

Биохимия



автор фото: Петр Шаров

**Доктор химических наук, профессор
Шоинбекова Сабина Алимжановна**

Лекция № 4. Ферменттер.

Энзимологияның даму тарихы.

Ферменттер – биокатализатор.

Ферменттердің табиғаты, құрылысы.

Ферменттердің және биологиялық емес катализаторлармен ұқсастығы және

айырмашылығы; жалпы және арнайы сипаттамасы.

Ферменттердің құрылымдық ұймдасуы.

Кофакторлар.

Активті және аллостериялық орталықтар.

Ферменттер әсерінің механизмі.

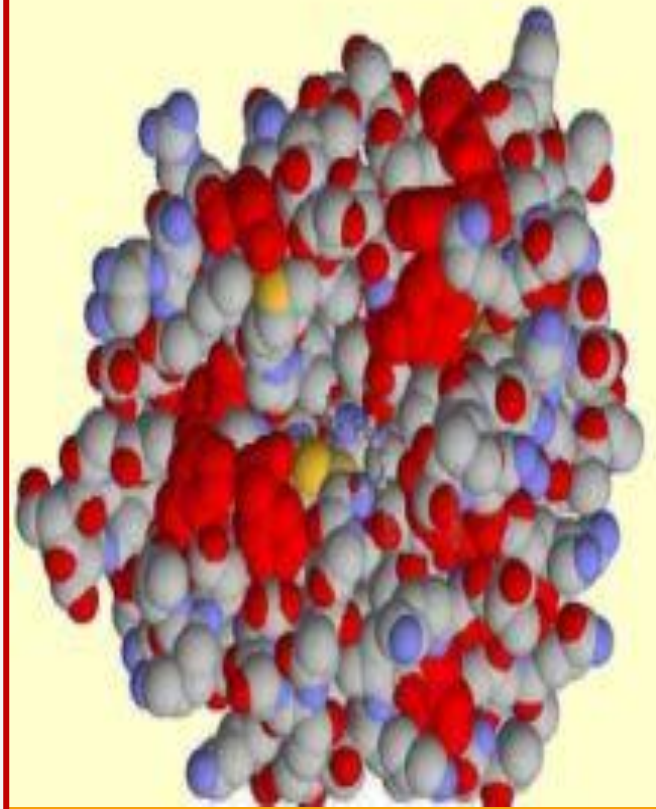
Ферменттердің қасиеті: температураның, рН-тың фермент активтілігіне әсері.

Ферменттердің талғамдылығы.

Активаторлар мен ингибиторлар.

Ферменттер – тірі клетканың барлығында болатын, аса маңызды биологиялық қызмет – катализатор ролін атқаратын, арнайы спецификалық белоктар.

Ферменттер көмегімен генетикалық ақпарат жүзеге асады және тірі организмде жүретін барлық зат және энергияның алмасу процесстеріне қатысады.



Тірі организмдегі барлық реакциялар табиғи катализаторлармен – **ферменттермен** немесе **энзимдермен** жүзеге асады.

«*Фермент*» терминин голландтық ғалым **Ван-Гельмонт** XVII ғасырда ұсынды.

Фермент - (лат. *Fermentum* және грек. *enzyme* – *en* – ішінде және *zyme* – дрожжи (ашытқы) - деген мағынасы бар, терминология тарихи қалыптасқан, себебі олар спирттік ашу процесінде табылған (байқалған).

Қазір 5600 астам фермент белгілі.

Даму тарихы:

- ❖ *баяғыдан* – ферменттік процесстер адамның дамуымен қатар келе жатыр (шарап, сірке суы, нан, сыра қайнату, ірімшік жасау, тері илеу, мата жасау, т.б.)
- ❖ XVIII ғ. – франц. ***Р. Реомюр*** - құс және металл түтікшеге салынған ет;
- ❖ Ары қарай - итал. Ғалым ***Л. Спалланцани*** - ет + металл трубка + губка;
- ❖ 1836 ж. - ***Т. Шванн*** асқазан сөлінен фермент пепсинді бөліп алды (греч. *perco* - «пісіру»); бұл ферменттің әсерінен ет ас қорыту жүйесінде қорытылады.
- ❖ 1814 ж. - ***К.С. Киргофф*** - Петербург Академиясының профессоры - арпада өсу барысында полисахарид крахмал дисахарид мальтозаға айналатының, ал ашытқа экстракты қылша қантын 2 моносахаридке, яғни, глюкоза мен фруктозаға ыдыратады. Бұл алғашқы ферментология бағытында жасалған зерттеулер болатын.

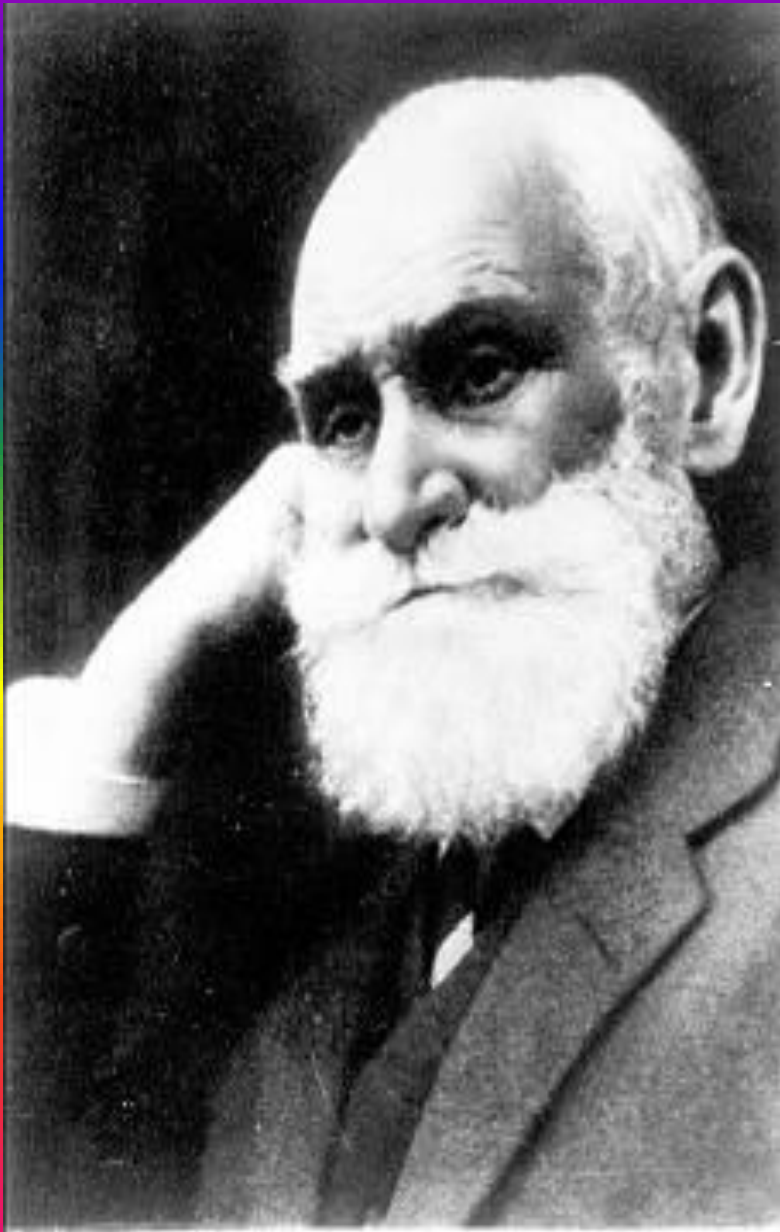
- ❖ 1850 ж. Луи Пастер - қант ашытқының фермент көмегімен спиртке дейін ашиды деген болжам айтқан, бірақ, фермент тірі клеткадан бөлінбейді деп есептеген.
- ◆ 1871 ж. – орыс дәрігері М.М. Манассеина дрожжи клеткаларын құммен араластырып, клеткалық сөлін бөліп алды. Бұл сөл қантты ашытатын қабілетке ие екендігі анықталды.
- ◆ 1870 ж. К.Кюне *энзим* (ашытқы клеткасының компоненті) терминін енгізді.

- ◆ 25 жылдан кейін неміс ғалымы Э. Бухнер дрожжидің сөлін бөліп алып, бұл сөл ашытқы клеткасы секілді қантты ашытқанын байқады: нәтижесінде спирт және көміртегі оксиді (IV) түзілді:



- ❖ ХХ ғ. 20-шы жылдары – Р. Вильштеттер таза күйінде бірнеше фермент бөліп алды, бірақ оларды идентификациялай алмады, себебі ол ферменттерді белок кристаллдарына сорбцияланған ерекше төмен молекулалық қосылыстар деп есептеді.

- ❖ 1926 ж. Дж. Самнер өсімдік уреазаны белоктық кристалл күйінде бөліп алды.
- ❖ 1930 ж. – Дж. Нортроп пен М. Кунитц – трипсин мен пепсинді бөліп алып, олардың белок екенін дәлелдеді.
- ❖ XX ғ. Екінші жартысында энзимология дамыды, 200 астам фермент белгілі болды.



орыс физиологы

И.П.Павлов.

Ол ферменттерді

«Тіршіліктің

тасымалдаушылары»

деп атады.

Ферменттердің барлығы – *белоктар* (*рибозимдерден басқалары*), сондықтан олардың барлық қасиеттеріне ие.

◆ **Рибозимдер** – катализатор қасиеттері бар рибонуклеин қышқылдары.

◆ Олардың ашылуына Т. Чек пен С. Ольтманға 1989 жылы химиядан Нобель премиясы берілді.

Ферменттер – биокатализаторлар; оларға келесі *спецификалық қасиеттер тән* және әдеттегі катализаторлардан айырмашылығы бар:

Ферменттердің қасиеттері:

1. **Термолабильность (термотәуелділік)** - температура катализ жылдамдығын арттырады, бірақ, белоктарды (Е) денатурацияға ұшыратады, яғни, олардың каталитикалық қызметтерін төмендетеді (шамамен 50°C-қа дейін).
2. ***Ферменттердің белсенділігінің рН-қа тәуелділігі;***
3. ***Спецификалық қабілеті*** – ферменттердің ең негізгі қабілеті – құрамында, құрылысында өте аз айырмашылығы бар химиялық қосылыстарды ажырату қабілеті.

Жалпы қасиеттері (каталлизаторлармен):

- Ферменттер реакция барысында шығындалмайды, соңғы өнімнің құрамына кірмейді. Қандай күйде, қандай мөлшерде реакцияға «түссе», сол күйде, сол мөлшерде «шығады».
- Ферменттер термодинамика заңдылығына бағынады, мүлдем жүрмейтін реакцияларды жүргізе алмайды. Олар тек өздігінен жүретін реакцияларды жылдамдатады.

- Ферменттер реакция тепе-теңдігін жылжытпайды, тек реакцияны жылдамдатады.

Ферменттердің спецификалық қасиеттері:

- Ферменттер – белоктар;
- Ферменттердің тиімділігі биологиялық емес катализаторлармен салыстырғанда жоғары.
- Ферменттердің қатысуымен жүретін реакциялардың жылдамдығы жоғары, кейде жылдамдығы 10^8 есе жоғарылайды.

- ✓ Ферменттер – жоғары *стереоталғамдылыққа ие*, яғни, ферменттер диастереомерлерді, тіпті энантиомерлерді ажыратады.
- ✓ Ферменттердің маңызды қасиеттерінің бірі – олардың реттегіш қасиеттері (*регулируемость*); ферменттер – әртүрлі факторлардың әсерінен белсенділігін және өнімдердің шығымын өзгерте алады. Осы қасиетінің арқасында метаболизм процесстері уақыт бойы Этим обеспечивается скоординированная координация ланады в анность всех метаболических.
- ✓ Ферментативті процесстерде *аралық өнімдер түзілмейді және соңғы өнім 100% түзіледі.*

Ферменттердің белсенділігі – *айналым санымен (число оборотов) өлшенеді.*

Ол – 1 минут уақытта 1 фермент молекуласымен (немесе каталиттік орталықпен) өзгеріске ұшыраған субстрат молекулаларының саны.

Түрлі ферменттерде айналым саны әртүрлі.

Ферментативті каталиттің жылдамдығы биологиялық емес каталитаторлардың жылдамдығынан едәуір жоғары.

Мысалы:



(ыдырау реакциясының $E_{\text{акт.}} = 75,3$ кДж/моль, сондықтан, бөлінген O_2 визуальді көрінбейді).

Бейорганикалық катализатормен – темір немесе платина - активтену E -сы = 54,1 кДж/моль, реакция 1000 есе жылдамдайды, газ бөлінгені көзге көрінеді.

*Фермент **каталаза** – активтену энергиясын 4 есе төмендетеді, реакция миллиард есе жылдамдайды, бөлініп шыққан оттектен ерітінді «қайнайды».*

Ферменттердің жоғары катализдік белсенділігі

Фермент	Скорость некатализируемой реакции ($v_{нк}$)	Скорость катализируемой реакции (v_k)	$(v_k)/(v_{нк})$
Уреаза	$3 \cdot 10^{-10}$	$3 \cdot 10^4$	$1 \cdot 10^{14}$



Ферменттердің молекулалық салмағы

Фермент	Молекулярная масса
Рибонуклеаза	13 700
Трипсин	23 000
Пепсин	32 000
Гексокиназа	45 000
Щелочная фосфатаза	80 000
Лактатдегидрогеназа	140 000
Каталаза	250 000
Глутаматдегидрогеназа	336 000

Әдетте ферменттердің мол. салмағы 20 – 60 мың, бо ірілері – бірнеше суббөліктен тұрады.

- ◆ Ферменттер жұмсақ жағдайда реакцияларды катализдейді: әдеттегі қысым, температура, бейтарап рН.
- ◆ Ферментативті реакцияның жылдамдығы фермент мөлшеріне пропорционалды.

Ферменттердің құрылысы

Ферменттер

Қарапайым
(бір компонентті)

Күрделі
(екі компонентті)

Апофермент
(белок)

Кофактор
(белок емес)

Кофермент

Простетикалық топ

Простетикалық топтар:

- Нуклетоидті;
- Витаминдер және туындылары:
- Металл иондары;
- Басқалары.

Кофакторлар - витамин туындылары

Наименование	Участвующий витамин	Группы, подлежащие переносу
Никотинамидадениндинуклеотид (NAD, NADP)	Никотинамид, витамин PP	Атомы водорода (электроны)
Флавинмононуклеотид, Флавинадениндинуклеотид (FMN, FAD)	Рибофлавин, витамин B ₂	Атомы водорода (электроны)
Коэнзим А (CoA)	Пантотеновая кислота	Ацильные, ацетильные и др. группы
Тетрагидрофолиевая кислота (ТГФ)	Фолиевая кислота	Метильные, метиленовые, формильные группы или фориминогруппы (одноуглеродные остатки)
Биотин	Биотин, витамин H	Двуокись углерода (активная форма CO ₂)
Тиаминдифосфат (ТДФ)	Тиамин, витамин B ₁	Альдегиды и кетоны
Пиридоксальфосфат (ПФ)	Пиридоксин, витамин B ₆	Аминогруппы Карбоксильные группы
Дезоксиаденозил- (метил)-кобаламин (B ₁₂ - коферменты)	Цианкобаламин, витамин B ₁₂	Атомы водорода, протоны и электроны

АКТИВТІ ОРТАЛЫҚ

Активті орталық – ол – субстратты танып, байланыстыратын амин қышқылдардың уникальді ретті тізбегі және простетикалқ топ.

Активті орталық 2 бөлімнен тұрады:

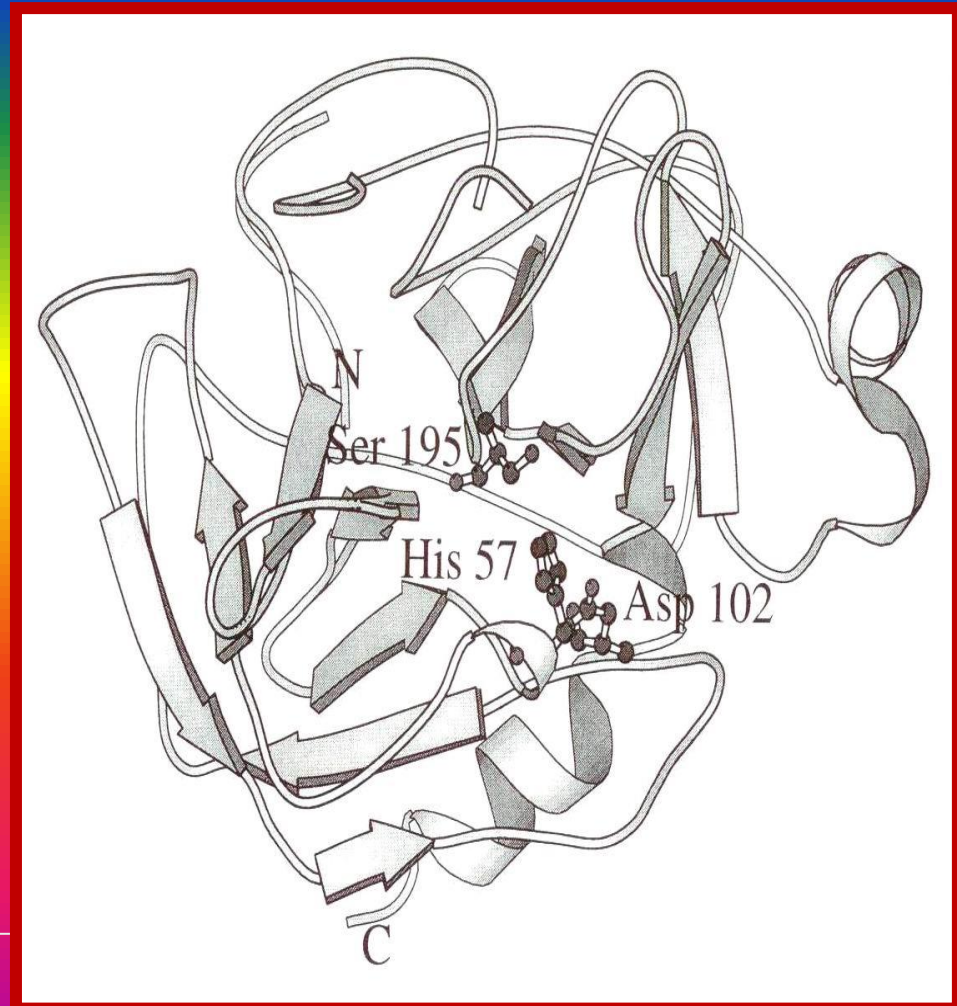
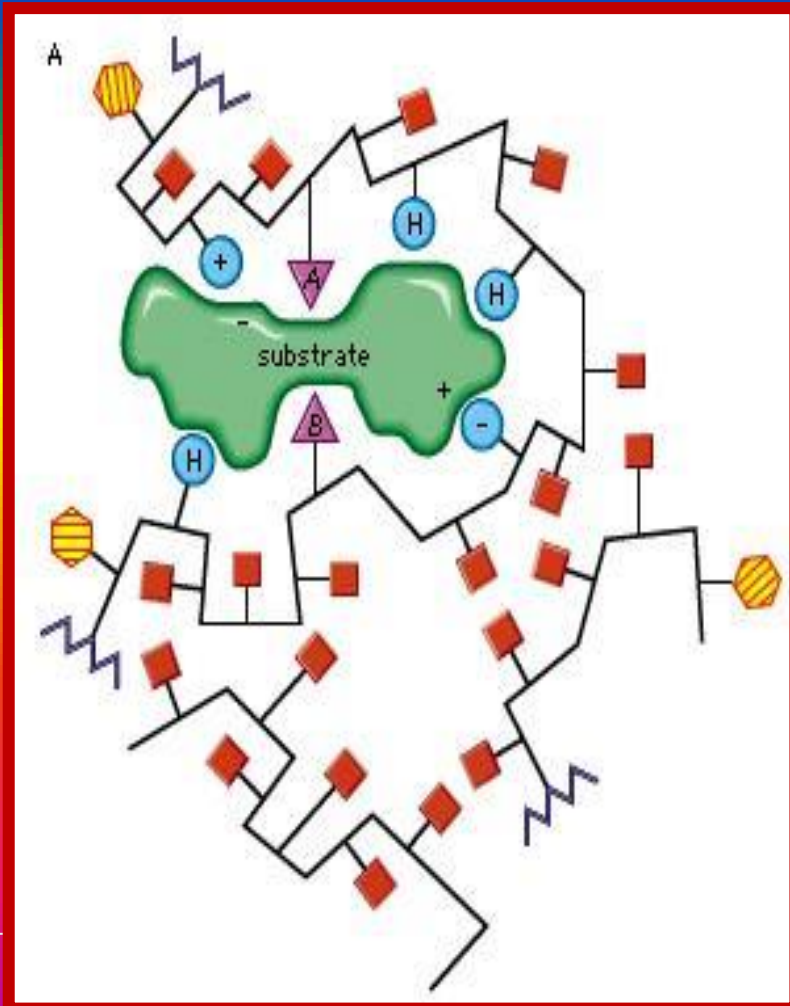
- 1) Сорбционды (байланыстырушы) участок (субстратты байластыру, фиксациялау, ориентациялау), ферменттің талғамдылығына жауапты;
- 2) Каталитикалық участок (субстраттың химиялық реакциясы).

Ферменттің құрылысы



Активный центр фермента (схема) (по Малеру и Кордесу)

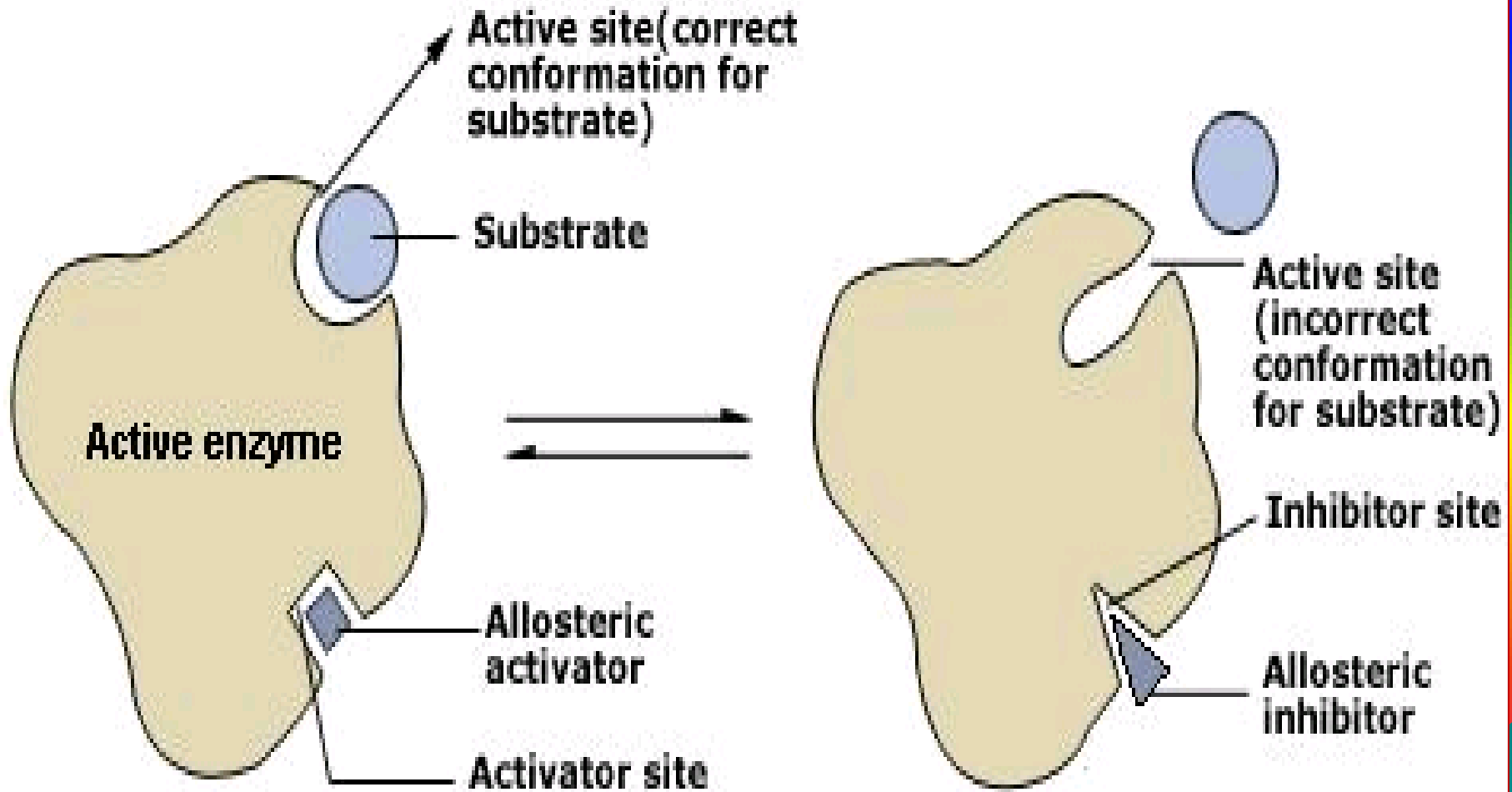
Активті орталық



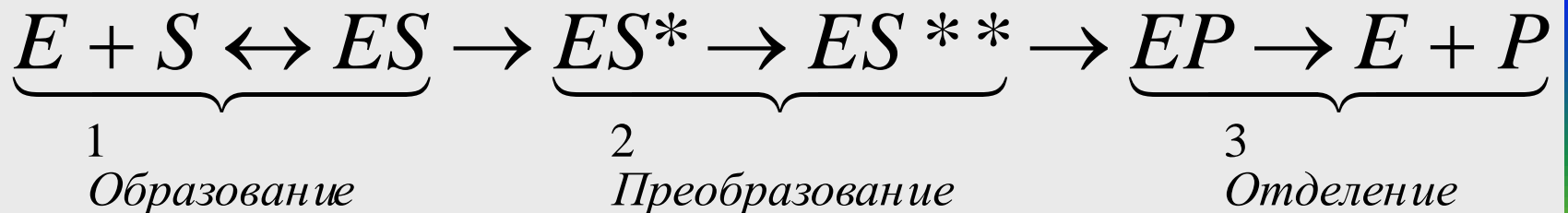


Аллостериялық орталық - (грек. allos – басқа және steros – құрылымдық, кеңістік) – ферменттің басқа участкісі, онымен төмен молекулалық қосылыстар (эффекторлар, модификаторлар) байланысып, фермент құрылысын өзгертеді.

Аллостериялық орталық



Ферментативті катализдің сатылары:

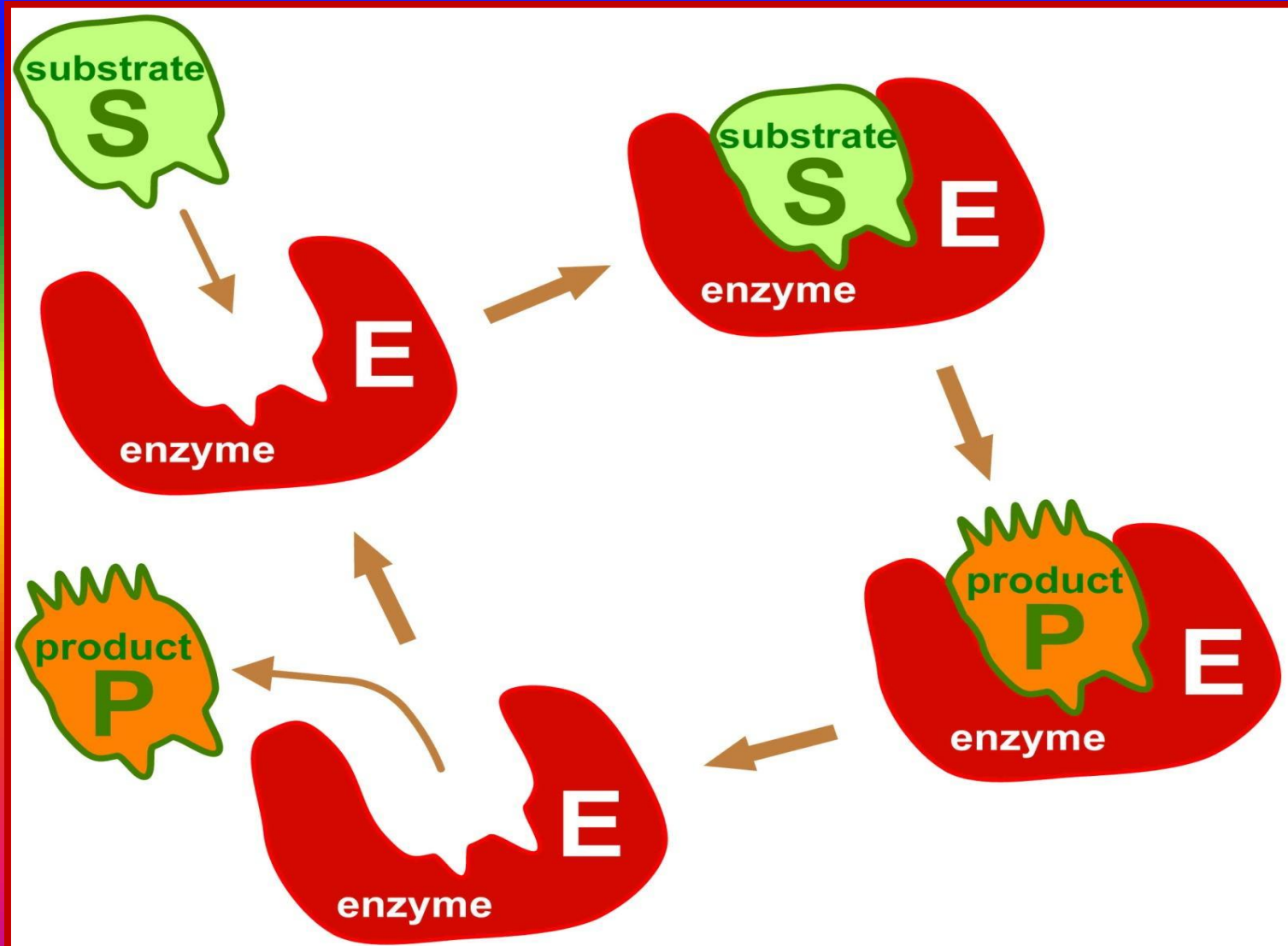


I. Диффузия субстрата к ферменту и стерическое связывание его с активным центром фермента, т.е. образование фермент-субстратного комплекса (ES).

II. Преобразование первичного комплекса в один или несколько активированных фермент-субстратных комплексов (ES*, ES**...);

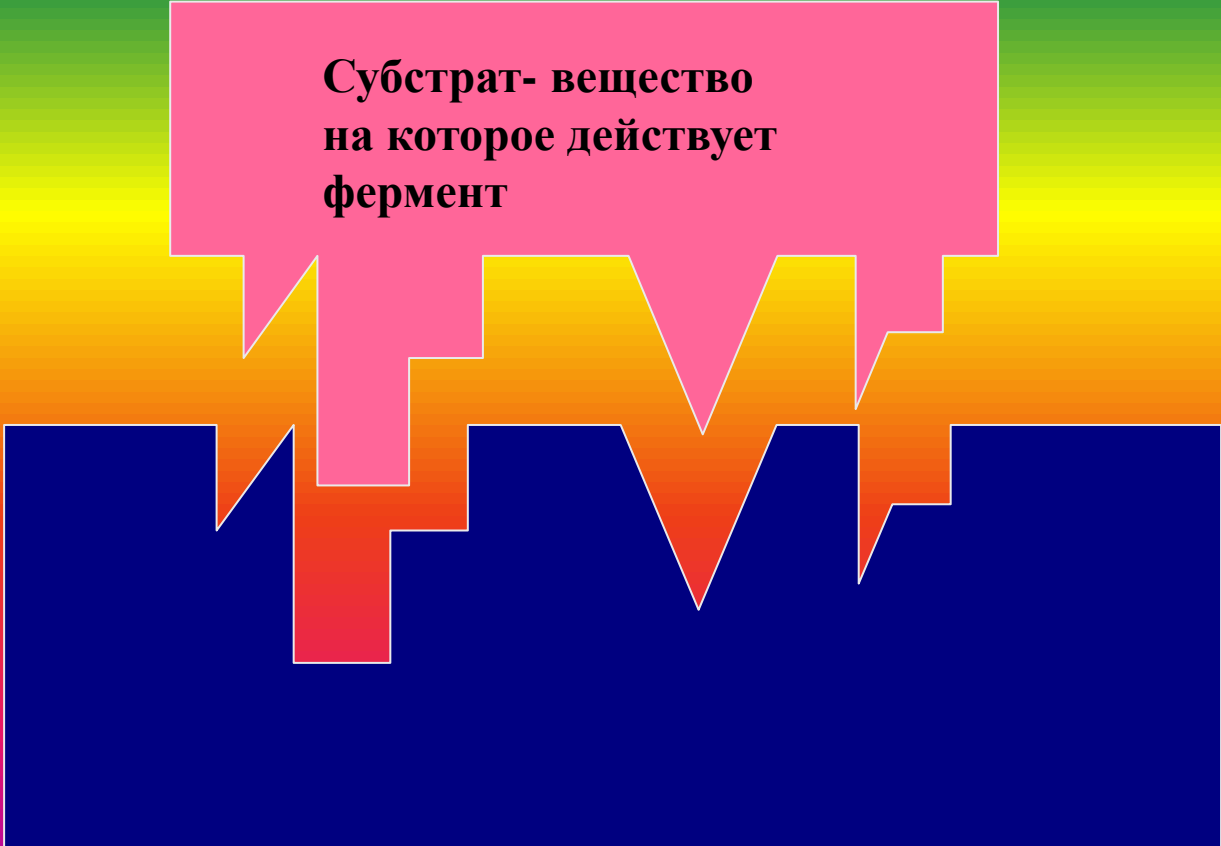
III. Отделение продуктов (P) реакции от активного центра и диффузия его в окружающую среду.

Ферментативті катализдің стадиялары:



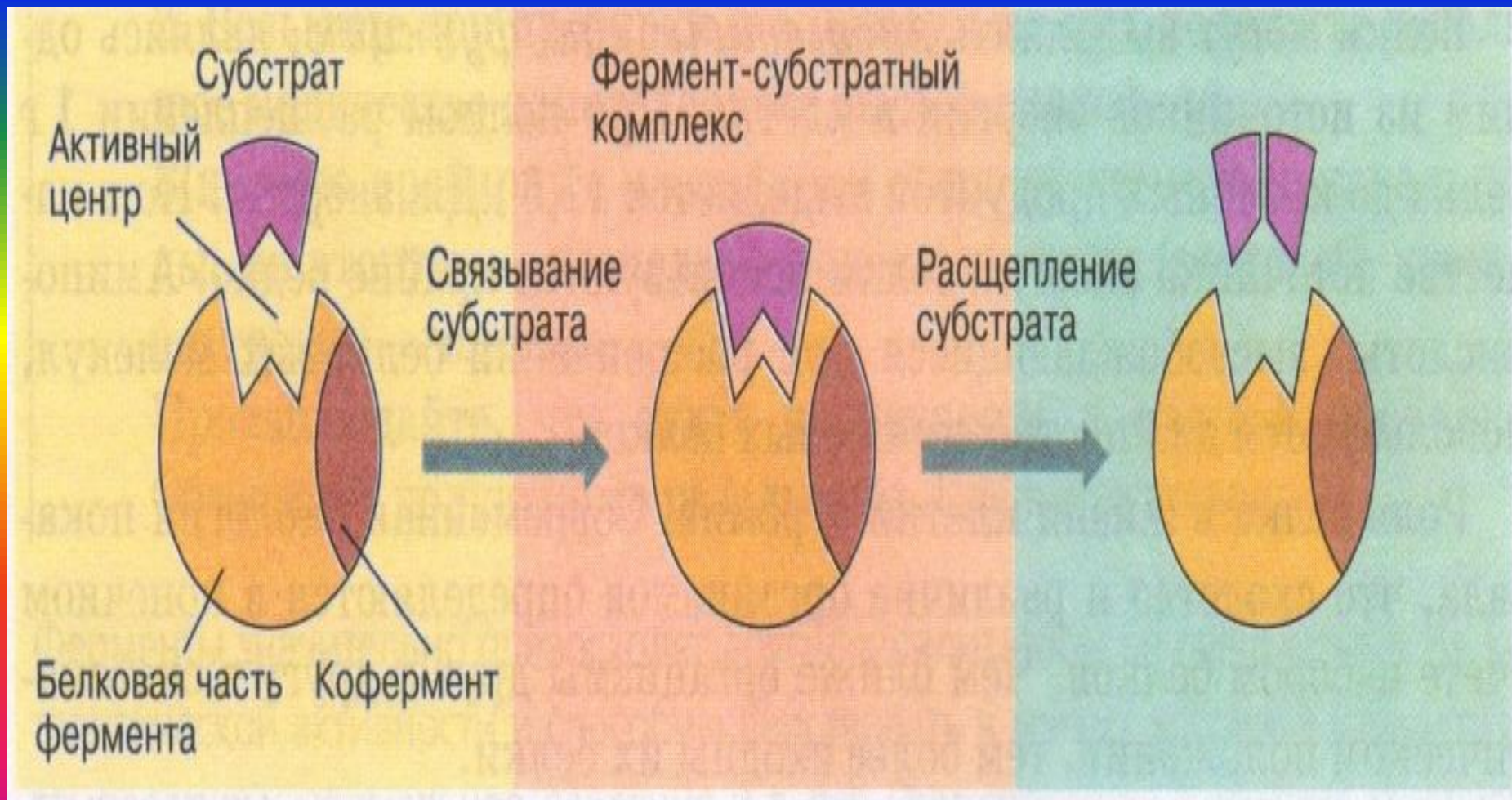
Фермент пен субстраттың байланысуы

Фермент пен субстрат - «кілт пен құлпы»

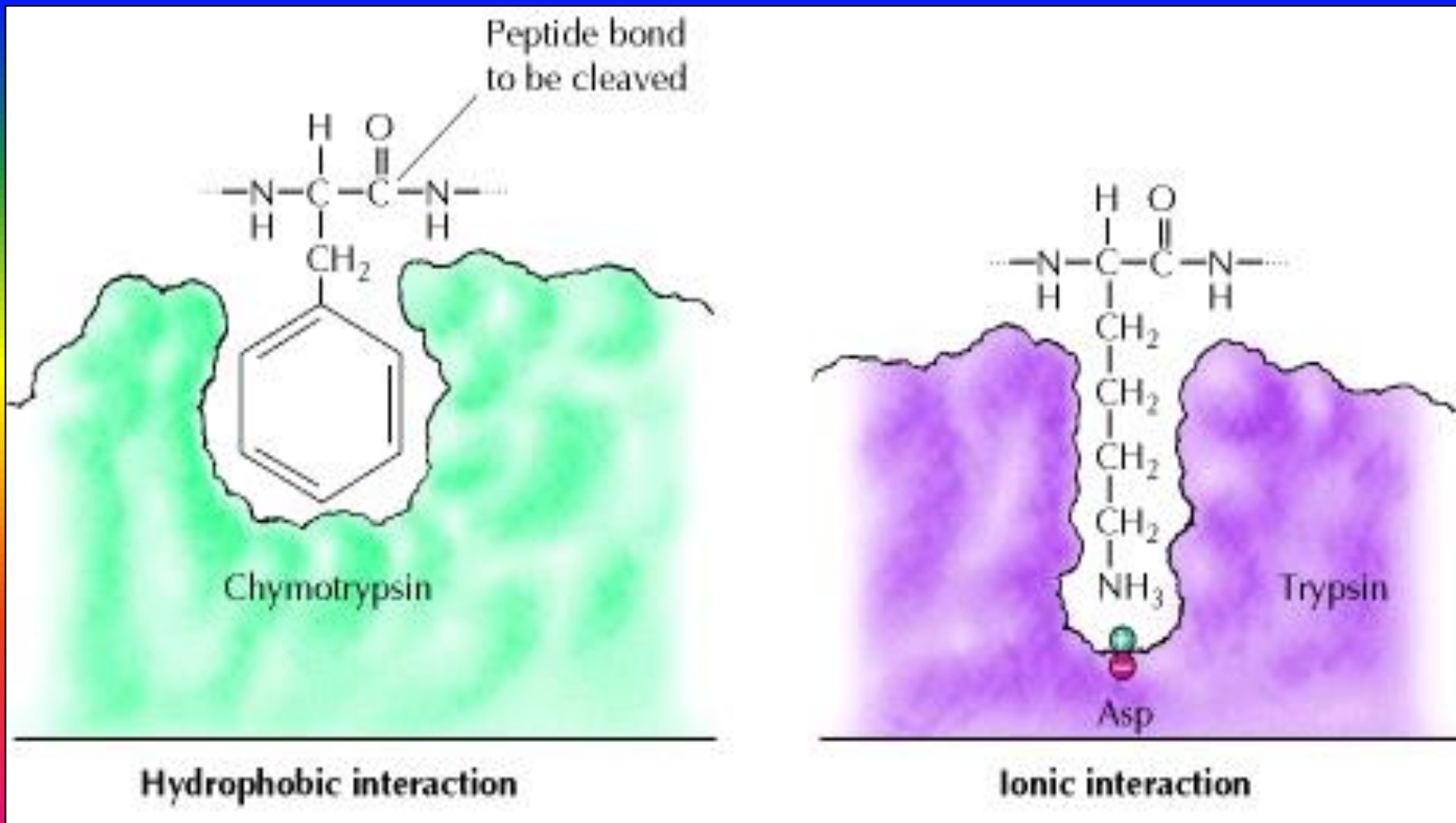


Субстрат- вещество
на которое действует
фермент

Образование комплекса фермент - субстрат



Фермент-субстраттық комплекс түзілуіндегі байланыс түрлері.



Энергетический профиль ферментативной и неферментативной химических реакций



S - исходный субстрат;

P - продукт;

$\Delta E_{\text{нФ}}$ - энергия активации неферментативной реакции;

$\Delta E_{\text{Ф}}$ - энергия активации ферментативной реакции;

ΔG - стандартное изменение свободной энергии.

ФЕРМЕНТТЕРДІҢ ҚАСИЕТТЕРІ

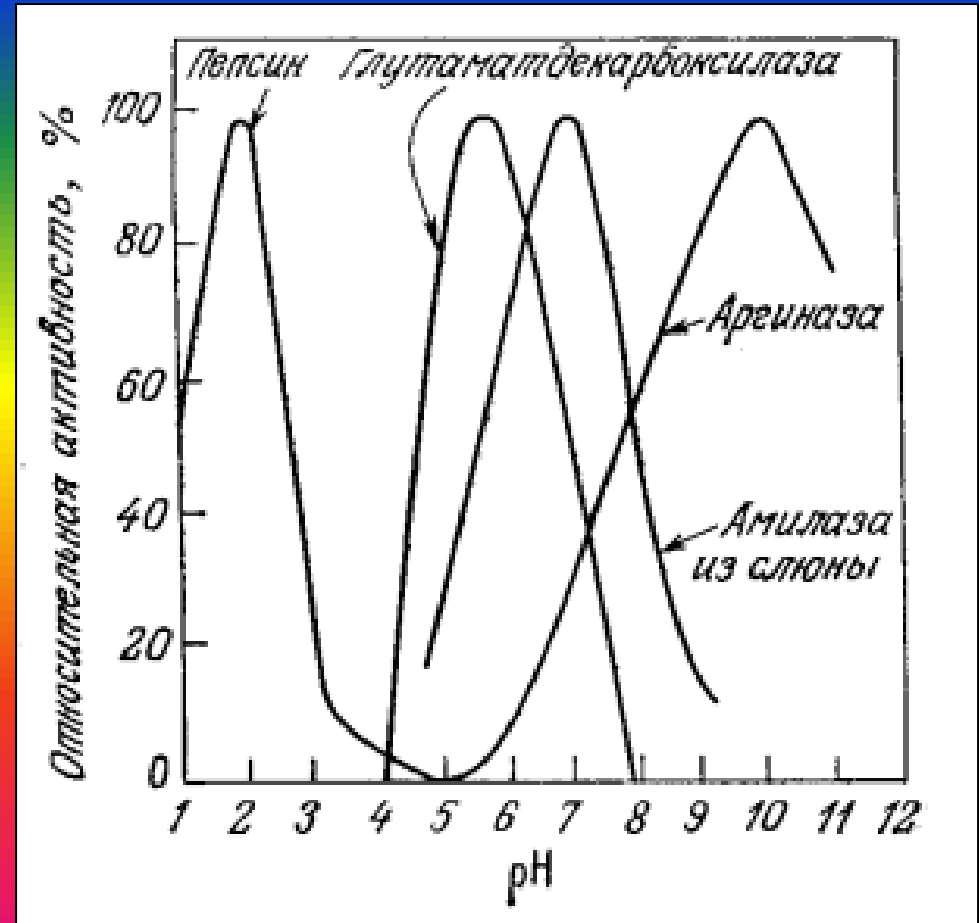
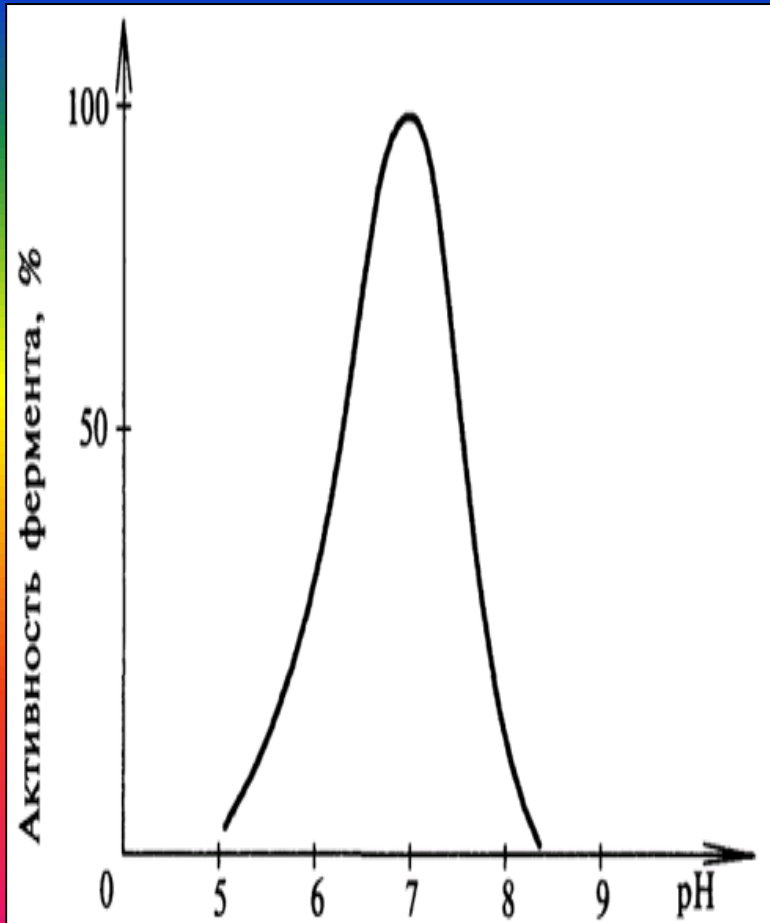
Температураның ферментативті реакцияның жылдамдығына әсері



Температура, при которой каталитическая активность фермента максимальна, называется температурным оптимумом фермента

ФЕРМЕНТТЕРДІҢ ҚАСИЕТТЕРІ

рН -тың ферментативті реакцияның жылдамдығына әсері



ФЕРМЕНТТЕРДІҢ ҚАСИЕТТ

Кейбір ферменттердің рН-оптимумдары

Фермент	Оптимальное значение рН
Пепсин	1,5-2
Пируваткарбоксилаза	4,8
Каталаза	6,8-7
Фумараза	6,5
Уреаза	6,8-7,2
Кабоксипептидаза	7,5
Трипсин	6,5-7,5
Аргиназа	9,5-9,9

Сказ о дележе наследства

Умирал старый араб. Все его богатство состояло из 17 прекрасных белых верблюдов. Он собрал своих сыновей и объявил им свою последнюю волю: «Мой старший сын, опора семьи, должен получить после моей смерти **половину** верблюдов. Среднему сыну я завещаю **треть** всех верблюдов. Но и мой младший, любимый сын должен получить свою долю — **одну девятую часть стада**».

Сказав это, старый араб умер. Похоронив отца, три брата стали делить верблюдов. Но исполнить волю отца они не смогли: невозможно было разделить 17 верблюдов ни пополам, ни на три части, ни на девять частей. Но тут через пустыню проходил дервиш. Бедный, как все ученые, он вел с собой черного облезлого верблюда, нагруженного книгами. Братья обратились к нему за помощью. И дервиш сказал: «Выполнить волю вашего отца очень просто. Я дарю вам моего верблюда, а вы попробуйте разделить наследство». У братьев оказалось 18 верблюдов, и все разрешилось. **Старший сын получил половину верблюдов – 9, средний – треть стада – 6 и младший сын получил свою долю – двух верблюдов.**

Но 9, 6 и 2 дают 17, и после дележа оказался лишний верблюд — старый облезлый верблюд ученого. И дервиш сказал: «Отдайте мне назад моего верблюда за то, что я помог разделить вам наследство, а то мне придется самому тащить книги через пустыню».

Вот этот черный верблюд и подобен ферменту. Он сделал возможным такой процесс, который без него был бы невыносим, а сам остался без изменений. Это действительно основное свойство ферментов, да и вообще всякого катализатора. Ферменты – это прежде всего катализаторы.

Функции коферментов и простетических групп

Коферменты и витамины.

Коферменты – это органические вещества, предшественниками которых являются витамины.

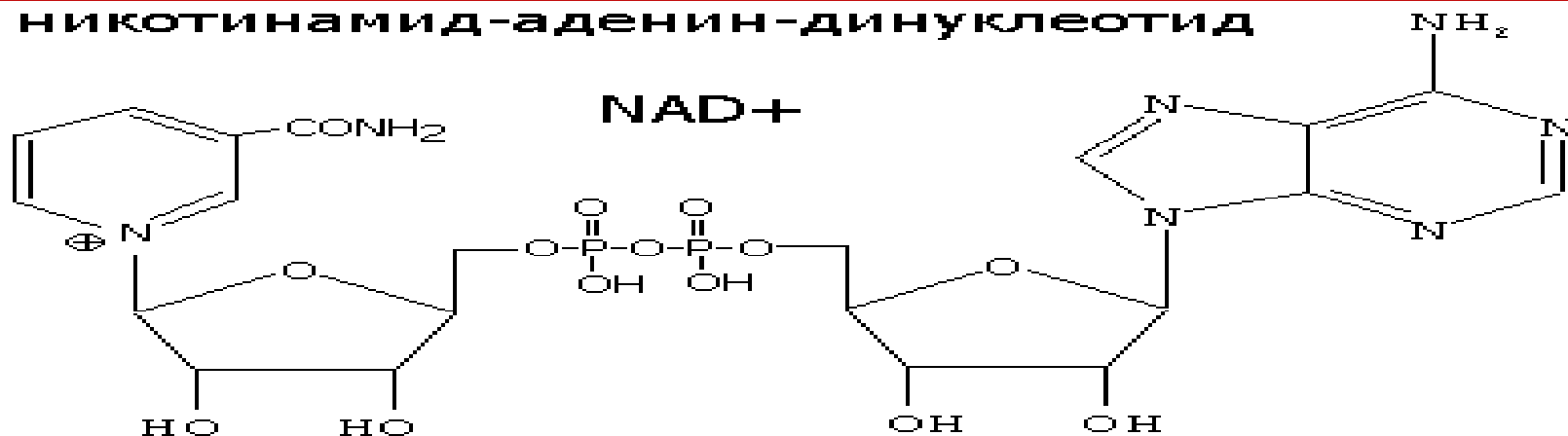
Некоторые из них непрочны связаны с белком (НАД, НСКoА, и др). есть ферменты, которые прочно связаны с апоферментом, т.е. представляют собой простетическую группу (гем и флавиновые коферменты).

Коферменты	Тип реакции	Витамин-предшественник
Биотицин	Карбоксилирование Присоединение карбоксильной группы путем замещения атома водорода у азота активной группой кофермента. Затем карбоксильная группа переносится на субстрат	Биотин (Витамин Н)
Кофермент (коэнзим) А (НСКоА)	Реакция ацилирования. Образование высокоэнергетической тиоэфирной группы с карбоксильными группами карбоновых кислот R-CO-SКоА	Пантотеновая кислота
Никотинамидадениндинуклеотид, (НАД) никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) — никотинамидные коферменты	Окислительно-восстановительные реакции. При окислении субстрата к пиридиновому кольцу присоединяются 1 протон (2-й переходит в среду) и 2 электрона, при этом положительный заряд утрачивается.	Никотинамид (витамин РР)

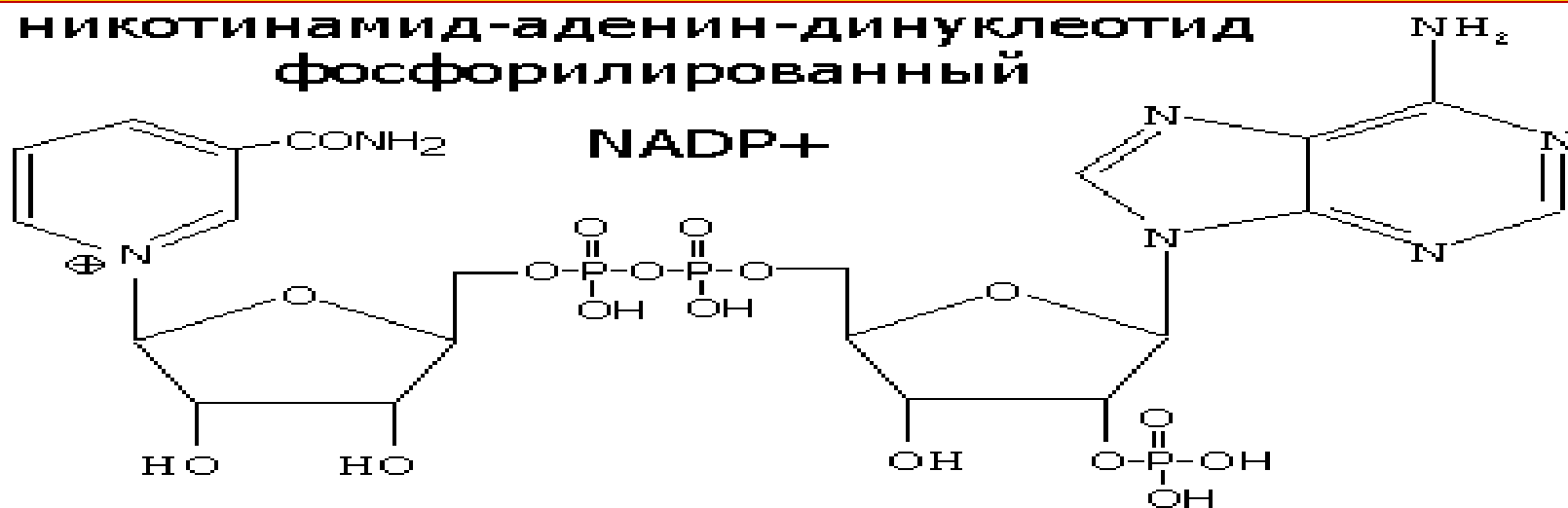
<p>Пиридоксальфосфат (ПФ)</p>	<p>Трансаминирование, декарбоксилирование аминокислот. При сближении азота аминокислоты и углерода альдегидной группы ПФ образуется альдиминная связь. Далее после внутримолекулярных перестроек образуется аминогруппа на коферменте и кетогруппа на бывшей аминокислоте.</p>	<p>Пиридоксин (В₆)</p>
<p>Тиаминпирофосфат (ТПФ)</p>	<p>Декарбоксилирование α-кетокислот. Разрывается связь, следующая за кетогруппой субстратов, высвобождается CO₂, между кетогруппой субстрата и углеродом тиазолового кольца ТПФ образуется ковалентная связь. Это промежуточное соединение катализа.</p>	<p>Тиамин (В₁)</p>
<p>Флавиномононуклеотид, (ФМН) флавиноадениндинуклеотид, (ФАД) - флавиновые коферменты</p>	<p>Окислительно-восстановительные реакции. Два атома водорода от субстрата присоединяются к атому азота N₁ и N₁₀</p>	<p>Рибофлавин (В₂)</p>
<p>Тетрагидрофолат</p>	<p>Перенос одноуглеродных групп</p>	<p>Фолиевая кислота</p>

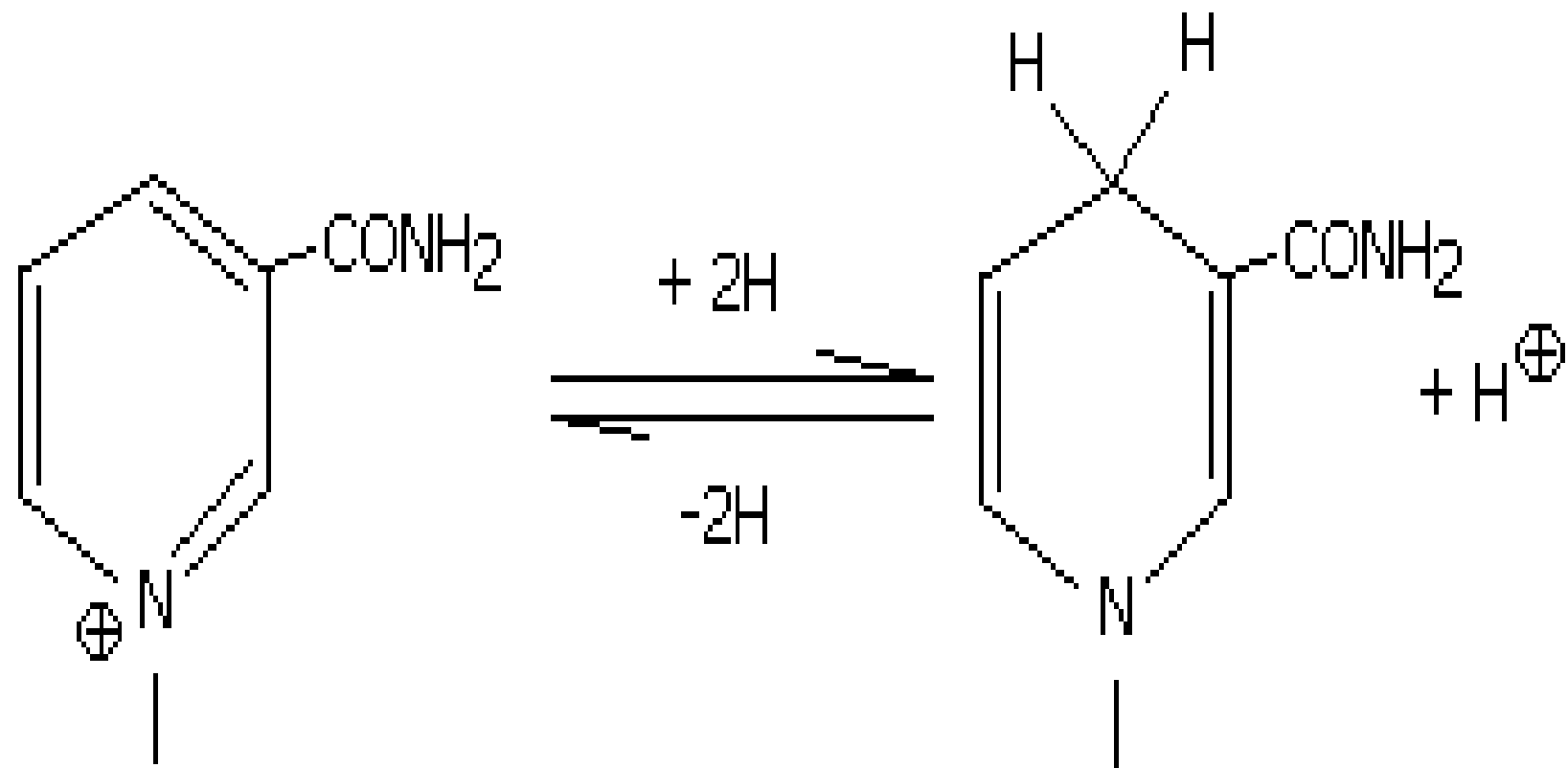
2. Никотинамидные коферменты НАД⁺, НАДФ⁺

НИКОТИНАМИД-АДЕНИН-ДИНУКЛЕОТИД



НИКОТИНАМИД-АДЕНИН-ДИНУКЛЕОТИД
ФОСФОРИЛИРОВАННЫЙ

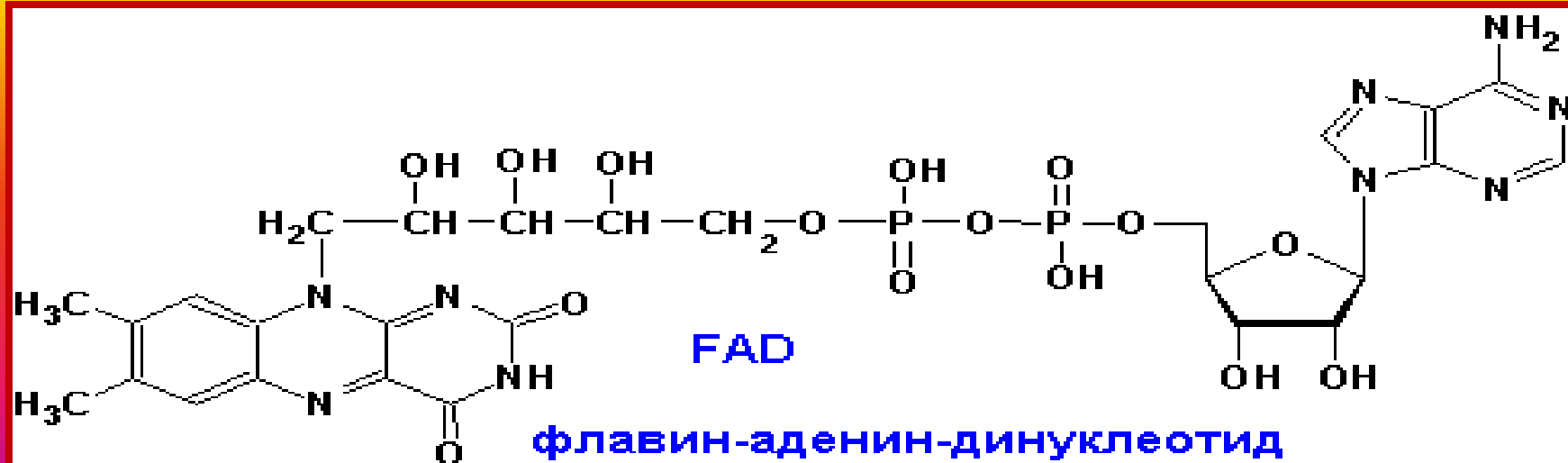
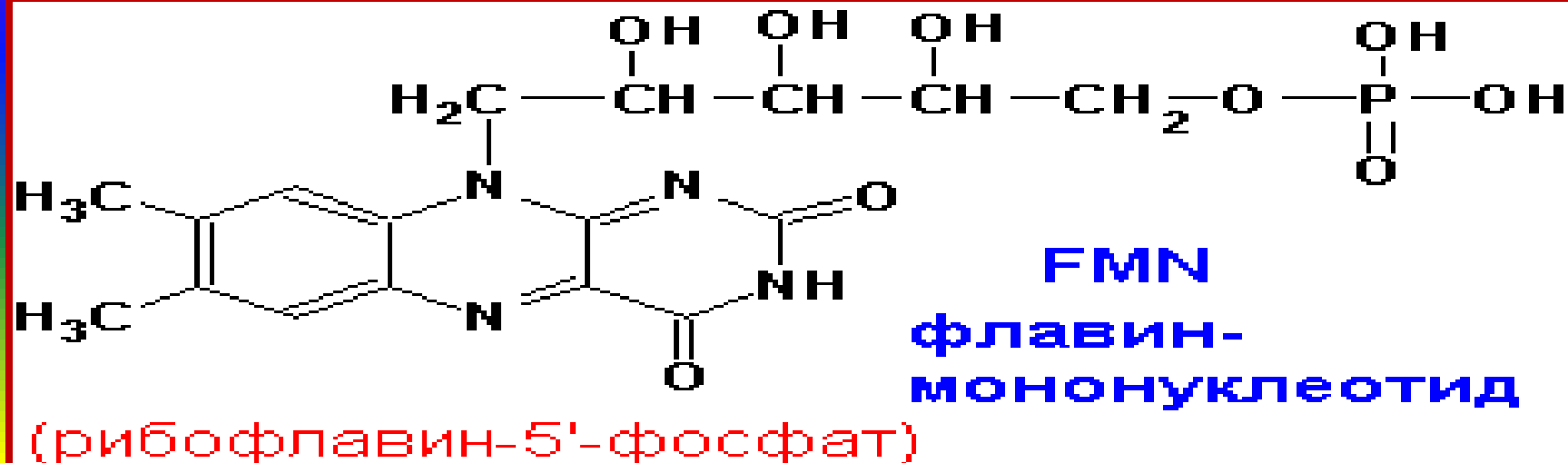




NAD⁺, NADP⁺

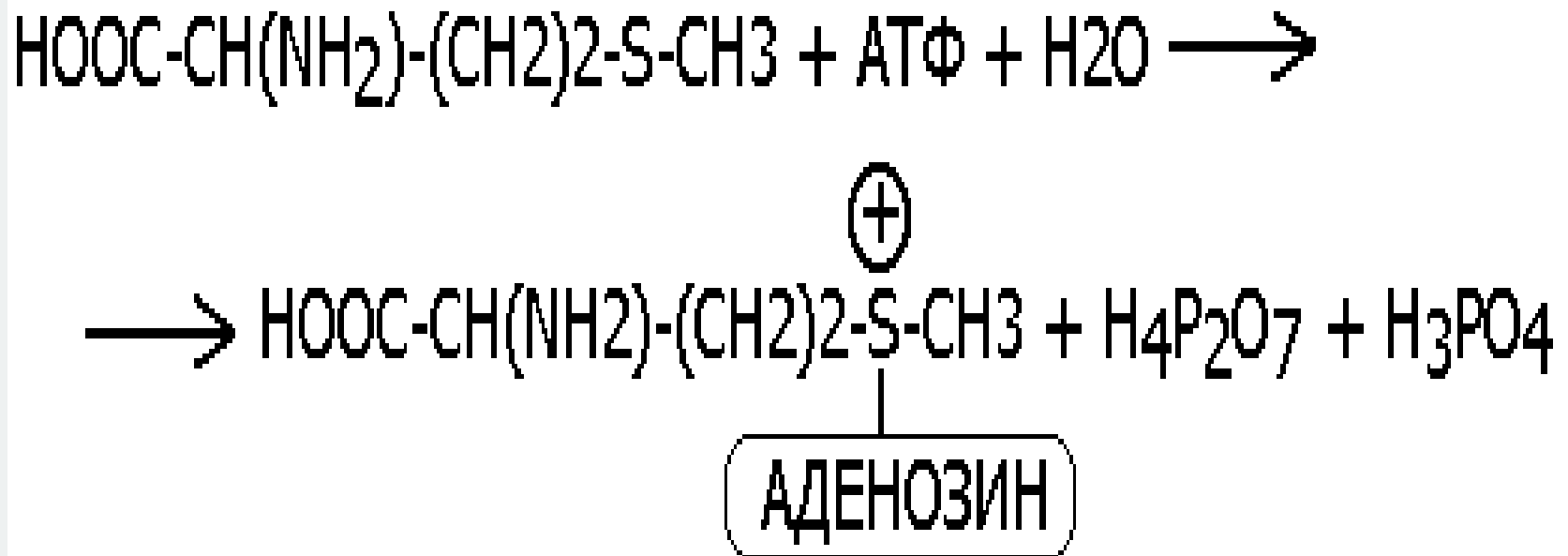
NADH, NADPH

3. Флавиновые простетические группы.



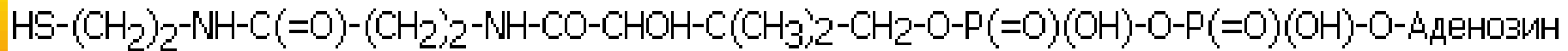
4. Нуклеозидтрифосфаты и нуклеозиддифосфат-сахара (НДФС) АТФ, УТФ, ГТФ, ЦТФ- коферменты фосфотрансфераз (перенос фосфата, пирофосфата, амф или аденозиновой части).

Перенос нуклеозида **аденозин** на метионин с молекулы АТФ выглядит следующим образом:



5. Кофермент ацетилирования (коэнзим А, или просто КоА)

Участвует в реакциях активации и переноса ацетильных и ацильных групп (присоединяется к S- в составе КоА, с образованием ацетил-коА).



Применение

- ◆ Медицина;
- ◆ Фармакология;
- ◆ Пищевая промышленность;
- ◆ Кожевенная промышленность;

Практическое применение

Пивоваренная	Текстильная	Хлебопекарная
Осахаривание содержащегося в солоде крахмала	Удаление крахмала, наносимого на нити во время шлихтования	Хлеб лучше подрумянивается и дольше не черствеет

Протеазы(расщепляют белки)

Папаин

Пивоваренная	Мясная	фармацевтическая
Этапы процесса пивоварения, регулирующие качество пены	Умягчение мяса	Добавки к зубным пастам для удаления зубного налета

Фицин

Смывание желатина с использованной пленки для того, чтобы извлечь находящееся в нем серебро

Трипсин

Пищевая -
производство
продуктов для
детского питания

Ренин

Сыроварение - свертывание
молока
(получение сгустка казеина)

Пепсин

Тағам өнеркәсібі

Дайын ботұа
дайындағанда

Фармацевтикалық

Препараты, способствующие
пищеварению (в дополнение к
обычному действию пепсина в
желудке)

Каталаза

Тағам өнеркәсібі

Асқын тотықтан
құтылу

Резина өндірісі

Получение из пероксида
водорода кислорода, необходимо-
го для превращения латекса в
губчатую резину

Бактериалды протеазаларды қолдану:

Кір жуу	Тері илеу	Текстиль	Тағам
Е қоспалары бар кір жуу ұнтақтары	Жүннің, қауырсындар -дың теріден бөлуі.	Жүнді қой терісінен бомату және өңдеу.	Белоктық гидролизат- тарды алу (жем-шөп дайындаған- да).

Сектор	Использование
Пищевая промышленность	<p>Осахаривание зернового и картофельного крахмала</p> <p>Получения различных видов патоки, глюкозы и глюкозо-фруктозных сиропов</p> <p>Ускорение процесса созревания и улучшение качество теста</p> <p>Улучшение качества концентратов и быстрораствориваемых блюд</p>
Спиртовая и пивоваренная промышленность	<p>Разжижающий препарат перед развариванием сырья</p> <p>Вместо солода – в процессе осахаривания разваренной массы крахмалистого сырья.</p>
Производство детергентов	<p>Энзимная добавка в синтетические моющие средства для снятия углеводных загрязнений</p>
Текстильная промышленность	<p>Расшлихтовка тканей</p>
Фармацевтическая промышленность	<p>Входят в состав энзимных фармацевтических препаратов, улучшающих пищеварение</p>
Сельское хозяйство	<p>Добавки к кормам, с целью повышения их переваримости и лучшего использования при кормлении сельскохозяйственных животных и птицы.</p>

Медицинада ферменттердің қолданылуы:

- ◆ *Энзимотерапия* – ферменттерді және метаболиттерді емдік мақсатта қолдану.
- ◆ *Алмастыру* (заместительная) терапия – ас қорыту органдарын емдеу (пепсин, трипсин, химотрипсин, амилаза, липаза).
- ◆ *Іріңді жараларды емдеу* (трипсин, пепсин, гиалуронидаза).
- ◆ Ферменттердің белсенділігін реттеуіштер (активаторлар, ингибиторлар), мысалы, *моноаминооксидазаның ингибиторын* – нерв жүйесі айыратын адамдардың еміне қолданады; *протеиназа ингибиторын* – *панкреотидтік ауруларды, өкпе эмфиземасын, миокардтын инфарктын емдеуге қолданады.*

Ферменттердің классификациясы және номенклатурасы

Класс	Реакции	Основные подклассы, группы.
Оксидоредуктазы.	<p>Окислительно-восстановительные реакции.</p> $A_{восст} + B_{окис} \rightarrow A_{окис} + B_{восст}$	<p>Дегидрогеназы, оксидазы, редуктазы, гидроксилазы: никотинамидадениндинуклеотид (НАД), тиаминпирофосфат, флавинмононуклеотид (ФМН) и флавинадениндинуклеотид (ФАД).</p>
Трансферазы	<p>Перенос групп</p> $A-B + C \rightarrow A + B-C$	<p>Киназы (фосфатные группы), трансаминазы (аминогруппы)</p>

<p>Гидролазы</p>	<p>Гидролиз связей (эфирных, пептидных, гликозидных связей С-С, Р-N) $A-B + H_2O \rightarrow A-H + B-OH$</p>	<p>Эстеразы, фосфатазы, протеазы, липазы, нуклеазы, тиолазы</p>
<p>Лиазы</p>	<p>Разрыв связей С-С, С-О, С- N, С- S путем элиминирования молекулы с образованием двойных связей. В обратной реакции ускоряют присоединение воды, аммиака и т.д. по двойной связи $A(XH) - B \rightarrow A-X + B -H$</p>	<p>Альдегидлиазы, (альдолазы), углерод-кислородлиазы (фумараза), дегидратазы (енолаза), декарбоксилазы</p>
<p>Изомеразы</p>	<p>Взаимопревращения изомеров $A \leftrightarrow \text{Изо} -A$</p>	<p>Изомеразы, мутазы.</p>
<p>Лигаза (синтетаза)</p>	<p>Соединение двух молекул, сопряженное с гидролизом АТФ $A + B + АТФ \rightarrow A - B + АДФ + Ф$</p>	<p>Карбоксилазы, синтетазы</p>

Классификация ферментов: четырехчисловая система, первое число - класс (один из шести). Внутри каждого класса происходит разделение на подклассы, например, внутри первого класса различают:

ЕС 1.1 Действующие на СН-ОН группы донора

ЕС 1.2 Действующие на альдегидные или оксо- группы донора

ЕС 1.3 Действующие на СН-СН группы донора

ЕС 1.4 Действующие на СН-NH₂ группы донора

ЕС 1.5 Действующие на СН-NH группы донора

ЕС 1.6 Действующие на NADH или NADPH

Внутри каждого подкласса происходит разделение на подподклассы:

ЕС 1.1.1 Акцептор NAD или NADP

ЕС 1.1.2 Акцептор- цитохром

ЕС 1.1.3 Акцептор- кислород

ЕС 1.1.4 Акцептор- сульфид

ЕС 1.1.5 Акцептор- хинон или подобная группировка

ЕС 1.1.99 Другой акцептор

Последнее число – номер конкретного энзима:

ЕС 1.1.1.1 alcohol dehydrogenase

ЕС 1.1.1.2 alcohol dehydrogenase (NADP⁺)

ЕС 1.1.1.3 homoserine dehydrogenase

ЕС 1.1.1.4 (R,R)-butanediol dehydrogenase