

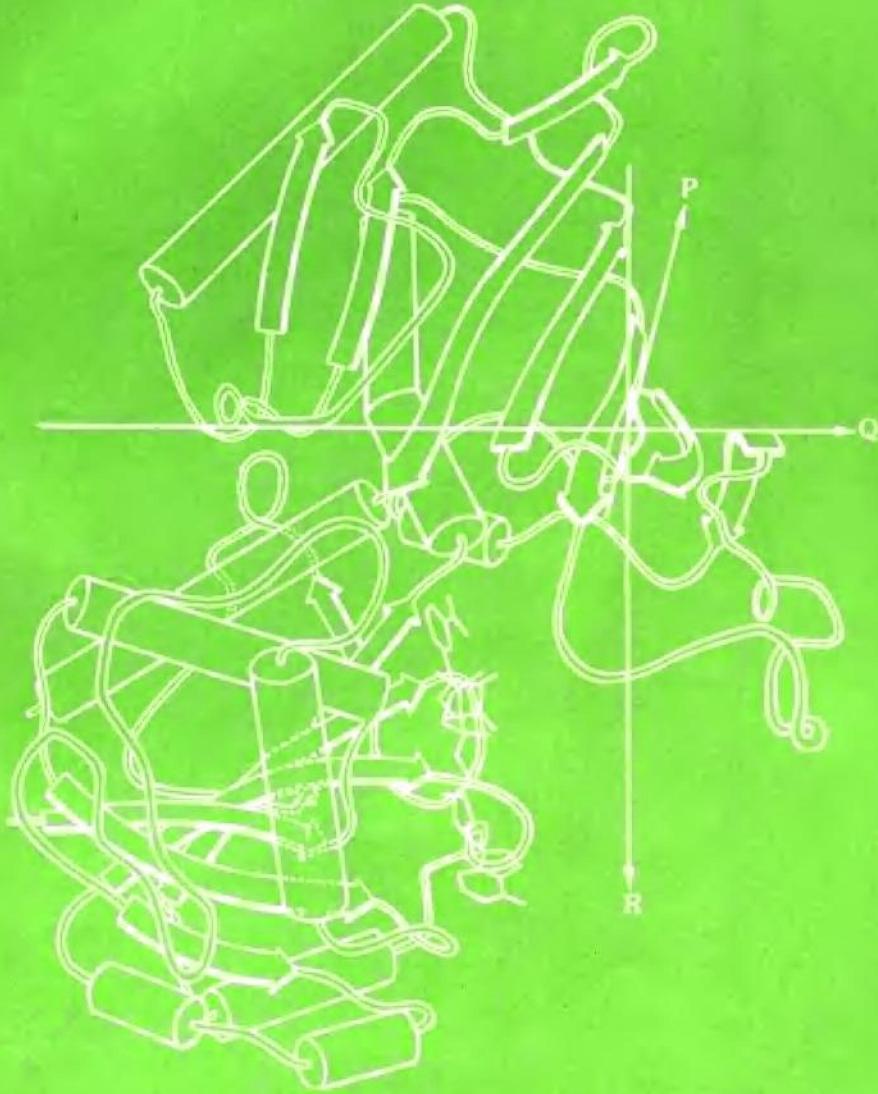
武汉大学本科生系列教材

酶学



ENZYMOLGY

邹国林 朱汝璠 编著



武汉大学出版社

3

酶 学

Y4126/22

邹国林 朱汝璠 编著

武汉大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

酶学/邹国林,朱汝璠编著. —武汉:武汉大学出版社,1997. 1
ISBN 7-307-02271-0

- I. 酶…
- II. ①邹… ②朱…
- III. 酶学
- IV. Q55

武汉大学出版社出版

(430072 武昌 珞珈山)

湖北毕昇印刷总厂印刷

(436700 湖北省英山县温泉镇鸡鸣路 60 号)

新华书店湖北发行所发行

1997 年 1 月第 1 版 1997 年 1 月第 1 次印刷

开本:787×1092 1/16 印张:22.5

字数:536 千字 印数:1—2000

ISBN 7-307-02271-0/Q·55 定价:20.50 元

本书如有印装质量问题,请寄印刷厂调换

内 容 提 要

全书共十二章，对酶学的基本概念、基础理论与知识进行了系统的阐述，并介绍了ribozyme、抗体酶、有机介质中的酶促反应、不可逆抑制作用动力学等新进展。书末两个附录可方便读者查阅一些常用酶的抑制剂及其分类和编号。

本书可作为综合大学、理工大学、师范大学生化专业的专业课教材，亦可供其他院校相关专业的本科生、研究生使用，还可供有关教师及科技工作者参考。

前 言

酶学 (enzymology) 是生物化学的一门分支学科, 亦是分子生物学的重要领域。它与生物学、医学、农学、化学等学科的许多分支学科有广泛的联系并相互交叉渗透。

酶学是生化专业学生的专业课, 也常被相关专业的学生选修。本课程对本校七七级学生讲授开始, 至今已授课十六届。本教材自 1980 年第一次使用以来, 经过了两次大的增补修改。此次趁正式出版的机会, 增加了 6 章 (第一、二、三、九、十一、十二章) 内容; 并对原讲义进行改写, 形成了本书的第四、五、六、七、八、十章; 还在书末增加了两个附录。这样初步形成了一部较系统的酶学教材。

本书在内容安排上, 既考虑到系统性, 又尽量避免与其它课程重复。例如关于别构酶, 着重介绍其动力学, 而对其酶活性调节作用没有多写, 以避免与代谢调控课程重复。又例如酶分子结构与功能一章, 重点安排有关酶分子结构特征的内容, 尽量避免与蛋白质化学课程重复。

本书增补了不少最新的科研成果, 并融汇了作者多年教学、科研的心得体会。但由于作者学识有限, 书中难免有不妥或错误之处, 敬请读者不吝指正。

本书的出版得到了本校出版社、教务处、生命科学学院的大力支持。陈宝联、王莉娟同志为本书绘制了 222 幅插图。在此, 作者对他们表示衷心的感谢。

作 者

1995 年 10 月于武昌珞珈山

目 录

第一章	绪论	1
第二章	酶分子结构与功能	20
第三章	酶的分离纯化与纯度鉴定	44
第四章	单底物酶促反应动力学	71
第五章	酶的抑制作用及其动力学	94
第六章	多底物酶促反应动力学	127
第七章	别构酶及其动力学	163
第八章	pH 和温度对酶促反应的影响	187
第九章	有机介质中的酶促反应	205
第十章	酶催化反应机制	221
第十一章	活体内酶活性调节和转换更新	266
第十二章	ribozyme、抗体酶	291
附录 I	酶的编号和分类简表	309
附录 II	一些常用的酶及其抑制剂	321

第一章 绪 论

目 次

第一节 酶是什么.....	1
一、酶的概念及酶作用的特点.....	1
1. 酶催化的高效性	2
2. 酶的底物专一性	3
二、酶的重要性及其分布.....	6
三、酶的命名和分类	11
1. 国际系统命名法	11
2. 国际系统分类法	11
3. 值得注意的问题	13
第二节 对酶认识的发展	14
一、历史的回顾	14
二、对酶和生物催化剂概念的认识	15
三、生物催化分子的进化与生命的起源	18

第一节 酶 是 什 么

一、酶的概念及酶作用的特点

化学反应的催化是由一种在整个反应中不被消耗的物质（催化剂）所引起的化学反应的加速。催化剂改变了反应的途径，使反应通过一条活化能比原途径低的途径进行。催化剂的效应只是反映在反应的动力学上，而不影响反应的热力学。催化剂的效率由原途径与替代途径的相对速度来体现。

催化剂有一般的化学催化剂和生物催化剂两大类。生物催化剂（biocatalyst）是具有催化功能的生物大分子（蛋白质或RNA）。

酶（enzyme）是一类生物催化剂，是具有催化功能的蛋白质。

酶具有催化剂的共性。只要有少量酶存在即可大大加快反应的速度。它能使反应迅速达到平衡，但不改变反应的平衡点。有时它也参与反应，但在反应前后本身无变化，因此可重复使用。

酶与一般的化学催化剂相比，还具有下述特性。

(1) 更高的催化效率 酶催化的反应速率是相应的无催化反应速率的 $10^8 \sim 10^{20}$ 倍，并且至少高出非酶催化反应速率几个数量级。

(2) 更高的反应专一性 酶对反应的底物和产物都有极强的专一性。也就是说，酶催化反应几乎没有副产物。例如，核糖体上蛋白质的酶催化生物合成中，由超过 1 000 个氨基酸残基组成的多肽被合成而没有错误。但是在多肽的化学合成中，由于副反应和不完全反应的存在，而限制了多肽的合成长度，即使是精确地合成，也只能达到约 50 个氨基酸残基的长度。

(3) 温和的反应条件 酶催化反应都发生在相对温和的条件下。例如，温度低于 100°C ，正常的大气压，中性的 pH 环境。相反，一般化学催化往往需要高温、高压和极端的 pH 条件。

(4) 具有调节能力 许多酶的催化活性可受到多种调节机制的灵活调节。这些调节机制有别构调节、酶的共价修饰调节和酶合成与降解的调节等。

(5) 当然，由于酶是蛋白质分子，也容易变性和失活。

下面介绍酶催化的高效性和专一性，有关酶调节的内容放在后面相关部分介绍。

1. 酶催化的高效性

酶的催化效率非常高。就分子比 (molecular ratio) 而言，酶催化反应速度比非催化反应速度快 $10^8 \sim 10^{20}$ 倍，比非酶催化反应速度快 $10^7 \sim 10^{13}$ 倍。以转换数 (turnover number, 即每个酶分子每分钟催化底物转变的分子数) 表示，大部分酶为 1 000 左右， β -半乳糖苷酶为 12 500， β -淀粉酶为 1 100 000，最高的是碳酸酐酶，达 36 000 000。

酶如何有如此惊人的催化能力呢？这主要由下述原因造成。

(1) 酶可极大地降低反应所需的活化能 处于初态的分子要发生反应，首先要吸收能量成为活化分子，才能产生有效碰撞，打破和形成一些化学键，最终形成产物。活化态分子的能量超过初态分子的平均能量，超出的那部分能量就是活化能。活化能定义为在一定温度下一摩尔反应物全部进入活化态所需要的自由能。其单位是焦耳/摩尔。

图 1-1 表示了无催化剂、非酶催化剂和酶存在下反应所需活化能的比较，可看到酶催化反应所需的活化能远低于非酶催化反应，更低于非催化反应。例如 H_2O_2 的分解反应，无催化剂时需活化能 75.24 千焦耳/摩尔，用胶态钨作催化剂时需活化能 48.94 千焦耳/摩尔，用过氧化氢酶催化时，只需活化能 8.36 千焦耳/摩尔。

(2) 酶催化是多种催化因素的协同作用

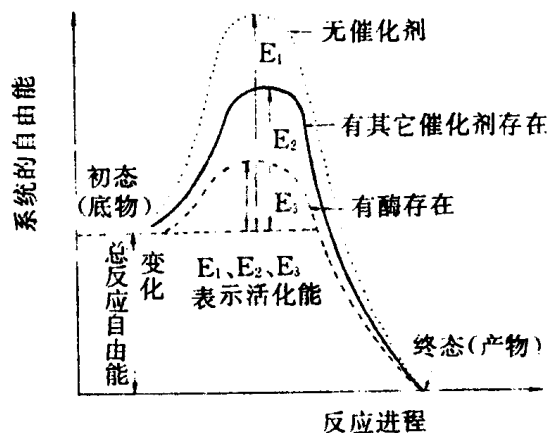


图 1-1 酶和其它催化剂降低反应活化能示意图

形成酶催化高效性的主要因素有：酶与底物的邻近效应和定向效应，酶与底物相互诱导的扭曲变形和构象变化的催化效应，广义的酸碱催化，共价催化及酶活性中心微环境的影响。在一个具体的酶催化反应中，往往是上述因素中的几个因素同时起作用，从而表现出酶催化功能的高效性。这是一般化学催化剂所无法比拟的。详细内容将在酶的作用机制一章介绍。

2. 酶的底物专一性 (substrate specificity)

酶的底物专一性是指酶对它的催化对象有严格的选择性。一种酶只能催化某一类，甚至某一种分子起反应。

(1) 解释底物专一性的假说 底物和其它分子与酶结合的非共价力在性质上与维系酶本身立体构象的力是相同的，包括范德华力、静电力、氢键和疏水力。通常一个底物结合部位由一个酶分子表面的凹槽或空穴组成。这是酶的活性中心，它的形状与底物分子形状互补。底物分子或底物分子的一部分像钥匙一样，可专一地楔入到酶活性中心部位，通过多个结合位点的结合，形成酶-底物复合物；同时，酶活性中心的催化基团正好对准底物的有关敏感键，可顺利地进行催化反应。这就是刚性模板 (template) 或锁与钥匙学说 (lock and key theory) (图 1-2)。非底物分子，由于其分子形状或相关基团的排布与底物分子不

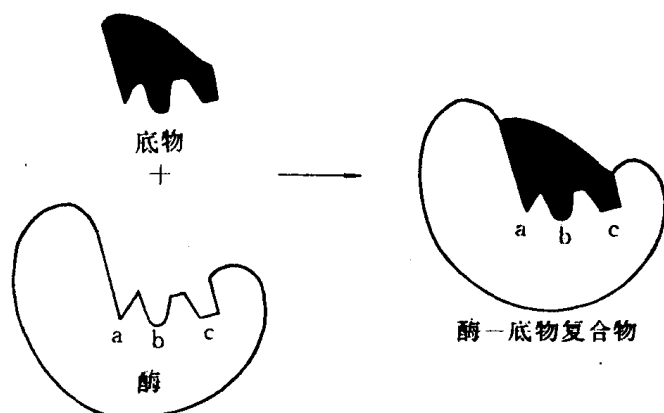


图 1-2 酶与底物的“锁与钥匙关系”学说示意图

同，或是不能楔入酶活性中心，或是可进入酶活性中心，但不能与酶的结合基团结合形成复合物。例如立体对映的一对分子，虽然基团相同，但空间排布不一样。只有底物分子的这些基团才能与酶活性中心及其结合基团互补匹配；而非底物分子不能互补匹配，无法形成复合物。

酶既可催化一个反应的正向反应，亦可催化此反应的逆向反应。上述的这种刚性模板学说，就无法解释酶活性中心的这种刚性结构如何既能适合一个可逆反应的底物，又适合此反应的产物。但诱导楔合假说 (induced-fit hypothesis) 就能克服

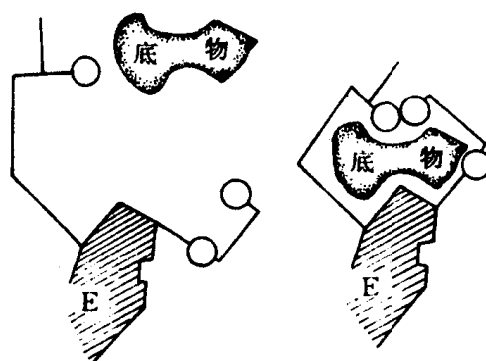


图 1-3 酶与底物的诱导楔合作用

上述困难。它解释酶分子与底物邻近时，酶分子受底物诱导，构象发生有利于与底物结合的变化，最终形成酶与底物的互补楔合。X 衍射分析结果证实，绝大多数酶与底物结合时，确有显著的构象变化。图 1-3 (左) 表示底物未进入酶活性中心前，酶活性中心的构象。图 1-3 (右) 表示底物进入酶活性中心，诱导酶活性中心构象发生变化，有利于与底物互补楔合形成酶-底物复合物，并可顺利地进行催化反应。而非底物分子不能诱导酶活性中心发生正确的构象变化，结果或不能形成复合物，或不能产生催化反应。

(2) 酶的底物专一性类型 一般说来，一种物质分子能否成为某种酶的底物，必须具备两个条件：一是该分子上有被酶作用的化学键；二是该分子上有一个或多个结合基团能与酶活性中心结合，并使其敏感键对准酶的催化基团。图 1-4 是胰凝乳蛋白酶底物专一性示意图及底物的结构。该酶需要底物有一个疏水基团结合于酶上的疏水部位。这个结合起定位作用，使底物的敏感键对准酶的催化基团。同时这种结合所释放的能量，又可作为催化的驱动力。

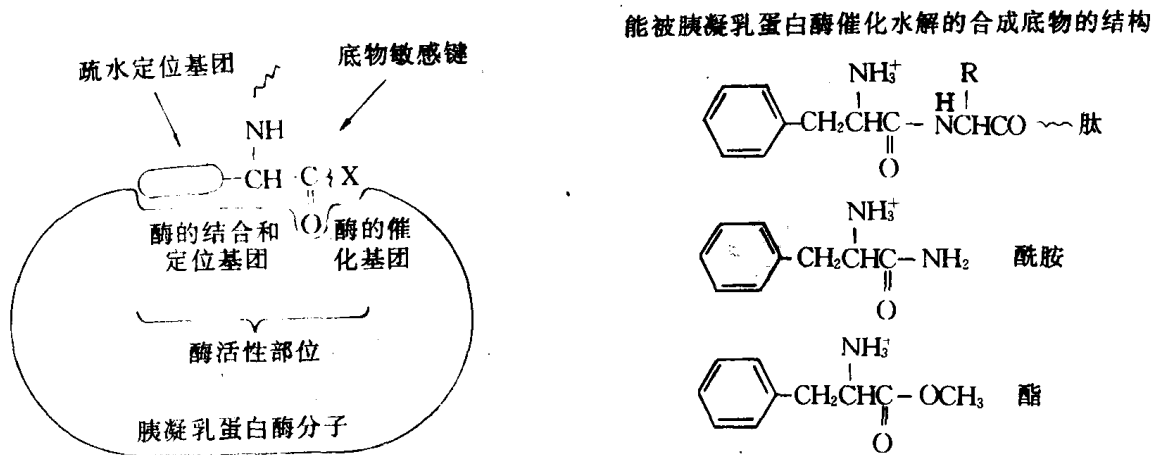


图 1-4 胰凝乳蛋白酶底物的专一性

左：底物在酶分子上的结合和定位； 右：胰凝乳蛋白酶专一性底物的结构。

酶的底物专一性一般可分为下列类型。

① 立体化学专一性 (stereochemical specificity) 酶对手性底物的结合和催化都显示出高度的专一性。这种专一性的存在，是因为酶通过其本身固有的手性 (蛋白质仅由 L-氨基酸组成) 形成了不对称的活性中心。立体化学专一性可分为两种。

a. 光学专一性 (optical specificity) 例如，精氨酸酶只催化 L-精氨酸水解，对 D-精氨酸无作用。这种酶对光学异构体的高度选择性称光学专一性。它是相当普遍的现象。例如，乳酸脱氢酶只作用 L-乳酸，谷氨酸脱氢酶只作用 L-谷氨酸，胰蛋白酶只作用与 L-氨基酸有关的肽键和酯键，葡萄糖代谢中的酶仅对 D-葡萄糖残基有作用。

b. 几何专一性 (geometrical specificity) 它涉及立体化学结构中的顺式和反式异构体。例如，反丁烯二酸酶只催化反丁烯二酸生成苹果酸，而对顺丁烯二酸无作用。又例如，丁二酸脱氢酶只催化反丁烯二酸生成丁二酸，而对顺丁烯二酸无作用。这些均属于酶的几何专一性。

立体化学专一性还表现在酶能区分从有机化学观点看属于对称分子中的两个等同的基

团，只催化其中一个，而对另一个无作用。例如，甘油分子中的两个—CH₂OH 基团，从有机化学观点看是完全相同的，但是酶能区分它们，在甘油激酶催化下与 ATP 反应，仅生成 1-磷酸甘油。又例如，在酵母醇脱氢酶催化下，NAD⁺ 的尼克酰胺环 C₄ 上只有一侧是可以加氢或脱氢的，另一侧不被作用，此种专一性定为 A 型。这种 A 型专一性酶还有苹果酸脱氢酶、异柠檬酸脱氢酶以及有的乳酸脱氢酶等。如加氢或脱氢发生在尼克酰胺环 C₄ 上的另一侧，则定为 B 型专一性酶，如谷氨酸脱氢酶、α-甘油磷酸脱氢酶等。

②非立体化学专一性 如酶不具有立体化学专一性或不从立体化学专一性考虑，尚可对底物的键以及组成该键的基团考虑酶专一性。

a. 键专一性 (bond specificity) 酶只对作用的键要求严格，而对键两端的基团无特殊要求。例如，酯酶可催化酯键水解，而对底物 $R-\overset{\text{O}}{\parallel}{C}-OR'$ 中的 R' 和 R 基团无特殊要求，只是对不同底物的水解速度有所不同。又例如，磷酸酯酶可水解各种磷酸酯分子。这类键专一性酶对底物结构的要求最低。

b. 基团专一性 (group specificity) 酶不仅对所作用的键有严格要求，还对键一端的基团要求严格，但对键另一端的基团要求不严格。它亦称族专一性。例如 α-D-葡萄糖苷酶不仅要求作用的键是 α-糖苷键，而且要求此键一端必须是葡萄糖残基，对此键另一端的基团则无特殊要求，所以含 α-葡萄糖苷的蔗糖和麦芽糖均可成为该酶的底物。

基团专一性和键专一性可统称为相对专一性 (relative specificity)。

c. 绝对专一性 (absolute specificity) 酶只能作用于一个底物，催化一个化学反应。例如，大麦芽中的麦芽糖酶只作用于麦芽糖，而不作用于其它双糖；碳酸酐酶只作用于碳酸；脲酶只催化尿素水解等。

不同的蛋白酶都水解肽键，但它们的专一性程度不相同。例如，枯草杆菌蛋白酶只要求被作用肽键的氨基端有一个疏水基团。消化道的几种蛋白酶的专一性如图 1-5 和表 1-1。凝血酶对 L-精氨酸的羧基与 L-甘氨酸的氨基组成的肽键才水解，专一性非常高。

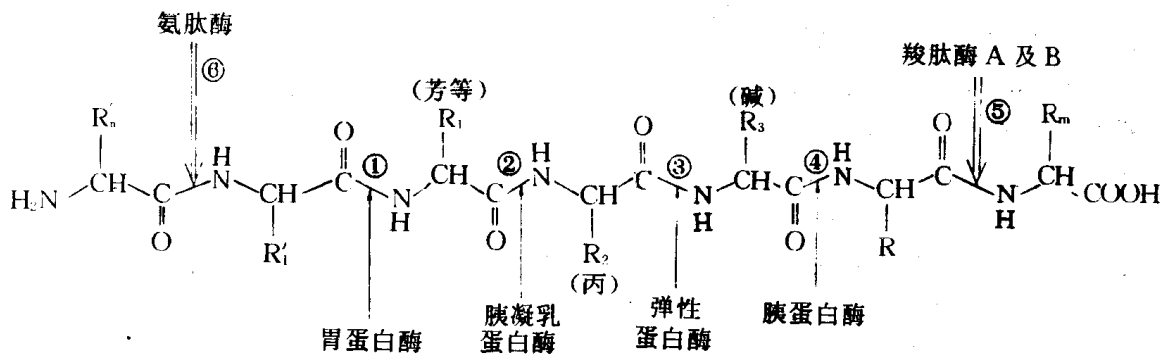


图 1-5 消化道中几种蛋白酶的专一性

立体化学专一性和非立体化学专一性是从不同角度考虑的类别划分，因此往往同一个酶的专一性类别可互相重叠。例如，二肽酶是键专一性酶，因不能水解 D-氨基酸组成的肽，所以又是光学专一性酶。又例如，反丁烯二酸酶是几何专一性酶，因它只能催化反丁烯二酸和 L-苹果酸相互转变的这一反应，所以它又属绝对专一性酶。再例如，精氨酸酶既属于

光学专一性酶，又属于绝对专一性酶。

表 1-1 消化道蛋白酶作用的专一性

酶	对 R 基团的要求	键作用部位	脯氨酸的影响
内 肽 酶	胃蛋白酶 R_1, R_1' : 芳香族氨基酸及其它疏水氨基酸 (NH_2 端及 COOH 端)	↑①	对肽键提供 —N— 的氨基酸为 H 脯氨酸时，不水解
	胰凝乳蛋白酶 R_1 : 芳香族氨基酸及其它疏水氨基酸 (COOH 端)	↑②	对肽键提供 —C— 的氨基酸为 O 脯氨酸时，水解受阻
	弹性蛋白酶 R_2 : 丙氨酸，甘氨酸，丝氨酸等短脂肪 链的氨基酸 (COOH 端)	↑③	
	胰蛋白酶 R_3 : 碱性氨基酸 (COOH 端)	↑④	对肽键提供 —C— 的氨基酸为 O 脯氨酸时，水解受阻
外 肽 酶	羧肽酶 A R_m : 芳香族氨基酸	↓⑤羧基末端的肽键	
	羧肽酶 B R_m : 碱性氨基酸	↓⑤羧基末端的肽键	
	氨肽酶	↓⑥氨基末端的肽键	
二肽酶	要求相邻两个氨基酸上的 α -氨基和 α -羧基同时存在		

二、酶的重要性及其分布

组成生命活动的大量生化反应都是由一套特异的酶所催化的。例如，光合作用、食物的消化等均离不开酶。在一个细胞内，存在着形形色色的物质分子，它们之间可以发生各种各样的反应，细胞利用酶使这复杂的生化反应得以有序而顺利地进行，保证正常代谢途径的畅通而不发生副反应。生物体内条件温和，酶催化反应却非常迅速。例如，某些细菌在 20 分钟就增殖一代，酶在这短短的时间内能合成新细胞内全部的复杂物质。

生命活动需要能量，如人体所需要的能量来自糖类、脂类和蛋白质。在酶催化作用下，糖类转变为单糖，脂肪转变为脂肪酸和甘油，蛋白质转变为氨基酸，再经过氧化途径进行分解代谢而释放能量并伴随生成高基团转移势化合物，以便于能量的转移和利用。

生物体内具有高基团转移势的化合物有 ATP、乙酰辅酶 A、琥珀酰辅酶 A、尿苷二磷酸葡萄糖、胞苷二磷酸胆碱、S-腺苷蛋氨酸、磷酸烯醇式丙酮酸、肌酸磷酸、乙酰磷酸、磷酸精氨酸、氨甲酰磷酸、甘油酸-1, 3-二磷酸等。其中以 ATP 最重要，它是活细胞的能量转换器，是活细胞内大部分需能反应的直接能源。例如，一摩尔葡萄糖经酶催化有氧化生成 CO_2 和 H_2O 时，可净生成 38 摩尔 ATP。ATP 有较高的水解自由能 ($\Delta G^\circ = -30.5 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$)，可用于需能的生化反应。生物体内许多吸能反应常与 $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$ 相偶联，而许多放能反应常与 $\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP}$ 相偶联，ATP-ADP 循环速度十分迅速，该循环是生物体内能量转移和利用的重要环节。

酶是生物体内产生的，具有专一性和高度催化效能的蛋白质。生物体内几乎没有一种生化反应不是酶催化的。新陈代谢就是酶催化的许多同化与异化反应的复杂体系。生物的

发育、生长、繁殖等都涉及到酶的催化作用。酶系统的完整性与协调性成为生命的关键。否则，将引起疾病，甚至危及生命。许多毒物之所以有毒，就在于它们是酶的抑制剂，会使酶失活。生物体内酶的种类和性质是由其基因决定的，如基因发生突变，可能会导致遗传性疾病。

生物体内存在酶活性的调节（如别构调节和共价修饰调节）和酶含量的调节（如酶合成与降解的调节），以保持体内代谢的动态平衡，维持正常的生命活动。

一个细胞内含有上千种酶，互相有关的酶往往组成一个酶体系，分布于特定的细胞组分中。因此，某些调节因子可以比较特异地影响某细胞组分中的酶活性，而不使其它组分中的酶受到影响。

在细胞内各个组分中，酶的种类与含量是不同的。表1-2至表1-7列出了哺乳动物细胞内某些组分所含的部分酶。

表1-2 分布于细胞核的酶

定位区域	酶
核被膜	酸性磷酸酶、葡萄糖-6-磷酸酶
染色质	三磷酸核苷酶、RNA 核苷酸转移酶 I、RNA 核苷酸转移酶 II、DNA 核苷酸转移酶、尼克酰胺核苷酸腺苷酰转移酶
核仁	RNA 核苷酸转移酶 I、RNA 甲基转移酶、核糖核酸酶
核内可溶性部分	酵解酶系、磷酸戊糖途径酶系、精氨酸酶、乳酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶、异柠檬酸脱氢酶

表1-3 分布于细胞溶质的酶

类别	酶
参与糖代谢的酶	酵解酶系 糖元合成酶、二磷酸果糖酶、磷酸化酶激酶、蛋白激酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶
	磷酸戊糖途径酶系 苹果酸脱氢酶、乳酸脱氢酶、异柠檬酸脱氢酶、柠檬酸裂合酶、1-磷酸葡萄糖尿苷酸转移酶
参与脂代谢的酶	脂肪酸合成酶复合体、乙酰辅酶 A 羧化酶、3-磷酸甘油脱氢酶
参与氨基酸、蛋白质代谢的酶	天冬氨酸氨基转移酶、丙氨酸氨基转移酶、精氨酸酶、精氨酸琥珀酸合成酶、精氨酸琥珀酸裂解酶、氨基酰-tRNA 合成酶
参与核酸合成的酶	核苷激酶、核苷酸激酶

表 1-4 分布于内质网的酶

定位区域	酶
光滑内质网	胆固醇合成酶系、固醇羟化酶系、(C ₁₅ ~C ₂₄) 脂肪酸碳链延长酶系、肉毒碱酰基转移酶、磷酸甘油酰基转移酶、药物代谢酶系 (芳环羟化、侧链氧化、脱氨、脱烷基、脱卤等反应)
粗糙内质网 (细胞质一侧)	蛋白质合成酶系、三磷酸腺苷酶、5'-核苷酸酶、细胞色素 b ₅ 还原酶、NADPH-细胞色素还原酶、GDP 甘露糖 α-D-甘露糖基转移酶、胆固醇酰基转移酶
粗糙内质网 (内腔侧)	二磷酸核苷酶、6-磷酸葡萄糖酶、β-D-葡糖苷酸酶、UDP-葡糖苷酰基转移酶

表 1-5 分布于线粒体的酶

定位区域	酶
外膜	酰基辅酶 A 合成酶、甘油磷酸酰基转移酶、磷酸胆碱转移酶、NADH 脱氢酶、细胞色素 b ₅ 还原酶、单胺氧化酶、狗尿酸原羟化酶、磷脂酶 A ₂ 、腺苷酸激酶、己糖激酶
膜间腔	核苷激酶、腺苷酸激酶、L-木酮糖还原酶
内膜	NADH 脱氢酶、琥珀酸脱氢酶、3-羟丁酸脱氢酶、3-磷酸甘油脱氢酶、细胞色素 C 氧化酶、ATP 酶、己糖激酶、肉毒碱软脂酰转移酶
基质	三羧酸循环酶系、脂肪酸 β-氧化酶系、氨甲酰磷酸合成酶、鸟氨酸氨甲酰转移酶、丙酮酸羧化酶、谷氨酸脱氢酶

表 1-6 分布于溶酶体的酶

类别	酶
水解蛋白质的酶	组织蛋白酶、弹性蛋白酶、胶原蛋白酶
水解糖苷类的酶	β-葡萄糖醛酸苷酶、β-半乳糖苷酶、α-甘露糖苷酶、β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、葡聚糖酶、透明质酸酶、溶菌酶、神经氨酸糖苷酶
水解核酸的酶	核糖核酸酶 I、脱氧核糖核酸酶 I
水解脂类的酶	磷脂酶 A、胆固醇酯酶
其它水解酶	酸性磷酸酯酶、芳基硫酸酯酶

表 1-7 分布于过氧化物体的酶

过氧化氢酶、尿酸氧化酶、D-氨基酸氧化酶、3-磷酸甘油酸脱氢酶、 α -羟酸脱氢酶、酰基磷酸二羟丙酮-NADPH 氧化还原酶、磷酸二羟丙酮乙酰转移酶、肉毒碱乙酰转移酶

从上面一些表可看到，细胞内的一定超微结构中存在着特定的酶。酶存在的特定部位称为酶的定位 (localization of enzyme)。许多定位于细胞超微结构中的酶，可采用酶组织化学的特异反应而被观察到。对证明酶的定位来说，反应越特异，就越能准确地显示酶在细胞内的定位。这种反应的特异性 (reaction specificity) 对酶组织化学是极其重要的。酶组织化学是一门实用性很强的学科，详细内容可参阅有关专著。

有些酶只分布于细胞内某种特定的组分，成为标志酶。它们可作为细胞组分鉴别的依据。表 1-8 列出了一些细胞组分的生化功能及其标志酶。

表 1-8 细胞各部分的生化功能与标志酶

细胞部分	标志酶	主要生化功能
核	尼克酰胺单核苷酸 (NMN) 腺苷酰转移酶	DNA、RNA、NAD 的生物合成
线粒体	琥珀酸脱氢酶，细胞色素氧化酶	电子转移，氧化磷酸化，尿素循环，三羧酸循环，脂肪酸氧化，血红蛋白合成
溶酶体	酸性磷酸酶	细胞成分的水解
微粒体 (核蛋白体，多核蛋白体，内质网)	葡萄糖-6-磷酸酶，NADPH-细胞色素 C 还原酶	蛋白质合成 药物的解毒 粘多糖、葡萄糖苷酸、胆固醇、磷脂的生物合成
上清液 (即可溶部分)	乳酸脱氢酶	氨基酸活化 糖酵解 糖的异生作用 戊糖磷酸旁路 脂肪酸的生物合成

生物的种类繁多，在不同的生物、不同的细胞组织及不同的发育过程中，酶的种类与含量均有很大差异。

表 1-9 列出了大鼠一些器官组织中某些酶的分布情况，从中可看到酶的种类与含量存在很大差异。

表 1-9 大鼠的各组织中酶的分布*

酶的名称	肝	肾	脾	心	骨骼肌	肺	胃粘膜	小肠	大肠	胰腺	脑	睾丸	血液
α-淀粉酶			0	0	0			0.7		100	0		
β-半乳糖苷酶	45	100	68	5				44		13	4	18	0.5
组织蛋白酶	46	100	88		8	48					21		
天冬酰胺酶	38	100	26			14				16	29		
谷氨酰胺酶	8	46	6	5		6		33		7	100		
精氨酸酶	100	15	5	0	4					2	1		
鸟嘌呤脱氢酶	80	76	92		0					57	100		
腺嘌呤脱氢酶	11	35	100										
三磷酸腺苷酶	47	74	48	100	82	80				42	25		
二磷酸果糖醛缩酶	6	5	3	12	100	1.5		1		0.2	8		
柠檬酸合成酶	8	16		100	8								
碳酸酐酶	100	19	25			0		0		100	31		
延胡索酸水化酶	68	66		100									
顺乌头酸水化酶	77	100				18		10			8		
烯醇化酶	9	15	6	13	100						9		
磷酸葡萄糖异构酶	21	0.5		1	0.5	5		15	100	1.5			
丙酮酸羧化酶	100	66		0	0						0		

* 每种酶的分布为组织间相对比较数 (以酶量最多的组织作为 100)。

有些酶分布极广泛, 如催化糖酵解的酶类。但有些酶往往不存在于某些器官组织, 例如, 脾、心、脑、小肠、胰腺、骨骼肌中不存在 D-氨基酸氧化酶, 骨骼肌中不存在黄嘌呤氧化酶。有些器官组织中某些酶活性特别高, 可能与该器官组织特征有联系, 例如, 脑中的乙酰胆碱酯酶和谷氨酰胺合成酶, 脾、肾中的酸性磷酸酶, 小肠粘膜中的碱性磷酸酶等。大多数组织中有不同类型的细胞, 而不同类型的细胞所含的酶可能有很大差异。

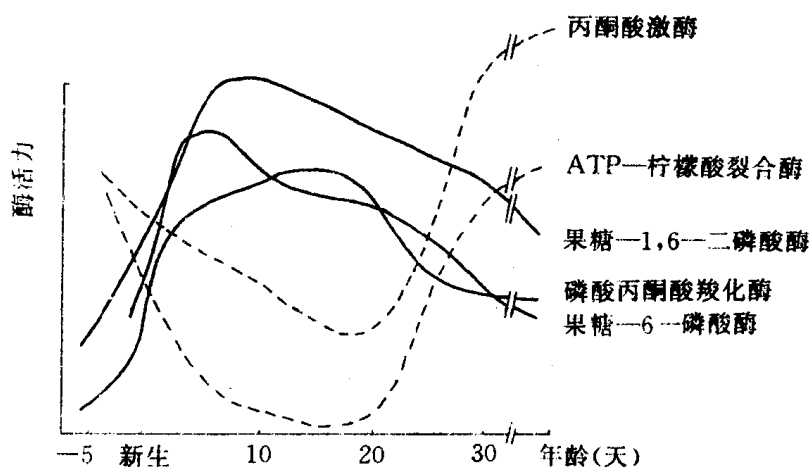


图 1-6 大鼠肝脏发育过程中酶活力变化

生物在发育过程的不同阶段所含的酶亦有差异。图 1-6 为大鼠肝中某些酶在发育过程中的变化情况。

某些疾病会引起组织所含的酶发生很大变化。例如，肝脏中形成尿素的酶系统在肝癌中不存在，胃癌中没有胃粘膜形成胃蛋白酶原的系统，小肠癌中碱性磷酸酶和酯酶的活性下降到很低的水平。

某些生物中，酶的差异显示种属的特征。例如，精氨酸酶存在排尿素动物的肝中，而在排尿酸动物（如鸡）的肝中不存在，但在肾中存在。

不同生物所含有的同一种酶，其一级结构往往有差异，并体现出进化上亲缘关系的远近。

三、酶的命名和分类

酶种类繁多，在早期由于没有一个系统的命名法则，使用的名称都是习惯沿用的，有时就出现一酶数名或一名数酶的混乱情况。为了避免这种混乱，国际酶学会议于 1961 年提出了酶的系统命名法和系统分类法。

1. 国际系统命名法

该命名法规定，每一种酶有一个系统名称 (systematic name)，其命名原则大致如下：

(1) 名称由两部分构成：前面为底物名，如有两个底物则都写上，并用“：”分开；若底物之一是水时，可将水略去不写。后面为所催化的反应名称。例如，ATP：己糖磷酸基转移酶。

(2) 不管酶催化正反应还是逆反应，都用同一名称。当只有一个方向的反应能够被证实，或只有一个方向的反应有生化重要性，自然就以此方向来命名。有时也带有一定的习惯性，例如在包含有 NAD^+ 和 NADH 相互转化的所有反应中 ($\text{DH}_2 + \text{NAD}^+ \rightleftharpoons \text{D} + \text{NADH} + \text{H}^+$)，命名为 DH_2 ： NAD^+ 氧化还原酶，而不采用其反方向命名。

各大类酶有时还有其特殊的命名规则，如氧化还原酶往往为：供体：受体氧化还原酶；转移酶为：供体：受体被转移基团转移酶等。

2. 国际系统分类法

该分类法规定，每个酶都有一个编号，前面冠以 EC (Enzyme Commission, 酶学委员会)。编号由四个阿拉伯数字组成，每个数字之间用“·”分开。第一个数字代表酶所属的大类。所有的酶分为六大类，它们是 1) 氧化还原酶类，2) 转移酶类，3) 水解酶类，4) 裂合酶类，5) 异构酶类，6) 合成酶（或连接酶）类。第二个数字表示大类下的亚类，在各大类下的亚类含义不相同，请参阅表 1-10。第三个数字表示各亚类下的亚亚类，它更精确地表明底物或反应物的性质。例如，1 大类中的亚亚类是表示受体的类型，具体指明受体是氧、是细胞色素、还是二硫化物等。又例如，2 大类中的亚亚类是表示被转移的具体基团，是甲基、是己糖基、还是氨基等（详情可参阅有关的酶一览表）。酶编号的前三个数字就已表明了这个酶的特性：反应物的种类、反应的性质等。第四个数字表示亚亚类下具体的个别的酶的顺序号，一般按酶发现时间的先后排列，按此分类法，任何一个酶都可得到一个适当的编号。

酶的六大类简介如下：

(1) 氧化还原酶类 (oxido-reductases)