

저선량 γ 선 조사가 콩의 광합성과 UV-B 스트레스 경감에 미치는 영향

Influence of Low Dose γ Radiation on Photosynthesis of Soybean (*Glycine max* L.) and the Reduction of Ultraviolet-B stress

김재성, 이영근, 이해연, 백명화, 유준철

한국원자력연구소 대전시 유성구 덕진동 150

요 약

저선량 γ 선 조사가 콩의 초기생육과 생리활성에 미치는 효과를 알아보기 위하여 콩 종자에 γ 선을 0~16 Gy 수준으로 조사하여 생육을 관찰하였다. 저선량 γ 선에 의한 콩의 초장은 대조구에 비해 4 Gy 조사구에서 5% 증가하였고, 최대 광합성능은 대조구에 비해 1.1배 높았다. CAT활성은 4 Gy 조사구에서 대조구에 비해 25% 증가하였으나 POD활성은 저선량에 의한 증가효과를 보이지 않았다. 저선량 γ 선을 조사한 콩 식물체의 UV-B 스트레스에 대한 반응효과는 최대 광합성능(Pmax)이 대조구의 경우 52%정도 감소되는 반면, 4 Gy 조사구는 31% 정도의 감소를 보였다. 광계II의 광화학적 효율(Fv/Fm)은 스트레스가 진행됨에 따라 감소되는 경향을 보이며 대조구는 55% 감소되었으나 4 Gy 조사구는 39% 감소를 보여 대조구에 비해 UV-B 스트레스에 대해 덜 민감한 것으로 나타났다. 광화적 소산인 qP는 UV-B 스트레스에 의해 거의 변화가 없었으나 비광화적 소멸인 NPQ는 감소하는 경향을 보이며 UV-B를 4시간 처리했을 때 대조구는 71% 감소되었고, 4 Gy 조사구는 32% 감소되는 것으로 나타났다. 이러한 결과를 볼 때 저선량 γ 선 조사에 따른 항산화 효소의 증가 및 광합성 능의 증가로 콩의 생육이 촉진되고 UV-B 스트레스에 대한 저해 효과가 다소 감소되는 것으로 사료된다.

ABSTRACT

Soybean seeds were irradiated with the doses of 0~16 Gy to investigate the effect of the low dose γ radiation on the early growth and physiological activity. The seedling height of soybean were stimulated in plants grown from seeds irradiated with the low dose of 4 Gy. The O_2 evolution in the 4 Gy irradiation group was 1.1 times greater than

in the control. The catalase activity of leaf was noticeably high at 4 Gy irradiation group. To investigate the effect of low dose γ radiation on response to UV-B stress, UV-B stress was induced at the intensity of $1 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$. Pmax was decreased with increasing illumination time by 52% in the control, while decreased by 31% in the 4 Gy irradiation group. The photochemical yield of PSII (Fv/Fm) was decreased with increasing illumination time by 55% after 4 hours, while Fv/Fm in the 4 Gy irradiation group was decreased by 39% of inhibition, indicating that the deteriorative effect of UV-B on the photosynthetic capacity was decreased by the low dose γ radiation. The nonphotochemical quenching(NPQ) was decreased with increasing illumination time, while photochemical quenching(qP) did not change. These results showed the positive effect of low dose γ radiation on the seedling growth of soybean via increasing the activity of antioxidant enzymes or photosynthetic capacities.

서론

자연 상태에서 식물은 다양한 환경 스트레스를 경험하게 되는데 특히 급속한 산업화로 인한 환경 오염의 증가는 오존층의 파괴를 야기하고 이로 인해 지구로 도달하는 UV의 양이 증가되고 있다. 증가되고 있는 UV는 식물의 광합성, 암호흡, 증산 및 생물량의 감소를 초래하고 핵산 및 단백질의 변형을 일으켜 결국에는 식물의 생산량을 감소시킨다. 이러한 문제들을 해결하기 위해 다양한 연구가 진행되어져 왔는데 그 중 최근 많은 학자들에 의해 유해한 물질도 유해량 이하의 적정 농도에서는 생물활성을 촉진하는 효과, 즉 hormesis 이용 연구가 많이 수행되고 있다. 고선량의 경우에는 세포벽, 세포막 그리고 단백질, 핵산 등 식물의 생리적 활성에 영향을 주는 것으로 나타났으나, 저선량의 방사선을 식물의 종자나 유식물에 조사하였을 경우는 대조구에 비해 발아율, 생장율, 장기 개화 유도, 수량 증가 등이 관찰되었다¹⁻²⁾. 이러한 저선량 방사선의 자극 효과는 벼, 콩, 들깨 등의 곡물류 등에서 연구되어져 왔으며³⁻⁴⁾, Kim 등⁵⁾도 묵은 배추, 참박⁶⁾, 토마토⁷⁾, 옥수수⁸⁾, 땅콩⁹⁾ 등 다양한 품종에 저선량의 γ 선을 조사하여 peroxidase(POD)나 catalase(CAT)등의 항산화 효소 활성의 증가에 따른 발아율과 생육의 증가를 관찰하였다.

따라서 본 실험에서는 저선량 γ 선 조사에 따른 콩의 생육 및 광합성 능의 변화를 관찰하고 무조사구와 저선량 γ 선이 조사된 콩에 UV-B 스트레스를 유도하여 저선량 γ 선 조사가 UV-B 스트레스에 대한 저해를 지연시키는지 확인하였다.

재료 및 방법

시험 재료 및 방사선 조사 : 시험용 콩 종자로는 2000년산 황금콩을 사용하였고, 저선량 방사선 조사는 한국원자력연구소에서 보유중인 저준위조사시설 (^{60}Co)을 이용하여 γ 선 0, 2, 4, 8, 16 Gy 수준으로 건조종자에 직접 조사하였다. 조사선량율은 Fricke dosimeter로 측

정하였다¹⁰⁾.

온실재배실험 : 방사선 조사 다음날 종자 100립을 배양토와 모래가 1:1로 층진된 직경이 15cm pot에 10립씩 10반복으로 파종하여 유리온실에서 발아시켜 파종 7일 후에 발아율을 조사하고, 20일 후에는 초장을 조사하였다.

조효소액 추출 : 파종 후 20일 된 콩 잎 0.3 g씩을 액체질소를 사용하여 얼린 다음 막자사발에서 마쇄한 후 0.05 M 인산완충액(pH 7.0) 0.6 ml을 첨가한 다음 원심분리하여 얻은 상등액을 조효소액으로 사용하였다. 단백질 정량은 bovin serum albumin(BSA)를 표준단백질로 사용한 Bradford의 방법¹¹⁾에 따라 측정하였다.

효소 활성 측정 : POD 활성은 pyrogallol을 기질로 사용한 Sigma사의 방법에 따라 측정하였다. 조효소액 100 μ L를 3 ml cuvette에 넣고 0.1 M 인산 완충액(pH 6.0) 0.32 ml, 0.147 M H_2O_2 0.16 ml, 5% pyrogallol 용액 0.32 ml과 증류수 2.1 ml을 함께 섞은 후, 420 nm에서 20초간 상온에서 흡광도 변화를 측정하여 구하였다. CAT 활성은 기질인 H_2O_2 의 감소량을 측정하는 방법¹²⁾을 사용하였다. 효소측정을 위한 반응용액은 0.053 M H_2O_2 1 ml, 효소액 0.1 ml, 0.05 M 인산완충액 (pH 7.0) 1.9 ml의 혼합액으로 하여 240 nm에서 흡광도 감소를 1분간 측정하였다¹³⁾.

UV-B 처리 : UV-B 처리는 일정한 온도 (25°C)가 유지되는 생장기(growth chamber)에서 petridish에 원판 모양의 잎절편을 띄운 후 빛이 있는 상태에서 유도하였다. UV-B 처리를 위한 광원으로는 UV-B 램프(XX-15B, Spectronics Corporation, USA)를 사용하였으며 0~4 시간 동안 유도하였다. UV-B의 광도는 Digital Radiometer (DRC-100X, Spectronics Corporation, USA)로 측정하였고 본 실험에 사용된 광도는 $0.9 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 였다.

산소 발생 측정 : 산소 발생은 잎절편을 Hansatech 산소 전극 chamber, Model LD2 (Hansatech Instrument Ltd., King's Lynn, Norfolk, U.K.)에 넣어 25°C 기체 상태에서 측정하였다. 광합성을 위한 기질로 사용되는 이산화탄소는 1 M carbonate/bicarbonate 완충용액 (pH 9)을 스폰지에 적셔 공급하였다¹⁴⁾. Pmax는 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 측정하였으며 낮은 광에서의 광합성율은 neutral density filters를 사용하여 조절하였다.

엽록소 형광 측정 : 엽록소 형광은 Xe-PAM fluorometer (Heinz Walz, Effeltrich, Germany)를 이용하여 측정하였다. UV-B 스트레스 유도 후 잎절편을 잎 디스크 전극 chamber안에서 30분 동안 암 적응시킨 후 Fo(반응 중심이 열려있을 때의 형광)와 Fm(암 적응 후 최대 형광)을 측정하였다. 일정 형광 측정광은 xenon-measuring flash lamp를 통하여 조사하였고($0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), actinic light($600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)와 saturation light($3700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)으로는 main control unit에 의해 조절되는 actinic-/saturation

light unit(XE-AL)을 통하여 조사하였다. 엽록소 형광 소멸은 actinic light 조건에서 잎 절편이 지속적으로 광합성을 수행하는 동안 포화광을 조사하여 분석하였다. 환원되어 있던 Q_A 가 산화되면서 엽록소 형광이 감소하는 성분을 광화학 소멸(photochemical quenching, qQ)이라 하고, 틸라코이드 막의 에너지화에 의한 소멸을 에너지 의존성 소멸(energy-dependent quenching, qE), 광계II 복합체의 광저해에 따른 소멸을 광저해 소멸(photoinhibitory quenching, qI)이라 하며, 이때 qE와 qI를 함께 비광화학 소멸(non-photochemical quenching, NPQ)이라 한다¹⁵⁾. 비광화학 소멸 계수는 Schreiber 등¹⁶⁾의 정의에 따라 계산하였다.

$$NPQ(\text{nonphotochemical quenching}) = (F_m - F_m')/F_m'$$

$$\Phi_{PSII}(\text{effective quantum yield of PSII}) = (F_m' - F)/F_m'$$

F_m = maximal fluorescence (dark), 암상태에서 모든 광계II 반응 중심이 닫혀있을 때의 최대 형광

F = actual fluorescence, 광합성이 유도되고 있는 동안의 실제 형광

F'_m = maximal fluorescence (light), 빛이 있는 상태에서 모든 광계II 반응 중심이 닫혀있을 때의 최대 형광

엽록소 정량 : 25 mM HEPES가 들어있는 80% 아세톤 완충용액을 사용하여 잎으로부터 엽록소를 추출하였고 Porra 등¹⁷⁾의 방법에 의하여 총 엽록소량을 계산하였다.

$$\text{Total Chls} = 19.54A_{646.6} + 8.29A_{663.6}$$

결 과

1. 저선량 γ 선을 조사한 콩의 초기생육 조사

저선량 방사선이 콩 종자의 발아와 초기 생육에 미치는 영향을 알아보기 위하여 γ 선을 0 ~ 16 Gy 수준으로 콩 종자에 조사하여 온실재배를 통해 관찰하였다. 파종 후 7일 된 콩 종자의 발아율은 대조구는 75%였으나 2 Gy 조사구는 80%로 대조구에 비해 7% 증가하였다. 파종 20일이 지난 콩 식물체의 초장은 대조구의 경우 37.6 cm인 반면, 4 Gy 조사구는 39.7 cm로 대조구에 비해 5% 증가하였다(Table 1).

2. 저선량 γ 선 조사에 따른 엽록소 함량 및 효소 활성의 변화

대체로 양호한 생육 양상을 보였던 4 Gy 조사구의 엽록소 함량을 조사한 결과 대조구의 경우 총 엽록소 함량이 $109 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 인 반면, 4 Gy 조사구는 $117 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 로 대조구

에 비해 증가하는 경향을 보였다. 한편 엽록소 a/b 는 대조구는 4.08 였고, 4 Gy 조사구는 4.15였다(Table 2).

저선량 방사선 자극에 의해 산화 스트레스에 관여하는 항산화 효소의 활성이 증가된다는 것이 보고된 바 있다¹⁸⁾. 식물은 항산화 물질 혹은 항산화 효소의 활성을 증가시킴으로써 다양한 환경 조건에 적응하게 된다. 따라서 본 실험에서 저선량 γ 선이 콩 잎의 항산화 효소의 활성변화에 어떠한 영향을 미치는지 조사하였다. 단백질 양은 대조구의 경우 37.5 mg/g 인 반면, 4 Gy 조사구는 39.8 mg/g로 대조구에 비해 6% 증가하였다. CAT활성은 대조구가 0.22 unit인 반면, 4 Gy조사구는 0.27 unit 으로 대조구에 비해 25 % 증가하였다. 그러나 POD 활성은 대조구는 3.63 unit였고 4 Gy 조사구는 2.99 unit 으로 저선량에 의한 증가효과는 없었다.

3. 산소 발생

콩 잎에서 광자선속밀도(photon fluence rate, PFR)에 따른 광합성 특성을 조사하기 위하여 광량에 따른 산소발생을 조사하였다. Fig. 2a 에서 보는 바와 같이 대조구와 4 Gy의 γ 선이 조사된 콩의 산소 발생은 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광량에서 포화되는 것으로 나타났다. 포화광에서 각각의 산소 발생은 대조구의 경우 $6.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 4 Gy 조사구는 $7.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 대조구에 비해 1.1 배정도 높았다(Fig. 2a). 호흡률의 경우 대조구는 $0.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 4 Gy 조사구는 $1.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 저선량 γ 선 조사에 의해 호흡율이 증가되는 것을 관찰할 수 있었다(Fig. 2a).

4. UV-B 스트레스에 따른 산소발생의 변화

저선량 γ 선이 조사된 콩 식물체의 UV-B 스트레스에 대한 반응 변화를 조사하기 위하여 산소 발생을 통한 최대 광합성 능(Pmax)을 측정하였다. Pmax는 콩 잎의 산소 발생이 포화되는 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광량에서 측정하였다. Fig. 2b 에서 보는 바와 같이 대조구와 4 Gy의 γ 선이 조사된 콩 잎의 산소 발생을 조사한 결과 대조구는 $6.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 이었고 4 Gy 조사구는 $7.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 였다. 다음으로 UV-B 스트레스를 4시간 동안 유도했을 때 대조구의 경우 산소 발생이 $3.14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 으로 52% 정도 감소되는 반면, 4 Gy 조사구는 $5.07 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 UV-B 스트레스에 의해 31% 정도의 감소를 보이며 대조구에 비해 UV-B 스트레스에 대한 저해 효과가 지연되는 것으로 보였다(Fig. 2b).

5. UV-B 스트레스에 따른 형광 파라미터의 변화

콩 잎의 초기 생육이 증가하고 항산화 효소의 활성이 증가되는 저선량 4 Gy가 조사된 콩 식물체의 UV-B 스트레스에 대한 반응 변화를 알아보기 위하여 UV-B 스트레스를 유도한 뒤 엽록소 형광을 측정하였다. 엽록소 형광은 광합성 기구의 구성요소에 대한 연구뿐만 아니라 환경의 변화에 따른 광합성 및 광합성 기구의 변화를 측정하는데 사용되고 있다. 광계II의 광화학적 효율은 나타내는 F_v/F_m 은 UV-B 스트레스가 진행됨에 따라 감소되는 경향을 보이며 대조구의 경우 UV-B를 4시간 처리하였을 때 F_v/F_m 의 값이 0.35 정도로 55%의 감소를 볼 수 있었다. 반면 4 Gy 조사구는 F_v/F_m 값이 대략 0.48로 UV-B를 처리하지 않는 잎에 비해 39% 감소되어 대조구에 비해 UV-B 스트레스에 대해 덜 민감한 것으로 나타났다(Fig. 3a). UV-B에 대한 손상 정도를 측정하는데 있어 흔히 사용되는 다른 지표로

Fv를 들 수 있는데 스트레스가 진행됨에 따라 감소하는 Fv는 손상된 반응 중심에서 형광 quencher가 형성되기 때문이라고 알려져 있다. 본 실험에서도 UV-B 스트레스가 진행됨에 따라 Fv가 감소되는 경향을 보였으며 UV-B를 4시간 처리했을 때 대조구는 83%가 감소되는 반면, 4 Gy 조사구는 55% 감소되었다(Fig. 3b).

6. 엽록소 형광 소멸의 변화

식물은 흡수된 빛을 광화학 반응에 이용하거나 비광화학적 과정을 통해 에너지를 발산 시키기 때문에 광화학적 소멸과 비광화학적 소멸을 측정하여 콩 식물체의 에너지 분산의 변화에 대해 측정하였다. 환원되어 있던 Q_A가 산화되면서 엽록소 형광이 감소되는 성분을 광화학 소멸이라하며 이것은 광화학적 반응을 통한 흥분 에너지의 재분배를 촉진한다. 비광화학적 소멸은 엽록체의 루멘과 스트로마간의 pH의 차이를 나타내주며 잎의 에너지 상태나 광계II의 광양자 효율을 조절하는데 중요한 역할을 하고 광저해로 인한 손상으로부터 광계II를 보호한다고 보고되고 있다¹⁹⁾. 광학적 소산인 qP는 UV-B 스트레스에 의해 거의 변화가 없었으나 비광화학적 소멸인 NPQ의 경우 감소하는 경향을 보이며 대조구는 UV-B를 4시간 처리했을 때 71% 감소되었고, 4 Gy는 0.52로 32% 감소되는 것으로 나타났다(Fig 4).

감사의 글

본 연구는 과학기술부의 원자력연구개발사업의 일환으로 수행되었음.

참 고 문 헌

1. Luckey, T.D. 1980. Hormesis with ionizing radiation, CRC press, Inc. Boca Raton, Fl.
2. Miller, M.W. and W.M. Miller. 1987. Radiation hormesis in plants. Health Physics. 52: 607-616.
3. Kim, J.S., H.S. Song, J.K. Kim, Y.K. Lee and Y.B. Lee. 1998. Stimulation effect of early growth in crops by low dose radiation. Korean J. Environ. Agri. 17: 156-159.
4. Kim, J.S., Y.K. Lee, H.S. Song, H.S. Park and J.K. Kim. 1999. Effects of low dose ionizing radiation on the growth and yield of soybean cultivars. Korean J. Environ. Agri. 18: 66-69.
5. Kim, J.S., Y.K. Lee, M.W. Back, Y.B. Lee and Y.S. Park. 1999. Influence of the low dose γ -ray radiation on the old seed germination and growth of chinese cabbage. Korean J. Environ. Biol. 17: 11-15.
6. Kim, J.S., Y.K. Lee, H.S. Park, M.H. Back and K.H. Chung. 2000. Effects of low dose gamma radiation on the early growth and physiological activity of

- gourd(*Lagenaria leucantha* L.). Korean J. Environ. Agri. 19: 142-146.
7. Kim, J.S., J.K. Kim, M.H. Back and D.H. Kim. 1999. Effects of low dose γ -ray on the early growth of tomato and the resistance to subsequent high doses of radiation. J. Korean Asso. Radiat. Prot. 24: 123-129.
 8. Kim, J.S., Y.K. Lee, H.S. Park, M.H. Back and D.H. Kim. 2000. Influence of low dose gamma radiation on the growth of maize(*Zea mays* L.) varieties. Korean J. Environ. Agri. 19: 328-331.
 9. Kim, J.S., E.K. Lee, M.H. Back, H.S. Park and K.H. Kim. 1999. Effect of low dose of gamma radiation on the growth of groundnut(*Arachis hypogaea* L.). Korean J. Environ. Biol. 17: 257-261.
 10. Niels W.H. and J.B. Roger. 1970. Manual on Radiation Dosimetry. Mard Dekker Inc. New York.
 11. Bradford M.M. 1976. A rapid sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal Biochem. 72: 248-254.
 12. Aebi, H. 1984. Catalase in vitro. Methods Enzyme. 105:121-126.
 13. Yun B.W., H.G. Hue, S.Y. Kwon, H.S. Lee, J.K. Jo and S.S. Kwak. 1998. Antioxidant enzyme in *Nicotiana* cells containing an *Ipomoea* peroxidase gene. Phytochemistry. 48: 1287-1290.
 14. Öquist, G., W.S. Chow and J.M. Anderson. 1992. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for long-term regulation of photosystem II. Planta 186: 450-460.
 15. Krause G.H. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basis. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 313-349.
 16. Schreiber U, U. Schliwa and W. Bilger. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. Photosynth. Res. 10: 51-62.
 17. Porra R.J., W.A. Thompson and P.E. Kriedemann. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophyll a and b with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll by atomic absorption spectroscopy. Biochim. Biophys. Acta. 975: 384-394.
 18. Conter, A., D. Dupouy, C. Delteil and H. Paniel. 1986. Influence of very low doses of ionizing radiation on *Synechococcus lividus* metabolism during the initial growth phase. Arch. Microbiol. 144: 286-290.
 19. Demmig, B. and W. Klaus. 1988. Characterization of three components of non-photochemical quenching and their response to photoinhibition. In Ecology of photosynthesis in Sun and Shade. J. R. Evans, S. von Caemmerer and W.W. Adams III (eds), CSIRO, Melbourne, pp. 163-177.

Table 1. Growth response of soybean grown from seeds irradiated with different doses of γ radiation.

Dose (Gy)	Germination rate (%)	Seedling height (cm)
0	75.2 $\pm$ 2.2 [†]	37.6 $\pm$ 0.5
2	80.0 $\pm$ 3.6	38.4 $\pm$ 0.6
4	72.0 $\pm$ 3.4	39.7 $\pm$ 0.6
8	75.5 $\pm$ 3.0	35.7 $\pm$ 0.9
16	75.5 $\pm$ 4.0	36.1 $\pm$ 0.8

[†] : mean $\pm$ SE

Table 2. Changes in the chlorophyll contents of soybean from seeds irradiated with different doses of γ radiation.

Dose (Gy)	Total Chls ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$)	Chl a/b
0	109 $\pm$ 5.92 [†]	4.08 $\pm$ 0.44
4	117 $\pm$ 9.93	4.15 $\pm$ 0.13

[†] : mean $\pm$ SE

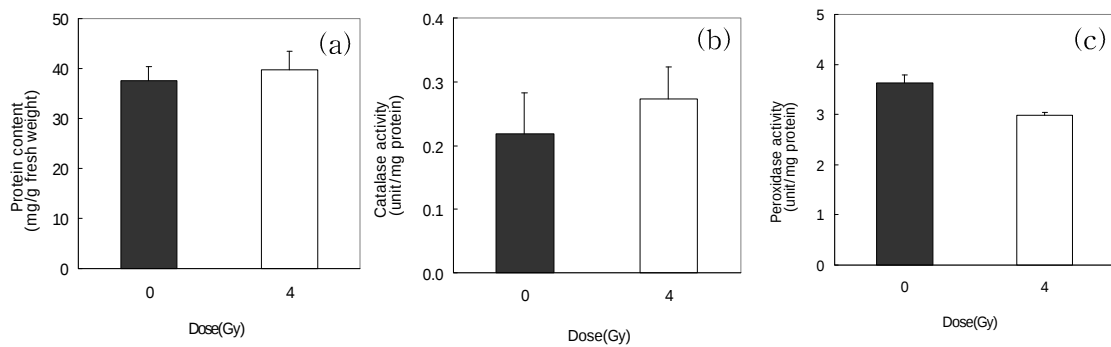


Fig. 1. Enzyme activities of soybean grown from seeds irradiated with different doses of γ radiation at 20 days after planting. Data represents mean $\pm$ SE. (a) ; Protein contents, (b) ; Catalase activity, (c) ; Peroxidase activity.

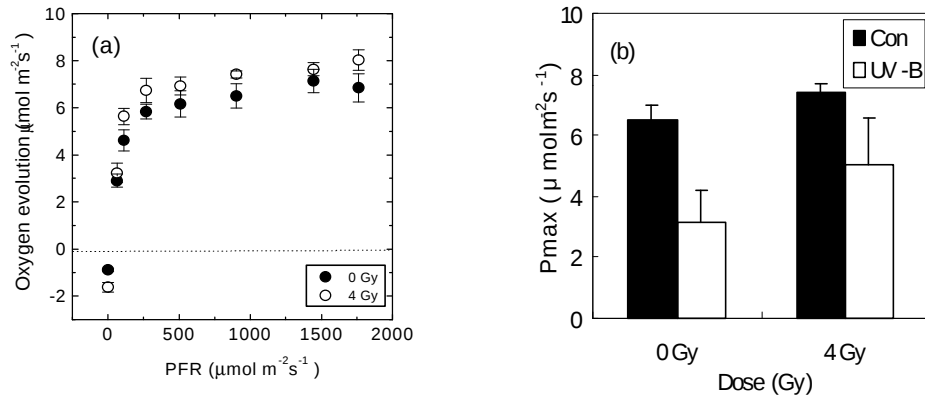


Fig. 2. Change in the O_2 evolution in soybean leaf discs as a function of photon fluence rate (PFR). ●, Control ; ○, 4 Gy treatment(a). Changes in the maximal photosynthetic O_2 evolution (Pmax) in soybean leaf discs with UV-B stress or without stress(Con)(b). UV-B was given at the intensity of $1 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ to the detached leaves. Data presented are mean values $\pm$ S.E. for 3 measurements

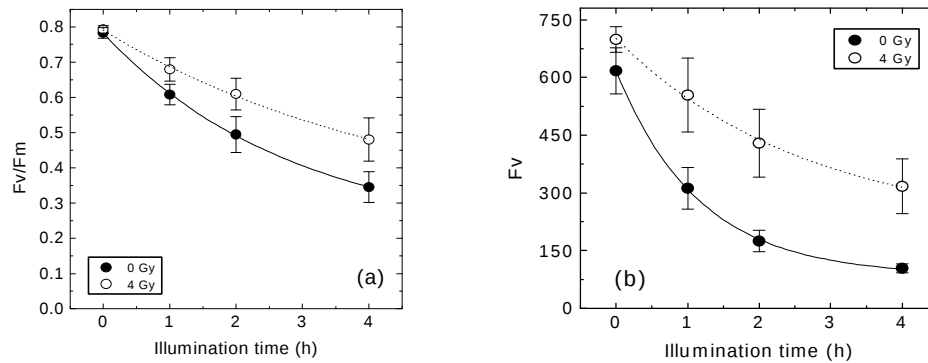


Fig. 3. Changes in the maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) as a function of illumination time(a). Changes in the variable fluorescence of PSII (F_v) as a function of illumination time(b). UV-B was given at the intensity of $1 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ to the detached leaves. ●, Control ; ○, 4 Gy treatment.

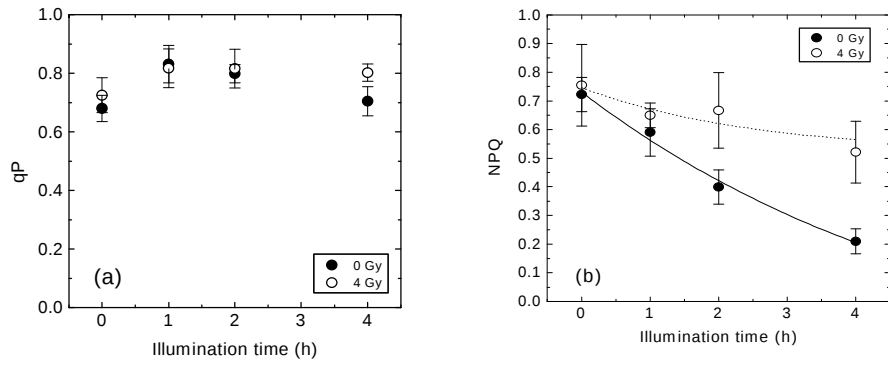


Fig. 4. Changes in the photochemical quenching(a) and changes in the non-photochemical quenching(b) of soybean grown from seeds irradiated with different doses of γ radiation. UV-B was given at the intensity of $1 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ to the detached leaves. ●, Control ; ○, 4 Gy treatment.