

# Mouse Egg의 안정막전압과 Pump 활동에 대한 양이온의 효과

경상대학교 의과대학 생리학교실

홍 성 근

(1989년 4월 22일 접수)

= Abstract =

## Effect of Cations on Resting Potential and Pump Activity of Unfertilized Mouse Eggs

Seong Geun Hong

Department of Physiology, College of Medicine, GyeongSang National University

The present study was performed to observe the effects of cations on resting membrane potential and pump activity in the unfertilized eggs of ICR strain mice. After an induction of superovulation, the fresh eggs with zona pellucida were collected and the membrane potentials were recorded. Recordings of membrane potential in this study was obtained from the physiological conditions (37°C and 4mM Ca in standard solution), differently from the another reports with unphysiological conditions (room temprature and high Ca in standard solution) for a stable and long-lasting observations. Presented data was obtained within 6 hours after collection from the oviduct. The results observed are as follows,

- 1) Resting potential of the unfertilized eggs was  $-25.8 \pm 3.8\text{mV}$  (Mean  $\pm$  SE,  $n=31$ ).
- 2) As the K ion concentration was increased, resting membrane potential was depolarized but showed hyperpolarization with  $\text{K}^+$  below 25mM.
- 3) Alteration of the resting membrane potential for the changes of  $\text{Na}^+$  concentration were hardly observed, while resting potential was hyperpolarized as  $\text{Ca}^{2+}$  concentration was increased.
- 4) Pump activity as transient or prolonged hyperpolarization was  $-2.29 \pm 0.75\text{mV}$  (Mean  $\pm$  SE,  $n=16$ ), the hyperpolarization was increased in both amplitude and duration under the 10mM  $\text{Ca}^{2+}$  solution.
- 5) Hyperpolarization due to pump activity was decreased or disappeared by  $5 \times 10^{-6}$  M ouabain treatment and could not be observed under the both Na-free and Ca-free solutions.
- 6) Above results are likely to suggest that the resting potential of the mouse unfertilized eggs is affected to mainly by Ca-dependent K conductance and Na-Ca exchange mechanism and that there is pump activity coupling between  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  and  $\text{Ca}^{2+}$ .

## 서 론

Mouse oocyte에서 흥분성의 존재는 양서류나 원색동물(protochordate), 불가사리(극피동물, echinoderm) 등과 같은 무척추동물의 oocyte membrane

에서도 일반적인 신경이나 근육에서와 같은 흥분성이 발휘되고 있다는 사실과는 달리 포유동물의 경우 수정시에 볼 수 있는 과분극(fertilization potential)이 일반적인 활동전압과 유사하게 여겨지는 것 이외에는 egg cell membrane에서 흥분성은 없는 것으로 오랫동안 간주되어 왔었다(Hagiwara and Jaffe,

1979). 그러나 포유동물의 수정란 및 미수정란에서 흥분성을 보인다는 사실은 1973년 mouse egg에서 일정한 안정막전압이 처음 기록되기 시작하여 (Cross et al, 1973) anode-break excitation 시  $Ca^{2+}$  의존성 활동전압이 나타나며 (Georgiou et al, 1984), 일정한 형태의 ion channel들이 존재하고 있다는 관찰을 근거로 확립되고 있다 (Okamoto et al, 1977; Yamashita, 1982; Bland et al, 1984).

일반적인 신경이나 근육세포의 세포막은 세포의 K ion 농도에 potassium electrode와 같이 반응하여 세포내외의 Potassium 농도비에 따라 Nernst equation으로 계산할 수 있는 이론치에 접근하고 있는 반면, mouse oocyte의 안정막전압은  $-30\text{ mV}$  전후의 안정막전압이 관찰되고 있는 바 (Okamoto et al, 1977; Eusebi et al, 1983; Peres, 1986; McNiven et al, 1988), 이와같은 차이점에 대한 ionic mechanism은 아직도 분명하지 않다. 생리학적인 Ca ion 농도에서 막저항의 변화와 동시에 미세전극의 삽입직후 크게 감소하는 난점때문에 수분내에 관찰한 결과와 세포막의 안정을 유지하기 위하여 높은 농도의 divalent cation을 관류시켜 기록한 결과에 의하면 leakage에 의한 Na conductance가 안정상태의 세포막에 작용하는 것으로 여겨지고 있다 (Okamoto et al, 1977). 그러나 이제까지 대부분의 연구결과는 상당시간 안정된 기록을 얻을 수 있을 뿐 아니라 signal-to-noise level을 향상시키기 위하여  $20\text{ mM}$ 이

상의 divalent ion ( $Ca^{2+}$  또는  $Sr^{2+}$ )의 상태에서 기록하거나 실온( $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ )에서 측정하였고 (Yamashita, 1982; Mitani, 1985; Peres, 1986), 생리학적 인 조건에서 막전압에 영향을 미치는 cation들에 대한 관찰결과가 충분하지 못하여 낮은 안정막전압을 나타내는 기전이 제시되지 않고 있으며, 안정막전압 유지에 기여하는 pump기능에 대해서도 연구결과가 보고되어 있지 않다.

이에 본 실험에서는 생리학적인 조건에서 막전압의 기록을 통하여 mouse의 배란된 미수정란의 안정막전압에 대한 양이온의 효과 및 pump기능을 알아 보기 위하여 시행하였다.

### 재료 및 방법

8~12주령의 mouse (ICR, female)를 대상으로 실험개시 60시간전과 12시간전에 PMSG (pregnant mare serum gonadotropins, Sigma)10 unit, hCG (human chorionic gonadotropins, Sigma)10 unit를 각각 복강내로 주사하여 과배란을 유도하였다. 복강을 열고 난관으로 부터 cumulus cell들로 둘러싸여 있는 egg들을 0.1% hyaluronidase (Sigma Type I-S)를 이용하여 cumulus cell들을 제거하고 이들 중에서 투명대 (zona pellucida)와 극체 (polar body)가 분명한 미수정란들은 선택하여 1ml 크기의 실험용기로 옮겨 실험을 진행하였다.

Table 1. Composition of experimental solutions

(unit:mM)

	Na	K	Ca	Mg	Mn	Choline	Cl
Standard	130	5.0	4.0	1.2	—	—	145.4
0 K	135	—	4.0	1.2	—	(135)	145.4
130 K	—	130	4.0	1.2	—	—	140.4
0 Na	—	5.0	4.0	1.2	—	130	145.4
50 Na	50	5.0	4.0	1.2	—	80	145.4
0 Ca	140	5.0	—	1.2	—	—	147.4
20 Ca	110	5.0	20	1.2	—	(110)	157.4
OK+4Mn	135	—	—	1.2	4.0	—	145.4
15K+4Mn	130	15	—	1.2	4.0	—	155.4

1) All experimental solutions contains BSA 2 mg/ml and glucose 1 mg/ml.

2) pH of all media is adjusted to 7.4 at  $37^{\circ}\text{C}$ .

3) To eliminate  $Na^{+}$  effect, sodium was often replaced by the equimolar choline like parenthesis.

막전압의 기록은 3M KCl로 채운 30~50MΩ 사이의 유리미세전극을 미세조정기를 이용, 투명대를 통과하여 egg membrane내에 삽입하고 Oscilloscope (Tektronix, R5113)와 Physiograph (Narco Bioscience, MK-IV-P)등을 통하여 관찰 기록하였다.

실험용액은 Table 1.과 같이 조성하였으며 Na ion농도를 감소시키거나 제외할 경우는 choline으로 대체하고 K ion또는 Ca의 농도 변화시에 증가된 농도만큼 Na 농도에서 가감하여 실험에 이용하였다. 모든 실험용액에 BSA (bovine serum albumin, Sigma) 2 mg/ml과 glucose 1 mg/ml을 첨가하였으며 실험용액의 pH는 HEPES 10 mM과 NaOH 혹은 KOH, 경우에 따라서 choline hydroxide를 첨가하여 37°C에서 pH 7.4로 조성하였다. Pump기능을 확인하기 위한 실험에서는 ouabain (Sigma)  $5 \times 10^{-6}$  M을 첨가하여 진행하였다.

옮겨진 미수정란에 대한 실험은 1~2 ml/min으로 관류되는 표준실험용액에서 약 30분간 안정시킨 후 시작하였다. 양이온의 농도변화에 의한 막전압의 변화를 관찰할 경우는 해당 실험용액을 10분간씩 관류시키면서 다른 용액으로 바꾸어 주기 직전의 막전압을 측정하여 이를 결과자료로 사용하였으며 신선한 미수정란에서의 자료를 얻기 위하여 채란 후 6시간 이내에서 실험을 진행하였다. 모든 실험은 37°C에서 수행하였다.

## 실 험 성 적

### 1. 안정막전압

투명대를 통한 유리미세전극 삽입시 약 2~3mV 정도의 막전압의 변화를 보이다가 세포막의 투과와 동시에 안정막전압이 관찰되었다. 안정막전압은 처음 몇초간 과분극을 보인 후 곧 안정되었으나 유리미세전극 삽입시 egg membrane의 손상으로 인한 -10mV이상으로 탈분극 된 막전압을 보이는 미수정란은 실험 대상에서 제외하였다. 표준실험용액에서 관찰된 안정막전압은  $-25.8 \pm 3.8$  mV (mean  $\pm$  SE, n=31)이었으나 대체로 -20mV 전후의 막전압과 -30mV이상의 막전압을 보이는 것으로 대별할 수 있었다. 이같은 값은 다른 연구 결과와 유사한 수준이었다.

### 2. 안정막전압에 대한 K ion의 효과

순수한 K ion의 효과를 얻기위하여 Na과 Ca ion에 의한 영향을 배제한 Na & Ca-free 용액에서 K<sup>+</sup> 농도만 변화시켜 주면서 연속적으로 기록한 막전압의 변화를 Fig. 1 과 같이 도시하였다. 미수정란의 안정막전압은 K ion 농도를 140 mM로 기준하여 그런 이론치와 상당한 편차를 보였으며 130 mM K ion 농도에서는 오히려 이론치보다 증가하는 경향을 보였다. 일부 미수정란의 경우 25mM 이하의 용액에서 K ion의 농도가 증가할 수록 막전압도 증가하는 현상도 기록할 수 있었다(Fig. 2).

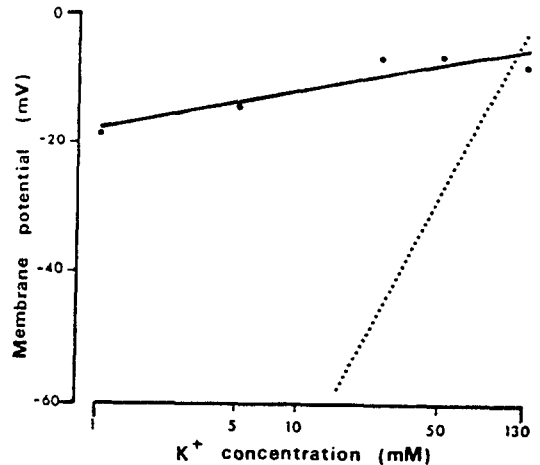


Fig. 1. Change of resting potential for the potassium concentration. Dotted line represents the theoretical one according to the Nernst equation,  $-61 \text{mV} \cdot \log \frac{[\text{K}^+]_i}{[\text{K}^+]_o}$ .

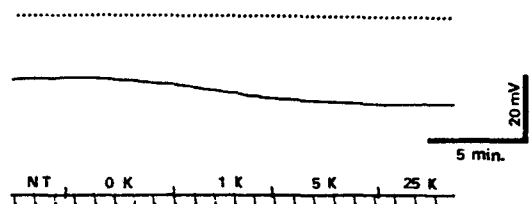
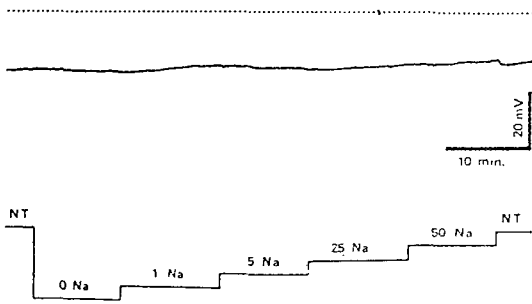


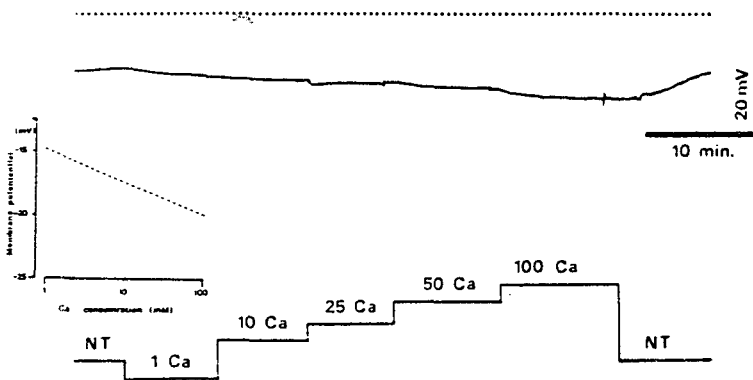
Fig. 2. Changes of membrane potential for the altered concentration from K-free to 25mM K<sup>+</sup>. Trace shows that membrane potential is hyperpolarized as K<sup>+</sup> concentration increases. The dotted line represents 0mV.

### 3. 안정막전압에 대한 Na과 Ca ion의 효과

Na ion을 choline으로 대체하여 Na ion농도 변화에 의한 막전압의 변화를 Fig. 3과 같이 기록하였다. 1 mM Na<sup>+</sup> 용액에서 130 mM Na<sup>+</sup>의 표준용액 사이의 막전압은 -17.6 mV에서 -13.8 mV로 Na<sup>+</sup> 농도증가에 따라 막전압이 감소하는 경향을 보였으나 Okamoto등(1977)의 결과와 같이 10mV 이상의 차이(-35.7±2.6mV at 139 mM Na<sup>+</sup> & 20 mM Ca<sup>2+</sup>, -46.9±4.8mV at Na<sup>+</sup>-free & 20 mM Ca<sup>2+</sup>)를 관찰할 수 없었다. Na ion의 영향을 배제한 상태에서 안정막전압에 대한 Ca ion의 효과를 알아보기 위하여 Na ion을 choline으로 대체하고 Ca ion의 농도를 변화시키면서 연속적으로 막전압의 변화를 기록하였



**Fig. 3.** Effect of sodium ion on resting potential. NT; Normal Tyrode, that is, standard experimental solution (130 mM Na<sup>+</sup>). The dotted line represents 0mV.

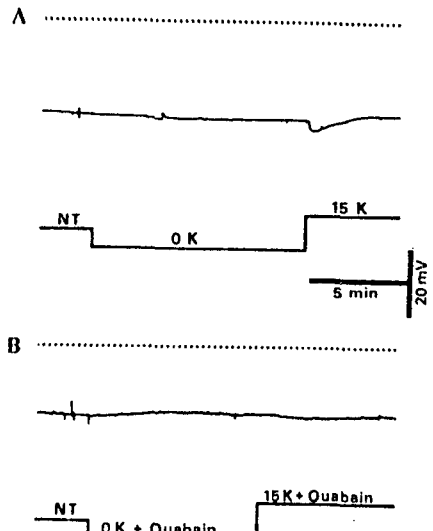


**Fig. 4.** Effect of calcium on resting potential. Note that the increased Ca<sup>2+</sup> ion makes the membrane potential hyperpolarized. NT; standard solution, contains 4mM Ca<sup>2+</sup>. The inset shows the semi-log plotting between the concentration of calcium and the membrane potentials. The dotted line represents 0mV.

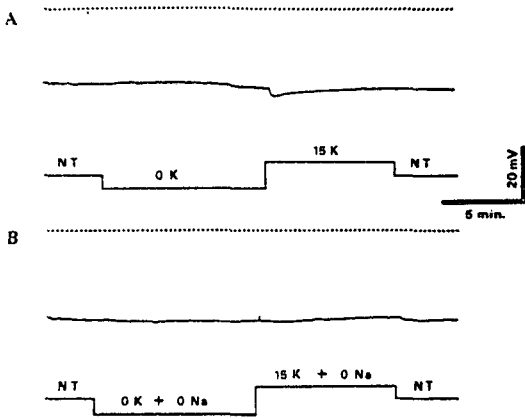
다(Fig. 4). Ca-free 용액에서 100mM Ca<sup>2+</sup> 용액사이의 막전압은 Ca ion의 농도가 증가할수록 막전압도 -14 mV (1 mM Ca<sup>2+</sup>)에서 -21.5 mV (100mM Ca<sup>2+</sup>)로 증가하였다.

### 4. 미수정란의 pump 활동

Mouse 미수정란의 pump활동 여부를 알아보기



**Fig. 5.** Pump activity as hyperpolarization followed by transition from 0mM K<sup>+</sup> to 15mM K<sup>+</sup>. Under the ouabain treatment, no hyperpolarization due to the pump activity is observed. The dotted line represents 0mV.



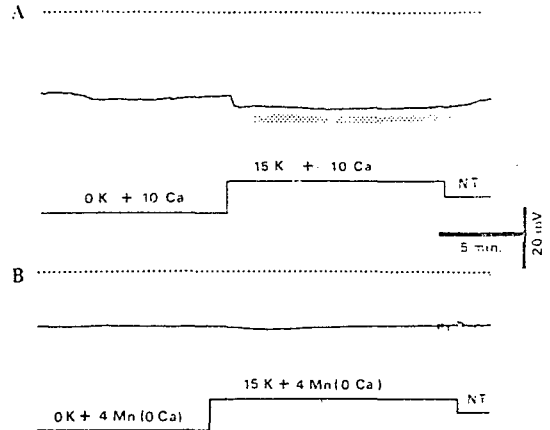
**Fig. 6** Effect of Na ion on pump activity on the same egg. Normal pump activity in A under the standard solution (130 mM Na<sup>+</sup>) was disappeared under the Na-free solution (in B). The dotted lines represent 0mV.

위하여 Fig. 5-A와 같이 K<sup>+</sup>-free 용액을 10분간 관류 시킨 후 15mM K<sup>+</sup> 용액으로 교환하여 막전압의 변화를 기록한 결과, 15mM K<sup>+</sup> 용액 관류 개시 후 약 20~30초 후부터 과분극현상이 시작되었다. 과분극의 크기는  $-2.29 \pm 0.75 \text{mV}$  (mean  $\pm$  SE, n=16)이었으며 Na pump차단제인 ouabain ( $5 \times 10^{-6} \text{M}$ )에 의하여 과분극현상은 관찰되지 않았다(Fig. 5-B). Fig. 6은 Na ion이 K ion농도변화에 의해 나타나는 과분극 현상에 미치는 효과를 관찰하기 위하여 동일한 미수정란에서 기록한 결과이다. Na<sup>+</sup>-free 상태에서 같은 방법으로 진행한 결과(Fig. 6-B), 정상적인 경우(Fig. 6-A)와는 달리 과분극 현상을 기록할 수 없었다.

Pump 활동으로 생각되는 과분극현상에 대한 Ca ion의 효과를 알아보기 위하여 표준용액의 4mM Ca<sup>2+</sup> 용액으로부터 10mM Ca<sup>2+</sup>으로 높여서 기록한 결과 과분극의 크기와 기간이 증가되었으며(Fig. 7-A), Ca ion을 제거하고 Ca channel blocker인 Mn ion을 첨가하여 기록한 결과 과분극현상이 나타나지 않았다(Fig. 7-B).

## 고 찰

포유동물의 미수정란에서 안정막전압이 +2mV



**Fig. 7.** Effect of the Ca ion on the pump activity. Shaded bar in A indicates the prolonged pump activity by the higher calcium. Ca channel blocker, Mn, prevented the pump activity under the Ca-free solution. The dotted lines represent 0mV.

정도로 처음 보고된 이후(Cross et al, 1973), mouse와 hamster의 미수정란에 막전압과 활동전압에 대한 관찰결과가 끊임없이 발표되고 있다. Georgiou 등(1984)에 의하여 기록된 막전압인  $-91 \text{mV}$ 를 제외하면 대부분의 결과는  $-30 \text{mV}$  전후로 보고하고 있다(Okamoto et al, 1977; Miyazaki and Igusa, 1982; Eusebi et al, 1983; Peres, 1986). 일반적으로 안정막전압은 i) K ion에 대한 세포막의 선택적 투과도(selective permeability)와 ii) 세포막을 경계로 Na pump에 의해 유지되는 K ion의 농도경사에 의하여 유지되므로 egg membrane을 경계로 신경이나 근육 세포와 같은 K ion 농도경사가 유지되거나 또는 egg에 있어서도 K ion에 선택적인 투과성이 유사하게 보인다면 K 평형전압에 이르는 안정막전압을 기대할 수 있다(Hagiwara and Jaffe, 1979). Mouse egg의 환경을 조성하는 난관액(oviductal fluid)의 K ion 농도는 혈장의 약 5배 정도로 조성되어 있고(Borland et al, 1977), 유리미세전극 삽입에 의한 세포막의 손상이나 이에 따른 leakage 등으로 대부분의 연구결과와 같은 낮은 안정막전압을 보인다고 할 수 있다. 후자의 경우는 hamster의 미수정란에서 높은 안정막전압을 보일 때 더욱 높은 막저항(membrane resistance)으로 변하는 사실로 보아 미세전극

에 의한 손상은 배제할 수 없는 요인으로 생각할 수 있다(Miyazaki and Igusa, 1982; Peres, 1986). 그러나 whole-cell technique으로 막전압을 기록한 결과 미수정란의 막전압은  $-18\text{mV}$  정도이며 이 값은  $20\text{mM}$  Ca ion 농도조건에서 측정하였고 생리적 수준인  $1.7\text{mM}$   $\text{Ca}^{2+}$  농도로 변화시켜도 안정막전압은 거의 변화가 없다는 결과(Peres A; 1987)에 따르면 whole-cell technique에 따르는 liquid junction potential에 의한 요인을 감안하더라도 미세전극 삽입에 의한 leakage에 의한 막저항의 변화나 Na ion의 높은 투과에 의한 영향이 이외의  $-30\text{mV}$  전후로 막전압을 유지하는 ionic exchange mechanism등의 존재나 non-specific pore를 통한 ion간의 투과도 비율에 의할 것으로 사료된다.

안정시 세포막에 대한 K ion의 투과성이 다른 이온의 대한 투과성에 비하여 상대적으로 높은 값을 유지하므로 K ion의 농도가 증가하면 막전압도 이에 따라 감소하지만(Kuffler et al, 1984), 본 실험결과에서는  $25\text{mM}$   $\text{K}^+$  용액에서도 막전압이 더욱 증가(more negative)하는 현상을 관찰할 수 있었으며(Fig. 2), 실험용액의 Ca ion 농도를  $1\text{mM}$ 에서  $100\text{mM}$ 까지 높여 주면서 연속적으로 기록한 결과 막전압은 Ca ion농도에 따라 증가하였다(Fig. 4). 이는 우선 Ca ion과 같은 divalent 혹은 polyvalent ion이 세포막 표면에 존재하는 음전하들(negative charges)에 대한 screening effect와 음전하를 띠고 있는 세포막 구조물 부위에 divalent 혹은 polyvalent cation이 화학적으로 흡수, 결합되어 나타나는 binding effect에 의한 세포막의 안정효과로 여길 수 있다. 두번째로 Miyazaki와 Igusa (1982)는 hamster 수정란에서 i) 세포내 Ca ion의 증가에 의하여 K conductivity가 증가하고, ii) 세포내 EGTA 투여로 수정시 관찰 할 수 있는 과분극 반응이 증가되었으며, iii) Ca ion의 세포내 주입으로 과분극이 커지는 것을 관찰하여 Ca 의존성 K channel에 의한  $I_{\text{K(Ca)}}$ 를 보고하였으며(Igusa and Miyazaki, 1986), hamster 미수정란에서도 유사한 결과가 보고된 바(McNiven et al, 1988), Ca 의존성 K channel에 의한 K ion의 투과성 변화에 기인하여 나타날 수 있을 것으로 사료된다. 세번째로 고려될 수 있는 것은 Na-Ca exchange에 의한 가능성으로서 세포내 Na ion농도

가 증가하면 Ca ion과의 교환때문에 생기는(reverse mode in Na-Ca exchange) electrogenic hyperpolarization 현상으로 Na loading을 전제로 하고 있다(Carafoli, 1982). 본 실험에서는 K ion이나 Ca ion의 영향을 알아보기 위한 경우  $\text{Na}^+$ -free 상태에서 진행하였으므로 exchange mechanism에 의한 기여도는 상대적으로 적을 것으로 생각된다.

한편 막전압에 대한 Na ion의 영향은 거의 관찰할 수 없었다(Fig. 3). 세포외액의 Na ion농도변화에 막전압이 영향을 받는다는 다른 연구 결과와 달리(Powers and Tupper, 1974; Yoshida, 1983), 본 실험에서  $\text{Na}^+$  농도가 감소할수록 막전압이 증가하는 경향은 보였으나 유의한 차이는 기록할 수 없었다. 그러나 세포의 낮은 Na ion 농도상태에서 막전압이 증가하는 경향은 i) Na-Ca exchange의 stochastic property ( $3\text{Na}^+$  out,  $1\text{Ca}^{2+}$  in)에 의한 가능성과 ii) Na ion의 농도가 증가할수록 ovarian oocytes와 unfertilized egg에서 미세전극 삽입에 의한 막저항의 감소와 Na ion유입이 막전압 감소의 부분적인 요소로 작용할 가능성(Okamoto et al, 1977)을 생각할 수 있다. 특히 후자의 실험결과는  $20\text{mM}$   $\text{Ca}^{2+}$ 으로 조성된 용액에서 표준용액보다  $\text{Na}^+$ -free solution 관류시 막전압이  $10\text{mV}$  증가를 보였는 바, Na-Ca exchange 효과에 의한 것으로 생각할 수 있다. 본 실험의 결과는 위의 결과와 차이를 보이고 있으므로 egg membrane에 작용하는 Na conductance나 Na-Ca exchange에 관하여 자세한 연구가 필요한 것으로 생각된다.

Na pump는 안정상태에서 막전압을 발휘하는 중요인자인  $\text{K}^+$  농도경사를 유지하는 중요한 요소이며 electrogenic property를 보이고 있기 때문에 전기적으로 막전압의 과분극형태를 보이면서 기록될 수 있다(Thomas, 1969; Thomas, 1972; David et al, 1986). 본 실험에서는 처음으로 포유동물인 mouse의 미수정란에서 pump의 존재여부에 관하여 기록하였다(Fig. 5). 관찰된 pump 활동은 Fig. 5-A와 같이 과분극 형태로 기록되었으며 ouabain과  $\text{Na}^+$ -free 상태에서 사라진 점으로 미루어보아 Na-K pump임을 확인할 수 있었으며 Ca 농도의 증가에 의하여 과분극의 크기와 지속기간이 연장되고(Fig. 7-A), Ca ion이 없을 경우 관찰할 수 없었다(Fig. 7-B). 특히 양서

류인 두꺼비 (*Xenopus laevis*)의 oocyte에서 관찰한 pump 활동은 ouabain에 의하여 활동이 관찰되지 않았으며 세포내 Na<sup>+</sup> 농도의 증가에 의하여 과분극이 두드러진 결과와 (Marx et al, 1987) 비교하면 mouse egg의 경우 Na과 Ca ion이 안정막전압 유지에 기여하는 pump 활동과 coupling되어 있을 가능성을 시사함과 동시에 세포외액의 Na 또는 Ca ion 농도에 크게 의존하는 듯이 보인다. 본 실험결과에서 보이는 pump 활동의 Ca 의존성은 초기 pump 활동에 이어 높게 조성된 Ca ion에 의하여 i) Na과 Ca ion사이의 교환을 증대시키거나 또는 (동시에) ii) K conductance를 증가시켜 과분극의 크기와 기간을 이차적으로 연장시키는 것으로 보인다.

### 결 론

포유동물의 미수정란에서 안정막전압과 pump 활동에 대한 cation의 영향을 알아보기 위하여 과배란을 유도하여 얻은 mouse unfertilized egg에서 유리 미세전극을 삽입하고 세포내 막전압을 기록하여 다음과 같은 결과를 얻었다.

1) Mouse 미수정란의 안정막전압은  $-25.8 \pm 3.7$  mV (Mean  $\pm$  SE, n=31) 이었다.

2) Na과 Ca-free 용액에서 K ion의 농도 증가에 따라 안정막전압이 증가하였으나 25 mM 이상의 K<sup>+</sup> 용액에서 농도가 증가할 수록 막전압이 감소하였다.

3) Na ion 농도 변화에 의한 안정막전압의 변화는 거의 없었으나, Ca ion 농도가 증가함에 따라 막전압도 더욱 증가하였다.

4) Mouse 미수정란의 pump 활동은  $-2.29 \pm 0.75$  mV (Mean  $\pm$  SE, n=16) 크기의 과분극 형태로 기록되었다.

5) 10 mM Ca<sup>2+</sup> 용액에서 과분극의 크기와 기간이 모두 증가하였으며, ouabain에 의하여 pump 활동을 관찰할 수 없었으며 Na-free 용액과 Ca-free 용액에서도 과분극 현상이 기록되지 않았다.

6) 이상의 결과로 보아 mouse 미수정란의 안정막전압은 Ca ion에 의존하는 K conductance의 변화와 Na-Ca exchange의 가능성을 시사하고 있으며, K과 Na 및 Ca ion과 연결되어 작동하는 pump 활동이 존재하는 것으로 생각된다.

### REFERENCES

Bland KP, Bountra C, Georgiou P, House CR & Martin RJ (1984). Single-channel currents in unfertilized mouse eggs. *J Physiol* 353, 84p

Borland RM, Hazra S, Biggers JD, Lechene CP (1977). *Biol Reprod* 16, 147-157 In: Hagiwara S and Jaffe LA. *Ann Rev Biophys Bioeng* (1979) 8, 385-416

Carafoli E (1982). Membrane transport of calcium. Academic Press.

Cross MH, Cross PC & Brinster RL (1973). Changes in membrane potential during mouse egg development. *Dev Biol* 33, 412-416

David C, Gadsby & Masakazu Nakao (1986). Dependence of Na/K pump current on intracellular [Na] in isolated cells from guinea-pig ventricle. *J Physiol* 371, 201p

Eusebi F, Colonna R & Mangia F (1983). Development of membrane excitability in mammalian oocytes and early embryos. *Gamete Res* 7, 39-47

Georgiou P, Bountra C, Bland KP & House CR (1984). Calcium action potentials in unfertilized eggs of mice and hamsters. *Q J Exp Physiol* 69, 365-380

Hagiwara S and Jaffe LA (1979). Electrical properties of egg cell membranes. *Ann Rev Biophys Bioeng* 8, 385-416

Igusa Y & Miyazaki S (1986). Periodic increase of cytoplasmic free calcium in fertilized hamster eggs measured with calcium-sensitive electrodes. *J Physiol* 377, 193-205

Kuffler SW, Nicholls JG & Martin AR (1984). Ionic basis of resting and action potential. In: From neuron to brain. Sinauer, Sunderland, p111-131

Marx A, Ruppertsberg JP & Rüdell R (1987). Dependence of the electrogenic pump current of *Xenopus* oocytes on external potassium. *Pflügers Arch* 408, 537-539

McNiven AJ, Yoshida S, Georgiou P & House CR (1988). A delayed all-or-none hyperpolarisation induced by a single Ca action potential in hamster eggs. *Pflügers Arch* 412, 451-453

Mitani S (1985). The reduction of calcium current associated with early differentiation of the murine embryo. *J Physiol* 363, 71-86

- Miyazaki S & Igusa Y (1982). Ca-mediated activation of a K current at fertilization of golden hamster eggs. *Proc Natl Acad Sci USA* 79, 931-935
- Okamoto H, Takahashi K & Yamashita N (1977). Ionic currents through the membrane of the mammalian oocyte and their comparison with those in the tunicate and sea urchin. *J Physiol* 267, 465-495
- Peres A (1986). Resting membrane potential and inward current properties of mouse ovarian oocytes and eggs. *Pflügers Arch* 407, 534-540
- Peres A (1987). The calcium current of the mouse egg measured in physiological calcium and temperature conditions. *J Physiol* 391, 573-588
- Powers RD & Tupper JT (1974). Some electro-physiological and permeability properties of the mouse egg. *Dev Biol* 38, 320-331
- Thomas RC (1969). Membrane current and intracellular sodium changes in a snail neuron during extrusion of injected sodium. *J Physiol* 38, 320-331
- Thomas RC (1972). Intracellular sodium activity and the sodium pump in snail neurons. *J Physiol* 220, 55-71
- Yamashita N (1982). Enhancement of ionic currents through voltage-gated channels in the mouse oocyte after fertilization. *J Physiol* 329, 263-280
- Yoshida S (1983). Permeation of divalent and monovalent cations through the ovarian oocyte membrane of the mouse. *J Physiol* 339, 631-642