

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 581.52+581.8

Ксероморфные признаки листьев *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) в засушливом климате Центральной АзииН.Г. Акиншина^{1,*} , Г.М. Дусчанова², А.А. Азизов¹, А.И. Халмурзаева², К.Н. Тодерич³¹Национальный университет Узбекистана имени М. Улугбека, Узбекистан, 100174, Ташкент, ул. Университетская, д. 4;²Ташкентский ботанический сад имени академика Н.Ф. Русанова АН РУз, Узбекистан, 100140, Ташкент, ул. Богишамол, д. 232;³International Platform for Dryland Research and Education, Tottori University, 1390 Hamasaka, Tottori-city, 680-0001, Japan

*e-mail: n.akinshina@yahoo.com

В аридных зонах высокая освещенность местообитания в период вегетации сопряжена с высокой температурой и сухостью воздуха, что может стать причиной водного дефицита растения. Тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) считается светолюбивым мезофитным видом. Проведенные исследования показывают, что в зависимости от световых условий *L. tulipifera* формирует теневые или световые листья, причем у листьев деревьев с хорошо освещенных местообитаний обнаружены ксероморфные особенности. Световые листья меньшего размера, более плотные и толстые, с более мелкими эпидермальными клетками и толстой кутикулой, губчатая паренхима состоит из большего числа рядов мелких клеток, клетки столбчатой паренхимы более крупные. В световом листе содержится на 20–30% больше хлорофилла, и замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. Возможно, повышенная концентрация хлорофилла поддерживает уровень энергетического баланса при ингибировании фотосинтеза под действием высокой инсоляции и температуры. Уменьшение размеров светового листа и клеток эпидермы, утолщение кутикулы и клеточной стенки эпидермальных клеток, погруженность устьиц, компактный мезофилл с небольшими межклетниками, многорядная губчатая паренхима защищают от перегрева и пассивной потери влаги и могут рассматриваться как ксероморфные признаки. Крупные многочисленные устьица и проводящие пучки способствуют эффективному охлаждению поверхности путем транспирации при высоких температурах и достаточной водообеспеченности. Таким образом, лист *L. tulipifera* обладает экологической пластичностью по отношению к свету и температуре, что способствует акклимации вида в засушливом климате.

Ключевые слова: *Liriodendron tulipifera*, высокая освещенность, затенение, аридность, акклимация, ксероморфизм

Одна из задач экологии состоит в изучении формообразовательной роли внешней среды. Приспособление растений к условиям местообитания происходит в течение достаточно длительного времени, в результате появляются новые признаки, формируются новые формы и виды. Эволюция растений в естественных ареалах имеет мало общего с развитием флоры городов, и растительные сообщества города нельзя отождествлять с естественной флорой. Однако в результате акклимации интродуцированных видов могут наблюдаться процессы формообразования, аналогичные тем, которые протекают в природе, но с разной скоростью и степенью проявления.

Естественный ареал тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera* L.) – горные леса Северной Америки, вместе с тем вид успешно культивируется в ботанических садах и городских парках мира,

отличающихся от естественных условий агроклиматическими характеристиками. В Узбекистане *L. tulipifera* интродуцировано в конце XIX в. и в настоящее время широко применяется в озеленении городов. Оно хорошо адаптировалось к местным условиям, обильно и долго цветет, дает самосевы. Вероятно, высокий уровень генетической изменчивости, подтвержденный современными исследованиями [1, 2], объясняет адаптивные способности и широкое географическое распространение *L. tulipifera*.

В ходе эволюции у многих растений сформировались адаптационные механизмы, позволяющие справляться с колебаниями условий среды. Адаптивные реакции проявляются на всех уровнях организации: меняются биохимические процессы в клетке, происходят структурные изменения в тканях, физиологические и морфологиче-

ские метаморфозы в целом организме. Солнечный свет, температура и водообеспеченность, как важнейшие абиотические факторы, определяют развитие и распространение растений и могут служить триггерами формообразования [3–6]. Примером акклимации растений к световым условиям местообитания является формирование теневых и световых листьев с характерными анатомическими и биохимическими различиями [5–7]. Следует отметить, что результаты изучения светозависимых реакций листа весьма противоречивы. Так, выявлено снижение фотосинтеза при низкой освещенности местообитания у *Populus tremula*, *Juglans nigra* x *Juglans regia*, *Prunus persica*, *Acer mono*, *A. palmatum*, *Citrus limon*, но противоположные данные описаны для *Acer rufinerve*, *Fagus sylvatica* и *Quercus ilex* [8].

Специфические морфологические и физиологические изменения, называемые ксероморфными, помогают растениям переносить водный дефицит и выживать в засушливых условиях [5–7]. Известно, что у мезофитных растений, населяющих более засушливые районы, появляются ксероморфные свойства. Например, листья мезофитов *Quercus rubra* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh, распространенных в Северной Америке, в аридных условиях становились меньше, толще, увеличивался их удельный вес, возрастали устьичная проводимость и скорость фотосинтеза [9, 10]. Ксероморфогенез признается важной общеботанической проблемой, поскольку является одним из основных путей эволюции растительного мира.

Тюльпанное дерево считается светолюбивым мезофитным видом [11–14], проявляющим высокую чувствительность к дефициту воды, хотя имеются данные о его теневыносливости в естественных условиях [15]. Ранее нами были обнаружены отличия в размере и толщине листьев *L. tulipifera* с местообитаний с разной освещенностью и температурой, при этом показатели скорости видимого фотосинтеза у них достоверно не отличались [16]. Напротив, в одной из работ [17] отмечено, что повышение температуры увеличивало содержание пигментов, скорость фотосинтеза, темнового дыхания и транспирации в листьях проростков лириодендрона. Выявлено, что озон активирует перекисное окисление липидов и уменьшает фотосинтетическую активность тюльпанного дерева, повреждая первый функциональный комплекс электрон-транспортной цепи хлоропластов (фотосистему II) [15, 18], уменьшение содержания хлорофилла и активация ксантофиллового цикла снижают улавливаемую световую энергию, ограничивая окислительные повреждения [19]. Подробно описана изменчивость листа *L. tulipifera* в субтропической климатической зоне в зависимости от возраста дерева и расположения на побеге; методами факторного и корреляционного анализа определены взаимо-

связи между морфологическими и анатомическими признаками [20]. Таким образом, имеется информация о реакциях *L. tulipifera* на воздействие условий среды обитания, но сведения об экологической пластичности листьев отсутствуют, что послужило основанием для выполнения данного исследования.

Целью работы было изучение морфологических и анатомических особенностей ассимиляционных органов *L. tulipifera* в разных условиях освещенности и температуры для оценки приспособленности данного вида к условиям засушливого климата.

Материалы и методы

Исследования проводились на экспозиции Северной Америки Ташкентского ботанического сада имени академика Н.Ф. Русанова. Ташкент расположен в семиаридной зоне на предгорной равнине Западного Тянь-Шаня, на высоте 440–480 м над уровнем моря. Климат переходный от умеренного континентального к субтропическому со значительными сезонными и суточными колебаниями температур, сухим жарким летом, влажной весной и неустойчивой зимой. Среднесуточная температура января +1,9°C, в апреле +15°C, в июле +27,7°C. Многолетняя средняя годовая сумма осадков составляет 440 мм. В летний период осадки практически отсутствуют.

Объектом изучения являлись достигнувшие конечных размеров листья *L. tulipifera* L. (род *Liriodendron* L., семейство Magnoliaceae Juss.). Это листопадное дерево более 50 м высоты с прямым стволом и конусовидной или шаровидной кроной. В естественных условиях произрастает в лесах на востоке Северной Америки и Канады на высоте 300–1500 м над уровнем моря при среднемесячных температурах от –7,2°C (январь) до +27,2°C (июль) и годовых осадках от 760 до 2030 мм [11]. Растение долговечное (300 лет), быстрорастущее, предпочитает среднеувлажненные, богатые органикой, кислые, хорошо дренированные почвы. В настоящее время тюльпанное дерево встречается в культуре в разных почвенно-климатических условиях, выращивается в субтропическом, умеренном и континентальном климате [13]. Листья крупные (10–15 см), лировидные, четырехлопастные, глянцево-зеленые, сверху светло-зеленые, снизу бледнее и более матовые, на тонких черешках 10–12 см длины. Прилистники широкие обратнойцевидные с выемкой на вершине, рано опадающие.

В работе изучались вторые-третьи листья с однолетних побегов 6–7 деревьев, условно названные световыми и теневыми; первые произрастали при высокой освещенности и температуре, вторые – в затенении под пологом других более крупных деревьев. Характеристики условий произрастания деревьев определялись регистрато-

ром ультрафиолетового света, освещенности, температуры и влажности TR-73Ui (T&D Corporation, Япония). В табл. 1 представлены результаты измерений некоторых показателей в жаркий период вегетации.

Таблица 1

Физические характеристики мест произрастания тюльпанного дерева, Ташкентский ботанический сад имени академика Н.Ф. Русанова

	Температура, °С	Влажность воздуха, %	Освещенность, лк	Интенсивность УФ-излучения, мВт/см ² ·ч
Свет	37,7±1,0	29,9±2,9	108533,3±994,3	1,62±0,14
Тень	32,3±0,9	39,8±0,5	5022,8±263,8	0,13±0,04

Примечание: измерения проводились в 10–11 часов утра в период с 20 июля по 20 августа 2019 г.

Удельная плотность листовой пластинки определялась гравиметрическим методом: из 20–30 листьев вырезались высежки диаметром 1 см (группами по 10 штук в 5–7 повторностях) и высушивались при 105°С до абсолютно сухого веса. Удельная плотность листовой пластинки рассчитывалась как масса сухого вещества (мг), приходящаяся на единицу поверхности (см²).

Концентрация хлорофиллов и каротиноидов определялась спектрофотометрически на двулучевом спектрофотометре UV/VIS-450 (Jasco Corporation, Япония) после быстрой гомогенизации высушенной при комнатной температуре высежки листа диаметром 1 см и экстракции охлажденным 80%-ным водным раствором ацетона (10 мл) при длинах волн 662, 644 и 440 нм (5–7 повторов). Работы проводились при охлаждении льдом. Содержание пигментов рассчитывалось по уравнениям Веттштейна [21].

Общее содержание пигментов измерялось на SPAD-502Plus (Konica Minolta, Япония). Проводилось по 40–50 измерений с каждого местообитания. Прибор измеряет спектральное поглощение в двух диапазонах спектра, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов, и на основании этих данных рассчитывает численное значение в единицах, пропорциональных содержанию хлорофилла.

Для анатомических исследований лист фиксировали в 70%-ном этаноле. Эпидерму изучали на парадермальных и поперечных срезах. Поперечные срезы листа сделаны через середину. Описания основных тканей и клеток приведены в соответствии с классическими методами [7, 22]. Измерение проводили в 30-кратной повторности окуляр-микрометром с переводом в микрометры. Препараты, приготовленные ручным способом, окрашивали метиленовой синью с последующим заклеиванием в глицерин-желатин.

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе OriginPro 7.5. Представлены среднеарифметические значения результатов измерений и их стандартные квадратические

отклонения. Достоверность различий между средними значениями каждой группы вычислялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA при уровне статистической значимости $p \leq 0,05$. Обсуждаются только статистически значимые различия.

Результаты и обсуждение

Морфологические и биохимические особенности листьев *L. tulipifera*. Размер и удельная плотность завершивших рост листьев тюльпанного дерева различаются в зависимости от условий местообитаний (табл. 1, табл. 2). Результаты расходятся с выводами, сделанными Б.Р. Васильевым с соавт. [20]: «изменчивость листа тюльпанного дерева низкая, что, возможно, связано с отсутствием метаморфоза листьев в чешуи и может служить показателем примитивности вида». Указанные авторы изучали изменчивость морфологических признаков метамеров в зависимости от расположения на побеге и от возраста дерева, а не в связи с условиями среды. Вероятно, в теплом влажном субтропическом климате не наблюдались изменения, выявленные нами в условиях высоких температур и инсоляции.

Таблица 2

Морфометрические характеристики листовой пластинки и содержание хлорофилла в листьях тюльпанного дерева в разных условиях освещенности

Параметры	Высокая освещенность	Затенение
Длина листовой пластинки, мм	131,67±9,45	162,64±14,88
Ширина листовой пластинки, мм	164,44±22,00	247,82±21,27
Удельная плотность листовой пластинки, мг/см ²	7,44±0,33	5,71±0,83
Содержание хлорофилла, мкг/см ²	36,46±0,20	25,25±1,56
Содержание хлорофилла, мг/г сух. веса	4,79±0,44	3,82±0,07
Содержание хлорофилла (измерения на SPAD-502 Plus)	44,63±2,96	36,09±0,96
Отношение Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i>	2,53	2,18
Отношение Хл / Кар	3,40	2,72

Примечание: в таблице представлены средние результаты измерений в период с 10 по 20 августа 2017–2019 гг., город Ташкент; Хл – хлорофилл, Хл *a* – хлорофилл *a*, Хл *b* – хлорофилл *b*, Кар – каротиноиды.

Обнаружено, что теневые листья более тонкие и нежные, с крупной листовой пластинкой, длина их на 24–35% больше световых, а ширина – на 41–51% (табл. 2). Удельная плотность теневых листьев меньше на 13–16%. При этом общее содержание хлорофилла в единице поверхности или сухого веса теневых листьев достоверно ниже на 20–30%, чем у световых. Отношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b* у световых листьев примерно на 16% выше – значит, у деревьев в затенении листья содержат больше хлорофилла *b*, выполняющего светособирающую функцию. В теневых листьях на 20% меньше со-

держание каротиноидов, одна из функций которых — защита хлорофилла от повреждения светом.

Уменьшение плотности и толщины листа является известным общим ответом растения на низкую освещенность, способом увеличения площади улавливания света при сохранении биомассы. При этом в тонких листьях — более низкое содержание фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы, играющего важнейшую роль в фотосинтезе и фотодыхании, и меньшая площадь диффузионной поверхности мезофилла, а значит, низкая скорость фотосинтеза [8]. Однако ранее нам не удалось выявить достоверные различия в скорости видимого фотосинтеза листьев тюльпанных деревьев, произрастающих в хорошо освещенных местообитаниях и в притенении, хотя, даже при достаточном количестве воды и CO_2 , температуры $\geq 37^\circ\text{C}$ вызывали снижение скорости чистой продукции кислорода [16]. Напомним, что при водном дефиците в сочетании с интенсивным освещением происходит фотоингибирование — много света, недостаточно воды, невозможно открыть устьица для ассимиляции CO_2 , электрон-транспортная цепь хлоропластов не может высвободить электроны на НАДФ, поскольку нет субстрата для восстановления, в итоге снижается фотосинтетическая активность. Полагаем, что повышенное содержание пигментов в световом листе дает возможность получать необходимое количество энергии в подобных условиях. Иными словами, сам процесс замедляется, но общий выход сохраняется на необходимом уровне за счет увеличения числа фотосинтезирующих единиц. С другой стороны, как отмечено в литературе, у более тонких листьев с малым количеством слоев клеток увеличивается улавливание света с единицы хлорофилла [8].

Анатомическое строение светового и теневого листа *L. tulipifera*. Эпидерма листьев представлена одним рядом клеток с толстым слоем кутикулы. Клетки верхней (адаксиальной) эпидермы крупнее, чем нижней (абаксиальной). В клетках эпидермы на обеих сторонах листа хорошо заметны ядра. Толщина наружной стенки эпидермы у световых листьев почти в 2 раза превышает аналогичный показатель у теневых. У световых листьев очертания эпидермальных клеток на парадермальном срезе прямолинейные, у теневых — с извилистыми антиклинальными стенками. Проекция эпидермальных клеток многоугольная. Количество клеток в единице поверхности эпидермальной ткани у светового листа больше, чем у теневого: на верхней стороне листовой пластинки больше на 8,5%, и на нижней стороне — на 24%. На обеих поверхностях световых и теневых листьев имеются трихомы, у световых листьев их больше.

Листья *L. tulipifera* гипостоматические — устьица находятся на абаксиальной стороне ли-

стовой пластинки и расположены поперечно к продольной оси листа. Устьица парацитного и гемипарацитного типа. Замыкающие клетки примерно одинаковой длины. Форма устьиц овальная. Устьица световых листьев крупные, погруженные. Устьица теневых листьев расположены вровень с эпидермальными клетками листа. В замыкающих клетках устьиц световых листьев содержатся отдельные хлоропласты. Число устьиц в единице поверхности светового листа на 82% превышает количество устьиц у теневого листа.

Мезофилл листа *L. tulipifera* на поперечном срезе дорсивентрального типа. Клетки палисадной и губчатой паренхимы — хлорофиллоносные. Губчатая паренхима световых листьев — с небольшими межклетниками, представлена 6–7 рядами округлых мелких клеток. Губчатая паренхима теневых листьев состоит из 4–5 рядов крупных клеток округлой формы с большими межклетниками. Палисадная паренхима световых листьев представлена двумя рядами крупных и удлиненных клеток, которые длиннее на 49% и шире на 29%, чем у теневых листьев. У световых листьев индекс палисадности — 2,18, у теневых — 1,9.

Между палисадными и губчатыми клетками паренхимы расположены немногочисленные выделительные ткани и многочисленные боковые проводящие пучки с мелкими сосудами, 3–4 сосуда в пучке у световых листьев и 2–3 — у теневых. Главная жилка листа выдается на абаксиальной стороне. Под адаксиальной эпидермой в ребрах листа располагается угловая колленхима: у светового листа 2–5-рядная, у теневого — 2–4-рядная. Над абаксиальной эпидермой в ребрах расположены клетки колленхимы (6–7 рядов клеток у светового листа, 3–4 ряда — у теневого). Остальная часть жилки занята основной паренхимой, в которую погружены 12 (световой лист) или 9 (теневой лист) проводящих пучков, клетки паренхимы светового листа толстостенные, у теневого листа — тонкостенные, многогранной формы. Проводящие пучки закрытые коллатеральные, у светового листа они состоят из 7 крупных и 5 мелких пучков, у теневого — из 6 крупных и 3 мелких пучков. Крупные и мелкие проводящие пучки чередуются между собой. Проводящие пучки склерифицированы, в них присутствуют механические ткани (склеренхимы). Среди клеток паренхимы у листьев обоих типов встречаются гидрочитные клетки. Сосуды ксилемы у световых листьев вытянутой формы, толстостенные, их стенки утолщены в виде спиралей или колец, у теневых — тонкостенные, округло-овальной формы.

Результаты измерения показателей строения светового и теневого листа представлены в табл. 3.

Таким образом, под влиянием высоких температур и сухости воздуха у листьев *L. tulipifera* в местообитаниях с высокой инсоляцией формируются ксероморфные признаки (согласно Д. Катлер

Таблица 3

Показатели анатомического строения листьев *Liriodendron tulipifera* в разных условиях освещенности (n=30)

Показатели		Высокая освещенность	Затенение
Эпидерма	толщина наружной стенки, мкм	7,14±0,06	3,33±0,03
	высота клеток, мкм	26,57±0,24	30,51±0,29
	число клеток на 1 мм ² адаксиальной поверхности листа	691,6±6,36	637,5±5,98
	число клеток на 1 мм ² абаксиальной поверхности листа	900,9±10,15	728,5±7,26
Устьица	длина, мкм	39,29±0,35	31,58±0,27
	ширина, мкм	21,43±0,18	13,16±0,09
	погруженность, мкм	13,89±0,08	—
	число на 1 мм ² адаксиальной поверхности листа	—	—
	число на 1 мм ² абаксиальной поверхности листа	182,5±1,88	100,1±0,94
Губчатая паренхима	толщина клетки, мкм	19,44±0,12	26,47±0,17
	число рядов клеток	6–7	4–5
Палисадная паренхима	длина клетки, мкм	46,64±0,41	31,25±0,29
	ширина клетки, мкм	21,43±0,19	16,67±0,13
	число рядов клеток	2	2
	индекс палисадности	2,18	1,9
Толщина гиподермы, мкм		23,21±0,21	28,33±0,26
Диаметр колленхимных клеток, мкм		24,92±0,22	20,59±0,19
Диаметр паренхимных клеток, мкм		47,23±0,41	56,25±0,54
Число проводящих пучков в главной жилке листа		12	9
Диаметр ксилемы в проводящих пучках, мкм		27,28±0,23	31,52±0,29

[7]): утолщенная кутикула, мелкие многочисленные эпидермальные клетки с утолщенными наружными стенками; погруженные многочисленные устьица, компактный мезофилл с маленькими межклеточными воздушными пространствами, рост количества и уменьшение размеров сосудов в проводящих пучках. В то же время, для листьев тюльпанных деревьев с затененных местобитаний, как для типичных мезофитов, характерны мезоморфные признаки: эпидермальные клетки крупные с тонкими наружными стенками; их очертания более извилистые и многоугольные; устьица непогруженные; крупноклеточная 4–5-рядная губчатая паренхима; короткая палисадная паренхима; крупные немногочисленные сосуды в проводящих пучках.

В целом наблюдаемые различия согласуются с данными литературы [7, 8], хотя некоторые — в частности, разница в содержании пигментов — не совпадают с классическими представлениями о гелиоморфной и сциоморфной структуре листа [5]. Полагаем, что это связано с усложнением реакции растения в ответ на сочетанное воздействие одновременно нескольких факторов — высокой инсоляции, температуры и сухости воздуха, каждый из которых способен вызывать структурные и биохимические изменения. К примеру, многорядность, мелкоклеточность, толстостенность клеток светового листа вполне могут быть защитной реакцией растения в ответ на действие высокой температуры, поскольку увеличивают теплоемкость листа, предохраняя от перегрева. Следует заметить, что разница температуры воздуха летом в течение суток в Ташкенте на освещенном участке обычно

достигает 15–25°C, а поверхность листа может нагреваться до +48–50°C. Очевидно, что даже при достаточном поливе есть прямая вероятность возникновения водного дефицита в тканях растения. Как результат приспособления к данным условиям, у листьев *L. tulipifera* в местообитаниях с высокой освещенностью и температурой формируются ксероморфные признаки, а в тени сохраняются мезоморфные. Большое количество крупных устьиц и проводящих пучков в жилке способствует охлаждению поверхности путем активного испарения воды (при достаточной водообеспеченности), а большая толщина клеточной стенки эпидермальных клеток, наличие толстой светоотражающей кутикулы и погруженность устьиц защищают лист от излишней пассивной потери влаги. Наши предположения подтверждаются измерениями: в августе на фоне одинакового содержания воды в тканях (68,18% и 67,91%) водоудерживающая способность у световых листьев была на 13% ниже (77,6% против 87,4%), чем у теневых.

Сочетание ксероморфных и мезоморфных признаков у листьев растений отмечалось в ряде исследований для представителей семейств Asteraceae [23], Poaceae [24] и Fabaceae [25]. Вероятно, это стало существенным фактором для колонизации ими различных местообитаний.

Таким образом, анализ морфологических и анатомических особенностей листьев *L. tulipifera* показал, что они обладают высокой экологической пластичностью. Данный вид хорошо приспособлен к разным световым условиям местообитания и высокой температуре, при этом в условиях сочетанного воздействия высокой инсоляции, темпе-

ратуры и сухости воздуха в ассимиляционных органах формируются ксероморфные изменения.

Работа выполнена при поддержке гранта Министерства инновационного развития Респу-

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Parks C.R., Miller N.G., Wendel J.F., McDougal K.M. Genetic divergence within the genus *Liriodendron* (Magnoliaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1983. Vol. 70. N 4. P. 658–666.

2. Yaghuti A.A.Z., Movahedi A., Mohammadi K., Zhuge Q., Li H. The genetic diversity of *Liriodendron tulipifera* germplasm revealed by SSR markers // J. Biochem. Microb. Toxicol. 2018. Vol. 2. N 1: 1000105.

3. Ruban A.V. Evolution under the sun: optimizing light harvesting in photosynthesis // J. Exp. Bot. 2015. Vol. 66. N 1. P. 7–23.

4. Ueno M., Sae-Tang P., Kusama Y., Hihara Y., Matsuda M., Hasunuma T., Nishiyama Y. Moderate heat stress stimulates repair of photosystem II during photoinhibition in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Plant Cell Physiol. 2016. Vol. 57. N 11. P. 2417–2426.

5. Lambers H., Oliveira R.S. Plant physiological ecology. Cham: Springer, 2019. 736 pp.

6. Schulze E.-D., Beck E., Buchmann N., Clemens S., Muller-Hohenstein K., Scherer-Lorenzen M. Plant ecology. Berlin; Heidelberg: Springer, 2019. 926 pp.

7. Cutler D.F., Botha C.E.J., Stevenson D.W. Plant anatomy. An applied approach. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2007. 312 pp.

8. Tosens T., Niinemets U., Vislap V., Eichelmann H., Castro-Diez P. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function // Plant Cell Environ. 2012. Vol. 35. N 5. P. 839–856.

9. Abrams M.D., Kubiske M.E., Steiner K.C. Drought adaptations and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh: photosynthesis, water relations and leaf morphology // Tree Physiol. 1990. Vol. 6. N 3. P. 305–315.

10. Kubiske M.E., Abrams M.D. Photosynthesis, water relations, and leaf morphology of xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress // Can. J. For. Res. 1992. Vol. 22. N 9. P. 1402–1407.

11. Beck D.E. *Liriodendron tulipifera*. Yellow-Poplar. Magnoliaceae – Magnolia family // Silvics of North America: Hardwoods. Agriculture Handbook 654, vol. 2 / Eds. R.M. Burns and B.H. Honkala. Washington: United States Department of Agriculture, Forest Service, 1990. P. 406–416.

12. Busing R.T. Disturbance and the population dynamics of *Liriodendron tulipifera*: simulations with a spatial model of forest succession // J. Ecol. 1995. Vol. 83. N 1. P. 45–53.

13. Цхойдзе Т., Чаидзе Ф., Концелидзе Н., Джакели Д. Биоэкология тюльпанных деревьев на Черноморском побережье Аджарии // Mod. Phytomorphol. 2013. Т. 4. С. 131–137.

14. Rivers M.C. *Liriodendron tulipifera*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T194015A2294401

блики Узбекистан № БВ-М-Ф-5-001. Исследования выполнены без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

[Электронный ресурс]. 2014. URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T194015A2294401.en> (дата обращения: 02.09.2019).

15. Rebbeck J., Scherzer A.J., Loats K.V. Foliar physiology of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to O₃ and elevated CO₂ over five seasons // Trees. 2004. Vol. 18. N 3. P. 253–263.

16. Акинишина Н.Г., Азизов А.А., Халмурзаева А.И. Биоэкологические особенности, чистая продукция и потребление кислорода *Liriodendron tulipifera* в условиях Ташкента // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. № 71 / Под ред. А.В. Рындина и др. Сочи: ФГБНУ ВНИИЦиСК, 2019. С. 163–181.

17. Kim G. N., Han S.-H. Effects on growth, photosynthesis and pigment contents of *Liriodendron tulipifera* under elevated temperature and drought // KJ Agr. Forest Meteorol. 2015. Vol. 17. N 1. P. 75–84.

18. Ryang S.Z., Woo S.Y., Kwon S.Y., Kim S.H., Lee S.H., Kim K.N., Lee D.K. Changes of net photosynthesis, antioxidant enzyme activities, and antioxidant contents of *Liriodendron tulipifera* under elevated ozone // Photosynthetica. 2009. Vol. 47. N 1. P. 19–25.

19. Pellegrini E., Francini A., Lorenzini G., Nali C. PSII photochemistry and carboxylation efficiency in *Liriodendron tulipifera* under ozone exposure // Environ. Exp. Bot. 2011. Vol. 70. N 2–3. P. 217–226.

20. Васильев Б.П., Гольцова Н.И., Колодяжный С.Ф. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae). Связь между морфологическими признаками метамеров закончившего рост побега // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 383–391.

21. Wettstein von D. Chrofyll – letal und der submicroscopische form wechsel der plastiden // Exp. Cell Res. 1957. Vol. 12. N 3. P. 427–433.

22. Evert R.F. Esau's plant anatomy, meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. Third edition. New Jersey: John Wiley & Sons Inc., 2006. 601 pp.

23. Rivera P., Villaseñor J.L., Terrazas T. Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico // Bot. Stud. 2017. Vol. 58. N 1: 12.

24. Abbas A., Bhatti K.H., Zehra S.S. Leaf xeromorphic adaptations in *Aeluropus lagopoides* from ecosystem of the Cholistan desert (Pakistan) // Fresenius Env. Bull. 2018. Vol. 27. N 1. P. 612–621.

25. Lyshede O.B. Xeromorphic features of three stem assimilants in relation to their ecology // Bot. J. Linnean Soc. 2008. Vol. 78. N 2. P. 85–98.

Поступила в редакцию 12.01.2020 г.

После доработки 04.08.2020 г.

Принята в печать 15.09.2020 г.

RESEARCH ARTICLE

Xeromorphic features of the leaves of *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) in the arid climate of Central Asia

N.G. Akinshina^{1,*} , G.M. Duschanova², A.A. Azizov¹, A.I. Khalmurzaeva², K.N. Toderich³

¹*M. Ulugbek National University of Uzbekistan, University st., 4, Tashkent, 100174, Uzbekistan;*

²*N.F. Rusanov Tashkent Botanic Garden, Academy of Science of the Republic of Uzbekistan, Bogishamol st., 232, Tashkent, 100140, Uzbekistan;*

³*International Platform for Dryland Research and Education, Tottori University, 1390 Hamasaka, Tottori-city, 680-0001, Japan*

*e-mail: n.akinshina@yahoo.com

High irradiance of the habitat in arid areas is usually associated with high temperature and dry air, which can cause water scarcity in plants. The Tulip tree (*Liriodendron tulipifera*) is considered as a light-loving mesophytic species. This study showed that *L. tulipifera* forms shade or sun leaves depending on the lighting conditions. Some xeromorphic features were found in leaves of the trees in well-lit habitats. These sun leaves are smaller, denser and thicker, with smaller epidermal cells and a thick cuticle; the spongy parenchyma consists of a larger number of rows of small cells; the cells of the columnar parenchyma are larger, compared to the shade leaves. The sun leaf contains 20–30% more total chlorophyll, and the guard cells of the stomata of the sun leaf contain chloroplasts. Probably, the increased concentration of chlorophyll maintains the necessary level of energy balance in the conditions of inhibiting the photosynthesis process under high lightning and temperature. Decrease in the size of the sun leaf and epidermis cells, thickening of the cuticle and cell wall of epidermal cells, sunken stomata, compact mesophyll with small intercellular spaces, multi-row spongy parenchyma protect from overheating and passive loss of water; and can be considered as xeromorphic features. Large numerous stomata and vascular bundles contribute to effective cooling of the surface by transpiration at high temperatures under sufficient water supply. Thus, the leaves of *L. tulipifera* have an ecological plasticity in relation to light and temperature, which contributed to the acclimation of the species to the habitat conditions in arid climates.

Keywords: *Liriodendron tulipifera*, high solar illumination, shading, aridity, acclimation, xeromorphy

Сведения об авторах

Акиншина Наталья Геннадиевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. отдела прикладной экологии и устойчивого развития Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека. Тел: 998-90-932-52-98; e-mail: n.akinshina@yahoo.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5968-6172>

Дусчанова Гулжан Мадримбаевна – докт. биол. наук, вед. науч. сотр. лаборатории анатомии и цитоэмбриологии Ташкентского ботанического сада имени академика Ф.Н. Русанова при институте Ботаники АН РУз. Тел: 998-90-943-49-16; e-mail: guljon.duschanova@mail.ru

Азизов Азамат Атакузиевич – канд. хим. наук, гл. научн. сотр., рук. отдела прикладной экологии и устойчивого развития Национального университета Узбекистана имени Мирзо Улугбека. Тел: 998-93-570-27-52; e-mail: azazizov@rambler.ru

Халмурзаева Атыргуль Исаковна – вед. специалист лаборатории интродукции древесных и травянистых растений Ташкентского ботанического сада имени академика Ф.Н. Русанова при институте Ботаники АН РУз. Тел: 998-90-538-06-55; e-mail: khalmurzaeva.atirgul@gmail.com

Тодерич Кристина Николаевна – докт. биол. наук, профессор Международной платформы по науке и образованию для засушливых земель Университета Тоттори. Тел: 81-(0)857-30-6332; e-mail: ktoderich@tottori-u.ac.jp