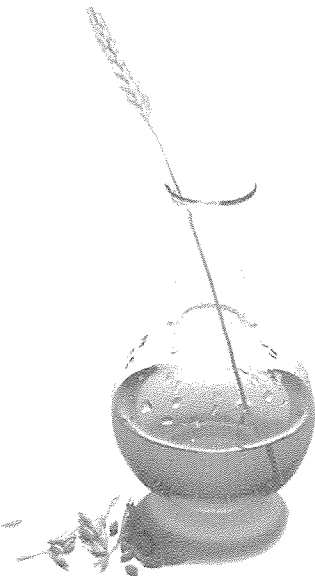


김정한  
서울대 농업생명과학대 교수

**제**초제는 살충제, 살균제, 생장조정제, 기타 농약류와 함께 작물보호에 쓰이는 농약의 한 종류이다. 작물에게는 피해를 주지 않고 잡초만 제거하는 역할을 한다. 잡초는 식량을 제공하는 작물과 수분, 영양분, 태양광에 대하여 경쟁을 하면서 작물의 생육을 방해하고 따라서 농산물의 생산량을 감소시키며 품질을 저하시키기 때문에 반드시 방제해야 하는 대상이다 [지난 칼럼⑥ 참조]. 잡초의 종류가 다양하고, 생리도 다르기 때문에 많은 종류의 제초제가 개발되어 있고 작용기작도 다양하다. 단순한 물리적 작용을 하는 petroleum oil을 예로 든다면 간단하게 요약해서 세포막을 용해/파괴하여 제초작용을 하는 것으로 알려져 있다. 이외의 대부분 제초제는 생리생화학적으로 작용을 하는데 △광합성

# 제초제는 잡초를 어떻게 죽이나? (I)

잡초만 제거, 살충·살균·생장제 등과 함께 작물보호에 쓰이는 농약의 한 종류 세포막을 용해·파괴하여 제초작용, 이외 대부분 제초제 생리생화학적으로 작용



을 저해하는 제초작용 △에너지 대사과정을 교란하는 제초작용 △생체성분의 생합성에 관여하는 제초작용 △세포분열에 작용하는 제초작용 △식물호르몬 작용을 하는 제초작용으로 크게 분류할 수 있다.

제초제 역시 살충제나 살균제와 마찬가지로 종류별로 특정한 작용점 하나만으로 고정되는 경우도 있으나 경우에 따라서는 둘 이상의 작용점을 갖는 것도 많고, 작용점이 구체적으로 규명되지 못한 것이 많아서 제초제의 작용점에 대한 생화학적 연구도 계속 활발히 진행 중이다.

## 1. 광합성(光合成, Photosynthesis)을 저해하는 제초제

### 1.1 광합성의 개요

광합성은 글자 그대로 빛을 이용해서 물질을 합성하는 과

정이다. 태양광에너지를 이용하여 탄산가스와 물로부터 탄수화물을 만들어 내고 또한 귀중한 산소(O<sub>2</sub>)까지 생산하는 반응이다. 이러한 광합성 과정은 빛에너지를 이용하여 화학에너지인 NADPH, ATP 및 O<sub>2</sub>를 생산하는 명반응(明反應; 빛이 필요한 반응)과 생산된 NADPH와 ATP를 사용하여 탄산가스를 탄수화물로 합성하는 암반응(暗反應; 빛이 필요 없는 반응)이 연결되어 이루어진다. 이때 탄수화물로는 탄소 6개짜리 당(糖)류와 전분(starch)이 만들어지며 포도당이 주로 생성된다.



### 1.2 엽록체, 엽록소 및 보조 색소

식물의 광합성은 엽록체(Chloroplast; 그림 1)라는 세포소기관에서 일어난다. 이 엽록체는 세포호흡(에너지 대사)이 일어나는 미토콘드리아보다 크고, 세포 1개에 보통 50-200개 정도 존재한다. 구조는 이중 막(외막, 내막)으로 되어 있고, 내막의 내부 공간을 stroma라고 하며 암반응이 진행되고 관련된 각종효소나 DNA, RNA, ribosome 등이 있다. 이 stroma의 중심에는 명반응을 수행하는 thylakoid라고 불리는 막이 grana라고 하는 디스크모양의 주머니 구조로 접혀있고, 10-100개 정도 중첩된 grana(=granum)가 stromal lamellae에 연결된 구조를 갖는다. 따라서 명반응은 보통 grana에서 일어난다고 한다.

엽록소(葉綠素, Chlorophyll)와 보조색소들은 엽록체의 구성성분으로서 광합성을 위한 빛을 흡수하는 역할을 한다. 식물은 주로 녹색의 색소인 엽록소로 빛을 흡수하고, 엽록소 a와 b가 보편적이다. β-Carotene, lutein 같은 카로티노이드

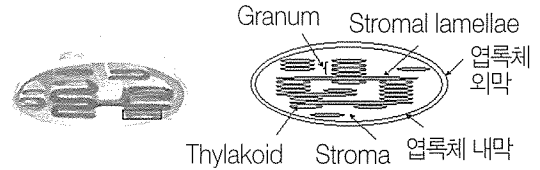


그림 1. 엽록체(chloroplast)의 모식도

(carotenoid)계 보조색소들은 엽록소가 흡수하지 못하는 파장의 빛을 흡수하여 엽록소의 기능을 보조하거나 엽록소를 보호하는 역할을 한다.

### 1.3 명반응

체초체의 광합성 저해 작용은 주로 명반응과 관련되어 있다. 명반응은 thylakoid막에 존재하는 중요한 4개의 단백질복합체인 제2광계(PS II; photosystem II complex), cytochrome b6 복합체(cyt b6 complex), 제1광계(PS I; photosystem I complex) 및 ATP합성효소(ATP synthase)가 중심이 되어 진행된다. 과정을 간단하게 요약하면 제2광계의 반응중심체인 P680에서 발생한 전자가 전자전달계 [Pheo(pheophytin) → Q<sub>A</sub> → Q<sub>B</sub> → cyt b6 complex → PC(plastocyanin)]를 통해 제1광계의 반응중심체 P700에 도달하고 P700에서 발생한 전자가 A0, A1(phyloquinone, vitamin K), 철-황단백질(Fe-S protein)를 거쳐 Fd(ferredoxin)에 전달된 후 NADP reductase가 NADP<sup>+</sup>를 NADPH로 환원시키게 된다. 이러한 과정에서 산소를 만들어 내고, 또한 양성자도 만들어 지는데 이 양성자는 양성자농도경사를 형성하여 ATP합성효소에 의해 ATP가 생성된다(지난 칼럼⑨ 및 ⑩참조). 이 과정은 빛이 연관되어 ATP가 생산되므로 광인산화(photophosphorylation)라고 한다.

### 1.4 제2광계(PS II)의 전자전달을 저해하는 체초체

Triazinone계 (ametryne, atrazine 등), triazinone계 (hexazinone, metribuzin 등), triazolinone계 (amicarbazone), uracil계 (bromaci, lenacil, terbacil 등), pyridazinone계 (pyrazon, chloridazon 등), urea계 (diuron, linuron 등), amide계 (propanil 등), nitrile계 (bromoxynil, isoxynil), benzothiadiazinone계 (bentazon), phenyl-pyridazone계 (pyridate 등) 제초제들은 제2광계의 단백질의 하나인 D1 단백질의 QB 결합점에 결합하여 P680에서 발생한 전자가 QB로 전달되지 못하도록 한다. 이렇게 되면 높은 에너지의 삼중항엽록소가 생성되고 이것은 산소와 반응하여 활성산소(반응성이 강한 산소)인 일중항산소( $^1O_2$ )를 발생시킨다. 이 삼중항엽록소와  $^1O_2$ 에 의해 지질과산화 발생하여 thylakoid막 등이 파괴되어 잡초가 죽게 된다.

### 1.5 제1광계(PS I)의 전자전달을 저해하는 제초제

Bipyridylum계인 paraquat, diquat 등이 있다. paraquat를 예로 든다면 paraquat는 제1광계의 철-황단백질로부터 Fd로 전달되는 전자를 취해서 전자전달을 차단하고 자신은 free radical로 환원된다. 반응성이 강한 free radical이 산소와 반응하면서 활성산소인 superoxide ( $O_2^- \cdot$ ), 과산화수소 ( $H_2O_2$ ), hydroxyl radical ( $OH \cdot$ ) 등이 발생하고 hydroxyl radical이 지질과산화를 일으켜 thylakoid막 등이 파괴되어 잡초가 죽게 된다(그림 2).

@살초작용을 하는 활성산소( $^1O_2$ ,  $O_2^- \cdot$ ,  $H_2O_2$ ,  $OH \cdot$ )는 광합성이나 생물체의 여러 가지 정상적인 생화학 반응에서도 자연적으로 일

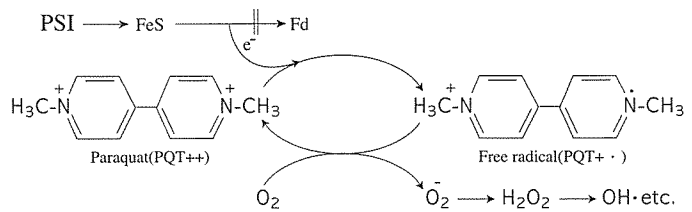


그림 2. 제초제 paraquat의 작용 기작

정량이 생성되나 생물체내에는 활성산소를 제거하는 소거제(scavenger) 및 항산화제(antioxidants)가 존재하여 제거하기 때문에 생물이 해를 입지 않고 정상적으로 살 수 있다. 하지만 위와 같이 광합성에 작용하는 제초제에 의해 활성산소가 대량 발생하여 잡초 자체가 갖고 있는 활성산소 제거능력의 한계를 넘으면 잡초는 죽게 된다.

## 2. 에너지 대사과정을 교란하는 제초작용

에너지대사과정과 관련된 제초제는 관련 살충제, 살비제 및 살균제의 경우와는 다르게 -SH 효소(단백질)의 저해 작용보다는 ATP 생성을 주로 저해한다. 잡초의 ATP 생성은 광합성 과정에서도 이루어지나 세포호흡(에너지 대사)에 의해서 효율적으로 생성된다. 이 세포호흡에 의한 ATP 생성 과정은 잡초 뿐 만 아니라 다른 생물에서도 공통적이다(칼럼⑨ 및 ⑩참조). Dinoseb, dinoterb, DNOC와 같은 dinitrophenol계 제초제는 살충제, 살비제 및 살균제 작용기작에서 설명한 바와 같이 양성자 농도경사를 파괴하는 uncoupler(脫共役劑)로 작용하며 ATP 생산을 저해한다. 즉 ATP를 생산하는 광합성의 광인산화 과정 및 에너지대사과정의 산화적인산화과정을 저해한다. Y