
Физиология и клеточная биология

PHYSIOLOGY AND CELL BIOLOGY

УДК 577.352.46

РЕГУЛЯЦИЯ КАТИОННЫХ ТОКОВ ЧЕРЕЗ ПЛАЗМАТИЧЕСКУЮ МЕМБРАНУ КЛЕТОК КОРНЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ПОД ДЕЙСТВИЕМ НАНОЧАСТИЦ ОКСИДОВ МЕДИ, ЖЕЛЕЗА И ТИТАНА

П. В. ГРИУСЕВИЧ¹⁾, В. Е. АРТИШЕВСКАЯ¹⁾, М. А. МЫСЛЕЙКО²⁾,
А. И. СОКОЛИК¹⁾, Н. Л. ПШИБЫТКО¹⁾, И. И. СМОЛИЧ¹⁾, В. В. ДЕМИДЧИК²⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

²⁾Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

Аннотация. Разработка и использование экологически безопасных и высокоэффективных форм удобрений на основе наночастиц являются важными задачами современной экспериментальной биологии растений. В данной области одним из актуальных вопросов выступает оценка влияния металлсодержащих наночастиц, таких как оксиды меди, железа и титана, на функционирование мембранных систем ионного транспорта в корнях высших растений. В рамках настоящей работы с использованием техники локальной фиксации потенциала (пэтч-кламп) исследовано воздействие наночастиц CuO, Fe₃O₄ и TiO₂ на функционирование наружувыврямляющих K⁺-каналов и внутривыврямляющих Ca²⁺-каналов плазматической мембраны клеток корня *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Продемонстрировано, что наночастицы CuO и TiO₂ в концентрации 300 мг/л ингибируют наружунаправленные K⁺-токи и внутринунаправленные Ca²⁺-токи через плазматическую мембрану при воздействии в течение 15 мин. При увеличении времени влияния наночастиц CuO до 30 мин зарегистрирована активация K⁺- и Ca²⁺-токов, что, вероятно, было связано с редокс-зависимой стимуляцией соответствующих групп катионных каналов. Наночастицы Fe₃O₄

Образец цитирования:

Гриусевич ПВ, Артишевская ВЕ, Мыслейко МА, Соколик АИ, Пшибытко НЛ, Смолич ИИ, Демидчик ВВ. Регуляция катионных токов через плазматическую мембрану клеток корня высших растений под действием наночастиц оксидов меди, железа и титана. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2025;3:4–15.
EDN: WQHUTK

For citation:

Hryvusevich PV, Artsisheuskaya VYa, Mysleika MA, Sokolik AI, Pshybytko NL, Smolich II, Demidchik VV. Regulation of cation currents through the plasma membrane of root cells of higher plants under the influence of copper, iron and titanium oxide nanoparticles. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2025;3:4–15. Russian.
EDN: WQHUTK

Сведения об авторах см. на с. 15.

Information about the authors see p. 15.

не вызывали изменений в картине ионных токов через плазматическую мембрану клеток корня. Также эффекты отсутствовали при применении вместо наночастиц соответствующих макрочастиц (балк-форма; более 1 мкм). Наночастицы Fe_3O_4 , как не обладающие мембранотропными эффектами, протестированы в качестве стимуляторов роста в особых культивационных системах малого объема. Показано, что данные наночастицы, начиная с их концентрации в твердой среде свыше 300 мг/л, стимулировали рост растений *A. thaliana*. Этот факт указывает на значительный потенциал их использования в качестве наноудобрений. Полученные данные раскрывают новые закономерности воздействия перспективных наноматериалов на ионтранспортные механизмы мембран клеток корня высших растений, демонстрируя комплексные мембранотропные эффекты от наночастиц CuO и TiO_2 , а также относительную инертность по отношению к клеточным мембранам наночастиц Fe_3O_4 .

Ключевые слова: пэтч-кламп; *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; калиевые каналы; кальциевые каналы; наночастицы оксидов металлов; наноудобрения.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта Б25КИ-086, а также задания 2.04.5 «Установление закономерностей токсического воздействия металлосодержащих нанополлютантов атмосферы на физиологические процессы у высших растений» государственной программы научных исследований «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 гг. (№ гос. регистрации 20211705).

REGULATION OF CATION CURRENTS THROUGH THE PLASMA MEMBRANE OF ROOT CELLS OF HIGHER PLANTS UNDER THE INFLUENCE OF COPPER, IRON AND TITANIUM OXIDE NANOPARTICLES

P. V. HRYVUSEVICH^a, V. Ya. ARTSISHEUSKAYA^a, M. A. MYSLEIKA^b,
A. I. SOKOLIK^a, N. L. PSYBYTKO^a, I. I. SMOLICH^a, V. V. DEMIDCHIK^b

^aBelarusian State University, 4 Niezaliezhnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

^bV. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademichnaja Street, Minsk 220072, Belarus

Corresponding author: V. V. Demidchik (demidchik@botany.by)

Abstract. The development and use of environmentally friendly and highly effective forms of fertilisers based on nanoparticles are important subjects in modern plant biology. In this area one of the key problems is the assessment of the impact of metal-containing nanoparticles, such as copper, iron and titanium oxides, on the functioning of membrane ion transport systems in root cells of higher plants. In the present work using the local potential clamp method (patch-clamp) the effect of CuO , Fe_3O_4 and TiO_2 nanoparticles on activities of outward-rectifying K^+ channels and inward-rectifying Ca^{2+} channels of the plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. root cells were investigated in detail. It was demonstrated that CuO and TiO_2 nanoparticles at a concentration of 300 mg/L inhibited outward K^+ currents and inward Ca^{2+} currents across the plasma membrane, when the time exposure was up to 15 min. With an increase in the exposure time for CuO nanoparticles to 30 min, activation of K^+ and Ca^{2+} currents was recorded, which was probably associated with redox-dependent stimulation of the cation channels. Fe_3O_4 nanoparticles did not cause changes in the pattern of ionic currents through the plasma membrane of root cells. There were also no effects, when using the corresponding macroparticles (bulk form; more than 1 μm) instead of nanoparticles. Fe_3O_4 nanoparticles, which do not have membranotropic effects, were tested as growth stimulants in special small-volume cultivation systems. It was shown that these nanoparticles, starting from their level in the medium of 300 mg/L, stimulated growth of *A. thaliana*. This fact indicates a high potential for their use as nanofertilisers. The obtained data reveal new patterns of the effect of nanomaterials on the ion-transport mechanisms of plant cell membranes, demonstrating significant membranotropic effects of CuO and TiO_2 nanoparticles and relative inertness with respect to cell membranes of Fe_3O_4 nanoparticles.

Keywords: patch-clamp; *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; potassium channels; calcium channels; metal oxide nanoparticles; nanofertilisers.

Acknowledgements. The work was carried out with financial support from the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research within the framework of project B25KI-086 as well as assignment 2.04.5 «Establishing the patterns of toxic effects of metal-containing atmospheric nanopollutants on physiological processes in higher plants» of the state programme of scientific research «Natural resources and environment» for 2021–2025 (state registration No. 20211705).

Введение

Функционирование корневой системы является основой поддержания всех процессов жизнедеятельности у большинства высших растений. Поглощение воды и минеральных веществ представляет собой одну из важнейших физиологических реакций растительного организма и ключевую функцию тканей корня. Водный и минеральный обмен в значительной степени определяет количество и качество урожая сельскохозяйственных растений, а также лимитирует распространение видов дикой флоры. В основе водного и минерального обмена лежит свойство полупроницаемости биологических мембран, которое обеспечивает избирательное поглощение веществ, необходимых для роста и развития организма. Многие минеральные вещества поглощаются клетками растений в катионной форме [1]. Среди них важнейшими являются катионы K^+ и Ca^{2+} , представляющие собой макроэлементы, обеспечение которыми вносит огромный вклад в достижение показателей набора биомассы и продуктивности культурных растений.

В последние годы большое внимание исследователей мира приковано к области нанотехнологий. Одним из направлений так называемого нанотехнологического прорыва в науке является все более активное использование различных наноматериалов, например наночастиц металлов, в практических целях, в том числе в качестве микроудобрений. Наночастицы обладают уникальными свойствами, такими как высокая для твердых систем подвижность и огромное отношение площади к объему, что определяет их особую биологическую активность [2]. Поскольку минеральные вещества поглощаются корнями, встает вопрос об особенностях влияния наночастиц, которые могут быть использованы в качестве минеральных удобрений (наноудобрений), на корневые клетки, главным образом на клетки ризодермы и кортекса (коры), ответственные за поглотительную функцию. Среди таких материалов особую группу образуют наночастицы, содержащие металлы-микроэлементы, особенно в стабильной форме (в частности, в виде оксидов).

Ранее мы исследовали влияние серебряных наночастиц, имеющих сферическую форму и диаметр около 40 нм, на K^+ - и Ca^{2+} -токи через плазматическую мембрану клеток корня резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) [3]. Было установлено, что данные наночастицы вызывают умеренный блок ионных каналов, который снижает их проводимость. Однако наиболее интересным эффектом стала активация всплесков ионной проводимости высокой амплитуды (включая входящие потоки Ca^{2+}), за которую, вероятно, были ответственны механочувствительные ионные каналы. Имеются данные, указывающие на широкий спектр потенциально мембранотропных эффектов наночастиц металлов-микроэлементов в клетках высших растений [4–6]. Например, обнаружено, что при воздействии наночастиц ZnO в относительно низких концентрациях снижается отток электролитов из клеток корня при засухе у *Lycopersicon esculentum* Mill [4]. В то же время имеются свидетельства того, что высокие концентрации металлосодержащих наночастиц могут воздействовать на мембрану разрушающе, приводя к неспецифическому выходу электролитов из тканей и снижению жизнеспособности клеток [6]. Показано, что наночастицы CuO способны модифицировать морфологию корневой системы *Lactuca sativa* L. и *Daucus carota* L., вызывая утолщение и снижение скорости роста главного корня, а также они могут подавлять водный транспорт в корневых клетках данных видов [7]. Эффект проявлялся при высоких концентрациях (более 100 мг/л) наночастиц CuO. Похожий характер воздействия был зарегистрирован и для наночастиц TiO₂, которые подавляли осмотический и ионный обмен клеток корня *Zea mays* L. [8]. Для наночастиц Fe₃O₄ установлено, что они способны стимулировать накопление калия и фосфора в тканях корня *Triticum aestivum* L., что может быть связано с влиянием на транспортеры данных элементов в плазматической мембране клеток корня [9].

Настоящая работа посвящена анализу воздействия металлосодержащих наночастиц, в частности CuO, Fe₃O₄ и TiO₂, на работу важнейших систем катионного транспорта плазматической мембраны клеток корня высших растений – наружувыврямляющих K^+ -каналов и внутривыврямляющих Ca^{2+} -каналов. Данные системы формируют основу пассивной катионной проводимости плазматической мембраны, составляя около 95 % ее суммарной величины [10]. Выбор наночастиц CuO, Fe₃O₄ и TiO₂ был обусловлен тем, что медь и железо представляют собой важнейшие микроэлементы минерального питания, а титан относится к группе веществ, обладающих гормезисным эффектом. Титан, не являясь эссенциальным элементом, значительно стимулирует рост растений [1].

Железо – первый по значимости микроэлемент живой клетки, относящийся к группе переходных металлов (*transition metals*), или к группе металлов с переходной валентностью. В функциональном отношении оно необходимо для окислительно-восстановительных процессов (редокс-процессов) как компонент гемовых белков и белков, содержащих железосерные центры, а также других органических комплексов клетки [9]. Железо в наноформе может быть представлено различными по степени окисления оксидами: магнетитом (Fe₃O₄), маггемитом (γ -Fe₂O₃) и гематитом (α -Fe₂O₃). В данном исследовании использовались сертифицированные наночастицы Fe₃O₄, имеющие сферическую форму. Известно, что железосодержащие

наночастицы проявляют низкую фитотоксичность [11], а регистрируемые эффекты, описанные для обширной группы видов растений, в основном выражаются в стимулирующих реакциях [12–16].

Медь – второй по значимости микроэлемент минерального питания, также относящийся к группе переходных металлов. Медь необходима для работы ключевых редокс-ферментов растений, таких как пластоцианин, цитохром-с-оксидаза, Cu,Zn-супероксиддисмутаза, аскорбатоксидаза, полифенолоксидаза, аминоксидаза и др. [17; 18]. Дефицит меди отражается в подавлении реакций фотосинтеза, дыхания, углеводного обмена и синтеза аминокислот [1]. Известно, что обработка умеренными дозами наночастиц Cu и CuO может приводить к увеличению содержания хлорофилла и стимуляции ключевых редокс-ферментов, включая каталазы, супероксиддисмутазы, пероксидазы класса III и НАДФН-оксидазы [19]. В то же время большое количество медьсодержащих наночастиц может быть токсичным для высших растений [20].

Титан – переходный металл, представленный в земной коре в довольно высокой концентрации. Хорошо описаны его гормезисные эффекты в отношении роста и развития растений, фотосинтеза и стрессоустойчивости, хотя до конца непонятна их природа [21]. Установлено, что титаносодержащие наночастицы могут напрямую влиять на работу фотосинтетического аппарата на уровне тилакоидной мембраны, устраняя излишнюю энергию от возбужденных светом молекул хлорофилла [22]. Однако неясно, какие эффекты могут оказывать наночастицы титана и его оксидов на мембраны клеток корней и как они могут влиять на их транспортные и сигнальные свойства.

Цель настоящей работы – выявление особенностей воздействия наночастиц CuO, Fe₃O₄ и TiO₂ на K⁺- и Ca²⁺-токи через плазматическую мембрану клеток корня высших растений на примере модельного вида *A. thaliana*, а также биофизический анализ изменения мембранной проводимости под действием данных наночастиц. Исследование проведено с использованием техники локальной фиксации потенциала на мембране (пэтч-кламп) в конфигурации «целая клетка», что позволило зарегистрировать изменения в мембранной проницаемости целой живой клетки.

Материалы и методы исследования

Растительный материал и ростовые тесты. При проведении исследования с применением техники «пэтч-кламп» использовались 7–12-дневные проростки *A. thaliana* экотипа Columbia-0 (Col-0). Растения *A. thaliana* культивировались в стерильных условиях на поверхности среды Мурасиге и Скуга (*Duchefa*, Нидерланды) с добавлением 1,0 % сахарозы и 0,35 % геллановой камеди PhytigelTM (*Sigma-Aldrich*, США) в круглых, изолированных парафильмом пластиковых чашках (уровень pH 6,0 поддерживался при помощи КОН). После высадки семян чашки помещались в ростовую камеру с контролируемыми условиями температуры (22 °C) и освещения (плотность светового потока 100 мкмоль фотонов на 1 м² в секунду, световой режим 16 ч света и 8 ч темноты).

Для анализа воздействия наночастиц на прирост главного корня растений *A. thaliana* использовались растения экотипа Col-0. Наночастицы ресуспендировались ультразвуком в деионизованной воде (0,65 мл) и вводились непосредственно в твердый культивационный субстрат (1,0 мл), который представлял собой объемную смесь ультрадисперсного торфа (измельченного в кофемолке) и вермикулита в соотношении 1 : 1. Перед опытами производилась обработка торфяного субстрата лигандами, которые не поглощаются растениями и связывают железо (10 ммоль/л дефероксамина, 10 ммоль/л 2,2'-бипиридила), с последующим промыванием его деионизованной водой (тип I). Субстрат помещался в пластиковые емкости длиной 3,5 см. Растения культивировались в течение 3 сут для сравнения с контрольной группой.

Наночастицы. Наночастицы приобретались у компании *MTI Corporation* (США) и использовались после верификации их физических параметров, которая осуществлялась производителем с помощью просвечивающего электронного микроскопа CM200 HR-TEM (*Philips*, Нидерланды). Для этого наночастицы диспергировались в этаноле и обрабатывались ультразвуком в течение 30 мин. Примерно 10 мкл полученной суспензии вносилось в ячейку медной сетки, покрытую аморфной углеродной пленкой. Наночастицы CuO имели средний диаметр (81,0 ± 7,0) нм, наночастицы Fe₃O₄ – (13,5 ± 5,0) нм (около 27 % наночастиц имели диаметр менее 10 нм, поэтому они могут быть отнесены к квантовым точкам), наночастицы TiO₂ – (45,0 ± 10,0) нм. Базовые взвеси наночастиц готовили непосредственно перед проведением опыта с помощью ультразвукового диспергатора и вортекса.

Выделение протопластов. Протопласты изолировались преимущественно из клеток ризодермиса ферментативным методом согласно ранее разработанным протоколам [23]. Применялся ферментативный раствор, содержащий 1,5 % целлюлазы Onozuka RS (*Yakult Honsha*, Япония), 1,0 % целлюлизына (*CalBiochem*, Великобритания), 0,1 % пектолиазы Y-23 (*Yakult Honsha*), 0,1 % альбумина (*Sigma*, США), 2 ммоль/л KCl, 10 ммоль/л CaCl₂, 1 ммоль/л MgCl₂ (уровень pH 5,8–6,0 фиксировался с помощью буферов Tris и MES (1 и 2 ммоль/л соответственно)). Осмоляльность всех растворов для работы

в технике «пэтч-кламп» поддерживалась на уровне 300 мосмоль/кг с помощью D-сорбитола. После выделения протопласты содержались на льду, сохраняя жизнеспособность на протяжении 24 ч.

Регистрация и анализ ионных токов. Регистрация и анализ трансмембранных ионных токов проводились с использованием техники «пэтч-кламп» [10]. Для создания гигаомной изоляции между пэтч-пипеткой и плазматической мембраной протопласта применялся наружный раствор с высоким содержанием Ca^{2+} : 20,0 ммоль/л CaCl_2 , 0,1 ммоль/л KCl (уровень pH 6,0 фиксировался с помощью буферов Tris и MES (1 и 2 ммоль/л соответственно)). Гигаомный контакт достигался за счет создания импульса негативного давления в пэтч-пипетке. Регистрация токов производилась в конфигурации «целая клетка». Пипеточный раствор имел следующий состав: 90 ммоль/л K^+ -глюконата, 10 ммоль/л KCl, 100 нмоль/л Ca^{2+} (2,0 ммоль/л 1,2-бис(*o*-аминофеноксид)этан-N,N,N',N'-тетрауксусной кислоты, 1,2 ммоль/л CaCl_2) (уровень pH 7,2 фиксировался с помощью буферов Tris и MES (1 и 2 ммоль/л соответственно), осмоляльность поддерживалась на уровне 300 мосмоль/кг). Экспериментальные растворы фильтровались через бактериальный фильтр (*Millipore*, Великобритания). Диффузионный потенциал растворов вычислялся с помощью компьютерной программы *JPCalc* (*SDR Scientific*, Австралия), активность ионов рассчитывалась с помощью компьютерной программы *Geochem* (*Geochem-EZ*, США).

Ионные токи через плазматическую мембрану регистрировались посредством усилителя PC-one Path/Whole Cell Clamp (*Dagan*, США) с использованием компьютеризированного аналого-цифрового преобразователя Digidata 1322A (*Molecular Devices*, США). Для анализа данных применялись компьютерные программы *Clampex* (версия 9.2) и *Clampfit* (версия 9.2) (*Molecular Devices*). Протокол фиксации напряжения включал подачу прямоугольных импульсов от –200 до +100 мВ с шагом 30 мВ при потенциале фиксации –80 мВ. Электрофизиологическая система была установлена на антивибрационном столе PCT-12 (*OFC Systems*, Великобритания). Использовались инвертированный микроскоп IM-2F (*Carl Zeiss*, Германия), микропозиционер компании *Hodgkin – Huxley Ltd.* (Великобритания) и набор периферийных компонентов компании *Axon Instruments* (США). Токковые кривые и вольт-амперные характеристики анализировались с помощью компьютерной программы *SigmaPlot* (версия 10.0) (*Systat Software Inc.*, США).

Статистическая обработка. Для обработки полученных результатов использовались стандартные методы вариационной статистики. Основными статистическими характеристиками послужили средняя арифметическая величина ($\bar{X}$), среднее квадратичное отклонение (σ) и ошибка средней величины ($S\bar{X}$). Достоверность различий (p) рассчитывалась на основе стандартного дисперсионного анализа (*analysis of variance*, ANOVA).

Результаты и их обсуждение

С использованием электрофизиологической техники «пэтч-кламп» в конфигурации «целая клетка» были зарегистрированы ионные токи через плазматическую мембрану клеток корневых волосков *A. thaliana* экотипа Col-0 при воздействии 300 мг/л наночастиц CuO (рис. 1). В пипеточном растворе был задан высокий уровень K^+ (100 ммоль/л) для регистрации выходящего катионного потока из клеток, а также в него было введено 90 ммоль/л глюконата, который плохо проникает через плазматическую мембрану на фоне 10 ммоль/л Cl^- , обеспечивающего электрический контакт с системой усиления. Наружный раствор содержал 20 ммоль/л Ca^{2+} для формирования стабильного гигаомного контакта и измерения входа Ca^{2+} в клетку.

Регистрация и дальнейший анализ выходящих ионных токов продемонстрировали наличие классических компонентов, быстро и медленно активирующихся в наружунаправленной проводимости мембраны. В контрольных условиях максимальная плотность ионного тока при деполяризации плазматической мембраны была равна ($573,4 \pm 93,4$) мА/м^2 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$), а при гиперполяризации – ($-117,3 \pm 19,7$) мА/м^2 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$). Наночастицы CuO вызывали разные эффекты в зависимости от времени их воздействия. Так, по истечении экспозиции на протяжении 10–15 мин в растворе, содержащем 300 мг/л наночастиц CuO, происходило двукратное (по сравнению с контролем) снижение выходящего тока (до ($319,7 \pm 34,2$) мА/м^2 ; $n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$; $p < 0,001$; ANOVA) и входящего тока (до ($-48,3 \pm 7,4$) мА/м^2 ; $n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$; $p < 0,05$; ANOVA). При увеличении времени экспозиции до 30 мин наблюдался противоположный эффект: токи возрастали, причем если выходящий ток возрастал приблизительно в 2 раза (($931,5 \pm 107,2$) мА/м^2 ; $n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$; $p < 0,001$; ANOVA), то входящий ток увеличивался в 3 раза (($-351,3 \pm 36,2$) мА/м^2 ; $n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{X}$; $p < 0,001$; ANOVA). Аналогичные эксперименты с крупными частицами CuO (балк-форма; 90–100 мкм) показали отсутствие влияния плазматической мембраны на электрические токи (данные не представлены).

Выходящий из клеток корня K^+ -ток может быть обусловлен функционированием такого типа K^+ -каналов, как канал GORK (*guard cell outward-rectifying K^+ channel*), и неселективных катионных каналов плазматической мембраны. Входящий Ca^{2+} -ток, вероятно, был опосредован работой Ca^{2+} -проницаемых катионных каналов или Ca^{2+} -селективных каналов плазматической мембраны [24; 25]. Снижение наружу- и внутрьнаправленных катионных токов могло быть связано с блокированием соответствующих катионных каналов. В то же время значительное возрастание токов обоих направлений после экспозиции в течение 30 мин, вероятно, было обусловлено активацией токов под действием активных форм кислорода [26; 27] либо нарушением целостности плазматической мембраны [28].

Исследователи выявили, что характер воздействия наночастиц CuO зависит от их размеров [29]. Например, обработка этими наночастицами диаметром 25 нм приводила к повышению содержания меди в семенах сои и уменьшению размеров корня [29]. Вместе с тем данные эффекты не регистрировались при обработке наночастицами CuO размером 50 и 250 нм или при обработке Cu^{2+} .

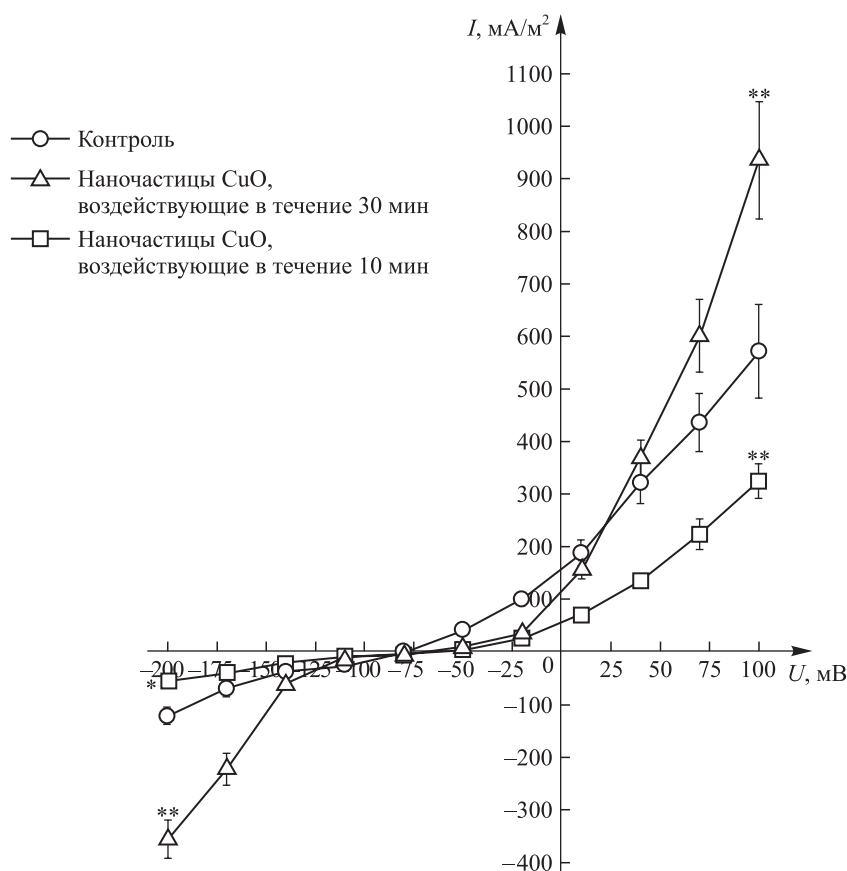


Рис. 1. Воздействие наночастиц CuO на вольт-амперные характеристики плазматической мембраны протопластов, изолированных из корневых волосков *A. thaliana* экотипа Col-0 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{x}$).

Наружный раствор: 20,0 ммоль/л $CaCl_2$, 0,1 ммоль/л KCl

(pH 6,0 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг).

Пипеточный раствор: 90 ммоль/л K^+ -глюконата, 10 ммоль/л KCl, 100 нмоль/л Ca^{2+} (2,0 ммоль/л 1,2-бис(*o*-аминофенокси)этан- N,N,N',N' -тетрауксусной кислоты, 1,2 ммоль/л $CaCl_2$) (pH 7,2 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг).

Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю при $p < 0,05$, знаком ** – достоверные различия по отношению к контролю при $p < 0,001$

Fig. 1. Influence of CuO nanoparticles on the current-voltage curves of the plasma membrane of protoplasts isolated from root hairs of *A. thaliana* ecotype Col-0 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{x}$). The standard bathing solution contained 20.0 mmol/L $CaCl_2$, 0.1 mmol/L KCl (pH 6.0 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg).

The pipette solution contained 90 mmol/L K^+ gluconate, 10 mmol/L KCl, 100 nmol/L Ca^{2+} (2.0 mmol/L 1,2-bis(*o*-aminophenoxy)ethane- N,N,N',N' -tetraacetic acid, 1.2 mmol/L $CaCl_2$) (pH 7.2 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg).

Sign * marked significant differences in relation to control at $p < 0.05$, sign ** – significant differences in relation to control at $p < 0.001$

Были проанализированы изменения трансмембранных токов через плазматическую мембрану протопластов, полученных из корневых волосков *A. thaliana* при введении в наружный раствор 300 мг/л наночастиц Fe_3O_4 (рис. 2). В контрольных условиях максимальная плотность наружунаправленного тока составила $(567,4 \pm 87,2)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$), внутрьнаправленного тока – $(-117,3 \pm 12,7)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$). Не были зарегистрированы достоверные изменения как наружунаправленных токов $((487,2 \pm 67,7)$ мА/м^2 ; $n = 6$; $X \pm S\bar{x}$), так и внутрьнаправленных токов $((-105,7 \pm 12,5)$ мА/м^2 ; $n = 6$; $X \pm S\bar{x}$) при инкубации протопластов в растворе, содержащем наночастицы Fe_3O_4 до 60 мин. В результате проведения аналогичных экспериментов с макрочастицами Fe_3O_4 (балк-форма; диаметр более 100 мкм) также не были выявлены изменения проводимости мембраны на протяжении 60 мин (данные не представлены).

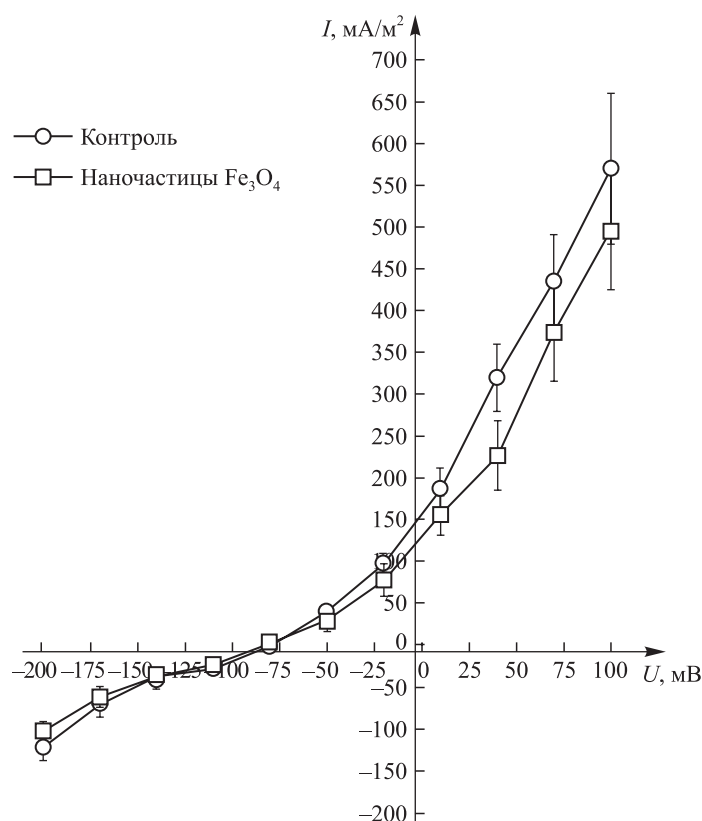


Рис. 2. Воздействие наночастиц Fe_3O_4 на вольт-амперные характеристики плазматической мембраны протопластов, изолированных из корневых волосков *A. thaliana* экотипа Col-0 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$). Наружный раствор: 20,0 ммоль/л CaCl_2 , 0,1 ммоль/л KCl (pH 6,0 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг). Пипеточный раствор: 90 ммоль/л K^+ -глюконата, 10 ммоль/л KCl, 100 ммоль/л Ca^{2+} (2,0 ммоль/л 1,2-бис(*o*-аминофенокси)этан- N,N,N',N' -тетрауксусной кислоты, 1,2 ммоль/л CaCl_2) (pH 7,2 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг)

Fig. 2. Influence of Fe_3O_4 nanoparticles on the current-voltage curves of the plasma membrane of protoplasts isolated from root hairs of *A. thaliana* ecotype Col-0 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$). The standard bathing solution contained 20.0 mmol/L CaCl_2 , 0.1 mmol/L KCl (pH 6.0 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg). The pipette solution contained 90 mmol/L K^+ gluconate, 10 mmol/L KCl, 100 mmol/L Ca^{2+} (2.0 mmol/L 1,2-bis(*o*-aminophenoxy)ethane- N,N,N',N' -tetraacetic acid, 1.2 mmol/L CaCl_2) (pH 7.2 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg)

Кроме того, было исследовано влияние наночастиц TiO_2 (300 мг/л) на ионные токи через плазматическую мембрану протопластов, полученных из корневых волосков *A. thaliana* (рис. 3). В контрольных условиях максимальная плотность наружунаправленного тока была равна $(573,4 \pm 87,4)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$), внутрьнаправленного тока – $(-117,3 \pm 13,4)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$). Введение в наружный раствор 300 мг/л TiO_2 обусловило снижение тока при деполяризации плазматической мембраны до $(223,6 \pm 40,8)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$; $p < 0,001$; ANOVA) и при гиперполяризации до $(-67,5 \pm 9,3)$ мА/м^2 ($n = 6$; $X \pm S\bar{x}$; $p < 0,05$; ANOVA).

При анализе изменения вольт-амперных характеристик плазматической мембраны было выявлено ингибирующее воздействие наночастиц TiO_2 как на наружунаправленные K^+ -токи, так и на внутрьнаправ-

ленные Ca^{2+} -токи. Следует отметить, что действие было неодинаково: если выходящий K^{+} -ток снижался более чем в 2,5 раза, то входящий Ca^{2+} -ток уменьшался в 1,7 раза. Этот факт может свидетельствовать об избирательности влияния наночастиц TiO_2 на разные транспортные системы клеток ризодермиса. В результате проведения аналогичных экспериментов с макрочастицами TiO_2 (балк-форма; диаметр более 100 мкм) не были выявлены изменения проводимости мембраны.

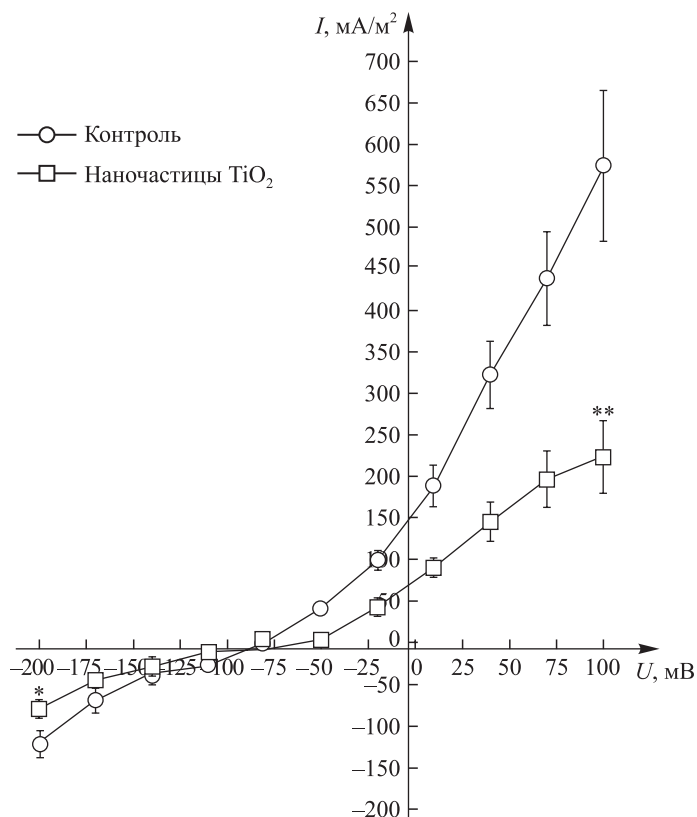


Рис. 3. Воздействие наночастиц TiO_2 на вольт-амперные характеристики плазматической мембраны протопластов, изолированных из корневых волосков *A. thaliana* экотипа Col-0 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{x}$). Наружный раствор: 20,0 ммоль/л CaCl_2 , 0,1 ммоль/л KCl (pH 6,0 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг). Пипеточный раствор: 90 ммоль/л K^{+} -глюконата, 10 ммоль/л KCl, 100 нмоль/л Ca^{2+} (2,0 ммоль/л 1,2-бис(*o*-аминофенокси)этан- N,N,N',N' -тетрауксусной кислоты, 1,2 ммоль/л CaCl_2) (pH 7,2 (1 ммоль/л Tris, 2 ммоль/л MES), осмоляльность 300 мосмоль/кг). Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю при $p < 0,05$, знаком ** – достоверные различия по отношению к контролю при $p < 0,001$

Fig. 3. Influence of TiO_2 nanoparticles on the current-voltage curves of the plasma membrane of protoplasts isolated from root hairs of *A. thaliana* ecotype Col-0 ($n = 6$; $\bar{X} \pm S\bar{x}$). The standard bathing solution contained 20.0 mmol/L CaCl_2 , 0.1 mmol/L KCl (pH 6.0 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg). The pipette solution contained 90 mmol/L K^{+} gluconate, 10 mmol/L KCl, 100 nmol/L Ca^{2+} (2.0 mmol/L 1,2-bis(*o*-aminophenoxy)ethane- N,N,N',N' -tetraacetic acid, 1.2 mmol/L CaCl_2) (pH 7.2 (1 mmol/L Tris, 2 mmol/L MES), osmolality 300 mosmol/kg). Sign * marked significant differences in relation to control at $p < 0.05$, sign ** – significant differences in relation to control at $p < 0.001$

Среди протестированных наночастиц наиболее слабые мембранные эффекты были отмечены для наночастиц Fe_3O_4 . Соответственно, данные наночастицы, вероятно, обладают низкой мембранотропной модифицирующей активностью, т. е. могут быть использованы в качестве наиболее безопасных нанодобавок. Было протестировано их воздействие на прирост главного корня растений *A. thaliana* (рис. 4). С этой целью использовалась система культивирования модельных растений *A. thaliana* в малом объеме почвенного субстрата (1,0–1,5 мл), что позволило провести анализ влияния дорогостоящего сертифицированного наноматериала на растения с достаточной статистической достоверностью.

Тесты показали, что прирост главного корня статистически достоверно стимулировался, начиная с концентрации наночастиц Fe_3O_4 в среде свыше 300 мг/л, и достигал максимума (30–40 % выше контроля;

$n = 75$; $X \pm S\bar{x}$; $p < 0,001$; ANOVA) при концентрациях 3000–10 000 мг/л. Таким образом, наночастицы Fe_3O_4 обладают определенным потенциалом для использования в качестве наноудобрений. Как отмечается в некоторых источниках, себестоимость наночастиц Fe_3O_4 может быть значительно снижена при их массовом производстве, что делает данные наночастицы перспективным материалом для создания инновационных наноагротехнологий [30].

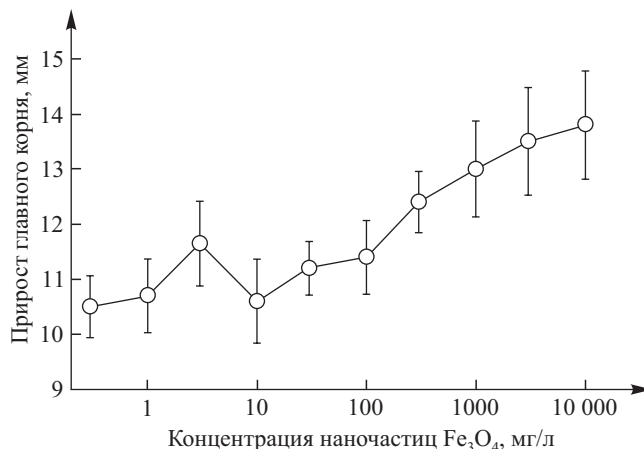


Рис. 4. Воздействие наночастиц Fe_3O_4 на прирост главного корня растений *A. thaliana* экотипа Col-0 ($n = 75$; $X \pm S\bar{x}$). Наночастицы вводились в твердый железообедненный культивационный субстрат (1 мл; смесь ультрадисперсного торфа и вермикулита в соотношении 1 : 1) в виде суспензии и сравнивались с контрольной группой через 3 сут выращивания

Fig. 4. Influence of Fe_3O_4 nanoparticles on the main root of *A. thaliana* ecotype Col-0 plants ($n = 75$; $X \pm S\bar{x}$). Nanoparticles were introduced into a solid iron-depleted cultivation substrate (1 ml; a mixture of ultrafine peat and vermiculite in a 1 : 1 ratio) as a suspension and compared with the control group after 3 days of cultivation

Выявленные эффекты указывают на модифицирующее воздействие наночастиц CuO и TiO_2 на катионные каналы плазматических мембран клеток корня. Первые вызывали активацию классических редокс-зависимых K^+ - и Ca^{2+} -каналов [26; 27], а вторые индуцировали блокирование данных систем, которое ранее было описано для клеток животных при влиянии ряда тяжелых металлов, включая ионы титана [31]. Воздействие наночастиц CuO и TiO_2 на ионные каналы клеток растений ранее не было описано. Эффект от наночастиц TiO_2 похож на эффект от наночастиц Ag , выявленный в нашей работе [3]. Примечательно, что при проведении настоящего исследования не были обнаружены всплески проводимости, характерной для наночастиц Ag . Данное обстоятельство может быть связано с отличием как размеров частиц, так и их состава. Возможно, отсутствие кислорода в структуре наночастицы определяет ее потенциал в качестве активатора механочувствительных ионных каналов. Этот факт может быть подтвержден при выполнении исследований, которые потенциально могут быть проведены на наночастицах, состоящих из чистых элементов.

Ранее специалисты показали, что обработка умеренным количеством медьсодержащих наночастиц (до 10–30 мг/л) может повышать качество семян, урожайность и устойчивость к засухе у *Z. mays* [32] и *Glycine max* (L.) Merr. [33]. Однако данные наночастицы могут ингибировать те же процессы при высоких концентрациях (более 100 мг/л). Например, наночастицы CuO вызывали подавление прорастания семян и утечку электролитов из клеток корня *Oryza sativa* L. [34]. Настоящая работа показала, что в основе влияния наночастиц CuO на растения, вероятно, может лежать их воздействие на плазматическую мембрану, выражающееся в росте ее проводимости и потере важных электролитов клеток.

Интересно, что под действием соединений титана могут возрастать пероксидазная, каталазная и нитратредуктазная активность растительных клеток и содержание хлорофилла, как это показано на примере растений *Capsicum annuum* L. и *Chlorella pyrenoidosa* H. Chick в исследовании [35]. Применение наночастиц TiO_2 может повышать активность рубиско и эффективность фотосинтетических реакций за счет увеличения потока электронов между фотосистемой II и фотосистемой I [36; 37]. Имеются сведения о том, что эти наночастицы могут стимулировать прорастание семян *Spinacia oleracea* L. [38] и ускорять рост молодых растений *G. max* [39]. Тем не менее высокие концентрации наночастиц TiO_2 (более 100 мг/л) способны замедлять ростовые процессы и подавлять фотосинтез, напрямую ингибируя

АТФ-синтазу, как это показано в публикации [36] для *T. aestivum*. Обнаруженное в настоящей работе влияние наночастиц TiO_2 на катионный транспорт может лежать в основе подавления роста высших растений, так как ингибирование транспорта калия и кальция на 35–40 %, несомненно, отразится на всех процессах минерального питания. Снижение уровня K^+ может привести к повреждению водного обмена, потере тургорного давления и разобщению транспортных потоков на мембране растительной клетки, что отразится на энергетическом балансе клетки, так как калий является активатором ферментов гликолиза, цикла Кребса и анаболизма [40]. Ингибирование входа Ca^{2+} может модифицировать сигнальные реакции клетки, которые лежат в основе большинства регуляторных и адаптивных явлений [25]. В целом эффекты наночастиц CuO и TiO_2 указывают на то, что данные наноматериалы можно использовать на практике, вероятно, лишь в очень небольших дозах. При воздействии их большого количества высока вероятность появления мембранной токсичности и подавления роста растений.

В некоторых научных источниках отмечается, что применение наночастиц Fe_3O_4 в качестве нанодобровений представляется очень перспективным направлением ввиду их малого размера, дешевизны и высокой доступности для разных частей растения, включая надземные органы [41]. Наночастицы железа способны выделять очень важное для жизни растений железо, связываясь в клеточной стенке вблизи плазматической мембраны. Например, обработка семян *T. aestivum* наночастицами Fe_2O_3 стимулировала их прорастание, повышение «железного статуса» проростков и их дальнейший рост, существенно увеличивая содержание железа в клеточных стенках, молодых тканях растений и зерне [42].

В последние годы возросло количество исследований, посвященных влиянию наночастиц на рост и развитие высших растений [43; 44]. При изучении воздействия наночастиц Al , Ce_2O_3 , Cu , Au , Fe , Ag , Si , TiO_2 , Zn и ZnO было зарегистрировано повышение урожайности сельскохозяйственных культур [45], что, вероятно, связано с очень высоким отношением площади поверхности, обуславливающей способность металлов переходить в раствор, транспортироваться и взаимодействовать с клеточными компонентами, к объему [46]. Согласно оценке ряда авторов перспективным представляется использование металл-содержащих наночастиц в сельском хозяйстве и биотехнологии растений не только как нанодобровений, но и как агентов-антидотов, которые обеспечивают медленное выделение эссенциальных металлов, приводящее к снижению накопления более опасных тяжелых металлов (например, кадмий и свинец) [47]. Результаты настоящей работы показали, что наночастицы Fe_3O_4 , вероятно, обладают подобными свойствами в очень широком диапазоне концентраций, в то время как наночастицы CuO и TiO_2 должны применяться только в низких концентрациях.

Заключение

В данном исследовании с использованием техники локальной фиксации потенциала впервые выявлены особенности воздействия наночастиц CuO , Fe_3O_4 и TiO_2 на катионные потоки через плазматическую мембрану протопластов клеток корня *A. thaliana*. Продemonстрировано, что после экспозиции на протяжении 10 мин в растворе, содержащем 300 мг/л наночастиц CuO , происходило двукратное снижение проводимости K^+ - и Ca^{2+} -проницаемых ионных каналов плазматической мембраны. Более продолжительная обработка наночастицами CuO , а именно в течение 30 мин, вызвала увеличение проводимости K^+ - и Ca^{2+} -каналов, что, вероятно, было обусловлено активацией данных систем под действием активных форм кислорода. Наночастицы Fe_3O_4 в концентрации 300 мг/л не проявляли модифицирующего воздействия на катионные каналы, в то время как наночастицы TiO_2 в такой же концентрации подавляли проводимость K^+ - и Ca^{2+} -каналов. В результате проведения аналогичных экспериментов с макрочастицами CuO , Fe_3O_4 и TiO_2 (балк-форма; более 100 мкм) не были обнаружены эффекты, похожие на эффекты, вызываемые наночастицами CuO и TiO_2 . Наночастицы Fe_3O_4 , начиная с их концентрации в среде свыше 300 мг/л, вызвали статистически достоверное увеличение прироста главного корня молодых растений *A. thaliana*. Данный факт в совокупности с отсутствием у наночастиц Fe_3O_4 выраженного модифицирующего воздействия на катионную проводимость мембраны указывает на возможность их использования в качестве минеральных нанодобровений.

Библиографические ссылки

1. Marschner H. *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press; 2012. 651 p.
2. Nongbet A, Mishra AK, Mohanta YK, Mahanta S, Ray MK, Khan M, et al. Nanofertilizers: a smart and sustainable attribute to modern agriculture. *Plants*. 2022;11(19):2587. DOI: 10.3390/plants11192587.
3. Sosan A, Svistunenko D, Straltsova D, Tsiurkina K, Smolich I, Lawson T, et al. Engineered silver nanoparticles are sensed at the plasma membrane and dramatically modify the physiology of *Arabidopsis thaliana* plants. *Plant Journal*. 2016;85(2):245–257. DOI: 10.1111/tpj.13105.
4. el-Zohri M, al-Wadaani NA, Bafeel SO. Foliar sprayed green zinc oxide nanoparticles mitigate drought-induced oxidative stress in tomato. *Plants*. 2021;10(11):2400. DOI: 10.3390/plants10112400.

5. Semida WM, Abdelkhalik A, Mohamed GF, Abd El-Mageed TA, Abd El-Mageed SA, Rady MM, et al. Foliar application of zinc oxide nanoparticles promotes drought stress tolerance in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plants*. 2021;10(2):421. DOI: 10.3390/plants10020421.
6. Wang Q, Ebbs SD, Chen Y, Ma X. Trans-generational impact of cerium oxide nanoparticles on tomato plants. *Metallomics*. 2013;5:753–759. DOI: 10.1039/c3mt00033h.
7. Margenot AJ, Rippner DA, Dumlao MR, Nezami S, Green PG, Parikh SJ, et al. Copper oxide nanoparticle effects on root growth and hydraulic conductivity of two vegetable crops. *Plant Soil*. 2018;431:333–345. DOI: 10.1007/s11104-018-3741-3.
8. Asli S, Neumann PM. Colloidal suspensions of clay or titanium dioxide nanoparticles can inhibit leaf growth and transpiration via physical effects on root water transport. *Plant, Cell & Environment*. 2009;32(5):577–584. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.01952.x.
9. Feng Y, Kreslavski VD, Shmarev AN, Ivanov AA, Zharmukhamedov SK, Kosobryukhov A, et al. Effects of iron oxide nanoparticles (Fe_3O_4) on growth, photosynthesis, antioxidant activity and distribution of mineral elements in wheat (*Triticum aestivum*) plants. *Plants*. 2022;11(14):1894. DOI: 10.3390/plants11141894.
10. Demidchik V. Characterisation of root plasma membrane Ca^{2+} -permeable cation channels: techniques and basic concepts. In: Volkov AG. *Plant electrophysiology*. Berlin: Springer-Verlag; 2012. p. 339–369.
11. Ebrahiminezhad A, Zare-Hoseinabadi A, Berenjian A, Ghasemi Y. Green synthesis and characterization of zero-valent iron nanoparticles using stinging nettle (*Urtica dioica*) leaf extract. *Green Processing and Synthesis*. 2017;6(5):469–475. DOI: 10.1515/gps-2016-0133.
12. Palchoudhury S, Jungjohann KL, Weerasena L, Arabshahi A, Gharge U, Albattah A, et al. Enhanced legume root growth with pre-soaking in $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ nanoparticle fertilizer. *RSC Advances*. 2018;8(43):24075–24083. DOI: 10.1039/c8ra04680h.
13. Srivastava G, Das CK, Das A, Singh SK, Roy M, Kim H, et al. Seed treatment with iron pyrite (FeS_2) nanoparticles increases the physical effects of spinach. *RSC Advances*. 2014;4:58495–58504. DOI: 10.1039/C4RA06861K.
14. Li J, Chang PR, Huang J, Wang Y, Yuan H, Ren H. Physiological effects of magnetic iron oxide nanoparticles towards watermelon. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*. 2013;13(8):5561–5567. DOI: 10.1166/jnn.2013.7533.
15. Maswada HF, Djanaguiraman M, Prasad PVV. Seed treatment with nano-iron(III) oxide enhances germination, seedling growth and salinity tolerance of sorghum. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2018;204(6):577–587. DOI: 10.1111/jac.12280.
16. al-Amri N, Tombuloglu H, Slimani Y, Akhtar S, Barghouthi M, Almessiere M, et al. Size effect of iron(III) oxide nanomaterials on the growth, and their uptake and translocation in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2020;194:110377. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2020.110377.
17. Chen G, Li J, Han H, Du R, Wang X. Physiological and molecular mechanisms of plant responses to copper stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(21):12950. DOI: 10.3390/ijms232112950.
18. Mydy LS, Chigumba DN, Kersten RD. Plant copper metalloenzymes as prospects for new metabolism involving aromatic compounds. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:692108. DOI: 10.3389/fpls.2021.692108.
19. Gaucin-Delgado JM, Ortiz-Campos A, Hernandez-Montiel LG, Fortis-Hernandez M, Reyes-Pérez JJ, González-Fuentes JA, et al. CuO – NPs improve biosynthesis of bioactive compounds in lettuce. *Plants*. 2022;11(7):912. DOI: 10.3390/plants11070912.
20. Abbasirad S, Ghotbi-Ravandi AA. Toxicity of copper oxide nanoparticles in barley: induction of oxidative stress, hormonal imbalance, and systemic resistances. *BMC Plant Biology*. 2025;25(1):187. DOI: 10.1186/s12870-025-06213-6.
21. Lyu S, Wei X, Chen J, Wang C, Wang X, Pan D. Titanium as a beneficial element for crop production. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:597. DOI: 10.3389/fpls.2017.00597.
22. Skiba E, Pietrzak M, Michlewska S, Gruszka J, Malejko J, Godlewska-Żyłkiewicz B, et al. Photosynthesis governed by nanoparticulate titanium dioxide. The *Pisum sativum* L. case study. *Environmental Pollution*. 2024;340(2):122735. DOI: 10.1016/j.envpol.2023.122735.
23. Demidchik V, Tester M. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* roots. *Plant Physiology*. 2002;128(2):379–387. DOI: 10.1104/pp.010524.
24. Demidchik V. Mechanisms and physiological roles of K^+ efflux from root cells. *Journal of Plant Physiology*. 2014;171(9):696–707. DOI: 10.1016/j.jplph.2014.01.015.
25. Demidchik V, Shabala S, Isayenkov S, Cuin TA, Pottosin I. Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytologist*. 2018;220:49–69. DOI: 10.1111/nph.15266.
26. Foreman J, Demidchik V, Bothwell JHF, Mylona P, Miedema H, Torres MA, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature*. 2003;422:442–446. DOI: 10.1038/nature01485.
27. Demidchik V, Cuin TA, Svistunenko D, Smith SJ, Miller AJ, Shabala S, et al. *Arabidopsis* root K^+ efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *Journal of Cell Science*. 2010;123(9):1468–1479. DOI: 10.1242/jcs.064352.
28. Angel BM, Batley GE, Jarolimek CV, Rogers NJ. The impact of size on the fate and toxicity of nanoparticulate silver in aquatic systems. *Chemosphere*. 2013;93(2):359–365. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2013.04.096.
29. Yusefi-Tanha E, Fallah S, Rostamnejadi A, Pokhrel LR. Root system architecture, copper uptake and tissue distribution in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) grown in copper oxide nanoparticle (CuO-NP)-amended soil and implications for human nutrition. *Plants*. 2020;9:1326. DOI: 10.3390/plants9101326.
30. Liu X, Nadeem M, Rui Y. Effects of nanofertilizers on the mechanism of photosynthetic efficiency in plants: a review. *Phyton – International Journal of Experimental Botany*. 2024;93(12):3197–3216. DOI: 10.32604/phyton.2024.059281.
31. Kiss T, Osipenko ON. Toxic effects of heavy metals on ionic channels. *Pharmacological Reviews*. 1994;46(3):245–267.
32. Nguyen DV, Nguyen HM, Le NT, Nguyen KH, Nguyen HT, Le HM, et al. Copper nanoparticle application enhances plant growth and grain yield in maize under drought stress conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2022;41:364–375. DOI: 10.1007/s00344-021-10301-w.
33. Linh TMT, Mai NC, Hoe PT, Lien LQ, Ban NK, Hien LTT, et al. Metal-based nanoparticles enhance drought tolerance in soybean. *Journal of Nanomaterials*. 2020;2020:1–13. DOI: 10.1155/2020/4056563.
34. Shaw AK, Hossain Z. Impact of nano-CuO stress on rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Chemosphere*. 2013;93(6):906–915. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2013.05.044.
35. Hruby MM, Cigler P, Kuzel S. Contribution to understanding the mechanism of titanium action in plants. *Journal of Plant Nutrition*. 2002;25(3):577–598. DOI: 10.1081/PLN-120003383.

36. Hong F, Zhou J, Liu C, Yang F, Wu C, Zheng L, et al. Effect of nano-TiO₂ on photochemical reaction of chloroplasts of spinach. *Biological Trace Element Research*. 2005;105(1–3):269–279. DOI: 10.1385/BTER:105:1–3:269.
37. Djanaguiraman M, Nair R, Giraldo JP, Prasad PVV. Cerium oxide nanoparticles decrease drought-induced oxidative damage in sorghum leading to higher photosynthesis and grain yield. *ACS Omega*. 2018;3(10):14406–14416. DOI: 10.1021/acsomega.8b01894.
38. Zheng L, Hong F, Lu S, Liu C. Effect of nano-TiO₂ on strength of naturally aged seeds and growth of spinach. *Biological Trace Element Research*. 2005;105:83–91. DOI: 10.1385/BTER:104:1:083.
39. Lu CM, Zhang CY, Wu JQ, Tao MX. Research of the effect of nanometer on germination and growth enhancement of *Glycine max* and its mechanism. *Soybean Science*. 2002;21:168–172.
40. Demidchik V, Straltsova D, Medvedev SS, Pozhvanov GA, Sokolik A, Yurin V. Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *Journal of Experimental Botany*. 2014;65:1259–1270. DOI: 10.1093/jxb/eru004.
41. Mazaherinia S, Astaraci A, Fotovvat A, Monshi A. Nano iron oxide particles efficiency on Fe, Mn, Zn and Cu concentrations in wheat plant. *World Applied Sciences Journal*. 2010;7(1):36–40.
42. Sundaria N, Singh M, Upreti P, Chauhan RP, Jaiswal JP, Kumar A. Seed priming with iron oxide nanoparticles triggers iron acquisition and biofortification in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2018;38:122–131. DOI: 10.1007/s00344-018-9818-7.
43. Farooqui A, Tabassum H, Ahmad A, Mabood A, Ahmad A, Ahmad IZ. Role of nanoparticles in growth and development of plants: a review. *International Journal of Pharmaceutics*. 2016;7:22–37. DOI: 10.3389/fpls.2022.976179.
44. Siddiqi KS, Rahman AU, Tajuddin T, Husen A. Biogenic fabrication of iron/iron oxide nanoparticles and their application. *Nanoscale Research Letters*. 2016;11(1):498. DOI: 10.1186/s11671-016-1714-0.
45. Raza MAS, Amin J, Valipour M, Iqbal R, Aslam MU, Zulfiqar B, et al. Cu-nanoparticles enhance the sustainable growth and yield of drought-subjected wheat through physiological progress. *Scientific Reports*. 2024;14(1):14254. DOI: 10.1038/s41598-024-62680-1.
46. Rashad YM, El-Sharkawy HHA, Belal BEA, Razik EAS, Galilah DA. Silica nanoparticles as a probable anti-oomycete compound against downy mildew, and yield and quality enhancer in grapevines: field evaluation, molecular, physiological, ultrastructural, and toxicity investigations. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:763365. DOI: 10.3389/fpls.2021.763365.
47. Bakhtiari M, Moaveni P, Sani B. The effect of iron nanoparticles spraying time and concentration on wheat. *Biological Forum – an International Journal*. 2015;7:679–683.

Получена 22.07.2025 / принята 12.09.2025.
Received 22.07.2025 / accepted 12.09.2025.

Авторы:

Полина Вацлавовна Гриусевич – кандидат биологических наук; доцент кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Вероника Евгеньевна Артюшевская – соискатель кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета. Научный руководитель – В. В. Демидчик.

Маргарита Алексеевна Мыслейко – специалист лаборатории иммунитета и биотехнологии растений.

Анатолий Иосифович Соколик – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Наталья Лёгкиновна Пишбытко – кандидат биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории клеточной и системной биологии кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Игорь Иванович Смолич – кандидат биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории клеточной и системной биологии кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Вадим Викторович Демидчик – доктор биологических наук, член-корреспондент НАН Беларуси, профессор; главный научный сотрудник лаборатории роста и развития растений.

Authors:

Palina V. Hryvusevich, PhD (biology); associate professor at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

hryvusevich@bsu.by

<https://orcid.org/0000-0002-4851-7290>

Veranika Ya. Artsisheuskaya, competitor at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

delasadovie@mail.ru

<https://orcid.org/0009-0008-5343-751X>

Marharyta A. Mysleika, specialist at the laboratory of plant immunity and biotechnology.

margaritamyslejko@gmail.com

<https://orcid.org/0009-0005-9487-7202>

Anatoliy I. Sokolik, PhD (biology), docent; associate professor at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

sokolik@bsu.by

<https://orcid.org/0000-0002-1513-9465>

Natallia L. Pshybytko, PhD (biology), docent; leading researcher at the laboratory of cell and systems biology, department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

pshybytko@bsu.by

<https://orcid.org/0000-0003-3634-1889>

Ihar I. Smolich, PhD (biology), docent; leading researcher at the laboratory of cell and systems biology, department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

smolich@bsu.by

<https://orcid.org/0000-0001-7828-606X>

Vadim V. Demidchik, doctor of science (biology), corresponding member of the National Academy of Sciences of Belarus, full professor; chief researcher at the laboratory of plant growth and development.

demidchik@botany.by

<https://orcid.org/0000-0003-3765-8386>