

Глава 5.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1:581.5

doi: 10.31360/2225-3068-2019-71-163-181

**БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ,
ЧИСТАЯ ПРОДУКЦИЯ И ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА
LIRIODENDRON TULIPIFERA В УСЛОВИЯХ ТАШКЕНТА**

Акиншина Н. Г.¹, Азизов А. А.¹, Халмурзаева А. И.^{1,2}

¹ Национальный Университет Узбекистана им. Мирзо Улугбека,

² Ташкентский Ботанический сад им. академика Ф. Н. Русанова

г. Ташкент, Республика Узбекистан, e-mail: n.akinshina@yahoo.com

Представлены результаты изучения скорости темнового дыхания и видимого фотосинтеза листьев тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera* L.) в онтогенезе, под воздействием разных температур, при хорошей освещённости, в затенении, в условиях загрязнения воздушной среды в Ташкенте. Также измерялась удельная плотность, размеры листа, содержание пигментов. Скорость чистой продукции кислорода с мая по сентябрь 2017–2018 составляет $27,3 \pm 8,4$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, скорость темнового дыхания $8,85 \pm 1,26$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$. Наибольшие скорости чистой продукции кислорода в листьях тюльпанного дерева выявлены при 27 и 37 °С. Температуры 17 и 42 °С оказывают ингибирующее воздействие на процесс. У листьев тюльпанного дерева наблюдается активация дыхания в ответ на повышение температуры, молодые листья более чувствительны, а с возрастом дыхание становится более устойчивым к температурным воздействиям. Обнаружена высокая пластичность анатомии листа тюльпанного дерева по отношению к световым условиям. Определяющее значение на интенсивность фотосинтеза и дыхания листа тюльпанного дерева в Ташкенте оказывают степень зрелости листа и температура, а не освещённость места обитания и загрязнённость воздушной среды.

Ключевые слова: Тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera* L.), видимый фотосинтез, темновое дыхание, пигменты фотосинтеза, удельная плотность листа, свет, температура, загрязнение воздуха.

Тюльпанное дерево или жёлтый тополь (*Liriodendron tulipifera* L.) представляет несомненный интерес в качестве экзотической породы, перспективной для выращивания в Узбекистане. Дерево оригинально и необычно своими большими лировидными, глянцевидами, четырёхлопастными листьями. Цветёт крупными одиночными зеленовато-жёлтыми цветками с оранжевым пятном у основания, похожими на цветки тюльпана. Быстрорастущее. Древесина желтовато-серая с атласной поверхностью. По своим свойствам близка к древесине тополя, но в отличие от неё она более прочная, хорошо колется, полируется и красится [1]. Вид был интродуцирован в Узбекистан в конце XIX века, но, как отмечает Русанов Ф. Н.

(1975), не получил распространения из-за плохой всхожести семян [7]. В 50-х годах XX века в Ташкентском Ботаническом Саду при Академии наук была создана роща этих деревьев. По наблюдениям сотрудников, тюльпанное дерево обильно цвело, хорошо плодоносило, давало значительный процент всхожести семян и даже, самосевы. Этот вид был размножен и передан в озеленение Ташкента. Несколько 65–70-летних особей сохранились в городе до сих пор. В настоящее время в Узбекистане вновь появился интерес к *Liriodendron tulipifera* L., эти реликтовые деревья активно используются в благоустройстве улиц, парков и бульваров современных городов, например, в Ташкенте, Самарканде, Андижане. Как показали работы Ботанического сада АН РУз, тюльпанное дерево вполне адаптировалось к местным почвенно-климатическим условиям и на незасолённых землях при хорошем обеспечении водой является прекрасным пополнением ассортимента древесных пород для озеленения и лесоводства.

Важно отметить ценность данной породы, как источника природных лекарственных веществ. Листья, цветы, семена, ветви, кора и корни дерева содержат разнообразные биологически активные соединения, среди которых обнаружены алкалоиды, сесквитерпены, стероиды, бензиноиды, оксоапорфины (лириоденин, атероспермидин, оксоксиллопин), кумарин скополетин и другие [19, 20].

Естественным ареалом обитания тюльпанных деревьев является восточная часть Северной Америки, однако они распространились и успешно выращиваются в различных регионах, например, на Черноморском побережье Крыма и Кавказа, на Украине и в Белоруссии, Аргентине, Чили, Австралии, Новой Зеландии и Уругвае [10], что свидетельствует об их высоких адаптивных свойствах.

Ташкент расположен в предгорьях Тянь-Шаня на правом берегу реки Чирчик (притока Сырдарьи), территория города пересечена многочисленными каналами и арыками, имеются небольшие искусственные водоёмы. Водные объекты и зелёные насаждения создают комфортные микроклиматические условия и уменьшают загрязнение воздушной среды, внося свой вклад в создание благоприятной среды обитания для горожан, снижая уровень отрицательного воздействия промышленности и транспорта на здоровье. Следует отметить, что Ташкент представляет собой достаточно сложное место обитания для декоративных растений. Неблагоприятные экологические факторы городской среды в период интенсивной вегетации растений, а именно, высокая солнечная инсоляция или, наоборот, затенение, экстремально высокие температуры, сухость воздуха и почвы, загрязнение воздуха и плохая вентиляция оказывают достаточно сильное влияние на городскую растительность. Способность растений приспосабливаться к факторам среды обитания

и сохранять при этом свой жизненный потенциал является определяющим условием их существования. Обогащение флоры городов республики экологически эффективными, устойчивыми и эстетически привлекательными зелёными насаждениями весьма актуально. Изучение ассортимента городских зелёных насаждений (как аборигенных, так и интродуцированных видов) с оценкой характера их роста и развития в местных условиях, устойчивости к комплексу стресс-факторов городской среды имеют важное научное и практическое значение.

Известно, что важнейшие физиологические процессы в клетках растений, фотосинтез и дыхание, очень чувствительны к экстремальным воздействиям, а хлоропласты и митохондрии являются главными мишенями окислительных повреждений в клетках растений в условиях стресса, поскольку в их электрон-транспортных цепях образуются реактивные формы кислорода [13, 22–24, 26]. Вместе с тем, они играют важнейшую роль в активации клеточного сигнала на стресс и в адаптации растения. Работа хлоропластов и митохондрий регулируется ядром клетки, сигналы о стрессе, поступающие от органелл в ядро и ответная модуляция экспрессии стресс-зависимых генов, представляют собой обратную (ретроградную) сигнальную систему, которая рассматривается как важнейшая часть физиологического ответа растения на стрессовое воздействие [24].

Целью данного исследования являлось изучение особенностей темнового дыхания и видимого фотосинтеза листьев *Liriodendron tulipifera* L. на территории Ташкента. Были изучены скорости чистой продукции кислорода и его потребления в темноте в онтогенезе (1), при воздействии разных температур (2), в различных условиях освещённости (3) и антропогенной нагрузки (4) места обитания.

Объекты и методы. Лириодендрон тюльпанный, тюльпанное дерево, жёлтый тополь (*Liriodendron tulipifera* L.). Объектом исследования являлись листья деревьев вида *Liriodendron tulipifera* L. (тюльпанное дерево), род *Liriodendron* L., семейство *Magnoliaceae* Juss. Относится к реликтовым видам [6]. В природе это листопадное дерево распространено в субтропиках юго-востока Северной Америки, до 60–75 м в высоту, с яйцевидной кроной и прямым колоновидным, малосбежистым стволом, достигающим 3–4 м в диаметре, покрытым серой или красновато-бурой борозчатой корой [15, 16]. Почки темновато-красные, с серовато-зелёным опушением. Побеги и двухгодичные ветки голые, красноватые или красновато-коричневые, к 3 годам – серые. Листья голые, 4–6 лопатные, на вершине с выемкой, 12–15 см длины и ширины, сверху светло-зелёные, снизу бледнее и более матовые, на тонких черешках 10–12 см длины. Прилистники широкие обратнойцевидные с выемкой на вершине, рано опадающие. Осенью листья золотисто-жёлтые. Цветки обоеполые, конечные, одиночные, чашеобразные, крупные

оригинальной формы, напоминающей тюльпан, что послужило основанием для видового названия, около 6 см в диаметре. Околоцветник из 9 зеленоватых или зеленовато-белых долей, наружные, отгибающиеся к цветоножке. Внутренние прямостоящие с ярко оранжевым пятном у основания. Флоральный нектарник расположен на цветках в нижней части лепестков, окрашенных в оранжевый цвет. Они имеют вид железистых поверхностей. Тычинок 30–40 и более, пестик из множества плодolistиков, расположенных на продольной сети в вертикальном направлении, каждый из которых заканчивается крючковатым выростом – рыльцем. Плод – сборный многосемянный орешек, конической формы, 5–6 см. Он состоит из многочисленных одно и двусемянных орешков, сидящих на разросшемся цветоложе. Крылатка 3–4 см длины, 0,4 см ширины. В 1 кг 15 000 крылаток. Вес 1 000 семян – 63,1 г. Всхожесть семян очень низкая, как в различных пунктах интродукции, так и у себя на родине (от 3 до 6 %). В отдельные годы (влажная весна в Ташкенте) выполненность семян может составлять не более 12 %. Низкая относительная влажность воздуха в Ташкенте в период цветения является причиной неполной подготовки цветка к опылению. Плоды созревают в сентябре и постепенно рассыпаются с деревьев в течение всей осени и зимы. Плодоношение наступает в 8–10 лет.

Тюльпанное дерево размножается семенами. Для посадки лесных культур пригодны 1–2-летние сеянцы, для декоративных целей – саженцы не старше 4 лет. В аллейных и групповых посадках используются саженцы с предварительно сформированным стволиком. Можно вырастить тюльпанное дерево и зелеными черенками в парниках с туманной установкой, но результативность низкая. Молодые культуры тюльпанного дерева растут быстро и в 25-летнем возрасте при размещении их 3 × 3 м дают много древесины, что превышает производительность многих древесных пород.

В Ташкенте под кроной дерева, или вдоль арыков, весной появляется много самосево. При хорошем уходе растёт довольно быстро, достигая в 5-летнем возрасте до 3 м, к 10 годам – 10–12 м в высоту. В Ташкентском Ботаническом саду АН РУз отмечено, что в отдельные годы молодые сеянцы изредка повреждались весной низкими температурами. С возрастом они становятся более морозостойкими и зимостойкими, выдерживают морозы до –30 °С. Требовательны к свету, влажности и составу почвы. Ветроустойчивы и долговечны. Самые крупные деревья вырастают на плодородных почвах с нормальным орошением в течение всего вегетационного периода. Не страдают от высоких летних температур. Листья не имеют солнечных ожогов; дерево цветёт обильно и долго. Хорошо растут на городских улицах, но лучшими условиями для посадки являются парковые сообщества. За все годы наблюдений не отмечено ни болезней, ни вредителей (Н.И. Штонда, 2017).

Климат и погодные условия Ташкента. Ташкент – крупный мегаполис с населением более 3 миллионов человек, развитой промышленной инфраструктурой и транспортными сетями. Он расположен в семиаридной зоне на северной границе субтропического и умеренного климатических поясов, на предгорной равнине Западного Тянь-Шаня, 440–480 м над уровнем моря. Характеризуется переходным климатом от умеренного континентального к субтропическому внутриконтинентальному со значительными сезонными и суточными колебаниями температур воздуха, продолжительным сухим и жарким летом, влажной весной и неустойчивой зимой (рис. 1). Среднегодовая температура воздуха составляет +14,8 °С. Зима умеренная, с постоянным чередованием холодов и оттепелей. Средняя температура января составляет +1,9 °С, а абсолютный минимум –29,5 °С (декабрь 1930 г.). В апреле среднесуточная температура воздуха больше +15 °С. Самый тёплый месяц года – июль (среднесуточная температура +27,7 °С).

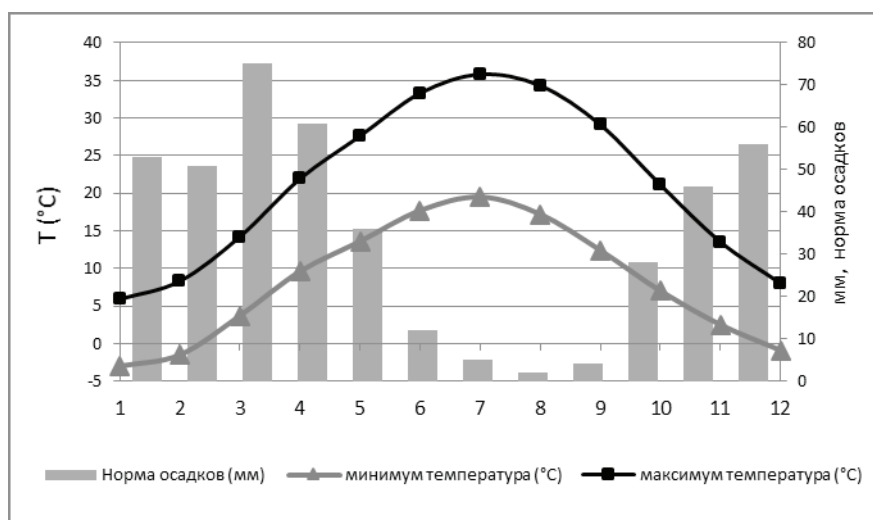


Рис. 1. Средние многолетние значения среднемесячных температур (максимальной и минимальной) и нормы осадков в г. Ташкенте

Континентальность климата приводит к формированию частых и затяжных периодов жары. Так, с марта по ноябрь включительно в Ташкенте могут наблюдаться средние температуры воздуха выше +30 °С, а абсолютный максимум составляет +44,6 °С (июль 1997 г.). Средняя температура в октябре +13,9 °С. Многолетняя средняя годовая сумма осадков составляет 440 мм. Их максимум приходится на март – 69 мм, а минимум на август – 0,5 мм (рис. 1). Отсутствие осадков в летний период приводит к формированию засушливых периодов практически каждый год. Изменчивость годовых сумм осадков составляет от 32 до 182 % нормы, месячных – от 0

до 2 600 %. Продолжительность солнечного сияния в среднем в Ташкенте составляет 2 790 ч/год. В январе продолжительность солнечного сияния минимальна – не превышает 100–120 ч в месяц, в июле она максимальна и достигает в отдельные годы 400–410 ч/мес. Прямая солнечная радиация, приходящая на горизонтальную поверхность, в среднем за месяц при средних условиях облачности максимальна в июле и достигает 659 МДж/м². Максимум рассеянной радиации приходится на май (261 МДж/м²). Месячные суммы радиационного баланса в течении года имеют положительные значения и изменяются от 4 МДж/м² в декабре до 369 МДж/м² – в июне-июле [2, 8, 9].

В последние 3–4 года в Ташкенте наблюдается превышение средних многолетних значений максимальных и минимальных температур воздуха летом и осенью (рис. 2) и среднемесячных норм осадков весной.

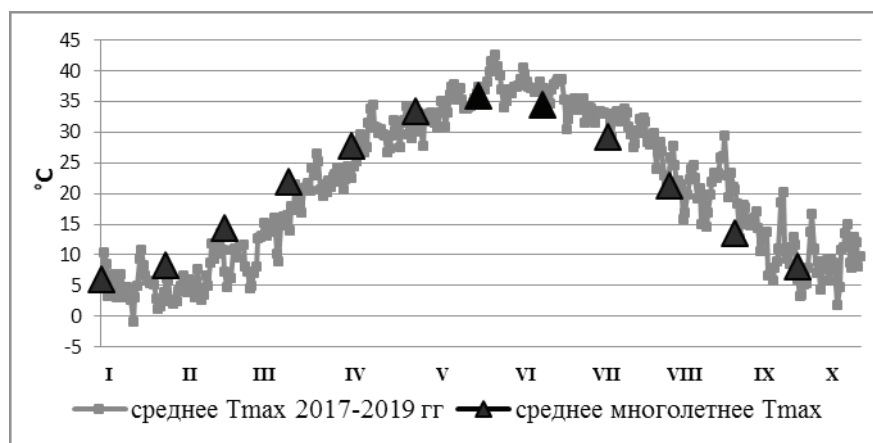


Рис. 2. Средние максимальные ежедневные температуры воздуха за 2017–2019 гг. и средние многолетние среднемесячные максимальные температуры в г. Ташкенте

Методика проведения экспериментов. В 2017–2018 гг. проводились наблюдения за тюльпанными деревьями в нижеуказанных точках на территории г. Ташкент:

Ташкентский Ботанический сад АН Руз им. акад. Ф. Н. Русанова считается «фоном», здесь отмечается минимальное антропогенное загрязнение воздушной среды, более мягкий по сравнению с городской средой микроклимат (в частности, ниже температура и выше влажность летом), обеспечиваются необходимые агротехнические мероприятия;

Сквер им. Амира Тимура в центральной части города, условно назван «стрессовой» точкой наблюдения, поскольку окружён автомагистралью с постоянно интенсивным движением автомобилей, здесь наблюдается повышенный уровень загазованности и запылённости воздушной среды, отмечается высокий уровень инсоляции и повышенные по сравнению с другими частями города температуры, является «островом тепла».

Следует отметить, что все исследуемые деревья находились в условиях достаточного полива и не испытывали водного дефицита.

Пробоотбор для лабораторных исследований проводили в утреннее время (8:00–8:30 утра), отбирали листья с 4–6 междоузлия веток на высоте примерно два метра.

Удельная плотность листовой пластинки (УЛП) определялась гравиметрическим методом, из свежесобранных листьев вырезались 10 высечек диаметром 1 см (в нескольких повторностях, 5–7) и высушивались в сушильном шкафу при 105 °С до постоянного абсолютно сухого веса. Удельная плотность листовой пластинки рассчитывалась, как масса сухого вещества (мг), приходящаяся на единицу поверхности (1 см²) [4].

Концентрация хлорофиллов и каротиноидов определялась спектрофотометрически на Jasco V-450 (Japan) после быстрой гомогенизации высушенной при комнатной температуре высечки листа диаметром 1 см в фарфоровой ступке и экстракции 80 % водным раствором ацетона, при длинах волн 662, 644 и 440 нм. Число повторов 5–7. Работы проводились на льду. Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывалось по Wettstein (1957) в пересчёте на 1 см² листовой пластинки.

Скорости видимого фотосинтеза и темнового дыхания измерялись в лабораторных условиях на высечках свежесорванных листьев на приборе PlantVital_5030 (INNO-Concept GmbH, Germany) при помощи электрохимического сенсора типа Кларка (MF 41-INN Sensortechnik Meinsberg); освещение осуществлялось люминесцентным диодом, работающим в области красного спектра (635–650 нм), устанавливались различные температуры измерения в ячейке +17, +27, +37 и +42 °С. Каждое измерение длилось 20–25 минут [3, 14].

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе OriginPro 7.5, графики построены в Microsoft Office Excel 2010. На рисунках и в таблице 1 представлены среднеарифметические значения опыта и их стандартные квадратические ошибки. Вычисляли достоверность различий между средними по 1-факторному дисперсионному анализу ANOVA при уровне статистической значимости 0,05. Обсуждаются только статистически значимые различия.

Результаты и обсуждение. В Ташкенте тюльпанное дерево хорошо растёт на окультуренных серозёмах при хорошей обеспеченности водой. В таблице 1 представлена информация о сроках основных этапов развития *Liriodendron tulipifera* в Ташкентском ботаническом саду за последние несколько лет наблюдений.

Прежде всего, отметим, что для тюльпанного дерева характерным является постепенность протекания всех фенофаз. В начале марта начинают распускаться почки, цветение продолжается обычно со второй недели апреля и заканчивается в первых числах июня. Вообще, ритмы жизни растений определяются погодными условиями места произрастания и зависят

от таких факторов как свет, тепло и влага. Городская среда достаточно неоднородна по этим показателям. Как указано в предыдущей главе, условия обитания в Ботаническом саду несколько отличаются от городских – здесь температура воздуха немного ниже, влажность больше, загрязняющих веществ гораздо меньше, соответственно, и фенологические ритмы Лириодендронов на улицах и в парках Ташкента немного сдвигаются. Отмечается, что у деревьев в городе обычно на неделю раньше начинается распускание почек, а листопад наступает позже. Так у деревьев Ботанического сада к середине ноября листьев практически не остаётся, а в центре Ташкента Лириодендроны покрыты золотисто-желтой листвой до конца ноября.

Таблица 1

**Сезонное развитие *Liriodendron tulipifera* L.
в Ташкенском Ботаническом саду Академии наук Республики
Узбекистан им. акад. Ф. Н. Русанова, 2015–2018 гг.**

Вид	Распускание почек		Рост побегов		Цветение		
	начало	конец	начало	конец	начало	массовое	конец
<i>L. tulipifera</i>	1–10.III	15–23.III	15–23.III	27.VI–4.VII	9–18.IV	5–12.V	30.V–7.VI

Вид	Созревание семян			Листопад		
	начало	массовое	конец	начало	массовый	конец
<i>L. tulipifera</i>	18–20.IX	15–17.X	30.X–5.XI	13–16.X	25–30.X	5–10.XI

Судя по тому, что интродуцированные тюльпанные деревья нормально растут, развиваются и размножаются, они прекрасно адаптировались к засушливому и жаркому климату Ташкента.

Важнейшими показателями оценки состояния растения, определяющими рост и развитие, являются скорости дыхания и фотосинтеза. Поэтому в рамках данного исследования с мая по сентябрь (ежемесячно с 1 по 10 число) проводились измерения скорости нетто-продукции и потребления кислорода в темноте у листьев деревьев на территории Ботанического сада, результаты представлены на рисунке 3.

Очевидно, что скорости фотосинтеза и дыхания листа меняются в процессе развития (созревания) листовой пластинки и под влиянием экологических факторов, в частности, температуры, освещённости, влажности, то есть, наблюдаются сезонные изменения. В работе измерялись скорости видимого фотосинтеза, так называемой чистой продукции кислорода, которая представляет из себя разницу между фактической продукцией кислорода и потреблением кислорода в процессе дыхания (темнового и фотодыхания). Результаты показали, что с мая по июль отмечен рост скорости чистой продукции кислорода с едини-

цы поверхности листа лириодендрона с $13,7 \pm 3,4$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$ до максимальной – $42,1 \pm 2,6$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, в августе-сентябре-октябре скорость чистой продукции постепенно уменьшается и к сентябрю составляет примерно $28,0 \pm 5,7$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, в начале ноября тюльпанные деревья в Ташкентском Ботаническом саду сбрасывают листья.

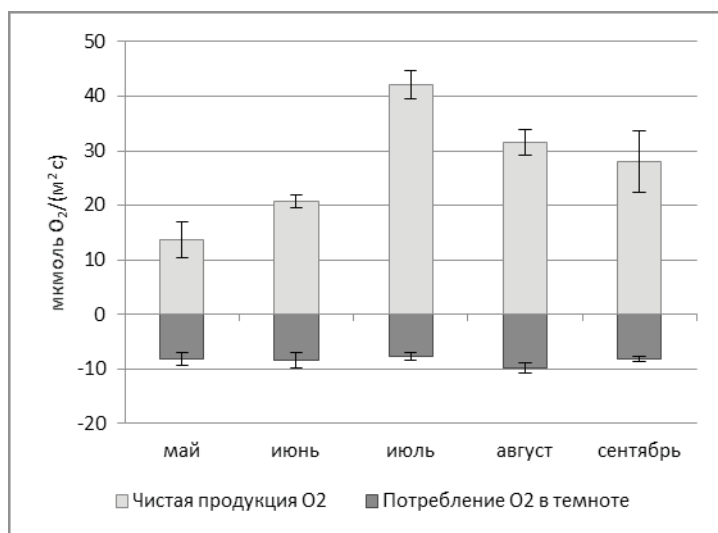


Рис. 3. Скорости видимого фотосинтеза и темнового дыхания листьев *Liriodendron tulipifera* в Ботаническом Саду АН Руз в Ташкенте, среднее за 2017–2018 гг. (Измерения проводились в лабораторных условиях, при температуре в ячейке измерения $+27$ °С и освещении высечки листа люминесцентным диодом, работающим в области красного спектра, 635–650 нм)

Процесс дыхания менее чувствителен к изменениям температуры, было отмечено, что скорости темнового дыхания листьев тюльпанного дерева в период активной вегетации варьировали от $8,3$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$ (май), $8,5$ (июнь), $9,8$ (август), $8,3$ (сентябрь) (при стандартной температуре измерения 27 °С). Причём, в самый жаркий период, в июле, наблюдалась самая низкая скорость темнового дыхания $7,7 \pm 0,7$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$.

Далее было изучено влияние различных температур на скорости продукции и потребления кислорода в листьях. Были проведены измерения этих показателей у одних и тех же листьев при температурах 17 , 27 , 37 и 42 °С в измерительной ячейке, листья изучались на разных стадиях зрелости. Результаты представлены на рисунке 4. Обнаружено, что у молодых листьев (в мае) наблюдается активация дыхания в ответ на повышение температуры. Так, при 17 °С скорость темнового дыхания была примерно $5,1$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, а при 42 °С возрастала в 2,5 раза ($12,8$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$) (рис. 4а). У зрелых листьев в июне эта разница составляла уже 65 % (рис. 4б), в июле – 53 % (рис. 4в).

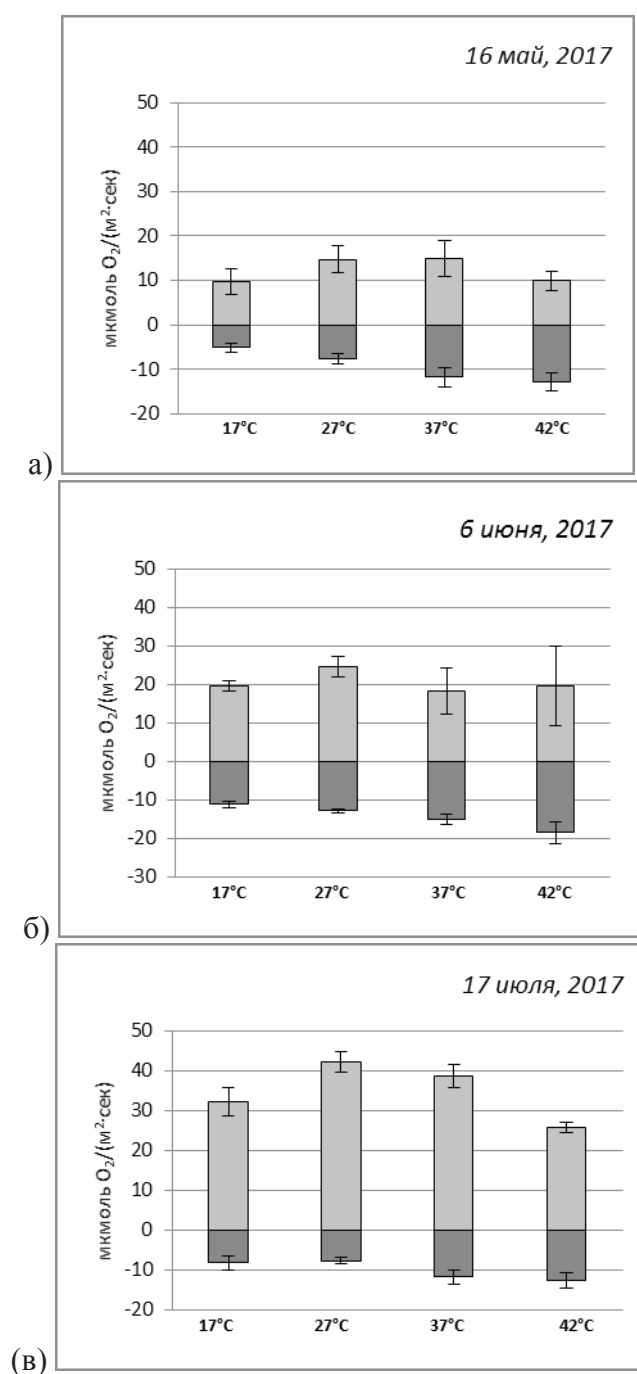


Рис. 4. Изменения скоростей видимого фотосинтеза и темного дыхания под влиянием температуры у листьев *Liriodendron tulipifera* в Ботаническом Саду АН Руз в Ташкенте

Можно сделать вывод, что молодые листья достаточно чувствительны к повреждениям высокими температурами, а с возрастом дыхание листьев Лириодендрона становится более устойчивым к температурным воздействиям.

Аналогичным образом изучалось изменение скорости видимого фотосинтеза. Выявлено, что наибольшие скорости продукции кислорода наблюдаются при 27 и 37 °С. Температуры 17 и 42 °С оказывают ингибирующее воздействие на процесс. Так, у молодых листьев (в мае) при снижении температуры от 27 до 17 °С скорость чистой продукции уменьшалась на 33 % (с 14,73 до 9,8 мкмоль O₂/(м²·с)); повышение температуры до 42 °С вызывало уменьшение показателя на 32,6 % (до 9,9 мкмоль O₂/(м²·с)), (рис. 4а). У зрелого листа в июне в ответ на снижение температуры с 27 до 17 °С скорость чистой продукции кислорода уменьшалась примерно на 20 %, а изменения в ответ на повышение температуры были статистически не достоверны (рис. 4б). В июле на фоне пиковых (максимальных) значений скорости видимого фотосинтеза, измеренных при 27 °С, низкая температура 17 °С вызывала замедление процесса видимого фотосинтеза на 23,7 %, а 42 °С ингибировала процесс примерно на 39 % (рис. 4в).

Таким образом, можно заключить, что у молодых и зрелых листьев тюльпанных деревьев процесс фотосинтеза достаточно чувствителен к температурам 17 и 42 °С.

Известно, что не только температура, но и свет оказывает большое формирующее влияние на древесные растения, энергию их роста, цветение и плодоношение и ход естественного возобновления. Лиреодендрон тюльпанный считается светолюбивым. Отметим, что высокая инсоляция является важнейшим экологическим фактором для растений в Ташкенте. Однако, согласно литературным данным, интенсивный свет может вызывать у растений значительные изменения в экспрессии многих генов, локализованных в разных компартментах клетки [17]. В условиях светового стресса, когда избыточно поглощенная световая энергия не может быть использована в фотохимических реакциях, происходит фотоингибирование, процесс сопровождается фотоокислением пигментов, деструкцией каротиноидов, обесцвечиванием хлорофиллов и разрушением структур хлоропластов [11, 12].

В рамках данного исследования были изучены скорости дыхания и фотосинтеза у тюльпанных деревьев, произрастающих в разных световых условиях. Результаты представлены в таблице 2.

Полученные результаты свидетельствуют, что скорости темного дыхания и видимого фотосинтеза с единицы поверхности листьев тюльпанных деревьев произрастающих в разных световых условиях, хорошо освещенных и в притенении, достоверно не отличаются.

**Скорости видимого фотосинтеза
и темнового дыхания у теневых и световых листьев
*Liriodendron tulipifera***

		Скорость темнового дыхания, мкмоль O ₂ /(м ² ·с)	Скорость видимого фотосинтеза, мкмоль O ₂ /(м ² ·с)
июнь	свет	6,67 ±0,51	21,35 ±4,06
	тень	7,75 ±2,44	21,63 ±3,87
август	свет	11,88 ±3,80	34,69 ±3,67
	тень	10,5 ±1,62	31,05 ±8,21

Примечание: в таблице приводятся усреднённые результаты измерений показателей у листьев тюльпанных деревьев из Ботанического Сада АН РУз, 2017–2018 год.

Вместе с тем, выявлены статистически достоверные отличия в размерах и удельной плотности листовой пластинки у световых и теневых листьев Лириодендрона тюльпанного (табл. 3). Световые листья меньше размером и более плотные по сравнению с теневыми. Длина теневых листовых пластинок в среднем на 24–35 % больше световых, а ширина на 41–51 %. Удельная плотность теневых листьев меньше на 13–16 %.

Таблица 3

**Длина, ширина и удельная плотность
листовой пластинки *Liriodendron tulipifera* L., произрастающих
в условиях различной освещённости**

		Размеры листовой пластинки, мм		УПЛП, мг/см ²
		длина	ширина	
июнь	свет	84,25 ±10,29	133,00 ±21,59	6,21 ±0,39
	тень	113,71 ±12,42	187,86 ±25,89	5,34 ±0,27
август	свет	131,67 ±39,45	164,44 ±22,00	7,51 ±0,35
	тень	162,64 ±14,88	247,82 ±21,27	6,31 ±0,15

Примечание: в таблице приводятся усреднённые результаты измерений показателей у листьев тюльпанных деревьев из Ботанического Сада АН РУз, 2017–2018 гг.

Наблюдаемые изменения в размерах листа являются результатом адаптации растения к световым условиям местообитания. В условиях затенения формируются крупные, широкие и тонкие листовые пластинки, т. е. проявляются сциоморфные черты. У «световых» листьев формируются гелиоморфные признаки – утолщённая и уплотнённая листовая пластинка гораздо меньшего размера. Адаптивный смысл

подобных структурных перестроек листа – усиление мощности ассимиляционного аппарата, компенсирующее недостаток света (в случае сциоморфоза), и, напротив, – взаимное затенение фотосинтетических элементов, как защитная мера против повреждающего влияния избыточного света (в случае гелиоморфоза). Таким образом, обеспечивается необходимый растению постоянный уровень ассимиляции углекислого газа и продукции органических веществ, для поддержания энергетического баланса в разных световых условиях среды обитания [18, 27].

Следующая серия экспериментов была посвящена изучению состояния тюльпанных деревьев при высокой загазованности и запылённости воздушной среды на фоне высокой инсоляции. Сравнивались растения Ботанического сада (фон) и сквера в центре города (стресс). Результаты представлены на рисунке 5.

Прежде всего, следует отметить, что удельная плотность листа у деревьев в центральной части города была в течение всего сезона примерно на 10–12 % больше, чем у деревьев Ботанического сада (рис. 5 г). При этом, размеры листовых пластинок достоверно не отличались. Результаты измерений показали также, что скорость чистой продукции кислорода с единицы поверхности (при 27 °С) линейно зависит от суммы пигментов фотосинтеза в единице поверхности листа тюльпанного дерева, коэффициент корреляции у деревьев из Ботанического сада составил $r^2 = 0,71$, а в центральной части города – $r^2 = 0,79$.

Выявлено, что на протяжении практически всего сезона вегетации различные показатели газообмена листьев тюльпанных деревьев в условиях антропогенного стресса и на фоновой территории статистически достоверно не отличались друг от друга. Исключение составляют лишь скорости видимого фотосинтеза в июле и темнового дыхания в июле-августе. Так, в июле скорость чистой продукции кислорода с единицы поверхности листьев деревьев на сквере (стрессовой территории) была достоверно ниже на 26 %, чем в Ботаническом саду. В это же время наблюдалась активация темнового дыхания у деревьев в условиях стресса, этот показатель был почти на 26 % выше фоновых значений, в августе – больше на 38 %. Скорее всего, именно экстремально высокие дневные температуры в это время (43–44 °С) оказывали ингибирующий эффект на процесс фотосинтеза и вызывали активацию дыхания.

Усреднив измеряемые показатели, можно отметить, что скорость чистой продукции кислорода у листьев тюльпанных деревьев в период с мая по сентябрь 2017–2018 в Ботаническом саду была $27,62 \pm 1,88$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, на сквере Амира Тимура – $26,98 \pm 1,24$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, скорости темнового дыхания $8,24 \pm 0,55$ и $9,46 \pm 0,63$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$ соответственно.

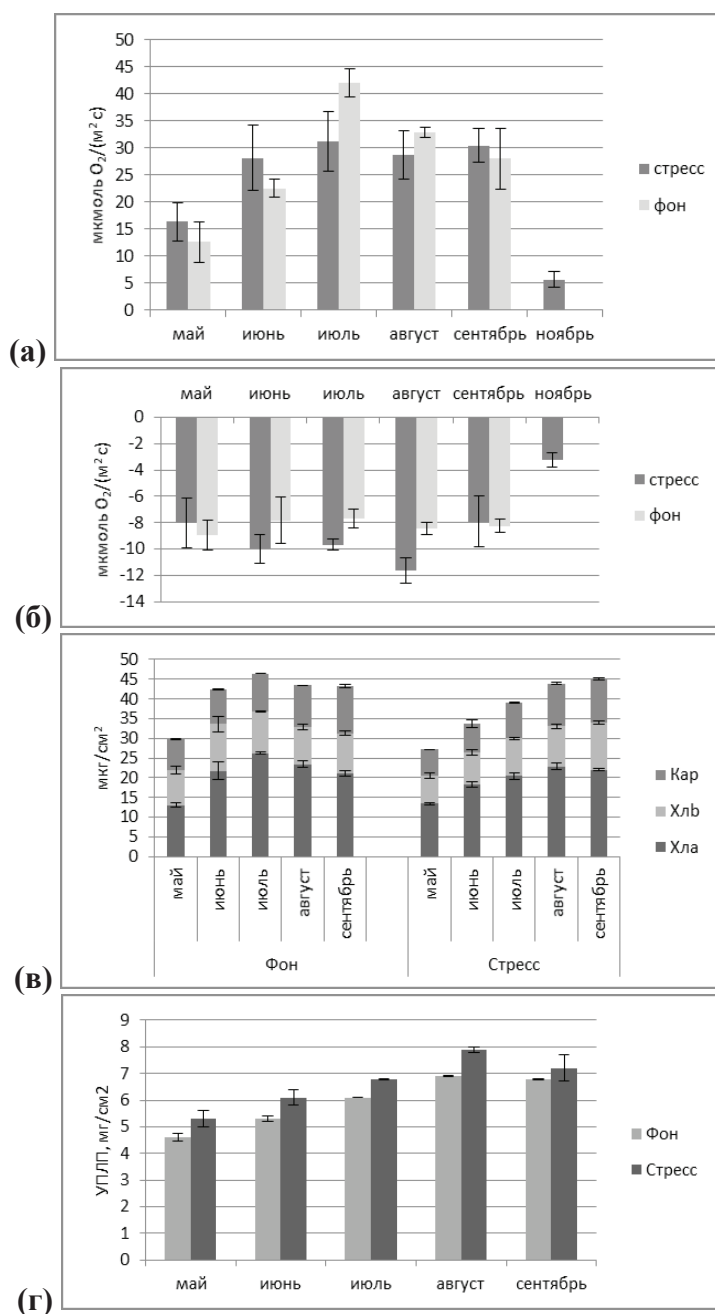


Рис. 5. Сезонная динамика скорости видимого фотосинтеза (а), темнового дыхания (б), концентрации пигментов фотосинтеза (в), УПЛП (г) листьев *Liriodendron tulipifera* в городе Ташкенте, 2017–2018 гг. (Изучались листья хорошо освещённых деревьев. Пробы отбирались в первой половине каждого месяца вегетации)

Материальную основу продукции кислорода в клетке составляют пигменты фотосинтеза, результаты измерения показали, что на фоновой и стрессовой территории наблюдалась схожая динамика накопления пигментов в единице поверхности листьев с мая по июль (рис. 5в). Так, содержание хлорофилла *a* (Хл *a*) в листьях деревьев в Ботаническом саду увеличилось с 13,08 до 26,25 мкг/см² (примерно на 100 %), на сквере – с 13,40 до 20,45 мкг/см² (на 53 %). Далее, у деревьев с фоновой территории содержание Хл *a* в листьях постепенно снижалось, до 21 мкг/см² в сентябре, а на стрессовой территории менялось не достоверно.

Содержание Хл *b* в листьях Лириодендронов возрастало к концу вегетации – на фоновой территории этот показатель достоверно увеличился с мая по сентябрь на 14,7 %, на стрессовой – на 68 %. Хлорофилл *b* играет роль светособирающего комплекса, компенсируя недостаток света. Учитывая хорошую освещённость тюльпанных деревьев на обеих площадках наблюдения, можно предположить, что рост концентрации Хл *b* в единице поверхности листа связан с запыленностью листовой пластинки к концу вегетации.

Принято считать, что отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* у светолюбивых растений составляет величину порядка 3,9, а у теневыносливых оно близко к 2,3. Полученные результаты свидетельствуют в пользу теневыносливости тюльпанного дерева, в ботаническом саду у зрелых листьев это отношение колебалось от 2,05 до 2,51, а на сквере – от 2,15 до 2,26.

Наблюдаемое в эксперименте увеличение количества каротиноидов (фон – на 54 % с мая по сентябрь, стресс – 66 %) связано с адаптивными перестройками фотосинтетического аппарата (ФА) клеток листа для защиты от избыточной солнечной радиации. Известно, что в условиях высокой инсоляции и жёсткого ультрафиолетового излучения (наблюдаемого в центре города) происходит накопление каротиноидов, которые защищают реакционные центры ФА от фотоингибирования и индуцированных температурой повреждений, таких как фотоокислительное разрушение элементов пигментного аппарата и электронно-транспортной цепи, улавливая активизированный (синглетный) кислород [5, 25]. Как описано в литературе [21], в ответ на действие высокой температуры, возможна такая же реакция.

Как правило, хлорофилла в листьях приблизительно в 3 раза больше, чем каротиноидов. Уменьшение данного показателя может быть связано со снижением светособирающей функции пигментного комплекса листа под воздействием неблагоприятных факторов среды обитания. Наши исследования показали, что с июня по август у листьев тюльпанного дерева ботанического сада это соотношение составляло $3,58 \pm 0,40$, у деревьев центра Ташкента – $3,32 \pm 0,31$. Таким образом, можно заключить, что *Liriodendron tulipifera* достаточно хорошо приспособлен к условиям обитания и в Ботаническом саду, и в центре города, пигментная система листа не испытывает стресса.

Заключение. Проведённые исследования свидетельствуют о высокой устойчивости тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera* L.) к жаркому и засушливому климату города Ташкент. Были изучены скорости темнового дыхания и видимого фотосинтеза листьев в онтогенезе, под воздействием разных температур, при хорошей освещённости и в затенении, в условиях загрязнения воздушной среды и высокой инсоляции на территории Ташкента. Помимо этого, изучались связанные с этими процессами характеристики листовой пластинки – удельная плотность, размеры листа, пигментный аппарат.

Результаты показали:

С мая по июль наблюдается рост скорости чистой продукции кислорода с единицы поверхности листа лириодендрона с $13,7 \pm 3,4$ до $42,1 \pm 2,6$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, в августе-сентябре-октябре этот показатель уменьшается и к сентябрю составляет $28,0 \pm 5,7$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$.

Скорости темнового дыхания листьев тюльпанного дерева в период активной вегетации варьируют от 8,3 до 9,8 мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$. Причём в самый жаркий период, в июле, наблюдается самая низкая скорость темнового дыхания – $7,7 \pm 0,7$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$.

У листьев тюльпанного дерева наблюдается активация дыхания в ответ на повышение температуры. Молодые листья более чувствительны к повреждениям высокими температурами, а с возрастом дыхание становится более устойчивым к температурным воздействиям.

Наибольшие скорости чистой продукции кислорода в листьях тюльпанного дерева наблюдаются при 27 и 37 °С. Температуры 17 и 42 °С оказывают ингибирующее воздействие на процесс. В июле на фоне максимальных значений скорости видимого фотосинтеза, измеренных при 27 °С, температура 17 °С вызывала замедление процесса видимого фотосинтеза на 23,7 %, а 42 °С ингибировала процесс примерно на 39 %.

Скорости темнового дыхания и видимого фотосинтеза с единицы поверхности листьев тюльпанных деревьев, произрастающих в разных световых условиях, хорошо освещённых и в притенении, достоверно не отличаются.

Выявлены статистически достоверные отличия в размерах и удельной плотности листовой пластинки у световых и теневых листьев Лириодендрона тюльпанного. Длина теневых листовых пластинок в среднем на 24–35 % больше световых, а ширина на 41–51 %. Удельная плотность теневых листьев меньше на 13–16 %.

В мае, июне и сентябре показатели газообмена листьев в условиях загрязнения воздуха и на фоновой территории статистически достоверно не отличались друг от друга. Экстремально высокие дневные температуры в июле-августе (43–44 °С) оказывали ингибирующий эффект на процесс фотосинтеза и вызывали активацию дыхания. В июле скорость чистой продукции кислорода с единицы поверхности листьев деревьев

на сквере (стрессовой территории) была достоверно ниже, чем в Ботаническом саду на 26 %. В это же время в условиях стресса наблюдалась активация темнового дыхания на 26 %, в августе – на 38 %.

Скорость чистой продукции кислорода в период с мая по сентябрь 2017–2018 гг. в Ташкенте составляет примерно $27,3 \pm 8,4$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$, скорость темнового дыхания $8,85 \pm 1,26$ мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$.

Анализ состояния пигментного аппарата свидетельствует о теневыносливости тюльпанного дерева. Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* варьирует от 2,15 до 2,51. С июня по август у листьев тюльпанного дерева соотношение хлорофиллов к каротиноидам составляло примерно 3,3 : 3,6, что говорит о том, что *Liriodendron tulipifera* достаточно хорошо приспособлен к условиям обитания в городе, пигментная система листа не испытывает стресса.

Скорее всего, определяющее значение на продуктивность фотосинтеза и скорость дыхания тюльпанного дерева оказывают степень сформированности (зрелости) листа и высокие температуры, а не освещённость места обитания или загрязнённость воздушной среды. Лириодендрон достаточно пластичен в отношении световых условий и успешно реализует свои адаптивные возможности, стараясь приспособиться и сохранить необходимый для роста и развития уровень трансформации и потребления энергии. В данном исследовании мы наблюдали результат сложных перестроек внутриклеточного метаболизма, проявляющихся в изменении анатомических характеристик листа (модификации размеров и толщины листовой пластинки, концентрации пигментов фотосинтетического аппарата в единице поверхности), обеспечивающих нормальное протекание фотосинтеза.

Работа выполнена при поддержке Гранта Министерства инновационного развития Республики Узбекистан № БВ-М-Ф-5-001 «Адаптивные стратегии растений к стрессовым факторам в условиях города, роль фотосинтеза и дыхания в устойчивости растений».

Библиографический список

1. Аблаев С.М., Юлдашов Я.Х., Эшанкулов Б.И. Лесные культуры основных древесных и кустарниковых лесных пород Узбекистана: учеб. пособие. – Ташкент, 2009. – 160 с.
2. Айзенштат В.А., Леухина Г.Н. Краткое климатическое описание Ташкента. – Ташкент: САНИГМИ, 1998. – 16 с.
3. Акиншина Н.Г., Азизов А.А., Карасёва Т.А., Клозе Э. Новые возможности в оценке состояния растений // Сибирский экологический журнал. – 2008. – Вып. 2. – С. 249-254. – ISSN 0869-8619.
4. Васфилов С.П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72. – Вып. 6. – С. 436-454. – ISSN 0044-4596.
5. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: ЛГУ, 1989. – 204 с. – ISBN 5-288-00145-6.
6. Жизнь растений: в 6 т., 7 кн. / Тахтаджян А. Л., Грубов В. И., Грушвицкий И. В. и др. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5. – Ч. 1. – 430 с.

7. Русанов Ф.Н. Путеводитель по Ботаническому саду АН УзССР. – Ташкент: Фан, 1975. – 36 с.
8. Скрипникова Л.Е., Азизов А.А. Исследование изменчивости основных климатических характеристик в Ташкенте // Труды НИГМИ. – 2006. – Вып. 6(251). – С. 65-76.
9. Спекторман Т.Ю. Оценка изменений основных климатических характеристик по территории Узбекистана // Труды НИГМИ. – 2006. – Вып. 6(251). – С. 13-30.
10. Цхоидзе Т., Чаидзе Ф., Концелидзе Н., Джакели Д. Биоэкология тюльпанных деревьев на Черноморском побережье Аджарии // Modern Phytomorphology. – 2013. – № 4. – С. 131-137.
11. Юрина Н. П., Мокерова Д. В., Одинцова М. С. Светоиндуцируемые стрессовые белки пластид фототрофов // Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – № 5. – С. 611-624. – ISSN 0015-3303.
12. Adamska I. ELIPs: light-induced stress proteins // Physiol. Plant. – 1997. – Vol. 100. – P. 798-805.
13. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // Plant Physiol. – 2006. – № 141 – P. 391-396. – doi:10.1104/pp.106.082040.
14. Azizov A., Tauschke M., Lentzsch P. et al. Verfahren zur Bewertung der Vitalität chlorophyll tragender biologischer Proben. Deutsches Patentant. DE 112006000480. IPC: G01N 33/483. INNO-Concept GmbH, Strausberg, DE. Anmeldung 06.03.2006. Veröffentlichung 30.04.2015.
15. Beck D. E. Liriodendron tulipifera / In Burns R. M., Honkala B. H. (eds.) Hardwoods. Silvics of North America / Washington, D.C.: United States Forest Service (USFS), United States Department of Agriculture (USDA). – 1990. – Vol. 2. – P. 406-416.
16. Busing R.T. Disturbance and the Population Dynamics of Liriodendron Tulipifera: Simulations with a Spatial Model of Forest Succession // Journal of Ecology. – 1995. – № 83(1). – P. 45-53. – doi: 10.2307/2261149. JSTOR 2261149.
17. Dunaeva M., Adamska I. Identification of genes expressed in response to light stress in leaves of Arabidopsis thaliana using RNA differential display // Eur. J. Biochem. – 2001. – Vol. 268. – P. 5521-5529.
18. Higa T., Wada M. Chloroplast avoidance movement is not functional in plants grown under strong sunlight // Plant Cell Environ. – 2016. – Vol. 39. – P. 871-882.
19. Lee C.-H., Chen H.-L., Hong Z.-L., Hsieh H.-W., Juan S.-W., Huang J.-C., Wang H.-M., Chen C.-Y. Chemical constituents of Liriodendrontulipifera // Chemistry of Natural Compounds. – 2013. – Vol. 49. – № 2. – P. 398-400. – ISSN 0009-3130
20. Li W.-J., Lin Y.-C., Wu P.-F., Wen Z.-H., Liu P.-L., Chen C.-Y., Wang H.-M. Biofunctional Constituents from *Liriodendron tulipifera* with Antioxidants and Anti-Melanogenic Properties // Int. J. Mol. Sci. – 2013. – 14. – P. 1698-1712. – doi:10.3390/ijms14011698.
21. Lichtenthaler H.K. Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids, α -tocopherol, plastoquinone, and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance // Photosynth. Res. – 2007. – Vol. 92. – № 2. – P. 163-179.
22. Niu Y. and Xiang Y. An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-Temperature Stress // Front. Plant Sci. – 2018. – Vol. 9 – P. 915. – doi: 10.3389/fpls.2018.00915
23. Pospisil P., Prasad A. Formation of singlet oxygen and protection against its oxidative damage in Photosystem II under abiotic stress // J. Photochem. Photobiol. B Biol. – 2014. – 137. – P. 39-48. – doi:10.1016/j.jphotobiol.2014.04.025.
24. Sun A. Z., Guo F.Q. Chloroplast Retrograde Regulation of Heat Stress Responses in Plants // Front. Plant Sci. – 2016. – P. 1-16. – doi.org/10.3389/fpls.2016.00398
25. Sun X., Wen T. Physiological roles of plastid terminal oxidase in plant stress responses // J. Biosci. – 2011. – Vol. 36. – № 5. – P. 951-956.
26. Suzuki N., Koussevitzky S., Mittler R., and Miller G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress // Plant Cell Environ. – 2012. – 35. – P. 259-270. – doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x
27. Xu D.Q., Chen Y., Chen G.Y. Light-harvesting regulation from leaf to molecule with the emphasis on rapid changes in antenna size // Photosynth. Res. – 2015. – Vol. 124. – P. 137-158. – ISSN: 1573-5079, 0166-8595 (Print)

**BIOECOLOGICAL TRAITS, NET-PRODUCTION
AND CONSUMPTION OF OXYGEN BY *LIRIODENDRON TULIPIFERA*
IN TASHKENT**

Akinshina N. G.¹, Azizov A. A.¹, Khalmurzayeva A. I.^{1,2}

¹ National University of Uzbekistan named after Mirzo Ulugbek,

² Tashkent Botanic Garden named after the Academician F. N. Rusanov

c. Tashkent, the Republic of Uzbekistan, e-mail: n.akinshina@yahoo.com

The paper presents the results of studying the rate of dark respiration and visible photosynthesis of tulip tree leaves (*Liriodendron tulipifera* L.) in ontogenesis, under different temperature and light conditions, and under air pollution in Tashkent. The specific density per unit area, lamina size, and pigment content were also measured. The rate of net-production of oxygen from May to September 2017–2018 was approximately $27.3 \pm 8.4 \mu\text{mol O}_2/(\text{m}^2 \text{ s})$, the rate of dark respiration was $8.85 \pm 1.26 \mu\text{mol O}_2/(\text{m}^2 \text{ s})$. The highest oxygen production rates in tulip tree leaves were revealed at 27 and 37 °C, temperatures of 17 and 42 °C inhibited the process. In tulip tree leaves, respiration was activated in response to an increase in temperature, young leaves are more sensitive, and mature leaves respiration becomes more resistant to temperature effects. A high plasticity of the anatomy of a tulip tree leaf with respect to light conditions was found. The most important factor in the intensity of photosynthesis and respiration of a tulip tree leaf in Tashkent is the degree of leaf maturity and temperature, not the light conditions of the habitat or air pollution.

Key words: Tulip tree (*Liriodendron tulipifera* L.), visible photosynthesis, dark respiration, photosynthesis pigments, specific density of a leaf, light, temperature, air pollution.