

全国中等农业学校教材

动物生物化学

畜牧兽医类专业用

北京市农业学校 编



中国农业出版社



全国中等农业学

动 物 生 物 化 学

北京市农业学校 编

畜牧兽医类专业用

江苏工业学院图书馆
藏书章

中 国 农 业 出 版 社

全国中等农业学校教材

动物生物化学

北京市农业学校 编

责任编辑 刘振生

出版 中国农业出版社

(北京市朝阳区农展馆北路2号)

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京科技印刷厂

* * *

开本 787×1092mm16开本

印张 10.75 字数247千字

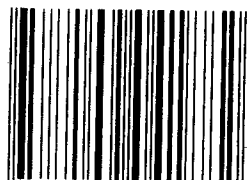
版、印次 1996年10月第1版

1996年10月北京第1次印刷

印数 1—7,800册 定价 8.65元

书号 ISBN 7-109-04188-3/Q·259

ISBN 7-109-04188-3



9 787109 041882 >

编 者 顾寿林 (北京市农业学校)
审 稿 齐顺章 (北京农业大学)
郑莉荔 (辽宁省熊岳农业专科学校)
绘 图 潘家迅 (北京市农业学校)

前 言

本教材是受农业部的委托,由北京市农业学校顾寿林按照全国中等农业学校动物生物化学教学大纲编写的,供农业中专畜牧兽医、动物卫生检验专业使用,也可供渔业水产专业参考使用。

为适应社会主义市场经济需要,本教材力求体现对中等技术人才培养的基本要求,突出应用性,加强实践性,强调针对性;既注意教材的系统,又兼顾学生的学习基础,由浅入深,循序渐进,理论联系实际;既要具有广泛适应性,又应有一定的先进性和时代特征。因而,编者在编写时尽量精选内容,突出重点,内容简明扼要,概念清楚,层次清晰,通俗易懂,附有较多图表,以增强教学直观性。

本教材在化学课后开设,共70学时。包括生物化学理论和实验两部分。理论部分54学时,除绪论外,共分11章,重点阐述家畜、家禽的基本代谢规律,也简要介绍现代生物化学发展中的一些重要新成就和新动向,供教学参考的内容用小字体编排或在章、节之前用“*”表示,每章后附有复习题,以巩固教学。实验部分16学时,为学生实验指导,编写了12个实验,供各校教学选开,灵活掌握。

在教材编写过程中,受到北京农业大学齐顺章教授和辽宁熊岳农专郑莉荔教授的热情指导,并对教材初稿进行认真审阅。还受到全国中等农业学校教学指导委员会寇世杰先生的指教。在此表示衷心的感谢。

由于编者水平有限和编写时间仓促,本教材错误缺点一定不少,敬请各校师生提出意见和批评,以便今后修订。

编 者

1995年4月30日

目 录

前言	
绪论	1
一、生物化学的研究对象和内容	1
二、生物化学的发展	1
三、动物生物化学与畜牧兽医学科的关系及其任务	2
第一章 酶	3
第一节 概述	3
第二节 酶的组成和结构与功能的关系	4
第三节 酶的作用机理	6
第四节 影响酶促反应速度的因素	8
第五节 酶的命名和分类及应用	12
第二章 维生素和辅酶	15
第一节 概述	15
第二节 水溶性维生素	15
第三节 脂溶性维生素	23
第三章 糖的代谢	28
第一节 概述	28
第二节 糖原的合成和分解	30
第三节 糖的分解代谢	31
第四节 糖的异生作用	42
第五节 血糖	43
第四章 生物氧化	46
第一节 概述	46
第二节 生物氧化中二氧化碳的生成	48
第三节 生物氧化中物质氧化的方式	48
第四节 生物氧化中能量的产生、贮存和利用	53
第五章 脂类代谢	57
第一节 脂类及其生理功能	57
第二节 血脂和血浆脂蛋白	58
第三节 脂肪的分解与合成	60
第四节 磷脂和胆固醇的代谢	67
第六章 蛋白质的代谢	71
第一节 蛋白质的营养作用	71

第二节 食物蛋白质的消化和吸收	73
第三节 氨基酸的一般代谢	74
* 第四节 某些氨基酸的特殊代谢	82
第五节 糖、脂肪和蛋白质代谢之间的关系	85
第七章 核酸和蛋白质的生物合成	88
第一节 核酸的化学组成	88
第二节 核酸的分子结构	92
* 第三节 核酸的代谢	96
第四节 核酸的生物合成	100
第五节 蛋白质的生物合成	107
第八章 水和无机盐代谢	113
第一节 体液	113
第二节 水与电解质的平衡	116
第三节 钙、磷代谢	120
第四节 铁代谢	124
第五节 镁及微量元素的代谢	125
第九章 酸碱平衡	127
第一节 酸碱平衡的意义及酸碱物质的来源	127
第二节 酸碱平衡的调节	127
第三节 酸碱平衡紊乱	131
第十章 肝脏的生物化学	133
* 第十一章 乳和蛋的生物化学	140
第一节 乳的生物化学	140
第二节 蛋的生物化学	142
实验指导	146
实验一 淀粉酶活性的观察	146
实验二 琥珀酸脱氢酶的作用及竞争性抑制	148
实验三 细胞色素氧化酶	149
实验四 乳酸脱氢酶	150
实验五 过氧化氢酶	151
实验六 维生素C的定量测定	152
实验七 血液葡萄糖的含量测定	154
实验八 血清胆固醇的定量测定	155
实验九 双缩脲法测定蛋白质含量	156
实验十 醋酸纤维薄膜电泳法分离血清蛋白质	157
实验十一 血清钾测定	159
实验十二 血清钙测定	160
附录	162
一、玻璃仪器的洗涤及各种洗液的配制法	162
二、实验室常用仪器的使用方法	162
三、抗凝剂及血清、血浆、无蛋白滤液的制备	165

绪 论

一、生物化学的研究对象和内容 生物化学是研究生命的化学。它是以生物为对象,运用化学的原理和方法研究生物体物质的化学组成,生命活动过程中物质的化学变化规律,以及化学变化与生理功能的关系,阐明生命现象的化学本质的科学。以动物为对象的称为动物生物化学。

生物化学的研究内容概括起来有以下两个方面:

(一) 研究生物体的物质组成 一切生物体都是由蛋白质、核酸、糖、脂类、维生素、水和无机盐等组成的。这些物质大都是由C、H、O、N、P、S以及其他元素组成,这些化合物在生物体内不是简单的罗列,而是按一定的组成规律,结合生成复杂的生物大分子、亚细胞结构、组织器官,并在一定条件下表现各种功能。其中最主要的物质是蛋白质和核酸。每一种生物在生长、发育过程中都需要有特定蛋白质。各种蛋白质各自执行着一定的生理功能,体现各种生命活动。核酸则是遗传信息的贮存、传递物质,通过表达,指导各种蛋白质的合成,从而体现生命特征的代代相传的另一类大分子物质。可以说蛋白质和核酸是生命活动的物质基础。研究生物体内的生物大分子及各种物质的组成、含量、结构、化学性质和功能,是生物化学的一个重要内容。

(二) 研究新陈代谢 新陈代谢是生命的基本特征。生物体一方面从外界环境摄取营养物质和能量,通过体内一系列化学变化,转变为自身的组成物质;另一方面体内原有物质又经过一系列化学变化,最终分解为废物和热能排出体外,通过分解和合成,生物体得到不断的更新,这就是新陈代谢。通过新陈代谢,实现机体的体温调节、肌肉收缩、腺体分泌、生长、发育、遗传、变异和生殖等生命活动。新陈代谢的协调进行,有赖于细胞水平的调节、神经和激素的调节。新陈代谢一旦停止,生命即告终结。可见研究新陈代谢变化过程,是生物化学的另一重要内容。

二、生物化学的发展 生物化学是发展时间较晚的学科。1903年才应用“生物化学”这一名称,而成为一门独立学科。生物化学的发展大致可分为三个阶段:最初是“静态生化”阶段,侧重于研究生物体的物质组成及其含量、性质等。这一阶段是人类经过长期的生产实践和医疗实践逐步认识的。从19世纪到20世纪初经过科学实验,对这方面的认识发展较快。在了解生物体的物质组成之后,自然要在静态生化的基础上深入研究生物体的生命活动的化学变化,以及酶、维生素、激素等在代谢中的作用。从20世纪20年代至50年代这方面的研究取得重大进展,这一时期的生物化学称为“动态生化”。近二三十年来,由于生产实践的需要,各门科学的发展和互相推动,以及现代科学技术的应用——既有血液样品、细胞匀浆、生物分子结晶等制备技术,又有透析、超滤、离心、层析、电泳等分离技术,还有同位素、发射光谱、X射线衍射等分析技术,并根据这些技术原理设计制造了氨基酸自动分析仪、高效液相层析仪、DNA合成仪等,推动了生物化学的发展。发展到探

求生物大分子的结构、性质及其与功能的关系,并进一步从分子水平探讨生物体的亚细胞结构以及细胞、组织和器官的结构与功能的关系,标志着生物化学发展到“机能生化”新时期。在搞清楚生物大分子结构与功能关系的基础上,还开展了人工合成生物大分子的研究。1965年我国首先人工合成了牛胰岛素,1981年又首先完成酵母丙氨酸 tRNA 的人工合成,这些成就标志着我国人工合成研究达到国际领先水平。现在仍以研究生物大分子的结构和功能为基础去探讨生命现象的本质,这就使许多生物学科与生物化学密切联系起来,把生物学推进到分子生物学时代。分子生物学和生物工程(包括基因工程、酶工程、蛋白质工程、细胞工程、微生物发酵工程等)都是以生物化学为基础发展起来的新学科和新技术。它们的兴起和应用,使生命科学的研究上升到一个新阶段,使得人类不仅从分子水平揭示生命现象的本质,而且标志着从认识和利用生物进入到改造和创新物种的时期;对工农业生产、医学、畜牧兽医学等方面发挥重要作用。

三、动物生物化学与畜牧兽医学科的关系及其任务 动物生物化学与畜牧兽医有关学科有广泛的联系,它的理论和方法已渗透到各学科中。例如,在畜牧方面,由于遗传生化深入研究,使遗传学深入形成了分子遗传学,使人们逐步认识生物遗传的本质和奥秘。再由于遗传工程的出现,为人类有目的、按计划的操纵生物的特征开辟道路,为畜牧业生产发挥重大作用。在兽医方面,从分子水平弄清生理功能仍是生理学和生物化学的共同目的;微生物学和免疫学的研究都要应用生物化学的知识和技术,来了解病原微生物的代谢及防治;细胞生物学是研究生物体细胞的形态、成分、结构和功能的学科,它的研究也需要生物化学知识;现代药理学也离不开生物化学,往往以酶的活性、激素作用及代谢途径的研究为其发展的依据;病理学也注重应用生物化学的原理和方法来研究生理功能的失调及代谢途径的紊乱;甚至组织学、解剖学和寄生虫学等学科也应用生物化学知识和技术探讨各自的问题。可见,动物生物化学是畜牧兽医学科的重要专业基础课程。

学习动物生物化学的任务,是了解动物体的化学组成、代谢的一般规律,生物大分子的结构与功能的联系规律,为学习畜牧兽医各学科课程打下必要基础。通过学习掌握和运用这些规律,帮助我们认识疾病的发生发展,为预防、诊断和治疗疾病提供有关依据。还直接运用生物化学的理论和知识,研究当前畜牧兽医中存在的问题,促进畜牧兽医事业的发展。因此,为实现我国农业现代化,我们畜牧兽医工作者努力学习和掌握近代生物化学基本知识,是非常必要的。

复 习 题

1. 什么是生物化学?其研究内容是什么?
2. 近代生物化学是怎样发展起来的?生物化学的任务是什么?

第一章 酶

第一节 概 述

生物体最基本的特征是进行新陈代谢。新陈代谢过程是由无数复杂的化学反应组成,都是在接近中性的细胞内液中以及正常体温条件下,以很高的速度和一定的方向,有条不紊地进行着。实验证明,同样的化学反应,在体外,有的进行很缓慢,有的只能在高温、高压下才能进行,有的甚至无法进行。新陈代谢之所以能在这样的环境下有规律地快速进行,原因在于生物体内存在着加速化学反应进行的催化剂——酶。

一、酶的概念 酶是生物体活细胞产生的,是活细胞的成分,能在细胞内或细胞外起催化作用的一类特殊蛋白质。通常也称为生物催化剂。酶的种类极多,所催化的反应因而多样。由酶催化的反应统称为酶促反应,被酶催化的反应物称为底物。动物体内新陈代谢过程的化学反应都是在酶的催化下迅速进行的。而且机体对代谢的调节作用,以及某些药物的治疗作用也是通过对酶的影响而实现的。由此可见,一切生物体都离不开酶。如果细胞中没有酶,细胞的代谢就不能进行。机体内某一种酶的缺乏或受到抑制,就会引起不同程度的代谢紊乱、生理活动失常、功能紊乱、疾病发生甚至死亡。因此,人们要研究动物体的正常代谢规律,掌握在疾病时发生的代谢紊乱,就必须对酶的作用特点、化学本质、作用机理以及影响酶促反应速度的各种因素有充分的了解和认识。

二、酶催化反应的特点 酶作为生物催化剂,首先具有一般催化剂的特点:仅需极微量就可以大大加速化学反应的进行,并且在反应过程中本身不被消耗;能加快反应达到平衡所需的时间,但不能改变反应的平衡点,因此它们既能加快正向反应进行,也能加快逆向反应进行。

但是酶和一般催化剂比较,还有下列特点:

(一) 酶的高度不稳定性 由于酶是蛋白质,它极易受外界条件的影响而改变它的结构和性质,从而影响酶的催化能力(称为酶的活性)。温度、pH的变化、紫外线、重金属离子、强酸、强碱、乙醇等能使蛋白质变性的因素,都能使酶“失活”。例如,用75%酒精溶液消毒灭菌,就有使微生物体内的酶变性,达到消毒灭菌目的。

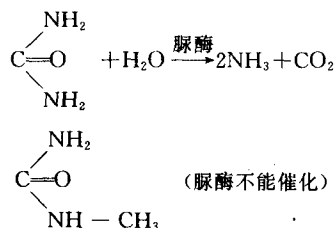
(二) 酶的催化效率极高 一般说来,酶催化反应的速度比一般催化剂高 10^7 — 10^{13} 倍,远远超出一般催化剂的催化能力。例如,蔗糖酶水解蔗糖的速度比 H^+ 的催化效率高 2.5×10^{12} 倍。可见酶的催化效率是很高的,只需要少量的酶就可以使大量的底物发生反应。唾液淀粉酶稀释百万倍后,仍具有催化活性。

(三) 酶具有高度特异性 酶对作用的底物有严格的选择性,一种酶往往只能对某一类或某一种物质起催化作用,这种对底物的选择性称为酶的特异性。例如 H^+ 可催化淀粉、脂肪和蛋白质水解,而淀粉酶只能催化淀粉水解,脂肪酶催化脂肪水解,蛋白酶催化蛋白质

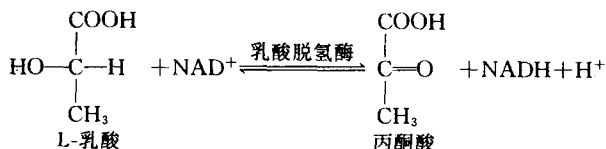
水解。酶对底物的特异性，可分为以下三种类型：

1. 相对特异性 一种酶能够催化具有相同化学键或基团的一类化合物进行某种反应，这种不太严格的选择性称为相对特异性。例如，脂肪酶不仅能催化脂肪水解，也能催化乙酰胆碱水解，催化羧酸酯水解，因为这些化合物都具有脂肪酶作用的酯键。

2. 绝对特异性 一种酶只能催化一种底物进行某一种反应，称为绝对特异性。例如，脲酶只能催化尿素水解为 NH_3 和 CO_2 ，而对甲基尿素就没有作用。



3. 立体异构特异性 当化合物具有立体异构体时，酶只能作用于异构体的一种，而对另一种异构体全无作用，这种特异性称为立体异构特异性。例如乳酸脱氢酶只能催化 L-乳酸的脱氢反应，对 D-乳酸则不起作用。



(四) 酶作用的可调性 一个活细胞内，可以含成百上千种酶，它们都能发挥各自的催化作用，使生化反应有条不紊地进行，这表明酶的活性可以调控。生物体自身有一套严密的调控系统调节某些酶促反应的速度，使酶作用得到合理的调控。生物体对酶作用的调控方式多种多样，错综复杂而又灵敏，这对维持正常生命活动具有重要意义。

第二节 酶的组成和结构与功能的关系

一、酶的分子组成 酶的化学本质是蛋白质。按其化学组成成分，可以分为单纯蛋白酶和结合蛋白酶两类。单纯蛋白酶的分子只含有蛋白质，即纯由氨基酸组成。大多数的水解酶如胃蛋白酶都属于这类酶。结合蛋白酶的分子中除含有蛋白质部分外，还含有其他非蛋白质部分。属于结合蛋白酶的蛋白质部分称为酶蛋白，非蛋白质部分称为辅助因子。酶蛋白与辅助因子单独存在时，都没有催化活性，只有二者结合在一起，组成“酶·辅助因子”复合物，称为“全酶”，才具有催化活性。

全酶 = 酶蛋白 + 辅助因子

在催化反应中，酶蛋白与辅助因子所起的作用不同，酶反应的特异性与高效率取决于酶蛋白；而辅助因子起传递电子、氢原子或转移某些化学基团的作用。

辅助因子可以是有机分子或金属离子。金属离子的作用是参与组成酶的活性中心，以及帮助维持酶活性所必需的空间构象，还有传递电子的功能。有机分子中与酶蛋白结合疏松，可以用透析或超滤法分离的有机辅助因子称为辅酶；而与酶蛋白结合紧密的，不易用

透析或超滤法分离的有机辅助因子称为辅基，但两者之间并无严格界限。一种酶蛋白只能与一种辅基（或辅酶）结合成一种特异性的酶；但同一种辅基（或辅酶）往往可以与多种酶蛋白结合成许多种特异性全酶。例如，乳酸脱氢酶的酶蛋白必须与辅酶 I（ NAD^+ ）结合，才具有催化作用，而不能与其他辅酶结合，但是辅酶 I 则可以作为许多催化脱氢反应的脱氢酶的辅酶。

乳酸脱氢酶（全酶）= 乳酸脱氢酶的酶蛋白 + 辅酶 I

磷酸甘油醛脱氢酶（全酶）= 磷酸甘油醛脱氢酶的酶蛋白 + 辅酶 I

许多辅酶（或辅基）的组成中含有 B 族维生素，如辅酶 I 含有维生素 PP，转氨酶的辅基含有维生素 B_6 。可见，维生素 B 族在动物体内可以借参与辅酶（或辅基）的组成而发挥作用。

二、酶的活性中心 酶分子一般比底物分子大，约有 100—1000 个氨基酸组成。酶分子虽大，但是起催化作用的只是酶分子中的一小部分。酶分子上有多种侧链化学基团，但并不是所有化学基团都与酶的活性有关，而是只有少数基团，如组氨酸上的咪唑基，丝氨酸上的羟基，半胱氨酸上的巯基，或某些酸性氨基酸的羧基等与酶的催化活性有关，这些与酶的活性有关的基团称为酶的活性基团。酶在起催化作用时，还需要活性基团相对集中，成为一定的空间构象区域，才能与底物相结合，并影响底物分子化学键的稳定性，将底物变为产物。这样的空间构象区域称为酶的活性中心。

酶的活性中心实际上包括两部分：其中与底物结合的基团称为结合基团；促进底物发生化学变化的基团称为催化基团。两者对酶活性都是必需的。前者决定酶的特异性，后者决定酶的催化能力。在结合蛋白酶类中，辅酶或辅基往往也是活性中心的组成成分。此外还有一种必需基团（如 $-\text{S}-\text{S}-$ ）位于酶活性中心以外的部位，但它是维持酶的构象所必需，因此称为活性中心外必需基团（图 1-1）。

每一种酶的空间构象是不同的，酶活性中心的构象也不同，所以酶作用的底物也不同。这就决定了酶的特异性和酶的活性。一旦酶蛋白变性，肽链松散开来，则构成活性中心的基团互相分开，酶与底物不能结合，酶就不能催化反应的进行。

三、酶原及酶原的激活 有些酶由细胞刚合成或初分泌时，没有催化活性，需要在一定条件下被激活才具有活性。这些没有催化活性的酶的前体称为酶原。酶原转化为有活性的酶的过程称为酶原的激活。使酶原激活的物质称为激活剂。

酶原之所以没有催化活性，是因为没有形成活性中心，所以既不能与底物结合，也没有催化能力。酶原的激活就是在一定条件下，酶原分子结构发生变化，导致活性中心的形

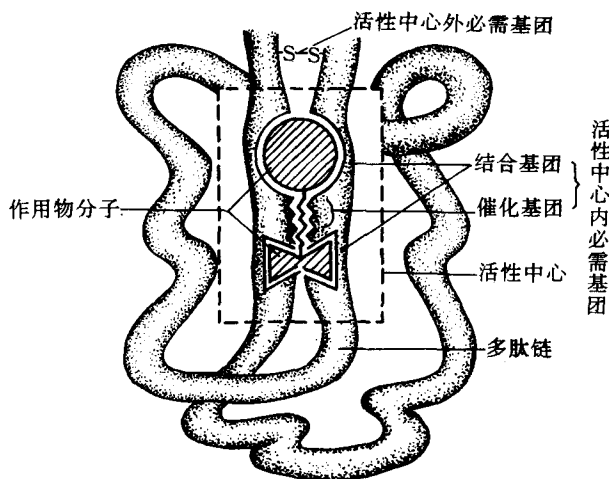


图 1-1 酶活性中心示意图

成，从而转变为活性酶的过程。

例如，胰蛋白酶刚从胰腺细胞分泌出来时，呈无活性的胰蛋白酶原形式。当它随胰液进入小肠后，在小肠粘膜细胞分泌的肠激酶或胰蛋白酶本身的作用下，从其肽链的N端切去一个六肽，从而肽链的螺旋度增加，构象发生变化，使含有必需基团的组、丝、缬、异亮氨酸靠近，形成了活性中心，于是无活性的胰蛋白酶原就变成了有活性的胰蛋白酶（图1-2）。

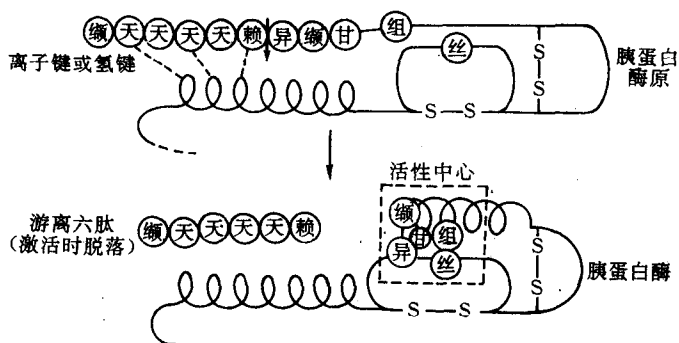


图 1-2 胰蛋白酶原激活示意图

具有酶原形式的酶主要有蛋白酶和凝血酶。这些酶以酶原的形式存在具有重要的生物学意义。因为组织细胞都含有蛋白质，蛋白酶以酶原形式存在，可以保护细胞不致因酶的作用而被破坏。凝血酶以凝血酶原形式存在于血液中，保证了血管中流动的血液不会凝固。当创伤出血时，凝血酶原才被凝血酶原激活物大量激活成凝血酶，从而促进了血液的凝固，防止大量失血。

第三节 酶的作用机理

一、酶作用与分子活化能的关系 一个化学反应发生时，并不是所有的分子都能发生反应，只有那些能量达到或超过反应能阈的活化分子，才能发生反应。而能量低于反应能阈的一般分子，并不能发生反应。使一般分子变为活化分子所需的能量称为活化能。在反应体系中，活化分子越多，反应越快。使活化分子增多的途径有二：一是加热，使一般分子获得所需活化能，从而增多活化分子数目，加快化学反应速度；二是使用催化剂降低反应的能阈，也就是降低了反应所需的活化能，使原来不够活化水平的一些分子也成为活化分子，增加了活化分子数目，也能加速化学反应速度。酶作为高效催化剂，与一般催化剂比较，可使反应的能阈降得更低，从而使所需的活化能大大减少，化学反应速度大大加快。酶降低活化能的作用见图1-3。几种化学反应所需活化能见表1-1。

二、中间产物学说 酶为什么能大大降低反应所需的活化能呢？目前一般认为，在酶催化某一反应时，酶参与了反应过程，酶（E）首先与底物（S）结合生成不稳定的中间产物（ES，酶-底物复合物），此时底物受到酶分子的影响，其化学键发生了变形、扭曲或断裂等若干变化，ES分解成最终产物（P），并放出酶。此过程可用下页反应式表示。

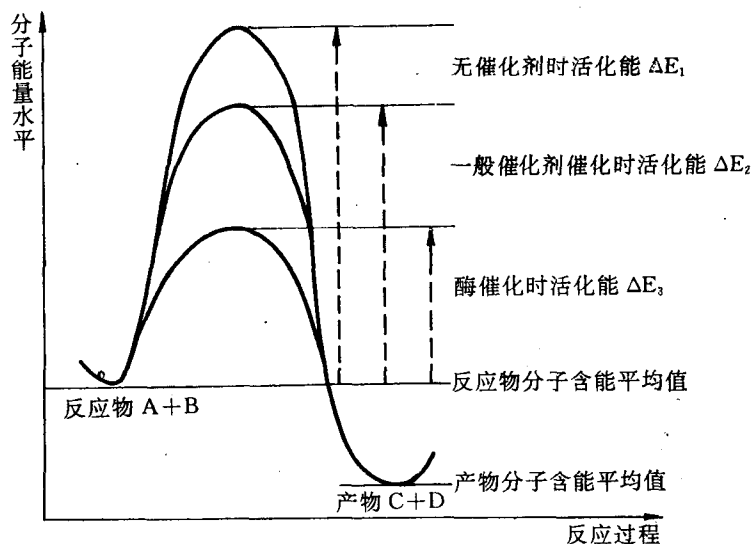


图 1-3 酶促反应与非酶促反应的活化能关系

表 1-1 某些化学反应所需活化能的比较

反 应 种 类	催 化 剂	活化能 (kJ/mol)
H_2O_2 分解	无	75.36
	胶态铂	54.43
	过氧化氢酶	29.31
蔗糖水解	H^+	104.6
	蔗糖酶	33.5
酪蛋白水解	H^+ 胰蛋白酶	86.2550.24



这样就把原来能阈极高的一步反应 ($\text{S} \longrightarrow \text{P}$), 变成能阈极低的两步反应 ($\text{S} + \text{E} \rightleftharpoons \text{ES}$ 和 $\text{ES} \longrightarrow \text{E} + \text{P}$)。反应的总结果是相同的, 但由于反应的过程不同, 活化能大大降低, 且 ES 的形成速度极快, 又很不稳定, 易迅速分解, 形成产物, 从而加速化学反应, 这就是中间产物学说。近年来, 用光谱分析法已证明中间产物确实存在。现在还能分离得到某些酶促反应中间产物的结晶, 并用 X 射线衍射法进行了研究。使中间产物学说有了可靠的证据。

三、诱导契合学说 酶与底物如何形成中间产物? 又如何完成催化作用? 有很多假设。早期曾用“锁钥学说”解释, 认为酶与底物结合时, 酶的活性中心结构是固定不变的, 与底物的结构如同锁和钥匙一样吻合, 相互结合成中间产物。但是大多数酶既能催化正反应, 又能催化逆反应。换句话说, 酶既能与底物结合, 又能与产物结合。显然, 用“锁钥学说”

不能对它作圆满的解释。因此又有人提出“诱导契合学说”，认为酶分子的构象与底物原来并非恰巧吻合，只是当底物分子与酶分子相碰时，可诱导酶蛋白的构象变化，使反应所需的催化基团和结合基团正确排列和定向，能与底物契合，结合成中间产物，最终转变为产物。两种作用模式见图 1-4。

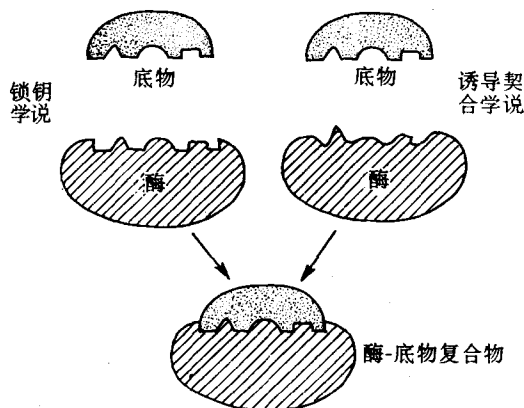


图 1-4 底物与酶的结合示意图

第四节 影响酶促反应速度的因素

一个化学反应的反应速度常常是在一定的条件下，在规定的时间内，测定其底物的消耗量或反应产物的生成量来表示。有各种因素可以影响酶促反应速度。这些因素主要包括：酶的浓度、底物的浓度、pH、温度、激活剂和抑制剂等。在研究某一因素对酶促反应速度影响时，应该维持反应中其他因素不变，只变动待研究的因素。必须注意，酶促反应动力学中所指的速度是反应的最初速度，这就可以避免未研究的其他因素对反应速度的影响。

一、底物浓度对酶促反应速度的影响 当酶浓度、pH、温度等条件恒定的情况下，底物浓度 $[S]$ 对酶促反应速度 V 的影响如图 1-5 中的曲线所示。在底物浓度较低时， $[S]$ 增加， V 也随之增加，反应速度与底物浓度成正比。当底物浓度较高时， $[S]$ 增加， V 虽随之升高，但不显著，反应速度已不再与底物浓度成正比。当 $[S]$ 增大到一定限度时， V 达到最大反应速度，此时虽再增加 $[S]$ ， V 几乎不再改变。

底物浓度和酶促反应速度之间的这种关系可用中间产物学说来说明。在底物浓度较低时，只有一部分酶与底物形成中间产物 ES ，此时若增加 $[S]$ ，则有更多的 ES 生成，因而 V 随之增加。但底物浓度不断增加时，游离的酶越来越少，当 $[S]$ 很大时，反应体系中的酶分子全部与底物结合生成中间产物 ES ，此时 $[S]$ 虽再增加，也无剩余的酶与之结合，因而无更多的 ES 生成，反应速度维持不变。

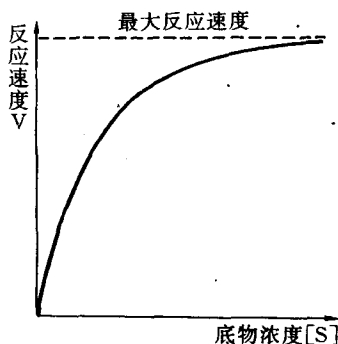


图 1-5 底物浓度对酶促反应速度的影响

二、酶浓度对酶促反应速度的影响 在 $[S] \gg [E]$ ，其他条件固定不变的情况下，则酶促反应速度与酶浓度成正比， $V \propto [E]$ ，如图 1-6 所示，酶浓度与反应速度成直线关系。

三、温度对酶促反应速度的影响 化学反应的速度，一般都随温度的升高而加快。酶促反应也与温度有关，但温度对酶有双重影响。一方面，酶促反应和一般化学反应一样，在 0—40℃ 的温度范围内，符合反应速度随温度升高而加快的规律。另一方面，因酶是蛋白质，温度过高，蛋白质变性速度加快，酶促反应速度相反降低。所以在酶促反应中，提高温度使反应速度加快和丧失酶活性这两个相反因素影响同时存在。如图 1-7 所示，在较低温度范围内，酶促反应速度随温度上升而加快，至某一温度时，酶促反应速度达到最大值，此时的温度称为酶作用的最适温度。动物体内酶的最适温度为 40℃ 左右，接近于体温。当温度继续上升，酶蛋白变性因素加快，反应速度减慢。在 50—60℃ 以上时，酶被破坏程度显著增强，反应速度显著下降。在 80℃ 时，酶活性几乎完全丧失，酶促反应速度为零。当高温使酶变性后，即使再降低温度，酶的活性也不能恢复。高温消毒灭菌就是基于此原理。

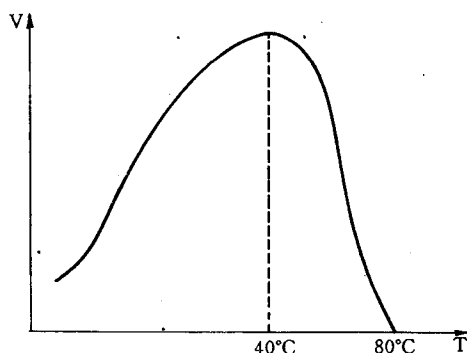


图 1-7 温度对酶促反应速度的影响

低温则不然，酶的活性虽然随温度的降低而减弱，但低温并不破坏酶，只是酶的催化活性很低而已。当温度回升后，酶的催化活性又可逐渐恢复。生物制品和菌种以及精液的低温保存，就是这个原理的应用。

四、pH 对酶促反应速度的影响 环境 pH 对酶促反应速度的影响很大，通常一种酶只能在一定的 pH 范围内才表现出活性，偏离这个范围就会变性失活。在这个范围内酶活性也会随 pH 改变而不同，其中使酶表现出最大活性时的 pH 称为酶的最适 pH (表 1-2)。动物体内酶的最适 pH 多在 6.5—8.0 之间 (图 1-8)，但也有例外的，如胃蛋白酶的最适 pH 为 1.9 (图 1-9)。需要说明的是，酶的最适 pH 不是一个特有常数，它受许多因素的影响，如酶的纯度、作用物种类和浓度，缓冲剂的种类和浓度以及抑制剂等的影响。

表 1-2 几种常见酶的最适 pH

酶	底 物	最适 pH	酶	底 物	最适 pH
α-淀粉酶 (唾液)	淀粉	6.8	乳酸脱氢酶	乳 酸	7.4
α-淀粉酶 (猪胰)	淀粉	6.9	胆碱酯酶	乙酰胆碱	8.4
蔗糖酶 (肠)	蔗糖	6.2	脲酶	尿 素	6.9
胃蛋白酶 (胃)	卵白蛋白	1.5	醛缩酶	二磷酸果糖	7.5—8.5
	血红蛋白	2.2	脱羧酶	丙酮酸	6.0
	酪蛋白	1.8			
胰蛋白酶 (猪胰)	蛋白质	7.8			

pH 对酶促反应速度的影响，除了过酸过碱会引起酶变性失活外，主要是因为溶液 pH

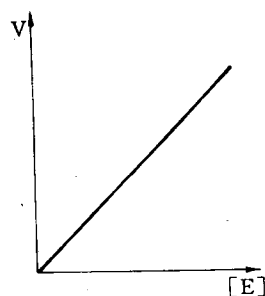


图 1-6 酶浓度对酶促反应速度的影响

影响酶分子上活性基团的解离状态,在最适 pH 时,酶分子活性基团的解离状态最适合与底物结合,适合发挥催化作用。偏离最适 pH 时,活性基团的解离状态发生改变,与底物的结合力和催化作用降低,于是酶反应速度也相应降低。另一方面, pH 的改变,也可影响许多底物的解离状态,同样可影响底物与酶的结合。总之,溶液 pH 的改变可影响酶与底物的结合。

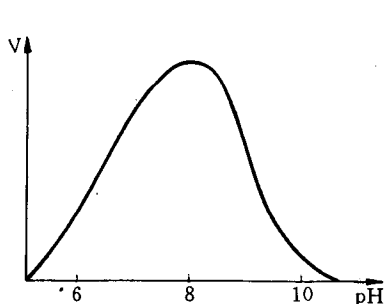


图 1-8 pH 对胰蛋白酶作用的影响

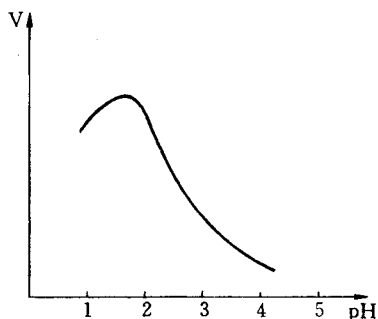


图 1-9 pH 对胃蛋白酶作用的影响

由于酶对 pH 极为敏感,所以在生产中使用酶或在临床诊断中测定酶时,常选择适宜的缓冲剂,以维持 pH 的恒定。在使用酶类药物时,也要注意 pH 的影响,如胃蛋白酶应和稀盐酸配合使用,不能和碱液(小苏打)混用。

五、激活剂对酶促反应速度的影响 凡是能提高酶活性的物质称为激活剂。酶的激活剂主要是无机离子,包括金属离子,如 Mg^{2+} 是多种激酶和合成酶的激活剂, Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 等是蛋白酶类的激活剂;还包括无机阴离子,如 Cl^- 是唾液淀粉酶的激活剂;除无机离子外,还有一些有机小分子,也是酶的激活剂,如胆汁酸盐是脂肪酶的激活剂,又如 EDTA 是金属螯合剂,能解除重金属对酶的抑制,因而也是一种激活剂。

激活剂的作用原理,一是有些离子本身就是酶活性中心不可缺少的部分。如细胞色素氧化酶中的 Cu^{2+} 作为氧化还原载体,有催化氧化还原作用。二是这些离子作为酶与底物结合为中间产物过程中的络合物,起“桥梁”作用。三是有些离子是辅酶的必要成分。四是酶原的激活剂。五是解除抑制剂对酶的抑制,恢复酶的活性。

六、抑制剂对酶促反应速度的影响 凡是能够使酶的活性降低或丧失的物质,称为抑制剂。抑制剂以某种方式与酶结合而影响酶发挥正常功能,称为酶的抑制作用。

强酸、强碱、乙醇和加热能使蛋白质变性,因而能无特异性地抑制酶的活性,这类抑制不在这里讨论。这里主要讨论两类特异性抑制作用。

(一) 不可逆抑制 不可逆抑制是抑制剂与酶活性中心上的必需基团共价结合,使酶分子中的一个或多个功能基团破坏或改变,而且用透析、过滤等一般物理方法不能将抑制剂去除的一种抑制作用。

例如,有机磷化合物(如敌百虫、敌敌畏、1605 和乐果等农药)能与多种酶的活性中心的丝氨酸残基上的 $-OH$ 结合,使酶失去活性,尤其使胆碱酯酶失活。而胆碱酯酶的作用是催化乙酰胆碱水解为乙酸和胆碱,当胆碱酯酶被抑制时,使乙酰胆碱在体内堆积,可引