



세포

(1) 세포의 연구방법

01 현미경

- 01-1. 해상력, 분해능
- 01-2. 현미경에서 감지 가능한 대상의 크기
- 01-3. 현미경의 종류

02 현미경을 이용한 세포의 크기 측정

- 02-1. 마이크로미터
- 02-2. 세포 크기의 측정

03 현미경을 이용한 시료 준비과정

- 03-1. 고정
- 03-2. 탈수
- 03-3. 투명화
- 03-4. 파라핀 침투, 포매, 매몰
- 03-5. 절편화
- 03-6. 파라핀 제거
- 03-7. 수화
- 03-8. 염색
- 03-9. 관찰

04 세포분획법

- 04-1. 분별 원심분리
- 04-2. 평형밀도구배 원심분리

05 동위원소 추적법

- 05-1. 정의
- 05-2. 분비단백질의 이동경로 확인 과정

06 유세포분석

- 06-1. FACS를 이용한 세포분리 과정
- 06-2. 결과 분석

(2) 세포 및 세포소기관

01 세포의 크기 제한

02 세포의 종류 및 비교

- 02-1. 원핵세포
- 02-2. 진핵세포

03 진핵세포의 세포소기관

- 03-1. 핵
- 03-2. 소포체
- 03-3. 골지체

03-4. 리소좀

03-5. 액포

03-6. 미토콘드리아

03-7. 엽록체

03-8. 미소체 : 퍼옥시좀

03-9. 미소체 : 글리옥시좀

03-10. 세포골격

(3) 세포막과 수송

01 세포막, 원형질막의 특징

- 01-1. 원형질막의 특징
- 01-2. 유동 모자이크 모델

02 세포막의 구성 분자

- 02-1. 탄수화물
- 02-2. 지질
- 02-3. 단백질

03 세포막의 유동성

- 03-1. 막의 유동성 증명 실험
- 03-2. 측면 확산 측정 실험법
- 03-3. 측면 확산 vs 횡단 확산
- 03-4. 막의 유동성을 변화시키는 요인

04 물질수송

- 04-1. 세포막 수송의 특징
- 04-2. 종류 : 수동수송, 능동수송
- 04-3. 수동수송
- 04-4. 능동수송

05 막을 통한 물질수송

- 05-1. 내세포작용
- 05-2. 수용체 매개 내세포작용
- 05-3. 외세포작용

06 세포 외 공간

- 06-1. 세포외 기질
- 06-2. 세포벽

07 세포연접

- 07-1. 밀착연접
- 07-2. 부착연접
- 07-3. 간극연접

(1) 세포의 연구 방법

01 현미경(microscope)

01-1. 해상력, 분해능(resolution, resolving power)

① 정의

- ① 아주 가까운 두 점이 확실히 두 개의 점으로 분리되어 보이는 최소한의 거리. 이미지가 뚜렷하게 보이는 정도를 의미한다.
- ② 광학현미경의 해상력은 약 $0.2\mu\text{m}$ 이다. 따라서 두 점간의 거리가 $0.2\mu\text{m}$ 보다 작을 경우 한 점으로 관찰되며, $0.2\mu\text{m}$ 보다 클 경우에는 두 점으로 구분할 수 있다.

▶ 배율(magnification): 물체의 이미지와 실제크기의 비율, 배율이 높아질수록 상이 흐려보인다.

② 특징

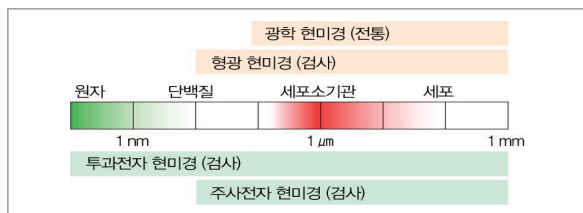
- ① 현미경의 해상도는 D로 나타낸다.
- ② D 값이 작을수록 해상도는 좋아진다(증가한다).

$$D = \frac{0.61\lambda}{N\sin\theta}$$

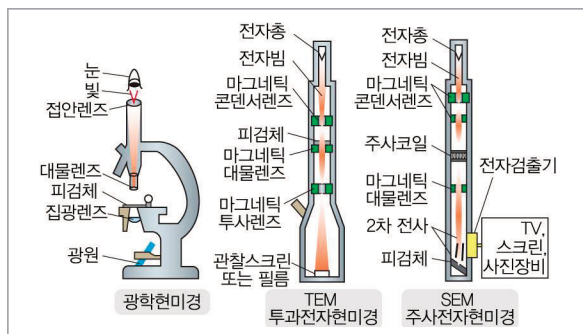
- D : 두개의 구별되는 물체 사이의 최소거리
- N : 표본과 대물렌즈 사이 매질의 굴절률
- λ : 사용하는 빛의 파장
- θ : 대물렌즈에 원뿔 모양으로 들어가는 빛의 광수력 각도의 반각(half angle)

01-2. 현미경에서 감지 가능한 대상의 크기

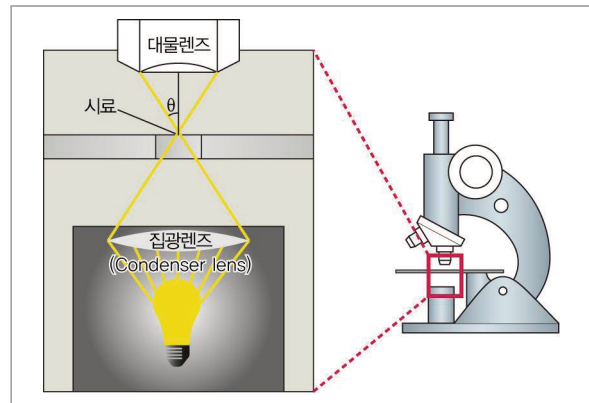
사람 눈의 해상도는 약 0.2mm 이며, 대부분의 세포는 $200\mu\text{m}$ 보다 작으므로 사람의 눈으로 볼 수 없다.



01-3. 현미경의 종류



① 광학현미경(light microscope, LM)



- ① **특징** : $0.2\mu\text{m}$ 의 해상력. 대부분의 세포는 충분히 관찰할 수 있으며, 핵, 미토콘드리아, 엽록체와 같이 크기가 큰 세포소기관의 관찰도 가능하다. 그러나 미세한 구조까지 관찰하기에는 불충분하다.

② 종류

㉠ 명시야 현미경(bright-field microscope)

가장 일반적인 현미경으로 태양이나 백열등으로부터 나온 빛을 집광렌즈로 표본에 집중시켜 이를 대물렌즈와 대안렌즈(접안렌즈)를 거치면서 상을 확대시켜 관찰한다. 이때 배경은 밝고 표본은 구조물에 따라 어둡게 관찰되므로 명시야 현미경이라고 부른다. 살아있는 세포를 관찰할 수 있지만 세포를 염색하지 않는다면 대비가 거의 안 되어서 구별이 힘들다. 단, 염색하기 위해 전처리인 고정과정을 거치면 세포가 죽는다는 단점이 있다.

㉡ 암시야현미경(dark-field microscope) :

명시야 현미경과 달리 검은 배경에 상이 밝게 보인다. 명시야 현미경에 비해 해상력이 증가한다.

㉢ 위상차현미경(phase-contrast microscope) :

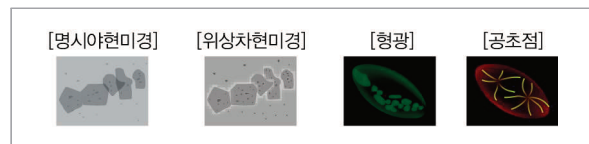
염색하지 않은 살아있는 세포를 관찰하기 위해 명암의 대조를 강조한 현미경

㉣ 형광현미경(fluorescence microscope)

㉤ 공초점주사현미경

(confocal scanning microscope)

레이저광을 렌즈와 작은 구멍에 통과시킴으로써 분해능을 향상시킨 형광현미경의 일종. 형광으로 염색된 시료를 레이저로 스캔하고 컴퓨터가 세포의 단면을 보기 위해 초점을 맞춘다. 따라서 다른 광학현미경에서는 볼 수 없었던 3차원의 뚜렷한 영상을 얻을 수 있다.



② 전자현미경(electron microscope, EM)

㉠ 특징

- ㉡ 광학현미경의 가시광선 대신 파장이 짧은 전자파를 이용함으로써 해상력을 크게 증가시킨 현미경
- ㉢ 우리는 전자를 볼 수 없으므로 전자현미경은 스크린 또는 사진필름에 전자를 쏘아 상을 얻는다.
- ㉣ 이론상 전자현미경의 해상력은 0.002nm 정도이나, 실제 일반적인 해상력은 0.5~2nm 정도이다. 광학 현미경에 비해서는 100배 높은 값
- ㉤ 전자는 공기 중에서 다른 원자에 의해 흡수되므로 표본은 진공 상태에 놓인다. 따라서 죽은 세포만을 관찰하게 된다.

㉡ 종류

㉢ 투과전자현미경

(Transmission electron microscope)

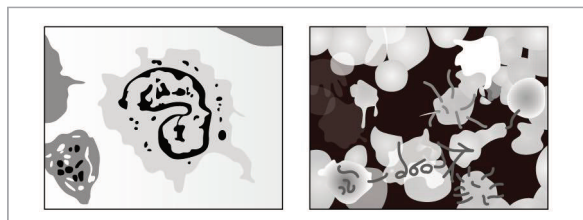
- 전자파가 매우 얇게 절단된 시료를 투과하므로 2차원적 단면구조를 관찰할 수 있다.
- 전자빔은 표본을 통과하면서 산란되거나 또는 통과하여 상을 형성한다. 전자가 밀집된 표본 부위에서는 투과된 전자가 감소되어 검게 나타난다.

㉣ 주사전자현미경

(Scanning electron microscope)

- 시료 위에 주사된 상을 관찰하므로 3차원적인 입체 구조를 관찰할 수 있다.
- 전자파를 중금속으로 얇게 막을 씌운 표본의 표면에 주사하는 것이다. 다음 반사된 전자를 모아서 모니터에 영상화시킨다.

▶ SEM의 해상도는 TEM보다 낮으므로 세포 전체를 관찰하는데 보통 사용되며 세포보다 작은 소기관의 관찰에는 TEM이 더 유용하다.



	광학현미경	전자현미경
해상력	0.2μm (= 200nm)	0.5nm
매질	공기	진공
발광체	가시광선	전자파
특징	살아있는 세포를 볼 수 있다. 단, 염색할 경우 고정된 죽은 세포를 관찰하게 된다.	진공 상태에서는 생물체가 살아있지 못하므로 살아있거나 젖은 상태의 세포는 볼 수 없다.

02 현미경을 이용한 세포 크기 측정

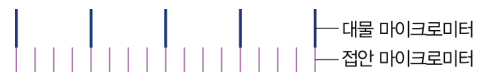
02-1. 마이크로미터(micrometer)

- ① 세포의 크기 측정을 위해서는 micrometer를 이용한다.
- ② 대물 micrometer는 slide glass 위에 표시된 '자' 이므로 시료가 눈금을 가리고 세포의 다른 방향으로 길이 측정을 원할 때 방향을 바꿀 수 없다는 단점을 지닌다. 따라서 길이 측정에는 접안 micrometer를 사용한다.
→ 대물 micrometer의 한 눈금은 10μm이다.
- ③ 접안 micrometer는 대물렌즈 × 접안렌즈에 의해 확대된다. 따라서 우선 시료 없이 접안 micrometer의 눈금 크기를 특정 배율에서 먼저 확인한 뒤, 시료를 놓아 크기를 측정한다.

02-2. 세포 크기의 측정

다음은 어느 식물 세포의 크기를 관찰하기 위해 마이크로미터를 이용한 것이다.

(가) 접안 마이크로미터와 대물 마이크로미터를 정치하고 관찰하였더니 아래와 같았다. 단, 대물 마이크로미터 1눈금의 길이는 10μm이다.



(나) 이 세포는 접안 마이크로미터 10눈금에 해당하였다.

위 실험 결과 알 수 있는 접안 마이크로미터 1눈금의 길이와 세포의 크기를 구하시오.

- ① 접안 마이크로미터 1눈금의 길이 _____
- ② 세포의 크기 _____

03 현미경을 이용한 시료 준비과정

03-1. 고정(fixation)

① **필요성**: 시료 채취 과정에서 리소좀의 가수분해효소에 의해 세포소기관이 변형되므로 살아있는 세포와 같은 구조를 관찰하기가 어렵다. 이때 고정액을 처리하면 가수분해효소가 기능하지 못해 세포는 사후 과정을 통한 와해 없이 살아 있을 때와 같은 구조와 상태를 유지한다.

② 화학고정

㉠ **고정액(fixative)**: 초기에는 아세트산 등의 산이나 에탄올, 메탄올 같은 유기용매를 고정액으로 사용하였으나 지금은 포르말데하이드(formaldehyde)나 글루타르알데하이드(glutaraldehyde) 등을 주로 사용한다.

㉡ 고정액은 조직 내에서 인접한 분자의 아미노기 간에 비가역적인 교차연결을 형성한다. 이 공유결합은 단백질-단백질 결합과 단백질-핵산의 결합을 안정화시켜 다음 단계의 처리과정 동안 발생할 수 있는 손상을 최소화하는 불용성의 안정한 분자로 변화시킨다.

→ 고정과정으로 세포 내 단백질, 핵산들이 교차 결합되어 안정화되고 특정 위치에 고정되며, 염색약이 세포막을 쉽게 통과하여 염색을 용이하게 한다.

▶ EM의 경우 글루타르알데하이드로 1차 고정 후, 오스미움 테트록사이드(osmium tetroxide)로 2차 고정 겸 염색하여 단백질과 지질을 안정화시킨다.

▶ 고정액은 인체 세포에도 영향을 미치므로 실험 시 주의를 요한다.

▶ 열고정

세균과 같은 간단한 세포관찰에 주로 사용한다. 보통 알코올 램프에 시료를 왔다 갔다 하는 방법으로 고정하며 수분을 건조시키므로, 후에 염료가 쉽게 침투할 수 있다는 장점이 있다.

03-2. 탈수(dehydration)

① **필요성**: 포매과정에서 세포를 채우게 될 파라핀(paraffin)은 소수성이나, 현재 세포 내에는 친수성의 고정액이 있으므로 우선 알코올을 이용하여 물을 제거하는 전처리를 한다.

② **과정**: 고정한 시료를 알코올에 담가둔다. 내용물의 급격한 수축을 막기 위해 알코올의 농도를 순차적으로 높이면서 물을 제거한다.

03-3. 투명화(clearing)

① **필요성**: 세포 내 포함된 알코올은 포매과정에서 사용될 파라핀과 친하지 않으므로 이 둘과 모두와 결합가능한 성분인 자일렌(xylene)을 이용하여 전처리를 한다.

② **과정**: 알코올로 채워진 세포를 자일렌으로 옮기면 세포 내 알코올은 자일렌으로 대체된다. 이때 세포가 투명해지므로 투명화 과정이라고 한다.

▶ EM의 경우 프로필렌 옥사이드(propylene oxide)를 주로 사용한다.

03-4. 파라핀 침투(infiltration), 포매, 매몰(embedding)

자일렌으로 채워진 세포를 따뜻하게 데운 파라핀 속에 담구면 세포 내로 파라핀이 침투된다. 완전히 파라핀이 침투되면 온도를 낮추어 파라핀을 굳힌다.

▶ EM의 경우 더 얇은 시료로 절단하기 위해서 파라핀보다 더 단단한 에폭시 수지(epoxy resin)를 사용한다.

03-5. 절편화(section)

마이크로톰(microtome)을 이용하여 0.5~50 μ m 두께로 매우 얇게 절단한다. 파라핀 포매 대신 액체질소로 시료를 냉동 후 절단할 수도 있다. 이 경우 탈수, 투명화, 포매 과정이 생략되므로 신속하지만 종종 미세 구조에 훼손이 생길 수 있다.

03-6. 파라핀 제거

시료를 채우고 있는 파라핀은 비극성이지만, 염료는 극성이므로 자일렌, 톨루엔 등을 이용해 파라핀을 제거한다.

03-7. 수화(hydration)

자일렌을 알코올로 대체하고 다시 알코올을 물로 대체한다.

03-8. 염색(staining)

세포 내 특정 구조를 식별하기 위하여 염료를 사용하는 과정이다.

▶ EM의 경우 중금속인 아세트산 우라늄(uranyl acetate)+텅스텐산으로 단백질과 핵산을, 시트르산 납(lead citrate)으로 지질과 핵산을 염색한다.

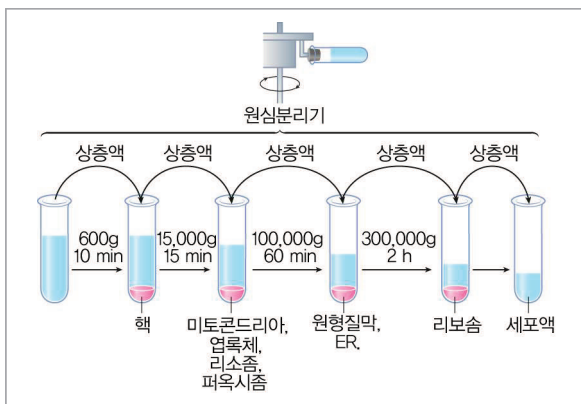
명칭	염색 대상	발색
아세트산카민 (acetocarmine)	식물 핵산과 산성단백질	적색
메틸렌블루 (Methylene blue)	동물 핵산과 산성단백질	청색
헤마톡실린 (Hematoxylin)	핵산과 산성단백질	청색
에오신 (Eosin)	세포질의 염기성 단백질	분홍
아누스그린B	미토콘드리아	녹색
김자액(Giemsa stain) Wright 염색액	백혈구	핵: 청색 세포질: 분홍

03-9. 관찰

04 세포분획법(cell fractionation)

04-1. 분별 원심분리(differential centrifugation)

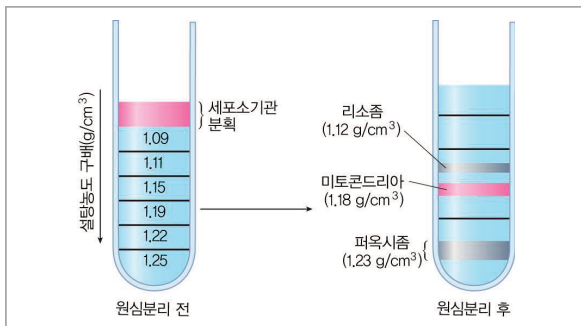
- ① 세포소기관을 대량으로 얻고자 할 때 사용하는 기술
- ② 세포를 적당한 pH를 지닌 등장 설탕용액에 현탁한 다음 초음파 또는 균질기(homogenizer)로 세포를 파쇄한다.
→ 균질기가 회전할 때 열이 발생하므로 이를 냉각하기 위해 또한 세포파괴 시 리소솜효소에 의해 세포분획이 파괴되는 것을 막기 위해 시험관을 0°C의 얼음물에 넣고 파괴한다.
- ③ 초기 원심분리의 낮은 원심력(회전수)에서는 크고 무거운 입자가 침전된다. 상층액을 얻어 점점 높은 원심력(회전수)으로 분리하여 작은 세포 소기관을 침전시킨다.



04-2. 평형밀도구배 원심분리

(equilibrium density gradient centrifugation)

설탕의 농도구배가 형성된 용액 상에서 고속(4,000rpm)으로 원심분리하면 각 세포소기관은 자신과 동일한 밀도를 지니는 층으로 이동한다.



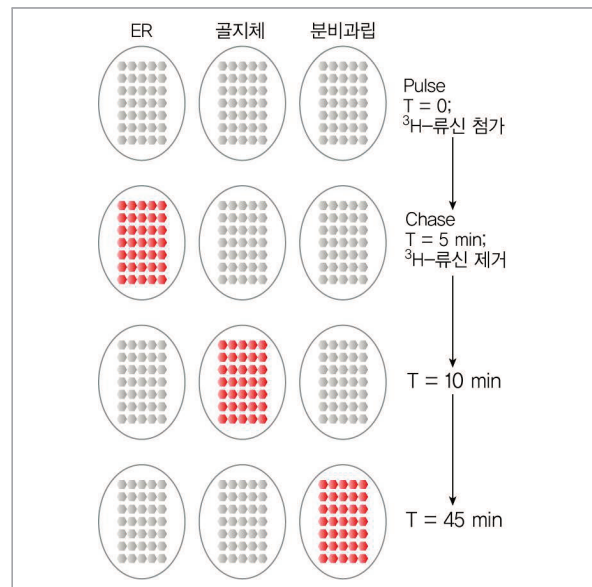
05 동위원소 추적법 (pulse labeling-chasing experiment)

05-1. 정의

방사능 동위원소를 이용하여 물질의 이동경로, 대사체의 변화 등을 확인하는 실험

05-2. 분비단백질의 이동경로 확인 과정

- ① 짧은 시간 동안 ^3H -류신을 포함하는 배지에서 세포를 배양한다.
→ 이 기간 동안 합성된 류신을 포함하는 단백질에는 방사능 동위원소가 표지된다.(pulse labeling)
- ② 세척하여 ^3H -류신을 제거한다.
- ③ ^3H -류신을 포함하지 않는 배지로 옮겨 재배양한다.
→ 이후 합성되는 단백질에는 방사능이 표지되지 않는다.
- ④ 일정 시간 간격으로 방사능이 표지되지 않은 배지로 이동한 세포를 수거하여 방사능 표지 단백질이 위치한 세포소기관을 파악한다. (pulse chasing)



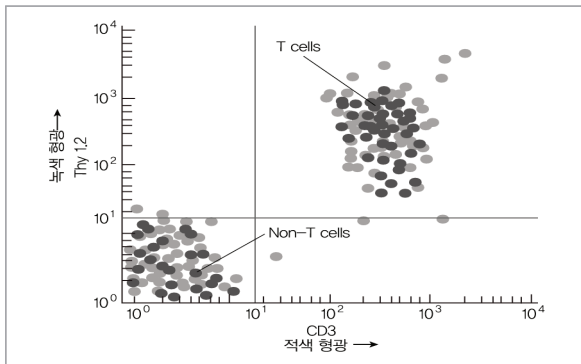
06 유세포분석(flow cytometry) → 형광 활성화 세포 분리기 (Fluorescence-activated cell sorter, FACS)

06-1. FACS를 이용한 세포분리 과정

- ① 조직에서 얻은 세포를 떼어내기 위해 단백질분해효소 등을 처리하여 세포 사이의 결합을 파괴한다.
- ② 각 세포 유형의 표면분자에 특이적인 형광 단일클론항체를 세포배양액에 넣어준다.
- ③ FACS를 통해 각 세포를 분류한다.
 - ① 세포를 아주 가는 물의 흐름 속에서 일렬로 레이저 빔을 통과시킨다. 이때 세포에서 산란되는 빛, 방출되는 형광을 측정하여 세포의 크기나 형태를 결정하고 특정한 종류의 세포를 각각 분리한다.
 - ② 이 기계는 1,000개의 세포 중 하나를 고를 수 있을 만큼 민감하며, 1초에 수천 개의 세포를 분류할 수 있다.

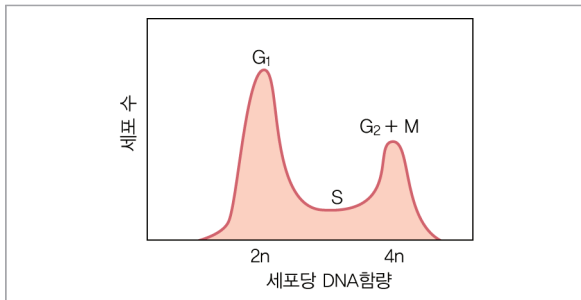
06-2. 결과 분석

- ① T 세포 특이적 CD3와 Thy1.2에 대한 형광단일클론항체를 이용한 dot plot



② 세포 내 DNA 함량 측정

- ① DNA와 결합하는 형광염료(예 Propidium iodide) 존재 하에 세포를 배양한 후, FACS를 통과시켜 형광을 분석 하면 DNA 함량과 비례한 형광강도에 따라서 G₁, S, G₂ + M기의 세포수가 표시된다.
- ② PI는 RNA에도 결합하므로 RNase를 미리 처리하여 DNA에서 유래하는 형광강도만을 측정하도록 한다.



(2) 세포 및 세포소기관

▶ Hooke는 현미경을 사용하여 코르크 절편의 작은 방들을 발견하고 이를 세포(cell)라고 명명하였다(1655).

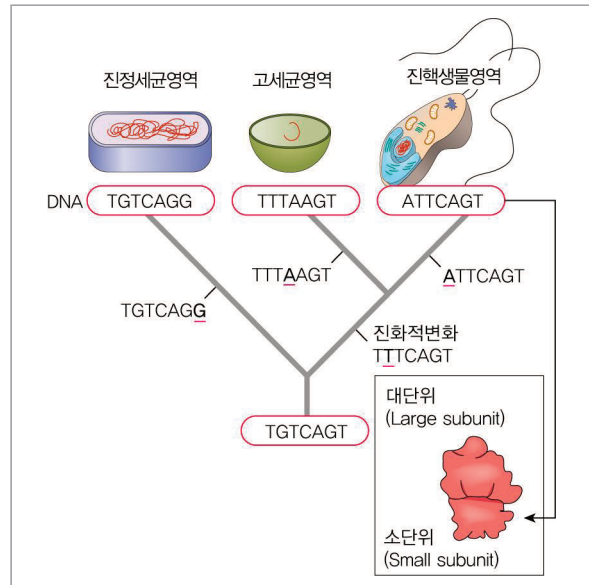
▶ 세포설(cell theory)

- 모든 생물체는 세포라는 기초단위로 구성되어 있다.
- 모든 세포는 기존의 세포로부터 유래된다.
- 현재의 세포는 공통 조상에서 진화하였다.

01 세포의 크기 제한

- ① 세포의 직경이 2, 20, 200 μ m로 커짐에 따라 표면적 대 부피는 3.0:1, 0.3:1, 0.003:1로 표면적의 비율이 상대적으로 감소된다.
- ② 세포의 표면적은 외부로부터 세포로 들어올 수 있는 물질의 양과 외부로 배출되는 노폐물의 양을 결정하므로 세포는 기능을 위해 표면적 대 부피비를 크게 유지해야 한다. 따라서 세포의 크기는 큰 표면적 대 부피비와 이상적인 내부 부피를 갖기 위해 작아야 하며, 생물은 소수의 큰 세포보다 다수의 작은 세포로 구성된다.

02 세포의 종류 및 비교



	진정세균	진핵세포
생물	단세포 생물	단세포, 다세포생물
세포소기관		
핵(핵막)		
인		
DNA		
뉴클레오솜(nucleosome)		
기타 DNA	플라스미드	미토콘드리아, 엽록체
인트론	진정세균에는 인트론 × (고세균에는 인트론 ○)	○ (히스톤유전자는 인트론 ×)
DNA pol	3종류 (DNA pol I, -II, -III)	5종류 이상 (α , $-\beta$, $-\gamma$, $-\delta$, $-\epsilon$)
복제원점	1개	1개 이상
RNA pol	1종류 (σ α β β')	3종류 Pol I : Pol II : Pol III :
전사 개시	프로모터 + RNA pol	프로모터 + RNA pol + 전사인자
mRNA 전사 종결	ρ 의존성 전사 종결 ρ 비의존성 전사 종결	절단 가공으로 종결
mRNA가공		
cistron	polycistronic mRNA	monocistron mRNA
r, tRNA가공	○	○
유전자 발현 조절	operon에 의한 전사조절	다단계조절
전사번역	전사와 번역 동시에	전사 후 번역
mRNA의 리보솜 결합 서열	Shine-Dalgarno sequence	mRNA의 5' cap
번역 개시 아미노산	N-formyl Met (AUG)	Met (AUG)
세포벽 성분	펩티도글리칸	식물 : 셀룰로오스 균류 : 키틴 동물 : ×
세포소기관	×	○
리보솜	70s 리보솜 50s 대단위 (5s, 23s rRNA + 단백질) 30s 소단위 (16s rRNA + 단백질)	80s 리보솜 60s 대단위 (5s, 5.8s, 28s rRNA + 단백질) 40s 소단위 (18s rRNA + 단백질)
세포막의 스테롤 유무	×	식물 : phytosterol 균류 : ergosterol 동물 : cholesterol
편모	성분 : flagellin 단백질 운동 : 회전운동 E : H 농도기울기	tubulin 단백질의 미세소관 9 + 2 구조 활주운동 ATP
유성생식		
무성생식		
핵상		

02-1. 원핵세포(prokaryote)

▶ 원핵세포(지름 1~5 μm)는 진핵세포(10~100 μm)보다 크기가 작다. 마이코플라스마(mycoplasma)는 가장 크기가 작은 세균으로 지름이 0.1~1.0 μm 에 불과하다.

① 종류 : 진정세균(eubacteria), 고세균(archebacteria)

② 구조

㉠ DNA : 핵이 없으므로 핵양체(nucleoid)라 불리는 지역에 초나선으로 응축되어 존재한다.

㉡ 세포벽 : 고세균을 제외한 세균(bacteria)의 세포벽은 아미노당 중합체인 펩티도글리칸으로 구성된다.

㉢ 외막(outer membrane) : 그람(-)세균의 경우 많은 다당류로 구성된 인지질층(LPS, lipopolysaccharide)이 세포벽을 감싸고 있다.

㉣ 협막, 피막(capsule) : 일부 세균은 외막을 둘러싸는 다당류 점액층을 지니고 있다. 협막은 동물세포를 감염한 세균이 백혈구의 식작용으로부터 피할 수 있도록 하며, 건조를 막는다. 많은 세균은 협막이 없으며 협막이 있는 세균에서 협막이 소실되더라도 죽지 않으므로 생존에 필수적인 요소는 아니다.

㉤ 원형질막(plasma membrane) : 인지질이층으로 기본적으로 진핵의 원형질막과 동일하다.

→ 남세균(cyanobacteria)은 내부로 말려 들어가 표면적을 넓힌 원형질막에서 광합성을 진행한다.

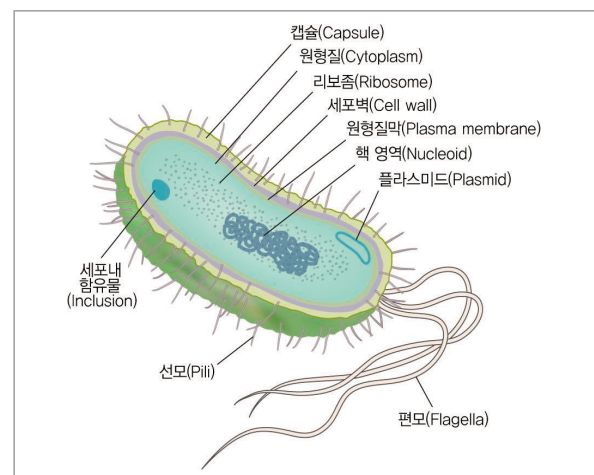
㉥ 편모(flagella) : 일부 세균은 플라젤린(flagellin) 단백질로 구성된 운동기관(movement)을 지닌다.

㉦ 선모(pili) : pillin 단백질로 구성된다. 일부 세균 표면에 존재하는 짧은 구조로 숙주에 부착(attachment)하는 것을 도와 감염과정에 관여한다.

→ 성선모(sex pili) : 접합(conjugation)이라는 세균 간 유전자 전달 과정을 유도한다.

→ 펴브리아(fimbriae) : 선모와 같은 단백질로 구성되지만 더 짧고 부착에 이용된다.

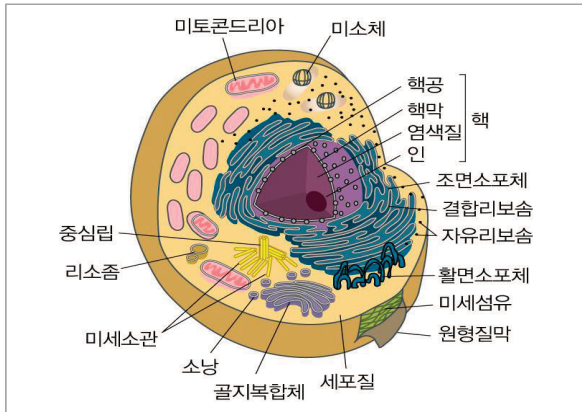
㉧ 리보솜(ribosome) : rRNA와 단백질로 구성된 복합체로, 단백질 합성에 관여한다.



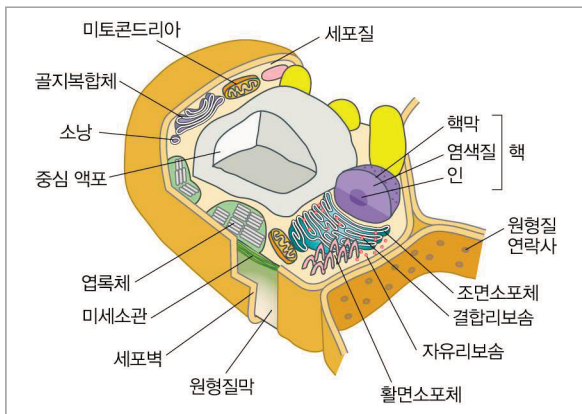
02-2. 진핵세포(eukaryote)

① 종류 : 원생생물, 식물, 균류, 동물

② 동물세포



③ 식물세포



이중막	핵, 미토콘드리아, 엽록체
막 X	인, 중심체, 리보솜
단일막	그 외
식물 only	세포벽, 엽록체, 중심액포, 글리옥시좀
동물 only	중심체, 리소좀

▶ 세포소기관 구획화의 장점

첫째, 공존할 수 없는 화학반응이 분리될 수 있도록 한다.
예를 들어 지방산은 세포질에서 합성되지만, 잔여 또는 손상된 지방산은 리소좀 내에서 파괴되거나 재생된다.
둘째, 화학반응이 좀 더 효과적으로 일어나도록 한다.
예를 들어 함께 작용하는 효소는 세포소기관의 내부막에 무리지어 존재하여 효소반응의 속도와 효율을 높일 수 있다.

03 진핵세포의 세포소기관

03-1. 핵(nucleus) : 통합조절의 중추

① 특징

- ㉠ 다핵세포(예: 근섬유)나 무핵세포(예: 포유류의 적혈구, 속씨식물의 체관세포)를 제외하고는 일반적으로 하나의 세포 내에 1개의 핵이 존재한다.
- ㉡ 대부분의 DNA가 위치한 곳이며, 적은 수의 DNA가 미토콘드리아와 엽록체에 있다.
- ㉢ DNA 복제와 유전자의 전사가 일어나는 장소이다.
- ㉣ 간기에 DNA는 여러 단백질과 결합하며 풀어진 형태인 염색질(chromatin) 또는 염색사(chromatin thread, chromonema)를 형성한다. 세포 분열기(M기)에는 전기에 응축되어 염색체(chromosome)를 형성하고 말기에 다시 풀어져 염색질 형태로 돌아간다.

▶ 사람의 이배체 체세포는 핵 내에 46개의 염색체를 포함한다.

- ㉤ 핵 내부에 위치한 인(nucleolus)은 전사된 rRNA와 세포질에서 유입된 단백질이 모여 리보솜으로 조립되는 장소이다.
- ㉥ 인을 제외한 핵의 부위를 핵질(nucleoplasm)이라고 한다.

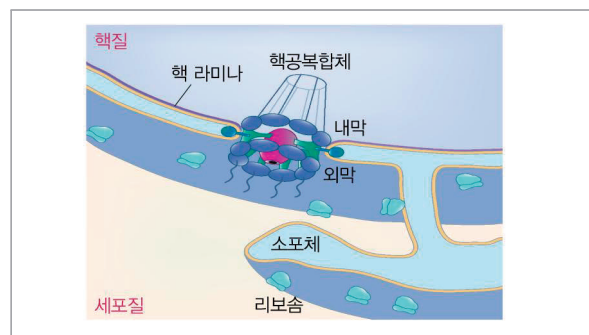
② 핵막(nuclear envelope)

① 특징

- ㉠ 지질 이중층으로 구성된 이중막
- ㉡ 분열기(M기)의 전기에 핵막은 일시적으로 소실되며, 말기에 소포체에서 유래된 작은 소낭들이 모여 다시 핵막을 형성한다.

② 구조

- ㉠ 외막과 내막 : 외막과 내막이 서로 연결된 구조. 외막은 소포체와 연결되어 있으며 외막의 세포질 쪽 표면에 리보솜이 결합됨으로써 기능적으로 소포체와 유사하다.



- ㉡ 핵층, 핵막하층(nuclear lamina) : 염색질은 내부에서 핵을 지탱하는 라민(lamin) 단백질의 섬유상 망상구조와 연결된다.

▶ Hutchinson-Gilford progeria syndrome

Lamin 유전자 이상에 기인하는 조기증

㉔ 핵공 복합체(nuclear pore complex)

- 단백질 복합체의 의해 생성된 수천 개의 구멍으로 전체 표면적의 약 10%를 차지하며 직경은 리보솜의 30배 크기이다.
- 이온과 분자량 10,000dalton 미만의 작은 분자들은 핵공을 자유롭게 확산한다. 하지만 세포질에서 만들어진 대부분의 단백질 같은 큰 분자는 핵공을 통과하기 위해 특수한 수송기작을 이용한다. 이러한 거대분자에 대한 선택적 투과로 세포질과 핵 내 물질의 구성 차이가 유발된다.
- mRNA와 리보솜 소단위체(subunit) 등은 핵공을 통해 세포질로 방출되며, 세포질에서 번역된 히스톤, 전사인자, DNA 중합효소와 같은 단백질은 핵질로 유입된다.

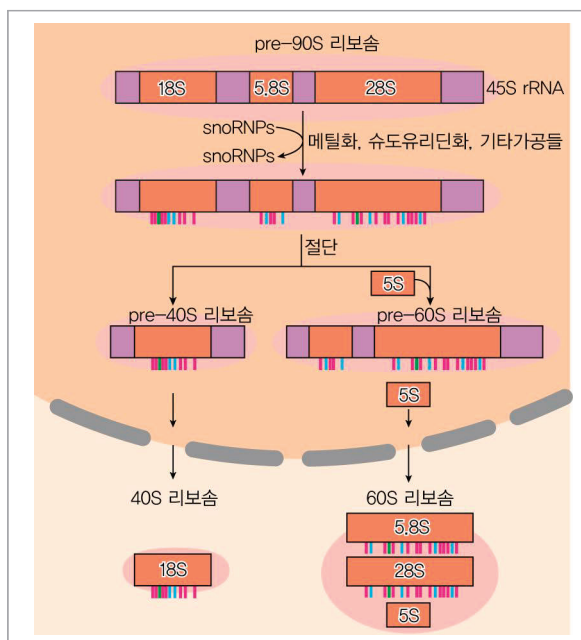
③ 인(nucleolus), 핵소체

㉑ 특징

- ① 막이 없는 구조로 전자현미경으로 관찰하면 마치 작은 섬유들과 과립의 덩어리로 보인다.
- ② 세포에 따라 1~여러 개의 인을 포함한다.
- ③ 세포분열(M기) 전기에 핵과 함께 소실된 후 말기에 다시 생성된다.

㉒ 기능

- ① rRNA(ribosomal RNA) 전사 및 가공: 45s rRNA를 우선 합성한 다음 절단하여 18s, 5.8s, 28s rRNA를 형성한다. 그 외 메틸화 등의 가공이 일어난다.
- ② 리보솜 소단위(subunit)의 조립: 세포질에서 합성된 여러 단백질이 핵공을 통해 유입되며, rRNA와 연합하여 리보솜 대단위체(large subunit)와 소단위체(small subunit)를 형성한다.



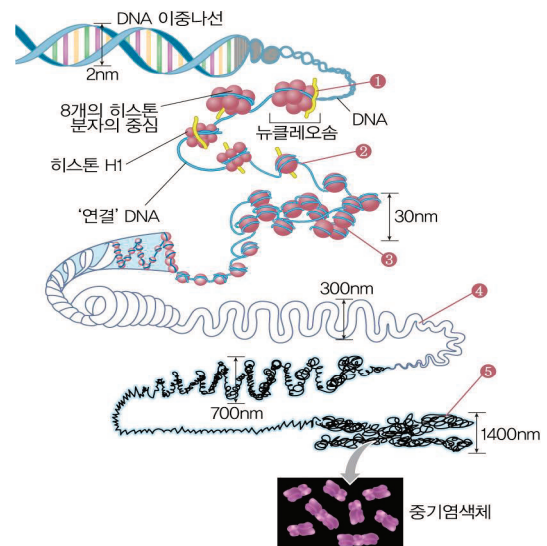
▶ 인형성부위(nucleolar organizing region, NOR)

45s rRNA 유전자가 위치한 부위로 계통에는 5개의 NOR이 존재한다. 즉, 약 200여 개의 45s rRNA 유전자가 14, 15, 16, 21, 22번 염색체 등 5개의 염색체에 반복배열되어 있다. 참고로 5s rRNA 유전자는 약 2,000여 개이며 1번 염색체에 반복 배열되어 있다.

④ DNA의 포장(packaging)

- ① dsDNA가 히스톤 팔량체 단백질(histone octamer)을 둘러싸고 있으며, 연결 DNA(linker DNA)에 히스톤 1(H1)이 결합되어 있다.
- 이를 뉴클레오솜(nucleosome)이라고 한다.
- H1 : H2a : H2b : H3 : H4 = 1 : 2 : 2 : 2 : 2
- ② 뉴클레오솜을 포함하는 11nm의 DNA는 다시 30nm로 포장된다.
- ③ 더 많은 과정으로 포장되어 세포 내에 위치하게 된다.

▶ 세포분열기(M기)에는 DNA가 고도로 응축되어 염색체로 존재한다. 비록 간기의 염색질 DNA가 세포분열 중인 DNA보다 느슨하게 응축되어 있다 할지라도 여전히 고도의 응축 상태이다. 즉, 세포주기 동안 DNA의 응축수준은 고도의 응축 상태(간기)에서 극단적인 응축 상태(세포분열기)로 진행된다.



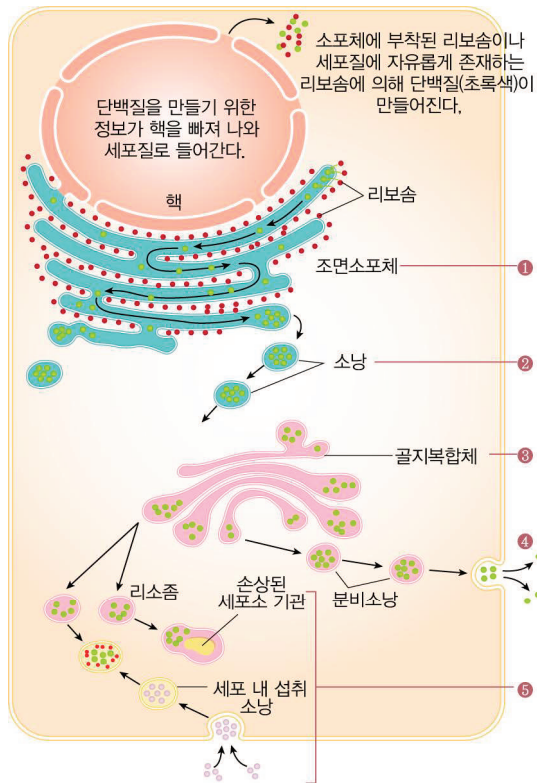
- ① DNA와 히스톤은 결합하여 많은 수의 뉴클레오솜을 만든다.
- ② DNA '줄'에 '염주알'로 된 뉴클레오솜
- ③ 뉴클레오솜은 하나의 코일로 꾸러지고, 이것은 다시 비틀어져 더 큰 코일로 되어 결국에는 응축되고 많이 꼬인 염색질 섬유가 된다.
- ④ 코일은 접혀서 루프를 만든다.
- ⑤ 루프는 더욱더 꼬여 염색체를 이룬다.

▶ **진정세균** : 히스톤이 없으므로 진핵생물에서 발견되는 보다 정돈되고 고도로 응축된 뉴클레오솜 구조는 존재하지 않는다. 그러나 (+) 전하성 단백질이 DNA에 결합하여 DNA를 안정화시킨다.

▶ **고세균** : DNA와 결합하는 몇몇 히스톤 단백질을 지닌다.

▶ 세포 내막계(endomembrane system)

핵막, 소포체, 골지체, 리소좀, 소낭, 원형질막을 의미하며 단백질의 합성, 변형과 수송, 및 지질의 합성과 수송에 관여한다. 내막계의 막들은 직접 연결되어 있거나 혹은 막으로 된 소낭(vesicle)을 매개로 연결된다.



- 1 소포체의 리보솜에 의해 만들어진 단백질은 소포체 막이나 소포체 안쪽 공간으로 들어온다. 일부 단백질은 화학적 변형이 시작된다. 막지질 역시 소포체에서 만들어진다.
- 2 소포체 막으로부터 소낭이 돌아나오고 아직 완성되지 않은 단백질과 지질을 골지복합체로 수송한다.
- 3 단백질과 지질의 변형은 골지 복합체에서 완성되고 완성된 것들은 골지복합체로부터 돌아 나오는 소낭으로 분류된다.
- 4 골지막으로부터 돌아나는 분비소낭은 완성된 산물을 원형질 막으로 수송한다. 세포외배출 메커니즘을 통해 산물을 배출한다. 다른 소낭들은 세포질에 보관되어 남게 된다.
- 5 골지막으로부터 돌아나는 리소좀은 손상된 세포소기관과 세포내 섭취과정을 통해 들어온 세포내섭취 소낭의 내용물을 분해하는 가수분해효소를 갖고 있다. 세포내섭취 소낭은 원형질막에서 형성되며 세포질로 들어온다.

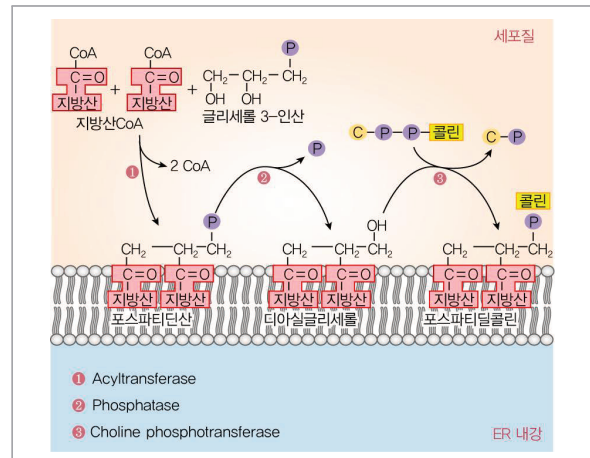
03-2. 소포체(endoplasmic reticulum, ER)

① 특징

- ① 리보솜이 결합된 조면소포체(RER)와 리보솜이 존재하지 않는 활면소포체(SER)로 구분된다.
- ② 세포를 파쇄하면 ER은 작은 소낭 형태가 되며, 이를 미세소체(microsome)라고 한다.
- ③ RER과 SER의 상대적 비율은 세포가 단백질과 지질 중 어느 것을 더 활발히 합성하는지에 달려 있다.
- ④ RER은 서로 이어진 관들과 시스테나(cisternae)라는 납작한 소낭들로 이루어져 있다. 세포 전체 막의 약 절반을 차지하며 핵의 외막과 연속되어 있다. SER은 시스테나로 구성되기 보다는 관모양을 하고 있으며 RER과 연결되어 있다.
- ⑤ 내강(lumen)이라 불리는 내부 구획은 소포체 막에 의해 세포질과 분리된다.

② 활면소포체(smooth endoplasmic reticulum, SER)

- ① **지질합성** : 인지질, 콜레스테롤 등 세포막을 구성하는 지질의 대부분을 합성한다.



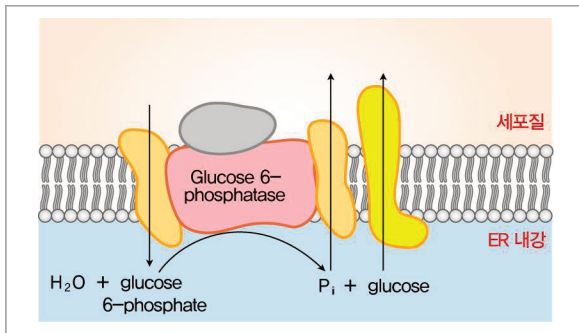
③ 지방산(fatty acid)의 불포화와 탄소신장(elongation)

포유동물은 SER에서 지방산의 불포화, 미토콘드리아와 SER에서 C16보다 긴 지방산을 합성할 수 있다.

지질 대사와 관련된 세포소기관		
	동물세포	식물세포
지방산의 생합성		
지방산의 불포화와 신장	ER	ER
지방산의 β -산화	퍼옥시좀 미토콘드리아	퍼옥시좀
인지질 합성	ER	ER
콜레스테롤의 합성	동물세포	
초기반응		
후기반응		

㉔ 간의 활면소포체

- ④ **해독작용** : cytochrome p450을 포함하여 약과 독소를 해독한다. 해독은 대체로 수산화기를 붙여서 친수성을 증가시킴으로써 체내에서 쉽게 제거되도록 한다.
- ⑤ **글리코겐의 포도당화** : 간세포의 세포질에 저장된 글리코겐은 ER막의 포도당-6-탈인산화효소(glucose-6-phosphatase)에 의해 내강(lumen)에서 포도당으로 전환된다. 이후 간세포를 떠나 혈관으로 이동한다.



- ⑥ **Ca²⁺ 저장** : 근섬유의 소포체에 위치한 Ca²⁺ 펌프를 통해 내강에 Ca²⁺을 저장하며, 필요시 세포질로 방출하여 근수축을 유발한다.

→ 근세포 외에도 다른 세포의 활면소포체로부터 방출된 Ca²⁺은 여러 반응을 촉진시킬 수 있다.

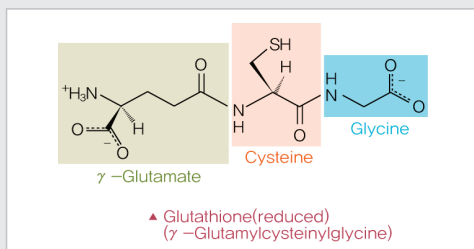
▶ 외래물질(xenobiotics)의 대사

지용성 외래물질들은 우리 몸에 축적되어 세포손상, DNA 돌연변이 등 생체에 해로운 여러 반응을 유발할 수 있다. 따라서 간과 여러 기관들은 외래물질을 대사하여 몸에서 배설시킨다. 이를 해독(detoxification)이라고 부른다.

- ① **1상 반응(Phase I reaction)**: CYP450이 주로 관여하는 반응으로 산화, 환원, 가수분해, 탈수 등의 대사과정을 통해 친수성을 높여준다. 카페인이나 니코틴의 경우 1상 반응만으로 충분히 친수성이 증가하여 체내에서 배설된다.
- ② **2상 반응(Phase II reaction)**: 보다 친수성이 큰 물질과 결합(포합, conjugation)시키는 반응이다. 황산, 아미노산, 글루타치온(glutathione) 포합과 메틸화, 아세틸화를 포함한다. 대부분의 물질은 1상 반응만으로는 친수성이 충분하지 못하여 2상 반응을 통해 친수성이 증가하고 체내에서 배설된다.
- 간에서 대사된 외래물질들은 담즙 내에 포함되어 변으로 배출되거나, 노를 통해 체외로 방출된다.

▶ 글루타치온(glutathione)

활성산소의 제거, 외래독성물질의 해독 과정 등에 관여하는 항산화 물질이다.



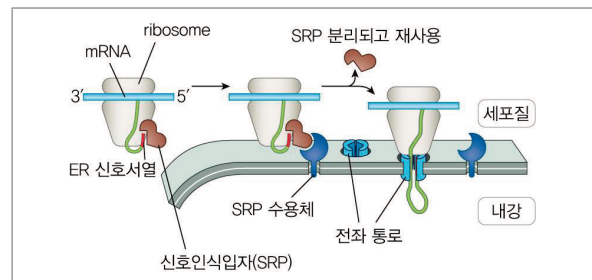
③ 조면소포체(rough endoplasmic reticulum, RER)

⑦ 분비 단백질 합성 및 수송

- ① 세포 밖으로 분비될 단백질(예 인슐린), 세포막 단백질(예 Na⁺/K⁺ 펌프), 세포 내막계를 구성하는 세포소기관 내부 단백질(예 산기수분해효소), 내막계막단백질(예 glucos-6-phosphatase)을 합성한다.

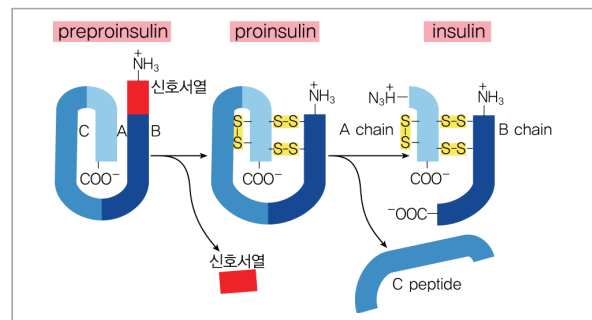
▶ 항체를 분비하는 형질세포(plasma cell)와 인슐린을 분비하는 이자의 β-세포 등 분비단백질을 생성하는 세포에는 RER이 풍부하다.

- ② 소포체 막에 결합된 리보솜으로부터 폴리펩타이드 사슬이 합성되면서 신장된다. 폴리펩타이드는 RER 막의 단백질 전좌통로(translocon)를 통해 내강으로 이동하고 번역을 완성한다.

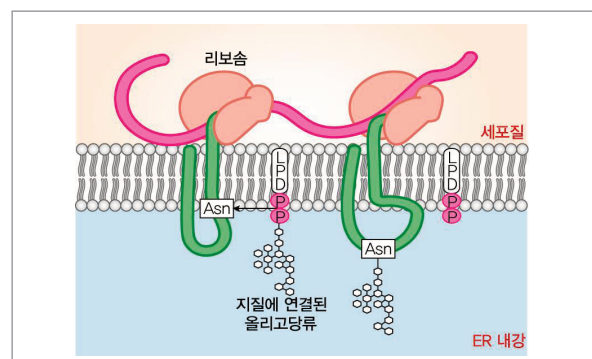


- ③ **단백질의 가공(예 접힘과 변형)** : 새롭게 합성된 단백질이 내강으로 들어가면서 접힘(folding)이 일어난다. 또한 탄수화물이 결합(당화)하거나 이황화 결합, 절단, 인산화 등의 변형(modification)이 나타난다.

① 인슐린의 가공



- ② **N-당화(glycosylation)** : 일부 단백질은 내강에서 올리고당과 결합하여 당단백질이 된다.



④ 리보솜(ribosome)

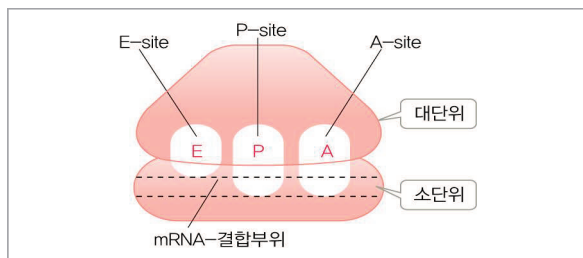
㉑ 특징

- ㉓ 원핵과 진핵생물의 리보솜은 모두 2개의 서로 다른 크기의 소단위체(subunit)로 구성된다.
- ㉔ 막이 없으며 rRNA와 단백질로 구성된 작은 분자이므로 엄밀히 세포소기관은 아니며 세포골격과 같이 세포구조로 불린다.

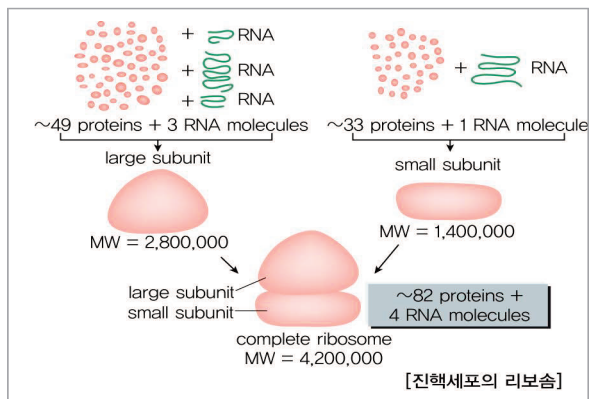
	원핵세포(70s)	진핵세포(80s)
대단위 (large subunit)	50s 리보솜 (5s, 23s rRNA)	60s 리보솜 (5s, 5.8s, 28s rRNA)
소단위 (small subunit)	30s 리보솜 (16s rRNA)	40s 리보솜 (18s rRNA)
rRNA전구체	30s rRNA	45s rRNA

▶ 테트라사이클린, 스트렙토마이신 등은 세균의 리보솜에 작용하여 단백질 합성을 억제하는 항생제이다

㉒ **기능** : DNA(유전자)에서 전사된 mRNA의 염기 서열에 따라 단백질이 합성되는 장소를 제공한다.



㉓ **구성** : 60% rRNA + 40% 단백질



㉔ 발견장소

- ㉓ **원핵 세포** : 세포질
- ㉔ **진핵 세포** : 세포질과 RER막, 미토콘드리아와 엽록체의 내부에도 존재한다.

㉕ 종류

- ㉓ **자유 리보솜(free ribosome)** : 세포질에 존재하는 리보솜. 진핵세포의 자유 리보솜에서는 세포질에서 작용하는 단백질과 핵질, 미토콘드리아, 엽록체, 퍼

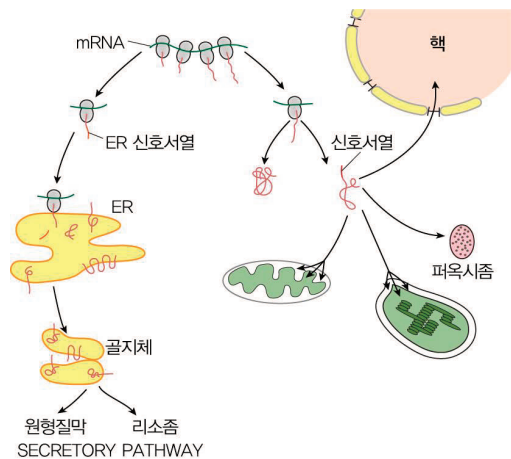
옥시좀으로 이동할 단백질을 합성한다.

㉔ **결합 리보솜(binding ribosome)** : 소포체막에 존재하는 리보솜으로 소포체, 골지체, 리소좀, 세포막에서 필요한 단백질과 세포외로 분비될 단백질을 합성한다.

→ 핵외막에 위치한 결합 리보솜은 핵막의 내강으로 유입되는 단백질이나 핵막에 잔류하는 단백질을 주로 합성한다.

▶ 자유리보솜과 결합리보솜은 구조적으로 동일하다. 단지, 세포질 또는 소포체막 중 어느 곳에 위치하는가의 차이를 나타낼 뿐이다. 또한 위치가 항상 고정된 것이 아니고 서로 변환 가능하다.

▶ 진핵세포에서 단백질 합성 후 이동

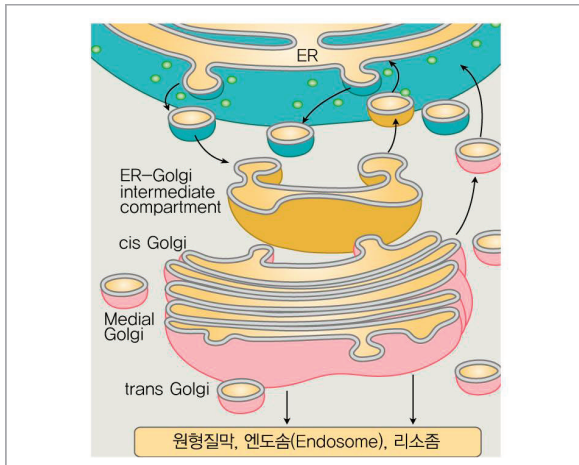


03-3. 골지체(Golgi complex)

- ▶ 식물의 골지체를 디티오솜(dictyosome)이라고도 한다.

① 특징

- ㉠ 서로 연결되지 않은 납작한 소낭인 시스테나로 이루어져 있다.
- ㉡ 극성을 가지고 있어서 형성면(*cis*)과 성숙면(*trans*)면의 막은 두께와 포함하는 효소 등이 상이하다.
- ㉢ 골지체는 대개 ER과 세포막 사이에 위치한다



② 기능

- ㉠ **수송** : 소포체에서 유래한 단백질이나 지질 함유 소낭을 받아 시스에서 트랜스 지역으로 수송한다.

▶ 소낭막 단백질인 스네어(SNARE) 단백질은 자물쇠와 열쇠처럼 상호보완적이므로, 소낭이 정확한 위치에 가서 융합되도록 한다. 예를 들어, ER에서 출아한 소낭 막에 위치한 스네어는 골지체 시스막에 있는 스네어와 결합함으로써 소낭이 ER에서 골지체로 수송되도록 한다.

- ㉡ **가공** : 수송되는 과정 동안 내강(lumen)에서 단백질에 대한 O 당화와 수정 및 N 당화의 수정이 이루어진다. 일부 지질 또한 골지체에서 당화과정을 겪는다.

㉢ 합성

- ㉠ Glycosaglycan(GAG) 합성

- ㉡ 식물의 경우 세포벽을 구성하는 비셀룰로오스성 다당류인 펙틴과 헤미셀룰로오스(hemicellulose)를 생성한다.

- ㉢ **분류** : 트랜스 지역에서 소낭을 출아하기 전 세포의 다양한 지역으로 보낼 표지를 형성한다.

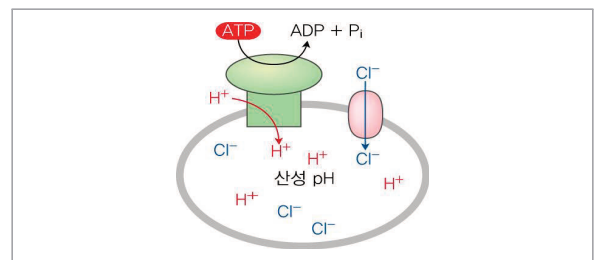
예 소포체 → 골지체로 수송된 산가수분해효소의 만노오스(mannose) 6번 탄소에 인산기를 결합시킨다. M-6-p가 표지된 산가수분해효소는 골지체의 트랜스면에서 출아하여 리소솜으로 이동한다.

예 C 말단에 위치한 KDEL서열이 노출되면, 단백질은 다시 소포체로 되돌려 보내진다.

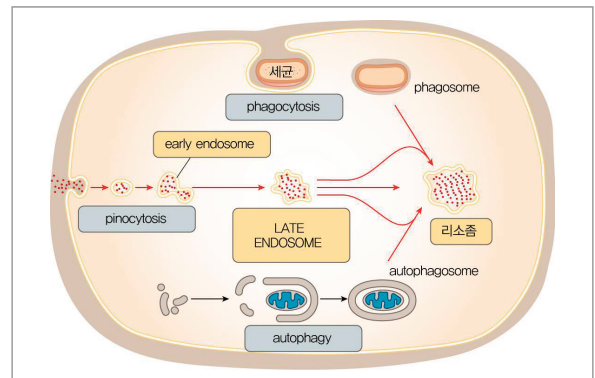
03-4. 리소솜(lysosome)

① 특징

- ㉠ 단일막
- ㉡ 소포체→골지체에서 만들어진 작은 소낭들이 합쳐져 발달한다. 따라서 리소솜은 내막계에 포함된다.
- ㉢ 탄, 단, 지, 핵산 등을 분해하는 50가지의 산가수분해효소(acid hydrolase)를 포함한다.
→ 가수분해로 형성된 아미노산, 당 등은 리소솜 막의 운반 단백질에 의해 빠져나가 재사용된다.
- ㉣ 가수분해효소는 산성(pH 5)에서만 활성을 나타내므로 리소솜이 터졌을 때 세포질(pH 7)에서는 작용을 나타내지 않는다(세포 보호). 그러나 리소솜이 과도하게 파괴된다면 세포질의 pH가 산성화하여 효소가 활성화될 수 있다. 따라서 세포를 파괴할 수 있다.



② 기능



- ㉠ **자가소화작용, 자가포식(autophagy)** : 노화된 세포 소기관과 융합하여 가수분해하고 재활용한다.

- ㉡ **타가소화작용(heterophagy)** : 아메바와 같은 원생동물들은 식세포작용(phagocytosis)으로 작은 개체나 음식 조각을 유입하여 식포(food vacuole)를 형성한다. 식포는 리소솜과 융합되며 소화가 일어난다.

▶ 사람의 대식세포(macrophage)나 호중구(neutrophil)와 같은 식세포(phagocyte)가 세균 등을 식작용하여 방어 기능을 나타낸다. 또한 간과 비장에 위치한 식세포는 손상되거나 늙은 혈구 세포를 섭취하여 분해한다.

③ 저장병(storage disease)

- ㉠ **테이-삭스 병(Tay-Sachs disease)** : 갱글리오시드 분해 효소(hexosaminidase)의 결핍 또는 불활성으로 뇌세포에 갱글리오시드가 축적된다. 정신박약, 발육부진, 마비, 실명 등으로 결국 1~3세 이전에 사망한다.
- ㉡ **폼페병(Pompe's disease)** : 글리코겐을 포도당으로 분해시키는 과정에서 가시제거에 관여하는 산- α -글루코시다아제(acid- α -glucosidase)의 결핍으로 글리코겐이 간의 리소좀 내에 축적된다.
- ㉢ **붕입세포질환(Inclusion-Cell disease)** : 산가수분해효소에 당을 첨가하는 효소 유전자의 이상으로 m-6-p의 신호서열을 생성하지 못한다. 따라서 가수분해효소들이 리소좀으로 이동하지 못함으로써 거대분자들이 축적되고 재활용되지 못해 조기 사망이 초래된다.

03-5. 액포(vacuole)

① 특징

- ㉠ 단일막
- ㉡ 소포체→골지체에서 만들어진 작은 소낭들이 합쳐져 발달한다. 따라서 액포는 내막계에 포함된다.
- ㉢ 다른 원형질막처럼 액포막(tonoplast)도 선택적으로 물질을 수송하므로 세포질과 액포 내부의 물질구성이 상이하다.
- ㉣ 식물과 균류에는 리소좀이 없는 대신 액포에 포함된 산가수분해효소에 의해 가수분해가 일어난다. 따라서 액포막에는 리소좀처럼 양성자 펌프가 존재하여 내부가 산성을 띤다.
- ㉤ 일반적으로 중심액포는 성숙한 식물세포 부피의 대부분을 차지한다.(90%)

② 식물 중심액포의 기능

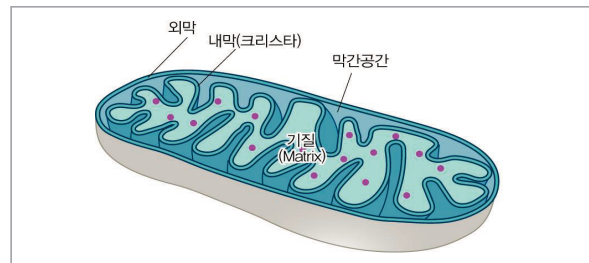
- ㉠ **가수분해(소화)** : 일부 식물의 종자에 있는 액포는 저장된 단백질을 아미노산으로 가수분해하여 발아의 에너지원이 되도록 한다.
- ㉡ **생식** : 꽃의 색을 나타내는 화청소(안토시아닌)를 함유하여 충매를 유혹한다.
- ㉢ **포식자에 대항** : Alkaloid 등 초식동물에 독이 되거나 맛없는 물질을 저장하여 포식자에 대항한다.
- ㉣ **팽압 유지** : 액포 내에 저장된 물은 팽압(turgor)을 형성해 세포 모양의 지지 및 세포 성장에 기여한다.
- ㉤ **저장** : 단백질 등의 유기물과 K^+ , Cl^- 등을 저장한다.
→ 특히 공변세포의 액포 내에 저장된 설탕, 말산, K^+ , Cl^- 은 수분의 유입을 유발하여 기공열림을 초래한다.

03-6. 미토콘드리아(mitochondria)

① 특징

- ㉠ **세포호흡** : 원생생물, 동물, 균류, 식물 등 거의 모든 진핵세포는 미토콘드리아에서 일어나는 세포호흡을 통해 ATP(adenosine triphosphate) 에너지를 생성한다.
→ 세포호흡은 포도당 등의 영양소에 포함된 에너지를 산소(O_2)를 이용하여 물과 이산화탄소(CO_2)로 분해함으로써 ATP를 얻는 과정이다.
- ㉡ 세포는 보통 수백~수천 개의 미토콘드리아를 지니며 그 수는 세포의 물질대사 활성에 따라 다르다.
- ㉢ **이중막** : 외막과 내막으로 구성된다.
- ㉣ 소포체, 골지체와 같은 다른 소기관과 달리 자신만의 **DNA와 리보솜을 포함한다.**
- ㉤ 세균과 크기가 유사하다.
- ㉥ 미토콘드리아는 기존에 존재하는 미토콘드리아의 분열로 생성된다(이분법). 이는 세포의 체세포분열이나 감수분열과 무관하게 별도로 진행된다.

② 구조



- ㉠ **외막** : 수용성 통로(channel)인 포린(porin) 단백질을 통해 대부분의 수용성 물질이 통과한다. 따라서 외막은 물질의 투과를 크게 제한하지 않는다.
- ㉡ **막간공간(intermembrane space)**
- ㉢ **내막**
 - ㉣ 내막은 크리스타(crista)라고 불리는 주름진 구조로 되어 있다. 크리스타는 넓은 표면적을 제공하므로 세포호흡에 의한 에너지 생산성을 높여준다.
 - ㉤ 내막은 대부분의 물질에 비투과성을 나타내므로 외막의 포린을 통과한 대부분의 물질은 내막을 통과하지 못한다.
 - ㉥ 세포호흡단계 중 전자전달과정(electron transport system, ETS)에 작용하는 막 단백질이 존재한다.
- ㉣ **기질(matrix)**
 - ㉣ 세포호흡과정 중 시트르산 회로가 일어나는 장소이다.
 - ㉤ mtDNA와 mt리보솜이 위치한다.

▶ mt DNA

- 진정세균의 dsDNA와 유사한 원형 dsDNA로 히스톤 및 뉴클레오솜이 없다.
- 전형적인 mtDNA는 rRNA 유전자, tRNA 유전자, 일부 전자 전달계, 시트르산 회로, 전사, 번역, 단백질의 세포 내 수송 등과 관련된 유전자를 지닌다.
 - 미토콘드리아가 필요로 하는 단백질의 약 30%는 mtDNA의 유전자에서 유래한 mRNA에 대해 mR리보솜이 번역한다. 그러나 나머지 70% 단백질은 핵 DNA 유전자에서 유래한 mRNA에 대해 세포질의 자유 리보솜이 합성한 뒤 미토콘드리아로 수송하는 방식으로 공급된다.
- 각 mt 기질에는 여러 개의 mtDNA가 존재하며 세포는 여러 개의 미토콘드리아를 가지므로 세포 내에 수백~수 천개의 mtDNA가 존재한다.
- mtDNA는 핵에 위치한 주 염색체와는 독립적으로 복제된다. 따라서 S, G₁, M 등 전 세포주기에 걸쳐 복제를 할 수 있다.
- 비보편적인 코돈을 지닌다. 예를 들어 AGA는 공통암호에 따르면 아르기닌에 대한 코돈이지만, 포유동물의 mtDNA에서는 종결코돈이다.
- 미토콘드리아 DNA는 DNA pol γ 에 의해 복제된다.
- DNA 수선의 부재, 복제와 관련된 실수의 증가, 잦은 mtDNA 복제로 인해 mtDNA의 돌연변이율은 핵 DNA보다 높다.
- 일반적으로 난자만이 세포질을 다음 세대로 전달하므로 모계의 mtDNA만이 유전된다. 따라서 모계 유전된다.
 - ctDNA 역시 모계 유전된다.

▶ 미토콘드리아 DNA 돌연변이 관련 질환(모계유전질환)

예 레버 유전성 시신경 질환

(Leber hereditary optic neuropathy, LHON)

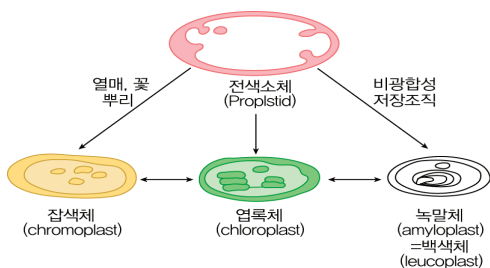
mtDNA의 NADH 탈수소효소 복합체(I) 유전자의 missense 돌연변이로 나타나는 질환. ATP 생산능력이 감소되므로 중추신경계와 같이 에너지를 많이 사용하는 조직이 큰 영향을 받는다. 특히 시신경(optic nerve)의 손상이 쉽게 일어나므로 시력의 급격한 소실이 나타난다.

예 미토콘드리아성 근질환

산화적 인산화 관련 유전자의 돌연변이로 ATP를 많이 사용하는 근손상이 초래되는 질환.

03-7. 엽록체(Chloroplast)

▶ 색소체(plastid)

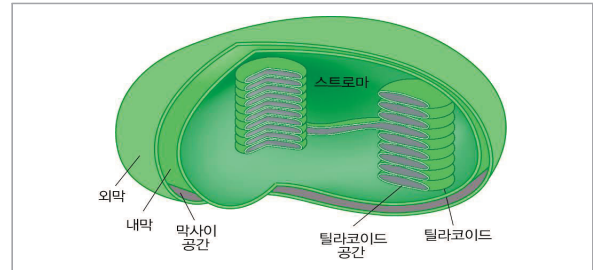


- 잡색체 : 과일과 꽃들이 주황색이나 노란색을 내도록 하는 카로티노이드를 지니고 있다.
- 백색체 : 포함된 색소가 없으며 녹말을 저장하므로 흰색을 띤다. 뿌리와 줄기에 많이 존재한다.

① 특징

- ① 광합성 : 식물과 원생생물(유글레나, 조류)에서만 발견된다. 엽록소(chlorophyll)를 이용하여 광합성을 수행한다.
- ② 이중막 : 인지질 이중층으로 구성된 외막, 내막, 틸라코이드막으로 구성된다.
- ③ 자신만의 DNA와 리보솜을 포함한다.
- ④ 세균과 크기가 유사하다.
- ⑤ 기존 소기관의 분열로 생성된다.

② 구조



- ① 외막과 내막 : 외막은 포린을 포함하여 물질 투과성이 높으나, 내막과 틸라코이드 막은 투과성이 낮고 미토콘드리아 내막처럼 여러 운반 단백질들이 산재되어 있다.
- ② 틸라코이드(thylakoid)
 - ③ 틸라코이드막에는 엽록소가 들어있어서 광합성에 필요한 빛을 모은다. 광합성 과정 중 명반응이 일어나는 장소이다.
 - ④ EPR처럼 한 그라나의 틸라코이드는 다른 그라나의 틸라코이드와 연결되어 있다.
 - 그라나(grana) : 틸라코이드가 겹으로 쌓인 구조
- ③ 스트로마(stroma)
 - ④ 광합성 과정 중 탄소 환원 반응(캘빈회로)이 일어나는 장소이다.
 - ⑤ 한 개 또는 그 이상의 ctDNA와 많은 c리보솜, RNA, 단백질들을 포함한다.

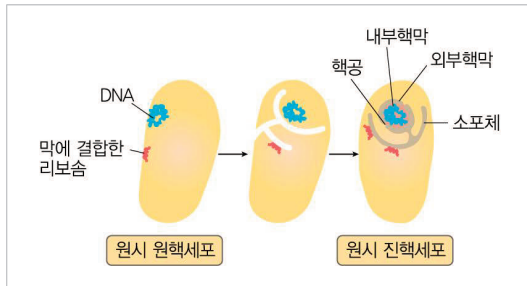
▶ ct DNA

- dsDNA. 결합된 히스톤 단백질이 없으며 전형적으로 진정세균의 DNA와 유사하다.
- 전형적인 ctDNA는 rRNA 유전자, tRNA 유전자, 광합성에 관여하는 단백질 유전자(예 루비스코 소단위체 유전자) 및 기타 기능에 관여하는 몇몇 단백질 유전자를 지닌다.
- mtDNA와 마찬가지로 한 엽록체 안에는 여러 개의 ctDNA가 존재하며, 하나의 세포는 여러 개의 엽록체를 가지므로 세포 내에 수백~수 천개의 ctDNA가 존재한다.
- 스트로마에 포함된 ctDNA와 c리보솜은 엽록체에 필요한 단백질 중 일부를 만드는데 이용된다.
- 모계 유전된다

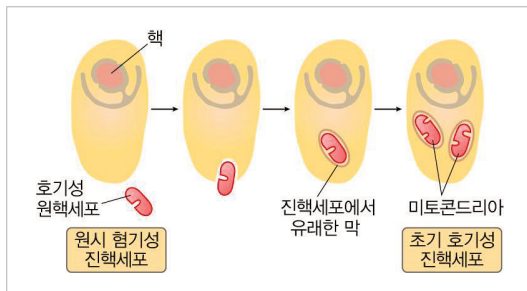
▶ 엽록체는 광합성을 통해 CO₂를 당으로 전환시키며 아미노산, 지방산 및 엽록체 막의 지질 성분도 합성한다. 또한 질소를 유기물로 유입시키는데 가장 중요한 단계인 아질산의 암모니아 환원 반응도 엽록체에서 일어난다.

▶ 막성 세포소기관의 진화가설

• 막중첩설



• 세포 내 공생설(endosymbiosis hypothesis)



- 미토콘드리아와 엽록체의 유전체계 및 크기가 세균과 비슷하므로 이들 소기관은 식세포작용으로 진핵세포에 들어간 세균이 분해되지 않고 남아서 소기관으로 진화된 것으로 생각되고 있다.

→ 오랜 시간 동안 미토콘드리아와 엽록체는 자신의 유전물질을 숙주의 DNA에게 이동시키면서 유전적 독립성이 결여되고, 나중에는 기능적으로 분화되어 세포소기관으로서 공존하게 되었을 것이다.

• 근원 조상세포

- 호기성 원핵생물(aerobic bacteria)
- 독립영양 원핵생물(phototropic bacteria)

• 내부공생설을 지지하는 증거

- 자신의 dsDNA와 리보솜을 가지고 있다.
 - 클로람페니콜과 같이 원핵의 리보솜에 작용하여 단백질 합성을 저해하는 항생제는 mt, ct 리보솜의 작용을 억제한다.
- 이중막을 지닌다.
- 세포 안에서 자라고 복제도 하는 반독립적 소기관이다.

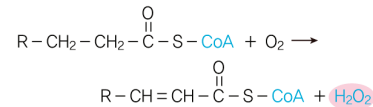
03-8. 미소체(microbody) : 퍼옥시좀(Peroxisome)

① 특징

- ① 원생생물, 식물, 동물 등 다양한 생물에서 발견된다.
- ② 여러 종류의 산화효소(oxidase)를 가지고 있으며 부산물로 과산화수소(H_2O_2 , hydrogen peroxide)를 합성하므로 퍼옥시좀이라고 명명한다.
- ③ 단일막.

② 기능

- ① **물질의 산화** : 산화효소는 산소(O_2)를 이용하여 지방산, 아미노산, 알코올 등 여러 유기물을 산화시킨다.



부산물로 생성된 H_2O_2 는 쉽게 분해되어 자유라디칼을 생성하므로 대단히 독성이 강하다. 그러나 다행히 이를 제거하는 카탈라아제(catalase)가 퍼옥시좀 내에 포함되어 있으므로 H_2O_2 는 물로 전환되거나 또는 다른 유기화합물(AH_2)의 산화를 통해 분해된다.



▶ 지방산의 β -산화

동물세포에서 매우 긴 사슬로 이루어진 지방산은 퍼옥시좀에서 β -산화한 뒤 미토콘드리아로 보내진다.

→ 미토콘드리아의 β -산화는 ATP를 합성하지만, 퍼옥시좀에서는 아세틸기를 생성할 뿐 ATP를 생성하지 않는다. 대신 화학에너지를 열에너지로 전환하며, 생성된 아세틸기를 세포질로 수송하여 콜레스테롤이나 다른 대사산물의 합성에 이용한다.

	동물	균류, 식물
장소	미토콘드리아, 퍼옥시좀	퍼옥시좀

▶ ALD(adrenoleukodystrophy, 부신백질위축증)

영화 「로렌조 오일(Lorenzo's Oil)」의 주인공 로렌조는 ALD라는 병에 걸린다. ALD에는 여러 형이 존재하지만 가장 일반적인 형태는 X 염색체 연관 반성유전이다. ALD는 내강(lumen)으로 긴사슬 지방산(very long-chain fatty acids, VLCFA)을 수송하는 퍼옥시좀막에 위치한 ABC(ATP-binding cassette) 펌프가 결핍됨으로써 나타난다. 퍼옥시좀으로 VLCFA의 유입이 억제되어 VLCFA가 세포질에 축적되고 VLCFA의 β -산화도 일어나지 못한다. 퍼옥시좀의 β -산화물이 미엘린수초 형성에 관여하므로 ALD 환자의 경우 신경세포(neuron)의 미엘린수초가 결핍된다. 따라서 행동장애, 근육조절 능력 상실 등의 신경학적 병증이 나타난다.

④ 간의 퍼옥시좀

③ 알콜 산화를 통한 해독

- ③ 과잉의 퓨린을 분해하여 요산을 형성한다.

③ 담즙산 합성 : 콜레스테롤로부터 담즙산을 합성한다.

- ③ 식물 : 광호흡(photorespiration)과정에 관여한다.

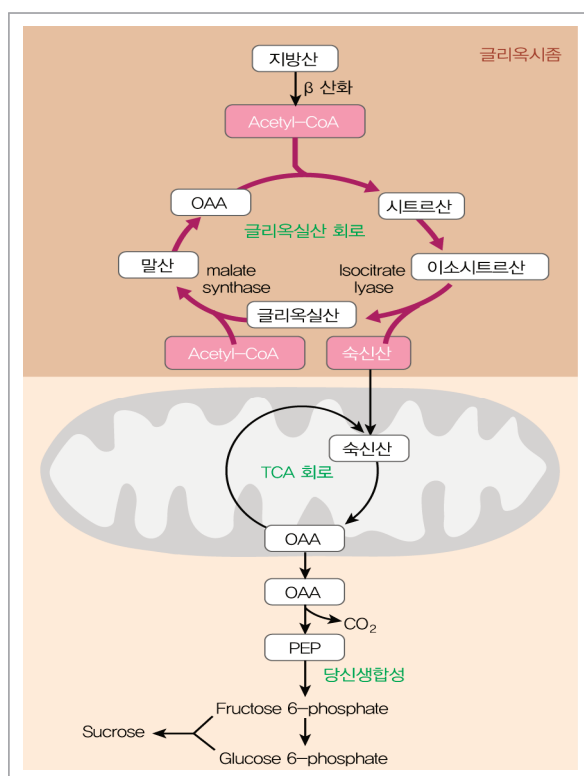
03-9. 미소체(microbody) : 글리옥시좀(glyoxisome)

① 특징

- ㉠ 발아 중인 종자의 지방조직에서 나타나는 퍼옥시좀의 유사체이다.
- ㉡ 발아 초기, 배젖에 저장된 지질을 당으로 전환시켜 발아에 필요한 에너지를 공급한다. 일단, 광합성을 시작하여 스스로 당을 합성하게 되면 글리옥시좀은 사라지고 퍼옥시좀이 생성된다. 따라서 글리옥시좀은 발아 시작 후 관찰되며, 며칠 동안 최고의 효소 활성이 나타나지만 차츰 감소되면서 10일 정도가 지나면 글리옥시좀이나 글리옥실산 회로에 관여하는 효소들이 발견되지 않는다.
- ㉢ 퍼옥시좀과 매우 유사하며 동일한 타입의 많은 효소를 지니고 있다. 추가적으로 글리옥실산 회로에 관여하는 효소들을 지니고 있다.

글리옥시좀	퍼옥시좀
글리옥실산 회로 효소	광호흡 회로 효소
산화효소, catalase	

② 지방산의 당화 과정



- ㉠ 글리옥시좀에서 배젖의 지방산이 β -산화된다.
→ 지방산의 β -산화과정에서 H_2O_2 가 생성되므로 글리옥시좀도 퍼옥시좀처럼 catalase를 포함한다.
- ㉡ β -산화로 생성된 두 분자의 Acetyl CoA는 글리옥실산 회로(glyoxylate cycle)를 통해 숙신산(C_4)으로 전환된다.

- ㉢ 숙신산은 미토콘드리아에서 옥살아세트산으로 전환되고 세포질에서 신생합성과정을 통해 당으로 전환된다.

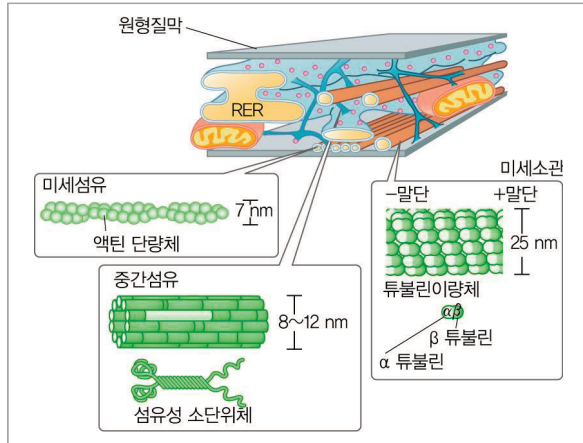
▶ 척추동물은 지방산 또는 아세트산, 아세틸 CoA로부터 당을 합성하지 못한다. 그러나 *E. coli* 효모, 발아중인 식물의 종자 등은 글리옥실산 회로를 포함하여 지방산 또는 아세트산, 아세틸 CoA로부터 당을 합성할 수 있다.

03-10. 세포골격(Cytoskeleton)

- ① 세포골격은 세포질 전체에 퍼져있는 복잡한 단백질 섬유(filament)로 세포 모양의 유지, 세포소기관의 고정과 이동, 세포 이동 등에 관여한다.
- ② 신체의 골격보다 중합과 해체를 반복하는 훨씬 더 역동적인 구조물이다.

③ 종류

- ① 액틴 미세섬유(actin microfilament)
- ② 중간섬유(intermediate filament)
- ③ 미세소관(microtubule)



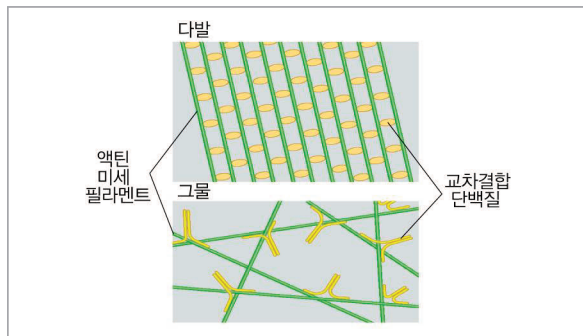
④ 액틴 미세섬유(actin microfilament)

① 특징

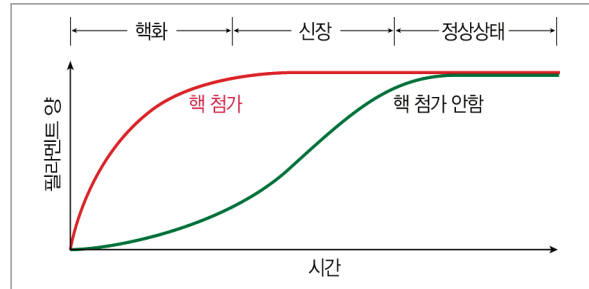
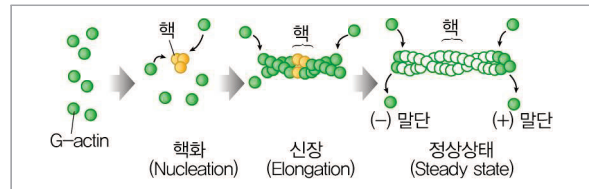
- ① 직경 7nm
- ② 액틴 단량체(G-actin, globular actin)로 구성된 액틴섬유(F-actin, filament actin)의 이중나선으로 거의 모든 진핵 세포에서 발견된다.
- ③ 액틴 미세섬유는 (+)와 (-)로 표시되는 서로 다른 극성(polarity)의 두 말단을 가진다. 이들 말단은 끊임 없이 형성과 해체를 반복하며 특수한 액틴 결합 단백질이 이 과정을 매개한다.

▶ (+)말단은 (-)말단보다 훨씬 높은 속도로 액틴 단량체와 결합하거나 방출하므로 더 역동적이다.

- ④ 세포 내에서 단일섬유, 섬유다발이나 그물(network) 형태로 존재한다.



⑤ 일정량 포함된 G-액틴의 시간에 따른 중합(in vitro)



② 중합과정

- **핵화(nucleation)** : 시험관 내에 포함된 G-액틴이 뭉쳐 핵을 형성하는 단계로 느리게 일어난다.
- **신장(elongation)** : 양 말단에 액틴 단량체가 가역적으로 결합되어 액틴 농도에 따라 필라멘트의 신장이 급속하게 일어나는 상태이다.
- **정상 상태(steady state)** : F-액틴에서 지속적으로 G-액틴의 교체는 일어나지만 F-액틴의 전체 길이에 변화가 없는 상태이다.

- ③ 만약 시험관에 핵을 첨가하면 초기 핵화 단계가 제거되고 바로 신장과정으로 진행된다.

③ Cc(critical concentration, 임계 농도)

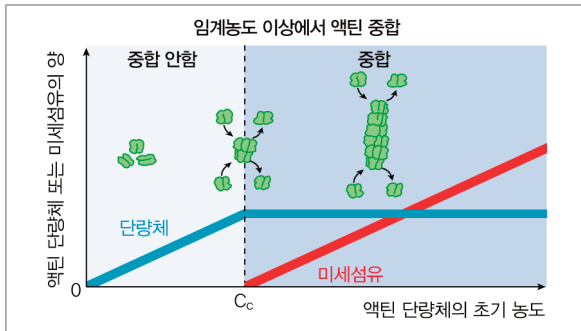
- 액틴 단량체(G-액틴)의 첨가와 해체가 평형을 이룬 상태에서의 액틴 단량체의 농도를 나타낸다.
- 또한 액틴 단량체를 첨가시키는 속도와 해체시키는 속도상수의 비율로, 이는 해리상수와 같다.

$$C_c = \frac{\text{해리속도상수}}{\text{첨가속도상수}} = K_d(\text{해리상수})$$

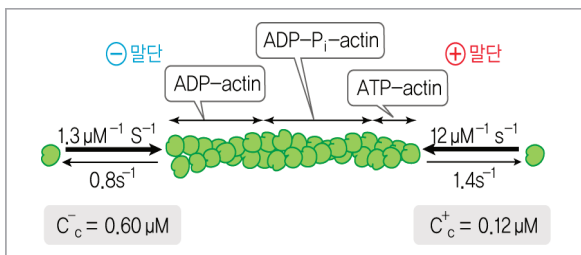
- G-액틴의 C_c 가 0.1M일 경우, 이 농도보다 높으면 다시 C_c 에 도달할 때까지 G-액틴의 중합이 일어나며, 이보다 낮으면 F-액틴의 해체가 일어난다.

㉔ G-액틴 농도에 따른 필라멘트의 중합(In vitro)

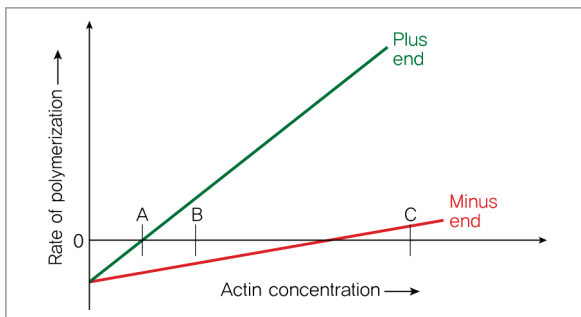
- ㉔ 액틴 단량체의 농도가 C_c 보다 낮으면 중합이 일어나지 않으며, 액틴 단량체의 농도가 C_c 보다 높을 경우 미세섬유의 중합이 일어난다.



- ㉔ 양 말단의 C_c 값은 서로 다르다.



- ▶ 액틴 단량체는 ATP와 결합하고 있으며, 필라멘트에 첨가된 후 곧 ADP로 가수분해 된다.



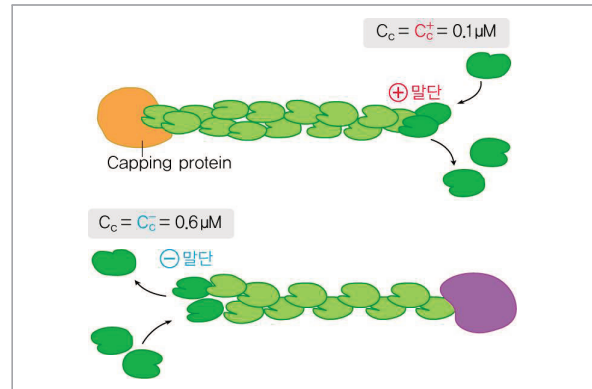
	(+) 말단	(-) 말단	전체 필라멘트
A			
B			
C			
D			

- ▶ (+)말단이 (-)말단에 비해 5~10배 빠르게 신장됨을 통해 (+)말단의 C_c 가 (-)말단보다 낮음을 추측할 수 있다.

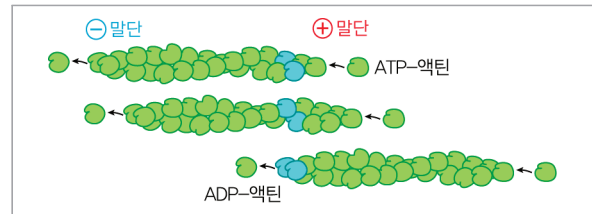
- ▶ 점성분석(viscometry) : 액틴 단량체가 미세섬유로 중합되면 점성도가 증가한다. 이 현상을 이용하여 미세섬유의 중합/해체 여부를 확인할 수 있다.

㉔ 각 말단의 액틴 임계 농도 측정

- capping 단백질로 한 쪽의 (+) 또는 (-) 말단을 막아버리면 막히지 않은 말단에서만 필라멘트가 신장되므로, 말단의 임계 농도를 측정할 수 있다.



- ㉔ in vitro treadmilling : (+) 말단에서는 순중합이, (-) 말단에서는 순해리가 같은 속도로 일어나는 지점. 따라서 필라멘트의 전체 길이에는 변화가 없다.



㉔ 액틴 필라멘트의 중합, 해리에 영향을 주는 약물

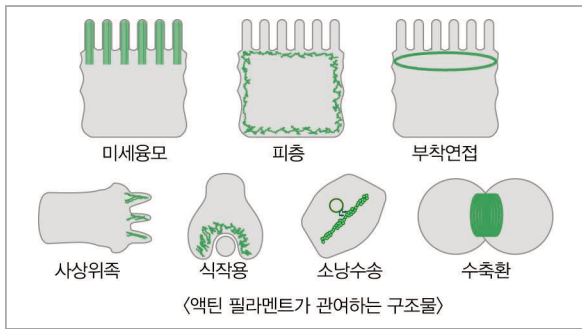
- ㉔ 사이토칼라신(cytochalasin) : F-액틴의 (+) 말단에 결합하여 G-액틴의 중합을 차단한다.
 ㉔ 팔로이딘(phalloidin) : F-액틴의 해리를 차단한다.

- ▶ 시험관과 같은 인위적인 상황에서는 G-액틴에 염분만 첨가해도 중합이 일어날 수 있고, 단순히 필라멘트만 희석시켜도 F-액틴의 해체가 일어날 수 있다.

- 그러나 세포는 이온 농도를 거의 일정한 수준으로 유지시켜야 하므로 중합을 촉진하는 또는 해리하는 단백질을 이용하여 액틴의 중합과 해리를 엄격히 조절한다.

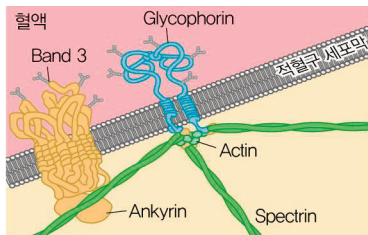
- 예) profilin 단백질은 액틴의 중합을 촉진한다.

㉔ 기능



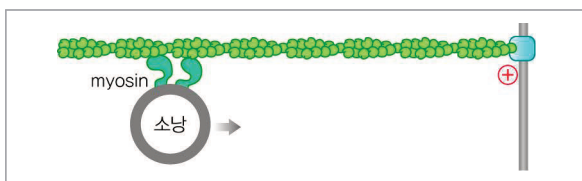
㉔ 원형질막의 고정 : 원형질막 아래에서 액틴필라멘트가 액틴-결합단백질에 연결되어 망상 구조를 형성함으로써 세포막과 미세용모를 지지한다.

▶ 적혈구 세포막은 스펙트린(spectrin)-액틴 망상체에 의해 지지되고, 망상체(network)는 앵커린 단백질에 의해 세포막에 고정된다. 따라서 이러한 단백질들의 결여나 기능 이상은 적혈구가 쉽게 파괴되게 하여 빈혈을 유발시킨다.



▶ 근육세포는 스펙트린 유사 단백질인 디스트로핀(dystrophin)을 통해 세포막을 지지하므로 반복되는 수축에도 견딜 수 있다. **뒤센형 근육위축증(Duchenne's muscular dystrophy)**은 디스트로핀 유전자의 이상으로 발생하는 근육 약화증이다.

㉔ 소낭(vesicle) 수송 : 미오신 운동단백질은 액틴미세섬유를 따라 소낭을 수송한다.



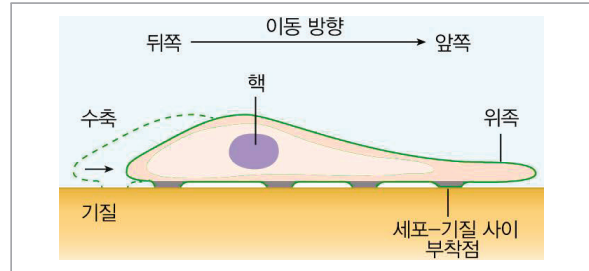
▶ 미오신(myosin): ATP를 가수분해하여 얻은 에너지로 액틴 필라멘트의 (-) → (+) 말단으로 이동하는 운동단백질이다.

㉔ 세포질 유동(cytoplasmic streaming) : 식물세포나 아메바와 같이 큰 세포에서 세포질 흐름을 통해 대사물질을 분배하는 기전이다. 세포질의 소기관에 결합된 미오신 운동단백질이 액틴 미세섬유를 따라 움직이면서 세포질 성분을 이동시킨다.

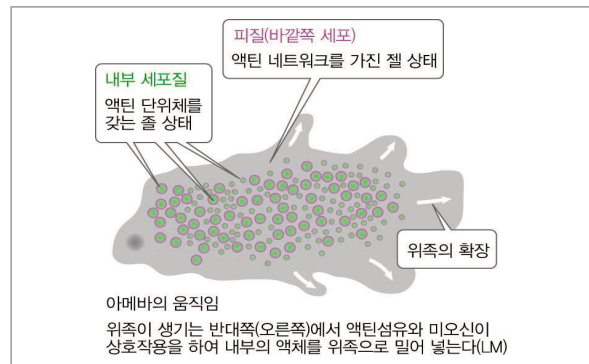
㉔ 아메바 운동, 위족(pseudopodia) 운동

• 아메바와 섬유아세포(fibroblast) 등은 위족운동을 통해 이동한다.

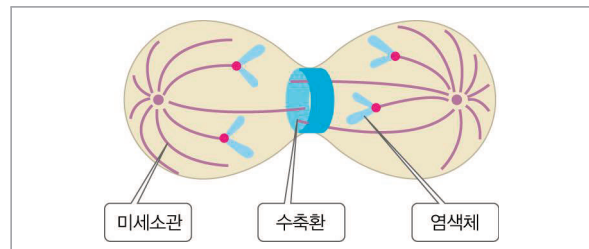
• 선포되는 부위에서 액틴의 중합이 일어나 돌출부위를 형성한다. → 세포막관통 단백질인 인테그린(integrin)에 의해 세포외기질에 고착한다.(focal adhesion) → 고착을 이용하여 뒷부분을 수축시킨다. 수축은 미오신 운동단백질과 액틴필라멘트의 상호작용으로 이루어진다. → 세포가 기어감에 따라 앞에서는 새로운 고착점이 형성되고, 뒤쪽에서는 이전의 고착점이 떨어지는 현상이 반복된다.



• 아메바의 움직임은 겔(gel)과 액체(sol)상태의 순환인 세포질의 점성도 변화를 수반한다. 내부 세포질의 액체(sol)상태 액틴 단량체들이 세포전방 쪽으로 흘러간 뒤 피질에서 중합됨으로써 겔(gel)상태로 전환된다. 또한 세포가 앞으로 기어가면서 뒤쪽의 액틴필라멘트가 해체되어 겔(gel)에서 액체(sol)상태로 변화한다.



㉔ 동물세포의 세포질 분열 : 액틴과 미오신은 수축환(contractile ring)을 형성하여 세포질 분열을 매개한다.



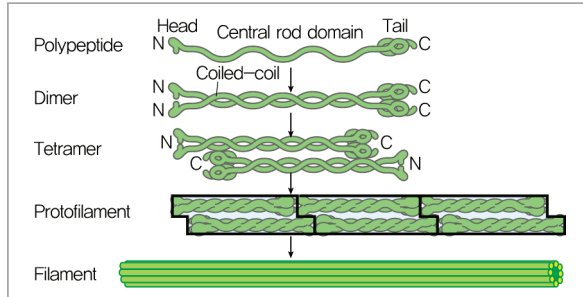
① 근수축 : 액틴-미오신필라멘트의 활주로 두 필라멘트의 겹쳐지는 부위가 증가함으로써 근수축이 유발된다.

㉔ 세포 연접 : adherence junction, focal adhesion의 구성 성분으로 작용한다.

⑤ 중간섬유(intermediate filament)

㉠ 특징

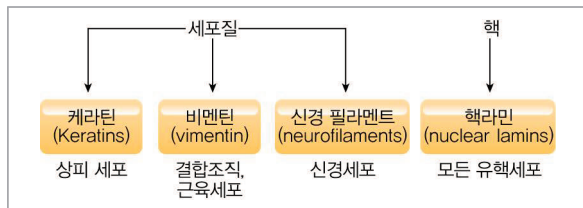
- ㉡ 직경 10nm로 액틴 필라멘트와 미세소관의 중간 크기
- ㉢ 양 말단은 극성을 나타내지 않는다.
- ㉣ 중간 필라멘트의 소단위체인 섬유성 단백질이 빗줄과 같이 꼬여있어서 인장강도가 매우 높다.



- ㉤ 중간섬유 조합에는 ATP(ADP), GTP(GDP)와 같은 뉴클레오타이드가 관여하지 않는다.
- ㉥ 중간섬유는 액틴, 미세소관보다는 훨씬 안정하며 treadmilling과 같은 역동적 행동을 보이지 않는다. 그러나 인산화에 의해 조립과 해체가 조절될 수 있다.
- ㉦ 미세섬유와 미세소관은 모든 진핵세포에서 발견되지만, 중간섬유는 척추동물을 포함하는 일부 동물에서만 발견된다.

㉧ 기능 : 물리적 견고성, 지지

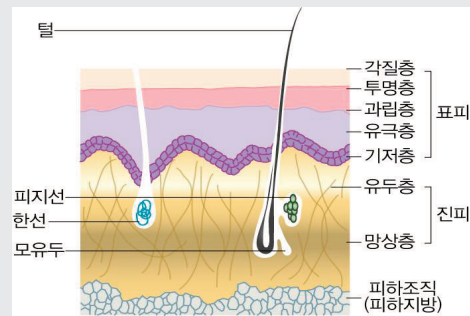
㉨ 종류



▶ 피부

- 표피(epidermis): 5개의 세포층으로 구성된다. 기저층에 존재하는 줄기세포가 분열하면, 딸세포 중 하나는 기저층 위로 이동하면서 분화를 시작한다. 세포 내부가 케라틴으로 채워지면서 피부의 윗 층으로 이동한다. 세포는 더욱더 납작해지고 핵과 세포소기관의 소실이 일어나기 때문에 분화의 마지막 단계에 있는 세포는 케라틴 단백질로 가득 차있는 죽은 세포이다.
→ 피부는 단단한 케라틴으로 채워진 죽은 세포와 여러 층으로 배열됨으로써 물리적/화학적 저항성을 얻고 수분 손실을 막을 수 있다.
- 진피(dermis): 콜라겐, 엘라스틴이 풍부한 두꺼운 세포층. 혈관이나 신경, 땀샘, 피지선, 모낭과 여러 면역세포, 멜라닌세포 등이 분포한다. 혈관으로부터 운반된 여러 영양분 등을 표피에 공급한다.
→ 표피에는 혈관과 신경이 없으므로 베어도 출혈이 없고 아프지도 않지만, 그것이 진피까지 닿으면 출혈이 있고 아픔을 느낀다.

• 피하조직



▶ 단순수포성박리증(epidermolysis bullosa simplex)

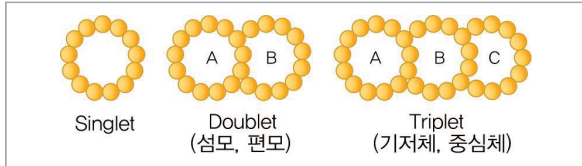
케라틴 유전자의 돌연변이로 인해 케라틴 필라멘트 형성에 장애가 발생한다. 결과적으로 이 환자의 피부는 물리적 상처에 매우 약하며 작은 압력에도 세포가 터져서 부풀게 된다.

정리의 여왕 서가영 핵심생물학 | 089

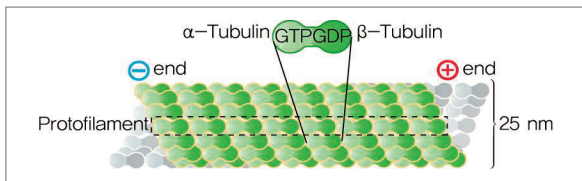
⑥ 미세소관(microtubule)

㉑ 특징

- ㉓ 직경 25nm로 세포 골격 중 가장 크다.
- ㉔ 하나의 미세소관은 13개의 원섬유(protofilament)로 구성된 속이 빈 섬유(filament) 모양이다.



- ㉕ 미세섬유와 미세소관은 모든 진핵세포에서 발견된다.
- ㉖ 액틴 필라멘트처럼 양 말단은 극성을 나타낸다.
- ㉗ α -튜불린과 β -튜불린이 비공유 결합된 이량체(dimer)는 다른 이량체와 비공유적으로 결합하여 미세소관을 형성한다.
→ β -튜불린으로 종료되는 말단을 (+)말단, α -튜불린으로 종료되는 반대쪽 말단을 (-)말단이라고 한다.

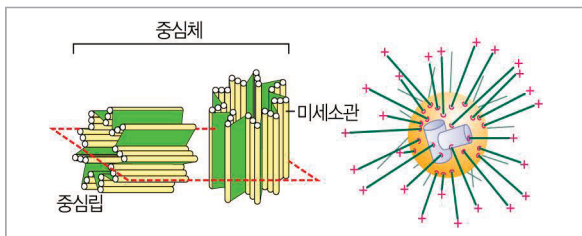


- ㉘ α -튜불린에는 GTP가 비가역적으로 결합하고 가수 분해되지 않는다. 그러나 β -튜불린의 경우 GTP는 가역적으로 결합하며, 필라멘트에 결합한 뒤 GDP로 가수 분해된다.

㉙ 미세소관구성중심부

(microtubule organizing center)

- ㉚ 동물세포 : 중심체(centrosome)

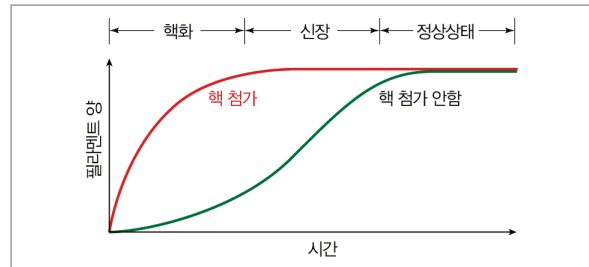


- 중심체로부터 미세소관이 방사형으로 뻗어 나온다.
- 중심체는 2개의 직각방향으로 배열된 중심립(centriole)으로 구성되며, 미세소관 중합의 핵으로 작용하는 γ -튜불린을 포함한다.
→ 중심립은 식물세포에서는 발견되지 않으며, 미세소관 중합에 영향을 미치지 않는다. 또한 중심립의 구조는 섬모와 편모의 기저체와 유사하다.
- 미세소관의 (-)말단이 중심체에 묻히게 되므로, 오직 (+)말단에서만 성장과 해체를 반복한다.

▶ 사람을 포함하는 많은 동물에서 수정하는 정자 편모의 기저체가 난자로 들어가 중심립이 된다.

- ㉛ 식물, 균류 : 방추체 극체(spindle polar body, 극모)
• 중심립을 갖지 않으나, γ -튜불린을 포함하는 극모를 지님으로써 미세소관을 형성할 수 있다.

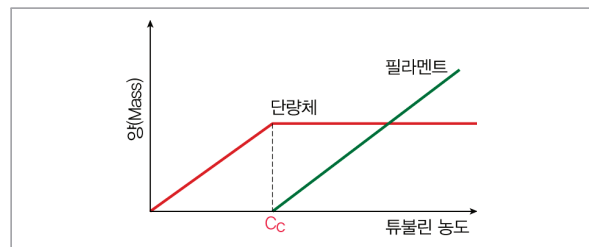
㉜ 일정량 포함된 튜불린의 시간에 따른 중합(in vitro)



▶ 미세소관이 중합되면 튜불린 단량체들과 달리 빛을 산란시키기 때문에 쉽게 확인할 수 있다. 산란된 빛의 양은 미세소관의 양에 비례한다.

㉝ 튜불린의 농도와 필라멘트의 중합(in vitro)

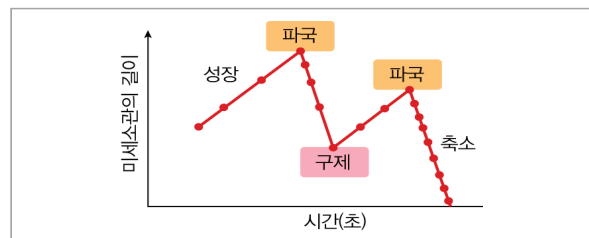
액틴 필라멘트의 중합과 동일하게 C_c 보다 높은 α, β -튜불린 단량체의 농도는 중합을 촉진하며, C_c 보다 낮은 α, β -튜불린 단량체의 농도는 해리를 촉진한다.



- ㉞ 온도와 필라멘트의 중합(in vitro) : 미세소관의 안정성이 온도에 의존적이므로 4°C에서는 미세소관이 해리되며 37°C에서는 중합이 촉진된다.

- ㉟ 동적 불안정성(dynamic instability) : 미세소관의 성장과 해리가 지속적으로 일어나는 현상

- ㉚ 파국(catastrophe) : 성장기에서 축소기로의 전환
- ㉛ 구제(rescue) : 축소기에서 성장기로의 전환

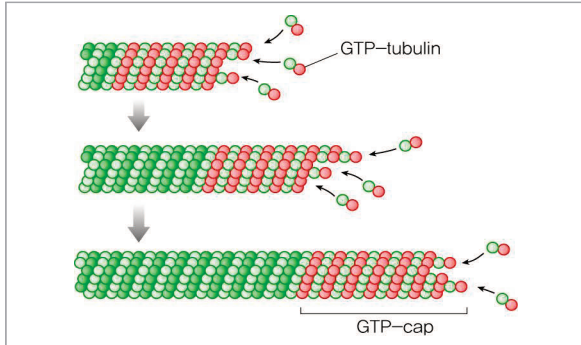


- ㉜ 파국과 구제는 무작위 간격으로 일어나기 때문에 동일한 세포 내에서도 각 미세소관의 중합/해리는 서로 다르다.

- ㉝ 미세소관 말단의 GTP 모자(cap)는 동적 불안정성을 결정한다.

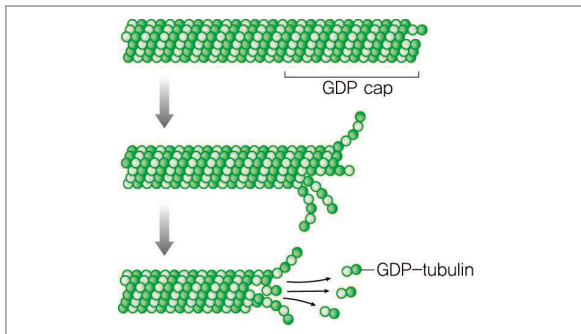
• 고농도의 GTP-튜불린 존재 시

GTP-튜불린이 첨가되는 속도가 GTP 가수분해보다 빠르게 일어나므로 말단에 GTP-모자가 형성된다. GTP-모자는 안정적이고 부가적인 튜불린의 중합을 유발하여 미세소관의 성장을 유도한다.



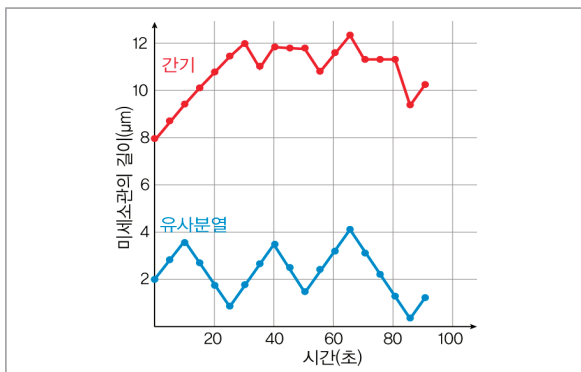
• 저농도의 GTP-튜불린 존재 시

새로운 GTP-튜불린 단량체의 첨가가 느리게 나타나면, 말단에 GDP-모자가 형성된다. 이후 필라멘트는 불안정해져 부채 모양으로 해체되고 GDP-튜불린의 해리가 나타난다.



▶ 동적 불안정성은 또한 튜불린 단위체의 농도가 C_c 이상인가, 이하인가에도 달려있다.

㉠ 유사분열 중 미세소관 역동성의 증가



㉡ 미세소관의 중합, 해리에 영향을 주는 약물

㉢ 콜히친(colchicine), 콜세미드(colcemid)

유사분열기의 세포에 처리된 콜히친은 튜불린과 결합하여 미세소관(방추사)에 중합되는 것을 억제한다. 따라서 불안정해진 방추사는 사라지고 세포는 세포 분열 중기에 멈춘다.

▶ 콜히친(colchicine)은 염색체의 비분리 현상을 유도함으로써 배수체를 형성한다. 씨 없는 수박은 일반 수박에 콜히친을 처리하여 나타나는 염색체의 배수성을 이용한 것으로, 1952년 우장춘 박사가 처음 개발했다. 정상적인 2배체에 콜히친을 처리하여 4배체를 얻고, 이것을 다시 2배체와 교배시키면 3배체가 생긴다. 이것을 심어서 얻은 열매가 바로 씨 없는 수박이다.

㉣ 택솔(taxol) : 주목나무 유래. 미세소관에 결합하여 중합체의 해체를 방지한다. 세포 분열을 억제하므로 난소암 등의 항암제로 응용된다.

㉤ vinblastin, vincristin : 빈카(일일초) 유래. 콜히친 유사기전으로 작용한다.

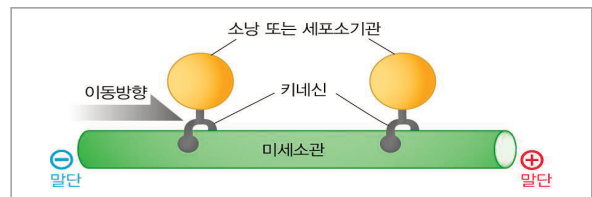
㉥ 기능

㉦ 세포소기관의 위치 결정 : ER, 골지체, 미토콘드리아 등 세포소기관은 미세소관과 연관되어 위치하며, 미세소관을 따라 이동한다.

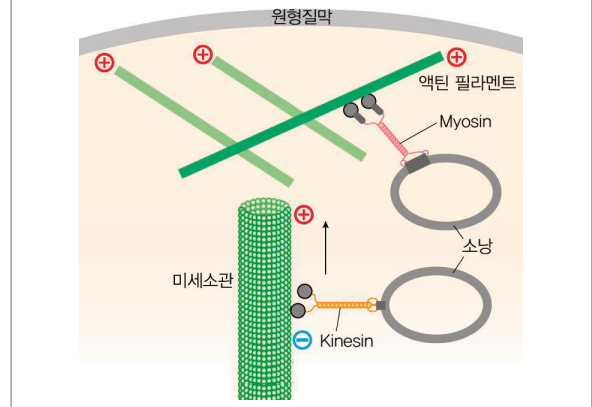
→ 유사분열 시, 세포질의 미세소관이 해체되면 ER과 골지체는 작은 소낭으로 잘게 부서진다.

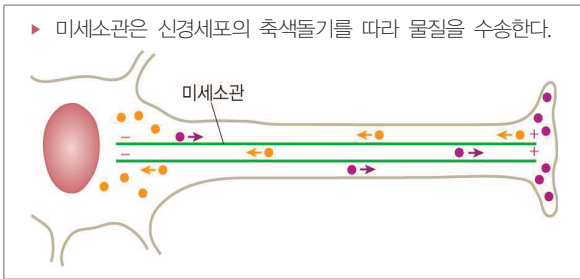
㉧ 소낭 및 소기관의 수송 : 세포질에 위치한 ATP를 이용하는 미세소관 운동 단백질이 수송에 관여한다.

- dynein : (-) 말단을 향해 움직인다.
- kinesin : (+) 말단을 향해 움직인다.

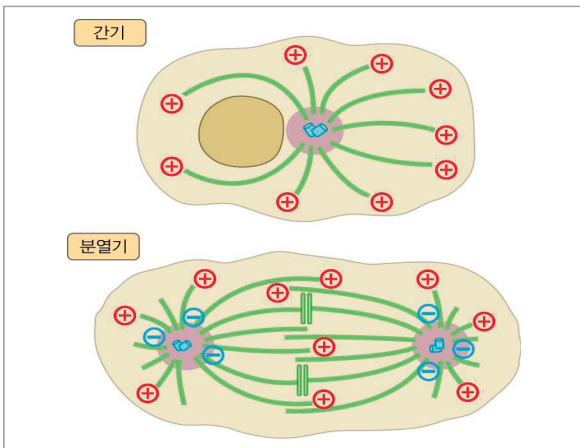
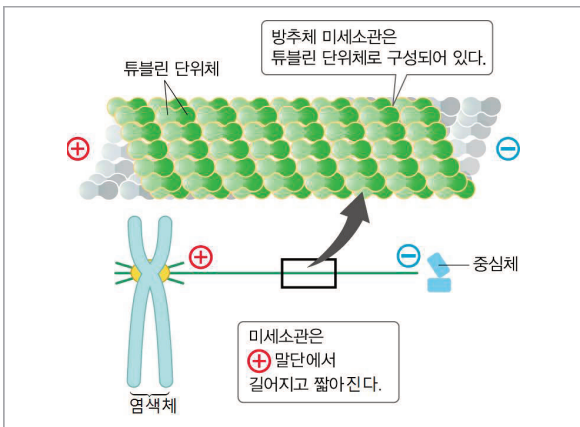


▶ 뉴런의 시냅스 소낭처럼 일부 소낭은 미세소관의 키네신에 의해, 말단에서는 액틴섬유를 따라 미오신에 의해 수송된다.

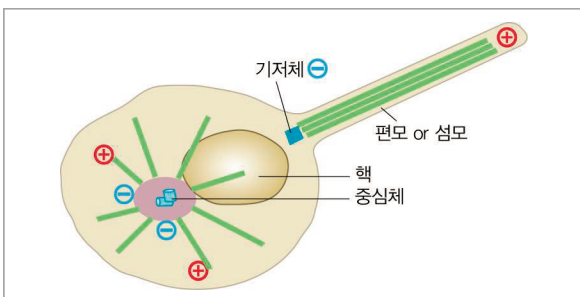




◎ 방추사 형성 : M기에 미세소관은 방추사를 형성하며, 운동단백질에 의한 미세소관의 중합, 해체의 결과로 염색체가 이동한다.



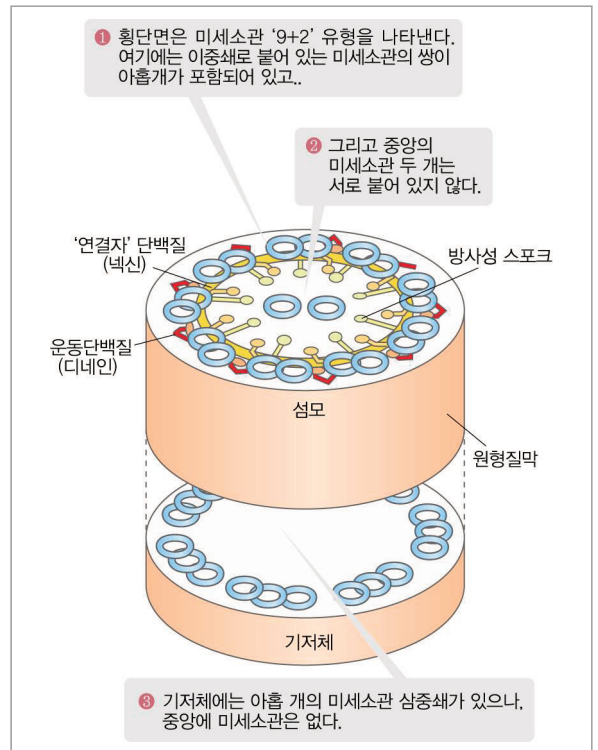
㉔ 세포 운동



• 섬모(cilia)와 편모(flagella)는 기저체(basal body)에서 유래된다.

• 중심체, 기저체, 섬모와 편모의 미세소관은 역동성을 나타내지 않는 안정한 형태이다.

	중심체, 기저체	섬모, 편모
미세소관 구조		



• 섬모는 세포표면에서 액체를 이동시키거나, 짙신벌레 등 단세포성 원생동물의 이동에 사용된다. 섬모의 움직임은 노젓기와 유사하다.

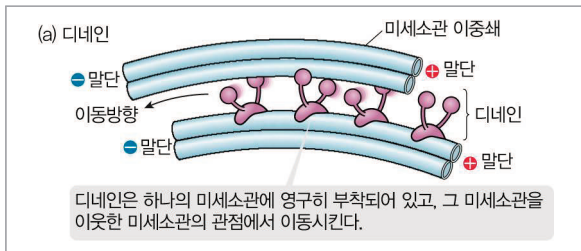
→ 섬모는 신호를 받는 안테나처럼 작용하기도 한다. 이를 1차 섬모라 부르며 비운동성이며 세포당 하나만 존재한다. 섬모와 관련된 신호전달은 뇌기능이나 배아발달에서 중요한 역할을 한다.

• 편모는 고등동물의 정자와 트리파노소마와 같은 단세포성 원생동물의 이동에 관여한다. 내부구조는 섬모와 비슷하지만 섬모보다 길이가 길며, S자형 파동을 통해 운동한다.

▶ 카르타게너 증후군(Kartagener's syndrome)

디네인 유전자의 결함에 기인한다. 질환을 나타내는 사람에서 기도를 덮고 있는 섬모가 무기력하므로 기관지 감염에 취약하다. 또한 질환자의 50%는 내부 장기의 좌우가 역전된 상태로 나타난다. 특히, 질환이 있는 남자의 경우 정자가 비운동성 이므로 불임이다.

- 섬모와 편모에 위치한 디네인(dynein) 운동단백질의 “걷기 운동”에 의해 인접한 이중체 미세소관이 엇갈림으로써 움직임이 유발된다.



- ▶ 액틴 미세섬유의 중합 및 해체와 관련된 여러 단백질이 존재하는 것처럼 많은 미세소관 결합 단백질(MAP, microtubule association protein)이 미세소관의 조합과 해체를 조절한다. 가장 잘 밝혀진 MAP는 뉴런에서 분리된 MAP₁, MAP₂, tau와 비뉴런세포의 MAP₄이다. MAP의 활성화는 인산화에 의해 조절되는데 이로 인해 세포 내 미세소관의 안정성이 통제된다. 특히 뉴런 내 tau 단백질의 세포내 축적은 알츠하이머와 관련된다. 또한 catastrophin이라는 MAP 단백질은 ATP를 소모하면서 미세소관을 분해한다.

