

УДК 581.1

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАНОМАТЕРИАЛОВ КАК СТРАТЕГИЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ДЕЙСТВИЯ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ТЕМПЕРАТУР

© 2023 г. Ю. В. Венжик^a, *, А. Н. Дерябин^a

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

*e-mail: jul.venzhik@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2023 г.

После доработки 03.02.2023 г.

Принята к публикации 03.02.2023 г.

В условиях эскалации климатических угроз во всем мире растет необходимость разработки новых стратегий повышения стрессоустойчивости растений. Инновационные подходы в этом направлении предоставляют нанотехнологии, обеспечивающие производство разнообразных наноматериалов (НМ). К ним относят структуры размером менее 100 нм, обладающие уникальными физическими и химическими свойствами. Благодаря этому НМ способны проникать через биологические барьеры и накапливаться в клетках растений. Эффекты НМ на растительный организм могут быть как позитивными, так и негативными в зависимости от химической природы, размеров и концентраций НМ, объекта исследования и условий среды. Многие НМ в определенной концентрации способны регулировать практически все процессы в растительном организме: рост, водный обмен, активность фотосинтетического аппарата и про-/антиоксидантный баланс. Это позволяет предполагать возможность использования некоторых НМ как адаптогенов, усиливающих стрессоустойчивость растений. В настоящем обзоре представлен сравнительный анализ экспериментальных данных об использовании НМ в физиологии растений и сельском хозяйстве для защиты растений от действия неблагоприятных низких и высоких температур. Обсуждаются возможные механизмы действия НМ на растения, а также стратегия их дальнейшего использования в фундаментальной науке и сельском хозяйстве.

Ключевые слова: адаптация, высшие растения, наноматериалы, неблагоприятные температуры, стрессоустойчивость

DOI: 10.31857/S0015330323600080, **EDN:** QASNKT

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы глобального роста населения, эскалации климатических угроз и связанного с этим сокращения пахотных земель во всем мире влекут необходимость разработки новых стратегий, направленных на повышение урожайности растений. Большая часть территории Российской Федерации находится в зоне рискованного земледелия с неустойчивыми климатическими условиями, в которых перепады температур могут быть достаточно резкими. Причем как низкая, так и высокая температуры за пределами оптимальных значений создают существенные сельскохозяйственные риски. В условиях глобального потепления климата даже незначительное повышение среднегодовой температуры приводит к потерям урожая, которые по прогнозам ученых в ближайшее десяти-

летие вырастут на 40% [1]. Кроме того, для большинства растений, используемых в сельском хозяйстве, снижение температуры выращивания ниже 10–15°C является критическим [2]. Именно поэтому повышение устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным температурам — это не только актуальная проблема современной науки, но и ключевой путь к сокращению потерь сельскохозяйственной продукции и повышению эффективности растениеводства. В связи с этим, особую важность приобретает вопрос применения искусственных соединений, способных в низких концентрациях защищать растения в условиях действия неблагоприятных температур с минимальными рисками для окружающей среды и здоровья людей. В этом плане инновационные подходы к повышению стрессоустойчивости растений предоставляют нанотехнологии, обеспечивающие производство и внедрение в жизнь людей различных наноматериалов (НМ).

Сокращения: АОС — антиоксидантная система, НМ — наноматериалы, НЧ — наночастицы, ППР — поверхностный плазмонный резонанс, ФСА — фотосинтетический аппарат.

Изучение взаимодействия растений и НМ началось сравнительно недавно, однако к настоящему моменту накоплен достаточно обширный экспериментальный материал. Показано, что влияние НМ на растения может носить как позитивный, так и негативный характер [3–5]. НМ способны изменять практически все процессы в растительном организме — стимулировать или угнетать рост, фотосинтез, водный обмен, влиять на про-/антиоксидантный баланс, структуру органелл и экспрессию генов [5, 6]. При этом эффекты НМ зависят от целого ряда факторов, прежде всего, химической природы и размеров НМ, а также концентрации коллоидных растворов, используемых при работе с растительными объектами. Большую роль играют условия среды, в которых происходит взаимодействие НМ и растений. Как показывают исследования, под влиянием неблагоприятных абиотических факторов многие НМ способны повысить стрессоустойчивость растений. Например, обработка растений подсолнечника, риса и пшеницы коллоидными растворами наночастиц (НЧ) оксидов железа или цинка снижала окислительный стресс, вызванный тяжелыми металлами [7–9]. В экспериментах на пшенице, томате и люпине установлено, что НЧ серебра и оксида цинка повышали солеустойчивость [10, 11] и регулировали экспрессию генов стрессового ответа при солевом стрессе [12]. Карбоновые нанотрубки изменяли экспрессию генов, кодирующих белки водных каналов и участвующих в клеточном делении, индуцируя перенос воды, ионов кальция и железа, усиливая рост корней и накопление биомассы, а также стрессоустойчивость растений [13, 14]. Учитывая изложенные выше риски климатических угроз и связанные с ними сельскохозяйственные потери, особый интерес представляет вопрос об участии НМ в формировании повышенной устойчивости растений к неблагоприятным температурам. В данном обзоре проведена систематизация имеющихся в научной литературе данных об использовании НМ для защиты высших растений в условиях действия неблагоприятных низких и высоких температур.

НАНОМАТЕРИАЛЫ: СВОЙСТВА, ПРОИСХОЖДЕНИЕ, КЛАССИФИКАЦИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

К НМ, как правило, относят структуры, размеры которых не превышают 100 нм, обладающие необычными физико-химическими свойствами [15]. Малые размеры и большая площадь поверхности позволяют НМ проникать в клетки и органеллы растений, распространяться по тканям и аккумулироваться в них [6]. Для НМ характерна высокая физическая и химическая активность, благодаря чему некоторые из них обладают каталитическими свойствами [5]. Наличие уникальных

оптических свойств, связанных с возбуждением локализованных плазмонных резонансов при взаимодействии со светом, обуславливает возможность многих НМ влиять на фотосинтетический аппарат (ФСА) растений — увеличивать скорость электронного транспорта, фотофосфорилирования и выхода кислорода [4, 16]. С другой стороны, НМ способны выступать в качестве протекторов окислительного стресса и фотоингибирования, играя роль “наноэнзимов” [17].

НМ могут иметь как природное (естественное), так и техногенное (искусственное) происхождение. В природе источниками НМ являются вулканы, лесные пожары и пыльные бури [5]. Огромное количество НМ создается искусственно для целей науки и промышленности. Существуют разные классификации искусственных НМ, основанные на их химической природе, структуре или способе получения. Чаще всего НМ делят на группы в зависимости от химической основы. Например, выделяют НМ на основе металлов (металлические), НМ на основе полуметаллов и неметаллов, отдельно выделяют углеродсодержащие нанотрубки, а также композитные (составные) НМ, объединяющие несколько разных элементов [5, 15]. По структуре НМ делят на НЧ, нанопленки (нанослой) и объемные наноструктуры [15].

Методы получения НМ обычно разделяют на две большие группы. К первой группе относят дисперсионные методы, основанные на диспергировании (измельчении) веществ различными способами — механическим, с помощью лазера, облучения и т. д. Вторая группа включает конденсационные методы, где НМ восстанавливаются из ионов солей [18]. К этой группе относят также биологический синтез НМ с помощью растений или микроорганизмов [5].

Темпы производства НМ неуклонно растут, и по оценкам ученых мировое потребление НМ уже в 2019 году достигло 600 000 тонн в год [19]. При этом риски от попадания НМ в природную среду до сих пор не ясны, что вызывает оправданные сомнения исследователей. Возможно поэтому, НМ считают одними из самых изучаемых материалов сегодняшнего столетия [6]. Во всем мире НМ используются в биологии, химии и физике, а также медицине, сельском хозяйстве, косметологии и электронике. В научную терминологию уже прочно вошли термины “нанофермерство” и “нанобионические подходы”. Разработки последних лет свидетельствуют о возможности использования НМ для профилактики и лечения онкологических заболеваний, а также в пищевой промышленности, например, для очистки воды и пищевых продуктов [5, 20]. Все это позволяет с большой надеждой смотреть на использование НМ в науке и сельском хозяйстве в качестве стратегии для защиты растений в условиях изменяющегося климата.

ВЛИЯНИЕ НАНОМАТЕРИАЛОВ НА РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР

Для большинства растений колебания температуры в пределах от 0 до 15°C могут вызывать серьезные повреждения клеточных структур и функций, связанные, прежде всего, с дегидратацией клеток, окислительным стрессом и снижением текучести мембран [2]. Еще более значительное понижение температуры среды — ниже 0°C — могут перенести только некоторые морозостойкие растения (например, озимые злаки), поскольку отрицательные температуры необратимо повреждают клетки и органеллы вследствие образования в них кристаллов льда [21]. К тому же при охлаждении все метаболические процессы в растительном организме, включая рост и фотосинтез, существенно ингибируются. Поглощаемая в условиях охлаждения световая энергия становится избыточной, поскольку превосходит способность ФСА использовать ее для фиксации CO₂, а риски образования АФК многократно возрастают [21, 22]. Генерация АФК в клетках и тканях приводит к интенсификации процессов ПОЛ мембран, нарушениям структуры белков и нуклеиновых кислот [23]. Как правило, в этих условиях снижается текучесть клеточных мембран, что приводит к изменению их проницаемости, неконтролируемому выходу ионов из клеток и дегидратации тканей. К основным механизмам защиты растений от низкотемпературного стресса относят структурно-функциональную, физиолого-биохимическую и молекулярно-генетическую адаптивную реорганизацию клеток и органелл, включающую биохимическую перестройку мембран, а также активацию антиоксидантной системы (АОС) [22]. При этом полностью изменяется метаболизм растений [24], «включаются» гены холодового ответа [25], в клетках и тканях накапливаются белки, углеводы и аминокислоты, необходимые для холодовой адаптации [26]. Растения отличаются по своей чувствительности к низким температурам. Для холодоустойчивых растений (пшеница, ячмень, картофель, горох, морковь и др.) диапазон субповреждающих температур, не вызывающих повреждения тканей и основных функций организма, находится в пределах от 8–9°C до 0°C. Считается, что теплолюбивые растения, среди которых есть и экономически важные, например, рис, томат, огурец, кукуруза, также способны акклиматизироваться к холоду, однако нижняя граница субповреждающих температур для этой группы растений составляет 6–10°C, в зависимости от вида [27, 28]. Вопрос о расширении границ адаптационного потенциала ценных сельскохозяйственных растений до сих пор остается острым и открытым, а литературные данные свидетельствуют, что в этом направлении могут применяться и нанотехнологии (табл. 1).

Как показал проведенный нами анализ литературы, в большинстве случаев для повышения устойчивости растений к неблагоприятным температурам использовались НЧ металлов (серебра, золота, церия, оксидов кремния, титана и цинка), а также НЧ селена и хитозановые нанотрубки. Отметим, что ряд объектов, на которых испытывали НМ, был достаточно широк — от морозостойкой пшеницы до тропического банана, а наиболее используемым способом внесения НМ было опрыскивание листьев. Как выяснилось, чаще всего, обработка растений НМ приводила к поддержанию роста и фотосинтеза в условиях охлаждения, а также снижению рисков окислительного стресса (табл. 1). Например, растения фасоли, выращенные из семян, обработанных растворами НЧ серебра и закаленные в течение 9 сут. при режиме 15/10°C (день/ночь), отличались более высокими показателями интенсивности роста и фотосинтеза, а в их листьях отмечено большее содержание хлорофиллов, чем у контрольных (необработанных) растений в тех же условиях [29]. Сходные данные об изменениях темпов роста и активности ФСА в условиях охлаждения получены на томате, резуховидке и пырее, обработанных НЧ селена, церия и оксида кремния, соответственно [30–32]. В наших опытах на пшенице показано, что из семян, обработанных НЧ золота, вырастали проростки, у которых при низкотемпературном закаливании интенсивность фотосинтеза была выше, а содержание хлорофиллов и сахаров в листьях больше, чем у контрольных (необработанных) растений [33]. К тому же проростки, обработанные НЧ золота, отличались большей морозоустойчивостью, которую определяли по выживаемости и выходу электролитов из тканей после промораживания [34]. Накопление пролина и сахаров, обладающих осмопротекторными свойствами, наблюдали в условиях охлаждения под влиянием НЧ оксида титана и хитозановых нанотрубок у лакрицы и банана [35, 36]. Снижение накопления МДА и АФК на фоне усиления активности ферментов АОС отмечено у резуховидки, нута, лакрицы и риса под влиянием НЧ церия, оксидов титана и цинка [31, 35, 37–39].

В целом следует отметить, что НМ являются перспективными адаптогенами, поддерживающими метаболизм и развитие растений в условиях охлаждения, а также увеличивающими устойчивость как холодостойких, так и теплолюбивых культур к низким температурам.

ВЛИЯНИЕ НАНОМАТЕРИАЛОВ НА РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

В условиях действия высоких температур у растений развиваются обезвоживание и окислительный стресс. Это связано с тем, что с одной

Таблица 1. Влияние наноматериалов на растения в условиях действия низких температур

Размер, нм	Доза*, мкг/мл	Способ обработки	Температура и экспозиция	Объект	Наблюдаемые эффекты	Ссылка
10	0.25, 1.25, 2.5	Через семена	15/10°C, 9 сут	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Поддержание всхожести, интенсивности роста, усиление фотосинтеза, увеличение содержания хлорофиллов в листьях	[29]
5	50	Через листья	4°C, 5 сут	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Снижение содержания АФК, увеличение квантового выхода ФС II, скорости ассимиляции углерода и карбоксилирования РБФК/О	[31]
8–15	1, 4, 8, 12	Через корни	10°C, 1 сут	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Поддержание интенсивности роста, увеличение содержания воды и хлорофиллов в листьях	[30]
10–15	5, 20, 40, 60, 80	Через семена	4°C, 7 сут	<i>Agropyron elongatum</i>	Поддержание темпов прорастания семян и интенсивности роста проростков	[32]
7–40	5	Через листья	4°C, 2 сут	<i>Cicer arietinum</i>	Снижение выхода электролитов и содержания МДА	[37]
7–4	5	Через листья	4°C, 6 сут	<i>Cicer arietinum</i>	Снижение выхода электролитов, содержания Н ₂ O ₂ , усиление активности ферментов АОС, увеличение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях	[38]
7–4	5	Через листья	4°C, 6 сут	<i>Cicer arietinum</i>	Усиление активности ферментов РБФК/О и ФЕПМК, увеличение уровня экспрессии генов, вовлеченных в синтез РБФК/О и хлорофилл-связывающих белков	[65]
10–25	2, 5	Через корни	4°C, 2 сут	<i>Glycyrrhiza glabra</i>	Снижение содержания МДА и Н ₂ O ₂ , накопление пролина, сахаров и фенолов в листьях	[35]
30	25, 50, 100	Через листья	10°C, 5 сут	<i>Oryza sativa</i>	Усиление роста, снижение содержания Н ₂ O ₂ и МДА, усиление активности ферментов АОС и увеличение уровня экспрессии генов АОС, а также транскрипционных факторов, участвующих в ответе на охлаждение	[39]
<100 нм	100, 200, 400	Через листья	5°C, 3 сут	<i>Musa acuminata</i>	Хитозановые нанотрубки Снижение содержания МДА и АФК, поддержание интенсивности роста, увеличение содержания хлорофиллов, пролина, сахаров в листьях, усиление активности ферментов АОС	[36]

Примечание. Доза* – концентрация НМ в коллоидном растворе.

стороны, температура выше оптимальных значений вызывает у растений резкое увеличение транспирации и последующую дегидратацию. С другой стороны, высокие температуры стимулируют выработку у растений АФК, создавая риск окислительного стресса, обусловленного интенсификацией процессов ПОЛ и потерей целостности структуры клеточных мембран [1]. Под влиянием высоких температур ингибируются рост и развитие растений, нарушается синтез хлорофиллов и белков, угнетается активность ферментов, прежде всего фотосинтетических. Основными мишенями в ФСА при тепловом стрессе являются ФС II, РБФК/О и АТФ-генерирующие системы. Важными механизмами теплоустойчивости растений являются увеличение стабильности ферментов, структуры мембран, синтез белков теплового шока, усиление активности ферментов АОС [1].

Исследования, проведенные на широком ряде объектов с разной чувствительностью к высокой температуре, показали, что многие НМ могут быть использованы для защиты растений от последствий теплового стресса (табл. 2). В основном в опытах применяли НЧ серебра, церия, железа и селена, а также оксидов кремния, титана и цинка, внесенные преимущественно через корни или листья. Увеличение интенсивности ростовых процессов под влиянием НМ в условиях действия высоких температур наблюдали на растениях пшеницы, томата, огурца, кукурузы и сои [30, 40–46]. К тому же обработка НМ влияла на водный обмен растений – регулировала транспирацию и содержание воды в листьях [30, 41, 42, 45, 47], а также стимулировала накопление пролина, сахаров и белков [44, 45, 48], усиливала активность ферментов АОС [41, 42, 45, 46, 49, 50]. Кроме того, некоторые НМ в условиях повышенной температуры способны благотворно влиять на ФСА растений. В этом плане были изучены НЧ селена, оксидов кремния и титана [31, 47]. Например, под влиянием НЧ селена наблюдали увеличение квантового выхода ФС II, ассимиляции углерода и карбоксилирования РБФК/О на фоне снижения аккумуляции АФК в тканях резуховидки [31].

Таким образом, обработка растений НМ защищает их от действия как низких, так и высоких неблагоприятных температур, и уже предложены возможные механизмы, через которые НМ действуют на растительный организм, повышая его стрессоустойчивость.

МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ НАНОМАТЕРИАЛОВ НА СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Как показывают исследования, НМ поддерживают рост и водный обмен, благотворно влияя на ФСА, а также про-/антиоксидантный баланс растений, увеличивая их стрессоустойчивость и

способствуя выживанию в неблагоприятных условиях (рис. 1). Остановимся на основных механизмах действия НМ на растения.

Влияние НМ на рост и водный обмен. Стимулирующее действие НМ на рост и водный обмен связывают с их способностью улучшать поглощение воды и питательных веществ [51, 52], видимо, за счет активации генов, участвующих в регуляции работы аквапоринов [6] и ответственных за клеточный цикл [13, 53]. Показано, например, что углеродные нанотрубки регулировали экспрессию генов, кодирующих белки аквапоринов в семенной оболочке [54], а НЧ золота изменяли распределение пектинов в клеточной стенке корней, увеличивая ее жесткость и стрессоустойчивость [55]. Имеются данные, что НЧ золота влияют на гены *DGR1* и *DGR2*, кодирующие белки клеточной стенки и участвующие в удлинении корней [20]. НЧ способны влиять на дифференцировку клеток через miRNA – малые некодирующие РНК, участвующие в контроле многих биологических процессов, и в том числе стрессового ответа. Например, НЧ золота влияли на экспрессию miR398, miR408, miR164, miR167 и miR169 у растений резуховидки [56]. При этом экспрессия miR167 была связана с работой генов, регулирующих репродуктивные функции растений за счет влияния на пути передачи ауксинового сигнала. Изменение экспрессии miR169, miR398 и miR408 влияло на размеры проростков, развитие их корневой системы и было причиной раннего цветения растений и ускоренного созревания семян [56]. Кроме того, установлено, что НЧ железа регулировали экспрессию гена *ANA2*, ассоциированного с открытием устьиц при засухе [57]. Следует также отметить, что некоторые НМ способны стимулировать накопление в тканях растений низкомолекулярных веществ, защищающих от дегидратации. Так, обработка НЧ серебра и оксида титана приводила к существенному увеличению содержания пролина у пшеницы [11] и горошка [58].

Влияние НМ на ФСА. Влияние НМ на ФСА растений связано, прежде всего, с эффектом поверхностного плазмонного резонанса (ППР), характерного для многих металлических НЧ. Поверхностными плазмонами в физике называют коллективные колебания электронов на поверхности металла, а возбуждение поверхностных плазмонов светом называют ППР [59]. Под влиянием света определенной длины волны активность электронов на поверхности НЧ многократно возрастает [60]. Предполагают, что активные электроны на поверхности металлических НЧ могут “улавливать” фотоны света и облегчать передачу энергии в ССК, вызывая внутри него плазмонное усиление фотонов и многократно увеличивая абсорбцию света [60–62]. Считается, что именно вследствие этих изменений под влиянием НЧ

Таблица 2. Влияние наноматериалов на растения в условиях действия высоких температур

Размер, нм	Доза*, мкг/мл	Способ обработки	Температура и экспозиция	Объект	Наблюдаемые эффекты	Ссылка
10	25, 50, 75, 100	Через корни	35/40°С 3 ч/сут в течение 3 сут	Ag <i>Triticum aestivum</i>	Увеличение интенсивности роста, содержания воды, хлорофиллов, активности ферментов АОС	[41, 42]
4.6	50	Через листья	35°С, 2.5 ч	Ce <i>Arabidopsis thaliana</i>	Снижение содержания АФК, увеличение квантового выхода ФС II, ассимиляции углерода, карбоксилирования Рубиско	[31]
8–15	1, 4, 8, 12	Через корни	40°С, 1 сут	Se <i>Lycopersicon esculentum</i>	Увеличение интенсивности роста, содержания воды и хлорофиллов	[30]
10–40	50, 100	Через корни и листья	28/28°С, 10 сут	<i>Sorghum bicolor</i>	Увеличение активности ферментов АОС	[49]
50–200	25	Через листья	Полевые условия	<i>Cucumis sativus</i>	Увеличение интенсивности роста, фотосинтеза, содержания хлорофиллов	[43]
20–30	1.66	Через корни	45°С, 5 ч	SiO ₂ <i>Triticum aestivum</i>	Снижение проницаемости мембран, увеличение квантового выхода ФС II, содержания хлорофиллов, растворимых сахаров и белков, пролина, усиление экспрессии ряда генов, кодирующих белки сборки ФС II	[66]
16	0.05, 0.1, 0.2	Через листья	35°С, 7 сут	TiO ₂ <i>Lycopersicon esculentum</i>	Усиление интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости и транспирации, скорости электронного транспорта и нефотохимического тушения флуоресценции	[47]

Таблица 2. Окончание

Размер, нм	Доза*, мкг/мл	Способ обработки	Температура и экспозиция	Объект	Наблюдаемые эффекты	Ссылка
25	1.5, 10	Через семена	32°C, 12 сут	<i>Triticum aestivum</i>	Снижение содержания МДА и H ₂ O ₂ , увеличение интенсивности роста, содержания фенолов, активности ферментов АОС	[46]
ZnO						
24	50, 100, 200, 400, 800, 1600	Через семена	30°C, 10 сут	<i>Zea mays</i>	Усиление интенсивности роста	[40]
80	10	Через листья	Полевые условия	<i>Triticum aestivum</i>	Снижение содержания МДА, увеличение активности ферментов АОС	[50]
20	0.1, 0.5, 1	Через корни	37°C, 4 ч	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Усиление экспрессии генов, кодирующих белки теплового шока	[70]
200–800	5, 10, 15, 20	Через семена и листья	36/20°C, 5 сут	<i>Triticum aestivum</i>	Снижение проницаемости мембран, содержания МДА и H ₂ O ₂ , увеличение интенсивности роста, содержания фотосинтетических пигментов, растворимых сахаров и белков, пролина, активности ферментов АОС	[44]
20	30, 60, 90	Через листья	45/34°C, 7 сут	<i>Medicago sativa</i>	Снижение проницаемости мембран, содержания МДА, H ₂ O ₂ , увеличение интенсивности роста, фотосинтеза, устойчивой проводимости, активности ферментов АОС, содержания пролина и сахаров в листьях	[45]
25	1.5, 10	Через семена	32°C, 12 сут	<i>Triticum aestivum</i>	Снижение содержания МДА и H ₂ O ₂ , увеличение интенсивности роста, содержания фенолов, активности ферментов АОС	[46]

Примечание. Доза* – концентрация НМ в коллоидном растворе.



Рис. 1. Защитные эффекты наноматериалов на растения в условиях температурного стресса.

увеличиваются скорости электронного транспорта, фотофосфорилирования и выхода кислорода [60, 63].

В наших опытах на проростках пшеницы показано, что НЧ золота изменяли не только функциональную активность ФСА и ультраструктуру хлоропластов, но также биохимический состав мембран, стимулируя формирование крупных гран, в мембранах которых было увеличено количество ненасыщенных жирных кислот [64]. Это способствовало увеличению морозоустойчивости растений и их выживанию после промораживания [33, 34]. Такого рода данные позволяют предполагать, что НМ могут регулировать структурно-функциональную организацию ФСА на молекулярно-генетическом уровне. В пользу этого предположения свидетельствуют факты о том, что НЧ оксида титана усиливали экспрессию генов, кодирующих единицы РБФК/О (*CaL Rubisco*, *CasRubisco*) и хлорофилл-связывающие белки у нута при 4°C [65]. В условиях теплового стресса НЧ оксида кремния усиливали экспрессию генов, кодирующих белки сборки ФС II – PsbH, PsbV и PsbD [66].

Влияние НМ на про-/антиоксидантный баланс. АФК традиционно считали нежелательными побочными продуктами метаболических реакций,

однако, согласно исследованиям последних лет, именно они играют центральную роль в акклиматизации растений. Известно, что в неблагоприятных условиях чрезмерное накопление АФК приводит к ингибированию роста и развития, повреждению мембран, белков, нуклеиновых кислот, и, в конце концов, гибели растения. Однако, если концентрация АФК не достигает определенного порогового уровня, то они выступают как сигнальные молекулы, играющие ключевую роль в ответе растений на стресс [17, 23]. Активируя генерацию АФК, НМ не только индуцируют окислительный стресс, но и регулируют их сигнальные функции. Обработка растений НМ в определенной дозе запускает генерацию АФК, а также увеличивает стрессоустойчивость растений путем стимуляции широкого спектра защитных путей [17]. Поэтому НМ могут быть использованы, с одной стороны, как нейтрализаторы АФК (“нано-энзимы”), а с другой стороны, могут выступать в роли триггеров АФК для стимуляции защитных сил растительного организма, то есть своеобразной подготовки его к будущему стрессу.

С одной стороны, НМ влияют на про-/антиоксидантный баланс за счет высвобождения с их поверхности ионов, которые повреждают клетки

и их структурные компоненты, усиливая образование АФК [15]. С другой стороны, благодаря эффекту ППР, многие НМ (в частности, металлические НЧ) способны забирать на себя “лишнюю” энергию возбужденных электронов в ФС и “гасить” избыточное возбуждение хлорофилла [67], выступая в качестве протекторов окислительного стресса и фотоингибирования. Скорее всего, с эффектом ППР связаны и каталитические свойства НМ, описанные, например, для НЧ оксида церия, как “наноэнзима” с антиоксидантной активностью, способного обезвреживать супероксидрадикал и разлагать H_2O_2 . Схожие антиоксидантные свойства отмечены для НЧ золота, кобальта и железа [68]. Показано влияние многих НМ на экспрессию генов, кодирующих синтез элементов АОС [69]. Например, НЧ оксида цинка усиливали экспрессию генов *OsCu/ZnSOD1*, *OsCu/ZnSOD2*, *OsCu/ZnSOD3*, *OsPRX11*, *OsPRX65*, *OsPRX89*, *OsCATA* и *OsCATB* у риса при 10°C [39].

Участие НМ в регуляции стрессового ответа.

Имеются данные, что НМ действуют как стрессовые сигнальные молекулы, которые в растительном организме “включают” молекулярные механизмы адаптационных процессов, незадействованные до этого. Например, НЧ серебра регулировали экспрессию генов, кодирующих белки-переносчики анионов, и ферменты, вовлеченные в протеолитические процессы [70]. Авторы предполагают, что НЧ серебра могли встраиваться в плазмалемму и активировать ангидразы и целлюлозосинтазы, регулируя протеолитические процессы.

В литературе имеются сведения о том, что некоторые НЧ способны регулировать непосредственно гены стрессового ответа. Например, НЧ серебра изменяли экспрессию генов, вовлеченных в стрессовый ответ на засоление [12, 70], а НЧ оксида цинка влияли на экспрессию транскрипционных факторов (*ZIP*, *MIB* и *WRKY*), участвующих в ответе на холодостресс [39]. Интересные результаты получены в опытах на растениях резуховидки, у которых в условиях теплового стресса НЧ оксида цинка стимулировали экспрессию генов *hsfa2*, *hsp70* и *hsp101*, участвующих в синтезе белков теплового шока [71]. Показано также, что НЧ серебра в оптимальных условиях регулировали 35% генов, вовлеченных в ответ на низкотемпературный стресс, в частности *DREB1A/CBF3* (dehydration response element B1A), регулирующий ICE-CBF-COR сигнальный путь [70].

В последние годы активно обсуждается способность НЧ запускать классические стрессовые сигнальные реакции, например, Ca^{2+} -ассоциированный сигнальный путь. Известно, что кальций является вторичным мессенджером, играющим важнейшую роль в сигнальных реакциях растений на стресс. Стрессовый стимул вызывает мобилизацию Ca^{2+} в цитозоле, а связывание ионов с кальци-

евыми каналами запускает изменения уровней экспрессии генов, отвечающих за адаптацию к стрессу и ответ растительного организма на неблагоприятное воздействие [6]. Использование протеомного подхода показало, что НЧ серебра действуют на белки, связанные с передачей кальциевого сигнала [72]. Авторы выдвинули гипотезу, что ионы серебра, освобождаясь с поверхности наночастиц, вступают в клеточный метаболизм, связываясь с рецепторами кальция и Ca^{2+}/Na^{+} -каналами. Установлено, что нанокристаллы фуллерена C60 способны функционально модулировать Ca^{2+} -кальмодулин-зависимую протеинкиназу [73]. Предполагают, что НМ могут заменять Ca^{2+} в кальциевых каналах и имитировать действие кальция, вызывая каскад стрессовых реакций [5, 6]. В пользу данного предположения свидетельствует факт, что НЧ меди именно через Ca^{2+} -сигналинг запускали SOS (salt overly sensitive) сигнальные пути [19].

Полученные на сегодняшний день экспериментальные данные позволяют сделать предварительные выводы о механизмах защитного действия НМ на растительный организм. Главным образом действие НМ на многие процессы в растительном организме объясняется их способностью регулировать экспрессию ряда генов. Однако до сих пор не известен путь передачи сигнала от НМ до генетической составляющей, в связи с чем, необходимо продолжать исследования в этом направлении для разработки определенных стратегий использования НМ как адаптогенов.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАНОМАТЕРИАЛОВ КАК СТРАТЕГИЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Эффекты НМ на растительный организм зависят от целого ряда факторов, которые необходимо учитывать при планировании экспериментальной работы в зависимости от ее цели и задач (рис. 2). Прежде всего, при работе с НМ необходимо учитывать их *химическую природу и стабильность*. Достаточно часто в исследованиях используют НМ на основе металлов. Во-первых, металлосодержащие НМ более активны с химической точки зрения, а, во-вторых, более стабильны, чем сложные композиты, включающие в себя органические и неорганические соединения. Металлосодержащие НМ достаточно легко синтезируются из недорогих реактивов, как правило, солей, содержащих ионы необходимого металла [18]. В итоге получают коллоидные растворы (золи), обладающие уникальными свойствами. Именно для металлических НЧ характерен эффект ППР, обеспечивающий их влияние на ФСА и про-/антиоксидантный баланс растений. Все это делает перспективным использование НМ на основе металлов для защиты растений от действия абиотических стрессоров, в том числе, температурного.

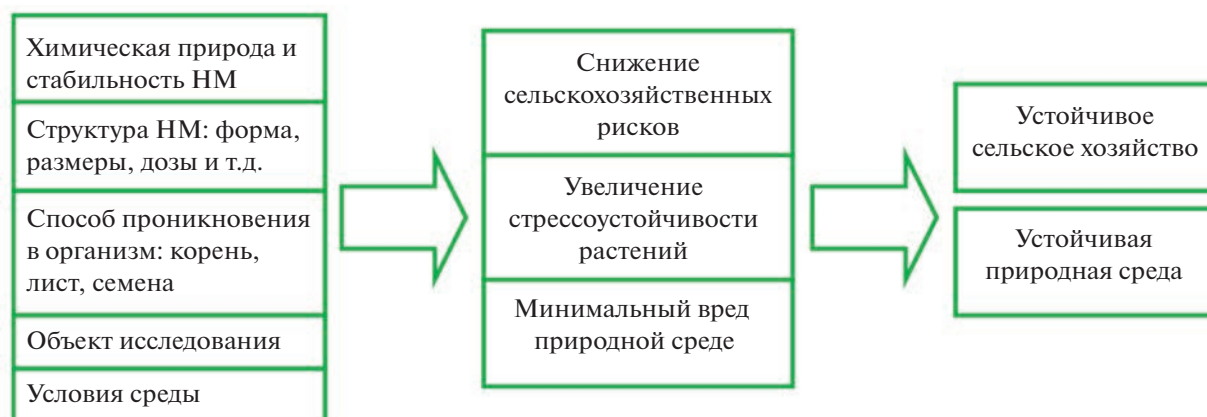


Рис. 2. Стратегии использования наноматериалов для защиты растений.

Стабильность тех или иных НМ часто зависит от их химической природы и способа получения. В частности, ставший популярным в последние годы “зеленый” синтез НМ с помощью бактерий и растительных экстрактов не всегда дает нужный результат, поскольку является длительным, а образующиеся НМ редко обладают нужной стабильностью [74, 75].

Существует мнение, что каждый тип НМ имеет свои специфические особенности действия на растения [14, 76]. Например, НЧ оксида кремния в основном действуют на рост растений за счет увеличения использования воды и питательных веществ [14]. Кроме того, эти НЧ способствуют накоплению пролина, свободных аминокислот, повышению активности антиоксидантных ферментов и, таким образом, усиливают стрессоустойчивость растений.

Углеродные нанотрубки обладают уникальными механическими, электрическими, термическими и химическими свойствами, и, проникая через клеточную стенку и мембрану, обеспечивают доставку химических веществ в клетку. Поэтому они используются как нанотранспортеры для переноса молекул ДНК и красителей в клетки растений [14]. Индуцируя перенос воды, ионов кальция и железа, нанотрубки усиливают рост корней и побегов, накопление биомассы, цветение и урожайность растений. Было показано, что нанотрубки регулируют экспрессию транскриптов, кодирующих несколько типов белков водных каналов, а также белки, участвующие в клеточном делении [13, 14, 52, 53].

НЧ оксида титана регулируют окислительно-восстановительные реакции и имеют свойства фотокатализаторов. Эти НЧ стимулируют прорастание семян, синтез хлорофилла, активность РБФК/О и интенсивность фотосинтеза, а также

защищают хлоропласты от старения за счет усиления активности ферментов АОС [14].

НЧ церия обладают свойствами “наноэнзимов” и могут нейтрализовывать АФК [31]. По мнению авторов, обработка НЧ церия является перспективным способом утилизации АФК и защиты растений от окислительного стресса. Эти НЧ увеличивают поглощение световой энергии, ускоряют темновые реакции фотосинтеза, обеспечивают высокую скорость карбоксилирования РБФК/О [31].

НЧ золота считаются одними из перспективных НМ для использования в биологии из-за простоты синтеза, высокой стабильности и каталитической активности [15, 77]. Именно НЧ золота, благодаря высокой совместимости с живыми организмами и химической инертности, широко используются в медицине для лечения онкологических заболеваний, а также в качестве лекарственных препаратов с высокой антибактериальной и антигрибковой активностью [78, 79]. Предполагается, что НЧ золота могут быть вовлечены в процессы дифференцировки клеток и использоваться в регенеративной медицине [80]. В наших исследованиях на пшенице показано, что нанопрайминг семян коллоидным раствором НЧ золота приводил к увеличению холодоустойчивости проростков за счет влияния на ростовые процессы, активность ФСА, адаптивную ультраструктурную и биохимическую реорганизацию фотосинтетических мембран [33, 34, 64]. НЧ золота обладают выраженными каталитическими свойствами благодаря эффекту ППР [59, 66, 78, 79]. Однако необходимы дополнительные исследования для более глубокого понимания механизмов влияния НЧ золота на стрессоустойчивость растений.

Второе, что следует учитывать при работе с НМ — это *эффект гормезиса*. Для НМ характерен четкий концентрационный эффект: низкие дозы

НМ оказывают выраженный позитивный эффект на организм, в то время как высокие дозы приводят к обратной картине [75]. Например, в опытах на растениях горчицы показано, что 10-суточная экспозиция на растворах НЧ золота в концентрациях 50 и 100 мкг/мл не вызывала накопления АФК в листьях, но оно наблюдалось при использовании концентрации 400 мкг/мл [81]. Значение имеют и размеры НМ. Считается, что НМ размером 15–20 нм наименее токсичны, поскольку им легче проникать через биологические барьеры, тогда как более крупные НМ могут их нарушать, вызывая токсические эффекты [15].

Третьим важным фактором, который следует учитывать при использовании НМ, является *способ проникновения в растительный организм* — через корни, листья (опрыскивание) или семена (нанопрайминг). При попадании через корни НМ проникают сначала в корневые волоски, а затем могут перемещаться по симпласту и/или апопласту. Следует помнить, что внесение НМ в почву способствует агрегации, поэтому при корневом внесении НМ лучше использовать водную культуру. При внекорневом внесении (через листья) НМ попадают на растения через устьица или кутикулу, а далее проникают в клетки мезофилла и/или перемещаются по флоэме [17]. Одним из наиболее эффективных способов обработки растений НМ считают нанопрайминг, при котором НМ проникают в семена, изменяя метаболизм растений. Именно нанопрайминг семян приводит к увеличению устойчивости и урожайности растений при минимальном накоплении НМ в тканях [5]. На сегодняшний день это самая эффективная, рентабельная и экологически чистая стратегия повышения посевных качеств семян (энергия прорастания, всхожесть, устойчивость к патогенам и др.), а также стимуляции роста и урожайности растений [17]. Проникнув в семена, НМ стимулируют синтез и накопление осмолитов, усиление АОС и активности ферментов — амилаз, липаз и протеаз, которые разрушают макромолекулы, содействуя развитию зародыша [17]. Однако дальнейшая судьба НМ, возможность их попадания в корневую систему и наземную часть растений изучены недостаточно.

Еще одним важным этапом в стратегии использования НМ является *выбор объектов исследования*. Реакция разных видов и даже сортов растений на действие НМ может отличаться. Например, НЧ золота в концентрации 1000 мкг/мл стимулировали рост и увеличение содержания фотосинтетических пигментов у сои [60], в то время как у ячменя даже концентрация 50 мкг/мл вызывала угнетение роста [82]. В ряде работ отмечено отсутствие эффекта НЧ золота на некоторые растения, например, на рис, латук, перец, цуккини, фасоль и огурец [83–86]. В связи с этим приобретает важность проведения исследований с НМ на большом количестве разных объектов, отличающихся

по реакции на стрессовые факторы. Так, у холодоустойчивых и теплолюбивых растений механизмы формирования устойчивости, например, к низким температурам будут иметь свои особенности, поэтому и реакция на НМ у них может отличаться.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, НМ являются уникальными структурами, позволяющими растениям переживать неблагоприятное действие низких и высоких температур. Несмотря на это, использование НМ в биологии и сельском хозяйстве является рискованным и диктует необходимость разработки стратегий (рис. 2), учитывающих химическую природу НМ, их стабильность в среде, поиск дозы НМ и способа обработки ими растений, которые обеспечат максимальный прирост стрессоустойчивости при минимальном накоплении НМ в тканях объекта, выбор которого тоже имеет большое значение. Разработка стратегий использования НМ как адаптогенов позволит достигнуть снижения сельскохозяйственных рисков, то есть, ориентирована на развитие устойчивого сельского хозяйства. При этом важной остается задача увеличения не только урожайности, но и стрессоустойчивости растений с нанесением минимального вреда природе и человеку. Эта задача позволяет ученым говорить о развитии представлений об устойчивой природной среде, необходимой для успешного существования живых организмов на планете.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-26-00054 (<https://rscf.ru/project/23-26-00054/>).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ali Sh., Rizwan M., Arif M.S., Ahmad R., Hasanuzzaman M., Ali B., Hussain A. Approaches in enhancing thermotolerance in plants: an updated review // J. Plant Growth Regul. 2020. V. 39. P. 456. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09994-x>
2. John R., Anjum N.A., Sopory S.K., Akram N.A., Ashraf M. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation // Biol. Plant. 2016. V. 60. P. 603. <https://doi.org/10.1007/s10535-016-0648-9>
3. Dev A., Srivastava A.K., Karmakar S. Nanomaterial toxicity for plants // Environ. Chem. Lett. 2018. V. 16. P. 85. <https://doi.org/10.1007/s10311-017-0667-6>
4. Venzhik Yu.V., Moshkov I.E., Dykman L.A. Influence of nanoparticles of metals and their oxides on the photosynthetic apparatus of plants // Biol. Bull. 2021. V. 48.

- P. 140.
<https://doi.org/10.1134/S106235902102014X>
5. Sarraf M., Vishwakarma K., Kumar V., Arif N., Das S., Johnson R., Janeesha E., Puthur J.T., Aliniaiefard S., Chauhan D.K., Fujita M. Metal/metalloid-based nanomaterials for plant abiotic stress tolerance: an overview of the mechanisms // *Plants*. 2022. V. 11. P. 316.
<https://doi.org/10.3390/plants11030316>
 6. Khan M.N., Mobin M., Abbas Z.K., AlMutairi K.A., Siddiqui Z.H. Role of nanomaterials in plants under challenging environments // *Plant Physiol. Biochem.* 2017. V. 110. P. 194.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.038>
 7. Rizwan M., Ali S., Ali B., Adrees M., Arshad M., Hussain A., ur Rehman M.Z., Waris A.A. Zinc and iron oxide nanoparticles improved the plant growth and reduced the oxidative stress and cadmium concentration in wheat // *Chemosphere*. 2019. V. 214. P. 269.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.09.120>
 8. Mohammadi H., Amani-Ghadim A.R., Matin A.A., Ghorbanpour M. Fe⁰ nanoparticles improve physiological and antioxidative attributes of sunflower (*Helianthus annuus*) plants grown in soil spiked with hexavalent chromium // *3 Biotech*. 2020. V. 10. P. 19.
<https://doi.org/10.1007/s13205-019-2002-3>
 9. Bidi H., Fallah H., Niknejad Y., Tari D.B. Iron oxide nanoparticles alleviate arsenic phytotoxicity in rice by improving iron uptake, oxidative stress tolerance and diminishing arsenic accumulation // *Plant Physiol. Biochem.* 2021. V. 163. P. 348.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.04.020>
 10. 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>
 11. 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>
 12. 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.
 13. Khodakovskaya M.V., de Silva K., Biris A.S., Dervishi E., Villagarcia H. Carbon nanotubes induce growth enhancement of tobacco cells // *ACS Nano*. 2012. V. 6. P. 2128.
<https://doi.org/10.1021/nn204643g>
 14. Siddiqui K.S., Husen A. Engineered gold nanoparticles and plant adaptation potential // *Nanoscale Res. Lett.* 2016. V. 11. P. 400.
<https://doi.org/10.1186/s11671-016-1607-2>
 15. Ковалева Н.Ю., Раевская Е.Г., Рошин А.В. Проблемы безопасности наноматериалов: нанобезопасность, нанотоксикология, наноинформатика // *Химическая безопасность*. 2017. Т. 1. С. 44.
<https://doi.org/10.25514/CHS.2017.2.10982>
 16. 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.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.024>
 17. Zhao L., Bai T., Wei H., Gardea-Torresdey J.L., Keller A., White J.C. Nanobiotechnology-based strategies for enhanced crop stress resilience // *Nature Food*. 2022. V. 3. P. 829.
<https://doi.org/10.1038/s43016-022-00596-7>
 18. Богатырев В.А., Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г. Методы синтеза наночастиц с плазмонным резонансом. Саратов: Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, 2009. 35 с.
 19. Rajput V.D., Minkina T.M., Behal A., Sushkova S.N., Mandzhieva S., Singh R., Gorovtsov A., Tsitsuashvili V.S., Purvis W.O., Ghazaryan K.A., Movsesyan H.S. Effects of zinc-oxide nanoparticles on soil, plants, animals and soil organisms: a review // *Environ. Nanotechnol. Monit. Manag.* 2018. V. 9. P. 76.
<https://doi.org/10.1016/j.enmm.2017.12.006>
 20. Ferrari E., Barbero F., Busquets-Fité M., Franz-Wachtel M., Köhler H.-R., Puntès V., Kemmerling B. Growth-promoting gold nanoparticles decrease stress responses in *Arabidopsis* seedlings // *Nanomaterials*. 2021. V. 11. P. 3161.
<https://doi.org/10.3390/nano11123161>
 21. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. Москва: Наука, 2007. 54 с.
 22. Theocharis A., Clément Ch., Barka E.A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures // *Planta*. 2012. V. 235. P. 1091.
<https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
 23. Kreslavski V.D., Los D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress // *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. V. 59. P. 141.
<https://doi.org/10.1134/S1021443712020057>
 24. Hurry V. Metabolic reprogramming in response to cold stress is like real estate, it's all about location // *Plant Cell Environ.* 2017. V. 40. P. 599.
<https://doi.org/10.1111/pce.12923>
 25. Ding Ya., Shi Yi., Yang Sh. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants // *New Phytol.* 2019. V. 222. P. 1690.
<https://doi.org/10.1111/nph.15696>
 26. Fürtauer L., Weiszmann J., Weckwerth W., Nägele Th. Dynamics of plant metabolism during cold acclimation // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. P. 5411.
<https://doi.org/10.3390/ijms20215411>
 27. Lukatkin A., Brazaitytė A., Bobinas Č., Duchovskis P. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review // *Zemdirbyste-Agriculture*. 2012. V. 99. P. 111.
 28. Brattacharya A. Physiological processes in plants under low temperature stress. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2022. 734 p.
 29. Prażak R., Świącilo A., Krzepińko A., Michałek S., Arczewska M. Impact of Ag nanoparticles on seed germination and seedling growth of green beans in normal and chill temperatures // *Agriculture*. 2020. V. 10. P. 312.
<https://doi.org/10.3390/agriculture10080312>

30. 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 // *Scientia Horticulturae*. 2014. V. 178. P. 231.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.09.006>
31. Wu H., Tito N., Giraldo J.P. Anionic cerium oxide nanoparticles protect plant photosynthesis from abiotic stress by scavenging reactive oxygen species // *ACS Nano*. 2017. V. 11. P. 11283.
<https://doi.org/10.1021/acsnano.7b05723>
32. Azimi R., Borzelabad M.J., Feizi H., Azimi A. Interaction of SiO₂ nanoparticles with seed prechilling on germination and early seedling growth of tall wheatgrass (*Agropyron elongatum* L.). // *Pol. J. Chem. Tech.* 2014. V. 16. P. 25.
<https://doi.org/10.2478/pjct-2014-0045>
33. Venzhik Yu., Deryabin A., Popov V., Dykman L., Moshkov I. Gold nanoparticles as adaptogens increasing the freezing tolerance of wheat seedlings // *Environ. Sci. Poll. Res.* 2022. V. 29. P. 5523.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-19759-x>
34. Venzhik Y.V., Deryabin A.N., Popov V.N., Dykman L.A., Titov A.F., Moshkov I.E. Influence of gold nanoparticles on the tolerance of wheat to low temperature // *Dokl. Biochem. Biophys.* 2022. V. 502. P. 5.
<https://doi.org/10.1134/S1607672922010100>
35. Ghabel V.K., Karamian R. Effects of TiO₂ nanoparticles and spermine on antioxidant responses of *Glycyrrhiza glabra* L. to cold stress // *Acta Bot. Croat.* 2020. V. 79. P. 137.
<https://doi.org/10.37427/botcro-2020-025>
36. Wang A., Li J., Al-Huqail A.A., Al-Harbi M.S., Ali E.F., Wang J., Ding Z., Rekaby S.A., Ghoneim A.M., Eissa M.A. Mechanisms of chitosan nanoparticles in the regulation of cold stress resistance in banana plants // *Nanomaterials*. 2021. V. 11: 2670.
<https://doi.org/10.3390/nano11102670>
37. 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>
38. 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>
39. Song Y., Jiang M., Zhang H., Li R. Zinc oxide nanoparticles alleviate chilling stress in rice (*Oryza sativa* L.) by regulating antioxidative system and chilling response transcription factors // *Molecules*. 2021. V. 26. P. 2196.
<https://doi.org/10.3390/molecules26082196>
40. Lypcz-Moreno M.L., de la Rosa G., Cruz-Jiménez G., Castellano L., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effect of ZnO nanoparticles on corn seedlings at different temperatures; X-ray absorption spectroscopy and ICP/OES studies // *Microchem. J.* 2017. V. 134. P. 54.
<https://doi.org/10.1016/j.microc.2017.05.007>
41. Iqbal M., Iqbal Raja N., Mashwani Z.U.R., Hussain M., Ejaz M., Yasmeen F. Effect of silver nanoparticles on growth of wheat under heat stress // *Iran J. Sci. Technol.* 2019. V. 43. P. 387.
<https://doi.org/10.1007/s40995-017-0417-4>
42. Iqbal M., Iqbal Raja N., Mashwani Z.U.R., Wattoo F.H., Hussain M., Ejaz M., Saira H. Assessment of AgNPs exposure on physiological and biochemical changes and antioxidative defence system in wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat stress // *IET Nanobiotechnol.* 2019. V. 13. P. 230.
<https://doi.org/10.1049/iet-nbt.2018.5041>
43. Shalaby T.A., Abd-Elkarim E., El-Aidy F., Hamed E.-S., Sharaf-Eldin M., Taha A., El-Ramady H., Bayoumi Y., Rodrigues dos Reis A.R. Nano-selenium, silicon and H₂O₂ boost growth and productivity of cucumber under combined salinity and heat stress // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2021. V. 12: 111962.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.111962>
44. Azmat A., Tanveer Y., Yasmin H., Hassan M.N., Shahzad A., Reddy M., Ahmad A. Coactive role of zinc oxide nanoparticles and plant growth promoting rhizobacteria for mitigation of synchronized effects of heat and drought stress in wheat plants // *Chemosphere*. 2022. V. 297: 133982.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.133982>
45. Kareem H.A., Hassan M.U., Zain M., Irshad I., Shakoore N., Saleem S., Niu J.U., Skalicky M., Chen Zh., Guo Zh., Wang Q. Nanosized zinc oxide (n-ZnO) particles pre-treatment to alfalfa seedlings alleviate heat-induced morpho-physiological and ultrastructural damages // *Environmental Pollution*. 2022. V. 303: 119069.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119069>
46. Thakur S., Asthir B., Kaur G., Kalra A., Sharma A. Zinc oxide and titanium dioxide nanoparticles influence heat stress tolerance mediated by antioxidant defense system in wheat // *Cereal Res. Commun.* 2022. V. 50. P. 385.
<https://doi.org/10.1007/s42976-021-00190-w>
47. 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>
48. Helal N.M., Khattab H.I., Emam M.M., Niedbala G., Wojciechowski T., Hammami I., Alabdallah N.M., Eldin Darwish D.B., El-Mogy M.M., Hassan H.M. Improving yield components and desirable eating quality of two wheat genotypes using Si and NanoSi particles under heat stress // *Plants*. 2022. V. 11: 1819.
<https://doi.org/10.3390/plants11141819>
49. Djanaguiraman M., Belliraj N., Bossmann S.H., Vara Prasad P.V. High-temperature stress alleviation by selenium nanoparticle treatment in grain sorghum // *ACS Omega*. 2018. V. 3. P. 2479.
<https://doi.org/10.1021/acsomega.7b01934>
50. Hassan N.S., Salah El Din T.A., Hendawey M.H., Borai I.H., Mahdi A.A. Magnetite and zinc oxide nanoparticles alleviated heat stress in wheat plants // *Current nanomaterials*. 2018. V. 3. P. 32.
<https://doi.org/10.2174/2405461503666180619160923>
51. 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.

52. Khodakovskaya M., Dervishi E., Mahmood M., Xu Y., Li Z., Watanabe F. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth // *ACS Nano*. 2009. V. 3. P. 3221.
<https://doi.org/10.1021/nn900887m>
53. Khodakovskaya M.V., de Silva K., Nedosekin D.A., Dervishi E., Biris A.S., Shashkov E.V., Galanzha E.I., Zharov V.P. Complex genetic, photothermal, and photoacoustic analysis of nanoparticle-plant interactions // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2011. V. 108. P. 1028.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1008856108>
54. Lahiani M.H., Dervishi E., Chen J., Nima Z., Gaume A., Biris A.S., Khodakovskaya M.V. Impact of carbon nanotube exposure to seeds of valuable crops // *ACS Appl. Mater. Interfaces*. 2013. V. 5. P. 7965.
<https://doi.org/10.1021/am402052x>
55. 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>
56. 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. P. 462.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.05.018>
57. 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.
58. Castiglione M.R., Giorgetti L., Cremonini R., Bottega S., Spanò C. Impact of TiO₂ nanoparticles on *Vicia narbonensis* L.: potential toxicity effects // *Protoplasma*. 2014. V. 251. P. 1471.
<https://doi.org/10.1007/s00709-014-0649-5>
59. Хлебцов Н.Г. Оптика и биофотоника частиц с плазмонным резонансом // *Квантовая электроника*. 2008. № 6. С. 504.
60. 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>
61. Falco W.F., Botero E.R., Falcão 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>
62. 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>
63. 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>
64. Venzhik Yu., Deryabin A., Popov V., Dykman L., Moshkov I. Priming with gold nanoparticles leads to changes in the photosynthetic apparatus and improves the cold tolerance of wheat // *Plant Physiol. Biochem.* 2022. V. 190. P. 145.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.09.006>
65. 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>
66. Hassan H., Alatawi A., Abdulmajeed A., Emam M., Khattab H. Roles of Si and SiNPs in improving thermotolerance of wheat photosynthetic machinery via up-regulation of *PsbH*, *PsbB* and *PsbD* genes encoding PSII core proteins // *Horticulturae*. 2021. V. 7: 16.
<https://doi.org/10.3390/horticulturae7020016>
67. 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>
68. Wei H., Wang E. Nanomaterials with enzyme-like characteristics (nanozymes): next-generation artificial enzymes // *Chem. Sov. Rev.* 2013. V. 42. P. 6060.
<https://doi.org/10.1039/C8CS00457A>
69. Liu Y., Xiao Z., Chen F., Yue L., Zou H., Lyu J., Wang Z. Metallic oxide nanomaterials act as antioxidant nanozymes in higher plants: trends, meta-analysis, and prospect // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 780. P. 146578.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146578>
70. Kohan-Baghkheirati E., Geisler-Lee J. Gene expression, protein function and pathways of *Arabidopsis thaliana* responding to silver nanoparticles in comparison to silver ions, cold, salt, drought, and heat // *Nanomaterials*. 2015. V. 5. P. 436.
<https://doi.org/10.3390/nano5020436>
71. Wu J., Wang T. Synergistic effect of zinc oxide nanoparticles and heat stress on the alleviation of transcriptional gene silencing in *Arabidopsis thaliana* // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2020. V. 104. P. 49.
<https://doi.org/10.1007/s00128-019-02749-0>
72. Mirzajani F., Askari H., Hamzelou S., Schober Y., Röömpf A., Ghassempour A., Spengler B. Proteomics study of silver nanoparticles toxicity on *Oryza sativa* L. // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2014. V. 108. P. 335.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.07.013>
73. Miao Y., Xu J., Shen Y., Chen L., Bian Y., Hu Y., Zhou W., Zheng F., Man N., Shen Y., Zhang Y., Wang M., Wen L. Nanoparticle as signaling protein mimic: robust structural and functional modulation of CaMKII upon specific binding to fullerene C60 nanocrystals // *ACS Nano*. 2014. V. 8. P. 6131.
<https://doi.org/10.1021/nn501495a>
74. 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.
75. Singh A.K., Tiwari R., Singh V.K., Singh P., Khadim S.R., Singh U., Laxmia Srivastava V., Hasan S.H., Asthan R.K. Green synthesis of gold nanoparticles from *Dunaliella salina*, its characterization and in vitro anticancer activity on breast cancer cell line // J. Drug Deliv. Sci. Technol. 2019. V. 51. P. 164.
<https://doi.org/10.1016/j.jddst.2019.02.023>
76. Iavicoli I., Leso V., Fontana L., Calabrese E.J. Nanoparticle exposure and hormetic dose-responses: an update // Int. J. Mol. Sci. 2018. V. 19: 805.
<https://doi.org/10.3390/ijms19030805>
77. Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г. Биомедицинское применение многофункциональных золотых наноконпозитов // Успехи современной биологии. 2016. Т. 516. С. 411.
78. Dykman L., Khlebtsov N. Gold nanoparticles in biomedical applications. Boca Raton: CRC Press, 2017. 332 p.
79. Ramalingam V. Multifunctionality of gold nanoparticles: plausible and convincing properties // Adv. Colloid Interface Sci. 2019. V. 271: 101989.
<https://doi.org/10.1016/j.cis.2019.101989>
80. Pissuwan D., Poomrattanangoon R., Chungchaiyart P. Trends in using gold nanoparticles for inducing cell differentiation: a review // ACS Appl. Nano Mater. 2022. V. 5. P. 3110.
<https://doi.org/10.1021/acsanm.1c04173>
81. 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. P. 133.
<https://doi.org/10.4172/2329-9029.1000133>
82. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. P. 8549.
<https://doi.org/10.1007/s11356-014-4015-0>
83. 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>
84. 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. Nanostruct. Chem. 2014. V. 4. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/s40097-014-0115-0>
85. Barrena R., Casals E., Colón J., Font X., Sánchez A., Puentes V. Evaluation of the ecotoxicity of model nanoparticles // Chemosphere. 2009. V. 75. P. 850.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.01.078>
86. 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.