ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2026.2.38
УДК 581.132.2

# Реакция фотосинтетического аппарата и антиоксидантной системы проростков березы повислой (*Betula pendula* Roth) на воздействие наночастиц оксида цинка, диоксида кремния и многостенных углеродных нанотрубок

© К.В. Жужукин[1], П.М. Евлаков[1], Е.В. Томина[1], А.В. Константинов[2]

**Response of the photosynthetic apparatus and antioxidant system of silver birch (*Betula pendula* Roth) seedlings to the action of zinc oxide nanoparticles, silicon dioxide, and multi-walled carbon nanotubes**

**K.V. Zhuzhukin, P.M. Evlakov, E.V. Tomina, A.V. Konstantinov** (Voronezh State Forestry University named after G.F. Morozov; St. Petersburg Forestry Research Institute)

A comparative assessment was carried out of the effects of zinc oxide (ZnO) and silicon dioxide ($SiO_2$) nanoparticles and multi-walled carbon nanotubes (MWCNTs) at concentrations of 1–1000 mg/L on seed germination, photosynthetic pigment content, and antioxidant enzyme activity in silver birch (*Betula pendula* Roth) seedlings on day 45 of germination. The biological response was found to be distinctly biphasic. At low concentrations of 1–10 mg/L, changes in the parameters studied either did not exceed the limits of statistical significance or were accompanied by weak stimulation. In the range of intermediate concentrations, a maximum induction of catalase, peroxidase, and superoxide dismutase was recorded, along with the greatest accumulation of photosynthetic pigments. Under $SiO_2$ at 50 mg/L, chlorophyll *a* content increased by 33 %, chlorophyll *b* by 26 %, and carotenoids by 45 % relative to the control. At the high concentration of 1000 mg/L, a sharp decline in germination, degradation of the pigment complex, and collapse of enzymatic defense were observed. Differences in the dose threshold

among nanoparticle types were revealed. For ZnO and MWCNTs, the peak of enzyme activation and the maximum stimulation of the pigment complex occurred at 50 mg/L, whereas for $SiO_2$ they fell within the range of 50–500 mg/L. Pigment degradation was selective in nature, with chlorophyll *b* declining faster than chlorophyll *a* and carotenoids, reflecting preferential damage to light-harvesting complexes. $SiO_2$ exerted the mildest effect and provided a stable adaptive response across the entire concentration range studied, whereas at 1000 mg/L ZnO produced a coordinated collapse of all components of enzymatic defense, and the MWCNT variant at 1000 mg/L resulted in complete seedling death. The data obtained confirm the suitability of silver birch seedlings as a model for assessing the phytotoxicity of nanoscale materials.

**Key words:** *Betula pendula* Roth, nanoparticles, zinc oxide, silica, multi-walled carbon nanotubes, phytotoxicity, antioxidant enzymes, oxidative stress, sprouts

**Реакция фотосинтетического аппарата и антиоксидантной системы проростков березы повислой (*Betula pendula* Roth) на воздействие наночастиц оксида цинка, диоксида кремния и многостенных углеродных нанотрубок**

**К.В. Жужукин, П.М. Евлаков, Е.В. Томина, А.В. Константинов**

Проведена сравнительная оценка влияния наночастиц оксида цинка (ZnO), диоксида кремния ($SiO_2$) и многостенных углеродных нанотрубок (МУНТ) в концентрациях 1–1000 мг/л на всхожесть семян, содержание фотосинтетических пигментов и активность антиоксидантных ферментов в проростках березы повислой (*Betula pendula* Roth) на 45-е сутки проращивания. Установлено, что биологический отклик носит выраженный двухфазный характер. При низких концентрациях 1–10 мг/л изменения изученных параметров не выходили за пределы статистической достоверности или сопровождались слабой стимуляцией. В области средних концентраций регистрировался максимум индукции каталазы, пероксидазы и супероксиддисмутазы, а также наибольшее накопление фотосинтетических пигментов. При действии $SiO_2$ в концентрации 50 мг/л содержание хлорофилла *a* возрастало на 33 %, хлорофилла *b* – на 26 %, каротиноидов – на 45 % относительно контроля. При высокой концентрации 1000 мг/л наблюдались резкое снижение всхожести, деградация пигментного комплекса и срыв ферментативной защиты. Выявлены различия в дозовом пороге между типами наночастиц. Для ZnO и МУНТ пик активации ферментов и максимум стимуляции пигментного комплекса приходились на 50 мг/л, для $SiO_2$ – в диапазоне 50–500 мг/л. Деградация пигментов носила селективный характер, содержание хлорофилла *b* снижалось быстрее, чем хлорофилла *a* и каротиноидов, что отражает первоочередное повреждение светособирающих комплексов. $SiO_2$ оказывал наиболее мягкое воздействие и обеспечивал устойчивый адаптивный ответ во всем изученном диапазоне концентраций, тогда как при 1000 мг/л ZnO зафиксирован скоординированный срыв всех звеньев ферментативной защиты, а в варианте с МУНТ при 1000 мг/л наблюдалась полная гибель проростков. Полученные данные подтверждают возможность применения проростков березы повислой в качестве модели для оценки фитотоксичности наноразмерных материалов.

**Ключевые слова:** *Betula pendula* Roth, наночастицы, оксид цинка, диоксид кремния, многостенные углеродные нанотрубки, фитотоксичность, антиоксидантные ферменты, окислительный стресс, проростки

Жужукин Константин Викторович – ст. преподаватель кафедры химии и биотехнологии, канд. техн. наук

E-mail: kinkon18@yandex.ru

Евлаков Петр Михайлович – заведующий лабораторией анализа ПЦР НИИ ИТЛК, канд. биол. наук

E-mail: peter.evlakov@yandex.ru

Томина Елена Викторовна – заведующая кафедрой химии и биотехнологии, д-р хим. наук

E-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru

Константинов Артем Васильевич – заместитель директора по научной работе, д-р биол. наук

E-mail: science@spb-niilh.ru

[1]Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова

394087, г. Воронеж, ул. Тимирязева, д. 8

Телефон: 8 (4732)538411

[2]Федеральное бюджетное учреждение «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»

194021, Санкт-Петербург, Институтский пр., д. 21

Телефон: 8(812)552–80–21

**Введение**

Лесные экосистемы умеренной и бореальной зон выполняют средообразующие функции, обеспечивая регуляцию углеродного баланса, водного режима и поддержание биоразнообразия. Береза повислая (*Betula pendula* Roth), один из основных лесообразующих видов, благодаря обильному плодоношению, легким крылатым семенам и быстрому росту молодых растений одной из первых появляется на вырубках, гарях, отвалах и других антропогенно нарушенных территориях, а ее устойчивость к широкому диапазону почвенных, температурных и световых условий обеспечивает успешное произрастание как в бореальных лесах, так и в городской среде [1, 2]. Семена березы характеризуются мелкими размерами, низкими запасами эндосперма и высокой чувствительностью к внешним факторам на ранних этапах онтогенеза, что определяет варьирование показателей всхожести в естественных популяциях в широком диапазоне [3, 4]. Вместе с тем благодаря быстрому росту и высокой транспирации *B. pendula* активно используется в биоиндикации городских и техногенно нарушенных сред и фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами [5, 6]. Установлено в частности, что популяции березы, произрастающие на отвалах цинково-свинцовых руд, демонстрируют значительное снижение жизнеспособности пыльцы и качества семенного материала, что отражает чувствительность репродуктивных процессов вида к промышленному загрязнению [7].

В последние два десятилетия наряду с традиционными антропогенными факторами все большее значение приобретает поступление в окружающую среду наноматериалов, компонентов наноудобрений, средств защиты растений, продуктов износа промышленных изделий и наноотходов [8, 9]. Особое внимание исследователей привлекают наночастицы (НЧ) оксида цинка (ZnO), диоксида кремния ($SiO_2$) и многостенные углеродные нанотрубки (МУНТ), что обусловлено их сравнительной доступностью, специфическими физико-химическими свойствами и широким спектром биологического действия на растительные объекты [9, 10, 11]. НЧ способны поступать в растения через корневую систему и листовой аппарат с последующей транслокацией по симпласту и апопласту, при этом размер и поверхностный заряд частиц определяют как эффективность поглощения, так и характер физиологического ответа [11, 12].

Цинк относится к жизненно важным микроэлементам и входит в состав или активирует свыше 300 ферментов растительной клетки, поэтому ZnO-НЧ при низких концентрациях могут выступать в роли биостимуляторов и эффективных инструментов нанопрайминга семян, улучшая их прорастание и устойчивость к абиотическим стрессам [13, 14, 15]. При высоких концентрациях те же частицы индуцируют окислительный стресс за счет высвобождения ионов $Zn^{2+}$, генерации активных форм кислорода (АФК), повреждения биомембран, перекисного окисления липидов и фрагментации ДНК, что было показано для томата, гороха посевного, фасоли и ряда других видов [16, 17, 18]. Наночастицы $SiO_2$ улучшают водопоглощение семян, активируют антиоксидантные системы, регулируют гормональный баланс и повышают устойчивость растений к засолению, засухе и тяжелым металлам [19, 20, 21]; на томате установлена оптимальная концентрация НЦ $SiO_2$ в диапазоне 8 г/л, обеспечивающая максимальный индекс жизнеспособности семян [19]. МУНТ за счет своей цилиндрической наноструктуры способны проникать через семенную кожуру, формировать новые поры в клеточных стенках, способствовать транспорту воды и питательных веществ, а также модулировать экспрессию генов, связанных со стрессоустойчивостью [22, 23]. На *Betula pendula* и *B. pubescens* показано, что МУНТ в концентрациях 1–10 мг/л повышают биомассу проростков и индуцируют экспрессию генов *DREB2* и *PR-10*, тогда как 100 мг/л приводят к снижению

ростовых показателей [22]. На кукурузе установлено, что МУНТ и НЦ $SiO_2$ повышают активность ключевых ферментов прорастания (амилазы, цитохром-с-оксидазы) и регулируют гормональный баланс [10]. Однако высокие концентрации МУНТ (≥ 1000 мг/л) вызывают подавление роста, гибель клеток и индукцию окислительного стресса у *Amaranthus tricolor*, *Arabidopsis thaliana* и других видов [24, 25, 26].

Из приведенных выше данных видно, что биологический ответ растений на НЧ закономерно меняется с концентрацией: низкие дозы, как правило, оказывают стимулирующее действие, тогда как высокие – ингибирующее. Такая двухфазная зависимость «доза–эффект» характерна для широкого круга наноматериалов и описывается в литературе как наногормезис [27, 28]. Согласно мета-аналитическим оценкам, медианный максимум стимуляции при действии наноматериалов на растения составляет около 123 % контрольного уровня и достигается, как правило, при концентрациях ниже 100 мг/л [27]. Конкретные диапазоны стимулирующих и токсичных концентраций зависят как от свойств самих НЧ, химического состава, размера, формы, поверхностного заряда и степени агрегации, так и от характеристик растения-объекта, видовой принадлежности, стадии развития и состояния семенного материала [11, 28].

Важнейшим механизмом адаптации растений к стрессу, вызванному НЧ, является активация ферментативного звена антиоксидантной системы, в первую очередь супероксиддисмутазы (СОД), каталазы (КАТ) и пероксидаз (ПО), обеспечивающих ступенчатую детоксикацию супероксид-аниона, перекиси водорода и других АФК [29, 30, 31]. Превышение АФК-нагрузки над емкостью этой системы приводит к окислительному повреждению биомембран, снижению содержания фотосинтетических пигментов и нарушению функции фотосистем [29, 32]. Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, а также соотношение хлорофиллов *a*/*b*, отражающее баланс между ядром фотосистемы II и светособирающим комплексом LHCII, являются чувствительными интегральными индикаторами физиологического состояния растений и широко применяются при оценке их реакции на абиотические стрессы [33, 34, 35]. Совместный анализ активности антиоксидантных ферментов и пигментного комплекса позволяет получить целостную картину защитного ответа и степени повреждения фотосинтетического аппарата [11, 31, 36].

Несмотря на обширный объем накопленных данных, влияние НЧ на древесные растения изучено существенно меньше, чем на сельскохозяйственные культуры; по имеющимся оценкам, нанотехнологические исследования охватывают лишь около 7 % мировых семейств древесных растений [37]. При этом большинство существующих работ посвящено лишь одному типу наноматериала и одному-двум физиологическим параметрам, что затрудняет сравнительную оценку действия химически и структурно различных НЧ. Исследования действия металлооксидных, неметаллических оксидных и углеродных НЧ в широком диапазоне концентраций на одной модели древесного растения с одновременной оценкой всхожести, пигментного комплекса и активности антиоксидантных ферментов в литературе практически отсутствуют, что не позволяет сформировать обобщенные представления о механизмах фитотоксичности и гормезиса у древесных видов [22, 37].

В связи с этим целью настоящей работы является сравнительная оценка влияния наночастиц ZnO, $SiO_2$ и МУНТ в концентрациях 1–1000 мг/л на всхожесть семян, содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) и активность антиоксидантных ферментов (КАТ, ПО, СОД) в проростках березы повислой (*Betula pendula* Roth).

**Объекты и методы исследования**

В качестве объекта исследования использовали семена березы повислой (*Betula pendula* Roth), собранные с растений 5-го года жизни, высаженных на экспериментальном калибро-

вочном полигоне ВГЛТУ. До закладки эксперимента семена хранили в воздушно-сухом состоянии в эксикаторе. Отбор проростков для определения активности антиоксидантных ферментов и содержания фотосинтетических пигментов проводили на 45-е сутки после закладки семян на проращивание. Из каждого варианта опыта брали по 10 проростков, которые объединяли в усредненную биологическую пробу. Полученный растительный материал быстро промывали бидистиллированной водой, обсушивали фильтровальной бумагой. Биохимический анализ проводили на свежих или размороженных образцах с минимальной задержкой во избежание деградации ферментов и пигментов.

Чистые многостенные углеродные нанотрубки (МУНТ) приобретены у MST-Nano (Рига, Латвия). По данным производителя, МУНТ имели наружный диаметр 10–30 нм, внутренний диаметр 5–15 нм, длину ≥ 2 мкм, удельную площадь поверхности ≥ 270 $м^2/г$ и межслоевое расстояние 0,34 нм. Все растворы готовили на бидистиллированной воде, полученной с помощью системы очистки Milli-Q (Merck Millipore, Германия).

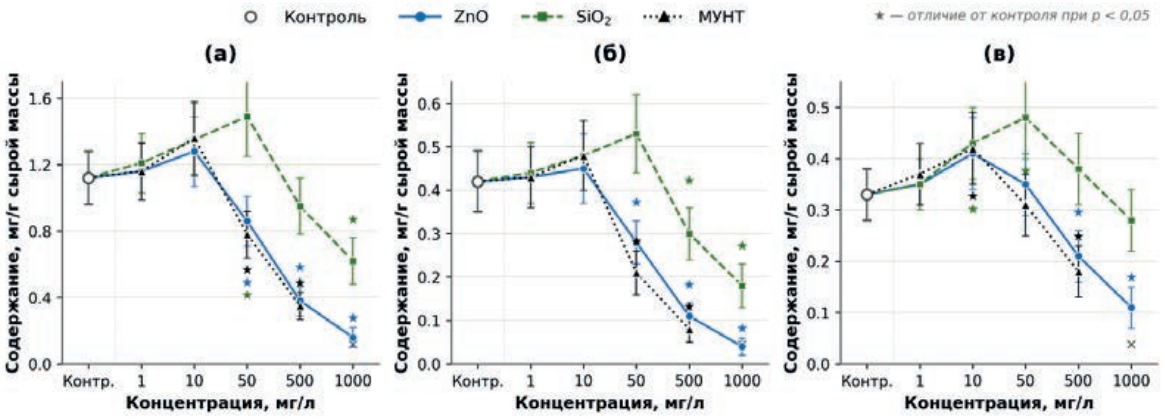
Наночастицы оксида цинка (ZnO) и диоксида кремния ($SiO_2$) синтезировали по ранее разработанным методикам. Наночастицы $SiO_2$ и ZnO получали золь-гель методом: к 70 % раствору уксусной кислоты ($CH_3COOH$) при постоянном перемешивании добавляли кристаллогидрат метасиликата натрия ($Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$). Образовавшийся аморфный осадок отделяли центрифугированием, промывали дистиллированной водой до нейтральной реакции и высушивали при 102 °C. Кристаллический $SiO_2$ получали путем прокаливания аморфного порошка в муфельной печи SNOL 8.2/1100 (AB UMEGA, Литва) при температуре 450 °C в течение 1 часа. Подробная физико-химическая характеристика наночастиц ZnO и $SiO_2$ (размер, удельная площадь поверхности, фазовый состав, морфология) приведена в наших предыдущих работах [38].

Для оценки ферментативной активности антиоксидантной системы навеску свежего растительного материала (0,2–0,5 г) гомогенизировали в охлажденной фарфоровой ступке с 5 мл 0,05 М натрий-фосфатного буфера (pH 7,8), содержащего 1 мМ ЭДТА и 1 % (масс./об.) поливинилпирролидона (ПВП). Гомогенат центрифугировали при 12000 *g* в течение 15 мин при температуре 4 °C. Полученный супернатант использовали в качестве источника фермента. Содержание растворимого белка в экстрактах определяли по методу Брэдфорда с использованием бычьего сывороточного альбумина (БСА) в качестве стандарта. Все спектрофотометрические измерения проводили на спектрофотометре ПЭ-5400УФ («Экросхим», Санкт-Петербург, Россия) в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 10 мм. Каждое измерение выполняли в трехкратной аналитической повторности. Активность каталазы определяли спектрофотометрически по методу Aebi по скорости убыли пероксида водорода при длине волны 240 нм. Реакционная смесь объемом 3 мл содержала 0,05 М натрий-фосфатный буфер (pH 7,0), 15 мМ $H_2O_2$ и 100 мкл ферментного экстракта. Реакцию инициировали добавлением $H_2O_2$ и регистрировали уменьшение оптической плотности в течение 1–3 мин с интервалом 30 с при 25 °C. Активность пероксидазы определяли гваяколовым методом по Chance и Maehly по скорости образования тетрагваякола при длине волны 470 нм. Реакционная смесь объемом 3 мл содержала 0,05 М натрий-фосфатный буфер (pH 6,5), 16 мМ гваякол, 2 мМ $H_2O_2$ и 100 мкл ферментного экстракта. Реакцию инициировали добавлением $H_2O_2$ и регистрировали увеличение оптической плотности в течение 2–3 мин при 25 °C. Активность ПО выражали в мкмоль тетрагваякола·$мин^{1}$ $мг^{1}$ белка. Активность супероксиддисмутазы определяли по способности фермента подавлять фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия (НСТ) в супероксидной системе рибофлавин–метионин.

Реакционную среду готовили на 0,05 М натрий-фосфатном буфере (pH 7,8) непосредственно перед использованием. Свежий раствор рибофлавина (4,4 мг на 100 мл бидистиллированной $H_2O$) готовили и хранили в темноте при температуре 4 °С. Реакционная смесь объемом 3 мл содержала 0,05 М натрий-фосфатный буфер (pH 7,8), 13 мМ метионин, 75 мкМ НСТ, 0,1 мМ ЭДТА, 2 мкМ рибофлавин и 50–100 мкл ферментного экстракта. Реакцию инициировали освещением проб люминесцентной лампой мощностью 15 Вт в течение 15 мин при комнатной температуре. Параллельно готовили две контрольные пробы: «световой контроль» (без ферментного экстракта, инкубированный на свету) и «темновой контроль» (полностью защищенный от света). Оптическую плотность измеряли при длине волны 560 нм. За единицу активности (1 у. е.) принимали количество фермента, обеспечивающее 50 % ингибирование фотохимического восстановления НСТ при стандартных условиях. Содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также суммы каротиноидов в проростках березы определяли спектрофотометрически по методу Лихтенталера. Навеску свежего растительного материала (50–100 мг) растирали в фарфоровой ступке с небольшим количеством $CaCO_3$ для нейтрализации органических кислот и кварцевого песка, добавляя 80 % (об./об.) ацетон. Полученный гомогенат количественно переносили в центрифужную пробирку, доводили объем ацетоном до 10 мл и центрифугировали при 5000 *g* в течение 10 мин. Супернатант использовали для измерений. Все операции проводили при ослабленном освещении и охлаждении во избежание фотоокисления пигментов. Оптическую плотность экстрактов измеряли при длинах волн 470, 646 и 663 нм против 80 % ацетона в качестве раствора сравнения. Концентрацию пигментов (мкг/мл экстракта) рассчитывали по формулам Лихтенталера для 80 % ацетона.

**Результаты исследования и их обсуждения**

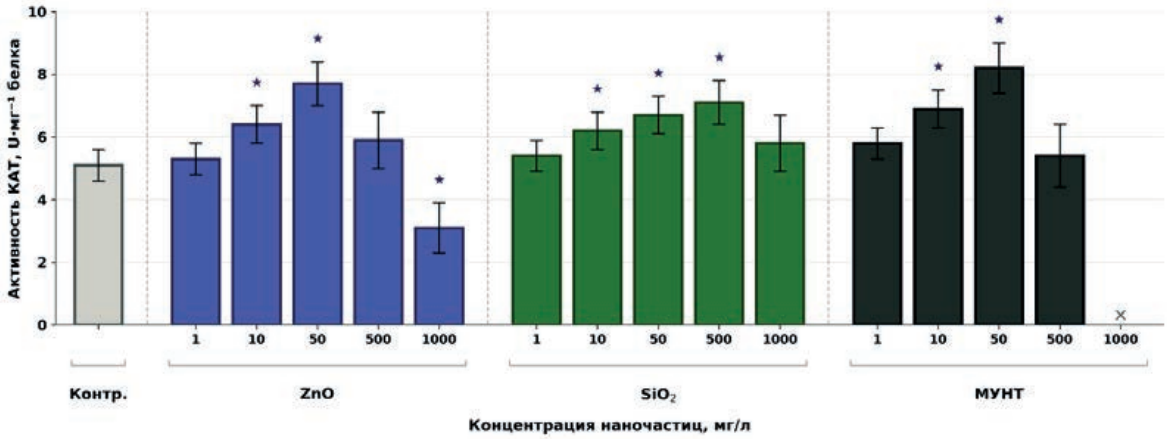
На рисунке 1 представлено изменение содержания фотосинтетических пигментов в проростках березы повислой при действии исследованных наночастиц в широком диапазоне концентраций. В контроле содержание хлорофилла *a* составляло 1,12 ± 0,16 мг/г сырой массы, хлорофилла *b* – 0,42 ± 0,07 мг/г, каротиноидов – 0,33 ± 0,05 мг/г, что соответствует физиологической норме для зеленых проростков лиственных пород.




знак × обозначает гибель проростков в варианте МУНТ 1000 мг/л

Рис. 1. Содержание (а) хлорофилла *a,* (б) хлорофилла *b* и (в) каротиноидов в проростках березы повислой (*Betula pendula* Roth) на 45-е сутки проращивания при воздействии наночастиц ZnO, $SiO_2$ и многостенных углеродных нанотрубок (МУНТ) в концентрациях 1–1000 мг/л

При концентрации 1 мг/л изменения пигментного состава были незначимыми. При повышении до 10 мг/л во всех вариантах прослеживалась тенденция к возрастанию содержания пигментов на 7–30 % относительно контроля, однако значимое повышение подтверждено лишь для отдельных параметров $SiO_2$ и МУНТ. Подобный эффект малых доз, вероятно, связан с биоактивностью кремния и активацией синтеза фотосинтетических белков, а у МУНТ – со способностью углеродных нанотрубок улучшать водо- и ионообмен за счет формирования дополнительных пор в семенной кожуре. Максимум стимуляции зафиксирован при $SiO_2$ 50 мг/л, где содержание хлорофилла a возрастало на 33 % к контролю, хлорофилла b – на 26 %, каротиноидов – на 45 %. При той же концентрации ZnO и МУНТ вызывали снижение пигментов на 23–50 %, что указывает на смещение точки перехода от стимуляции к ингибированию у разных типов наночастиц. Относительная инертность $SiO_2$ позволяет ему сохранять биостимулирующий эффект до более высоких концентраций, тогда как ZnO и МУНТ при 50 мг/л уже способны индуцировать накопление активных форм кислорода и нарушать целостность хлоропластных мембран. При концентрациях 500 и 1000 мг/л у всех наночастиц наблюдалось значимое ($p < 0,05$) падение содержания пигментов, наиболее выраженное у ZnO. Столь резкая деградация пигментного аппарата связана преимущественно с высвобождением ионов $Zn^{2+}$ при растворении наночастиц в апопласте, где ионы цинка способны замещать $Mg^{2+}$ в порфириновом кольце хлорофилла и индуцируют перекисное окисление липидов мембран тилакоидов. У $SiO_2$ при той же концентрации отклонения были значительно меньше, что подтверждает более слабую химическую активность диоксида кремния и отсутствие ионного компонента токсичности. В варианте МУНТ 1000 мг/л проростки погибали на ранних этапах онтогенеза. Активность изменения фермента каталазы представлена на рисунке 2. Базовый уровень фермента у проростков контрольной группы составил 5,1 ± 0,5 U/мг белка.



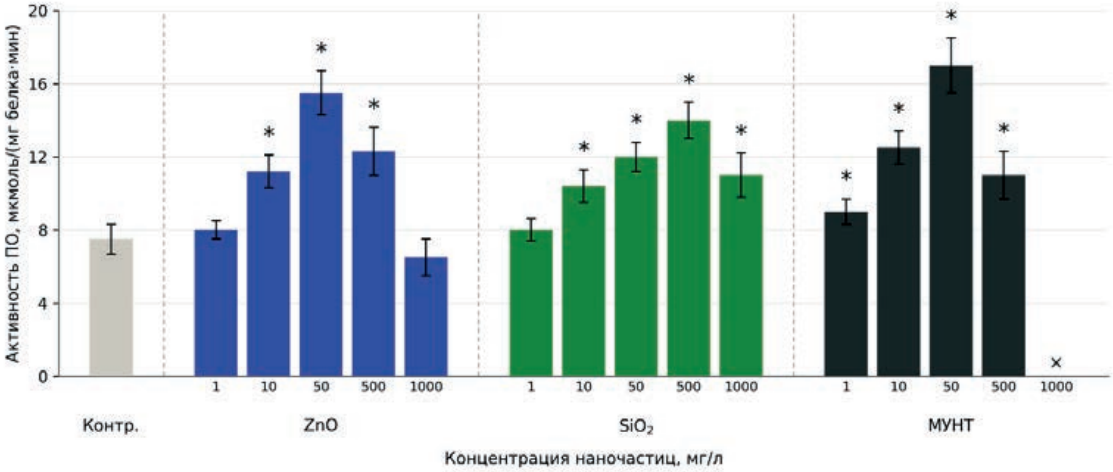

знак × обозначает гибель проростков в варианте МУНТ 1000 мг/л

Рис. 2. Активность каталазы (КАТ) в проростках березы повислой при воздействии наночастиц ZnO, $SiO_2$ и МУНТ в концентрациях 1–1000 мг/л

Для ZnO и МУНТ максимум индукции фермента приходился на концентрацию 50 мг/л и достигал 51 и 61 % к контролю соответственно. $SiO_2$ демонстрировал иную кинетику, связанную со стимулирующим действием, которое нарастало плавно, с максимумом

при концентрации 500 мг/л (39 %), сохраняясь на повышенном уровне и при 1000 мг/л. Выявленные различия определяются спецификой взаимодействия каждого типа наночастиц с растительной клеткой. Ионы $Zn^{2+}$, высвобождающиеся при частичном растворении ZnO в апопластной жидкости, и углеродные нанотрубки, контактирующие с мембранными структурами, обусловливают раннее накопление $H_2O$ и быстрое включение каталазы в защитный ответ. $SiO_2$, химически инертный в физиологических условиях, оказывает преимущественно физическое и осмотическое воздействие, при котором окислительное давление нарастает постепенно, что смещает максимум активации фермента в область высоких концентраций. При концентрации 1000 мг/л ZnO активность каталазы снижалась до 3,1 ± 0,8 U/мг белка (на 39 % ниже контроля), что свидетельствует о возможном срыве антиоксидантной защиты вследствие инактивации фермента ионами $Zn^{2+}$за счет связывания с тиоловыми группами активного центра, а также общего нарушения белоксинтезирующего аппарата клетки. У $SiO_2$ при той же концентрации активность каталазы оставалась повышенной (14 %); в варианте МУНТ 1000 мг/л биохимический анализ не проводили в связи с гибелью проростков.

Дозозависимый отклик пероксидазы (ПО), катализирующей детоксикацию пероксида водорода с участием фенольных доноров электронов, представлен на рисунке 3. Контрольный уровень активности фермента составил 7,8 ± 0,7 мкмоль/мг белка/мин.



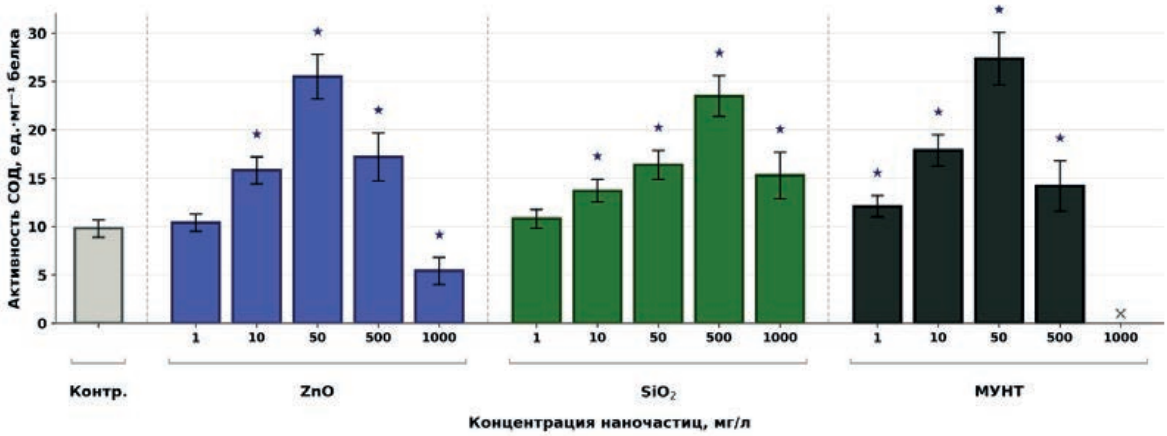

знак × обозначает гибель проростков в варианте МУНТ 1000 мг/л

Рис. 3. Активность пероксидазы (ПО) в проростках березы повислой при воздействии наночастиц ZnO, $SiO_2$ и МУНТ в концентрациях 1–1000 мг/л

Реакция фермента на воздействие исследованных наночастиц по характеру кривой соответствовала каталазному отклику, однако амплитуда индукции у пероксидазы была существенно более выраженной. Для ZnO и МУНТ максимум активности приходился на концентрацию 50 мг/л и составлял 15,6 ± 1,4 и 16,8 ± 1,6 мкмоль/мг белка/мин соответственно, для $SiO_2$ – на концентрацию 500 мг/л (14,0 ± 1,3 мкмоль/мг белка/мин). Указанная закономерность согласуется с положением о том, что пероксидазы у растений представлены широким спектром изоформ, способных индуцироваться независимо и в более широком динамическом диапазоне, чем единственная каталаза. При концентрации 1000 мг/л ZnO активность пероксидазы снижалась до 6,8 ± 1,7 мкмоль/мг белка/мин, что

на 13 % ниже контроля, различие не было статистически значимым ($p > 0,05$). Подобная устойчивость пероксидазного ответа к запредельным дозам отличается от поведения каталазы, у которой при той же концентрации регистрировался выраженный срыв (см. рис. 2). Объяснение связано с гетерогенностью пероксидазной системы: частичная инактивация одних изоформ компенсируется индукцией других, в том числе апопластных пероксидаз, активность которых не зависит от внутриклеточного уровня белок-синтезирующего аппарата. У $SiO_2$ при концентрации 1000 мг/л активность пероксидазы оставалась повышенной (на 45 % относительно контроля).

Супероксиддисмутаза занимает основное положение в ферментативной антиоксидантной защите, обеспечивая дисмутацию супероксид-аниона до пероксида водорода и молекулярного кислорода. Активность фермента в проростках березы повислой при воздействии исследованных наночастиц представлена на рисунке 4; в контроле она составляла 9,8 ± 0,9 ед./мг белка.




знак × обозначает гибель проростков в варианте МУНТ 1000 мг/л

Рис. 4. Активность супероксиддисмутазы (СОД) в проростках березы повислой при воздействии наночастиц ZnO, $SiO_2$ и МУНТ в концентрациях 1–1000 мг/л

Максимальный показатель зафиксирован для МУНТ при концентрации 50 мг/л (180 % к контролю); сопоставимые значения отмечены для ZnO 50 мг/л (160 %) и $SiO_2$ 500 мг/л (140 %). Подобные результаты активации согласуются с положением фермента в начальной точке, именно СОД определяет скорость нейтрализации первичного продукта одноэлектронного восстановления кислорода и непосредственно реагирует на нарушение редокс-баланса клетки. Наиболее резкий срыв СОД зафиксирован при концентрации 1000 мг/л ZnO, активность снижалась до 5,4 ± 1,4 ед./мг белка (что на 45 % ниже контроля; $p < 0,05$). Указанное падение обусловлено непосредственным взаимодействием $Zn^{2+}$ с медь- и цинк-содержащими активными центрами Cu/Zn-СОД (преобладающая изоформа в листьях растений) и одновременным истощением метаболизма в условиях глубокого окислительного стресса. У $SiO_2$ при той же концентрации сохранялась повышенная активность (+56 %).

**Выводы**

Воздействие наночастиц ZnO, $SiO_2$ и МУНТ на проростки березы повислой носит выраженный дозозависимый вид, характер-

ный для биологического явления гормезиса. При минимальных концентрациях (1 мг/л) физиологические параметры проростков не отличались от контрольных, при умеренных дозах (10–500 мг/л) регистрировалась стимуляция антиоксидантной защиты с максимумом активности ферментов в области 50 мг/л у ZnO и МУНТ и 500 мг/л у $SiO_2$, тогда как при максимальной концентрации (1000 мг/л) наблюдалось значительное угнетение всех изученных параметров, вплоть до гибели проростков в варианте МУНТ.

Деградация пигментного комплекса при токсических концентрациях носила селективный характер: содержание хлорофилла *b* снижалось быстрее, чем хлорофилла *a* и каротиноидов, что отражает первоочередное повреждение светособирающих комплексов фотосистем в условиях окислительного стресса.

Сравнительный анализ выявил существенные различия в реактогенности исследованных типов наночастиц. Наибольшей токсичностью обладали ZnO и МУНТ, формирующие ранний и интенсивный защитный отклик с последующим срывом, тогда как $SiO_2$ оказывал наиболее «мягкое» воздействие и обеспечивал устойчивый адаптивный ответ во всем изученном диапазоне концентраций. Указанные различия определяются физико-химической природой наноматериалов: в случае с ZnO ведущую роль играет ионная токсичность $Zn^{2+}$, в случае с МУНТ – прямое контактное взаимодействие нанотрубок с мембранными структурами, а химическая инертность $SiO_2$ ограничивает его действие преимущественно физическим и осмотическим компонентом.

Полученные данные подтверждают принципиальную возможность применения проростков березы повислой в качестве модели для оценки фитотоксичности наноразмерных материалов и могут быть использованы при разработке нормативов безопасного применения наночастиц в составе наноудобрений и фитозащитных композиций для лесного хозяйства.

*Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25–26–00470, https://rscf.ru/project/25–26–00470/.*

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Agathokleous, E. The two faces of nanomaterials: A quantification of hormesis in algae and plants / E. Agathokleous, Z.Z. Feng, I. Iavicoli, E.J. Calabrese // Environment International. – 2019. – Vol. 131. – Article 104955. – DOI: 10.1016/j.envint.2019.104955.

2. Avellan, A. Nanoparticle uptake in plants: Gold nanomaterial localized in roots of *Arabidopsis thaliana* / A. Avellan, J. Yun, B.P. Morais [et al.] // Environmental Science: Nano. – 2021. – Vol. 8. – P. 1196–1209.

3. Begum, P. Phytotoxicity of multi-walled carbon nanotubes on red spinach (*Amaranthus tricolor* L.) and the role of ascorbic acid as an antioxidant / P. Begum, B. Fugetsu // Journal of Hazardous Materials. – 2012. – Vol. 243. – P. 212–222. – DOI: 10.1016/j.jhazmat.2012.10.025.

4. Begum, P. Potential impact of multi-walled carbon nanotubes exposure to the seedling stage of selected plant species / P. Begum, R. Ikhtiari, B. Fugetsu // Nanomaterials. – 2014. – Vol. 4, № 2. – P. 203–221. – DOI: 10.3390/nano4020203.

5. Cao, Y. The role of silica nanoparticles in promoting the germination of tomato (*Solanum lycopersicum*) seeds / Y. Cao, L. Liu, K. Ma [et al.] // Nanomaterials. – 2023. – Vol. 13, № 14. – Article 2110. – DOI: 10.3390/nano13142110.

6. Das, K. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants / K. Das, A. Roychoudhury // Frontiers in Environmental Science. – 2014. – Vol. 2. – Article 53. – DOI: 10.3389/fenvs.2014.00053.

7. Donia, D.T. Seed priming with zinc oxide nanoparticles to enhance crop tolerance to environmental stresses / D.T. Donia, M. Carbone // International Journal of Molecular Sciences. – 2023. – Vol. 24, № 24. – Article 17612. – DOI: 10.3390/ijms242417612.

8. Faizan, M. Role of zinc oxide nanoparticles in countering negative effects generated by cadmium in *Lycopersicon esculentum* / M. Faizan, A. Faraz, A.R. Mir, S. Hayat // Journal of Plant Growth Regulation. – 2021. – Vol. 40. – P. 101–115. – DOI: 10.1007/s00344–020–10054-y.

9. Faizan, M. Zinc oxide nanoparticles (ZnO-NPs) induce salt tolerance by improving the antioxidant system and photosynthetic machinery in tomato / M. Faizan, J.A. Bhat, C. Chen [et al.] // Plant Physiology and Biochemistry. – 2021. – Vol. 161. – P. 122–130.

10. Faizan, M. Zinc oxide nanoparticles alleviates the adverse effects of cadmium stress on *Oryza sativa* via modulation of the photosynthesis and antioxidant defense system / M. Faizan, J.A. Bhat, K. Hessini [et al.] // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2021. – Vol. 220. – Article 112401.

11. Forest Research. *Betula pendula* – silver birch: seed storage and pretreatment guidance. URL: https://www.forestresearch.gov.uk/tools-and-resources/seed-storage/betula-pendula/ (дата обращения: 11.05.2026).

12. Hasanuzzaman, M. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator / M. Hasanuzzaman, M.H.M.B. Bhuyan, F. Zulfiqar [et al.] // Antioxidants. – 2020. – Vol. 9, № 8. – Article 681. – DOI: 10.3390/antiox9080681.

13. Hassan, F.A.S. Foliar sprayed green zinc oxide nanoparticles mitigate drought-induced oxidative stress in tomato / F.A.S. Hassan, E. Ali, A. Gaber [et al.] // Plants. – 2021. – Vol. 10, № 11. – Article 2400. – DOI: 10.3390/plants10112400.

14. Iavicoli, I. Nanoparticle exposure and hormetic dose-responses: An update / I. Iavicoli, V. Leso, L. Fontana, E.J. Calabrese // International Journal of Molecular Sciences. – 2018. – Vol. 19, № 3. – Article 805. – DOI: 10.3390/ijms19030805.

15. Kalaji, H.M. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions / H.M. Kalaji, A. Jajoo, A. Oukarroum [et al.] // Acta Physiologiae Plantarum. – 2016. – Vol. 38, № 4. – Article 102. – DOI: 10.1007/s11738–016–2113-y.

16. Kapoor, D. Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS) / D. Kapoor, S. Singh, V. Kumar [et al.] // Plant Gene. – 2019. – Vol. 19. – Article 100182.

17. Khodakovskaya, M.V. Carbon nanotubes induce growth enhancement of tobacco cells / M.V. Khodakovskaya, K. de Silva, A.S. Biris [et al.] // ACS Nano. – 2012. – Vol. 6, № 3. – P. 2128–2135.

18. Kitajima, K. Increases of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light / K. Kitajima, K.P. Hogan // Plant, Cell & Environment. – 2003. – Vol. 26, № 6. – P. 857–865. – DOI: 10.1046/j.1365–3040.2003.01017.x.

19. Lichtenthaler, H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes / H.K. Lichtenthaler // Methods in Enzymology. – 1987. – Vol. 148. – P. 350–382. – DOI: 10.1016/0076–6879(87)48036–1.

20. Lin, C. Insights into the mechanism of multi-walled carbon nanotubes phytotoxicity in *Arabidopsis* through transcriptome and m6A methylome analysis / C. Lin, W. Liu, W. Tan [et al.] // Science of the Total Environment. – 2021. – Vol. 791. – Article 148335. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.148335.

21. Mittler, R. ROS are good / R. Mittler // Trends in Plant Science. – 2017. – Vol. 22, № 1. – P. 11–19. – DOI: 10.1016/j.tplants.2016.08.002.

22. Möykkynen, T. Modelling of dispersal of *Betula pendula* and *B. pubescens* seeds in Finland / T. Möykkynen, T. Pukkala // Silva Fennica. – 2013. – Vol 47, № 4. – Articl 1107. – DOI: 10.14214/sf.1107.

23. Panda, K.K. Green synthesized zinc oxide (ZnO) nanoparticles induce oxidative stress and DNA damage in *Lathyrus sativus* L. root bioassay system / K.K. Panda, V.M.M. Achary, R. Krishnaveni [et al.] // Antioxidants. – 2017. – Vol. 6, № 2. – Article 35. – DOI: 10.3390/antiox6020035.

24. Pasonen, H.L. Genetic variation in early fitness traits across European populations of silver birch (*Betula pendula*) / H.L. Pasonen, P. Pulkkinen, M. Käpylä, A. Blom // AoB PLANTS. – 2020. – Vol. 12, № 4. – Article plaa023. – DOI: 10.1093/aobpla/plaa023.

25. Pereira, A.E.S. Nanotechnology potential in seed priming for sustainable agriculture / A.E.S. Pereira, H. Caixeta Oliveira, L. Fernandes Fraceto, C. Santaella // Nanomaterials. – 2021. – Vol. 11, № 2. – Article 267. – DOI: 10.3390/nano11020267.

26. Sanchez-Perez, D.M. Impact of biologically and chemically synthesized zinc oxide nanoparticles on seed germination and seedlings growth / D.M. Sanchez-Perez, S.Y. Marquez-Guerrero, A. Ramirez-Moreno [et al.] // Horticulturae. – 2023. – Vol. 9, № 11. – Article 1201. – DOI: 10.3390/horticulturae9111201.

27. Sawidis, T. A comparative study of heavy metal accumulation and distribution in trees of two cities (Heraklion and Thessaloniki) / T. Sawidis, P. Krystallidis, D. Veros, M.K. Chettri // Trees. – 2009. – Vol. 23, № 5. – P. 1117–1128. – DOI: 10.1007/s00468–009–0334-z.

28. Sawidis, T. Trees as bioindicators of heavy metal pollution in three European cities / T. Sawidis, J. Breuste, M. Mitrovic [et al.] // Environmental Pollution. – 2011. – Vol. 159, № 12. – P. 3560–3570.

29. Siam, A.M.J. Forest tree and woody plant-based biosynthesis of nanoparticles and their applications / A.M.J. Siam, R. Abu-Zurayk, N. Siam [et al.] // Nanomaterials. – 2025. – Vol. 15, № 11. – Article 845. – DOI: 10.3390/nano15110845.

30. Siddiqui, M.H. Role of nano-$SiO_2$ in germination of tomato (*Lycopersicum esculentum* seeds Mill.) / M.H. Siddiqui, M.H. Al-Whaibi // Saudi Journal of Biological Sciences. – 2014. – Vol. 21, № 1. – P. 13–17. – DOI: 10.1016/j.sjbs.2013.04.005.

31. Stebel, A. Reproduction strategies of the silver birch (*Betula pendula* Roth) at post-industrial sites / A. Stebel, K. Bzdęga, B. Tokarska-Guzik // Scientific Reports. – 2021. – Vol. 11. – Article 12037. – DOI: 10.1038/s41598–021–91383–0.

32. Su, Y. Nanoparticle's uptake and translocation mechanisms in plants via seed priming, foliar treatment, and root exposure: a review / Y. Su, V. Ashworth, C. Kim [et al.] // Environmental Science and Pollution Research. – 2023. – Vol. 30. – P. 1–23. – DOI: 10.1007/s11356–022–23945–2.

33. Sun, L. Nano-ZnO-induced drought tolerance is associated with melatonin synthesis and metabolism in maize / L. Sun, F. Song, J. Guo [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2020. – Vol. 21, № 3. – Article 782.

34. Tomina, E.V. Synthesis and Catalytic Properties of Nanosized Zinc and Nickel Ferrites / E.V. Tomina, A.A. Meshcheryakova, N.A. Tien [et al.] // Inorganic Materials. – 2024. – Vol. 60, № 10. – P. 1216–1225. – DOI: 10.1134/S0020168524701516. – EDN: XXYVAA.

35. Viherä-Aarnio, A. Effects of seed origin and sowing time on timing of height growth cessation of *Betula pendula* seedlings / A. Viherä-Aarnio, R. Häkkinen, J. Partanen [et al.] // Tree Physiology. – 2005. – Vol. 25, № 1. – P. 101–108. – DOI: 10.1093/treephys/25.1.101.

36. Wang, M. Effect of multi-walled carbon nanotubes and nano-$SiO_2$ on key enzymes for seed germination and the level of endogenous hormones in maize seedlings / M. Wang, G. Sun, G. Li [et al.] // Agronomy. – 2024. – Vol. 14, № 12. – Article 2908. – DOI: 10.3390/agronomy14122908.

37. Yang, S. Phytotoxicity of zinc oxide nanoparticles and multi-walled carbon nanotubes, alone or in combination, on *Arabidopsis thaliana* and their mutual effects on oxidative homeostasis / S. Yang, R. Yin, C. Wang [et al.] // PLOS ONE. – 2023. – Vol. 18, № 2. – Article e0281756. – DOI: 10.1371/journal.pone.0281756.

38. Zhuzhukin, K.V. Effect of multi-walled carbon nanotubes on the growth and expression of stress resistance genes in birch / K.V. Zhuzhukin, P.M. Evlakov, T.A. Grodetskaya [et al.] // Forests. – 2023. – Vol. 14, № 1. – Article 163. – DOI: 10.3390/f14010163.

## REFERENCES

1. Agathokleous E., Feng Z.Z., Iavicoli I., Calabrese E.J. The two faces of nanomaterials: A quantification of hormesis in algae and plants. *Environment International*, 2019, vol. 131, article 104955. DOI: 10.1016/j.envint.2019.104955.

2. Avellan A., Yun J., Morais B.P., Clement E.T., Rodrigues S.M., Lowry G.V. Nanoparticle uptake in plants: Gold nanomaterial localized in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Environmental Science: Nano*, 2021, vol. 8, pp. 1196–1209.

3. Begum P., Fugetsu B. Phytotoxicity of multi-walled carbon nanotubes on red spinach (*Amaranthus tricolor* L.) and the role of ascorbic acid as an antioxidant. *Journal of Hazardous Materials,* 2012, vol. 243, pp. 212–222. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2012.10.025.

4. Begum P., Ikhtiari R., Fugetsu B. Potential impact of multi-walled carbon nanotubes exposure to the seedling stage of selected plant species. *Nanomaterials*, 2014, vol. 4, no. 2, pp. 203–221. DOI: 10.3390/nano4020203.

5. Cao Y., Liu L., Ma K., Wang W., Lv H., Gao M., Wang X., Zhang X., Ren S., Zhang N., Guo Y.D. The role of silica nanoparticles in promoting the germination of tomato (*Solanum lycopersicum*) seeds. *Nanomaterials*, 2023, vol. 13, no. 14, article 2110. DOI: 10.3390/nano13142110.

6. Das K., Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2014, vol. 2, article 53. DOI: 10.3389/fenvs.2014.00053.

7. Donia D.T., Carbone M. Seed priming with zinc oxide nanoparticles to enhance crop tolerance to environmental stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, vol. 24, no. 24, article 17612. DOI: 10.3390/ijms242417612.

8. Faizan M., Faraz A., Mir A.R., Hayat S. Role of zinc oxide nanoparticles in countering negative effects generated by cadmium in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, vol. 40, pp. 101–115. DOI: 10.1007/s00344–020–10054-y.

9. Faizan M., Bhat J.A., Chen C., Alyemeni M.N., Wijaya L., Ahmad P., Yu F. Zinc oxide nanoparticles (ZnO-NPs) induce salt tolerance by improving the antioxidant system and photosynthetic machinery in tomato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, vol. 161, pp. 122–130.

10. Faizan M., Bhat J.A., Hessini K., Yu F., Ahmad P. Zinc oxide nanoparticles alleviates the adverse effects of cadmium stress on *Oryza sativa* via modulation of the photosynthesis and antioxidant defense system. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, vol. 220, article 112401.

11. Forest Research. *Betula pendula* – silver birch: seed storage and pretreatment guidance. URL: https://www.forestresearch.gov.uk/tools-and-resources/seed-storage/betula-pendula/ (accessed: 11.05.2026).

12. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A., Fujita M., Fotopoulos V. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 2020, vol. 9, no. 8, article 681. DOI: 10.3390/antiox9080681.

13. Hassan F.A.S., Ali E., Gaber A., Fetouh M.I., Mazrou R. Foliar sprayed green zinc oxide nanoparticles mitigate drought-induced oxidative stress in tomato. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 11, article 2400. DOI: 10.3390/plants10112400.

14. Iavicoli I., Leso V., Fontana L., Calabrese E.J. Nanoparticle exposure and hormetic dose-responses: An update. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, vol. 19, no. 3, article 805. DOI: 10.3390/ijms19030805.

15. Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestic M., Zivcak M., Samborska I.A., Cetner M.D., Łukasik I., Goltsev V., Ladle R.J. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, vol. 38, no. 4, article 102. DOI: 10.1007/s11738–016–2113-y.

16. Kapoor D., Singh S., Kumar V., Romero R., Prasad R., Singh J. Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS). *Plant Gene*, 2019, vol. 19, article 100182.

17. Khodakovskaya M.V., de Silva K., Biris A.S., Dervishi E., Villagarcia H. Carbon nanotubes induce growth enhancement of tobacco cells. *ACS Nano*, 2012, vol. 6, no. 3, pp. 2128–2135.

18. Kitajima K., Hogan K.P. Increases of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, Cell & Environment*, 2003, vol. 26, no. 6, pp. 857–865. DOI: 10.1046/j.1365–3040.2003.01017.x.

19. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 1987, vol. 148, pp. 350–382. DOI: 10.1016/0076–6879(87)48036–1.

20. Lin C., Liu W., Tan W., Wang G., Zhang H. Insights into the mechanism of multi-walled carbon nanotubes phytotoxicity in *Arabidopsis* through transcriptome and m6A methylome analysis. *Science of the Total Environment*, 2021, vol. 791, article 148335. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.148335.

21. Mittler R. ROS are good. *Trends in Plant Science*, 2017, vol. 22, no. 1, pp. 11–19. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.08.002.

22. Möykkynen T., Pukkala T. Modelling of dispersal of *Betula pendula* and *B. pubescens* seeds in Finland. *Silva Fennica*, 2013, vol. 47, no. 4, article 1107. DOI: 10.14214/sf.1107.

23. Panda K.K., Achary V.M.M., Krishnaveni R., Padhi B.K., Sarangi S.N., Sahu S.N., Panda B.B. Green synthesized zinc oxide (ZnO) nanoparticles induce oxidative stress and DNA damage in *Lathyrus sativus* L. root bioassay system. *Antioxidants*, 2017, vol. 6, no. 2, article 35. DOI: 10.3390/antiox6020035.

24. Pasonen H.L., Pulkkinen P., Käpylä M., Blom A. Genetic variation in early fitness traits across European populations of silver birch (*Betula pendula*). *AoB PLANTS*, 2020, vol. 12, no. 4, article plaa023. DOI: 10.1093/aobpla/plaa023.

25. Pereira A.E.S., Caixeta Oliveira H., Fernandes Fraceto L., Santaella C. Nanotechnology potential in seed priming for sustainable agriculture. *Nanomaterials*, 2021, vol. 11, no. 2, article 267. DOI: 10.3390/nano11020267.

26. Sanchez-Perez D.M., Marquez-Guerrero S.Y., Ramirez-Moreno A., Rodriguez-Sifuentes L., Galindo-Guzman M., Flores-Loyola E., Marszalek J.E. Impact of biologically and chemically synthesized zinc oxide nanoparticles on seed germination and seedlings growth. *Horticulturae*, 2023, vol. 9, no. 11, article 1201. DOI: 10.3390/horticulturae9111201.

27. Sawidis T., Krystallidis P., Veros D., Chettri M.K. A comparative study of heavy metal accumulation and distribution in trees of two cities (Heraklion and Thessaloniki). *Trees*, 2009, vol. 23, no. 5, pp. 1117–1128. DOI: 10.1007/s00468–009–0334-z.

28. Sawidis T., Breuste J., Mitrovic M., Pavlovic P., Tsigaridas K. Trees as bioindicators of heavy metal pollution in three European cities. *Environmental Pollution*, 2011, vol. 159, no. 12, pp. 3560–3570.

29. Siam A.M.J., Abu-Zurayk R., Siam N., Abdelkheir R.M., Shibli R. Forest tree and woody plant-based biosynthesis of nanoparticles and their applications. *Nanomaterials,* 2025, vol. 15, no. 11, article 845. DOI: 10.3390/nano15110845.

30. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H. Role of nano-$SiO_2$ in germination of tomato (*Lycopersicum esculentum* seeds Mill.). *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2014, vol. 21, no. 1, pp. 13–17. DOI: 10.1016/j.sjbs.2013.04.005.

31. Stebel A., Bzdęga K., Tokarska-Guzik B. Reproduction strategies of the silver birch (*Betula pendula* Roth) at post-industrial sites. *Scientific Reports*, 2021, vol. 11, article 12037. DOI: 10.1038/s41598–021–91383–0.

32. Su Y., Ashworth V., Kim C., Adeleye A.S., Rolshausen P., Roper C., White J., Jassby D. Nanoparticle's uptake and translocation mechanisms in plants via seed priming, foliar treatment, and root exposure: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, vol. 30, pp. 1–23. DOI: 10.1007/s11356–022–23945–2.

33. Sun L., Song F., Guo J., Zhu X., Liu S., Liu F., Li X. Nano-ZnO-induced drought tolerance is associated with melatonin synthesis and metabolism in maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, vol. 21, no. 3, article 782.

34. Tomina E.V., Meshcheryakova A.A., Tien N.A., Titov S.A., Sinelnikov A.A. Synthesis and Catalytic Properties of Nanosized Zinc and Nickel Ferrites. *Inorganic Materials*, 2024, vol. 60, no. 10, pp. 1216–1225. DOI: 10.1134/S0020168524701516. EDN: XXYVAA.

35. Viherä-Aarnio A., Häkkinen R., Partanen J., Luomajoki A., Koski V. Effects of seed origin and sowing time on timing of height growth cessation of *Betula pendula* seedlings. *Tree Physiology*, 2005, vol. 25, no. 1, pp. 101–108. DOI: 10.1093/treephys/25.1.101.

36. Wang M., Sun G., Li G., Hu G., Fu L., Hu S., Yang J., Wang Z., Gu W. Effect of multi-walled carbon nanotubes and nano-$SiO_2$ on key enzymes for seed germination and the level of endogenous hormones in maize seedlings. *Agronomy*, 2024, vol. 14, no. 12, article 2908. DOI: 10.3390/agronomy14122908.

37. Yang S., Yin R., Wang C., Yang Y., Wang J. Phytotoxicity of zinc oxide nanoparticles and multi-walled carbon nanotubes, alone or in combination, on *Arabidopsis thaliana* and their mutual effects on oxidative homeostasis. *PLOS ONE*, 2023, vol. 18, no. 2, article e0281756. DOI: 10.1371/journal.pone.0281756.

38. Zhuzhukin K.V., Evlakov P.M., Grodetskaya T.A., Gusev A.A., Zakharova O.V., Shuklinov A.V., Tomina E.V. Effect of multi-walled carbon nanotubes on the growth and expression of stress resistance genes in birch. *Forests*, 2023, vol. 14, no. 1, article 163. DOI: 10.3390/f14010163.

Статья поступила в редакцию 19.05.2026