ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 577.19:581.1

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА АЗОТА НА ИОНООБМЕННЫЕ СВОЙСТВА ПОЛИМЕРОВ КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК КОРНЕЙ ПШЕНИЦЫ

Н.Р. Мейчик, Ю.И. Николаева, М.А. Кушунина*

Кафедра физиологии растений, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
**e-mail: mkushunina@gmail.com*

Исследованы ионообменные свойства полимеров клеточных стенок, выделенных из корней растений пшеницы *Triticum aestivum* L., выращенных в водной культуре на питательной среде, содержащей (+N-вариант) или не содержащей (N-дефицитный вариант) нитрат. Независимо от режима азотного питания клеточные стенки корня содержали четыре типа ионообменных групп: первичные аминогруппы с pK_a < 3 в составе структурных белков, карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты (pK_a ~4,7) в составе пектинов, карбоксильные группы гидроксикоричных кислот (pK_a ~7,3) и фенольные ОН-группы в составе лигнина (pK_a ~10,2). Количественное соотношение типов ионообменных групп, массовая доля клеточной стенки в сухой массе корня и коэффициент её набухания в водных растворах зависели от наличия нитрата в среде выращивания: в клеточных стенках N-дефицитного варианта по сравнению с +N-вариантом были выше содержание фенольных ОН-групп (в 2,4 раза) и массовая доля стенки (в 1,24 раза), а коэффициент набухания, напротив, был ниже на 10%. Полученные данные свидетельствуют о том, что при дефиците азота в корнях формируется более мощная клеточная стенка с более высокой степенью сшивки полимеров – вероятно, за счёт повышенного содержания в ней лигнина.

Ключевые слова: *клеточная стенка, азот, пшеница, карбоксильные группы, минеральное питание, ионный обмен.*

Уровень снабжения растений азотом является одним из основных факторов, определяющих их рост и продуктивность. Растения получают азот из почвы главным образом в форме неорганических ионов – нитрата NO_3^- и аммония NH_4^+. Форма, в которой азот присутствует в среде, влияет на такие интегральные физиологические параметры растения, как, например, фотосинтетическая продуктивность [1], поглощение и транспорт других макро- и микроэлементов [2], рост главного и боковых корней [3].

Вместе с тем, тонкие механизмы процесса адаптации растений к различному содержанию и химической форме почвенного азота во многом не известны, в частности, те, что связаны с функционированием клеточной стенки (КС). Известно, что ионообменные свойства полимеров КС клеток корня играют важную роль на первичных этапах поглощения элементов минерального питания из почвы [4]. В составе КС растений обнаружено четыре типа ионообменных групп [5]: 1) карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты (ПГК; pK_a 4–5) в составе пектинов, 2) карбоксильные группы гидроксикоричных кислот (ГКК; pK_a 6–7), 3) фенольные ОН-группы (pK_a ~10) в составе лигнина, 4) первичные аминогруппы (pK_a < 3), принадлежащие структурным белкам КС. При физиологических значениях pH (4–8) в ионообменных реакциях способны участвовать только карбоксильные группы, так как константа ионизации двух других групп лежит за пределами указанной области. Суммарное количество ионообменных групп в КС растений колеблется в широких пределах и составляет 700–1500 мкмоль на г сухой массы КС [6]. При этом самое высокое содержание карбоксильных групп ПГК обнаружено в КС корней бобовых растений (500–700 мкмоль на г сухой массы КС), а карбоксильных групп ГКК – у злаков и маревых (400–500 мкмоль на г сухой массы КС) [6]. Эти показатели коррелируют с содержанием соответствующих полимеров в КС. У двудольных и однодольных (за исключением злаков) пектины составляют 20–50% КС, тогда как у злаков – не более 10% [7]. ГКК (главным образом, феруловая кислота), наряду с ПГК, принимают участие в ионообменных реакциях [6] и играют важную роль в образовании сшивок между полимерными цепями в КС злаков и маревых [7].

Известно, что химический состав КС зависит от условий произрастания растений, в частности от характера минерального питания [7–10]. Однако работы, посвященные влиянию азотного питания на характеристики КС корней растений,

крайне немногочисленны и касаются, в основном, анализа транскриптома генов, ответственных за синтез и модификацию КС, а не детального описания её химического состава [9]. В большинстве случаев выделяют два основных механизма изменения состава КС в ответ на абиотические стрессы, в том числе на дефицит азота [10]: 1) повышение содержания ферментов (ксилоглюканэндотрансгликолаз и экспансинов), разрыхляющих первичную КС; 2) увеличение степени разветвленности рамногалактуронана I, что увеличивает пластичность КС; 3) утолщение вторичной КС посредством отложения в ней гемицеллюлоз и лигнина. При использовании NH_4^+ как единственного источника азота в КС корней риса наблюдалось снижение содержания пектиновых веществ и гемицеллюлоз, что сопровождалось уменьшением катионообменной способности полимеров КС [8].

Таким образом, анализ данных литературы показывает, что информация о влиянии различных типов азотного питания на состав и свойства полимерного матрикса КС крайне ограничена. Цель настоящего исследования заключалась в сравнении ионообменных свойств полимеров КС корней растений пшеницы, выращенных в водной культуре на питательной среде, содержащей или не содержащей нитрат.

Материалы и методы

Объектами исследования служили 19-дневные растения пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт “Инна”). Растения выращивали в водной культуре при постоянной аэрации на модифицированной среде Прянишникова: 1) +N-вариант: $Ca(NO_3)_2$ (3 мМ), $CaHPO_4$ (1 мМ), $MgSO_4$ (0,5 мМ), KCl (2 мМ), $FeCl_3$ (0,15 мМ); 2) N-дефицитный вариант: $CaSO_4$ (2 мМ), $CaHPO_4$ (1 мМ), $MgSO_4$ (0,5 мМ), KCl (2 мМ), $FeCl_3$ (0,15 мМ). Смену растворов проводили каждые 4 сут. Растения содержали в климатической камере при температуре 24–26°C и световом режиме 14 ч день (освещённость 110 мкмоль фотонов/м^2·с) и 10 ч ночь.

КС корней выделяли в соответствии с ранее описанной методикой [5]. Отсеченные и промытые дистиллированной водой корни (~5 г) промывали последовательно 1%-ным раствором NaOH (~0,5 л, в течение суток, при постоянном перемешивании), дистиллированной водой (~2 л, в течение 2–3 ч), 1%-ным раствором HCl (~0,5 л, в течение суток, при постоянном перемешивании) и затем дистиллированной водой до исчезновения в промывных водах хлорид-иона (определяли титрованием с $Hg(NO_3)_2$). Препараты КС затем высушивали до постоянного веса при 55–60°C. Указанный метод стандартизации, то есть метод переведения всех имеющихся в структуре КС катионообменных групп в H^+-форму, а анионообменных (аминогрупп) – в форму свободного амина ($-NH_2$), позволяет проводить сравнительное исследование сорбционных свойств образцов с различным содержанием функциональных групп [11]. Ранее нами было показано, что использование данной методики позволяет получить образцы КС, свободные от ДНК и цитоплазматических белков и сходные по содержанию ПГК и структурных белков с КС, изолированными с помощью других методов [12].

Потенциометрическое титрование осуществляли методом отдельных навесок [6]. Навески сухой измельченной КС (0,0400±0,0001 г) помещали в бюксы с притертой пробкой и заливали 12,5 мл растворов KOH или HCl различной концентрации, но с постоянной ионной силой (100 мМ), которую создавали соответствующими растворами NaCl. Диапазон изменения концентраций кислоты и щелочи составлял 0–10 мМ. По истечении 48 ч КС отделяли от раствора, в котором определяли pH и концентрацию оставшейся кислоты или щелочи титрованием с индикатором бромтимоловым синим. По разнице концентраций H^+ или OH^- рассчитывали сорбционную способность КС при соответствующем значении pH_i по формуле:

$$S_i^{кат,ан} = \frac{|(C_o - C_i)| \times V}{g}, \quad (1)$$

где $S_i^{кат,ан}$ – катионообменная или анионообменная способность КС при pH_i (2,8–12), мкмоль на г сухой массы КС; C_o и C_i – исходная и равновесная (после контакта с КС) концентрации NaOH или HCl в растворе, мМ; V – объём раствора, мл; g – сухая масса образца КС, г.

Число типов ионообменных групп в КС (j), а также их содержание (ΔS^j) определяли по дифференциальным кривым (dS_i/dpH_i) = $f(pH_i)$, как описано ранее [6]. Степень ионизации (α) для каждой группы рассчитывали по формуле:

$$\alpha = S^j/\Delta S^j, \quad (2)$$

где S^j – содержание диссоциированных групп j-го типа при соответствующем значении pH.

Чтобы рассчитать константу ионизации для каждой ионообменной группы, использовали модифицированное Грегором уравнение Хендерсона–Хассельбаха [13]:

$$pH = pK_a + n\lg(\alpha/(1-\alpha)), \quad (3)$$

где pK_a – кажущаяся константа ионизации ионообменной группы полимера; α – степень её ионизации; n – константа, зависящая от строения полимерной матрицы и природы противоиона [14].

Используя установленные значения параметров (ΔS^j, pK_a^j, n^j), рассчитывали $S_i^{рас}$ по суммарному уравнению [6]:

$$S_i^{рас} = S_o^{кат} - \sum_{j,i=1}^{k,m} \frac{\Delta S^j}{1+10^{\frac{pK_a^j - pH_j}{n^j}}}, \quad (4)$$

где $S_i^{рас}$ – расчётное значение ионообменной способности КС при соответствующем значении pH_i;

$S_o^{кат}$ – максимальная катионообменная способность КС; ΔS_j^j – содержание ионообменных групп j-го типа; pK_a^j – кажущаяся константа ионизации ионообменных групп j-го типа; n^j – константа уравнения (3) для ионообменных групп j-го типа; k – число точек на потенциометрической кривой, m – число типов ионообменных групп. $S_o^{кат}$, ΔS^j и $S_i^{рас}$ выражены в мкмоль на г сухой массы КС.

Адекватность примененного подхода к описанию кислотно-основного равновесия оценивали методом регрессионного анализа, определяя параметры уравнения:

$$S_i^{расч} = B \times S_i^{эксп} + A, \quad (5)$$

где $S_i^{расч}$ и $S_i^{эксп}$ – рассчитанная по уравнению (4) и экспериментальная (уравнение (1)) ионообменная способность КС при соответствующем значении pH, мкмоль на г сухой массы КС; A и B – параметры регрессии.

Весовой коэффициент набухания КС (K_{KC}, г H_2O на г сухой массы КС) в растворах с pH 2,8–12 и ионной силой 100 мМ определяли в соответствии с методикой, описанной в работе [6] по формуле:

$$K_{KC} = (G_F - G_D)/G_D, \quad (6)$$

где G_F и G_D – сырая и сухая массы образцов КС, г.

Долю сухой массы КС (G_{KC}) в сухой массе корней (%) определяли по формуле:

$$G_{KC} = (G_{KC}/G_к) \times 100, \quad (7)$$

где $G_к$ и G_{KC}, соответственно, – сухая масса корней и выделенных из них КС, г.

Эксперименты повторяли три раза, аналитические измерения – 6–10 раз. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программ Microsoft Excel и IBM SPSS Statistics. Приведены средние значения и стандартные ошибки среднего. Достоверность различий между изучаемыми показателями определяли с помощью двухвыборочного t-критерия Стьюдента. Различия считали достоверными при $p < 0,05$. Нормальность распределений проверяли с помощью критерия Колмогорова–Смирнова.

Результаты и обсуждение

Экспериментальные кривые потенциометрического титрования $S_i = f(pH_i)$ для КС корней пшеницы имеют несколько точек перегиба, что свидетельствует о наличии в полимерном матриксе КС нескольких типов ионообменных групп. При pH > 10,8 и pH < 3 значения сорбционной способности КС по NaOH ($S_O^{кат}$) и HCl ($S_O^{ан}$) достигают максимального уровня и характеризуют общее содержание как кислотных, так и основных групп, которые имеются в структуре КС и потенциально способны принимать участие в реакциях обмена при соответствующих значениях pH среды в апопласте. И в +N-, и в N-дефицитном варианте значения $S_O^{кат}$ существенно превышают значения $S_O^{ан}$ (рис. 1), т.е. независимо от типа азотного питания КС корней пшеницы обладают в основном катионообменными свойствами. КС обоих вариантов содержат небольшое и приблизительно равное количество анионообменных групп (рис. 1, $S_O^{ан}$), но значительно различаются по содержанию катионообменных групп (рис. 1, $S_O^{кат}$).

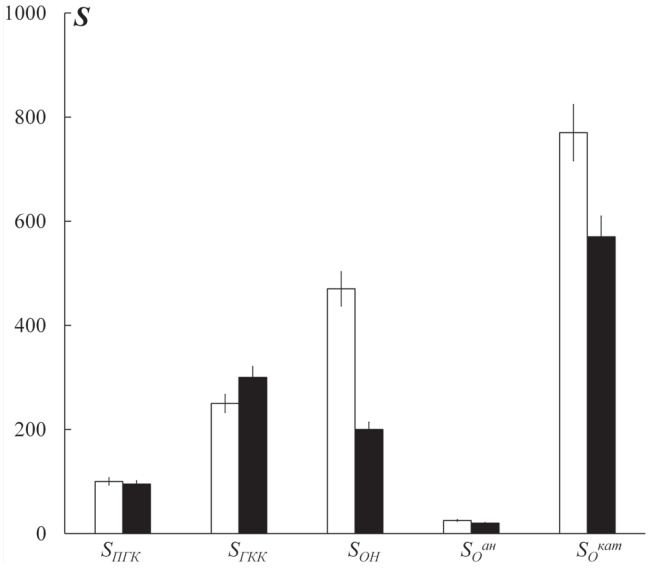

Рис. 1. Содержание (мкмоль на г сухой массы клеточных стенок) карбоксильных групп полигалактуроновой кислоты ($S_{ПГК}$), карбоксильных групп гидроксикоричных кислот ($S_{ГКК}$), фенольных OH-групп (S_{OH}), а также суммарное содержание анионообменных ($S_O^{ан}$) и катионообменных ($S_O^{кат}$) групп в клеточных стенках, выделенных из корней растений пшеницы, выращенных при разных режимах азотного питания: белые прямоугольники – N-дефицитный вариант; чёрные прямоугольники – +N-вариант

Разделение экспериментальных кривых на монотонные нелинейные участки проводили согласно дифференциальным кривым $dS/dpH = f(pH)$, имеющим ряд минимумов, которые соответствуют началу ($\alpha = 0$) и концу ($\alpha = 1$) ионизации функциональной группы j-го типа. Оценка примененного подхода к описанию кислотно-основного равновесия методом регрессионного анализа показывает, что расчётные и экспериментальные значения ионообменной способности КС совпадают в пределах погрешностей измерений, о чём свидетельствуют значения параметров регрессии (A, B) и коэффициент корреляции (r) для зависимости $S_i^{расч} = f(S_i^{эксп})$ (уравнение (5)): для +N-варианта $B = 0,95$, $A = 12,5$, $r = 0,984$, для N-дефицитного варианта – $B = 0,97$, $A = 15,9$, $r = 0,982$. Было установлено, что в КС обоих вариантов присутствуют три типа катионообменных групп и один тип анионообменных. Для анионообменных групп (аминогруппы в составе структурных белков КС [5]) расчёт константы ионизации не проводили, так как их содержание (20–25 мкмоль на г сухой массы КС) слишком мало. КС корней в обоих вариантах выращивания не различаются по качественному составу катионообмен-

ных групп, о чем свидетельствует близость значений pK_a соответствующих групп (таблица). В соответствии с ранее полученными результатами [6] катионообменные группы с pK_a ~4,7 являются карбоксильными группами ПГК в составе пектинов, с pK_a ~7,3 – карбоксильными группами ГКК, а с pK_a ~10,2 – фенольными ОН-группами в составе лигнина.

Таблица

Параметры уравнения (3) для клеточных стенок корней растений пшеницы, выращенных при разных режимах азотного питания. *j* – тип группы (*1* – карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты; *2* – карбоксильные группы гидроксикоричных кислот; *3* – фенольные ОН-группы); pK_a^j – константа ионизации группы *j*-го типа; n^j – константа уравнения (3) для группы *j*-го типа; r^j – коэффициент корреляции для группы *j*-го типа; *k* – количество точек на прямой

Вариант выращивания	*j*	pK_a^j	n^j	r^j	*k*
+N	*1*	4,72±0,06	0,75±0,08	0,965	8
	2	7,31±0,04	1,47±0,09	0,993	6
	3	10,06±0,16	2,04±0,41	0,926	6
N-дефицитный	*1*	4,65±0,05	1,08±0,10	0,980	7
	2	7,35±0,04	1,15±0,06	0,992	8
	3	10,36±0,06	1,48±0,14	0,978	7

КС обоих вариантов достоверно не различаются по содержанию карбоксильных групп ПГК и ГКК (рис. 1, $S_{ПГК}$ и $S_{ГКК}$). Различие состоит только в содержании фенольных ОН-групп (рис. 1, $S_{ОН}$): при дефиците азота их количество в 2,4 раза больше. Можно предположить, что количество пектинов и ГКК в КС одинаково в обоих вариантах выращивания, тогда как содержание лигнина в КС резко возрастает при дефиците азота. Повышенное содержание фенольных соединений в тканях корня было также показано для N-дефицитных растений ромашки (*Matricaria chamomilla*) [3]. Интенсивная лигнификация вторичной КС наблюдается при воздействии и других неблагоприятных факторов внешней среды, таких как засуха, пониженные температуры и засоление [10].

Доля КС в сухой массе корней значительно зависит от наличия нитрата в среде выращивания. Значение этого показателя в N-дефицитном варианте составляет 57±2,1%, в +N-варианте – 46±3,5%. Можно предположить, что увеличение массы КС происходит за счёт накопления в ней лигнина. Кроме того, известно, что при дефиците азота снижаются затраты углеводов на восстановление нитрата и ассимиляцию аммония в корнях [15], поэтому может активизироваться синтез целлюлозы и сшивочных гликанов, не имеющих в своем составе ионообменных групп.

Известно, что коэффициент набухания синтетического ионообменного материала является функцией степени поперечной связанности (сшивки) его полимерных цепей, общего числа ионообменных групп, степени их диссоциации, концентрации внешнего раствора и зависит от радиуса гидратированного иона, которым заполняется сорбент. Среди названных главный фактор, который определяет набухание – это степень поперечной сшивки полимерных цепей [14]. Можно полагать, что экспериментальная оценка набухания КС как природного ионообменника даст возможность оценить жесткость её трехмерной структуры и способность изменять объём под воздействием различных внешних факторов. Измерение коэффициента набухания КС ($K_{КС}$) показало, что во всем исследуемом диапазоне pH в N-дефицитном варианте этот показатель ниже, чем в +N-варианте, на 10–30% в зависимости от pH раствора, при этом с увеличением pH возрастает и значение $K_{КС}$ (рис. 2). Этот результат свидетельствует о том, что при недостатке азота возрастает степень сшивки полимеров КС – вероятно, за счёт её интенсивной лигнификации.

Таким образом, можно полагать, что в ответ на стресс, обусловленный дефицитом азота в среде, происходит активация синтеза лигнина во вторичной КС корней, что приводит к увеличению массовой доли КС, а также к снижению способности КС к набуханию.

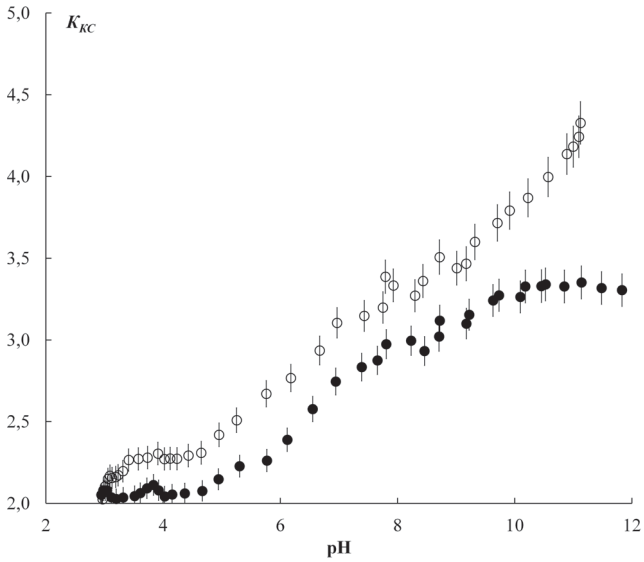

Рис. 2. Зависимость коэффициента набухания клеточных стенок ($K_{КС}$, г H_2O на г сухой массы КС) корней пшеницы от pH и режима азотного питания: чёрные точки – +N-вариант; белые точки – N-дефицитный вариант

Анализ состава и свойств изолированных КС выполнен при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-34-00201); культивирование растений выполнено в рамках государственного задания МГУ, ч. 2 (фундаментальные научные исследования, тема АААА-А16-116021660106-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Cramer M.D., Lewis O.A.M.* The influence of NO_3^- and NH_4^+ nutrition on the carbon and nitrogen partitioning characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) and maize (*Zea mays* L.) plants // Plant Soil. 1993. Vol. 154. N. 2. P. 289–300.

2. *Wilcox G.E., Hoff J.E., Jones C.M.* Ammonium reduction of calcium and magnesium content of tomato and sweetcorn and influence on incidence of blossum end rot of tomato fruit // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1973. Vol. 98. N. 1. P. 86–89.

3. *Kováčik J., Bačkor M.* Changes of phenolic metabolism and oxidative status in nitrogen-deficient *Matricaria chamomilla* plants // Plant Soil. 2007. Vol. 297. N. 1. P. 255–265.

4. *Sattelmacher B.* The apoplast and its significance for plant mineral nutrition // New Phytol. 2001. Vol. 149. N. 2. P. 167–192.

5. *Meychik N.R., Yermakov I.P.* A new approach to the investigation on the ionogenic groups of root cell walls // Plant Soil. 1999. Vol. 217. N. 1. P. 257–264.

6. *Meychik N.R., Yermakov I.P.* Ion-exchange properties of plant root cell walls // Plant Soil. 2001. Vol. 234. N. 2. P. 181–193.

7. *O'Neill M.A., York W.S.* The composition and structure of plant primary cell walls // The plant cell wall / Ed. J.K.C. Rose. Boca Raton: CRC Press, 2003. P. 1–54.

8. *Wang W., Zhao X.Q., Chen R.F., Dong X.Y., Lan P., Ma J.F., Shen R.F.* Altered cell wall properties are responsible for ammonium-reduced aluminum accumulation in rice roots // Plant Cell Environ. 2015. Vol. 38. N. 7. P. 1382–1390.

9. *Scheible W.-R., Morcuende R., Czechowski T., Fritz C., Osuna D., Palacios-Rojas N., Schindelasch D., Thimm O., Uvardi M.K., Stitt M.* Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen // Plant Physiol. 2004. Vol. 136. N. 1. P. 2483–2499.

10. *Le Gall H., Philippe F., Domon J.M., Gillet F., Pelloux J., Rayon C.* Cell wall metabolism in response to abiotic stress // Plants. 2015. Vol. 4. N. 1. P. 112–166.

11. *Лейкин Ю.А., Мейчик Н.Р., Соловьев В.К.* Кислотно-основное равновесие полиамфолитов с пиридиновыми и фосфоновокислотными группами // Ж. физ. химии. 1978. Т. 52. № 7. С. 1420–1424.

12. *Meychik N., Nikolaeva Y., Kushunina M., Yermakov I.* Are the carboxyl groups of pectin polymers the only metal-binding sites in plant cell walls? // Plant Soil. 2014. Vol. 381. N. 1. P. 25–34.

13. *Gregor H.P., Luttinger L.D., Loeble E.M.* Titration of polyacrylic acid with quaternary ammonium bases // J. Amer. Chem. Soc. 1954. Vol. 76. N. 22. P. 5879–5880.

14. *Шатаева Л.А., Кузнецова Н.Н., Елькин Г.Е.* Карбоксильные иониты в биологии. Л.: Наука, 1979. 286 с.

15. *van der Werf A., Nagel O.W.* Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion // Plant Soil. 1996. Vol. 185. N. 1. P. 21–32.

16. *Гельферих Ф.* Иониты. М.: Изд-во иностранной литературы, 1962. 492 с.

Поступила в редакцию
11.12.2016
Принята к печати
02.03.2017

PLANT PHYSIOLOGY

EFFECT OF NITROGEN DEFICIENCY ON ION-EXCHANGE PROPERTIES OF WHEAT ROOT CELL WALL POLYMERS

N.R. Meychik, Yu.I. Nikolaeva, M.A. Kushunina*

Department of Plant Physiology, School of Biology,
Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1-12, Moscow, 119234, Russia
**e-mail: mkushunina@gmail.com*

Ion-exchange properties of root cell walls of *Triticum aestivum* L. plants grown in hydroponic nutrient medium with nitrate or without nitrogen source were investigated. The root cell walls contained four types of ion-exchange groups irrespective of the nitrogen nutrition: primary amino groups ($pK_a < 3$) of structural cell wall proteins, carboxyl groups of polygalacturonic acid (pK_a ~4.7) of pectin, carboxyl groups of hydroxycinnamic acids (pK_a ~7.3), and phenolic OH-groups of lignin (pK_a ~10.2). Content of ion-exchange groups, the cell wall dry weight to root dry weight ratio, and the swelling coefficient of the cell walls were influenced by the presence of nitrate in the medium. The root cell walls of N-deficient plants had 2.4 times higher content of phenolic OH-groups, 1.24 times higher cell wall dry weight to root dry weight ratio, and 10% lower cell wall swelling coefficient, than nitrate-supplied plants. The obtained results indicate that nitrogen deficiency causes an increase in cell wall thickness, which probably is a result of increased lignin content.

Key words: *cell wall, nitrogen, wheat, carboxyl groups, mineral nutrition, ion exchange.*

Сведения об авторах

Мейчик Наталия Робертовна – докт. биол. наук, проф., вед. науч. сотр. кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-44-49; e-mail: meychik@mail.ru

Николаева Юлия Игоревна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-44-49; e-mail: yuliya_nikolaeva@mail.ru

Кушунина Мария Александровна – науч. сотр. кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-44-49; e-mail: mkushunina@gmail.com