

▲ **그림 10.15** 화학삼투는 전자전달사슬과 ATP 합성을 연결시킨다. ① 해당과정과 시트르산 회로에서 생성된 NADH와 FADH<sub>2</sub>는 음식에서 추출된 고에너지전자들을 미토콘드리아 내막에 있는 전자전달사슬로 운반한다. 금속 화살표는 전자들의 수송을 추적하고 있는데, 이 전자들은 최종적으로 사슬의 “바닥”에 있는 산소로 넘겨져 물을 생성한다. 대부분의 전자 운반체들은 4개의 복합체들로 묶인다(I~IV). 2개의 이동성 운반체들은 유비퀴논(Q)과 사이토크롬 c (Cyt c)는 막을 따라서 빠르게 이동하

여 커다란 복합체들 사이로 전자들을 운반한다. 복합체들이 전자들을 받았다가 내주면서 미토콘드리아 기질에서 막사이 공간으로 수소이온(양성자)을 퍼낸다. (원핵생물에서 양성자는 원형질막의 바깥 공간으로 펌프된다.) FADH<sub>2</sub>는 전자들을 복합체 II로 전달하기 때문에 NADH에 의해서 막공간으로 펌프되는 양성자의 수보다 더 적음을 알아야 한다. 원래 음식에 저장되어 있던 화학에너지는 막을 가로지르는 수소이온의 이동력(proton-motive force), 즉 H<sup>+</sup> 기울기로 변환된다.

② 화학삼투 동안 수소이온들은 막에 있는 ATP 합성효소를 통해 기울기에 따라 미토콘드리아 기질로 되돌아 흐른다. ATP 합성효소는 ADP를 인산화하여 ATP를 합성하기 위해서 수소이온의 이동력을 사용한다. 전자전달과 화학삼투가 산화적 인산화를 구성한다.

**WHAT IF?** 복합체 IV가 작동하지 않으면 화학삼투는 ATP를 생산하는가? 그렇다면 합성률은 어떻게 달라지는가?

황에서 ATP 합성효소는 농도기울기에 역행하여 양성자를 펌프하기 위해서 ATP를 가수분해하기보다는 ATP 합성을 위해서 이미 존재하고 있는 양성자 기울기에 담겨 있는 에너지를 소모한다. ATP 합성효소를 위한 추진력은 미토콘드리아 내막을 사이에 두고 존재하는 H<sup>+</sup> 농도의 차이이다. (pH는 H<sup>+</sup> 농도의 척도이기 때문에 이러한 기울기를 pH의 차이로 생각할 수 있다.) 막을 사이에 둔 수소이온 기울기 형태로 저장된 이러한 에너지는 ATP 합성과 같은 세포의 일을 추진하기 위해서 사용되는데, 이 과정을 **화학삼투(chemiosmosis; 그리스어로 osmos는 ‘밀다’의 의미임)**라 한다. 물수송을 배울 때 삼투(osmosis)라는 말을 사용했지만 여기에서 삼투는 막을 관통하는 H<sup>+</sup>의 흐름을 의미한다.

과학자들은 ATP 합성효소의 구조를 연구함으로써 이 커다란 효소를 통한 H<sup>+</sup>의 흐름이 어떻게 ATP 생성을 추진하는지 알 수 있게 되었다. ATP 합성효소는 각각 여러 개의 폴리펩타이드로 구성된, 4개의 주요 부분을 가지는 여러 소단위들의 복합체이다. 양성자들은 그 부분 중 하나(rotor, 회전자)에 결합하여 ADP와 무기인산으로부터 ATP를 촉매하는 방법으로 ATP 합성효소를 회전시키게 한다. 양성자의 흐름은 물레방아를 돌리는 시냇물과 같이 작용한다.

미토콘드리아 내막 또는 원핵세포의 원형질막은 ATP 합성효소 복합체에 의한 ATP 생성을 위해서 필요한 H<sup>+</sup> 기울기를 어떻게 형성하고 유지하는가? H<sup>+</sup> 기울기를 확립하는 것은 미토콘드



효소(phosphofructokinase, 그림 10.9)이다. 이것은 기질을 해당과정 안으로 비가역적으로 들어가게 하는 첫 번째 단계이다. 이 단계의 속도를 조절함으로써 세포는 전체 이화작용 과정을 빠르게 하거나 느리게 할 수 있다. 따라서 인산과당인산화효소를 호흡의 속도 조절자(페이스메이커, pacemaker)라고 한다.

인산과당인산화효소는 특정한 억제물질이나 활성물질에 대한 결합자리를 가지고 있는 다른 자리 입체성(allosteric) 효소이다. 이 효소는 ATP에 의하여 억제되고 AMP(아데노신 일인산, adenosine monophosphate)에 의하여 활성화된다. 세포에서 AMP는 ADP로부터 유래한다. 세포의 일에 의해 ATP가 ADP나 AMP로 전환되는 속도가 ATP 생성속도보다 더 빠르다면 이 효소는 다시 활성화된다. 인산과당인산화효소는 또한 시트르산 회로의 첫 번째 생성물인 시트르산에 민감하다. 만약 시트르산이 미토콘드리아 내에 축적되면 축적된 시트르산 일부가 세포질로 빠져나가 인산과당인산화효소를 억제한다. 이 기작은 해당과정 속도와 시트르산 회로 속도를 맞추어 준다. 시트르산이 축적되면 해당과정이 느려지고 시트르산 회로에 제공되는 아세틸기가 감소한다. 보다 많은 ATP에 대한 요구 또는 동화작용에 필요한 시트르산 회로의 중간산물에 대한 요구 때문에 시트르산 소모가 증가하게 되면 해당과정이 가속화되어 시트르산을 보충한다. 해당과정과 시트르산 회로를 촉매하는 효소들의 조절을 통해 물질

대사 균형이 이루어진다. 세포는 그들의 물질대사에 있어서 경제적으로 시기적절하게 반응하고 있다.

세포호흡과 물질대사경로는 생명체에서 중심적 중요성을 지니고 있다. 세포호흡을 생태계에서의 에너지 흐름과 화학물질 순환에 대한 전반적인 맥락으로 연결시키는 그림 10.2를 다시 한번 살펴보자. 우리를 살아 있게 하는 에너지는 세포호흡에 의하여 방출되지만 생성되지는 않는다. 우리는 광합성에 의하여 음식에 저장된 에너지를 취하고 있다. 다음 장에서는 광합성이 어떻게 빛을 포획하여 화학에너지로 전환시키는지에 대해서 배울 것이다.

## 개념 확인 문제 10.6

1. **MAKE CONNECTIONS** 지방(그림 5.9)과 탄수화물(그림 5.3)의 구조를 비교해 보라. 그들의 구조에서 어떤 특징이 지방을 보다 좋은 연료로 만드는가?
2. 어떤 조건에서 신체는 지방 분자를 합성하는가?
3. **WHAT IF?** 산소와 ATP의 공급이 소모된 근육세포에서는 어떤 일이 일어나는가? (그림 10.18, 10.20 참조)
4. **WHAT IF?** 격렬한 운동 중 근육세포는 화학에너지의 주요 원천으로 지방을 사용할 수 있는가? 설명하라(그림 10.18, 10.19 참조).

정답은 부록 A 참조

# 10장 복습

## 핵심 개념의 요약

### 개념 12.1

#### 이화반응경로는 유기물질 연료를 산화시켜 에너지를 생성한다

- 세포는 포도당과 여러 유기연료를 분해해서 ATP 형태로 화학에너지를 생산한다. 발효(fermentation)는 산소를 사용하지 않는, 포도당의 부분적 분해이다. 세포호흡(cellular respiration)은 포도당의 보다 완벽한 분해이다; 유산소호흡(aerobic respiration)에서 산소는 반응물로서 사용된다. 세포는 산화환원반응을 통해서 음식 분자에 저장된 에너지를 사용하는데, 산화환원반응(redox reaction)에서 전자들은 한 물질에서 다른 물질로 부분적으로 또는 완전히 이동한다. 산화(oxidation)는 한 물질로부터 전자의 상실인 반면, 환원(reduction)은 다른 물질에서 전자의 획득이다.
- 산소호흡 동안 포도당( $C_6H_{12}O_6$ )은  $CO_2$ 로 산화되고  $O_2$ 는  $H_2O$ 로 환원된다. 포도당이나 다른 유기화합물에서 산소로의 전자 이동 동안 전자들은 위치에너지를 잃는다. 전자들이 먼저  $NAD^+$ 로 이동하여  $NAD^+$ 가 NADH로 환원되고, 차례로 전자들은 NADH로부터 전자전달사슬(electron transport chain)로 이동한다. 전자들은 전자전달사슬에서  $O_2$ 로 이동하면서 에너지 방출 단계들을 수행한다. 이때 방출된 에너지

는 ATP를 합성하기 위해서 사용된다.

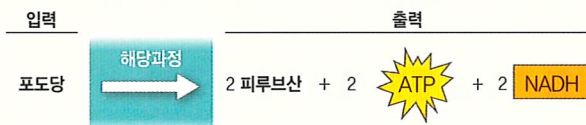
- 산소호흡은 세 가지 단계로 일어난다: (1) 해당과정(glycolysis), (2) 피루브산 산화와 시트르산 회로(citric acid cycle), (3) 산화적 인산화(oxidative phosphorylation; 전자전달과 화학삼투).

? ATP를 합성하는 세포호흡의 두 과정—산화적 인산화와 기질수준 인산화—의 차이를 기술하라.

### 개념 10.2

#### 해당과정은 포도당을 피루브산으로 산화시켜 화학에너지를 수확한다

- 해당과정(“당조개기”)은 포도당을 2분자의 피루브산으로 분해시키는 일련의 반응으로 포도당 1분자당 2분자의 ATP와 2분자의 NADH를 생성한다. 피루브산은 나중에 시트르산 회로로 들어간다.



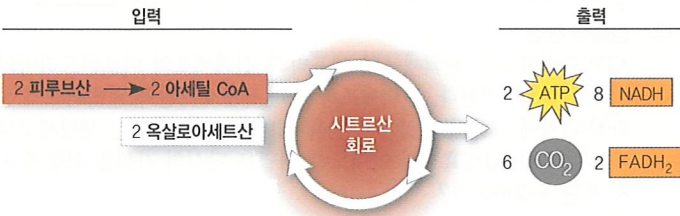
? 해당과정에서 ATP와 NADH 형성을 위한 에너지 원천은 무엇인가?



## 개념 10.3

피루브산 산화 후 시트르산 회로는 에너지 생성을 위하여 유기물질의 산화를 마무리 짓도록 한다

- 진핵세포에서 피루브산은 미토콘드리아로 들어가서 아세틸 CoA(acetyl CoA)로 전환된다. 이때 아세틸 CoA는 시트르산 회로에서 좀 더 산화된다.

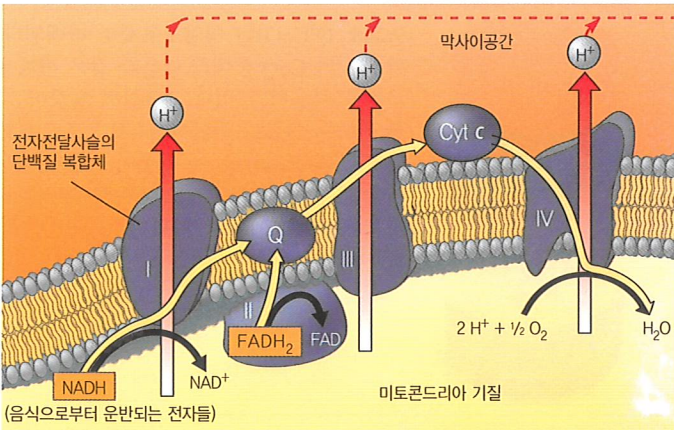


? 세포호흡 동안 어떤 분자 생성물이 포도당이 완전히 산화되었음을 나타내는가?

## 개념 10.4

산화적 인산화 과정에서 화학삼투를 통하여 전자전달과 ATP 합성이 짝지어진다

- NADH와 FADH<sub>2</sub>는 전자들을 전자전달사슬로 넘겨준다. 전자들이 사슬 아래로 떨어지면서 에너지 방출 단계들에서 에너지를 잃는다. 최종적으로 전자들은 O<sub>2</sub>로 넘어가서 O<sub>2</sub>를 H<sub>2</sub>O로 환원시킨다.



- 전자전달사슬의 몇 단계에서 H<sup>+</sup>가 미토콘드리아 기질에서 막사이공간으로(진핵세포에서) 이동하여 양성자 구동력(proton-motive force; H<sup>+</sup> 기울기)으로서 에너지를 저장한다. H<sup>+</sup>가 ATP 합성효소(ATP synthase)를 통해서 기질로 다시 확산될 때 H<sup>+</sup>의 통과는 화학삼투(chemiosmosis)라고 하는 과정인 ADP의 인산화를 추진시킨다.
- 세포호흡 동안 포도당 분자에 저장된 에너지의 약 34%는 ATP로 전환되는데, 최대 약 32분자의 ATP를 생산한다.

? ATP 합성효소가 ATP를 생산하는 기전을 간략하게 설명하라. ATP 합성효소가 발견되는 세 장소를 나열하라.

## 개념 10.5

발효와 무기호흡은 세포가 산소 없이도 ATP를 생성하도록 한다

- 산소가 있건 없건 상관없이 해당과정은 기질수준 인산화로 2분자의 ATP를 생산한다. 무산소 조건에서 무산소호흡(무기호흡) 또는 발효가 일어난다. 무산소호흡에서 전자전달사슬은 산소 이외의 최종 전자수용체를 가지고 있다. 발효에서 전자들은 NADH로부터 피루브산 또는 피루브산 유도체로 전달되어 더 많은 포도당을 산화하기 위해 필요한 NAD<sup>+</sup>를 재생시킨다. 발효의 두 가지 일반적인 유형은 알코올발효(alcohol fermentation)와 젖산발효(lactic acid fermentation)이다.
- 발효와 무산소호흡 또는 산소호흡은 포도당을 산화하기 위해서 해당과정을 사용하지만 최종 전자수용체가 다르고 전자운반사슬이 사용되느냐(호흡) 사용되지 않느냐(발효)에 따라서 다르다. 호흡은 보다 많은 ATP를 생성한다; 최종 전자수용체가 O<sub>2</sub>인 산소호흡은 발효에 비해서 약 16배의 ATP를 더 생산한다.
- 해당과정은 거의 모든 생명체에서 일어나기 때문에 아마도 대기 중에 O<sub>2</sub>가 생기기 전에 있었던 고생 원핵생물로부터 진화한 것 같다.

? 발효와 무산소호흡 중 어떤 과정이 더 많은 ATP를 생산하는가? 설명하라.

## 개념 10.6

해당과정과 시트르산 회로는 다양한 물질대사경로들과 연결되어 있다

- 이화작용경로는 다양한 유기분자들로부터 전자를 받아서 세포호흡 과정으로 넘겨준다. 많은 탄수화물들은 포도당으로 전환된 후 해당과정으로 들어갈 수 있다. 단백질의 아미노산은 산화되기 전에 탈아미노화된다. 지방의 지방산은 베타 산화(beta oxidation)가 되어 2 탄소 분해물이 되어 아세틸 CoA로서 시트르산 회로로 들어간다. 동화작용경로는 음식의 작은 분자들을 직접 사용하거나, 해당과정이나 시트르산 회로의 중간산물을 이용하여 다른 물질을 만든다.
- 세포호흡은 해당과정과 시트르산 회로의 핵심단계에 작용하는 다른 자리 억제성 효소에 의하여 조절된다.

? 해당과정과 시트르산 회로의 이화작용경로가 한 세포의 물질대사과정의 동화작용경로와 어떻게 만나는지 설명하라.

## 생각해 보자

### 수준 1: 지식/이해

- 산화적 인산화 동안 ATP 합성효소에 의해서 ATP 합성을 추진시키는 즉각적인 에너지 원천은 무엇인가?
  - 포도당과 다른 유기화합물의 산화
  - 전자전달사슬에서 전자 흐름
  - 농도기울기에 따른 H<sup>+</sup> 이동
  - ADP로의 인산기의 이동
- 한 분자의 포도당에 대한 발효와 세포호흡에서 공통적인 물질대사 경로는 무엇인가?
  - 시트르산 회로
  - 전자전달사슬
  - 해당과정
  - 피루브산에서 젖산으로의 환원
- 산소호흡의 산화적 인산화에서 작용하는 전자전달사슬의 최종 전자수용체는?
  - 산소
  - 물
  - NAD<sup>+</sup>
  - 피루브산



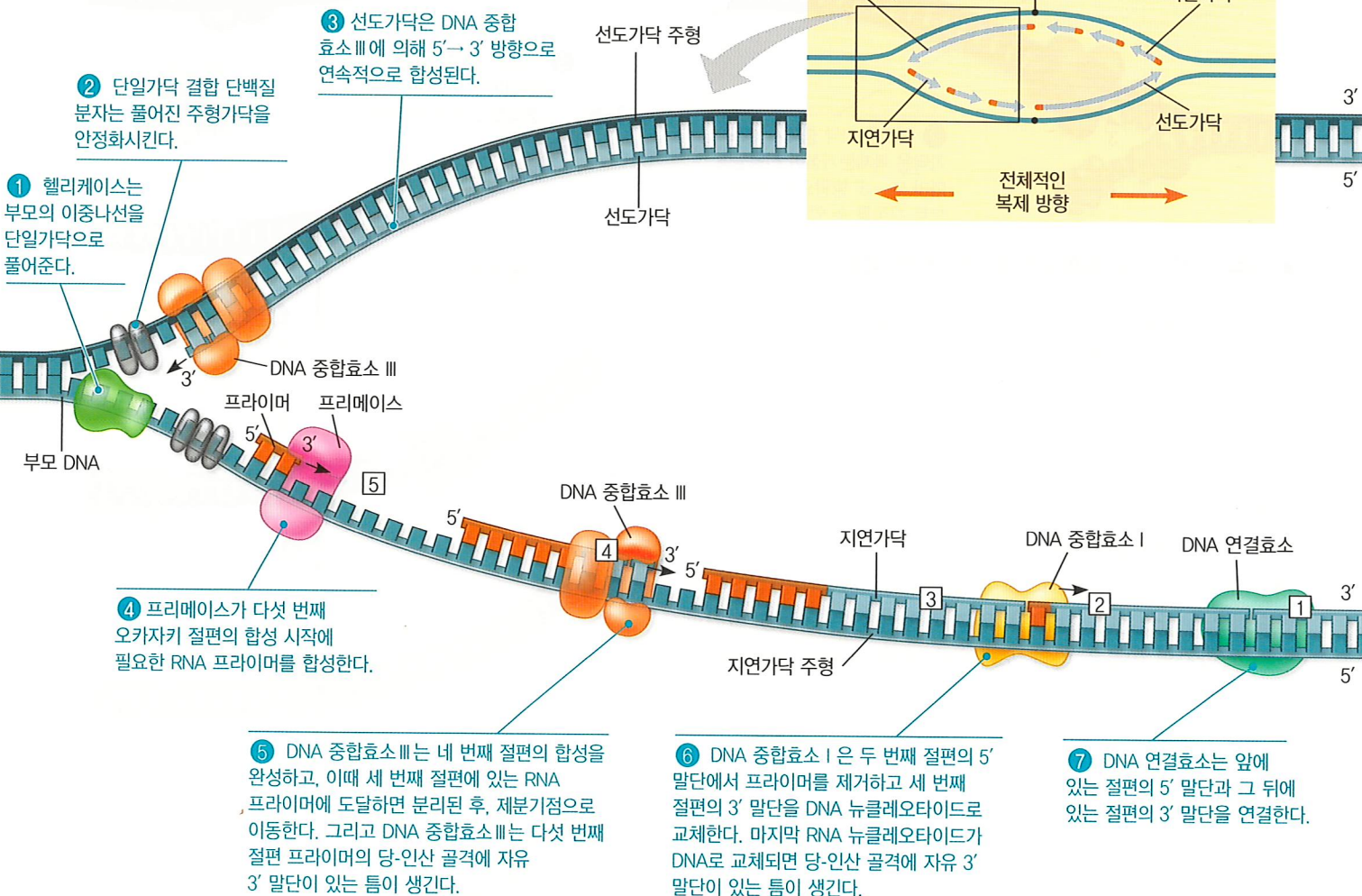
에서는 각 오카자키 절편마다 프라이머가 필요하다(④ 과정까지). DNA 중합효소 III가 오카자키 절편(과정 ②~④)을 형성한 후, 또 다른 중합효소인 DNA 중합효소 I (DNA pol I)은 인접한 프라이머의 RNA 뉴클레오타이드를 DNA 뉴클레오타이드(과정 ⑤)로 대체한다. 그러나 DNA 중합효소 I은 이와 같은 대체 DNA 절편 마지막 뉴클레오타이드를 그 다음에 있는 오카자키 절편의 첫 DNA 뉴클레오타이드와 연결할 수 없다. 또 다른 효소 DNA 연결효소(DNA ligase)는 오카자키 절편 사이에 생긴 틈을 연결하여 완전한 단일가닥의 새로운 DNA 가닥을 형성하도록 한다(과정 ⑥).

그림 16.17과 표 16.1은 DNA 복제를 요약한 것이다. 진도를 나가기 전에 더 주의 깊게 공부하자.

## DNA 복제 복합체

DNA 복제에 대한 전통적인 모형은 DNA 중합효소를 철도선로(DNA)를 따라 움직이는 기관차로 묘사되었지만 이러한 모형은

두 가지의 중요한 사실을 설명할 수 없는 단점이 있다. 첫 번째, DNA 복제에 관여하는 다양한 단백질들은 하나의 커다란 “DNA 복제기계” 복합체를 형성한다는 것이다. 많은 단백질-단백질 결합에 의한 DNA 복제기계 복합체의 형성은 복제효율성을 증가시킨다. 예를 들어, 프리메이스는 여러 단백질들과 접촉되어 있을 때 분자 브레이크 역할을 하여 복제 과정을 더 느리게 진행하도록 한다. 이것은 프라이머가 잘 위치할 수 있도록 하고 선도가닥이나 지연가닥에서 복제 속도를 조절할 수 있는 여유를 준다. 두 번째로 DNA 복제기계 복합체는 복제 과정 동안 움직이지 않으며 오히려 DNA가 DNA 복제기계 복합체를 통과한다고 할 수 있다. DNA 복제기계 복합체는 진핵생물의 핵 내부에 뻗어 있는 선형구조물인 핵구조체에 부착되어 있는 듯하다. 실험적 증거는 각 주형가닥에 한 개씩 있는 두 개의 DNA 중합효소 분자가 부

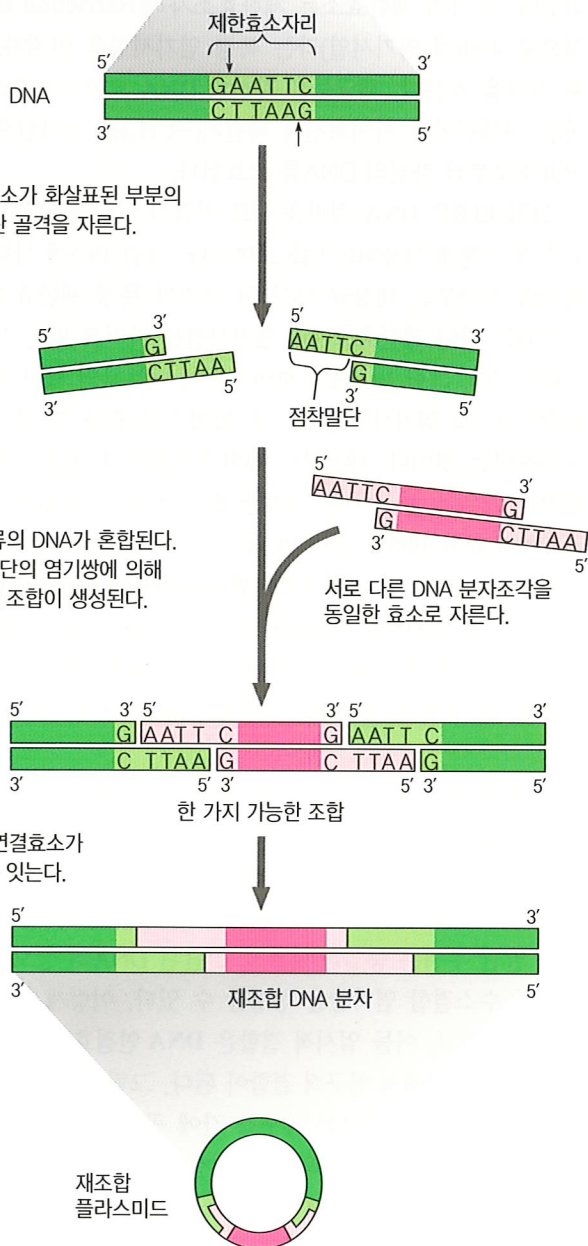


▲ 그림 16.17 세균 DNA 복제의 요약. 이 세부 그림은 오른쪽 위에 그려진 개요에서 보이는 복제기포의 왼쪽 복제분기점을 보여준다. 개요 그림에서

완성된 각각의 딸가닥을 보면, 선도가닥에서 딸가닥의 절반이 합성되고 지연가닥에서 절반이 합성되는 것을 볼 수 있다.

**DRAW IT** 오카자키 절편들에 적절한 숫자를 기입하면서 복제기포의 오른쪽 복제분기점을 보여주는 비슷한 그림을 그려라.





▲ 그림 19.6 제한효소와 DNA 연결효소를 사용해서 재조합 DNA를 만들기 여기에서 보여주는 제한효소(EcoRI)는 특정한 여섯 개의 염기쌍을 제한 부위로 인식하고, 이 서열의 인산-당 구조에 엇갈린 절단을 만들어 점착말단들을 가진 절편을 형성한다. 상보적인 점착말단들을 가진 외부 DNA 절편은 플라스미드의 말단과 염기쌍을 형성할 수 있다; 그 연결된 산물은 재조합 플라스미드가 된다.(또한, 플라스미드의 두 점착말단은 염기쌍을 만들 수 있고, 연결결과 원형의 비 재조합 플라스미드가 만들어 진다.)

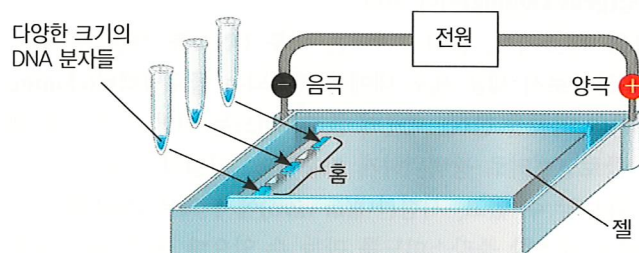
**DRAW IT** 제한효소 *Hind*III는 5'-AAGCTT-3' 염기서열을 인지하고 AA 사이를 자른다. 제한효소가 자르기 전과 후를 이중가닥 염기서열로 그려보라.

일종의 분자크기의 체로서, 중합체(polymer)로 만들어진 젤을 이용한다(그림 19.7). 젤 전기영동은 분자생물학 분야에서 DNA 염기서열 결정을 포함하여 많은 다른 기술들과 함께 융합되어 사용된다(그림 19.3).

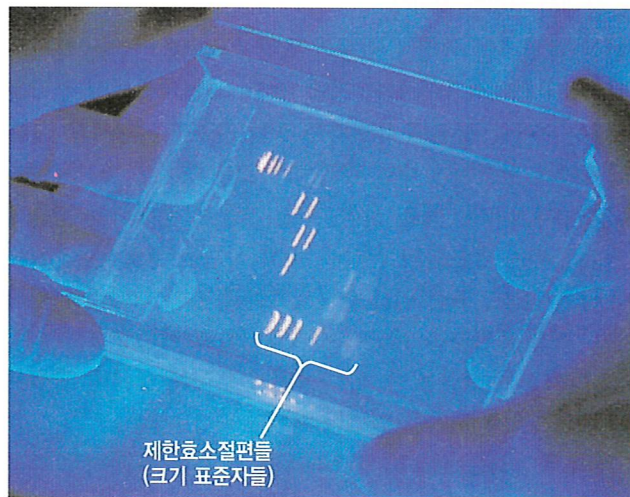
지금까지 클로닝 벡터에 대해서 상세하게 얘기했고, 이제 삽입할 목적 DNA를 생각해 보자. 클로닝할 유전자의 많은 복제물을 얻기 위한 가장 공통적인 방식은 PCR을 이용하는 것이다.

## DNA 증폭: 중합연쇄반응과 DNA 클로닝 활용

오늘날, 대부분의 과학자들은 클로닝하고자 하는 유전자나 DNA 조각의 염기서열에 대해서 이미 약간의 정보를 가지고 있



(a) 서로 다른 각 DNA 분자 혼합물 시료는 얇은 아가로스 젤 판의 한쪽 끝 근처에 있는 분리용 홈(well)에 넣는다. 젤은 작은 플라스틱 지지대에 넣고, 완충용액이 들어 있는 양쪽 끝에 전극이 있는 통에 담근다. 그 다음 음전하를 띤 DNA 분자가 플러스 전극 쪽으로 움직이도록 직류전기를 켜다.



(b) 더 짧은 분자들은 긴 것들보다 젤을 더 빠르게 통과한다. 전류가 꺼진 후에는, UV광에서 분홍 형광을 띠는 DNA 결합 염료가 첨가된다. 분홍색의 각 밴드들은 같은 길이의 수많은 DNA들을 나타내는 것이다. 이 젤의 아래쪽에 보이는 수평의 사다리꼴 밴드들은 길이를 모르는 시료들과 비교하기 위해 알고 있는 크기의 제한절편들을 모아 놓은 것이다.

▲ 그림 19.7 젤 전기영동. 중합체(polymer)로 만들어진 젤(gel)은 크기, 전하, 물리적 특성이 다른 핵산 또는 단백질 혼합물을 분리하기 위한 일종의 분자크기의 체로 작용한다. DNA 분자는 다당류인 아가로스(agarose)로 만들어진 젤에서 크기에 따라 분리된다.

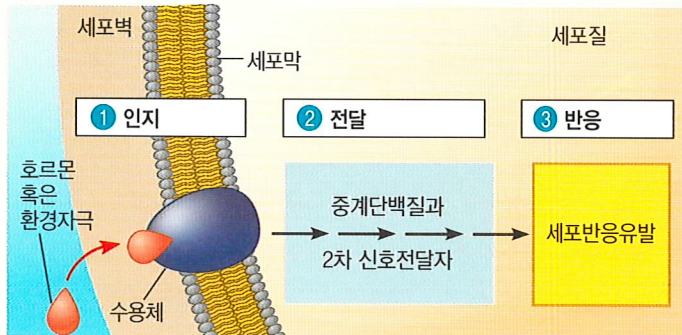


# 39 장 복습

## 핵심 개념의 요약

### 개념 39.1

신호전달경로는 신호의 인지를 반응으로 연결시켜 준다



? 신호전달경로에서 특정 효소의 활성을 증가시키는 일반적인 방법 두 가지는 무엇인가?

### 개념 39.2

식물호르몬은 식물의 생장과 발달, 그리고 자극에 대한 반응을 조절한다

- 호르몬은 세포의 분열과 신장, 분화에 영향을 미쳐 식물의 생장과 발달을 조절한다. 일부 호르몬은 환경자극에 대한 식물의 반응을 조절하기도 한다.

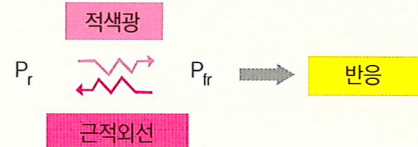
식물 호르몬	주요 반응
옥신	세포신장 촉진; 가지형성과 기관의 굴성을 조절
사이토키닌	식물세포분열 촉진; 후기 눈의 생장을 촉진; 기관의 사멸을 지연
지베렐린	줄기 신장을 촉진; 종자의 휴면종단과 저장된 양분의 이용을 도움
앱시스산	가뭄에 대한 반응으로 기공의 닫힘을 도움; 종자의 휴면을 유도
에틸렌	과일 성숙과 삼중반응을 유도
브라시노스테로이드	동물의 성호르몬과 화학적으로 유사; 세포 신장과 분열을 유도
자스몬산	초식곤충에 대한 식물의 방어를 매개; 다양한 생리적 과정을 조절
스트리고락톤	정단우성과 종자 발아, 균근과의 공생관계를 조절

? “상한 사과 하나가 같은 상자의 모든 사과를 상하게 한다”라는 오래된 격언에는 맞는 사실이 있는가? 설명하라.

### 개념 39.3

빛에 대한 반응은 식물의 생존에 매우 중요하다

- 청색광 광수용체(blue-light photoreceptor)들이 하배측의 신장과 기공개폐, 굴광성을 조절한다.
- 피토크롬(phytochrome)은 켜고 끄는 분자스위처럼 작용하고, 음지 회피반응과 많은 종류의 종자의 발아를 조절한다. 적색광은 피토크롬을 켜주고, 근적외선은 꺼준다.



- 피토크롬의 전환은 낮과 밤의 상대적인 길이(광주기)와 이에 따른 연중 시기에 대한 정보를 제공하기도 한다. 광주기성은 여러 식물 중에서 개화시기를 조절한다. 단일식물(short-day plants)이 꽃을 피우기 위해서는 특정 임계길이보다 긴 밤의 길이가 필요하다. 장일식물(long-day plants)의 경우 꽃을 피우기 위해서 특정 임계길이보다 짧은 밤의 길이가 필요하다.
- 식물 행동에서 보여지는 여러 일주기성 리듬은 내재하고 있는 생체시계에 의해서 조절받는다. 환경과 상관없이 스스로 작동하는 일주기는 약 24시간 길이나, 피토크롬에 대한 새벽과 땅거미 효과에 의해 정확히 24시간에 맞추어진다.

? 식물 생리학자들이 개화를 유발하는 움직이는 분자(화성소)가 존재할 것이라고 제안하는 이유는 무엇인가?

### 개념 39.4

식물은 빛 외에도 다양한 자극에 대해서 반응한다

- 중력에 대한 반응으로 기관이 굽는 것을 굴중성(gravitropism)이라 한다. 뿌리는 양성굴중성을 보이고 줄기는 음성굴중성을 보인다. 전분으로 채워져 있는 색소체인 평형석(statoliths)으로 인해 식물이 중력을 감지할 수 있다.
- 굴촉성(thigmotropism)은 접촉에 대한 생장반응이다. 신속한 잎의 반응은 활동전위라는 전기자극의 전달에 기인한다.
- 식물은 가뭄과 홍수, 고염분, 극한 온도 등의 여러 환경스트레스에 민감하다.

환경 자극	주요 반응
가뭄	ABA합성 촉진, 기공을 닫음으로써 수분 손실 감소
홍수	산소가 부족한 상황에서 뿌리가 생존하는 것을 도와주는 기관의 형성
염분	고농도에서도 해를 끼치지 않는 용질을 생산함으로써 삼투현상에 의한 수분 손실을 피함.
고온	열충격 단백질을 합성하여 고온에서 단백질의 변성을 줄여줌.
저온	막 유동성을 조절; 삼투현상에 의한 수분 손실 회피; 항동결 단백질 합성

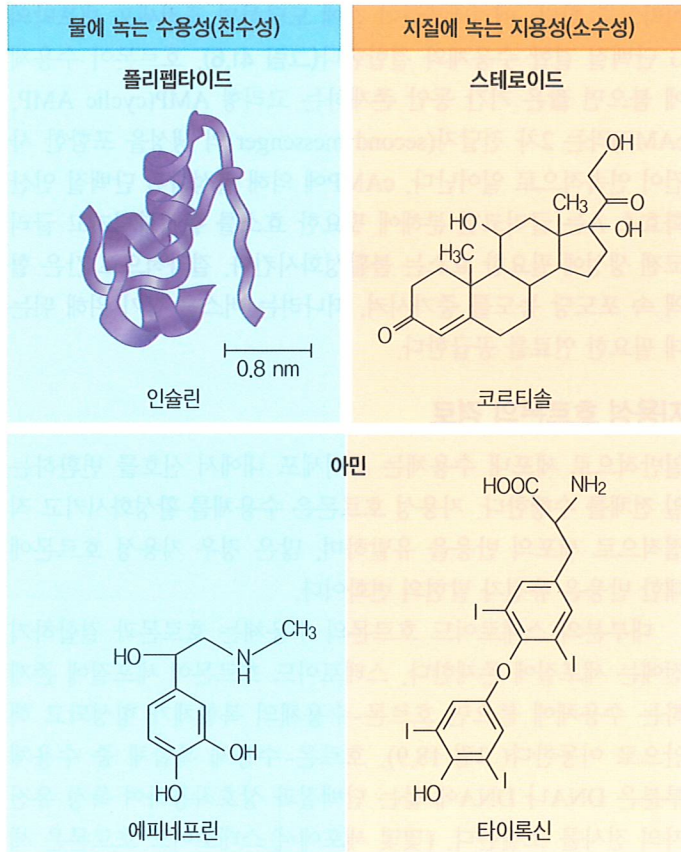
? 가뭄스트레스에 순응된 식물은 종종 동결스트레스에 대해서도 역시 잘 견딜 수 있다. 왜 그런지 이유를 들어보라.

### 개념 39.5

식물은 병원균과 포식자의 공격에 대항한다

- 과민반응(hypersensitive response)은 감염된 부위를 격리시키고, 이 부위에서 병원체와 세포들을 파괴한다. 전신성획득저항(systemic acquired resistance)은 감염부위에서 멀리 떨어진 기관에서의 일반적인 방어반응이다.





▲ 그림 41.4 호르몬들은 각각 형태와 용해도가 다르다.

**MAKE CONNECTIONS** 세포는 타이로신 아미노산으로부터 에피네프린을 합성한다(그림 5.14). 위 그림을 보고 타이로신의 α탄소에 해당하는 위치를 화살표로 표시해 보아라.

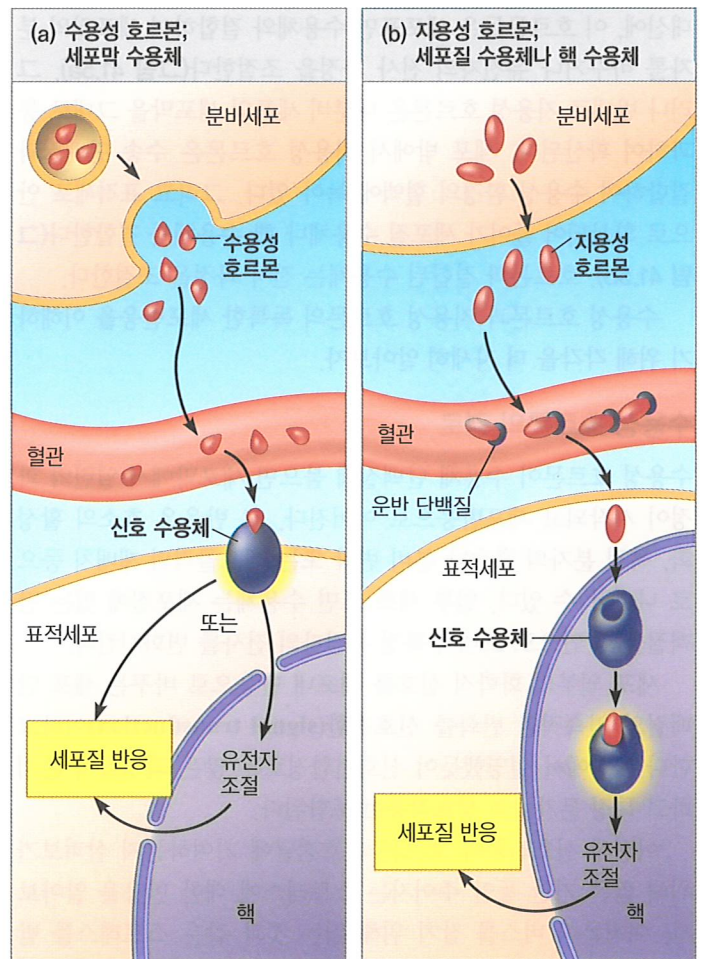
기체인 산화질소(nitric oxide, NO)는 국소 조절자이며 신경전달물질의 기능을 한다. 혈중 산소 농도가 떨어질 때 혈관 벽의 내피세포는 산화질소를 생산하여 내보낸다. 산화질소는 주변의 평활근 세포를 이완시키는 효소를 활성화시키고 그 결과 혈관이 확장되어 조직으로 피가 잘 흐르게 된다.

또한 남성의 경우에, 산화질소는 음경으로 가는 혈류량을 증가시켜 발기가 되게 함으로써 남성의 성기능이 기능하도록 한다. 비아그라(Viagra, 시트르산 실데나필)는 발기부전인 남성에게 처방되는 약으로 산화질소 반응 경로를 오래 활성화시켜 발기 상태를 지속시킨다.

### 호르몬의 화학적 종류

호르몬은 폴리펩타이드, 스테로이드, 아민 등 3가지 화학적 종류가 있다(그림 41.4). 예를 들어 폴리펩타이드 호르몬인 인슐린의 활성화 상태는 두 개의 폴리펩타이드 사슬로 구성되어 있다. 코르티솔과 같은 스테로이드 호르몬은 결합된 탄소 고리를 지닌 지방질이다. 코르티솔과 같은 스테로이드 호르몬은 네 개의 탄소 고리가 결합된 구조를 가진 지방성분이 주성분이며 모든 스

▼ 그림 41.5 호르몬의 종류에 따라 수용체의 위치도 다양하다.



**WHAT IF?** 여러분이 특정 호르몬에 의한 세포의 반응에 대해 공부하고 있고 세포에 전사를 막는 화학물질을 처리하였는데도 계속해서 호르몬에 반응하는 것을 관찰했다고 하자. 이 호르몬과 수용체에 대해 어떻게 추측할 수 있는가?

테로이드 호르몬은 스테로이드인 콜레스테롤에서 유도된다(그림 5.12). 에피네프린과 타이록신은 타이로신이나 트립토판과 같은 하나의 아미노산에서 유래하는 아민호르몬이다.

그림 41.4를 보면 호르몬은 물과 지질에 대한 용해도가 다양하다. 폴리펩타이드와 대부분의 아민 호르몬들은 수용성이고, 반면에 스테로이드 호르몬과 타이록신과 같은 많은 비극성(소수성) 호르몬은 지용성이다.

### 세포의 반응경로

수용성 신호전달분자들과 지용성 신호전달 분자들의 반응 경로 사이에 몇몇 차이점들이 존재한다. 이것에 대해 주목하고 그 중에 내분비 신호전달에 관해서 논의해보자.

세포의 호르몬 반응경로의 한 가지 차이점은 표적세포의 수용체 단백질의 위치이다. 수용성 호르몬은 세포외배출작용을 통해



분비되어 혈류를 통해 자유롭게 돌아다닌다. 그러나 지질에는 녹지 않기 때문에 표적세포의 세포막을 투과하여 확산하지 못한다. 대신에, 이 호르몬들은 세포표면 수용체와 결합하여 세포질의 분자를 바꾸거나 유전자의 전사 과정을 조절한다(그림 41.5a). 그러나 반대로 지용성 호르몬은 내분비 세포의 세포막을 그대로 통과하여 확산된다. 세포 밖에서 지용성 호르몬은 수송 단백질과 결합하여 수용성 환경의 혈액에 녹아 있다. 그리고 표적세포 안으로 확산되어 들어가 세포질 수용체나 핵 수용체와 결합한다(그림 41.5b). 호르몬과 결합된 수용체는 전사 과정을 조절한다.

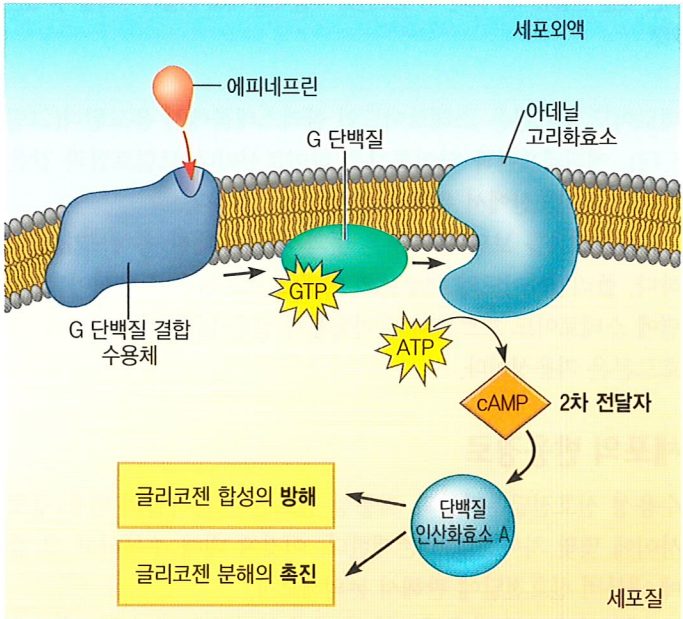
수용성 호르몬과 지용성 호르몬의 독특한 세포반응을 이해하기 위해 각각을 더 자세히 알아보자.

### 수용성 호르몬의 경로

수용성 호르몬이 수용체 단백질에 붙으면 세포막에서 일련의 과정이 시작되고 세포반응으로 이어진다. 그 반응은 효소의 활성화, 특정 분자의 흡수나 분비 변화 또는 세포골격의 재배치 등으로 나타날 수 있다. 일부 세포 표면 수용체는 세포질에 있는 단백질을 핵 안으로 보내서 특정 유전자의 전사를 변화시킨다.

세포 외부의 화학적 신호를 세포내 반응으로 바꾸는 세포 단백질의 연속적인 변화를 신호전환(signal transduction)이라고 한다. 9장에서 설명했듯이 신호전환경로는 많은 과정들이 존재하고 특정 분자들의 상호작용이 포함된다.

어떻게 신호전환이 호르몬 신호전달에 기여하는지 살펴보기 위해 짧은 기간 동안 주어지는 스트레스에 대한 반응을 알아보자. 여러분이 버스를 잡기 위해 뛰는 것과 같은 스트레스를 받는 상황일 때, 신장 위에 있는 부신은 에피네프린(epinephrine)이라는 호르몬을 분비한다. 이 호르몬은 아드레날린(adrenaline)



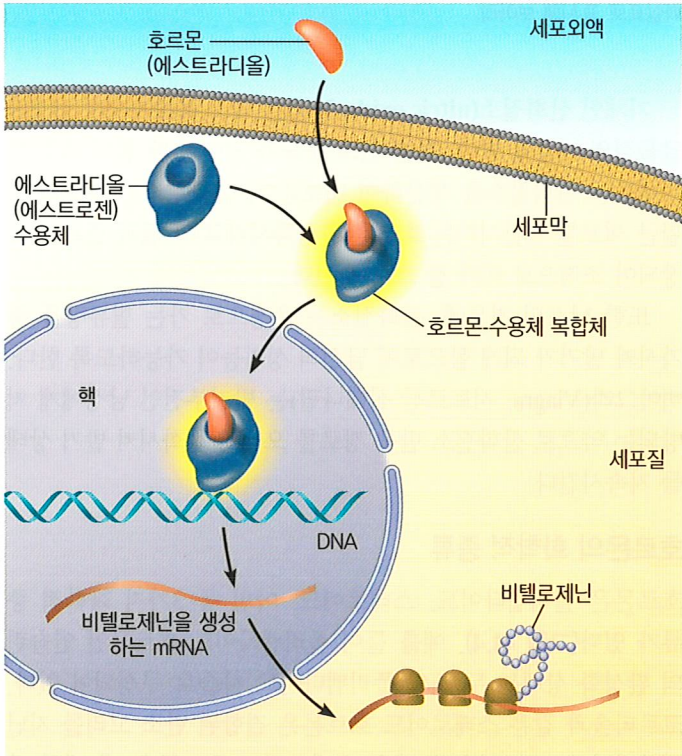
▲ 그림 41.6 세포막의 호르몬 수용체에 의해 신호전환이 촉발된다.

이라고도 한다. 에피네프린이 간에 도달하면 표적세포 세포막의 G 단백질 결합 수용체와 결합한다(그림 41.6). 호르몬이 수용체에 붙으면 짧은 기간 동안 존재하는 고리형 AMP(cyclic AMP, cAMP)라는 2차 전달자(second messenger)의 생성을 포함한 사건이 연속적으로 일어난다. cAMP에 의해 활성화된 단백질 인산화효소 A는 글리코젠 분해에 필요한 효소를 활성화시키고 글리코젠 생성에 필요한 효소는 불활성화시킨다. 결과적으로 간은 혈액 속 포도당 농도를 증가시켜, 떠나려는 버스를 잡기 위해 뛰는데 필요한 연료를 공급한다.

### 지용성 호르몬의 경로

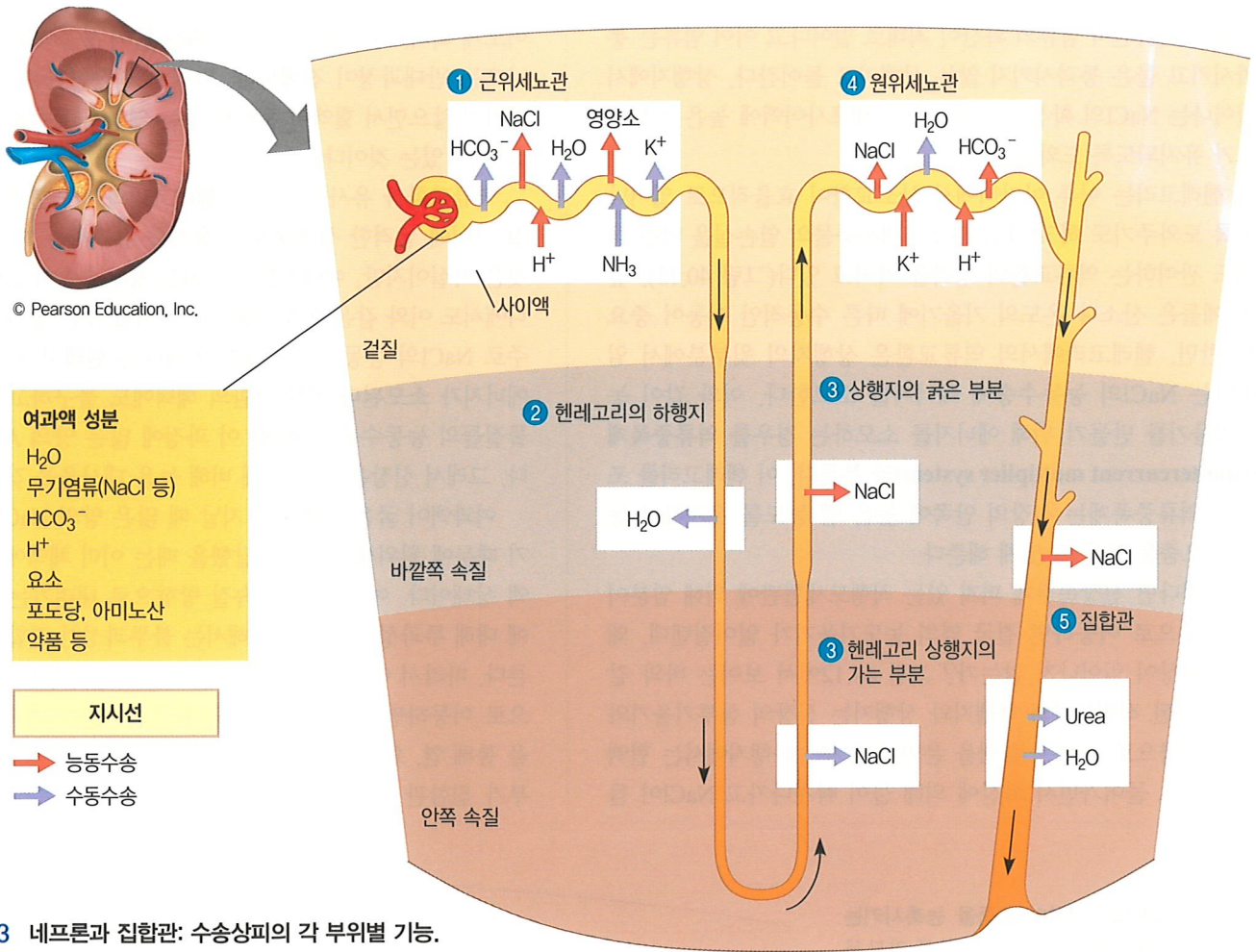
일반적으로 세포내 수용체는 표적세포 내에서 신호를 변환하는 일 전체를 수행한다. 지용성 호르몬은 수용체를 활성화시키고 직접적으로 세포의 반응을 유발하며, 많은 경우 지용성 호르몬에 대한 반응은 유전자 발현의 변화이다.

대부분의 스테로이드 호르몬의 수용체는 호르몬과 결합하기 전에는 세포질에 존재한다. 스테로이드 호르몬이 세포질에 존재하는 수용체에 붙으면 호르몬-수용체 복합체가 형성되고 핵 안으로 이동한다(그림 18.9). 호르몬-수용체 복합체 중 수용체 부분은 DNA나 DNA에 붙는 단백질과 상호작용하여 특정 유전자의 전사를 조절한다. (몇몇 세포에서 스테로이드 호르몬은 세포 표면에 위치한 다른 수용체 단백질 종류와 상호작용하여 추가적인 반응을 일으킨다.)



▲ 그림 41.7 스테로이드 호르몬은 직접적으로 유전자 발현을 조절한다.





▲ 그림 44.13 네프론과 집합관: 수송상피의 각 부위별 기능.

이 그림에서 번호가 매겨진 각 부위의 기능은 본문의 해당번호 설명을 참고하기 바람.

? 신장의 세뇨관을 둘러싸고 있는 세포 중 일부는 정상적인 부피를 유지하기 위해 작은 유기물질을 합성한다. 어느 부위에서 이런 세포를 발견할 수 있을까? 설명하라.

겉지만 집합관의 상태는 우리 몸의 삼투농도, 혈압, 그리고 혈액량의 항상성을 유지하는 호르몬들에 의해 조절된다.

## 용질의 농도기울기와 수분 보존

포유류 신장의 수분 보존 능력은 육상생활에 절대적으로 중요한 것이다. 사람의 혈액은 약 300 mOsm/L의 삼투농도이지만 신장에서는 4배 이상 농도가 높은(약 1,200 mOsm/L) 오줌을 배출할 수 있다. 어떤 동물들, 예컨대 호주의 경충쥐(hopping mice)는 9,300 mOsm/L, 즉 자신의 체액에 비해 25배 농도가 높은 오줌을 생산할 수 있다.

포유류의 신장이 고농도의 오줌을 생성할 수 있는 것은 삼투농도에 역행하여 용질을 수송하는 데 많은 양의 에너지를 소모하기 때문에 가능하다. 네프론, 특히 헨레고리는 에너지를 소모하면서 집합관에서 여과액으로부터 물을 빼앗는 데 사용되는 높은

삼투농도를 만들어 내는 작은 기구라고 할 수 있다. 삼투농도에 영향을 미치는 두 가지 용질은  $NaCl$ 과 요소이다.  $NaCl$ 은 헨레고리에 의해 속질지역에 축적되고, 요소는 집합관 말단 안쪽 속질을 지나는 지점에서 상피층을 통과하여 축적된다.

## 포유류 신장에서의 오줌농축

포유류 신장이 수분 보존 기관임을 보다 잘 이해하기 위해, 여과액의 배출경로를 따라 살펴보기로 하자. 이번에는 특히 속질겉네프론이 어떻게 헨레고리를 둘러싼 조직 내의 삼투농도 기울기를 유지하고 이를 이용하여 고농도의 오줌을 만드는지에 초점을 두고 살펴보기로 하자(그림 44.14). 처음 보우만 주머니로 나온 여과액의 삼투압은 혈액과 같다. 이제 근위세뇨관을 지나면서 많은 양의 물과 염류가 재흡수되는데, 이 경우 여과액의 양이 크게 줄어들지만 염류도 같이 빠져나가기 때문에 삼투압에는 큰 변화가 없다.

여과액이 겉질에서 속질로 넘어가면서 헨레고리의 하행지를 타고 내려가는데 이때 삼투현상에 의해 물이 빠져나가게 된다. 그 결과  $NaCl$ 을 비롯한 염들의 농도가 헨레고리의 휘어진 부분에 이르러서는 약 1,200 mOsm/L까지 높아진다. 여과액이 고리



부분을 지나면서 염류의 확산이 최대로 일어나고 이어 염류는 통과시키고 물은 통과시키지 않는 상행지로 들어간다. 상행지에서 일어나는 NaCl의 확산은 신장속질의 세포사이액에 높은 삼투농도가 유지되도록 도와준다.

헨레고리는 어류 아가미에서 산소교환이 효율적으로 일어나도록 도와주기도 하고(그림 43.21) 내온동물의 열손실을 막는 데에도 관여하는 역류교환의 성격을 가지고 있다(그림 40.13). 앞의 예들은 산소나 온도의 기울기에 따른 수동적인 이동이 중요한 반면, 헨레고리에서의 역류교환은 상행지의 윗부분에서 일어나는 NaCl의 능동수송에 에너지를 소모한다. 이와 같이 농도기울기를 만들기 위해 에너지를 소모하는 경우를 역류증폭계(countercurrent multiplier system)라 부른다. 이 헨레고리를 포함한 역류증폭계는 신장의 안쪽에 높은 염 농도를 유지하여 농축된 오줌을 만들 수 있게 해준다.

그렇다면 신장속질에 퍼져 있는 직행모세혈관에 의해 염분이 다른 곳으로 이동하면 결국 염의 농도기울기가 없어질텐데, 왜 이런 현상이 일어나지 않는가? 그림 44.12에서 보이는 바와 같이, 연결된 직행혈관의 하행지와 상행지는 신장의 삼투기울기와 반대 방향으로 흐르는 혈액을 운반한다. 즉, 하행지에서는 혈액이 속질로 들어가면서 확산에 의해 물이 빠져나가고 NaCl이 들

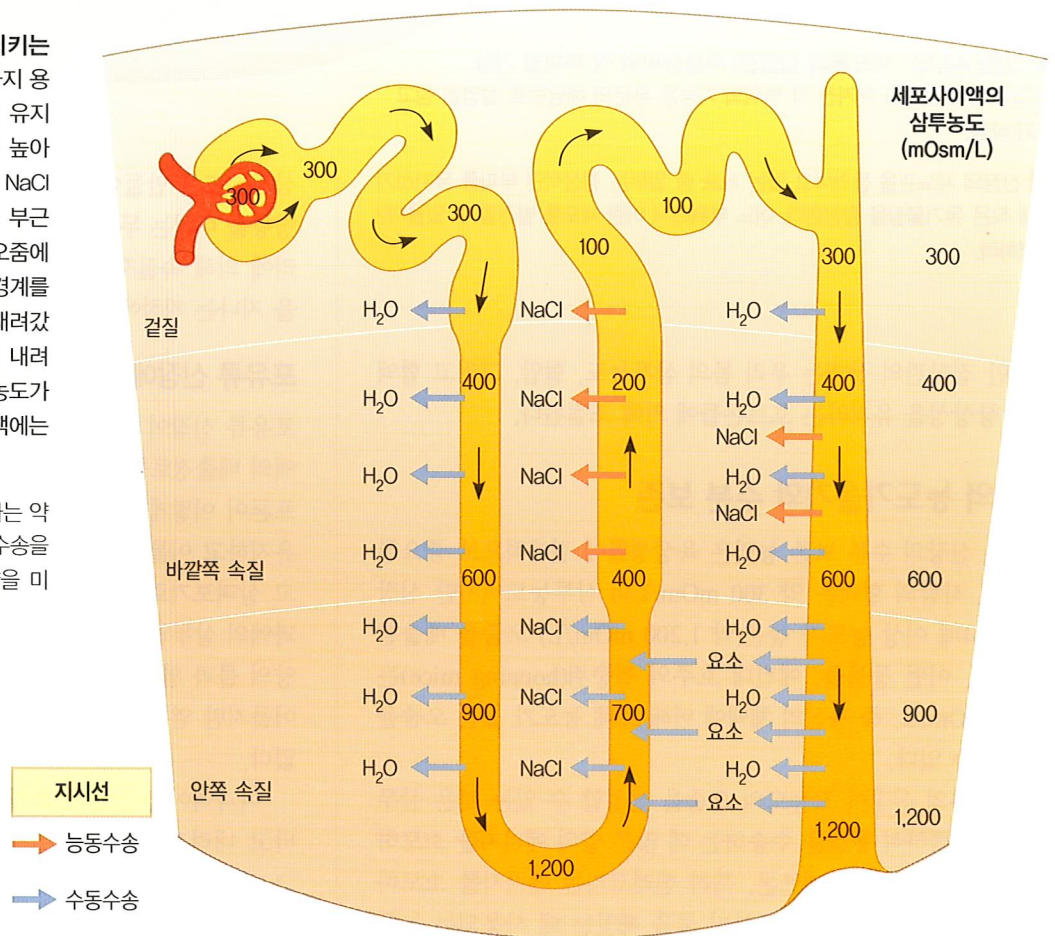
어오게 되며, 다시 겉질로 나올 때는 물이 보충되고 NaCl이 빠져나오는 반대과정이 진행된다. 따라서 직행혈관은 삼투기울기를 해치지 않으면서 혈액이 운반해 주는 영양소나 산소를 신장에 공급할 수 있는 것이다.

역류교환과 유사한 구조의 헨레고리와 직행혈관이 속질과 겉질 사이에 급격한 삼투농도 기울기를 유지하는 데 도움을 주는 것은 사실이지만, 에너지를 소모하는 능동수송이 없이는 체내 어디에서도 이와 같은 농도기울기를 유지할 수는 없다. 신장에서는 주로 NaCl의 능동수송이 많이 일어나는 헨레고리의 상행지에서 에너지가 소모된다. 역류교환의 혜택에도 불구하고 신장은(다른 물질들의 능동수송과 함께) 이 과정에 많은 양의 ATP를 소모한다. 그래서 신장은 그 무게에 비해 높은 대사율을 갖는다.

여과액이 굵은 상행지를 지날 때 많은 양의 NaCl이 재흡수되기 때문에 원위세뇨관에 도달했을 때는 이미 체액에 비해 저삼투액 상태이다. 여기서 다시 속질 방향으로 내려가는데 이때는 물에 대해 투과성이고 염에 대해서는 불투과성인 집합관을 따라 흐른다. 따라서 여과액이 겉질을 지나 높은 삼투농도의 세포사이액으로 이동하면서 삼투현상에 의해 물을 빼앗기게 된다. 이 과정을 통해 염, 요소, 그 밖에 용질들은 농축된다. 농축된 요소의 일부가 집합관 마지막 부위를 통해 빠져나가서 속질 안쪽의 높은

▶ **그림 44.14 신장이 오줌을 농축시키는 방법: 두 용질 모델.** NaCl과 요소, 이 두 가지 용질에 의해 신장 안쪽 속질의 높은 삼투압이 유지되고 있다. 헨레고리가 하행지에서는 차차 높아지고 상행지에서는 낮아지는 세포사이액의 NaCl 농도기울기를 유지해 준다. 집합관의 속질 부근에서 요소가 빠져나온다(대부분의 요소는 오줌에 남아 배설된다). 여과액은 겉질과 속질의 경계를 3회 통과하는데 처음에는 속질 방향으로 내려갔다가 올라오고 다시 집합관을 통해 아래로 내려간다. 여과액이 집합관을 통과하면서 삼투농도가 높아지는데 많은 물이 빠져나갈수록 여과액에는 요소를 비롯한 용질이 농축된다.

**WHAT IF?** 퓨로세마이드(furosemide)라는 약은 헨레고리의 상행지에서  $\text{Na}^+$ 와  $\text{Cl}^-$ 의 공동수송을 저해한다. 이 약은 오줌의 부피에 어떤 영향을 미칠까?





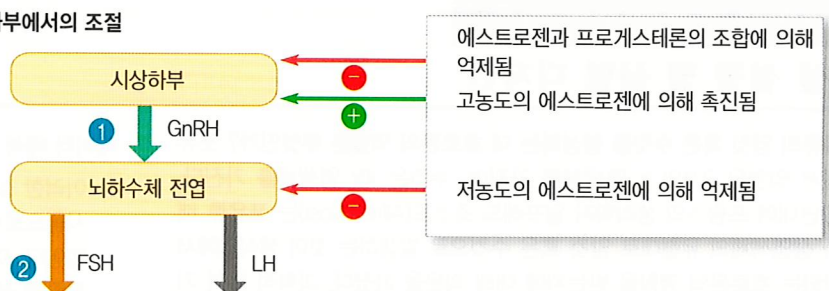
⑤ 성장하는 여포가 분비하는 에스트라디올 농도가 급격히 상승함에 따라 ⑥ FSH와 LH의 농도는 급상승한다. 낮은 농도의 에스트라디올은 뇌하수체 생식샘자극호르몬의 분비를 억제하는 반면, 높은 농도의 에스트라디올은 반대 효과를 나타낸다. 즉, 시상하부에 작용함으로써 GnRH의 분비를 증가시키고, 이에 따라 생식샘자극호르몬의 분비가 늘어난다. 높은 농도의 에스트라디올은 뇌하수체에 있는 LH 분비세포의 GnRH에 대한 민감성을 높이는 작용을 함으로써 LH 분비를 특히 더 증가시킨다.

⑦ 성숙 과정의 여포는 액체로 가득 찬 내부 공간을 만들고 매우 크게 자라 난소 표면 근처에 돌출부를 형성한다. 여포기는 LH 농도의 급상승으로부터 약 하루 뒤에 배란과 함께 종료된다. FSH와 최고 농도의 LH에 반응하여 여포와 인접한 난소의 벽이 파열되어 제2난모세포가 방출된다. 종종 배란기가 가까와지거나 혹은 배란기에 하복부에 독특한 통증이 수반되는데, 난모세포가 배출되는 난소 쪽에서 나타난다.

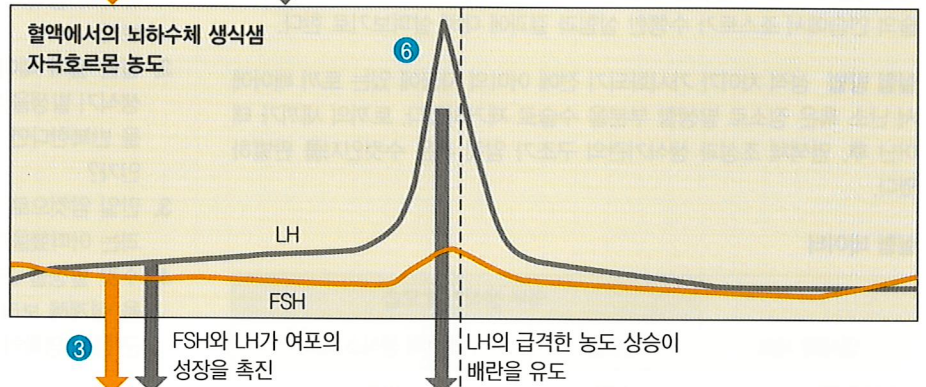
배란 후 황체기(luteal phase)가 뒤이어 나타난다. ⑧ LH는 난소에 남아 있는 여포 조직이 분비샘 구조인 황체를 형성하도록 유도한다. 지속적인 LH의 자극으로 황체는 프로게스테론과 에스트라디올을 분비하며, 이 두 호르몬의 조합은 시상하부와 뇌하수체에 음성되먹임으로 작용하여 LH와 FSH의 분비를 억제한다. 이러한 음성되먹임 작용은 임신이 이루어졌을 경우 새로운 난자가 성숙하는 것을 막는다.

만일 임신이 일어나지 않은 경우, 황체기 말기에 낮은 생식샘자극호르몬 농도로 인해 황체의 퇴화가 일어나 에스트라디올과 프로게스테론의 농도가 급격히 떨어진다. 난소호르몬의 급격한 농도 하락은 시상하부와 뇌하수체에서 음성되먹임 현상을 풀어준다. 이로 인해 뇌하수체는 난소에서 새로운 여포의 성장을 촉진하기에 충분한 FSH를 분비하기 시작하고, 다음 난소주기가 시작된다.

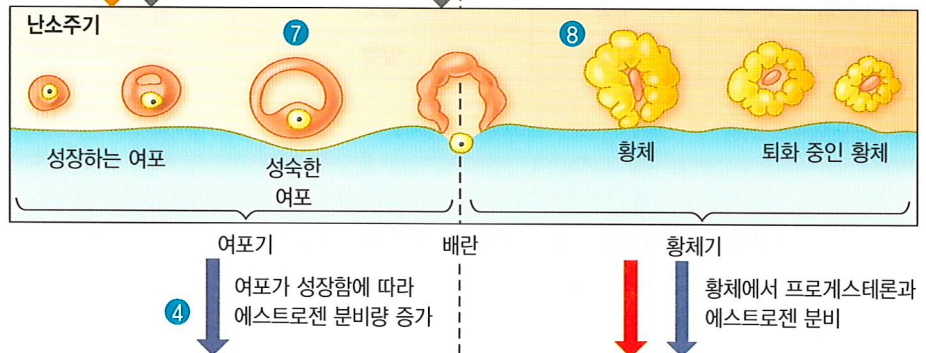
#### (a) 시상하부에서의 조절



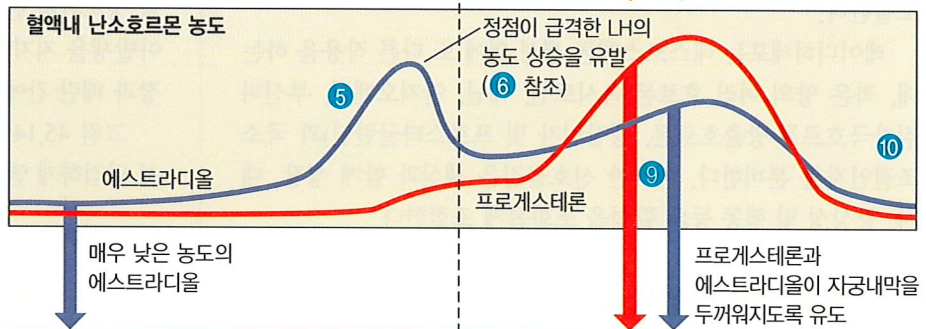
#### (b) 혈액에서의 뇌하수체 생식샘자극호르몬 농도



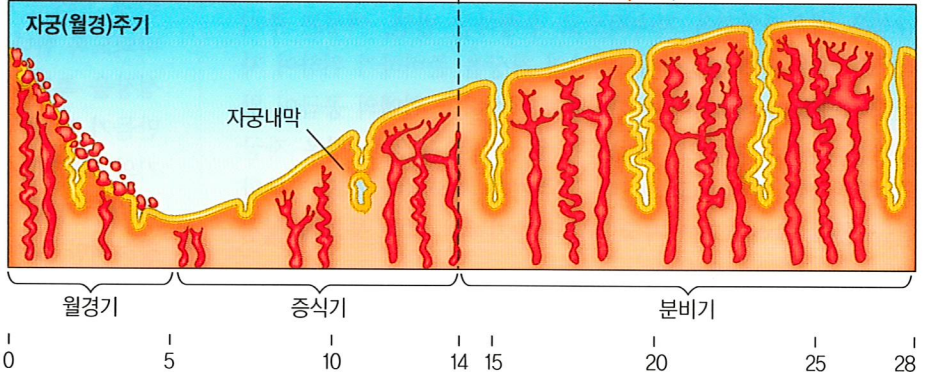
#### (c) 난소주기



#### (d) 혈액내 난소호르몬 농도



#### (e) 자궁(월경)주기



▲ 그림 45.14 여성의 생식주기. 이 그림은 어떻게 (c) 난소주기와 (e) 자궁(월경)주기가 혈중호르몬 농도 변화에 의해 조절되는지를 (a), (b), (d)에 묘사했다. 맨 아래쪽의 시간표는 (b)~(e)에 적용된다.