



БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ BIOLOGICAL SCIENCES

УДК 635.925:581.82

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В СИНЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУППАХ

PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF LEAVES OF SOME ORNAMENTAL PLANTS IN SYNECOLOGICAL GROUPS

В.П. Коба¹, В.А. Браилко¹, О.О. Коренькова²
V.P. Koba¹, V.A. Brailko¹, O.O. Korenkova²

¹ Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Россия, 298648, г. Ялта, Никитский спуск, 52

² Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Россия, 295007, г. Симферополь, просп. Академика Вернадского, 4

¹ Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Centre RAS, 52 Nikitsky Descent St, Yalta, 298648, Russia

² Crimean Federal University named after V.I. Vernadsky, 4 Academic Vernadsky Ave, Simferopol, 295007, Russia

E-mail: kobavp@mail.ru; valentina.brailko@yandex.ru; o.o.korenkova@mail.ru

Аннотация

На основе применения метода измерения уровня индукции флуоресценции хлорофилла проведена оценка динамики фотосинтетических функций некоторых декоративных растений при фитогенном взаимодействии в условиях парковых сообществ. Установлено, что у видов растений, оказывающих взаимное угнетающее действие на рост вегетативных органов, средние значения относительной фотосинтетической активности в зоне пересечения фитогенных полей ниже, по сравнению с контролем. Виды растений, проявляющие в условиях совместного произрастания благоприятное влияние на интенсивность формирования вегетативных органов, характеризуются положительной динамикой относительных показателей работы фотоситемы-2. Выявленные особенности изменения уровня фотосинтетической активности растений различных видов в зоне пересечения их фитогенных полей необходимо учитывать при формировании структуры и состава парковых сообществ.

Abstract

At present, it is believed that the released volatile chemicals are one of the elements of the phytogenic field formation of plants. The purpose of the research was to reveal the features of the functioning of the photosynthetic apparatus of some ornamental plants in vegetative dynamics during phytogenic interaction in park communities. Based on the application of the method of measuring the level of chlorophyll fluorescence induction, the dynamics of photosynthetic functions of some ornamental plants under phytogenic interaction in the conditions of park communities has been estimated. It has been established that the average values of relative photosynthetic activity in the zone of intersection of phytogenic fields are lower in plant species that exert mutual inhibitory effect on the growth of vegetative organs, in comparison with the control. Species of plants showing a favorable effect in the conditions of joint growth on the intensity of the formation of vegetative organs, are characterized by a positive dynamics of the relative performance of photosite-2. The revealed features of changes in the level of photosynthetic activity of plants of various species in the zone of intersection of their



phytogenic fields should be taken into account when forming the structure and composition of park communities.

Ключевые слова: декоративные растения, фитогенное поле, взаимодействие, динамика, относительная фотосинтетическая активность, индекс жизнеспособности.

Keywords: Ornamental plants, phytogenic field, interaction, dynamics, relative photosynthetic activity, viability index. approximation.

Введение

В настоящее время считается, что выделяемые летучие химические вещества являются одним из элементов формирования фитогенного поля растений [Горелов, 2012]. Парковые сообщества зачастую имеют плотную структуру и большую насыщенность видового разнообразия, что не всегда отвечает биоэкологическим потребностям слагающих их растений. В условиях пересечения фитогенных полей оптимизация структуры паркового сообщества должна учитывать особенности прямой или контактной коакции, а также и косвенной трансбиотической коакции [Сукачев, 1975]. Вопросы биохимического взаимодействия растений различных видов при совместном произрастании в условиях парковых сообществ в научной литературе освещены достаточно ограниченно [Ипатов, Кирикова, 2000]. Одной из важных проблем в этом плане является изучение специфики влияния аэрозолей, выделяемых листьями растений, на физиологическое состояние других видов парковых культурфитоценозов, произрастающих в зоне прямого воздействия веществ аэрозолей.

Сравнительный анализ роста вегетативных органов и уровня фотосинтетической активности, выявленные тенденции динамики данных процессов в условиях фитогенного воздействия расширяют базовые представления о значении косвенных трансбиотических коакций в формировании структуры и состава растительных сообществ. В работе [Pollastrin et al., 2016] анализируется изменчивость параметров хлорофилла (*ChlF*) различных видов древесных растений. Показано, что оценка фотосинтетических свойств древесных растений в зависимости от их функциональных особенностей является актуальной проблемой в изучении экологии растений.

Динамика фотосинтетической активности является одним из диагностических признаков физиологического состояния растений [Smykov et al., 2017]. Эффективность преобразования светового излучения в энергию химических связей отражает особенности функционирования растений при действии различных факторов внешней среды. Параметры фотосинтетической активности можно определять с использованием методов оценки индукционных изменений флуоресценции хлорофилла. Это обеспечивается наличием тесной взаимосвязи между интенсивностью флуоресценции хлорофилла и уровнем фотосинтетических реакций. В настоящее время при изучении функционального состояния растений в связи с действием различных экологических факторов используют метод индукции флуоресценции хлорофилла. При этом наиболее широко для измерения параметров фотосинтетических функций растений применяют показатель переменной флуоресценции – величины энергии, которая не использована в реакции фотосинтеза и не перешла в тепло после поглощения клеткой кванта света [Рубин, 2000; Корнеев, 2002; Яковлева и др. 2005; Нестеренко и др. 2007].

Целью исследований являлось изучение на основе оценки параметров фотосинтетической активности особенностей динамики фотосинтеза при фитогенном взаимодействии некоторых декоративных растений, совместно произрастающих в составе парковых сообществ.



Объекты и методы исследований

Исследования проводили в паровых сообществах арборетума Никитского ботанического сада. На отдельных куртинах было заложено 20 пробных площадок, на которых выделили 20 пар модельных растений различных видов с целью изучения особенностей их фитогенного взаимодействия. При подборе пар растений учитывалась идентичность микроклиматических, эдафических и орографических характеристик условий их произрастания, максимально исключались механический контакт и взаимное затенение. В 2015 г., используя методы дендрометрии [Молчанов, Смирнов, 1967], провели исследования динамики сезонного прироста вегетативных органов в условиях синэкологического взаимодействия. Измеряли длину 30 листовых пластинок, сезонный прирост 10 побегов в частях кроны модельных растений, расположенных в направлении друг к другу. В качестве контроля выполнили аналогичные измерения на противоположных сторонах крон. По результатам проведенных исследований были выбраны растения, у которых при совместном произрастании наблюдалось изменение интенсивности прироста вегетативных органов в зоне пересечения их фитогенных полей. С использованием этих растений в 2016 г. были проведены исследования особенностей фотосинтетической активности при фитогенном взаимодействии.

Параметры фотосинтетической активности (ФА) измеряли при помощи портативного флуориметра «Флоротест» и прибора-флуориметра LPT-3/CFL. Листья предварительно адаптировали к темноте в течение 8 мин. Оптимальная длительность экстраполяции соответствовала времени выхода кривых Каутского на плато стабилизации (3 мин). Светодиод имел максимальную интенсивность излучения на $\lambda = 470 \pm 20$ нм. При проведении исследований регистрировали следующие показатели: начальный уровень флуоресценции после облучения (F_0), максимальное (F_m) и стационарное (F_{st}) значения флуоресценции после световой адаптации. Рассчитывали переменную флуоресценцию, индекс жизнеспособности и фотосинтетическую активность [Байрон и др., 2000; Stirbet, Govindjee, 2011; Лысенко и др., 2013]. Расчетный коэффициент фотосинтетической активности Kf_T – индекс жизнеспособности определяется как отношение максимума флуоресценции к стационарному уровню и обозначается F_m/F_{st} . Он не имеет размерности и видовой или сортовой специфики. В норме величина F_m/F_{st} редко превышает 4 ед.

Отбор образцов листовых пластинок для наблюдений проводился с начала вегетации (2 декады апреля), в период активного формирования вегетативных органов растений (2 декады июня), в момент максимального напряжения гидростресса (конец июля) и в августе – по завершении роста листовых пластинок. Измерения проводили с пятикратной повторностью в каждой точке исследований. Метеорологические характеристики погодных явлений в период выполнения наблюдений оценивали, используя данные агрометеостанции «Никитский сад». При статистической обработке полученных количественных результатов применяли методы вариационной статистики [Лакин, 1990]. Достоверность различий между вариантами измерений оценивали с помощью t-критерия Стьюдента на 5%-ном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Выбранные пары растений по синэкологической характеристике подразделялись на две группы. У растений первой группы в зоне пересечения фитогенных полей происходило взаимное угнетение роста вегетативных органов. Эта группа включала виды *Cotoneaster divaricatus* Rend. Et Wils. – *Viburnum tinus* L. и



Laurocerasus lusitanica L. – *Laurus nobilis* L. (табл. 1). Во второй группе растений отмечалась противоположная ситуация: фитогенное взаимодействие оказывало стимулирующее влияние на рост вегетативных органов. Данное явление наблюдалось у совместно произрастающих пар растений *Viburnum tinus* L. – *Myrtus communis* L. и *Ilex aquifolium* L. – *Sarcococca humilis* Stapf.

Таблица 1
Table 1

Динамика длины листовой пластинки и сезонного прироста побегов растений
при фитогенном взаимодействии
Dynamics of leaf plate length and seasonal growth of plant shoots in phytogenic interaction

№ п/п	Направление взаимодействия растений	Длина листа		Прирост побегов	
		фитогенное поле	контроль	фитогенное поле	контроль
1	<i>C. divaricatus</i> > <i>V. tinus</i>	51.9±0.2	60.9±1.5	27.7±2.2	29.2±1.9
	<i>V. tinus</i> > <i>C. divaricatus</i>	21.0±0.7	22.8±0.4	13.0±0.6	14.1±0.5
2	<i>L. nobilis</i> > <i>L. lusitanica</i>	90.7±2.4	100.6±1.7	13.7±0.6	14.6±0.9
	<i>L. lusitanica</i> > <i>L. nobilis</i>	58.0±2.2	80.3±2.3	16.9±0.9	17.4±0.9
3	<i>M. communis</i> > <i>V. tinus</i>	64.7±2.3	51.2±0.9	22.9±1.7	22.0±2.0
	<i>V. tinus</i> > <i>M. communis</i>	37.0±0.7	32.8±0.8	22.2±1.7	20.2±0.8
4	<i>S. humilis</i> > <i>I. aquifolium</i>	86.5±1.2	83.4±1.6	17.5±0.9	17.0±0.8
	<i>I. aquifolium</i> > <i>S. humilis</i>	54.2±1.2	53.6±0.7	12.3±0.5	11.7±0.4

Примечание: в правой части записи видовых названий растений указан объект формирования фитогенного поля, в левой части – объект фитогенного воздействия.

Оценка эффективности преобразования энергии света элементами фотосистемы-2 на основе измерения индукции флуоресценции хлорофилла позволила установить, что относительная фотосинтетическая активность $((F_m - F_{st})/F_m)$ возрастает по мере роста листовых пластинок. В начале вегетации наиболее низкими показателями $(F_m - F_{st})/F_m$ характеризовался *M. communis* – 0.31–0.35 отн. ед. фл. (табл. 2). К концу периода роста листьев они возросли, однако были заметно ниже в сравнении с другими изучаемыми видами растений. При этом индекс жизнеспособности у *M. communis* был достаточно высоким.

Таблица 2
Table 2

Характеристики функционального состояния фотосинтетического аппарата растений
синэкологических групп в вегетационной динамике
Characteristics of the functional state of the photosynthetic apparatus of plants of synecological
groups in vegetative dynamics

№ пары	Виды растений	Вариант	Относительная фотосинтетическая активность, $(F_m - F_{st})/F_m$, отн. ед. фл.				Индекс жизнеспособности, Kf_T , относительная единица флуоресценции			
			IV	VI	VII	VIII	IV	VI	VII	VIII
1	<i>C. divaricatus</i>	к	0.59	0.61	0.60	0.67	3.01	3.61	2.84	3.12
		о	0.58	0.63	0.63	0.61	3.28	3.05	3.26	2.89
	<i>V. tinus</i>	к	0.72	0.62	0.62	0.65	3.16	2.62	2.54	3.16
		о	0.68	0.60	0.58	0.71	3.15	3.02	2.83	2.85
2	<i>L. lusitanica</i>	к	0.73	0.75	0.78	0.71	3.19	3.65	3.12	3.24
		о	0.73	0.70	0.73	0.75	3.02	3.09	3.68	2.18
	<i>L. nobilis</i>	к	0.68	0.64	0.62	0.68	2.43	3.68	3.54	3.61
		о	0.65	0.62	0.54*	0.60	2.51	3.05	3.21	2.90



Окончание табл. 2

3	<i>V. tinus</i>	к	0.69	0.60	0.59	0.62	2.08	2.84	2.80	2.05
		о	0.69	0.64	0.61	0.60	1.98	2.63	2.99	2.64*
	<i>M. communis</i>	к	0.31	0.30	0.48	0.62	2.86	2.90	2.61	3.08
		о	0.35	0.51*	0.50	0.63	3.15	2.61	2.83	3.84*
4	<i>I. aquifolium</i>	к	0.61	0.68	0.65	0.70	3.09	3.64	3.11	3.60
		о	0.54	0.71	0.72*	0.71	3.84	3.21	3.84	3.52
	<i>S. humilis</i>	к	0.72	0.75	0.68	0.72	2.61	3.16	3.81	3.81
		о	0.70	0.78	0.75*	0.70	3.59*	3.58	3.64	3.29

Примечание: * – выявлены достоверные различия при $P = 0.95$; к – контроль, о – опыт.

В начале вегетации значительное увеличение индекса жизнеспособности по сравнению с контролем было отмечено у *S. humilis* в зоне фитогенного воздействия *I. aquifolium*. В наиболее благоприятный по погодным условиям период вегетации (2 декада июня) достоверное увеличение относительных показателей работы фотосистемы-2 на 0.21 отн. ед. фл. наблюдалось у *M. communis* под воздействием фитогенного поля *V. tinus*. В середине лета, в период максимального напряжения абиотического стресса, фотосинтетическая активность в опытном варианте достоверно снижается у растений *L. nobilis*, в то время как для *I. aquifolium* и *S. humilis* этот показатель увеличивается. В целом, у изучаемых видов декоративных растений, проявляющих взаимное угнетение роста вегетативных органов, в трех случаях из четырех в период неблагоприятных погодных условий наблюдается снижение фотосинтетической активности в зоне пересечения фитогенных полей. И, наоборот, у растений, которые при совместном произрастании оказывают стимулирующее действие на рост побегов и листьев, в момент усиления лимитирующего действия факторов внешней среды фотосинтетическая активность в зоне фитогенного взаимодействия во всех рассмотренных вариантах имела более высокие показатели в сравнении с контролем.

Таким образом, в пессимальный по погодным условиям период вегетации у видов растений антагонистического фитогенного воздействия при совместном произрастании усиливается ингибирование фотосинтетической активности, в то время как растения, стимулирующие интенсивность роста вегетативных органов, в момент максимального действия стрессовых факторов обеспечивают поддержание положительного баланса относительных показателей работы фотосистемы-2 в зоне пересечения фитогенных полей по сравнению с контролем. На стадии прекращения роста листовых пластинок достоверное увеличение индекса жизнеспособности (Kf_T) при фитогенном взаимодействии растений по сравнению с контролем было отмечено у растений *M. communis* и *V. tinus*. Данные явления свидетельствуют о том, что в растительных сообществах при усилении негативного влияния лимитирующих факторов на уровне аллелопатического взаимодействия реализуются механизмы, обеспечивающие повышение адаптивных функций индивидов в составе группы комплиментарных видов растений. В этом случае положительное влияние фитогенного поля может быть связано с аэрозольной санацией воздушного пространства и стимулирующим эффектом воздействия растительных аэронов. В ситуации антагонистического фитогенного влияния при действии экстремальных факторов увеличивается степень конкурентных отношений, в том числе и аллелопатических. Это позволяет сформировать новые теоретические подходы в области синэкологических трендов жизненной стратегии растений различных видов. Данные вопросы

анализируются в работах некоторых зарубежных исследователей [Toscano et al., 2016; Varela et al., 2016; Hoover et al., 2017].

Характер общей тенденции динамики фотосинтетических процессов при фитогенном взаимодействии в той или иной степени можно оценить, анализируя средние за вегетационный период роста листовых пластинок относительные показатели работы фотосистемы-2.

Сравнительная оценка показала, что у видов, оказывающих взаимное угнетающее действие на рост вегетативных органов, средние значения относительной фотосинтетической активности в зоне пересечения фитогенных полей ниже, по сравнению с контролем (рис. 1). У видов растений, проявивших в условиях совместного произрастания благоприятное влияние на интенсивность формирования вегетативных органов, отмечалась противоположная тенденция – положительная динамика показателей относительной фотосинтетической активности при фитогенном взаимодействии.

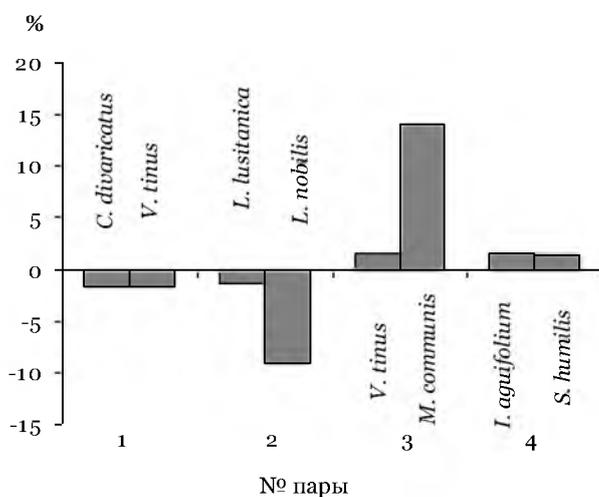


Рис. 1. Уровень разницы средних величин относительной фотосинтетической активности при фитогенном взаимодействии и в контроле

Fig. 1. The level of difference in the average values of the relative photosynthetic activity during phytogenic interaction and in control

Индекс жизнеспособности у изучаемых пар растений, за исключением *V. tinus*, по уровню и характеру динамики средних величин в зоне пересечения фитогенных полей в сравнении с контролем имел близкие значения с показателями относительной фотосинтетической активности (рис. 2).

Несмотря на выявленные тенденции ингибирования и стимулирования процессов фотосинтеза при фитогенном взаимодействии изучаемых видов декоративных растений, полученные данные указывают на нормальное функциональное состояние ассимиляционных тканей вегетативных органов в синэкологических группах ($(F_m - F_{st})/F_m \geq 0.60$ отн. ед. фл.). Значения индекса жизнеспособности (F_m/F_T) также свидетельствуют об отсутствии нарушений как на уровне светособирающих комплексов, так и преобразования энергии в реакционных центрах фотосистемы-2 листьев исследованных растений ($F_m/F_T = 2 - 4$ отн. ед. фл.). Низкие значения индекса жизнеспособности фотосистемы *V. tinus*, очевидно, определяются гетерогенностью пластидных комплексов в безхлорофильных участках листовых пластин данного растения.

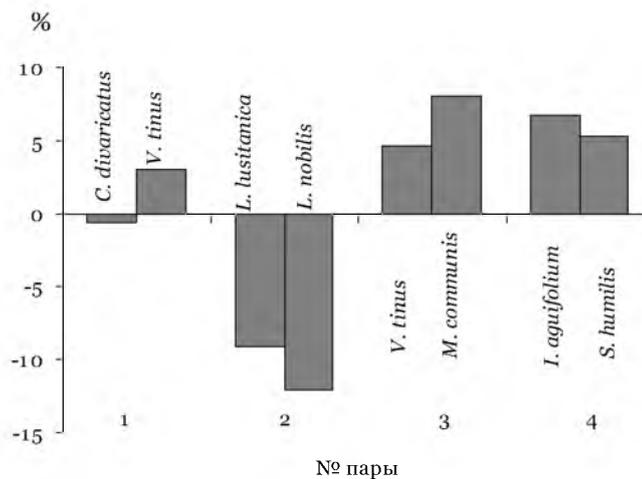


Рис. 2. Уровень различия средних величин индекса жизнеспособности при фитогенном взаимодействии и в контроле

Fig. 2. The level of difference in mean values of the viability index for phylogenetic interaction and in control

В целом, достаточно высокий уровень фотосинтетической активности и высокий показатель относительного тушения флуоресценции свидетельствуют о достаточно эффективном продуцировании фитомассы листового аппарата в зоне фитогенного воздействия. Во всех изученных вариантах нарушений в фотосистеме-2 не обнаружено. При этом, как элемент косвенной трансбиотической коакции, необходимо выделить эффект изменения уровня фотосинтетической активности растений различных видов в зоне пересечения их фитогенных полей, который необходимо учитывать при формировании структуры и состава парковых сообществ.

Выводы

1. Полученные результаты измерения уровня индукции флуоресценции хлорофилла листьев некоторых декоративных растений при фитогенном взаимодействии в условиях парковых сообществ позволили установить, что у видов, оказывающих взаимное угнетающее воздействие на процессы роста вегетативных органов, средние значения относительной фотосинтетической активности в зоне пересечения фитогенных полей ниже, по сравнению с контролем.

2. Растения, проявляющие при совместном произрастании благоприятное влияние на интенсивность формирования вегетативных органов, характеризуются положительной динамикой относительных показателей работы фотосистемы-2 в условиях фитогенного взаимодействия.

3. В пессимальный по погодным условиям период вегетации у видов растений антагонистического фитогенного взаимодействия при совместном произрастании усиливается ингибирование фотосинтетической активности, в то время как растения, стимулирующие интенсивность роста вегетативных органов, в момент максимального действия стрессовых факторов обеспечивают поддержание более высокого уровня фотосинтетической активности в зоне пересечения фитогенных полей по сравнению с контролем.

4. Выявленные особенности изменения уровня фотосинтетической активности растений различных видов в зоне пересечения их фитогенных полей необходимо учитывать при формировании структуры и состава парковых сообществ.



Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ: грант № 15-29-02596.

Список литературы

References

1. Байрон О.В., Корнеев Д.Ю., Снегур О.О., Китаев О.И. 2000. Инструментальное изучение фотосинтетического аппарата с помощью индукции флуоресценции хлорофилла. Киев, 11.

Bajron O.V., Korneev D.Ju., Snegur O.O., Kitaev O.I. 2000. Instrumental'noe izuchenie fotosinteticheskogo apparata s pomoshh'ju indukcii fluorescencii hlorofilla [Instrumental study of the photosynthetic apparatus by induction of chlorophyll fluorescence]. Kiev, 11. (in Russian)

2. Горелов А.М. 2012. Роль фитогенного поля в формировании пространственных структур древесного растения. *Modern Phytomorphology*, 1: 137–141.

Gorelov A.M. 2012. The role of the phytogetic field in the formation of spatial structures of a woody plant. *Modern Phytomorphology*, 1: 137–141. (in Russian)

3. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 2000. Классификация отношений между растениями в сообществах. *Ботанический журнал*, (7): 92–100.

Ipatov V.S., Kirikova L.A. 2000. Classification of relations between plants in communities. *Botanicheskii Zhurnal*, (7): 92–100. (in Russian)

4. Корнеев Д.Ю. 2002. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев, 188.

Korneev D.Ju. 2002. Informacionnye vozmozhnosti metoda indukcii fluorescencii hlorofilla [Information possibilities of the method of induction of chlorophyll fluorescence]. Kiev, 188. (in Russian)

5. Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М., 352.

Lakin G.F. 1990. Biometrija [Biometrics]. Moscow, 352. (in Russian)

6. Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Соьер В.Г., Краснов В.П. 2013. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. *Фундаментальные исследования*, (4): 112–120.

Lysenko V.S., Varduni T.V., Sojer V.G., Krasnov V.P. 2013. Fluorescence of plant chlorophyll as an indicator of environmental stress: the theoretical basis of the application of the method. *Fundamental research*, (4): 112–120. (in Russian)

7. Молчанов А.А., Смирнов В.В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М., 100.

Molchanov A.A., Smirnov V.V. 1967. Metodika izuchenija prirosta drevesnyh rastenij [Methods of studying the growth of woody plants]. Moscow, 100. (in Russian)

8. Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. 2007. Индукция флуоресценции хлорофилла и оценка устойчивости растений к неблагоприятным факторам. *Журнал общей биологии*, 68 (6): 444–458.

Nesterenko T.V., Tihomirov A.A., Shihov V.N. 2007. Induction of chlorophyll fluorescence and assessment of plant resistance to unfavorable factors. *Biology Bulletin Reviews*, 68 (6): 444–458. (in Russian)

9. Рубин А.Б. 2000. Биофизические методы в экологическом мониторинге. *Соросовский образовательный журнал*, 6 (4): 7–13.

Rubin A.B. 2000. Biophysical methods in environmental monitoring. *Soros Educational Journal*, 6 (4): 7–13. (in Russian)

10. Сукачев В.Н. 1975. Избранные труды в трех томах. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л., 543.

Sukachjov V.N. 1975. Izbrannye trudy v treh tomah. T. 3. Problemy fitocenologii [Selected works in three volumes. T. 3. Problems of phytocenology]. Leningrad, 543. (in Russian)

11. Яковлева О.В., Талипова Е.В., Кукарский Г.П., Кренделева Т.Е., Рубин А.Б. 2005. Изучение параметров флуоресценции хлорофилла в листьях травянистых растений, растущих в разных экологических условиях. *Биофизика*, 50 (6): 1112–1119.



Jakovleva O.V., Talipova E.V., Kukarskij G.P., Krendeleva T.E., Rubin A.B. 2005. Study of chlorophyll fluorescence parameters in leaves of herbaceous plants growing in different ecological conditions. *Biophysics*, 50 (6): 1112–1119. (in Russian)

12. Hoover D.L., Duniway M.C., Belnap J. 2017. Testing the apparent resistance of three dominant plants to chronic drought on the Colorado Plateau. *Journal of Ecology*, 105 (1): 152–162.

13. Pollastrini M., Holland V., Brüggemann W., Bruelheide H., Dănilă I., Jaroszewicz B., Bussotti F. 2016. Taxonomic and ecological relevance of the chlorophyll a fluorescence signature of tree species in mixed European forests. *New Phytologist*, 212 (1): 51–65.

14. Smykov A., Ivashchenko Y., Ivashchenko I., Fedorova O. 2017. Photosynthetic activity of peach leaf in connection with drought tolerance. *Agriculture & Forestry*, 63 (1): 77–86.

15. Stirbet A., Govindjee F. 2011. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology. Biology*, 104 (1–2): 236–257.

16. Toscano S., Farieri E., Ferrante A., Romano D. 2016. Physiological and biochemical responses in two ornamental shrubs to drought stress. *Frontiers in plant science*, 7: 645–650.

17. Varela M.C., Arslan I., Reginato M.A., Cenzano A.M., Luna M.V. 2016. Phenolic compounds as indicators of drought resistance in shrubs from Patagonian shrublands (Argentina). *Plant Physiology and Biochemistry*, 104: 81–91.