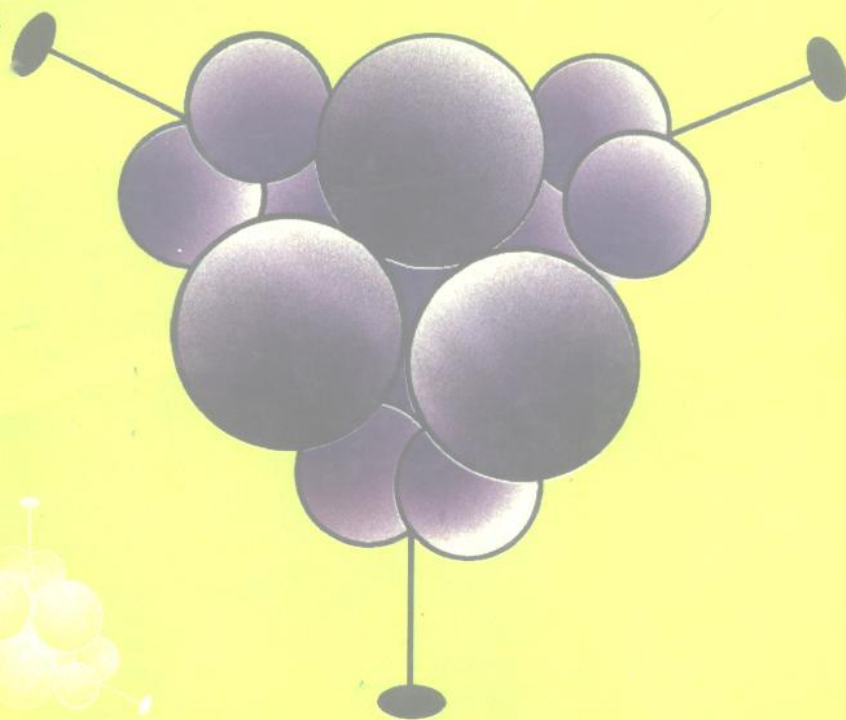


应用酶学导论

Essentials
of Applied
Enzymology

禹邦超
刘德立
编著



应用酶作为催化剂和作为基因表达的标志物,是构成应用酶学体系的两个主导面。全书分 13 章,

前 6 章以叙述酶分子的结构、合成、分泌、组织细胞定位、动力学和热力学等基础知识为主;后 7 章着重介绍酶

在各方面的应用原理,包括酶分析法、酶的生产、分离纯化、固定化、酶工程、工具酶和同工酶技

术等。可供生物类理工农医各专业的大学、研究生及专业技术人员、研究开发者参考。

应用酶学导论

禹邦超 编著
刘德立

华中师范大学出版社

内 容 简 介

应用酶作为催化剂和作为基因表达的标志物,是构成应用酶学体系的两个主导面。全书分13章,前6章以叙述酶分子结构、合成、分泌、组织细胞定位、动力学和热力学等基础知识为主;后7章着重介绍酶在各方面的应用原理,包括酶分析法、酶的生产、分离纯化、固定化、酶工程、工具酶和同工酶技术等。可供生物类理工农医各专业的大学生、研究生及专业技术人员、研究开发者参考。

(鄂)新登字 11 号

图书在版编目(CIP)数据

应用酶学导论 /禹邦超 刘德立编著

—武汉:华中师范大学出版社,1995.11.

ISBN 7-5622-1415-8

I. 应…

II. 禹…刘…

III. 酶学-大学-教材

IV. Q 55

应 用 酶 学 导 论

© 禹邦超 刘德立 编著

华中师范大学出版社出版发行

(武昌桂子山 邮编:430070)

新华书店湖北发行所经销

黄冈日报印刷厂印刷

责任编辑:曾太贵

封面设计:甘 英

责任校对:李桂玲

开本:787×1092 1/16

印张:21 字数:420千字

版次:1994年12月第1版

1995年11月第1次印刷

ISBN 7-5622-1415-8/Q·19

印数:1—3000

定价:19.80元

本书如有印装质量问题,可向承印厂调换。

前 言

人类应用酶的实践活动,历史悠久。随着对酶的认识的深化,形成了专门研究酶的学科,即酶学。现代酶学已成为生命科学最重要的基础理论的组成部分。总结酶理论研究的教材和专著较多。本世纪70年代以来,酶工程已独树一帜,成为研究总结开发酶的应用为主要对象的技术学科,也是生物工程的重要组成部分。因而,有人认为酶工程就是应用酶学。酶工程是将酶作为高效而专一的催化剂来研究的。毫无疑问,这是酶的应用的主导面。

酶,具有蛋白质属性的酶,不仅是极其有用的催化剂,而且是极其便于检测的基因表达产物。酶组织化学、诊断酶学和同工酶学对酶的研究,日益注重于利用它的后一特点。近十年来生物热激应答中的酶学研究,尤其如此。我们认为,这些都是酶的应用性研究的对象。酶学方法辐射面之广,也大大超越了酶工程的范畴。因此,应用酶学是比酶工程概念更广的酶的应用知识范畴。本书的构思,发端于此,并定名为《应用酶学导论》,实为抛砖引玉之作。

本书主要线索是:在讲述引论、酶分子的功能性结构的基本知识、酶的生物合成的调节和酶的分泌、酶在生物体的分布和酶组织化学原理、酶的物理化学性质、酶的抑制与激活等六章时,以叙述基本原理为主。从第七章起,分别讲述酶分析法、酶制剂的生产、酶的分离纯化和结晶、酶的固定化、酶工程、工具酶、和同工酶分析技术等。主要是酶的实际应用方面的技术。前六章为后续各章提供必要的基础知识;后七章的内容既有相对的独立性,也有其内在联系。

本书是在1987年禹邦超编写的同名讲义基础上,逐年修改充实而成。编撰过程,得到了武汉大学朱汝璠教授、华中师范大学梅尚筠教授、华中农业大学王辉教授的指导和鼓励,审阅过讲义的部分内容。在书稿推荐出版时,武汉病毒所罗孝扬研究员亦对书稿进行了评审。书稿付梓前,武汉大学博士导师、湖北省生物工程学会理事长齐义鹏教授,百忙中乐于为本书作序。修改定稿过程中,得到许多同事和学生的协助。作者对此一并表示衷心谢忱。

由于编著者水平所限,书稿虽经反复修改,缺陷或错误仍在所难免,切盼读者批评指正。

作 者

1994年3月

序

由于我曾经有过一段酶学研究历史,受作者错爱,特邀为其大作谱序。谱序并非易事,特别是对我这个挂笔多年的人而言,事更不易。

酶蛋白分子作为一种生物催化剂,在数千年前于酿酒发酵中就得到应用。可见,酶与人们的生产和生活实践息息相关,导致酶学成为一门应用性很强的科学。无怪曾经有人提出,现代化=电子学+酶学。这种观点虽然未免失之偏颇,但也从一个侧面说明了酶的重要。

人类社会和科学文明的进步遵循着一种螺旋式的向上昂长规律。我们的祖先在自由王国里不自觉地应用酶,开拓了酶学研究的先导,以后才有对酶本质、反应规律、催化机制的认识。酶的理论研究推动了酶的应用,使得人们能在必然王国里自觉地应用酶。在科学蓬勃发展的今天,酶学理论也向前发展了。酶学与化学、生物催化剂与无机催化剂天生就有不解之缘,于是化学家在酶分子里找出路,模拟酶应运而生;分子生物学家在酶的应用中找题目,于是以酶为主要对象的蛋白质工程(即蛋白质的定点突变)得以问世。这类应用基础研究使酶的应用发展到了一个新的高峰。

酶学研究方兴未艾,酶学论著浩如烟海,酶的应用彼彼皆是,可是在众多的酶学著作中却没有一部名之曰“应用酶学”。作者敢为天下先,作前人之所不作,想前人之所不想,率先提出应用酶学的概念,并把一个早已存在的现实差异“酶的应用”和“应用酶学”进行学术的概括、综合和规范。无疑作者们作了很好的尝试。他们把涉及酶技术和方法的实际应用和原理称之为“应用酶学”,这就把应用酶学从酶的广泛应用中抽提、结晶出来了。应用酶学源于酶的应用,高于酶的应用,它不是酶应用技术方法的简单堆砌,而是集酶应用技术和原理之大成,这是作者对酶学的贡献。

纵观全书十三章,可见内容之丰富,涉猎之广泛,取材之新颖,文字之流畅均十分突出。理论不是抽象的理论,应用不是盲目的应用,它教学生知其然,也知其所以然。禹邦超等人积数十年酶学教学研究之经验,博览群书,批阅数载,终成大作,可喜可贺。

本书有特点,有个性,与其他酶学著作不雷同。然而,我也不揣冒昧,斗胆进言,本书既是第一次可喜的尝试,就有待在第二版时进一步系统编排,剔除某些纯理论节段,充实酶的现代应用知识。不要忘了作者的主导思想:应用酶学。

最后,我相信本书定会博得广大学生和酶学科技工作者的喜爱。如果有人计划开展酶的应用与开发方面的项目,问我该阅读什么书,我会毫无保留的推荐,请读“应用酶学导论”。

武汉大学病毒研究所

齐义鹏

1994年12月

05784

目 录

第一章 引论	1
1.1 酶的概念	1
1.2 酶的催化特性	2
1.2.1 酶催化效率高	2
1.2.2 酶催化专一性强	2
1.2.3 酶对环境极敏感	2
1.2.4 酶在机体内受到严格的调控	2
1.3 酶的分类和命名	2
1.3.1 酶的国际分类命名系统	2
1.3.2 其它习惯归类命名法	5
1.4 酶的应用与应用酶学	6
1.4.1 酶的应用概说	6
1.4.2 酶学在几个应用领域的发展	7
1.4.3 应用酶学概念的提出	9
主要参考文献	10
第二章 酶催化作用的结构基础	11
2.1 酶分子结构概貌	11
2.1.1 酶蛋白的结构特征	11
2.1.2 酶分子的功能部位	15
2.1.3 酶分子氨基酸残基的功能类型	16
2.2 酶的活性部位	17
2.2.1 酶活性部位化学结构的鉴定	18
2.2.2 催化部位与底物结合部位	21
2.2.3 活性部位的重要残基或基团	23
2.2.4 酶活性部位区域的一级结构	24
2.2.5 几种氨基酸残基在酶活性部位的作用	24
2.3 酶的辅因子	26
2.3.1 辅酶和辅基	27
2.3.2 金属辅因子	35
2.4 酶分子的结构残基和非贡献残基	37
2.4.1 结构残基和别构部位	37
2.4.2 别构部位与活性部位的区别和联系	39
2.4.3 非贡献残基在酶分子中的作用	42
主要参考文献	45
第三章 酶生物合成的调节·酶的分泌	46
3.1 概述	46

3.1.1 酶合成调节与酶的生产	46
3.1.2 酶的分泌与酶的生产	46
3.1.3 不同生物细胞中蛋白质合成的特点	48
3.2 酶合成的调节	50
3.2.1 细胞增殖周期与酶的合成	50
3.2.2 酶的诱导和阻遏	51
3.2.3 营养源对酶合成的调节作用	55
3.2.4 RNA 聚合酶与转录调控的关系	58
3.2.5 转译的调节	58
3.3 酶的分泌	60
3.3.1 蛋白质分泌的假说	60
3.3.2 跨膜运送的模型	61
3.3.3 信号肽及跨膜信息	61
3.3.4 同转译分泌和转译后分泌	62
3.3.5 真菌细胞的蛋白质分泌途径	63
3.3.6 革兰氏阴性细菌酶分泌问题的实际考虑	64
主要参考文献	65
第四章 酶在生物体的分布及酶组织化学原理	67
4.1 酶在生物体的分布	67
4.1.1 人和高等动物的酶分布	67
4.1.2 植物酶分布的某些特点	70
4.1.3 细胞亚微结构中酶的分布	73
4.2 酶组织化学的基本概念	76
4.2.1 酶组织化学的基本步骤	77
4.2.2 酶的真反应和假反应	79
4.2.3 酶组织化学必备的条件	79
4.3 酶组织化学证明法的一般原理	79
4.3.1 金属-金属盐法	80
4.3.2 偶联偶氮色素法(偶氮色素法)	81
4.3.3 色素形成法	82
4.3.4 色素底物法和色素染色法	83
4.3.5 标记底物法	84
4.3.6 底物薄膜法	84
4.3.7 底物荧光法	84
4.3.8 偏光显微镜法	84
4.3.9 免疫荧光法	84
4.3.10 酶标抗体法	85
4.3.11 合成法	86
4.3.12 钡黑法	86
主要参考文献	87

第五章 应用酶学中的物理化学原理	88
5.1 酶反应的基础动力学	88
5.1.1 应用酶学中酶动力学的研究对象	88
5.1.2 单底物反应动力学	89
5.1.3 双底物反应动力学	94
5.1.4 多底物反应动力学	97
5.2 酶的热力学基础和酶的热稳定性	97
5.2.1 酶催化反应的热力学性质	97
5.2.2 酶的热稳定性	100
5.2.3 酶促反应的“最适”温度	104
5.3 pH 值、压力和非水介质对酶促反应的影响	104
5.3.1 pH 值影响的一般表征	104
5.3.2 pH 对酶、酶-底物复合物的影响	106
5.3.3 pH 通过对底物离解作用的影响而影响酶反应速度	109
5.3.4 压力对酶促反应的影响	110
5.3.5 酶在非水介质中的反应	111
5.4 氧化还原与酶作用	112
5.4.1 氧化还原的概念	112
5.4.2 氧化还原电位	112
5.4.3 氧化还原与酶作用	114
5.4.4 金属酶类	115
主要参考文献	122
第六章 酶的抑制与激活	123
6.1 酶抑制和激活作用的分类	123
6.1.1 普通抑制与激活	123
6.1.2 底物或产物抑制与激活	124
6.1.3 别构抑制与激活	124
6.1.4 不可逆与可逆效应的区别	124
6.2 普通可逆抑制与激活作用动力学	125
6.2.1 竞争性抑制与激活	125
6.2.2 非竞争性抑制与激活	128
6.2.3 反竞争性抑制和混和抑制	129
6.3 底物抑制与产物抑制	132
6.3.1 底物抑制	132
6.3.2 产物抑制	133
6.4 别构抑制和别构激活	134
6.4.1 别构抑制和别构激活现象	134
6.4.2 别构酶的动力学性质	135
6.4.3 解释别构效应的两个模型要点	139
6.5 酶激活剂和抑制剂	142

6.5.1 酶激活剂及其应用	142
6.5.2 酶抑制剂及其应用	147
主要参考文献	153
第七章 酶分析法	155
7.1 酶分析法的一般概念	155
7.1.1 酶分析法的特征	155
7.1.2 酶分析法的意义	156
7.2 酶活力的测定	156
7.2.1 酶活力单位和反应初速度	156
7.2.2 反应条件的确定	158
7.2.3 测定方法	160
7.3 酶法分析	165
7.3.1 单酶反应定量法	165
7.3.2 偶联酶反应定量法	169
7.4 酶循环分析法	172
7.5 固定化酶在酶分析中的应用	174
7.5.1 酶(膜)电极	175
7.5.2 酶柱(管)感应分析器	176
主要参考文献	177
第八章 酶制剂的生产	178
8.1 概述	178
8.2 微生物酶的发酵生产	178
8.2.1 酶生产菌	178
8.2.2 微生物酶制剂生产工艺流程	180
8.2.3 生产菌种子制备	180
8.2.4 发酵方法	182
8.2.5 发酵条件	183
8.2.6 发酵生产设备概要	186
8.3 动植物原料酶的生产和组织培养	190
8.3.1 原料选取	190
8.3.2 取材的时宜	190
8.3.3 组织(细胞)培养法生产酶制剂的前景	191
8.4 酶的回收与成型	192
8.4.1 酶回收工艺流程设计原则	192
8.4.2 细胞破碎和酶液收集	192
8.4.3 净化处理	192
8.4.4 浓缩	193
8.4.5 分离和纯化	193
8.4.6 酶的剂型与保存	194
8.5 酶制剂生产实例	195

8.5.1 淀粉酶制剂的生产	195
8.5.2 菠萝蛋白酶生产工艺	197
主要参考文献	198
第九章 酶分离提纯和结晶的原理	199
9.1 酶分离提纯的一般程序	199
9.1.1 材料选择及其前处理	199
9.1.2 粗分级	201
✓9.1.3 液-液双水相萃取技术	203
9.1.4 细分级	206
9.2 酶分离纯化过程常用的几项技术	207
9.2.1 离心技术	207
9.2.2 吸附柱色谱法	209
9.2.3 离子交换色谱法	210
9.2.4 凝胶过滤色谱法	213
9.2.5 亲和色谱法	217
9.2.6 其它色谱法	219
9.2.7 电泳法	219
9.2.8 聚焦色谱法	221
9.2.9 膜分离技术	222
9.2.10 酶的结晶	227
9.3 酶的纯度鉴定及酶的保存	228
9.3.1 酶的纯度鉴定	228
9.3.2 酶的保存	229
主要参考文献	231
✓ 第十章 固定化酶	233
10.1 概述	233
10.1.1 固定化酶的涵义	233
10.1.2 固定化酶的优点与缺点	233
10.1.3 研究固定化酶的理论意义	234
10.2 固定化酶的制备	235
10.2.1 固定化酶制备的一般原则	235
10.2.2 酶的固定化方法	235
10.2.3 辅酶及偶联酶系的固定化	242
10.2.4 固定化多酶反应系统	243
10.3 固定化酶的性质	244
10.3.1 固定化对反应系统的影响	244
10.3.2 固定化酶的动力学性质	245
10.3.3 固定化酶反应条件的变化	247
10.3.4 固定化酶的稳定性	248
10.4 固定化细胞和固定化细胞器	250

10.4.1	细胞固定化方法	250
10.4.2	固定化对细胞生命活动的影响	251
10.4.3	固定化细胞器	251
10.5	酶反应器和固定化酶(细胞)的应用	252
10.5.1	酶反应器	252
10.5.2	固定化酶(细胞)的应用	254
	主要参考文献	258
第十一章	酶工程	260
11.1	基本概念	260
11.2	化学酶工程	260
11.2.1	自然酶的开发应用	260
11.2.2	酶的化学修饰	261
11.2.3	酶的固定化	263
11.2.4	人工酶的研制	263
11.3	生物酶工程	264
11.3.1	酶基因的克隆和表达	264
11.3.2	酶基因的遗传修饰	265
11.3.3	酶的遗传设计	272
11.4	酶工程的一些新成就及新兴研究领域	273
	主要参考文献	274
第十二章	工具酶	276
12.1	概述	276
12.2	基因工程中的工具酶	276
12.2.1	限制性核酸内切酶	276
12.2.2	DNA 聚合酶	282
12.2.3	连接酶	283
12.2.4	用于基因工程的其它酶类	284
12.3	医药用工具酶	285
12.3.1	酶的诊断——血清酶	285
12.3.2	诊断用酶	291
12.3.3	治疗用酶	293
12.4	多肽链和糖链顺序分析用工具酶	296
12.4.1	多肽链氨基酸顺序分析用工具酶	296
12.4.2	糖链顺序分析用工具酶	297
	主要参考文献	299
第十三章	同工酶分析技术	301
13.1	概述	301
13.1.1	同工酶的发现和应用	301
13.1.2	酶的多种形式和同工酶	301
13.1.3	同工酶的分类	302

13.1.4 同工酶的命名·····	303
13.2 同工酶的分离和活性检测·····	304
13.2.1 醋酸纤维素薄膜电泳法·····	304
13.2.2 淀粉凝胶电泳法·····	305
13.2.3 聚丙烯酰胺凝胶电泳法·····	305
13.2.4 薄层等电聚焦电泳·····	307
13.3 同工酶的鉴定·····	307
13.3.1 酶的表面多样性鉴定·····	307
13.3.2 专一性相近的酶的多种形式鉴定·····	309
13.3.3 同工酶类型鉴定·····	310
13.4 酶谱分析中的几项新技术·····	316
13.4.1 电泳酶谱复印技术·····	316
13.4.2 两种酶谱的同时显示·····	317
13.4.3 酶谱带分子量测定·····	317
13.4.4 酶谱的袖珍计算机描绘方法·····	318
主要参考文献·····	318

第一章 引 论

DNA 聚合酶的发现者,继而又因 DNA 分子复制研究成就而获得诺贝尔奖金的阿瑟·科恩伯格(Arthur Kornberg),在一次题为《把生命理解成化学》的演说中,抱怨美国的公共教育体系,没有教会人们懂得生命实际上是一个化学过程。他在回顾了前人在试管中再建糖和脂肪的代谢途径,以及他本人在试管内酶促合成 DNA 的工作之后,快意地说:“我始终不渝地认为,献身于酶的生物化学家,在付出足够的努力之后,总能在试管中重建一切与细胞内相同的代谢途径。”

酶,可以说是一切生命活动的序幕。正是这种物质,决定着机体内一切化学过程的方向;酶,是机体一切化学变化的激动者。酶学,无论从理论上讲或是从应用上讲,都是现代生物学领域的学人不能不涉足的一门学科,也是许多仿生化学家极感兴趣的一门学科。

1.1 酶的概念

人类在实际生活中,早就利用了酶的作用。我们的祖先早在四千多年前就学会酿酒,二千多年前就有了酿醋、制酱的技术及记载。古汉语中,“酶”通“媒”,谷物经过麴的媒介,方可酿出甘酒之意。西方各国到 17 世纪才有关于酶的记载。并把引起酿酒过程物质变化的因素,称为酵素(ferment)。现在西文中较为通用的“enzyme”一词,按希腊文之意,即在“酵母中”,是德国学者库恩(W. Kühne)1878 年最先使用的。现在汉语中将 ferment 和 enzyme 通译为“酶”。

酶是什么?从 19 世纪 40 年代起,就开始探讨这个命题。糖在酵母作用下发酵生成酒精;麦芽提取液将淀粉转化为糊精和糖(K. C. Кирхгоф, 1814);以后又从麦芽汁中用酒精沉淀出这种淀粉糖化酶(diastase)(Payen 和 Persoz, 1833);从胃液中分离出胃蛋白酶(Tshvann, 1836)。酶加快物质转化的许多事实,致使著名化学家柏切里乌斯(Berzelius)在 1835—1837 年间,提出了催化作用的概念。事实上,酶始终是与催化作用不可分割的概念。

19 世纪后半叶,在发酵作用是否必须在活酵母细胞中进行的问题上,发生了微生物学家巴士德(L. Pasteur)和化学家李比西(J. Liebig)之间的争论,直到 1897 年布赫尼(E. Buchner)无意之中证实酵母汁可以完成发酵过程,才结束争论。

20 世纪初,对酶的化学本质的认识,进行了另一场延续 20 年之久的论战。威尔斯塔特(R. Willstätter)做了许多酶的提纯工作,提出了酶是一类吸附在蛋白质载体上的催化剂的假说。而“独臂学者”萨姆纳(J. Sumner)用“全能”的右手,花费了 9 年时间,终于获得了不负载任何其它催化剂的脲酶蛋白质结晶,时值 1926 年。从此确立了酶的化学本质是蛋白质的观点。

半个多世纪过去了,教科书中都把酶定义为生物体内产生的具有催化功能的特殊蛋白质。然而,近 10 年来的研究发现,许多 RNA 分子,亦具备作为催化剂的酶的全部特性,而且最初的发现者切克(T. Cech, 1982),一开始就把具有酶活性的 RNA 称为“ribozyme”,国人对此词的译名各异。酶的概念问题,正在进行新的争鸣。但酶是一类特殊的催化剂,这一点仍是学者们的共识。

1.2 酶的催化特性

催化剂共同的性质是：可以改变化学反应的速度，但不改变反应的方向和反应的平衡点；催化剂在反应前后，组成和质量不改变。酶与一般无机物或低分子有机催化剂相比，有以下特性：

1.2.1 酶催化效率高

酶催化反应的速率，比非催化反应高 $10^8 \sim 10^{20}$ 倍；比一般催化剂高 $10^7 \sim 10^{13}$ 倍。例如， H_2O_2 分解为 H_2O 和 O_2 的反应，用铁离子催化，速率为 $6 \times 10^{-4} \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}(\text{铁}) \cdot \text{秒}^{-1}$ ；用血红蛋白催化，速率为 $6 \times 10^{-1} \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}(\text{血红蛋白}) \cdot \text{秒}^{-1}$ ；用过氧化氢酶催化，速率则为 $6 \times 10^6 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}(\text{酶}) \cdot \text{秒}^{-1}$ 。

1.2.2 酶催化专一性强

一种酶只能催化某一种或某一类反应，称为催化的专一性。例如脲酶只催化尿素水解为 CO_2 和 NH_3 的反应，不能催化结构类似于尿素的硫脲或其它具有酰胺键的化合物水解。 α -淀粉酶只能催化淀粉的 1,4-糖苷键水解，生成 α -D-型还原末端的寡聚葡萄糖；而淀粉的枝链，则需用水解 1,6-糖苷键的脱枝酶催化脱去。L-乳酸脱氢酶只能催化 L-乳酸脱氢，生成丙酮酸，对 D-乳酸不起作用。

上述例子，分别称为分子专一性（也称绝对专一性），键专一性，立体化学专一性。

1.2.3 酶对环境极敏感

一般催化剂在一定的条件下，会中毒而失去催化能力；酶的高分子属性，使其更加脆弱，更易受射线、高温、剧烈的 pH 值变化、表面活性剂、重金属盐等理化因素影响，引起酶的构象改变，而降低或失去活性。酶的蛋白质属性，可被蛋白质水解酶作用而失活；ribozyme 则可能被核酸水解酶作用而失活。这是一般催化剂不存在的特性。

1.2.4 酶在机体内受到严格的调控

生命是严格有序的。一方面这种有序的过程依赖于酶的催化作用；另一方面，酶又必然受到这个有序过程严格调控。诸如酶合成的诱导或阻遏，酶的有限降解，酶分子的修饰，底物、产物或其它分子引起的别构调节等等，调控方式，多种多样。机体内不同反应体系的酶，采取不同方式进行调控，十分严密，十分灵巧。这更是一般催化剂所不具有的特性。

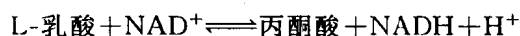
1.3 酶的分类和命名

酶的种类很多。有人估计，一个典型的细胞中，酶分子总数为 $5 \sim 50 \times 10^8$ ，可能包含 1 000 ~ 10 000 种不同的酶。目前已经认识的酶已逾 3 000 种，而且每年都有新认识的酶添加记录数字。为了更好地研究和应用酶，人们必须将其加以分类；新发现的酶必须给予命名。

1.3.1 酶的国际分类命名系统

国际生物化学联合会酶学委员会，1961 年制订推荐了酶的分类命名法。将已知酶按所催

化的反应类型,分为六大类和若干亚类、亚亚类(表 1-1)。每个酶赋予一个学名和一个编号,同时推荐一个俗名。例如催化下列反应的酶:



学名是 L-乳酸 : NAD⁺ 氧化还原酶(L-Lactate : NAD⁺ oxidoreductase); 编号是 EC1. 1. 1. 27 (EC 是酶学委员会 Enzyme Commission 的缩写); 俗名乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase)。学名中两个底物都写出,并用“:”分开,其中辅酶以氧化型出现。编号由 4 个阿拉伯数字组成,数字间由“.”隔开,依次表示大类(第一个数字),亚类(第二个数字),亚亚类(第三个数字)和该亚亚类中的顺序号(第四个数字)。俗名通常以主要底物名加反应类型,加“酶”(英文加词尾“ase”)构成;水解酶常省去“水解”二字,例如脲酶(Urease),由“脲”(Urea)加“酶”(ase)构成。有许多酶的命名,还要冠以物种或器官、组织等不同来源的名称,例如木瓜蛋白酶(Papain),胰蛋白酶(Trypsin),线粒体苹果酸脱氢酶(英文缩写 mtMDH)等等。

EC 分类的六大类酶:1. 氧化还原酶类,催化氧化还原反应;2. 转移酶类,催化分子基团从一个分子转移至另一个分子;3. 水解酶类,催化加水分解反应;4. 裂合酶类,催化从双键上除去一个基团或加入一个基团的反应;5. 异构酶类,催化与分子间重排有关的反应;6. 连接酶类或合成酶类,催化把两个分子连接在一起的反应。表 1-1 举出了一些酶分类命名的例子,用以说明大类中进一步分类命名编号的情况。

表 1-1 酶 的 分 类

编号	系统名称	习惯名称	反 应
1	氧化还原酶类		
1.1	作用于供体的 CH—OH 基		
1.1.1	以 NAD 或 NADP 为受体		
1.1.1.1	醇:NAD 氧化还原酶	醇脱氢酶	醇 + NAD $\rightleftharpoons$ 醛或酮 + NADH
1.1.3	以 O ₂ 为受体		
1.1.3.4	β -D 葡萄糖:氧氧化还原酶	葡萄糖氧化酶	β -D-葡萄糖 + O ₂ $\rightleftharpoons$ D-葡萄糖酸- δ -内酯 + H ₂ O ₂
1.2	作用于供体的醛基或酮基		
1.2.1	以 NAD 或 NADP 为受体		
1.2.3	以 O ₂ 为受体		
1.2.3.2	黄嘌呤:氧氧化还原酶	黄嘌呤氧化酶	黄嘌呤 + H ₂ O + O ₂ $\rightleftharpoons$ 尿酸 + H ₂ O ₂
1.3	作用于供体的 CH—CH 基		
1.3.1	以 NAD 或 NADP 为受体		
1.3.1.1	4,5-二氢尿嘧啶:NAD 氧化还原酶	二氢尿嘧啶脱氢酶	4,5-二氢尿嘧啶 + NAD ⁺ $\rightleftharpoons$ 尿嘧啶 + NADH
1.3.2	以细胞色素为受体		
1.4	作用于供体的 CH—NH ₂ 基		
1.4.3	以 O ₂ 为受体		
1.4.3.2	L-氨基酸:氧氧化还原酶(脱氨基)	L-氨基酸氧化酶	L-氨基酸 + H ₂ O + O ₂ $\rightleftharpoons$ 2-氧(代)酸 + NH ₃ + H ₂ O ₂
2	转移酶类		
2.1	转移 C-1 基团		
2.1.1	甲基转移酶类		
2.1.1.2	S-腺苷甲硫氨酸:胍乙酸-N-甲基	胍乙酸转甲基酶	S-腺苷甲硫氨酸 + 胍乙酸 $\rightleftharpoons$

编号	系统名称	习惯名称	反 应
	转移酶		S-腺苷高半胱氨酸+肌酸
2.1.2	羟甲基转移酶类和羟甲酰基转移酶类		
2.1.2.1	L-丝氨酸:四氢叶酸-5,10-羟甲基转移酶	丝氨酸转羟甲基酶	L-丝氨酸+四氢叶酸 $\rightleftharpoons$ 甘氨酸+5,10-甲基四氢叶酸
2.1.3	羧基转移酶类和氨甲酰基转移酶类		
2.2	转移醛基或酮基		
2.3	酰基转移酶类		
2.4	糖基转移酶类		
2.6	转移含氮基团		
2.6.1	氨基转移酶类		
2.6.1.1	L-天冬氨酸: α -酮戊二酸氨基转移酶	天冬氨酸转氨基酶	L-天冬氨酸+ α -酮戊二酸 $\rightleftharpoons$ 草酰乙酸+L-谷氨酸
2.7	转移含磷基团		
2.8	转移含硫基团		
3	水解酶类		
3.1	水解酯键		
3.1.1	羧酸酯水解酶类		
3.1.1.7	乙酰胆碱乙酰水解酶	乙酰胆碱酯酶	乙酰胆碱+H ₂ O $\rightleftharpoons$ 胆碱+乙酸
3.1.3	磷酸单酯水解酶类		
3.1.3.9	D-葡萄糖-6-磷酸磷酸水解酶	葡萄糖-6-磷酸酶	D-葡萄糖-6-磷酸+H ₂ O $\rightleftharpoons$ D-葡萄糖+H ₃ PO ₄
3.1.4	磷酸二酯水解酶类		
3.1.4.1	正磷酸二酯磷酸水解酶	磷酸二酯酶	磷酸二酯+H ₂ O $\rightleftharpoons$ 磷酸单酯+醇
4	裂合酶类		
4.1	C—C裂合酶类		
4.1.1	羧基裂合酶		
4.1.1.1	2-氧(代)羧羧基裂合酶	丙酮酸脱羧酶	2-氧(代)酸 $\rightleftharpoons$ 醛+CO ₂
4.1.2	醛裂合酶		
4.1.2.7	酮-1-磷酸醛裂合酶	醛缩酶	酮-1-磷酸 $\rightleftharpoons$ 磷酸二羟基丙酮+醛
4.2	C—O裂合酶类		
4.2.1	水解作用的裂合酶类		
4.3	C—N裂合酶类		
4.3.1	氨裂合酶类		
4.3.1.3	L-组氨酸氨裂合酶	组氨酸解氨酶	L-组氨酸 $\rightleftharpoons$ 尿刊酸+NH ₃
5	异构酶类		
5.1	消旋酶类和差向异构酶类		
5.1.3	作用于碳水化合物		
5.1.3.1	D-核酮糖-5-磷酸-3-差向异构酶	磷酸核酮糖差向异构酶	D-核酮糖-5-磷酸 $\rightleftharpoons$ D-木酮糖-5-磷酸
5.2	顺-反式异构酶类		

编号	系统名称	习惯名称	反 应
5.3	分子内氧化还原酶类		
5.3.1	醛糖和酮糖互变		
5.4	分子内转移酶类		
6	连接酶		
6.1	形成 C—O 键		
6.1.1	氨基酸-RNA 连接酶类		
6.1.1.1	L-酪氨酸 : tRNA 连接酶 (AMP)	酪氨酰-tRNA 合成酶	$\text{ATP} + \text{L-酪氨酸} + \text{tRNA} \rightleftharpoons$ $\text{AMP} + \text{焦磷酸} + \text{L-酪氨酰-tRNA}$
6.2	形成 C—S 键		
6.3	形成 C—N 键		
6.3.1	羧酸-氨连接酶类		
6.3.2	羧酸-氨基酸连接酶类		
6.4	形成 C—C 键		
6.4.1	羧化酶类		
6.4.1.2	乙酰-CoA : CO ₂ 连接酶 (ADP)	乙酰-CoA 羧化酶	$\text{ATP} + \text{乙酰-CoA} + \text{CO}_2 +$ $\text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{ADP} + \text{正磷酸} + \text{丙二酰-CoA}$

1.3.2 其它习惯归类命名法

1.3.2.1 单体酶和寡聚酶 根据酶蛋白质的结构特点,可将已知的酶归为单体酶和寡聚酶两类。单体酶通常仅由一条肽链组成,一般不需要辅因子。许多水解酶是单体酶。一些蛋白质水解酶,以无活性的酶原形式合成,当需要起作用时,再由其它蛋白酶或该酶催化,切除部分肽段,才变成有活性的酶。这个过程称为酶原激活。

已知的酶大多数是由相同或不同的亚基组成,称为寡聚酶。许多寡聚酶是代谢途径的关键酶,其活性可通过多种方式进行调节控制,别构调节是最常见的方式。

1.3.2.2 恒态酶和调节酶 根据酶在代谢中的地位、含量与活性调节情况,人们有时将酶分为恒态酶和调节酶两类。恒态酶是指构成代谢途径和物质转化体系基本组成成分的酶。它们在细胞中的含量一般相对恒定,其活性仅受基本反应动力学系统本身和组成因素调节。

调节酶是指在代谢途径和物质转化体系中,起调节作用的关键酶。其含量与组成常因机体的机能状况而不同。按其活性调节方式,又可分为四种类型:潜态酶、别构酶、同工酶和多功能酶。

潜态酶指以无活性形式存在,当功能需要时,经酶分子共价结构局部改变而转变为活性形式的酶。故是共价调节酶。共价结构改变又有两种方式,上述的酶原激活是不可逆的共价调节方式,酶原一旦被激活为酶,则不可再逆转为酶原。酶的磷酸化/脱磷酸化,乙酰化/脱乙酰化,腺苷酰化/脱腺苷酰化、尿苷酰化/脱尿苷酰化、甲基化/去甲基化,使其在活性与无活性之间互变,是可逆的共价调节方式。究竟是结合小分子残基呈现活性还是脱此类残基呈现活性,因酶而异。例如糖原磷酸化酶,在磷酸化状态为活化型酶;而大肠杆菌谷氨酰胺合成酶的腺苷酰化则使活性变低,从而调节体内代谢作用的速度。

别构酶是指能以别构效应进行活性调节的酶。