

SEMNIFICAȚIA HOMEOSTAZEI APEI ȘI PROTECȚIEI ANTIOXIDANTE PENTRU TOLERANȚA PLANTELOR LA SECETĂ

Brînză Lilia

*Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Academiei
de Științe a Moldovei*

Rezumat

S-au înregistrat deosebiri în capacitatea de reglare a status-ului apei și activității enzimelor antioxidante în organele plantelor de *Phaseolus vulgaris* L., *Phaseolus acutifolius* Gray și *Phaseolus lunatus* L., condiționate de secetă. La plantele rezistente, inflorescențele și păstăile posedă o mai bună homeostatare a apei din contul rezervei de apă din tulpini, activității sistemului radicular și reactivității stomatelor. Perturbarea legăturilor coordinative dintre organe este mai exprimată la fasolea obișnuită comparativ cu fasolea tepari și cea de Lima. Reactivitatea stomatelor, reglarea conductibilității hidraulice, capacitatea înaltă de restabilire a status-ului apei, precum și vigurozitatea vegetativă mică ale plantelor de fasolea tepari și cea de Limă reflectă strategia conservativă a plantelor tolerante. Toleranța scăzută a plantelor de *Phaseolus vulgaris* L. la secetă este o urmare a diminuării conductibilității stomatelor, apariției abundente a speciilor reactive de oxigen, intensificării procesului de oxidare peroxidică a lipidelor, dereglării gradului de coordonare a activității enzimelor de protecție antioxidantă, accelerării destrucțiilor oxidative.

Cuvinte-cheie: status-ul apei, adaptare, enzimele de protecție antioxidantă, secetă

Depus la redacție: 25 septembrie 2015

Adresa pentru corespondență: Brînză Lilia, Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Academiei de Științe a Moldovei, str. Pădurii, 20, MD 2002, Chișinău, Republica Moldova.

Introducere

Problema elucidării mecanismelor asociate cu rezistența plantelor de cultură la acțiunea condițiilor nefavorabile are o importanță deosebită, deoarece la cultivarea soiurilor cu potențial înalt de productivitate nu întotdeauna se obține rezultatul scontat. Prioritatea acestora, de regulă, se manifestă numai în condiții favorabile de mediu, pe fond de umiditate, temperatură și nutriție, ce ar corespunde cerințelor genotipului. În marea majoritate a cazurilor productivitatea înaltă este corelată cu potențial scăzut de rezistență [2]. În perioadele secetoase avantajele soiurilor înalt productive nu se realizează. Detaliile mecanismelor moleculare de reglare a reacției plantelor la stresul prin secetă se discută în lucrările [2, 3, 6, 9, 12, 15, 16] și al. Din datele literaturii urmează, că proprietatea plantelor de minimizare a impactului secetei și de adaptare la condiții de umiditate suboptimală este condiționată de un complex de particularități funcționale și de structură, ce s-au format pe parcursul filogenezei. Până în prezent nu este clarificat rolul determinant al complexului de proprietăți morfofuncționale, în desfășurarea reacției de răspuns la schimbarea umidității nu numai în sensul supraviețuirii organismului vegetal, dar, ce-i important pentru plantele de cultură – în aspectul „supraviețuirii reproductive”. În acest context prezintă interes dezvăluirea particularităților morfo-fiziologice de adaptare la insuficiența de umiditate a plantelor de cultură, ce aparțin la specii cu diferit potențial de toleranță.

Materiale și metode

Investigațiile au fost efectuate în experiențe dirijate în Complexul de vegetație al Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor. În studiu au fost utilizate plante de *Phaseolus lunatus*, L., cv. *Fetanisa*; *Phaseolus acutifolius*, Gray, cv. *Acutifolius 5*; *Phaseolus vulgaris*, L., cv. *Nina* - specii cu diferit potențial de productivitate și toleranță la secetă. Plantele erau cultivate în vase de vegetație Mitcerlih cu capacitatea de 30 kg sol abs. uscat în regim de umiditate controlată. Condițiile de umiditate se mențineau prin udarea plantelor conform masei vasului cu sol și plantă respectiv. Pentru depistarea efectului de adaptare și formarea unui fenotip de plante adaptate s-au creat variante cu repetarea situațiilor stresogene după schema: I variantă – martor, umiditate permanentă 70% din capacitatea totală pentru apă a solului (CTA); II variantă – plante ce au suportat seceta la faza de înflorire, umiditate 30% CTA. Studiul caracterelor morfogenetice și funcționale s-a efectuat după 10 zile de stres hidric și după I și a VII-ea zi de restabilire a regimului de umiditate optimă. Studiul caracterelor funcționale s-a efectuat după 10 zile de stres hidric. Conținutul total de apă, deficitul de saturație, capacitatea de reținere a apei în țesuturi se determinau conform metodelor clasice descrise [2, 11] în 5 repetări. Menținerea homeostazei – stabilitatea parametrilor interni – s-a evidențiat după capacitatea plantei de a păstra mai mult sau mai puțin constantă activitatea sistemelor funcționale ale rădăcinii și lăstarului. Testarea intensității oxidării peroxidice a lipidelor s-a efectuat prin determinarea produsului final – conținutului di-aldehidei malonice [17]. Activitatea enzimelor cheie de protecție antioxidantă s-a investigat prin metoda spectrofotometrică: SOD - prin metoda [19]; CAT s-a apreciat prin metoda Chance B. și Machly A. [5] prin determinarea spectrofotometrică la λ 240 nm a descompunerii H_2O_2 ; GwPX - după intensitatea oxidării guaiacol (2 – metoxi – fenol) ca donator de hidrogen în prezența H_2O_2 , λ 470 nm; APX – prin monitorizarea ratei de oxidare a ascorbatului la λ 290 nm [13]; GR - prin reducerea glutationului oxidat în prezența NADP·H, λ 340 nm [14]; GPX – prin oxidarea glutationului redus, 260nm [18]. Omogenizarea materialului vegetal și extracția – conform descrierii [10]. Diferențele între variante s-au documentat prin analiza statistică a datelor, utilizând setul de programe “Statistica 7” – ANOVA, pentru computere.

Rezultate și discuții

Plantele superioare posedă diferite mecanisme, ce le măresc toleranța la insuficiența de umezeală impusă de condițiile meteorologice extreme – sporadicitatea și lipsa precipitațiilor precum și temperaturile extrem de ridicate. În ultimul timp în literatura pe problemă reacțiile de adaptare și toleranța plantelor sunt analizate prin prisma concepției „strategiilor ecologice”, formulată de Grime [8]. În conformitate cu această teorie, deosebirile plantelor cu diferită orientare ecologică sunt determinate de natura fiziologică a reacțiilor de adaptare. De obicei plantele se specializează la un anumit tip de stres prin prezența anumitor adaptații fiziologice, care asigură un consum economic al resurselor mediului [8]. Datele obținute în lucrarea de față au demonstrat, că plantele de *Phaseolus* din speciile investigate se deosebesc după reactivitatea lor la variația regimului de umiditate, iar gradul de modificare a parametrilor status-ului apei depinde de particularitățile genotipice și potențialul de rezistență al acestora (tab. 1).

În condiții favorabile de umiditate potențialul hidric și gradul de hidratare a țesuturilor frunzelor la plantele de *Ph. vulgaris*, L. se caracterizează prin valori ceva mai

mari, comparativ cu plantele de *Ph. acutifolius*, Gray şi, îndeosebi, cu reprezentanţii *Ph. lunatus*, L. În condiţii de secetă, în ţesuturile plantelor se formează un DS, după care se poate de judecat despre relaţia dintre absorbţia apei din sol, transportul ei în organe şi consumul în procesul de transpiraţie. Creşterea considerabilă a DS în frunze poate fi cauzat de un consum sporit de apă sau de diminuarea proceselor de absorbţie a ei de către rădăcini, ceea ce indică despre o dereglare a bilanţului hidric al plantei. Totodată valoarea deficitului de saturaţie a frunzelor depinde de profunzimea de penetrare a solului de către rădăcini şi eficacităţii lucrului sistemului radicular. În experienţele noastre majorarea deficitului de saturaţie, cauzată de insuficienţa de umezeală în sol, la soiurile studiate avea loc în mod diferit.

Tabelul 1. Particularităţile status-ului apei plantelor de fasolea în condiţii de secetă.

| Specie Cultivar | Umiditatea solului, % CTA | Conţinutul de apă, g·100 g. m. p. | Deficitul de saturaţie, % de la saturaţia deplină | Capacitatea de reţinere a apei, % apă pierdută după 2h de deshidratare | Hidratarea biocoloizilor, g apă ·g ⁻¹ s.u. |
|---|---------------------------------|---|---|--|---|
| <i>Ph. lunatus</i> , L., Fetanisa | 70 | 83.23 ± 0.46 | 6.69 ± 0.30 | 7.39 ± 0.19 | 4.74 ± 0.10 |
| | 30 | 80.30 ± 0.13 | 10.14 ± 0.41 | 2.94 ± 0.11 | 3.97 ± 0.017 |
| <i>Ph. acutifo- lius</i> , Gray, cv. Acutifolius 5 | 70 | 84.12 ± 0.23 | 6.87 ± 0.26 | 11.69 ± 0.38 | 5.48 ± 0.04 |
| | 30 | 83.59 ± 0.23 | 10.51 ± 0.25 | 4.78 ± 0.22 | 4.47 ± 0.12 |
| <i>Ph. vulgaris</i> , L., cv. Nina | 70 | 86.48 ± 0.81 | 8.01 ± 0.34 | 14.35 ± 0.45 | 5.57 ± 0.03 |
| | 30 | 81.34 ± 0.46 | 12.81 ± 0.42 | 6.07 ± 0.20 | 4.07 ± 0.18 |

La plantele din speciile cu un potenţial înalt de toleranţă după 10 zile de secetă (30 % CTA) deficitul de saturaţie în frunze era considerabil mai mic comparativ cu valoarea DS în frunzele *Ph. vulgaris*, L. Valoarea medie a deficitului de saturaţie în frunzele plantelor de *Ph. lunatus*, L., cv. Fetanisa s-a mărit cu 18,7 % de la saturaţia deplină, la plantele cv. Acutifolius 5 – cu 17,7%, pe când la plantele cv. Nina, neajunsul de umezeală în sol, a cauzat, majorarea deficitului de saturaţie cu 34,9 % faţă de martor. Se ştie, că valoarea deficitului de saturaţie în anumită măsură depinde de activitatea de absorbţie a sistemului radicular, de capacitatea biopolimerilor protoplasmiei de a reţine apa, precum şi de intensitatea transpiraţiei. S-a stabilit, că frunzele fasolei de lima de pe fond optimal de umiditate pierd timp de 2 h de oflire experimentală 18,7 - 20,7% din conţinutul iniţial de apă; fasolea tepari – 30,0 - 32,0% şi reprezentanţii fasolei comune – 28,0 - 29,0% din conţinutul iniţial al apei în ţesuturi. Frunzele plantelor din specia *Ph. lunatus*, L., (cr. Lunatus 602 şi Fetanisa) se caracterizează prin valori maxime de reţinere a apei. Deci, se putea de aşteptat, că plantele din specia *Ph. lunatus*, L., posedând o capacitate înaltă de reţinere a apei în ţesuturi, vor fi mai puţin afectate în condiţii secetoase. Reprezentanţii speciei *Ph. acutifolius*, Gray de pe fond de umiditate optimă (70% CTA) pierd uşor apa, fapt care conduce spre presupunerea, că toleranţa genotipică a acestora este asociată nu atât cu capacitatea de reţinere a apei cât cu activitatea sistemului radicular. După cantitatea de apă reţinută în frunze în condiţii de deficit de umezeală în sol, plantele luate în investigaţie pot fi distribuite în ordine descrescândă astfel: Fetanisa > Acutifolius 5 > Nina. Necătând la faptul că în condiţii

de secetă plantele dezvoltă o capacitate ceva mai mare de a reține apa în țesuturi, gradul de hidratare a biocoloizilor diminuează (tab.1). Astfel, hidratarea frunzelor plantelor de *Ph. lunatus*, L., cv. Fetanisa scade după 10 zile de insuficiență de umezeală în sol cu 9,6% comparativ cu hidratarea aceluiași plante în condiții optime de umiditate; la *Acutifolius* 5– cu 15,6%; iar la fasolea obișnuită, cv.Nina – cu 22,6%. Majorarea DS a țesuturilor sub influența insuficienței de umiditate în sol are drept urmare diminuarea consumului apei în procesul de transpirație (fig. 1).

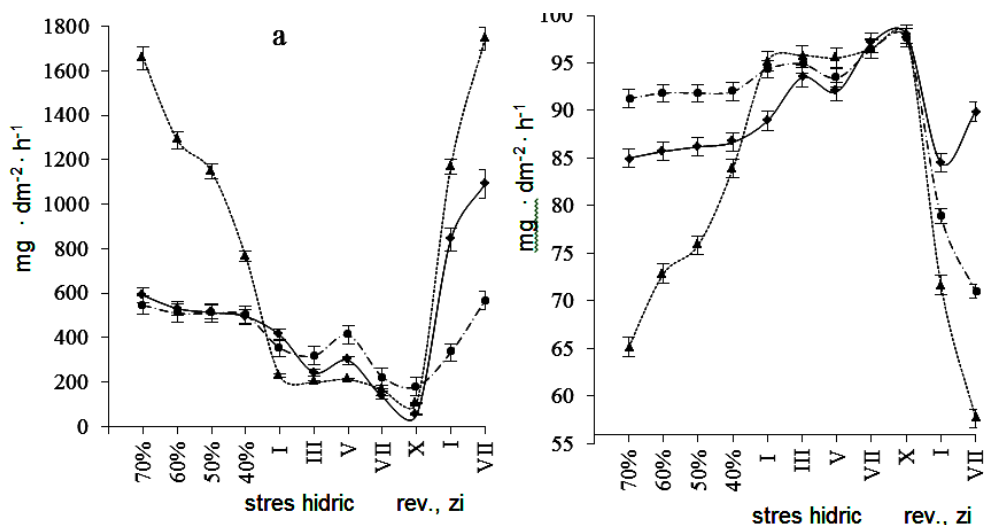


Fig. 1. Modificarea intensității transpirației, (a) și rezistenței difuziei apei prin stomatele (b) frunzelor de *Phaseolus* în funcție de schimbarea graduală a umidității solului.

Aparatul stomatal al plantelor de fasolea reacționează prompt la schimbarea umidității solului (fig. 1a, b), în deosebi de marcată este transpirația plantelor de *Ph. vulgaris*, L. Deja la scăderea umidității solului până la 50% CTA, crește rezistența stomatelor pentru difuzia vaporilor de apă și intensitatea transpirației la aceste plante se reduce de 1,45 ori; la 40% CTA consumul apei scade de 2,16 ori. O secetă de 10 zile condiționează blocarea aproape completă (93 la sută) a transpirației. Plantele tolerante (*Ph. lunatus*, L. cv. Fetanisa și *Ph. acutifolius*, Gray, cv. Acutifolius 5) se caracterizează prin proprietatea de a menține la un nivel stabil intensitatea procesului pe o perioadă relativ mai mare (fig. 1 a, b).

În primele zile de insuficiență de umezeală (30% CTA) gradul de reducere a transpirației la fasolea de lima era de 5 ori mai mic decât la fasolea obișnuită. O reducere cu 50 la sută a consumului apei la acestea s-a înregistrat după 5-7 zile de secetă. S-a constatat o diminuare a conductibilității stomatelor la plantele cv. Nina cu 28,8 la sută deja la umiditatea 40% CTA. *Ph. vulgaris*, L. consumând pentru transpirație mult mai multă apă decât *Ph. lunatus*, L. și *Ph. acutifolius*, Gray și având o suprafață mare de evaporare epuizează mult mai repede rezervele de apă din sol. În limita diapazonului de umiditate 70-60-50-40% CTA procesele schimbului de apă la plantele tolerante se mențin la un nivel relativ optim, constant și numai după 3 zile de umiditate insuficientă (30% CTA) are loc o diminuare statistic veridică a status-ului apei. Nișa ecologică favorabilă în care organismul poate exista normal fără perturbări evidente ale

proceselor fiziologice a reprezentanților speciei *Ph. vulgaris*, L. este cuprinsă în limita unui diapazon îngust de variație a umidității.

Deci, plantele de *Phaseolus* se adaptează la condițiile de umiditate suboptimală prin majorarea CRA în țesuturi, activitatea sistemului radicular de absorbție a apei și reglementarea consumului apei în procesul de transpirație. Plantele cu un potențial înalt de rezistență (*Ph. lunatus*, L. și *Ph. acutifolius*, Gray) în aceleași condiții de umiditate suboptimală (30% CTA), se caracterizează prin proprietatea de a păstra la un nivel relativ stabil hidratarea țesuturilor, iar plantele de *Ph. vulgaris*, L. se deosebesc printr-o sensibilitate mărită față de stres. Reglarea conținutului de apă, reactivitatea aparatului stomatal, capacitatea înaltă de stabilizare și restabilire a consumului apei, reflectă strategia conservativă a plantelor tolerante din sp. *Ph. lunatus*, L. și *Ph. acutifolius*, Gray. Potențialul de adaptare și autoreglare a schimbului de apă la tensionarea regimului de umiditate la aceste specii se realizează prin reacții fiziologice diferite: prin majorarea CRA și reactivitatea stomatelor la prima specie și prin capacitatea sistemului radicular de absorbție a apei din sol și reactivitatea stomatelor la reprezentanții *Ph. acutifolius*, Gray. Genotipurile de *Ph. lunatus*, L. și *Ph. acutifolius*, Gray, luate în studiu se deosebesc prin proprietăți morfogenetice de pre adaptare la deficitul de apă și arșiță moderate.

Plantele de fasolea din specia *Ph. lunatus*, L., după caracterele ecologice se atribuie la xerofite. Reprezentanții speciei *Ph. acutifolius*, Gray sunt tipic xerofite.

Plantele din specia *Ph. vulgaris*, L. (cr. Nina) după caracterele ecologice se atribuie la mezofite, dezvoltă un sistem radicular viguros, orientat orizontal în stratul arabil. în condiții de insuficiență de umiditate, perturbarea status-ului apei în organism condiționează modificări autentice ale parametrilor morfologici ale plantelor din toate cele trei specii luate în studiu. Se știe, că datorită sensibilității și toleranței diferite a organelor, are loc perturbarea legăturilor coordinative dintre acestea, integrității funcționale și structurale a organismului, ceea ce conduce la reducerea productivității plantelor, sau chiar la pieirea acestora.

S-a stabilit (fig. 2), că impactul secetei asupra status-ului apei organelor vegetative și generative se desfășoară în mod diferit. Deosebiri cantitative maxime au fost înregistrate în efectul net al secetei asupra status-ului apei în rădăcinile și inflorescențele plantelor. Astfel acțiunea netă a secetei asupra conținutului de apă în rădăcinile plantelor de *Ph. vulgaris*, L., cr. Nina a fost de ≈ 3 ori mai mare decât asupra conținutului de apă în tulpini și de 2,3 ori mai mare decât în frunze. La inflorescențe nu se induc procesele de reparație a perturbărilor status-ului apei chiar și după ameliorare umidității solului [4]. Probabil, prin aceasta poate fi explicat fenomenul de cădere a florilor la plantele de fasolea în condiții de secetă. Numai după ameliorarea condițiilor de umiditate la cultivarele studiate are loc regenerarea și restabilirea status-ului apei în inflorescențele nou formate.

Se știe, că rolul determinativ în formarea mecanismelor de rezistență la secetă a plantelor la faza juvenilă de dezvoltare revine celulelor meristemate proliferative ale rădăcinii și lăstarului în timpul dividerii cărora sunt activate de factorii mediului alte subprograme genetice. Din datele obținute (fig.3) reiese, că toleranța poate fi indusă experimental în plante prin deshidratare ușoară, cauzată de o secetă moderată (30% CTA, 7 zile) la fazele inițiale de dezvoltare (faza I-ei frunze trifoliolate).

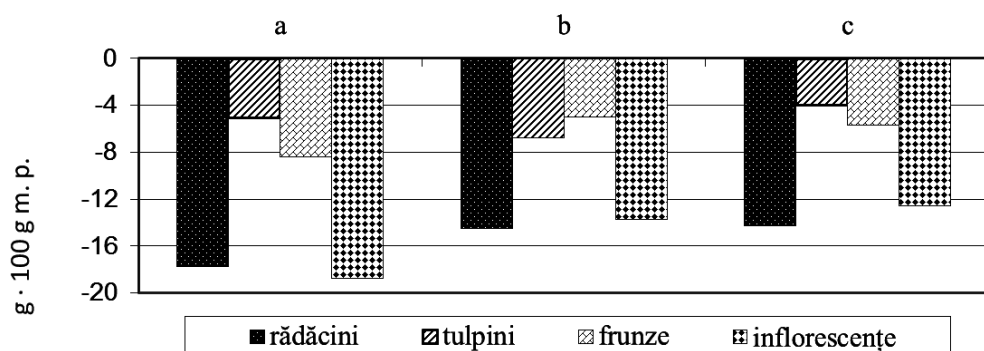


Fig. 2. Efectul secetei (acțiunea netă a factorului, $g \cdot 100 g m. p.$) asupra conținutului de apă în organele plantelor de *Phaseolus* din diferite specii: a - *Ph. vulgaris*, L., cv. Nina; b - *Ph. acutifolius*, Gray, cv. Acutifolius 5; c - *Ph. lunatus*, L., cv. Fetanisa.

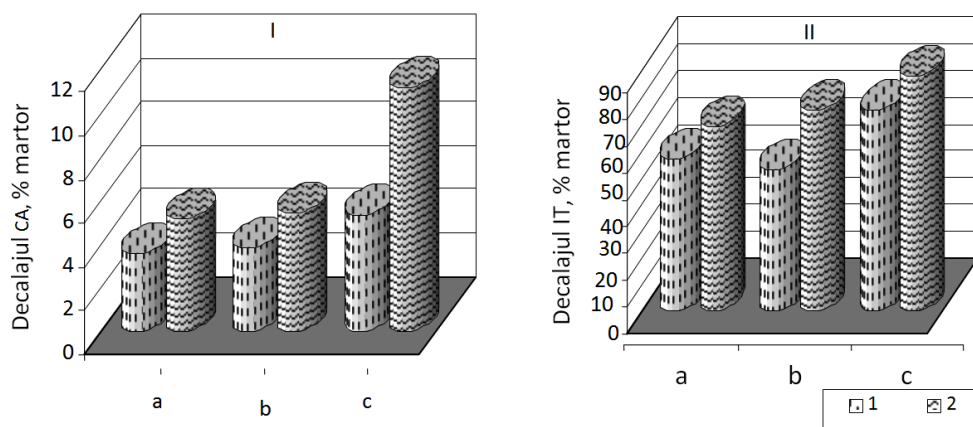


Fig. 3. Efectul stresului hidric asupra parametrilor status-ului apei la plantele adaptate și neadaptate de fasolea. Legenda: I – conținutul de apă în țesuturi; II – intensitatea transpirației. a – *Ph. lunatus*, L., cv. Fetanisa; b – *Ph. acutifolius*, Gray, cv. Acutifolius 5; c – *Ph. vulgaris*, L., cv. Nina. 1-plante adaptate (stresate la fazele juvenilă și de înflorire); 2- plante neadaptate (stresate la faza de înflorire).

Rezultatele experimentale demonstrează că plantele, supuse unui stres hidric moderat și de scurtă durată la fazele inițiale de dezvoltare, suportă fără prea grave consecințe acțiunea ulterioară a secetei la faza de înflorire și formare a bobului. La astfel de plante, se manifestă un efect de adaptare exprimat prin micșorarea sensibilității la un nou stres hidric. Efectul adaptării la plantele de *Ph. vulgaris*, L. este mai mic comparativ cu celelalte două specii. Plantele adaptate la un regim hidric moderat, posedând o activitate mărită a sistemului radicular, capacitate înaltă de atracție a apei în organele vegetative și, îndeosebi generative, precum și capacitate înaltă de reținere a apei, repede și mai complet î-și refac rezerva de apă din țesuturi, î-și maximizează turgescența. Deficitul de saturație la plantele neadaptate continuă să rămână ceva mai ridicat față de plantele martor și după ameliorarea umidității solului.

Potențialul redus de rezistență la secetă a plantelor de *Ph. vulgaris*, L se datorează inhibării proceselor fiziologice la un potențial al apei mai înalt în sol, deshidratării,

diminuării drastice a conductibilității stomatelor și apariției speciilor reactive de oxigen (tab. 2).

Tabelul 2. Schimbarea conținutului de fosfolipide, DAM și activității enzimelor de protecție antioxidantă în frunzele plantelor de *Phaseolus* în condiții de secetă.

| Parametri | Umiditatea solului | | |
|---|--------------------|---------------|---------|
| | 70 % CTA | 30 % CTA | Δ. % |
| | M ± m | M ± m | |
| Conținutul de fosfolipide, mkg.g ⁻¹ s.u. | 741.8 ± 4.17 | 320.2 ± 3.85 | -56,83 |
| Conținutul DAM, mkM/g. s. p. | 7.44 ± 0.18 | 16.24 ± 0.44 | -118,28 |
| Activitatea SOD, un. conv./ g. s. p. | 68.26 ± 1.06 | 130.0 ± 2.14 | -90,45 |
| Activitatea CAT, mM/g. s. p. | 12.01 ± 0.28 | 21.32 ± 0.25 | -77,51 |
| Activitatea AscPO, mM/g. s. p. | 9.47 ± 0.12 | 23.74 ± 0.23 | -150,69 |
| Activitatea GIPO, mM/g. s. p. | 126.45 ± 0.97 | 184.02 ± 1.96 | -45,53 |
| Activitatea GwPO, mM/g. s. p. | 247.71 ± 2.18 | 392.27 ± 3.34 | -58,36 |
| Activitatea GIRed, mM/g. s. p. | 156.56 ± 1.23 | 264.42 ± 2.18 | -68,89 |

Comparativ cu martorul, la plante ne expuse acțiunii secetei, conținutul di-aldehidei malonice (DAM) în frunze, considerat markerul SO și OPL [1; 7], se majorează în mediu de 2,2 ori. Intensificarea proceselor de oxidare peroxidică a lipidelor a condus la diminuarea conținutului de fosfolipide în frunzele plantelor cu 56,8 la sută. Se știe, că și în condiții normale permanent în celulele plantelor are loc un anumit nivel de oxidare peroxidică a lipidelor, dar care se menține constant datorită sistemelor de protecție antioxidantă. La determinarea acțiunii nete a secetei asupra schimbării conținutului de di-aldehidă malonică și activizării superoxid dismutazei s-au identificat efecte diferite în dependență de durata factorului de stres. La plantele de fasolea activizarea SOD nu este suficientă pentru dismutarea SRO.

Prin urmare, plantele de *Phaseolus* se adaptează la condițiile de umiditate suboptimală datorită proprietății de autoreglare a status-ului apei: prin majorarea CRA în țesuturi, activitatea sistemului radicular de absorbție a apei și reglementarea consumului apei în procesul de transpirație. Reglarea conținutului de apă, reactivitatea aparatului stomatal, capacitatea înaltă de stabilizare și restabilire a consumului apei, reflectă strategia conservativă a plantelor tolerante din sp. *Ph. lunatus*, L. și *Ph. acutifolius*, Gray.

Concluzii

1. Strategia conservativă a plantelor din spp. *Ph. lunatus* L. și *Ph. Acutifolius* Gray se realizează prin menținerea la nivel relativ stabil și echilibrat a status-ului apei comparativ cu plantele sp. *Ph. Vulgaris* L., datorită anumitor proprietăți fiziologice (CRA, IT, intensitatea absorbției apei) și caractere morfogenetice (frunze cutinizate, pubescente, sistem radicular penetrabil, etc.) care asigură pre adaptarea la umiditate suboptimală.

2. La plantele stres-tolerante capacitatea de restabilire compensatorie a proceselor fiziologice la ameliorarea regimului condițiilor de umiditate este mai rapidă.

3. Plantele care au suportat un stres hidric moderat la faza juvenilă de dezvoltare suportă mai ușor un stres hidric repetat.

4. Potențialul redus de rezistență a plantelor de fasolea se datorează inhibării proceselor fiziologice la un potențial al apei mai înalt în celule, diminuării drastice a conductibilității stomatelor, apariției SRO, dereglării gradului de coordonare a activității enzimelor de protecție antioxidantă.

Bibliografie

1. *Asada K.* Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplast and their functions. //Plant Physiology. 2006.141. P. 391 – 396.
2. *Boyer J.S.* Water transport . //Ann. Rev. Plant Physiol. 1985. V. 36. p. 473-516.
3. *Bray E.* Molecular Responses to Water Deficit. //Plant Physiol. 1993. V. 103. P. 1035-1040.
4. *Brânză L.,* Stres-reacția - expresie particulară a rezistenței plantelor la umiditate redusă. //Teza de doctor în științe biologice. Chișinău. 2003. 173 p.
5. *Chance B. și Machly A.* Assay of catalases and peroxidases. //Methods in Enzymology, S. P. Colowick and N.O. Kaplan (ed). N.Y.: Acad. Press. 1955. V. 2. P. 764-775.
6. *Cherry J.H.* Environmental stress in plants. //Biochemical and Physiological Mechanisms. NATO ASI Series G: Ecological Sciences. Springer-verlag. 1989 .V. 19. P. 369.
7. *Foyer C.H., Noctor G.* Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in physiological responses. //The Plant Cell. 17. 2005. P.905 – 971.
8. *Grime J.P.* Plant Strategies and Vegetation Processes. //Chichester, Brisbane, Toronto: J. Willey and Sons. 1979. 222 p.
9. *Ingram J., Bartels D.* The molecular basis of dehydration on tolerance in plants. //Annu Rev. Plant. Physiol. V. 47. 1996. P. 377-403.
10. *Keshavkant S., Naithani S.C.* Chilling-induced oxidative stress in young sal (*Shorea robusta*) seedlings. //Acta Physiologia Plantarum. 2001. V. 23 No. 4. P. 457-468.
11. *Kramer P.J., Boyer J.S.* Water relations of plant and soil. //San Diego: Academic Press. 1995. 489 p.
12. *Levitt J.* Recovery of turgor by Wilted, excised cabbage leaves in the absence of water uptake. A new factor in drought acclimation. //Plant Physiology. 1986. V. 82. N. 1. P. 1945 - 1952.
13. *Nacano Y., Asada K.* Hydrogen Peroxide Is Scavenged by Ascorbate Specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. //Plant Cell Physiol. 1981. V. 22. P. 867-880.
14. *Schadle M., Bassham J.A.* Chloroplast. Glutathione reductase. //Plant Physiology. 1977. V. 59. No. 4. P. 1011.
15. *Shinozaki Kazuo, Kazuko Yamaguchi-Shinozaki.* Molecular Responses to Cold, Drought Heat and Salt Stress in Higher plants. //R. G. Landes Company. Austin. Texas. U.S.A. 1999. 170 p.
16. *Smith J.A.C., Griffiths H.* Integrating plant water deficits from cell to community. // Water Deficits. Bioc. Scientific Publishers. 1993. P. 1-5.
17. *Курганова Л.Н., Веселов А.П., Гончарова Т.А., Сеницына Ю.В.* Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке. //Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 725 – 730
18. *Полеская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д.* Изменение активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота в среде. //Физиология растений. 51. 2004. №5. С. 686 – 691.
19. *Чевари С., Чаба И., Секей Й.* Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения её в биологических материалах. //Лабораторное дело. № 11. 1985. С. 578-681.