

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА НА ФИЗИОЛОГИЮ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

© 2024 г. А. Г. Хина^{a, b, *}, Г. В. Лисичкин^a, Ю. А. Крутяков^{a, c}

^aФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова”, химический факультет, Москва, Россия

^bФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана” (национальный исследовательский университет), Центр национальной технологической инициативы “Цифровое материаловедение”, Москва, Россия

^cНациональный исследовательский центр “Курчатовский институт”, Москва, Россия^b

*e-mail: alex-khina@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.07.2024 г.

После доработки 28.07.2024 г.

Принята к публикации 29.07.2024 г.

В обзоре обобщены результаты работ по экспериментальному изучению физиологических процессов, происходящих в организме высших растений при их взаимодействии с высокодисперсным серебром. Показано, что наночастицы серебра способны к интернализации корнями и листьями растений, а затем к перемещению по всему растительному организму по апопластному и симпластическому путям. Попадая в организм растения, наночастицы серебра вызывают каскад внутриклеточных реакций. В зависимости от условий воздействия наночастиц, они могут приводить как к усилению роста растений и активизации в них процессов специфической и неспецифической защиты, так и к негативным последствиям, таким как угнетение развития. Показаны ключевые факторы, определяющие направленность и интенсивность воздействия наночастиц серебра на высшие растения, такие как доза и путь поступления наночастиц, а также их физико-химические параметры, включая размер наночастиц и природу поверхностного стабилизатора. Рассмотрены перспективные направления дальнейших исследований.

Ключевые слова: активные формы кислорода, внекорневые обработки, нанопрайминг, наночастицы серебра, про-/антиоксидантный баланс, протеомика, фитогормоны, фотосинтетический аппарат

DOI: 10.31857/S0015330324060021, EDN: MAWELA

ВВЕДЕНИЕ

Развитие технологий, которые позволяют создавать новые материалы, содержащие наноразмерные частицы, является одной из наиболее перспективных и быстроразвивающихся областей современной науки и техники [1, 2]. Среди различных металлических наночастиц (НЧ) в виду уникального набора присущих им физико-химических, оптических и биологических свойств особое положение занимают НЧ серебра [3, 4]. В частности, для НЧ серебра харак-

терны выраженные антимикробные свойства, включающие антибактериальную [5, 6], фунгицидную [7, 8] и противовирусную активность [9, 10], а также низкая токсичность в отношении клеток млекопитающих [11]. Это позволило использовать препараты на основе НЧ серебра в ветеринарии и медицине в качестве альтернативы традиционным антибиотикам в терапии инфицированных бактериями ран и ожогов [12], а также воспалительных оториноларингологических [13], стоматологических [14], офтальмологических [15], гинекологических [16] и других заболеваний. Кроме того, НЧ серебра массово применяются в качестве компонента косметических препаратов [17], дезинфицирующих и моющих средств [18], упаковочных материалов [19], антибактериальных покрытий медицинских изделий [5], фильтров для дезинфекции воды [20], микроэлектронных схем [21] и других товаров массового потребления.

Сокращения: АПГТМ — амфополикарбосиглицинат таллового масла; АПО — аскорбат-пероксидаза; АФК — активные формы кислорода; ГР — глутатион-редуктаза; ГПО — глутатион-пероксидаза; КАТ — каталаза; НЧ — наночастицы; ПВП — поливинилпирролидон; ПГМБ — полигексаметиленбигуанид; ПО — пероксидаза; ПФО — полифенолоксидаза; СОД — супероксиддисмутаза; ЦТАБ — цетилтриметиламмоний бромид; ζ-потенциал — электрокинетический потенциал.

Сравнительно новой областью научных исследований является изучение возможности применения НЧ серебра и других благородных металлов в растениеводстве в качестве действующего вещества средств защиты растений [22] и стимуляторов роста [23, 24]. Работы, нацеленные на изучение фундаментальных процессов, лежащих в основе взаимодействия НЧ благородных металлов и высших растений, ведутся в России, например, в Институте биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (г. Саратов) [25–27], Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва) [28–30], а также за рубежом [31, 32]. В опубликованных за последние два десятилетия исследованиях было показано, что НЧ серебра обладают высокой активностью в отношении фитопатогенных бактерий [33] и грибов [34], что приводит к существенному снижению инфекционной нагрузки, оказываемой вредоносными микроорганизмами на растения [35, 36]. При этом важно отметить, что в отличие от большинства действующих веществ современных пестицидов, обладающих внутри своего класса высокой биохимической специфичностью путей воздействия и потому проявляющих свою активность в отношении лишь узкого спектра фитопатогенов, НЧ серебра способны действовать по нескольким различным механизмам, и потому могут быть эффективны в отношении широкого спектра возбудителей болезней растений. Так, ионы серебра (Ag^+), выделяющиеся с поверхности НЧ, способны связываться с азот- и серосодержащими мембранными белками клеток фитопатогенов и нарушать их работу [37], проникать в цитоплазму и взаимодействовать с внутриклеточными компонентами [38], вызывать изменения в экспрессии генов [39], а также приводить к развитию окислительного стресса [40]. Кроме того, НЧ серебра обладают специфическими относительно ионов Ag^+ механизмами антимикробного действия. Они связаны с возможностью ассоциации НЧ серебра с клеточной мембраной, что приводит к нарушению ее структуры и увеличению внутриклеточной концентрации бактерицидных Ag^+ [41]. Исходя из этого очевидно, что важным преимуществом применения НЧ серебра в качестве средств защиты растений является низкий потенциал развития фитопатогенными микроорганизмами резистентности к их действию [42].

Несмотря на то, что НЧ серебра достоверно не обладают цитотоксичностью в отношении клеток млекопитающих в концентрациях, достаточных для проявления ими антибактериальной и фунгицидной активности [11], результаты научных исследований, направленных на изучение физиологических последствий взаимодействия НЧ серебра и высших растений, имеют

весьма противоречивый характер. В то время как широкий ряд работ описывает отрицательные последствия фитотоксического воздействия НЧ серебра на высшие растения [43, 44], другие работы, напротив, демонстрируют положительный ростостимулирующий эффект [45, 46]. Исходя из этого, целью настоящего обзора является обобщение и систематизация опубликованных экспериментальных результатов, полученных в ходе исследований физиологических процессов, происходящих на внутриклеточном и морфологических уровнях, при действии НЧ серебра на высшие растения. Кроме того, были определены условия, при которых НЧ серебра могут способствовать улучшению роста и развития растений или же, напротив, проявлять фитотоксическое действие.

МЕХАНИЗМЫ ИНТЕРНАЛИЗАЦИИ И ТРАНСПОРТА НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА В ОРГАНИЗМЕ РАСТЕНИЙ

В большинстве работ обсуждается два основных пути, по которым различные НЧ, в том числе и НЧ серебра, способны проникать в организм растения, а именно, через его подземную (корни) и надземную части (листья) [31]. В листья растений НЧ могут проникать через кутикулу и устьичные отверстия. Воскообразная гидрофобная кутикула имеет небольшие полярные поры размером около 2 нм, что позволяет частицам меньшего диаметра проникать в ткани растения непосредственно через кутикулу [47, 48]. Более крупные НЧ способны поступать в листья через устьичные отверстия, размер которых для различных видов растений варьирует от нескольких до десятков микрометров [49]. В работе [50] при изучении генетически модифицированных растений *Arabidopsis thaliana* с различной чувствительностью к регуляции закрытия устьиц при воздействии абсцизовой кислоты (АБК) методами электронной микроскопии в комбинации с энергодисперсионной рентгеновской спектроскопией было показано, что именно путь проникновения через устьица является ключевым при внекорневых обработках дисперсиями НЧ серебра.

О механизмах проникновения НЧ металлов в организм растения через корни известно значительно меньше. Предполагается, что сравнительно небольшие НЧ способны напрямую проходить через поры стенок корневых клеток, размер которых достигает 20 нм. Более крупные НЧ, вероятно, попадают в клетку за счет разрушения клеточных филаментов [51]. Остаются не до конца выясненными и пути преодоления наночастицами клеточной мембраны. По данному вопросу существуют различные гипотезы, включающие проникновение НЧ через

аквапорины и ионные каналы, разрушение плазмалеммы и эндоцитоз [52]. Однако, известно, что ионные каналы способны функционировать исключительно в отношении определенных ионов, а каналы аквапоринов, хотя и не обладают высокой специфичностью, как правило, их полость не превышает в диаметре 1 нм [53]. Проникновение НЧ в цитоплазматическое пространство посредством разрушения мембраны также представляется маловероятным в виду вызываемого в таком случае лизиса и потери жизнеспособности клеток. Наиболее вероятным путем проникновения НЧ металлов в цитоплазму клеток растений представляется эндоцитоз. Так, в работе [54] методами электронной и конфокальной микроскопии впервые была продемонстрирована возможность эндоцитоза НЧ металла клетками растений. Было показано, что клетки пылевых трубок растений табака способны поглощать НЧ золота путем эндоцитоза при помощи транспортных везикул. В другой работе была показана возможность эндоцитоза НЧ полистирола и CdSe/ZnS клетками растений белого клена [55]. Хотя прямые свидетельства реализации описанных механизмов для НЧ серебра на данный момент отсутствуют, сама возможность их поглощения корнями растений была показана в работе [44] методом отслеживания миграции стабильных изотопов ^{107}Ag и ^{109}Ag в тканях растений риса (*Oryza sativa* L.). Авторы исследования продемонстрировали, что после внесения в гидропонный раствор нитрата и НЧ серебра, происходит накопление металла в тканях корней, а затем и надземной части растений. При этом скорость накопления серебра в тканях растений при воздействии НЧ была значительно выше, чем в случае воздействия ионной формы, что однозначно указывает на возможность прямого поглощения НЧ поверхностью корней.

Поглощенные корнями или листьями НЧ серебра могут затем мигрировать в другие части растения по апопластному и симпластическому путям. Апопласт — внеклеточная структура высших растений, состоящая из клеточных стенок и межклетников, по которой за счет капиллярных сил осуществляется транспорт воды и растворенных в ней веществ. О возможности переноса НЧ серебра по апопластному пути свидетельствует их накопление в срединной пластинке [56]. Несмотря на то, что большая часть НЧ серебра, вероятно, задерживается на клеточной стенке, некоторые НЧ способны проникать в цитоплазму растений и затем переноситься между клетками по симпластическому пути через цитоплазматические мостики — плазмодесмы [57]. Затем, перемещаясь от клетки к клетке по симпластическому пути, НЧ серебра способны проникать в проводящие пучки (основные элементы транспортной системы сосудистых

растений) и переноситься по всему организму растения [58].

В последние десятилетия был проведен ряд исследований по изучению кинетики поглощения растениями НЧ серебра. Было установлено, что скорость поглощения НЧ серебра корнями растений линейно зависит от времени воздействия и концентрации НЧ в питательной среде [59], а общее количество поглощенного растениями серебра может быть рассчитано как сумма поглощенных НЧ и ионов серебра, выделяющихся с их поверхности в ходе окислительного растворения [60]. Кроме того, на кинетику поглощения наносеребра растениями важное влияние оказывают коллоидно-химические параметры НЧ. Так, в работах [61, 62] было показано, что НЧ серебра меньших размеров лучше аккумулируются в тканях растений при гидропонном пути поступления. Другим параметром НЧ серебра, влияющим на скорость их поглощения корнями растений, является знак и величина электрокинетического потенциала (ζ -потенциал), создаваемого вблизи поверхности НЧ слоем молекул стабилизаторов, используемых для поддержания коллоидной стабильности НЧ. Поскольку поверхность корня растений несет отрицательный заряд, положительно заряженные НЧ серебра имеют к ней лучшую адгезию, что в результате приводит к более быстрому накоплению НЧ [63, 64].

Для оценки количества НЧ серебра, переносимых из корневой в надземную часть растений используют фактор элонгации, рассчитываемый как отношение количества серебра, детектируемого в стебле или листьях растения, к количеству серебра, обнаруженного в его корнях [31]. Известно, что данный фактор также зависит от физико-химических параметров НЧ серебра, таких как размер (увеличивается с уменьшением размера НЧ) [65, 66] и тип используемого стабилизатора [67, 68], и для большинства высших растений не превышает 5% [31].

Помимо физико-химических свойств НЧ на скорость интернализации наносеребра корнями растений также, очевидно, оказывают влияние видовые особенности растений. В качестве примера можно привести две работы, в которых методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой исследовалась скорость накопления НЧ серебра в проростках пшеницы [59] и риса [69]. Испытания в них проводили в гидропонной среде со схожим минеральным составом, а также схожими характеристиками НЧ серебра (стабилизатор — поливинилпирролидон (ПВП), размер частиц 15 нм [59] и 12.2 ± 3.8 нм [69]). Было обнаружено, что даже с учетом использования меньшей концентрации НЧ серебра (2.0 и 1.0 мг/л серебра, соответственно) в гидропонном растворе, скорость накопления НЧ серебра

в проростках пшеницы была ниже в 4.3 раза, чем в проростках риса (8 и 34.4 мг/(кг·ч), соответственно) [59, 69]. Возможными значимыми морфологическими факторами биодоступности НЧ серебра для растений могут являться площадь поверхности корня и количество его боковых отростков. Говоря о пути поступления НЧ серебра через листья, такими факторами могут служить площадь листовой поверхности, размеры устьиц, толщина кутикулы и т.д. Примечательно, что указанные параметры зависят от условий окружающей среды и стадии онтогенеза растений, что также приводит к изменениям в способности растений усваивать НЧ серебра.

Таким образом, несмотря на некоторые пробелы в понимании конкретных механизмов, на сегодняшний день достоверно известно, что НЧ серебра способны достаточно эффективно проникать в организм растений через листья и корни, а затем перемещаться по всему растительному организму по апопластному и симпластическому путям. Важно отметить, что подавляющее большинство исследований, касающихся пути проникновения НЧ серебра в организм растений через корни, было проведено в модельных гидропонных условиях. Однако известно, что при попадании в почву НЧ и ионы серебра вступают во множество химических реакций с ее компонентами, иммобилизуются в виде малорастворимых и химически инертных соединений (например, Ag_2S), а также подвергаются химическим изменениям, связанными с биотическими и абиотическими факторами, что многократно и достоверно снижает их биодоступность [70, 71]. Исходя из указанных предпосылок, можно с уверенностью говорить о весьма низкой корреляции полученных в модельных гидропонных экспериментах данных с результатами реального поведения НЧ серебра и их биодоступности при выращивании растений в условиях открытого и закрытого грунта. Следует отметить, что похожие выводы были получены нами при оценке релевантности экспериментальных данных по фитотоксичности меди, полученных в модельных колоночных экспериментах, в отношении биодоступности металла в реальных почвенно-климатических условиях [72, 73].

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Наиболее часто оцениваемыми показателями ростовых процессов при определении направленности и интенсивности воздействия различных факторов при выращивании растений являются процент всхожести семян, длина корня и стебля, общая и сухая биомасса корней, стеблей и листьев и др. Кроме того, при оценке

влияния факторов внешней среды на продуктивность сельскохозяйственных растений, часто используют интегральные показатели урожайности, например массу зерна на единицу площади или среднее количество плодов. В табл. 1, 2 и 3 обобщены экспериментальные данные, полученные в работах последних десятилетий, которые отражают изменения указанных параметров растений при воздействии на них НЧ серебра [36, 44, 46, 56, 57, 62, 63, 74–125]. Из представленных данных видно, что НЧ серебра способны оказывать как положительное (табл. 1), так и отрицательное (табл. 2) влияние на морфометрические показатели высших растений в зависимости от вида растения, условий эксперимента, таких как концентрация и способ применения НЧ серебра, а также физико-химических параметров НЧ, таких как размер и поверхностный стабилизатор.

Так, рядом исследователей были получены результаты, демонстрирующие что в низких концентрациях НЧ серебра благоприятно влияют на рост и развитие растений, а при увеличении их концентрации оказываемое положительное влияние сменяется на угнетающее (табл. 3). Например, при изучении влияния НЧ серебра на морфометрические параметры растений фасоли и кукурузы было обнаружено, что полив молодых проростков дисперсиями НЧ серебра в концентрациях 20–60 мг/л приводил к увеличению длины их стеблей и корней, площади поверхности листьев, а также общей и сухой биомассы, но внесение дисперсий с НЧ серебра в более высоких концентрациях (80–100 мг/л), напротив, вело к снижению этих показателей относительно контрольного варианта [123]. Отметим, что аналогичный дозозависимый эффект также наблюдался при взаимодействии высших растений с НЧ других металлов и их оксидов [126].

Другими факторами, определяющими влияние НЧ серебра на растения, являются физико-химические характеристики НЧ, такие как диаметр и тип химического стабилизатора поверхности. Так, в работе [57] исследовалось влияние воздействия НЧ серебра различного размера (20, 40 и 80 нм), стабилизированных цитратом, на растения арабидопсиса в условиях гидропонного эксперимента. Воздействие НЧ серебра приводило к закономерному дозозависимому снижению длины корней исследуемых растений, которое также коррелировало с размером НЧ и приобретало более выраженный характер при его уменьшении. В другой работе [63] исследовалось влияние НЧ серебра, функционализированных тремя различными поверхностными стабилизаторами, на растения репчатого лука. Было обнаружено, что НЧ серебра, стабилизированные положительно заряженными молекулами ПВП, и, особенно, цетилтриметиламмония бромида (ЦТАБ), оказывают

Таблица 1. Позитивное влияние наночастиц (НЧ) Ag на ростовые процессы у растений

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Морфологические эффекты	Ссылка
<i>Arabidopsis thaliana</i>		47 ± 7 (треугольной формы); 8 ± 2 (сферические); 45 ± 5 (десятигранные)	Корни, твердая питательная среда	10	Увеличение длины корней (наиболее выражено для десятигранных НЧ Ag)	[74]
<i>Betula pubescens</i>	Сульфозтокси-латадодеканол	10–30	Корни	5	Увеличение высоты и приживаемости побегов, увеличение числа листьев	[75]
<i>Brassica juncea</i>	Цитрат	29	Корни, твердая питательная среда	25–400	Увеличение биомассы побегов (максимальное при 50–100 мг/л НЧ Ag), длины корней и стебля (максимальное при 200 мг/л НЧ Ag)	[76]
<i>Brassica juncea</i>	α-амилаза		Корни, гидропоника	100–1000	Увеличение длины корней и стеблей (максимальное при 100 мг/л НЧ Ag)	[77]
<i>Cajanus cajan</i>	Цитрат	20	Корни, гидропоника	0.13 × 10 ⁻³	Увеличение всхожести семян, сухой биомассы и длины корней	[78]
<i>Capsicum annuum</i>	Цитрат	45 ± 7	Листья	40–80	Увеличение сырой и сухой биомассы стеблей и корней	[79]
<i>Crocus sativus</i>			Замачивание клубнелуковиц	40–120	Увеличение длины корней, сырой и сухой биомассы корней и листьев	[80]
<i>Glycine max</i>	ПГМБ	6 ± 1	Нанопрайминг и листья	1.25–3.75 (нанопрайминг), 0.067–0.2 (листья)	Увеличение количества и массы корневых узелков, высоты растений, площади поверхности листьев и урожайности растений	[81]
<i>Lathyrus Sativus</i>	ПВП	20	Нанопрайминг	5–15	Увеличение длины корней, длины, сырой и сухой биомассы стеблей	[82]
<i>Oryza sativa</i>	ПВП	7.6 ± 2.2	Корни, гидропоника	0.05	Увеличение биомассы, длины и ширины корней	[56]
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Цитрат	10	Нанопрайминг	0.25–2.5	Увеличение всхожести семян, высоты растений, сырой и сухой биомассы стеблей, количества корневых клубеньков	[83]
<i>Physcomitrella patens</i>	Без стабилизатора; ПВП; цитрат	37 ± 4; 29 ± 6.3; 21.5 ± 4.2, соотв.	Корни	5–10	Снижение площади разрастания, сырой и сухой биомассы растений (наиболее выраженное для НЧ Ag стабилизированных цитратом)	[84]
<i>Ricinus communis</i>	ПВП	70 ± 4.9	Корни	500–4000	Увеличение длины корней и стеблей, нет влияния на всхожесть семян	[85]

<i>Solanum lycopersicum</i>	АПГТМ	17–31	Листья	100	Увеличение площади поверхности листьев, общей урожайности, среднего числа и веса плодов	[86]
<i>Solanum tuberosum</i>	ПГМБ	4.9 ± 2.7	Предпосевная обработка клубней, листья	5 (предпосевная обработка), 0.33 (листья)	Увеличение высоты стеблей, массы листьев, массы наземной части растений, количества и средней массы клубней	[36]
<i>Solanum tuberosum</i>	АПГТМ		Листья	25–100	Увеличение урожайности (максимальное при концентрации НЧ Ag 50 мг/л)	[87]
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	Цитрат		Листья	20–60	Увеличение длины стеблей, количества листьев, сухой биомассы растений, количества бобов, количества и массы семян (максимальное при 40 мг/л НЧ Ag)	[88]
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	Выделен из бактериальный <i>Bacillus subtilis</i>	15–29	Корни, твердая питательная среда	1	Увеличение числа листьев, длины корней и стеблей, биомассы	[89]
<i>Trigonella foenum-graecum</i>		20	Нанопрайминг	10–40	Увеличение всхожести семян, длины, сырой и сухой биомассы корней	[90]
<i>Triticum aestivum</i>	Выделен из грибов <i>Aspergillus terreus</i>	15–29	Нанопрайминг	0.22–1.08	Увеличение сырой и сухой биомассы (максимальное – при 0.22–0.55 мг/л НЧ Ag)	[91]
<i>Triticum aestivum</i>	Экстракт растений <i>Moringa oleifera</i>		Корни и листья	25–100	Увеличение сырой и сухой биомассы, длины корней и стеблей, количества и площади поверхности листьев (максимальное – при 75 мг/л НЧ Ag)	[92]
<i>Triticum aestivum</i>	Экстракт растительный <i>Moringa oleifera</i>		Листья	25–100	Увеличение сырой и сухой биомассы, длины стеблей и площади поверхности корней (максимальное – при 75 мг/л НЧ Ag)	[93]
<i>Triticum aestivum</i>	Хитозан	2–10	Нанопрайминг	–	Увеличение длины корней, длины стеблей и биомассы растений	[94]
<i>Solanum tuberosum</i>	ПГМБ	6 ± 1	Предпосевная обработка клубней, листья	2.5–5 (предпосевная обработка), 0.125 (листья)	Увеличение сырой и сухой биомассы и среднего размера клубней	[46]
<i>Triticum aestivum</i>			Нанопрайминг, листья	2–4 (нанопрайминг), 0.067–0.133 (листья)	Увеличение всхожести семян, количества плодородных стеблей и урожайности	
<i>Malus</i>			Листья	0.075–0.125	Увеличение урожайности	

Таблица 2. Негативное влияние наночастиц (НЧ) Ag на ростовые процессы у растений

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Морфологические эффекты	Ссылка
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Цитрат	20; 40; 80	Корни, гидропоника	0.067–0.534	Снижение длины корней (наиболее выражено для наночастиц наименьшего размера)	[57]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Цитрат	10	Корни, гидропоника	1–2.5	Снижение длины и массы корней и биомассы растений	[95]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		9	Корни, твердая питательная среда	0.2–3	Снижение длины корней и массы листьев	[96]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		41 ± 1.5	Корни	300–3000	Снижение длины корней и площади поверхности листьев	[97]
<i>Brassica sp.</i>	Экстракт <i>Aloe vera</i>	47	Корни, гидропоника	100–325	Снижение длины и биомассы корней и стеблей	[98]
<i>Capsicum annuum</i>	Цитрат	14.1 ± 8.7	Корни, гидропоника/ почва	0.1–1	Снижение биомассы листьев, стеблей и корней, а также высоты растения	[99]
<i>Cucurbita pepo</i>	–	100	Корни, гидропоника	1000	Снижение биомассы	[100]
<i>Lemna gibba</i>	–	50	Корни	0–10	Ингибирование роста	[101]
<i>Oryza sativa</i>	Сахароза	20–150	Корни, гидропоника	0.1–1000	Снижение длины, сырой и сухой биомассы корней и стеблей (наиболее выражено для НЧ Ag больших размеров)	[62]
<i>Oryza sativa</i>	–	20	Корни, гидропоника	0.2–1	Снижение длины и биомассы корней и стеблей, площади поверхности листьев	[102]
<i>Raphanus sativus</i>	–	2	Нанопрайминг	125–500	Снижение длины корней и стеблей, нет влияния на всхожесть семян	[103]
<i>Solanum lycopersicum</i>	–	–	Нанопрайминг	50–5000	Снижение биомассы растений и длины корней, нет влияния на всхожесть семян	[104]
<i>Triticum aestivum</i>	–	3.1–8.7	Корни, почва	20–2000	Снижение длины корней, высоты стеблей, биомассы корней и стеблей, длины колосьев, массы и количества зерен	[105]

<i>Triticum aestivum</i>	Без стабили- затора	10	Корни, почва	0.5–5	Снижение длины и сухой биомассы корней и стеблей	[106]
<i>Triticum aestivum</i>	ПВП	5–15.5	Нанопрайминг	1–10	Снижение длины корней и стеблей	[107]
<i>Vicia faba</i>	ПВП	5–50	Корни, почва	0.1–0.8	Снижение всхожести семян, длины и сухой биомассы корней и стеблей, площади поверхности листьев	[108]
<i>Vigna radiata</i>		20	Корни, твердая питательная среда	5–50	Снижение длины и уменьшение массы корней и стеблей	[109]
<i>Linum usitatissimum</i>	Полиэтилен- гликоль сорбат лаурат (ПЭГСЛ); цитрат; не указан	20 ± 2.5; 5.2, соотв.	нанопрайминг; корни (жидкая питательная среда)	10–100	Нет влияния на процент всхожести семян, снижение длины стеблей (наиболее выражено для НЧ Ag стабилизированных цитратом)	[44]
<i>Lolium perenne</i>					Снижение всхожести семян и длины стеблей (наиболее выражено для НЧ Ag стабилизированных ПЭГСЛ)	
<i>Hordeum vulgare</i>					Снижение всхожести семян (наиболее выражено для НЧ Ag диаметром 2 нм, стабилизатор не указан) и длины стебля (наиболее выражено для НЧ Ag стабилизированных ПЭГСЛ)	
<i>Glycine max</i>	ПВП	17	Корни (почва) и листья	1–30	Снижение биомассы корней и стеблей (более выраженное в случае корневого воздействия)	[110]
<i>Oryza sativa</i>				0.1–1 (корни); 1–30 (листья)	Снижение биомассы корней и стеблей (более выраженное в случае корневого воздействия)	
<i>Zea mays</i>	Цитрат	56.1 ± 13.8	Корни	0.05–73.4	Снижение длины корней при концентрации НЧ Ag > 1 мг/л, нет влияния на длину корней при концентрации НЧ Ag ≤ 1 мг/л	[111]
<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>					Снижение длины корней при концентрации НЧ Ag > 1 мг/л, нет влияния на длину корней при концентрации НЧ Ag ≤ 1 мг/л	
<i>Phaseolus radiatus</i>	Цитрат	5–25	Корни, твердая питательная среда и почва	5–40 (питательная среда), 100–2000 (почва)	Снижение длины ростков (более выраженное при введении НЧ Ag в питательную среду)	[112]
<i>Sorghum bicolor</i>						

Таблица 3. Смешанное либо отсутствие влияния наночастиц (НЧ) Ag на ростовые процессы у растений

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Морфологические эффекты	Ссылка
<i>Allium cepa</i>	Цитрат		Корни, гидропоника	0.003–0.011	Увеличение сухой биомассы корней, нет влияния на длину корней	[63]
	ПВП				Смешанное влияние на длину и биомассу корней (в зависимости от концентрации НЧ Ag)	
	ЦТАБ				Снижение длины и биомассы корней	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	ПВП	20	Корни, твердая питательная среда	1–20	Увеличение биомассы при 1–2.5 мг/л НЧ Ag, уменьшение биомассы при 5–20 мг/л НЧ Ag	[113]
<i>Erica sativa</i>	ПВП	14 ± 0.3	Нанопрайминг	0.1–100	Увеличение длины корней при 0–20 мг/л НЧ Ag, уменьшение длины корней при 100 мг/л НЧ Ag	[114]
<i>Lactuca sativa</i>	Без стабилизатора		Листья	0.001–0.1	Нет изменений биомассы	[115]
<i>Lupinus termis</i>	Экстракт кориандра	1–16	Нанопрайминг	100–900	Увеличение всхожести семян и длины корней (при концентрации НЧ Ag ≤ 100–150 мг/л), уменьшение при более высоких концентрациях	[116]
<i>Oryza sativa</i>		18.3	Корни (почва)	30–60	Увеличение сухой биомассы корней (при 30 мг/л НЧ Ag), уменьшение сухой биомассы корней (при 60 мг/л НЧ Ag), снижение сухой биомассы стеблей при любой концентрации НЧ Ag	[117]
<i>Pennisetum glaucum</i>	Экстракт <i>Cassia auriculata</i>	13	Корни, жидкая питательная среда	20–50	Увеличение всхожести семян, снижение длины корней и стеблей и общей длины ростков	[118]
<i>Quercus robur</i>	–		Листья	5–50	Нет значимого влияния на длину и массу надземных частей растения, длину, массу и диаметр корней	[119]
<i>Solanum lycopersicum</i>		20	Нанопрайминг и корни, гидропоника	0.05–2.5	Увеличение длины корней, общей и сухой биомассы проростков при 0.05–1.5 мг/л НЧ Ag, снижение этих показателей при более высокой концентрации	[120]
<i>Thymus vulgaris</i>	–		Нанопрайминг	10–30	Снижение всхожести семян, длины корней и стеблей в нормальных условиях, увеличение этих показателей в условиях воздействия солевого стресса (максимальное при 10 мг/л НЧ Ag)	[121]

<i>Zea mays</i>	20	Нанопрайминг	0.05–2.5	Снижение длины корней, смешанное влияние на сырую биомассу (уменьшение при 0.05–0.1 мг/л НЧ Ag, увеличение при больших концентрациях) и сухую биомассу (уменьшение при всех концентрациях НЧ Ag, кроме 0.5 и 1 мг/л)	[122]
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.)				Смешанное влияние на длину корней и сырую биомассу (уменьшение при 0.05–0.1 мг/л НЧ Ag, увеличение при больших концентрациях), снижение сухой биомассы	
<i>Cucurbita pepo</i>				Увеличение длины корней (максимальное при 0.5 мг/л НЧ Ag), сырой биомассы (максимальное при 0.1 мг/л НЧ Ag) и сухой биомассы (максимальное при 0.05 мг/л НЧ Ag)	
<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Zea mays</i>	10–30	Корни, почва	20–100	Увеличение длины стеблей и корней, площади поверхности листьев, общей и сухой биомассы при концентрациях НЧ Ag 20–60 мг/л, снижение этих показателей при больших концентрациях	[123]
<i>Triticum aestivum</i>	30	Листья	50–75	Увеличение длины, сухой и сырой биомассы стеблей (максимальное при 50 мг/л НЧ Ag), снижение длины, сухой и сырой биомассы корней	[124]
<i>Vigna sinensis</i>				Увеличение длины, сухой и сырой биомассы стеблей и корней (максимальное при 50 мг/л НЧ Ag)	
<i>Brassica juncea</i>				Увеличение длины, сухой и сырой биомассы стеблей, общей и сухой биомассы корней, снижение длины корней	
<i>Cyperaceae</i> (5 видов), <i>Juncus effuses</i> , <i>Lolium multiflorum</i> , <i>Panicum virgatum</i> , <i>Eupatorium fistulosum</i> , <i>Lobelia cardinalis</i> , <i>Phytolacca americana</i>	21.0 ± 17.0	Нанопрайминг	1–40	Нет влияния на всхожесть семян. Снижение длины листьев <i>Lolium multiflorum</i> . Нет влияния на длину листьев других растений. Снижение длины корней <i>Carex crinita</i> , <i>Carex scoparia</i> , <i>Carex vulpinoidea</i> , <i>Scirpus superinus</i> , <i>Lolium multiflorum</i> , <i>Lobelia cardinalis</i> . Увеличение длины корней <i>Carex lurida</i> . <i>Panicum virgatum</i> , <i>Phytolacca americana</i>	[125]
	6.0 ± 1.7	Гуммиарабик		Снижение всхожести семян <i>Scirpus superinus</i> , <i>Juncus effusus</i> , <i>Phytolacca americana</i> . Снижение длины листьев всех растений семейства <i>Cyperaceae</i> и растений <i>Lolium multiflorum</i> . Снижение длины корней всех исследованных растений, кроме <i>Phytolacca americana</i>	

более выраженное токсическое действие, чем НЧ серебра, стабилизированные отрицательно заряженными цитрат-анионами, что выразилось в снижении длины и биомассы корней исследуемых растений. Авторами исследований [57, 63] было установлено, что наблюдаемые эффекты тесно связаны с кинетическими факторами поглощения НЧ серебра тканями растений, подробно описанными в предыдущем разделе. Так, воздействие НЧ серебра меньших размеров и стабилизированных ПАВ катионного типа приводило к ускоренному поглощению НЧ корнями растений, что и обуславливало большую фитотоксичность таких НЧ.

Помимо вышеуказанных факторов, влияющих на характер изменения показателей роста и развития растений при их взаимодействии с НЧ серебра, нами было обнаружено, что ключевую роль в этом вопросе играет способ воздействия НЧ серебра. Так, в большинстве рассмотренных работ, в которых экспозиция наносеребром осуществлялась через корень (введение НЧ серебра в питательную среду или почву при выращивании растений), наблюдали снижение морфометрических показателей (отрицательное влияние НЧ серебра наблюдалось в 18 работах, положительное — в 10 работах, смешанное или отсутствие влияния — в 6 работах). В то же время воздействие НЧ на надземную часть растений (опрыскивания), напротив, чаще приводило к положительным эффектам (отрицательное влияние НЧ серебра наблюдали в 1 работе, положительное — в 9 работах, смешанное или отсутствие влияния — в 3 работах). Примечательно, что единственная работа, в которой наблюдали негативное влияние НЧ серебра при внекорневой обработке растений, как раз была посвящена исследованию влияния пути поступления НЧ серебра на скорость их накопления в тканях и оказываемый фитотоксический эффект [110]. Авторы исследования показали, что, несмотря на то что скорость накопления НЧ серебра в надземных частях растения при листовых обработках растений риса и сои в 17–200 раз превышала скорость накопления НЧ при поливе растений дисперсиями наносеребра, токсичность НЧ серебра оставалась значительно более низкой именно при листовых обработках. Вероятно, наблюдаемый эффект связан с различной чувствительностью тканей корней и надземных частей растения к действию НЧ серебра, однако, данный вопрос требует проведения дополнительных исследований. Другим предпочтительным способом обработок растений НЧ серебра является замачивание семян в разбавленных водных коллоидных дисперсиях НЧ (нанопрайминг). Среди рассмотренных в данном обзоре исследований (табл. 1, 2 и 3) предварительный прайминг семян растений

НЧ серебра в 7 случаях приводил к увеличению морфометрических показателей, в 4 случаях — к их снижению, а в 6 случаях оказывал смешанное или разнонаправленное действие. Отметим, что в ряде работ было продемонстрировано, что прайминг семян коллоидными дисперсиями НЧ золота приводит к значительному увеличению морфометрических показателей растений, интенсификации процесса фотосинтеза, а также повышению устойчивости растений к действию неблагоприятных температур [30, 127].

Из представленных в табл. 1, 2 и 3 данных также видно, что результаты исследований последствий взаимодействия НЧ серебра зачастую различаются для различных видов растений даже в схожих условиях эксперимента. По-видимому, это связано с различиями в проницаемости корней и стеблей и, следовательно, в кинетике накопления серебра в тканях, а также в способности различных видов растений эффективно адаптироваться к стрессовым воздействиям. Важно отметить, что многие из рассмотренных работ, в которых наблюдались негативные эффекты при воздействии НЧ серебра при их поступлении через корни, проводились в беспочвенных модельных условиях, что значительно усиливает негативные эффекты, оказываемые НЧ серебра. Так, в работе [112] было показано, что для достижения схожих негативных эффектов роста растений вигны лучистой и сорго двухцветного при выращивании в почве требуется концентрация НЧ серебра на два порядка превышающая концентрацию НЧ в случае выращивания растений на твердых питательных средах, что связано с иммобилизацией НЧ серебра компонентами почвы, протеканием химических реакций между ними и, в результате, значительного снижения биологической активности НЧ [70, 71].

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА НА ПРО-/АНТИОКСИДАНТНЫЙ БАЛАНС

Наиболее хорошо изученным следствием взаимодействия НЧ серебра с растениями является генерация в их клетках избыточного количества молекул активных форм кислорода (АФК), являющихся естественными побочными продуктами клеточного окислительного метаболизма. К наиболее биологически значимым АФК относят свободные радикалы (синглетный кислород $^1\text{O}_2$, супероксидный анион-радикал $\text{O}_2^{\cdot-}$, гидроксил $\text{HO}^\cdot$, гидроксипероксил $\text{HO}_2^\cdot$ и др.), а также некоторые молекулы, например, пероксид водорода H_2O_2 [128]. Известно, что повышение концентрации АФК при взаимодействии биологических клеток с НЧ или ионами серебра происходит по нескольким механизмам, включая нарушения в дыхательной

функции клеток за счет связывания ионов серебра с тиол-содержащими группами ферментов электронно-транспортной цепи [129, 130], изменение активности ферментов, участвующих в неспецифической или адаптивной защитной реакции, ингибирования работы ферментов, участвующих в утилизации АФК [131], а также катализ ионами серебра реакций переноса электронов, подобных реакции Фентона [132].

В работе [102] воздействие НЧ серебра на проростки риса при их введении в гидропонный раствор в концентрации от 0 до 1 мг/л приводило к дозозависимому увеличению содержания H_2O_2 в корнях и листьях растений. Схожие данные по дозозависимому увеличению концентрации АФК при воздействии НЧ серебра были получены на водных растениях рясок *Lemna gibba* [101] и *L. polyrrhiza* [133]. В ранее упомянутой работе [63] исследовалось влияние НЧ серебра с тремя различными поверхностными стабилизаторами на растения репчатого лука в гидропонных условиях. Было показано, что содержание АФК в клетках корней репчатого лука зависит не только от концентрации НЧ серебра, но и от природы стабилизирующего агента. Так, наибольший прирост в концентрации АФК был получен для НЧ серебра, стабилизированных ЦТАБ и ПВП, а эффект от НЧ, стабилизированных цитратом, оказался наименьшим.

Долгое время АФК рассматривались в основном как побочный и вредный продукт клеточного метаболизма, однако, в последние 20 лет было обнаружено, что АФК также являются важными сигнальными молекулами в организме растений [134]. Вызывая окислительные посттрансляционные модификации сенсорных белков и окисляя клеточные метаболиты, АФК влияют на широкий спектр белков-эффекторов, регулируя многие жизненно важные функции растения [135]. АФК являются хорошо описанными вторичными мессенджерами при адаптации растений к стрессовым воздействиям окружающей среды, таким как повышенная или пониженная температура, засуха, УФ-облучение, воздействие избыточного количества соли и др. [136–138]. Ряд исследований демонстрирует положительное влияние НЧ серебра на показатели роста растений в условиях воздействия различных факторов абиотического стресса, таких как недостаточное или избыточное количество воды, высокие и низкие температуры и засоление почвы [139, 140]. Вероятно, это связано в том числе с присутствием некоторого избыточного количества АФК в организме растений, подвергшихся воздействию НЧ Ag и активизации каскадов соответствующих адаптационных реакций. АФК также вовлечены во многие регуляторные пути онтогенеза растений. Хорошо изученными процессами, связанными с важной ролью апопла-

стных АФК, являются образование пылевых трубок [141–143], рост корневых волосков [144], бобово-ризобийный симбиоз [145] и многие другие.

Также хорошо известна роль АФК в защите растений от стрессов биогенной природы. Наиболее ранней реакцией растения на воздействие фитопатогенов является окислительный взрыв — процесс образования большого количества АФК с вовлечением пероксидаз клеточной стенки, в результате которого происходит гибель клеток патогена и части клеток растения-хозяина, а также формирование некротических участков с механическими барьерами, препятствующими дальнейшему распространению патогена по тканям растения [146, 147]. Кроме того, АФК способствуют устойчивости к биотическому стрессу растений за счет активации продуцирования фитоалексинов [148], снижения проницаемости кутикулы [149] и развития системной приобретенной устойчивости [150].

Однако, повышенное содержание АФК в клетках растений, возникающее в результате воздействия стрессов биогенной и абиогенной природы, приводит к интенсификации перекисного окисления липидов (ПОЛ), повреждению нуклеиновых кислот, нарушению работы ферментов и, в конечном итоге, клеточной гибели [151]. Так, интенсификация ПОЛ наблюдалась при гидропонном воздействии НЧ серебра на модельные растения *A. thaliana* [152], а также растения риса [102] и маша [109]. В упомянутой ранее работе [63] при воздействии на растения репчатого лука НЧ серебра, стабилизированных ЦТАБ, ПВП и цитратом было обнаружено, что высокие концентрации (более 50 мкМ) НЧ серебра вызывают повреждения ДНК, при этом степень повреждения коррелирует с концентрацией АФК.

Направление воздействия АФК в организме растения определяется хрупким окислительно-восстановительным равновесием между производством молекул АФК и их утилизацией за счет действия антиокислительной системы, состоящей из ферментных и неферментных антиоксидантов [153]. К ферментным антиоксидантам относятся супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ), глутатион-редуктаза (ГР), аскорбат-пероксидаза (АПО) и др. [154]. В большинстве исследований, посвященных влиянию НЧ серебра на растения, отмечается изменение активности указанных антиоксидантных ферментов (табл. 4). Так, в работе [155] было показано, что при введении НЧ серебра в МС-среду при выращивании растений табака, в их ростках наблюдается повышение активности СОД, которое коррелирует со снижением окислительного стресса. В работе [156] в схожих условиях было изучено воздействие ионов и НЧ

Таблица 4. Влияние наночастиц (НЧ) Ag на про-/антиоксидантный баланс у растений

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Влияние на про-/антиоксидантный баланс	Ссылка
<i>Allium cepa</i>	Цитрат, ПВП, ЦТАБ		Корни, гидропоника	$2.7 \times 10^{-3} - 0.011$	Увеличение содержания АФК, снижение активности АПО, снижение активности КАТ в клетках корней	[63]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		9	Корни, твердая питательная среда	0.2–3	Увеличение экспрессии генов ферментов СОД, КАТ, АПО и ГПО (максимальное при 0.2–0.5 г/л НЧ Ag. Дальнейшее увеличение концентрации приводит к снижению экспрессии генов ферментов)	[96]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		41 ± 1.5	Корни	300–3000	Увеличение содержания H ₂ O ₂ в клетках при концентрации НЧ серебра ≥ 500 мг/л. Отсутствие влияния при меньших концентрациях	[97]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		20	Корни, гидропоника	0.5–1	Увеличение содержания малонового диальдегида (маркер перекисного окисления липидов), активности GR и глутатион-трансферазы в ростках	[152]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	ПВП	20	Корни, твердая питательная среда	1–20	Увеличение регуляции генов ферментов СОД, ПО и оксидазы, а также других генов связанных с окислительным стрессом	[113]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		47 ± 7 (треугольной формы); 8 ± 2 (сферические); 45 ± 5 (десятигранные)	Корни, твердая питательная среда	10	Увеличение содержания СОД в ростках (наиболее выражено для сферических НЧ Ag)	[74]
<i>Brassica juncea</i>	Цитрат	29	Корни, твердая питательная среда	25–400	Увеличение активности КАТ и АПО, снижение содержания H ₂ O ₂ и малонового диальдегида (максимальное при 25–50 мг/л НЧ Ag)	[76]

<i>Brassica sp.</i>	Экстракт <i>Aloe vera</i>	47	Корни, гидропоника	100–325	Снижение активности АПО и КАТ, увеличение окислительных повреждений корней растений	[98]
<i>Sajanus sajan</i>	Цитрат	20	Корни, гидропоника	0.13×10^{-3}	Снижение содержания H_2O_2 , $\text{O}_2^{\times-}$, малонового диальдегида, окисленной формы глутатиона. Увеличение содержания восстановленной формы глутатиона	[78]
<i>Capsicum annuum</i>	Цитрат	14.1 ± 8.7	Корни, гидропоника/ почва	0.1–1	Увеличение содержания H_2O_2 в листьях, повышение показателей перекисного окисления липидов при концентрации НЧ Ag ≥ 1 мг/л	[99]
<i>Erusa sativa</i>	ПВП	14 ± 0.3	Нанопрайминг	0.1–100	Увеличение регуляции генов кодирующих ферменты СОД и ПО	[114]
<i>Glycine max</i>	ПГМБ	6 ± 1	Нанопрайминг и листья	1.25–3.75 (нанопрайминг) 0.067–0.2 (листья)	Увеличение активности ПФО и ПО в листьях, снижение активности этих ферментов в корнях	[81]
<i>Lemna gibba</i>		50	Корни	0–10	Увеличение содержания АФК в клетках	[101]
<i>Lemna polyrhiza</i>	Гуммиарабик	6	Корни, гидропоника	0.5–10	Увеличение содержания АФК, увеличение активности СОД, КАТ и ПО	[133]
	ПВП	20		10	Увеличение содержания малонового диальдегида и глутатиона	
<i>Nicotiana tabacum</i>	Цитрат	50	Корни, твердая питательная среда		Увеличение активности АФК, содержания малонового диальдегида, активности СОД, АПО в проростках. Смешанное влияние на активность КАТ (в зависимости от концентрации НЧ Ag)	[155]

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Влияние на про-/антиоксидантный баланс	Ссылка
<i>Oryza sativa</i>		20	Корни, гидропоника	0.2–1	Увеличение содержания Н ₂ О ₂ и малонового диальдегида в корнях и листьях растений при концентрации НЧ Ag ≥ 0.5 мг/л. Изменение уровней экспрессии генов, кодирующих ферменты СОД, КАТ, АПО (различается для разных ферментов и зависит от концентрации НЧ Ag и исследуемой части растения)	[102]
<i>Ricinus communis</i>	ПВП	70 ± 4.9	Корни	500–4000	Увеличение активности КАТ, СОД и ПО в проростках (максимальное при концентрации 1000–2000 мг/л НЧ Ag)	[185]
<i>Solanum lycopersicum</i>	–		Корни, гидропоника	100–1000	Увеличение активности СОД при концентрации НЧ Ag ≥ 1000 мг/л	[104]
<i>Solanum tuberosum</i>		20	Корни, твердая питательная среда	2–20	Увеличение содержания О ₂ [•] и общего содержания АФК в листьях растений. Увеличение активности СОД, КАТ, АПО (максимальное при 10 мг/л НЧ Ag). Увеличение активности ГР при 2–10 мг/л НЧ Ag, снижение активности ГР при более высоких концентрациях. Снижение содержания аскорбата и восстановленной формы глутатиона. Увеличение содержания дегидроаскорбата и окисленной формы глутатиона	[156]
<i>Solanum tuberosum</i>	ПГМБ	4.9 ± 2.7	Предпосевная обработка клубней, листья	5 (предпосевная обработка), 0.33 (листья)	Увеличение активности КАТ, ПФО и ПО	[36]
<i>Triticum aestivum</i>	Без стабилизатора	10	Корни, почва	0.5–5	Увеличение содержания окисленной формы глутатиона	[106]

<i>Triticum aestivum</i>	Выделены из грибов <i>Aspergillus terreus</i>	15–29	Нанопрайминг	0.22–1.08	Увеличение содержания малонового диальдегида и H_2O_2 в проростках (при концентрации НЧ Ag ≥ 0.5 –1 мг/л). Снижение этих показателей в сравнении растениями подвергшихся солевому стрессу. Снижение активности ПО и увеличение активности КАТ	[91]
<i>Triticum aestivum</i>	Экстракт растений <i>Moringa oleifera</i>		Листья	25–100	Снижение повышенной активности СОД, КАТ и ПО, вызванной действием на растения фитопатогена <i>Ricinia striiformis</i> (максимальное при 75 мг/л НЧ Ag)	[93]
<i>Vigna radiata</i>		20	Корни, твердая питательная среда	5–50	Отсутствие влияния на содержание H_2O_2 в стебле растений. Увеличение содержания H_2O_2 в корнях при концентрации НЧ Ag ≥ 20 мг/л	[109]
<i>Solanum tuberosum</i>	ПГМБ	6 ± 1 Нанопрайминг, листья Листья	Предпосевная обработка клубней, листья	2.5–5 (предпосевная обработка), 125×10^{-3} (листья)	Увеличение активности КАТ, снижение активности ПФО	[46]
<i>Triticum aestivum</i>			2–4 (нанопрайминг), 0.067–0.133 (листья)	Увеличение активности КАТ. Нет влияния на активность ПФО		
<i>Malus</i>			0.075–0.125	Увеличение активности КАТ, ПФО		
<i>Glycine max</i>	ПВП	17	Корни (почва) и листья 0.5–1 (корни), 1–30 (листья)	1–30	Увеличение содержания малонового диальдегида и H_2O_2 в листьях (более выраженное в случае корневого воздействия)	[110]
<i>Oryza sativa</i>				Увеличение содержания малонового диальдегида и H_2O_2 в стеблях (более выраженное в случае корневого воздействия)		

серебра с точки зрения накопления серебра, производства АФК и реакции на окислительный стресс системы антиоксидантной защиты растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.). Авторы обнаружили, что при повышении концентрации серебра в питательной среде от 0 до 10 мг/л происходит постепенное увеличение содержания серебра в тканях растения, что сопровождается ростом концентрации АФК, а также активности ферментов СОД, КАТ, ГР и АПО. Однако, при дальнейшем повышении концентрации серебра в питательной среде до 20 мг/л происходило резкое увеличение концентрации АФК в тканях растения, которое сопровождалось снижением активности указанных антиокислительных ферментов, что свидетельствует о серьезном повреждении антиоксидантной системы. В нашем исследовании внекорневые обработки дисперсиями НЧ серебра, стабилизированных гидрохлоридом полигексаметиленбигуанида (ПГМБ) в концентрации 330 мкг/л, приводили к увеличению активности ферментов пероксидазы (ПО), КАТ и полифенолоксидазы (ПФО) в листьях растений картофеля [36].

Таким образом, в зависимости от концентрации, АФК могут играть в организме растения как роль сигнальной молекулы, активирующей каскады реакций свойственных нормальному метаболизму и развитию растительного организма, так и быть опасным и даже губительным источником развития окислительного стресса. В невысоких концентрациях АФК выступают факторами регуляции стрессовых реакций растений, что может благотворно сказываться на их развитии, особенно в условиях наличия негативных факторов внешней среды. В более высоких же концентрациях, АФК вызывают окислительный стресс и связанные с ним негативные процессы окисления внутриклеточных компонентов. Вероятно, указанная разнонаправленность влияния АФК на растительный организм, в зависимости от их концентрации и является одной из основной причин, обуславливающей экстремальный характер концентрационной зависимости изменений морфометрических параметров растений при их взаимодействии с наносеребром (табл. 3).

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Другими часто исследуемыми параметрами, характеризующими общее состояние организма растения и его способность к росту и развитию в условиях взаимодействия с НЧ серебра, являются содержание и показатели флуоресценции хлорофилла. Выбор хлорофилла в качестве биологического маркера последствий взаимодействия НЧ серебра и растений обусловлен

ключевой ролью этого пигмента в процессе фотосинтеза, протекание которого в свою очередь крайне чувствительно к неблагоприятным условиям воздействия окружающей среды [157]. В табл. 5 представлены результаты экспериментальных работ по исследованию изменений содержания и флуоресценции хлорофилла, а также других показателей, связанных с работой фотосинтетического аппарата высших растений при их взаимодействии с НЧ серебра.

В многочисленных исследованиях было показано, что введение НЧ серебра в гидропонную среду или МС-среду в концентрациях от 0.2 до 300 мг/л при выращивании растений *A. thaliana* приводит к снижению общего содержания и флуоресценции хлорофилла [95–97]. Однако влияние НЧ серебра на содержание и активность хлорофилла в других высших растениях не так однозначно. В работе [102] введение в гидропонную среду НЧ серебра размером ~20 нм в концентрации до 1 мг/л приводило к дозозависимому снижению содержания хлорофилла в проростках риса (*Oryza sativa* L.). Авторы исследования связывают наблюдаемый эффект с избыточным ПОЛ мембран хлоропластов, что подтверждается увеличением концентрации пероксида водорода в проростках при воздействии НЧ серебра. Аналогичные данные по дозозависимому снижению содержания хлорофилла при введении в гидропонный раствор НЧ серебра были получены для растений капусты *Brassica* sp. [98]. Помимо снижения общего содержания хлорофилла, авторы также отмечают снижение показателей его флуоресценции, таких как фотохимическое тушение qP и отношение переменной и максимальной флуоресценции, что свидетельствует о снижении эффективности процесса фотосинтеза. Важно отметить, что общее снижение содержания хлорофилла в работе [98] составило около 25%, в то время как в работе [102] оно составило ~50%, несмотря на значительно меньшую концентрацию используемых НЧ серебра (1 и 325 мг/л, соответственно). Вероятно, причина наблюдаемых различий в активности НЧ серебра заключается в том, что в работе [102] использовались НЧ значительно меньшего размера, чем в работе [98] (20 и 47 нм, соответственно). Другим возможным объяснением может служить различие в чувствительности растений риса и капусты к действию НЧ серебра. В работе [94] воздействие на растения пшеницы НЧ серебра размером 2–10 нм, покрытых хитозаном, оказывало положительное влияние на содержание хлорофилла в тканях растений. В другом исследовании изучалось влияние ионов и НЧ серебра, размером 20–30 нм стабилизированных экстрактом дрожжей (в концентрациях до 100 мг/л), при выращивании растений пшеницы и подсолнечника [158]. Было показано, что

воздействие ионов серебра приводит к уменьшению интенсивности флуоресценции хлорофилла и показателя в тканях исследуемых видов, а воздействие НЧ серебра практически не оказывает негативного влияния на эти параметры. Более того, на некоторых фазах развития растений подсолнечника при воздействии НЧ серебра наблюдалось увеличение эффективности фотохимических реакций, отражаемое в увеличении значений показателя. Наконец, в работе [123] исследовалось влияние НЧ серебра диаметром 20 ± 10 нм на растения фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) и кукурузы (*Zea mays* L.) при введении НЧ в почву в концентрациях 0–100 мг/кг. Было показано, что зависимость содержания хлорофилла от концентрации серебра в почве имела экстремальный характер и проходила через максимум при содержании НЧ серебра в диапазоне 20–60 мг/кг для обоих видов растений. Таким образом, в результате анализа литературных данных можно сделать вывод о том, что направление и уровень влияния НЧ серебра на процессы фотосинтеза, выражаемое в виде изменения содержания и параметров флуоресценции хлорофилла, зависит от ряда факторов, таких как вид растения, концентрация, размеры и другие физико-химические свойства НЧ, а также условий проведения эксперимента.

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ СЕРЕБРА НА РЕГУЛЯЦИЮ БЕЛКОВ И ГОРМОНАЛЬНУЮ СИСТЕМУ

Важной вехой в понимании молекулярных механизмов взаимодействия НЧ серебра и растений стало привлечение протеомных исследований, связанных с количественным анализом изменений регуляции клеточных белков. Исследования протеомного ответа растений на воздействия НЧ серебра были впервые применены Vannini с соавт. [114], которые методом двумерного электрофореза изучали протеомный ответ растений рукколы (*Eruca sativa* Mill.) после 4-часовой обработки их семян водной дисперсией НЧ серебра, стабилизированных ПВП в концентрации 10 мг/л. Затем аналогичные исследования были проведены тем же коллективом авторов на растениях пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [107]. В результате проведения протеомного анализа авторами было установлено несколько путей воздействия НЧ серебра на клетки высших растений. Так, обнаружено, что НЧ серебра оказывают существенное влияние на первичный клеточный метаболизм, связанный с основными жизненно важными клеточными процессами, такими как дыхание, фотосинтез, синтез нуклеиновых кислот, белков и липидов. В тканях растений пшеницы существенно возросло содержание ферментов, участвующих

в энергетическом обмене, таких как альфа-амилаза (участвует в гидролизе крахмала и других полисахаридов), фруктозобисфосфат-(фруктозодифосфат)-альдозаза (катализирует реакцию расщепления фруктозо-дифосфата) и аконитазы (катализирует реакцию изомеризации цитрата в цикле Кребса).

Увеличение содержания ферментов, участвующих в энергетическом обмене, приводит к выделению большего количества энергии, которая необходима для обеспечения окислительно-восстановительного гомеостаза в клетках растений в ответ на стрессовое воздействие оказываемое НЧ серебра [107, 114]. Такая активация энергетического обмена в тканях растения может способствовать ускорению многих клеточных процессов синтеза различных веществ и в результате оказывать ростостимулирующий эффект. Однако, слишком большие энергетические затраты на обеспечение защитных реакций, напротив, могут приводить к замедлению роста. В таком случае можно предположить, что относительно небольшое ускорение энергообменных реакций, реализуемое в присутствии сравнительно малых концентраций НЧ серебра, может приводить к активации дыхания, фотосинтеза и синтеза различных клеточных компонентов. Напротив, интенсивный метаболический ответ растения на воздействие более высоких концентраций НЧ серебра приведет к слишком большим энергетическим затратам на преодоление оказываемого стресса и, в итоге, замедлению развития и роста. Авторы также отмечают снижение регуляции белка HCF136, необходимого для биогенеза фотосистемы, что хорошо коррелирует с ранее описанными данными по снижению содержания и показателей флуоресценции хлорофилла в различных видах растений при воздействии на них НЧ серебра. Вышеизложенные процессы также хорошо согласуются, с описанными ранее концентрационными зависимостями между морфометрическими параметрами растений, а также содержанием хлорофилла в их тканях при воздействии НЧ серебра в различных концентрациях, обнаруженными, например, в исследовании [123] для растений фасоли и кукурузы.

Кроме того, Vannini с соавт. обнаружили существенные изменения в регуляции белков, отвечающих за клеточную защиту растений от воздействий ионов металлов и АФК [107, 114]. В растениях пшеницы и рукколы возрастало содержание ферментов, участвующих в биосинтезе серосодержащей аминокислоты цистеина, которая способна хелатировать и деактивировать с биологической точки зрения ионы и НЧ серебра [159], а также является составляющей частью глутатиона, ключевого субстрата оксидаз, участвующих в деактивации АФК.

Таблица 5. Влияние наночастиц (НЧ) Ag на фотосинтетический аппарат

Вид растения	Стабилизатор НЧ	Размер НЧ, нм	Способ воздействия	Концентрация НЧ, мг/л	Влияние на фотосинтетический аппарат	Ссылка
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Цитрат	10	Корни, гидропоника	1–2.5	Снижение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и общего хлорофилла. Снижение показателей флуоресценции хлорофилла	[95]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		9	Корни, твердая питательная среда	0.2–3	Снижение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и общего хлорофилла. Небольшие изменения в структуре хлоропластов	[96]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		41 ± 1.5	Корни	300–3000	Снижение показателя F_v/F_m	[97]
<i>Arabidopsis thaliana</i>		47 ± 7 (треугольной формы); 8 ± 2 (сферические); 45 ± 5 (десятигранные)	Корни, твердая питательная среда	10	Увеличение регуляции протохлорофиллид оксидоредуктазы, участвующей в биогенезе хлорофилла	[74]
<i>Brassica juncea</i>	Цитрат	29	Корни, твердая питательная среда	25–400	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> и общего содержания хлорофилла (максимальное при 100 мг/л НЧ Ag). Увеличение F_v/F_m (максимальное при 25 мг/л НЧ Ag), снижение F_v/F_m при концентрациях НЧ Ag > 200 мг/л. Нет влияние на содержание хлорофилла <i>b</i>	[76]
<i>Brassica juncea</i>	α-амилаза		Корни, гидропоника	100–1000	Увеличение содержания хлорофилла (максимальное при 1000 мг/л НЧ Ag)	[77]
<i>Brassica sp.</i>	Экстракт <i>Aloe vera</i>	47	Корни, гидропоника	100–325	Снижение общего содержания хлорофилла и каротиноидов. Снижение показателей F_v/F_m , qP и рост показателя нефотохимического тушения флуоресценции NPQ	[98]
<i>Capsicum annuum</i>	Цитрат	14.1 ± 8.7	Корни, гидропоника/ почва	0.1–1	Снижение содержания хлорофилла <i>a</i> и хлорофилла <i>b</i> (более выражено в условиях гидропоники). Увеличение содержания каротиноидов при 0.1 мг/л НЧ Ag. Снижение содержания каротиноидов при более высоких концентрациях НЧ Ag	[99]
<i>Lactuca sativa</i>	Без стабилизатора		Листья	0.001–0.1	Нет влияния на содержание хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и каротиноидов	[115]
<i>Oryza sativa</i>		20	Корни, гидропоника	0.2–1	Снижение общего содержания хлорофилла и каротиноидов	[102]
<i>Oryza sativa</i>		18.3	Корни, почва	30–60	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и каротиноидов	[117]

<i>Phaseolus vulgaris</i>	Цитрат	10	Нанопрайминг	0.25–2.5	Увеличение общего содержания хлорофилла в листьях растений и увеличение скорости нетто-фотосинтеза при концентрации НЧ Ag ≤ 1.25 мг/л. Снижение этих показателей при более высоких концентрациях	[83]
<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Zea mays</i>	–	10–30	Корни, почва	20–100	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> , общего хлорофилла и каротиноидов при 20–60 мг/л НЧ Ag. Снижение этих показателей при больших концентрациях	[123]
<i>Physcomitrella patens</i>	Без стабилизатора	37 $\pm$ 4	Корни	5–10	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> (максимальное при 10 мг/л НЧ Ag). Снижение содержания хлорофилла <i>b</i> , а также тилакоидов в хлоропластах	[84]
	ПВП	29 $\pm$ 6.3			Снижение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> , а также тилакоидов в хлоропластах	
	Цитрат	21.5 $\pm$ 4.2			Нет влияния на содержание хлорофилла <i>a</i> . Снижение содержания хлорофилла <i>b</i> , а также тилакоидов в хлоропластах	
<i>Quercus robur</i>	–	–	Листья	5–50	Изменения в микроструктуре хлоропластов (повышенное содержание крахмала)	[119]
<i>Solanum lycopersicum</i>	АПГТМ	17–31	Листья	100	Увеличение скорости нетто-фотосинтеза	[86]
<i>Solanum lycopersicum</i>	–	–	Нанопрайминг	50–5000	Снижение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и общего хлорофилла	[104]
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	Цитрат	–	Листья	20–60	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> и хлорофилла <i>b</i> (максимальное при 40 мг/л НЧ Ag)	[88]
<i>Triticum aestivum</i>	Выделены из грибов <i>Aspergillus terreus</i>	15–29	Нанопрайминг	0.22–1.08	Увеличение общего содержания хлорофилла (максимальное при 0.54 мг/л НЧ Ag)	[91]
<i>Triticum aestivum</i>	Экстракт растений <i>Moringa oleifera</i>	–	Листья	25–100	Увеличение содержания хлорофилла <i>a</i> , хлорофилла <i>b</i> и общего хлорофилла (максимальное при 75 мг/л НЧ Ag). Снижение содержания хлорофилла при более высоких концентрациях	[93]
<i>Triticum aestivum</i>	Хитозан	2–10	Нанопрайминг		Увеличение содержания хлорофилла.	[94]
<i>Vigna radiata</i>	–	20	Корни, твердая питательная среда	5–50	Снижение общего содержания хлорофилла при концентрации НЧ Ag ≥ 20 мг/л	[109]

Помимо этого, в растениях пшеницы отмечался рост содержания гликозилированных полипептидов, участвующих в биосинтезе полисахаридов клеточной стенки, а также некоторых хитиназ и других связанных с патогенезом белков, вовлеченных в защиту растений от биотического стресса. Увеличение регуляции белков семейства DUF642, участвующих в биосинтезе клеточной стенки, также наблюдалось при воздействии на арабидопсис НЧ золота [160]. **Таким образом, полученные данные позволяют утверждать, что подвергшиеся воздействию НЧ серебра растения активируют каскады защитных реакций, нацеленных на снижение негативного воздействия НЧ серебра за счет ограничения их поглощения при утолщении клеточной стенки и связывания выделяющихся ионов серебра внутри клетки или в апопласте клеточными экссудатами, а также активизации системы поддержания окислительно-восстановительного гомеостаза.** Однако повышенная регуляция систем защиты от серебра приводит к активизации и смежных систем защиты растения, в том числе от факторов биогенной природы. Так, наблюдаемые изменения про-/антиоксидантного баланса и связанные с ним изменения продуцирования фитоалексинов и регуляции толщины клеточной стенки будут способствовать развитию системной приобретенной устойчивости к действию фитопатогенов у растений, подвергшихся воздействию НЧ серебра, выступающих, таким образом, в роли своеобразного экзогенного элиситора [161].

Схожие результаты по протеомному определению путей воздействия НЧ серебра на клетки растений были получены при исследовании влияния введения НЧ серебра в МС-среду в концентрации 100 мкМ при выращивании растений табака (*Nicotiana tabacum* L.) [155]. В качестве маркеров ускорения первичного клеточного метаболизма, авторами было отмечено увеличение регуляции белка CF1 (субъединицы АТФ-синтазы), бета-карбоангидразы (фермента, катализирующего обратимое превращение HCO_3^- в CO_2), а также белков, связанных с гликолизом, таких как альдолаза, триозофосфатизомераза, глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа и фосфоглицератмутаза. Как и в работах Vannini с соавт. [107, 114], авторы исследования [155] также обнаружили увеличение активности некоторых белков, связанных с реакцией растений табака на стресс, например, шаперонина Hsp70, связанного с защитой от тяжелых металлов [147], а также некоторых связанных с патогенезом белков, таких как фермент хитиназа, играющего важную роль в иммунном ответе растения на инвазию грибов. Кроме того, воздействие НЧ серебра на растения табака приводило к изменению регуляции белков, связанных с процессами трансляции и дальнейшей упаковкой белковых молекул. Так,

воздействие НЧ серебра приводило к увеличению регуляции РНК-связывающих белков и их прекурсоров, являющихся регуляторными факторами, контролирующими посттранскрипционный метаболизм РНК во время роста и развития растений и при их реакции на стресс [162, 163].

Среди белков, участвующих в сворачивании полипептидных звеньев, воздействие НЧ серебра приводило к увеличению активности циклофилина и некоторых других белков, катализирующих цис-транс изомеризацию — ключевую стадию при сворачивании полипептидных фрагментов [164]. Также результаты протеомных исследований позволили установить наличие связи при воздействии НЧ серебра на растения с их гормональной системой. В работе [74] было показано, что при воздействии НЧ серебра на растения *A. thaliana* происходят изменения в активности белков, связанных с фитогормонами, такими как ауксин, АБК и этилен, регулирующими процессы роста и развития корней и стеблей растений, а также созревания плодов.

За последнее десятилетие появились работы, посвященные изучению молекулярных механизмов влияния низких доз НЧ серебра (15 нм, 2–5 мг/л) на развитие проростков сои в стрессовых условиях вымокания (избыточной влаги) [165–167]. Известно, что вымокание оказывает весьма негативный эффект на развитие сои, особенно на начальных этапах и сопровождается гипоксией, дефицитом CO_2 , этилена и других сигнальных соединений, что приводит к нарушению нормального метаболизма и накоплению в клетках фитотоксичных метаболитов [168]. В этих работах был продемонстрирован положительный эффект от воздействия НЧ серебра на растения, находящиеся в условиях абиотического стресса. Изучение изменений транскриптомного и протеомного профилей показало, в частности, уменьшение активности глиоксалазы II, уменьшение экспрессии генов *алкогольдегидрогеназы 1* и *пируватдекарбоксилазы 3*, что может свидетельствовать о нивелировании эффекта гипоксии и уменьшении образования сопутствующих цитотоксичных метаболитов гликолиза (глиоксала и др.). В целом изменения в протеомном профиле проростков сои под действием НЧ серебра касались белков, ответственных за адаптивный ответ на стресс, сигнальные функции и клеточный метаболизм [165, 166]. Такие изменения являлись причиной метаболических сдвигов, характерных для функционирования растительных клеток в нормальных условиях, что приводило к положительному эффекту на рост и развитие растений сои в условиях стресса [167].

В середине 70-х годов прошлого века было надежно установлено [169], что в растительном организме к наиболее подверженным действию

серебра относятся физиологические процессы, регулируемые фитогормоном этиленом. В настоящем обзоре мы намеренно не касаемся этой темы, поскольку она давно и детально проработана, однако не упомянуть об этом было бы неверно. Зачастую наблюдаемое биологическое действие ионов серебра в низких и средних дозах — это действие ингибитора отклика растения на этилен [170, 171]. Считается, что именно блокированием отклика рецепторов на действие этилена обусловлено, в частности, замедление увядания срезанных цветов, обработанных солями серебра. Разумеется, аналогичными путями воздействия будут обладать и НЧ серебра, генерация ионов Ag^+ с поверхности которых активно происходит в ходе окислительного растворения НЧ, в том числе, и внутри растительного организма [56].

С другой стороны, наносеребро, как было показано ранее, стимулирует рост стебля, корня и листьев (табл. 1), ветвление корней, а также способствует раннему цветению, предотвращает опадание листьев и увядание цветков. Наблюдаются и многие другие эффекты, традиционно ассоциируемые с ингибированием биосинтеза этилена или с уменьшением чувствительности растений к нему, в частности стимуляция транспорта ауксинов, усиление продуцирования биогенных полиаминов [172], что в свою очередь ускоряет пролиферацию клеток. Как хорошо известно, причиной такого действия серебра является способность Ag^+ вытеснять сходные по электронной структуре ионы Cu^+ из локализованного на клеточной мембране рецептора этилена ETR1 (Ethylene Receptor 1) [173]. Ионы меди и, в меньшей степени, ионы серебра способствуют связыванию этилена с клеточной мембраной. Тем не менее, ингибирование клеточного ответа на воздействие этилена позволяет заключить, что ионы серебра, даже способствуя связыванию этилена, нарушают нормальное функционирование рецептора, не позволяя ему передать сигнал клетке [174]. На основе анализа взаимодействия ионов меди и серебра с различными рецепторами этилена и их мутантными формами было показано, что рецепторы ETR1 с ионами серебра вместо ионов меди действительно хуже связывают этилен, но основная причина блокирования клеточного ответа на этилен состоит в том, что ионы Ag^+ более крупные, чем Cu^+ , поэтому блокируют изменение конформации рецептора, которое необходимо для дальнейшей передачи сигнала в клетку [175].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре проведен анализ опубликованных за последние два десятилетия экспериментальных работ, направленных на изучение физиологиче-

ских изменений в организме высших растений при их взаимодействии с НЧ серебра. Было показано, что при контакте с корнями или листьями растений НЧ серебра способны проникать в их ткани, а затем мигрировать по всему растительному организму по апопластному и симпластическому путям. При этом скорость поглощения НЧ серебра зависит от пути проникновения (через корень или через лист), морфометрических особенностей строения различных видов растений, физико-химических параметров НЧ, таких как средний диаметр и природа химического стабилизатора поверхности, а также условий окружающей среды.

Попадая в организм растения, НЧ вызывают внутриклеточные изменения в их тканях, среди которых: изменения про-/антиоксидантного баланса (увеличение концентрации АФК и изменение регуляции антиокислительных ферментов); ускорение первичного клеточного метаболизма (увеличение содержания ферментов, участвующих в энергетическом обмене, увеличение регуляции субъединиц АТФ-синтазы, а также белков, связанных с гликолизом); активация механизмов специфической защиты от металлов (увеличение регуляции аминокислоты цистеина, а также белка шаперона Hsp70, способных к хелатированию тяжелых металлов), регуляция концентрации фитогормонов и др. Описанные внутриклеточные изменения, в зависимости от условий эксперимента, способны приводить как к положительным, так и отрицательным изменениям ростовых параметров растений, а также параметров фотосинтеза. Кроме того, НЧ серебра способны вызывать утолщение клеточной стенки, изменения в регуляции хитиназ и других связанных с патогенезом белков. Это, в совокупности с описанными изменениями про-/антиоксидантного баланса в клетках растений, открывает перспективы для использования НЧ серебра в качестве экзогенного элиситора, способствующего развитию системной приобретенной устойчивости растений к факторам биотического стресса.

В результате проведенного анализа сделан вывод о том, что одним из ключевых факторов, определяющих направленность и величину влияния НЧ серебра на показатели высших растений является доза применяемых НЧ. Было показано, что наибольший положительный эффект удастся достигнуть при определенной концентрации НЧ серебра, при этом ее уменьшение может приводить к ослаблению полученных эффектов, а значительное увеличение и вовсе к негативному влиянию. Однако, такая оптимальная концентрация НЧ серебра может сильно, на 1–2 порядка, различаться в зависимости от других условий эксперимента. Важную роль играют природа НЧ серебра (размер

НЧ и тип поверхностного стабилизатора), особенности строения различных видов растений и условия окружающей среды. К настоящему времени проведено недостаточное количество исследований по определению изолированного вклада указанных факторов условий эксперимента на физиологию растений. Также, важно отметить, что большинство работ по изучению взаимодействия высших растений с НЧ серебра проводились в беспочвенных условиях с использованием молодых растений. Это накладывает существенные ограничения на возможность переноса полученных экспериментальных данных на реальные полевые условия на взрослые растения, ввиду значительных химических изменений, происходящих с НЧ серебра в почвах, приводящих к снижению их биологической активности, а также различной чувствительности растений к стрессовым факторам внешней среды в зависимости от стадии их развития и условий выращивания.

Кроме того, нами была впервые высказана гипотеза о ключевой роли пути воздействия НЧ серебра. Так, в представленной работе показано, что для обеспечения положительных эффектов, оказываемых НЧ серебра на рост и развитие растений, следует отдавать предпочтение листовым обработкам, которые, в сравнении с внесением НЧ в почву или питательные среды, намного чаще приводят к улучшению интегральных показателей. Другим перспективным методом воздействия является нанопрайминг, представляющий собой замачивание семян растений в разбавленных водных дисперсиях НЧ серебра.

Перспективными направлениями дальнейших исследований, с нашей точки зрения, являются изучение влияния и роли приведенных выше изолированных факторов эксперимента на физиологические изменения, происходящие в высших растениях на молекулярном, клеточном и морфологическом уровнях при их взаимодействии с НЧ серебра в лабораторных, а затем в почвенно-климатических условиях, максимально приближенным к реальным. Другим возможным направлением могут стать исследования, нацеленные на углубление в понимании биохимических процессов, происходящих при действии НЧ серебра на высшие растения, в том числе, с привлечением мультиомных методов исследований. Кроме того, особый интерес представляют исследования свойств НЧ серебра, стабилизированных молекулами веществ, проявляющих собственную биологическую активность и способных, таким образом, дополнять и усиливать ростостимулирующие и фитопротекторные эффекты, оказываемые НЧ серебра на растения.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая работа не содержит ка-

ких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Malik S., Muhammad K., Waheed Y.* Nanotechnology: a revolution in modern industry // *Molecules*. 2023. V. 28. P. 661. <https://doi.org/10.3390/molecules28020661>
2. *Haleem A., Javaid M., Singh R. P., Shanay Rab S. R., Suman R.* Applications of nanotechnology in medical field: a brief review // *Global Health Journal*. 2023. V. 7. P. 70. <https://doi.org/10.1016/j.glohj.2023.02.008>
3. *Dawadi S., Katuwal S., Gupta A., Lamichhane U., Thapa R., Jaisi S., Lamichhane G., Bhattarai D. P., Parajuli N.* Current research on silver nanoparticles: synthesis, characterization, and applications // *J. Nanomater.* 2021. P. 1. <https://doi.org/10.1155/2021/6687290>
4. *Krut'yakov Yu., Kudrinskiy A. A., Olenin A., Lisichkin G.* Synthesis and properties of silver nanoparticles: advances and prospects // *Russ. Chem. Rev.* 2008. V. 77. P. 233. <https://doi.org/10.1070/RC2008v077n03ABEH003751>
5. *Bruna T., Maldonado-Bravo F., Jara P., Caro N.* Silver nanoparticles and their antibacterial applications // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. P. 137202. <https://doi.org/10.3390/ijms22137202>
6. *Hamad A., Khashan K. S., Hadi A.* Silver nanoparticles and silver ions as potential antibacterial agents // *J. Inorg. Organomet. Polym. Mater.* 2020. V. 30. P. 4811. <https://doi.org/10.1007/s10904-020-01744-x>
7. *Mussin J., Giusiano G.* Biogenic silver nanoparticles as antifungal agents // *Front. Chem.* 2022. V. 10. P. 1023542. <https://doi.org/10.3389/fchem.2022.1023542>
8. *Mansoor S., Zahoor I., Baba T. R., Padder S. A., Bhat Z. A., Koul A. M., Jiang L.* Fabrication of silver nanoparticles against fungal pathogens // *Front. Nanotechnol.* 2021. V. 3. P. 679358. <https://doi.org/10.3389/fnano.2021.679358>
9. *Ratan Z. A., Mashrur F. R., Chhoan A. P., Shahriar S. M., Haidere M. F., Runa N. J., Kim S., Kweon D. H., Hosseinzadeh H., Cho J. Y.* Silver nanoparticles as potential antiviral agents // *Pharmaceutics*. 2021. V. 13: 2034. <https://doi.org/10.3390/pharmaceutics13122034>
10. *Luceri A., Francese R., Lembo D., Ferraris M., Balagna C.* Silver nanoparticles: review of antiviral properties, mechanism of action and applications // *Microorganisms*. 2023. V. 11. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11030629>
11. *Lansdown A. B. G.* A pharmacological and toxicological profile of silver as an antimicrobial agent in medical devices // *Adv. Pharmacol. Pharm. Sci.* 2010. V. 2010: 910686. <https://doi.org/10.1155/2010/910686>
12. *Souto E. B., Ribeiro A. F., Ferreira M. I., Teixeira M. C., Shimojo A. A. M., Soriano J. L., Naveros B. C., Durazzo A., Lucarini M., Souto S. B., Santini A.* New nanotechnologies for the treatment and repair of skin burns infections // *Int. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21: 393. <https://doi.org/10.3390/ijms21020393>

13. Spalek J., Ociepa P., Deptuła P., Piktel E., Daniluk T., Król G., Gózdź S., Bucki R., Okła S. Biocompatible materials in otorhinolaryngology and their antibacterial properties // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23: 2575. <https://doi.org/10.3390/ijms23052575>
14. Yin I.X., Zhang J., Zhao I.S., Mei M.L., Li Q., Chu C.H. The antibacterial mechanism of silver nanoparticles and its application in dentistry // Int. J. Nanomedicine. 2020. V. 15. P. 2555. <https://doi.org/10.2147/IJN.S246764>
15. Waszczykowska A., Żyro D., Ochocki J., Jurowski P. Clinical application and efficacy of silver drug in ophthalmology: a literature review and new formulation of EYE drops with drug silver (I) complex of metronidazole with improved dosage form // Biomedicines. 2021. V. 9: 210. <https://doi.org/10.3390/biomedicines9020210>
16. Gurunathan S., Choi Y.J., Kim J.H. Antibacterial efficacy of silver nanoparticles on endometritis caused by *Prevotella melaninogenica* and *Arcanobacterium pyogenes* in dairy cattle // Int. J. Mol. Sci. 2018. V. 19: 1210. <https://doi.org/10.3390/ijms19041210>
17. Fytianos G., Rahdar A., Kyzas G.Z. Nanomaterials in cosmetics: recent updates // Nanomaterials. 2020. V. 10. P. 979. <https://doi.org/10.3390/nano10050979>
18. Deshmukh S.P., Patil S.M., Mullani S.B., Delekar S.D. Silver nanoparticles as an effective disinfectant: a review // Mater. Sci. Eng. C Mater. Biol. Appl. 2019. V. 97. P. 954. <https://doi.org/10.1016/j.msec.2018.12.102>
19. Kraśniewska K., Galus S., Gniewosz M. Biopolymers-based materials containing silver nanoparticles as active packaging for food applications – a review // Int. J. Mol. Sci. 2020. V. 21: 698. <https://doi.org/10.3390/ijms21030698>
20. Krutyakov Y.A., Zherebin P.M., Kudrinskiy A.A., Zubavichus Y.V., Presniakov M., Yapryntsev A.D., Karabtseva A.V., Mikhaylov D.M., Lisichkin G.V. New frontiers in water purification: highly stable amphopolycarboxyglycinate-stabilized Ag–AgCl nanocomposite and its newly discovered potential // J. Phys. D Appl. Phys. 2016. V. 49: 375501. <https://doi.org/10.1088/0022-3727/49/37/375501>
21. Gautam A., Komal P., Gautam P., Sharma A., Kumar N., Jung J.P. Recent trends in noble metal nanoparticles for colorimetric chemical sensing and micro-electronic packaging applications // Metals. 2021. V. 11: 329. <https://doi.org/10.3390/met11020329>
22. Usman M., Farooq M., Wakeel A., Nawaz A., Cheema S.A., Rehman H.U., Ashraf I., Sanaullah M. Nanotechnology in agriculture: current status, challenges and future opportunities // Sci. Total Environ. 2020. V. 721: 137778. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137778>
23. Mehmood A. Brief overview of the application of silver nanoparticles to improve growth of crop plants // IET Nanobiotechnol. 2018 V. 12. P. 701. <https://doi.org/10.1049/iet-nbt.2017.0273>
24. Mahajan S., Kadam J., Dhawal P. Barve S., Kakodkar S. Application of silver nanoparticles in in-vitro plant growth and metabolite production: revisiting its scope and feasibility // Plant Cell Tissue Organ Cult. 2022. V. 150. P. 15. <https://doi.org/10.1007/s11240-022-02249-w>
25. Venzhik Y.V., Moshkov, I.E., Dykman L.A. Gold nanoparticles in plant physiology: principal effects and prospects of application // Russ. J. Plant. Physiol. 2021. V. 68. P. 401. <https://doi.org/10.1134/S1021443721020205>
26. Saylor Y., Irby V. Metal nanoparticles: properties, synthesis and applications // Nova Science Publishers, Inc. 2018. 352 p.
27. Selivanov N.Y., Selivanova O.G., Sokolov O.I., Sokolova M.K., Sokolov A.O., Bogatyrev V.A., Dykman L.A. Effect of gold and silver nanoparticles on the growth of the *Arabidopsis thaliana* cell suspension culture // Nanotechnol. Russ. 2017. V. 12. P. 116. <https://doi.org/10.1134/S1995078017010104>
28. Venzhik Y.V., Deryabin A.N. The use of nanomaterials as a plant-protection strategy from adverse temperatures // Russ. J. Plant. Physiol. 2023. V. 70: 68. <https://doi.org/10.1134/S1021443723600344>
29. Venzhik Y.V., Deryabin A.N. Regulation of pro-/antioxidant balance in higher plants by nanoparticles of metals and metal oxides // Russ. J. Plant. Physiol. 2023. V. 70: 14. <https://doi.org/10.1134/S1021443722602312>
30. Venzhik Y., 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>
31. Yang Q., Shan W., Hu L., Zhao Y., Hou Y., Yin Y., Liang Y., Wang F., Cai Y., Liu J., Jiang G. Uptake and transformation of silver nanoparticles and ions by rice plants revealed by dual stable isotope tracing // Environ. Sci. Technol. 2019. V. 53. P. 625. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02471>
32. Yang J., Cao W., Rui Y. Interactions between nanoparticles and plants: phytotoxicity and defense mechanisms // J. Plant Interact. 2017. V. 12. P. 158. <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1310944>
33. Paul A., Roychoudhury A. Go green to protect plants: repurposing the antimicrobial activity of biosynthesized silver nanoparticles to combat phytopathogens // Nanotechnol. Environ. Eng. 2021. V. 6. P. 10. <https://doi.org/10.1007/s41204-021-00103-6>
34. Hernández-Díaz J.A., Garza-García J.J., Zamudio-Ojeda A., León-Morales J.M., López-Velázquez J.C., García-Morales S. Plant-mediated synthesis of nanoparticles and their antimicrobial activity against phytopathogens // J. Sci. Food Agric. 2021. V. 101. P. 1270. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10767>
35. Ansari M., Ahmed S., Khan M.T., Hamad N.A., Ali H.M., Abbasi A., Mubeen I., Intisar A., Hasan M.E., Jasim I.K. Evaluation of *in vitro* and *in vivo* antifungal activity of green synthesized silver nanoparticles against early blight in tomato // Horticulturae. 2023. V. 9: 369. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030369>
36. Krutyakov Yu. A., Khina A. G., Mukhina M. T., Shapoval O. A., Lisichkin G. V. Effect of treatment with colloidal

- silver dispersions stabilized with polyhexamethylene biguanide on the yield and biochemical parameters of potato plants in a field trial // *Nanobiotechnology Rep.* V. 18. P. 362. <https://doi.org/10.1134/S2635167623700246>
37. Dibrov P., Dzioba J., Gosink K.K., Häse C.C. Chemiosmotic mechanism of antimicrobial activity of Ag(+) in *Vibrio cholerae* // *Antimicrob. Agents Chemother.* 2002. V. 46. P. 2668. <https://doi.org/10.1128/AAC.46.8.2668-2670.2002>
 38. Yamanaka M., Hara K., Kudo J. // Bactericidal actions of a silver ion solution on *Escherichia coli*, studied by energy-filtering transmission electron microscopy and proteomic analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. P. 7589. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7589-7593.2005>
 39. Sadoon A.A., Khadka P., Freeland J., Gundampati R.K., Manso R.H., Ruiz M., Krishnamurthi V.R., Thallapuram S.K., Chen J., Wang Y. // Silver ions caused faster diffusive dynamics of histone-like nucleoid-structuring proteins in live bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 2020. V. 86: e02479-19. <https://doi.org/10.1128/AEM.02479-19>
 40. Park H.J., Kim J.Y., Kim J., Lee J.H., Hahn J.S., Gu M.B., Yoon J. Silver-ion-mediated reactive oxygen species generation affecting bactericidal activity // *Water Res.* 2009. V. 43. P. 1027. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.12.002>
 41. Khina A.G., Krutyakov Y.A. Similarities and differences in the mechanism of antibacterial action of silver ions and nanoparticles // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2021. V. 57. P. 683. <https://doi.org/10.1134/S0003683821060053>
 42. Krutyakov Y.A., Khina A.G. Bacterial resistance to nanosilver: molecular mechanisms and possible ways to overcome them // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2022. V. 58. P. 493. <https://doi.org/10.1134/S0003683822050106>
 43. Siddiqi K. S., Husen, A. Plant response to silver nanoparticles: a critical review // *Crit. Rev. Biotechnol.* 2022. V. 42. P. 973. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1975091>
 44. El-Temsah Y.S., Joner E.J. Impact of Fe and Ag nanoparticles on seed germination and differences in bioavailability during exposure in aqueous suspension and soil // *Environ. Toxicol.* 2012. V. 27. P. 42. <https://doi.org/10.1002/tox.20610>
 45. Yan A., Chen Z. Impacts of silver nanoparticles on plants: a focus on the phytotoxicity and underlying mechanism // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20: 1003. <https://doi.org/10.3390/ijms20051003>
 46. Krutyakov Y.A., Kudrinsky A.A., Gusev A.A., Zakharova O.V., Klimov A.I., Yaprntsev A.D., Zherebin P.M., Shapoval O.A., Lisichkin G.V. Synthesis of positively charged hybrid PHMB-stabilized silver nanoparticles: the search for a new type of active substances used in plant protection products // *Mater. Res. Express.* 2017. V. 4: 075018. <https://doi.org/10.1088/2053-1591/aa7a2e>
 47. Eichert T., Kurtz A., Steiner U., Goldbach H.E. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles // *Physiol. Plant.* 2008. V. 134. P. 151. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01135.x>
 48. Eichert T., Goldbach H.E. Equivalent pore radii of hydrophilic foliar uptake routes in stomatous and astomatous leaf surfaces - further evidence for a stomatal pathway // *Physiol. Plant.* 2008. V. 132. P. 491. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01023.x>
 49. Hetherington A.M., Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // *Nature.* 2003. V. 424. P. 901. <https://doi.org/10.1038/nature01843>
 50. He J., Zhang L., He S.Y., Ryser E.T., Li H., Zhang W. Stomata facilitate foliar sorption of silver nanoparticles by *Arabidopsis thaliana* // *Environ. Pollut.* 2022. V. 292: 118448. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118448>
 51. Navarro E., Baun A., Behra R., Hartmann N.B., Filser J., Miao A.J., Quigg A., Santschi P.H., Sigg L. Environmental behavior and ecotoxicity of engineered nanoparticles to algae, plants, and fungi // *Ecotoxicology.* 2008. V. 17. P. 372. <https://doi.org/10.1007/s10646-008-0214-0>
 52. Lv J., Christie P., Zhang Sh. Uptake, translocation, and transformation of metal-based nanoparticles in plants: recent advances and methodological challenges // *Environ. Sci. Nano.* 2019. V. 6. P. 41. <https://doi.org/10.1039/c8en00645h>
 53. Luu D.T., Maurel C. Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status // *Plant Cell Environ.* 2005. V. 28. P. 85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01295.x>
 54. Moscatelli A., Ciampolini F., Rodighiero S., Onelli E., Cresti M., Santo N., Idilli A. Distinct endocytic pathways identified in tobacco pollen tubes using charged nanogold // *J. Cell. Sci.* 2007. V. 120. P. 3804. <https://doi.org/10.1242/jcs.012138>
 55. Etcheberria E., Gonzalez P., Baroja-Fernandez E., Romero J.P. Fluid phase endocytic uptake of artificial nano-spheres and fluorescent quantum dots by sycamore cultured cells: evidence for the distribution of solutes to different intracellular compartments // *Plant Signal Behav.* 2006. V. 1. P. 196. <https://doi.org/10.4161/psb.1.4.3142>
 56. Yang Q., Shan W., Hu L., Zhao Y., Hou Y., Yin Y., Liang Y., Wang F., Cai Y., Liu J., Jiang G. Uptake and transformation of silver nanoparticles and ions by rice plants revealed by dual stable isotope tracing // *Environ. Sci. Technol.* 2019. V. 53. P. 625. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02471>
 57. Geisler-Lee J., Wang Q., Yao Y., Zhang W., Geisler M., Li K., Huang Y., Chen Y., Kolmakov A., Ma X. Phytotoxicity, accumulation and transport of silver nanoparticles by *Arabidopsis thaliana*. // *Nanotoxicology.* 2013. V. 7. P. 323. <https://doi.org/10.3109/17435390.2012.658094>
 58. Ma Y., He X., Zhang P., Zhang Z., Ding Y., Zhang J., Wang G., Xie C., Luo W., Zhang J., Zheng L., Chai Z., Yang K. Xylem and phloem based transport of CeO₂ nanoparticles in hydroponic cucumber

- plants // Environ. Sci. Technol. 2017. V. 51. P. 5215. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b05998>
59. Zhang W.Y., Wang Q., Li M., Dang F., Zhou D.M. Nonselective uptake of silver and gold nanoparticles by wheat // Nanotoxicology. 2019. V. 13. P. 1073. <https://doi.org/10.1080/17435390.2019.1640909>
 60. Dang F., Wang Q., Cai W., Zhou D., Xing B. Uptake kinetics of silver nanoparticles by plant: relative importance of particles and dissolved ions // Nanotoxicology. 2020. V. 14. P. 654. <https://doi.org/10.1080/17435390.2020.1735550>
 61. Wang J., Koo Y., Alexander A., Yang Y., Westerhof S., Zhang Q., Schnoor J.L., Colvin V.L., Braam J., Alvarez P.J. Phytostimulation of poplars and *Arabidopsis* exposed to silver nanoparticles and Ag at sublethal concentrations // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 5442. <https://doi.org/10.1021/es4004334>
 62. Thuesombat P., Hannongbua S., Akasit S., Chadchawan S. Effect of silver nanoparticles on rice (*Oryza sativa* L. cv. KDML 105) seed germination and seedling growth // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2014. V. 104. P. 302. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.03.022>
 63. Cyjetko P., Milošić A., Domijan A.M., Vinković Vrček I., Tolić S., Peharec Štefanić P., Letofsky-Papst I., Tkalec M., Balen B. Toxicity of silver ions and differently coated silver nanoparticles in *Allium cepa* roots // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2017. V. 137. P. 18. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.11.009>
 64. Zhu Z.J., Wang H., Yan B., Zheng H., Jiang Y., Miranda O.R., Rotello V.M., Xing B., Vachet R.W. Effect of surface charge on the uptake and distribution of gold nanoparticles in four plant species // Environ. Sci. Technol. 2012. V. 46. P. 12391. <https://doi.org/10.1021/es301977w>
 65. Souza L.R.R., Corrêa T.Z., Bruni A.T., da Veiga M.A.M.S. The effects of solubility of silver nanoparticles, accumulation, and toxicity to the aquatic plant *Lemna minor* // Environ. Sci. Pollut. Res. 2021. V. 28. P. 16720. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11862-1>
 66. Noori A., Ngo A., Gutierrez P., Theberge S., White J.C. Silver nanoparticle detection and accumulation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) // J. Nanopart. 2020. V. 22. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s11051-020-04866-y>
 67. Spielman-Sun E., Avellan A., Bland G., Tappero R., Acerbo A., Unrine J., Giraldo J., Lowry G. Nanoparticle surface charge influences translocation and leaf distribution in vascular plants with contrasting anatomy // Environ. Sci. Nano. 2019. V. 6. P. 2508. <https://doi.org/10.1039/C9EN00626E>
 68. Zhu Z.J., Wang H., Yan B., Zheng H., Jiang Y., Miranda O.R., Rotello V.M., Xing B., Vachet R.W. Effect of surface charge on the uptake and distribution of gold nanoparticles in four plant species // Environ. Sci. Technol. 2012. V. 46. P. 12391. <https://doi.org/10.1021/es301977w>
 69. Li M., Dang F., Fu Q., Zhou D., Yin B. Effects of molecular-weight-fractionated natural organic matter on the phytoavailability of silver nanoparticles // Environ. Sci. Nano. 2018. V. 5. P. 969. <https://doi.org/10.1039/C7EN01173C>
 70. Wang P., Menzies N.W., Dennis P.G., Guo J., Forstner C., Sekine R., Lombi E., Kappen P., Bertsch P.M., Kopittke P.M. Silver nanoparticles entering soils via the wastewater-sludge-soil pathway pose low risk to plants but elevated Cl concentrations increase Ag bioavailability // Environ. Sci. Technol. 2016. V. 50. P. 8274. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b01180>
 71. Wang D., Jaisi D.P., Yan J., Jin Y., Zhou D. Transport and retention of polyvinylpyrrolidone-coated silver nanoparticles in natural soils // Vadose Zone J. 2015. V. 14: vzj2015.01.0007. <https://doi.org/10.2136/vzj2015.01.0007>
 72. Santa Cruz J., Vasenev I., Gaete H., Peñaloza P., Krutyakov Yu., Neaman A. Metal ecotoxicity studies with artificially contaminated versus anthropogenically contaminated soils: literature review, methodological pitfalls and research priorities // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. P. 479. <https://doi.org/10.1134/S1067413621060126>
 73. Santa-Cruz J., Robinson B., Krutyakov Y.A., Shapoval O.A., Peñaloza P., Yáñez C., Neaman A. An assessment of the feasibility of phytoextraction for the stripping of bioavailable metals from contaminated soils // Environ. Toxicol. Chem. 2023. V. 42. P. 558. <https://doi.org/10.1002/etc.5554>
 74. 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. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.07.010>
 75. Evlakov P.M., Fedorova O.A., Grodetzskaya T.A., Zakharova O.V., Gusev A.A., Krutyakov Yu.A., Baranov O.Yu. Influence of copper oxide and silver nanoparticles on microclonal sprouts of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.) // Nanotechnol. Russ. 2020. V. 15. P. 476. <https://doi.org/10.1134/S1995078020040035>
 76. Sharma P., Bhatt D., Zaidi M.G., 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. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9759-8>
 77. Pandey C., Khan E., Mishra A., Sardar M., Gupta M. Silver nanoparticles and its effect on seed germination and physiology in *Brassica juncea* L. (Indian mustard) // Adv. Sci. Lett. 2014. V. 20. P. 1673. <https://doi.org/10.1166/asl.2014.5518>
 78. Yadu B., Chandrakar V., Korram J., Satnam M.L., Kumar M., Keshavkant S. Silver nanoparticle modulates gene expressions, glyoxalase system and oxidative stress markers in fluoride stressed *Cajanus cajan* L. // J. Hazard Mater. 2018. V. 353. P. 44. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.03.061>
 79. Aqeel M., Khalid N., Nazir A., Irshad M.K., Hakami O., Basahi M.A., Alamri S., Hashem M., Noman A. Foliar application of silver nanoparticles mitigated nutritional and biochemical perturbations in chilli pepper fertigated with domestic wastewater //

- Plant Physiol. Biochem. 2023. V. 194. P. 470. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.12.005>
80. Rezvani N., Sorooshzadeh A., Farhadi N. Effect of nano-silver on growth of saffron in flooding stress // Int. J. Agric. Biosyst. Eng. 2012. V. 6. P. 519.
 81. Krutyakov Y.A., Mukhina M.T., Shapoval O.A., Zargar M. Effect of foliar treatment with aqueous dispersions of silver nanoparticles on legume-rhizobium symbiosis and yield of soybean (*Glycine max* L. Merr.) // Agronomy. 2022. V. 12: 1473. <https://doi.org/10.3390/agronomy12061473>
 82. Hojjat S.S. Effect of interaction between Ag nanoparticles and salinity on germination stages of *Lathyrus sativus* L. // Open Acc. J. Envi. Soi. Sci. 2019. V. 2. P. 193. <https://doi.org/10.32474/OAJESS.2019.02.000132>
 83. Prażak R., Świącilo A., Krzepińko A., Michalek 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: 312. <https://doi.org/10.3390/agriculture10080312>
 84. Liang L., Tang H., Deng Z., Liu Y., Chen X., Wang H. Ag nanoparticles inhibit the growth of the bryophyte, *Physcomitrella patens* // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. V. 164. P. 739. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.08.021>
 85. 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. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-1798-3>
 86. Zakharova O.V., Gusev A.A., Zherebin P.M., Skripnikova E.V., Skripnikova M.K., Ryzhikh V.E., Lisichkin G.V., Shapoval O.A., Bukovskii M.E., Krutyakov Yu.A. Sodium tallow amphopolycarboxyglycinate-stabilized silver nanoparticles suppress early and late blight of *Solanum lycopersicum* and stimulate the growth of tomato plants // BioNanoSci. 2017. V. 7. P. 692. <https://doi.org/10.1007/s12668-017-0406-2>
 87. Пашкевич Е.Б., Королев П.С., Пряхин Ю.Д., Крутяков Ю.А. Влияние фолитарной обработки дисперсиями стабилизированного коллоидного серебра на урожайность, качество, биохимические показатели картофеля (*Solanum tuberosum* L.) и численность микроорганизмов в почве // Проблемы агрохимии и экологии. 2020. Т. 1. С. 42. <https://doi.org/10.26178/AE.2020.2019.4.013>
 88. Sadak M.S. Impact of silver nanoparticles on plant growth, some biochemical aspects, and yield of fenugreek plant (*Trigonella foenum-graecum*) // Bull. Natl. Res. Cent. 2019. V. 43. <https://doi.org/10.1186/s42269-019-0077-y>
 89. Jasim B., Thomas R., Mathew J., Radhakrishnan E.K. Plant growth and diosgenin enhancement effect of silver nanoparticles in Fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) // Saudi Pharm. J. 2017. V. 25. P. 443. <https://doi.org/10.1016/j.jsps.2016.09.012>
 90. Hojjat S.S., Hojjat H. Effect of nano silver on seed germination and seedling growth in fenugreek seed // Int. J. Food Eng. 2015. V. 1. P. 106. <https://doi.org/10.18178/ijfe.1.2.106-110>
 91. 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. <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1300256>
 92. Iqbal M., Raja N.I., 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. Trans. Sci. 2019. V. 43. P. 387. <https://doi.org/10.1007/s40995-017-0417-4>
 93. Sabir S., Arshad M., Ilyas N., Naz F., Amjad M.S., Malik Z., Khalil S. Protective role of foliar application of green-synthesized silver nanoparticles against wheat stripe rust disease caused by *Puccinia striiformis* // Green Process. Synth. 2022. V. 11. P. 29. <https://doi.org/10.1515/gps-2022-0004>
 94. Mondéjar-López M., López-Jimenez A.J., Ahrazem O., Gómez-Gómez L., Niza E. Chitosan coated – biogenic silver nanoparticles from wheat residues as green antifungal and nanoprimg in wheat seeds // Int. J. Biol. Macromol. 2023. V. 225. P. 964. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.11.159>
 95. Ke M., Qu Q., Peijnenburg W.J.G.M., Li X., Zhang M., Zhang Z., Lu T., Pan X., Qian H. Phytotoxic effects of silver nanoparticles and silver ions to *Arabidopsis thaliana* as revealed by analysis of molecular responses and of metabolic pathways // Sci. Total Environ. 2018. V. 644. P. 1070. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.061>
 96. Qian H., Peng X., Han X., Ren J., Sun L., Fu Z. Comparison of the toxicity of silver nanoparticles and silver ions on the growth of terrestrial plant model *Arabidopsis thaliana* // J. Environ. Sci. 2013. V. 25. P. 1947. [https://doi.org/10.1016/s1001-0742\(12\)60301-5](https://doi.org/10.1016/s1001-0742(12)60301-5)
 97. 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. <https://doi.org/10.1111/tpj.13105>
 98. Vishwakarma K., Shweta, Upadhyay N., Singh J., Liu S., Singh V.P., Prasad S.M., Chauhan D.K., Tripathi D.K., Sharma S. Differential phytotoxic impact of plant mediated silver nanoparticles (AgNPs) and silver nitrate (AgNO₃) on *Brassica* sp. // Front Plant Sci. 2017. V. 8: 1501. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01501>
 99. Vinković T., Štolfá-Čamagajevac I., Tkalec M., Goessler W., Domazet Jurašin D., Vinković Vreck I. Does plant growing condition affects biodistribution and biological effects of silver nanoparticles? // Span. J. Agric. Res. 2018. V. 16: e0803. <https://doi.org/10.5424/sjar/2018164-13580>
 100. Stampoulis D., Sinha S.K., White J.C. Assay-dependent phytotoxicity of nanoparticles to

- plants // Environ. Sci. Technol. 2009. V. 43. P. 9479. <https://doi.org/10.1021/es901695c>
101. Oukarroum A., Barhoumi L., Pirastru L., Dewez D. Silver nanoparticle toxicity effect on growth and cellular viability of the aquatic plant *Lemna gibba* // Environ Toxicol. Chem. 2013. V. 32. P. 902. <https://doi.org/10.1002/etc.2131>
 102. Nair P.M., Chung I.M. Physiological and molecular level effects of silver nanoparticles exposure in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings // Chemosphere. 2014. V. 112. P. 105. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.03.056>
 103. Zuverza-Mena N., Armendariz R., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effects of silver nanoparticles on radish sprouts: root growth reduction and modifications in the nutritional value // Front. Plant Sci. 2016. V. 7: 90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00090>
 104. 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. Saf. 2013. V. 93. P. 60. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.03.033>
 105. Yang J., Jiang F., Ma C., Rui Y., Rui M., Adeel M., Cao W., Xing B. Alteration of crop yield and quality of wheat upon exposure to silver nanoparticles in a life cycle study // J. Agric. Food Chem. 2018. V. 66. P. 2589. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04904>
 106. Dimkpa C.O., McLean J.E., Martineau N., Britt D.W., Haverkamp R., Anderson A.J. Silver nanoparticles disrupt wheat (*Triticum aestivum* L.) growth in a sand matrix // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 1082. <https://doi.org/10.1021/es302973y>
 107. Vannini C., Domingo G., Onelli E., De Mattia F., Bruni I., Marsoni M., Bracale M. Phytotoxic and genotoxic effects of silver nanoparticles exposure on germinating wheat seedlings // J. Plant Physiol. 2014. V. 171. P. 1142. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.05.002>
 108. Abd-Alla M.H., Nafady N.A., Khalaf D.M. Assessment of silver nanoparticles contamination on faba bean-*Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae*-*Glomus aggregatum* symbiosis: implications for induction of autophagy process in root nodule // Agric. Ecosyst. Environ. 2016. V. 218. P. 163. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.022>
 109. Nair P.M.G., Chung I.M. Physiological and molecular level studies on the toxicity of silver nanoparticles in germinating seedlings of mung bean (*Vigna radiata* L.) // Acta Physiol. Plant. 2015. V. 37. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1719-1>
 110. Li C.C., Dang F., Li M., Zhu M., Zhong H., Hintelmann H., Zhou D.M. Effects of exposure pathways on the accumulation and phytotoxicity of silver nanoparticles in soybean and rice // Nanotoxicology. 2017. V. 11. P. 699. <https://doi.org/10.1080/17435390.2017.1344740>
 111. Pokhrel L.R., Dubey B. Evaluation of developmental responses of two crop plants exposed to silver and zinc oxide nanoparticles // Sci. Total Environ. 2013. V. 452. P. 321. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.02.059>
 112. Lee W.M., Kwak J.I., An Y.J. Effect of silver nanoparticles in crop plants *Phaseolus radiatus* and *Sorghum bicolor*: media effect on phytotoxicity // Chemosphere. 2012. V. 86. P. 491. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.10.013>
 113. Kaveh R., Li Y.S., Ranjbar S., Tehrani R., Brueck C.L., Van Aken B. Changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression in response to silver nanoparticles and silver ions // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 10637. <https://doi.org/10.1021/es402209w>
 114. Vannini C., Domingo G., Onelli E., Prinsi B., Marsoni M., Espen L., Bracale M. Morphological and proteomic responses of *Eruca sativa* exposed to silver nanoparticles or silver nitrate // PLoS One. 2013. V. 8: e68752. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068752>
 115. Larue C., Castillo-Michel H., Sobanska S., Cécillon L., Bureau S., Barthès V., Ouerdane L., Carrière M., Sarret G. Foliar exposure of the crop *Lactuca sativa* to silver nanoparticles: evidence for internalization and changes in Ag speciation // J. Hazard Mater. 2014. V. 264. P. 98. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2013.10.053>
 116. Al-Huqail A.A., Hatata M.M., Al-Huqail A.A., Ibrahim M.M. Preparation, characterization of silver phyto nanoparticles and their impact on growth potential of *Lupinus termis* L. seedlings // Saudi J. Biol. Sci. 2018. V. 25. P. 319. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.08.013>
 117. Mirzajani F., Askari H., Hamzelou S., Farzaneh M., Ghassempour A. Effect of silver nanoparticles on *Oryza sativa* L. and its rhizosphere bacteria // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2013. V. 88. P. 48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.10.018>
 118. Parveen A., Rao S. Effect of nanosilver on seed germination and seedling growth in *Pennisetum glaucum* // J. Clust. Sci. 2015. V. 26. P. 693. <https://doi.org/10.1007/s10876-014-0728-y>
 119. Olchowik J., Bzdyk R.M., Studnicki M., Bederska-Błaszczak M., Urban A., Aleksandrowicz-Trzcńska M. The effect of silver and copper nanoparticles on the condition of english oak (*Quercus robur* L.) seedlings in a container nursery experiment // Forests. 2017. V. 8: 310. <https://doi.org/10.3390/f8090310>
 120. Almutairi Z. Influence of silver nano-particles on the salt resistance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) during germination // Int. J. Agricult. Biol. 2016. V. 18. P. 449. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0114>
 121. Mansureh G. Effect of silver nanoparticles on seed germination and seedling growth in *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak under salinity stress // J. Range. Sci. 2018. V. 8. P. 93.
 122. Almutairi Z.M., Alharbi A. Effect of silver nanoparticles on seed germination of crop plants // J. Adv. Agricult. 2015. V. 4. P. 280.
 123. Salama H.M. Effects of silver nanoparticles in some crop plants, common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and corn (*Zea mays* L.) // Int. Res. J. Biotechnol. 2012. V. 3. P. 190.
 124. Pallavi M.C., Srivastava R., Arora S., Sharma A.K. Impact assessment of silver nanoparticles on plant

- growth and soil bacterial diversity // 3 Biotech. 2016. V. 6: 254. <https://doi.org/10.1007/s13205-016-0567-7>
125. Yin L., Colman B.P., McGill B.M., Wright J.P., Bernhardt E.S. Effects of silver nanoparticle exposure on germination and early growth of eleven wetland plants // PLoS One. 2012. V. 7: e47674. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047674>
 126. Landa P. Positive effects of metallic nanoparticles on plants: overview of involved mechanisms // Plant Physiol. Biochem. 2021. V. 161. P. 12. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.01.039>
 127. Venzhik Y., Deryabin A., Popov V., Dykman L., Moshkov I. Gold nanoparticles as adaptogens increasing the freezing tolerance of wheat seedlings // Environ. Sci. Pollut. Res. 2022. V. 29. P. 55235. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-19759-x>
 128. Mittler R., Zandalinas S.I., Fichman Y., Van Breusegem F. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses // Nat. Rev. Mol. Cell. Biol. 2022. V. 23. P. 663. <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00499-2>
 129. Zou L., Wang J., Gao Y., Ren X., Rottenberg M.E., Lu J., Holmgren A. Synergistic antibacterial activity of silver with antibiotics correlating with the upregulation of the ROS production // Sci. Rep. 2018. V. 8. P. 11131. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29313-w>
 130. Costa C.S., Ronconi J.V., Daufenbach J.F., Gonçalves C.L., Rezin G.T., Streck E.L., Paula M.M. In vitro effects of silver nanoparticles on the mitochondrial respiratory chain // Mol. Cell. Biochem. 2010. V. 342. P. 51. <https://doi.org/10.1007/s11010-010-0467-9>
 131. Flores-López L.Z., Espinoza-Gómez H., Somanathan R. Silver nanoparticles: electron transfer, reactive oxygen species, oxidative stress, beneficial and toxicological effects. Mini review // J. Appl. Toxicol. 2019. V. 39. P. 16. <https://doi.org/10.1002/jat.3654>
 132. He W., Zhou Y.T., Wamer W.G., Boudreau M.D., Yin J.J. Mechanisms of the pH dependent generation of hydroxyl radicals and oxygen induced by Ag nanoparticles // Biomaterials. 2012. V. 33. P. 7547. <https://doi.org/10.1016/j.biomaterials.2012.06.076>
 133. 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 polyrrhiza* // Environ. Toxicol. Chem. 2014. V. 33. P. 1398. <https://doi.org/10.1002/etc.2577>
 134. Foyer C., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context // Plant Cell Environ. 2005. V. 28. P. 1056. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>
 135. Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling // Annu. Rev. Plant. Biol. 2018. V. 69. P. 209. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040322>
 136. Desikan R., A-H-Mackerness S., Hancock J.T., Neill S.J. Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress // Plant. Physiol. 2001. V. 127. P. 159. <https://doi.org/10.1104/pp.127.1.159>
 137. Neill S., Desikan R., Hancock J. Hydrogen peroxide signalling // Curr. Opin. Plant Biol. 2002. V. 5. P. 388. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(02\)00282-0](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00282-0)
 138. Yan J., Tsuichihara N., Etoh T., Iwai S. Reactive oxygen species and nitric oxide are involved in ABA inhibition of stomatal opening // Plant Cell Environ. 2007. V. 30. P. 1320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01711.x>
 139. Alabdallah N.M., Hasan M.M. Plant-based green synthesis of silver nanoparticles and its effective role in abiotic stress tolerance in crop plants // Saudi J. Biol. Sci. 2021. V. 28. P. 5631. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.081>
 140. Hashimoto T., Mustafa G., Nishiuchi T., Komatsu S. Comparative analysis of the effect of inorganic and organic chemicals with silver nanoparticles on soybean under flooding stress // Int. J. Mol. Sci. 2020. V. 21: 1300. <https://doi.org/10.3390/ijms21041300>
 141. Lassig R., Guterth T., Bey T.D., Konrad K.R., Romeis T. Pollen tube NAD(P)H oxidases act as a speed control to dampen growth rate oscillations during polarized cell growth // Plant J. 2014. V. 78. P. 94. <https://doi.org/10.1111/tpj.12452>
 142. Boisson-Dernier A., Lituiev D.S., Nestorova A., Franck C.M., Thirugnanarajah S., Grossniklaus U. ANXUR receptor-like kinases coordinate cell wall integrity with growth at the pollen tube tip via NADPH oxidases // PLoS Biol. 2013. V. 11: e1001719. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001719>
 143. Kaya H., Nakajima R., Iwano M., Kanaoka M.M., Kimura S., Takeda S., Kawarazaki T., Senzaki E., Hamamura Y., Higashiyama T., Takayama S., Abe M., Kuchitsu K. Ca_v^{2+} -activated reactive oxygen species production by *Arabidopsis* RbohH and RbohJ is essential for proper pollen tube tip growth // Plant Cell. 2014. V. 26. P. 1069. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.120642>
 144. Foreman J., Demidchik V., Bothwell J.H., Mylona P., Miedema H., Torres M.A., Linstead P., Costa S., Brownlee C., Jones J.D., Davies J.M., Dolan L. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth // Nature. 2003. V. 422. P. 442. <https://doi.org/10.1038/nature01485>
 145. Glyan'ko A.K. Signaling systems of rhizobia (*Rhizobiaceae*) and leguminous plants (*Fabaceae*) upon the formation of a legume-rhizobium symbiosis // Appl. Biochem. Microbiol. 2015. V. 51. P. 494. <https://doi.org/10.1134/S0003683815050063>
 146. Lamb C., Dixon R.A. The oxidative burst in plant disease resistance // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol. 1997. V. 48. P. 251. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.251>
 147. Zanetti M.E., Terrile M.C., Arce D., Godoy A.V., Segundo B.S., Casalangué C. Isolation and characterization of a potato cDNA corresponding to a 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) oxidase gene differentially activated by stress // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 2455. <https://doi.org/10.1093/jxb/>
 148. Devlin W.S., Gustine D.L. Involvement of the oxidative burst in phytoalexin accumulation and the

- hypersensitive reaction // *Plant Physiol.* 1992. V. 100. P. 1189. <https://doi.org/10.1104/pp.100.3.1189>
149. Roos G., Messens J. Protein sulfenic acid formation: from cellular damage to redox regulation // *Free Radic. Biol. Med.* 2011. V. 51. P. 314. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2011.04.031>
 150. Alvarez M.E., Pennell R.I., Meijer P.J., Ishikawa A., Dixon R.A., Lamb C. Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity // *Cell.* 1998. V. 92. P. 773. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)81405-1](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)81405-1)
 151. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Sci.* 2002. V. 7. P. 405. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9)
 152. Nair P.M., Chung I.M. Assessment of silver nanoparticle-induced physiological and molecular changes in *Arabidopsis thaliana* // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2014. V. 21. P. 8858. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-2822-y>
 153. Sharma P., Jha A., Dubey R., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // *J. Bot.* 2012. V. 2012. P. 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
 154. Tkalec M., Peharec Štefanić P., Balen B. Phytotoxicity of silver nanoparticles and defense mechanisms // *Compr. Anal. Chem.* 2019. V. 84. P. 145. <https://doi.org/10.1016/bs.coac.2019.04.010>
 155. Štefanić P.P., Cvjetko P., Biba R., Domijan A.M., Letofsky-Papst I., Tkalec M., Šikić S., Cindrić M., Balen B. Physiological, ultrastructural and proteomic responses of tobacco seedlings exposed to silver nanoparticles and silver nitrate // *Chemosphere.* 2018. V. 209. P. 640. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.06.128>
 156. Bagherzadeh Homae M., Ehsanpour A.A. Silver nanoparticles and silver ions: oxidative stress responses and toxicity in potato (*Solanum tuberosum* L) grown *in vitro* // *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2016. V. 57. P. 544. <https://doi.org/10.1007/s13580-016-0083-z>
 157. Richardson A.D., Duigan S.P., Berlyn G.P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content // *New Phytol.* 2002. V. 153. P. 185. <https://doi.org/10.1046/J.0028-646X.2001.00289.X>
 158. Pardha-Saradhi P., Shabnam N., Sharmila P., Ganguli A.K., Kim H. Differential sensitivity of light-harnessing photosynthetic events in wheat and sunflower to exogenously applied ionic and nanoparticulate silver // *Chemosphere.* 2018. V. 194. P. 340. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.11.122>
 159. Gondikas A.P., Morris A., Reinsch B.C., Marinakos S.M., Lowry G.V., Hsu-Kim H. Cysteine-induced modifications of zero-valent silver nanomaterials: implications for particle surface chemistry, aggregation, dissolution, and silver speciation // *Environ. Sci. Technol.* 2012. V. 46. P. 7037. <https://doi.org/10.1021/es3001757>
 160. Ferrari E., Barbero F., Busquets-Fité M., Franz-Wachtel M., Köhler H.R., Puentes 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>
 161. 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>
 162. Lorković Z.J. Role of plant RNA-binding proteins in development, stress response and genome organization // *Trends Plant Sci.* 2009. V. 14. P. 229. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.01.007>
 163. Lee K., Kang H. Emerging roles of RNA-binding proteins in plant growth, development, and stress responses // *Mol. Cells.* 2016. V. 39. P. 179. <https://doi.org/10.14348/molcells.2016.2359>
 164. Kaur G., Singh S., Singh H., Chawla M., Dutta T., Kaur H., Bender K., Snedden W.A., Kapoor S., Pareek A., Singh P. Characterization of peptidyl-prolyl cis-trans isomerase- and calmodulin-binding activity of a cytosolic *Arabidopsis thaliana* cyclophilin AtCyp19-3 // *PLoS One.* 2015. V. 10: e0136692. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136692>
 165. Mustafa G., Sakata K., Hossain Z., Komatsu S. Proteomic study on the effects of silver nanoparticles on soybean under flooding stress // *J. Proteomics.* 2015. V. 122. P. 100. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2015.03.030>
 166. Mustafa G., Sakata K., Komatsu S. Proteomic analysis of soybean root exposed to varying sizes of silver nanoparticles under flooding stress // *J. Proteomics.* 2016. V. 148. P. 113. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2016.07.027>
 167. Hashimoto T., Mustafa G., Nishiuchi T., Komatsu S. Comparative analysis of the effect of inorganic and organic chemicals with silver nanoparticles on soybean under flooding stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21: 1300. <https://doi.org/10.3390/ijms21041300>
 168. Pezeshki S.R., DeLaune R.D. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning // *Biology.* 2012. V. 1. P. 196. <https://doi.org/10.3390/biology1020196>
 169. Beyer EM. A potent inhibitor of ethylene action in plants // *Plant Physiol.* 1976. V. 58. P. 268. <https://doi.org/10.1104/pp.58.3.268>
 170. Mohiuddin A., Chowdhury M., Abdullah Z.C., Suhaimi N. Influence of silver nitrate (ethylene inhibitor) on cucumber *in vitro* shoot regeneration // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 1997. V. 51. P. 75. <https://doi.org/10.1023/A:1005814514409>
 171. Strader L.C., Beisner E.R., Bartel B. Silver ions increase auxin efflux independently of effects on ethylene response // *Plant Cell.* 2009. V. 21. P. 3585. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.065185>
 172. Aleksandrowicz-Trzcińska M., Olchowik J., Studnicki M., Urban A. Do silver nanoparticles stimulate the formation of ectomycorrhizae in seedlings of pedunculate oak (*Quercus robur* L.)? // *Symbiosis.* 2019. V. 79. P. 89. <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00628-0>

173. Rodríguez F.I., Esch J.J., Hall A.E., Binder B.M., Schaller G.E., Bleeker A.B. A copper cofactor for the ethylene receptor ETR1 from *Arabidopsis* // Science. 1999. V. 283. P. 996. <https://doi.org/10.1126/science.283.5404.996>
174. Zhao X.C., Qu X., Mathews D.E., Schaller G.E. Effect of ethylene pathway mutations upon expression of the ethylene receptor ETR1 from *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2002. V. 130. P. 1983. <https://doi.org/10.1104/pp.011635>
175. McDaniel B.K., Binder B.M. Ethylene receptor 1 (etr1) is sufficient and has the predominant role in mediating inhibition of ethylene responses by silver in *Arabidopsis thaliana* // J. Biol. Chem. 2012. V. 287. P. 26094. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.383034>