

*Chlorella vulgaris*의 당류 능동수송계에 미치는 칼슘 이온의 영향

曹 鳳 姬

(수원대학교 이과대학 생물학과)

Calcium Ion Effect on the Sugar-H⁺-Cotransport System in *Chlorella vulgaris*

Cho, Bong-Heuy

(Department of Biology, University of Suwon, Suwon)

ABSTRACT

Sugar uptake is accompanied with H⁺-substrate-symport generally. Both H⁺/sugar-and H⁺/K⁺ stoichiometries during the sugar-uptake have been reported to be exactly 1:1. This paper reports that the stoichiometries were enhanced dramatically by the addition of CaCl₂ into the medium and by the high cell density of 200 μL pc/mL. The concentration of free Ca²⁺ ions in the cells increased significantly with cell density. It is suggested that the free Ca²⁺ ions are responsible for the change of stoichiometry of sugar transport system by regulation of H⁺ ion level of biomembrane.

서 론

단세포 녹색 식물인 *Chlorella vulgaris*는 포도당에 의해서 유도될 수 있는 당류 능동수송계(Komor, 1973)와 아미노산 능동수송계(Cho and Komor, 1983, 1984)를 가진다. 당류 능동수송계의 운반자는 당류-수소이온-동반수송(sugar-proton-symport)의 형태로 기질과 함께 H⁺을 동시에 세포내로 유입시키므로 배양액의 H⁺ 농도는 낮아져서 알칼리성으로 되고 그와 동시에 K⁺ 이온이 세포로부터 배양액으로 방출된다(Komor and Tanner, 1974, 1976). 당류가 H⁺ 이온과 함께 동반수송되면 생체막 전위는 몇 초 이내로 35 mV까지 탈분극됨과 동시에(Komor *et al.*, 1989) 동반수송 동안 세포질의 알짜 H⁺ 이온 농도는 증가되어 산성화가 된다(Sakano *et al.*, 1992). 반대로 알칼리성 아미노산인 아르기닌의 능동수송은 아르기닌 한 분자당 거의 한 분자의 H⁺ 이온 분자가 세포 밖으로 방출되어서 배양액은 산성화로 된다(Cho and Komor, 1984). 배양액의 산성화는 아르기닌의 능동수송 동안 세포막에 있는 수소이온펌프에 강한 작동 때문에 기인되며, 이와 동시에 세포막

전위는 탈분극된다(Cho and Komor, 1984). 이와는 반대로 *Riccia fluitans*에서는 기질의 능동수송 동안 초기 배양액의 H⁺ 이온 농도는 낮아져서 알칼리성으로 되는 것이 관찰되나, 세포질의 알짜 H⁺ 이온 농도의 변화와 생체막 전위의 탈분극이 관찰되지는 않았다(Johannes and Felle, 1987). 저자는 기질의 능동수송 동안 수소이온의 펌프가 강하게 작동하여 동반수송된 H⁺ 이온을 세포 밖으로 방출시키므로 세포질의 pH를 일정하게 유지시킨다고 보고하였다. 이 결과는 지금까지의 기질의 능동수송 동안 동반수송되는 결과와는 다름을 알 수 있다. 실제로 당류의 능동수송 동안 H⁺/당류의 비율을 논할 때 수소이온펌프에 의해서 H⁺ 이온이 동시에 세포 밖으로 방출되는 양은 전혀 고려하지 않았다. 옥수수 뿌리에서 Ca²⁺ 이온의 농도가 저농도일 때는 수소이온펌프가 정상적으로 작용하나 Ca²⁺ 이온의 농도가 4 mM 이상에서는 수소이온펌프가 방해당했다(Schubert and Lauchli, 1986). *Chlorella*에서도 Ca²⁺ 이온을 배양액에 더하면 당류 능동수송 동안 H⁺ 이온의 유입량이 증가되었다(Komor *et al.*, 1989). 그러나 Ca²⁺ 이온에 따른 H⁺ 이온의 유입량의 증가가 당류의 능동수송에 어떤 영

향을 주는지의 여부와 H^+ /당류의 비율, H^+/K^+ 의 비율의 변화에 대한 구체적인 연구가 없었다. 또 세포밀도와 Ca^{2+} 이온과에 관계와 H^+/K^+ 의 비율의 변화에 대한 연구를 함으로써 실제로 H^+ /당류의 비율과 Ca^{2+} 의 관계를 밝히려 한다.

재료 및 방법

세포배양. *Chlorella vulgaris*는 39.6 mM potassium nitrate, 7.4 mM potassium dihydrogen phosphate, 5.4 mM potassium chloride, 0.74 mM ferric chloride, 0.1% EDTA, CO_2 gas와 0.1% Hoagland's trace-element 존재하에서 계속적인 광조건에서 배양하였다.

능동수송계의 유도. 5일 자란 세포는 4000g에서 15분간 원심분리시킨 후 세포밀도를 25 μL packed cell volume(pc)mL $^{-1}$ 로 맞춘 후 25 mM sodium phosphate buffer, pH 6.0에 25 mM 포도당을 첨가하여 3시간 동안 27°C에서 배양하며 능동수송계를 유도시켰다. 3시간이 되면 능동수송계는 완전히 유도되었고, 같은 속도에서 재원심분리시켜 남아있는 포도당을 제거시킨 후 이온 유출입을 측정하기 위해서 5 mM NaCl에 세포를 보관하였다.

당류 능동수송의 측정. 당류의 능동수송은 세포에 3H -labelled-6-deoxyglucose(6-DG, 35 kBq \cdot mol $^{-1}$)를 첨가시켜서 측정했다. 시료를 10초 간격으로 0.5 mL씩 꺼낸 후 0.8 μm pore size로 여과시킨 후 차가운 동량의 당류로 여과시켰다. 여과지와 세포는 5 mL의 scintillation cocktail을 붓고(Cho and Komor, 1983) 방사능의 양을 측정하였다. 매번 당류 능동수송의 측정은 이온의 측정과 같은 시료에서 하였다.

이온변화의 측정. H^+ 이온의 변화는 pH-microelectrode(Ingold, Zürich)를 사용했고, K^+ 이온의 변화는 K^+ -selective electrode(Philips, Hamburg, FRG)를 사용했다. Reference electrode로는 포화된 KCl로 차 있는 플라스틱 관을 이용해서, 측정하려는 시료가 있는 5 mM NaCl 용액과 연결시켰다. 시료를 5 mM NaCl 용액에 용해시키고, pH와 pK가 안정될 때까지 기다린 후 능동수송과 이온의 변화들 동시에 측정하였다. H^+ 이온 전극에 대한 보정은 20 nmol HCl을 가해서 H^+ 이온 전극에 반응세기를 계산해서 직접 세포에 의해서 반응된 이온의 움직임을 계산하였다. H^+ 이온 전극에 대한 보정은 H^+ 이온의 농도를 측정된 전후로 2회 하였다. K^+ 이온에 대한 보정은 20 nmol KCl로 하였다. 6-DG의 능동수송 때 동반되는 H^+ 이온에 대한 비율은 20 nmol HCl을 가했을 때 움직인 거리를 알고 있으므로 6-DG를 세포에 가했을 때 20초 동안 움직인 H^+ 이온의 기울기로부터 계산하였다. K^+ 이온에 대한 유출량도 H^+ 이온 때와 같은 방법으로 계산하였다.

Ca^{2+} 이온 농도의 측정. *Chlorella* 세포를 Na-acetate buffer, pH 6.0으로 맞춘 후 pH와 pK가 안정되면 탁상용 원심분리기에서 full speed로 10분간 원심분리시킨 후 0.5 mL의 상등액을 시험관에 담아 Ca^{2+} 이온의 농도를 측정하였다. 가라앉은 세포를 다시 20 mM Na-acetate buffer, pH 6.0 또는 10% nitric acid를 가한 후 80°C에서 5분간 열을 가하여 탁상용 원심분리기에서 full speed로 10분간 원심분리시킨 후 세포내에 유리된 Ca^{2+} 농도를 측정하였다. 고정된 Ca^{2+} 은 남은 세포에서 Ca^{2+} 농도를 직접 결정하였다. Ca^{2+} 의 측정은 $CaCl_2$ 대조구를 사용하여 atomic absorption spectrophotometry(GBC Model 903, BC)로 측정하였다.

결 과

당류 능동수송 동안 H^+ 이온과 K^+ 이온의 변화. 배양세포에다가 6-DG를 더하면 6-DG가 능동수송됨과 동시에 H^+ 이온이 동반수송되고, K^+ 이온은 세포 밖으로 방출되었다(Fig. 1). 그러나 pH 6.0일 때, 낮은 세포밀도(100 μL pc \cdot mL $^{-1}$)에서 6-DG를 세포에 첨가하면, H^+ 이온은 세포 내로 20초까지는 동반수송되다가 20~80초에서는 다시 H^+ 이온이 세포 외로 방출되고, 80초가 지나면 다시 세포내로 유입되었다(Fig. 2a). 그러나 K^+ 이온의 방출은 H^+ 이온의 변화에도 불구하고 거의 일정하게 유지되었다(Fig. 2b).

당류 능동수송계에 미치는 Ca^{2+} 의 영향. 당류 능동

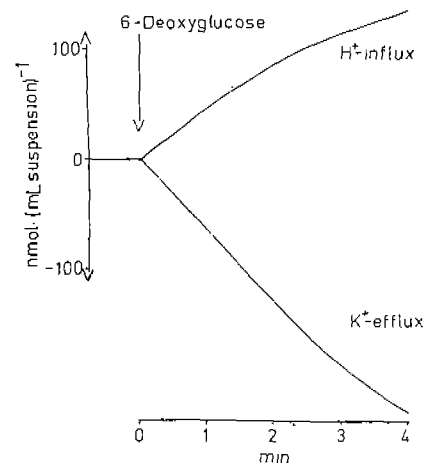


Fig. 1. The time courses of H^+ -influx and K^+ -efflux after addition of 5 mM 6-deoxyglucose to cells of *Chlorella vulgaris*. Cell density was adjusted to 100 μL pc \cdot mL $^{-1}$. Cells were suspended in 5 mM NaCl and adjusted to pH 5.0 by addition of NaOH. 6-deoxy-glucose was added after stabilization of both pH and pK.

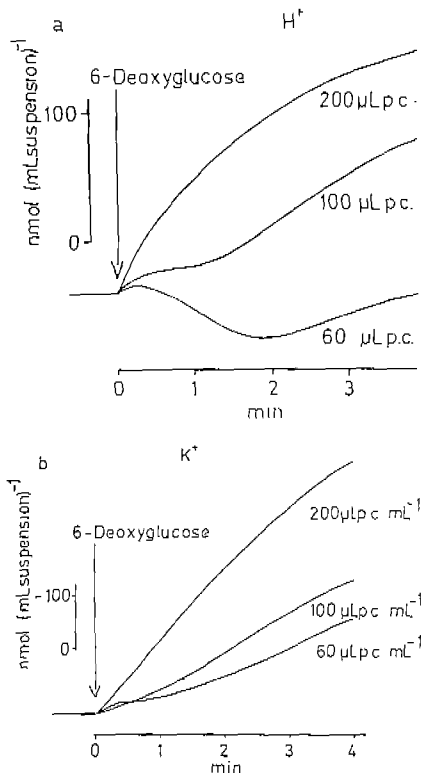


Fig. 2. Influence of cell density on the time courses of H⁺-influx (a) and K⁺-efflux (b) after addition of 5 mM 6-deoxyglucose. Cells were suspended in 5 mM NaCl and adjusted to pH 6.0 by addition of NaOH. 6-deoxyglucose was added after stabilization of both pH and pK.

수송계에서 초기의 H⁺ 이온의 유입량과 K⁺ 이온의 방출량을 보면 H⁺/K⁺ 비율은 1:1로 유지되었다(Table 1).

그러나 배지의 Ca²⁺ 이온 농도의 증가에 따라서 H⁺ 이온의 유입 속도가 점차로 증가되고, K⁺ 이온의 방출 속도도 증가되었다. 대조구의 H⁺ 이온의 유입 속도는 171 μmol·h⁻¹·mL pc⁻¹이나, 10 mM CaCl₂의 존재하에서는 H⁺ 이온의 유입 속도는 급속히 증가하여 382 μmol·h⁻¹·mL pc⁻¹로 측정되었다. 그 결과 대조구의 H⁺/K⁺의 비율이 1:1에서, 10 mM CaCl₂ 존재하에서 H⁺/K⁺ 비율은 H⁺ 이온 2개 당 K⁺ 1개의 비율로 증가되었다. 반면 Ca²⁺ 이온은 6-DG의 능동수송을 약간 방해하였다(Table 2).

CaCl₂ 농도가 10 mM일 때 H⁺/6-DG의 비율은 3.90이므로 6-DG 한 분자 당 H⁺ 이온이 적어도 4개가 동반수송되는 것처럼 측정되었고, 반면 같은 조건하에서 K⁺/6-DG의 비율은 2.31로 6-DG 한분자 당 K⁺ 이온 2분자가 세포로부터 방출되는 것처럼 측정되었다. 이 결과는 다음과 같이 생각될 수 있다. 이를테면 Ca²⁺ 이온에 의한 수소가

Table 1. Influence of Ca²⁺ on H⁺-influx and K⁺-efflux after addition of 5 mM 6-deoxyglucose to cells of *Chlorella vulgaris*

Content	μmol·h ⁻¹ ·mL pc ⁻¹		
	H ⁺ -influx	K ⁺ -efflux	H ⁺ /K ⁺ stoichiometry
Control	171±0.45	169±0.52	1.0
+1 mM CaCl ₂	268±0.52	202±0.74	1.3
+5 mM CaCl ₂	298±0.73	214±0.69	1.4
+10 mM CaCl ₂	382±0.67	226±0.65	1.7

Cell density was 100 μL pc·mL⁻¹. Cell were suspended in 5 mM NaCl and adjusted to pH 6.0 by addition of NaOH. After stabilization of both pH and pK in presence of relative concentration of CaCl₂, 6-deoxyglucose was added.

Table 2. Influence of Ca²⁺ on the 6-DG uptake, H⁺-influx and K⁺-efflux after addition of 5 mM 6-DG

Content	μmol·h ⁻¹ ·mL pc ⁻¹		
	6-DG uptake	H ⁺ /6-DG stoichiometry	K ⁺ /6-DG stoichiometry
Control	244±0.45	0.70	0.69
+1 mM CaCl ₂	198±0.62	1.35	1.02
+5 mM CaCl ₂	152±1.24	1.96	1.41
+10 mM CaCl ₂	98±1.81	3.90	2.31

Cell density was 100 μL pc·mL⁻¹. Cells were suspended in 5 mM NaCl and adjusted to pH 6.0 by addition of NaOH. CaCl₂ was added 15 min prior to the addition of 6-deoxyglucose.

온펌프의 일시적인 방해이거나, Ca²⁺ 이온의 수송으로 세포질의 막전위가 떨어져서 에너지(electrochemical gradient) 부족의 결과로 일어날 수도 있고, 또는 세포막과 세포벽사이에서 Ca²⁺ 이온과 수소이온의 급속한 교환의 결과로 일어날 수 있다.

당류 능동수송계에 미치는 세포밀도의 영향. pH 6.0에서 H⁺ 이온 흐름의 변화는 세포밀도와 밀접하게 연관되었다. 세포밀도가 200 μL pc·mL⁻¹일 때, H⁺ 이온의 유입은 완전한 흐름에 곡선을 주나 세포밀도가 점차로 낮아질수록 H⁺ 이온의 유입 속도는 느려졌다. 즉 60 μL pc·mL⁻¹의 세포밀도일 때는 초기 10초 정도에만 H⁺ 이온의 유입이 있다가 그 이후부터는 H⁺ 이온이 계속 세포 외로 방출되었다(Fig. 2a). 200 μL pc·mL⁻¹의 세포밀도와 각기 다른 pH에서 H⁺ 이온의 유입과 K⁺ 이온의 방출을 본 결과는 완전한 곡선을 유지하나, 이 흐름은 H⁺ 이온 농도에 의존됨을 볼 수 있다(Fig. 3a, b). CaCl₂의 존재하에서 대

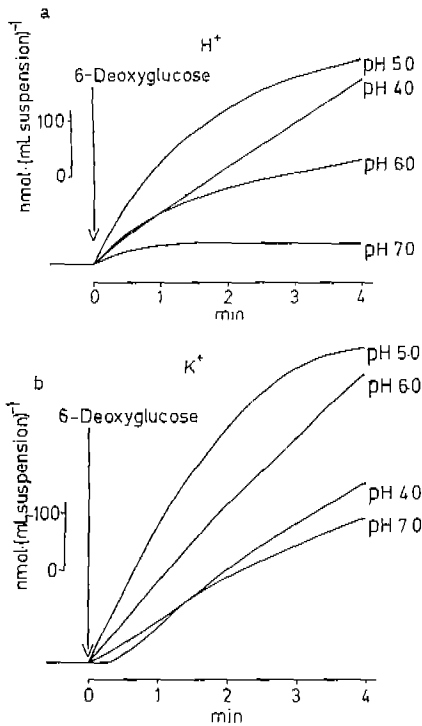


Fig. 3. Influence of pH on the time courses of H⁺-influx (3a) and K⁺-efflux (b) after addition of 5 mM 6-deoxyglucose. Cell density was 200 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$. 6-deoxyglucose was added after stabilization of both pH and pK.

조구에 비해 H⁺/K⁺ 비율이 증가되는 것처럼(Table 1) 세포밀도에 따라서 H⁺/K⁺ 비율이 증가되었다(Table 3).

세포밀도 100 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$ 일 때 H⁺/K⁺ 비율이 1:1에서 세포밀도 200 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$ 일 때 H⁺/K⁺ 비율이 1.9로써, H⁺ 이온 두 분자 당 K⁺ 이온 한 분자가 방출되는 것으로 측정되었다. Ca²⁺ 이온과 세포밀도에 어떤 관련성이 있는지를 알기 위해서 100 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$ 와 200 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$ 의 세포밀도를 가진 용액에 배양한 세포를 가지고 능동수송 측정 당시와 같은 조건하에서 세포내와 세포 외의 Ca²⁺ 이온 농도를 측정하였다(Table 4).

세포밀도가 높은 것과 낮은 조건에서 유리 Ca²⁺ 이온 농도에 차이가 나는 것을 보았다. 세포내에 유리된 Ca²⁺ 이온 농도는 세포밀도가 증가할수록 증가되었고 총 Ca²⁺의 농도도 세포밀도가 높을수록 증가되었다. 그러므로 세포 밀도가 높을 때는 외부에서 Ca²⁺ 이온을 첨가시켜 주지 않아도 Ca²⁺ 이온을 첨가시켜준 결과와 비슷함을 보여주었다(Table 1과 Table 3 비교).

고 찰

Table 3. Influence of cell density on the H⁺/K⁺ stoichiometry after addition of 5 mM 6-deoxyglucose to cells of *Chlorella*

Cell density ($\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$)	H ⁺ /K ⁺ stoichiometry
200	1.9 ± 0.72
140	1.3 ± 0.46
120	1.2 ± 1.14
100	1.0 ± 0.57

Cells were suspended in 5 mM NaCl and adjusted to pH 6.0 by addition of NaOH. After stabilization of both pH and pK, 6-DG was added. The other experimental conditions were the same as in Fig. 2.

Table 4. Calcium ion concentration in the cells and in the medium at different cell density

Content	100 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$	200 $\mu\text{L pc}\cdot\text{mL}^{-1}$
Medium	128 M	155 M
in the cells		
bound	0.98 mM	1.11 mM
free	0.67 mM	0.95 mM
total	1.65 mM	2.09 mM

Cells were suspended in sodium-acetate buffer, pH 6.0.

당류가 능동수송될 때 H⁺ 이온은 당류 한 분자 당 한 개의 비율로 세포내로 유입되고, 당류 한 분자당 K⁺ 이온 한 개가 세포로부터 방출된다(Fig. 1). 이 관계는 처음 배양액에다 6-DG를 가했을 때 10초 이내에서 관찰된다. 세포로 유입된 H⁺ 이온은 다시 수소이온펌프를 통해서 능동수송으로 세포 밖으로 방출되고 K⁺ 이온은 세포로 확산되어 들어가서 원래의 막전위가 재생된다. 이때 세포질에 있는 ATP의 농도를 보면 처음 6-DG를 가한 순간 10초 이내에 15% 정도 감소되고, 그 이후부터는 거의 변화를 보이지 않아서(Komor *et al.*, 1989) 수소이온펌프의 작용은 처음 6-DG를 가한 10초 이내가 중요함을 알 수 있다. 수소이온펌프는 세포질이 산성화가 될 때 활성화가 되는데(Bates and Goldsmith, 1983), 예컨대 fusicoccin을 세포에 가할 때 세포질이 산성화가 되고, 이 산성화는 수소이온펌프의 작용을 가속화시켜서 H⁺ 이온을 세포 밖으로 방출시키는 것이지, fusicoccin이 직접 수소이온펌프를 활성화시키는 것이 아니다(Bertl and Felle, 1985). *Chlorella*에서 6-DG의 능동수송시 즉시 세포질의 산성화가 측정되었고, 이 산성화 현상은 6-DG의 능동수송이 지속되는 5분간 계속 유지되었다(Komor *et al.*, 1989). 그러므로 수소이온펌프의 가속화가 당류의 능동수송을 방해한 것보다는 세포질의 지속적인 산성화가 오히려 당류의 능동수송을 방해한 것

으로 생각된다. 수소이온펌프의 기능은 세포질의 H⁺ 이온 농도에 의존되는 것과 마찬가지로(Snedden *et al.*, 1992) 세포질에 유리된 Ca²⁺ 이온 농도에 의존되었다(Serrano, 1989). Ca²⁺ 이온은 Ca²⁺-channel을 통해서 세포내로 유입된 후(Kamiya, 1991) 세포내에 유리 Ca²⁺ 이온 농도에 변화를 주고, 능동수송에도 영향을 주었다.

K⁺ 이온은 기질이 능동수송될 때 전하의 중화를 위해서, 또한 능동수송 동안 동반된 H⁺ 이온에 의한 막전위의 탈분극의 보상을 위해서 매우 중요하다. CaCl₂ 이온의 존재 하에서 K⁺ 이온의 방출의 증가는 이미 보고된 바 있다(Hendrich and Schroeder, 1989), K⁺ 이온의 방출은 수소이온펌프의 기능과 연결되어 있다고 보고되었다(Wu and Berkowitz, 1992). *Chlorella*에서도 CaCl₂의 존재 하에서 6-DG를 가하면 대조구와 비교해서 H⁺ 이온의 유입과 K⁺ 이온의 방출이 관찰되었다(Tables 1, 2). 세포질에 결합되어 있는 Ca²⁺ 이온 농도와 유리된 Ca²⁺ 이온의 존재 하에서 H⁺ 이온의 유입 속도의 증가와 마찬가지로 K⁺ 이온의 방출되는 속도가 증가되었다(Table 1). 대조구에서 H⁺/K⁺의 비율은 1:1에서, CaCl₂ 이온이 배지에 있을 때(Tables 1, 2), 세포밀도가 높을 때(Table 3) 증가되어 H⁺/K⁺의 비율이 최대로 H⁺ 이온 두 분자의 유입 당 K⁺ 이온 한 분자가 방출된다. K⁺ 이온이 능동수송과 밀접하게 연결되었다면, H⁺/K⁺의 비율은 CaCl₂가 있을 때와 세포밀도가 높을 때도 변함없이 1:1로 유지되어야 한다. 마찬가지로 H⁺/6-DG의 비율 및 K⁺/6-DG의 비율도 변화가 없어야 되나 CaCl₂의 존재 하에서 오히려 증가되었다(Table 2). 그리고 세포질의 유리 Ca²⁺ 이온은 세포막 전위를 탈분극시켜서(예비실험결과), 6-DG의 능동수송을 방해하였다(Table 2). 원칙적으로 6-DG의 능동수송이 방해된 만큼 H⁺ 이온의 유입과 K⁺ 이온의 방출이 감소되어야 하나 그 결과는 반대로 양쪽 이온들의 흐름의 증가를 보여주었다. 이 결과는 지금까지 보고되어 밝혀진 능동수송의 기작과는 다른 결과로 생체막을 통한 다른 이온들의 상호작용을 고찰할 필요가 있다고 생각한다. 이에 대한 가능한 설명은 유리 Ca²⁺ 이온이 보통 때는 세포막 안쪽에 위치하나 능동수송 결과 또는 세포밀도가 증가되면 에너지 부족이 원인이 되어서 세포질에 유리 Ca²⁺ 이온의 농도가 변화되어, 세포막 안쪽으로 이동되는 속도와 세포막 바깥쪽으로 이동되는 속도가 변화된다고 생각한다. 세포막 밖으로 이동된 Ca²⁺ 이온은 농도가 낮을 때는 양이온 교환으로 Ca²⁺ 이온의 농도가 높을 때는 확산으로 세포막과 세포벽 사이를 움직인다(Harker *et al.*, 1979). 세포밀도가 높을수록 세포 내에 녹아 있는 유리 Ca²⁺ 이온농도가 증가되었는데(Table 4), 이 증가된 유리 Ca²⁺ 이온은 세포막 안쪽과 바깥쪽에 있는 H⁺ 이온 농도와 Ca²⁺ 이온 농도에 변화를 줄 것으로 생각한다. Harker 등(1979)에 의하면 유리 Ca²⁺ 이온은

이온구성에 영향을 주어서 Ca²⁺ 한 분자 당 H⁺ 이온 두 분자와 양이온 교환을 하게 된다고 보고하였다. 이 경우 당연히 세포질의 수소이온 농도는 증가될 것이고, 따라서 배지에 H⁺ 이온 농도는 감소되어 알카리로 측정될 것이다. 그러므로 CaCl₂ 이온의 농도가 높아질수록(Tables 1, 2), 세포밀도가 증가될 때(Table 3, Fig. 2a, b), 그리고 pH가 산성일 때(Fig. 3a, b), H⁺/K⁺, H⁺/6-DG와 K⁺/6-DG의 비율의 증가를 보여주어서, 실제의 능동수송의 동반수송되는 H⁺ 이온의 양과 전하의 중화로 방출되는 K⁺ 이온의 양을 정확히 알 수 없는 실정이다. 그러므로 *Chlorella vulgaris*를 재료로 사용할 때, 세포밀도가 높을 때 또 CaCl₂ 존재 하에서 세포벽이 존재하는 한 정확한 H⁺/K⁺, H⁺/6-DG와 K⁺/6-DG의 비율을 얻는다는 것은 매우 어려움을 알 수 있다. 이 문제의 해결은 세포벽을 제거시킨 후 순수한 원형질체를 분리해서 Ca²⁺의 수송관계, CaCl₂ 존재 하에서 H⁺/K⁺, H⁺/6-DG와 K⁺/6-DG의 비율 등을 연구하면, 정확한 결과를 얻을 수 있고, 또 수소이온펌프의 기능과 양이온 교환에 대한 정보를 얻을 수 있다. 그러나 *Chlorella* 종류에 따라서 원형질 분리가 매우 어렵고, 특히 *Chlorella vulgaris*는 예비실험 결과 지금까지 알려져 있는 세포벽 제거 효소에 영향을 전혀 받지 않는다는 점이 문제로 남아 있다.

적 요

당류의 능동수송은 일반적으로 H⁺-기질-동반수송을 통하여 이루어진다. pH 6.0과 pH 5.0에서 당류 수송 동안 H⁺/6-DG와 H⁺/K⁺의 비율은 정확히 1:1이다. 그러나 Ca²⁺ 이온이 배지에 존재하거나, 세포밀도가 200 μL pc·mL⁻¹ 정도 높을 때 H⁺/6-DG와 H⁺/K⁺의 비율은 급속도로 증가된다. 세포내의 유리 Ca²⁺ 이온의 농도는 세포밀도가 높은 세포에서 증가되었다. 유리 Ca²⁺는 생체막 사이에 있는 수소이온 농도를 조절하여 당류 능동수송계의 이온 비율을 변화시키는 것으로 추정한다.

참 고 문 헌

- Bates, G.W. and M.H.M. Goldsmith. 1983. Rapid response of the plasmamembrane potential in Oat coleoptile to auxin and weak acid. *Planta* **159**: 231-237.
- Bertl, A. and H. Felle. 1985. Cytoplasmic pH of root hair cells of *Sinapsis alba* recorded by a pH sensitive microelectrode. Does fusicoccin stimulate the proton pump by cytoplasmic acidification. *J. Exp. Bot.* **36**: 1142-1149.
- Cho, B.-H. and E. Komor. 1983. Mechanism of proline uptake by *Chlorella vulgaris*. *Biochim. Biophys. Acta* **735**: 361-366.

- Cho, B.-H. and E. Komor. 1984. Mechanism of arginine transport in *Chlorella*. *Planta* **162**: 23-29.
- Harker, F.R., I.B. Eerguson and F.I. Dromgoolle. 1979. Calcium ion transport through tissue discs of the cortical flesh of apple fruit. *Physiol. Plant* **74**: 688-694.
- Hendrich, R. and J.I. Schroeder. 1989. The physiology of ion channels and electrogenic pump in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **40**: 539-569.
- Johannes, E. and H. Felle. 1987. Implication for cytoplasmic pH protonmotiveforce and amino acid transport across the plasmalemma of *Riccia fluitans*. *Planta* **172**: 53-59.
- Kamiya, A. 1991. Influence of Ca^{2+} on blue light inhibition of glucose uptake in a colorless mutant of *Chlorella*. *J. Plant Physiol.* **139**: 166-170.
- Komor, E. 1973. Proton-coupled hexose transport in *Chlorella vulgaris*. *FEBS Lett.* **38**: 16-18.
- Komor, E. and W. Tanner. 1974. The hexose-proton-symport system of *Chlorella vulgaris*; specificity and energetics of sugar induced proton uptake. *Eur. J. Biochem.* **44**: 219-213.
- Komor, E. and W. Tanner. 1976. The determination of the membrane potential of *Chlorella vulgaris*. Evidence for electrogenic sugars transport. *Eur. J. Biochem.* **70**: 197-204.
- Komor, E., B.-H. Cho., S. Schricker and C. Schobert. 1989. Change and acidity compensation during proton-sugar-symport in *Chlorella*: the H^+ -ATPase does not fully compensate for the sugar-coupled proton influx. *Planta* **177**: 9-17.
- Sakano, K., Y. Yazaki and T. Mimura. 1992. Cytoplasmic acidification induced by inorganic phosphate uptake in suspension cultured *Catharanthus roseus* cells. *Plant Physiol.* **99**: 672-680.
- Schubert, S. and A. Lauchli. 1986. Na^+ -exclusion, H^+ -release and growth of two different maize cultivars under NaCl salinity. *J. Plant Physiol.* **126**: 145-154.
- Serrano, R. 1989. Structure and function of plasma membrane ATPase. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **40**: 61-94.
- Snedden, W.A., I. Chung, R.H. Pauls and A.W. Bown. 1992. Proton/L-glutamate symport and the regulation of intracellular pH in isolated mesophyll cells. *Plant Physiol.* **99**: 665-671.
- Wu, W. and G.A. Berkowitz. 1992. K^+ -stimulation of ATPase-activity associated with the chloroplast inner envelope. *Plant Physiol.* **99**: 553-560.

(1993. 8. 5 接受)