

미생물 다당류의 구조와 세포생리학적 기능 (Structures and functions of microbial extracellular or wall polysaccharides in the physiology of producer organisms)

박 용 일
생명공학연구소

자연계에 존재하는 모든 생명체의 공통된 생명현상 중의 하나는 다당이나 당접합체 (glycoconjugates: glycopeptides, glycoproteins, glycolipids 등)라고 하는 거대분자를 생합성하고, 이들을 이용하여 혹은, 이들과 밀접한 관계를 유지하며 살아가고 있다는 점이라 하겠다. 특히, 미생물다당에는 다양한 구조와 물성 및 생리활성을 갖는 것들이 밝혀져왔고 따라서 우리인간의 삶의 질을 높이고자 하는 목적으로 주로 이들의 산업적 응용성에 대한 많은 연구가 이루어져왔다. 여기서 언급한 생리활성이라고 하는 것은, 다당류가 우리 인간이나 동물의 생리 및 생화학적 현상에 미치는 활성 즉, 약리활성 등의 BRM (Biological Response Modifier) (13)으로서와 같은 활성을 의미하며, 이러한 활성 때문에, 다양한 물성적 특성으로 인한 공업적 이용성과 함께, 다당류가 우리 인간으로부터 많은 관심을 끌고 산업적 응용을 위한 연구의 대상이 되어 왔다고 하겠다. 이외는 대조적으로, 우리 인간으로부터 상대적으로 적은 관심과 따라서 간과되거나 많은 연구가 이루어지지 못했던 부분이 바로 또 다른 의미의 다당류의 생리활성이다. 즉, 다당류를 생산하는 생산자 자신이 생존해 나가기 위한 세포 생리 및 대사에 필요한 다당류의 기능으로서의 활성이다. 탄수화물 polymer가 어떠한 배양환경에서 세포에 의해 만들어지고, 세포자신에게 어떠한 역할을 하는가를 이해한다는 것은, 균체 자신의 생존을 위해서 뿐만 아니라, 우리인간에게 유용한 신규의 다당류와 이의 생산 균주를 탐색하고, 대량생산하기 위한 배지조성 및 배양조건의 최적화, 대사공학적 방법을 통한 수율 향상, 또는 병원균에 대한 새로운 항균성 물질의 탐색, 이로운 토양미생물에 의한 농업 생산성 증대 등 미생물과 관련된 다양한 산업에의 응용을 위한 전제가 된다는 점에서 중요하며, 꾸준히 연구되어야 할 부분이라고 하겠다.

미생물 다당류의 세포 구조 및 생물학적 기능은 크게 네 가지로 대부분할 수 있는데, 세포의 형태를 규정하는 세포 구조물로서의 기능 (structural function), 단순한 energy 저장 물질로서의 기능, 단순한 energy원이 아닌, 중요한 대사산물 (critical metabolites)을 필요에 따라 재 이용할 수 있도록 하는 저장소로서의 기능 (74), 다양한 세포생물학적, 생리학적 기능 (73) 등이다. 현재 다당은 그 구성당에 따라 한 종류의 당으로 되어있

는 homo다당과, 두 종류 이상의 당으로 되어있는 hetero다당으로 대분되며, 미생물 다당은 동식물 유래의 것에 비해 구조가 다양하고, 특히 세포벽이나 세포외 다당 혹은 당peptides 등은 acyl, ketal, phosphoryl (monoester 혹은 diester), pyruvyl, acetyl, sulfuryl group, phosphocholine, phosphoethanolamine 등의 nonsugar moieties들과 hexosyl, pentosyl, uronosyl, 그리고 polyol residues 등으로 고도로 치환된 매우 복잡한 구조를 갖으며, 따라서 산성을 나타내는 다당은 미생물에 특징적인 것이 많다 (64, 99, 103). Table 1과 2에 세균이나 곰팡이 유래의 일부 대표적인 세포외 다당의 구조를 각각 나타내었다. 본고에서는, 미생물이 생산하는 일부 다당류의 구조와 이들 다당이 생산자 자신들의 생존을 위해 어떠한 역할을 하는가 하는 생리적, 생물학적 활성에 관하여 정리해 보고자 한다.

세균 유래 다당

세균 유래 다당에는, 그 분포 (cellular location)에 따라 크게, 세포외다당 (extracellular polysaccharides, EPSs), capsular polysaccharides (CPSs), lipopolysaccharides (LPSs), lipooligosaccharides (LOSs) 등의 세포표면 다당 (cell surface polysaccharides)과, membrane-derived oligosaccharides (MDOs)와 β -glucans 등의 periplasmic glucans이 있다 (15, 99). 그 분포에서 예측할 수 있듯이, 세포표면 다당은 세균세포가 주변환경과 밀접한 관계를 유지하는데 영향을 미친다 (64).

Lipopolysaccharides (LPSs)

장내세균의 LPSs는 lipid A, core 올리고당, 그리고 O antigen으로 이루어지며, 그 구성당의 종류는 균속에 따라 다양하다 (81, 83). Core 올리고당은 inner part와 outer part의 두 부분으로 이루어지는데, inner part는 주로 L-glycero-D-mannoheptose (heptose), 3-deoxy-D-manno-2-octulosonic acid (KDO), phosphate 와 ethanolamine 등으로 이루어지며, 그 당쇄구조는 모든 장내세균의 LPS들에 있어서 거의 동일하다 (40). Outer core는 glucose, galactose, N-acetylglucosamine과 같이 보다 일반적인 당으로 이루어지며, 균속에 따라 당구성이 약간

Table 1. Structural features of some bacterial extracellular polysaccharides and their non-sugar substituents

Polysaccharides	Microorganisms	Component sugars		Linkage types		Other components	Reference
		Sugars	Molar ratios	Major	Minor		
Dextran	<i>Leuconostoc mesenteroides</i>	Glucose	Homo	$\alpha 1 \rightarrow 6$	$\alpha 1 \rightarrow 3$		100
Cellulose	<i>Acetobacter xylinum</i>	Glucose	"	$\beta 1 \rightarrow 4$			22
Curdlan	<i>Alcaligenes faecalis</i> var <i>myxogenes</i>	Glucose	"	$\beta 1 \rightarrow 3$			36
β -1,2-Glucan	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Glucose	"	$\beta 1 \rightarrow 2$			33
Levan	<i>Aerobacter levanicum</i>	Fructose	"	$\beta 2 \rightarrow 6$	$\beta 2 \rightarrow 1$		26
Succinoglycan	<i>Alcaligenes faecalis</i> var. <i>myxogenes</i>	Glucose	10	$\beta 1 \rightarrow 4$	$\beta 1 \rightarrow 6$	Succinic acid 10%	86
		Galactose	1		$\beta 1 \rightarrow 3$		
Rhamnogalactan	<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	Rhamnose	3				53
		Galactose	1		$\alpha 1 \rightarrow 3$		
		O-Methyl-glucuronic acid	1	$\beta 1 \rightarrow 4$	$\beta 1 \rightarrow 2$		
Xanthan gum	<i>Xanthomonas campestris</i> NRRL B-1459	Glucose	2			Pyruvic acid 3% Acetyl 4.7%	52
		Mannose	2	$\beta 1 \rightarrow 4$	$\alpha 1 \rightarrow 3$		
		Glucuronic acid	1		$\alpha 1 \rightarrow 2$		
Emulsan	<i>Acinetobacter calcoaceticus</i> RAG-1	<i>N</i> -Acetyl-galactosamine <i>N</i> -Acetylhexo-saminuronate			Fatty acids		110
-	<i>Arthrobacter viscosus</i> NRRL B-1973	Glucose	1			Acetyl 25%	50
		Galactose	1				
-	<i>Corynebacterium insidiosum</i>	Mannuronic acid	1				96
		Galactose	2				
		Glucose	3		Pyruvic acid		
Alginate	<i>Azotobacter vinelandii</i>	Fucose	4				99
		β -D-Mannuro-nic acid			$\beta 1 \rightarrow 4$		
		α -L-Glucuro-nic acid			$\alpha 1 \rightarrow 4$		

씩 다르다. LPS의 구조 중에 당쇄구조의 변화가 가장 심한 곳이 O antigen이지만 일반적으로 [abequose-mannose-rhamnose-galactose]_n units의 반복체로 이루어져 있으며, 여러 가지 특이한 당들을 포함하기도 한다 (81, 83). Core 올리고당이나 lipid A의 GlcNAc (*N*-acetyl glucosamine)은 ethanolamine phosphate, ethanolamine PPi, PPi, Pi, 또는 ribitol phosphate 등으로 고도로 인산화 되어있다 (43). LPS들은 endotoxic하며,

동물숙주의 면역계를 자극하고, 세균에 의한 동식물체의 감염과정에서 독성인자 (virulence factor)로서 작용한다 (81). 세균 자신에 대한 LPS의 생리적 역할은 잘 알려져 있지 않으나, Mg²⁺와 같은 2가의 양이온들을 결합하여 세포 내로 전달해 주거나 (24), 소수성 항생제와 같은 물질들을 배척하여 세포를 보호하는 permeation barrier로서 (58), 또한, phage의 receptor로서 알려져 있다 (59).

Table 3. Microbial poly- or oligosaccharides and their functions in cell physiology

Polysaccharides	Microorganisms	Physiological functions	Reference
Lipopolysaccharides	Gram (-) bacteria	Endotoxic, immunogenic, virulence factors Scavange and provide divalent cations, Permeation barrier Vs. exogenous hydrophobic compounds, Receptor for phage binding	81, 24, 58, 59
Capsular polysaccharides	Many bacteria	Prevent cells from antibody-dependent cytotoxic killing and phagocytosis Virulence factor Receptor for bacteriophage binding Adherence of cells to surfaces Binding and trapping of various smaller compounds Prevent cells from desiccation	20, 65, 82, 94
Periplasmic glucans: MDOs β -1,2-Glucans	Many enteric bacteria <i>Agrobacterium</i> sp. <i>Rhizobium</i> sp	Osmoregulation in periplasmic space Required for effective nodule formation and virulence (virulence factor) during plant pathogenesis	15, 32, 57, 70, 80
Exopolysaccharides: Alginates	Many bacteria	Prevent cells from desiccation Prevent cells from phagocytosis during human respiratory tract infection Adherence of cells to lung tissues and formation of microcolonies	5, 19, 60
Exopolysaccharides: Succinoglycans	<i>Rhizobiaceae</i> family	Required for nodule invasion during plant-bacteria symbiosis; presence of succinyl group is critical.	9, 63

상대적으로 적은 숫자의 세균에서 발견된다. 초기에 crown gall 다당이라고 불리던 이들 환형 β -glucans들은 거의 전적으로 *Rhizobiaceae* family에서 발견된다 (15). *Agrobacterium*과 *Rhizobium* 속들은 phosphoglycerol, methylmalonic acid나 *O*-succinic acid로 치환된 17-40개의 glucose로 이루어진 환형 β -1,2-glucans을 만든다 (15). *Bradyrhizobium japonicum*은 phosphocholine으로 치환된, DP (degree of polymerization)값이 10-13인 β -1,3와 β -1,6로 결합된 환형 β -glucans을 생합성한다 (71). 이들 periplasmic glucans (MDOs & 환형 β -glucans)은 그람음성균들이 저 삼투압 (hyposmotic) 환경에서 생육할 때, periplasm에서의 삼투압 조절에 관여한다 (57, 71). 또한, 이들 환형 β -glucans은 세균의 식물에의 감염과정에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져있다 (15). Periplasmic glucans을 생합성하지 못하는 *Rhizobium meliloti*의 변이주는 alfalfa에서 효과가 없는 white pseudonodules을 형성하고 (32), *Agrobacterium tumefaciens*의 변이주는 감염성이 없었다 (80).

Exopolysaccharides (EPSs)

EPSs는 다양한 세균 류에 의해 균체의외로 분비되는 다당이지만, 경우에 따라 세포벽에 약하게 결합된 capsule 층으로 존재

하기도하고, 시간이 지남에 따라, 혹은 shear stress를 받는 생육환경 등에 따라, 세포의 slime 혹은 완벽한 세포의 다당으로 균체의 주변으로 떨어져 나오게되어 그 구분이 명확하지 않다 (64). Table 1에 나타낸 것과 같이 세균유래 EPSs는 homo-혹은 hetero다당으로 당 이외의 여러 가지 치환기들을 갖는다. β -1,2-Glucans을 포함한 적지 않은 수의 다당 혹은 올리고당들이 다종다양한 세균의 배양액으로부터 EPSs로서 발견되기 때문에 (99), 여기서는 지면관계상, alginate와 succinoglycan 등 세균의 다른 groups들로부터 생산되고, 그 생리적, 생물학적 기능이 연구된 몇 가지 EPSs에 관해 설명하고자 한다. Alginate는 직쇄구조의 다당으로 D-mannuronic acid (M)와 이의 C-5 epimer인 -L-glucuronic acid (G)가 β -1,4-결합으로 이루어진 copolymer이다 (99). 세균유래 alginates는 해조류로부터 생산되는 alginate와는 달리 D-mannuronic acids가 acetylation 되어 있다 (99). Alginate에는 반복구조 (repeating unit)가 없으며, monomer당들의 분자비와 그 배열 순서가 다른 경우가 많다 (37). G unit의 blocks을 갖는 alginates는 Ca^{++} 존재 하에 강력한 gel을 형성하며, 이러한 성질은 alginate에 중요한 산업적 응용성을 부여한다 (97). 해조류와 *Azotobacter vinelandii*에 의해 생산되는 alginate와는 달리, *Pseudomonas* 속 균주에

teichoic acids (TAs)를 갖는다. TAs는 주로 glycerol phosphate 나 ribitol phosphate의 backbone에, 다양한 정도로 당이나 D-alanine등의 phosphodiester groups들로 치환된 구조로, 두 groups으로 대분 된다 (105). 세포벽 TAs (Wall TAs, WTAs)는 PG의 muramic acids에 phosphodiester bond로 결합되어 있으며, lipoteichoic acids (LTAs)는 이들의 glycolipid 성분중 fatty acids를 통해 소수적 (hydrophobic)으로 세포막의 외피에 부착된 거대양수성 (macroamphiphiles) polymers이다 (105). LTA의 친수성 부분은 대개 glycosyl (대부분 glucosyl 혹은 galactosyl) 잔기와 O-D-alanyl 잔기로 치환된 1,3-poly(glycerophosphate)이다. *Bacillus licheniformis*의 세포벽으로부터 분리된 teichuronic acid (TUA)는 N-acetyl-galactosamine과 D-glucuronic acid가 동일한 조성비로 이루어져 있다 (49).

WTA와 TUA는 세포 표면을 산성으로 유지시키며, 양이온들을 흡수하여 세포막에서 적절한 이온성 환경을 유지하도록 한다 (105). WTA는 다양한 bacteriophage들에 대한 receptor를 이루고, 특정한 항체들이나 lectin 단백질들과 결합하기도 하지만, TUA는 phage와는 결합하지 않는다 (105). TUAs는 또한 면역 활성이 없는 것으로 보이며, 이런 점에서 특정 Streptococci의 히알루론산 (hyaluronic acid) capsules과 닮았다고 하겠다 (44). LTA는 *Bacillus subtilis*의 포자 발아의 조절에 관여하는데, 영양 세포적 증식에서 포자형성으로 전환되는 과정 동안에 D-alanine ester가 결합된 LTA가 새롭게 생합성되고, alanine이 없는 이 순수 음이온성 LTA가 양이온성의 autolysin 효소들과 강하게 결합하여 autolysins이 세포벽 기질인 PGs에 접근하는 것을 방해한다 (12). *Pneumococci*의 WTAs와 LTAs는 phosphodiester 잔기로 choline을 갖는데, 이 choline의 존재는 N-acetylmuramoyl-L-alanine amidase의 활성에 중요한 역할을 한다 (41). TAs의 phosphoethanolamine 잔기를 phosphocholine 잔기로 전환하지 못하는 *Streptococcus pneumoniae*의 변이주들의 경우, 세포벽에서 PG를 분해하는 amidase를 활성화시키는 choline이 TA에 없기 때문에, 세포분열을 하지 못하는 기형적인 세포형태를 보였다. Choline이 없는 배지에서 자란 *Streptococcus oralis*는 choline이 첨가된 배지에서 자란 대조구에 비해 doubling time이 약 2.5배나 길었으며 기형적 세포 형태를 보였다 (42).

곰팡이 유래 다당

식물이나 그람양성세균과 같이, yeasts를 포함하는 곰팡이의 세포벽은 주로 다당류와 당단백질로 이루어져 있으며, 이외에 지질, chitosan, melanin, D-galactosamine polymers등을 minor components로 일부 포함한다 (28, 78). 곰팡이 세포벽에는 세균 세포벽의 주요 다당인 muramic acid를 함유하는 peptidoglycan, teichoic acids, 혹은 lipopolysaccharides가 존재하지 않는다. 곰팡이의 세포벽 다당은 이들의 기능과 물리적인 형태에 따라 근간을 이루는 그물모양 (net)의 골조다당 (skeletal polysaccharides)과 이 net를 채우는 matrix 다당으로 대분된다 (45).

골조다당은 물에 불용성의 고도로 결정화된 homo 다당으로서 chitin과 β -glucans을 포함하고, 이외는 대조적으로, matrix 다당은 물에 가용성의 무정형 혹은 약하게 결정화된 polymers로서 α -glucan과 당단백들을 포함한다 (78). Bartnicki-Garcia (8)는 이들 주요 세포벽 다당들에 대한 정보를 곰팡이의 분류에 이용하기도 하였다. 곰팡이는 광범위한 종류의 세포의 다당을 생산하는데, 이들중 일부는 세포벽 다당의 분해 산물로 알려져있고 (29), 일부는 항체와 결합 (antigenic properties)하기도 하며 (61, 72, 79), 일부는 산업적 응용성이 뛰어난 것들이 있다 (87). 곰팡이 유래 다당은, 탄소원의 저장 역할 외에는 그 세포생리적, 생물학적 기능이 많이 연구되어 있지 않지만, 세포 생리에 직접 또는 간접적으로 영향을 줄 수 있는 몇 가지 밝혀진 예를 정리하고자 한다.

Yeast 세포벽 다당: β -Glucans, Mannoproteins, Chitin

Chitin. Chitin은 경우에 따라 세포벽 중량의 약 60%를 차지하는 곰팡이 세포벽의 주요 골조다당으로 N-acetylglucosamine이 β -1,4-결합으로 연결된 homo다당이다 (17, 23). 사상균에 있어서, chitin은 횡벽 (lateral walls)과 격벽 (septa) 둘 다의 구조를 이루지만, yeast에서는, 적은 양이 세포벽 전반에 걸쳐 분산되어 있고 주로는 일차적인 격벽에 많이 존재한다 (23). 곰팡이의 chitin은 uronic acids, β -1,3-, β -1,6-, β -1,4-glucans, 카이토잔 등의 세포벽의 다른 다당들과 복합체를 형성한다 (23). 회분 배양중 증식도가 다른 단계의 균체를 조사하였을 때, periplasmic space에 chitinase와 β -glucanase의 존재에도 불구하고, chitin과 β -glucans, 즉 세포벽 골조다당 (skeletal polysaccharides)의 양은 일반적으로 변화 (turnover)가 거의 없는 것으로 알려졌다 (89). Chitin의 세포 생리적 기능은 곰팡이에 있어서는 거의 알려진 것이 없으나, *Rhizobiaceae* 세균류가 생합성하는, Nod metabolite 혹은 Nod factor로도 알려진, lipo-chitin 올리고당 (LCO)은, 비환원말단에 N-acyl 잔기로 치환된 3-6 개의 N-acetylglucosamine이 β -1,4-결합으로 이루어지며 (95), 세균과 식물의 공생과정 동안에 nodule을 형성하는데 필수적인 신호전달 물질로 알려져 있다 (21).

β -Glucans & Mannoproteins. Yeast의 세포벽은 주로 β -glucans과 mannoproteins의 두 가지 polymers로 이루어진다 (4, 25). *Saccharomyces cerevisiae*의 β -glucans은 glucose의 homo 다당으로 세포벽 건조중량의 약 50%를 차지하며 (25), 화학적 결합 특성에 따라 β -1,3-glucan과 β -1,6-glucan의 두 가지로 구별된다 (68, 69). β -1,3-Glucan은 β -1,6-결합의 분지를 갖는 주로 직쇄구조이며, 분지 (degree of branching, DB)의 정도는 이 polymer의 결정형성 정도와 용해성을 결정하는데 중요하며, DP (degree of polymerization)가 polymer당 약 1,500개의 glucoses로 이루어지고, 물에 불용의 fibers를 형성한다 (68). β -1,6-Glucan은 β -1,3-결합의 분지를 갖고, DP가 약 140의 glucoses로 이

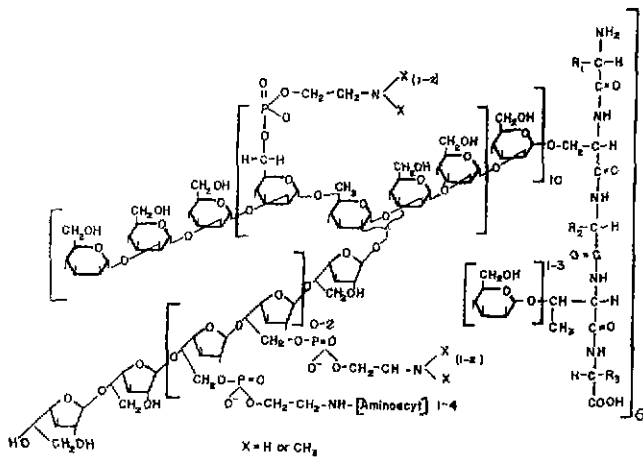


Fig. 1. Structural features of peptidophosphogalactomannan (pPGM). The structural features are based on methylation analyses and ¹³C and ³¹P NMR spectroscopy (29, 74, 102, 103).

Man)과 같이 glycosyl phosphate 잔기가 비환원말단 groups에 단 존재하는 다당류이다 (78). *Hansenula*와 그 근연 균주들은 종종 매우 높은 수율로 phosphomannans을 분비한다 (50). 이외에, *Sporobolomyces* 속 균주들은 인산화된 *O*-acetyl-*O*-phosphogluco galactans을 분비하는 것으로 알려져 있다 (93).

Galactomannans (GMs)은 *Penicillium*과 *Aspergillus* 속 균주들에 광범위하게 발견되며, 주로 mannose, galactose, glucose로 이루어지며, 경우에 따라 소량의 단백질이 발견되기도 한다 (3, 7, 28). 이들은 주로 α-1,2-와 α-1,6- 결합으로 연결된 D-mannopyranosyl 주쇄와 galactan 측쇄로 이루어지는 데, 경우에 따라 galactan 측쇄는 β-1,5-로 연결된 D-galactofuranoses이다 (7, 28, 102). Peptidogalactomannans (PGMs)은 *Aspergillus* (3), *Penicillium* (3), 그리고 dermatophyte인 *Trichophyton mentagrophytes* (6)속 균주들로부터 광범위하게 발견되는 데, dermatophytes의 PGMs은 α-1,4- 결합을 포함하고, α-1,6- 결합이 없다는 점에서 *Aspergillus*와 *Penicillium*의 것들과는 다르다 (6).

Peptidophosphogalactomannans (pPGMs)은 yeast인 *Cladosporium werneckii* (66)와 *Penicillium fellutanum* (28, 29, 79)에서 발견된다. *Cladosporium werneckii*가 생산하는 pPGM은 D-mannopyranoses가 주로 α-1,2- 결합으로 연결되고, 드물게 α-1,6-와 α-1,3-결합도 포함하는 polymer이며, 비환원 말단에 D-galactofuranosyl과 galactopyranosyl 잔기가 발견된다 (66). 이 polymer의 phosphogalactomannan은 주쇄에 phosphodiester 결합으로 연결된, 7개의 mannoses와 1개의 galactosyl 잔기로 이루어진 측쇄를 갖는다. 또한, 이 polymer의 peptide는, *P. fellutanum*이 분비하는 pPGM의 peptide의 조성구와 유사하게, serine과 threonine의 함량이 매우 높다 (66, 84).

*Penicillium fellutanum*이 생산하는 pPGM은 peptidomannan의 주쇄에 phosphodiester 결합으로 phosphocholine이나 phos-

phoethanolamine 잔기들이 고도로 치환되어있고, 또한 galactofuranoses 측쇄에도 *N*-peptidylethanolamine이 phosphodiester 결합으로 치환되어 있다 (103). 이 polymer (70 kDa)의 peptide (3 kDa)는, serine과 threonine의 분자 함량이 약 50% 정도로 매우 높고 (84), 이들 아미노산에 mannan 주쇄가 *O*-glycosidic 결합으로 연결되어 있다 (103). Fig. 1에 세포의 pPGM의 구조를 나타내었다 (29, 74, 79, 84, 102, 103). 한편, *P. fellutanum* 균주로부터 세포막에 붙어 있는 pPGM polymer (Lipo-pPGM)가 분리되었고, 세포외에서 용존상태로 얻어지는 pPGM과 그 구조적 유사성에 비추어, 이 Lipo-pPGM이 균 증식의 시간이 지남에 따라, 혹은 환경변화에 따라 세포막으로부터 분리되어 세포의 pPGM이 되는 것으로 생각되며, 이 lipo-pPGM은, 비록 좀더 복잡하기는 하지만, 그 구성 당과 성분구조가 yeasts 이상에서 발견되는 전형적인 GPI-anchor glycan과 유사하여, *Penicillium*에 있어서 세포 표면 혹은 세포의 효소를 붙잡고 있는, 일종의 GPI-anchor의 변이 형태일 것으로 추정되고 있다 (29).

Galactomannans은 특정 항체와 반응하며, aspergillosis 환자의 체액에서 발견된다 (3). Latge 등 (61)은 *A. fumigatus*가 분비하는 galactomannan의 α-1,2- α-1,6-mannan 주쇄는 항체와 반응하지 않지만, galactofuran 측쇄는 면역계를 자극하는 것으로 보고하였다. *P. fellutanum*의 pPGM은 항체와 반응하는 것으로 알려졌다 (79). 이들 곰팡이 polymer들은 탄소원 등의 영양소의 저장역할 외에, 곰팡이 세포 생리 및 생물학적 역할은 잘 알려져 있지 않으나, 최근에, *P. fellutanum*의 세포의 다당인 pPGM이, 최소한 부분적으로, 고농도의 염 (18% NaCl)에 의한 osmotic stress로부터 균체를 보호하고 (73), 세포의 증식과 세포막 인지질 생합성에 필요한 인 (phosphate)과 choline 같은 중요한 대사산물을 재 순환하는데 관여한다는 보고 (74)는, 다당류는 왜 존재하는 가라는 의문점에 대한 한가지 설명이 된다고 하겠다.

Succinoglycan의 공생적 역할에서 succinyl group이 중요하고 (63), 세포의 분열과 증식에 필요한 peptidoglycan의 분해를 위한 *N*-acetylmuramoyl-L-alanine amidase의 활성화에 teichoic acid에 붙어 있는 choline의 존재가 필수적이고 (41, 42), osmotic stress를 극복하는데 있어서 pPGM의 choline (73)과 세균의 periplasmic glucan인 β-1,2-glucan의 pyruvate나 phosphate group 등이 중요하다 (57, 71)는 등의 예로부터 예측할 수 있듯이, 이들 다당류의 세포 생리적 역할에는, 일반적으로, 각 다당을 구성하는 monomer당들 자체나 결합양식 보다는 이들 다당의 당 이외의 구성성분들과 이들의 전하가 중요하다고 하겠다 (Table 3).

참고문헌

1. Aman, P., M. McNeil, L.-E. Franzen, A. G. Darvill, and P. Albersheim. 1981. Structural elucidation, using HPLC-MS and GLC-MS, of the acidic exopolysaccharide secret-

- synthesized by aerobic mesophilic spore-forming bacteria. *Biochem. J.* **44**:455-459.
27. Fukagawa, K., H. Yamaguchi, O. Uotani, Y. Tsujimoto, and D. Yonezawa. 1975. Structural studies on fucogalactan produced by *Rhodotorula glutinis* [fungi] K-24: characterization of acetyl ester and application of sequential periodate oxidation. *Agric. Biol. Chem.* **39**:1703-1710.
 28. Gander, J. E. 1974. Fungal cell wall glycoproteins and peptidopolysaccharides. *Ann. Rev. Microbiol.* **49**:103-119.
 29. Gander, J. E., J. C. Beachy, C. J. Unkefer, and S. J. Tonn. 1980. Toward understanding the structure, biosynthesis, and function of a membrane-bound fungal glycopeptide. Structural studies, p. 49-79. *In* Sanford, P. A., and K. Matsuda (ed.), *Fungal polysaccharides*. ACS Symposium Series 126.
 30. Gander, J. E., N. H. Jentoft, L. R. Drewes, and P. D. Ruck. 1974. The 5-*O*- β -D-galactofuranosyl-containing exocellular glycopeptide of *Penicillium charlesii*. Characterization of the phosphogalactomannan. *J. Biol. Chem.* **249**:2063-2072.
 31. Geobel, W. F. 1963. Colanic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **49**:464-471.
 32. Geremia, R. A., S. Cavaignac, A. Zorreguieta, N. Toro, J. Olivares, and R. A. Ugalde. 1987. A *Rhizobium meliloti* mutant that forms ineffective pseudonodules in alfalfa produces exopolysaccharide but fails to form β (1-2) glucan. *J. Bacteriol.* **169**:880-884.
 33. Gorin, P. A. J., J. F. T. Spencer, and D. W. S. Westlake. 1961. The structure and resistance to methylation of 1,2- β -glucans from species of *Agrobacteria*. *Can. J. Chem.* **39**:1067-1073.
 34. Gorin, P. A. J., and A. S. Perlin. 1956. A mannan produced by *Saccharomyces rouxii*. *Can. J. Chem.* **34**:1796-1803.
 35. Hamada, N., and Y. Tsujisaka. 1983. The structure of the carbohydrate moiety of an acidic polysaccharide produced by *Aureobasidium* sp. K-1. *Agric. Biol. Chem.* **47**:1167-1172.
 36. Harada, T. 1977. Production, properties and application of Curdlan, p.265-283. *In* Sandford P. A., and A. Laskin (ed.), *Microbial extracellular polysaccharide*. American Society.
 37. Haug, A., B. Larsen, and O. Smidsrd. 1974. Uronic acid sequence in alginate from different sources. *Carbohydr. Res.* **32**:217-225.
 38. Haworth, W. N., H. K. Raisrick, and M. Stacey. 1937. Polysaccharides synthesised by microorganisms. III. The molecular structure of galactocarolose produced from glucose by *Penicillium charlesii* G. Smith. *Biochem. J.* **31**:640-644.
 39. Hernandez, L. M., L. Ballou, E. Alvarado, B. L. Gillette-Castro, A. L. Burlingame, and C. E. Ballou. 1989. A new *Saccharomyces cerevisiae* mnn mutant N-linked oligosaccharide structure. *J. Biol. Chem.* **264**:11849-11856.
 40. Holst, O. and H. Brade. 1992. Chemical structure of the core region of lipopolysaccharides, p. 171-205. *In* D. C. Morrison and J. L. Ryan (ed.), *Bacterial endotoxic lipopolysaccharides*, vol. I. CRC Press, Boca Raton, Fla.
 41. Holtje, J.-V. and A. Tomasz. 1975. Specific recognition of choline residues in the cell wall teichoic acid by the *N*-acetylmuramyl-L-alanine amidase of pneumococcus. *J. Biol. Chem.* **250**:6072-6076.
 42. Horne, D. S. and A. Tomasz. 1993. Possible role of a choline-containing teichoic acid in the maintenance of normal cell shape and physiology in *Streptococcus oralis*. *J. Bacteriol.* **175**:1717-1722.
 43. Horton, D. and D. A. Riley. 1981. ³¹P nuclear magnetic resonance spectroscopy of lipopolysaccharides from *Pseudomonas aeruginosa*. *Biochim. Biophys. Acta* **640**:727-733.
 44. Hughes, R. C., P. F. Thurman, and M. R. Salaman. 1971. Antigenic properties of *Bacillus licheniformis* cell wall components. *Eur. J. Biochem.* **19**:1-8.
 45. Hunsley, D., and J. H. Burnett. 1970. The ultrastructural architecture of the walls of some hyphal fungi. *J. Gen. Microbiol.* **62**:203-218.
 46. Hurchins, K., and H. Bussey. 1983. Cell wall receptor for yeast killer toxin: Involvement of (1 \rightarrow 6)- β -D-glucan. *J. Bacteriol.* **154**:161-169.
 47. Ikeda, F., H. Shuto, T. Saito, T. Fukui, and K. Tomita. 1982. An extracellular polysaccharide produced by *Zoogloea ramigera* 115. *Eur. J. Biochem.* **123**:437-445.
 48. Iriki, Y. 1975. Hot water soluble polysaccharides of *Platymonas* sp. *Nippon Nogeikagaku Kaishi* **49**:1-5.
 49. Janczura, E., H. R. Perkins, and H. J. Rogers. 1961. Teichuronic acid: a mucopolysaccharide present in wall preparations from vegetative cells of *Bacillus subtilis*. *Biochem. J.* **80**:82-93.
 50. Jeanes, A., J. E. Pittsley, P. R. Watson, and R. J. Dimler. 1961. Characterization and properties of the phosphomannan from *Hansenula holstii* NRRL Y-2448. *Arch. Biochem. Biophys.* **92**:343-350.
 51. Jennings, H. J. 1983. Capsular polysaccharides as human

- Appl. Environ. Microbiol. **66**:832-835.
76. Parra, E., J. Jimnez-Barbers, M. Bernab, J. A. Leal, A. Prieto, and B. Gomez-Miranda. 1994. Structural studies of fungal cell wall polysaccharides from two strains of *Talaromyces flavus*. Carbohydr. Res. **251**:315-325.
 77. Pastor, F. I. J., E. Valentin, E. Herrero, and R. Sentandreu. 1984. Structure of the *S. cerevisiae* cell wall: mannoproteins released by zymolyase and the contribution to wall architecture. Biochim. Biophys. Acta. **802**:292-300.
 78. Peberdy, J. F. 1990. Fungal cell walls - A review, p. 5-30. In Kuhn, P. J., A. P. J. Trinci, M. J. Jung, and M. W. Goosey (ed.) Biochemistry of cell walls and membranes in fungi. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
 79. Preston, J. F., E. Lapis, and J. E. Gander. 1970. Immunological investigations of *Penicillium*. I. Serological reactivities of exocellular polysaccharides produced by six *Penicillium* species. Can. J. Microbiol. **16**:687-694.
 80. Puvanesarajah, V., F. M. Schell, G. Stacey, C. J. Douglas, and E. W. Nester. 1985. A role for 2-linked β -D-glucan in the virulence of *Agrobacterium tumefaciens*. J. Bacteriol. **164**:102-106.
 81. Raetz, C. R. H. 1990. Biochemistry of endotoxins. Annu. Rev. Biochem. **59**:129-170.
 82. Rees, D. A. 1976. In Biochemistry, Ser. 1: Biochemistry of carbohydrates, ed. W. J. Whelan, 5:1-42. University Park Press, Baltimore.
 83. Rick, P. D. 1987. Lipopolysaccharide biosynthesis, p. 648-662. In F. C. Neidhardt, J. L. Ingraham, K. B. Low, B. Magasanik, M. Schaechter, and H. E. Umbarger (ed.), *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium*: cellular and molecular biology, vol. 1. American Society for Microbiology, Washington, D.C.
 84. Rick, P. D., L. R. Diwies, and J. E. Gander. 1974. The 5-O- β -D-galactofuranosyl-containing exocellular glycopeptide of *Penicillium charlesii*. Occurrence of ethanolamine and partial characterization of the phosphogalactomannan. J. Biol. Chem. **249**:2073-2078.
 85. Ruperez, P., and J. A. Leal. 1981. Extracellular galactosaminogalactan from *Aspergillus parasiticus*. Trans. Br. Mycol. Soc. **77**:621-625.
 86. Saito, H., A. Misaki, and T. Harada. 1970. Structure of succinoglucon: fragmentation by partial acid hydrolysis. Agric. Biol. Chem. **34**:1683-1689.
 87. Sandford, P. A. and Matsuda, K. (Eds.) 1980. Fungal Polysaccharides. Amer. Chem. Soc. Symposium Series Vol. 126, American Chemical Society, Washington, DC.
 88. Scherrer, R., and P. Gerhardt. 1971. Molecular sieving by the *Bacillus megaterium* cell wall and protoplast. J. Bacteriol. **107**:718-735.
 89. Sentandreu, R., E. Herrero, and M. V. Elorza. 1984b. The assembly of wall polymers in yeast. In Nombela, C. (ed) Microbial cell wall synthesis and autolysis. Elsevier, Amsterdam, p. 51.
 90. Severin, A., and A. Tomasz. 1996. Naturally occurring peptidoglycan variants of *Streptococcus pneumoniae*. J. Bacteriol. **178**:168-174.
 91. Shockman, G. D., and J. F. Barrett. 1983. Structure, function, and assembly of cell walls of gram-positive bacteria. Ann. Rev. Microbiol. **37**:501-527.
 92. Slodki, M. E. 1962. Phosphate linkages in phosphomannans from yeast. Biochim. Biophys. Acta. **57**:525-533.
 93. Slodki, M. E. 1966. The structure of extracellular phosphorylated galactans from *Sporobolomyces* yeasts. J. Biol. Chem. **241**:2700-2706.
 94. Smith, H. 1977. Microbial surfaces in relation to pathogenicity. Bacteriol. Rev. **41**:475-500.
 95. Spaink, H. P., A. H. M. Wtjffes, K. M. G. M. van der Drift, J. Haverkamp, J. E. Thomas-Oates, and B. J. J. Lutenberg. 1994. Structural identification of metabolites produced by nodB and nodC proteins of *Rhizobium leguminosarum*. Mol. Microbiol. **13**:821-831.
 96. Spencer, J. F. J., and P. A. J. Gorin. 1961. The occurrence in the host plant of physiologically active gums produced by *Corynebacterium insidiosum* and *Corynebacterium sepedonicum*. Can. J. Microbiol. **7**:185-188.
 97. Stokke, B. T., O. Smidrd, P. Bruheim, and G. Skjk-Brk. 1991. Distribution of uronate residues in alginate chains in relation to alginate gelling properties. Macromolecules **24**:4637-4645.
 98. Surarit, R., P. K. Gopal, and M. G. Shepherd. 1988. Evidence for a glycosidic linkage between chitin and glucan in the wall of *Candida albicans*. J. Gen. Microbiol. **134**:1723-1730.
 99. Sutherland, I. W. 1985. Biosynthesis and composition of gram-negative bacterial extracellular and wall polysaccharides. Ann. Rev. Microbiol. **39**:243-270.
 100. Sutton, J. C., and H. P. Williams. 1970. Comparison of extracellular polysaccharide of *Xanthomonas campestris* from culture and from infected cabbage leaves. Can. J. Bot. **48**:645-651.
 101. Tung, K. K., and J. H. Nordin. 1968. Structure of the tetrasaccharide produced by the hydrolysis of nigeran by