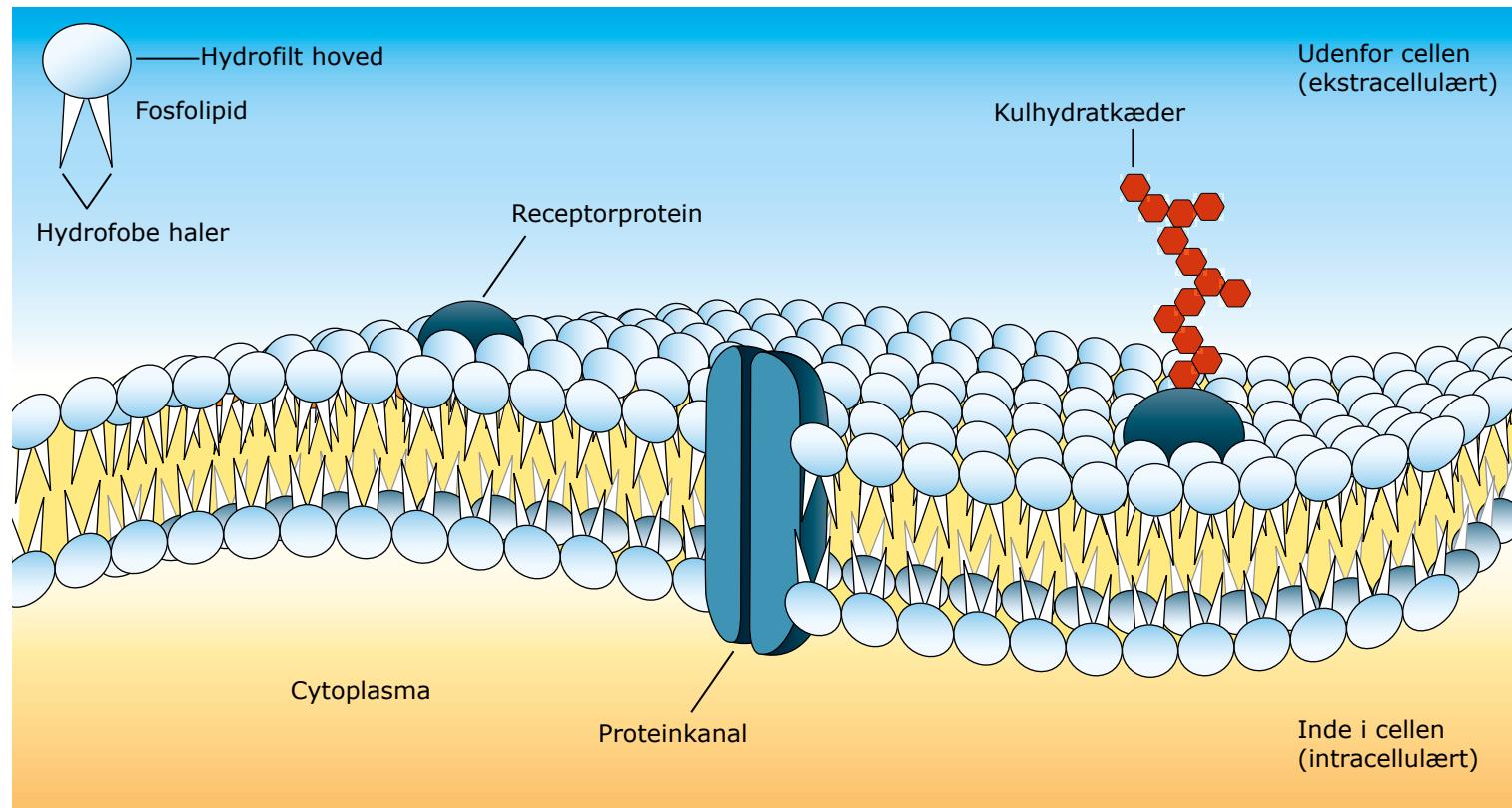


Interaktiv ebog til biologi A

2016



rer en maksimal optagelse af næringsstoffer (se kapitel 3.3.5). De røde blodlegemer har derimod en helt glat overflade. Celler, der bevæger sig rundt i kroppen fx makrofagerne i immunsystemet, sender større udløbere ud, de såkaldte pseudopodier.

Cellemembranen er meget lidt *permeabel* (gennemtrængelig) for ioner og hydrofile molekyler (vandopløselige molekyler) såsom glukose. Små, uladede molekyler samt hydrofobe stoffer passerer derimod lettere membranen. Det drejer sig om fx O_2 , N_2 , CO_2 og vand. Det samme gælder i øvrigt store fedtopløselige molekyler som steroidhormonerne. En sådan membran kaldes *selektiv permeabel*, hvilket vil sige, at den kun er gennemtrængelig for nogle bestemte stoffer. På figur 1.37 ses en illustration af cellemembranens opbygning.



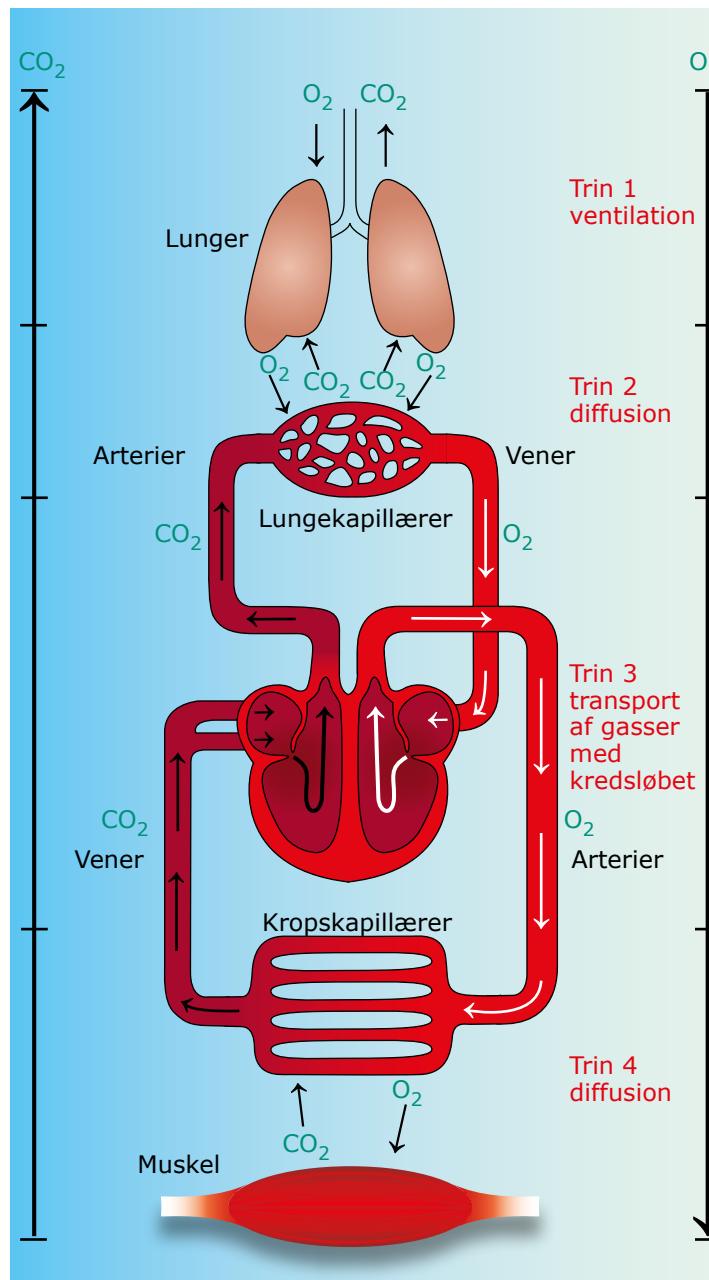
mellemlægningen. Denne væske udgør hos en voksen mand ca. 15 procent af kropsvægten, hvilket for en mand på 70 kg vil sige 10-11 liter.

Interstitialvæsken plus blodplasmaet kaldes under et for ekstracellulærvæsken modsat den væske, der er i cellerne, der kaldes for intracellulærvæsken.

2.6 Sammenfatning på blokkredsløbet

Blodkredsløbet består af det store kredsløb og det lille kredsløb (se figur 2.13). *Det store kredsløb (det systemiske kredsløb)* løber fra venstre hjertekammer via arterier (først aorta) og arterioler ud til de forskellige organers kapillærnet, hvor ilt afleveres til cellernes respiration. Herefter løber det med affaldsstoffer såsom kuldioxid tilbage via venoler og verner til hjertets højre forkammer.

Venstre hjertekammer er meget muskuløst, hvilket er hensigtsmæssigt, da det skal kunne



Figur 2.13 Oversigt over blokkredsløbet. Arterier løber væk fra hjertet, mens verner løber mod hjertet. Det har således ikke noget at gøre med iltningen af blodet. Det lille kredsløb filterer blodet i lungerne og afleverer kuldioxid, mens det store bringer ilt ud til cellerne og optager kuldioxid. Delvist omtegnet efter Fasting og Hougaard (2007).



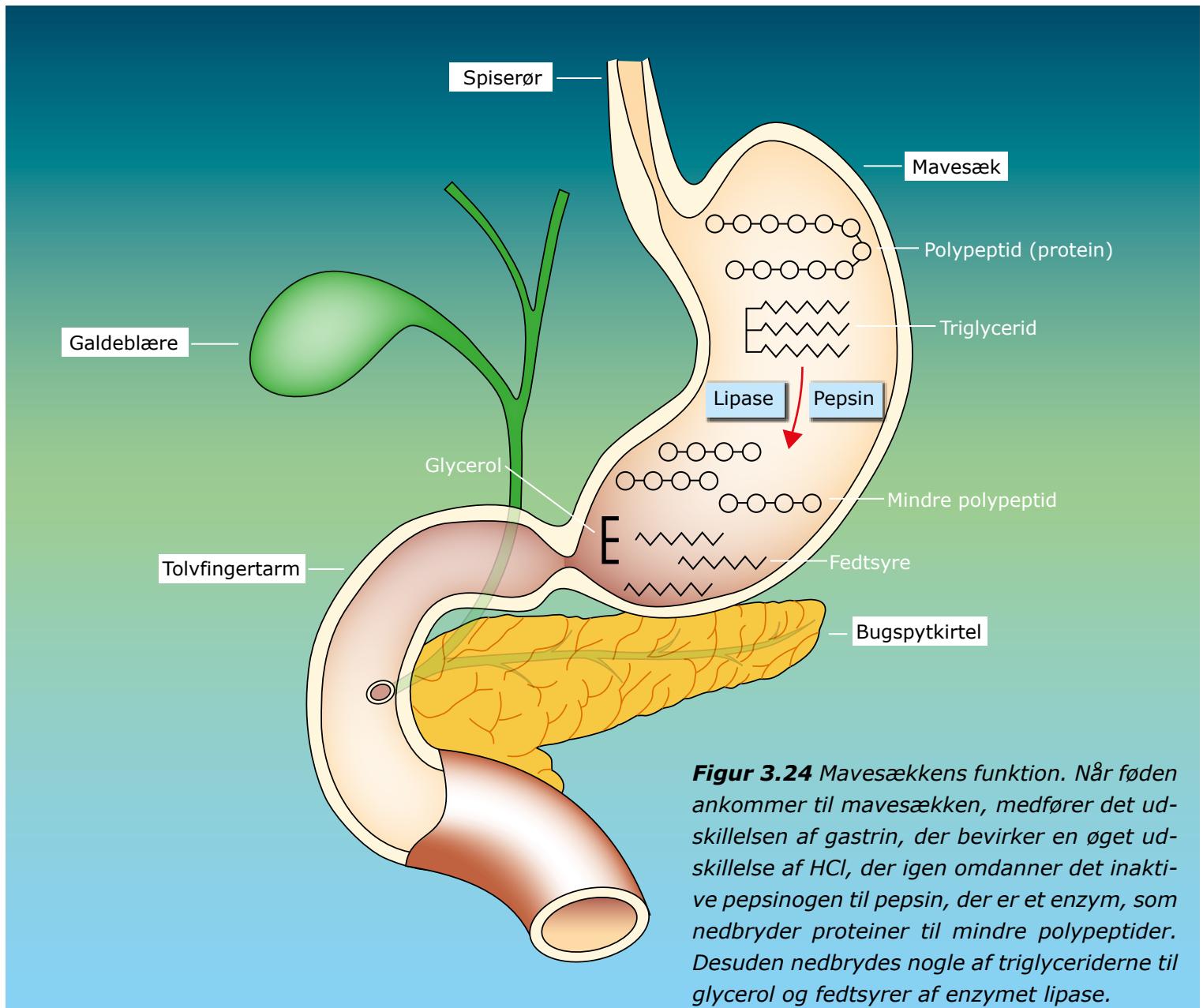


der nu er blandet med spyt, gennem spiserøret (se figur 3.23 på forrige side) til mavesækken ved hjælp af peristaltiske bevægelser.

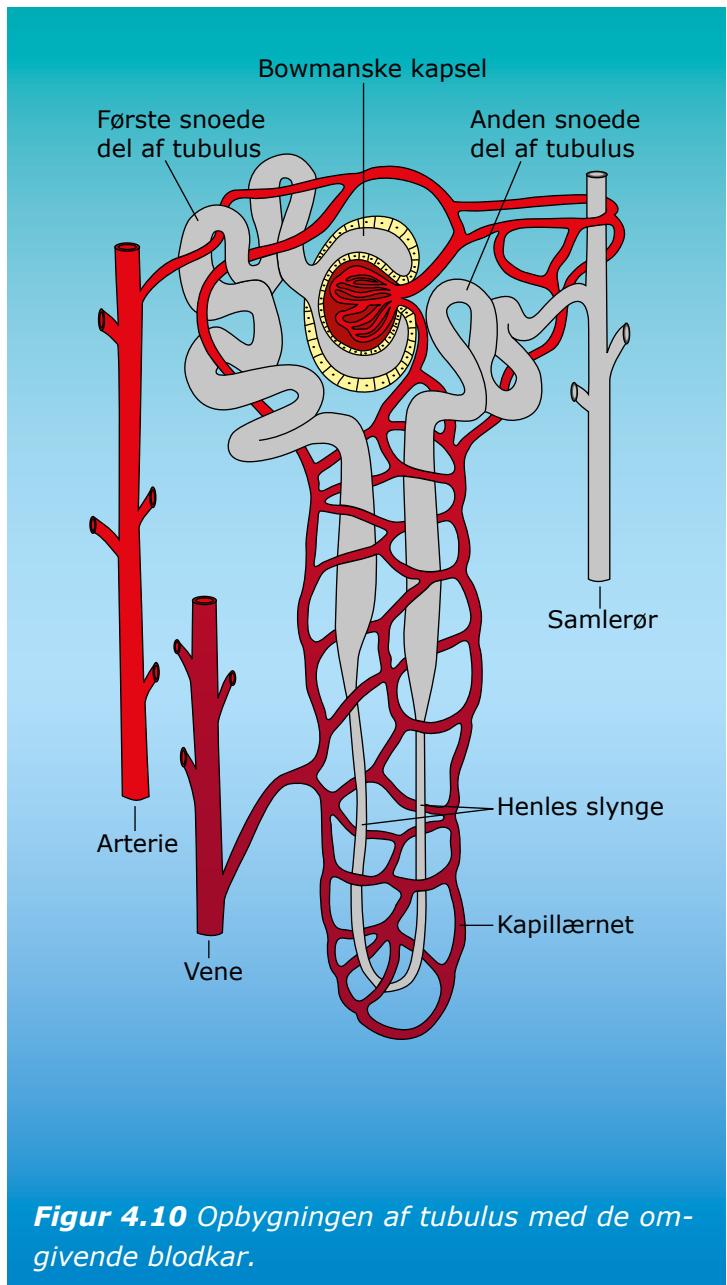
3.3.3 Mavesækken

Når føden med dens indhold af proteiner ankommer til mavesækken, stimuleres nogle celler i mavevæggen til at udskille hormonet *gastrin* til blodet. Når blodet med gastrin igen når mavesækken, stimuleres de syreproducerende celler til at udskille saltsyre, HCl. Herved får mavesækken en lav pH-værdi.

Den lave pH-værdi har flere funktioner. Dels virker den bakteriedræbende, hvilket er praktisk, da man selvfølgelig ikke kan undgå at indtage bakterier sammen med føden, dels aktiveres enzymet *pepsin*, som udskilles som et inaktivt forstadium, *pepsinogen*. Pepsin er en protease, der spalter fødens proteiner til mindre peptider. På figur 3.24 er dette illustreret.



Figur 3.24 Mavesækkens funktion. Når føden ankommer til mavesækken, medfører det udskillelsen af gastrin, der bevirker en øget udskillelse af HCl, der igen omdanner det inaktive pepsinogen til pepsin, der er et enzym, som nedbryder proteiner til mindre polypeptider. Desuden nedbrydes nogle af triglyceriderne til glycerol og fedtsyrer af enzymet lipase.



Figur 4.10 Opbygningen af tubulus med de omgivende blodkar.

Den fraførende arteriole deler sig til det andet kapillærnet, der ligger rundt om nefronets rør, altså tubulus. Dette andet kapillærnet samler sig til venoler, som samles i nyrevenen, som er den vene, der fører fra nyrerne. Den anden del af tubulus udmunder i et *samlerør*. Mange nefroner udmunder i samme samlerør, og samlerørene udmunder i papilspidserne, hvis huller leder urinen til nyrebækkenet, hvorfra urinlederen til blæren udgår.

Den samlede opbygning af tubulus med tilhørende blodkar er vist på figur 4.10.

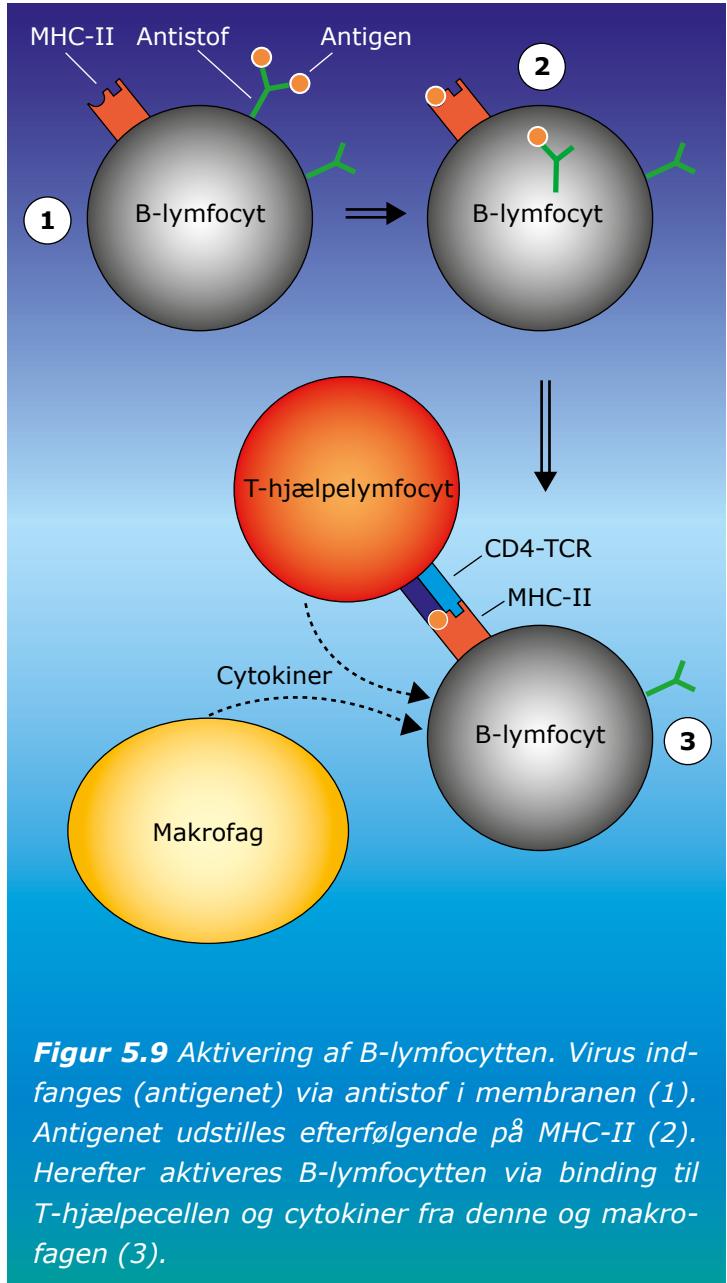
4.3.2 Nyrernes funktion

Nyrerne har som nævnt mange forskellige funktioner, som udføres forskellige steder i nefronerne. Disse funktioner uddybes kort i det følgende.

I nyrelegemet i den Bowmanske kapsel sker en filtrering af blodet. På grund af en tryk-

forskell på 20 mm Hg, som især opstår, fordi den fraførende arteriole har en mindre diameter end den tilførende, presses vand, affaldsstoffer, salt, glukose, aminosyrer og vitaminer osv. ud gennem kapillærerne og ind i hulrummet i den Bowmanske kapsel. Raten, hvormed dette foregår, kaldes for den *glomerulære filtrationsrate* (GFR) og er normalt ca. 100-140 mL/min, hvilket på døgnbasis svarer til 150-200 L væske. Denne væske kaldes *primærurin* (eller *præurin*) og indeholder de samme stoffer som blodplasmaet, bortset fra blodlegemer og proteiner.

Præurinens volumen reduceres under passagen gennem nefronerne til de ca. 1,5 liter færdig urin, som et voksent menneske udskiller i døgnet. Den store reabsorption af vand skyldes, at der aktivt pumpes salt ud af tubulus. Herved opstår der en høj koncentration af salt uden for tubulus, hvilket medfører, at vand diffunderer ud af tubulus på grund af osmose og tilbage til blod-



ven, men vandrer derfra direkte ud i de relevante organer som milten og lymfeknuderne, hvor de hviler, indtil de aktiveres. Deres vigtigste funktion er at producere antistoffer mod de indtrængende mikroorganismers udstillede antgener. En bestemt B-lymfocyt kan kun danne et bestemt antistof, som passer til et bestemt antigen på en mikroorganisme. Men heldigvis – og ganske som tilfældet var med T-lymfocytternes TCR – findes et meget stort antal forskellige B-lymfocytter, som kan genkende de mange forskellige varianter af antgener ved hjælp af membranbundne antistoffer.

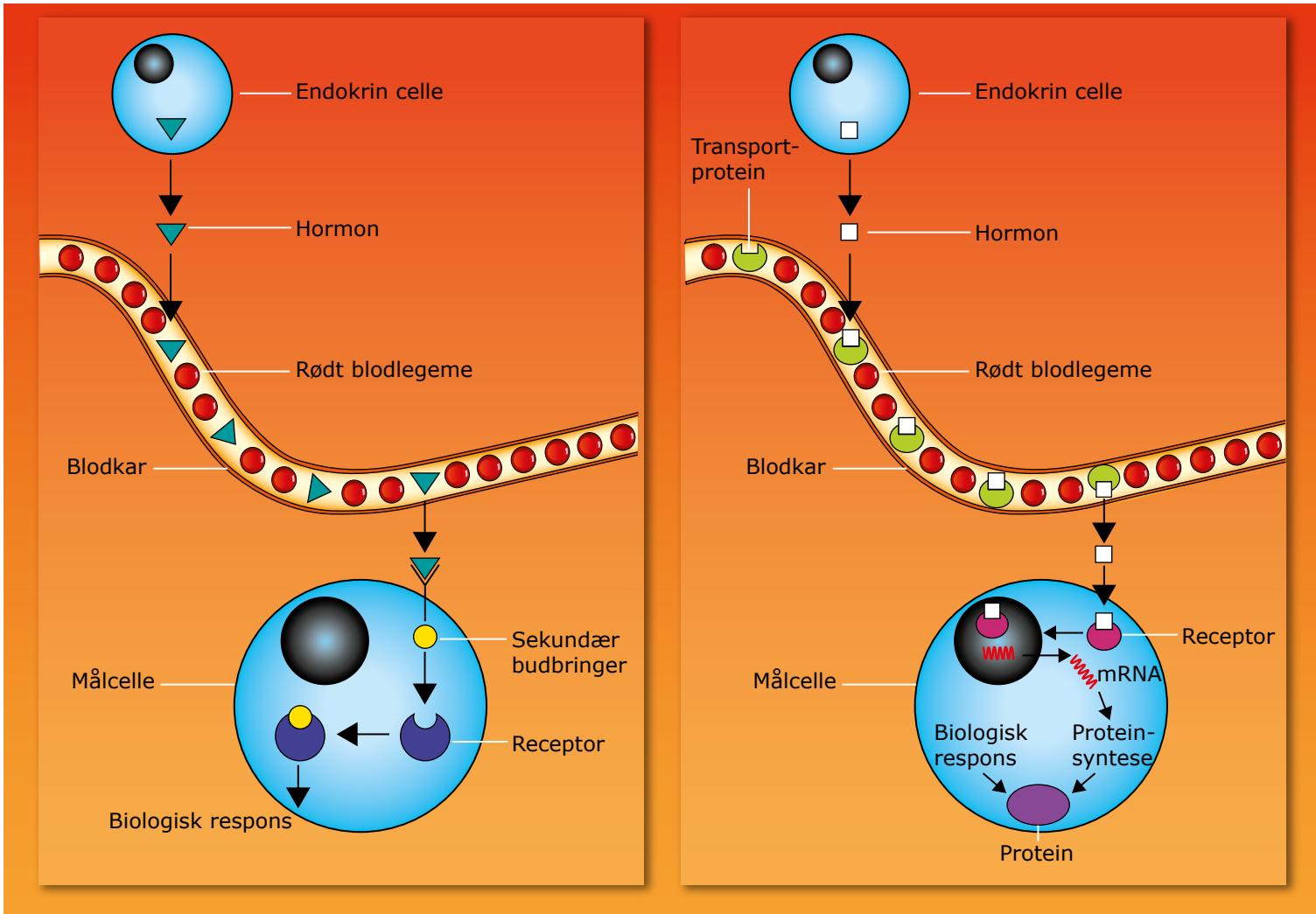
Foruden antistoffer har B-lymfocytten MHC-II-receptorer på overfladen. På disse MHC-II-receptorer udstilles de antgener, som B-lymfocytens membranbundne antistoffer indfanger. Nu kan en aktiveret T-hjælpelymphocyt via sin TCR og CD4 binde sig til B-lymfocytens MHC-II med udstillet antigen. Det ses på figur 5.9.

Det er dog ikke nok til at aktivere B-lymphocytten. Først skal både makrofagen og T-hjælpelymphocytten stimulere B-lymphocytten yderligere med cytokiner, før den aktiveres. Når den endelig er aktiveret, deler den sig til plasmaceller og B-huskeceller. Plasmaceller er i virkeligheden store, antistofproducerende B-lymphocytter. Plasmacellerne går til grunde efter få dages antistofproduktion.

På figur 5.10 på næste side ses en samlet oversigt over den gennemgåede immunrespons.

B-huskelymphocytter kan ligesom T-huskelymphocytterne cirkulere i kredsløbet i årevæs. Huskemekanismen er hos B-huskelymphocytterne det specifikke membranbundne antistof, der passer til det konkrete antigen på mikroorganismen.

Det forhold, at der først skal findes dels den rette T-lymfocyt og dels den rette B-lymfocyt, før de deler sig til en masse identiske celler, kaldes for *klonselektion*. Makrofagen leder fx populært



Figur 6.13 Til venstre på figuren ses et vandopløseligt hormon, der udskilles fra en endokrin celle og transporteres opløst i blodet til målcellen. Her bindes hormonet til en receptor, der sidder i cellemembranen. Det igangsætter en signalkæde inde i cellen, der fører til en biologisk respons. Til højre ses et fedtopløseligt hormon, der transporterdes i blodet bundet til et transportprotein. Hormonet passerer let cellemembranen i målcellen, hvor det typisk bindes til en receptor i cytoplasma og igangsætter en biologisk respons (fx proteindannelse).

Steroidreceptorerne er fosfoproteiner (altså fosfatholdige proteiner), og receptorerne for de forskellige steroidhormoner ligner hinanden meget og befinner sig inden for cellemembranen. *Hormon-receptor-komplekset* binder sig til et bestemt sted på DNA, det såkaldte steroid-respons-element, SRE. Denne binding stimulerer transkriptionen af det pågældende gen, så der dannes et protein. Hormonet er med andre ord en transkriptionsfaktor (se kapitel 20.6.2).

Hvis steroidhormonet er testosteron, medfører det dannelse af muskelprotein (fx aktin). Denne situation er vist på figur 6.14 på næste side. Er steroidhormonet derimod kortisol, medfører det dannelse af immunforsvarshæmmende proteiner, da kortisol bl.a. hæmmer immunforsvaret.

Steroidhormonerne er langsomt virkende hormoner, og målcellernes respons tager fra nogle få timer til dage. Hormonernes effekt afhænger således af mængden af de specifikke recepto-



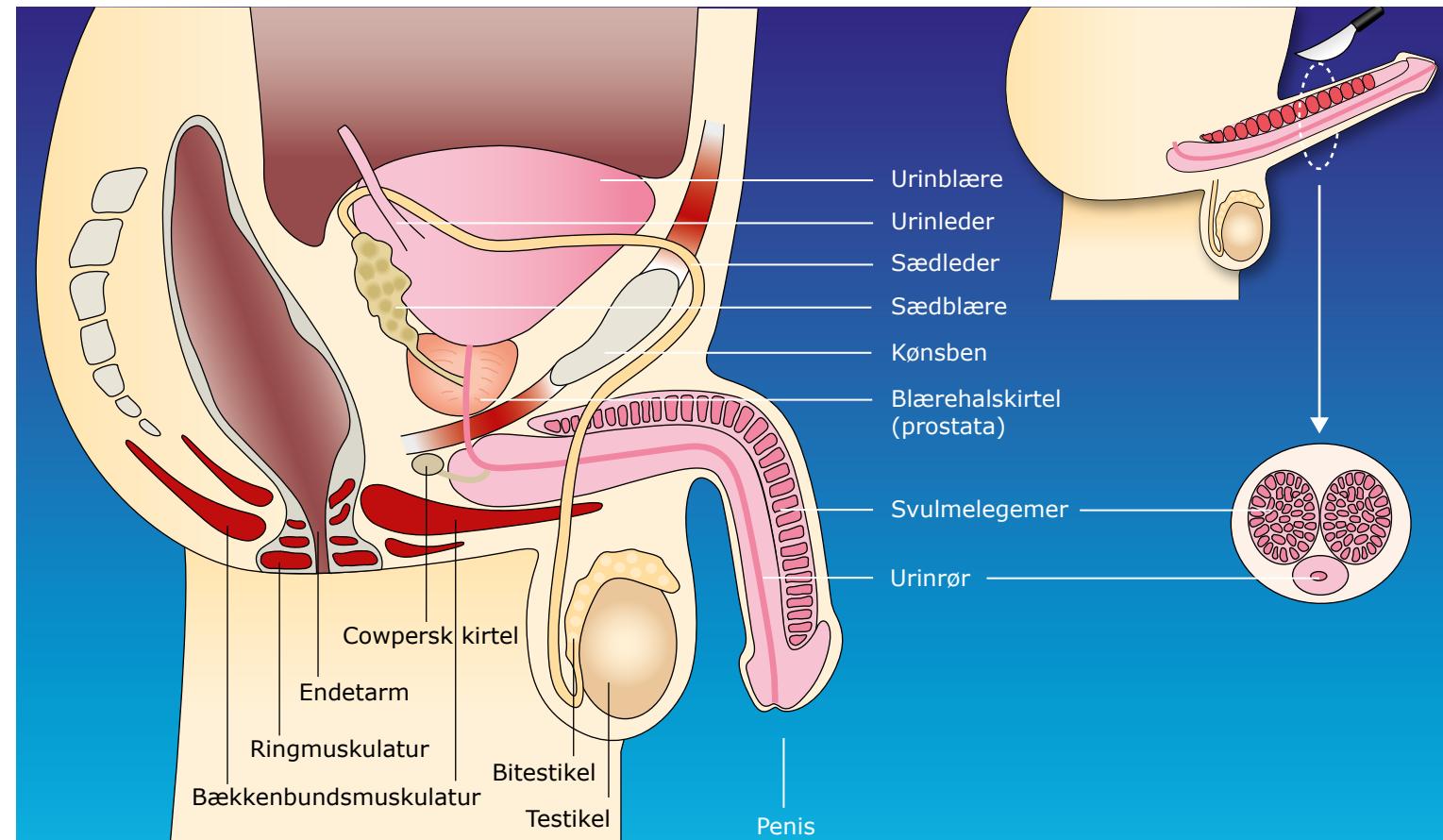
dreng, vil det begynde at producere hanligt hormon, som efterhånden vil føre til, at der udvikles hanlige kønsorganer som testikler, bitestikler, sædledere og penis, samtidig med at de hunlige organer undertrykkes og efterhånden forsvinder.

Hvis det hanlige hormon ikke er til stede, vil fostret udvikle sig i hunlig retning og altså danne æggestokke, æggeledere, livmoder osv., samtidig med at de hanlige organer forsvinder. Udviklingen er vist på figur 7.3 på forrige side.

Visse hormonlignende stoffer i miljøet kan forstyrre den normale udvikling af de hanlige kønsorganer. For mere om dette henvises til kapitel 6.7.

7.2.2 Opbygning og funktion

De hanlige kønsorganer består af penis, testiklerne i pungen, bitestikler, de Cowperske kirtler, sædblærer, sædledere og prostata. Testiklene, hvor sædcellerne og det hanlige kønshormon



Figur 7.4 Mandens kønsorganer vist via et tværsnit. I højre hjørne ses en erigeret penis med blodfyldte svulmelegemer. De tre svulmelegemer (det ene omkring urinrøret) kan ses på tværsnittet.

testosteron dannes, kaldes de *primære kønsorganer*. De øvrige kønsorganer kaldes de *sekundære kønsorganer*. Mandens kønsorganer er vist på figur 7.4.

Testiklerne er bygget som vist på figur 7.5 på næste side. Sædcellerne dannes ved meioser i sædrørene. Hver testikel er inddelt i et antal kamre, hvori sædrørene findes. Det mandlige



Figur 8.8 Dannelsen af et EPSP. Fremmende transmitterstoffer bindes til receptorer på dendritterne, hvilket bevirkker, at ionkanaler i membranen åbnes. Herved strømmer en del Na^+ ind og lidt K^+ ud. Samlet set bliver indersiden mere positiv. Et EPSP er en bestemt type af graduerede potentialer. På figuren er kun begyndelsen af et EPSP vist. Et EPSP tager typisk 20-30 msec (millisekunder).

Neuroner, der er meget aktive, har en højere pumpeaktivitet og dermed et højere energiforbrug end hvilende neuroner. Det er faktisk det, man udnytter ved PET-scanninger (Positron Emission Tomografi) af hjernen, hvor man kan se, hvilke områder der forbruger mest ilt. Et højere iltforbrug er en konsekvens af den højere pumpeaktivitet som følge af mere nerveaktivitet. På denne måde kan en PET-scanning afsløre, hvilke områder af hjernen der er aktive i forskellige situationer (fx når man tænker på mad).

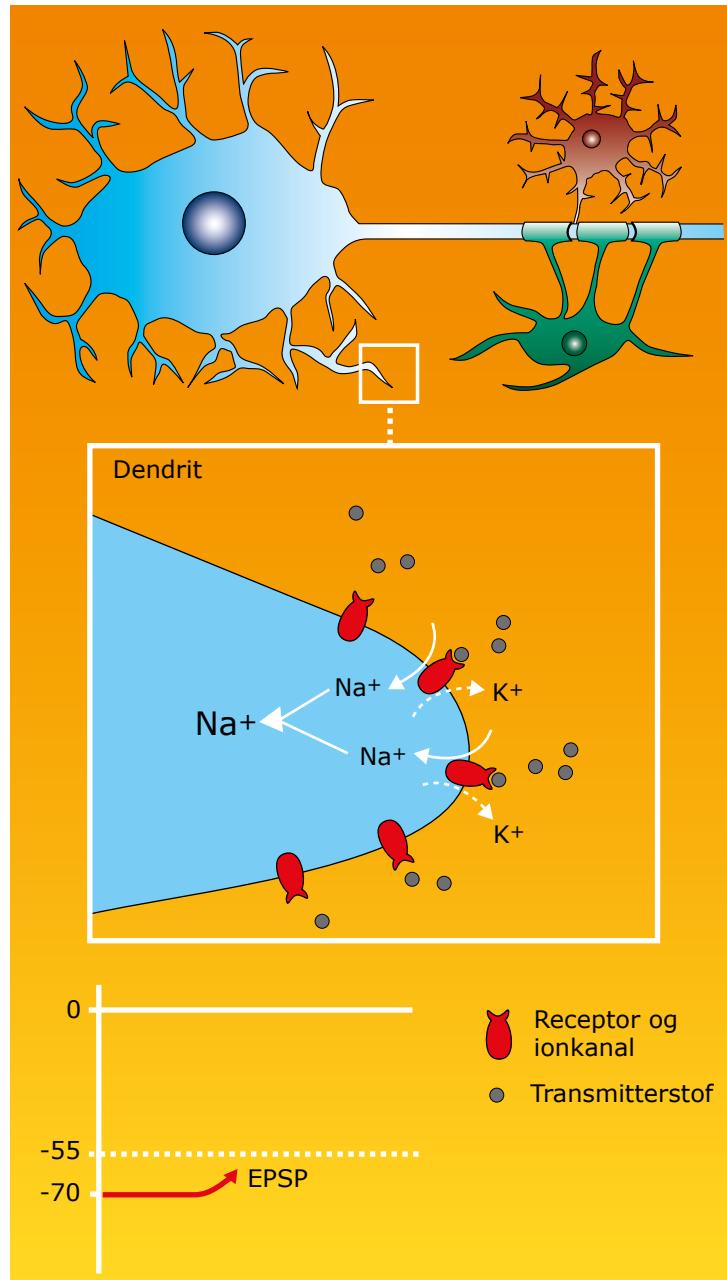
8.3.2 Det aktive neuron: Aktionspotentialet

Når et neuron stimuleres, fx ved at transmitterstoffer fra et andet neuron har bundet sig til dendritterne, vil ionkanaler i dendriternes celle-

membran åbne sig. Hvilke kanaler, der åbner sig, afhænger helt af, hvilket transmitterstof der har bundet sig til receptorerne.

Hvis der er tale om et *fremmende signal (fremmende transmitterstof)*, altså et signal, der øger sandsynligheden for at udløse et AP, åbner typisk kanaler, der både tillader passage af kalium og natrium. Kalium diffunderer ud af cellen med sin kemiske gradient, mens natrium diffunderer ind med sin kemiske (og elektriske) gradient.

Der diffunderer langt mest natrium ind, da de positivt ladede natriumioner både trækkes ind af deres koncentrationsgradient og tiltrækkes af cellens negative inderside. Herved ændrer membranpotentialet sig og bliver mindre negativt (se figur 8.8). Det stiger med andre ord fra hvileni-



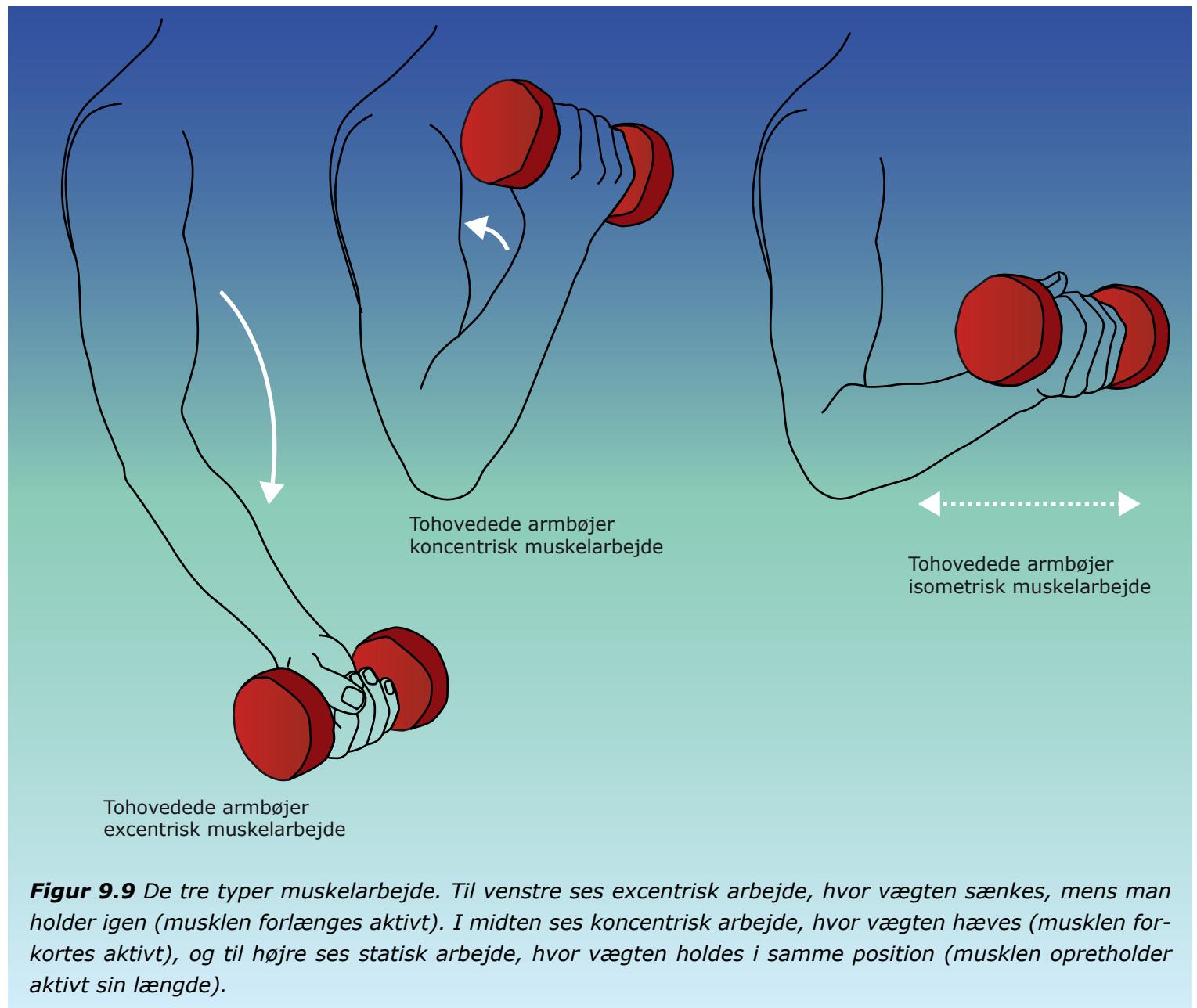


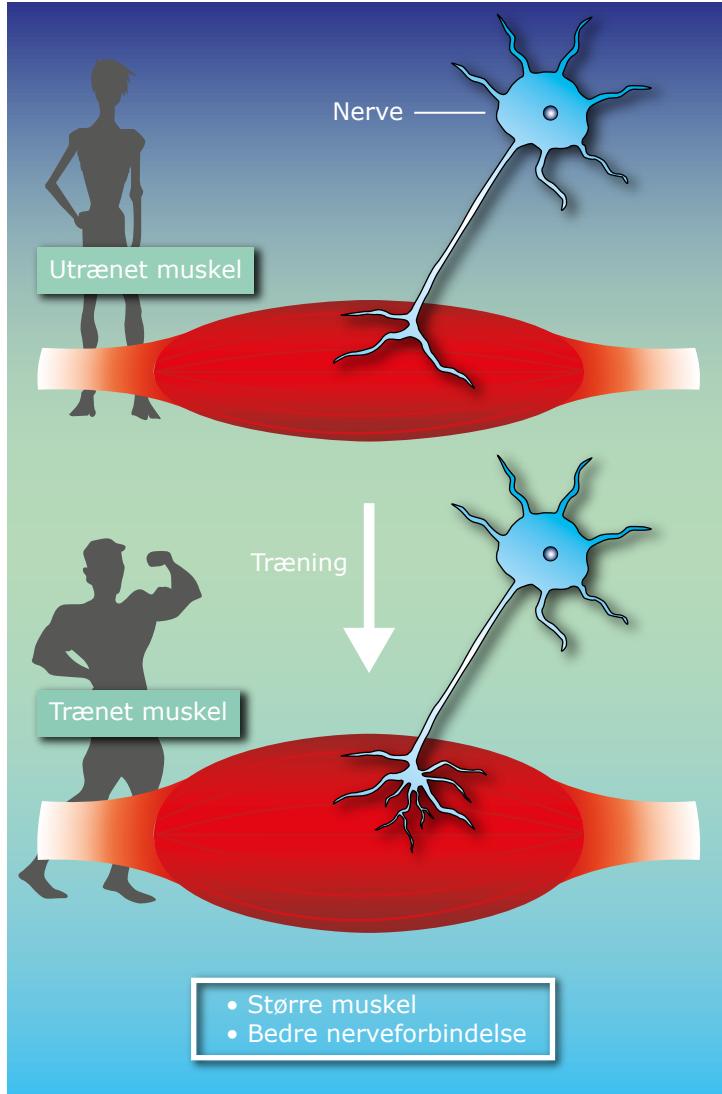
9.2.4 Mekaniske forhold

Der findes tre slags muskelkontraktioner: *koncentriske*, *isometriske* (eller *statiske*) og *excentriske*. En koncentrisk kontraktion er en forkortelse af musklen som beskrevet i det foregående. Ved isometriske kontraktioner sker der ikke en ændring af musklens ydre længde, men alligevel arbejder musklen for at opretholde sin længde.

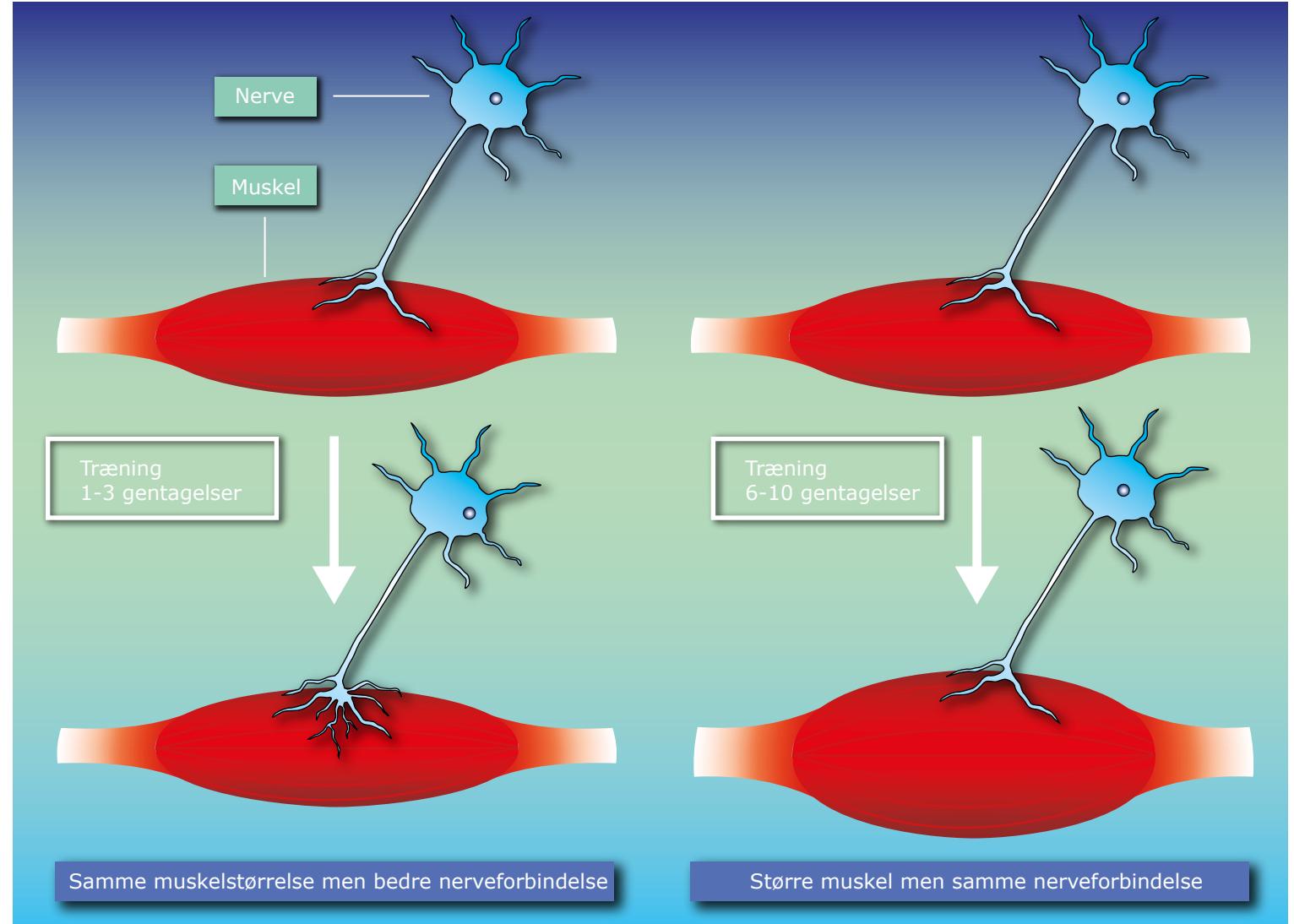
Det er fx tilfældet, hvis man står stille med bøjede knæ. Hvis ikke musklerne arbejdede, ville man synke sammen. Ved excentrisk muskelarbejde forlænges musklen, mens den er aktiv. Med andre ord forsøger musklen at holde igen mod en kraft (ofte tyngdekraften). Det er fx tilfældet, når man langsomt sænker en håndvægt. Her arbejder den tohovedede armbøjer (*m. biceps brachii*) i overarmen excentrisk. De tre typer muskelarbejde er illustreret på figur 9.9.

Det er vigtigt at understrege, at en muskel ikke er i stand til at forlænge sig af sig selv. For-

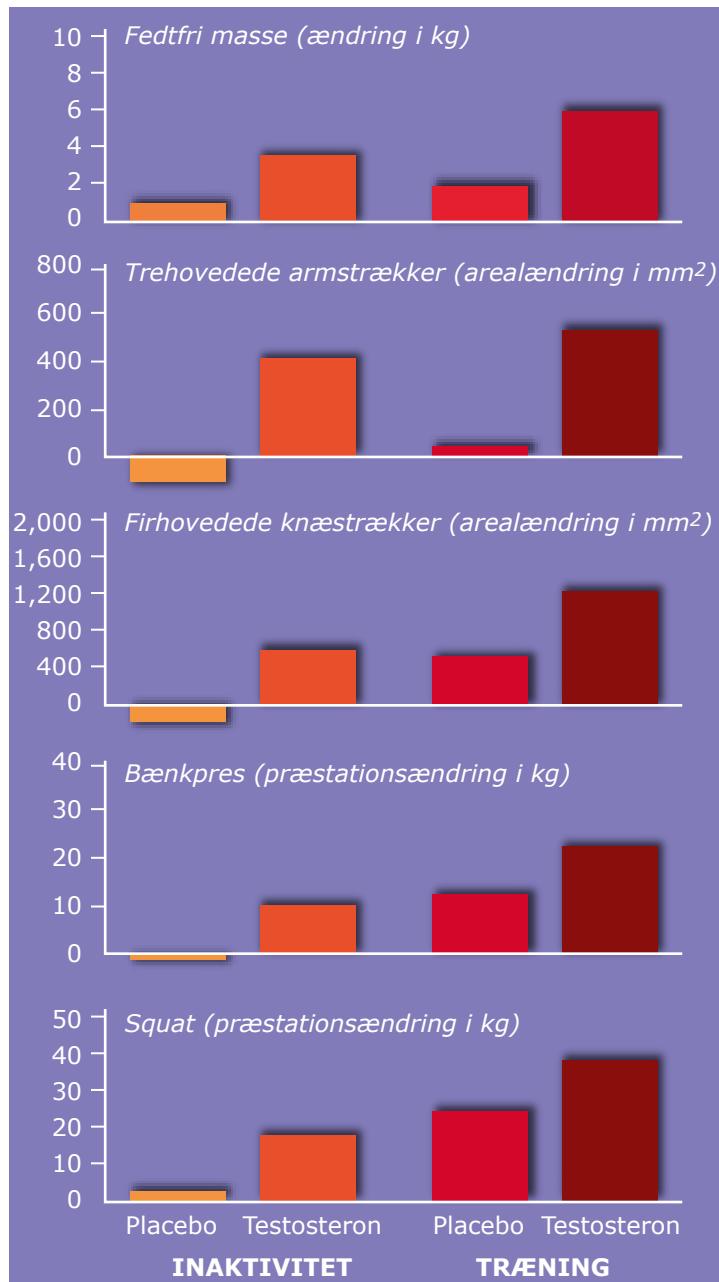




Figur 10.40 Effekten af styrketræning. Musklen bliver større, fordi de enkelte muskelfibre vokser. Desuden bliver nervesystemet bedre til at aktivere flere fibre på én gang. Begge dele gør musklen stærkere.



Figur 10.41 To forskellige træningsmetoder til at blive stærkere. Til venstre trænes med høj intensitet og få gentagelser. Herved stimuleres nerverne til at kunne aktivere mere af musklen på en gang. Til højre trænes knap så intensivt og med flere gentagelser. Herved stimuleres musklen til vækst. Der kommer ikke flere muskelfibre, men de enkelte fibre bliver tykkere (mere aktin og myosin). Kombineres metoderne, fås den bedste effekt.

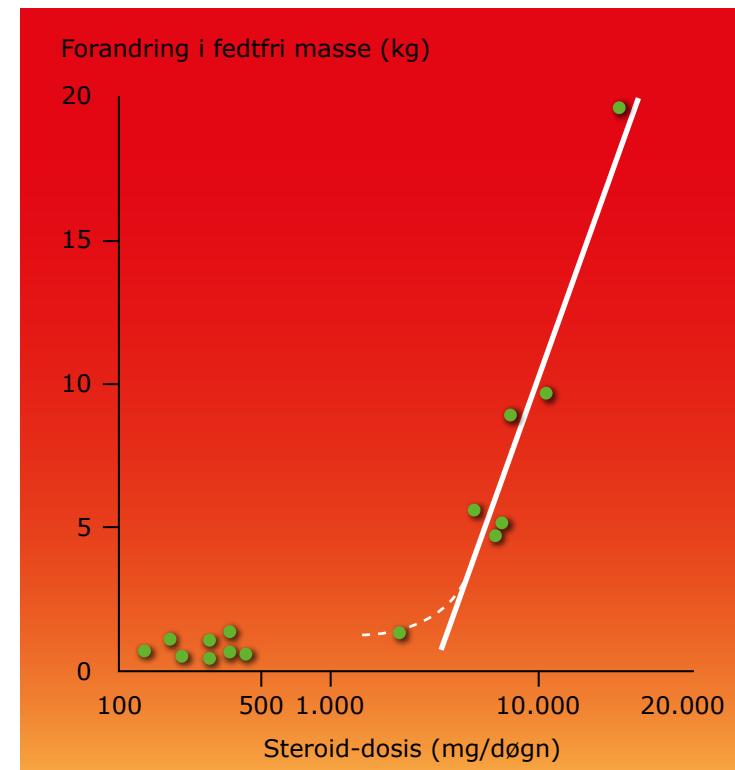


Figur 11.12 Effekten af doping med steroider (testosteron). Ved inaktivitet ses det, at testosteron øger både muskelmassen og præstationsevnen i bænkpres og squat. I nogle tilfælde er effekten endda større end ved træning uden doping med testosteron. Den klart største effekt fås dog ved træning kombineret med doping med testosteron. Omtegnet efter Wilmore, Costill og Kenney (2008).

parametre. Træning i sig selv havde heldigvis en positiv effekt på forsøgspersonerne, der alle oplevede en fremgang mht. fedtfri masse, muskelareal og styrke.

Men det ses også, at de mænd, der var inaktive og fik anabolske steroider, i alle tilfælde bortset fra bænkpres oplevede en større fremgang end dem, der trænede naturligt uden brug af steroider. Steroiderne alene kan altså overgå træningseffekten i de fleste tilfælde!

Træning suppleret med anabolske steroider giver dog klart den største fremgang af alle. Dopingeffekten er imidlertid afhængig af den dosis, man doper sig med. På figur 11.13 ses den såkaldte dosis-respons-kurve.



Figur 11.13 Dosis-respons-kurven. Det ses, at der skal en vis mængde til, før der opnås en effekt. Først ved doser på 4000-5000 mg/døgn sker der noget. Omtegnet efter Wilmore, Costill og Kenney (2008).



Figur 12.8 (venstre) Klassisk eksempel på tandhvaler - spækhuggere. Billedet er venligst udlånt af Chris Johnson.

Figur 12.9 (høje) Øverst ses en pukkelhval, der tilhører bardehvalerne. Billedet er venligst udlånt af Fernando Ugarte. Nederst ses kærerne fra en finhval. Barderne ses også tydeligt (markeret med hvid pil). Barderne sidder i overmunden, og hvalen ligger således på ryggen. Billedet er venligst udlånt af Peter Teglberg Madsen.

Hvaler sover aldrig en dyb søvn, som vi mennesker gør, idet de skal være halvvågne for at kontrollere åndedrættet. De kan halvsove, ved at de to hjernehalvdeler sover på skift! Det tykke spækklag (tykkelsen varierer fra art til art) isolerer og holder dem varme i det ofte kolde vand.

12.4.1 Åndedrætssystemet

Hvaler har lunger som alle andre pattedyr, og de er derfor helt afhængige af ilten i den atmosfæriske luft. Den optages gennem deres næ-

sebor (*blæsehuller*) øverst på dyrets hoved. De står i direkte kontakt til hvalens luftrør, der leder luften ned i to lunger. Modsat landlevende pattedyr står mundhulen hos hvaler ikke i forbindelse med luftrøret – de trækker altså ikke vejret gennem munden. Derfor er spiserør og luftrør adskilt i modsætning til hos fx mennesket, hvor de to rør er i kontakt med hinanden i svælget.

Når hvaler dykker ud af vandet, pustes gammel luft ud af lungerne under stort pres, hvilket kan høres som et højt pust. Udåndingen





Figur 13.10 Påvisning af monosakkarker med Benedict's reagens. Til venstre lige efter tilsætning af reagensen og til højre efter 2 minutter s kogning. Den røde farve påviser tilstedsvarrelsen af monosakkarker. FOTO: A. Hyldal - yubio.

et af reagenserne og efterfølgende opvarmning. Selv ketoner, der egentlig ikke har et ledigt elektronpar, virker reducerende. Det skyldes, at de indgår i en kemisk ligevægt med deres tilsvarende aldehydform, der virker reducerende.

13.2.4 Biologisk betydning

Det vigtigste monosakkrid er uden tvivl D-glukose, der som nævnt dannes ved planternes fotosyntese (se [kapitel 18.3](#)), og herefter er der tre muligheder. For det første kan planterne forbrænde glukosen i mitokondrierne, hvorved de skaffer sig ATP til deres forskellige livsprocesser. Det kunne fx være optagelse af näringssalte fra jorden eller åbning/lukning af *spalteåbningerne* på undersiden af bladene. Disse spalteåbninger (*stomata*) er ansvarlige for optagelsen af kuldioxid, der skal bruges i fotosyntesen.

Glukosen kan for det andet benyttes som forløber for alle de andre stoffer, en plante er op-

bygget af. Ud fra kvælstofholdige näringssalte (fx NH_4^+) fra jorden samt glukose kan planten danne proteiner, som fx kan bruges i cellernes membraner som transportkanaler eller receptorer. Planten kan også benytte fosforholdige näringssalte (PO_4^{3-}) og glukose til at danne DNA.

For det tredje kan glukosen fra fotosyntesen blive oplagret i planterne. Oplagringen sker som disakkarker eller polysakkarker, hvilket vi vender tilbage til i [kapitel 13.3.2](#) og [kapitel 13.4.2](#).

Det er også D-glukose, der udgør vores blodsukker og dermed er meget vigtig for opretholdelsen af en normal kropsfunktion (se fx [kapitel 6.4.1](#)). Dyr oplager også D-glukose i både lever og muskler – og ganske som planter i form af polysakkarker (se [kapitel 13.4.2](#)).

Et andet væsentligt monosakkrid er D-fruktose (se figur 13.11 på næste side), der også kaldes for frugtsukker, og som findes i de fleste søde frugter, og derfor også ofte indgår i men-



Når vi skal udføre et stykke arbejde og danner ATP i respirationen, kommer en stor del af energien derfor også fra fedtforbrænding. Jo lavere intensitet, man arbejder med, desto højere bliver andelen af fedtforbrænding. Jo bedre form, man er i, desto bedre bliver man også til at forbrænde fedt. Det skyldes bl.a., at man får flere fedtforbrændende enzymer af konditionstræning. For mere herom henvises til [kapitel 10.6.2](#).

Sidst, men ikke mindst dannes en lang række hormoner ud fra fedtstoffet kolesterol – nemlig steroidhormonerne. For mere om disse henvises til [kapitel 14.3.2](#) og [kapitel 6.3.1](#).

Fedt har altså en meget fremtrædende rolle i den levende krop, og uanset i hvilken form, det optræder i, indeholder alle fedtstoffer de samme tre grundstoffer, der også opbyggede kulhydraterne – nemlig kulstof/carbon (C), ilt/oxygen (O) og brint/hydrogen (H).

I det følgende vil vi se nærmere på de energi-



DEMO - Må ikke anvendes i undervisningen

Figur 14.1 Overskudslagre af fedt er især placeret ved baller og lår hos kvinder (pæreform), hvilket er sundere end fedt i maveregionen, som det oftest ses hos mænd (æbleform). Kvinderne på figuren har dog større fedtlagre, end hvad godt er. Billedet er venligt udlånt af Sandra Cohen-Rose og Colin Rose.

givende fedtstoffer samt de fedtstoffer, der indgår som hovedbestanddel i cellemembranerne.

14.2 Fedt som energikilde

Når fedt oplagres i vores fedtlagre, forbrændes i respirationen i mitokondrierne eller transportereres rundt i vores blod, sker det primært som såkaldte *triglycerider*. De er opbygget af fire byggesten: glycerol og tre fedtsyrer. Dem ser vi nærmere på i det følgende.

14.2.1 Fedtsyrer

Fedtsyrer er lange *kulbrintekæder* (karbon-



Et protein indeholder typisk begge former for struktur, men der findes også proteiner, hvor den ene type er dominerende. I hår, hud og negle dominerer α -helix, mens β -foldeblad fx dominerer i silke.

En stor del af et proteins sekundære struktur er dog hverken α -helix eller β -foldeblad, men derimod en masse ikke-gentagende strukturer, hvoraf β -vendinger nok er de vigtigste. De er små strukturer, der dog lagt sammen som minimum udgør $\frac{1}{4}$ af det samlede protein. De bøjer β -foldebladene, så de kan fortsætte i en anden retning og dermed gøre proteinet mere kompakt.

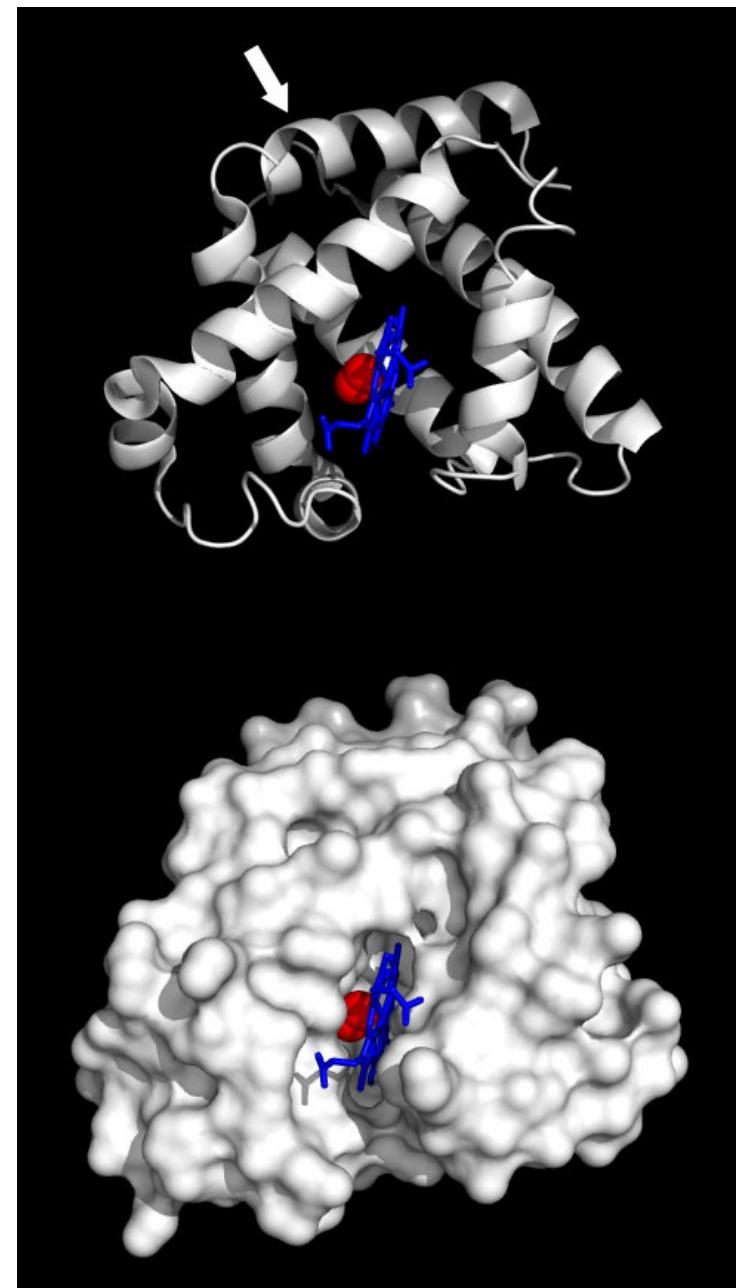
Der findes også proteiner, der stort set ikke har hverken α -helix eller β -foldeblad i strukturen, men udelukkende en masse vendinger ("loops").

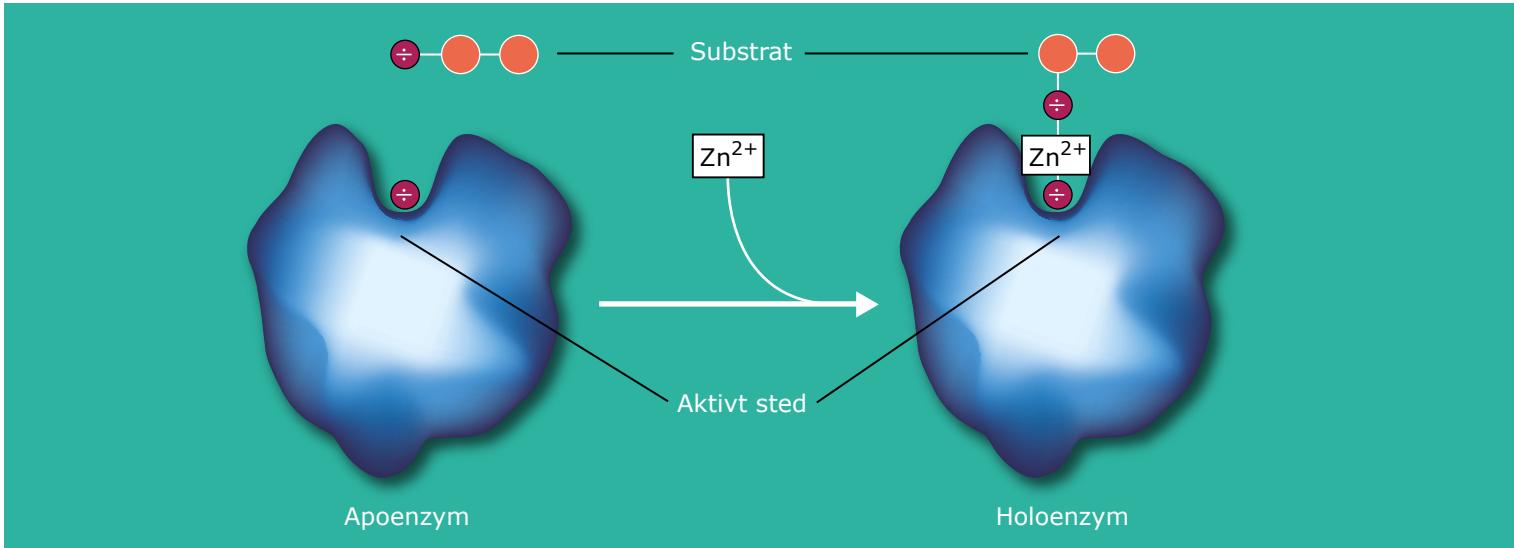
Figur 15.14 Tertiærstrukturen af myoglobin. Øverst ses den vist med symboler, mens den nederst er vist mere korrekt både rumligt og udseendemæssigt. Det bemærkes, hvor stort proteinet er i forhold til det lille område markeret med blåt, hvor *ilt*-molekylet (røde kugler) bindes. Området kaldes det aktive sted. Tertiærstrukturen er helt essentiel for korrekt binding af *ilt*molekylerne. Det bemærkes endvidere, at myoglobin faktisk ikke indeholder β -foldeblad, men en del α -helix (se pilen).

Det gælder for op mod 20 % af alle proteiner, og de kaldes også for ustukturerede proteiner.

Det tredje niveau kaldes for proteinets *tertiære struktur* og beskriver den mere overordnede foldning af den sekundære struktur. Man kan fx forestille sig en α -helix-struktur, der foldes sammen til en mere kompakt struktur, således at det ikke bare bliver en lang spiralstruktur, men en spiralstruktur samlet i en kuglerund klump (se figur 15.14).

Den tertiære struktur sikres ligeledes af hydrogenbindinger mellem aminosyrerne, men også ofte via såkaldte *svovlbroer* mellem cystein-aminoxyrer, der indeholder svovl. Aminoxyren methionin indeholder også svovl, men den danner ikke svovlbroer.





kapitel 17.3.1). For at det kan fungere, kræves Mn^{2+} . Forklaringen er, at den positive metalion tiltrækker substratet og muliggør en binding til det aktive sted på enzymet. Dette er illustreret på figur 16.8.

16.3.5 Afhængighed af inhibitorer

Enzymaktiviteten kan hæmmes af forskellige typer af *inhibitorer*, som er stoffer, der på varirende måder kan inaktivere eller hæmme enzymerne. En almindelig type er den *kompetiti-*

ve hæmning, hvor inhibitoren konkurrerer med substratet om enzymets aktive sted. Det kan den gøre, fordi den ofte ligner substratet meget i struktur. Den kompetitive hæmning er illustreret på figur 16.9 på næste side.

En anden type af inhibitorer er *ikke-kompetitive*. De kan både binde sig til de frie enzymer og til de enzymer, der har bundet sig til deres substrat - altså ES-komplekset vist på figur 16.2. Derfra kan reaktionen ikke forløbe videre, så der dannes altså ikke noget produkt. Den ikke-kom-

Figur 16.8 Tilstedeværelsen af aktivatorer i form af metalioner kan være helt essentiel for normal enzymfunktion. På figuren ses, at substratet ikke kan bindes til enzymets aktive sted, idet de begge er negativt ladet. Men ved hjælp af zink som mellemled, kan det alligevel lade sig gøre, idet zink har to positive ladninger, der bringer de negative molekyler i kontakt med hinanden. Metalionen kunne i dette tilfælde også fx være Mn^{2+} eller Mg^{2+} .

petitive hæmning er vist på figur 16.10 ligeledes på næste side.

Et eksempel på en sådan inhibitor er stoffet *acetylsalicylsyre*, der findes i almindelige hovedpinepiller som fx Kodimagnyl. Acetylsalicylsyren virker som inhibitor for enzymerne COX-1 og COX-2, der er medvirkende i dannelse af prostaglandin, som giver betændelsestilstande i værene og deraf følgende smerter. Med andre ord virker acetylsalicylsyre altså smertehæmmende.

Et andet eksempel er giftstoffet *cyanid*, der

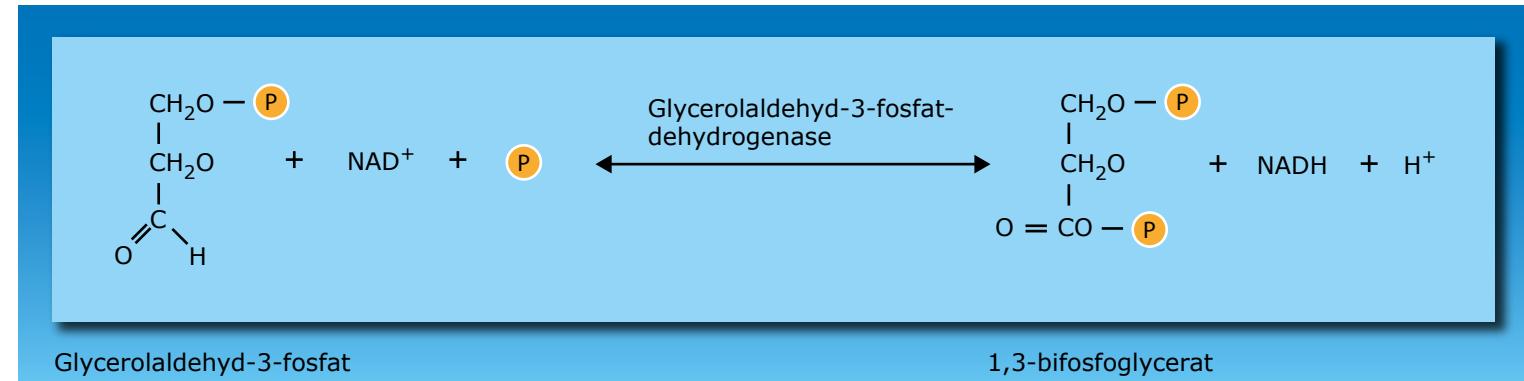


menten kunne det systematiske enzymnavn ligeså godt være glycerolaldehyd-3-fosfat-kinase.

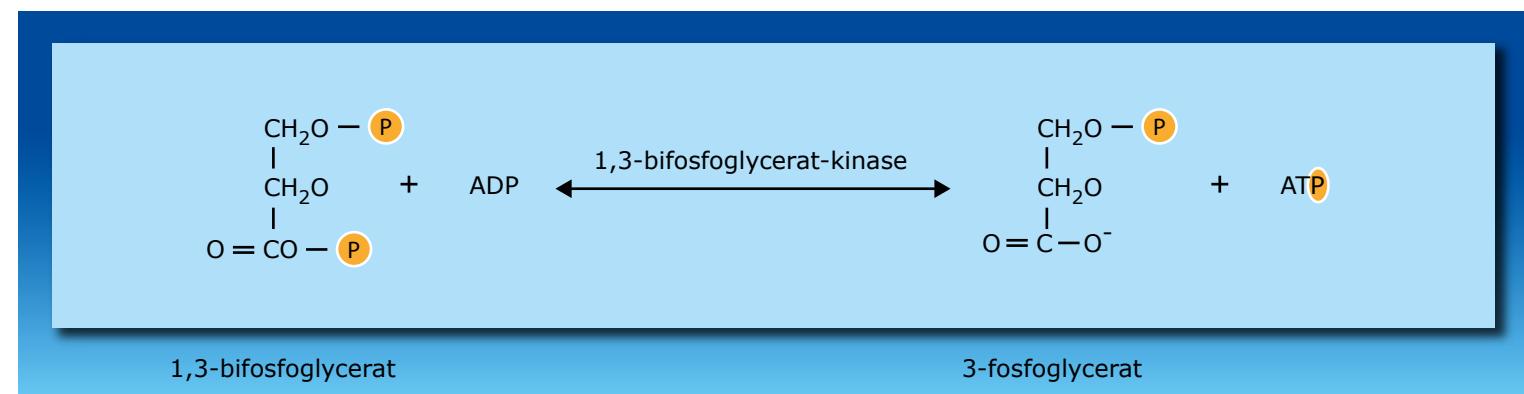
Vi har nu samlet set fået dannet 2 stk. 1,3-bifosfoglycerat-molekyler samt to reducerede NADH-coenzymer ud fra det oprindelige glukosemolekyle. Undervejs har vi forbrugt 2 ATP-molekyler, og indtil nu er det altså ikke særlig smart energimæssigt set. Reaktion 6 kan ses på figur 17.13 (sker to gange).

I reaktion 7 overføres en af fosfatgrupperne fra 1,3-bifosfoglycerat til ADP, der derved omdannes til ATP. Idet dette jo sker to gange, får vi i alt dannet to ATP-molekyler. ATP-regnskabet er således gået i nul på nuværende tidspunkt. Overførslen katalyseres af et transferaseenzym fra enzymgruppe 2, der hedder *1,3-bifosfoglycerat-kinase*. Ved reaktionen dannes 3-fosfoglycerat, og den kan ses på figur 17.14 (sker to gange).

I reaktion 8 er der blot tale om endnu en mo-



Figur 17.13 Glykloysens reaktion nr. 6. Fosforylering og dehydrogenerering af glycerolaldehyd-3-fosfat til 1,3-bifosfoglycerat.



Figur 17.14 Glyklysens reaktion nr. 7. Defosforylering af 1,3-bifosfoglycerat til 3-fosfoglycerat. Denne proces danner ATP. Der dannes i alt 2 ATP-molekyler pr. glukosemolekyle, så ATP-regnskabet er nu nul.

Iekyleomlejring, idet 3-fosfoglycerat omdannes til 2-fosfoglycerat af isomerase-enzymet *3-fosfoglycerat-isomerase* (eller fosfoenol-glycerat-

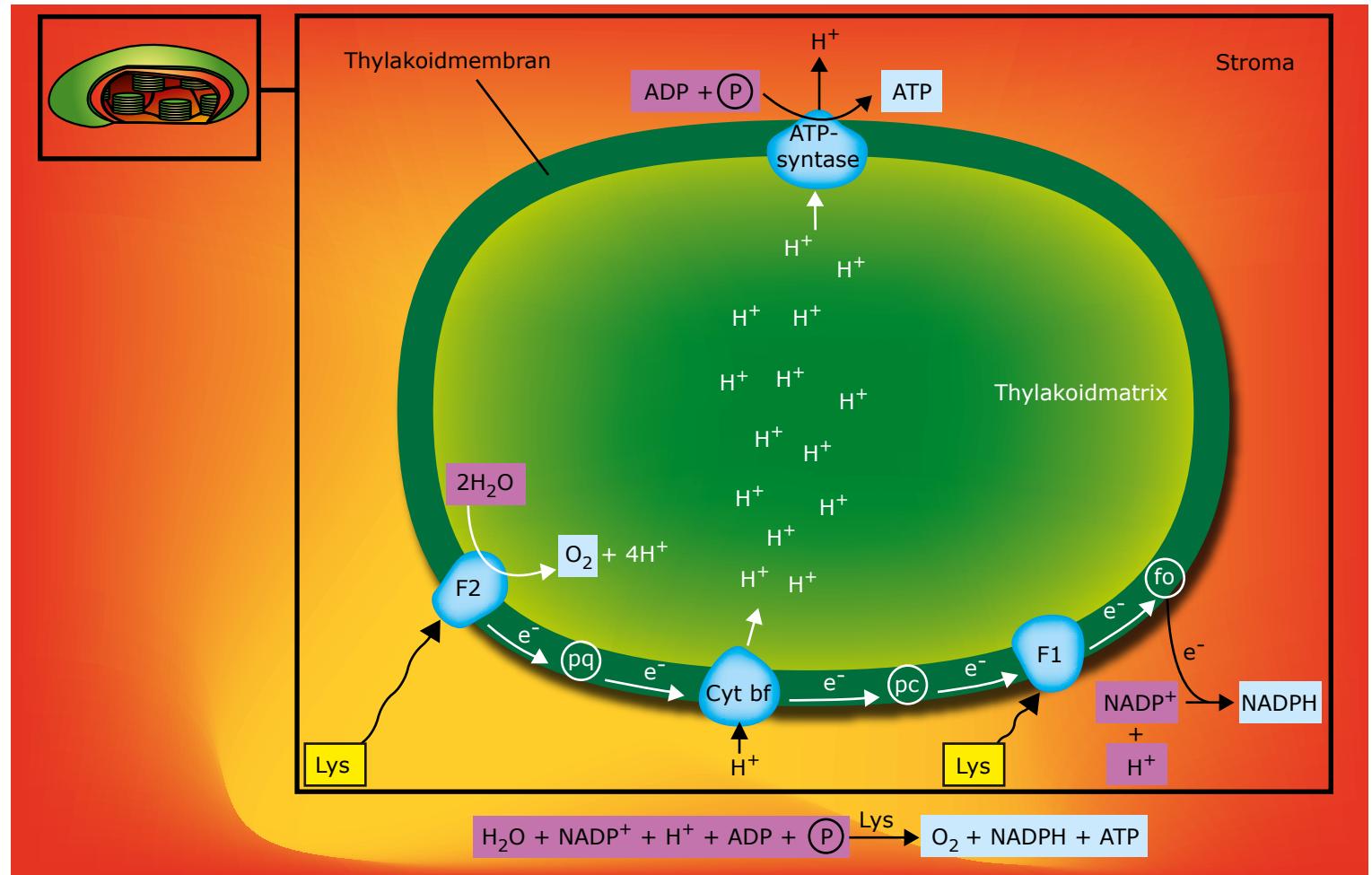
mutase). Fosfatgruppen flyttes fra C3 til C2. Reaktionen kan ses på figur 17.15 på næste side (sker to gange).



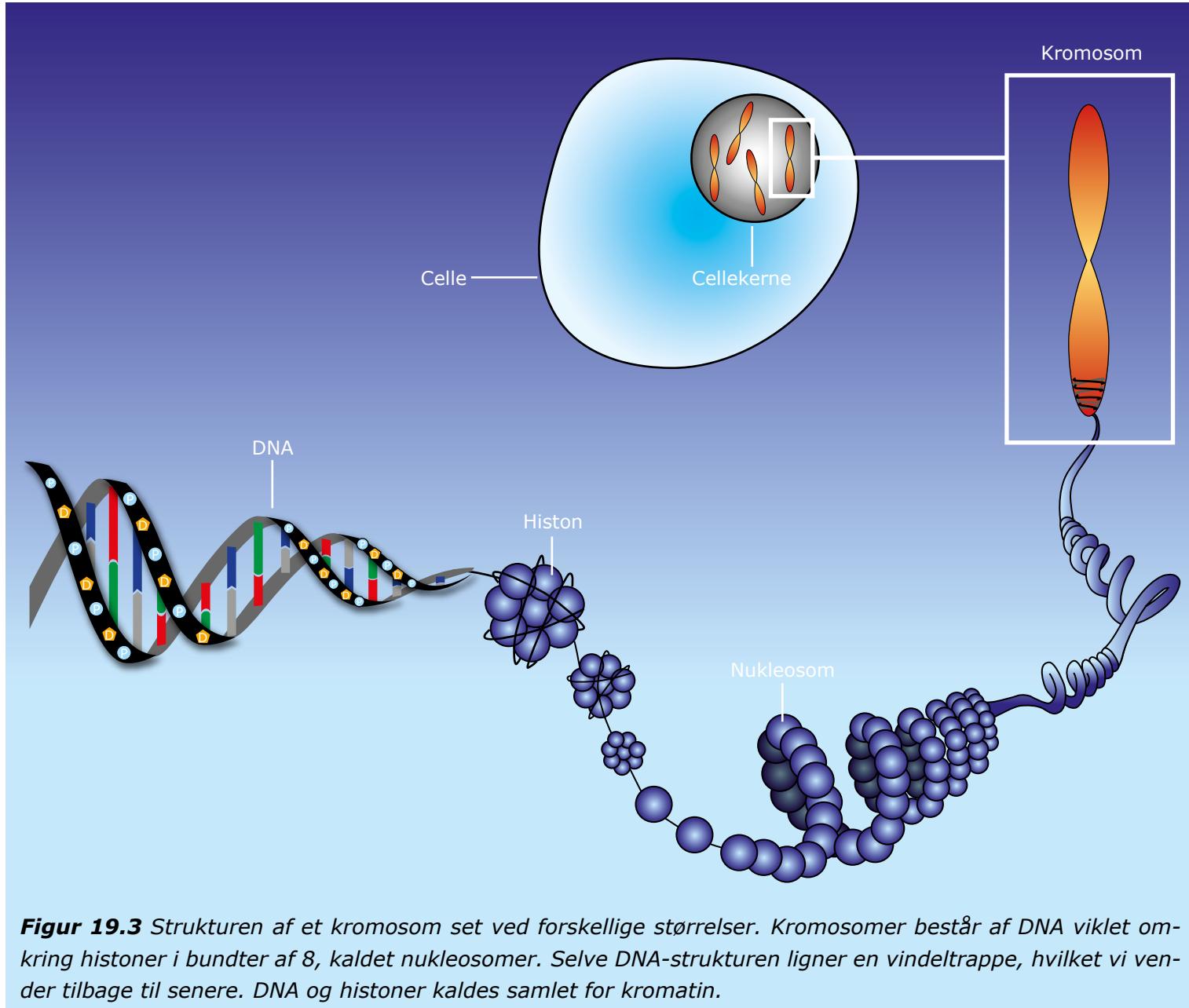
fotosyntesen danner den ilt, der efterfølgende bruges til respiration af utallige andre organismer på jorden (inklusiv planterne selv). Plastoquinon indeholder nu en elektron fra fotosystem 2, som herefter gives videre til *cytokrom bf-komplekset*.

Når dette kompleks modtager en elektron, sendes den øjeblikkeligt videre til et nyt coenzym – *plastocyanin*. Denne videregivelse af elektronen får *cytokrom bf-komplekset* til at pumpe protoner ind i thylakoidet fra stroma. Komplekset indeholder altså en protonpumpe, ligesom det var tilfældet med enzymkompleks 1, 3 og 4 i elektrontransportkæden (se kapitel 17.3.6). Faktisk minder *cytokrom bf-komplekset* i høj grad om enzymkompleks 3 fra denne kæde.

Vi får altså nu opbygget en protongradient og ladningsforskel mellem stroma og thylakoidernes indre rum. Betydningen af det vender vi tilbage til om lidt. Nu sidder elektronen i *plastocyanin*-molekylet, der omgående giver den videre



Figur 18.9 Detaljeret oversigt over fotosyntesens lysprocesser. Lys rammer fotosystem 2 (F2), hvorved elektroner anslås. Disse erstattes med elektroner fra H_2O , der oxideres til O_2 og protoner. Det er altså her, at ilt dannes i fotosyntesen. Elektronerne sendes videre til plastoquinon (pq), der afleverer dem til cytokrom bf-komplekset (cyt bf). Denne pumper protoner ind i thylakoidmatrix, når elektronerne sendes videre til plastocyanin (pc). Denne afleverer dem videre til fotosystem 1 (F1), der erstatter de elektroner, som forinden er anslået via lys. De anslåede elektroner gives videre til ferredoxin (fo), der slutteligt giver dem til NADP^+ , som optager H^+ og reduceres til NADPH. Protoner i thylakoidmatrix løber nu tilbage til stroma gennem en ATP-syntase, hvorved der dannes ATP.



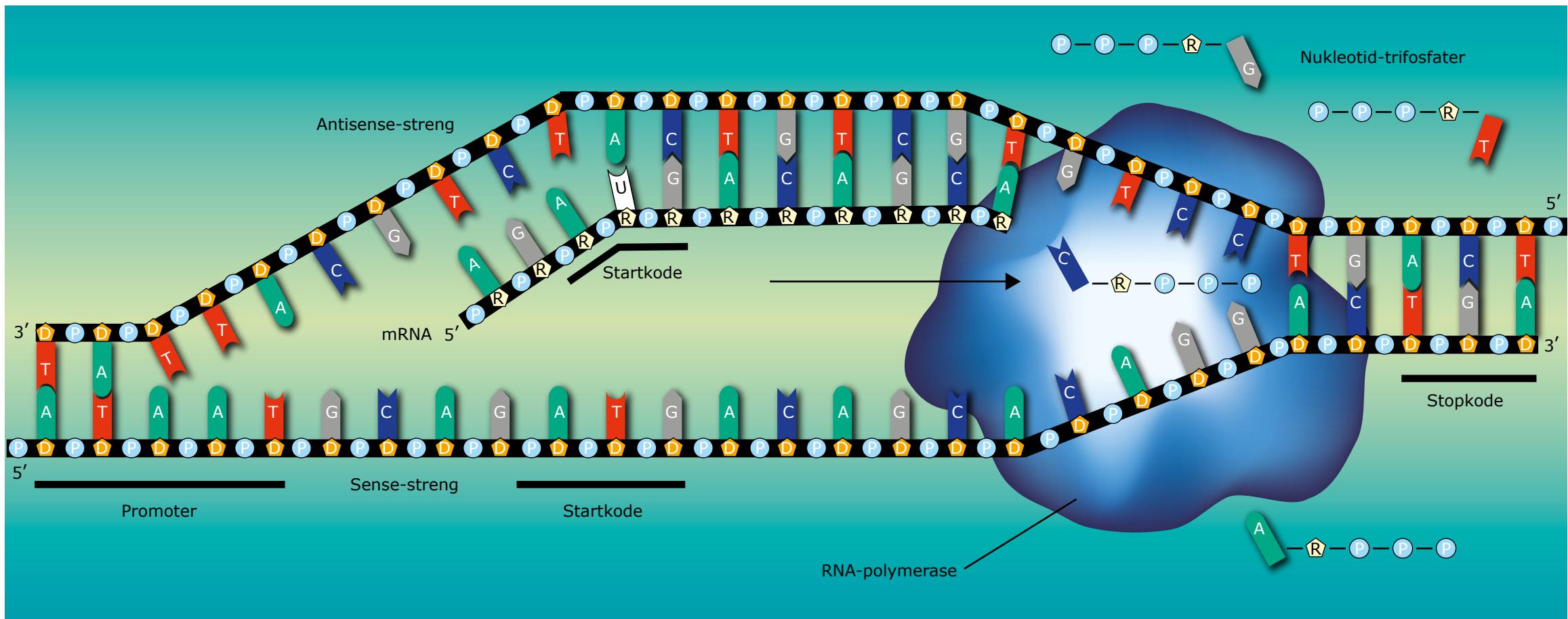
Figur 19.3 Strukturen af et kromosom set ved forskellige størrelser. Kromosomer består af DNA viklet omkring histoner i bundter af 8, kaldet nukleosomer. Selve DNA-strukturen ligner en vindeltrappe, hvilket vi vender tilbage til senere. DNA og histoner kaldes samlet for kromatin.

19.3 DNA

DNA er en såkaldt *nukleinsyre*, som betyder kernesyre, fordi den er placeret inde i cellekernen hos eukaryote celler som fx menneskeceller og samtidig kan afgive en proton (syreegenskab). Ved afgivelsen af protonen/hydronen bliver DNA negativt ladet, som netop var betingelsen for at kunne bindes til histonerne (som var positivt ladede). Som nævnt findes der også DNA uden for cellekernen i eukaryote celler i forbindelse med mitokondrier og kloroplaster (grønkorn).

DNA består grundlæggende af grundstofferne kulstof/carbon (C), brint/hydrogen (H), ilt/oxygen (O), kvælstof/nitrogen (N) og fosfor (P), og disse indgår i tre typer molekyler: en uorganisk syre, en nitrogenholdig base (4 forskellige) samt et kulhydrat. Når disse tre molekyler sættes sammen, dannes et *nukleotid*.

Den uorganiske syre er *fosforsyre*, og den nitrogenholdige base kan enten være *thymin*,



Figur 20.4 Transkription af antisense-strengen, hvorved der dannes mRNA, der er en RNA-kopi af sense-strengen. Bemærk, at mRNA faktisk begynder lidt før startkoden.

startkoden til stopsignalet (efter stopkoden). Det betyder, at også intronsområderne er taget med, selvom de jo ikke er proteinkodende.

Det dannede RNA-molekyle kaldes for præ-

messenger-RNA (præ-mRNA), og inden det forlader kernen, klippes introns-områderne fra af specielle enzymer, således at det færdige mRNA-molekyle er dannet. Hvorledes det sker, vender vi

tilbage til i [kapitel 20.3.2](#). Når det færdige mRNA er dannet, kan det fortsætte videre til translatisonen ved ribosomerne. Det vender vi tilbage til i [kapitel 20.4](#).



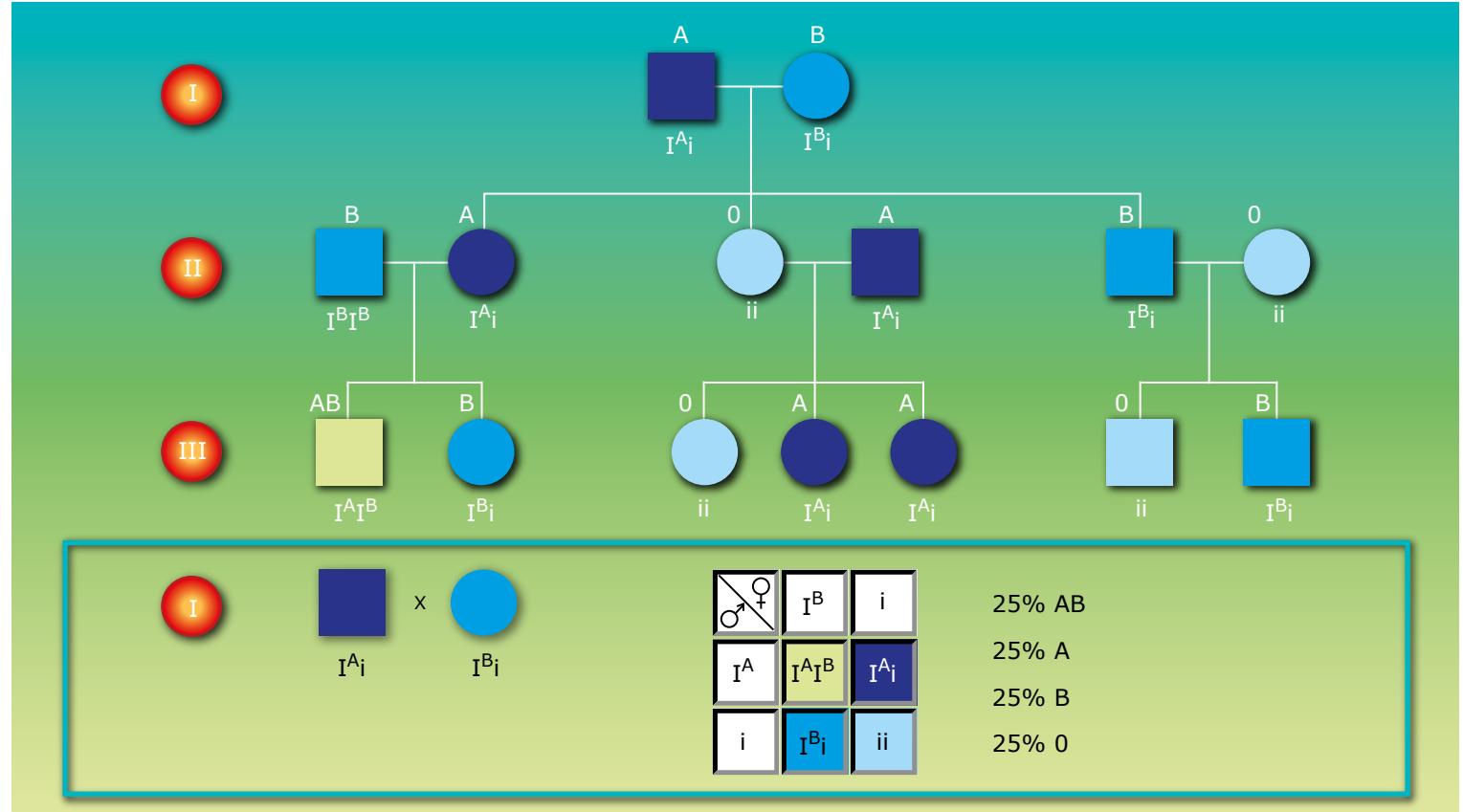
Blodtype	Fordeling i DK	Give til	Modtage fra
A	44%	A, AB	A, 0
B	10%	B, AB	B, 0
AB	5%	AB	AB, A, B, 0
0	41%	AB, A, B, 0	0

Figur 21.16 Blodtypefordelingen i Danmark samt hvem der kan modtage røde blodlegemer fra hvem inden for ABO-systemet.

Figur 21.17 Eksempel på en stamtavle, der viser fordelingen af blodtyper i en familie. Hver blodtype har fået sin specielle farve. Nederst ses et krydsningsskema mellem person I-1 og I-2 (bedsteforældrene). Det ses her, at fordi de er heterozygote med blodtype A og B, kan de godt få et barn med fx blodtype 0. Chancen for det er 25 %.

På figur 21.16 ses en samlet oversigt over, hvem der kan tåle blod fra hvem i moderate mængder inden for ABO-systemet samt fordelingen af blodtyperne i Danmarks befolkning.

Man vil normalt sørge for, at modtager og do-



nor har samme blodtype, hvorved der er fuld forligelighed og dermed ingen risiko for agglutination. Alligevel kan man i begrænset omfang tåle andre blodtyper, såfremt ens egne antistoffer ikke har nogle antigener at reagere imod.

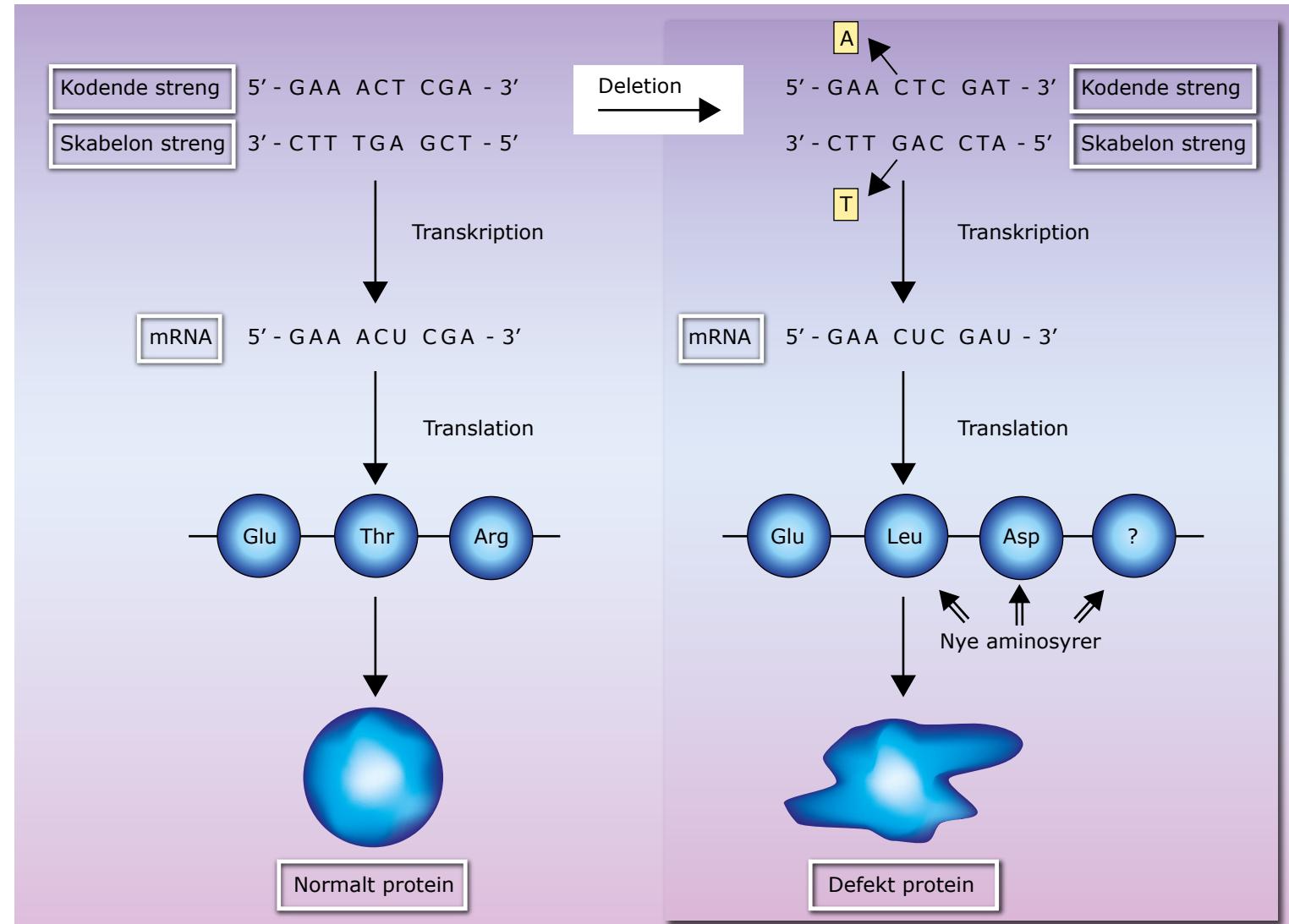
Fx kan en person med blodtype A godt modtage blodlegemer fra en med blodtype 0, idet sidstnævnte ikke har antigener på overfladen af de røde blodlegemer. Herved udgør blodtype A's normal-antistof (antistof-B) ikke en fare. Blod-



med bliver proteinet meget kortere end ellers. En sådanne mutation, der forskubber hele læserammen, kaldes for en *frameshift-mutation* eller læseramme-mutation, og den kan altså fremkomme ved både en deletion og/eller en insertion.

Sådanne stærkt ændrede proteiner kan være ødelæggende for cellen, hvorfor denne har udviklet en mekanisme til at genkende og fjerne transkripter (mRNA) med en for tidlig stopkode. Frameshift-mutationer fører derfor kun sjældent til forkortede proteiner med ændrede funktioner. I langt de fleste tilfælde når cellen at nedbryde det ændrede transkript, inden det oversættes til protein. Det kan dog naturligvis have store konsekvenser for cellen og individet, idet det normale protein nu mangler.

Figur 22.6 illustrerer en tænkt frame-shift-mutation, som blot resulterer i en markant ændret aminosyresekvens og ikke en for tidlig stopkode.



Figur 22.6 Frameshift-mutation (deletion). Til venstre ses det normale gen med en normal proteinsyntese. Til højre det muterede gen, hvor adenin deleteres. Herved forskydes hele læserammen, da alle kodons efter mutationen ændres. Det betyder, at der ændres på mere end en aminosyre, og det dannede protein bliver sandsynligvis defekt. Oftest dannes slet intet protein, da mRNA nedbrydes. Ved insertioner ses et lignende resultat.

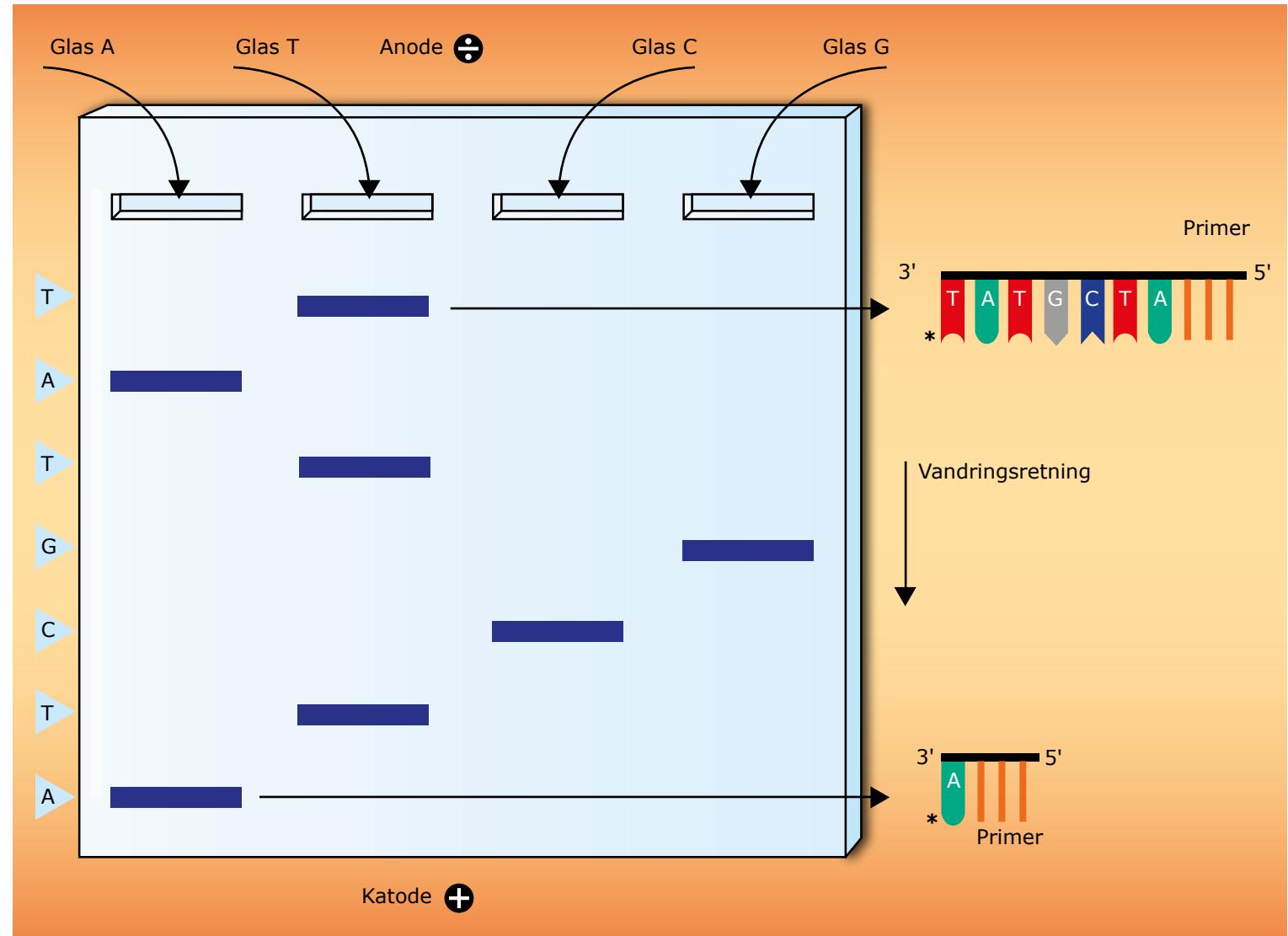


gang vandre længst, mens de største vil vandre kortest, og pga. gelens finhed og kapillærrørets meget små radius kan man altså adskille molekyler, der kun varierer med et nukleotid (det samme gøres i øvrigt også ved Maxam Gilbert-sekvensanalysen). Ved at se hvor DNA-fragmenterne placerer sig, kan nukleotidsekvensen igen bestemmes, hvilket er illustreret på figur 23.14.

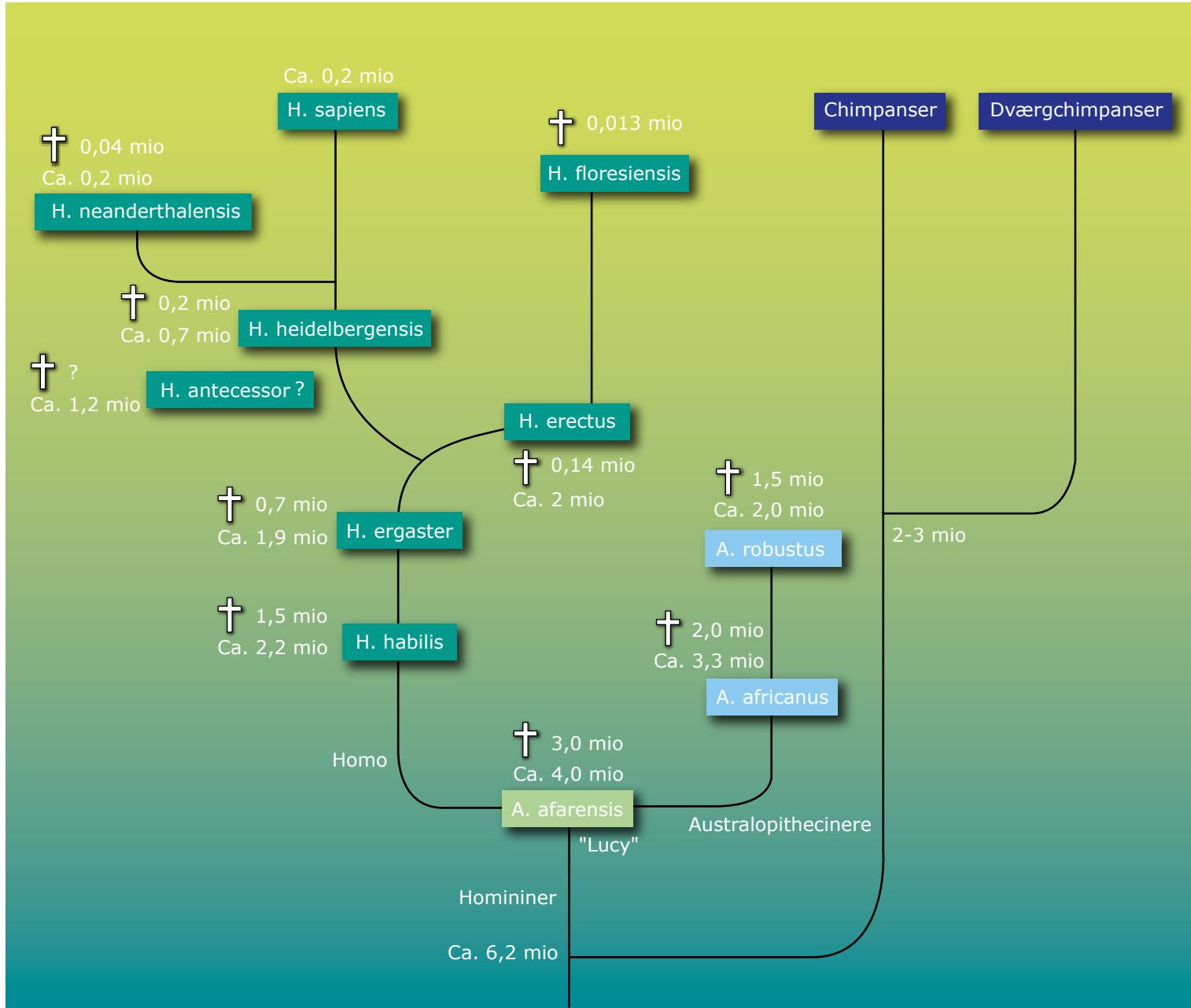
For at synliggøre DNA-båndene kan man fx anvende fluorescerende primere og derved undgå radioaktivitet. Man kan også anvende fluorescerende dideoxynukleotider, hvor de fire forskellige dideoxynukleotider fluorescerer med hver sin farve.

Gør man det, behøver man ikke udføre sekvensanalysen i fire forskellige glas, men kan nøjes med et, idet farven og vandringslængden af et givet DNA-stykke netop svarer til positionen af et bestemt nukleotid i DNA-stykket.

På figur 23.15 på næste side er vist den

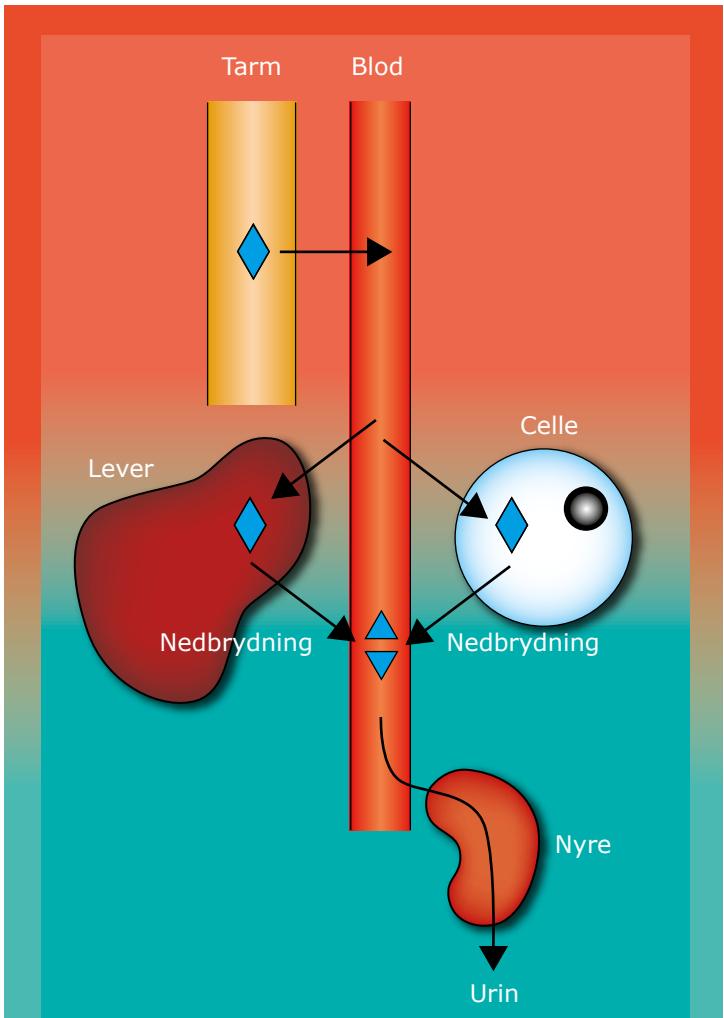


Figur 23.14 Elektroforese af DNA-stykkerne fra figur 23.13. Det ses, at det mindste DNA-stykke kommer fra glas A, og derfor er det første nukleotid et A og så fremdeles. Som det ses, gøres DNA-stykkerne enkeltstrengede under analysen. Det er altså kun den dannede komplementære streng med dideoxy-nukletider, der anvendes. Sekvensen for den komplementære streng bliver nu (afläest nedefra): 5'-ATCGTAT-3'.



Figur 24.33 Udviklingen af *Homo sapiens*. Alle de robuste arter (australopithecinere) er forlængst uddøde, og af de forskellige homo-arter (grønne) er der kun *homo sapiens* tilbage. Alle nulevende mennesker tilhører denne art. På figuren er angivet, hvornår de forskellige arter er opstået, og hvornår de uddøde (hvidt kors). På figuren er vores nærmeste nulevende slægtninge - chimpanserne - også medtaget. Stam-tavlen er primært baseret på Jensen (2007).

De tidligste sikre fund er knap 2 millioner år gamle, ogarten forsvandt sandsynligvis for 140.000 år siden. De spredte sig fra Afrika over store dele af kloden, og de overlevede i en meget lang periode, så man må sige, at de var en meget succesfuld art. Man ved selvfølgelig ikke, hvorfor de forsvandt, men da deres forsvinden tidsmæssigt falder sammen med, at det moderne menneske *Homo sapiens* udvandrede fra Afrika og spredte sig over hele verden, er det nærliggende at koble de to begivenheder sammen. Måske



Figur 25.27 Lægemiddel indtages som stikpille eller oralt og optages i blodet via tarmen. Herefter optages det af cellerne og udøver sin virkning. Nedbrydningsprodukter udskilles efterfølgende med urinen via nyrene.

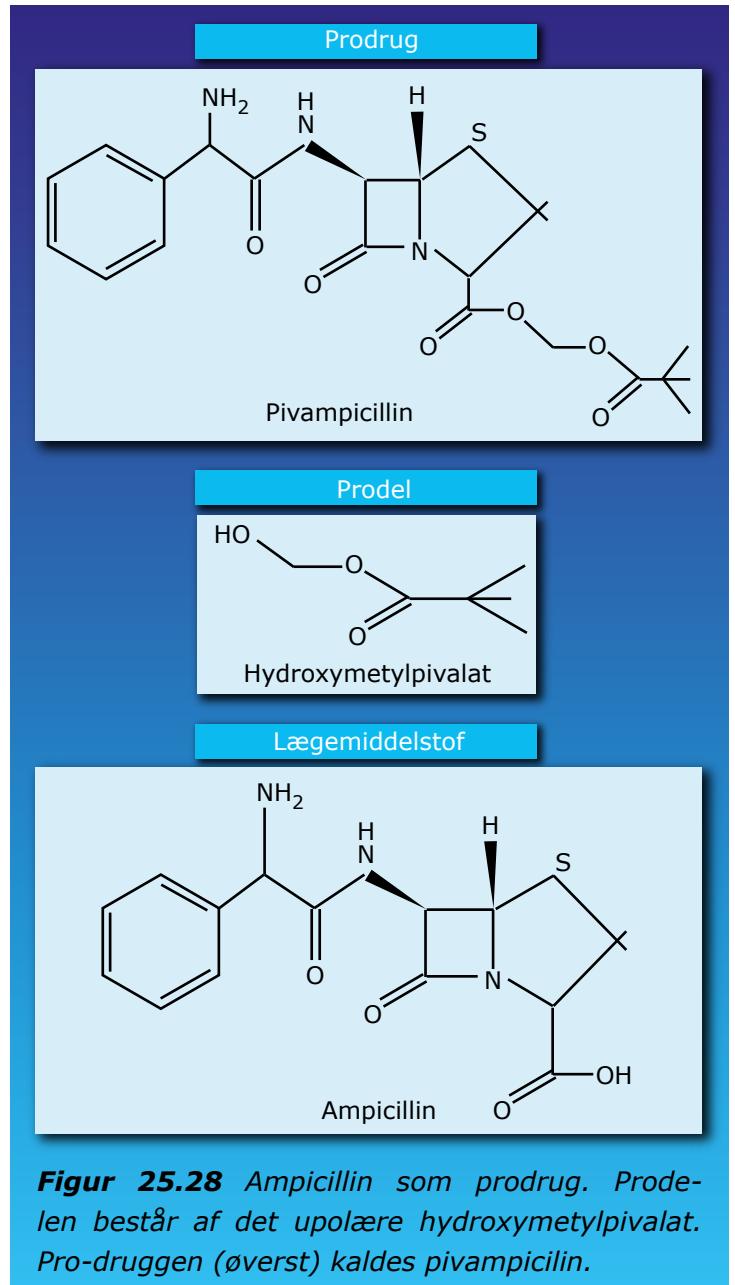
sig fra en vandig opløsning i tarmkanalen og ind gennem lipidmembranerne, der omgiver cellerne.

Et konkret eksempel er vist på figur 25.28. Ampicillin kan ikke alene trænge gennem membranerne, men ved at påhæfte en upolær prodel er det pludselig muligt. Ampicillin med prodel kaldes samlet for *prodrug*, og dette optages nemmere gennem membranerne. Når først det er inde i cellerne, spaltes prodelen fra, og nu kan det virksomme lægemiddel udøve sin funktion.

Nogle polære (vandopløselige) lægemidler kan dog godt optages gennem cellemembranen. Det skyldes, at de kan optages gennem nogle af membranens transportproteiner.

Miljøet i tarmkanalen er generelt ikke særligt gunstigt for lægemidler. I mavesækken er der en lav pH-værdi, og i mavesæk samt tyndtarm er der mange enzymer, der kan spalte visse lægemidler, hvis de ligner næringsstofferne i føden

DEMO - Må ikke anvendes i undervisningen



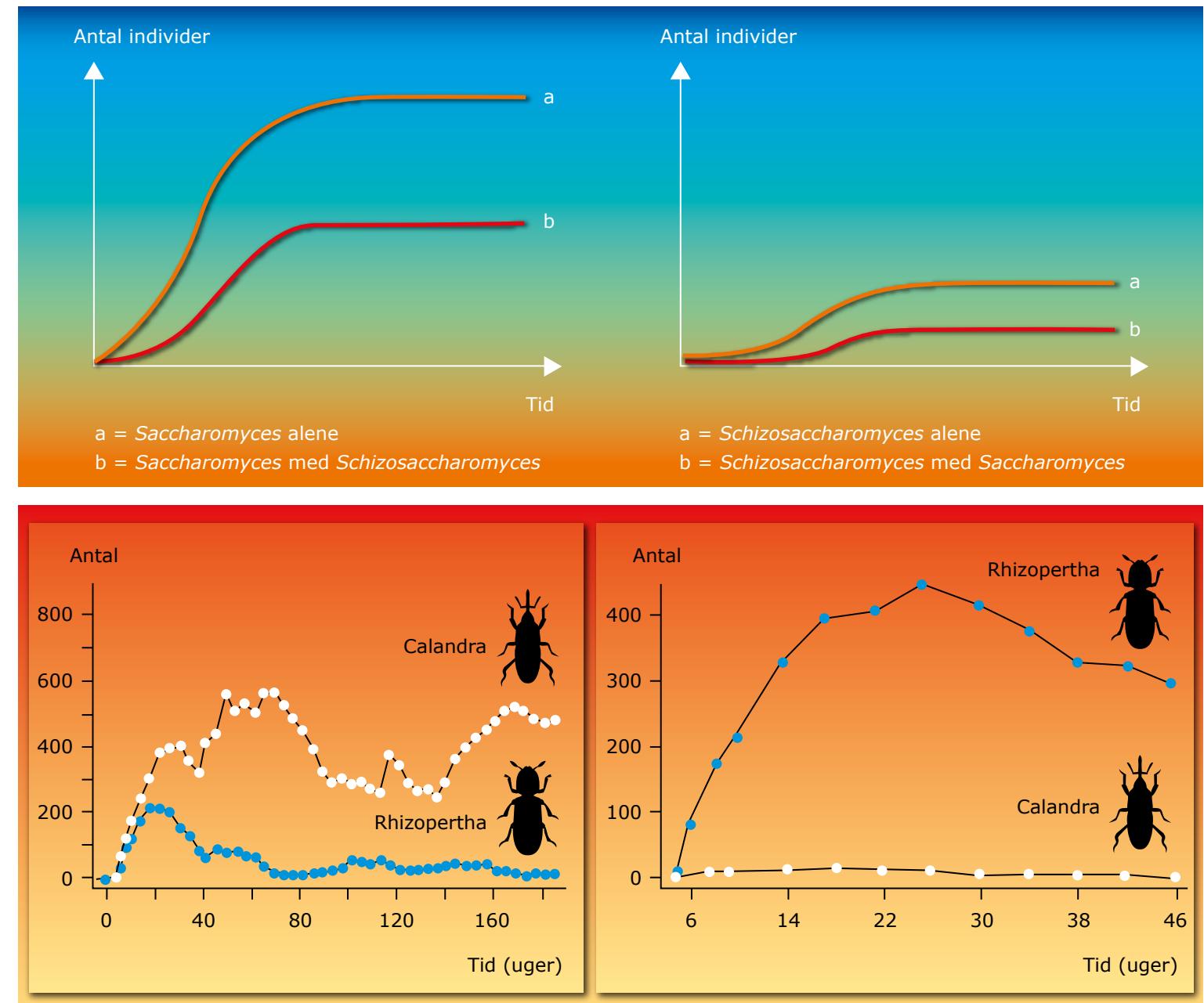
Figur 25.28 Ampicillin som prodrug. Prodelen består af det upolære hydroxymethylpivalat. Pro-druggen (øverst) kaldes pivampicilin.



Figur 26.34 De fleste organismer har det bedst i isolerede kulturer. Så snart de sættes sammen med andre organismer, hæmmes væksten. Til venstre ses, at *Saccharomyces* vokser bedst alene, og til højre ses, at det samme gælder for *Schizosaccharomyces* (begge er gærsvampe). Der er dog her tale om coeksistens, idet den ene ikke udrydder den anden. Omtegnet efter Krebs (2008).

uden at den ene udkonkurreres. Dette fænomen kaldes for *co-eksistens* eller *sameksistens*. Det er imidlertid ofte tilfældet, at den ene art udrydder den anden, når der skal konkurreres om ressourcerne. Et eksempel med to bille-arter er vist på figur 26.34.

Figuren viser, at *Calandra* ved $29,1^{\circ}\text{C}$ udkonkurrerer *Rhizopertha*, mens det er omvendt, hvis temperaturen øges til $32,3^{\circ}\text{C}$. Omgivelserne



Figur 26.35 To billearter der udkonkurrerer hinanden, når de sættes sammen. Til venstre vinder *Calandra* ved $29,1^{\circ}\text{C}$, mens *Rhizopertha* vinder ved $32,3^{\circ}\text{C}$. Temperaturen er altså her helt bestemmende for konkurrencens udfald. Omtegnet efter Krebs (2008).



27.2 De vigtige nedbrydere

ter og dyr blive liggende på jorden, og der kunne ikke dannes uorganiske stoffer til planternes fortsatte vækst. Dermed ville alle fødekkæderne gå i stå, og til sidst ville der bare ligge dødt organisk materiale overalt.

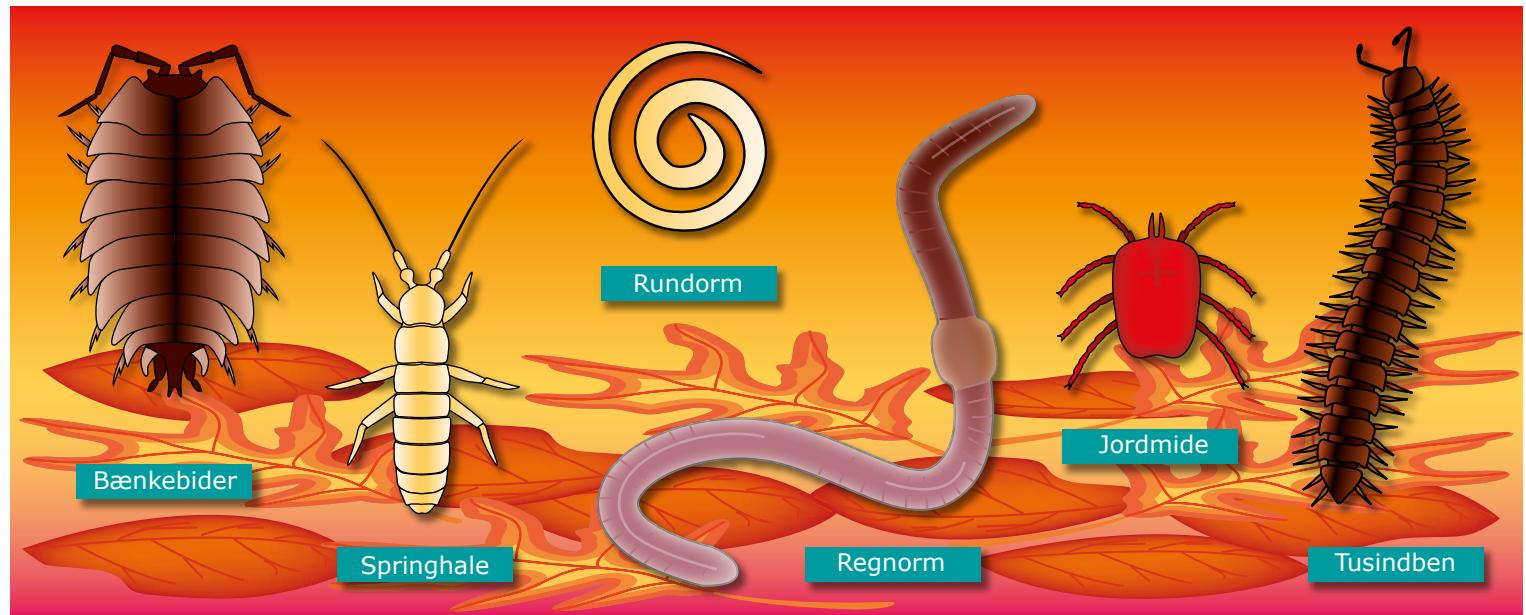
Der cirkulerer naturligvis mange andre grundstoffer i naturens kredsløb end de fornævnte. Det kan fx være K (kalium), Ca (calcium), Mg (magnesium) og Fe (jern), som også har stor betydning for de levende organismer, men i dette kapitel koncentrerer vi os om nogle få kredsløb – nemlig C-kredsløbet, N-kredsløbet, P-kredsløbet og S-kredsløbet.

Disse kredsløb vil blive gennemgået hver for sig, men det er vigtigt at forstå, at de forløber samtidigt, når dødt organisk materiale nedbrydes af nedbryderne. Til slut i kapitlet gennemgår vi også vandets kredsløb, der er essentielt for alt liv på Jorden.

Som nævnt i kapitel 27.1 har nedbryderne en meget vigtig funktion i økosystemernes stofkredsløb. Nedbryderne omfatter forskellige grupper af organismer, som bliver gennemgået i de følgende delkapitler. Det drejer sig om de "større" dyr, der findeler det døde organiske materiale samt bakterier og svampe, der foretager den egentlige nedbrydning – en proces der kaldes

mineralisering. På landjorden kan man inddеле nedbrydningen i tre faser: **1)** Findelingsfase, **2)** Nedbrydningsfase og **3)** Humusfase.

I *findelingsfasen* bliver det døde organiske materiale ædt af dyr som fx regnorme, fluelarver, billelarver, bænkebidere og tusindben. Nogle af dem er vist på figur 27.3. Hvis det er planter, der nedbrydes, passerer en stor del af plante-



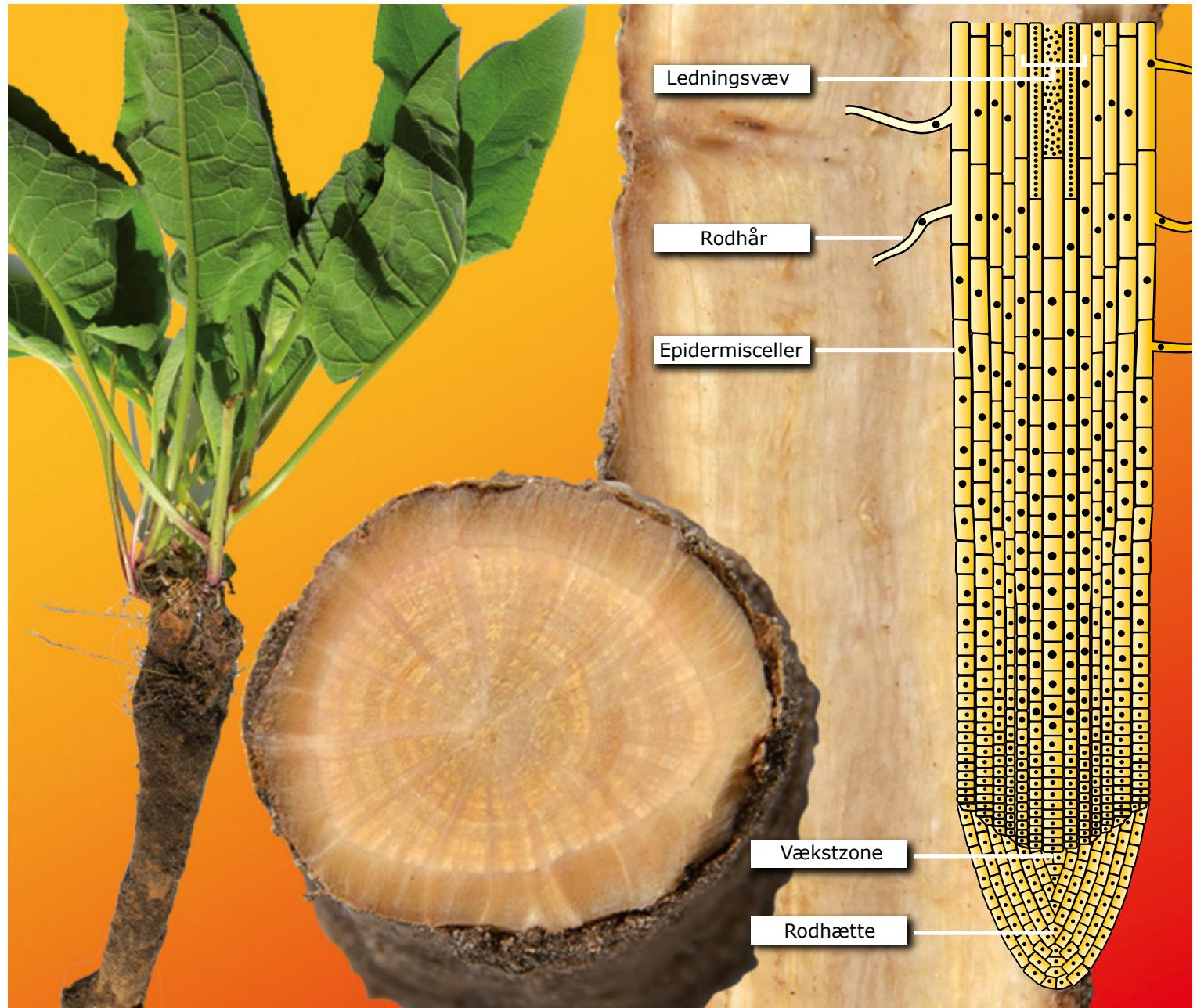
Figur 27.3 Forskellige eksempler på de vigtige nedbrydere i jorden.



Roden overflade er dækket af *overhud* - også kaldet *epidermis*. Rodspidsen er dækket af en beskyttende *rodhætte*, og væksten (via mitosser) foregår i et lille område i rodspidsen. Roden er ydermere forsynet med et stort antal *rodhår*, som sørger for rodens optagelse af vand og næringss-ioner.

Fra disse rodhår bevæger vand og næringss-ionerne sig ind i rodens *ledningsvæv*, hvorfra det så kan transporteres til alle plantens dele. Rodens indre opbygning er vist på figur 28.19, og optagelsen er gennemgået i kapitel 28.4.

Figur 28.19 Opbygningen af en rod. Til venstre ses roden udefra, mens den i midten er skæret på tværs. Her ses ledningsstrenge og vækstlag ("årringe"). Til højre et nærbillede af roden skæret over på langs samt en illustration af cellerne, hvor også de mikroskopiske rodhår ses. Yderst på rodspidses ses rodhætten.
FOTO: C. B. Lytzen - yubio.





29.3 Vandløbet

I dette delkapitel ser vi nærmere på vandløb med fokus på vandløb i Danmark.

29.3.1 Generelt

Alle vandløb leder overskudsnedbør fra et bestemt opland ud til fx havet, en sø eller måske et andet vandløb. Alle vandløb begynder ved

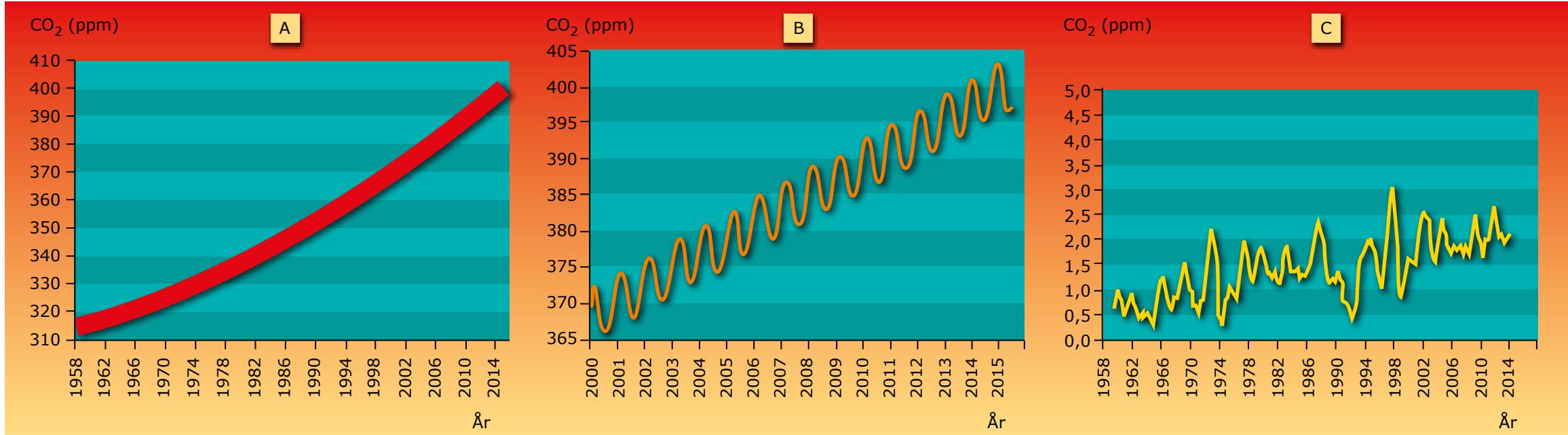
en eller flere kilder, hvor vand fra undergrunden trænger op til overfladen. Den del, der ikke fordamper, udgør herefter vandløbets start. På vej mod sit udløb vælger vandet fra kilden altid den letteste vej i landskabet. Efter kilden bliver vandløbet til en bæk, der igen bliver til en å. Der er ikke egentlige, klare definerede grænser mel-

lem disse betegnelser, og begreberne bruges da også mere eller mindre i flæng forskellige steder i Danmark.

De allerstørste vandløb kaldes floder, men igen savnes en præcis definition. I udlandet kaldes mange vandløb for floder, men hvis de havde ligget i Danmark, ville de være betegnet en å.



Figur 29.19 Forskellige dele af det natrulige vandløb. Til venstre tæt på kilden, i midten bækken (lille å), og til højre den nedre å (floden). FOTO: C. B. Lytzen - yubio.



Figur 30.46 A: Atmosfærrens indhold af CO₂ siden 1958. Det ses, at indholdet stiger fra år til år. B: Atmosfærrens indhold af CO₂ siden 2000. Her har vi zoomet tættere på grafen, og det ses, at der er en årlig variation i CO₂-indholdet svarende til sommer/vinter på den nordlige halvkugle. Tendensen er dog fortsat klart stigende. C: Her ses den årlige stigning i CO₂-indhold i atmosfæren. Som man kan se, stiger atmosfærrens indhold med ca. 2 ppm pr år i gennemsnit, men med en svagt stigende tendens. Omtegnet efter Klimadebat.dk.

ppm (parts per million = milliontedele). I de seneste par århundreder siden den industrielle revolution har der imidlertid ikke været ligevægt. Mennesket har gradvist øget forbruget af fossile brændstoffer i form af kul, olie og naturgas, og ved forbrænding af disse i husene, industrien og

trafikken friges ekstra mængder af kuldioxid. Denne kuldioxid har været bundet i jorden/havet i tusindvis af år som fx olie, men nu slippes den pludselig fri igen og forstyrrer balancen.

Siden 1958 har man målt atmosfærrens indhold af kuldioxid meget præcist, og på figur

30.46 ses resultaterne. Målingerne er foretaget på et af de mest isolerede steder på Jorden - nemlig ude midt i Stillehavet på Hawaii. Det ville være misvisende at måle inde midt i en storby, hvor kuldioxidmængden er meget stor pga. trafik, industri m.m.