 (2): 31–41.

DONOSO C., GONZÁLES M.E., CORTÉS M., GONZÁLES C., DONOSO P., HERNÁNDEZ M. 2008. Poblaciones de *Araucaria erana* (*Araucaria araucana*) en la Cordillera de Nahuelbuta, Chile. *Bosque* 29 (2): 170–175.

DRAKE F., MOLINA H.R., HERRERA M.A. 2012. An ecophysiological approach for *Araucaria araucana* regeneration management. *Cien. Inv. Agr.* 39 (1): 159–176.

GIGANTI H., DAPOTO G. 1990. Coleópteros de los bosques nativos del Depto. Aluminé (Neuquén-Argentina). *Bosque* 11 (2): 37–44.

GUNCKEL H. 1968. Nombres vernáculos de plantas endémicas de Juan. Fernández. *Revista Universitaria* 31: 3–26.

HADAD M.A., AMOROSO M.M., JUNENT F.A.R. 2012. Frost ring distribution in *Araucaria araucana* trees from the xeric forests of Patagonia, Argentina. *Bosque* 33 (3): 309–312.

LARA A., SOLARI M.E., RUTHERFORD P., THIERS O., THECAMAN R., PRIETO R., MONTORY C. 1999. Cobertura de la vegetación original de la ecoregión de los bosques valdivianos en Chile hacia 1550. Valdivia, Chile. Proyecto FB49 WWF-UACH. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

- MARINO DE LOVERA P. 1865.** Crónica del reino de Chile por el capitán, en Colección de Historiadores de Chile y documentos relativos a la historia nacional, Santiago, Chile.
- MARTICORENA C.Y., RODRIGUEZ R. 1995.** Flora de Chile. Vol. I. Pteridophyta – Gymnospermae. Universidad de Concepción. Editorial Aníbal Pinto. Concepción, Chile.
- MUNOS R. 1984.** Análisis de la productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch en el área de Lonquimay, IX Región. Tesis. Fac. Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile.
- PASTORE A. 1939.** Las reservas nutritivas de los piñones: de las araucarias argentinas. *Darwiniana* 3: 470–479.
- RAFFI Z., DODD R. 1998.** Genetic diversity among coastal and Andean natural populations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. *Biochem. Syst. Ecol.* 26: 441–451.
- RODRIGUEZ R., MATTHEI O., QUEZADA M. 1983.** Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción.
- RUIZ E., GONZALEZ F., TORRES-DIAZ C., FUENTES G., MARDONES M., STUESSY T., SAMUEL R., BECERRA J., SILVA M. 2007.** Genetic diversity and differentiation within and among Chilean population of *Araucaria araucana* (Araucariaceae) based on allozyme variability. *Taxon* 56 (4): 1221–1228.
- SANGUINETTI J. 2004.** Producción y consumo de semilla de araucaria. Impacto en la fauna exótica silvestre, doméstica y del hombre sobre la comunidad de fauna nativa y sobre la regeneración de la especie. Informe Inédito, Administración de Parques Nacionales/Parque Nacional Lanín.
- SCHMIDT H. 1977.** Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga*. *Bosque* 2: 3–11.
- URRUTIA J. 1986.** Análisis bibliográfico y pictórico de semillas y sus procesos germinativos para 32 especies forestales nativas. Universidad Austral de Chile. Facultad de Ingeniería Forestal Valdivia.

TOWARD THE CHARACTERISTICS OF THE DEVELOPMENT OF THE SEEDLINGS AND IMMATURE PLANTS OF ARAUCARIA ARAUCANA (MOLINA) K. KOCH (ARAUCARIACEAE) IN ITS NATURAL HABITATS (NEUQUÉN PROVINCE, ARGENTINA)

N.L. KAZAKOVA * & I.S. ANTONOVA

Abstract. *Araucaria* forests were studied and their types were distinguished. Descriptive characteristics of defined forest types were established. *Araucaria araucana* regrowth rate and seed survival expressed as thousands per hectare were estimated in the natural habitats of araucaria. The anatomical features of needles of immature and generative plants were compared. *A. araucana* life cycle from the seedling to the immature developmental stage was described. Growth power classes of immature plants were defined according to the environmental conditions of *A. araucana* growth.

Key words: *Araucaria araucana*, developmental stages, seed, seedling, conifer plant, growth rate

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7-9, 199034 St. Petersburg, Russia; * nakazyalka@gmail.com, ulmaceae@mail.ru