

엽록체 분화 관련 단백질의 수송

(Transport of Proteins Related to Chloroplast Differentiation)

이 광 응

서울대학교 자연과학대학 생물학과

1. 서 론

식물 세포는 막으로 둘러싸인 여러 개의 구획화된 소기관으로 엽록체 및 미토콘드리아를 가지고 있는 데, 이들 소기관에 존재하는 단백질의 대부분은 그 자체 내에서 만들어지는 일부 단백질을 제외하고는 대부분 세포질의 리보솜에서 만들어진다. 세포질에서 합성된 단백질을 세포내 소기관으로 수송하는 데 관련되는 기작은 과거 10년 동안에 동물 세포에서 많이 연구되어 왔다. 최근의 연구결과는 단백질 수송이 기본적으로 식물 세포에서도 유사한 체계로 이루어진다는 것을 보여주고 있다(della-Cioppa *et al.*, 1987; Ellis and Robinson, 1987).

세포내 소기관으로의 단백질 수송을 보다 잘 이해하기 위해서는 먼저 엽록체로의 단백질 수송과정의 이해가 매우 중요하다고 사료된다. 그러나 현재까지 엽록체로의 단백질 수송기작에 관한 연구는 관련된 많은 문제점을 명확하게 해결하지 못하고 있는 실정이다. 따라서 필자는 본고에서 최근까지 국내, 외에 보고된 엽록체로의 단백질 수송에 관한 내용을 중심으로 그 동안의 연구결과와 앞으로의 연구과제를 정리하고자 한다.

엽록체는 다음과 같은 특징을 지닌다. 1) 엽록체는 구조적으로 3개의 분리된 막(내막, 외막 및 틸라코이드 막)을 갖는다는 점에서 구조적으로 복잡하다. 이들 세 막은 수용성의 세 부분(틸라코이드 루멘, 스트로마, intermembrane space)을 구분하고 있다. 2) 색소체는 그들이 존재하는 양상에 따라서 분화를 진행하기 때문에 복잡한 발달

과정을 나타내며, 완성된 엽록체는 여러 개의 분화된 형태 중의 하나이다(Thomson and Whatley, 1980). 3) 색소체는 전사 및 번역에 필요한 일부 유전자를 포함하여 광합성에 관련된 여러 유전자를 암호화하는 자신의 게놈을 가진다. 그러나 색소체 게놈은 제한적인 유전자를 암호화할 수 있으며, 대부분의 엽록체 단백질은 핵에서 암호화되어 세포질에서 큰 전구체로 합성된 뒤 엽록체로 수송된다(Keegstra, 1989)(그림 1).

단백질 수송과정에서는 대체로 5단계의 명확한 단계가 밝혀지고 있다. 1) 전구체의 엽록체 표면에서의 부착과정으로, 이 과정은 특이한 receptor에 의해서 부분적으로 중개되는 것으로 믿어지고 있으며, 두 연구 팀은 가정적인 receptor 단백질을 최근에 보고했다(Cornwell and Keegstra, 1987; Pain et al., 1988). 2) 엽록체 내, 외막을 지나는 전구체의 수송과정이다. 3) 수송 중이나 혹은 수송 직후 스트로마에 위치하는 단백질 분해효소에 의한 transit peptide 제거과정이다(Robinson and Ellis, 1984). 4) 엽록체 내의 틸라코이드 루멘 등의 다른 부분으로의 연속적인 수송이 진행되며, 단백질 분해효소에 의한 추가적인 제거가 일어나는 과정이다. 5) 여러개의 수송된 단백질은 복합체를 형성하거나, 금속이온이나 prosthetic 기의 첨가로 인하여 변형된다.

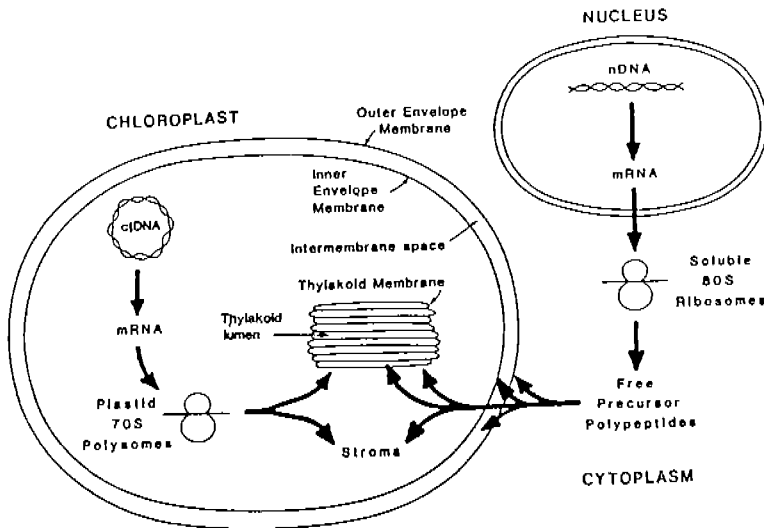


Fig. 1. Schematic representation of chloroplast structure and biogenesis. Chloroplasts are structurally complex organelles with three different membranes and three aqueous spaces. Cytosolically synthesized precursors are directed to each of these compartments.

II. 본 론

1. 스트로마로의 수송

(1). Transit peptide의 구조와 기능

엽록체의 단백질 수송에 대한 연구는 스트로마에 존재하는 효소인 ribulose biphosphate carboxylase(rubisco)의 small subunit의 전구체(prSS)의 transit peptide의 아미노산 서열이 *Chlamydomonas reinhardtii*에서 밝혀지면서 시작되었다(Schmidt et al., 1979). 현재까지 prSS transit peptide의 서열은 22 개의 식물 종에서 48 개의 유전자로부터 결정되어 있다(Keegstra and Olsen, 1989)(그림 2). 그림 2에서와 같이 아미노산의 보존 정도에 따라 다음과 같이 4 부분으로 나뉜다. 1) 1 지역: -37 ~ -57 부위의 아미노산 서열로서 transit peptide가 가장 적게 보존된 부분이다. 2) 2 지역: -18 ~ -36 부위로서 일부 부위에서만 보존된 양상을 나타낸다. 3) 3 지역: -9 ~ -17 부위는 *Flaveria*, *Lemna*, *Helianthus*와 단자엽 식물 일부를 제외하고는 일반적으로 상당히 보존되어 있다. 4) 4 지역: -1 ~ -8 부위는 *Chlamydomonas*를 제외하고는 모든 종에서 매우 높게 보존되어 있다.

Transit peptide가 많이 보존된 지역은 단백질의 수송에 매우 중요한 지역으로 간주되며, 이 부위는 receptor 및 단백질 수송이 일어나는 부위의 다른 단백질 등과 상호작용하는 부분인 것으로 생각된다. 그러나 그림 2에서 알 수 있는 것처럼 많은 전구체의 아미노산 서열 분석을 통하여 이들 아미노산 서열이 모든 transit peptide에서 보존되는 것은 아니라는 사실 또한 명백해졌다.

엽록체로 수송되는 다양한 전구체의 transit peptide간의 아미노산 서열 비교에서 발견되는 일부 유사성의 결핍 문제는 두 가지로 해석이 가능하다. 첫째로는 여러 개의 receptor가 엽록체 막 표면에 존재하고 있으며, 다른 전구체는 다른 receptor와 상호작용하는 것으로 볼 수 있다. 둘째, transit peptide의 근본적인 중요성을 1차 구조가 아닌 2차 구조에 부여하는 것이다. 후자의 설명에 대한 해석은 소포체(von Heijne, 1988) 및 미토콘드리아로의 단백질 수송(Roise and Schatz, 1988)과 관련된 연구에서는 이미 제안되어 왔다는 점에 근거를 두고 있다. Transit peptide의 2차 구조의 분석과 공통된 특성의 규명은 앞으로의 연구 대상이며, 매우 중요한 분야이다.

	-50	-40	-30	-20	-10	REF	
CONSENSUS	MASMSLSAAV--ATRINPAQAS		MVAPFTGLKSAASFPVSRK		QMLDITSIA	SNQGRVQC	
At1ATH---VAS...T	N...S.A..AT..		A.N.....TN.	
At1BV.S...T	S...T..		A.N...TS.	
At2BV.S...T	S...T..		A.N...TS.	
At3BV.S...T	S.A...T..		Y.K...TS.	
Cuc	...I.....ASVMSAS....	S.G...IT..		M.V...TL	..A.K...S	
Ft	...IPATV.....TN	AN.A...TK.		V.G-FSTLP1	
Ha	...IS..V.T--VS.TA...N	N.A...TTK.		A.-FSTLP158	
Lg5A	...MA.T.A--VA.AG...S.	N..R.SVA..AT..		A.N.LSTLPS.	
Lg5B	...MA.T.A--VA.VG...TN	N..R.SVA..AT..		A.N.LSTLPS.	
Lg2B	...MA.T.A--VA.AG...SN	N..R.SVA..AT..		A.KMLSTLPK.S.	
LgSSU	...MV.T.A--VA.VR...TN		...GA.M.CR.SVA..AT..		A.N.LSTLP	..S...S.	
McV.....ATVM....		...V..M...V.A...TK.		..N...V.T.	
MpV.....S.Y...M				111	
NsV.....S.V...M				110	
NtV.....S.V...M				91	
Pea3A	...I..S...TTVS.ASTV.SA		A...G...HTG...-K.		V.T...TK.	
Pea3C	...I..S...TTVS.ASRG.SA		A...G...HTG...-K.		V.T...TK.	
Pea3D	...I..S...TTVS.ASRG.SA		A...G...HTG...-K.		V.T...TK.	
Pea3.6	...I..S...TTVS.ASRG.SA		A...G...HTG...-K.		V.T...TK.	
Pea8.0	...I..S...TTVS.ASRV.SA		A...G...HTG...-K.		V.T...TK.	
Pet511	...VM.....S..A....				151	
Pet112	...VM..S.A-V..S..A....				28	
Pet231	...VM.....S..A....				28	
Pet911	...VM.....S..A....				28	
Pet491	...VM.....N...A....				28	
Pet611	...VI.....SS.AV....				28	
Pet301	...VI.....V.....				28	
PotC	...IV.....S.V....				163	
Pot1	...VI.....-ATRINVTQAG.		...I.....T.....		R.	
Pot2A	...VM.....G.G....				R.	
Pot2B	...IV.....A.G....		...G.....T.....		R.	
Pot2C	...VM.....G.G....				R.	
Rape	..Y.....-V.S...T	SSA...T..		A.N...VNS	
RsV.S...T	S.A...T..		T.T.....S.	
Sp	...LM.N...-V.ASTA...M		...S...TSA...S.V...L.		M.	
Soy1	...I..P...TV.R.G.G	M.G...T..		T.N.....8	
Soy4	...I..P...TV.R.G.G	M.GL...T..		T.N.....52	
Tom1	...IV.....A...S.V....	T.....TK.		NH.V...L.R.	
Tom2A	...VI.....S.VT....	S.T...TK.		S.	
Tom3A	...VM.....G.G....				S.	
Tom3B	...IV.....G.G....				S.	
Tom3C	...VM.....G.G....				S.	
Rice	..PSV-MASSAT-----		T...Q...-SSPPAC.R		PPSELOLRR	QH...IR.	
Wht9	..PAV-MASSAT-----		T...Q...T.GL.T.CR		SGSTGLSSVIR.	
Wht4.3	..PAV-MASSAT-----		T...Q...T.GL...R		S-RGSLGSVIR.	
Zm	..PTVMMASSAT-----		A...Q...T...L.A.R		SSRSLGHV-IR.	
Cr1		MAAVI	AKSSVSAAVA	RPARSSVRPM	AALKPAVKAA	PVAAPAGAQ	51
Cr2							51
CrPep					G..D	127

Fig. 2. Amino acid sequences of transit peptides from prSS. The consensus sequence is the residue that appears at a particular position most frequency. A dot indicates the same amino acids as the consensus sequence. A dash indicates a space introduced to maximize alignment of the sequences. When the sequences are not related to the consensus, the dots refer to the top sequence in the group. The two-letter abbreviations represent the scientific name of the species as follows: At, *Arabidopsis thaliana*; Ft, *Flaveria trinervia*; Ha, *Helianthus annuus*; Lg, *Lemna gibba*;

prSS를 이용한 연구를 통하여 최초로 엽록체로의 수송을 위해서는 transit peptide가 필수적임을 보였으며(Mishkind et al., 1985), transit peptide가 결핍되었을 경우에는 엽록체로 수송될 수 없다는 사실도 밝혀졌다(Anderson and Smith, 1986).

이와 함께 transit peptide 부위의 deletion 분석을 통하여 1-25 또는 5-51 사이의 아미노산 서열 등 커다란 부위의 소실은 단백질 수송 능력을 잃게 되지만, 1-5, 5-27, 26-35, 33-52, 48-57 사이의 아미노산 서열 등을 포함한 작은 일부분의 아미노산의 소실은 완전히 단백질 수송 능력을 잃지는 않는다는 사실이 보고되었다(Reiss et al., 1987; Szabo and Cashmore, 1987; Wasmann et al., 1988). 이런 결과는 일부 특정 아미노산 서열을 나타내는 1차 구조 보다는 transit peptide의 2차 구조의 중요성을 뒷받침 한다. 현재 여러 transit peptide와 reporter 혹은 다양한 passenger 유전자 등의 외래 유전자를 이용한 연구를 통하여 transit peptide는 스트로마로의 단백질 수송에 충분하다는 결론에 이르고 있다(Keegstra, 1989).

Transit peptide와 함께 일부 구조 단백질을 융합시켜 단백질 수송효율을 증가시켰다는 보고도 있으나(Wasmann et al., 1986; Kavanagh et al., 1988), 일부 구조 단백질의 수송에 미치는 역할은 규명되지 못하고 있다.

필자의 연구실에서는 단자엽 식물인 벼의 cDNA clone S10(Moon et al., 1991)의 transit peptide와 일부 구조 단백질을 reporter 유전자인 GUS를 이용하여 그림 3과 같이 다양하게 조작한 재조합 플라스미드를 상자엽 식물인 담배에 도입하여 결과를 조사하였으며(Shin et al., 1993), 단자엽 식물인 벼를 포함한 다양한 식물체에서의 이들의 효과에 대한 분석을 진행하고 있으며 이를 위해 현재 particle bombardment를 이용한 형질전환체계(Jeon et al., 1993)를 확립하여 사용하고 있다.

(2). 전구체의 엽록체로의 결합

분리된 완전한 엽록체에 외막의 폴리펩티드를 특이적으로 파괴하는 단백질 분해 효소 thermolysin의 전처리하는 prSS의 엽록체와의 결합 정도를 크게 낮춘다는 사실과(Cline et al., 1985), prSS의 결합은 엽록체 하나 당 최대 1500-3500 분자에 도달하면 포화된다는 사실(Friedman and Keegstra, 1989)이 보고되었다. 두 가지의 연구내용을 통하여; 1) receptor는 새로 합성된 전구체에 쉽게 접근 가능한 외막의 세포질

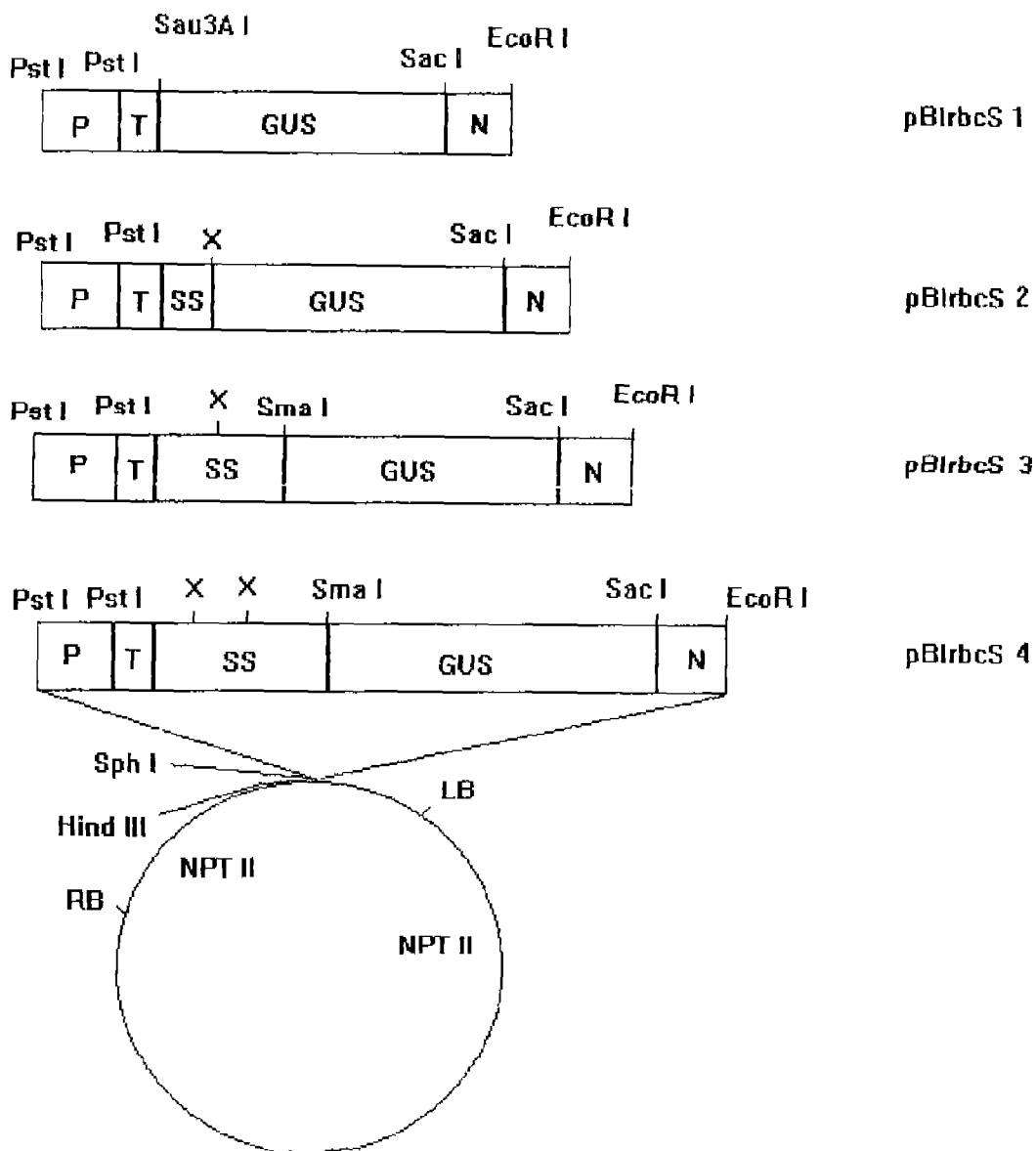


Fig. 3. Location and direction of four chimeric genes in pBI121. P, CaMV 35S promoter; T, transit peptide of the rbcS; SS, mature protein of the rbcS; GUS, β -glucuronidase; N, nos-terminator

표면에 존재하며, 2) 엽록체로의 전구체의 결합은 빠르게 일어나야 하고 결합된 전구체는 엽록체내로 수송될 수 있어야 하며, 3) 결합장소는 제한적이며 포화될 수 있고, 4) 전구체 결합은 리간드 특이적으로 일어나 transit peptide가 결합된 전구체는 엽록체에 결합할 수 없어야 하며, 5) 결합은 막 특이적으로 진행되어 소기관 엽록체로만 수송되는 전구체만이 엽록체 표면에 부착되어야 함을 알 수 있다. 또한 결합에는 ATP를 필요로 한다는 보고(Olsen et al., 1989)는 protein kinase, 엽록체 막 ATPase 및 다른 잠재적인 receptor 등을 포함하는 수송에 관련될 수 있는 단백질이 엽록체로의 전구체 결합을 증개한다는 사실을 뒷받침 한다.

Cornwell 과 Keegstra(1987)는 가정적인 receptor에 prSS를 결합시키는 cross-linking 연구를 통하여 단백질 분해효소에 민감한 전체 86 kD 복합체 중 66 kD 단백질이 receptor에 속함을 보였다. 또 Pain 등(1988)은 완두 prSS의 transit peptide의 카르복시 말단의 30 아미노산 잔기의 합성 펩티드 유사체에 작용하는 항체에 대한 항체(anti-idiotypic antibody)를 이용한 방법을 사용하여 immunoblotting을 수행하였다. 그 결과 잠정적인 30 kD의 receptor 단백질을 보고했으며, 이는 Kaderbhai 등(1988)에 의해서 확인되었다.

현재 보고된 두 연구의 다른 결과는 receptor가 하나 이상의 polypeptide일 가능성과 수송과정에 관여하는 또 다른 기능의 단백질의 존재 가능성 등으로 해석할 수 있다. 엽록체로의 수송기작을 명확하게 규명하기 위해서는 receptor 분야에 대한 많은 연구가 필요로 된다고 사료된다.

(3). 수송과 관련된 에너지의 필요성

엽록체로의 단백질 수송에 ATP가 필요로 된다는 사실은 Grossman 등(1980)의 inhibitor와 ionophore를 이용한 연구에 의해서 처음으로 확인되었으며, 이 기능은 CTP, GTP, UTP 및 기타의 ATP 유사체에 의해서 대체될 수 없음이 밝혀졌다(Flugge and Hinz, 1986; Pain and Blobel, 1987). 미토콘드리아의 단백질 수송은 ATP의 가수분해와 미토콘드리아 내막 전위의 존재가 필요로 되는 반면에(Eilers and Schatz, 1988), 엽록체에서는 단지 ATP의 가수분해만이 필요하다(Grossman et al., 1980).

또한 전구체의 엽록체 표면 결합에도 매우 낮은 농도의 에너지가 필요로 된다는 사

실이 밝혀졌다(Olsen et al., 1989). 단백질 수송과 관련된 에너지에 관하여 엽록체 표면의 전구체 결합과 엽록체 내로의 수송사이에는; 1) 결합의 최대 촉진을 위해 필요로 되는 ATP의 농도(약 100 μ M)는 수송을 위해 필요로 되는 양(약 1 mM)의 5 - 10 배 정도로 낮아도 충분하며, 2) 표면의 부착과정에는 CTP와 GTP가 대신 이용될 수 있다(효율은 ATP의 50% 이하 수준임)는 차이점을 보인다(Olson et al., 1989).

미토콘드리아에서는 ATP의 가수분해가 소기관의 외부에서 일어나 전구체 단백질을 수송하는 데 이용되나(Eilers and Schatz, 1988), 엽록체에서는 단백질 수송에 이용되는 ATP가 소기관의 내부에서 존재한다는 사실이 밝혀져(Pain and Blobel, 1987; Theg et al., 1989), ATP가 단백질 수송에 이용되는 장소가 두 소기관 사이에 서로 다르다는 점이 알려졌다. Theg 등(1989)은 스트로마에 존재하는 내부의 ATP가 제공되면 외부의 ATP가 전혀 없는 상황에서도 다수의 단백질 수송이 이루어짐을 보였으며, 이 결과는 엽록체 표면의 전구체 결합과정에서도 동일하게 적용된다.

단백질 결합과 수송에서의 ATP의 역할은 정확히 알려지지 않고 있다. 현재까지 추정되는 가설로는, 첫째, 미토콘드리아에서의 ATP의 역할과 동일하게 수행되어 수송되기 전에 세포질에서 단백질의 unfolding에 관련된다는 설명이다(della-Cioppa and Kishore, 1988). 그러나 이 가설은 현재로서는 어떤 증거도 확보하지 못하고 있다. 두 번째 모델은 ATP는 단백질 수송과 관련된 부위의 단백질 또는 전구체 자체의 인산화 / 탈인산화의 순환과정이 관련된다는 설명이다(Pain and Blobel, 1987). 이 두번째 설명은 엽록체 막에 protein kinase 활성이 존재하는 사실(Soll, 1988; Soll et al., 1989)과 단백질 수송시에 막 단백질이 인산화된다(Hinz and Flugge, 1988)는 등의 일부 증거에 의해서 뒷받침 되고 있다. Hinz와 Flugge(1988)는 엽록체 외막에 존재하는 단백질인 51 kD의 단백질(P51)이 prSS의 수송과 일치하여 인산화됨을 보였다. 이와 관련된 연구는 전체 수송과정의 보다 나은 이해를 위해서 반드시 필요할 것이다.

(4) 단백질 수송 기작

엽록체로의 단백질 수송은 번역 후 과정으로 일어나며, 따라서 전구체 단백질은 수송이 시작되기 전에 folding 됨을 알 수 있다. 전구체 단백질은 엽록체 및 미토콘드리아에서 수송 중 또는 수송 전에 unfolding 되는 것으로 밝혀졌으며(Eilers and Schatz, 1988; della-Cioppa and Kishore, 1988), ATP의 가수분해는 이들 과정에 사용되는 것

으로 밝혀지고 있다. 그러나 앞에서 언급한 바와 같이 수송 동안에 ATP의 가수분해가 엽록체 내부에서 일어난다는 사실은 단백질 수송기작과 관련된 설명에서 어려운 부분이다.

또 다른 가설로서 엽록체의 두 막을 지나는 수송은 막 지질 이중층에서 일어나는 일시적인 재배열을 통하여 이루어지며, folding된 단백질 전구체가 곧바로 통과된다는 설명이다(Rietveld and de Kruijff, 1986). 엽록체와 미토콘드리아의 막에는 상대적으로 이중층이 아닌 지질이 풍부하며(de Kruijff et al., 1985), 막 활성 펩티드(membrane-active peptide)는 지질의 재배열을 일으키기 때문에(Batenburgh et al., 1987) 막 활성적인 것으로 알려진 transit peptide가 지질의 일시적인 재배열을 가져오기 쉽다는 점에서 일부 관심을 끌고 있다.

2. 엽록체 내의 다른 부위로의 수송

(1). 틸라코이드 막

틸라코이드 막으로의 단백질 수송에 관련된 연구는 막에 삽입되는 막 단백질인 chlorophyll a/b binding 단백질의 전구체(prCAB)를 주로 이용하고 있으며, 현재 11종의 식물로부터 31 종류의 다른 전구체가 보고되고 있다(Keegstra and Olsen, 1989). prCAB는 광계 II의 안테나 복합체의 부분인 2그룹(Pichersky et al., 1987)과 광계 I의 안테나 복합체에 속하는 2그룹(Pichersky et al., 1988) 등 전체 4그룹으로 알려져 있으며, 이들 그룹간의 유사성은 거의 보이지 않는다. 현재까지의 증거를 통하여 prCAB는 스토로마로 수송되는 단백질과 유사한 수송단계의 과정을 거쳐 엽록체로 수송된 후 틸라코이드 막으로의 삽입단계를 통하여 최종 수송이 완료되는 것으로 밝혀져 있다. 수송단계에는 전구체의 아미노말단에 존재하는 transit peptide가 관여하며, 삽입단계에는 mature 단백질에 존재하는 확인되지 않은 일부 아미노산 서열이 관여하는 것으로 알려져 있다(Schmidt and Mishkind, 1986; Lamppa, 1988). CF1-delta subunit, ferredoxin/NADP reductase 등도 틸라코이드 막 단백질에 속한다.

(2) 틸라코이드 루멘

틸라코이드 루멘으로 수송되는 단백질은 세포질에서 합성되어 3부위의 막을 통과

하여 이루어진다. 세포질로부터 틸라코이드 루멘으로의 수송은 2단계로 나뉘어 진행된다. 첫 단계는 스트로마로의 단백질 수송과 유사한 엽록체 막을 지나는 수송이며, 두번째 단계는 틸라코이드 막을 통과하는 수송이며 틸라코이드 루멘 단백질의 특성이다. 틸라코이드 루멘으로의 단백질 수송에는 plastocyanin의 전구체(prPC)를 이용하여 가장 많이 연구되었으며, 많은 다른 틸라코이드 루멘으로 수송되는 전구체의 아미노산 서열에 관한 정보 분석을 통하여 transit peptide는 2개의 domain을 가지고 있음이 밝혀졌다(Smeekens and Weisbeek, 1988; de Boer et al., 1991). 첫째 domain은 transit peptide의 아미노 말단에서 발견되는 것으로 스트로마로 수송되는 단백질 전구체의 transit peptide와는 구조와 기능에서 유사하며, 내, 외막을 지나는 수송에 관여한다. prPC의 경우에 일차 수송 후 스트로마의 단백질 분해 효소에 의해서 첫번째 domain은 제거되어 중간형태(iPC)를 형성한다(Smeekens et al., 1986). 둘째 domain은 transit peptide의 카르복실 말단에서 발견되는 것으로, prPC의 경우에 iPC를 틸라코이드 막을 통과하도록 하는 데 관여한다(Smeekens et al., 1986). 두번째 domain도 틸라코이드 루멘에 위치한 단백질 분해효소에 의해서 제거된다(Hageman et al., 1986). 두번째의 domain은 스트로마로의 수송과 관련된 transit peptide의 domain과는 아미노산 조성과 일반 구조에서 매우 다르며, 세균 단백질에서 발견되는 signal peptide와 유사하다(Smeekens and Weisbeek, 1988).

3. 수송 소기관 특이성 결정

엽록체와 미토콘드리아로의 단백질 수송에 관한 유사성은 두 소기관을 동시에 갖는 식물세포에서 어떻게 소기관 특이성을 결정하느냐는 문제를 낳는다. Boutry 등(1987)은 엽록체와 미토콘드리아의 transit peptide를 report 유전자인 chloramphenicol acetyltransferase(CAT)을 융합한 재조합 벡터를 이용하여 형질전환된 식물체의 분석을 통하여 이 문제를 해결하였다. *Agrobacterium tumefaciens*를 이용하여 형질전환된 식물체에서 엽록체의 transit peptide는 CAT 단백질을 엽록체로, 미토콘드리아의 transit peptide는 CAT 단백질을 미토콘드리아로만 수송함을 확인하였으며, 결국 단백질 수송 대상 소기관 결정에 관여하는 특이적인 부위는 transit peptide의 아미노산 서열에 존재함을 알 수 있다.

III. 연구 과제

지금까지의 연구를 통하여 엽록체로의 단백질 수송과 관련된 아미노산 서열, 즉 transit peptide의 특성과 구조를 확인하는 데 많은 성과를 이루었다. 그러나 여전히 엽록체로의 단백질 수송과정에 관여하는 많은 양상들이 정확히 규명되지 못하고 있다. 예로서 transit peptide의 단백질 수송과 관련된 근본적인 특성, 즉 2 차구조의 중요성 등과 단백질 수송에 관련되는 receptor 등의 단백질과의 상호 작용 방법등의 연구는 매우 미미한 실정이다. 모든 단백질 수송체계에서 공통되는 문제인 단백질의 지질 이중층 통과에 대한 규명도 필요하다. 엽록체로의 단백질 수송은 ATP의 가수분해를 필요로 하며, 분해된 ATP 가수분해 에너지가 어떻게 수송에 이용되는 지에 관한 이해도 단백질 수송기작의 규명을 위해 해결되어야 할 분야이다.

참 고 문 헌

- Anderson, S. and S.M. Smith. 1986. *Biochem. J.* 240: 709-715.
- Batenburgh, A.M., J.H. van Esch, J. Leunissen-Bijvelt, A.J. Verkleij and B. de Kruijff. 1987. *FEBS Lett.* 223: 148-154.
- Boutry, M., F. Nagy, C. Poulser, K. Aoyagi and N.-H. Chua. 1987. *Nature* 328: 340-342.
- Cline, K, M. Werner-Washburne, T.H. Lubben, K. Keegstra. 1985. *J. Biol. Chem.* 260: 3691-3696.
- Cornwell, K.L. and K. Keegstra. 1987. *Plant physiol.* 85: 780-785.
- de Boer, D., H. Bakker, A. Lever, T. Bouma, E. Salentijn and P. Weisbeek. 1991. *EMBO J.* 10: 2765-2772.
- de Kruijff, B., P.R. Cullis, A.J. Verkleij, M.J. Hope, C.J.A. van Echteld and T.F. Taraschi. 1985. In, *The Enzyme of Biological Membranes*, A. Martinosi, ed., New York, pp. 131-204.
- della-Cioppa, G., G.M. Kishore. 1988. *EMBO J.* 7: 1299-1305.
- della-Cioppa, G., G.M. Kishore, R.N. Beachy and R.T. Fraley. 1987. *Plant Physiol.* 84: 965-968.
- Eilers, M. and G. Schatz. 1988. *Cell* 52: 481-483.
- Ellis, R.J. and C. Robinson. 1987. *Adv. Bot. Res.* 14: 1-24.
- Flugge, U.I. and G. Hinz. 1986. *Eur. J. Biochem.* 160: 563-570
- Friedman, A.L. and K. Keegstra. 1989. *Plant Physiol.* 89: 993-999.
- Grossman, A., S. Bartlett and N.H. Chua. 1980. *Nature* 285: 625-628.
- Hageman, J., C. Robinson, S. Smeekens and P. Weisbeek. 1986. *Nature* 324: 567-569.
- Hinz, G. and U.I. Flugge. 1988. *Eur. J. Biochem.* 175: 649-659.
- Jeon, J.-S., H.-S. Jung, S.-K. Sung and K.-W. Lee. 1993. *Kor. Bot. Soc. Abst.* p. 27.
- Kaderbhai, M.A., T. Pickering, B.M. Austen and N. Kaderbhai. 1988. *FEBS Lett.* 232: 313-316.

- Kavanagh, T.A., R.A. Jefferson and M.W. Bevan. 1988. *Mol. Gen. Genet.* 215: 38-45.
- Keegstra, K. 1989. *Cell* 56: 247-253.
- Keegstra, K. and L.J. Olsen. 1989. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 471-501.
- Mishkind, M.L., S.R. Wessler, G.W. Schmidt. 1985. *J. Cell Biol.* 100: 226-234.
- Moon, E.P., K.-W. Lee, J.S. Lee, Y.D. Choi and H.-J. Kim. 1991. *Mol. Cells* 1: 287-294.
- Lamppa, G.K. 1988. *J. Biol. Chem.* 263: 14996-14999.
- Olsen, L.J., S.M. Theg, B.R. Selman, K. Keegstra. 1989. *J. Biol. Chem.* 264: 6724-6729.
- Pain, D. and G. Blobel. 1987. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 3288-3292.
- Pain, D., Y.S. Kanwar and G. Blobel. 1988. *Nature* 331: 232-237.
- Pichersky, E., N.E. Hoffman, V.S. Malik, R. Bernatzky and S.D. Tanksley. 1987. *Plant Mol. Biol.* 9: 109-120.
- Pichersky, E., S.D. Tanksley, B. Piechulla, M.M. Stayton and P. Dunsmuir. 1988. *Plant Mol. Biol.* 11: 69-71.
- Rietveld, A. and B. de Kruijff. 1986. *BioSci. Rep.* 6: 775-782.
- Reiss, B. C., C.C. Wasmann and H.J. Bohnert. 1987. *Mol. Gen. Genet.* 209: 116-121.
- Robinson, C. and R.J. Ellis. 1984. *Eur. J. Biochem.* 142: 337-342.
- Roise, D. and G. Schatz. 1988. *J. Biol. Chem.* 263: 4509-4511.
- Schmidt, G.W., A. Devillers-Thiery, H. Desruisseaux, G. Blobel, N.H. Chua. 1979. *J. Cell Biol.* 83: 615-622.
- Schmidt, G.W., C. Bauerle, J. Hageman, K. Keegstra and P. Weisbeek. 1986. *Cell* 46: 365-375.
- Schmidt, G.W. and M.L. Mishkind. 1986. *Annu. Rev. Biochem.* 55: 879-912.
- Shin, J.-S., J.-S. Jeon, Y.-W. Ko and K.W. Lee. 1993. In preparation.
- Smeeckens, S. and P. Weisbeek. 1988. *Photosyn. Res.* 16: 177-186.
- Soll, J. 1988. *Plant Physiol.* 87: 898-903.

- Soll, J., I. Fischer and K. Keegstra. 1989. *Planta* 176: 488–496.
- Szabo, L.J. and A.R. Cashmore. 1987. In, *Plant DNA Infectious Agents*, ed. T. Hohn and J. Schell, Springer-Verlag. PP. 321–339.
- Thomson, W.W. and J.M. Whatley. 1980. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31: 375–394.
- Theg, S.M., C. Bauerle, L.J. Olsen, B.R. Selman, K. Keegstra. 1989. *J. Biol. Chem.* 264: 6730–6736.
- Wasmann, C.C., B. Reiss and H.J. Bohnert. 1988. *J. Biol. Chem.* 263: 617–619.
- Wasmann, C.C., B. Reiss, S.G. Bartlett and H.J. Bohnert. 1986. *Mol. Gen. Genet.* 205: 446–453.
- von Heijne, G. 1988. *Biochem. Biophys. Acta* 947: 307–333.