

АГЛЯДЫ

УДК 581.17:620.3

В. М. ЮРИН¹, О. В. МОЛЧАН²

НАНОФИТОФИЗИОЛОГИЯ – ОДНО ИЗ ПЕРСПЕКТИВНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

¹Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь, e-mail: yurin@bsu.by

²Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
e-mail: olga_molchan@mail.ru

Изучение характера воздействия наночастиц на физиологические и биохимические процессы растительного организма позволило предположить, что морфофизиологические особенности растений (наличие полисахаридной клеточной стенки, вакуолей, корневой системы, фотосинтеза, минерального питания, водного обмена) обуславливают специфическое взаимодействие с наночастицами и наноконструкциями. Представляется важным выделить нанофизиологию растений (нанофитофизиологию) в качестве самостоятельного раздела нанобиологии.

Ключевые слова: физиология и биохимия растений, наночастицы, нанофитофизиология.

V. M. YURIN¹, O. V. MOLCHAN²

NANOPHYTOPHYSIOLOGY IS ONE OF THE IMPORTANT DIRECTIONS OF MODERN BIOLOGY

¹Belarusian State University, Minsk, Belarus, e-mail: yurin@bsu.by

²V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus,
e-mail: olga_molchan@mail.ru

Different physiological and biochemical processes mediated by nanoparticles in plants are reviewed. It can be concluded that the morphological and physiological characteristics of plants (the presence of polysaccharides of the cell wall, vacuole, the root system, photosynthesis, mineral nutrition, water exchange) could provide some specific interactions nanoparticles with plant organisms. It is very important to mark out plant nanophysiologie (nanophytophysiology) as a significance branch of nanobiology.

Keywords: plant physiology and biochemistry, nanoparticles, nanophytophysiology.

В настоящее время все большее внимание во всем мире уделяется перспективам развития нанотехнологий, т. е. технологий получения и использования веществ и материалов в диапазоне размеров частиц до 100 нм. Сегодня активно производится и тестируется широкий спектр наноматериалов, а также разработаны методы получения некоторых из них в макроколичествах [1]. Продукция наноиндустрии становится все более востребованной в различных сферах деятельности человека, поскольку характеризуется качественно новыми физико-химическими свойствами и биологическим действием, которые часто радикально отличаются от свойств этого же вещества в форме макросостояний. В связи с этим количество нанопродукции, производимой в мире, с каждым годом возрастает.

Несмотря на успешное применение химического синтеза, биологическая активность наночастиц изучена явно недостаточно. Сегодня во многих странах вкладываются большие средства в изучение положительного и негативного влияния наноматериалов на живые организмы. Так, например, правительство США на 2013 г. выделило для этих целей 1,6 млрд долларов [2]. В нашей

стране нанобиотехнология также является одним из приоритетных направлений научно-технической деятельности.

При этом большая часть работ сфокусирована на изучении терапевтической активности и цитотоксичности наночастиц по отношению к клеткам человека, животных и микроорганизмов [3–5]. Показано, что наночастицы могут быть использованы в качестве транспортных средств для доставки биологически активных соединений в клетки, как компоненты антиоксидантных, противовирусных и противоопухолевых препаратов.

Ряд публикаций посвящен изучению влияния наноматериалов на растительные организмы [5–9]. Очевидно, что нанотехнологии могут быть направлены на решение таких актуальных задач, связанных с производством продукции растениеводства, как повышение урожайности и устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным условиям окружающей среды, совершенствование технологических процессов производства и переработки сельскохозяйственного сырья, получение экологически безопасной продукции и устранение потерь качества продуктов при хранении [9].

Эффективность внедрения нанотехнологий в сельскохозяйственное производство невозможно без научно-информационного обеспечения. Задача современной науки состоит в том, чтобы заметить, правильно оценить и успешно применить на практике уникальные явления природы, связанные с использованием нанотехнологий. Еще К. А. Тимирязев писал, что физиология растений займет со временем такое же положение в отношении агрономии, какое физиология человека уже заняла по отношению к медицине. Как врач не может лечить больного, не зная физиологии человека, так и агроном не может работать, не зная физиологии растений. Очевидно, что целенаправленное использование нанотехнологий в растениеводстве невозможно без познания механизмов их влияния на физиолого-биохимические процессы в растениях. Для понимания общей картины поведения наночастиц в биологических и экологических системах необходимо выяснить фундаментальные закономерности их воздействия на отдельные живые организмы, в частности на растения на разных уровнях организации.

К настоящему времени в литературе имеются немногочисленные, однако убедительные данные по влиянию наноматериалов на физиолого-биохимические характеристики растений, что доказывает необходимость детализации вызываемых наноструктурами эффектов.

Наночастицы металлов. Предполагают, что прорастание семян можно стимулировать путем введения в них наночастиц металлов. Проникая через клеточную стенку растений, наночастицы металлов могут изменять структуру внутриклеточных молекул. Вследствие своих небольших размеров наночастицы могут связываться с нуклеиновыми кислотами (вызывая, например, образование аддуктов ДНК), белками, встраиваться в мембраны, проникать в клеточные органеллы и изменять функции биоструктур [10]. Включение наночастиц металлов может снизить образование супероксидов кислорода, что влияет на устойчивость растений к повреждению клетки в процессе окисления [11]. Было проведено исследование, которое должно было подтвердить или опровергнуть эту теорию. В эксперименте наночастицы диоксида титана вводили в семена шпината [12]. Эти частицы, по мнению ученых, должны были стимулировать поглощение органическими соединениями воды и кислорода в растении и уменьшить долю свободных радикалов, образующихся в процессе фотосинтеза. В результате было установлено, что растения после обработки фотосинтезировали втрое эффективнее, а образование хлорофилла возросло более чем на 45 %.

Однако, как показывают результаты исследований, нужно быть осторожным с «дозировкой» наноматериалов. Например, переизбыток наночастиц подавляет рост корней таких растений, как редька, рапс, салат и огурцы, а высокие концентрации ионов серебра являются токсичными для растений [13]. Также остается открытым вопрос о непредсказуемости действия некоторых наноматериалов в зависимости от вида растения, его физиологического состояния, размера наноматериалов и т. д. [14].

Имеются и другие данные о влиянии наночастиц металлов на растения [15–19]. Так, попадающие в почву наночастицы способны проникать в корни растений, замедлять их рост, усиливать поглощение загрязняющих веществ и увеличивать потребность растений в удобрениях. Растения сои, выращенные в почве, содержащей высокую концентрацию наночастиц оксида цинка, фор-

мировали меньше листьев по сравнению с контрольными растениями. В то же время наночастицы оксида церия ухудшали рост растений при всех протестированных концентрациях. При этом оксид цинка накапливался в листьях растений, а оксид церия – в формируемых корнями клубеньках. При максимальных дозах наночастиц оксида церия клубеньки не содержали азотфиксирующих бактерий.

Эффекты водных суспензий, содержащих наночастицы TiO_2 размером 5 нм и наночастицы Al_2O_3 размером 7 нм в различных концентрациях, на рост и содержание хлорофиллов а, b и каротиноидов в листьях растений фасоли обыкновенной, пшеницы мягкой яровой, амаранта оказались неоднозначными [17, 18]. Было установлено, что наиболее устойчивой культурой к действию данных наночастиц является фасоль. Растения пшеницы характеризуются выраженной избирательной чувствительностью к исследованным наночастицам, что определяет специфику изменения физиологических показателей, включая повышение урожайности растений после воздействия суспензией наночастиц TiO_2 . Отмечалось значительное повышение содержания амарантина при воздействии наночастиц TiO_2 и Al_2O_3 , что свидетельствует о специфической роли наночастиц в стимулировании биосинтеза амарантина [17].

Действие наночастиц железа на проростки *Triticum vulgare* зависело от типа экзогенного агента, его концентрации и времени воздействия. Наибольшую чувствительность проростков регистрировали при увеличении концентрации сульфата железа в среде, что проявлялось в снижении всхожести, ингибировании роста листьев и содержания фотосинтетических пигментов [19].

Накопление наночастиц в растениях может привести и к повреждению их ДНК. Так, было показано, что наночастицы оксида меди обладают способностью проникать в клетки растений и влиять на содержание белка и ДНК [20].

Углеродные нанотрубки. О возможности использования углеродных наноматериалов для повышения продуктивности культур, регуляции их роста и развития свидетельствуют также данные, опубликованные в ряде работ [5]. При этом результаты исследований, проведенных различными авторскими коллективами, неоднозначны. Так, J. E. Sañas с соавт. [21] были исследованы эффекты влияния однослойных (SWCNTs) и многослойных (MWCNTs) нанотрубок на 6 растений – кабачок, морковь, огурец, салат-латук, лук и томат. Для растений лука и огурца была показана стимуляция роста корня с образованием «обертывания» из углеродных нанотрубок. На корневую систему кабачка и моркови нанотрубки не влияли, а рост корня салата-латука и томата – ингибировали. Было обнаружено, что в корень растений нанотрубки не проникают.

В серии экспериментов, проведенных другой группой исследователей, семена риса прорастали после их обработки нанотрубками и растения культивировали в течение 6 мес. до сбора урожая [6]. Растения, полученные из семян второго поколения, были протестированы на присутствие углеродных наноматериалов в различных органах. Агрегаты SWCNTs были обнаружены в семенах, корнях, стеблях и листьях с использованием методов ИК и рамановской спектроскопии. В то же время поглощение MWCNTs было практически несущественным, MWCNTs аккумулировались в корнях и значительно задерживали прорастание семян риса. Согласно данным, полученным M. V. Khodakovskaya с соавт. [22, 23], MWCNTs повышали поглощение воды семенами томата, стимулируя их прорастание в концентрации 10–40 мг·л⁻¹. Еще одной группой авторов установлено, что обработка растений риса в течение 5 дней MWCNTs в высокой концентрации (2000 мг·л⁻¹) не оказывала существенного влияния на прорастание семян [24]. Похожие результаты получены и при исследовании корней пшеницы [25].

В культивируемых на агаровом геле проростках кукурузы, обработанных MWCNTs в различных концентрациях, отмечались значительные изменения процессов поглощения воды и роста [5]. Показано также, что MWCNTs стимулируют скорость прорастания и рост *Brassica juncea* [26]. Возможно, такие наночастицы повышают содержание влаги в семенах и стимулируют ее поглощение проростками.

Интерес представляют также исследования влияния модифицированных углеродных нанотрубок. Показано, что окисленные углеродные нанотрубки имеют большее влияние на прорастание семян, чем неокисленные, и действуют в более низких концентрациях. Так, например, окисленные MWCNTs в концентрации $2,3 \cdot 10^{-3}$ мг·мл⁻¹ стимулировали, а в концентрации $46 \cdot 10^{-3}$ мг·мл⁻¹

ингибировали прорастание семян горчицы [5]. Установлено, что таунит, углеродный наноматериал, содержащий функционализированные нанотрубки MWCNTs, стимулирует рост и пероксидазную активность в растениях *Onobrychis arenaria* [27]. Авторы работы предполагают, что в данной серии экспериментов происходит и поглощение, и транспорт нанотрубок в корневой системе и листьях растений.

Р. Miralles с соавт. [28] исследовали эффект модифицированных Fe_3O_4 -наночастицами MWCNTs в концентрации $2560 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ на прорастание семян люцерны и пшеницы. В результате было показано, что углеродные нанотрубки поглощаются только на поверхности корневой системы проростков люцерны и пшеницы, вызывая ее элонгацию. При этом существенного поглощения и транспорта нанотрубок по проводящей системе проростков авторами работы не отмечено.

М. V. Khodakovskaya с соавт. [23] также продемонстрировали влияние MWCNTs на растения томата от прорастания до цветения. Было обнаружено, что углеродные нанотрубки стимулируют накопление биомассы и цветение растений. Повышение продуктивности растений при этом составило 200 %. Авторы, таким образом, предполагают, что углеродные нанотрубки влияют на репродуктивную систему растений, хотя механизм этого воздействия пока не установлен.

Не меньше противоречий обнаруживается и при анализе эффектов нанотрубок на клеточные культуры. Было показано, что MWCNTs, с одной стороны, стимулируют образование и накопление активных форм кислорода в клетках суспензионной культуры риса, что приводит к гибели клеток, а с другой – увеличивают количество агрегатов и прирост сухой массы [29]. В клетках суспензионной культуры арабидопсиса MWCNTs ингибировали прирост сухой массы клеток, снижали содержание хлорофилла и активность супероксиддисмутазы [5].

Изучение влияния углеродных наноматериалов на накопление пестицидов в растениях цуккини, кукурузы, томата и сои [6] показало, что накопление таких пестицидов, как хлордан и ДДТ, редуцируется присутствием углеродных многостенных нанотрубок. Эффект воздействия варьировался в зависимости от вида растения, дисперсии, мобильности и транспорта наноматериалов. Кроме того, было показано, что углеродные нанотрубки способствуют выведению пестицидов из растительного организма [30].

Фуллерены. Опубликованные к настоящему времени результаты исследований о влиянии фуллеренов и их производных на растительный организм малочисленны и весьма противоречивы.

Было показано, что фуллерен C_{60} в концентрации $500 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ редуцирует прирост биомассы проростков кукурузы и сои [6]. Установлен также ингибиторный эффект одной из водорастворимых форм фуллерена $[\text{C}_{70}(\text{C}(\text{COOH})_2)_{4-8}]$ в концентрации $0,005\text{--}0,02 \text{ мг/мл}$ на рост проростков арабидопсиса [5]. С другой стороны, обнаружено, что полигидроксилированный фуллерен $[\text{C}_{60}(\text{OH})_{20}]$ в концентрации $0,9\text{--}47,2 \text{ нМ}$ стимулирует прорастание семян, накопление биомассы, а также увеличивает содержание противоопухолевых (кукурбитацин – на 74 %, ликопин – на 82 %) и антидиабетических (харантин – на 20 %, инулин – на 91 %) соединений в тканях тропической лианы *Momordica charantia* [31].

Таким образом, с одной стороны, показано, что наноматериалы во многих случаях влияют на прорастание семян, рост корней и другие процессы роста и развития растительного организма, в том числе и на накопление фармакологически ценных вторичных метаболитов. С другой стороны, данные, полученные различными группами исследователей на разных объектах, весьма противоречивы, что может быть обусловлено как видоспецифичностью и физиологическим состоянием исследуемых растений, так и особенностями химической структуры и концентрацией используемых наночастиц.

Возможно, что из-за малого размера наночастицы не распознаются защитными системами, поэтому они не подвергаются биотрансформации и не выводятся из организма. В результате накопления наночастиц в тканях растений и животных увеличивается их поступление в организм человека [2, 5].

Некоторыми авторами было сделано предположение, что при накоплении растительными тканями углеродных наночастиц повышается электрическая проводимость внутриклеточных растворов, изменяются концентрации солей, аминокислот, калия, фосфата, сахаров и т. д., что влияет на физиологическое состояние как самой растительной клетки, так и растительного орга-

низма в целом [5]. Активность аквапоринов (каналов, которые селективно транспортируют молекулы воды, контролируя осмотический потенциал ткани), также, возможно, регулируется наночастицами [5].

Не исключено, что различия в эффектах наночастиц связаны с их способностью (или неспособностью) проникать в растение, транспортироваться симпластически или через апопласт по растительному организму, оказывая влияние на физиологические и биохимические процессы. Многими исследователями показано, что наночастицы металлов и углеродные наноматериалы малого размера могут проникать в ткани и клетки растительных организмов. Проникновение наночастиц через оболочку семени и клеточную стенку в большинстве случаев зависит от их размера, концентрации и растворимости, и это является ключевым фактором влияния наночастиц на рост и продуктивность растений. Наночастицы большого размера в большинстве случаев в растительную клетку не проникают и адсорбируются на поверхности тканей. Хотя в работах [32, 33] было показано, что SWCNTs длиной до 500 нм, меченные флуоресцеинизотиоцианатом, проникают через клеточную стенку растений с помощью эндоцитоза. Поглощенный наноматериал при этом накапливается в растении в виде агрегатов. Агрегаты наночастиц обнаруживаются в основном в апопласте или в клетках и тканях, примыкающих к проводящей системе [5]. Некоторые наночастицы накапливаются в вакуолях, ядрах и пластидах.

Абсорбция наноматериалов зависит также от их взаимодействия с органическими материалами, определяется гетерогенной средой, которая препятствует их продвижению в растительных системах. Так, например, природные органические материалы, связываясь с углеродными нанотрубками и фуллеренами, повышают гидрофильность наноматериалов, способствуя их транспорту в растительном организме.

Таким образом, нанофитофизиология – быстро развивающаяся область исследований, которая может найти применение как в медицине и биотехнологии, так и в сельском хозяйстве. Очевидно, что получение наночастиц позволяет использовать их как регуляторные молекулы, а также для доставки регуляторных, адаптогенных или протекторных препаратов в растительные клетки для обеспечения защиты организма в стрессовой ситуации. Особо можно выделить использование наночастиц для трансформации генома и в качестве триггеров экспрессии генов растений [34]. При этом остается множество неисследованных аспектов действия наноматериалов. Неизученными остаются механизмы их поступления, накопления, транспорта и выхода из растительного организма, влияния на физиологические и биохимические процессы растений, экспрессию ряда генов. Отсутствие базовых знаний о механизмах взаимодействия наночастиц с растениями и быстрые успехи в синтезе новых материалов и их применении в промышленности приводят к возникновению диаметрально противоположных мнений, что диктует необходимость проведения углубленных исследований в данном направлении.

Следует отметить также использование растительных тест-объектов в оценке биобезопасности наноматериалов [35, 36]. В настоящее время активно разрабатываются модели и алгоритмы применения тест-систем с применением гидробионтов, таких, например, как *Chlorella vulgaris*, для идентификации и оценки экологической безопасности наночастиц [35]. Данные, приведенные в настоящем обзоре, свидетельствуют о том, что чувствительность физиологических и внутриклеточных биохимических процессов растений к воздействию наноматериалов позволит использовать не только водоросли, но и проростки, а также культуры клеток в качестве тест-объектов при условии установления закономерностей такого воздействия.

Особое значение для формирования нанофитофизиологии как самостоятельной отрасли знаний имеет непосредственное использование растений в индустрии наноматериалов. Разработка «зеленого» синтеза наночастиц предполагает использование растений не только в качестве биореакторов, но и их экстрактов. В первом случае синтез наночастиц осуществляется в нативных растениях, содержащих вирусоподобные частицы в качестве биоматрицы [37, 38]. Во втором случае получают наночастицы из солей соответствующих металлов с использованием экстрактов различных видов растений как восстанавливающих агентов [39–41]. Основные преимущества «зеленого» синтеза, альтернативного физико-химическим методам получения наночастиц, – низкая стоимость, короткое время получения продукта и биологическая безопасность.

Исходя из изложенного выше, можно заключить, что морфофизиологические особенности растений (наличие полисахаридной клеточной стенки, вакуолей, корневой системы, фотосинтеза, минерального питания, водного обмена), обуславливающие специфическое взаимодействие с наночастицами и наноконструкциями, позволяют обоснованно выделить нанофизиологию растений (наноплантофизиологию) в качестве самостоятельного раздела биологии.

Список использованной литературы

1. Балоян, Б. М. Наноматериалы. Классификация, особенности свойств, применение и технологии получения / Б. М. Балоян // Междунар. университет природы, общества и человека. – М., 2007. – 124 с.
2. Макаров, Д. В. Экологическая опасность нанопорошков / Д. В. Макаров // Вестн. КРАУНЦ. Физ.-мат. науки. – 2013. – № 1 (6). – С. 73–79.
3. Dugan, L. L. Carboxyfullerenes as neuroprotective agents / L. L. Dugan // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 9434–9439.
4. Dugan, L. L. Fullerene based antioxidants and neurodegenerative disorders / L. L. Dugan // Parkinson Relat Disord. – 2001. – Vol. 7. – P. 243–246.
5. Husen, A. Carbon and fullerene nanomaterials in plant system / A. Husen // J. of Nanobiotechnol. – 2014. – Vol. 12. – P. 16.
6. Torre-Roche, R. D. L. Multiwalled carbon nanotubes and C₆₀ fullerenes differentially impact the accumulation of weathered pesticides in four agricultural plants / R. D. L. Torre-Roche // Environ. Sci. Technol. – 2013. – Vol. 47. – P. 12539–12547.
7. Kole, C. Nanobiotechnology can boost crop production and quality: first evidence from increased plant biomass, fruit yield and phytomedicine content in bitter melon (*Momordica charantia*) / C. Kole // BMC Biotechnol. – 2013. – Vol. 13. – P. 37.
8. Ling, Y. Растения способны накапливать наночастицы в тканях / Y. Ling, D. Yatts // URL: http://pronano.ru/index.php?option=com_content&task=
9. Нанотехнологии и наноматериалы в агропромышленном комплексе / В. Ф. Федоренко [и др.]. – М.: Росинформ-агротех, 2011. – 312 с.
10. Андрусишина, И. Н. Наночастицы металлов: способы получения, физико-химические свойства, методы исследования и оценка токсичности / И. Н. Андрусишина // Сучасні проблеми токсикології. – 2011. – № 3. – С. 5–14.
11. Ling, Y. Particle surface characteristics may play an important role in phytotoxicity of alumina nanoparticles / Y. Ling, D. Yatts // Toxicol. Lett. – 2005. – Vol. 158. – P. 122–132.
12. Lin, D. Phytotoxicity of nanoparticles: inhibition of seed germination and root growth // Environ. Pollut. – 2007. – Vol. 150. – P. 243–250.
13. Yatts, D. Nanoparticles could have a negative effect on plant growth / D. Yatts, Y. Ling // Nanotechnol. News. – 2007. – N 3. – P. 86–92.
14. Differential cytotoxicity exhibited by silica nanowires and nanoparticles / A. Adili [et al.] // Nanotoxicology. – 2008. – Vol. 2, iss. 1. – P. 1–8.
15. Uptake, translocation and accumulation of manufactured iron oxide nanoparticles by pumpkin plants / H. Zhu [et al.] // J. Environ. Monitoring. – 2008. – N 10. – P. 713–717.
16. Райкова, А. П. Исследование влияния ультрадисперсных порошков металлов, полученных различными способами, на рост и развитие растений / А. П. Райкова, Л. А. Паничкин, Н. Н. Райкова // Нанотехнологии и информационные технологии – технологии XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. – М., 2006. – С. 108–111.
17. Влияние наночастиц диоксида титана и оксида алюминия на морфофизиологические показатели растений / Т. П. Астафурова [и др.] // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. – 2011. – № 1 (13). – С. 113–122.
18. Hernandez-Viezcas, J. A. In situ synchrotron X-ray fluorescence mapping and speciation of CeO₂ and ZnO nanoparticles in soil cultivated soybean (*Glycine max*) / J. A. Hernandez-Viezcas // ACS Nano. – 2013. – Vol. 7 (2). – P. 1415–1423.
19. Лебедев, С. В. Оценка влияния наночастиц железа Fe⁰, наночастиц магнетита Fe₃O₄ и сульфата железа (II) FeSO₄ на содержание фотосинтетических пигментов *Triticum vulgare* / С. В. Лебедев, А. М. Короткова, Е. А. Осипова // Физиол. раст. – 2014. – Т. 61, № 4. – С. 108–111.
20. Thul, S. T. Nanotechnology in agroecosystem: implications on plant productivity and its soil environment / S. T. Thul [et al.] // Expert Opin. Environ. Biol. – 2013. – Vol. 2. – P. 1–7.
21. Effects of functionalized and non functionalized single-walled carbon nanotubes on root elongation of select crop species / J. E. Cañas [et al.] // Environ. Toxicol. Chem. – 2008. – Vol. 27. – P. 1922–1931.
22. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth / M. V. Khodakovskaya [et al.] // ACS Nano. – 2009. – Vol. 3. – P. 3221–3227.
23. Carbon nanotubes as plant growth regulators: effects on tomato growth, reproductive system, and soil microbial community / M. V. Khodakovskaya [et al.] // Small. – 2013. – Vol. 14. – P. 115–123.
24. Uptake, translocation, and transmission of carbon nanomaterials in rice plants / S. Lin [et al.] // Small. – 2009. – Vol. 5. – P. 1128–1132.
25. Wild, E. Novel method for the direct visualization of in vivo nanomaterials and chemical interactions in plants / E. Wild, K. C. Jones // Environ. Sci. Technol. – 2009. – Vol. 43. – P. 5290–5294.
26. Beneficial role of carbon nanotubes on mustard plant growth: an agricultural prospect / A. Mondal [et al.] // Nanopart. Res. – 2011. – Vol. 13. – P. 4519–4528.

27. Uptake and accumulation of multiwalled carbon nanotubes change the morphometric and biochemical characteristics of *Onobrychis arenaria* seedlings / S. Elena [et al.] // *Fron. Chem. Sci. Eng.* – 2012. – Vol. 6. – P. 132–138.
28. Multiwalled carbon nanotubes in alfalfa and wheat: toxicology and uptake / P. Miralles [et al.] // *J. Soc. Interf.* – 2012. – Vol. 9. – P. 3514–3527.
29. Tan, X. M. Studies on toxicity of multiwalled carbon nanotubes on suspension rice cells / X. M. Tan, C. Lin, B. Fugetsu // *Carbon.* – 2009. – Vol. 47. – P. 3479–3487.
30. Perez-de-Luque, A. Nanotechnology for parasitic plant control / A. Perez-de-Luque, D. Rubiales // *Pest Manag. Sci.* – 2009. – Vol. 65. – P. 540–545.
31. Nanobiotechnology can boost crop production and quality: first evidence from increased plant biomass, fruit yield and phytochemistry content in bitter melon (*Momordica charantia*) / C. Kole [et al.] // *BMC Biotechnol.* – 2013. – Vol. 13. – P. 37.
32. Carbon nanotubes as molecular transporters for walled plant cells / Q. Liu [et al.] // *Nano Lett.* – 2009. – Vol. 9. – P. 1007–1010.
33. Endocytosis, actin cytoskeleton, and signaling / J. Samaj [et al.] // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 135. – P. 1150–1160.
34. Nanoparticulate material delivery to plants / R. Nair [et al.] // *Plant Sci.* – 2010. – N 179. – P. 163–164.
35. Биотестирование наноматериалов: о возможности транслокации наночастиц в пищевые сети / Ю. Н. Моргалев [и др.] // *Рос. нанотехнологии.* – 2010. – Т. 5, № 11. – С. 131–135.
36. Biotests and biosensors for ecotoxicology of metal oxide nanoparticles: a minireview / A. Kahru [et al.] // *Sensors.* – 2008. – Vol. 8. – P. 5153–5170.
37. Engineered Tobacco mosaic virus mutants with distinct physical characteristics in planta and enhanced metallization properties / A. Kadri [et al.] // *Virus Res.* – 2011. – Vol. 157. – P. 35–46.
38. Virus templated metallic nanoparticles / A. A. Aljabali [et al.] // *Nanoscale.* – 2010. – Vol. 2. – P. 2596–2600.
39. Rapid synthesis of Au, Ag and bimetallic Au core-Ag shell nanoparticles using Neem (*Azadirachta indica*) leaf broth / S. Shiv Shankar [et al.] // *J. Colloid Inter. Sci.* – 2004. – Vol. 275. – P. 496–502.
40. Biosynthesis of silver and gold nanoparticles by novel sundried *Cinnamomum canphora* leaf / J. Huang [et al.] // *Nanotechnology.* – 2007. – Vol. 18. – P. 1–11.
41. Synthesis of gold nanotriangles and silver nanoparticles using Aloe vera plant extract / P. S. Chandra [et al.] // *Biotechnol. Prog.* – 2006. – Vol. 22. – P. 577–583.

Поступила в редакцию 08.06.2015