# 生物

沈威宇

2024年11月5日

## 目錄

第一章	生物	7	1
第一	-節	生命現象	1
第二	節	病毒	1
	<u> </u>	地位	1
	二、	構造	1
	三、	專一性	1
	四、	絕對寄生	1
	五、	繁殖	2
	六、	大小	2
	七、	遺傳物質	2
	八、	巴爾的摩病毒分類系統(Baltimore classification)	2
第三	E 節	尺寸	2
第二章	細胞	(Cell)	3
第一	-節	細胞學說(Cell Theory)	3
第二	節	不同生物細胞的比較	3
	<u> </u>	古細菌原核細胞(Archaea)	5
	二、	真細菌原核細胞(Bacteria)	5
	三、	原生植物細胞(Protist Plant-like)	5
	四、	原生動物細胞(Protist Animal-like)	6
	五、	原生真菌細胞(Protist Fungus-like)	6
	六、	真菌細胞(Fungi)	6
	七、	植物細胞(Plant Cells)	7
	八、	動物細胞(Animal Cells)	7

第三節	真核細胞 (Eukaryotic cells)
<b>—</b> `	細胞核 (Nucleus)
	(一) 核質(Nucleoplasm)
	(二) 核膜 (Nuclear membrane)
	(三) 核仁 (Nucleolus)
	(四) 染色質 (Chromatin)
	(五) 種別性
二、	細胞膜 (Cell membrane)
	(一) 雙層磷脂質
	(二) 蛋白質
	(三) 醣類
	(四) 膽固醇
三、	細胞質 (Cytoplasm)
	(一) 細胞流體
	(二) 細胞骨架
	(三) 核糖體 (ribosome)
	(四) 內質網 (Endoplasmic reticulum, ER)
	(五) 高基氏體 (Golgi apparatus)
	(六) 液胞 (vacuole)
	(七) 溶體 (Lysosomes)
	(八) 粒線體 (Mitochondria)
	(九) 葉綠體 (Chloroplast)
	(十) 中心體 (Centrosome)
	(十一) ATP 能量轉換
	(十二) 糖解與發酵
四、	細胞壁 (Cell wall)
第四節	細胞週期 (Cell cycle)、細胞分裂與細胞分化
<b>—</b> \	
二、	間期
三、	染色體套數與染色體數
四、	有絲分裂
	(一) 植物細胞的早前期 (Preprophase)

(二) 前期	(Prophase)			 		 			 •			 25
(三) 前中	期(Prometaphase	)		 		 					•	 25
(四) 中期	(Metaphase)			 	•	 						 25
(五) M 期	中期檢查點(紡錘	體檢查點	) .	 	•	 						 26
(六) 後期	(Anaphase)			 	•	 						 26
(七) 末期	(Telophase)			 		 	•				•	 26
五、 細胞質	分裂(Cytokinesis)	)		 		 	•					 26
(一) 動物:	細胞細胞質分裂 .			 		 	•					 26
(二) 植物:	細胞細胞質分裂 .			 		 	•					 27
六、 減數分	烈			 	•	 			 •		•	 27
(一) 前期	Ι			 	•	 	٠		 •		•	 27
(二) 前期	I 停滯(Prophase	I arrest)		 	•	 	٠		 •		•	 28
(三) 中期	Ι			 		 	•				•	 28
(四) 後期	Ι			 	•	 	٠		 •		•	 28
(五) 末期	Ι			 		 						 28
(六) 細胞	質分裂			 	•	 	٠		 •			 28
(七) 前期	II			 	•	 	٠		 •			 28
(八) 中期	II			 	•	 	٠		 •			 28
(九) 後期	II			 	•	 	٠		 •			 29
(十) 末期	II			 	•	 	٠	•	 •			 29
(十一) 細)	胞質分裂			 		 	•					 29
(十二) 特	化			 		 	•					 29
	生配子的過程											
	化(Cellular differe											
(一) 幹細	胞(Stem cell) .			 	•	 	٠		 •			 30
第五節 DNA 粗萃	取實驗			 		 	•					 31
第六節 歷史				 		 						 31
第三章 遺傳學(Gene	tics)											33
第一節 名詞釋義				 		 	•		 ٠	•	•	 33
第二節 孟德爾遺傳	專(Mendelian inh	eritance)		 		 	•		 •		•	 34
一、 孟德爾	豌豆實驗			 		 						 34

二、 孟德爾定律成立前提	35
三、 棋盤方格法 (Punnett Squares)	35
四、 孟德爾定律 (Mendel's laws)	36
(一) 孟德爾第一定律	36
(二) 孟德爾第二定律:	36
五、 非孟德爾遺傳	36
第三節 包法利—薩登遺傳的染色體學說(Boveri-Sutton chromosome theory of	
$inheritance) \qquad \dots \qquad $	37
第四節 性染色體(Sex chromosome)	38
一、 性別決定系統 (Sex-determination system)	38
二、 性染色體與常染色體 (Autosome)	38
第五節 基因遺傳的種類	39
一、 控制一性狀的基因數量	39
二、 等位基因之間顯隱性關係	39
三、 等位基因種類數	39
四、 基因位置	39
五、 摩根果蠅眼色遺傳實驗	40
六、 人類 ABO 血型	41
第六節 遺傳變異(Genetic variation)	41
第七節 環境因子對性狀的影響	42
第八節 遺傳工程(Genetic engineering)	42
第四章 演化生物學 (Evolutionary biology) 與生物分類學 (Taxonomy)	44
第一節 亞里斯多德的大自然的階梯	44
第二節 林奈的林奈分類系統(Linnaean taxonomy)與二名法(binominal nomenclature)	44
第三節 布豐的演化論啟蒙	44
第四節 拉馬克的用盡廢退說	45
一、 理論要義	45
二、 參酌證據	45
三、 與天擇說相異處	45
四、魏斯曼老鼠剪尾實驗	45

第五節 達爾文與華萊士的天擇說
一、 自然選擇/天擇(Natural selection)
二、 人擇 (Artificial selection)
三、 性擇 (Sexual selection)
(一) 共同祖先、親緣關係樹與輻射演化
四、 由來
第六節 中性演化理論
第七節 現代綜合進化論 (Modern Synthmesis)
第八節 演化的證據
一、 化石證據
二、 比較解剖學證據
三、 胚胎學證據
四、 分子生物學證據
五、 生物地理學證據
第九節 林奈之後的分類系統
一、 恩斯特·海克爾 (Ernst Haeckel) 的三界說
二、 埃德·查頓 (Édouard Chatton) 的四界說先驅
三、 赫伯特·科普蘭 (Herbert F. Copeland) 的四界說
四、 羅伯特·懷塔克 (Robert Whittaker) 的五界說
五、 卡爾·渥易斯 (Carl Woese)的六界說
六、 湯瑪斯·卡弗利爾-史密斯(Thomas Cavalier-Smith)的六界說 50
七、 卡爾·渥易斯 (Carl Woese) 的三域系統
第十節 分支系統學 (Cladistics)
一、 單系群、並系群與多系群
二、 祖徵與衍徵
三、 四足總綱 (Tetrapoda) 親緣關係的重建
(一) 傳統分類學名稱定義
(二) 現代分類學名稱定義
(三) 傳統分類到現代分類的變化
第十一節 生物與環境交互作用的歷程

## 第一章 生物

### 第一節 生命現象

為生物體若且惟若為可表現全部生命現象的完整個體。生命現象包括:

• 代謝:生物體內化學反應的總稱。分為:

- 同化代謝:小分子合成大分子,多消耗能量。

- 異化代謝:大分子分解成小分子,多釋放能量。

• 生長:生物體的細胞體積增大或數目增加。

• 感應:生物體能接受刺激而產生反應。

• 繁殖:生物體產生新生物體並將親代特徵傳遞給子代。

### 第二節 病毒

#### 一、 地位

缺乏生長與感應能力,且無法獨立於宿主表現代謝與繁殖,處於生物與非生物之間。

#### 二、 構造

主要由外部的蛋白質外殼與中心的遺傳物質核酸(DNA或 RNA)所構成。有些病毒在蛋白質外殼外還有一層由寄主細胞膜或核膜而來的套膜,為雙層磷脂質,如流感病毒與愛滋病病毒等,套膜上具有病毒特殊的醣蛋白分子,可協助病毒感染進入寄主細胞。無套膜的病毒,其特殊的醣蛋白分子則位於蛋白質外殼上。

#### 三、 專一性

可以感染各種生物體,且對宿主細胞具有一定專一性,與套膜上的醣蛋白有關。例如:可感染細菌者稱噬菌體;可感染動物者稱動物病毒,如流感病毒;可感染植物者稱植物病毒,如菸草鑲嵌病毒。

#### 四、 絕對寄生

大多數病毒缺乏酵素系統,在寄主細胞外無法表現代謝及繁殖等生命現象,且病毒也無法靠自己運動。 動。

#### 五、 繁殖

病毒的繁殖必須在宿主細胞中,利用細胞的酵素系統與核糖體,才能製造蛋白質外殼並複製遺傳物質,再組裝成新的病毒顆粒。新的病毒顆粒可以藉由將寄主細胞瓦解或出芽等方式釋出,再感染新的宿主細胞。

#### 六、 大小

通常介於 20-400nm,需要使用電子顯微鏡才能觀察。

#### 七、 遺傳物質

遺傳物質為 DNA 者稱 DNA 病毒,如腺病毒與 B 型肝炎病毒等;遺傳物質為 RNA 者稱 RNA 病毒,如流感病毒、愛滋病病毒、菸草鑲嵌病毒等。

#### 八、 巴爾的摩病毒分類系統(Baltimore classification)

- 第一組(Group I)雙鏈 DNA 病毒(dsDNA viruses): 腺病毒科、疱疹病毒科和痘病毒科。
- 第二組 (Group II) 單鏈 DNA 病毒 (ssDNA viruses): 細小病毒科。
- 第三組 (Group III) 雙鏈 RNA 病毒 (dsRNA viruses): 呼腸孤病毒科。
- 第四組(Group IV)正義單鏈 RNA 病毒((+)ssRNA viruses):微小核糖核酸病毒科、披膜病毒科和冠狀病毒科。
- 第五組(Group V)反義單鏈 RNA 病毒((-)ssRNA viruses):正黏液病毒科和炮彈病毒科。
- 第六組 (Group VI) 單鏈 RNA 逆轉錄病毒 (ssRNA-RT viruses): 逆轉錄病毒科。
- 第七組 (Group VII) 雙鏈 DNA 逆轉錄病毒 (dsDNA-RT viruses): 肝病毒科。

## 第三節 尺寸

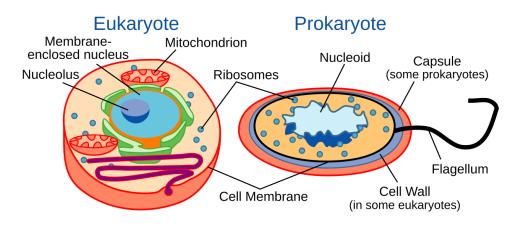
物質	長度量級
原子	$10^{-10} {\rm m}$
小分子	$10^{-9} {\rm m}$
核酸	$10^{-8} {\rm m}$
蛋白質	$10^{-8} {\rm m}$
病毒	$10^{-7} {\rm m}$
葉綠體	$10^{-6} {\rm m}$
粒線體	$10^{-6} {\rm m}$
細菌	$10^{-5} {\rm m}$
動植物細胞	$10^{-4} {\rm m}$
頭髮	$10^{-3} {\rm m}$

## 第二章 細胞(Cell)

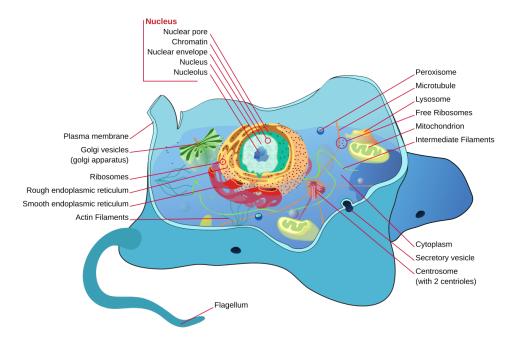
## 第一節 細胞學說 (Cell Theory)

- 1. 所有生物體都是由細胞構成的。
- 2. 細胞是生物體結構和功能的基本單位。
- 3. 所有細胞都是由已經存在的細胞分裂而來的。

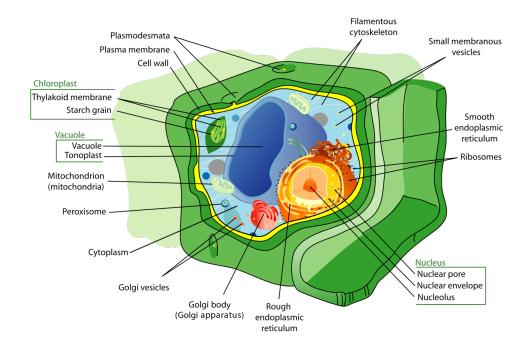
## 第二節 不同生物細胞的比較



真核細胞與原核細胞



動物細胞



植物細胞

#### 一、 古細菌原核細胞(Archaea)

- 1. 細胞核:無核膜,無真正的細胞核
- 2. 細胞壁:不含肽聚糖,成分多樣
- 3. 細胞膜:具有獨特的脂類結構,與其他生物不同
- 4. 胞器:無膜結構的胞器,如核糖體
- 5. 代謝方式:多樣,包括呼吸作用、發酵作用等,能在極端環境下生存
- 6. 單或多細胞生物:主要是單細胞
- 7. 大小:通常 0.1-15 微米
- 8. 細胞分裂:二分裂法

#### 二、 真細菌原核細胞(Bacteria)

- 1. 細胞核:無核膜,無真正的細胞核
- 2. 細胞壁:主要含肽聚糖(革蘭氏陽性細菌含厚層肽聚糖,革蘭氏陰性細菌含薄層肽聚糖和外膜)
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:無膜結構的胞器,如核糖體。藍綠菌,水生,有葉綠素等光合作用所需色素,但無葉綠 體
- 代謝方式:多樣,包括光合作用、有氧呼吸、無氧呼吸、酒精發酵、乳酸發酵、異質乳酸發酵、 雙歧桿菌途徑異質乳酸發酵等。
- 6. 單或多細胞生物:主要是單細胞
- 7. 大小:通常 0.5-5 微米
- 8. 細胞分裂:二分裂法

#### 三、 原生植物細胞 (Protist Plant-like)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:有些有細胞壁,成分多樣
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網,高基氏體,特有葉綠體
- 代謝方式:多為自營,通過光合作用獲取能量,有氧呼吸

- 6. 單或多細胞生物:都有
- 7. 大小:通常 10-100 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

#### 四、 原生動物細胞 (Protist Animal-like)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:無細胞壁
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網、高基氏體等
- 5. 代謝方式:主要為異營,通過攝取其他有機物獲取能量,有氧呼吸
- 6. 單或多細胞生物:都有
- 7. 大小:通常 10-100 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

#### 五、 原生真菌細胞 (Protist Fungus-like)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:有些具有細胞壁,主要由幾丁質構成
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網、高基氏體等
- 5. 代謝方式:多為異營,通過分解有機物獲取能量,有氧呼吸、酒精發酵等。酵母菌是一些單細胞真菌的總稱,為兼性厭氧性生物,可在有氧條件下行有氧呼吸,也可在缺氧時進行酒精發酵,多數酵母菌能夠利用多種單醣分子進行呼吸或發酵,部分甚至可利用五碳醣。
- 6. 單或多細胞生物:都有
- 7. 大小:通常 10-100 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

#### 六、 真菌細胞(Fungi)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:主要由幾丁質構成

- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網、高基氏體等
- 5. 代謝方式:主要為異營,通過分解有機物獲取能量,有氧呼吸,酒精發酵為輔
- 單或多細胞生物:酵母菌主要是單細胞,其他主要是多細胞
- 7. 大小:酵母菌約為 3 至 10 微米,其他真菌細胞約為 2 至 10 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

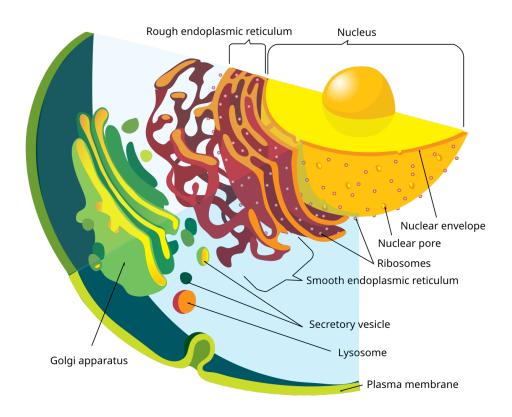
#### 七、 植物細胞 (Plant Cells)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:主要由纖維素構成
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網、高基氏體,特有葉綠體
- 5. 代謝方式:主要為自營,通過光合作用獲取能量,有氧呼吸為主,酒精發酵為輔
- 6. 單或多細胞生物:藻類都有,其他主要是多細胞
- 7. 大小:通常 10-100 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

#### 八、 動物細胞(Animal Cells)

- 1. 細胞核:有核膜,具有真正的細胞核
- 2. 細胞壁:無細胞壁
- 3. 細胞膜:由磷脂雙層構成
- 4. 胞器:具有膜結構的胞器,如粒線體、內質網、高基氏體等
- 5. 代謝方式:主要為異營,通過攝取其他有機物獲取能量,有氧呼吸為主,乳酸發酵為輔
- 6. 單或多細胞生物:主要是多細胞
- 7. 大小:通常 10-30 微米
- 8. 細胞分裂:有絲分裂

## 第三節 真核細胞(Eukaryotic cells)



- 1. 大小: 多在 1100 微米,如大腸桿菌約 2 微米、人類白血球約 10 微米,少數較大,如神經細胞可超過 1 公尺、牛蛙卵約 2 毫米。
- 2. 成分:
- (1) 水約 70%、蛋白質約 15%、核酸約 7%、醣類約 3%、脂質約%、礦物質約 1%、維生素約不 到 1% 等。
- (2) 生物體含量質量比例前四名:O>C>H>N。
- 3. 原生質(protoplasm):組成活細胞而被原生質膜(細胞膜)包圍的全部物質,不包含細胞壁等分泌到細胞外的物質。
- 4. 三大基本構造:細胞膜、細胞質與細胞核。
- 一、 細胞核(Nucleus)
- 1. 構造:雙層核膜包圍核仁、核質和染色質。
- 2. 功能:具有遺傳物質,控制細胞生理活動。
- (一) 核質(Nucleoplasm)
- 1. 指存在於真核細胞核內部的液體質量。它是由水、鹽類、溶質和其他溶解物質組成的凝膠狀物質,填充了細胞核中不被染色的空間。
- 2. 轉錄(Transcription):指細胞以 DNA 的一股聚核苷酸鏈為模板合成 RNA,發生在核質中。
- (1) RNA 聚合酶 (RNA polymerase, RNAP、RNApol): RNA 聚合酶自己包含解旋功能故不使用解旋酶,其局部打開雙鏈 DNA,以暴露的核苷酸的鏈用作 RNA 合成的模板(單股作為模板)。轉錄因子及其相關的轉錄介質複合體必須連接到稱為啟動子區的 DNA 結合位點,然後 RNAP 才能在該位置啟動 DNA 解旋。RNAP 不僅啟動 RNA 轉錄,還引導核苷酸定位,促進附著和延伸,具有內在的校對和替換能力,以及終止識別能力。
- (2) 含氮鹼基互補配對原則:RNA 有四種核苷酸:AMP、UMP、CMP 與 GMP。其中腺嘌呤 A 與以兩個氫鍵與尿嘧啶 U 配對、胞嘧啶 C 以三個氫鍵與鳥糞嘌呤 G 配對,稱鹼基對。

#### (3) RNA 種類:

- 信使 RNA (mRNA):攜帶從 DNA 轉錄而來的遺傳信息,指導蛋白質的合成。
- 核糖體 RNA (rRNA):組成核糖體的核心部分,負責蛋白質的合成。分為大次單元與小次單元,催化其間的多肽鏈生成。
- 轉運 RNA (tRNA): 在蛋白質合成過程中攜帶胺基酸到核糖體。
- 小核 RNA (snRNA):參與 mRNA 的剪接過程。
- 小核仁 RNA (snoRNA): 主要在核仁中發揮作用,參與 rRNA 的加工和修飾。
- 微小 RNA (miRNA):調控基因表達,通常通過與 mRNA 結合抑制其翻譯或促進其降解。
- 小干擾 RNA (siRNA): 通常與 mRNA 結合,導致其降解並抑制基因表達。

#### (二) 核膜(Nuclear membrane)

- 1. 又稱為核包膜、核外膜、Nuclear envelope。
- 2. 雙層膜結構:核膜由兩層磷脂雙層組成,類似於細胞膜的結構。
- 3. 核纖層 (Nuclear lamina): 細胞核內膜內側約 30 至 100 nm 厚的緻密纖維狀網,由中間絲和膜相關蛋白組成。
- 4. 核孔(Nuclear pore):核膜上有許多核孔,由核孔複合體組成,允許物質(如 RNA、蛋白質)在細胞質和核質之間進行交換。
- 支持和保護:核膜支持細胞核內部結構並防止核質中的分子與細胞質中的其他結構混合。
- 6. 核質調節:核膜可以調節核質中物質的流動。
- 7. 核膜在細胞分裂時會解體,而在細胞分裂完成後,核膜會重新形成。

#### (三) 核仁(Nucleolus)

- 1. 一個或數個球狀或環狀結構,通常為 1 到 2 個。
- 合成 rRNA,並加工之,如加帽,多腺苷酸化,剪接。
- 將 rRNA 與特定蛋白質等成分結合形成核糖體的前體並合成次單元,而後通過核孔排入細胞質,在細胞質內完成核糖體的組裝。
- 參與調控細胞中核糖體數量的變化。

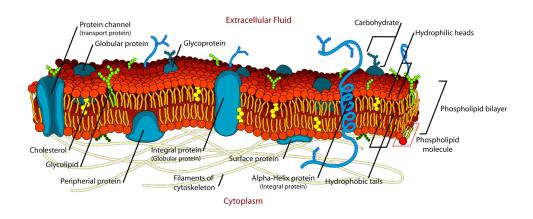
- (四) 染色質(Chromatin)
- 1. 結構:染色質是由 DNA 分子與蛋白質層層纏繞而成,呈雙股螺旋,對於真核生物細胞核,呈 雙股螺旋線狀結構。
- (1) 含氮鹼基互補配對原則: DNA 有四種核苷酸: dAMP、dTMP、dCMP 與 dGMP。腺嘌呤 A 與以兩個氫鍵與胸腺嘧啶 T 配對、胞嘧啶 C 以三個氫鍵與鳥糞嘌呤 G 配對,稱鹼基對。
- (2) 分子生物學的中心法則: DNA 的正確錄製、DNA 正確轉錄為 RNA,及 RNA 的正確轉譯。
- 2. 染色質在細胞分裂間期 S 期完成複製,形成二倍體(Diploid):
- (1) 起始 (Initiation):
  - |1| 起始點識別:由一些特定蛋白質識別的特定 DNA 序列稱起始點,為雙鏈解開之開始處。
  - 2 DNA 解旋酶 (DNA belicase): 由 DNA 解旋酶 (DNA belicase) 將雙鏈解開,形成一個稱為複製叉 (replication fork) 的結構。DNA 係反向雙股螺旋,即一股為 3'至 5',另一股是 5'至 3'。
  - ③ 單股 DNA 結合酶 (Single-strand DNA-binding protein): 與單股 DNA 結合,使 DNA 雙螺旋在 DNA 解旋酶解旋後維持分離。
  - [4] DNA 拓樸異構酶 (DNA topoisomerases): 當解旋酶在複製叉處解旋 DNA 時,前面的 DNA 被追旋轉,會導致 DNA 中的扭曲不斷累積。拓樸異構酶 (包括 DNA 旋轉酶 (Gyrase)),是一種暫時斷裂 DNA 鏈的酶,可以透過在 DNA 螺旋上添加負超螺旋緩解 DNA 螺旋兩條鏈解開時產生的張力。
- (2) 延伸 (Elongation):
  - 1 引物酶 (Primase): RNA (或 DNA) 引物 (Primer) 由引物酶合成,為 DNA 聚合酶提供一個 起始點。
  - 2 DNA 聚合酶 (DNA polymerase): 多種 DNA 聚合酶以 3'至 5'方向讀取 DNA 模板(雙股均分別作為模板),以 5'至 3'沿著模板鏈根據含氮鹼基互補配對原則添加核苷酸,合成新的互補鏈,並進行校對和糾錯。DNA 夾 (DNA clamp) 是防止 DNA 聚合酶與 DNA 母鏈解離的蛋白質。複製叉兩側會形成前導鏈(Leading strand)和後隨鏈(Lagging strand)。前導鏈是新 DNA 鏈,其合成方向與生長的複製叉相同,故是連續的。後隨鏈以岡崎片段(Okazaki fragments)的形式被不連續地合成,岡崎片段指 DNA 聚合酶 I 將後隨鏈上的 RNA 引物校正成 DNA 後的片段。
  - 3 DNA 連接酶 (DNA ligase): 又稱 DNA 黏合酶。可以藉由形成磷酸雙脂鍵將 DNA 在 3'端的尾端與 5'端的前端連在一起。DNA 連接酶旋轉半保留複製的雙股 DNA 為雙股螺旋,並加入後隨鏈的岡崎片段。
  - |4| DNA 拓樸異構酶:解開超螺旋張力。

#### (3) 終止 (Termination):

- ① 終止:真核生物在染色體的多個點啟動 DNA 複製,因此複製叉在染色體的許多點相遇並終止,其中 DNA 拓樸異構酶解開超螺旋張力, DNA 連接酶連接兩段。
- ② 端粒 (Telomeres):由於真核生物具有線性染色體,DNA 複製無法到達染色體的最末端,使該區每個複製週期中都會遺失。端粒是靠近末端的重複 DNA 區域,有助於防止因縮短而導致基因流失。端粒數量使細胞只能分裂一定次數,DNA 損失會阻止進一步分裂,稱為海弗利克極限 (Hayflick limit)。在將 DNA 傳遞給下一代的生殖細胞中,端粒酶 (Telomerase)會延長端粒區域的重複序列。端粒酶可能會在體細胞中錯誤地變得活躍,有時會導致癌症的形成。

#### (五) 種別性

- 種別性(可作為物種辨識依據)。
- 2. 核苷酸與胺基酸無種別性。
- 3. 生物的 DNA、RNA 和其製造的蛋白質具有種別性。
- 二、 細胞膜 (Cell membrane)



- 1. 又稱原生質膜、Plasma membrane。為包圍細胞內部結構的薄膜,區隔原生質與非原生質。
- 2. 由雙層磷脂質及蛋白質、膽固醇與醣類構成。

#### (一) 雙層磷脂質

- 1. 細胞膜主要由雙層磷脂質組成,磷脂分子的疏水尾端會內向排列,而親水頭端則向外與細胞質 和細胞外液體接觸。
- 2. 選擇性通透(半透性):小分子(如氧氣、二氧化碳和水,其中水有極性但較小故仍可通過,但 仍有蛋白質水通道供其通過)、疏水性分子(如脂溶性維生素、固醇類)可通過。極性分子、大 分子、離子不可通過。

#### (二) 蛋白質

- 1. 流體鑲嵌:膜上的蛋白質可在磷脂質中滑動。
- 2. 選擇性通透(半透性): 膜上的蛋白質可選擇性控制物質進出。
- 3. 整合(Integral)蛋白與跨膜蛋白:跨越膜並具有與內部分子相互作用的親水性胞質結構域,即 將其錨定在細胞膜內的疏水性跨膜結構域和與外部分子相互作用的親水性胞外結構域。
- (1) 受體(Receptors): 細胞膜上的受體蛋白質能夠識別和結合特定的外部分子,如訊號分子或激素,啟動特定的細胞響應,如訊號轉導通路的啟動或基因表達的調控。
- (2) 通道(Channels):通道蛋白可以主動或被動的運輸特定的物質通過細胞膜,例如離子通道和水通道蛋白(Aquaporins)。離子通道可維持細胞內外的電位平衡,例如細胞膜上的鈉鉀泵(Na+/K+ ATPase)利用 ATP 能量將鈉離子從細胞內推出,同時將鉀離子從細胞外移入,維持了細胞內外的離子濃度差。
- (3) 運輸器(Transporters):細胞膜上的運輸器蛋白質形成主動或被動地將特定的分子或離子從 一側的細胞膜運輸到另一側,從而調節細胞內的濃度。
- (4) 細胞黏附分子(Cell adhesion molecules, CAMs):在細胞黏附(Adhesion)中發揮作用,包括細胞內與細胞骨架的的相互作用和跨膜與其他細胞的相互作用。分為嗜同性結合與嗜異性結合。

- 4. 脂質錨定(Lipid anchored)蛋白:與單一或多個脂質分子共價結合,疏水性插入細胞膜並錨 定蛋白質,本身不與膜接觸。
- 5. 週邊(Peripheral)蛋白:附著於整合蛋白或與脂質雙層的外圍區域。往往只與膜發生暫時的相互作用後就解離,在細胞質中繼續其工作。
- 6. 具專一性。

#### (三) 醣類

醣類(如醣蛋白或糖脂)與生物體內細胞辨識是否為外來物質或細胞有關。

#### (四) 膽固醇

以親水端插在磷脂質親水端,使疏水端伸向雙層磷脂質間的磷脂質疏水端,以增加膜的穩定性。

#### 三、 細胞質 (Cytoplasm)

- 1. 細胞膜之內包圍在細胞核周圍的區域。
- 2. 包含胞器(Organelles)、細胞流體(Cytosol)和細胞骨架(Cytoskeleton),是細胞主要代謝的場所。

#### (一) 細胞流體

構成細胞質大部分體積的液體部分,包含水、鹽類和其他分子,為膠體溶液,提供了溶解和運輸細胞內各種物質的媒介。

#### (二) 細胞骨架

由微管(Microtubules)、微絲(Actin filaments)和中間絲(Intermediate filaments)等組成, 提供了細胞形態的支持和結構的穩定性,同時參與細胞運動、分裂和內部器官的定位和運輸。

- (三) 核糖體 (ribosome)
- 1. 非膜狀胞器,主要成分為蛋白質和 rRNA,由大次單元和小次單元組成,存在於所有真核細胞和原核細胞中。
- 2. 附著在內質網上的稱附著型核糖體或膜結合核糖體(Membrane-bound ribosome),其餘稱游離型核糖體。兩者具有相同的構造也可以互相轉換,一個核糖體是處於游離態還是膜結合態僅取決於它們正在轉譯的 mRNA 單鏈首端第一個三聯體密碼子(AUG)之後是否有一段「內質網靶向信號序列」(ER-targeting signal sequence),該序列經核糖體轉譯,能得到一多肽片段稱信號肽(Signal peptide)。細胞質中的訊息辨識顆粒(Signal recognition particle)可辨識之並與之結合,而粗糙內質網膜上有 SRP 受體辨識 SRP 並使帶有 SRP 的 RNA-核糖體複合物被 SRP 受體結合於內質網上。
- 3. 電子顯微鏡下方可見。
- 4. 大次單元 (大亞基): 負責結合並轉譯 mRNA 上的訊息。
- 5. 小次單元 (小亞基): 主要負責轉譯過程中的 tRNA 和 mRNA 的移動。
- 6. 真核轉譯(Eukaryotic translation):是信使 RNA 在真核生物中轉譯成蛋白質的生物學過程。它由四個階段組成:起始(Initiation)、延伸(Elongation)、終止(Termination)和再循環(Recapping)。
- (1) 起始:核糖體及其相關因子與 mRNA 結合並在起始密碼子(Start codon)處組裝的過程。 一般而言,其步驟為:
  - 1 甲硫胺酸起始 tRNA (Met-tRNAimet) 結合到 40S 核糖體小亞基上,從而形成 43S 前起始複合物。
  - [2] 前起始複合物結合到被活化的 mRNA 的 5' 端末端,並沿著 5' 至 3' 的方向在 5' 端非轉譯序列上移動,直到尋找到正確的起始密碼子(一般為第一個 AUG),並形成 48S 複合物。
  - ③ 60S 核糖體大亞基結合上來,最終形成 80S 起始複合物,準備開始後續轉譯。
  - 4 每個步驟都需要多個真核起始因子(Eukaryotic initiation factor, eIF)的參與。
- (2) 延伸:mRNA 被定位,以便在蛋白質合成的延伸階段可以翻譯下一個密碼子。起始 tRNA 佔據核醣體中的 P 位點,A 位點準備接收胺基-tRNA。在鏈延伸過程中,每個額外的胺基酸以三步驟微循環的方式添加到新生的多肽鏈中。
  - |1| 將正確的胺醯基-tRNA 定位於核糖體的 A 位點。
  - 2 形成肽鍵(醯胺鍵)。
  - |3| 將 mRNA 相對於核糖體移位一個密碼子。

- (3) 終止:延長的終止取決於真核釋放因子(Eukaryotic release factors)。此時一個多肽鏈製造完成。
- (四) 內質網(Endoplasmic reticulum, ER)
- 1. 粗糙內質網(Rough Endoplasmic Reticulum, RER): 單層膜胞器。靠近細胞核且與核膜相連。在其表面附著著大量的核糖體(ribosomes),主要功能是參與折疊多肽鏈、合成蛋白質、後轉譯修飾(如糖基化)和折疊蛋白質。合成的蛋白質通常會被包裝成囊泡(Vesicle),然後通過囊泡融合進入高基氏體進行進一步的修飾和分泌,或直接傳遞並使用。
- 2. 平滑內質網(Smooth Endoplasmic Reticulum, SER):單層膜胞器。在粗糙內質網之外而不與核膜相連。無附著的核糖體,主要功能包括合成脂質(如磷脂和固醇)、儲存鈣離子(在肌肉細胞中尤為重要)、解毒(如肝細胞中的解毒作用)和代謝碳水化合物。可分泌囊泡傳遞物質給其他胞器或細胞膜。
- 3. 電子顯微鏡下方可見。
- (五) 高基氏體 (Golgi apparatus)
- 1. 結構:由單層膜的扁平膜囊堆積狀排列而成的胞器,形成一個扁平而彎曲的結構。
- 2. 電子顯微鏡下方可見。
- 3. 蛋白質修飾(Protein Modification):在高基氏體內,蛋白質可能會經歷糖基化(glycosylation)、磷酸化(phosphorylation)、切割(cleavage)和其他後轉譯修飾,這些修飾能夠影響蛋白質的功能和穩定性。通常要分泌到細胞外的蛋白質需要經過高基氏體修飾,細胞內使用的則僅須粗糙內質網修飾。
- 4. 細胞膜合成 (Membrane Synthmesis): 高基氏體參與合成細胞膜的部分脂質成分。
- 5. 細胞內運輸(Intracellular Transport): 高基氏體分泌的囊泡可以將其包裝的分子傳遞給其他細胞器或細胞膜。

#### (六) 液胞(vacuole)

- 1. 又稱液泡。囊狀的單層膜胞器,內含細胞液 (cell sap),多呈酸性環境,主要成分是水並可能 含有無機鹽、有機物、酶、色素甚至氣體等。
- 2. 液胞存在於植物和真菌細胞,以及一些原生生物、動物、細菌、古菌細胞中。多數成熟的植物 與真菌細胞有一個大而明顯的中央液胞;而動物的液胞則小而多,無中央液胞。
- 3. 中央液胞功能:儲存物質、代謝廢物、細胞壓力調節、細胞形狀維持、色素顯色等。如花青素 為水溶性色素。
- 4. 小液胞功能:儲存物質、代謝廢物、作為白血球吞噬體、作為食泡行胞內消化等。

- (七) 溶體 (Lysosomes)
- 1. 功能:以其中的各種水解酶(通常為嗜酸性)分解物質、釋放酶導致程序性細胞死亡 (Programmed cell death, PCD),或稱細胞凋亡 (Cellular suicide)。
- 2. 植物細胞無此構造,以液胞代之。
- (八) 粒線體 (Mitochondria)
- 1. 又譯線粒體。
- 2. 雙層膜結構:由外膜和褶皺狀的粒線體內膜(inner mitochondrial membrane)兩層雙層磷脂質組成,隔出內外膜間隙(Intermembrane space)與內膜內部的基質(Matrix)。從細胞質到達粒線體基質,需穿過兩個雙層磷脂質模,即粒線體外膜與內膜。
- 3. 粒線體 DNA:粒線體擁有自己的粒線體 DNA (mtDNA),分布於基質中,能夠自主複製和進行基因表達。類似原核生物的 DNA,為雙股螺旋環狀結構。故粒線體為半自主胞器,具有内共生特性。雖然現存生物體中絕大多數作用於粒線體的蛋白質,是由細胞核 DNA 所製造,但這些基因中有一些可能是源於細菌,並於演化過程中轉移到細胞核中,稱為核內粒線體片段。對動物而言,受精卵中的 mtDNA 主要遺傳自母親;而對植物來說略有變異,但仍然以母系遺傳為主;真菌則源自雙親。
- 4. 核糖體:粒線體會自行製造核糖體,分布於基質中,與細菌的核糖體相似。
- 5. 有氧呼吸:粒線體負責有氧呼吸中除了糖解(葡萄糖在細胞質中分解為丙酮酸)外的其他階段, 以生產能量,故有細胞發電廠之稱。屬異化代謝。
- (1) 丙酮酸氧化:丙酮酸被丙酮酸脱氫酶複合物 (PDC) 氧化成乙醯輔酶 A 和 CO2。
- (2) 檸檬酸循環(Citric Acid Cycle): 檸檬酸循環發生在粒線體的基質中。一分子的乙醯輔酶 A 在被檸檬酸循環代謝後,可產生兩分子的 CO2 分子、三分子 NADH、一分子 FADH2,以及一分子 GTP。
- (3) 氧化磷酸化(Oxidative phosphorylation, OXPHOS): 發生在粒線體內膜上。NADH 與 FADH2 中的還原勢通過蛋白質複合體的電子傳遞鏈(Electron transport chain)將電子送達作為最終電子受體的氧氣,所釋放的能量用於最終合成 ATP 合酶(複合體 V)。
- (4) 產量:不含糖解的 2 個 ATP,有氧呼吸的粒線體部分理論產量為 36 個 ATP, 2 個來自於三 羧酸循環及大約 34 個來自於電子傳遞系統。實際產量略低,約 26、28 或 30 個。
- (5) 動/植物細胞是否缺氧而行乳酸/酒精發酵對糖解作用(Glycolysis)速率無顯著影響,僅抑制 丙酮酸進入粒線體,因為粒線體沒有電子受體可以進行三羧酸循環(TCA cycle)處理丙酮 酸。
- (6) 影響因素:
  - 溫度:一定範圍內與有氧呼吸速率正相關,溫度太高粒線體膜和酵素會被破壞反而減慢。
  - 氧氣濃度:正相關。

#### (九) 葉綠體(Chloroplast)

- 1. 與白色體(Leucoplast)和有色體(Chromoplast)同為三種色素體(plastid)之一。含有高濃度的葉綠素 a 和 b,故為三者唯一可行光合作用者。
- 2. 葉綠素為脂溶性色素。
- 3. 雙層膜結構:葉綠體由內膜和外膜兩層雙層磷脂質組成,隔出內外膜間隙(Intermembrane space)與內膜內部的基質(Stroma)。基質是進行光合作用固碳反應的場所。
- 4. 葉綠體 DNA: 葉綠體擁有自己的葉綠體 DNA(cpDNA),分布於基質中,能夠進行自主複製和基因表達。一般認為類似原核生物的 DNA,為雙股螺旋環狀結構,但部分研究認為雙股螺旋線狀結構。故葉綠體為半自主胞器,具有內共生特性。
- 5. 核糖體: 葉綠體會自行製造核糖體, 分布於基質中, 與細菌的核糖體相似。
- 6. 類囊體(Thylakoids):是葉綠體和藍綠菌內由類囊體膜(Thylakoid membrane)組成的扁平圓盤狀囊狀結構,膜內封閉空間稱類囊體腔(Thylakoid lumen),含有光合作用所需的光合色素(如葉綠素)和其他輔助色素,是光合作用的光反應場所。類囊體經常堆疊成基粒(grana),又稱葉綠餅。基粒間通過基質類囊體(Stroma thylakoids),又稱基質片狀膜(Stroma lamella),連接在一起。
- 7. 產氧光合作用(oxygenic photosynthmesis): 葉綠體是植物與藻類行產氧光合作用的場所。 屬同化代謝。多數植物行產氧光合作用,少數植物則否;少數行產氧光合作用的真核細胞其葉 綠素等所需物質之在細胞質中而不具有葉綠體。

#### (1) 光反應:

在類囊體中進行,需要特定波長的光才能觸發反應,由輔助色素決定。

葉綠素的一個分子會吸收一個光子並失去一個電子,稱熱電子,能量高。該電子被脫鎂葉綠素吸收,接著傳遞給醌(Quinone)分子,使電子開始沿著電子傳輸鏈流動,最將NADP 加上水分子提供的氫還原為NADPH,同時放出氧氣。來自水分子的其他氫離子和前面所得的 NADPH 供固碳反應使用。類囊體膜上的 ATP 合酶將H<sup>+</sup> 從膜內往外推送時會產生 ATP,也供固碳反應使用。

 $2\,H_2O + 2\,NADP^+ + 3\,ADP + 3\,Pi + \mathcal{H} \xrightarrow{\mathcal{H}$ 合色素(葉緑素 a、b 為主,葉黃素、胡蘿蔔素等為輔  $2\,NADPH + 2\,H^+ + 3\,ATP + O_2 \circ$ 

其中:菸鹼醯胺腺嘌呤二核苷酸磷酸  $(NADPH) C_{21}H_{29}N_7O_{17}P_3$  是一種輔酶。

#### (2) 卡爾文循環 (Calvin Cycle):

又稱固碳反應。過去因認為不需光而稱暗反應,但後來發現部分酵素需要光刺激提升其活性。在葉 綠體基質中進行。

RuBisCO 酶從大氣中捕獲CO $_2$ , 並在稱為卡爾文循環的過程中,使用新形成的 NADPH 並釋放甘油醛 3-磷酸 (一種三碳醣)。產生的約六分之五甘油醛 3-磷酸用於再生核酮糖 1,5-二磷酸,使該過程可以繼續進行。沒有因此回收的磷酸丙糖通常縮合形成磷酸己糖,最終產生蔗糖、澱粉、纖維素、葡萄糖或果糖。

 $3 \text{ CO}_2 + 9 \text{ ATP} + 6 \text{ NADPH} + 6 \text{ H}^+ \xrightarrow{\text{RuBisCOom}}$  甘油醛 3-磷酸  $+ 9 \text{ ADP} + 8 \text{ Pi} + 6 \text{ NADP}^+ + 3 \text{ H}_2\text{O}$ 。其中:甘油醛 3-磷酸(C3H6O3-phosphate)C $_3\text{H}_7\text{O}_6\text{P}$ 。

- (4) 產生葡萄糖時的總反應式: $6 H_2 O + 6 CO_2 \longrightarrow C_6 H_{12} O_6 + 6 O_2$
- (5) 影響因素:
  - 光強度:一定範圍內與光合作用速率正相關,光照太強葉綠素會被破壞反而減慢。
  - 溫度:一定範圍內與光合作用速率正相關,溫度太高類囊體膜和酵素會被破壞反而減慢。
  - 二氧化碳與水分濃度:正相關。

#### (十) 中心體(Centrosome)

- 1. 主要在動物細胞中存在,一些低等植物和藻類也具有中心體或類似的結構,大多數高等植物細胞(如苔蘚、蕨類和開花植物)則沒有中心體,但苔蘚類、蕨類和部分裸子植物的雄配子有中心粒,以形成鞭毛(Flagellum)。
- 2. 結構:無膜胞器。由一對相互垂直的中心粒(Centriole)及其周圍的無定形基質,稱中心粒周基質(Pericentriolar material, PCM),組成。中心粒位於中心體的核心,並被周圍的基質包圍。
- 3. 與細胞分裂、鞭毛或纖毛形成有關。
- 4. 中心粒:一種微管結構,每個中心粒由九組三聯體微管組成,呈現為環狀排列。
- 5. 微管組織中心(Microtubule Organizing Center, MTOC):中心體負責調控細胞中的微管動態,包括微管的生成、穩定和分解。
- 6. 有絲分裂 (Mitosis) 和減數分裂 (Meiosis): 中心體在間期 S 期複製,在分裂前期分離。

#### (十一) ATP 能量轉換

- 1. ATP: 三磷酸腺苷;[[(2R,3S,4R,5R)-5-(6-胺基嘌呤-9-基)-3,4-二羟基四氫呋喃-2-基] 甲氧基-羟基磷醯基] 磷醯基磷酸氫鹽; $C_{10}H_8N_4O_2NH_2(OH)_2(PO_3H)_3H$
- 2. 自 ATP 依序斷掉一個高能磷酸鍵脫去一個磷酸根得到:ADP(二磷酸腺苷)、AMP(單磷酸腺苷)與 Adenosine (腺苷)。其中 Pi(磷酸根 $H_3PO_4$ )。若一次脫去兩個磷酸(兩者間之鍵不斷)則為 PPi(焦磷酸根 $H_4P_2O_7$ )
- 3. 同化代謝:
- (1)  $ADP + Pi + 30.5 kJ \longrightarrow ATP + H_2O$
- (2)  $AMP + PPi + 40.6 kJ \longrightarrow ATP + H_2O$
- (3)  $AMP + Pi + 30.5 kJ \longrightarrow ADP + H_2O$
- (4) Adenosine  $+ Pi + 14.2 kJ \longrightarrow AMP + H_2O$
- (5)  $PPi + H_2O + 31.8 \,kJ \longrightarrow 2 \,Pi$
- 4. 異化代謝:以 $ATP + H_2O \longrightarrow ADP + Pi$  為例,能量轉換效率達九成:釋放 27.8kJ 的合用 能量。
- 5.  $\frac{[ATP]}{[ADP]}$  愈高,表細胞能量愈充足,促進同化代謝,抑制異化代謝,反之亦然。

#### (十二) 糖解與發酵

- 1. 發生在細胞質。屬於異化代謝。呼吸作用與發酵作用均非一步驟反應。
- 無氧呼吸:使用氧以外的電子受體行呼吸作用,與有氧呼吸一樣會使用電子傳遞鏈。無氧與有 氧呼吸皆為呼吸作用。
- 3. 一般來說,細胞在有其可使用的電子受體時行呼吸作用,缺少時方行發酵作用。
- 4. 糖解:
- (1) 糖解總反應式:葡萄糖 + 2NAD<sup>+</sup> + 2ADP + 2Pi → 2丙酮酸 + 2NADH + 2H<sup>+</sup> + 2ATP
- (2) 其中:葡萄糖 $C_6H_{12}O_6$ ;丙酮酸 $C_3H_4O_3$ ;菸鹼醯胺腺嘌呤二核苷酸(NADH)  $C_{21}H_{27}N_7O_{14}P_2$  是一種輔酶
- (3) 可以作為有氧呼吸與許多發酵的第一步,對於有氧呼吸,其產物送至粒線體進行後續反應。
- 5. 同質乳酸發酵(Homofermentative lactic acid fermentation)
- (1) 糖解:葡萄糖 + 2NAD<sup>+</sup> + 2ADP + 2Pi → 2丙酮酸 + 2NADH + 2H<sup>+</sup> + 2ATP

- (2) 乳酸發酵: 丙酮酸  $+ NADH + H^+ \longrightarrow 乳酸 + NAD^+$
- (3) 總反應式:葡萄糖 + 2 ADP + 2 Pi → 2 乳酸 + 2 ATP
- (4) 主要發生在乳酸菌屬(Lactobacillus)、鏈球菌屬(Streptococcus)、乳酸乳球菌屬(Lactococcus)等,以及動物缺氧時。
- 6. 典型途徑異質乳酸發酵 (Heterofermentative lactic acid fermentation)
- (1) 總反應式:葡萄糖  $+ ADP + Pi \longrightarrow$  乳酸  $+ Zep + CO_2 + ATP$
- (2) 主要發生在腸膜明串珠菌(Leuconostoc mesenteroides)、雙發酵乳桿菌(Lactobacillus bifermentous)等。
- 7. 雙歧桿菌途徑 (Bifidum pathway) 異質乳酸發酵
- (1) 糖解: 葡萄糖 + 2NAD<sup>+</sup> + 2ADP + 2Pi → 2丙酮酸 + 2NADH + 2H<sup>+</sup> + 2ATP
- (2) 乳酸發酵: 丙酮酸  $+ NADH + H^+ \longrightarrow$  乳酸  $+ NAD^+$
- (3) 乙酸發酵: 2 丙酮酸  $+ 2 \text{ NADH} + 2 \text{ H}^+ + \text{ADP} + \text{Pi} \longrightarrow 3$  乙酸  $+ 2 \text{ NAD}^+ + \text{ATP}$
- (4) 總反應式:2葡萄糖+5ADP+5Pi → 2乳酸+3乙酸+5ATP
- (5) 主要發生在雙歧桿菌屬(Bifidobacterium)。
- 8. 酒精發酵
- (1) 糖解: 葡萄糖 + 2 NAD<sup>+</sup> + 2 ADP + 2 Pi → 2 丙酮酸 + 2 NADH + 2 H<sup>+</sup> + 2 ATP
- (2) 酒精發酵: 丙酮酸  $+ NADH + H^+ \longrightarrow Z$ 醇  $+ CO_2 + NAD^+$

#### 四、 細胞壁(Cell wall)

- 1. 在細胞膜的外面的非原生質。
- 2. 功能:結構支持、保護作用、細胞間連接、在高滲透壓環境防止過度膨脹等。
- 3. 特性:為細胞的分泌物,大部分物質可以直接通過。
- 4. 植物細胞壁:
- (1) 成分:主要由纖維素 (Cellulose) 組成,還包含半纖維素 (Hemicellulose)、果膠 (Pectin)和少量的蛋白質。
- (2) 層次結構:
  - 初生細胞壁 (Primary cell wall): 在細胞分裂後形成,較薄且富有彈性,允許細胞生長和擴展。
  - 次生細胞壁 (Secondary cell wall): 在細胞停止生長後形成,較厚且堅固,包含更多的纖維素

和木質素,提供額外的強度和保護。

• 中膠層 (Middle Lamella): 位於相鄰細胞的初生細胞壁之間,主要由果膠組成,起到膠合相鄰細胞的作用。

#### 5. 真菌細胞壁:

- (1) 成分:主要由幾丁質(Chitin)和葡聚糖(Glucans)組成。
- (2) 結構:通常包括一層幾丁質和一層葡聚糖,還可能含有一些蛋白質和其他多醣。
- 6. 藻類細胞壁:
- (1) 成分:藻類細胞壁的成分多樣,常見成分包括纖維素、琼脂、褐藻膠等。

## 第四節 細胞週期(Cell cycle)、細胞分裂與細胞分化

- 1. 細胞週期分為兩個主要階段:間期(Interphase)和包括有絲分裂和細胞質分裂的 M 期(M phase),或稱分裂期。若無  $G_0$  期,則間期約占細胞週期時間九成,間期中  $G_1$  期約占五成,M 期中細胞質分裂時間較短。
- 2. 永久玻片細胞已死,不再有細胞週期。
- 3. 有絲分裂:是真核細胞將其細胞核中的染色體分配到兩個子核之中的過程,兩個子核均擁有與 親代細胞相同的染色體,即均為二倍數染色體,即均為二倍體。細胞核分裂後通常伴隨著細胞 質分裂,將細胞質、細胞器與細胞膜等細胞結構均等分配至子細胞中。
- 4. 減數分裂:是有性生殖中生殖細胞的細胞分裂,產生配子,即精子或卵細胞等。在間期後有兩輪分裂,分別稱減數分裂 I 和減數分裂 II,第二輪分裂產生的子細胞只有單倍數染色體 (n),為單倍體。

#### 一、 細胞週期調控

- 1. CDK 細胞週期蛋白機制:細胞週期蛋白和細胞週期蛋白依賴性激酶 (CDK),為細胞在細胞週期的進展的主要決定者。
- 2. 抑制基因:兩個基因家族(Family),cip/kip(CDK 交互作用蛋白/激酶抑制蛋白(CDK interacting protein/Kinase inhibitory protein))家族和 INK4a/ARF(激酶抑制劑 4/替代讀碼框架(Inhibitor of Kinase 4/Alternative Reading Frame))家族,可阻止細胞週期的進展。由於這些基因有助於預防腫瘤形成,因此它們被稱為腫瘤抑制基因。
- 3. 半自主轉錄網絡(Transcriptional network): 與 CDK 細胞週期蛋白機制協同作用來調節細胞週期。
- 4. 細胞週期檢查點(Checkpoints):細胞利用細胞週期檢查點來監測和調節細胞週期的進展,一般細胞在滿足檢查點要求之前無法進入下一階段,但基因突變的可能可以繞過檢查點,在養分不虞匱乏下不斷分裂,形成不受細胞週期管控的癌細胞。

#### 二、 間期

- 1. 包括  $G_1 \setminus S$  和  $G_2$  期(Phase),不常分裂的細胞會進入  $G_0$  期,而將程序性細胞死亡之細胞會進入程序性細胞死亡。
- 2.  $G_1$  期(間隙 1/生長 1):細胞正常生長和發揮功能。在此期間,產生大量的蛋白質合成,產生更多的細胞器,細胞體積增加,生長為原始大小的約兩倍。如果細胞不再分裂,它將進入  $G_0$ 。
- 3.  $G_0$  期(間隙 0/生長 0):被認為是一個休息階段。有不同的形式並且由於多種原因而出現,例如環境因素,如營養缺乏,限制了增殖所需的資源。大多數成體神經元細胞已完全分化並處於  $G_0$  期,作為其發育計劃的一部分。
- 4.  $G_1/S$  檢查點:調節真核細胞是否進入 DNA 複製和隨後的分裂過程。
- 5. S 期(合成期):細胞半保留複製(Semiconservative replication)其 DNA,並複製中心體等所需胞器與物質。
- 6.  $G_2$  期(間隙 2/間隙 2):細胞恢復生長,為分裂做準備。細胞繼續生長至有絲分裂開始。在植物中,葉綠體在  $G_2$  期間分裂。
- 7.  $G_2/M$  檢查點:確保細胞具有足夠兩個子細胞所需的細胞質和磷脂質,並檢查是否是複製的正確時間。

#### 三、 染色體套數與染色體數

- 1. 染色體套數:單套染色體 (n) 為單倍體,只有一套染色體而不成對,染色體有 n 條;雙套染色體 (2n) 為二倍體,有二套,即成對的同源染色體,染色體有 2n 條;三套染色體 (3n) 為三倍體,有三套,染色體有 3n 條,以此類推。三倍體以上統稱多倍體。
- 2. 染色體數 (n/N): 單套染色體總數。
- 3. 常見真核生物染色體數目

生物種類	染色體數目				
豌豆	7 對				
阿拉伯芥	5 對				
果蠅	4 對				
老鼠	20 對				
人	23 對				
黑猩猩	24 對				

#### 四、 有絲分裂

(一) 植物細胞的早前期 (Preprophase)

植物細胞特有,形成前期帶(Preprophase band),一個細胞膜下方緻密的微管(Microtubule),並在核膜處開始微管成核(Microtubule nucleation)。在從前期進入前期的過程中,隨機定向的微管根據紡錘體軸沿著核表面平行排列。這種結構稱為前期紡錘體。在前期中期開始時由核膜破裂觸發,前期帶消失,前期紡錘體成熟為中期紡錘體,佔據前核的空間。

#### (二) 前期 (Prophase)

- 1. 染色體 (Chromosome) 形成:間期複製的 DNA 使用凝縮蛋白複合體 (Condensin complex) 由長度達  $0.7~\mu m$  濃縮至  $0.2\text{-}0.3~\mu m$  的染色體。此時形成的染色體稱二分體(Dyad),由在中節(Centromere)連接的兩個姊妹染色分體(Sister chromatids)組成,其中黏連蛋白(Cohesin)負責將姊妹染色體保持在一起,中節上有兩個供紡錘絲連接的著絲點(Kinetochore),又稱動粒。同源(Homologous)染色體是在多倍體細胞中,形態、結構基本相同的染色體。一般而言,體細胞有兩兩成對的同源染色體,即二倍數染色體 (2n),即該細胞為二倍體,生殖細胞僅有不成對的單倍數染色體 (n),無同源染色體,即該細胞為單倍體。
- 動物細胞中心體分離:在動物細胞的前期,中心體移動得夠遠,可以用光學顯微鏡來分辨。由於 γ-微管蛋白的募集,每個中心體的微管活性增加,每個中心體叉指極間微管彼此相互作用,使中心體在相關運動蛋白的驅動下向細胞的相反兩極移動。每個中心粒組織單一放射狀微管陣列,以中心體為核,稱星狀體(Asters)。
- 3. 植物細胞前期帶消失。
- 4. 紡錘體形成:參與間期支架的微管分解。對於有中心體的細胞,來自兩個星狀體的極間微管相互作用,連接微管組並形成有絲分裂紡錘體(Spindle apparatus)的基本結構。經實驗即使去除中心體仍能形成紡錘體。對於沒有中心體的細胞,在間期成核的微管聚集在相反的兩極,並開始在稱為灶點(Foci)的位置形成紡錘體。
- 5. 核仁消失:核仁在前期分解消失,導致核醣體產生停止,但核膜仍保持完整。
- (三) 前中期(Prometaphase)
- 1. 核膜分解:細胞核膜分解成多個膜囊泡(Membrane vesicles)。
- 2. 著絲點微管(Kinetochore microtubules)附著於著絲點:從紡錘體伸出的著絲點微管達到染色體並附著於著絲點上,使染色體進入激動狀態。
- 3. 有絲分裂紡錘體(Mitotic spindle)形成:其他紡錘體微管與來自相反極的微管接觸,形成有絲分裂紡錘體。
- (四) 中期 (Metaphase)

與紡錘體微管相關的馬達(Motors)蛋白施加的力將染色體移向赤道中期板(Equatorial metaphase plate)/赤道板/中期板/赤道,一條與兩個紡錘體極等距的假想線,聚集。

#### (五) M 期中期檢查點(紡錘體檢查點)

確保染色體上著絲點微管的正確附著和均勻平衡的排列。任何未附著或不正確附著的著絲點都會產生訊號,阻止後期促進複合物(Anaphase promoting complex,APC/C)的激活。

#### (六) 後期(Anaphase)

- 1. 開始:後期促進複合物標記一種稱為 Securin 的抑制性伴侶(Inhibitory chaperone)並透過 泛素化(Ubiquitylating)將其破壞。Seculin 的破壞釋放分離酶,然後分離酶分解黏連蛋白。
- 2. 後期 A:著絲點微管解聚並縮短,與運動蛋白一起產生運動,姊妹染色分體被著絲點微管拉向 位於細胞每個極的中心體,呈現 V 形或 Y 形。
- 3. 後期 B:極間微管(Interpolar microtubules)始於每個中心體並在分裂細胞的赤道處連接,並相互擠壓導致每個中心體進一步分開。星體微管(Astral microtubules)從每個中心體開始並與細胞膜連接,將每個中心體拉得更靠近細胞膜。
- 4. 多數細胞後期 A 先於後期 B,少數細胞,如少數脊索動物的卵細胞,後期 B 先於後期 A。

#### (七) 末期(Telophase)

- 1. 有絲分裂細胞週期蛋白依賴性激酶(Mitotic Cyclin-dependent Kinases, M-Cdks)去磷酸化: M-Cdks 的蛋白質標靶的磷酸化可驅動早期有絲分裂中的紡錘體組裝、染色體濃縮和核膜破裂,其在末期的去磷酸化,允許後續步驟發生。
- 有絲分裂紡錘體拆解(Disassembly):有絲分裂紡錘體從正端(Plus end),即靠近著絲點的一端,開始拆解。
- 3. 核膜重組(Resembly):核膜重新形成,包含雙層膜、核纖層與核孔。
- 4. 染色體解聚(Decondensation):染色體變回染色體。

#### 五、 細胞質分裂 (Cytokinesis)

#### (一) 動物細胞細胞質分裂

- 1. 中央紡錘體(Central spindle)形成:有絲分裂紡錘體重組,非動粒微管纖維在紡錘體兩極之間成束,形成中央紡錘體。
- 2. 分裂溝形成:紡錘體決定動物細胞分裂平面,形成細胞質分裂溝(Cytokinetic furrow)。
- 細胞膜向內生長:在分裂溝處,肌動蛋白-肌球蛋白收縮環驅動分裂過程,使細胞膜向內生長, 將母細胞分為兩半區。
- 4. 脫落(Abscission):分裂溝凹入形成中間體(Midbody)結構,中間體由電子緻密的蛋白質材料組成。大多數動物細胞類型透過細胞間細胞因子橋(Intercellular cytokinetic bridge)保持連接長達數小時,直到它們被肌動蛋白獨立的過程,稱脫落,分裂。

5. 非著絲點微管重組為細胞骨架:細胞質分裂後,當細胞週期返回間期時,非著絲點微管重組為 新的細胞骨架。

#### (二) 植物細胞細胞質分裂

- 1. 成膜體(Phragmoplast)形成:成膜體是由有絲分裂紡錘體的殘餘物組裝而成的微管陣列,作為供囊泡運輸至成膜體中區的軌道,並用於引導和支持細胞板(Cell plate)形成。
- 2. 膜管(Membrane tubules)形成:主要由高基氏體釋出的囊泡含有形成新細胞邊界所需的脂質、蛋白質和碳水化合物,運送成膜體,並融合以產生眾多膜管。
- 3. 細胞板形成:膜管橫向融合,在胼胝質(Callose)沉積後轉化為片狀的細胞板,作為細胞壁的前身。
- 4. 内吞作用回收物質:網格蛋白介導的內吞作用(Clathrin-mediated endocytosis)回收細胞板上多餘的膜和其他材料。
- 5. 與親代細胞融合及新細胞壁形成:細胞板與親代的細胞膜通常不對稱地融合。年輕細胞板的狹窄管腔內,新細胞壁開始建構,所需的成分由分泌囊泡攜帶,並依序沉積。隨著細胞板與親代細胞膜的融合,胼胝質被細胞壁所需的纖維素取代。

#### 六、 減數分裂

#### (一) 前期 I

- 1. 細線期 (Leptotene stage):
- (1) 細線體:在細線期,每個複製的染色體(每條染色體由兩個姊妹染色分體組成)呈現由黏連蛋白居間(Mediate)的環的線狀陣列,稱為細線體,光學顯微鏡下可見。
- (2) 聯會起始(Synapsis):又譯突觸。同源染色體的末端首先附著在核膜上,然後這些末端-膜的複合體在細胞骨架的輔助下遷移,直到匹配的末端配對完成,形成四分體。接著在同源染色體之間形成由蛋白質和 RNA 組成的聯會複合體的橫向(軸向)元件促進下,使同源染色體開始沿其長度配對。聯會過程中,常染色體由聯會複合體整個連接在一起,而性染色體則只在偽常染色體區域(Pseudoautosomal region)發生聯會與交換。X 與 Y 性染色體不是同源染色體,但首尾具有同源片段,稱偽常染色體區域,具有相同的基因座並參與聯會。
- (3) 基因重組(Genetic recombination):基因重組由酵素 SPO11 啟動,該酵素產生程序性雙股斷裂,在同源對的非姐妹染色單體之間產生交叉,等位基因發生交換。
- 2. 合子期(Zygotene):
- (1) 聯會完成:聯會完成後,聯會複合體將同源物沿著縱向長度壓縮在一起,複合體的側向元件與 每條染色體相關,而中心區域將它們固定在一起,允許親密配對和基因重組事件。
- (2) 重組結節(Recombination nodules):蛋白質重組結節沿著同源染色體之間的聯會複合體出現,標記並調節交叉形成的位點,以確保每個染色體臂至少有一次交換。

- 3. 粗線期(Pachytene): 聯會結束,四分體姊妹染色分體均互不完全相同。先前重組事件中任何未解決的 DNA 雙股斷裂被修復。
- 4. 粗線期檢查點:檢測到的錯誤可以阻止減數分裂細胞週期並觸發缺陷細胞的凋亡(程序性細胞 死亡)。
- 5. 雙線期(Diplotene): 聯會複合體分解,同源染色體彼此稍微分離。然而同源染色體的交叉仍保留,同源染色體仍緊密地結合在交叉處。
- 6. 恆動期(Diakinesis):除染色體呈四分體外,與有絲分裂前期和前中期大致相同,核仁消失、核膜分解為囊泡、形成減數分裂紡錘體等。但部分動物的卵母細胞沒有中心體,由微管組織中心(MTOC)在卵質中形成一個球體,並開始使微管成核,著絲點微管伸向染色體並附著在著絲點上,形成星狀體,染色體移向赤道,減數分裂紡錘體形成。

#### (二) 前期 I 停滯 (Prophase I arrest)

雌性哺乳動物和鳥類等出生時就擁有未來排卵所需的所有卵母細胞,這些卵母細胞在減數分裂的前期 I 階段被阻止,可能持續數十年的前期 I 停滯階段。

#### (三) 中期 I

與有絲分裂的中期大致相同,此時染色體仍呈四分體,同源染色體間仍可能發生交換。

#### (四) 後期 I

與有絲分裂後期大致相同,但分離的不是姊妹染色分體,而是自四分體分離為各呈二分體的同源染色體。二分體的姊妹染色分體的著絲點的黏連蛋白受守護神(Shugoshin)蛋白保護而不會分離。

#### (五) 末期 I

與有絲分裂末期大致相同,細胞核重新形成並包圍每個單倍體群。

#### (六) 細胞質分裂

減數分裂 I 後發生不完全的細胞質分裂,導致細胞質橋,使細胞質能夠在子細胞之間共享,直到減數分裂 II 結束。

#### (七) 前期 II

除染色體為二分體外,與前期I的恆動期大致相同。

#### (八) 中期 II

與有絲分裂中期大致相同。新的赤道板與中期 I 的赤道板垂直。

#### (九) 後期 II

與有絲分裂後期大致相同。

#### (十) 末期 II

與有絲分裂末期大致相同。

#### (十一) 細胞質分裂

與有絲分裂細胞質分類大致相同。

#### (十二) 特化

部分配子需特化,如人類精細胞特化出鞭毛而成為精子。

#### 七、 人類產生配子的過程

- 1. 人類雄配子: 男性睪丸的精原細胞染色質複製後稱初級精母細胞, 其減數分裂 I 後稱次級精母細胞, 其減數分裂 II 後稱精細胞, 其特化後稱精子, 具有鞭毛。
- 2. 人類雌配子:女性卵巢的卵原細胞染色質複製後稱初級卵母細胞,其減數分裂 I 後產生一個次級精母細胞和一個第一極體,前者減數分裂 II 產生一個卵細胞和一個第二極體。兩極體體積較小,無受精能力。

#### 八、 細胞分化 (Cellular differentiation)

#### (一) 幹細胞 (Stem cell)

- 1. 全能幹細胞(totipotent): 具有發展成獨立個體的能力的細胞。卵子和精子的融合產生受精卵, 受精卵在形成胚胎過程中有八細胞期之前, 其中任一細胞皆是全能幹細胞。如胚胎幹細胞(Embryonic stem cell), 受精卵就是最高層次的胚胎幹細胞。
- 2. 多能(Pluripotent)幹細胞:是全能幹細胞的後裔,無法發育成一個個體,具有分化成所有三個胚層:外胚層、中胚層和內胚層的細胞的能例,即可以分化成除了胎盤等胚外組織的全部細胞種類的能力,可以無限次不分化的分裂。如神經幹細胞。
- 3. 次多能(Multipotent)幹細胞:僅能有限次不分化的分裂,可分化為有限的細胞類型。如造血幹細胞(可成為各種血球)、間質幹細胞(可成為骨骼、軟骨和脂肪細胞)。
- 4. 單能(Unipotent)幹細胞:只能向一種或數種密切相關的細胞類型分化,但具有自更新屬性, 將其與非幹細胞區分開。如上皮組織基底層幹細胞、成肌細胞。
- 5. 細胞分化:指多細胞生物中,一個幹細胞在分裂的時候,其子細胞的基因表達受到調控,例如 DNA 甲基化,變成不同細胞類型的過程。基因不因此改變。分化後的細胞在其結構、功能上 都會出現差異,只能分裂得出同等細胞類型的子細胞。動物細胞分化如精子、卵、上皮、紅血 球、白血球、神經、平滑肌、骨骼肌、硬骨細胞等。植物細胞分化如精、卵、表皮、薄壁、導 管、葉肉、分生組織細胞等。

細胞種類	型態	功能					
神經細胞	具有許多突起	訊息接收和傳遞					
肌肉細胞	纖維狀	利於收縮產生運動					
木質部細胞	管狀	協助體內水及礦物質的運送					
植物表皮細胞	扁平且排列緊密	保護					
保衛細胞	半月形且兩兩成對	控制氣孔開閉					

## 第五節 DNA 粗萃取實驗

- 1. 攪碎細胞壁:對於有細胞壁的細胞,以果汁機攪碎。
- 2. 破壞膜:加入洗碗精為界面活性劑破壞膜。
- 3. 濃食鹽水:加入 5M 食鹽水使帶負電的 DNA 表面被Na<sup>+</sup> 覆蓋,分子間失去排斥力而凝聚沉 澱,與蛋白質分離。若食鹽水濃度過低,DNA 分子仍帶負電會相斥,若過高則因為吸附的鈉離子較多帶正電也會相斥,而不沉澱。
- 4. 木瓜酵素:加入鳳梨、木瓜、嫩精或其他還有木瓜酵素之物,以分解蛋白質。
- 5. 酒精:加入 95% 冰酒精,利用 DNA 不溶於酒精使 DNA 聚集纏繞析出。

## 第六節 歷史

- 1. 1590 荷蘭詹森 (Zacharias Janssen) 發明光學複式顯微鏡,約 10 倍。
- 2. 1665 英國虎克(Robert Hooke)以自製 50 倍複式顯微鏡觀察到軟木切片蜂窩狀小空格,稱細胞。
- 3. 1676 微生學之父雷文霍克(Antoni van Leeuwenhoek)改良出 270 倍單式顯微鏡,觀察到細菌。
- 4. 1798 道爾吞(John Dalton)發現自己患有紅綠色盲後出版《關於色彩視覺的離奇事實》。
- 5. 1831 英國布朗(Robert Brown)發現蘭花花辦細胞內球狀構造,稱細胞核。
- 6. 1838 德國許萊登 (Matthias Schleiden) 以顯微鏡觀察植物結果提出「細胞是構成植物體的基本單位」。
- 7. 1838 德國許旺(Theodor Schwann)以顯微鏡觀察動物結果提出「細胞是構成的動物和植物構造的基本單位」。
- 8. 1855 德國魏修(Rudolf Virchow)根據雷麥克(Robert Remak)的研究結果提出「細胞來自已存在的細胞」,修正許萊登和許旺的學說,形成細胞學說。
- 9. 1855-1856 奥地利孟德爾提出孟德爾的遺傳法則。其前多流行融合遺傳(Blending inheritance)說。
- 10. 1865 孟德爾發表植物雜交的實驗,1900 年方被再發現,後世稱其遺傳學之父。
- 11. 1879 德國弗萊明(Walther Flemming)利用特殊染劑將動物胚胎細胞染色,發現細胞在分裂時會出現染色較深的絲狀物,後稱染色體(Chromosome)。

- 12. 1891 德國漢金 (Hermann Henking) 發現昆蟲細胞中一段類似染色體的物質未產生聯會, 但與染色體同樣移到子細胞中,稱之 X 體,即今 X 染色體。
- 13. 1902-1903 美國薩登(Walter Sutton)出版論短線蟲染色體組的形態和遺傳中的染色體。
- 14. 1902 德國包法利 (Theodor Boveri) 使用光學顯微鏡觀察動物卵細胞受精的過程,提出遺傳的染色體學說的一部分。
- 15. 1905 史蒂文森(Nettie Stevens)發現昆蟲雌性個體體細胞有 XX 染色體而雄性個體體細胞有 X 與另一性狀、大小不同的染色體,稱之 Y 染色體。
- 16. 1909 丹麥約翰森 (Wilhelm Johannsen) 將控制性狀的遺傳因子改稱基因。
- 17. 1910 摩根(Thomas Morgan)進行果蠅眼色遺傳實驗,發現互交結果不同,提出性聯遺傳。
- 18. 1935-1944 埃弗里(Oswald Avery)、麥克勞德(Colin MacLeod)和麥卡蒂(Maclyn McCarty)共同完成埃弗里-麥克勞德-麥卡蒂實驗,證明去氧核糖核酸是肺炎鏈球菌的遺傳物質。
- 19. 1952 富蘭克林(Rosalind Franklin)利用 X 射線結晶繞射技術拍攝 DNA X 射線繞射照片,認為 DNA 是有幾條鍊子的大型螺旋,外面是磷酸鹽。
- 20. 1953 美國華生 (James Watson) 和英國克里克 (Francis Crick) 提出 DNA 雙股螺旋構造模型。
- 21. 1982 格里夫茲(Frederick Griffith)做格里夫茲實驗,顯示肺炎鏈球菌的遺傳訊息會因為轉型作用,即自外界得到轉型物質,而發生改變。

## 第三章 遺傳學(Genetics)

## 第一節 名詞釋義

- 1. 性狀(Trait):又稱表現性狀(Phenotypic trait)、Character 或特徵。生物體的特徵。例如 人眼睛的顏色。
- 2. 表徵:同一性狀所表現的不同。例如人眼睛有藍色、黑色、棕色。
- 3. 基因型(Genotype):生物體內操縱某一性狀的基因的不同。
- 4. 表現型 (Phenotype): 又稱表型。基因型所表現的表徵,是基因型的函數。
- 5. 遺傳(Heredity):性狀從父母傳遞給後代的過程。
- 6. 遺傳(Inheritance)描述了性狀及其從一代到另一代的傳遞的途徑。
- 7. 遺傳學:研究生物體的遺傳和變異的科學。
- 8. 顯性 (Dominance) 和隱性 (Recessive): 是一個基因座中一對等位基因之間的關係,其中一個等位基因的表型會表現出來,掩蓋了同一基因座中另一個等位基因的表型,則前者稱顯性基因,一般記作 P 或其他大寫字母,後者稱隱性,一般記作 P 或其他小寫字母。
- 9. 遺傳因子 (Genetic factor):即今基因。
- 10. 基因 (Gene):編碼功能產品訊息的 DNA 序列片段,無論該產品為蛋白質或 RNA 分子。 一些認為應包含非編碼基因。
- 11. 基因的長度一般以鹼基對的數目呈現,如人類角蛋白基因約有 3800 個鹼基對。
- 12. 等位基因(Allele)指同源染色體上對位的基因。
- 13. 基因座(Gene locus):指某個基因或具有調控作用的遺傳標記在染色體上所處的特定位置。
- 14. 基因圖譜(Genetic map):所有基因座在基因組中的排列位置。
- 15. 同型合子(Homozygous)與異型合子(Heterozygous):在同一基因座上有相同的等位基因,這類細胞稱為同型合子,又稱純合子。若是相同基因座上含有不同的等位基因,則稱作異型合子,又稱雜合子、異合子。

## 第二節 孟德爾遺傳 (Mendelian inheritance)

## 一、 孟德爾豌豆實驗

孟德爾嘗試豌豆、山柳菊、玉米等,以豌豆最成功。因豌豆採用自花授粉(豌豆雄蕊與雌蕊包被於花瓣中,使雌蕊僅能接受同朵花雄蕊的花粉),且未開花前已完成授粉,可避免外來花粉干擾。便於人工異花授粉(以人工方式在雄蕊可以授粉前移除,再以筆刷沾取其他豌豆花雄蕊的花粉施於此花的雌蕊),以進行雜交。此外,豌豆生命週期短(播種後約 3 週即可開花結果)、容易大量栽植、子代數目多(利於統計分析)、有多種性狀具差異明顯的表徵可供觀察。孟德爾選出以下七項性狀:

性狀	種皮顏色	成熟種子形狀	未成熟豆莢顏色	成熟豆莢形狀	花色	花位置	莖高度
顯性	黄色	圓滑	綠色	飽滿	紫色	腋生	高
隱色	綠色	皺皮	黄色	扁皺	白色	頂生	矮

- 1. 自交:自花授粉。
- 2. 純品系:指經過多代自交或互交產生的後代表現型均相同,可知為同型合子。
- 3. 單性狀雜交實驗:以兩種表現型的純品系豌豆作為親代 P,第一子代  $F_1$  全為基因型一顯性一隱性、表現型顯性,第二子代  $F_2$  理論表現型顯性:隱性為 3:1、基因型二顯性:一顯性一隱性:二顯性為 1:2:1。觀察第一子代之表現型即可知何者為顯性。
- 4. 試交:將表現型為顯性表徵者與隱性純品系交配,若子代有隱性表現型者可知該顯性親代基因型為一顯性一隱性,否則為二顯性。孟德爾由單性狀雜交實驗推論其中第一子代為一顯性一隱性的基因型,即以試交驗證。
- 5. 互交:將原先實驗的雄性與雌性互換。如原先雄性紫花與雌性白花雜交,則互交為雄性白花與 雌性紫花雜交。互交實驗表示雌雄親代對子代遺傳表徵的貢獻相同。
- 6. 雙性狀雜交實驗:取在兩種不同性狀皆為對比表徵的植株雜交,發現兩性狀的遺傳因子遺傳至 後代係獨立而互不干擾的。

#### 二、 孟德爾定律成立前提

- 1. 性狀是單調(Unitary)的,即離散的,例如白花相對於紫花,而不可以有中間顏色的花。
- 2. 性狀有多種基因型,每個基因都遺傳自兩個父母之一。
- 3. 一個等位基因比另一個等位基因占主導地位。表型反映了顯性等位基因。
- 4. 配子是透過隨機分離產生的。異型合子(Heterozygous)產生配子時,配子中含有兩個等位基 因頻率相同。
- 5. 基因彼此是不相關的。

## 三、 棋盤方格法 (Punnett Squares)

Reginald Punnett 創建,以解釋孟德爾實驗與分析子代基因型和表現型。例如:若親代的遭傳因子組合為 Pp,其中 P 為顯性、p 為隱性,產生配子時,此二個遺傳因子會分配到不同配子中,即產生 P 配子與 p 配子的機會各為 0.5;同理,若另一親代的遭傳因子組合亦為 Pp,產生 P、p 兩種配子的機會亦各為 0.5。則來自親代雙方的 P 配子結合的機會為 0.5\*0.5=0.25,依此類推,即可得到子代有 0.75 的機會為顯性表徵,0.25 的機會為隱性表徵。

	Р	р
Р	PP	Pp
р	Pp	pp

#### 四、 孟德爾定律 (Mendel's laws)

#### (一) 孟德爾第一定律

- 1. 顯性和統一律(Law of dominance and uniformity):簡稱顯性律。決定生物體性狀表徵的 遺傳因子有兩種,一種為顯性遺傳因子,另一種為隱性遺傳因子。每種性狀都是由一對遺傳因 子(即今等位基因)決定,若決定表徵的一對遺傳因子分別為隱性與顯性,則表現顯性特徵。
- 2. 分離律(Law of segregation):生物體在形成配子時,原來成對的遺傳因子會分離,因而配子僅含其中一個遺傳因子。當雌雄配子結合時,遺傳因子又恢復成對。

#### (二) 孟德爾第二定律:

獨立分配律(Law of independent assortment):形成配子時,控制不同性狀之遺傳因子的分離時獨立的,不受其他種遺傳因子的影響,可隨機組合至同一配子中。

#### 五、 非孟德爾遺傳

孟德爾提出。指許多生物體性狀的遺傳方式與孟德爾所描述的原理不同。例如細胞質遺傳。

# 第三節 包法利—薩登遺傳的染色體學說(Boveri-Sutton chromosome theory of inheritance)

- 1. 子代由精卵結合而來,故推知遺傳因子位於親代的精卵中。根據孟德爾實驗結果,父母對子代的貢獻相等,觀察減數分裂,發現精子細胞質遠少於卵子,但細胞核大小相同,故推知染色體為遺傳因子所在。提出:染色體存在於所有分裂細胞中,並從一代傳到下一代,是所有遺傳的基礎。
- 2. 包法利發現,染色體數目和結構的異常會造成胚胎的發育失常。
- 3. 染色體在間期保持其個體性。
- 4. 染色體是線性結構,孟德爾所述之遺傳因子位於沿染色體上的特定位點(今基因座)。
- 5. 薩登發現,染色體數目遠小於性狀數目,故推知一對染色體上有多對基因。
- 6. 薩登發現:
- (1) 聯會前生殖細胞的染色體由兩個等價的染色體系列構成,即那些大小相同的染色體(今同源染色體),其中一個來自父親,另一個來自母親。
- (2) 等位基因分别位於成對的同源染色體上。
- (3) 聯會過程包括兩個同源染色體成對聯合。
- (4) 聯會後的第一次分裂不會產生姊妹染色分體分離。
- (5) 聯會後的第二次分裂會導致姊妹染色分體分離,並分配到不同的生殖細胞中。
- (6) 位於同一染色體上的許多基因,減數分裂時,不服從獨立分配率。

## 第四節 性染色體 (Sex chromosome)

- 一、 性別決定系統(Sex-determination system)
- 1. 在某些物種中,性別決定是遺傳的:雄性和雌性具有不同的等位基因,甚至不同的基因座來指定其性形態。在動物中,這通常伴隨著染色體差異,通常是透過 XY、ZW、XO、ZO 染色體或單倍二倍體(Haplodiploidy)的組合。性別分化通常由一個主要的性別基因座觸發。
- 2. XY 性別決定系統:個體的性別是由一對性染色體決定的:雌性有兩條相同的性染色體(XX),稱為同配性別;雄性有兩種不同的性染色體(XY),稱為異配性別。雌配子總是含有 X 染色體,因此子代的性別取決於雄配子中存在 X 或 Y 染色體。包括人類、果蠅、銀杏等。人類的 Y 染色體上有 SRY 基因,使人類發展處男性性徵,故具有 Y 染色體者即為生理男性,例如 XY、XXY 等。
- 3. ZW 性別決定系統:個體的性別是由一對性染色體決定的:雄性有兩條相同的性染色體(ZZ),稱為同配性別;雌性有兩種不同的性染色體(ZW),稱為異配性別。雄配子總是含有 Z 染色體,因此子代的性別取決於雌配子中存在 Z 或 W 染色體。包括鳥類、部分蝴蝶和飛蛾等。
- 4. XO 性別決定系統:個體的性別是由一種性染色體的數量決定的,稱為 X,字母 O(有時是零)表示沒有 Y 染色體:雌性有兩條相同的性染色體(XX);雄性有一條性染色體(XO)。雌配子總是含有 X 染色體,因此子代的性別取決於雄配子中是否存在性染色體。包括蜘蛛、蜻蜓、蟑螂、蚱蜢和部分蝙蝠等。
- 5. ZO 性別決定系統:個體的性別是由一種性染色體的數量決定的,稱為 Z,字母 O(有時是零)表示沒有 W 染色體:雄性有兩條相同的性染色體(ZZ);雌性有一條性染色體(ZO)。雄配子總是含有 Z 染色體,因此子代的性別取決於雌配子中是否存在性染色體。包括部分飛蛾等。
- 6. 單倍二倍體性別決定系統:雄性由未受精卵發育而來,為單倍體;雌性由受精卵發育而來,為 二倍體。
- 二、 性染色體與常染色體(Autosome)
- 1. 性染色體:上述性別決定系統中的 X、Y、Z、W 染色體。
- 2. 常染色體:不是性染色體的染色體。
- 3. 聯會:聯會過程中,常染色體由聯會複合體整個連接在一起,而性染色體則不參與聯會或只在 偽常染色體區域 (Pseudoautosomal region) 發生。

## 第五節 基因遺傳的種類

#### 一、 控制一性狀的基因數量

- 1. 單基因遺傳(Monogenic inheritance):由一個基因決定一種性狀的表現型。可為孟德爾遺傳。
- 2. 寡基因遺傳(Oligogenic inheritance):由少數幾個基因決定一種性狀的表現型。如果表型無法預測到單一強相關基因座,但已知另一個基因座的基因型可以增加其相關性,則這是該性狀寡基因遺傳的證據。為非孟德爾遺傳。
- 3. 多基因移傳(Polygenic inheritance)/數量(Quantitative)遺傳:由多個基因決定一種性 狀的表現型。通常性狀的表現型呈現連續性的變化,且通常其表現型之分布接近常態分布。為 非孟德爾遺傳。

#### 二、 等位基因之間顯隱性關係

- 1. 完全顯性 (Complete dominance) : 以兩個不同種等位基因的純品系為親代,所有子代所表現的性狀和親代之一完全一樣者。可為孟德爾遺傳。
- 2. 不完全顯性(Incomplete dominance)遺傳/中間型遺傳:決定一種性狀的兩種等位基因在異型合子個體中表現出的性狀是兩個同型合子性狀的中間形態。如紫茉莉花色的紅與白的中間型為粉紅色。為非孟德爾遺傳,但仍可以棋盤方格法推測。
- 3. 共顯性(Codominance)遺傳/等顯性遺傳:決定一種性狀的兩種等位基因在異型合子個體中同時表現,沒有一個等位基因被另一個等位基因掩蓋。如人類 ABO 的 AB 型表現型的基因型為  $I^AI^B$ 。為非孟德爾遺傳,但仍可以棋盤方格法推測。

## 三、 等位基因種類數

- 1. 單等位基因遺傳:決定一種性狀的等位基因有二種以下。可為孟德爾遺傳。
- 2. 複等位基因遺傳(Multiple alleles inheritance):決定一種性狀的等位基因有三種以上。如人類 ABO 血型基因座上有  $I^A \setminus I^B$  和 i。可為孟德爾遺傳。

#### 四、 基因位置

- 1. 常染色體遺傳:決定性狀的等位基因位於常染色體上。可為孟德爾遺傳。
- 2. 遺傳連鎖(Genetic linkage): 當基因位於同一染色體上並且在染色體分離成配子時沒有發生交叉,遺傳性狀將連帶遺傳,故位於同一染色體上的許多基因,減數分裂時,不服從獨立分配率。為非孟德爾遺傳。
- 3. 性聯(Sex linkage)遺傳:決定性狀的等位基因位於性染色體上。為遺傳連鎖。為非孟德爾遺傳,但仍可以棋盤方格法推測。使雄性和雌性子代個體擁有相同表現型的機率可能不相等。

## 五、 摩根果蠅眼色遺傳實驗

決定眼色的基因座位於 X 染色體,紅眼為顯性記作  $X^R$ 、白眼為隱性記作  $X^r$ 。

- 1. 純品系紅眼雌性與白眼雄性實驗:
- (1) 親代 P:純品系紅眼雌性  $X^RX^R$  與白眼雄性  $X^rY$ 。
- (2) 第一子代  $\mathbf{F}_1:\mathbf{0.5}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{X}^r$  紅眼雌性, $\mathbf{0.5}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{Y}$  紅眼雄性。

	$\mathbf{X}^R$
$X^r$	$X^R X^r$
Y	$X^RY$

(3) 第二子代  $\mathbf{F}_1: \mathbf{0.25}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{X}^R$  紅眼雌性, $\mathbf{0.25}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{X}^r$  紅眼雌性, $\mathbf{0.25}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{Y}$  紅眼雄性, $\mathbf{0.25}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^T\mathbf{Y}$  白眼雄性。

	$\mathbf{X}^R$	$X^r$
$X^R$	$X^R X^R$	$X^R X^r$
Y	$X^RY$	$X^rY$

- 2. 互交實驗:
- (2) 親代 P: 純品系白眼雌性  $X^{r}X^{r}$  與紅眼雄性  $X^{R}Y$ 。
- (3) 第一子代  $\mathbf{F}_1:\mathbf{0.5}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{X}^r$  紅眼雌性, $\mathbf{0.5}$  機率為基因型  $\mathbf{X}^r\mathbf{Y}$  白眼雄性。

	$X^r$
$X^R$	$X^R X^r$
Y	$X^rY$

(4) 第二子代  $\mathbf{F}_1: 0.25$  機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{X}^r$  紅眼雌性,0.25 機率為基因型  $\mathbf{X}^r\mathbf{X}^r$  白眼雌性,0.25 機率為基因型  $\mathbf{X}^R\mathbf{Y}$  紅眼雄性,0.25 機率為基因型  $\mathbf{X}^T\mathbf{Y}$  白眼雄性。

	$\mathbf{X}^R$	$X^r$
$X^r$	$X^R X^r$	$X^rX^r$
Y	$X^RY$	$X^rY$

#### 六、 人類 ABO 血型

該基因座上有複等位基因  $I^A$ 、 $I^B$  和 i,其中前二者為共顯性,前二者中任一者相對於 i 為完全顯性。有  $I^A$  者擁有抗原  $\mathbf{A}$ ,有  $I^B$  者擁有抗原  $\mathbf{B}$ ,無  $I^A$  者擁有抗體  $\mathbf{A}$ ,無  $I^B$  者擁有抗體  $\mathbf{B}$ 。  $I^AI^A$ 、 $I^Ai$  為  $\mathbf{A}$  型,有抗原  $\mathbf{A}$  和抗體  $\mathbf{B}$ ;  $I^BI^B$ 、 $I^Bi$  為  $\mathbf{B}$  型,有抗原  $\mathbf{B}$  和抗體  $\mathbf{A}$ ,  $I^AI^B$  為  $\mathbf{B}$  和抗原  $\mathbf{A}$  和抗原  $\mathbf{B}$ ;  $I^B$  為  $\mathbf{B}$  和抗體  $\mathbf{B}$ 。抗原  $\mathbf{A}$  遇到抗體  $\mathbf{A}$  會凝集,因 此擁有抗原  $\mathbf{A}$  者不可接受擁有抗體  $\mathbf{A}$  者之輸血,抗原  $\mathbf{B}$  同理。

## 第六節 遺傳變異(Genetic variation)

1. 定義:族群內不同個體個體之間表徵的差異,或同一物種中不同族群之間表徵的差異。

2. 來源:基因重組或突變。

3. 基因重組:舊有基因種類進行排列組和。

4. 突變:遺傳物質發生改變。

5. 基因突變:基因發生改變。例如鐮刀型血球貧血症。

6. 遺傳疾病:

遺傳方式	遺傳疾病舉例	特點
體染色體單基因隱性遺傳	白化症、鐮刀型血球貧血	患者為隱性同型合子
	症	
體染色體單基因顯性遺傳	多指症	正常人為隱性同型合子
X染色體單基因隱性遺傳	紅綠色盲、蠶豆症、血友	女性患者為隱性同型合子、
	病、杜顯氏肌肉萎縮症	男性患者為一個隱性,故
		男性患病率高於女性
X 染色體單基因顯性遺傳	低磷酸鹽佝僂症	男性正常人為隱性同型合
		子、男性正常人為一個隱
		性,故男性患病率低於女
		性

## 第七節 環境因子對性狀的影響

環境因子會影響性狀的表現。例如繡球花花色受土壤酸鹼性影響、喜瑪拉雅兔毛色受氣溫影響。

## 第八節 遺傳工程 (Genetic engineering)

- 1. 遺傳工程:又稱基因工程(Gene engineering)。指將新的遺傳信息插入現有細胞以便修改特定生物體以改變其特徵的過程。例如:以基因改造細菌製造胰島素取代從牛、豬胰臟提取降低成本、將生長激素基因轉殖到大西洋鮭魚上使生長快速、臺灣培育帶人類凝血因子基因的山羊以自其羊奶純化凝血因子治療血友病、基改木瓜以抗蟲害、轉殖胡蘿蔔素基因至稻米製成更營養的黃金米、基改酵母菌分解纖維素生產酒精、將巴西堅果基因轉殖到大豆以改善蛋白質但造成部分食用者過敏、轉殖入分解塑膠基因的細菌。
- 2. 基因改造生物(Genetically modified organisms, GMO):又稱轉基因生物(Transgenic organism)。指通過基因工程實現基因改變的生物。
- 3. 細菌質體重組 DNA: 先使用相同限制酶剪斷目標基因(例如人類細胞的胰島素合成基因)兩側,再用相同限制酶剪斷細菌的質體,再將目標基因與切斷成線性的質體以連接酶重新連接成環狀。
- (1) 限制酶(Restriction enzyme):又稱限制性內切核酸酶。是一種能將雙股 DNA 切開的酶, 其切割方法是將醣類分子與磷酸之間的鍵結切斷,進而於兩條 DNA 鏈上各產生一個切口,且 不破壞核苷酸與鹼基。切口可以是具有突出單股 DNA 的黏狀末端或末端平整無凸起的平滑末 端。例如限制酶 EcoRI 可識別並切割 GAATTC 序列的 DNA,形成突出單股的末端。
- (2) 目標基因:欲植入生物細胞的基因。
- 4. 基因轉殖:將重組 DNA 分子送入目標細胞中。
- (1) 載體(Vector):又稱運載體。為用於將一段 DNA 送入生物細胞內。細菌質體與病毒 DNA 為常用的載體,以將重組 DNA 送入宿主細胞。
- (2) 質體(Plasmid):細菌體內的小段環狀 DNA,獨立於染色體 DNA外,可自行進行複製, 細胞分裂產生的子細胞皆有之。進行遺傳工程操作時較不易斷裂,可作為載體,且易於使用抗 生素篩選質體上具有特定抗抗生素基因的個體。
- (3) 轉染(Transfection):指非病毒媒介地刻意將遺傳物質植入真核細胞(或專指動物)。約在 1980年代成功。
- (4) 轉化(Transformation):指非病毒媒介地通過攝取外源遺傳物質將遺傳物質植入細菌(或植物)細胞。
- (5) 轉導(Transduction): 通過病毒媒介使一個 DNA 片段植入到另一生物細胞中的過程。

- (6) 接合(Conjugation):指兩個細菌細胞直接接合或者通過類似於橋一樣的通道接合,並且發生遺傳物質交換現象,是細菌有性生殖的一個重要階段。
- (7) 直接法:將重組 DNA 直接送入欲表現的生物體內,如基因槍(Gene gun)、顯微注射。
- (8) 間接法:透過病毒、細菌等生物性媒介將重組 DNA 送入欲表現的生物體內。
- 5. 篩選與培養:篩選具有重組 DNA 分子者並培養之。

# 第四章 演化生物學(Evolutionary biology)與生物分類學(Taxonomy)

## 第一節 亞里斯多德的大自然的階梯

亞里斯多德(Aristotle)是古希臘哲學家和博物學家。相信神創論(Creationism),認為生物由神所創造,完美且永恆不變。相信地球上有了水和土後就有形成生命的能力。他提出大自然的階梯(Scala Naturae),即存在鎖鏈(Great chain of being)。這是一個從依次排列、固定不變的階梯,由下到上分為礦物(Minerals)植物(Plants)、動物(Animals)、人類(Humanity)、天使(Angelic beings)、上帝(God)。

## 第二節 林奈的林奈分類系統(Linnaean taxonomy)與二名法(binominal nomenclature)

- 1. 卡爾·林奈(Carl Linnaeus),瑞典人,是現代生物分類學的奠基人,被稱為「分類學之父」。
- 2. 相信神創論,認為物種不會改變。
- 3. 二名法又稱雙名法,用拉丁文的屬名和種小名 (specific epithet) 來命名,其中屬名為名詞、首字大寫,種小名為形容詞、首字不大寫,通常兩字均斜體或加底線,如智人為 *Homo sapiens*。
- 4. 林奈分類系統依照物的型態相似性分類,分為動物界、植物界和礦物界,並進一步細分為界、 門、綱、目、科、屬、種七個等級,以彰顯神創萬物的完美秩序。動物界、植物界屬於生物故 為二界系統。

## 第三節 布豐的演化論啟蒙

喬治-路易·勒克萊爾,布豐伯爵(Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon): 18 世紀法國博物學家,提出物種並不是不變的,認為生物會因為環境的影響而發生變化。

## 第四節 拉馬克的用盡廢退說

讓-巴蒂斯特·拉馬克(Jean-Baptiste Lamarck): 法國博物學家, 1809 年提出第一個系統的演化理論,稱用進廢退說,或拉馬克主義。

#### 一、 理論要義

- 1. 用盡廢退:認為生物器官的使用會使其發達,不使用則會退化。例如,長頸鹿因為要吃高處的 樹葉,長期伸長脖子,導致脖子變長。
- 2. 獲得性遺傳:為何適應環境所產生的後天變化會遺傳給後代。例如,長脖子的長頸鹿將這一特 徵遺傳給下一代。

#### 二、 參酌證據

比對現生物種的化石標本,發現生物型態構造隨生存需求改變。

#### 三、 與天擇說相異處

- 1. 物種起源:各自起源,而非存在共祖。
- 2. 環境影響:促進變異,而非僅提供選汰壓力。
- 變異來源:來自生物內在的驅動力,即型態構造根據需要有方向性的發生改變,而非變異本來就存在。

#### 四、 魏斯曼老鼠剪尾實驗

奧古斯特·魏斯曼(August Weismann),18世紀德國生物學家,他剪掉老鼠的尾巴並觀察其後代,發現即使多代老鼠都被剪尾,其後代仍然長有正常的尾巴,這證明了獲得性狀並不會遺傳,反駁了拉馬克的用進廢退說。

## 第五節 達爾文與華萊士的天擇說

- 一、 自然選擇/天擇(Natural selection)
- 1. 變異(Variation):生物個體間的表徵具有差異。
- 2. 過度繁殖(Overproduction):生物體往往產生大量的後代,超過環境所能支持的數量。這導致競爭資源,如食物、水和棲息地。
- 3. 競爭(Competition):由於資源有限,個體之間必然發生競爭。具有某些特定表徵的個體可能 在某些環境下較其他個體容易在生存競爭中獲勝,即是適應環境者。
- 4. 適者生存(Survival of the fittest): 適應環境者更有可能生存下來,並繁殖後代。

- 5. 遺傳(Heredity):獲勝個體的有利性狀和表徵會通過遺傳傳給後代,從而在種群中逐漸積累, 導致物種的進化。
- 6. 適應(Adaptation): 隨著時間的推移,物種會根據環境變化進化出更適應環境的性狀和表徵。 這種適應可導致物種的形成和變異。

#### 二、 人擇(Artificial selection)

指人類針對特定性狀進行育種,使這些性狀的表現逐漸強化,而人們不需要的性狀則可能逐漸消匿 的過程。

#### 三、 性擇 (Sexual selection)

- 1. 性別二型性(Sexual dimorphism):又譯兩性異形。指生物的雌、雄個體有與生殖沒有直接關係的特徵(第二性徵)的差異,如體型、顏色、用作求偶或打鬥的身體器官。
- 2. 性擇:用於解釋同一性別的個體(通常是雄性)對交配機會的競爭如何促進性狀的演化。同一物種的兩個性別之間,通常有至少一個性別必須競爭取得有限的交配機會。由於個體間存在可遺傳的差異,造成有的個體在競爭中較為成功,此較成功的個體將此差異給後代,便造成性擇演化。通常雌性在生殖過程中投資較多,因此對交配對象較挑剔,所以性擇是作用在雄性的性狀上,但在性別角色相反的海馬等海龍科魚類上,則是作用在雌性。
- (一) 共同祖先、親緣關係樹與輻射演化
- 1. 共同祖先:所有生物具有共同祖先,後經天擇的過程演化成後代物種。
- 2. 親緣關係樹:將物種的親緣關係繪製為一棵樹,其基部就是共同祖先,末端即是衍生出來的後代物種。將親緣關係樹在某一分支處翻轉並不影響親緣關係。達爾文手稿中,T型分支為現存物種,I型分支為滅絕物種。
- 3. 輻射演化(Adaptive radiation):指一群生物從共同祖先開始,在相對較短的地質時間內迅速分化成多個新物種的過程。這些新物種適應了不同的生態位和環境條件。通常發生在以下情況:
- (1) 新環境的開放:例如,當一個物種進入一個新的生態區域,這裡的生態位尚未被占據。
- (2) 進化創新:當一個物種演化出新的特徵或能力,使其能夠利用之前未能利用的資源或環境。
- (3) 競爭壓力的減少:例如,由於大規模滅絕事件的發生,使得競爭對手減少,留下許多空閒的生 態位。

#### 四、 由來

1. 查爾斯·達爾文(Charles Darwin)與阿爾弗雷德·華萊士(Alfred Russel Wallace):演化論的共同創立者。他們分別獨立提出了自然選擇的概念。

- 2. 達爾文觀察加拉巴哥群島達爾文雀(Darwin's finches):達爾文在 1831-1836 年乘坐英國小獵犬號進行環球航行,途經南美洲再到加拉巴哥群島,對生物進行了詳細觀察。他注意到群島上不同島嶼的雀鳥(後來稱為達爾文雀)在喙的形態上存在顯著差異,這些差異與它們的食物來源有關,例如食蟲者較食種子者喙長。達爾文原本以為該等雀鳥屬不同科,後經鳥類學家鑑定為同科,達爾文推論這些雀鳥是由可能來自南美洲大陸的共同祖先經演化而來。
- 3. 達爾文觀察家鴿提出人擇:達爾文飼養並觀察了家鴿,注意到家鴿個體間有不同表徵,人類可 以通過選擇性繁殖培育出具有特定表徵的鴿子,提出人擇。
- 4. 達爾文觀察孔雀尾羽提出性擇:達爾文觀察了孔雀尾羽,注意到尾羽不利於適應環境,故提出性擇。
- 5. 達爾文受萊爾地質學原理的啟發:達爾文受查爾斯·萊爾(Charles Lyell)的《地質學原理》一書啟發,該書主張地球的地質變化是通過長時間內的漸進過程實現的。
- 6. 達爾文受拉馬克演化理論啟發:拉馬克提出有系統的演化理論,啟發達爾文的天擇說。
- 7. 達爾文受馬爾薩斯人口論的啟發:托馬斯·馬爾薩斯(Thomas Malthus)《人口論》提出人口增長速度快於食物供應,子代數量可能超過環境負載力,導致生存競爭。達爾文受之啟發。
- 8. 華萊士觀察南美洲與東南亞甲蟲:華萊士在南美洲與東南亞觀察甲蟲,注意到兩地區距離愈接 近,物種組成愈相似,發展出對物種起源的看法。
- 9. 華萊士線(Wallace Line):阿爾弗雷德·華萊士在東南亞地區進行研究時,觀察到生物分布的顯著差異,並提出了華萊士線(Wallace Line),該線將東南亞分為兩個區域,分別代表亞洲和澳大利亞的生物區系。
- 10. 林奈學會發表:1858 年,華萊士去信達爾文,發現兩人想法一致。同年,兩人在林奈學會共 同發表了自然選擇理論的論文。
- 11. 物種起源:1859 年,達爾文發表了《物種起源》(On the Origin of Species)一書,其中詳細闡述了自然選擇理論(天擇說),認為生物通過自然選擇適應環境,優勢特徵逐漸累積,導致物種演化。

## 第六節 中性演化理論

- 1. 又稱分子演化的中性理論(Neutral theory of molecular evolution)。日本遺傳學家木村資生在 1968 年提出。
- 2. 這個理論認為在分子遺傳學層次上,基因變化大多數是中性突變,對生物個體的生殖與生存既 沒有好處也沒有壞處,不受自然選擇影響,而存在遺傳漂變。中性突變指突然變異產生的遺傳 物質和原本的遺傳物質之間沒有適應性差異。
- 3. 現今的演化生物學家認為,自然選擇理論與中性理論是能夠並立且互補的。

## 第七節 現代綜合進化論 (Modern Synthmesis)

20 世紀中期發展,將達爾文的自然選擇演化理論與孟德爾遺傳學相結合,形成了現代演化生物學的 基礎。

1. 基因突變:基因突變是遺傳變異的根本來源。

2. 遺傳重組:通過有性生殖,基因重組產生新的遺傳組合。

3. 自然選擇:自然選擇是適應性變化的主要驅動力。

4. 遺傳漂變(Genetic drift):小群體中,基因頻率可能隨機變動,導致遺傳漂變。

5. 物種形成:新物種形成通常涉及隔離機制,導致種群分化。

## 第八節 演化的證據

生物演化的證據可以用來驗證演化學者提出生物具有共同祖先的理論,並釐清生物間的親緣關係。

#### 一、 化石證據

化石指古代生物遺體或活動留下來的痕跡,其中前者指生物化石,後者指生痕化石。提供了關於古代生命形式的直接證據,顯示了生物隨時間變化的過程。例如,始祖鳥(Archaeopteryx)顯示了從恐龍到現代鳥類的過渡特徵;魚石螈(Tiktaalik)顯示了從魚到四足動物的過渡。

#### 二、 比較解剖學證據

比較不同物種的解剖結構可以揭示它們之間的演化關係。

- 1. 同源構造 (Homologous Structures):指不同物種的結構,儘管在形態和功能上可能不同,但在演化上具有共同的祖先。這些結構在胚胎發育中起源於相同的組織。例如:哺乳動物的前肢(如人的手臂、蝙蝠的翅膀、鯨魚的鰭)都是同源構造,因為它們在骨骼結構上有相似之處,顯示它們具有共同的祖先。
- 2. 同功構造(Analogous Structures):指不同物種的結構,儘管在功能上相似,但在演化上沒有共同的祖先。這些結構通常是由於相似的環境壓力和自然選擇,導致不同物種獨立地演化出相似的功能。例如:蝙蝠的翅膀和昆蟲的翅膀是同功構造,因為它們都用於飛行,但在結構和演化來源上完全不同。
- 3. 痕跡構造(Vestigial Structures):指在現代生物體中已經退化或失去原來功能的結構,這些結構在其祖先中是具有功能的。例如:人類的闌尾,因為它在現代人類中並沒有明顯的功能,但在草食性祖先中可能有助於消化纖維;鯨魚的骨盆和腿骨遺跡顯示出鯨魚的陸地祖先。

#### 三、 胚胎學證據

胚胎學研究生物從受精卵到成體(有性能力)的發育過程,可以發現它們之間的演化聯繫。例如: 不同脊椎動物的胚胎在早期階段顯示出相似的特徵,例如魚類、鳥類和哺乳動物的胚胎都有咽囊和 尾,其中魚類的咽囊發育為鰓,人類則發育為咽喉。

#### 四、 分子生物學證據

通過比較不同物種的 DNA 和蛋白質胺基酸序列,可以揭示它們之間的親緣關係。例如:人類與黑猩猩的 DNA 序列相似度超過 98%,表明它們有共同的祖先;粒線體 DNA 的變異用於追溯人類的母系血統;人類與恆河猴的血紅素胺基酸序列差異僅 8 個,與八目鰻相差 125 個,故人與恆河猴親緣關係較近。

#### 五、 生物地理學證據

- 1. 生物地理學主要研究物種在地理分布上的範圍、模式與原因,可以提供演化證據。
- 2. 種緣中心:某些類群生物的祖先最早出現的地區,如達爾文雀的種源中心為南美洲。
- 3. 例如:達爾文雀顯示了在不同加拉巴哥群島上不同物種的適應輻射;澳大利亞的有袋類哺乳動物與世界其他地方的胎盤(由母體子宮內膜與胎兒部分組織構成,內有微血管,使胎兒可與母親交換氣體與獲得養分)類哺乳動物分化,科學家推測有袋類可能起源於中生代盤古大陸今亞洲與北美洲處,後其他大洲的有袋類受後來出現的胎盤類競爭而絕大部分滅絕,僅澳洲與其他大洲隔離未受到胎盤類競爭。

## 第九節 林奈之後的分類系統

## 一、 恩斯特·海克爾(Ernst Haeckel)的三界說

19 世紀後,科學家利用光學顯微鏡發現許多微小的單細胞生物。海克爾是德國生物學家和哲學家,他在 1866 年提出了三界說,將生物界分為多細胞異營生物的動物界(Animalia)、多細胞自營生物的植物界(Plantae)和單細胞真核生物的原生生物界(Protista)。他首次提出了原生生物界這一概念。

## 二、 埃德·查頓(Édouard Chatton)的四界說先驅

20 世紀,電影顯微鏡的發明與細胞生物學的進展使科學家發現沒有細胞核的原核生物。查頓是法國生物學家,他在 1925 年提出將生物分為原核生物和真核生物的概念。

## 三、 赫伯特·科普蘭 (Herbert F. Copeland) 的四界說

科普蘭是美國生物學家,他在 1956 年提出了四界說,將生物分為原核生物界(Monera)、原生生物界(Protista)、植物界(Plantae)和動物界(Animalia)。

#### 四、 羅伯特·懷塔克 (Robert Whittaker) 的五界說

懷塔克是美國生物學家,發現真菌營養方式和細胞壁成分明顯與植物不同,而在 1969 年提出五界 說,將生物分為真菌界 (Fungi)、植物界 (Plantae)、動物界 (Animalia)、原核生物界 (Monera) 和原生生物界 (Protista)。

#### 五、 卡爾·渥易斯 (Carl Woese) 的六界說

渥易斯是美國科學家,他在 1977 年提出六界說。基於分子生物學特別是 16S rRNA 序列的差異,將原核生物分成真細菌界(Bacteria)和古菌界(Archaea),加上真核生物原有的四界共六界。

#### 六、 湯瑪斯·卡弗利爾-史密斯 (Thomas Cavalier-Smith) 的六界說

史密斯是英國生物學家,他在 1981 年提出了六界說,將生物分為細菌界(Bacteria)、古菌界(Archaea)、原生生物界(Protozoa)、真菌界(Fungi)、植物界(Plantae)、動物界(Animalia)。其中原生生物界從懷塔克五界系統的僅有單細胞生物變成包含單細胞和簡單多細胞真核生物。

#### 七、 卡爾·渥易斯 (Carl Woese) 的三域系統

1990 年,渥易斯比對動物、植物與真菌的 RNA 序列後,發現此三類生物均源自特定類群的原生生物,因此合併上述四類為真核生物。經由 rRNA 序列比對,他發現古菌與真核生物的親緣關係較與真細菌近,因此將六界生物分別歸類為細菌域(Bacteria)、古菌域(Archaea)和真核生物域(Eukarya)。真細菌和古菌隨同屬原核生物,但細胞成分不同,真細菌如藍綠菌、大腸桿菌等,細胞壁主要成分為肽聚醣,而古菌則否,甚至沒有細胞壁。許多古菌如甲烷菌、極端嗜鹽菌與極端嗜熱菌等生活在極端環境中。

## 第十節 分支系統學(Cladistics)

早期分類學者多以主觀認定的型態作為分類依據,例如林奈。但其所根據的特徵可能不是共祖或衍徵,而是同功構造,因此無法表現生物之間實際的演化關係。現代分支系統學受到演化論的影響,基於進化關係進行分類,強調生物的共同祖先和演化支系,由威利·亨尼希(Willi Hennig)在 20世紀中期提出,並且在現代生物分類學中得到了廣泛應用。具有共同祖先的物種歸為同一類是親緣關係重建的原則,許多學者並主張生物分類均應為單系群。

#### 一、 單系群、並系群與多系群

- 1. 單系群 (Monophyletic Group): 單系群是指由一個共同祖先及其所有後代組成的一個演化支系。這一分類單元反映了真實的進化關係。例如,哺乳綱。
- 2. 並系群(Paraphyletic Group):並系群是指由一個共同祖先及其部分後代組成的一個演化支系。這一分類單元不包括該祖先的所有後代,因此不完全反映真實的進化關係。例如,爬行動物如果不包括鳥類的話,就構成一個並系群。

3. 多系群(Polyphyletic Group):多系群是指由不具有共同最近祖先的生物組成的一個分類單元。這一分類單元通常是基於相似的形態或功能特徵,而不是共同的祖先。例如,如果將蝙蝠和鳥類歸為一類,這就是一個多系群,因為它們的飛行能力是獨立進化的。

#### 二、 祖徵與衍徵

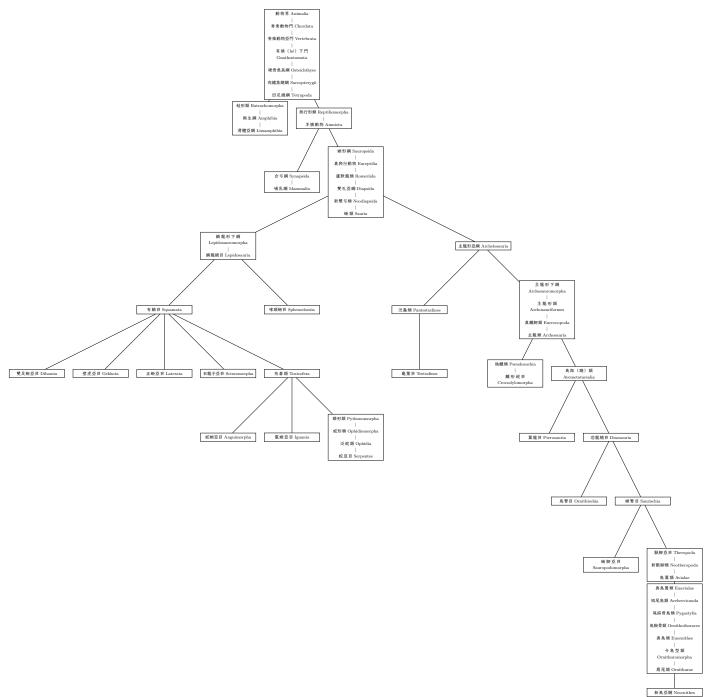
祖徵和衍徵用於描述生物的特徵或特徵集合在演化過程中的變化和分佈,有助於重建親緣關係。

- 1. 祖徵(Plesiomorphy):祖徵指的是一個特徵或特徵集合,這些特徵存在於物種的祖先中,並且在這些物種的演化分支中普遍存在。換句話說,祖徵是指由一個共同祖先繼承的原始特徵,它並沒有在後代中發生重要的改變或演化。例如,脊椎動物的脊柱是一個祖徵,因為它存在於所有脊椎動物的共同祖先中。
- 2. 衍徵(Apomorphy): 衍徵指的是在演化過程中出現的新特徵或特徵集合,這些特徵是由共同祖先傳遞給其後代的衍生性狀。換句話說,衍徵是進化的新獲得特徵,它反映了物種或群體在演化過程中的特化或變化。例如,鳥羽類的羽毛是一個衍徵,因為它是鳥羽類特有的特徵,與其共同祖先和其他動物的祖徵不同。

#### 三、 四足總綱(Tetrapoda)親緣關係的重建

- (一) 傳統分類學名稱定義
- 1. 爬行動物/爬蟲類/爬蟲綱(Reptilia): 指不包括鳥類和哺乳類在內的所有羊膜動物,因此屬於一個並系群。
- 2. 羊膜動物 Amniota:指具有羊膜的四足總綱動物,因此屬於一個單系群。羊膜,指因為在陸地生活,胚胎非如魚類、兩生類直接接觸外界有水的環境,故演化出以羊膜包裹胚胎使之在羊水中發育。
- 3. 哺乳綱 Mammalia:所有具有毛髮和乳腺作為共衍徵的物種的最近共同祖先,與其所有後代。
- 4. 兩生類/兩棲類/兩生動物/兩棲動物/兩生綱/兩棲綱 Amphibia: 指不包括羊膜動物在內的所有四足總綱生物,因此屬於一個並系群。
- 5. 龜鱉目 Testudines:所有現存龜鱉的最近共同祖先,與其所有後代。
- 6. 蜥蜴亞目 Lacertilia:有鱗目 Squamata 除了蛇亞目 Serpentes 的物種。
- 7. 蛇亞目 Serpentes:所有現存蛇類的最近共同祖先,與其所有後代嗎。
- 8. 非鳥恐龍:現今定義之恐龍總目除了新鳥亞綱。
- (二) 現代分類學名稱定義
- 1. 羊膜動物 Amniota:與傳統分類學相同。
- 2. 兩生綱/兩棲綱 Amphibia: 指四足總綱蛙形類的一支,因此屬於一個單系群。

- 3. 滑體亞綱 Lissamphibia:所有現存兩生類的最近共同祖先,與其所有後代。
- 4. 哺乳網 Mammalia:與傳統分類學相同。
- 5. 鳥羽類 Avifilopluma:有羽毛的物種。是鳥綱 Aves 的一種定義。
- 烏跖(蹠)類 Avemetatarsalia:主龍類中,所有親緣關係與鳥類較近、與鱷魚較遠的物種。
  是鳥綱的一種定義。
- 7. 鳥翼類 Avialae:恐龍總目中,擁有布滿羽毛的翅膀作為共衍徵,並可將翅膀用於拍打飛行的所有物種的最近共同祖先,與其所有後代。是鳥綱的一種定義。
- 8. 新鳥亞綱 Neornithes: 所有現存鳥類的最近共同祖先,與其所有後代。是鳥綱的一種定義。
- 9. 鱷形超目 Crocodylomorpha:所有現存鱷魚的最近共同祖先,與其所有後代。
- 10. 龜鱉目 Testudines:與傳統分類學相同。
- 11. 泛龜類 Pantestudines:主龍形亞綱中,與海龜的關係比與鱷魚和鳥類的關係更近的物種。
- 12. 蛇亞目 Serpentes:與傳統分類學相同。
- 13. 恐龍總目 Dinosauria: 鳥跖類的一支。
- (三) 傳統分類到現代分類的變化
- 1. 將羊膜動物與兩生綱分開古今並無不同,儘管兩者的兩生綱定義略有不同。
- 2. 羊膜動物中,哺乳類與鳥類都是內溫動物(恆溫動物、溫血動物),會以身體代謝產生熱能來調節體溫,爬蟲類則為外溫動物(變溫動物、冷血動物)。因此傳統分類學者以為鳥類與哺乳類的親緣關係較爬蟲類近。
- 傳統分類學者以為爬蟲類不具羽毛,實則部分恐龍也具有羽毛。
- 4. 19 世紀德國發現始祖鳥化石,同時具有鳥類與爬蟲類特徵,各地亦接續發現有羽恐龍化石,例如中華龍鳥,顯示鳥類與恐龍的親緣關係較哺乳類近。
- 分子生物學顯示鳥類與爬蟲類的親緣關係較與哺乳類近。
- 6. 依照親緣關係重建的四足總綱現代分支系統學分類應如次頁樹狀圖:



四足總綱現代分支系統學分類樹狀圖

## 第十一節 生物與環境交互作用的歷程

- 1. 最古老的化石是約 35 億年前的單細胞原核生物。
- 2. 太古代時,地球氧氣濃度非常低,厭氧菌興盛,生物多為異營。
- 3. 隨著行光合作用的藍綠菌出現,大氣氧濃度在約 24 億年前開始增加,使厭氧菌生存範圍減少。
- 4. 古生代石炭紀陸域植物繁盛,有許多體型巨大的昆蟲,如翼展 75 公分的巨脈蜻蜓。科學家提出假說認為當時陸域植物繁盛使大氣氧濃度達約 35%,較利於巨大昆蟲生存,因為昆蟲體型大小受到氣體交換效率(呼吸效率)的限制,體積愈大,可進行氣體交換的表面積相對於其體積就愈小。
- 5. 中生代出現恐龍、哺乳動物。
- 6. 中生代末恐龍大滅絕,僅留下鳥類。
- 7. 新生代是開花植物與哺乳類優勢的時代。
- 8. 約 20 萬年前智人出現,改變環境。