

HOPPE-SEYLER / THIERFELDER

HANDBUCH DER PHYSIOLOGISCH-  
UND PATHOLOGISCH-CHEMISCHEN  
ANALYSE

ZEHNTE AUFLAGE

SECHSTER BAND / TEIL A

# ENZYME

## TEIL A

BEARBEITET VON

R. ABRAHAM · E. BALKE · K.-H. BÄSSLER · R. K. BONNICHSEN  
H. BREUER · T. BÜCHER · F. C. CHARALAMPOUS · L. W. CUNNINGHAM  
G. E. GLOCK · F. HEINZ · O. HOFFMANN-OSTENHOF · S. HOLLMANN  
M. KLINGENBERG · K. KRISCH · W. LAMPRECHT · K. LANG · A. L. LEHNINGER  
S. LEONHÄUSER · K. LEYBOLD · S. LIAO · W. LUH · L. LUMPER · A. C. MAEHLY  
H. R. MAHLER · G. MOHN · A. P. NYGAARD · D. PETTE · G. PFLEIDERER  
W. J. RUTTER · K. A. SACK · I. SCHIRRMACHER-GÖLLNER · G. SIEBERT  
E. C. SLATER · H. STAUDINGER · F. B. STRAUB · H. SULLMANN  
E. WERLE · J. N. WILLIAMS JR. · H. G. WILLIAMS-ASHMAN · J. B. WISE

MIT 119 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG · NEW YORK

## Vorwort.

Als letzten Teil der 10. Auflage des Handbuches der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse legen wir die Methoden der Enzymbestimmung vor. Während der Bearbeitung dieses Teils des Handbuches hat das Gebiet der Enzymologie eine stürmische Ausweitung erfahren, so daß immer neue Enzyme und immer neue Gesichtspunkte mitberücksichtigt werden mußten. Der Wettlauf zwischen Forschung und Dokumentation ist für die letztere immer aussichtsloser geworden. Die Herausgeber müssen daher um Nachsicht bitten, wenn das vorliegende Werk nicht in allen Punkten den neuesten Stand der Wissenschaft wiedergibt.

Das Interesse an den Enzymen ist in der neueren Zeit größer geworden. Die Verwendung von Enzymreaktionen zur spezifischen analytischen Erfassung von Substanzen in komplexem biologischen Material, die Bestimmung von Enzymaktivitäten zu diagnostischen Zwecken durch den Kliniker, die Zurückführung pharmakologischer Wirkungen auf Beeinflussung von Enzymsystemen, um nur die wichtigsten Beispiele zu nennen, haben den Kreis der mit Enzymen arbeitenden Laboratorien wesentlich erweitert, aber auch die in diesem Werk zu berücksichtigenden Gesichtspunkte vermehrt. Entsprechend der Tradition und dem Titel des Handbuches ist auch in dem vorliegenden Enzymteil der Schwerpunkt der Darstellung auf der Analytik und der präparativen Gewinnung gelegen. Die Herausgeber hielten es aber für wünschenswert — zumal ein umfassenderes Werk über Enzymologie in deutscher Sprache gegenwärtig fehlt — auch noch andere, für den einen oder anderen mit Enzymen arbeitenden Forscher wichtige Gesichtspunkte zu berücksichtigen wie Vorkommen, Kinetik, Aktivatoren und Inhibitoren von Enzymen. Manche Enzyme sind heute käuflich beziehbar. In diesem Falle haben wir von einer eingehenderen Schilderung der präparativen Darstellung Abstand genommen.

Kurz vor Abschluß des Manuskriptes wurde der Bericht über Enzyme der International Union of Biochemistry mit den neuen Vorschriften für Klassifikation und Nomenklatur der Enzyme veröffentlicht. Beides wurde in dem vorliegenden Enzymteil des Handbuches berücksichtigt, zum mindesten soweit, daß die ausgearbeiteten Codenummern und die vorgeschriebene Nomenklatur in den jeweiligen Überschriften aufgeführt sind. Im Text wird dagegen noch in kleinerem oder größerem Umfang von den alten Trivialnamen der Enzyme Gebrauch gemacht.

Infolge der Ausweitung des zu berücksichtigenden Stoffes, der Berücksichtigung der neuen Klassifikation und Nomenklatur der Enzyme, mußten manche Beiträge erneut überarbeitet und ergänzt werden. Es ist den Herausgebern ein wirkliches Bedürfnis, den Autoren herzlich für die damit verbundene Mühe und Geduld zu danken. Ebenso danken die Herausgeber dem Verlag, der keine Mühe und Kosten gescheut hat, alle die vielen notwendig gewordenen Erweiterungen, Ergänzungen und Korrekturen vorzunehmen, um auch dem Enzyband das traditionelle Niveau des Handbuches zu geben.

Eine bedauerliche Lücke in diesem Band bedarf besonderer Rechtfertigung. Herr Dr. K. G. PAUL/Stockholm, später Umea wurde im Jahre 1956 dafür gewonnen, das Kapitel „Hämin enthaltende Enzyme“ abzufassen. Leider hat Herr Dr. PAUL seinen Vertrag nicht erfüllt und Verlag und Herausgeber durch seine bis in das Jahr 1964 aufrecht-erhaltene Versicherung, er werde das Manuskript schließlich doch noch liefern, daran verhindert, rechtzeitig einen anderen Bearbeiter für dieses Kapitel zu gewinnen.

## Übersicht über den Inhalt des Bandteiles B.

Oxydoreductasen (Fortsetzung)  
 Coenzym A-Enzyme  
 Folic acid-dependent enzymes involved in one-carbon metabolism

Transferasen  
 Enzymes of transmethylation  
 Transketolase  
 Transaldolase  
 Phosphorylasen  
 Glycosyltransferases (Transglycosylases)  
 Glykosyl-Transferasen mit Nucleosiddiphosphat-Zuckern als Donatoren  
 Transaminasen  
 Transaminidase  
 Phosphatübertragende Enzyme  
 Triosekinasen  
 Ribonucleasen  
 Rhodanese

Am Tryptophan-Stoffwechsel beteiligte Enzyme  
 Phenylalanin-Hydroxylase  
 Cholinacylasen

Hydrolasen  
 Carboxylester-Hydrolasen (Carbonsäure-Esterasen)  
 Cholinesterasen  
 Phosphoester-Hydrolasen (Phosphoesterasen)  
 Phosphodiesterasen  
 3'-Nucleotidase  
 5'-Nucleotidase  
 Desoxyribonucleasen  
 Schwefelsäureester-Hydrolasen  
 Polysaccharases  
 Glykosidasen  
 Mucopolysaccharasen  
 Aminozuckerspaltende Enzyme  
 Purin- und Pyrimidin-Phosphorylasen

## Übersicht über den Inhalt des Bandteiles C.

Hydrolasen (Fortsetzung)  
 Peptidasen (Exopeptidasen)  
 Endopeptidasen  
 Die Gerinnungsfaktoren  
 The Amidases  
 Allantoinase und Allantoicase  
 Deaminases of purines, pyrimidines, nucleosides and nucleotides  
 Anhydrid-hydrolysierende Enzyme und Phosphamidase  
 Contractile Adenosintriphosphatasen  
 Adenosine triphosphatase activity of mitochondria  
 Andere Adenosintriphosphatasen  
 Inosine diphosphatase (nucleoside diphosphatase) from mammalian tissues  
 Dinucleotid-Pyrophosphatasen  
 Lyasen  
 Mit Thiaminderivaten als Coenzym arbeitende Enzyme  
 Oxalacetic decarboxylase and related enzymes

Pyridoxalphosphatenzyme ohne Transaminasen  
 Aldolase  
 Phosphoketolase  
 Kohlensäureanhydratase  
 Fumarase  
 Aconitase  
 Enolase  
 Die Glyoxalase  
 Les enzymes du catabolisme de la cystéine et de ses dérivés  
 Déshalogénases

Isomerasen  
 Mutarotase  
 Isomerases

Ligasen  
 Glutamine synthetase and transferase

Gesamtregister  
 für Bandteile A, B und C

Verzeichnis der in diesem Band über die in DIN 1502 und DIN 1502 (Beiblatt) hinaus besonders stark abgekürzten Buch- und Zeitschriftentitel.

#### Bücher.

- Ammon-Dirschlerl, Fermente, Hormone, Vitamine,* Fermente, Hormone, Vitamine und die Beziehungen dieser Wirkstoffe zueinander. Hrsg. von AMMON, R., und W. DIRSCHLERL, 2. Aufl., Leipzig: Thieme 1948; 3. erw. Aufl., Stuttgart: Thieme. Bd. I u. II 1959/60, Bd. III in Vorbereitung.
- Bamann-Myrbäck* Die Methoden der Fermentforschung. Hrsg. BAMANN, E., und K. MYRBÄCK. 4 Bde. Leipzig: Thieme 1941.
- Biochem. Taschenb. (Rauen)* Biochemisches Taschenbuch. Hrsg. RAUEN, H. M., Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. 2. Aufl. in Vorbereitung.
- Boyer-Lardy-Myrbäck* The Enzymes. Ed. BOYER, P. D., H. LARDY and K. MYRBÄCK, 8 Bde. 2. Aufl. New York: Academic Press 1959—1963.
- Chargaff-Davidson, Nucleic Acids* The Nucleic Acids. Ed. CHARGAFF, E., and J. N. DAVIDSON. 3 Bde. New York: Academic Press 1955—1960.
- Colowick-Kaplan, Meth. Enzymol.* Methods in Enzymology. Ed. COLOWICK, S. P., and N. O. KAPLAN. New York: Academic Press 1955—1963 (Bd. 1—6, Bd. 7 Index in Vorbereitung).
- D'Ans-Lax* Taschenbuch für Chemiker und Physiker. Hrsg. D'ANS, J., und E. LAX, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1949. 3. Aufl., Bd. 2, 1964, Bd. 1 in Vorbereitung.
- Handb. Heffter* Handbuch der experimentellen Pharmakologie. Hauptwerk: begr. von A. HEFFTER, fortgef. von W. HEUBNER, hrsg. von EICHLER, O., und A. FARAH. Ergänzungswerk: hrsg. von HEUBNER, W., und J. SCHÜLLER, ab Bd. XI von EICHLER, O., und A. FARAH. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
- McElroy-Glass, Phosphorus Metabolism* Phosphorus Metabolism. McELROY, W. D., and B. GLASS, Baltimore: John Hopkins Press 1951.
- Oppenheimer, Fermente* Die Fermente und ihre Wirkungen. Hrsg. OPPENHEIMER, C. 5. Aufl. Bd. 1—4. Leipzig: Thieme 1924—1929. Suppl. Bd. 1—2. Den Haag: Dr. Junk 1936—1939.
- Sumner-Myrbäck* The Enzymes. Ed. SUMNER, J. B., and K. MYRBÄCK. New York: Academic Press 1950—1952.

#### Zeitschriften.

- A.* Justus Liebig's Annalen der Chemie.
- A. e. P. P.* Naunyn-Schmiedeberg's Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie.
- Am. Soc.* Journal of the American Chemical Society.
- B.* Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft. Ab Bd. 80, 1947: Chemische Berichte.
- B. Z.* Biochemische Zeitschrift.
- C.* Chemisches Zentralblatt.
- Cr.* Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences.
- D. m. W.* Deutsche Medizinische Wochenschrift.
- Exper.* Experientia.
- H.* Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie.
- Helv.* Helvetica Chimica Acta.
- J. biol. Ch.* Journal of Biological Chemistry.
- Kli. Wo.* Klinische Wochenschrift.
- M. m. W.* Münchener medizinische Wochenschrift.
- Naturwiss.* Die Naturwissenschaften.
- Soc.* Journal of the Chemical Society, London.

# Inhaltsverzeichnis.

## Allgemeines.

### Klassifikation und Nomenklatur der Enzyme.

	Seite
Von Professor Dr. OTTO HOFFMANN-OSTENHOF, Wien . . . . .	1
I. Allgemeine Regeln . . . . .	1
II. Klassifikation und Numerierung der Enzyme . . . . .	2
III. Systematische und triviale Nomenklatur . . . . .	5
IV. Die Regeln für die systematische und die triviale Nomenklatur . . . . .	7
$\alpha$ ) Regeln, welche für alle Enzyme gelten . . . . .	7
$\beta$ ) Regeln für die einzelnen Klassen der Enzyme . . . . .	10
V. Die Terminologie der Enzyymbildung . . . . .	13

### Einheiten der Enzymwirkungen.

Von Professor Dr. OTTO HOFFMANN-OSTENHOF, Wien . . . . .	14
----------------------------------------------------------	----

### Grundlagen der Kinetik enzymatisch katalysierter Reaktionen.

Von Dr. LUDWIG LUMPER, Aachen. Mit 16 Abbildungen. . . . .	17
Einleitung . . . . .	17
A. Über die Reaktionsgeschwindigkeit und die Reaktionsordnung . . . . .	17
B. Einsubstratreaktionen . . . . .	18
1. Die wesentlichsten experimentellen Tatsachen . . . . .	19
2. Gültigkeitsbereich der Gleichung (6). . . . .	20
3. Die mathematische Formulierung der Gleichung für die Initialgeschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion I. Ordnung . . . . .	21
a) Ableitung der Gleichung von MICHAELIS und MENTEN. . . . .	22
b) Ableitung der Gleichung für die Initialgeschwindigkeit einer enzymatisch katalysierten Reaktion nach HALDANE und BRIGGS. . . . .	24
c) Die integrierten Gleichungen . . . . .	27
4. Die Auswertung der Meßergebnisse . . . . .	28
a) Bestimmung der Enzymmenge . . . . .	28
b) Die Begriffe „katalytische Konstante“ und Wechselzahl. . . . .	28
c) Bestimmung der Gleichgewichtskonstanten einer Reaktion und die Formel von HALDANE . . . . .	30
d) Die Bestimmung der MICHAELIS-Konstanten und der Sättigungsgeschwindigkeit	31
$\alpha$ ) Ermittlung der Substratkonzentration bei Halbsättigungsgeschwindigkeit . . . . .	32
$\beta$ ) Die LINEWEAVER-BURK-Auswertung . . . . .	32
$\gamma$ ) Die Methode von EADIE . . . . .	33
$\delta$ ) Bestimmung aus den integrierten Gleichungen . . . . .	33
$\epsilon$ ) Die Bestimmung einzelner Geschwindigkeitskonstanten . . . . .	34
5. Komplizierte Reaktionsmechanismen von Einsubstratreaktionen . . . . .	35
a) Einsubstratreaktionen mit mehreren Enzym-Substrat-Komplexen . . . . .	35
b) Die Rückreaktion ist eine Umsetzung mit zwei Substraten . . . . .	36
C. Zweisubstratreaktionen: $A + B \rightleftharpoons C + D$ . . . . .	36
1. Aufstellung der Gleichung einer Zweisubstratreaktion . . . . .	37
2. Zur Bestimmung der Konstanten der allgemeinen Gleichung . . . . .	40
a) Die Bestimmung der Konstanten $K_A$ , $K_B$ und $V_{\max H}$ . . . . .	40
b) Bestimmung von $K_B/K_{AB}$ . . . . .	42
c) Die Bestimmung der von DALZIEL mit $\theta$ bezeichneten Größen . . . . .	43

Inhaltsverzeichnis.

VII

	Seite
D. Über die Hemmung und Aktivierung von Enzymen . . . . .	44
1. Die Hemmung enzymatisch katalysierter Reaktionen . . . . .	45
a) Kompetitives Verhalten des Hemmstoffes . . . . .	45
b) Gleichungen für nichtkompetitives Verhalten . . . . .	47
c) Unkompetitives Verhalten des Hemmstoffes . . . . .	48
d) Auswertung der Hemmversuche . . . . .	48
$\alpha$ ) Methode von DIXON . . . . .	50
$\beta$ ) Anwendung des Verfahrens von EADIE bei Hemmversuchen . . . . .	51
$\gamma$ ) Das Verfahren von DOWNS und HUNTER . . . . .	52
e) Hemmung durch Substrat und Produkt . . . . .	53
2. Aktivierung von Enzymen . . . . .	54
3. Zur pH-Abhängigkeit der enzymatischen Katalyse und dem Einfluß der Temperatur . . . . .	54

**Manometrische Methoden zur Untersuchung des Gewebestoffwechsels.**

Von Dr. HEINRICH SÜLLMANN, Münster/Westfalen. Mit 58 Abbildungen . . . . .	55
I. Allgemeiner Teil . . . . .	57
A. Theorie manometrischer Messungen . . . . .	57
1. Volumenkonstante Messung mit dem offenen Manometer . . . . .	57
Die Gefäßkonstante $k$ (WARBURG) . . . . .	58
$\alpha$ ) Thermobarometer . . . . .	61
$\beta$ ) Barokomparator . . . . .	62
2. Messung mit dem offenen Manometer bei gleichzeitiger Änderung von Druck und Volumen des Gasraumes („freie Manometrie“). . . . .	62
Die Gefäßkonstante $k'$ (BURK und HOBBY) . . . . .	63
3. Steigerung der Empfindlichkeit von Messungen mit dem offenen Manometer . . . . .	64
a) Volumenkonstante Messung mit extrem kleinen Reaktionsgefäßen . . . . .	65
b) Verstärkung des Manometerausschlages mit einem aus der Vertikalen geneigten Manometer . . . . .	65
c) Verwendung von Manometerflüssigkeiten mit niedrigem spezifischen Gewicht . . . . .	66
d) Besondere Anordnungen zur Erhöhung der Empfindlichkeit bei volumenkonstanter Messung . . . . .	66
$\alpha$ ) Anordnung mit stationärem Gasbläschen in der Manometerflüssigkeit als „Indicator“ und mit Niveau der Manometerflüssigkeit in der Erweiterung . . . . .	66
$\beta$ ) Anordnung mit zwei Manometerflüssigkeiten von verschiedenem spezifischem Gewicht . . . . .	67
e) Besondere Anordnungen zur Erhöhung der Empfindlichkeit bei freier manometrischer Messung . . . . .	68
$\alpha$ ) Anordnung mit Niveau der Manometerflüssigkeit im offenen Arm in der Capillarerweiterung . . . . .	68
$\beta$ ) Anordnung mit je einer Erweiterung in beiden Capillararmen und Luftbläschen als „Indicator“ . . . . .	69
$\gamma$ ) Anordnung mit verschieden weiten Capillaren . . . . .	70
4. Differentialmanometrie . . . . .	71
a) Messung mit dem Differentialmanometer mit vertikaler Manometercapillare . . . . .	71
Die Gefäßkonstante $k$ . . . . .	72
b) Messung mit dem Differentialmanometer mit einer aus der Vertikalen geneigten Manometercapillare . . . . .	75
c) Messung mit dem Differentialvolumeter mit horizontaler Capillare . . . . .	76
d) Messungen mit dem Differentialmanometer bei konstantem Gasraumvolumen. Theorie des Differentialmanometers von SUMMERSON . . . . .	79
e) Druckkonstante Messung mit dem Differentialvolumeter . . . . .	81
B. Die apparative Ausrüstung . . . . .	82
1. Wasserthermostaten mit Misch- und Schüttelvorrichtung . . . . .	82
a) Bedeutung der Temperaturregulierung . . . . .	82
b) Bedeutung der Schüttelung . . . . .	83
c) Verschiedene Thermostatenkonstruktionen . . . . .	83
2. Manometer . . . . .	88
a) „Offene“ Manometer . . . . .	88
b) Differentialmanometer . . . . .	92
c) Optische Hilfsmittel zum Ablesen der Manometer . . . . .	96

	Seite
3. Reaktionsgefäße . . . . .	97
4. Manometerflüssigkeiten . . . . .	101
5. Gase und Gasgemische . . . . .	103
a) Herstellung von Gasgemischen . . . . .	103
b) Herstellung anaerober Bedingungen . . . . .	105
c) Gasverteilungsrohr und Überdruckventil . . . . .	108
C. Eichung der Gefäße und Manometer . . . . .	109
1. Eichung der Gefäße in Verbindung mit dem offenen Manometer . . . . .	109
a) Kombinierte Eichung von Gefäß und Manometercapillare durch Auswiegen von Quecksilber . . . . .	109
b) Getrennte gravimetrische Eichung von Gefäß und Manometer . . . . .	110
c) Eichung der Manometercapillaren nach LAZAROW . . . . .	113
d) Manometrische Eichungen . . . . .	114
2. Berechnung der Gefäßkonstanten $k$ . . . . .	118
3. Eichung der Gefäße in Verbindung mit dem Differentialmanometer . . . . .	120
D. Allgemeines über die Technik der manometrischen Messung . . . . .	127
1. Reinigen und Füllen der Manometer . . . . .	127
2. Reinigen der Gefäße . . . . .	128
3. Gang einer Messung . . . . .	128
4. Protokollierung und Ausrechnung . . . . .	133
5. Einige Fehlerquellen bei manometrischen Messungen . . . . .	134
II. Spezieller Teil . . . . .	138
A. Versuchsmaterial, Versuchslösungen und Stoffwechselquotienten . . . . .	138
1. Versuchsmaterial . . . . .	138
a) Allgemeines . . . . .	138
b) Anwendung niedriger Temperaturen bei der Aufarbeitung . . . . .	138
c) Gewebeschnitte . . . . .	140
d) Isolierte Zellen und Gewebefragmente . . . . .	145
2. Versuchslösungen . . . . .	146
a) Allgemeines . . . . .	146
b) Serum . . . . .	148
c) Salzlösungen . . . . .	149
3. Stoffwechselquotienten . . . . .	153
a) Symbole . . . . .	153
b) Maßeinheiten . . . . .	154
c) Bezugsbasen . . . . .	155
B. Einige besondere Meßbedingungen . . . . .	159
1. Löslichkeit von Gasen . . . . .	159
2. Bedingungen bei Verwendung von Hydrogencarbonatlösungen . . . . .	160
a) Die Beziehung zwischen $p_H$ , Hydrogencarbonat- und Kohlendioxydkonzentration . . . . .	160
b) Die Retention von Kohlendioxyd und von fixen Säuren . . . . .	163
c) Die Bildung und Aufnahme von Extrakohlensäure . . . . .	167
3. Der Sauerstoffverbrauch bei Bildung von Wasserstoffperoxyd . . . . .	171
4. Verwendung von Cyanwasserstoff, Schwefelwasserstoff und Kohlenmonoxyd in Atmungsversuchen . . . . .	173
a) Cyanwasserstoff . . . . .	174
b) Schwefelwasserstoff . . . . .	176
c) Kohlenmonoxyd . . . . .	177
C. Methoden . . . . .	178
1. Atmung und Glykolyse . . . . .	178
a) Messung der Atmung nach der „direkten Methode“ von WARBURG . . . . .	178
b) Direkte Messung des Sauerstoffverbrauchs unter Verwendung von „CO <sub>2</sub> -Puffern“ . . . . .	185
c) Die Messung des Sauerstoffverbrauchs und der aeroben Säurebildung nach der „indirekten Methode“ („Gefäßpaarmethode“) von WARBURG . . . . .	191
d) Erweiterung der „Gefäßpaarmethode“ zur Bestimmung des respiratorischen Quotienten (LASER und ROTHSCHILD) . . . . .	201

	Seite
e) Bestimmung der Retention von Kohlensäure und von fixer Säure nach WARBURG, KUBOWITZ und CHRISTIAN . . . . .	203
α) Bestimmung der Kohlensäureretention . . . . .	203
β) Bestimmung der Säureretention . . . . .	205
f) Messung des Glykolysevermögens unter anaeroben Bedingungen (nach WARBURG) . . . . .	206
g) Messung der Glykolyse unter aeroben Bedingungen durch Bestimmung der Hydrogencarbonatabnahme nach NEGELEIN . . . . .	208
h) Messung des respiratorischen Quotienten und der aeroben Glykolyse nach DICKENS und ŠIMER . . . . .	209
α) „Phosphatmethode“ von DICKENS und ŠIMER . . . . .	210
β) „Hydrogencarbonatmethode“ von DICKENS und ŠIMER zur Bestimmung des respiratorischen Quotienten und der aeroben Glykolyse . . . . .	213
i) Messung der Atmung und der aeroben Glykolyse nach DIXON und KEILIN . . . . .	222
j) Anwendung des Differentialmanometers von DICKENS und GREVILLE . . . . .	230
k) Messung von Atmung und aerober Glykolyse mit dem „kombinierten Manometer“ von SUMMERSON . . . . .	232
l) Messung der Partialdrucke von CO <sub>2</sub> und O <sub>2</sub> im Stoffwechselversuch nach WARBURG und KRIPPAHL . . . . .	234
m) Differentialvolumetrische Messung des Sauerstoffverbrauches . . . . .	235
Messung des Sauerstoffverbrauches mit dem Differential-Mikrorespirometer nach FREI und RYSER . . . . .	236
n) Messung des Sauerstoffverbrauches von Gewebeschnitten ohne oder mit nur kleinen Mengen Versuchslösung . . . . .	237
2. Manometrische Messung der Aktivität von einzelnen Enzymen und Enzymsystemen	239
a) Manometrische Messung von Oxydationsvorgängen mit „externen“ Wasserstoffacceptoren . . . . .	239
α) Verwendung von Phenazin-methosulfat als Wasserstoffacceptor im manometrischen Versuch . . . . .	240
β) Manometrische Messung der Aktivität von Dehydrogenasen mit Trinatriumhexacyanoferrat (Ferricyanid) als Wasserstoffacceptor (QUASTEL und WHEATLEY) . . . . .	243
γ) Manometrische Messung der Aktivität von Dehydrogenasen mit Mangan-dioxyd als Wasserstoffacceptor (HOCHSTER und QUASTEL) . . . . .	244
b) Katalase . . . . .	246
c) Peroxydase . . . . .	247
d) Glucoseoxydase (Notatin) . . . . .	248
e) Hexokinase . . . . .	252
f) Esterasen . . . . .	254
g) Proteinasen und Peptidasen . . . . .	255
h) Hydrogenase . . . . .	262
3. Manometrische Bestimmung einzelner Substanzen . . . . .	267
a) Bestimmung von Aminosäuren mit Aminosäuredecarboxylasen . . . . .	267
b) Decarboxylierung von Aminosäuren, Peptiden und Proteinen mit N-Brombernsteinsäureimid (nach CHAPPELLE und LUCK) . . . . .	269
c) Hydrierungen mit Dithionit . . . . .	271
d) Hydrierung von Derivaten ungesättigter Fettsäuren (MEAD und HOWTON) . . . . .	272
4. Analyse von Gasen . . . . .	274
a) Allgemeines . . . . .	274
b) Bestimmung des CO <sub>2</sub> -Gehaltes von Gasgemischen . . . . .	275
α) Nach KREBS . . . . .	275
β) Nach GRAETZ und NEGELEIN . . . . .	276

**The application of the pH-stat to studies of enzymes.**

By Professor Dr. LEON W. CUNNINGHAM, Nashville/Tennessee. With 3 Figures . . . . .	279
Enzyme kinetics . . . . .	282
Application of the pH-stat to problems of protein structure . . . . .	290

**Einfache und zusammengesetzte optische Tests mit Pyridinnucleotiden.**

Von Professor Dr. THEODOR BÜCHER, München, Dr. WILFRIED LUH, Kiel und Priv.-Doz. Dr. DIRK PETTE, München. Mit 8 Abbildungen . . . . .	292
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

	Seite
A. Allgemeines . . . . .	292
Einfacher optischer Test . . . . .	295
Zusammengesetzte optische Tests . . . . .	297
Tests an ungereinigten Extrakten . . . . .	298
Auswertung . . . . .	300
B. Beispiele einfacher und zusammengesetzter Tests . . . . .	303
I. Einfache Tests . . . . .	303
1. Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (Zwischenferment) . . . . .	303
2. Glutamat-Dehydrogenase . . . . .	304
3. Glycerin-1-phosphat-Dehydrogenase (Glycerophosphat-Dehydrogenase) . . . . .	304
4. Isocitrat-Dehydrogenase (TFN) . . . . .	305
5. L-Lactat-Dehydrogenase . . . . .	306
6. Malat-Dehydrogenase . . . . .	307
7. Malic Enzyme . . . . .	307
8. 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase . . . . .	308
II. Zusammengesetzte Tests . . . . .	308
1. Adenylat-Kinase . . . . .	308
2. Enolase (Phosphopyruvat-Hydratase) . . . . .	309
3. Fructose-1,6-diphosphat-Aldolase . . . . .	310
4. Fructose-6-phosphat-Kinase . . . . .	311
5. Fructose-1,6-diphosphat-Phosphatase . . . . .	312
6. Glucosephosphat-Mutase (Phosphoglucomutase) . . . . .	313
7. Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (Aspartat-Aminotransferase) . . . . .	314
8. Glutamat-Pyruvat-Transaminase (Alanin-Aminotransferase) . . . . .	315
9. Glycerinaldehyd-3-phosphat-Dehydrogenase . . . . .	315
10. Glycerat-3-phosphat-Kinase (3-Phosphoglycerat-Kinase) . . . . .	317
11. Hexokinase . . . . .	318
12. Hexosephosphat-Isomerase . . . . .	318
13. Kreatin-Kinase (ATP-Kreatin-Transphosphorylase) . . . . .	319
14. Phosphoglyceromutase (Glyceratphosphat-Mutase) . . . . .	321
15. Pyruvat-Kinase . . . . .	322
16. Triosephosphat-Isomerase . . . . .	322
C. Literaturzusammenstellung . . . . .	323
I. Einfache Tests (alphabetisch geordnet) . . . . .	323
II. Zusammengesetzte Tests . . . . .	330
Sonderfälle . . . . .	338
 <b>Die Messung der Phosphataufnahme bei der oxydativen Phosphorylierung.</b>	
Von Privatdozent Dr. MARTIN KLINGENBERG, Marburg/Lahn. Mit 4 Abbildungen . . . . .	340
I. Die amperometrische Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs . . . . .	340
P/O-Bestimmung mit der Platinelektrode . . . . .	344
II. Messung des P/O durch Bestimmung des Phosphateinbaues . . . . .	345
 <b>Oxydoreductasen.</b>	
<b>Nomenklatur der Nicotinamid-Coenzyme.</b>	
Von Professor Dr. OTTO HOFFMANN-OSTENHOF, Wien . . . . .	348
<b>Alkoholdehydrogenase.</b>	
Von Dr. ANDREAS C. MAEHLY und Professor Dr. ROGER K. BONNICHSEN, Stockholm . . . . .	350
<b>Lactat-Dehydrogenase.</b>	
Von Professor Dr. GERHARD PFLEIDERER, Frankfurt/Main. Mit 2 Abbildungen . . . . .	356
<b>D-<math>\beta</math>-Hydroxybutyric dehydrogenase.</b>	
By Dr. JAMES B. WISE and Professor Dr. ALBERT L. LEHNINGER, Baltimore/Maryland . . . . .	364

**Äpfelsäuredehydrogenase.**

Von Professor Dr. F. BRUNO STRAUB, Budapest. Mit 1 Abbildung . . . . . 367

**The malic enzymes.**

By Dr. WILLIAM J. RUTTER, Urbana/Illinois . . . . . 377

**Isocitratdehydrogenasen.**

Von Professor Dr. GÜNTHER SIEBERT, Mainz . . . . . 387

DPN<sup>+</sup>-abhängige Isocitratdehydrogenase . . . . . 387

TPN<sup>+</sup>-abhängige Isocitratdehydrogenase . . . . . 393

**Glucose-6-phosphate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase.**

By Dr. GERTRUDE E. GLOCK, London . . . . . 414

**Steroid-Dehydrogenasen.**

Von Professor Dr. HEINZ BREUER, Bonn . . . . . 423

A. Einleitung . . . . . 423

B. Reaktionsmechanismen der enzymatischen Dehydrierung und Hydrierung von Steroiden 424

I. Oxydoreduktion von Hydroxysteroiden und Ketosteroiden . . . . . 424

II. Oxydation von  $\Delta^5$ -3-Hydroxysteroiden . . . . . 425

III. Reduktion von Doppelbindungen im Steroidring . . . . . 425

IV. Steroidring-Dehydrierung . . . . . 426

C. Zur Biochemie der Steroid-Dehydrogenasen . . . . . 426

D. Steroid-Dehydrogenasen im Tierreich . . . . . 429

I. Tabellarische Übersicht der Steroid-Dehydrogenasen im Tierreich . . . . . 429

II. Beschreibung näher definierter Steroid-Dehydrogenasen im Tierreich . . . . . 494

1.  $3\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenleber (nach TOMKINS). . . . . 496

2.  $3\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenleber (nach HURLOCK und TALALAY) 497

3. Mikrosomale  $3\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenleber . . . . . 499

4.  $\Delta^4$ - $3\alpha$ - und  $3\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenleber . . . . . 500

5. Mikrosomale  $3\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rindernebeniere . . . . . 500

6.  $3\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Säugetierleber . . . . . 501

7. Mikrosomale  $11\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenleber . . . . . 501

8.  $11\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus menschlicher Placenta . . . . . 502

9. Oestradiol- $17\beta$ -Dehydrogenase aus Erythrocyten der Ratte . . . . . 503

10. Oestradiol- $17\beta$ -Dehydrogenase aus menschlicher Placenta . . . . . 504

11. NAD-spezifische und NADP-spezifische Oestradiol- $17\beta$ -Dehydrogenase aus menschlicher Placenta . . . . . 505

12.  $17\beta$ -Hydroxysteroid-(Oestradiol- $17\beta$ )-Dehydrogenase aus menschlicher Placenta 506

13.  $17\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Stierleber . . . . . 509

14. NAD-spezifische  $17\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Leber und Niere des Meerschweinchens . . . . . 510

15. NADP-spezifische  $17\beta$ -Hydroxysteroid-(Testosteron)-Dehydrogenase aus Leber und Niere des Meerschweinchens . . . . . 511

16. NADP-spezifische  $C_{19}$ - $17\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Meerschweinchenleber . . . . . 511

17.  $20\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Pferdeleber . . . . . 513

18.  $20\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus menschlicher Placenta . . . . . 513

19.  $20\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus Rattenovarien . . . . . 514

20. Prednisolon- $\Delta^1$ -Reductase aus Rattenleber . . . . . 515

21. Mikrosomale  $\Delta^4$ -3-Ketosteroid-Reductasen ( $5\alpha$ ) aus Rattenleber . . . . . 516

22. Cytoplasmatische  $\Delta^4$ -3-Ketosteroid-Reductase ( $5\beta$ ) aus Rattenleber . . . . . 518

23. Cytoplasmatische Cortison- $4,5\beta$ -Reductase aus Rattenleber . . . . . 519

24. Cytoplasmatische  $4,5\beta$ -Reductase ( $\Delta^4$ -Hydrogenase) aus der Nebenniere des Meerschweinchens . . . . . 520

25. 7-Dehydrocholesterin- $\Delta^7$ -Reductase aus Mäuseleber . . . . . 521

26. Equilin-Dehydrogenase aus Rattenleber . . . . . 522

	Seite
E. Steroid-Dehydrogenasen bei Mikroorganismen . . . . .	523
I. Tabellarische Übersicht der Steroid-Dehydrogenasen bei Mikroorganismen . . . . .	523
II. Beschreibung näher definierter Steroid-Dehydrogenasen bei Mikroorganismen . . . . .	523
1. 3 $\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas testosteroni</i> . . . . .	523
2. 3 $\alpha$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus <i>Escherichia freundii</i> . . . . .	541
3. 3 $\beta$ ,17 $\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas testosteroni</i> . . . . .	542
4. 20 $\beta$ -Hydroxysteroid-Dehydrogenase aus <i>Streptomyces hydrogenans</i> . . . . .	544
5. $\Delta^1$ -Steroid-Dehydrogenase und $\Delta^4$ -5 $\alpha$ -Steroid-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas testosteroni</i> . . . . .	546
6. $\Delta^1$ -Steroid-Dehydrogenase, 5 $\alpha$ - $\Delta^4$ -Steroid-Dehydrogenase und 5 $\beta$ - $\Delta^4$ -Steroid-Dehydrogenase aus <i>Nocardia sp.</i> . . . . .	548
 <b>Cholinoxydase.</b>	
Von Professor Dr. Dr. EUGEN WERLE, München (unter Mitarbeit von Dr. DETLEV HOSENFELD, Heidelberg). Mit 1 Abbildung . . . . .	549
Betainaldehyddehydrogenase . . . . .	556
 <b>Aldehyddehydrogenasen.</b>	
Von Professor Dr. WALTHER LAMPRECHT und Dr. FRITZ HEINZ, München . . . . .	556
Allgemeines . . . . .	556
Aldehyddehydrogenase aus Leber . . . . .	557
Kaliumabhängige Aldehyddehydrogenase . . . . .	562
TPN-abhängige Aldehyddehydrogenase aus Hefe . . . . .	566
Aldehydoxydase . . . . .	568
 <b>Betaine aldehyde dehydrogenase.</b>	
By Dr. JESSE N. WILLIAMS jr., Bethesda/Maryland . . . . .	573
 <b>3-Phosphoglycerinaldehyd-Dehydrogenase.</b>	
Von Dr. GERTRUD MOHN, Homburg/Saar. Mit 9 Abbildungen . . . . .	574
A. Die 3-Phosphoglycerinaldehyd-Dehydrogenase des Muskels . . . . .	577
B. Die 3-Phosphoglycerinaldehyd-Dehydrogenase der Hefe . . . . .	622
C. Triosephosphat-Dehydrogenasen in höheren Pflanzen und Bakterien . . . . .	628
 <b>Succinate dehydrogenase. (Succinate oxidase system.)</b>	
By Professor Dr. EDWARD C. SLATER, Amsterdam . . . . .	633
 <b>Glutaminsäuredehydrogenase.</b>	
Von Professor Dr. KARL-HEINZ BÄSSLER, Mainz . . . . .	638
 <b>Aminoxydasen.</b>	
Von Professor Dr. Dr. EUGEN WERLE, München (unter Mitarbeit von Dr. DETLEV HOSENFELD, Heidelberg und Dr. ERNST HENNING, Bad Schwalbach). Mit 4 Abbildungen . . . . .	653
I. Einteilung und Wirkungsspezifität . . . . .	653
II. Allgemeine Bemerkungen zu den Bestimmungsmethoden für Aminoxydasen . . . . .	654
III. Die einzelnen Enzyme . . . . .	654
1. Monoaminoxydasen . . . . .	654
2. Diaminoxydase . . . . .	678
3. Sperminoxydase . . . . .	698
4. Spermidinoxydase . . . . .	704

## Polyol-Dehydrogenasen, Dehydrogenasen von On- und Uronsäuren, Glucose-Dehydrogenasen.

	Seite
Von Professor Dr. SIEGFRIED HOLLMANN, Düsseldorf . . . . .	704
A. Polyalkohol-Dehydrogenasen . . . . .	704
I. Tierische Polyalkohol-Dehydrogenasen . . . . .	704
1. Sorbit-Dehydrogenase . . . . .	704
2. Aldose-Reductase . . . . .	707
3. TPN-Xylit-(L-Xylulose)-Dehydrogenase . . . . .	708
4. DPN-Xylit-(D-Xylulose)-Dehydrogenase . . . . .	710
5. TPN-spezifische Glycerin-Dehydrogenase der Leber . . . . .	713
II. Bakterielle Polyalkohol-Dehydrogenasen . . . . .	714
1. Ribit-Dehydrogenase . . . . .	714
2. D-Mannit-1-phosphat-Dehydrogenase aus <i>E. coli</i> . . . . .	716
B. Glucose-Dehydrogenasen . . . . .	718
1. Glucose-Dehydrogenase aus Rinderleber . . . . .	718
2. Glucose-Dehydrogenase aus <i>Bacillus cereus</i> . . . . .	720
C. Aldonsäure- und Uronsäure-Dehydrogenasen . . . . .	721
1. TPN-L-Gulonat-Dehydrogenase (TPN-L-Hexonat-Dehydrogenase) . . . . .	721
2. DPN-L-Gulonat-Dehydrogenase . . . . .	723
3. Uronsäure-Reductase aus Erbsen . . . . .	725
4. Uronsäure-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas syringae</i> . . . . .	726
Ketouronsäure-Reductasen . . . . .	727
5. D-Altronsäure-Dehydrogenase . . . . .	727
6. D-Mannonsäure-Dehydrogenase . . . . .	729
Ketogluconat-Reductasen und 2-Keto-D-gluconat-6-phosphat-Reductase . . . . .	730
7. 2-Ketogluconat-Reductase aus <i>Corynebacterium helvolum</i> . . . . .	730
8. 5-Ketogluconat-Reductase aus <i>Acetobacter suboxydans</i> . . . . .	731
9. 2-Keto-D-gluconat-6-phosphat-Reductase aus <i>Aerobacter cloacae</i> . . . . .	732

## Weniger bekannte Pyridinnucleotid-Enzyme.

Von Dr. GERTRUD MOHN, Homburg/Saar. Mit 4 Abbildungen . . . . .	733
Hydroxyl-Dehydrogenasen . . . . .	736
1. Sec.-Alkohol-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas</i> . . . . .	736
2. vic-Glykol-Dehydrogenase A aus <i>Aerobacter aerogenes</i> , Stamm ATCC 8724 . . . . .	736
3. vic-Glykol-Dehydrogenase B aus <i>Aerobacter aerogenes</i> , Stamm ATCC 8724 . . . . .	736
4. TPN-1,2-Propandiol-Dehydrogenase der Säugetiere . . . . .	737
5. „Spezifische“ 2,3-Butandiol-Dehydrogenase des auf Glucose gewachsenen <i>Aerobacter aerogenes</i> , Stamm ATCC 8724 . . . . .	738
6. Die 2,3-Butandiol-Dehydrogenase des auf Butandiol gewachsenen <i>Neisseria winogradskyi</i> . . . . .	738
7. „Unspezifische“ 2,3-Butandiol-Dehydrogenase (Diacetylmethylcarbinol-Reductase) aus <i>Micrococcus ureae</i> und <i>Corynebacterium</i> . . . . .	739
8. Diacetyl-Reductase aus <i>Staphylococcus aureus</i> . . . . .	740
Hydroxysäure-Dehydrogenasen . . . . .	741
9. DPN-abhängige Glykolsäure-Dehydrogenase (Glyoxylsäure-Reductase) der Pflanzen . . . . .	741
10. TPN-abhängige Glykolsäure-Dehydrogenase (Glyoxylsäure-Reductase) der Pflanzen . . . . .	741
11. Glykolsäure-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas</i> . . . . .	741
12. $\beta$ -Hydroxypropionsäure-Dehydrogenase aus Schweineniere . . . . .	742
13. $\beta$ -Hydroxyisobuttersäure-Dehydrogenase aus Schweineniere . . . . .	742
14. und 15. $\gamma$ -Hydroxybuttersäure-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas</i> und <i>Clostridium aminobutyricum</i> . . . . .	743
16. D-Glycerinsäure-Dehydrogenase aus Rinderleber . . . . .	743
17. D-Glycerinsäure-Dehydrogenase aus Spinatblättern . . . . .	744
18. Glycerinsäure-Dehydrogenase aus <i>Aspergillus niger</i> . . . . .	745
19. D-Glycerinsäure-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas ovalis</i> Chester . . . . .	746
20. Tartronsäure-Dehydrogenase höherer Pflanzen . . . . .	746
21. meso-Weinsäure-Dehydrogenase der Rinderherzmitochondrien . . . . .	746
22. meso-Weinsäure-Dehydrogenase-Aktivität höherer Pflanzen . . . . .	747
23. Oxalglykolsäure-Dehydrogenase-Aktivität der Mitochondrien . . . . .	747
24. Diketobernsteinsäure-Reductase höherer Pflanzen . . . . .	748

	Seite
Hydroxyl-Dehydrogenasen des Aminosäurestoffwechsels . . . . .	748
25. Chinasäure-Dehydrogenase aus <i>Aerobacter aerogenes</i> , Mutante A 170-143 S 1 . . . . .	748
26. Shikimisäure-Dehydrogenase aus <i>Escherichia coli</i> , Stamm W . . . . .	749
27. Prephensäure-Dehydrogenase der <i>Escherichia coli</i> -Mutante 83-5 . . . . .	750
28. und 29. $\alpha$ -Keto- $\beta$ -hydroxysäure-Reductase aus <i>Neurospora crassa</i> und <i>Escherichia coli</i> . . . . .	751
30. $\alpha$ -Hydroxy- $\beta$ -ketosäure-Reductoisomerase aus <i>Escherichia coli</i> K-12 . . . . .	752
31. L-Homoserin-Dehydrogenase aus Bäckerhefe . . . . .	753
32. $\omega$ -Hydroxy-L- $\alpha$ -aminosäure-Dehydrogenase aus <i>Neurospora crassa</i> 21863-6 A . . . . .	753
33. L-Threonin-Dehydrogenase (Threonin-Decarboxylase) aus <i>Rhodopseudomonas spheroides</i> . . . . .	753
34. und 35. Pyridoxol-Dehydrogenase (Pyridoxin-Dehydrogenase) aus Hefe . . . . .	754
36. Isopyridoxal-Reductase aus Bäckerhefe . . . . .	755
Aminosäure- und Iminosäure-Dehydrogenasen . . . . .	755
37. und 38. L-Alanin-Dehydrogenasen von Bacillen und anderen Mikroorganismen . . . . .	755
39. L-Leucin-Dehydrogenase aus <i>Bacillus subtilis</i> IRC-1 . . . . .	757
40. Phosphatabhängige Aminosäure-Dehydrogenase aus <i>Clostridium sporogenes</i> . . . . .	758
41. L- $\Delta^1$ -Pyrrolin-5-carbonsäure-Reductase aus Rinderleber . . . . .	758
42. $\Delta^1$ -Pyrrolin-5-carbonsäure-Reductase der löslichen Fraktion der Rattenleber . . . . .	759
43. $\Delta^1$ -Pyrrolin-5-carbonsäure-Reductase des <i>Neurospora crassa</i> -Wildstammes <i>St. Lawrence</i> 74 A . . . . .	759
44. $\Delta^1$ -Pyrrolin-2-carbonsäure-Reductase aus Rattenniere . . . . .	760
Aldehydgruppen oxydierende Dehydrogenasen . . . . .	761
45. Aldose-Dehydrogenase der Kalbslinse . . . . .	761
46. Lösliche Aldose-Dehydrogenase aus <i>Acetobacter suboxydans</i> . . . . .	761
47. D-Galaktose-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas saccharophila</i> . . . . .	762
48. L-Arabinose-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas saccharophila</i> . . . . .	762
49. Malonsäurehalbaldehyd-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas aeruginosa</i> . . . . .	763
50. und 51. Bernsteinsäurehalbaldehyd-Dehydrogenasen aus <i>Pseudomonas</i> . . . . .	763
52. DPN <sup>+</sup> -Bernsteinsäurehalbaldehyd-Dehydrogenase aus Affenhirn . . . . .	764
53. $\gamma$ -Aminobutyraldehyd-Dehydrogenase aus <i>Pseudomonas fluorescens</i> ATCC 13430 . . . . .	764
54. $\Delta^1$ -Pyrrolin-5-carbonsäure-Dehydrogenase aus Rinderleber . . . . .	765
55. Phosphatabhängige L-Asparaginsäure- $\beta$ -halbaldehyd-Dehydrogenase . . . . .	766
Zweistufig dehydrierende Pyridinnucleotid-Enzyme . . . . .	767
56. L-Histidinol-Dehydrogenase aus Hefe und <i>Arthrobacter histidinolovorans</i> . . . . .	767
57. Uridindiphosphatglucose-Dehydrogenase aus Kalbsleber . . . . .	768
58. Uridindiphosphatglucose-Dehydrogenase aus Erbsenkeimlingen . . . . .	768
Andere Dehydrogenasen . . . . .	769
59. Ameisensäure-Dehydrogenase aus <i>Pisum sativum</i> . . . . .	769
60. Guanosinmonophosphat-Reductase aus <i>Salmonella typhimurium</i> . . . . .	770
61. Dejodase aus Mikrosomen der Schilddrüse des Schafes . . . . .	770
62. Dejodase der löslichen Fraktion der Rattenleber . . . . .	771
Dihydropyrimidin-Dehydrogenasen . . . . .	771
63. und 64. Dihydropyrimidin-Dehydrogenasen aus Leber . . . . .	772
65. Dihydrouracil-Dehydrogenase aus <i>Clostridium uracilicum</i> . . . . .	773
Chinon-Reductasen . . . . .	773
66. Chinon-Reductase aus Schweineleber . . . . .	773
67. Chinon-Reductase aus Erbsensamen . . . . .	775
68. Menadion-Reductase aus <i>Escherichia coli</i> . . . . .	775
<b>L-<math>\alpha</math>-Glycerophosphatdehydrogenasen.</b>	
Von Professor Dr. WALTHER LAMPRECHT und Dr. FRITZ HEINZ, München . . . . .	831
<b>Das Prolinoxidase-System.</b>	
Von Professor Dr. Dr. KONRAD LANG, Mainz . . . . .	839
<b>Pyridine nucleotide transhydrogenases.</b>	
By Professor Dr. H. G. WILLIAMS-ASHMAN and Dr. SHUTSUNG LIAO, Chicago/Illinois . . . . .	842

**Yellow enzymes.**

	Seite
By Professor Dr. AGNAR P. NYGAARD, Bergen . . . . .	854
General properties and procedures . . . . .	854
Individual flavoenzymes . . . . .	857
I. Enzymes oxidizing pyridine nucleotides . . . . .	857
Cytochrome c reductases . . . . .	857
1. TPNH-cytochrome c reductase (yeast) . . . . .	857
2. TPNH-cytochrome c reductase (animal) . . . . .	858
3. DPNH-cytochrome c reductase (animal) . . . . .	858
4. DPNH-cytochrome c reductase of <i>E. coli</i> . . . . .	860
Diaphorases . . . . .	860
1. DPNH-diaphorase (animal) . . . . .	861
2. TPNH-diaphorase (yeast) . . . . .	862
DPNH-Cytochrome $b_5$ reductase (animal) . . . . .	863
TPNH-Oxidase, the old yellow enzyme (yeast) . . . . .	864
TPNH (DPNH) nitrate reductase ( <i>Neurospora</i> ) . . . . .	866
DPNH peroxidase ( <i>Streptococcus faecalis</i> ) . . . . .	868
Glutathione reductase ( <i>Escherichia coli</i> ) . . . . .	869
II. Amino acid oxidases . . . . .	870
D-Amino acid oxidase (mammals) . . . . .	870
D-Aspartic acid oxidase (mammals) . . . . .	872
L-Amino acid oxidase (mammals) . . . . .	873
L-Amino acid oxidase (snake venom) . . . . .	874
L-Amino acid oxidase ( <i>Neurospora</i> ) . . . . .	875
Glycine oxidase (mammals) . . . . .	876
III. Enzymes oxidizing —CHOH— to —CO . . . . .	877
L-Lactate cytochrome c reductase (yeast) . . . . .	877
D-Lactate cytochrome c reductase (yeast) . . . . .	878
D-Lactate dehydrogenase (yeast) . . . . .	879
L-Lactate oxidative decarboxylase ( <i>Mycobacterium phlei</i> ) . . . . .	880
Glycolic acid oxidase (plant) . . . . .	881
Aldehyde oxidase (animal) . . . . .	882
Xanthine oxidase (milk) . . . . .	883
Glucose oxidase (mold) . . . . .	886
Pyruvate oxidase ( <i>Lactobacillus delbrueckii</i> ) . . . . .	887
IV. Hydrogenases . . . . .	887

**Glutathione reductase.**

By Dr. SHUTSUNG LIAO and Professor Dr. H. G. WILLIAMS-ASHMAN, Chicago/Illinois . . . . .	888
------------------------------------------------------------------------------------------	-----

**Uricase.**

By Professor Dr. HENRY R. MAHLER, Bloomington/Indiana . . . . .	894
-----------------------------------------------------------------	-----

**Kupferenzyme.**

Von Dipl. Chem. INGEBORG SCHIRRMACHER-GÖLLNER, Gießen. Mit 7 Abbildungen . . . . .	898
Die einzelnen Enzyme . . . . .	901
1. Tyrosinase . . . . .	901
2. Ascorbinsäureoxydase . . . . .	908
3. Laccase . . . . .	912

**Hydroxylasen.**

Von Dipl. Chem. RUDOLF ABRAHAM, Frankfurt a. M., Dr. ERIKA BALKE, Gießen, Privatdozent Dr. KLAUS KRISCH, Gießen, Dr. SENTA LEONHÄUSER, Mannheim, Dr. KARL LEYBOLD, Kiel, Dr. KARL ALBERT SACK, Gießen, und Professor Dr. HANSJÜRGEN STAUDINGER, Gießen. Mit 2 Abbildungen . . . . .	917
A. Definition und Begrenzung des Stoffes . . . . .	917
B. Vorkommen und Bedeutung von Hydroxylasen . . . . .	919

	Seite
C. Mechanismen der enzymatischen Hydroxylierung . . . . .	919
I. Allgemeines . . . . .	919
II. Einzelne hydroxylierende Systeme . . . . .	920
1. Steroidhydroxylasen . . . . .	920
2. Hydroxylierung aliphatischer Carbonsäuren . . . . .	921
3. Hydroxylasen für aromatische Aminosäuren . . . . .	921
4. Hydroxylierung von Fremdstoffen . . . . .	922
5. Der Phenolasekomplex . . . . .	922
6. Peroxydasesysteme . . . . .	925
7. Modellsysteme . . . . .	926
III. Entstehung und Angriff des „aktiven Sauerstoffs“. . . . .	927
1. Hinweise auf die peroxydische Struktur . . . . .	927
2. Ionische Substitutionsmechanismen . . . . .	929
3. Radikalische Substitution . . . . .	931
IV. Zusammenfassendes Reaktionsschema . . . . .	932
D. Die Steroidhydroxylasen . . . . .	935
I. Steroidhydroxylasen bei Warmblütern . . . . .	935
1. Die C-11 $\beta$ -Hydroxylase . . . . .	983
2. Die C-21-Hydroxylase . . . . .	986
II. Steroidhydroxylasen bei Mikroorganismen . . . . .	987
E. Hydroxylasen für Aminosäuren und verwandte Verbindungen . . . . .	1010
1. Tyrosinase . . . . .	1028
2. Dopamin- $\beta$ -Hydroxylase . . . . .	1029
3. Tryptophan-5-Hydroxylase . . . . .	1031
F. Hydroxylasen für Fremdstoffe . . . . .	1032
G. Enzymatische Hydroxylierung körperfremder Verbindungen . . . . .	1038

**Enzymes involved in the metabolism of myo-inositol.**

By Professor Dr. FRIXOS C. CHARALAMPOUS, Philadelphia/Pennsylvania . . . . .	1049
1. The inositol-cleaving enzyme from rat kidney . . . . .	1049
2. Phosphatidic acid-inositol transferase . . . . .	1051

# Allgemeines.

## Klassifikation und Nomenklatur der Enzyme.

Von

**Otto Hoffmann-Ostenhof\*.**

In den letzten Jahrzehnten ist die Anzahl der bekannt gewordenen Enzyme sehr rasch angewachsen. Da es bis vor kurzem keine verbindlichen Regeln für die Klassifikation und die Nomenklatur der Enzyme gab, war eine Situation entstanden, die eine internationale Einigung auf diesem Gebiet erforderlich machte. Der unkontrollierten Bezeichnung von mehr als 700 Enzymen, wobei zahlreiche Enzyme unter mehr als einem Namen bekannt waren und viele Enzymnamen sehr leicht zu Mißverständnissen Anlaß gaben, konnte, obwohl sich Einzelne und Gruppen von Wissenschaftlern um eine Neuregelung der gesamten Enzymnomenklatur oder der Namensgebung in einzelnen Enzymklassen bemühten<sup>1-3</sup>, nur durch die Arbeit einer internationalen Kommission, welche die Autorität der Internationalen Union für Biochemie hinter sich hatte, ein Ende bereitet werden. Eine derartige Kommission wurde 1956 gegründet und beendete ihre Tätigkeit 1961 mit der Herausgabe eines Berichtes<sup>4</sup>, der neben anderen für die Enzymologie wesentlichen Regelungen als Hauptteil eine Revision der Klassifikation und Nomenklatur der Enzyme enthält.

Bei dieser Arbeit war sich die Kommission wohl der Schwierigkeiten bewußt, die durch eine Abänderung der Namen vieler wohlbekannter Enzyme entstehen könnte: es war ihre Absicht, möglichst viele der existierenden Namen beizubehalten, wenn kein besonderer Grund für eine Änderung bestand. Trotzdem waren, um die vorherrschende Konfusion zu beenden, zahlreiche Neubenennungen erforderlich.

### I. Allgemeine Regeln.

Es wird festgestellt, daß Enzymnamen, welche auf -ase enden, grundsätzlich nur für Einzelenzyme verwendet werden sollen. Systeme, welche mehr als ein Enzym enthalten, werden nicht auf diese Weise bezeichnet. Wenn es wünschenswert ist, ein solches System auf Grund der von ihm katalysierten Gesamtreaktion zu benennen, so wird das Wort System in den Namen eingebaut. Beispiel: Das Enzymsystem, welches die Oxydation von Bernsteinsäure durch O<sub>2</sub> katalysiert und aus Succinat-Dehydrogenase, verschiedenen Überträger-Katalysatoren und Cytochromoxydase besteht, wird nicht Succinat-oxydase sondern Succinatoxydase-System genannt. Auch für die Klassifikation werden nur Einzelenzyme und keine zusammengesetzten Enzymsysteme berücksichtigt.

Die chemische Reaktion, welche von einem Enzym katalysiert wird, ist diejenige spezifische Eigenschaft, welche die Enzyme voneinander unterscheidet. Da eine Klassifikation auf Grund der chemischen Zusammensetzung der Enzyme zur Zeit — und auch in der näheren Zukunft — nicht als möglich erscheint, ist der einzige logische und systematische Weg zu einer sinnreichen Klassifikation und Nomenklatur, die von den Enzymen

\* Organisch-Chemisches Institut der Universität Wien.

<sup>1</sup> HOFFMANN-OSTENHOF, O.: Adv. Enzymol. 14, 219 (1953). Enzymologie. Wien 1954.

<sup>2</sup> BEINERT, H., D. E. GREEN, P. HELE, O. HOFFMANN-OSTENHOF, F. LYNEN, S. OCHOA, G. POJAK and R. RUYSSSEN: Biochem. J. 64, 782 (1956).

<sup>3</sup> Protokolle der deutschsprachigen Nomenklaturkommission für Enzyme. Berlin 1956 (nur in hektographierter Form erschienen).

<sup>4</sup> Report of the Commission on Enzymes of the International Union of Biochemistry. Oxford 1961.

Hoppe-Seyler/Thierfelder, Analyse, 10. Aufl., Bd. VI/A.