

## Energi, katalys och biosyntes (Alberts kap. 3)

### Introduktion

En cell eller en organism måste syntetisera beståndsdelar, hålla koll på vilka signaler som kommer utifrån, och reparera skador som uppkommit. För allt detta krävs att det tillförs energi. Den energi som utnyttjas av organismer kommer huvudsakligen från fotosyntes (ljusenergi - socker) eller från ämnen som fotosyntetiserarna tillverkat.

**Fotosyntes:**  $\text{Ljusenergi} + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{socker} + \text{syre} + \text{värmeenergi}$

Högre organismer har alltid

**aerob respiration:**  $\text{organiskt ämne, t.ex. socker} + \text{syre} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{värmeenergi}$

Detta är mycket förenklade formler, som inte talar om hur detta går till utan bara ger vad som förbrukas och vad som bildas. Många energirika föreningar, t.ex. socker, innehåller för mycket energi för att kunna hanteras i ett enda svep. Detta skulle då lätt leda till stora energiförluster och hög värmeproduktion. När cellen utvinner energi så flyttas energi från en förening till en annan, energibärare - i flera reaktioner där en mindre mängd energi flyttas i varje steg, och detta underlättar ett högre utbyte.

### Termodynamik

Termodynamik behandlar bl.a. energiomvandlingar, och kan användas för att beräkna t.ex. hur mycket energi en reaktion kan ge, åt vilket håll reaktionen går, och vid vilka koncentrationsförhållande reaktionen har gått till jämvikt. Detta område är därför viktigt även för att förstå biologiska energiomvandlande processer, och säger oss inom vilka ramar cellen kan arbeta. Termodynamiken har två huvudsatser som är viktiga för oss.

#### Första huvudsatsen:

**Energi är oförstörbar, men kan omvandlas mellan olika former**

Vad energiavsnittet handlar om är just de *energiomvandlingar* som cellen använder sig av för att på ett praktiskt sätt kunna förse olika processer i cellen med energi i lättanvänd form och i lagom doser.

#### Andra huvudsatsen:

**Universums (och varje isolerat systems) oordning (entropi) ökar**

Liv är ordnat – för att skapa och bibehålla ordningen krävs alltså att oordningen ökar i de "döda" delarna av universum. Det krävs energisättning för att upprätthålla liv - denna energi omvandlas till värme och ökar oordningen i omgivningen.

### Ändringen i fri energi ( $\Delta G$ )

Ändringen i fri energi (G) hos de ämnen som ingår i en reaktion kallas  $\Delta G$  (uttalas delta g). Denna definieras som skillnaden i fri energi mellan produkter och reaktanter. Om  $\Delta G$  är negativt, innebär det att det finns mindre fri energi i produkterna än i utgångsämnen, vilket i sin tur innebär att det frigjorts energi. Denna kan bli till värme, bindas som kemisk energi i någon annan förening, eller användas till någon typ av arbete.  $\Delta G$  säger alltså hur stor mängd energi som maximalt är tillgänglig för arbete. I praktiken kan aldrig all denna energi utnyttjas till arbete, och en betydande del blir värme. Se Alberts

Panel 3-1 för en sammanfattning om  $\Delta G$ .

$\Delta G$ -värdet påverkas av många faktorer, och det blir omöjligt att ta fram  $\Delta G$ -värden för alla tänkbara förhållanden. Därför använder man ofta  $\Delta G$ -värdet vid standardtillståndet, vilket innebär att alla i reaktionen ingående ämnen är vid koncentrationen 1 M, trycket är 1 atm, och temperaturen 25 °C. Detta specialfall av  $\Delta G$  betecknas med  $\Delta G^\circ$  (uttalas delta g noll). Om det ingår vätejoner i reaktionen, så blir även deras koncentration 1 M vid standardtillståndet. Detta innebär att pH = 0, vilket ju är kraftigt surt, och oftast inte är så relevant för en biolog. Därför använder man i biologi och biokemi ofta ett specialfall av  $\Delta G^\circ$ , där enda skillnaden är att pH = 7, övriga förhållanden är som vid standardtillståndet. Detta kallas då  $\Delta G^{\circ'}$  (uttalas delta g noll prim). Observera att Alberts och medförfattare använder beteckningen  $\Delta G^\circ$  men egentligen menar  $\Delta G^{\circ'}$ . Detta stämmer alltså inte med annan litteratur. Använd därför de allmänt vedertagna beteckningar som beskrivs ovan.

Det finns ett samband mellan  $\Delta G^\circ$  och koncentrationsförhållandena av ämnena vid jämvikt (som kan beskrivas med jämviktskonstanten K) som Alberts beskriver med formeln

$$\Delta G^\circ = -1,42 K$$

Ett mer generellt sätt (än bokens, Panel 3-1) att skriva sambandet mellan  $\Delta G^\circ$  och  $K_{eq}$  är:

$$\Delta G^\circ = -R T \ln K_{eq}, \text{ där}$$

R = allmänna gaskonstanten (8,314 J K<sup>-1</sup> mol<sup>-1</sup> eller 1,987 cal K<sup>-1</sup> mol<sup>-1</sup>)

T = temperaturen i K

$K_{eq}$  (eller K som den kallas i boken) är jämviktskonstanten för reaktionen

Alberts bakar i sin variant av formeln ihop temperaturen i Kelvin, en omräkningsfaktor mellan naturliga logaritmer och tiologaritmer och allmänna gaskonstanten (som för övrigt inte är samma siffra om man räknar med kalorier som Alberts gör eller Joule som är det vanligaste nu för tiden) i en enda siffra, 1,36, som det kan vara svårt att förstå innebörden av.

För reaktionen  $w A + x B \rightarrow y C + z D$  så skrivs jämviktskonstanten :

$$K_{eq} = \frac{[C]^y \cdot [D]^z}{[A]^w \cdot [B]^x}$$

där koncentrationerna som sätts in i formeln är de när reaktionen gått **till jämvikt**. Observera att  $\Delta G^\circ$  **inte** beskriver förhållandena vid jämvikt, utan istället att det finns ett samband mellan  $\Delta G^\circ$  och reaktionens jämviktsläge.

$\Delta G$  påverkas av koncentrationerna av reaktionens substrat och produkt. Förhållandena i cellen är aldrig vid standardtillståndet, och ett  $\Delta G$ -värde vid aktuella koncentrationer är därför relevantare än  $\Delta G^\circ$ .  $\Delta G$  vid en reaktions aktuella koncentrationer kan beräknas om man vet  $\Delta G^\circ$  samt de ingående ämnens koncentrationer, enligt formeln:

$$\Delta G = \Delta G^\circ + R T \ln Q,$$

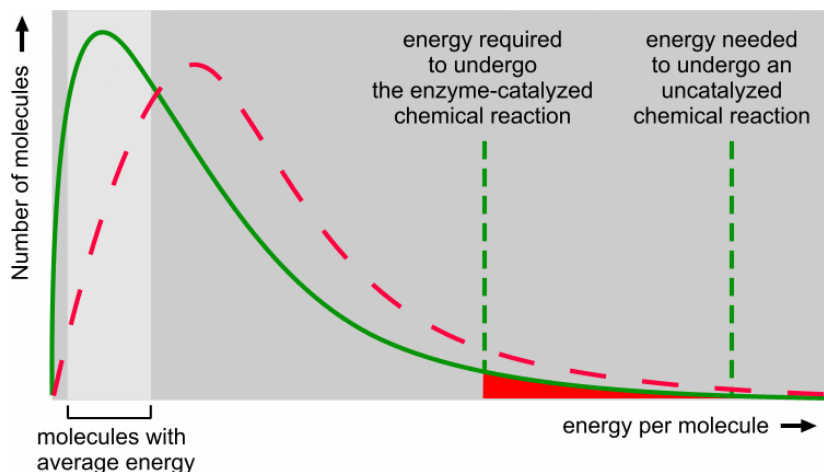
där Q räknas ut som jämviktskonstanten, men med **aktuella koncentrationer** som uppmätts istället för koncentrationer vid jämvikt (som är det som används när  $K_{eq}$  räknas ut). Viktiga reaktioner i cellen hålls i allmänhet från jämviktsläget genom att reaktanter bildas och produkter avlägsnas kontinuerligt genom andra reaktioner. Om en reaktion har gått till jämvikt är  $\Delta G = 0$ .

## Kinetik (reaktionshastighet)

Termodynamiken säger åt vilket håll en reaktion kommer att gå och hur mycket energi som frigörs, men säger ingenting om hastigheten hos den enskilda reaktionen. För att en reaktion ska kunna ske måste de reagerande molekylerna ha tillräckligt hög energi för att övervinna aktiveringsenergin. Om en reaktion har hög aktiveringsenergi så har endast få av molekylerna tillräckligt hög energi för att kunna reagera. Detta ger en låg reaktionshastighet även om reaktionen är energetiskt fördelaktig. Många viktiga reaktioner i cellen har för låg spontan reaktionshastighet för att kunna utnyttjas om inte hastigheten ökas på något sätt.

Problemet med att öka andelen molekyler som kan komma över aktiveringsenergin kan i huvudsak lösas på tre sätt:

- Ökad temperatur gör att fler molekyler får tillräcklig energi för att uppnå aktiveringsenergin
- Katalysator, i celler oftast enzymer → molekylerna får inte högre energi, men aktiveringsenergin sänks, vilket gör att fler molekyler kan reagera
- Genom att koncentrationerna av de ingående ämnena ökas. Detta åstadkommer cellen genom aktiv transport av viktiga ämnen.



**Figur 3-14.** Den gröna kurvan visar fördelningen av molekyler med olika energinivå vid en viss temperatur. Den röda kurvan (som inte finns i boken) visar hur fördelningen blir om temperaturen höjs. Det gör att det blir en större andel av molekylerna som har tillräckligt med energi för att reagera (komma över aktiveringsenergin nivå)

Detta visas i figurerna 3-13 och 3-14 i boken.

En ökning av temperaturen är inte ett bra sätt för en cell, framför allt eftersom det ospecifikt ökar hastigheten för **alla** reaktioner. I cellen används därför huvudsakligen katalys med hjälp av enzymer. Detta ger cellen möjlighet att styra och reglera vilka reaktioner som ska ske och med vilken hastighet, och reglering av både mängd och aktivitet av enzymer är ett av cellens viktigaste sätt att kontrollera cellens aktivitet och tillväxt.

## Redox-reaktioner

Många viktiga reaktioner i energimetabolismen (dock inte alla) är redoxreaktioner. Om ett ämne oxideras måste ett annat samtidigt reduceras, eftersom elektronerna inte flyger runt fritt, utan alltid är i en atom.

**Oxidation** : avgivande av elektroner, eller minskad del av elektronerna vid polär bindning (förlust av väten eller tillskott av syre)

**Reduktion** : upptagande av elektroner, eller ökad del av elektronerna vid polär bindning.

Exempel:

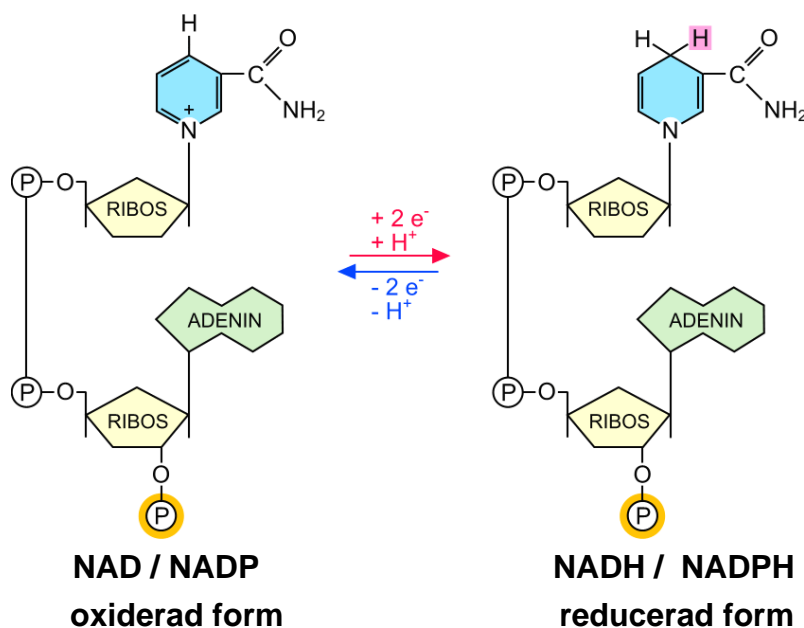
$\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$  är en oxidation, en elektron avges

$\text{CH}_3\text{OH} \rightarrow \text{CH}_4$ , kolet reduceras, en bindning till syre ersätts med en bindning till väte.

Hur oxidation och reduktion fungerar vid polära bindningar visas i figur 3-12.

### Energibärarmolekyler (activated carriers)

Celler använder flera olika molekyler för att distribuera energi i cellen, men några dominerar stort. Detta är praktiskt för cellen genom att den energi som annars skulle vara bunden i många olika ämnen överförs till "standardämnen" som kan användas i många olika reaktioner. Det viktigaste av dessa ämnen är adenosintrifosfat, ATP, som är den viktigaste energibäraren i alla celler som vi känner till. ATP är tillräckligt stabil för att kunna transporteras till olika reaktioner utan att hydrolyseras spontant under tiden, samtidigt som det är lätt att hydrolysera med hjälp av enzym. ATP används oftast genom att den sista fosfatgruppen hydrolyseras bort (fig. 3-32). Den mängd fria energi som detta ger är tillräckligt stor för att driva många reaktioner i cellen. ATP används också ofta för att förse andra organiska ämnen med fosfatgrupper (fig. 3-33). Några reaktioner som kräver mer energi än vad som frigörs vid  $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP}$ , kan använda sig av att två fosfatgrupper spjälkas av från ATP, varvid adenosinmonofosfat (AMP) bildas (fig. 3-41). Detta frigör ungefär dubbelt så mycket energi som om bara en fosfatgrupp spjälkas av.



**Figur 3-35** (omritad). I boken står att en hydridjon tas upp/lämnas. Det är bättre att se det som 2 elektroner och en proton. Detta sker i den översta (blå) gruppen av molekylen. Den fosfatgrupp som finns hos NADP och saknas hos NAD är markerad med gulorange färg.

Andra viktiga energibärare är ett par ämnen som också fungerar som redoxbärare, dvs att den kan ta emot eller lämna ifrån sig elektroner, nämligen nikotinamidadenindinukleotid (NAD) och dess fosforylerade form NADP. Den reducerade formen NADH/NADPH har mer energi än ATP, och energin i NADH kan användas för att driva syntesen av flera ATP, vilket visas i kapitel 14, som handlar om elektrontransportkedjan. NAD och NADP är mycket lika, och skillnaden är endast en fosfatgrupp som sitter långt ifrån den del som reduceras/oxideras (se figuren). Denna påverkar inte redoxreaktionen, men gör däremot att NAD och NADP får lite olika form, och därför inte passar i samma enzym. NAD används huvudsakligen i energimetabolism, och NADP vid syntes av ämnen.

Energibärandemolekylerna finns inte i höga koncentrationer. Det kan alltså inte läggas upp något större lager av ATP eller NADH. Cellen reglerar detta genom att se till att konsumtion och produktion av dessa molekyler är balanserade. Om ATP-förbrukningen ökar så ökas också ATP-produktionen. Långtidslagring av energi sker som de ämnen som man får ATP och NADH från, t.ex. socker eller fetter.

I Madigan (mikrobiologiboken) finns det också några sidor om detta, avsnitten 5.6-5.8 (sid.112-117). Huvuddelen av det som behandlas om redoxreaktioner i avsnitt 5.6 motsvaras dock av vad Alberts tar upp i kapitel 14 om detta ämne.

Fred Sörensson 2006