

# 제7장 미생물과 환경

## ( 생물지구화학적 순환 )

### 1. 서론

지구에서 광합성을 통해 생성되는 어마어마한 유기물질에 어떤 일이 일어나는지 생각해 보자. 이 유기물질은 계속 축적되지 않으며 소비되고 분해되어, 전 지구적인 탄소의 균형이 유지되는데, 이러한 균형은 세포 구성물질과 같은 생물적 형태와 이산화탄소와 같은 무생물적 형태 사이의 탄소 순환에 의해 나타난 결과이다. 생물적 형태와 무생물적 형태 사이의 순환은 탄소에 한정된 것은 아니다. 생물체를 구성하는 모든 원소는 유사한 방식으로 순환하며, 이를 **생물지구화학적 순환(biogeochemical cycle)**으로 부른다.

### 2. 가이아 가설

1970년대 초, 영국의 James Lovelock은 지구가 하나의 거대한 생명체처럼 행동한다는 **가이아 가설**을 발표하였다. Lovelock의 글을 인용하면, “살아있는 생물과 생물의 물질적 환경은 밀접하게 연결되어 있다. 이 연결 시스템은 거대한 생명체이며, 이 생명체는 진화하면서 기후와 화학작용을 스스로 조절할 수 있는 능력, 즉 새로운 특성이 나타나게 된다.” 즉, 이 가설은 생명체에게 가장 적절한 범위에서 유지되도록 지구의 물리화학적 특성이 스스로 조절된다는 것이다. 사실, 지구와 가장 근접한 행성인 금성과 화성의 대기를 비교해 보면, 지구 대기의 발달에 결정적으로 영향을 미치는 무엇인가가 있음을 알 수 있다. 가이아 가설에 따르면, 생명체의 탄생 및 존재가 그 무엇이다. 미생물의 활성화, 그리고 뒤이은 식물의 출현은 이산화탄소가 풍부한 대기를 현재의 산소가 풍부한 대기로 변화시키며, 지구 생명체에 알맞은 13°C의 평균 표면 온도를 유지할 수 있게 한다. 이산화탄소가 풍부한 최초의 지구 대기를 가정하면, 생명체가 없는 지구의 평균 표면 온도는 대략 290°C가 될 것이다.

생물지구화학적 활성이 가이아 가설과 어떠한 관련이 있는가? 지구가 46억년 전 처음 생겨났을 때에는 대기에 산소가 없었다. 유기 탄소의 형성을 매개한 최초의 반응은 과량의 자외선 유입에 의해 진행된 무생물적인 것이었다. 황화수소와 같은 환원된 무기화합물을 산화시켜 에너지를 얻고 이를 이용하여 이산화탄소로부터 유기물을 합성하는 대사능력이 나타났다. 뒤이어 광합성으로 이산화탄소를 고정하는 능력을 지닌 미생물의 발달이 있었으며, 광합성 생물의 진화는 무한한 에너지원인 태양을 개척하게 됨을 의미한다.

아프리카와 오스트레일리아에서 발견되는 층상 구조의 화석화한 **스트로마토티트(stromatolite)**는 광합성 능력이 최소한 지금부터 35억년 전에는 발달되었음을 보여준다. 유기화합물의 축적은 이를 이용하는 종속영양생물의 출현을 가져오게 되며, 탄소의 고정 및 이의 소비를 통한 재순환의 기작, 즉 탄소 순환이 가능하게 되었다. 지구 지질학적 증거는 대략 20억년 전에 광합성 미생물이 물을 이용하여 산소를 생산하는 능력을 발달시켰음을 제시한다. 이를 통해 산소가 대기에 축적되면서 해로운 자외선의 유입을 감소시키는 오존층을 탄생시켰으며, 고등한 생명체의 발달이 시작될 수 있었다.

탄소 순환의 발달과 함께 질소 순환이 나타나게 되는데, 이는 질소가 미생물 성장을 위한 제한 원소이기 때문이다. 비록 대기 중에 분자상의 질소는 풍부하지만 미생물은 기체 형태의 질소를 직접 이용할 수 없었다. 세포는 성장을 위해 유기질소화합물이나 암모늄과 같은 환원된 무기물 형태의 질소를 필요로 하였다. 따라서 초기 지구의 환원적 조건에서, 일부 생물체는 질소고정효소를 사용하여 질소를 고정하는 기작을 발달시켰다.

수십억년이라는 지질학적 시간 단위에서 보면, 생물지구화학적 활성에 따른 변화가 하나의 방향이라는 것은 분명하지만, 그 변화는 매우 천천히 일어나서 우리가 관찰할 수 있는 능력 밖이다. 또한 우리는 수십년에서 수백년의 보다 현재적인 시간 단위에서 생물지구화학적 활성을 생각해 볼 필요가 있다. 훨씬 짧은 시간 단위에서, 자연에서의 생물지구화학적 활성은 규칙적이며 순환을 한다. 한편 지구가 거대한 생명체이고 극적인 환경의 변화에 반응할 수 있다는 가정은, 인간의 활동이 오존의 고갈과 이산화탄소의 축적과 같은 대기의 예기치 않은 변화를 초래하고 있다는 것을 고려할 때 희망적인 것이다. 하지만 거대한 생명체의 반응은 수 천년에서 수 백만년에 걸쳐 매우 천천히 일어나는 것이며, 현재의 지구에 살고 있는 우리는 훨씬 짧은 시간 단위에서 인위적으로 변화시킨 환경의 변화에 대한 지구의 반응 능력을 지나치게 과신하지 않아야 될 것이다.

### 3. 탄소 순환

저장소란 탄소와 같은 원소가 모이는 곳 혹은 발생원을 말한다. 지구에는 탄소의 다양한 저장소가 있다. 가장 큰 탄소 저장소는 지각에서 찾아지는 탄산염의 암석이다. 이 저장소는 해양의 탄산염 저장소에 비해  $10^4$  정도, 대기의 이산화탄소로 존재하는 탄소 저장소에 비해서는  $10^6$  정도 더 크다. 대기의 이산화탄소와 같이 작으면서 활발하게 순환하는 저장소가 인간 활동에 의한 교란의 대상이 된다. 산업화가 시작된 이후로, 인간은 대기의 작은 탄소 저장소에 여러 영향을 미치고 있다. 화석연료의 이용과 산림의 벌채는, 고정된 유기탄소의 양을 감소시켜 대기의 이산화탄소 저장소에 더해주는 두 가지 행위이다.

대기의 이산화탄소 증가는 생각한 것만큼 크지는 않는데, 이는 해양의 탄산염 저장소가, 아래와 같은 평형 반응식을 통하여 완충액으로 역할하기 때문이다.



따라서 방출된 이산화탄소 중 일부는 해양에 의해 흡수되지만, 연간  $7 \times 10^9$  톤 정도의 이산화탄소가 여전히 대기로 순 방출되고 있다. 지난 100년여 기간동안 계속된 순 방출의 결과, 대기의 이산화탄소는 0.026%에서 0.033%로 28%의 증가를 보이고 있다. 이러한 불균형의 문제는 대기의 이산화탄소가 작은 탄소 저장소이기 때문이며, 대기 중 이산화탄소 증가의 결과는 **온실효과(greenhouse effect)**를 통하여 지구 온난화에 기여하게 된다. 온실효과는 태양으로부터 열을 흡수하는 대기의 기체가 원인이며 지구를 따뜻하게 해준다. 이 효과는 이산화탄소에 의해서만 기인하는 것은 아니며, 메탄, 염화불화탄소, 아산화질소도 온실효과에 기여한다.

## 1) 탄소 고정과 에너지 흐름

광합성은 태양의 빛에너지를 가두고 저장하게 하며, 이 과정에서 이산화탄소는 유기물로 고정된다. 광합성 생물을 **일차생산자**로도 부른다. 일차생산자가 햇빛을 가두는 효율성은 매우 낮아서, 지구에 도달하는 태양 빛에너지의 0.1% 미만이 실지 이용된다. 고정된 태양의 빛에너지는 먹이사슬을 통해 전달되며, 가두어진 에너지의 90% 이상은 호흡을 통해 소실된다. 해양은 육지보다 훨씬 낮은 생산성을 지니지만, 지구 표면의 71%를 차지하고 있어 일차생산의 주요한 공헌자이며, 해양 환경과 육상 환경은 전 지구의 일차생산에 거의 동등하게 기여한다. 식물은 육상 환경에서 우위를 점하지만, 연안을 제외한 대부분 해양 환경에서의 일차생산은 미생물이 관여한다. 즉, 미생물이 지구의 모든 일차생산에서 대략 반을 책임지고 있는 것이다.

## 2) 탄소 호흡

유기물로 고정된 이산화탄소는 동물과 종속영양 미생물에 의한 소비나 호흡에 이용된다. 호흡의 최종 산물은 이산화탄소와 새로운 세포 생체량이다. 만약 호흡이 멈춘다면 대기의 이산화탄소 저장소를 광합성에 의해 모두 사용하는데 얼마나 오래 시간이 걸릴 것인가? 사람들은 대략 30에서 300년이 걸릴 것으로 추정한다. 이것은 탄소 균형을 유지하는 데 있어 탄소 순환의 양쪽 부분, 즉 탄소 고정과 탄소 호흡 모두의 중요성을 말한다.

환경에 존재하는 일반적인 유기물과 여기에 반응하여 진화하여온 미생물의 활성을 살펴보자. 유기성 중합체, 부식토, 메탄과 같은 자연적으로 생겨나는 유기물의 운명을 이해하는 것이 중요한데, 이러한 화합물에 대응하여 진화하여온 분해 활성이 환경에 유출된 유기 오염물질에 적용할 수 있는 분해경로의 기초를 이루기 때문이다.

대표적인 유기성 중합체에는 셀룰로오스, 헤미셀룰로오스 및 리그닌이 있다. **셀룰로오스**는 식물 중합체로 지구에 가장 풍부한 중합체이다.  $\beta$ -1,4로 연결된 글루코오스 단위체를 포함하는 선형의 분자로, 각각의 분자는 1,000에서 10,000개의 단위체를 포함하여 분자량은  $1.8 \times 10^6$ 에 달한다. 셀룰로오스는 커다란 분자이며 물에도 녹지 않는다. 그러면 어떻게 미생물 세포가 그런 거대한 불용성의 분자를 미생물의 세포벽과 세포막을 통과시켜 얻는가? 그 대답은 미생물이 대안, 즉 **세포외부효소**라 불리는 효소를 만들어 방출하여 세포 밖에서 이들 효소가 중합체 분해 과정을 시작할 수 있는 전략을 발달시켜왔다는 것이다. **헤미셀룰로오스**는 셀룰로오스보다 더 이질적이며, 유론산 뿐만 아니라 다양한 6탄당과 5탄당을 포함하는 여러 단당류의 혼합체로 구성된다. 또한 중합체는 선형이 아니고 가지로 갈라진 형태이다. 헤미셀룰로오스의 분해는, 셀룰로오스보다 헤미셀룰로오스 분자가 더 이질적이기 때문에 많은 추가의 세포외부효소가 관여한다는 것을 제외하고는 셀룰로오스와 유사하다. **리그닌**을 이루는 기본 단위체는 타이로신과 페닐알라닌의 두 방향족 아미노산이다. 식물체에서 리그닌은 셀룰로오스 미세섬유를 둘러싸며 세포벽을 강하게 한다. 리그닌은 또한 식물체가 병원체에 더 저항성을 지니도록 하는데 도움을 준다. 리그닌의 생분해는 다른 유기 중합체의 분해보다 더 느리고 불완전하다. 분자의 큰 이질성은 셀룰로오스에서와 같은 특이적인 분해효소의 진화를 배제하며, 대신에 비특이적인 세포외부효소인 리그닌 과산화효소와 산화효소가 함께 사용된다.

부식질은 두 단계 과정으로 형성되는데, 유기물질이 분해되면서 반응성의 단위체가 형성되고 이러한 단위체의 일부가 자발적인 중합반응을 통해 부식질로 된다. 비록 환경으로 방출되는 유기물의 대부분은 새로운 세포 생체량과 이산화탄소를 생성하기 위해 호흡되지만, 일부는 부식질 형성에 이용된다. 부식질은 토양에 존재하는 가장 복잡한 유기 분자이며, 결과적으로 가장 안정한 유기분자이다. 부식질 잔기의 방출은 거의 대부분 리그닌 잔기의 방출에서와 유사한 방식으로 일어난다. 대부분의 토양에서 부식질의 함량은 변하지 않기 때문에 부식질의 생성속도는 분해속도와 비슷하며, 따라서 동적인 평형상태에 있는 분자로 생각된다.

**메탄**은 자연적인 화산활동을 통해 소량이 발생하기도 하지만 대부분 미생물에 의해 산소가 없는 조건에서 생성된다. 메탄은 산소가 없는 혐기성 조건에서 유기물 분해의 최종 산물이며, 석유, 천연가스 및 석탄 매장지역과 관련이 있다. 현재 상당한 양의 메탄이 에너지원의 채취와 이용에 따라 대기로 방출된다. 메탄은 지구의 탄소 순환에서 상대적으로 적은 부분을 차지하지만, 메탄은 이산화탄소와 마찬가지로 온실기체이며 지구온난화에 기여한다. 메탄은 대기로 방출되는 두 번째로 풍부한 온실기체이며, 열을 가두는 능력은 이산화탄소에 비해 22배나 더 높다.

#### 4. 질소 순환

탄소와는 달리 질소와 황과 같은 원소는 무기염류의 형태로 흡수되며 산화와 환원을 통해 순환한다. 질소 순환이 매우 흥미로운 이유는, 질소가 미생물과 식물이 가장 많이 필요로 하는 무기 영양분이기 때문이다. 질소는, 건조세포질량의 약 12% 정도를 차지하는 세포에서 네 번째로 풍부한 원소이며, 질소 순환은 미생물에 의해 매개되는 과정인 질소고정, 암모늄 산화, 동화적 질산염 환원과 이화적 질산염 환원, 암모니아화 반응, 암모늄 동화를 포함한다.

질소기체( $N_2$ )는 지구가 만들어진 이후로 대기에 축적되어 왔다. 질소기체는 화산과 열수의 분출로 인해 대기로 끊임없이 배출되며, 질소의 주요한 저장소이다. 두 번째 주요 저장소는 지각에 존재하는 결합된 교환될 수 없는 암모늄 질소이다. 지각에 결합된 질소는 이용이 불가능하고 대기의 질소기체는 생물이 이용하기 위해서는 먼저 고정되어야 하기 때문에, 이들 저장소는 활발히 순환되는 것은 아니다. 질소 고정은 에너지를 많이 필요로 하고 제한된 수의 미생물에 의해 수행되기 때문에, 질소 고정은 비교적 느린 과정이다. 질소의 작은 저장소에는 살아있는 생물자원과 죽은 유기물질에서 발견되는 유기질소, 그리고 가용성의 무기질소 염류가 포함된다. 이러한 작은 저장소들은, 질소가 환경에서 종종 제한적 영양분이기 때문에 활발히 순환하는 경향이 있다.

매년 고정된 질소기체의 약 65%가 토양 환경으로부터 나오며, 해양 환경은 질소고정의 20% 정도를 차지한다. 전체의 약 15%에 해당하는 질소 고정의 상당한 양이 화학 비료의 제조를 통해서 진행된다. 이 공정은 에너지에 의해 움직여지는 과정이어서, 비료의 가격은 화석 연료의 가격에 연동되어 있다. 비료가격이 비싸기 때문에 비료의 투입에 대한 대체 방법이 관심을 끌고 있다. 이러한 방법에는 콩과 같은 질소 고정 농작물과 옥수수처럼 질소 고정을 하지 않는 작물을 교대로 경작하는 것 등이 있다.

질소 고정의 최종 산물은 암모늄(암모니아이온)이다. 생성된 암모늄은 세포에 의해 단

백질을 만들기 위한 아미노산, 세포벽 성분, 그리고 핵산성분으로 동화된다. 이 과정은 **암모늄 동화** 혹은 **고정화 반응**으로 알려져 있다.

**질산화**는 미생물에 의해 축매되는 암모늄의 질산염으로의 변환이다. 질산염은 자연의 교란되지 않는 생태계에서 일반적으로 축적되지 않는다. 하지만 비료가 과다하게 유입되는 토양에서는, 질산화가 과량의 질산염 생산을 초래하는 중요한 과정이 될 수 있다. 질산염은 물과 함께 쉽게 이동하며, 이는 지하수와 표층수로의 질산염 침출을 초래한다.

질산염은 식물과 미생물에 의해 흡수되어 살아 있는 생체량으로 들어갈 수 있다. 질산염의 흡수에 이어 질산염은 암모늄으로 환원되며, 암모늄은 다시 생체량으로 들어간다. 이 과정을 **동화적 질산염 환원** 혹은 **질산염 고정화**로 부른다. 마지막으로 미생물은 유기화합물의 산화를 가져오는 혐기성 호흡에서 질산염을 최종전자수용체로 이용한다. 이 과정에는 두 가지의 분리된 경로가 있으며, 한 가지는 **암모늄으로의 이화적 질산염 환원**이고, 다른 하나는 **탈질 반응**이다.

## 5. 황 순환

황은 지구의 지각에서 열 번째로 풍부한 원소이다. 황은 세균 세포 건조질량의 대략 1%를 차지하는 생물체의 필수 원소이다. 황은 일반적으로 환경에서의 제한 영양분으로 간주되지는 않는다. 황은 황산염의 +6가에서 황화물의 -2가의 산화상태 사이를 순환한다. 세포에서 황은 아미노산인 시스테인과 메티오닌의 합성에 필요하며, 또한 일부의 비타민, 호르몬, 조효소에도 요구된다. 황 순환은 질소 순환처럼 복잡하지는 않지만, 황 순환의 전 지구적 영향은 산성비 형성, 산성광산폐수, 콘크리트와 금속의 부식 등 매우 중요하다.

황은 화산활동을 통해 지구의 중심으로부터 밖으로 배출된다. 황의 기체는 주로 이산화황기체(아황산가스)와 황화수소로 배출되며 해양과 지하수층에 용해된다. 여기서 황화수소는 거의 녹지 않는 주로 철 황화물(황철광)인 금속 황화물을 형성하며, 이산화황기체는 칼슘과 바륨 그리고, 스트론튬과 금속 황산염을 형성한다. 결과적으로 기체로 분출된 황의 상당한 부분이 암석으로 변환되게 한다. 대기는 상대적으로 황의 작은 저장소이다. 대기에 존재하는 황의 대부분은 이산화황(아황산가스)으로, 현재 대기로 방출된 이산화황의 3분의 1에서 2분의 1정도가 공장과 자동차에서 화석연료의 연소에 의해 나오는 것이다. 대기 중 황의 보다 작은 부분은 황화수소로 존재하며 생물학적으로 생성되는 것이다. 황의 가장 큰 저장소는 지구의 지각에서 찾을 수 있으며, 이것은 안정한 원소상 황의 퇴적물, 황-금속 침전물, 그리고 매장된 화석연료와 연관된 황으로 구성되어 있다. 천천히 순환하는 두 번째로 큰 저장소는 해양에서 찾아지는 황산염으로, 황산염은 해양에서 두 번째로 풍부한 음이온이다. 더 작고 보다 활발하게 순환하는 황의 저장소에는 육상과 해양 환경에서의 생물자원과 유기물질에 있는 황이 있다. 최근의 두 가지 행위가 전 지구적 황의 저장소를 교란시키고 있다. 그 첫째는 노천광산으로, 넓은 지역에서 금속 황화물의 광석을 대기에 노출시켜 산성광산폐수의 형성을 초래하고 있다. 둘째로 최근까지 극히 불활성화 상태의 황 저장소였던 화석연료의 연소이다. 이것이 이산화황이 대기로 분출되는 결과와 이에 따른 산성비 형성의 결과를 초래하고 있다.

토양에 존재하는 주된 용해성의 무기 황화합물은 황산염이다. 식물과 대부분 미생물이 산화된 황산염 형태의 황을 흡수하여 세포 내부에서 다시 환원시키며, 이를 **동화적 황산**

염 환원이라 한다. 유기성 상태에서 황을 유리시키는 것을 **황의 무기물화**라고 부른다.

환원된 황화합물은 절대 호기성 조건에서 한 부류의 화학독립영양세균의 생장을 지지할 수 있으며, 절대 혐기성 조건에서 한 부류의 광독립영양세균의 생장을 지원할 수 있다. 또한 세균과 진균을 포함한 많은 호기성 종속영양미생물이 황을 티오황산염이나 황산염으로 산화시킨다. 화학독립영양세균은, 대표적으로 *Thiobacillus thiooxidans*, 원소상의 황을 산화시킬 수 있다. 황의 광독립영양에 의한 산화는 녹색황세균과 홍색황세균에 한정되어 있다.

황 환원에는 세 가지 형태가 있다. 첫 번째는 세포의 성분으로 황을 동화하기 위해 행해진다. 동화성 황산염 환원은 호기성 혹은 혐기성 조건에서 일어난다. 반면 두 가지의 이화적 경로가 있으며, 둘 다 무기물 형태의 황을 최종전자수용체로 사용한다. 이 경우 황의 환원은 혐기성 조건에서만 일어난다. 최종전자수용체로 사용될 수 있는 황의 두 가지 형태는 원소상의 황과 황산염이다. 이 두 대사의 형태는 **황 호흡**과 **이화적 황산염 환원**으로 구분된다.