

금속펩타이드를 이용한 *Pseudomonas alcaligenes*의 5S rRNA의 구조 연구

金姬廷 · 金時郁¹ · 高文珠*
조선대학교 자연과학대학 물리화학부 화학전공
¹조선대학교 공과대학 환경공학부
(2001. 11. 7 접수)

Study on the Structure of 5S rRNA from *Pseudomonas alcaligenes* by Metallopeptides

Hee-Joung Kim, Si-Wouk Kim¹, and Moonjoo Koh*

¹Division of Physics and Chemistry, Chosun University, Kwangju 501-759, Korea

²Division of Environmental Engineering, Chosun University, Kwangju 501-759, Korea

(Received November 7, 2001)

요 약. Ni(II) · Gly-Gly-His(Arg)COOH와 Cu(II) · Gly-Gly-His(Arg)COOH 형태의 금속펩타이드를 이용하여 *P. alcaligenes*에서 얻은 5S rRNA의 구조를 조사하였다. 그 결과 금속 펩타이드들은 5S rRNA의 줄기-고리 구조에서 염기쌍을 이루지 않거나 불안정하게 이루는 부분을 선택적으로 변형시켰다. 금속펩타이드의 선택성은 중심 금속이 Ni(II)인 경우와 Cu(II)인 경우에 차이가 거의 없었다. 금속펩타이드를 이용한 절단 결과를 금속 착물 M(II)CR을 이용한 결과와 비교하면 금속펩타이드에 의한 선택성이 더 크게 나타났다. 금속펩타이드와 금속착물을 이용한 절단 결과로부터 *P. alcaligenes*에서 얻은 5S rRNA의 이차구조를 살펴 보았다.

주제어: 5S rRNA, 금속펩타이드

ABSTRACT. The recognition and cleavage of 5S rRNA from *P. alcaligenes* by metalloptides to the form Ni(II) · Gly-Gly-His(Arg)COOH and Cu(II) · Gly-Gly-His(Arg)COOH were investigated. The results of RNA cleavage analyses suggest that metalloptides selectively target the unpaired or unstably paired bases of stem-loop structure of 5S rRNA. The selectivity of metalloptides was little affected by the species of metal ion, Ni(II) or Cu(II). When the result of cleavage by metalloptides was compared with that of by metal complexes M(II)CR, the recognition by metalloptides was more selective and structure specific. The cleavage data by metalloptides and other metal complexes were used to probe the secondary structure of 5S rRNA from *P. alcaligenes*.

Keywords: 5S rRNA, metalloptide

서 론

생명체의 유전정보는 DNA에서 RNA를 거쳐 단백질을 합성하게 되는데, 이런 흐름은 매우 선택적으로 일어난다. 유전정보 전달과정에 있어서 선택성과 생물학적 특성은 핵산의 삼차구조와 밀접한 관련이 있으므로

핵산의 구조를 밝히는 것이 중요한 목표가 되어 왔다. 그 중, 5S rRNA는 박테리아에서부터 진핵세포에 이르기까지 여러 종류의 생물체의 리보솜의 큰 소단위체의 구성성분으로써 약 120개의 뉴클레오타이드로 구성되어 있어 다른 rRNA보다 분자의 크기가 작고 단백질과 상호작용이 적으며 변형된 염기나 뉴클레오사이드를 가

지고 있지 않는 특징이 있다. 5S rRNA와 같은 작은 rRNA들이 리보솜에서 무슨 역할을 하는지에 관해서는 아직 확실히 알려진 것이 거의 없다. 그러나, 리보솜 입자에서 5S rRNA를 제거했을 때, 단백질 합성기능이 현저히 감소함을 확인하였다.¹ 이로써 5S rRNA가 리보솜을 구성하고 있는 몇몇 단백질과 독특하게 상호작용하여 단백질합성에 있어서 중요한 기능을 하고 있다는 것을 알 수 있다.

지금까지 RNA의 구조를 밝히기 위해 많은 연구자들은 효소 탐침과 화학 탐침을 이용하였다. 그 중, 핵산 가수분해 효소들은 농도가 커서 입체장애를 받기 쉬운데, 특히 RNA가 다른 단백질들과 결합되었을 때가 그러하다. 또한 그들은 RNA의 특별한 접합에 의해서도 입체장애를 받을 수 있다. 화학적 탐침들은 입체장애의 영향을 조금밖에 받지 않으므로 원자 수준까지 자세한 정보를 제공할 수 있다. 이러한 효소 탐침들과 화학 탐침들은 RNA들의 이차구조 결정에 이용될 뿐만 아니라 삼차구조, 즉 형태의 분석에도 널리 사용되고 있다.^{2,4} 5S rRNA의 결정체가 얻어졌다는 보고는 벌써 오래 전에 있었지만,⁵ 질 좋은 결정체가 아니었기 때문에 삼차원 구조를 결정하는 데에는 성공하지 못하였다. 아마도 5S rRNA는 리보솜 단백질들과 복합체를 이루어 기능을 가지게끔 진화되어 있기 때문에 용액에서 단독으로 안정한 고차원구조를 이루기가 어려운 본성을 가졌는지도 모른다.

최근에는 새로 개발된 synchrotron radiation small angle x-ray scattering 기술을 이용하여 *Thermus flavus*의 5S rRNA에 대한 저분해능의 삼차원 모형이 제안되었다.⁶ 이 모형에 따르면 5S rRNA는 A-D-E와 B-C의 두 영역이 L자 모양을 이루고 있어서 tRNA와 유사한 모습을 가지고 있다.

지금까지 5S rRNA의 고차원 구조를 결정하기 위해서는 주로 화학 탐침과 효소 탐침으로 수용액 상태에서의 삼차 상호작용들을 분석한 결과들에 의존하고 있다. 화학적 탐침으로 RNA의 구조적 특징들을 밝히는 데는 여러 종류의 화학적 핵산가수분해효소(chemical nuclease)가 이용된다.³ 화학적 핵산가수분해효소는 DNA나 RNA의 당 부분을 산화시켜서 분해시키는 산화·환원 활성이 큰 배위착물로서, 보통 의도한 목표에 접근하기 쉬운 정도로 작고, 형태에 대한 특이성을 상당히 가질 만큼 크기가 큰 것이 이용되고 있다. 이런 목적으로 여러 가지 전이금속 착물들이 DNA나 RNA

의 구조를 결정하는데 효과적으로 이용되었다.⁷ 특히 Ni(II)를 포함하는 많은 화합물들이 이런 후보로 추정되어서 시험되고 있다. 최근에 올리고뉴클레오타이드 중 G 잔기에만 매우 특이성을 가지는 금속을 함유하는 시약들이 개발되었다. Chen 등은 니켈 착물, NiCR[2,12-dimethyl-3,7,11,17-tetraazabicyclo[11.3.1]heptadecan-1(17), 2,22, 13, 15-pentaenato) nickel(II) perchlorate]이 KHSO₅ 존재 하에 짝을 이루지 않거나, 고리룰 이루는 G 잔기들을 특이하게 산화시킨다는 것을 보여주었다.^{8,9} 본 연구진은 NiCR, CuCR 및 CdCR의 금속이온 착물을 합성하고 이것을 구조가 비교적 잘 알려진 tRNA^{Phe}에 반응시켜서 그것이 구조에 특이하게 절단을 일으킨다는 것을 보고하였다.⁹

최근에 Ni(II)과 oxone 존재 하에서 금속트라이펩타이드가 선택적으로 DNA를 변형시킬 수 있음이 밝혀진 이후로⁹ 금속펩타이드의 조성을 바꾸어서 DNA에서 특이한 절단을 일으키려는 연구가 진행되었다.¹⁰ 계속된 연구에서 이런 금속펩타이드들은 DNA 뿐 아니라 RNA에도 선택적으로 작용하여서 Ni(II)·Gly-Gly-His 금속펩타이드가 tRNA^{Phe}와 tRNA^I의 TAR RNA의 고리 부분에만 선택적으로 작용하여 절단 반응을 일으킨다고 보고되었다.¹¹ 본 연구에서는 Ni(II)·Xaa-Xaa-His-CONH₂ 형태의 carboxamide 형태 대신에 자유기복합기를 지닌 금속 트라이펩타이드를 합성하여서 이것들을 *Pseudomonas alcaligenes*의 5S rRNA의 구조를 밝히고자 하였다. 리간드로서는 Gly-Gly-His 과 Gly-Gly-Arg를 사용하였으며 중심 금속으로는 Ni(II)와 Cu(II)를 사용하였다.

또한, 기존에 합성되었던 NiCR, CuCR, CdCR에 의한 *P. alcaligenes*의 5S rRNA를 절단 위치를 금속트라이펩타이드에 의한 절단위치와 비교하여 *P. alcaligenes*의 이차 및 삼차구조를 결정하고자 하였다.

재료 및 방법

재료. 금속펩타이드를 합성하는 CuCl₂·2H₂O, NiCl₂·6H₂O, 완충용액을 조제하는 NaH₂PO₄와 Na₂HPO₄, 트리스(하이드록시메틸)아미노메테인, 산화제로 사용하는 KHSO₅, 변형된 RNA를 절단하는 아일린 등은 Aldrich에서, Gly-Gly-His, Gly-Gly-Arg와 같은 트라이펩타이드, CH₃COONa, 브로모페놀 파랑, 자일렌 시아놀, EDTA, 황산라우릴, 그리고 폴리아크릴아마이드 겔을

만들 때 사용되는 아크릴아마이드, N, N-메틸렌비스-아크릴아마이드, 붕산, 유테아 등은 Sigma에서 구입하여 사용하였다. RNA를 표지하는 $[5\text{-}^{32}\text{P}]$ pCp는 Amersham에서 구입하였다. RNase T1과 T4 RNA 연결효소는 Pharmacia Biotech로부터 구입하여 사용하였다.

금속펩타이드의 합성. 먼저 구리를 함유하는 금속펩타이드를 합성하기 위하여 준비한 Gly-Gly-His와 Gly-Gly-Arg 트라이펩타이드 8.7×10^{-3} mmol을 각각 10 mM 인산완충용액(pH 7.0) 1.5 ml에 녹인 후 5.8 mM CuCl_2 용액 1.5 ml를 가하였다. 금속펩타이드의 형성은 526 nm에서 흡광도를 조사하였다. 니켈을 함유하는 금속펩타이드의 경우에도 같은 방법으로 시행하였으며 CuCl_2 대신에 5.8 mM NiCl_2 용액을 사용하였으며 금속펩타이드의 형성은 421 nm에서 흡광도 변화를 조사하였다.¹¹

5S rRNA의 추출 및 정제. *Pseudomonas alcaligenes*는 LB 배양액에 배양한 다음, 원심분리하여 얻었다. 5S rRNA는 지금까지 많이 사용되어 온 페놀 추출법을 3회 사용하여 얻은 RNA를 에탄올 침전 시킨 후 이것을 DEAE-cellulose를 이용한 이온 크로마토그래피법으로 분리하였다. 분리 후 10% 폴리아크릴아마이드 겔을 이용한 겔 전기이동법으로 정제하였다.^{12,13}

5S rRNA의 3'-말단 표지. 정제된 5S rRNA의 3'-말단은 $[5\text{-}^{32}\text{P}]$ pCp와 RNA 연결효소를 이용하여 5S rRNA의 3'-말단을 방사성 동위원소로 표지하였다.^{12,13,11}

금속펩타이드에 의한 5S rRNA의 변형. 동위원소로 표지된 5S rRNA에 10 mM PO_4^{3-} , pH 7.0, 10 mM MgCl_2 완충용액과 침전용 tRNA를 넣어 50°C에서 5분간 배양하여 서서히 냉각시켜 재원형화시키거나 50°C에서 5분간 배양하여 급히 냉각시켜 변형시켰다. 여기에, 금속펩타이드와 KHSO_5 를 가하여 5S rRNA의 염기를 실온에서 1분간 변형시킨 다음, 0.2 M EDTA를 가하여 반응을 종결시킨다.

아세트산 아닐린에 의한 변형된 5S rRNA의 절단. 변형반응이 끝난 5S rRNA에 아세트산아닐린을 가하여 60°C에서 16분간 반응시켜 변형된 염기를 절단시켰다.¹¹

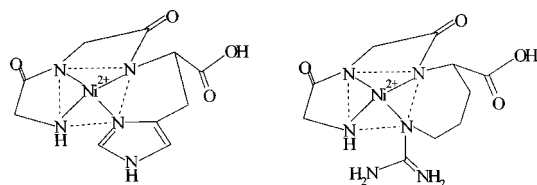
5S rRNA의 절단된 위치 확인. 반응시킨 각각의 5S rRNA들은 폴리아크릴아마이드 겔을 이용하여 전기 이동시킨 후, 자동 방사선 사진법으로 절단된 염기의 위치를 확인하였다.^{12,13}

절단된 염기의 위치를 알기 위해 표지된 5S rRNA를 알칼리 가수분해시킨 것과¹⁴ 구아닌 염기만을 선택적으

로 가수분해하는 리보핵산 가수분해효소 T1을 사용하여 가수분해한 것을¹⁴ 함께 전기이동시켰다.

결과 및 고찰

금속펩타이드의 합성. 10 mM PO_4^{3-} , pH 7.0 완충용액에 Gly-Gly-His 8.7×10^{-3} mmol을 녹인 다음, 같은 몰수의 NiCl_2 를 가하여 421 nm에서 흡광도를 측정하였을 때 흡광도가 0.019에서 0.195까지 증가하였으며, 같은 몰수의 CuCl_2 를 가하면 526 nm에서는 흡광도가 0.005에서 0.175까지 증가하였다. 또한, 10 mM PO_4^{3-} , pH 7.0 완충용액에 Gly-Gly-Arg 8.7×10^{-3} mmol을 녹인 다음, 같은 몰수의 NiCl_2 를 가하여 421 nm에서 흡



Ni(II)-Gly-Gly-His

Ni(II)-Gly-Gly-Arg

Fig. 1. Representative Ni(II)·Gly-Gly-HisCOOH and Ni(II)·Gly-Gly-ArgCOOH metallopeptides. The models were redrawn based on the crystal structure of Cu(II)·Gly-Gly-HisCOOH reported previously.¹⁵

광도를 측정하였을 때 0.028에서 0.163까지 흡광도가 증가하였으며, 같은 몰수의 CuCl_2 를 가하면 526 nm에서 흡광도가 0.023에서 0.182까지 증가하였다.

이것을 Ni(II)·Gly-Gly-His-CONH₂에 대하여 보고된 흡광계수($\epsilon = 108 \text{ M}^{-1}\text{cm}^{-1}$) 및 Cu(II)·Gly-Gly-His-CONH₂에 대하여 보고된 흡광계수($\epsilon = 120 \text{ M}^{-1}\text{cm}^{-1}$)를^{15,16} 참고로 하면 Ni(II)·Gly-Gly-His-COOH는 약 60%, Cu(II)·Gly-Gly-His-COOH도 약 60%의 금속펩타이드가 형성되었다.

금속착물과 금속펩타이드에 의한 5S rRNA의 절단. 본 연구진들이 *Pseudomonas alcaligenes*의 5S rRNA (Fig. 2)를 금속펩타이드로 변형시킨 후 절단한 결과(Fig. 3)는 G₁ 염기부터 3'-말단에 이르는 정확한 염기의 위치를 파악할 수 있어서 B 줄기, b 고리, 그리고 C 줄기에 대해서 구조에 대한 정보를 제공해 준다. 이 결과를 금속착물에서 얻은 결과⁷ 및 기존에 제안된 *Pseudomonadaceae*의 5S rRNA의 이차 구조에 관한 모형과¹⁷

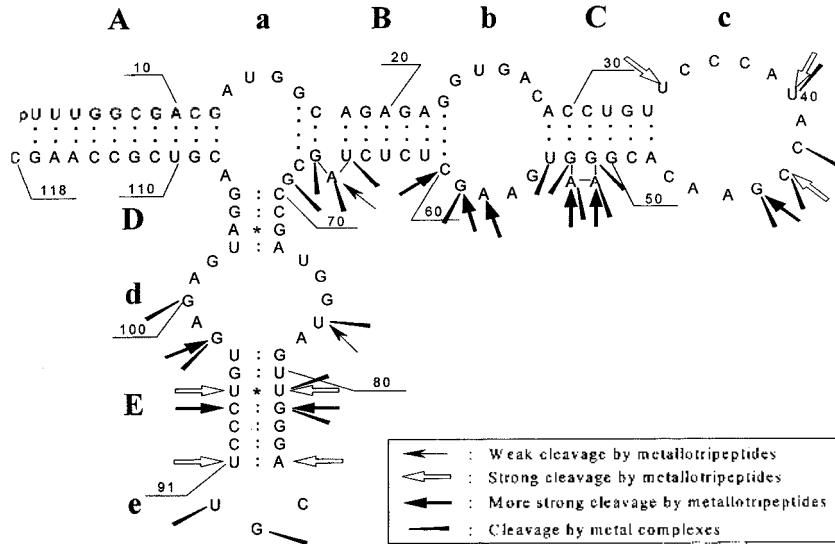


Fig. 2. The proposed secondary structure of 5S rRNA from *P. alcaligenes*.¹⁷ The arrows denote the sites of cleavage induced by metal complexes and metalloptides.

비교해 보면 다음과 같다.

B 줄기-b 고리. B 줄기의 염기들은 가변성이 크지만 염기쌍을 이루는 염기들이 서로 보상적으로 변하기 때문에 비교적 안정하다. 금속착물에 의해서는 내밀린 A₆₆을 비롯하여 U₆₅와 G₆₇ 염기도 절단됨이 관찰되었는데, 금속펩타이드의 경우에는 U₆₅ 염기나 G₆₇ 염기는 절단되지 않고 내밀린 A₆₆ 염기만 약하게 절단됨이 관찰되었다. 또한 B 줄기와 b 고리 사이에 위치한 G₂₃·C₆₀ 염기쌍이 불안정한 중요현상을 나타내는 예가 보고되었는데,^{18,19} 금속착물과 금속펩타이드를 이용한 실험의 결과도 이에 일치하여 C₆₀ 염기가 강하게 절단되었다. b 고리를 구성하는 7개의 뉴클레오타이드는 비변성된 조건이나 37°C 이상의 조건에서만 화학변형을 쉽게 받고, 이보다 낮은 온도나 복원된 조건에서는 화학변형을 받지 않는 것으로 알려져 있는데, 금속펩타이드를 이용한 실험 결과도 이에 상응하나 G₅₉ 염기가 금속착물과 금속펩타이드에 의해 강하게 절단되어 예외적인 결과를 제시하고 있다.

C 줄기-c 고리. C 줄기는 금속착물로 변형시켰을 때에는 대체적으로 G₆₁, A₆₂, A₆₃, G₆₄, U₆₅ 염기들이 균일하게 절단되었으나, 금속펩타이드의 경우에는 내밀린 구조를 하고 있는 A₅₂와 A₅₃ 염기가 강하게 절단되었다. 거의 모든 원핵생물의 5S rRNA들에서 잘 보존되어 있는 c 고리는 C₅₇, C₅₈, C₅₉, G₁₁, A₁₅ 염기들이 단

일가닥에 특이하게 작용하는 핵산 가수분해효소 S1의 공격을 약하게 받지만 이중가닥에 특이하게 작용하는 리보핵산 가수분해효소 V1의 작용을 비교적 강하게 받으며, 복원된 조건에서는 C₇, C₃₈, G₁₁ 염기들이 화학적 변형을 전혀 받지 않고 A₁₅ 염기만 약하게 화학적 변형을 받는다고 보고되어 이들 염기들이 5S rRNA의 다른 부분과 분자 내 상호작용을 하거나, c 고리 내에서 비표준형 염기쌍을 형성하거나 염기들의 치쌍임으로 tetraloop와 같은 안정한 구조를 이룰 것으로 예상되고 있다.²⁰ 금속펩타이드를 이용한 실험에서는 c 고리를 구성하고 있는 염기들 중 금속착물의 경우 U₄₀ 염기와 G₁₄ 염기가 약하게 절단되었으며, C₁₂ 염기와 C₁₃ 염기가 비교적 강하게 절단됨을 확인할 수 있었고, 금속펩타이드의 경우에는 U₄₀ 염기와 C₁₂ 염기가 비교적 강하게 절단되고 G₁₄ 염기가 강하게 절단되었다. 이를 통해 관찰한 결과, c 고리를 구성하는 많은 염기들 중에서 U₄₀, C₁₂나 C₁₃, 그리고 G₁₁ 염기들을 제외한 나머지 염기들은 두 화학적 핵산가수분해효소에 의해 변형되지 않음을 확인할 수 있었다. 이로써 c 고리를 구성하는 많은 염기들은 이차 및 삼차 구조에서 단일가닥으로 존재하지 않을 것이라는 예상을 뒷받침해 주고 있다.

D 줄기-d 고리. D 줄기는 불안정한 G₆₉·A₁₀₇ 염기와 두 개의 안정한 G·C 염기쌍들로 이루어져 있는데, 금속착물에 의해서는 불안정한 G₆₉·A₁₀₇ 염기쌍 중에서

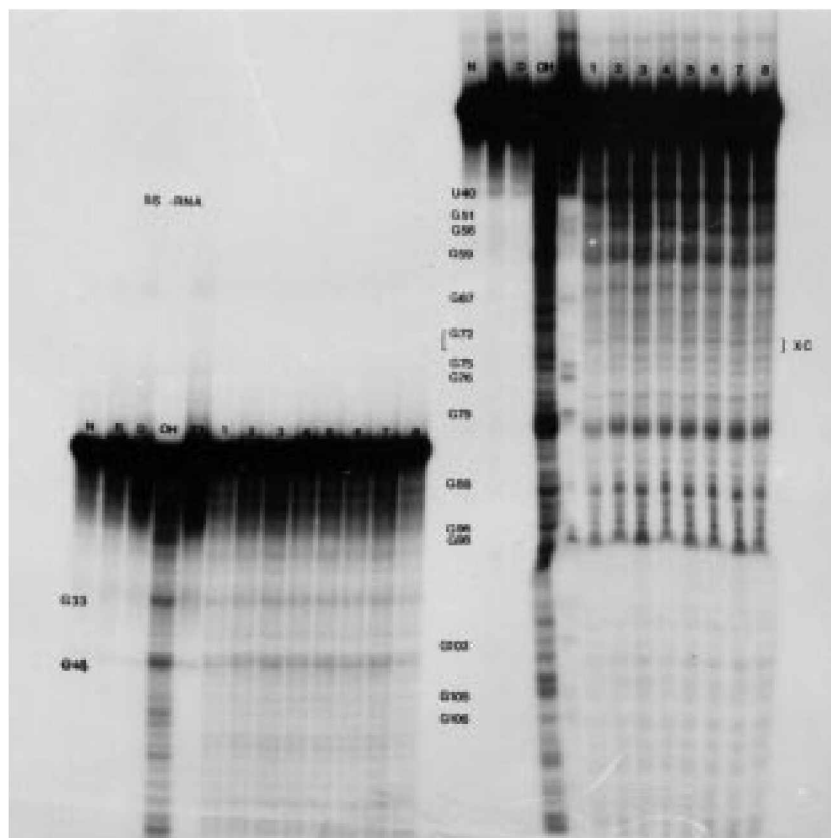


Fig. 3. Specific cleavage of 5S rRNA from *P. alcaligenes*. $3'$ - 32 P-labeled 5S rRNA (5 μ g per lane) was treated as described below and analyzed by gel electrophoresis (10% acrylamide, 7 M Urea). The purified 5S rRNA from 10% acrylamide gel (lane N), renatured 5S rRNA in buffer (10 mM PO_4^{3-} , pH 7.0, 10 mM MgCl_2) (lane R) or denatured 5S rRNA in buffer (10 mM PO_4^{3-} , pH 7.0, 10 mM MgCl_2) (lane D) was subjected to electrophoresis without further treatments. Alkaline hydrolysis (lane OH), RNase T1 reaction (lane T1) were performed as described previously.¹¹ Renatured 5S rRNA (lane 1, 3, 5, 7) and denatured 5S rRNA (lane 2, 4, 6, 8) were subjected to aniline acetate to cleave the modified sites by incubation (1 min) with KH_2SO_4 and $\text{Ni(II)} \cdot \text{Gly-Gly-His}$ (0.29 mM, lane 1, 2), $\text{Ni(II)} \cdot \text{Gly-Gly-Arg}$ (0.29 mM, lane 3, 4) $\text{Cu(II)} \cdot \text{Gly-Gly-His}$ (0.29 mM, lane 5, 6) or $\text{Cu(II)} \cdot \text{Gly-Gly-Arg}$ (0.29 mM, lane 7, 8).

G_{99} 염기가 절단되었으나, 금속펩타이드에 의해서는 쉽게 절단되지 않았다. d 고리에는 40°C의 비교적 높은 온도에서도 안정하지만,¹⁸ 고리 내의 모든 아데닌과 구아닌 염기들은 복원된 조건에서는 화학적 변형을 받지 않지만 2가 양이온들이 없는 반면성된 조건에서는 화학적 변형을 받는 것으로 보아 비교적 유연한 구조를 가질 것으로 예상된다. 금속착물의 경우, U- 염기가 비교적 강하게 절단되고 G_{98} 염기와 G_{100} 염기의 절단이 확인된 뿐 다른 염기들은 변형시키지 않았다. 금속펩타이드도 d 고리의 염기들을 거의 변형시키지 않았으나 U- 염기가 약하게 절단되었고 G_{98} 염기가 강하게

절단되는 결과를 제시하여 이러한 예상을 뒷받침해 주고 있다.

E 줄기. E 줄기는 대부분 G·C와 G·U 염기쌍으로 이루어져 있고 비정상적인 $U_{81} \cdot U_{95}$ 염기쌍을 내포하고 있으나 안정한 이중나선을 이룰 것으로 추측되고 있다. 그러나 금속착물을 사용하여 실험한 결과에서는 U_{80} 염기와 U_{81} 염기가 비교적 강하게 절단되었으나, 금속펩타이드를 이용한 실험의 결과에서 $A_{85} \cdot U_{91}$ 염기쌍만이 비교적 강하게 절단되는 결과를 제시하였다. 따라서, c 고리 쪽의 E 줄기는 비교적 안정하였으나 d 고리 쪽에서는 비정상적인 $U_{81} \cdot U_{95}$ 염기쌍이 강하게 절단

되었고, 바로 옆에 위치한 불안정한 $U_{80} \cdot G_{96}$ 염기쌍이 절단되어서 비교적 불안정한 줄기 구조라는 것을 보이 주고 있다. c 고리의 염기들의 보존성은 일성하지 않으며 구성 염기들의 개수도 다양하나, 금속착물에 의해서는 G_{96} 염기와 U_{80} 염기가 절단됨을 확인할 수 있었으나 금속펩타이드에 의한 절단은 확인하기 어려웠다.

이와 같은 입체 구조에 특이한 변형 현상은 금속펩타이드 중심금속이 Ni(II)인 경우와 Cu(II)인 경우 별로 차이를 나타내지 않았다. 금속착물의 경우에서도 중심금속이 Ni(II)인 경우와 Cu(II)나 Cd(II)인 경우 별로 차이를 나타내지 않았다. 또한 리간드로 사용되는 트라이펩타이드의 경우 Gly-Gly-His 뿐 아니라 Gly-Gly-Arg의 경우에도 금속 펩타이드를 만들어서 같은 선택성을 나타내는 것으로 보인다. DNA에 결합친화성을 가지는 금속트라이펩타이드가 Gly-Gly-His 이외에도 Lys-Gly-His, Pro-Gly-His, Pro-Ser-His, Pro-Lys-His 등이 존재하며 이것들이 더 큰 결합친화성을 가진다는 연구도 있다.¹¹

이런 것으로 살펴볼 때, 금속트라이펩타이드 중 금속과 평면사각형 착물구조를 형성할 수 있으며 양전하를 가질 수 있는 것들은 핵산과 결합 친화성을 가지는 것으로 보이며 특히 RNA와 결합을 이룰 경우에는 고리 부분이나 부풀은 줄기 부분에 더 우선적으로 결합하는 것으로 보인다. 이러한 결과를 바탕으로 단일가닥 영역이나 불안정한 염기 짝지움을 하고 있는 염기들을 선택적으로 인식하고, 또한 입체적인 특징을 인식하는 새로운 금속펩타이드 핵산 가수분해효소의 개발을 추진할 수 있을 것이다. 금속착물과 금속트라이펩타이드는 유사한 화학적 핵산가수분해효소이지만, 금속착물은 금속트라이펩타이드보다 크기가 더 작아서 핵산에 대한 반응성이 큰 반면, 핵산과 결합친화성을 가지고 있으며 크기가 더 큰 리간드를 가지고 있는 금속트라이펩타이드는 선택성이 크다는 것을 확인할 수 있었다.

이 논문은 1999년도 조선대학교 학술연구비의 지원을 받아 연구되었음.

인 용 문 헌

1. Dohme, J.; Nierhaus, K. H. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **1976**, *73*, 2221.

2. Ehresmann, C.; Baudin, F.; Mougél, M.; Romby, P.; Ebel, J.-P.; Ehresmann, B. *Nucleic Acids Res.* **1987**, *15*, 9109.

3. Ehresmann, B.; Ehresmann, C.; Romby, P.; Mougél, M.; Baudin, F.; Westhof, E.; Ebel, J.-P. In *Ribosome, Structure, Function & Evolution*; Hill, W. E.; Moore, P. B.; Dahlberg, A.; Schlessinger, D.; Garrett, R. A.; Warner, J. R., Eds.; American Society for Microbiology: Washington, U. S. A., 1990; p. 148.

4. Noller, H. F.; Moazed, D.; Stem, S.; Powers, T.; Allen, P. N.; Robertson, J. M.; Weiser, B.; Triman, K. In *Ribosome : Structure, Function & Evolution*; Hill, W. E.; Moore, P. B.; Dahlberg, A.; Schlessinger, D.; Garrett, R. A.; Warner, J. R., Eds.; American Society for Microbiology: Washington, U. S. A., 1990; p. 73.

5. Morikawa, K.; Kawakami, M.; Takemura, S. *FEBS Lett.* **1982**, *145*, 194.

6. Funari, S.; Rapp, G.; Perband, M.; Dierks, K.; Vallazza, M.; Betzel, C.; Erdmann, V. A.; Svergun, D. I. *J. Biol. Chem.* **2000**, *275*, 31283.

7. Kam, J. L.; Busch, D. H. *Nature* **1966**, *211*, 160.

8. 김희정; 고분주 *대한화학회지* **1997**, *41*, 561.

9. Liang, Q.; Eason, P. D.; Long, E. C. *J. Am. Chem. Soc.* **1995**, *117*, 9625.

10. Huang, X.; Pieczko, M. E.; Long, E. C. *Biochemistry* **1999**, *38*, 2160.

11. Brittain, I. J.; Huang, X.; Long, E. C. *Biochemistry* **1998**, *37*, 12113.

12. Li, S.-J.; Chang, L.-H.; Chen, S.-M.; Marshall, A. G. *Anal. Biochem.* **1984**, *138*, 465.

13. Chen, X.; Woodson, S. A.; Burrows, C. J.; Rokita, S. E. *Biochemistry* **1993**, *32*, 7610.

14. D'Alessio In *Gel electrophoresis of nucleic acids*; Rickwood, D.; Hames, B. D., Eds.; IRL Press: Oxford, U. K., 1982; p.173.

15. Camerman, N.; Camerman, A.; Sarkar, B. *Can. J. Chem.* **1976**, *54*, 1309.

16. Lau, S.-J.; Kruck, T. P. A.; Sarkar, B. *J. Biol. Chem.* **1974**, *249*, 5878.

17. 고분주; 조봉래; 김상범; 이영훈; 박인원 *대한화학회지* **1997**, *41*, 371.

18. 고분주; 박인원 *한국생화학회지* **1989**, *22*, 430.

19. 이승주; 고분주; 남정미; 박인원 *한국생화학회지* **1990**, *23*, 135.

20. Cheong, C.; Varani, G.; Tinoco, I. *Nature* **1990**, *346*, 680.