

## 좁개구리밥 (*Lemna gibba* G3) 원형질막의 투과성 변화와 관련된 막전위의 특성

尹炳吉·孟柱善  
(西江大學校 理工大學 生物學科)

## Characterization of the Membrane Potential Relevant to Permeability Changes in the Plasmalemma of *Lemna gibba* G3

Yoon, Byung Gil and Jueson Maeng

(Department of Biology, College of Science and Engineering, Sogang University, Seoul)

### ABSTRACT

The membrane potential in the subepidermal cells of *Lemna gibba* G3 fronds was measured in the dark with glass capillary microelectrodes. At pH 7, the membrane potential, approximately -215 mV, could be depolarized to -82 ~ -88 mV by 0.1 mM dicyclohexylcarbodiimide (DCCD) or by KCN at 0.3 mM or higher concentrations. When the pH of the medium was altered the potential showed reversible changes, while it revealed no response to the external pH changes when energy transduction across the membrane was being blocked by 0.1 mM DCCD. The results support an assumption that the active component of the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells is generated by electrogenic H<sup>+</sup>-pump. By the addition of 0.10 ~ 5.00 mM salicylic acid (SA) to the bathing medium the membrane potential was depolarized to a great extent, and the removal of SA from the medium repolarized the potential showing almost complete recovery, 92.3 ~ 97.6% to the initial levels. Although the potential was greatly depolarized by 5.0% or higher concentrations of dimethylsulfoxide (DMSO), the recovery rate by DMSO removal was decreased as the pretreatment concentration had increased. Twenty percent DMSO pretreatment limited the recovery at only 47.1%. The presence of SA in the bathing medium could reversibly increase the permeability of the plasmalemma. DMSO at its concentration of 5.0% or higher increased the permeability of the membrane by irreversibly impairing the membrane component involved in the membrane permeability.

### 서론

식물세포의 막전위 (membrane potential)는 세포내의 비  
확산성 음이온과 이온교환펌프 또는 electrogenic 이온펌프  
에 의한 능동운반에 의해서 유지된다(Clarkson, 1974). 뉴

우런이나 근육세포 연구에 사용되었던 전기 생리학적 기법  
은 1960년 이래 식물의 세포막전위와 이온운반에 관한 연  
구에 도입되었는데(Higinbotham, 1973), 처음에는 *Nitella*  
(Findlay, 1961; Mullins, 1962; Kitasato, 1968),  
*Chara* (Hope, 1961), *Valonia* (Gutknect, 1967, 1968) 및  
*Acetabularia* (Saddler, 1970) 등 조류 세포를 대상으로 삼  
았으나 미세유리전극(glass microelectrode)의 사용으로  
크기가 큰 고등식물 세포를 재료로 하여 세포막전위에 대한

\*본 연구는 1987년도 한국과학재단 연구비의 지원으로 수  
행되었음.

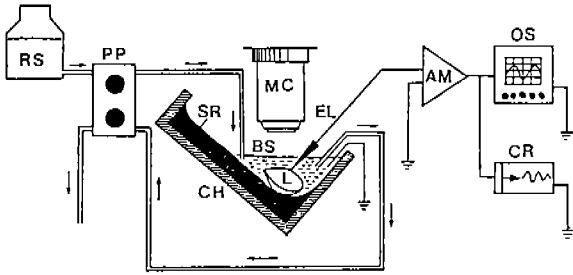


Fig. 1. Set up for measuring the membranc potential. RS, reservoir; PP, double head peristaltic pump; CH, chamber; L, *Lemna* frond; BS, bathing solution; SR, Sylgard resin; EL, electrode; MC, microscope; AM, preamplifier; OS, osciloscope; CR, chart recorder.

연구가 활발히 진행되었다(Higinbotham *et al.*, 1964; Macklon and Higinbotham, 1970). 미세유리전극을 사용하여 측정된 귀리의 자엽초(Etherton and Higinbotham, 1960), 보리의 뿌리(Pitman *et al.*, 1970), 황화된 완두의 줄기(Anderson *et al.*, 1974) 및 옥수수의 뿌리(Molony *et al.*, 1982) 세포의 막전위는 동물세포에서 보다 크게 나타나는데 이러한 현상을 Spanswick(1981)는 이온들의 확산전위 이외에 electrogenic 펌프에 의한 능동적 전위가 크게 작용하고 있기 때문인 것으로 설명하였으며 H<sup>+</sup> 배출펌프에 의해 만들어진 H<sup>+</sup> 농도의 구배가 이온들의 cotransport의 원동력이 될 것이라고 하였다.

*Lemna gibba*는 단자엽 수생식물로서 이의 frond 표피 하조직(subepidermal tissue)은 형태나 크기가 비교적 유사한 세포들로 이루어져 있어서 세포막전위를 연구하는데 적절한 재료로 이용되고 있는데, 본 연구에서는 미세유리전극을 *Lemna gibba* G3 표피세포에 삽입한 후 bathing medium 내의 pH를 변화시켜 H<sup>+</sup> 배출펌프 즉 electrogenic 펌프의 존재를 확인하고, 펌프작용을 방해하는 ATPase 활성억제 물질인 N,N'-dicyclohexylcarbodiimide (DCCD) 등에 의한 막전위의 변화를 측정하며, 세포막 투과성을 변화시키는 특성을 지닌 dimethylsulfoxide (DMSO)와 salicylic acid (SA)가 막전위에 어떠한 영향을 미치는가를 알아보코자 하였다.

### 재료 및 방법

**실험재료의 배양.** *Lemna gibba* G3의 stock은 용량 250 ml Erlenmeyer flask 내의 E 배양액(Bae, 1984) 100 ml에서 무균 배양하였으며 광주기를 단일조건(명기 9 시간, 암기 15 시간)으로 유지하여 영양생장만을 유도하였다. 온도는 명기에 27±1°C, 암기에는 23±1°C이며 형광등, 백열구 및 저압 sodium 등으로 조합된 광원에 의하여 irradiance 190~210 W·m<sup>-2</sup>를 유지하였다. 막전위 측정을

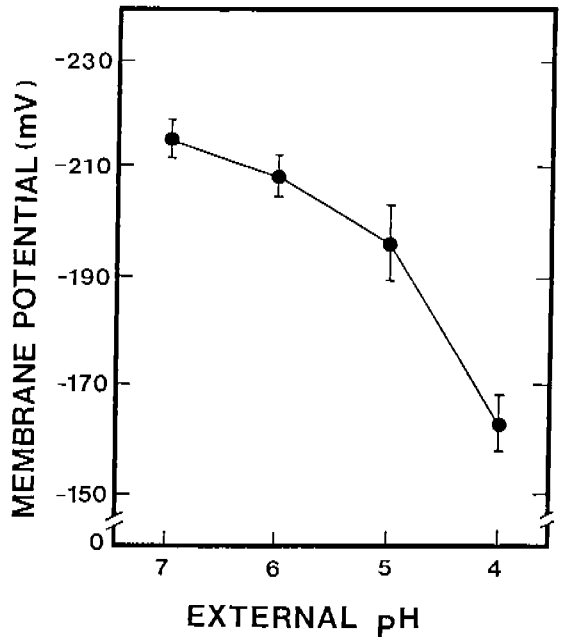


Fig. 2. Depolarization of the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells bathed in Higinbotham solutions at various pHs. Membrane potential was measured after 24 hr-dark adaptation. Results are expressed as mean ± 1 S.E., calculated from at least eight duplicates.

위한 기본실험 배양액은 Higinbotham 용액(Higinbotham *et al.*, 1964)을 사용하였는데, 이 용액 50 ml를 용량 125 ml Erlenmeyer flask에 넣고 교압멸균한 후, 4개의 frond로 구성된 *Lemna* 군체 1개를 이식하고 암소에서 24시간 배양하였다. Stock 배양액에서 기본실험 배양액으로 식물체를 옮길 때는 멸균된 2차 증류수로 식물체를 3회 세척하였다.

**막전위의 측정.** 막전위 측정을 위한 장치는 Fig.1과 같다. 식물체는 Sylgard resin으로 바닥을 입힌 Lucite perfusion chamber에 직경 75 μm의 텅스텐선을 사용하여 고정시켰고, 식물체에 보내는 용액은 이중연동펌프를 사용하여 2~4 ml·min<sup>-1</sup>의 유속으로 저수조로부터 chamber로 순환시켰다. 전극은 10 배 gain의 negative capacitance preamplifier에 연결하고, 미세유리전극은 외경 1.2 mm, 내경 0.7 mm인 미세유리관을 재료로 수평 microelectrode puller를 사용하여 제작하였다. 전극은 3M KCl로 채웠으며 전극내부에 chlorided silver 선을 삽입하였고 저항이 8~20 MΩ 범위내에 있는 전극만을 사용하였다. 배율 40 배의 해부현미경 하에서 micromanipulator를 사용하여 frond 표피세포에 전극을 삽입시킨 후 oscilloscope와 compact strip chart recorder를 이용하여 측정, 기록하였다.

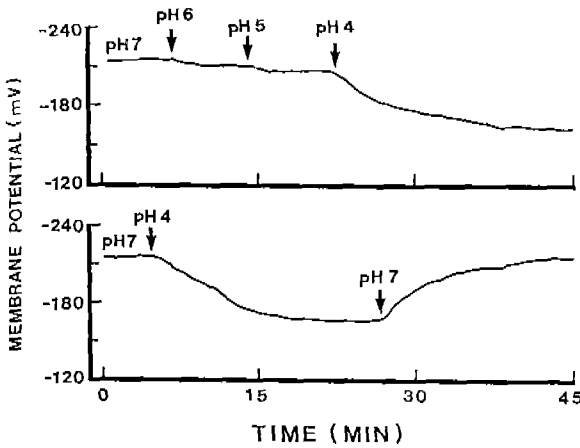


Fig. 3. Effects of external pH changes on the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells. The pH changes in the medium were achieved by rapid switch-over between solutions of various pHs, as indicated by arrows.

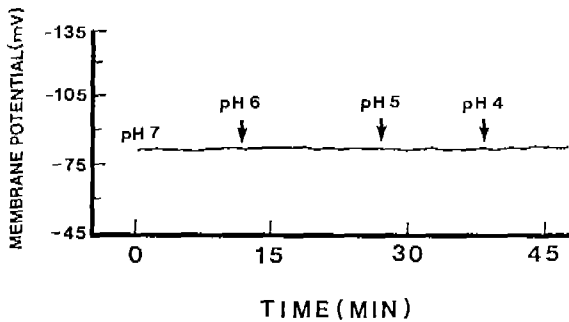


Fig. 4. Effect of dicyclohexylcarbodiimide (DCCD) on the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells. Membrane potential was measured after 30 min treatment with 0.1 mM DCCD in the dark. The pH changes in the medium were achieved by rapid switch-over between solutions of various pHs.

**결과 및 고찰**

**세포막전위에 미치는 pH의 영향.** 각기 다른 pH의 Higinbotham 용액으로 *Lemna frond*를 처리하였을 때 포피하세포의 막전위의 탈분극된 정도는 각기 다른 수준으로 나타났는데, 세포막전위는 pH7에서  $-215 \pm 4.2$  mV, pH6에서  $-208 \pm 3.5$  mV, pH5일 때  $-196 \pm 6.9$  mV, pH4일 경우에는  $-162 \pm 5.5$  mV로 탈분극되었다(Fig. 2). 또한 실험배양액의 pH를 연속적으로 증가 또는 감소시키면서 막전위를 연속 측정하였을 때에는 위와 같은 막전위의 변화가 가역적이라는 사실을 확인할 수 있었다(Fig. 3).

식물세포의 막전위는 electrogenic 펌프에 의한 능동적 부분인 능동전위와 수동적 부분인 확산전위로 유지되고 있는데 (Spanswick, 1981), 이 중에서 능동전위는 대

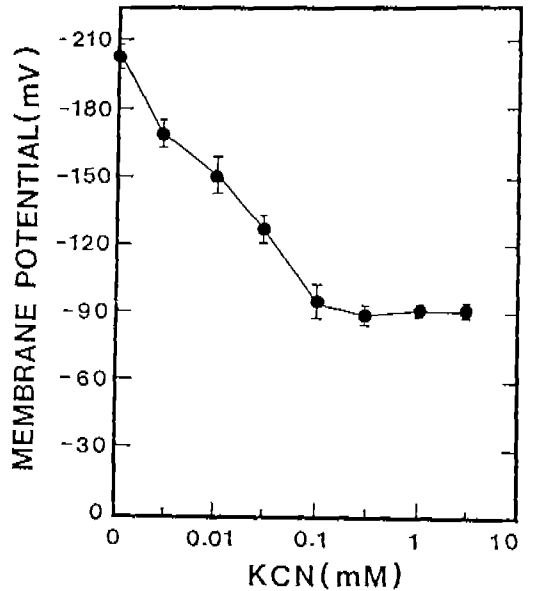


Fig. 5. Effect of KCN on the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells. Membrane potential was measured after 20 min treatment with various KCN concentrations in the dark. Results are expressed as mean  $\pm$  1 S.E., calculated from at least eight duplicates.

사에너지에 의존하고 있기 때문에 세포막 결합 ATPase의 활성을 억제하는 효과를 지닌 DCCD (Harold *et al.*, 1969)에 의해 영향을 받을 것이다. *Lemna frond*를 0.1 mM DCCD로 30분간 처리한 후 막전위를 측정할 결과,  $-82 \pm 3.8$  mV로 탈분극되었는데, 이 때 배양액의 pH를 변화시켰어도 막전위는 일정하게 유지됨을 보여주었다(Fig. 4). 이렇게 탈분극된 막전위는 확산전위에 해당된다고 볼 수 있으며 배양액의 pH에 따라 막전위가 변화한다는 것은 막전위의 능동적 부분이 변화한다는 것을 의미한다. 즉, H<sup>+</sup>-electrogenic 펌프에 의해서 생긴 H<sup>+</sup> 농도구배가 능동적인 막전위를 만들어낸다는 것을 암시해주고 있다. Spanswick (1981)는 여러 종류의 식물에서 세포막전위가 외부 pH에 따라 변화한다는 것은 세포막의 passive channel에 의한 것이 아니라 H<sup>+</sup>-electrogenic 펌프에 의하여 발생하는 기전력의 변화 때문일 것이라고 주장한 바 있으며 이러한 논의는 본 실험의 결과에 의해 지지되고 있다. Smith와 Raven (1976)은 식물체에서 H<sup>+</sup>-electrogenic 펌프는 세포내의 pH를 조절하는데 크게 기여하고 있으며 당당류 및 아미노산들을 H<sup>+</sup>와 같이 cotransport 과정을 통하여 세포내로 흡수시키는 원동력이 된다고 보고한 바 있다.

CN<sup>-</sup>에 의한 펌프의 억제현상을 알아보기 위하여 Higinbotham 용액내의 CN<sup>-</sup>의 농도를 변화시켜 암소에서 *Lemna*를 20분간 이 용액에 잠기게 하여 평형시킨 후 막

Table 1. Effect of addition and subsequent removal of SA on the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells

SA (mM)	Membrane potential (mV)			B-A $\Delta E$ (mV)	Recovery % (C/A) $\times$ 100
	A	B	C		
0.10	-206 $\pm$ 3.7(8) <sup>a</sup>	-170 $\pm$ 8.5(9)	-199 $\pm$ 2.6(8)	36	96.6
0.25	-206 $\pm$ 6.3(7)	-88 $\pm$ 7.0(8)	-197 $\pm$ 7.1(9)	118	95.6
0.50	-208 $\pm$ 5.4(8)	-56 $\pm$ 5.4(7)	-192 $\pm$ 7.0(8)	152	92.3
1.00	-204 $\pm$ 3.8(9)	-32 $\pm$ 2.8(8)	-195 $\pm$ 9.2(8)	172	95.6
2.50	-207 $\pm$ 4.6(9)	-34 $\pm$ 3.8(7)	-202 $\pm$ 5.1(8)	173	97.6
5.00	-202 $\pm$ 6.5(9)	-34 $\pm$ 3.3(7)	-191 $\pm$ 8.4(9)	168	94.6

<sup>a</sup>Number of observations shown in parentheses. A, membrane potential measured before SA addition in the bathing medium; B, membrane potential measured 20 minutes after addition of SA in the medium; C, membrane potential measured 120 minutes after removal of SA from the medium; B-A, depolarization values.

Table 2. Effect of addition and subsequent removal of SA on the membrane potential of *Lemna* subepidermal cells

DMSO (%)	Membrane potential (mV)			B-A $\Delta E$ (mV)	Recovery % (C/A) $\times$ 100
	A	B	C		
0.5	-208 $\pm$ 4.6(8) <sup>a</sup>	-199 $\pm$ 6.0(8)	-201 $\pm$ 3.2(8)	9	96.6
1.0	-210 $\pm$ 3.4(8)	-173 $\pm$ 7.4(8)	-202 $\pm$ 7.4(8)	37	96.2
2.5	-210 $\pm$ 4.6(8)	-160 $\pm$ 6.3(8)	-193 $\pm$ 5.3(7)	50	91.9
5.0	-205 $\pm$ 4.4(8)	-73 $\pm$ 5.2(9)	-164 $\pm$ 7.7(8)	132	80.0
10.0	-204 $\pm$ 3.9(9)	-33 $\pm$ 2.3(9)	-153 $\pm$ 5.8(8)	171	75.0
20.0	-206 $\pm$ 2.1(9)	-26 $\pm$ 2.5(9)	-97 $\pm$ 4.2(8)	180	47.1

<sup>a</sup>Number of observations shown in parentheses. A, membrane potential measured before DMSO addition in the bathing medium; B, membrane potential measured 5 minutes after addition of DMSO in the medium; C, membrane potential measured 120 minutes after removal of SA from the medium; B-A, depolarization values.

전위를 측정하였다. CN<sup>-</sup>의 농도가 0.1 mM 이상일 때 막전위는 -206  $\pm$  3.5 mV에서 -91  $\pm$  5.4 mV로 변화되었는데 이는 막전위의 능동적 부분이 약 115 mV임을 보여주었다(Fig. 5). 이와 비교하여, 막전위의 능동적 부분이 어린 옥수수 뿌리세포에서는 평균 50 mV(Lin and Hanson, 1976), 원두의 상배세포에서는 평균 64 mV(Higinbotham, 1973)인 것으로 보고되었는데, 막전위 유지에 큰 비중을 차지하고 있는 능동적인 부분은 옥수수, 원두에서 보다 *Lemna*에서 더 크게 나타남을 알 수 있다.

**세포막전위에 미치는 SA와 DMSO의 효과.** 암소에서 24시간 두었던 *Lemna* frond를 각기 다른 농도의 SA로 20분간 처리하여 평형시킨 후 막전위의 변화를 측정하였다. SA의 농도가 1.0 mM까지 증가함에 따라 탈분극되는 정도가 증가하였으나, 1.0 mM로부터 SA의 농도를 더 이상 증가시켜도 탈분극된 정도는 일정하였다(Table 1). 실험배양액에 DCCD를 가하여 능동전위를 억제시켰을 때 확산전위가 -82  $\pm$  3.8 mV로 나타난 것과 비교해보면, 1.0 mM SA 처리가 이보다 더 탈분극된 막전위(-32  $\pm$  2.8 mV)를 보여주었으므로 SA가 세포막의 electrogenic 펌프만을 억제시켜서 막전위가 탈분극되었다고는 볼 수 없는 것 같다. *Lemna*가 잠겨있는 용액으로부터 20분 후에 SA를 제거하고 120분 경과 후 막전위를 측정할 결과 모

든 경우에 있어서 거의 정상상태의 막전위로 회복되었다(Table 1). Glass(1974)는 보리의 뿌리세포를 0.5 mM SA로 처리한 결과, 막전위는 -168  $\pm$  2.0 mV에서부터 급격한 탈분극을 보여서 12분 후에는 거의 0 mV까지 감소했으며, 실험배양액에서 SA를 제거하고 100분이 지난 후에는 거의 정상상태의 전위로 회복되었다고 보고하였다. 이와는 반대로, 연체동물의 뉴런에서는 SA가 K<sup>+</sup> 등의 양이온에 대한 세포막의 투과성을 감소시켜서 막전위의 과분극(hyperpolarization)을 나타낸다고 보고된 바 있다(Levitan and Barker, 1972). SA가 뉴런에서는 선택적으로 양이온에 대한 세포막의 투과성을 증가시키는데 비하여 보리세포에서는 양이온과 음이온 전체에 대한 세포막의 투과성을 증가시키기 때문에 SA 처리가 동물세포의 과분극을 유발시키나 식물세포의 경우에는 탈분극을 일으킨다고 Glass(1974)는 설명하였다. 본 실험에서 *Lemna* 세포막전위는 SA를 처리했을 때 보리의 뿌리세포에서와 같이 탈분극이 일어났으나 약 -30 mV 수준에서 계속 유지되었고 전위가 더 이상 탈분극되지 않았다. 이것으로부터 *Lemna*에서도 SA 처리가 양이온과 음이온 전체에 대한 세포막의 투과성을 증가시켜 주는 것 같다. 그러나 막전위가 0 mV까지 탈분극되지 못하는 것으로 보아, 어떤 특정한 이온에 대해서는 세포막의 투과성을 증가시키지 않을 것

이라는 가능성도 배제할 수 없는 것 같다.

암소에서 24 시간 두었던 *Lemna* 의 frond 가 잠겨있는 용액에 각기 다른 농도의 DMSO 를 가하고 5 분간 평형시킨 후 표피하세포의 막전위를 측정하였다더니 탈분극현상이 나타났는데 (Table 2) DMSO 의 농도가 증가할수록 탈분극된 정도도 증가하였다. 능동전위 억제시에도 유지되는 확산전위의 수준 ( $-82 \pm 3.8$  mV) 과 고농도 (20%) 의 DMSO 처리시에 나타나는 막전위의 수준 ( $-26 \pm 2.5$  mV) 을 비교하여 볼 때, DMSO 가 세포막의 electrogenic 펌프를 억제시켜서 막전위가 탈분극되었다고 볼 수는 없을 것이다. 이와 같은 결과들은 SA 를 처리했을 때와 유사한 현상을 보여주고 있다. 배양액으로부터 DMSO 를 제거한지 120 분 후의 막전위는 5 분간 잠겨있었던 용액내 DMSO 의 농도가 높을수록 회복되는 정도가 작았다 (Table 2). 즉, 2.5% 이하의 DMSO 를 가했을 경우, 막전위는 정상상태로 회복하였으나 5.0% 이상의 경우에는 정상상태의 막전위로 회복되지 못했다. 특히, 20% DMSO 에 잠겨있었던 *Lemna* 세포의 막전위는 DMSO 를 제거한 후에  $-97 \pm 4.2$  mV 로 회복되나 이는 정상적인 막전위와 약 110 mV 의 차이를 보였다. 이 결과는 DMSO 의 농도가 높을수록 세포막에 비가역적으로 손상을 주는 정도가 심하였다는 것을 제시해주고 있다. DMSO 는 세포막의 pore system 을 통해서 세포내로 들어가거나 (Kharash and Thyagstrajan, 1983), 세포막을 불안정하게 하여 분자량이 5,000 이하의 작은 분자들을 쉽게 통과하게 하는 효과가 있음이 보고된 바 있고 (Delmer, 1979), 개구리 북부피부세포의 경우, 2.5% DMSO 를 가했을 때 막전위는 탈분극되어 정상수준보다 50~70% 정도 감소되나 DMSO 를 제거했을 때는 막전위가 정상수준으로 빠르게 회복된다고 알려졌다 (Franz and Van-Bruggen, 1967). 이러한 DMSO 의 효과는 *Lemna* 에서도 유사한 형태로 나타났다. *Lemna* 에서는 2.5% 이하의 DMSO 가 이온에 대한 세포막의 투과성을 가역적으로 증가시키기 때문에 막전위가 탈분극되었다가 DMSO 가 제거되었을 때는 정상막전위로 회복되는 것이고, 5.0% 이상의 고농도 DMSO 로 처리하는 경우에는 세포막의 투과성을 더욱 증가시켜 주지만 세포막의 구조를 비가역적으로 변형시켜주기 때문에 정상막전위로 회복되지 못한 것이라고 추정할 수 있다.

결론적으로, 막전위에 대한 SA 의 효과는 식물세포와 동물세포의 경우를 비교하여 볼 때 근본적으로 차이가 있는데, SA 가 동물세포에서는 일반적으로 과분극을 일으키는 반면, 식물세포에서는 탈분극을 일으킨다. 그러나 DMSO 는 동물세포에서나 식물세포에서나 막전위의 탈분극 현상을 유발시키는 효과가 있음을 알 수 있다.

## 적 요

미세유리전극을 사용하여 *Lemna gibba* G3 frond 표피하세포의 막전위를 암소에서 측정하였다. 0.1 mM dicyclo-

hexylcarbodiimide (DCCD), 또는 0.3 mM 이상 농도의 KCN 을 배양액에 첨가했을 때 막전위는 약  $-215$  mV 로부터  $-82 \sim -88$  mV 수준으로 탈분극되었다. 막전위는 배양액의 pH 를 변화시킴에 따라서 가역적으로 변화하였으나 0.1 mM DCCD 로 세포막의 에너지전이를 억제할 경우에는 배양액의 pH 가 변화하여도 막전위의 변화는 측정되지 않았다. 이 결과는 *Lemna gibba* G3 에서 막전위의 능동적 부분이 electrogenic H<sup>+</sup> 펌프에 의해서 발생한다는 가설을 뒷받침하는 것으로 판단된다. 한편, 배양액내 0.10 ~ 5.00 mM salicylic acid (SA) 는 막전위를 큰 폭으로 탈분극시켰으나 SA 를 배양액으로부터 제거한 후 재분극에 의한 막전위의 회복은 92.3~97.6% 수준이었다. 또한 막전위는 5.0% 또는 그 이상 농도의 dimethylsulfoxide (DMSO) 에 의하여 크게 탈분극되었으나 전처리 농도가 높음에 따라 DMSO 제거 후의 회복 수준은 낮아졌는데 20% DMSO 의 경우에는 회복률이 47.1% 수준에 머물렀다. 즉, SA 는 원형질막의 투과성을 가역적으로 증가시키나 DMSO 는 투과에 관여하는 원형질막의 성분을 비가역적으로 손상시켜 막의 투과성을 증가시키는 것으로 생각된다.

## 참 고 문 헌

- Anderson, W.P., D.L. Hendrix and N. Higinbotham. 1974. The effect of cyanide and carbon monoxide on the electrical potential and resistance of cell membrane. *Plant Physiol.* **54**: 712-716.
- Bae, J.M. 1984. Effects of salicylic acid and dimethylsulfoxide on flowering in *Lemna gibba* G3. Master's Thesis, Sogang University, Korea.
- Clarkson, D.L. 1974. Ion transport and cell structure in plant. John Wiley and Sons, New York. pp. 56-77.
- Delmer, D.P. 1979. Dimethylsulfoxide as a potential tool for analysis of compartmentation in living plant cells. *Plant Physiol.* **64**: 623-629.
- Etherton, B. and N. Higinbotham. 1960. Transmembrane potential measurements of higher plants as related to salt uptake. *Science* **131**: 409-410.
- Findlay, G.P. 1961. Voltage clamp experiments with *Nitella*. *Nature* **191**: 812-814.
- Franz, T.J. and J.T. Van-Bruggen. 1967. A possible mechanism of action of DMSO. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **141**: 302-309.
- Glass, A.D.M. 1974. Influence of phenolic acids on ion uptake. IV. Depolarization of membrane potentials. *Plant Physiol.* **54**: 855-858.
- Gutknecht, J. 1967. Ion fluxes and short-circuit current in internally perfused cells of *Valonia ventricosa*. *J. Gen. Physiol.* **50**: 1821-1834.
- Gutknecht, J. 1968. Salt transport in *valonia*: Inhibition of potassium uptake by small hydrostatic pressures. *Science* **160**: 68-70.

- Harold, F.M., J.R. Baarda, C. Baron and A. Abrams. 1969. Inhibition of membrane-bound ATPase and cation transport in *Streptococcus faecalis* by N,N'-dicyclohexylcarbodiimide. *J. Biol. Chem.* **224**: 2261-2268.
- Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **24**: 25-46.
- Higinbotham, N., B. Etherton and R.J. Foster. 1964. Effect of external K, NH<sub>4</sub>, Ca, Mg, and H ions on the membrane potential of *Avena* coleoptile. *Plant Physiol.* **39**: 196-203.
- Hope, A.B. 1961. The action potential in cells of *Chara*. *Nature* **191**: 811-812.
- Kharash, N. and B.S. Thyagstrajan. 1983. Structure basis for biological activities of dimethylsulfoxide. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **411**: 391-402.
- Kitasato, H. 1968. The influence of H<sup>+</sup> on the membrane potential and ion fluxes of *Nitella*. *J. Gen. Physiol.* **52**: 60-87.
- Levitan, H. and J.L. Barker. 1972. Salicylate: A structure-activity study of its effects on membrane permeability. *Science* **176**: 1423-1425.
- Lin, W. and J.B. Hanson. 1976. Cell potential, cell resistance and proton fluxes in corn root tissue. *Plant Physiol.* **58**: 276-282.
- Macklon, A.E.S. and N. Higinbotham. 1970. Active and passive transport of potassium in cells of excised pea epicotyls. *Plant Physiol.* **45**: 133-138.
- Moloney, M.M., P.E. Pilet, M.T. Marré and G. Roman. 1982. Transmembrane electrical potentials in growing maize roots: Antiauxin effect. *Planta* **156**: 407-411.
- Mullins, L.T. 1962. Efflux of chloride ions during the action potential of *Nitella*. *Nature* **196**: 986-987.
- Pitman, M.G., S.M. Hertz, Jr., J.S. Graves, W.S. Pierce and N. Higinbotham. 1970. Electrical potential difference in cells of barley roots and their relation to ion uptake. *Plant Physiol.* **47**: 76-80.
- Saddler, H.W.D. 1970. The membrane potential of *Acetabularia mediterranea*. *J. Gen. Physiol.* **55**: 802-821.
- Smith, F.A. and J.A. Raven. 1976. H<sup>+</sup> transport and regulation of cell pH. In: Encyclopedia of Plant Physiology New Series. U. Luttage and M.G. Pitman (eds), Vol. 2A. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 317-346.
- Spanswick, R.M. 1981. Electrogenic ion pumps. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **32**: 267-289.

(1990. 4. 7 接受)