

# 제초제는 잡초를 어떻게 죽이나?(II)

‘잡초종류 다양 · 생리 달라’ 제초제 종류 많고 작용기작도 다양  
광합성 저해 · 대사과정 교란 · 생합성 관여 · 세포분열 작용 · 식물호르몬 작용

## 3. 생체성분의 생합성에 관여하는 제초작용

### 3.1 카로티노이드(Carotenoid)

#### 생합성에 관여하는 제초작용

##### 3.1.1 카로티노이드의 역할 및 생합성

카로티노이드는 thylakoid막에 대부분 포함되고 있고, 태양광을 흡수하는 엽록소의 주변에서 보조집광색소로서 광합성에 관여하고 있을 뿐 아니라, 일중항산소와 삼중항엽록소를 제거하여 엽록소 및 식물체를 보호하는 역할을 하고 있다. 따라서 카로티노이드의 생합성이 저해되면 강한 광조건에서 엽록소가 파괴되고 지질과산화작용이 발생해서 경엽의 녹색이 소실되어 백화증상(chlorosis)이 일어나 광합성이 불가능해지고 결국에는 죽게 된다.

카로티노이드 생합성(그림 1)을 보면 mevalonic acid(MVA)가 여러 단계의 isoprenoid 생합성 경로를 거치면서 탄소 20개로 구성된 GGPP(geranyl geranyl pyrophosphate)로 된다. 이 GGPP 2분자가 결합하여 PPPP(prephytoene pyrophosphate)를 중간물질로 거쳐 카로티노이드 전구물질인 phytoene으로 전환된다. phytoene



김정한  
서울대 농생명과학대학 교수

은 PDS(phytoene desaturase)에 의해 phytofluene으로 전환되고 여러 번의 탈포화과정을 거쳐 4개의 이중 결합이 추가되어 lycopene으로 된 후 고리화반응(cyclization)에 의해  $\beta$ -carotene으로 전환된다.

##### 3.1.2 카로티노이드의 생합성을

#### 저해하는 제초제

Piridazinone계(norflurazon, metflurazon 등), pyridinecarboxamide계(diflufenican, picolinafen) 및 관련 제초제(flurodone, beflubutamid)는 PDS를 저해하여 phytoene이 세포내에 축적되고, 카로티노이드 생합성이 저해되어 백화현상이 일어나고 죽게 된다. 기타 관련 제초제로 amitrole, clomazone, fluometuron, aclonifen 등도 카로티노이드 생합성 저해제로 알려져 있으나 자세한 저해 작용기작은 밝혀져 있지 않고, amitrole의 가능한 작용기작은 lycopene cyclase의 저해로 추측하고 있다.

## 3.2 엽록소 생합성에 관여하는 제초작용

### 3.2.1 엽록소의 역할 및 생합성

엽록소는 (칼럼12)에서 설명했듯이 광 수확기능을 가진, 광합성 과정의 중요한 색소체로서 porphyrin ring이 기본골격을 이루고 있다. 엽록소는 porphyrin 생합성 경로(그림 2)를 따라 생성되는데 glutamate로부터 생성된  $\delta$ -ALA(aminolaevulinic acid)에서 PBG(Porphobilinogen)가 합성되고 이것이 protoporphyrinogen IX(proto)로 전환된다. Proto는 protoporphyrinogen IV oxidase(PPO)에 의해 protoporphyrin IX로 되고 여기에 마그네슘이 결합된 후 여러 반응을 거쳐 엽록소가 생성된다.

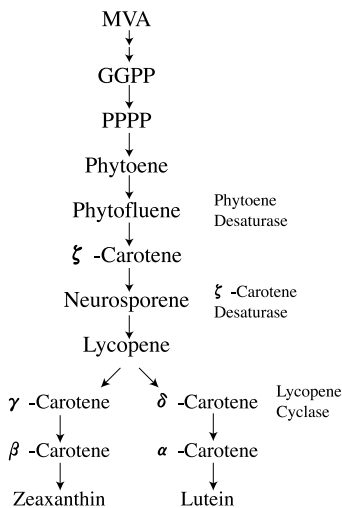


그림 1. 카로티노이드 생합성 경로

3.2.2 엽록소의 생합성을 저해하는 제초제  
Diphenyl ether(DPE)계 (acifluorfen, bifenox, oxyfluorfen) oxazolidinedione계 (pentoxazone), pyrimidindione계 (benzfendizone, butafenacil), phenylpyrazole계 (fluazolate, pyraflufen-ethyl), thiaziazole(fluthiacet-methyl, thidiazimin)

N-phenylphthalimide계(cinidon-ethyl, flumioxazin, flumiclorac-pentyl), oxadiazole계(oxadiazon, oxadiargyl), triazolone계(azafenidin, carfentrazone-ethyl, sulfentrazone), 기타(pyraclonil, profluzol flufenpyr-ethyl) 제초제들은 엽록소 생합성 과정 중에서 proto를 protoporphyrin IX로 산화시키는 효소인 PPO를 저해한다. 이렇게 되면 proto는 비효소적인 반응에 의해 자동적으로 산화되어 protoporphyrin IX이 다량 생성/축적되고 엽록소와 heme의 생합성이 중단된다. 따라서 백화증상이 일어나고, 또한 protoporphyrin IX는 강력한 감광물질이기 때문에 산소와 광의 존재 하에서 일중항산소를 생산하고 이것은 지질과산화에 의한 세포막과괴를 가져온다.

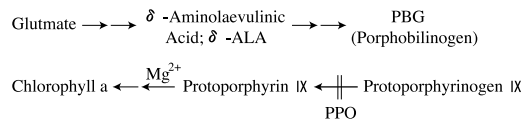


그림 2. 엽록소의 생합성 경로

### 3.3 지질(Lipid) 생합성에 관여하는 제초작용

#### 3.3.1 지질의 역할 및 생합성

식물의 지질 생합성은 주로 지방산의 생합성과 그 사슬의 연장으로 이루어진다. 200-300종류의 다양한 지방산이 식물에서 발견되며 이것들은 생화학적으로 중요한 기능을 담당하고 있다

지방산의 생합성(그림 3)은 엽록체의 stroma와 세포질에서 이루어지며 다양한 효소들이 기능을 수행하고 있다. 첫 단계로서 acetyl CoA carboxylase(ACCCase)에 의해 acetyl-CoA로부터 malonyl-CoA가 만들

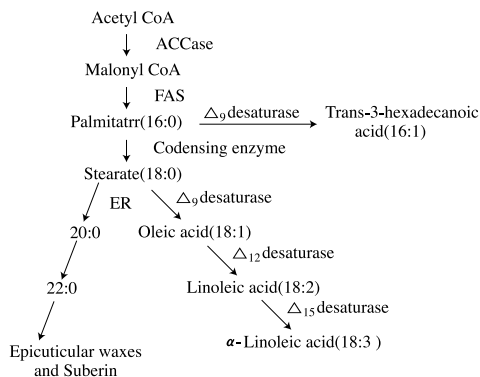


그림 3. 식물에서 지방산의 생합성 경로  
(참조: 제초제와 식물생리)

어 지고, 이것은 지방산 합성효소(FAS: Fatty acid synthase)라고 하는 효소복합체에 의해 다단계의 반응을 거치면서 palmitate(16:0)로 전환된다. 팔미트산은 불포화효소에 의해 trans- $\Delta^3$ -hexadecanoic acid(16:1)로 전환되고, 또한 중합효소(Condensing enzyme)에 의해 stearate(18:0)로 사슬이 연장된다. 이 지방산은 신장효소(ER; Elongase)에 의해 사슬이 연장되면서 VLCFA(very long chain fatty acid, 탄소수) C<sub>18</sub>)가 합성되는데 이것들은 식물체 표면 지질인 wax, suberin 등을 구성하며 식물체를 보호하는 중요한 역할을 수행한다. 다른 한편으로 stearate는 불포화효소에 의해 oleic acid(18:1), linoleic acid(18:2),  $\alpha$ -linolenic acid(18:3)등의 불포화 지방산으로 전환된다. 식물 잎의 총 지방산 중 70%이상을 차지하는  $\alpha$ -linolenic acid를 비롯한 여러 불포화 지방산 들은 엽록체 thylakoid 막의 주요 지질 성분인 MGDG(monogalactisyl di glyceride)등의 구성 성분이 된다.

### 3.3.2 지질 생합성을 저해하는 제초제

(참조: <http://www.plantprotection.org/hrac/Bindex.cfm?doc=moa2002.html>)

다양하고 복잡한 지질 생합성 과정에서 제초제가 식물의 지질 생합성을 저해하는 작용은 3가지로 분류할 수 있다.

첫번째 저해작용은 acetyl CoA에서 malonyl CoA를 합성하여 모든 지방산의 합성원료를 공급하는 역할을 갖은 acetyl CoA carboxylase(ACCase)를 저해하는 역할이다. Aryloxyphenoxypropionate계(cyhalofop-butyl, diclofop-methyl, fenoxaprop-P-ethyl, quizalofop-ethyl) 및 cyclohexanedi one계(alloxydim, butoxydim, clethodim, sethoxydim)제초제들이 여기에 속한다.

두번째 저해작용으로는 탄소수가 큰 지방산인 VLCFA의 생합성에 관련된 신장효소(Elongase)를 저해하는 제초제로서 chloroacetamide계(alachlor, butachlor, metolachlor등), acetamide계(diphenamid, napropamide, naproanilide), oxyacetamide계(flufenacet, mefenacet), tetrazolinone계(fentrazamide), 기타(anilofos, cafenstrole, piperopho) 등이 있다.

세번째 저해작용은 ACCase 저해 역할은 아니지만 지질합성을 저해하는 것으로서 아직 정확한 기작은 알려지지 않고 있다. Thiocarbamate계 (EPTC, vernolate, butylate, cycloate, triallate), phos phorodithioate계(bensulide), benzofuran계(ben furesate, ethofumesate), chloro-carbonic-acid계(TCA, dalapon, fluproa nate)등의 제초제로서 과거에는 VLCFA의 생합성 저해 제초제로 알려져 있던 것 들이다.