https://doi.org/10.15407/frg2026.05.371
УДК 581.192:58.081

ІНТЕГРАЦІЯ ПРИРОДНИХ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ ТА НАНОМАТЕРІАЛІВ ЯК СТРАТЕГІЯ ПІДВИЩЕННЯ СТІЙКОСТІ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР ДО ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

І.В. КОСАКІВСЬКА, Л.В. ВОЙТЕНКО, М.М. ЩЕРБАТЮК, В.А. ВАСЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
01004 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: lesyavoytenko@gmail.com

В огляді узагальнено та проаналізовано сучасні наукові дані щодо токсичного впливу важких металів (ВМ) і металоїдів на фізіолого-біохімічні та молекулярно-генетичні процеси зернових культур (пшениця, рис, кукурудза, ячмінь), а також розглянуто інноваційні екологічно безпечні стратегії пом'якшення цього стресу. Детально висвітлено механізми фітотоксичності ВМ (Cd, Pb, As, Cr, Ni, Al), які виявляються у пригніченні росту, деструкції фотосинтетичного апарату, порушенні іонного гомеостазу та генерації активних форм кисню (АФК). Центральну увагу приділено синергічній взаємодії наноматеріалів (неорганічних, вуглецевих та органічних наночастинок) із комплексним фітогормональним ансамблем, що включає абсцизову, саліцилову, жасмонову кислоти, ауксини, гібереліни, цитокініни, брасиностероїди. Розглянуто захисні ефекти передпосівного нанопраймування насіння та фоліарної обробки рослин. Проаналізовано комплексні механізми дії наносистем (зокрема на основі ZnO, SiO_2, TiO_2, CeO_2, Se та хітозану), які функціонують як агенти адресної доставки гормонів, активують протонні помпи, посилюють бар'єрну роль клітинних стінок коренів та стимулюють фенілпропаноїдний шлях біосинтезу захисних фенольних сполук і флавоноїдів. На молекулярному рівні висвітлено роль жасмонатного сигнального комплексу *SCF-COI1-JAZ* та здатність комбінованого застосування наночастинок і брасиностероїдів істотно пригнічувати експресію генів-транспортерів ВМ (*OsHMA2, OsHMA6, OsNRAMP5*) із одночасною ап-регуляцією транспортера заліза *OsIRT1*. Обговорюються перспективи використання нанохелатів і фітостимуляторів для мінімізації транслокації ВМ у зерно, зниження екотоксичності пестицидів, подолання дефіциту поживних речовин та забезпечення глобальної продовольчої безпеки через сталі агроекологічні системи.

***Ключові слова*:** важкі метали, зернові культури, наночастинки, продовольча безпека, синергічна взаємодія, стресостійкість, фітогормони.

Однією з найважливіших екологічних проблем сучасного індустріального світу є забруднення біосфери важкими металами (ВМ). Токсичний вплив ВМ на рослини привертає значну увагу дослідників у всьому світі, оскільки ці полютанти безпосередньо загрожують без-

Цитування: Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Васюк В.А. Інтеграція природних регуляторів росту та наноматеріалів як стратегія підвищення стійкості зернових культур до важких металів. Фізіологія рослин і генетика. 2026. 58, № 5. С. 371—395. https://doi.org/10.15407/frg2026.05.371

This is open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/)

пеці ланцюга постачання харчових продуктів [1]. ВМ викликають мутагенні, генотоксичні й цитотоксичні ефекти у тварин, людей і рослин, а також акумулюються у воді, атмосфері та ґрунтах [2].

Забруднення довкілля ВМ, зокрема свинцем (Pb), кадмієм (Cd) і миш'яком (As), значно погіршує ріст і розвиток таких стратегічних зернових культур, як пшениця, рис і кукурудза, порушуючи функціонування їхніх фундаментальних біологічних процесів. Фітотоксична дія цих елементів призводить до затримки росту, зменшення висоти рослин, товщини стебла, пригнічення подовження коренів, а також до зниження біомаси сирої та сухої речовини підземних і надземних органів. Візуальними симптомами стресу є розвиток хлорозів, некрозів, в'янення листків і зменшення площі листкової поверхні. Окрім цього, надлишок ВМ викликає зменшення кількості колосків, редукцію розміру насіння та зниження загальної зернової продуктивності внаслідок порушення репродуктивних процесів, зокрема через зниження життєздатності пилку [3].

ВМ істотно пригнічують фотосинтетичну активність: знижують інтенсивність газообміну, порушують транспорт електронів у фотосистемах та активність ферментів циклу Кальвіна, зокрема RuBisCO. Так, у пшениці надлишок Cd та цинку (Zn) зменшує чисту швидкість фотосинтезу приблизно на 35 % [4]. Іони ВМ здатні заміщувати центральний іон магнію (Mg^{2+}) у порфіриновому кільці хлорофілу, що призводить до деградації пігментів і розвитку хлорозу, при цьому вміст хлорофілу *a* може знижуватися вдвічі [5]. Токсична дія ВМ зумовлює деструкцію мембран тилакоїдів, зміну їхнього ліпідного складу та порушення цілісності органел. Такі ультраструктурні порушення часто використовуються як надійні біомаркери для ранньої діагностики стресового стану рослин [6].

На молекулярному рівні ВМ впливають на шляхи МАРК (мітоген-активованої протеїнкінази) сигналінгу та інші регуляторні процеси, змінюють внутрішньоклітинний розподіл Ca^{2+} і активність Ca^{2+}-зв'язувальних білків, а також індукують гіперпродукцію активних форм кисню (АФК) [7]. Надмірне накопичення АФК та вільних радикалів ініціює перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ) і пошкодження клітинних мембран. У відповідь на це рослинний організм активує захисні механізми, підвищуючи активність антиоксидантних ферментів — супероксиддисмутази (СОД), пероксидази (ПОД), каталази (КАТ) та аскорбатпероксидази (АПО). Водночас за умов токсичного пресингу значно зростає рівень вторинних метаболітів, проліну та малонового діальдегіду (МДА), який є маркером деструкції мембран [5].

За дії ВМ у рослинному організмі формуються комплексні захисно-адаптаційні реакції, дослідження яких має вирішальне значення для пошуку шляхів підвищення стресостійкості, збільшення врожайності агрокультур, а також для фіторемедіації забруднених ґрунтів і водойм. У відповідь на глобальний вплив ВМ на метаболізм, рослини сформували розгалужену систему механізмів, спрямованих на детоксикацію та мінімізацію шкідливої дії цих елементів. В останні роки пильну увагу дослідників привертає участь природних регуляторів росту, зокрема фітогормонів, які відіграють життєво важливу роль у

нівелюванні токсичності ВМ і підтримці росту й розвитку рослин у несприятливих умовах.

Екзогенне застосування та спрямована модуляція рівнів ендогенних фітогормонів виявилися ефективними стратегіями захисту рослин від фітотоксикантів. Ключові фітогормони — абсцизова кислота (АБК), ауксини, гібереліни (ГБ), цитокініни (ЦК), саліцилова кислота (СК), брасиностероїди (БР) та жасмонова кислота (ЖК) відіграють вирішальну роль на всіх етапах онтогенезу та координують адаптацію до стресових чинників навколишнього середовища [8—13]. Для підвищення стабільності, біодоступності й цілеспрямованої доставки цих сполук до конкретних тканин та органів рослин останнім часом дедалі активніше застосовують наноматеріали (НМ), зокрема наночастинки (НЧ) на основі металів і вуглецю [14].

Взаємодія НЧ та фітогормонів забезпечує синергічний ефект, який оптимізує передачу сигналів, експресію генів і фізіологічні відповіді, істотно підвищуючи загальну стійкість рослин. НЧ можуть виконувати функцію наноносіїв для системної доставки фітогормонів, пролонгуючи їхню дію, здатні впливати на динаміку ендогенних гормонів, регулювати шляхи їхнього біосинтезу, механізми транспорту та рецепції. Ця інноваційна взаємодія допомагає активувати ендогенні захисні системи рослин та ефективно детоксикувати шкідливі АФК, викликані стресовими чинниками. Наприклад, НЧ ZnO та Fe_3O_4 діють як джерела необхідних мікроелементів, покращуючи ріст, поглинання поживних речовин та продукцію ендогенних фітогормонів, тоді як НЧ срібла (Ag) та міді (Cu) виявляють виражені протигрибні властивості та підвищують імунний статус сільськогосподарських культур, що створює передумови для розвитку сталого екологічного агровиробництва [15].

Завдяки глобальним масштабам вирощування, високій ефективності використання ресурсів, стабільності під час зберігання та високій поживній цінності, зернові культури є незамінною основою забезпечення людства продовольством. Вплив ВМ на злаки є складним і багатогранним, що має далекосяжні наслідки для сільського господарства, екології харчування та охорони здоров'я. В умовах невпинного зростання населення планети стійке виробництво й доступність зернових культур залишаються критично важливими для вирішення проблем дефіциту їжі у глобальному масштабі [3].

У цьому огляді проаналізовано найновіші світові досягнення у сфері інтеграції фітогормонів з нанотехнологічними підходами. Розглянуто їхній внесок у формування стресостійкості злаків до дії ВМ, можливості зменшення хімічного навантаження на агробіоценози та підтримання стійкості рослин до змін клімату задля забезпечення глобальної продовольчої безпеки. Розуміння тонких механізмів взаємодії між фітогормонами та НМ є фундаментальною основою для розробки новітніх високоефективних стратегій інтенсифікації рослинництва й сталого розвитку аграрного сектора в умовах техногенного пресингу.

Наноматеріали у рослинництві. Застосування НМ належить до нових ефективних стратегій покращення продовольчої безпеки шляхом

підвищення продуктивності аграрних культур та пом'якшення наслідків абіотичних стресів, включно забруднення ВМ [16, 17].

НЧ зазвичай мають розміри від 1 до 100 нм і характеризуються унікальними фізико-хімічними властивостями: високою питомою площею поверхні, підвищеною реакційною здатністю та можливістю цілеспрямованої її функціоналізації. Ці особливості дають змогу їм взаємодіяти з рослинними біомолекулами та модулювати ключові метаболічні процеси [18]. Завдяки таким властивостям НМ є важливим компонентом інноваційних стратегій підвищення стресостійкості рослин, особливо в умовах глобального забруднення навколишнього середовища ВМ, що негативно впливає на ріст, розвиток та врожайність зернових культур [19].

Згідно з класифікацією, запропонованою Joudeh та Linke [20], НЧ поділяються на три основні категорії на основі їхнього хімічного складу.

1). Неорганічні НЧ (метали та оксиди металів, такі як ZnO, Fe_3O_4, TiO_2, Ag та Au), які характеризуються високою поверхневою реакційною здатністю та структурною стабільністю.

2). Вуглецеві НЧ (фулерени, графен, вуглецеві нанотрубки та квантові точки), які відзначаються унікальними електро- та фотофізичними властивостями й здатністю ефективно взаємодіяти з біологічними мембранами.

3). Органічні НЧ (біополімери, зокрема хітозан, ліпіди, білки, пептиди, а також дендримери, ліпосоми й полімерні міцели), які характеризуються високою біорозкладністю та біосумісністю.

Слід зазначити, що перші дві групи НЧ знайшли найширше застосування в сільському господарстві, тоді як органічні НЧ наразі інтенсивніше використовуються в медицині та фармацевтичній галузі.

Фізіолого-біохімічні ефекти неорганічних наночастинок за умов стресу від важких металів. Неорганічні НЧ активно досліджуються як агенти для посилення адаптивних реакцій рослин на різні абіотичні стреси, зокрема токсичність ВМ, посуху та засоленість [21—23]. НЧ оксидів металів, наприклад, оксиду церію (CeO_2), проявляють виражену каталітичну активність щодо знешкодження АФК, які утворюються в клітинах рослин за дії ВМ і спричинюють окиснювальне пошкодження [24]. Ці НЧ здатні знижувати рівень супероксидних радикалів та H_2O_2, тим самим сприяючи стабілізації мембран та підтримці фотосинтетичних процесів [25]. НЧ металів та оксидів металів (ZnO, TiO_2, Ag та Fe_3O_4) модулюють гомеостаз АФК, підвищують активність антиоксидантних ферментів (СОД, КАТ та ПОД), покращують поглинання поживних речовин, стабілізують фотосинтетичний апарат та перепрограмовують гени, які реагують на стрес, за допомогою омікових шляхів [18, 26]. НЧ металів та оксидів металів також виступають джерелами необхідних мікроелементів (зокрема Zn, Fe, Co, Mg), які є важливими кофакторами ферментів і структурними компонентами пігментів. Доставка поживних речовин у формі НЧ покращує фізіологічний стан рослин та підвищує їхню загальну адаптивну здатність [27].

Важливим механізмом дії НЧ є їхня здатність зменшувати поглинання токсичних ВМ з ґрунту шляхом секвестрації іонів металів у неактивні форми, або через конкуренцію за місця зв'язування в ризосфері, що знижує біодоступність екотоксикантів для коренів рослин. Цей напрям активно досліджується на зернових культурах, оскільки безпосередньо сприяє блокуванню транслокації ВМ. Так, дослідження на рослинах пшениці показали, що наночастинки ZnO іммобілізували Cd у ґрунті прямою адсорбцією, завдяки чому концентрація металу знижувалася в коренях пшениці на 32 %, пагонах — на 20, лушпинні — на 36 та в зерні — на 26 % [28].

Вуглецеві наноматеріали як інструменти рослинної біотехнології. Вуглецеві НЧ нещодавно привернули значну увагу в генній інженерії рослин, як інноваційні носії для доставки генетичного матеріалу, що усувають основні обмеження традиційних методів трансформації. Традиційні підходи, такі як трансформація, опосередкована *Agrobacterium tumefaciens*, і метод генної гармати (біолістика), часто обмежені вузькою специфічністю до хазяїна, низькою ефективністю трансформації та ризиком фізичного пошкодження тканин рослин, тоді як жорсткі клітинні стінки й мембрани органел створюють додаткові бар'єри для транспортування нуклеїнових кислот.

У цьому контексті вуглецеві НМ, зокрема одностінні вуглецеві нанотрубки (SWCNT), є перспективними альтернативами для точної, мінімально інвазивної доставки генів [29]. SWCNT мають унікальну здатність проникати крізь клітинні стінки рослин, плазматичні мембрани та навіть оболонки органел, не викликаючи значної цитотоксичності чи деструкції тканин [30]. Ця здатність дає змогу ефективно здійснювати генетичну трансформацію хлоропластів і мітохондрій, долаючи обмеження, пов'язані з переносом ядерних генів, та зменшуючи ризик витоку трансгенів завдяки переважно материнському успадкуванню пластидних геномів [29].

Значний прогрес досягнутий у функціоналізації вуглецевих нанотрубок для підвищення цільової специфічності. Зокрема, Kwak et al. [31] розробили метод адресної доставки ДНК до хлоропластів шпинату, тютюну та *Arabidopsis thaliana* за допомогою SWCNT, функціоналізованих хітозаном. У роботі Demirer et al. [32] продемонстровано, що одностінні вуглецеві нанотрубки здатні ефективно транспортувати генетичний матеріал через жорстку клітинну стінку рослин без інтеграції в ядерний геном, що є вкрай важливим для швидкого тестування функцій генів і розробки нових агротехнологій без складних регуляторних обмежень, пов'язаних зі стабільною трансформацією [33]. Загалом, вуглецеві наночастинки є трансформаційним інструментом у рослинній біотехнології, який уможливлює ефективно, видонезалежно та нетравматично доставляти ДНК, РНК та компоненти системи CRISPR/Cas для створення стресостійких культур.

Нанодобрива та нанохелати у стратегіях точного землеробства. Сучасне сільське господарство значною мірою залежить від добрив, необхідних для оптимізації мінерального живлення та підвищення продуктивності рослин. Приблизно третина врожайності сільського-

сподарських культур безпосередньо зумовлена внесенням добрив. Однак ефективність традиційних макро- та мікродобрив обмежена низьким коефіцієнтом використання поживних речовин через їх вимивання або фіксацію у ґрунті. Значна частина внесених туків залишається в ґрунтовому профілі або мігрує в суміжні середовища, викликаючи евтрофікацію водойм та інші екологічні ризики.

Для підвищення ефективності використання поживних елементів та усунення дефіциту макро- і мікроелементів перспективною альтернативою є нанодобрива й нанохелати. Ці препарати містять мікроелементи, такі як Fe, Zn та Mn (марганець), у комплексі з органічними молекулами або полімерними носіями на нанорівні [34]. Нанохелати істотно підвищують біодоступність елементів живлення, зменшують конкуренцію між незамінними та токсичними іонами за трансмембранні переносники, а також підтримують ферментативні системи, які беруть участь у детоксикації ВМ. Доведено, що застосування нанохелатів Zn пригнічує накопичення Cd в зерні пшениці, безпосередньо підвищуючи безпеку харчових продуктів [35].

Фітогормони та наноматеріали у формуванні стійкості злаків до дії ВМ. Для культурних злаків застосовуються дві основні стратегії поєднання НМ та фітогормонів (рис. 1), кожна з яких має свої переваги в боротьбі з ВМ.

Нанопраймування (передпосівна обробка насіння) — найекономічніший метод, який активує захисні механізми рослини ще до контакту із забрудненим ґрунтом. Для цього насіння замочують у колоїдному розчині НЧ (наприклад, ZnO або Fe_3O_4) разом зі стимуляторами росту на 6—12 год. У результаті формується захисна нанооболонка, яка перешкоджає проникненню ВМ у зародок. Одночасно стимулюється пероксидазна та каталазна активності, що уможливлює

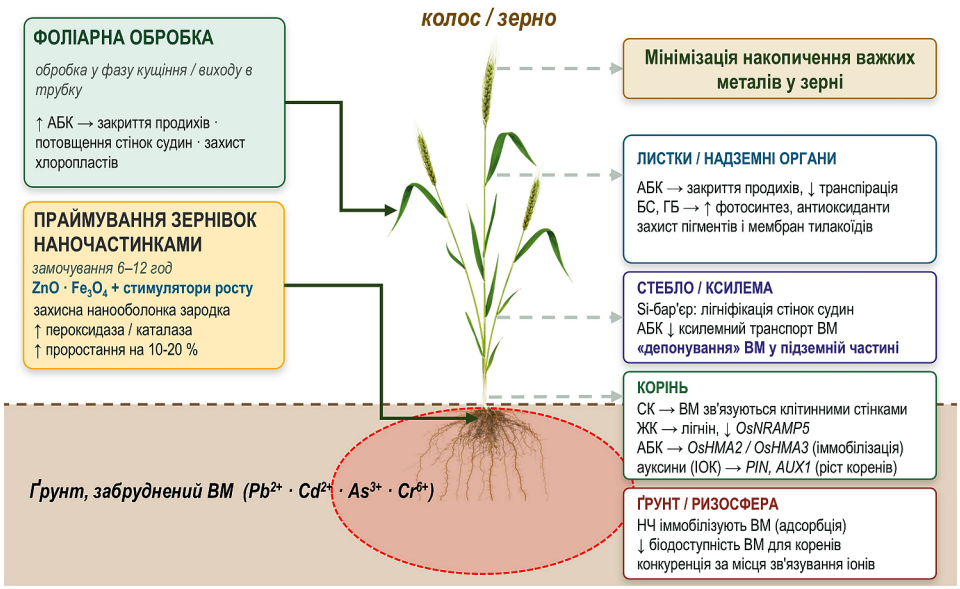


Рис. 1. Шляхи застосування комплексів фітогормонів й наночастинок та їх протекторний вплив, зумовлений зміною транслокації й зв'язуванням іонів важких металів у системі «корінь-пагін-зерно»

швидше адаптування до токсичного середовища. Внаслідок цього покращується схожість на 10—20 % навіть на дуже забруднених землях [36].

Фоліарна обробка застосовується під час вегетації для швидкого корегування гормонального фону та блокування транспорту ВМ у зерно. Для цього рослини пшениці обприскують у фазу кущіння або виходу в трубку розчинами НЧ (наприклад, селену (Se) або кремнію (Si)). НЧ кремнію стимулюють потовщення стінок судин, що фізично обмежує рух металів від кореня до колоса. Обприскування наносріблом (Ag) або діоксидом титану (TiO_2) підвищує рівень АБК, що стимулює закривання продихів і зменшує випаровування води разом із підняттям іонів металів по ксилемі. Крім того, НЧ захищають хлоропласти від руйнування ВМ, підтримуючи синтез хлорофілу [37].

Абсцизова кислота у наномодульованих захисних каскадах. АБК задіяна в регуляції цілої низки метаболічних і фізіологічних процесів, серед яких дозрівання та проростання насіння, перехід у стан спокою, а також ріст кореневої системи [38]. АБК відіграє ключову роль у формуванні адаптивних реакцій рослин до дії стресу, спричиненого ВМ [39, 40]. У рослин, які перебувають в стані стресу від ВМ, посилюється біосинтез АБК та активуються її сигнальні шляхи, що обмежує ріст і водночас запускає захисні механізми.

Транскриптомний аналіз рослин *Oryza sativa* L. виявив гіперекспресію генів біосинтезу АБК та активацію її сигнальних генів *PYL/PYR/RCAR*, *PP2C* і *SnRK2* за дії As [41] і ванадію [42]. АБК стимулює закриття продихів, що зменшує транспірацію, знижує пасивне надходження іонів ВМ через ксилему до пагонів і зменшує винос ВМ (особливо Cd та Pb) з кореневої системи до зерна [43, 44]. АБК-залежне закриття продихів є ключовим для обмеження пасивного поглинання ВМ у злакових та осокових трав [45]. Гормон гальмує відтік асимілятів і поживних речовин з органів, де вони накопичуються, пригнічує транспортування іонів ВМ до флоеми, по якій ВМ транспортуються до листків та призупиняють їхній ріст.

Зростання вмісту ендогенної АБК у тканинах рослин рису спостерігали за дії Cd [46]. Подібний ефект зафіксований після обробки розчинами ртуті (Hg), Cd й Cu у проростаючих зернівках пшениці [47]. АБК впливає на поглинання та транспорт іонів металів через модуляцію антиоксидантної активності, експресію генів транспортерів металів і хелаторних білків. Підвищення активності СОД та КАТ під впливом АБК пом'якшує негативні ефекти окиснювального стресу, спричиненого ВМ. Також АБК індукує синтез фітохелатинів та металотіонеїнів, які зв'язують іони ВМ у нетоксичні комплекси [44]. За умови Cd-стресу АБК модулює активність МАРК-каскадів та факторів транскрипції (WRKY, MYB), які запускають синтез захисних білків [48]. Повідомлялось, що сорти рису з високим вмістом ендогенної АБК характеризувалися підвищеною витривалістю до ВМ внаслідок сповільненого росту листків і гальмування транспорту запасних речовин до коренів [49]. НЧ MgO стимулювали синтез АБК, рівень якої зріс на 6,72 %. Мультиомікний аналіз показав, що саме АБК виступила сигнальним медіатором: вона запустила ап-регуляцію (підвищення експресії) генів фенілпропаноїдного шляху, відповідаль-

ного за біосинтез лігніну, а також значно підвищила активність ключового ферменту — пероксидази (ПОД) на 92,05 % [50]. АБК та НЧ відіграють важливу роль у пом'якшенні стресу від дії ВМ у злаків.

Новітні дослідження показали, що завдяки взаємодії між АБК та НЧ формується надійний захисний механізм. НЧ покращують ріст і розвиток рослин, зменшують накопичення ВМ у зерні та підвищують врожайність, посилюють антиоксидантний захист, а також покращують стан ґрунту. НЧ модулюють накопичення ендогенної АБК та синергічно взаємодіють з гормоном для зниження токсичності металів і підтримки продуктивності. Повідомлялось, що нано-нуль-валентне залізо (nZVI) та нанокремній (Si НЧ) за умов свинцевого забруднення підвищували рівень АБК у рослинах рису на 45 %. Це стимулювало експресію генів транспортерів (*OsHMA2* та *OsHMA3*), які відповідають за іммобілізацію металів у коренях, та запобігало їхньому потраплянню до пагонів [51]. Застосування НЧ оксиду кальцію (CaO) сприяло активації АБК-сигналінгу у пшениці, завдяки чому зменшувалась кількість клітинних пошкоджень, спричинених Cd [52]. Синтезовані за допомогою біологічних речовин наночастинки срібла (Ag НЧ) сприяють підвищенню стійкості пшениці до засолення ґрунту шляхом регуляції рівня АБК [53].

Yue et al. [54] дослідили зміну АБК-сигналінгу під впливом НЧ La_2O_3 на проростках кукурудзи. Вміст АБК був підвищений у коренях і пагонах, що піддавалися впливу НЧ, запускаючи каскад реакцій, які призводили до відкладення суберину та лігніну. НЧ посилювали експресію генів біосинтезу АБК, які регулюють синтез компонентів смужок Каспарі.

Зростання вмісту АБК було зафіксовано у двох сортах рису за дії НЧ ZnO. При цьому був змінений рівень транскрипції генів *OsNCED1* і *OsABA8ox2*, пов'язаних із синтезом та катаболізмом АБК [55]. У відповідь на дію НЧ γFe_2O_3 відбувались зміни у концентрації ІОК та АБК у коренях трансгенного й нетрансгенного рису, які безпосередньо залежали від концентрації НЧ [56].

Ауксиновий гомеостаз та наносистеми: відновлення ростових процесів. Ауксини відіграють центральну роль у контролі росту та розвитку рослин за різних умов зростання. Синтез ауксинів відбувається за Trp(триптофан)-незалежним і Trp-залежним шляхом. Trp-незалежний вважається еволюційно давнішим і функціонує впродовж вегетації рослин. Він забезпечує базовий рівень гормону та практично не залежить від внутрішніх і зовнішніх чинників [13]. Транспортування ауксину регулюється білками родин AUXIN1/LIKE-AUX1 (AUX1/LAX) [57] та PIN-FORMED (PIN), котрі локалізовані всередині клітин, визначають «полярний транспорт гормону» з цитозолю в позаклітинний простір, регулюють процеси росту коренів і надземної частини, ембріогенез, реакції на світло та гравітацію [58, 59].

Повідомлялось, що НЧ можуть впливати на ріст рослин, регулюючи біосинтез і транспорт ауксинів [15]. Взаємодія ауксинів із НМ є одним із найперспективніших напрямів сучасної агробіотехнології. Це особливо актуально в умовах стресу від важких металів, який пригнічує ріст злаків. Важкі метали Cd, Pb, Cu та Al пригнічують ріст коренів зниженням рівня індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) та порушен-

ням її транспорту. ВМ активують фермент ІОК-оксидазу, що призводить до деградації ауксинів. Це викликає гальмування поділу клітин у меристемі та порушення архітектури кореневої системи пшениці й рису [60].

Застосування низьких концентрацій НЧ ZnO (близько 250 ppm) для праймування покращувало проростання, ріст коренів і пагонів, а також підвищувало концентрацію хлорофілу у пшениці [61]. НЧ ZnO збільшують стійкість рослин пшениці й кукурудзи до АФК, модулюючи активність антиоксидантних ферментів СОД та КАТ у тканинах коренів і листків [62]. Однак високі дози НЧ ZnO спричинювали стрес і змінювали профілі метаболітів, зокрема аспарагіну та глутаміну в рослинах пшениці [63].

Сучасні дослідження засвідчили, що металооксидні та вуглецеві НЧ здатні діяти як «сигнальні агенти», що відновлюють рівень ауксинів. Цинк є кофактором синтезу триптофану — попередника ІОК. Застосування НЧ ZnO у низьких концентраціях стимулювало біосинтез ауксинів у кукурудзи та ячменю, що допомогло протистояти стресу. Наночастинки оксиду цинку та селену (Se НЧ) підвищують експресію генів біосинтезу ауксинів родини *YUCCA* [64]. НЧ TiO_2 посилюють полярний транспорт ауксинів, що є критично важливим для відновлення росту коренів після отруєння ВМ [65].

Одним із перспективних методів є використання НМ як носіїв для адресної доставки ауксинів. Це дає змогу застосовувати менші дози гормонів із вищою ефективністю. Так, вуглецеві нанотрубки посилювали проникнення ІОК у клітини пшениці за забруднення Pb. Нанокремній (SiO_2) сприяв зменшенню поглинання Cd та стимулював ауксинзалежний ріст у рослин рису. НМ виступають як «підсилювачі», або «транспортні засоби». Вони здатні доставляти екзогенні ауксини безпосередньо в тканини рослини, забезпечуючи їх повільне й спрямоване вивільнення. Мезопористий кремнезем підтримує стабільність ауксинів та їхнє поступове вивільнення, що запобігає швидкій деградації під впливом стресу. Повідомлялось про пом'якшувальний ефект кремнієвих НЧ (Si НЧ) та ІОК за дії шестивалентного хрому (Cr^{VI}) на морфологічні, фізіологічні й біохімічні показники проростків рису. НЧ Si та ІОК за стресу від ВМ індукували зростання біомаси, вмісту ендогенного NO, фотосинтетичних пігментів і антиоксидантів [66].

Крім того, НМ впливають на експресію генів транспортерів ауксину. За умов стресу від алюмінію НМ допомагають стабілізувати локалізацію PIN-білків у плазматичній мембрані, підтримуючи гравітропізм і ріст кореня. Доведено, що НЧ CeO_2 імітують активність пероксидаз, захищаючи молекули ІОК від окиснення вільними радикалами, що виникають під дією металів [67].

Jiang et al. [68] виявили важливу роль білка Rice FT-INTERACTING PROTEIN 7 (OsFTIP7) у фізіологічних і біохімічних реакціях *O. sativa* під час обробки НЧ (CuO НЧ та ZnO НЧ). Вони спостерігали, що втрата функції OsFTIP7 у проростках рису зменшує токсичність НЧ накопиченням більшої кількості ІОК з вищою експресією біосинтетичних і чутливих генів ауксину, таких як *OsYUCCA1*, *OsYUCCA4*, *OsYUCCA6*, *OsYUCCA8*, *OsIAA10*, *OsIAA13*, *OsIAA14* та

OsIAA20 у мутантних типах порівняно з проростками дикого типу. Zhang et al. [69] повідомляли про індуковані НЧ Cu зміни у морфології коренів пшениці, пригнічення росту первинних коренів і посилення росту латеральних коренів, активацію транскрипції генів трансмембранного транспорту ауксину.

Модуляція пулу гіберелінів і цитокінінів під дією наносистем. Гібереліни утворюють найчисельніший клас рослинних гормонів і нараховують понад 130 ізоформ, проте фізіологічна активність притаманна лише окремим гібереловим кислотам, інші ж належать до їх попередників і неактивних форм [70]. Гібереліни регулюють процеси росту й розвитку рослин, впливаючи на деградацію DELLA-протеїнів (аспарагінова кислота—глутамінова кислота—лейцин—лейцин—аланін) — родини репресорів транскрипції, які інгібують проліферацію та розтягування клітин [71]. Зменшення вмісту гіберелінів за дії стресорів обмежує ріст, водночас посилений біосинтез гормону запобігає можливим пошкодженням рослин [72, 73].

Дослідження свідчать, що поєднання гіберелінів (зокрема $ГК_3$) та НМ створює синергічний ефект, який допомагає злакам протистояти токсичності ВМ. Водночас $ГК_3$ пригнічувала токсичність високих рівнів НЧ ZnO у пшениці. Застосування $ГК_3$ посилювало накопичення біомаси, фотосинтетичну активність та антиоксидантний захист, завдяки чому зростали вміст поживних речовин і врожайність [74]. $ГК_3$ у поєднанні з НЧ CeO_2 зменшувала деструктивні зміни, спричинені надлишком НЧ, про що свідчило посилення росту рослин, зростання вмісту хлорофілу, поживних речовин та загальної врожайності. $ГК_3$ мінімізувала окиснювальний стрес у рослин, посилюючи активність антиоксидантних ферментів під впливом НЧ [75]. За наявності НЧ TiO_2 після фоліарної обробки $ГК_3$ у рослин пшениці підвищувався вміст хлорофілу та активність антиоксидантних ферментів [76].

Дослідження на пшениці показали, що комбінація $ГК_3$ із НЧ CeO_2, ZnO та TiO_2 покращувала ріст рослин. При цьому $ГК_3$ та НЧ диференційовано впливали на концентрацію калію (K), фосфору (P), Fe та Mn в тканинах. Екзогенна $ГК_3$ мінімізувала наслідки окиснювального стресу за наявності НЧ ZnO, CeO_2 та TiO_2 [77]. Застосування $ГК_3$ також пом'якшувало наслідки Cd-стресу шляхом модуляції росту пагонів і коренів, покращуючи загальний метаболізм та підвищуючи вміст фотосинтетичних пігментів [78].

Цитокініни — похідні аденіну, належать до ключових компонентів фітогормонального комплексу. Вони існують у формі вільних основ (ізопентеніладенін, дигідрозеатин, *цис*-зеатин і т*ранс*-зеатин), які є біологічно активними і зв'язуються з рецепторами, а також у вигляді їхніх неактивних рибозидів та нуклеотидів. Гомеостаз цитокінінів у клітині підтримується поєднанням процесів біосинтезу, деградації та кон'югації [79]. Цитокініни беруть участь у формуванні комплексної відповіді рослин на абіотичні стреси. Вони здатні пригнічувати ПОЛ, стимулювати біосинтез захисних білків, підтримувати цілісність мембранних структур та сповільнювати процеси передчасного старіння рослинних тканин. Їхня здатність до швидкої перебудови метаболічних шляхів дає змогу рослинам не лише успішно витриму-

вати негативний вплив стресових чинників, а й формувати довгострокові адаптаційні стратегії виживання [12, 80].

Vankova et al. [81] дослідили вплив НЧ ZnO на рослини *A. thaliana*. Збільшення концентрації НЧ індукувало пригнічення біосинтезу цитокінінів в апікальній меристемі пагонів. На противагу цьому, рівень *цис*-зеатину — цитокініну, тісно пов'язаного зі стресовими реакціями, підвищився у коренях. Tumburu et al. [82] продемонстрували, що у рослинах арабідопсису НЧ TiO_2 та CeO_2 викликали експресію генів, пов'язаних із сигнальним шляхом, опосередкованим цитокінінами.

Гормональний аналіз, проведений за допомогою високоефективної рідинної хроматографії-електроспрей тандемної мас-спектрометрії (UHPLC-ESI-MS/MS), виявив значне підвищення рівня *цис*-зеатину та ізопентеніладеніну у листках *Capsicum annuum* L., оброблених НЧ Ag [83]. Проведене Azhar et al. [84] вивчення впливу різних композитних НЧ (ZnO, SiO_2 та ZnO/SiO_2) показало, що за їх накопичення змінювався рівень експресії генів, пов'язаних із сигнальним шляхом цитокінінів (*ARR7* та *ARR15*), що безпосередньо вказує на залучення цих гормонів до реакції рослини на дію НЧ.

Синергізм саліцилової кислоти, брасиностероїдів і жасмонатів з наноматеріалами. СК — фітогормон фенольної природи, який регулює різноманітні фізіологічні та метаболічні процеси, включно ріст, фотосинтез, дихання та транспірацію, а також забезпечує формування захисних реакцій, підвищуючи стійкість рослин до широкого спектра абіотичних і біотичних стресорів [85]. Екзогенне застосування СК у вигляді передпосівної обробки насіння, за гідропонного вирощування або фоліарного обприскування, демонструє захисну роль у пом'якшенні стресу [86, 87].

Взаємодія СК та НЧ у злаків в умовах стресу від ВМ зазвичай є синергічною. Ця комбінація діє як потужний механізм захисту, що пом'якшує фітотоксичність металів і металоїдів (таких як Cd, Pb та As) через низку фізіологічних та генетичних регуляцій. Особливий інтерес для захисту рису від металоїду As становить комбінація НЧ ZnO з СК [88]. Показано, що така комбінована обробка регулює транскрипцію генів, відповідальних за елімінацію окиснювального стресу, позитивно впливає на підтримку іонного балансу та поглинання макро- і мікроелементів. Синергічний ефект НЧ та СК забезпечує модуляцію клітинного редокс-статусу й посилення роботи антиоксидантної системи, що є критичним для виживання рослин за токсичної концентрації металоїдів.

НЧ SiO_2 та СК функціонують як поглиначі АФК, зменшують окиснювальний стрес, пом'якшують фітотоксичність Cd, посилюють фотосинтетичний потенціал та антиоксидантний захист, а також індукують синтез ендогенних фітогормонів у рослинах рису [89]. Механізми захисної дії НЧ з СК є комплексними і включають посилення активності антиоксидантних ферментів через контрольовану пролонговану дію СК, поліпшення іонного гомеостазу завдяки активації протонних помп та селективному транспорту іонів, стимуляцію синтезу осмопротекторів і вторинних метаболітів, зниження акумуляції

ВМ у надземних органах через підвищення їх зв'язування клітинними стінками коренів [90].

Брасиностероїди — фітостероїди, структурно подібні до тваринних стероїдних гормонів, беруть участь у регуляції росту рослин, розмноженні, формуванні судинної системи, розвитку квітів і плодів. Вони функціонують як ключові регулятори під час ініціації метаболічних реакцій на стрес [91]. БС підвищують стійкість до широкого спектра біотичних та абіотичних стресів і відіграють важливу роль у регулюванні росту й врожайності зернових культур [92]. Їхні різноманітні функції включають сприяння розтягненню клітин, диференціації судин та підвищенню ефективності фотосинтезу, одночасно нівелюючи дію таких абіотичних стресорів, як посуха, засоленість і токсичність ВМ [93].

Зв'язуючись з рецепторами на поверхні клітин, БС ініціюють сигнальні каскади, які приводять до змін в експресії генів. Ці сигнальні шляхи не є лінійними, а тісно взаємодіють зі шляхами інших фітогормонів [94]. БС індукують стійкість рослин до абіотичних стресорів, модулюючи як ферментативні, так і неферментативні антиоксидантні системи [93, 95]. У відповідь на стрес від важких металів БС взаємодіють з ауксинами, цитокінінами, АБК, етиленом та жасмоновою кислотою [91]. Показано, що їх застосування зменшує та частково пом'якшує токсичний вплив ВМ. Так, за умов підвищеної концентрації Mn в ґрунті, фоліарна обробка рослин кукурудзи 24-епібрасинолідом (24-ЕБЛ) збільшила вміст фотосинтетичних пігментів, посилила фотосинтетичну активність, сприяла накопиченню сухої речовини, зменшила рівень H_2O_2 та стимулювала активність антиоксидантних ферментів [96]. Подібні ефекти спостерігалися у кукурудзи, обробленої 28-гомобрасинолідом (28-ГБЛ) за умови забруднення нікелем (Ni) [97]. Праймування зернівок рису розчином 24-ЕБЛ зменшило токсичність хрому (Cr), знижуючи накопичення металу в тканинах та зміцнюючи захисні системи завдяки підвищенню активності антиоксидантних ферментів [98]. Повідомлялося, що позакореневе внесення БС зменшує залишки пестицидів у рослинах на 30—70 % [99]. Застосування 24-ЕБЛ та Se модулювало розподіл Cu в рослинах *Brassica juncea*, підвищувало фотосинтетичні показники, активність антиоксидантних ферментів і проліну за надмірного рівня Cu [100]. Екзогенне застосування брасиностероїдів пом'якшувало негативний вплив сурми (Sb), зменшуючи накопичення МДА та відновлюючи ростові процеси пшениці [101].

Спільне застосування БС і НМ створює потужний захисний бар'єр від ВМ-стресу. Основний ефект полягає в активації антиоксидантної системи. БС стимулюють експресію генів, які відповідають за синтез ферментів СОД, КАТ та ПОД. НМ виступають як кофактори або сигнальні молекули, що підсилюють цей ефект. Зокрема, комбіноване застосування НЧ ZnO та ЕБЛ значно зменшує накопичення Cd (на 69,60 %) та Pb (на 87,71 %) у зерні рису шляхом посилення фотосинтезу, активності антиоксидантних ферментів СОД, ПОД, КАТ, АПО та зниження показників окиснювального стресу (МДА та H_2O_2). На молекулярному рівні комбінована обробка істотно знижувала рівні експресії генів транспортерів металів (*OsHMA2*, *OsHMA6*,

OsNRAMP5) та підвищувала експресію гена транспортера Fe *OsIRT1*, тим самим покращуючи гомеостаз Fe та Zn. Комплекс НЧ ZnO та ЕБЛ ефективно усував дефіцит поживних речовин, спричинений ВМ та підвищеним вмістом CO_2 [102].

Жасмонова кислота та її похідні (жасмонати) відіграють важливу роль у регуляції фізіологічних і метаболічних процесів. Вони є похідними ліноленової кислоти та функціонують як сигнальні молекули [103]. ЖК бере участь у регуляції переходу насіння від спокою до проростання, контролюючи розвиток зародка, регулює ріст коренів (зокрема їх видовження), що є критичним для поглинання поживних речовин під час стресу. Вона впливає на метаболізм вуглецю й активність фотосинтетичного апарату, транспорт поживних речовин та їх перерозподіл у рослині, а також регулює базовий рівень синтезу захисних сполук (фенолів, флавоноїдів), що готує рослину до потенційних загроз. Крім того, ЖК бере участь у синтезі та гідролізі фосфоліпідів, регулюючи рівень ліноленової кислоти [104].

Жасмонати активно задіяні у сприйнятті й передачі сигналів за дії ВМ, під час якої відбувається перехресна взаємодія з іншими фітогормонами. ЖК знижує поглинання токсичних металів (Pb, Cd, Ni та Cu) та активує антиоксидантну систему для нейтралізації окиснювального стресу [105]. Функціональна активність жасмонатів у відповідь на стрес від ВМ полягає в координації захисних механізмів, включно регуляцію транспорту іонів, активацію антиоксидантів і стимуляцію синтезу металозв'язувальних пептидів.

Молекулярний комплекс SCF-COI1-JAZ розпізнає стресовий сигнал, ініціюючи експресію генів стійкості, що дає змогу зменшити цитотоксичність та пом'якшити гальмування росту. ЖК-сигналізація покращує виживання рослин, модулюючи механізми детоксикації, такі як підвищення антиоксидантної ферментативної активності та управління транспортом елементів металів [106].

Використання системи НЧ на основі хітозану та метилжасмонату в суспензійних культурах клітин рису подовжило активність фенілаланін-аміак-ліази (ФАЛ, фермент, що каталізує перетворення амінокислоти L-фенілаланіну на транскоричну кислоту та аміак) й посилило біосинтез фенольних сполук і флавоноїдів [107]. Фенілпропаноїдний шлях є одним з ключових шляхів, які беруть участь у стресових реакціях рослин [108], а його активація через наноінкапсульований метиловий ефір ЖК (МеЖК) наочно ілюструє, як сигналізація жасмонату в наносистемі може істотно посилити природні захисні механізми рослин. У таблиці представлено відомості щодо ролі комплексів ФГ-НЧ у формуванні стійкості до дії ВМ.

Підсумовуючи результати новітніх досліджень можна виокремити такі основні механізми нано-фітомодуляції:

Молекулярно-генетичне перепрограмування: наносистеми у поєднанні з фітогормонами виступають тригерами експресії ключових генів стійкості. Зокрема, комбінації НЧ із БС та жасмонатами (через рецепторний комплекс SCF-COI1-JAZ) здатні на молекулярному рівні блокувати надходження токсикантів істотним зниженням транскрипції генів транспортерів ВМ (*OsHMA2*, *OsHMA6*, *OsNRAMP5*) й

відновлювати іонний гомеостаз через активацію протонних помп і гена *OsIRT1.*

Фізіолого-біохімічний редокс-контроль та метаболізм: сумісне застосування НЧ SiO_2, ZnO, Se з СК, БС й ЖК забезпечує тривалу пролонговану детоксикацію АФК через активацію ферментів антиоксидантного каскаду (СОД, КАТ, ПОД, АПО), стабілізацію фотосинтетичних пігментів та інтенсифікацію фенілпропаноїдного шляху для посиленого синтезу фенолів і флавоноїдів.

Бар'єрна іммобілізація: оптимізовані наноструктури (включно біосумісні матриці, такі як хітозан) сприяють акумуляції та зв'язуванню іонів ВМ у клітинних стінках кореневої системи, радикально зменшуючи їх пасивну транслокацію по ксилемі й флоемі та знижу-

Молекулярні комплекси фітогормони+наночастинки (ФГ+НЧ) у формуванні стійкості злаків до дії важких металів

ФГ+НЧ	Рослина	ВМ	Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості	Ефект для рослини	Посилання
СК+НЧ ZnO	*Triticum aestivum*, *Triticum spelta*	Pb^{2+}, Cd^{2+}	Синергічна активація генів антиоксидантних ферментів (*TaSOD*, *TaCAT*). Акумуляція проліну для осмопротекції. СК стимулює синтез фітохелатинів, а Zn є кофактором захисних протеїнів.	Ефективне подолання затримки росту. Підвищення індексів життєздатності (SVI) та стресостійкості (STI) проростків.	109, 110
24-ЕБЛ+ НЧ Fe_3O_4/Fe_2O_3	*Oryza sativa*, *Hordeum vulgare*	Cr^{6+}, Cd^{2+}	Посилення активності аскорбат-глутатіонового циклу (AsA-GSH) для детоксикації АФК. Захист ультраструктури хлоропластів і тилакоїдних мембран.	Збереження високого рівня фотосинтезу та вмісту хлорофілів. Зменшення витоку електролітів із клітин кореня. Покращення росту.	111, 112
ЖК/МеЖК+ НЧ SiO_2	*Oryza sativa*, *Zea mays*	Cd^{2+}, As^{3+}	Кремній посилює відкладення лігніну в клітинних стінках (механічний бар'єр). ЖК запускає каскад захисних генів, знижуючи експресію транспортерів ВМ (напр., *OsNramp5*).	Ефект «замикання» ВМ у підземній частині (мінімізація транслокації в надземні органи та зерно.	113, 114, 115
ІОК/ІМК)+ НЧ TiO_2	*Triticum aestivum*, *Secale cereale*	Pb^{2+}, Cd^{2+}	Відновлення гормонального балансу. Модуляція архітектоніки кореневої системи (активація закладання бічних коренів). Ендоцитоз комплексів забезпечує пролонговану дію гормону.	Інтенсивний ріст кореневої системи в умовах токсичного забруднення. Підтримання біомаси проростків.	116, 117
АБК+НЧ CS/SiO_2	*Triticum aestivum, Oryza sativa*	Cd^{2+}, Cu^{2+}	Швидке закриття продихів через *SnRK2*-сигналінг. Зниження транспіраційного току. Активація АБК-залежних генів та синтезу дегідринів/ LEA-білків.	Блокування пасивного ксилемного транспорту ВМ від коренів до пагонів. Захист клітин від метало-індукованого осмотичного шоку.	118

ючи вміст Cd, Pb та Cr у генеративних органах і дозрілому зерні на 30—80 % (рис. 2).

Екологічні аспекти та питання безпеки. Токсичність НМ прямо залежить від їхньої концентрації і за високих рівнів вони можуть перетворитися у полютанти. Так, НМ металів (такі як НЧ Ag та ZnO), корисні у малих дозах, у високих концентраціях можуть негативно впливати на ґрунтову мікрофлору [119, 120, 121]. Окрім фізіологічних порушень, НЧ ZnO можуть чинити генотоксичну дію, зокрема спричинювати пошкодження ДНК та порушувати процеси мітозу, що підкреслює комплексні токсикологічні наслідки тривалого впливу НЧ [119]. Накопичення НЧ здатне викликати токсичний ефект як у цільових, так і в нецільових організмів, порушуючи кругообіг поживних речовин та розкладання органічної речовини, які є основою сталого рослинництва [122, 123].

Крім рослин, НМ можуть впливати на мікробіом ґрунту. Бактеріальні спільноти відіграють фундаментальну роль у кругообігу поживних речовин, розкладанні органіки та підтриманні здоров'я рослин через фіксацію азоту й пригнічення хвороб. НМ можуть взаємодіяти з цими спільнотами, змінюючи структуру та функції мікроорганізмів. Певні типи НМ негативно впливають на ключові ґрунтові бактерії, залучені до процесів нітрифікації, що має негативні наслідки для доступності азоту й живлення рослин [124, 123]. Так, НЧ Ag мають широкий спектр антимікробної дії, через що можуть випадково пригнічувати корисну мікрофлору ґрунту [120]. Таке порушення здатне погіршити життєво важливі ґрунтові процеси та з часом знизити родючість ґрунту. Оскільки ґрунтові мікробні спільноти високочутливі до впливу НЧ, для збереження здоров'я ґрунтів необхідні специфічні для кожного виду оцінки токсичності та довгостроковий моніторинг [125].

Ще одним ризиком використання НЧ є їхня біоакумуляція та міграція харчовим ланцюгом. НЧ, що потрапляють у ґрунт, можуть

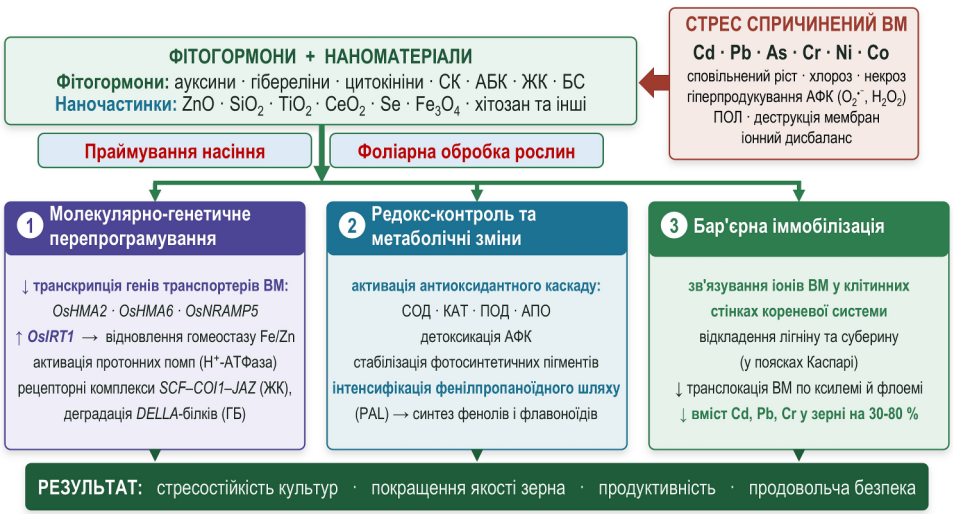


Рис. 2. Механізми синергічної дії комплексів фітогормонів і наночастинок у формуванні стійкості злаків до токсичного впливу важких металів

поглинатися рослинами й транспортуватися до їхніх надземних органів. Біоакумуляція не обмежується лише рослинами. Дослідження показують, що НЧ здатні переміщатися між трофічними рівнями — від рослинних тканин до рослиноїдних організмів і далі [126]. Встановлено, що НЧ золота переходять із тканин рослин до комах-фітофагів, що вказує на потенційне накопичення в наземних екосистемах. Це викликає занепокоєння щодо ризиків для здоров'я людини через споживання забруднених сільськогосподарських культур або продуктів тваринництва, якщо худобу годували рослинами, що зазнали впливу НЧ [127].

НМ, які потрапляють у водойми внаслідок змиву з полів або вимивання з ґрунту, можуть накопичуватися в донних відкладеннях, а також у мулі зрошувальних систем. У водних екосистемах НЧ накопичуються у водоростях, які є основою трофічного ланцюга, і передаються споживачам вищих рівнів, що може призводити до ефекту біомагніфікації [128].

Попри значний масив досліджень щодо застосування НМ у сільському господарстві, кілька критичних аспектів залишаються недостатньо вивченими [129]. Більшість наявних оцінок базуються на короткострокових експериментах, які дають обмежене розуміння ефектів хронічного впливу в різноманітних і мінливих кліматичних умовах. Бракує випробувань зі складними сценаріями впливу, які б враховували комбіновану дію кількох стресових чинників.

Хоча НМ демонструють значний потенціал для підвищення продуктивності сільського господарства та зниження абіотичного й біотичного стресу культур, їх інтеграція в агроекосистеми має супроводжуватися комплексним аналізом екологічної безпеки. Тому розробка надійних регуляторних баз, стратегій сталого застосування та проведення цільових міждисциплінарних досліджень є передумовою того, щоб аграрні нанотехнології працювали на продовольчу безпеку без шкоди для довкілля й здоров'я населення.

Висновки та перспективи. Забруднення агроекосистем ВМ і металоїдами залишається критичним викликом для світового сільського господарства, який безпосередньо загрожує якості зерна та здоров'ю людства. На основі системного аналізу літератури доведено, що ефективним і екологічно безпечним трендом сучасної фізіології рослин та агробіотехнології є синергічна інтеграція природних регуляторів росту й наноматеріалів.

Незважаючи на очевидний потенціал нано-фітомодуляції, включно додаткові ефекти зниження залишків пестицидів і нівелювання впливу підвищеного вмісту CO_2, першочерговим завданням залишається вивчення точних закономірностей перехресної взаємодії між окремими гормональними шляхами за дії різних класів НЧ. Необхідно зосередити зусилля на переході від лабораторних моделей (суспензійних культур і проростків) до тривалих польових випробувань, оцінці довгострокової екотоксичності НЧ у ґрунті та стандартизації доз для запобігання проявам нанотоксичності. Розробка комерційних інтегрованих нанопрепаратів на основі фітогормонів є магістральним шляхом до сталого екологічного землеробства й гарантування продовольчої безпеки в умовах глобальних кліматичних змін.

Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках проєкту № III-99-24.489 «Природні регулятори росту в індукції стійкості злакових рослин до дії важких металів» (2024—2028 рр.), що фінансуються Національною академією наук України

Внесок авторів*:* І.В. Косаківська — *концепція;* І.В. Косаківська, Л.В. Войтенко, В.А. Васюк, М.М. Щербатюк — *пошук, відбір та аналіз літературних даних, підготовка рукопису і редагування.*

Всі автори переглянули і схвалили остаточну версію рукопису.

Конфлікт інтересів*:* автори декларують відсутність конфлікту інтересів.

REFERENCES

1. Rahman, S.U., Li, Y., Hussain, S., Hussain, B., Khan, W.-D., Riaz, L., Ashraf, M.N., Khaliq, M.A., Du, Z. & Cheng H. (2023). Role of phytohormones in heavy metal tolerance in plants: A review. Ecol. Indic., 146: 109844. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109844
2. Ackova, D.G. (2018). Heavy metals and their general toxicity on plants. Plant Sci. Today**,** 5, No. 1, pp. 14-18. https://doi.org/10.14719/pst.2018.5.1.355
3. Vasilachi, I.C., Stoleru, V. & Gavrilescu, M. (2023). Analysis of heavy metal impacts on cereal crop growth and development in contaminated soils. Agriculture, 13, 1983. https://doi.org/10.3390/agriculture13101983
4. Paunov, M., Koleva, L., Vassilev, A., Vangronsveld, J. & Goltsev, V. (2018). Effects of different metals on photosynthesis: Cadmium and zinc affect chlorophyll fluorescence in durum wheat. Int. J. Mol. Sci., 19, No. 3, 787. https://doi.org/10.3390/ijms19030787
5. Riyazuddin, R., Nisha, N., Ejaz, B., Khan, M.I.R., Kumar, M., Ramteke, P.W. & Gupta, R. (2021). A comprehensive review on the heavy metal toxicity and sequestration in plants. Biomolecules, 12, No. 1, 43. https://doi.org/10.3390/biom12010043
6. Vodka, M.V. & Bilyavs'ka, N.O. (2016). Chloroplast structural and functional changes as biomarkers of heavy metal contamination. Biotachnol. Acta, 9, No 1, pp. 103-107. https://doi.org/10.15407/biotech9.01.103
7. Kosakivska, I.V., Babenko, L.M., Romanenko, K.O., Korotka, I.Y. & Potters, G. (2021). Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. Cell Biol. Int., 45, No. 2, pp. 258-272. https://doi.org/10.1002/cbin.11503
8. Bücker-Neto, L., Paiva, A.L.S., Machado, R.D., Arenhart, R.A. & Margis-Pinheiro, M. (2017). Interactions between plant hormones and heavy metals responses. Genet. Mol. Biol., 40, No. 1 suppl 1, pp. 373-386. https://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0087
9. Kosakivska, I.V., Babenko, L.M., Vasyuk, V.A. Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2024). Chapter "Natural Growth Regulators as Inducers of Resistance in Cereal Plants Against Extreme Environmental Factors" In book: "Regulation of adaptive responses in plants" Nova Science Publication, USA, p. 33-82. https://doi.org/10.52305/TXQB2084
10. Kosakivska, I., Babenko, L., Voytenko, L., Vasyuk, V., Shcherbatiuk, M. & Romanenko, K. (2025). Natural growth regulators in enhancing cereal crop resistance to lead contamination. Cereal Res. Commun., 53, No. 4, pp. 2063-2075. https://doi.org/10.1007/s42976-025-00697-6
11. Kosakivska, I.V., Vedenicheva, N.P., Babenko, L.M., Voytenko, L.V., Romanenko, K O. & Vasyuk, V.A. (2022). Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. Mol. Biol. Rep., 49, No. 1, pp. 617-628. https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2
12. Vedenicheva, N. & Kosakivska, I. (2024). Chapter "The regulatory role of cytokinins in adaptive responses of cereal plants" In book: "Regulation of adaptive responses in plants" Nova Science Publication, USA, pp. 83-110. https://doi.org/10.52305/TXQB2084
13. Voytenko, L.V. & Kosakivska, I.V. (2025). Auxins as regulators of growth and development of cereal crops under abiotic stresses: a review. Adv. Biol. Earth Sci., 10, No. 1, pp. 5-31. https://doi.org/10.62476/abes.1015
14. Riyazuddin, R., Nisha, N. & Gupta, R. (2025). Phytonanotechnology in the mitigation of biotic and abiotic stresses in plants. Plant Nano Biol., 13, 100173. https://doi.org/10.1016/j.plana.2025.100173

15. Tripathi, D., Singh, M. & Rai, S.P. (2022). Crosstalk of nanoparticles and phytohormones regulate plant growth and metabolism under abiotic and biotic stress. Plant Stress, 6, 100107. https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100107
16. Ghorbani, A., Emamverdian, A., Pehlivan, N., Zargar, M., Razavi, S.M. & Chen, M. (2024). Nano-enabled agrochemicals: mitigating heavy metal toxicity and enhancing crop adaptability for sustainable crop production. J. Nanobiotechnology, 22, No. 1, 91. https://doi.org/10.1186/s12951-024-02371-1
17. Kekeli, M.A., Wang, Q. & Rui, Y. (2025). The role of nano-fertilizers in sustainable agriculture: Boosting crop yields and enhancing quality. Plants, 14, No. 4, 554. https://doi.org/10.3390/plants14040554
18. González-García, Y. & Juárez-Maldonado, A. (2025). Nanomaterials on plant growth and stress adaptation. Plants, 14, No. 11, 1651. https://doi.org/10.3390/plants14111651
19. Nazir, M.M., Li, G., Nawaz, M., Ahmed, T., Noman, M., Jalil, S. & Du, D. (2025). Nano-Enabled agrochemicals for heavy metal remediation in agriculture: Current status, mechanisms, and future prospects. Nanomaterials, 15, No. 20, 1588. https://doi.org/10.3390/nano15201588
20. Joudeh, N. & Linke, D. (2022). Nanoparticle classification, physicochemical properties, characterization, and applications: a comprehensive review for biologists. J. Nanobiotechnol., 20, 262 https://doi.org/10.1186/s12951-022-01477-8
21. Hussain, A., Rizwan, M., Ali, S., ur Rehman, M.Z., Qayyum, M.F., Nawaz, R. & Alyemeni, M.N. (2021). Combined use of different nanoparticles effectively decreased cadmium (Cd) concentration in grains of wheat grown in a field contaminated with Cd. Ecotoxicol. Environ. Saf., 215, 112139. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112139
22. Rehman, A., Khan, S., Sun, F., Peng, Z., Feng, K., Wang, N., Jia, Y., Pan, Z., He, S., Wang, L., Qayyum, A., Du, X. & Li, H. (2024). Exploring the nano-wonders: unveiling the role of Nanoparticles in enhancing salinity and drought tolerance in plants. Front. Plant Sci., 14, 1324176. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1324176
23. Wang, M., Luo, J., Li, H., Ge, C., Jing, F., Guo, J. & Zhou, D. (2025). Synergistic effect of foliar exposure to TiO_2 nanoparticles and planting density modulates the metabolite profile and transcription to alleviate cadmium induced phytotoxicity to wheat (Triticum aestivum L.). Environ. Sci. Nano, 12, No. 1, pp. 879-893. https://doi.org/10.1039/d4en00763h
24. Haghmadad Milani, M., Mohammadi, A., Panahirad, S., Farhadi, H., Labib, P., Kulak, M., Gohari, G., Fotopoulos, V. & Vita, F. (2024). Cerium oxide nanoparticles (CeO_2 NPs) enhance salt tolerance in spearmint (Mentha spicata L.) by boosting the antioxidant system and increasing essential oil composition. Plants, 13, No. 20, 2934. https://doi.org/10.3390/plants13202934
25. Zhang, P., Jiang, Y., Schwab, F., Monikh, F.A., Grillo, R., White, J.C. & Lynch, I. (2024). Strategies for enhancing plant immunity and resilience using nanomaterials for sustainable agriculture. Environ. Sci. Technol., 58, No. 21, pp. 9051-9060. https://doi.org/10.1021/acs.est.4c03522
26. Oak, M.D. & Rajwade, J.M. (2026). Nanotechnology applications for enhancing stress tolerance in wheat: Past, present, and future prospects. In: Tiwari, R., Singh, B.K., Kumar, R. (eds) Wheat Stress Management. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-92-0902-6_15
27. Morfín-Gutiérrez, A., García-Cerda, L.A., González-García, Y. & Juárez-Maldonado, A. (2025). Synthesis of Fe_3O_4@MCM-48 as nano fertilizer for growth stimulation in tomato plants. Plants, 14, No. 3, 405. https://doi.org/10.3390/plants14030405
28. Chen, F., Li, Y., Zia-ur-Rehman, M., Hussain, S.M., Qayyum, M.F., Rizwan, M., Alharby, H.F., Alabdallah, N.M., Alharbi, B.M. & Ali, S. (2023). Combined effects of zinc oxide nanoparticles and melatonin on wheat growth, chlorophyll contents, cadmium (Cd) and zinc uptake under Cd stress. Sci. Total Environ., 864, 161061. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.161061
29. Lv, Z., Jiang, R., Chen, J. & Chen, W. (2020). Nanoparticle-mediated gene transformation strategies for plant genetic engineering. Plant Journal, 104, No. 4, pp. 880-891. https://doi.org/10.1111/tpj.14973
30. Hendler-Neumark, A. & Bisker, G. (2019). Fluorescent single-walled carbon nanotubes for protein detection. Sensors, 19, No. 24, 5403. https://doi.org/10.3390/s19245403
31. Kwak, S.Y., Lew, T.T.S., Sweeney, C.J., Koman, V.B., Wong, M.H., Bohmert-Tatarev, K., Snell, K.D., Seo, J.S., Chua, N.H. & Strano, M.S. (2019). Chloroplast-selective

gene delivery and expression in planta using chitosan-complexed single-walled carbon nanotube carriers. Nat. Nanotechnol., 14, No. 5, pp. 447-455. https://doi.org/10.1038/s41565-019-0375-4
32. Demirer, G.S., Zhang, H., Goh, N.S., González-Grandío, E. & Landry, M.P. (2019). Carbon nanotube-mediated DNA delivery without transgene integration in intact plants. Nat. Protoc., 14, No. 10, pp. 2954-2971. https://doi.org/10.1038/s41596-019-0208-9
33. Demirer, G.S., Zhang, H., Goh, N.S., Pinals, R.L., Chang, R. & Landry, M.P. (2020). Carbon nanocarriers deliver siRNA to intact plant cells for efficient gene knockdown. Sci. Adv., 6, No. 26, eaaz0495. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0495
34. Abd-Elsalam, K.A. (2024). Nanofertilizer delivery, effects and application methods. Elsevier, 486 p. https://doi.org/10.1016/C2022-0-02114-0
35. Adrees, M., Khan, Z.S., Hafeez, M., Rizwan, M., Hussain, K., Asrar, M., Alyemeni, M.N., Wijaya, L. & Ali, S. (2021). Foliar exposure of zinc oxide nanoparticles improved the growth of wheat (Triticum aestivum L.) and decreased cadmium concentration in grains under simultaneous Cd and water deficient stress. Ecotoxicol. Environ. Saf., 208, 111627. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111627
36. Zhao, L., Zhou, X., Kang, Z., Peralta-Videa, J.R. & Zhu, Y.G. (2024). Nano-enabled seed treatment: A new and sustainable approach to engineering climate-resilient crops. Sci. Total Environ., 910, 168640. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168640
37. Wu, T., Zhou, J. & Zhou, J. (2024). Comparison of soil addition, foliar spraying, seed soaking, and seed dressing of selenium and silicon nanoparticles effects on cadmium reduction in wheat (Triticum turgidum L.). Chemosphere, 362, 142681. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.142681
38. Voytenko, L.V. & Kosakivska, I.V. (2016). Polyfunctional phytohormone abscisic acid. Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series: Biology. 1, No. 37, pp. 27-41 [in Ukrainian]. https://repo.btu.kharkiv.ua/server/api/core/bitstreams/bec94a42-8d55-4b4b-9874-1e62c2a29421/content
39. Bano, A., Singh, K., Singh, S.P. & Sharma, P. (2023). Abscisic acid: Metabolism, signaling, and crosstalk with other phytohormones under heavy metal stress. Stresses, 3, pp. 665-686. https://doi.org/10.3390/stresses3040046
40. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2022). Hormonal system of plants under the action of heavy metals. Kyiv.: M.G. Kholodny Institute of Botany, 176 p. [in Ukrainian]. https://www.botany.kiev.ua/doc/hormonal_monograph_2022.pdf
41. Huang, T.L., Nguyen, Q.T., Fu, S.F., Lin, C.Y., Chen, Y.C. & Huang, H.J. (2012). Transcriptomic changes and signalling pathway induced by arsenic stress in rice roots. Plant Mol. Biol., 80, pp. 587-608. https://doi.org/10.1007/s11103-012-9969-z
42. Lin, C.Y., Trinh, N.N., Lin, C.W. & Huang, H.J. (2013). Transcriptome analysis of phytohormone, transporters and signaling pathways in response to vanadium stress in rice roots. Plant Physiol Biochem. 66, 98-104. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.02.007
43. Khan, A.R., Salam, A., Li G., Iqbal, B., Ulhassan, Z., Liu, Q., Azhar, W., Liaquat, F., Hussain Shah, I., Shams ul Hassan, S. & Du, D. (2024). Nanoparticles and their crosstalk with stress mitigators: A novel approach towards abiotic stress tolerance in agricultural systems. Crop J., 12, No. 5, pp. 1280-1298. https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.09.010
44. Zhao, Y., Wang, J., Huang, W., Zhang, D., Wu, J., Li, B., Li, M., Liu, L. & Yan, M. (2023). Abscisic-acid-regulated responses to alleviate cadmium toxicity in plants. Plants (Basel), 12, No. 5, 1023. https://doi.org/10.3390/plants12051023
45. Bunio, L.V., Tsvilynyuk, O.M. & Voytenko, L.V. (2025). The role of ABA in supporting the water balance in Carex hirta L. under conditions of oil polluted soil. Fiziol. rosl. genet., 57, No. 2, pp. 167-180 [in Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/frg2025.02.167
46. Kim, Y-H., Khan, A.L., Kim, D-H., Lee, S-Y., Kim, K-M., Waqas, M., Jung, H-Y., Shin, J-H., Kim, J-G. & Lee, I-J. (2014). Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, Oryza sativa low silicon genes, and endogenous phytohormones. BMC Plant Biol., 14, pp. 13-20. https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-13
47. Munzuroglu, Ö., Fikriye, K.Z. & Yahyagil, Z. (2008). The abscisic acid levels of wheat (Triticum aestivum L. cv. Çakmak 79) seeds that were germinated under heavy metal (Hg^{++}, Cd^{++}, Cu^{++}) stress. G.U. J. Sci., 21, No. 1, pp. 1-7. https://scispace.com/pdf/the-abscisic-acid-levels-of-wheat-triticum-aestivum-l-cv-47qi9b9nbq.pdf

48. Zhao, X., Huang, S., Yao, Q., He, R., Wang, H., Xu, Z., Xing, W. & Liu, D. (2024). ABA-regulated MAPK signaling pathway promotes hormesis in sugar beet under cadmium exposure. J. Hazard. Mater., 480, 135968. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.135968
49. Moya, J.L., Ros, R. & Picazo, I. (1995). Heavy metal-hormone interactions in rice plants: Effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. J. Plant Growth Regul., 14, pp. 61-67. https://doi.org/10.1007/BF00203115
50. Qin, M., Yan, J., Li, R., Jia, T., Sun, X., Liu, Z., El-Sheikh, M.A., Ahmad, P. & Liu, P. (2025). Integrated physiological, transcriptomic, and metabolomic investigation reveals that MgO NPs mediate the alleviation of cadmium stress in tobacco seedlings through ABA-regulated lignin synthesis. J. Hazard. Mater., 483, 136693. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.136693
51. Ghouri, F., Sarwar, S., Sun, L., Riaz, M., Haider, F.U., Ashraf, H., Lai, M., Imran, M., Liu, J., Ali, S., Liu, X. & Shahid, M.Q. (2024). Silicon and iron nanoparticles protect rice against lead (Pb) stress by improving oxidative tolerance and minimizing Pb uptake. Sci. Rep., 14, No. 1, 5986. https://doi.org/10.1038/s41598-024-55810-2
52. İlhan, D. & Yazıcılar, B. (2025). Cd stress response in emmer wheat (Triticum dicoccum Schrank) varieties under in vitro conditions and remedial effect of CaO nanoparticles. Biology, 14, 394. https://doi.org/10.3390/biology14040394
53. Wahid, I., Kumari, S., Ahmad, R., Hussain, S.J., Alamri, S., Siddiqui, M.H. & Khan, M.I.R. (2020). Silver nanoparticle regulates salt tolerance in wheat through changes in ABA concentration, ion homeostasis, and defense systems. Biomolecules, 10, No. 11, 1506. https://doi.org/10.3390/biom10111506
54. Yue, L., Chen, F., Yu, K., Xiao, Z., Yu, X., Wang, Z. & Xing, B. (2019). Early development of apoplastic barriers and molecular mechanisms in juvenile maize roots in response to La_2O_3 nanoparticles. Sci. Total Environ., 653, pp. 675-683. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.320
55. Sheteiwy, M.S., Fu, Y.F., Hu, Q.X., Nawaz, A., Guan, Y.J., Li, Z.H., Huang, Y.Y. & Hu, J.H. (2017). Regulation of ZnO nanoparticles-induced physiological and molecular changes by seed priming with humic acid in Oryza sativa seedlings. Plant Growth Regul., 83, No. 1, pp. 27-41. https://doi.org/10.1007/s10725-017-0281-4
56. Gui, X., Deng, Y., Rui, Y., Gao, B., Luo, W., Chen, S., Nhan, le V., Li, X., Liu, S., Han, Y., Liu, L. & Xing, B. (2015). Response difference of transgenic and conventional rice (Oryza sativa) to nanoparticles (γFe_2O_3). Environ. Sci. Pollut. Res., 22, No. 22, pp.17716-17723. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4976-7
57. Yang, Z., Wei, H., Gan, Y., Liu, H., Cao, Y., An, H., Que, X., Gao, Y., Zhu, L., Tan, S., Liu, X. & Sun, L. (2025). Structural insights into auxin influx mediated by the Arabidopsis AUX1. Cell, 188, pp. 3960-3973. https://doi.org/10.1016/j.cell.2025.04.028
58. Janacek, D.P., Kolb, M., Schulz, L., Mergner, J., Kuster, B., Glanc, M., Friml, J., ten Tusscher, K., Schwechheimer, C. & Hammes, U.Z. (2024). Transport properties of canonical PIN-FORMED proteins from Arabidopsis and the role of the loop domain in auxin transport. Dev. Cell, 59, No. 24, pp. 3259-3271.e4. https://doi.org/10.1016/j.devcel.2024.09.020
59. Ung, K.L., Winkler, M., Schulz, L., Kolb, M., Janacek, D.P., Dedic, E., Stokes, D.L., Hammes, U.Z. & Pedersen, B.P. (2022). Structures and mechanism of the plant PIN-FORMED auxin transporter. Nature, 609, pp. 605-610. https://doi.org/10.1038/s41586-022-04883-y
60. Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., Palme, K.J. & Jansen, M.A. (2007). Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? Trends Plant Sci., 12, No. 3, pp. 98-105. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004
61. Pandya, P., Kumar, S., Patil, G., Mankad, M. & Shah, Z. (2024). Impact of ZnO nanopriming on physiological and biochemical traits of wheat (Triticum aestivum L.) seedling. CABI Agric Biosci, 5, 27. https://doi.org/10.1186/s43170-024-00228-z
62. Srivastav, A., Ganjewala, D., Singhal, R.K., Rajput, V.D., Minkina, T., Voloshina, M., Srivastava, S. & Shrivastava, M. (2021). Effect of ZnO nanoparticles on growth and biochemical responses of wheat and maize. Plants (Basel), 10, No. 12, 2556. https://doi.org/10.3390/plants10122556
63. Stałanowska, K., Szablińska-Piernik, J., Okorski, A. & Lahuta, L.B. (2023). Zinc oxide nanoparticles affect early seedlings' growth and polar metabolite profiles of pea (Pisum sativum L.) and wheat (Triticum aestivum L.). Int. J. Mol. Sci., 24, No. 19, 14992. https://doi.org/10.3390/ijms241914992

64. El-Badri, A.M., Batool, M., Wang, C., Hashem, A.M., Tabl, K.M., Nishawy, E., Kuai, J., Zhou, G. & Wang, B. (2021). Selenium and zinc oxide nanoparticles modulate the molecular and morpho-physiological processes during seed germination of Brassica napus under salt stress. Ecotoxicol. Environ. Saf., 225, 112695. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112695
65. Wei, J., Zou, Y., Li, P. & Yuan, X. (2020). Titanium dioxide nanoparticles promote root growth by interfering with auxin pathways in Arabidopsis thaliana. Phyton-Int. J. Exp. Bot., 89, No. 4, pp. 883-891. https://doi.org/10.32604/phyton.2020.010973
66. Sharma, A., Vishwakarma, K., Singh, N.K., Prakash, V., Ramawat, N., Prasad, R., Sahi, S., Singh, V.P., Tripathi, D.K. & Sharma, S. (2022). Synergistic action of silicon nanoparticles and indole acetic acid in alleviation of chromium (Cr^{VI}) toxicity in Oryza sativa seedlings. J. Biotechnol., 343, pp. 71-82. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2021.09.005
67. Soleymani, S., Piri, S., Aazami, M.A. & Salehi, B. (2025). Cerium oxide nanoparticles alleviate drought stress in apple seedlings by regulating ion homeostasis, antioxidant defense, gene expression, and phytohormone balance. Sci. Rep., 15, 11805. https://doi.org/10.1038/s41598-025-96250-w
68. Jiang, M., Wang, J., Rui, M., Yang, L., Shen, J., Chu, H., Song, S. & Chen, Y. (2021). OsFTIP7 determines metallic oxide nanoparticles response and tolerance by regulating auxin biosynthesis in rice. J. Hazard. Mater., 403, 123946. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123946
69. Zhang, Z., Ke, M., Qu, Q., Peijnenburg, W.J.G.M., Lu, T., Zhang, Q., Ye, Y., Xu, P., Du, B., Sun, L. & Qian, H. (2018). Impact of copper nanoparticles and ionic copper exposure on wheat (Triticum aestivum L.) root morphology and antioxidant response. Environ. Pollut., 239, pp. 689-697. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.04.066
70. Sponsel, V. & Hedden, P. (2010). Gibberellin Biosynthesis and Inactivation. Plant Hormones. Davies P.J. (Ed.). Springer, Dordrecht, 63-94. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_4
71. Vera-Sirera, F., Gomez, M.D. & Perez-Amador, M.A. (2016). Chapter 20 — DELLA Proteins, a group of GRAS transcription regulators that mediate gibberellin signaling. Editor(s): D.H. Gonzalez, Plant Transcription Factors. Academic Press, pp. 313-328. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800854-6.00020-8
72. Colebrook, E.H., Thomas, S.G., Phillips, A.L. & Hedden, P. (2014). The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. J. Exp. Biol., 217. No. 1. pp. 67-75. https://doi.org/10.1242/jeb.089938
73. Kosakivska, I.V. & Vasyuk, V.A. (2021). Gibberelins in regulation of plant growth and development under abiotic stresses. Biotechnol. Acta, 14, No. 2. pp. 5-18. https://doi.org/10.15407/biotech14.02.005
74. Iftikhar, A., Ali, S., Yasmeen, T., Arif, M.S., Zubair, M., Rizwan, M., Alhaithloul, H.A.S., Alayafi, A.A.M. & Soliman, M.H. (2019). Effect of gibberellic acid on growth, photosynthesis and antioxidant defense system of wheat under zinc oxide nanoparticle stress. Environ. Pollut., 254, Pt B, 113109. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113109
75. Iftikhar, A., Rizwan, M., Adrees, M., Ali, S., Ur Rehman, M.Z., Qayyum, M.F. & Hussain, A. (2020). Effect of gibberellic acid on growth, biomass, and antioxidant defense system of wheat (Triticum aestivum L.) under cerium oxide nanoparticle stress. Environ. Sci. Pollut. Res., 27, No. 27, pp. 33809-33820. https://doi.org/10.1007/s11356-020-09661-9
76. Alharby, H.F., Rizwan, M., Iftikhar, A., Hussaini, K.M., Rehman, M.Z., Bamagoos, A.A., Alharbi, B.M., Asrar, M., Yasmeen, T. & Ali, S. (2021). Effect of gibberellic acid and titanium dioxide nanoparticles on growth, antioxidant defense system and mineral nutrient uptake in wheat. Ecotoxicol. Environ. Saf., 221, 112436. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112436
77. Al-Huqail, A.A., Alshehri, D., Nawaz, R., Irshad, M.A., Iftikhar, A., Hussaini, K.M., Rizwan, M., Alghanem, S.M.S. & Abeed, A.H.A. (2023). The effect of gibberellic acid on wheat growth and nutrient uptake under combined stress of cerium, zinc and titanium dioxide nanoparticles. Chemosphere, 336, 139199. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.139199
78. Hakla, H.R., Sharma, S., Urfan, M., Yadav, N.S., Rajput, P., Kotwal, D., Abdel, Latef, A.A.H. & Pal, S. (2021). Gibberellins target shoot-root growth, morpho-physiological and molecular pathways to induce cadmium tolerance in Vigna radiata L. Agronomy, 11, No. 5, 896. https://doi.org/10.3390/agronomy11050896

79. da Cunha Neto, A.R., dos Santos Ambrósio, A., de Jesus Rodrigues Resende, A., Régis Santos, B. & Nadal, M.C. (2025). From cell division to stress tolerance: the versatile roles of cytokinins in plants. Phyton-Inter. J. Exp. Bot., 94, No. 3, pp. 539-560. https://doi.org/10.32604/phyton.2025.061776
80. Panozzo, A., Bolla, P.K., Barion, G., Botton, A. & Vamerali, T. (2025). Phytohormonal regulation of abiotic stress tolerance, leaf senescence and yield response in field crops: A comprehensive review. BioTech., 14, No. 1, 14. https://doi.org/10.3390/biotech14010014
81. Vankova, R., Landa, P., Podlipna, R., Dobrev, P.I., Prerostova, S., Langhansova, L., Gaudinova, A., Motkova, K., Knirsch, V. & Vanek, T. (2017). ZnO nanoparticle effects on hormonal pools in Arabidopsis thaliana. Sci. Total Environ., 593-594, pp. 535-542. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.160
82. Tumburu, L., Andersen, C.P., Rygiewicz, P.T. & Reichman, J.R. (2015). Phenotypic and genomic responses to titanium dioxide and cerium oxide nanoparticles in Arabidopsis germinants. Environ. Toxicol. Chem., 34, No. 1, pp. 70-83. https://doi.org/10.1002/etc.2756
83. Vinković, T., Novák, O., Strnad, M., Goessler, W., Jurašin, D.D., Paradiković, N. & Vrček, I.V. (2017). Cytokinin response in pepper plants (Capsicum annuum L.) exposed to silver nanoparticles. Environ. Res., 156, pp. 10-18. https://doi.org/10.1016/j.envres.2017.03.015
84. Azhar, B.J., Noor, A., Zulfiqar, A., Zeenat, A., Ahmad, S. & Chishti, I. (2021). Effect of ZNO, SIO/sub 2/ and composite nanoparticles on arabidopsis thaliana and involvement of ethylene and cytokinin signaling pathways. Pak. J. Bot., 53, No. 2, pp. 437-446. https://inis.iaea.org/records/b4d7e-aj432
85. Kosakivska, I.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2025). Influence of lead pollution on the growth, development, and metabolism of cereal cops: the protective role of salicylic acid. Plant Physiol. Genet., 57, No. 1, pp. 3-17. https://doi.org/10.15407/frg2025.01.003
86. Liu, J., Qiu, G., Liu, C., Li, H., Chen, X., Fu, Q., Lin, Y. & Guo, B. (2022). Salicylic acid, a multifaceted hormone, combats abiotic stresses in plants. Life, 12, No. 6, 886. https://doi.org/10.3390/life12060886
87. Shcherbatiuk, M.M., Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V. & Vasyuk V.A. (2026). Role of salicylic acid in activating cereal responses to heavy metal toxicity: mechanisms of action and quantitation methods. Fìzìol. rosl. genet. 58, No. 2, pp. 95-116 [in Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/frg2026.02.095
88. Faizan, M., Sehar, S., Rajput, V.D., Faraz, A., Afzal, S., Minkina, T., Sushkova, S., Adil, M.F., Yu, F., Alatar, A.A., Akhter, F. & Faisal, M. (2021). Modulation of cellular redox status and antioxidant defense system after synergistic application of zinc oxide nanoparticles and salicylic acid in rice (Oryza sativa) plant under arsenic stress. Plants, 10, No. 11, 2254. https://doi.org/10.3390/plants10112254
89. Muhammad, S., Ulhassan, Z., Munir, R., Yasin, M.U., Islam, F., Zhang, K., Chen, W., Jan, M., Afzal, M., Muhammad, A., Hannan, F. & Zhou, W. (2025). Nanosilica and salicylic acid synergistically regulate cadmium toxicity in rice. Environ. Pollut., 364, Pt 1, 125331. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.125331
90. Decsi, K., Ahmed, M., Abdul-Hamid, D., & Tóth, Z. (2025). The role of salicylic acid in activating plant stress responses — results of the past decade and future perspectives. Int. J. Mol. Sci., 26, No. 9, 4447. https://doi.org/10.3390/ijms26094447
91. Kour, J., Kohli, S.K., Khanna, K., Bakshi, P., Sharma, P., Singh, A.D., Ibrahim, M., Devi, K., Sharma, N., Ohri, P., Skalicky, M., Brestic, M., Bhardwaj, R., Landi, M. & Sharma, A. (2021). Brassinosteroid signaling, crosstalk and, physiological functions in plants under heavy metal stress. Front. Plant Sci., 12, 608061. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.608061
92. Kothari, A. & Lachowiec, J. (2021). Roles of brassinosteroids in mitigating heat stress damage in cereal crops. Int. J. Mol. Sci., 22, No. 5, 2706. https://doi.org/10.3390/ijms22052706
93. Bartwal, A. & Arora, S. (2020). Brassinosteroids: Molecules with Myriad Roles. In: Mérillon, JM., Ramawat, K. (eds) Co-Evolution of Secondary Metabolites. Reference Series in Phytochemistry. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_18
94. Nolan, T., Chen, J. & Yin, Y. (2017). Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. Biochem. J., 474, pp. 2641-2661. https://doi.org/10.1042/BCJ20160633

95. Rattan, A., Kapoor, D., Kapoor, N., Bhardwaj, R. & Sharma, A. (2020). Brassinosteroids regulate functional components of antioxidative defense system in salt stressed maize seedlings. J. Plant Growth Regul., 4, pp. 1464-1475. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10097-1
96. Wang, H., Feng, T., Peng, X., Yan, M., Zhou, P. & Tang, X. (2009). Ameliorative effects of brassinosteroid on excess manganese-induced oxidative stress in Zea mays L. leaves. Agr. Sci. China, 8, pp. 1063-1074. https://doi.org/10.1016/S1671-2927(08)60314-4
97. Bhardwaj, R., Arora, N., Sharma, P. & Arora, H.K. (2007). Effects of 28-homobrassinolide on seedling growth, lipid peroxzidation and antioxidative enzyme activities under nickel stress in seedlings of Zea mays L. Asian J. Plant Sc., 6, pp. 765-772. https://doi.org/10.3923/ajps.2007.765.772
98. Sharma, I., Kaur, N. & Pati, P.K. (2017). Brassinosteroids: A promising option in deciphering remedial strategies for abiotic stress tolerance in rice. Front. Plant Sci., 8, 2151. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02151
99. Zhou, Y., Xia, X., Yu, G., Wang, J., Wu, J., Wang, M., Yang, Y., Shi, K., Yu, Y., Chen, Z., Gan, J.& Yu, J. (2015). Brassinosteroids play a critical role in the regulation of pesticide metabolism in crop plants. Sci. Rep., 5, 9018. https://doi.org/10.1038/srep09018
100. Yusuf, M., Khan, T.A. & Fariduddin, Q. (2016). Interaction of epibrassinolide and selenium ameliorates the excess copper in Brassica juncea through altered proline metabolism and antioxidants. Ecotoxicol. Environ. Saf., 129, pp. 25-34. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.03
101. Fan, L., Jiao, Q., Zhang, J., Zhang, H., Jiang, G-Y., Yang, J., Li, G., Fahad, S., Chen, Y., Agathokleous, E., Li, J., Jie, X., Liu, S. & Liu, H. (2026). Integrated morpho-physiological, biochemical and transcriptomic analyses reveal wheat responses to antimony toxicity and brassinosteroid-mediated alleviation. J. Hazard. Mater., 1, 00985. https://doi.org/10.1016/j.hazadv.2025.100985
102. Sehrish, A.K., Ahmad, S., Tabassam, R., Ai, F., Ali, S., Ali, S., Jamil, A., Naeem, M.K., Mahmood, Z. & Guo H. (2025). Zinc oxide nanoparticles and 24-epibrassinolide mitigate coexisting lead and cadmium toxicity in rice under elevated CO_2: roles of metal transporters, antioxidant defense, and nutrient homeostasis Environ. Sci.: Nano, 12, 5322. https://doi.org/10.1039/D5EN00611B
103. Babenko, L.M., Kosakivska, I.V. & Skaterna, T.D. (2015). Jasmonic acid: Role in biotechnology and the regulation of plant biochemical processes. Biotechnol. Acta, 8, No. 2, pp. 36-51. https://doi.org/10.15407/biotech8.02.036
104. Sohn, S.I., Pandian, S., Rakkammal, K., Largia, M.J.V., Thamilarasan, S.K., Balaji, S., Zoclanclounon, Y.A.B., Shilpha, J. & Ramesh, M. (2022). Jasmonates in plant growth and development and elicitation of secondary metabolites: An updated overview. Front. Plant Sci., 13, 942789. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.942789
105. Rehman, M., Saeed, M.S., Fan, X., Salam, A., Munir, R., Yasin, M.U., Khan, A.R., Muhammad, S., Ali, B., Ali, I., Khan, J. & Gan, Y. (2023). The Multifaceted Role of Jasmonic Acid in Plant Stress Mitigation: An Overview. Plants (Basel), 12, No. 23, 3982. https://doi.org/10.3390/plants12233982
106. Chen, X., Jiang, W., Tong, T., Chen, G., Zeng, F., Jang, S., Gao, W., Li, Z., Mak, M., Deng, F. & Chen, Z.H. (2021). Molecular interaction and evolution of jasmonate signaling with transport and detoxification of heavy metals and metalloids in plants. Front. Plant Sci., 12, 665842. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665842
107. Arya, S.S., Rookes, J.E., Cahill, D.M. & Lenka, S.K. (2022). Chitosan Nanoparticles and Their Combination with Methyl Jasmonate for the Elicitation of Phenolics and Flavonoids in Plant Cell Suspension Cultures. Int. J. Biol. Macromol., 214, pp. 632-641. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.06.145
108. Babenko, L.M., Smirnov, O.E., Romanenko, K.O., Trunova, O.K. & Kosakivska, I.V. (2019). Phenolic compounds in plants: biogenesis and functions. Ukr. Biochem. J., 91, No. 3, pp. 5-18. http://ukrbiochemjournal.org/wp-content/uploads/2019/05/Babenko_3_19.pdf
109. Martínez-Alesón García, P., García-Balboa, C., Romero-López, J., López-Rodas, V., Costas, E. & Baselga-Cervera, B. (2021). Fluctuation analysis to select for Samarium bio-uptaking microalgae clones the repurposing of a classical evolution experiment. Ecotox. Environ. Saf., 215, 112134. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112134
110. Zhao, J., Peng, J., Shang, C. & Yin, R. (2022). Revisiting the protocol for determining submicromolar concentrations of ozone in the water treated by advanced oxidation

processes. Chemosphere, 303, Pt 2, 135117. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.135117
111. Rodríguez-Seijo, A., Soares, C., Ribeiro, S., Amil, B.F., Patinha, C., Cachada, A., Fidalgo, F. & Pereira, R. (2022). Nano-Fe_2O_3 as a tool to restore plant growth in contaminated soils — Assessment of potentially toxic elements (bio)availability and redox homeostasis in Hordeum vulgare L. J. Hazar. Mater., 425, 127999. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.127999
112. Yang, F. & Zhang, A. (2023). Involvement of METTL3 in arsenite-induced skin lesions by targeting the SOCS3/STAT3/Krt signaling pathway. Environ. Pollut., 316, Pt 2, 120634. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120634
113. Kim, Y-H., Khan, A.L., Waqas, M. & Lee, I-J. (2017). Silicon regulates antioxidant activities of crop plants under abiotic-induced oxidative stress: A review. Front. Plant Sci., 8, 510. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00510
114. Wei, T., Li, H., Wang, Y., Chi, M., Guo, J., Jia, H. & Zhang, C. (2025). Alleviation of cadmium toxicity and minimizing its accumulation in rice plants by methyl jasmonate: Performance and mechanisms. J. Biotechnol., 398, pp. 133-145. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2024.12.009
115. Zhang, L., Bai, J., Zhai, Y., Zhang, K., Wang, Y., Xiao, R. & Jorquera, M.A. (2023). Effects of antibiotics on the endophyte and phyllosphere bacterial communities of lotus from above and below surface water in a typical shallow lake. Plant Physiol. Biochem., 201, 107812. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107812
116. Jassim, A.Y., Karnwal, A., Pant, G., Gaur, A., Selvaraj, M., Dutta, J., Sachan, R.S.K., Kumar, M. & Nesterova, N. (2025). Harnessing nanotechnology for abiotic stress mitigation in agriculture: a sustainable approach to crop resilience. J. Plant Interact., 20, No. 1. https://doi.org/10.1080/17429145.2025.2586338
117. Li, Z., Zhong, Z., Zhang, B., Wang, W., Zhao, H., Seufitelli, G.V.S. & Resende, F.L.P. (2021). Microwave-assisted catalytic fast pyrolysis of rice husk over a hierarchical HZSM-5/MCM-41 catalyst prepared by organic base alkaline solutions. Sci. Total. Environ., 750, 141215. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141215
118. Leone, G., Pepi, S., Consumi, M., Lamponi, S., Fragai, M., Martinucci, M., Baldoneschi, V., Francesconi, O., Nativi, C. & Magnani, A. (2021). Sodium hyaluronate-g-2-((N-(6-aminohexyl)-4-methoxyphenyl)sulfonamido)-N-hydroxyacetamide with enhanced affinity towards MMP12 catalytic domain to be used as viscosupplement with increased degradation resistance. Carbohydr Polym., 271, 118452. https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2021.118452
119. Kang, M., Liu, Y., Weng, Y., Wang, H. & Bai, X. (2024). A critical review on the toxicity regulation and ecological risks of zinc oxide nanoparticles to plants. Environ. Sci: Nano, 11, No. 1, pp. 14-35. https://doi.org/10.1039/d3en00630a
120. Khan, S., Zahoor, M., Khan, R.S., Ikram, M. & Islam, N.U. (2023). The impact of silver nanoparticles on the growth of plants: The agriculture applications. Heliyon, 9, No. 6, e16928. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e16928
121. Kumar, V., Dasgupta, N. & Ranjan, S. (Eds.). (2018). Environmental toxicity of nanomaterials. CRC Press. https://doi.org/10.1201/9781351252966
122. Singh, D. & Gurjar, B.R. (2022). Nanotechnology for agricultural applications: Facts, issues, knowledge gaps, and challenges in environmental risk assessment. J. Environ. Manag., 322, 116033. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.116033
123. Zaman, W., Ayaz, A. & Park, S. (2025). Nanomaterials in agriculture: A pathway to enhanced plant growth and abiotic stress resistance. Plants, 14, No. 5, 716. https://doi.org/10.3390/plants14050716
124. Lu, C., Hei R., Song, X., Fan, Z., Guo, D., Luo, J. & Ma, Y. (2023). Metal oxide nanoparticles inhibit nitrogen fixation and rhizosphere colonization by inducing ROS in associative nitrogen-fixing bacteria Pseudomonas stutzeri A1501. Chemosphere, 336, 139223. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.139223
125. McGee, C.F. (2020). The effects of silver nanoparticles on the microbial nitrogen cycle: a review of the known risks. Environ. Sci. Pollut. Res., 27, No. 25, pp. 31061-31073. https://doi.org/10.1007/s11356-020-09548-9
126. Isibor, P.O., Oyegbade, S.A., Oni, J.G., Ahmed, W.W., Abiodun, E.O. & Oyewole, O.A. (2024). Nanoparticles in food chains: bioaccumulation and trophic transfer. In: Environmental Nanotoxicology: Combatting the Minute Contaminants (pp. 203-233). Cham: Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-54154-4_11

127. Judy, J.D., Unrine, J.M. & Bertsch, P.M. (2011). Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain. Environ. Sci. Technol., 45, No. 2, pp. 776-781. https://doi.org/10.1021/es103031a
128. Li, M., Zhang, Y.Z., Feng, S., Zhang, X.X., Xi, Y.L. & Xiang, X.L. (2022). Bioaccumulation and biomagnification effects of nano-TiO_2 in the aquatic food chain. Ecotoxicology, 31, pp. 1023-1034. https://doi.org/10.1007/s10646-022-02572-0
129. Kumari, R., Suman, K., Karmakar, S., Mishra, V., Lakra, S.G., Saurav, G.K. & Mahto, B.K. (2023). Regulation and safety measures for nanotechnology-based agri-products. Front. Genome Ed., 5, 1200987. https://doi.org/10.3389/fgeed.2023.1200987

Отримано 14.07.2026. Схвалено до друку 30.07.2026. Опубліковано 30.09.2026

INTEGRATION OF NATURAL GROWTH REGULATORS AND NANOMATERIALS AS A STRATEGY TO ENHANCE CEREAL CROP TOLERANCE TO HEAVY METALS

I.V. Kosakivska, L.V. Voytenko, M.M. Shcherbatiuk, V.A. Vasyuk

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv 01004, Ukraine
e-mail: lesyavoytenko@gmail.com

The review summarizes and analyzes current scientific data on the toxic effects of heavy metals (HMs) and metalloids on the physiological, biochemical, molecular, and genetic processes in cereal crops (wheat, rice, maize, barley), and discusses innovative, environmentally friendly strategies to mitigate this stress. The mechanisms of HM phytotoxicity (Cd, Pb, As, Cr, Ni, Al), manifested in growth inhibition, destruction of the photosynthetic apparatus, disruption of ionic homeostasis, and generation of reactive oxygen species (ROS), are covered in detail. Central focus is given to the synergistic interaction of nanomaterials (inorganic, carbonaceous, and organic nanoparticles) with a complex phytohormonal ensemble, including abscisic, salicylic, and jasmonic acids, auxins, gibberellins, cytokinins, and brassinosteroids. The protective effects of presowing seed nano-priming and foliar application on plants are reviewed. The complex mechanisms of nanosystems action (particularly those based on ZnO, SiO_2, TiO_2, CeO_2 Se, and chitosan) functioning as targeted hormone delivery agents, activating proton pumps, enhancing the barrier role of root cell walls, and stimulating the phenylpropanoid pathway for the biosynthesis of protective phenolic compounds and flavonoids are analyzed. At the molecular level, the role of the jasmonate signaling complex SCF-COI1-JAZ and the ability of combined nanoparticles and brassinosteroid application to significantly suppress the expression of HM transporter genes (*OsHMA2*, *OsHMA6*, *OsNRAMP5*) with simultaneous upregulation of the iron transporter *OsIRT1* are highlighted. The prospects of using nanochelates and phytostimulants to minimize HM translocation into grain, reduce pesticide ecotoxicity, overcome nutrient deficiencies, and ensure global food security through sustainable agroecology systems are discussed.

Key words: heavy metals, cereal crops, nanoparticles, food security, synergistic interaction, stress tolerance, phytohormones.

ORCID

І.В. КОСАКІВСЬКА — I.V. Kosakivska https://orcid.org/0000-0002-2173-8341

Л.В. ВОЙТЕНКО — L.V. Voytenko https://orcid.org/0000-0003-0380-0807

М.М. ЩЕРБАТЮК — M.M. Shcherbatiuk https://orcid.org/0000-0002-6453-228X

В.А. ВАСЮК — V.A. Vasyuk https://orcid.org/0000-0003-1069-9698