

MEIXUE YUANLI YU MEI GONGCHENG

酶学原理 与酶工程

周晓云 主编

 中国轻工业出版社

酶学原理与酶工程

周晓云 主编

 中国轻工业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

酶学原理与酶工程/周晓云主编. —北京: 中国轻工业出版社, 2005.8

ISBN 7-5019-4908-5

I. 酶… II. 周… III. ①酶学—高等学校—教材
②酶—生物工程—高等学校—教材 IV. ①Q55②Q814

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 048881 号

策划编辑: 白 洁

责任编辑: 白 洁 姚怀芝 责任终审: 滕炎福 封面设计: 邱亦刚

版式设计: 马金路 责任校对: 燕 杰 责任监印: 胡 兵

出版发行: 中国轻工业出版社 (北京东长安街 6 号, 邮编: 100740)

印 刷: 河北省高碑店市鑫昊印刷有限责任公司

经 销: 各地新华书店

版 次: 2005 年 8 月第 1 版 2005 年 8 月第 1 次印刷

开 本: 787×1092 1/16 印张: 26.25

字 数: 605 千字

书 号: ISBN 7-5019-4908-5/Q·024 定价: 40.00 元

读者服务部邮购热线电话: 010-65241695 85111729 传真: 85111730

发行电话: 010-85119817 65128898

网 址: <http://www.chlip.com.cn>

Email: club@chlip.com.cn

如发现图书残缺请直接与我社读者服务部联系调换

50436J4X101ZBW

《酶学原理与酶工程》编审委员会

- | | | | |
|-----------|-----|-----|------------------------|
| 主编 | 周晓云 | 教授 | (浙江工业大学生物与环境工程学院生物工程系) |
| 编委 | 张朝晖 | 副教授 | (浙江工业大学生物与环境工程学院生物工程系) |
| | 孙志浩 | 教授 | (江南大学生物工程学院) |
| | 钟卫鸿 | 教授 | (浙江工业大学生物与环境工程学院生物技术系) |
| | 吴绵斌 | 副教授 | (浙江大学材料与化工学院生物工程研究所) |
| 主审 | 黎高翔 | 研究员 | (中国科学院微生物研究所) |
| | 岑沛霖 | 教授 | (浙江大学材料与化工学院生物工程研究所) |

序 言

人类利用酶的历史可追溯到几千年前，但酶工程学的发展始于 20 世纪中叶。随着新技术的进步，对酶的物理、化学特性及催化分子机理的了解，诱发了分子酶学与酶工程的迅速崛起，成为生物工程的支柱，与基因工程、蛋白质工程、发酵代谢工程和细胞工程构成了不可分割的相互交叉的整体工程。

生物技术是使工业可持续发展最有希望的技术。工业生物技术的核心是工业生物催化，以微生物或酶作为催化剂的生物催化涵盖了酶的发现、酶的优化和生物催化工程三个主要技术平台，是一个快速发展的，能导致工业、医药、农业生物技术革新的领域，对国民经济和人类社会的发展具有重大的战略意义。

最近十几年来，酶学与酶工程发展有以下特点：（1）酶的合成、结构和功能关系的信息是酶工程研究的基石。以基因克隆、重组、重排、点突变或化学修饰手段改进酶的特性及设计新酶种是人工进化的有效途径，而成败的基础取决于对蛋白质合成基因文库的积累，对基因模板分子结构与蛋白质合成分子机制的了解，也依赖于对酶的静态、动态分子结构与催化功能关系的深入认识；微生物酶的开发的许多基础理论问题仍有待解决，如未培养及极端微生物与酶的多样性认识，生物催化剂构效关系的分子基础等等。这些相关的信息是进一步酶工程研究的依据。（2）基因工程和蛋白质工程构建酶是重要导向。基因工程和蛋白质工程改造及设计酶是人工定向进化的重要手段，在国内外，通过 DNA 重组、重排等技术，已创造了许多高活力、性能优良的产酶菌种，有些已投入大规模生产和应用，可使为数不多的几种工业用酶扩大为种类多、用途广的酶工业新时代。（3）微生物与酶促催化合成已成为酶工程的重要角色，微生物转化及酶法合成手性药物及有机相酶催化更引人注目，是难得的国际竞争机遇和生物技术研究重点，将引起医药、化工领域的一次革命。（4）构建抗体酶、核酶及人工合成酶是酶学的前沿领地。构建有别于天然功能酶的新酶类是目前探索的热点。

在当今电子信息技术、物理、化学和生物高技术密切合作的时代，酶工程必然会走向深化境界，在理论上或在应用上都将有更大的创造性成就。

鉴于酶工程的大好形势，在多年丰富的讲授经验和论文成果基础上，根据当今酶学与酶工程学在理论上和应用上的成就，由浙江工业大学周晓云教授主编，浙江工业大学、江南大学及浙江大学几位教授和博士撰写的《酶学原理与酶工程》一书的出版，迎合了酶学与酶工程飞速发展的历史潮流，反映了近年来酶学研究最新进展。本人有幸能先睹此书全稿，感到此书内容丰富、编排合理，既考虑了酶学原理和酶工程的基础性、系统性、完整性，又注意了内容的实用性、新颖性。此书既可作为生物化工、发酵工程研究生的教材或大学生物工程专业本科生的参考书，也可供从事此方面的教学、科研及生产的科技人员参阅。

黎高翔

中国酶工程专业委员会主任委员
2004.10 于中国科学院微生物研究所

前 言

随着分子生物学和生物技术的进展，酶的理论研究和应用研究都取得了迅速发展。近年来，在酶学和酶工程领域中涌现了许多新理论、新方法和新概念，为了满足教学、研究和应用的需要，我们编写了《酶学原理与酶工程》一书。

全书共有 14 章，其中第一章绪论和第六章酶的生产是参考本人主编的《酶技术》中的相关章节改写而成的；第三章由浙江大学吴绵斌博士编写；第四章、第五章和第十四章由浙江工业大学张朝晖博士编写；第九章由江南大学孙志浩教授编写；第十章和第十一章由浙江工业大学钟卫鸿教授编写；其余由我本人编写。由于部分章节之间不能截然分开，因此在编写中存在某些交叉情况。

在本书的编写过程中，我们既强调了学科的系统性和完整性，又注意了材料的新颖性。在书稿内容的选择方面，力求论述准确，引用的基本理论可靠，反映的材料全面，又尽可能包括最新的进展和研究成果。因论述的方式各有不同，出于尊重各专家的原有风格，我们不强求统一。

我国知名的酶工程专家黎高翔研究员（中国科学院微生物研究所）和岑沛霖教授（浙江大学）作为主审人，在百忙中审阅了本书的全稿，他们提出了许多宝贵的修改意见和建议，对全书的统稿给予了很大的帮助和支持；黎高翔研究员欣然为本书作序。本人向他们表示衷心的感谢。

本书获得浙江工业大学专著与研究生教材出版基金资助，在写作、出版过程中还得到中国轻工业出版社、浙江工业大学研究生院的支持和帮助，三所大学的研究生王蓓、解大斌、郑淑芬、董丽辉、沈杰、朱海东、王圆和沈佳佳等为本书稿的资料、图表及计算机文字处理等做了许多的工作，在此一并表示谢意。

由于作者水平有限，书中难免存在不足和错误之处，恳切希望广大读者、专家批评指正。

周晓云

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 酶学和酶工程的发展史	(1)
一、酶在古代的应用	(1)
二、酶学研究的早期历史	(1)
三、开创现代酶技术	(4)
第二节 酶是生物催化剂	(5)
一、酶是一种特殊的催化剂	(5)
二、酶在有机体内的重要性	(6)
三、酶的化学本质	(7)
第三节 酶学与基础理论	(8)
一、酶学与现代化学的关系	(8)
二、酶学与现代物理的关系	(8)
三、酶学与近代生物的关系	(8)
第四节 酶与生产实践	(9)
一、酶在食品工业领域中的应用	(9)
二、酶在饲料工业领域中的应用	(11)
三、酶在轻纺工业领域中的应用	(13)
四、酶在化工工业领域中的应用	(16)
五、酶在医药工业领域中的应用	(19)
六、酶在科学研究领域中的应用	(24)
第二章 酶学基础	(27)
第一节 酶的结构与功能	(27)
一、酶的活性中心	(27)
二、酶的一级结构与催化功能的关系	(31)
三、酶的二级和三级结构与催化功能的关系	(32)
四、酶的四级结构与催化功能的关系	(34)
第二节 酶催化作用的基本理论	(34)
一、酶-底物复合物	(35)
二、酶作用的专一性机制	(36)
三、酶作用的高效性机制	(38)
第三节 影响酶促反应速度的因素	(41)
一、底物浓度的影响	(41)
二、酶浓度的影响	(41)

三、温度的影响	(42)
四、pH 的影响	(42)
五、激活剂和抑制剂	(43)
第四节 酶在生物体内存在的几种形式	(46)
一、单体酶、寡聚酶、多酶复合体	(46)
二、同工酶 (isozyme)	(47)
三、别构酶与修饰酶	(48)
四、结构酶与诱导酶	(50)
五、胞内酶与胞外酶	(50)
第五节 酶的命名和分类	(51)
一、酶的命名	(51)
二、酶的分类和编号	(51)
第六节 酶活测定	(53)
一、酶的活力单位	(53)
二、酶的比活力	(54)
三、常用的酶活力测定方法原理	(54)
第三章 酶催化反应动力学	(57)
第一节 单底物酶催化反应动力学	(57)
一、“快速平衡”假设的 Michaelis-Menten 方程	(59)
二、“拟稳态”假设的 Briggs-Haldane 方程	(60)
三、米氏方程的讨论	(62)
四、酶催化反应动力学参数求取	(63)
第二节 酶催化反应的抑制动力学	(66)
一、抑制剂抑制	(66)
二、底物抑制	(75)
三、产物抑制	(77)
第三节 多底物酶反应动力学	(77)
一、顺序反应机制	(77)
二、乒乓反应机制	(80)
第四节 别构酶催化反应动力学	(81)
第五节 pH 和温度对酶催化反应的影响	(82)
一、pH 对酶催化反应的影响	(82)
二、温度对酶催化反应的影响	(84)
第四章 固定化酶反应动力学	(86)
第一节 酶和细胞的固定化	(87)
一、酶的固定化方法	(87)
二、细胞的固定化方法	(92)

三、固定化酶的性质	(93)
第二节 固定化酶反应动力学	(94)
一、影响固定化酶反应动力学的因素	(94)
二、外扩散速率对酶催化反应速率的限制	(96)
三、固定化酶颗粒内的物质扩散	(99)
四、内外扩散同时控制	(105)
第五章 酶反应器	(108)
第一节 酶反应器的类型和操作方式	(108)
一、酶反应器的类型及操作方式	(108)
二、搅拌罐反应器	(109)
三、固定床反应器	(109)
四、膜式反应器	(109)
五、流化床反应器	(110)
六、鼓泡塔反应器	(110)
第二节 酶反应器的设计和分析	(111)
一、反应器设计概论	(111)
二、均相酶反应器的基本设计方程	(113)
三、固定化酶反应器的基本设计方程	(115)
第三节 停留时间分布与非理想反应器模型	(120)
一、停留时间分布	(120)
二、生化反应器的非理想流动模型	(123)
第四节 酶反应器的动态特性	(127)
第五节 酶反应器的发展	(127)
一、含有辅助因子再生的酶反应器	(127)
二、两相或多相反应器	(128)
三、固定化多酶反应器	(129)
第六章 酶的生产	(132)
第一节 产酶微生物的筛选和育种	(132)
一、菌样采集	(132)
二、富集	(132)
三、菌种纯化和分离	(133)
四、新种性能测试	(134)
五、高产菌株的选育	(134)
第二节 酶的生产方式	(135)
一、固体发酵法	(135)
二、液体发酵法	(136)
第三节 培养基	(137)

一、培养基的营养要求	(137)
二、培养基的种类	(139)
三、培养基的选择	(140)
第四节 灭菌	(141)
一、培养基灭菌	(141)
二、空气过滤除菌	(146)
三、防止染菌和检查杂菌的方法	(151)
第五节 发酵过程控制	(153)
一、发酵过程中的代谢变化	(153)
二、影响产酶的几个重要条件	(154)
三、发酵过程的中间补料	(157)
第六节 酶的工业提取	(158)
一、生物组织的破碎	(158)
二、发酵液预处理	(161)
三、发酵液过滤	(163)
四、酶液浓缩	(167)
五、盐析沉淀法	(168)
六、有机溶剂沉淀法	(169)
七、酶的干燥	(170)
第七节 酶的纯化和精制	(171)
一、纯化方案的设计	(171)
二、纯化方法	(172)
三、酶纯化水平的评判	(179)
第七章 酶的化学修饰	(181)
一、化学修饰的目的	(181)
二、化学修饰的基本原理	(182)
三、酶化学修饰过程中的有关内容	(182)
四、酶化学修饰的方法	(185)
五、修饰酶的性质特性	(193)
第八章 酶抑制剂	(198)
第一节 酶抑制剂的种类	(198)
一、按抑制剂的化学性质分类	(199)
二、按抑制酶的类型分类	(200)
三、按对疾病治疗作用分类	(200)
四、按与酶作用机制分类	(200)
第二节 不可逆作用的酶抑制剂	(201)
一、指向活性部位的不可逆抑制剂	(201)

二、基于机制的不可逆抑制剂（自杀性底物）	(203)
第三节 可逆作用的酶抑制剂	(205)
一、别嘌呤醇抑制黄嘌呤氧化酶	(205)
二、阿糖胞苷抑制 DNA 聚合酶	(205)
三、5-氟尿嘧啶抑制胸苷酸合成酶	(206)
第四节 过渡态类似物的酶抑制剂	(207)
一、一般原理	(207)
二、糖苷酶抑制剂	(209)
三、丝氨酸蛋白酶抑制剂	(209)
四、含金属的蛋白酶抑制剂	(211)
第五节 微生物来源酶抑制剂的制备	(212)
一、产酶抑制剂的微生物	(212)
二、酶抑制剂的筛选	(213)
三、快速筛选技术	(213)
第六节 具代表性的酶抑制剂	(217)
一、 β -内酰胺酶抑制剂	(217)
二、HMG-CoA 还原酶抑制剂	(228)
三、人类免疫缺陷病毒 (HIV) 复制抑制剂	(232)
四、脲酶抑制剂 (ureaseinhibitor)	(234)
第九章 生物催化与手性技术	(239)
第一节 概述	(239)
一、生物催化与手性技术的基本概念	(239)
二、生物催化与手性技术的产生与发展	(239)
三、手性与手性化合物的重要意义	(240)
四、生产单一映体手性药物的方法	(241)
五、生物催化的手性化学	(243)
第二节 微生物转化	(246)
一、概述	(246)
二、微生物转化的方法	(248)
三、微生物转化反应的应用	(254)
第三节 非水相生物催化	(263)
一、概述	(263)
二、生物催化反应的非水介质体系	(265)
三、非水介质对酶催化的影响	(267)
四、非水相生物催化反应的酶	(276)
五、非水相生物催化反应的应用	(277)
第四节 生物催化的手性合成	(286)
一、生物催化手性合成的一般方法	(287)

二、典型的不对称生物催化反应	(287)
三、生物催化手性合成的应用	(292)
第十章 酶基因工程	(302)
第一节 基因工程技术相关的工具酶	(302)
一、限制性内切酶	(303)
二、DNA 聚合酶	(305)
三、DNA 连接酶	(307)
四、SI 核酸酶	(307)
五、 <i>Bal31</i> 核酸酶	(307)
六、碱性磷酸酶	(308)
七、逆转录酶	(308)
第二节 酶基因克隆	(308)
一、酶的异源表达	(309)
二、酶结构与功能	(311)
三、其他研究	(312)
四、展望	(312)
第三节 酶基因克隆的研究实例	(313)
一、纤维素酶基因克隆及其功能性氨基酸研究	(313)
二、其他酶的基因克隆研究	(316)
第四节 分子酶工程学和酶的体外定向进化	(320)
一、定向进化的原理	(320)
二、随机突变的策略	(321)
三、定向进化的选择策略	(323)
四、定向进化的优势、现状和未来	(323)
第十一章 极端酶	(328)
第一节 极端酶的种类和应用	(328)
一、天然极端酶	(328)
二、人工极端酶	(334)
第二节 极端酶的结构特点与作用机制	(336)
一、极端微生物和极端酶	(336)
二、极端酶结构基础的研究进展	(337)
三、极端酶工程	(338)
第十二章 核酶	(342)
第一节 概述	(342)
一、核酶的发现	(342)
二、核酶的分类	(343)

三、核酶作用的特点	(345)
第二节 剪接型核酶	(346)
一、剪接机制	(346)
二、结构与功能的关系	(348)
第三节 剪切型核酶	(351)
一、自身催化剪切型 RNA	(351)
二、异体催化剪切型	(355)
第四节 脱氧核酶	(357)
一、脱氧核酶的体外筛选	(357)
二、脱氧核酶的分类及性质	(358)
三、脱氧核酶的催化特性	(360)
第五节 核酶的应用	(361)
一、在基础理论研究方面的应用	(361)
二、在医学领域的应用	(361)
三、核酶在植物抗病毒方面的应用	(362)
四、核酶技术面临的问题及展望	(363)
第十三章 抗体酶	(366)
第一节 抗体酶的催化特征	(366)
一、抗体酶的理论基础及研究背景	(366)
二、抗体酶的特点	(366)
三、抗体酶和非催化性抗体作用的比较	(367)
第二节 抗体酶的催化作用机理	(368)
一、过渡态理论与抗体酶	(368)
二、抗体酶催化的三种重要反应机制	(369)
三、抗体酶催化反应的介质效应	(370)
四、抗体酶催化的动力学模型	(371)
第三节 抗体酶的催化反应类型	(371)
一、转酰基反应	(371)
二、水解反应	(372)
三、Claisen 重排反应	(373)
四、酰胺合成反应	(374)
五、Diels - Alde 反应	(374)
六、转酯反应	(375)
七、光诱导反应	(375)
八、氧化还原反应	(376)
九、脱羧反应	(376)
十、金属螯合反应	(377)
十一、顺反异构化反应	(377)

第四节 抗体酶的制备	(377)
一、抗体酶的结构	(377)
二、抗体酶的制备原则	(378)
三、抗体酶的制备方法	(379)
四、抗体酶的筛选方法	(381)
第五节 抗体酶的应用、存在的问题及其对策	(381)
一、抗体酶研究的前景	(382)
二、抗体酶的应用	(382)
三、抗体酶应用中存在的问题及可能的对策	(383)
第十四章 模拟酶	(386)
第一节 模拟酶的理论基础	(386)
一、模拟酶的概念	(386)
二、模拟酶的理论基础	(386)
三、模拟酶的分类	(387)
第二节 主-客体酶模型	(388)
一、环糊精模型	(388)
二、其他的主-客体酶模型	(391)
第三节 印迹酶	(393)
一、分子印迹酶	(393)
二、生物印迹酶	(401)

第一章 绪 论

第一节 酶学和酶工程的发展史

一、酶在古代的应用

最早利用酶的人类活动是酿酒。据龙山遗址的考证，我国早在 4000 年以前就掌握了酿酒技术；夏禹时代，酒的酿制普遍流行。希腊、古埃及都有制造麦酒和葡萄酒的历史记载，欧洲有葡萄酒是神制造的神话传说。

除此之外，我们的祖先还不自觉地在许多方面利用酶的性能，例如制酱，《齐民要术》这部古代科学名著详细地记载了麦酱制造中的原料配比以及酿制方法。用酶来治病的记载也不少。2500 年前古人懂得用酒曲来治疗肠胃病（即像现在的用食母生来治疗肠胃病一样的道理），用鸡内金治疗消化不良，用动物的胃液来制造干酪，用麦芽制饴糖，用胰脏软化皮革等。

凡此种种都说明，虽然我们的祖先并不知道酶是何物，也无法了解它的性质，但根据生活经验的积累，都可以把它利用到相当完善的程度。这种凭借经验的反复操作经历了几千年的漫长历程，随着生产的发展、科学知识的日积月累，人们在有限的条件下，开始了对酶的研究，新的发现和不断的争论带来了酶学研究中的一个接一个的突破。

二、酶学研究的早期历史

(1) 最早的酶学实验 1783 年，意大利科学家 Spallanzani 在实验中观察到，鸟的胃液能将肉类分解消化。这恐怕要算是最早的酶学实验。

(2) 酶的最早发现者 1810 年，药物学家 Planche 在植物的根中发现了一种物质，能使创木脂氧化变蓝，并分离出了这种耐热且水溶性的物质。虽然他未说明此物为酶，但后来有人还是把他看作是酶的最早发现者。

(3) 证实酶有水解作用 几乎与 Planche 同时，Kirchhoff 在 1814 年研究了水解现象。他发现淀粉经稀酸加热水解为葡萄糖，而某些谷物种子在发酵时也能生成还原糖。若把种子发芽时的水提取物加到泡在水里的谷物中，也能发生相同的水解反应，很显然，活的谷物种子的水解能力取决于包含在其中的水溶性物质，这种水溶性物质脱离了生物体后仍能发挥作用。

(4) “非生物酵素”和“生物酵素” 在以上研究的基础上，Mitscherlich 在 1826 年提出了下面的概念：活的种子或麦芽为生物酵素，谷物种子的提取液中的可溶性物质为非生物酵素。

酵素作为酶的最早名称也是由此开始，而有些国家如日本、德国，一直沿用至今。

(5) 最早的酶制剂 1833 年，Payen 和 Persoz 用酒精处理麦芽提取液，分离出了一种能溶于水和稀酒精，不溶于浓酒精，对热不稳定的白色无定形粉末，取名为 diastase

(淀粉酶)。它能使淀粉转化为糖，不久用于棉布退浆。

diastase 来源于希腊文“分离”一词，很长一段时期作为酶的术语。1878 年，Kühne 才给酶起了一个统一名词，叫 Enzyme。此字来源于希腊文，由“En (在)”和“Zyme (酵母)”二字组合，表示酶包含在酵母中。

1898 年，Duelaux 提出引用 diastase 的最后三个字母“ase”作为酶命名的词根。例如：oxide (氧化物) → oxidase (氧化酶)，pectin (果胶) → pectinase (果胶酶)。

(6) 发酵机制的争论 科学争论的结果往往会促进科学的突破。19 世纪中叶发生了德国农业化学家 Liebig 和法国微生物学家巴斯德 (Pasteur) (图 1-1) 之间围绕着发酵机制的争论，持续了数十年。前者强调发酵是纯化学反应，后者则坚持发酵是活酵母参与的结果。

艰苦的论战一直持续到巴斯德去世后的第三年，即 1897 年，才由毕希纳 (Büchner) 兄弟画上了终止符。他们俩人用石英砂磨碎酵母细胞，并制备了不含酵母细胞的抽提液，用它能使蔗糖发酵，从而阐明了发酵是酶的作用的化学本质。他们的成功为 20 世纪酶学和酶工程学的发展揭开了序幕。毕希纳 (图 1-2) 因此获得了 1907 年诺贝尔化学奖。



图 1-1 巴斯德(Louis Pasteur)(1822—1895)， 图 1-2 毕希纳(Eduard Büchner)(1860—1917)，
法国微生物学家 发现了非细胞发酵

(7) 世界上第一个商品酶制剂产品 1894 年高峰让吉用米曲霉固体培养法生产“他卡”淀粉酶，用作消化剂。

(8) 锁钥学说和诱导契合学说 1894 年，Emil Fisher (图 1-3) 提出了酶与底物作用的锁钥学说，用以解释酶的作用的专一性。这个学说认为：酶与底物分子或底物分子的一部分之间，在结构上有严格的互补关系。当底物契合到酶蛋白的活性中心时，很像一把钥匙插入一把锁中，因而使底物发生催化反应。

1958 年 Daniel E. Koshland (图 1-4) 提出了诱导契合学说。这个学说认为：酶分子的构象与底物原来并非恰当吻合，只有当底物分子与酶分子相碰撞时，可诱导底物的构象变得能与底物配合，然后才结合形成中间络合物，进而引起底物分子发生相应的化学变化。



图 1-3 Emil Fisher (1852—1919), 提出了酶作用的锁钥学说, 对生物分子的结构与功能的认识作出了很大的贡献

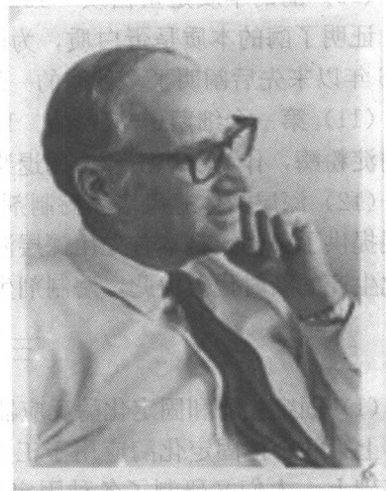
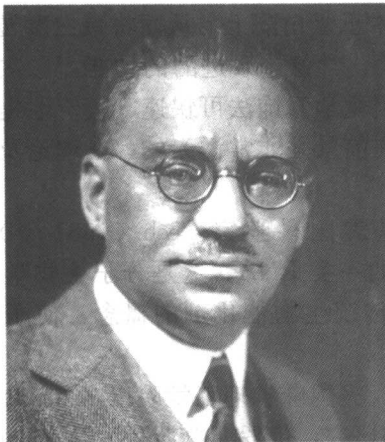


图 1-4 Daniel E. Koshland 研究酶, 提出了著名的诱导契合学说

(9) 中间络合物学说 1903 年 Henri 在研究蔗糖酶水解蔗糖的反应中发现酶与底物之间存在某种关系, 并提出酶与底物的作用是通过酶与底物生成络合物而进行的。1913 年 Leonor Michaelis 和 Maud Lenora Menten (图 1-5) 根据中间络合物学说, 导出了描述酶催化反应动力学的著名的 Michaelis-Menten 方程, 简称米氏方程。

1925 年, George E. Briggs 和 J. B. S. Handane 对米氏方程做了一项重要修正, 提出了拟稳态学说。

上述这些学说为酶学研究奠定了理论基础, 提出学说的科学家是酶动力学的开拓者。



(a)



(b)

图 1-5 酶动力学的奠基人
(a) Leonor Michaelis (1875~1949)
(b) Maud Menten (1879~1960)