

느타리버섯 중의 광감응성 Mitochondrial ATP Synthase 에 관한 연구

이갑득·민태진*

동국대학교 경주캠퍼스 자연과학대학 화학과

*동국대학교 이과대학 화학과

Studies on the Light-Induced Mitochondrial ATP Synthase in *Pleurotus ostreatus*

Kap-Duk Lee and Tae-Jin Min*

Department of Chemistry, College of Natural Science, Dongguk University, Kyungju 780-350, and

*Department of Chemistry, College of Sciences, Dongguk University, Seoul 100-715, Korea

ABSTRACT: Mitochondria in *Pleurotus ostreatus* was purified by stepped sucrose density gradient centrifugation. The mitochondrial ATP synthase was investigated by various wavelength of the illumination at dark room for 30 min. The mitochondrial ATP synthase activity was stimulated 2.3 fold by 480 nm illumination compared with the broad wavelength group. The mitochondrial ATP synthase activity according to various times of illumination was stimulated 4.2 fold for 15 min at 480 nm compared with the broad wavelength group. The optimum pH and optimum temperature of the mitochondrial ATP synthase were 7.5 and 56°C, respectively. The activity of this enzyme was stimulated by 0.5 mmol Fe²⁺, 1.0 mmol Fe³⁺ and 5.0 mmol K⁺ ion, but inhibited by 0.1 mmol Na⁺ ion.

KEYWORDS: Light-Induced Mitochondrial ATP synthase, *Pleurotus ostreatus*

일반적으로 ATP synthases는 F₁·F₀-ATPase (Racker 등, 1976)로서 수용성 F₁-Group은 α, β, γ, δ, ε와 같은 서로 다른 5종류의 subunit로 구성(Walker 등, 1984)되어 ATP를 ADP와 Pi로 분해시키는 역할을 하는 F₁-ATPase로 작용하고(Kielly, 1953 및 1955), α 및 β subunit는 화학적 촉매 역할을 함을 보고(Amzel 등, 1983; Papa 등, 1984; Senior, 1988)하였다. 이것이 oligomycin sensitivity conferring protein(OSCP)에 의하여 소수성 인산지질인 F₀-group에 결합되어 ADP와 Pi로부터 ATP로 전환시키는 역할을 하는 F₁·F₀-ATPase로 작용(Okamoto 등, 1977; Hatefi, 1985; Senior, 1988)한다. F₀-group은 세포의 내막에 존재하고, H⁺ 이동을 매개하는 역할을 하며, (Walker

등, 1984; Fillingame, 1980; Hoppe 등, 1984; Schneider 등, 1984 및 1987) 최소한 3종류의 subunit로 구성되어 있음이 보고(Vik 등, 1988; Cain 등, 1988)되어 있다. 그 중 1개의 subunit는 N, N'-dicyclohexylcarbodiimide(DCCD)와 결합하는 8 Kda의 단백질질이 보고(Sebald 등, 1981)되어 있다. 또한 ATP synthase에 관한 연구로는 시금치의 엽록체(Arnone 등, 1956; Allen 등, 1958), 쥐의 간(Devlin 등, 1958) 그리고 소의 심장(Hatefi 등, 1958) 중의 mitochondrial ATP synthase에 대해서는 연구 보고되어 있다. 또한 원생 단세포 동물인 나팔벌레로부터 pigment granule을 분리하여 *in vitro*에서 610 nm 빛을 조사함으로써, ATP의 생성이 촉진(Min 등, 1984 및 1985)되

며, *R. rubrum* 에서 추출한 chromatophore 가 빛 존재하에서 ATP를 생성(Yamashita 등, 1967; Frenkel, 1954; Smith 등, 1959)함을 보고하였다. 또한 생명체들의 $F_0 \cdot F_1$ -ATPase의 유전자에 관한 정보로써 이 효소의 α 및 β subunit의 아미노산 서열은 진화과정에서 잘 보존되지만 단백질질 subunit의 구조적 형태는 한정적으로 보존됨이 보고(Walker 등, 1985 및 1987)되어 있다.

버섯은 고등균류에 속하는 음식생물로서 녹색식물의 엽록체나 몇몇 광합성 박테리아에만 존재하는 박테리아성 엽록소와 같은 흡광색소가 없다. 본 연구실에서는 버섯이 빛을 필요로 하는지, 또 필요로 한다면 몇 nm의 빛을, 무엇이 얼마나 필요로 하는지를 알기 위하여 표고버섯 중의 mitochondria를 분리 정제하여 각 파장별 빛을 각각 조사하여 ATP synthase의 활성도를 측정 한 결과 470 nm 빛을 15초 동안 조사하였을 때 그 활성도가 대조구에 비하여 2배 증가함을 보고 (Min 등, 1989^a 및 1989^b)한 바 있다.

본 연구에서는 모든 버섯 중의 mitochondrial ATP synthase가 470 nm 빛에 의하여 활성화 되는지, 아니면 표고버섯 중의 mitochondrial ATP synthase만의 특성인지를 규명하기 위하여 품종이 다른 느타리버섯 중의 mitochondria를 분리 정제하여 이것에 400-700 nm 범위의 빛을 파장별로 각각 조사하여 파장 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase의 활성도 변화, 최적 파장의 빛 조사시간, 최적 파장 및 최적 빛 조사시간 하에서의 최적 pH와 최적 온도 그리고 금속이온 효과를 측정하여, 느타리버섯 중 mitochondrial ATP synthase의 효소적 특성과 파장의 관계를 연구하였기에 이에 보고한다.

材料 및 方法

材 料

본 실험에 사용한 버섯은 경주에서 재배한 느타리버섯(*Pleurotus ostreatus*)를 사용하였고, adenosine-5'-diphosphate (ADP), bovin albumin(BA), 1-amino-2-naphthol-4-sulfonic acid (ANSA), coomassie brilliant blue G-250(CB-

B G-250) 등은 Sigma 제품을, ammonium molybdate (AM), sucrose, phosphoric acid 및 trichloroacetic acid(TCA) 등은 Duksan Pharm. Co. 제품을, 그리고 그 외의 시약은 분석용 특급시약을 사용하였다. 본 실험에 사용한 물은 탈이온 증류수($10^{-7} \Omega \text{ cm}^{-1}$)를 사용하였다.

Mitochondria 분리정제

시료 4,000g을, Blair(1967) 및 Cooper(1969)의 방법을 이용하여 앞서 발표한(Min 등, 1987^a) 방법으로 분리 정제하였고, 전자현미경(Zeiss EM-109)으로 정제도를(Min 등, 1987^a) 확인하여 사용하였다.

파장별 빛 조사

본 실험에서 빛의 조사는 300 W 텅스텐 램프를 광원으로 사용하여 H-20 UV monochromater로 파장별 빛을 조사하여 앞서 발표한 방법(Min 등, 1987^a)과 같이 처리하였다.

파장 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase의 활성도 측정

Mitochondrial ATP synthase의 활성도는 Rorive 등(1972)의 방법을 인용하여, 앞서 발표한(Min 등, 1989^a) 방법에 따라 다음과 같이 실험하였다. 기질용액으로 5 mM ADP 수용액 0.2 ml와 20 mM Pi 수용액 0.2 ml를 정확히 가하고 10 mM Tris-HCl 완충용액(pH 7.2) 0.5 ml를 가하여 37°C에서 3분간 열평형시킨 다음, 각 파장별 빛을 조사한 미토콘드리아성 효소용액 0.1 ml를 가하고, 37°C에서 10분간 반응시킨 후 10% TCA 수용액 2 ml를 가한 다음, syringe 여과(Millipore Co. 제품, hole size $0.4 \mu\text{m}$)하여 효소단백질을 제거한 다음 2.5% AM 수용액 2 ml와 0.25% ANSA 수용액 0.4 ml 및 Tris-HCl 완충용액(pH 7.2) 5 ml를 가하여 30분 발색시킨 다음, 660 nm에서 흡광도(Jasco-Uvidec-66, spectrophotometer)를 측정하여 감소된 Pi 양(Frenkel, 1954; Geller 등, 1960)을 산출하였다. 이 때 복합파장의 빛을 조사하였을 때 측정된 활성도를 대조구로 하였다. 단백질 정량은 Sedmark(1977)법을 인용하여 BA 표준 검량선에 의하여, 시료 0.1 ml당 단백질의 양을 산출하였다. 효소의 비활성도 단위는 37°C pH 7.2하에서 매분당 효소단백질 1 mg이 기질용액으로

부터 1 μmol 의 Pi를 감소시키는 양을 1단위로 하였다.

빛 조사 시간 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase의 활성도 측정

Mitochondria를 최적 파장 470 nm 하에서 10초에서 3600초(60분)까지 각각 변화시켜 빛을 조사한 다음, 위와 동일한 방법으로 효소의 비활성도를 측정하여 최적 빛 조사 시간을 측정하였다. 이때 복합파장의 빛을 조사하여 측정한 활성도를 대조구로 하였다.

빛 조사에 따른 mitochondrial ATP synthase의 최적 pH

위에서 얻은 최적 파장의 빛을 최적 시간 900초(15분) 동안 조사하여 얻은 mitochondrial ATP synthase의 최적 pH는 효소용액에 10 mM Tris-HCl 완충용액의 pH를 7.0에서 9.0까지 각각 변화시켜 37°C에서 5분 동안 정치한 후, 기질을 가하여 위와 같은 방법(Min 등, 1989^a)으로 비활성도를 측정하여 결정하였다.

빛 조사에 따른 mitochondrial ATP synthase의 최적 온도

Mitochondrial ATP synthase의 최적 온도는 최적 파장, 최적 빛 조사 시간 및 이 효소의 최적 pH 조건에서, 효소용액을 50°C에서 70°C까지 각각 변화시켜 각 온도에서 5분 동안 정치한 후, 기질용액을 가하여 10분 동안 반응시켜 위와 같은 방법으로 비활성도를 측정하여 결정하였다.

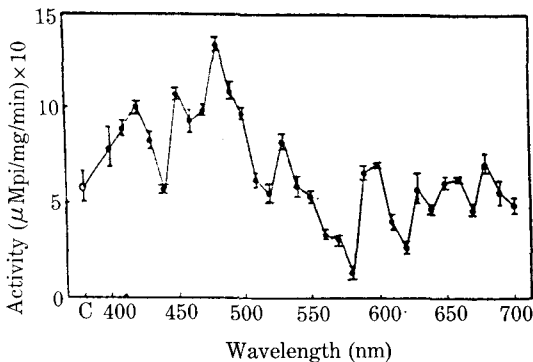


Fig. 1. The change of mitochondrial ATP synthase activity by the illumination of each wavelength for 30 min. ○; broad wavelength (c), ●; illumination of each wavelength.

Mitochondrial ATP synthase의 양이온 효과

최적 파장, 최적 파장의 빛 조사 시간, 최적 pH 및 최적 온도 조건(이하 최적 조건)에서 mitochondrial ATP synthase에 Na⁺, Fe³⁺, Fe²⁺ 및 K⁺를 각각 가하여 5분 동안 정치한 후 기질용액을 가하여 위와 같은 방법으로 활성도를 측정하였다.

結果 및 考察

Mitochondria의 분리정제

Curde mitochondria를 설탕밀도 구배 원심분리법으로 2회 원심분리한 결과(Beckman L-8-55 M ultracentrifuge) 설탕농도 57%에서 glyoxysome, 50% 층에서 proplastids 그리고 44% 층에서 얻은 미토콘드리아를 재차 정제하였다. 이 결과는 포고버섯 중에서 분리 정제한 미토콘드리아(Min 등, 1987^a 및 1989^a)의 결과와 같았다.

파장 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase

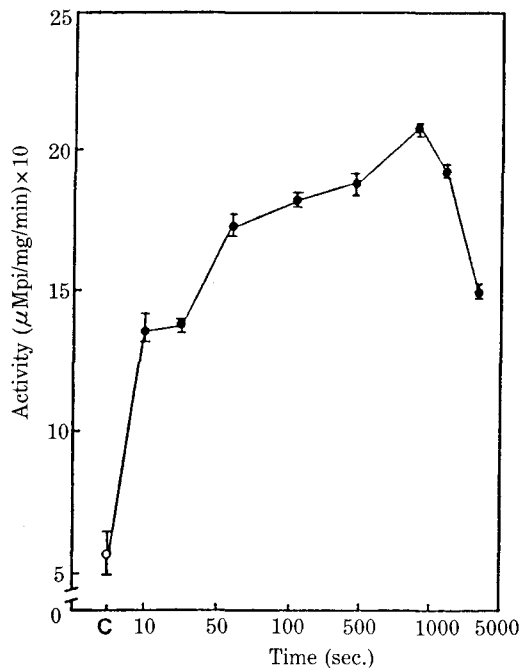


Fig. 2. The change of mitochondrial ATP synthase activity according to various of the illumination times at 480 nm. ○; broad wavelength (c), ●; illumination of each wavelength.

thase의 활성화 측정

각 파장의 빛을 30분 동안 각각 조사하여 얻은 mitochondrial ATP synthase의 활성화도 변화는 Fig. 1과 같다.

Fig. 1에서 보는 바와 같이 각 파장별 mitochondrial ATP synthase 활성화도는 파장 변화에 따라 다양한 변화를 보였으나 480 nm에서 비활성도가 가장 증가하였다. 이는 대조구 5.8 단위에 비하여 13.3 단위로 7.5 단위가 증가하였다.

이로서 느타리버섯의 mitochondrial ATP synthase는 480 nm 빛에 의하여 가장 활성화됨을 알았다.

이는 표고버섯의 mitochondrial ATP synthase의 활성화 파장인 470 nm (Min 등, 1989^a)와는 10 nm의 차이를 보였으나, 같은 청색광 영역의 빛을 필요로 함을 알았다. 이 결과로서 버섯 중의 mitochondrial ATP synthase는 버섯의 종류 및 그 유전자의 형태 변화와는 관계없이 480 nm 및 470 nm (Min 등, 1989^a)의 청색광 영역의 빛에 의하여 활성화되어, 체내 대사가 영위되고 그 광 수용체도 같은 형태임을 예측할 수 있다.

빛 조사 시간 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase의 활성화도 변화

느타리버섯의 mitochondrial ATP synthase가 가장 활성화되는 480 nm에서 빛 조사 시간 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase의 비활성도 변화는 Fig. 2와 같다.

Fig. 2에서 보는 바와 같이 900초(15분) 동안 빛을 조사했을 때가 가장 큰 활성을 보이다가 시간 증가에 따라 점차적으로 비활성도가 감소함을 보여 이 효소는 480 nm의 빛을 900초(15분) 동안 조사하였을 때가 가장 활성화됨을 알았다.

이 결과는, 표고버섯 중 mitochondrial ATP synthase (Min 등, 1989^a)의 470 nm의 청색광 영역의 빛을 15초 동안 조사할 때 가장 활성화되었으나, 느타리버섯에서는 480 nm의 청색광 영역의 빛을 900초 동안 빛을 조사하였을 때 가장 활성화됨을 보이는 것이 크게 상이하였다. 이로서 느타리버섯이나 표고버섯 중의 mitochondrial ATP synthase는 다같이 480 nm 및 470 nm의 청색광에 의하여 활성화되는 같은 종류의 광 수용

체를 가지는 것으로 예측되며, 위 두 청색광에 의하여 각각 활성화되는 빛 조사 시간이 900초(15분)와 15초 (Min 등, 1989^a)로 각각 다른 것은 버섯의 품종에 따른 청색광 광수용체의 위치와 그 분자의 형태가 다른 것으로 예측되며 이에 관한 연구가 더 필요하다고 생각된다.

빛 조사에 따른 mitochondrial ATPase의 최적 pH

최적 파장 480 nm 빛을 조사하여 900초 동안 조사하여 얻은 mitochondrial ATP synthase의 pH 변화에 따른 비활성도 변화는 Fig. 3과 같다.

Fig. 3에서와 같이 최적 광 조사에 따른 mitochondrial ATP synthase의 최적 pH는 7.5였다. 이 결과는 쥐의 간 중 mitochondrial ATP synthase (Cooper 등, 1956)의 최적 pH 7.0과 시금치 엽록체 중의 ATP synthase (Allen 등, 1958)의 최적 pH 8.3과는 서로 상이하였다. 그러나 표고버섯 중에서 순수히 정제한 ATPase (Min 등, 1986)의 pH 7.6와는 유사하였으며, NADH-induced ATP synthase (Yamashita 등, 1967)와 *R. rubrum*의 chromatophore 중의 ATP synthase (Horio 등, 1972) 그리고 표고버섯 중의 광 감응성 mitochondrial ATP synthase (Min 등, 1989^a)의 최적 pH 7.5와는 서로 동일하였다.

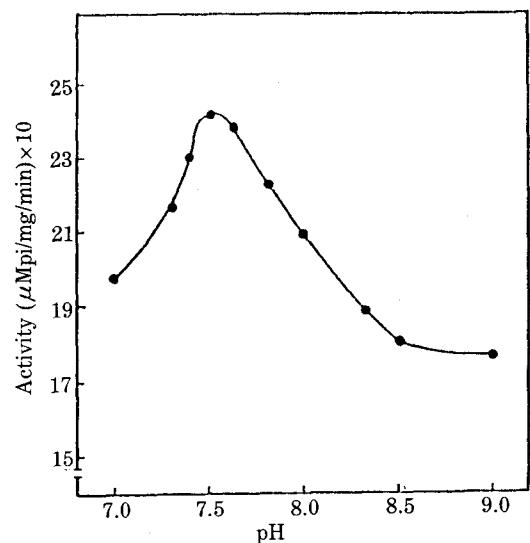


Fig. 3. pH effects of mitochondrial ATP synthase by the illumination at 480 nm for 15 min.

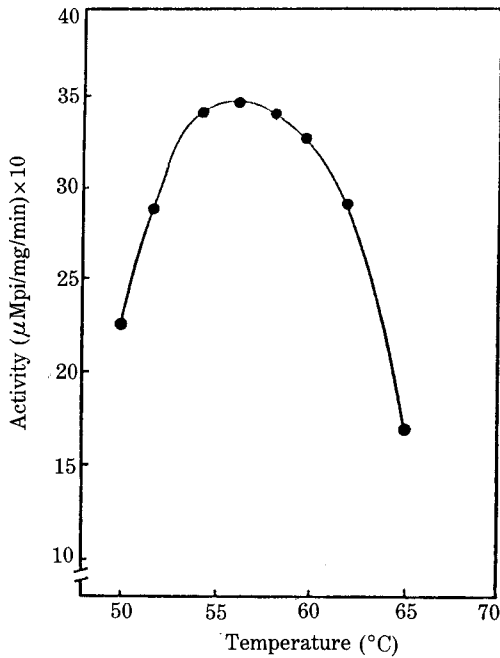


Fig. 4. Temperature effects of mitochondrial ATP synthase on the illumination at 480 nm for 15 min.

Table I. Cation effects of mitochondrial ATP synthase activity after illumination at 480 nm for 900 sec.

Cation	Concentration (mmol)	Relative activity(%)
None		100
Na ⁺	0.1	100
	0.5	100
	1.0	93
	5.0	93
	K ⁺	0.1
0.5		103
1.0		113
5.0		123
Fe ³⁺		0.1
	0.5	127
	1.0	134
	5.0	90
	Fe ²⁺	0.1
0.5		123
1.0		107
5.0		80

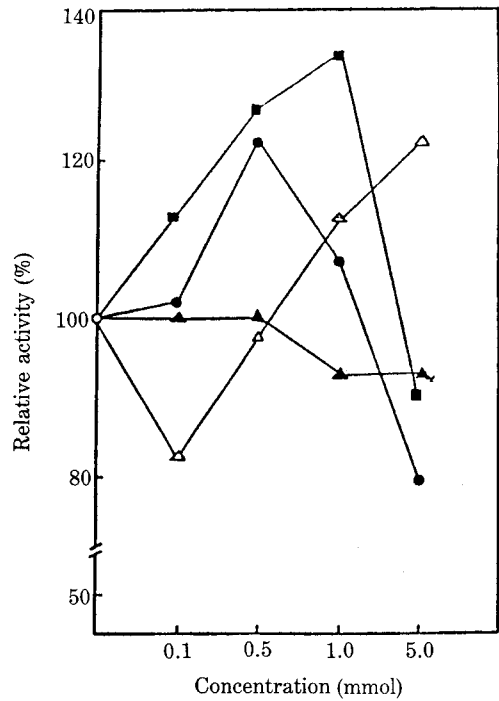


Fig. 5. Effect of metal ions on the mitochondrial ATP synthase activity by the illumination at 480 nm for 15 min. ■; Fe³⁺, ●; Fe²⁺, ▲; Na⁺, △; K⁺

빛 조사에 따른 mitochondrial ATP synthase의 최적 온도

느타리버섯의 mitochondrial ATP synthase의 최적 파장 480 nm, 최적 광 조사 시간 900초 그리고 최적 pH 7.5에서 온도를 50°C에서 65°C까지 각각 변화시켜 측정한 이 효소의 활성도 변화는 Fig. 4와 같고, 이 그림에서 보는 바와 같이 이 효소의 최적 온도는 56°C였다. 이 결과는 포고버섯 중의 광 감응성 mitochondrial ATP synthase (Min 등 1989^a)의 최적 온도 54°C와는 2°C의 차이가 있었다.

최적 조건에서 mitochondrial ATP synthase의 양이온 효과

최적 광 조건으로 빛을 조사한 mitochondrial ATP synthase의 최적 pH 7.5 및 최적 온도 56°C 하에서 측정된 금속이온의 효과는 Table I 및 Fig. 5와 같다. Fig. 5에서 보는 바와 같이 0.5 mmol Fe²⁺, 0.1 mmol Fe³⁺ 및 5.0 mmol K⁺ 이온 농도에서 활성화되었고 이들 이온이 없을 때

의 활성도 100%에 비하여 각각 23%, 34% 및 23% 증가하였으나 Na^+ 이온 효과는 0.5 mmol 이하에서는 효소활성에 영향을 주지 않았으나 1.0 mmol 이상의 농도에서는 7%의 활성을 억제하였다. 이 결과는 포고버섯 중 광 감응성 mitochondrial ATP synthase (Min 등, 1989^a)의 0.5 mmol Fe^{2+} , 1.0 mmol Fe^{3+} 및 0.05 mmol K^+ 이온에 의해 각각 25%, 26% 및 1%의 효소활성이 증가되었으며 0.1 mmol Na^+ 이온에 의해서는 3% 효소활성이 억제된다고 보고한 결과와 비교해 볼 때, 본 실험의 0.5 mmol Fe^{2+} 이온 효과는 서로 동일하였으나, Fe^{3+} , K^+ 및 Na^+ 이온과는 유사한 경향을 보였다. 이 ATP synthase 가 Fe^{3+} 및 Fe^{2+} 이온에 의해서 특이하게 효소활성이 증가 되는 결과는 버섯이 성장하는 그 지역의 토양에 존재하는 철 이온 화합물에 기인하는 것으로 추정된다. 앞으로 mitochondrial ATP synthase 의 480 nm 빛에 흡광하는 물질이 무엇인지를 구명할 예정이다.

摘 要

1. 느타리버섯 중의 미토콘드리아는 설탕농도 44% 층에서 분리 정제된다.
2. 파장 변화에 따른 mitochondrial ATP synthase 의 활성도는 480 nm 의 빛이 조사될 때 가장 크게 증가되었다.
3. 최적 파장 480 nm 의 빛 조사 시간 변화에 따른 활성도는 15분 동안 조사하였을 때 가장 크게 증가하였다.
4. 위의 최적 빛 조사 조건에서 이 효소의 최적 pH 는 7.5, 최적 온도는 56°C 였다.
5. 최적 광 조건에서 얻은 이 효소는 Fe^{3+} , Fe^{2+} 그리고 K^+ 이온에 의하여 활성화되었으나, Na^+ 이온에 의해서는 억제되었다.

參考文獻

- Allen, M.B., Whatley, F.R. and Arnon, D.I. (1958): Photosynthesis by isolated chloroplasts (VI). *Biochim. et Biophys. Acta.* **27**: 16-23.
- Amzel, L.M. and pedersen, P.L. (1983): Proton ATPase; structure and mechanism. *Ann. Rev. Biochem.* **52**: 801-824.
- Arnon, D.I., Allen, M.B. and Whatley, F.R. (1956): Photosynthesis by isolated chloroplasts (VI). *Biochim. et Biophys. Acta.* **20**: 449-461.
- Blair, P.V. (1967): The large-scale preparation and properties of hart mitochondria from slaughterhouse material. *Methods Enzymol.* **10**: 78-81.
- Cain, B.D. and Simoni, R.D. (1988): Interaction between Glu-219 and His-245 within the a subunit of F_1F_0 -ATPase in *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.* **263**: 6606-6612.
- Catterall, W.A. and Pedersen, P.L. (1971): Adenosine triphosphatase from rat liver mitochondria. *J. Biol. Chem.* **246**: 4987-4994.
- Cooper, T.G. and Beevers, H. (1969): Mitochondria and glyoxysomes from castor bean endosperm enzyme constituents and catalytic capacity. *J. Biol. Chem.*, **244**: 3507-3513.
- Devlin, T.M. and Lehninger, A.L. (1958): The preparation of phosphorylating subfragments of rat liver mitochondria with digitonin. *J. Biol. Chem.*, **233**: 1586-1588.
- Fillingame, R.H. (1980): The proton-translocating pumps of oxidative phosphorylation. *Ann. Rev. Biochem.* **49**: 1079-1113.
- Frenkel, A. (1954): Light-induced phosphorylation by cell-free preparations of photosynthetic bacteria. *J. Am. Chem. Soc.* **76**: 5568-5574.
- Geller, D.M. and Lipmann, F. (1960): Photophosphorylation in extracts of *Rhodospirillum rubrum*. *J. Biol. Chem.* **235**: 1478-1484.
- Hatefi, Y. and Lester, R.L. (1958): Studies on the mechanism of oxidative phosphorylation (III). *Biochim. Biophys. Acta.* **27**: 83-88.
- Hatefi, Y. (1985): The mitochondrial electron transport and oxidative phosphorylation system. *Ann. Rev. Biochem.* **54**: 1015-1069.
- Horio, T., Horiuti, Y., Yamamoto, N. and Nishikawa, K. (1972): Light-Influenced ATPase activity: Bacteria. *Methods. Enzymol.* **24**: 96-103.
- Hoppe, J. and Sebald, W. (1984): The proton conducting F_0 -part of bacterial ATP synthases. *Biochim. Biophys. Acta.* **768**: 1-27.
- Housteck, J. and Drahota, Z. (1977): Purification and properties of mitochondrial ATPase of hamster brown adipose tissue. *Biochem. et Biophys. Acta.* **484**: 127-139.
- Kielly, W.W. and Kielly, R.K. (1953): A specific adenosine triphosphatase of liver mitochondria.

- dria. *J. Biol. Chem.* **200**: 213-222.
- Kielly, W.W. (1955): Mitochondrial ATPase. *Methods Enzymol.* **2**: 593-598.
- Leonard, R.T. and Vander-woude, W.J. (1976): Isolation of plasma membranes from corn roots by sucrose density gradient centrifugation. *Plant Physiol.* **57**: 105-114.
- Min, T.J. and Song, P.S. (1984): Chemical actinometric determination of ATP in stentor coeruleus. *Photochem. Photobiol.* **39**: 76-83.
- Min, T.J., Lee, W.G. and Park, S.S. (1989): Studies on the development of photoreceptor in the nonchromatophore organisms (III). *Kor. J. Mycol.* **17**: 1-8.
- Min, T.J. and Song, P.S. (1985): Light-induced variation in cellular ATP level of stentor coeruleus. *Photochem. Photobiol.* **41**: 120S.
- Min, T.J., Cho, S.W. and Park, S.S. (1987^a): Studies on the development of photoreceptor in the nonchromatophore organisms (I). *Kor. J. Mycol.* **15**: 217-223.
- Okamoto, H., Sone, N., Hirata, H. and Kagawa, Y. (1977): Purified proton conductor in proton translocating ATPase of a thermophilic bacterium. *J. Biol. Chem.* **252**: 6125-6131.
- Papa, S., Altendorf, K., Ernster, L. and Packer, L.(eds.) (1984): H⁺-ATPase (ATP synthase): Structure, Function, Biogenesis. ICSU press, Miami/Adriatica Editrice, Bari.
- Racker, E. (1976): The possible organization of the polypeptides of F₁-F₀-ATPase. *Trends Biochem. Sci.* **1**: 244-255.
- Rorive, G. and Kleinzeller, A. (1972); The effect of ATP and Ca²⁺ on the cell volume in isolated kidney tubules. *Biochim. Biophys. Acta.* **274**: 226-239.
- Schneider, E. and Altendorf, K. (1984): The proton-translocating portion (F₀) of the *E. coli* ATP synthase. *Trends Biochem. Sci.* **9**: 51-53.
- Schneider, E. and Altendorf, K. (1987): Bacterial-5-triphosphate synthase (F₁F₀): Purification and reconstitution of F₀-complexs and biochemical and functional characterization of their subunits. *Microbiol. Rev.* **51**: 477-497.
- Sedmark, J.J. and Grossberg, S.E. (1977): A rapid, Sensitive and versatile assay for protein using coomassie brilliant blue G-250. *Anal. Biochem.* **79**: 544-552.
- Sebald, W. and Hoppe, J. (1981): On the structure and genetics of the proteolipid subunit of the ATP synthase complex. *Curr. Top. Bioenerg.* **12**: 1-64.
- Senior, A.E. (1988): ATP synthesis by oxidative phosphorylation. *Physiol. Rev.* **68**: 177-231.
- Smith, L. and Baltcheffsky, M. (1959): Respiration and light-induced phosphorylation in extracts of *R. rubrum*. *J. Biol. Chem.* **234**: 1575-1579.
- Vik, S.B., Cain, B.D., Chun, K.T. and Simoni, R.D. (1988): Mutagenesis of the α -subunit of the F₁ · F₀-ATPase from *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.* **263**: 6599-6605.
- Walker, J.E., Saraste, M. and Gay, N.J. (1984): Nucleotide sequence, regulation and structure of ATP synthase. *Biochim. et. Biophys. Acta.*, **768**: 164-200.
- Walker, J.E., Fearnley, I.M., Gray, N.J., Gibson, B. W., Northrop, F.D., Powell, S.T., Runswick, M.J., Saraste, M. and Tybulewicz, V.L.J. (1985): Primary structure and subunit stoichiometry of F₁-ATPase from bovine mitochondria. *J. Mol. Biol.* **184**: 677-701.
- Walker, J.E., Cozens, A.L., Dyer, M.R., Fearnley, I.M. Powell, S.J. and Runswick, M.J. (1987): Structure and genes of ATP synthase. *Biochem. Soc. Trans.* **15**: 104-106.
- Yamashita, J., Yoshimura, S. and Matuo, Y. (1967): Relationship between photosynthetic and oxidative phosphorylations in chromatophores from light-grown cell of *R. rubrum*. *Biochim. Biophys. Acta.* **143**: 154-172.