

萬 有 文 庫

第二集七百種

王 雲 五 主 編

呼 吸 及 醱 酵

柴 田 桂 太 田 宮 博 著

魏 岳 壽 譯

商 務 印 書 館 發 行



呼 吸 及 醱 酵

紫田桂太 田宮博 著
魏 景 一 譯

自 然 學 生 書 局 著

編主五雲王

呼 吸 及 醱 酵

究必印翻有所權版

中華民國二十五年九月初版

原 著 者

柴 田 宮 桂 太
博

譯 述 者

魏 岳 壽

發 行 人

王 雲 五
上海河南路

印 刷 所

商 務 印 書 館
上海河南路

發 行 所

商 務 印 書 館
上海及各埠

鎮

◆ D 五二五二

第十
四

(本書校對者喻飛生)

目次

緒言.....一

第一篇 氧呼吸.....五

第一章 氧呼吸之強度及其決定之諸因子.....五

第二章 氧呼吸之過程.....二一

第二篇 分解呼吸.....四三

第一章 緒論.....四三

第二章 糖類分解之第一階段.....四八

第三章 酒精發酵.....六一

第四章 乳酸發酵.....七九

第三篇	氧呼吸與分解呼吸之關係	八五
第四篇	依無機物之氧化所行之呼吸	一〇五
第五篇	能之轉變	一〇九
第六篇	諸種醱酵	一二五
第一章	好氣的醱酵	一二五
第二章	嫌氣的醱酵	一三三
第三章	醱酵之生理的意義	一四〇
參考文獻		一四二

呼吸及醱酵

緒言

生物之生活現象，自熱力學觀察之，其生體或其構成生體之單位所謂細胞者，可視作一個機械。而機械必需動力，方能運轉，以營其工作，故生物之生體，亦需動力，以營其生活現象。關於機械，吾人知其所營工作與不能利用於工作而所失卻之熱量，二者之總和，適等於外方所供給之能 (Energy) 之總量。此項原理，在生體細胞，亦為真實。近代生理學之研究方法，漸臻完備，依種種實驗之結果，凡生物所營生活現象之工作與其浪費量之總和，誠等於生體自外方所導入能之總量。是以生活現象雖極玄妙，不過為生體構造與生活過程極其複雜之結果，而細胞自身絕無創造能之力也。生物之生活現象，猶如其他自然現象，當同樣受熱力學法則之支配，欲超出其範疇，殊屬不

可能之事。

機械之工作所必要之動力源，概經人類之手，自外方供給之，然生活細胞，得由其自身固有之裝置，自外界取入其所必要之動力源。凡生體得自外界攝取之能，僅限於二種形態，一為太陽之輻射能，他為潛在於物質化學分子間之能。太陽之能，於葉綠素存在時，始得直接利用。此即綠色植物，於日光下，自碳酸氣及水，合成碳水化合物之作用也。其他，除植物體之水分蒸散與吸收，係利用熱之能外，凡生理上工作，概以物質之化學的能為動力之源。如斯，生物自物質遊離其化學的能，以供自身生活現象之原動力，其作用吾人名之為呼吸（*Atmung; respiration*）。

然則生物如何利用物質之化學的能耶？此概依生物之個性與乎生活條件之不同，而異其方法。然用作動力源之物質，以碳水化合物為最普遍。此為可注意之事，元來所謂碳水化合物者，皆由太陽熱之能所合成，而生物又利用之以作能源，則一切生活現象之能源，在於太陽，可以知矣。

生物之呼吸形式，大別之可分為二種。一為物質以空氣中氧完全燃燒之，使物質所有化學的能（以燃燒熱測定之）全部解離；他為使物質分解而變為燃燒熱較低之物質，以遊離一定量之

能前者名爲氧呼吸（好氣呼吸，正常呼吸），後者名爲分解呼吸（無氣呼吸，嫌氣呼吸，分子間呼吸）。在前者氧呼吸時，必有氧之消費，即使其呼吸材料爲炭水化合物，其所生產物不外乎炭酸氣與水之二者。然在分解呼吸時，並不起氧之消費，其產物依分解程度不同，常生成多種。生物界中，最普通所行之分解呼吸有二。一爲僅行於植物界之酒精醱酵；他爲通行於動植物兩界之乳酸醱酵。大多數之動植物細胞，依條件如何，概可行氧呼吸或分解呼吸，然有強弱之別。至於極端的僅行氧呼吸，而不能行分解呼吸，或僅行分解呼吸而不能行氧呼吸者，爲例亦多。要之，所謂呼吸生理學云者，爲研究生物如何獲得其遊離能之學問，並闡明其間化學變化與能轉變之程序也。

依上所述，呼吸之現象有顯明之生理學的意義，而所謂醱酵（Gärung; fermentation）云者，並無統一之生理的意義，蓋醱酵之現象指生物體自某種有機化合物依氧化、還元、或分解之結果生成他種有機化合物時種種現象之一般的名稱也。醱酵之時，生成有機物之種類甚多，因之其生理的意義亦各不相同。大多數之醱酵，概爲發熱反應，然此不可謂有呼吸之意義。至於酒精醱酵與乳酸醱酵二者，確爲純粹之分解呼吸，而其他醱酵現象概爲伴隨呼吸所起之化學變化，或爲與呼

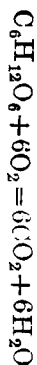
吸無直接關係之特殊生理之現象而已。

關於醱酵研究之第一問題，在於知悉某種有機化合物變成他種有機化合物之過程如何；然自生理學的立點而觀之，吾人之興味在於解釋各種醱酵現象對於生物體自身究有如何生理的意義耳。

第一篇 氧呼吸

第一章 氧呼吸之強度及其決定之諸因子

【測定】可作氧呼吸之材料，而通用於動植物兩界者，厥為炭水化合物之糖類。當生物細胞攝取空氣中氧而燃燒糖類時，其間化學的過程非常複雜，究其所致，最後之生產物不過為碳酸氣與水二者而已。其化學的變化，可用次式表示之，即一分子之六炭糖與六分子之氧相化合，而變為六分子之碳酸氣與六分子之水。



是以氧呼吸之強度，可定量其所消費之氧或生成之碳酸氣而測知之。在糖類之呼吸時，氧之消費量與碳酸氣之生成量，二者容量相等，故測定兩者之一即可。但普通生成之碳酸氣，除來自氧

呼吸者，復混有其他來源，故此時須測定其氧之消費量。然同時測定氧之消費量及碳酸氣之生成量，最爲完全。現今通行之測定法如次：

(一) 容量或重量分析法

於一定容量之空間內，使生體行呼吸，其所減少之氧量或生成之碳酸氣量，用化學方法定量之（例如 Pettenkofea 法、Bonnier u. Mangin 法、Polowzow u. Richter 法、Ferlandes 法等）。

(二) 壓力計法

與壓力計連接之密閉器中，使生體行呼吸，其發生之碳酸氣則吸收於鹼液，以求出壓力之減少量，因之算出氧之消費量（例如 Bancroft 法、Warburg 法等）。

欲研究呼吸之強弱，除右述定量以外，尚須考慮營呼吸之細胞量。組織或細胞之構造中，營呼吸者，僅限於生活之原形質，且呼吸作用在細胞核部分尤爲顯著（依 O. Warburg）。巴拉廷氏 (Palladin) 云，生體之呼吸量須以生成之碳酸氣量與核蛋白質氮量（表示生體之細胞核量）

第 一 表

之比表示之，較爲妥當。然核蛋白質氮量之定量法，頗爲困難，普通僅以生體之乾燥量表示細胞量。細胞或組織一匙，於一小時中所消費之氧量或其相當之炭酸氣量，以立方耗計算者，爲表示呼吸強度之最便利方法。此數以 Q_{O_2} 表示之。種種動植物組織及細胞之呼吸能，示之如第一表。此表

	Q_{O_2}
酵母(麵包用)	78-96
酵母(釀酒用)	11-49
黑麴菌	78
米麴菌(培養第五日)	44
米麴菌(培養第十二日)	21
米麴菌(培養第三十五日)	15
馬鈴薯菌	48.5
黑色氮固定菌	29.6
<i>Papaver somniferum</i> 之發芽種子	5.1
<i>Lactuca sativa</i> 之發芽種子	3.4
<i>Phleum pratense</i> 之葉	1.1
<i>Lolium italicum</i> 之葉	1.0
<i>Ribes nigrum</i> 之葉芽	2.0
<i>Tilia europea</i> 之葉芽	2.8
小麥之幼根	2.8
<i>Lamium album</i> 之根	2.6
<i>Mentha aquatica</i> 之根	1.5
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	1.4
腎臟(大黑鼠)	21
脾臟(大黑鼠)	13
甲狀腺(大黑鼠)	13
肝臟(大黑鼠)	12
腦下垂體(大黑鼠)	12
睪丸(大黑鼠)	11
卵巢(白鼠)	9
副腎(大黑鼠)	10
水晶體(白鼠)	0
白血球(大黑鼠)	9
腦(灰色部)(大黑鼠)	10.7
胸腺(大黑鼠)	5.3
鷄之胚	10

所列動物組織之呼吸能，係用新鮮組織，由血清或林格爾氏(Lingel)液中之氧消費量所求得者也。是以於實際生體中，其呼吸能應較此爲大。自表中數字觀之，可知高等植物之氧呼吸能較高等動物爲弱，而下等植物之氧呼吸能極爲旺盛，有達高等植物之數十倍者。

【呼吸物質】得爲細胞及組織之呼吸材料，常有多量貯藏於細胞內者。大多數之動物組織及植物之種子、果實等，概有多量之呼吸物質貯藏於其細胞中。故其接觸之外界，雖缺乏呼吸物質時，亦能繼續其正常強度之呼吸。至於下等植物，其細胞內概少貯藏呼吸物質，故其呼吸能常受外界所存之呼吸物質之影響。酵母及絲狀菌即其著例，當其培養液中缺乏糖類時，較之糖類充分存在時，其呼吸能約減少至十分之一以下。是以就此種下等植物，自外界給與種種物質，作其呼吸材料，可以明悉其適合與否。例如，就絲狀菌實驗之，多數有機化合物中最良之呼吸物質爲 *Mannose*、葡萄糖及果糖之六氧糖，與乎二糖類之蔗糖，而 *Galactose*、麥芽糖等爲不適宜，至於五氧糖則更難利用。其他如多價醇類，比較的易爲利用，而有機酸類概難作呼吸物質，尤與其他良好呼吸物質同時存在時，幾不能利用之。惟規那酸爲絲狀菌類之良好呼吸物質，可謂例外。又如酒精，其

組成比較簡單。亦可作呼吸物質之用。依柯斯求夫氏 (Kostytschew) 之說，凡有機酸或醇類用作呼吸物質時，必先變為葡萄糖或果糖，然後行正常之糖類呼吸，是以有機酸或醇類得為呼吸物質之難易，有關於其變為糖類之化學變化難易如何，可以知矣。

概言之，炭水化合物中以六炭糖類為最重要之呼吸物質。此外如蛋白質及脂肪類，概難利用，尤以糖類存在之時，幾不能利用之。然細菌有於糖類存在時利用蛋白質作呼吸材料者。又如含有多量脂肪類之種子，於發芽之時，得利用脂肪作呼吸材料。在行氧呼吸時，蛋白質先分解為胺基酸，次乃分離胺基，復受種種氧化及分解之作用，結局變為氨、碳酸氣及種種複雜之分解產物。至於脂肪類，先受加水分解而變為甘油與脂肪酸，然後變為炭水化合物而起氧化，或以脂肪酸狀態，直接起氧化作用。總之，此等非糖類物質之呼吸，其意義並不統一，本書不詳述之。

又有進者，數種特殊細菌能利用無機物作呼吸物質。其現象之化學的過程，與有機物之呼吸，全異其趣，爰於第四篇論述之。

【呼吸率】 生體依氧呼吸所排出之碳酸氣量，與其自外圍所吸收之氧量，二者之比即

CO_2/O_2 稱爲呼吸率 (Respiratorischer Quotient) 以符號 RQ 表之。以糖類作呼吸物質而行完全燃燒時，依本篇前述之化學式所示，該呼吸率爲一，但用糖類以外物質而行呼吸時，該呼吸率之值，常不一定。例如醇類、蛋白質、脂肪等化合物，其分子中所含氧原子之比，小於糖類，故其呼吸率小於一；反之，碳酸、酒石酸等完全燃燒時，其呼吸率大於一。第二表所列數字，爲種種物質依絲狀菌呼吸時之呼吸率。

第二表

	濃度	RQ
葡 萄 糖	1%	0.9
	5%	1.06
	10%	1.18
蔗 糖	1%	0.87
	5%	0.96
	10%	1.02
甘 油	1.5-2%	0.77
	5%	0.78
	10%	0.69
酒 石 酸	1.5-2%	1.59
	5%	1.78
	7%	1.6
乳 酸	1%	0.69
	4%	0.98
規 那 酸		1.0
酒 精		0.55
百 補 登		0.45

如第二表所示，呼吸率依物質之濃度稍有變化。惟燃燒完全時，其值概近於理論數。如燃燒不完全，則呼吸率之值小於理論數，此現象常於絲狀菌或多漿植物自糖類生成有機酸時見之。然呼吸率之值，又因其他種種條件，有所變化，例如氧量、醱酵及其他分解作用，皆有影響及於呼吸率也。

【氧呼吸能與細胞之生理的條件】 所謂氧呼吸者，係細胞之一種手段，藉以獲得其生理上必要之能也。故生理的機能之強弱，為決定氧呼吸強度之最重要因子，甚明顯也。例如，就植物言之，雄蕊雌蕊等之呼吸能，較普通葉為強；就動物言之，凡行重要生理的機能之器官或營旺盛運動之筋肉，較之機能微弱之器官或運動微弱之筋肉，其氧呼吸為強。

雖在同一細胞，依其新老之別，其氧呼吸能亦有差異，蓋所謂細胞之新老云者，其生理的機能有強有弱也。例如，絲狀菌、酵母菌等，其細胞愈新，其呼吸能愈強，及其細胞漸老，則呼吸能隨之減弱。又如小麥發芽之時，於發芽之初，呼吸能甚弱，及其發芽漸盛，則呼吸能增強而漸次到達極大值，然後再度降減（依 Rischari 氏之研究。）

細胞之氧呼吸，係細胞中最重要基本物質所謂原形質者之作用。究其所致，係原形質中特殊

酵素羣之作用。此項酵素羣，於呼吸物質及氧之存在，始表顯其作用，吾人名之爲呼吸酵素 (Atmungsenzyme)。

【氧呼吸能與氧量之關係】 在氧呼吸時，物質之氧化作用，猶如其他一般之化學的現象，同樣受質量作用法則之支配。是以呼吸酵素雖有充分能力，呼吸物質雖充分存在，其氧呼吸之強度又比例於氧量。然依生物之種類不同，氧呼吸能有顯爲外界氧量所左右者，或外界氧量雖激烈增減，仍行同樣強度之呼吸者。例如植物中絲狀菌爲前者之著例，而大多數之動物組織及酵母、細菌等爲後者之著例。

如斯對於氧量感應性之差異，原因在於營氧呼吸之細胞原形質，對於氧壓力有無調節機能。此項調節機能，係原形質中一種色素之作用。此色素名爲細胞色素 (Cytochrom)。

【細胞色素 (Cytochrom)】 此色素係一九二五年開林 (D. Keilin) 所發見，於動植兩界皆有之。其化學的分離方法，尙未成功，惟依分光化學的研究之結果，知其有特異吸收帶，與高等動物血液中所存在之血色素，有類似之構造，且與分子狀態之氧，有可逆的結合之特性。其與氧之結

合，並非化學的真正之氧化，爲一種氧結合 (Oxygenierung)，依氧壓力之大小，在質量作用法則之支配下，迅速與氧結合或解離之；其結合時之反應速度，較之分離時之反應速度爲大，故於甚小之氧分壓下，亦能與氧結合。

各生體及各組織之細胞色素含量，以吸收帶之濃度比較之，則知種種動物之組織，其生活機能之強弱（即氧呼吸之強弱），係比例於細胞色素含量之多寡。至於植物，其氧呼吸能與細胞色素量未必成正比例。例如酵母或細菌，本爲適應於液狀外圍而生存之微生物，與動物組織同樣，其氧呼吸能與細胞色素含量成正比例，細胞中常含有多量之該項細胞色素。然在絲狀菌，其氧呼吸能極爲旺盛，有時且凌駕細菌酵母或其他動物組織之上，其細胞色素之含量反而甚小，較細菌酵母等爲十分之一，或竟全無細胞色素而仍能營強烈之氧呼吸者有之。然則此何故？蓋絲狀菌之細胞，多露出於空氣中，氧之擴散於原形質內部本極良好，自無須細胞色素存在之必要；或依擴散之結果，到達原形質內部之氧量，足供細胞之呼吸而有過無不及之時，亦無須細胞色素存在之必要。如依擴散之結果，氧之供給量不足，以至不能引起相當之呼吸強度時，原形質中始含有相當程

度之細胞色素，而所謂細胞色素云者，其功用在於強力吸引外圍之氧，使呼吸酵素不受氧缺乏之影響，實係一種調節氧量之物質也。是以絲狀菌類之呼吸，既不需細胞色素以調節氧量，其氧呼吸能勢必受外界氧壓力之顯著影響，而其他生物之呼吸，概需細胞色素之調節作用者，殊無關於外界氧量之多寡，而關係於細胞色素量之多寡也。今以呼吸物質充分存在，外界之氧分壓為 PO_2 ，呼吸酵素之能力為 R ，則不藉細胞色素之呼吸強度 Q_0 可用下式表示之。

$$Q_0 = R \lambda P O_2$$

上式之 λ 為一種比例恆數。至於藉細胞色素之調節作用者，其呼吸之強度為 Q_{ct} ，細胞色素量為 C_{ct} 時，可用下式表示之。

$$Q_{ct} = R C_{ct}$$

凡生物之呼吸，概可用上列二式之一表示之。對於該二式之呼吸，不僅氧壓力之影響有所不同，且依細胞色素之存在與否，其自外界所受之影響，亦有差異焉。

關於氧壓力之影響及於呼吸一項，此處又須附加數語者，即過剩氧之存在，反使呼吸能減少。

此事實幾於全部生物界之呼吸，可以見之。依生體之不同，過剩氧所及之影響程度，雖有差異，而其所以能使呼吸強度減少者，究其所致，似係過剩之氧有一種阻害作用，使原形質之機能，尤以呼吸酵素之作用，減少至相當程度也。此項過剩氧之阻害作用，對於嫌氣性生物，尤為顯著。

【種種物理的及化學的因子對於氧呼吸之影響】

(1) 溫度 溫度對於氧呼吸之影響，依生體之種類及其生活條件，有所差異。概言之，在攝氏零度至二十五度之範圍內，依萬得霍夫氏 (Van't Hoff) 法則之所示，對於溫度上升十度，呼吸能約增大二倍至三倍。最適溫度，在一般動物組織及下等植物，大約為攝氏三十至三十八度；而高等植物之最適溫度，尚無確切之數字，可以表之。普通於攝氏零度或六十至七十度以上，概停止其氧呼吸，然特殊之硫黃細菌有於七十度以上仍能行呼吸者。又如地衣類、松柏類之葉，雖在零下十度，亦能行呼吸。高等植物之氧呼吸能，常因外界溫度之變更，反而增高者有之。

此等溫度之影響，概就被呼吸之氧量而言。至於細胞色素之氧壓調節作用，亦依溫度而變化。細胞色素之氧結合力，溫度愈低，愈為顯著。是以藉細胞色素之作用所行之氧呼吸，在低溫度時，尤

能抵抗氧之缺乏，可以明矣。

(2) 氫離子濃度 動物組織及植物組織之氧呼吸，概有最適之氫離子濃度。其最適氫離子濃度，大約在 pH 六·五——八·五之間。絲狀菌之氧呼吸，在強酸性時，甚為微弱，在弱鹼性時，頗為良好。

(3) 麻醉劑 種種麻醉劑對於呼吸酵素，概有顯著之阻害作用。如麻醉劑分量少時，其作用為可逆的，即於相當時間後，仍能回復其呼吸機能。如麻醉劑分量多時，常使呼吸機能根本的破壞，不再回復其原狀。醇類、酮類之高級者，其抑制呼吸之作用尤強，蓋此等物質之表面活性較大，有妨害原形質膠質狀態之作用，且妨害呼吸酵素之吸着其必要物質也。

(4) 青酸鉀 青酸鉀對於氧呼吸，有顯著之阻害作用，為自來所知。依生物之種類不同，其阻害作用雖有差異，要皆頗為銳敏。青酸鉀之阻害作用，對於動物組織及酵母菌，最為顯著，雖在一萬分之一摩爾 (Mol)，呼吸亦為之停止。此項阻害氧呼吸之作用，原因似在阻害呼吸酵素之活動，是以欲論述呼吸酵素之性質，尤須重視青酸鉀之作用焉。(參照第二章)

青酸鉀除直接妨害呼吸酵素之活動外，對於細胞色素之氧結合力，亦有妨害作用，為自來所知。其妨害作用，即於一萬分之一摩爾，亦頗顯著。故對於藉細胞色素以營呼吸之生物，青酸鉀之阻害作用，常有二層意義。

青酸鉀之阻害作用，對於種種生物，概甚顯著，已如上述，但有例外焉。例如，豆科植物之一種山豆（*Lathyrus odorata maxima alba*），其發芽時之氧呼吸，頗受青酸鉀之阻害，及至成長，其被青酸鉀之阻害作用，反而減少（依 L. Genevois 氏）。又種種藻類之氧呼吸，於糖類缺乏時，對於青酸鉀之抵抗力甚強，如其培養液中有充分糖類存在，則其呼吸增強之部分，顯受青酸鉀之阻害作用（依 R. Emerson 氏）。究其原因，此等氧呼吸之酵素，似為特殊，與普通呼吸酵素不同。

(5) 一氧化碳 生活細胞之氧呼吸，有被一氧化碳所阻害者。藉細胞色素以營呼吸之細胞組織，例如種種動物組織、細菌、酵母菌等，顯受一氧化碳之阻害作用，而不藉細胞色素者，例如絲狀菌，殊不受一氧化碳之阻害作用。是以一氧化碳之作用，在於阻害細胞色素之氧結合力，甚屬明顯。一氧化碳對於酵母菌之呈有害作用，其程度當依一氧化碳與氧二者之含量比例而定，且其作用，

可依光線之照射除去之。此種事實係華爾布爾格氏 (Warburg) 所發見，頗堪注意者也。其詳情容於第二章述之。

(6) 其他諸影響 對於生體之氧呼吸，除上述數種之重要影響外，尙有其他種種影響。吾人考慮氧呼吸之直接影響時，殊不可單就碳酸氣之生成量與乎氧消費量而判斷何種因子有影響及之。蓋細胞之氧呼吸能，決非全然獨立之生活現象，而與其他生活現象，有複雜之因果關係，因此受其他生活現象之間接的影響，非不可能。對於氧呼吸有影響之某項條件或某種物質，對於呼吸以外之生活現象，究有如何影響，亦須明悉之，方可確論其對於氧呼吸之直接影響程度。例如種種有毒化學劑（醛、醚、規那、Pyridine、Cocain、Quinone 等）或物理的傷害，對於細胞僅少量的作用時，細胞之氧呼吸能，反而增強，往往有之。此蓋生活細胞對於毒害，概顯示對抗的反應，以至氧呼吸能增大，或依此等影響之刺激，生活機能爲之促進，以至氧呼吸能增大，亦可解釋之。故微量之有毒化學劑或輕微之物理的傷害，所以能增加氧呼吸者，原因有二，非僅有一種單純的原因也。與此同理，滲透壓、光線等之物理的作用，自來知其有影響及於氧呼吸者，似非一種簡單的直接作用。

【生理的物質之影響及決定氧呼吸能之生理的諸因子】 除上述種種化學劑，有影響及於細胞之氧呼吸外，細胞之正常生產物（即生理的物質）亦有影響焉。在添加此等生理的物質時，氧呼吸常爲之促進。最顯著之例，爲卵細胞之氧呼吸，因受精之結果，增加數十倍。就海膽之卵細胞言之，僅以精蟲接觸於卵細胞之表面，其氧呼吸已顯著上昇（依 Shearer 氏。）至於高等植物，其子房之氧呼吸，常因花粉之附着，急速旺盛。

曾經醋酐所處理之肌肉或酵母細胞，用水反復洗滌之，其氧消費能完全失去。然添加肌肉或酵母之煮汁，則氧消費能恢復。此現象係馬耶霍夫氏（O. Meyerhof）所發見，氏謂肌肉及酵母煮汁中含有一種呼吸素（Atmungskörper），爲呼吸作用所必要之物質，非此不能行呼吸云。又依哥斯德千夫氏（Kosytschew）之實驗，小麥芽之氧呼吸，因酵母煮汁或酵母醱液之添加，顯著促進。此等事實，概爲後述關於氧呼吸過程之種種學說之根據。

細胞之氧呼吸強度，依其行呼吸之前所經過之樣式，常受顯著之影響。種種植物組織或肌肉，最初不給與空氣而放置一定時間後，使其再行呼吸，則呼吸強度較普通爲大。然此項現象，對於全

生物界言之，並非普遍的，例如絲狀菌、好氣性細菌、血球等，在上述同樣條件之下，毫不增加其氧呼吸，甚至反而減少者有之。如斯，較正常消費更多之氧，名爲過剩氧。此於論述氧呼吸與分解呼吸之關係時，頗爲重要。

又有進者，細胞之構造及原形質之膠質狀態，亦爲決定氧呼吸能之因子。如細胞之構造及原形質之膠質狀態，根本的破壞，則氧呼吸顯受阻害。又原形質之水和狀態對於呼吸酵素之作用，頗爲重要。例如高等植物之種子，其浸水者（使種子之含水量達三三%）較之未浸水者（含水量一〇——一一%）其氧呼吸能增加一千二百倍（依 R. Kolkwitz 氏）。此種現象，於普通細胞組織，常可見之。是以原形質之膠質狀態及水和狀態如何，爲決定呼吸酵素作用之重要條件。

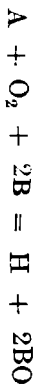
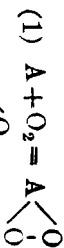
第二章 氧呼吸之過程

【呼吸酵素】 存在於生體外圍之呼吸物質，概甚安定；在普通情形，欲使其完全氧化，非藉高溫度或強力之氧化劑不可。然於細胞內得在低溫度行迅速之氧化。此種微妙方法，殊非人力所能模仿也。蓋細胞內有所謂呼吸酵素存在焉，因呼吸酵素之觸媒作用，始起氧化也。

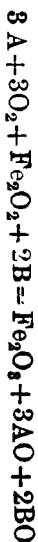
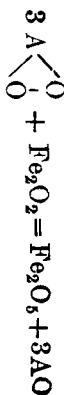
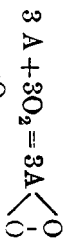
原形質本爲一種複雜之多相的膠質，其中所起之諸種現象，極爲複雜，非如均一相內化學變化之簡單，且表示多種多樣之表面現象。故論究呼吸酵素時，殊不可忽略原形質之多相的膠質狀態與乎表面現象。種種表面活性物質，常有作用於氧呼吸，且此時所起之膠質化學的現象概爲表面現象，自此觀之，呼吸酵素之作用起於原形質之膠質微粒子之表面，可以明矣。然則呼吸酵素於膠質微粒子之表面，究以如何過程，施行其呼吸物質之巧妙的氧化作用耶？此又吾人所當論述者也。

【氧活性化說】 生體之中，有一種物質存在焉，不需酵素之作用，得為氧所氧化。此物質名為自己氧化質 (Autoxydator)，其氧化作用名為自己氧化 (Autoxydation)。細胞內複雜之氧化現象，其第一步似係該自己氧化質自動的過分氧化。主此說者，為英格勒氏 (Engler)、勃赫氏 (Bach) 及蕭太氏 (Chodat) 等，其所說之詳情如下。

存在於細胞中之自己氧化質 (A) 被空氣中氧所作用，而成不安定之過氧化物 (A $\begin{smallmatrix} \diagup O \\ \diagdown O \end{smallmatrix}$)。此項過氧化物，名為“Moloxyd”或“Oxygenase”。其次依一種過氧化物酵素 (Peroxydase) 之作用，該自己氧化質之過氧化物乃給與過剩之氧於其被氧化物 (B)，而自身仍復歸為本來之自己氧化質 (A)。今示其反應式如下。



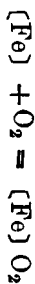
申言之，被氧化物(B)不能直接為空氣中氧所作用，於自己氧化質之過氧化物及過氧化物。酵素之存在，始被氧化。是以自己氧化質與過氧化物。酵素二者，有增高氧化壓之作用，即有使氧活性化之作用也。依勃赫氏及蕭太氏之意見，謂存在於細胞內之自己氧化質，係一種有機化合物，得自動的起氧化而為過氧化物。依維爾斯旦泰氏(Willstätter)之說，謂該自己氧化質係一種鐵化合物。至於所謂過氧化物。酵素者，於過氧化物之存在，得使難以氧化之物質起氧化，為生體氧呼吸上重要物質之一。然依孟蕭氏(Manchot)及柯斯求夫氏(Kostytschew)之說，該過氧化物酵素，並非真正酵素，似係二價之鐵離子，使已經自己氧化質之過氧化物所增高之氧化壓，更加增高之。如以反應式表之，可列之如下。



依上所說，結果爲鐵原子於自己氧化質之存在，使氧活性化，而同時自身亦被氧化，以至失去其作用。

依華爾蒲爾格氏 (Warburg) 之主張，謂細胞內鐵化合物爲司氧化作用之最重要因子，其作用猶如真正之酵素然，得直接使空氣中氧活性化者也。華氏之說，並非毫無根據，蓋依氏之研究，知獸炭於氧之存在，得使 Cysteine 或其他基酸，觸媒的氧化之而成爲碳酸氣、水、硫酸及氮；其氧化作用，得依麻醉劑或微量之青酸鉀所抑制。而獸炭所以能引起如斯氧化作用者，其表面有微量之鐵存在也。華氏乃伸引此現象而及於生體之氧呼吸，謂生體中呼吸酵素亦因鐵原子之作用，使氧活性化，而青酸鉀所以有毒於氧呼吸者，蓋其與鐵原子成爲錯化物，使呼吸酵素失卻其機能耳。

華氏之說，於氧活性化一點，與勃赫氏及蕭太氏說相同，惟不主張氧化之因子爲有機性過氧化物與過氧化物酵素之二者，而僅以鐵化合物爲唯一之氧化因子。今示華氏說之反應式如下。



此處 [H₂] 表示氧化酵素，B 表示被氧化物。

關於生體之氧呼吸酵素，其本質如何，華氏最近又有重要解釋。氏知酵母菌及種種動物組織之氧呼吸，得爲一氧化碳所抑制，而其抑制作用可由光線之照射，迅速除去之。於是氏謂，呼吸酵素猶如高等動物之血色素然，對於氧或一氧化碳，概有強大之親和力，而其與一氧化碳之結合，得由光線解離之。華氏復用波長不同之種種單色光線，施行精密之實驗，知其能除去一氧化碳之抑制作用者，以波長四二七——四三六 μ 及五四六——五七八 μ 最爲顯著。曾經與一氧化碳結合之呼吸酵素，易吸收此等波長之光線，而所謂血色素 (Hämin) 者，其吸收景線之波長適與此酷似，故呼吸酵素似爲近於血色素之物質。此即華氏關於呼吸酵素本質之見解，頗堪注意者也。

氧活性化說之理論，妥當與否，俟後再述之。總之，依華氏之實驗，可知類似血色素之物質，爲氧呼吸之重要因子。即此一點，吾人不得不歸功於華氏之努力研究也。如斯，於種種動物組織、酵母、細菌等之氧呼吸時，其主司氧素調節作用之所謂細胞色素 (Cytochrom) 者，應爲類似血色素 (Hämin) 之物質，而同樣有 Porphyrin 鐵化合物之構造，可以推知矣。最近依本書著者之研

究結果，對於呼吸酵素之作用，凡華氏所確認之現象，自種種方面觀察之，概可歸納於細胞色素之作用所由起，業已證明之。

【氫活性化說】維蘭特氏(H. Wieland)倡氫活性化說，以解釋氧呼吸之過程。此說似與上述之氧活性化說，正相反對，然亦有相當根據焉。本來吾人對於物質之氧化，得從兩方面解釋之，一即氧與物質結合，他即氫自物質分離。今以BH之物質，於A物質存在時，如引起下列變化



則BH之氫原子移行於A之結果，吾人謂該BH物質氧化而為B，亦無不可。至於物質之中並無氫原子可得直接脫離時，則吾人可想像該物質之分子先添加水一分子，然後起脫氫之反應。即



是以維蘭特氏根據上述反應，謂生體內氧化作用，係物質或其加水物脫去氫原子所起，而主司此

項脫氫作用之酵素，名之爲脫氫酵素 (Dehydroase)。此項反應之結果，氫原子自一物質移行至他物質，其過程甚爲簡單也。前者供給氫之物質名爲氫之授者 (Donator)，後者接受氫之物質，名爲氫之受者 (Acceptor)。脫氫酵素之作用，既爲自授者脫去氫原子，固無疑義，然則被脫去之氫原子，以如何方法，與受者相結合耶？此又吾人所當詢問者也。

在正常之氧呼吸，受者爲氧，而氧爲授者所消費。此吾人所熟知者也。然得爲受者之物質，不僅限於氧之一種，如硝化物、二硫化物、硝酸鹽、梅千林青 (Methylene blue) 等，亦可作受者。例如，應用梅千林青作受者之時，授者之氫原子既被脫去，其脫去之氫原子即同時與梅千林青相結合，而使之還元，成爲無色之 Leuco 化合物。其他如應用 meta-dinitrobenzene 作受者時，則生成黃色之 meta-nitrophenyl-hydroxylamine，亦係受者被氫原子所還元之結果。是以在無氧素之環境時，可用此等色素作受者，以代氧素，並測定其還元之速度，從而測知細胞或組織中脫氫酵素作用之強度 (Mb 法)。

在正常之氧呼吸，以氧作受者時，其第一段過程爲氧與氫相化合而成過氧化氫。此項過氧化

氫，復被細胞中接觸酵素（Catalase）所作用而分解為氧及水之二者。此時中途生成之過氧化氫，對於細胞，概呈顯著毒性，而所謂接觸酵素云者，即係消除其毒性之重要因子，其為氧呼吸時必不可少之物質，甚屬明瞭。青酸鉀之所以有阻害氧呼吸之作用者，並非直接妨害脫氫酵素之機能，而在妨害接觸酵素之功效，因之過氧化氫漸漸蓄積，分量增多，以至間接的抑制細胞之呼吸作用。關於此項說明，維蘭特氏曾用實驗證明之。氏用氧作受者時，顯見青酸鉀有妨害呼吸之作用，惟用其他物質作受者時，並未見青酸鉀有任何妨害呼吸之作用云。

以梅千林青作受者，以種種物質作授者，而檢查之，則知生體中有種種脫氧酵素存在，對於各種授者，概有特異性狀。此種特異性脫氫酵素，從來所知者，有醛脫氫酵素（Aldehydease）醇脫氫酵素（Alcoholdehydrase）普林脫氫酵素（Purin-dehydrase）酸脫氫酵素（Acid-dehydrase）等。

依氧活性化說之理論觀之，脫氫酵素僅對於授者有特異性，而自授者所脫離之氫原子，在氧化還元壓之支配下，固能移行至任何受者，惟最近依維蘭特氏之研究，知受者之適合於脫氫酵素

之作用與否，殊無需熱力學的解釋，始得決定之，其對於各種受者，亦未嘗無特異性云。換言之，一種脫氫酵素，對於授者與受者，兩方之特異性同時滿足時，始得發揮其作用也。

【對於一說之批評及其妥協說】 種種物質之氧化現象，依氫活性化說之所示，係氫原子脫離之結果，可得解釋之例固屬不少，而難以氫活性化說釋明之例，亦常有之。例如有 Ethylene 結合之不飽和高級脂肪酸，以種種金屬鹽、鼠色精等作觸媒，使在空氣中行氧化時，其第一步過程，與其謂係脫氫作用，毋甯謂係氧之附加，較易解釋。以糖類作呼吸物質時，即使生成自動的氧化物質，其生成之前，必有複雜之氧化還元過程，非為單純的氧素之附加。依自來氧素活性化說之理論，最初生成一種有機化合物之過氧化物，然吾人於生活細胞中，尙未發見該過氧化物之存在，且作用於該過氧化物之唯一酵素所謂過氧化物酵素 (Peroxydase) 云者，對於有機性過氧化物，實無作用，最近已為維蘭特氏所證明，是以從前勃赫氏所主張之氧活性化說，在今日已失其根據。氧活性化說既不可信，然則氫活性化說可以置信乎？自今日視之，氫活性化說亦乏充分之確實性。依該說之所示，謂生體中有多數脫氫酵素存在，而各個脫氫酵素對於授受二者又有其特異性云云，則於

生體之內，即使某一種脫氫酵素之活力特別強盛，吾人亦不得斷定細胞之氧呼吸，隨之強盛。自來所知之氧化酵素種類甚多，吾人殊不能以其強度測知細胞之氧呼吸能，與此同理，吾人殊不能僅以梅千林青或二硝化苯之還元速度，測定細胞之氧呼吸能也。

又氫活性化說之最大缺點，爲解釋青酸鉀之毒害作用，謂其在於抑制接觸酵素之活力。吾人知青酸鉀爲害於接觸酵素，較之爲害於氧呼吸，甚爲微弱，且於氧化現象中，過氧化氫之存在，殊無抑制氧呼吸之作用，而青酸鉀反有阻害氧呼吸之作用者有之。故依照氫活性化說之所示，謂脫氫酵素不爲青酸鉀所阻害，而接觸酵素得爲青酸鉀所阻害云者，殊有使吾人不能充分置信之處焉。依上所述，僅以氫活性化說，不能充分說明氧呼吸之過程，須用氧活性化說補充之，方得比較完全之學說。此卽所謂妥協說也。此說之解釋有二。

(1) 一方依脫氫酵素之作用，氫呈活性化，他方依華氏 (Warburg) 所謂呼吸酵素之作用，氧呈活性化，於是氧呼吸始得引起 (係 Oppenheimer, Hopkins 等所說))

(2) 脫氫酵素作用於某物質之結果，所脫離之氫，與空氣中氧相結合而成過氧化氫；此過氧

化氫復被過氧化。物。酵素 (Peroxidase) 所作用，而分解爲活性氧素及水二者，其活性氧素，則使他物質強力氧化。(此係 Thunberg 所說)

自來依華氏 (Warburg) 之主張，謂因鐵錯化合物之存在，氧呈活性化之作用，爲決定氧呼吸之唯一因子云者，似屬合理，但氏就獸炭或血色精之實驗結果，以之推論及於生體內氧化作用，而說明兩者有類似之處，則有未當。最近依著者實驗所得，自一氧化碳之影響觀之，華氏所謂呼吸素之血色精樣鐵錯化合物，實係細胞色素 (Cytochrom) 故華氏之氧活性化說，殊不能完全說明氧呼吸之真正過程也。且最近華氏本人，已拋棄其從來主張之一部分，於表示氧呼吸強度之方程式中，不僅以其所謂呼吸酵素之鐵觸媒劑之濃度，決定氧呼吸能，且注目於已經氧化之呼吸素 $[Fe]O_2$ 復被還元之速度如何，而以之表示氧呼吸能之所受影響焉。即此一點，可知氧呼吸能之決定，除有關於所謂呼吸酵素之氧化力外，尙須顧及一種還元力，而華氏之意見，已偏於氧活性化說與氫活性化說中間之妥協說矣。

【水分子活性化說】 依德勞培氏 (M. Traube)、英格勒氏 (A. Engler)、巴勒定氏 (W.

Palladin) 等之研究, 凡水溶液中物質之氧化作用, 並非由外界氧素直接氧化, 係水分子中氫氧基所引起, 而水分子中氫原子, 則與外界氧素相結合。今以 B 爲被氧化物, A 爲氫之受者 (在空氣中行氧化時, 此受者即氧素) 則依水分子分解之結果, 其氧化現象之過程如下,



此時氫氧基 O-H 自 B 分子奪得 H 而爲水, 於是 B 起一種脫氫的氧化作用。

大多數之金屬錯鹽, 於水溶液中有種種被氧化物與氧素及其他氫之受者存在時, 能行顯著之氧化觸媒作用, 猶如存在於生體中之氧化酵素然。惟在此種反應, 錯鹽自身殊無受氧化之形跡, 故其類似氧化酵素之作用, 不能以氧活性化說解釋之。然營氧化酵素的作用之錯鹽, 對於水分子概有顯著親和力, 易使水分子置換於錯核中, 而於水溶液中漸起加水分解。此項變化, 似爲可逆的, 其過剩之水分子當再自錯核放出。受此作用之水分子, 似爲顯著活性化者, 於適當被氧化物及氫之受者存在時, 容易給與其氫氧化基於被氧化物而給與其氫原子於受者。此時參加反應之被氧化物與受者, 以及水分子, 對於觸媒的錯鹽之中心金屬, 皆有相當親和力, 得暫時置換於錯核中, 於

是氧化還元現象始得進行。如有強盛錯基形成力之物質，例如昇汞、青酸鉀、Hydroxyl-amine 等存在時，被氧化物及受者之配位換入，爲之妨害，或因煮沸、過剩之氫離子濃度等影響，以至錯核之安定度變化時，則其氧化酵素的作用，顯受阻害。此適與生物界中種種氧化酵素及呼吸酵素之現象，完全一致。

由此觀之，存在於生體中之種種氧化酵素，其本質應爲一種錯化合物，而其最顯著之性狀爲對於被氧化物及受者有一種特異性，且其特異性之顯示與否，有關於其錯核內配位能之有無。依照如斯想像，非不合理，蓋吾人論生體內諸種反應時，不能忽視水分子之作用，且於生體內最普遍所行之一種氧化還元反應，所謂肯涅塞羅氏反應 (Cannizzaro reaction) 云者，亦係水分子活性化之結果也。故水分子活性化說，最能普遍說明生體中種種氧化還元之現象。

依上所述，物質對於酵素所表示之錯基形成力，既爲決定氧化酵素特異性之重要因子，則依物質之類族性不同，其主司氧化還元之酵素之錯基的構造，亦應差異，而依外界因子所起之影響，亦有差異，可以推知。換言之，依酵素之不同，其對於熱、氫離子濃度、青酸等之感受性，有所差異，即於

同一酵素，其所作用之被氧化物及被還元物之性狀不同時，其受此等因子之影響程度，亦有差異也。

上述水分子活性化說，本爲著者十數年來所倡道之理論，雖未可稱完全無缺，其能融和從來諸說一點，已可使吾人滿足，且酵素之特異性及其自外界因子所受影響之不同，可由此說解釋之，則尤爲吾人所可欣慰者也。近來關於細胞內觸媒作用之研究，鐵銅等錯化合物之意義漸爲重視，亦係饒有興趣之事，因附帶聲述之。

【氧呼吸反應之過程】 一種氧化酵素作用之過程如何，吾人已於前數節詳論之。然呼吸物質欲於細胞內行完全氧化，決非一個酵素之作用所起。例如糖類，乃比較的安定之物質，其行完全燃燒，必須經過數段中間階級，因數個酵素順序關聯的作用之結果，在其作用圈內施行氧化時，始得完成其燃燒也。又有進者，由某種氧化酵素所引起之氧化作用，雖與上述反應之階段並無直接關係，因其並列的進行所致，原來之呼吸作用，爲其誘發促進，非不可能也。

然則種種呼吸物質氧化時，其化學的變化，經過若何階段乎？此吾人所欲知悉者也。關於此點，

今日尙未明悉其詳細情形，爲可遺憾。總之，呼吸物質依某種酵素羣作用之結果，引起種種氧化階段，然後以一種不安定物質之狀態，送達於另一種酵素之作用圈內，可得想像。此另一種酵素，卽能行所謂「最後氧化」之酵素也。此時酵素以一種親和力牽引被氧化物與氧素二者，同時引起水分子之活性化作用，給與氫氧基於物質，而給與氫原子於氧素。其所用氧素分子，在不合細胞色素(Cytochrom)之細胞，概自外界進入細胞內，擴散而送達之；在含有細胞色素之細胞，則由該細胞色素供給之。氫與氧結合後，似生成過氧化氫，此卽一方被細胞中接觸酵素所作用，分解而爲水與氧素二者，他方被過氧化物酵素所作用，分解而爲二個活性化之氫氧基（依柴田氏之研究）。如斯生成之氧素及活性化之氫氧基，可再作氫之受者之用，於是氧與氫相結合，重行上述之過程，氫氧基則與氫相結合而變成水分子。至於此項接觸酵素及過氧化物酵素之作用，其詳情殊與氧化酵素不同，雖非生體氧化作用上最重要因子，亦爲補助作用上所不可缺少之因子也。

青酸鉀對於氧呼吸所以有顯著阻害作用者，一因其換入配位於氧化酵素之錯基中，而抑制該氧化酵素之作用，二因其換入配位於接觸酵素及過氧化物酵素之錯基中，而阻害此二種酵素

之作用，影響所及，以至氧呼吸之主要因子氧化酵素及補助因子接觸酵素與過氧化物酵素，皆失卻其機能也。

【氫之中間受者】細胞之內，有易爲還元且易被空氣中氧素所自動氧化之物質存在時，於氧呼吸反應過程之中途，該物質當仍介在其間，而作被氧化物之脫氫及氧素分子之還元之媒體，可得想像此物質名爲氫之中間受者（Zwischenacceptor; H_2 -Transporteur）。

所謂氫之中間受者，果爲何物耶？此似爲種種不飽和之有機酸、類脂質、Quinoid 化合物、尿酸鹽及含有 Disulfoid 基之有機化合物等，就中最普遍存在而有重要生理的意義者，厥爲 Glutathion 一物。

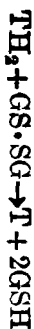
巴勒定氏（Palladin）嘗云，植物細胞中，由單甯、配糖體等之變化所生成之 Quinoid 化合物，爲植物呼吸時之重要中間受者，因名之爲呼吸色素（Atmungspigment），而由其還元所生之物質，有自動氧化能者，名之爲呼吸色素源（Atmungschromogen）。如此種中間受者存在時，細胞內之某種氧化作用，當爲其促進。然此種物質，並非普遍的存在，即使存在，對於正常之氧呼吸，殊無

重大意義也。

【哥爾泰千洪】一九二一年，霍布金斯氏 (F. G. Hopkins) 自動物之肝臟、肌肉、及酵母，分離一種含硫黃物質，有易受可逆的氧化還元之性狀，因名之爲哥爾泰千洪 (Glutathion)。此項含硫化合物，廣布於動植物兩界，其構造尙未明悉，似係 Cystein, Glutaminsäure 及 Glykokoll 所成之一種 Tripeptide。其被還元者，含有 SH 基；於中性或弱鹼性時 (pH7.4)，與氧素或梅青林青相接觸，則氧化而失去 SH 基之氫，且其二個分子互相結合，而成 Disulfoid 形態。然其行氧化，在純粹之哥爾泰千洪，速度甚小，如添加少量之鐵，則爲之顯著促進。如添加青酸，則爲之抑制。其被氧化者，又爲易於還元之物質，故存在於生體中之哥爾泰千洪，大部分爲還元之形態。

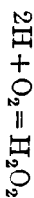
以醋酮處理肌肉或酵母，充分洗滌之，則知其失去氧吸收能，然添加哥爾泰千洪之氧化型，則可使其氧吸收能恢復。同樣，對於動物組織，施行洗滌、煮沸、酒精浸出及乾燥等處理後，所得之殘渣 (所謂 thermostable residue) 並無梅青林青還元力與氧吸收能，如加入哥爾泰千洪之氧化型，則此等機能顯著恢復。此蓋存在於組織殘渣中之還元性物質 (即被氧化性物質) 其自身對

於氧或梅千林青之還元力甚屬微弱，如添加容易還元之氧化型哥爾泰千洪，則因其媒介之作用，該殘渣中還元物質之機能，始得恢復也。今以哥爾泰千洪之氧化型為GS·SG，其還元型為GSH，存在於組織殘渣中之被氧化性物質為TH₂，梅千林青為Mb，則哥爾泰千洪之中間受者作用，可得表示之如下。



混和 Linolenic acid 等不飽和脂肪酸及 GSH (於 PH₃O)，而與氧素振盪之，則起氧化現象，如用 GS·SG 以代 GSH，則不起氧化。然則此又何故耶？蓋此時有微量之鐵錯化合物混入，而呈觸媒的作用也。

哥爾泰千洪，既為中間受者，其所分離之氫與空氣中氧相結合時，亦如前段所述，先成過氧化氫。



此時如有過氧化化物酵素存在，則氧化作用更爲之促進。

總之，哥爾泰千洪有使生體內所起之某種氧化還元現象圓滑進行，可無疑義。然其作用之詳情，究竟如何，至今吾人尙未明悉之。且現今關於哥爾泰千洪之研究，僅涉及動物組織之梅干林青還元或一時的氧吸收能，殊未可謂已盡悉其作用，則哥爾泰千洪之諸種影響，在正常之氧呼吸，亦表示同樣程度乎，吾人不能斷言之矣。

【氧化還元壓】 凡物質間所行之氧化還元現象，係物質間一種熱力學的壓差所引起。此壓差以電壓之單位表示者，名爲氧化還元壓。得起可逆的氧化還元之物質中，插入白金、金、水銀等時，則依物質自身之氧化還元情狀，對於此等金屬，給與電荷或奪去之，卽此時物質對於此等金屬，顯示一種給與電子或奪去電子之力。因此力表示之結果，電壓乃發生於金屬與物質之接觸面。此電壓爲何？卽所謂氧化還元壓者是也。欲測知此電壓，可插入於既知電壓之回路中，而自壓差計算之。

在一定溫度，決定氧化還元壓之因子有二，一爲含有於物質中之氧化型與還元型之重量比，他卽氫離子濃度。今以 E_h 爲實驗上測定之氧化還元壓，則溶液內氧化還元程度，可用下式表示之。

$$pH = \frac{E_h \times 2F}{2.303RT} + 2(pH)$$

上式中 F 爲 Faraday 氏恆數， R 爲氣體恆數， T 爲絕對溫度， pH 爲表示氫離子濃度之 Soeren-
sen 氏值。 pH 名爲格拉拉克氏 (Clark) 值，係與物質成平衡狀態時假想的氫素壓之逆數之對數，該值愈大，溶液愈呈被氧化之狀態，該值愈小，溶液愈呈被還元之狀態。溶液之氧化還元壓，除用電氣的測定法外，又可用既知氧化還元壓之色素列 (Neutralred, Cresol-blue, Janus-green 等) 作指示劑，驗其反應而測知之。

就種種微生物，其繁殖最良之培養液中 pH 值，曾經測定，結果如第三表。

概言之，微生物之培養時間愈久， pH 值愈大。例如 *Paramecium* 及 *Spirostomum* 之培養液，其最初 pH 爲一·四六而於培養之終期 pH 達三五。是以此等生物愈新幼，其還元力愈強。

(依 Efimoff Nekrassow u. Efimoff)

生活細胞之 rH 值，亦曾經測定，其結果如第四表。要知不含氧之純水，其 rH 值為二七·三，故凡細胞皆偏於還元方面也。

最近，於生物學上，氧化還元壓之研究，頗為盛行。由此說明呼吸諸現象，亦在多方企圖之中。凡

第 三 表

	rH
好氣性細菌	14-20
通性嫌氣性細菌	0-20
嫌氣性細菌	0-12
啤酒酵母	7-
Spirostomum	27
Paramaecium	5-13
Bursaria	29-35

第 四 表

	rH
Amoeba	18
Nyktotherus (好氣性)	19-20
Nyktotherus (嫌氣性)	10
Spirogyra	14.4-17.6
Valonia	16-18

生理現象，概在熱力學法則之支配下，按步進行，故氧化還元壓之量的研究，在生理學上有重要意義焉。又決定氧化還元壓之因子，並非物質之化學的諸性質，而為其氧化型與還元型之量的比率，已如上段所述，固無待贅論，然反應系雖表示同一氧化還元壓，依其所含物質如何，其生理的意義，並非一樣，堪為注意。且細胞原形質，為極複雜之多相的膠質，其總括的氧化還元壓，決非表示局部之氧化還元壓。又氧化還元壓已為所知之甲乙二物質，雖同時存在於細胞內，二者之分子未必互相接近，常示在溶液中時同樣反應。不僅如此，存在於生體中之酵素，對於物質，各有其特異親和力，以至細胞內諸反應之進行，為之限定，故細胞內諸反應，未必皆向理論上壓差大之方向進行，反向壓差小之方向進行者，往往有之。此吾人不可不注意者也。吾人以氧化還元壓之概念，說明生體內呼吸及其他氧化現象時，殊有豫先考慮上述數點之必要，可以明矣。

第二篇 分解呼吸

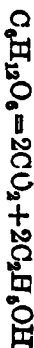
第一章 緒論

【Desmolyse 及其兩型式】於無氧之環境中，生物仍能生活者有之。又如種種生體，雖在無氧之環境中不能營旺盛生活，仍能保持其生命至相當期間者有之。此時生活上所必要之能（Energy）係於物質分解時獲得之。在氧呼吸時，使物質燃燒，而遊離其能之全部；在分解呼吸時，使物質分解為熱量較少之物質，而遊離其所含全熱量之一部。凡碳水化合物，以上述分解呼吸之取得能之意義，起分解之現象，稱之為 Desmolyse。

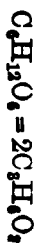
生物所行之最重要分解呼吸有二，一為專於植物界所行之酒精發酵，他為於動物組織及一部分植物界所行之乳酸發酵。今以六氧糖為基本物質，其生成酒精及乳酸之化學變化，可用下列

簡式表示之。

酒精發酵



乳酸發酵



其測定法如下。

(一)酒精發酵之測定法

(a)化學的定量法 其所生成之酒精或碳酸氣，用化學的定量法測定之。

(b)壓力計法 連有壓力計之密閉器中，置入生體，使行分解呼吸，由壓力計所表示之壓力增加，測知自分解呼吸所生之碳酸氣量。

(二)乳酸發酵之測定法

(a)化學的定量法 其所生成之乳酸，用化學的方法定量之。

(b)壓力計法 用酒精發酵時同樣裝置，其密閉器中，置入含有重碳酸鹽之溶液，浸生體於其中，使行分解呼吸。生成之乳酸與溶液中重碳酸鹽起作用，而遊離相當量之碳酸氣，由其增

加之壓力，計算所生乳酸量。

酒精醱酵強度之表示方法，係自乾燥量一颯之生體，於一小時內所生成之碳酸氣量，以立方耗表示之。同樣，乳酸醱酵強度之表示方法，係用碳酸氣之容量，以立方耗表示之，蓋此時碳酸氣之分子數，與生成之乳酸相同也。第五表所列數字，即表示此項強度者也。

【酒精醱酵酵素及乳酸醱酵酵素】 分解呼吸殊與氧呼吸不同，雖生活細胞之構造破壞，或其重要部分遊離，仍能繼續進行。蓋分解呼吸係細胞中酵素所引起。該酵素得自細胞抽出之，總稱之為 *Desmolase*。

主司酒精醱酵之 *Desmolase* 稱爲 *Zymase*（酒精醱酵酵素）。此可於酵母細胞之壓搾汁（依 *Fuchner*）或其水、甘油等之浸出液（依 *Lebedev*, *Fodor*）中發見之。此在所謂耐久細胞（*Zymin*）中，亦不失其機能；所謂耐久細胞者，係乾燥之酵母細胞或經醋酮所處理之酵母細胞，已失去細胞之生活機能者也（依 *Albert*）。至於主司乳酸醱酵之酵素，名爲乳酸醱酵酵素（或動物 *Zymase*），可於乳酸菌之壓搾汁中（依 *Buchner* u. *Meisenheimer*）或筋肉壓搾

第五表

	$Q_{CO_2}^{N_2}$ 或 $Q_M^{N_2}$
酵母(麵包製造用)	200-300
酵母(釀造用)	200
Torula	250-300
米麴菌	10
青麴菌	0
產膜酵母菌	13-20
腎臟(大黑鼠)	3
甲狀腺(大黑鼠)	2
肝臟(大黑鼠)	3
脾臟(大黑鼠)	8
大腸皮質(大黑鼠)	19
胎兒(大黑鼠)	13-23
膀胱乳嘴腫(人)	26
膀胱癌(人)	36
Flexner-Jobling 氏大黑鼠癌	51
Jensen 氏大黑鼠肉腫	34
Rous 氏雞肉腫	30

汁中(依 Meyerhof)證明其存在,但不能自生活細胞分離之。

然則酒精發酵及乳酸發酵之化學變化,果爲何如耶?於前節已列有二個化學方程式,以表示

之，然究其詳情，其化學反應式並非如此簡單，其反應過程須經過複雜之中間階段，且所謂酒精釀酵素及乳酸釀酵素，概非單一之酵素，係若干酵素與補助物質之集團，故其反應之複雜，可想而知。近時關於此二種釀酵之研究，進展甚多，知其糖類分解之過程，有共通之處，堪為注意。是以二者之化學變化，在某段中，似呈同一情狀，即含有共同因子，可得想像。且此兩種釀酵之生理的意義，有種種類似之點，為饒於興趣之事。由此推論及於動植物兩界之呼吸生理上諸種問題，吾人可得統一之概念焉。

酒精釀酵與乳酸釀酵所共通之最初過程，吾人為便利起見，名之為糖類分解之第一階段。*(Die erste Stufe des Zuckerverbaues)*。茲先述此第一階段，然後再論兩者釀酵之不同過程。

第二章 糖類分解之第一階段

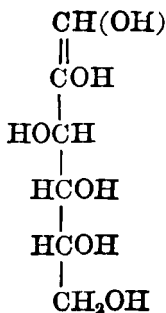
【基礎】單糖類之中，得爲細胞或酵素之作用所分解者，爲存在於自然界之六氧糖，即葡萄糖、果糖及 d-mannose 三者。此三者特名之爲 Zymohexose。至於同樣爲六氧糖之 Galactose，通常不爲分解，然能徐徐使之分解之例有之。此時使 Galactose 發酵之酵素，所謂 Galactozymase 者，係另一種發酵酵素，與通常之 Zymase 不同（依 Willstätter u. Söhnngen）

含有 Zymohexose 分子之二糖類及多糖類，先由 Hexosidase 或 Carbohydrase 之作用，施行加水分解後，方被發酵。是以缺乏此等酵素之細胞，概無發酵二糖類或多糖類之機能也。但依維爾斯旦泰氏（Willstätter）之研究，謂某種酵母菌雖缺乏分解麥芽糖或乳糖之酵素，仍能使之發酵云。

三種 Zymohexose 之發酵難易，雖依生物之種類，有所不同，概言之，葡萄糖與果糖二者，易爲

醱酵，而 *mannose* 醱酵稍難。如以蔗糖狀態給與生物時，分解為葡萄糖與果糖後，其葡萄糖一項，較之果糖，常先為醱酵。又在同一葡萄糖，其 α 型較之 β 型易於醱酵。

三種 *Zymohexose* 皆容易變為 *Enol* 型。及其成為 *Enol* 型，則三者毫無區別，而成下列同一之構造。



於醱酵之前，單糖類之分子，似先被酵素所作用，而為比較的不安定之化合物，可得想像。惟此項不安定化合物之構造如何，至今尚未確知之。其構造中氧素環之狀態，似與通常不同，或為一四環 (*Ha worth* 氏所謂 *Oxyfuran* 型) 或為一六環 (*Pringsheim* 氏所謂 γ 葡萄糖型) 或為全然開放之氧素環，皆未可知。此項未知之不安定誘導體，自來有種種名稱，有 *Hetero-Zucker* (依 *Schlubach*)，*Alloiomorph-Zucker* (依 *Neuberg*)，*Bioglukose* (依 *Euler*)，*移新*

型（依 Hewitt, Pryde）等，而使糖類成爲如斯不安定物質之酵素，名之爲 *Glukozym*（依 Ahlgren）*Isomelase*（依 Euler）*Eriste Hexase*（依 Oppenheimer）等。此種不安定型，即在二糖類或多糖類構造中之單糖，亦可成生之。二糖類或多糖類，往往較單糖，尤爲迅速發酵者，蓋其加水分解後，即生成不安定型之單糖也（依 Pringsheim）。

其次，吾人於敘述上段變化後之現象，須先述二項重要事實。一爲於糖類分解時，磷酸有重要作用，二爲助酵素對於發酵現象爲必不可少。

【磷酸之作用】 給與 *Zymohexose* 於酵母壓搾汁或乾燥酵母，使行酒精發酵時，如添加磷酸之鹼土金屬鹽，發酵頗爲旺盛。所加入之磷酸，於發酵之初期，可用氧化鎂混鹽使之沈澱，而測知其存在，然發酵漸漸進行後，得爲沈澱之量亦漸漸減少，以至幾乎不能證明磷酸之存在。及至最後發酵停止時，又可證明磷酸遊離如前。

此現象顯示磷酸曾於發酵之過程中與某項物質相結合。其所結合之磷酸量與發酵所生成之炭酸氣量，常表示一定之比。由此觀之，磷酸之結合，爲發酵過程上重要事項，可以推知（依 Hag）

den) 於醱酵汁中，確然可以 Osazone 或 Hydrasone 之狀態，分離二種六氧糖之磷酸鹽，是以醱酵時磷酸之作用，係與糖相結合而成 Ester 狀態，甚屬明瞭。

分離所得之磷酸 Ester 有二，一為二磷酸六氧糖（所謂 Zymophosphate）（依 Harden），他為一磷酸六氧糖（依 Robinson）。其前者之二磷酸六氧糖，可得人為的使行部分的加水分解而變為一磷酸六氧糖（依 Neuberg），然此與自醱酵汁所分離者，性質不同。

此種磷酸 Ester 之形成，在筋肉中亦可見之。愛姆屯氏（Embsden）曾自新鮮筋肉糜漿，以 Phenylhydrazine 鹽狀態，分離一種一磷酸六氧糖，因名之為 Lactacidogen。此又與前述之一磷酸六氧糖不同，依氟化鈉及筋肉壓搾汁之作用，容易變為二磷酸六氧糖。

從來所知之六氧糖磷酸鹽，僅有上述三種一磷酸鹽及二磷酸鹽，其構造皆未明悉。惟其二磷酸鹽，以係一個磷酸結合於糖之碳素鎖之一端。凡三種 Zymohexose，概生同一之二磷酸鹽，而該二磷酸鹽分解後，生成果糖云。

種種動物組織之壓搾汁或筋肉中生成乳酸之作用，可依二磷酸六氧糖之添加，使之顯著促

進（依 Embden）又愛姆屯氏所謂 *Lactacidogen* 之一種一磷·酸·六·氧·糖，依肌肉壓搾汁之作用，容易分解為乳酸與磷酸。概言之，六氧糖之磷酸鹽，較之六氧糖自身，難為醱酵。是以磷酸與糖相結合之現象，在一般糖類之分解過程上，甚屬重要，固無疑問之餘地，然以吾人分離所得之六氧糖磷酸鹽，遽謂其係糖類分解之中間物，則有未當也。與其謂係糖類分解之中間物，毋甯謂其係自不安定中間物所誘導而生之終局產物，較為妥當。

如斯，在中間物未曾證明之時代，糖類分解時，其與磷酸相結合之詳情與乎其磷酸鹽蓄積之徑路，至今尚無定論以說明之。關於此點，從來有數種學說，姑錄之如下，以供參考。

(1) 在行酒精醱酵時，二分子之六氧糖與磷酸起作用，其中一分子之糖分解而為酒精與炭酸氣，其他一分子之糖，則與二分子之磷酸相結合。如斯生成之六氧糖二磷酸鹽，復起加水分解而生成二分子之磷酸與一分子之糖。其分離之磷酸，復與其他糖分子相結合而為二磷酸鹽。是以磷酸反復應用，並不稍減。此係哈爾屯氏 (Harden) 所說。

(2) 糖類分解之中間物，乃活性之一磷·酸·六·氧·糖。通常未見二磷酸鹽之生成。但有時由一磷

酸鹽之分解所遊離之磷酸，與其他一磷酸鹽相結合而成安定之二磷酸鹽。此係柯本漢麻氏 (Oppenheimer) 及馬耶霍夫氏 (Meyerhof) 所說。

(3) 糖類分解時，糖先分解為二分子之 Triose，各與一分子之磷酸相化合而為 Triose-monophosphate，然後縮合而為一分子之六氧糖磷酸鹽，乃起醱酵。此係萊培特夫氏 (Lebedev) 所說。

(4) 最初六氧糖與磷酸相結合而成一磷酸鹽(依 Robinson) 後，分解而為含磷酸之三氧糖 (Triose) 與不含磷酸之三氧糖，前者二分子縮合而成安定之六氧糖磷酸鹽，後者起醱酵而變為種種醱酵生產物。此係雷門氏 (Raymond) 所說。

總之，於糖類分解之最初某階段，磷酸與不安定之糖分子相結合，及其分解，則磷酸復被遊離，而與其他糖分子施行同樣結合，以至分解反應圓滑進行，可無疑義。然吾人謂其生成上述之數種六氧糖磷酸鹽，殊有未當。依華爾布爾格氏 (Warburg) 之研究，以獸炭作觸媒，使果糖氧化時，如添加磷酸鹽，可見氧化作用為之促進，猶如醱酵時添加磷酸鹽然，惟六氧糖磷酸鹽之生成，仍不能

證明之(依 Meyerhof, Neuberg)

在發酵時，糖類與磷酸之結合及其結合物之分解，皆由特殊酵素所引起。使其結合之酵素，名為 *Phosphatase*，使其分解之酵素名為 *Phosphatase*。此兩種酵素與後述之助酵素，在糖類分解之第一階段，皆有重要作用焉。

【助酵素】 酵母壓搾汁，以膀胱膜透析之，可得分別為透過性部分與不透過性部分。兩部分各無單獨發酵之能力，如混合兩部分，始有發酵力。其不透過性部分，對於熱之抵抗力較弱，名之為離酒精酸酵素 (*Apozymase*)；其透過性部分，對於熱之抵抗力甚強，名之為助酒精酸酵素 (*Cozymase*) 或助酵素 (*Coenzyme, Cofermment*)。本來所謂助酵素云者，係補助某種酵素作用之物質之總稱，然通常概就酒精酸酵素而言。如斯，酵素由二部分所成之現象，於乳酸菌或動物肌肉之乳酸發酵，亦可見之，又經醋酮所處理之肌肉，其行氧消費作用時，亦可見之。凡自種種動物所提出之助酵素，得互相代用，為饒於興趣之事實。

依上所述，助酵素廣布於動植物兩界中，而有同一之性狀。其化學的組成，似較不透過性之離

酵素爲簡單。如含有兩者之酵母汁，放置相當時間，則結果兩者均被另一種酵素所分解，而助酵素先被分解以至失去作用。依柯愛勒氏(H. V. Euler)之研究，可用單甯、磷鎢酸、矽鎢酸等，使助酵素反復沉澱而純淨之；其純淨物，不呈蛋白質反應，而呈氨基酸與碳水化合物之反應，且含有一定量之磷。

然則助酵素可代以其他既知之化合物乎？關於此點，自來有多數研究。依孫德乾奧爾乾氏(A. V. Szent Györgyi)之研究，謂 *paraphenylen-diamin* 可作代用。然其作用爲一種促進作用，如後所述，可以知之。故以既知物質代用天然產之助酵素，尙未成功也。

於糖類分解之過程中，所謂助酵素，究司若何作用，至今吾人尙未明悉之，然對於糖與磷酸之結合作用，似有密切關係。如除去助酵素，則乾燥酵母及乳酸菌之六氧糖磷酸鹽生成能力，爲之消滅，此時如再加入自酵母或筋肉所分離之助酵素，則可恢復其機能（所謂柯愛勒氏效果。）又依馬耶霍夫氏(Meyerhof)之研究，曾經除去助酵素之筋肉壓搾汁，並無分解 *Glycogen* 之能力，如添加六氧糖之磷酸鹽，則可起乳酸發酵云。依此等事實觀之，助酵素對於磷酸與糖之結合，有一

種重要之補助作用，可以推知矣。

又有一種酵素，名爲變異酵素 (Mutase)，廣布於動植物兩界中，有使一種化合物之二個分子同時行氧化與還元之作用。該變異酵素，對於助酵素之作用，爲必不可少。依柯愛勒氏 (Euler) 之說，於糖與磷酸結合之前，有變異酵素作用之，使糖成不安定分子，且此時助酵素之補助作用，亦爲必要。

類似上述助酵素之作用，於高等動物腺臟之分泌物，亦可見之。腺臟之分泌物所謂英修林 (Insulin) 者，注射於血液中時，可見血液中糖量顯著減少。其所以有如此作用者，似有類似助酵素作用之故，而輔助組織中糖之氧化及分解也。依維爾泰南氏 (A. J. Virtanen) 之研究，謂乾燥乳酸菌之助酵素作用，可以英修林代之。依柯愛勒氏之研究，酵母中助酵素，不能用英修林代之。故乳酸醱酵之助酵素，殊與酒精醱酵之助酵素不同。依維爾泰南氏 (Virtanen)、布爾格斯氏 (Bruggsch)、霍爾斯泰氏 (Horster) 等之意見，謂英修林係促進磷酸鹽合成酵素 (Phosphatase) 作用之一種促進劑 (Activator)。依柯本漢麻氏 (Oppenheimer) 之說，謂英修林係一種補助質，使

組織中糖分子變成不安定分子，而於糖與磷酸之結合，殊無直接關係云。又依漢特氏(Hynd)之說，謂組織中葡萄糖之氧化，第一步先氧化為 Glucoson，而英修林即主司此項氧化之一種氧化酵素云。

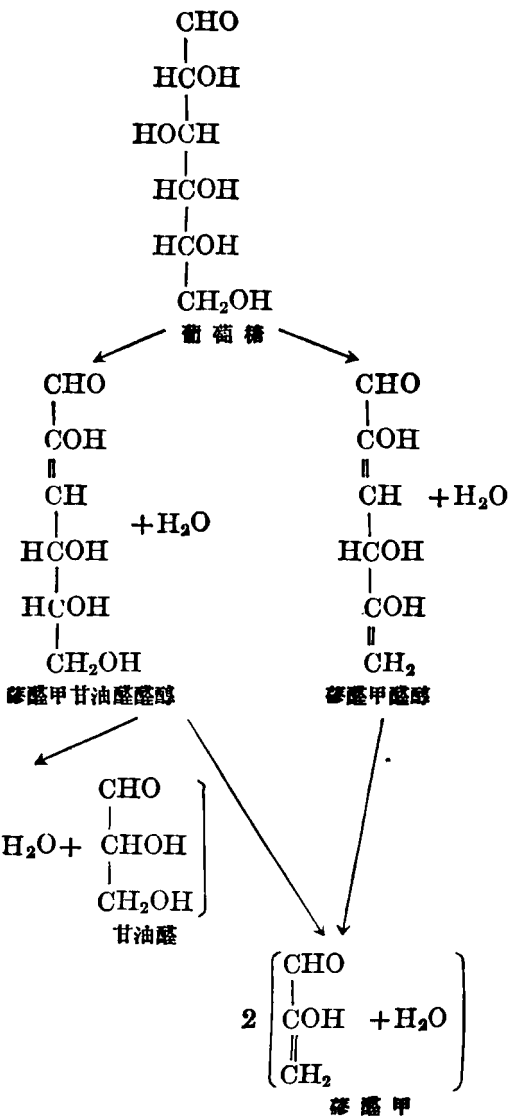
助酵素及英修林，實可視作一種促進劑，故有生物促進劑(Bioaktivator)之名。然其促進酸酵之作用，究竟依照若何程序，至今尚無定說。總之，酸酵諸現象係種種意義之促進作用及保護作用所引起，而所謂生物促進劑云者，當亦有重要作用也。

【羧醛甲及二價醇酵素】 醱酵性六氧糖(Zymohexose)，於受助酵素、磷酸鹽、磷酸鹽合成酵素、磷酸鹽分解酵素等作用之前，當豫先分解較為簡單之化合物。此項較簡單之化合物，似為三氧糖(Triose)，而三氧糖之中，以羧醛甲(Methylglyoxal)之生成，似屬可能。從前有發見其存在於醱酵生產物中者，例如夫爾勃千氏(Fernbach)及奧培爾氏(Aubel)曾於細菌培養液中發見之，又頓年遜氏(Toennissen)及弗謝氏(Fischer)曾於動物組織分解糖類時發見之。最近依拿培爾斯氏(C. Neuberg)及其共同研究者之報告，謂除去助酵素之酵母浸出液(即僅含

離·酵·素·者)作用於六氧糖之磷酸鹽時,確生成蓆·醛·甲,可加入 2,4-Dinitro-phenylhydrazine 使變爲不溶性之 Dinitro-phenyllosazone 而定量之,並知其生成量達理論數之百分八十五云。其他,如乳酸菌之乳酸醱(依 Scheuer)多數動物組織(依 Vogt)高等植物(依 Kobel u. Scheuer)細菌(依 Fromageot, Simon)等之醱酵液中,亦可多量分離之,而確實證明其存在。由此觀之,該蓆·醛·甲確爲糖類分解時所生成之中間物。

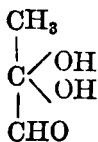
拿培爾斯氏(C. Neuberg)復想像一種酵素,名之爲二價醇·酵素(Glykolase)。此項二價醇·酵素有使六氧糖分解而爲二分子之蓆·醛·甲之作用。然該酵素並非單一的,當係種種因子所集合而成。

自糖類生成蓆·醛·甲之中間,糖分子應先脫水而成一種醛·醇·型(Aldol)物質,可得想像。拿培爾斯氏以爲此係蓆·醛·甲之醇·醇(Methylglyoxal-Aldol)而浮爾氏(A. Wohl)以爲此係蓆·醛·甲·與·甘·油·醛·之·醇·醇(Methylglyoxal-Glycerinaldehyd-Aldol)。二說皆各有相當見解。茲將自糖生成蓆·醛·甲之徑路,列表記載之如下。

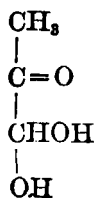


如以彥醛甲甘油醛之醱醇為中間物質，則其生成 methylglyoxal 之前，應生成甘油醛 (Glycerinaldehyd) 可得想像。依雷培迪夫氏 (Lebedev) 之說，謂糖類分解之中間產物為二氧化醋酮 (Dioxy-aceton)，殊不可信，因此項二氧化醋酮之生成，係吸熱的反應，須自外方供給多量之能 (Energy) 也。二氧化醋酮易為酵母所醱酵，為從來所知，然此係二分子之二氧化醋酮縮合而為六氧糖後，始起醱酵者也。

因二價醇素之作用，自糖類生成 methylglyoxal 時，同時遊離水之分子，而該水分子常與 methylglyoxal 相結合而存在，以至形成一種不安定之加水物 (依 Neuberg u. Oertel) 該加水物之構造，似如下式 (依 Oppenheimer)。



或



綜上所述，自六氧糖生成一氫氧基醛甲之中間，須經過數段過程，可以明矣。然此等過程，不拘酒精醱酵或乳酸醱酵，概為同一，吾人因名之為糖類分解之第一階段，以期便於說明以後變化。

第二章 酒精發酵

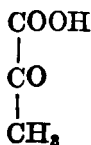
【正常發酵】(第一發酵型) 在所謂正常發酵時, methylglyoxal 先變為其氧化物之焦性葡萄酸 (Brenztraubensäure, Pyruvic acid) 欲證明其存在, 可加入 β -Naphthylamine 於發酵液中, 則該焦性葡萄酸與液中所存之醋酸 (Acetaldehyde) 同與 β -Naphthylamine 相縮合而以 methyl-naphtho-cinchoninsäure 之狀態, 沉澱於液中 (依 M. V. Grab) 最近依 拿破爾斯氏 (Neuberg) 之研究, 於發酵液中加入磷酸三鎂或磷酸二鈉, 並調節氫離子濃度至 pH 5-7, 則短時間中可集積多量之焦性葡萄酸。此時又生成約與焦性葡萄酸等量之甘油, 如下式所示。



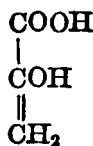
如斯, 焦性葡萄酸確為酒精發酵之中間物, 其構造式從前以為如下列(I)式所示, 然自其真

於變化之點觀之，似爲如(II)式所示(依 V. Henri, Cl. Fromageot)之不安定愛拿爾(Enol)型。

(I)



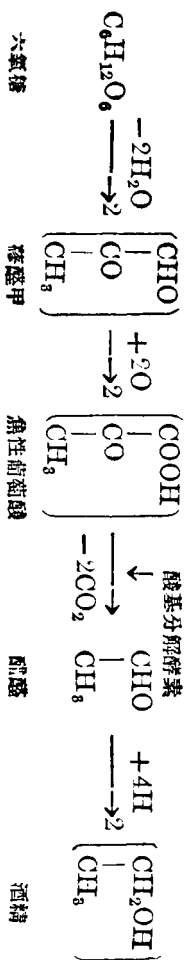
(II)



生成之焦性葡萄糖，依一種酵素之作用，得分解爲醋醛(Acetaldehyde)及碳酸氣二者。該酵素名爲酸基分解酵素(Carboxylase)，廣布於動植物兩界中，有使 α ·酮酸或 α ·酮二鹽基酸分解之作用；其分解生成物，概爲較低一級之醛及碳酸氣。又該酵素對於 β ·酮酸(依 Neuberger)及某種 γ ·酮酸(依 Kurono)亦有分解作用，且在生體中不僅對於糖類醱酵，即對於種種有機酸、脂肪、蛋白質等之分解，有重要作用焉。

於醱酵液中，由該酸基分解酵素之作用，焦性葡萄糖變爲醋醛及碳酸氣，已如上段所述，而醋醛之生成，亦可確實證明之。如於醱酵液中，加入亞硫酸鹽或 Dimethyl-hydro-resorcin (即所謂 Dimedon 或 Medon)，則醋醛與之化合而成結晶性化合物。凡於醱酵過程中自焦性葡萄糖

所生之醋酸，較之普通醋酸，活性甚大，因之容易被還元而為酒精，茲綜合上述諸種變化，列陳自糖生成酒精之過程如下。



細察上式之化學變化，吾人知有一種重要之氧化還元現象，存在其間焉。於上式之中，自 *ethylglyoxal* 生成焦性葡萄糖酸時，對於一分子之 *methylglyoxal* 有一原子之氧作用之而使之氧化；自醋酸生成酒精時，有二原子之氫作用之而使之還元。此項反應，即所謂肯涅塞羅氏反應 (Cannizzaro-Reaktion)，與水分子之活性化，有連帶關係之一種氧化還元現象也。

methylglyoxal 與醋酸二者，互相呼應而受氧化還元時，酒精醱酵始得圓滿進行，固無待言，然在醱酵之初期，僅有 *methylglyoxal* 存在，而與其互相呼應之醋酸，尙未生成，故 *methylg-*

lyoxal 被氧化時，應有另一物質代替醋醛而被還元，殊屬必要。此物質名爲誘導受者 (einleitender Acceptor)。自來知種種容易還元之物質，例如醛類，有促進酒精醱酵之作用，其原因似在該類得爲誘導受者之故。前數段所述之助酵素，謂有生物促進劑之作用云者，究其所致，亦不外乎有此種誘導受者之作用耳 (依 Kluyver u. Struyk)。

綜上所述，在正常之酒精醱酵時，經過種種化學的過程之結果，自一分子之六氧糖，最後生成二分子之酒精及二分子之碳酸氣。如斯醱酵型式，吾人稱之爲拿培爾斯氏第一醱酵型 (Die erste Gärungsform)。除酒精以外，復生成甘油或醋酸之醱酵型式有之，當詳述於後。總之，最後生成之酒精與碳酸氣之重量比，約等於一時，吾人可視作正常之酒精醱酵，不致過誤也。種種植物行分解呼吸時，所生成之碳酸氣與酒精之比，示之如第六表。

生成之碳酸氣與酒精之比，常遠離一對一，然則此又何故耶？此蓋表示生體所行之醱酵並非單純之酒精醱酵耳。當其醱酵之中途，反應轉於其他方向，或一旦生成之酒精復被氧化分解，或除糖以外之物質發生碳酸氣等，皆可視作其原因。如第六表所示，普通碳酸氣量概多於酒精量，但在

酵母菌與麴菌，自醱酵之初期至後期，酒精量漸次增加，以至碳酸氣與酒精之比，幾等於一。

第 六 表

	CO ₂ : Alcohol
酵母 { 醱酵之初期	100: 79-93
{ 醱酵之後期	100: 100-109
酵母壓搾汁	100: 90-101
麴菌 { 醱酵第四日	100: 93.4
{ 醱酵第七日	100: 96.3
黑黴	100: 92
<i>Mucor racemosus</i>	100: 99
<i>Acer platanoides</i> { 花	100: 107
{ 葉	100: 58
<i>Daucus carota</i> 之根	100: 72-91
<i>Lepidium sativum</i> 之幼植物	100: 57
葡萄	100: 74-95
馬鈴薯	100: 2-7
<i>Psalliota campestris</i>	100: 0

【酒精醱酵之反應速度】於酵母浸出液中，加入蔗糖使行醱酵時，最初並不起醱酵，於相當

時間後，始急速進行。如斯，醱酵之最初休止期間，名爲感應期（Induktionsperiode），依馬耶霍夫氏（Meyerhof）之實驗，謂以六氧糖磷酸鹽代替糖時，並未見此項休止期，是以僅給與糖時，於該感應期中，須進行糖與磷酸之結合作用，使糖變爲不安定化合物，然後始得引起醱酵也。

醱酵進行至相當期間後，反應速度忽然遲緩，以至停止醱酵。此項現象所以發生之主要原因，當然爲糖量減少之故，然其酒精醱酵酵素爲蛋白質分解酵素所妨害，或依醱酵生產物蓄積之結果，酵素作用爲之抑制，亦未始非其原因。

依柯愛勒氏（Euler）之說，謂以酵母壓搾汁行酒精醱酵時，其反應速度適合於一次反應式。然此僅就酒精醱酵酵素作用尙未減退之醱酵前半期而言，非就醱酵全期而言也。如酒精醱酵酵素充分存在，且糖之濃度並不過大時，醱酵之速度恆數，常爲一定；如糖過分存在，則速度恆數漸小。然醱酵速度，除關係於糖之濃度外，復有關於糖之種類。例如，就酵母之實驗結果，蔗糖達百分之六十時，不起醱酵，而葡萄糖卽至百分之七十仍能醱酵（依 Bokorny）。在實際釀造上，酵母醱酵之最適糖濃度爲百分之十二至百分之十五，而在酒精醱酵酵素之醱酵，爲百分之二十五。

吾人論述生活細胞所起之醱酵速度時，又須同時注意關於細胞生理的機能之諸種事項。概言之，細胞之醱酵能力，細胞愈幼則愈強，及至細胞衰老，則醱酵能力隨之衰弱。細胞膜及原形質之透過性，亦為決定醱酵速度之重要因子。最近依樊斯赫爾芝氏 (J. Weichherz) 之研究，生活酵母所起之醱酵反應速度，可用理論的引導所得之複雜公式表之，而該公式與實驗上經過，頗為一致云。

【對於酒精醱酵種種化學的及物理的因子之影響】 生活酵母及酒精醱酵酵素所引起之酒精醱酵，常因種種物質之添加，蒙受顯著影響。概言之，各種醛類、酮類、二酮類、不醱酵性酮糖類、硝化物、二硫化物、梅千林青等易為還元之有機化合物，及無機化合物中種種易為還元之金屬鹽類，添加少量時，常有促進醱酵之作用，就中尤以醛類之促進作用，最為顯著，即添加千分之一摩爾 (mol)，亦顯示其促進醱酵之作用。其他如不飽和化合物之乙烯、植物鹼之尼古丁、番木鱈素、不醱酵性之五氧糖、五氧糖甲、七氧糖，以及無機化合物之哥露芳、抱水克羅拉爾、種種果實汁等，皆顯示促進作用，為自來所知。然此等物質之促進作用，依其濃度如何，顯有差異，量少時有促進作用，量多

時反抑制醱酵，甚至完全阻止之。

有促進醱酵之作用者，稱爲促進劑 (Aktivator) 或稱之爲積極的促進劑，其促進作用之詳情，未曾明悉。其有被還元性者，似有如誘導受者 (Einleitender Acceptor) 之作用，或依其氧化還元之結果，誘發反應的促進醱酵之氧化還元，亦屬可能。至於生活細胞所起之醱酵，其關係更爲複雜，其促進作用係直接及於酒精醱酵素之自身，固未可知，或係刺戟生活現象之故，亦未可知也。依黑野勘六氏之研究，謂丁種維他命 (Vitamin D) 對於酒精醱酵，有顯著之促進作用，可爲注意。

從來所謂促進作用者，係積極的促進醱酵之意義。然吾人知此外又有一種促進作用，對於醱酵時自然所起之種種阻害作用，得對抗的消除之而使醱酵旺盛。如斯促進劑，毋寧謂之保護劑，較爲妥當。例如規那，因其有抑制蛋白質分解酵素之作用（該蛋白質分解酵素本有破壞酒精醱酵素之作用），間接的促進醱酵。又如乙烯，所以有促進醱酵之作用者，因其有影響及於細胞質之膠質狀態之故，例如保持細胞質之水和狀態至適當程度，因之醱酵爲之促進（依 F. Nord）。所謂屬於生物促進劑之助酵素，其增進醱酵之作用，亦不外乎其中含有抗蛋白質分解酵素之故，有抵

抗蛋白質分解酵素（破壞酒精醱酵酵素者）之作用也（依 Kluver u. Struyk）。物質對於醱酵有消極的作用者，名之爲阻害劑（Paralysator）或消極的促進劑。對於酒精醱酵酵素有阻害作用者，概爲妨害原形質機能之所謂原形質毒（例如，亞砒酸、昇汞、氟化鈉、青酸等）。惟青酸一項，對於氧呼吸，本呈顯著之有害作用，對於酒精醱酵酵素，則並不顯著阻害之。但如番瓜素（Papain），本爲一種蛋白質分解酵素，較其對於原形質之有害作用，其阻害酒精醱酵酵素之作用尤爲顯著（依 H. V. Laer）。反之，甲苯（Toluene）、哥露芳、醋酮、養摩爾（Thymol）、高級醇等，對於酒精醱酵酵素比較的無害，對於生活之原形質，則顯然有害。

氫離子濃度對於酒精醱酵，亦有顯著影響。然視醱酵係生活細胞所行，抑係酒精醱酵酵素或死細胞所行，其影響程度不同。不僅如此，即對於構成酒精醱酵酵素之諸酵素，氫離子濃度之影響，亦有差異。第七表所列數字，係最適氫離子濃度。

依赫格龍特氏（E. Hägglund）之研究，知生活酵母所行之酒精醱酵，其最適氫離子濃度初時爲 pH 四·五，往後近於 pH 七。普通生活酵母所行之酒精醱酵，於溶液之酸度達 pH 11·3。

時，幾完全停止。然其最高酸度之限界，依醱酵液中所存物質如何，稍有變化。至於醱酵液呈鹼性時，其醱酵過程概起異常變化，如後所述，其醱酵產物除酒精與碳酸氣外，又生成甘油及醋酸。

第七表

	最適 pH
生活酵母	{ 3.7 4.5-6.6
乾燥酵母	6.4
麴菌	5-6
磷酸鹽合成酵素	6.2-6.6
酸基分解酵素	{ 4.5-5.5 5.3-6.2

溫度對於酒精醱酵之影響，亦依生體、酒精醱酵酵素之種類、醱酵液之性狀，以及其他條件如何，有所差異。依蒲哈那氏 (Buchner) 之研究，謂酵母壓搾汁所行之酒精醱酵，於五——七度時比較，較的頗為微弱，但持續較久；於二八——三〇度時，最為旺盛，但停止頗早；於一二——一四度時，其

醱酵速度及持續時間，位於前二者之中間，但醱酵總量最大。酒精醱酵酵素自身之作用，在二五至四〇度時最爲適宜，然在此溫度醱酵之所以早期停止者，蓋存在於醱酵液中之蛋白質分解酵素，作用及於酒精醱酵酵素而使之破壞也。

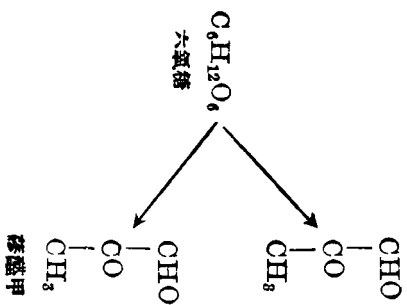
依赫爾作格氏 (R. O. Herzog) 關於永久酵母之實驗結果，知酒精醱酵在溫度不過高之範圍，每溫度上昇十度，增強約二·二倍。酒精醱酵酵素之作用，普通於五〇至五五度，已顯著減弱，然最初於四〇度以下充分乾燥者，得耐熱至一一〇度云（依 E. D. Buchner）。

氣壓之變化，對於酒精醱酵，幾無影響及之。最近依里斯開氏及霍夫孟氏 (Lieske u. Hofmann) 之研究，知醱母之酒精醱酵即在一千氣壓之氫或氮，亦不起任何變更云。

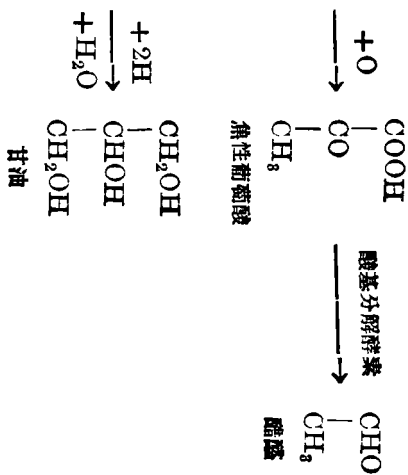
【酒精醱酵之異常型】 在正常之酒精醱酵，自糖分解所生者，應爲酒精與碳酸氣之二者，然往往除此二種主產物外，復生成少量之甘油、醋酸、及醋酸等。然則此何故歟？蓋醱酵之過程，一部分移向異常之徑路耳。在適當條件之下，此種異常醱酵得以全體的現象顯示之。此項異常型之醱酵有二種，述之如下。

【第二醱酵型】在正常酒精醱酵時，自焦性葡萄酸所生成之醋醛，在 methylglyoxal 行氧化之際，以氫之受者 (Acceptor) 被還元而變為酒精，已如前述，然此時如用化學的方法使醋醛沉澱，而排除於反應系之外，則醱酵之氧化還元反應發生異常變化，以至最後產物非酒精而為甘油。

於醱酵液中加入亞硫酸鹽 (鈉、鈣、鎂、鋅等之亞硫酸鹽) 或 Dimethylhydro-resorcin (即所謂 Dimedon) 則醋醛在前者以附加物之狀態，在後者以縮合物之狀態，沉澱而析出。此法名為捕捉法 (Abfangsmethode)。其生成之甘油量與如斯捕捉之醋醛量，有一定之比。因醋醛被捕捉而沉澱之結果，一分子之 methylglyoxal 還元而變為甘油。此時所起之化學變化如下。

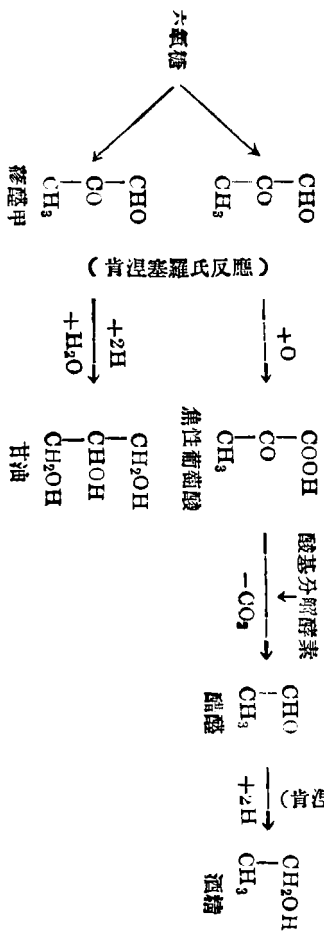
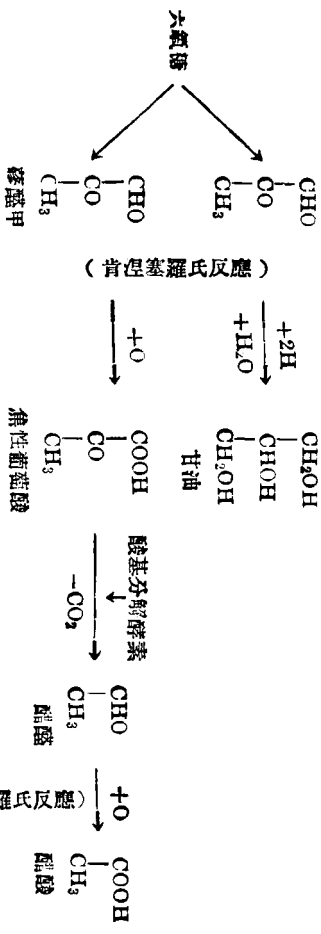


(肯涅塞羅氏反應)



如斯，使醋醛固定，而僅生甘油之醱，名爲拿愛培爾斯氏 (Neuberg) 第二醱型。此項醱型，即不用化學的沉澱法，以獸炭吸着醋醛，亦可引起之（依 F. Abderhalden）。

【第三醱型】於醱液中，加入多量之鹼性無機鹽（碳酸鹽、重碳酸鹽、磷酸鹽等），使氫離子濃度充分減少而行醱時，其醱生產物除酒精與碳酸氣外，復生成多量之甘油與醋酸。此蓋存在於酒精醱酵素中之施行肯涅塞羅氏反應之酵素，因鹼性而起異狀，以至作用於異常基體也（依 Neuberg）。此時二分子之 methylyglyoxal 起肯涅塞羅氏反應而變爲甘油與焦性葡萄糖，其生成之甘油集積，而焦性葡萄糖依基分解酵素之作用，變爲醋醛，於是生成之醋醛二分子之間復起肯涅塞羅氏反應，結果生成一分子之酒精及一分子之醋酸。如斯醱型名爲拿愛培爾斯氏 (Neuberg) 第三醱型。其化學變化示之如下。



在此化學變化中，二分子之醛間所行之肯涅塞羅氏反應，係一種酵素名 *Mutase* 者作用之結果。此酵素不僅對於醋醛，即對於其他醛類之二分子或不同醛類間，亦能作用之，使其生成相當之酸與醇。此現象名為 *Mutation*。

對於 *Mutase* 之作用，助酵素之存在殊為必要。此項助酵素名為 *Comutase*（依 *Euler*, *Myrback*）依柯愛勒氏（*Euler*）之說，在糖類分解第一階段中所必要之助酵素，即係此項 *Comutase*，而行糖類之最初不定化者，依 *mutase* 作用於二分子之糖也。

【酒精醱酵時所生成之其他副產物】在實際之醱酵，凡上述諸種型式概同時引起，惟其程度各有不同，因之生成物間量的關係，亦常有變化。除前述諸種生成物以外，往往可證明醱酵液中有乳酸存在。此項乳酸，亦依一種酵素之作用，自一氫氧基醛甲所生成。其詳情容於乳酸醱酵一節敘述之。又醱酵液中醋酸，除依第三醱酵型得生成外，復依其他過程可得生成之，其詳情亦於醋酸醱酵一節敘述之。酒精、醋醛、甘油等，除自糖類分解所成外，自蛋白質或其他原料，亦可生成之。又如蛋白質、脂肪等與糖類混合存在時，或在酵母菌行自己消化時，醱酵液中可生成種種物質，其主要

者如下。

種種氨基酸、揮發性胺類、琥珀酸、夫馬爾酸、蟻酸、蔞酸、酪酸、Propionic acid、纈草酸、高級醇類、糠醛、Isobutyrylenglycol、acetal、雜醇油、以及種種醛類等。

【植物化學的還元】在正常之酒精發酵，自六氧糖所生之 methylglyoxal，因活性化的水分子作用之結果，一方氧化為焦性葡萄糖酸，他方自焦性葡萄糖酸所生成之醋醛，亦依此活性化水分子所放出之氫原子之作用，還元而成酒精。然此項還元作用，不僅對於醋醛行之，對於其他各種物質亦能行之。拿愛培爾斯氏 (Neuberg) 名此項還元現象為植物化學的還元 (Phytochemische Reduktion)，其行還元作用之氫為醱酵氫 (Gärungswasserstoff)。植物化學的還元，在有醱酵力之酵母與可醱酵之糖類共同存在而醱酵作用進行時，始得引起；如僅使物質與酵母相接觸，則不能引起之。依拿愛培爾斯氏之研究，得受此項植物化學的還元作用之物質如下。

(一) 各種醛類 (脂肪屬、芳香屬、脂肪芳香屬、加氫芳香屬、氧化醛、硫化醛等) 概還元為相當之醇。

(二) 各種酮類 (脂肪屬、芳香屬) 還元而為相當之第二醇類。二酮類則還元而為相當之二元醇或酮醇。

(三) 各種醛醇及酮醇還元而為相當之二價醇。

(四) 各種硝化物 (脂肪屬、芳香屬) 最初還元為亞硝化物, 次乃經過 Hydroxylamine 而為氨基化合物。

(五) 二硫化物還元而為硫醇。

(六) 硫代硫酸鹽還元而為硫化氫及亞硫酸鹽。

酵母所行還元現象, 不能全然歸之於植物化學的還元, 即不能全然歸之於酸·醇·氣之作用, 蓋依酵母所行之氧呼吸及其他種種物質之代謝, 得起還元作用, 又在脫氫酵素作用時, 亦可引起還元也。

第四章 乳酸醱酵

【動植物兩界中乳酸之生成】 就植物界言之，乳酸概爲細菌及酵母類之醱酵生成物。產乳酸最顯著者，厥爲乳酸菌。該乳酸菌生活於無氧狀態時，因欲獲得其能 (Energy)，方使糖類分解而爲乳酸也。

然乳酸醱酵有重要生理的意義焉。其生理的意義，與其於植物界見之，不如求之於動物界，較爲顯明。舉凡種種動物組織，概有生成乳酸之機能，尤以於肌肉收縮時生成乳酸之現象，爲自來所知之最著例證。普通動物組織所起之乳酸醱酵，特稱之爲 Glykolyse。於肌肉收縮時乳酸之生成，似與所謂 Glykolyse 者稍有不同之處。例如，依麻醉劑之作用，癌組織之 Glykolyse 得爲其抑制，而對於筋肉反有促進之傾向。又在癌組織之 Glykolyse，依其基體係果糖抑係葡萄糖之不同，乳酸之生成量有所不同；果糖之價值，較葡萄糖爲劣。此項差異，在肌肉生成乳酸時，並未見之。然

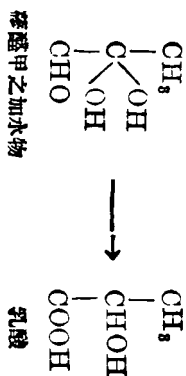
此等差異，決非表示 Glykolyse 與肌肉之乳酸生成有根本的不同之點。如後所述，對於此等乳酸生成作用之氧呼吸之影響，概為同一，又其生成之乳酸，其化學的性質，概為同一，故 Glykolyse 與肌肉之乳酸生成二者，其化學的過程，當為同一，可無疑也。由此推之，由乳酸菌所引起之乳酸發酵之過程，當亦與二者相同，或甚相近似也。

凡生物界所產生之乳酸，概為 α -Oxy-Propionic acid 之構造。其在動物組織之 Glykolyse 或肌肉收縮時所生成者，概為右旋性；在乳酸菌時，則右旋性、左旋性及不活性之三者，皆能生成之。即在同一之乳酸菌，依培養條件之不同，常生成光學的性質不同之乳酸。

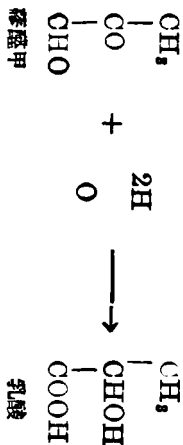
【乳酸發酵之過程】 依前所述，乳酸發酵之過程，與酒精發酵有相同之處。其糖類分解之第一階段，在二者完全相同，即至生成羧醛甲 (Methylglyoxal) 為止，乳酸發酵之過程與酒精發酵相同也。其生成之中間物，有以爲二氧化醋酮或甘油醛者 (依 Embden) 然依種種實驗之結果，確為 methylglyoxal，毫無疑義。

methylglyoxal 添加一分子水，易變爲乳酸，而於發酵之中途所生成者，似爲 methylgly-

OHal 之加水物，由此經過分子內轉位而成乳酸。



自外部給與一氫氧基醛甲時，亦可使之變成乳酸。此於大多數之動植物細胞，皆可認見之。此時所起之反應，名為內部的肯涅塞羅氏反應 (innere Cannizzaro-Reaktion, innere Dis-mutation)。



此反應又名酮醛變異 (Keton-Aldehyd-Mutation)，起此反應之酵素名為酮醛變異酵素。

(Keton-Aldehyd-Mutase) (依 Neuberg) 或羧醛互轉素 (Methylglyoxalase) 或羧醛酵素 (Glyoxalase) (依 Dakin) 依哥德謝克氏 (Gottschalk) 之研究，此酵素亦需一種助酵素，以輔助其作用。由此酵素作用所生成之乳酸，殊與正常乳酸發酵時所生成者不同，概為左旋性云。

自 methylglyoxal 之構造觀之，其加水物依水分子所加入之位置如何，應有多數異性體。此等異性體，依構造不同，或為光學的不活性，或為右旋性，或為左旋性。是以由此等異性體誘導而生之乳酸，其光學的性質亦生差異 (依 Neuberg) 又光學的不活性之 methylglyoxal 起酮醛變異時，所以常生活性之乳酸者，蓋酵素對於 methylglyoxal 引起一種附加 (Anlagerung)，使其化學構造起變化也 (依 Neuberg u. Kobel)。

【各種因子對於乳酸發酵之影響】如次章所述，乳酸發酵之強弱，不拘動物組織或乳酸菌，依其同時所行之氧呼吸強度如何，有所差異。氧缺乏時，或氧呼吸受障害時 (例如依青酸之作用)，乳酸之生成常甚強盛；反之氧呼吸受刺戟時 (例如依咖啡精或砒酸鹽之作用)，乳酸之生成頗為減退。

最近依赫斯德氏及愛先霍爾芝氏 (Hecht u. Eichholz) 之研究，知癌組織之 Glykolyse，常被種種物質所阻害，尤以與銅形成錯化合物者之阻害作用更爲顯明，然對於乳酸發酵，銅爲必要之觸媒云，此項事實，頗饒興趣。

依乳酸菌所起之乳酸發酵，其最適氫離子濃度爲 pH 六至七 (依 Virtanen)，而細剉筋肉之生成乳酸，其最適氫離子濃度爲 pH 九，較此稍鹼性時 (pH 九·五) 生成不多，酸性時 (pH 四·五) 生成更少 (依 Meyerhof)。欲使乳酸之生成圓滑進行，其外圍必須有鹼或緩衝劑存在，以中和其酸性，磷酸鹽一項，既有緩和作用，又能作用於糖類分解之第一階段，故爲乳酸發酵時必不可少之物質。例如細剉筋肉之生成乳酸，依磷酸鹽之添加，頗爲旺盛，又細剉筋肉，使其行極度之乳酸發酵，而用盡其基體之 Glycogen 時，添加葡萄糖、六氧糖磷酸鹽或 Glycogen，則於磷酸鹽之存在，得再起乳酸發酵，如無磷酸鹽，則發酵不復引起 (依 Meyerhof)。

就普通筋肉言之，凡機械的、電氣的及化學的 (例如添加咖啡精、哥露芳、尼古丁等) 刺激，概能引起筋肉之收縮，且促進乳酸之生成。依里謝氏 (Ch. Richet) 之實驗，乳酸菌所起之乳酸發酵，

亦爲物理的及化學的刺戟（例如添加微量之昇汞或硫酸銅）所促進。

第三篇 氧呼吸與分解呼吸之關係

【兩種呼吸能之量的關係】 氧呼吸與分解呼吸之間，有如何關係存在，爲論述呼吸生理時之最重要問題。在論述此項關係以前，吾人應先知種種生體中兩種呼吸能之量的差異、比率及其他種種條件所起之現象。

生體細胞於無氧環境中所行分解呼吸之強度與於氧存在時所行氧呼吸之強度，兩者之量的關係，依細胞之種類不同，有所差異。今以無氧狀態時之分解呼吸強度爲I（在植物爲生成之酒精分子量或其相當之碳酸氣分子量，在動物爲乳酸分子量），在有氧環境所行氧呼吸之強度爲N（所吸收之氧分子量或生成之碳酸氣分子量）則 I/N 之比，依生體之不同而異其值，茲示之如第八表。

第 八 表

呼 吸 及 隱 酵

	I/N
<i>Vicia faba</i> 之發芽種子	0.83-1.20
<i>Triticum vulgare</i> 之幼植物	0.49
<i>Sinapis sp.</i> 之幼植物	0.18-0.21
<i>Tropaeolum majus</i> 之葉	0.55-0.56
<i>Lipinus luteus</i> 之幼植物	0.24
<i>Orobanche ramosa</i> 之莖	0.32
<i>Daucus carota</i> 之根	0.58-1.10
葡萄果實(綠色者)	1.1-1.3
葡萄果實(青色者)	0.74-1.2
馬鈴薯	0.44-1.1
酵母 { 釀造用	12.5-25.0
{ 製麵包用	2.0-2.9
<i>Aspergillus oryzae</i>	0.08-0.17
<i>Asp. glaucus</i>	0
<i>A. p. minimus</i>	0
腎臟(大黑鼠)	0.14
甲狀腺(大黑鼠)	0.15
肝臟(大黑鼠)	0.25
脾臟(大黑鼠)	0.67
睪丸(大黑鼠)	0.67
膝臟(家兔)	0.60
胸腺(大黑鼠)	1.33
胎兒(大黑鼠)	1.1-1.8
胎坐(大黑鼠)	2.02
胎兒水晶體(大黑鼠)	3.4
鼻茸(人)	2.8
膀胱癌(人)	3.6
Flexner-J bling 氏大黑鼠癌	4.4
Jensen 氏大黑鼠腫肉	3.8
Rous 氏鷄肉腫	6.0

八 六

如第八表所示 I/N 之值，依生體及組織之種類不同，顯有差異。其最小值，於植物之麴菌屬

及於動物之腎臟或甲狀腺見之；其最大值，於植物之酵母（尤以釀造用酵母）及於動物之各種

癌或肉腫組織（尤以 Rous 氏鷄肉腫）見之。

I/N 之值，不僅依生體或組織之種類，有所差異，即依細胞之幼老，分解呼吸之繼續時間，氫離子濃度，呼吸物質之性質及其濃度等，亦有變化。是以該值，在同一之生體或組織，並非一定。

概言之，分解呼吸係在無氧狀態時起之，如氧充分存在，則行氧呼吸而不行分解呼吸。然行旺盛之分解呼吸者，如充分供給其氧，仍能行相當強度之分解呼吸。今於氧之存在，以分解呼吸之強度為 I' ，則其與正常之氧呼吸及無氧狀態時之分解呼吸之強度之比，列之如第九表及第十表。

I/N 之值，就普通動物組織及酵母言之，對於所給與之氣體中氧量，幾無關係，然在絲狀菌，其值常為氧量所左右，氧愈多則此值愈小。此蓋動物組織及酵母，依其細胞色素(Cytochrom)之調節作用，不拘外界氧壓之變化如何，常有一定氧量供給其原形質，而絲狀菌類則否。大多數之動物組織，其 I' 為零，是以 I/N 及 I/I 亦等於零。酵母較麴菌，常有較大之 I/N 及 I/I ；胎兒組織及各種癌組織、肉腫組織等，比普通之正常動物組織，常有較大之 I/N 及 I/I 。在動物組織方面，關於此等事實之認識，吾人不得不感謝華爾布爾格氏 (Warburg) 及其共同研究者之熱心研究。

第 九 表

呼吸及醱酵

	呼吸時所給與之氣體	I/N
Aspergillus oryzae	{ 83%O ₂ + 17%N ₂	0.07
	{ 50%O ₂ + 50%N ₂	0.33
	{ 33%O ₂ + 67%N ₂	0.56
製麵包用酵母	{ 21%O ₂ + 79%N ₂	0.60
	{ 5%O ₂ + 95%N ₂	0.71
釀造用酵母	空氣	16.70
Torula	空氣	0.1
副腎(大黑鼠)	空氣	0
腦下垂體(大黑鼠)	空氣	0
副甲狀腺(家兔)	空氣	0.13
睪丸(大黑鼠)	空氣	0.18
胎坐(白鼠)	空氣	0.43
脾臟(大黑鼠)	空氣	0
胎兒水晶體(大黑鼠)	空氣	2.1
鼻茸(人)	空氣	0.92
膀胱乳嘴腫(人)	空氣	1.2
Flexner-Jobling 氏大黑鼠癌	空氣	3.9
喉頭癌(人)	空氣	2.0
肉腫(人)	空氣	3.2

第 十 表

	I/I	
Aspergillus oryzae	培養第一日	0.19
	培養第二日	0.13
	培養第四日	0.06
釀造用酵母	0.50-0.93	
製麵包用酵母	0.22-0.29	
副腎(大黑鼠)	0	
腦下垂體(大黑鼠)	0	
副甲狀腺(家兔)	0.1	
睪丸(大黑鼠)	0.29	
胎坐(白鼠)	0.2	
脾臟(大黑鼠)	0	
胎兒水晶體(大黑鼠)	0.63	
膀胱乳嘴腫(人)	0.62	
Flexner-Jobling 氏大黑鼠癌	0.81	
喉頭癌(人)	0.76	
肉腫(人)	0.56	

在任何情形， I/I 之值，即於氧存在時分解呼吸於與氧不存在時分解呼吸強度之比，常小於一，且除釀造用酵母、胎兒諸組織、癌組織及肉腫組織外，大多數為零至 0.3 之間。又分解呼吸，

於無氧狀態即於不起氧呼吸時，較爲旺盛，爲普遍的事實，於論述氧呼吸與分解呼吸之關係時，尤應豫先知悉者也。

【起因關聯說】 浦夫愛弗氏 (W. Pfeffer) 曾提出下列假說，以釋明植物之氧呼吸與分解

呼吸之關係。氏云「分解呼吸與氧呼吸二者，根本的並無差異，而前者卻爲後者之前提。於呼吸之時，最初所行者概爲分解呼吸，而生成酒精與碳酸氣。如氧不存在，則該分解呼吸之作用不再進行，至生成酒精與碳酸氣爲止，如氧存在，則生成之酒精更氧化而分解爲碳酸氣與水。」此假說似可圓滿說明二種呼吸之關係，蓋吾人知分解呼吸概於不起氧呼吸時引起之，且氧呼吸愈盛，則分解呼吸愈弱也。然依現今吾人之所知論之，酒精得爲呼吸材料之價值，遠不如糖類，是故以酒精爲氧呼吸之中間物，殊爲不當。現今通行之說爲「行氧呼吸時，最初必有分解呼吸行之，其得爲氧呼吸之材料者，係分解呼吸之中間產物，並非分解呼吸之終局產物。」依分解呼吸所生成之中間產物，於氧不存在時，變化而爲終局產物；如氧存在，則完全燃燒，並不由此形成終局產物。此說稱爲起

關聯說 (Theorie des Genetischen Zusammenhanges)

現今所行之起因關聯說，概就植物而言，然主張該說亦適用於動物組織之呼吸者有之。在氧呼吸時，被氧化之中間物，於植物為 *Mesoalsäure* (依 *Kostytshew*) 或醋酸 (依 *Neuberg*, *Oppenheimer*)，於動物組織為一氫氧基醛甲之加水物 (依 *Oppenheimer*) 云。關於植物之呼吸，主張起因關聯說最力者為 哥斯得求夫氏 (*Kostytshew*)，其所根據諸點如下。

(1) 凡好氣的植物能同時行分解呼吸。

(2) 自細胞所分離之酒精醱酵酵素，其所行之酒精醱酵，不拘氧之有無，概以同一之強度進行。(是以植物細胞之呼吸，於有氧狀態時，所以減少或停止酒精之生產者，蓋由酒精醱酵酵素之作用所生之分解中間物，已被氧化也。)

(3) 種種因子 (溫度、化學的物質、呼吸物質之濃度等) 對於分解呼吸及氧呼吸之影響，概為相同。換言之， I/N 之比，在種種情形，概為一定。

(4) 依酵母醱酵至相當程度之糖液，給與高等植物時，可促進其氧呼吸，又最初置植物於無氧狀態中，然後急移置於氧中，則氧呼吸一時顯著增大。

(5) 從來所知之植物氧化酵素，概不能使糖類直接氧化，然依酵母醱酵至相當程度之糖溶液，得爲之氧化。

(6) 動物組織之氧呼吸所要之助酵素與酵母之醱酵所要者相同。

哥斯得求夫氏所列舉之上述數條，未必皆爲正確之事實，即使此等皆爲實驗上所得之事實，亦未必須藉起因關聯說以釋明之，如後所述，吾人又可依照其他方法以說明之。

最合理之說明爲，第一步糖起不安定化、分解或脫氫等變化，與氧分子並無關係；次乃由此等變化所生成之物質，於氧之存在，爲其氧化。氧呼吸猶如分解呼吸同樣需要磷酸鹽（依 Meyerhof）磷酸鹽合成酵素、磷酸鹽分解酵素、變異酵素、助酵素等（依 V. Euler），故就糖類分子最初所起之化學變化言之，氧呼吸與分解呼吸之間，殊無任何差異也。然此等磷酸鹽及種種酵素之作用，僅使六碳素化合物之糖呈不安定化，而在氧呼吸時糖之變化猶如分解呼吸時同樣經過三碳素化合物之分解，則未必然也。在氧呼吸時，糖分子先呈不安定化，猶如分解呼吸然，或六氧糖即經過與分解呼吸不同之徑路而被氧化，亦未可知。又可料想者，六氧糖直接被氧化而爲 Gluconsäure 或

糖酸，或依最近因特氏(Hynd)之研究，動物組織所起之糖類氧化，其第一過程似爲 Glucose。然此等變化，亦僅屬想像，吾人不能確定之，而自此以後，應經過若何過程，更非吾人所得而知矣。

氧呼吸與分解呼吸之分路點，在於六碳素化合物乎抑在於一氫氧基醛甲以後之三碳素化合物乎，吾人甚難斷定之。如其分路點在於一氫氧基醛甲以後，則起因關聯說應屬妥當，如在於 methylglyoxal 以前之六碳素化合物，則起因關聯說完全失卻意義。起因關聯說既不適合於正常之氧呼吸，然由分解呼吸所生之諸種產物或中間物，於氧之存在，未嘗不可爲其燃燒，吾人不能完全否定者也。蓋於氧之存在，生體尙能行其相當旺盛之分解呼吸時，其細胞之內，常過剩蓄積不安定且易爲氧化之生產物，因之此等產物得用作氧呼吸之材料，可得想像也。

【馬耶霍夫氏 (Meyerhof) 說】 刺戟筋肉使之收縮，或置筋肉於無氧狀態，則筋肉中漸漸蓄積乳酸，同時筋肉中 Glycogen 量漸漸減少。然置此筋肉於充分有氧之狀態，使之休息後，再令其行氧呼吸，則乳酸又漸漸消滅而 Glycogen 量漸漸增加，同時筋肉之氧吸收量較正常呼吸時更形增加。依起因關聯說解釋之，此時一度生成之乳酸或其前段物質，被氧呼吸作用所氧化，以重

消滅。然以氧呼吸時所用去之氧量，全作燃燒乳酸之用，而計算乳酸量，則知其氧量不過為消滅之乳酸全量六分之一。由此推之，乳酸僅一部分燃燒，而大部分依照另一徑路消滅者也。依馬耶霍夫氏 (Meyerhof) 及赫爾氏 (A. V. Hill) 之精密研究，乳酸之所以消滅者，因於氧呼吸時被遊離之能 (Energy) 再使乳酸合成而復歸於 Glycogen 也。然實際上於肌肉之氧呼吸時，人為的自外方給與乳酸鹽，則該乳酸鹽亦經過同樣過程而消費於合成 Glycogen 之用，因之肌肉中 Glycogen 量為之增大，確為事實。人為的給與者，或為左旋性乳酸，或為右旋性乳酸，但依實驗之結果，右旋性乳酸較之左旋性者，容易消費以作合成之用，而生成於肌肉中之乳酸，確為右旋性，此又可注意者也。除乳酸以外，其他物質如焦性葡萄糖，亦可給肌肉作合成 Glycogen 之用。

如精密測定肌肉中乳酸之消長及 Glycogen 量之增減，則知氧呼吸時所消滅之乳酸，全部合成為 Glycogen，並非如前節所述其一部分被氧化也。此時 Glycogen 之減量，適相當於氧之吸收量，是以肌肉之氧呼吸，常以 Glycogen (或其加水分解所生成之糖) 為呼吸材料，並不應用其分解物之乳酸也。

茲列舉肌肉中所行碳水化合物之氧化、分解及合成之關係如下。

分解呼吸： 0.9 克 Glycogen \rightarrow 1 克乳酸

氧呼吸：

$\left\{ \begin{array}{l} 0.2 \text{ 克 Glycogen (或相當量之糖)} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \\ 1 \text{ 克 乳酸} \rightarrow 0.9 \text{ 克 Glycogen} \end{array} \right.$

自 Glycogen 或其相當之碳水化合物分解所成之乳酸，依碳水化合物分子所遊離之能 (Energy) 再循環的合成而復歸於原來之碳水化合物之現象，稱爲馬耶霍夫氏反應。又如斯瓦呼吸與分解呼吸之消長關係，稱爲巴士德氏 (Pasteur) 反應 (依 Warburg)。此種循環的分解及合成，不僅於肌肉見之，即於一般動物組織之 Glykolyse 及乳酸菌所起之乳酸發酵，亦可認見之 (依 Warburg)。

馬耶霍夫氏復推論其反應及於一般植物之酒精發酵。氏以爲酒精發酵時，其中間產物焦性葡萄糖，依氧呼吸所遊離之能，再度復歸於糖類；如氧呼吸被妨害，則焦性葡萄糖更變化而爲終產物之酒精。此事實可由酵母之酒精發酵證明之。

如上所述之分解呼吸產物之循環的變化，不僅依馬耶霍夫氏之說於收縮肌肉暫時行分解呼吸後，再行氧呼吸時，可以見之，即於正常之氧呼吸，亦在進行。換言之，行氧呼吸之正常細胞中，常有前述之分解的反應與合成的反應同時進行，而分解呼吸產物集積與否，當視該兩反應之速度相差如何，始可決定之。又依馬耶霍夫氏之意見，細胞中種種現象所需之直接的能 (Energy)，係分解呼吸所供給，而氧呼吸僅有用作歸還其分解生產物於原來物質者也。以例比喻之，分解呼吸猶如蓄電池之放電，而氧呼吸猶如發電器之作用，充電於蓄電池者也 (依 H₂O)。如氧呼吸發生障害，則馬耶霍夫氏反應為之抑制，結果分解呼吸之生成物漸次集積。故此項現象，不僅於氧缺乏時可以見之，即添加青酸，亦可惹起之。

依馬耶霍夫氏反應，自分解產物復歸於碳水化合物之量，與此時所行氧呼吸強度之間，有一定關係。即自分解產物再度復歸之糖量與消費於氧呼吸之糖量，有一定之比率。

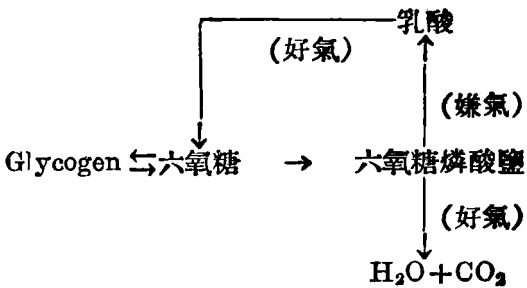
$$\frac{\text{自分解產物再度復歸之糖量}}{\text{消費於氧呼吸之糖量}} = \frac{\text{復歸於糖之分解產物分子量}}{\text{消費於氧呼吸之氧分子量}} \times 3$$

上式所示之比，在肌肉、Glykolyse 及酵母，概為同一，常為三至六之數值。此比名為馬耶霍夫氏之氧化率 (OQ; Oxidationsquotient)。

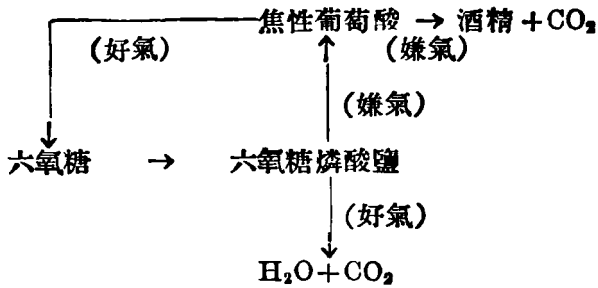
於動物組織，氧化率常有一定之值；於植物，有數例為較小之值。例如在 *Mycoderma varia-bilis* 為 1.1，在米麴菌為 0.5 至 1。蓋此等植物，由其氧呼吸所遊離之能，非如馬耶霍夫氏所謂，全作分解產物之復歸合成之用，其大部分皆直接消費於其他細胞機能之用。

總之，前節所述哥斯得求夫氏所列舉之事實，用以維持其起因關聯說者，可依馬耶霍夫氏之說解釋之。依馬耶霍夫氏之主張，在氧呼吸時所起糖類分子之破壞，與分解呼吸時完全不同，全然經過另一獨立之過程。又依馬耶霍夫氏之說，對於糖類分子之不安定化，不拘氧呼吸或分解呼吸，必需磷酸之結合作用。此點殊與前章所述者相同。今以馬耶霍夫氏之說為基本，加以愛姆屯氏 (Embden) 等之說，而示動植物組織內碳水化合物之變化過程如下。

動物細胞（例如肌肉）



植物細胞（例如酵母）



如右所述，依馬耶霍夫氏等之研究結果，動物組織之氧呼吸與其分解呼吸之關係，以及關聯於兩種呼吸之碳水化合物之轉變過程，已爲明悉。然關於植物方面，馬耶霍夫氏反應之研究，尙不甚多，究竟該項反應在植物界亦普遍進行與否，吾人難以斷定之。又有進者，在植物方面，其行氧呼吸者得同時行分解呼吸之確實證據，尙未見之，且在動物方面，即就筋肉組織言之，其行氧呼吸時所得之能（Energy）究竟僅作復歸合成其分解呼吸產物之用與否，尙未普遍的證明之。是以馬耶霍夫氏反應，仍須更進一步研究之，尤對於植物細胞，須深切研究之。

【發酵過剩】 依馬耶霍夫氏之解釋，謂於氧呼吸時，組織中分解呼吸產物集積與否，係由分解的反應與合成的反應之量的差異所決定。故氧呼吸之酵素的因子，較之分解呼吸之酵素的因子，尙未充分發達之時，即使有充分氧素供給之，其分解呼吸產物乃過剩殘留，可得想像。此項過剩量，已於第十表以 I' 之值表示之。華爾布爾格氏（Warburg）曾根據馬耶霍夫氏反應，計算此項過剩之發酵量。依馬耶霍夫氏反應之所示，如無任何障害，該反應得完全引起時，則 O_2 之極大值爲六，而對於每一摩爾（mol）氧之消費，有二摩爾乳酸（或焦性葡萄糖酸）復歸合成於糖。是以在青

氧之環境中，酸酵過剩 (Gärungsüberschuss) 可用下式表之。

$$U = I - [2Q_{O_2}]$$

上式中 I 爲無氧狀態時分解呼吸量， Q_{O_2} 爲有氧狀態時氧呼吸量。U 之值，如第十一表所示，依生體或組織而不同。U 之值大者，係表示分解呼吸能較氧呼吸能爲大。馬耶霍夫氏之氧化率爲六時，U 適等於 I'。如麴菌一項，I' 值較 U 爲大，此蓋馬耶霍夫反應並不完全行之，以致 O_2 之值小耳。

【關聯於分解呼吸之細胞內合成現象】 依馬耶霍夫氏之說，乳酸或焦性葡萄酸等之三碳素化合物，易於生體內合成爲糖。最近依培爾好愛爾氏 (K. Bernhauer) 之研究，知 methylyglyoxal 以碳酸鎂或碳酸鈣處理之，雖在室溫亦容易變化爲三氧糖，更重合而爲六氧糖。由此觀之，馬耶霍夫氏反應，可用純化學的方法引起之。

關於分解呼吸之中間產物合成而爲複雜之碳素化合物，研究最詳盡者，爲關於一種酵素名 Carbolicase 之作用。該酵素存在於多數微生物中 (依 Neuberg)，有使種種醛類與發生期之醋

第 十 一 表

	U
麴菌	-30至-80
製麵包用酵母	+10至+50
釀造用酵母	+100至+200
腎臟(大黑鼠)	-39
甲狀腺(大黑鼠)	-24
脾臟(大黑鼠)	-16
脾臟(家兔)	-7
大腦皮質(大黑鼠)	-3
增殖性咽頭濾泡腺(人)	0
膀胱乳癌腫(人)	0
鼻茸(人)	+4
膀胱癌(人)	+16
Flexner-Jobling 氏大黑鼠癌	+17
Jensen 氏大黑鼠癌	+16
Rous 氏鷄肉腫	+20

醛結合而成酮醇之特性。例如，於酒精釀酵液中，依該酵素作用之結果，一分子之醋醛與自焦性葡萄糖所生（依酸基分解酵素之作用）之另一分子之活性醋醛相結合而成所謂 Acetoin (Di-

醋醛等作呼吸物質者，因其一度被合成而為六氧糖，而以六氧糖之狀態為之利用也。

如斯、糖類之分解產物，對於細胞內合成作用，有重要關係。故吾人除考慮細胞之分解作用外，又須考慮其與合成的生理機能之間，有何種因果關係焉。在高等動物之組織，其發育機能旺盛者，其分解呼吸作用亦強，為自來所知，而華爾布爾格氏（Warburg）謂『有發育必有 Glykolyse』一語（Kein Wachstum ohne Glykolyse）可以之表示此項事實。又此項事實，於植物界亦可見之，為極有興趣之事。依分解呼吸所生成之中間物質，又可被合成而作細胞之發育材料，可得想像。依柯愛勒氏之說，謂一分子之葡萄糖被生體所呼吸時，則（a）生成一分子之碳酸氣，（b）生成一個 HCO-CO_2 基（醋醛），此用於蛋白質及脂肪之合成，（c）一個三碳素化合物，依照馬耶霍夫氏反應，合成而為六氧糖或 Glycogen。又依馬耶霍夫氏之主張，不拘氧呼吸之有無，細胞內常行一定量之分解呼吸過程，而其分解呼吸產物，僅於氧呼吸時，得為復歸合成，是以大多數細胞，僅依照分解呼吸，難以發育，須行氧呼吸以促進其發育也。

第四篇 依無機物之氧化所行之呼吸

如前所述，凡動物及大多數植物，皆以有機化合物，尤以碳水化合物作呼吸物質。然下等植物中細菌類，得自無機物之氧化，取得其生活上必要之能（Energy），甚至不喜其環境中有機物之存在，而專以無機物作其呼吸材料者有之。此時，構成其生體之有機成分所必需之碳素，猶如綠色植物然，自空氣中之碳酸氣取得之。其同化所必要之能，非如綠色植物依日光而得之，係全部由無機物之氧化而取得之。如斯生物，名爲單純營養生物（Autotroph）。茲列舉其重要者所行呼吸之化學變化如下。

（一）硝化細菌

（a）使氮氧化而爲亞硝酸者



(例) *Nitrosomonas Nitrosococcus*

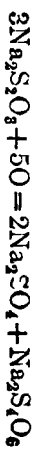
(b) 使亞硝酸氧化而為硝酸者



(例) *Nitrobacter*

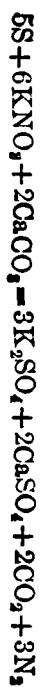
(二) 硫黃細菌

(a) 使次亞硫酸、亞硫酸、硫黃、硫化氫等氧化者



(例) 次亞硫酸細菌

(b) 起如右同樣之氧化作用，惟不直接攝取外界之氧，嫌氣的使硝酸鹽還元而行之。



(例) 脫氮硫黃細菌

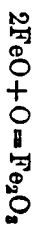
(c) 使硫化氫氧化而為硫黃或硫酸



(例) *Beggiatoa Chromatium*

(三) 鐵細菌

使氧化第一鐵氧化而為氧化第二鐵。



(例) *Spirophyllum Leptothrix*

(四) 氫細菌

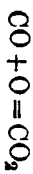
由氧、硝酸鹽、硫酸鹽等之還元，使氫氧化。



(例) *Hydrogenomonas* *Bacillus Pycnoticus*

(五) 一氧化碳細菌

由氧或硫酸鹽之還元，使一氧化碳氧化而為碳酸氣。



(例) *Bacillus Oligocarbohilus*

第五篇 能之轉變

【序論】 關於生活細胞遊離其所攝取物質之化學的能 (Energy) 之方法，已於呼吸之過程一篇詳述之。然則其所遊離之能經過若何程序而應用於細胞內種種工作耶？又以如何形態之能放出於外界耶？此又為吾人所欲知悉者也。

細胞內能之動的轉變如何，吾人可用熱力學法則論述之。然細胞中諸物質之化學的構造，物理化學的及膠質的性狀等，本為極有關係於生活細胞之諸種現象，而吾人尙未充分知悉之。故以今日不完全之基礎知識，欲追尋能轉變之真正徑路，斯為難事。吾人僅能就其可能的方面，類推而論之。

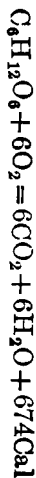
當細胞內有某一種化學變化引起之時，其能之轉變決非僅就物質自身之化學的潛熱變化，可得推算。蓋其變化係在一定之空間中（即媒質 Medium）引起，而滲透壓之變更、溶解、擴散、解

離、中和等現象，當隨之而起，以至能之變化受其影響也。且潛熱之變化，有關於物質之離子化狀態及媒質之氫離子濃度，故關於此等因子之熱力學的及膠質化學的諸問題，亦須考慮及之。此等問題，如僅有一種，吾人可擇一定條件而行量的研究，非不可能，然在細胞之中，條件極為複雜，故欲完全解決此等互相關聯之問題，為不可能之事。

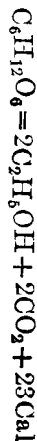
如上所述，現今吾人關於能之轉變徑路之知識，極為薄弱，固無可諱言，然使細胞內或細胞外有一定物質存在，以固定其潛熱之能，且使細胞之能以機械的工作或其遊離之熱量狀態，放出於外界時，吾人始得相當推求能之轉變量。換言之，關於能轉變之中途過程，吾人之知識雖甚薄弱，關於細胞之能轉變之最初階段（呼吸諸現象）與最終形態之能，其間所有因果的關係，吾人可得相當測定之。

今計算糖類呼吸時所生物質之燃燒熱及遊離之熱量如下。

氧呼吸



酒精發酵



$$(674) \quad (2 \times 325.5)$$

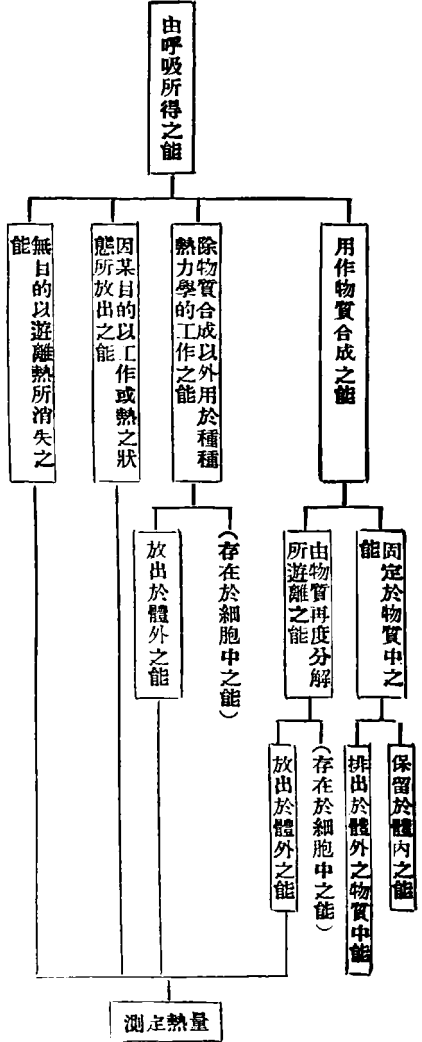
乳酸發酵



$$(674) \quad (2 \times 324.3)$$

如上式所示，被遊離之化學的能，一方以之引起種種物質之吸熱的合成，及細胞之機械的工作，他方直接或間接的即以熱之狀態，放出於外界。由呼吸之能所合成之物質，如即以該物質爲之固定，則不再放散任何能，如該物質自發的或依酵素之作用，起分解之時，則曾經一度被固定之化學能，復被遊離。又用於其他種種工作之能，如不以潛熱之狀態抑留於細胞內物質或物質系之中，則結局亦以遊離熱之狀態放出於體外。是以吾人直接用熱量計所測定之熱量，係曾經一度用於某種目的後間接的所放出之熱量與直接以某種目的或並無目的所遊離之熱量，二者之總和。今示此等關係如第十二表。

第十二表



【酒精醱酵之能轉變】關於酵母所行酒精醱酵之能轉變，魯布那氏(M. Rubner)曾同時

考慮副產物而計算之。氏之實驗，雖不可稱為完全，惟其表示酒精醱酵之能轉變，得其大綱，故其所

得結果，仍有可取之處，茲示之如第十三表。

第 十 三 表

	克	熱 量 Cal.
培養液中蔗糖量	100	396.8
酒 精	51.1	358.36
甘 油	3.4	14.38
琥 珀 酸	0.65	1.99
沉渣(酵母等)	1.3	5.15
炭 酸 氣	49.2	0
生成物燃燒熱之總和		379.88
		$396.8 - 379.88 = 16.92 \text{ Cal.}$

如上表所示，百克之蔗糖被發酵時，其消散之熱量為一六·九二加羅利 (Calorie)，則就一摩爾 (mol) 之蔗糖言之，應為五一·四加羅利。實際以熱量計測定者，其遊離熱量對於每百克蔗糖，約為一四加羅利，故甚近似於魯布那氏之值。由此觀之，酒精發酵之能轉變，可僅就物質之燃燒熱，約略計算之，而醱酵液中所有分解呼吸之基體概為糖類，故能之來源，可謂全自糖類而來，至於蛋白質及其他物質所供給之能，可得忽視之。

【乳酸發酵之能轉變】 乳酸發酵之基體為糖類。白糖與乳酸二者之燃燒熱之差計算之，則對於每一摩爾糖之分解，所遊離之熱量為二五加羅利。然依魯布那氏之實驗，實際上遊離之熱量概較計算值為大。此現象可依馬耶霍夫氏 (Meyerhof) 及赫爾氏 (Hill) 所行關於肌肉乳酸發酵之能轉變之研究結果，圓滿說明之。

由肌肉乳酸發酵所遊離之能，並不受其他複雜現象之影響，故吾人可得明確測定之。依赫爾氏用熱電推測定之結果，知肌肉收縮痙攣時所生成之熱量概為(1)於收縮時遊離者，(2)於弛緩時遊離者，及(3)弛緩後至疲勞恢復時遊離者之三種。(1)與(2)謂之初熱 (Initial heat)，(3)謂之恢復熱 (Recovery heat)。初期熱之量，不拘肌肉之收

第十四表

			Cal.		
無氧狀態	初期熱	收縮	178	296	370
		弛緩	118		
	恢復熱		74		
有氧狀態	初期熱	收縮	178	296	740
		弛緩	118		
	恢復熱		444		

縮在無氧或有氧狀態行之，概爲同一，而恢復熱之量，則依氧之有無，有所差異。此蓋有氧時，一方行氧呼吸而他方同時行吸熱的馬耶霍夫氏反應也。綜合多數實驗之結果，於肌肉收縮時所發生之熱量，對於每一克乳酸之生成，示之如第十四表。

如前所述，依魯布那氏之實驗，細胞或組織中生成乳酸時所遊離之能，僅依燃燒熱計算之，則計算所得之值常小於實際測定之熱量。其原因有二，一因乳酸有較大之解離度於生成之時，被細胞中鹼鹽類所中和，以至遊離所謂中和熱；二因乳酸作用於細胞中蛋白質，使其離子化狀態減少，以至遊離所謂脫離子化熱（溶解熱之逆現象）。今以一克乳酸係自一克 Glycogen 所生成而示實驗的測定熱量如第十五表。

肌肉收縮時所生成之乳酸，如作用於鹽類而遊離中和熱，則發生之熱量應爲 $273 + 19 = 292 \text{ Cal.}$ ，此值與初期熱 296 Cal. 幾完全一致。於無氧狀態時，如乳酸鹽漸次作用於蛋白質而反應完全，則於恢復期應遊離脫離子化熱與中和熱之差 $138 - 19 = 119 \text{ Cal.}$ 。然實際上乳酸與蛋白質之反應，並不完全，約行至百分之六十，故恢復期之遊離熱爲 $119 \times 0.6 = 71.4 \text{ Cal.}$ 。此與實測

值 74 Cal. 頗爲一致。

其次考慮有氧狀態中恢復期之熱量。今以乳酸一克之中有 0.81 克依馬耶霍夫氏反應

第 十 五 表

	Cal.
Glycogen 之燃燒熱(一克)	3874
乳酸之燃燒熱(一克)	3601
乳酸(一克)與鹽類之中和熱	19
乳酸(一克)作用於蛋白質時所生 之脫離子化熱	188
	} 差 273

第 十 六 表

	Cal.
相當於 0.19 克乳酸之燃燒熱	684
0.81 克 Glycogen 之燃燒熱	3140
0.81 克乳酸(以乳酸鹽)之燃燒熱	2900
	} 差 240
	444

復歸於 Glycogen 而同時○。一九克乳酸（或相當之碳水化合物）爲之完全燃燒，則其間能之量的關係，示之如第十六表。即一方依氧呼吸之結果，遊離六八四加羅利之熱量時，他方吸熱的馬耶霍夫氏反應亦在引起，而用卻二四〇加羅利之熱量。結果，得爲遊離於外部之熱量爲 684 - 240 = 444 Cal. 此值與第十四表所示之實值測相同。

上列之計算，係根據若干假定而施行者也。依最近之研究報告，於肌肉收縮時，乳酸得自六氧糖磷酸鹽生成之，且 Adenyl-pyrophosphate, Phosphagen (Creatinphosphate, Arginin-phosphate) 等亦在分解。故此等反應熱，亦須考慮及之。

總之，現今關於肌肉中能之轉變過程，已大體明瞭，而馬耶霍夫氏反應可知確實存在。

【氧呼吸之能轉變】 由氧呼吸所獲得之能，係自糖類分子所遊離之能之極大量，比分解呼吸時所遊離之能爲大，約爲酒精發酵時二十九倍，乳酸發酵時二十倍。在大多數生體，細胞之構成的同化作用，僅依分解呼吸，不能行之，須俟氧呼吸時多量能之供給，方可行之。故氧呼吸與細胞之發育增殖，有密切關係焉。

生體所消費之糖量與其發育能之量的關係，可得闡明細胞構成物質之代謝能率，爲富於興趣之問題。使微生物發育於含有碳素源之培養液時，其所發育之生體乾燥量與被消費之碳素源量之比，稱爲利用係數（*Ökonomischer Koeffizient*），此值以發育所要之時間除之所得之商，稱爲利用效果（*Ökonomischer Effekt*）。就絲狀菌類研究之結果，以糖類爲碳素源時，利用係數之值大約在 0.15 至 0.5 之間，當依菌之老幼、培養液之氫離子濃度（依奧貫氏之實驗）溫度、刺戟物、毒物等，而有差異。

德羅安氏及胡爾姆塞氏（*Teroine u. Wurmser*）應用下列係數，以解析細胞內糖類之消費與能之利用之量的關係。

(1) 構成係數（*Trophischer Koeffizient*）構成生體一克（乾燥量）所要之糖量。

(2) 動的係數（或維持係數）（*Dynamischer Koeffizient, Erhaltungskoeffizient*）一克之生體（乾燥量）維持其生活一小時所消費之糖量。

今以構成係數爲 a 、動的係數爲 b 、於 t 時間內所新生之生體乾燥量爲 p 克，其間所消費之

全糖量爲 c 克，則此等數值之間，有下列關係焉。

$$C = ap + \frac{p}{2}bt$$

應用此等數值，以表示利用係數，則得下式。

$$\text{利用係數} = \frac{p}{c} = \frac{1}{a + \frac{b}{2}t}$$

如就二種培養，測定 c ， p 及 t 之值，則 a 及 b 可得求出之。德羅安氏測得黑麩之值如下。

$$a = 2.2g \quad b = 0.011g$$

今於 t 時間內，構成 p 克之生體（乾燥量），而其間被消費之總糖量所有之熱量爲 U_z 。以 U' 表示 p 克生體自身所有之熱量，以 U_E 表示 p 克生體維持其生活 t 時間所要之熱量，並以 U_R 表示生體雖攝取之但未利用之糖類殘量所有之熱量，則構成 p 克生體所要之總能爲 $U_z + U_E + U_R$ 。是以構成 p 克生體時，能之利用比率，可用下式表之。

$$\frac{U'}{U_2 - U_R - U_2}$$

依德羅安氏之測定，此項比率在黑黴爲百分之七十三。即於構成菌體時所用能之全量百分之三十，以熱之狀態消散。生體發育時能之利用比率，在動物方面，亦有如黑黴同樣之值。下列數值，係自唐格爾氏 (Tangl) 福來夫來梅氏 (Fauré-Fremet) 等實驗結果所計算而得者。

雞卵 六一%

蠶 八七%

魚 七八%

蛙 八二%

此等皆爲複雜營養之生物 (Heterotroph)。至於單純營養之植物 (Autotroph)，其呼吸時常引起較多之能消失，故其能之利用率甚小。

硫黃細菌 一〇%

氮固定菌

六·五%

硝酸細菌

四·五%

就一般好氣的生物言之，如其他種種條件，均適合其發育而不妨害之，則氧呼吸當爲其發育之限定的因子。最近依田宮氏之說，下式可得表示此時之關係。

$$\text{構成率 (AQ)} = \frac{\text{增殖之生體量 (g)}}{\text{用於氧呼吸之糖量 (mg)}}$$

此值在氧呼吸爲發育之限定因子時，於一定培養條件之下，依照生物之種類及碳源素之種類，概爲一定之恆數。在黑黴爲一·二五，在麴菌爲〇·四至一·〇之值。如有阻害發育機能之物質存在時，則構成率顯著減小。一氧化碳卽其一例，如有該物質存在，麴菌之構成率減低至〇·一乃至〇·二之間。

【氧呼吸時熱之放散】於氧呼吸時，細胞所獲得之能，一部分用於有效之工作，他部分則直接以無效之熱消散而損失。然其有效的用去之能，亦有一部分以遊離熱量放出於外界。是以氧呼

吸時所放散熱量，並非全部無效的消失也。

特耶氏(L. C. Doyer)就小麥之幼芽，同時測定其呼吸能與直接放出之熱量，以之比較自呼吸能所計算之全熱量及實測之熱量，其結果示之如第十七表。

第 十 七 表

發芽後 日數	自 1Kg 小麥之 呼吸量(所生成 之 CO ₂ 量)所 計算之呼吸能 Cal.	1Kg 小麥直接 以熱之狀態放出 之能 Cal.
2 日	2135	363
3 日	3802	540
4 日	6277	2938
5 日	6886	3216
6 日	8837	4341

依第十七表所示，以熱之狀態消散而失之能，常小於由呼吸所獲得之總熱量。其消失量，在發芽之初期為小，自後漸次增大。因在發芽之初期，細胞之增殖及組織之構成需要多量之能也。植物組織所發散之熱，幾等於呼吸能之全量者有之。又植物受傷害時，其氧呼吸增強，因之熱之放散量亦增加，往往有之。此項熱之來源，當然為氧呼吸時所獲得之能，故斷絕氧素，以阻止其呼吸時，熱之發散亦隨之停止。

與熱之放散有關係，而頗惹起吾人之注意者，爲種種動物、菌、蕈、細菌等之發光現象。其能發光者，概行氧呼吸，而僅於氧之存在始起發光現象，故與呼吸之能有關係也。本來發光現象，係一種特殊物質自動氧化之結果，而由一種酵素所促進者，自呼吸能所轉變之量固極微少，是以生體之發光，與氧呼吸並無直接關係，係與氧呼吸同時進行之另一氧化現象也。

第六篇 諸種醱酵

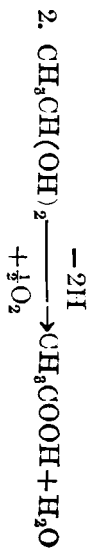
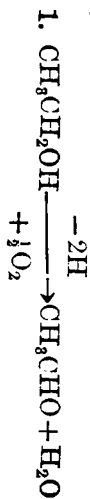
醱酵一語，非如呼吸有某一種機能的意義，係就培養液中有機物質之變化而言之一般的名稱。故吾人可依照任何標識而分類記載之。茲依照外界之氧分子參與其反應與否，分醱酵爲好氣的醱酵及嫌氣的醱酵之二類，而記述之。

第一章 好氣的醱酵

【醋酸醱酵】 醋酸於種種微生物分解糖類時生成之。就中最顯著者，厥爲醋酸菌，使酒精氧化而成醋酸。該醋酸菌，以空氣中氧施行酒精之氧化，而取得此時遊離之能，以供生活。是以就醋酸菌言之，醋酸醱酵可謂爲一種氧呼吸。依布霍那氏 (Buchner) 及買遜哈馬氏 (Meisenheimer)

之研究，浸醋酸菌細胞於醋酮中所得之耐久標本，於氧之存在，亦有使酒精氧化而為醋酸之作用，故醋酸醱酵係一種酵素作用所引起，可以知矣。

關於醋酸醱酵之過程，有拿培爾斯氏 (Neuberg) 及維蘭特氏 (Vieland) 之二說。依拿培爾斯氏及拿爾特氏 (F. Nord) 之說，加亞硫酸鈣於醋酸醱酵液中可得捕獲多量醋醛，故醋酸醱酵之最初過程為酒精於空氣中氧之存在，依一種氧化酵素 Acetoxydase 之作用，變為醋醛，而醋醛復依變異酵素 (Mutase) 之作用而起變異 (Dismutation)，乃無氧的還元氧化而為酒精與醋醛。依維蘭特氏之說，由變異酵素作用所生成之醋酸，極屬微量，而醋醛概由脫氫酵素 (Dehydroase) 之作用所生成。即酒精先行脫氫而為醋醛之加水物，而此醋醛加水物復脫氫而為醋酸。其化學反應式如下。



由脫氫酵素所脫去之氫，當被空氣中氧所接受，是以氧爲一種受者 (Acceptor) 但依維蘭特氏之研究，知規那、梅、千、林、青等物質可代氧素作受者之用。

嫌氣的微生物之醱酵液中，亦常可證明醋酸之生成。此依維蘭特氏之說，亦係其他物質代氧作受者所引起。

【哥爾貢酸醱酵】 某種細菌（例如 *micrococcus oblongus*）及絲狀菌（例如種種 *Aspergillus*）得使葡萄糖好氣的氧化而爲哥爾貢酸（Glukonsäure）。最近依密勒氏 (D. Müller) 之研究，自黑黴壓搾汁可分離該哥爾貢酸醱酵之氧化酵素，名之爲葡萄糖氧化酵素 (Glucose-oxydase)。黑黴之哥爾貢酸醱酵，常依培養液中氮源之減少或依氫離子濃度之減少（添加碳酸鈣）爲之促進。此項醱酵之生理的意義，尙未明悉，惟最近依蕭勃氏 (Schöber) 所說，絲狀菌在發育不適之狀況時，始起此哥爾貢酸醱酵，以期獲得其生活上必要之能云。

【麴酸醱酵】 使葡萄糖脫水且氧化而成麴酸之現象，稱爲麴酸醱酵。此醱酵，概係麴菌屬之絲狀菌行氧呼吸時引起之。其化學反應如下。

果，以種種六氧糖、多糖類、五氧糖、孟醇、甘油、甘油醛、二氧化醋酮、哥爾貢酸等作碳素源時，概可生成檸檬酸。此醱酵於溶液呈酸性時或於氮素源缺少時為盛（但依蕭勃氏之報告，全無氮素源時，不起此醱酵。）

檸檬酸醱酵之生理的意義，尙未明悉。原來此酸之構造，有分歧之碳素側鎖，故其生成之化學的過程，頗難說明之。其醱酵之基體，有謂為糖類者，有謂為蛋白質者。如為糖類，其中間物似為副糖酸或哥爾古龍酸（Glucronsiure），而自糖類分解所生之三碳素化合物或醋醛，複合而成檸檬酸，亦可想像。如以蛋白質為基體，當細胞內合成蛋白質時，氮化合物因之缺乏，於是中間物之酮酸不能與氮相結合，乃被還元而為檸檬酸云。或謂細胞內蛋白質或氨基酸，因氨基脫離，加水分解、氧化等作用之結果，生成檸檬酸云。

總之，上列諸說，皆不能完全說明檸檬酸醱酵之過程，有待日後繼續研究。

【**羧酸醱酵**】 羧酸本以鈣鹽或鉀鹽之狀態，存在於高等植物之細胞中。然於絲狀菌行醱酵時亦生成之。又於細菌、酵母等之醱酵液中，亦可證明其存在。羧酸醱酵之碳素源，不僅為種種碳水

化合物，即醇類、有機酸類及蛋白質類亦可。羧酸之生產量，於培養液呈酸性時較多，然羧酸自身之解離度甚大，如多量集積，則阻害生體之發育。故欲使其多量生成，可加入碳酸鈣於培養液中，以中和其酸性。

羧酸似為糖之不完全氧化物，惟蛋白質或脂肪亦可生成之。或謂於蛋白質合成時，由 Asparagin 氧化而生成之。

羧酸之解離度甚大，且有害於種種生物，故生物所以行此羧酸發酵者，其意義似在於生存競爭。

【其他好氣的發酵】好氣的發酵生產物除上述數種外，最近又知黑黴能產生糖酸（依 Challenger, Subramaniam u. Walker）Aspergillus itaconicus 能產生 Itakonsäure（依木下氏）又某種細菌（Bac. glucuronicus）能使葡萄糖氧化而生 Glucuronsäure。細菌中氧化發酵能力特強者，為 Bacillus xylinum，能使下列種種碳水化合物氧化而為糖或酸類。

Sorbit → 1-Sorbose
 Mannit → Fructose
 Glycerin → Dioxyceton
 Erythrit → Arabinose
 Persit → Mannoheptose
 Volemit → Volemose
 Xylose → Xylensäure
 Glucose → Glucosäure
 Arabinose → Arabonsäure
 Galactose → Galactonsäure

又蟻酸常爲細菌之醱酵生產物，亦自糖所生成，而自蛋白質、脂肪酸等，亦可生成之。

以蛋白質作氧化之基體時，其生成物甚爲複雜，爲氮、氮種種化合物、有機酸類、醇類、酮類、以及種種含硫化物、含磷化合物等。

關於脂肪類之氧化的分解，動物組織方面研究較多。在動物體中行脂肪分解者爲肝臟。脂肪先呈不飽和狀態，次乃一部分變爲磷脂質，他部分直接被氧化。於是脂肪酸之碳素連鎖，於三重結合處被切斷，同時被氧化而各除去二個碳原子。此現象名爲β氧化（依 Knopp）。結果由此項

氧化所生者爲四碳素化合物之 Acetoacetic acid 及 β -oxy-butyric。然此等化合物，組織中同時行碳水化合物之氧化時，始被完全氧化而消失，否則成爲所謂醅酮體 (Acetone Body) 之狀態而集積於體內。此現象名爲 *Ketogenesis*。

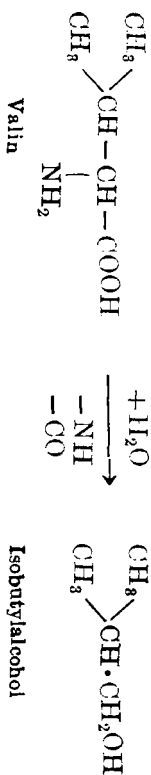
第二章 嫌氣的醱酵

嫌氣的醱酵最重要者，厥為酒精醱酵與乳酸醱酵，此等已於分解呼吸一章詳論之。除此二項外，其他嫌氣的醱酵如下。

【酪酸醱酵】 細菌於嫌氣的醱酵時，常生成酪酸。產生酪酸最顯著者為酪酸菌。凡由細菌所生成之酪酸，概為正酪酸，雖有生成異酪酸之報告，但未確實。

關於自葡萄糖生成酪酸之過程，有拿培爾斯氏 (Neuberg) 之說。依其所說，葡萄糖先依照普通分解型式分解而為焦性葡萄酸，次乃二分子之焦性葡萄酸行醛醇縮合，復受酸基分解酵素之作用，變為一種纈草酸之透導體 (α -keto- γ -oxy-valeriansäure)，更依脫水及氧原子之分子內移行等作用，變為 Lactone，然後脫去碳酸而成一種假想的酮，最後乃加水分解而變為酪酸。其變化如下。

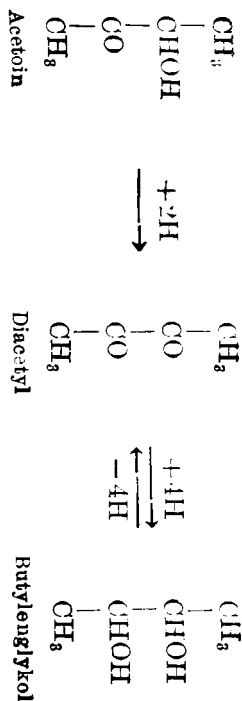
至於異酪酸 (Isobutyralcohol) 似由氨基酸生成。存在於培養液中或菌體中蛋白質，分解而為氨基酸時，其中有所謂 Valin 者脫去氨基及炭酸而成異酪酸。



【醋酮醱酵】如前所述，動物體內脂肪行氧化醱酵時，常生成醋酮體 (Acetone body)。然細菌行嫌氣的醱酵時，亦生成醋酮。例如大腸菌、馬鈴薯菌、枯草菌等之培養中，常可發見有醋酮存在。就中產醋酮特多者為 *Bac. granulobacter pectinovorus* 及 *Bac. aceto-aethylicus*。此等行醋酮醱酵時，常同時產生一定量之酒精，並生成乳酸、蟻酸、醋酸等。此種變化，依斯比克孟氏 (H. B. Speakmann) 之說，係葡萄糖先依照普通分解型式分解而為焦性葡萄酸，然後一部分變為乳酸、蟻酸及醋酸，他部分則依酸基分解酵素之作用分解而為醋醛，此醋醛依照正常酒精醱酵之型式還元而為酒精，然生成之醋醛量超過還元作用以上時，則醋醛過剩蓄積，乃重合而為醱醇，此

醛醇與醋醛行肯涅塞羅氏反應而成酒精與 β -oxy-butylic acid，於是生成之 β -oxy-butylic acid 復與醋醛行肯涅塞羅氏反應而成酒精與 Aceto-acetic acid，此項 Aceto-acetic acid 始脫去炭酸而為醋酮云。

【Acetoin Diacetyl 及 Butylenglykol 之生成】 Acetoin 常為多數細菌及酵母之醱酵生產物。其基體似為醋醛，係一分子之醋醛與一分子之活性醋醛（自焦性葡萄糖所生）相結合而成。Diacetyl 本含有於種種高等植物之揮發油中，而細菌之醱酵液中，亦常可發見之。Butylenglykol 亦為多數細菌之醱酵產物。此三者之生成過程，似有密切關係。Acetoin 行脫氫後（於鹼性溶液）易變為 Diacetyl，而 Diacetyl 行植物化學的還元後，可變為 Butylenglykol（依 Neuberg u. Nord），且 Diacetyl 由 Butylenglykol 之氧化可以生成，又自二分子焦性葡萄糖之氧化，亦可生成之。



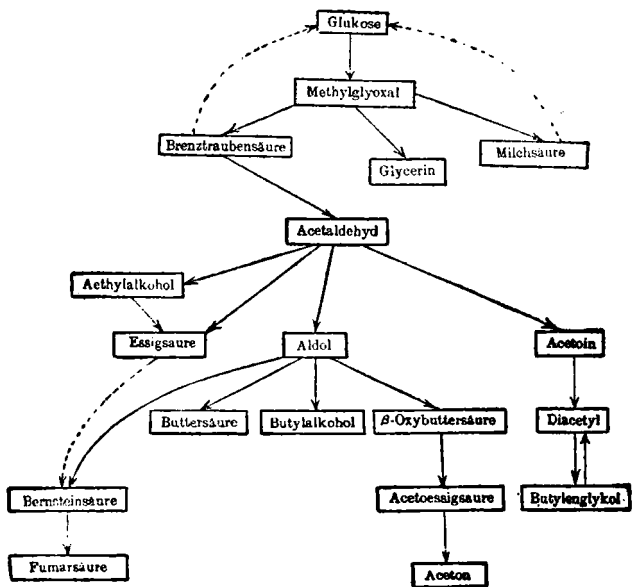
【黃堇酸及琥珀酸醱酵】黃堇酸(Fumaric acid)及琥珀酸(Succinic acid)為種種細菌、酵母及絲狀菌(例如 *Aspergillus fumigatus*, *Rhizopus nigricans*)之醱酵產物。此二種有機酸，依二原子之氫脫離或附加，得互相變移，故其生成之過程，可視作同一。

就蛛巢黴(*Rhizopus nigricans*)之實驗，以糖類作碳素源時，復給與甘油或醋酸，可證明該二酸之生成(依 Butkewitsch u. Fedoroff)。依格拉夫氏及魯夫佛氏(de Graaf u. Le Févre)之說，自糖類生成琥珀酸之中間物質為焦性葡萄酸，此依酸基分解酵素之作用，脫去碳酸，並行氧化及重合之作用而成琥珀酸之無水物，次乃加水而為琥珀酸云。又依浦德開意芝氏

(Butkewitsch) 之說，種種絲狀菌自醋酸生成琥珀酸之過程，係分子醋酸行脫氫作用後，復重合而為琥珀酸云。總之，自糖類生成琥珀酸及黃董酸之過程，祇少有一部分與酒精醱酵之過程相同。

黃董酸係琥珀酸脫氫後所成。當琥珀酸行脫氫反應時，如附加活性化之水分子，則生成檸檬酸，而檸檬酸脫氫而為 Oxal-acetic acid，此復受酸基分解酵素之作用分解而為焦性葡萄酸以至醋酸，似屬可

第 十 八 表



能。如斯反應，實際上於肌肉中之，至於植物方面，尚乏確實之研究。

黃堇酸及琥珀酸二者，又可自穀酸 (Glutamic acid) 經過氨基脫離、碳酸脫離、及氧化等反應，生成之。

【其他嫌氣的醱酵生產物及嫌氣的醱酵之系統關係】 除上述多數生產物外，其他嫌氣的醱酵生產物爲 Propionic acid, Propylalcohol, 纈草酸, 沼氣等。又氫素自身，常爲發生，此蓋自醱酵之基體所脫離之氫，未曾與受者 (Acceptor) 相結合也。此等物質之生成，其基體爲何，尙未明悉，不外乎碳水化合物、蛋白質、脂肪、或其誘導所生之有機酸等而已。統觀糖類之嫌氣的醱酵，吾人知其有系統的關係。茲就其與氧化醱酵及合成反應之系統，圖示之如第十八表。

第二章 醱酵之生理的意義

以上所述種種醱酵型式，依生物之種類不同，或顯著行施其中之一，或同時行其數種。凡多種酸類同時生成之醱酵，名爲混合酸醱酵（Gemischte Säure-Gärung）（依 K. nuse 氏）

醱酵生產物之量與質，當依生體之個性與乎培養之條件，有所不同，且依基體之有機物質種類，亦有差異。同一生產物，雖於嫌氣的或好氣的醱酵皆能生成之，其生成之程序，決非同一，而其基體亦決非相同也。是以對於一種醱酵現象，欲說明其生理的及生態的意義，頗爲困難。茲就生物所行種種醱酵現象，推想其意義如下。

- (1) 依有機物之氧化或分解之結果，獲得生活上必要之能。
- (2) 生成之醱酵生產物，得暫時貯藏生活上所必要之能。
- (3) 生成之醱酵生產物，對於其他生物呈有害作用，以之作防衛或生存競爭之用。

(4) 依有機物氧化或分解之結果，該物質之固有毒性爲之除去，或以之中和其他有害物，或以之作防禦之用。

(5) 醱酵時所引起之化學變化，雖無直接的意義，惟使其他必要之反應誘發而引起之，或促進之而使之完全。

然生體所行諸種醱酵之中，不適合於上列意義之一，且其醱酵生產物反而有害於生體自身者，往往有之。此時吾人可視其醱酵生產物，係生物所行物質代謝之必然的副產物或排泄物，對於生體並無任何積極的意義亦無不可。如斯解釋，當然並不圓滿，而以今日吾人所有之知識，欲解釋此項微妙之生活現象，實勢有所不能也。欲圓滿解釋之，當有待乎今後生理學之進步。

參考文獻

本書所論述諸種事項，可參考下列單行書類。凡所引用之研究，其出處概從省略，皆係下列雜誌中所載者也。

單行書類

- Buchner, E., Buchner, H. u. Hahn, M. Die Zymasegärung. München (1903).
Ozapek, F.: Biochemie der Pflanzen. 3. Aufl., 3. Bde. Jena(1922-25).
Dakin, H. D.: Oxidation and Reduction in the Animal Body. 2. ed. London (1922).
Euler, H. v.: Chemie der Enzyme. 2. Teile. München u. Wiesbaden (1920-28).
Evans, G. L.: Recent Advances in Physiology. 3. ed. London (1928).
Fürth, O.: Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. 2 Bde, Leipzig (1925-28).
Haldane, A.: Alcoholie Fermentation. 3. ed. London (1923).
Klöcker, A.: Die Gärungsorganismen. 3. Aufl. Berlin u. Wien (1924).
Kostytschew, S.: Pflanzenatmung. VIII. Bd. der Monographien aus dem Gesamtgeb. der Phy-

- iol. der Pflanzen und der Tiere Berlin. (1924).
 Kruse, W.: Allgemeine Mikrobiologie. Die Lehre vom Stoff- und Kraftwechsel der Kleinwesen.
 Leipzig (1910).
 藤田鶴六『最新國語生理學』(一九二七年、東京)
 Lafar, F.: Handbuch der technischen Mykologie. 5 Bde. Jena (1904-7).
 Meyerhof, O. Chemical Dynamics of Life Phenomena. Monographs on Experimental Biology.
 Philadelphia and London (1924).
 Meyerhof, O.: Die chemischen Vorgänge im Muskel. XXII. Bd. der Monographien aus dem
 Gesamtgeb. d. Physiol. d. Pflanzen u. d. Tiere, Berlin (1930).
 Nord F. F.: Mechanisms of Enzyme Action and Associated Cell Phenomena. Baltimore (1929).
 Oppenheimer, G.: Die Fermente und ihre Wirkungen. 5. Aufl. 4. Bde Leipzig (1925-29).
 Oppenheimer, G. (u. Kuhn R.): Lehrbuch der Enzyme. Leipzig (1927).
 Oppenheimer, G. u. Pinussen, L.: Die Methodik der Fermente. Leipzig (1927-29).
 Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehrae vom Stoffwechsel und Kraftwechsel
 in der Pflanzen. 2 Bde. 2. Aufl. Leipzig (1897-1904).
 Pryde, J.: Recent Advances in Biochemistry. 2. Ed. London (1928).
 Rippel, A.: Vorlesungen über theoretische Mikrobiologie. Berlin. (1927).
 Warburg, O.: Über den Stoffwechsel der Tumoren. Berlin (1926).
 Warburg, O.: Über die katalytischen Wirkungen der lebendigen Substanz. Berlin (1926).

雜誌類

Acta Phytochimica.

Annalen der Chemie (Liebig's).

Archiv für gesamte Physiologie (Pflüger's).

Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft.

Biochemical. Journal.

Biochemische Zeitschrift.

Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. Abt. II.

Comptes rendues de la Société biologique.

Comptes rendues des séances hebdom. de l'Acad. des Sciences, Paris.

Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.

Journal of Biological Chemistry.

Naturwissenschaften.

Proceedings of the Royal Society, London. Ser. B., Biology.

Receuil des Travaux Botaniques Néerlandais.

Zeitschrift für physiologische Chemie (Hoppe-Seyler's).

