



БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ

ИНСТИТУТ ПО БИОФИЗИКА И БИОМЕДИЦИНСКО ИНЖЕНЕРСТВО

Мартин Ангелов Стефанов

**Адаптационни механизми на фотосинтетичния
апарат към засоляване и светлинен стрес при две
линии *Paulownia***

АВТОРЕФЕРАТ

на дисертация за присъждане на научната и образователна степен „доктор“

Професионално направление 4.3. „Биологически науки“, научна
специалност „Биофизика“

Научен ръководител: проф. д-р Емилия Любомирова Апостолова

София, 2019 г.

Дисертационният труд е обсъден и насочен за защита на 20.12.2018 от разширен семинар на секция „Фотовъзбудими мембрани” към Институт по биофизика и биомедицинско инженерство, Българска академия на науките.

Дисертационния труд съдържа 138 страници, включващи текст (9 глави), 28 фигури и 18 таблици (от тях: 25 фигури и 16 таблици в глава „Резултати”), цитирани са 327 литературни източника. Основните резултати от дисертацията са публикувани в 4 научни публикации. Забелязани са 19 независими цитирания.

Защитата на дисертационния труд ще се състои на . . . 2019 г. от . . . часа в заседателната зала на ИФРГ - БАН, София 1113, ул. Акад. Г. Бончев, бл. 21, ет. 2.

Материалите свързани със защитата са на разположение на интересуващите се в канцеларията на ИБФБМИ - БАН, София 1113, ул. Акад. Г. Бончев, бл. 105.



БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ

ИНСТИТУТ ПО БИОФИЗИКА И БИОМЕДИЦИНСКО ИНЖЕНЕРСТВО

Мартин Ангелов Стефанов

**Адаптационни механизми на фотосинтетичния
апарат към засоляване и светлинен стрес при две
линии *Paulownia***

АВТОРЕФЕРАТ

на дисертация за присъждане на научната и образователна степен „доктор“

Професионално направление 4.3. „Биологически науки”, научна
специалност „Биофизика”

Научен ръководител: проф. д-р Емилия Любомирова Апостолова

София, 2019 г.

Списък на използваните съкращения

АКФ	активни кислородни форми
ЕЕ	<i>Paulownia elongata</i> x <i>elongata</i>
ЕТ	електронен транспорт
кар	каротиноиди
ПБК	пигмент-белтъчни комплекси
ПХ	пластохинон
СИП	светлинно-индуцирани промени
ССК2	светосъбиращ комплекс на фотосистема 2
ТМ	тилакоидни мембрани
ФСА	фотосинтетичен апарат
ФС1	фотосистема 1
ФС2	фотосистема 2
Φ_{PS2}	ефективен квантов добив на фотохимично преобразуване на енергия във фотосистема 2
хл а	хлорофил а
хл b	хлорофил b
Fv/Fm	максимален квантов добив на първичната фотохимия на фотосистема 2
Fv'/Fm'	ефективен квантов добив на първичната фотохимия на фотосистема 2
Fv/Fo	отношение на фотохимичните към нефотохимичните процеси
K _D	скоростна константа на превъртане на кислород-отделящите центрове за отделянето на една молекула O ₂
q _N	нефотохимично гасене
q _P	фотохимично гасене
S _B	блокирани кислород-отделящи центрове
TF	<i>Paulownia tomentosa</i> x <i>fortunei</i>
α	загуби
β	двойни попадения
$\Delta A/A$	промени в количеството на P ₇₀₀ ⁺

Увод

Фотосинтезата е уникален биологичен процес, при който растенията, водораслите и цианобактериите, използвайки слънчевата светлина, преобразуват неорганични вещества бедни на енергия (вода и въглероден диоксид) в органични съединения богати на енергия, и отделят кислород. Фотосинтетичният апарат, в който се осъществява светлинната фаза на фотосинтезата е разположен в тилакоидни мембрани, които имат свойството да претърпяват динамична структурно-функционална реорганизация, позволяваща им да се адаптират максимално към постоянно променящите се условия на околната среда. Динамичните свойства на тилакоидните мембрани са важен фактор от който зависи устойчивостта на фотосинтетичния апарат към абиотичните и биотични промени настъпващи в средата на обитание.

В резултат от неподвижния си начин на живот, по време на своя растеж, растенията са непрекъснато подложени на различни абиотични стресфактори от околната среда. Засоляването на почвите е един от основните екологични проблеми на нашето съвремие. Много често растенията от районите със засолен почви са подложени и на действието на светлина с висок интензитет. Тези абиотични фактори влияят върху растежа, развитието и продуктивността на растенията, засягайки различни процеси протичащи в тях, като най-силно е влиянието върху фотосинтезата. В процеса на еволюцията, растенията са разработили механизми на защита от стресфакторите на околната среда, които ги предпазват при периодични, краткотрайни и не много силни въздействия на абиотичните фактори, но при по-голяма сила и продължителност на фактора настъпват необратими промени във фотосинтетичния апарат. През последните години нарастват усилията на учените в изследване на адаптацията и толерантността на растенията към непрекъснато променящата се околна среда, като информацията от тези изследвания е полезна за устойчивото развитие на съвременното земеделие.

През последните две десетилетия, растения от рода *Paulownia* са обект на интензивни изследвания във връзка със способността им да акумулират соли, нитрати и замърсители. Определянето на устойчивостта или чувствителността на *Paulownia* към различните абиотични фактори е от особена важност поради нарастване на обществен интерес към този род растения и широкото му приложение в различни области, като медицина, фармация, селско стопанство, строителство, обзавеждане, озеленяване и други.

В настоящия дисертационен труд са използвани съвременни биофизични и биохимични методи за определяне влиянието на засоляването и комбинацията от засоляване и светлинен стрес върху фотосинтетичния апарат на две линии *Paulownia* (*Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*). Получените експериментални резултати в дисертационния труд дават нови знания за механизмите на защита и адаптация на растенията към солеви стрес и към комбинираното въздействие на засоляването и светлинния стрес. Изследванията също така дават важна информация относно възможностите за отглеждане на изследваните линии *Paulownia* в засолен почви при въздействие на светлинен стрес. Освен това, данните от изследванията в дисертационния труд биха могли да се използват за оценка на устойчивостта към засоляване и светлина с висок интензитет на различни сортове и видове растения, което прави получените резултати полезни също така за селекционерите при създаването на нови растителни видове устойчиви към изследваните два стреса.

Цел и задачи

Целта на настоящия дисертационен труд е да се изследват механизмите на адаптация към засоляването и комбинацията от засоляване и светлина с висок

интензитет на фотосинтетичния апарат на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*. За осъществяване на тази цел бяха проследени промените в пигментния състав на листа, нивото на стрес-маркерите и функционалната активност на фотосинтетичния апарат. Поставени бяха следните конкретни задачи:

1. Да се изследват *in vivo* промените в пигментния състав и функционалната активност на фотосинтетичния апарат на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, отглеждани в хранителен разтвор на Хогланд, в присъствието на различни концентрации NaCl (0 - 200 mM) за различни периоди от време (10 дни, 15 дни и 25 дни).

2. Да се изследва функционалната активност на тилакоидни мембрани, изолирани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, отглеждани в хранителен разтвор на Хогланд, в присъствието на различни концентрации NaCl (0 - 200 mM) за различни периоди от време (10 дни, 15 дни и 25 дни).

3. Да се характеризират антиоксидантната и антирадикалната активности и количествата на флавоноиди и пролин в листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, отглеждани в хранителен разтвор на Хогланд, в присъствието на различни концентрации NaCl (0 - 200 mM) за различни периоди от време (10 дни, 15 дни и 25 дни).

4. Да се проследи *in vivo* влиянието на засоляването върху функционалната активност на фотосинтетичния апарат и пигментния състав на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, при отглеждане на растенията върху почви с различна степен на засоляване.

5. Да се изследват *in vivo* промените при действието на светлина с висок интензитет върху функционалната активност на фотосинтетичния апарат на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, при отглеждане на растенията върху почви с различна степен на засоляване.

6. Да се характеризира функционалната активност на тилакоидни мембрани, изолирани от светлинно-третиран лист на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata*, при отглеждане на растенията върху почви с различна степен на засоляване.

Материали и методи

1. Материали

1.1. Отглеждане на *Paulownia* върху почви с различна степен на засоляване

1.1.1 Характеристика на използваните почви

Растенията от изследваните линии *Paulownia* са отглеждани върху три типа почви с различна степен на засоляване (електрическата проводимост - ЕП на използваните почви беше в интервала от 1.60 до 14.00 dS/m). Почвата с ЕП = 1.6 dS/m е означена като тип 0, с ЕП = 6.30 dS/m – тип 1 и с ЕП = 14.00 dS/m – тип 2.

1.1.2. Отглеждане на растенията

Експериментите са проведени с двугодишни растения *Paulownia* - *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF₀, TF₁, TF₂) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE₀, EE₁, EE₂). Долните индекси показват типа почва, върху която са отглеждани линиите. Растенията са отглеждани на средна дневна температура – 30⁰C, средна нощна температура - 15⁰C, относителна влажност 40 – 65 % и при интензитет на светлината - 200 μmol/m²s). В края на двугодишния период за три месеца растенията са засадени върху почви с различна степен на засоляване. След тримесечния период на растеж на *Paulownia* в

трите типа почви (тип 0, тип 1 и тип 2), са проведени изследванията представени в дисертационния труд.

1.2. Отглеждане на *Paulownia* по хидропонен метод в присъствие на различни концентрации NaCl

1.2.1. Характеристика на хранителните разтвори

Растенията са отглеждани на хранителен разтвор на Хогланд (1). Изследвано беше влиянието на три концентрации NaCl (100 mM, 150 mM и 200 mM), като ЕП за разтворите беше в диапазон от 1.03 до 19.40 dS/m (0 mM NaCl = 1.03 dS/m; 100 mM NaCl = 10.70 dS/m; 150 mM NaCl = 15.20 dS/m и 200 mM NaCl = 19.40 dS/m).

1.2.2. Отглеждане на растенията

Третирането на растенията с различни концентрации NaCl е осъществено на 60-тия ден от началото на хидропонното отглеждане. Изследвани са следните варианти: нетретиран (контролни) растения (TF_0 , EE_0) и съответно третиран с NaCl - 100 mM (TF_{100} , EE_{100}), 150 mM (TF_{150} , EE_{150}) и 200 mM (TF_{200} , EE_{200}). Растенията са отглеждани във фототермостатна камера при условия: 16-часов фотопериод, светлинна интензивност – 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, температура през деня – 28°C, а през нощта – 25°C и относителна влажност на въздуха от 50% до 75%.

2. Методи

Обект на изследванията както при хидропонно-отглежданите, така и при почвено-отглежданите растения бяха листа и изолираните от тях тилакоидни мембрани (TM).

2.1. Светлинен стрес на листа

Листа от изследваните линии *Paulownia*, отглеждани върху почви с различна степен на засоляване, бяха третиран с бяла светлина с висок интензитет (1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) в продължение на 4 часа при стайна температура. За характеризиране на промените предизвикани от светлината с висок интензитет е въведен коефициента СИП (светлинно-индуцирани промени).

2.2. Количествено определяне на пигменти

Пигментите са екстрахирани с 80% ацетон. Количеството на хлорофилите (хл *a*, хл *b*) и каротиноидите (кар) беше определено посредством формулите на Lichtenthaler (2).

2.3. Импулсна амплитудно-модулирана хлорофилна флуоресценция

Импулсната амплитудно-модулирана (ПАМ) хлорофилна флуоресценция е измерена на листа с помощта на флуориметър (H. Walz, Effeltrich, Germany, model PAM 101-103). Определени са: максимален квантов добив на първичната фотохимия на ФС2, $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$; отношение на фотохимичните към нефотохимичните процеси, $F_v/F_o = (F_m - F_o)/F_o$; ефективен квантов добив на първичната фотохимия на ФС2, $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$; фотохимично гасене, $q_p = (F_m' - F')/(F_m' - F_o')$; ефективен квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2, $\Phi_{PS2} = (F_m' - F')/F_m'$; нефотохимично гасене, $q_N = F_v - F_v'/F_v$ (3); параметърът $R_{Fd} = F_d/F_s$ (4); полувремената (t_1 и t_2) на спада на хлорофилната флуоресценция след въздействие с единичен насищащ светлинен импулс (5).

2.4. Определяне окислително-редукционните свойства на P_{700}

Редокс-състоянието на P_{700} на листа е определено по абсорбционните промени около 820 nm след въздействие с дълговълнова червена светлина. Настъпващите

промени в P_{700}^{+} са оценени по отношението $\Delta A/A$. Определени са също така и отношението на амплитудите на двете експоненти $A_1^{P_{700}}/A_2^{P_{700}}$ и скоростните константи ($k_1^{P_{700}}$ и $k_2^{P_{700}}$) на реокисление на P_{700}^{+} .

2.5. Изолиране на тилакоидни мембрани

Изолирането на ТМ е проведено по методиката на Harrison и Melis (6) с някои модификации, съобразени със специфичните особености на листата от *Paulownia*.

2.6. Абсорбционна спектроскопия

Абсорбционните спектри на ТМ са измерени чрез спектрофлуориметър (Specord 210 Plus, Analytik Jena, Germany). Определени са отношенията A_{470}/A_{440} и A_{650}/A_{680} .

2.7. Нискотемпературна (77К) хлорофилна флуоресценция

Нискотемпературните (77К) спектри на хлорофилна флуоресценция на изолирани ТМ от листа на *Paulownia* са измерени с помощта на спектрофлуориметър Jobin Yvon JY3, снабден с приставка за измервания в течен азот. Определени са флуоресцентните емисионни отношения при възбуждане с 436 nm и 472 nm: F_{735}/F_{685} и F_{685}/F_{695} . Измерени са и спектрите на възбуждане при емисия от 685 nm и 735 nm, където е определено отношението E_{480}/E_{440} .

2.8. Фотохимична активност на фотосистема 1 и фотосистема 2

Изследвани са фотосистема 1- (ФС1) и фотосистема 2- (ФС2) зависимият електронен транспорт (ЕТ) с помощта на Кларков тип полярографски електрод (Model DW1, Hansatech Instruments Ltd King's Lynn, Norfolk). ФС2-зависимият ЕТ ($H_2O \rightarrow$ бензохинон, БХ) е определен чрез измерване на кислородното отделяне при реакцията на Хил. ФС1-зависимият ЕТ (дихлорфенолиндифенол, ДХФИФН₂ $\rightarrow$ метилвиологен, МВ) е определян чрез измерване на кислородното поглъщане при реакцията на Мелер.

2.9. Кислородно отделяне при въздействие със светкавици и при непрекъснато осветяване

Светкавичните кислородни добиви и индукционните криви на кислородно отделяне при непрекъснато осветяване на изолирани ТМ са измервани със Жолио тип скоростен полярографски електрод. Определени са следните параметри: субпопулация на кислород-отделящите центрове в S_0 състояние на тъмно, загуби (α), двойни попадения (β), скоростна константа на превъртане на кислород-отделящите центрове за отделянето на една молекула O_2 (K_D), блокирани кислород-отделящи центрове (S_B) и амплитудата на кислородното отделяне след третата светкавица (Y_3) (7). От индукционните криви на кислородно отделяне при непрекъснато светене са определени: амплитудата на първоначалното бурно кислородно отделяне (A), отношението на амплитудите (A_1/A_2) и скоростните константи (k_1 и k_2) (7).

2.10. Определяне на антирадикална активност (DPPH анализ)

Антирадикалната активност е определена както в (8).

2.11. Определяне на обща антиоксидантна активност (FRAP анализ)

Антиоксидантната активност е определена както в (9).

2.12. Спектрофотометрично определяне на флавоноиди

Количеството на флавоноидите е определено както в (10).

2.13. Определяне на съдържанието на пролин

Количественото на пролина е определено както в (11).

3. Статистическа обработка на резултатите

Обобщените данни от проведените измервания са представени, като средни стойности $\pm$ стандартна грешка от два независими експеримента със седем повторения на вариант. Анализът на статистическите отклонения (ANOVA) разкрива статистически различия между сравняваните групи резултати. Стойностите за определен параметър, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

Резултати

1. Влияние на различни концентрации NaCl върху функционалната активност на фотосинтетичния апарат на *Paulownia*

Отглеждането на растенията от изследваните линии *Paulownia* в хранителен разтвор на Хогланд в присъствие на различни концентрации NaCl показва, че максималната концентрация на NaCl, при която растения от линията *Paulownia tomentosa* $\times$ *fortunei* оцеляват и се развиват е 200 mM при третиране за 10 дни. Продължителното въздействие (15 и 25 дни) на тази концентрация (200 mM NaCl) върху линията TF води до загиването ѝ. Растенията от другата изследвана линия *Paulownia elongata* $\times$ *elongata* оцеляват при третиране за 10 дни с 150 mM NaCl, докато 200 mM NaCl са летални за тях. При продължително третиране (15 и 25 дни) растенията от линия EE оцеляват до 100 mM NaCl.

1.1. Пигментен състав

Количеството на *хл* (*хл* $a+b$) и *кар* в листа от двете линии *Paulownia* са големи при TF линията отколкото при EE (таблица 1). След десетдневно третиране на изследваните растения с 150 mM NaCl (TF₁₅₀, EE₁₅₀) и 200 mM NaCl (TF₂₀₀), съдържанието на *хл* намалява в сравнение с листа от контролни и третирани с 100 mM NaCl (TF₀, TF₁₀₀ и EE₀, EE₁₀₀). Това намаление е с 12% за TF₁₅₀ и с 31% за TF₂₀₀ спрямо TF₀ и съответно с 21% за EE₁₅₀ спрямо EE₀. Резултатите показват, че на 15-ия ден от третирането с NaCl, намаление на количеството *хл* се наблюдава само при листа от TF₁₅₀. Десетдневното третиране с 150 mM NaCl води до намаление на *кар* при TF₁₅₀ и EE₁₅₀ съответно с 37% и 23%. Съществено намаление (46%) на *кар* се наблюдава при растенията от линия TF третирани с 200 mM NaCl (TF₂₀₀) в сравнение с TF₀. При 15-дневното третиране с 150 mM NaCl на растения от линия TF, намалението на *кар* е с около 18% в сравнение с нетретирани варианти от TF. Промените в съдържанието на *хл* и *кар* в линиите TF и EE е съпроводено от увеличение в отношението *хл* a/b след 10-ия ден от солевото третиране единствено при растения от линия TF третирани с 200 mM NaCl. Промяна при тази линия се наблюдават и след 15 дни третиране с 150 mM NaCl (TF₁₅₀). Освен това отношението *хл* a/b има по-високи стойности при контролни и третирани растения от линия EE в сравнение с TF. След 10-дневно въздействие с NaCl се установява намаление в отношението *кар/хл* при TF₁₅₀ (30%) и TF₂₀₀ (23%) в сравнение с TF₀, докато при всички останали изследвани варианти на двете линии независимо от продължителността на солево влияние, промени не се наблюдават (таблица 1).

1.2. Импулсна амплитудно-модулирана хлорофилна флуоресценция

Кривите на хлорофилна флуоресценция след прилагането на еднократен насищащ светлинен импулс дават информация за реокислението на Q_A (12). Тъмнинната релаксация на тези криви се характеризира с две експоненти (бърза и бавна) с полувремена t_1 (за бързата експонента) и t_2 (за бавната експонента). Третиране с 150 mM NaCl за 10 дни, води до по-голямо нарастване на t_1 при EE₁₅₀ (57%) в сравнение с TF₁₅₀ (36%). В допълнение нарастването на t_1 при TF₂₀₀ спрямо контролата е подобно както при EE₁₅₀ (56%). Третирането с NaCl в продължение на 15 дни води до

промени в t_1 само при растенията от линия TF третиране с 150 mM NaCl (нараства с 19%). Полувремето на бавната компонента (t_2) подобно на t_1 , нараства при десетдневно третиране с 150 mM и 200 mM NaCl на растенията и от двете линии, като солево-индуцираните промени са по-добре изразени при EE₁₅₀ (увеличение от 95% спрямо EE₀), отколкото в TF₁₅₀ и TF₂₀₀ (увеличение съответно с 45% и 36% спрямо TF₀). При 15-дневно третиране на растенията с NaCl, t_2 се повлиява единствено при растенията от линия TF, като увеличението при TF₁₅₀ е с 11% в сравнение с TF₀ (таблица 2).

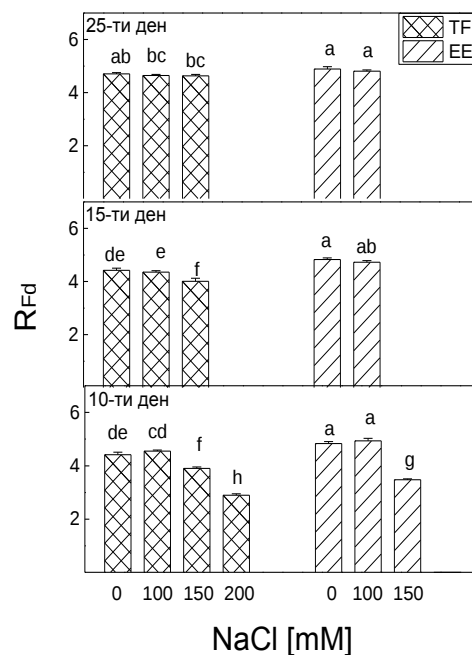
Таблица 1. Влияние на различни концентрации NaCl върху пигментния състав на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. * - летална концентрация на NaCl.

	NaCl [mM]	хл $a+b$ [mg/g FW]	хл a/b	кар [mg/g FW]	кар/хл
10-ти ден					
TF	0	3.89 ± 0.09^a	3.27 ± 0.03^{de}	0.67 ± 0.03^{ab}	0.17 ± 0.02^{ab}
	100	3.70 ± 0.09^{ab}	3.27 ± 0.02^{de}	0.68 ± 0.03^{ab}	0.18 ± 0.01^{ab}
	150	3.43 ± 0.07^{cd}	3.34 ± 0.03^{cd}	0.42 ± 0.03^{fg}	0.12 ± 0.02^c
	200	2.67 ± 0.05^g	3.39 ± 0.03^{bc}	0.36 ± 0.02^g	0.13 ± 0.01^c
EE	0	2.94 ± 0.09^{fg}	3.45 ± 0.03^{ab}	0.57 ± 0.02^{cd}	0.19 ± 0.02^{ab}
	100	2.68 ± 0.08^g	3.49 ± 0.03^a	0.51 ± 0.02^{de}	0.19 ± 0.02^{ab}
	150	2.33 ± 0.05^h	3.53 ± 0.04^a	0.44 ± 0.03^{ef}	0.18 ± 0.02^{ab}
	200	*	*	*	*
15-ти ден					
TF	0	3.55 ± 0.07^{bc}	3.10 ± 0.02^f	0.73 ± 0.03^a	0.21 ± 0.02^{ab}
	100	3.60 ± 0.06^{bc}	3.18 ± 0.02^f	0.73 ± 0.01^a	0.20 ± 0.03^{ab}
	150	3.31 ± 0.07^{de}	3.30 ± 0.02^{cd}	0.60 ± 0.03^{bc}	0.18 ± 0.02^{ab}
	200	*	*	*	*
EE	0	2.88 ± 0.09^{fg}	3.45 ± 0.03^{ab}	0.58 ± 0.02^c	0.20 ± 0.02^{ab}
	100	2.79 ± 0.07^g	3.47 ± 0.03^{ab}	0.57 ± 0.02^{cd}	0.20 ± 0.02^{ab}
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*
25-ти ден					
TF	0	3.31 ± 0.07^{de}	3.22 ± 0.02^{ef}	0.73 ± 0.04^a	0.22 ± 0.02^{ab}
	100	3.17 ± 0.05^e	3.19 ± 0.02^f	0.78 ± 0.06^a	0.25 ± 0.03^a
	150	3.12 ± 0.09^{ef}	3.27 ± 0.02^{de}	0.76 ± 0.05^a	0.24 ± 0.03^a
	200	*	*	*	*
EE	0	2.88 ± 0.07^g	3.38 ± 0.03^{bc}	0.60 ± 0.02^{bc}	0.21 ± 0.02^{ab}
	100	2.62 ± 0.09^g	3.37 ± 0.04^c	0.61 ± 0.02^{bc}	0.23 ± 0.02^a
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*

Таблица 2. Влияние на различни концентрации NaCl върху полувремената (t_1 и t_2) на спада на хлорофилна флуоресценция след единичен насищащ импулс на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. * - летална концентрация на NaCl.

	NaCl	t_1	t_2
	[mM]	[s]	[s]
10-ти ден			
TF	0	0.25 ± 0.01 ^{cd}	7.81 ± 0.17 ^{cd}
	100	0.28 ± 0.01 ^c	8.33 ± 0.21 ^c
	150	0.34 ± 0.01 ^b	11.36 ± 0.36 ^b
	200	0.39 ± 0.02 ^a	10.64 ± 0.45 ^b
EE	0	0.23 ± 0.02 ^d	6.94 ± 0.19 ^{ef}
	100	0.25 ± 0.02 ^{cd}	7.13 ± 0.13 ^e
	150	0.36 ± 0.02 ^a	13.51 ± 0.73 ^a
	200	*	*
15-ти ден			
TF	0	0.27 ± 0.01 ^{cd}	7.25 ± 0.11 ^e
	100	0.26 ± 0.02 ^{cd}	7.35 ± 0.17 ^{de}
	150	0.32 ± 0.01 ^b	8.07 ± 0.17 ^c
	200	*	*
EE	0	0.24 ± 0.02 ^{cd}	7.04 ± 0.21 ^{ef}
	100	0.26 ± 0.02 ^{cd}	7.35 ± 0.17 ^{de}
	150	*	*
	200	*	*
25-ти ден			
TF	0	0.26 ± 0.01 ^{cd}	6.85 ± 0.14 ^f
	100	0.26 ± 0.01 ^{cd}	6.67 ± 0.15 ^{fg}
	150	0.27 ± 0.01 ^{cd}	6.85 ± 0.16 ^{ef}
	200	*	*
EE	0	0.23 ± 0.01 ^d	6.41 ± 0.11 ^g
	100	0.25 ± 0.02 ^d	6.76 ± 0.13 ^{fg}
	150	*	*
	200	*	*

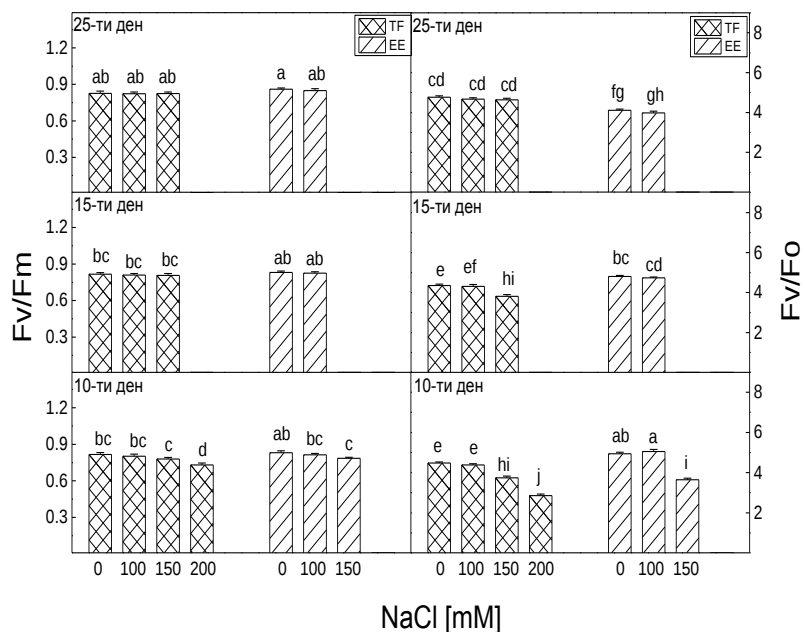
28% при EE₁₅₀ в сравнение с EE₀. След третиране с NaCl в продължение на 15 дни, промени са установени само при TF₁₅₀ (намаление на R_{Fd} с 9%), докато при другата линия *Paulownia*, промени на R_{Fd} не са установени.



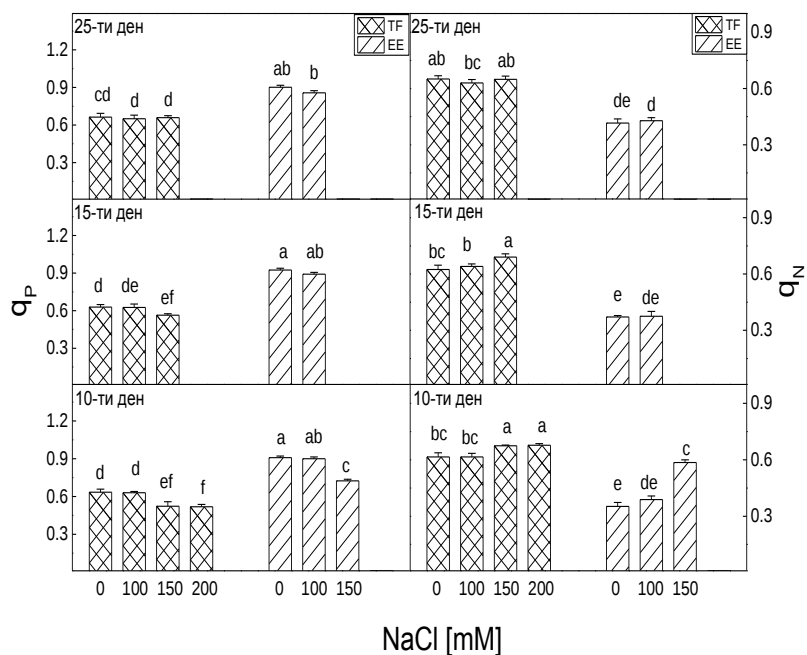
Фигура 1. Влияние на различни концентрации NaCl върху параметъра R_{Fd} на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметърът е определен след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за параметъра отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

Въз основа на получените резултати става ясно, че високите концентрации на NaCl (150 mM и 200 mM) повлияват полувремената (t_1 и t_2) при изследваните линии *Paulownia* в началните 10 дни от солевото въздействие, което ни дава право да предположим, че настъпват промени в реокислението на Q_A при тези условия (таблица 2).

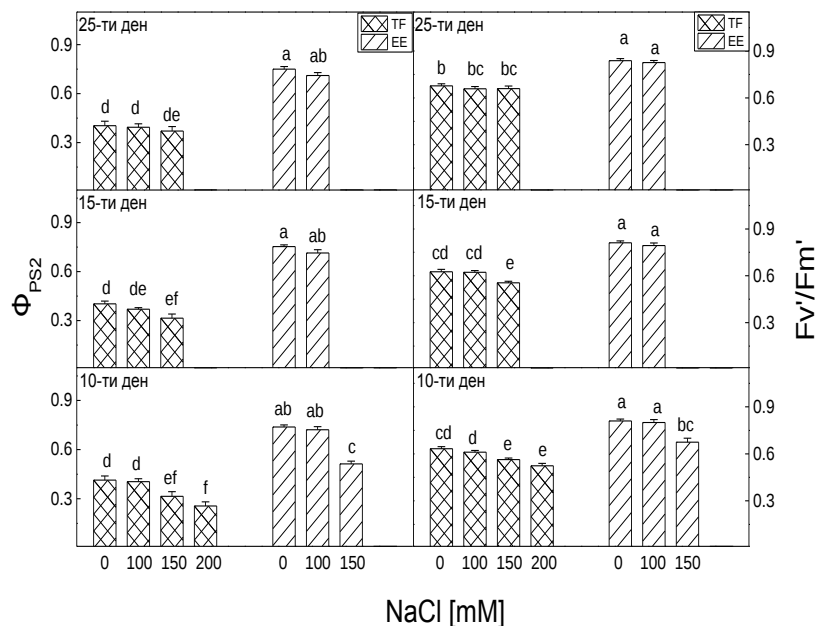
Експерименталните резултати разкриват, че засоляването повлиява параметъра R_{Fd} при хидропонно отглеждане на *Paulownia* (Фиг. 1). Този параметър, корелиращ с нетната асимилация на CO_2 (4), намалява и при двете изследвани линии третирани с 150 mM и 200 mM NaCl. Намалението на R_{Fd} параметъра е от 12% (TF₁₅₀) до 34% (TF₂₀₀) за TF, докато при другата линия (EE), намалението е



Фигура 2. Влияние на различни концентрации NaCl върху максималният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v/F_m) и отношението на фотохимичните към нефотохимичните процеси (F_v/F_o) на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за съответния параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.



Фигура 3. Влияние на различни концентрации NaCl върху фотохимичното гасене (q_P) и нефотохимичното гасене (q_N) на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за съответния параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.



Фигура 4. Влияние на различни концентрации NaCl върху ефективният квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}) и ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v/F_m') на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за съответния параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

Максималният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v/F_m) се повлиява слабо при растения от рода *Paulownia* след третиране с NaCl (Фиг. 2). Експерименталните резултати показват намаление на този параметър след десетдневно въздействие с NaCl при TF_{200} (11%) и EE_{150} (6%). При по-продължително третиране (15 и 25 дни), солево-индуцирани промени в F_v/F_m не са установени, като отношението има стойности около 0.8 (Фиг. 2). При отношението F_v/F_o , промени настъпват след 10-дневно третиране на растенията с 150 mM и 200 mM NaCl. При третиране с 150 mM NaCl, отношението намалява с 26% при линия EE, докато при другата линия (TF) с 16%. Най-съществени NaCl-индуцирани промени се наблюдават при TF_{200} , където F_v/F_o намалява с 36% в сравнение с контролата (нетретирани растения). След 15 дни третиране с NaCl, ефект върху това отношение е установен само при TF_{150} (намаление с 12%).

Третирането с NaCl води до силно влияние върху параметрите характеризиращи светлинно-адаптираното състояние, а именно фотохимичното гасене (q_p), ефективният квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}) и ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v'/F_m') (Фиг. 3 и Фиг. 4). Десетдневното третиране на *Paulownia* с високи концентрации NaCl води до намаление на q_p и при двете изследвани линии (TF_{150} , TF_{200} , EE_{150}), т.е. намалява броя на отворените ФС2-реакционни центрове с увеличаване количеството на солите в средата (Фиг. 3). Намалението на q_p в листа от EE растения, отглеждани в присъствие на 150 mM NaCl е подобно на намалението на този параметър при TF растения третирани с 150 mM и 200 mM NaCl (18-20%). Петнадесетдневното третиране на растенията с NaCl води до намаление на q_p единствено в листа от TF_{150} (10% в сравнение с TF_0). Промените в q_p са съпроводени и с промени в нефотохимичното гасене (q_N) при по-високи концентрации на NaCl и третиране в продължение на 10 дни. Установено е увеличение на q_N с 10% при TF_{150} и TF_{200} . Най-голяма промяна в q_N се наблюдава при EE_{150} (нарастване с 66% в сравнение с EE_0). След 15-ия ден от влиянието на NaCl, параметърът q_N нараства само при растения от линия TF третирани с 150 mM NaCl (11%). Третирането с NaCl води до намаляване на ефективния квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}) и ефективния квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v'/F_m') (Фиг. 4). Десетдневното третиране води до намаление на Φ_{PS2} при TF_{150} с 24%, при EE_{150} с 30%, а при TF_{200} с 38%. След 15-дневно въздействие с различни концентрации NaCl, промени в Φ_{PS2} са установени при TF_{150} (намаление с 22% спрямо нетретирани растения) (Фиг. 4). Промени в F_v'/F_m' са регистрирани при по-високи концентрации на NaCl след 10 дни третиране със соли. Установено е намаление от 11% при TF_{150} и 17% при TF_{200} . В допълнение, промените в това отношение (F_v'/F_m') при EE_{150} и при TF_{200} са аналогични (17% намаление). След 15-ия ден от влиянието на NaCl, параметърът F_v'/F_m' намалява само при растения от линия TF третирани с 150 mM NaCl (11%) (Фиг. 4).

1.3. Окислително-редукционни свойства на P_{700}

Ефектът на засоляването върху окислително-редукционните процеси във ФС1 на листа от *Paulownia* е изследван чрез анализ на абсорбционните промени при 820 nm, които са резултат от фотоокислението на P_{700} с дълговълнова червена светлина ($\lambda > 715$ nm) и последващата му тъмнинна редукция. Кинетиките на тъмнинна редукция на P_{700} в двете линии *Paulownia*, отглеждани в присъствие и отсъствие на NaCl се характеризират с двуфазно експоненциално намаление на абсорбцията при 820 nm и са математически разложени на две отрицателни експоненти (бърза с амплитуда A_1^{P700} и бавна с амплитуда A_2^{P700}) със скоростни константи k_1^{P700} (за бързата) и k_2^{P700} (за бавната). Определено беше също така и отношението $\Delta A/A$, характеризиращо промените в количеството на P_{700}^+ . Стойности на k_1^{P700} , k_2^{P700} , A_1^{P700}/A_2^{P700} и $\Delta A/A$ са

показани в таблица 3. Солево-индуцираните промени в $\Delta A/A$ настъпват при повисоките концентрации на NaCl след 10 дни третиране на рстенията. Отношението намалява с 50% при EE₁₅₀, с 25% при TF₁₅₀ и с 42% при TF₂₀₀. Промените в отношението $\Delta A/A$, настъпващи след третиране в продължение на 10 дни с високи концентрации NaCl, ясно показват солево-индуцирани промени в количеството на P_{700}^{+} (таблица 3). Бързата скоростна константа най-силно е повлияна (намалява с 25%) при растения от линия TF третирани в продължение на 10 дни с 200 mM NaCl, докато при третиране с 150 mM NaCl намалението е от 14% (при EE₁₅₀) до 16% (при TF₁₅₀). След въздействие с NaCl в продължение на 15 дни, k_1^{P700} намалява (15%) само при растения-

Таблица 3. Влияние на различни концентрации NaCl върху количеството на P_{700}^{+} ($\Delta A/A$), бързата и бавната скоростни константи (k_1^{P700} и k_2^{P700}) и отношението на двете експоненти (A_1^{P700}/A_2^{P700}) на тъмнинната редукция на P_{700}^{+} на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. * - летална концентрация на NaCl.

	NaCl	$\Delta A/A$	k_1^{P700}	k_2^{P700}	A_1^{P700}/A_2^{P700}
	[mM]	$\times 10^{-3}$	[s ⁻¹]	[s ⁻¹]	
10-ти ден					
TF	0	11.5 ± 0.3^b	0.348 ± 0.014^a	0.0320 ± 0.0016^{ab}	0.75 ± 0.03^{ab}
	100	10.1 ± 0.6^{bc}	0.343 ± 0.013^a	0.0280 ± 0.0010^{bc}	0.76 ± 0.05^{ab}
	150	8.6 ± 0.3^{de}	0.293 ± 0.006^c	0.0240 ± 0.0009^d	0.56 ± 0.02^{de}
	200	6.7 ± 0.9^e	0.262 ± 0.011^d	0.0240 ± 0.0010^d	0.48 ± 0.06^e
EE	0	22.1 ± 2.0^a	0.307 ± 0.012^{bc}	0.0340 ± 0.0015^a	0.78 ± 0.05^{ab}
	100	20.9 ± 0.9^a	0.304 ± 0.013^{bc}	0.0300 ± 0.0011^{ab}	0.74 ± 0.04^{ab}
	150	11.1 ± 0.3^b	0.264 ± 0.011^d	0.0250 ± 0.0015^{cd}	0.63 ± 0.03^{cd}
	200	*	*	*	*
15-ти ден					
TF	0	11.6 ± 0.4^b	0.335 ± 0.018^{ab}	0.0330 ± 0.0012^a	0.70 ± 0.04^{bc}
	100	10.5 ± 0.3^{bc}	0.330 ± 0.013^{ab}	0.0310 ± 0.0013^{ab}	0.72 ± 0.05^{bc}
	150	10.6 ± 0.3^{bc}	0.286 ± 0.009^{cd}	0.0250 ± 0.0011^{cd}	0.69 ± 0.05^{bc}
	200	*	*	*	*
EE	0	22.4 ± 1.0^a	0.316 ± 0.008^{ab}	0.0300 ± 0.0012^{ab}	0.81 ± 0.01^a
	100	16.4 ± 2.0^a	0.306 ± 0.011^{bc}	0.0290 ± 0.0004^b	0.79 ± 0.02^{ab}
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*
25-ти ден					
TF	0	10.9 ± 0.5^{bc}	0.285 ± 0.008^{cd}	0.0340 ± 0.0015^a	0.69 ± 0.04^{bc}
	100	10.2 ± 0.5^{bc}	0.287 ± 0.010^{cd}	0.0320 ± 0.0019^{ab}	0.69 ± 0.05^{bc}
	150	9.6 ± 0.7^{cd}	0.288 ± 0.006^{cd}	0.0320 ± 0.0019^{ab}	0.65 ± 0.02^c
	200	*	*	*	*
EE	0	22.8 ± 0.3^a	0.332 ± 0.016^{ab}	0.0310 ± 0.0005^{ab}	0.73 ± 0.05^{bc}
	100	20.1 ± 0.2^a	0.323 ± 0.012^{ab}	0.0320 ± 0.0022^{ab}	0.74 ± 0.02^b
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*

та от линия TF третиране с 150 mM NaCl. Десетдневното третиране с 150 mM и 200 mM NaCl води до намаление на k_2^{P700} (около 25%) както при TF така и при EE (TF₁₅₀, TF₂₀₀ и EE₁₅₀). След третиране с NaCl в продължение на 15 дни, k_2^{P700} се променя само при растения от линия TF третиране с 150 mM NaCl (намаление с 24%). Експерименталните резултати показват, че засоляването води до намаляване на k_1^{P700} и k_2^{P700} в листа и от двете линии *Paulownia* (TF и EE), като промените са главно след десетдневно третиране с NaCl, което вероятно е резултат от солево-индуцирани промени и в двете субпопулации на ФС1 (таблица 3). След десетдневно третиране с NaCl, промени в отношението A_1^{P700}/A_2^{P700} се наблюдават и при двете линии *Paulownia* третиране с 150 mM и 200 mM NaCl. Намалението на това отношение при EE₁₅₀ е с 19%, при TF₁₅₀ е с 26%, а при TF₂₀₀ с 36%.

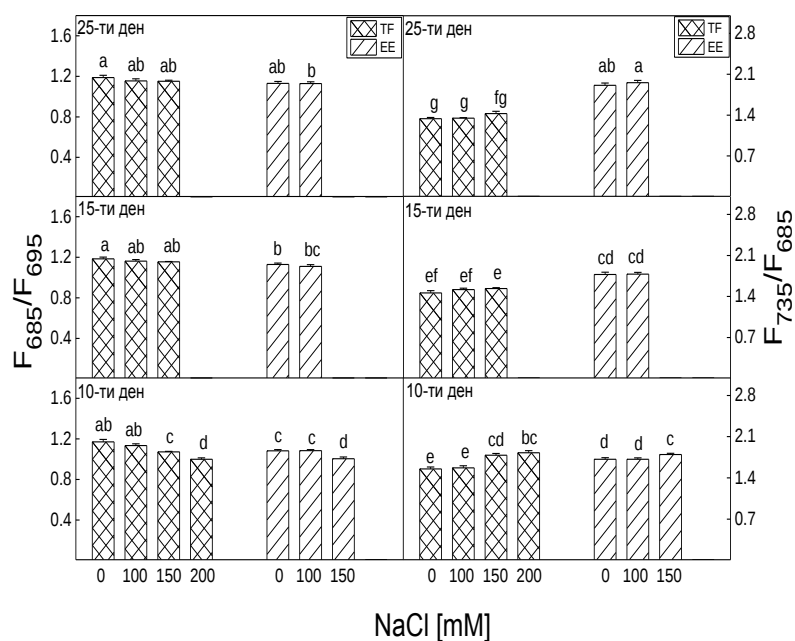
1.4. Абсорбционни свойства на тилакоидни мембрани

За да се оцени влиянието на различни концентрации NaCl върху абсорбционните свойства на изолирани ТМ бяха определени отношенията A_{470}/A_{440} и A_{650}/A_{680} (представени в таблица 6 от дисертацията). След 10 дни третиране на растенията с 150 mM и 200 mM NaCl е установено намаляване на двете абсорбционни отношения (A_{470}/A_{440} , A_{650}/A_{680}), както при TF така и при EE. Най-големи солево-индуцирани промени в тези отношения са установени при TF₂₀₀. Петнадесетдневното третиране с 150 mM NaCl на растения от линия TF води до намаление на A_{470}/A_{440} и A_{650}/A_{680} . Получените резултати показват, че в зависимост от концентрацията на NaCl и времето на третиране, двете абсорбционни отношения намаляват и при двете изследвани линии, което вероятно е резултат от промени в ТМ след третиране с NaCl (таблица 6 от дисертацията).

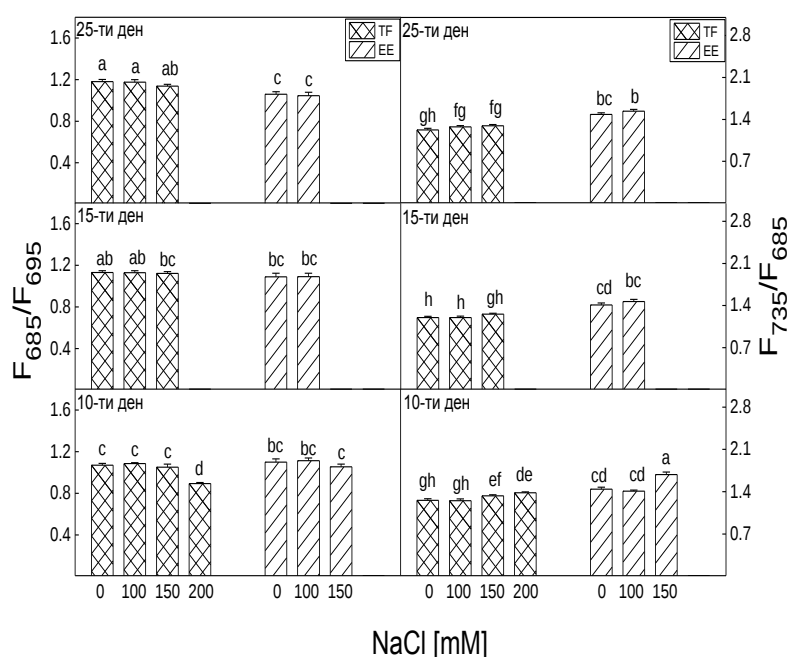
1.5. Нискотемпературна (77K) хлорофилна флуоресценция

Нискотемпературната хлорофилна флуоресценция се използва за оценка влиянието на засоляването върху преноса на енергия между пигмент-белтъчните комплекси (ПБК) на фотосинтетичния апарат (ФСА). При възбуждане на ТМ с 436 nm (хл а) се наблюдават промени в отношението F_{685}/F_{695} и при двете линии *Paulownia* третиране в продължение на 10 дни с 150 mM NaCl (TF₁₅₀, EE₁₅₀) и с 200 mM NaCl (TF₂₀₀). Най-големи са промените при TF₂₀₀ (намаление с 15%) (Фиг. 5). При възбуждане на хл b (472 nm), отношението F_{685}/F_{695} се променя (намаление с 17%) само при TF растения, третиране с 200 mM NaCl в продължение на 10 дни (Фиг. 6). Промените в отношението F_{685}/F_{695} след третиране с NaCl в продължение на 10 дни (Фиг. 5 и Фиг. 6), вероятно са резултат от промени в преноса на енергия в комплекса на ФС2.

Влиянието на засоляването върху F_{735}/F_{685} е представено на Фиг. 5 и Фиг. 6. След 10 дни третиране с NaCl, това отношение нараства и при двете линии, както при възбуждане с 436 nm (хл а) така и при възбуждане с 472 nm (хл b). Нарастването на F_{735}/F_{685} при TF₁₅₀ и TF₂₀₀ след възбуждане на хл а е съответно с 15% и 18% (фиг. 5), докато след възбуждане на хл b увеличението в TF₁₅₀ е с 6%, а в TF₂₀₀ - с 10% (Фиг. 6). При другата линия *Paulownia* (EE), увеличението на флуоресцентното емисионно отношение F_{735}/F_{685} след 10-дневно третиране с 150 mM NaCl е с 17% (при възбуждане с 472 nm). Въз основа на получените резултати може да се заключи, че 10-дневното влияние на NaCl върху *Paulownia* води до нарастване на преноса на енергия от ФС2 към ФС1 (т.е. отношението F_{735}/F_{685} нараства) при ТМ от двете изследвани линии (TF и EE) след възбуждане както на хл а така и на хл b, докато промени в преразпределението на възбуждащата енергия между двете фотосистеми не са установени при продължително третиране на *Paulownia* с NaCl (15 дни и 25 дни) (Фиг. 5 и Фиг. 6).



Фигура 5. Влияние на различни концентрации NaCl върху нискотемпературните (77K) флуоресцентни емисионни отношения - F_{685}/F_{695} и F_{735}/F_{685} на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Хлорофилът е възбуждан с 436 nm. Стойностите за съответния параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.



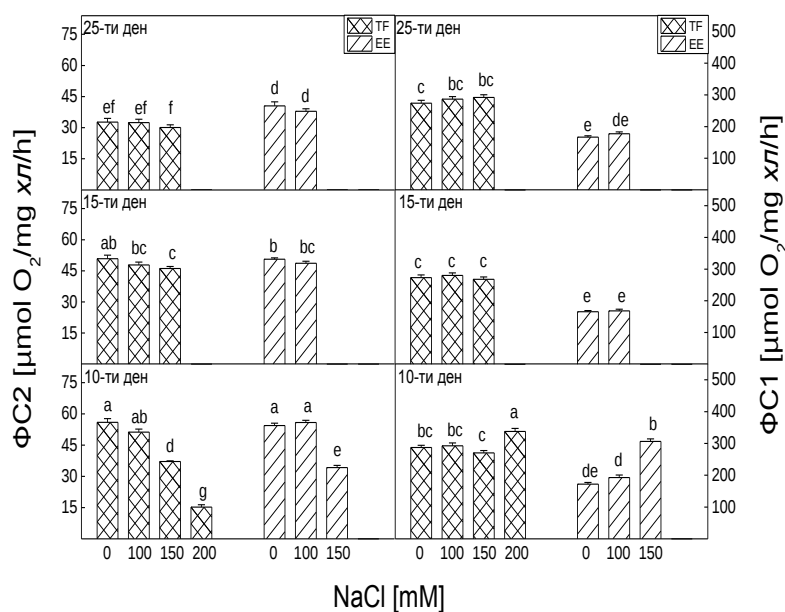
Фигура 6. Влияние на различни концентрации NaCl върху нискотемпературните (77K) флуоресцентни емисионни отношения - F_{685}/F_{695} и F_{735}/F_{685} на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Хлорофилът е възбуждан с 472 nm. Стойностите за съответния параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

Флуоресцентните спектри на възбуждане на изследваните ТМ се характеризират с два максимума: при 440 nm (за хл *a*) и при 480 nm (за хл *b*). След 10-дневно третиране с високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM) се наблюдава намаление на E_{480}/E_{440} при емисия от 685 nm както в ТМ от TF (TF₁₅₀, TF₂₀₀) така и в ТМ от EE (EE₁₅₀) (таблица 6 от дисертация). В тези случаи високата концентрация на соли повлиява в по-голяма степен отношението E_{480}/E_{440} при TF линията (намаление с 15% при TF₁₅₀ и 19% при TF₂₀₀) отколкото при EE (намаление с 10% при EE₁₅₀). Отношението E_{480}/E_{440} , при емисия от 735 nm, също намалява. Намалението при TF₁₅₀ е с 8%, при TF₂₀₀ с 13%, а при EE₁₅₀ с 19%.

1.6. Фотохимична активност на фотосистема 1 и фотосистема 2

Фотосистема 2-зависимият ЕТ е определен в присъствие на екзогенен електронен акцептор ($\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{BX}$). Получените резултати показват, че след третиране 10 дни с 150 mM и 200 mM NaCl настъпва инхибиране във ФС2-зависимия ЕТ и при двете изследвани линии (Фиг. 7). Съществена разлика в степента на инхибиране при EE_{150} (37%) и при TF_{150} (34%) не се наблюдава. Най-големи са промените във ФС2-зависимия ЕТ при третиране на линията TF с 200 mM NaCl (73% инхибиране). Петнадесетдневното третиране на растенията с NaCl води до намаление във ФС2-зависимия ЕТ само при растения от TF линията отглеждани в среда съдържаща 150 mM NaCl (Фиг. 7).

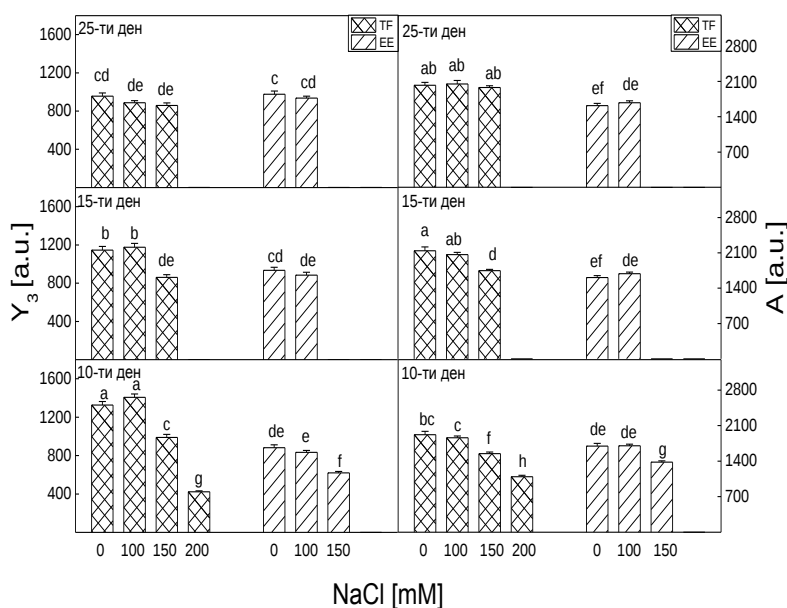
Фотосистема 1-зависимият ЕТ е определен в присъствие на електронен донор (ДХФИФН₂) и електронен акцептор (МВ). За разлика от фотохимичната активност на ФС2, засоляването има стимулиращ ефект върху фотохимията на ФС1. Стимулиране на ФС1-зависимия ЕТ (ДХФИФН₂ → МВ) е установено само при третиране с NaCl (за 10 дни) на растения от линия EE, развиващи се в присъствие на 150 mM NaCl и в растения от TF, развиващи се в присъствие на 200 mM NaCl. Нарастването на фотохимичната активност на ФС1 при EE_{150} (78%) е значително по-голямо в сравнение с TF_{200} (18%) (Фиг. 7).



Фигура 7. Влияние на различни концентрации NaCl върху ФС 2- ($\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{BX}$) и ФС 1- (ДХФИФН₂ → МВ) зависимия електронен транспорт на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa x fortunei* (TF) и *Paulownia elongata x elongata* (EE).. Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$

1.7. Кислородно отделяне при въздействие със светкавици и при непрекъснато осветяване

Десетдневното третиране с 150 mM NaCl (TF_{150} , EE_{150}) и 200 mM NaCl (TF_{200}) води до инхибиране на кислородното отделяне (параметрите A и Y_3 намаляват) и при двете линии. Намалението на параметъра Y_3 при TF_{150} е 25%, при EE_{150} е 30%, докато при TF_{200} е 68% (Фиг. 8). Кислородното отделяне при непрекъснато осветяване (A) също е инхибирано при растенията от изследваните линии, третирани с високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM NaCl). Намалението на A при третираните с 150 mM NaCl растения от линии TF и EE е около 19%, докато при растения от линия TF третирани с 200 mM NaCl, то е с 43%. След 15-дневно третиране на растенията с NaCl, параметрите Y_3 и A, намаляват само при растения от линия TF, които се отглеждат в присъствие на 150 mM NaCl. Намалението на Y_3 при TF_{150} е с 25%, а при другият пара-



Фигура 8. Влияние на различни концентрации NaCl върху светкавичния кислороден добив (Y_3) и амплитудата на кислородното отделяне при непрекъснато осветяване (A) на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

	NaCl [mM]	k_1 [s ⁻¹]	k_2 [s ⁻¹]	A_1/A_2
10-ти ден				
TF	0	1.82 ± 0.13^b	0.33 ± 0.03^{bc}	0.81 ± 0.03^a
	100	1.82 ± 0.15^b	0.29 ± 0.03^c	0.84 ± 0.04^a
	150	1.40 ± 0.04^c	0.17 ± 0.01^e	0.69 ± 0.04^b
	200	0.90 ± 0.06^d	0.10 ± 0.01^f	0.51 ± 0.03^c
EE	0	3.03 ± 0.23^a	0.43 ± 0.04^{ab}	0.60 ± 0.04^{bc}
	100	2.81 ± 0.23^a	0.43 ± 0.05^{ab}	0.53 ± 0.03^c
	150	1.74 ± 0.09^b	0.20 ± 0.01^{de}	0.42 ± 0.02^d
	200	*	*	*
15-ти ден				
TF	0	1.71 ± 0.13^b	0.24 ± 0.03^{cd}	0.71 ± 0.05^{ab}
	100	1.72 ± 0.12^b	0.23 ± 0.02^d	0.72 ± 0.06^{ab}
	150	1.44 ± 0.09^c	0.17 ± 0.02^e	0.52 ± 0.04^c
	200	*	*	*
EE	0	3.01 ± 0.12^a	0.45 ± 0.02^a	0.55 ± 0.02^c
	100	2.96 ± 0.11^a	0.45 ± 0.01^a	0.54 ± 0.02^c
	150	*	*	*
	200	*	*	*
25-ти ден				
TF	0	1.70 ± 0.08^b	0.25 ± 0.02^{cd}	0.61 ± 0.06^{bc}
	100	1.60 ± 0.14^{bc}	0.24 ± 0.02^{cd}	0.62 ± 0.07^{bc}
	150	1.53 ± 0.05^{bc}	0.21 ± 0.03^{de}	0.60 ± 0.03^{bc}
	200	*	*	*
EE	0	2.99 ± 0.11^a	0.45 ± 0.03^a	0.41 ± 0.02^d
	100	2.96 ± 0.15^a	0.42 ± 0.03^{ab}	0.41 ± 0.03^d
	150	*	*	*
	200	*	*	*

Таблица 4. Влияние на различни концентрации NaCl върху кинетичните параметри на кислородно отделяне при непрекъснато осветяване на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). A_1/A_2 (отношение на амплитудите на двете експоненти), бърза и бавна скоростни константи (k_1 и k_2). Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. *- летална концентрация на NaCl.

метър (A), намалението е с 18% в сравнение с TF₀.

Въз основа на получените резултати става ясно, че при третиране в продължение на 10 дни с високи концентрации на NaCl, инхибирането е по-силно при светкавичните кислородни добиви в сравнение с кислородното отделяне при непрекъснато осветяване, което ни дава право да предположим, че солево-индуцираните промени са по-големи при ФС2α центровете (Фиг. 8).

Инхибирането на кислородното отделяне при непрекъснато осветяване води до промени

в отношението на амплитудите на бързата и бавна компонента от кривата на кислородно отделяне (A_1/A_2) (таблица 4). При десетдневното третиране с високи концентрации NaCl е установено намаление на това отношение при TF и EE. При TF₁₅₀ и TF₂₀₀ намалението е с 15% и 37% съответно, а при EE₁₅₀ е 30%. Експерименталните резултати показват също така, че солевият стрес води до промени на бързата (k_1) и бавната (k_2) скоростни константи при високи концентрации на NaCl в хранителните разтвори при растения и от двете изследвани линии. След десетдневно третиране на

Таблица 5. Влияние на различни концентрации NaCl върху кинетичните параметри на кислородното отделяне на изолирани тилакоидни мембрани от листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). S_0 - % на центровете на ФС2 в S_0 състояние на тъмно, α – загуби, β – двойни попадения, S_B - блокирани ФС2 реакционни центрове и K_D – скоростна константа на превъртане на ФС2 реакционните центрове. Параметрите са определени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. * - летална концентрация на NaCl.

	NaCl [mM]	S_0 [%]	α [%]	β [%]	S_B [a.u.]	K_D [s ⁻¹]
10-ти ден						
TF	0	25.80 ± 1.04 ^{de}	24.66 ± 1.17 ^{ab}	5.78 ± 0.36 ^d	0.98 ± 0.11 ^d	2.32 ± 0.09 ^a
	100	26.41 ± 0.85 ^d	23.91 ± 1.01 ^b	5.87 ± 0.30 ^d	1.01 ± 0.05 ^d	2.29 ± 0.10 ^{ab}
	150	31.03 ± 1.78 ^{bc}	24.42 ± 1.05 ^{ab}	6.84 ± 0.24 ^c	1.39 ± 0.08 ^{bc}	1.81 ± 0.08 ^c
	200	41.37 ± 1.21 ^a	26.44 ± 0.51 ^a	10.48 ± 0.45 ^a	1.80 ± 0.08 ^a	0.99 ± 0.07 ^d
EE	0	24.57 ± 0.55 ^{de}	23.29 ± 1.14 ^b	5.29 ± 0.33 ^d	1.13 ± 0.11 ^{cd}	2.15 ± 0.07 ^{ab}
	100	26.58 ± 1.12 ^{cd}	24.40 ± 1.18 ^{ab}	5.54 ± 0.33 ^d	1.34 ± 0.13 ^{bc}	2.01 ± 0.09 ^{bc}
	150	31.93 ± 1.49 ^b	24.44 ± 1.44 ^{ab}	8.17 ± 0.52 ^b	1.84 ± 0.11 ^a	1.72 ± 0.10 ^c
	200	*	*	*	*	*
15-ти ден						
TF	0	26.70 ± 1.22 ^{cd}	24.04 ± 0.74 ^b	5.70 ± 0.18 ^d	1.20 ± 0.04 ^c	2.24 ± 0.10 ^{ab}
	100	26.04 ± 0.96 ^{de}	25.47 ± 0.95 ^{ab}	5.70 ± 0.42 ^d	1.21 ± 0.07 ^c	2.21 ± 0.06 ^{ab}
	150	26.34 ± 0.85 ^d	23.96 ± 0.80 ^b	5.72 ± 0.19 ^d	1.55 ± 0.06 ^b	1.85 ± 0.05 ^c
	200	*	*	*	*	*
EE	0	23.02 ± 1.10 ^e	23.71 ± 0.91 ^b	5.41 ± 0.16 ^d	1.13 ± 0.11 ^{cd}	1.94 ± 0.13 ^{bc}
	100	25.20 ± 0.83 ^{de}	24.82 ± 0.80 ^{ab}	5.57 ± 0.16 ^d	1.25 ± 0.09 ^{bc}	2.00 ± 0.08 ^{bc}
	150	*	*	*	*	*
	200	*	*	*	*	*
25-ти ден						
TF	0	23.80 ± 0.68 ^{de}	27.30 ± 0.86 ^a	5.53 ± 0.33 ^d	1.45 ± 0.13 ^{bc}	2.23 ± 0.08 ^{ab}
	100	26.15 ± 1.12 ^{de}	26.29 ± 0.82 ^{ab}	5.54 ± 0.21 ^d	1.66 ± 0.18 ^{ab}	1.95 ± 0.13 ^{bc}
	150	26.41 ± 1.03 ^{de}	25.97 ± 0.99 ^{ab}	5.48 ± 0.80 ^d	1.61 ± 0.13 ^{ab}	1.94 ± 0.13 ^{bc}
	200	*	*	*	*	*
EE	0	23.72 ± 0.63 ^{de}	27.40 ± 1.18 ^a	5.92 ± 0.23 ^d	0.92 ± 0.11 ^d	1.93 ± 0.13 ^{bc}
	100	25.51 ± 0.69 ^{de}	27.53 ± 1.02 ^a	5.97 ± 0.22 ^d	1.10 ± 0.15 ^{cd}	2.07 ± 0.08 ^{ab}
	150	*	*	*	*	*
	200	*	*	*	*	*

изследваните линии *Paulownia* с NaCl е установено намаление на k_1 при TF₂₀₀ с 50%, а при TF₁₅₀ с 23%. В допълнение, намалението на k_1 при EE₁₅₀ спрямо EE₀ е 43%. Данните показват също така по-силно влияние върху k_2 в сравнение с k_1 и при двете изследвани линии *Paulownia*. Намалението на скоростната константа k_2 е от 48% (TF₁₅₀) до 70% (TF₂₀₀) за TF, докато при EE₁₅₀ то е 53%. След 15-дневно третиране с NaCl, промени в скоростните константи са установени единствено при линия TF третирана с 150 mM NaCl. За TF₁₅₀ намалението в k_2 е по-голямо (30%) в сравнение с k_1 (16%) (таблица 4).

Солево-индуцирано влияние върху S_0 – S_1 разпределението е установено при третиране с 150 mM NaCl (за TF и EE) и с 200 mM NaCl (за TF). Субпопулацията на центрове в S_0 нараства както при TF, така и при EE вариантите третирани със соли. Нарастването е с 20% при TF₁₅₀, с 60% при TF₂₀₀, и с 30% при EE₁₅₀ спрямо съответните контролните проби. Нарастването на β за ТМ от EE₁₅₀ спрямо EE₀ е с 55%, като то е много по-голямо от нарастването на този параметър при TF₁₅₀ (18%) по отношение на TF₀. Най-голямо е увеличението на β в ТМ от TF₂₀₀ (81%) (таблица 5). Нарастването на количеството на блокираните кислород-отделящи центрове (S_B) при EE₁₅₀ е 63%, докато при TF₁₅₀ е 40% спрямо контролните проби. В допълнение, данните показват увеличение на блокираните центрове с 84% при ТМ от TF₂₀₀. След 15-дневно третиране с NaCl на *Paulownia*, промени в S_B параметъра се регистрират при TF линията третирана с концентрация 150 mM (увеличение с 29%). Промяната в количеството на блокираните центрове е свързана с намаление на скоростната константа на превъртане на ФС2 реакционните центрове за отделянето на една молекула O₂ (K_D). Намалението на K_D в TF₁₅₀ и EE₁₅₀ е сходно (20%-22%), докато при TF₂₀₀ е с 57%. След 15-ия ден от въздействието на NaCl върху *Paulownia*, по-ниски стойности за K_D се наблюдават при TF₁₅₀ (с 17%) (таблица 5).

2. Влияние на различни концентрации NaCl върху антиоксидантната активност на растения от рода *Paulownia*

2.1. Антиоксидантна активност (FRAP анализ)

FRAP - активността нараства единствено след 10-дневно третиране с 150 mM NaCl на TF и EE, и с 200 mM NaCl на TF. При EE₁₅₀ както и при TF₁₅₀, FRAP-активността е увеличена с 48% в сравнение с измерената активност при EE₀ и TF₀. Най-силно нараства антиоксидантния потенциал в листа от TF третирани с 200 mM NaCl (66%) (таблица 6).

2.2. Антирадикална активност (DPPH анализ)

Подобно на FRAP-активността, DPPH - активността нараства единствено след 10-дневно третиране с 150 mM NaCl на TF и EE и с 200 mM NaCl на TF. Увеличението на DPPH - активността в условия на засоляване е с 17% при TF₁₅₀ и 28% при TF₂₀₀ в сравнение с TF₀. В допълнение, при линия EE се наблюдава по-голямо увеличение на антирадикалната активност в сравнение с растенията от линия TF третирани с 150 mM NaCl (при EE₁₅₀ нарастването е с 58%) (таблица 6).

2.3. Съдържание на флавоноиди

Увеличение в количеството на флавоноиди се установява само в растенията, третирани 10 дни с по-високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM). По-съществено увеличение на флавоноидите при солево третиране се установява в TF. За TF₁₅₀ то е с 65%, а при TF₂₀₀ с 91% в сравнение с TF₀. Данните показват, че при другата изследвана линия нарастването на флавоноидите при EE₁₅₀ е 49% (таблица 6).

2.4. Съдържание на пролин

По-силно влияние солите оказват върху количеството пролин при TF линията отколкото при EE. Най-големи количества на пролин в условия на солеви стрес се установява в TF растенията, третирани за 10 дни с 200 mM NaCl (нарастване с 209% спрямо нетретираните растения) (таблица 6).

Таблица 6. Влияние на различни концентрации NaCl върху антиоксидантната активност (АО), антирадикалната активност (АР) и количеството на флавоноиди и пролин на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE). Биохимичните анализи са проведени след 10 дни, 15 дни и 25 дни третиране с NaCl. Стойностите от определена колона, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. * - летална концентрация на NaCl.

	NaCl [mM]	АО анализ [$\mu\text{moles Fe}^{2+}$ /g FW]	АР анализ [$\mu\text{moles Trolox}$ /g FW]	Флавоноиди [mg Rutin/g FW]	Пролин [μmoles /g FW]
10-ти ден					
TF	0	44.5 $\pm$ 3.1 ^d	49.6 $\pm$ 1.9 ^f	13.8 $\pm$ 1.5 ^e	0.22 $\pm$ 0.03 ^e
	100	47.7 $\pm$ 4.6 ^d	51.1 $\pm$ 0.7 ^f	15.8 $\pm$ 0.5 ^e	0.24 $\pm$ 0.02 ^e
	150	66.1 $\pm$ 3.4 ^c	57.9 $\pm$ 1.5 ^{de}	22.7 $\pm$ 1.1 ^d	0.60 $\pm$ 0.06 ^{bc}
	200	73.9 $\pm$ 7.1 ^{bc}	63.6 $\pm$ 2.0 ^d	26.4 $\pm$ 1.8 ^{cd}	0.68 $\pm$ 0.03 ^{bc}
EE	0	93.9 $\pm$ 10.8 ^b	71.6 $\pm$ 2.1 ^c	31.3 $\pm$ 3.7 ^{bc}	0.58 $\pm$ 0.04 ^{cd}
	100	91.3 $\pm$ 11.1 ^b	65.2 $\pm$ 3.4 ^{cd}	35.2 $\pm$ 0.3 ^b	0.61 $\pm$ 0.04 ^{bc}
	150	139.1 $\pm$ 16.5 ^a	113.3 $\pm$ 3.9 ^a	46.7 $\pm$ 3.4 ^a	0.85 $\pm$ 0.01 ^a
	200	*	*	*	*
15-ти ден					
TF	0	42.9 $\pm$ 5.2 ^d	53.2 $\pm$ 2.2 ^{ef}	13.4 $\pm$ 0.8 ^e	0.50 $\pm$ 0.02 ^d
	100	45.9 $\pm$ 2.8 ^d	58.9 $\pm$ 1.7 ^{de}	14.3 $\pm$ 0.7 ^e	0.57 $\pm$ 0.06 ^{cd}
	150	53.5 $\pm$ 4.7 ^d	58.6 $\pm$ 1.2 ^{de}	16.0 $\pm$ 1.0 ^e	0.58 $\pm$ 0.05 ^{cd}
	200	*	*	*	*
EE	0	91.3 $\pm$ 10.1 ^b	69.1 $\pm$ 5.0 ^{cd}	30.8 $\pm$ 2.0 ^{bc}	0.68 $\pm$ 0.06 ^{bc}
	100	99.5 $\pm$ 14.4 ^{ab}	72.4 $\pm$ 2.1 ^c	34.5 $\pm$ 1.5 ^b	0.74 $\pm$ 0.01 ^b
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*
25-ти ден					
TF	0	44.8 $\pm$ 6.1 ^d	55.4 $\pm$ 1.3 ^e	14.1 $\pm$ 0.9 ^e	0.51 $\pm$ 0.08 ^{cd}
	100	50.7 $\pm$ 3.8 ^d	61.8 $\pm$ 3.3 ^{de}	15.5 $\pm$ 1.7 ^e	0.52 $\pm$ 0.08 ^{cd}
	150	51.3 $\pm$ 2.9 ^d	59.8 $\pm$ 2.1 ^{de}	14.2 $\pm$ 1.9 ^e	0.61 $\pm$ 0.04 ^{bc}
	200	*	*	*	*
EE	0	88.9 $\pm$ 8.0 ^b	98.2 $\pm$ 3.6 ^b	29.8 $\pm$ 0.6 ^c	0.76 $\pm$ 0.01 ^b
	100	102.8 $\pm$ 12.7 ^{ab}	104.8 $\pm$ 4.6 ^{ab}	33.0 $\pm$ 2.7 ^{bc}	0.80 $\pm$ 0.08 ^{ab}
	150	*	*	*	*
	200	*	*	*	*

3. Влияние на засоляването върху функционалната активност на фотосинтетичния апарат на *Paulownia*

3.1. Пигментен състав

Пигментният състав на изследваните линии *Paulownia* в незасолени и засолени почви е показан в таблица 7. Експерименталните резултати показват, че количеството на хл в TF линията се увеличава при растения отглеждани в засолени почви в сравнение с тези отглеждани в незасолената почва, докато в другата изследвана линия (EE), промени в хл не се установяват. Увеличението на хл пигменти в растенията от линия TF е с 50% при TF₁ и с 36% при TF₂. Освен това количеството на хл показва по-големи стойности при TF отглеждани на засолени почви отколкото EE развиващи се на същия тип почви (38% повече при TF₁ спрямо EE₁ и 24 % повече при TF₂ спрямо EE₂) (таблица 7). Разликата в съдържанието на хл в линията TF е съпроводено с увеличение на отношение хл *a/b* при TF₁ и TF₂. Другото изследвано отношение *кар/хл* намалява в листа от растения на линия TF, отглеждани на почви тип 1 и тип 2, като това намаление е с 32% при TF₁ и с 37% при TF₂ спрямо TF₀ (таблица 7).

Таблица 7. Влияние на засоляването върху пигментния състав на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂). Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

	хл <i>a+b</i> [mg/g FW]	хл <i>a/b</i>	кар [mg/g FW]	кар/хл
TF ₀	1.14 ± 0.05 ^b	2.91 ± 0.06 ^b	0.43 ± 0.02 ^a	0.38 ± 0.001 ^a
TF ₁	1.71 ± 0.15 ^a	3.13 ± 0.06 ^a	0.45 ± 0.04 ^a	0.26 ± 0.04 ^b
TF ₂	1.55 ± 0.10 ^a	3.13 ± 0.04 ^a	0.37 ± 0.02 ^{ab}	0.24 ± 0.04 ^b
EE ₀	1.35 ± 0.09 ^{ab}	3.14 ± 0.06 ^a	0.40 ± 0.03 ^{ab}	0.30 ± 0.006 ^b
EE ₁	1.24 ± 0.09 ^b	3.20 ± 0.08 ^a	0.39 ± 0.02 ^{ab}	0.32 ± 0.01 ^b
EE ₂	1.25 ± 0.09 ^b	3.17 ± 0.07 ^a	0.35 ± 0.02 ^b	0.28 ± 0.02 ^b

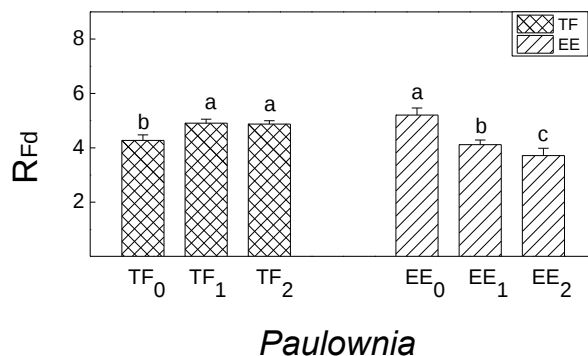
3.2. Импулсна амплитудно-модулирана хлорофилна флуоресценция

Изследвани са кинетиките на тъмнинна релаксация на хлорофилната флуоресценция в листа от *Paulownia* след въздействие с кратък насищащ импулс, за да се оцени влиянието на засоляването върху реокислението на Q_A⁻. Засоляването води до намаляване на t₁ при TF (26% при TF₁ и 29% при TF₂), докато при другата изследвана линия (EE), времето нараства с 48% единствено при EE₂. Солевиет ефект има по-силно влияние върху t₂ при растенията от линия EE (увеличението е над 150 % при EE₁ и EE₂ спрямо EE₀) в сравнение с тези от линия TF, където увеличението е 17% и 64% съответно за TF₁ и TF₂. За разлика от EE, при TF нарастването на t₂ зависи от степента на засоленост на почвата (таблица 8).

Експерименталните резултати показват, че засоляването повлиява параметърът R_{Fd}, който корелира със скоростта на фотосинтезата (Фиг. 9). Той нараства в листа от TF с 15%, докато при листа от другата линия (EE), R_{Fd} намалява при растенията отглеждани при засолени почви в сравнение с тези развиващи се в незасолената почва.

Таблица 8. Влияние на засоляването върху полувермената (t_1 и t_2) на спада на хлорофилна флуоресценция след въздействие с единичен насищащ импулс на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 и EE_2). Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

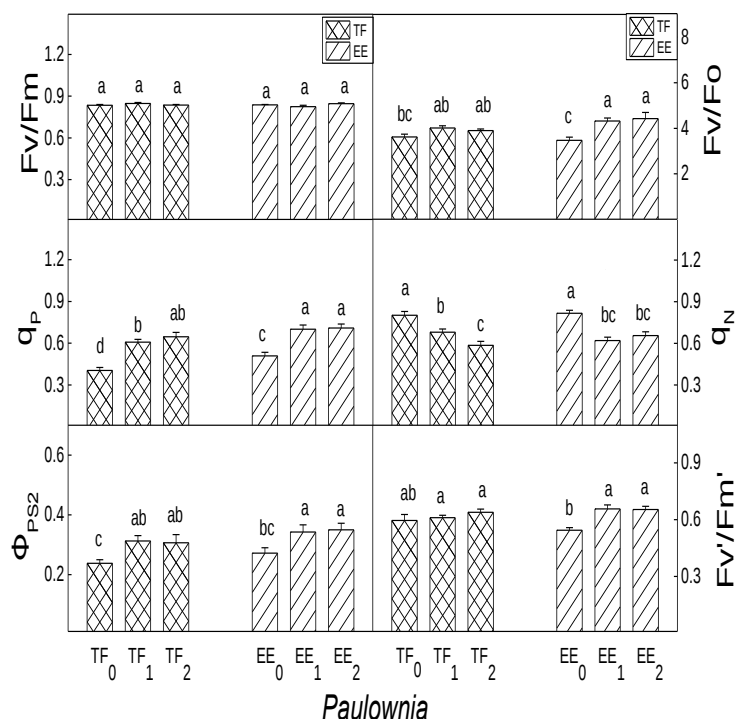
	t_1 [s]	t_2 [s]
TF_0	0.87 ± 0.04^a	3.13 ± 0.14^c
TF_1	0.64 ± 0.03^b	3.66 ± 0.09^b
TF_2	0.62 ± 0.06^{bc}	5.12 ± 0.44^a
EE_0	0.42 ± 0.02^d	1.99 ± 0.04^d
EE_1	0.50 ± 0.04^{cd}	6.15 ± 0.42^a
EE_2	0.62 ± 0.09^{bc}	5.15 ± 0.03^a



Фигура 9. Влияние на засоляването върху параметъра R_{Fd} на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 и EE_2). Стойностите от определена графика, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

В допълнение, намалението на R_{Fd} при линия EE зависи от количеството на соли в почвата, т.е. намалението е по-голямо при растения отглеждани на почва тип 2 (29%) в сравнение с тези отглеждани на почва тип 1 (21%).

Ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (Fv'/Fm') нараства с 20% при растения от линия EE, отглеждани върху засолени почви спрямо тези отглеждани върху незасолената почва и това нарастване не зависи от степента на почвената засоленост (Фиг. 10). За разлика от TF, където отношението на фотохимичните към нефотохимичните процеси (Fv/Fo) не се повлиява от количеството соли в почвата (Fv/Fo е 4.0), при EE този параметър нараства с увеличаване на засоляването. Стойността на Fv/Fo при EE_0 е 3.476, като тя нараства до 4.321 и 4.429 при EE_1 и EE_2 съответно (Фиг. 10). В допълнение, данните показват увеличение на фотохимичното гасене (q_p) при растения от двете линии, развиващи се върху засолени почви (тип 1 и тип 2) в сравнение с отглежданите върху незасолена почва (тип 0), т.е. нараства броя на отворените ФС2-реакционни центрове. Увеличението на q_p в резултат от солево-индуцираните промени настъпващи в TF_1 (50% спрямо TF_0) и TF_2 (60% спрямо TF_0) е по-голямо от това при EE_1 (38% спрямо EE_0) и EE_2 (40% спрямо EE_0). Паралелно с нарастването на q_p се регистрира увеличение в ефективния квантов добив на фотохимично преобразуване на енергията (Φ_{PS2}) и намаление на нефотохимичното гасене (q_N) при растенията развиващи се на засолени почви (Фиг. 10). Нарастването на Φ_{PS2} е подобно и при двете линии *Paulownia* отглеждани на почви тип 1 и тип 2, като то варира от 26% до 32%. Нефотохимичното гасене (q_N) намалява, като при TF това намаление зависи от степента на почвена засоленост, т.е. при TF_1 намалението е с 15%, а при TF_2 с 27%, докато при другата изследвана линия (EE), намалението на q_N при EE_1 и EE_2 е сходно (около 22%) (Фиг. 10).



Фигура 10. Влияние на засоляването върху максималният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v/F_m), отношението на фотохимичните към нефотохимичните процеси (F_v/F_o), фотохимичното гасене (q_P), нефотохимичното гасене (q_N), ефективният квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}) и ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (F_v'/F_m') на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁, и EE₂). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

3.3. Окислително-редукционни свойства на P_{700}^+

Количеството на P_{700}^+ ($\Delta A/A$) нараства при растения от двете линии развиващи се на засолени почви (тип 1 и тип 2). Увеличението при EE₁ е 65%, а при EE₂ – 52% спрямо EE₀, докато това при TF₁ и TF₂ (спрямо TF₀) е с 50% и с 43%, съответно. Данните показват, че засоляването води до намаляване на k_1^{P700} и при двете линии *Paulownia* (TF и EE), докато k_2^{P700} намалява единствено при TF. Солево-индуцираното намаление на k_1^{P700} при TF₁ и TF₂ (37%-39%) е в по-голяма степен отколкото намале-

Таблица 9. Влияние на засоляването върху количеството на P_{700}^+ ($\Delta A/A$), бързата и бавната скоростни константи (k_1^{P700} и k_2^{P700}) и отношението на двете експоненти (A_1^{P700}/A_2^{P700}) на тъмнинната редукция на P_{700}^+ на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани в незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂). Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$.

	$\Delta A/A$ $\times 10^{-3}$	k_1^{P700} [s ⁻¹]	k_2^{P700} [s ⁻¹]	A_1^{P700}/A_2^{P700}
TF ₀	8.0 ± 0.4 ^b	0.526 ± 0.041 ^a	0.063 ± 0.008 ^a	0.74 ± 0.06 ^a
TF ₁	12.0 ± 0.8 ^a	0.333 ± 0.010 ^c	0.037 ± 0.002 ^c	0.65 ± 0.05 ^a
TF ₂	11.4 ± 0.5 ^a	0.321 ± 0.015 ^c	0.043 ± 0.003 ^{bc}	0.73 ± 0.05 ^a
EE ₀	6.9 ± 0.5 ^b	0.376 ± 0.012 ^b	0.051 ± 0.003 ^{ab}	0.75 ± 0.04 ^a
EE ₁	11.4 ± 0.5 ^a	0.301 ± 0.016 ^c	0.052 ± 0.004 ^{ab}	0.72 ± 0.05 ^a
EE ₂	10.5 ± 0.7 ^a	0.314 ± 0.016 ^c	0.052 ± 0.006 ^{ab}	0.70 ± 0.08 ^a

нието на този параметър при EE_1 и EE_2 в сравнение с EE_0 (20% и 16%) (таблица 9). Промените в k_1^{P700} предполагат промени в цикличния ЕТ при отглеждане на изследваните растения в засолени почви. Намалението на k_2^{P700} при ТФ зависи от почвеното засоляване, т.е. намалява при растенията отглеждани в засолени почви, докато при другата линия *Paulownia* (EE), стойностите на k_2^{P700} са близки (таблица 9). Отношението на амплитудите на двете компоненти (A_1^{P700}/A_2^{P700}) не се повлиява с нарастване засоляването на почвата, т.е. стойността на отношението на двата процеса, които участват в тъмнинната редукция на P_{700} не зависи от количеството соли в почвата (таблица 9).

4. Влияние на засоляването и светлината с висок интензитет върху функционалната активност на фотосинтетичния апарат на *Paulownia*

4.1. Пигментен състав

Експерименталните резултати показват, че при въздействие със светлина с висок интензитет количеството на хл намалява от 18% до 37% при изследваните варианти (таблица 10). Промените в количеството на хл са най-силно изразени при листа от ли-

Таблица 10. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху пигментния състав на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (ТФ) и *Paulownia elongata* x *elongata* (ЕЕ,) отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 и EE_2). К – контролна проба, СТ – светлинно-третирана проба, СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви показват разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

		хл a+b [mg/g FW]	хл a/b	кар [mg/g FW]	кар/хл
TF ₀	К	1.20 ± 0.05 ^b	3.05 ± 0.08 ^d	0.39 ± 0.03 ^a	0.33 ± 0.001 ^a
	СТ	0.95 ± 0.03 ^c	4.03 ± 0.11 ^b	0.28 ± 0.008 ^c	0.29 ± 0.008 ^b
	СИП	0.79 ± 0.03 ^A	1.32 ± 0.04 ^A	0.72 ± 0.04 ^B	0.88 ± 0.05 ^B
TF ₁	К	1.52 ± 0.09 ^a	3.35 ± 0.06 ^c	0.33 ± 0.02 ^{ab}	0.22 ± 0.04 ^{bc}
	СТ	0.96 ± 0.06 ^c	3.76 ± 0.10 ^b	0.21 ± 0.007 ^d	0.22 ± 0.005 ^c
	СИП	0.63 ± 0.04 ^B	1.12 ± 0.03 ^B	0.64 ± 0.03 ^{BC}	0.99 ± 0.10 ^{AB}
TF ₂	К	1.46 ± 0.07 ^a	3.38 ± 0.05 ^c	0.34 ± 0.02 ^{ab}	0.23 ± 0.04 ^{bc}
	СТ	0.99 ± 0.07 ^c	3.77 ± 0.07 ^b	0.21 ± 0.01 ^d	0.21 ± 0.003 ^c
	СИП	0.68 ± 0.04 ^B	1.12 ± 0.02 ^B	0.62 ± 0.03 ^{BC}	0.91 ± 0.09 ^{AB}
EE ₀	К	1.23 ± 0.06 ^b	3.39 ± 0.13 ^c	0.37 ± 0.02 ^a	0.30 ± 0.006 ^b
	СТ	0.78 ± 0.01 ^d	4.49 ± 0.13 ^a	0.21 ± 0.005 ^d	0.27 ± 0.02 ^b
	СИП	0.63 ± 0.02 ^B	1.32 ± 0.04 ^A	0.57 ± 0.02 ^C	0.90 ± 0.04 ^B
EE ₁	К	1.16 ± 0.03 ^b	3.32 ± 0.07 ^c	0.34 ± 0.01 ^a	0.29 ± 0.01 ^b
	СТ	0.95 ± 0.04 ^c	3.93 ± 0.18 ^b	0.30 ± 0.02 ^{bc}	0.32 ± 0.02 ^{ab}
	СИП	0.82 ± 0.03 ^A	1.18 ± 0.04 ^B	0.88 ± 0.04 ^A	1.10 ± 0.05 ^A
EE ₂	К	1.15 ± 0.03 ^b	3.26 ± 0.05 ^c	0.35 ± 0.01 ^a	0.30 ± 0.007 ^b
	СТ	0.91 ± 0.02 ^c	3.98 ± 0.24 ^b	0.28 ± 0.005 ^c	0.31 ± 0.01 ^{ab}
	СИП	0.79 ± 0.02 ^A	1.22 ± 0.05 ^{AB}	0.80 ± 0.02 ^A	1.03 ± 0.03 ^A

нията TF, отглеждана върху двата типа засолени почви (TF₁ и TF₂) и при листа от другата линия EE, отглеждана в незасолена почва (EE₀). Намалението в съдържанието на хл корелира с увеличение на отношението хл *a/b*. Увеличението на отношението хл *a/b* е 32% за светлинно-третираните листа от растения, отглеждани на незасолени почви (TF₀ и EE₀) в сравнение със съответните контроли, докато за останалите изследвани варианти (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂), светлинно-индуцираното нарастване на отношението хл *a/b* е от 12% до 22% (таблица 10). Данните също така показват намаляване на количеството на кар в листа след приложен светлинен стрес. Най-големи разлики в количеството на кар са установени между контролни и светлинно-третираните листа от EE, развиващи се на незасолена почва (намаляние на кар с 43% при EE₀) (таблица 10).

4.2. Импулсна амплитудно-модулирана хлорофилна флуоресценция

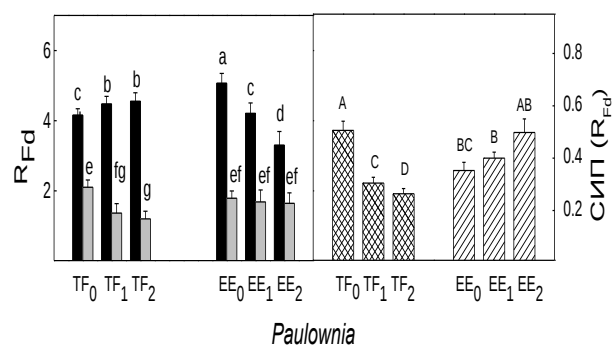
Изследвано е влиянието на светлинното третиране върху полувремето (t_1 и t_2), определени от спада на флуоресцентния сигнал след прилагане на единичен насищаш импулс (таблица 11). Светлинно-индуцираното увеличение както на t_1 , така и на t_2 е по-чувствително при TF₁ и TF₂ спрямо TF₀, докато при другата линия светлината с висок интензитет има по-силен ефект при EE₀ в сравнение с EE₁ и EE₂. За TF линията, нарастването на t_1 е с 31%-32% за растенията, отглеждани на засолени почви спрямо TF₀, докато за линия EE, промените в t_1 предизвикани от светлинния стрес са по-малки. Светлинно-индуцираните промени в t_2 също са по-големи при TF в сравнение с тези при EE. В допълнение данните показват, че само при линия TF засоляването на почвата увеличава инхибиращото действие на светлинния стрес (таблица 11).

При комбинаторното действие от светлина с висок интензитет и засоляване, настъпват също така и промени в R_{Fd} параметъра (Фиг. 11). Този параметър намалява след светлинно третиране на листата, като промяната в TF линията е от 49% до 74% в зависимост от количеството на соли в почвата. Засоляването значително усилва ефекта на светлинното третиране при линия TF, докато при другата линия (EE), увеличеното количество на соли в почвата не оказва влияние върху светлинно-индуцираните промени на този параметър (Фиг. 11).

Анализът на кривите на ПАМ хлорофилната флуоресценция показва, че максималният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (Fv/Fm) намалява след светлинен стрес при двете изследвани линии *Paulownia* (Фиг. 12), като ефектът е най-силно изразен при EE₀ (намаляние с 29%), а най-слабо в EE₂ (намаляние с 13%). Промените, предизвикани от светлинния стрес в Fv/Fm, са резултат от намалението на отношението на фотохимичните към нефотохимичните процеси (Fv/Fo) (Фиг. 12). Най-съществено светлинно-индуцирано намаляване на параметъра Fv/Fo е установено при EE₀ (59%), а най-малко при EE₂ (40%). Данните показват, че светлинният стрес води до инхибиране на фотохимичното гасене (q_p), ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (Fv'/Fm') и ефективният квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}). Инхибирането на q_p е съпроводено с нарастване на нефотохимичното гасене (q_N) в резултат на светлинния стрес (Фиг. 13 и Фиг. 14). Ефектът на светлинния стрес върху q_N е по-голям при растения от линия TF, отглеждани на засолени почви, докато при другата линия (EE), ефектът е по-силен при растения отглеждани върху незасолена почва. Фотохимичното гасене (q_p) намалява в най-голяма степен при светлинно-третираните листа от линията EE, развиваща се на незасолена почва (46%) и в най-малка при линията TF растяща на същия тип почва (13%) (Фиг. 13). Засоляването също така усилва светлинно-индуцираните промени при TF линията, настъпващи в параметрите Fv'/Fm' и q_p , докато при другата линия засоляването не повлиява тези параметри (Фиг. 13 и Фиг. 14). Почвеното засоляване засилва промените предизвикани от светлинния стрес и в параметъра Φ_{PS2} при линия TF, докато

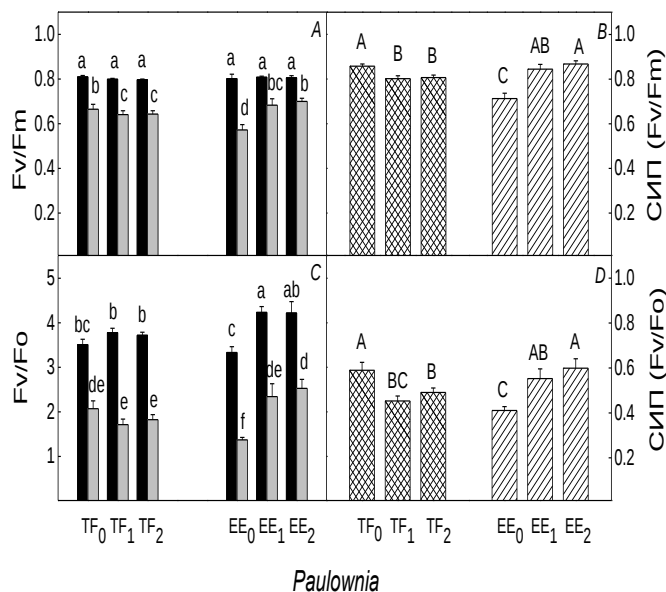
Таблица 11. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху полувремената (t_1 и t_2) на спада на хлорофилна флуоресценция след единичен насищащ импулс на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂). К – контролна проба, СТ – светлинно-третирана проба, СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви разкриват разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

		t_1 [s]	t_2 [s]
TF ₀	К	0.52 ± 0.03^a	6.33 ± 0.16^h
	СТ	0.55 ± 0.04^a	8.93 ± 0.16^e
	СИП	1.06 ± 0.07^c	1.41 ± 0.03^c
TF ₁	К	0.37 ± 0.02^c	7.04 ± 0.10^g
	СТ	0.51 ± 0.02^a	11.90 ± 0.28^c
	СИП	1.38 ± 0.06^{AB}	1.69 ± 0.03^B
TF ₂	К	0.35 ± 0.01^c	8.06 ± 0.13^f
	СТ	0.48 ± 0.02^{ab}	13.51 ± 0.73^b
	СИП	1.37 ± 0.05^{AB}	1.68 ± 0.06^B
EE ₀	К	0.32 ± 0.004^e	5.50 ± 0.12^i
	СТ	0.45 ± 0.004^b	10.87 ± 0.24^d
	СИП	1.41 ± 0.02^A	1.98 ± 0.04^A
EE ₁	К	0.33 ± 0.001^d	10.00 ± 0.60^{de}
	СТ	0.44 ± 0.01^b	16.67 ± 0.56^a
	СИП	1.33 ± 0.02^B	1.67 ± 0.08^B
EE ₂	К	0.35 ± 0.006^c	7.94 ± 0.38^f
	СТ	0.45 ± 0.02^b	13.16 ± 0.35^b
	СИП	1.29 ± 0.04^B	1.66 ± 0.06^B

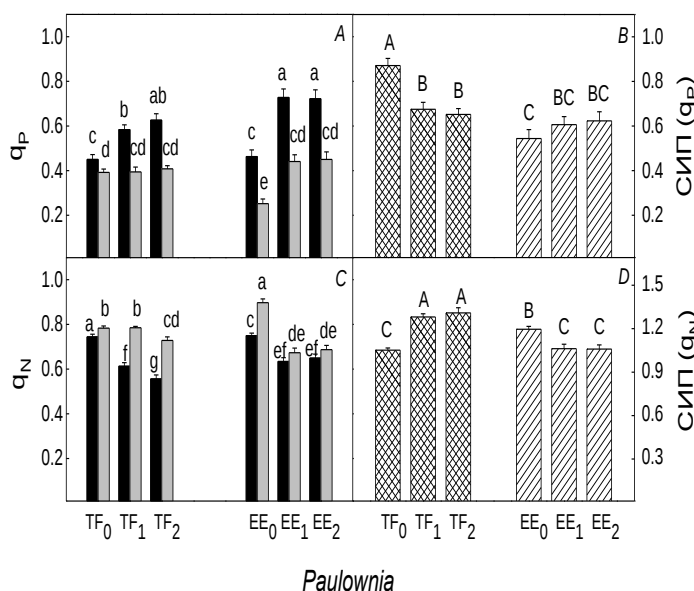


Фигура 11. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху параметъра R_{Fd} на контролни (черни колони) и светлинно-третирувани (сиви колони) листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите за даден параметър, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

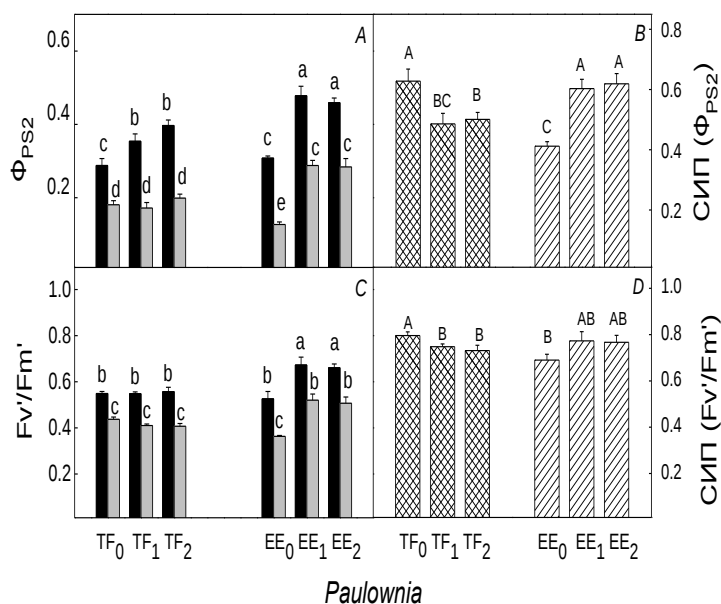
по-голямото количество на соли в почвата води до намаляване на светлинно-индуцираните промени при ЕЕ (Фиг. 14). От друга страна q_N нараства в листа след светлинен стрес, като засолеността на почвите стимулира процесите на нефотохимично гасене при TF линията (q_N нараства с 23%-26% при TF растящи на почви тип „1“ и тип „2“ в сравнение със TF₀), а намалява ефекта на светлинния стрес върху този процес в ЕЕ линията (q_N намалява с 14% при ЕЕ₁ и ЕЕ₂ в сравнение със ЕЕ₀) (Фиг. 13).



Фигура 12. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху максималният квантов добив на първичната фотохимия на $\Phi C2$ (F_v/F_m) и отношението на фотохимичните към нефотохимичните процеси (F_v/F_o) на контролни (черни колони) и светлинно-третиранни (сиви колони) листа от *Paulownia tomentosa* $\times$ *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* $\times$ *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 , и EE_2) (A,C). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. F_v/F_m (B) и F_v/F_o (D). Стойностите за определен параметър, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.



Фигура 13. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху фотохимичното (q_P) и нефотохимично гасене (q_N) на контролни (черни колони) и светлинно-третиранни (сиви колони) листа от *Paulownia tomentosa* $\times$ *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* $\times$ *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 , и EE_2) (A,C). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. q_P (B) и q_N (D). Стойностите за определен параметър, отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.



Фигура 14. Влияние на на засоляването и светлинния стрес върху ефективният квантов добив на фотохимичното преобразуване на енергия във $\Phi C2$ (Φ_{PS2}) и ефективният квантов добив на първичната фотохимия на $\Phi C2$ (F_v'/F_m') на контролни (черни колони) и светлинно-третиранни (сиви колони) листа от *Paulownia tomentosa* $\times$ *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* $\times$ *elongata* (EE) отглеждани на незасолена почва (TF_0 и EE_0) и две засолени почви (TF_1 , TF_2 , EE_1 , и EE_2) (A, C). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Φ_{PS2} (B) и F_v'/F_m' (D). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

4.3. Окислително-редукционни свойства на P_{700}

Данните от анализа на кривите получени от абсорбционните промени при 820 nm, след въздействие с дълговълнова червена светлина, при контролни и светлинно-третиранни листа от изследваните растения *Paulownia* са представени в таблица 12. Ефектът от светлинния стрес върху фотоокислението на P_{700} ($\Delta A/A$) е най-силно изразен при растенията от линия ЕЕ, развиваща се на незасолен тип почва (54% намаление на $\Delta A/A$). Засоляването води до намаляване на ефекта на светлинния стрес върху отношението $\Delta A/A$ при линия ЕЕ и нарастване при линия ТФ. Отношението A_1^{P700}/A_2^{P700} намалява, като ефектът е по-голям в растения отглеждани в засолени почви и при двете линии *Paulownia*. (таблица 12). Промяната в това отношение е резултат в по-голяма степен от намалението на A_1 , отколкото от увеличението на A_2 .

Таблица 12. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху количеството на P_{700}^+ ($\Delta A/A$), бързата и бавната скоростни константи (k_1^{P700} и k_2^{P700}) и отношението на двете експоненти (A_1^{P700}/A_2^{P700}) на тъмнинната редукция на P_{700}^+ на листа от *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (ТФ) и *Paulownia elongata* x *elongata* (ЕЕ), отглеждани в незасолена почва (ТФ₀ и ЕЕ₀) и две засолени почви (ТФ₁, ТФ₂, ЕЕ₁ and ЕЕ₂). К – контролна проба, СТ – светлинно-третирана проба, СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви разкриват разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

		$\Delta A/A$ $\times 10^{-3}$	k_1^{P700} [s ⁻¹]	k_2^{P700} [s ⁻¹]	A_1^{P700}/A_2^{P700}
ТФ ₀	К	7.0 ± 0.3 ^{cd}	0.305 ± 0.002 ^b	0.045 ± 0.001 ^a	0.69 ± 0.02 ^a
	СТ	6.6 ± 0.2 ^d	0.324 ± 0.006 ^a	0.015 ± 0.001 ^d	0.48 ± 0.03 ^b
	СИП	0.94 ± 0.03 ^A	1.062 ± 0.013 ^C	0.333 ± 0.015 ^C	0.70 ± 0.03 ^A
ТФ ₁	К	11.0 ± 0.7 ^a	0.281 ± 0.002 ^d	0.036 ± 0.004 ^b	0.66 ± 0.03 ^a
	СТ	8.4 ± 0.5 ^{bc}	0.363 ± 0.021 ^a	0.023 ± 0.002 ^c	0.37 ± 0.03 ^c
	СИП	0.76 ± 0.05 ^C	1.292 ± 0.042 ^A	0.639 ± 0.063 ^A	0.56 ± 0.04 ^B
ТФ ₂	К	10.4 ± 0.4 ^a	0.271 ± 0.008 ^d	0.032 ± 0.001 ^b	0.68 ± 0.03 ^a
	СТ	8.4 ± 0.3 ^{bc}	0.388 ± 0.042 ^a	0.020 ± 0.003 ^{cd}	0.35 ± 0.04 ^{cd}
	СИП	0.81 ± 0.03 ^{BC}	1.432 ± 0.099 ^A	0.625 ± 0.057 ^A	0.52 ± 0.04 ^{BC}
ЕЕ ₀	К	5.9 ± 0.4 ^d	0.295 ± 0.001 ^c	0.030 ± 0.002 ^{bc}	0.74 ± 0.03 ^a
	СТ	2.7 ± 0.3 ^c	0.333 ± 0.016 ^a	0.018 ± 0.001 ^d	0.53 ± 0.03 ^b
	СИП	0.46 ± 0.04 ^D	1.129 ± 0.029 ^{BC}	0.600 ± 0.037 ^A	0.72 ± 0.03 ^A
ЕЕ ₁	К	10.4 ± 0.4 ^a	0.282 ± 0.005 ^d	0.033 ± 0.001 ^b	0.71 ± 0.02 ^a
	СТ	9.7 ± 0.4 ^{ab}	0.364 ± 0.028 ^a	0.015 ± 0.002 ^d	0.32 ± 0.01 ^{cd}
	СИП	0.93 ± 0.04 ^A	1.291 ± 0.061 ^A	0.455 ± 0.037 ^B	0.45 ± 0.01 ^C
ЕЕ ₂	К	9.5 ± 0.6 ^{ab}	0.284 ± 0.003 ^d	0.034 ± 0.001 ^b	0.66 ± 0.03 ^a
	СТ	8.8 ± 0.4 ^{bc}	0.359 ± 0.030 ^a	0.016 ± 0.002 ^d	0.28 ± 0.02 ^d
	СИП	0.93 ± 0.05 ^{AB}	1.264 ± 0.059 ^{AB}	0.471 ± 0.036 ^B	0.42 ± 0.03 ^C

При изследваните линии *Paulownia*, светлинният стрес води до увеличение на бързата константа на скоростта k_1^{P700} от 6% до 43%, докато другата константа k_2^{P700} намалява от 36% до 67%. Сравнението на скоростните константи при растения отглеждани в почви с различна степен на засоляване, показва по-силно влияние на количеството соли в почвата върху скоростните константи в линия TF. Най-силно влияние върху k_1^{P700} е установено при TF₂ (нарастване с 43%). Влиянието на засоляването върху светлинно-индуцираното увеличение на k_1^{P700} при ЕЕ линията е по-малко (26%-29%). Наличието на по-голямо количество соли в почвата води до намаляване на светлинно-индуцираните промени при k_2^{P700} в листа от TF линията, но ги засилва при листа от ЕЕ. Намалението на k_2^{P700} при растения от линия TF, отглеждани при засолени почви е два пъти по-малко в сравнение с растенията отглеждани при незасолена почва, докато при другата линия ефектът на светлинния стрес е по-голям при засолени почви (таблица 12).

4.4. Абсорбционни свойства на тилакоидни мембрани

Засоляването води до незначително нарастване на абсорбционното отношение A_{470}/A_{440} и в двете изследвани линии *Paulownia* (таблица 16 от дисертацията), докато солево-индуцираните промени са по-големи при отношението A_{650}/A_{680} . Отношението A_{650}/A_{680} намалява по-малко при линия TF (около 20%) в сравнение с линия ЕЕ (около 30%), при увеличение на количеството на соли в почвата.

Светлинният стрес води до значително намаление на отношенията A_{470}/A_{440} и A_{650}/A_{680} на ТМ от всички изследвани варианти. С нарастване на почвеното засоляване, светлинно-индуцираните промени настъпващи в ТМ от линия TF водят до намаляване на абсорбционното отношение A_{470}/A_{440} и до увеличаване на A_{650}/A_{680} . От друга страна отношението A_{470}/A_{440} се увеличава, а A_{650}/A_{680} намалява при растенията от ЕЕ линията, развиващи се върху почви с високо съдържание на соли (таблица 16 от дисертацията).

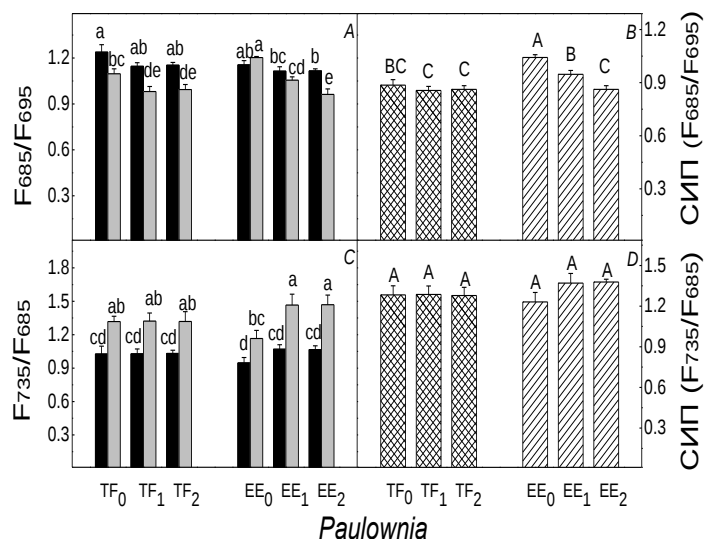
4.5. Нискотемпературна (77К) хлорофилна флуоресценция

Експерименталните резултати показват, че засоляването не повлиява флуоресцентните отношения F_{685}/F_{695} и F_{735}/F_{685} , както при възбуждане с 436 nm така и с 472 nm и при двете изследвани линии *Paulownia* (TF и ЕЕ), независимо от степента на засоляване на почвата, т.е. преноса на енергия между ПБК във ФСА не се променя (Фиг. 15 и Фиг. 16).

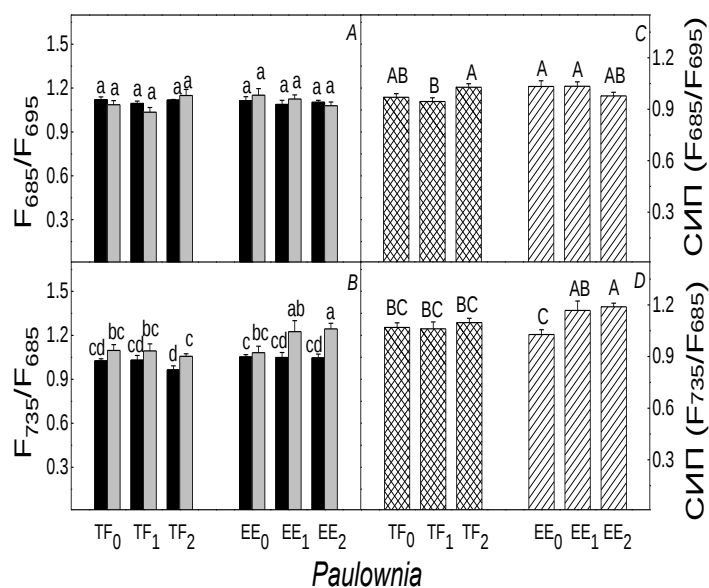
Светлинният стрес води до нарастване на F_{735}/F_{685} при ТМ от светлинно-третираните листа в сравнение с контролните от 23% до 38% (при възбуждане на хл а), като промените не се повлияват от степента на засоляване на почвата (Фиг. 15). Светлинният стрес води до намаляване на емисионното отношение F_{685}/F_{695} (при възбуждане на хл а) (Фиг. 15), като засоляването не повлиява светлинно-индуцираните промени в това отношение при линия TF, докато при ЕЕ, засоляването на почвата увеличава ефекта на светлинния стрес.

Засоляването на почвата води до нарастване в отношението E_{480}/E_{440} , определено от спектрите на възбуждане при емисия от 685 nm и 735 nm (таблица 16 от дисертацията). При емисия от 685 nm, нарастването е от 23% (TF₂ спрямо TF₀) до 34% (ЕЕ₂ спрямо ЕЕ₀), а при емисия от 735 nm, засоляването води до увеличение на отношението E_{480}/E_{440} само при TF (от 15% за TF₁ до 18% за TF₂ в сравнение с TF₀).

Експерименталните резултати показват, че E_{480}/E_{440} (при двете емисии - 685 nm и 735 nm) намалява при ТМ изолирани от светлинно-третираните листа на двете линии *Paulownia* в сравнение с ТМ от контролни листа. В резултат от светлинния стрес, E_{480}/E_{440} намалява в границите от 18% (TF₀) до 39% (ЕЕ₁ и ЕЕ₂) при емисия от 685 nm, а при другата емисия (от 735 nm), светлинният стрес води до намаление в E_{480}/E_{440} от 12% (TF₀) до 28% (ЕЕ₁ и ЕЕ₂) (таблица 16 от дисертацията).



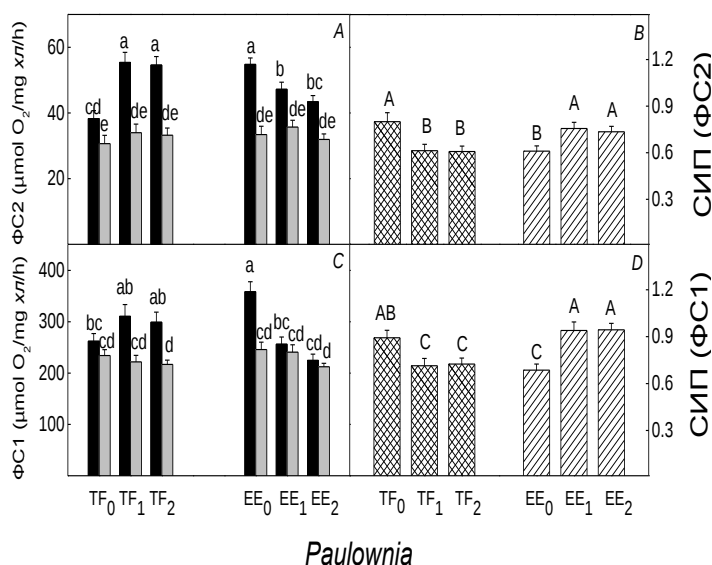
Фигура 15. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху нискотемпературните (77K) флуоресцентни емисионни отношения - F_{685}/F_{695} и F_{735}/F_{685} на тилакоидни мембрани изолирани от контролни (черни колони) и светлинно-третиранни (сиви колони) листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE) отглеждани в незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂) (A,C). Хлорофилът е възбуден с 436 nm. СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес.. F_{685}/F_{695} (B) и F_{735}/F_{685} (D). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.



Фигура 16. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху нискотемпературните (77K) флуоресцентни емисионни отношения - F_{685}/F_{695} и F_{735}/F_{685} на тилакоидни мембрани изолирани от контролни (черни колони) и светлинно-третиранни (сиви колони) листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE) отглеждани в незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂) (A,C). Хлорофилът е възбуден с 472 nm. СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. F_{685}/F_{695} (B) и F_{735}/F_{685} (D). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

4.6. Фотохимична активност на фотосистема 1 и фотосистема 2

Влиянието на засоляването и светлинния стрес върху фотохимичната активност на ФС2 (ФС2-зависим ЕТ, $H_2O \rightarrow BH$) и на ФС1 (ФС1-зависим ЕТ, $ДХФИФН_2 \rightarrow МВ$) е оценено на ТМ изолирани от контролни и третиранни със светлина с висок интензитет листа на растения от род *Paulownia*, отглеждани на почви с различна степен на засоленост (Фиг. 17). Нарастването в скоростта на ФС2-зависимия ЕТ при растения от линия TF, отглеждани в засолени почви е 45% за TF₁ и 43% за TF₂ в сравнение с TF₀. От друга страна е установено намаление на ФС2-зависимия ЕТ при растения от линия EE отглеждани на двата типа засолени почви, като намалението е 14% при EE₁ и 21% при



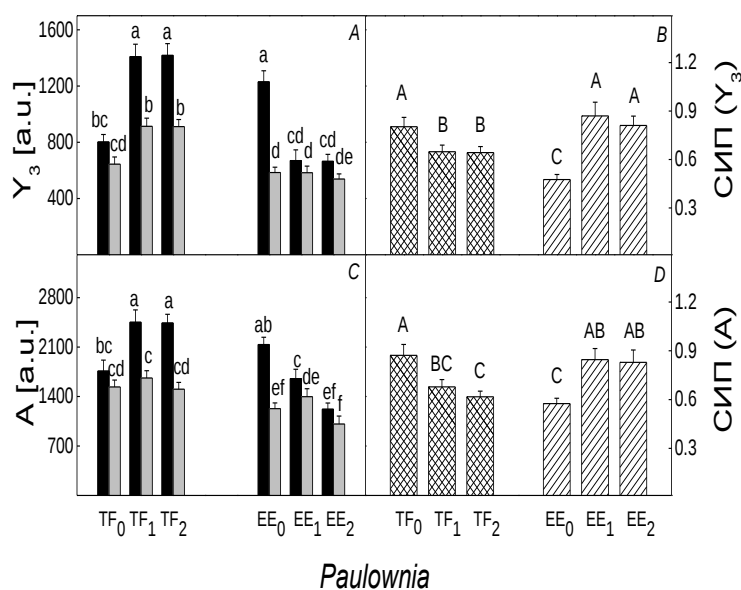
Фигура 17. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху ФС 2- ($H_2O \rightarrow Bx$) и ФС 1- ($DxPhiPhiH_2 \rightarrow Mb$) зависимия електронен транспорт на тилакоидни мембрани изолирани от контролни (черни колони) и светлинно-третирувани (сиви колони) листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани в незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂) (A, C). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. ΦC2-зависим електронен транспорт (B) и ΦC1-зависим електронен транспорт (D). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

EE₂ (Фиг. 17). Резултатите показват също така, че засоляването води до инхибиране на скоростта на ΦC1-зависимия ЕТ при EE₁ и EE₂ съответно е с 29% и 37% в сравнение с EE₀.

Прилагането на светлинния стрес води до инхибиране на фотохимичната активност на двете фотоситеми както при TF, така и при EE. Фотохимичната активност на ΦC2 се инхибира (от 20% до 39%) и при двете линии, като засоляването увеличава светлинно-индуцираните промени при TF линията с 19%. За разлика от TF, при EE, светлинно-индуцираните промени са по-малки при растенията, развиващи се върху засолени почви т.е. засоляването намалява (около 15%) негативния ефект от светлинния стрес. Статистически достоверни разлики във фотохимичната активност на ΦC1 между изолирани ТМ от контролни и светлинно третирувани растения са установени при TF₁, TF₂ и EE₀ (Фиг. 17). Инхибирането на ΦC1-зависимия ЕТ в ТМ след светлинен стрес варира от 28% до 31%. Почвеното засоляване увеличава светлинно-индуцираните промени при TF линията с 17%, докато при EE, то ги намалява с 25% (Фиг.17).

4.7. Кислородно отделяне при въздействие със светкавици и при непрекъснато осветяване

Определено е кислородното отделяне на ТМ изолирани от контролни и светлинно третирувани листа на двете линии *Paulownia*, отглеждани върху почви с различна засоленост, при непрекъснато осветяване и при въздействие със светкавици. Експерименталните резултати показват, че под влияние на засоляването се стимулира кислородното отделяне при постоянно осветяване (A) и светкавичният кислороден добив (Y_3) в линията TF, докато при другата изследвана линия EE, тези параметри намаляват с увеличаване количеството соли в почвата (Фиг. 18). Параметърът A при TF₁ и TF₂ нараства с 39% спрямо TF₀, т.е. засоляването води до стимулиране на кислородното отделяне. За разлика от TF, при EE е установено намаление на този параметър, т.е. наблюдава се инхибиране на кислородното отделяне при непрекъснато осветяване в ТМ от растения, развиващи се на засолени почви в сравнение с тези



Фигура 18. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху светкавичния кислороден добив (Y_3) и кислородното отделяне при непрекъснато осветяване (A) на тилакоидни мембрани изолирани от контролни (черни колонии) и светлинно-третиранни (сиви колонии) листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE) отглеждани в незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂) (A,C). СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Y_3 (B) и A (D). Стойностите за даден параметър отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви означават разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите

отглеждани на незасолената почва (Фиг. 18). В TF линията също така е установено стимулиране на светкавичните кислородни добиви при растенията отглеждани върху засолени почви (77% нарастване на Y_3) докато при линия EE параметъра Y_3 намалява с 46% в EE₁ и EE₂ в сравнение с EE₀ (Фиг. 18).

Светлинният стрес инхибира кислородното отделяне при постоянно осветяване (A намалява от 15% до 43%) и в двете изследвани линии *Paulownia*. Светлинно-индуцираните промени в параметъра A са по-големи при растенията от линия TF, отглеждани върху засолени почви (инхибирането на A нараства с 19% за TF₁ и с 26% за TF₂ спрямо TF₀), докато при растенията от EE, промените са по-големи при растенията отглеждани върху незасолена почва, т.е. засоляването отслабва ефекта от светлинния стрес (A намалява с 27% при EE₁ и с 25% при EE₂ спрямо EE₀). Светлинният стрес води до инхибиране на светкавичните кислородни добиви (Y_3 намалява), което вероятно е резултат от инактивиране на ФС2а центровете. Експерименталните резултати показват, че засоляването засилва инхибиращото действие на светлина с висок интензитет върху светкавичните кислородни добиви (Y_3) при TF линията, в резултат на което Y_3 намалява с 35% при TF₁ и с 36% при TF₂. При другата изследвана линия (EE), светлинно-индуцираните промени са най-големи при растенията отглеждани върху незасолена почва (EE₀) (Y_3 намалява с 52%) (Фиг. 18).

Анализът на кривите на кислородното отделяне при непрекъснато осветяване показва, че бързата скоростна константа (k_1) нараства при растенията от линия TF, развиващи се на засолени почви, докато при EE линията намалява при тези условия (таблица 13). Нарастването на константата k_1 при TF₁ е 300%, а при TF₂ е 211% в сравнение с TF₀. От друга страна константата k_1 при EE₁ и EE₂ намалява в сравнение с EE₀ с 60% и 64% съответно. Бавната скоростна константа k_2 се променя в зависимост от количеството на соли в почвата само при TF, като стойността ѝ за TF₁ и TF₂ в сравнение с TF₀ се увеличава с 20%. При линия EE, засоляването не повлиява константата k_2 (таблица 13).

Таблица 13. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху кинетичните параметри на кислородно отделяне при непрекъснато осветяване на тилакоидни мембрани изолирани от контролни и светлинно-третиранни листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (EE), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и EE₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, EE₁ и EE₂). К – контролна проба, СТ – светлинно-третирана проба, СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви разкриват разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

		k ₁ [s ⁻¹]	k ₂ [s ⁻¹]	A ₁ /A ₂
TF ₀	К	0.45 ± 0.08 ^{de}	0.15 ± 0.01 ^{cd}	0.51 ± 0.04 ^{cd}
	СТ	0.46 ± 0.07 ^{de}	0.13 ± 0.01 ^e	0.54 ± 0.03 ^{bc}
	СИП	1.02 ± 0.17 ^A	0.87 ± 0.06 ^A	1.06 ± 0.07 ^A
TF ₁	К	1.80 ± 0.10 ^a	0.18 ± 0.01 ^b	0.56 ± 0.04 ^{bc}
	СТ	0.85 ± 0.04 ^c	0.10 ± 0.01 ^f	0.44 ± 0.03 ^{cd}
	СИП	0.47 ± 0.02 ^B	0.56 ± 0.04 ^C	0.79 ± 0.06 ^B
TF ₂	К	1.40 ± 0.17 ^{ab}	0.18 ± 0.01 ^b	0.61 ± 0.05 ^{bc}
	СТ	0.65 ± 0.09 ^{cd}	0.10 ± 0.01 ^f	0.38 ± 0.05 ^d
	СИП	0.46 ± 0.06 ^B	0.56 ± 0.04 ^{CD}	0.62 ± 0.07 ^B
EE ₀	К	1.18 ± 0.14 ^b	0.19 ± 0.01 ^{ab}	0.81 ± 0.05 ^a
	СТ	0.43 ± 0.04 ^e	0.09 ± 0.01 ^f	0.61 ± 0.04 ^b
	СИП	0.36 ± 0.04 ^B	0.47 ± 0.04 ^D	0.75 ± 0.05 ^B
EE ₁	К	0.47 ± 0.09 ^{de}	0.22 ± 0.01 ^a	0.52 ± 0.02 ^{bc}
	СТ	0.42 ± 0.04 ^e	0.14 ± 0.01 ^{de}	0.50 ± 0.03 ^{cd}
	СИП	0.89 ± 0.13 ^A	0.64 ± 0.04 ^B	0.96 ± 0.05 ^A
EE ₂	К	0.42 ± 0.07 ^e	0.17 ± 0.01 ^{bc}	0.49 ± 0.04 ^{cd}
	СТ	0.37 ± 0.06 ^e	0.14 ± 0.01 ^e	0.49 ± 0.02 ^{cd}
	СИП	0.88 ± 0.15 ^A	0.82 ± 0.05 ^A	1.01 ± 0.06 ^A

количеството на S_B при EE₂ нараства с 24% в сравнение с EE₀. Установено е също така, че скоростната константа K_D нараства с увеличаване на засолеността само в линия TF (таблица 14).

Инхибирането на кислородното отделяне при светлинен стрес е съпроводено с нарастване на S₀ популацията на тъмно, както и с увеличение на загубите (α) и двойните попадения (β). Най-големи разлики в S₀, α и β след светлинен стрес са установени при ТМ от листа на TF₁, TF₂ и EE₀. Светлинният стрес повлиява в по-голяма степен двойните попадения (β) отколкото загубите (α) и при двете изследвани линии *Paulownia* (таблица 14). Двойните попадения (β) при TF линията, се увеличават съответно с 40% и 83% при TF₁ и TF₂ в сравнение с TF₀, докато нарастването на β при другата линия е най-голямо при EE₀ (увеличение с 143% спрямо EE₁ и с 169% спрямо

Експерименталните резултати показват, че светлинният стрес води до намаляване на k₁ с над 50% при TF₁ и TF₂, докато тази константа при TF₀ не се променя. Скоростната константа k₂ също намалява след светлинния стрес (44% при TF, растящи на засолени почви и 13% за TF развиваща се на незасолена почва) (таблица 13). За разлика от TF, най-големи светлинно-индуцирани промени в k₁ и k₂ при другата изследвана линия (EE) се наблюдават в EE₀ (намаляние с 64% за k₁ и 53% за k₂) (таблица 13).

Засоляването на почвата не повлиява популацията на ФС2 центровете в S₀ състояние на тъмно с изключение на растенията от линия TF, отглеждани в силно засолена почва (TF₂), където е установено намаляние с 14% (таблица 14). При растенията отглеждани върху засолени почви, загубите (α) намаляват при линия TF с 11%-12%, докато при EE се наблюдава увеличение при EE₂ с 10%. Солевиет ефект предизвиква промени в двойните попадения (β) само при TF₂ (намаляние с 38%). В ТМ от листа на TF₂, блокираните центрове (S_B), намаляват с 26% в сравнение с TF₀. От друга страна

ЕЕ₂). Светлинният стрес увеличава стойностите на S_B параметъра при растения от двете изследвани линии *Paulownia*. Засоляването увеличава светлинно-индуцираните промени настъпващи в S_B при растенията от линия TF (с 20% за TF₁ и с 23% за TF₂ в сравнение с TF₀), а ги намалява при ЕЕ (с 21% за ЕЕ₁ и с 41% за ЕЕ₂ в сравнение с ЕЕ₀). Светлинният стрес води до намаляване на константата K_D и при двете изследвани линии, като почвеното засоляване засилва инхибиращият ефект от светлината с висок интензитет при TF линията (с около 18% при TF₁ и TF₂ в сравнение с TF₀), докато при другата линия ЕЕ, количеството соли намалява светлинно-индуцираните промени в K_D (с 15% за ЕЕ₁ и с 21% за ЕЕ₂ по отношение на ЕЕ₀) (таблица 14).

Таблица 14. Влияние на засоляването и светлинния стрес върху кинетичните параметри на кислородно отделяне на тилакоидни мембрани изолирани от контролни и светлинно-третиранни листа на *Paulownia tomentosa* x *fortunei* (TF) и *Paulownia elongata* x *elongata* (ЕЕ), отглеждани на незасолена почва (TF₀ и ЕЕ₀) и две засолени почви (TF₁, TF₂, ЕЕ₁ и ЕЕ₂). К – контролна проба, СТ – светлинно-третирана проба, СИП – светлинно-индуцирани промени. СИП е коефициент характеризиращ промените предизвикани от светлинния стрес. Стойностите от определена колона отбелязани с различни букви имат статистически достоверни разлики при $p < 0.05$. Малките букви разкриват разликите между отделните стойности, докато главните показват разликите между СИП коефициентите.

		So [%]	α [%]	β [%]	S _B [a.u.]	K _D [s ⁻¹]
TF ₀	К	31.05 ± 1.26 ^{bc}	27.22 ± 0.99 ^c	5.47 ± 0.30 ^{cd}	1.31 ± 0.06 ^{de}	2.14 ± 0.18 ^b
	СТ	30.57 ± 0.96 ^c	28.10 ± 1.44 ^{bc}	5.05 ± 0.14 ^{de}	1.54 ± 0.05 ^{bc}	1.74 ± 0.16 ^{bc}
	СИП	0.985 ± 0.032 ^C	1.032 ± 0.045 ^B	0.92 ± 0.04 ^E	1.18 ± 0.05 ^{CD}	0.81 ± 0.07 ^A
TF ₁	К	29.35 ± 1.16 ^c	24.31 ± 0.89 ^d	4.92 ± 0.15 ^{de}	1.28 ± 0.05 ^{de}	2.74 ± 0.20 ^a
	СТ	34.87 ± 0.81 ^{ab}	30.76 ± 1.76 ^{bc}	6.50 ± 0.29 ^b	1.77 ± 0.08 ^a	1.73 ± 0.10 ^{bc}
	СИП	1.188 ± 0.037 ^B	1.265 ± 0.059 ^A	1.32 ± 0.05 ^C	1.38 ± 0.06 ^{AB}	0.63 ± 0.04 ^B
TF ₂	К	26.72 ± 0.86 ^d	23.99 ± 0.68 ^d	3.38 ± 0.19 ^g	0.97 ± 0.06 ^g	3.23 ± 0.16 ^a
	СТ	30.41 ± 1.38 ^c	29.88 ± 0.91 ^{bc}	5.90 ± 0.25 ^{bc}	1.37 ± 0.04 ^{de}	2.06 ± 0.15 ^b
	СИП	1.138 ± 0.044 ^B	1.246 ± 0.037 ^A	1.75 ± 0.09 ^B	1.41 ± 0.06 ^{AB}	0.64 ± 0.04 ^B
ЕЕ ₀	К	26.34 ± 0.74 ^d	28.05 ± 0.93 ^c	3.97 ± 0.15 ^f	1.14 ± 0.03 ^f	1.53 ± 0.15 ^{cd}
	СТ	38.23 ± 2.10 ^a	35.83 ± 0.71 ^a	10.94 ± 0.71 ^a	1.71 ± 0.09 ^{ab}	0.97 ± 0.05 ^e
	СИП	1.451 ± 0.060 ^A	1.277 ± 0.034 ^A	2.76 ± 0.14 ^A	1.50 ± 0.06 ^A	0.63 ± 0.05 ^B
ЕЕ ₁	К	26.92 ± 0.59 ^d	29.54 ± 1.20 ^{bc}	4.03 ± 0.13 ^f	1.20 ± 0.08 ^{ef}	1.37 ± 0.09 ^{cd}
	СТ	28.50 ± 0.62 ^{cd}	32.36 ± 1.55 ^{ab}	5.37 ± 0.24 ^{cd}	1.55 ± 0.06 ^{bc}	1.07 ± 0.09 ^e
	СИП	1.059 ± 0.023 ^C	1.095 ± 0.049 ^B	1.33 ± 0.05 ^C	1.29 ± 0.07 ^{BC}	0.78 ± 0.06 ^{AB}
ЕЕ ₂	К	26.51 ± 1.03 ^d	30.83 ± 0.60 ^b	3.99 ± 0.15 ^f	1.41 ± 0.05 ^{cd}	1.22 ± 0.15 ^{de}
	СТ	28.89 ± 1.13 ^{cd}	32.29 ± 0.36 ^b	4.26 ± 0.18 ^f	1.53 ± 0.07 ^{bc}	1.03 ± 0.06 ^e
	СИП	1.09 ± 0.043 ^{BC}	1.047 ± 0.016 ^B	1.07 ± 0.04 ^D	1.09 ± 0.04 ^D	0.84 ± 0.08 ^A

Обсъждане на резултатите

Абиотичните стресфактори на околната среда оказват влияние върху растежа и развитието на растенията и водят до промени в процеса фотосинтеза. Един от важните и трудни за решаване проблеми в световен мащаб е засоляването, което намалява ефективността на фотосинтезата, инхибира растежа и развитието на растенията и съответно намалява добивите от земеделските култури. В природата много често растенията са подложени на едновременно въздействие на солевия и светлинния

стрес. В литературата има много данни показващи действието на засоляването, но точните механизми не са напълно изяснени. Освен това изследванията за комбинираното действие на засоляването и светлинния стрес са оскъдни. В дисертационния труд подробно са разгледани промените в антиоксидантната активност, пигментния състав и функциите на ФСА на две линии *Paulownia* при въздействие на солев стрес и комбинацията на засоляване и светлинен стрес със цел изясняване на механизмите на адаптация на растенията към тези стресфактори.

Експерименталните резултати показват, че леталните концентрации на NaCl са по-високи за TF в сравнение с ЕЕ, т.е. 200 mM NaCl след 10 дни третиране се оказва летална за ЕЕ, докато при по-продължително третиране (15 дни и 25 дни), за ЕЕ летална е концентрацията от 150 mM NaCl, а за TF – 200 mM NaCl.

Ефект на солевия стрес върху антиоксидантната активност

Ефектът на солевия стрес върху растенията е резултат от воден стрес, дисбаланс на храненето и йонен стрес. Растенията намаляват ефектите от солевия стрес посредством различни механизми на адаптация, включващи синтеза на осмотично активни метаболити и ензими участващи в неутрализацията на активни кислородни форми (АКФ) (13). Въздействието на солевия стрес върху изследваните линии *Paulownia* (150 mM и 200 mM NaCl) за период от 10 дни води до увеличаване на антиоксидантната (ferric reducing antioxidant power – FRAP анализ) и антирадикалната (2,2-diphenyl-1-прусилхидразил – DPPH анализ) активност (таблица 6). Подобно увеличение на антиоксидантната активност при условия на висока засоленост се наблюдава и при други растителни видове (14; 15; 16). Резултатите също така показват, че след 10 дни на солево третиране (150 mM и 200 mM NaCl) в по-голяма степен нараства количеството на пролина при линия TF (от 270% до 310%) в сравнение с ЕЕ линията (146%) (таблица 6). Предполага се, че пролинът има защитна функция при растенията срещу абиотичен стрес (17), поради действието му като осморегулатор, а също така има важна функция при неутрализирането на АКФ (18; 19). Имайки предвид тези твърдения може да се предположи, че силното увеличение в количеството на пролина е една от причините за оцеляването на TF линията при по-високи концентрации на NaCl (150 mM и 200 mM). В допълнение, при TF растенията нарастването на флавоноидите е по-голямо от това при ЕЕ. Известно е, че флавоноидите са важни за оцеляването на растенията при неблагоприятни фактори на околната среда, както и техните свойства на ефективни антиоксиданти, неутрализиращи АКФ (20; 21; 22). Тези факти ни дават право да предположим, че нарастването в по-голяма степен на флавоноидите при растенията от линия TF е друга причина за по-малка чувствителност към високите концентрации на NaCl при TF в сравнение с ЕЕ.

Ефект на засоляването върху фотосинтетичния апарат

Повишената антиоксидантна активност при високи концентрации на NaCl е съпроводена от промени във функциите на ФСА и пигментния състав на двете изследвани линии *Paulownia* (таблица 1).

Експерименталните резултати показват промени в пигментния състав (*хл* и *кар*) главно след 10-дневно третиране на растенията с високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM). При по-продължително третиране (25 дни) промени в съдържанието на *хл* и при двете линии не са установени (таблица 1). В предишни изследвания е показано, че солевият стрес повлиява *хл* съдържание, като тази промяна зависи от солевата толерантност на растителния вид (23). Промените настъпващи в *хл* пигменти са свързани със структурни изменения в хлоропластите и ТМ, и с инхибиране на функциите на ФСА (24), като в някои случаи тези промени са съпроводени от

намаляване на *chl* на светосъбиращия комплекс на ФС2 (ССК2) и блокиране активността на ФС2 (25; 26). Установено е, че при някои солево-толерантни видове, *chl* съдържание расте при наличие на солеви стрес, което според някои автори може да се използва, като биохимичен индикатор за солеустойчивостта при растителните видове (23). От друга страна е установен незначителен ефект на солевия стрес върху *chl* съдържание при слънчоглед (27), докато при рапица и пшеница, високите концентрации на соли предизвикват силно намаление на количеството на *chl* в тези растителни видове (28; 29). За разлика от ефекта на NaCl при 10-дневно третиране, при отглеждане на изследваните линии *Paulownia* върху засолени почви е установено нарастване на *chl* при линия TF, докато при другата линия засоляването не влияе върху количеството на този пигмент (таблица 7).

Според Percey и съавт. (30), важен индикатор за наличието на абиотичен стрес е промяната в отношението *chl a/b*. Нашите експериментални резултати показват, че промяната в *chl* съдържание корелира с нарастване на отношение *chl a/b* само при линия TF, както при 10-дневно третиране с NaCl така и при отглеждането на растенията от тази линия върху засолени почви (таблица 1 и таблица 7). Като се има предвид, че това отношение корелира с количеството на ССК2 и степента на стиковане на мембраните (31; 32), може да се предположи, че NaCl предизвиква промени в организацията на ТМ, т.е. намалява степента на стиковане на мембраните. Това предположение е подкрепено от изследванията на Parida и съавт. (33) за влиянието на солевия стрес върху стиковането на ТМ в грани на хлорпласти от *Bruguiera parviflora*. Нарастване на отношението *chl a/b* е установено при някои солеустойчиви сортове ориз (34) и пшеница (28). От друга страна, изследваните линии *Paulownia* имат сравнително високо отношение на *chl a/b* (около 3.0), което е характерно за растения с малък брой тилакоиди в граните (32; 35).

Нашите експериментални резултати също така разкриват, че количеството *car* в TF линията е по-високо в сравнение с това в ЕЕ линията при нетретирани и третирани с NaCl растения (таблица 1). Известно е, че *car* могат да действат като антиоксиданти и да предпазват ТМ от оксидативен стрес при условия на голямо количество соли в средата (36). Установените по-големи количества на *car* в TF линията предполагат по-ефективна защита и/или адаптация на тази линия *Paulownia* към засоляване (таблица 1 и таблица 7). Анализът на сигналите от ПАМ хлорофилната флуоресценция дават възможност да се оцени влиянието на нарастващата концентрация на NaCl и засоляването на почвата върху функциите на ФСА. Експерименталните резултати показват, че максималният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2 (Fv/Fm) е около 0.8 за двете линии при физиологични условия (Фиг. 2). Слабо намаление на този параметър се установява само при третиране за 10 дни с 150 mM NaCl (за линия ЕЕ) и с 200 mM (за линия TF). Като се има предвид, че намаляването на Fv/Fm е свързано с увреждането на ТМ (37), може да се предположи, че 10-дневното въздействие с високи концентрации NaCl оказва влияние върху ФСА в резултат на променена структура на ТМ (38). Отглеждането на *Paulownia* върху засолени почви показва, че увеличаването концентрацията на солите в почвата не е свързано с промени в Fv/Fm (Фиг. 10). Стойностите на Fv/Fm са около 0.8, което корелира със стойностите на други дървесни видове, развиващи се при физиологични условия (39; 40), т.е. степента на почвена засоленост не повлиява този параметър в листа от *Paulownia*. Изследването на ефекта от засоляването върху четири оризови култури различаващи се по тяхната солева толерантност показва, че първичната фотохимия на ФС2 (Fv/Fm) не се повлиява при засоляване (41), докато в други изследвания (върху *Cucumis sativus*) беше показано, че солевият стрес инхибира първичната фотохимия на ФС2 и води до намаляване на отношението Fv/Fm (24), което е свързано с намаляване и инхибиране на активността на ЕТ. Изложените експериментални факти показват различно влияние на солевия

стрес при различните растителни видове върху първичната фотохимия на ФС2. Нашите изследвания са в съответствие с предположението на Misra и съавт. (42), че при солеустойчивите растения не се наблюдават промени в отношението Fv/Fm.

Освен това параметрите q_p , Φ_{PS2} и F_v'/F_m' са по-силно повлияни от Fv/Fm при солеви стрес в резултат на промени настъпващи в донорната и акцепторната страна на ФС2 (26) и повлияване на отношението на фотохимичните и нефотохимичните процеси (F_v/F_o) (Фиг. 3 и Фиг. 4). Тези параметри намаляват, докато нефотохимичното гасене (q_N) нараства (Фиг. 3). NaCl-индуцираните промени на параметрите q_p , Φ_{PS2} , F_v'/F_m' и q_N (при третиране с 150 mM NaCl) са по-големи при ЕЕ в сравнение с ТФ линията. Намаляването на q_p е индикатор за увеличаване на количеството на затворените ФС2 центрове и повлияване на редокс-състоянието на Q_A . Установено е увеличение на q_N след 10 дни третиране с NaCl (150 mM и 200 mM за ТФ и 150 mM за ЕЕ) паралелно с намалението на q_p (Фиг. 3). Предишни изследвания за влияние на солевия стрес върху сортове ориз, които се различават по солева толерантност, показват слабо влияние на солите върху тези параметри при солево-толерантните сортове (41), което ни дава право да предположим, че ТФ линията е по-толерантна към засоляване в сравнение с ЕЕ. Експерименталните резултати за тъмнинната релаксация на хлорофилната флуоресценция, при въздействие с единичен насищащ светлинен импулс, показва ограничаване на потока на електрони от Q_A към пластохиноновия (ПХ) пул при третиране с NaCl в продължение на 10 дни (таблица 2). В предишни изследвания е показан подобен ефект при въздействието на други абиотични стресфактори върху този процес (4; 43) както и при клетки от цианобактерията *Spirulina platensis* в условия на засоляване. В допълнение, данните показват, че при продължително третиране на *Paulownia* с NaCl (25 дни), не са установени промени в параметрите на ПАМ хлорофилната флуоресценция (F_v/F_m , F_v/F_o , q_p , q_N , Φ_{PS2} и F_v'/F_m') (Фиг. 2, Фиг. 3 и Фиг. 4), което показва, че солево-индуцираните промени в ТМ през първите 10 дни от третирането са обратими. Това твърдение се подкрепя от данните за пигментния състав и антиоксидантната активност при същите условия (таблица 1 и таблица 6).

Експерименталните резултати показват, че се наблюдава нарастване на фотохимичното гасене при растения от двете линии отглеждани на засолени почви, като нарастването е по-голямо при ТФ в сравнение с ЕЕ при по-засолената почва (тип 2) (Фиг. 10). В предишни изследвания беше установено, че взаимодействието на ТМ с някои вещества (азотен оксид и брасиностероиди), които защитават растенията от стресфактори, води до структурни промени в тези мембрани, при което нараства q_p , т.е. увеличава се както възможността ФСА да поддържа Q_A в окислено състояние така и популацията на "отворените" ФС2-реакционни центрове (44; 45; 46). Имайки предвид тези изследвания, може да се предположи, че при отглеждане на *Paulownia* върху засолени почви настъпват структурни промени определящи и по-високите стойности на q_p . Нашите резултати също така показаха по-добра ефективност на фотохимичното преобразуване на енергия във ФС2 (Φ_{PS2}) и при растенията от двете линии, отглеждани върху засолени почви. Намаляването на полувремето в бързия спад на хлорофилна флуоресценция (t_1), след въздействие с единичен насищащ импулс, при растения от линия ТФ, развиващи се при високо количество на соли (таблица 2) може да се предположи, че е в резултат от стимулирането на електронния поток от Q_A към ПХ пул. Предишни изследвания на кинетиките на флуоресцентен спад при условия на солеви или друг абиотичен стрес, установяват ограничаване на електронния поток от Q_A към ПХ пул (4; 43). Взимайки под внимание тези факти и нашите експериментални резултати, може да се предположи, че *Paulownia tomentosa* x *fortunei* и *Paulownia elongata* x *elongata* са солево-толерантни линии.

Стойностите на R_{Fd} параметъра от изследваните линии *Paulownia* варират между 3.7 и 5.2 (Фиг. 9) и те са подобни на стойностите на листа от светлолюбиви дървесни

видове, и се смята, че характеризират висок фотосинтетичен капацитет и скорост на фотосинтезата (4). R_{Fd} нараства при TF линията, развиваща се на почви съдържащи увеличени нива на соли, докато при ЕЕ, този параметър намалява при същите условия. Въпреки намалението на R_{Fd} при линията ЕЕ, стойностите му остават високи в сравнение с други растения, растящи на богати на соли почви ($R_{Fd} = 3.7$), което е индикатор за висока фотосинтетична скорост. При хидропонно отглеждане на изследваните линии *Paulownia*, намаление на този параметър се наблюдава само след 10-дневно третиране и високи концентрации на NaCl (150 mM и 200 mM) и при двете изследвани линии (Фиг. 1) т.е. солевият стрес води до инхибиране на скоростта на фотосинтезата. Стойностите и в този случай са сравнително високи (2.9 – 3.9), което ни дава право да предположим сравнително малка степен на инхибиране на фотосинтезата.

Анализът на P_{700} фотоокислението ($\Delta A/A$) показва, че фотохимията на ФС1 е инхибирана след 10-дневно третиране с висока концентрация на NaCl (150 mM и 200 mM), като инхибирането е по-силно при линията ЕЕ, отколкото при TF (таблица 3). Промените на фотоокислението на P_{700} могат да бъдат резултат от модификация във ФС1 комплекса. Те са придружени от намаляване на скоростните константи на тъмнинна релаксация (k_1^{P700} и k_2^{P700}) (таблица 3). Тези константи характеризират двете експоненти на тъмнинната редукция на P_{700}^+ , които са свързани с две различни донорни системи на електрони, или с двете субпопулации на ФС1, разположени в различни домейни на ТМ (47). Бързо опериращият път (k_1^{P700}) се определя от ензими локализирани в стромалните ламели, докато ензимите определящи бавният път (k_2^{P700}) са разположени в граналните тилакоиди (48). Промените в двете константи на тъмнинна релаксация (k_1^{P700} и k_2^{P700}) и тяхното отношение (A_1^{P700}/A_2^{P700}) след 10-дневно третиране с високи концентрации на NaCl (150 mM и 200 mM) са доказателства за влиянието на NaCl и върху двете субпопулации на ФС1 (стромални и гранални). Освен това, бързата скоростна константа на тъмнинна релаксация k_1^{P700} намалява в по-голяма степен при TF линията отколкото при ЕЕ. Намалението на тази скоростна константа показва повлияване на цикличния ЕТ в условия на третиране с NaCl, което е съпроводено и с намаляване на количеството на P_{700}^+ ($\Delta A/A$ намалява) (таблица 3). При отглеждане на растенията от двете линии *Paulownia* върху почви с различна степен на засоляване са установени промени при скоростната константа k_1^{P700} и при двете линии *Paulownia*, т.е. настъпват промени в субпопулацията на ФС1 в стромалните ламели и цикличния ЕТ около ФС1 както при TF така и при ЕЕ, като ефектът е по-малък при растения от линия ЕЕ (таблица 9). Промени в бавната скоростна константа (k_2^{P700}) настъпват само при линия TF, което вероятно е резултат от промени и в субпопулацията на ФС1 в граналните тилакоиди, т.е. при линия TF са засегнати двете субпопулации на ФС1.

Влияние на солевия стрес върху функционалната активност на двете фотосистеми след 10-дневно третиране с високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM) са установени и при изследванията на ФС2-зависимия ЕТ ($H_2O \rightarrow BX$) и ФС1-зависимия ЕТ ($ДХФИФН_2 \rightarrow MB$), измерени с помощта на Кларков тип електрод (Фиг. 7). Установеното инхибиране на ФС2 и стимулиране на активността на ФС1 вероятно е резултат от солево-индуцираните структурни промени в ТМ (38). Изследванията на кислородното отделяне (при въздействие със светкавици и непрекъснато осветяване) показват намаляване на функционално-активните ФС2 центрове. В допълнение по-силното инхибиране на кислородното отделяне при въздействие със светкавици в сравнение с кислородното отделяне при непрекъснато осветяване ни дава право да предположим, че солевият стрес има по-голямо влияние върху ФС2α центровете. Допълнителна информация за настъпващите промени в кислород-отделящата система дават кинетичните параметри на кислородното отделяне (таблица 5). Установено е, че

при 10-дневно третиране с високи концентрации NaCl (150 mM и 200 mM) се повлиява разпределението S_0 – S_1 на ФС2 центровете (нарастват S_0 центровете), което е съпроводено с нарастване на блокираните центрове (S_B) както и намаляване на скоростната константа K_D . Анализът на кривите на кислородното отделяне при непрекъснато осветяване показва, че тези промени са свързани и с промяна на скоростните константи на двата механизма на кислородното отделяне (некооперативен механизъм - k_1 и кооперативен механизъм - k_2) (таблица 4).

Установените промени във функционалната активност на ФСА са вероятно резултат от настъпващите солево-индуцирани структурни промени в хлоропластите (24). Косвени доказателства в подкрепа за настъпването на солево-индуцирани структурни промени във ФСА дават и установените от нас промени в абсорбционните и флуоресцентни спектри след солево третиране както и промяната в кинетичните параметри на кислородното отделяне. Промените във функционалната активност на ФСА са свързани и с повлияване на преразпределението на възбуждащата енергия между двете фотосистеми след 10-дневно третиране с високи концентрации на NaCl (150 mM-200 mM) (Фиг. 5 и Фиг. 6). Установено е нарастване на преноса на енергия към ФС1 (отношението F_{735}/F_{685} нараства както при възбуждане на *хл а* така и на *хл b*), като ефектът е по-голям при линия TF в сравнение с линия EE. Сравняването на промените в това отношение при възбуждане на *хл а* и *хл b* ни дава право да предположим, че при тези условия е повлиян преноса на енергия между *хл b* и *хл а*. Промените могат да бъдат резултат от солево-индуцирано разстиковане на ТМ и/или увеличаване на големината на ФС1-антената (24; 49; 50). В допълнение данните показват също така и промяна в другото изследвано отношение (F_{685}/F_{695}), което вероятно е резултат от влияние на солевото третиране върху преноса на енергия между ПБК на ФС2.

Адаптацията на изследваните линии *Paulownia* по време на продължителното третиране (15-25 дни) с NaCl, предполага обратимост на солево-индуцираните промени във ФСА след 10-дневно влияние на NaCl. В подкрепа на това наше твърдение са изследванията на Mehta и съавт. (26) за 100%-ното възстановяване на акцепторната страна и 85%-ното възстановяване на донорната страна на ФС2 при пшеницата след солеви стрес.

Влияние на засоляването и светлинния стрес върху фотосинтетичния апарат

Добре известно е, че при светлинен стрес се увреждат компонентите на ФСА (51). Нашите експериментални резултати показват, че третирането със светлина с висок интензитет намалява количеството на *хл*, което е съпроводено от увеличаване на отношението *хл а/б* (таблица 10). Установената връзка между това отношение, количеството на ССК2 и степента на мембранно стиковане (32; 35) ни дава право да предположим, че светлинният стрес предизвиква промени в организацията на ТМ на изследваните линии *Paulownia*. В допълнение, данните разкриват, че светлинно-индуцираните промени в пигментния състав и отношението *хл а/б* силно се повлияват от засолеността на почвата върху която растенията са отглеждани (таблица 10). В същото време светлинното третиране намалява съдържанието на *кар* и в двете изследвани линии *Paulownia* (таблица 10). Данните също така показват, че и двете линии се характеризират със сравнително високо съдържание на *кар*. Засоляването увеличава ефекта от светлинния стрес върху промените в пигментния състав при TF линията, докато при другата линия *Paulownia* (EE), светлинно-индуцираните промени са по-малки за растенията отглеждани на засолени почви (таблица 10).

Промените във ФСА след светлинен стрес в изследваните линии *Paulownia* бяха свързани с намаляване на отношението F_v/F_m (Фиг. 12), което показва настъпване на промени на ФС2 и вероятно включва инактивиране и/или модификация в

организацията на коровия комплекс на ФС2 (52). Adams и съавт. (52) определят фотоинхибирането като умерено при стойностите на това отношение вариращи от 0.4 до 0.7 след светлинен стрес. Отношението F_v/F_m във всички изследвани растения *Paulownia* след светлинен стрес са от 0.57 до 0.70, което ни дава право да предположим, че светлинното третиране води до умерена степен на фотоинхибиране и в двете линии (Фиг. 12). Отношение на хл a/b при изследваните линии *Paulownia* е сравнително високо (около 3.3) (таблица 10), което предполага малко количество на тилакоиди в граналните области (32; 35). Предишни изследвания за влияние на светлинния стрес при грах показваха, че растенията с по-малко на брой стиковани ТМ и повече стромални тилакоиди са по-слабо податливи към фотоинхибиране (53; 54; 55). Това обяснява умереното фотоинхибиране при изследваните линии *Paulownia* (TF и EE). Параметърът F_v'/F_m' , характеризиращ ефективният квантов добив на първичната фотохимия на ФС2, също намалява след третиране със светлина с висок интензитет (20–30%) при изследваните линии *Paulownia*. Структурните изменения във ФС2 комплекса след светлинен стрес води до намаление на F_v/F_o , q_p и Φ_{PS2} (Фиг. 12, Фиг. 13 и Фиг. 14). Засоляването увеличава ефекта на светлинния стрес върху тези параметри при TF, докато в другата линия EE, ефектът е най-голям при растения, отглеждани на незасолена почва (тип 0). Сравнението на стойностите от нефотохимичното гасене (q_N) при двете изследвани линии, показва нарастване при TF само в засолените почви и EE в незасолената почва след въздействие със светлина с висок интензитет (Фиг. 13). Светлинно-индуцираното намаление на параметъра q_p е резултат от намаляване на възможността да се поддържа Q_A в окислено състояние и намаляване на количеството на “отворените” ФС2 центрове (Фиг. 13). В допълнение, нашите данни показват увеличение на полувремето (t_1 и t_2) на спада на хлорофилната флуоресценция след възбуждане с насищаш светлинен импулс, което предполага ограничаване на електронния поток от Q_A към ПХ (таблица 11). Подобно повлияване на електронния поток от Q_A към ПХ е установено в предишни изследвания при растения в условия на други абиотични стресфактори (14; 45). Данните показват също така и нарастване на ефекта на светлинния стрес върху t_1 и t_2 при растенията от линия TF, отглеждани върху засолени почви (таблица 11).

Стойностите на R_{Fd} параметъра след светлинно третиране на изследваните растения варираха от 1.2 до 2.0 (Фиг. 11). Взимайки под внимание, че този параметър корелира с фотосинтетичния капацитет и скоростта на фиксация на CO_2 (4), може да се предположи, че настъпва инхибиране на скоростта на фотосинтезата след третиране със светлина с висок интензитет. Данните показват силно влияние на засоляването върху светлинно-индуцираните промени в параметъра R_{Fd} при TF линията, т.е. засоляването засилва ефекта на светлинния стрес при тази линия.

Анализът на кинетиките на тъмнинна редукция на P_{700}^+ (абсорбционни промени около 820 nm след въздействие с дълговълновата червена светлина), показваха увеличаване на k_1^{P700} , което предполага стимулиране на цикличния ЕТ около ФС1 в стромалните ламели, като ефектът е по-голям при растения от линия TF, отглеждани върху засолените почви (таблица 12). Известно е, че цикличния ЕТ е един от защитните механизми на ФС1, а също така регулира и нефотохимичното гасене в резултат на което участва и при защитата на ФС2 (56). Стимулирането на цикличния ЕТ в двете линии в условия на светлинен стрес вероятно е защитен механизъм за намаляване вредното действие на този стрес върху ФСА. Данните също така показват намаление в k_2^{P700} и при двете изследвани линии *Paulownia* (таблица 12). Установено е по-голямо намаление на отношението $\Delta A/A$ в резултат на действието на светлина с висок интензитет при растенията от линия TF, отглеждани върху засолените почви, което дава право да се предположи, че засоляването на почвата усилва ефекта на светлинния

стрес върху ФС1 при тази линия *Paulownia*, докато при другата (ЕЕ), количеството соли намалява ефекта на стреса върху тази фотосистема.

Експерименталните резултати за влияние на светлинния стрес върху ФС2-зависимия ЕТ ($H_2O \rightarrow Bx$) показват инхибиране на активността на ФС2, като степента на инхибиране е по-голяма при растенията от линия TF, отглеждани върху засолените почви, и ЕЕ, отглеждана върху незасолена почва (Фиг. 17). Инхибиращият ефект на светлинния стрес при тези условия (TF отглеждани върху засолените почви и ЕЕ отглеждани при незасолена почва) е съпроводен с промяна на кинетичните параметри на кислородно отделяне: нарастване на блокираните центрове (S_B), на S_0 субпопулацията, на загубите (α) и на двойните попадения (β) (таблица 14). В допълнение данните показват по-силно инхибиране на светкавичните кислородни добиви (Y_3) в сравнение с кислородното отделяне при непрекъснато осветяване (А) т.е. по-големи промени във ФС2а центрите (Фиг. 18). Изследванията на ФС1-зависимия ЕТ (подобно на ФС2-зависимия ЕТ) показват по-силно светлинно-индуцирано инхибиране на този процес при растенията от линия TF, отглеждани върху засолените почви, и ЕЕ, отглеждани при незасолена почва (Фиг. 17). Тези резултати се подкрепят от данните получени при анализа на сигналите от ПАМ хлорофилната флуоресценция и окислително-редукционните кинетики на P_{700}^{+} .

Установените светлинно-индуцирани промени във функционалната активност на двете фотосистеми са съпроводени с нарастване в преноса на енергия към ФС1 (отношението F_{735}/F_{685} расте) (Фиг. 15 и Фиг. 16), като промените в преразпределението на възбуждащата енергия между двете фотосистеми не са повлияни от степента на засоляване на почвата върху която са отглеждани растенията. Светлинният стрес също така повлиява и преноса на енергия между ПБК на ФС2 (отношението F_{685}/F_{695}) (Фиг. 15). Увеличеният ефект на светлинния стрес при растения от линията TF, развиващи се на почви с висока засоленост в сравнение с ЕЕ, може да се дължи на по-силното намаление на количеството на *кар*, както и на силното влияние върху реокислението на Q_A^- при TF. Резултатите показват, че солеустойчивите линии TF и ЕЕ са чувствителни към светлинен стрес, като ефектът от този стрес е по-голям при линия TF в сравнение с ЕЕ. Изследването на комбинираното действие на засоляването и светлинния стрес би било полезно при разработването на нови линии *Paulownia*, които биха били толерантни към тези два стресфактора.

Изводи

- Третирането (10 дни) с високи концентрации NaCl (150 mM – 200 mM) на *Paulownia tomentosa* × *fortunei* и *Paulownia elongata* × *elongata* води до намаляване на количеството на пигментите (хлорофилите и каротиноидите), квантовия добив на ФС2, фотохимичното гасене, ограничаване електронния поток от Q_A^- до пластохинона, повлияване на кинетичните параметри на кислородното отделяне и нарастване на нефотохимичното гасене. При тези условия NaCl повлиява не само ФС2, но индуцира също така промени в двете субпопулации на ФС1, като повлиява фотохимичната им активност.
- Третирането на изследваните линии *Paulownia*, с високи концентрации NaCl (150 mM – 200 mM) в продължение на 10 дни, е съпроводено с нарастване на антиоксидантната активност (FRAP анализ), антирадикалната активност (DPPH анализ) и количествата на флавоноидите и пролина.
- Значителното нарастване на флавоноидите и пролина през първите дни от третирането, както и високото съдържание на каротиноиди, при растенията от род *Paulownia*, са вероятните причини за адаптацията към високи концентрации

NaCl на *Paulownia tomentosa* × *fortunei* и *Paulownia elongata* × *elongata* при продължително третиране (15-20 дни). Данните разкриват също така, че *Paulownia tomentosa* × *fortunei* се адаптира към по-високо съдържание на NaCl в хранителната среда в сравнение с *Paulownia elongata* × *elongata*.

- Отглеждането на *Paulownia tomentosa* × *fortunei* и *Paulownia elongata* × *elongata* върху засолени почви води до увеличаване на фотохимичното гасене, подобряване ефективността на преобразуване на светлинната енергия и стимулиране на електронния поток от Q_A до пластохинона, което определя двете линии като устойчиви към почвено засоляване и подходящи за отглеждане върху засолени почви.
- Отглеждането на изследваните линии *Paulownia* върху засолени почви увеличава количеството на хлорофилите и скоростта на асимилация на CO_2 (параметър R_{Fd}) при *Paulownia tomentosa* × *fortunei*, докато при *Paulownia elongata* × *elongata* пигментите не се променят, а R_{Fd} намалява с увеличаване на количеството на соли в почвата.
- Сравнявайки промените в пигментния състав, антиоксидантната активност и функционалните характеристики на двете линии *Paulownia* става ясно, че *Paulownia tomentosa* × *fortunei* е по-устойчива към засоляване в сравнение с *Paulownia elongata* × *elongata*.
- Светлинният стрес води до намаляване на съдържанието на хлорофили и каротиноиди, оказва влияние върху реокислението на Q_A^- (ограничаване на e^- поток от Q_A до пластохинона), намалява ефективността на преобразуване на светлинната енергия, и скоростта на асимилация на CO_2 (R_{Fd} параметър), като едновременно с това стимулира цикличния електронен транспорт около ФС1.
- Засоляването на почвата увеличава чувствителността на ФС2 към светлинен стрес само при *Paulownia tomentosa* × *fortunei*, докато при *Paulownia elongata* × *elongata*, светлинно-индуцираните промени са по-големи при растенията, отглеждани в незасолена почва. Една от причините за увеличената чувствителност на ФС2 при *Paulownia tomentosa* × *fortunei* е по-силното влияние на светлинно-индуцираните промени върху кинетичните параметри на кислородното отделяне при растенията отглеждани върху засолени почви.
- Светлинният стрес увеличава преноса на енергия към ФС1 и при двете изследвани линии независимо от степента на засоляване на почвата, върху която са отглеждани растенията. Засоляването в комбинация със светлинния стрес водят до нарастване на центровете на ФС2 в S_0 състояние на тъмно, загубите и количеството на блокираните центрове на ФС2 при *Paulownia tomentosa* × *fortunei*, докато при *Paulownia elongata* × *elongata* промени на тези параметри са установени само при растения отглеждани на незасолената почва.

Приноси

- За първи път е показано влиянието на засоляването и комбинираното действие на засоляването и светлинния стрес върху кинетичните параметри на кислородното отделяне.

- Представени са експериментални доказателства показващи, че силното нарастване на флавоноидите и пролина в първите дни на действието на солевия стрес, както и високото съдържание на каротиноиди, определят толерантността на растенията към по-високи концентрации на NaCl.
- За първи път е предложена методика за изолиране на функционално активни тилакоидни мембрани от *Paulownia*.
- Представена е детайлна характеристика на реокислението на Q_A^- в условия на солеви стрес и след адаптирането на растенията към високо съдържание на соли, както и при комбинираното действие на солевия и светлинния стрес.
- За първи път са представени експериментални доказателства показващи, че засоляването не влияе върху преноса на енергия между пигмент-белтъчните комплекси на фотосинтетичния апарат при устойчивите към засоляване линии *Paulownia*.
- Представени са експериментални доказателства показващи, че една от причините за увеличената чувствителност на ФС2 при *Paulownia tomentosa* × *fortunei* след комбинираното действие на засоляване и светлинен стрес е по-силното влияние на светлината с висок интензитет върху кинетичните параметри на кислородното отделяне.

Литература

1. Hoagland D., 1938, The water culture method for growing plants without soil. ed.: Berkeley, University of California, College of Agriculture, Agricultural Experiment Station. Retrieved 1 October 2014.
2. Lichtenthaler H. K., 1987, Method Enzymol., 148, 350-382.
3. Roháček K., 2002, Photosynthetica, 40, 13 – 29.
4. Lichtenthaler K., Langsdorf G., Lenk S. and Buschmann C., 2005, Photosynthetica, 43, 355-369.
5. Shirao M., Takahashi S., Kaneko K. F., Badger M., Kinjo Y., Tsuyama M. and Kuroki S., 2013, Plant Cell Physiol., 54, 1152-1163.
6. Harrison M.A. and Melis A., 1992, Plant Cell Physiol., 33, 627-637.
7. Zeinalov Y., 2010, Photosynthesis – Behind the Fundamental Concepts. Lambert Academic Publishing, Saarbrücken.
8. Brand-Williams W., Cuvelier M.E. and Berset C., 1995, Lebensm.Wiss.Technol., 28, 25-30.
9. Benzie I.F. and Strain J-J., 1999, In: Methods in Enzymology, 299, 15-27.
10. Zhishen J., Mengcheng T. and Jianming W., 1999, Food Chem., 64, 555-559.
11. Bates L.S., Waldren R.P. and Teare I.D., 1973, Plant and Soil, 39, 205-207.
13. Parida A. and Das A.B., 2005, Ecotoxicol. Environ. Saf., 60, 324–349.
14. Daiponmak W., Theerakulpisut P., Thanonkao P., Vanavichit A. and Prathepha P., 2010, Science Asia, 36, 286-291.
15. Falcinelli B., Sileoni V., Marconi O., Perretty G., Quinet M., Lutts S. and Benincasa P., 2017, Sprouts Molecules, 22, 1377.
16. Chunthaburee S., Sanitchon J., Pattanagul W. and Theerakulpisut P., 2015, Plant Prod. Sci., 18, 32-42.
17. Talukdar D. and Talukdar T., 2014, Protoplasma, 251, 839–855.
18. Edreva A., Gurel A., Gesheva E. and Hakerlerler H., 2002, Biol. Plant., 45, 303-306.

19. Namdjayan S., Kermanian H., Soorki A., Tabatabaei S.M. and Elyasi N., 2018, *Turk. J. of Bot.*, 42, 271-279.
20. Amic D., Davidovic-Amic D., Beslo D., Rastija V., Lucic B. and Trinajstic N., 2007, *Curr. Med. Chem.*, 14, 827-845.
21. Vitalini S., Beretta G., Iriti M., Orsenigo S., Basilico N., Dall'Acqua S., Iorizi M. and Fico G., 2011, *Acta Biochim. Pol.*, 58, 203–209.
22. Edreva A., Vitkova A., Dagnon S., Konakchiev A., Gesheva E. and Bojilov D., 2017, *Genetics and Plant Physiology*, 7, pp. 22–33.
23. Ashraf M. and Harris P., 2013, *Photosynthetica*, 51, 163-190.
24. Shu S., Guo R., Sun J. and Yuan Y., 2012, *Physiol. Plant.*, 146, 285-296.
25. Chaves M.M., Flexas J. and Pinheiro C., 2009, *Ann. Bot.*, 103, 551–560.
26. Mehta P., Jajoo A., Mathur S. and Bharti S., 2010, *Plant Physiol. Biochem.*, 48, 16-20.
27. Shahbaz M., Ashraf M., Acram N., Hanif A., Hameed S., Joham S. and Rehman R., 2011, *Acta Physiol. Plant*, 33, 1113-1122.
28. Shahbaz M., Ashraf M. and Athar H., 2008, *Plant Growth Regul.*, 55, 51-64.
29. Shahbaz M. and Ashraf M., 2013, *Crit. Rev. Plant Sci.*, 32, 237–249.
30. Percey W.J., McMinn A., Bose J., Michael C., Breadmore C., Rosanne M., Guijt E. and Shabala S., 2016, *Func. Plant Biol.*, 43, 1003-1015.
31. Anderson J. and Aro E., 1994, *Photosynth. Res.*, 41, 315-326.
32. Stoichkova K., Busheva M., Apostolova E. and Andreeva A., 2006, *J. Photochem. Photobiol. B.*, 83, 11-20.
33. Parida A., Das A.B. and Das P., 2003, *J. Plant Biol.*, 45, 28-36.
34. Misra A., Sahu S., Misra M., Singh P., Meera I., Das N., Kar M. and Sahu P., 1997, *Biol. Plant.*, 39, 257-262.
35. Apostolova E., Dobrikova A., Ivanova P., Petkanchin I. and Taneva S., 2006, *J. Photochem. Photobiol. B.*, 83, 114-122.
36. Edge R., McGarvey D.J. and Truscott T.G., 1997, *J. Photochem. Photobiol. B. Biology*, 41, 189-200.
37. Yamane K., Kawasaki M., Taniguchi M. and Miyake H., 2003, *J. Plant Physiol.*, 160, 573–575.
38. Zahra J., Nazim H., Cai S., Han Y., Wu D., Zhang B., Haider S. and Zhang G., 2014, *Acta Physiol. Plant.*, 36, 1261-1269.
39. Percival G., 2005, *J. Arboric.*, 31, 215-220.
40. Percival G. and Sheriffs C., 2002, *J. Arboric.*, 28, 215-221.
41. Dionisio-Sese M. and Tobita S., 2000, *J. Plant Physiol.*, 157, 54-58.
42. Misra A., Srivastava A. and Strasser R.J., 2001, *J. Plant Physiol.*, 158, 1173-1181.
43. Gong H., Tang Y., Wang J., Wen X., Zhang L. and Lu C., 2008, *Biochim. Biophys. Acta*, 1777, 488-495.
44. Vladkova R., Dobrikova A., Singh R., Misra A. and Apostolova E., 2011, *Nitric Oxide*, 24, 84-90.
45. Dobrikova A., Vladkova R., Rashkov G., Todinova S., Krumova S. and Apostolova E., 2014, *Plant Physiol. Biochem.*, 80, 75-82.
46. Misra A., Vladkova R., Singh R., Misra M., Dobrikova A. and Apostolova E., 2014, *Nitric Oxide*, 39, 35-45.
47. Albertsson P.A., 1995, *Photosynth. Res.*, 46, 141-149.
48. Bukhov N., Egorova E. and Carpentier R., 2002, *Planta*, 215, 812-820.
49. Khavari-Nejad R.A. and Mostofi Y., 1998, *Photosynthetica*, 35, 151-154.

50. Gao H.J., Yang H.Y., Bai J.P., Liang X.Y., Lou Y., Zhang J.L., Wang D.,¹, Zhang J.L.², Niu S.Q. and Chen Y.L., 2014, *Front Plant Sci.*, 5, 787.
51. Kirchhoff H., 2014, *Philos. T. R. Soc. B.*, 369, 20130225.
52. Adams W.W. III, Zarter C.R., Mueh K.E., Amiard V. and Demmig-Adams B., 2006, In *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment; advances in photosynthesis and respiration*, vol. 21 (eds. Demmig-Adams B, Adams WW III, Mattoo AK), pp. 49–64 Dordrecht, The Netherlands: Springer.
53. Aro E.M., McCaffery S. and Anderson J.M., 1993a, *Plant Physiol.*, 103, 835-843.
54. Dankov K., Dobrikova A., Ughy B., Bogos B., Gombos Z. and Apostolova E., 2011, *Plant Physiol. Bioch.*, 49, 629-635.
55. Apostolova E., 2013, *Acta Physiol. Plant.*, 35, 975-978.
56. Lu K. X., Yang Y., He Y. and Jiang D. A., 2008, *Photosynthetica*, 46, 10-16.

ПУБЛИКАЦИИ, ЦИТИРЕНИЯ И УЧАСТИЯ В НАУЧНИ ФОРУМИ

Публикации:

1. Stefanov M., Yotsova E., Rashkov G., Ivanova K., Markovska Y., Apostolova E., (2015) Assessing the impact of salt stress on the photosynthetic apparatus of *Paulownia* lines, *Proceedings of the Seminar of Ecology*, 173-176.
2. Stefanov M., Yotsova E., Rashkov G., Ivanova K., Markovska Y., Apostolova E., (2016) Effects of salinity on the photosynthetic apparatus of two *Paulownia* lines, *Plant Physiol. Biochem.*, 108., 54-59. IF=2.718
3. Stefanov M., Yotsova E., Markovska Y., Apostolova E.. (2017) Effect of high light intensity on the photosynthetic apparatus of two hybrid lines of *Paulownia* grown on soils with different salinity, *Photosynthetica*, 56, 832-840. IF=1.740
4. Stefanov M., Yotsova E., Apostolova E., (2018) Salt- and light- induced changes in spectral characteristics of *Paulownia*, *C. R. Acad. Bulg. Sci.*, 71., 1062 – 1069. IF=0.270

Забелязани цитирания:

Stefanov M., Yotsova E., Rashkov G., Ivanova K., Markovska Y., Apostolova E., (2016) Effects of salinity on the photosynthetic apparatus of two *Paulownia* lines, *Plant Physiol. and Biochem.*, 108, 54-59.

1. E. C. Pierattini, A. Francini, A. Raffaelli, L. Sebastiani (2016) Morpho-physiological response of *Populus alba* to erythromycin: A timeline of the health status of the plant, *Science of the Total Environment*, 569-570, 540-547.
2. M. Chaires (2016) Functional Analysis of Salt Stress Induced Genes from *Paulownia elongata*, California state university, Northridge, PhD thesis
3. Y. Jiang · X. Ding · D. Z. Q. Deng, C. Yu, S. Zhou, D. Hui (2017) Soil salinity increases the tolerance of excessive sulfur fumigation stress in tomato plants, *Environmental and Experimental Botany*, 133, 70-77.
4. M. Chaires, D. Gupta, N. Joshee, K.K. Cooper, C. Basu (2017) RNAseq analysis of the salt stress-induced transcripts in fast-growing bioenergy tree, *Paulownia elongata*, *Journal of Plant Interactions*. 12, 128-136.
5. A.L. Rodrigues, L. Lima, T.R. Schley, L.F.R. Almeida (2017) Water deficit ensures the photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf, *Revista Árvore*, 41, e410219.
6. D. Yang, J. Zhang, M. Li, L. Shi (2017) Metabolomics Analysis Reveals the Salt-Tolerant Mechanism in Glycine soja, *Journal of Plant Growth Regulation*, 36, pp. 460-471.
7. Z. U. Zafar, H. Manzoor, S. Rasul, S. Noreen, Q. Ali, M. Iqbal, M. Javed, H. S. Gul, Z. Ahmad, F. Shahzad, C. C. Ogbaga, H.R. Athar, M. Ashraf (2017) Strategies to Improve Crop Salt and Drought Tolerance: Success and limitations, In: *Quality and Quantum Improvement in Field Crops*, Chapter: 11, Publisher: Agrobios (India), Editors: C. P. Malik, Shabir Hussain Wani, Himakshi Bhati - Kushwaha, Ritesh Kaur, pp.265-298.

8. S. H. Shah, R. Houborg, M. F. McCabe (2017) Response of Chlorophyll, Carotenoid and SPAD-502 Measurement to Salinity and Nutrient Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.), *Agronomy*, 7, 61.
9. B. Sabari, S. Balandnazar, N. Ghaderi, J. Ghashghaie (2017) Genotypic differences in physiological and biochemical responses to salinity stress in melon (*Cucumis melo* L.) plants: Prospects for selection of salt tolerant landraces, *Plant Physiology and Biochemistry*, 119, 294-311.
10. A.A. Al-Ghamdi, H.O. Elansary (2018) Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus phenolics* and stress related genes under saline irrigation, *Plant Physiology and Biochemistry*, 129, pp. 273-284.
11. V.P. de Oliveira, M.D.R. Lima, B.R.S. da Silva, B.L. Batista, A.K. da Silva Lobato (2018) Brassinosteroids Confer Tolerance to Salt Stress in *Eucalyptus urophylla* Plants Enhancing Homeostasis, Antioxidant Metabolism and Leaf Anatomy, *Journal of Plant Growth Regulation*, article in press.
12. X. Ding, Y. Jiang, H. Zhao, D. Guo, L. He, F. Liu, Q. Zhou, D. Nandwani, D. Hui, J. Yu (2018) Electrical conductivity of nutrient solution influenced photosynthesis, quality, and antioxidant enzyme activity of pakchoi (*Brassica campestris* L. Ssp. *Chinensis*) in a hydroponic system, *PLoS ONE*, 13, e0202090.
13. H. Hernández-Hernández, S. González-Morales, A. Benavides-mendoza, H. Ortega-Ortiz, G. Cadenas-Pliego, A. Juárez Maldonado (2018) Effects of Chitosan-PVA and Cu Nanoparticles on the Growth and Antioxidant Capacity of Tomato under Saline Stress, *Molecules*, 23, 178.
14. S. Mbarki, O. Sytar, A. Cerda, M. Zivcak, A. rastogu, X. He, A. Zoghalmi, C. Abdelly, M. Brestic (2018) Strategies to Mitigate the Salt Stress Effects on Photosynthetic Apparatus and Productivity of Crop Plants, In: *Salinity Responses and Tolerance in Plants*, Volume 1, Publisher: Springer, Editors: Vinay Kumar, Shabir Hussain Wani, Penna Suprasanna, Lam-Son Phan Tran, pp. 85-137
15. H. Sheikh, A. R. Ali-Arab, S. E. Sadai (2018) Effect of salinity on seed germination, growth and survival of *Paulownia fortunei* seedlings under laboratory and greenhouse conditions, *Forest and Wood Products*, 70, 648-658.
16. W. Yanmei, W. Lijun, Y. Bing, L. Zhen, L. Fei (2018) Changes in ABA, IAA, GA3, and ZR levels during seed dormancy release in *idesia polycarpa maxim* from *Jiyuan*, *Polish Journal of Environmental Studies*, 27, pp. 1833-1839.
17. R.L. Buzan, M. Aurel, A. Odagiu, C. Balint, R.M. Hartagan (2018) *Paulownia* sp. used as an energetic plant, for the phytoremediation of soils and in agroforestry systems, *ProEnvironment* 11, 76-85.

Stefanov M., Yotsova E., Markovska Y., Apostolova E. (2017) Effect of high light intensity on the photosynthetic apparatus of two hybrid lines of *Paulownia* grown on soils with different salinity, *Photosynthetica*, 56, 832-840.

18. K.K. Bashir (2018) Hormone dependent survival mechanisms of plants during post-waterlogging stress, *Plant Signaling and Behavior*, 13, e1529522.
19. W. Lin, X. Guo, X. Pan, Z. Li (2018) Chlorophyll composition, chlorophyll fluorescence, and grain yield change in esl mutant rice, *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 2945.

Участия в научни форуми:

1. M. Stefanov, E. Yotsova, G. Rashkov, K. Ivanova, Y. Markovska, E. Apostolova, **Assessing the impact of salt stress on the photosynthetic apparatus of *Paulownia* lines**, Seminar of Ecology - 2015 with international participation, 23-24 April 2015, Sofia, Bulgaria (постер №P1_10).
2. M. Stefanov, E. Yotsova, K. Ivanova, Y. Markovska, A. Dobrikova, E. Apostolova, **Assessing the impact of UV-B radiation on the photosynthetic apparatus of two *Paulownia* lines grown in saline soils**, Seminar of Ecology - 2016 with international participation, 21-22 April 2016, Sofia, Bulgaria (доклад № L04_02).
3. M. Stefanov, E. Yotsova, Y. Markovska, E. Apostolova, **Effect of high light intensity on photosynthetic apparatus of two hybrid lines of *Paulownia* grown on soils with different salinity**, VISCEA International Conferences, "Plant Molecular Physiology", 23-24 February, 2017 Vienna, Austria (постер № 9).
4. M. Stefanov, E. Yotsova, Y. Markovska, E. Apostolova, **Impact of light stress and salinity on the spectral properties of photosynthetic apparatus in *Paulownia***, Seminar of Ecology - 2017 with international participation, 27-28 April 2017, Sofia, Bulgaria (доклад № L02_03).
5. M. Stefanov, E. Yotsova, Y. Markovska, E. Apostolova, **Light-induced changes in fluorescence characteristics of *Paulownia* grown in soils with different salinity**. Научна сесия „Биомедицина и качество на живот-младите в науката“. 26-27 юни 2017 г. По случай 50 годишния юбилей на ИБФБИ-БАН. – доклад.

6. M. Stefanov, E. Yotsova, E. Gesheva, V. Dimitrova, Y. Markovska, S. Doncheva , E. Apostolova, **Comparison of the effects of salt stress on two *Paulownia* lines**, Seminar of Ecology - 2018 with international participation, 26-27 April 2018, Sofia, Bulgaria (report № L02_02).
7. M. Stefanov, E. Yotsova, E.. Gesheva, V. Dimitrova, Y. Markovska, S. Doncheva , E. Apostolova, **Effects of salt stress on the functions of the photosynthetic apparatus and the antioxidant activity of *Paulownia***, 43-rd FEBS Congress, “Biochemistry forever”, 7-12 July, 2018 Prague, Czech Republic (poster № P.06-013-Mon)