= ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ =

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ

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

*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, ул. Ботаническая, 35, Москва, 127276 Россия **Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН, просп. Энтузиастов, 13, Саратов, 410049 Россия

[@]E-mail: jul.venzhik@gmail.com Поступила в редакцию 01.11.2019 г. После доработки 02.12.2019 г. Принята к публикации 14.01.2020 г.

Представлен сравнительный анализ опубликованных данных о влиянии наиболее часто используемых наночастиц металлов и их оксидов на основные параметры активности фотосинтетического аппарата и ультраструктуру хлоропластов высших растений. Показано, что наночастицы металлов способны как стимулировать, так и подавлять активность фотосинтетического аппарата. Обсуждаются возможные механизмы действия наночастиц металлов на растительный организм.

DOI: 10.31857/S0002332921020144

Фотосинтетический аппарат (ФСА) играет особую роль в растительном организме, обеспечивая его функционирование как в нормальных, так и в экстремальных условиях среды (Baier, Diert, 2005; Fernández, Strand, 2008). Поэтому исследования адаптивных возможностей ФСА всегда остаются крайне актуальными. Хорошо известно. что ФСА растений может приспосабливаться к разнообразным изменениям окружающей среды, например к снижению или повышению температуры, засолению, обезвоживанию, недостатку минерального питания или присутствию в почве высоких концентраций тяжелых металлов (Huner et al., 1998; Bertrand, Poirier, 2005; Трунова, 2007; Кошкин, 2010; Crosatti et al., 2013). При этом адаптация ФСА осуществляется на всех уровнях организации — от молекулярно-биологического до целой клетки, ткани и всего растительного организма (Усманов и др., 2001; Климов, 2008). На каждом из этих уровней организации у растений, устойчивых к действию стрессоров, реализуются программы адаптации, позволяющие им выживать и функционировать в неблагоприятных условиях среды.

В последние годы с возрастанием темпов антропогенной нагрузки на природную среду биологи все больше внимания уделяют поиску адаптогенов, способных усиливать не только активность ФСА, но и устойчивость его к различного рода неблагоприятным воздействиям. Активно изучается роль растительных гормонов, таких как абсцизовая и салициловая кислоты, цитокинины, брасиностероиды и др. (Новикова и др., 2009; Титов, Таланова, 2009; Медведев, Шарова, 2011; Титов, Шибаева, 2013; Jayakannan et al., 2015; Веселов и др., 2017). Мощное развитие нанотехнологий позволило использовать в этом направлении наночастицы металлов, т.е. такие частицы, размеры которых не превышают 100 нм (Hossain et al., 2015). Наночастицы металлов и их оксидов широко используются в биомедицине в качестве носителей лекарственных веществ, усилителей оптического сигнала и биомаркеров (Дыкман и др., 2008: Дыкман, Хлебцов, 2016; Dykman, Khlebtsov, 2017). Большой интерес вызывают особенности воздействия наночастиц на биологические системы, поскольку физико-химические характеристики наночастиц значительно отличаются от таковых для частиц больших размеров (Дыкман, Шеголев, 2017).

Многочисленные исследования показывают, что наночастицы металлов и их оксидов способны существенно влиять на различные аспекты жизнедеятельности растений, в частности стимулировать посевные качества семян, рост растений, а также изменять некоторые физиолого-биохимические показатели и метаболические процессы (Дыкман и др., 2016; Du *et al.*, 2017; Tripathi *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2017; Zuverza-Mena *et al.*, 2017; Dykman, Shchyogolev, 2018; Tighe-Neira *et al.*, 2018; Elemike *et al.*, 2019). Только в 2019 г. было опубликовано несколько подробных обзоров, в которых проанализированы различные аспекты воздействия наночастиц на растения (Faraz *et al.*, 2019; Goswami *et al.*, 2019; Joshi *et al.*, 2019; Khan *et al.*, 2019; Sanzari *et al.*, 2019). В ряде работ обсуждаются вопросы "зеленого" синтеза наночастиц и их взаимодействия с растениями (Mahakham *et al.*, 2016; Fayez *et al.*, 2017).

Подчеркнем, что опубликованные данные о влиянии наночастиц металлов на ФСА растений достаточно неоднозначны. Прежде всего это связано с разными экспериментальными подходами к проблеме. Такого рода исследования проводятся на различных объектах (от водорослей до высших растений) с использованием различных типов наночастиц и их доз, а также при разной постановке самих экспериментов (с внесением растворов наночастиц в почву, опрыскиванием листьев, замачиванием семян в растворах наночастиц и т.д.), различающихся длительностью экспозиции и прочими условиями. Все эти материалы нуждаются в дополнительной систематизации и анализе, которые могут позволить более четко судить о возможных механизмах влияния наночастиц металлов на ФСА растений, а также об их дальнейшем практическом использовании.

Цель работы — анализ и систематизация экспериментальных данных о влиянии наночастиц металлов и их оксидов на основные функциональные, физиолого-биохимические и структурные показатели ФСА высших растений.

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФСА

Мы рассмотрели эффекты наиболее часто используемых наночастиц металлов и их оксидов $(Ag, Au, CeO_2, CuO, Fe_2O_3, Fe_3O_4, TiO_2, ZnO)$ на такие аспекты активности ФСА, как интенсивность фотосинтеза, скорость электронного транспорта, коэффициенты тушения флуоресценции хлорофилла, эффективность работы фотосистемы II, активность рибулозобифосфаткарбоксилазы (РБФК) и содержание основных фотосинтетических пигментов у высших растений. Перечисленные показатели выбраны потому, что они достаточно часто используются в исследованиях по адаптации ФСА к стрессорам различной природы. Мы также учитывали дозы применяемых в опытах растворов наночастиц, но не анализировали прочие факторы постановки экспериментов. Результаты проведенного анализа убедительно демонстрируют, что наночастицы металлов и их оксидов способны влиять на многие характеристики работы ФСА, оказывая на него как позитивное (стимулирующее), так и негативное (подавляющее) влияние.

В ряде случаев наночастицы металлов и их оксидов стимулировали активность ФСА (табл. 1). Например, наночастицы оксидов меди и титана усиливали интенсивность фотосинтеза у элодеи, томата и шпината (Zheng *et al.*, 2005; Некрасова и др., 2011; Qi et al., 2013), а под влиянием наночастиц серебра увеличивалась максимальная эффективность фотосистемы II у растений горчицы (Sharma et al., 2012). Наночастицы золота, серебра, оксидов титана и цинка увеличивали содержание хлорофиллов в листьях (Zheng et al., 2005; Yang et al., 2007; An et al., 2008; Raliva, Tarafdar, 2013; Servin et al., 2013; Liu et al., 2015; Raliya et al., 2015; Zhao et al., 2015; Das et al., 2017), а увеличение содержания каротиноидов в них наблюдали под влиянием наночастиц золота и оксида меди (Lalau et al., 2015; Das et al., 2017). Следует отметить, что наночастицы оксида титана оказывали стимулирующее влияние почти на все аспекты ФСА (табл. 1), включая активность фермента РБФК (Zheng et al., 2005; Hasanpour et al., 2015).

Таким образом, наночастицы металлов могут активно использоваться в агробиологии и физиологии растений, способствуя усилению активности ФСА. С точки зрения феноменологии и механизмов этого явления следует подчеркнуть, что наночастицы металлов способны позитивно влиять как на скорость фотохимических реакций, так и на ферментативные реакции фотосинтеза, т.е. проявляют свое действие и в световой, и в темновой его фазе.

Однако большинство исследователей отмечают негативное (подавляющее) влияние наночастиц на активность ФСА растений (табл. 2). Показано, например, что наночастицы серебра, оксидов церия, меди и цинка вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, максимальной квантовой эффективности фотосистемы II, содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений (табл. 2). В то же время влияние наночастиц металлов на ФСА зависит от их дозы, т.е. от концентрации наночастиц в применяемых для опытов растворах. Для каждого типа наночастиц существует, по-видимому, своя доза, с которой начинается негативное воздействие на ФСА, а меньшие концентрации растворов или не оказывают выраженного воздействия на ФСА растений, или стимулируют его активность. Так, при работе с оксидами меди и церия на огурце показано, что концентрация наночастиц в растворе 200 мг/л вызывает снижение интенсивности фотосинтеза (Hong et al., 2016). В экспериментах на элодее установлено, что концентрации растворов наночастиц оксида меди 0.5-5 мг/л приводят к снижению фотосинтеза, а меньшие дозы стимулируют его (Некрасова и др., 2011). В исследованиях, проведенных на фасоли, выявлено, что концентрации наночастиц оксила церия в растворе 250 мг/л и более вызывают снижение активности ФСА (Majumdar et al., 2016). Наночастицы оксида цинка снижали фотосинтез кукурузы только при концентрации в растворе 800 мг/л (Zhao et al., 2015). Наночастицы серебра способствовали увеличению содержания хлорофилла в листьях кукурузы и фасоли при концентрации

Тип						
наночастиц	Доза	Объект	Источник			
	Увеличение интенсивности фотосинтеза					
CuO	0.02-0.25 мг/л	Elodea densa	(Некрасова и др., 2011)			
TiO ₂	2.5%	Spinacia oleracea	(Zheng et al., 2005)			
	0.1 г/л	Lycopersicon esculentum	(Qi et al., 2013)			
ZnO	2—16 мг/л	То же	(Faizan <i>et al.</i> , 2018)			
Увеличение максимальной квантовой эффективности фотосистемы II ($F_{ m v}/F_{ m m}$)						
Ag	25–400 ppm	Brassica juncea	(Sharma et al., 2012)			
	4 мг/л	Triticum aestivum	(Gorczyca <i>et al.</i> , 2015)			
	Увеличение скор	ости электронного транспорта	(ETR)			
Au	100—1000 мг/мл	Vigna radiata	(Das et al., 2017)			
TiO ₂	0.25%	Spinacia oleracea	(Hong <i>et al.</i> , 2005a)			
	2.5 мкм	То же	(Mingyu et al., 2007)			
	Усиление нефотохимическо	ого тушения флуоресценции хл	юрофилла (NPQ)			
CuO	0.1—0.4 г/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)			
TiO ₂	0.1-0.4%	Ulmus elongata	(Gao <i>et al.</i> , 2013)			
0.05–0.2 г/л <i>Lycopersi</i>		Lycopersicon esculentum	(Qi et al., 2013)			
	Увеличение акти	вности рибулобифосфаткарбов	ссилазы			
TiO ₂	5 мг/л	Cicer arietinum	(Hasanpour <i>et al.</i> , 2015)			
	2.5%	Spinacia oleracea	(Zheng et al., 2005)			
	Увеличен	ние содержания хлорофиллов				
Ag	100 мг/л	Asparagus officinalis	(An et al., 2008)			
	20-80 мг/л	Pelargonium zonale	(Hatami, Ghorbanpour, 2013)			
Au	20–60 ppm	Brassica juncea	(Arora <i>et al.</i> , 2012)			
	100—1000 мг/мл	Vigna radiata	(Das <i>et al.</i> , 2017)			
TiO ₂	2.5%	Spinacia oleracea	(Zheng et al., 2005)			
	0.25%	То же	(Yang et al., 2007)			
	750 мг/кг	Cucumis sativus	(Servin et al., 2013)			
ZnO	1000 ppm	Arachis hypogaea	(Prasad <i>et al.</i> , 2012)			
	100—1000 мг/л	Solanum lycopersicon	(Ralia et al., 2015)			
	20-400 мг/кг	Cyamopsis tetragonolob	(Raliya, Tarafdar, 2013)			
	400 мг/л	Zea mays	(Zhao <i>et al.</i> , 2015)			
	100—200 мг/л	То же	(Liu <i>et al.</i> , 2015)			
Fe ₃ O ₄	125—1000 мг/л	Hordeum vulgare	(Tombuloglu et al., 2019)			
	Увеличен	ие содержания каротиноидов				
Ag	20-80 мг/л	Pelargonium zonale	(Hatami, Ghorbanpour, 2013)			
Au	100—1000 мг/мл	Vigna radiata	(Das et al., 2017)			
CuO	0.1—5 мг/л	Landoltia punctata	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)			

Таблица 1. Стимулирующие воздействия наночастиц металлов и их оксидов на функциональные и физиологобиохимические показатели активности фотосинтетического аппарата растений

20-60 мг/л и вызывали его снижение при концентрации 80-100 мг/л (Salama, 2012). Следовательно, влияние наночастиц металлов на ФСА растений существенно зависит как от типа наночастиц и их дозы в растворе, так и от самого объекта исследования.

Важно, что даже негативное (подавляющее) воздействие наночастиц металлов на ФСА не следует рассматривать как повреждение, если работа ФСА не прекращается полностью, а параллельных исследований устойчивости и выживаемости растений не проводится. Хорошо известно, что ФСА растений очень чувствителен к любого рода изменениям в окружающей среде или гомеостазе самого организма (Crosatti et al., 2013). Достаточно заметное снижение интенсивности фотосинтеза, эффективности фотосистемы II, содержания фотосинтетических пигментов наблюдали в процессе адаптации растений к низким и высоким температурам, засолению и другим неблагоприятным воздействиям (Yamane et al., 2008; Венжик и др., 2012; Martínes-Peñalver *et al.*, 2012), причем в этих случаях снижение активности ФСА было лишь одним из звеньев в сложной цепи адаптационного процесса.

Наночастицы металлов способны, как и любые внешние воздействия в субповреждающих концентрациях, запускать некоторые адаптивные реакции, являющиеся общими (неспецифическими) для стрессоров разной природы. Так, наночастицы оксидов меди и титана наряду со снижением интенсивности фотосинтеза вызывали усиление нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (Perreault et al., 2010; Gao et al., 2013). Такого рода изменения свидетельствуют о том, что под влиянием наночастиц металлов происходит перераспределение энергии света в фотосистеме II, причем некоторая часть энергии света становится избыточной и рассеивается в виде тепла (Мокроносов и др., 2006). Эта защитная реакция фотосистемы II включается также под влиянием неблагоприятных температур, засоления и при других стрессовых воздействиях (Венжик и др., 2012; Martínes-Peñalver et al., 2012).

Существенно, что многие наночастицы металлов способны негативно влиять на содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений (табл. 2). Скорее всего, это связано с деструктивными изменениями в фотосинтетических мембранах вследствие генерации активных форм кислорода (АФК) — неспецифической реакции на стресс (Кузнецов, Дмитриева, 2011).

Таким образом, наночастицы металлов и их оксидов воздействуют на ряд показателей ФСА (табл. 3). Некоторые типы наночастиц, а именно оксиды меди и титана, влияют тем или иным образом практически на все проанализированные показатели. Наноматериалы, содержащие золото и титан, чаще всего стимулируют работу ФСА, а наночастицы серебра и оксида церия подавляют ее (табл. 3). Среди параметров ФСА выделяется содержание фотосинтетических пигментов, которое снижается либо увеличивается под влиянием всех рассмотренных типов наночастиц (табл. 3), т.е. является показателем ФСА, наиболее чувствительным к воздействию наночастиц.

Безусловно, для более глубокого понимания сути функциональных и физиолого-биохимических изменений, происходящих в ФСА растений под влиянием наночастиц металлов, необходимо учитывать и структурные перестройки в хлоропластах.

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ ХЛОРОПЛАСТОВ

Анализ опубликованных данных показывает, что наночастицы металлов существенно изменяют ультраструктуру хлоропластов у растений, причем зависимость наблюдаемого эффекта от дозы растворов наночастиц четко прослеживается и в отношении структурных изменений. Так, на растениях арабидопсиса показано, что наночастицы серебра в концентрации 0.5-3 мг/л приводят к изменению формы хлоропластов из линзовидной (типичной) до более округлой (Qian et al., 2013). При этом в хлоропластах отмечены помутнение стромы (тилакоиды в ней визуально хуже просматриваются), увеличение числа и размеров пластоглобул, появление тилакоидов с раздутыми люменами, а также электронно-плотных включений, которые авторы считают депозитами наночастиц (рис. 1) (Qian et al., 2013). При концентрации наночастиц 5-10 мг/л в хлоропластах ряски наблюдали деструктивные признаки – аккумуляцию крахмальных включений и редукцию межгранных тилакодов (рис. 2) (Jiang et al., 2014). Наночастицы оксида церия в концентрации 100 мг/л (в полевом эксперименте длительностью 7 мес.) не оказывали влияния на ультраструктуру пластид пшеницы, а в концентрации 400 мг/л к концу опыта вызывали изменение формы хлоропластов до более округлой и появление в них искривленных тилакоидов с расширенными люменами (рис. 3) (Du *et al.*, 2015). Наночастицы оксида меди в концентрации 1-10 г/л приводили к формированию у растений ряски пластид, в которых гранальная система была сдвинута в одну сторону, число пластоглобул увеличивалось, мембраны тилакоидов были искривлены, граны затемнены, а также в хлоропластах появлялись выросты (рис. 4) (Lalau *et al.*, 2015).

Большая часть этих структурных изменений достаточно типична и подробно описана для растений, подвергаемых различным неблагоприятным воздействиям в субповреждающих концентрациях.

	1	1 1		
Тип наночастиц Доза		Объект	Источник	
	Снижение интенси	вности фотосинтеза		
Ag	100-1000 мг/л	Lycopersicon esculentum	(Song <i>et al.</i> , 2013)	
	300-5000 мг/л	Arabidopsis thaliana	(Syu <i>et al.</i> , 2014)	
	300 мг/л	То же	(Sosan et al., 2016)	
CeO ₂	200 мг/л	Cucumis sativus	(Hong et al., 2016)	
	250 мг/кг	Phaseolus vulgaris	(Majumdar <i>et al.</i> , 2016)	
CuO	0.1-0.4 г/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
	0.5-5.0 мг/л	Elodea densa	(Некрасова и др., 2011)	
	100—1000 мг/л	Oryza sativa	(Da Costa, Sharma, 2016)	
	200 мг/л	Cucumis sativus	(Hong et al., 2016)	
	250 мг/л	Lactuca sativa	(Xiong et al., 2017)	
	250 мг/л	Brassica oleracea	То же	
TiO ₂	0.1-0.4%	Ulmus elongata	(Gao et al., 2013)	
ZnO	300 мг/л	Arabidopsis thaliana	(Wang et al., 2016)	
	800 мг/кг	Zea mays	(Zhao et al., 2015)	
	250-2000 мг/л	Triticum aestivum	(Ramesh et al., 2014)	
Сн	ижение максимальной квантовой э	ффективности фотосистемь	I II $(F_{\rm v}/F_{\rm m})$	
Ag	25 мг/л	Spirodela polyrhisa	(Shabnam et al., 2017)	
Au	3.6—17.3 мкм	Soybean	(Falco et al., 2011)	
CeO ₂	200 мг/л	Medicago arborea	(Gomez-Garay et al., 2014)	
CuO	0.1—0.4 г/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
	100—1000 мг/л	Oryza sativa	(Da Costa, Sharma, 2016)	
ZnO	1 мг/л	Lemna minor	(Chen et al., 2016)	
	Снижение скорости элект	ронного транспорта (ETR)	I	
CuO	0.1—0.4 г/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
TiO ₂ 0.1–0.4%		Ulmus elongata	(Gao <i>et al.</i> , 2013)	
	Снижение фотохимического тушен	ия флуоресценции хлорофи	лла (<i>qP</i>)	
CuO	0.1—0.4 г/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
	1000 мг/л	Oryza sativa	(Da Costa, Sharma, 2016)	
TiO ₂	0.1-0.4%	Ulmus elongata	(Gao <i>et al.</i> , 2013)	
	Снижение содерж	і ания хлорофиллов	I	
Ag	0.5-3.0 мг/л	Arabidopsis thaliana	(Qian et al., 2013)	
	100—1000 мг/л	Lycopersicon esculentum	(Song et al., 2013)	
	0.5-1 мг/л	Oryza sativa	(Nair, Chung, 2014c)	
	10 мг/л	Wolffia globosa	(Zou et al., 2016)	
	1—100 мг/л	Eichhornia crassipes	(Rani et al., 2016)	
	0.05-1 мг/л	Elodea canadensis	(Van Koetsem et al., 2016)	
CeO ₂	1000–2000 ppm	Arabidopsis thaliana	(Ma et al., 2013)	
	500—1000 мг/л	Oryza sativa	(Rico et al., 2013)	
	800 мг/кг	Zea mays	(Zhao et al., 2015)	
	10 мг/л	Raphanus sativus	(Zhang et al., 2015)	
	400 мг/кг	Triticum aestivum	(Du et al., 2015)	
	250 мг/кг	Solanum lycopersicum	(Barrios et al., 2016)	

Таблица 2. Подавляющие воздействия наночастиц металлов и их оксидов на функциональные и физиолого-биохимические показатели активности фотосинтетического аппарата растений

Таблица 2. Окончание

Тип наночастиц Доза		Объект	Источник	
	62.5-250 мг/кг	Phaseolus vulgaris	(Majumdar <i>et al.</i> , 2016)	
CuO	400 мг/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
	0.5-5 мг/л	Elodea densa	(Некрасова и др., 2011)	
	1 мг/л	Landoltia punctate	(Shi et al., 2011)	
	500 мг/кг	Triticum aestivum	(Dimkpa et al., 2012)	
	0.1—5 мг/л	Landoltia punctata	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)	
	500 мг/л	Glycine max	(Nair, Chung, 2014a)	
CuO	100—500 мг/л	Arabidopsis thaliana	(Nair, Chung, 2014b)	
	100—500 мг/л	Vigna radiata	(Nair et al., 2014)	
	100—1000 мг/л	Elsholtzia splendens	(Shi et al., 2014)	
	100-500 мг/л	Brassica juncea	(Nair, Chung, 2015)	
	100—1000 мг/л	Oryza sativa	(Da Costa, Sharma, 2016)	
	4 мг/л	Arabidopsis thaliana	(Marusenko et al., 2013)	
Fe ₂ O ₃	10-20 мг/л	Lactuca perennis	(Trujillo-Reyes et al., 2014)	
Fe ₃ O ₄	500 мг/кг	Triticum aestivum	(Dimkpa <i>et al.</i> , 2012)	
ZnO	125-500 мг/л	Pisum sativum	(Mukherjee et al., 2014)	
	800-3200 мг/л	Zea mays	(Liu et al., 2015)	
	200-3200 мг/кг	Arabidopsis thaliana	(Wang et al., 2016)	
	250-2000 мг/л	Triticum aestivum	(Ramesh et al., 2014)	
TiO ₂	5.5-8.9 мг/л	Amaranthus caudatus	(Астафурова и др., 2011)	
	Снижение содержа	ания каротиноидов	I	
Ag	0.5—1 мг/л	Oryza sativa	(Nair, Chung, 2014c)	
	10 мг/л	Wolffia globosa	(Zou et al., 2016)	
CeO ₂	62.5-250 мг/кг	Phaseolus vulgaris	(Majumdar <i>et al</i> ., 2016)	
CuO	400 мг/л	Lemna gibba	(Perreault et al., 2010)	
	0.5-5 мг/л	Elodea densa	(Некрасова и др., 2011)	
	10 мг/л	Landoltia punctata	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)	
	100-500 мг/л	Brassica juncea	(Nair, Chung, 2015)	
	100—1000 мг/л	Oryza sativa	(Da Costa, Sharma, 2016)	
ZnO	400-3200 мг/кг	Arabidopsis thaliana	(Wang et al., 2016)	

Таблица 3.	Влияние наночастиц	металлов и их оксидов на	показатели активности	фотосинтетического аппарат	a
растений					

Тип наночастиц	ФС	$F_{\rm v}/F_{\rm m}$	ETR	qP	NPQ	РБФК	ΧΦ	Kap
CuO	$\uparrow \downarrow$	\downarrow	\downarrow	\downarrow	\uparrow	_	\downarrow	$\uparrow\downarrow$
TiO ₂	$\uparrow \downarrow$	_	$\uparrow \downarrow$	\downarrow	\uparrow	\uparrow	$\uparrow \downarrow$	_
Ag	\downarrow	$\uparrow \downarrow$	_	_	_	_	$\uparrow \downarrow$	\downarrow
Au	_	\downarrow	\uparrow	_	_	_	\uparrow	\uparrow
ZnO	\downarrow	\downarrow	_	_	_	_	$\uparrow \downarrow$	\downarrow
CeO ₂	\downarrow	\downarrow	—	—	_	—	\downarrow	\downarrow

Примечание. ФС – интенсивность фотосинтеза, *F*_v/*F*_m – максимальная эффективность фотосистемы II, ETR – скорость электронного транспорта, *qP* – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, NPQ – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, РБФК – активность рибулозобифосфаткарбоксилазы, ХФ – содержание хлорофиллов, Кар – содержание каротиноидов. Эффекты наночастиц: ↑ – стимулирующий, ↓ – подавляющий, "–" – не наблюдался.

142





Рис. 1. Ультраструктура хлоропластов *Arabidopsis thaliana*. а, б – контроль; в, г – через 2 нед. обработки наночастицами серебра в концентрации 3 мг/л (Qian *et al.*, 2013); ОС – пластоглобулы; thy – тилакоиды. Масштаб: а – 0.5; б, в – 0.1; г – 0.025 мкм.



Рис. 2. Ультраструктура хлоропластов *Spirodela polyrhiza*. а – контроль; б – через 3 сут обработки наночастицами серебра в концентрации 10 мг/л (Jiang *et al.*, 2014); Сt – хлоропласт; S – крахмальное зерно; Мt – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

Например, округление хлоропластов — это типичная ультраструктурная реакция на изменение водного статуса растения и на возможный осмотический стресс (Парамонова и др., 2004; Венжик и др., 2012). С ним же может быть связано помутнение стромы вследствие изменения ее химического со-



Рис. 3. Ультраструктура хлоропластов *Triticum aestivum*. а – контроль, б – обработка наночастицами оксида цезия в концентрации 100 мг/кг, в – 400 мг/кг почвы (Du *et al.*, 2015); Ch – хлоропласт, th – тилакоиды, s – крахмальное зерно; стрелкой отмечены пластоглобулы. Масштаб: 0.5 мкм.

става (Kratsch, Wise, 2000). Смешение гранальной системы хлоропласта (обычно в сторону вакуоли) также наблюдают при осмотическом стрессе и, как правило, связывают с необходимостью быстрого транспорта полиаминов в вакуоль для восстановления гомеостаза клетки (Парамонова и др., 2004). Искривление мембран тилакоидов считается признаком их повреждения в условиях окислительного стресса (Kratsch, Wise, 2000). Расширение люменов тилакоидов объясняется усиленной работой системы репарации протеина D1 и других белков, локализующихся в люмене и участвующих в репарации фотосистемы II при окислительном стрессе (Pribil et al., 2014). При этом нередко происходит перестройка мембранной структуры пластид, а освобождающиеся белки и липиды накапливаются в пластоглобулах, число и размеры которых увеличиваются. Поэтому пластоглобулы становятся своеобразными депо липидов, необходимых для адаптации (Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Еще одна типичная адаптивная реакция - появление выростов в хлоропластах. Они способствуют усилению контактов между органеллами при стрессе (Bourett et al., 1999; Köhler et al., 2000). Такого рода изменения в структуре хлоропластов достаточно часто наблюдают под влиянием низких и высоких температур, в условиях засухи и засоления, а также под влиянием экзогенных обработок некоторыми гормонами, например абсцизовой кислотой (Lütz, Engel, 2007; Gray et al., 2012; Venzhik et al., 2016).

Подчеркнем, что изменения в ультраструктуре хлоропластов высших растений под влиянием наночастиц металлов изучены еще недостаточно. Однако их характер позволяет предполагать, что наночастицы металлов способны вызывать структурную реорганизацию пластид, направленную на адаптацию к осмотическому и окислительному стрессам, сопровождающим, как известно, практически любое неблагоприятное воздействие.

МЕХАНИЗМЫ ВЛИЯНИЯ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ НА ФСА

Возможные механизмы влияния наночастиц металлов на ФСА растений – предмет активной дискуссии. Исследования в этой области проводятся сравнительно недавно, а имеющиеся данные часто противоречивы. Однако мы попытались проанализировать основные точки зрения, согласно которым наночастицы могут изменять активность и структуру ФСА (табл. 4).

Стимулирующее действие наночастиц на фотохимические реакции световой фазы фотосинтеза чаще всего связывают с их способностью усиливать абсорбцию света молекулами хлорофилла (Das et al., 2017; Torres et al., 2018) и гасить избыточное возбуждение, забирая на себя энергию возбужденных электронов (Barazzouk et al., 2012; Torres et al., 2018). Такого рода эффект плазмонного резонанса показан для наночастиц золота и оксида титана (табл. 4), которые чаще всего оказывали стимулирующее действие на ФСА растений (табл. 1). Таким образом, наночастицы этих металлов способны препятствовать накоплению АФК, выступая в качестве своеобразных протекторов окислительного стресса. С этой гипотезой согласуются сведения, опубликованные ранее (табл. 4). Например, на растениях шпината показано, что наночастицы оксида титана стабилизуют фотосинтетические мембраны, защищая хлоропласты от интенсивного старения в условиях окислительного стресса на свету (Hong et al., 2005а), а также снижают накопление супероксидных радикалов под влиянием ультрафиолета (Lei et al., 2008).

Однако большинство исследователей отмечают, что наночастицы металлов и их оксидов усиливают окислительный стресс, стимулируя генерацию и накопление АФК в растительных клетках (табл. 4). Считается, что наночастицы серебра



Рис. 4. Ультраструктура хлоропластов *Landoltia punctata*. а, б – контроль; в, г – через 7 сут обработки наночастицами оксида меди в концентрации 10 г/л (Lalau *et al.*, 2015). М – митохондрия, С – хлоропласт, G – грана, Р – пластоглобулы; стрелками отмечены межгранные тилакоиды (б) и выросты хлоропласта (в, г). Масштаб: а – 2; б, г – 0.2; в – 1 мкм.

способны снижать интенсивность улавливания света молекулами хлорофилла, тормозить работу электронно-транспортной цепи и снижать скорость фотохимических реакций (Zou *et al.*, 2016; Shabnam *et al.*, 2017), вследствие чего энергия света становится избыточной для хлоропластов и вызывает в них генерацию и накопление АФК (табл. 4). Некоторые ученые констатируют, что накопление АФК в растительных тканях — один из основных токсических механизмов действия наночастиц металлов на растения (Rico *et al.*, 2015; Rizwan *et al.*, 2016).

Важно отметить, что токсичность ионов металлов заметно превышает токсичность наночастиц (Notter *et al.*, 2014). Некоторые авторы считают, что фитотоксичность, в частности, наночастиц серебра обусловлена накоплением в тканях АФК главным образом под воздействием ионов серебра, диффундирующих с поверхности наночастиц (Yasur, Rani, 2013; Wen *et al.*, 2016). Более того, на примере арабидопсиса показано, что сублетальные концентрации наночастиц серебра (до 1 мг/л) обладали выраженным фитостимулирующим эффектом, в то время как нитрат серебра оказывал токсичное действие уже при концентрации 0.05 мг/л (Wang *et al.*, 2013).

Подчеркнем, что именно $A\Phi K$, образующиеся в клетках растений в процессе окислительного стресса, играют сигнальную роль, включая систему антиоксидантной защиты (AOC) растений. Поэтому неудивительно, что усиление активности ферментов AOC под влиянием наночастиц металлов наблюдают у многих растений одновременно как с негативным, так и с позитивным их воздействием на ΦCA (табл. 4). При этом наночастицы металлов не только влияют на ферменты AOC, но и стимулируют накопление в тканях растений низкомолекулярных антиоксидантов пролина, глутатиона и каротиноидов (табл. 4). Так, под влиянием наночастиц серебра происхо-

ВЕНЖИК и др.

Таблица 4. Механизмы влияния наночастиц металлов и их оксидов на фотосинтетический аппарат растений

Механизмы	Источник				
Ag					
Снижение интенсивности улавливания света молекулами хлорофилла за счет снижения числа возбужденных электронов	(Shabnam <i>et al.</i> , 2017)				
Блокада электрон-транспортной цепи и снижение скорости переноса протонов	(Zou <i>et al.</i> , 2016)				
Генерация и накопление АФК	(Qian <i>et al.</i> , 2013; Jiang <i>et al.</i> , 2014; Nair <i>et al.</i> , 2014; Sosan <i>et al.</i> , 2016)				
Влияние на экспрессию генов, кодирующих компоненты АОС	(Qian et al., 2013; Dutta Gupta et al., 2018)				
Усиление активности АОС ферментов	(Jiang <i>et al.</i> , 2014; Nair <i>et al.</i> , 2014; Dutta Gupta <i>et al.</i> , 2018)				
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Jiang <i>et al.</i> , 2014)				
Au					
Поддержание абсорбции света молекулами хлорофилла за счет увеличения числа возбужденных электронов (эффект плазмонного резонанса)	(Das et al., 2017; Torres et al., 2018)				
Ускорение фотохимических реакций, защита от окислительного стресса	(Das et al., 2017; Torres et al., 2018)				
Усиление активности ферментов АОС	(Wan <i>et al.</i> , 2014)				
CeO ₂	I				
Усиление активности ферментов АОС	(Du et al., 2015; Majumdar et al., 2016)				
CuO	I				
Генерация и накопление АФК	(Некрасова и др., 2011; Shi <i>et al.</i> , 2011; Nair, Chung, 2015; Da Costa, Sharma, 2016)				
Влияние на экспрессию генов, кодирующих компоненты АОС	(Nair, Chung, 2015; Da Costa, Sharma, 2016)				
Усиление активности ферментов АОС	(Некрасова и др., 2011; Trujullo-Reyes <i>et al.</i> , 2014)				
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Da Costa, Sharma, 2016)				
TiO ₂	I				
Поддержание абсорбции света молекулами хлорофилла за счет увеличения числа возбужденных электронов (эффект плазмонного резонанса), ускорение фотохимических реакций, защита от окислительного стресса	(Hong et al., 2005a; Mingyu et al., 2007)				
Усиление активности ферментов АОС Влияние на экспрессию генов <i>CaLRubisco</i> , <i>CaSRubisco</i> , <i>CaChlorophyll-a/b</i> -кодирующих белков	(Hong <i>et al.</i> , 2005b) (Hasanpour <i>et al.</i> , 2016)				
ZnO					
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Nayan <i>et al.</i> , 2016)				
Влияние на экспрессию генов синтеза хлорофилла, каротиноидов, структурных белков ФС I	(Wang <i>et al.</i> , 2016)				
Fe_3O_4					
Усиление активности АОС ферментов	(Trujillo-Reyes et al., 2014)				

Примечание. АФК – активные формы кислорода, АОС – антиоксидантная система, ФС – фотосистема І.



Рис. 5. Основные пути влияния наночастиц металлов на ФСА растений. ФСА – фотосинтетический аппарат, АФК – активные формы кислорода, АОС – антиоксидантная система, РБФК – рибулозобифосфаткарбоксилаза.

дят и активация ферментов АОС, и накопление низкомолекулярных ее компонентов (табл. 4).

Крайне важно, что некоторые наночастицы металлов и их оксидов способны изменять уровень экспрессии генов, кодирующих как элементы АОС, так и белки, участвующие в работе ФСА (табл. 4). Например, наночастицы серебра изменяют экспрессию генов, кодирующих ферменты АОС (Qian *et al.*, 2013; Dutta Gupta *et al.*, 2018); наночастицы оксида титана влияют на экспрессию генов, участвующих в синтезе РБФК (Hasanpour *et al.*, 2015), а наночастицы оксида цинка – на экспрессию генов, кодирующих белки синтеза фотосинтетических пигментов (Wang *et al.*, 2016).

Отметим интересные данные, приведенные в обзоре китайских ученых (Wei, Wang, 2013), которые на примере ряда исследований показали, что искусственно созданные комплексы наноматериалов способны имитировать работу ферментов АОС, выступая в роли "наноэнзимов". Эти сведения позволяют оценить важность дальнейшего использования наноматериалов в современной физиологии растений и агробиологии.

Таким образом, можно выделить основные предполагаемые пути влияния наночастиц металлов и их оксидов на ФСА растений (рис. 5). К ним следует отнести влияние на интенсивность абсорбции света молекулами хлорофилла, а значит на скорость фотохимических реакций. В зависимости от того, усиливается ли абсорбция света или ослабевает, наночастицы либо выступают в роли триггеров образования АФК, либо защищают от окислительного стресса. При этом некоторые типы наночастиц способны запускать работу АОС, влияя на экспрессию генов, кодирующих ее элементы. Кроме того, под влиянием наночастиц может изменяться и экспрессия генов, кодирующих элементы ФСА (рис. 5). В результате происходит целый ряд существенных изменений в активности и структуре хлоропластов, а следовательно, все процессы растительного организма полностью или частично трансформируются, способствуя стрессоустойчивости растений или снижая ее.

Сегодня возникает острая необходимость проведения системных и многоплановых исследований, направленных на подбор подходящих модельных объектов и доз наночастиц определенных металлов, способных не только стимулировать активность Φ СА, но и выступать в качестве адаптогенов, увеличивающих стрессоустойчивость растений. При этом крайне важно продолжить наблюдения, в которых действие наночастиц на Φ СА будет изучаться именно в неблагоприятных условиях, поскольку известно, что некоторые адаптогены в контрольных и стрессовых условиях действуют по-разному. Так, в опытах на пшенице показано, что обработка экзогенной абсцизовой кислотой в контрольных условиях (при 22°С) и в процессе низкотемпературного закаливания (при 4°С) поразному влияла на мембранную структуру хлоропластов. При этом в обоих случаях заметно увеличивалась холодоустойчивость пшеницы, но обработка гормоном в условиях холода вызывала более значимый ее прирост (Venzhik et al., 2016). Опираясь на эти данные, можно предположить, что негативное влияние наночастии металлов на ФСА нивелируется в условиях действия стрессора, а устойчивость к нему, наоборот, при этом возрастает. Отдельные исследования в этой области уже ведутся. Например, показано, что обработка растений нута наночастицами оксида титана перед их низкотемпературным закаливанием приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза и активности фермента РБФК, а также к снижению темпов накопления H₂O₂ в тканях, т.е. к уменьшению риска окислительного стресса, вызванного холодом (Hasanpour et al., 2015). Похожие исследования проведены на растениях томата, пшеницы и голубиного гороха (Qi et al., 2013; Almutairi, 2016; Mohamed et al., 2017; Yadu et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наночастицы металлов и их оксидов могут активно использоваться в физиологии растений и агробиологии как своеобразные модификаторы работы ФСА, а возможно, и как адаптогены, усиливающие стрессоустойчивость растений. Дальнейшие исследования в этой области, несомненно, существенно расширят имеющиеся представления о феноменологии и механизмах устойчивости растений, их адаптивном потенциале, а также роли нанотехнологий в современной науке.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 18-04-00469).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафурова Т.П., Моргалёв Ю.Н., Зотикова А.П., Верхотурова Г.С., Михайлова С.И., Буренина А.А., Зайцева Т.А., Постовалова В.М., Цыцарева Л.К., Боровикова Г.В. Влияние наночастиц диоксида титана и оксида алюминия на морфофизиологические параметры растений // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2011. Т. 1. С. 113–122.
- Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В., Мирославов Е.А., Котеева Н.К. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации // Цитология. 2012. Т. 54. С. 916–924.
- Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 19–32.
- Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г. Биомедицинское применение многофункциональных золотых нанокомпо-

зитов // Успехи соврем. биологии. 2016. Т. 516. С. 411-450.

- Дыкман Л.А., Щеголев С.Ю. Взаимодействие растений с наночастицами благородных металлов // С.-х. биология. 2017. Т. 52. С. 13–24.
- Дыкман Л.А., Богатырёв В.А., Щеголев С.Ю., Хлебцов Н.Г. Золотые наночастицы: синтез, свойства, биомедицинское применение. М.: Наука, 2008. 319 с.
- Дыкман Л.А., Богатырёв В.А., Соколов О.И., Плотников В.К., Репко Н.В., Салфетников А.А. Взаимодействие наночастиц золота, серебра и магния с растительными объектами // Науч. журн. КубГАУ. 2016. № 6. С. 675–705.
- *Климов С.В.* Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128. С. 281–299.
- Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных растений. М.: Колос, 2010. 641 с.
- *Кузнецов В.В., Дмитриева Г.Д.* Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 783 с.
- Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011. 253 с.
- Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.
- Некрасова Г.Ф., Ушакова О.С., Ермаков А.Е., Уймин М.А., Бызов И.В. Действие ионов меди (II) и наночастиц оксидов меди на *Elodea densa* Planch. // Экология. 2011. № 6. С. 422–428.
- Новикова Г.В., Степанченко Н.С., Носов А.В., Мошков И.Е. В начале пути: восприятие АБК и передача ее сигнала у растений // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 806-823.
- Парамонова Н.В., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Ультраструктура хлоропластов и их запасных включений в первичных листьях Mesembryanthemum crystallinum при воздействии путресцина и NaCl // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 99–109.
- *Титов А.Ф., Таланова В.В.* Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- *Титов А.Ф., Шибаева Т.Г.* Брассиностероиды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 58 с.
- *Трунова Т.И.* Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова Э.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- 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– 457.
- An J., Zhang M., Wang S., Tang J. Physical, chemical and microbiological changes in stored green asparagus spears as affected by coating of silver nanoparticles-PVP // LWT – Food Sci. Technol. 2008. V. 41. P. 1100–1107.
- Arora S., Sharma P., Kumar S., Nayan R., Khanna P.K., Zaidi M.G.H. Gold-nanoparticle induced enhance-

ment in growth and seed yield of *Brassica juncea* // Plant Growth Regul. 2012. V. 66. P. 303–310.

- Baier M., Dietz K.-J. Chloroplasts as source and target of cellular redox regulation: a discussion on chloroplast redox signals in the context of plant physiology // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 1449–1462.
- *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. 2516–2534.
- Barrios A.C., Rico C.M., Trujillo-Reyes J., Medina-Velo I.A., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effects of uncoated and citric acid coated cerium oxide nanoparticles, bulk cerium oxide, cerium acetate, and citric acid on tomato plants // Sci. Total Environ. 2016. V. 563– 564. P. 956–964.
- *Bertrand M., Poirier I.* Photosynthetic organisms and excess of metals // Photosynthetica. 2005. V. 43. P. 345–353.
- *Bourett T.M., Czymmek K.J., Howard R.J.* Ultrastructure of chloroplast protuberances in rice leaves preserved by high-pressure freezing // Planta. 1999. V. 208. P. 472–479.
- *Chen X., O'Halloran J., Jansen M.A.* The toxicity of zinc oxide nanoparticles to *Lemna minor* (L.) is predominantly caused by dissolved Zn // Aquat. Toxicol. 2016. V. 174. P. 46–53.
- *Crosatti C., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Cattivelli L.* Harden the chloroplast to protect the plant // Physiol. Plant. 2013. V. 147. P. 55–63.
- *Da Costa M.V.J., Sharma P.K.* Effect of copper oxide nanoparticles on growth, morphology, photosynthesis, and antioxidant response in *Oryza sativa* // Photosynthetica. 2016. V. 54. P. 110–119.
- 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. 247–257.
- Dimkpa C.O., McLean J.E., Latta D.E., Manangón E., Britt D.W., Johnson W.P., Boyanov M.I., Anderson A.J. CuO and ZnO nanoparticles: phytotoxicity, metal speciation, and induction of oxidative stress in sand-grown wheat // J. Nanopart. Res. 2012. V. 14. P. 1–15. https://doi.org/10.1007/s11051-012-1125-9
- Du W., Gardea-Torresdey J.L., Ji R., Yin Y., Zhu J., Peralta-Videa J.R., Guo H. Physiological and biochemical changes imposed by CeO₂ nanoparticles on wheat: a life cycle field study // Environ. Sci. Technol. 2015. V. 49. P. 11884–11893.
- Du W., Tan W., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L., Ji R., Yin Y., Guo H. Interaction of metal oxide nanoparticles with higher terrestrial plants: Physiological and biochemical aspects // Plant Physiol. Biochem. 2017. V. 110. P. 210–225.
- *Dutta Gupta S., 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. 624–633.
- *Dykman L., Khlebtsov N.* Gold nanoparticles in biomedical applications. Boca Raton: CRC Press, 2017. 332 p.

- 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. N.Y.: Nova Sci. Publ., 2018. P. 263–300.
- *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. https://doi.org/10.3390/app9030499
- Faizan M., Faraz A., Yusuf M., Khan S.T., Hayat S. Zinc oxide nanoparticles-mediated changes in photosynthetic efficiency and antioxidant system of tomato plants // Photosynthetica. 2018. V. 56. P. 678–686.
- Falco W.F., Botero E.R., Falceo 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. Chem. 2011. V. 225. P. 65–71.
- Faraz A., Faizan M., Sami F., Siddiqui H., Pichtel J., Hayat S. Nanoparticles: biosynthesis, translocation and role in plant metabolism // IET Nanobiotechnol. 2019. V. 13. P. 345–352.
- Fayez K.A., El-Deeb B.A., Mostafa N.Y. Toxicity of biosynthetic silver nanoparticles on the growth, cell ultrastructure and physiological activities of barley plant // Acta Physiol. Plant. 2017. V. 39. https://doi.org/10.1007/s11738-017-2452-3
- *Fernández A.P., Strand A.* Retrograde signaling and plant stress: plastid signals initiate cellular stress responses // Curr. Opin. Plant Biol. 2008. V. 11. P. 509–513.
- Gao J., Xu G., Qian H., Liu P., Zhao P., Hu Y. Effects of nano-TiO₂ on photosynthetic characteristics of Ulmus elongata seedlings // Environ. Pollut. 2013. V. 176. P. 63–70.
- Gomez-Garay A., Pintos, B., Manzanera J.A., Lobo C., Villalobos N., Martín L. Uptake of CeO₂ nanoparticles and its effect on growth of Medicago arborea in vitro plantlets // Biol. Trace Elem. Res. 2014. V. 161. P. 143–150.
- Gorczyca A., Pociecha E., Kasprowicz M., Niemiec M. Effect of nanosilver in wheat seedlings and Fusarium culmorum culture systems // Eur. J. Plant Pathol. 2015. V. 142. https://doi.org/10.1007/s10658-015-0608-9
- Goswami P., Yadav S., Mathur J. Positive and negative effects of nanoparticles on plants and their applications in agriculture // Plant Sci. Today. 2019. V. 6. P. 232–242.
- Gray C.G., Hansen M.R., Shau D.J., Graham K., Dale R., Natesan S.K.A., Newell C.A. Plastid stromules are induced by stress treatments acting through abscisic acid // Plant J. 2012. V. 69. P. 387–398.
- Hasanpour H., Maali-Amiri R., Zeinali H. Effect of TiO₂ nanoparticles on metabolic limitations to photosynthesis under cold in chickpea // Russ. J. Plant Phys. 2015. V. 62. P. 779–787.
- Hatami M., Ghorbanpour M. Effect of nanosilver on physiological performance of *Pelargonium* plants exposed to dark storage // J. Hortic. Res. 2013. V. 21. P. 15–20.
- Hong F., Zhou J., Liu Ch., Yang F., Wu Ch., Zheng L., Yang P. Effect of nano-TiO₂ on photochemical reaction of chloroplasts of spinach // Biol. Trace Elem. Res. 2005b. V. 105. P. 269–279.

- Hong F., Yang F., Liu Ch., Gao Q., Wan Zh., Gu F., Wu Ch., Ma Zh., Zhou J., Yang P. Influences of nano-TiO₂ on the chloroplast aging of spinach under light // Biol. Trace Elem. Res. 2005a. V. 104. P. 249–260.
- Hong J., Wang L., Sun Y., Zhao L., Niu G., Tan W., Rico C.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Foliar applied nanoscale and microscale CeO₂ and CuO alter cucumber (*Cucumis sativus*) fruit quality // Sci. Total Environ. 2016. V. 563–564. P. 904–911.
- Hossain Z., Mustafa G., Komatsu S. Plant responses to nanoparticle stress // Int. J. Mol. Sci. 2015. V. 16. P. 26644–26653.
- Huner N.P.M., Öquist G., Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold // Trends Plant Sci. 1998. V. 3. P. 1360–1385.
- Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. Salicylic acid in plant salinity stress signalling and tolerance // Plant Growth Regul. 2015. V. 76. P. 25–40.
- Jiang H.-S., Qiu X.-N., Li G.-B., Li W., Yin L.-Y. Silver nanoparticles induced accumulation of reactive oxygen species and alteration of antioxidant systems in the aquatic plant *Spirodela polyrhiza* // Environ. Toxicol. Chem. 2014. V. 33. P. 1398–1405.
- Joshi H., Somdutt, Choudhary P., Mundra S.L. Future prospects of nanotechnology in agriculture // Int. J. Chem. Stud. 2019. V. 7. P. 957–963.
- Khan M.R., Adam V., Rizvi T.F., Zhang B., Ahamad F., Jośko I., Zhu Y., Yang M., Mao C. Nanoparticle-plant interactions: two-way traffic // Small. 2019. V. 15. https://doi.org/10.1002/smll.201901794
- Köhler R.H., Schwille P., Webb W.W., Hanson M.R. Active protein transport through plastid tubules: velocity quantified by fluorescence correlation spectroscopy // J. Cell Sci. 2000. V. 113. P. 3921–3930.
- *Kratsch H.A., Wise R.R.* The ultrastructure of chilling stress // Plant Cell Environ. 2000. V. 23. P. 337–350.
- Lalau C.M., Mohedano R.d.A., Schmidt É.C., Bouzon Z.L., Ouriques L.C., Dos Santos R.W., Da Costa C.H., Vicentini D.S., Matias W.G. Toxicological effects of copper oxide nanoparticles on the growth rate, photosynthetic pigment content, and cell morphology of the duckweed Landoltia punctata // Protoplasma. 2015. V. 252. P. 221–229.
- Lei Z., Mingyu S., Xiao W., Chao L., Chunxiang Q., Liang C., Hao H., Xiaoqing L., Fashui H. Antioxidant stress is promoted by nano-anatase in spinach chloroplasts under UV-B radiation // Biol. Trace Elem. Res. 2008. V. 121. P. 69–79.
- Liu X., Wang F, Shi Z., Tong R., Shi X. Bioavailability of Zn in ZnO nanoparticle-spiked soil and the implications to maize plants // J. Nanopart. Res. 2015. V. 17. https://doi.org/10.1007/s11051-015-2989-2
- Lütz C., Engel L. Changes in chloroplast ultrastructure in some high-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate? // Protoplasma. 2007. V. 231. P. 183–192.
- Ma C.X., Chhikara S., Xing B.S., Musante C., White J.C., Dhankher O.P. Physiological and molecular response of Arabidopsis thaliana (L.) to nanoparticle cerium and indium oxide exposure // ACS Sustainable Chem. Eng. 2013. V. 1. P. 768–778.

- 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. 1089–1102.
- Majumdar S., Peralta-Videa J.R., Trujillo-Reyes J., Sun Y., Barrios A.C., Niu G., Margez J.P.F., Gardea-Torresdey J.L. Soil organic matter influences cerium translocation and physiological processes in kidney bean plants exposed to cerium oxide nanoparticles // Sci. Total Environ. 2016. V. 569–570. P. 201–211.
- Martínez-Peñalver A., Graña E., Reigosa M.J., Sánchez-Moreiras A.M. Early photosynthetic response of Arabidopsis thaliana to temperature and salt stress conditions // Russ. J. Plant Physiol. 2012. V. 59. P. 640–647.
- Marusenko Y., Shipp J., Hamilton G.A., Morgan J.L.L., Keebaugh M., Hil H., Dutta A., Zhuo X., Upadhyay N., Hutchings J., Herckes P., Anbar A.D., Shock E., Hartnett H.E. Bioavailability of nanoparticulate hematite to Arabidopsis thaliana // Environ. Pollut. 2013. V. 174. P. 150–156.
- Mingyu S., Fashui H., Chao L., Xiao W., Xiaoqing L., Liang C., Fengqing G., Zhongrui L. Effects of nano-anatase TiO₂ on absorption, distribution of light, and photoreduction activities of chloroplast membrane of spinach // Biol. Trace Elem. Res. 2007. V. 118. P. 120–130.
- Mohamed A.K.S.H., Qayyum M.F., Abdel-Hadi A.M., Rehman R.A., Ali S., Rizwan M. Interactive effect of salinity and silver nanoparticles on photosynthetic and biochemical parameters of wheat // Arch. Agron. Soil Sci. 2017. V. 63. P. 1736–1747.
- Mukherjee A., Peralta-Videa J.R., Bandyopadhyay S., Rico C.M., Zhao L. Gardea-Torresdey J.L. Physiological effects of nanoparticulate ZnO in green peas (*Pisum sativum* L.) cultivated in soil // Metallomics. 2014. V. 6. P. 132– 138.
- Nair P.M.G., Chung I.M. A mechanistic study on the toxic effect of copper oxide nanoparticles in soybean (*Glycine max* L.) root development and lignification of root cells // Biol. Trace Elem. Res. 2014a. V. 162. P. 342–352.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Impact of copper oxide nanoparticles exposure on Arabidopsis thaliana growth, root system development, root lignification, and molecular level changes // Environ. Sci. Pollut. Res. 2014b. V. 21. P. 12709–12722.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Physiological and molecular level effects of silver nanoparticles exposure in rice (Oryza sativa L.) seedlings // Chemosphere. 2014c. V. 112. P. 105–113.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Study on the correlation between copper oxide nanoparticles induced growth suppression and enhanced lignification in Indian mustard (*Brassica juncea* L.) // Ecotoxicol. Environ. Safe. 2015. V. 113. P. 302–313.
- Nair P.M.G., Kim S.H., Chung I.M. Copper oxide nanoparticle toxicity in mung bean (Vigna radiata L.) seedlings: physiological and molecular level responses of *in vitro* grown plants // Acta Physiol. Plant. 2014. V. 36. P. 2947–2958.
- Nayan R., Rawat M., Negi B., Pande A., Arora S. Zinc sulfide nanoparticle mediated alterations in growth and

ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ № 2 2021

anti-oxidant status of *Brassica juncea* // Biologia. 2016. V. 71. P. 896–902.

- Notter D.A., Mitrano D.M., Nowack B. Are nanosized or dissolved metals more toxic in the environment? A metaanalysis // Environ. Toxicol. Chem. 2014. V. 33. P. 2733–2739.
- Perreault F, Oukarroum A., Pirastru L., Sirois L., Matias W.G., Popovic R. Evaluation of copper oxide nanoparticles toxicity using chlorophyll a fluorescence imaging in Lemna gibba // J. Bot. 2010. V. 2010. https://doi.org/10.1155/2010/763142
- Prasad T., Sudhakar P., Sreenivasulu Y., Latha P., Munaswamy V., Raja Reddy K., Sreeprasad T.S., Sajanlal P.R., Pradeep T. Effect of nanoscale zinc oxide particles on the germination, growth and yield of peanut // J. Plant Nutr. 2012. V. 35. P. 905–927.
- Pribil M., Labs M., Leister D. Structure and dynamics of thylakoids in land plants // J. Exp. Bot. 2014. V. 65. P. 1955–1972.
- *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. 323–328.
- *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. 1947–1955.
- Raliya R., Tarafdar J.C. ZnO nanoparticle biosynthesis and its effect on phosphorous-mobilizing enzyme secretion and gum contents in Clusterbean (*Cyamopsis* tetragonoloba L.) // Agric. Res. 2013. V. 2. P. 48–57.
- Raliya R., Nair R., Chavalmane S., Wang W.N., Biswas P. Mechanistic evaluation of translocation and physiological impact of titanium dioxide and zinc oxide nanoparticles on the tomato (Solanum lycopersicum L.) plant // Metallomics. 2015. V. 7. P. 1584–1594.
- Ramesh M., Palanisamy K., Babu N.K. Effects of bulk and nano-titanium dioxide and zinc oxide on physiomorphological changes in *Triticum aestivum* Linn. // J. Global Biosci. 2014. V. 3. P. 415–422.
- Rani P.U., Yasur J., Loke K.S., Dutta D. Effect of synthetic and biosynthesized silver nanoparticles on growth, physiology and oxidative stress of water hyacinth: Eichhornia crassipes (Mart) Solms // Acta Physiol. Plant. 2016. V. 38.

https://doi.org/10.1007/s11738-016-2074-1

- Rico C.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Chemistry, biochemistry of nanoparticles, and their role in antioxidant defense system 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. 1–17.
- Rico C.M., Morales M.I., Barrios A.C., McCreary R., Hong J., Lee W.Y., Nunez J., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effect of cerium oxide nanoparticles on the quality of rice (Oryza sativa L.) grains // J. Agric. Food Chem. 2013. V. 61. P. 11278–11285.
- 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. 2–16.

- Salama H.M.H. Effects of silver nanoparticles in some crop plants, common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and corn (*Zea mays* L.) // Int. Res. J. Biotech. 2012. V. 3. P. 190– 197.
- Sanzari I., Leone A., Ambrosone A. Nanotechnology in plant science: to make a long story short // Front. Bioeng. Biotechnol. 2019. V. 7. https://doi.org/10.3389/fbioe.2019.00120
- Servin A.D., Morales M.I., Castillo-Michel H., Hernandez-Viezcas J.A., Munoz B., Zhao L.J., Nunez J.E., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Synchrotron verification of TiO₂ accumulation in cucumber fruit: a possible pathway of TiO₂ nanoparticle transfer from soil into the food chain // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 11592–11598.
- Shabnam N., Sharmila P., Pardha-Saradhi P. Impact of ionic and nanoparticle speciation states of silver on light harnessing photosynthetic events in *Spirodela polyrhiza* // Int. J. Phytoremediat. 2017. V. 19. P. 80–86.
- Sharma P., Bhatt D., Zaidi M.G.H., Saradhi P.P., Khanna P.K., Arora S. Silver nanoparticle-mediated enhancement in growth and antioxidant status of *Brassica juncea* // Appl. Biochem. Biotechnol. 2012. V. 167. P. 2225–2233.
- Shi J., Abid A.D., Kennedy I.M., Hristova K.R., Silk W.K. To duckweeds (Landoltia punctata), nanoparticulate copper oxide is more inhibitory than the soluble copper in the bulk solution // Environ. Pollut. 2011. V. 159. P. 1277–1282.
- Shi J., Peng C., Yang Y., Yang J., Zhang H., Yuan X., Chen Y., Hu T. Phytotoxicity and accumulation of copper oxide nanoparticles to the Cu-tolerant plant Elsholtzia splendens // Nanotoxicology. 2014. V. 8. P. 179–188.
- Song U., Jun H., Waldman B., Roh J., Kim Y., Yi J., Lee E.J. Functional analyses of nanoparticle toxicity: a comparative study of the effects of TiO₂ and Ag on tomatoes (Lycopersicon esculentum) // Ecotoxicol. Environ. Safe. 2013. V. 93. P. 60–67.
- Sosan A., Svistunenko D., Straltsova D., Tsiurkina K., Smolich I., Lawson T., Subramaniam S., Golovko V., Anderson D., Sokolik A., Colbeck I., Demidchik V. Engineered silver nanoparticles are sensed at the plasma membrane and dramatically modify the physiology of Arabidopsis thaliana plants // Plant J. 2016. V. 85. P. 245–257.
- Syu Y.-Y., Hung J.-H., Chen J.-C., Chuang H.-W. Impacts of size and shape of silver nanoparticles on Arabidopsis plant growth and gene expression // Plant Physiol. Biochem. 2014. V. 83. P. 57–64.
- Tighe-Neira R., Carmorac E., Recioc G., Nunes-Nesid A., Reyes-Diaze M., Alberdie M., Rengelg Z., Inostroza-Blancheteau C. Metallic nanoparticles influence the structure and function of the photosynthetic apparatus in plants // Plant Physiol. Biochem. 2018. V. 130. P. 408–417.
- Tombuloglu H., Slimani Y., Tombuloglu G., Almessiere M., Baykal A. Uptake and translocation of magnetite (Fe₃O₄) nanoparticles and its impact on photosynthetic genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Chemosphere. 2019. V. 226. P. 110–122.
- *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. 505–516.

ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ № 2 2021

- 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. 2–12.
- Trujillo-Reyes J., Majumdar S., Botez C.E., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Exposure studies of core-shell Fe/Fe₃O₄ and Cu/CuO NPs to lettuce (*Lactuca sativa*) plants: are they a potential physiological and nutritional hazard? // J. Hazard. Mater. 2014. V. 267. P. 255–263.
- Van Koetsem F., Xiao Y., Luo Z., Laing G.D. Impact of water composition on association of Ag and CeO₂ nanoparticles with aquatic macrophyte *Elodea canadensis* // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. V. 23. P. 5277–5287.
- *Venzhik Yu., Talanova V., Titov A.* The effect of abscisic acid on cold tolerance and chloroplasts ultrastructure in wheat under optimal and cold stress conditions // Acta Physiol. Plant. 2016. V. 38.

https://doi.org/10.1007/s11738-016-2082-1

- Wan Y., Li J., Ren H., Huang J., Yuan H. Physiological investigation of gold nanorods toward watermelon // J. Nanosci. Nanotechnol. 2014. V. 14. P. 6089–6094.
- Wang J., Koo Y., Alexander A., Yang Y., Westerhof S., Zhang Q., Schnoor J.L., Colvin V.L., Braam J., Alvarez P.J.J. Phytostimulation of poplars and Arabidopsis exposed to silver nanoparticles and Ag+ at sublethal concentrations // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 5442–5449.
- Wang X., Yang X., Chen S., Li Q., Wang W., Hou Ch., Gao X., Wangand L., Wang Sh. Zinc oxide nanoparticles affect biomass accumulation and photosynthesis in Arabidopsis // Plant Sci. 2016. V. 6.

https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01243

- Wei H., Wang E. Nanomaterials with enzyme-like characteristics (nanozymes): next-generation artificial enzymes // Chem. Sov. Rev. 2013. V. 42. P. 6060–6093.
- Wen Y., Zhang L., Chen Z., Sheng X., Qiu J., Xu D. Co-exposure of silver nanoparticles and chiral herbicide imazethapyr to *Arabidopsis thaliana:* Enantioselective effects // Chemosphere. 2016. V. 145. P. 207–214.
- Xiong T., Dumat C., Dappe V., Vezin H., Schreck E., Shahid M., Pieral A., Sobanska S. Copper oxide nanoparticle foliar uptake, phytotoxicity, and consequences for sustainable urban agriculture // Environ. Sci. Technol. 2017. V. 51. P. 5242–5251.
- Yadu B., Chandrakar V., Korram J., Satnami M.L., Kumar M., Keshavkant S. Silver nanoparticle modulates gene ex-

pressions, glyoxalase system and oxidative stress markers in fluoride stressed *Cajanus cajan* L. // J. Hazard. Mater. 2018. V. 353. P. 44–52.

- Yamane K., Kawasaki M., Tanguchi M., Miyake H. Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza* sativa L.) grown under salinity // Plant Prod. Sci. 2008. V. 11. P. 139–145.
- Yang F, Liu Ch., Gao F, Su M., Wu X., Zheng L., Hong F, Yang P. The improvement of Spinach growth by nanoanatase TiO₂ treatment is related to nitrogen photoreduction // Biol. Trace Elem. Res. 2007. V. 119. P. 77–88.
- *Yang J., Cao W., Rui Y.* Interactions between nanoparticles and plants: phytotoxicity and defense mechanisms // J. Plant Interact. 2017. V. 12. P. 158–169.
- *Yasur J., Rani P.U.* Environmental effects of nanosilver: impact on castor seed germination, seedling growth, and plant physiology // Environ. Sci. Pollut. Res. 2013. V. 20. P. 8636–8648.
- Zhang W., Ebbs S.D., Musante C., White J.C., Gao C., Ma X. Uptake and accumulation of bulk and nanosized cerium oxide particles and ionic cerium by radish (*Raphanus sativus* L.) // J. Agric. Food Chem. 2015. V. 63. P. 382–390.
- Zhao L., Sun Y., Hernandez-Viezcas J.A., Hong J., Majumdar S., Niu G., Duarte-Gardea J.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Monitoring the environmental effects of CeO₂ and ZnO nanoparticles through the life cycle of corn (Zea mays) plants and in situ μ-XRF mapping of nutrients in kernels // Environ. Sci. Technol. 2015. V. 49. P. 2921–2928.
- Zheng L., Hong F.S., Lu S.P., Liu C. Effect of nano-TiO₂ on strength of naturally aged seeds and growth of spinach // Biol. Trace Elem. Res. 2005. V. 104. P. 83–91.
- Zou X., Li P., Huang Q., Zhang H. The different response mechanisms of *Wolffia globosa*: light-induced silver nanoparticle toxicity // Aquat. Toxicol. 2016. V. 176. P. 97–105.
- Zuverza-Mena N., Martínez-Fernández D., Du W., Hernandez-Viezcas J.A., Bonilla-Bird N., López-Moreno M.L., Komárek M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L.
 Exposure of engineered nanomaterials to plants: Insights into the physiological and biochemical responses – A review // Plant Physiol. Biochem. 2017. V. 110. P. 236–264.

Influence of Nanoparticles of Metals and their Oxides on the Photosynthetic Apparatus of Plants

Yu. V. Venzhik^{1, #}, I. E. Moshkov¹, and L. A. Dykman²

¹Timiryazev Institute of Plant Physiology of RAS, ul. Botanicheskay 35, Moscow, 127276 Russia ²Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms of RAS, pr. Entuziastov 13, Saratov, 410049 Russia [#]e-mail: jul.venzhik@gmail.com

A comparative analysis of the published data of the effect of the most frequently used metal nanoparticles and their oxides on the main parameters of the photosynthetic apparatus activity and the chloroplast ultrastructure of higher plants is presented. It was shown that metal nanoparticles are capable of both stimulating and suppressing the activity of the photosynthetic apparatus. Possible mechanisms of effect of metal nanoparticles on a plant organism are discussed.