

광합성

22

단원개요

22-1 엽록체는 광합성이 일어나는 곳이다

- 엽록체의 구조가 어떻게 광합성에 영향을 미치는가?

22.1 생화학과의 접목 | 물리학
빛의 파장과 에너지 사이의 관계

22-2 광시스템 I, II와 광합성 명반응

- 광시스템 II는 어떻게 물을 분해하여 산소를 발생시키는가?
- 광시스템 I은 어떻게 NADP^+ 를 환원시키는가?
- 광합성 반응중심의 구조에 관하여 알려져 있는 것은 무엇인가?

22-3 광합성과 ATP 생산

- 엽록체에서의 ATP 생산은 미토콘드리아에서의 과정과 어떻게 유사한가?

22-4 산소의 존재 유무에 따른 광합성의 진화론적 의미

- 산소를 발생하지 않는 광합성이 가능할까?

22.2 생화학과의 접목 | 응용 유전학
항-말라리아 식물의 수확량 향상시키기

22-5 광합성의 암반응은 CO_2 를 고정시킨다

22.3 생화학과의 접목 | 농학
식물은 동물의 먹이다—식물은 에너지가 필요하다—식물은 에너지를 생산할 수 있다

- 캘빈 회로란 무엇인가?
- 캘빈 회로에서는 첫 시작물질이 어떻게 재생되는가?

22.4 생화학과의 접목 | 유전학
엽록체 유전자

22-6 열대식물의 CO_2 고정

- 열대식물에서의 CO_2 고정은 무엇이 다른가?

광합성이란?

- ① $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2 \rightarrow \rightarrow$ 녹말
- ② 명 (light) 반응과 암 (dark) 반응으로 구성
- ③ 엽록체의 클로로필에 의한 빛의 흡수가 화학적 에너지로 전환

물분자로부터 발생된 전자가 광합성계를 거치는 동안 발생된 proton gradient가 ATP 합성 및 NADPH 합성
→ 이것은 stroma에서 당 합성에 이용됨

그림 22.1 엽록체의 막 구조.

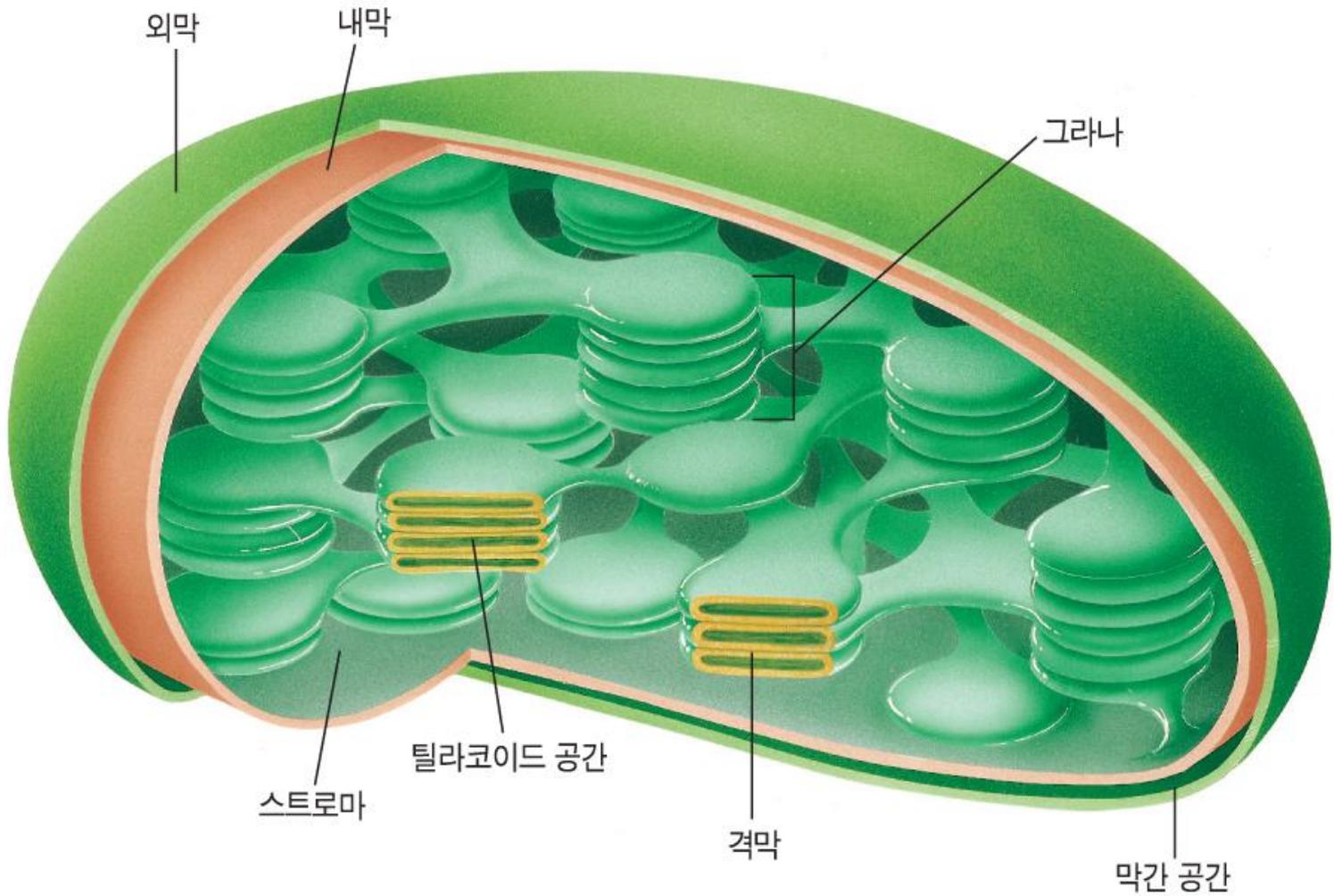


그림 22.2 광합성의 광-의존성 반응과 광-비의존성 반응. 광-의존성 반응(명반응)은 틸라코이드막과 연관되어 있으며, 광-비의존성 반응(암반응)은 스트로마와 연관되어 있다.

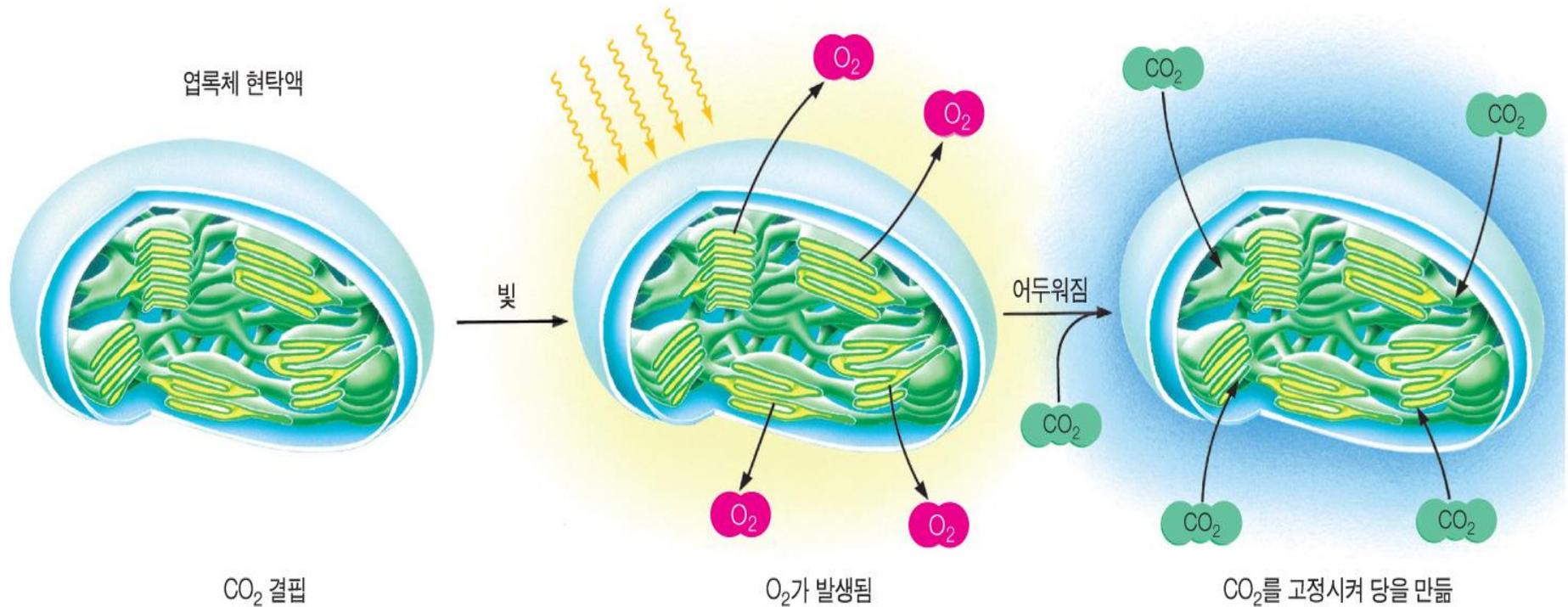
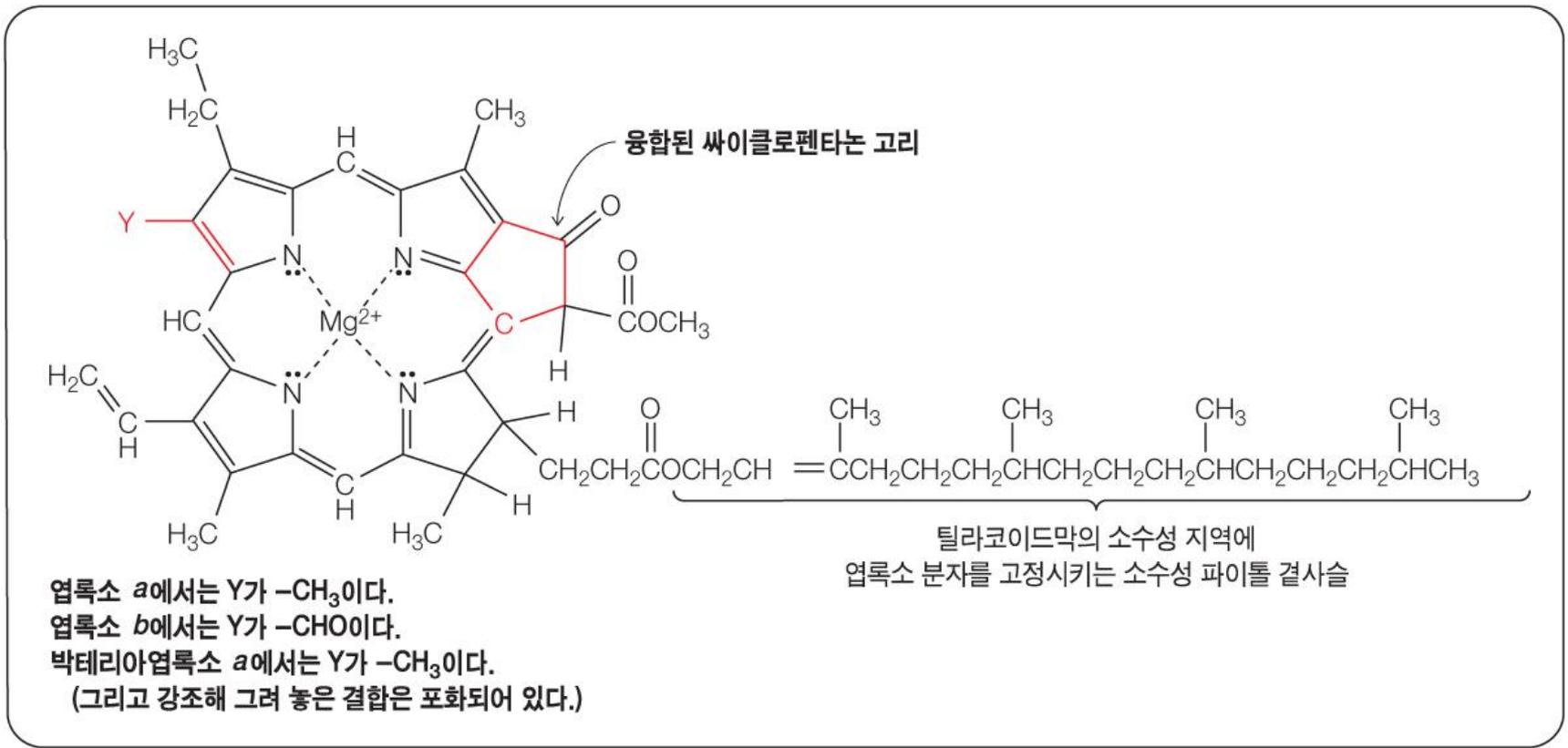


그림 22.3 엽록소 a, 엽록소 b와 박테리아엽록소 a의 분자구조.

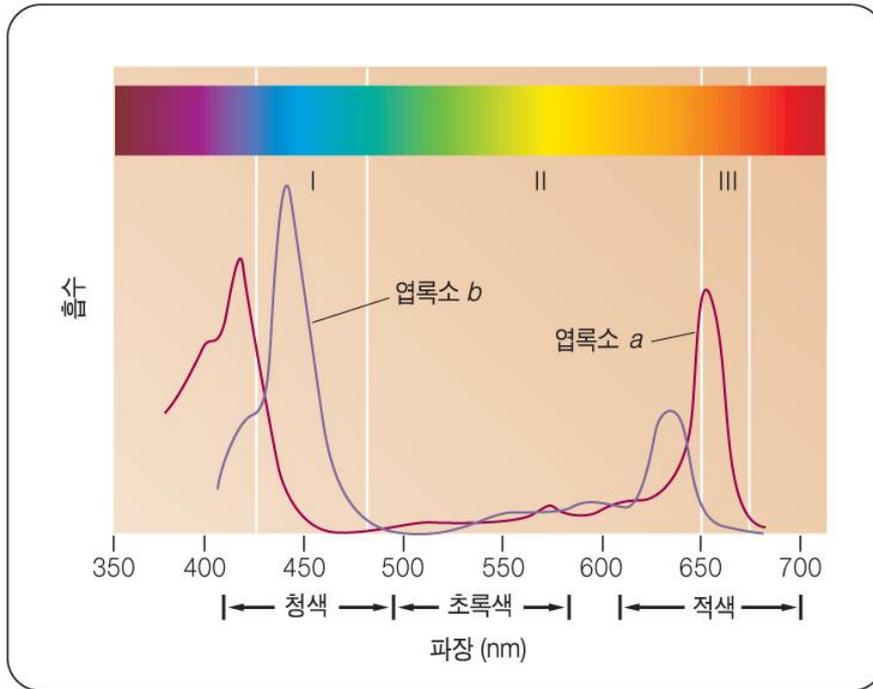


클로로필: Mg porphyrin. 파이톨(Phytol)과 결합한 에스테르
 클로로필 a : 클로로필 b = 2 : 1 (methyl group : formyl group)

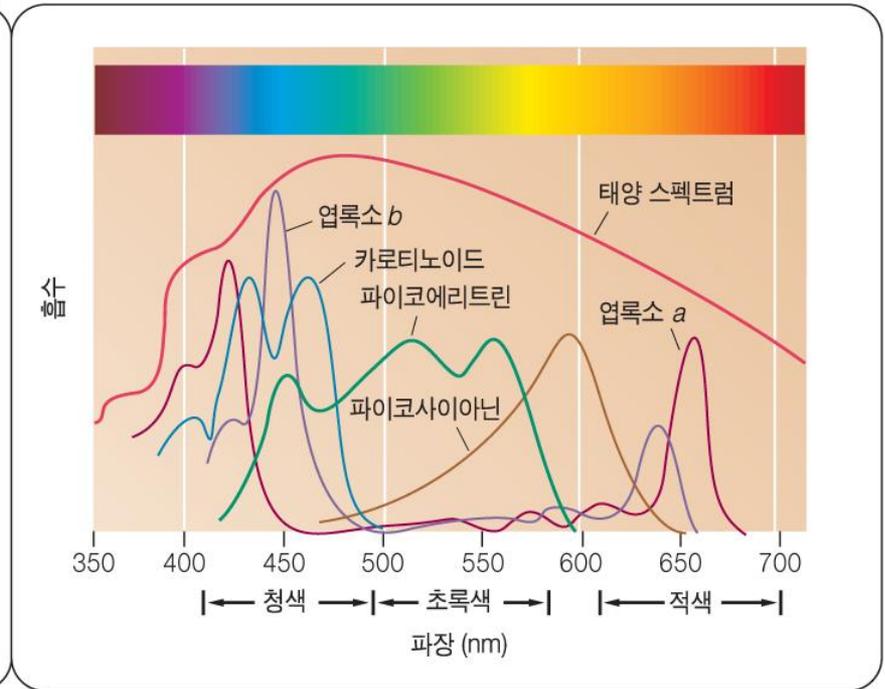
클로로필의 역할

- 클로로필에 의한 빛의 흡수는 광합성에 필요한 에너지를 공급한다.
- 기타 색소성분에 의해 흡수된 다양한 파장의 빛은 클로로필로 전달되어 광합성에 활용된다.
- 클로로필 분자(안테나 클로로필)는 빛을 모아 반응중심이라 불리는 광합성계로 전달한다
- 클로로필은 단백질에 결합되어 있다.

그림 22.4 엽록소의 가시광선 스펙트럼.



A 엽록소 *a*와 *b*에 의한 가시광선의 흡수. I, II, III으로 표시된 곳은 엽록체가 활성을 띠는 스펙트럼 구간이다. 주 흡수 피크에 가까운 I과 III 구간에서 더 높은 활성을 나타낸다. I과 III 구간의 빛이 엽록체에 흡수될 때에는 많은 산소가 생성된다. 일부 보조색소가 빛을 흡수하는 II 구간에서는 활성이 좀 더 낮게 나타나지만 측정 가능한 정도이다.



B 보조색소에 의한 빛의 흡수(엽록소 *a*와 *b*의 흡수와 겹쳐서 나타냄). 보조색소는 빛을 흡수하여 그 에너지를 엽록소로 전달한다.

빛의 진동수, 파장, 에너지와의 관계



진동수가 제일 높음	→	진동수가 제일 낮음(ν)
에너지가 제일 높음	→	에너지가 제일 낮음(E)
파장이 제일 짧음	→	파장이 제일 김(λ)

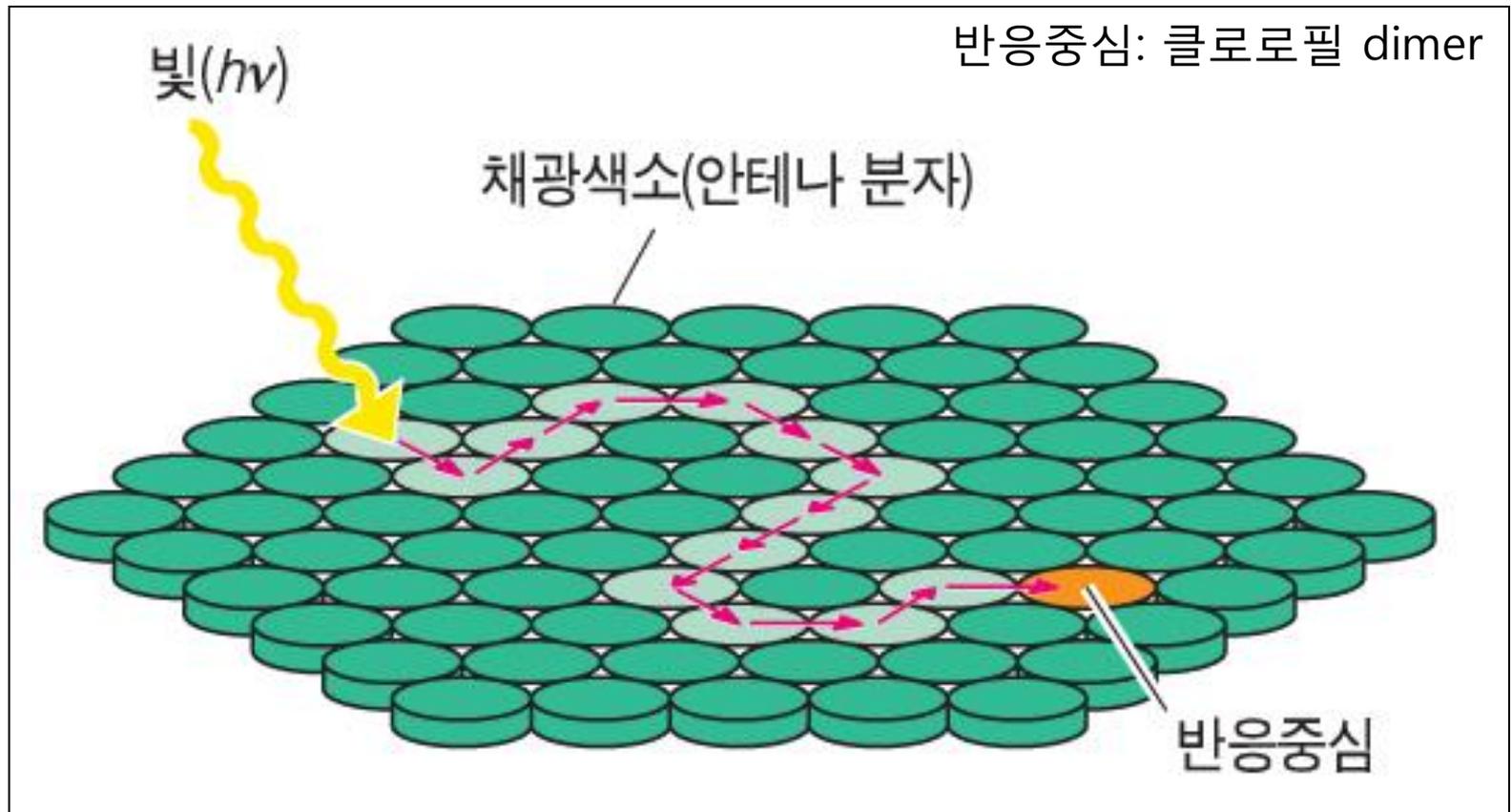


그림 22.5 광합성 단위체의 개요도. 채광색소 또는 안테나 분자(녹색)는 빛에너지를 흡수하여 반응중심을 구성하고 있는 특수화된 엽록소 2량체(주황색)로 전달한다.

광합성이란?

- **명반응:**

electron transfer processes

water is oxidized to produce oxygen

NADP⁺ is reduced to produce NADPH

- **암반응:**

electron transfer processes

carbon dioxide is reduced to carbohydrates



명반응-Hill reaction, 광인산화반응

- 물이 산소로 전환되고 NADPH가 생성되는 과정

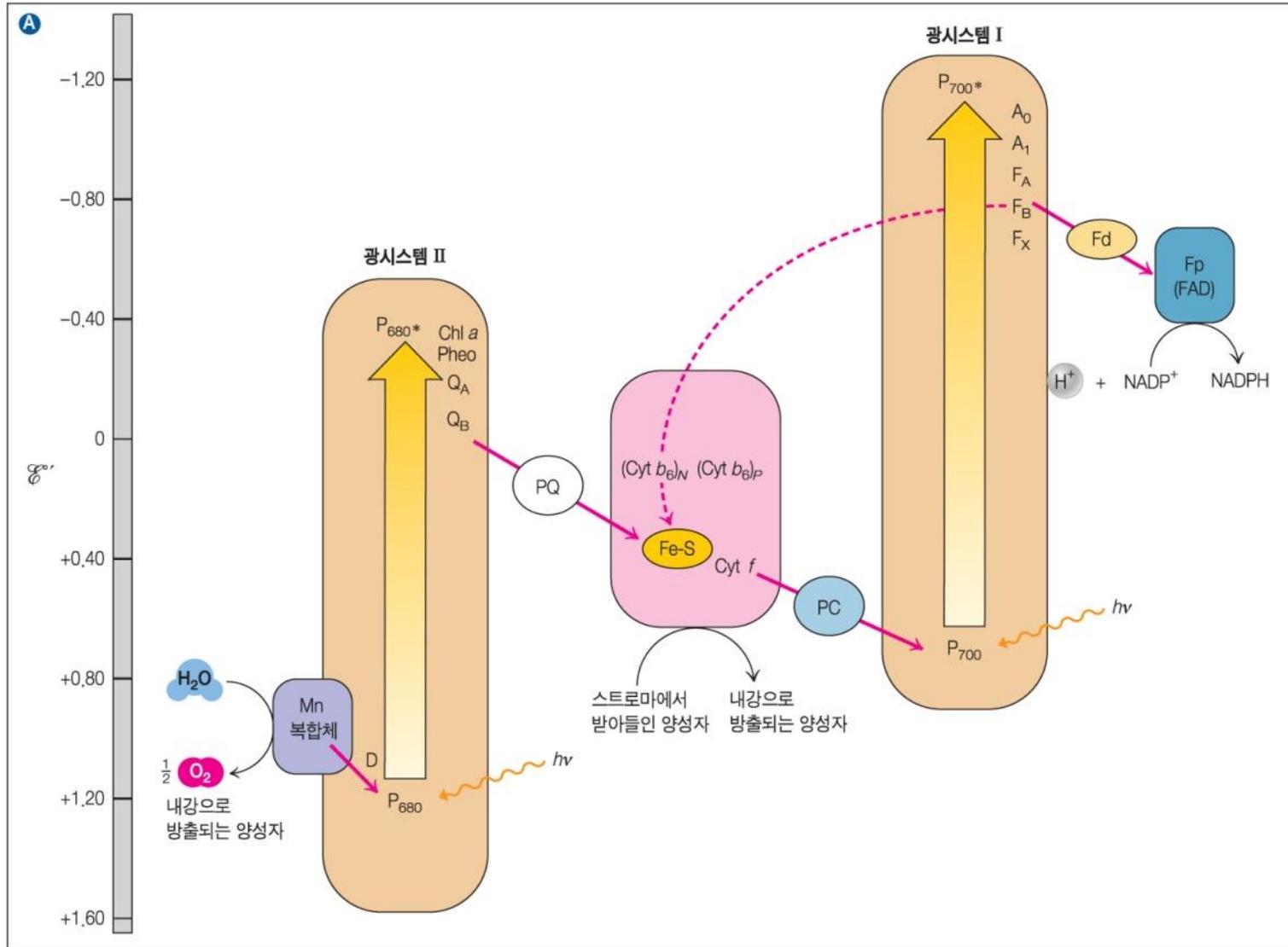


- **광인산화:** NADPH로 환원되는 반응이 ATP 인산화 반응과 연결되어 일어난다.

- 광반응계 I (PSI, P₇₀₀) 700nm보다 파장이 짧은 빛을 받아들여 이용함 $\text{NADP}^+ \rightarrow \text{NADPH} + \text{H}^+$

- 광반응계 II (PSII, P₆₈₀) 680nm보다 파장이 짧은 빛을 받아들여 이용함 $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \frac{1}{2} \text{O}_2$

명반응의 3 단계: Z 도표



광시스템 II가 물에서 산소를 발생하는 기전

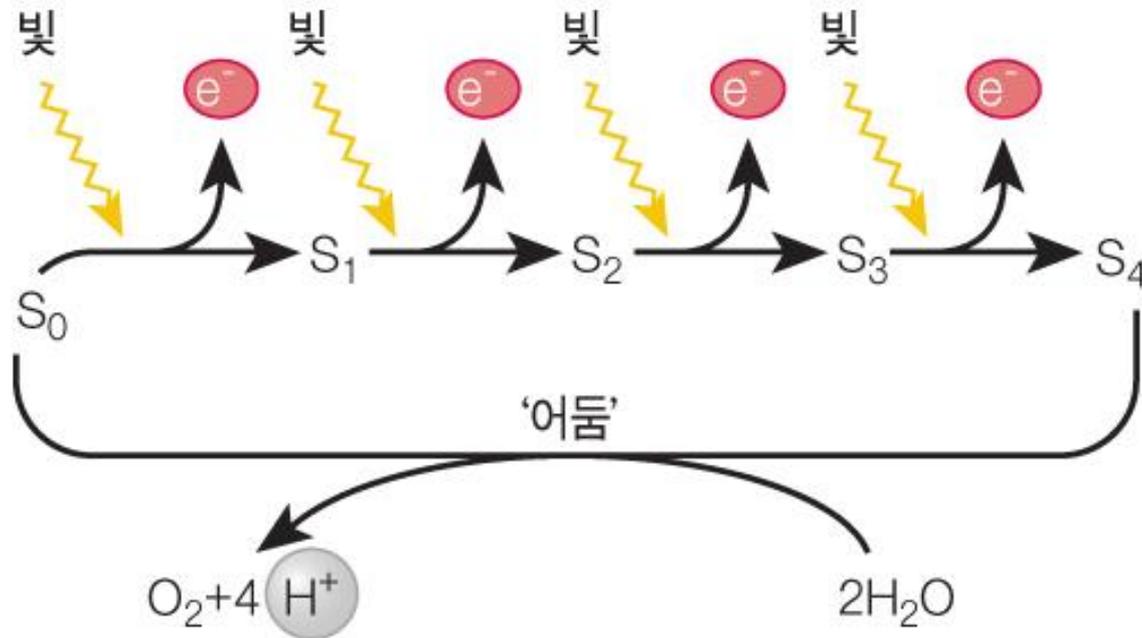
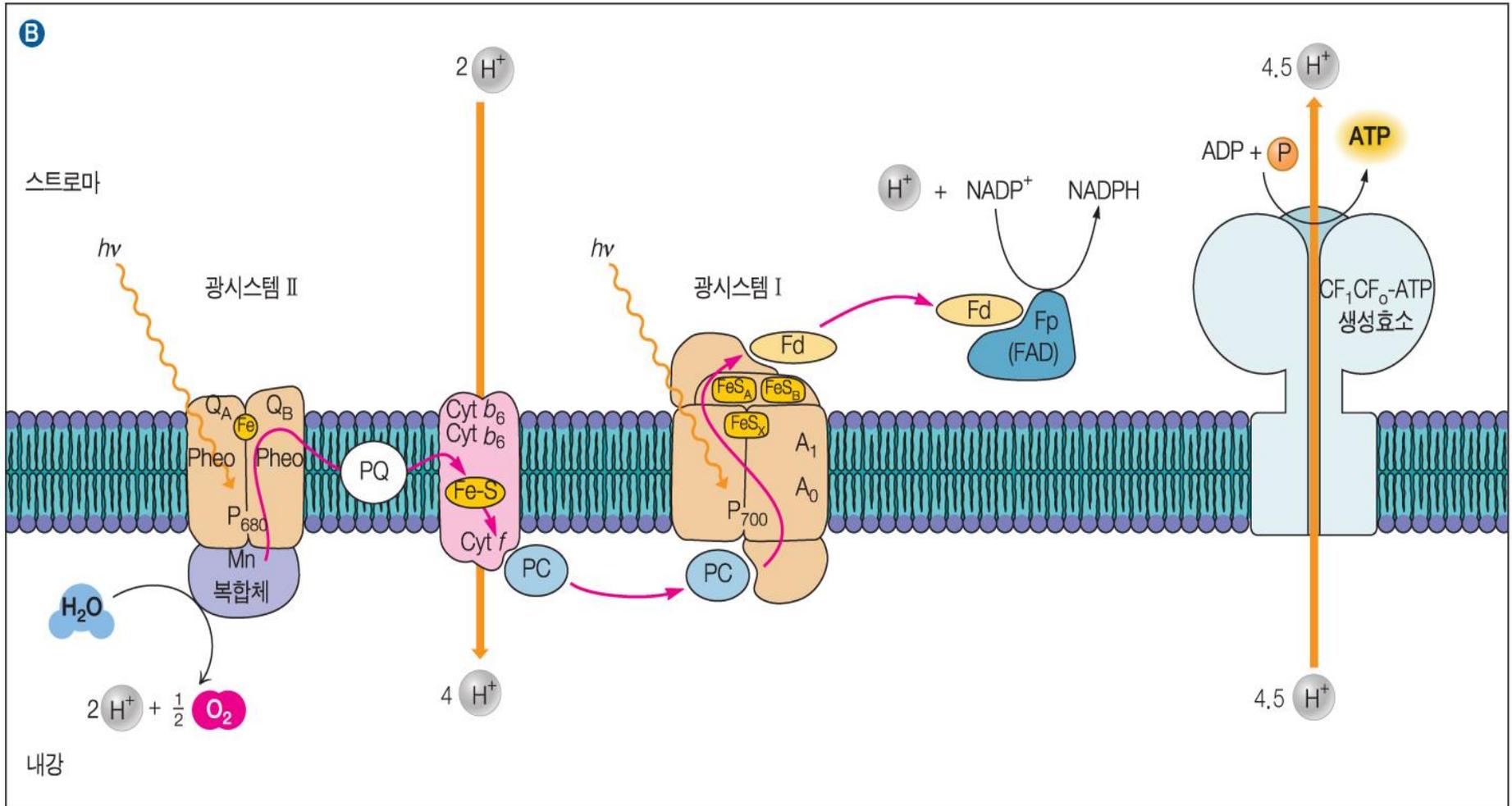


그림 22.7 PSII 반응중심은 산소 배출과정에서 S₀~S₄까지의 다섯 가지 다른 산화 상태를 거친다.

명반응 총 정리



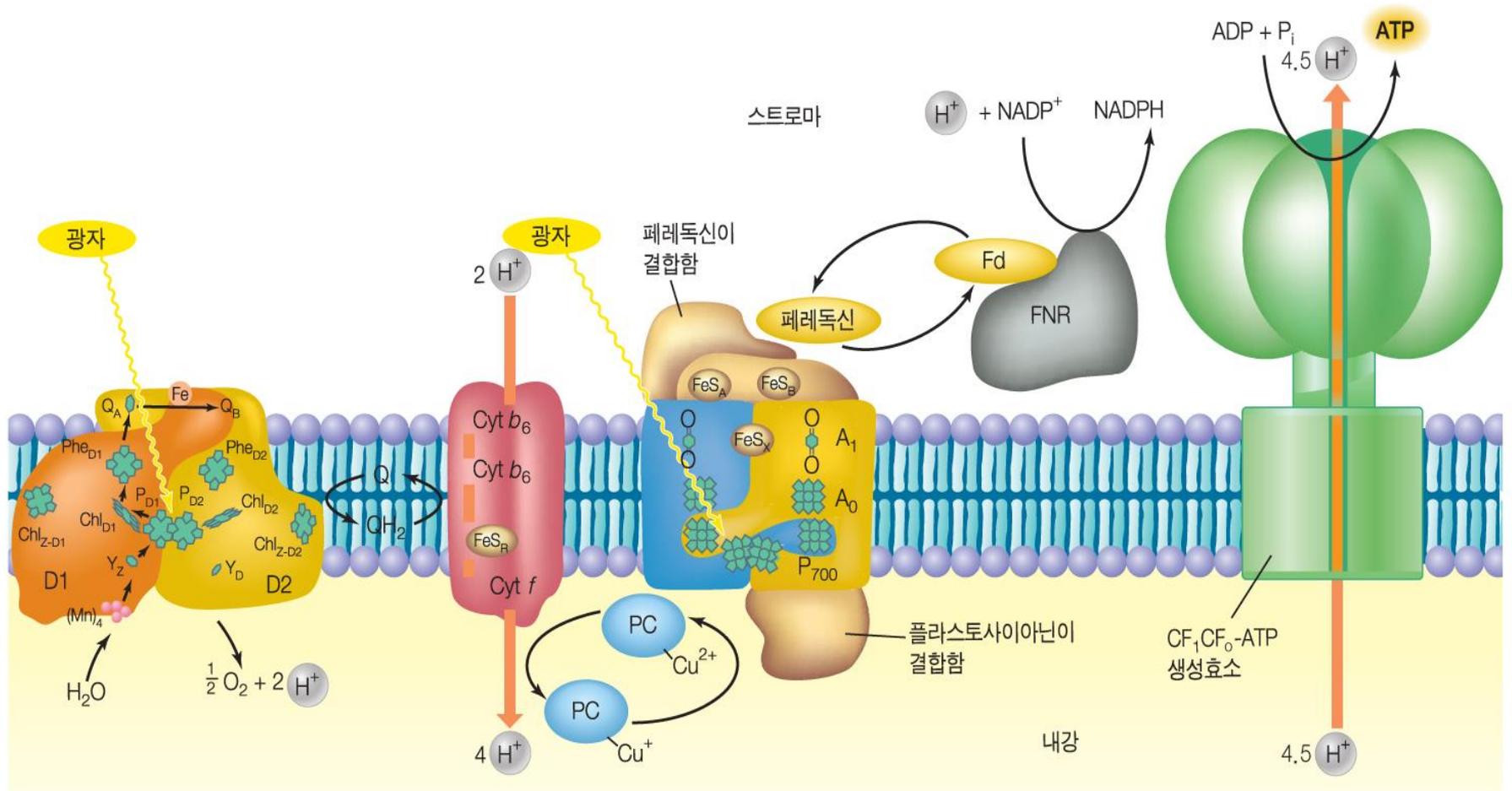


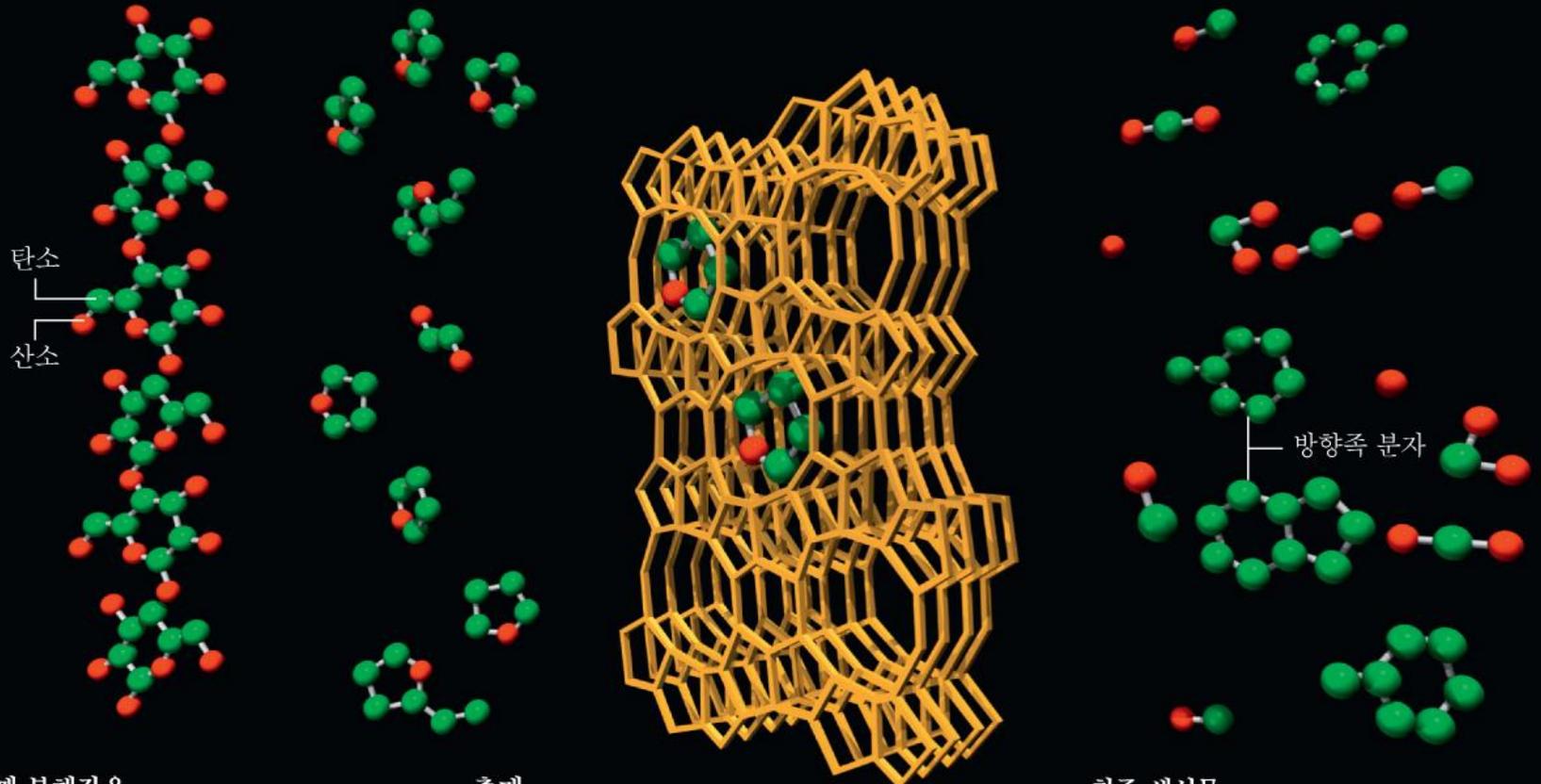
그림 22.13 광인산화반응의 메커니즘. 광합성의 전자전달을 통하여 확립된 양성자 기울기는 CF₁CF₀-ATP 생성효소에 의해서 포획되어 ATP 합성을 추진하는 데 사용된다. 이러한 메커니즘에서 중요한 것은, 빛에 의해 유도된 전자전달과 ATP 합성 등의 작용을 하는 막-결합 구성성분들이 틸라코이드막에 대해서 비대칭이어서 H⁺의 방출과 흡수가 한쪽 방향으로만 계속 일어남으로써 양성자 추진 원동력이 발생한다는 사실이다. ATP 생성효소를 통해 퍼내는 양성자의 개수는 종마다 다르며, 이는 활발히 연구되고 있는 분야이다.

ATP 합성 기작

- ① Chemiosmotic hypothesis
- ② Proton-motive force --- pH gradient contribution
- ③ CF_0 - CF_1 complex
- ④ 전자전달계: PSI, PSII, cytochrome b_{6-f} complexes
그리고 soluble carriers PQ and PC
- ⑤ 산화적 인산화 반응과의 차이점 비교
 - pH gradient
 - ATP 생성효소의 위치 (mitochondrial matrix: stroma)
 - ATP 합성은 빛이 없는 곳에서도 일어난다

바이오 연료의 생산: 셀룰로오스를 휘발유로 전환

경제성 ?



첫 번째 분해작용

반응기에 넣은 셀룰로오스는 수 초 이내에 500°C로 가열되어, 더 작고 산소가 풍부한 분자로 분해된다.

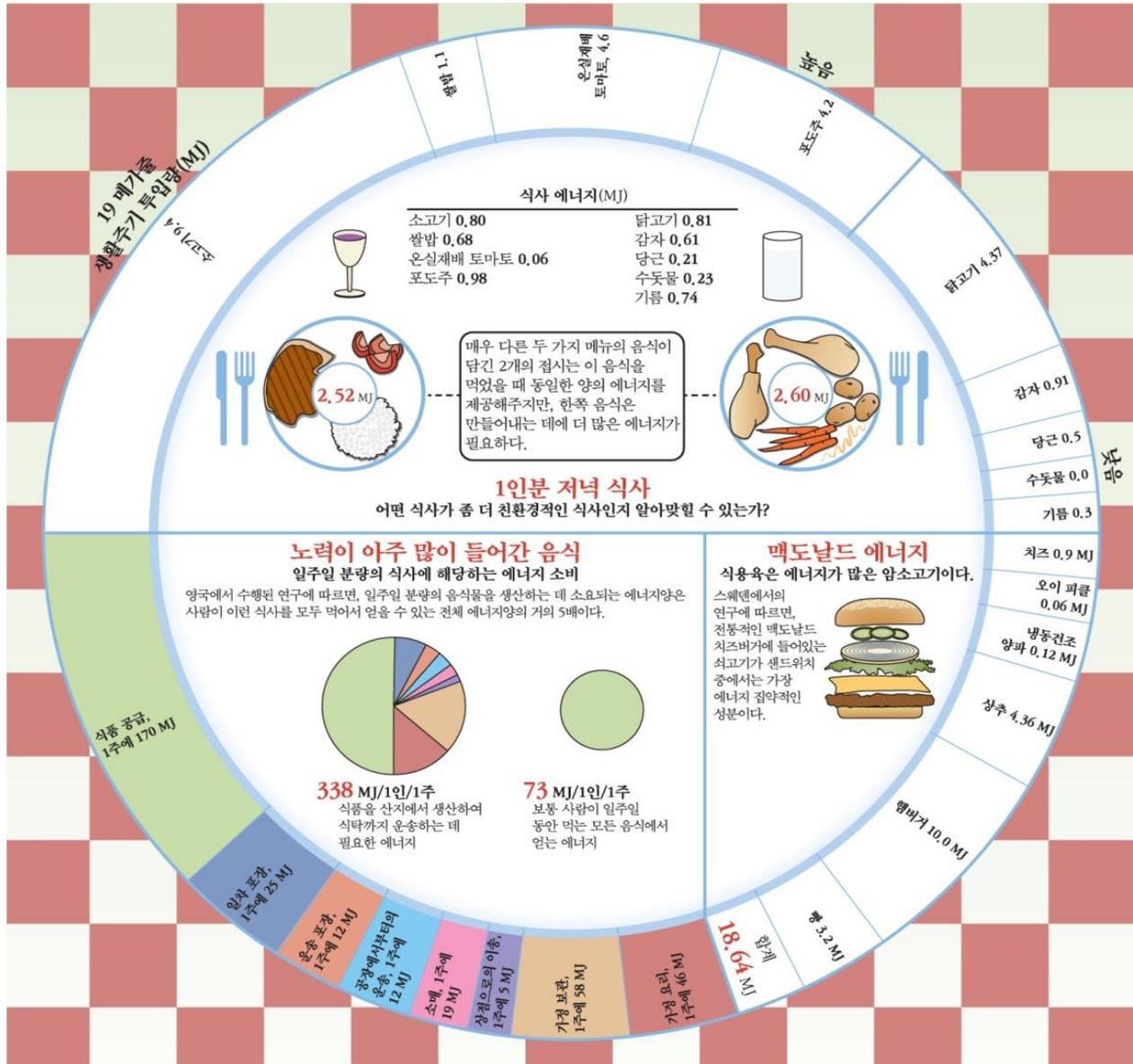
촉매

이렇게 분해된 조각들은 정밀한 삼차원 촉매에 꼭 맞게 된다. 이런 촉매는 화학반응을 촉진시켜 셀룰로오스 조각에서 산소를 제거하고 탄소 고리를 만든다. 자세한 화학과정은 아직 잘 모른다.

최종 생성물

반응 후에는—반응은 단지 몇 초 만에 끝남—셀룰로오스가 휘발유의 방향족 성분으로 전환된다. 반응 부산물에는 물(표시 안 됨), 이산화탄소, 일산화탄소 등이 들어 있다.

식량작물 생산에 필요한 에너지



암반응

① $\text{CO}_2 \rightarrow$ 녹말로 전환

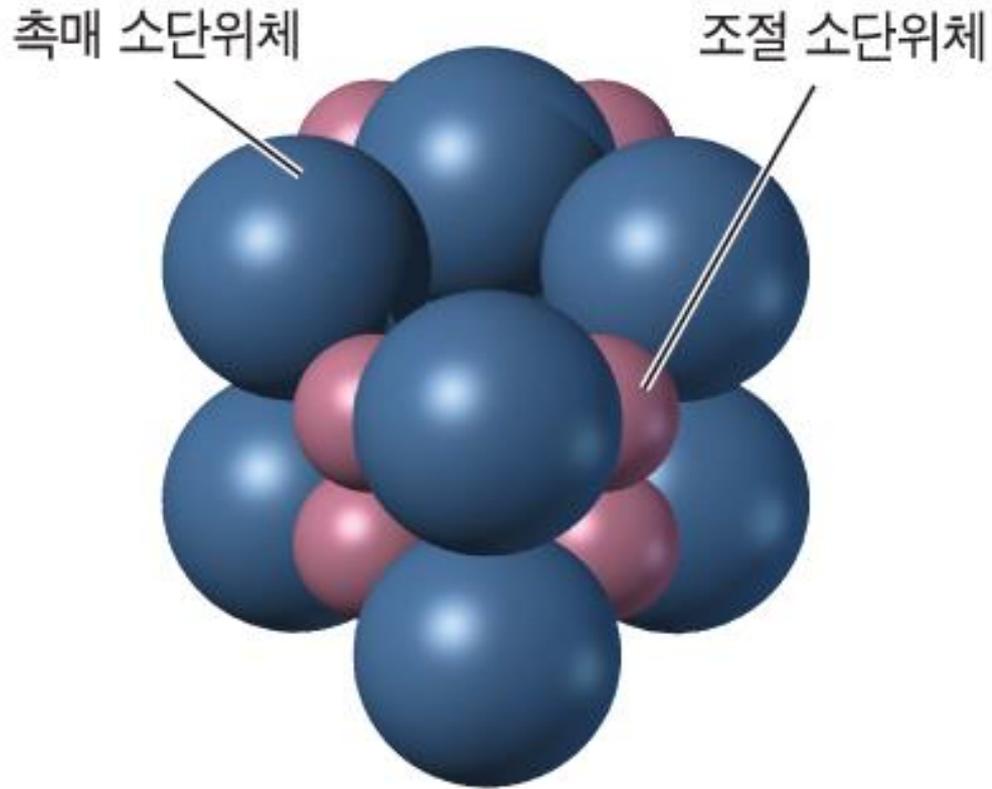


② 캘빈회로 : 1961 노벨화학상

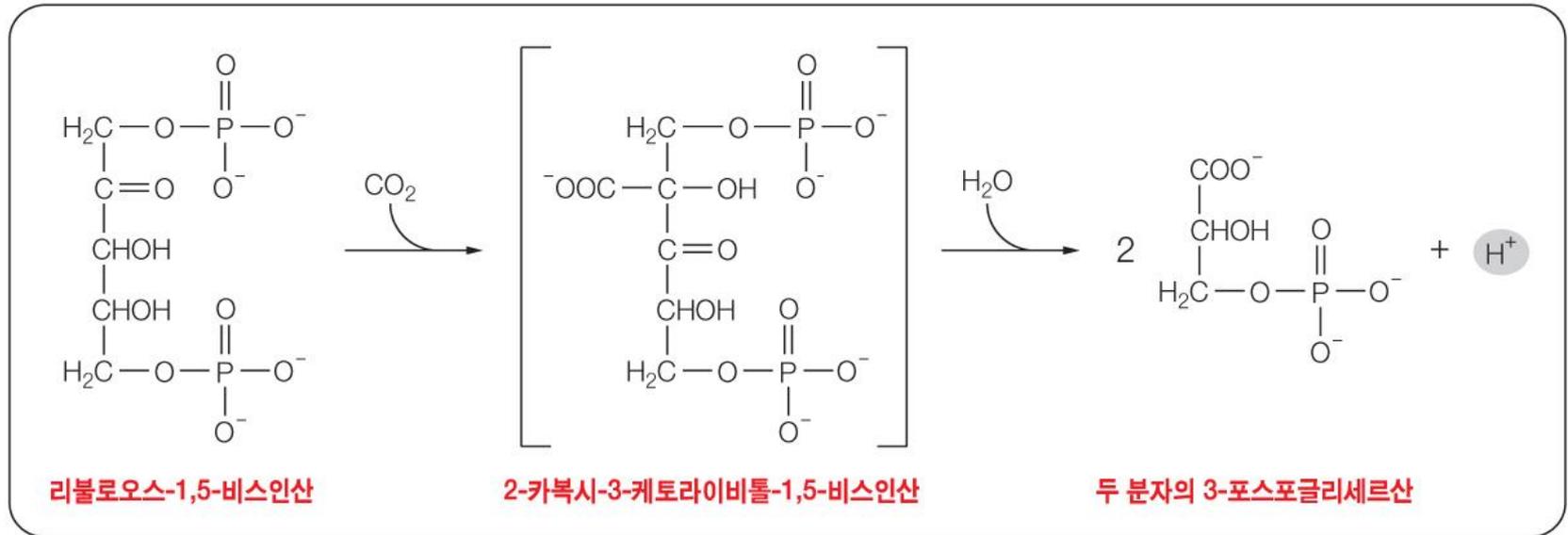
③ 리불로오스 1,5-비스인산 카복실화효소의 역할 발견
(Ru-1,5-BP carboxylase (루비스코:Rubisco))

- 틸라코이드막에 박혀 스트로마 쪽을 향하고 있다.
- 엽록체 전체 단백질의 15%를 차지
- 자연계에서 가장 많은 양의 단백질
- 분자량 56만 달톤

리불로오스 1,5-비스인산 카복실화효소의 소단위체



캘빈회로의 첫번째 반응



리불로오스 1,5-비스인산 카복실화효소는 CO_2 와 반응하여 2 분자의 3탄당을 만든다.

캘빈회로의 여러 반응

표 22.1 캘빈 회로의 일련의 반응

반응 1~15는 한 분자의 글루코오스를 생성하는 회로를 구성하고 있다. 각 단계의 반응과 이 반응들을 촉매하는 효소를 간단하게 나타냈고, 각 반응에서의 전체 탄소수를 대조하여 나타냈다. 괄호 안의 숫자는 기질과 생성물 분자의 탄소수를 나타낸 것이다. 괄호 앞의 숫자는 균형이 맞는 알짜반응이 일어나기 위해서 각 단계가 몇 번씩 수행되어야 하는지를 화학양론적인 방식으로 나타낸 것이다.

1. 리불로오스 비스인산 카복실화효소/옥시지네이스: $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} + 6 \text{ RuBP} \rightarrow 12 \text{ 3-PG}$	$6(1) + 6(5) \rightarrow 12(3)$
2. 3-포스포글리세르산 인산화효소: $12 \text{ 3-PG} + 12 \text{ ATP} \rightarrow 12 \text{ 1,3-BPG} + 12 \text{ ADP}$	$12(3) \rightarrow 12(3)$
3. NADP^+ -글리세르알데하이드-3-인산 탈수소효소: $12 \text{ 1,3-BPG} + 12 \text{ NADPH} \rightarrow 12 \text{ NADP} + 12 \text{ G-3-P} + 12 \text{ P}_i$	$12(3) \rightarrow 12(3)$
4. 3탄당인산 이성화효소: $5 \text{ G-3-P} \rightarrow 5 \text{ DHAP}$	$5(3) \rightarrow 5(3)$
5. 알돌레이스: $3 \text{ G-3-P} + 3 \text{ DHAP} \rightarrow 3 \text{ FBP}$	$3(3) + 3(3) \rightarrow 3(6)$
6. 프락토오스 비스인산 탈인산효소: $3 \text{ FBP} + 3 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{ F-6-P} + 3 \text{ P}_i$	$3(6) \rightarrow 3(6)$
7. 포스포글루코오스 이성화효소: $1 \text{ F-6-P} \rightarrow 1 \text{ G-6-P}$	$1(6) \rightarrow 1(6)$
8. 글루코오스-6-인산 탈인산효소: $1 \text{ G-6-P} + 1 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 1 \text{ 글루코오스} + 1 \text{ P}_i$	$1(6) \rightarrow 1(6)$

경로의 나머지 부분은 2 F-6-P(12 C), 4 G-3-P(12 C)와 2 DHAP(6 C)에서 6 RuBP 수용체 (30 C)를 재생시키는 과정이다.

9. 케톨전이효소: $2 \text{ F-6-P} + 2 \text{ G-3-P} \rightarrow 2 \text{ Xu-5-P} + 2 \text{ E4P}$	$2(6) + 2(3) \rightarrow 2(5) + 2(4)$
10. 알돌레이스: $2 \text{ E4P} + 2 \text{ DHAP} \rightarrow 2 \text{ SBP}$	$2(4) + 2(3) \rightarrow 2(7)$
11. 시도헵톨로오스 비스인산 탈인산효소: $2 \text{ SBP} + 2 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{ S-7-P} + 2 \text{ P}_i$	$2(7) \rightarrow 2(7)$
12. 케톨전이효소: $2 \text{ S-7-P} + 2 \text{ G-3-P} \rightarrow 2 \text{ Xu-5-P} + 2 \text{ R-5-P}$	$2(7) + 2(3) \rightarrow 4(5)$
13. 인산5탄당 에피머레이스: $4 \text{ Xu-5-P} \rightarrow 4 \text{ Ru-5-P}$	$4(5) \rightarrow 4(5)$
14. 인산5탄당 이성화효소: $2 \text{ R-5-P} \rightarrow 2 \text{ Ru-5-P}$	$2(5) \rightarrow 2(5)$
15. 포스포리불로오스 인산화효소: $6 \text{ Ru-5-P} + 6 \text{ ATP} \rightarrow 6 \text{ RuBP} + 6 \text{ ADP}$	$6(5) \rightarrow 6(5)$
알짜 반응: $6 \text{ CO}_2 + 18 \text{ ATP} + 12 \text{ NADPH} + 12 \text{ H}^+ + 12 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{글루코오스} + 18 \text{ ADP} + 18 \text{ P}_i + 12 \text{ NADP}$	$6(1) \rightarrow 1(6)$

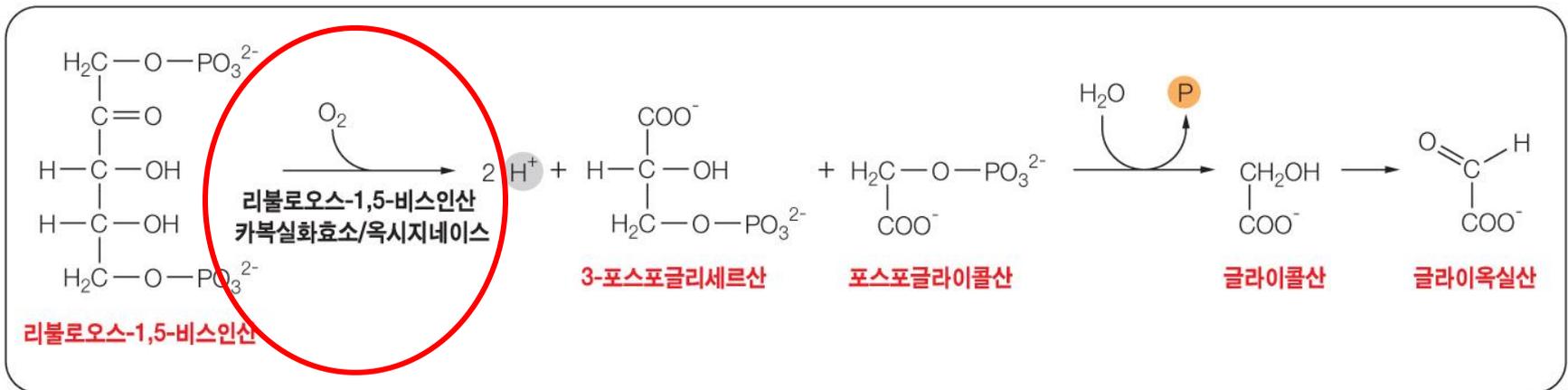
암반응 정리

- ① CO_2 는 5탄당인 리불로오스5인산(RuBP)에 결합하여 6탄당이 되어 2개의 3탄당(3-인산 글리세르산: 3-PGA)으로 쪼개어진다.
이 때 RUBISCO 효소가 관여한다.
- ② 3-PGA 는 광반응에서 ATP와 NADPH에 의해 환원되어 G3P가 되고 G3P 2분자가 모여 육탄당인 포도당을 합성하는 데 쓰인다.
- ③ 나머지 G3P 분자들은 ATP에 의해 다시 RuBP가 되어 CO_2 를 받아들인다. → 암반응이 계속된다.

광호흡이란?

- ① 빛이 있는 곳에서 일어난다.
- ② 리불로오스 1,5-비스인산 카복실화효소가 산소화효소(RUBP1,5-BP oxygenase)로 작용한다.
- ③ CO₂ 농도가 낮으면 산소와 반응하여 리불로오스 1,5-비스인산을 글라이옥시산으로 분해한다.
- ④ 광호흡은 C₃ 식물에서 활발하다.
식물에는 C₃ 식물과 C₄ 식물이 있다.
- ⑤ 어떤 역할을 하는지는 알려져 있지 않으나 식물에게 필수적인 과정이다.

광호흡의 중요 반응 (RUBP1,5-BP oxygenase)



리불로오스 1,5-비스인산 카복실화효소는 산소화효소로도 작용한다.
 → CO_2 대신 산소와 반응하여 광합성의 효율을 떨어뜨린다.

C₄ 경로 (Hatch-Slack pathway)

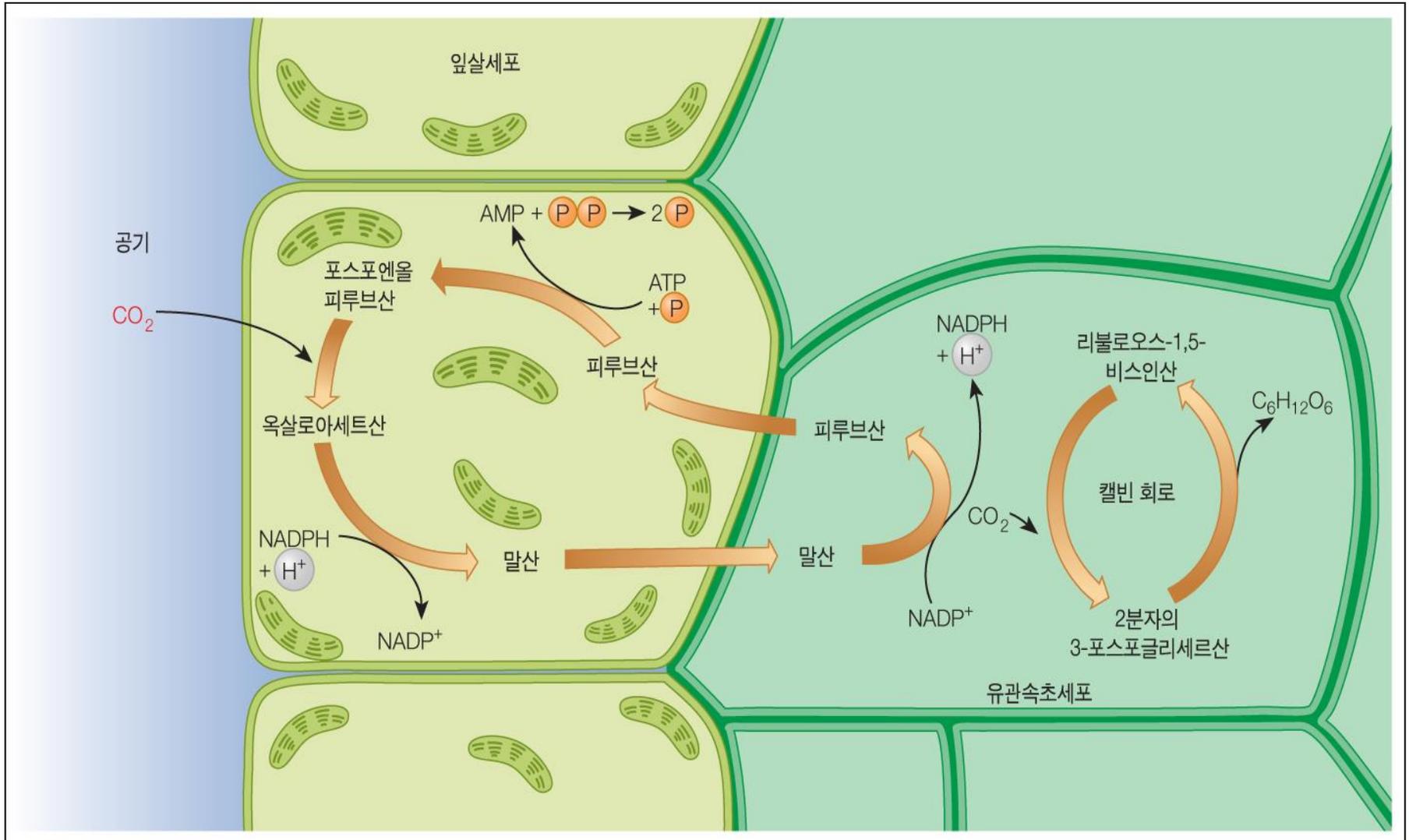
- ① 열대식물이나 옥수수의 암반응에는 C₄ 경로가 있다.
- ② 암반응에서 탄소 4개짜리 화합물이 만들어지기 때문이다.
- ③ 이런 식물을 C₄ 식물이라 한다.
- ④ 광호흡이 적어 암반응이 효율적으로 일어난다.
- ⑤ 그 이유는 식물의 해부도가 다르기 때문이다.
 - 기공이 작아 산소의 유입이 적다.
 - 잎살세포가 유관속초세포를 둘러싸고 있어 산소와의 접촉을 최소화한다. → 광호흡을 최소화한다.
 - 암반응은 잎살세포와 유관속초세포에서 나누어 일어난다.
 - 잎살세포에서 CO₂ 를 1차적으로 고정하고 유관속초세포에서 캘빈회로가 일어난다.

C₄ 식물의 구조

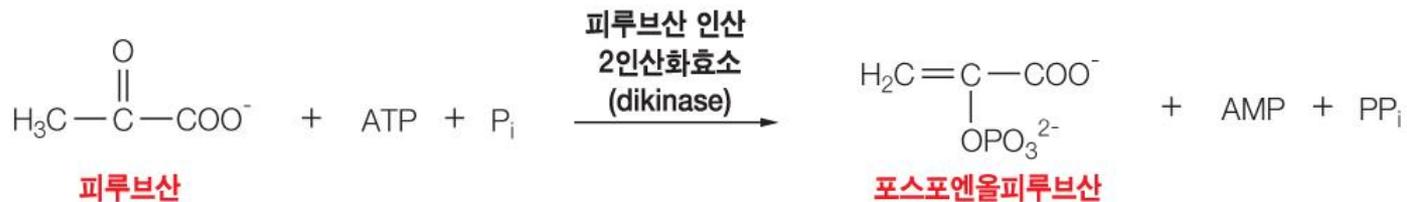
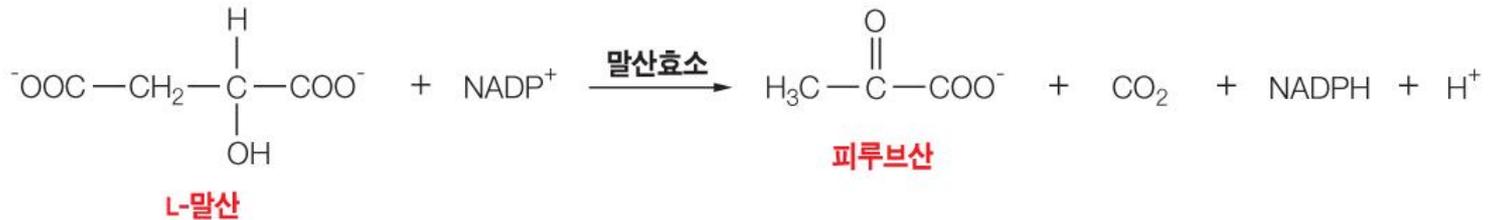
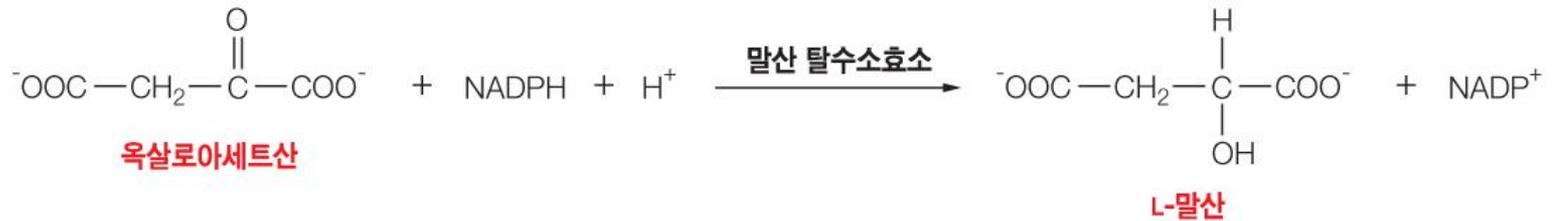
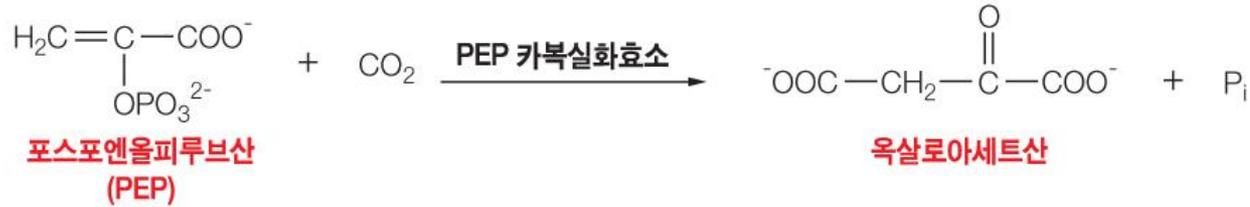
- 기공이 작아 산소의 유입이 적다.
- 잎살세포가 유관속초세포를 둘러싸고 있어 산소와의 접촉을 최소화한다. → 광호흡을 최소화한다.
- 암반응은 잎살세포와 유관속초세포에서 나누어 일어난다.



C₄ 식물의 암반응 경로



C₄ 경로의 독특한 반응들



확인사항

- 명반응과 암반응의 비교
- C3식물과 C4식물의 암반응 차이점 이해하기

C₃ 식물과 C₄ 식물의 구조

