

УДК 57.084

UDC 57.084

03.00.00 Биологические науки

Biology

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НАНОЧАСТИЦ  
ЗОЛОТА, СЕРЕБРА И МАГНИЯ С  
РАСТИТЕЛЬНЫМИ ОБЪЕКТАМИ**

**INTERACTIONS OF GOLD, SILVER AND  
MAGNESIUM NANOPARTICLES WITH  
PLANTS**

Дыкман Лев Абрамович  
д.б.н., доцент  
[dykman\\_l@ibppm.ru](mailto:dykman_l@ibppm.ru)  
Scopus ID: 6603809508

Dykman Lev Abramovich  
Dr.Sci.Biol., Associate Professor  
[dykman\\_l@ibppm.ru](mailto:dykman_l@ibppm.ru)

Богатырёв Владимир Александрович  
д.б.н., доцент  
[bogatyrev\\_v@ibppm.ru](mailto:bogatyrev_v@ibppm.ru)  
Scopus ID: 7006571074

Bogatyrev Vladimir Alexandrovich  
Dr.Sci.Biol., Associate Professor  
[bogatyrev\\_v@ibppm.ru](mailto:bogatyrev_v@ibppm.ru)

Соколов Олег Игоревич  
д.б.н., доцент  
[sokolov\\_o@ibppm.ru](mailto:sokolov_o@ibppm.ru)  
Scopus ID: 7005635838  
*Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Институт биохимии и  
физиологии растений и микроорганизмов  
Российской академии наук, Саратов, Россия*

Sokolov Oleg Igorevich  
Dr.Sci.Biol., Associate Professor  
[sokolov\\_o@ibppm.ru](mailto:sokolov_o@ibppm.ru)  
*Institute of Biochemistry and Physiology of Plants  
and Microorganisms, Russian Academy of  
Sciences, Saratov, Russia*

Плотников Владимир Константинович  
д.б.н., доцент  
[vkpbio21@mail.ru](mailto:vkpbio21@mail.ru)  
ID: 3971-2200

Plotnikov Vladimir Konstantinovich  
Dr.Sci.Biol., Associate Professor  
[vkpbio21@mail.ru](mailto:vkpbio21@mail.ru)

Репко Наталья Валентиновна  
к.с.-х. н., доцент  
[natalja.repko@yandex.ru](mailto:natalja.repko@yandex.ru)  
ID: 1264-9739

Repko Natalia Valentinovna  
Cand.Agr.Sci., Associate Professor  
[natalja.repko@yandex.ru](mailto:natalja.repko@yandex.ru)

Салфетников Анатолий Алексеевич  
д.с.-х.н., профессор  
[Salfetnikov39@mail.ru](mailto:Salfetnikov39@mail.ru)  
ID: 9677-3687  
*Кубанский государственный аграрный  
университет, Краснодар, Россия*

Salfetnikov Anatoly Alexeevich  
Dr.Sci.Agr., Professor  
[Salfetnikov39@mail.ru](mailto:Salfetnikov39@mail.ru)  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar,  
Russia*

В настоящей обзорной статье рассмотрены данные последних лет о взаимодействии растительных объектов с наночастицами благородных металлов (золото и серебро), а также с наночастицами магния, как элемента играющего центральную роль в организации белоксинтезирующего аппарата клетки. Представлена научная информация, посвященная вопросам влияния наночастиц золота и серебра на растения и их возможной фитотоксичности. Показано, что наночастицы магния, как и наночастицы благородных металлов, оказывают разнообразные эффекты на изменение роста и продуктивности растений, что позволяет расширить арсенал биологически активных веществ. Анализируется участие наночастиц магния в криобиологических реакциях

The review examines the recent years' data pertaining to the interaction of plants with nanoparticles of noble metals (gold and silver) and with nanoparticles of magnesium as an element that has a central role in the organization of the cellular protein-synthesizing apparatus. Information is presented about the effect of gold and silver nanoparticles on plants and on possible nanoparticle phytotoxicity. It is shown that magnesium nanoparticles, as well as those of noble metals, produce various effects on the growth and productivity of plants, enabling the arsenal of biologically active substances to be expanded. Analysis is made of the involvement of magnesium nanoparticles in cryobiological reaction of the regular breakdown of plant RNA under conditions

закономерного распада РНК растений в условиях сверхнизких температур, что важно не только для развития мировоззренческих представлений о происхождении жизни на Земле, но и в целях создания новых маркеров для анализа биологических особенностей сельскохозяйственных культур на основе исследований магния долгоживущей РНК их зрелых семян. Представленный критический анализ литературных данных, зачастую неполных и противоречивых, приводит к выводу о необходимости скоординированной программы исследований, которая выявила бы корреляции между параметрами частиц, дизайном эксперимента и наблюдаемыми биологическими эффектами

Ключевые слова: НАНОЧАСТИЦЫ, ЗОЛОТО, СЕРЕБРО, МАГНИЙ, ТОКСИЧНОСТЬ, КРИОБИОЛОГИЯ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ, РАСТЕНИЯ

of ultra low temperatures, which is important not only for the further developments of views of the origin of life on Earth but also for the purposes of designing new markers for the analysis of the biological peculiarities of agricultural crops on the basis of studies of magnesium in the long-lived RNA of their mature seeds. The presented critical analysis of the literature data, which are often incomplete and contradictory, suggest that a coordinated research program is needed that would detect correlation between particle parameters, experimental design, and observed biological effects

Keywords: NANOPARTICLES, GOLD, SILVER, MAGNESIUM, TOXICITY, CRYOBIOLOGY, BIOLOGICAL EFFECTS, PLANTS

## Введение

Важнейшей проблемой в производстве качественной продукции растениеводства в России является повышение стрессоустойчивости сельскохозяйственных растений. Селекционный процесс чрезвычайно длителен и не всегда приводит к созданию сорта с высокими адаптационными и технологическими качествами. Противостоять неблагоприятным условиям среды растениям помогают эффективные технологические приемы, в том числе использование регуляторов роста антистрессового действия (адаптогены), позволяющие полнее реализовывать генетический потенциал сортов.

Особый интерес представляют вещества, стимулирующие сопротивляемость организма через активацию молекулярных механизмов адаптационных процессов, незадействованные в нормальных условиях. К сожалению, арсенал подобных адаптогенных средств крайне скуден. Для его расширения наряду с эмпирическим поиском, весьма важно целенаправленное создание препаратов, которые благоприятно воздействуют на различные звенья клеточного метаболизма.

Новые возможности в этом направлении появились с развитием нанотехнологий. В последние десятилетия большой интерес как ученых, так и, в целом, мирового сообщества прикован к этим технологиям, основанным на синтезе, сборке и модификации новых веществ, материалов и конструкций на основе элементов, не превышающих 100 нм. Следует подчеркнуть, что основная причина обособления явлений этой области и соответствующих понятий обусловлена не столько нанометровыми размерами объектов, сколько их особыми свойствами (тепловыми, магнитными, оптическими, структурными и т.п.), а также методами получения, изучения или использования наноструктур.

Большой интерес представляют биологические эффекты и токсикологические свойства наночастиц металлов и их оксидов [78]. Особое внимание уделяют наночастицам физиологически значимых металлов: меди, железа, цинка, хрома, кобальта, селена, молибдена, марганца. Их растворимость, стойкость, химическая активность и время проникновения внутрь клеток значительно отличаются от подобных характеристик для частиц больших размеров.

В настоящем обзоре рассмотрены накопившиеся в последние годы сведения о взаимодействии растений с наиболее широко распространенными наночастицами благородных металлов (золото и серебро), а также с наночастицами магния, играющего центральную роль в организации белоксинтезирующего аппарата клетки.

### **Источники золотых и серебряных наночастиц, пути их проникновения в растения и возможная токсичность**

В последние годы наночастицы золота, серебра и их композиты широко используются как эффективные оптические детекторы биоспецифических взаимодействий – биочипы и биосенсоры. Подобные устройства представляют большой интерес для биологии. Большое значение имеет обнаружение последовательностей нуклеиновых кислот и

конструирование новых материалов, основанное на образовании трехмерных упорядоченных структур при гибридизации в растворах комплементарных олигонуклеотидов, ковалентно связанных с металлическими наночастицами, что открывает новые перспективы в развитии молекулярных маркёров, необходимых для прогресса селекции [1, 2, 6, 10].

По примерной оценке ежегодное производство серебряных наночастиц (СНЧ) в США составляет 3-20 тонн, в Европе – 5.5 тонн, глобально используется в мире в год около 800 мегатонн [39]. Золотые наночастицы (ЗНЧ) – наноматериалы, наиболее активно применяемые в медико-биологических исследованиях [33].

Золотые и серебряные наночастицы находят все большее применение в биомедицинской практике в качестве носителей лекарственных веществ, усилителей/преобразователей оптического сигнала, иммуномаркёров и др. [32, 33]. В последние десятилетия, благодаря активному развитию промышленных нанотехнологий, клетки растений и животных все чаще имеют возможность встретиться с искусственно созданными наночастицами. При использовании металлических наночастиц в медико-биологических целях исследователи неизбежно сталкиваются с вопросами их распределения по органам и тканям организма, фармакокинетики, а также возможной токсичности [19, 50]. В связи с этим, актуальными представляются исследования, посвященные воздействию ЗНЧ и СНЧ на клетки растений и животных, способам проникновения частиц в клетки, их последующей трансформации и элиминации из клетки и организма в целом. При этом, изучению токсичности наночастиц в клетках микроорганизмов и млекопитающих посвящено довольно большое количество исследований [19, 23, 46, 50, 56], в то время как взаимодействие наночастиц с клетками растений остается во многом *terra incognita*.

О положительном или отрицательном влиянии различных наночастиц на клетки растений и, в целом, на растительный организм, известно очень немного и данные исследований весьма противоречивы [28, 58, 59, 60, 63, 73]. Хотя в естественных условиях существует множество наноразмерных частиц, с которыми могут вступать в контакт растения. Ряд техногенных наночастиц повторяют по своим физическим и химическим свойствам природные. Например, недавно было выявлено, что под влиянием климатических условий в природных отложениях, обогащенных золотом, могут формироваться наноструктуры – наносферы и нанопластинки, сходные по размерам и форме с производимыми человеком [42].

С другой стороны, в последнее время появилось множество методов «зеленой» химии, использующих растения для целенаправленного получения наночастиц [45]. Высказывается предположение, что образование растениями наночастиц может служить целям детоксификации при загрязнении почвы металлическими поллютантами [81].

Одной из первых статей, посвященных токсичности наночастиц по отношению к растениям, грибам и водорослям, является работа Navarro с соавт. [64]. Авторы справедливо замечают, что клеточная стенка (структура, специфичная для растений, грибов и водорослей) является как первичным звеном взаимодействия с наночастицами, так и барьером для их проникновения в клетку. Клеточная стенка позволяет проходить малым молекулам или частицам и лимитирует проникновение крупных молекул. Диаметр пор (в среднем 5-20 нм) ограничивает размер наночастиц, способных проникнуть через клеточную стенку.

Однако имеются данные о том, что наночастицы могут сами модулировать размер пор и таким образом снимать жесткие структурные ограничения клеточной стенки и доходить до плазмалеммы [64]. Предполагается, что на следующем этапе наночастицы могут проникать

внутри клетки путем эндоцитоза, однако этот процесс для клеток растений изучен недостаточно. Li с соавт. [57] представили данные о том, что проникновение ЗНЧ в ткани *Oryza sativa* (L.) и *Solanum lycopersicum* (L.) может осуществляться за счет как клатрин-зависимого, так и клатрин-независимого механизмов эндоцитоза.

В работе Moscatelli с соавт. [62] были использованы отрицательно и положительно заряженные ЗНЧ для исследования процессов эндоцитоза в прорастающих пыльцевых трубках табака. С помощью электронной микроскопии было убедительно продемонстрировано, что ЗНЧ быстро захватываются путем эндоцитоза и оказываются в мембранных везикулах. Апикальный рост пыльцевых трубок – достаточно быстрый процесс, при котором идет постоянное обновление кортикального актинового цитоскелета и плазмалеммы. Возможно, что в подобных системах (а также в протопластах) наночастицы могут проникать в растительные клетки путем эндоцитоза [66]. Предположительно за счет эндоцитоза попадают в ткани растений и другие типы наночастиц: золотые нанозвезды [84], парамагнитные наночастицы [41], наночастицы оксида кремния [90], углеродные нанотрубки [51].

Рядом исследователей показано [36, 43, 48, 52], что ЗНЧ никогда не наблюдались в надземных частях редиса, тыквы, ячменя, тополя, пшеницы в отличие, например, от табака, томата, люцерны, райграсса, кукурузы, бамбука и риса. При этом эффективность проникновения ЗНЧ в ткани растения зависит (кроме вида растений) от размера и поверхностного заряда наночастиц. Эксперименты показывают, что положительно заряженные ЗНЧ активно поглощаются только корнями растений, в то время как отрицательно заряженные ЗНЧ способны, кроме того, эффективно перемещаться от корней в стебли и листья [57, 95]. Обсуждается участие в этом процессе как плазмодесм, так и сосудистой системы растений [52, 94]. Мелкие наночастицы эффективнее проникают в

надземные части растений по сравнению с крупными, более того, они оказываются более токсичными. Для СНЧ этот факт, возможно, объясняется лучшей растворимостью мелких частиц и токсичным действием ионов металла [46].

Doolette с соавт. [31] показали, что потенциальный риск токсичности СНЧ для наземных растений (*Lactuca sativa* (L.)) является очень низким. Концентрация серебра в съедобных частях растения была <1% от общего его количества, добавленного в почву. Сходные данные были получены для СНЧ, ЗНЧ и наночастиц оксида железа при их воздействии на *Lactuca sativa* и *Cucumis sativus* (L.) [51]. Авторы отмечают, что для всех типов наночастиц наблюдался низкий или нулевой уровень токсичности. В то же время, отрицательный эффект дисперсионной среды иногда был более значительным, чем у самих наночастиц, что, возможно, обусловлено диффузией ионов металлов в среду. Показано, что за три месяца хранения содержание Ag в наночастицах снижается на 7% [96].

Часть работ по исследованию проникновения наночастиц в ткани растений и фитотоксичности была осуществлена на классическом объекте современной физиологии растений – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. [24, 49, 53, 86]. Так, Kumar с соавт. [55] приводят данные о влиянии ЗНЧ на прорастание семян *A. thaliana*. Добавление ЗНЧ (10-80 мкг/мл) в среду культивирования приводило к увеличению общей всхожести семян арабидопсиса в 3 раза по сравнению с контролем. Интересные данные опубликованы в работе Taylor с соавт. [86]. По данным авторов длина корня *A. thaliana* редуцировалась на 75% при выращивании на агаризованной среде, содержащей 100 мг/л ЗНЧ. При этом наблюдалось некоторое повышение экспрессии генов, кодирующих белки, участвующие в реакциях растения на стресс – глутатионтрансферазы, глюкозилтрансферазы, пероксидазы, цитохрома P450. В то же время незначительно понижалась экспрессия генов, кодирующих белки,

участвующие в транспорте ионов меди, кадмия, железа, никеля, а также акваоринов. Существенно более выраженным генотоксическим эффектом обладал хлорид золота [81]. *Вообще, токсичность ионов металлов заметно превосходит токсичность наночастиц* [65].

Также более заметным фитотоксическим эффектом по сравнению с ЗНЧ обладали СНЧ. Токсический эффект проявлялся в ингибировании удлинения корней арабидопсиса, увеличении на 2-3 дня времени вегетации, снижении темпов прорастания потомства и, по мнению авторов, был обусловлен диффузией ионов серебра с поверхности СНЧ [38, 39].

В то же время, в работе [92] показано, что сублетальные концентрации СНЧ (до 1 мг/л) обладали выраженным фитостимулирующим эффектом на проростки арабидопсиса, что проявлялось в увеличении длины корней, сырой биомассы и эвапотранспирации. При этом нитрат серебра оказывал токсичное действие уже при концентрации 0.05 мг/л.

Sosan с соавт. [83] показали, что плазматическая мембрана *A. thaliana* чувствительна к СНЧ, и наночастицы при концентрации в среде культивирования 300 мг/л меняют физиологию растения (ингибируют удлинение корней и рост листьев, снижают эффективность фотосинтеза). По мнению авторов, фитотоксичность обусловлена накоплением в тканях растения активных форм кислорода под воздействием СНЧ и ионов серебра.

Ferry и соавт. [37] на примере искусственной водной экосистемы показали, что золотые наностержни активнее проникают в ткани моллюсков, креветок и рыб, чем в ткани водных растений (*Spartina alterniflora* (Loisel.)). Вместе с тем показано, что токсический эффект СНЧ по отношению к клеткам водорослей и ракообразных проявляется при значительно более низких концентрациях (~0.1 мг Ag/л) чем для клеток млекопитающих (~26 мг Ag/л) [46].

Большое внимание исследователей привлекает антропогенное (техногенное) воздействие на развитие и продуктивность растений. Это относится и к загрязнению почв различными токсичными тяжелыми металлами и наночастицам. Токсичности наночастиц различной природы по отношению к растениям посвящен целый ряд обстоятельных обзоров [21, 22, 29, 30, 58, 74, 93]. Однако, данные о механизмах фитотоксичности, приведенные в этих обзорах, весьма немногочисленны и противоречивы.

### **Биологические эффекты золотых и серебряных наночастиц**

В настоящее время стало очевидным значение низкомолекулярных регуляторов в индукции системной устойчивости у растений. При этом центральная роль отводится салициловой кислоте, способной повышать устойчивость растений как к биотическим, так и к абиотическим стрессам в концентрации  $10^{-3}$ - $10^{-5}$  М [11].

Стимуляторы роста растений в настоящее время приобретают все большую популярность. Они способствуют приросту урожайности различных сельскохозяйственных культур, повышению качества сельхозпродукции. В качестве стимуляторов роста в сельском хозяйстве используют как индивидуальные соединения, так и композиции, содержащие в своем составе ростостимулирующие вещества.

Одним из наиболее распространенных стимуляторов роста растений является янтарная кислота, которую используют в виде водного раствора оптимальной концентрации  $10^{-4}$ - $10^{-5}$  М. Уменьшение концентрации до  $10^{-6}$ - $10^{-7}$  М снижает ростостимулирующую способность янтарной кислоты до уровня контрольных опытов.

Для повышения устойчивости растений к болезням применяется композиция на основе водных растворов хитозана, в которой в качестве регуляторов роста растений содержатся гетероауксин, янтарная и молочная кислоты или их смесь с глутаминовой кислотой в концентрации  $10^{-7}$ - $5 \times 10^{-7}$  и  $4 \times 10^{-7}$ - $0.5 \times 10^{-4}$  М, соответственно.

Имеется средство, одновременно стимулирующее рост растений и повышение их устойчивости к засухе, которое включает янтарную, малеиновую, фумаровую и муравьиные кислоты, 2(5Н) – фуранон и  $\beta$ -формилакриловую кислоту. Данное средство используют в виде водных растворов с оптимальной концентрацией –  $10^{-7}$  М. Показан способ стимулирования проращивания огурцов, в котором используют водный раствор фракции эфирорастворимых веществ отбелных сточных вод сульфатцеллюлозного производства в концентрации  $10^{-2}$ - $10^{-7}$  М [17].

Широким спектром действия на различные растения обладает препарат фуrolан-(2-фурил-2)-1,3-диоксалан в концентрации 4-6 г на гектар [11]. Динатриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты (Трилон Б) используется в качестве стимулятора роста льна и томатов с оптимальной концентрацией  $10^{-11}$ - $10^{-15}$  М [17].

Наряду с этими, и некоторым другими, уже давно и широко применяемым стимулятором роста растений, в последнее время начинают использовать ЗНЧ и СНЧ.

В работе Arora с соавт. [20] изучали влияние ЗНЧ на рост и урожайность горчицы сарептской (*Brassica juncea* (L.)) в полевом эксперименте. Растения опрыскивали растворами с различной концентрацией ЗНЧ. Наличие ЗНЧ в тканях растения определяли с помощью атомно-абсорбционной спектроскопии. Авторы отмечают, что такой способ применения ЗНЧ положительно сказался на ростовых характеристиках (высота и диаметр стебля, количество листьев и побегов) и урожайности горчицы в целом.

При исследовании влияния на ранние стадии онтогенеза рапса (*Brassica napus* (L.)) было установлено, что СНЧ существенно стимулировали нарастание массы корней и стеблей, при этом было отмечено некоторое снижение энергии прорастания и всхожести семян [5]. В то же время, показано заметное ускорение прорастания и роста саженцев

при обработке СНЧ семян *Boswellia ovalifoliolata* (N.P. Balakr & A.N. Henry) [77].

Интересные данные представлены в работе Judy с соавт. [47], в которой методами масс-спектрометрии и рентгеновской флуоресценции исследовали проникновение ЗНЧ различных размеров (5, 10 и 15 нм) в ткани табака (*Nicotiana tabacum* L. cv *Xanthi*). Было показано присутствие ЗНЧ в листьях табака, более того, наночастицы были обнаружены в тканях табачного бражника (*Manduca sexta*), питающегося листьями этого растения. Табак (*Nicotiana xanthi*) был использован Sabo-Attwood с соавт. [75] для изучения проникновения ЗНЧ в различные ткани растения и их возможной токсичности. С помощью синхротронного рентгеновского микроанализа и трансмиссионной электронной микроскопии высокого разрешения авторы показали, что 3.5-нм ЗНЧ проникают в растения через корни и перемещаются по сосудистой системе. Агрегаты 18-нм ЗНЧ были обнаружены только в цитоплазме клеток корня. Через 14 дней воздействия 3.5-нм ЗНЧ на растения авторы наблюдали некротические повреждения листьев.

Взаимодействию наночастиц с высшими растениями посвящены недавние обзоры [26, 35, 78, 88, 89], с водорослями – [61, 69]. Оказалось, что водоросли (особенно одноклеточные, в частности, *Dunaliella salina* (Teod.)) представляются удобным модельным объектом для изучения воздействия ЗНЧ и СНЧ на живые клетки [3, 40].

Syu с соавт. [85] продемонстрировали влияние формы и размера СНЧ на экспрессию генов фитогормонов и развитие проростков арабидопсиса, причем эффект был концентрационно-зависимым. СНЧ индуцировали экспрессию гена ауксин-зависимого фактора транскрипции, гена одного из ключевых ферментов синтеза абсцизовой кислоты. Кроме того, СНЧ «выключали» эффект предшественника синтеза этилена (АЦК, аминоклопропан-1-карбоновой кислоты) на ингибирование роста корней

у проростков арабидопсиса, а также уменьшали экспрессию гена синтеза АЦК (*ACS7*) и его конверсии в этилен (*ACO2*). Авторы [85] сделали вывод, что СНЧ работают на уровне рецепции этилена и отрицательно влияют на его биосинтез. Известно, что ионы серебра эффективно ингибируют биосинтез этилена – фитогормона, регулирующего процессы стресса, старения (созревания) и др., в то время как ионы золота не влияют на биосинтез и сигналинг этилена [27, 54].

Данные о влиянии металлических наночастиц на различные растения систематизированы в таблице. Противоречивые (зачастую противоположные) данные, приведенные в таблице, объясняются на наш взгляд, различными условиями экспериментов: размерами и зарядами наночастиц, вводимыми дозами, длительностью наблюдения и др.

### **Наночастицы магния и их биологическая роль**

Без достаточной обеспеченности организма магнием невозможно формирование белоксинтезирующего аппарата клетки, а значит, невозможен синтез белков. При этом катионы магния полностью находятся в РНК клетки. Кроме того, магний входит в состав активного центра многих ферментов, а у растений является важным компонентом хлорофилла. Поэтому магний – универсальный «цемент» всего живого, и природа позаботилась о полноценном снабжении магнием любых организмов.

#### *Взаимодействие экзогенных наночастиц магния с растениями*

Работ по изучению свойств экзогенных наночастиц магния по отношению к растительным объектам сравнительно невелико [18]. Показано, в частности, что при аэрозольном использовании наночастицы магния могут проникать в листья арбуза через устьица, проходить через побеги, и, наконец, достигать корней через ситовидные трубки флоэмы. По мнению авторов, такие аэрозоли перспективны для эффективной доставки удобрений, антибактериальных средств и питательных веществ, способны

вызывать усиление роста растений при одновременном устранении проблем безопасности экосистемы почвы [92].

**Таблица. Влияние наночастиц золота, серебра и магния на растения**

Тип наночастиц	Растение	Эффект	Ссылка
ЗНЧ	Горчица	Увеличение высоты и диаметра стебля, количества листьев и побегов, урожайности	[20]
ЗНЧ	Горчица	Увеличение длины корней	[96]
ЗНЧ	Ячмень	Уменьшение роста корней	[96]
ЗНЧ	Рис	Повреждение клеточной стенки, снижение роста проростков	[96]
ЗНЧ	Табак	Некротические повреждения листьев	[75]
ЗНЧ	Фасоль	Отсутствие эффекта	[96]
ЗНЧ	Арабидопсис	Увеличение общей всхожести семян в 3 раза	[55]
ЗНЧ	Арабидопсис	Редуцирование длины корня на 75%	[87]
ЗНЧ	Арабидопсис	Прирост биомассы суспензионной культуры клеток	[15]
СНЧ	Рапс	Наращение массы корней и стеблей; снижение энергии прорастания и всхожести семян	[25]
СНЧ	Босвеллия	Ускорение прорастания семян и роста саженцев	[77]
СНЧ	Бобы	Снижение всхожести, замедление образования клубеньков, снижение роста побегов и длины корней	[96]
СНЧ	Спаржа	Повышение содержания аскорбиновой кислоты и хлорофилла	[96]
СНЧ	Ряска	Ингибирование роста в зависимости от дозы и времени экспозиции; окислительный стресс, изменение структуры хлоропласта	[96]
СНЧ	Сорго	Ингибирование роста	[96]
СНЧ	Горчица	Увеличение длины корней, усиление фотосинтеза	[20]
СНЧ	Тыква	Уменьшение биомассы	[96]
СНЧ	Томаты	Значительное снижение роста корней, снижение фотосинтеза	[96]
СНЧ	Редька	Отсутствие эффекта	[97]
СНЧ	Арабидопсис	Ингибирование удлинения корней, увеличение на 2-3 дня времени вегетации, снижение темпов прорастания потомства	[38, 39]
СНЧ	Арабидопсис	Увеличение длины корней, сырой биомассы и эвапотранспирации	[91]
СНЧ	Арабидопсис	Увеличение длины корней; активация экспрессии генов, участвующих в пролиферации клеток, обмене веществ, и генов гормонального сигналинга	[85]
СНЧ	Арабидопсис	Ингибирование удлинения корней и роста листьев, снижение эффективности фотосинтеза	[83]
СНЧ	Арабидопсис	Прирост биомассы суспензионной культуры клеток	[15]
СНЧ	Арабидопсис	Окислительный стресс	[96]
Наночастицы MgO	Томаты	Повышение системной устойчивости к бактериям и болезням	[44]
Наночастицы MgO	Арбуз	Усиление роста	[92]
Наночастицы MgO	Гороховое дерево	Усиление роста и значительное увеличение содержания хлорофилла	[71]
Наночастицы MgO	Пшеница	Увеличение количества и длины (биомассы) корней; увеличение урожайности зерна максимально на 63%	[72]

Raliya с соавт. [71] продемонстрировали, что обработка наночастицами MgO двухнедельных проростков *Cyatopsis tetragonoloba* (L.) индуцировала выраженное усиление роста побегов и корней и увеличение содержания хлорофилла в листьях на 76%.

Imada с соавт. [44] показали, что обработка наночастицами оксида магния томатов приводила к повышению устойчивости растений к бактериальным патогенам.

И, наконец, важнейшие факты приведены в статье индийских ученых Rathore и Tarafdar [72], показавших, что наночастицы оксида магния значительно повышают корнеобразование и урожай зерна у самой главной сельскохозяйственной культуры России – пшеницы (таблица).

*Участие эндогенных наночастиц магния в молекулярно-биохимических превращениях РНК растений*

Изучение частиц магния в последнее время вновь привлекло внимание ученых. Одна из основных причин подобного интереса определяется тем, что в отличие от большинства элементов небольшие частицы магния (димеры, тримеры, тетрамеры) связаны слабыми силами Ван-дер-Ваальса. Это обусловлено квазизакрытым характером основного состояния атома магния  $^1S$  [16]. Эти особенности определяют важнейшие свойства магния в криохимических и криобиохимических реакциях.

Известно, что реакция паров металлов при низких температурах впервые осуществлена в 1928 г. Н.Н. Семёновым. Было выяснено, что криочастицы магния обладали самой высокой активностью, низкотемпературные соконденсаты аккумулируют большое количество энергии, и в них могут протекать сопряженные химические реакции [16].

С открытия в начале восьмидесятых годов XX века самосплайсинга у рибосомной РНК *Tettrahymena thermophyla* и рибозимных свойств РНК вот уже на протяжении 30-ти лет происходит интенсивная эволюция знаний о спектре функциональных возможностей РНК. Многие ученые разделяют

гипотезу о существовании на заре зарождения жизни «мира РНК». Одна из загадок этого мира состоит в том, как молекулы РНК могли осуществлять ферментативные (рибозимные) реакции при низких температурах, которые, как предполагают, могли быть в то время. Рибозимы – тоже молекулы РНК, только выполняющие специальные функции. Они служат катализаторами при расщеплении и сшивании других молекул РНК, т.е. они осуществляют низкотемпературный катализ [10, 11].

В живой растительной клетке РНК представляет собой преимущественно магниевую соль. Эксперименты показали, что хранение (до 1.5 месяца) созревающего зерна кукурузы (*in situ*), а также водных растворов магний-содержащей РНК из созревающего зерна кукурузы или из проростков пшеницы при температуре жидкого азота ( $-195.6^{\circ}\text{C}$ ) (*in vitro*) приводит к частичному деаденилированию 3'-конца мРНК и частичному распаду индивидуальных ген-специфических мРНК. При этом закономерности распада отражали генетические особенности и физиологическое состояние растения, так же, как и при инкубации водных растворов магний-содержащей РНК в условиях положительных температур (система *ommp* – «*omnia mea tecum porto*» – от латинского выражения «все свое несу с собой» [11-13, 68].

Процессы закономерного распада происходили и с рРНК из этиолированных проростков гороха, разное время хранившихся в жидком азоте. Исследование показало, что соотношение 25S/18S рРНК возрастает на 3-и сутки и достигает относительного максимума на 6-е сутки хранения. К 17-м суткам происходит снижение значения 25S/18S рРНК, которое углубляется к 26-м суткам и достигает, в целом, своего минимума к 60-м суткам хранения в жидком азоте. Такая динамика изменения соотношения 25S/18S рРНК свидетельствует о том, что при инкубации водного препарата РНК при сверхнизких температурах происходит дифференциальный распад 25S и 18S компонентов рРНК: в первые дни

хранения относительно интенсивно распадается 18S рРНК, но при дальнейшей инкубации начинает превалировать распад 25S рРНК [9].

Следовательно, основные мажорные компоненты цитоплазматической рРНК растений различаются по стабильности как *in vivo*, так и *in vitro*: 25S рРНК менее стабильна, чем 18S рРНК. Это согласуется с литературными данными, полученными на животных объектах и свидетельствующими о том, что высокополимерный компонент рРНК менее стабилен, чем 18S рРНК. Причинами дифференциальной стабильности этих компонентов рРНК, возможно, является разное содержание в них катионов магния [11].

Известно, что 25S компонент рРНК обладает выраженными рибозимными свойствами, формирующими пептидилтрансферазный центр, благодаря чему эта РНК способна синтезировать белок без участия белков-ферментов [10, 11]. Для оперативной регуляции синтеза белка при изменении условий внешней и внутренней среды, по-видимому, важно, что этот компонент содержит меньше катионов магния и обладает меньшей стабильностью (более лабилен) по сравнению с 18S компонентом.

Процессы распада РНК при сверхнизкой температуре являются магний-зависимыми и происходят пропорционально содержанию катионов магния в РНК. Предполагается, что в замороженных растворах характер распада РНК определяется дегидратацией, а низкотемпературный катализ был двигателем эволюции в ту пору, когда жизнь только возникла [4]. Рибосомы лучше всего работают при низких температурах [7], и это свидетельствует о том, что жизнь зарождалась в холодных условиях [4].

Вместе с тем, древнейшее свойство РНК «выживать» при высыхании и оживать при замачивании, по-видимому, сохранилось у долгоживущей РНК семян современных растений, обеспечивающей стартовые возможности прорастания семян и особенности онтогенеза растения. Это определяет, в частности, перспективность оценки морозоустойчивости сортов озимой мягкой пшеницы и озимого ячменя на основании изучения

свойств долгоживущих РНК семян. У пшеницы морозоустойчивость сортов обратно пропорциональна содержанию катионов магния в зрелом зерне [11]; у озимого ячменя иная закономерность – прорастание семян относительно морозоустойчивых сортов сравнительно устойчиво к действию Трилона Б (ЭДТА- $\text{Na}_2$ ), связывающего двухвалентные катионы [8, 14].

### **Суспензии растительных клеток как объект исследований биологических эффектов металлических наночастиц**

Исследования процессов проникновения наночастиц в клетки и цитотоксичности зачастую проводят на суспензионных культурах клеток животных и человека [19, 34, 50, 56]. В то же время, механизмы защиты от неблагоприятных факторов во многом общие для всех живых организмов. Поэтому, по нашему мнению, в работах по изучению влияния металлических наночастиц на растительные клетки можно эффективно использовать суспензионные культуры клеток растений.

Особенностью суспензионных культур растительных клеток является более высокая чувствительность к широкому спектру соединений и типам абиотических воздействий по сравнению с целым растением [70, 76]. Эти свойства определяются особенностями физиологического состояния клеток, в том числе способностью воспроизводить широкий спектр ответных реакций, затрагивающих как метаболический, так и генетический уровни регуляции. Важным фактором является формирование ответа, как на биохимическом, так и на физиологическом уровнях. Развитие ответных реакций в культуре клеток происходит за короткий период времени и достаточно равномерно во всей популяции клеток, в отличие от целого растения или его отдельных органов. Кроме того, вероятно большая выраженность воздействия наночастиц на клетки суспензионной культуры в виду отсутствия у последних специализированных защитных структур, таких как кутикула, эпидермис и др.

Так показано, что добавление в среду культивирования 20-нм ЗНЧ и СНЧ оказывает положительное влияние на прирост биомассы суспензионной культуры клеток *A. thaliana*. Обнаружен различный характер изменения рН среды при культивировании клеток с ЗНЧ и СНЧ: СНЧ вызывают выраженное закисление культуральной среды, ЗНЧ – защелачивание. Металлические наночастицы вызывали незначительное, но устойчивое снижение удельной дыхательной активности клеток суспензионной культуры *A. thaliana*. При культивировании с наночастицами отмечено увеличение внутриклеточного пула свободных аминокислот – аланина, гамма-аминомасляной кислоты, валина – характерное для ответных реакций на абиогенные стрессы [27]. Кроме того, добавление наночастиц вызывает изменение спектра внеклеточных белков в культуре клеток *A. thaliana* [42].

### **Заключение**

Таким образом, представленные литературные данные показывают, что проблема взаимодействия металлических наночастиц с растениями, несмотря на свою актуальность, далека от разрешения. Интенсивные исследования токсичности наночастиц по отношению к растениям ведутся фактически не более 10 лет. Полученные за период исследования этого вопроса довольно немногочисленные результаты зачастую неполны и противоречивы (таблица). Этот срок слишком мал для того, чтобы все аспекты проблемы были исследованы должным образом, как того требуют вопросы биобезопасности. Отсутствие согласованных программ исследования на самом начальном этапе работ привело к значительному разбросу в методиках постановки экспериментов и, как следствие, в сделанных выводах. Тем не менее, уже накопленный материал представляется нам достаточным для того, чтобы прийти к ряду важных заключений, хотя бы предварительного характера.

Имеются данные, как о положительном, так и об отрицательном воздействии металлических наночастиц на растения [96]. Несомненными факторами, влияющими на процессы внутриклеточного проникновения наночастиц, являются их химическая природы, размер, форма, поверхностный заряд, доза введения. Имеющийся инструментальный арсенал методов для определения металлов в органах, для локализации и идентификации наночастиц на клеточном и субклеточном уровнях, а также для оценки цитотоксичности *in vitro* надежно апробирован и вполне адекватен требуемым задачам. Весьма перспективным объектом для изучения влияния металлических наночастиц на растения могут служить суспензионные культуры клеток.

На наш взгляд, имеется необходимость в продолжении и расширении работ по ряду направлений. Прежде всего, нужна скоординированная программа исследований, которая выявила бы корреляции между параметрами частиц (размер, форма, функционализация), дизайном эксперимента (модель, доза, способ и временная схема введения, длительность наблюдений, исследуемые органы, клетки, субклеточные структуры и т.п.) и наблюдаемыми биологическими эффектами (в том числе при изучении трофических цепей). Необходимы также скоординированные усилия по введению стандартов на частицы и методы, используемые для тестирования токсичности наноматериалов.

Исследования в этом направлении позволят расширить молекулярно-биологическую базу познания процессов стрессоустойчивости сельскохозяйственных растений и найти новые пути к повышению их урожайности.

Работа частично поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований №№ 14-04-00114, 16-04-00520.

### Литература

1. Богатырев В.А., Дыкман Л.А., Краснов Я.М., Плотников В.К., Хлебцов Н.Г. Метод дифференциальной спектроскопии рассеянного света для исследования биоспецифических реакций в системах конъюгатов золотых наночастиц с белками или олигонуклеотидами // Коллоидный журнал. 2002. Т. 64. С. 745-755.
2. Богатырев В.А., Дыкман Л.А., Хлебцов Б.Н., Плотников В.К., Хлебцов Н.Г. Оптические свойства конъюгатов коллоидного золота с олиготимидином и их изменение при реакции гибридизации с полиадениловой кислотой // Коллоидный журнал. 2005. Т. 67. С. 458-468.
3. Богатырев В.А., Голубев А.А., Селиванов Н.Ю., Прилепский А.Ю., Букина О.Г., Пылаев Т.Е., Бибикова О.А., Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г. Лабораторная тест-система оценки токсичности наноматериалов для микроводоросли *Dunaliella salina* // Российские нанотехнологии. 2015. Т. 10. С. 92-99.
4. Власов А.В., Джонстон Б., Лэнжвебер Л., Казаков С.А. РНК-катализ в замороженных растворах // Докл. РАН. 2005. Т. 42. С. 402-405.
5. Гусев А.А., Акимова О.А., Крутяков Ю.А., Климов А.И., Денисов А.Н., Кузнецов Д.В., Годымчук А.Ю., Ихалайнен Е.С. Влияние высокодисперсных частиц различной природы на ранние стадии онтогенеза растений рапса (*Brassica napus*) // Науковедение. 2013. № 5. С. 1-17.
6. Дыкман Л.А., Щёголев В.А., Богатырёв С.Ю., Хлебцов Н.Г. Золотые наночастицы: синтез, свойства, биомедицинское применение. - М.: Наука. 2008. 316 с.
7. Киль В.И., Бибишев В.А., Плотников В.К. Неспецифический прирост трансляционной активности полисом проростков пшеницы и ячменя под действием стрессов // Физиология растений. 1991. Т. 38. С.730-735.
8. Насонов А.И., Евтушенко Я.Ю., Серкин Н.В., Плотников В.К. Особенности состава зерна среднеморозоустойчивых сортов ячменя // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2012. № 38. С. 105-107.
9. Насонов А.И., Степанов И.В., Евтушенко Я.Ю., Плотников В.К. Дифференциальная стабильность 25S и 18S рибосомной РНК растений // Труды Кубанского аграрного университета. 2012. № 38. С. 121-125.
10. Плотников В.К. Нанобиотехнологические методы исследования нуклеиновых кислот и перспективы их практического применения // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2009. № 4. С. 58-70.
11. Плотников В.К. Биология РНК зерновых культур. - Краснодар: Изд-во «Эдви». 2009. 375 с.
12. Плотников В.К., Бакалдина Н.Б. Посттранскрипционная регуляция экспрессии генов: изучение дифференциального распада мРНК растений *in vivo* и *in vitro* // Генетика. 1997. Т. 33. С.343-349.
13. Плотников В.К., Бакалдина Н.Б., Новиков Б.Н., Алексеенко Ж.В. Посттранскрипционная регуляция экспрессии генов растений: ряды индексов стабильности специфических мРНК *in vivo* и *in vitro* // Генетика. 1998. Т. 34. С.869-875.
14. Плотников В.К. Сортоспецифичность действия Трилона Б на прорастание семян озимого ячменя / Плотников В.К., Смирнова Е.В., Репко Н.В., Салфетников А.А. // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2016. – №06(120). – IDA [article ID]: 1201606048. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2016/06/pdf/48.pdf>, 1,563 у.п.л.

15. Селиванов Н.Ю., Селиванова О.Г., Соколов О.И., Соколова М.К., Богатырев В.А., Дыкман Л.А. Влияние наночастиц золота и серебра на рост суспензионной культуры клеток *Arabidopsis thaliana* // Российские нанотехнологии. 2016 (в печати).
16. Сергеев Г.Б. Нанохимия. - М.: Изд-во МГУ. 2003. 290 с.
17. Цой Т.Л., Антонова А.И., Верещагин А.Л., Прищенко Ю.Е., Кузьменко И.А., Кузьменко С.И., Бреговдзе Н.Г. Применение динатриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты (Трилона Б) в качестве стимулятора роста растений и способ его использования // Патент РФ RU 2269893.
18. Чекман И.С., Горчакова Н.А., Нагорная Т.И. Фармакологические и физико-химические свойства наномagnesия // Здоровоохранение Дальнего Востока. 2012. № 4. С. 75-79.
19. Alkilany A., Murphy C. Toxicity and cellular uptake of gold nanoparticles: what we have learned so far? // J. Nanopart. Res. 2010. V. 12. P. 2313-2333.
20. Arora S., Sharma P., Kumar S., Nayan R., Khanna P.K., Zaidi M.G.H. Gold-nanoparticle induced enhancement in growth and seed yield of *Brassica juncea* // Plant Growth Regul. 2012. V. 66. P. 303-310.
21. Arruda S.C., Silva A.L., Galazzi R.M., Azevedo R.A., Arruda M.A. Nanoparticles applied to plant science: A review // Talanta. 2015. V. 131. P. 693-705.
22. Aslani F., Bagheri S., Muhd Julkapli N., Juraimi A.S., Hashemi F.S., Baghdadi A. Effects of engineered nanomaterials on plants growth: An overview // Sci. World J. 2014. V. 2014. 641759.
23. Azhdarzadeh M., Saei A.A., Sharifi S., Hajipour M.J., Alkilany A.M., Sharifzadeh M., Ramazani F., Laurent S., Mashaghi A., Mahmoudi M. Nanotoxicology: advances and pitfalls in research methodology // Nanomedicine (Lond.). 2015. V. 10. P. 2931-2952.
24. Bao D., Oh Z.G., Chen Z. Characterization of silver nanoparticles internalized by *Arabidopsis* plants using single particle ICP-MS analysis // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. 32.
25. Barrena R., Casals E., Colyn J., Font X., Sánchez A., Puentes V. Evaluation of the ecotoxicity of model nanoparticles // Chemosphere. 2009. V. 75. P. 850-857.
26. Bhatt I., Tripathi B.N. Interaction of engineered nanoparticles with various components of the environment and possible strategies for their risk assessment // Chemosphere. 2011. V. 82. P. 308-317.
27. Binder B.M., Rodriguez F.I., Bleecker A.B., Patterson S.E. The effects of Group 11 transition metals, including gold, on ethylene binding to the ETR1 receptor and growth of *Arabidopsis thaliana* // FEBS Lett. 2007. V. 581. P. 5105-5109.
28. Carrière M., Larue C. Toxicology: plants and nanoparticles // In: Encyclopedia of Nanotechnology / Ed. Bhushan B. - N.-Y.: Springer. 2012. P. 2763-2767.
29. Chichiricò G., Poma A. Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants // Nanomaterials. 2015. V. 5. P. 851-873.
30. Dietz K.J., Herth S. Plant nanotoxicology // Trends Plant Sci. 2011. V. 16. P. 582-589.
31. Doolette C.L., McLaughlin M.J., Kirby J.K., Navarro D.A. Bioavailability of silver and silver sulfide nanoparticles to lettuce (*Lactuca sativa*): Effect of agricultural amendments on plant uptake // J. Hazard. Mater. 2015. V. 300. P. 788-795.
32. Dreaden E.C., Alkilany A.M., Huang X., Murphy C.J., El-Sayed M.A. The golden age: gold nanoparticles for biomedicine // Chem. Soc. Rev. 2012. V. 41. P. 2740-2779.
33. Dykman L.A., Khlebtsov N.G. Gold nanoparticles in biomedical applications: recent advances and perspectives // Chem. Soc. Rev. 2012. V. 41. P. 2256-2282.
34. Dykman L.A., Khlebtsov N.G. Uptake of engineered gold nanoparticles into mammalian cells // Chem. Rev. 2014. V. 114. P. 1258-1288.

35. Eggenberger K., Frey N., Zienicke B., Siebenbrock J., Schunck T., Fischer R., Bräse S., Birtalan E., Nann T., Nick P. Use of nanoparticles to study and manipulate plant cells // *Adv. Eng. Mat.* 2010. V. 12. P. B406-B412.
36. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2015. V. 22. P. 8549-8558.
37. Ferry J.L., Craig P., Hexel C., Sisco P., Frey R., Pennington P.L., Fulton M.H., Scott G., Decho A.W., Kashiwada S., Murphy C.J., Shaw T.J. Transfer of gold nanoparticles from the water column to the estuarine food web // *Nat. Nanotechnol.* 2009. V. 4. P. 441-444.
38. 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. 323-337.
39. Geisler-Lee J., Brooks M., Gerfen J.R., Wang Q., Fotis C., Sparer A., Ma X., Berg R.H., Geisler M. Reproductive toxicity and life history study of silver nanoparticle effect, uptake and transport in *Arabidopsis thaliana* // *Nanomaterials.* 2014. V. 4. P. 301-318.
40. Golubev A.A., Prilepskii A.Y., Dykman L.A., Khlebtsov N.G., Bogatyrev V.A. Colorimetric evaluation of the viability of the microalga *Dunaliella salina* as a test tool for nanomaterial toxicity // *Tox. Sci.* 2016. V. 151. P. 115-125.
41. González-Melendi P., Fernández-Pacheco R., Coronado M.J., Corredor E., Testillano P.S., Risueño M.C., Marquina C., Ibarra M.R., Rubiales D., Pérez-de-Luque A. Nanoparticles as smart treatment-delivery systems in plants: assessment of different techniques of microscopy for their visualization in plant tissues // *Ann. Bot.* 2008. V. 101. P. 187-195.
42. Hough R.M., Noble R.R.P., Hitchen G.J., Hart R., Reddy S.M., Saunders M., Clode P., Vaughan D., Lowe J., Gray D.J., Anand R.R., Butt C.R.M., Verrall M. Naturally occurring gold nanoparticles and nanoplates // *Geology.* 2008. V. 36. P. 571-574.
43. Hwang B.G., Ahn S., Lee S.J. Use of gold nanoparticles to detect water uptake in vascular plants // *PLoS One.* 2014. V. 9. e114902.
44. Imada K., Sakai S., Kajihara H., Tanaka S., Ito S. Magnesium oxide nanoparticles induce systemic resistance in tomato against bacterial wilt disease // *Plant Pathol.* 2016. V. 65. P. 551-560.
45. Irvani S. Green synthesis of metal nanoparticles using plants // *Green Chem.* 2011. V. 13. P. 2638-2650.
46. Ivask A., Kurvet I., Kasemets K., Blinova I., Aruoja V., Suppi S., Vija H., Käkinen A., Titma T., Heinlaan M., Visnapuu M., Koller D., Kisand V., Kahru A. Size-dependent toxicity of silver nanoparticles to bacteria, yeast, algae, crustaceans and mammalian cells *in vitro* // *PLoS One.* 2014. V. 9. e102108.
47. Judy J.D., Unrine J.M., Bertsch A.M. Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain // *Environ. Sci. Technol.* 2011. V. 45. P. 776-781.
48. Judy J.D., Unrine J.M., Rao W., Wirrick S., Bertsch A.M. Bioavailability of gold nanomaterials to plants: importance of particle size and surface coating // *Environ. Sci. Technol.* 2012. V. 46. P. 8467-8474.
49. 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. 10637-10644.
50. Khlebtsov N.G., Dykman L.A. Biodistribution and toxicity of engineered gold nanoparticles: A review of *in vitro* and *in vivo* studies // *Chem. Soc. Rev.* 2011. V. 40. P. 1647-1671.

51. Khodakovskaya M., Dervishi E., Mahmood M., Xu Y., Li Z., Watanabe F., Biris A.S. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth // *ACS Nano*. 2009. V. 3. P. 3221-3227.
52. Koelmel J., Leland T., Wang H., Amarasiriwardena D., Xing B. Investigation of gold nanoparticles uptake and their tissue level distribution in rice plants by laser ablation-inductively coupled-mass spectrometry // *Environ. Pollut.* 2013. V. 174. P. 222-228.
53. Koo Y., Lukianova-Hleb E.Y., Pan J., Thompson S.M., Lapotko D.O., Braam J. In planta response of *Arabidopsis* to photothermal impact mediated by gold nanoparticles // *Small*. 2016. V. 12. P. 623-630.
54. Kumar V., Parvatam G., Ravishankar G.A. AgNO<sub>3</sub> – a potential regulator of ethylene activity and plant growth modulator // *Electron. J. Biotechnol.* 2009. V. 12. 1.
55. Kumar V., Guleria P., Kumar V., Yadav S.K. Gold nanoparticle exposure induces growth and yield enhancement in *Arabidopsis thaliana* // *Sci. Total Environ.* 2013. V. 461-462. P. 462-468.
56. Lewinski N., Colvin V., Drezek R. Cytotoxicity of nanoparticles // *Small*. 2008. V. 4. P. 26-49.
57. Li H., Ye X., Guo X., Geng Z., Wang G. Effects of surface ligands on the uptake and transport of gold nanoparticles in rice and tomato // *J. Hazard. Mater.* 2016. V. 314. P. 188-196.
58. Ma X., Geiser-Lee J., Deng Y., Kolmakov A. Interactions between engineered nanoparticles (ENPs) and plants: Phytotoxicity, uptake and accumulation // *Sci. Total Environ.* 2010. V. 408. P. 3053-3061.
59. Manchikanti P., Bandopadhyay T.K. Nanomaterials and effects on biological systems: development of effective regulatory norms // *NanoEthics*. 2010. V. 4. P. 77-83.
60. Masarovičová E., Král'ová K. Metal nanoparticles and plants // *Ecol. Chem. Eng. S.* 2013. V. 20. P. 9-22.
61. Moreno-Garrido I., Pérez S., Blasco J. Toxicity of silver and gold nanoparticles on marine microalgae // *Mar. Environ. Res.* 2015. V. 111. P. 60-73.
62. 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. 3804-3819.
63. Nanotechnology and Plant Sciences. Nanoparticles and their Impact on Plants // Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. - N.-Y.: Springer. 2015. 305 p.
64. 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. 372-386.
65. Notter D.A., Mitrano D.M., Nowack B. Are nanosized or dissolved metals more toxic in the environment? A meta-analysis // *Environ. Toxicol. Chem.* 2014. V. 33. P. 2733-2739.
66. Onelli E., Prescianotto-Baschong C., Caccianiga M., Moscatelli A. Clathrin-dependent and independent endocytic pathways in tobacco protoplasts revealed by labelling with charged nanogold // *J. Exp. Bot.* 2008. V. 59. P. 3051-3068.
67. Planchet E., Limami A.M. Amino acid synthesis under abiotic stress // In: *Amino Acids in Higher Plants* / Ed. D'Mello J.P.F. - Wallingford: CAB Int. 2015. P. 262-276.
68. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B. Differential stability of zein mRNA in developing corn kernel // *Plant Mol. Biol.* 1996. V. 31. P. 507-515.
69. Quigg A., Chin W.-C., Chen C.-S., Zhang S., Jiang Y., Miao A.-J., Schwehr K.A., Xu C., Santschi P.H. Direct and indirect toxic effects of engineered nanoparticles on algae: role of natural organic matter // *ACS Sustainable Chem. Eng.* 2013. V. 1. P. 686-702.

70. Rains D.W. Plant tissue and protoplast culture: applications to stress physiology and biochemistry // In: Plants under Stress / Eds. Jones H.G., Flowers T.J., Jones M.B. - Cambridge: Cambridge University Press. 2008. P. 181-196.

71. Raliya R., Tarafdar J.C., Singh S.K., Gautam R., Choudhary K., Maurino V.G., Saharan V. MgO nanoparticles biosynthesis and its effect on chlorophyll contents in the leaves of clusterbean (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) // Adv. Sci. Eng. Med. 2014. V. 6. P. 538-545.

72. Rathore I., Tarafdar J.C. Perspective of biosynthesized magnesium nanoparticles in foliar application of wheat plant // J. Bionosci. 2015. V. 9. P. 209-214.

73. Remédios C., Rosário F., Bastos V. Environmental nanoparticles interactions with plants: morphological, physiological, and genotoxic aspects // J. Botany. 2012. V. 2012. P. 751686.

74. Rico C.M., Majumdar S., Duarte-Gardea M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Interaction of nanoparticles with edible plants and their possible implications in the food chain // J. Agric. Food Chem. 2011. V. 59. P. 3485-3498.

75. Sabo-Attwood T., Unrine J.M., Stone J.W., Murphy C.J., Ghoshroy S., Blom D., Bertsch P.M., Newman L.A. Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings // Nanotoxicology. 2012. V. 6. P. 353-360.

76. Santos A.R., Miguel A.S., Tomaz L., Malhy R., Maycock C., Vaz Patto M.C., Fevereiro P., Oliva A. The impact of CdSe/ZnS Quantum Dots in cells of *Medicago sativa* in suspension culture // J. Nanobiotechnol. 2010. V. 8. P. 24.

77. Savithramma N., Ankanna S., Bhumi G. Effect of nanoparticles on seed germination and seedling growth of *Boswellia ovalifoliolata* – an endemic and endangered medicinal tree taxon / Nano Vision. 2012. V. 2. P. 61-68.

78. Schwab F., Zhai G., Kern M., Turner A., Schnoor J.L., Wiesner M.R. Barriers, pathways and processes for uptake, translocation and accumulation of nanomaterials in plants – Critical review // Nanotoxicology. 2016. V. 10. P. 257-278.

79. Sengupta J., Ghosh S., Datta P., Gomes A. Physiologically important metal nanoparticles and their toxicity // J. Nanosci. Nanotechnol. 2014. V. 14. P. 990-1006.

80. Shukla D., Krishnamurthy S., Sahi S.V. Genome wide transcriptome analysis reveals ABA mediated response in *Arabidopsis* during gold ( $\text{AuCl}_4^-$ ) treatment // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. P. 652.

81. Shukla D., Krishnamurthy S., Sahi S.V. Microarray analysis of *Arabidopsis* under gold exposure to identify putative genes involved in the synthesis of gold nanoparticles (AuNPs) // Genom. Data. 2015. V. 3. P. 100-102.

82. Siddiqui M.H., Al-Wahaibi M.H., Firoz M., Al-Kaishany M.Y. Role of Nanoparticles in Plants // In: Nanotechnology and Plant Sciences / Eds. Siddiqui M.H., Al-Wahaibi M.H., Mohammad F. - N.-Y.: Springer. 2015. P. 19-35.

83. Sosan A., Svistunenko D., Straltsova D., Tsiurkina K., Smolich I., Lawson T., Subramaniam S., Golovko V., Anderson D., Sokolik A., Colbeck I., Demidchik V. Engineered silver nanoparticles are sensed at the plasma membrane and dramatically modify the physiology of *Arabidopsis thaliana* plants // Plant J. 2016. V. 85. P. 245-257.

84. Su Y.H., Tu S.-L., Tseng S.-W., Chang Y.-C., Chang S.-H., Zhang W.-M. Influence of surface plasmon resonance on the emission intermittency of photoluminescence from gold nano-sea-urchins // Nanoscale. 2010. V. 2. P. 2639-2646.

85. Syu Y.-y., Hung J.-H., Chen J.-C., Chuang H.-w. Impacts of size and shape of silver nanoparticles on *Arabidopsis* plant growth and gene expression // Plant Physiol. Biochem. 2014. V. 83. P. 57-64.

86. Taylor A. Gold uptake and tolerance in *Arabidopsis* // PhD Thesis. 2011. University of York. 283 p.

87. Taylor A.F., Rylott E.L., Anderson C.W.N., Bruce N.C. Investigating the toxicity, uptake, nanoparticle formation and genetic response of plants to gold // PLoS One. 2014. V. 9. e93793.
88. Thul S.T, Sarangi B.K, Pandey R.A. Nanotechnology in agroecosystem: implications on plant productivity and its soil environment // Expert Opin. Environ. Biol. 2013. V. 2. 1.
89. Thwala M., Klaine S.J., Musee N. Interactions of metal-based engineered nanoparticles with aquatic higher plants: A review of the state of current knowledge // Environ. Toxicol. Chem. 2016 (in press).
90. Torney F., Trewyn B.G., Lin V.S.-Y., Wang K. Mesoporous silica nanoparticles deliver DNA and chemicals into plants // Nat. Nanotechnol. 2007. V. 2. P. 295-300.
91. Wang J., Koo Y., Alexander A., Yang Y., Westerhof S., Zhang Q., Schnoor J.L., Colvin V.L., Braam J., Alvarez P.J.J. Phytostimulation of poplars and *Arabidopsis* exposed to silver nanoparticles and Ag<sup>+</sup> at sublethal concentrations // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 5442-5449.
92. Wang W.-N., Tarafdar J.C., Biswas P. Nanoparticle synthesis and delivery by an aerosol route for watermelon plant foliar uptake // J. Nanopart. Res. 2013. V. 15. 1417.
93. Wilson-Corral V., Anderson C.W., Rodriguez-Lopez M. Gold phytomining. A review of the relevance of this technology to mineral extraction in the 21st century // J. Environ. Manage. 2012. V. 111. P. 249-257.
94. Zhai G., Walters K.S., Peate D.W., Alvarez P.J., Schnoor J.L. Transport of gold nanoparticles through plasmodesmata and precipitation of gold ions in woody poplar // Environ. Sci. Technol. Lett. 2014. V. 1. P. 146-151.
95. 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. 12391-12398.
96. Zuverza-Mena N., Martínez-Fernández D., Du W., Hernandez-Viezcás J.A., Bonilla-Bird N., López-Moreno M.L., Komárek M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Exposure of engineered nanomaterials to plants: Insights into the physiological and biochemical responses-A review // Plant Physiol. Biochem. 2016 (in press).
97. 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.

## References

1. Bogatyrev V.A., Dykman L.A., Krasnov Ja.M., Plotnikov V.K., Hlebcov N.G. Metod differencial'noj spektroskopii rassejannogo sveta dlja issledovanija biospecificeskikh reakcij v sistemah konjugatov zolotykh nanochastic s belkami ili oligonukleotidami // Kolloidnyj zhurnal. 2002. T. 64. S. 745-755.
2. Bogatyrev V.A., Dykman L.A., Hlebcov B.N., Plotnikov V.K., Hlebcov N.G. Opticheskie svojstva konjugatov kolloidnogo zolota s oligotimidinom i ih izmenenie pri reakcii gibridizacii s poliadenilovoj kislotoj // Kolloidnyj zhurnal. 2005. T. 67. S. 458-468.
3. Bogatyrev V.A., Golubev A.A., Selivanov N.Ju., Prilepskij A.Ju., Bukina O.G., PylaeV T.E., Bibikova O.A., Dykman L.A., Hlebcov N.G. Laboratornaja test-sistema ocenki toksichnosti nanomaterialov dlja mikrovdorosli *Dunaliella salina* // Rossijskie nanotehnologii. 2015. T. 10. S. 92-99.
4. Vlasov A.V., Dzhonston B., Ljenzhveber L., Kazakov S.A. RNK-kataliz v zamorozhennyh rastvorah // Dokl. RAN. 2005. T. 42. S. 402-405.

5. Gusev A.A., Akimova O.A., Krutjakov Ju.A., Klimov A.I., Denisov A.N., Kuznecov D.V., Godymchuk A.Ju., Ihalajnen E.S. Vlijanie vysokodispersnyh chastic razlichnoj prirody na rannie stadii ontogeneza rastenij rapsa (*Brassica napus*) // Naukovedenie. 2013. № 5. S. 1-17.
6. Dykman L.A., Shhjogolev V.A., Bogatyrvov S.Ju., Hlebcov N.G. Zolotye nanochasticy: sintez, svojstva, biomedicinskoe primenenie. - M.: Nauka. 2008. 316 s.
7. Kil' V.I., Bibishev V.A., Plotnikov V.K. Nespecificeskij prirost transljacionnoj aktivnosti polisom prorostkov pshenicy i jachmenja pod dejstviem stressov // Fiziologija rastenij. 1991. T. 38. S.730-735.
8. Nasonov A.I., Evtushenko Ja.Ju., Serkin N.V., Plotnikov V.K. Osobennosti sostava zerna srednemorozoustojchivyh sortov jachmenja // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. № 38. S. 105-107.
9. Nasonov A.I., Stepanov I.V., Evtushenko Ja.Ju., Plotnikov V.K. Differencial'naja stabil'nost' 25S i 18S ribosomnoj RNK rastenij // Trudy Kubanskogo agrarnogo universiteta, 2012, № 38. S. 121-125.
10. Plotnikov V.K. Nanobiotehnologicheskie metody issledovanija nukleinovyh kislot i perspektivy ih prakticheskogo primenenija // Izvestija Timirjazevskoj sel'skohozjajstvennoj akademii. 2009. № 4. S. 58-70.
11. Plotnikov V.K. Biologija RNK zernovyh kul'tur. - Krasnodar: Izd-vo «Jedvi». 2009. 375 s.
12. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B. Posttranskripcionnaja reguljacija jekspressii genov: izuchenie differencial'nogo raspada mRNK rastenij in vivo i in vitro // Genetika. 1997. T. 33. S.343-349.
13. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B., Novikov B.N., Alekseenko Zh.V. Posttranskripcionnaja reguljacija jekspressii genov rastenij: rjady indeksov stabil'nosti specificheskikh mRNK in vivo i in vitro // Genetika. 1998. T. 34. S.869-875.
14. Plotnikov V.K., Smirnova E.V., Repko N.V., Salfetnikov A.A. Sortospecifichnost' dejstvija trilona B na prorastanie semjan ozimogo jachmenja // Nauchnyj zhurnal KubGau [Elektronnyj resurs]. - Krasnodar: KubGau, (v pečati).
15. Selivanov N.Ju., Selivanova O.G., Sokolov O.I., Sokolova M.K., Bogatyrev V.A., Dykman L.A. Vlijanie nanochastic zolota i srebra na rost suspenzionnoj kul'tury kletok *Arabidopsis thaliana* // Rossijskie nanotehnologii. 2016, (v pečati).
16. Sergeev G.B. Nanohimija. - M.: Izd-vo MGU. 2003. 290 s.
17. Coj T.L., Antonova A.I., Vereshhagin A.L., Prishhenko Ju.E., Kuz'menko I.A., Kuz'menko S.I., Bregvadze N.G. Primenenie dinatrievoj soli jetilendiamintetrauksusnoj kisloty (Trilona B) v kachestve stimuljatorov rosta rastenij i sposob ego ispol'zovanija // Patent RF RU 2269893.
18. Chekman I.S., Gorchakova N.A., Nagornaja T.I. Farmakologicheskie i fiziko-himicheskie svojstva nanomagnija // Zdravoohranenie Dal'nego Vostoka. 2012. № 4. S. 75-79.
19. Alkilany A., Murphy C. Toxicity and cellular uptake of gold nanoparticles: what we have learned so far? // J. Nanopart. Res. 2010. V. 12. P. 2313-2333.
20. Arora S., Sharma P., Kumar S., Nayan R., Khanna P.K., Zaidi M.G.H. Gold-nanoparticle induced enhancement in growth and seed yield of *Brassica juncea* // Plant Growth Regul. 2012. V. 66. P. 303-310.
21. Arruda S.C., Silva A.L., Galazzi R.M., Azevedo R.A., Arruda M.A. Nanoparticles applied to plant science: A review // Talanta. 2015. V. 131. P. 693-705.
22. Aslani F., Bagheri S., Muhd Julkapli N., Juraimi A.S., Hashemi F.S., Baghdadi A. Effects of engineered nanomaterials on plants growth: An overview // Sci. World J. 2014. V. 2014. 641759.

23. Azhdarzadeh M., Saei A.A., Sharifi S., Hajipour M.J., Alkilany A.M., Sharifzadeh M., Ramazani F., Laurent S., Mashaghi A., Mahmoudi M. Nanotoxicology: advances and pitfalls in research methodology // *Nanomedicine (Lond.)*. 2015. V. 10. P. 2931-2952.
24. Bao D., Oh Z.G., Chen Z. Characterization of silver nanoparticles internalized by *Arabidopsis* plants using single particle ICP-MS analysis // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. 32.
25. Barrena R., Casals E., Colyn J., Font X., Sánchez A., Puentes V. Evaluation of the ecotoxicity of model nanoparticles // *Chemosphere*. 2009. V. 75. P. 850-857.
26. Bhatt I., Tripathi B.N. Interaction of engineered nanoparticles with various components of the environment and possible strategies for their risk assessment // *Chemosphere*. 2011. V. 82. P. 308-317.
27. Binder B.M., Rodriguez F.I., Bleecker A.B., Patterson S.E. The effects of Group 11 transition metals, including gold, on ethylene binding to the ETR1 receptor and growth of *Arabidopsis thaliana* // *FEBS Lett.* 2007. V. 581. P. 5105-5109.
28. Carrière M., Larue C. Toxicology: plants and nanoparticles // In: *Encyclopedia of Nanotechnology* / Ed. Bhushan B. - N.-Y.: Springer. 2012. P. 2763-2767.
29. Chichiriccò G., Poma A. Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants // *Nanomaterials*. 2015. V. 5. P. 851-873.
30. Dietz K.J., Herth S. Plant nanotoxicology // *Trends Plant Sci.* 2011. V. 16. P. 582-589.
31. Doolette C.L., McLaughlin M.J., Kirby J.K., Navarro D.A. Bioavailability of silver and silver sulfide nanoparticles to lettuce (*Lactuca sativa*): Effect of agricultural amendments on plant uptake // *J. Hazard. Mater.* 2015. V. 300. P. 788-795.
32. Dreaden E.C., Alkilany A.M., Huang X., Murphy C.J., El-Sayed M.A. The golden age: gold nanoparticles for biomedicine // *Chem. Soc. Rev.* 2012. V. 41. P. 2740-2779.
33. Dykman L.A., Khlebtsov N.G. Gold nanoparticles in biomedical applications: recent advances and perspectives // *Chem. Soc. Rev.* 2012. V. 41. P. 2256-2282.
34. Dykman L.A., Khlebtsov N.G. Uptake of engineered gold nanoparticles into mammalian cells // *Chem. Rev.* 2014. V. 114. P. 1258-1288.
35. Eggenberger K., Frey N., Zienicke B., Siebenbrock J., Schunck T., Fischer R., Bräse S., Birtalan E., Nann T., Nick P. Use of nanoparticles to study and manipulate plant cells // *Adv. Eng. Mat.* 2010. V. 12. P. B406-B412.
36. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2015. V. 22. P. 8549-8558.
37. Ferry J.L., Craig P., Hexel C., Sisco P., Frey R., Pennington P.L., Fulton M.H., Scott G., Decho A.W., Kashiwada S., Murphy C.J., Shaw T.J. Transfer of gold nanoparticles from the water column to the estuarine food web // *Nat. Nanotechnol.* 2009. V. 4. P. 441-444.
38. 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. 323-337.
39. Geisler-Lee J., Brooks M., Gerfen J.R., Wang Q., Fotis C., Sparer A., Ma X., Berg R.H., Geisler M. Reproductive toxicity and life history study of silver nanoparticle effect, uptake and transport in *Arabidopsis thaliana* // *Nanomaterials*. 2014. V. 4. P. 301-318.
40. Golubev A.A., Prilepskii A.Y., Dykman L.A., Khlebtsov N.G., Bogatyrev V.A. Colorimetric evaluation of the viability of the microalga *Dunaliella salina* as a test tool for nanomaterial toxicity // *Tox. Sci.* 2016. V. 151. P. 115-125.
41. González-Melendi P., Fernández-Pacheco R., Coronado M.J., Corredor E., Testillano P.S., Risueño M.C., Marquina C., Ibarra M.R., Rubiales D., Pérez-de-Luque A. Nanoparticles as smart treatment-delivery systems in plants: assessment of different

techniques of microscopy for their visualization in plant tissues // *Ann. Bot.* 2008. V. 101. P. 187-195.

42. Hough R.M., Noble R.R.P., Hitchen G.J., Hart R., Reddy S.M., Saunders M., Clode P., Vaughan D., Lowe J., Gray D.J., Anand R.R., Butt C.R.M., Verrall M. Naturally occurring gold nanoparticles and nanoplates // *Geology*. 2008. V. 36. P. 571-574.

43. Hwang B.G., Ahn S., Lee S.J. Use of gold nanoparticles to detect water uptake in vascular plants // *PLoS One*. 2014. V. 9. e114902.

44. Imada K., Sakai S., Kajihara H., Tanaka S., Ito S. Magnesium oxide nanoparticles induce systemic resistance in tomato against bacterial wilt disease // *Plant Pathol.* 2016. V. 65. P. 551-560.

45. Irvani S. Green synthesis of metal nanoparticles using plants // *Green Chem.* 2011. V. 13. P. 2638-2650.

46. Ivask A., Kurvet I., Kasemets K., Blinova I., Aruoja V., Suppi S., Vija H., Käkinen A., Titma T., Heinlaan M., Visnapuu M., Koller D., Kisand V., Kahru A. Size-dependent toxicity of silver nanoparticles to bacteria, yeast, algae, crustaceans and mammalian cells *in vitro* // *PLoS One*. 2014. V. 9. e102108.

47. Judy J.D., Unrine J.M., Bertsch A.M. Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain // *Environ. Sci. Technol.* 2011. V. 45. P. 776-781.

48. Judy J.D., Unrine J.M., Rao W., Wirrick S., Bertsch A.M. Bioavailability of gold nanomaterials to plants: importance of particle size and surface coating // *Environ. Sci. Technol.* 2012. V. 46. P. 8467-8474.

49. 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. 10637-10644.

50. Khlebtsov N.G., Dykman L.A. Biodistribution and toxicity of engineered gold nanoparticles: A review of *in vitro* and *in vivo* studies // *Chem. Soc. Rev.* 2011. V. 40. P. 1647-1671.

51. Khodakovskaya M., Dervishi E., Mahmood M., Xu Y., Li Z., Watanabe F., Biris A.S. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth // *ACS Nano*. 2009. V. 3. P. 3221-3227.

52. Koelmel J., Leland T., Wang H., Amarasiriwardena D., Xing B. Investigation of gold nanoparticles uptake and their tissue level distribution in rice plants by laser ablation-inductively coupled-mass spectrometry // *Environ. Pollut.* 2013. V. 174. P. 222-228.

53. Koo Y., Lukianova-Hleb E.Y., Pan J., Thompson S.M., Lapotko D.O., Braam J. In planta response of *Arabidopsis* to photothermal impact mediated by gold nanoparticles // *Small*. 2016. V. 12. P. 623-630.

54. Kumar V., Parvatam G., Ravishankar G.A. AgNO<sub>3</sub> – a potential regulator of ethylene activity and plant growth modulator // *Electron. J. Biotechnol.* 2009. V. 12. 1.

55. Kumar V., Guleria P., Kumar V., Yadav S.K. Gold nanoparticle exposure induces growth and yield enhancement in *Arabidopsis thaliana* // *Sci. Total Environ.* 2013. V. 461-462. P. 462-468.

56. Lewinski N., Colvin V., Drezek R. Cytotoxicity of nanoparticles // *Small*. 2008. V. 4. P. 26-49.

57. Li H., Ye X., Guo X., Geng Z., Wang G. Effects of surface ligands on the uptake and transport of gold nanoparticles in rice and tomato // *J. Hazard. Mater.* 2016. V. 314. P. 188-196.

58. Ma X., Geiser-Lee J., Deng Y., Kolmakov A. Interactions between engineered nanoparticles (ENPs) and plants: Phytotoxicity, uptake and accumulation // *Sci. Total Environ.* 2010. V. 408. P. 3053-3061.

59. Manchikanti P., Bandopadhyay T.K. Nanomaterials and effects on biological systems: development of effective regulatory norms // *NanoEthics*. 2010. V. 4. P. 77-83.
60. Masarovičová E., Kráľová K. Metal nanoparticles and plants // *Ecol. Chem. Eng. S*. 2013. V. 20. P. 9-22.
61. Moreno-Garrido I., Pérez S., Blasco J. Toxicity of silver and gold nanoparticles on marine microalgae // *Mar. Environ. Res*. 2015. V. 111. P. 60-73.
62. 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. 3804-3819.
63. Nanotechnology and Plant Sciences. Nanoparticles and their Impact on Plants // Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. - N.-Y.: Springer. 2015. 305 p.
64. 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. 372-386.
65. Notter D.A., Mitrano D.M., Nowack B. Are nanosized or dissolved metals more toxic in the environment? A meta-analysis // *Environ. Toxicol. Chem*. 2014. V. 33. P. 2733-2739.
66. Onelli E., Prescianotto-Baschong C., Caccianiga M., Moscatelli A. Clathrin-dependent and independent endocytic pathways in tobacco protoplasts revealed by labelling with charged nanogold // *J. Exp. Bot*. 2008. V. 59. P. 3051-3068.
67. Planchet E., Limami A.M. Amino acid synthesis under abiotic stress // In: *Amino Acids in Higher Plants* / Ed. D'Mello J.P.F. - Wallingford: CAB Int. 2015. P. 262-276.
68. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B. Differential stability of zein mRNA in developing corn kernel // *Plant Mol. Biol*. 1996. V. 31. P. 507-515.
69. Quigg A., Chin W.-C., Chen C.-S., Zhang S., Jiang Y., Miao A.-J., Schwehr K.A., Xu C., Santschi P.H. Direct and indirect toxic effects of engineered nanoparticles on algae: role of natural organic matter // *ACS Sustainable Chem. Eng*. 2013. V. 1. P. 686-702.
70. Rains D.W. Plant tissue and protoplast culture: applications to stress physiology and biochemistry // In: *Plants under Stress* / Eds. Jones H.G., Flowers T.J., Jones M.B. – Cambridge: Cambridge University Press. 2008. P. 181-196.
71. Raliya R., Tarafdar J.C., Singh S.K., Gautam R., Choudhary K., Maurino V.G., Saharan V. MgO nanoparticles biosynthesis and its effect on chlorophyll contents in the leaves of clusterbean (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) // *Adv. Sci. Eng. Med*. 2014. V. 6. P. 538-545.
72. Rathore I., Tarafdar J.C. Perspective of biosynthesized magnesium nanoparticles in foliar application of wheat plant // *J. Bionosci*. 2015. V. 9. P. 209-214.
73. Remédios C., Rosário F., Bastos V. Environmental nanoparticles interactions with plants: morphological, physiological, and genotoxic aspects // *J. Botany*. 2012. V. 2012. P. 751686.
74. Rico C.M., Majumdar S., Duarte-Gardea M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Interaction of nanoparticles with edible plants and their possible implications in the food chain // *J. Agric. Food Chem*. 2011. V. 59. P. 3485-3498.
75. Sabo-Attwood T., Unrine J.M., Stone J.W., Murphy C.J., Ghoshroy S., Blom D., Bertsch P.M., Newman L.A. Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings // *Nanotoxicology*. 2012. V. 6. P. 353-360.
76. Santos A.R., Miguel A.S., Tomaz L., Malhy R., Maycock C., Vaz Patto M.C., Fevereiro P., Oliva A. The impact of CdSe/ZnS Quantum Dots in cells of *Medicago sativa* in suspension culture // *J. Nanobiotechnol*. 2010. V. 8. P. 24.

77. Savithramma N., Ankanna S., Bhumi G. Effect of nanoparticles on seed germination and seedling growth of *Boswellia ovalifoliolata* – an endemic and endangered medicinal tree taxon / Nano Vision. 2012. V. 2. P. 61-68.

78. Schwab F., Zhai G., Kern M., Turner A., Schnoor J.L., Wiesner M.R. Barriers, pathways and processes for uptake, translocation and accumulation of nanomaterials in plants – Critical review // Nanotoxicology. 2016. V. 10. P. 257-278.

79. Sengupta J., Ghosh S., Datta P., Gomes A., Physiologically important metal nanoparticles and their toxicity // J. Nanosci. Nanotechnol. 2014. V. 14. P. 990-1006.

80. Shukla D., Krishnamurthy S., Sahi S.V. Genome wide transcriptome analysis reveals ABA mediated response in *Arabidopsis* during gold ( $\text{AuCl}_4^-$ ) treatment // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. 652.

81. Shukla D., Krishnamurthy S., Sahi S.V. Microarray analysis of *Arabidopsis* under gold exposure to identify putative genes involved in the synthesis of gold nanoparticles (AuNPs) // Genom. Data. 2015. V. 3. P. 100-102.

82. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Firoz M., Al-Kaishany M.Y. Role of Nanoparticles in Plants // In: Nanotechnology and Plant Sciences / Eds. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. - N.-Y.: Springer. 2015, P. 19-35.

83. Sosan A., Svistunenko D., Straltsova D., Tsiurkina K., Smolich I., Lawson T., Subramaniam S., Golovko V., Anderson D., Sokolik A., Colbeck I., Demidchik V. Engineered silver nanoparticles are sensed at the plasma membrane and dramatically modify the physiology of *Arabidopsis thaliana* plants // Plant J. 2016. V. 85. P. 245-257.

84. Su Y.H., Tu S.-L., Tseng S.-W., Chang Y.-C., Chang S.-H., Zhang W.-M. Influence of surface plasmon resonance on the emission intermittency of photoluminescence from gold nano-sea-urchins // Nanoscale. 2010. V. 2. P. 2639-2646.

85. Syu Y.-y., Hung J.-H., Chen J.-C., Chuang H.-w. Impacts of size and shape of silver nanoparticles on *Arabidopsis* plant growth and gene expression // Plant Physiol. Biochem. 2014. V. 83. P. 57-64.

86. Taylor A. Gold uptake and tolerance in *Arabidopsis* // PhD Thesis. 2011. University of York. 283 p.

87. Taylor A.F., Rylott E.L., Anderson C.W.N., Bruce N.C. Investigating the toxicity, uptake, nanoparticle formation and genetic response of plants to gold // PLoS One. 2014. V. 9. e93793.

88. Thul S.T., Sarangi B.K., Pandey R.A. Nanotechnology in agroecosystem: implications on plant productivity and its soil environment // Expert Opin. Environ. Biol. 2013. V. 2. 1.

89. Thwala M., Klaine S.J., Musee N. Interactions of metal-based engineered nanoparticles with aquatic higher plants: A review of the state of current knowledge // Environ. Toxicol. Chem. 2016 (in press).

90. Torney F., Trewyn B.G., Lin V.S.-Y., Wang K. Mesoporous silica nanoparticles deliver DNA and chemicals into plants // Nat. Nanotechnol. 2007. V. 2. P. 295-300.

91. Wang J., Koo Y., Alexander A., Yang Y., Westerhof S., Zhang Q., Schnoor J.L., Colvin V.L., Braam J., Alvarez P.J.J. Phytostimulation of poplars and *Arabidopsis* exposed to silver nanoparticles and  $\text{Ag}^+$  at sublethal concentrations // Environ. Sci. Technol. 2013. V. 47. P. 5442-5449.

92. Wang W.-N., Tarafdar J.C., Biswas P. Nanoparticle synthesis and delivery by an aerosol route for watermelon plant foliar uptake // J. Nanopart. Res. 2013. V. 15. 1417.

93. Wilson-Corral V., Anderson C.W., Rodriguez-Lopez M. Gold phytomining. A review of the relevance of this technology to mineral extraction in the 21st century // J. Environ. Manage. 2012. V. 111. P. 249-257.

94. Zhai G., Walters K.S., Peate D.W., Alvarez P.J., Schnoor J.L. Transport of gold nanoparticles through plasmodesmata and precipitation of gold ions in woody poplar // *Environ. Sci. Technol. Lett.* 2014. V. 1. P. 146-151.

95. 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. 12391-12398.

96. Zuverza-Mena N., Martínez-Fernández D., Du W., Hernandez-Viezcas J.A., Bonilla-Bird N., López-Moreno M.L., Komárek M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Exposure of engineered nanomaterials to plants: Insights into the physiological and biochemical responses-A review // *Plant Physiol. Biochem.* 2016 (in press).

97. 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.