

Р.А. Загуменный, А.В. Николаева, И.И. Стрельников

ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ РАЗВИТИЯ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ МОЛОДЫХ ЭКЗЕМПЛЯРОВ *DRACAENA DRACO* (L.) L.

Государственное бюджетное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Проведено исследование морфометрических параметров (длина, ширина) листовых пластинок трех генераций растений *Dracaena draco* (L.) L., сформированных при различных уровнях интенсивности освещения в искусственно созданных условиях. Подтверждено, что изменение освещенности оказывало значимое влияние на прирост ширины листа. Сделан вывод о возможной связи различий воздействия светового фактора на динамику развития морфометрических параметров с особенностями онтогенетического роста и анатомического строения проводящей системы, обуславливающими специфику их гормональной активности.

Ключевые слова: *Dracaena draco*, морфометрические параметры листьев, генерация листовых пластинок, интенсивность освещения

Цитирование: Загуменный Р.А., Николаева А.В., Стрельников И.И. Исследование особенностей развития надземной части молодых экземпляров *Dracaena draco* (L.) L. // Промышленная ботаника. 2022. Вып. 22, № 3–4. С. 53–60. DOI: 10.5281/zenodo.7790986

Введение

Одной из важнейших и основополагающих задач любого ботанического сада является осуществление эффективного сохранения генофонда мировой флоры. Учитывая тот факт, что две трети всего видового богатства растений мира сосредоточено в тропиках, а скорость их уничтожения под воздействием антропогенных факторов приобрела катастрофические темпы, сохранение и культивирование тропических и субтропических растений в оранжерейных комплексах является актуальным и необходимым.

Dracaena draco (L.) L., представленная в коллекции Донецкого ботанического сада, относится к категории EN (endangered / вымирающий) Международного списка охраны природы [15]. Встречается на пяти из семи Канарских островов, при этом общая численность вида сократилась до нескольких сотен деревьев [13]. Поскольку декоративно-лиственные представители тропической флоры являются важной частью

фитодизайна интерьеров, *D. draco* представляет большой интерес как относительно неприхотливое высокодекоративное растение.

Неотъемлемой частью интродукции в защищенный грунт является изучение особенностей развития растений в несвойственных условиях. В частности, интерес представляют реакции растений на условия освещения [1, 10]. Формирование и развитие листьев строго зависит от уровня освещенности в связи с тем, что интенсивность света оказывает определенное влияние на их гормональную активность. При этом установлено, что в условиях недостаточной освещенности происходит увеличение листовой поверхности для большего поглощения биологически активной радиации, в то время как при усилении интенсивности освещения синтезируются ингибиторы роста листьев, которые препятствуют их сверхоптимальному увеличению [5]. В процессе эволюции растения выработали способность

использовать различные уровни интенсивности света для своего роста и развития, но возможности их световой адаптации до конца не раскрыты и являются важной проблемой, требующей исследований [4]. В связи с этим возникает необходимость в создании режима освещенности, наиболее отвечающей физиологическим потребностям того или иного вида растений [3], что способствует достижению высоких показателей успешности интродукции в закрытом грунте.

В литературе отсутствуют данные о реакциях молодых растений *D. draco* на изменение интенсивности освещения. Изучение таких реакций при акклиматизации может иметь ценность для понимания особенностей ювенильного развития драцены и подбора оптимальных условий ее выращивания.

Цель и задачи исследований

Цель работы – выявить особенности формирования вегетативных органов у растений *D. draco* на начальном этапе их развития при культивировании в условиях закрытого грунта. Задача – оценить воздействия уровня интенсивности освещения на динамику основных морфо-

метрических параметров (длина, ширина) листовых пластинок различных генераций.

Объекты и методики исследований

Объектом изучения являлось драконово дерево (*D. draco*) из семейства Asparagaceae, представляющее собой медленнорастущее древовидное растение с зонтиковидной кроной, высотой до 20 м. В культуре легко размножается как семенами, так и вегетативно – верхушечными черенками [8].

Материал исследования – надземная часть растений первого года жизни *D. draco* L., сформированная в условиях с различной интенсивностью освещения, размах диапазона которой во время проведения эксперимента составлял приблизительно 2,5 раза (табл. 1, табл. 2).

Наблюдения за развитием молодых экземпляров *D. draco* из проросших семян проводились в фондовых оранжереях Донецкого ботанического сада в период с апреля по июнь 2021 г. При проведении исследований температура воздуха изменялась в пределах от +18 до +35 °С, а его относительная влажность составляла 82–95 %.

Таблица 1. Показатели режима освещенности и длины листьев у сеянцев *Dracaena draco* L.

| Временной интервал | Интенсивность освещения, Лк | Длина листа, мм | | |
|--------------------|-----------------------------|-----------------|-----------|------------|
| | | 1-й | 2-й | 3-й |
| | | M±m | | |
| 15.04–25.04 | 4151,4±599,9 | 16,5±0,64 | 30,5±1,21 | 42,5±2,29 |
| 26.04–06.05 | 7274,7±632,7 | 21,8±0,73 | 40,5±1,61 | 55,7±2,29 |
| 07.05–17.05 | 9514,2±814,9 | 25,6±0,75 | 57,2±1,96 | 80,7±2,99 |
| 18.05–28.05 | 10555,5±687,4 | 25,4±0,79 | 54,1±2,27 | 97,5±3,42 |
| 29.05–09.06 | 10633,3±858,7 | 25,9±0,77 | 54,9±2,28 | 107,8±3,81 |

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка

Таблица 2. Показатели режима освещенности и ширины листьев у сеянцев *Dracaena draco* L.

| Временной интервал | Интенсивность освещения, Лк | Ширина листа, мм | | |
|--------------------|-----------------------------|------------------|-----------|-----------|
| | | 1-й | 2-й | 3-й |
| | | M ± m | | |
| 15.04–25.04 | 4151,4±599,9 | 4,72±0,23 | 7,32±0,39 | 8,06±0,34 |
| 26.04–06.05 | 7274,7±632,7 | 6,15±0,22 | 8,73±0,26 | 9,98±0,33 |
| 07.05–17.05 | 9514,2±814,9 | 8,23±0,28 | 10,3±0,26 | 11,8±0,26 |
| 18.05–28.05 | 10555,5±687,4 | 8,04±0,25 | 10,3±0,28 | 12,2±0,35 |
| 29.05–09.06 | 10633,3±858,7 | 8,17±0,26 | 10,5±0,28 | 12,8±0,37 |

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка



Рис. 1. Молодые экземпляры *Dracaena draco* (L.) L. в начале (А) и по окончании (Б) проведения исследования
Fig. 1. Young specimens of *Dracaena draco* (L.) L. at the beginning (A) and at the end (B) of the study

Исследуемые растения развивались в субстрате, состоящем из кварцевого песка, низинного торфа и перепревшего перегноя в соотношении 4:1:1 и обеспечивающего необходимые уровни аэрации, кислотности и питательного фона для их нормального развития [6, 8] (рис. 1).

Для изучения особенностей динамики роста надземной части были сделаны замеры длины и ширины первых трех листьев у 52 экземпляров *D. draco*, сформированных при различном уровне освещения. Замеры биометрических показателей и интенсивности освещения выполнялись с момента начала формирования каждого из трех листьев до полного прекращения их роста у всех экземпляров исследуемых растений. Всего было произведено пять замеров с временным интервалом в 10 суток.

При постановке исследования руководствовались следующими предположениями:

1) при прочих равных, рост растений подчиняется общей для вида (генетически детерминированной) закономерности, которая может быть условно выражена математически как функция размера от времени;

2) при изменении интенсивности значимых факторов среды должны наблюдаться отклонения от общей закономерности роста (схематическое изображение таких изменений представлено на рис. 2);

3) сила изменения кривой роста должна быть пропорциональна величине изменения фактора.

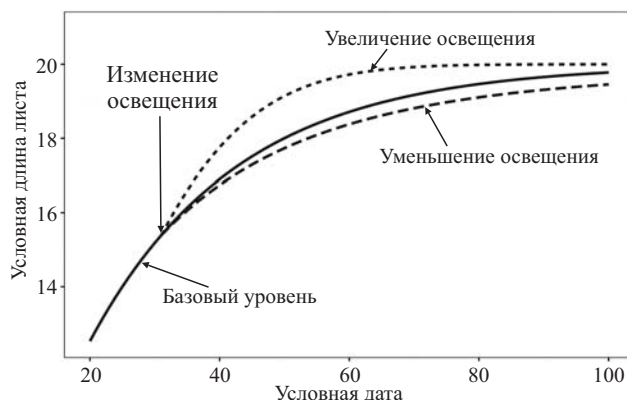


Рис. 2. Схематическое отображение теоретически ожидаемых отклонений кривой роста при изменении интенсивности освещения

Fig. 2. Schematic representation of the theoretically expected deviations of the growth curve with changes in light intensity

Исследование предполагало наблюдение динамики роста листовых пластинок и параллельное измерение освещенности в периоды замеров. Если фактор освещенности (в естественных пределах амплитуд изменения) является критическим, то ожидалось, что средняя кривая роста выборки листьев будет демонстрировать значимые отклонения вслед за изменением освещенности.

Первичная обработка экспериментальных данных была выполнена в среде электронных таблиц программы Microsoft Excel [9]. Дальнейшая статистическая обработка проводилась с применением языка программирования R [14]. Для оценки значимости влияния фактора освещенности на динамику роста использовали регрессионный анализ со смешанными моделями на основе общих аддитивных моделей (General Additive Models, GAM) в реализации библиотеки mgcv [16]. Зависимой переменной выступала длина или ширина листовой пластинки. Фиксированные эффекты: день измерения, номер листа и интенсивность освещения. При этом сглаживание применялось одновременно для номера листа и интенсивности освещения. В таком построении модели подразумевалось, что день и номер листа определяют среднюю кривую роста. Фактор освещенности, в случае подтвержденного эффекта, влияет на отклонение кривой от средней формы. В случае подтверждения статистической значимости можно было бы сделать вывод о существенном влиянии уровня освещения на скорость формирования листовых пластинок. Случайный фактор – номер растения (также со сглаживанием). В данном случае учет случайного фактора подразумевал, что мы допускали случайные вариации кривых роста отдельных растений вокруг средней формы.

Результаты исследований и их обсуждение

Измерения проводились в 5 временных отрезках с 15.04. по 09.06.2021 г. Усредненные показатели освещенности в эти периоды увеличивались от 4151 до 10633 Лк. График изменения освещенности представлен на рис. 3.

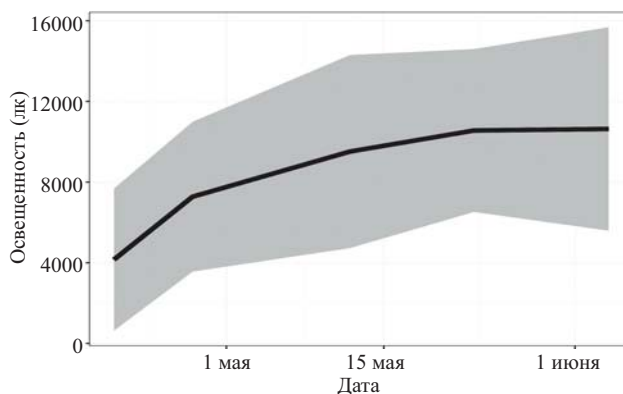


Рис. 3. Динамика изменения средней освещенности в течение опыта. Серая область отображает 95 % доверительный интервал

Fig. 3. Dynamics of changes in average illumination during the experiment. The gray area depicts 95 % confidence interval

Количественные результаты морфометрических замеров показывают, что наиболее быстрый рост в длину происходил в первые 30 суток у всех генераций листьев. По прошествии данного временного периода отмечается прекращение возрастания интенсивности освещения и заметное снижение темпов увеличения длины листьев. При этом минимальная скорость роста длины была у первой генерации листьев *D. draco*, в то же время наибольшие значения ее показателей наблюдались у третьей их генерации. У листьев второй генерации оказались промежуточные показатели данного параметра (табл. 1).

Таблица 1. Показатели режима освещенности и длины листьев у сеянцев *Dracaena draco* L.

| Временной интервал | Интенсивность освещения, Лк | Длина листа, мм | | |
|--------------------|-----------------------------|-----------------|-----------|------------|
| | | 1-й | 2-й | 3-й |
| | | M±m | | |
| 15.04–25.04 | 4151,4±599,9 | 16,5±0,64 | 30,5±1,21 | 42,5±2,29 |
| 26.04–06.05 | 7274,7±632,7 | 21,8±0,73 | 40,5±1,61 | 55,7±2,29 |
| 07.05–17.05 | 9514,2±814,9 | 25,6±0,75 | 57,2±1,96 | 80,7±2,99 |
| 18.05–28.05 | 10555,5±687,4 | 25,4±0,79 | 54,1±2,27 | 97,5±3,42 |
| 29.05–09.06 | 10633,3±858,7 | 25,9±0,77 | 54,9±2,28 | 107,8±3,81 |

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка

Графическое отображение динамики длины отдельных листьев разных генераций представлено на рис. 4.

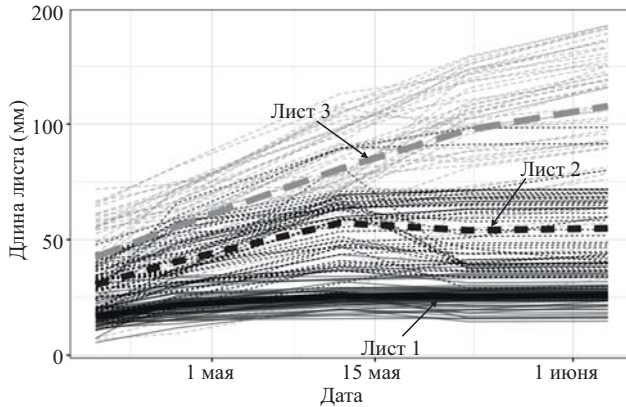


Рис. 4. Отображение зависимости длины листа (трех генераций) от даты наблюдения. Прозрачными линиями отображены индивидуальные измеренные траектории, жирными линиями обозначены усредненные кривые для каждой генерации

Fig. 4. The leaf length (three generations) as a function of the date of observation. Transparent lines show individual, measured trajectories. Bold lines indicate averaged curves for each generation

Для оценки вклада интенсивности освещения в изменения кривой прироста длины листьев произведена подгонка линейной модели (параметры установлены с помощью оптимизаторов GCV и magic). Влияние интенсивности освещения на параметр «Длина листа» прогнозировалось по значениям факторов: «День измерения» (Day), «Номер листа» (Leaf_N), «Освещенность» (Light) и «Номер растения» (Plant_fac). При этом была использована формула:

$$\text{Length} \sim te(\text{Day}, \text{Leaf}_N, k=3) + \text{Light} + s(\text{Plant_fac}, \text{bs} = "re"),$$

где te – сглаживающий тензор, k – количество узлов при построении сглаживающего компонента, s – сглаживающий сплайн, $bs = "re"$ метка, определяющая номер растения в качестве случайного эффекта.

Общая объясняющая эффективность модели оказалась существенной (коэффициент детерминации $R^2 = 0,88$), то есть учтенные факторы ответственны за 88 % наблюдаемой вариации в длине листа. Пересечение модели, соответствующее параметрам «Day = 0» (начало изме-

рений), «Leaf_N = 0», «Light = 0» и «Plant_fac = 1», составляет 43,93 мм (95 % доверительный интервал ДИ [27,46; 60,40], $p < 0,001$).

Однако, согласно построенной модели, эффект освещения статистически не значим (установленное значение параметра «beta = 6,14e-04», 95 % ДИ [-1,31e-03; 2,54e-03], $p = 0,531$; «Std. beta = 0,05», 95 % ДИ [-0,10; 0,20]), при этом сглаженное совместное влияние факторов «День наблюдения» и «Номер листа» (Day, Leaf_N) на параметр «Длина листа» оказалось статистически значимым с p -значением $< 0,001$. Так как для сглаженных переменных не может быть установлен единый параметр, числовые значения не приводятся.

Графическое отображение прогнозных значений длин листьев разных генераций, реконструированных по подогнанной модели, представлены на рис. 5.

Во время проведения исследования отмечена динамика изменения показателей ширины листовых пластинок *D. draco*, во многом аналогичная таковой для показателей их длины. Так, у листьев всех генераций происходило возрастание показателей данного параметра в интервале

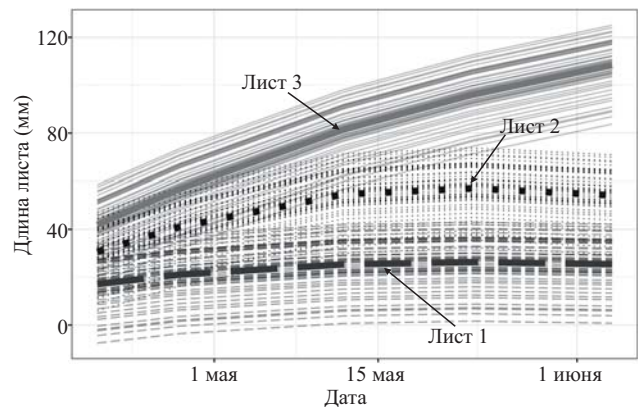


Рис. 5. Прогноз зависимости длины листа от даты, номера листа и уровня освещения согласно подогнанной аддитивной модели. Прозрачные линии – прогнозируемые кривые роста для разных растений (с учетом случайного эффекта номера растения). Жирные линии – средние прогнозируемые кривые роста (без учета случайных эффектов)

Fig. 5. Predicted dependence of leaf length on date, leaf number and light level according to the fitted additive model. Transparent lines – predicted growth curves for different plants (taking into account the random effect of plant number). Bold lines – average predicted growth curves (without considering random effects)

увеличения интенсивности освещения от 4 до 9,5 кЛк, выше которого было резкое его снижение. При дальнейшем повышении уровня интенсивности освещения, а также после его прекращения произошло резкое торможение нарастания листовых пластинок в ширину. В этот период развития молодых растений *D. draco* незначительное возрастание показателей данного параметра отмечается лишь у листьев третьей генерации (табл. 2).

Графическое отображение динамики ширины отдельных листьев разных генераций представлено на рис. 6.

Для оценки воздействия интенсивности освещения на параметр «Ширина листа» (Width) была построена линейная модель, аналогичная предыдущей. Соответственно, формула данной

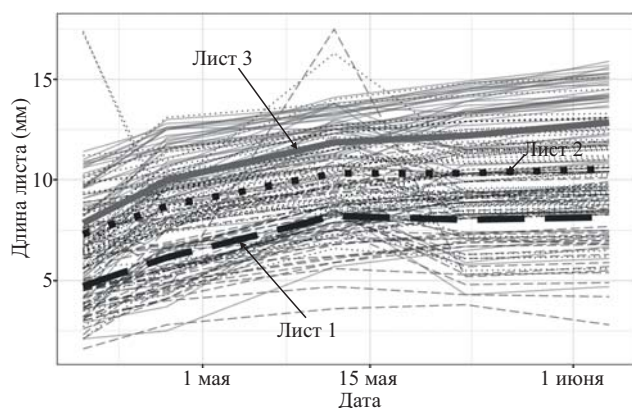


Рис. 6. Отображение зависимости ширины листа (трех генераций) от даты наблюдения. Прозрачными линиями отображены индивидуальные, измеренные траектории. Жирными линиями обозначены усредненные кривые, для каждой генерации

Fig. 6. The dependence of the leaf width (three generations) as a function of the date of observation. Transparent lines show individual, measured trajectories. Bold lines indicate averaged curves for each generation

модели идентична предыдущей, за исключением зависимой переменной. Согласно результатам, общая объясняющая эффективность модели оказалась существенной (коэффициент детерминации $R^2 = 0,75$), то есть учтенные факторы ответственны за 75 % наблюдаемой вариации в ширине листа. Пересечение модели, соответствующее параметрам «Day = 0» (начало измерений), «Leaf_N = 02», «Light = 0» и «Plant_fac = 1», составляет 4,15 (95% ДИ [3,16; 5,15], $p < 0,001$). В рамках подогнанной модели, в отличие от предыдущей, параметр освещения оказался статистически значимым (установленное значение параметра «beta = 5,93e-04», 95 % CI [4,86e-04; 7,00e-04], $p < 0,001$; «Std. beta = 0,48», 95 % CI [0,39; 0,57]). Как и в предыдущей модели, совместное влияние факторов «День наблюдения» и «Номер листа» (Day, Leaf_N) оказалось статистически значимым с p -значением $< 0,001$.

Таким образом, кривая прироста ширины листа действительно коррелирует с изменением уровня освещения. Связь является положительной. В среднем, при прочих равных, ширина листа увеличивается на 0,593 мм ДИ [0,486; 0,7] мм при изменении освещения на 1 кЛк.

Графическое отображение прогнозных значений ширины листьев разных генераций, реконструированных по подогнанной модели, представлены на рис. 7.

Как следует из графиков, кривые роста в выборках действительно имеют схожую форму, хотя и отличаются у разных генераций. Следует отметить существенную вариацию индивидуальных кривых относительно усредненного варианта. Все это должным образом обосновывает выбор регрессионной модели со случайным эффектом от отдельных растений.

Таблица 2. Показатели режима освещенности и ширины листьев у сеянцев *Dracaena draco* L.

| Временной интервал | Интенсивность освещения, Лк | Ширина листа, мм | | |
|--------------------|-----------------------------|------------------|-----------|-----------|
| | | 1-й | 2-й | 3-й |
| | | M ± m | | |
| 15.04–25.04 | 4151,4±599,9 | 4,72±0,23 | 7,32±0,39 | 8,06±0,34 |
| 26.04–06.05 | 7274,7±632,7 | 6,15±0,22 | 8,73±0,26 | 9,98±0,33 |
| 07.05–17.05 | 9514,2±814,9 | 8,23±0,28 | 10,3±0,26 | 11,8±0,26 |
| 18.05–28.05 | 10555,5±687,4 | 8,04±0,25 | 10,3±0,28 | 12,2±0,35 |
| 29.05–09.06 | 10633,3±858,7 | 8,17±0,26 | 10,5±0,28 | 12,8±0,37 |

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка

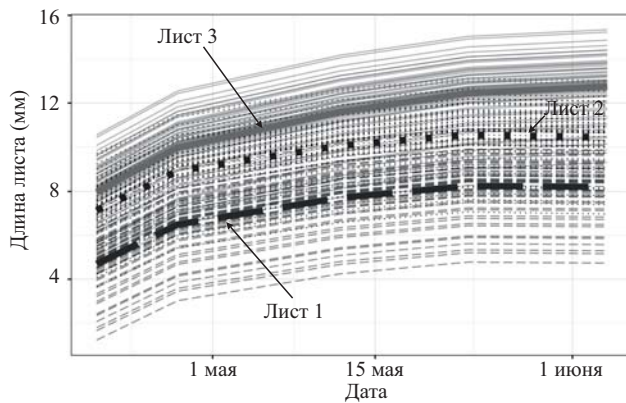


Рис. 7. Прогноз зависимости ширины листа от даты, номера листа и уровня освещения согласно подогнанной аддитивной модели. Прозрачные линии – прогнозируемые кривые роста для разных растений (с учетом случайного эффекта номера растения). Жирные линии – средние прогнозируемые кривые роста (без учета случайных эффектов)

Fig. 7. Predicted dependence of leaf width on date, leaf number, and light level according to the fitted additive model. Transparent lines – predicted growth curves for different plants (taking into account the random effect of plant number). Bold lines – average predicted growth curves (without considering random effects)

Установленные в ходе исследования различия воздействия светового фактора на динамику развития морфометрических параметров листьев *D. draco* могут быть объяснены особенностями онтогенетического роста и анатомического строения проводящей системы, обуславливающими специфику гормональной активности в них. Так, у однодольных после прекращения делений клеток на верхушке листовой пластинки рост в длину продолжается из-за длительного сохранения меристематической активности у основания листьев [1, 2, 12]. Кроме того, в средней части листьев драконового дерева расположено три-четыре ряда сосудистых пучков, в то время как по их краям – всего один ряд [11]. Таким образом, скорость транспорта в латеральных участках основания листовой пластинки ниже, чем в ее срединной части. Это может приводить к запаздыванию ингибирования активности цитокининов [5] на данных участках, в результате чего у однодольных возможно возникновение торможения роста листа в длину при некотором его продолжении в ширину [7] с повышением уровня освещенности.

Выводы

В результате анализа установлено, что амплитуды изменения освещения, наблюдаемые в опыте, оказывают незначимый эффект, на фоне случайных различий роста длины листа растений *D. draco*. То есть, генетические факторы, условия микроклимата и прочие неучтенные компоненты ответственны за куда большую вариабельность прироста длины листа, чем изменения освещения. Однако подтвердилось влияние освещения на характер прироста ширины листа исследуемых растений, что, вероятно, связано с изначально меньшей вариацией данного показателя в выборках и поэтому влияние уровня освещения оказывается относительно более выраженным. Следовательно, дополнительное освещение семян *D. draco* при естественном световом потоке до 10 кЛк может иметь ограниченную эффективность, выражающуюся в увеличении ширины листьев, а следовательно, и общей площади ассимилирующих поверхностей. Кроме того, можно предположить, что особенности латерального роста молодых листьев *D. draco* в большей степени зависят от собственной фотосинтетической продукции листа, что также должно быть учтено при выращивании этого вида в защищенном грунте.

1. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 480 с.
2. Гребинский С.О. Рост растений. Львов.: Изд-во Львовского университета, 1961. 296 с.
3. Ефремов Н.С. Оценка интенсивности искусственного освещения светодиодного облучателя на листовую салат в защищенном грунте // Научный журнал КубГАУ. 2014. N 102(08). С. 1–10.
4. Зеленьчукова Н.С. Влияние УФ-А излучения и синего света низкой интенсивности на морфогенез и содержание фотосинтетических пигментов растений: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2007. 20 с.
5. Казарян В.О. Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1990. 348 с.
6. Клейн Р.М., Клейн Д.Т. Методы исследования растений. М.: Колос, 1974. 528 с.

7. Маракаев О.А. Экологическая физиология растений: фотосинтез и свет. Ярославль: ЯрГУ, 2005. 95 с.
8. Сааков С.Г. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними / отв. ред. Р.В. Камелин. Л.: Наука, 1985. 621 с.
9. Сингаевская Г.И. Функции в Excel. Решение практических задач. М.: Вильямс, 2005. 880 с.
10. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений / под ред. А.Л. Курсанова, Н.П. Воскресенской. М.: Наука, 1975. 254 с.
11. Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
12. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
13. Hubálková I., Maděra P., Volařík D. Growth dynamics of *Dracaena cinnabari* under controlled conditions as the most effective way to protect endangered species // Saudi Journal of Biological Sciences. 2017. Vol. 24, N 7. P. 1445–1452.
14. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2017.
15. Srikrishmah S., Perns S.E., Sutharsan S. Effect of shade levels on leaf area and biomass production of three varieties of *Dracaena sanderiana* L. in the dry zone of Sri Lanka // Tropical agricultural research. 2012. Vol. 23. P. 142–151.
16. Wood S.N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models: Estimation of Semiparametric Generalized Linear Models // Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology). 2011. Vol. 73, N 1. P. 3–36.

Поступила в редакцию: 16.09.2022

UDC 58.056:581.144.4:581.15

STUDY OF FEATURES OF DEVELOPMENT OF THE ABOVE-GROUND PART OF YOUNG SPECIMENS OF *DRACAENA DRACO* (L.) L.

R.A. Zagumenny, A.V. Nikolaeva, I.I. Strelnikov

Public Budgetary Institution «Donetsk Botanical Garden»

The morphometric parameters (length, width) of leaf plates of three generations of *Dracaena draco* (L.) L. plants formed at different levels of light intensity under artificially created conditions were studied. It was confirmed that changes in illumination had a significant effect on the growth of leaf width. The conclusion is made about the possible connection of differences in the influence of the light factor on the development dynamics of morphometric parameters with the features of ontogenetic growth and anatomical structure of the conductive system, determining the specificity of their hormonal activity.

Key words: *Dracaena draco*, morphometric parameters of leaves, generation of leaf plates, illumination intensity

Citation: Zagumenny R.A., Nikolaeva A.V., Strelnikov I.I. Study of features of development of the above-ground part of young specimens of *Dracaena draco* (L.) L. // Industrial Botany. 2022. Vol. 22, N 3–4. P. 53–60. DOI: 10.5281/zenodo.7790986