

# 광합성 연구의 개관

홍 영 남

서울대학교 식물학과

# 서론

청색행성인 지구에는 유일하게 태양으로부터 내려쬐이는 빛에너지를 흡수하여 광화학반응을 통하여 화학에너지로 저장할 수 있는 식물과 박테리아가 살고 있다. 광독립영양체들은 가시광선, 근자외선, 그리고 적외선 부위의 태양복사선으로부터 빛에너지를 저장하는데 지구표면에 충돌하는 총에너지( $0.4 \sim 1 \times 10^{22}$  KJ year<sup>-1</sup>)의 약 0.05%( $2 \sim 4 \times 10^{18}$  KJ year<sup>-1</sup>)만을 광합성에 의해 고정하여 생물권이 이용하고 있다. 특히 광합성의 주도적 역할을 하는 것은 식물이며 이들은 빛에너지를 효율적으로 이용할 수 있는 발달과정을 선택했다. 식물은 대기중 CO<sub>2</sub>를 빛에너지를 이용하여 생물체의 골격이 되는 탄소를 고정하므로 생물권의 유지를 위하여 큰 의의를 갖는다. 식물은 우선 빛을 흡수할 수 있는 엽록소라는 색소를 세포소기관인 엽록체의 틸라코이드에 갖고 있으며 흡수한 물리적 에너지를 식물이 이용할 수 있는 화학적인 에너지로 전환시키는 전자전달계가 또한 존재한다. 이로부터 얻어지는 에너지(ATP)와 환원력(NADPH)이 CO<sub>2</sub>를 고정하는 오탄당 환원회로에 이용됨으로써 무기물로 부터 이용 가능한 유기물이 얻어진다. 이러한 광합성과정은 생물권 유지, 나아가서는 지구를 유기적으로 보존하는데 필요하다.

심포지움에서는 광합성과정의 중요한 내용들에 대하여 발표가 있을 것이므로 본고에서는 이에 대한 개략적인 내용을 다음과 같이 나누어 서술하고자 한다.

- ① 전자전달계 기구(광반응),
- ② CO<sub>2</sub> 고정에 대한 조절양상(암반응),
- ③ 두 반응 구성분자들의 발현 조절과 수송과정에 대한 분자생물학적 연구,
- ④ 광합성율에 영향을 미치는 환경요인들에 대한 연구.

# 본 론

## 1. 전자전달계 기구

광합성의 광수확과 전자전달 기능은 엽록체의 틸라코이드막에 위치하고 있으며 이 막은 단백질 50%, 지질 40%, 그리고 엽록소 10%로 이루어져 있다. 특히 단백질은 적어도 40개의 다른 폴리펩티드로 되어 있고 이들의 구조와 기능에 대한 역할은 명확히 밝혀져 있지 않다. 틸라코이드에서 ATP와 NADPH를 생성하는 광합성에 대한 현대적 연구는 Hill과 Bendall(1960)의 “광계 II와 광계 I의 협동적 상호작용에 의한 Z-scheme”에 의해서라고 할 수 있다. 그러나 이 개념은 광합성계의 redox component와 ATP 합성 메카니즘의 구조적 혹은 공간적인 구성(organization)체제를 설명하지 못하였다. 1970년에 Sane 등에 의해 비순환적 광인산화가 일어나는 광계 II와 광계 I은 주로 그라나가 중첩된 부위에 위치하고 순환적 광인산화를 담당하는 광계 I은 주로 그라나가 중첩되어 있지 않는 부위에 위치한다는 광계 I의 heterogeneity 개념이 제안되었다. 그러나 이 두 부위에 각각 존재하는 서로 다른 두 종류의 광계 I을 확인할 수 없었다. 현재는 1980년대 초 Andersson과 Anderson(1980, 1981)이 제안했듯이 광계 II가 그라나가 중첩된 부위와 중첩되지 않은 부위에 각각 위치한다는 광계 II의 heterogeneity 개념이 통설로 간주되고 있다. 이와 같은 견해에 의해 여러 개의 폴리펩티드로 구성된 ① 광계 II, ② 광계 I, ③ 시토크롬 b<sub>6</sub>-f 및 ④ H<sup>+</sup> - ATP synthase의 4개의 복합체와 ⑤ Plastocyanin과 페레독신과 같은 수용성 redox 단백질이 정전기적 인력과 반데르발스 힘의 균형에 의해 유지되는 틸라코이드 막의 체제를 Fig. 1에 도시하였다. 그러나 틸라코이드 막의 체제의 lateral heterogeneity에 대한 위도는 계면활성제 혹은 기울기법을 이용한 간접적인 증거이므로 최근에는 직접적인 실험증거로서 각 구성요소의 위치를 면역세포화학적 방법을 사용하여 미세구조적인 연구를 수행하고 있다(Anderson, 1987).

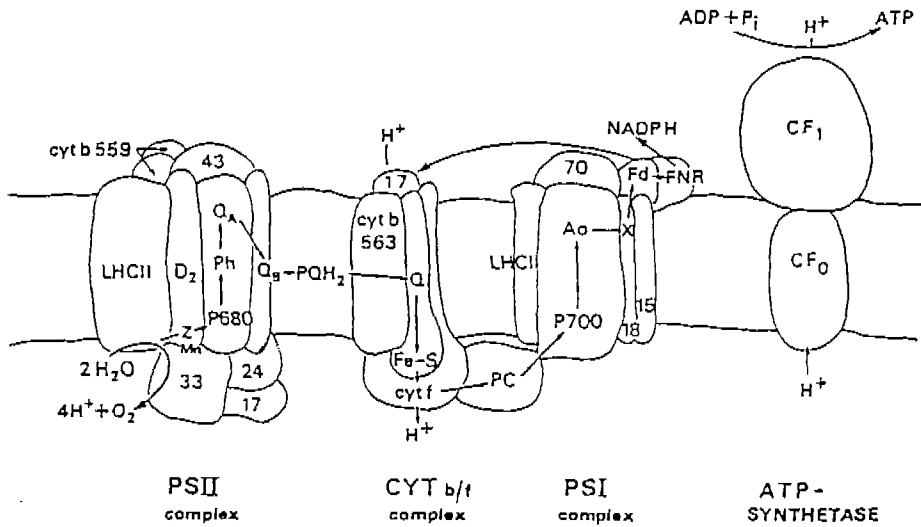


Fig. 1. Arrangement of the supramolecular protein complexes and mobile electron transport carrier in thylakoid membranes.

다음은 각 복합체의 구성원과 기능에 대해 간단히 살펴보고자 한다.

(1) 광계 II 복합체: Plastoquinone(PQ) reductase로서 작용하는 광계 II 복합체는 광수확색소계, 광계 II 핵심 복합체, 반응중심, 시토크롬 b559 및 물분해 복합체로 구성되어 있다. 광수확색소계는 반응중심 1 분자 당 수백개의 엽록소 분자로 구성되어 있는데 엽록소 a와 엽록소 b를 상이하게 포함하고 있는 light-harvesting chlorophyll(LHC)-IIa(29 kD), LHC-IIb(25-28 kD), LHC-IIc(27 or 31 kD), LHC-IId(21 kD)의 4종류가 있다(Chitinis and Thornber, 1988). 이 중 LHC-IIb는 틸라코이드막 엽록소의 약 40%에 해당하는데 광계 II 와 광계 I 간의 빛에너지 분포를 조절하는 '상전이'에 관여하고 있다(Barber, 1987). 광계 II 핵심 복합체는 엽록체 게놈의 산물인 6개의 폴리펩티드로 구성되어 있으며 각 폴리펩티드는 최소한 1회 이상 틸라코이드막을 관통하고 있다(Table 1). 이때 D<sub>1</sub>와

Table 1. Polypeptide composition of the intrinsic core of PSII

Subunit	Size*	Residues*	Helices	Stoichiometry
CP47	47 kD	508	6	1
CP43	43 kD	461	6	1
D1	32 kD	353	5	1
D2	30 kD	353	5	1
Cyt b559 $\alpha$	10 kD	83	1	1
Cyt b559 $\beta$	4 kD	39	1	n. d.

\* Apparent size according to mobility during SDS-PAGE.

D<sub>2</sub>는 각각 광계 II 반응중심을 형성하여 PQ 결합부위로서 작용하며 이들 사이에 엽록소 a 4개, pheophytin 2개,  $\beta$ -carotene 1개, 그리고 non-haem iron이 결합하고 있다. CP43과 CP47은 10~20 개의 엽록소 a와 결합하고 있는 것으로 알려져 있다. 시토크롬 b<sub>559</sub>는 반응중심과 결합하고 있고 과다. 여기광을 순환적 전자전달계를 통하여 분산시키는 역할을 하는 것으로 생각된다(Thompson and Brudvig, 1988). 물분해계는 33 kD, 23 kD, 16 kD의 3종류 폴리펩티드와 Mn<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>, Ca<sup>2+</sup>로 구성되어 있다(Yocum, 1986; Anderson, 1986).

(2) 광계 I 복합체: 환원된 plastocyanin을 이용하여 페레독신 환원을 촉매하는 광계 I은 광수확색소계, 광계 I 핵심 복합체, 페레독신-NADP<sup>+</sup> oxidoreductase로 구성되어 있다. 광계 I과 관련된 엽록소의 절반을 포함하는 광수확 색소계는 19~24 kD의 LHC-I으로서 엽록소 a가 b보다 4배 정도 많으며 LHC-II와 유사할 것으로 생각된다(Malkin, 1987). 광계 I 핵심 복합체는 엽록소 a,  $\beta$ -carotene, phylloquinone(2/P700), 4Fe-4S center(3/P700)를 갖고 있는 7 개의 폴리펩티드로 구성되어 있으나(Table 2) 각 구성원의 기능은 명확하지 않다. 최근에 많이 연구되고 있는 분야인(Pschorn et al., 1988) 페레독신-NADP<sup>+</sup> oxidoreductase는 3 중체를 형성하는 17.5 kD 결합단백질에 의해 틸라코이드막에 부착되어 있으며, 또 다른 10 kD 단백질이 flavoprotein인 33.5 kD 단백질과 17.5 kD 단백질을 연결하는 고리단백질 역할을 하는 것으로 알려졌다.

Table 2. Organization of PSII. Identification of transmembrane helices and ligands for the binding of prosthetic groups in the polypeptides.

	PS II subunits	
	D1 <sup>b</sup>	D2 <sup>b</sup>
Transmembrane spans		
Helix A	30- 55	30- 55
Helix A	109-129	109-129
Helix A	141-164	141-164
Helix A	193-224	193-224
Helix A	271-295	268-292
Prosthetic groups <sup>a</sup>		
CHL <sub>P</sub>	His 198(D)	His 198(D)
CHL <sub>A</sub>	His 190(cd)	His 190(cd)
PHEO	Helix C	Helix C
Fe	His 215(D)	His 215(D)
	His 272(E)	His 269(E)
Q <sub>A</sub> or Q <sub>B</sub>	His 215(D)	His 215(D)
	Phe 255(de)	Trp 254(de)

<sup>a</sup> CHL<sub>P</sub>, special pair chlorophyll; CHL<sub>A</sub>, Accessory chlorophyll; Pheo, pheophytin; Fe, non-heme iron. Q<sub>A</sub> or Q<sub>B</sub>, ubiquinone or plastoquinone.

<sup>b</sup> Helices determined mainly by considering calculated hydropathy and helix-forming potential of the primary sequences.

(3) 시토크롬 b<sub>6</sub>-f 복합체: 시토크롬 b<sub>6</sub>-f 복합체는 plastoquinone-plastocyanin oxidoreductase 역할을 하는 단백질로서 4개의 폴리펩티드, 3 개의 heme(2 시토크롬 b<sub>563</sub> + 1 시토크롬 f) 그리고 1개의 2Fe-2S 중심을 갖고 있는 데 그 구조와 기능(O'Keefe, 1988) 및 복합체의 합성과 조합(Willey and Gray, 1988)에 관한 연구가 최근에 이루어지고 있다.

(4) H<sup>+</sup>-ATP synthase: 엽록체의 H<sup>+</sup>-ATP synthase는 CF<sub>0</sub> 와 CF<sub>1</sub> 복합체로서 각 각 5개와 4개의 폴리펩티드로 구성되어 있다. 현재 각 구성원의 기능(Cozens et

al., 1986)과 ATP 합성 메카니즘(Strotmann, 1986)에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다.

(5) 수용성 redox 단백질: Plastocyanin은 구리를 함유하고 있는 11 kD 단백질로서 lumen에 위치하며 그 유전자는 핵에 있다(Vorst et al., 1988). Colman 등(1978)에 의해 전체 구조가 밝혀진 바에 따르면 구리는 His-37, Cys-84, His-87, 그리고 Met-92과 배위결합을 하고 있다. 페레독신은 스트로마쪽에 위치하는 9 kD 단백질로서 3차원 구조(Fukuyama et al., 1980)와 1차 구조가 밝혀졌다(Dobres et al., 1987).

이상에서는 틸라코이드막 단백질 복합체의 구조와 기능에 관하여 간단히 고찰하였으나 복합체의 초기 조합 및 유지에 대한 연구는 매우 미흡한 실정이다.

## 2. 5탄당 환원 회로

태양에너지의 고정은 광화학 반응에 의한 ATP와 NADPH 생성을 통하여 이를 이용한 CO<sub>2</sub>의 고정이다. 이는 물리적 에너지로부터 쓸모있는 에너지로 충전하는 과정으로 5탄당 환원 회로(reductive pentose cycle, RPC)라고 한다. 이 과정은 보통 Benson-Calvin 회로 또는 Calvin 회로로 알려져 있다(Basham et al., 1954). 이 RPC는 스트로마의 친수성 환경에 존재하는 13개 효소가 참여하는 반응으로 ① 탄산화, ② 환원, ③ 재생, ④ 자가촉매의 4가지 기본적 양상을 갖고 있다.

탄산화과정은 RPC 과정에서 CO<sub>2</sub>가 수용 기질인 ribulose bisphosphate (RuBP)와 작용하여 2 분자의 3-phosphoglyceric acid(PGA)를 생성한다. 이 최초의 반응에 관여하는 효소는 RuBP carboxylase/oxygenase(RuBisCO)로 잎의 총 수용성 단백질의 65%를 차지하고 있다(대략 300mg ml<sup>-1</sup>). 이는 식물이 광합성을 수행하기 위한 첫번째 효소를 충분히 갖고 있다고 할 수 있으나, 이 효소는 CO<sub>2</sub> 농도에 의하여 효소활성이 좌우되고 있다. 즉, 대기의 0.03% 밖에 되지 않는 CO<sub>2</sub>가 확산에 의해서만 열목체로 수송이 되므로 이러한 조건은 이 효소의 제한요인이 되고 있다. 또 한가지 중요한 문제는 O<sub>2</sub>가 CO<sub>2</sub>와 경쟁적으로 반응하여 하나의

PGA 와 C<sub>2</sub> 물질인 2-phosphoglycolate를 생성하므로 Calvin 회로와 연결된 광호흡 회로에 의해 탄소 산화회로가 작동한다(Lorimer and Andrew, 1973). 이와 같이 두 갈래로 갈라진 이 효소의 반응은 CO<sub>2</sub> 고정의 효율을 낮추고 있다. 이 외에도 RuBisCO는 pH의 증가나 Mg<sup>2+</sup> 농도의 증가에 의해서 활성화되는 것으로 알려졌다. 특히 최근에는 활성 요인으로 작용하는 단백질(Salvucci et al., 1985)과 억제제로 작용하는 RuBP의 유사체(Gutteridge et al., 1987)가 밝혀졌다.

환원과정은 ATP를 사용하여 탄산화 이후 생긴 PGA를 glycerate-1,3-bisphosphate(GBP)로 전환하고 이 GBP가 NADPH를 이용하여 glyceradehyde-3-phosphate(GAP)를 생성하는 과정을 말한다. 이 triose phosphate가 CO<sub>2</sub> 고정회로의 가장 필수품인 것이며 아울러 엽록체의 수출품으로 큰 의미를 갖는다. 빛의 최적조건 아래에서는 ATP가 이 환원과정을 조절하나(Heber, 1974), 포화광하의 정상상태에서는 ATP와 NADPH의 공급률은 CO<sub>2</sub> 고정을 제어하지 못하는 것으로 알려졌다. 그러나 ATP/ADP율의 감소는 GBP합성단계를 차단하게 된다.

재생과정은 정상상태에서 계속적인 회로 작동을 위한 과정으로서 triose phosphate 6 분자 중 5 분자를 사용하여 고정회로의 기질인 RuBP 3 분자를 다시 만든다.

자가촉매는 생물체가 자급자족하는 중요한 반응으로, 이용한 기질보다 더 많은 기질을 생성하는 필연적인 것이다. 이와 같은 반응(breeder reaction)이 없다면, 탄산화의 존재능력 이상을 절대로 증가하지 못하므로 식물의 생장이 이루어 질 수 없다. 이상의 네 가지 기본적인 양상을 Fig. 2에 나타냈다.



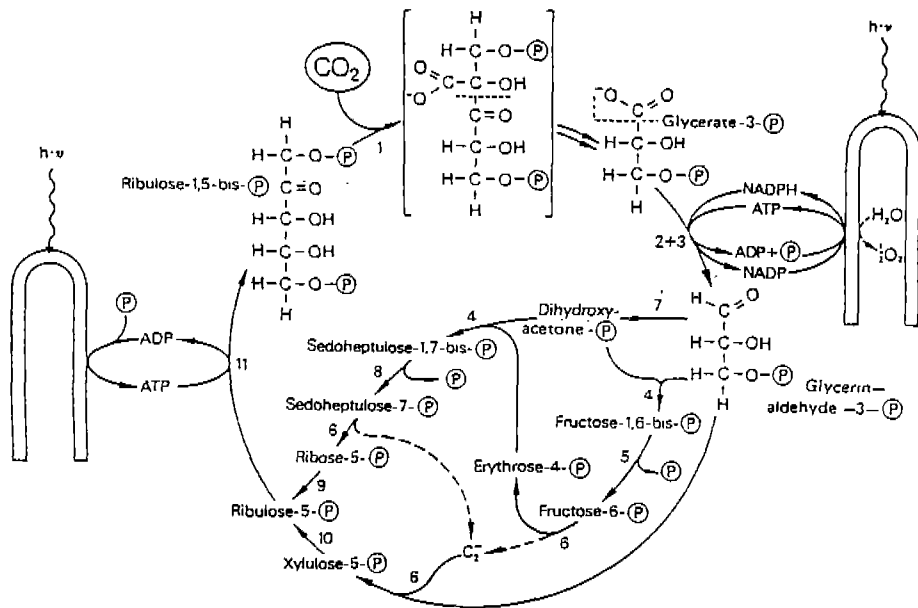


Fig. 2. Calvin cycle(reductive pentose phosphate cycle). 1: Ribulose bisphosphate carboxylase, 2 and 3: phosphoglycerate kinase and glyceralaldehyd phosphate dehydrogenase, 4: aldolase, 5, 8: phosphatase, 6: transketolase, 7: triose phosphate isomerase, 9, 10: pentosephosphate isomerase, 11: ribulosephosphate kinase.

### 3. 엽록체 단백질의 발현 조절과 수송

고등 식물은 각 기관이나 발달 단계에 따라 그리고 환경 조건에 따라 서로 다른 형태의 색소체를 갖는다. 즉 이들 조건에 따라 전색소체는 etioplast, 엽록체, 잡색체, 백색체, 녹말체 등으로 분화되는데 이들은 핵 유전자의 산물과 색소체 유전자 산물 사이의 상호작용의 결과이다. 특히 광합성 기능을 수행하는 엽록체는 수백개의 단백질을 필요로 하지만 엽록체 자체의 150 kb 게놈은 120 가지의 산물을 생성할 뿐이며 나머지는 모두 핵으로부터 얻게 된다. 따라서 엽록체 단백질의 발현 조절은 핵 유전자의 조절과 엽록체 유전자의 조절로 나누어 생각해야 한다.

핵에 암호화된 엽록체 단백질로서 그 발현 조절이 많이 연구된 것은 RuBisCO의 작은 소단위체(*rbcS*) 그리고 엽록소 a, b와 결합하여 LHC를 이루는 *Cab* 단백질이다. 전색소체에서 엽록체로의 발달은 빛과 밀접한 관계를 갖고 있는 만큼 이들 유전자의 빛에 의한 발현 조절이 주로 연구되고 있다. 빛에 의한 발현 조절은 피토크롬에 의해 매개되며(Tobin *et al.*, 1985; Sasaki *et al.*, 1986) 특히 *rbcS*의 경우 청색광이 축적에 더 효과적인 것으로 알려져 있다(Fluhr and Chua, 1986). 이 두 유전자는 각각 유전자군을 형성하고 있는데 유전자군내의 각 유전자는 발달 단계에 따라 서로 다른 발현 비율을 보이고(Lamppa *et al.*, 1985) 또한 이들은 빛에 대한 민감도도 다르게 나타낸다(Fluhr and Chua, 1986). 발현의 조절은 주로 전사 단계에서 이루어진다고 알려져 있으나 전사후 단계 즉 mRNA 안정성 수준에서도 일어난다는 것이 밝혀졌으며(Fluhr and Chua, 1986) 이들 mRNA의 양이 일주기 리듬을 보인다는 보고도 있다(Kloppstech, 1985). 발현 조절과 관련된 또 다른 측면의 연구에서는 형질전환 기법을 이용하여 이들 유전자의 *cis-acting* 요소들을 찾아내고 있으며(An, 1987) gel retardation 또는 footprinting 방법을 이용하여 *trans-acting* 요소들을 밝히고 있다(Hendrickson, 1985; Green *et al.*, 1987).

엽록체 자체 유전자의 발현 조절에 대한 연구는 지금까지 주로 전사단계에서 진행되어 왔으나 최근에는 전사후 단계와 해독단계에서의 조절에 초점이 맞추어지고 있다. 몇개의 엽록체 유전자의 전사는 핵 유전자와 마찬가지로 빛에 의해

유도됨이 알려져 있으며(Deng and Gruijssem, 1987) topoisomerase, gyrase 등에 의해서도 전사가 조절됨이 밝혀졌다(Lan and Chua, 1987). 또한 엽록체 유전자들은 polycistronic mRNA로 전사되는 경우가 많은데 이 경우 polycistronic mRNA의 processing 과정이 발현 조절에 중요하게 작용한다(Barkan, 1988). 그 밖에 몇몇 엽록체 mRNA의 해독 단계가 빛에 의해 직, 간접적으로 조절된다는 증거가 있으며(Klein et al., 1988), 각 발달 단계 역시 해독 단계 또는 해독후 단백질의 안정성을 조절할 수 있다고 한다(Piechulla et al., 1987).

이러한 엽록체 유전자의 발현 조절은 핵 유전자 산물과의 상호작용을 배제할 수 없다. 특히 엽록체가 지니고 있는 RNA 중합효소의 몇몇 소단위들이 핵에 암호화되어 있다는 사실은 이것을 명백히 증명하는 것이라고 할 수 있다. 따라서 핵에 암호화되어 있고 세포질에서 합성된 단백질이 엽록체로 수송된다는 사실은 엽록체의 분화와 발달뿐 아니라 진화적인 면에서도 중요한 의미를 지닌다고 할 수 있다.

세포내의 단백질들은 그들이 합성된 장소가 아닌 다른 곳에서 기능을 수행할 때 반드시 그 기능을 수행하는 장소로 수송될 수 있는 정보를 지녀야 한다. 진핵세포 내에서 외부로부터의 단백질 수송을 필요로 하는 소기관들은 소포체, 핵, 미토콘드리아, 엽록체 등이 있으나 특히 미토콘드리아와 엽록체는 자체내에서 단백질을 어느 정도 합성하면서도 세포질로부터 대부분의 단백질이 수송된다는 점에서 흥미를 끌고 있다. 또한 진화적인 면에서 보았을 때 이들 소기관과 원시 숙주세포가 공생을 이루는 과정에서 소기관들이 필요로 하는 단백질에 대한 정보뿐 아니라 이들을 소기관으로 수송할 수 있는 정보 역시 핵에 떠맡겼다는 점에서 관심을 갖게 한다.

엽록체로의 단백질수송은 스트로마로의 수송과 틸라코이드막 또는 lumen으로의 수송, 2가지로 나눌 수 있다. 미토콘드리아와 마찬가지로 엽록체로 수송되는 단백질은 N 말단부위에 transit peptide를 갖는 것이 특징이다(Chua and Schmidt, 1979). Transit peptide의 보존된 부위가 수송에 중요한 역할을 할 것이라는 보고(Mishkind et al., 1985)가 있으나 수송되는 단백질마다 transit peptide의 크기와 1차 구조가 다양한 것으로 보아 transit peptide의 아미노산

서열뿐 아니라 전체적인 단백질의 2, 3차구조도 중요할 것으로 생각되고 있다. Transit peptide의 중요성은 이 부위의 아미노산중 몇개를 제거하거나 치환하는 실험에 의해 제시되고 있으나(Robinson and Ellis, 1984; Mishkind et al., 1985) 이 경우 전체 단백질의 구조에 변형을 준다는 문제가 제기된다.

수송 단백질이 엽록체에 부착됨으로써 단백질 수송이 시작된다. 이때 수송 단백질에 대한 수용체가 존재할 것이라는 가설이 제시되고 있지만 그 실체를 입증할 만한 증거는 거의 없는 상태이다. 또한 엽록체의 막을 통과하는데 ATP와 같은 에너지가 필요한 것으로 알려져 있으나(Cline et al., 1985) ATP가 어떤 메카니즘을 통해 에너지로 이용되는지 알려진 바가 없다. 스트로마 단백질은 스트로마에서 transit peptide가 가수분해되어 떨어져 나감으로써 성숙한 단백질을 형성하게 된다. 그러나 페레독신, plastocyanine 등과 같은 틸라코이드 lumen 단백질은 하나의 막을 추가로 통과해야 한다는 복잡성이 있다. 이들 lumen 단백질의 transit peptide는 2개의 domain으로 구성되어 스트로마와 lumen에서 차례로 가수분해된다. 그리고 틸라코이드막을 통과하는 메카니즘은 시토크롬 f와 같이 엽록체에서 합성되는 단백질이 틸라코이드막을 관통하는 것과 유사할 것으로 생각되고 있다(Fig. 3; Smeekens et al., 1986). 이러한 엽록체 단백질의 수송과정에 대한 최근의 연구는 대개 DNA 재조합기술에 힘입은 바가 크다고 할 수 있다.

#### 4. 광합성율에 영향을 미치는 환경 요인

엽록체에 의한 태양에너지의 고정온 식물체가 처해있는 주위환경에 의하여 통제된다. 그러므로 잎에서의 외견상 광합성율은 ① 빛, ② CO<sub>2</sub> 와 O<sub>2</sub> 농도, ③ 온도, ④ 공기의 순환, ⑤ 수분 상태, ⑥ 이온 공급, ⑦ 발달 상태와 잎의 형태 등에 의해 영향을 받는다. 그러나 여기에서는 몇가지 요인에 대하여서만 논의하고자 한다.

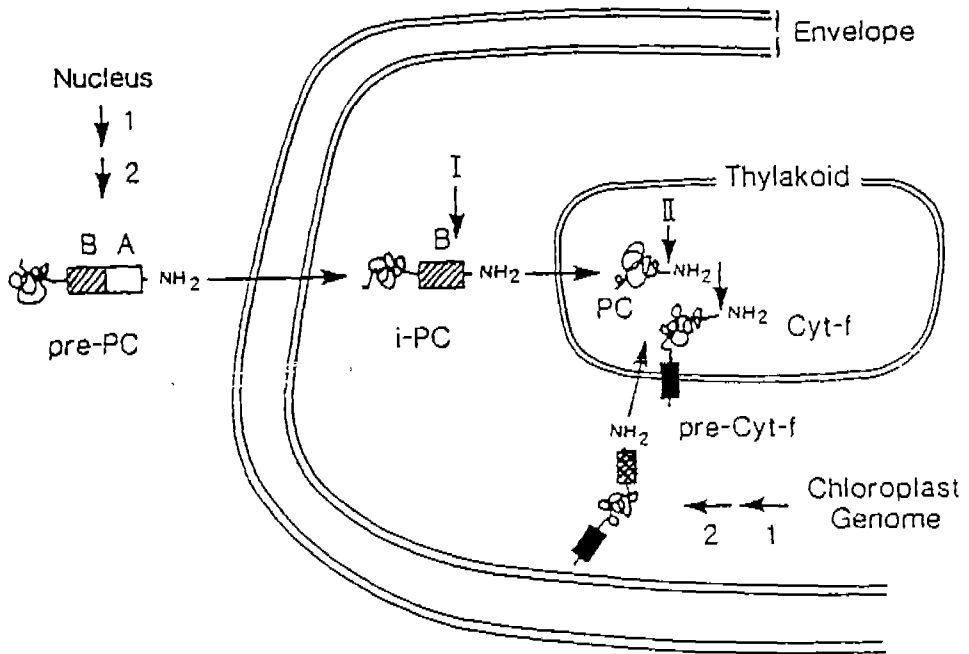


Fig. 3. Routing of the thylakoid lumen-specific plastocyanin (PC) and cytochrome f (cyt-f) precursor proteins, encoded by the nuclear - and plastid genomes, respectively. Pre-PC, precursor; i-PC, intermediate; A, chloroplast import domain; B, thylakoid transfer domain, roman numerals I and II indicate stroma - and thylakoid - associated processing activities, respectively. Transcription (1) and translation (2) are indicated by arrows. The cross-hatched and black boxes in the cytochrome f precursor indicate the signal sequence and the stop transfer sequence, respectively.

### (1) 빛

식물의 광합성은 빛의 분광학적 성질, 강도 및 조사기간의 세가지 요인에 의해 영향을 받는다.

빛의 분광학적 성질은 광합성에서 가장 중요하다. 엽록소의 흡수 및 작용 스펙트럼을 보면 적색광과 청색광이 효과적이다. 그러나 삼림지에서 나무의 수관은 우선적으로 적색광과 청색광을 흡수하고 아래에 있는 식물들은 대부분 녹색광과 적외선을 받는다. 이 녹색광과 적외선은 광합성에 아무런 영향을 주지 못하므로 윗부분의 수관으로 부터 걸러진 빛으로 식물이 광합성을 하는 데는 효율에 있어 문제가 될 것이다.

빛의 강도에 따라 나타나는 순광합성은 광포화점까지 직선적인 관계를 보이나 광포화점에 와서는 CO<sub>2</sub> 농도가 제한요인이 된다. 즉, 직선부분의 길이는 CO<sub>2</sub> 농도와 정비례한다. 그리고 광보상점도 개체의 생활사의 단계에 따라 다르며, 광보상점 아래에서는 오래 살아 남을 수 없다. 우리는 순광합성에 대한 빛의 강도효과를 다음의 Michaelis-Menten 공식에 적용할 수 있다.

$$V = \frac{V_{\max} \cdot I}{I + K_I}$$

( I: 빛의 강도, V<sub>max</sub>: 광포화점에서의 광합성 속도, K<sub>I</sub>: 체계에 따른 상수, 즉 V = V<sub>max</sub> / 2).

일반적으로 빛의 조사기간이 길면 길수록 더 많은 광합성이 일어난다. 그러나 실제로는 식물체에 빛의 조사기간을 연장하면 광합성이 계속적으로 일어나지 않는다. 그 이유는 엽록체는 여분의 전분을 저장할 능력이 없고, 조사기간이 길어짐으로써 야기되는 잎의 온도 증가가 잎의 시듦과 기공의 닫힘을 가져와 CO<sub>2</sub> 흡수가 제한되기 때문이다(Whatley and Whatley, 1980). 그러므로 낮의 길이와 광합성율과의 관계는 절대적이지는 않다. 이는 식물체가 지구환경의 하나의 특징인 광주기에 맞추어 불리한 환경적 조건을 피하고 최소화하기 위한 현상이라고 할 수 있다.

## (2) CO<sub>2</sub>와 O<sub>2</sub> 농도

기공이 가뭄에 의해 닫히지 않는다면 광합성은 빛의 강도뿐만 아니라 높은 CO<sub>2</sub>의 농도에 의해 촉진된다. 이러한 현상은 주로 C<sub>3</sub> 식물에서 나타나는 데 주된 이유는 CO<sub>2</sub>의 증가로 인하여 광호흡이 감소되기 때문이다. 그러나 C<sub>4</sub> 식물에서는 보통 대기 CO<sub>2</sub> 농도에 이미 포화되어 있다(Edwards *et al.*, 1983).

Warburg(1920)는 O<sub>2</sub>가 클로렐라의 광합성을 억제한다는 것을 알아냈다. 그 후 Forrester 등(1966)은 O<sub>2</sub> 농도 증가에 의한 광합성의 억제현상은 광호흡의 증가와 탄산화의 능률이 억제되기 때문임을 제안하였다. 실제로 C<sub>3</sub> 식물에서는 높은 농도의 O<sub>2</sub>하에서 CO<sub>2</sub> 농도를 증가시킴으로써 광량자수확을 높힐 수 있다(Ehleringer and Pearcy, 1983).

## (3) 온도

잎의 온도는 광합성에 영향을 미치는 중요한 요인이다. 잎의 온도는 기온, 빛의 강도, 공기의 난류 그리고 증산작용의 정도 등의 요인에 의존한다. C<sub>4</sub> 식물은 C<sub>3</sub> 식물보다 더 높은 최적온도를 갖는다. 대개 온도의 증가는 물의 광분할과 잎으로의 CO<sub>2</sub> 확산에는 적은 영향을 주나(Q<sub>10</sub>=1), CO<sub>2</sub> 고정의 생화학적 반응에는 뚜렷한 영향을 준다. 그래서 온도의 증가는 효소의 변성과 광반응계의 파괴가 시작될 때까지는 광합성을 증가시키나 아울러 온도증가와 함께 호흡에 의한 CO<sub>2</sub>의 양이 감소한다. 그리고 온도의 증가가 O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>의 용해비율을 증가시키므로 광호흡의 증가를 가져와 생산성의 감소를 초래한다(Hall and Keys, 1983). 이러한 O<sub>2</sub> 경쟁 때문에 C<sub>3</sub>식물에서의 순 CO<sub>2</sub> 고정은 기대와는 달리 온도에 증가에 의하여 촉진되지 않고 온도변화(15~30°C)에 따라 매우 편평한 곡선을 보여주고 있다. 그러나 C<sub>4</sub>식물은 광호흡이 큰 의의를 갖지 않으므로 흔히 30~40°C 에서 최적온도를 보인다.

많은 종들의 성숙된 잎은, 만약 며칠간 그것들을 다른 온도에 둔다면, 어느 정도의 온도 범위에서는 적응하여 식물들이 계절의 변화에 순응된다(Osmond *et al.*, 1980; Öquist, 1983). 물론 유전적 제한을 받고 있기는 하다.

한냉에 예민한 식물은 순 광합성이 뚜렷하게 10~12°C 이하에서 감소하여 5~10°C에서 CO<sub>2</sub>의 흡수가 완전히 멈춘다(Ludlow and Wilson, 1971). 며칠간 낮은 온도로 처리한 식물들은 대부분 광합성율의 저해가 다시 회복되지 못하고 온도를 다시 높여도 CO<sub>2</sub> 흡수가 낮아지거나 완전히 저해된다(Crookston et al., 1974). 그 이유는 우선 엽록체가 한냉 스트레스에 매우 예민하게 반응하기 때문이다(Bauer et al., 1985). 엽록체들은 짙은 틸라코이드구조와 함께 부풀어 오르고 투과성도 매우 증가한다. 그 외에도 확산저항 증가(Ivory and Whiteman, 1978) 및 내부 CO<sub>2</sub> 농도의 변화로 공변세포의 예민한 반응에 의해 가스교환에 영향을 준다(Drake and Raschke, 1974).

#### (4) 그늘에 대한 적응

그늘은 일차생산에 대한 영구적인 요인중의 하나이다. 그러므로 그늘에 대한 적응능력은 생산성에 미치는 생리적 제한요소가 될 수 있다(Boardman, 1977). 그늘에 대한 식물의 적응상태에 따라, ① shade avoider, ② shade tolerator, ③ shade requierer로 구분된다.

온대의 대부분의 경작식물은 shade avoider들이고 shade requierer는 매우 드물다. 수분과 양분이 제한되지 않는다면, 그늘조건이 아닐때 더 많은 생산을 하게된다. Shade avoider는 그늘에 처리했을 때 줄기와 엽병의 길이 성장촉진, 잎면적과 잎두께가 줄어들고, shade tolerator는 줄기와 엽병의 길이생장에 아무런 영향도 주지 않으며 잎면적과 잎두께의 증가 그리고 엽록소의 증가 및 광합성 기구의 복잡성 증가가 일어나는 적응반응을 한다(Grime, 1966).

음지식물은 그늘진 환경에서 녹색광과 적외선을 더 잘 흡수할 수 있도록 적응했고, 광반응계 II와 결합된 엽록소량이 양지식물보다 많다. 그러므로 PSII/PSI의 비가 음지식물은 대략 3:1 이나 양지식물은 2:1이다.

#### (5) 탄수화물의 이동

광합성에 의한 잎에서의 탄수화물의 축적은 높은 광합성율, 낮은 물질이동을 또는 수용부에서의 낮은 요구에 의하여 나타나는 일반적인 현상이다. 이미 오



래전에 조사된 잎에서 동화산물의 축적이 그 잎의 순광합성율을 낮춘다는 가정이  
있는 후 여러 각도에서 조사되었다(Herold, 1980). 그 결과 최종산물의 피드백  
저해가 명백해졌다(Azeon-Bieto, 1983).

그러므로 광합성의 내적 통제는 여러 수용 기관으로 설탕이 잎으로부터 이  
동할 수 있는 율에 의하여 이루어진다. 발달중인 괴경, 종자 또는 과일을 제거하  
면 며칠 후에 광합성의 억제를 볼 수 있다. 경우에 따라 광합성율이 높고 물질이  
동이 낮으면, 엽록체에 전분립이 증가하여 틸라코이드를 눌러 빛이 틸라코이드에  
도달하는 것을 방해하여 광합성의 억제를 초래한다(Gifford and Evans, 1981;  
Gifford et al., 1984).

## 결 론

1779년 Jan Ingen-Housz에 의해 광합성이 현상이 발견된 이후 복잡한 광합성 과정에 대한 연구는 괄목할 만하게 발전하였다. 광화학반응에 관여하는 복합체들의 구성요소들이 알려지고 있으나 좀 더 직접적인 방법의 개발이 필요하다. 또한 앞으로 이들의 조립과 유지에 대한 연구가 이루어질 것으로 기대된다. 광합성의 첫번째 제한요인인 RuBisCO에 대한 구조와 기능, 그리고 생합성 과정에 대한 분자생물학적 연구에 의하여 조절 메커니즘이 밝혀지고 있으나 분자생물학적 기술로 더 좋은 RuBisCO를 얻을 가능성에 대해서는 아직도 해결해야 할 많은 문제점이 남아 있다. 그리고 5탄당 환원회로의 조절 메커니즘에 대해서도 더 많은 연구가 이루어져야 한다.

그러나 엽록체 수준에서 연구된 결과는 식물이 처해 있는 환경요인에 의해 제한을 받고 있으므로 환경 스트레스에 의해 영향을 받고 있는 광합성에 대한 연구가 전자전달계, 5탄당 환원회로 그리고 유전자 발현 조절 수준에서 체계적으로 이루어져야 하겠다.

## 참고 문헌

- An, G. 1987. Integrated regulation of the photosynthetic gene family from *Arabidopsis thaliana* in transformed tobacco and sunflower callus tissue. *Plant Mol. Biol.* 6:347-357.
- Anderson, J. M. 1981. Consequences of spatial separation of photosystem 1 and 2 in thylacoid membranes of higher plant chloroplasts. *FEBS Lett.* 124:1-10.
- Anderson, J. M. 1987. Molecular organization of thylakoid membranes. In *Photosynthesis*, J. Amesz(ed.). Elsevier Sci. Pub., Amsterdam. pp. 273-297.
- Andersson, B. 1986. Proteins participating in photosynthetic water oxidation. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, Staehelin, L. A. and C. J. Arntzen(eds.). New Series Vol. 19. Springer Verlag, Berlin. pp. 447-456.
- Andersson, B. and J. M. Anderson. 1980. Lateral heterogeneity in the distribution of the chlorophyll-protein complexes of the thylacoid membranes of spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 593 :427-440.
- Azco'n-Bieto, J. 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 73:681-686.
- Barber, J. 1987. Composition, organization and dynamics of the thylakoid membrane in relation to its function. In *The Biochemistry of Plants*, Hatch, M. D. and N. K. Boardman(eds.). Vol. 10. Academic Press, London. pp. 75-130.

- Barkan, A. 1988. Proteins encoded by a complex chloroplast transcription unit are each translated from multiple mono- and polycistronic mRNAs. *EMBO J.* 7:2637-2644.
- Bassham, J. A., A. A. Benson, L. D. Kay, A. Z. Harris, A. T. Wilson and M. Calvin. 1954. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of the carbon dioxide acceptor. *J. Amer. Chem. Soc.* 76:1760-1770.
- Bauer, H., R. Wierer, W. H. Hatheway and W. Larcher. 1985. Photosynthesis of *Coffea arabica* after chilling. *Physiol. Plant.* 64:449-454.
- Boardman, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.
- Chitinis, P. R. and J. P. Thornber. 1988. The major light-harvesting complex of photosystem II: aspects of its molecular and cell biology. *Photosynth. Res.* 16:41-63.
- Chua, N-H. and G. W. Schmidt. 1979. Transport of proteins into mitochondria and chloroplasts. *J. Cell Biol.* 81:461-483.
- Cline, K., M. Werner-Washburne, T. H. Lubben and K. Keegstra. 1985. Precursors to two nuclear-encoded chloroplast proteins bind to the outer envelop membrane before being imported into chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 260:3691-3696.
- Colman, P. M., H. C. Freeman, J. M. Guss, M. Murata, V. A. Norris, J. A. M. Ramshaw and M. P. Venkatappa. 1978. X-ray crystal structure analysis of plastocyanin at 2.7 Å resolution. *Nature* 272:319-324.
- Cozens, A. L., J. E. Walker, A. L. Phillips, A. K. Huttly and J. C. Gray. 1986. A six subunit of ATP synthase, and F<sub>o</sub> component, is encoded in the pea chloroplast genome. *The EMBO J.* 5:217-222.

- Crookston, R. K., J. O'Toole, R. Lee, J. L. Ozbun and D. H. Wallace. 1974. Photosynthetic depression in beans after exposure to cold for one night. *Crop Sci.* 14:457-464.
- Deng, X-W. and W. Gruissem. 1987. Control of plastid gene expression during development: the limited role of transcriptional regulation. *Cell* 49:379-387.
- Dobres, M. S., R. C. Elliott, J. C. Watson, and W. F. Thompson. 1987. A phytochrome regulated kpea transcript encodes ferredoxin I. *Plant Mol. Biol.* 8:53-59.
- Drake, B. and K. Raschke. 1974. Prechilling of *Xanthium strumarium* L. reduces net photosynthesis and, independently, stomatal conductance, while sensitizing stomata to CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 53:808-812.
- Edwards, G. and D.A. Walker. 1983. *C3:C4 Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis*. Blackwell, Oxford.
- Ehleringer, J. and W. Pearcy. 1983. Variations in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiol.* 73:555-559.
- Fluhr, R. and N-H. Chua. 1986. Developmental regulation of the expression of two genes for nuclear-encoded chloroplast proteins in *Lemna gibba*: Apparent post-transcriptional regulation. *Planta* 168:340-349.
- Forrester, M. L., G. Krotkov and C. D. Nelson. 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Plant Physiol.* 41:422-427.
- Fukuyama, K., T. Hase, S. Matsumoto, T. Tsukihara, Y. Katsube, N. Tanaka, M. Kakuddo, K. Wada and J. J. Brand. 1980. Structure of *S. Platensis*(2Fe-2S) ferredoxin and evolution of chloroplast-type ferredoxins. *Nature* 286:522-524.

- Gifford, R. M. and L. T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485-509.
- Gifford, R. M., J. H. Thorne, W. D. Hitz, and R. T. Giaquinta. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225:801-808.
- Green, P. J., S. Kay and N.-H. Chua. 1987. Sequence-specific interactions of a pea nuclear factor with light-responsive elements upstream of the *rbcS-3A* gene. *EMBO J.* 6:2543-2549.
- Grime, J. P. 1966. Shade avoidance and tolerance in flowering plants. In *Light as an Ecological Factor I*, Rainbridge, R., G. C. Evans and O. Rackham(eds.). Blackwell Sci. Publ. Oxford. pp. 281-381.
- Gutteridge, S., M. A. J. Parry, A. J. Keys, J. Servatius, and J. Feeney. 1987. The structure of the naturally occurring inhibitor of rubisco that accumulates in the chloroplast in the dark is 2' carboxyarabinitol-1-phosphate. In *Progress in Photosynthesis Research*, Biggins, J.(ed.). Vol. 3. Proc. Vth Int. Congr. Photosynth. 1986. Nijhoff, Dordrecht. pp. 395-398.
- Hall, N. P. and J. A. Keys. 1983. Temperature dependence of the enzyme carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate in relation to effects of temperature on photosynthesis. *Plant Physiol.* 72:945-948.
- Hendrickson, W. 1985. Protein-DNA interactions studied by the gel electrophoresis-DNA binding assay. *Biol/Techniques* 3:198-207.
- Herold, A. 1980. Regulation of photosynthesis by sink activity-the missing link. *New Phytol.* 86:131-134.
- Hill, R. and F. Bendal. 1960. Function of the two cytochrome components in chloroplasts: a working hypothesis. *Nature* 139:136-137.

- Ivory, D. A. and P. C. Whiteman. 1978. Effects of environmental and plant factors on foliar freezing resistance in tropical grasses. II. Composition of frost resistance between cultivars of *Cenchrus ciliaris*, *Chloris gayana* and *Setaria anceps*. *Aust. J. Agric. Res.* 29:261-266.
- Klein, R. R., H. S. Mason and J. E. Mullet. 1988. Light-regulated translation of chloroplast proteins. I. Transcripts of *psaA-psaB*, *psbA* and *rbcL* are associated with polysomes in dark-grown and illuminated barley seedlings. *J. Cell Biol.* 106:289-301.
- Kloppstech, K. 1985. Diurnal and circadian rhythmicity in the expression of light-induced plant nuclear mRNAs. *Planta* 165:502-506.
- Lam, E. and N-H. Chua. 1987. Chloroplast DNA gyrase and in vitro regulation of transcription by template topology and novobiocin. *Plant Mol. Biol.* 8:415-424.
- Lamppa, G. K., G. Morelli and N-H. Chua. 1985. Structural and developmental regulation of a wheat gene encoding the major chlorophyll a/b binding polypeptide. *Mol. Cell. Biol.* 5:1370-1378.
- Lorimer, G. H. and T. J. Andrews. 1973. Plant photorespiration - an inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen. *Nature* 243:359-360.
- Ludlow, M. M. and G. L. Wilson. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Illuminance carbon dioxide concentration, leaf temperature, and leaf-air vapour pressure difference. *Ausrt. J. Bio. Sci.* 24:449-470.
- Malkin, R. 1987. Photosystem I. In *The Light Reactions*, Barber, J. (ed.). Elsevier, Amsterdam, pp. 495-525.

- Mishkind, M. L., S. R. Wessler and G. W. Schmidt. 1985. Functional determinants in transit sequences: import and partial maturation by vascular plant chloroplasts of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase small subunit of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.* 100:226-234.
- O'Keefe, D. P. 1988. Structure and function of the chloroplast *bcf* complex. *Photosyn. Res.* 17:189-216.
- Öquist, G. 1983. Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant Cell Environ.* 6:281-300.
- Piechulla, B., R. E. Glick, H. Bahl, A. Melis and W. Gruissem. 1987. Changes in photosynthetic capacity and photosynthetic protein pattern during tomato fruit ripening. *Plant Physiol.* 84:911-917.
- Pschorn, R. W. Ruhle, and A. Wild. 1988. Structure and function of ferredoxin-NADP<sup>+</sup>-oxidoreductase. *Photosyn. Res.* 17:217-229.
- Salvucci, M. E., A. R. Portis, Jr. and W. L. Orger. 1985. A soluble chloroplast protein catalyses ribulosebisphosphate carboxylase/oxygenase activation *in vivo*. *Photosyn. Res.* 7:193-201.
- Sane, P. V., D. J. Goodchild and R. B. Park. 1970. Characterization of chloroplast photosystems I and II separated by a nondetergent method. *Biochim. Biophys. Acta* 216:162-178.
- Sasaki, Y., Y. Tomada and T. Kamikubo. 1984. Light regulates the gene expression of ribulose bisphosphate carboxylase at the level of transcription and gene dosage in greening pea leaves. *FEBS Lett.* 173:31-35.
- Simpson, J., M. Van Montagu and L. Herrera-Estrella. 1986. Photosynthesis associated gene families: Deferrence in response to tissue-specific and environmental factors. *Science* 233:34-38.



- Smeeckens, S., C. Bauerle, J. Hageman, K. Keegstra and P. Weisbeek. 1986. The role of the transit peptide in the routing of precursors toward different chloroplast components. *Cell* 46:365-375.
- Strotmann, H. 1986. Evaluation of results on nucleotide-binding sites of the ATPase complex. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, Staehelin, L. A. and C. J. Arntzen(eds.). New Series Vol. 19. Springer Verlag, Berlin. pp. 584-594.
- Thompson, L. K. and G. W. Brudvig. 1988. Cytochrome b-559 may function to protect photosystem II from photoinhibition. *Biochem.* 27:6653-6658.
- Vorst, O., R. Oosterhoff-Teertstra, P. Vankan, S. Smeeckens, and P. Weisbeek. 1988. Plastocyanin of *Arabidopsis thaliana*: isolation and characterization of the gene and chloroplast import of the precursor protein. *Gene* 65:59-69.
- Warburg, O. 1920. Über die Geschwindigkeit der Photochemischen Kohlen-säurezersetzung in lebenden Zellen. II. *Biochem. Z.* 103:188-217.
- Willey, D. L. and G. C. Gray. 1988. Synthesis and assembly of the cytochrome b-f complex in higher plants. *Photosyn. Res.* 17:125-144.
- Yocum, C. F. 1986. Electron transfer on the oxidizing side of photosystem II: Components and mechanism. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, Staehelin, L. A. and C. J. Arntzen(eds.). New Series Vol. 19. Springer Verlag, Berlin. pp. 437-446.