

УДК 581.1

НАНОЧАСТИЦЫ ЗОЛОТА В ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ: ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

© 2021 г. Ю. В. Венжик^{а, *}, И. Е. Мошков^а, Л. А. Дыкман^б

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биохимии и физиологии растений
и микроорганизмов Российской академии наук, Саратов, Россия

*email: jul.venzhik@gmail.com

Поступила в редакцию 31.07.2020 г.

После доработки 03.08.2020 г.

Принята к публикации 03.08.2020 г.

В обзоре представлены данные о воздействии наночастиц золота на физиологические процессы (реакции) высших растений. Золотые наночастицы могут влиять на многие процессы в растительном организме, в том числе на интенсивность роста, показатели водного обмена, активность фотосинтетического аппарата и антиоксидантной системы, а также на уровень экспрессии некоторых генов, важных для функционирования растений как в оптимальных, так и в неблагоприятных условиях, что показано при использовании в качестве объектов растений разных систематических групп. Анализ данных литературы позволяет заключить, что наночастицы золота могут быть рекомендованы для использования не только как стимуляторы роста и развития, но и в качестве адаптогенов, увеличивающих устойчивость растений к различным неблагоприятным воздействиям.

Ключевые слова: золотые наночастицы, получение, биологические эффекты, перспективы использования

DOI: 10.31857/S0015330321020202

ВВЕДЕНИЕ

Наночастицы – мельчайшие структуры размером 1–100 нм [1–3], которые в природе появляются естественным путем, например, при извержении вулканов, в случае масштабных лесных пожаров или при выветривании горных пород [4, 5]. Изучение искусственных наночастиц, положившее начало нанотехнологии, привело к широкому их использованию практически во всех сферах человеческой деятельности, а особенно эффективно – в нефтехимической промышленности, электронике, катализе, косметологии, фармацевтике и биомедицине [6–10]. Целенаправленное получение и использование нанообъектов в последние годы приобрело поистине глобальные масштабы. Так, в 2015 г. более 15% всех продуктов на мировом рынке были получены с использованием нанотехнологий, тем или иным образом включенных в процесс производства [7]. Мировой оборот рынка нанотехнологий в этом же году достиг триллиона долларов [11]. Сейчас известно уже более 1300 коммерческих нанопродуктов, применяемых в различных областях человеческой деятельности [3].

Наряду с этим многие наночастицы, например, металлические, обладающие высокой физико-химической активностью, способны проникать из окружающей среды в биологические объекты, аккумулироваться внутри них [4, 5, 12], а в дальнейшем распространяться по пищевым цепям [13–15]. Так, наночастицы золота были обнаружены не только в листьях обработанных ими растений табака, но и в тканях табачного бражника, который питался этими листьями [16]. Широкое распространение наноматериалов, их активное внедрение в жизнь людей и природу вызывает оправданное беспокойство экологов. Последствия возможных взаимодействий между наночастицами и живыми организмами, к сожалению, до сих пор не очевидны. Особенно это касается растений, ведущих прикрепленный образ жизни и наиболее уязвимых к любым неблагоприятным воздействиям. Именно поэтому научные исследования, раскрывающие сущность и последствия взаимодействий между растениями и наночастицами, сегодня приобретают особую актуальность.

Влияние наночастиц на растения зависит от целого ряда факторов: типа, размеров, концентраций наночастиц, вида растений и условий по-

Сокращения: АОС – антиоксидантная система, ЗНЧ – золотые наночастицы, ФСА – фотосинтетический аппарат

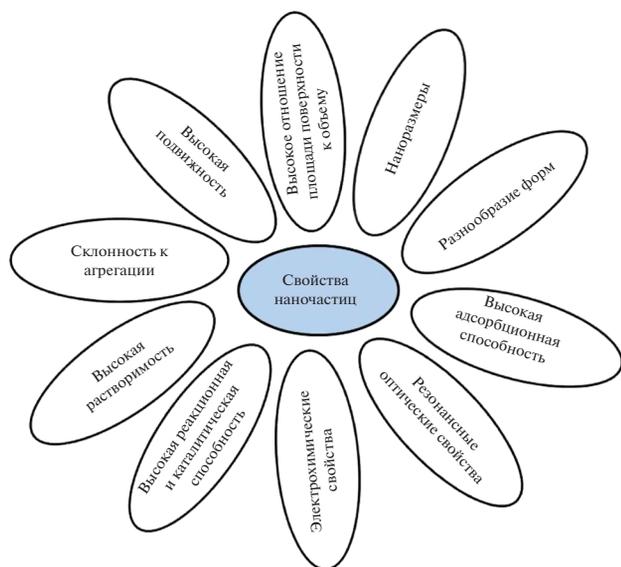


Рис. 1. Основные свойства золотых наночастиц.

становки экспериментов [4, 5, 17]. В данном обзорном исследовании мы рассматриваем влияние на высшие растения наночастиц только одного типа – золотых, наиболее активно применяемых в биомедицинской практике. В последние годы в литературе накопилось много экспериментального материала о влиянии золотых наночастиц (ЗНЧ) на растения [18–22], тогда как обзорные исследования в этой области, суммирующие и систематизирующие экспериментальные данные, немногочисленны [15, 23–25]. Учитывая сказанное, мы обобщили данные литературы об особенностях ЗНЧ, методах их получения, обратив особое внимание на возможные пути поступления ЗНЧ в растительный организм, основные эффекты и перспективы использования в физиологии растений.

ОСОБЕННОСТИ ЗОЛОТЫХ НАНОЧАСТИЦ

Подобно другим нанообъектам, ЗНЧ обладают целым рядом уникальных свойств (рис. 1). Кроме мельчайших размеров и большой площади поверхности, они также характеризуются высокой физической и химической активностью. В зависимости от заряда и покрытия ЗНЧ могут иметь разное сродство к воде и, соответственно, быть гидрофильными, гидрофобными и даже амфифильными, и это дает им возможность проникать через разнообразные барьеры, в том числе биомембраны. Высокая адсорбционная способность усиливает их каталитические свойства. Наночастицы могут аккумулироваться внутри организма и вызывать токсические эффекты [5, 12, 26, 27].

В экспериментальной биологии ЗНЧ, как правило, используют в виде коллоидных растворов,

которые имеют различную окраску – от слабых оттенков розового до интенсивного красного, а иногда – голубого и зеленого. Цвет растворов определяется размерами и формой наночастиц, а также возможностями взаимодействия электронов на их поверхности с электрическим полем падающего света [28, 29]. Именно наличие уникальных оптических свойств, связанных с возбуждением локализованных плазмонных резонансов при взаимодействии со светом, обуславливает интерес к исследованию самих ЗНЧ и их использованию в биомедицине [26, 28]. Поверхностными плазмонами в физике называются коллективные колебания электронов на поверхности металла. Возбуждение поверхностных плазмонов светом называется поверхностным плазмонным резонансом [28]. Другими словами, высокая активность электронов на поверхности наночастиц многократно увеличивается за счет способности к коллективным колебаниям под влиянием света определенной длины волны. У ЗНЧ этот эффект наблюдается в видимом и инфракрасном свете [26, 30]. Например, плазмонный резонанс ЗНЧ со средним диаметром ~ 20 нм локализован в зеленой части видимого спектра (около 520 нм), что и объясняет красный цвет их растворов [26, 28].

С точки зрения физиологии растений, эффект плазмонного резонанса особо интересен, поскольку, благодаря ему ЗНЧ могут влиять на фотосинтетический аппарат (ФСА). В опытах на изолированных хлоропластах, в искусственных фотосистемах и с интактными растениями показано, что ЗНЧ способны увеличивать активность ФСА [20, 31–33]. Предполагают, что активные электроны на поверхности наночастиц могут “улавливать” фотоны света и облегчать передачу энергии в светособирающем комплексе, вызывая внутри него плазмонное усиление фотонов. При этом более чем в 10 раз увеличивается количество возбужденных электронов [20] и многократно усиливается абсорбция света [32, 33]. Кроме того, разделение зарядов в реакционном центре происходит быстрее и эффективнее, чем в отсутствие обработки ЗНЧ [20]. Считается, что именно вследствие этих изменений увеличиваются скорости электронного транспорта, фотофосфорилирования и выхода кислорода под влиянием ЗНЧ [20, 32–34].

С другой стороны, ЗНЧ способны забирать на себя “лишнюю” энергию возбужденных электронов и, тем самым, “гасить” избыточное возбуждение хлорофилла [31, 35]. При этом наблюдается усиление фотохимического тушения и снижение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла [32]. Фактически наночастицы выступают в качестве протекторов окислительного стресса и фотоингибирования.

Таким образом, ЗНЧ обладают особыми свойствами, в том числе большой площадью поверх-

ности, высокой стабильностью и, в отличие от массивного металла, химической активностью. Кроме того, благодаря особым оптическим свойствам, ЗНЧ способны изменять активность ФСА и снижать риски развития окислительного стресса у растений. Уникальные свойства ЗНЧ позволяют предполагать, что они могут существенно изменять метаболизм растений. Однако для того, чтобы рекомендовать их к дальнейшим исследованиям, необходимо остановиться на вопросах о способах их получения.

ОСНОВНЫЕ СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ НАНОЧАСТИЦ ЗОЛОТА

В целом, методы синтеза металлических коллоидов, в том числе золотых, можно условно разделить на две большие группы в зависимости от способа их получения. Первая группа включает дисперсионные методы, основанные на диспергировании металлов, например, при их обработке плазмой, лазером, электрическим током [5, 36, 37]. Вторая группа методов – конденсационных – наиболее распространена. Конденсация – это восстановление металла из ионов соответствующих солей. В свою очередь, конденсационные методы можно классифицировать в зависимости от характера восстановителя на химический, фото- и радиохимический синтез [5, 36, 37]. Во всех случаях в процессе восстановления атомы и ионы образуют отдельные частицы, которые сливаются в кластеры все более крупных размеров, причем постепенно происходит переход от атомно-молекулярных свойств к свойствам частиц компактного металла. Этот процесс и его особенности при различных способах получения ЗНЧ подробно описаны в научной литературе [36, 37].

На сегодняшний день для химического получения различных по форме и размерам частиц нанозолота существует целый ряд доступных протоколов [36–38]. Например, широко распространенным методом получения ЗНЧ с размерами в пределах 8–70 нм для медико-биологических исследований является цитратное восстановление золотохлористоводородной кислоты. Суть метода заключается в том, что к кипящему 0.01% водному раствору золотохлористоводородной кислоты добавляют 1% водный раствор цитрата натрия в количестве, варьируемом в зависимости от требуемого размера частиц [36–39].

В последнее время появилось множество методов “зеленой” химии, использующих растения для целенаправленного получения наночастиц [40–42]. Так, при выращивании растений горчицы и *Arabidopsis* на солях золота в их клетках были обнаружены ЗНЧ [43, 44]. Наночастицы аккумулировались преимущественно в хлоропластах. Механизм этого явления не известен, однако предполагают, что в восстановлении ионов золо-

та до наночастиц могут участвовать моносахара [43], а растительные флавоноиды и другие полифенолы способствуют аккумуляции и стабилизации наноконплексов [45, 46]. Для целенаправленного синтеза ЗНЧ используют также растительные экстракты [47]. Например, частицы золота размером 10–30 нм были синтезированы в ризосомальном растворе альпинии [48]. Для синтеза нанозолота использовали экстракты из листьев кофе, чая, табака и многих других растительных объектов [49]. Однако обычно для стабилизации таких наноконплексов требуется длительное время, а приемы выделения наночастиц из экстрактов и растений еще не до конца отработаны. Кроме того, получаемые “зеленым” методом ЗНЧ зачастую полидисперсны и полиморфны.

Итак, самыми распространенными и востребованными в научных кругах остаются методы химического восстановления ЗНЧ из его солей [38]. Доступность этих методов позволяет широко использовать ЗНЧ в экспериментальных исследованиях.

ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ ЗОЛОТЫХ НАНОЧАСТИЦ В РАСТЕНИЯ

Вопрос о возможных способах проникновения наночастиц в растительный организм, а также механизмах их дальнейшего перемещения по тканям и клеткам растений является на сегодняшний день наиболее спорным, поэтому мы провели краткий обзор литературных источников, освещающих основные гипотезы и результаты экспериментальных исследований по данному вопросу.

Первые работы, посвященные проникновению ЗНЧ в растения, появились в 70-е годы прошлого века [50]. Недавно опубликовано несколько обзоров, в которых рассмотрены вопросы взаимодействия металлических наночастиц с высшими растениями [51–54]. Подчеркнем, что к настоящему времени способность ЗНЧ проникать в растительные ткани, а также перемещаться и накапливаться в клетках растений, уже многократно экспериментально доказана. В частности, на проростках пшеницы с использованием методов люминесценции и масс-спектрометрии показано, что ЗНЧ различного размера (3, 5 и 10 нм), проникая через поверхность листьев, за 7 сут распространяются по всему организму, аккумулируются в корнях и даже частично выводятся в почву [21]. В исследованиях на проростках арбуза методом масс-спектрометрии установлено, что уже через 48 ч после опрыскивания листьев растворами, содержащими ЗНЧ разных размеров и форм, их обнаруживали как в листьях, так и в корнях [55]. В сосудах корней табака, выдержанного на растворах ЗНЧ размером 3.5 и 18 нм, они были выявлены спустя 3 сут при помощи рентгеновского микроскопа [56]. С использованием электронной микроскопии ЗНЧ обнаружены в клет-

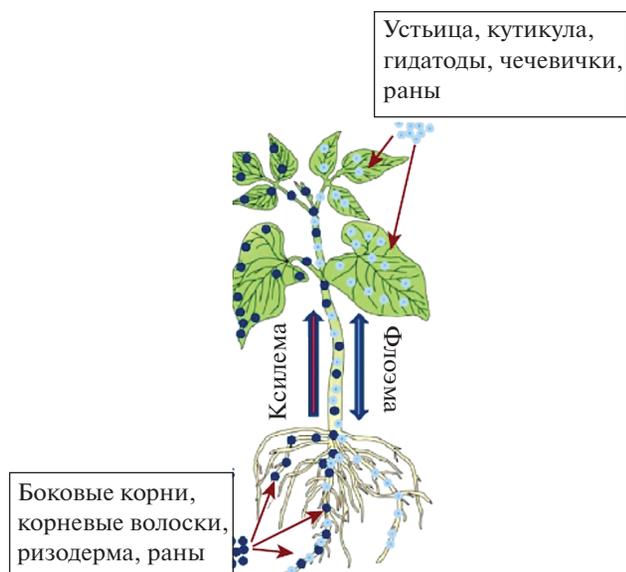


Рис. 2. Гипотетические пути проникновения наночастиц в растения и их транспорта в растении [58].

ках корней горчицы и арбуза, выращиваемых на растворах наночастиц [18, 57].

Следовательно, ЗНЧ способны попадать в ткани растений как через корневую систему, так и через листья. Однако механизмы этого феномена до сих пор не до конца ясны и обсуждаются, по большей части, гипотетически (рис. 2, 3).

Скорее всего, в корневую систему наночастицы попадают вместе с поглощаемой водой – через боковые корни, корневые волоски и клетки ризодермы [58, 59]. Основным способом проникновения наночастиц через листья считают устьица [21, 55, 60]. Представленные в цитируемых работах результаты можно использовать для идентификации транспортного пути наночастиц из ксилемы во флоэму. Также предполагается, что благодаря своей амфифильности наночастицы могут “просачиваться” через липофильный кутикулярный слой [21, 55] или разрушать восковый слой кутикулы и попадать таким образом в лист [21, 58]. Кроме того, наночастицы могут проникать в надземные части растений через гидатоды, трихомы и чечевички [58].

В экспериментальных исследованиях широко используется такой способ обработки растений наночастицами, как замачивание семян в их растворах. Вероятнее всего, в этом случае наночастицы проникают внутрь семян пассивно с водой, а также через разрушенные участки семенной кожуры [61]. Однако механизм дальнейшей “работы” наночастиц при таком их способе попадания в растительный организм не изучен, хотя экспериментально доказано, что растения, выращенные из семян, обработанных ЗНЧ, отличаются от контрольных (необработанных) по целому ряду показателей [20, 45, 48].

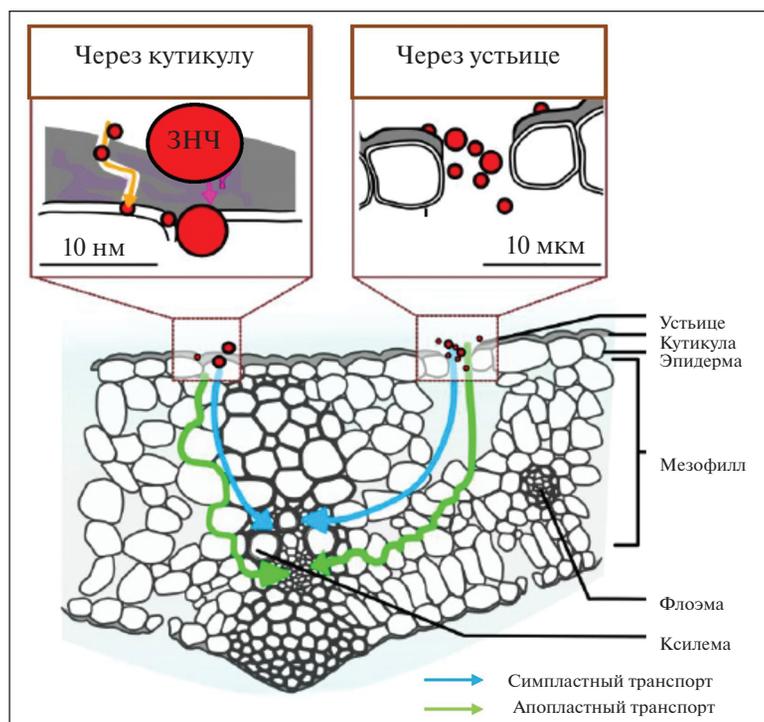


Рис. 3. Гипотетическая модель поступления наночастиц в клетки и ткани листа [21].

Главным барьером на пути наночастиц считается клеточная стенка [4, 58]. Как предполагают, небольшие наночастицы (до 20 нм) способны проходить через поры клеточной стенки, размеры которых варьируют в пределах от 5 до 20 нм [4, 58]. Известно, что в клетки попадают наночастицы и больших размеров, которые, по всей вероятности, разрушают клеточные филаменты, образуя для себя проходы внутрь клеток [4, 58]. Затем они могут передвигаться между клетками по апопласту или же, преодолев плазмалемму, двигаться по симпласту [21, 58, 59].

Казалось бы, именно межклеточный симпластный транспорт теоретически возможен даже для довольно крупных наночастиц, способных преодолеть барьер в виде плазмодесм, достигающих размеров 50 нм [58]. Однако самым “узким” местом в дискуссии о передвижении наночастиц по растительному организму является именно вопрос об их проникновении в клетку через плазмалемму. Наиболее очевидной представляется возможность преодоления этого барьера путем эндоцитоза [62, 63]. В работе Moscatelli с соавт. [64] были использованы отрицательно и положительно заряженные ЗНЧ для исследования процессов эндоцитоза в прорастающих пыльцевых трубках табака. При помощи электронной микроскопии продемонстрировано, что ЗНЧ быстро захватываются путем эндоцитоза и оказываются в мембранных везикулах. Некоторые авторы полагают, что амфифильные наночастицы могут попадать в клетки непосредственно через липидный слой мембраны [4].

По сути, основными ограничивающими факторами на пути наночастиц по растительному организму являются их размеры, химические свойства (гидрофильность или липофильность) и заряд, который может способствовать успешному эндоцитозу в клетки [21]. При этом эффективность проникновения ЗНЧ в ткани растения зависит от размера и поверхностного заряда наночастиц. Эксперименты показывают, что положительно заряженные ЗНЧ активно поглощаются только корнями растений, в то время как отрицательно заряженные ЗНЧ способны эффективно перемещаться от корней в стебли и листья [63]. Считается, что внутри организма наночастицы способны вступать в контакты с белками, липидами и углеводами, формируя вокруг себя “органическую корону”, которая способствует дальнейшему преодолению биологических барьеров [26]. Двигаясь далее по растительному организму, наночастицы могут вызывать спектр разнообразных изменений у растений (табл. 1).

ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ВЛИЯНИЯ НАНОЧАСТИЦ ЗОЛОТА НА РАСТЕНИЯ

Анализ литературных источников наглядно демонстрирует, что влияние ЗНЧ на высшие растения зависит от многих факторов [76]. Более того, единой схемы проведения опытов в этом направлении пока не существует, и эксперименты проводятся на достаточно широком ряде объектов с использованием наночастиц разных размеров и концентраций коллоидных растворов (табл. 1). Кроме того, наночастицами обрабатывают как корни [18, 67, 69], так и листья [21, 32, 45, 48]. Длительность экспозиции с ЗНЧ может колебаться от нескольких часов до месяца (табл. 1). Диапазон размеров наночастиц, как правило, варьирует в пределах от 3 до 60 нм, хотя чаще всего применяются частицы со средним диаметром 10–20 нм (табл. 1). Стоит признать, что такое разнообразие подходов к проблеме значительно затрудняет анализ имеющихся экспериментальных данных. Мы проанализировали сведения об ответных реакциях растений на ЗНЧ, учитывая только зависимость от концентрации используемых коллоидных растворов.

Подчеркнем, что эффекты растворов нанозолота в концентрациях до 200 мкг/мл носят преимущественно стимулирующий характер на растения, влияя при этом на многие процессы в нем. Наиболее часто отмечают эффекты нанозолота на интенсивность ростовых процессов. В частности, повышение скорости прорастания семян и интенсивности роста под влиянием ЗНЧ в концентрации до 200 мкг/мл показаны на примере пшеницы и овса [45], кукурузы [48], ячменя [70], *Arabidopsis* [68], маша [20], горчицы [18, 66], табака [16], гладиолуса [72], рукколы [74], лаванды [75], моркови [77], арбуза [57]. Кроме того, обработка ЗНЧ в концентрации до 80 мкг/мл стимулировала устьичную проводимость у пшеницы [21] и увеличение содержания воды в листьях *Arabidopsis* [68]. На моделях хризантемы, герберы и стрептокарпуса показана стимуляция ЗНЧ ризогенеза [78].

Заметное влияние ЗНЧ оказывают на ФСА растений [79]. Исследователи отмечают усиление интенсивности фотосинтеза [21], скорости электронного транспорта [20], выхода кислорода и реакции Хилла [20, 32], изменение параметров флюоресценции [21, 32], увеличение содержания фотосинтетических пигментов [20, 48, 66] и числа тилакоидов в гранах хлоропластов [48] под влиянием нанозолота в концентрации до 100 мкг/мл.

Кроме того, ЗНЧ способны уменьшать риски окислительного стресса. Так, снижение содержания МДА и пероксида водорода (H_2O_2) в листьях растений отмечены под влиянием небольших (10 и 25 мкг/мл) концентраций нанозолота [66]. При этом ЗНЧ в концентрации до 100 мкг/мл стимулировали накопление пролина в листьях горчи-

Таблица 1. Основные эффекты наночастиц золота на высшие растения.

Размеры наночастиц, концентрации растворов	Объект	Способ внесения золота	Длительность экспозиции	Наблюдаемые эффекты	Ссылки
10 нм 62, 100 и 116 мкг/мл	<i>Cucumis sativus</i> <i>Lactuca sativa</i>	Через семена	7 сут	Нет эффекта на прорастание семян и рост корней	[65]
10–20 нм 10, 25, 50, 100 мкг/мл	<i>Brassica juncea</i>	Через семена и листья	30 сут	Усиление темпов прорастания семян, интенсивности роста растений, увеличение диаметра стебля, числа листьев и побегов, снижение содержания МДА в листьях, увеличение содержания хлорофиллов, увеличение количества стручков и семян. Концентрации 50 и 100 мкг/мл – увеличение содержания МДА в листьях	[66]
250, 750 мкг/мл	<i>Cucurbita pepo</i>	Через корни	6 сут	Нет эффектов на рост растений и транспирацию	[67]
24 нм 10 и 80 мкг/мл	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Через семена	15 сут	Усиление темпов прорастания семян, интенсивности роста растений, увеличение содержания воды в листьях, активности ферментов АОС, изменение уровня экспрессии ряда микроРНК, увеличение количества семян.	[68]
50 нм 100–400 мкг/мл	<i>Brassica juncea</i>	Через корни	10 сут	Усиление роста, накопление в листьях пролина, увеличение активности ферментов АОС. Концентрация 400 мкг/мл – увеличение содержания H_2O_2 в листьях	[18]
15 × 62 наностержни 5, 10 и 20 мкг/мл	<i>Citrullus lanatus</i>	Через семена и корни	3 сут	Усиление темпов прорастания семян, интенсивности роста растений, увеличение содержания МДА в листьях, увеличение активности ферментов АОС.	[57]
2–21 нм 1, 3, 5, 8 и 10 мкг/мл	<i>Hordeum vulgare</i>	Через корни	14 сут	Снижение темпов роста растений	[69]
10–30 нм 5, 10 и 15 мкг/мл	<i>Zea mays</i>	Через семена	10 сут	Усиление темпов прорастания семян, интенсивности роста растений, увеличение содержания хлорофиллов, общего количества протеинов и растворимых сахаров в листьях, увеличение числа тилакоидов в хлоропластах.	[48]
3, 10 и 50 нм 10 мкг/мл	<i>Triticum aestivum</i>	Через листья	7 сут	Усиление интенсивности роста, устьичной проводимости, фотосинтеза, увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла.	[21]

Таблица 1. Окончание

Размеры наночастиц, концентрации растворов	Объект	Способ внесения золота	Длительность экспозиции	Наблюдаемые эффекты	Ссылки
15–20 нм 1, 100 и 1000 мкг/мл	<i>Vigna radiata</i>	Через семена, корни и листья	30 сут	Усиление интенсивности роста, скорости транспорта электронов, увеличение содержания фотосинтетических пигментов, липидов, общего количества белка и растворимых сахаров в листьях	[20]
20 нм 20 и 50 мкг/мл	<i>Pennisetum glaucum</i>	Через семена	5 сут	Усиление темпов прорастания семян, интенсивности роста растений	[61]
15 и 50 нм 50, 10 и 1 мкг/мл	<i>Hordeum vulgare</i>	Через семена	3 сут	Усиление темпов прорастания семян, стимуляции роста coleoptилей и корней	[70]
12, 20, 60 нм 10, 100, 500 и 1000 мкг/мл	<i>Oryza sativa</i>	Через семена	7 сут	Нет эффектов на темпы роста, содержание H ₂ O ₂ и МДА в листьях.	[71]
30–40 нм 100 и 200 мкг/мл	<i>Triticum aestivum</i> <i>Avena sativa</i>	Через семена	10 сут	Увеличение прорастания семян, длины корней и массы листьев	[45]
10–14 нм	<i>Robinia pseudoacacia</i>	Через листья	5–86 ч	Увеличение скорости реакции Хилла, выхода кислоты, усиление фотохимического и снижение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла.	[32]
5, 10, 15 нм 30, 100 мг/л	<i>Nicotiana tabacum</i>	Через семена	3–7 сут	Усиление роста	[16]
25 нм 500–1000 мкМ	<i>Gloriosa superba</i>	Через семена	40 сут	Повышение скорости прорастания семян, вегетативного роста	[72]
20 нм 50 мг/л	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Через корни	5 сут	Отсутствие эффекта	[73]
20 нм 30 мг/л	<i>Eruca sativa</i>	Через семена	6 нед.	Увеличение всхожести, увеличение длины корней и побегов	[74]
24 нм 1, 2, 5, 10, 20, 50 мг/л	<i>Lavandula angustifolia</i>	Через листья	4 нед.	Стимуляция образования побегов, увеличение длины корней и массы растений	[75]

цы [18], а также активность ферментов антиоксидантной системы (АОС) у *Arabidopsis* [68], горчицы [18] и арбуза [57].

Интересные данные получены Kumar с соавт. [68] на 2-недельных проростках *A. thaliana*, семена которого замачивали в растворах нанозолота (24 нм; 10 и 80 мкг/мл). Авторами отмечено усиление темпов роста, увеличение числа боковых корней, содержания воды в листьях, активности антиоксидантных ферментов и даже увеличение числа семян под влиянием ЗНЧ [68]. Параллельно показано изменение уровня экспрессии ряда микроРНК (miR398, miR408, miR164, miR167 и miR169), задействованных в регуляции развития растений *A. thaliana*. Известно, например, что miR398 участвует в регуляции экспрессии генов, кодирующих супероксиддисмутазу, а также генов, регулирующих прорастание семян и рост растений. Изменение экспрессии miR167 и miR169 может влиять на размер проростков, быть причиной их раннего цветения и созревания семян. К этому стоит добавить, что отмеченные изменения могли быть результатом влияния ЗНЧ на работу путей передачи сигнала ауксина, поскольку одна из мишеней miR167 — факторы ответа на ауксин, в частности, ARF8 [68].

Увеличение концентрации используемых растворов нанозолота может приводить к токсическим эффектам. Например, в опытах на растениях горчицы показано, что 10-суточная экспозиция на растворах ЗНЧ в концентрациях 50 и 100 мкг/мл не вызывала накопления H_2O_2 в листьях, но оно наблюдалось при обработке нанозолотом в концентрации 400 мкг/мл [18]. Низкие концентрации ЗНЧ также могут оказывать негативное действие на растительный организм, но при увеличении экспозиции с ЗНЧ. Например, в экспериментах на горчице установлено, что даже обработка ЗНЧ в концентрациях 50 и 100 мкг/мл приводила к повышению содержания МДА и H_2O_2 в листьях, то есть усиливала окислительный стресс растений при увеличении продолжительности экспозиции с ЗНЧ до 30 сут [66].

Имеют значение и видовые особенности объектов. В опытах на сое показано, что концентрации нанозолота до 1000 мкг/мл стимулировали рост и увеличение содержания фотосинтетических пигментов [20], в то время как у ячменя даже концентрация 50 мкг/мл вызывала угнетение роста [69]. В ряде работ отмечено отсутствие эффекта ЗНЧ на растения риса, латука, перца, цуккини, фасоли и огурца [65, 67, 71, 73]. И всего лишь у некоторых видов отмечается ингибирующее действие ЗНЧ на рост и развитие растений, в частности табака, полыни, ячменя, [56, 80, 81], увеличение хромосомных aberrаций и снижение митотического индекса у лука [82, 83].

Резюмируя вышесказанное, отметим, что ЗНЧ влияют на многие процессы в высших растениях, причем чаще всего, в низких концентрациях оказывают стимулирующее действие на них. Данные литературы свидетельствуют, что при постановке опытов и анализе экспериментальных данных важно учитывать все возможные факторы влияния наночастиц на растения.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗОЛОТЫХ НАНОЧАСТИЦ В ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Итак, в целом ряде исследований показано, что ЗНЧ способны проникать в растительный организм и влиять на многие процессы в нем, а именно: на рост, водный обмен, фотосинтез и активность антиоксидантных ферментов. Эти данные позволяют, на наш взгляд, рекомендовать ЗНЧ для дальнейшего использования в физиологии растений в качестве стимуляторов роста и развития.

Известны исследования, в которых проведены тесты с целью выявления концентраций коллоидных растворов ЗНЧ, оказывающих наиболее выраженные стимулирующие эффекты на растения. Например, в опытах на кукурузе показано, что из семян, обработанных нанозолотом в концентрациях 5, 10 и 15 мкг/мл, выростали растения, отличающиеся от контрольных (необработанных) большими показателями интенсивности роста и фотосинтеза. Кроме того, у обработанных растений было увеличено содержание белков, сахаров и хлорофиллов в листьях, а также число тилакоидов в хлоропластах [48]. Опираясь на данные концентрационного теста, авторы исследования рекомендуют прайминг семян ЗНЧ в концентрации 10 мкг/мл как доступный метод стимуляции роста и развития растений [48]. В опытах на горчице с использованием концентраций ЗНЧ 10, 25, 50 и 100 мкг/мл показано, что именно нанозолото в концентрации 10 мкг/мл максимально снижает содержание МДА и H_2O_2 в листьях, то есть уменьшает риски окислительного стресса [66]. В экспериментах, проведенных на горчице и *Arabidopsis*, установлено, что ЗНЧ в концентрации 10 мкг/мл вызывали не только максимально выраженные физиологические эффекты, но и значительное (до трех раз) увеличение урожая семян у растений [66, 68]. В других работах были рекомендованы более высокие (50 мкг/мл) или низкие концентрации (1 мкг/мл) нанозолота как максимально стимулирующие рост растений [61, 69]. Безусловно, исследования в этом направлении представляются перспективными для современной науки и сельского хозяйства и должны быть продолжены.

Еще одним важным направлением в современной физиологии растений является поиск адаптогенов, увеличивающих стрессоустойчивость. Основной задачей ученых, работающих в данном направ-

лении, является поиск адаптогенов, не только позволяющих растениям противостоять неблагоприятным условиям среды, но и способствующих более полной реализации генетического потенциала без особых для сельского хозяйства потерь. В этом плане использование ЗНЧ видится достаточно актуальным.

С одной стороны, ЗНЧ способны изменять интенсивность таких важных процессов в растительном организме, как рост и фотосинтез. Как известно, именно баланс между ростом и фотосинтезом обеспечивает выживаемость и устойчивость растений в неблагоприятных условиях среды. С другой стороны, важнейшим неспецифическим механизмом защиты растений от стрессоров разной природы является активность АОС, на которую также влияют ЗНЧ. Кроме того, ЗНЧ могут снижать риски окислительного стресса, выступая в качестве фотопротекторов. Важным фактом являются данные о влиянии ЗНЧ на изменения экспрессии генов, необходимых для функционирования растений как в оптимальных, так и в неблагоприятных условиях. Отметим, что такого рода данные получены и с использованием наночастиц других металлов. Например, наночастицы серебра изменяют экспрессию генов, кодирующих ферменты АОС [84, 85], а наночастицы оксида титана усиливают экспрессию ряда генов, кодирующих белки и ферменты ФСА [86].

Приведенные в настоящем обзоре данные литературы позволяют надеяться, что ЗНЧ могут использоваться как адаптогены, усиливающие устойчивость растений к стрессам. Так, при использовании наночастиц других металлов показано, что у растений нута, выращенных из семян, обработанных наночастицами оксида титана, в условиях закалывания при 4°C был снижен уровень пероксида водорода в листьях (по сравнению с необработанными растениями), повышена активность ферментов рибулозобисфосфаткарбоксилазы и фосфоенолпируваткарбоксикиназы, а также увеличены уровни экспрессии генов, кодирующих эти ферменты и белки светособирающего комплекса [86–89]. Авторы считают, что наночастицы оксида титана в концентрации 5 мкг/мл защищают растения от окислительного стресса в условиях действия низкой температуры и рекомендуют их для повышения холодоустойчивости растений. В опытах на томате показано, что наночастицы оксида титана поддерживают работу ФСА в условиях высокотемпературного стресса [90]. Негативные эффекты низкой и высокой температуры на растения томата нивелировали наночастицы селена [91], а применение наночастиц оксида цинка увеличивали солеустойчивость люпина [92]. В экспериментах на пшенице и томате показано, что обработка наночастицами серебра повышает солеустойчивость растений [93] и изменяет

экспрессию генов стрессового ответа на солевой стресс [94].

Таким образом, уже ведутся исследования возможного участия наночастиц разных металлов в моделировании стрессоустойчивости растений, и, на наш взгляд, ЗНЧ необходимо подробно изучать в этом направлении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наночастицы золота относятся к уникальным структурам, дальнейшее изучение которых может иметь большое значение для физиологии растений и сельского хозяйства. Во-первых, благодаря особым физическим и химическим свойствам, ЗНЧ способны проникать в растительный организм через семена, корневую систему или листья. Кроме того, ЗНЧ достаточно легко передвигаются внутри растений и накапливаются в их клетках и тканях. В отличие от наночастиц других металлов, ЗНЧ чаще всего (если речь идет о невысоких концентрациях) стимулируют рост и развитие растений. Доступность методов химического синтеза ЗНЧ, а также влияние ЗНЧ на ряд физиологических процессов растений позволяют предложить их для дальнейших исследований в качестве стимуляторов роста и развития. При проведении исследований в этом направлении необходимо принимать во внимание все возможные факторы, определяющие ответные реакции растений, а именно: размеры частиц, их форму, химические свойства, концентрации используемых коллоидов, способ внесения частиц, длительность экспозиции, особенности объекта.

Учитывая неблагоприятные природные условия на большей части нашей страны, а также темпы роста антропогенной нагрузки в XXI веке, особую роль приобретает проблема поиска адаптогенов, усиливающих устойчивость растений к стрессам. Опираясь на данные литературы о влиянии нанозолота и других металлических наночастиц на растения, логично апробировать ЗНЧ в исследованиях, где будет выявлена их роль как адаптогенов. Такого рода исследования существенно расширят представления об адаптационном потенциале растений, феномене устойчивости и возможностях использования нанотехнологий в современной науке, в частности в физиологии растений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-04-00469.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Niemeyer C.M., Mirkin C.A.* Nanobiotechnology: Concepts, Applications and Perspectives. Weinheim: Wiley, 2004. 491 p.
2. *Hossain Z., Mustafa G., Komatsu S.* Plant responses to nanoparticle stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2015. V. 16. P. 26644. <https://doi.org/10.3390/ijms161125980>
3. *Saranya S., Aswani R., Remakanthan A., Radhakrishnan E.K.* Nanotechnology in Agriculture // *Nanotechnology for Agriculture: Advances for Sustainable Agriculture* / Eds. Panpatte D.G., Jhala Y.K. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd, 2019. P. 1.
4. *Navarro E., Baun A., Behra R., Hartmann N.B., Filser J., Miao A.-J., Quigg A., Santschi P.H., Sigg L.* Environmental behavior and ecotoxicity of engineered nanoparticles to algae, plants, and fungi // *Ecotoxicology*. 2008. V. 17. P. 372. <https://doi.org/10.1007/s10646-008-0214-0>
5. *Андрусишина И.Н.* Наночастицы металлов: способы получения, физико-химические свойства, методы исследования и оценка токсичности // *Украинский журнал современных проблем токсикологии*. 2011. № 3. С. 5.
6. *Dykman L., Khlebtsov N.* Gold nanoparticles in biomedical applications: recent advances and perspectives // *Chem. Soc. Rev.* 2012. V. 41. P. 2256.
7. *Husen A., Siddiqi K.S.* Phytosynthesis of nanoparticles: concept, controversy and application // *Nanoscale Res. Lett.* 2014. V. 9: 229. <https://doi.org/10.1186/1556-276X-9-229>
8. *Diita A., Arshad M., Ibrahim M.* Nanoparticles in sustainable agricultural crop production: applications and perspectives // *Nanotechnology and plant sciences: Nanoparticles and their impact on plants* / Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. N.Y.: Springer, 2015. P. 55.
9. *Thul S.T., Sarangi B.K.* Implications of nanotechnology on plant productivity and its rhizospheric environment // *Nanotechnology and plant sciences: Nanoparticles and their impact on plants* / Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. N.Y.: Springer, 2015. P. 37.
10. *Rai P.K., Kumar V., Lee S., Raza N., Kim K.-H., Ok Y.S., Tsang D.C.W.* Nanoparticle-plant interaction: Implications in energy, environment, and agriculture // *Environ. Int.* 2018. V. 119. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.06.012>
11. *Elemike E., Uzoh I.M., Onwudiwe D.C., Babalola O.O.* The role of nanotechnology in the fortification of plant nutrients and improvement of crop production // *Appl. Sci.* 2019. V. 9. 499. <https://doi.org/10.3390/app9030499>
12. *Masarovičová E., Kráľová K.* Metal nanoparticles and plants // *Ecol. Chem. Eng. S.* 2013. V. 20. P. 9. <https://doi.org/10.2478/eces-2013-0001>
13. *Rico C.M., Majumdar S., Duarte-Gardea M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L.* Interaction of nanoparticles with edible plants and their possible implications in the food chain // *J. Agric. Food Chem.* 2011. V. 59. P. 3485. <https://doi.org/10.1021/jf104517j>
14. *Unrine J.M., Shoults-Wilson W.A., Zhurbich O., Bertsch P.M., Tsyusko O.V.* Trophic transfer of Au nanoparticles from soil along a simulated terrestrial food chain // *Environ. Sci. Technol.* 2012. V. 46. P. 9753. <https://doi.org/10.1021/es3025325>
15. *Siddiqi Kh.S., Husen A.* Engineered gold nanoparticles and plant adaptation potential // *Nanoscale Res. Lett.* 2016. V. 11: 400. <https://doi.org/10.1186/s11671-016-1607-2>
16. *Judy J.D., Unrine J.M., Bertsch P.M.* Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain // *Environ. Sci. Technol.* 2011. V. 45. P. 776. <https://doi.org/10.1021/es103031a>
17. *Rizwan M., Ali Sh., Qayyum M.F., Ok Y.S., Adrees M., Ibrahim M., Zia-ur-Rehman M., Farid M., Abbas F.* Effect of metal and metal oxide nanoparticles on growth and physiology of globally important food crops: A critical review // *J. Hazard. Mater.* 2016. V. 322. P. 2. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.05.061>
18. *Gunjan B., Zaidi M.G.H., Sandeep A.* Impact of gold nanoparticles on physiological and biochemical characteristics of *Brassica juncea* // *J. Plant Biochem. Physiol.* 2014. V. 2. <https://doi.org/10.4172/2329-9029.1000133>
19. *Mura S., Greppi G., Irudayaraj J.* Latest developments of nanotoxicology in plants // *Nanotechnology and plant sciences: Nanoparticles and their impact on plants* / Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. N.Y.: Springer, 2015. P. 125.
20. *Das S., Debnath N., Pradhan S., Goswami A.* Enhancement of photon absorption in the light-harvesting complex of isolated chloroplast in the presence of plasmonic gold nanosol – a nanobionic approach towards photosynthesis and plant primary growth augmentation // *Gold Bull.* 2017. V. 50. P. 247. <https://doi.org/10.1007/s13404-017-0214-z>
21. *Avellan A., Yun J., Zhang Y., Spielman-Sun E., Unrine J.M., Thieme J., Li J., Lombi E., Bland G., Lowry G.V.* Nanoparticle size and coating chemistry control foliar uptake pathways, translocation and leaf-to-rhizosphere transport in wheat // *ACS Nano.* 2019. V. 13. P. 5291. <https://doi.org/10.1021/acsnano.8b09781>
22. *Jampiek J., Kral'ová K.* Beneficial effects of metal- and metalloid-based nanoparticles on crop production // *Nanotechnology for Agriculture: Advances for Sustainable Agriculture* / Eds. Panpatte D.G., Jhala Y.K. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd, 2019. P. 161.
23. *Дыкман Л.А., Богатырев В.А., Соколов О.И., Плотников В.К., Репко Н.В., Салфетников А.А.* Взаимодействие наночастиц золота, серебра и магния с растительными объектами // *Научный журнал КубГАУ*. 2016. № 6. С. 675.
24. *Дыкман Л.А., Шеголев С.Ю.* Взаимодействие растений с наночастицами благородных металлов // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. Т. 52. С. 13. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2017.1.13rus>
25. *Dykman L.A., Shchyogolev S.Y.* The effect of gold and silver nanoparticles on plant growth and development // *Metal Nanoparticles: Properties, synthesis and applications* / Eds. Saylor Y., Irby V. Hauppauge: Nova Science Publishers, 2018. P. 263.

26. *Alkilany A.M., Murphy C.J.* Toxicity and cellular uptake of gold nanoparticles: what we have learned so far? // *J. Nanopart. Res.* 2010. V. 12. P. 2313. <https://doi.org/10.1007/s11051-010-9911-8>
27. *Khlebtsov N.G., Dykman L.A.* Biodistribution and toxicity of engineered gold nanoparticles: A review of *in vitro* and *in vivo* studies // *Chem. Soc. Rev.* 2011. V. 40. P. 1647. <https://doi.org/10.1039/c0cs00018c>
28. *Хлебцов Н.Г.* Оптика и биофотоника частиц с плазмонным резонансом // *Квантовая электроника.* 2008. № 6. С. 504.
29. *Дыкман Л.А., Богатырев В.А., Щеголев С.Ю., Хлебцов Н.Г.* Золотые наночастицы: синтез, свойства, биомедицинское применение. Москва: Наука, 2008. 319 с.
30. *Kelly K.L., Coronado E., Zhao L.L., Schatz G.C.* The optical properties of metal nanoparticles: the influence of size, shape, and dielectric environment // *J. Phys. Chem. B.* 2003. V. 107. P. 668. <https://doi.org/10.1021/jp026731y>
31. *Falco W.F., Botero E.R., Falczo E.A., Santiago E.F., Bagnato V.S., Caires A.R.L.* *In vivo* observation of chlorophyll fluorescence quenching induced by gold nanoparticles // *J. Photochem. Photobiol. A.* 2011. V. 225. P. 65. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2011.09.027>
32. *Torres R., Diz V., Lagorio M.G.* Effects of gold nanoparticles on the photophysical and photosynthetic parameters of leaves and chloroplasts // *Photochem. Photobiol. Sci.* 2018. V. 17. P. 505. <https://doi.org/10.1039/C8PP00067K>
33. *Mezqacasa A.V., Queiroz A.M., Graciano D.E., Pontes M.S., Santiago E.F., Oliveira I.P., Lopez A.J., Casagrande G.A., Scherer M.D., dos Reis D.D., Oliveira S.L., Caires A.R.L.* Effects of gold nanoparticles on photophysical behaviour of chlorophyll and pheophytin // *J. Photochem. Photobiol. A.* 2020. V. 389: 112252. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2019.112252>
34. *Li X., Sun H., Mao X., Lao Y., Chen F.* Enhanced photosynthesis of carotenoids in microalgae driven by light-harvesting gold nanoparticles // *ACS Sustainable Chem. Eng.* 2020. V. 8. P. 7600. <https://doi.org/10.1021/acssuschemeng.0c00315>
35. *Barazzouk S., Bekalé L., Kamat P.V., Hotchandani S.* Enhanced photostability of chlorophyll-*a* using gold nanoparticles as an efficient photoprotector // *J. Mater. Chem.* 2012. V. 22. P. 25316. <https://doi.org/10.1039/C2JM33681B>
36. *Богатырев В.А., Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г.* Методы синтеза наночастиц с плазмонным резонансом. Саратов: СГУ им. Н.Г. Чернышевского, 2009. 35 с.
37. *Дыкман Л., Khlebtsov N.* Gold nanoparticles in biomedical applications. Boca Raton: CRC Press, 2017. 332 p.
38. *Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г.* Методы химического синтеза коллоидного золота // *Успехи химии.* 2019. Т. 88. С. 229. <https://doi.org/10.1070/RCR4843>
39. *Frens G.* Controlled nucleation for the regulation of the particle size in monodisperse gold suspensions // *Nature Phys. Sci.* 1973. V. 241: 035012. P. 20.
40. *Mittal A.K., Chisti Y., Banerjee U.C.* Synthesis of metallic nanoparticles using plant extracts // *Biotechnol. Adv.* 2013. V. 31. P. 346. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.01.003>
41. *Makarov V.V., Love A.J., Sinitsyna O.V., Makarova S.S., Yaminsky I.V., Taliansky M.E., Kalinina I.N.O.* “Green” nanotechnologies: synthesis of metal nanoparticles using plants // *Acta Naturae.* 2014. V. 6. P. 35.
42. *Чумаков Д.С., Соколов А.О., Богатырев В.А., Соколов О.И., Селиванов Н.Ю., Дыкман Л.А.* “Зеленый” синтез наночастиц золота с использованием культур клеток *Arabidopsis thaliana* и *Dunaliella salina* // *Российские нанотехнологии.* 2018. Т. 13. С. 85.
43. *Beattie I.R., Haverkamp R.G.* Silver and gold nanoparticles in plants: sites for the reduction to metal // *Metalomics.* 2011. V. 3. P. 628. <https://doi.org/10.1039/c1mt00044f>
44. *Taylor A.F., Rylott E.L., Anderson Ch.W.N., Bruce N.C.* Investigating the toxicity, uptake, nanoparticle formation and genetic response of plants to gold // *PLoS One.* 2014. V. 9: e93793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093793>
45. *Joshi A., Nayyar A., Dharamvir K., Verma G.* Detection of gold nanoparticles signal inside wheat (*Triticum aestivum* L.) and oats (*Avena sativa*) seedlings // *AIP Conference Proceedings.* 2018. V. 1953: 030058. <https://doi.org/10.1063/1.5032393>
46. *Liu H., Zhang X., Xu Z., Wang Y., Ke Y., Jiang Z., Yuan Z., Li H.* Role of polyphenols in plant-mediated synthesis of gold nanoparticles: identification of active components and their functional mechanism // *Nanotechnology.* 2020. V. 31: 415601. <https://doi.org/10.1088/1361-6528/ab9e25>
47. *Ghosh K., Satapathy S.S., Ghosh S., Jauhari S., Kundu C.N., Si S.* Green chemistry approach for gold nanoparticles synthesis using plant extracts: a potential material towards catalysis and biology // *Adv. Nat. Sci. Nanosci. Nanotechnol.* 2020. V. 11: 115. <https://doi.org/10.1088/2043-6254/ab9f2b>
48. *Mahakham W., Theerakulpisut P., Maensiri S., Phumying S., Sarmah A.K.* Environmentally benign synthesis of phytochemicals-capped gold nanoparticles as nanopriming agent for promoting maize seed germination // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 573. P. 1089. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.120>
49. *Горелкин П., Калинина Н., Лав А., Макаров В., Тальянский М., Яминский И.* Синтез наночастиц с использованием растений // *Наноиндустрия.* 2012. № 7. С. 16.
50. *Shacklette H.T., Lakin H.W., Hubert A.E., Curtin G.C.* Absorption of gold by plants. Washington: United States Government Printing Office, 1970. 28 p.
51. *Chen H.* Metal based nanoparticles in agricultural system: behavior, transport, and interaction with plants // *Chem. Spec. Bioavailab.* 2018. V. 30. P. 123. <https://doi.org/10.1080/09542299.2018.1520050>
52. *Khan M.R., Adam V., Rizvi T.F., Zhang B., Ahamad F., Josko I., Zhu Y., Yang M., Mao C.* Nanoparticle-plant interactions: two-way traffic // *Small.* 2019. V. 15: e1901794. <https://doi.org/10.1002/smll.201901794>

53. Banerjee K., Pramanik P., Maity A., Joshi D.C., Wani S.H., Krishnan P. Methods of using nanomaterials to plant systems and their delivery to plants (mode of entry, uptake, translocation, accumulation, biotransformation and barriers) // *Advances in Phytonanotechnology. From Synthesis to Application* / Eds. Ghorbanpour M., Wani S.H. Cambridge: Academic Press, 2019. P. 123.
54. Lv J., Christie P., Zhang S. Uptake, translocation, and transformation of metal-based nanoparticles in plants: recent advances and methodological challenges // *Environ. Sci.: Nano*. 2019. V. 6. P. 41. <https://doi.org/10.1039/C8EN00645H>
55. Raliya R., Franke Ch., Chavalmane S., Nair R., Reed N., Pratim B. Quantitative understanding of nanoparticle uptake in watermelon plants // *Front. Plant Sci*. 2016. V. 7: 1288. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01288>
56. Sabo-Attwood T., Unrane J.M., Stone J.W., Murphy C.J., Ghoshroy S., Blom D., Bertsch P.M., Newman L.A. Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings // *Nanotoxicology*. 2012. V. 6. P. 353. <https://doi.org/10.3109/17435390.2011.579631>
57. Wan Y., Li J., Ren H., Huang J., Yuan H. Physiological investigation of gold nanorods toward watermelon // *J. Nanosci. Nanotechnol*. 2014. V. 14. P. 6089. <https://doi.org/10.1166/jnn.2014.8853>
58. Wang P., Lombi E., Zhao F.-J., Kopittke P.M. Nanotechnology: a new opportunity in plant sciences // *Trends Plant Sci*. 2016. V. 21. P. 699. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.04.005>
59. Tripathi D.K., Gaur S., Singh S., Singh S., Pandey R., Singh V.P., Sharma N.C., Prasad S.M., Dubey N.K., Chauhan D.K. An overview on manufactured nanoparticles in plants: uptake, translocation, accumulation and phytotoxicity // *Plant Physiol. Biochem*. 2017. V. 110. P. 2. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.07.030>
60. Larue C., Castillo-Michel H., Sobanska S., Cécillon L., Bureau S., Barthés V., Ouerdane L., Carrière M., Sarret G. Foliar exposure of the crop *Lactuca sativa* to silver nanoparticles: evidence for internalization and changes in Ag speciation // *J. Hazard. Mater*. 2014. V. 264. P. 98. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2013.10.053>
61. Parveen A., Mazhari B.B.Z., Rao S. Impact of bio-nanogold on seed germination and seedling growth in *Pennisetum glaucum* // *Enzyme Microb. Technol*. 2016. V. 95. P. 107. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2016.04.005>
62. Onelli E., Prescianotto-Baschong C., Caccianiga M., Moscatelli A. Clathrin-dependent and independent endocytic pathways in tobacco protoplasts revealed by labelling with charged nanogold // *J. Exp. Bot*. 2008. V. 59. P. 3051. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern154>
63. Li H., Ye X., Guo X., Geng Zh., Wang G. Effects of surface ligands on the uptake and transport of gold nanoparticles in rice and tomato // *J. Hazard. Mater*. 2016. V. 314. P. 188. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.04.043>
64. Moscatelli A., Ciampolini F., Rodighiero S., Onelli E., Cresti M., Santo N., Idilli A. Distinct endocytic pathways identified in tobacco pollen tubes using charged nanogold // *J. Cell Sci*. 2007. V. 120. P. 3804. <https://doi.org/10.1242/jcs.012138>
65. Barrena R., Casals E., Colón J., Font X., Sánchez A., Puntès V. Evaluation of the ecotoxicity of model nanoparticles // *Chemosphere*. 2009. V.75. P. 850. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.01.078>
66. Arora S., Sharma P., Kumar S., Nayan R., Khanna P.K., Zaidi M.G.H. Gold-nanoparticle induced enhancement in growth and seed yield of *Brassica juncea* // *Plant Growth Regul*. 2012. V. 66. P. 303. <https://doi.org/10.1007/s10725-011-9649-z>
67. Hawthorne J., Musante C., Sinha S.K., White J.C. Accumulation and phytotoxicity of engineered nanoparticles to *Cucurbita pepo* // *Int. J. Phytoremediation*. 2012. V. 14. P. 429. <https://doi.org/10.1080/15226514.2011.620903>
68. Kumar V., Guleria P., Kumar V., Yadav S.K. Gold nanoparticle exposure induces growth and yield enhancement in *Arabidopsis thaliana* // *Sci. Total Environ*. 2013. V. 461–462. P. 462. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.05.018>
69. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int*. 2015. V. 22. P. 8549. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-4015-0>
70. Плотников В.К., Салфетников А.А., Голубев А.А., Дыкман Л.А. Влияние наночастиц золота на прорастание семян озимого ячменя // *Научный журнал КубГАУ*. 2017. № 127. С. 295. <http://ej.kubagro.ru/2017/03/pdf/18.pdf>
71. Ndeh N.T., Maensiri S., Maensiri D. The effect of green synthesized gold nanoparticles on rice germination and roots // *Adv. Nat. Sci.: Nanosci. Nanotechnol*. 2017. V. 8: 035008. <https://doi.org/10.1088/2043-6254/aa724a>
72. Gopinath K., Gowri S., Karthika V., Arumugam A. Green synthesis of gold nanoparticles from fruit extract of *Terminalia arjuna*, for the enhanced seed germination activity of *Gloriosa superba* // *J. Nanostruc. Chem*. 2014. V. 4. <https://doi.org/10.1007/s40097-014-0115-0>
73. Ma X., Quah B. Effects of surface charge on the fate and phytotoxicity of gold nanoparticles to *Phaseolus vulgaris* // *J. Food Chem. Nanotechnol*. 2016. V. 2. P. 57. <https://doi.org/10.17756/jfcn.2016-011>
74. Zaka M., Abbasi B.H., Rahman L.U., Shah A., Zia M. Synthesis and characterisation of metal nanoparticles and their effects on seed germination and seedling growth in commercially important *Eruca sativa* // *IET Nanobiotechnol*. 2016. V. 10. P. 134. <https://doi.org/10.1049/iet-nbt.2015.0039>
75. Jadczyk P., Kulpa D., Bihun M., Przewodowski W. Positive effect of AgNPs and AuNPs in *in vitro* cultures of *Lavandula angustifolia* Mill. // *Plant Cell Tiss. Organ Cult*. 2019. V. 139. P. 191. <https://doi.org/10.1007/s11240-019-01656-w>
76. Fincheira P., Tortella G., Duran N., Seabra A.B., Rubilar O. Current applications of nanotechnology to develop

- plant growth inducer agents as an innovation strategy // Crit. Rev. Biotechnol. 2020. V. 40. P. 15.
https://doi.org/10.1080/07388551.2019.1681931
77. *Bodale I., Teliban G., Ursu E., Stoleru V., Cazacu A.* The influence of gold nanoparticles on germination of carrot seeds // Proc. 19th International Multidisciplinary Scientific GeoConference SGEM 2019. Sofia, 2019. V. 19. P. 451.
https://doi.org/10.5593/sgem2019/6.1/S24.059
78. *Tymoszyk A., Miler N.* Silver and gold nanoparticles impact on *in vitro* adventitious organogenesis in chrysanthemum, gerbera and Cape Primrose // Sci. Hortic. 2019. V. 257: 108766.
https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108766
79. *Venzhik Yu.V., Shchyogolev S.Yu., Dykman L.A.* Ultrastructural reorganization of chloroplasts during plant adaptation to abiotic stress factors // Russ. J. Plant Physiol. 2019. V. 66. P. 850.
https://doi.org/10.1134/S102144371906013X
80. *Hussain M., Raja N.I., Mashwani Z.-U.-R., Iqbal M., Sabir S., Yasmeen F.* *In vitro* seed germination and biochemical profiling of *Artemisia absinthium* exposed to various metallic nanoparticles // 3 Biotech. 2017. V. 7: 101.
https://doi.org/10.1007/s13205-017-0741-6
81. *Milewska-Hendel A., Witek W., Rypień A., Zubko M., Baranski R., Stróż D., Kurczyńska E.U.* The development of a hairless phenotype in barley roots treated with gold nanoparticles is accompanied by changes in the symplasmic communication // Sci. Rep. 2019. V. 9: 4724.
https://doi.org/10.1038/s41598-019-41164-7
82. *Rajeshwari A., Suresh S., Chandrasekaran N., Mukherjee A.* Toxicity evaluation of gold nanoparticles using an *Allium cepa* bioassay // RSC Adv. 2016. V. 6. P. 24000.
https://doi.org/10.1039/c6ra04712b
83. *Debnath P., Mondal A., Hajra A., Das C., Mondal N.K.* Cytogenetic effects of silver and gold nanoparticles on *Allium cepa* roots // J. Genet. Eng. Biotechnol. 2018. V. 16. P. 519.
https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2018.07.007
84. *Qian H., Peng X., Han X., Ren J., Sun L., Fu Zh.* Comparison of the toxicity of silver nanoparticles and silver ions on the growth of terrestrial plant model *Arabidopsis thaliana* // J. Environ. Sci. 2013. V. 25. P. 1947.
https://doi.org/10.1016/S1001-0742(12)60301-5
85. *Gupta S.D., Agarwal A., Pradhan S.* Phytostimulatory effect of silver nanoparticles (AgNPs) on rice seedling growth: An insight from antioxidative enzyme activities and gene expression patterns // Ecotox. Environ. Saf. 2018. V. 161. P. 624.
https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.06.023
86. *Hasanpour H., Maali-Amiri R., Zeinali H.* Effect of TiO₂ nanoparticles on metabolic limitations to photosynthesis under cold in chickpea // Russ. J. Plant Physiol. 2015. V. 62. P. 779.
https://doi.org/10.1134/S1021443715060096
87. *Mohammadi R., Maali-Amiri R., Abbasi A.* Effect of TiO₂ nanoparticles on chickpea response to cold stress // Biol. Trace Elem. Res. 2013. V. 152. P. 403.
https://doi.org/10.1007/s12011-013-9631-x
88. *Mohammadi R., Maali-Amiri R., Mantri N.* Effect of TiO₂ nanoparticles on oxidative damage and antioxidant defense systems in chickpea seedlings during cold stress // Russ. J. Plant Physiol. 2014. V. 61. P. 768.
https://doi.org/10.1134/S1021443714050124
89. *Jalil S.U., Ansari M.I.* Nanoparticles and abiotic stress tolerance in plants: synthesis, action, and signaling mechanisms // Plant signaling molecule: role and regulation under stressful environments / Eds. Khan M.I.R., Reddy P.S., Ferrante A., Khan N.A. Chennai: Elsevier, 2019. P. 549.
90. *Qi M., Liu Yu., Li T.* Nano-TiO₂ improve the photosynthesis of tomato leaves under mild heat stress // Biol. Trace Elem. Res. 2013. V. 156. P. 323.
https://doi.org/10.1007/s12011-013-9833-2
91. *Haghighi M., Abolghasemi R., Teixeira da Silva J.A.* Low and high temperature stress affect the growth characteristics of tomato in hydroponic culture with Se and nano-Se amendment // Sci. Hortic. 2014. V. 178. P. 231.
https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.09.006
92. *Latef A.A., Alhmad M.F., Abdelfattah K.E.* The possible roles of priming with ZnO nanoparticles in mitigation of salinity stress in lupine (*Lupinus termis*) plants // J. Plant Growth Regul. 2017. V. 36. P. 60.
https://doi.org/10.1007/s00344-016-9618-x
93. *Mohamed A.K.S.H., Qayyum M.F., Abdel-Hadi Ah.M., Rehman R.A., Ali Sh., Rizwan M.* Interactive effect of salinity and silver nanoparticles on photosynthetic and biochemical parameters of wheat // Arch. Agron. Soil Sci. 2017. V. 63. P. 1736.
https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1300256
94. *Almutairi Z.M.* Influence of silver nano-particles on the salt resistance of tomato (*Solanum lycopersicum*) during germination // Int. J. Agric. Biol. 2016. V. 18. P. 449.
https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0114