

FITOHORMONII – MODULATORI AI ACTIVITĂȚII ENZIMELOR ANTIOXIDANTE LA PLANTE ÎN CONDIȚII DE SECETĂ

*Anastasia ȘTEFÎRȚĂ, Lilia BRÎNZĂ, Mihail MELENCIUC,
Nicolai ALUCHI, Svetlana BUCEACEAIA*

Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al AȘM

În experiențe realizate în diferite condiții de umiditate s-a demonstrat că deshidratarea plantelor de *Ph.vulgaris* L., cauzată de secetă, este asociată cu intensificarea formării speciilor reactive de oxigen (SRO) și a destrucției oxidative a structurilor celulare. Utilizarea exogenă a fitohormonilor (AIA, CK, GA₃) minimizează producerea SRO și reduce oxidarea peroxidică a lipidelor din membranele celulare. Optimizarea capacității de protecție de la stresul oxidativ sub influența fitohormonilor este o consecință a ameliorării statusului apei și a intensificării activității enzimelor antioxidante.

Cuvinte-cheie: *secetă, plante, specii reactive de oxigen, fitohormoni.*

THE PHYTOHORMONES – MODULATORS OF PLANTS ANTIOXIDANT ENZYMES ACTIVITY IN DROUGHT CONDITIONS

In experiments conducted under different conditions of moisture has been demonstrated, that dehydration plant *Ph. vulgaris* L. caused by drought, is associated with intensification of reactive oxygen species formation (ROS) and oxidative cell destruction. The use of exogenous phytohormones (IAA, CK, GA₃) minimizes the production of ROS and of peroxide oxidation lipids. The optimization of antioxidant protection by the exogenous phytohormones is a consequence of improving the water status and enhancing of the antioxidant enzymes activity.

Keywords: *drought, plants, reactive oxygen species, phytohormones.*

Introducere

După cum s-a menționat în nenumărate rânduri, deficitul de apă este cel mai puternic factor de stres abiotic care limitează creșterea și productivitatea plantelor [6]. Toleranța plantelor la insuficiența de umiditate depinde de capacitatea de autoreglare coordonată a funcțiilor și de menținerea unui echilibrului dinamic al interrelațiilor active dintre organe [26,27,30]. Adaptarea adecvată a plantelor la schimbarea condițiilor din mediu depinde de capacitatea lor de integrare a semnalelor din exterior și de reacția organelor, asigurând prin aceasta răspunsul plantei ca un tot unitar. Deficitul de apă afectează plantele, condiționând modificări ce se manifestă la nivel morfologic, fiziologic, biochimic și molecular, cum ar fi inhibarea creșterii, acumularea metaboliților organici compatibili, modificări în conținutul fitohormonilor endogeni, în expresia genelor stres-responsive etc. [8,10,28]. Unele din aceste reacții sunt direct induse de schimbările statusului apei țesuturilor, pe când altele sunt condiționate de modificările conținutului endogen al fitohormonilor. Se consideră că coordonarea relațiilor dintre organe se realizează numai datorită apariției semnalelor, parvenite dintr-o parte a plantei și transmise în alta. Unii autori sunt de părere că aceste semnale pot fi de natură fiziologică – presiunea hidrostatică și potențialul apei, nutrienții minerali, biosinteza și transportul asimilatelor, potențialele electrofiziologice [27,31,37]. Alții [3,9,10] consideră prioritare semnalele de natură chimică, în special, hormonii – auxinele, citokininele, acidul abscisic, speciile reactive de oxigen etc. A devenit o axiomă concluzia că fitohormonii reprezintă unul din principalele sisteme endogene de reglare și coordonare a proceselor fiziologice ale organismului vegetal. Aceștia sunt implicați în complexul de sisteme de transmitere a semnalelor datorită cărora are loc coordonarea proceselor de creștere și dezvoltare cu reacțiile de răspuns al plantelor la condițiile mediului extern. În acest aspect tot mai multe date demonstrează relațiile interactive ale toleranței la secetă, la modificările statusului hormonal și capacitatea de autoreglare a homeostazei apei [11]. Recent s-a demonstrat că în condiții de secetă rolul prioritar în reglarea și coordonarea funcțiilor în plantă, inclusiv în transportul fitohormonilor, aparține apei [27,28]. Actualmente, mecanismele reale implicate în majorarea toleranței plantelor la secetă se studiază insistent și prin aplicarea exogenă a fitohormonilor. În mod deosebit se menționează rolul critic al acidului abscisic, caracterizat ca fitohormon de stres, în reglarea statusului apei prin închiderea stomatelor și reducerea transpirației [10]. Informația acumulată în ultimii 30 de ani argumentează punctul de vedere în corespundere cu care la etapele incipiente de insuficiență de apă ABA, produs în rădăcini și transportat cu fluxul apei prin xilem spre frunze, poate funcționa ca un semnal fiziologic pentru modificarea schimbului de gaze și reducerea transpirației prin închiderea stomatelor mai înainte ca scăderea potențialului apei

în sol s-ă provoace schimbări semnificative ale statusului apei în frunze. Se discută implicarea fitohormonilor în stimularea transcripției unui mare număr de gene asociate cu toleranța la factorii de stres [8,24]. Luând în considerare legătura strânsă și relațiile interactive dintre fitohormoni, se poate de presupus că în procesul de adaptare la orice factor nefavorabil, care provoacă schimbări ale statusului apei, este implicat întreg complexul de fitohormoni, însă date despre efectul exogen al acestora în funcție de blocarea transportului lor de la locul de sinteză la locul de destinație din cauza deshidratării sunt puține și deseori contradictorii. În condiții de secetă un efect inevitabil al insuficienței de umiditate este majorarea concentrației mediului apos intern și afectarea transportului prin floiem și xilem. Acest eveniment se reflectă asupra coordonării proceselor de livrare a fitohormonilor și asimilatelor din lăstar spre rădăcini și, viceversa, a apei, fitohormonilor și substanțelor minerale din rădăcini spre organele supratereștre.

Prin urmare, *perturbările integrității funcționale cauzate de dezechilibrul în absorbție, livrare și consum al apei în condiții de secetă pot fi cauzate de dereglările în intensitatea și capacitatea absorbției apei de către sistemul radicular și de dificultățile transportului fitohormonilor dintr-un organ în altul*: al auxinei din apexul lăstarului în rădăcini și al citokininei din rădăcini spre frunze. Datele despre efectul secetei asupra conținutului fitohormonilor sunt destul de contradictorii. Pe de o parte, s-a raportat că seceta cauzează reducerea conținutului de AIA în frunze, iar, pe de altă parte, se menționează că adaptarea plantelor la insuficiența de apă este asociată cu majorarea nivelului auxinei [19,21,34]. S-a demonstrat că în condiții de secetă conținutul endogen de AIA și GA₃ scade considerabil în frunza standard al plantelor de grâu, în special la genotipurile sensibile. Aplicarea GA₃ parțial compensează efectul de diminuare a nivelului AIA cauzat de stres. Condițiile nefavorabile din mediul extern – seceta, excesul de apă, frigul, salinizarea – inhibă livrarea citokinelor (CK) din rădăcini în organele supratereștre. În consecință, se reduce creșterea lăstarilor și are loc căderea prematură a frunzelor. Utilizarea exogenă a CK reține senescența prematură a frunzelor, intensifică fotosinteza și creșterea plantelor în condiții de secetă [9]. Genotipurile cu conținut înalt de citokinine în sucxul xilemului se deosebesc prin toleranță înaltă la secetă [5].

După cum a fost stabilit în multiple cercetări, deshidratarea organelor condiționează închiderea stomatelor, dezorganizează fotosinteza, inhibă mecanismele de protecție antioxidantă, majorează producția speciilor reactive de oxigen, afectând homeostaza normală a organismului [1,31]. Intensificarea producției SRO sub influența condițiilor nefavorabile din mediu condiționează OPL, oxidarea proteinelor, degradarea acizilor nucleici, inhibarea enzimelor, activarea morții programate a celulelor. SRO sunt considerate semnale secundare pentru transducția ABA în celulele de gardă ale stomatelor. N.Sakurai, M.Akiyama și S.Kuraishi [21] au raportat despre rolul SRO ca semnale pentru sinteza ABA indusă de secetă și au sugerat ideea că SRO sunt semnale prin care planta „percepe” condițiile de secetă. Analiza informației de ultimă oră [27] și datele experimentale proprii recente [28-31] au demonstrat existența unei legături corelative dintre rezistența la factorul de stres și eficacitatea sistemului enzimatic antioxidant. Aceste lucrări conduc spre sugestia că formarea speciilor reactive de oxigen și afectările oxidative în organele plantelor în condiții de secetă sunt negativ corelate cu capacitatea de atracție a apei, transportul fitohormonilor și toleranța organismului.

Deci, toleranța plantelor la factorul de stres depinde de capacitatea de autoreglare coordonată a funcțiilor de menținere a unui echilibru dinamic al interrelațiilor active dintre organe, indiferent de oscilațiile condițiilor mediului ambiant. În formarea toleranței sunt implicate astfel de reacții nespecifice, cum ar fi capacitatea de homeostatare a apei în organism și intensificarea eliminării speciilor reactive de oxigen. Interrelațiile apei, SRO și fitohormonilor formează o rețea integrată de semnalare, care în condiții de stres asigură inducerea mecanismelor nespecifice de protecție și rezistență la cei mai diferiți factori.

În acest context, *scopul investigațiilor în lucrarea de față constă în elucidarea implicării fitohormonilor în activizarea sistemelor de protecție antioxidantă la plante în condiții de secetă*.

Material și metode

În calitate de *obiecte de studiu* au servit pante de *Phaseolus vulgaris* L, cv. Porumbița, crescute în containere Mitcerlih cu capacitatea 30 kg sol absolut uscat în condiții de umiditate controlată în Complexul de vegetație al IGFP al AȘM. Analizele parametrilor fiziologici au fost realizate în perioada critică pentru apă a plantelor – în timpul „butonizării – înfloririi”.

Schema *experiențelor* prevedea variantele:

1 – martor, plante pe fond de umiditate permanentă optimală, 70% CTA; 2 – plante expuse acțiunii secetei 70-30% CTA. Variante paralele includeau plante pretratate exogen cu fitohormonii AIA, CK și GB₃. Tratarea

semințelor și aparatului foliar al plantelor s-a efectuat cu soluții apoase de fitohormonii respectivi în concentrație de 0,0005%. Despre rolul apei și al fitohormonilor în coordonarea și integrarea funcțiilor plantei în condiții optime și de secetă s-a judecat după modificările proceselor fiziologice în rădăcini, frunze și inflorescențe sub influența insuficienței de umiditate și a fitohormonilor administrați exogen. Analizele s-au efectuat în a 7-a zi de secetă.

Intensitatea oxidării peroxidice a lipidelor a fost testată prin determinarea produsului final – a conținutului dialdehidei malonice [35] cu utilizarea acidului tiobarbituric. Conținutul de fosfolipide a fost determinat prin metoda descrisă în [36]. Activitatea enzimelor-cheie de protecție antioxidantă a fost investigată prin metoda spectrofotometrică: SOD – prin metoda descrisă în [39] la λ 560; CAT – prin metoda B.Chance și A.Machly [7], prin determinarea spectrofotometrică la λ 240 nm a vitezei de descompunere a 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 [17]; GR – prin reducerea glutatoniului oxidat în prezența NADP·H, λ 340 nm [23]; GPX – prin oxidarea glutatoniului redus, λ 260 nm [38]. Omogenizarea materialului vegetal și extracția – conform descrierii date în [14]. Diferențele dintre variante au fost documentate prin analiza statistică a datelor, utilizând setul de programe „Statistica 7” – ANOVA, pentru computere.

Rezultate și discuții

Datele obținute în investigațiile realizate au demonstrat că fitohormonii administrați exogen, datorită optimizării statusului apei în organele plantelor, au condiționat o diminuare a formării SRO chiar de pe fond de umiditate optimă. Judecând după nivelul dialdehidei malonice (Tab.1), se poate conchide că producția SRO în organele plantelor în condiții optime de umiditate este minoră comparativ cu plantele expuse secetei. În condiții optime de umiditate prin conținut mai înalt de DAM, ca indicator al formării SRO, se caracterizau rădăcinile și frunzele plantelor, cărora le revine cca $28,64 \pm 0,47$ și $20,79 \pm 0,34$ mkM la 1g de masă proaspătă. În condiții de insuficiență de umiditate conținutul DAM se mărește veridic: de 1,2 ori în rădăcini și frunze și de 1,8 ori în inflorescențe (Tab.1). Luând în considerare legătura strânsă și relațiile interactive dintre fitohormoni și statusul apei în organismul plantei, se putea de presupus că o urmare a efectului fitohormonilor asupra stabilizării homeostazei apei se va răsfrânge și asupra gradului de formare a SRO în condiții de secetă. S-a stabilit (Tab.1) efectul benefic al administrării exogene a fitohormonilor asupra proceselor induse de SRO în organele plantelor atât în condiții de secetă, cât și de aprovizionare suficientă cu apă. Astfel, în condiții optime de umiditate efectul net al AIA exogen asupra conținutului DAM a constituit o reducere cu 3,1, 2,73 și 6,46 mkM la g s.p. în inflorescențe, frunze și rădăcinile plantelor. CK și GB₃ au avut o acțiune netă în organele respective: de 1,86-1,33, 3,17-1,62 și 3,85-8,01 mkM DAM la 1g s.p. (Tab.1., Fig.1). Tratarea plantelor cu fitohormoni a asigurat o reducere semnificativă a impactului stresului hidric asupra formării SRO și oxidării peroxidice a lipidelor din organele plantelor. Plantele tratate cu fitohormoni se deosebeau prin conținut redus de DAM comparativ cu martorul. În inflorescențele plantelor tratate cu AIA, CK și GB₃ conținutul DAM era corespunzător mai mic cu 36,1, 28,4 și 6,8%, comparativ cu plantele netratate și expuse secetei. În frunze, administrarea exogenă a acestor fitohormoni a asigurat o reducere a DAM cu 4,7, 14,9 și 7,4% față de conținutul DAM în organul corespunzător al plantelor netratate. Efect semnificativ de reducere a OPL s-a constatat și în rădăcinile plantelor (Tab.1, Fig.1).

Tabelul 1

Efectul secetei și al fitohormonilor, administrați exogen, asupra conținutului dialdehidei malonice și fosfolipidelor în organele plantelor de *Ph. vulgaris* L.

Variante	Umiditate, % CTA	Conținutul DAM, mkM / g s. p.		Conținutul FL, mkM/g s. p.	
		M ± m	Δ, % Martor 70	M ± m	Δ, % Martor 70
<i>Inflorescențe</i>					
Martor	70 % CTA	18,43±0,74		1005,54 ± 4,0	
	30 % CTA	32,68±0,98	+77,3	942,78 ± 14,8	-6,24
AIA	70 % CTA	15,33±0,54	-16,8	1071,91 ± 14,6	1,07
	30 % CTA	20,89±0,67	+13,35	975,65 ± 13,2	-2,97
CK	70 % CTA	16,57±0,49	-10,10	1237,15 ± 15,5	23,03
	30 % CTA	23,40±0,34	+26,96	1124,82 ± 6,1	11,9
GB ₃	70 % CTA	17,10±0,39	- 7,20	1121,68 ± 13,1	11,55
	30 % CTA	30,46±0,56	+65,27	1019,01 ± 4,7	1,34

Frunze					
Martor	70 % CTA	20,79±0,34		593,39 ± 4,1	
	30 % CTA	24,58±0,28	+18,2	568,71 ± 1,2	-4,16
AIA	70 % CTA	18,06±0,19	-13,1	723,36 ± 14,7	21,94
	30 % CTA	23,43±0,22	+12,7	695,03 ± 6,1	17,13
CK	70 % CTA	17,62±0,21	-15,3	752,41 ± 6,3	26,8
	30 % CTA	20,91±0,33	+0,5	634,83 ± 12,9	6,98
GB ₃	70 % CTA	19,17±0,19	-7,8	745,67 ± 4,9	25,6
	30 % CTA	22,76±0,34	+9,5	699,80 ± 11,5	17,9
Rădăcini					
Martor	70 % CTA	28,64±0,47		297,59 ± 9,96	
	30 % CTA	33,55±0,68	+17,1	267,73 ± 3,4	-10,0
AIA	70 % CTA	22,18±0,36	-22,6	397,11 ± 9,8	33,44
	30 % CTA	27,14±0,33	-5,24	368,13 ± 5,9	23,7
CK	70 % CTA	24,79±0,37	-13,4	354,25 ± 7,8	19,0
	30 % CTA	28,62±0,41	-0,06	318,11 ± 8,4	6,89
GB ₃	70 % CTA	20,63±0,63	-28,0	382,20 ± 2,7	28,43
	30 % CTA	27,40±0,43	-4,30	375,68 ± 3,3	26,24

*- Δ,%, comparativ cu valoarea indicelui în varianta martor, 70% CTA.

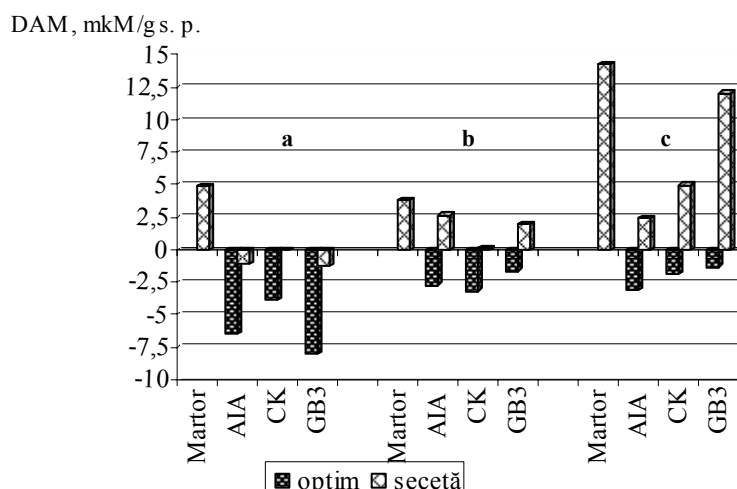


Fig.1. Acțiunea netă a fitohormonilor administrați exogen asupra modificării conținutului DAM în organele plantelor de *Ph. vulgaris* L., în condiții de secetă. Legenda: a – rădăcini; b – frunze; c – inflorescențe.

Conținutul DAM în rădăcinile plantelor tratate cu AIA era mai mic decât la cele netratate cu 19,1%, la cele tratate cu CK – cu 14,7% și la cele tratate cu GB₃ – cu 18,3%. Influență semnificativă de reducere a impactului secetei asupra producției SRO și conținutului DAM au avut AIA și CK. Totuși, se cere de menționat că producerea di-aldehidei malonice în condiții de secetă și deshidratare prevalează în inflorescențe chiar și la plantele tratate cu fitohormoni.

Un indicator al degradării membranelor celulare și al organitelor în urma intensificării proceselor de oxidare peroxidică în condiții de secetă este și conținutul de fosfolipide. Fosfolipidele constituie mai mult de 50% din componența lipidelor celulelor vegetale și sunt localizate în temei în membranele celulare. De aceea, se consideră că după conținutul fosfolipidelor putem judeca, într-o anumită măsură, despre ponderea membranelor în componența celulelor aceluși sau altui organ. Fosfolipidele joacă un rol esențial în geneza celor mai diverse structuri în care se desfășoară cele mai importante procese vitale. Pe parcursul ontogenezei structurile subcelulare suportă modificări dinamice în virtutea schimbărilor stării morfofiziologice sub influența condițiilor mediului extern, precum și în dependență de activitatea fiziologică la diferite etape de dezvoltare. În legătură cu acest fapt, la elucidarea reacțiilor de adaptare a plantelor la fluctuația condițiilor mediului și la acțiunea factorilor

nefavorabili o atenție mare se acordă conținutului fosfolipidelor – indiciu care în mare măsură corelează cu rezistența organismului. Atunci când concentrația SRO atinge nivelul de prag, are loc intensificarea OPL în toate membranele celulare și ale organelor, ceea ce afectează funcționarea normală a celulelor. OPL agravează starea de stres oxidativ prin faptul că producerea radicalilor derivați din OPL pot reacționa cu proteinele și ADN. Acizii grași nesaturați sunt foarte sensibili la atacul SRO, deoarece un sigur $\cdot\text{OH}$ poate peroxida mai mulți acizi polinesaturați, fiind cauza reacțiilor în lanț de perturbări ale structurii și proceselor metabolice [1,22,25]. Nivelul OPL deseori se utilizează ca indicator al destrucțiilor membranelor mediate de SRO în condiții stresogene.

În studiul curent s-a stabilit că deshidratarea țesuturilor la o secetă acută (10 zile de umiditate 30% CTA), provoacă scăderea veridică a nivelului de fosfolipide (Tab.1). S-a constatat diminuarea conținutului acestor substanțe cu 6,24% în inflorescențe, cu 4,16% în frunze și cu 10,3% în rădăcini. Deci, caracterul schimbărilor nivelului fosfolipidelor în organe în temei este la fel. Deosebirea constau în amplitudinea modificărilor cantitative. În condiții optime de umiditate fosfolipidele cantitativ prevalează în inflorescențe comparativ cu frunzele și rădăcinile plantelor. Sub influența fitohormonilor administrați exogen nivelul fosfolipidelor în organele plantelor crește în rădăcini, frunze și inflorescențe, respectiv, cu 1,07 sub influența AIA; cu 23,03 – la plantele tratate cu CK și cu 11,55% la plantele tratate cu GB₃. Acest fenomen este o urmare a ameliorării gradului de hidratare și a proceselor metabolice. În condiții de insuficiență moderată de umiditate în organele plantelor tratate diminuarea conținutului de fosfolipide are loc într-o măsură mai mică (Tab.1).

Prin urmare, condițiile de seceta au condiționat destrucții semnificative ale membranelor celulare în toate organele plantelor de fasolea, dar în special de semnificative – în inflorescențe.

Și în condiții favorabile ale mediului ambiant în celulele plantelor permanent are loc un anumit nivel de oxidare peroxidică a lipidelor, dar care se menține constant datorită sistemelor de protecție antioxidantă. Un rol esențial în protecția celulelor de la destrucția oxidativă revine sistemului enzimatic, îndeosebi superoxid-dismutazei, care catalizează reacția de dismutare a superoxid radicalilor (O_2^-) și a oxigenului singlet ($^1\text{O}_2$). Viteza de interacțiune a SOD și superoxid radicalului depinde de viscozitatea membranelor [1] și, deci, de gradul de hidratare a celulelor [29]. În funcție de intensitatea factorului nefavorabil, cum ar fi seceta, activitatea SOD se schimbă în mod diferit – la o secetă moderată activitatea enzimei se intensifică, iar la o secetă de lungă durată activitatea enzimei scade [28-30]. Datele prezentate în Tabelul 2 confirmă cele relatate. Insuficiența de umiditate a condiționat sporirea activității SOD în rădăcinile plantelor cu 4,4%, în frunze – cu 15,5% și în inflorescențe – cu 24,9%, comparativ cu activitatea enzimei în organele de pe fond optim de umiditate. Cu toate acestea, conținutul DAM în inflorescențe a crescut drastic, ceea ce demonstrează că pentru activitate normală moleculele de enzime necesită un anumit grad de hidratare, ceea ce vine în conformitate cu cele relatate de K.Asada [1]. În literatura de specialitate sunt date ce demonstrează participarea fitohormonilor GB₃ și CK în reglarea activității SOD prin reglarea expresiei genelor SOD. În acestea au fost depistate locus-uri sensibile la fitohormoni [4,22]. Administrarea exogenă a fitohormonilor a asigurat reducerea impactului secetei reflectată prin activizarea veridică a enzimelor antioxidante. Plantele cărora li s-au administrat AIA, CK și GB₃ diferă după activitatea enzimelor antioxidante atât în condiții de umiditate optimă, cât și în condiții de secetă. Trendul activității SOD, CAT, APX, GPX, GR și GwPX are tendința de majorare în toate organele plantelor. Se cere însă de menționat că o intensificare veridică majoră s-a depistat în inflorescențe și frunze și mai puțin semnificativ în rădăcini la plantele tratate cu CK și GB₃, comparativ cu cele tratate cu AIA. Totuși, după cum reiese din datele prezentate în tabelele 1 și 2, gradul de activizare a enzimelor de protecție nu era satisfăcător pentru eliminarea SRO și destrucțiile oxidative ale membranelor celulare s-au manifestat deosebit de evident în inflorescențe și rădăcini.

După cum se știe, majorarea rapidă a activității SOD generează creșterea conținutului de H_2O_2 , ceea ce în continuare poate conduce la inhibarea enzimei, care poate provoca destrucții și mai mari, deoarece peroxidul de hidrogen are proprietatea de a penetra membranele celulare și a produce destrucții la distanță de la locul apariției. Funcționarea efectivă a SOD este determinată în mare măsură de funcționarea altor componente ale sistemului de protecție antioxidantă, în particular ale acelor care elimină peroxidul de hidrogen (catalazei, peroxidazelor), și a ciclului ascorbat – glutation. În conformitate cu aprecierea dată de J.G. Scandalios [22], CAT și APX sunt cele mai efective enzime în preîntâmpinarea destrucției celulelor în condiții de stres datorită proprietății acestora de reglare a conținutului de H_2O_2 , generat de SOD. Datele obținute de noi demonstrează că activitatea ambelor enzime se majorează sub influența secetei (Tab.2). De menționat, însă, că activizarea APX indusă de deshidratare este asociată cu o mai mare intensificare a activității CAT în inflorescențe și frunze, pe când în rădăcini gradul de intensificare a activității APX este slab. Rezultate similare au fost obținute și la determinarea gradului de modificare a activității GPX, GR și GwPX, ceea ce demonstrează rolul diferit al

enzimelor în menținerea nivelului H_2O_2 în organele plantelor expuse secetei. Cu toate că activitatea sistemului enzimatic antioxidant se mărește sub influența condițiilor nefavorabile de umiditate, procesele de oxidare peroxidică a lipidelor și destrucțiile oxidative persistă și la plantele tratate cu fitohormoni. Probabil, aceasta are loc din cauza modificării în măsură diferită a activității componentelor enzimatică (Tab.2). Deoarece enzimele antioxidante manifestă activitate maximă la diferit grad de hidratare, deshidratarea țesuturilor în condiții de secetă aspră poate induce și un diferit grad de activizare a acestora. În așa caz, are loc o perturbare a gradului de concordanță a enzimei producătoare de peroxizi și a celor de neutralizare a acestora. Analiza coraportului dintre activitatea enzimelor antioxidante din organele plantelor martor și a celor expuse stresului hidric a demonstrat o modificare veridică a ratei de activitate, indusă de deshidratarea țesuturilor (Tab.2). În condiții de secetă rata de activitate a SOD, CAT și APX diminuează și se majorează, într-o oarecare măsură, ponderea GwPX. Astfel, rata activității a SOD în inflorescențe, frunze și rădăcinile plantelor în condiții optime de umiditate constituie: 18,61, 31,74 și 22,07% din activitatea sumară a enzimelor antioxidante. Sub influența secetei activitatea enzimei a crescut, însă rata activității enzimei în protecția enzimatică antioxidantă a constituit 9,32, 21,42 și 17,26%, respectiv. Rata activității CAT în inflorescențe a scăzut de la 0,22 la 0,11; a APX – de la 1,42 la 1,14; a GR – de la 12,97 la 8, 61. Administrarea exogenă a fitohormonilor a condiționat majorarea semnificativă a activității acestor enzime în organele plantelor expuse stresului hidric și mai puțin semnificativă la plantele crescute în condiții optime de umiditate. Sub influența AIA, CK și GB se majorează rata SOD în activitatea sumară a enzimelor în inflorescențe, dar se micșorează în rădăcini. La plantele expuse acțiunii secetei s-a depistat o reducere a ratei activității CAT în raport cu rata activității enzimei la plantele martor de pe fond optim de umiditate, dar care prelua comparativ cu plantele netratate cu fitohormoni și expuse stresului hidric. Decalajul dintre gradul de activizare a SOD și sporirea neînsemnată a activității CAT, și chiar inhibarea acesteia, precum și a APX – enzime responsabile de neutralizarea H_2O_2 în condiții de stres, atestă apariția unui SO mai puternic în inflorescențe și rădăcini comparativ cu frunzele. Se consideră că majorarea activității GR are loc la progresarea proceselor oxidative în celulele plantelor în cele mai diferite condiții de stres [33]. Multitudinea de GPX este modificată de condițiile nefavorabile ale mediului, în general se majorează sub influența deficitului de apă, metalelor grele, fungilor și descrește în situații de stres foto-oxidativ [18].

Datele obținute în studiul dat demonstrează implicarea relativ slabă a GR în protecția antioxidantă în organele plantelor de soia în condiții de insuficiență de umiditate. Rata de sporire a activității GR scade în inflorescențe de la 12,97% la plantele martor (70% CTA) până la 8,61% din activitatea sumară a enzimelor antioxidante – în inflorescențele plantelor după 7 zile de secetă. Același efect fitohormonii au produs și asupra activității glutatinoxidazei și glutatinoxidazei, enzime asociate cu ciclul ascorbat – glutatinoxidat. Activitate majoră a APX și GR în condiții de insuficiență de umiditate s-a depistat în organele plantelor tratate cu CK și GB₃ (Tab.2). Activitatea joasă a APX în rădăcinile plantelor supuse acțiunii secetei poate fi o consecință a blocării transportului prin floiem a ascorbatului, care servește ca substrat pentru enzima dată. După cum se știe, în afară de CAT și APX în neutralizarea peroxidului de hidrogen sunt implicate peroxidaze ce utilizează ca substrat compuși fenolici, precum guaiacolul. Datele obținute în lucrarea de față demonstrează o majorare semnificativă a activității GwPX în organele plantelor, cu prevalare în inflorescențe (Tab.2). Amplitudinea intensificării activității GwPX în condiții de secetă a constituit: în rădăcini de 0,5 ori, în frunze – de 1,4 ori și în inflorescențe – de 2,1 ori, comparativ cu activitatea enzimei în organele respective ale plantelor de pe fond optim de umiditate. Rata de activizare a GwPX în rădăcinile, frunzele și inflorescențele plantelor în condiții optime de umiditate constituia 73,08, 36,51 și 54,77% din activitatea sumară a enzimelor antioxidante. Sub influența secetei rata acestui ferment a sporit până la 77,34, 52,98 și 68,15%, respectiv. Se știe că din clasă GwPX-lor fac parte 4 peroxidaze situate în apoplast și în perețele celular [12,13,15,20]. Peroxidazele pereților celulari au un rol important în restricția elasticității anvelopei și creșterii celulei prin extincție în timpul secetei [2,3]. Frânarea accelerată a creșterii celulelor în condiții de stres este rezultatul formării suturilor dintre polimerii pereților celulei ca urmare a oxidării cu implicarea peroxidazelor și utilizarea H_2O_2 . În afară de apoplast și pereții celulari, peroxidazele din clasa a III-a (GwPX) au fost identificate și în plasmalema rădăcinilor de porumb [16]. Aceste peroxidaze induc nu doar modificări oxidative în pereții celulari, dar și în membranele plasmatică cu urmări asupra reducerii conductibilității hidraulice. Totodată, GwPX-ele pot detoxifica SRO, cum ar fi $\cdot OH$ și $HOO\cdot$, și regla nivelul H_2O_2 [20]. Majorarea preponderentă a activității GwPX (Tab.2), depistată în studiul recent, permite să presupunem că la plantele de *Ph. vulgaris* L. în condiții de secetă se induc procesele de lignificare a pereților celulari, de blocare a creșterii celulelor prin extensie și micșorarea masei organelor.

Tabelul 2

**Influența secetei și a fitohormonilor, administrați exogen, asupra activității enzimelor antioxidante
în organele plantelor de *Phaseolus vulgaris* L., cv. Porumbița**

Variantele, % CTA	SOD, unit. conv./g s. p.		CAT, mM./g s. p.		APO, mM./g s. p.		GIPO, mM./g s. p.		GIRed, mM./g s. p.		GwPO, mM./g s. p.	
	M±m	Δ,% martor, optim	M±m	Δ,% martor, optim	M±m	Δ,% martor, optim	M±m	Δ,% martor, optim	M±m	Δ,% martor, optim	M±m	Δ,% martor, optim
<i>Inflorescențe</i>												
Martor, 70%	40,32±0,71		0,48±0,009		3,07±0,10		26,00±0,26		28,09±0,12		118,62±2,30	
Martor, 30%	50,35±0,88	+24,9	0,60±0,01	+25,0	6,18±0,18	+101,3	68,32±0,61	+162,7	46,50±0,48	+65,5	368,01±4,57	+210,2
AIA, 70%	49,72±0,57	+23,3	0,53±0,008	+10,4	3,62±0,09	+17,9	27,72±0,12	+6,6	30,61±0,21	+9,0	136,70±2,67	+15,24
AIA, 30%	54,39±0,69	+34,9	0,76±0,01	+58,3	7,64±0,19	+148,8	75,04±0,54	+188,6	52,32±0,37	+86,2	396,74±5,15	+234,5
CK, 70%	54,11±0,80	+34,2	0,51±0,007	+6,3	3,73±0,15	+21,5	28,86±0,18	+11,0	33,33±0,21	+18,7	153,54±2,13	+29,4
CK, 30%	67,63±0,83	+67,7	0,93±0,015	+93,7	9,43±0,20	+207,2	80,72±0,43	+210,5	66,27±0,55	+135,9	409,88±5,45	+245,5
GB, 70%	60,06±0,98	+49,0	0,61±0,012	+27,1	5,40±0,18	+75,9	28,31±0,12	+8,9	36,04±0,34	+28,3	165,24±5,65	+39,3
GB, 30%	71,97±0,90	+78,5	0,79±0,014	+64,6	7,06±0,29	+130,0	89,72±0,69	+245,1	71,30±0,98	+153,8	381,22±3,29	+221,4
<i>Frunze</i>												
Martor, 70%	118,47±2,04		0,50±0,01		5,51±0,19		38,58±0,58		81,58±0,78		140,71±3,78	
Martor, 30%	136,81±2,18	+15,5	0,80±0,009	+60,0	7,51±0,27	+36,3	54,44±0,91	+41,1	100,76±2,09	+23,5	338,42±4,55	+140,5
AIA, 70%	135,51±1,98	+14,4	0,65±0,007	+30,0	5,95±0,21	+8,0	39,51±0,51	+2,4	82,02±0,89	+0,5	154,21±2,89	+9,6
AIA, 30%	169,23±2,54	+42,8	0,98±0,01	+96,0	8,61±0,18	+56,3	69,01±0,88	+78,9	110,83±2,11	+35,9	401,82±5,15	+185,6
CK, 70%	139,62±3,13	+17,9	0,68±0,005	+36,0	5,88±0,13	+6,7	39,01±0,44	+1,1	87,34±1,02	+7,1	170,30±3,18	+21,0
CK, 30%	158,01±3,04	+33,4	0,91±0,009	+82,0	8,04±0,19	+45,9	62,11±0,53	+61,0	114,21±2,98	+40,0	400,94±5,6	+184,5
GB, 70%	144,87±2,33	+22,3	0,68±0,003	+36,0	6,14±0,21	+11,4	49,08±0,59	+27,2	82,35±2,11	+0,9	166,51±2,9	+18,3
GB, 30%	166,08±3,07	+40,2	0,95±0,007	+90,0	9,21±0,31	+67,1	66,65±0,61	+72,8	119,56±3,11	+46,6	407,75±5,6	+189,8
<i>Rădăcini</i>												
Martor, 70%	81,63±1,98		0,35±0,009		3,00±0,09		9,15±0,28		5,43±0,11		270,29±3,55	
Martor, 30%	85,19±2,12	+4,4	0,46±0,01	+31,4	3,50±0,07	+16,7	11,29±0,31	+23,4	11,43±0,24	+110,5	381,80±3,84	+41,3
AIA, 70%	83,25±1,78	+2,0	0,54±0,011	+54,3	3,12±0,08	+4,0	11,65±0,40	+27,3	5,81±0,09	+7,0	362,17±2,98	+34,0
AIA, 30%	92,94±2,17	+13,8	0,61±0,009	+74,3	4,40±0,09	+46,7	18,32±0,39	+100,2	12,02±0,31	+121,4	496,19±3,81	+83,6
CK, 70%	88,24±2,01	+8,1	0,48±0,008	+37,1	3,14±0,06	+4,7	11,00±0,24	+20,2	6,65±0,38	+22,5	339,16±3,13	+25,5
CK, 30%	99,48±2,19	+21,9	0,67±0,01	+91,4	4,22±0,08	+40,7	18,45±0,39	+101,6	16,57±0,21	+205,2	470,21±4,67	+73,9
GB, 70%	90,64±2,06	+11,0	0,54±0,009	+54,3	3,03±0,05	+1,0	10,24±0,27	+11,9	6,20±0,12	+14,2	313,46±3,24	+16,0
GB, 30%	110,31±2,11	+35,3	0,67±0,006	+91,4	4,11±0,08	+37,0	17,57±0,55	+92,0	15,31±0,28	+181,9	426,32±2,9	+57,7

*- Δ,% comparativ cu valoarea indicului în varianta martor, 70% CTA.

Tabelul 3

Valorile coeficienților de corelație (r) și determinație (R²) dintre gradul de hidratare, conținutul DAM și activitatea enzimelor antioxidante în organele plantelor de *Ph. vulgaris* L., cv. Porumbița, în funcție de umiditatea solului și administrarea exogenă a fitohormonilor

Varianta	DS:DAM						CA:SOD						CA:PX					
	Răd.		Fr.		Infl.		Răd.		Fr.		Infl.		Răd.		Fr.		Infl.	
	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²
Martor, 70%	1,0	1,0	0,97	0,94	1,0	1,0	-1	1	-0,99	0,98	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1
Martor, 30%	0,80	0,79	0,94	0,88	0,77	0,77	-0,9	0,81	-0,88	0,77	-0,94	0,88	-0,88	0,77	-0,80	0,64	-0,81	0,66
AIA, 70%	1,0	1,0	1,0	1,0	0,98	0,96	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1
AIA, 30%	0,98	0,96	0,99	0,98	0,96	0,92	-0,96	0,92	-0,90	0,81	-0,97	0,94	-0,90	0,81	-0,94	0,88	-0,91	0,83
CK, 70%	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1
CK, 30%	0,99	0,98	0,98	0,96	0,9	0,81	-0,99	0,98	-0,95	0,90	-0,99	0,98	-0,99	0,98	-0,96	0,92	-0,95	0,90
GB, 70%	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1	-1	1
GB, 30%	0,99	0,98	0,99	0,98	0,94	0,88	-0,99	0,98	-0,98	0,96	-0,97	0,94	-0,97	0,94	-0,95	0,90	-0,99	0,98

Varianta	SOD:DAM						DAM:PX						SOD:PX					
	Răd.		Fr.		Infl.		Răd.		Fr.		Infl.		Răd.		Fr.		Infl.	
	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²	r	R ²
Martor, 70%	0,99	0,98	0,99	0,98	1,00	1,00	-0,99	0,98	-1	1	-1	1	1,0	1,0	0,99	0,98	1,0	1,0
Martor, 30%	0,90	0,81	0,91	0,83	0,89	0,79	-0,89	0,79	-0,88	0,77	-0,63	0,40	0,94	0,88	0,96	0,92	0,80	0,64
AIA, 70%	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-1	1	-1	1	-1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
AIA, 30%	0,95	0,90	0,97	0,94	0,96	0,92	-0,99	0,98	-0,98	0,96	-0,80	0,64	0,98	0,96	0,97	0,94	0,94	0,88
CK, 70%	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-1	1	-1	1	-1	1	1	1	1	1	1	1
CK, 30%	0,97	0,94	0,95	0,90	0,98	0,96	-0,99	0,98	-0,99	0,98	-0,9	0,81	0,99	0,98	1	1	1	1
GB, 70%	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-1	1	-1	1	-1	1	1	1	1	1	1	1
GB, 30%	0,96	0,92	0,94	0,88	0,95	0,90	-0,99	0,98	-0,95	0,90	-0,97	0,94	0,99	0,98	0,97	0,94	1	1

Prin urmare, gradul de activizare a enzimelor de protecție antioxidantă în condiții de secetă nu este suficient pentru neutralizarea speciilor reactive de oxigen, ceea ce conduce la intensificarea oxidării peroxidice a lipidelor și la destrucția structurilor celulare. Aceste evenimente se manifestă deosebit de evident în inflorescențe și rădăcini și relativ mai slab în frunze. Deosebirile în caracterul schimbării ratei de activizare a enzimelor generatoare de H_2O_2 și de scindare a peroxidului permit să presupunem că în aceste organe se includ diferite mecanisme adaptive de reglare a nivelului SRO. Diferite enzime antioxidante în mod diferit suportă deshidratarea, ceea ce condiționează apariția destrucțiilor oxidative și perturbarea corelațiilor dintre organe (Tab.3).

O consecință a gradului diferit de periclitare a organelor plantelor în condiții de secetă este scăderea legăturilor corelative dintre procesele fiziologice și perturbarea integrității funcționale a organismului (Tab.3). S-a demonstrat că în condiții optime de umiditate între conținutul de apă și DAM există o corelație strânsă negativă, care slăbește la plantele expuse secetei. Valoarea coeficientului de corelație a acestor parametri în rădăcinile plantelor scade de la -1,0 în condiții optime la -0,8 în condiții de secetă; în frunze – de la -0,99 la -0,94 și în inflorescențe scade respectiv de la -0,1 la -0,77 (Tab.3). Aceleași modificări s-au înregistrat și între relațiile interactive dintre gradul de hidratare și activitatea enzimelor antioxidante, precum și între gradul de activizare a acestora și conținutul DAM. Legăturile corelative ale proceselor funcționale la plantele tratate cu fitohormoni se păstrează la un nivel mai ridicat comparativ cu plantele martor expuse secetei. Atunci când în condiții suboptimale enzimele antioxidante în joncțiunea „rădăcină – frunze – inflorescențe” se activează în aceeași măsură, se păstrează integritatea funcțională la nivel de organism. Coactivarea echivalentă a enzimelor antioxidante în interconexiunea „rădăcină – frunze – inflorescențe” demonstrează capacitatea înaltă de coordonare a funcțiilor și toleranța genotipului la deficitul moderat de umiditate.

Deci, rezultatele au confirmat ipoteza că stresul hidric și oxidativ, condiționat de secetă, cauzează perturbări în interrelațiile funcționale dintre organe ca consecință a deosebirilor principale ale gradului de modificare a parametrilor statusului apei, destrucțiilor oxidative și schimbării activității enzimelor antioxidante în organele plantelor. Deosebit de afectate sunt inflorescențele și rădăcinile. Administrarea exogenă a fitohormonilor, prin optimizarea statusului apei și sistemului enzimatic de protecție antioxidantă, contribuie la stabilizarea relațiilor interactive dintre organe și la păstrarea integrității funcționale. Efectul produs de fitohormonii administrați exogen indirect confirmă ipoteza despre perturbarea relațiilor interactive în joncțiunea „rădăcină – lăstar – inflorescențe” ca urmare a inhibării transportului apei și fitohormonilor, precum și despre semnificația esențială a apei și fitohormonilor în coordonarea și integrarea funcțiilor plantei. Prin urmare, apa și fitohormonii reprezintă componente principale de reglare și coordonare a proceselor fiziologice ce se desfășoară în organismul vegetal.

Concluzii

1. Deshidratarea plantelor de *Ph.vulgaris* L. cauzată de seceta este asociată cu intensificarea formării speciilor reactive de oxigen (SRO) și destrucției oxidative a structurilor celulare. Utilizarea exogenă a fitohormonilor (AIA, CK, GA_3) minimizează producerea SRO și reduce oxidarea peroxidică a lipidelor din membranele celulare.

2. Optimizarea capacității de protecție de la stresul oxidativ sub influența fitohormonilor este o consecință a ameliorării statusului apei și intensificării activității enzimelor antioxidante.

3. Efectul produs de fitohormonii administrați exogen confirmă indirect ipoteza despre perturbarea relațiilor interactive în joncțiunea „rădăcină – lăstar – inflorescențe” sub influența secetei ca urmare a inhibării transportului apei și fitohormonilor, precum și despre semnificația esențială a apei și fitohormonilor în coordonarea și integrarea funcțiilor plantei.

Abrevieri: APX – ascorbat peroxidază;
 CAT – catalază;
 DAM – dialdehidă malonică;
 GPX – glutation peroxidază;
 GR – glutationreductază;
 SO – stres oxidativ;
 SOD – superoxidismutază;
 SRO – specii reactive de oxigen;
 OPL – oxidarea peroxidică a lipidelor.

Bibliografie:

1. ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. In: *Plant Physiology*, 2006, vol.141, no.2, p.391-396.
2. BACON, M.A., WILKINSON, S. and DAVIES, W.J. pH regulated leaf cell expansion in droughted plants is ABA-dependent. In: *Plant Physiology*, 1998, vol.118, p.1507-1515.
3. BANGERT, F., CJ, LI, GRUBER, J. Mutual interaction of auxin and cytokinins in regulating correlative dominance. In: *Plant Growth Regul.*, 2000, p.205-217.
4. BELLAIRE, B.A., CARMODY, J., BRAUD, J., GOSSETT, D., BANK, S., LUCAS, M., FOWLER, T.E. Involvement of abscisic acid-dependent and -independent pathways in the upregulation of antioxidant enzyme activity during NaCl stress in cotton callus tissue. In: *Free Radic. Res.*, 2000, vol.33, p.531-545.
5. BORRELL, A., HAMMER, G., HENZELL, R. Does maintaining green leaf area in sorghum improve field under drought? II. Drz matter production and field. In: *Crop Science*, 2000, vol.40, p.1037-1048.
6. BOYERJ, S. Plant productivity and environment. In: *Science*, 1982, vol.218, p.443-448.
7. CHANCE, B. and MACHL, Y.A. Assay of catalases and peroxidases. In: *Methods in Enzymology*, 1955, S.P. COLOWICK and N.O. KAPLAN (ed). N.Y.: Acad. Press, vol.2, p.764-775.
8. CHAVES, M., MAROCO, J., PEREIRA, J. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plants. In: *Funct. Plant Biol.*, 2003, vol.30, p.239-264.
9. DAVIES, W., KUDOYAROVA, G., HARTUNG, W. Long-distance ABA signaling and relation to other signalling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. In: *Journal of Plant Growth Regulation*, 2005, vol.24, p.285-295.
10. DAVIES, W.J., ZHANG, J. Root Signals and the Regulation of Growth and Development of Plants in Drying Soil. In: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol.42, p.55-76.
11. DOBRA, J., MOTYKA, V., DOBREV, P., et al. Comparison of hormonal response to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content. In: *J. Plant Physiol.*, 2010, vol.167, p.1360-1370.
12. HIRAGA, S., SASAKI, K., OHASHI, Y., MATSUI, H. A large family of class III plant peroxidases. In: *Plant and Cell Physiology*, 2001, vol.42, p.462-468.
13. KAWANO, T. Role of the reactive oxygen species-generating peroxidase reaction in plant defence and growth induction. In: *Plant Cell Reports*, 2003, vol.21, p.829-837.
14. KESHAVKANT, S., NAITHANI, S.C. Cilling –induced oxidative stress in young sal (*Shorea robusta*) seedling. In: *Acta Physiologiae Plantarum*, 2001, vol.23, no.4, p.457-466.
15. MIKA, A., BOENISCH, M.J., HOPFF, D. and LÜTHJE, S. Membrane – bound guaiacol peroxidases from maize (*Zea mays* L.) roots are regulated by methyl jasmonate, salicylic acid, and pathogen elicitors. In: *Journal of Experimental Botany*, 2010, vol.61, no.3, p.831-841.
16. MIKA, A., LÜTHJE, S. Properties of guaiacol peroxidase activities isolated from corn root plasma membranes. In: *Plant Physiology*, 2003, vol.132, p.1489-1498.
17. NACANO, Y., ASADA K. Hydrogen Peroxide Is Scavenged by Ascorbate Specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. In: *Plant Cell Physiol*, 1981, vol.22, p.867-880.
18. NAVROT, N., COLLIN, V., GUALBERTO, J., GELHAVE, E., et al. Plant glutathione peroxidases are functional peroxiredoxins distributed in several sub cellular compartments and regulated during biotic and abiotic stresses. In: *Plant Physiol*, 2006, p.1364-1379.
19. NOODEN, L.D. Abscisic acid, auxin, and other regulators of senescence. In: Nooden L. and Leopold A. (eds). *Senescence and Aging in Plants*. Academic Press, San Diego, 1988, p.329-368.
20. PASSARDI, F., COSIO, C., PENEL, C., DUNAND, C. Peroxidases have more functions than a Swiss army knife. In: *Plant Cell Reports*, 2005, vol.24, p.255-265.
21. SAKURAI, N., AKIYAMA, M. and KURAIISHI, S. Role of abscisic acid and indole acetic acid in the stunted growth of water-stressed, etiolated squash hypocotyls. In: *Plant and Cell Physiology*, 1985, vol.26, p.15-24.
22. SCANDALIOS, J.G. Molecular genetics of superoxide dismutase in plants. In: *Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defences*. JG Scandalios, ed. Harbour Laboratory Press, Cold Spring Harbour, NY, 1997, p.527-568.
23. SCHADLE, M., BASSHAM, J.A. Chloroplast. Glutathione reductase. In: *Plant Physiology*, 1977, vol.59, no.4, p.1011.
24. SEKI, M., NARUSAKA, M., ISHIDA, J., et al. Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis gene under drought, cold, and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. In: *Plant J*, 2002, vol.31, p.279-292.
25. SHARMA, P., DUBEY, R.S. Lead toxicity in plants. In: *Braz. J. Plant Physiol.*, 2005, vol.17(1), p.35-52.
26. 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.

27. ȘTEFÎRȚĂ, A. Semnificația apei în coordonarea și integrarea funcțiilor plantei în condiții de secetă. În: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2012, nr.1, p.38-53.
28. ȘTEFÎRȚĂ, A., MELENCIUC, M., BUCEACEAIA, S. Particularități morfogenetice de adaptare la secetă a plantelor de phaseolus. În: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2012, nr.2(317), p.53-64.
29. ȘTEFÎRȚĂ, A., MELENCIUC, M., BUCEACEAIA, S., ALUCHI, N. Protecția enzimatică antioxidantivă la plante cu diferite strategii de adaptare în condiții de secetă. În: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2013, nr.2, p.70-79.
30. ȘTEFÎRȚĂ, A., MELENCIUC, M., BUCEACEAIA, S., ALUCHI, N. Efectul fitohormonilor, administrați exogen, și menținerea integrității status-ului apei plantelor în condiții de secetă. În: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2014, nr.2, p.90-99.
31. ȘTEFÎRȚĂ, A., LEAHU, I.G., TOMA, S. Răspunsul specific și nespecific al plantelor la acțiunea stresului hidric și termic: relațiile interactive dintre status-ul apei și protecția antioxidantă. În: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2015, nr.1, p.29-46.
32. TARDIEU, F., DAVIES, W.J. Stomatal Response to Abscizic Acid is a Function of Current Plant Water Status. In: *Plant Physiology*, 1992, vol.98, p.540-545.
33. TURHAN, E., GULEN, H., ERIS, A. The activity of Antioxidative Enzymes in Three Strawberry Related to Salt – Stress Tolerance. In: *Acta Physiol. Plant*, 2008, vol.30, p.201-208.
34. WANG, C., YANG, A., YIN, H. and ZHANG, J. Influence of water stress on endogenous hormone contents and cell damage of maize seedlings. In: *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, vol.50, p.427-434.
35. КУРГАНОВА, Л.Н., ВЕСЕЛОВ, А.П., ГОНЧАРОВА, Т.А., СИНИЦЫНА, Ю.В. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке. В: *Физиология растений*, 1997, том 44, с.725-730.
36. ЛЕВИТ, Т.Е., КИРИЛЛОВ, А.Ф., КЛЕЩ, Ф.И. БЕРШТЕЙН, Б.И. Модификация метода определения фосфорных соединений в тканях и органах винограда и плодовых. В: *Известия АН МССР. Серия биологических и химических наук*, 1981, № 4, с.60-65.
37. ПОЛЕВОЙ, В.В. Внутриклеточные и межклеточные системы регуляции у растений. В: *СОЖ*, 1997.
38. 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. В: *Физиология растений*, 2004, том 51, №5, с.686-691.
39. ЧЕВАРИ, С., ЧАБА, И., СЕКЕЙ, Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения её в биологических материалах. В: *Лабораторное дело*, 1985, №11, с.578-681.

Prezentat la 09.10.2015