

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 546.26; 581.1; 633.16

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-74-87>

Поступила в редакцию 24.06.2020

Received 24.06.2020

О. В. Молчан, Е. С. Зубей

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

ВЛИЯНИЕ ФУЛЛЕРЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ В ГИДРОПОННОЙ КУЛЬТУРЕ

Аннотация. Изучены различия в ответной реакции на действие фуллера растений ячменя (*Hordeum vulgare* L., сорт Якуб), выращенных в гидропонной культуре (в дистиллированной воде и в питательном растворе Кнопа) с добавлением фуллера C_{60} (10 или 50 мг/л). В течение вегетации в первом листе оценивали содержание хлорофилла, флавонолов и индекс азотного баланса (NBI). В конце эксперимента определяли относительную скорость потери воды (ОПВ) листьями, а также сухую массу корней и листьев.

Влияние фуллера на физиолого-биохимические показатели растений ячменя зависело от концентрации данных наночастиц и наличия питательных элементов в среде культивирования. При добавлении 10 мг/л фуллера все исследованные параметры были, как правило, на уровне контрольных значений. В то же время экспозиция с 50 мг/л фуллера стимулировала снижение содержания хлорофилла и флавонолов в первом листе, увеличивала ОПВ листьями и замедляла рост растений ячменя, выращиваемых в воде. При внесении 50 мг/л фуллера в раствор Кнопа содержание хлорофилла в первом листе возрастало, накопление флавонолов практически не менялось, более длительным было повышение NBI. При этом увеличивалась сухая масса листьев, а достоверных изменений ОПВ листьями и роста корня отмечено не было. Предполагается, что различия в чувствительности растений к фуллерену при их выращивании в воде и в питательном растворе Кнопа связаны, с одной стороны, с их анатомо-морфологическими и физиолого-биохимическими особенностями, включая активность механизмов детоксикации, с другой – с возможными изменением физико-химических свойств наночастиц в растворе солей, активацией доставки питательных элементов с помощью фуллера и влиянием на процессы, обуславливающие замедление старения первого листа.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., фуллерен, питательный раствор Кнопа, хлорофилл, флавонолы, NBI, относительная потеря воды, сухая масса

Для цитирования: Молчан, О. В. Влияние фуллера на физиолого-биохимические параметры растений ячменя в гидропонной культуре / О. В. Молчан, Е. С. Зубей // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биял. навук. – 2021. – Т. 66, № 1. – С. 74–87. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-74-87>

Olga V. Molchan, Ekaterina S. Zubei

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

THE EFFECT OF FULLERENE ON THE PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS OF BARLEY PLANTS IN HYDROPONIC CULTURE

Abstract. The differences in the response to the action of fullerene of barley plants (*Hordeum vulgare* L., cultivar Yakub) grown in water culture (in distilled water or Knop's nutrient solution) with the addition of fullerene C_{60} (10 or 50 mg/l) were studied. The content of chlorophyll, flavonols, and nitrogen balance index (NBI) were evaluated in the 1st leaf during the growing. At the end of the experiment, the relative rate of water loss (RWL) by the leaves was determined, as well as the dry mass of the roots and shoots.

The effect of fullerene on the physiological and biochemical parameters of barley plants depended on the concentration of these nanoparticles and the presence of nutrients in the cultivation medium. Under the action of 10 mg/l of fullerene, all investigated parameters were mainly maintained at the level of control values. At the same time, exposure to 50 mg/l of fullerene stimulated a decrease in the content of chlorophyll and flavonols in the first leaf, increased the relative loss of water by the leaves, and slowed down the growth of barley plants grown in water. When 50 mg/l of fullerene was added to the Knop solution, the chlorophyll content in the first leaf increased, the accumulation of flavonols practically did not change, and the NBI increase was more prolonged. In this case, the dry mass of shoots increased, and no significant changes in the relative loss of water by the leaves and root growth were noted. It is assumed that differences in the sensitivity of plants to fullerene during their growth in water and Knop's nutrient solution are associated, on the one hand, with their anatomical, morphological, and physiological and biochemical characteristics, including the activity of detoxification mechanisms, and, on the other, with possible changes in physicochemical properties nanoparticles in a solution of salts, activation of the delivery of nutrients with the help of fullerene and the influence on the processes that cause the aging of the first leaf to slow down.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., fullerene, Knop's nutrient solution, chlorophyll, flavonols, NBI, relative loss of water, dry weight

For citation: Molchan O. V., Zubei E. S. The effect of fullerene on the physiological and biochemical parameters of barley plants in hydroponic culture. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 1, pp. 74–87 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-74-87>

Введение. Углеродные наноматериалы (графен, нанотрубки, фуллерены) являются сегодня весьма востребованными и широко используются в различных областях – медицине, экологии и биотехнологии и др. Свойства наноматериалов вызывают все больший интерес, но при этом биологическая активность и механизмы их действия на живые организмы, особенно на растения, изучены явно недостаточно. В основном проводится оценка их терапевтической активности и цитотоксичности по отношению к клеткам животных и микроорганизмов. В то же время очевидно, что структурные и физиологические особенности растений (наличие полисахаридной клеточной стенки, вакуолей, корневой системы, фотосинтеза, минерального питания, водного обмена) будут обуславливать специфическое взаимодействие с наночастицами и наноконструкциями [1].

Фуллерены – сферические молекулы с симметрично расположенными атомами углерода. Наиболее распространенным является фуллерен C_{60} . Биоактивные свойства фуллеренов, их форм и производных являются предметом интенсивных исследований в последнее десятилетие. Их форма, а также функциональный потенциал, в том числе возможность иммобилизации различных биоактивных молекул и способность взаимодействовать со свободными радикалами, позволяют отнести фуллерены к перспективным наноразмерным носителям лекарственных средств, с помощью которых можно снижать токсические эффекты препаратов при химиотерапии, сорбировать органические поллютанты, такие, например, как инсектицид линдан и стойкие полихлорированные бифенилы [1–4]. Также показано, что фуллерены могут иммобилизовать в почве и гидропонных растворах остатки пестицидов [5, 6]. С другой стороны, обнаружено увеличение накопления поллютантов в растении в присутствии фуллеренов, зависящее от вида растения, свойств субстрата и концентрации наночастиц [3, 4]. Значительные преимущества углеродных наночастиц для использования в качестве сорбентов обеспечивают их большая площадь поверхности, механическая и термическая стабильность и потенциальные антибактериальные свойства.

Опубликованные к настоящему времени результаты исследований влияния фуллеренов, их форм и производных на растительный организм не только малочисленны, но и противоречивы. Ряд исследователей отмечают негативное влияние фуллерена C_{60} (ингибирование фотосинтеза и поглощение магния у фитопланктона, ингибирование роста и накопления хлорофилла у ряски, редукция прироста биомассы проростков кукурузы и сои) [5, 7, 8]. С другой стороны, установлено, что фуллерены не влияют на прорастание семян пшеницы, риса, огурца, предположительно из-за непроницаемости кожуры семени [9]. В то же время фуллеролы, водорастворимые функционализированные ОН-фуллерены, часто оказывают положительные эффекты на рост растений: показаны стимуляция клеточных делений в культурах зеленых водорослей *Pseudokirchneriella subcapitata* и роста гипокотыля *A. thaliana*, увеличение количества и размера плодов *Momordica charantia*, повышение содержания биоактивных соединений кукурбитацина, ликопина и инулина [1–4, 10]. Точный механизм регуляции роста растений под действием фуллеренов и их производных не ясен, но предполагается, что он может быть обусловлен в том числе и их про- или антиоксидантными свойствами либо имитацией ферментативной активности [11].

Таким образом, уникальные физико-химические свойства фуллеренов и их функционализированных производных позволяют широко использовать данные наночастицы в биотехнологии и сельском хозяйстве. Очевидно, что внедрение этих разработок сдерживается недостатком базовых знаний о механизмах взаимодействия наночастиц с растениями. Неизученными остаются как эффекты их влияния на физиологические и биохимические процессы в растениях, так и особенности их поступления, накопления, транспорта и выхода из растительного организма. В целом ряде исследований отмечается противоречивость данных о влиянии фуллеренов и их производных на растительный организм. При этом характер эффектов наночастиц определяется, возможно, не только их физической природой, размерами, структурой и концентрацией, но и условиями

произрастания и физиологического состояния растения – объекта исследования. Зависимость эффектов наночастиц от условий выращивания и, таким образом, от физиологического состояния растений, скорее всего, обусловлена различиями в соотношении уровня гормонов, содержания пигментов, скорости фотосинтеза и дыхания, эффективности водообмена, дифференциальной активности генома. От активности физиологических процессов зависят и особенности адаптивных реакций растений на внешние сигналы, в том числе на наночастицы. Таким образом, исследования влияния фуллерена на физиолого-биохимические процессы растений при их выращивании в различных условиях в настоящее время весьма актуальны.

Цель данной работы – изучить особенности влияния фуллерена C_{60} в различных концентрациях на физиолого-биохимические параметры растений ячменя в течение 14 дней культивирования в воде и в питательном растворе Кнопа.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования являлись растения ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Якуб. Семена проращивали согласно ГОСТу [12]. В возрасте 3 сут (фаза прорастания семян) проростки переносили в специальные пластиковые контейнеры, содержащие дистиллированную воду или питательный раствор Кнопа. Далее проростки выращивали в водной культуре с периодической аэрацией корнеобитаемой среды при люминесцентном освещении (плотность потока фотонов $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, фотопериод 16 ч) и температуре $23 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$. Фуллерен C_{60} (10 или 50 мг/л) производства НПК «Нео-ТекПродакт» (г. Санкт-Петербург) добавляли в среду культивирования непосредственно перед высадкой проростков.

В течение вегетации на 5, 7, 11 и 14-е сутки после переноса в среду культивирования (всходы, появление третьего листа) оценивали содержание хлорофилла, флавонолов и индекса азотного баланса (NBI) в первом листе с помощью неинвазивного оптического сенсора Dualex (FORCE-A, Orsay, Франция) [13]. В конце опыта определяли относительную скорость потери воды (ОПВ) изолированными листьями согласно [14], а также сухую массу корней и побегов 17-дневных растений.

Использовали не менее 30 растений для каждого варианта эксперимента в трех биологических повторностях. Для обработки полученных результатов применяли стандартные методы вариационной статистики. Данные приведены как среднее арифметическое (\bar{x}) \pm ошибка средней величины (S_x) [15]. Различия средних показателей считали достоверными при $p < 0,05$ [15].

Результаты и их обсуждение. Важность обеспечения оптимального развития растения на ранних стадиях, особенно в фазе всходов, когда повышена чувствительность к факторам окружающей среды, сегодня хорошо известна. Под воздействием стрессоров может происходить значительное замедление роста и развития растений, обусловленное в том числе снижением роста и фотосинтетической активности первого листа. При этом от эффективности его функционирования во многом зависит не только развитие надземной части растения, но и формирование корневой системы, что особенно важно на этапе фазы всходов, когда повышенной является чувствительность к засухе. Кроме того, первый лист растений злаковых культур часто используют как удобную модель для изучения изменений, происходящих в процессе роста, развития и старения листа.

В связи с изложенным выше одной из задач данного исследования была оценка влияния фуллерена на физиолого-биохимические параметры первого листа растений в течение 5–14 сут (фаза всходов) их культивирования в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа (рис. 1–3). Поскольку физиологическое состояние первого листа проростков напрямую связано с активностью структурных компонентов фотосинтетического аппарата, прежде всего было изучено изменение содержания хлорофилла под действием фуллерена (см. рис. 1).

Обнаружение возрастных изменений в содержании фотосинтетических пигментов первого листа в течение 14 сут культивирования растений было ожидаемым. Известно, что максимальные скорости фотосинтеза в первом листе проростка ячменя сохраняются в течение очень короткого временного интервала. В листьях, достигших предельных размеров, начинаются процессы старения, снижается интенсивность фотосинтеза и дыхания, деградируют хлоропласты и т. д. В то же время, как видно на рис. 1, добавление 10 мг/л фуллерена при выращивании проростков в воде (контроль) усиливало снижение содержания хлорофилла в первом листе только к 14-м суткам. Добавление 50 мг/л фуллерена приводило к значимому снижению содержания хлорофилла от-

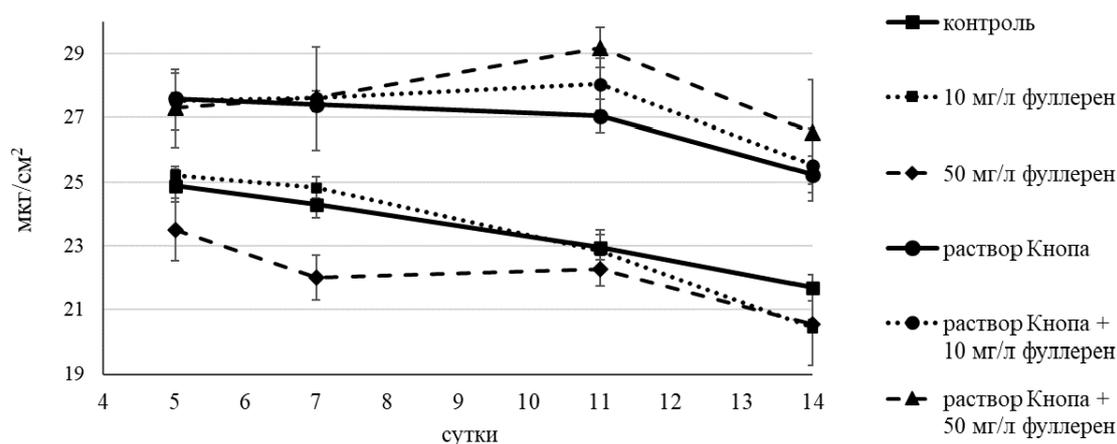


Рис. 1. Влияние фуллерена на содержание хлорофилла в первом листе растений ячменя при выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа в течение 5–14 сут

Fig. 1. The effect of fullerene on the chlorophyll content in the first leaf of barley plants when grown in water (control) and in Knop's nutrient solution for 5–14 days

носителю контроля уже после 5 сут культивирования. Через 11 сут культивирования растений в воде в присутствии фуллеренов содержание хлорофилла в листьях ячменя было снижено относительно контрольного значения, однако различия были недостоверными.

Внесение питательных элементов (раствор Кнопа) приводило к существенному повышению содержания хлорофилла в первом листе проростков и способствовало задержке его деградации по сравнению с контролем (рис. 1). Тем не менее, и в присутствии фуллерена, и без его добавления в среду культивирования к 14-м суткам выявлено снижение уровня фотосинтетических пигментов, что, вероятно, связано как с процессами старения, так и с быстро возрастающей активностью второго листа. При этом важно отметить, что добавление 50 мг/л фуллерена в питательную среду Кнопа не только не приводило к снижению содержания хлорофилла, а, напротив, к 11-м суткам повышало его. В течение первых 7 сут экспозиции растений на растворе Кнопа (5- и 7-дневные проростки) в присутствии фуллерена эффектов наночастиц не выявлено. Не отмечалось также и достоверных изменений содержания пигментов под влиянием 10 мг/л фуллерена. Возможно, что для проявления эффекта необходимо накопление наночастиц до определенного уровня.

Для выяснения механизмов, которые приводят к увеличению содержания хлорофилла в присутствии фуллерена в питательном растворе Кнопа, требуется проведение специальных исследований. Одним из возможных вариантов может быть генерация дополнительного фотоэлектрoхимического потока электронов к реакционным центрам фотосистем. Например, к настоящему времени получены результаты, которые показывают, что углеродные нанотрубки могут оптимизировать преобразование световой энергии в хлоропластах шпината *in vivo* и *ex vivo* [16, 17]. Наночастицы поглощают свет в широком диапазоне длин волн в области УФ, видимого и ближнего ИК-излучения, а, будучи встроенными в хлоропласты, они, возможно, могут усиливать световые реакции фотосинтеза. Кроме того, известна способность ряда наночастиц, в том числе фуллеренов, регулировать содержание активных форм кислорода в клетках растений, влияя таким образом на эффективность и стабильность работы фотосинтетического аппарата [18–20].

Изменение содержания хлорофилла и активности фотосинтетического аппарата в процессе роста и развития первого листа сопровождается изменением состояния антиоксидантных систем, в том числе содержания фенольных соединений. Поэтому нами был также проведен анализ влияния фуллерена на уровень флавонолов в эпидермисе первого листа проростков ячменя (рис. 2).

Как и следовало ожидать, содержание флавонолов в клетках эпидермиса первого листа проростков было почти в 1,5 раза выше при их выращивании в воде, чем в растворе Кнопа. Фуллерен

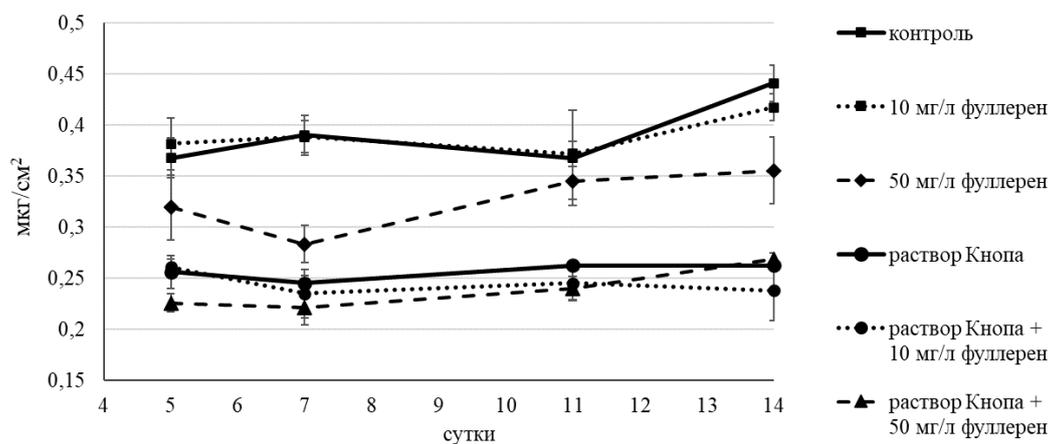


Рис. 2. Влияние фуллерена на содержание флавонолов в эпидермисе первого листа растений ячменя при выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа в течение 5–14 сут

Fig. 2. The effect of fullerene on the flavonol content in the epidermis of the first leaf of barley plants when grown in water (control) and in Knop's nutrient solution for 5–14 days

в концентрации 10 мг/л не оказывал влияния на содержание флавонолов вне зависимости от наличия в среде питательных элементов (рис. 2).

В то же время добавление 50 мг/л фуллерена снижало накопление флавонолов, особенно у растений, выращенных в воде. К 14-м суткам отмечено дополнительное увеличение количества данных фенольных соединений, вероятно связанное с повышением уровня АФК в процессе старения листа растений, выращиваемых в воде. При культивировании растений в растворе Кнопа достоверного влияния фуллерена на накопление флавонолов в эпидермисе первого листа не обнаружено, хотя средние значения были ниже контрольных (рис. 2).

Следует отметить, что содержание фенольных соединений, в том числе флавонолов, в процессе роста и развития проростка за короткое время меняется кардинально. С одной стороны, это связано с активацией в фазе прорастания метаболических процессов [21–23], с другой – с тем, что изменяется уровень накопления фенольных соединений как мощных антиоксидантов в процессе старения листа [23]. Поэтому влияние фуллерена на накопление флавонолов в эпидермисе первого листа на фоне значительных модификаций их метаболизма, обусловленных процессами роста и развития, может быть не столь выраженным. В то же время ранее нами также было показано снижение содержания суммы фенольных соединений в проростках ячменя под действием фуллеренола, гидроксильированного производного фуллерена [24]. Можно предположить, что снижение содержания фенольных соединений в тканях проростков ячменя под действием фуллерена и его водорастворимых производных обусловлено их собственной антиоксидантной активностью.

Следующим проанализированным параметром был NBI, который отражает обеспеченность растения азотом [13]. Как видно на рис. 3, добавление элементов питания в среднем в 1,5 раза повышает NBI первого листа проростка, хотя и не предотвращает его снижение к 14-м суткам. Так, с 5-х по 14-е сутки индекс снижается в среднем на 20 отн. ед. при выращивании в воде и на 10 отн. ед. при выращивании в питательном растворе Кнопа.

Под действием фуллерена в концентрации 10 мг/л достоверных отличий от контроля не отмечено. Однако обращает на себя внимание увеличение NBI под влиянием 50 мг/л фуллерена в листьях проростков, выращенных как в воде (5- и 7-дневные растения), так и в питательном растворе Кнопа (5-, 7- и 11-дневные растения) по сравнению с соответствующими контролями. Причем у проростков, выращенных в растворе Кнопа, увеличение индекса было более длительным и выраженным (в среднем 20 отн. ед.).

Таким образом, эффект влияния фуллерена на содержание хлорофилла, флавонолов и NBI первого листа проростков ячменя проявлялся только при концентрации наночастиц 50 мг/л. Кроме того, результаты экспериментов показали различия в ответной реакции растений, культиви-

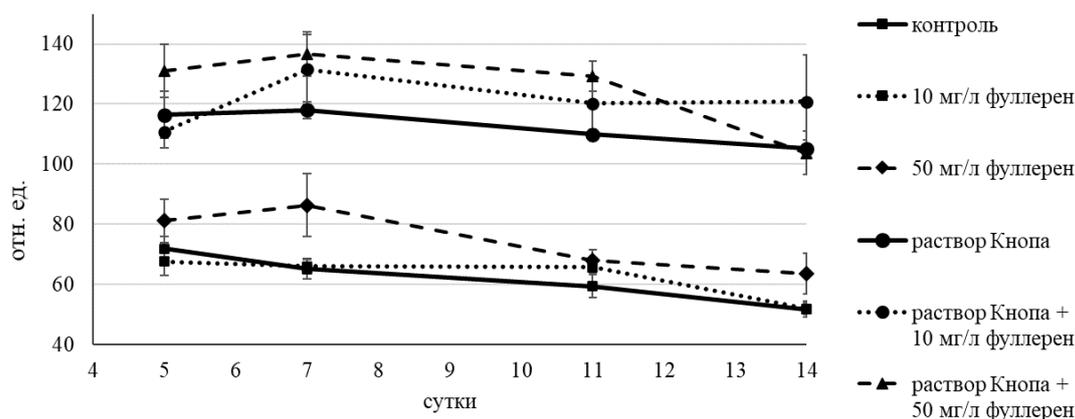


Рис. 3. Влияние фуллерена на индекс азотного баланса первого листа растений ячменя при выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа в течение 5–14 сут

Fig. 3. The effect of fullerene on the nitrogen balance index of the first leaf of barley plants when grown in water (control) or in Knop's nutrient solution for 5–14 days

вируемых в воде и в растворе Кнопа, на действие фуллерена. Возможно, присутствие питательных элементов в среде не только ускоряет ростовые процессы, но и делает растение более устойчивым к воздействию наночастиц. Сходные данные были получены ранее и некоторыми другими авторами. Например, было показано, что по большинству изученных показателей роста и параметров фотосинтетической активности развитые 7-дневные растения ячменя более устойчивы к присутствию в среде кадмия, чем 3-дневные [25]. Также следует отметить, что внесение 50 мг/л фуллерена в раствор Кнопа приводило к замедлению процессов старения первого листа растений ячменя. Полученные результаты в целом согласуются с ранее установленными закономерностями. Так, показано [26], что внесение азота уже на 2–4-е сутки культивирования проростков ячменя приводит к стимуляции как фотосинтетической активности, так и скорости ростовых процессов. Авторы отмечают, что раннее поступление внешнего азота может быть важным для контроля роста и фотосинтетической активности первого листа. При этом к 14-м суткам исследователи отмечают снижение фотосинтетической активности первого листа как при добавлении азота, так и без него, поскольку эти процессы генетически детерминированы.

Особый интерес представляла оценка влияния фуллерена на физиологическое состояние проростка в целом, особенно на параметры водного обмена и накопление биомассы. Недостаток воды в начале вегетативного развития злаковых культур – наиболее существенный фактор, лимитирующий рост, а на последующих стадиях – и урожай. Поэтому представлялось важным оценить один из ключевых параметров водного обмена растений ячменя – относительную скорость потери воды изолированными листьями (рис. 4).

Как видно на рис. 4, повышение ОПВ под действием фуллерена при выращивании в воде было достаточно выраженным, а у растений, растущих в растворе Кнопа в присутствии 10 и 50 мг/л фуллерена, этот параметр достоверно не изменялся. В то же время при выращивании растений в питательном растворе Кнопа ОПВ достоверно не отличалась от контроля, хотя среднее значение параметра было несколько ниже. Также следует отметить, что если достоверных различий между ОПВ контрольных вариантов (вода и раствор Кнопа) не обнаруживалось, то при сравнении проростков, выращенных при экспозиции с фуллереном, у растений на растворе Кнопа данный параметр был значительно ниже, чем у выращенных в воде. Повышение скорости водоотдачи листьями может быть связано с изменением активности аквапоринов плазматической мембраны.

Данных об изменении параметров водного обмена в растениях под действием углеродных наночастиц в литературе к настоящему времени очень мало. Например, была показана стимуляция углеродными нанотрубками процессов поглощения воды семенами томата [3, 4]. С другой стороны, было установлено, что фуллерены и нанотрубки могут поглощаться из раствора и нака-

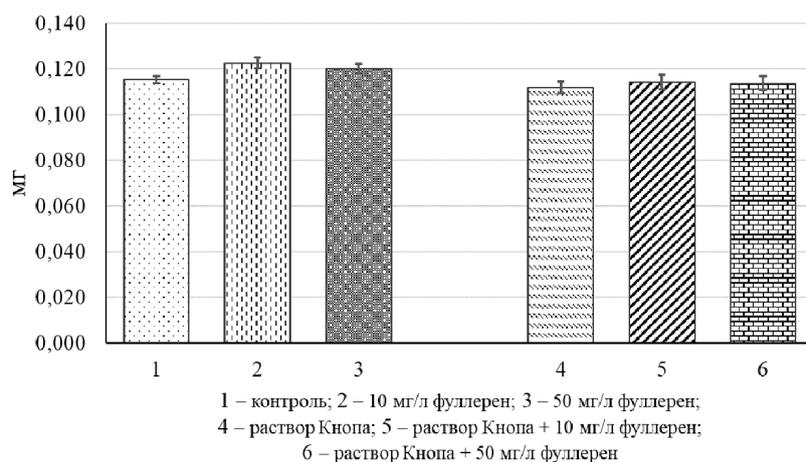


Рис. 4. Влияние фуллерена на относительную потерю воды изолированными листьями 17-дневных растений ячменя при выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кноп в течение 14 сут

Fig. 4. The effect of fullerene on the relative loss of water by isolated leaves of 17 day old barley plants when grown in water (control) and in Knop's nutrient solution for 14 days

пливаться в семенах и корнях риса, что препятствует поступлению воды и питательных веществ и приводит к замедлению развития растений [3, 4]. Также предполагается, что активность аквапоринов регулируется наночастицами [3, 4]. Однако практически нет информации об изменении параметра ОПВ под действием углеродных наночастиц. ОПВ обычно расценивают как достаточно надежный параметр водного стресса [27, 28]. Этот показатель часто используют при скрининге сортов для определения их засухоустойчивости: засухоустойчивые сорта характеризуются более низкими проницаемостью мембран и относительной потерей воды изолированными листьями. Например, параметр ОПВ был использован для оценки засухоустойчивости сортов пшеницы [29–31]. Таким образом, поскольку ранее многими авторами между ОПВ, проницаемостью мембран и засухоустойчивостью были обнаружены четкие корреляции [32], можно предположить, что экспозиция проростков с фуллереном в воде является стрессом (снижает засухоустойчивость проростков), а в растворе Кнопа – не влияет на скорость потери воды и не является стрессовым фактором. Возможно, наночастицы фуллерена могут изменять проницаемость плазматической мембраны и, таким образом, увеличивать ОПВ, но в присутствии в среде питательных элементов такие изменения менее значимы. Кроме того, снижение ОПВ может быть результатом активной осморегуляции с помощью свободных аминокислот или сахаров. То есть выявленные нами различия в эффектах влияния фуллерена на ОПВ могут быть обусловлены различным физиологическим состоянием (уровнем биосинтеза углеводов и аминокислот и активностью защитных систем) растений, выращиваемых в воде и в растворе Кнопа. В результате более интенсивного фотосинтеза и азотного обмена в первом листе проростков, выращенных в растворе Кнопа в присутствии фуллерена, вырабатывается больше физиологически активных веществ, обуславливающих активацию развития и стрессоустойчивости всего растения. Многие исследователи также связывают пониженный ОПВ и повышенную засухоустойчивость ярового ячменя со способностью последнего интенсивно использовать питательные вещества в ранние фазы роста и скороспелостью.

Изменения коснулись также показателя удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) (рис. 5).

Снижение УППЛ растений ячменя при выращивании в питательном растворе на фоне увеличения площади листьев свидетельствует об изменении структуры последних. Клетки таких листьев крупнее, повышена доля фотосинтетических тканей. Более плотная ткань при выращивании в воде обусловлена меньшим размером клеток, а также увеличением доли нефотосинтетических тканей в листе. Возрастание доли проводящих тканей вследствие сокращения площади листа обычно сопровождается повышением плотности жилкования [33].

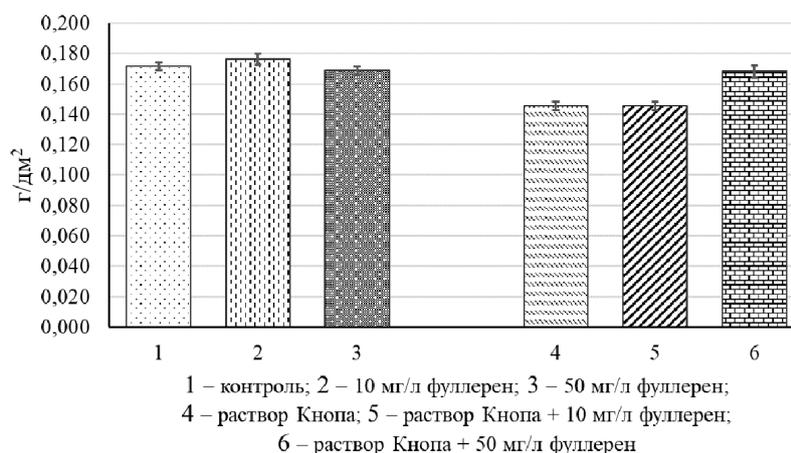


Рис. 5. Влияние фуллерена на параметр удельной поверхностной плотности листьев 17-дневных растений ячменя при выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа в течение 14 сут

Fig. 5. The effect of fullerene on the leaf mass per area parameter of leaves of 17 day old barley plants when grown in water (control) and in Knop's nutrient solution within 14 days

При добавлении фуллеренов в воду параметр УППЛ практически не изменялся. Однако при выращивании на питательном растворе этот параметр возрастал с повышением в среде концентрации фуллеренов. Так, при воздействии 50 мг/л фуллерена значение УППЛ было идентично таковому у контрольных растений, выращенных в воде. Вероятно, при действии фуллеренов структура ткани изменяется в сторону более ксероморфной, что можно рассматривать как повышение стрессоустойчивости растений. Причем степень воздействия зависит от концентрации наночастиц.

Тот факт, что изменения УППЛ и ОПВ при выращивании в воде и в растворе Кнопа носят разнонаправленный характер, может свидетельствовать в пользу того, что фуллерен влияет на водный обмен в листьях, в том числе на активность аквапоринов.

В данной работе нами также было изучено влияние фуллерена на накопление сухой массы побега и корневой системы растений ячменя (рис. 6).

Внесение питательных элементов в корнеобитаемую среду способствовало увеличению сухой массы и побега, и корневой системы: при выращивании в растворе Кнопа сухая масса 14-дневных растений была в среднем в 1,5–2 раза выше (рис. 6).

Питательные вещества стимулировали также развитие проростков: второй и третий листья ячменя появились раньше и имели большую площадь (данные не приводятся). Таким образом, растения ячменя, выращенные в воде и в растворе Кнопа, несмотря на одинаковый календарный возраст, находились в разном физиологическом состоянии. В то же время было отмечено, что действие фуллерена на растения ячменя, выращенные в воде, в наибольшей степени тормозит рост побегов.

Образование сухого вещества в листьях растений ячменя, выращенных в воде под действием фуллерена (10 и 50 мг/л), было снижено, тогда как сухая масса корня достоверно не менялась (см. рис. 5). При внесении же 10 мг/л фуллерена в корнеобитаемую среду, содержащую питательные вещества, заметных различий в сухой массе надземной части между опытными и контрольными растениями не отмечено, хотя средние значения уменьшались. Сухая масса побегов 17-дневных растений, выращиваемых в растворе Кнопа в присутствии 50 мг/л фуллерена в течение 14 сут, была максимальной среди всех исследованных вариантов. При этом не наблюдалось достоверных изменений сухой массы корня ни при одной из обработок фуллереном, хотя корневая система находилась в непосредственном контакте с наночастицами. То есть под действием 50 мг/л фуллерена сухой вес листьев растений, выращенных в растворе Кнопа, увеличивался при соблюдении нормального роста корня.

О возможности использования углеродных наноматериалов для повышения продуктивности культур, регуляции их роста и развития свидетельствуют многие данные, опубликованные в ря-

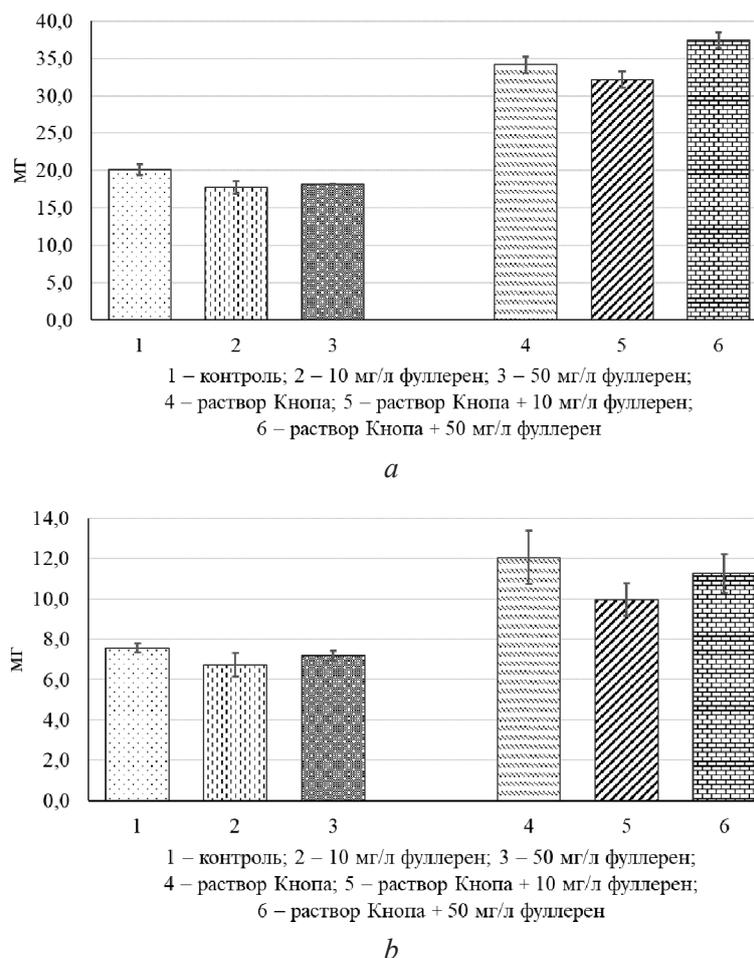


Рис. 6. Влияние фуллерена на сухую массу побега (а) и корневой системы (b) 17-дневных растений ячменя при их выращивании в воде (контроль) и в питательном растворе Кнопа в течение 14 сут

Fig. 6. The effect of fullerene on the dry mass of the shoot (a) and root (b) of 17-day old barley plants when they are grown in water (control) or in Knop's nutrient solution within 14 days

де работ [1–4]. При этом, как указывалось выше, результаты исследований, проведенных различными авторскими коллективами, неоднозначны. Отмечались как стимуляция, так и ингибирование роста при обработке растений нанопрепаратами [1–4]. Например, показана стимуляция углеродными нанотрубками всхожести и роста сои, кукурузы и ячменя в агаризованной среде, скорости прорастания и роста *Brassica juncea*, накопления биомассы и цветения растений [34, 35]. Р. Miralles с соавт. [36] исследовали эффект модифицированных Fe_3O_4 -наночастицами углеродных нанотрубок 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, вызывая ее элонгацию. Исследование влияния углеродных нанотрубок на рост корня 6 видов растений показало: для лука и огурца – стимуляцию, для салата-латука и томата – ингибирование, для кабачка и моркови – отсутствие влияния на корневую систему [37]. Было обнаружено, что в корень растений нанотрубки не проникают, а в ряде случаев происходит его «обертывание» углеродными наночастицами [37]. Литературных данных о влиянии фуллеренов на рост растений опубликовано гораздо меньше. Однако известно, что одна из водорастворимых форм фуллерена [$\text{C}_{70}(\text{C}(\text{COOH})_2)_{4-8}$] в концентрации $0,005\text{--}0,02 \text{ мг/мл}$ ингибировала рост проростков арабидопсиса [4, 5], а карбоксифуллерены C_{70} – рост клеточной культуры *N. tabacum*, вызывая деформацию клеточной стенки и индуцируя окислительный стресс [4, 5].

Таким образом, суммируя полученные результаты, можно заключить, что физиологический эффект фуллерена C_{60} на растения ячменя определялся не только концентрацией, но в значитель-

ной степени и условиями применения (дистиллированная вода или питательный раствор Кнопа). В концентрации 10 мг/л фуллерен был менее эффективен, чем при 50 мг/л, и не оказывал влияния на большинство исследованных физиолого-биохимических параметров. Присутствие в среде питательных элементов оказывало влияние на чувствительность растений к фуллерену. Экспозиция растений с 50 мг/л фуллерена в воде снижала содержание хлорофилла, флавонолов в первом листе, повышала относительную потерю воды изолированными листьями и ингибировала образование сухой массы. В то же время при добавлении 50 мг/л фуллерена в раствор Кнопа был отмечен прирост массы побегов растений на фоне повышения содержания хлорофилла и величины NBI первого листа и снижения ОПВ листьями. Таким образом, в результате наших экспериментов наблюдалось замедление снижения содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза у растений в присутствии фуллерена в растворе Кнопа.

Хотя образование биомассы и развитие фотосинтетической системы не полностью синхронизированы, как показали J. E. Dale с соавт. [26], максимальный размер листового аппарата обычно сопровождается достижением максимальных скоростей фотосинтеза. Поэтому можно предположить, что фуллерен стимулирует фотосинтетическую активность проростков. При помещении на среды, содержащие фуллерен, в течение первых 3 сут проростки находились в фазе прорастания семян, на I этапе органогенеза [38], к 5–7-м суткам, достигали фазы всходов (II этап органогенеза), переходя на автотрофное питание [39]. Возможно, в результате активации фуллереном процессов фотосинтеза в первом листе начинают вырабатываться физиологически активные вещества, обуславливающие развитие всего растения. В начале роста листа продукты фотосинтеза используются на формирование его тканей, а после достижения полного размера они постепенно, а затем полностью перемещаются в более молодые листья и генеративные органы. И хотя листья имеют встроенный механизм, который определяет начало снижения фотосинтеза и не зависит от подачи питательных и регуляторных веществ, процессы активации в первом листе под действием фуллерена приводят к интенсификации использования питательных веществ и накоплению биомассы.

Следует отметить, что фуллерен нерастворим в воде, однако присутствие солей в растворе и взаимодействие с ними может повышать гидрофильность наночастиц, способствуя их транспорту и (или) ускорению поглощения питательных веществ в растительном организме. С другой стороны, уникальные химические и физические свойства фуллеренов также потенциально позволяют улучшать и обеспечивать возникновение новых функциональных характеристик фотосинтетического аппарата растений [4]. И наконец, наличие питательных элементов в среде культивирования проростков приводило к интенсификации ростовых процессов и повышению адаптивного потенциала проростков, обусловленных изменениями в соотношении уровня гормонов [40], содержании пигментов [22], скорости фотосинтеза [41] и дыхания [42], регулируемых дифференциальной активностью генома в соответствии с программой развития [39]. С происходящими изменениями напрямую связаны особенности адаптивных реакций растений на внешние сигналы, включая биотические и абиотические стрессоры (низкие температуры [39], дефицит воды [43], радиация [44], тяжелые металлы [25]). Таким образом, можно предположить, что и различия в эффектах фуллерена были обусловлены также физиологическими особенностями формирования устойчивости растений к наночастицам углерода.

Заключение. Таким образом, нами выявлен ряд изменений физиолого-биохимических параметров в результате воздействия фуллерена в концентрациях 10 и 50 мг/л при выращивании проростков ячменя в воде и в питательном растворе Кнопа. При использовании 10 мг/л фуллерена большинство из исследованных показателей оставались на уровне, близком к контролю. В то же время после 7-дневного культивирования проростков в воде в присутствии 50 мг/л фуллерена содержание хлорофилла в первом листе существенно снижалось и оставалось ниже контроля до 14-х суток культивирования. Экспозиция проростков в воде с 50 мг/л фуллерена также приводила к устойчивому снижению флавонолов в течение всего периода культивирования и непродолжительному повышению NBI первого листа по сравнению с контролем. При этом добавление 50 мг/л фуллерена к раствору Кнопа не только не вызывало снижения содержания флавонолов и хлорофилла, но через 11 сут повышало уровень фотосинтетических пигментов в первом листе

и приводило к более длительному (5–11 сут) повышению NBI. Отмеченные различия в ответной реакции первого листа проростков ячменя на действие фуллерена сопровождались определенными изменениями и процессах водного обмена и накопления биомассы. Так, при добавлении в воду фуллерена в обеих из исследованных концентраций повышалась ОПВ листьями и, хотя и незначительно, снижалась сухая масса и надземной части, и корня проростков. Эффекты фуллерена на сухую массу корня растений в среде Кнопа были менее выражены: достоверных изменений не отмечено, хотя средние значения были ниже. Однако если растения росли на питательном растворе Кнопа, при воздействии 50 мг/л фуллерена в течение 14 сут сухая масса побегов повышалась.

Выявленные различия в чувствительности растений в зависимости от присутствия в среде питательных элементов могут быть связаны, по крайней мере отчасти, с анатомо-морфологическими и физиолого-биохимическими изменениями, характерными для различного физиологического состояния растений при их выращивании в воде и в растворе Кнопа. Вместе с тем нельзя исключить и наличие определенных различий в активности отдельных механизмов стрессоустойчивости, обусловленных разным физиологическим состоянием растений одинакового календарного возраста. Также можно предположить, что эффект воздействия фуллерена может быть связан с изменением его физико-химических свойств в растворе солей.

Применение наночастиц сегодня представляется чрезвычайно важным в контексте устойчивого развития сельского хозяйства, что предполагает производство высококачественных безопасных продуктов питания и другой сельскохозяйственной продукции. Особый интерес к выявленным эффектам может быть связан с тем, что обработки с использованием углеродных нанопрепаратов могут существенно влиять на ранний рост проростка, напрямую воздействуя на фотосинтетическую активность первого листа, и могут быть эффективны для повышения урожайности, поскольку в течение вегетативного периода жизни растения подготавливается основа для репродуктивного периода.

Список использованных источников

1. Юрин, В. М. Нанофитофизиология – одно из перспективных направлений современной биологии / В. М. Юрин, О. В. Молчан // Вестн. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2015. – № 4. – С. 122–128.
2. Antibacterial and antiproliferative activity of cationic fullerene derivatives / T. Mashino [et al.] // Bioorg. Med. Chem. Lett. – 2003. – Vol. 13, N 24. – P. 4395–4397. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2003.09.040>
3. Husen, A. Carbon and fullerene nanomaterials in plant system / A. Husen, K. S. Siddiqi // J. Nanobiotechnol. – 2014. – Vol. 12, N 1. – P. 16–26. <https://doi.org/10.1186/1477-3155-12-16>
4. Zaytseva, O. Carbon nanomaterials: production, impact on plant development, agricultural and environmental applications / O. Zaytseva, G. Neumann // Chem. Biol. Technol. Agric. – 2016. – Vol. 3, N 1. – Art. 17. <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0070-8>
5. Multiwalled carbon nanotubes and C 60 fullerenes differentially impact the accumulation of weathered pesticides in four agricultural plants / R. de la Torre-Roche [et al.] // Environ. Sci. Technol. – 2013. – Vol. 47, N 21. – P. 12539–12547. <https://doi.org/10.1021/es4034809>
6. Ma, X. Fullerene nanoparticles affect the fate and uptake of trichloroethylene in phytoremediation systems / X. Ma, C. Wang // Environ. Eng. Sci. – 2010. – Vol. 27, N 11. – P. 989–992. <https://doi.org/10.1089/ees.2010.0141>
7. Effects of aqueous stable fullerene nanocrystal (nC60) on *Scenedesmus obliquus*: evaluation of the sub-lethal photosynthetic responses and inhibition mechanism / X. Tao [et al.] // Chemosphere. – 2015. – Vol. 122. – P. 162–167. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.11.035>
8. Studies on the toxicity of an aqueous suspension of C60 nanoparticles using a bacterium (gen. *Bacillus*) and an aquatic plant (*Lemna gibba*) as *in vitro* model systems / S. M. A. Santos [et al.] // Aquat. Toxicol. – 2013. – Vol. 142–143. – P. 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.09.001>
9. Phytotoxicity of nanoparticles to seed germination of plants / S. Kumar [et al.] // Int. J. Adv. Res. – 2015. – Vol. 3, N 3. – P. 854–865.
10. 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 [et al.] // BMC Biotechnol. – 2013. – Vol. 13, N 1. – Art. 37. <https://doi.org/10.1186/1472-6750-13-37>
11. Beuerle, F. Antioxidant properties of water-soluble fullerene derivatives / F. Beuerle, R. Lebovitz, A. Hirsch // Medicinal Chemistry and Pharmacological Potential of Fullerenes and Carbon Nanotubes/ eds. : F. Cataldo, T. Da Ros. – Dordrecht, 2008. – P. 51–78.
12. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038-84 : введ. 01.07.86. – М. : Стандартинформ, 1985. – 29 с.

13. A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids / Z. G. Cerovic [et al.] // *Physiol. Plantarum*. – 2012. – Vol. 146, N 3. – P. 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01639.x>
14. Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environment / J. M. Clarke [et al.] // *Can. J. Plant Sci.* – 1989. – Vol. 69, N 4. – P. 1057–1081. <https://doi.org/10.4141/cjps89-130>
15. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Высш. школа, 1973. – 320 с.
16. Plant nanobionics approach to augment photosynthesis and biochemical sensing / J. P. Giraldo [et al.] // *Nat. Mater.* – 2014. – Vol. 13, N 4. – P. 400–408. <https://doi.org/10.1038/nmat3890>
17. Biomimetic strategies for solar energy conversion : a technical perspective / A. A. Boghossian [et al.] // *Energy Environ. Sci.* – 2011. – Vol. 4, N 10. – P. 3834–3843. <https://doi.org/10.1039/c1ee01363g>
18. High photo-electrochemical activity of thylakoid-carbon nanotube composites for photosynthetic energy conversion / J. O. Calkins [et al.] // *Energy Environ. Sci.* – 2013. – Vol. 6, N 6. – P. 1891–1900. <https://doi.org/10.1039/c3ee40634b>
19. Single-walled carbon nanotubes alter cytochrome c electron transfer and modulate mitochondrial function / X. Ma [et al.] // *ACS Nano*. – 2012. – Vol. 6, N 12. – P. 10486–10496. <https://doi.org/10.1021/nn302457v>
20. Application of nanoparticle antioxidants to enable hyperstable chloroplasts for solar energy harvesting / A. A. Boghossian [et al.] // *Adv. Energy Mater.* – 2013. – Vol. 3, N 7. – P. 881–893. <https://doi.org/10.1002/aenm.201201014>
21. Николаева, М. Г. Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – СПб. : Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. А. Комарова, 1999. – 233 с.
22. Сытник, К. М. Физиология листа / К. М. Сытник, Л. И. Мусатенко, Т. Л. Богданова. – Киев : Наук. думка, 1978. – 392 с.
23. Запрометов, М. Н. Фенольные соединения. Распространение и метаболизм в растениях / М. Н. Запрометов. – М. : Наука, 1993. – 272 с.
24. Молчан, О. В. Влияние фуллеренола на прорастание семян, содержание фенольных соединений и их антирадикальную активность в проростках ячменя / О. В. Молчан, Л. В. Обуховская, В. Г. Реуцкий // *Тр. БГУ. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем*. – 2014. – Т. 9, ч. 1. – С. 56–61.
25. Влияние возрастных различий на реакцию растений ячменя на действие кадмия / Н. М. Казнина [и др.] // *Физиология растений*. – 2012. – Т. 59, № 1. – С. 74–79.
26. Dale, J. E. Growth and photosynthesis in the first leaf of barley. The effect of time of application of nitrogen / J. E. Dale // *Ann. Bot.* – 1972. – Vol. 36, N 5. – P. 967–979. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084658>
27. Araghi, G. S. Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat / G. S. Araghi, M. T. Assad // *Euphytica*. – 1998. – Vol. 103. – P. 293–299. <https://doi.org/10.1023/A:1018307111569>
28. Келес, Ю. Рост и содержание ряда растворимых метаболитов у двух видов пшеницы, подвергнутых совместному действию нескольких стресс-факторов / Ю. Келес, И. Онсел // *Физиология растений*. – 2004. – Т. 51, N 2. – С. 228–233.
29. Dhanda, S. S. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*) / S. S. Dhanda, G. S. Sethi // *Euphytica*. – 1998. – Vol. 104. – P. 39–47. <https://doi.org/10.1023/A:1018644113378>
30. Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environment / J. M. Clarke [et al.] // *Can. J. Plant Sci.* – 1989. – Vol. 69, N 4. – P. 1057–1081. <https://doi.org/10.4141/cjps89-130>
31. Sairam, R. K. Oxidative stress and antioxidants in wheat cultivars: possible mechanism of water stress tolerance / R. K. Sairam, D. C. Saxena // *J. Agron. Crop Sci.* – 2000. – Vol. 184, N 1. – P. 55–61. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2000.00358.x>
32. Влияние засухи до и после зацветания растений нута на ряд физиологических параметров возможных критериев засухоустойчивости / А. Гунес [и др.] // *Физиология растений*. – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 64–72.
33. Ронжина, Д. А. Листовые функциональные черты и биомасса растений ветландов в лесной и степной зонах / Д. А. Ронжина, Л. А. Иванова, Л. А. Иванов // *Физиология растений*. – 2019. – Т. 66, № 3. – С. 207–217.
34. Impact of carbon nanotube exposure to seeds of valuable crops / M. H. Lahiani [et al.] // *ACS Appl. Mater. Interfaces*. – 2013. – Vol. 5, N 16. – P. 7965–7973. <https://doi.org/10.1021/am402052x>
35. Carbon nanotubes as plant growth regulators: effects on tomato growth, reproductive system, and soil microbial community / M. V. Khodakovskaya [et al.] // *Small*. – 2013. – Vol. 9, N 1. – P. 115–123. <https://doi.org/10.1002/sml.201201225>
36. Multiwalled carbon nanotubes in alfalfa and wheat: toxicology and uptake / P. Miralles [et al.] // *J. R. Soc. Interface*. – 2012. – Vol. 9, N 77. – P. 3514–3527. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0535>
37. Effects of functionalized and non functionalized single-walled carbon nanotubes on root elongation of select crop species / J. E. Sañas [et al.] // *Environ. Toxicol. Chem.* – 2008. – Vol. 27, N 9. – P. 1922–1931. <https://doi.org/10.1897/08-117.1>
38. Куперман, Ф. М. Ячмень / Ф. М. Куперман // *Биология развития культурных растений : учеб. пособие / под ред. Ф. М. Куперман*. – М., 1982. – С. 143–152.
39. Батыгин, Н. Ф. Онтогенез высших растений / Н. Ф. Батыгин. – М. : Агропромиздат, 1986. – 100 с.
40. Полевой, В. В. Физиология целостности растительного организма / В. В. Полевой, Т. Е. Билова, Ю. И. Шевцов // *Физиология растений*. – 2001. – Т. 48, № 4. – С. 631–643.
41. Мокроносков, А. Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза / А. Т. Мокроносков // *Физиология растений*. – 1983. – Т. 30, вып. 5. – С. 868–880.
42. Семихатова, О. А. Оценка адаптационной способности растения на основании исследований темного дыхания / О. А. Семихатова // *Физиология растений*. – 1998. – Т. 45, № 1. – С. 142–148.
43. Шматько, И. Г. Реакция растений на водный и высокотемпературный стрессы / И. Г. Шматько, И. А. Григорюк // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 1992. – Т. 24, № 1. – С. 3–14.
44. Fellenberg, G. Developmental physiology / G. Fellenberg // *Progress in Botany / Fortschritte der Botanik / eds. : H. Ellenberg [et al.]*. – Berlin., 1976. – Vol. 38. – P. 167–186.

References

1. Yurin V. M., Molchan O. V. Nanophytophysiology – one of the promising areas of modern biology. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2015, no. 4, pp. 122–128 (in Russian).
2. Mashino T., Nishikawa D., Takahashi K., Usui N., Yamori T., Seki M., Endō T., Mochizuki M. Antibacterial and antiproliferative activity of cationic fullerene derivatives. *Bioorganic and Medicinal Chemistry Letters*, 2003, vol. 13, no. 24, pp. 4395–4397. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2003.09.040>
3. Husen A., Siddiqi K. S. Carbon and fullerene nanomaterials in plant system. *Journal of Nanobiotechnology*, 2014, vol. 12, no. 1, pp. 16–26. <https://doi.org/10.1186/1477-3155-12-16>
4. Zaytseva O., Neumann G. Carbon nanomaterials: production, impact on plant development, agricultural and environmental applications. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 2016, vol. 3, no. 1, art. 17. <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0070-8>
5. De la Torre-Roche R., Hawthorne J., Deng Y., Xing B., Cai W., Newman L., Wang Q., Ma X., Helmi H., White J. C. Multiwalled carbon nanotubes and c 60 fullerenes differentially impact the accumulation of weathered pesticides in four agricultural plants. *Environmental Science and Technology*, 2013, vol. 47, no. 21, pp. 12539–12547. <https://doi.org/10.1021/es4034809>
6. Ma X., Wang C. Fullerene nanoparticles affect the fate and uptake of trichloroethylene in phytoremediation systems. *Environmental Engineering Science*, 2010, vol. 27, no. 11, pp. 989–992. <https://doi.org/10.1089/ees.2010.0141>
7. Tao X., Yu Y., Fortner J. D., He Y., Chen Y., Hughes J. B. Effects of aqueous stable fullerene nanocrystal (nC₆₀) on *Scenedesmus obliquus*: evaluation of the sub-lethal photosynthetic responses and inhibition mechanism. *Chemosphere*, 2015, vol. 122, pp. 162–167. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.11.035>
8. Santos S. M. A., Dinis A. M., Rodrigues D. M. F., Peixoto F., Videira R. A., Jurado A. S. Studies on the toxicity of an aqueous suspension of C60 nanoparticles using a bacterium (gen. *Bacillus*) and an aquatic plant (*Lemna gibba*) as *in vitro* model systems. *Aquatic Toxicology*, 2013, vol. 142–143, pp. 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.09.001>
9. Kumar S., Patra A. K., Datta S. C., Rosin K. G., Purakayastha T. J. Phytotoxicity of nanoparticles to seed germination of plants. *International Journal of Advanced Research*, 2015, vol. 3, pp. 854–865.
10. Kole C., Kole P., Randunu K. M., Choudhary P., Podila R., Ke P. C., Rao A. M., Marcus R. K. Nanobiotechnology can boost crop production and quality: first evidence from increased plant biomass, fruit yield and phytomedicine content in bitter melon (*Momordica charantia*). *BMC Biotechnology*, 2013, vol. 13, no. 1, art. 37. <https://doi.org/10.1186/1472-6750-13-37>
11. Beuerle F., Lebovitz R., Hirsch A. Antioxidant properties of water-soluble fullerene derivatives. *Medicinal Chemistry and Pharmacological Potential of Fullerenes and Carbon Nanotubes*. Dordrecht, 2008, pp. 51–78.
12. *State Standard 12038-84. Seeds of crops. Methods for determination of germination*. Moscow, Standartinform Publ., 1985. 29 p. (in Russian).
13. Cerovic Z. G., Masdoumier G., Ghozlen N. B., Latouche G. A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum*, 2012, vol. 146, no. 3, pp. 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01639.x>
14. Clarke J. M., Romagosa I., Jana S., Srivastava J. P., McCaig T. N. Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environment. *Canadian Journal of Plant Science*, 1989, vol. 69, no. 4, pp. 1057–1081. <https://doi.org/10.4141/cjps89-130>
15. Rokitskii P. F. *Biological statistics*. Minsk, Vysshaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
16. Giraldo J. P., Landry M. P., Faltermeier S. M., McNicholas T. P., Iverson N. M., Boghossian A. A. [et al.]. Plant nanobionics approach to augment photosynthesis and biochemical sensing. *Nature Materials*, 2014, vol. 13, no. 4, pp. 400–408. <https://doi.org/10.1038/nmat3890>
17. Boghossian A. A., Ham M. H., Choi J. H., Strano M. S. Biomimetic strategies for solar energy conversion: a technical perspective. *Energy and Environmental Science*, 2011, vol. 4, no. 10, pp. 3834–3843. <https://doi.org/10.1039/c1ee01363g>
18. Calkins J. O., Umasankar Y., O'Neill H., Ramasamy R. P. High photo-electrochemical activity of thylakoid-carbon nanotube composites for photosynthetic energy conversion. *Energy and Environmental Science*, 2013, vol. 6, no. 6, pp. 1891–1900. <https://doi.org/10.1039/c3ee40634b>
19. Ma X., Zhang L., Wang L., Xue X., Sun J., Wu Y. [et al.]. Single-walled carbon nanotubes alter cytochrome c electron transfer and modulate mitochondrial function. *ACS Nano*, 2012, vol. 6, no. 12, pp. 10486–10496. <https://doi.org/10.1021/nn302457v>
20. Boghossian A. A., Şen F., Gibbons B. M., Şen S., Faltermeier S. M., Giraldo J. P., Zhang C. T., Zhang J., Heller D. A., Strano M. S. Application of nanoparticle antioxidants to enable hyperstable chloroplasts for solar energy harvesting. *Advanced Energy Materials*, 2013, vol. 3, no. 7, pp. 881–893. <https://doi.org/10.1002/aenm.201201014>
21. Nikolaeva M. G., Lyanguzova I. V., Pozdova L. M. *Seed biology*. St. Petersburg, Russian Academy of Sciences, Botanical Institute named after V. A. Komarova, 1999. 233 p. (in Russian).
22. Sytnik K. M., Musatenko L. I., Bogdanova T. L. *Leaf physiology*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1978. 392 p. (in Russian).
23. Zaprometov M. N. *Phenolic compounds. Distribution and metabolism in plants*. Moscow, Nauka Publ., 1993. 272 p. (in Russian).
24. Molchan O. V., Obukhovskaya L. V., Reutskii V. G. The effect of fullerene on seed germination, the content of phenolic compounds and their antiradical activity in barley seedlings. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funktsionirovaniya biosistem* [Proceedings of the Belarusian State

University. Physiological, biochemical and molecular bases of the functioning of biosystems], 2014, vol. 9, pt. 1, pp. 56–61 (in Russian).

25. Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Yu. V. The effect of age-related differences on the reaction of barley plants on the action of cadmium. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 2012, vol. 59, no. 1, pp. 74–79 (in Russian).

26. Dale J. E. Growth and photosynthesis in the first leaf of barley. The effect of time of application of nitrogen. *Annals of Botany*, 1972, vol. 36, no. 5, pp. 967–979. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084658>

27. Araghi G. S., Assad M. T. Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat. *Euphytica*, 1998, vol. 103, pp. 293–299. <https://doi.org/10.1023/A:1018307111569>

28. Keles Yu., Onsel I. The growth and content of a number of soluble metabolites in two types of wheat, subjected to the combined action of several stress factors. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 2004, vol. 51, no. 2, pp. 228–233 (in Russian).

29. Dhanda S. S., Sethi G. S. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Euphytica*, 1998, vol. 104, pp. 39–47. <https://doi.org/10.1023/A:1018644113378>

30. Clarke J. M., Romagosa I., Jana S., Srivastava J. P., McCaig T. N. Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environment. *Canadian Journal of Plant Science*, 1989, vol. 69, no. 4, pp. 1057–1081. <https://doi.org/10.4141/cjps89-130>

31. Sairam R. K., Saxena D. C. Oxidative stress and antioxidants in wheat cultivars: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2000, vol. 184, no. 1, pp. 55–61. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2000.00358.x>

32. Gunes A., Inal A., Adak M. S., Bagtsi E. G., Tsitsek N., Eraslan F. Effect of drought before and after flowering of chickpea plants on a number of physiological parameters of possible criteria for drought tolerance. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 2008, vol. 55, no. 1, pp. 64–72 (in Russian).

33. Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Ivanov L. A. Leaf functional features and biomass of wetland plants in the forest and steppe zones. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 2019, vol. 66, no. 3, pp. 207–217 (in Russian).

34. Lahiani M. H., Dervishi E., Chen J., Nima Z., Gaume A., Biris A. S., Khodakovskaya M. V. Impact of carbon nanotube exposure to seeds of valuable crops. *ACS Applied Materials and Interfaces*, 2013, vol. 5, no. 16, pp. 7965–7973. <https://doi.org/10.1021/am402052x>

35. Khodakovskaya M. V., Kim B.-S., Kim J. N., Alimohammadi M., Dervishi E., Mustafa T., Cernigla C. E. Carbon nanotubes as plant growth regulators: effects on tomato growth, reproductive system, and soil microbial community. *Small*, 2013, vol. 9, no. 1, pp. 115–123. <https://doi.org/10.1002/sml.201201225>

36. Miralles P., Johnson E., Church T. L., Harris A. T. Multiwalled carbon nanotubes in alfalfa and wheat: toxicology and uptake. *Journal of The Royal Society Interface*, 2012, vol. 9, no. 77, pp. 3514–3527. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0535>

37. Cañas J. E., Long M., Nations S., Vadan R., Dai L. L., Luo M., Ambikapathi R., Lee E. H., Olszyk D. M. Effects of functionalized and non-functionalized single-walled carbon nanotubes on root elongation of select crop species. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2008, vol. 27, no. 9, pp. 1922–1931. <https://doi.org/10.1897/08-117.1>

38. Kuperman F. M. Barley. *Biology of the development of cultivated plants*. Moscow, 1982, pp. 143–152 (in Russian).

39. Batygin N. F. *Ontogenesis of higher plants*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1986. 100 p. (in Russian).

40. Polevoi V. V., Bilova T. E., Shevtsov Yu. I. Physiology of the integrity of the plant organism. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 2001, vol. 48, no. 4, pp. 631–643 (in Russian).

41. Mokronosov A. T. Integration of growth and photosynthesis. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 1983, vol. 30, iss. 5, pp. 868–880 (in Russian).

42. Semikhatova O. A. Evaluation of the adaptive capacity of plants on the basis of dark respiration studies. *Fiziologiya rastenii = Plant physiology*, 1998, vol. 45, no. 1, pp. 142–148 (in Russian).

43. Shmat'ko I. G., Grigoryuk I. A. Plant response to water and high temperature stresses. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rastenii = Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 1992, vol. 24, no. 1, pp. 3–14 (in Russian).

44. Fellenberg G. Developmental physiology. *Progress in Botany / Fortschritte der Botanik. Vol. 38*. Berlin., 1976, pp. 167–186.

Информация об авторах

Молчан Ольга Викторовна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: olga_molchan@mail.ru

Зубей Екатерина Сергеевна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: katya.zubej@yandex.by

Information about the authors

Olga V. Molchan – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: olga_molchan@mail.ru

Ekaterina S. Zubei – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: katya.zubej@yandex.by