БИОФИЗИКА И МЕДИЦИНСКАЯ ФИЗИКА

Индукционные изменения флуоресценции листьев бобов после теплового воздействия

И. П. Левыкина^{*a*}, В. А. Караваев

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, физический факультет, кафедра общей физики. Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 2. E-mail: ^a levykina@physics.msu.ru

Статья поступила 24.10.2015, подписана в печать 20.11.2015.

Установлены закономерности в изменении кривых индукции флуоресценции хлорофилла *а* листьев бобов после кратковременного (15 мин) прогрева в диапазоне температур от 24°С до 45°С. После прогрева при температурах выше 38°С наблюдалось резкое уменьшение относительного тушения флуоресценции $(F_P - F_T)/F_T$, а также отношения F_v/F_m , что свидетельствует о снижении фотохимической активности фотосистемы II. Продемонстрирован эффект закаливания растений — повышение устойчивости фотосинтетического аппарата к температуре 43°С после предварительного прогрева при 37°С.

Ключевые слова: хлорофилл, тепловой стресс, индукция флуоресценции, фото- и нефотохимическое тушение флуоресценции.

УДК: 577.355. РАСS: 87.64.-t, 87.15.Мі, 87.64.kv.

Введение

Высокотемпературный стресс представляет собой один из наиболее значимых негативных факторов, влияющих на фотосинтетическую продуктивность высших растений [1]. Тепловое воздействие приводит к инактивации ключевых ферментов фотосинтеза, повышению текучести мембранных липидов, ингибированию фотофосфорилирования, нарушениям в работе электронно-транспортной цепи хлоропластов и водорасщепляющего комплекса, накоплению активных форм кислорода и обесцвечиванию хлорофилла, а также другим негативным последствиям [1–3]. Изучение термоустойчивости растений и возможности ее повышения при тех или иных воздействиях является важной и актуальной задачей физиологии растений и биофизики.

Наиболее чувствительной к перегреву считается фотосистема II (ФСІІ)¹ [1–4]. В работах [2, 5] показано, что тепловое воздействие приводит к дезинтеграции компонентов комплекса ФСІІ и существенному снижению эффективности миграции энергии возбуждения от пигментов-светосборщиков к реакционным центрам ФСІІ. Авторы [4], исследуя светоиндуцированный электронный транспорт между фотосистемами методом ЭПР, обнаружили существенное замедление восстановления Р700⁺ после 10-минутного прогрева листа пшеницы при 42°С и полную потерю активности ФСІІ при 43°С.

В ответ на повышение температуры в растениях развивается ряд процессов, способствующих термоустойчивости фотосинтетического аппарата [6]. В частности, синтезируются белки теплового шока (БТШ), которые, как считается, могут защитить мембраны тилакоидов от повреждений [7]. Синтез БТШ происходит при подъеме температуры на 8–10°С выше нормальной; заметный синтез этих белков в опытах на хлоропластах был зафиксирован при температурах 40–42°С [1].

Одним из приемов, повышающих термоустойчивость, является закалка семян и растений [6]. Установлено, что в хлоропластах, выделенных из листьев растений, выращенных при повышенной температуре, максимальная скорость синтеза АТФ достигалась при более высокой температуре, чем в хлоропластах тех же растений, выращенных при пониженных температурах [8]. Кратковременный прогрев растений картофеля при 35°С существенно увеличивал устойчивость ФСІІ к тепловому стрессу [9]. Показано [10], что тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы.

Значительная часть работ по изучению теплового воздействия на растения выполнена с применением флуоресцентных методов. Флуоресцентные показатели хлорофилла a (Хл a) в листьях растений весьма чувствительны к стрессовым воздействиям на растение и широко используются при изучении структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата (ФА) [11–13]. В ряде работ в качестве теста на устойчивость ФА к тепловому воздействию было предложено использовать исходный уровень флуоресценции F_0 (в нормальных

¹ Фотосистема II (ФСІІ), или H₂O-пластохиноноксидоредуктаза — первый функциональный комплекс электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов.

условиях соответствует флуоресценции Хл а при полностью открытых реакционных центрах ФСІІ) [2, 14]. В работе [14] зафиксировано существенное увеличение уровня F₀ после прогрева листьев хризантемы при температурах выше 38°C в течение 30-120 мин; одновременно с этим наблюдалось резкое снижение отношения F_v/F_m (F_v — переменная, F_m — максимальная флуоресценция при освещении насыщающей вспышкой света), характеризующего фотохимическую активность ФСІІ. Вместе с тем прогрев листьев кукурузы (С4-растение) вплоть до 45°C приводил лишь к незначительному уменьшению отношения F_v/F_m [15]. Авторы [16], измеряя кривые индукции флуоресценции листьев гороха, ячменя и пшеницы, сделали вывод о нарушениях на донорной стороне ФСІІ после прогрева листьев при температурах выше 37°С. Следует однако отметить, что трудности в интерпретации индукционных изменений флуоресценции Хл a in vivo сдерживают применение этого метода для оценки устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям [13].

В наших предыдущих работах [17–20] были изучены изменения функциональной активности листьев растений, находящихся в различных физиологических условиях, при использовании метода медленной индукции флуоресценции (МИФ). Цель настоящей работы состоит в изучении индукционных изменений флуоресценции Хл *а* в листьях бобов после кратковременного прогрева в достаточно широком диапазоне температур, в том числе с учетом предварительного закаливания объектов. Помимо обычной однолучевой схемы регистрации флуоресценции, в работе использована методика импульсной флуориметрии, позволяющая получить более детальную информацию о функционировании световых процессов фотосинтеза [21].

1. Методика эксперимента

Растения бобов Vicia faba L. (сорт «Русские черные») выращивали в лабораторных условиях в пакетах с грунтом объемом 0.5 л при естественном освещении. В опытах использовали листья второго яруса трехнедельных проростков. Лист бобов, не отделяя от стебля, помещали в полиэтиленовую оболочку, погружали в термостатируемый сосуд с водой и выдерживали в течение заданного времени (от 10 до 45 мин) при фиксированной температуре (от 24 до 45°С) и пониженной освещенности. После этого лист освобождали от оболочки и при комнатной температуре регистрировали индукционные изменения флуоресценции Хл а. Точность поддержания температуры воды в сосуде составляла ± 0.25 °C. При изучении эффекта закаливания листья, прогретые при фиксированной температуре (35-43°С) в течение 45 мин, выдерживали в лабораторных условиях в течение 30 мин, затем подвергали 10-минутному прогреву при 43°С, а затем при комнатной температуре регистрировали МИФ.

Для регистрации МИФ высечку из листа помещали в держатель, освещали широкополосным синим светом с длиной волны 450 нм и интенсивностью около 50 Вт/м² в течение 30 с, затем выдерживали в темноте в течение 5 мин (этого времени было достаточно для наблюдения существенного индукционного эффекта), после чего включали тот же самый свет и регистрировали флуоресценцию Хл *а* на длине волны 686 нм. В качестве параметра МИФ использовали отношение $(F_P - F_T)/F_T$, где F_P — максимальное значение интенсивности флуоресценции, достигаемое в первые секунды



Рис. 1. Характерные кривые медленной индукции флуоресценции Хл *а* в листьях бобов после прогрева в течение 15 мин при температуре 24–45°С



Рис. 2. Значения флуоресцентного показателя (F_P - F_T)/F_T листьев бобов в зависимости от температуры прогрева

освещения, *F_T* — стационарный уровень флуоресценции (рис. 1, 2).

Измерение кинетики флуоресценции Хл *а* в листе и светотоиндуцированных изменений флуоресцентных параметров проводили на импульсном флуориметре PAM-2500 (Walz, Германия). Растение помещали в темную камеру, лист фиксировали в держателе флуориметра и выдерживали в течение 5 мин в полной темноте для стандартизации условий эксперимента. Протокол измерения флуоресценции листа представлен на рис. 3. Флуоресценция возбуждается импульсным измерительным светом (ИС) ($\lambda = 630$ нм, $\Delta \lambda = 5$ нм, I = 10 мкмолей фотонов/(м² с)), сразу после включения ИС определяется исходный уровень флуоресценции F_0 . Максимальный уровень флуоресценции F_m определяется при освещении листа насыщающей вспышкой света ($\lambda = 630$ нм, $\tau = 0.5$ мс, I = 3400 мкмолей фотонов/(м² с)). Далее лист освещается действующим светом (ДС) ($\lambda = 455$ нм,



Рис. 3. Индукционные изменения флуоресценции листьев бобов, полученные методом импульсной флуориметрии



Рис. 4. Изменения флуоресцентных показателей F_0 , F_m и $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ с повышением температуры прогрева

I = 150 мкмолей фотонов/(м² с)), при этом каждые 20 с подаются насыщающие вспышки света. Через 25 мин освещения действующий свет, а вслед за ним и измерительный свет выключаются. Вычисление коэффициентов фото- и нефотохимического тушения (qP и qN соответственно) производится по формулам $qP = (F'_m - F)/(F'_m - F'_0)$, $qN = 1 - (F'_m - F'_0)/(F_m - F_0)$, где F'_0 — автоматически рассчитываемый, текущий уровень флуоресценции от измерительного света [21]. Основные закономерности, полученные в работе, воспроизводились в трех сериях измерений, проведенных на растениях разных посадок. На рис. 2 и 4 приведены средние значения, полученные в опытах на трех разных листьях одной посадки, и соответствующие среднеквадратичные ошибки.

2. Результаты и обсуждение

При регистрации кривых МИФ после предварительного прогрева листьев бобов в течение 15 мин были установлены следующие закономерности (рис. 1).

1. При температурах 24–38°С кривые имели два максимума Р и М и характерную кинетику P-S-M-T (общепринятые обозначения). С увеличением температуры прогрева время достижения второго максимума М постепенно уменьшалось и при температуре около 40°С кривая приобретала одновершинный характер.

2. С увеличением температуры прогрева переменная флуоресценция постепенно уменьшалась по величине, максимум Р снижался и выше 42°С исчезал вовсе. Относительное тушение флуоресценции $(F_P - F_T)F_T$ после прогрева при температуре выше 38°С резко уменьшалось (рис. 2).

Аналогичные закономерности были получены при использовании импульсной флуориметрии (рис. 3).

Как и в случае, изображенном на рис. 1, наблюдалось ускоренное тушение флуоресценции после включения ДС при температурах прогрева до 38° С, переход к одновершинной кривой (при 38° С) и существенное понижение максимального значения F_P .

Для объяснения наблюдаемых изменений следует обратиться к имеющейся в литературе интерпретации кривой МИФ. Предполагается [11, 22-24], что рост флуоресценции до максимального значения Р при включении возбуждающего флуоресценцию света связан с восстановлением первичных акцепторов электронов ФСІІ, а последующий спад (стадия P-S) — с началом образования ΔpH на мембране тилакоидов и активацией ферментов на акцепторной стороне ΦCI^1 [25]. Наиболее быстро на свету активируется терминальный фермент ЭТЦ -Фд-НАДФ⁺-редуктаза: уже через несколько секунд освещения ускорение оттока электронов от ФСІ способствует ускорению электронного транспорта между ФСІІ и ФСІ и соответственно реокислению Q-, при этом флуоресценция Хл а уменьшается [23]. На стадии S-M происходит замедление электронного транспорта между ФСІІ и ФСІ за счет генерации ДрН. Тушение флуоресценции на стадии М-Т обычно подразделяют на фотохимическое (коэффициент qP), связанное с активацией цикла Кальвина-Бенсона и снижением степени восстановленности переносчиков электронов между ФС, и нефотохимическое (коэффициент qN), обусловленное увеличением ΔpH и перераспределением энергии возбуждения в пользу ФСІ при фосфорилировании белков ССК [11, 22, 24, 26]. Еще один, обсуждаемый в последнее время, механизм тушения флуоресценции Хл а связан с так называемым явлением «разбегания» хлоропластов («avoidance effect») при освещении фотосинтезирующих объектов достаточно сильным возбуждающим флуоресценцию светом [27, 28]. В конструкции импульсного флуориметра разделение фото- и нефотохимического тушения осуществляется за счет вспышек света высокой интенсивности (рис. 3). Коэффициенты qP и qN рассчитываются по формулам, приведенным в методике.

Согласно данным литературы [29] относительное тушение флуоресценции Хл *а* в листьях растений (показатель ($F_P - F_T$)/ F_T) характеризует фотохимическую активность фотосинтетического аппарата и коррелирует со скоростью ассимиляции CO₂. Таким образом, постепенное подавление переменной флуоресценции после прогрева при температурах выше 38°C (снижение показателя ($F_P - F_T$)/ F_T) указывает на прогрессирующее снижение фотосинтетической активности. Интересно, что уменьшение показателя ($F_P - F_T$)/ F_T обусловлено не повышением уровня F_T , как это бывает при ингибировании переноса электронов между ФСІІ и ФСІ под

¹ Фотосистема I (ФСІ), или пластоцианин-ферредоксин-оксидоредуктаза — второй функциональный комплекс электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов.

действием, например, диурона [17], а уменьшением значений F_P при незначительном увеличении F_T (рис. 1, 3), что, очевидно, указывает на нарушения в восстановлении первичных акцепторов электронов ФСІІ.

О подавлении функциональной активности фотосинтетического аппарата после прогрева листа при температурах выше $38 \degree \text{C}$ свидетельствует также резкое уменьшение отношения $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (рис. 4), характеризующего максимальную фотохимическую активность ФСІІ [21, 30]. Это уменьшение происходит в основном за счет уменьшения значений F_m , регистрируемых при освещении листа первой насыщающей вспышкой света. Что касается уровня F_0 фоновой флуоресценции при открытых реакционных центрах ФСІІ, то он остается практически неизменным вплоть до температур 42°С (рис.4), что могло бы указывать на отсутствие существенных нарушений в агрегации светособирающей антенны и РЦ.

Анализируя индукционные изменения флуоресценции Хл *a*, а также коэффициентов qP и qN,



Рис. 5. Кинетические изменения коэффициентов фото- и нефотохимического тушения флуоресценции листьев бобов, соответствующие индукционным кривым рис. 3

полученные с помощью импульсной флуориметрии (рис. 3, 5), можно сделать ряд заключений относительно изменений, происходящих в фотосинтетическом аппарате листа после кратковременного прогрева.

В нормальных условиях (24°С) нарастание qN в первые десятки секунд после включения ДС, очевидно, обусловлено образованием Δ pH на мембране тилакоидов, приводящее, как известно, к тушению флуоресценции (см. обзоры [30-32]). Восстановленность переносчиков электронов на акцепторной стороне ФСІІ и пластохинонового пула между фотосистемами на этой стадии индукционной кривой остается высокой (низкие значения qP). Вследствие этого активируется протеинкиназа, начинается фосфорилирование белков ССК и их перемещение в ту область мембраны, где локализованы комплексы ФСІ. За счет увеличения антенны ФСІ переносчики электронов между ФС эффективно окисляются и qP возрастает. Уменьшение qN после достижения максимального значения может быть связано с уменьшением ΔpH за счет активного синтеза $AT\Phi$ и оттоком продуктов световых стадий фотосинтеза в цикл Кальвина-Бенсона [32]. Характерно, что максимум qN по времени совпадает с окончанием фазы интенсивного тушения флуоресценции после включения ДС (рис. 3).

По мере увеличения температуры прогрева рассмотренные выше процессы протекают существенно быстрее, что, возможно, связано с изменением физико-химических характеристик мембран тилакоидов (например, уменьшением вязкости липидного бислоя) (рис. 3, 5, 36°C).

Изменения индукционных кривых при дальнейшем увеличении температуры прогрева, очевидно, обусловлены прогрессирующими нарушениями в функционировании ФСІІ. Исчезает максимум М на кривой индукции, уменьшается по величине максимум Р (рис. 1, 3), уменьшается и F_m (рис. 4). Аналогичный результат был получен в работе [16], в которой предполагается, что эти изменения могут быть связаны с нарушениями на донорной стороне ФСІІ, возможно, вследствие утраты ионов Cl-. Вследствие этого восстановленные в первые секунды освещения ДС переносчики быстро окисляются через ФСІ, инактивируемую при более высоких температурах [2, 3]. Значительное нефотохимическое тушение после прогрева при высоких температурах (рис. 5, 38°C, 40°C) может быть связано с нарастающей тепловой диссипацией энергии возбуждения — предполагается [33, 34], что в условиях замедленного поступления электронов от кислород-выделяющего комплекса энергия возбуждения, захваченная в ФСІІ, может диссипировать посредством быстрых процессов рекомбинации зарядов.

Отметим, что неординарные изменения qP и qN после прогрева при $42\,^{\circ}\,\text{C}$ связаны с тем, что значе-

ния F'_m в первые минуты освещения листа ДС оказываются выше, чем F_m . Этот эффект может быть связан с особенностями воздействия на ФСІІ синего (ДС) и красного (ИС, насыщающие вспышки) света.

Эффект «закаливания» изучали при регистрации индукционных изменений флуоресценции Хл а по стандартной однолучевой схеме. В этом случае листья предварительно прогревали в диапазоне температур 35–43°С, а сам эффект оценивали по повышению устойчивости листьев к последующему прогреву при 43°С, т.е. по степени восстановления формы кривой МИФ (рис. 6). Наибольший эффект



Рис. 6. Значения показателя (*F*_P – *F*_T)/*F*_T медленной индукции флуоресценции листьев бобов после теплового воздействия. Левые столбики: после 45 мин прогрева при температуре 35–43°С. Правые столбики: после 45 мин прогрева при соответствующей температуре (35–43°С), 30 мин адаптации в лабораторных условиях и последующего 10-минутного прогрева при 43°С. Индукцию флуоресценции регистрировали при комнатной температуре

был зарегистрирован в случае предварительного прогрева при 37° С: значения $(F_P - F_T)/F_T$ после прогрева при 43° С (с предварительным закаливанием) в пределах погрешности измерений были такими же, как после прогрева при 37° С. Вместе с тем восстановление формы кривой МИФ было неполным — она имела одновершинный вид, без максимума М.

Заключение

Таким образом, установлено, что прогрев листьев бобов при температурах выше 38° С вызывает резкое снижение фотохимической активности ФСІІ, характеризуемое уменьшением относительного тушения флуоресценции ($F_P - F_T$)/ F_T кривой МИФ и параметра F_v/F_m , регистрируемого методом импульсной флуориметрии. Анализ индукционных изменений флуоресценции Хл a, а также коэффициентов фотои нефотохимического тушения флуоресценции позволил, с учетом данных из других работ, выдвинуть предположение о происходящих при этом нарушениях на донорной стороне ФСІІ, сопровождающихся

усилением нефотохимического тушения в светособирающей антенне. Измерение и анализ кривых МИФ листьев бобов позволил продемонстрировать эффект «закаливания» растений — увеличение устойчивости фотосинтетического аппарата к температуре 43°С после предварительного прогрева при более низкой температуре; наибольший эффект был достигнут в условиях предварительного прогрева при 37°С. Полученные результаты позволяют сделать вывод о высокой информативности и перспективности метода индукции флуоресценции хлорофилла при изучении устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям.

Список литературы

- 1. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М., 2010.
- Berry J., Björkman O. // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980.
 31. P. 491.
- Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Klimov V.V. et al. // Photosynth. Res. 2008. 98. P. 541.
- 4. Лютова М.И., Тихонов А.Н. // Биофизика. 1983. 28. С. 284.
- Armond P.A., Schreiber U., Björkman O.B. // Plant Physiology. 1978. 61. P. 411.
- Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975.
- Кулаева О.Н., Микулович Т.П., Хохлова В.А. Стрессовые белки растений // Современные проблемы биохимии / Под ред. Г.К. Скрябина, М.С. Одинцовой. М., 1991.
- Тихонов А.Н., Тимошин А.А., Блюменфельд Л.А. // Молекулярная биология. 1983. 17. С. 1236.
- 9. Havaux M. // Plant, Cell & Environ. 1993. 16. P. 461.
- Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е. и др. // Физиол. растений. 2007. 51. С. 517.
- Krause G.H., Weis E. // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991. 42. P. 313.
- Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis / Ed. by G.C. Papageorgiou, Govindjee. Dordrecht, 2004.

- Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. // Журн. общей биологии. 2007. 68. С. 444.
- Janka E., Körner O., Rosenquist E., Ottosen C.-O. // Plant Physiol. and Biochem. 2013. 67. P. 87.
- 15. Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. // Plant Physiol. 2002. **129**. P. 1773.
- Бухов Н.Г., Джибладзе Т.Г., Карапетян Н.В. // Физиол. растений. 1987. 34. С. 435.
- 17. Караваев В.А., Белогрудов И.О., Кукушкин А.К. // Биофизика. 1989. **34**. С. 710.
- Karavaev V.A., Polyakova I.B., Solntsev M.K., Yurina T.P. // J. Luminescence. 1998. 76&77. P. 335.
- Karavaev V.A., Solntsev M.K., Yurina T.P. et al. // Biology Bulletin. 2001. 28. P. 365.
- 20. Калмацкая О.А., Караваев В.А., Гунар Л.Э., Мякиньков А.Г. // Биофизика. 2015. **60**. С. 169.
- Maxwell K., Johnson G.N. // J. Exp. Botany. 2000. 51. P. 659.
- 22. Lazar D. // Biochim. Biophys. Acta. 1999. 1412. P. 1.
- 23. Карапетян Н.В., Бухов Н.Г. // Физиол. растений. 1986. **33**. С. 1013.
- 24. Tikhonov A.N. // Photosynth. Res. 2015. 125. P. 65.
- Tikhonov A.N. // Plant Physiology and Biochemistry. 2014. 81. P. 163.
- Tikkanen M., Aro E.-M. // Biochim. Biophys. Acta. 2012. 1817. P. 232.
- 27. Davis P.A., Caylor S., Whippo C.W., Hangarter R.P. // Plant, Cell & Environ. 2011. **34**. P. 2047.
- Kong S.-G., Wada M. // Biochim. Biophys. Acta. 2014. 1837. P. 522.
- 29. Tuba Z., Lichtenthaler H.K., Csintalan Z. et al. // Planta. 1994. **192**. P. 414.
- 30. Demmig-Adams B., Cohu C.M., Muller O., Adams W. W. // Photosynth. Res. 2012. 113. P. 75.
- 31. Tikhonov A.N. // Photosynth. Res. 2013. 116. P. 511.
- 32. Trubitsin B.V., Vershubskii A.V., Priklonskii V.I., Tikhonov A.N. // J. Photochem. Photobiol. B.: Biol. 2015.
- Schreiber U., Neubauer C. // Photosynth. Res. 1990.
 25. P. 279.
- 34. Horton P., Ruban A.V. // Photosynth. Res. 1992. 34. P. 375.

Fluorescence induction changes in bean leaves after heat treatment I. P. Levykina^a, V. A. Karavaev

Department of General Physics, Faculty of Physics, Lomonosov Moscow State University,

Department of General Physics, Faculty of Physics, Lomonosoo Moscow State Oniversity, Moscow 119991, Russia. E-mail: ^alevykina@physics.msu.ru.

The regularities in the alterations of chlorophyll *a* fluorescence induction curves of bean leaves after short (15 min) heating in the range of temperatures from 24 to 45° C were determined. A dramatic decrease in the relative fluorescence quenching $(F_P - F_T)/F_T$, as well as the F_v/F_m ratio, were observed after heating at temperatures above 38° C, which indicates a decrease in the photochemical activity of photosystem II. The effect of an increase in the resistance of the photosynthetic apparatus to the temperature of 43° C after preheating at 37° C was demonstrated.

Keywords: chlorophyll, heat stress, fluorescence induction, photochemical and non-photochemical quenching. PACS: 87.64.-t, 87.15.Mi, 87.64.kv.

Received 24 October 2015.

English version: Moscow University Physics Bulletin. 2016. 71, No. 1. Pp. 128-134.

Сведения об авторах

- 1. Левыкина Ирина Павловна ассистент; тел.: (495) 939-41-88, e-mail: levykina@physics.msu.ru.
- 2. Караваев Владимир Александрович доктор физ.-мат. наук, профессор; тел.: (495) 939-41-88, e-mail: karavaev@phys.msu.ru.