



iCourse · 教材
生物技术与生物工程系列



酶工程 原理与技术 (第3版)

Principles and Technology of
Enzyme Engineering (3rd Edition)

主编 林 影

高等教育出版社



酶工程 原理与技术 (第3版)

Principles and Technology of
Enzyme Engineering (3rd Edition)

主 编 林 影

副主编 李宪臻 路福平 周哲敏 郑穗平

编 者 (按姓氏笔画排序)

王洪彬 (天津科技大学)

毛淑红 (天津科技大学)

刘逸寒 (天津科技大学)

李宪臻 (大连工业大学)

杨 帆 (大连工业大学)

辛 瑜 (江南大学)

林 影 (华南理工大学)

周哲敏 (江南大学)

郑穗平 (华南理工大学)

崔文璟 (江南大学)

梁书利 (华南理工大学)

韩双艳 (华南理工大学)

路福平 (天津科技大学)

内容提要

本书是在“十一五”国家级规划教材《酶工程原理与技术(第2版)》的基础上进一步更新完善而成,并采用“纸质教材+数字课程”出版形式的新形态教材。本书主要介绍酶的生产与应用的基本原理和技术方法。内容包括11章,第1章为绪论;第2~4章为酶的生产,包括酶生物合成的基本理论、酶的发酵生产与控制、酶的提取与分离纯化;第5~9章为酶的应用技术,包括酶反应器、酶分子修饰、固定化酶、酶的非水相催化以及酶的剂型与复配;第10~11章为酶的应用实例,重点介绍酶在食品、饲料、医药及轻纺等行业的应用。

本书配套的数字课程内容包括知识拓展、发现之路、应用案例、教学视频、动画、教学课件、本章小结、名词解释、自测题和参考文献等,便于教师教学和学生自主学习。

本书可供高等院校生物技术、生物工程、生物化工、生物制药、发酵工程等专业的师生作为教材使用,也可供有关专业的教学工作者、科学工作者和工程技术人员参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

酶工程原理与技术 / 林影主编. --3版. --北京: 高等教育出版社, 2017.2

iCourse·教材: 生物技术与生物工程系列

ISBN 978-7-04-046883-0

I. ①酶… II. ①林… III. ①酶工程-高等学校-教材
IV. ①Q814

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第324664号

Meigongcheng Yuanli yu Jishu

项目策划 吴雪梅 王莉 单冉东

策划编辑 王莉 责任编辑 王莉 特约编辑 陈龙飞 封面设计 张志
责任印制 韩刚

出版发行	高等教育出版社	网 址	http://www.hep.edu.cn
社 址	北京市西城区德外大街4号		http://www.hep.com.cn
邮政编码	100120	网上订购	http://www.hepmall.com.cn
印 刷	涿州市星河印刷有限公司		http://www.hepmall.com
开 本	889mm×1194mm 1/16		http://www.hepmall.cn
印 张	16.25	版 次	2005年9月第1版
字 数	450千字		2017年2月第3版
购书热线	010-58581118	印 次	2017年2月第1次印刷
咨询电话	400-810-0598	定 价	38.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物料号 46883-00

iCourse · 数字课程 (基础版)

酶工程原理与 技术 (第3版)

主编 林影

登录方法:

1. 电脑访问 <http://abook.hep.com.cn/46883>, 或手机扫描下方二维码、下载并安装 Abook 应用。
2. 注册并登录, 进入“我的课程”。
3. 输入封底数字课程账号 (20 位密码, 刮开涂层可见), 或通过 Abook 应用扫描封底数字课程账号二维码, 完成课程绑定。
4. 点击“进入学习”, 开始本数字课程的学习。

课程绑定后一年为数字课程使用有效期。如有使用问题, 请发邮件至:

lifescience@pub.hep.cn

iCourse · 教材
生物技术与生物工程系列

酶工程原理与技术 (第3版) 主编 林影

用户名

密码

验证码

4 5 8 2

进入课程

注册

内容介绍

纸质教材

版权信息

联系方式

酶工程原理与技术 (第3版) 数字课程与纸质教材一体化设计, 紧密配合。立足全面展现课程知识体系并反映学科快速发展的趋势和成果, 数字课程涵盖了知识拓展、发现之路、应用案例、教学视频、动画、教学课件、本章小结、名词解释、自测题和参考文献等多种资源, 充分运用多种形式的媒体资源, 丰富知识的呈现形式, 更加贴合课程教学的实际需要。在提升课程教学效果的同时, 为学生学习提供了更多思考和探索的空间。

高等教育出版社

<http://abook.hep.com.cn/46883>

扫描二维码, 下载 Abook 应用



出版说明

“十二五”期间是高等教育继续深化改革、走以提高质量为核心的内涵式发展道路的关键时期。课程建设是教育教学改革的重要内容，课程建设水平对教学质量和人才培养质量具有重要影响。2011年10月12日教育部发布了《教育部关于国家精品开放课程建设的实施意见》(教高〔2011〕8号)，开启了信息技术和网络技术条件下校、省、国家三级精品开放课程建设的序幕。作为国家精品开放课程展示、运行和管理平台的“爱课程(iCourse)”网站也逐渐为高校师生和社会公众认知和使用。截至目前，已有2600多门资源共享课和800多门视频公开课在“爱课程(iCourse)”网站上线。

高等教育出版社承担着“‘十二五’本科教学工程”中，国家精品开放课程建设的组织实施和平台建设运营的重要任务，在与广大高校的调研和协作中，我们了解到当前高校的教与学发生了深刻变化，也真切感受到课程和教材建设所面临的挑战和机遇。如何建设支撑学生自主学习和校际共建共享的课程和新形态教材成为现实课题，在教育部高等学校生物技术、生物工程类专业教学指导委员会的指导下，结合我社2009年以来在数字课程建设上的探索和实践，我们提出了“高等学校生物技术与生物工程专业精品资源共享课及系列教材”建设项目，项目建设得到了众多高校的积极响应和广泛参与。2013年5月以来，分别在上海、天津、沈阳、杭州、武汉、无锡、银川等地陆续召开了项目启动会议、主编会议和编写会议。2015年，项目成果“iCourse·教材：生物技术与生物工程系列”陆续出版。

本系列教材涵盖生物技术、生物工程专业15门基础课程和专业课程，在出版形式、编写理念、内容选取等方面体现以下特点：

1. 采用“纸质教材+数字课程”的出版形式。纸质教材与丰富的数字教学资源一体化设计，纸质教材内容精炼适当，并以新颖的版式设计和内容编排，方便学生学习和使用；数字课程对纸质教材内容起到巩固、补充和拓展作用，形成以纸质教材为核心，数字教学资源配合的综合知识体系。

2. 创新教学理念，引导自主学习。通过适当的教学设计，鼓励学生拓展知识面和针对某些重要问题进行深入探讨，增强其独立获取知识的意识和能力，为学生自主学习和教师创新教学方法提供支撑。

3. 强调基础与技术、工程应用之间的紧密联系，注重学生应用能力培养。在讲述理论的同时，通过数字课程对学科前沿进展和工程应用案例进行延伸，在概念引入和知识点讲授上也尽量从实际问题出发，这不仅有利于提高学生的学习兴趣，也有助于加强他们的创新意识和创新能力。

4. 教材建设与资源共享课建设紧密结合。本系列教材是对各校精品资源共享课和教学改革成果的集成和升华，参与院校共建共享课程资源，更可支持各级精品资源共享课的持续建设。

本系列教材以服务于生物技术、生物工程专业课程教学为核心,汇集了各高校学科专家与一线教师的智慧、经验和积累,实现了内容与形式、教学理念与教学设计、教学基本要求与个性化教学需求,以及资源共享课与教材建设的一体化设计,以期对我国生物技术与生物工程专业教学改革和人才培养产生积极影响。

建设切实满足高等教育教学需求、反映教改成果和学科发展、纸质出版与资源共享课紧密结合的新形态教材和优质教学资源,实现“校际联合共建,课程协同共享”是我们的宗旨和目标。将课程建设及教材出版紧密结合,采用“纸质教材+数字课程”的出版形式,是一种行之有效的方法和创新,得到了高校师生的高度认可。尽管我们在出版本系列教材的工作中力求尽善尽美,但难免存在不足和遗憾,恳请广大专家、教师和学生提出宝贵意见与建议。

高等教育出版社

2015年6月

前 言

工业生物技术作为实现生物产业快速发展的关键技术，是利用生化反应进行工业品的生产加工技术，其核心内容为生物催化剂。酶作为生物催化剂已被广泛地应用于医药、食品、化工、能源及轻工业等领域，随着低碳经济发展及绿色制造的日益需求，酶制剂应用领域将不断拓展。当今生命科学前沿技术飞速发展，利用生物信息、分子进化、基因组和蛋白质组学等先进技术解析酶的结构、功能及其生物合成过程中的基础理论问题，同时运用代谢工程、反应过程工程理论解决酶制剂发酵工程产业化过程中的关键技术问题，建立高效的酶筛选与应用技术评价平台，对推动酶制剂工业的发展具有重要意义。

本书是在普通高等教育“十一五”国家级规划教材《酶工程原理与技术（第2版）》的基础上进一步更新、完善而成。一方面，通过反映学科发展和教改成果，兼顾酶工程发展的基础性、前沿性和应用性，突出理论与实践相结合；另一方面，运用新媒体的手段，结合纸质出版与数字化内容，形成一个全新的 iCourse 教材版本。

本书共分为 11 章，编写分工如下，第 1 章“绪论”由林影撰写，第 2 章“酶的生物合成及其调节”由杨帆撰写，第 3 章“微生物酶的发酵生产与控制”由刘逸寒和毛淑红撰写，第 4 章“酶的提取与分离纯化”由李宪臻撰写，第 5 章“酶反应器”由郑穗平撰写，第 6 章“酶分子修饰”由梁书利撰写，第 7 章“酶的固定化”由崔文璟撰写，第 8 章“酶的非水相催化”由辛瑜撰写，第 9 章“酶的剂型与复配”由王洪彬撰写，第 10、11 章“酶的应用”由林影、李宪臻、韩双艳、周哲敏、路福平、毛淑红等参与撰写。全书由林影、郑穗平统编。在撰写过程中汇聚了兄弟院校教授、专家的心血，得到高等教育出版社的精心指导，在此表示衷心的感谢！

由于酶工程技术进展迅速，内容不断丰富，限于作者的认识局限，书中的错漏及不妥之处在所难免，恳请读者通函指正。

林 影

2016 年 7 月于广州华南理工大学

目 录

1 绪论	1	2.2.4 酶的生物合成	26
1.1 酶的基本概念及由来	2	2.3 酶生物合成的调节	30
1.2 酶的分类与命名	3	2.3.1 原核生物酶生物合成的调节	30
1.2.1 蛋白类酶的分类与命名	4	2.3.2 真核生物酶生物合成的调节	34
1.2.2 核酸类酶的分类	6	2.4 酶基因的异源表达	36
1.3 酶的活力测定	8	2.4.1 酶基因的克隆	36
1.3.1 酶活力测定方法	8	2.4.2 酶的异源表达	39
1.3.2 酶活力单位	9	3 微生物酶的发酵生产与控制	43
1.3.3 酶的转换数与催化周期	9	3.1 酶的来源与生产菌株	44
1.3.4 固定化酶的活力测定	10	3.1.1 酶的来源	44
1.4 酶工程发展概况与前景	11	3.1.2 酶生产中的重要微生物	45
1.4.1 酶生产与应用技术的来源	11	3.2 微生物的生长营养与产酶培养基	48
1.4.2 酶微生物发酵技术的来源	11	3.2.1 微生物的生长营养	48
1.4.3 酶固定化技术的发明	11	3.2.2 微生物的产酶培养基	50
1.4.4 动植物细胞培养及产酶	12	3.3 微生物发酵及产酶控制	51
1.4.5 酶的应用及分子改造技术	12	3.3.1 微生物发酵产酶的方式及其特点	51
1.4.6 基因工程及酶生产菌株的改造	13	3.3.2 微生物发酵的细胞活化与扩大 培养	53
2 酶的生物合成及其调节	15	3.3.3 微生物发酵产酶的控制	54
2.1 RNA 的生物合成: 转录	16	3.4 酶发酵动力学	57
2.1.1 转录的基本原则	16	3.4.1 酶生物合成的模式	58
2.1.2 转录机器	17	3.4.2 细胞生长动力学	60
2.1.3 转录的起始、延伸、终止	19	3.4.3 产酶动力学	62
2.1.4 真核生物的转录	21	3.4.4 基质消耗动力学	62
2.2 酶的生物合成: 翻译	23	3.5 微生物液体深层发酵产酶	63
2.2.1 遗传密码	23	3.5.1 液体深层发酵法的一般工艺	64
2.2.2 mRNA 的功能结构	25	3.5.2 液体深层发酵法的生产方式	64
2.2.3 核糖体	26	3.5.3 液体深层发酵法的生产设备	65

3.6 微生物固体发酵产酶	65	4.8.4 反胶团萃取	91
3.6.1 固体发酵法的一般工艺	66	4.9 结晶	92
3.6.2 固体发酵法的生产方式	66	4.9.1 盐析结晶法	92
3.6.3 固体发酵法的生产设备	66	4.9.2 有机溶剂结晶法	92
4 酶的提取与分离纯化	69	4.9.3 透析平衡结晶法	92
4.1 细胞破碎	70	4.9.4 等电点结晶法	93
4.1.1 机械破碎法	70	4.10 浓缩与干燥	93
4.1.2 物理破碎法	71	4.10.1 浓缩	93
4.1.3 化学破碎法	72	4.10.2 干燥	93
4.1.4 酶促破碎法	72	5 酶反应器	96
4.2 酶的提取	72	5.1 酶的催化特性	97
4.3 沉淀分离	73	5.1.1 酶催化作用的特点	97
4.3.1 盐析沉淀法	74	5.1.2 影响酶催化活性的因素	100
4.3.2 等电点沉淀法	74	5.2 酶反应动力学	102
4.3.3 有机溶剂沉淀法	75	5.2.1 动力学数据的获得与分析	102
4.3.4 有机聚合物沉淀法	75	5.2.2 单底物酶促反应体系的动力学	103
4.3.5 选择性变性沉淀法	75	5.2.3 双/多底物酶促反应体系的 反应动力学	111
4.4 离心分离	75	5.3 酶反应器的类型	113
4.4.1 离心机的选择	76	5.3.1 搅拌罐式反应器	114
4.4.2 离心方法的选择	76	5.3.2 填充床式反应器	115
4.4.3 离心条件的确定	77	5.3.3 流化床反应器	115
4.5 过滤与膜分离	77	5.3.4 鼓泡式反应器	116
4.5.1 非膜过滤	78	5.3.5 膜反应器	116
4.5.2 膜分离技术	78	5.3.6 喷射式反应器	117
4.6 层析分离	80	5.4 酶反应器的选择	118
4.6.1 吸附层析	81	5.4.1 根据酶的应用形式选择反应器	118
4.6.2 分配层析	81	5.4.2 根据酶的反应动力学性质选择 反应器	119
4.6.3 离子交换层析	82	5.4.3 根据底物或产物的理化性质选择 反应器	120
4.6.4 凝胶层析	83	5.4.4 根据生产的实际要求选择反应器	120
4.6.5 亲和层析	84	5.5 酶反应器的设计	120
4.6.6 层析聚焦	86	5.5.1 确定酶反应器的类型	120
4.7 电泳分离	86	5.5.2 确定反应器的制造材料	120
4.7.1 纸电泳	87	5.5.3 热量衡算	121
4.7.2 薄膜电泳	87	5.5.4 物料衡算	121
4.7.3 凝胶电泳	87	5.6 酶反应器的操作	123
4.7.4 等点聚焦电泳	88	5.6.1 酶反应器操作条件的确定及其 调控	123
4.7.5 双向电泳	89	5.6.2 酶反应器操作的注意事项	125
4.8 萃取分离	89		
4.8.1 双水相萃取	89		
4.8.2 有机溶剂萃取	90		
4.8.3 超临界流体萃取	91		

6 酶分子修饰	128	8.3.1 酶的热力学稳定性	174
6.1 酶分子的物理修饰	129	8.3.2 酶的底物选择性	175
6.1.1 高压修饰	130	8.3.3 酶的立体选择性	176
6.1.2 激光修饰	130	8.3.4 酶的位置选择性和化学选择性 ..	176
6.2 酶分子的化学修饰	130	8.3.5 酶的其他特性	178
6.2.1 主链修饰	130	8.4 非水介质中酶催化的条件及控制	179
6.2.2 侧链基团修饰	131	8.4.1 有机溶剂对酶必需水的影响	179
6.2.3 组成单位置换修饰	139	8.4.2 有机溶剂对底物和产物的影响 ..	180
6.2.4 金属离子置换修饰	140	8.4.3 有机溶剂对酶的影响	180
6.3 酶分子的基因修饰	141	9 酶的剂型与复配	189
6.3.1 理性设计与定点突变	141	9.1 酶的剂型	190
6.3.2 随机突变与定向进化	143	9.1.1 酶的剂型分类	190
7 酶的固定化	148	9.1.2 液体酶制备与生产工艺	191
7.1 酶固定化方法	149	9.1.3 固体酶制备与生产工艺	193
7.1.1 吸附法	149	9.2 酶的复配及加工技术	194
7.1.2 包埋法	151	9.2.1 复配的原理	194
7.1.3 共价结合法	153	9.2.2 复配的原则	195
7.1.4 交联法	155	9.2.3 复配技术与应用	195
7.1.5 交联酶聚集体	156	10 酶的应用(I)	200
7.1.6 固定化酶新技术	157	10.1 酶在食品领域的应用	201
7.2 固定化酶的特性	158	10.1.1 酶在食品保鲜中的应用	201
7.2.1 稳定性	158	10.1.2 酶在食品加工中的应用	202
7.2.2 最适温度	159	10.1.3 酶在改善食品品质和风味中的	
7.2.3 最适 pH	159	应用	210
7.2.4 底物特异性	159	10.2 酶在饲料行业的应用	211
7.3 固定化技术的应用	160	10.2.1 外源消化酶类的应用	211
7.3.1 固定化酶的应用	160	10.2.2 非淀粉多糖酶的应用	214
7.3.2 固定化细胞的应用	164	10.2.3 植酸酶的应用	220
8 酶的非水相催化	167	10.3 酶在医药行业的应用	222
8.1 酶非水相催化的研究概述	168	10.3.1 酶在疾病诊断中的应用	222
8.1.1 非水相催化的发展进程	169	10.3.2 酶在疾病治疗中的应用	224
8.1.2 非水相催化的特点	169	10.3.3 酶在药物合成中的应用	226
8.1.3 酶的非水相催化	169	11 酶的应用(II)	232
8.2 水和非水介质对酶催化反应的影响 ..	170	11.1 酶在纺织行业的应用	233
8.2.1 水与酶的柔性	170	11.1.1 淀粉酶退浆的应用	234
8.2.2 结合水	171	11.1.2 PVA 降解酶的应用	234
8.2.3 水活度	171	11.1.3 角质酶在纺织中的应用	235
8.2.4 水对酶活性和选择性的调节	173	11.1.4 蛋白酶在纺织工业中的应用	235
8.3 非水介质中酶催化的特性	174	11.1.5 脂肪酶在纺织工业中的应用	236

11.2 酶在制浆造纸领域的应用	236	11.3.2 酶在生物能源炼制中的应用	242
11.2.1 酶促打浆	236	11.3.3 酶在生物制氢中的应用	244
11.2.2 酶作用于纤维改性	237	11.4 酶在环保领域的应用	244
11.2.3 酶法助漂	237	11.4.1 酶在环境监测中的应用	244
11.2.4 酶法脱墨	237	11.4.2 酶在废水处理中的应用	245
11.3 酶在化工及能源领域的应用	240		
11.3.1 酶在化工领域的应用	240		

参考文献



绪 论

- 1.1 酶的基本概念及由来
- 1.2 酶的分类与命名
蛋白类酶的分类与命名；核酸类酶的分类
- 1.3 酶的活力测定
酶活力测定方法；酶活力单位；酶的转换数与催化周期；固定化酶的活力测定
- 1.4 酶工程发展概况与前景
酶生产与应用技术的来源；酶微生物发酵技术的来源；酶固定化技术的发明；动植物细胞培养及产酶；酶的应用及分子改造技术；基因工程及酶生产菌株的改造

酶是具有生物催化功能的生物大分子。酶可以分为蛋白类酶和核酸类酶两大类。在人们对酶的发现、认识和利用的历史长河中，逐步实现了利用各种微生物、动物、植物细胞在特定的条件下合成多种多样的酶，并可以通过各种方法选育得到优良的细胞，在人工控制条件的生物反应器中进行生产获得各种所需的酶。

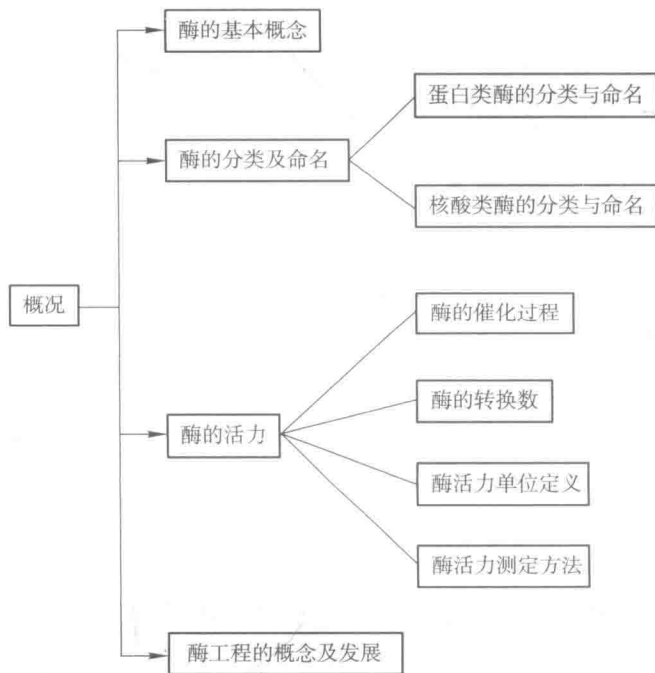
在生产实践中，人们还发现在适宜的条件下，酶不仅在生物体内，而且在生物体外也可以催化各种生化反应。因此，可以根据酶的催化特性和酶反应动力学的理论，将酶有效用于医药、食品、化工、农业、环保、能源和生物技术等各个领域。

所谓酶工程，就是酶的生产与应用的技术过程。酶工程的主要任务是经过预先设计，通过人工操作获得人们所需的酶，并通过各种技术使酶充分发挥其催化功能。

通过本章学习，可以掌握以下知识：

1. 酶与酶工程的概念
2. 酶与酶工程的发展
3. 酶的分类与命名方法
4. 酶活力定义及分析方法
5. 酶应用领域的拓展
6. 新酶技术的发展

知识导图



关键词

酶 酶工程 蛋白类酶 核酸类酶 酶分子修饰 酶分子定向进化 酶固定化 酶非水相催化 酶反应器 米氏方程 酶活力 酶比活力 酶的转换数

教学视频 1-1

酶的发展与应用

知识拓展 1-1

酶与酶工程的内涵

1.1 酶的基本概念及由来

人们对酶 (enzyme) 的催化作用和化学本质等基本概念的认识, 是在长期的生产活动和科学研究中逐步发展的而来。

我国是文明古国, 我们的祖先在几千年前就已经在食品生产和疾病治疗等领域不自觉地利用了酶。例如, 在夏禹时代就已经掌握了酿酒技术, 在周朝就会制造饴糖、食酱等食品, 在春秋战国时期就懂得用麴来治疗消化不良等。我们的祖先不但创造了“酶”这个汉字, 而且给出了明确的定义——“酶者, 酒母也”, 说明古代人们对酶已经有了初步的认识。

然而, 直到 19 世纪 30 年代, 人们才开始认识酶的存在和作用。一百多年来, 人们对酶基本概念和原理的认识经历了一个不断发展、逐步深入的过程。

1833 年, 佩恩 (Payen) 和帕索兹 (Persoz) 从麦芽的水抽提物中用酒精沉淀得到一种可使淀粉水解生成可溶性糖的物质, 称之为淀粉酶 (diastase), 并指出了它的热不稳定性, 初步触及了酶的一些本质问题。

19 世纪 50 年代, 巴斯德 (Pasteur) 用酵母进行酒精发酵的研究, 认识到在活酵母细胞内有一

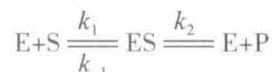
知识拓展 1-2

《康熙字典》中麴的含义

种可以将糖发酵生成酒精的物质。1878年库尼(Kühne)首次将酵母中进行酒精发酵的物质称为酶(enzyme)，“enzyme”这个词来自希腊文，其意思是“在酵母中”。

1896年，巴克纳(Buchner)兄弟的研究结果表明，将酵母细胞破坏后获得的无细胞抽提液也能将糖发酵成酒精。这就表明酶在细胞外也可以在一定的条件下进行催化。其后，不少科技工作者对酶的催化特性和催化作用理论进行了广泛的研究，其中，亨利(Henri)和米彻利斯(Michaelis)等人作出了卓越的贡献。

1902年，亨利根据蔗糖酶催化蔗糖水解的实验结果，提出中间产物学说，他认为底物必须首先与酶形成中间复合物，然后再转变为产物，并重新释放出游离的酶，即：



1913年，米彻利斯和曼吞(Menten)根据中间产物学说，推导出酶催化反应的基本动力学方程——米氏方程：

$$v = \frac{V_m \cdot [S]}{K_m + [S]}$$

1926年，萨姆纳(Sumner)首次从刀豆提取液中分离纯化得到脲酶结晶，并证明它具有蛋白质的性质。为此，萨姆纳获得1946年度的诺贝尔化学奖。在此后的50多年中，对一系列酶的研究都证实酶的化学本质是蛋白质，于是人们普遍接受“酶是具有生物催化功能的蛋白质”这一概念。

1982年，切克(Cech)等人发现四膜虫(*Tetrahymena*)细胞的26S rRNA前体具有自我剪接(self-splicing)功能，表明RNA亦具有催化活性，并将这种具有催化活性的RNA称为核酸类酶。

1983年，阿尔特曼(Altman)等人发现核糖核酸酶P(RNase P)的RNA部分(M1 RNA)具有核糖核酸酶P的催化活性，而该酶的蛋白质部分(C5蛋白)却没有酶活性。

RNA具有生物催化活性这一发现，改变了有关酶的概念，被认为是最近30多年来生物科学领域最令人鼓舞的发现之一。为此，切克和阿尔特曼共同获得1989年度的诺贝尔化学奖。

经过多年的研究表明，核酸类酶具有完整的空间结构和活性中心，有其独特的催化机制，具有很高的底物专一性，其反应动力学亦符合米氏方程的规律。可见，核酸类酶具有生物催化剂的所有特性，是一类由RNA组成的酶。由此引出酶的新概念，即“酶是具有生物催化功能的生物大分子”。酶可以分为蛋白类酶(proteozyme, protein enzyme)和核酸类酶(ribozyme, RNA enzyme)两大类别，蛋白类酶分子中起催化作用的主要组分是蛋白质，核酸类酶分子中起催化作用的主要组分是核糖核酸(RNA)。

由此可见，人们在近一百多年的生活和生产实践中，逐步认识到“酶是生物体产生的具有生物催化功能的物质”。

1.2 酶的分类与命名

酶有蛋白类酶和核酸类酶两大类别，迄今为止已发现的酶的数量达几千种。为了准确地识别某一种酶，以免发生混乱或误解，要求每一种酶都有准确的名称和明确的分类。为此，需要掌握酶的分类(enzyme classification)和酶的命名(enzyme nomenclature)原则。

蛋白类酶和核酸类酶的分类与命名的总原则是相同的，都是根据酶的作用底物(substrate)和催化反应的类型(reaction type)进行分类和命名。

由于蛋白类酶和核酸类酶具有不同的结构和催化特性，所以各自的分类和命名又有所区别，两者分类与命名的显著区别之一是蛋白类酶只能催化其他分子进行反应，而核酸类酶既可以催化本身分子

也可以催化其他分子进行反应。由此，在核酸类酶的分类中出现了分子内催化核酸类酶、分子间催化核酸类酶、自我剪切酶、自我剪接酶等名称，这在蛋白类酶中是没有的。

现把酶的分类归纳如图 1-1 所示。

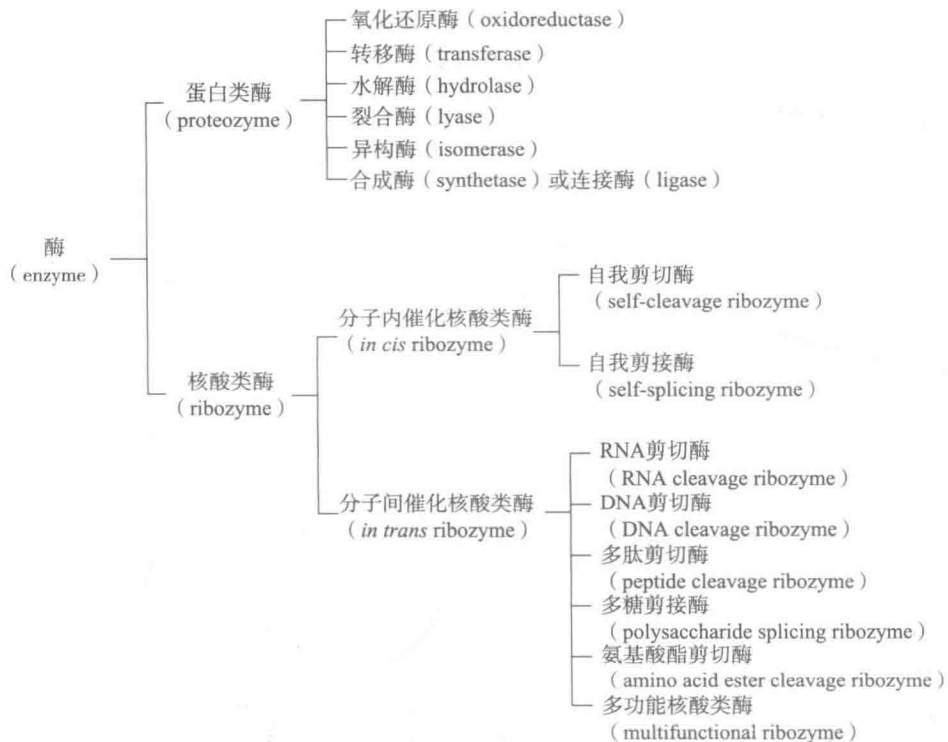


图 1-1 酶的分类

1.2.1 蛋白类酶的分类与命名

对于蛋白类酶的分类和命名，国际酶学委员会（Enzyme Commission）于 1961 年提出了酶的分类与命名方案，此后不断得到补充和完善。

根据国际酶学委员会的建议，每一种具体的酶都有其推荐命名和系统命名。

酶的推荐命名一般由两部分组成：第一部分为底物名称，第二部分为催化反应的类型。后面加一个“酶”字（英文后缀为 -ase）。不管酶催化的反应是正反应还是逆反应，一般用同一个名称。例如，葡萄糖氧化酶（glucose oxidase），表明该酶的作用底物是葡萄糖，催化的反应类型属于氧化反应。

对于水解酶类，其催化的为水解反应，在推荐命名时可以省去说明反应类型的“水解”字样，只在底物名称之后加上“酶”字即可。例如，淀粉酶、蛋白酶、乙酰胆碱酶等，必要时还可以再加上酶的来源或其特性，如木瓜蛋白酶、酸性磷酸酶等。

酶的系统名称（systematic name）则包括了酶的作用底物、酶作用的基团及催化反应的类型。例如，上述葡萄糖氧化酶的系统命名为“ β -D-葡萄糖：氧 1-氧化还原酶”（ β -D-glucose: oxygen 1-oxidoreductase）。表明该酶所催化的反应以 β -D-葡萄糖为脱氢的供体，氧为氢受体，催化作用在第一个碳原子基团上进行，所催化的反应属于氧化还原反应，是一种氧化还原酶。

蛋白类酶的分类原则为：

- ① 按照酶催化作用的类型，将蛋白类酶分为 6 大类。即第 1 大类为氧化还原酶；第 2 大类为转移酶；第 3 大类为水解酶；第 4 大类为裂合酶；第 5 大类为异构酶；第 6 大类为合成酶或连接酶。
- ② 每个大类中，按照酶作用的底物、化学键或基团的不同，分为若干亚类。

③ 每一亚类中再分为若干小类。

④ 每一小类中包含若干个具体的酶。

根据系统命名法，每一种具体的酶，除了有一个系统名称以外，还有一个系统编号。系统编号采用四码编号方法。第一个号码表示该酶属于6大类酶中的某一大类，第二个号码表示该酶属于该大类中的某一亚类，第三个号码表示属于亚类中的某一小类，第四个号码表示这一具体的酶在该小类中的序号。每个号码之间用圆点(.)分开。例如，上述葡糖氧化酶的系统编号为[EC 1.1.3.4]。其中，EC表示国际酶学委员会(Enzyme Commission)，第一个号码“1”表示该酶属于氧化还原酶(第1大类)，第二个号码“1”表示属氧化还原酶的第1亚类，该亚类所催化的反应是在供体的CH-OH基团上进行，第三个号码“3”表示该酶属第1亚类的第3小类，该小类的酶所催化的反应是以氧为氢受体，第四个号码“4”表示该酶在小类中的特定序号。

现将6大类蛋白类酶简介如下：

(1) 氧化还原酶(oxidoreductase)

氧化还原酶是催化氧化还原反应的一类酶，其催化反应通式为：



被氧化的底物(AH₂)为氢或电子供体，被还原的底物(B)为氢或电子受体。

氧化还原酶系统命名时，将供体写在前面，受体写在后面，然后再加上氧化还原酶字样，如醇：NAD⁺氧化还原酶，表明其氢供体是醇，氢受体是NAD⁺。

氧化还原酶的推荐命名采用“某供体脱氢酶”，如谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase)；或“某受体还原酶”，如硝酸还原酶(nitrate reductase)；以氧作氢受体时，则用“某受体氧化酶”的名称，如胆固醇氧化酶(cholesterol oxidase)等。

(2) 转移酶(transferase)

转移酶是催化某基团从供体化合物转移到受体化合物上的一类酶，其反应通式为：



转移酶的系统命名是“供体：受体某基团转移酶”，例如，L-天冬氨酸：2-酮戊二酸氨基转移酶，表明该酶催化氨基从L-天冬氨酸转移到2-酮戊二酸。

转移酶的推荐命名为“受体(或供体)某基团转移酶”，例如，天冬氨酸氨基转移酶(L-天冬氨酸+2-酮戊二酸 \rightleftharpoons 草酰乙酸+L-谷氨酸)等。

(3) 水解酶(hydrolase)

水解酶是催化各种化合物进行水解反应的一类酶，其反应通式为：



水解酶的系统命名是先写底物名称，再写发生水解作用的化学键位置，后面加上“水解酶”，例如，5'-核苷酸磷酸水解酶，表明该酶催化反应的底物是5'-核苷酸，水解反应发生在磷酸酯键上。

水解酶的推荐命名则在底物名称的后面加上一个酶字，如5'-核苷酸酶(5'-核苷酸+H₂O \rightleftharpoons 核苷+H₃PO₄)等。

(4) 裂合酶(lyase)

裂合酶是催化一个化合物裂解成为两个较小的化合物及其逆反应的一类酶，其反应通式为：



一般裂合酶在裂解反应方向只有一个底物，而在缩合反应方向却有两个底物。催化底物裂解为产物后，产生一个双键。

裂合酶的系统命名为“底物：裂解的基团裂合酶”，如草酸：羧基裂合酶(推荐名为草酸脱羧酶)，表明该酶催化草酸在羧基位置发生裂解反应。

裂合酶的推荐命名是在裂解底物名称后面加上“脱羧酶”(decarboxylase)、“醛缩酶”(aldolase)、

“脱水酶”(dehydratase)等,在缩合反应方向更为重要时,则用“合酶”(synthase)这一名称,如草酸脱羧酶(草酸 \rightleftharpoons 甲酸+CO₂)、苏氨酸醛缩酶(L-苏氨酸 \rightleftharpoons 甘氨酸+乙醛)、丙二醇脱水酶(丙二醇 \rightleftharpoons 丙醛+H₂O)、乙酰乳酸合酶(2-乙酰乳酸+CO₂ \rightleftharpoons 2-丙酮酸)。

(5) 异构酶(isomerase)

异构酶是催化分子内部基团位置或构象的转换的一类酶,其反应通式为:



异构酶按照异构化的类型不同,分为6个亚类。命名时分别在底物名称的后面加上异构酶(isomerase)、消旋酶(racemase)、变位酶(mutase)、差向异构酶(epimerase)、顺反异构酶(*cis-trans*-isomerase)等。例如,葡糖异构酶(D-葡萄糖 \rightleftharpoons D-果糖),丙氨酸消旋酶(L-丙氨酸 \rightleftharpoons D-丙氨酸),磷酸甘油酸磷酸变位酶(2-磷酸-D-甘油酸 \rightleftharpoons 3-磷酸-D-甘油酸),醛糖-1-差向异构酶(α -D-葡萄糖 \rightleftharpoons β -D-葡萄糖),顺丁烯二酸顺反异构酶(顺丁烯二酸 \rightleftharpoons 反丁烯二酸)等。

(6) 连接酶(ligase)或合成酶(synthetase)

连接酶是伴随着ATP等核苷三磷酸的水解,催化两个分子进行连接反应的酶,其反应通式为:



连接酶的系统命名是在两个底物的名称后面加上“连接酶”,如天冬氨酸:氨连接酶(推荐名为天冬酰胺合成酶)(L-天冬氨酸+氨+ATP \rightleftharpoons L-天冬酰胺+ADP+P_i)。

连接酶的推荐命名则是在合成产物名称之后加上“合成酶”,如谷氨酰胺合成酶(L-谷氨酸+氨+ATP \rightleftharpoons L-谷氨酰胺+AMP+P_i)。

1.2.2 核酸类酶的分类

核酸类酶(R酶)的分类和命名还没有统一的原则和规定,通常可以按照酶的作用底物、酶催化反应的类型和酶的结构特点的不同进行分类。

根据酶催化的底物是其本身RNA分子还是其他分子,可以将核酸类酶分为分子内催化(*in cis*,也称为自我催化)和分子间催化(*in trans*)两类。

根据酶催化反应的类型,可以将核酸类酶分为剪切酶、剪接酶和多功能酶等三类。

根据核酸类酶的结构特点不同,可分为锤头形核酸类酶、发夹形核酸类酶、含I型IVS的核酸类酶、含II型IVS的核酸类酶等。

本书对核酸类酶采用下列分类原则:

① 根据酶作用的底物是其本身RNA分子还是其他分子,将核酸类酶分为分子内催化核酸类酶和分子间催化核酸类酶两大类。

② 在每个大类中,根据酶的催化类型不同,将核酸类酶分为若干亚类。据此,分子内催化的核酸类酶分为自我剪切酶、自我剪接酶两个亚类;分子间催化的核酸类酶可以分为RNA剪切酶、DNA剪切酶、氨基酸酯剪切酶、多肽剪切酶、多糖剪接酶等亚类。

现根据现有资料,将核酸类酶的初步分类简介如下:

(1) 分子内催化核酸类酶

分子内催化核酸类酶是指催化本身RNA分子进行反应的一类核酸类酶。由于这类核酸类酶是催化分子内反应,所以也冠以“自我”(self)字样。

该大类酶包括自我剪切酶和自我剪接酶两个亚类。

自我剪切酶(self-cleavage ribozyme):是在一定条件下催化本身RNA分子进行剪切反应的核酸类酶。它们都是RNA的前体,可以在一定条件下进行自我催化使RNA前体生成成熟的RNA分子和另一个RNA片段。

1984年,阿比利安(Apirion)发现T4噬菌体RNA前体是一种自我剪切酶,可以将含有215个核