

보리 葉綠體의 電子傳達과 光燐酸化 活性에 미치는 Zn^{2+} 의 영향

金 知 淑·洪 英 男·權 寧 命
(서울대학교 自然科學大學 植物學科)

Effects of Zn^{2+} on the Activities of Electron Transport and Photophosphorylation of Barley Chloroplasts

Kim, Ji Sook, Young-Nam Hong and Young Myung Kwon
(Department of Botany, Seoul National University, Seoul)

ABSTRACT

The degree of Zn^{2+} effect on the photosynthetic electron transport and photophosphorylation activities in barley chloroplasts has been tested. Zn^{2+} treatment was done in the 2 ways. One was that it was added into the chloroplasts suspensions isolated from the plants grown under the normal Zn^{2+} level ($10^{-6}M$). The other was that the different concentrations of Zn^{2+} was applied in each growth medium. Then, it was not added into the chloroplasts suspensions isolated from the plants. PS II activity in both way of the treatments was more severely inhibited than PS I by the increment of Zn^{2+} concentration. The photophosphorylation activity measured by pH measurement was gradually decreased with the increase of Zn^{2+} concentration in both ways, too. However, it was shown that Mn^{2+} could be near fully overcome the inhibitory effect of Zn^{2+} in PS II, and Mg^{2+} could also reduce the Zn^{2+} inhibition in the photophosphorylation. In the low concentrations of Mg^{2+} (3 to $5 \times 10^{-3}M$) in the suspension, Zn^{2+} ($2 \times 10^{-5}M$) could increase the activity of photophosphorylation. As compares to other cations, Zn^{2+} caused less inhibitory effect on the photophosphorylation activity than Cu, Cd, but more than Pb and Ni. It may be assumed that a complex from reaction of Zn^{2+} and mercaptoethanol was produced and it could reduce the stability of CPI band during SDS-PAGE.

緒 論

아연(Zn)은 식물생활에 중요한 必須微量元素로서, 식물에 대한 이의 공급이 부족되면 組織의 黃白化는 물론 잎의 變形이 일어나고 病에 걸리기 쉽게 되며(Mengel and Kirkby, 1979), 과다할 경우에도 잎의 형태적인 변화(Rausser, 1973)와 아울러 黃白化가 일어나 전 본 논문은 1983년도 문교부 학술연구조성비에 의한 연구의 일부임.

반적인 생장의 저해가 일어난다(Agrawala *et al.*, 1977; Buchanner, 1973). 한편 Zn^{2+} 은 세포수준에서 미토콘드리아의 電子傳達系를 억제하며(Kleiner, 1974), 광합성에서도 저해효과를 나타낸다.

Zn^{2+} 은 엽록체에서 電子傳達을 억제하여 CO_2 고정을 저하시키며(Hampp *et al.*, 1976), 특히 光系 II (PS II)의 활성을 光系 I (PS I)보다 더 크게 억제함이 알려졌다(Tripathy and Mohanty, 1980). 이러한 전자전달활성에 대한 Zn^{2+} 의 효과는 일반적으로 중금속이온이 가지는 성질인것 같다. 즉 Pb^{2+} 은 PS II에서 酸化反應系와 1차적인 작용을 하는 것이 형광유도실험에서 밝혀졌으며, Mn^{2+} 의 작용부위에 Zn^{2+} 이 관여할 것으로 설명되고 있다(Kimimura and Katoh, 1972; Miles *et al.*, 1972). 그러나 Cu^{2+} 는 엽록체에서 ascorbate의 酸化를 촉진시키고 그 결과 PS I의 활성을 저해하며, 葉綠素蛋白質複合體(CP-complex)의 파괴를 일으켜서 전자전달계의 활성을 억제한다(Samuellsson and Öquist, 1980). 한편 Ni^{2+} 은 Pb^{2+} , Cd^{2+} , 및 Zn^{2+} 의 경우와는 달리 光合成機構의 구조적인 변화를 일으켜 電子傳達의 비가역적인 변화를 일으킨다(Tripathy *et al.*, 1981).

이와 같이 Zn^{2+} 을 비롯한 중금속이온이 광합성에 미치는 저해적인 영향을 조사함에 있어 이의 범위가 CO_2 의 고정능이나 電子傳達의 활성변화 등 일부에 국한되고 있는 바, 본 실험에서는 보리잎의 엽록체를 사용하여 전자전달 및 광인산화에 미치는 Zn^{2+} 의 영향을 조사하였다.

材料 및 方法

材料의 準備. 시료인 보리種子(品種名; 백동)를 Kwon and Yoo (1984)의 방법으로 발아시켜 배양하였다. 배양액은 2일마다 갈아 주었으며 pH는 5.5로 조절하였고 Zn^{2+} 는 사용직전에 배양액에 첨가하였으며, 대조구에도 $10^{-6}M$ 의 Zn^{2+} 이 포함된 것을 사용하였다.

電子傳達系의 活性測定. 보리잎의 엽록체분리와 전자전달계의 활성측정은 Lee *et al.* (1983)의 방법에 의하였다. 빛의 존재하에서 엽록체부유액의 산소소비와 방출을 酸素電極法으로 측정하고, 얻어진 결과를 Binder and Bachofen (1979)의 식에 따라 산소량으로 계산하였다.

정상조건에서($10^{-6}M$ Zn) 자란 잎에서 분리한 엽록체에 Zn^{2+} 을 첨가할 때에는 電子傳達活性을 측정하기 직전에 행하였고, Zn^{2+} 이 과량으로 존재하는 조건에서($10^{-6}M$ 이상) 자란 잎의 엽록체의 경우에는 엽록체분리과정이나, 전자전달계 또는 광인산화활성을 측정할 때에도 Zn^{2+} 의 첨가없이 실험을 하였다.

光磷酸化活性의 測定. 먼저 光照射時에 엽록체부유액에서 일어나는 pH의 변화를 Dilley (1972)의 방법을 기초로한 Lee *et al.* (1983)의 방법으로 측정하였으며, 이때 부유액에서 일어난 酸性度の 변화는 Nishimura *et al.* (1962)의 방법에 따라 계산하였다.

光磷酸化活性은 $ADP + Pi \rightarrow ATP$ 의 반응이 일어날때 H^+ 의 소비가 일어나는 것을 별도의 증폭장치가 부착된 pH meter로 측정하고, 그 결과로부터 ATP生成量을 산출하였다(Nishimura *et al.*, 1962). 이 실험에서 pH변화를 측정하기 이전에 반드시 부유액의 pH가 光照射에 의하여 적절한 수준으로 상승하는지를 확인하였다.

分離葉綠體를 사용한 모든 실험은 엽록체의 분리후 2시간 이내에 완료하였으며, 전기영동실험은 Laemmli(1970)의 방법을 변형시킨 Lee *et al.* (1983)의 방법에 따랐고 葉綠素含量은 Holden(1965)의 방법으로 측정하였다.

結果 및 考察

電子傳達系에 미치는 Zn²⁺의 影響. Zn²⁺이 과량으로 공급된 조건에서 생육된 보리잎의 분리엽록체에서의 전자전달활성 측정결과, 3×10⁻³M Zn²⁺일때 PS II + PS I의 경우 대조구에 비하여 58%가 억제되었으며 PS II만의 활성은 57% 그리고 PS I은 4.6%의 억제를 각각 보였다(Table 1).

이로서 葉綠體의 電子傳達系가 Zn²⁺에 의하여 그 활성이 억제를 받는 것은 PS II의 활성이 저해되기 때문이라 할 수 있으며, 이러한 현상은 정상조건에서 생육된 잎에서 분리한 엽록체의 경우, 3×10⁻³M Zn²⁺의 수준에서 PS II + PS I의 活性이 25%, PS II는 28% 그리고 PS I은 2%만큼 저해된 결과에서도 찾아 볼 수 있다(Table 2). 또한 PS II의 활성이 선택적으로 저해되는 것은 Cu²⁺와 Pb²⁺ 등의 실험에서도 관찰된 바 있다(Cedeno-Maldonado

Table 1. Electron transport activities in chloroplasts isolated from barley leaves grown under the different Zn²⁺ concentrations. The activity was measured as O₂ evolution (PS II + PS I and PS II) and O₂ uptake (PS I)

ZnSO ₄ M	Electron transport activities, μmole O ₂ /mg chl·h		
	PS II + PS I (H ₂ O→FeCy)	PS II (H ₂ O→p-PD+FeCy)	PS I (Asc+DCPIP→MV)
Control(10 ⁻⁶)	150.1 ± 9.17	149.7 ± 9.14	174.4 ± 8.15
10 ⁻⁵	147.1 ± 10.42 (2.0)	148.4 ± 10.83 (0.9)	174.5 ± 10.30(0.5)
10 ⁻⁴	134.4 ± 8.15(10.5)	135.4 ± 6.99 (9.6)	172.6 ± 6.91(1.6)
10 ⁻³	102.3 ± 9.64(31.8)	102.4 ± 7.31(31.6)	170.8 ± 3.01(2.6)
2×10 ⁻³	76.2 ± 6.01(49.2)	80.3 ± 6.41(46.4)	169.8 ± 1.04(3.5)
3×10 ⁻³	62.9 ± 9.04(58.1)	63.3 ± 6.79(57.7)	167.3 ± 2.47(4.6)

(): inhibition % to the control.

Each data represents the mean from 4 experiments.

Table 2. Electron transport activities in chloroplasts isolated from barley leaves grown under normal Zn²⁺ level(10⁻⁶M). Various Zn²⁺ levels in the medium of isolated chloroplasts were adjusted just before the activity measurement. The activity was measured as O₂ evolution(PS II + PS I and PS II) and O₂ uptake(PS I)

ZnSO ₄ M	Electron transport activities, μmole O ₂ /mg chl·h		
	PS II + PS I (H ₂ O→FeCy)	PS II (H ₂ O→p-PD+FeCy)	PS I (Asc+DCPIP→MV)
None(Control)	121.5 ± 6.49	161.4 ± 7.91	190.3 ± 3.94
10 ⁻³	106.4 ± 4.18(12.4)	140.4 ± 4.43(13.0)	188.8 ± 4.13(0.8)
2×10 ⁻³	102.1 ± 5.39(16.0)	134.9 ± 5.99(16.4)	187.5 ± 2.49(1.5)
3×10 ⁻³	90.7 ± 6.13(25.3)	115.0 ± 8.40(28.7)	186.5 ± 3.74(2.0)
4×10 ⁻³	40.4 ± 3.99(66.7)	53.6 ± 5.41(66.8)	184.4 ± 2.79(3.1)
5×10 ⁻³	17.0 ± 4.15(86.0)	34.5 ± 3.11(78.6)	174.0 ± 2.84(8.6)

(): inhibition % to the control.

Each data represents the mean from 4 experiments.

and Swarder, 1972; Homer *et al.*, 1981).

生育期間에 처리한 Zn^{2+} 은 植物體에 의한 다른 염류의 吸收와 체내에서의 이들의 이용에 영향을 미칠 것이며(Rausser, 1973), 특히 Mn^{2+} 의 경우 현저한 흡수저하로 酸素放出에 관련된 電子傳達系의 活性이 저해를 받을수 있다(Singh and Steenberg, 1974). 한편 생육기간에 Zn^{2+} 을 첨가한 후 葉綠體의 分離과정과 전자전달계의 활성측정실험에서는(Table 1), Zn^{2+} 의 첨가가 없어도 저해효과가 처리농도의 증가에 따라 증가하는 것으로 보아 Zn^{2+} 은 葉綠體와 매우 강한 결합을 하며 그 결과 저해가 지속적으로 나타나는 것 같다.

또한 식물체내에 吸收된 과량의 Zn^{2+} 은 thylakoid에서 Mn^{2+} 과 치환될 수 있으며 그 결과로 酸素發生系에 관여하는 효소 등의 활성변화 또는 불활성화가 일어나 PS II의 활성이 억제되는 것으로 해석된다(Takahashi and Asada, 1976; Miller and Cox, 1983). 이와 같은 생각은 정상조건($10^{-6}M Zn^{2+}$ 에서 생육된 보리잎에서 분리한 엽록체)에 있는 엽록체에 Zn^{2+} 을 가할때 일어나는 PS II의 억제가 Mn^{2+} 의 첨가로 회복될 수 있으며 회복정도는 첨가하는 Mn^{2+} 의 농도에 따라 달라져서 $10^{-3}M Mn^{2+}$ 일때 94%의 회복이 가능한 결과에 바탕을 두고 있다(Fig. 1).

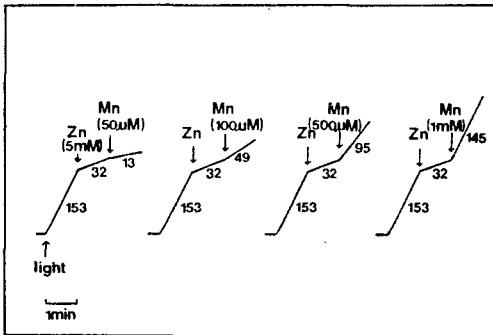


Fig. 1. Recovery of Zn^{2+} -inhibited O_2 evolution (PS II) in isolated chloroplasts of barley leaf by the addition of Mn^{2+} .

이러한 저해는 電子傳達의 경우보다(Table 1) 억제의 정도가 큼을 알 수 있다. 한편 정상 조건에서 자란 잎에서 분리한 엽록체에 Zn^{2+} 을 첨가하였을 때에도 역시 전자전달보다

따라서 Zn^{2+} 에 의한 電子傳達 活性抑制는 주로 PS II에 대한 Zn 과 Mn 의 경쟁적인 작용에 의하여 나타나는 결과이며, 특히 산소발생기구에 강하게 결합된 Mn 도 가역적으로 Zn 과 어느 정도 치환될 수 있는 것으로 해석된다.

光磷酸化活性에 미치는 Zn^{2+} 의 影響. 과량의 Zn^{2+} 이 첨가된 조건에서 자란 보리잎의 分離葉綠體에서의 광인산화활성은 $10^{-4}M Zn^{2+}$ 일때 $61.3 \mu\text{mole ATP/mg chl}\cdot\text{h}$ 로 대조구에 비하여 43%가 억제되었다(Table 3). 이

Table 3. Photophosphorylation activity in chloroplasts isolated from barley leaves grown under the different Zn^{2+} concentration

$ZnSO_4$	Photophosphorylation		Inhibition %
	M	ΔpH	
Control(10^{-6})	0.204	107.5 ± 4.14	—
10^{-5}	0.196	103.3 ± 5.49	3.9
10^{-4}	0.116	61.3 ± 7.41	43.0
10^{-3}	0.078	41.3 ± 6.36	61.6
2×10^{-3}	0.052	27.5 ± 4.59	74.4
3×10^{-3}	0.033	17.4 ± 5.14	83.8

Each data represents the mean from 4 experiments.

Table 4. Photophosphorylation activity in chloroplasts isolated from barley leaves grown normal Zn²⁺ level(10⁻⁶M). Various Zn²⁺ levels in the medium of isolated chloroplasts were adjusted just before the activity measurement

ZnSO ₄ M	Photophosphorylation		Inhibition %
	ΔpH	μmole ATP formed/mg chl·h	
None(control)	0.297	115.9±3.45	—
10 ⁻⁶	0.278	108.5±5.73	6.4
5×10 ⁻⁶	0.253	99.0±2.84	14.6
10 ⁻⁵	0.211	82.5±3.15	28.8
2×10 ⁻⁵	0.169	66.1±5.37	43.0
5×10 ⁻⁵	0.127	49.7±4.54	57.1
10 ⁻⁴	0.081	31.8±3.69	72.6
5×10 ⁻⁴	0.042	16.5±4.97	85.8
10 ⁻³	nil	nil	100.0

Each data represents the mean from 4 experiments.

민감한 저해효과를 보였다(Table 2 및 4). 즉 10⁻⁶M Zn²⁺처리구에서 저해가 나타나기 시작하여 10⁻⁴M Zn²⁺에서는 72%의 억제 가 일어나 ATP의 生成量은 31.8 μmole/mg chl·h에 불과하였다.

그러나 각 電子傳達能 및 光磷酸化活性에 있어서 저해정도의 차는 서로 비교해서 설명하기는 어려울것 같다. 왜냐하면 완전히 다른 두 조건하의 실험이므로 여러가지 복잡한 要因이 작용하리라 여겨지기 때문이다.

Fig. 2에서는 Mg²⁺이 光磷酸化反應에서 최적농도인 5mM(5×10⁻³M)보다 높아지면 저해적으로 작용함을 알 수 있다. 최적농도보다 낮은 농도일 때 Zn²⁺(2×10⁻⁵M)을 첨가하면 저해를 9%까지 회복시킬수 있었는데 이것으로 보아 Zn²⁺은 광인산화에서 Mg²⁺과 競爭的으로 작용하며, 어느 범위내에서는 Zn²⁺이 Mg²⁺의 作用을 대신할 수 있는 것을 알았다.

Zn²⁺에 의한 光磷酸化의 억제가 주로 Mg²⁺과의 경쟁이 아닌 thylakoid를 中心으로 한 H⁺의 농도구배변화에 원인이 있는 것 인지를 알아본 결과 10⁻⁴M Zn²⁺의 첨가로 ΔpH는 대조구보다 0.066적었으며, 부유액에서 소실되는 H⁺의 양은 대조구보다 40%나 낮아졌다(Table 5). 이와 같은 ΔpH의 변화를

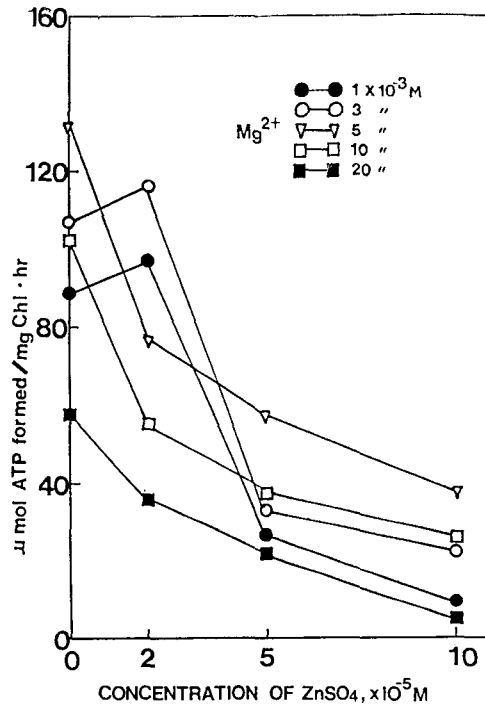


Fig. 2. Interaction between Zn²⁺ and Mg²⁺ on the photophosphorylation of chloroplasts isolated from barley grown under normal 10⁻⁶M Zn²⁺ level.

Table 5. Effect of $ZnSO_4$ on the light-induced proton uptake of barley chloroplasts isolated from the leaves grown under the normal Zn^{2+} level($10^{-6}M$)

$ZnSO_4$ M	ΔpH	Acidity change ng H^+ ion/mg chl	Inhibition %
None(control)	0.164	507.3	—
10^{-6}	0.159	492.1	3.0
5×10^{-6}	0.153	475.3	6.3
10^{-5}	0.145	448.9	11.5
2×10^{-5}	0.131	405.3	20.1
5×10^{-5}	0.102	317.1	37.5
10^{-4}	0.098	305.9	39.7
5×10^{-4}	0.088	274.4	45.9
10^{-3}	0.081	251.6	50.4

Table 4와 비교하면 Zn^{2+} 이 H^+ 펌프(電子傳達系)나 thylakoid의 H^+ 투과성의 변화를 일으켜 ATP生成이 억제되는 것으로 해석하기는 매우 어려운것 같다. 다만 Table 4에서 $10^{-3}M$ Zn^{2+} 일때의 저해는 全的으로 ΔpH 의 形成이 이루어지지 못한 것이 원인이 되고 있음이 확실하다. 이때에는 電子傳達의 活性은(PS II + PS I) 12%의 억제만을 보였으므로 H^+ 펌프의 억제보다는 thylakoid가 보이는 H^+ 투과성이 변한 것이 주원인이라 해석할 수 있을 것 같다. 한편 Cu^{2+} 는 CF_1 (chloroplast coupling factor 1)의 SH基와 반응하여 ATP生成을 저해하는 것으로 보고되고 있다(Uribe and Stark, 1982). 본 실험에서도 Zn^{2+} 과 Mg^{2+} 의 상호관련성이 밝혀졌고(Fig. 2), CF_1 에서 $Mg-ADP$ 복합체형성이 Zn^{2+} 의 영향을 받을 수 있으며, 또한 SH基에 대한 親化력이 큰것으로 미루어(Jocelyn, 1972), Zn^{2+} 에 의한 光磷酸化反應의 억제는 여러가지 저해적인 반응의 복합적 결과라 하겠다.

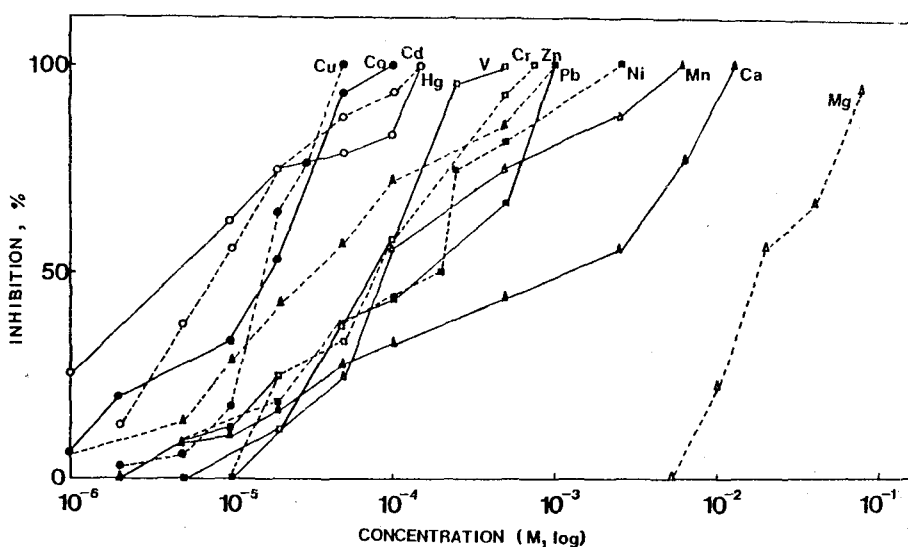


Fig. 3. Effect of various cations on the photophosphorylation of barley chloroplasts.

電子傳達과 光磷酸化에 미치는 Zn²⁺의 영향을 견주어보면 이와 같은 현상이 *in vivo*에서도 같이 일어난다면 Zn²⁺에 의한 광합성의 저해는 주로 광인산화에서의 억제가 주원인일 것으로 보인다.

光磷酸化反應에 미치는 Zn²⁺의 영향을 다른 陽이온들과 비교해본 결과(Fig. 3), 저해의 유효농도(I₅₀)가 Cd은 8.4×10⁻⁶M, Hg은 4.8×10⁻⁶M로 가장 낮았고, Ca은 1.1×10⁻³M, Mg은 1.8×10⁻³M로 제일 높았으며, 그외의 것들은 모두 1.6~8.4×10⁻⁵M의 범위에 분산되어 있었다. 그러나 V, Cr, Mn은 7.4~8.4×10⁻⁵M로서 Cu, Co, Pb, Ni, Zn의 경우(1.6~3.0×10⁻⁵M)보다 저해효과가 낮음을 알 수 있다.

CP複合體의 安定性에 미치는 Zn²⁺의 影響. 光化學反應系에서 葉綠素를 중심으로 한 구조적인 내용에 미치는 Zn²⁺의 作用性을 보기 위하여 CP複合體를 전기영동으로 분획한 결과(Fig. 4) 분리염록체에 첨가한 Zn²⁺

의 농도가 증가할 때 CP I이 선택적으로 현저히 소실됨을 알았다. CP I은 PS I의 기능을 가진 것으로서(Anderson *et al.*, 1978), Table 1과 Table 2에서는 Zn²⁺에 의하여 그 活性이 5% 정도의 저해를 입었을 뿐이며, 보다 큰 저해를 입었던 PS II의 분획인 CPa와 LHCP(light harvesting chlorophyll protein complex)는 CP I과 비교할 때 상대적인 安定性이 높은 것으로 나타났다. 이러한 결과의 원인을 구명코져 각각의 실험에서 사용된 反應液의 조성을 비교하였다. 그 결과 전기영동에 사용하는 염록체표품에는 mercaptoethanol이 들어 있으며, 부유액에서 이것을 제거하면 (Fig. 4 e 및 f), Zn²⁺의 농도가 높아져도 결코 CP I의 완전소실은 일어나지 않았다. 한편 分離葉綠體를 실험조건에서 5분간 방치한 후 전기영동을 하면(Fig. 4g) CP I의 소실뿐 아니라 LHCP와 CPa도 변하였다. 그러나 이때 전기장의 영향은 결코 없었다. 이와 같은 결과는 Zn²⁺이 thiol계 化合物과 複합물을 형성할 수 있어서(Panchal and Bhattacharya, 1972), 이 複합물이 전기영동과정에서 CP複合체중 특히 CP I의 安定性을 특이하게 저하시키기 때문에 gel상에서 CP I의 소실이 현저하게 일어나는 것으로 해석된다.

지금까지의 논의에서 Zn²⁺은 보리염록체에서 電子傳達系의 활성보다는 光磷酸化活性을 더 크게 억제하였으며, mercaptoethanol과의 반응산물은 특히 CP I의 安定性을 크게 저하시켰다고 정리할 수 있겠다.

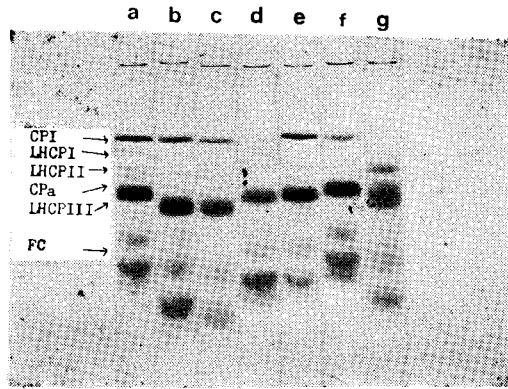


Fig. 4. CP-complexes separated by SDS-PAGE from barley seedlings. a; control, b; mercaptoethanol+Zn²⁺(1mM), c; mercaptoethanol+Zn²⁺(2mM), d; mercaptoethanol+Zn²⁺(4mM), e; -mercaptoethanol, -Zn²⁺, f; -mercaptoethanol, +Zn²⁺(4mM), g; preincubation with mercaptoethanol+Zn(4mM). Unevenness of front line resulted from distance difference between electron pole and each gel tube on the structure of electrophoresis kit(rectangular form).

摘 要

Zn²⁺이 엽록체의 광합성계에 미치는 영향을 구명코저 보리 葉綠體를 사용하여 電子傳達, 光磷酸化反應의 活性測定 및 電氣泳動에 의한 CP 복합체의 안정성을 조사하였다. Zn²⁺은 추출된 分離葉綠體 조건에서 뿐만 아니라, 생육시 반응용액 조건에서도 전자전달, 특히, PS II의 活性을 저해하였으며, 이보다 光磷酸化活性을 더욱 더 크게 저해하였다. 電子傳達能의 저해는 Mn²⁺에 의하여 회복될 수 있었으며, 光磷酸化反應에서 Mg²⁺과 Zn²⁺는 서로 기능상의 경쟁을 나타냈다. 한편 전기영동에서 CP I은 Zn²⁺과 mercaptoethanol이 존재하면 쉽게 파괴됨을 볼 수 있었다.

參 考 文 獻

- Agrawala, S.C., S.S. Bishti and G.P. Sharma. 1977. Relative effectiveness of certain heavy metals in producing toxicity and symptoms of iron deficiency in barley. *Can. J. Bot.* 55: 1299-1307.
- Anderson, J.M., J.C. Waldron and S.W. Thorne. 1978. Chlorophyll-protein complexes of spinach and barley thylakoids. *FEBS Lett.* 92: 227-233.
- Binder, A. and R. Bachofen. 1979. Oxygen evolution and uptake as a measure of the light-induced electron transport in spinach chloroplasts. In *Membrane biochemistry; A laboratory manual on transport and bioenergetics*. Carafori, E. and G. Semenza (eds). Springer-Verlag, Berlin. pp. 144-153.
- Buchaner, M.J. 1973. Contamination of soil and vegetation near a zinc smelter by zinc, cadmium and lead. *Environ. Sci. Technol.* 7: 131-135.
- Cedeno-Maldonado, A. and J.A. Swader. 1972. The cupric ion as an inhibitor of photosynthetic electron transport in isolated chloroplasts. *Plant Physiol.* 50: 698-701.
- Dilley, R.A. 1972. Ion transport (H⁺, K⁺, Mg²⁺ exchange phenomena). In *Methods in Enzymol.* Vol. 24, Colowick, S.P. and N.O. Kaplan (eds). Academic Press, New York. pp. 68-72.
- Hampp, R., K. Beulich and H. Ziegler. 1976. Effects of zinc and cadmium on photosynthetic CO₂-fixation and Hill activity of isolated spinach chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiol* 77: 336-344.
- Holden, M. 1965. Chlorophylls. In *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. T.W. Goodwin (ed). Academic Press, New York. pp. 461-488.
- Homer, J.R., R. Cotton and E.H. Evans. 1981. Changes in photosystem II activity associated with plant tolerance to lead. *Plant Science Letters* 21: 269-274.
- Jocelyn, P.C. 1972. *Biochemistry of the SH group*. Academic Press. London. p. 84.
- Kimimura, M. and S. Katoh. 1972. On the functional site of manganese in photosynthetic electron transport system. *Plant & Cell Physiol.* 13: 287-296.
- Kleiner, D. 1974. The effect of Zn²⁺ ions on mitochondrial electron transport. *Arch. Biochem. Biophys.* 165: 121-125.
- Kwon, Y.M. and S.K. Yoo. 1984. Effects of alantolactone on the activities of electron transports and photophosphorylation in isolated chloroplasts from barley leaves. *Proc. Coll. Natur. Sci., SNU.* 9: 55-60.
- Laemmli, U.K. 1970. Cleavage of structural protein during the assembly of the head of bacteriophage T₄. *Nature* 227: 680-685.

- Lee, C.B., Y.N. Hong, Y.D. Cho, S.H. Lee and Y.M. Kwon. 1983. Development of electron transport and photophosphorylation in greening barley seedlings. *Korean Biochem. J.* 16: 61-71.
- Mengel, K. and E.A. Kirkby. 1979. Principle of Plant Nutrition. International Potash Institute. Bern, Switzerland. pp. 451-461.
- Miles, C.D., J.R. Brandle, D.J. Daniel, O. Chu-Der, P.D. Schnare and D.J. Uhlik. 1972. Inhibition of photosystem II in isolated chloroplasts by lead. *Plant Physiol.* 49: 820-825.
- Miller, M. and R.P. Cox. 1983. Effect of Zn²⁺ on photosynthetic oxygen evolution and chloroplast manganese. *FEBS Lett.* 155: 331-333.
- Nishimura, M., T. Ito and B. Chance. 1962. Studies on bacterial photophosphorylation: III. A sensitive and rapid method of determination of photophosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta* 59: 177-182.
- Panchal, B.R. and P.K. Bhattacharya. 1972. Heterochelates. I. Zinc(II)+nitrilotriacetic acid+mercapto acid systems. *J. Inorg. Nucl. Chem.* 34: 3932-3935.
- Rausser, W.E. 1973. Zinc toxicity in hydroponic culture. *Can. J. Bot.* 51: 301-304.
- Samuelsson, G. and G. Öquist. 1980. Effects of copper chloride on photosynthetic electron transport and chlorophyll-protein complexes of *Spinacia oleracea*. *Plant & Cell Physiol.* 21: 445-454.
- Singh, B.R. and K. Steenberg. 1974. Plant response to micronutrients. III. Interaction between manganese and zinc in maize and barley plants. *Plant and Soil* 40: 655-667.
- Takahashi Masa-aki and K. Asada. 1976. Removal of Mn from spinach chloroplasts by sodium cyanide and binding of Mn²⁺ to Mn²⁺-depleted chloroplasts. *Eur. J. Biochem.* 64: 445-452.
- Tripathy, B.C. and P. Mohanty. 1980. Zinc-inhibited electron transport of photosynthesis in isolated barley chloroplasts. *Plant Physiol.* 66: 1174-1178.
- Tripathy, B.C., B. Bhatia and P. Mohanty. 1981. Inactivation of chloroplast photosynthetic electron transport activity by Ni²⁺. *Biochim. Biophys. Acta* 638: 271-224.
- Uribe, E.C. and B. Stark. 1982. Inhibition of photosynthetic energy conversion by cupric ion. *Plant Physiol.* 69: 1040-1045.

(1985. 1. 22. 接受)