

第二章 細胞的能量

一、新舊課綱比較

速讀課綱差異

本章的內容大致對應 103 課綱《選修生物上》的第二章，但有以下差異：

1. 將 103 課綱《基礎生物》中〈簡介酶的特性及其功能〉移至《選修生物 I》中〈細胞的構造與功能〉才教授。
2. 首度在課綱中明列呼吸作用包括「有氧呼吸」、「無氧呼吸」及「發酵作用」；其中無氧呼吸為新增內容，也將更早之前課綱混用的「無氧呼吸」及「發酵作用」兩個名詞明確區別。
3. 新增「觀察酵母菌的發酵現象以探討影響發酵速率的因子」之探討活動。
4. 將原先與呼吸作用一起教授的光合作用，移到《選修生物 II》植物相關章節。《選修生物 I》則不教授光合作用。

新舊課綱學習內容比較表

※斜體字為新課綱中增加說明的部分

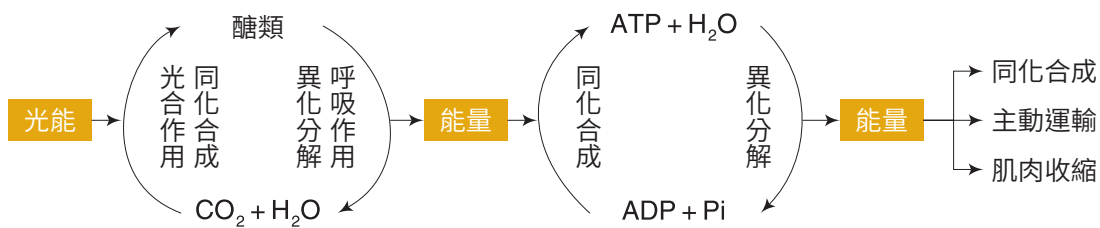
本章教材內容	建議授課節數	108 課綱內容	103 (舊) 課綱對應內容
2-1 能量流轉與生命維持的關係	0.5	1. 說明能量來源、能量流轉及能量去處。	1. 能量的使用與生命的維持。 • 生合成。 • 主動運輸。
2-2 酵素的功能與作用機制	3	1. 說明酶的功能、作用機制與影響酶活性的因素。 2. 藉由測定酶的活性探討影響酶活性的因素。【探討活動】	1. 細胞中的化學反應（基礎生物）。 • 簡介酶的特性及其功能。 • 僅簡介物質的合成作用和分解。 2. 酶活性的測定。 • 檢測過氧化氫酶的活性。
2-3 細胞的能量來源與呼吸作用	4.5	1. 說明呼吸作用可轉移有機分子中的化學能，並合成 ATP。 2. 說明呼吸作用包括有氧呼吸、 <i>無氧呼吸</i> 及發酵作用，不涉及過程中 ATP 數量的計算。 3. 藉由觀察酵母菌的發酵現象，探討影響發酵速率的因子。【探討活動】	1. 細胞的呼吸作用。 (1) 有氧呼吸。 • 不得涉及電子傳遞鏈的詳細過程。 • 不得涉及有氧呼吸過程中 ATP 數量的計算。 • 不得涉及氧化磷酸化作用的詳細過程。 (2) 發酵作用。

二、教材內容與選修生物其他冊的連結

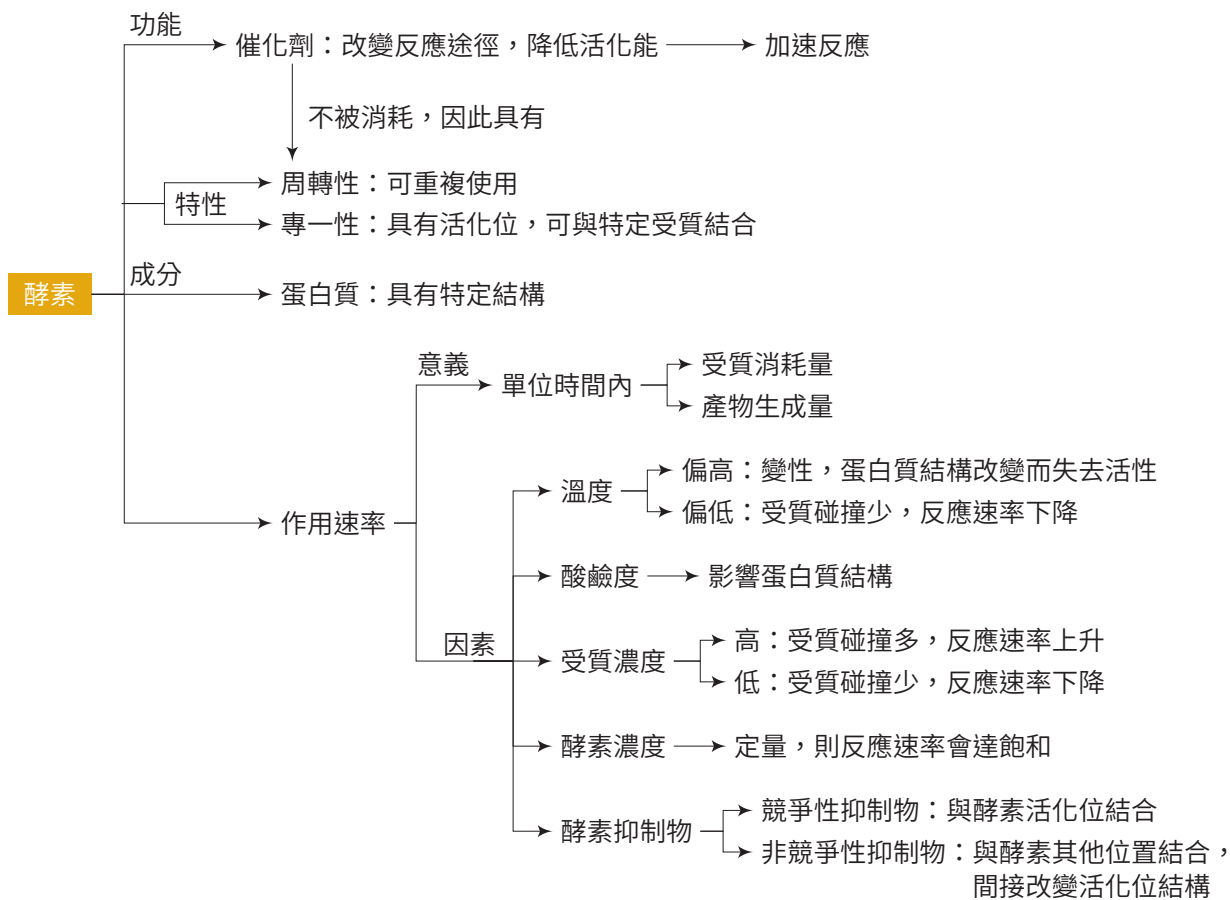
選修生物冊別	相關主題
選修生物 II 生命的起源與植物體的構造與功能	說明原始細胞的呼吸作用之演化歷程。 說明原始細胞的營養方式之演化歷程。 光合作用包括光反應與固碳反應。 從科學史的觀點，探討光、水及二氧化碳在光合作用的重要性。說明光合作用可將光能轉換成化學能，不涉及四碳光合作用與景天酸代謝光合作用。藉由層析法分離光合色素，知道植物具有多種光合色素。【探討活動】 藉由葉綠體的懸浮液，探討光反應的還原作用。【探討活動】
選修生物 IV 生態、演化及生物多樣性	說明生物可依能量獲得方式，分為生產者、消費者及分解者三大類，生產者與消費者可區分為不同的營養階層。

概念樹狀圖

2-1

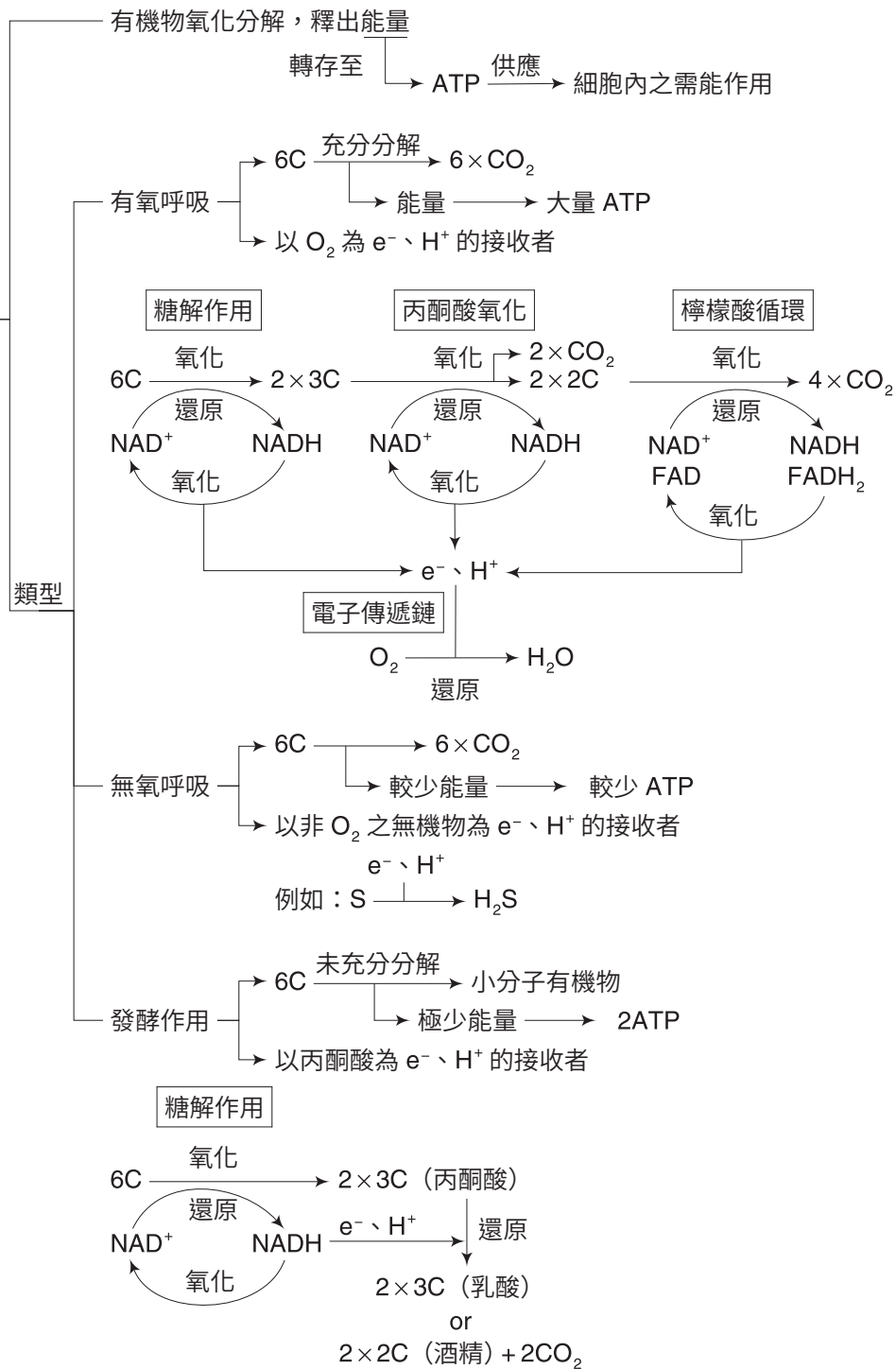


2-2



2-3

細胞呼吸作用





想 像你騎著單車穿梭在陽光明媚的伯朗大道上，在路旁一棵大樹底下恣意而坐，將背包裡的木盒便當取出，放眼望去，四周盡是隨風起伏的黃金稻浪。你知道嗎？便當中的池上米在不久前，還是兩旁水田中的金黃稻穗呢！必須靠著水稻葉子的細胞努力吸收來自陽光的能量逐漸成長，才成為今日晶瑩飽滿的盤中飧。而你吃下這些食物後，經過體內的代謝作用，就轉化為你踩著踏板的雙腿肌肉細胞能量的來源！在不知不覺中，此時此刻的你正參與著地球能量的流轉！

► **2-1 能量流轉與生命維持的關係**

地球上的大多數能量源自哪裡？能量又是如何在生命體內流轉？
細胞該如何獲得能量？而能量過多時又該如何儲存？

► **2-2 酵素的功能與作用機制**

酵素具有哪些特性？酵素如何催化反應的進行？
有哪些因素會影響酵素作用的效率？作用的原理又是什麼？

► **2-3 細胞的能量來源與呼吸作用**

有氧呼吸可分成哪些步驟？這些步驟各自的反應物與產物為何？
無氧呼吸的定義為何？生活中有哪些實例？
發酵作用的定義為何？其過程如何進行？生活中有哪些發酵作用的應用？

► **探討活動 3 影響酵素活性的因素**

► **探討活動 4 影響酵母菌發酵速率的因素**



CHAPTER 2

細胞的能量

2-1

能量流轉與生命維持的關係

光是地球上生物最主要的能量來源，可惜的是，光能是一種大多數生物無法直接利用的能量形式。所幸地球上許多光合自營生物，能將光能轉換為化學能儲存在有機物的化學鍵結之中，隨著這些有機物在食物鏈中流轉，能量便進入了各式各樣的生命。生物體不但利用這些有機物作為自身生長的材料，還可以藉由細胞的代謝作用釋出有機物中儲存的能量，提供細胞執行各種生理功能所需，例如細胞膜的主動運輸、生物體的肌肉收縮等。

2-1.1 ▶ 生物體內能量的流轉

生物身上的能量來源絕大部分都能追溯到太陽的光能。植物細胞擷取來自陽光的能量，以光合作用將其轉換成化學能，再轉移到醣類分子中。不但提供植物細胞的代謝需要，也進一步把能量儲存在營養構造中。食草動物吃下植物，將植物儲存的醣類分子消化分解為葡萄糖，細胞再經過呼吸作用將葡萄糖分解，藉此產生 ATP，以提供能量讓組織及細胞執行各種功能，例如運動時的肌肉收縮（圖 2-1）。

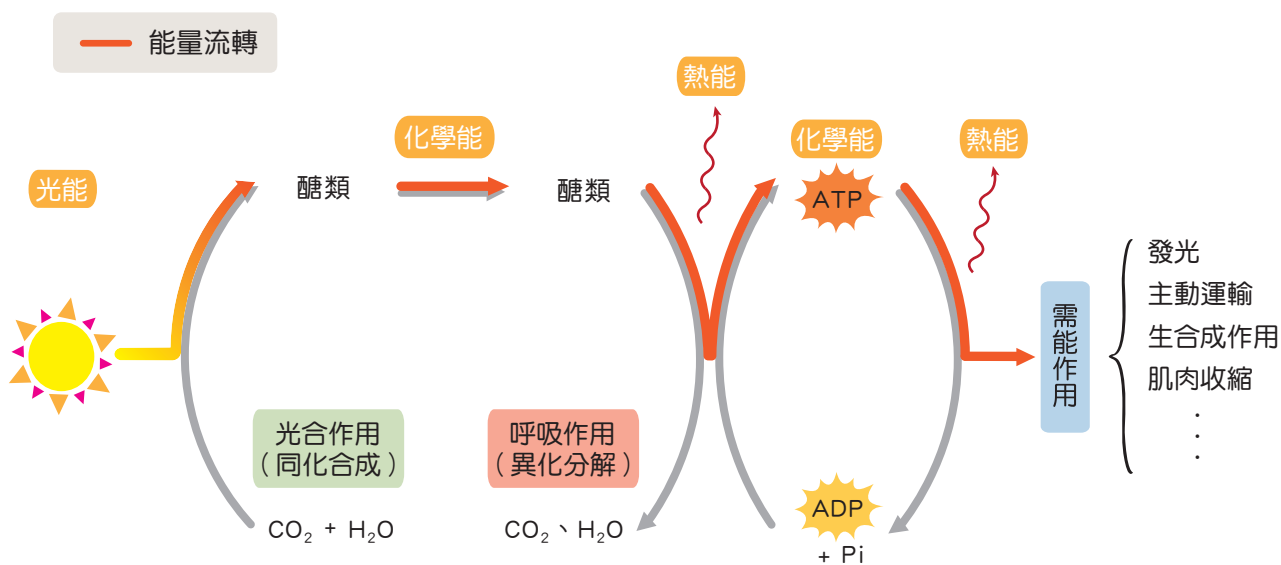


圖 2-1 生命世界中能量的流轉

先備知識

主題	已學知識	國中與高一未學概念
能量流轉與生命維持的關係	- 曾在必修生物細胞單元學過 ATP 可以提供細胞生理作用所需能量，不涉及 ATP 分子結構式。 - 學過光合作用與呼吸作用的能量轉換關係：在細胞層次，光合作用可將光能轉變成化學能儲存在有機物中；細胞則可利用有機物中的化學能進行新陳代謝。	未學過生產者尚包括化學自營生物。

驅動問題

1. 地球是封閉的系統嗎？能量可以像物質般被循環利用嗎？地球上多數生物賴以生存的能量從何而來？

參考答案：地球並非封閉的系統，大氣層無法阻止熱能的散逸，因此能量在地球上無法被循環利用。多數生物賴以生存的能量皆直接或間接來自太陽能。

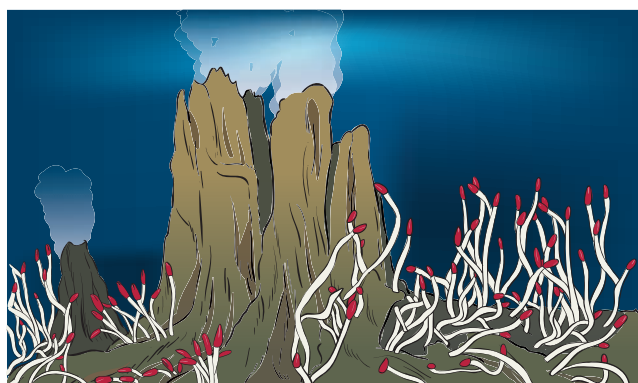
2. 在生物體內，有機物的合成與分解和能量的儲存與釋放間有何關係？

參考答案：有機物的合成需要耗能，因此經常與釋能的反應搭配發生，而有機物的分解可以釋能，釋出的能量會被轉存到能量貨幣之中。

補充資料

深海湧泉生態系

多數地球生物都直接或間接倚賴陽光，但深海湧泉生態系卻有不同的能量來源。深海湧泉的黑煙囪（black smoker）周圍經常可以看到許多管蟲，這些管蟲本身不能合成有機物，但牠們體內的共生菌則可以。黑煙囪冒出的熱泉中富含 H_2S ，管蟲會吸收海水中的 H_2S 、 O_2 與 CO_2 並輸送給這些細菌，這些細菌會氧化 H_2S 以獲得能量，藉此將 CO_2 和 H_2O 合成有機物。這些有機物供養了管蟲，也間接供養了黑煙囪周圍以有機碎屑為食的軟體與節肢動物。由於合成有機物的能量來源並非陽光，因此這些細菌屬於化學自營菌，這個生態系也是獨立於光合作用的。

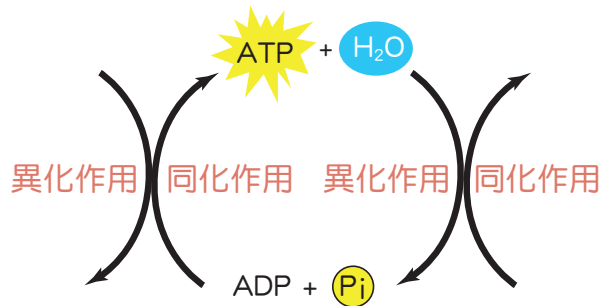


▲ 深海湧泉生態系的黑煙囪與管蟲



觀念澄清

課本在介紹 ATP 與 ADP 的轉換時，多半會呈現下方的示意圖：ATP 水解釋能，細胞便可進行同化作用，而 ADP 和 P_i 轉換回 ATP 時需要能量，因此細胞必須進行異化作用，例如呼吸作用。



課本的敘述是完全正確的，然而學生對於這個敘述的理解卻經常是錯誤的。學生經常將上方的敘述理解為：ATP 水解是一種同化作用，而將 ADP 與 P_i 重新合成為 ATP 則是異化作用。事實上，**ATP 水解是異化作用，而 ADP 與 P_i 合成 ATP 才是同化作用**。為了對這個觀念進行澄清，教師可以採取 p. 190 延伸資料中的教學策略。

除了運動時肌肉收縮做功抬舉肢體之外，另一個在各類細胞都很常見的耗能反應就是細胞的主動運輸。例如海水魚魚鰓中的氯細胞，其細胞膜上有執行主動運輸的幫浦蛋白，將氯離子和鈉離子從細胞內送回海水中，以維持滲透壓。氯細胞或其他具有主動運輸功能的細胞內都有大量的粒線體，負責合成 ATP 作為幫浦蛋白運作時的能量來源。

2-1.2 ▶ 細胞的代謝作用

生物體內進行的各種化學反應總稱為**代謝作用**。整體而言，代謝作用可分為同化作用與異化作用兩大類。同化作用是指反應結果為簡單小分子鍵結成有機大分子，如葡萄糖聚合成澱粉、胺基酸聚合成蛋白質及甘油與脂肪酸聚合成脂質等，通常需要消耗能量才能完成。反之，若反應結果是把有機大分子分解為簡單的小分子，如細胞呼吸作用的代謝途徑：把葡萄糖分解為丙酮酸後，再經過一連串的反应產生二氧化碳與水，則屬於異化作用，其反應過程會釋放能量（圖 2-2）。細胞執行同化作用所需的能量來自 ATP 水解所釋出的化學能；異化作用釋出的能量則能將 ADP 和磷酸基合成 ATP。



化學自營

自然界中的能量除了源自陽光，亦可由一些特殊的微生物產生。這些微生物可以透過氧化特定的化學分子來獲得能量，並將參與反應的物質轉換成有機養分，這種獲得能量的方式就稱為化學自營。例如硝化菌就可以將銨鹽（ NH_4^+ ）或氨（ NH_3 ）氧化為硝酸鹽（ NO_3^- ）來獲取能量。這些化學自營生物在環境中極其重要，不僅扮演生產者，也是各式循環中不可或缺的關鍵角色。

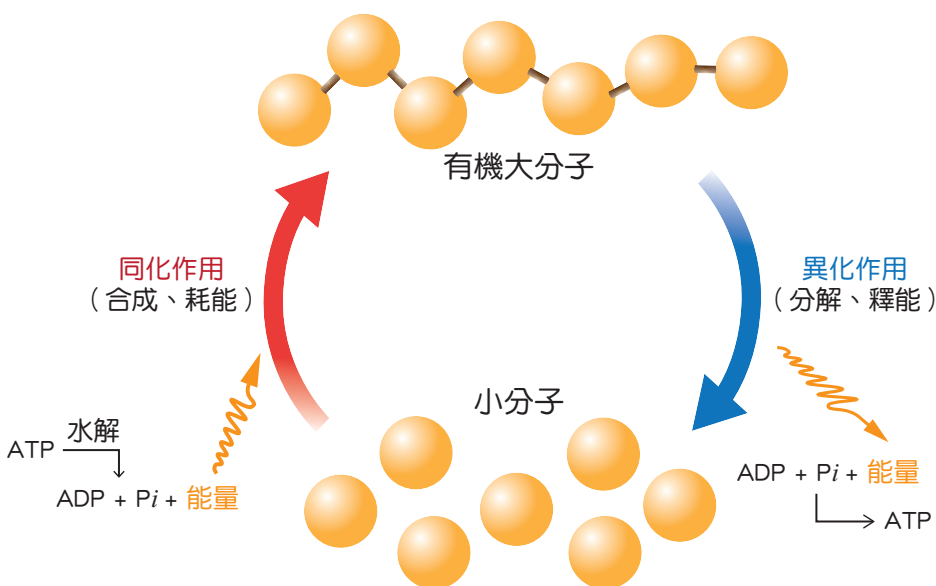


圖 2-2 同化作用與異化作用

2-2

酵素的功能與作用機制

為了維持生命活動，細胞內隨時都需要快速地進行無數的代謝反應，反應之所以能順利進行所依賴的就是**酵素**（或稱作**酶**）。酵素是細胞中各項化學反應的催化劑，經過酵素的催化，反應速率可以提升 $10^2 \sim 10^3$ 倍。若缺少了酵素，反應的速率將過低而無法維持細胞的活力與生存。酵素的重要性也可由酵素的種類數顯現：細胞內含有數以千計的各種酵素，幾乎每一種代謝反應都有特定的酵素參與，以讓反應能順暢進行。

大腦 挑戰書

一般而言，酵素的作用場所在細胞內，包括細胞核、細胞質液與胞器，甚至細胞膜上也有酵素參與反應。但有些酵素還會被分裝並分泌到細胞外去進行反應，例如真菌或是細菌等會把分解纖維素的酵素送至細胞外作用。請就之前所學思考：1. 人體是否也有酵素是分泌到細胞外作用的呢？2. 如果酵素完全離開人體是否還能作用呢？



有些酵素是 RNA 分子

某些 RNA 分子可以利用特殊的捲繞方式折疊成各種不同的構形，形成具有催化能力的 RNA 酵素。這些酵素具有多種功能，例如在蛋白質的轉譯過程中，各胺基酸間的肽鍵即是藉由 RNA 酵素催化所生成。

2-2.1 ▶ 酵素的特性與作用方式

專一性

絕大多數的酵素是蛋白質，其作用具有**專一性**。酵素的專一性是來自其蛋白質分子構形中接納受質（反應物）的位置，該處稱為**活性位**，有特殊的形狀，因此受質形狀必須能夠進入並吻合活性位才能進行作用。

受質嵌入活性位之後，會短暫地與酵素共同組成一個複合物，形成**酵素—受質複合體**進行作用，直到最後釋出產物，完成酵素的催化反應（圖 2-3）。酵素在作用完畢後都會恢復原來的樣子，也不會出現在產物中，可重新進行另一次的反應。

先備知識

主題	已學知識	國中與高一未學概念
酵素的功能與作用機制	- 高一必修生物並沒有酵素的相關介紹。 - 國中七年級生物已學過生物經由酵素的催化進行新陳代謝，並已了解影響酵素作用速率的因素。	- 未學過分子層次之酵素作用機制。 - 未學過酵素可降低反應活化能。 - 若未學過《選修化學 II：物質構造與反應速率》，則也尚未學過活化能之基本定義。 - 未學過輔因子與輔酶。 - 未學過影響酵素作用各種因素的機制。

驅動問題

1. 在化學實驗室中，為了使反應物之間更容易發生反應，可能會對其進行加熱，甚至加入催化劑來改變反應途徑，以降低反應發生的門檻。但對生物而言，加熱是較不可行的策略，那麼生物體會以何種方式來使反應物之間更容易發生反應呢？

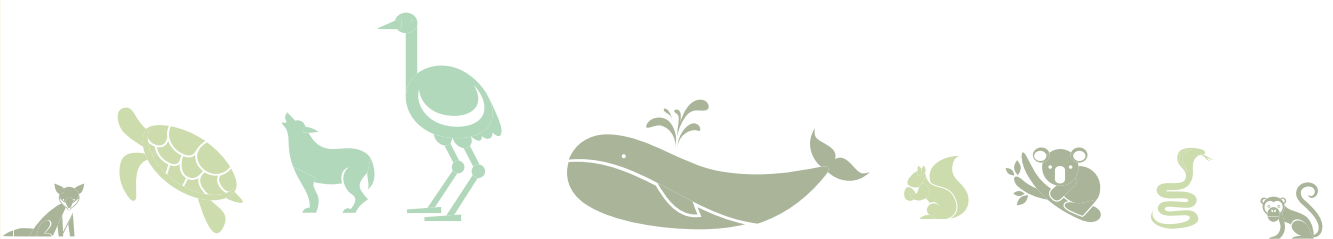
參考答案：生物體內經常以有機物催化劑，也就是酵素，來降低反應的門檻（活化能），使化學反應更容易發生。

2. 哪些因素可能會影響酵素催化反應的速率？我們是否能以物理、化學的角度來解釋這些因素的影響？

參考答案：溫度、酸鹼值與金屬離子等因素皆會影響酵素催化反應的速率。溫度會影響物質碰撞的動能；酸鹼值會改變胺基酸的電性，進而影響蛋白質的結構；而有些金屬離子是維持蛋白質結構的必要因子，有些則會改變活化位的結構，進而抑制酵素的活性。

大腦挑戰書

1. 人體的消化酵素多半都是分泌到細胞外的消化道內，例如唾液澱粉酶在口腔作用，而胰蛋白酶則在腸腔作用，這些都是細胞外的空間。
2. 酵素離開人體仍可作用，國中階段的生物實驗課經常測試唾液中澱粉酶對於澱粉的消化作用，並以本氏液作為指示劑，對產物進行檢驗。



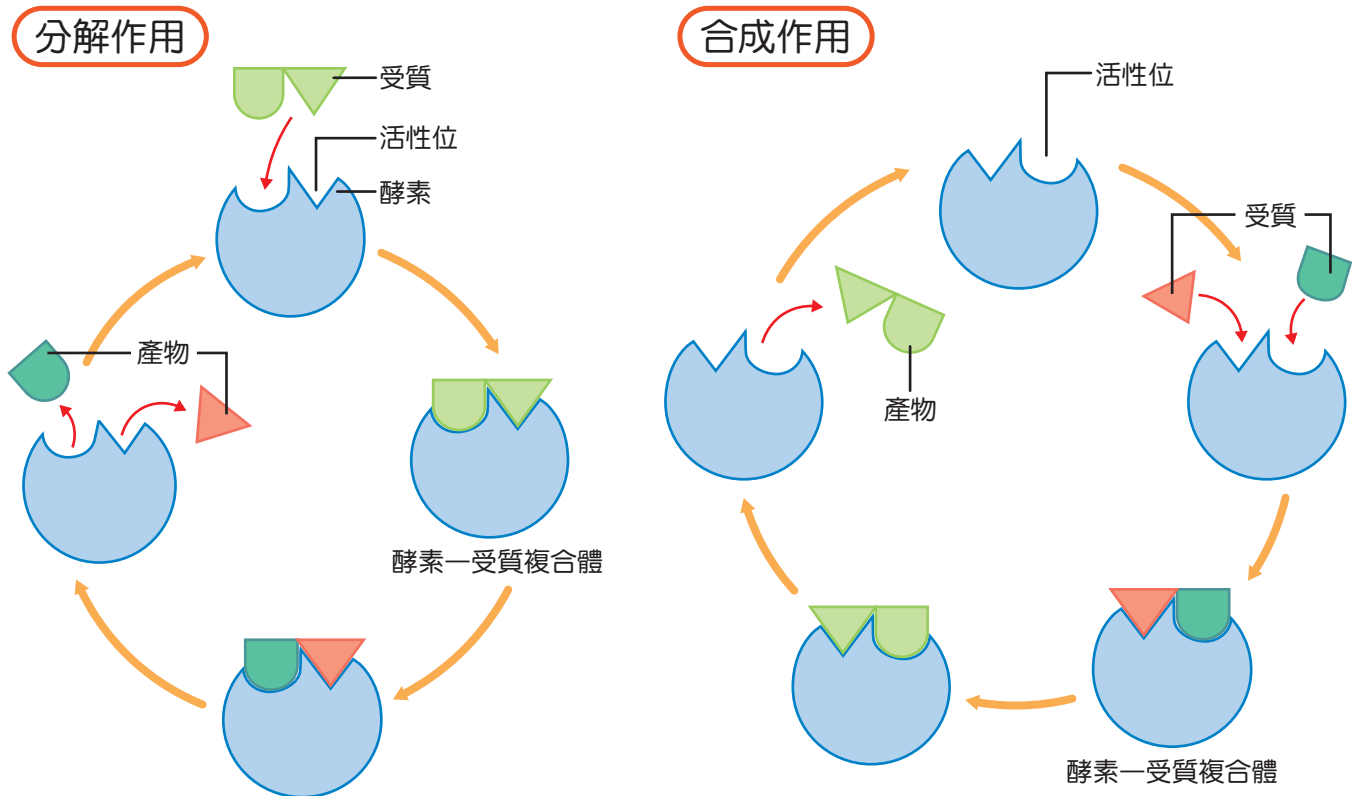
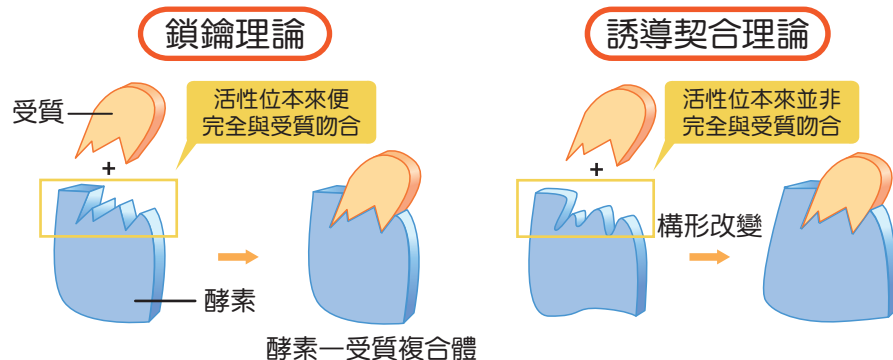


圖 2-3 酵素的作用機制



鎖鑰理論與誘導契合理論

早期的研究認為，具有專一性的酵素與受質就像鎖與鑰匙一樣，本身在構形上就完美的契合，因此才能緊密結合，並將此理論稱為鎖鑰理論。然而近年來卻發現，酵素與受質的關係反而近似於黏土與模型，當受質與酵素結合後，受質會誘導酵素改變構形，使兩者可以緊密結合產生作用，因而被稱為誘導契合理論。



▲ 鎖鑰理論與誘導契合理論的差異

輔因子

多數的酵素還需要輔因子的參與才能組成有效的活性位（圖 2-4）。輔因子可分為無機離子與有機化合物兩大類。作為輔因子的無機離子種類很多，包括 Cl^- 、 Fe^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Mn^{2+} 與 Zn^{2+} 等都是常見的輔因子，如 Cl^- 可協助澱粉酶作用。屬於有機物的輔因子又稱為**輔酶**，是非蛋白質的有機分子，像出現在細胞呼吸作用的 NAD^+ 、 NADH 和 FADH_2 等常見的輔酶，是由特定維生素 B 群分子與核苷酸共同構成。

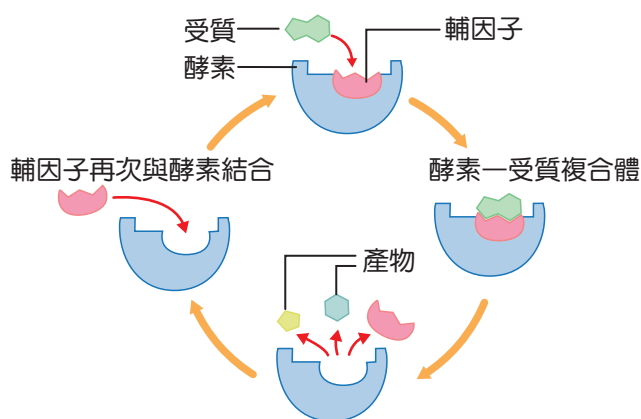


圖 2-4 輔因子作用示意圖

活化能

酵素催化代謝反應進行的原理要從能量上來考量。代謝反應與其他化學反應一樣，通常需要先提供一定的能量使受質達到「活化」的狀態，這種觸發化學反應所需的最低能量稱為**活化能**。酵素的效用是降低活化能來加速代謝反應的進行（圖 2-5），例如：1 分子的過氧化氫酶每分鐘可將 560 萬個 H_2O_2 分解為 H_2O 和 O_2 ，若僅依賴體溫提供的熱能而沒有酵素的催化，反應速率將變得極低而無法滿足細胞生存所需。

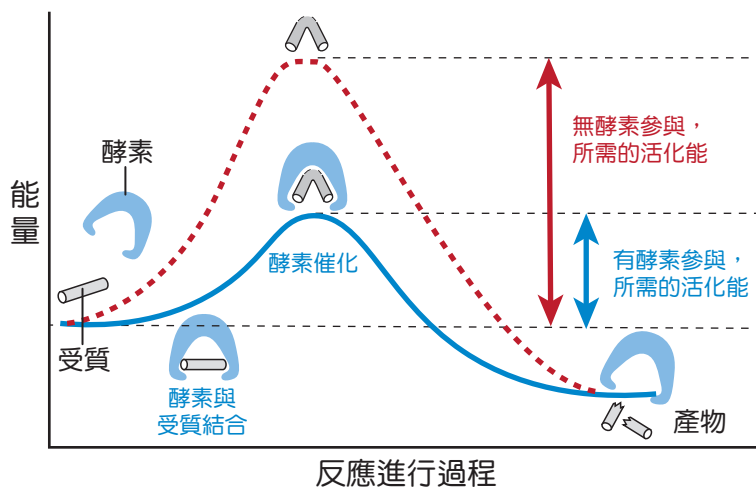
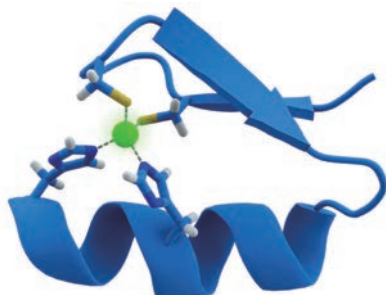


圖 2-5 酵素對反應活化能的影響

補充資料

鋅指

許多蛋白質都需要金屬離子才能維持其三級結構，其中以 Zn^{2+} 維持的三級結構被稱為鋅指（zinc finger）。以下圖的多肽鏈為例， α -螺旋中某些胺基酸的 R 基和 β -褶板中某些胺基酸的 R 基都受到 Zn^{2+} 的吸引，而維持了多肽鏈的三級結構。

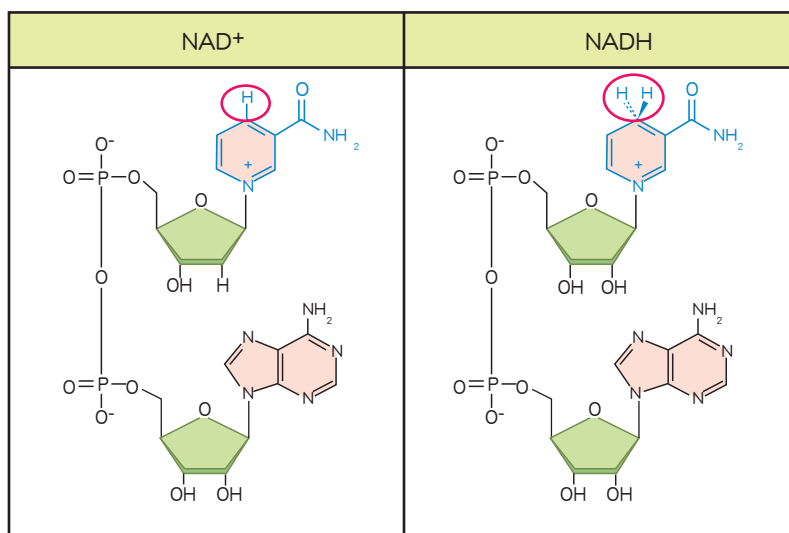


▲鋅指結構的 3D 模擬圖

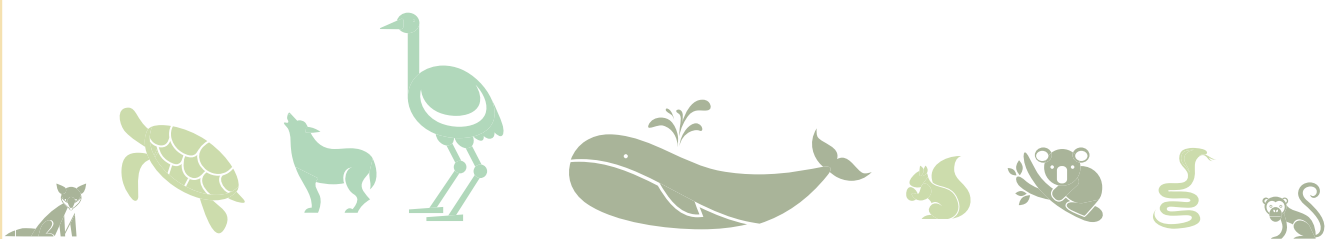
NAD⁺ 與 NADH 的結構與功能

NADH 是 nicotinamide adenine dinucleotide 的縮寫，dinucleotide 是指雙核苷酸，從下圖便能看出，NADH 是由兩個核苷酸聚合而成的分子。此外，這兩個核苷酸各自具有不同的含氮鹼基：其中一個核苷酸的含氮鹼基是菸鹼醯胺（nicotinamide），一種維生素 B₃ 的衍生物；另一個核苷酸的含氮鹼基則是腺嘌呤（adenine）。

NAD⁺ 與 NADH 結構類似，只是 NADH 是還原態，而 NAD⁺ 則是氧化態，所以兩者在菸鹼醯胺上 H 的數量、雙鍵位置和 N 的帶電都不同。酵素在兩者的協助下才能進行氧化還原，也就是收、放電子與氫離子，使共價鍵打斷或形成的這種對反應物進行分解或合成之作用。



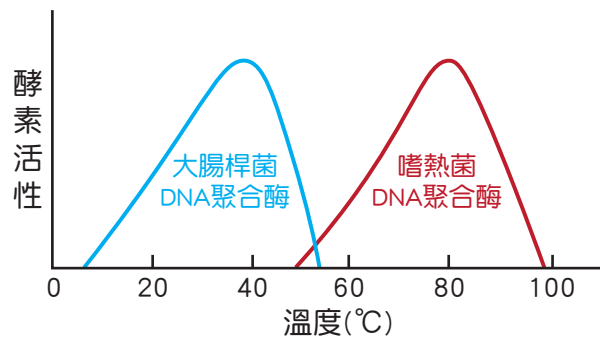
▲NAD⁺ 與 NADH 的結構



補充資料

配合課本 p. 75 溫度如何影響酵素活性？

幾乎所有教科書在這個單元都會提到溫度對於酵素活性的影響，並且以類似下方的示意圖說明：酵素都有其最適溫度，低於或是超過其最適溫度，酵素的活性就會降低。有些教科書還會補充說明：低溫造成的活性降低是可恢復的，但高溫卻會使蛋白質變性，酵素活性因而無法恢復。然而，上述說明只是現象描述，並沒有解釋低溫與高溫如何影響酵素活性。



▲溫度對酵素活性的影響

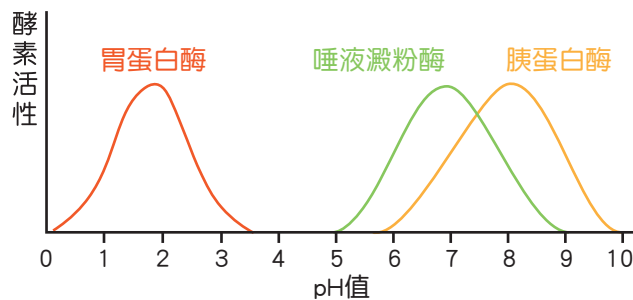
事實上，低溫與高溫對於酵素活性的影響是源自於截然不同的原因。低溫並不會影響蛋白質的構形，因此對酵素並無結構上的破壞或改變，那麼為何低溫會降低酵素的活性呢？這完全是酵素活性的定義問題。所謂的酵素活性，是指單位時間內反應物被轉化成產物的量。低溫時，分子的動能較低，反應物之間或是受質與酵素之間的碰撞程度較低，單位時間內的產物自然較少。也就是說，低溫並沒有改變酵素的性質，酵素活性降低是非戰之罪。

那麼高溫為何會使酵素失去活性且不可恢復呢？蛋白質是由胺基酸脫水聚合形成多肽鏈，再透過二級、三級或四級結構而形成的立體分子。其中，不同胺基酸的 R 基之大小、極性與電性都不同。當核糖體依循特定 mRNA 的序列將胺基酸一一接起時，這些已經被接成多肽鏈的胺基酸便會受到其 R 基的大小、極性與帶電等因素影響而發生交互作用，例如形成氫鍵、或依親水與疏水的特性彼此聚集或排斥，而形成特定的立體結構。溫度過高時，氫鍵的力量或親水、疏水的力量不足以維繫某些結構時，蛋白質便會失去原本的結構。然而，降溫時為何無法恢復原本結構呢？這是因為當初核糖體將胺基酸一一接起時，胺基酸只能在有限的對象（已經被接成多肽鏈的胺基酸）之內尋找與自己最契合或自己最排拒的對象，而後折疊成立體結構；但在原本的結構方式被破壞後，胺基酸彼此之間交互作用的對象範圍更大了，即使降溫，也可能會折疊成與從前不同的結構，這種不可逆的結構變化因此被稱為**變性**（denature）。

補充資料

酸鹼度如何影響酵素活性？

與溫度影響酵素活性相同，幾乎所有教科書在這個單元都會提到酸鹼度對於酵素活性的影響，並且以類似下方的示意圖說明：酵素都有其最適 pH 值，低於或是高於其最適 pH 值，酵素的活性就會降低。然而，上述說明只是現象描述，並沒有解釋酸鹼值如何影響酵素活性，也鮮少有教科書提到酸鹼度對於酵素活性的影響也是不可逆的，也就是**變性**。



▲酸鹼度對酵素活性的影響

為何酸鹼度的改變也可能使蛋白質變性呢？這是因為蛋白質的立體結構有賴於胺基酸之間的交互作用。不同胺基酸的 R 基之大小、極性與電性不同，然而某些官能基的電性在不同酸鹼度下卻是可變的，例如羧基 ($\text{O}=\text{C}-\text{OH}$) 或羥基 ($-\text{OH}$) 在 pH 值下降到某個程度時，都可能丟出 H^+ 而成為 $\text{O}=\text{C}-\text{O}^-$ 或 $-\text{O}^-$ ，於是電中性成了負電；而 pH 回升至某個程度時，其又可以再納入 H^+ 而呈電中性。還有更多官能基如胺基 ($-\text{NH}_2$)、硫氫基 ($-\text{SH}$) 等也是類似狀況。既然酸鹼度會改變胺基酸的電性，蛋白質結構自然會改變，最初的結構一旦被改變，胺基酸間就很難回到最原始的交互作用了。



教學建議

酸鹼度與酵素活性

為了確認學生理解酸鹼度對酵素活性的影響，教師可以提出一個連貫至消化作用單元的小問題：胃蛋白酶到了小腸之後還能繼續作用，分解蛋白質嗎？為什麼？學生應能回答：不能，胃蛋白酶在酸性環境下才能作用，而小腸內為弱鹼環境。

2-2.2 ▶ 影響酵素作用的因素

酵素的作用速率是以單位時間內受質消耗或是產物生成的量來計算。由於大多數酵素是蛋白質分子，因此會影響蛋白質活性的因素亦會影響酵素的作用速率，其中最顯著的為溫度與酸鹼度。

溫 度

溫度會影響分子間碰撞的動能，溫度愈高，分子碰撞的動能愈高，反應速率也愈快。通常每升高 10 °C，反應速率會增快 1 倍。然而不同酵素都有各自最適合的反應溫度，在該溫度下，酵素作用的速率最快，若超過最適溫度，反應速率即開始減慢（圖 2-6）。這是因為高溫會破壞蛋白質，一旦超過最適溫度，酵素的蛋白質結構就會開始迅速地改變，活性位結構的改變會使受質難以和酵素結合，反應速率減慢，當酵素完全被破壞即會不可逆地失去活性而停止作用。

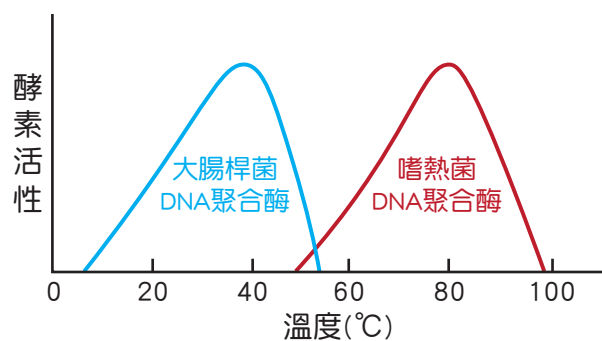


圖 2-6 溫度對酵素活性的影響

酸鹼度

酵素對酸鹼度很敏感，類似於溫度的影響，每一種酵素都有各自適合的酸鹼度作用範圍和一個最適作用的酸鹼值，因此在生物體內適合作用的場所也有所不同。最明顯的例子是消化道內的胃蛋白酶和胰蛋白酶，前者作用於酸性環境的胃，後者作用於微鹼性環境的小腸（圖 2-7）。酸鹼值的改變會影響蛋白質中胺基酸的交互作用而導致蛋白質結構改變，因此改變了活性位和受質結合的效率。

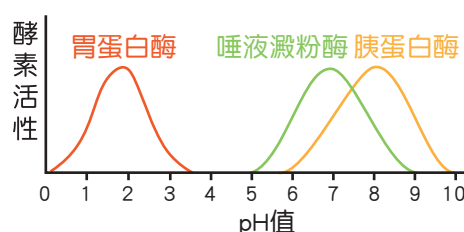


圖 2-7 酸鹼度對酵素活性的影響

酵素抑制物

酵素也可能受某些化學物質影響，使其活性受到抑制，這些物質為**酵素抑制物**。有些酵素抑制物本身與酵素的受質有類似的分子結構，因此會與受質競爭活性位，而影響酵素與受質結合的效力，稱為競爭性抑制物。另一類抑制物則是會結合到酵素活性位以外的地方，使酵素的結構改變，而抑制酵素與受質的結合，稱為非競爭性抑制物，例如部分重金屬離子（圖 2-8）。

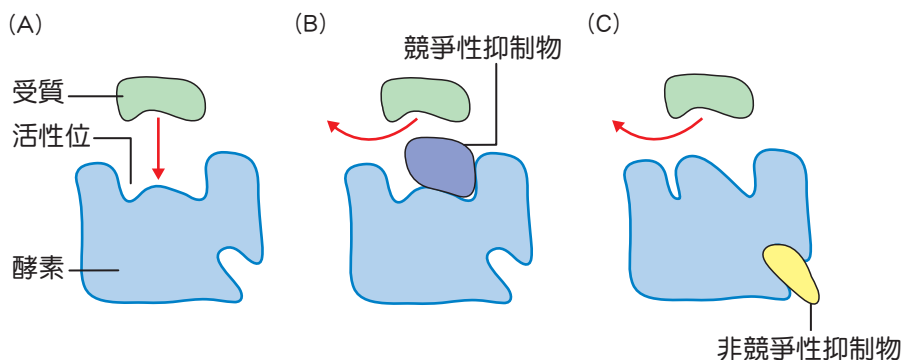


圖 2-8 酵素抑制物的作用方式

(A)無抑制物時；(B)競爭性抑制物與受質競爭活性位；(C)非競爭性抑制物使酵素結構改變。

受質濃度與酵素濃度

反應中受質與酵素的濃度皆會影響酵素作用的速率。從酵素作用的方式來考量，因為必須先形成酵素－受質複合體才能進行反應，所以有一段時間活性位會被受質占據而不能再接受另一個受質。假若反應起始時酵素的濃度遠大於受質，因為酵素－受質複合體尚未達到飽和的狀態，所以隨受質濃度增加，反應速率一開始也隨之增加。不過，酵素的數量通常是有限的，當受質濃度繼續增加，使酵素－受質複合體逐漸達到飽和，產物生成的速率便會趨緩（圖 2-9）。相對而言，細胞中受質通常相當充足，故酵素濃度增加，反應速率也隨之增加，酵素－受質複合體不易有飽和現象（圖 2-10）。

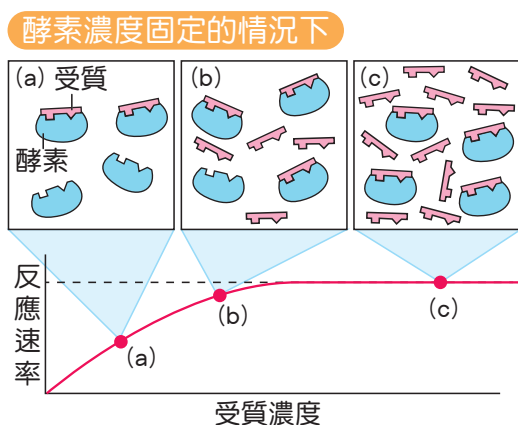


圖 2-9 受質濃度對反應速率的影響

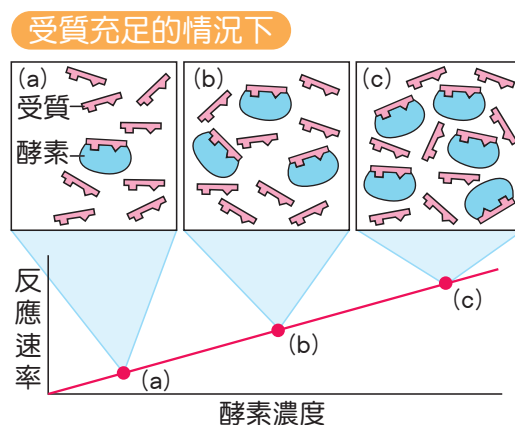


圖 2-10 酵素濃度對反應速率的影響

MEMO





先備知識

主題	已學知識	國中與高一未學概念
細胞的能量來源與呼吸作用	- 曾在必修生物細胞單元學過 ATP 可以提供細胞生理作用所需能量，不涉及 ATP 分子結構式。 - 曾在必修生物細胞單元學過細胞可利用有機物中的化學能進行新陳代謝。 - 大部分高一必修生物版本有提到糖解作用、酒精發酵、乳酸發酵等。	- 未學過呼吸作用的細部機制，如乙醯輔酶 A 形成、克氏循環、電子傳遞鏈等。 - 未學過無氧呼吸。 - 已有發酵作用概念，但未學過過程中輔酶參與氧化還原之變化。



驅動問題

1. 自營生物合成的有機養分或異營生物攝入的有機養分，其所蘊含的能量在生物體內如何再度被釋放出來？

參考答案：有機物必須經過細胞呼吸作用，才能被氧化分解而釋能。釋出的能量會被轉存到 ATP，以供應細胞中的需能反應。

2. 根據化學反應前後有機物分子大小與能量的變化，糖解作用、丙酮酸氧化和檸檬酸循環這些步驟是同化合成或異化分解？

參考答案：糖解作用、丙酮酸氧化和檸檬酸循環都牽涉大分子有機物被分解成小分子，且都伴隨著能量轉存到 ATP 或產生還原性物質（NADH、FADH₂）的過程，因此都是異化分解作用。

3. 糖解作用、丙酮酸氧化和檸檬酸循環過程中所產生的還原態物質，如何透過電子傳遞鏈將其所蘊含的能量轉存到 ATP？

參考答案：還原性物質（NADH、FADH₂）會先被氧化成氧化態（NAD⁺、FAD）而丟出電子，電子在蛋白質載體間傳遞時會造成 H⁺ 被帶入膜間腔。膜間腔累積的 H⁺ 會從具有 H⁺ 通道功能的 ATP 合成酶往基質方向擴散，穿過 H⁺ 通道時便會驅動 ATP 合成酶將 ADP 與 Pi 合成 ATP。

4. 有氧呼吸、發酵作用和無氧呼吸有哪些相同處？又有哪些相異處？

參考答案：有氧呼吸、發酵作用和無氧呼吸三者皆為細胞氧化有機物釋放能量的過程，差異只在於有機物氧化分解的程度，以及協助氧化的物質（接受電子的物質）。

2-3

細胞的能量來源與呼吸作用

自營生物可自行製造有機養分，異營生物則需由食物或環境中獲取有機養分。不管是自營或異營生物，有機養分都是細胞能量的重要來源，但細胞須透過特定的異化代謝過程，才能將有機養分蘊含的能量釋放出來，其中一部分的能量便可用來合成 ATP，使用在各種需能活動中。細胞將有機養分氧化分解，釋出能量合成 ATP 的方式，包括有氧呼吸、無氧呼吸以及發酵作用。有氧呼吸與無氧呼吸進行過程中牽涉到電子傳遞鏈，發酵作用則不經過電子傳遞鏈。

2-3.1 ▶ 有氧呼吸

細胞在氧氣充足的情況下，能夠將含 6 個碳的葡萄糖經過一連串氧化還原的化學反應轉變成 CO_2 和 H_2O ，並釋放出儲存在葡萄糖鍵結中的能量。其中小部分能量以 ATP 分子的形式釋放出來，多數的能量則都以熱能的形式散出而消逝（例如用在維持體溫，將熱能交換到大氣中）。

有氧呼吸根據反應過程中分子被氧化程度的次序，可以分為**糖解作用**、**丙酮酸氧化反應**、**檸檬酸循環**與**電子傳遞鏈**等 4 個主要的步驟。真核生物除了糖解作用是發生在細胞質，其他 3 個步驟都在粒線體中進行，且可再分為兩個部分：在粒線體基質中進行的丙酮酸氧化與檸檬酸循環，以及在粒線體內膜上進行的電子傳遞鏈（圖 2-11）。原核生物沒有粒線體，丙酮酸氧化與檸檬酸循環也皆在細胞質中進行，而電子傳遞鏈則是在細胞膜上完成。



細胞呼吸作用

細胞呼吸作用又稱為組織呼吸作用，指的是所有活細胞內產生能量的氧化還原化學反應，以便區別生理上所指的氣體交換呼吸作用，如肺、鰓或是皮膚以及植物氣孔的 O_2 和 CO_2 等氣體的交換。

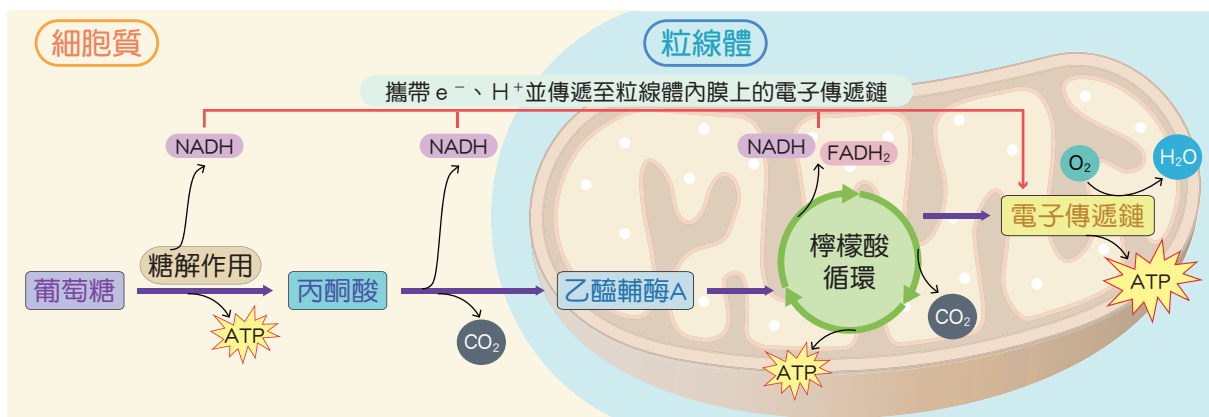


圖 2-11 有氧呼吸綜觀

糖解作用

糖解作用發生在細胞質，為有氧呼吸的第一個步驟。以細胞利用葡萄糖為例，1 個含 6 個碳的葡萄糖會經一系列酵素的作用，被分解為 2 個含 3 個碳的丙酮酸，並產生 2 個 ATP 及 2 個 NADH，而這個過程並不需要 O_2 參與（圖 2-12）。糖解作用所生成的丙酮酸會被送入粒線體基質進行接下來的反應，而 NADH 則是會進入粒線體，在內膜釋出電子參與之後的電子傳遞鏈。

丙酮酸氧化反應

丙酮酸從細胞質進入粒線體基質後，在有 O_2 的情況下與基質中的輔酶 A 及 NAD^+ 作用，生成乙醯輔酶 A（acetyl-CoA）以及 NADH，並產生 CO_2 。接著乙醯輔酶 A 參與檸檬酸循環的反應，而 NADH 則會在粒線體內膜釋出電子參與電子傳遞鏈的反應（圖 2-12）。丙酮酸氧化反應的過程中並沒有 ATP 的生成。

糖解作用

- 葡萄糖經酵素作用後分解成 2 個丙酮酸，並產生 2 個 ATP 及 2 個 NADH
- NADH 會參與後續的電子傳遞鏈
- 此過程不需要 O_2 參與即可進行

細胞質

丙酮酸氧化反應

- 丙酮酸會與基質中的輔酶 A 作用生成乙醯輔酶 A，並產生 NADH 與 CO_2
- NADH 會參與後續的電子傳遞鏈
- 此過程不生成 ATP

粒線體

葡萄糖 (6C)

2 NAD^+ → 2 NADH

2 ADP + P_i → 2 ATP

2

丙酮酸 (3C)

CO_2
NAD⁺ → NADH

輔酶 A

乙醯輔酶 A

CC-CoA

圖 2-12 有氧呼吸

MEMO



補充資料

36 或 38 個 ATP ?

課本常提到 1 分子的葡萄糖經有氧呼吸，釋放的能量可以轉存到 36~38 個 ATP。那麼，究竟是 36 個或 38 個 ATP 呢？這個差異是有組織特異性的，要從電子傳遞鏈把能量轉存到 ATP 的機制談起。

呼吸作用的各階段所產生的還原性輔酶如 NADH 、 FADH_2 ，可以在粒線體內膜的電子傳遞鏈上藉由釋出電子與氫離子，恢復成氧化態的 NAD^+ 和 FAD 。而在電子傳遞過程中會造成粒線體內膜兩側的氫離子濃度差，驅動 ATP 合成酶來合成 ATP。

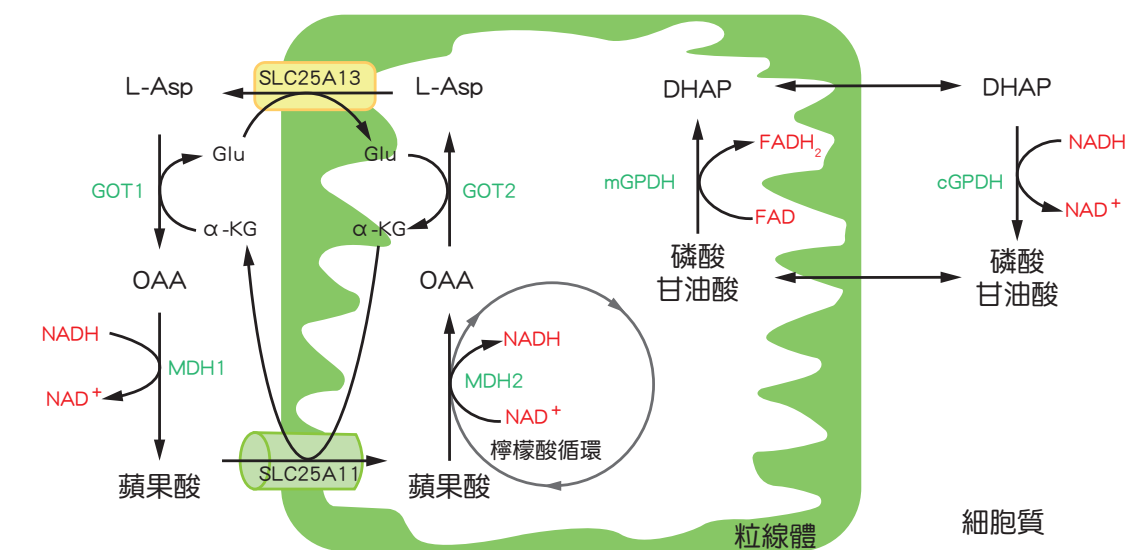
丙酮酸的分解和檸檬酸循環皆發生在粒線體的基質內，因此這兩個階段產生的 NADH 和 FADH_2 可以直接在粒線體內膜釋出電子，進行電子傳遞鏈而轉換出 ATP；但糖解作用所產生的 NADH ，其氧化釋出的電子則須經由某些轉運系統的協助，才能穿過粒線體，進入其基質內。

簡而言之， NADH 氧化所丟出的電子進入粒線體基質的方式在不同組織會有些差異。心肌、肝臟與腎臟的細胞所利用的轉運系統稱為**蘋果酸—天門冬胺酸交換**（aspartate-malate shuttle）（下圖左半）。在這個轉運系統中，1 個 NADH 氧化所釋放出的電子會先把天門冬胺酸還原成蘋果酸，待蘋果酸進入粒線體的基質內之後，可以再度氧化成天門冬胺酸並釋出電子，還原出 1 個 NADH ，轉運期間不會有任何電子的損失。因此使用這個轉運系統的細胞，其糖解作用所生成的 NADH 在經過電子傳遞鏈後可以轉換出 3 個 ATP，和丙酮酸分解或檸檬酸循環所產生的 NADH 具有相同的能量轉換效率，而最終 1 個葡萄糖可以轉換出的 ATP 便會是 38 個。

另一方面，腦細胞和骨骼肌細胞則使用了不同的轉運系統，稱為**磷酸甘油酸交換**（glycerol-3-phosphate shuttle）（下圖右半）。這個轉運系統在氧化 NADH 後，會把電子丟給 DHAP（dihydroxyacetone phosphate，二羥丙酮磷酸），而將 DHAP 還原出磷酸甘油酸（G-3-P）。由於兩者的氧化還原程度相差較小，G-3-P 進入粒線體基質後，再度氧化而丟出的電子只能還原出 1 個 FADH_2 （而非 1 個 NADH ）。

蘋果酸—天門冬胺酸交換

磷酸甘油酸交換



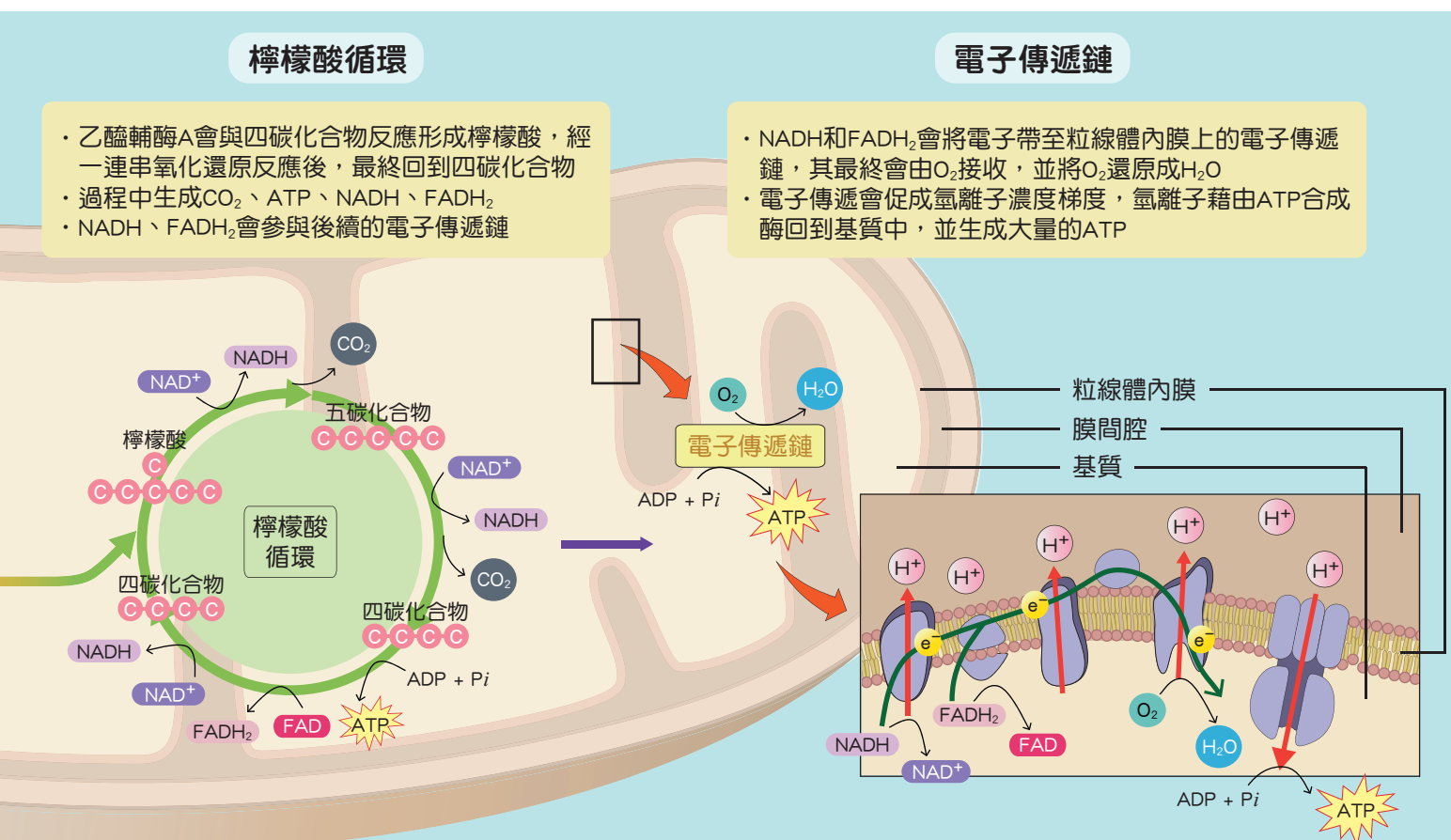
▲粒線體上的轉運系統

檸檬酸循環

檸檬酸循環內有一系列碳水化合物，各含 4~6 個數目不等的碳。乙醯輔酶 A 進入檸檬酸循環後會和 4 碳的碳水化合物反應，形成含有 6 碳的檸檬酸，接著檸檬酸繼續進行一連串氧化還原反應，最後回復到 4 個碳的狀態，之後可再度與下一個乙醯輔酶 A 反應，形成一個循環（圖 2-12）。過程中會產生 ATP、 CO_2 、NADH 與 FADH_2 ，其中 NADH 和 FADH_2 會在粒線體內膜釋出電子參與電子傳遞鏈的反應。

電子傳遞鏈

前述步驟產生的 NADH 和 FADH_2 都是在氧化還原反應過程中接受電子後形成的，兩者會將攜帶的電子傳遞至粒線體內膜上的電子傳遞鏈（圖 2-12）。電子傳遞鏈由一系列電子載體構成，這些電子載體鑲嵌在內膜的脂雙層內，其中部分是氫離子幫浦。電子傳遞的過程中，電子傳遞鏈的成員發生的是一系列氧化還原反應，愈接近傳遞鏈末端的電子載體接受電子的能力愈強，因此電子會沿著這些電子載體一路往下傳，最後由 O_2 接收，將 O_2 還原成 H_2O 。過程中電子轉移所釋出的能量，會把基質的氫離子透過氫離子幫浦運輸到膜間腔，形成氫離子的濃度梯度，膜間腔內過多的氫離子又會經過具有氫離子通道功能的 ATP 合成酶回到基質，過程中啟動 ATP 合成酶，並把基質的 ADP 和磷酸基合成 ATP。

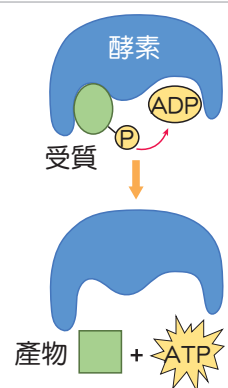




ATP 的合成方式

有氧呼吸的過程中利用兩種方式合成 ATP，第一種方式發生在糖解作用時，葡萄糖分解產生的磷酸烯醇丙酮酸在酵素的催化下，轉移一個磷酸基給 ADP，生成 ATP，自身則變成丙酮酸，即為一種**受質階層磷酸化**。

第二種方式發生在電子傳遞鏈的過程。電子傳遞鏈發生的一系列氧化還原反應所釋放的能量用於把氫離子運輸到膜間腔，形成氫離子濃度梯度，使氫離子能經過 ATP 合成酶擴散回到基質，進而能把基質的 ADP 和磷酸基合成 ATP，因此整個過程稱為**氧化磷酸化**。有氧呼吸過程中，大多數 ATP 是以氧化磷酸化的方式產生的。



▲ 受質階層磷酸化

2-3.2 ▶ 無氧呼吸

在地球上某些極度缺氧的環境中生活的細菌與古菌，其呼吸作用的電子傳遞鏈採用其他無機分子取代氧氣作為電子的接受者，稱為**無氧呼吸**（圖 2-13）。例如在溶氧量極低的陽明山硫磺溫泉中，硫酸鹽還原菌以硫酸鹽（ SO_4^{2-} ）與元素硫（S）作為無氧呼吸電子傳遞鏈的最終電子接受者，所以最後產生的產物是硫化氫（ H_2S ）而非水（ H_2O ）。硫化氫為有臭味的分子，如都市下水道累積的汙泥、沼澤地的泥巴所發散的臭味，即為硫酸鹽還原菌行無氧呼吸時產生的硫化氫而來。此外，硝酸鹽（ NO_3^- ）也可以作為電子接受者，如氮循環中的脫氮菌把硝酸鹽轉變為氮氣（ N_2 ），使氮元素回到大氣中。在人類或其他哺乳動物腸道內的甲烷生成古菌，則以 CO_2 作為電子接受者，產生甲烷（ CH_4 ）氣體，當動物將此氣體排出，就是所謂的「放屁」。

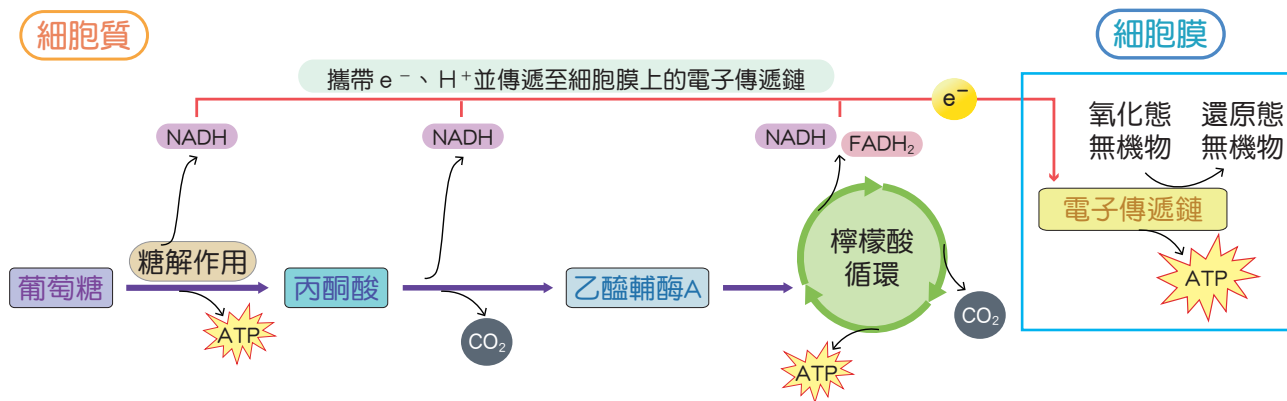
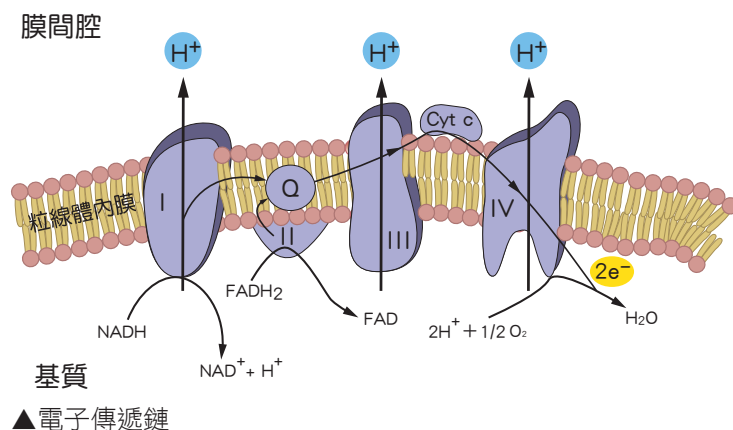


圖 2-13 無氧呼吸

NADH 在電子傳遞鏈上進行氧化時，可以把電子丟給較為上游的載體，而 FADH_2 只能把電子丟給較為下游的載體。因此相較於 NADH， FADH_2 能造成的氫離子梯度差異較小，只能轉換出 2 個 ATP。

1 分子的葡萄糖進行糖解作用可以還原出 2 個 NADH，這 2 個 NADH 如果是在心肌、肝臟或腎臟細胞，總共可以轉換出 6 個 ATP；若是在骨骼肌或腦細胞，則只能轉換出 4 個 ATP。



- 延伸資料：幾個 ATP，見 p. 192。

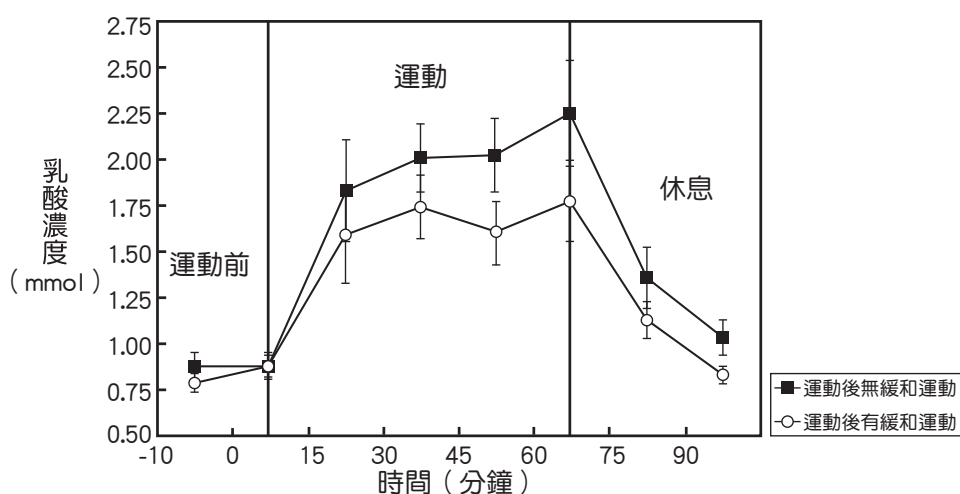


教學建議

配合課本 p. 81 肌肉痠痛是乳酸堆積造成的嗎？

人體於休息狀態時，血乳酸濃度約在 1 mmol/L ；而激烈運動時，骨骼肌會因缺氧而行乳酸發酵，產生大量的乳酸。由於激烈運動的隔天之後經常會發生肌肉痠痛的現象，因此一直以來都有乳酸堆積造成肌肉痠痛的說法。教師可以提供學生下圖的訊息：運動前後骨骼肌組織中乳酸濃度的變化，並請學生判斷「乳酸堆積造成肌肉痠痛」的說法是否合理。

由下圖可以看出，運動結束的半小時內，乳酸濃度就已經恢復平時狀態，但痠痛往往是隔天之後才發生的，因此肌肉延遲性的痠痛並非乳酸堆積所致。關於延遲性肌肉痠痛（delayed onset muscle soreness, DOMS）的原因，目前的解釋是高強度運動造成肌纖維的受損，進而引起發炎反應。發炎反應釋放的各種發炎物質可能會刺激某些類型的受器，引發痠痛感。



▲運動前後骨骼肌組織中乳酸濃度的變化

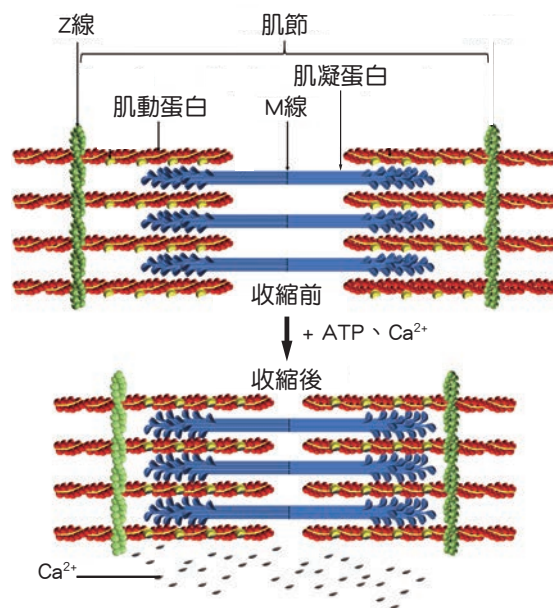
補充資料

為何激烈運動時骨骼肌會行乳酸發酵？

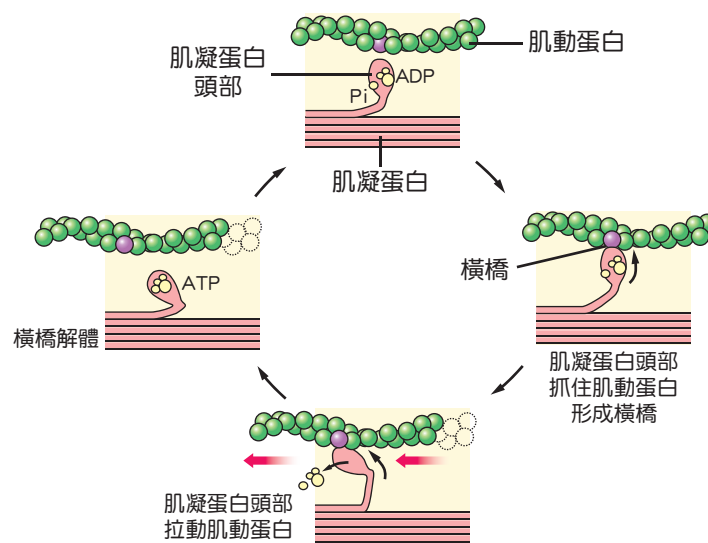
肌肉收縮，微觀上而言是肌肉細胞中的兩種細胞骨架——**肌凝蛋白**與**肌動蛋白**——形成橫橋並交錯滑動的過程，而兩種肌絲形成橫橋或打斷橫橋的過程則牽涉到 ATP 的使用與水解。

細胞生成 ATP 最有效率的做法是有氧呼吸，因此肌肉細胞偏好進行有氧呼吸，消耗氧氣使葡萄糖充分氧化並分解為二氧化碳，藉此釋放出大量能量，轉存到更多的 ATP 之中。

然而激烈運動時，大量的肌肉細胞會同時進行有氧呼吸，彼此競爭氧氣。若激烈運動持續進行，就會有愈來愈多的肌肉細胞呈現氧氣不足的狀態，但肌肉細胞卻仍須執行來自大腦的運動命令。此時肌肉細胞只好先將葡萄糖用以進行乳酸發酵，換取較少但可以救急的 ATP。



▲肌動蛋白與肌凝蛋白



▲肌肉收縮的過程

2-3.3 ▶ 發酵作用

氧是有氧呼吸時電子傳遞鏈的最終電子接受者，在缺氧的情況下，若電子沒有去處，電子傳遞鏈將會停擺，進一步導致檸檬酸循環無法進行而「塞車」，因為 NADH 和 FADH_2 不能回復到氧化狀態的 NAD^+ 和 FAD 以接受新產生的電子，細胞呼吸被迫停在糖解作用的階段。儘管糖解作用不需要氧的參與，但是其產物之一的 NADH 也會累積起來而不能回復到 NAD^+ 的狀態，於是失去了接收者接受葡萄糖分解產生的電子，糖解作用因此也不能繼續而停頓。

因此有些細胞在缺氧的狀態下，會將糖解作用生成的丙酮酸還原成其他有機物，讓 NADH 可以回復到氧化態的 NAD^+ ，才能再度接受電子，使糖解作用能持續進行以供給細胞 ATP ，此過程稱為**發酵作用**。

若丙酮酸被還原為乳酸，此種發酵作用稱為**乳酸發酵**（圖 2-14）。乳酸菌就是以乳酸發酵來產生 ATP ，人們利用其發酵作用來製造優格；而人體的紅血球細胞沒有粒線體，無法進行有氧呼吸，所以也是利用乳酸發酵取得 ATP 。當肌肉劇烈運動時，氧氣來不及供應，肌細胞以乳酸發酵作為生產 ATP 的方式，產生的乳酸經由血液送到肝臟細胞代謝成丙酮酸，然後可繼續用於有氧呼吸。

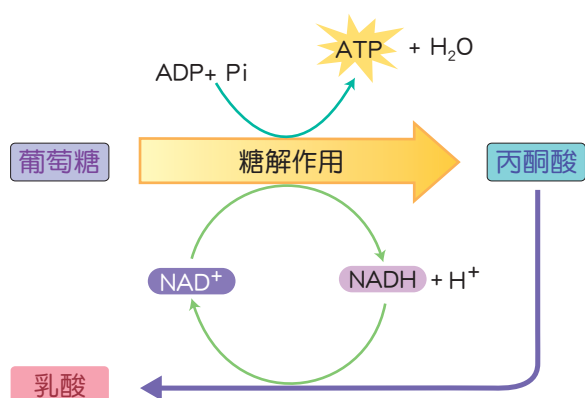


圖 2-14 乳酸發酵

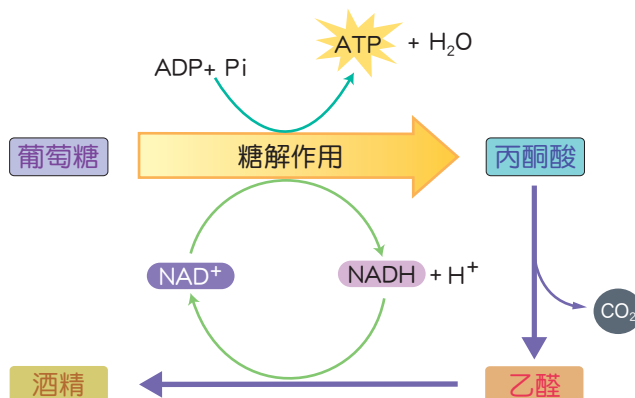


圖 2-15 酒精發酵

酵母菌則把糖解作用生成的丙酮酸先轉變成乙醛並產生 CO_2 ，再將乙醛轉變成酒精，同時把 NADH 氧化成 NAD^+ ，此過程稱為**酒精發酵**（圖 2-15）。人類歷史上很早就開始應用酒精發酵生產食品，其運用已成為一個重要的生物產業，具有廣大的經濟價值。

呼吸作用依照氧氣是否參與，有三種不同的形式，有氧呼吸、無氧呼吸和發酵作用，其產生 ATP 的數量不同（圖 2-16）。

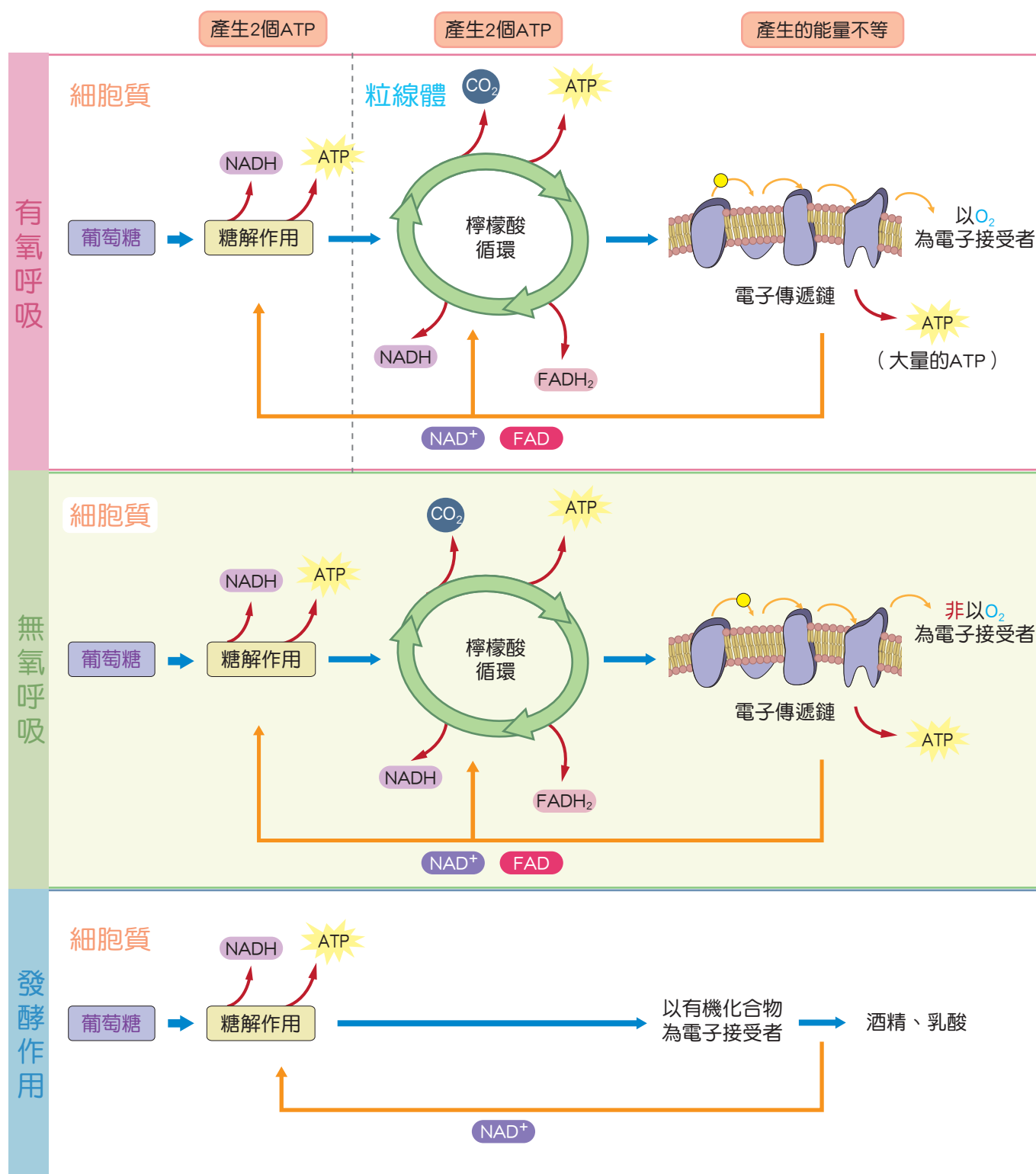


圖 2-16 有氧呼吸、無氧呼吸與發酵作用的比較



教學建議

酵母菌只會進行發酵作用嗎？

談到酵母菌，人們常會立刻聯想到酒精發酵，因為這和我們釀酒、做麵包的原理息息相關。但酵母菌只會進行發酵作用嗎？

教師可以先提出以上問題，然後提供學生以下線索：人體皮膚表面有所謂的共生菌相，其中也包含不同種類的酵母菌，這可能也正是古代人們揉製麵團之後，麵團可以自然發酵的原因之一。雖然我們的皮膚上存在許多酵母菌，但平時皮膚並沒有散發出酒精味；且相對於麵團而言，皮膚是一個氧氣供應較為充足的環境。由以上可推測，這些酵母菌平時是以什麼方式獲得能量的呢？藉此引導學生說出：酵母菌也可以進行有氧呼吸。

接著教師再回到課本 p. 81 的第三段，強調課本上提到的，某些細胞在缺氧環境下可以進行發酵作用；但在有氧環境下，這些細胞也是可以進行有氧呼吸的。

酵母菌只有在缺氧時才會進行發酵作用嗎？

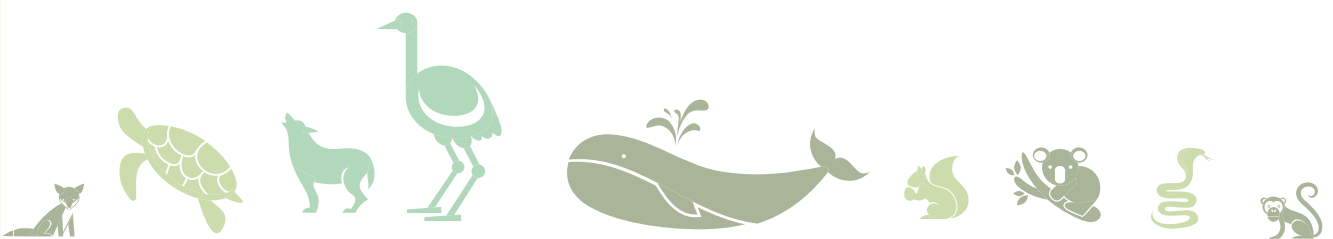
依照上述教學建議進行引導之後，學生們普遍可以理解酵母菌也會進行有氧呼吸，但這時候也可能引發另一個迷思概念——學生誤以為酵母菌只有缺氧時才會進行發酵作用。

因此，教師可以再提出一些實例來協助學生釐清概念。例如，進行發酵作用的實驗時，當把砂糖和酵母菌加入少量水中並混合均勻，發酵作用就開始進行了。教師可以詢問學生：這個實驗環境是缺氧或氧氣充足的呢？酵母菌只在缺氧環境中進行發酵作用嗎？藉此引導學生發現有氧時酵母菌亦可發酵。

許多學生認為「酵母菌在有氧環境亦可發酵」與「酵母菌在缺氧時會發酵」這兩件事相互衝突，但就邏輯上來說，從「缺氧會發酵」（若 P 則 Q）並不能推論出「有氧就無法發酵」（非 P 則非 Q）。

另一個問題是，酵母菌在有氧環境下為何要發酵？就能量的轉換效率來說，有氧呼吸顯然比發酵作用好。有機物氧化會丟出電子，氧氣作為電子的接受者，使有機物得以持續且充分地氧化。因此 1 分子的葡萄糖會分解成 6 個二氧化碳，釋出大量能量並轉換出 38 個 ATP；反觀發酵作用，過程中沒有氧氣作為電子的接受者，有機物無法持續且充分地分解，也就是葡萄糖無法澈底分解，只能釋出少量能量，並轉換出 2 個 ATP。由結果看來，發酵作用似乎是個浪費葡萄糖以苟活的生存策略。如同我們身上有 1000 元，但是當食物資源缺乏時，一顆平時只賣 35 元的肉圓，我們也願意花 1000 元來買，只求先活下去再說。

倘若如此，為何酵母菌在氧氣充足時也會進行發酵作用呢？事實上，氧氣的缺乏並不是發酵作用的必要條件，環境中的糖才是。實驗條件中，酵母菌的周圍有充足的糖，此時的酵母菌就像個有錢的大爺，既然葡萄糖很多，1 分子葡萄糖只轉換出 2 個 ATP 也無所謂，有錢可花直需花。簡而言之，在缺氧環境或是環境中有糖時，酵母菌可能基於不同的理由而進行發酵作用。



探討
活動
3

影響酵素活性的因素

有吃過冷凍蔬菜嗎？冷凍蔬菜口味未必討喜，但有可保存較久的優點，背後原因就是低溫下微生物的酵素活性極低，使蔬菜不易因微生物而腐敗。此外，許多綠色冷凍蔬菜在冷凍前，還會多一道「殺菁」（blanching）的步驟：生鮮的蔬菜先在沸水中汆燙 1~2 分鐘，再快速撈起放入冰水冷卻，之後直接冷凍。為何要先用高溫汆燙而不是直接冷凍的原因，也和酵素有關！原來是蔬菜自身具有某些酵素，原本會在蔬菜儲存期間，造成蔬菜組織變化而後變黃、變軟，但高溫會破壞這些酵素的活性，使蔬菜能維持青翠的時間較久。

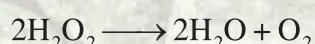
由上述例子我們知道，溫度會影響酵素活性。本活動將探討：如何透過實驗驗證溫度與酸鹼度對酵素活性的影響？

活動目的

以溫度與 pH 值分別作為操縱變因，了解溫度與 pH 值是否會影響酵素的活性。

背景知識

1. 細胞進行某些代謝作用時，會產生出過氧化氫，此物質對於細胞具有毒性。過氧化氫能進行分解反應轉換為氧氣與水，反應式可表示為：



在缺乏催化劑的情況下，此反應雖然仍能自然進行，但反應速度極慢；然而在酵素的催化下，反應便能快速進行。

2. 過氧化氫酶是普遍存在生物細胞的一種酵素，能催化上述過氧化氫分解的反應，被認為對細胞具有重要的保護作用。傷口滴上雙氧水（過氧化氫溶液）後會有許多小氣泡，就是因為細胞的過氧化氫酶催化反應產生出氧氣的緣故。
3. 馬鈴薯細胞也富含過氧化氫酶。不管將馬鈴薯切塊、磨成泥或是打成汁，只要滴加過氧化氫溶液後，都能觀察到上述反應的進行。

實驗器材

全班共用

生馬鈴薯	1 顆	500 mL 燒杯	1 個
果汁機	1 臺	蒸餾水	300 mL
雙層紗布	1 塊		

各組使用

15 mL 試管	6 支	pH 5 緩衝液	3 mL
滴管	3 支	pH 7 緩衝液	3 mL
試管架	1 個	pH 9 緩衝液	3 mL
標籤紙	數張	3% 雙氧水溶液	10 mL
冰塊	適量	10 mL 量筒	1 個
溫度計	3 支	500 mL 燒杯	3 個
pH 3 緩衝液	3 mL	15 cm 直尺	1 把



探究步驟想想看

1. 由過氧化氫酶所催化的反應，試推論：我們要如何測定過氧化氫酶的活性呢？換句話說，本實驗的應變變因為何？你會如何量化呢？
2. 如果想測定溫度或 pH 值對於過氧化氫酶的影響，請問每組「過氧化氫酶的總量」是操縱變因還是控制變因？當實驗材料為馬鈴薯時，你要如何使每組馬鈴薯的過氧化氫酶總量均相等呢？

活動流程

(一)製備酵素溶液（全班共同進行）

1. 將一顆馬鈴薯切成小塊，丟入果汁機，加入 300 mL 蒸餾水，攪打 20 秒。
2. 以雙層紗布過濾馬鈴薯汁至 500 mL 燒杯中，收集到的濾液即為馬鈴薯酵素溶液。
3. 每組取 10~15 mL 馬鈴薯酵素溶液備用。

(二)製置不同試管

1. 按照下表，裝置 A1、B1、C1 3 支試管，以 A1（低溫）、B1（室溫）、C1（高溫）互為相互對照組，用於比較溫度對馬鈴薯過氧化氫酶的影響。

	A1	B1	C1
酵素溶液	0.5 mL	0.5 mL	0.5 mL
pH 7 緩衝液	2 mL	2 mL	2 mL
水浴處理（見流程三）	0~5 °C	室溫水	85~100 °C



教學建議

本活動為舊課綱中原本就有的活動。許多學校已開發作為探究與實作中的教案，建議可融入探究與實作精神作彈性調整，甚至可請學生自行設計實驗（可參見延伸活動）。

探究步驟想想看參考答案

1. 酵素活性可用反應速率來表示，而反應速率又可以產物生成速率來表示。故本實驗的應變變因可用單位時間產生的氧氣量來表示。由於反應產生的氧氣會形成氣泡，可用試管中的氣泡高度加以量化。本題為開放式題目，教師可鼓勵學生多方面思考出自己的答案。
2. 題幹中的溫度或 pH 值為操縱變因，則過氧化氫酶的總量必須是控制變因。過氧化氫酶存在於馬鈴薯塊莖之細胞內，若僅是秤取相同重量的馬鈴薯進行實驗，則可能會因切塊的大小、塊數不同，造成接觸受質之總表面積不同，此時參與反應的過氧化氫酶之實際量亦不相同。所以較佳的方式還是打成均質的汁液，並量取相同體積的酵素溶液來進行實驗。

問題與討論參考答案

1. 仍會有氣泡產生。酶的作用和受質與酶的接觸面積有關。使用馬鈴薯汁，相較於馬鈴薯泥或馬鈴薯塊，酵素的分布應較均勻，較不會受到表面積大小不同造成的誤差所影響。
2. 可將火柴或線香點燃後放入，看燃燒情況來證明。
3. (1) 依據實驗結果作答，理論上是室溫活性最高。
(2) 低溫下酶活性較低。因低溫下，分子動能低，酶與受質碰撞而結合的機率較低。
(3) 接近沸點的高溫下，酶的活性幾乎為 0，此時酶構形已改變，無法與受質結合，故無法催化反應發生。
4. 請學生依據實驗結果作答。

2. 按照下表，分別裝置 B2、B3、B4 3 支試管，B2 (pH 3)、B3 (pH 5)、B4 (pH 9) 及步驟 1. 的 B1 (pH 7) 互為相互對照組，用於比較 pH 值對馬鈴薯過氧化氫酶的影響。

	B2	B3	B4
酵素溶液	0.5 mL	0.5 mL	0.5 mL
pH3 緩衝液	2 mL	-	-
pH5 緩衝液	-	2 mL	-
pH9 緩衝液	-	-	2 mL
水浴處理(見流程三)	室溫水		

3. 每一試管充分攪拌後，進行流程(三)。

(三)不同溫度水浴

1. 取 3 個燒杯，分別標上 A、B、C。A 燒杯中裝適量冰塊與蒸餾水，將水溫調整至 0~5 °C；B 燒杯裝室溫水；C 燒杯裝 85~100 °C 沸水。
2. 將 A1 試管放在 A 燒杯中，B1、B2、B3、B4 放在 B 燒杯中，C1 放在 C 燒杯中。
3. 進行水浴 10 分鐘。整個水浴過程須在燒杯中適時添加冰塊或沸水，維持燒杯中的水溫。

(四)觀察氣泡的產生

1. 水浴 10 分鐘後，在每一試管中加入 1 mL 3% 雙氧水溶液，開始觀察有無氣泡產生。
2. 每隔 2 分鐘將試管取出，以直尺測量每個試管氣泡的高度並記錄下來，測量完後放回水浴的燒杯中，總共測量 5 次 (共 10 分鐘)。
3. 為增加實驗的準確性，以上流程(一)~(四)請重複 3 次，將 3 次實驗所得的每組高度數值取平均值，記錄於探討活動手冊中。並根據此結果，以反應時間為橫軸、氣泡高度平均值為縱軸繪製折線圖，用以呈現出反應過程中酵素活性的變化情形。



問題與討論

1. 實驗步驟中，如果在試管中置入切塊馬鈴薯或是搗爛的馬鈴薯泥，是否會有氣泡產生？試比較上述方式與本實驗中使用的酵素溶液有何差異？
2. 用何種實驗方法，可以證明試管內的氣體是氧氣呢？
3. 實驗結果中，關於溫度對過氧化氫酶活性的影響：
 - (1) 何種溫度下過氧化氫酶的活性最佳？
 - (2) 低溫對於過氧化氫酶的活性有何影響？試推論可能的原因。
 - (3) 接近水沸點的高溫對於過氧化氫酶的活性有何影響？試推論可能的原因。
4. 依據你們的實驗結果，請試著說明 pH 值對於馬鈴薯過氧化氫酶活性有何影響。



延伸活動

(一)檢驗數據之間的差異性

探討活動 3 的實驗結果中，不同組別的平均值數值不同，有可能是因為不同溫度或不同酸鹼度的確會造成酵素活性的差異，但也有可能僅是實驗誤差所造成。統計學上有一套方式，可以判斷不同組別的結果間是否有「顯著差異」，以免對實驗結果做出錯誤的解讀。本活動的操縱變因是特質變項（3 種溫度或 4 種 pH 值），應變變因是連續變項（氣泡高度），適合進行變異數分析（analysis of variance, ANOVA）。請試著用 Excel 檢驗你們所得的平均值數據，是否有達到顯著差異。

(二)高溫或低溫處理對酵素活性的影響，是否不可回復？

探討活動 3 中，經由高溫或低溫處理過的組別，若靜置一段時間待其回到室溫，酵素的活性是否也會回復呢？

活動方法：

仿照探討活動 3 的實驗步驟設置裝有馬鈴薯泥的 A1、B1、C1 三管，分別以低溫、室溫與沸水水浴處理 10 分鐘，隨後取出靜置於室溫下 10 分鐘，再加入 1 mL 3% 雙氧水，測量並記錄氣泡高度。

問題與討論：

1. 本實驗中何組可視為對照組？
2. 可以直接使用探討活動 3 做完實驗的 A1、B1、C1 三管，靜置於室溫後再重新進行實驗嗎？為什麼？

(三)受質濃度對酵素活性的影響

課文中有介紹受質濃度也是影響酵素活性的因素之一。如果了解室溫下，受質濃度對於過氧化氫酶活性的影響，實驗該如何進行呢？

活動方法：

1. 取實驗室中未稀釋的 35% 雙氧水，稀釋成不同濃度。（注意！雙氧水具有腐蝕性，操作時必須戴手套。）
2. 將等量不同濃度的雙氧水，加入均裝有 0.5 mL 酵素溶液的不同試管中，測量並記錄氣泡高度。

問題與討論：

1. 本實驗中過氧化氫酶的受質為何？
2. 你會設計哪些不同濃度的雙氧水溶液來進行實驗？你的對照組如何設計？
3. 實驗完成後，以雙氧水濃度作為橫軸，氣泡高度作為縱軸，畫出相對應的折線圖。你畫出的圖和課本 p. 76 的圖 2-9 是否相似？如果不相似，試討論其原因。



MEMO



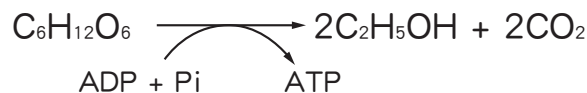
補充資料

細胞呼吸作用

有機物在細胞內被逐步氧化分解，釋出能量並轉存於 ATP 的過程，統稱為細胞呼吸作用（cell respiration）。不論是自營或異營生物，細胞中的有機物最終皆須藉由細胞呼吸作用把能量存入 ATP，以供細胞進行耗能的生理作用，例如同化合成、主動運輸與肌肉收縮等。

細胞呼吸作用的類型十分多元。有機物被氧化分解時會釋放電子，若細胞能以氧氣作為電子的接收者，使有機物持續並充分地氧化分解，便能釋大量的能量轉存到大量 ATP，此種細胞呼吸作用稱為有氧呼吸（aerobic respiration）；倘若細胞處在缺氧的環境中，無法以氧氣作為電子的接受者，有機物只能粗略地氧化分解，並釋出較少能量，這類的細胞呼吸作用則稱為發酵作用（fermentation）。

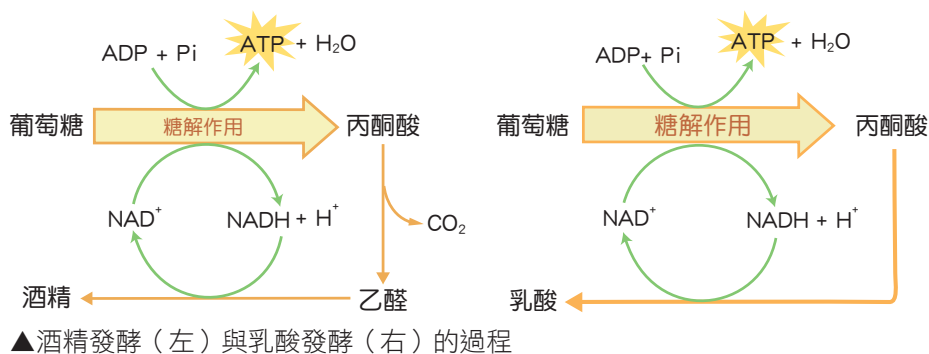
發酵作用亦有許多類型，最為我們所熟知的是酵母菌的酒精發酵。酵母菌會將葡萄糖初步氧化分解為酒精和二氧化碳，藉此獲得能量，人們則運用酒精發酵的特性做出了啤酒和麵包。酒精發酵的反應式如下：



酒精發酵的過程又可以分成兩個階段來談。第一階段是糖解作用，葡萄糖會氧化分解為丙酮酸， NAD^+ 則接收葡萄糖氧化過程中釋出的電子與氫離子，而還原成 NADH ，這個過程中釋出的能量則會存入少量的 ATP。

當糖解作用持續進行，作為反應物的 NAD^+ 會愈來愈少，而產物丙酮酸則會愈來愈多，根據勒沙特列原理，反應物的減少和產物的累積都會妨礙反應進行。因此在第二階段，丙酮酸會轉換成酒精和二氧化碳，以化解丙酮酸累積的問題；此外，從酮酸到醇的轉換是一種還原作用，還原作用需要電子與氫離子，因此 NADH 便可以釋出電子與氫離子，而被氧化回 NAD^+ 。也就是說，第二階段的存在確保了第一階段持續進行。酒精發酵的兩個階段如下圖左所示。

除了酒精發酵外，乳酸發酵也是生活中常見的發酵作用。人們利用乳酸菌的乳酸發酵，來製作優格與優酪乳。乳酸發酵與酒精發酵的不同點在於，丙酮酸會被轉化為三碳化合物（乳酸）而非二碳化合物（酒精），因此乳酸發酵過程中不會有二氧化碳的產生。乳酸發酵的兩個階段如下圖右所示。



探討 活動 4

影響酵母菌發酵速率的因素

麵包的雛型可能早在 14,000 年前的新石器時代就出現了，考古學家在約旦北部的納圖芬文化區發現石砌烤爐的灰燼中有類似麵包碎屑的東西。

時至西元前 6,000 年，古埃及人可能在偶然的機運下掌握了製作發酵麵包的技術。推測是吃剩的麥粥被空氣中飄浮掉落的酵母菌汙染而發酵、膨脹、變酸，古埃及人將其放在加熱的石頭上烤製成麵餅，其口感可能類似於現在猶太民族的無酵餅，較為緊實，史料中也能看到古希臘人抱怨吃了埃及的麵包會磨壞牙齒。

更為鬆軟的麵包直到古羅馬時期才出現。西元前 3,000 年左右，當時被稱為蠻族的高盧人會撈起啤酒泡沫混入麵團來發酵，那時的人們並不明白原因，但已經有意識地以此方式製作鬆軟的麵包，如今我們知道這是酵母菌的作用。

本活動將探討：溫度以及不同反應物對酵母菌的發酵作用速率有何影響？

活動目的

藉由觀察酵母菌的發酵作用，探討影響發酵速率的因子，並練習製作圖表以詮釋實驗結果。

背景知識

發酵作用是指細胞將有機物初步氧化分解並釋出少量能量的過程，許多生物皆能行發酵作用，最為我們所熟知的就是酵母菌的酒精發酵。酵母菌會將葡萄糖初步氧化分解為酒精和二氧化碳，藉此獲得能量。酒精發酵的化學式如下：



實驗器材

葡萄糖粉	6 g	100 mL 量筒	1 個
蔗糖（或白砂糖）	2 g	鐵架臺	1 組
澱粉（或太白粉）	2 g	塑膠盆	1 個
酵母菌粉	6 g	錐形瓶與瓶塞	1 組
15 °C、25 °C、35 °C 開飲機水	各溫度適量	塑膠軟管	1 條
秤藥匙	數支	石蠟膜或凡士林	適量
秤藥紙	數張	玻棒	1 支
電子秤	1 臺	溫度計	1 支



探究步驟想想看

1. 發酵作用是細胞中一連串的化學反應，進行化學反應需要反應物。除此之外，細胞中的化學反應也經常需要酵素的催化，而酵素的成分為蛋白質。根據這些已知資訊推測，哪些因子可能影響發酵作用的速率？
2. 如何檢測酵母菌進行酒精發酵的速率？在化學反應的過程中，反應物的量會減少，而產物的量會增加。據此而言，哪些物質的量可以作為發酵作用速率的指標？
3. 要檢測這些指標，分別可以使用哪些物理或化學的方法？關於體積的變化、化學物質的生成和顏色的變化，有哪些可能的檢測方式？

活動流程

(一)溫度對發酵作用速率的影響

1. 請各組設置以下裝置，以排水集氣法收集酒精發酵的氣體產物。

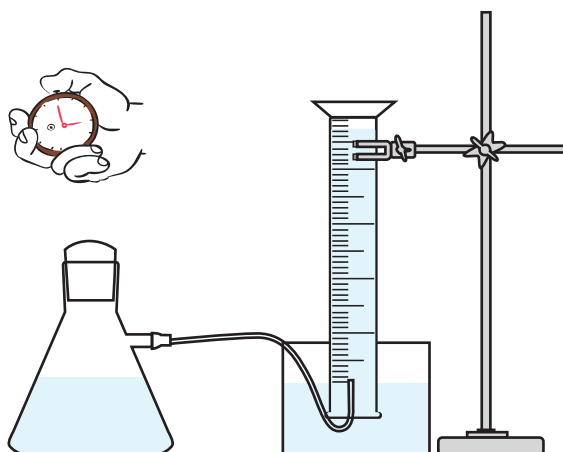


圖 2-17 以排水集氣法收集氣體產物

探究步驟想想看參考答案

1.(1)反應物的濃度：葡萄糖的起始量。

(2)酵素的濃度：酵素在酵母菌細胞中，因此酵素濃度即為酵母菌的起始量。

(3)影響蛋白質結構的因子：溫度、pH 值等。

2. CO₂ 的產生、酒精的產生、葡萄糖的減少等。

3.(1) CO₂ 的產生：

排水集氣法、氣球或麵團體積、25% NaOH 溶液（可以產生 Na₂CO₃ 沉澱物）、溴瑞香草藍液 + PBS 緩衝液（鹼到酸的 pH 值變化會使溶液顏色由藍色變為黃色）。

(2)酒精的產生：

碘化鉀（黃褐色）：加入碘化鉀溶液，直至黃褐色不再褪色為止，並可聞到碘仿氣味，即表示有酒精存在。

(3)葡萄糖的減少：

本氏液：葡萄糖由多到少的變化會使溶液由紅色變為藍色。

補充資料

圖表製作與數據分析

若教師是以 Excel 的表格令學生填寫，亦可以利用公式計算組內的平均值與標準差，並在插入圖表時增加誤差線。步驟如下：

1.填寫原始數據，並製表如下圖。

	A	B	C	D	E	F
1	反應溫度	各組產氣量			產氣量平均值	標準變異數
2	15C	2	3	3		
3	25C	4	5	5		
4	35C	8	7	9		

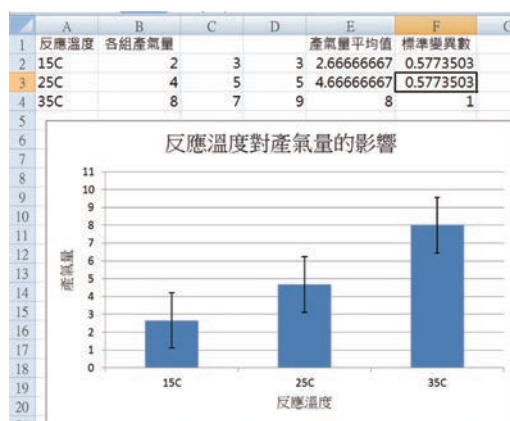
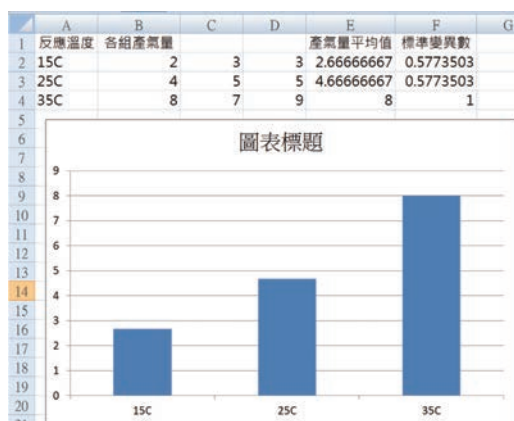
2.以公式計算平均值：先框起平均值的位置，進入「公式」找到「平均值」，按入便可自動計算平均值。

3.以公式計算標準差：先框起標準差的位置，再進入「公式」找到「標準差」，按入便可自動計算標準差。

4.選取反應溫度與平均值，到「插入」找到「建議圖表」，選擇「群組直條圖」。(如下圖左)

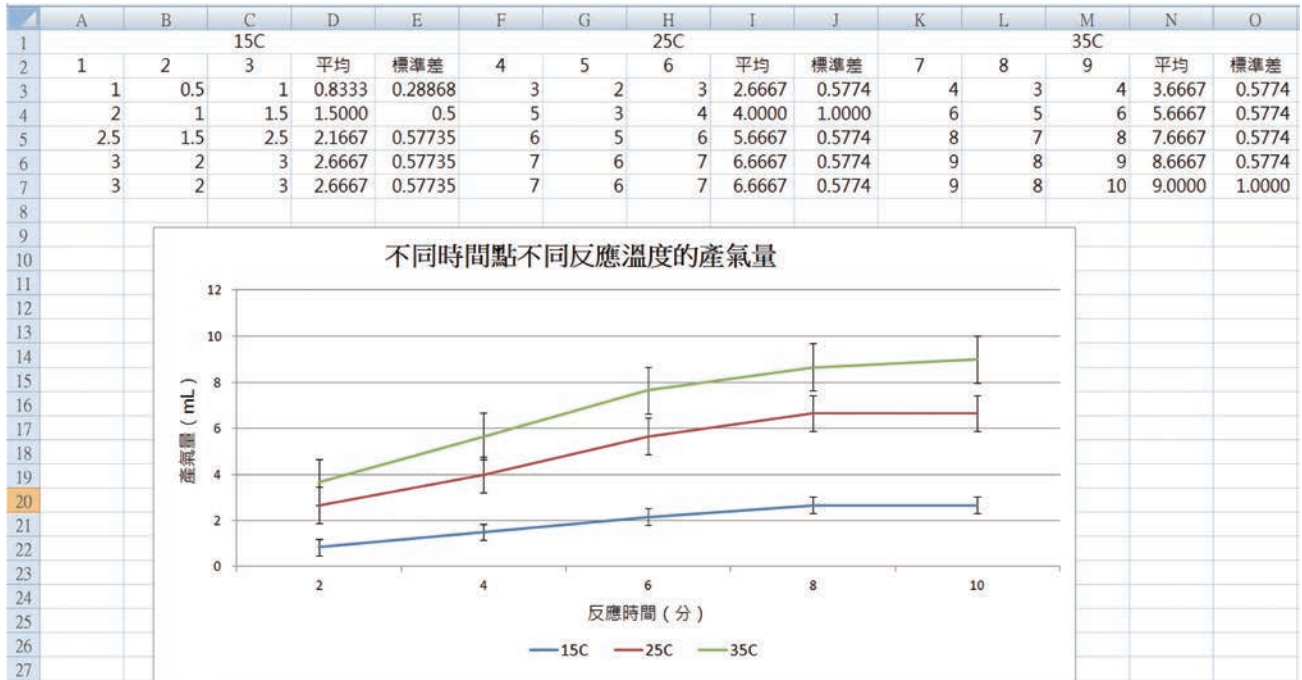
5.插入橫軸縱軸坐標並修改圖表標題：輕按圖表，按下右上方正字 (+)，修改橫軸縱軸坐標，以及圖表標題。

6.加入標準差：按下圖表，按下右上方正字 (+)，勾選「誤差線」，選擇「其他選項」。按入「自訂」，選擇「指定值」，並框選表格中的標準差作為數據來源。(如下圖右)



問題與討論參考答案

1. 2.之折線圖參考作法與圖例如下。三種溫度（15 °C、25 °C、35 °C）分成 1~9 組進行，每組有 5 個時間數據，教師可以在黑板上畫表格給學生填寫，再鍵入 Excel。



- 在 15~35 °C 的溫度範圍內，溫度愈高，發酵作用的速率也愈高。
- 以葡萄糖和蔗糖進行發酵作用的速率很接近，且遠高於以澱粉進行發酵作用的速率。故可推測，酵母菌對單醣和雙醣的利用率高於對澱粉的利用率。
- 由於麥粒的主要成分是澱粉，且由上題可知酵母菌利用澱粉進行發酵作用的效率很差。當麥粒萌發為麥芽時，其內的澱粉會水解為麥芽糖（雙醣），較適合酵母菌進行發酵作用。
- 基於不同來源酵母菌的酵素活性差異，以下提供兩種參考答案：
 - 曲線成正比，表示受質（醣類）的量仍十分充足。
 - 0~10 分間成正比，但 10~15 分間曲線逐漸平緩，可能是因受質（醣類）的濃度逐漸減少，造成發酵作用速率趨緩。

2. 以溫度為操縱變因，由不同組別進行三重複實驗，例如：

溫度	15 °C	25 °C	35 °C
組別	第 1、4、7 組	第 2、5、8 組	第 3、6、9 組

3. 以錐形瓶和溫度計取用特定溫度的開飲機水 50 mL，將錐形瓶置於相同水溫的塑膠水盆中穩定溫度。

4. 秤取葡萄糖粉 2 g 與酵母菌粉 2 g，倒入錐形瓶中攪拌以混合均勻，蓋上瓶塞並以石蠟膜確保瓶塞與塑膠管接口處的密合。

5. 計時並記錄不同反應時間（5、10、15 分鐘）的 CO_2 產量於探討活動手冊中。

(二) 不同反應物對發酵作用速率的影響

1. 請各組設置如實驗(一)之反應裝置。

2. 以不同反應物為操縱變因，由不同組別進行三重複實驗，例如：

反應物	葡萄糖	蔗糖	澱粉
組別	第 1、4、7 組	第 2、5、8 組	第 3、6、9 組

3. 以錐形瓶和溫度計取用 25°C 的開飲機水 50 mL。

4. 秤取反應物 2 g 與酵母菌粉 2 g，倒入錐形瓶中攪拌以混合均勻，蓋上瓶塞並以石蠟膜確保瓶塞與塑膠管接口處的密合。

5. 計時並記錄不同反應時間（5、10、15 分鐘）的 CO_2 產量於探討活動手冊中。



問題與討論

1. 根據實驗(一)活動紀錄所繪製的折線圖，不同溫度對於發酵作用的速率有何影響？
2. 根據實驗(二)活動紀錄所繪製的折線圖，不同反應物對於發酵作用的速率有何影響？
3. 請依據上題解釋：為何製作啤酒時不直接使用磨碎的麥粒進行發酵，而要先讓麥粒萌發成麥芽，再以磨碎的麥芽製作啤酒？麥粒的主要營養成分為何？麥粒萌發為麥芽時，營養成分有何轉變？
4. 從你所繪製的折線圖來看， CO_2 的產量會完全正比於反應時間嗎？請推論曲線變化的原因。



延伸活動

1. 設計除了溫度以外的影響因子，觀察酵母菌的發酵作用如何受到影響。
2. 以排水集氣法以外的方式測量酵母菌發酵作用的速率。
3. 若以乳酸菌取代酵母菌進行發酵作用，在測量速率的方法上會有哪些限制？
4. 學習以 Excel 進行單一因子變異數分析 (one-way ANOVA)，除了可以計算三種不同溫度（或反應物）下的 CO_2 產量平均值與變異數，還可以確認三種不同溫度（或反應物）下的 CO_2 產量是否達到顯著差異。



生物展望鏡

BIOLOGY Outlook column

細胞能量代謝途徑的演化

生命在大約 40 億年前出現在地球上，這時地球尚在缺氧的狀態，所以生命演化初期處於缺氧的環境裡。因此過去認為，細胞能量代謝途徑的演化過程中，先有藍綠菌於 35 億年前出現，進行產氧型光合作用。於大約 25 億年前的大氣中累積充足的氧氣後，在已演化分離成細菌與古菌的多種不同生物中，才各自演化出有氧呼吸的代謝途徑。然而近年來基因定序的資料大量出現，利用生物資訊技術分析資料庫中不同物種的蛋白質序列後，結果卻顯示：很可能在大氣中累積大量氧氣之前，有氧呼吸相關的系統就已存在於現存生物的共同祖先中了。

有氧呼吸的演化

有氧呼吸由許多氧化還原蛋白參與作用，其中細胞色素氧化酶負責催化關鍵的最終步驟，即接收電子使氧還原成為水分子。分析蛋白質序列資料庫發現，細胞色素氧化酶存在於多種不同的細菌、古菌與真核細胞生物中，親緣關係研究指出，它們源自相同的起源。類似的結果也存在於其他執行有氧呼吸的重要酵素與電子攜帶色素蛋白質上，如 ATP 合成酶。由於與有氧呼吸相關的同源蛋白普遍存在不同域的多種細菌與古菌中，顯示這個代謝途徑不太可能經由類似轉形作用這類由非親代遺傳給子代的方式在物種間擴散。對此發現最有可能的解釋為：細菌與古菌的共同祖先已經具有這個代謝途徑的相關分子。

細菌與古菌在演化上的分離遠比氧氣在地球大量累積早許多，這是否與有氧呼吸始於細菌與古菌的共同祖先相衝突？對此，科學家提出兩個可能的解釋。首先，地球初期的大氣中雖然缺乏氧氣，但是由於氧氣可以經由光分解水分子的非生物方式形成，因此海洋表面的局部區域可能具備溶解於水體中的氧分子，再考慮細胞色素氧化酶的反應中心只需要低濃度的氧即可作用，因此細菌與古菌的共同祖先行有氧呼吸代謝的可能性並非不存在。另一個可能的解釋則是，早期能量代謝途徑的電子接受者不是氧，細菌的細胞色素氧化酶與一氧化氮還原酶具有序列相似性，一氧化氮還原酶催化一氧化氮接收電子並生成二氧化氮及水，此反應也與細胞色素氧化酶催化氧接收電子生成水相似，且早期地球大氣中一氧化氮易於取得，因此在共同祖先細胞中，能量代謝途徑可能以一氧化氮為最終電子接受者，待地球環境中氧含量增加後，反應中心才演化成為以氧為電子接受者的有氧呼吸形態。

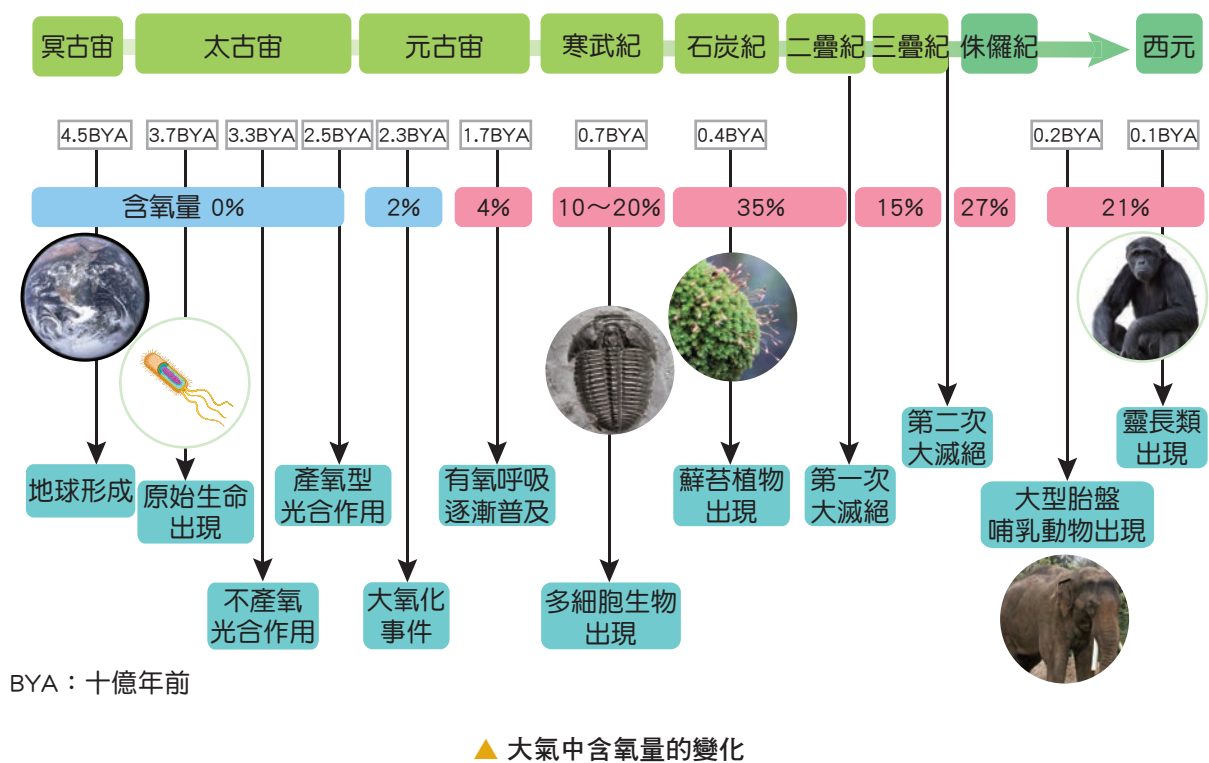
細胞對能量代謝方式的選擇

就分解相同有機物以獲取能量的能力比較，有氧呼吸途徑雖然最有效率，但並不是所有生物都依靠此方式行能量代謝。許多現存細菌與古菌的生長環境中缺乏氧，因此無氧呼吸或發酵作用便成為這些生物的選擇。對有些厭氧生物而言，環境中存在的氧反而會對細胞產生毒性。另外對某些好氧生物而言，能量代謝也會依細胞需求而做調節，舉釀酒的酵母菌為例，在生長環境中含有葡萄

糖時，即使是在含氧的條件下，酵母菌仍會進行發酵作用產生酒精，只有在培養基中的葡萄糖用盡後，酵母菌才會調整其代謝途徑，改為經由有氧呼吸來利用酒精分子中剩餘的能量。

癌細胞的能量代謝又是另一種適應的結果，即使在有氧的環境下，癌細胞也會大量吸收葡萄糖，並進行糖解與發酵作用，獲取較少的能量並釋出乳酸至周邊組織液中，此即癌細胞著名的瓦氏效應（Warburg effect）。

癌細胞行瓦氏效應的代謝途徑適應的結果，其優點為何，至今尚未有定論，推測糖解後的產物可以直接成為同化代謝所需的原料為其中一種可能；另外乳酸堆積造成癌細胞周邊微環境酸化，或許也有利癌細胞擴散。總之，細胞的能量代謝是生命現象中不可或缺的一環，生物會持續依個體的需求與環境的條件，選擇與調整能量代謝的途徑及效率，這樣的現象也成了生物演化過程中重要的分歧點。





重點整理

Organized
key points

▶ 細胞的能量

2-1 能量流轉與生命維持的關係 ▶

1. 細胞的代謝作用

種 類	反應結果	能量變化
同化作用	小分子合成為大分子有機物	需能；能量來自 ATP 水解釋出之化學能
異化作用	大分子有機物分解為小分子	釋能；釋出的能量可將 ADP 合成 ATP

2-2 酵素的功能與作用機制 ▶▶▶

1. 酵素的基本性質

- (1) 多為蛋白質，是細胞執行化學反應的催化劑，透過降低反應活化能來提高反應速率。
- (2) 對作用對象有專一性，受質形狀必須吻合酵素的活性位才能進行作用。
- (3) 多數酵素需要與輔因子共同組成有效的活性位。
- (4) 酵素在作用中不被消耗，可重新進行下一次反應。

2. 影響酵素作用的因素

因 素	說 明
溫 度	不同酵素各有其最適的反應溫度，溫度過高酵素會改變原有結構而失去活性
酸鹼度	不同酵素各有其最適作用的酸鹼值，如胃蛋白酶在酸性環境中活性最高
抑制物	某些化學物質可抑制酵素的活性 (1) 競爭性抑制物：與酵素受質競爭活性位 (2) 非競爭性抑制物：結合在酵素非活性位，使其改變構形而無法與受質結合
濃 度	受質濃度增加，反應速率增加，直到酵素—受質複合體飽和（所有酵素都已結合受質）後速率變緩 酵素濃度增加，反應速率增加，酵素—受質複合體不易有飽和現象

2-3 細胞的能量來源與呼吸作用

1. 有氧呼吸：在氧氣充足的情況下，細胞會進行有氧呼吸，合成 ATP 以儲存化學能供細胞使用。
2. 有氧呼吸步驟

步 驟	過 程	說 明
糖解作用	葡萄糖被氧化分解為丙酮酸，產生 NADH 與 ATP	1. 不需 O_2 參與 2. 合成少量 ATP
丙酮酸氧化反應	丙酮酸被氧化分解，產生乙醯輔酶 A、 CO_2 以及 NADH	1. 不需 O_2 參與 2. 不會產生 ATP
檸檬酸循環	乙醯輔酶 A 進入檸檬酸循環後經過一連串反應，最後形成可與下一個乙醯輔酶 A 結合的四碳化合物，過程中產生 CO_2 、NADH、 $FADH_2$ 與 ATP	1. 合成少量 ATP
電子傳遞鏈	NADH 與 $FADH_2$ 所釋出的電子經由電子載體一路傳遞，最後由 O_2 接收，使 O_2 還原為 H_2O ，過程中釋出的能量間接合成了 ATP	1. 需要 O_2 參與作為最終電子接受者 2. 合成大量 ATP

3. 真核生物與原核生物進行呼吸作用的場所比較

	糖解作用	丙酮酸氧化反應	檸檬酸循環	電子傳遞鏈
真核生物	細胞質	粒線體基質	粒線體基質	粒線體內膜
原核生物		細胞質	細胞質	細胞膜

4. 無氧呼吸：生活在缺氧環境中的細菌與古菌的呼吸作用，其電子傳遞鏈以其他無機分子取代氧氣作為最終電子接受者，故最後的產物不為水。
5. 發酵作用：細胞在缺氧狀態下電子傳遞鏈無法作用，故會將糖解作用生成的丙酮酸還原成其他有機物，讓 NADH 可以回復到氧化態的 NAD^+ ，以持續進行糖解作用合成 ATP。
6. 發酵作用依生成的有機物不同可分為兩類

種 類	發生場所	過 程		說 明
		糖解作用	丙酮酸的還原	
乳酸發酵	細胞質	葡萄糖被分解為丙酮酸，產生 NADH 與 ATP	丙酮酸被 NADH 還原為乳酸	1. 不需 O_2 參與 2. 僅於糖解作用階段產生少量 ATP
酒精發酵			丙酮酸先轉變成乙醛，過程中釋出 CO_2 ，最後被 NADH 還原為酒精	

CHAPTER

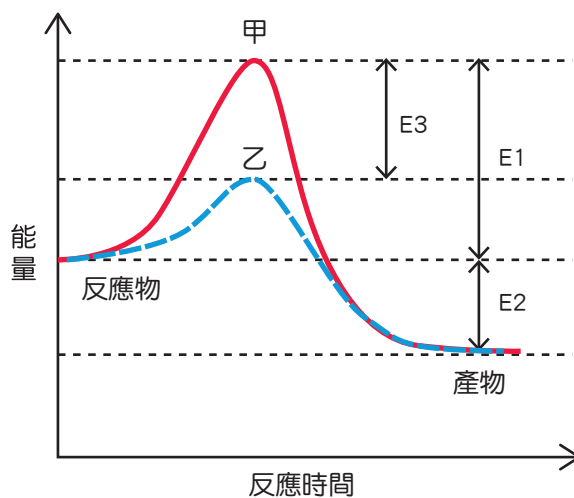
2

習題
Exercise

► 細胞的能量

【單選題】

D 1. 下圖是化學反應過程中的能量變化，甲、乙代表不同的反應路徑。請問下列敘述何者正確？



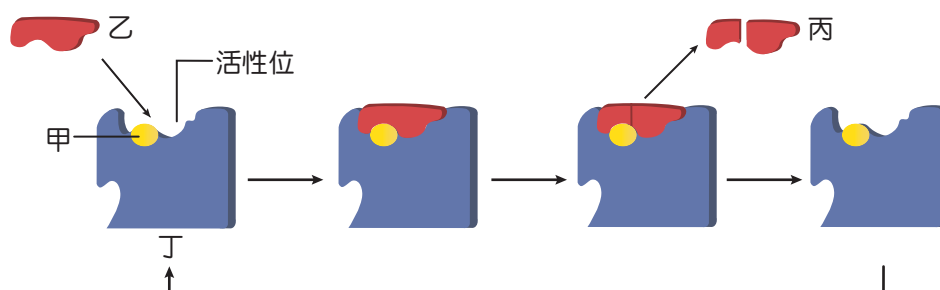
(A) 整體而言，這個化學反應會消耗能量

(B) 甲是加入酵素以後的反應路徑

(C) 未加入酵素前，反應的活化能是 E3

(D) 加入酵素以後的活化能是 E1 - E3

C 2. 以下是一個催化作用的示意圖，甲、乙、丙、丁為涉入此一催化作用的物質。請問下列敘述何者正確？



(A) 這是同化代謝的過程

(B) 甲具有活性位

(C) Zn^{2+} 經常扮演甲的角色

(D) 丁在反應中會被消耗

習題詳解

單選題

- 1.(A)反應物能量高於產物，因此這是一個釋能反應。
(B)乙才是加入酵素後的反應路徑。
(C)未加入酵素前，反應的活化能是 E_1 。

- 2.(A)反應中乙被分解成丙，因此是一個異化代謝的過程。
(B)丁才是酵素，具有活性位。
(C)甲是輔因子，可以協助酵素， Zn^{2+} 是常見的輔因子。
(D)丁為酵素，酵素在反應中不會被消耗，可以重複使用。

3. 光能先藉光合作用轉存至有機物，人體再經攝食而獲得這些有機物，並藉呼吸作用分解有機物而釋能；隨後，再利用能量進行同化作用，合成自身的大分子有機物。故順序為丙 → 丁 → 乙 → 甲。
4. NADH 釋出電子而氧化為 NAD^+ ，釋出的電子在電子傳遞鏈間移轉並釋出能量，並將氫離子運輸進膜間腔。內膜兩側的氫離子濃度差會驅動 ATP 合成酶合成 ATP，而電子最終會傳遞給 O_2 ，使 O_2 還原成 H_2O 。
- 5.(A)糖解作用在細胞質進行。
(C)檸檬酸的合成只是暫時的現象，主要是為了分解進入檸檬酸循環的二碳化合物。有氧呼吸就整體而言還是一個異化分解的過程，1 分子葡萄糖最終被分解成 6 個二氧化碳。
(D) ATP 的生成主要在電子傳遞鏈。還原性輔酶釋出電子，電子傳遞造成內膜的兩側氫離子濃度差異，氫離子穿過運輸蛋白兼 ATP 合成酶，才合成大量 ATP。
- 6.(A)(B)腐生細菌屬於異營生物，會分泌酵素分解生物遺體內的大分子有機物為小分子有機物或無機物再吸收。
(C)(D)兩者皆可自行合成葡萄糖，因此為自營生物。但其合成葡萄糖的能量並非來自光能，而是氧化無機物所釋出的能量，因此為化學自營生物。

D 3. 能量流轉的過程中，從光能被植物吸收到最後能量被儲存於人體的大分子有機物之中，其間牽涉許多作用：甲、同化作用；乙、呼吸作用；丙、光合作用；丁、攝食，請問這些作用的正確排序為何？

- (A) 丁丙乙甲 (B) 丁乙丙甲 (C) 丙乙丁甲 (D) 丙丁乙甲

A 4. 有氧呼吸的電子傳遞鏈過程中會發生以下事件：

甲、氫離子從基質進入膜間腔；乙、氧氣還原成水；丙、NADH 氧化為 NAD^+ 。

請問從電子被釋出，到進入電子傳遞鏈，再到傳遞至最終接受者，這些事件發生的正確順序為何？

- (A) 丙甲乙 (B) 丙乙甲 (C) 乙丙甲 (D) 甲丙乙

B 5. 關於有氧呼吸的過程，下列敘述何者正確？

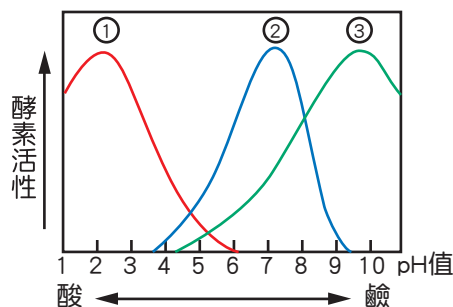
- (A) 各個階段皆在粒線體進行
 (B) 氧氣是電子和氫離子的最終接受者
 (C) 從檸檬酸的合成可以看出有氧呼吸是一個同化代謝的過程
 (D) ATP 的生成主要是在糖解作用

C 6. 土壤中的亞硝化菌與硝化菌在氮循環中扮演了重要角色，兩者可以協力將 NH_4^+ 轉變成植物根部最能吸收利用的 NO_3^- ，也就是氮肥。亞硝化菌會將 NH_4^+ 轉變成 NO_2^- ，而硝化菌再接手將 NO_2^- 轉變成 NO_3^- 。這兩個反應過程中皆會釋出能量，並藉此能量合成有機物。請問下列推論何者正確？

- (A) 兩者皆為異營生物 (B) 兩者皆為腐生細菌
 (C) 兩者皆為自營生物 (D) 兩者皆會行光合作用

【多選題】

ABD 1. 人體三種消化酵素①、②、③在不同酸鹼值下的活性如下圖所示，請問下列敘述哪些正確？



- (A) 酵素③在鹼性環境下活性較佳
- (B) 胃蛋白酶最可能為①
- (C) 胃蛋白酶到了小腸仍能持續分解蛋白質
- (D) 酸鹼值可能改變胺基酸間的交互作用而影響酵素的結構
- (E) 酵素②在任何酸鹼值下皆作用良好

BCE 2. 當細胞中的 ATP/ADP 偏高時，細胞會偏好進行下列哪些生理作用？

- (A) 有氧呼吸
- (B) 主動運輸
- (C) 囊泡運輸
- (D) 同化作用
- (E) 光合作用

BE 3. 關於發酵作用的敘述，下列哪些正確？

- (A) 發酵作用都會產生 CO_2
- (B) 發酵作用的淨反應不會有 NADH 的生成或消耗
- (C) 把丙酮酸轉化成酒精的過程可以釋出能量
- (D) 只有原核生物可以行發酵作用
- (E) 消耗丙酮酸有利於糖解作用的進行

BCD 4. 關於有氧呼吸、無氧呼吸與發酵作用的比較，下列敘述哪些正確？

- (A) 釋出的能量：發酵作用 > 無氧呼吸
- (B) 三者皆為異化分解的代謝作用
- (C) 有氧呼吸和無氧呼吸皆有檸檬酸循環與電子傳遞鏈的過程
- (D) 酵母菌的酒精發酵是一種無氧呼吸
- (E) 原核生物的電子傳遞鏈是在細胞膜進行

多選題

- 1.(C)胃蛋白酶在強酸環境下才會有正確的結構與活性，進入小腸的弱鹼環境中即因結構改變而失去活性。
(D)酸鹼值可能影響胺基酸側鏈（-R）內某些官能基的電性，使胺基酸之間的交互作用改變，因而影響蛋白質的整體結構與活性。
- 2.(A)有氧呼吸會使葡萄糖中的能量釋出並轉存入 ATP，當 ATP / ADP 偏高時代表細胞能量充沛，不用積極進行有氧呼吸，因此有氧呼吸反而是被抑制的。
(E)光合作用的速率主要受光照、溫度、水分與二氧化碳供應的影響，細胞的能量狀態對光合作用的速率沒有顯著影響。
- 3.(A)丙酮酸轉變成酒精（二碳化合物）的酒精發酵過程中才會產生 CO_2 ，轉變成乳酸（三碳化合物）的乳酸發酵則不會。
(C)發酵作用之中，丙酮酸不管是轉變成酒精（醇類）或乳酸，都是還原作用（而非氧化），因此不會釋能並轉存到 ATP。
(E)根據勒沙特列原理，丙酮酸是糖解作用的產物，產物累積不利於反應進行。因此透過發酵作用把丙酮酸轉化為乳酸或酒精，有益於糖解作用的進行。
- 4.(C)在發酵作用的過程中，丙酮酸不會進入粒線體進行檸檬酸循環和電子傳遞鏈。
(D)發酵作用是生物細胞在缺氧時，將丙酮酸於細胞質粗略分解的另類途徑；而在無氧呼吸之中，有機物會充分氧化分解成 CO_2 ，只是氧化過程中丟出的電子與質子是由非氧的無機物接受。
(E)根據內共生假說，粒線體是由耗氧異營細菌演化而來。若當今的電子傳遞鏈位於粒線體內膜，則當初耗氧異營的細菌，電子傳遞鏈便會位於細胞膜上。

情境題

- 1.(1)高溫。以酵素活性對時間作圖，便可得知高溫時酵素活性下降較快。
(2)酵素是蛋白質，低溫並不會破壞蛋白質的結構。低溫時酵素活性低是因為分子間的碰撞程度低，導致單位時間內產物產量減少。
(3)酵素是蛋白質，高溫可能導致蛋白質變性，也就是蛋白質結構遭受永久性破壞。50 °C 之下，酵素活性消失，最可能是變性所致。
- 2.(1)各組實驗中蒸餾水的量皆為固定值，故無法看出其對發酵速率之影響。
(2)(A) 20 °C 的反應速率低於 30 °C 的反應速率。
(B)(D)雖然 30 °C 的反應速率比 20 °C 的反應速率高，但不能推論到實驗設計以外的溫度，因為過於高溫時可能使蛋白質變性而使酵素喪失活性。
(C)從 30 °C 的反應速率比 20 °C 的反應速率高，可以推論 25 °C 的反應速率也會比 20 °C 的反應速率高，因此也會比 15 °C 的反應速率高。

【情境題】

1. 以下表格記錄了酵素 A 在不同溫度下的活性，請依表回答下列問題：

反應溫度 (°C)	酵素活性 (產物的量 / 單位時間)
0	0
10	10
20	20
30	30
40	15
50	0

(1) 遠離酵素 A 的最適溫度時，高溫與低溫何者對酵素 A 活性的影響較為劇烈？

D(2) 何種理由最能解釋酵素 A 在 0 °C 的活性？

(A) 缺乏受質 (B) 缺乏 ATP (C) 蛋白質喪失結構 (D) 分子碰撞減少

C(3) 何種理由最能解釋酵素 A 在 50 °C 的活性？

(A) 缺乏受質 (B) 缺乏 ATP (C) 蛋白質結構喪失 (D) 分子碰撞減少

2. 以加入粉末量或溫度的不同分為甲、乙、丙、丁四組，將酵母菌粉末與葡萄糖粉末加入已有 10 mL 蒸餾水的錐形瓶中混和均勻，並以排水集氣法收集生成的 CO₂，下表為進行 10 分鐘後的結果紀錄。

組別	酵母菌 (g)	葡萄糖 (g)	溫度 (°C)	CO ₂ 體積 (mL)
甲	5	5	20	10
乙	5	10	20	20
丙	5	5	30	15
丁	10	5	30	30

D(1) 從實驗設計之中，看不出何種因素對發酵作用速率的影響？

(A) 受質的量 (B) 酵素的量 (C) 溫度 (D) 錐形瓶中的蒸餾水量

C(2) 從實驗結果中，可以推論溫度與發酵作用的速率有何關係？

(A) 溫度愈低，反應速率愈快

(B) 溫度愈高，反應速率愈快

(C) 25 °C 時的反應速率一定會高於 15 °C 的反應速率

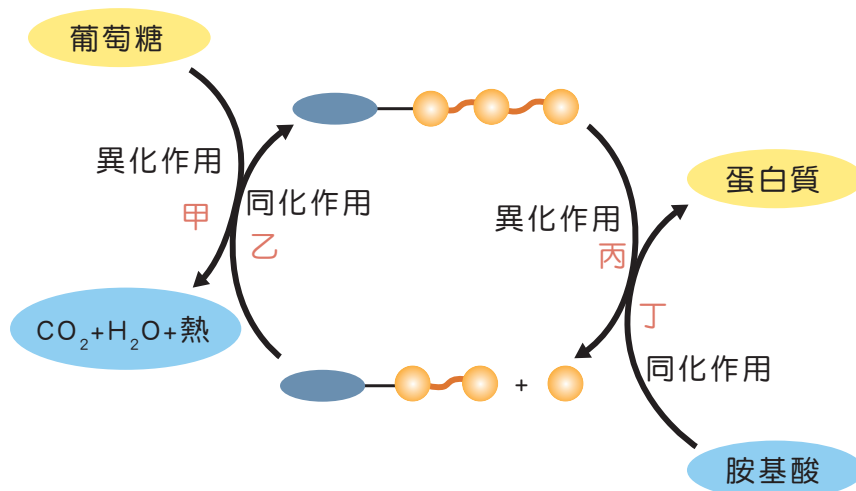
(D) 40 °C 時的反應速率一定會高於 30 °C 的反應速率



延伸 資料

異化作用與同化作用的耦合（配合 p. 138）

為了幫助學生釐清 ATP、ADP 之間的轉換與同化、異化作用的關係，教師可以提供另一張示意圖，如下：



【引導階段—確認先備知識】教師可以先詢問學生：

甲箭頭（葡萄糖分解為二氧化碳與水）與丁箭頭（胺基酸合成為蛋白質）的化學反應是同化或異化作用？因為反應物與產物的大小明顯有別，學生通常能答對。

甲箭頭：葡萄糖分解為二氧化碳與水——異化作用。

丁箭頭：胺基酸合成為蛋白質——同化作用。

【引導階段—確認先備知識】接著教師可以詢問學生：

「葡萄糖分解為二氧化碳與水」與「胺基酸合成為蛋白質」，何者為釋能反應？何者為耗能反應？學生通常知道大分子分解可以釋能，合成大分子則是耗能。

甲箭頭：葡萄糖分解為二氧化碳與水，會釋出能量。

丁箭頭：將胺基酸合成蛋白質，會消耗能量。

【發展階段—連結】接著教師可以詢問學生：

「那葡萄糖分解釋放的能量會拿去幹嘛呢？」以及「胺基酸合成蛋白質所需要的能量又是從哪裡來呢？」

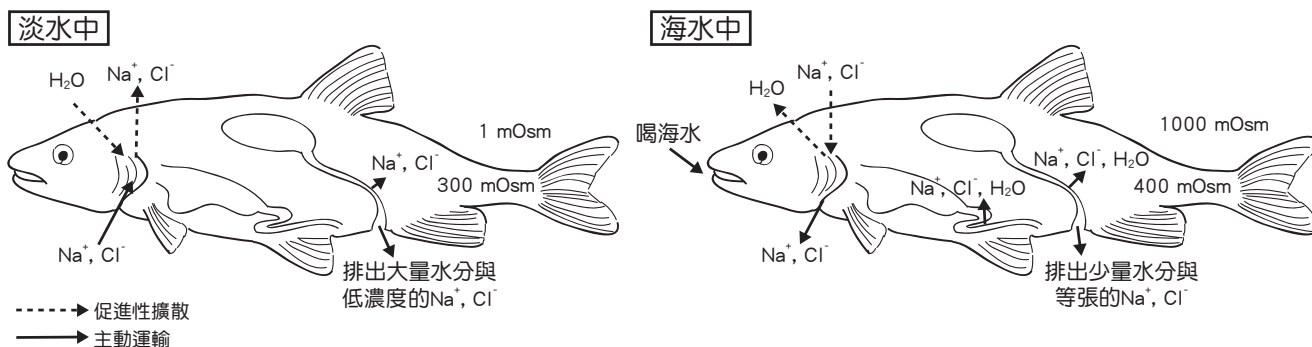
藉此引導學生說出：「葡萄糖分解釋放的能量會拿去把 ADP 和 Pi 合成 ATP」以及「胺基酸合成蛋白質所需要的能量是 ATP 分解成 ADP 和 Pi 而來的」。

【推論階段】最後教師再追問學生：

「那把 ADP 和 Pi 合成 ATP 的反應是同化或異化作用呢？把 ATP 分解成 ADP 和 Pi 的反應又是同化或異化作用呢？從反應物和產物的分子大小以及反應過程中能量的變化，大家可以推論嗎？」

淡水魚與海水魚維持體內滲透壓的方式（配合 p. 139）

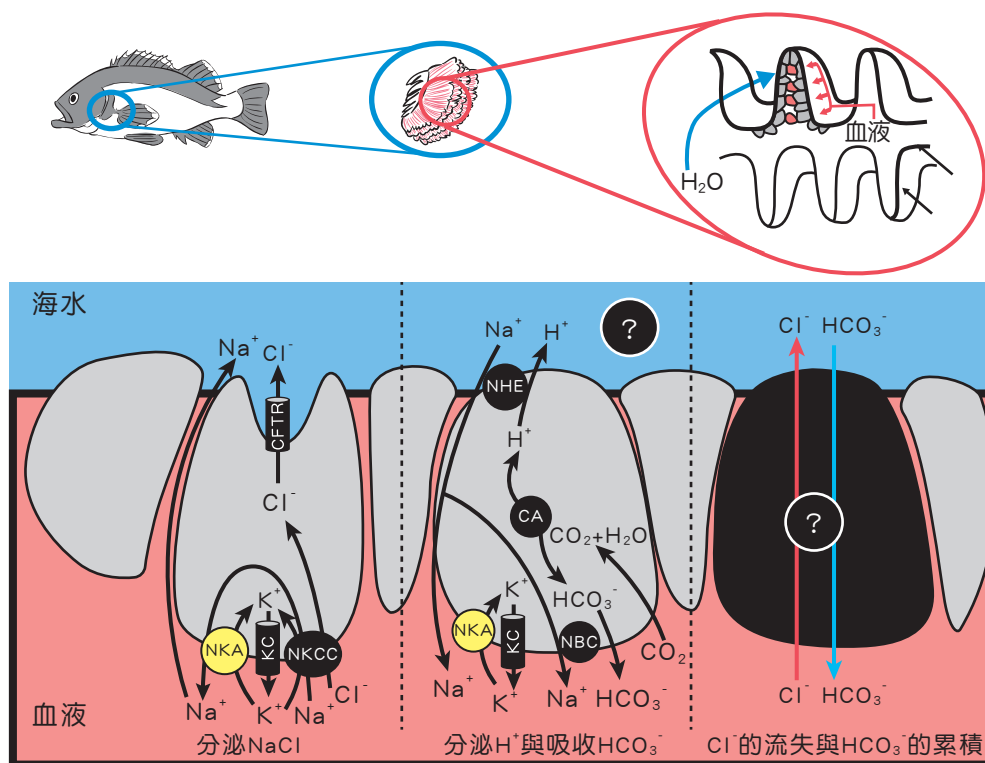
淡水魚和海水魚都會以魚鰓的氯細胞進行主動運輸而維持體液滲透壓。不同的是，淡水魚是以主動運輸（實線）吸收淡水的鹽類，以抵抗其因促進性擴散（虛線）而流失；而海水魚則是以主動運輸排除鹽類，以抵抗其因促進性擴散而滲入。



▲淡水魚與海水魚為維持滲透壓而進行的運輸作用

魚鰓的主動運輸（配合 p. 139）

魚鰓的鰓絲是由許多薄片（lamella）所組成，這些薄片的細胞上有許多運輸蛋白，對海水魚而言，鹽類的排除是以共同運輸、離子交換等方式來進行的。



▲魚鰓主動運輸的機制

幾個 ATP ? (配合 p. 159)

一個經典的問題：1 分子葡萄糖經過有氧呼吸之後，釋放出來的能量到底可以轉存至幾個 ATP？若把這個問題改成：1 分子葡萄糖經過有氧呼吸之後，到底可以產生多少個還原性輔酶？答案會是 10 個 NADH 和 2 個 FADH_2 ，只是這些還原性輔酶透過電子傳遞鏈而轉換出的 ATP 數量，在過去可能是被高估的。

首先，我們必須知道這些還原性輔酶的能量是如何轉存到 ATP 的。NADH 氧化回 NAD^+ 時會丟出電子，電子在電子傳遞鏈上的蛋白質載體間傳遞時，會使膜間腔內的 H^+ 堆積，形成一種化學勢 (chemical potential)，也就是膜兩側的濃度差異所造成的一種潛勢。順著這個濃度差異，這些累積在膜間腔內的 H^+ 會通過內膜上的 H^+ 通道蛋白兼 ATP 合成酶而回到基質中，而 H^+ 穿過通道蛋白時，會使這個蛋白質發生構型轉變，驅動其將 ADP 和 P_i 合成 ATP。

較常見的說法是：1 分子葡萄糖經有氧呼吸所釋放的能量可以轉存入 36~38 個 ATP，這個說法常見於高中參考書與多數大學教科書。也即 1 個 NADH 所累積的兩側 H^+ 濃度差異可以合成 3 個 ATP，而 1 個 FADH_2 所累積的兩側 H^+ 濃度差異可以合成 2 個 ATP。因此，10 個 NADH 和 2 個 FADH_2 分別可以轉換出 30 個和 4 個 ATP，再加上糖解作用產生的 2 個 ATP 和丙酮酸分解產生的 2 個 ATP，就成了 38 個 ATP。至於 36~38 的差異從何而來，可見 p. 162 之補充資料。

另一個說法是：1 分子葡萄糖經過有氧呼吸，所釋放的能量只能轉存入 30~32 個 ATP，也有少數大學教科書採納這個說法。也就是 1 個 NADH 只能轉換出 2.5 個 ATP，而 1 個 FADH_2 只能轉換出 1.5 個 ATP。因此，10 個 NADH 和 2 個 FADH_2 分別可以轉換出 25 個和 3 個 ATP，再加上糖解作用產生的 2 個 ATP 和丙酮酸分解產生的 2 個 ATP，就成了 32 個 ATP。

若想進一步地了解 ATP 數量修正的歷史過程，可以繼續往下閱讀。

氧化磷酸化所假設的全反應方程式如下： $\text{NADH} + \text{H}^+ + \text{XADP} + \text{XPi} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{NAD}^+ + \text{XATP} + \text{H}_2\text{O}$ ，其中，係數 X 稱為 P/O ratio 或 $\text{P}/2\text{e}^-$ ratio，也就是每一對電子被傳遞時可以生成多少個 ATP。X 經常被預設為整數（參考資料一）。P/O ratio 也可以被解釋為電子傳遞中特定物質的消耗莫耳數與 ATP 生成莫耳數的比值（參考資料二）。依照以上定義，若 1 分子 NADH 經過氧化磷酸化後可以生成 3 個 ATP，NADH 的 P/O ratio 就是 3。

許多化學實驗皆已估算出，NADH 作為電子的提供者時，其 P/O ratio 是介於 2 到 3 之間，若 P/O ratio 被預設為整數，因此多數化學家同意其 P/O ratio 為 3，因此這個簡化數據長期出現許多文獻與教科書之中。直到 Lehninger 的生化原理在介紹電子傳遞鏈的化學滲透與 ATP 合成時，強調並無理論規範 P/O ratio 必須為整數，因此化學計量又被重新聚焦在：從 1 個 NADH 丟出 1 對電子直到電子被氧氣接受的過程中，有多少 H^+ 會被送入並蓄積在膜間腔，以及多少 H^+ 穿過 ATP 合成酶的 F0-F1 complex 才能驅動 1 個 ATP 的合成。

理論上，NADH 每丟 1 對電子經過電子傳遞鏈，可以把 10 個 H^+ 送入膜間腔，而 FADH_2 每丟 1 對電子經過電子傳遞鏈，則可以把 6 個 H^+ 進入膜間腔；此外，已知每 3 個 H^+ 穿過 F0-F1 complex，就可以驅動 1 個 ATP 的合成。因此，NADH 的 P/O ratio 約為 3 (10 除以 3)，而 FADH_2 的 P/O ratio 約為 2 (6 除以 3)。

然而，實驗結果修正了理論值，1 個 NADH 所能換得的 ATP 並沒有想像中來得多。這是因為在 ATP 合成的過程中，ADP 與 P_i 的送入和 ATP 的送出，也即兩者通過粒線體的內膜時，會使用到一個 H^+ 的交換系統，這個系統運作時會使膜間腔累積的 H^+ 減少，也就是所謂的 H^+ 洩漏現象（參考資料三）。

因此，實驗數據顯示：每 4 個 H^+ （而不是 3 個）才能合成並將 1 個 ATP 送入基質，則 NADH 的 P/O ratio 成了 2.5（10 除以 4），而 $FADH_2$ 的 P/O ratio 則成了 1.5（6 除以 4）。Lehninger 的生化原理中採納的 P/O ratio 是 2.5 和 1.5，但使用整數 3.0 和 2.0 的生化文獻與教科書仍很普遍，其實這只是 ATP 合成過程是否該納入運輸成本所導致的計算差異。

科學知識亦是人為建構的，當然也有觀點的差異，若一種說法從許多角度都被驗證了，這個說法就較可能進入教科書而成為經典知識，但若之後又有其他證據支持其他說法，科學知識也可能再度被修正。

● 參考資料：

【參考資料一】Lehninger Principles of Biochemistry, 4ed. p.712

【參考資料二】Biochemistry, Campbell& Farrell, 4ed. p.560

【參考資料三】ATP synthase: From sequence to ring size to the P/O ratio.

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2947903/>

