

## ВЛИЯНИЕ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ В МАЛЫХ ДОЗАХ НА ЭЛЕКТРОГЕНЕЗ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА

Гринберг М.А., Громова Е.Н., Гудков С.В., Воденев В.А.

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского  
пр. Гагарина, 23, г. Нижний Новгород, 603950, РФ; e-mail: mag1355@yandex.ru

Поступила в редакцию: 02.07.2018.

**Аннотация.** Изучение физиологических процессов растений и их адаптации к стресс-факторам в условиях постоянно действующего повышенного радиационного фона значимо в связи с наличием радиационных загрязнений, связанных с деятельностью человека. Целью работы является изучение влияния хронического облучения в малой дозе на электрогенез и фотосинтетическую активность проростков гороха. Объект исследований – 17-дневные проростки гороха посевного (*Pisum sativum* L.). Источник ионизирующего излучения (ИИ) – система  $^{90}\text{Sr}$ - $^{90}\text{Y}$  с активностью 0,1 МБк. Суммарная накопленная доза составляла около 12,7 мГр. В ходе работы выполнены измерения активности фотосинтеза, параметров электрических сигналов и вызываемых ими ответов фотосинтеза. Обнаружен стимулирующий эффект ИИ на интенсивность ассимиляции (А) и максимальную эффективность фотосинтеза (Fv/Fm) при неизменных значениях квантовых выходов фотосистем I и II (Y(I) и Y(II)). Амплитуда электрических сигналов, а также интенсивность вызываемых ими ответов фотосинтеза демонстрировали тенденцию к снижению.

**Ключевые слова:** ионизирующее излучение, малые дозы, регуляция фотосинтеза, электрические сигналы.

Растения не способны активно избегать действия неблагоприятных факторов окружающей среды, однако в процессе эволюции у них выработались крайне эффективные механизмы, позволяющие им приспосабливаться к различным окружающим условиям, в том числе к повышенному радиационному фону. В силу естественных и антропогенных причин радиационный фон, составляющий в среднем 0,1-0,2 мкЗв/час [1], может быть повышен в десятки и сотни раз достигая в существующих в настоящее время очагах загрязнений значений 400 мкЗв/час и более [2]. Этот дозовый диапазон, относящийся к малым дозам, интересен для изучения не только в силу своей практической значимости, но и из-за сложных нелинейных закономерностей, которые для него свойственны.

В литературе отсутствует единый взгляд на определение границ малых доз для растений. Если относить к этому диапазону дозы, при которых через значимый объём (ядро клетки со средним диаметром 8 мкм) проходит не более одной частицы или кванта ИИ, значения не превышают 0,02-0,06 сГр [3, 4]. Научный комитет по действию атомной радиации при ООН (НКДАР) рассматривает более широкий диапазон и рекомендует относить к малым дозы ионизирующего излучения (ИИ) менее 200 мГр, а к малым мощностям доз – менее 1,5 мГр/мин [5]. Подобные определения неудобны в случае радиоустойчивых организмов, к которым, в частности, относят растения, поэтому на практике, как правило, малыми считают дозы, значения которых начинаются на уровне один-два порядка выше естественного радиационного фона, т.е. составляет 1-40 сГр [6], а заканчиваются уровнем на один-два порядка ниже летальной дозы (ЛД<sub>50</sub>) для рассматриваемого вида. В этом случае для растений верхний порог малых доз находится на уровне 2-5 Гр [3]. Кроме того, существует подход, описывающий низкодозовое облучение как диапазон доз, в котором наблюдается нелинейный биологический ответ, отличающийся по проявлению от эффектов, возникающих при высоких дозах [4, 7].

При работе с хроническим ИИ в малых дозах внимание исследователей сосредоточено преимущественно на изучении морфометрических и генетических изменений у растений. В большом количестве работ отмечен стимулирующий эффект малых доз ИИ на рост и развитие растений [8-10]. Однако, в пределах данного диапазона доз уже могут проявляться негативные эффекты [11]. В отличие от интегральных показателей, характеризующих рост растений, информация об изменении активности физиологических процессов под влиянием малых доз ИИ практически отсутствует. Важнейшим физиологическим процессом, обеспечивающим растения энергией и органическими соединениями, является фотосинтез. В отдельных работах представлена информация о влиянии малых доз ИИ на фотосинтез. Так, у проростков *Arabidopsis thaliana* показано вызванное облучением повышение таких параметров световой стадии фотосинтеза как квантовый выход фотосистемы II (Y(II)) и скорость переноса электронов по цепи (ETR) при сниженном нефотохимическом тушении флуоресценции (NPQ) и неизменном содержании хлорофилла [12, 13]. При хроническом облучении растений ряски (*Lemna minor* L.) зарегистрировано увеличение экспрессии большого количества связанных с фотосинтезом генов и максимального уровня ассимиляции [10]. Однако измерения, выполненные на проростках сосен (*Pinus strobus* L. и *Pinus sylvestris* L.), напротив, демонстрируют существенное снижение ассимиляции при облучении с аналогичной мощностью дозы [11]. Несмотря на наличие отдельных сведений о влиянии ИИ в малых дозах как на фотосинтез в целом, так и на некоторые его этапы, механизмы этого влияния изучены недостаточно. Кроме того, в литературе совершенно отсутствует информация об эффектах, оказываемых ИИ на регуляцию фотосинтеза другими стрессорами, что особенно важно при анализе действия повышенного радиационного фона в природных условиях, где имеет место сочетанное действие радиации и различных биотических и абиотических факторов, к которым растению необходимо адаптироваться.

Развитие адаптации – комплексный процесс, требующий координации различных частей растения посредством дистанционных сигналов. Дистанционные сигналы, в том числе электрические, по ходу распространения вызывают широкий спектр физиологических ответов, включая временное подавление фотосинтеза, активацию дыхания, изменение экспрессии генов и др. [14, 15]. Предполагается, что электрические сигналы (ЭС) способствует неспецифической адаптации растений при действии быстроснарастающих стрессовых факторов среды, таких как повышение температуры, механические повреждения, атака листогрызущих насекомых и т.д. [16, 17]. Поскольку ЭС претерпевают изменения под действием ИИ [18], вопрос о способности растений подстраиваться к быстро изменяющимся условиям среды на фоне повышенной радиационной нагрузки требует изучения.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

*Объекты исследования и условия облучения.*

Исследования проводили на 17-дневных проростках гороха посевного (*Pisum sativum* L.). Семена проращивали в течение 3-х дней в дистиллированной воде, после чего проростки пересаживали в сосуды с песком. Полив производили 1 раз в двое суток водопроводной водой. Растения выращивались в условиях 16-ти часового светового периода при среднесуточной температуре 25°C.

Для облучения использовали закрытый источник  $^{90}\text{Sr}$ - $^{90}\text{Y}$ , являющийся чистым  $\beta$ -излучателем. Источник ИИ располагался над растениями на, расстояние от радиоактивного источника до поверхности почвы – 30 см. Активность источника составляла 0,1 МБк, мощность дозы – примерно 31,3 мкЗв/час. Облучение начиналось со дня замачивания семян и продолжалось на протяжении всего периода выращивания растений, общее время облучения 17 дней. Суммарная накопленная доза составляла около 12,7 мГр.

Контрольные растения выращивались в аналогичных условиях в отсутствие источника ИИ.

*Измерение параметров фотосинтеза.*

Параметры фотосинтеза измерялись на 2-м (сверху) взрослом листе проростка гороха. Для регистрации активности фотосинтеза и транспирации использовался инфракрасный газоанализатор GFS-3000 и РАМ-флуориметр Dual-РАМ-100 с измерительной головкой Dual-РАМ gas-exchange Cuvette 3010-Dual. К измеряемым параметрам относились ассимиляция (А), транспирация (Е), максимальная эффективность фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ), квантовый выход фотосистемы I ( $Y(I)$ ), квантовый выход фотосистемы II ( $Y(II)$ ), нефотохимическое тушение флуоресценции (NPQ).

Расчёт параметров квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы I ( $Y(I)$ ) и фотосистемы II ( $Y(II)$ ), максимальной эффективности фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ) и нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ) производился встроенным программным обеспечением прибора согласно [19, 20] по следующим формулам:

$$Y(I) = (P_m' - P)/P_m,$$

где  $P_m$  – максимальное изменение сигнала Р700 фотосистемы I, отражающее полное окисление Р700;  $P_m'$  – максимальное изменение сигнала Р700 на свету;  $P$  – текущий уровень сигнала Р700;

$$Y(II) = (F_m' - F)/F_m',$$

где  $F_m$  – максимальный выход флуоресценции;  $F_m'$  – максимальный выход флуоресценции на свету;  $F$  – текущий уровень флуоресценции;

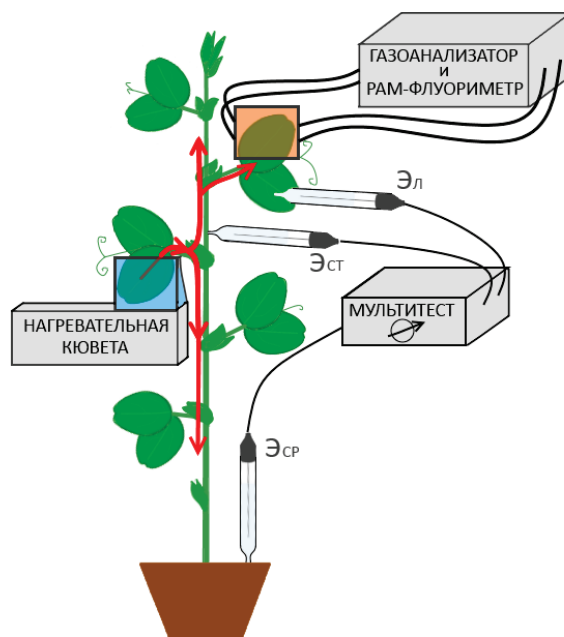
$$\begin{aligned} F_v/F_m &= (F_m - F)/F_m; \\ NPQ &= (F_m - F_m')/F_m'. \end{aligned}$$

Активный свет подавался на длине волны 460 нм с мощностью 239  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ . Насыщающие вспышки генерировались на длине волны 635 нм с мощностью 9000  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ . Длительность насыщающих вспышек 300 мс, промежуток между вспышками – 10 с. В измерительной кювете концентрация  $\text{CO}_2$  поддерживалась на уровне 360  $\mu\text{моль моль}^{-1}$ , температура 23 °С, относительная влажность 60 %. Площадь измеряемого участка листа 1,3  $\text{см}^2$ .

*Регистрация электрической активности и индуцированных электрическими сигналами ответов фотосинтеза.*

Регистрация поверхностных потенциалов производилась при помощи стеклянных макроэлектродов с хлорсеребряной проволокой, заполненными 3 М КСl. Контакт электрода с растением осуществлялся через хлопково-шерстяную нить, пропитанную стандартным раствором (1 мМ КСl, 0,5 мМ  $\text{CaCl}_2$ , 0,1 мМ NaCl). Разность потенциалов регистрировалась многоканальной системой для измерения биопотенциалов и ионных токов Мультитест ИПЛ-113 и обрабатывались на ПК в программе param2.

ЭС индуцировался постепенным нагревом 3-го (сверху) взрослого листа в кювете с водой (рис. 1). Температура воды достигала 61–63°C. Макроэлектроды располагались на стебле над 3-м листом и на 2-м парном измеряемому листе. Электрод сравнения располагался в песке.



**Рисунок 1.** Схема регистрации параметров фотосинтеза при прохождении электрического сигнала; красная стрелка – распространение электрического сигнала, Э<sub>ст</sub> – электрод, расположенный на стебле, Эл – электрод, расположенный на листе, Э<sub>ср</sub> – электрод сравнения

Через 15 минут после фиксации листа в измерительной кювете начиналась запись темновых параметров ассимиляции и транспирации, а также величины поверхностного потенциала (45 минут). После этого включались вспышки света. После стабилизации всех измеряемых параметров (1 час 15 мин после фиксации растения, 15 минут после включения света) начинался нагрев кюветы с водой. Нагрев прекращался по достижении 60°C (6 мин), что приводило к возникновению ЭС в течение последующих 2 мин в 100 % экспериментов. После прохождения ЭС запись продолжалась ещё 45-60 минут.

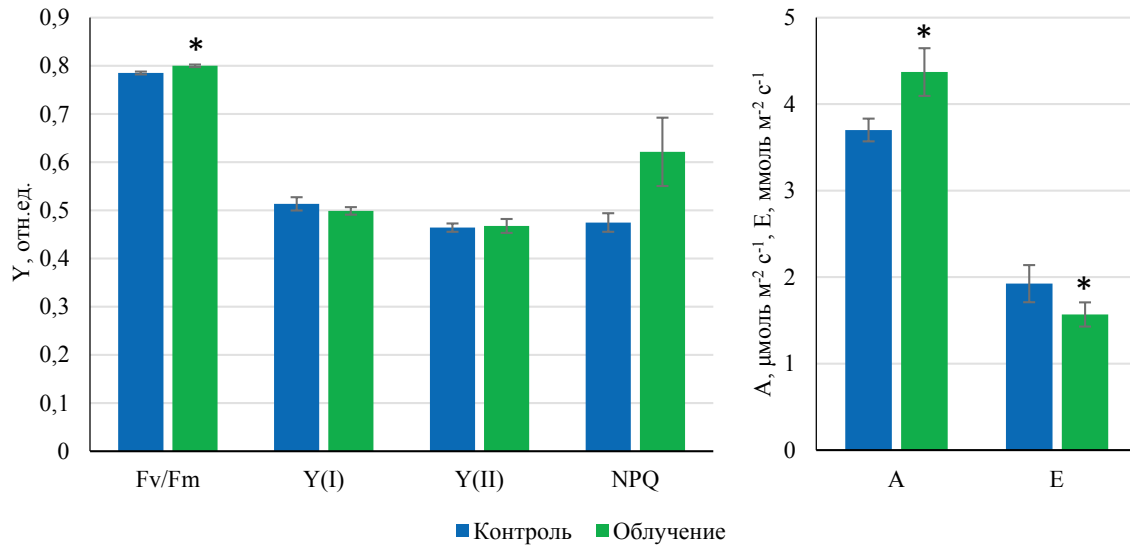
*Статистическая обработка.*

Биологическая повторяемость экспериментов для каждой группы составляла 8-12 растений. Результаты представлены в виде типичных записей, средних значений и ошибок среднего. Статистическая значимость различий оценивалась по t-тесту Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для выявления стадий процесса фотосинтеза, чувствительных к действию малых доз ИИ, рассматривали ключевые параметры, характеризующие функционирование как световой, так и темновой стадий. В качестве показателей светозависимых реакций были выбраны максимальная эффективность фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ), отражающая количество открытых реакционных центров, квантовые выходы фотосистем I и II ( $Y(I)$  и  $Y(II)$ ), указывающие на эффективность их работы в адаптированном к свету состоянии, и нефотохимическое тушение флуоресценции (NPQ), показывающее количество рассеянной энергии поглощённого света. Снижение  $F_v/F_m$ ,  $Y(I)$ ,  $Y(II)$  и возрастание NPQ наблюдается при действии многих биотических и абиотических факторов и свидетельствует о развитии стресса у растения. В качестве интегрального показателя темновой стадии и процесса фотосинтеза в целом рассматривали интенсивность ассимиляции (A), т.е. способность растения поглощать и восстанавливать углекислый газ. Одной из главных лимитирующих стадий этого процесса является проникновение  $CO_2$  в межклеточное пространство, регулируемое устьичной проводимостью. Интенсивность газообмена через устьица определялась по величине транспирации (E).

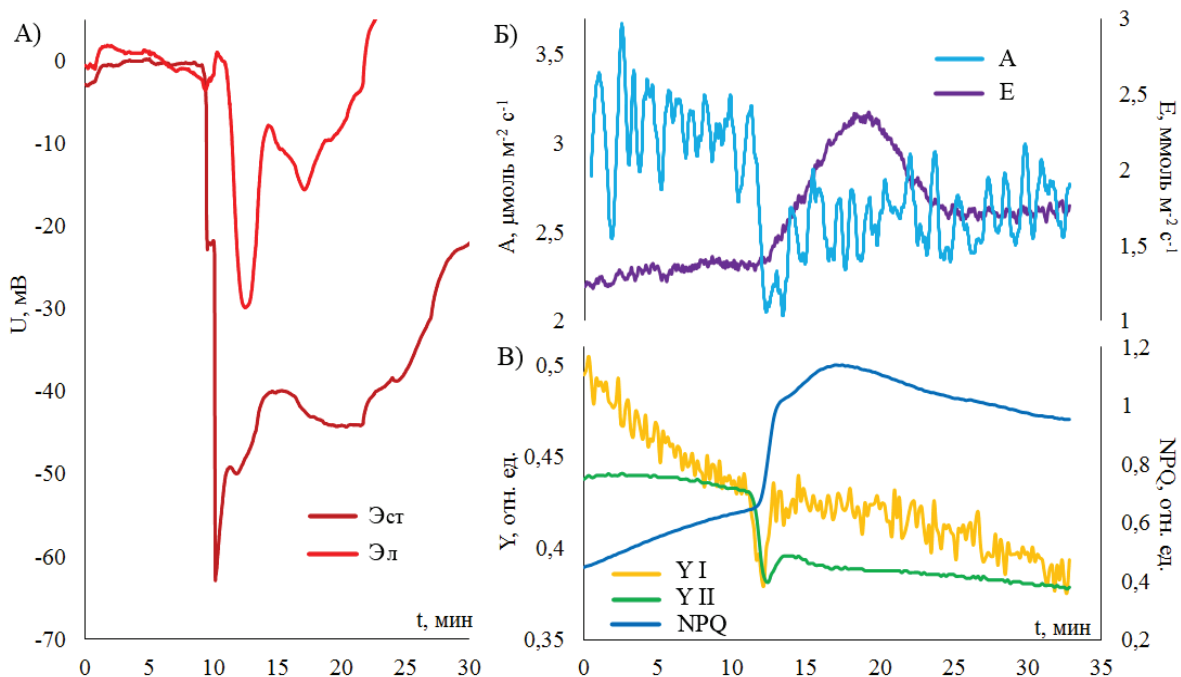
Под действием облучения по ряду основных параметров фотосинтеза наблюдается слабый стимулирующий эффект. В частности, обнаружено статистически значимое ( $p < 0,05$ ) увеличение амплитуды возрастания ассимиляции (A) на включение света – интегрального показателя фотосинтеза (рис. 2). Устьичная проводимость, оцениваемая по величине транспирации (E), при этом достоверно снижается. Это указывает на то, что доступность  $CO_2$  по-видимому, не является определяющим фактором при активации фотосинтеза ионизирующим излучением. Вероятными причинами возрастания ассимиляции в данном случае является полученное в эксперименте увеличение максимальной эффективности фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ), возможна также активация работы ферментов темновой стадии. Однако у облучаемых растений было обнаружено незначительное повышение нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ), что может указывать на слабый окислительный стресс, возникающий под действием ИИ.



**Рисунок 2.** Параметры световой (А) и темновой (Б) стадий фотосинтеза у облучённых и контрольных растений. А – ассимиляция, Е – транспирация, Fv/Fm – максимальная эффективность фотосинтеза, Y(I) – квантовый выход фотосистемы I, Y(II) – квантовый выход фотосистемы II, NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции. \* – p<0,05

Для изучения способности растений, обитающих в условиях повышенного радиационного фона, регулировать фотосинтетические процессы под действием других факторов окружающей среды рассматривалось влияние ИИ на ЭС и интенсивность вызываемых им ответов фотосинтеза. ЭС, индуцированный нагревом листа в кювете с водой, у проростков гороха представлен временной деполяризацией, продолжающейся в течение 30-40 минут. Амплитуда реакции в стебле, как правило, существенно превосходит амплитуду в листьях (рис. 3А). У растений, подвергшихся действию ИИ, обнаружена тенденция к снижению амплитуды ЭС как в стебле, так и в листьях.

ЭС оказывает выраженное воздействие на все основные параметры фотосинтеза. Как правило, интенсивность фотосинтетических ответов хорошо коррелирует с амплитудой ЭС в листе. На рисунке 3 (Б и В) приведены типичные записи ассимиляции, транспирации, квантовых выходов фотосистем и нефотохимического



**Рисунок 3.** Типичные записи поверхностных потенциалов (А), параметров газообмена (Б) и световых параметров фотосинтеза при прохождении ЭС (В); Эст – потенциал на стебле, Эл – потенциал на листе, А – ассимиляция, Е – транспирация, Y I – квантовый выход фотосистемы 1, Y II – квантовый выход фотосистемы 2, NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции

тушения флуоресценции при прохождении ЭС через исследуемый лист. При этом наблюдается длительное снижение величины ассимиляции и квантового выхода фотосистем и возрастание нефотохимического тушения флуоресценции. Для транспирации наблюдается временное повышение, вскоре сменяющееся спадом. У облучённых растений были выявлены тенденции к снижению амплитуды ответов для всех исследованных параметров фотосинтеза, наиболее выраженные для Y(II) и NPQ. Наиболее вероятной причиной таких различий является снижение амплитуды ЭС у облучённых растений. Полученные результаты также свидетельствуют в пользу того, что под действием ИИ не только модифицируются процессы генерации и распространения электрического сигнала, но и происходит нарушение в их способности осуществлять регуляцию фотосинтетических параметров. На это указывает обнаруженное у облучённых растений исчезновение корреляции между амплитудами электрического сигнала и индуцированного им ответа фотосинтеза.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хроническое облучение проростков гороха с мощностью дозы на 2 порядка превышающей естественный радиационный фон, оказывает слабое стимулирующее действие на проростки гороха посевного, что можно рассматривать как проявление радиационного гормезиса. Активация процесса фотосинтеза объясняется стимулированием базовых фотосинтетических параметров, главным образом ассимиляции и квантового выхода фотосистемы II. Однако ИИ нарушает дистанционные сигналы растений, в частности, ЭС, влияя как на параметры самого сигнала, так и на вызываемые им функциональные ответы. Потенциально это может приводить к снижению способности растений приспосабливаться к стрессовым факторам среды в зонах радиационного загрязнения.

#### Список литературы / References:

1. Pozolotina V.N., Antonova E.V. Temporal variability of the quality of *Taraxacum officinale* seed progeny from the East-Ural radioactive trace: is there an interaction between low level radiation and weather conditions? *Int. J. Radiat. Biol.*, 2016, DOI: 10.1080/09553002.2016.1254835.
2. Smith J.T., Willey N.J., Hancock J.T. Low dose ionizing radiation produces too few reactive oxygen species to directly affect antioxidant concentrations in cells. *Biol. Lett.*, 2012, vol. 8, pp. 594-597.
3. Кудряшева А.Г. История науки: радиобиология. Действие малых доз ионизирующего излучения. *Вестник ИБ*, 2009, № 2, с. 2-6. [Kudyasheva A.G. The history of science: Radiobiology. The action of low doses of ionizing radiation. *Vestnik IB*, 2009, no. 2, pp. 2-6. (In Russ.)]
4. Зайнуллин В.Г., Евсеева Т.И. Эколого-генетические механизмы реакции биологических систем (от клетки до популяции) на низкоинтенсивные воздействия. *Вестник ИБ*, 2011, № 4-5, с. 29-33. [Zainullin V.G., Evseeva T.I. Ecological and genetic mechanisms of reaction of biological systems (from a cell up to a population) on low-intensive exposure. *Vestnik IB*, 2011, no. 4-5, pp. 29-33. (In Russ.)]
5. Бурлакова Е.Б., Конрадов А.А., Мальцева Е.Л. Действие сверхмалых доз биологически активных веществ и низкоинтенсивных физических факторов. *Химическая физика*, 2003, том 22, № 2, с. 21-40. [Burlakova E.B., Konradov A.A., Maltseva E.L. The action of ultra-small doses of biologically active substances and low-intensity physical factors. *Khimicheskaya fizika*, 2003, vol. 22, no. 2, pp. 21-40. (In Russ.)]
6. Петин В.Г., Пронкевич М.Д. Радиационный гормезис при действии малых доз ионизирующего излучения: Учебное пособие по курсу «Экологическая биофизика». Обнинск: ИАТЭ НИЯУ МИФИ, 2012, 73 с. [Petin V.G., Pronkevich M.D. Radiation hormesis under the action of small doses of ionizing radiation: A manual on the course "Environmental Biophysics". Obninsk: IATE MEFPI, 2012, 73 p. (In Russ.)]
7. Кузин А.М. Структурно-метаболическая теория в радиобиологии. М.: Наука, 1988, 284 с. [Kuzin A.M. *The structural and metabolic theory in radiobiology*. Moscow: Nauka, 1988, 284 p. (In Russ.)]
8. Kim J.H., Baek M.H., Chung B.Y., Wi S.G., Kim J.S. Alterations in the Photosynthetic Pigments and Antioxidant Machineries of Red Pepper (*Capsicum annuum* L.) Seedlings from Gamma-Irradiated Seeds. *Journal of Plant Biology*, 2004, vol. 47, no. 4. pp. 314-321.
9. Singh B., Ahuja S., Singhal R. K., Venu Babu P. Effect of gamma radiation on wheat plant growth due to impact on gas exchange characteristics and mineral nutrient uptake and utilization. *J. Radioanal. Nucl. Chem.*, 2012, DOI 10.1007/s10967-012-2342-5.
10. Van Hoeck A., Horemans N., Nauts R., Van Hees M., Vandenhove H., Blust R. *Lemna minor* plants chronically exposed to ionising radiation: RNA-seq analysis indicates a dose rate dependent shift from acclimation to survival strategies. *Plant Science*, 2017, DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.01.010.
11. Chandorkar K.R., Clark G.M. Physiological and morphological responses of *Pinus strobus* L. and *Pinus sylvestris* L. seedlings subjected to low-level continuous gamma irradiation at a radioactive waste disposal area. *Environ. Exp. Bot.*, 1986, vol. 26, no. 3, pp. 259-270.
12. Vanhoudt N., Horemans N., Wannijn J., Nauts R., Hees M.V., Vandenhove H. Primary stress responses in *Arabidopsis thaliana* exposed to gamma radiation. *J. Environ. Radioact.*, 2014, vol. 129, pp. 1-6.
13. Biermans G., Horemans N., Vanhoudt N., Vandenhove H., Saenen E., Hees M. V., Wannijn J., Vangronsveld J., Cuypers A. Biological effects of  $\alpha$ -radiation exposure by  $^{241}\text{Am}$  in *Arabidopsis thaliana* seedlings are determined both by dose rate and  $^{241}\text{Am}$  distribution. *J. Environ. Radioact.*, 2015, vol. 149, pp. 51-63.

14. Fromm J., Lautner S. Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant Cell Environ*, 2007, vol. 30, pp. 249-257.
15. Gallé A., Lautner S., Flexas J., Fromm J. Environmental stimuli and physiological responses: The current view on electrical signaling. *Environ. Exp. Bot.*, 2015, vol. 114, pp.15-21.
16. Stahlberg R., Cleland R., Volkenburgh E. Slow wave potentials – a propagating electrical signal unique to higher plants. In: Baluska F, Mancuso S, Volkmann D (eds) *Communication in plants. Neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 2006, pp. 291-308.
17. Vodeneev V.A., Katicheva L.A., Sukhov V.S. Electrical Signals in Higher Plants: Mechanisms of Generation and Propagation. *Biophysics*, 2016, vol. 61, no. 3, pp. 505-512.
18. Sevriukova O., Kanapeckaite A., Lapeikaite I., Kisnieriene V., Ladygieneb R., Sakalauska V. Charophyte electrogenesis as a biomarker for assessing the risk from low-dose ionizing radiation to a single plant cell. *J. Environ. Radioact.*, 2014, vol. 136, pp.10-15.
19. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.*, 2000, vol. 51, pp. 659-668.
20. Klughammer C., Schreiber U. Saturation pulse method for assessment of energy conversion in PS I. *PAM Application Notes*, 2008, vol. 1, pp. 11-14.

#### EFFECTS OF CHRONIC IRRADIATION IN LOW DOSES ON ELECTROGENESIS AND PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF PEA SEEDLINGS

Grinberg M.A., Gromova E.N., Gudkov S.V., Vodeneev V.A.

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod

*Gagarin Ave., 23, Nizhniy Novgorod, 603950, Russia; e-mail: mag1355@yandex.ru*

**Abstract.** The study of the physiological processes of plants and their adaptation to stressors in a permanent high radiation background is significant due to the presence of radiation pollution associated with human activities. The aim of the work is to study the effect of chronic irradiation in a low dose on the electrogenesis and photosynthetic activity of pea seedlings. The object of research is 17-day-old seedlings of peas (*Pisum sativum* L.). The source of ionizing radiation (IR) is a  $^{90}\text{Sr}$ - $^{90}\text{Y}$  system with an activity of 0.1 MBq. The total accumulated dose was about 12.7 mGy. In the work, measurements of the activity of photosynthesis, the parameters of electrical signals and the photosynthetic responses caused by them were performed. The stimulating effect of IR on the intensity of assimilation (A) and the maximum efficiency of photosynthesis (Fv/Fm) were found at constant values of the quantum yields of photosystems I and II (Y(I) and Y(II)). The amplitude of electrical signals, as well as the intensity of photosynthetic responses caused by them, showed a tendency to decrease.

**Key words:** *ionizing radiation, low doses, regulation of photosynthesis, electrical signals*