



세포호흡

# 차례

---

|                      |    |
|----------------------|----|
| Part 1 · 개념 정리 ..... | 1  |
| 유기호흡 .....           | 1  |
| 호흡기질 .....           | 8  |
| 무기호흡 .....           | 10 |
| Part 2 · 정답 .....    | 12 |
| 개념 체크 정답 .....       | 12 |

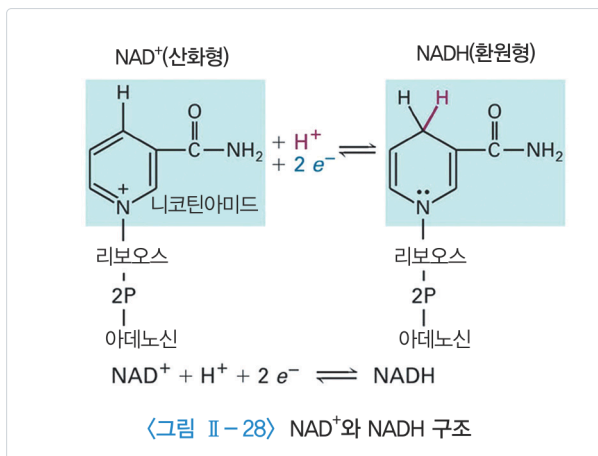
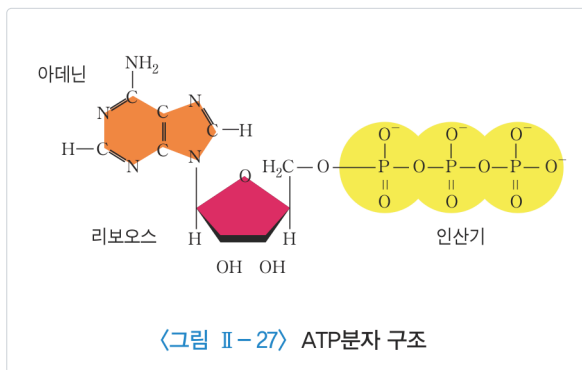
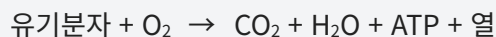
## Part 1 · 개념 정리

세포호흡은 살아있는 세포들이 유기분자를 이용하여 에너지를 얻는 과정이다. 세포호흡 과정을 통해 세포들은 **ATP**라고 하는 고에너지 물질을 만들게 되고, ATP를 이용하여 생명현상을 유지하게 된다. 세포들이 유기분자로부터 에너지를 얻는 방법에는 크게 **유기호흡**과 **무기호흡**이 있다. 두 방법은 진화적으로 연관이 있다. 두 방법의 공통점과 차이점을 학습하여 생물체가 ATP를 획득하는 과정을 알아보자.

### 1 유기호흡

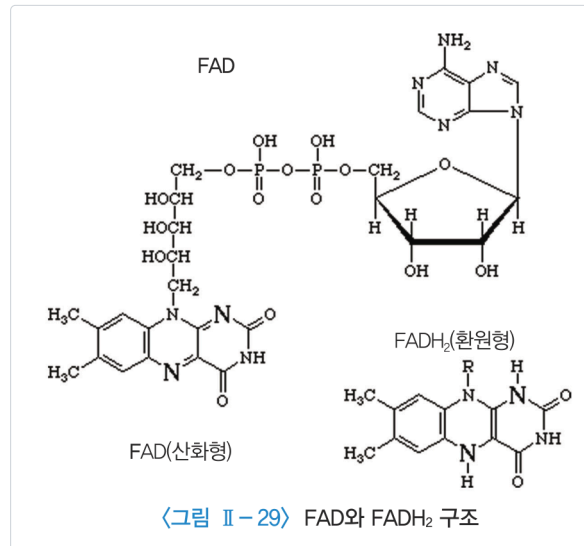
**학습 목표** 해당과정, TCA 회로, 전자 전달계 과정을 설명할 수 있다. 유기호흡에서 에너지가 생성되는 방법을 설명할 수 있다.

유기호흡에서는 **산소가 사용**되고 **이산화탄소가 배출**되며 주영양소인 탄수화물, 단백질, 지방이 사용된다. 이 과정은 다음과 같이 간단히 표현될 수 있다.



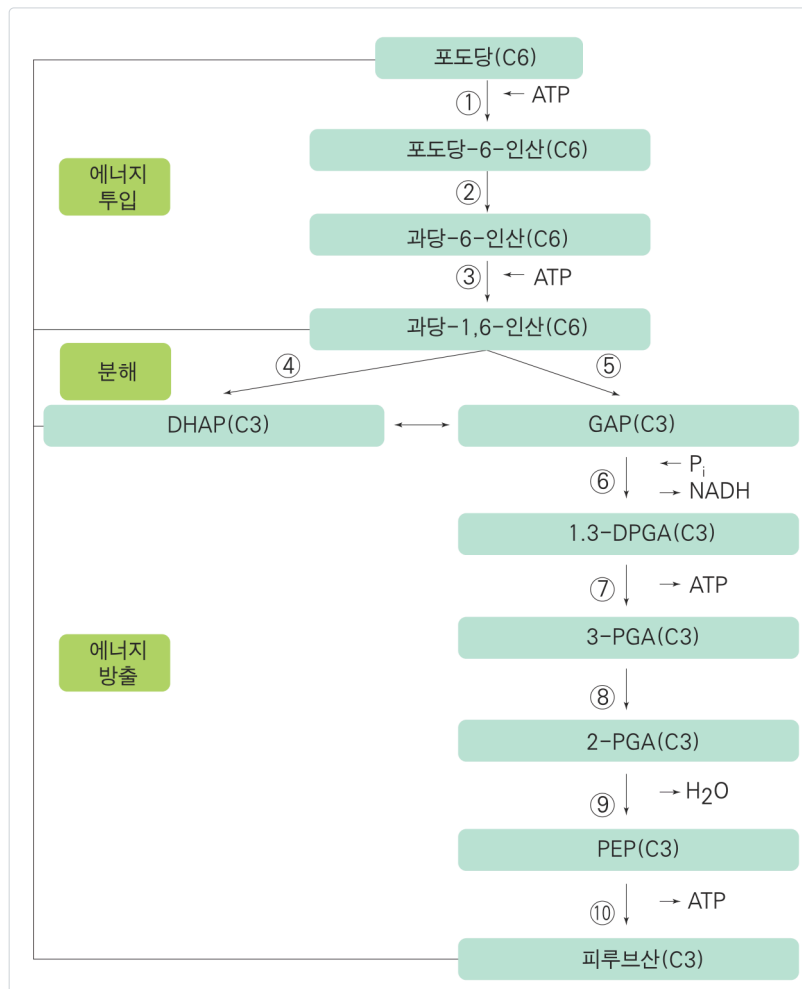
포도당 분자는 매우 많은 공유결합을 가지고 있으며, 유기호흡 과정에서 이산화탄소와 물로 분해될 때 많은 양의 화학결합에너지가 방출된다. 방출된 화학결합에너지는 에너지 중간물질인 **ATP, NADH, FADH<sub>2</sub>**로 전환된다.

유기호흡과정은 크게 네 가지로 구분될 수 있다. 네 가지 과정은 **해당과정, 활성아세트산 생성과정(피루브산 분해), 시트르산 회로, 산화적 인산화 과정**이며, 우선 포도당을 대상으로 네 과정을 알아보기로 한다.



### (1) 해당과정

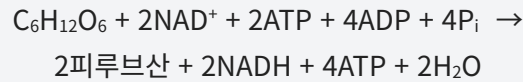
해당과정은 **세포질**에서 일어나며 한 분자의 포도당(C6)으로부터 **2분자의 피루브산(C3)**, **2분자의 NADH**가 형성되고, **2분자의 ATP**가 **기질수준의 인산화**를 통해 만들어진다. 해당과정은 에너지가 투입되는 3단계, 분해되는 2단계와 에너지가 방출되는 5단계로 이루어진 **총 10단계**의 화학반응으로 구성되어 있다. 다음은 해당과정 10단계를 나타낸 것이다.



해당과정의 10단계

**용어** — DHAP: Dihydroxyacetone phosphate · GAP: Glyceraldehyde phosphate · DPGA: Glycerate 1,3-bisphosphate · PGA: Glycerate phosphate · PEP: Phosphoenol pyruvate · P<sub>i</sub>: inorganic phosphate

해당과정의 전체 반응식은 다음과 같다.



세포가 충분한 양의 ATP를 가지고 있게 되면 위의 ③단계 등에 작용하는 효소가 과잉의 포도당에 의해 **피드백이 억제**되어 비효율적인 ATP 생산을 막게 된다.

**해당과정의 역사** — 1897년 뉘크너(Buchner) 일가에서 효모의 세포추출물에 설탕을 넣어 에탄올이 형성되는 것을 발견하였다. 이 발견은 생물체에서 일어나는 대사과정이 세포 밖에서도 일어날 수 있다는 것을 보여주었기 때문에 매우 중요한 의미를 가진다. 이후 1930년대 엠덴(Emden)과 메이어호프(Meyrhopf), 파마스(Pamas) 등의 독일 생화학자들은 해당과정이 10단계로 구성되어 있다는 것을 밝혔다. 이후에 다른 많은 과학자들의 연구를 통해 해당과정이 박테리아, 원시세균, 진핵생물에서 공통적으로 존재하는 과정이라는 것이 밝혀지게 되었고, 따라서 해당과정은 지구 생명체 진화과정에서 초기 단계에 등장한 것으로 받아들여지고 있다.

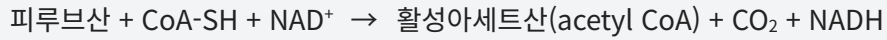
**핵심 정리** 유기호흡은 산소를 사용해 유기분자를  $\text{CO}_2$ 와  $\text{H}_2\text{O}$ 로 분해하며, 방출된 화학결합에너지를 ATP, NADH,  $\text{FADH}_2$ 로 전환한다. 네 과정은 해당과정 → 활성아세트산 생성 → 시트르산 회로 → 산화적 인산화이다. **해당과정**은 세포질에서 포도당 1분자를 피루브산 2분자로 분해하며, 2NADH와 (순) 2ATP(기질수준의 인산화)를 만든다.

**개념 체크 A** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하시오. (정답은 교재 말미 해설)

1. 해당과정은 \_\_\_\_\_ 에서 일어나며, 포도당 1분자로부터 피루브산 2분자가 형성된다.
2. 해당과정에서 ATP는 \_\_\_\_\_ 수준의 인산화를 통해 만들어진다.
3. 해당과정은 에너지 투입 3단계, 분해 2단계, 에너지 방출 5단계의 총 10단계 화학반응으로 구성된다. (     )
4. 세포에 ATP가 충분하면 해당과정의 효소가 활성화되어 ATP 생산이 빨라진다. (     )

## (2) 활성아세트산 형성과정

해당과정을 통해 형성된 2분자의 피루브산은 **미토콘드리아**로 들어가서 2분자의 아세틸기, 2분자의 NADH와 2분자의 CO<sub>2</sub>로 분해되고, 아세틸기는 **조효소 A(CoA)**와 결합하여 고에너지 상태의 **활성아세트산**으로 된 후 시트르산 회로로 들어가게 된다. 피루브산의 분해 반응식은 다음과 같다.



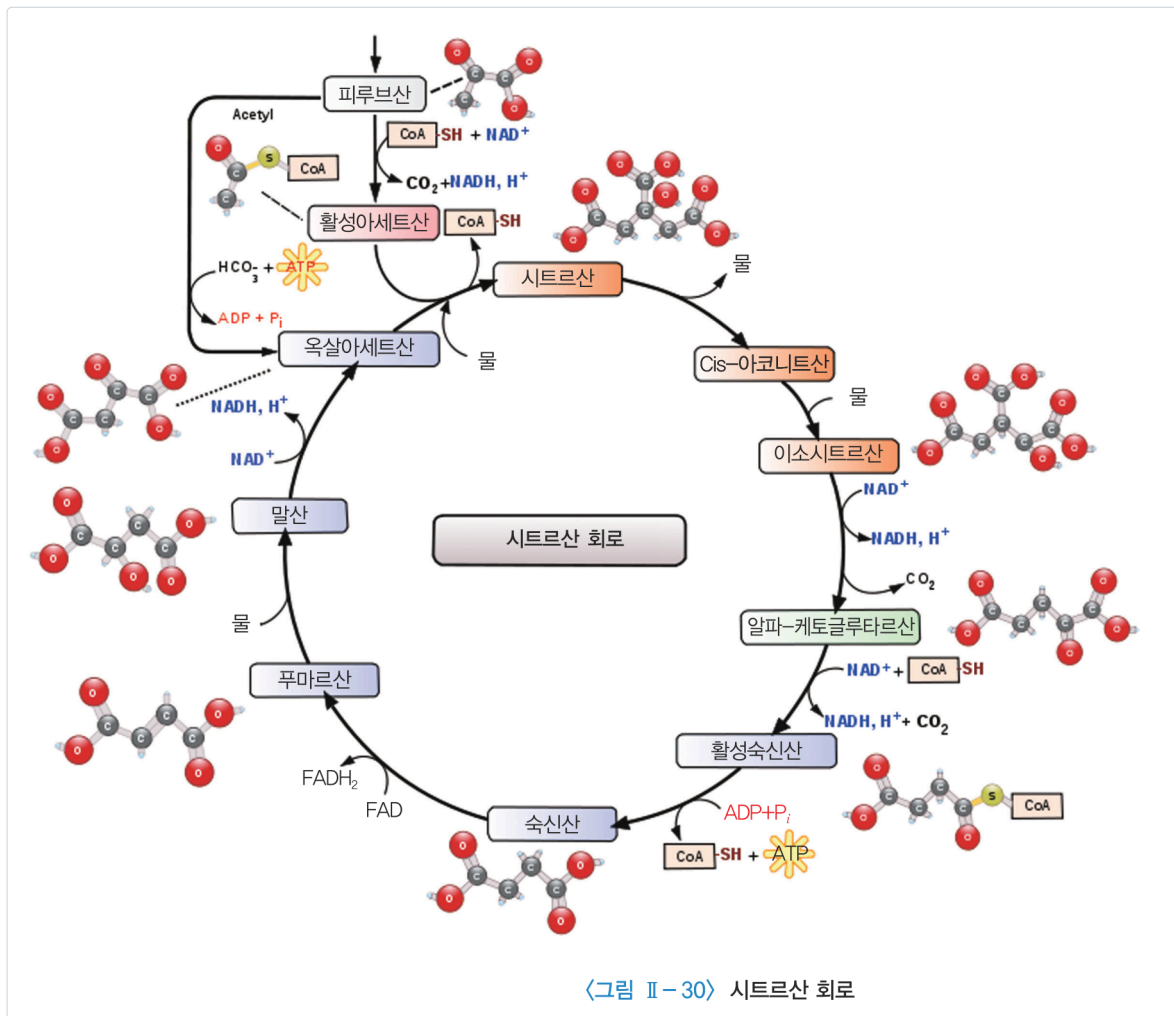
**CoA** — 비타민 B5에서 유래된 조효소로 아세틸기 등의 운반에 참여한다. 좀 더 정확히는 CoASH라고 쓰기도 한다.

## (3) 시트르산 회로

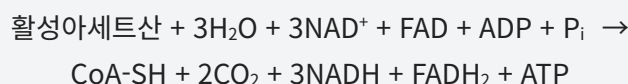
2분자의 활성아세트산은 시트르산 회로를 거치면서 **4분자의 CO<sub>2</sub>**, **2분자의 ATP**, **6분자의 NADH**, **2분자의 FADH<sub>2</sub>**가 생성된다. 다른 단계와 달리 시트르산 회로 단계는 반응이 **회로**로 구성되어 있으며, 전체 **8단계**로 이루어져 있다.

시트르산 회로의 조절은 **경쟁적 억제**에 의해 이루어지는데, 옥살초산은 숙신산 탈수소효소의 경쟁적 억제인자로 작용한다. 즉, 옥살초산 농도가 매우 높으면 숙신산탈수소효소를 억제하여 시트르산 회로의 속도를 감소시킨다.

**시트르산 회로** — 이 회로의 발견에 중요한 역할을 한 크렙스의 이름을 따서 크렙스 회로라고도 하며, 처음 형성된 시트르산 분자구조의 특성을 강조하여 TCA(Tricarboxylic acid) 회로라고도 한다.



시트르산 회로에서 1분자의 활성아세트산의 분해 반응식은 다음과 같다.



**대사회로(metabolic cycle)** — 1930년대 독일 생화학자인 크렘스(Krebs)는 비둘기 근육의 세포추출액 연구를 통해 시트르산 회로를 발견하였고 물질대사과정에서 대사회로 개념을 처음으로 사용하였다.

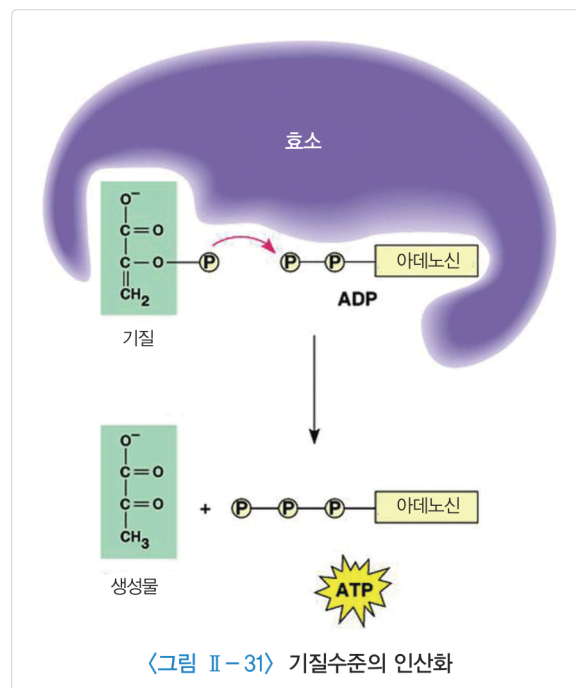
**핵심 정리** 피루브산은 미토콘드리아에서  $\text{CO}_2$ 와 NADH를 내놓고 아세틸기가 되며, 아세틸기는 CoA와 결합해 **활성아세트산**이 된다. 활성아세트산 1분자가 **시트르산 회로**(크렘스 회로, TCA 회로)를 한 번 돌면  $2\text{CO}_2$ ,  $3\text{NADH}$ ,  $1\text{FADH}_2$ ,  $1\text{ATP}$ 가 생성된다. 옥살초산은 숙신산 탈수소효소의 경쟁적 억제인자로 회로의 속도를 조절한다.

**개념 체크 B** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하십시오. (정답은 교재 말미 해설)

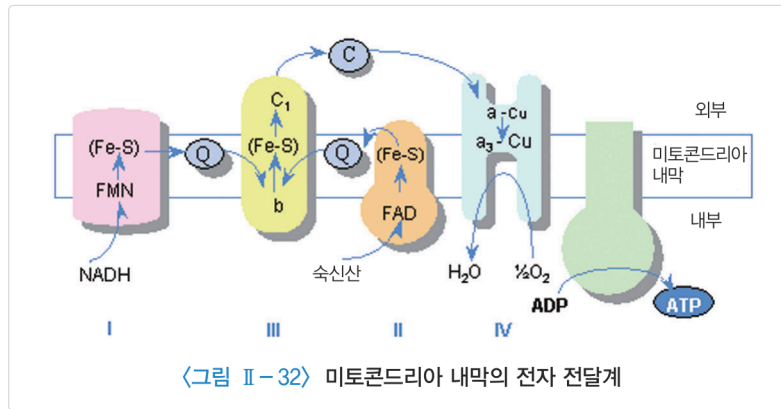
1. 피루브산이 분해되어 생긴 아세틸기는 \_\_\_\_\_ 와/과 결합하여 활성아세트산이 된다.
2. 2분자의 활성아세트산이 시트르산 회로를 거치면 \_\_\_\_\_ 분자의  $\text{CO}_2$ 가 생성된다.
3. 시트르산 회로는 전체 8단계의 반응이 회로로 구성되어 있다. ( )
4. 옥살초산 농도가 매우 높으면 숙신산 탈수소효소가 억제되어 시트르산 회로의 속도가 빨라진다. ( )

#### (4) 산화적 인산화 과정

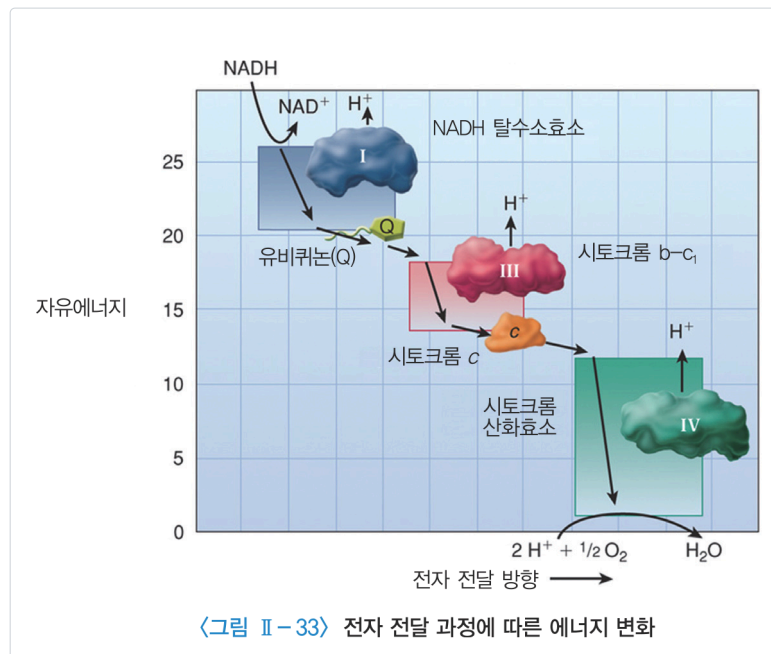
위의 세 단계에서 만들어진 NADH,  $\text{FADH}_2$ 는 미토콘드리아 내막에 위치하는 **전자 전달계**로 수소와 고에너지 상태의 전자를 주고, 전자 전달계에서 전자가 전달될 때 방출되는 에너지에 의해 **산화적 인산화**가 일어나 ATP가 생성되게 된다. 산화적 인산화라고 부르는 이유는 NADH와  $\text{FADH}_2$ 가 전자를 잃고(산화되고) ADP가 ATP로 인산화되기 때문이다. 산화적 인산화는 **호기성 조건**에서 일어나며 미토콘드리아 내막에 존재하는 전자 전달계와 **ATP 합성효소**에 의해 일어나게 된다.



전자 전달계(electron transport chain)는 **미토콘드리아 내막**에 박혀있는 단백질들과 작은 유기분자로 구성되어 있다. 이들 분자들은 전자를 주고받을 수 있으며, 단백질들은 보결분자단을 가지고 있는 복합체로 **I, II, III, IV의 4종류**가 존재한다. 보결분자단에는 주로 철이온과 구리이온이 전자를 수용하거나 방출하는 중요한 역할을 수행한다.



전자는 **전기음성도가 큰 쪽**으로 이동한다. NADH로부터 방출된 한 쌍의 고에너지 전자는 복합체I(NADH 탈수소효소) → 유비퀴논(유기분자) → 복합체III(시토크롬b-c복합체) → 시토크롬c → 복합체IV(시토크롬 산화효소)로 이동하다가 최종적으로 **O<sub>2</sub>분자**로 이동하게 된다. 반면에 FADH<sub>2</sub>의 전자는 **복합체II(숙신산탈수소효소)**를 거쳐 유비퀴논으로 들어가게 된다. 최종 전자 수용체로 작용하는 O<sub>2</sub>는 우리 호흡기관을 통해 들어온 것이다.



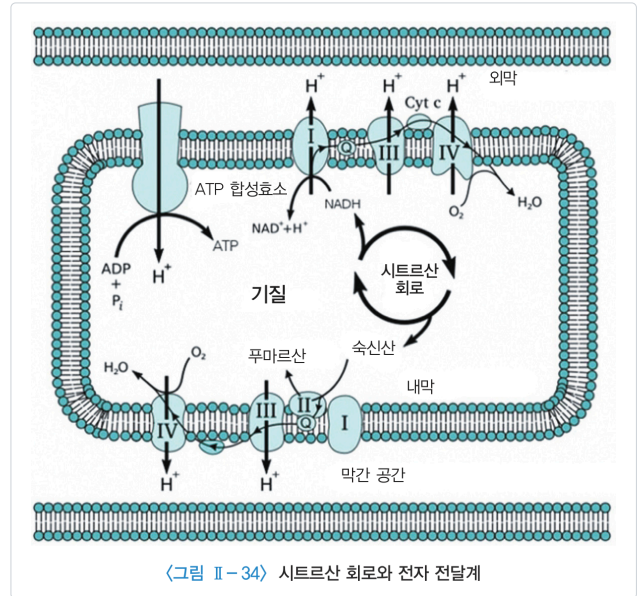
**핵심 정리 산화적 인산화** — NADH와 FADH<sub>2</sub>가 전자를 잃고(산화) ADP가 ATP로 인산화되는 과정으로, 미토콘드리아 내막의 전자 전달계와 ATP 합성효소가 담당한다. 전자는 전기음성도가 큰 쪽으로 이동하며, NADH의 전자는 복합체 I → 유비퀴논 → 복합체 III → 시토크롬 c → 복합체 IV → O<sub>2</sub>로, FADH<sub>2</sub>의 전자는 복합체 II를 거쳐 유비퀴논으로 들어간다. 최종 전자 수용체는 O<sub>2</sub>이다.

**개념 체크 C** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하시오. (정답은 교재 말미 해설)

1. 전자 전달계는 미토콘드리아 \_\_\_\_\_ 에 박혀 있는 단백질들과 작은 유기분자로 구성되어 있다.
2. 전자 전달계에서 최종 전자 수용체로 작용하는 분자는 \_\_\_\_\_ 이다.
3. FADH<sub>2</sub>의 전자는 복합체 II(숙신산 탈수소효소)를 거쳐 유비퀴논으로 들어간다. (     )
4. 전자 전달계에서 전자는 전기음성도가 작은 쪽으로 이동한다. (     )

## 화학삼투압적 인산화와 ATP 생성량

전자가 각 복합체를 거칠 때 발생하는 에너지의 일부는 미토콘드리아 내막을 통한 **수소이온( $H^+$ )의 능동수송**에 사용된다. 복합체는 수소이온 펌프로서 기능을 수행하기 때문에 전자 이동시 방출된 에너지를 이용하여  $H^+$ 는 미토콘드리아의 **기질로부터 외막과 내막사이의 막간 공간으로** 이동되며, 그 결과 내막을 경계로 매우 큰 **수소이온 농도 기울기**가 형성되게 된다.  $FADH_2$ 로부터 전달된 전자의 경우는 전자 전달계의 중간 단계로 들어오기 때문에 수소이온 농도 기울기가 NADH보다 작다.



미토콘드리아 내막을 경계로 형성된 수소이온의 농도 기울기는 매우 큰 잠재에너지(위치에너지)를 만들어 낸다. 막간 공간에 존재하는 많은 양의 수소이온은 수소이온 채널 기능을 가지고 있는 **ATP 합성효소**를 통해 빠르게 확산되며 이 때 방출되는 에너지에 의해 ATP가 합성된다. 이렇게 막을 가로질러가는 수소이온에 의해 ATP가 화학적으로 합성되는 것을 **화학삼투압적 인산화**라고 하며 1분자의 ATP가 합성되는데 보통 3~4개의 수소이온이 능동 수송돼야 하는 것으로 생각된다.

이론적으로 1분자의 포도당이 세포호흡에 이용되어  $CO_2$ 와  $H_2O$ 로 분해될 때 **36~38ATP**가 형성되지만 실제로는 그 보다 적게 형성된다. 그 이유로는 세포호흡과정에서 형성된 NADH와  $FADH_2$ 가 모두 전자 전달계로 가지 않고 중간에 다르게 사용될 수 있으며, 내막을 경계로 이루어진 수소이온 농도 기울기가 다른 물질의 수송에 쓰이기도 하기 때문이다.

**화학삼투압적 인산화** — 미첼(Mitchell, P.; 1920~1992)이 제안한 학설로 1978년 노벨상을 수여한 이론이다. 이 이론은 1974년 라커(Racker, E.; 1913~1991) 등의 실험으로 증명되었다. 이들은 원시세균에서 볼 수 있는 박테리오톱신과 ATP 합성효소를 분리하여 실험하였는데 박테리오톱신은 빛에 의해 작동되는 수소이온 펌프로 ATP 합성효소와 함께 막소포에 인위적으로 끼워졌다. 그런 후 빛을 준 경우, 즉 수소이온 농도 기울기가 형성될 때 ATP가 합성되는 것을 증명하였다.

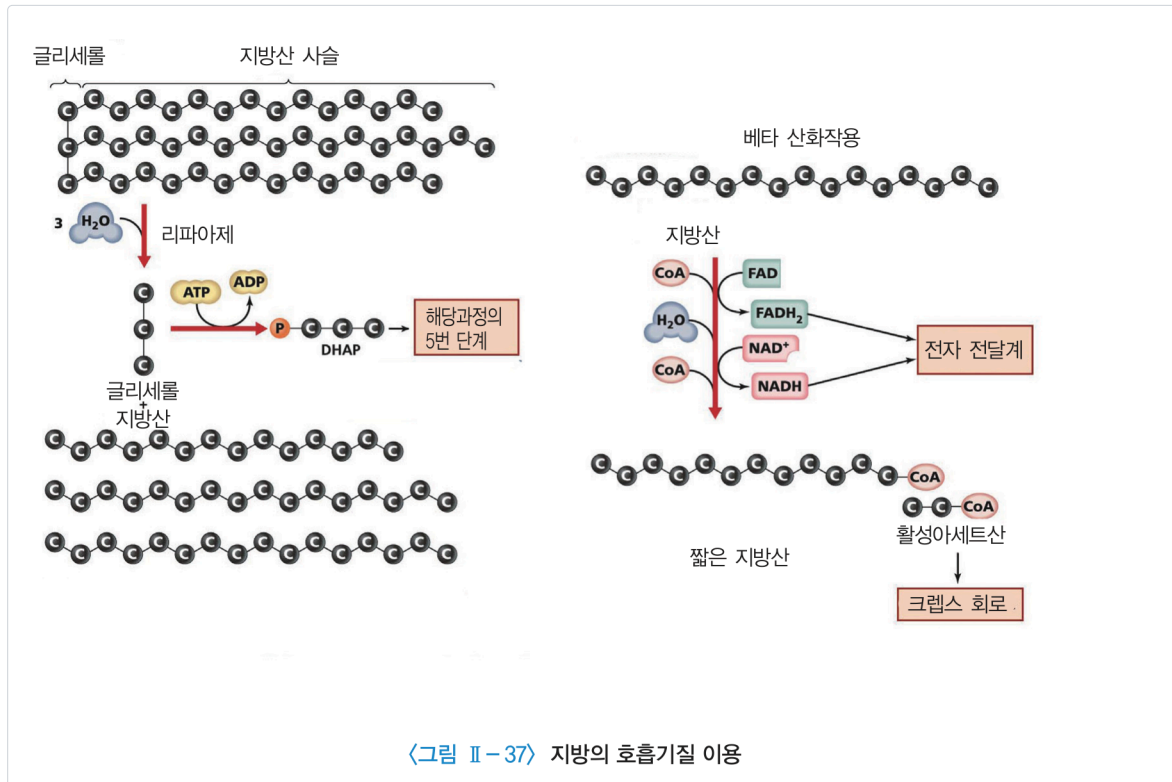
**갈색지방** — 몇몇 생물들은 열을 발생하기 위해 ATP 합성과 산화적 인산화 반응을 연결시키지 않는다. 갈색지방을 가지는 세포의 미토콘드리아에서는 내막을 경계로 형성된 수소이온 농도 구배에서 높은 농도 쪽의 수소이온이 ATP 합성효소가 아닌 다른 채널(thermogenin)을 통해 확산되면서 위치에너지의 일부가 열에너지로 전환된다. 갈색지방 조직은 신생아의 목뒤 등에서 볼 수 있다.

**핵심 정리** 전자 전달 과정에서 방출된 에너지로  $H^+$ 가 기질 → 막간 공간으로 능동수송되어 내막을 경계로 **수소이온 농도 기울기**가 생긴다.  $H^+$ 가 ATP 합성효소를 통해 기질 쪽으로 확산될 때 ATP가 합성되는 것이 **화학삼투압적 인산화**이다(ATP 1분자당  $H^+$  3~4개). 포도당 1분자에서 이론상 36~38ATP가 생기지만 실제로는 그보다 적다.

**개념 체크 D** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하시오. (정답은 교재 말미 해설)

1. 전자 전달 과정에서 방출된 에너지로  $H^+$ 는 미토콘드리아 기질에서 \_\_\_\_\_ (으)로 이동한다.
2. 막을 가로질러 가는 수소이온에 의해 ATP가 합성되는 것을 \_\_\_\_\_ (이)라고 한다.
3.  $FADH_2$ 로부터 전달된 전자는 NADH의 전자보다 더 큰 수소이온 농도 기울기를 만든다. (     )
4. 이론적으로 포도당 1분자에서 36~38ATP가 형성되지만 실제로는 그보다 적게 형성된다. (     )





## (2) 호흡률

단백질, 탄수화물, 지방이 호흡기질로 사용될 때 소모되는 O<sub>2</sub>의 양과 발생되는 CO<sub>2</sub>의 양은 각각 다르게 나타난다. **호흡률**은 단위 시간 동안에 발생한 이산화탄소의 양을 생물이 흡수한 산소의 양으로 나눈 값이다. 일반적으로 호흡기질로 **탄수화물**을 사용하는 경우 호흡률은 **1**이고, **단백질**의 경우는 **0.8**, **지방**의 경우는 **0.7**이다. 따라서 호흡률을 측정하면 생물이 사용한 호흡기질의 종류를 확인할 수 있다.

$$\text{호흡률} = \frac{\text{발생한 CO}_2\text{의 양}}{\text{흡수한 O}_2\text{의 양}}$$

**핵심 정리** 탄수화물뿐 아니라 단백질과 지방도 호흡기질로 쓰인다. 아미노산은 **탈아미노 작용** 후 해당과정이나 시트르산 회로로, 글리세롤은 해당과정으로, 지방산은 **β산화작용** 후 활성아세트산으로 시트르산 회로에 들어간다(두 작용 모두 미토콘드리아 기질). **호흡률** = CO<sub>2</sub> 발생량 ÷ O<sub>2</sub> 흡수량 — 탄수화물 1, 단백질 0.8, 지방 0.7.

**개념 체크 E** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하시오. (정답은 교재 말미 해설)

1. 아미노산은 아미노기를 떼어 내는 \_\_\_\_\_ 작용을 거친 후 해당과정이나 시트르산 회로로 들어간다.
2. 지방산은 \_\_\_\_\_ 작용을 거쳐 활성아세트산의 형태로 시트르산 회로에 들어간다.
3. 호흡기질로 탄수화물을 사용하는 경우 호흡률은 1이고, 지방을 사용하는 경우는 0.7이다. ( )
4. 탈아미노 작용과 β산화작용은 모두 세포질에서 일어난다. ( )

### 3 무기호흡

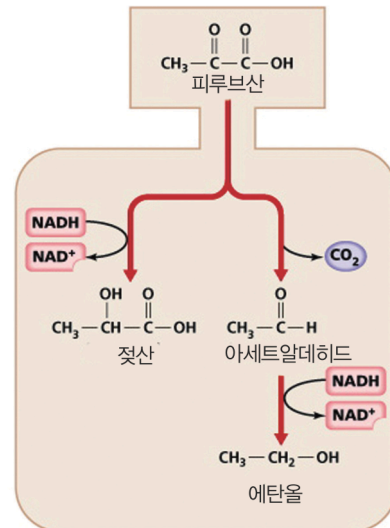
**학습 목표** 무기호흡의 종류와 과정을 설명할 수 있다. 무기호흡과 유기호흡의 차이를 설명할 수 있다. 우리 주변에서 일어나는 무기호흡 현상을 이해할 수 있다.

세포는 산소를 사용하지 않고 포도당을 분해할 수 있다. 산소가 없는 환경에서 생존하는 생물들에게 무기호흡은 유일한 에너지 생성 방법이 된다. 사람의 경우 심하게 운동하게 되면 산소 공급이 원활하지 않게 되고, 이 때 무기호흡을 통해 근육은 에너지를 지속적으로 공급받게 된다.

무기호흡에서 가장 중요한 문제는 **전자 수용체 역할을 수행할 분자의 선택**이다. 이를 위해서 생물체는 두 가지 방법을 개발하였다. 첫째는 유기호흡의 전자 전달계에서 **산소 대신 다른 물질**을 사용하는 방법이고, 둘째는 전자 전달계의 개입 없이 해당과정에서 형성된 피루브산과 같은 유기분자들이 NADH로부터 전자를 수용하는 방법이다. 첫째 방법의 예로 대장균을 들 수 있는데 대장균은 최종 전자수용체로 **질산이온( $\text{NO}_3^-$ )**을 이용한다. 둘째 방법은 우리가 **발효(fermentation)**라고 부르며, 근육 등에서 일어나는 **젖산발효**, 효모를 이용한 **알코올발효** 등이 해당된다.



〈그림 II-39〉 장내 미생물 중 우점종에 속하는 대장균



〈그림 II-40〉 발효과정

아래 〈표 II-1〉은 유기호흡과 일반적인 무기호흡, 발효과정을 비교한 것이다.

〈표 II-1〉 여러 가지 호흡의 비교

| 비교 요소     | 유기호흡     | 무기호흡                                                      | 발효    |
|-----------|----------|-----------------------------------------------------------|-------|
| 산소 요구     | 필요함      | 필요 없음                                                     | 필요 없음 |
| 인산화 방법    | 기질수준/산화적 | 기질수준/산화적                                                  | 기질수준  |
| 최종 전자 수용체 | 산소       | $\text{NO}_3^-$ , $\text{SO}_4^{2-}$ , $\text{CO}_3^{2-}$ | 유기분자  |
| 생성 ATP 수  | 36-38    | 2-36                                                      | 2     |

**핵심 정리** 무기호흡은 산소 없이 유기물을 분해해 에너지를 얻는다. ① 전자 전달계에서 산소 대신 다른 물질을 최종 전자 수용체로 쓰는 방법(대장균:  $\text{NO}_3^-$ ), ② 전자 전달계 없이 피루브산 등의 유기분자가 NADH의 전자를 받는 **발효**가 있다. 그림 II-40에서 **젖산발효**는 피루브산이 NADH의 전자를 받아 젖산이 되고, **알코올발효**는 피루브산이  $\text{CO}_2$ 를 내놓고 아세트알데하이드가 된 뒤 NADH의 전자를 받아 에탄올이 된다. 발효는 기질수준의 인산화만 일어나 ATP 2분자를 만든다.

**개념 체크 F** 빈칸을 채우고, ○ 또는 ×로 답하시오. (정답은 교재 말미 해설)

1. 대장균은 무기호흡에서 최종 전자 수용체로 \_\_\_\_\_ 을/를 이용한다.
2. 전자 전달계의 개입 없이 피루브산과 같은 유기분자가 NADH로부터 전자를 수용하는 방법을 \_\_\_\_\_ (이)라고 한다.
3. 발효에서 인산화 방법은 기질수준의 인산화이며, 생성되는 ATP 수는 2이다. (     )
4. 발효의 최종 전자 수용체는 산소이다. (     )

## 스스로 정리

### 유기호흡

- 유기호흡은 해당과정, TCA 회로, 전자 전달계의 세 단계로 진행된다.
- 진핵생물에서 해당과정은 세포질, TCA 회로는 미토콘드리아의 기질, 전자 전달계는 내막에서 일어난다.
- 해당과정은 산소 없이 일어나며 세포질에서 1분자의 포도당이 2분자의 피루브산으로 분해되면서 2ATP, 2NADH가 생성된다.
- TCA 회로는 산소가 있어야 진행되며, 1분자의 피루브산이 분해되면서 1ATP, 4NADH, 1FADH<sub>2</sub>, 3CO<sub>2</sub>가 생성된다.
- 전자 전달계는 산소가 있어야 진행되며, NADH와 FADH<sub>2</sub>로부터 수소와 전자가 전달되면서 화학삼투압적 인산화로 ATP가 생성된다.

### 호흡기질

- 세포호흡에 사용되는 물질을 호흡기질이라고 한다.
- 호흡기질로는 탄수화물, 지방, 단백질이 모두 사용되지만 주요 호흡기질은 포도당이다.
- 지방과 단백질이 호흡기질로 사용되기 위해서는 각각  $\beta$ 산화작용과 탈아미노작용이 일어나야 하며, 이 두 작용은 미토콘드리아에서 일어난다.
- 호흡률을 측정하여 생물체가 사용한 호흡기질의 종류를 확인할 수 있다.

### 무기호흡

- 무기호흡은 산소가 없는 상태에서 유기물을 분해하여 에너지를 얻는 반응이다.
- 무기호흡에는 크게 발효와 부패가 있다.
- 발효는 해당과정에서 생성된 NADH로부터 수소와 전자를 피루브산이 수용하는 작용으로, 이때 형성된 중간 산물은 인간 생활에 유용하게 쓰인다.
- 발효작용에는 알코올 발효, 젖산 발효, 초산 발효가 있다.

## Part 2 · 정답

### 1 개념 체크 정답

|          |                                        |                        |      |      |
|----------|----------------------------------------|------------------------|------|------|
| <b>A</b> | 1. 세포질                                 | 2. 기질                  | 3. ○ | 4. × |
| <b>B</b> | 1. 조효소 A(CoA)                          | 2. 4                   | 3. ○ | 4. × |
| <b>C</b> | 1. 내막                                  | 2. 산소(O <sub>2</sub> ) | 3. ○ | 4. × |
| <b>D</b> | 1. 막간 공간                               | 2. 화학삼투압적 인산화          | 3. × | 4. ○ |
| <b>E</b> | 1. 탈아미노                                | 2. β산화                 | 3. ○ | 4. × |
| <b>F</b> | 1. 질산이온(NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) | 2. 발효                  | 3. ○ | 4. × |