

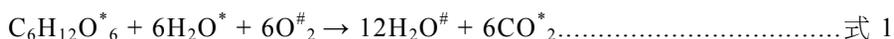
# 水與氧的奇幻旅程(下)--水去了哪裡？ 水分子與氧原子在有氧呼吸中的代謝情形

蔡任圃

臺北市立中山女子高級中學

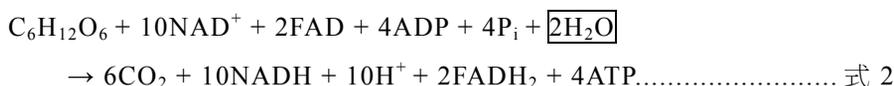
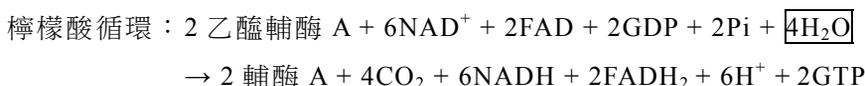
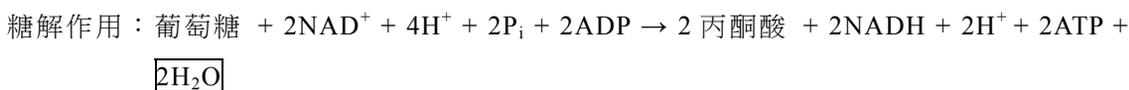
## 壹、高中生物課教學現場的疑難

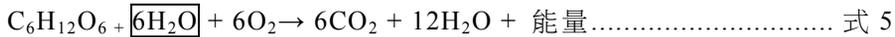
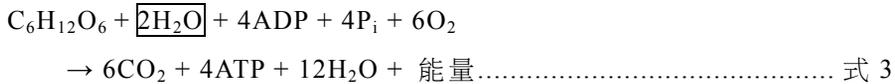
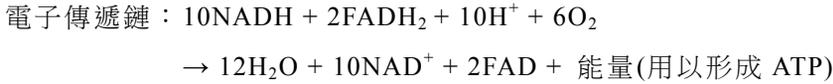
在高中生物課堂上，有氧呼吸的反應式可以式 1 表示，學生可由教師講解得知，產物中的  $12\text{H}_2\text{O}^\#$  來自電子傳遞鏈過程中，氧接受電子與氫離子所形成 ( $6\text{O}^\#_2 + 24\text{e}^- + 24\text{H}^+ \rightarrow 12\text{H}_2\text{O}^\#$ )，但反應物中  $6\text{H}_2\text{O}^*$  在哪些反應過程中消耗？ $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6^*$  與  $\text{H}_2\text{O}^*$  的氧原子又是如何形成  $\text{CO}_2^*$ ，常常是教師備課時遭遇的疑問與課堂上學生提出的挑戰，本文擬討論此謎團，協助師生釐清相關生理反應的反應路徑。



## 貳、有氧呼吸中哪些反應可消耗 6 莫耳的水分子？

有氧呼吸中水分子的代謝情形較氧分子代謝路徑單純，故先討論水分子的代謝情形。有氧呼吸可略分為四個步驟，即糖解作用、丙酮酸氧化、檸檬酸循環(克式循環)與電子傳遞鏈，若在分解一莫耳葡萄糖的前提下，糖解作用可產生 2 莫耳水，檸檬酸循環消耗 4 莫耳水，故糖解作用、丙酮酸氧化與檸檬酸循環的反應可整合成式 2，若再與電子傳遞鏈反應整合，即可得式 3。式 3 與常見的有氧呼吸反應式(式 1)不同，差別在 ATP 的生成，若式 3 與 ATP 水解的反應(式 4)整合，即可得到式 5 的反應，式 5 即為課堂上所教授的有氧呼吸反應式(同式 1)，換句話說，除了電子傳遞鏈所產生的 12 莫耳水外；糖解作用產生 2 莫耳水，檸檬酸循環消耗 4 莫耳水，ATP 分解消耗 4 莫耳水，共淨消耗 6 莫耳水，即有氧呼吸反應物中的  $6\text{H}_2\text{O}^*$ 。





**參、水分子與葡萄糖的氧原子如何形成二氧化碳？**

有氧呼吸過程中，葡萄糖與水的氧原子如何形成二氧化碳呢？以下就有氧呼吸的四個步驟分別討論氧原子的代謝情形，為表達方便，以下將不同來源的氧原子用不同顏色與標記表示，而磷酸根以「Pi-OH」，二磷酸腺苷以「ADP-H」表示，三磷酸腺苷以「ADP-Pi」表示，同理，二磷酸鳥苷以「GDP-H」表示，三磷酸鳥苷以「GDP-Pi」表示。

**一、糖解作用(產生 2 分子水)**

在糖解作用的過程中，葡萄糖分子中的 2 個氧原子形成水分子，而磷酸根的 1 個氧原子形成丙酮酸分子的一部分，最後原先葡萄糖的 6 個氧原子(於下表內標註成 O\*)，有 4 個仍在 2 個丙酮酸分子中，2 個形成水，上表內反應物中的磷酸根的氧原子亦標註成 O\*，原因見下述。

物質變化	葡萄糖 $\rightarrow$ 丙酮酸 + NADH + ATP
反應簡式	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6^* + 2\text{NAD}^+ + 2\text{P}_i\text{-O}^*\text{H} + 2\text{ADP-H}$ $\rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3^* + 2\text{NADH} + 2\text{H}^+ + 2\text{ADP-Pi} + 2\text{H}_2\text{O}^*$
代謝情形	<p>The diagram illustrates the metabolic pathway of glycolysis. It starts with a glucose molecule (C6H12O6) where the oxygen atoms are marked with red asterisks (O*). The pathway proceeds through several steps:         <ul style="list-style-type: none"> <li>Glucose is phosphorylated to 3-phosphoglyceraldehyde (3-PGAL) using 2 ATP (becoming 2 ADP).</li> <li>3-PGAL is further phosphorylated to 1,3-bisphosphoglycerate (1,3-BPG) using 2 NAD+ (becoming 2 NADH + H+) and 2 Pi-OH (becoming 2 Pi).</li> <li>1,3-BPG is converted to 2-phosphoglycerate (2-PG) using 2 ATP (becoming 2 ADP).</li> <li>2-PG is converted to phosphoenolpyruvate (PEP) using 2 ATP (becoming 2 ADP).</li> <li>PEP is converted to pyruvate (PYR) using 2 ATP (becoming 2 ADP).</li> </ul>         The final products are 2 pyruvate molecules and 2 water molecules (H2O*). The red asterisks track the oxygen atoms from the original glucose and inorganic phosphate through the various intermediates to the final products.</p>

## 二、丙酮酸氧化(無水分子的代謝)

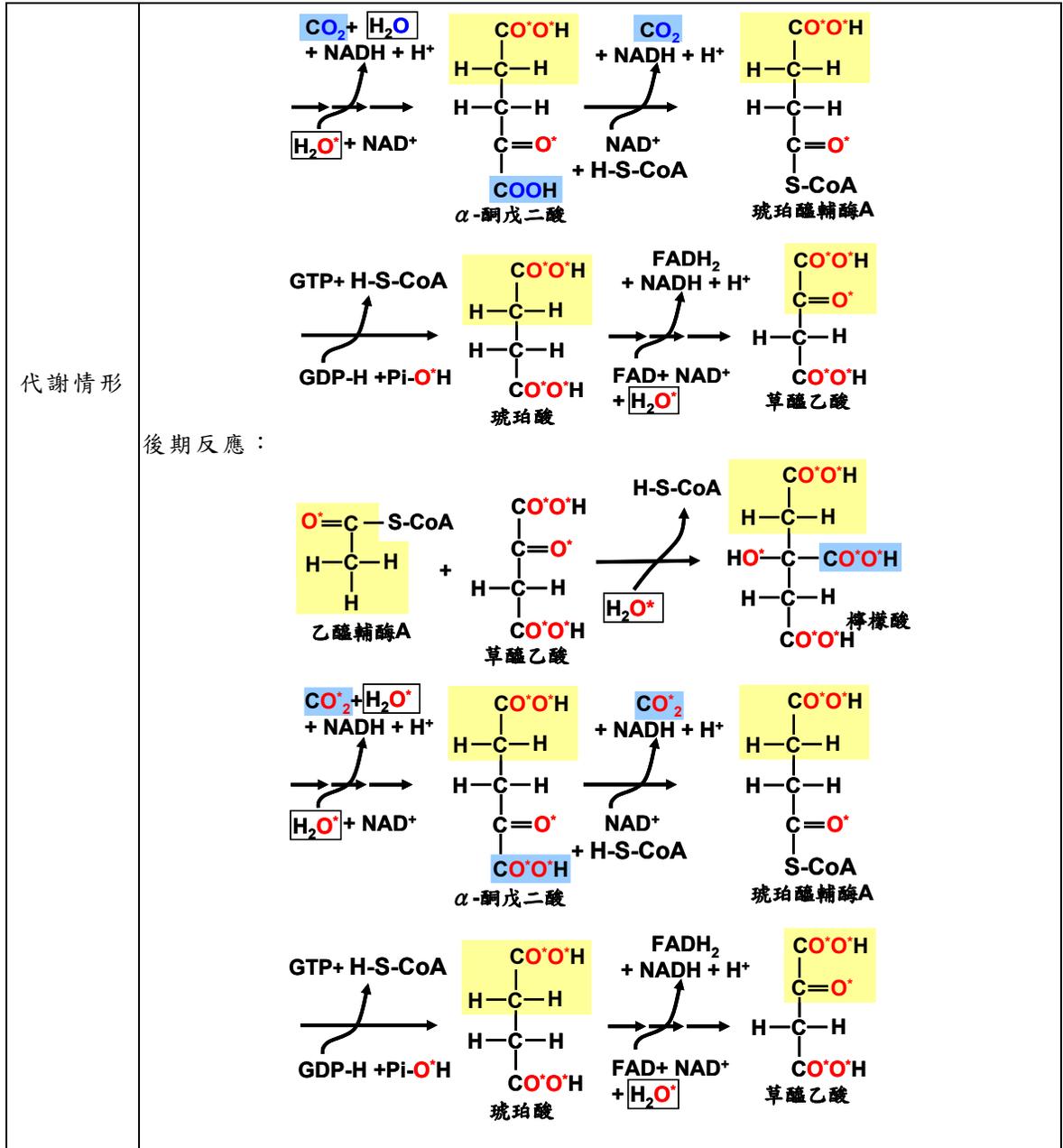
丙酮酸氧化過程中，所產生之二氧化碳與乙醯基，其組成成分的氧原子來自之前的葡萄糖或磷酸根。

物質變化	丙酮酸 + 輔酶 A → 乙醯輔酶 A + 2CO <sub>2</sub> + 2NADH
反應簡式	$2C_3H_4O_3^* + 2CoA-H + 2NAD^+ \rightarrow 2CoA-C_2H_3O^* + 2CO_2^* + 2NADH + 2H^+$
代謝情形	<p>丙酮酸 + H-S-CoA <math>\xrightarrow{NAD^+}</math> 乙醯輔酶A + 二氧化碳</p>

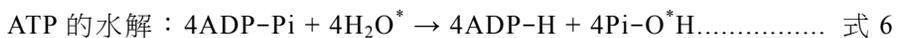
## 三、檸檬酸循環(消耗 4 分子水)

乙醯輔酶 A 的乙醯基與草醯乙酸(oxaloacetate, 下表中的 C<sub>4</sub>H<sub>3</sub>O<sub>5</sub> 或 C<sub>4</sub>H<sub>3</sub>O<sub>5</sub><sup>\*</sup>)作用，進入檸檬酸循環後可產生二氧化碳，二氧化碳的氧原子皆來自草醯乙酸，而非葡萄糖、磷酸根或水分子。初期葡萄糖的氧原子(O<sup>\*</sup>)，與檸檬酸循環所消耗的水分子與磷酸根(含 O<sup>\*</sup>)，其氧原子(O<sup>\*</sup>)皆經再生而形成晚期參與檸檬酸循環的草醯乙酸(C<sub>4</sub>H<sub>3</sub>O<sub>5</sub><sup>\*</sup>)，代表檸檬酸循環若可持續進行，這些來自葡萄糖、磷酸根與水分子的氧原子(O<sup>\*</sup>)，就可以於晚期的檸檬酸循環中形成二氧化碳(CO<sub>2</sub><sup>\*</sup>)。檸檬酸循環中產生的 GTP 可代謝成 ATP，中學課程中也常將此步驟所產生的高能物質以 ATP 表示(而非 GTP)。

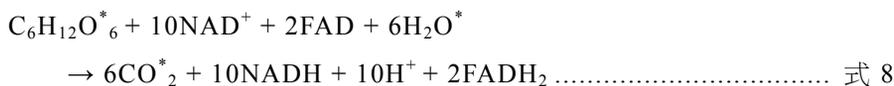
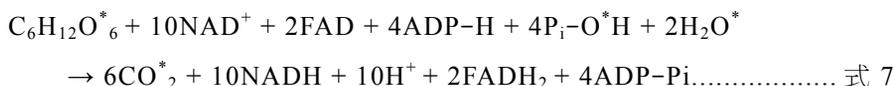
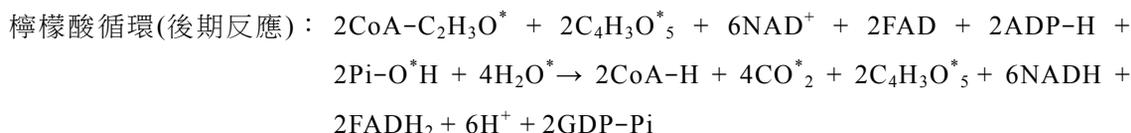
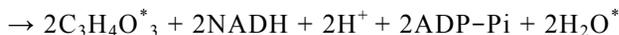
物質變化	乙醯輔酶 A + 4H <sub>2</sub> O → 輔酶 A + 4CO <sub>2</sub> + 6NADH + 2FADH <sub>2</sub> + 2GTP
反應簡式	<p>初期：<math>2CoA-C_2H_3O^* + 2C_4H_3O_5 + 6NAD^+ + 2FAD + 2GDP-H + 2Pi-O^*H + 4H_2O^*</math>  <math>\rightarrow 2CoA-H + 4CO_2 + 2C_4H_3O_5^* + 6NADH + 2FADH_2 + 6H^+ + 2GDP-Pi</math></p> <p>晚期：<math>2CoA-C_2H_3O^* + 2C_4H_3O_5^* + 6NAD^+ + 2FAD + 2GDP-H + 2Pi-O^*H + 4H_2O^*</math>  <math>\rightarrow 2CoA-H + 4CO_2^* + 2C_4H_3O_5 + 6NADH + 2FADH_2 + 6H^+ + 2GDP-Pi</math></p>
代謝情形	<p>初期反應：</p> <p>乙醯輔酶A + 草醯乙酸 <math>\xrightarrow{H-S-CoA}</math> 檸檬酸 + H<sub>2</sub>O<sup>*</sup></p>



為何上述的反應中，除了葡萄糖與消耗的水分子之氧原子用  $\text{O}^*$  標註外，反應過程所消耗的磷酸根之氧原子亦用  $\text{O}^*$  標註？原因是有氧呼吸所消耗的 6 莫耳水中有 4 莫耳是用於 ATP 的水解過程(式 6)，其產生磷酸根的氧原子來自所消耗的水分子，故糖解作用與檸檬酸循環反應物中的磷酸根，攜帶來自水分子的氧原子。



若將糖解作用、丙酮酸氧化、檸檬酸循環(後期反應，並以 ATP 代替 GTP)的反應式比較如下，並整合成式 7，再將式 7 與 ATP 的水解反應(式 6)合併，可得式 8，式 8 即可解釋葡萄糖與水分子的氧原子(O<sup>\*</sup>)如何在有氧呼吸過程中形成了二氧化碳(CO<sup>\*</sup><sub>2</sub>)。

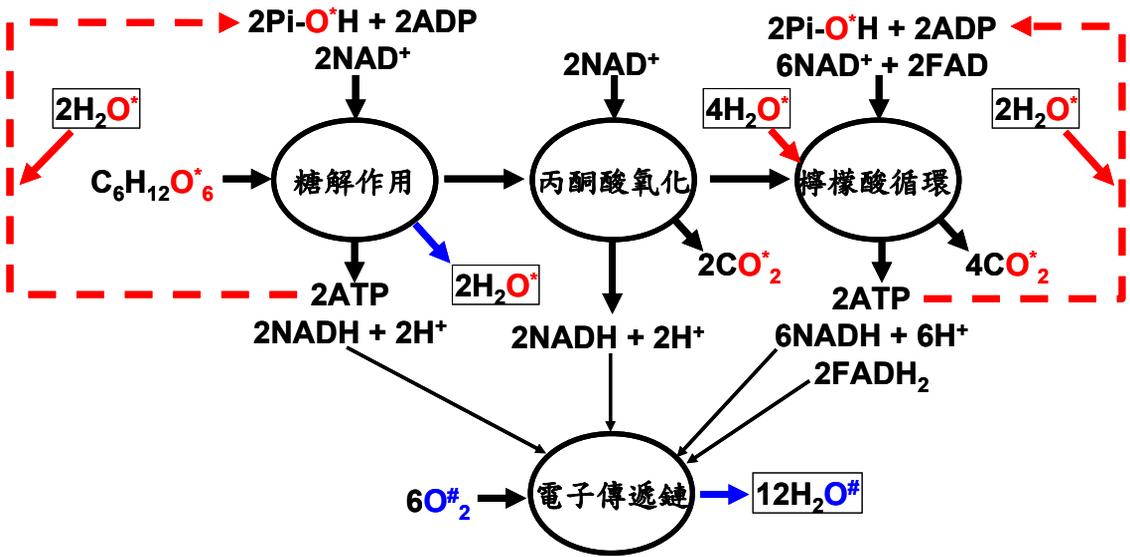


#### 四、電子傳遞鏈(產生 12 分子水)

在電子傳遞鏈中，10 莫耳 NADH 與 2 莫耳 FADH<sub>2</sub> 氧化所釋出的電子，與 6 莫耳氧結合形成 12 莫耳水分子。

物質變化	NADH 與 FADH <sub>2</sub> 氧化釋放電子，最後由氧接受電子與氫離子形成水
反應簡式	$10NADH + 10H^+ + 5O_2^{\#} \rightarrow 10H_2O^{\#} + 10NAD^+ + \text{能量(用以形成 ATP)}$ $2FADH_2 + O_2^{\#} \rightarrow 2H_2O^{\#} + 2FAD + \text{能量(用以形成 ATP)}$

綜上所論，有氧呼吸簡式中並無 ATP 的生成，故需扣除有氧呼吸過程中所產生的 ATP。故 ATP 水解需消耗 4 莫耳水，而糖解作用與檸檬酸循環淨消耗 2 莫耳水，若將消耗的葡萄糖與水分子的氧原子以同位素標定，這些氧原子最後都形成了二氧化碳(圖一)，其中檸檬酸循環在初期所產生的二氧化碳還未攜帶同位素氧原子，但後期的二氧化碳產物即可偵測到同位素氧原子，以上就是葡萄糖與水分子的氧原子如何形成二氧化碳的機制。



圖一、有氣呼吸過程中消耗與產生水分子情形的示意圖，若以同位素標定反應物中葡萄糖與水分子的氧原子( $O^*_2$ )以進行追蹤，結果共消耗 1 莫耳葡萄糖與 8 莫耳水分子，產生 2 莫耳水分子與 6 莫耳二氧化碳；若以同位素標定反應物中的氧分子( $O^*_2$ )，則結果共消耗 6 莫耳氧分子，產生 12 莫耳水分子。

#### 四、參考資料

Lodish, H. et al., Molecular Cell Biology, 4<sup>th</sup> edition. New York, W. H. Freeman, 2000.