

## ПРОМЕНИ В ХЛОРОФИЛНАТА ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ НА МУТАНТНИ ЛИНИИ ФАСУЛ

Златко Златев, Дияна Светлева  
Аграрен Университет, Пловдив

### Резюме

Златев, З., Д. Светлева, 2006. Промени в хлорофилната флуоресценция на мутантни линии фасул.

В полски опити са проучени параметрите на хлорофилната флуоресценция на ФС2 при 10 мутантни линии фасул и техните изходни сортове “Пловдив 10”, “Пловдив 11М”, “Добруджански 2”, “Добруджански 7” и “Чер Старозагорски”. Мутантните линии са стабилни ( $M_8$  поколение). Установено е, че третирането с химичните мутагени НЕК и ЕМС повишава нулевата ( $F_0$ ) и понижава максималната ( $F_m$ ) и вариабилната ( $F_v$ ) флуоресценция, а също така и максималната фотохимична активност на ФС2 ( $F_v/F_m$ ) в тъмнинно адаптирани листа. В светлинно адаптирани листа се установява значително намаление на квантовия добив ( $Y$ ), фотохимичното гасене ( $qP$ ) и скоростта на електронния транспорт (ETR). Резултатите са обработени статистически, чрез двуфакторен дисперсионен анализ (ANOVA).

**Ключови думи:** Фасул – Индуциран мутагенезис – Хлорофилна флуоресценция

**Съкращения:** ЕМС – етилметан сулфонат, НЕК – N-нитрозо-N'-етил карбамид, ФС2 – фотосистема 2,  $F_0$  – начална (нулева) флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа,  $F_m$  – максимална флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа,  $F_v/F_m$  – максимална фотохимична активност на ФС2,  $qP$  – фотохимично гасене,  $qN$  – нефотохимично гасене,  $Y$  – актуален квантов добив

### Abstract

Zlatev, Z., D. Svetleva, 2006. Changes in chlorophyll fluorescence of common bean mutant lines

The chlorophyll fluorescence characteristics of photosystem 2 (PS2) in 10 mutant lines of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and their parental cultivars – “Plovdiv 10”, “Plovdiv 11M”, “Dobroudjanski 2”, “Dobroudjanski 7” and “Tcher Starozagorski”, were studied under field conditions. Mutant lines were stable ( $M_8$  generation). It was found that treatment with chemical mutagens NEU and EMS increased ground ( $F_0$ ) fluorescence and decreases maximum ( $F_m$ ), and variable ( $F_v$ ) fluorescence, as well as  $F_v/F_m$  parameter in dark adapted leaves. In light adapted leaves a significant decrease in quantum yield ( $Y$ ), photochemical quenching ( $qP$ ) and electron transport rate (ETR) of PS2 occurred. The results were statistically processed by two way ANOVA.

**Key words:** Common bean – Induced mutagenesis – Chlorophyll fluorescence

**Abbreviations:** EMS – ethylmethan sulfonate,  $F_0$  – ground fluorescence in dark adapted leaves,  $F_m$  – maximal fluorescence in dark adapted leaves,  $F_v/F_m$  – maximal pho-

tochemical activity of PS2, NEU - N-nitroso-N'-ethyl urea, PS2 – photosystem 2, qP – photochemical quenching, qN – non-photochemical quenching, Y – actual quantum yield.

## УВОД

В сравнение с хибридизацията, индуцираната мутагенеза има редица предимства. Чрез този метод се повлияват много повече генетични, биохимични и физиологични процеси, отколкото при използване на хибридизация. Получаването на нови признаци може да се осъществи непосредствено след прилагане на мутагенното третиране и това съкращава времето, необходимо за отбиране и стабилизиране на изменените форми. Процентът на получените изменения е по-голям, отколкото при хибридизацията. Това е предпоставка за получаване на по-широк спектър и генетично разнообразие при провеждане на селекционната работа (Светлева, 2003).

Хлорофилната флуоресценция е чувствителен индикатор за фотохимичните процеси и функционалното състояние на считаната за по-чувствителна към стресови въздействия ФС2. При физиологични температури флуоресценцията се излъчва главно от хлорофил *a* на ФС2 и отразява първичните процеси на фотосинтезата като поглъщане на светлината, разпределение и пренос на възбудната енергия и фотохимичните реакции във ФС2 (Krause & Weis, 1991). Поради функционалната връзка на ФС2 с останалите компоненти на фотосинтетичния апарат хлорофилната флуоресценция се разглежда като индиректен показател за състоянието на интегралния фотосинтетичен процес и на растителния организъм като цяло (Rohbiek, 2002).

Целта на настоящата разработка е да се проучат промените в хлорофилната флуоресценция при стабилизирани мутантни линии фасул и да се сравнят с изходните сортове от които са получени чрез третиране на семена с различни концентрации на химичните мутагени етилметан сулфонат (ЕМС) и N-нитрозо-N'-етил карбамид (НЕК).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИ

Изследванията са проведени в експерименталното опитно поле на катедра "Генетика и селекция" при Аграрния университет, гр. Пловдив. Проучени са 10 мутантни линии полски фасул и техните изходни сортове "Пловдив 10", "Пловдив 11М", "Добруджански 2", "Добруджански 7" и "Чер Старозагорски". Мутантните линии са стабилни и са  $M_8$  поколение. Те са получени от изходните им сортове преди 8 години чрез третиране на семена с различни концентрации на химичните мутагени ЕМС и НЕК. Подбрани са за настоящото изследване на базата на различни признаци, които ги характеризират като перспективни за включване в по-нататъшни селекционни проучвания.

Параметрите на хлорофилната флуоресценция (ХФ) са определени в интактни листа с импулсно модулиран флуориметър MINI-PAM (H. Walz, Eifeltrich, Germany) съгласно Schreiber et al. (1986). След 60-минутна тъмнинна адаптация на листата са определени: начална (нулева) флуоресценция ( $F_0$ ) при интензивност на измерващата червена светлина  $0.15 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  и честота  $0.6 \text{ kHz}$ ; максимална флуоресценция ( $F_m$ ) – при насищаш импулс с продължителност  $0.8 \text{ s}$  и интензивност на светлината (ФАР) над  $5500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Определени са още вариабилната флуоресценция ( $F_v = F_m - F_0$ ) и потенциалната фотохимична активност на ФС2 (потенциален квантов добив),  $F_v/F_m$ . В светлинно адаптирани листа са определени стационарната флуоресценция  $F$ , максималната флуоресценция ( $F_m'$ ) (при насищаш импулс с продължителност  $0.8 \text{ s}$  и интензивност на светлината (ФАР) над  $5500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Допълнително са изчислени следните параметри (Van Kooten and Snel, 1990):

$$\text{- фотохимично гасене, } qP = (F_m' - F)/(F_m' - F_0);$$

- нефотохимично гасене,  $qN = (F_m - F_m') / (F_m - F_0)$ ;
- актуален квантов добив,  $Y = (F_m' - F) / F_m'$ , (Genty *et al.*, 1989);

Статистическата обработка на резултатите е проведена чрез двуфакторен дисперсионен анализ (Fowler, Cohen, 1990).

## РЕЗУЛТАТИ

При растенията от проучваните мутантни линии се установява нарастване на  $F_0$  и понижение в  $F_m$ . Тези изменения са най-силно изразени в растенията от линиите на "Пловдив 10", "Пловдив 11М" и "Чер Старозагорски".

**Таблица 1.** Параметри на хлорофилната флуоресценция в растения от изследваните мутантни линии фасул – първо отчитане на 21.06.2005 год. Резултатите са осреднени от три измервания.

Генотипове	$F_0$	$F_m$	$F_v/F_m$	Y	qP	qN
<b>Сорт Пловдив 10</b>						
No 1. Контрола	625	2936	0,787	0,534	0,931	0,657
No 3. $6.2 \cdot 10^{-3}$ М НЕК	679 <sup>+++</sup>	2692 <sup>---</sup>	0,748 <sup>---</sup>	0,511 <sup>n.s.</sup>	0,819 <sup>---</sup>	0,726 <sup>+++</sup>
No 18 - $6.2 \cdot 10^{-3}$ М EMC	674 <sup>+++</sup>	2554 <sup>---</sup>	0,736 <sup>---</sup>	0,470 <sup>---</sup>	0,771 <sup>---</sup>	0,736 <sup>+++</sup>
<b>Сорт Пловдив 11М</b>						
No 29 - контрола	635	3095	0,795	0,482	0,924	0,657
No 31 - $2.5 \cdot 10^{-2}$ М EMC	766 <sup>+++</sup>	2760 <sup>---</sup>	0,722 <sup>---</sup>	0,362 <sup>---</sup>	0,857 <sup>---</sup>	0,809 <sup>+++</sup>
No 43 - $1.25 \cdot 10^{-2}$ М EMC	686 <sup>+++</sup>	2421 <sup>---</sup>	0,717 <sup>---</sup>	0,317 <sup>---</sup>	0,833 <sup>---</sup>	0,961 <sup>+++</sup>
<b>Сорт Добруджански 2</b>						
No 45- контрола	576	2836	0,797	0,431	0,828	0,744
No 50 - $2.5 \cdot 10^{-2}$ М EMC	646 <sup>++</sup>	2523 <sup>---</sup>	0,744 <sup>---</sup>	0,277 <sup>---</sup>	0,809 <sup>---</sup>	0,859 <sup>+++</sup>
No 54 - $6.2 \cdot 10^{-3}$ М EMC	589 <sup>n.s.</sup>	2343 <sup>---</sup>	0,749 <sup>---</sup>	0,230 <sup>---</sup>	0,783 <sup>---</sup>	0,893 <sup>+++</sup>
<b>Сорт Добруджански 7</b>						
No 58 - контрола	544	2820	0,807	0,381	0,931	0,837
No 60 - $1.25 \cdot 10^{-2}$ М EMC	627 <sup>++</sup>	2646 <sup>n.s.</sup>	0,763 <sup>---</sup>	0,315 <sup>---</sup>	0,858 <sup>---</sup>	0,873 <sup>n.s.</sup>
No 62 - $6.2 \cdot 10^{-3}$ М EMC	575 <sup>n.s.</sup>	2474 <sup>---</sup>	0,767 <sup>---</sup>	0,263 <sup>---</sup>	0,837 <sup>---</sup>	0,952 <sup>++</sup>
<b>Сорт Чер Старозагорски</b>						
No 64 - контрола	556	2794	0,801	0,385	0,944	0,817
No 65 - $1.55 \cdot 10^{-3}$ М НЕК	641 <sup>++</sup>	2541 <sup>---</sup>	0,748 <sup>---</sup>	0,336 <sup>---</sup>	0,872 <sup>---</sup>	0,828 <sup>n.s.</sup>
No 66 - $2.5 \cdot 10^{-2}$ М EMC	690 <sup>+++</sup>	2368 <sup>---</sup>	0,709 <sup>---</sup>	0,302 <sup>---</sup>	0,84 <sup>---</sup>	0,899 <sup>+</sup>
GD $P_{0,05} = (+); (-)$				2,776		
GD $P_{0,01} = (++) ; (- -)$				4,604		
GD $P_{0,001} = (+++) ; (- - -)$				8,61		

$F_0$ -нулева флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа;

$F_m$ -максимална флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа;

$F_v/F_m$ -максимална фотохимична ефективност на ФС2; Y-квантов добив

на електронния транспорт в светлинно адаптирани листа; ETR – скорост на електронния транспорт; qP – фотохимично гасене; qN – нефотохимично гасене.

Отношението  $F_v/F_m$ , което е индикатор за максималната квантова ефективност на първичните фотохимични реакции в тъмнинно адаптирани листа, бележи съществено понижение. Трябва да се отбележи обаче, че съществени нарушения в потенциалната квантова ефективност на ФС2 се наблюдават при отклонение на отношението  $F_v/F_m$  от границите 0.7-0.8. Подобни промени в това съотношение се установяват на втората дата на анализите за проучваните мутантни линии, като в по-голяма степен е понижението при третирането с EMC.

Квантовият добив на електронния транспорт (Y) в светлинно адаптирани листа е значително понижен.

**Таблица 2.** Параметри на хлорофилната флуоресценция в растения от изследваните мутантни линии фасул – второ отчитане на 28.06.2005 год. Резултатите са осреднени от три измервания.

Генотипове	F <sub>0</sub>	F <sub>m</sub>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Y	qP	qN
<b><u>Сорт Пловдив 10</u></b>						
No 1. Контрола	645	2840	0,773	0,526	0,913	0,271
No 3. 6.2 · 10 <sup>-3</sup> М НЕК	685 <sup>+++</sup>	2558 <sup>---</sup>	0,732 <sup>---</sup>	0,461 <sup>-</sup>	0,842 <sup>---</sup>	0,448 <sup>+++</sup>
No 18 - 6.2 · 10 <sup>-3</sup> М EMC	716 <sup>+++</sup>	2305 <sup>---</sup>	0,689 <sup>---</sup>	0,431 <sup>---</sup>	0,795 <sup>---</sup>	0,424 <sup>++</sup>
<b><u>Сорт Пловдив 11М</u></b>						
No 29 - контрола	526	2183	0,759	0,372	0,968	0,810
No 31 - 2.5 · 10 <sup>-2</sup> М EMC	587 <sup>++</sup>	2001 <sup>---</sup>	0,706 <sup>---</sup>	0,324 <sup>---</sup>	0,914 <sup>---</sup>	0,851 <sup>n.s.</sup>
No 43 - 1.25 · 10 <sup>-2</sup> М EMC	625 <sup>+++</sup>	1935 <sup>-</sup>	0,676 <sup>---</sup>	0,312 <sup>---</sup>	0,876 <sup>---</sup>	0,913 <sup>++</sup>
<b><u>Сорт Добруджански 2</u></b>						
No 45- контрола	626	2235	0,721	0,466	0,865	0,370
No 50 - 2.5 · 10 <sup>-2</sup> М EMC	658 <sup>n.s.</sup>	1727 <sup>---</sup>	0,619 <sup>---</sup>	0,369 <sup>---</sup>	0,835 <sup>-</sup>	0,506 <sup>+++</sup>
No 54 - 6.2 · 10 <sup>-3</sup> М EMC	665 <sup>n.s.</sup>	1647 <sup>---</sup>	0,596 <sup>---</sup>	0,362 <sup>---</sup>	0,796 <sup>---</sup>	0,561 <sup>+++</sup>
<b><u>Сорт Добруджански 7</u></b>						
No 58 - контрола	544	2496	0,782	0,409	0,997	0,848
No 60 - 1.25 · 10 <sup>-2</sup> М EMC	636 <sup>++</sup>	2179 <sup>---</sup>	0,708 <sup>---</sup>	0,351 <sup>-</sup>	0,940 <sup>---</sup>	1,001 <sup>+++</sup>
No 62 - 6.2 · 10 <sup>-3</sup> М EMC	660 <sup>++</sup>	2175 <sup>---</sup>	0,697 <sup>---</sup>	0,381 <sup>n.s.</sup>	0,903 <sup>---</sup>	0,997 <sup>+++</sup>
<b><u>Сорт Чер Старозагорски</u></b>						
No 64 - контрола	602	2374	0,746	0,481	0,867	0,466
No 65 - 1.55 · 10 <sup>-3</sup> М НЕК	696 <sup>++</sup>	1925 <sup>---</sup>	0,638 <sup>---</sup>	0,339 <sup>---</sup>	0,791 <sup>---</sup>	0,563 <sup>+++</sup>
No 66 - 2.5 · 10 <sup>-2</sup> М EMC	691 <sup>++</sup>	1811 <sup>---</sup>	0,618 <sup>---</sup>	0,288 <sup>---</sup>	0,733 <sup>---</sup>	0,602 <sup>+++</sup>
GD P <sub>0,05</sub> = (+); (-)				2,776		
GD P <sub>0,01</sub> = (++) ; (--)				4,604		
GD P <sub>0,001</sub> = (+++) ; (---)				8,61		

F<sub>0</sub>-нулева флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа;

F<sub>m</sub>-максимална флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа;

F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>-максимална фотохимична ефективност на ФС2; Y-квантов добив на електронния транспорт в светлинно адаптирани листа; ETR – скорост на електронния транспорт; qP – фотохимично гасене; qN – нефотохимично гасене.

**Таблица 3.** Резултати от проведения двуфакторен дисперсионен анализ

Причини	F <sub>таблично</sub>			F <sub>опитно</sub>					
	P=0,05 +	P=0,01 ++	P=0,001 +++	F <sub>0</sub>	F <sub>m</sub>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Yield	qP	qN
<b><u>I измерване на 21.06.2005</u></b>									
Генотипове	1,001	2,795	3,932	59,094 <sup>+++</sup>	128,115 <sup>+++</sup>	81,271 <sup>+++</sup>	150,950 <sup>+++</sup>	33,706 <sup>+++</sup>	111,264 <sup>+++</sup>
Повторения	0,999	5,453	8,930	0,036 <sup>n.s.</sup>	4,369 <sup>*</sup>	0,939 <sup>n.s.</sup>	5,081 <sup>*</sup>	2,980 <sup>*</sup>	0,762 <sup>n.s.</sup>
<b><u>II измерване на 28.06.2005</u></b>									
Генотипове	1,001	2,795	3,932	59,094 <sup>+++</sup>	131,708 <sup>+++</sup>	91,850 <sup>+++</sup>	52,190 <sup>+++</sup>	99,386 <sup>+++</sup>	510,625 <sup>+++</sup>
Повторения	0,999	5,453	8,930	0,036 <sup>n.s.</sup>	0,119 <sup>n.s.</sup>	3,607 <sup>*</sup>	2,347 <sup>*</sup>	13,254 <sup>+++</sup>	9,227 <sup>+++</sup>

В сравнение с изходните сортове, при двете измервания стойностите отчетени за нулевата флуоресценция в тъмнинно адаптирани листа (F<sub>0</sub>) и нефотохимичното гасене (qN) при мутантните линии превишават достоверно контролните варианти.

От проведения двуфакторен дисперсионен анализ (табл. 3) се установява, че проявлението на проучваните физиологични показатели зависи много от изследваните генотипове, поради което разликите са доказани при много високо ниво на значимост ( $P = 0,001$ ).

Разликите между различните измервания (повторенията) в повечето случаи са несъществени (табл. 3). Изключение правят измерванията на фотохимичното ( $qP$ ) и нефотохимично ( $qN$ ) гасене на 28.06.2005 год., които са доказани на много високо ниво ( $P = 0,001$ ).

## ОБСЪЖДАНЕ

Хлорофилната флуоресценция е чувствителен индикатор за промените във фотохимичните процеси и функционалното състояние на считаната за по-чувствителна към стресови въздействия ФС2.

Във функционален смисъл се различават начална (нулева) –  $F_0$ , максимална –  $F_m$  и вариабилна –  $F_v$  флуоресценция.  $F_0$  отразява състоянието на антенния хлорофил  $a$  и загубите на възбудна енергия от пигментното легло до реакционните центрове на ФС2.  $F_0$  се променя в случай, че настъпват структурни промени в пигментния апарат.  $F_m$  отразява степента на редукция на акцепторите във ФС2 ( $Q_A$ ,  $Q_B$ , PQ пулове).  $F_v$  е показател за скоростта на електронния транспорт през РЦ на ФС2 и е чувствителен индикатор за промени в ултраструктурата на тилакоидните мембрани. Отношението  $F_v/F_m$  е индикатор за потенциалната функционална активност и квантовата ефективност на първичните фотохимични реакции на ФС2 в тъмнинно адаптирани листа (Rohbiek, 2002; Yordanov et al., 2003).

Според Baker and Horton (1987) най-малко два ясно разграничими феномена лежат в основата на промените в параметрите на хлорофилната флуоресценция. Единият е свързан с повишаване на нулевата флуоресценция ( $F_0$ ), поради редукция на първичния пластохинонов акцептор на електрони ( $Q_A^-$ ), който не може да се окисли напълно поради нарушен електронен транспорт във ФС2 (Velikova et al., 1999), или поради разделяне на светосъбиращите хлорофил  $a/b$  комплекси на ФС2 от коровия център на ФС2 (Copa et al., 1995). Вторият феномен е отговорен за гасенето на вариабилната ( $F_v$ ) и максималната ( $F_m$ ) флуоресценция. Гасенето на  $F_v$  показва съществени нарушения в реакционните центрове. Понижението на  $F_m$  е свързано главно с процеси водещи до намалена активност на ензими от кислород отделящия комплекс и вероятно с възникването на съпътстващ цикличен електронен транспорт във или около ФС2.

Установеното в настоящото проучване повишение на  $F_0$  и понижение на  $F_m$  води до значително понижение в съотношението  $F_v/F_m$  (табл. 1 - 2) при растенията от проучваните мутантни линии. Съотношението  $F_v/F_m$  отразява максималната ефективност на улавяне на възбудната енергия от „отворените“ реакционни центрове на ФС2. Намалението в този параметър показва отрицателно метаболитно регулиране или фотоинхибиция. Това се дължи на факта, че значителна част от абсорбираната светлинна енергия не се използва във фотохимичните процеси, както е видно от понижението  $qP$  и повишението на  $qN$ . Промените в  $qP$  са идентични с тези в  $Y$ . Това показва, че при експерименталните условия  $Y$  зависи основно от реакционните центрове, които са фотохимически „отворени“ ( $qP$ ) и в по-малка степен от ефективността с която абсорбирания фотон може да достигне до реакционните центрове.

При растенията от проучваните линии наличието на значителна фотоинхибиция се подкрепя и от установеното значително понижение в квантовата ефективност на електронния транспорт ( $Y$ ), който е мярка за фотохимичната активност на ФС2 при светлинно адаптирани листа.

Намалението в  $Y$  е свързано с нарастване на гасенето на възбудната енергия във ФС2 и обикновено се разглежда като показател за отрицателно метаболитно регулиране на електронния транспорт (Horton et al., 1996). Следователно, намалението в  $Y$  може да се разглежда като индикатор за физиологична регулация на електронния транспорт чрез нарастване на гасенето на възбудната енергия в антенния комплекс на ФС2. Това предполага относително по-висока скорост на нецикличния електронен транспорт отколкото е необходима за поддържане на  $CO_2$  асимилацията при дадените условия. Алтернативен акцептор на електрони могат да бъдат фотодишането и/или Мелеровата реакция (Noguyis and Baker, 2000). Драматичното намаление в показателите на фотосинтезата в листата на растенията от трите сорта фасул и съществено промени в  $F_v/F_m$  означават, че нуждата от редуктори и АТФ намалява съществено и че това е основната причина за затварянето на реакционните центрове на ФС2. Същественото намаление на  $Y$  показва или повреди в реакционните центрове на ФС2 или индукция на бавно възстановяващо се гасене. Получените от нас резултати подкрепят твърдението, че фотоиндуцираните повреди в реакционните центрове на ФС2 не са първопричината за подтисната асимилация на  $CO_2$  в листата на растенията. Трябва да отбележим обаче, че такива повреди могат да бъдат резултат от вторични ефекти вследствие на третирането с химични мутагени.

Въз основа на проведените изследвания могат да се направят следните изводи:

1. Фотохимичната активност на ФС2 при проучваните мутантни линии е значително понижена в сравнение с контролните варианти. От изследваните параметри на хлорофилната флуоресценция най-информативни за функционалното състояние на растенията са максималната фотохимична активност на ФС2 ( $F_v/F_m$ ) и квантовият добив на електронния транспорт ( $Y$ ).

2. За оценка на функционалното състояние на фотосинтетичния апарат при фасула в селекционната практика могат да бъдат използвани следните показатели на хлорофилната флуоресценция: максимална фотохимична активност на ФС2 ( $F_v/F_m$ ), квантов добив на електронния транспорт в светлинно адаптирани листа ( $Y$ ) и фотохимично гасене ( $qP$ ).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Изследванията са проведени благодарение на средствата получени по научно-изследователски проект 16-04 към катедра "Генетика и селекция" в Аграрния университет, гр. Пловдив.

## ЛИТЕРАТУРА

- Светлева, Д., 2003.** Индуциране на генетично разнообразие и създаване на нови сортове фасул (*Phaseolus vulgaris* L.) чрез въздействие с химични мутагени. Автореферат на дисертация за присъждане на научната степен "Доктор на селскостопанските науки", Пловдив.
- Baker N.R., P. Horton, 1987.** Chlorophyll fluorescence quenching during photoinhibition. In: Kyle DJ, C.B. Osmond, C.J. Arntzen (eds.). Photoinhibition, pp. 85-94. Elsevier Scientific Publisher, Amsterdam.
- Cona A, Kuiera T, Masojndek J, Geiken B, Mattoo AK, Giardi MT. 1995.** Long-term drought stress symptom: structural and functional reorganization of photosystem II. In: Mathis M (ed.). Photosynthesis: from light to biosphere, pp. 521-524. vol. IV. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Fowler, J., L. Cohen, 1990.** Practical statistics for field biology. Open University Press, Milton Keynes - Philadelphia, 227 pp.
- Genty, B., J.M. Briantais, N.R. Baker, 1989.** The relationship between the quantum yield

- of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica. And Biophysica Acta*, 990: 87-92.
- Horton P, A.V. Ruban, R.G. Walters, 1996.** Regulation of light harvesting in green plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **4**, 655-684.
- Krause, G.H., E. Weis, 1991.** Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**; 313-349.
- Нодийс S, N.R. Baker, 2000.** Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *J. Exp. Bot.*, **51**, 1309-1317.
- Рохбиек, К., 2002.** Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, **40** (1); 13-29.
- Schreiber, U., U. Schliwa, W. Bilger, 1986.** Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, **10**: 51-62.
- Van Kooten, O., J.F.H. Snel, 1990.** The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, **25**: 147-150.
- Velikova, V., T. Tsonev, I. Yordanov, 1999.** Light and CO<sub>2</sub> responses of photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in bean plants after simulated acid rain. *Physiol. Plant.*, **107**, 77-83.
- Yordanov, I., V. Velikova, T. Tsonev, 2003.** Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, Special issue; 187-206.

Промени в хлорофилната флуоресценция на мутантни линии фасул.