

F Y S I O L O G I

KOMPENDIUM
BIOLOGI
THORKILD STEENBERG



Træbuk på bølget bunke

BIND I

Indhold

<i>Indledning</i>	<i>side 1</i>
<i>I Celler og celleegenskaber</i>	<i>side 3</i>
<i>Organeller</i>	<i>side 4</i>
<i>Osmose</i>	<i>side 11</i>
<i>Enzymer og katalysatorer</i>	<i>side 13</i>
<i>II Energiomsætning og stofomsætning</i>	
<i>Stofskiftetyper</i>	<i>side 18</i>
<i>Respiration</i>	<i>side 22</i>
<i>ATP</i>	<i>side 23</i>
<i>Stofskiftemåling</i>	<i>side 24</i>
<i>Ligevægtstofskifte</i>	<i>side 24</i>
<i>Temperaturregulering</i>	<i>side 25</i>
<i>III Ernæring og kostanbefalinger</i>	<i>side 27</i>
<i>Næringsstoffer</i>	<i>side 28</i>
<i>Anbefalinger</i>	
<i>Energifordeling</i>	<i>side 30</i>
<i>Fedtsyrefordeling</i>	<i>side 30</i>
<i>Kostpyramider</i>	<i>side 31, 32</i>
<i>Eksempler på kulhydratforbrug</i>	<i>side 33</i>
<i>Litteratur</i>	<i>side 37</i>
<i>Stikordsregister</i>	<i>side 39</i>

“.. stille Helhedspræget, som den mest karakteristiske Egenskab ved de levende Organismer i Forgrunden, at betragte de enkelte Bygningstræk og de enkelte Funktioner ikke som isolerede Fænomener, men som Dele af en Helhed, at prøve at forstaa dem ud fra den Opfattelse, at de skal tjene til at skabe og opretholde denne Helhed”

P. Boysen Jensen: Plantefysiologi 1943

Indledning

Fysiologi er den del af biologien, som beskriver cellers og organismers livsytringer. Alle levende celler og organismer kan karakteriseres ved at besidde nogle få fælles livsytringer: de skal kunne omsætte energi, producere stof, formere sig og reagere på og/eller tilpasse sig til omgivelserne eller andre celler.

Bind I beskriver grundlæggende cellernes indhold, organellernes funktion, celleprocesser og omsætning i organismen, stofskifte og ernæring, samt respirations-processen og enzym-egenskaber.

Som det fremgår af Boysen Jensen citatet er det overblikket og de store linier, der er det vigtigste; i mindre grad detaljer, selv om de også kan være væsentlige. Celleafsnittet indledes med en historisk oversigt. Fra de første forsøg på cellebeskrivelse til den moderne celleforståelse er der forløbet lidt over 100 år. Forståelsen af membranstruktur og gener og kromosomers rolle i cellernes funktion er dog først afklaret inden for de seneste 50 år.

Bind II uddyber energistofskifte og respirationsprocessen. Stofskifte og stofomsætning uddybes med et afsnit om vækst og proportioner.

I

Celler og celleegenskaber

organeller, deres funktion, osmose og enzymer

“Det er nok et af de særeste fænomener i Naturhistorien, at alle levende væsener, som de træder frem for os i en så forvirrende mangfoldighed, dog opbygges af de forskellige kombinationer og variationer af et eneste element, hvis karakteristiske egenskaber og funktion i den mægtige udviklingslinie fra amøbe til mennesket, fra den kun få tusindedele af en millimeter store småalge til tusindårige træer - næppe har forandret sig”

Ludwig von Bertalanffy, Theoretische Biologie 1932

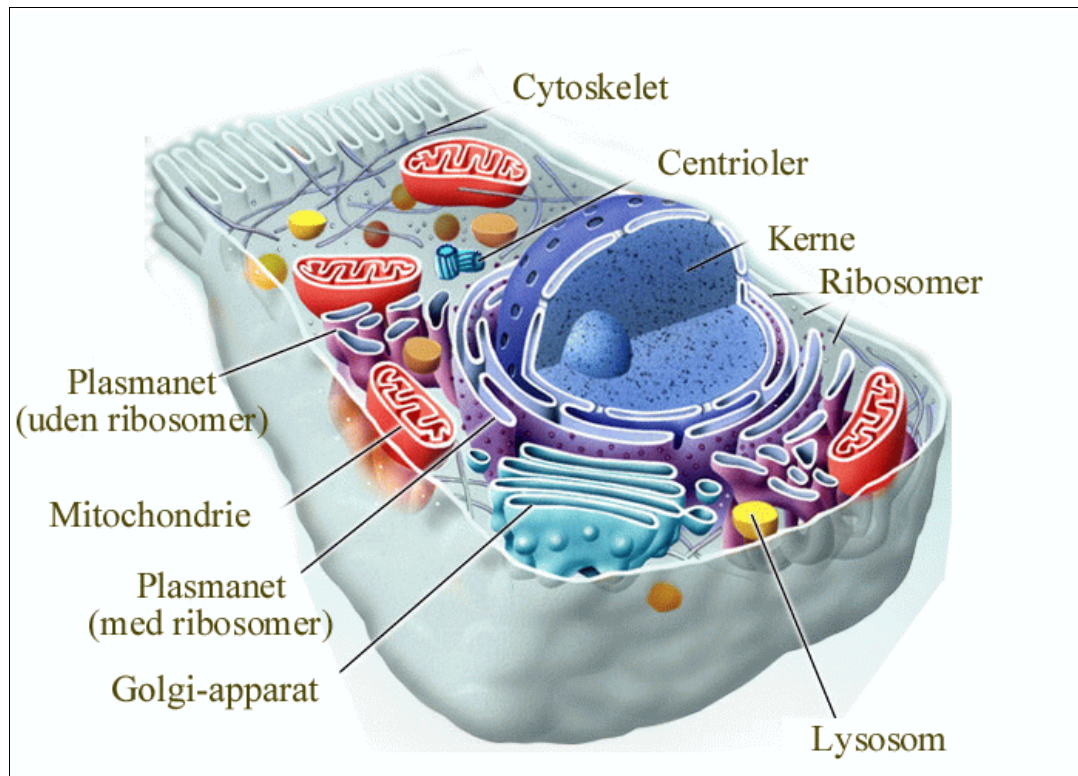
Celler og organeller

Historisk oversigt

1830	Theodor Schwann og Mathias Jacob Schleiden postulerer, at alle organismer fra den mindste encellede til det højest organiserede pattedyr er sammensat af celler . De grundlægger den nye videnskab cytologi (cellelære)
1831	Robert Brown beskriver cellekernen
1837	Frantz Julius Ferdinand Meyen og Johann Heinrich Friedrich Link finder grønkorn i planteceller (grønkorn, fotosyntese og stivelsesproduktion i blade sammenkædes af Julius von Sachs i 1860'erne)
1878	Theodor von Boveri beskriver centrioler
1879	Eduard Strasburger beskriver celledeling i dyreceller og Walther Flemming tilsvarende i planteceller
1882	Walther Flemming viser de første illustrationer af kromosomer
1888	Heinrich Wilhelm Gottfried Waldeyer (egentlig: H. W. G. von Waldeyer-Hartz) foreslår navnet kromosom
1898	Camillo Golgi beskriver, hvad der senere kaldes Golgi apparat efter ham
1898	Carl Benda foreslår navnet mitochondrier for de strukturer, som Walther Flemming, Rudolf Albert von Kölliker og Richard Altmann hver for sig har beskrevet fra 1860'erne og frem.
1899	Claude Garniér beskriver, hvad der senere bliver kaldt endoplasmatisk retikulum (Garniér foreslår navnet ergastoplasma for det, han iagttager)
1953	James Watson og Francis Crick opstiller DNA modellen
1966	Peter D. Mitchell fremsætter den kemiosmotiske model for mitochondriernes ATP produktion
1972	Seymour J. Singer og G. L. Nicholson foreslår væskemosaik-modellen for cellemembranens struktur. Karl Wilhelm von Nägeli foreslog allerede i 1855, at cellernes ydre begrænsning måtte være en semipermeabel membran; James Danielli og Hugh Dawson foreslog en trelaget membranstruktur i 1935 (sandwich-modellen) og Robertson postulerede i 1960, at alle membraner var af samme type: enhedsmembranen

Dyrecellen

En typisk dyrecelle (dvs ikke muskelceller og nerveceller, som er stærkt afvigende i form og funktion) ser ud som på figur 6.



Figur 6 Dyrecelle; skematisk tredimensionel diagram med de vigtigste organeller markeret
(<http://www.eccentrix.com/members/chempics/Cell.html>)

Standarddyreceller ligger i størrelsesintervallet $10\ \mu\text{m}$ - $100\ \mu\text{m}$. De vigtigste organeller - som det fremgår af figur 6 - er *cellekerne*, *cellemembran*, *mitochondrier*, *plasmanet* (*endoplasmatisk retikulum* - med eller uden ribosomer), *ribosomer* og *golgi apparat*.

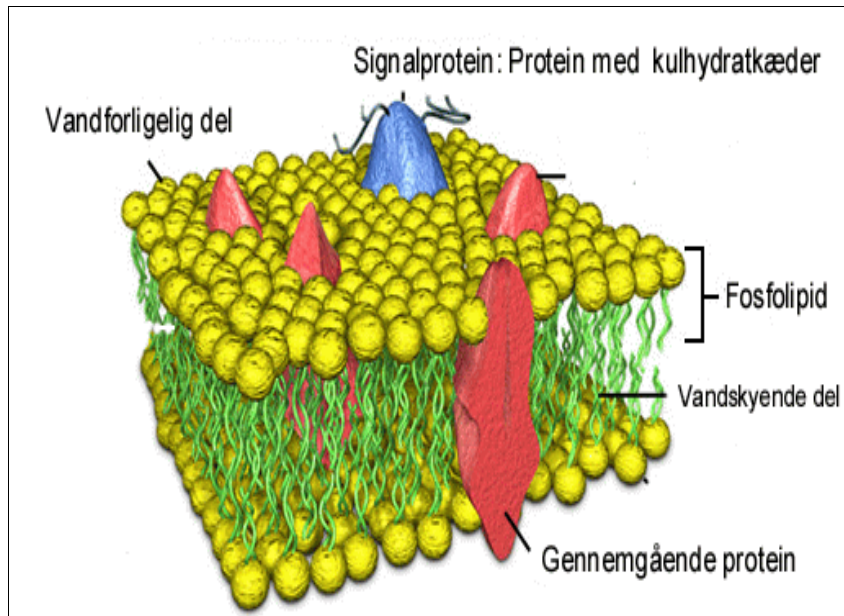
Mitochondrier er sædet for cellens energiproduktion; respirationsprocessen foregår delvis i cytoplasmaet og delvis i mitochondrierne (side 22 og 23).

Plasmanet (endoplasmatisk retikulum) er et netformet system af hule membranplader og rør. På ydersiden er der i aktivt proteinproducerende celler placeret ribosomer.

Ribosomer er det fysiske værktøj til proteinproduktion i cellen; en skabelon til aminosyrerækkefølgen i proteinet (mRNA) aflæses af ribosomet og aminosyrerne sammenkobles i denne rækkefølge ved hjælp af tRNA. Hvis ribosomerne sidder på plasmanettet vil proteiner sideløbende med produktionen sluses ind i i plasmanettes indre til efterbehandling. Mindre aktive celler kan nøjes med proteinproduktion på løse ribosomer; ligeledes proteiner, der ikke kræver efterbehandling.

Cellemembran. 7 nm tykt dobbeltlag af fedtstof (fosfolipider) med indlejrede proteiner (figur 7a).

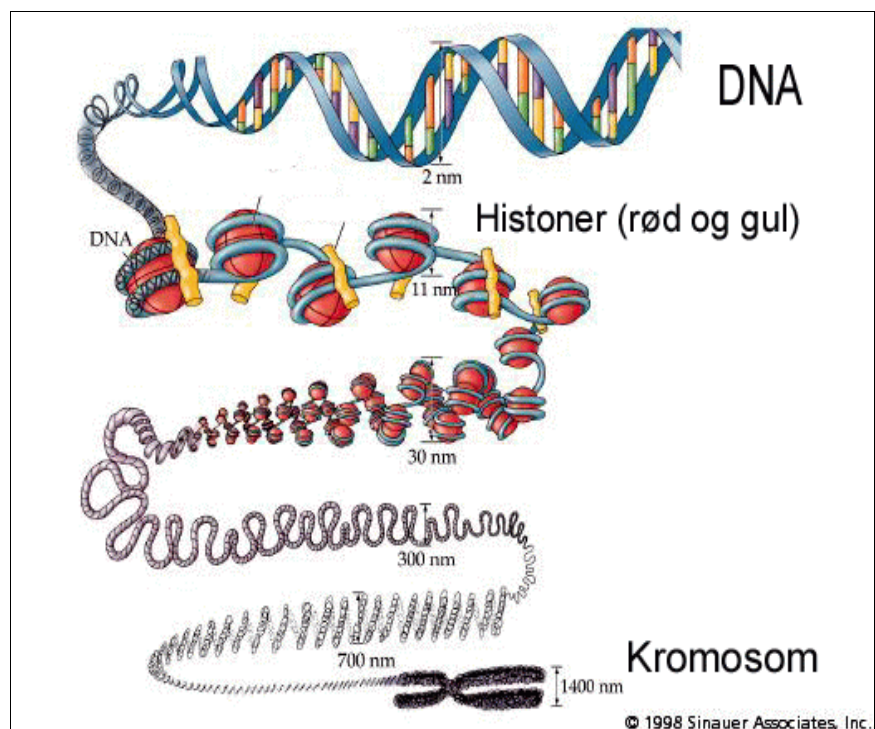
Nogle proteiner strækker sig over hele membranens tykkelse - de fungerer ofte som transportkanaler, hvorigennem cellen aktivt eller passivt transporterer næringsstof og ioner ind i eller ud af cellen. Andre proteiner er kun placeret i den ydre eller den indre membranflade - de er ofte signalmolekyler, fx antigener og hormonmodtagere.



Figur 7a

Væskemosaik membran modellen. To lag fedtmolekyler med indlejrede proteinmolekyler.

Cellekernen er det største organel i dyrecellen og kan efter farvning som regel tydeligt ses i lysmikroskop. Cellekernen rummer arvemateriale i form af kromosomer; kromosomer er DNA molekyler rullet op i tætte spiraler ved hjælp af kerneproteiner (histoner) (figur 7b).



Figur 7b

Kromosomstruktur. DNA molekylet komprimeres ved hjælp af kerneproteiner (histoner)

Cytoplasma er den væske, der omgiver cellens organeller. Heri er opløst alle cellens næringsstoffer (aminosyrer, glucose, fedtsyrer, ioner, etc).

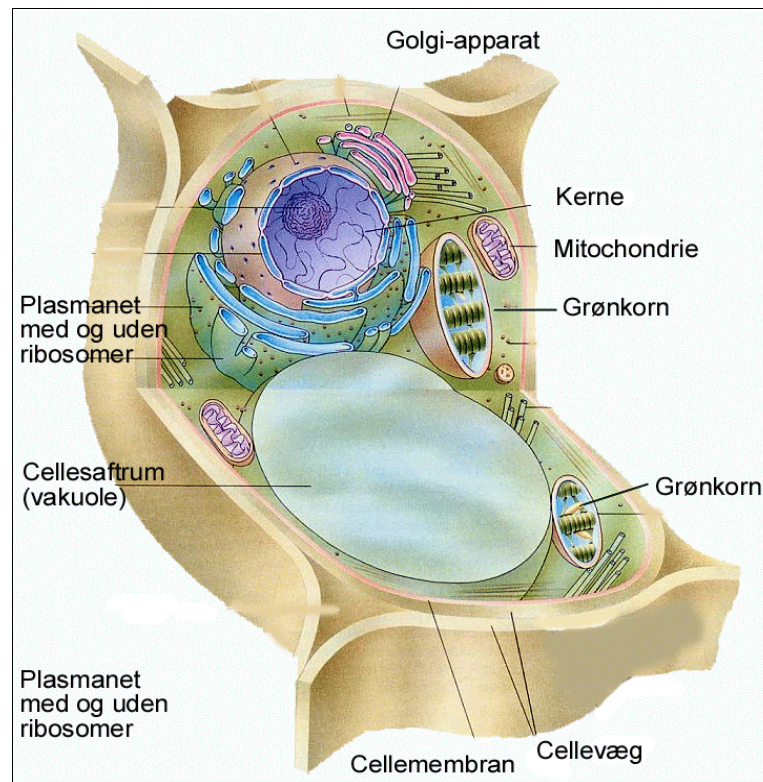
Centrioler (centrosom). Organel der anvendes til styring af celledeling i dyreceller. Centriolerne deler sig til pollegemer hvorimellem tentrådene, der kontrollerer kromosomernes bevægelse og fordeling under celledeling, udspændes. Tentrådene styrer fordelingen af kromosomerne, således at kopier af hvert enkelt kromosom bliver fordelt ligeligt mellem døtrecellerne. For menneskets vedkommende er der 46 kromosomer i hver celle; ved celledeling skal døtrecellerne have hver sin kopi af disse 46 kromosomer.

Golgiapparat. Cellens organel til efterbehandling af proteiner til eksport eller til placering i cellemembranen.

□ □ □

Plantecellen

En typisk plantecelle ser ud som på figur 9.



Figur 9 Plantecelle; skematisk tredimensionel diagram med de vigtigste organeller markeret.

(<http://universe-review.ca>)

Standard planteceller ligger i størrelsesintervallet 20 μm - 100 μm . Cellerne indeholder de samme organeller som dyrecellen (sammenlign figur 6 og figur 9): *cellekerne*, *cellemembran*, *mitochondrier*, *plasmagnet* (endoplasmatisk retikulum - med eller uden ribosomer), *ribosomer*, *golgi apparat*; men herudover er de karakteristiske plantecelleorganeller *grønkorn*, *cellevæg* og *cellesaftum* (vakuole).

Grønkorn. Indeholder klorofyl; grønkornene er sædet for fotosyntesen i planterne, som gør dem autotrofe (side 19).

Cellevæg. Kraftig væg lavet af tætpakkede cellulosemolekyler indlejret i en grundsubstans af pektin eller lignende. Cellevæggen yder modstand mod cellens udvidelse, og forhindrer at plantecellen sprænges på grund af osmose (side 11).

Cellesaftum. Indeholder ofte opløste organiske eller/og uorganiske stoffer.

På grund af cellevæggen bliver planteceller ofte mere firkantede end dyreceller. Planten udnytter væsketrykket inde i cellen (på grund af osmosen) til afstivning - det vil sige, at

planter er i besiddelse af et hydraulisk skelet. Karplanter har yderligere afstivende elementer i form af ledningsstrengene, der desuden også fungerer som transportsystemer i planterne.

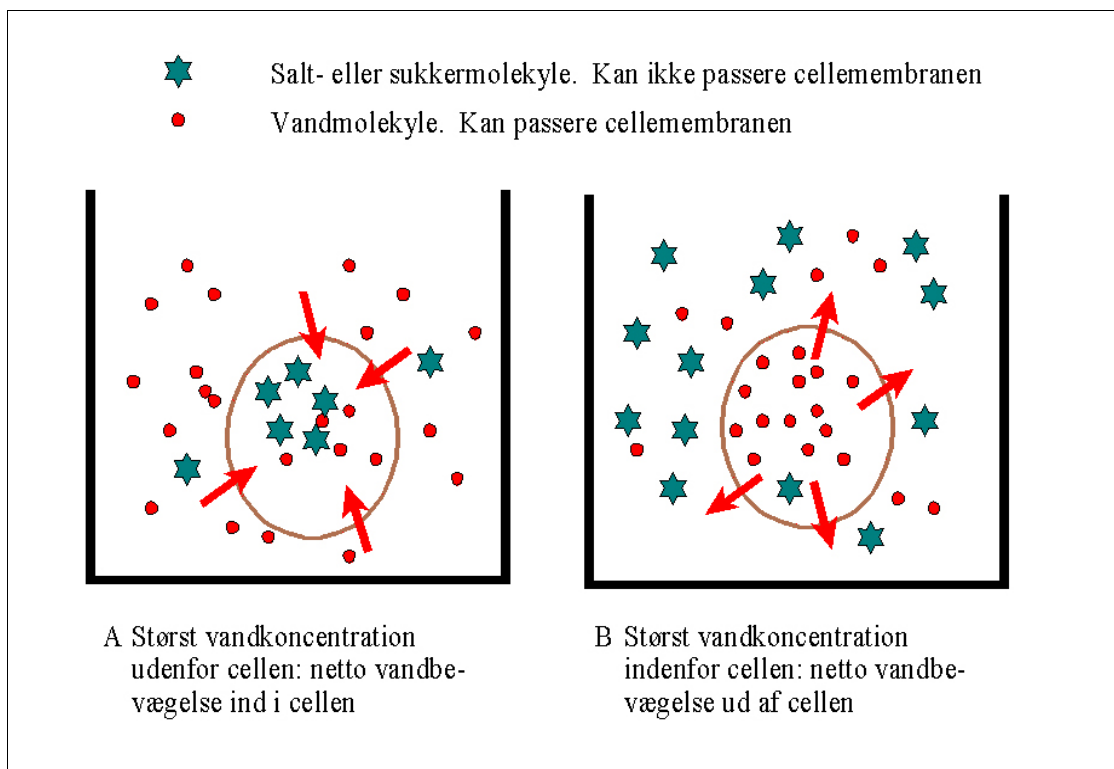
□ □ □

Diffusion og osmose

Så længe temperaturen er over det absolutte nulpunkt ($-273\text{ }^{\circ}\text{C}$) vil molekylerne egenbevægelse (første gang observeret og beskrevet af Robert Brown 1827) bevirke at opløste stoffer fordeles jævnt i opløsningen. Dette fænomen kaldes diffusion (= spredning).

Diffusion kan simpelt demonstreres ved forsigtigt at placere en dråbe farvestof på overfladen af lidt vand i et lille bægerglas. Efter 15-30 minutters henstand er farvedråben jævnt fordelt i hele glasset.

Diffusionshastighed er omvendt proportional med afstanden. Det betyder at celler og cellevæv, der er afhængig af passiv diffusion af næringsstoffer fra omgivelserne eller blodkar skal være tilstrækkeligt små og tæt på kilden til at sikre en rimelig diffusionshastighed. Når cellen bliver for stor i forhold til sin overflade, bliver diffusionshastigheden for lille til at dække cellens behov, og den må dele sig. Alle celler i kroppens væv forsynes med næringsstoffer og ilt ved diffusion fra blodkar (kapillærer) til vævsvæsken uden om cellen.



Figur 11

En cellemembran er uigennemtrængelig for større molekyler end vand. Hvis der er forskel mellem den indre og ydre vand- eller stofkoncentration, vil vandmolekylerne forsøge at udligne koncentrationsforskellen: **Osmose**

Små molekyler diffunderer også igennem cellemembranen; men på grund af membranens struktur (det dobbelte fedtlag - figur 7) spærrer membranen for selv små ladede molekyler (ioner) og for større vandopløselige molekyler (amino-syrer, glucose, og lign.).

Membranen er *semipermeabel*.

Vand kan passere over membranen; det er årsag til et biologisk fænomen, der kaldes osmose (figur 11): i cellerne indre - i cytoplasmaet - er opløst en blanding af ioner og næringsstoffer (Na^+ , Cl^- , K^+ , H_2PO_4^- , glucose, aminosyrer, m.m.) i vand. Udenfor cellen er en tilsvarende opløsning; men hvis de to opløsninger ikke indeholder det samme antal opløste partikler (dvs har det samme *osmotiske tryk*) vil vandmolekylerne på grund af koncentrationsforskellen diffundere fra det sted, der har den højeste vandkoncentration til det sted, der har den laveste vandkoncentration.

Placeres et rødt blodlegeme i rent vand, vil vandet diffundere ind i cellen, som udvides indtil den sprænges (figur 11A). Placeres cellen i en stærk saltopløsning, vil cellen skrumpe på grund af vandbevægelsen ud af cellen (figur 11B).

Menneskeceller er indrettet til at omgives af en væske med et indhold af opløst stof svarende til 0,9% NaCl opløsning (308 mOsm)

□ □ □

Katalysatorer

Reaktionsskemaet



viser den kemiske reaktion, der leverer energi til alle stofskifteprocesser i cellerne i kroppen. Kemisk er der tale om en forbrændingsproces hvori atmosfærisk ilt reagerer med glucose, og processen udvikler energi. Foregår forbrændingsprocessen i et reaktionskammer (reagensglas eller lign) - uden for cellen, frigøres al den kemiske energi i glucosemolekylet som varme.

I cellen derimod foregår reaktionen trinvis, således at cellen, dels kan styre forbrændingen, dels sættes i stand til at udnytte energien fra delreaktionerne.

En del af den kemiske energi, der er bundet i glucosemolekylet, frigøres stadig som varmeenergi, medens resten overføres til en energiform (**ATP** - se side 23), som cellen kan anvende i sit stofskifte.

En kemisk reaktion er ensbetydende med at molekyler med en passende høj bevægelsesenergi (dvs temperatur) støder sammen. Hvis sammenstødsenergien er stor nok, sker der en reaktion: bindinger brydes og nye bindinger etableres. Hvis bevægelsesenergien i molekylerne ikke er høj nok sker der ingenting.

- | | |
|-----------------|---|
| <i>Forsøg 1</i> | <i>Læg et stykke sukker på bordet og afvent hvad der sker! - formentlig ingenting!</i> |
| <i>Forsøg 2</i> | <i>Læg sukkerstykket i en digel og varm det op med en bunsenbrænder - hvis temperaturen bliver høj nok bryder sukkerstykket i brand.</i> |
| <i>Forsøg 3</i> | <i>Læg sukkerstykket i en digel som før, men kom også lidt cigaretaske i den. Varm op med en bunsenbrænder. Sukkerstykket vil bryde i brand ved en meget lavere temperatur end før.</i> |

I tredje forsøg er der anvendt en katalysator.

En katalysator er et stof, som får en kemisk reaktion til at foregå ved en lavere temperatur end den ville foregå af sig selv. Katalysatoren bliver ikke selv forbrugt i reaktionen.

Cellen anvender katalysatorer for at styre forbrændingen og for at få den til at foregå ved så lav en temperatur som fx 37 °C.

Enzymer

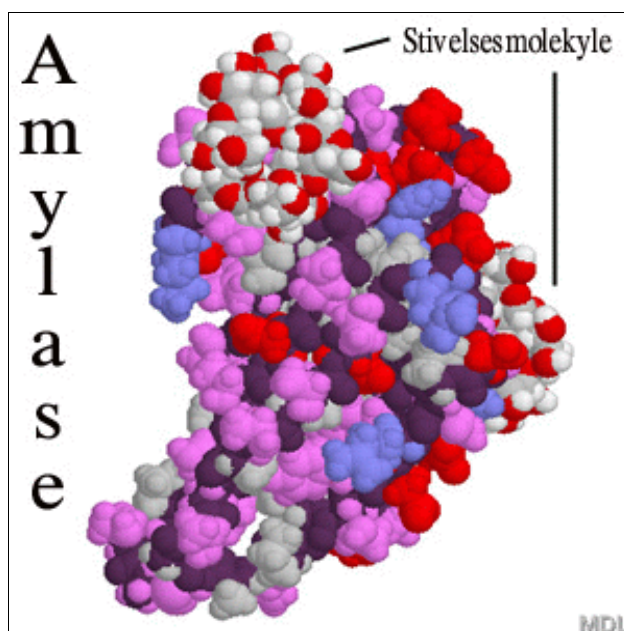
Et enzym er en biologisk katalysator. Enzymer er proteiner, sammensat af en kæde af aminosyrer: aminosyrerækkefølgen udgør det man kalder enzymets *primære struktur*, og rækkefølgen af aminosyrer er bestemt af et gen i cellen (dvs af rækkefølgen af nukleotider i DNA molekylet).

Aminosyre-kæden rulles op i spiral (= α -helix) eller foldes fladt (= β -blad). Dette kaldes proteinets *sekundære struktur*. Denne struktur stabiliseres af brintbindinger mellem aminosyrer, af hydrofobe bindinger mellem uladede aminosyrer, etc.

Endeligt foldes spiral og/eller foldeblad i en *tredimensional (tertiær) struktur*, der stabiliseres af svovlbroer mellem bestemte aminosyrer.

Den tredimensionale struktur betyder, at enzymet har et bestemt område på overfladen, hvor den kemiske reaktion finder sted (se figur 14).

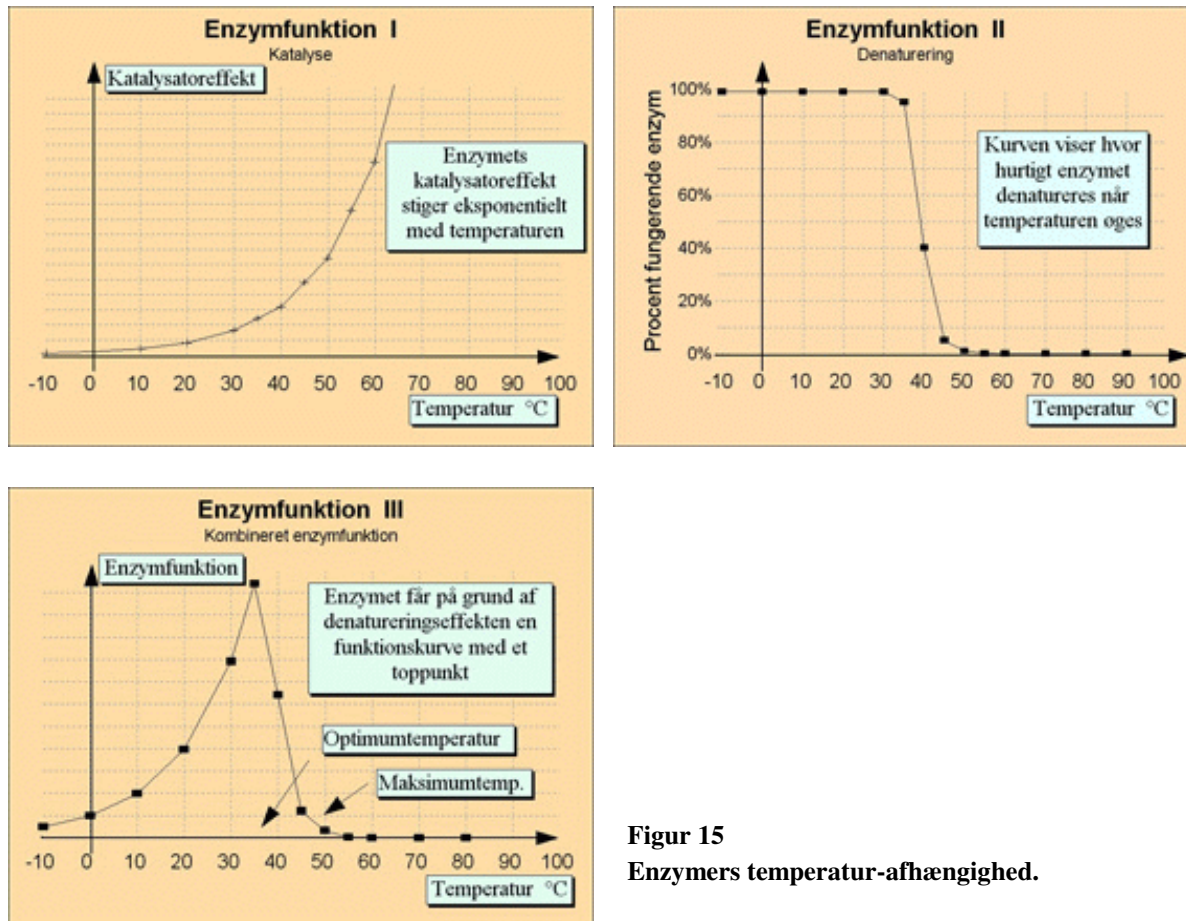
Da den tredimensionale struktur er forskellig fra enzym til enzym kan enzymet kun indgå i een reaktion med eet enkelt stof: enzymet er specifikt



Figur 14 Model af stivelsesspaltende enzym. Enzymet passer ind i vindingerne på det spiralformede stivelsesmolekyle og spalter det til maltose.

(fra Molecule of the Month internetside)

Enzymers temperaturafhængighed

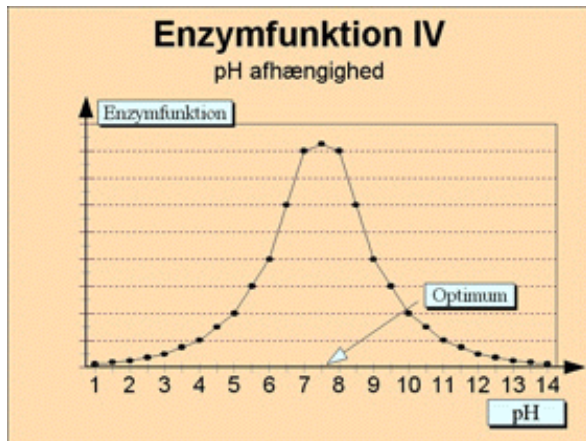


Figur 15
Enzymers temperatur-afhængighed.

Enzymets katalyserende egenskaber vises i diagram I; som alle kemiske processer stiger effekten eksponentielt med temperaturen; men da enzymet er et protein, vil en stigning i temperaturen også få molekylerne internt i enzymet til at bevæge sig hurtigere. Over en vis temperatur er denne egenbevægelse stor nok til at enzymets tredimensionale struktur ødelægges - enzymet denatureres og katalyseeffekten forsvinder (diagram II). Når denatureringen lægges oven i den katalytiske effekt fås den samlede enzymfunktion. Op til en vis temperatur (optimumtemperaturen) forøges enzymfunktionen som funktion af temperaturen (for de fleste enzymer kan man regne med en fordobling af hastigheden for hver 10 °C temperaturen øges). Stiger temperaturen yderligere denatureres enzymet hurtigere og hurtigere indtil der ved en temperatur på ca 60 °C stort set ikke er enzymfunktion tilbage (dette er maksimaltemperaturen). Ved temperaturer herover virker enzymet ikke (diagram III).

Der er tale om en irreversibel denaturering: selv om enzymet afkøles til en lavere temperatur genskabes den ødelagte enzymstruktur ikke og enzymet er permanent virkningsløs

Enzymers pH- afhængighed



Figur 16
Enzymers pH-afhængighed.

Ladningsfordelingen i aminosyrernes sidegrupper og i enzymets aktive område forskydes ved ændringer i pH-værdien. Ved en bestemt pH-værdi er ladningsfordelingen optimal og enzymet har sin maksimale virkning.

Symmetrisk om dette pH optimum virker enzymet stedse ringere jo længere pH-værdien fjernes fra den optimale værdi.

Nogle enzymer har et bredt optimuminterval, medens andre har et snævert pH virkeområde. Desuden er de enkelte enzymeres pH optimum meget forskellige: fx virker mavesækenzymet pepsin bedst ved pH = 2, medens amylasen i figuren ovenfor har et optimum ved pH = 6,5.

I modsætning til temperaturdenatureringen er pH denatureringen reversibel: enzymet genvinder sin funktion hvis pH-værdien igen ændres til den optimale

II

Energiomsætning og stofomsætning

Kapitlet indeholder stofskiftetyper, stofomsætning, respiration, energiforbrug, ligevægtstofskifte, stofskiftemåling og temperaturregulering

Stofskiftetyper

Organismer inddeles i tre fundamentale stofomsætningstyper:

- **autotrofe organismer:** organismer som opbygger organisk stof ved fotosyntese (eller i nogle tilfælde kemosyntese); de kræver foruden vand og kuldioxid kun et passende udbud af næringsioner (minerale) samt solenergi (figur 19):
alle grønne planter med fotosyntese, cyanobakterier med fotosyntese og bakterier med fotosyntese eller kemosyntese.
- **heterotrofe organismer:** organismer som ikke kan opbygge organisk stof fra bunden, men er henvist til at tage udgangspunkt i organisk stof, som andre har fremstillet. De lever af andre organismer; fordøjer dem til simple organiske stoffer, som fx aminosyrer og glucose og opbygger herfra deres egne proteiner, enzymer, kulhydrater, m.m. (figur 20):
dyr, bakterier, snylteplanter uden klorofyl og svampe.
- **mixotrofe organismer:** ofte encellede organismer med en blanding af heterotrofe og autotrofe træk, dvs organismer, der både har fotosyntese og er afhængig af tilførsel af visse organiske stoffer:
øjeflagellater, panserflagellater, m.m. samt kødædende planter og halvsnyltere.

Autotrof stofomsætning

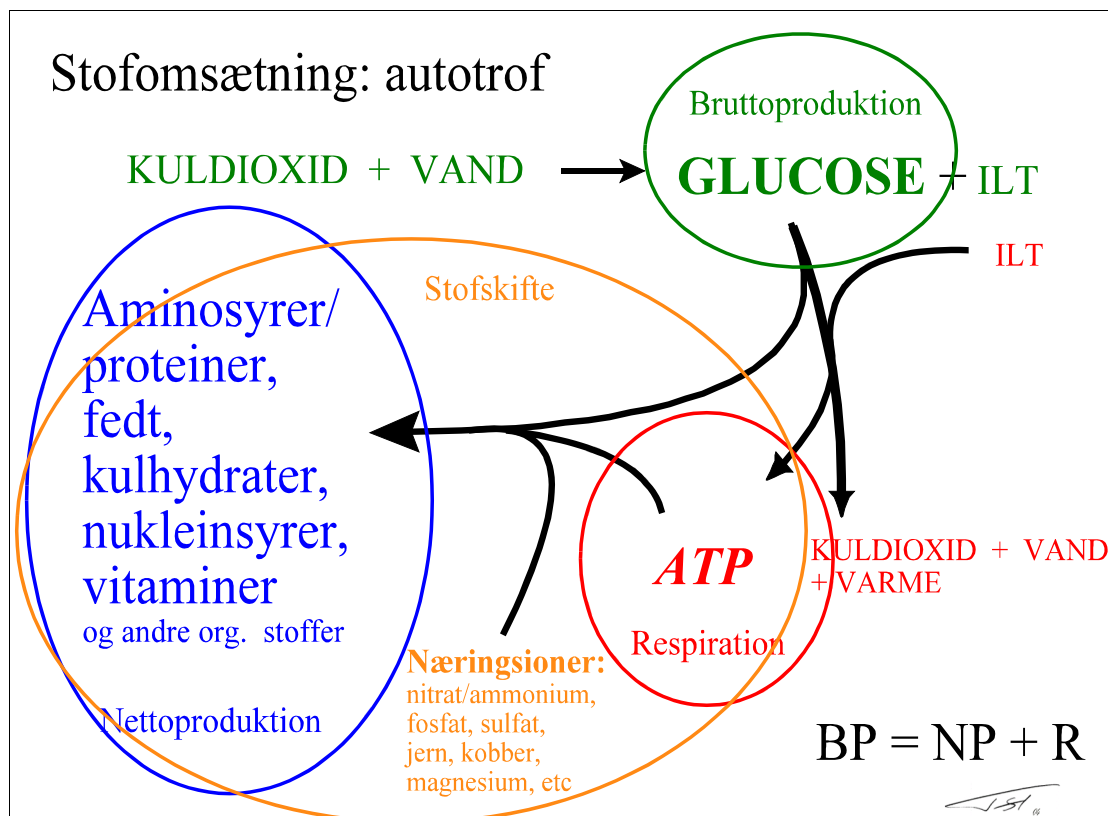
Fotosyntesen producerer glucose ved at cellernes grønkorn anvender solenergien til at spalte vand til brint og ilt. Ilt frigives som affaldsprodukt, medens brinten i en kemisk reaktion med kuldioxid omdannes til kulhydrat i form af glucose (figur 19).

Produktionen af glucose kaldes **bruttoproduktion**.

En del af glucosen forbrændes i cellen for at skaffe energi (ATP, side 23). Denne proces kaldes **respiration**; affaldsprodukter ved respirationen er kuldioxid og vand.

Resten af glucosen indgår som råmateriale i cellens stofopbygning: aminosyrer, protein, fedt, kulhydrat (depotkulhydrat = stivelse og strukturkulhydrat = cellulose, pektin, etc), nukleinsyrer, klorofyl, vitaminer, m.m. Til disse opbygningsprocesser skal der bruges en række uorganiske næringsioner: nitrat/ammoniak, fosfat, sulfat, jern, magnesium, kobber, etc; eksempler:

- 1: til produktion af aminosyrer skal der bruges kvælstof fra nitrat/ammoniak og evt svovl fra sulfat,
- 2: til produktion af nukleotider skal der anvendes kvælstof og fosfat og
- 3: til produktion af klorofyl skal der anvendes kvælstof og magnesium.



Figur19

Stofomsætning i en autotrof organisme

Produktionen af stof kaldes **nettoproduktion**. Stofproduktion og respiration kaldes tilsammen for plantens stofskifte. Planten fremstiller alle sine indholdsstoffer selv - derfor er den selv ernærende = autotrof.

Plantens nettoproduktion er lig bruttoproduktionen minus driftsomkostningerne i planten (respirationen):

$$\mathbf{NP = BP - R}$$

Heterotrof stofomsætning

En heterotrof organisme indtager organisk stof i forarbejdet form fra dyr eller planter (figur 20). Maden indeholder protein, kulhydrat, fedt, nukleinsyrer, vitaminer og mineraler. For at den heterotrofe organisme skal kunne udnytte de organiske stoffer til egen stofopbygning, skal maden fordøjes, dvs nedbrydes til mindre bestanddele: protein til aminosyrer, fedt til fedtsyrer og glycerol, kulhydrater til glucose, nukleinsyrer til nukleotider. Vitaminer og mineraler er små molekyler i forvejen og skal ikke yderligere fordøjes. Fordøjelsen foregår i mave og tarmkanal ved hjælp af fordøjelsesenzymer, som organismen selv producerer (se også side 28).

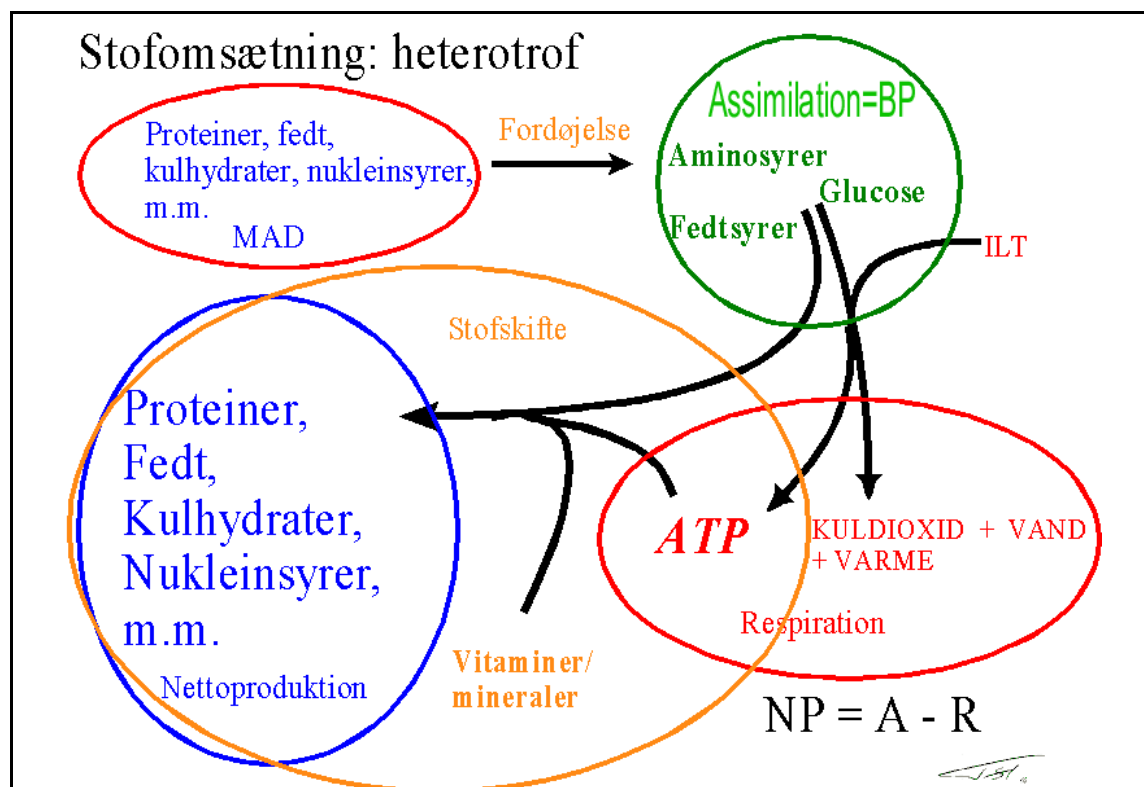
Resultatet af fordøjelsesprocesserne (glucose, aminosyrer, fedtsyrer, m.m.) optages i blodet gennem tarmkapillærerne. Resten - dvs den ikke fordøjelige del af maden - udskilles fra

endetarmen som ekskrementer. Den del af den indtagne føde, der kan fordøjes og derfor kan optages i kroppen kaldes **assimilation** (svarer til bruttoproduktion hos planterne).

Den assimilerede føde er grundlag for stofskifteprocesserne i kroppen. En del af den assimilerede føde (primært glucose og fedtsyrer) forbrændes for at skaffe energi (ATP, side 23) til stofopbygning, bevægelse, m.m. i organismen. Denne processen kaldes **respiration**; affaldsprodukter ved respirationen er kuldioxid og vand.

Nogle dyr kan udnytte spildvarmen ved respirationsprocessen til at opretholde en konstant legemstemperatur. Disse dyr kaldes ensvarme. Kropstemperaturen holdes konstant uanset omgivelsernes temperatur. Det koster ekstra varmeproduktion hvis ydertemperaturen er meget lav, men også ekstra energiproduktion hvis omgivelsestemperaturen er over kropstemperaturen, fordi afkøling af kroppen kræver udskillelse af vand fra svedkirtler, som ved at fordampe fra hudoverfladen afkøler legemet (se side 25).

Resten af de assimilerede næringsstoffer anvendes i stofopbygning: aminosyrerne



Figur 20

Stofomsætning i en heterotrof organisme

sammenkædes atter til protein, glucose deponeres som glycogen (dyrisk stivelse) i muskelceller og leverceller, hvorfra glucose atter kan mobiliseres, hvis organismen ikke indtager føde, fedtsyrer deponeres som fedtdepoter (også beregnet til mobilisering, hvis kroppen ikke indtager føde) og nukleotider bruges som råmateriale til nukleinsyrer (DNA og RNA) i voksende og aktive celler. Processerne kræver energi, som tages fra den ATP, cellen producerer i respirationen og vitaminer og mineraler fra føden fungerer ofte som hjælpestoffer i disse opbygningsprocesser (se side 27).

Produktionen af stof kaldes **nettoproduktion** (= **tilvækst**). Stofproduktion og respiration kaldes tilsammen for organismens stofskifte. Nettoproduktionen er lig med assimilationen

(A eller BP) minus driftsomkostningerne i organismen (respirationen):

$$\mathbf{NP = A - R}$$

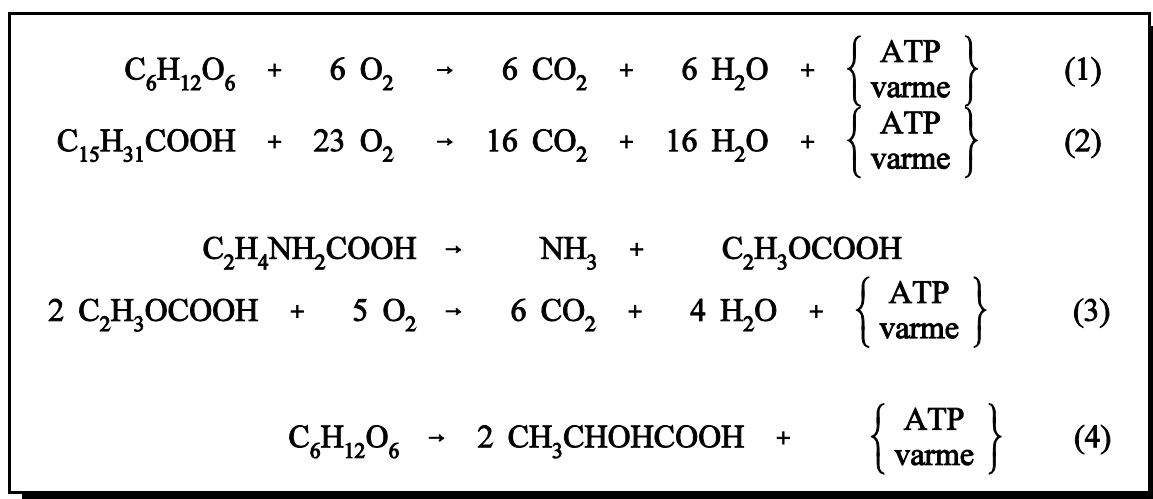
For en organisme i stofskifteliggvægt - hvor indtag er lig med forbrug - bliver tilvæksten altså nul; dvs organismen holder en konstant vægt.

□ □ □

Respiration, ATP

Cellerne kræver ilt for at kunne producere energi effektivt. Ilt transporteres ud til hver celle med blodet. De fineste forgreninger af blodkarrene - kapillærerne - er i tæt kontakt med alle kroppens celler og med den atmosfæriske luft i lungealveolerne. De røde blodlegemers hæmoglobin binder ilt til sig i lungerne og afgiver ilt igen ude i vævene. Ilt skal bruges i forbrændingsprocesser, der - selvom udgangsstofferne kan være forskellige (kulhydrat, fedt eller protein) - har det samme reaktionsforløb og har de samme slutprodukter (figur 22). Den kemiske energi, der ligger bundet i fx et molekyle glucose eller fedtsyre, frigives igennem en trinvis, kontrolleret (dvs. enzymstyret) nedbrydning af molekylerne til vand og kuldioxid.

Energiproduktionen i cellen kaldes **RESPIRATION**.



Figur 22. *Energileverende processer: 1, 2 og 3 er eksempler på forbrændingsprocesser og 4 mælkesyregæring.*

Både kulhydrat, fedt og protein kan være udgangsstof i en respirationsproces, men slutprodukterne er de samme - kuldioxid og vand og energi. Ca 50 % af den frigjorte energi bindes i ATP, resten af energien bliver til varme. Skemaet viser de kemiske reaktionsskemaer ved omsætning af:

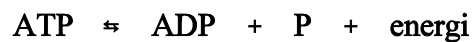
- (1) glucose (aerobt) → **36 ATP, totalenergi = 2870 kJ/mol,**
- (2) en fedtsyre (palmitinsyre) → **129 ATP, totalenergi = 9823 kJ/mol,**
- (3) en aminosyre (alanin) → **9 ATP** (netto pr mol: 12 ATP minus 3 ATP til at fjerne NH_3), **totalenergi = ca 1400 kJ/mol** og
- (4) glucose (anaerobt) → **2 ATP, totalenergi = 198 kJ/mol.**

Bemærk at det kun er kulstofdelen af aminosyrerne, der forbrændes. Aminodelen spaltes fra og omdannes til urinstof. Urinstoffet udskilles dernæst gennem nyrerne.

Det er kun glucose (og aminosyrer), der kan omsættes ved en forgæring (anaerobt, dvs. uden ilt.)

Respirationsprocessen omfatter tre delprocesser, hvoraf den første foregår i cytoplasmaet medens de to sidste finder sted inde i mitochondrierne (figur ?). Ilt bruges først i den sidste delproces, og det er hertil energiproduktionen er koblet; energien overføres til en anden kemisk forbindelse - den kaldes **ATP**, der fungerer som energiformidler i cellen.

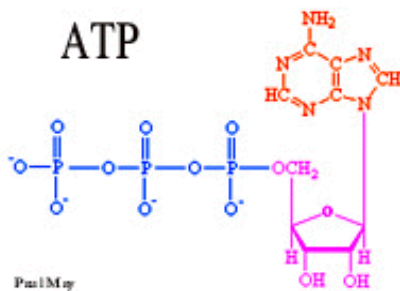
Hvis muskelceller ikke kan få tilstrækkeligt ilt til en respiration, kan cellerne kortslutte de to sidste delprocesser ved at lade den første delproces ende med mælkesyre. Herved produceres der 2 ATP, altså en betragtelig mindre energimængde end en fuldstændig respiration (se figur 22). Det er kun muskelceller, der råder over denne alternative energiproduktion.



Figur 23a. Cellens energiformidler er den kemiske forbindelse ATP (adenosintrifosfat).

Energi kan oplagres ved at bruge energien til at koble **P** (fosfat) og **ADP** (adenosindifosfat) sammen til **ATP**. Der skal bruges 32-50 kJ pr mol ATP. Energien frigøres igen, ved at lade processen gå den modsatte vej. Energibevarelsen er ca 70%.

Alle de energikrævende stofskifteprocesser, der foregår i kroppens celler, forbruger ATP. Ved at spalte ATP til ADP og frit fosfat (P) kan stofskifteenzymene overføre energien til nyt stof (figur ?), eller energien kan udnyttes til bevægelse i muskelceller. Ingen energiomsætninger i celler er 100 % effektive, derfor vil der altid være knyttet et varmetab til stofskifteprocesserne.



Figur 23b. ATP - cellens energilager.
(efter Paul May: Molecule of the month internetside)

ATP består af et molekyle *adenin* (orange), et molekyle *ribose* (violet) - disse to danner tilsammen Adenosin. Hertil er knyttet en kæde af tre *fosfatmolekyler* (blå).

Det er ved sammenkobling og adskillelse af fosfatmolekylerne at energien henholdsvis deponeres og frigives jvf. figur 23a).

Måling af stofskifte

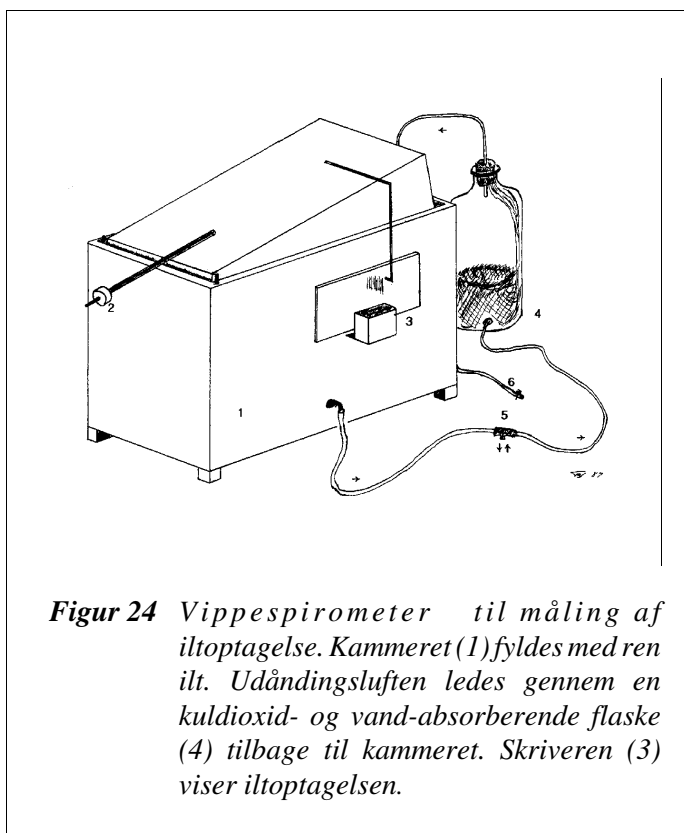
Der skal bruges ilt til forbrændingsprocesserne i kroppen. Iltforbruget vil derfor være proportionalt med energiproduktionen i kroppen: forudsat en normalt sammensat kost, vil 1 liter ilt svare til en energiproduktion på 20,3 kJ.

Trækker man vejret tilkoblet et lukket, iltfyldt system (figur 24), hvor udåndingsluftens indhold af kuldioxid og vand fjernes, kan man beregne iltoptagelsen pr tidsenhed ved at måle systemets rumfangsændring.

Når iltoptagelsen pr tidsenhed er kendt, kan man bestemme stofskiftets størrelse.

Ovenstående metode, som kaldes indirekte calorimetri, giver kun en tilnærmet værdi

for stofskiftet. Vil man have en eksakt bestemmelse af stofskiftets størrelse, er man henvist til at lukke personen inde i et stort calorimeter, hvorved man direkte kan måle den udviklede varmeenergi (direkte calorimetri).



Figur 24 Vippespirometer til måling af iltoptagelse. Kammeret (1) fyldes med ren ilt. Udåndingsluften ledes gennem en kuldioxid- og vand-absorberende flaske (4) tilbage til kammeret. Skrивeren (3) viser iltoptagelsen.

Standardstofskifte - ligevægtstofskifte

Måler man stofskiftet hos en person i hvile - efter 12 timers faste, og ved en omgivelsestemperatur på 25 °C, får man en minimumstofskifte-værdi for den enkelte person (NB! i vågen tilstand - under søvn er stofskiftet lavere). Dette minimumstofskifte kaldes **STANDARDSTOFKIFTE** (eller basalstofskifte), og det er i gennemsnit $100 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ døgn}^{-1}$.

Til praktisk brug ved kostvurderinger og lign. har man indført begrebet **LIGEVÆGTSTOFKIFTE** defineret som standardstofskifte-gennemsnittet ganget med 1,5.

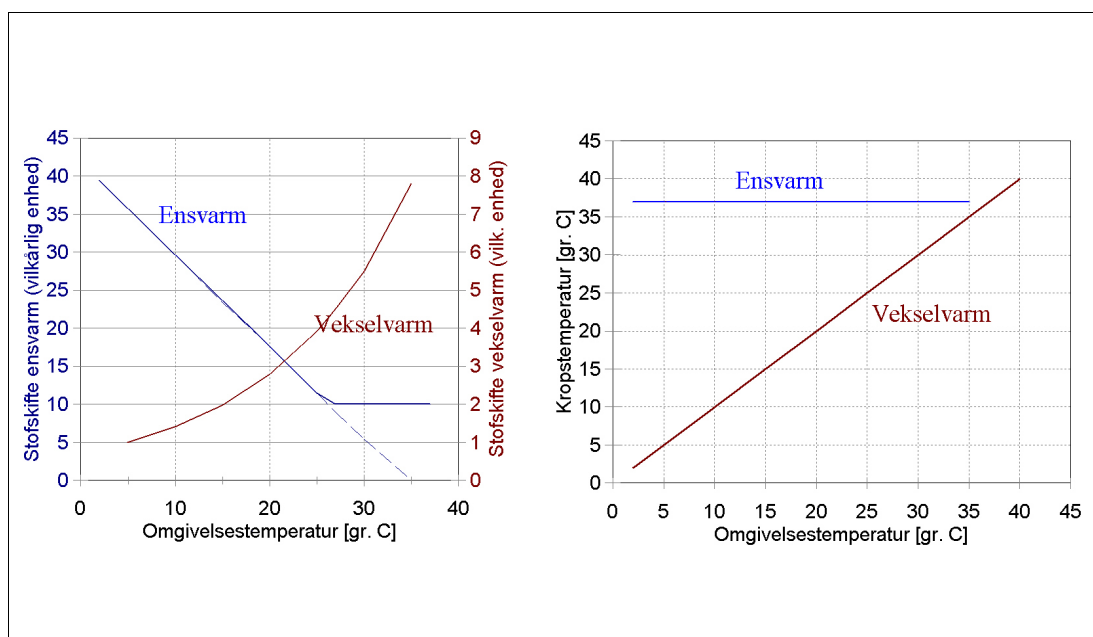
$$\begin{aligned} \text{STANDARDSTOFKIFTE} &= 100 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ døgn}^{-1} \\ \text{LIGEVÆGTSTOFKIFTE} &= 150 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ døgn}^{-1} \end{aligned}$$

Dette stofskifte svarer til en persons ligevægtsomsætning pr døgn pr kg til vækst, produktion, vedligeholdelse, bevægelse og varmeproduktion, således at personen hverken taber sig eller tager på. Tallene ovenfor gælder for normale, udvoksede personer med moderat arbejde. Hårdt fysisk arbejde medfører, at ligevægtstofskiftet skal øges med 20-40 %. Børn og unge indtil 17-18 år har et forøget standardstofskifte - især på grund af kroppens vækst.

Temperaturregulering - varmeafgivelse

Pattedyr og fugle er ensvarme (homeoterm) organismer, som udnytter varmeproduktionen ved stofskifteprocesserne til at opretholde en konstant legemstemperatur (gennemsnitstemperatur for mennesket = $37 \pm 0,5$ °C).

Der produceres hele tiden varme i kroppen; men der afgives også konstant varme til omgivelserne fra legemets overflade. Hvis der tabes mere varme end der produceres ved de almindelige stofskifteprocesser, kan kroppen øge varmeproduktionen. Samtidig hermed kan varmebevarende foranstaltninger i legemet sættes i værk, fx kan blodet dirigeres væk fra huden. På den måde opretholdes en konstant legemstemperatur.



Figur 25 Stofskifte og kropstemperatur som funktion af omgivelsestemperatur hos en ideel ensvarm og en ideel vekselvarm organisme. *(efter Gordon, m.fl.)*

Når legemstemperaturen skal holdes konstant hos ensvarme organismer kræver det at energiomsætningen afpasses efter omgivelsernes temperatur. Des lavere ydertemperatur - jo højere er stofskiftet og iltoptagelsen (figur 25). Ved meget lave temperaturer kan op til 70% af energiomsætningen i kroppen gå til varmeproduktion.

Hos de fleste ensvarme dyr er det en særlig slags fedtvæv - brunt fedtvæv, hvori den ekstra

varmeproduktion foregår. Hos mennesket er det muskulaturen - især skeletmuskulaturen, der ved at arbejde i tomgang skaber den nødvendige varme.

Figur 25 viser kropstemperatur som funktion af ydertemperatur. Den ensvarme organisme er uafhængig af ydertemperaturen og har en konstant kropstemperatur i hele intervallet fra 0 - 35 °C. Den vekselvarme organismes kropstemperatur er derimod direkte afhængig af ydertemperaturen.

I figurens venstre del ses at den ensvarme organisme må betale for uafhængigheden af ydertemperaturen med en meget højere energiomsætning og dermed et større fødekrav, end den vekselvarme.

Når ydertemperaturen overstiger kernetemperaturen, kan kroppen ikke længere komme af med overskudsvarme ved hjælp af de passive metoder - stråling og varmeledning. Den vil tværtimod modtage varme. I stedet må kroppen benytte sig af aktiv varmeoverførsel: fra svedkirtlerne udskilles et tyndt lag vand på hudoverfladen. Når vandet fordamper, bliver kroppen afkølet.

Svedkirtlerne udfører et arbejde, når de udskiller vand på hudoverfladen. Den aktive varmeoverførsel koster altså ekstra energitilførsel, dvs energiomsætningen i kroppen øges, når ydertemperaturen overstiger kernetemperaturen. Hvis kroppen uhindret kan afgive varme ved svedning, kan vi holde til temperaturer op til 90 °C (fx en sauna); men hvis luften er mættet med vanddamp, så der ikke kan fordampe vand fra huden, indtræder der varmeklok allerede ved 50-55 °C.

Forlænges den venstre gren af kurven for den ensvarme organismes stofskifte ned mod x-aksen, giver skæringspunktet kernetemperaturen (dvs temperaturen inde midt i kroppen). Det vandrette stykke er det temperaturinterval, hvori stofskiftet (- og iltforbruget) er mindst muligt (jvf betingelserne for at måle standardstofskiftet, side 24).

For menneskets vedkommende sløres stofskiftets temperaturafhængighed dog af vores påklædning.

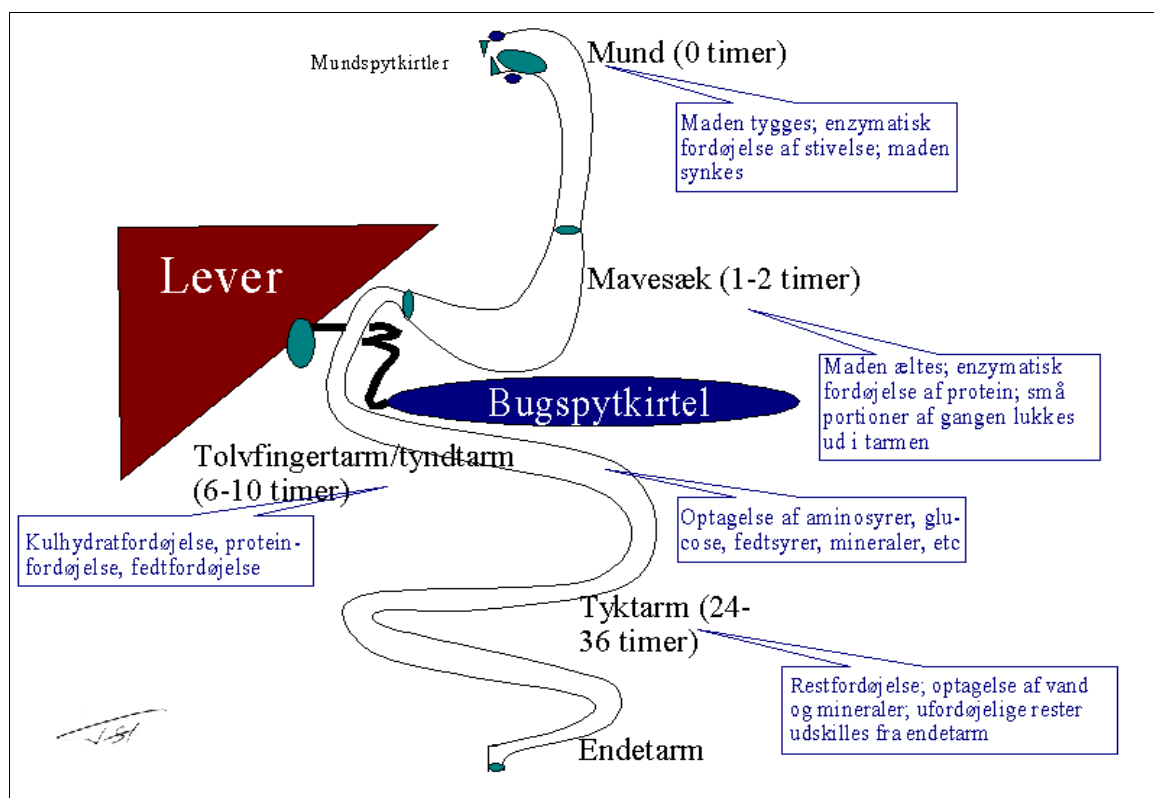


ERNÆRING OG KOSTANBEFALINGER.

Næringsstoffer, energifordeling, fedtsyrer, kostpyramider og kulhydratforbrug.

Næringsstoffer

Menneskets føde indeholder fedtstof, kulhydrat og protein. Før cellerne kan få glæde af madens energi- og stofindhold, skal stofferne i den gennemgå en fordøjelse. Stofferne spaltes til mindre grundmolekyler, som optages i blodet og transporteres med blodet rundt i kroppen. Her udgør de en pulje af næringsstoffer, som cellerne i kroppen kan forsyne sig fra (figur 20).



Figur 28 Skematisk oversigt over mave og fordøjelseskanaal med skøn over tidsforbrug i de enkelte dele.

Fordøjelsesenzymerne leveres af mundspytkirtler (**amylase**), mavesækkirtler (**pepsin=protease**), bugspytkirtelen (**amylase, lipase, proteaser**) og forskellige kirtler i tolvfingertarmens væg (**peptidaser, saccharase, maltase, laktase**). Leveren udskiller galdesalte, som opmagasineres i galdeblæren og efter behov tilføres tolvfingertarmen; galdesaltene emulgerer fedtstoffet i tarmindeholdet, således at det fedtspaltende enzym kan virke. (Mundspytkirtlerne udskiller også spyt, mavesækken saltsyre og bugspytkirtelen NaHCO_3).

Proteinerne spaltes til aminosyrer. Fedtstofferne spaltes til fedtsyrer (og glycerol). Kulhydraterne spaltes til glucose (eller tilsvarende små sukkermolekyler). Føden indeholder tillige vitaminer og mineraler. Det er små molekyler, der ikke skal fordøjes, før de kan optages i blodet. Inde i kroppen tjener de som hjælpestoffer i omsætningen af de øvrige næringsstoffer (fx i form af coenzymer).

Endelig er der en vis del af føden, som ikke kan fordøjes. Hverken stof eller energi heri kan

stilles til rådighed for kroppens celler. Det er denne del af føden, der kaldes fibre. Fibrene (oftest cellulose, pektin og lignende ufordøjelige kulhydrater) er på trods af deres ufordøjelighed en væsentlig del af vores kost, fordi de stimulerer tarmene, således at maden hurtigt passerer gennem fordøjelsessystemet. Er tarmpassagen langsommere end 36-48 timer, er det tegn på en for fiberfattig kost; det kan medføre fordøjelsesbesvær eller på længere sigt tarmsygdomme.

Vi spiser for at opfylde kroppens behov for næringsstoffer (tabel 29). Spiser man meget på grund af hårdt fysisk arbejde, vil behovene næsten altid være dækket ind, og man behøver ikke tænke nærmere over, om det er en sund kost eller ej.

Moderne danskere har dog ikke - eller sjældent, det samme hårde fysiske arbejde som for 50 år siden; derfor er det i dag ikke ligemeget, hvordan vi sammensætter kosten.

NÆRINGSSTOF	EKSEMPLER	ANVENDELSE	BEHOV
Energigivende næringsstoffer	Kulhydrater Fedt	Energi til stofskifteprocesser	150 kJ/kg/døgn
Byggestoffer	1: Proteiner	Vækst, cellevedligeholdelse, enzymer	ca 0,80 g/kg/døgn
	2: Cholesterol, fedtstof og specielle fedtsyrer	Membraner, hormoner, etc	ca 0,07 g/kg/døgn
	3: Kalcium, fosfat	Knogler m.m.	ca 0,009 g/kg/døgn
Hjælpestoffer	1: Vitaminer	Ofte enzymhjælpestoffer	0,6 -30 mg/kg/døgn
	2: Mineraler	Enzymhjælpestoffer; regulerer indre og ydre cellemiljø	

Tabel 29. Oversigt over kroppens næringsstofbehov.

Kroppens behov for næringsstoffer kan tilnærmelsesvis bestemmes gennem forsøg. Energiforbrug og proteinbehov er ret præcist bestemt, medens vitaminbehov og mineralbehov er behæftet med en noget større usikkerhed.

Kostanbefalingerne er et forsøg på at sikre den mest hensigtsmæssige opfyldelse af disse behov. Efterhånden som man indhøster viden og erfaringer justeres anbefalingerne, således at de til stadighed kan være med til at sikre os den bedst mulige kostsammensætning (sammenlign den gamle og den nye kostpyramide side 32 og 31).

Anbefalinger

Energifordeling

Når energiforbruget i dag er så forholdsvis ringe, stiller det ekstra krav til kosten. Størstedelen skal være ikke-energitætte fødevarer - basisfødevarer, som fx ris, pasta, brød og kartofler. Derved sikres et tilstrækkeligt stort madindtag, således at alle vitamin- og mineralbehov bliver dækket.

Det er denne overvejelse, der afspejler sig i kostpyramiderne side 31, 32.

Den anbefalede energifordeling ses i

figur 30. Hovedparten af kostens energi skal komme fra kulhydrat - dog ikke for meget sukker - og højst 30% af energien bør komme fra fedt, som så yderligere skal have den optimale fedtsyresammensætning M:P:S = 1:1:1.

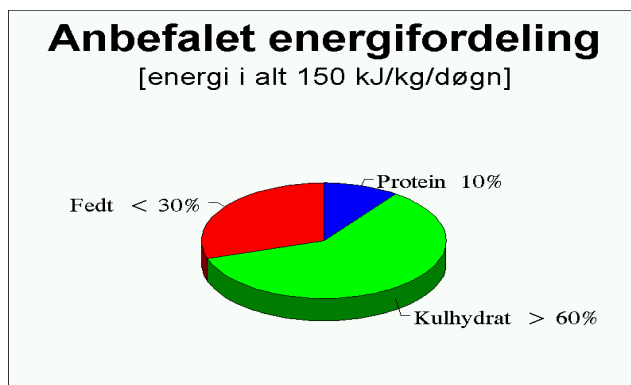


Fig 30. Anbefalet energifordeling

Fedtsyrefordeling

Fedtsyrefordeling i kosten bør efter en moderne anbefaling være 1:1:1 (monoumættede:polyumættede:mættede - M:P:S forholdet). Det har vist sig at den gamle anbefaling om ensidigt at øge indtaget af polyumættede fedtsyrer så P:S forholdet blev mindst 0,5 havde uheldige konsekvenser på bestræbelserne på at undgå hjerte-kar sygdomme (arteriosklerose m.m.). Transporten af kolesterol og fedtsyrer i blodet foretages af tre klasser af lipoproteiner: HDL, LDL og VLDL lipoproteiner. Fedtstof fra tarmene der ikke umiddelbart bliver optaget i lever, fedt og muskelceller, returneres til leveren og indbygges her sammen med kolesterol i VLDL partikler.

Disse partikler sendes atter i kredsløb og omdannes efterhånden som de afgiver deres fedtstofindhold til LDL partikler. LDL partikler indeholder stigende mængder af kolesterol efterhånden som fedtstofferne afgives og denne kolesterol kan afgives bl. a. til cellerne på indersiden af blodkarrene, hvor det kan give anledning til sårdannelse og senere forkalkning. HDL partiklernes opgave er at transportere overskudskolesterol væk fra cellerne til leveren hvor det evt kan udskilles.

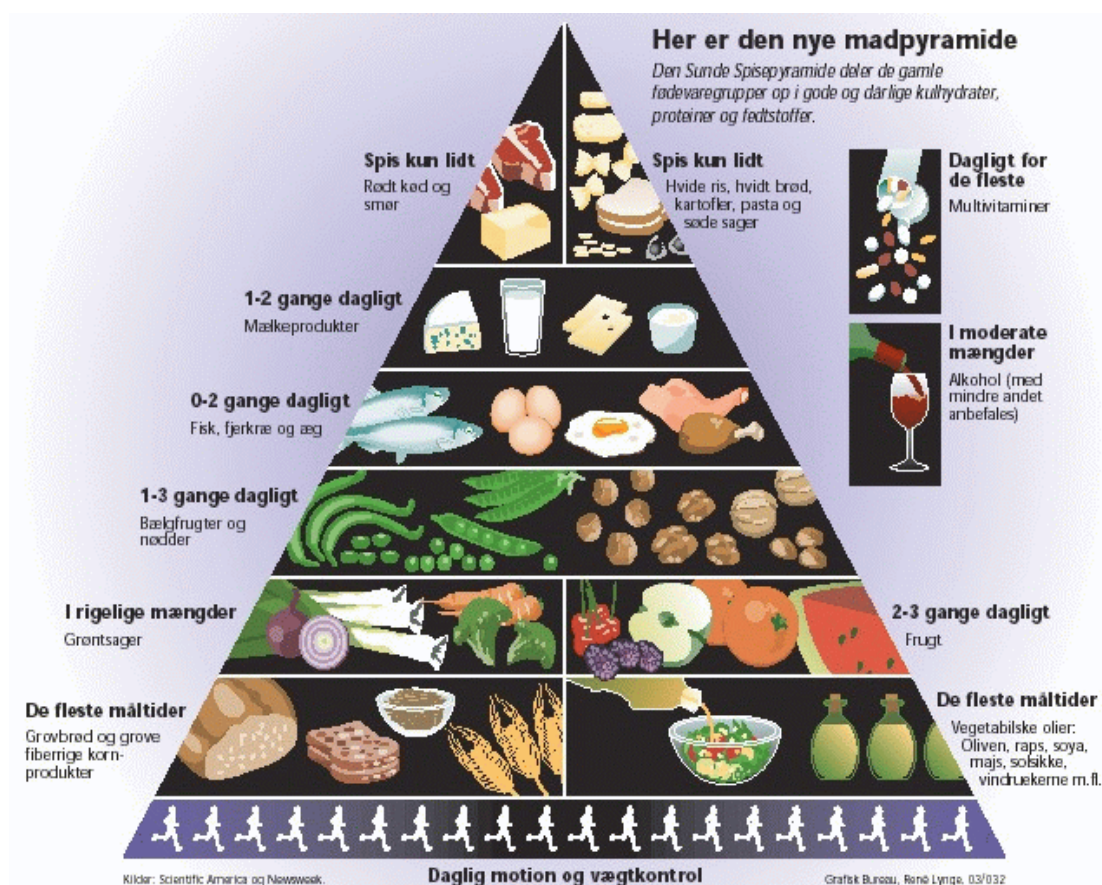
Enkelt-umættede fedtsyrer sænker koncentrationen i blodet af LDL-partikler, således at risikoen for skadelige aflejringer af kolesterol på karindersiderne formindskes; det samme havde man i starten anset polyumættede fedtsyrer for at gøre, men nøjere analyse af flere forsøgsresultater har vist at de sænker koncentrationen af både LDL og HDL lipoproteiner i blodet, og derfor giver et for højt indtag af polyumættede fedtsyrer en forøget risiko for hjerte-karsygdomme.

Kostråd og kostpyramider

- *Spis frugt og grønt flere gange pr dag*
- *Spis fisk of fiskepålæg flere gange pr uge*
- *Spis kartofler, ris, pasta og groft brød hver dag*
- *Spar på sukkeret (især sukker i slik, kager og saft/sodavand)*
- *Spar på fedtet (især mejeriprodukter og kød)*
- *Spis varieret*
- *Drik vand*
- *Vær fysisk aktiv mindst 30 minutter hver dag*

Anbefalingerne kan opsummeres i ovenstående 8 kostråd og fremstår grafisk i den moderne kostpyramide, figur 31.

Basislevnedsmidlerne er stadig kulhydrater - NB! kartofler er flyttet tilbage til basiskost i de nyeste versioner af pyramiden og anbefalingerne. Basiskulhydraterne er suppleret med



Figur 31

Ny kostpyramide.

(efter Walter Willett; Scientific American)

planteolier - især olivenolie - på grund af olivensoliens indhold af monoumættede fedtsyrer, således at den optimale fedtsyrefordeling tilgodeses.

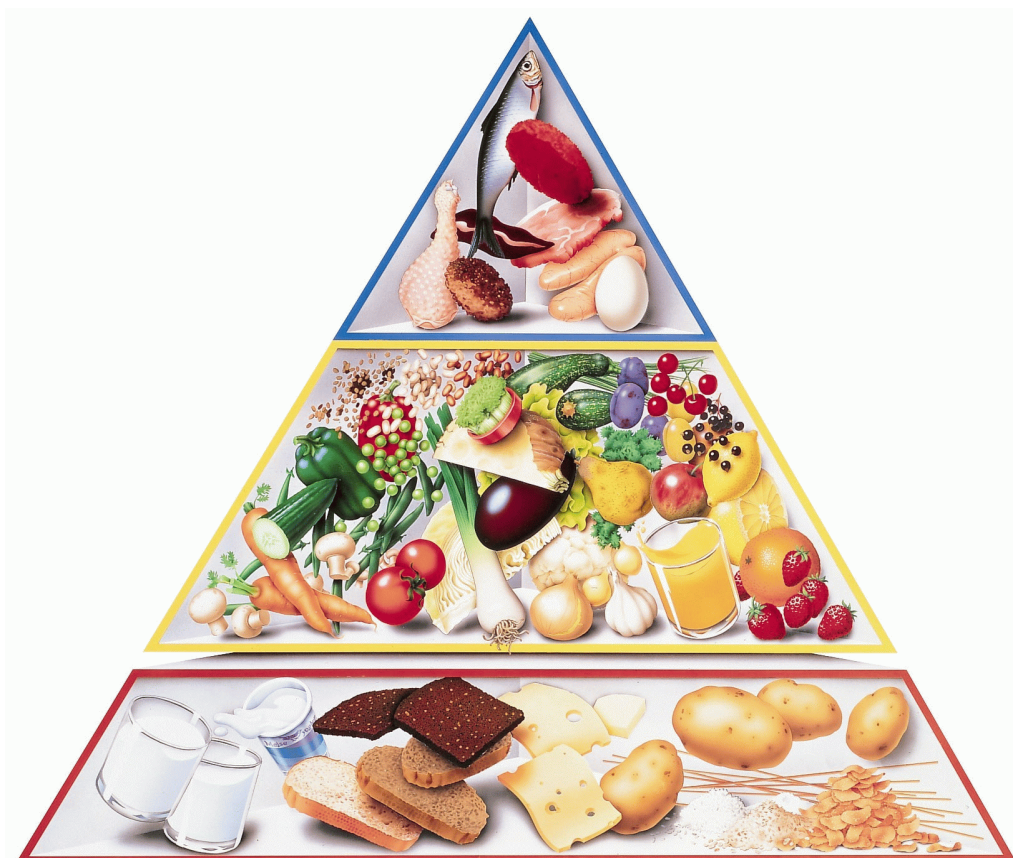
De mest forarbejdede kulhydrater - hvidt franskbrød, polerede ris og lign. er i pyramiden flyttet væk fra basiskosten. Selv om der både i kartofler, hvidt franskbrød, ris og pasta er nogenlunde den samme mængde stivelse, er fordøjelseshastigheden for de fire stivelsesprodukter ikke den samme. Stivelsen i franskbrødet er under bearbejdelsen frigjort fra de fordøjelsesforsinkende fibre, og fordøjelseshastigheden for denne slags kulhydrat kommer til at svare til fordøjelsen af sukker.

Hvis man skal tilgode kostrådet om at spise varieret og tilstrækkeligt meget til at dække alle behov, er det vigtigt at energiforbruget er afpasset herefter: 30 minutters motion hver dag!; en konstant legemsvægt er ensbetydende med stofskiftelige vægt:

$$NP = A - R ; \text{dvs. energiforbrug lig med den indtagne føde.}$$

Bælgrugter indgår i anbefalingerne på grund af ærter og bønners høje proteinindhold - dvs de kan erstatte eller supplere en del af kostens andre proteinkilder; dertil kommer vitaminindhold og fiberindhold. Nødder anbefales på grund af indholdet af monoumættede fedtsyrer.

Den gamle kostpyramide afspejler en tid, da der var mindre fokus på fedtsyretyper og fedtindtag. Mælkeprodukter er placeret blandt basismadvarerne, der er ikke anbefaling af planteolier og fisk er placeret øverst i pyramiden blandt de øvrige animalske produkter. Anbefaling af at en stor del af kosten skal bestå af grøntsager og frugt samt at kødforbruget er nedtonet ved at placere kød og æg i toppen af pyramiden er videreført i den moderne



Figur 32

Gammel kostpyramide.

(FDB ca 1970)

kostanbefaling og visualiseret i den moderne kostpyramide.

Eksempler på kulhydratforbrug

Fødevarestyrelsen gennemførte i 1995 en landsdækkende undersøgelse af danskernes kostvaner. Undersøgelsen omfattede 1837 voksne og 1261 børn (alder 1-14 år). Nogle hovedtræk af kulhydratforbruget hos voksne er vist i figur 34a og 34b, og tabellerne viser sammenligning mellem undersøgelsen i 1995 og en tilsvarende i 1985.

Kostens indhold af kulhydrater er steget og indholdet af fedt er faldet i ti-årsperioden fra 1985 til 1995; men der er et stykke vej endnu inden anbefalingerne er nået.

Figur 34a viser at 72% af kulhydraterne kommer fra basisfødevarerne - kornprodukter og kartofler, samt grøntsager og frugt. Denne basiskost dækker også en væsentlig del af

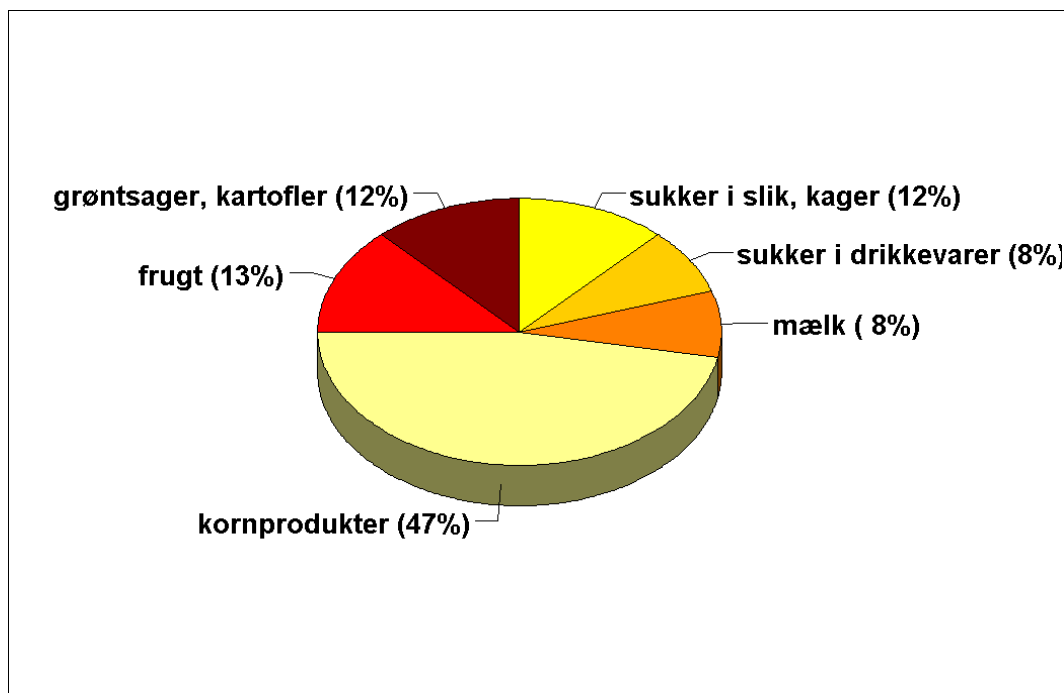
		1985		1995	
	anbefalet	mænd	kvinder	mænd	kvinder
% energi fra protein	10-15	14	14	15	15
% energi fra fedt	<30	45	43	39	38
% energi fra kulhydrat	55-60	41	42	45	47
fibre (g pr 10MJ)	30	21	23	20	21

Tabel 33 Udvikling i kostens energifordeling og indhold af fibre fra 1985 til 1995.
(fra Stubgaard (red.))

behovene for B₁- og B₆-vitamin, folat, A-, C- og E-vitamin samt mineralerne jern, magnesium og kalium

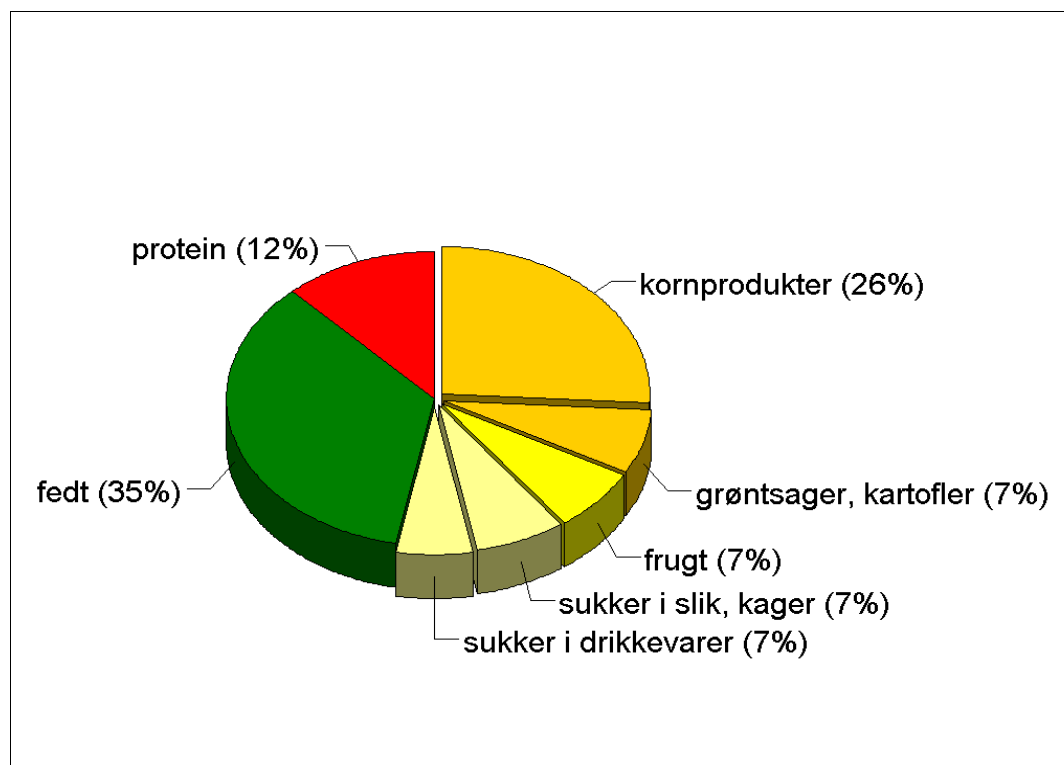
Sukker er en støt stigende del af kosten - tabel 35. Slik, is, drikkevarer, m.m bidrager med 20% af kulhydratindtaget og ca 14% af energiindtaget. Disse produkter indeholder ikke kostfibre og bidrager kun i ringe grad med vitaminer eller mineraler - det er hvad man kan kalde "tomme kalorier".

Undersøgelsen viser, at kulhydratforbruget - bortset fra sukkerdelen - er fordelt hensigtsmæssigt. Det er dog en undervægt af rugbrød, grovbrød og grove grøntsager - altså den del af basiskosten, som giver flest fibre (fiberanbefalingen i tabellen ovenfor er kun delvis opfyldt).



Figur 34a Kulhydratkilder i dansk kost 1995

(fra Stubgaard (red.))



Figur 34b

Kulhydratenergien udspecifiseret på kulhydratkilder. Data efter kostundersøgelse fra Fødevarestyrelsen 1995 (Stubgaard, red.)

	1985		1995	
	mænd	kvinder	mænd	kvinder
kornprodukter (- rugbrød)	103	105	138	150
rugbrød	96	96	73	62
grøntsager, kartofler	240	263	231	241
frugt	47	111	75	120
sukker	23	22	25	31
sodavand med og uden sukker	72	78	129	115
mælk	355	397	323	382
ost	39	50	29	36
kød	116	99	146	121
fisk	24	24	22	22
æg	30	36	19	22
smør, olie	64	59	48	45

Tabel 35 Udvikling i daglig indtag af udvalgte levnedsmidler [g pr 10 MJ]
 (Stubgaard, red.)

□ □ □

Litteratur

- 1 Joachim Ude,
Michael Koch;
Die Zelle. Atlas der Ultrstruktur.
Spektrum - Gustav Fischer 3.
- 2 Per Rosenkilde (red.),
Grundbog i fysiologi
Nucleus 2. udg. 1983.
- 3 Arthur J. Vander,
James H. Sherman,
Dorothy S. Luciano,
Human Physiology. The Mechanisms of Body Function
McGraw-Hill Book Company 4.
ed. 1986.
- 4 Peder Helms,
Næringsstofftabeller
Lægeforeningens Forlag 1978
- 5 Malcolm S. Gordon (ed.),
George A. Bartholomew,
Alan D. Grinnell,
C. Barker Jørgensen, m.fl.,
Animal Physiology: Principles And Adaptations
Macmillan Publishing Co. 2. ed.
1972
- 6 Lars Ernster,
Gottfried Schatz
Mitochondria: A Historical Review.
J. Cell Biol. 91, pp-227s-255s. 1981
- 7 Karin Stubgaard (red.),
Mad med mange kulhydrater.
Statens Information. Veterinær- og
Fødevaredirektoratet 1997
([http://www.foedevarestyrelsen.dk/
Fdir/Publications/1997211/
Rapport1.asp](http://www.foedevarestyrelsen.dk/Fdir/Publications/1997211/Rapport1.asp))

Register

Aktiv varmeoverførsel	26	grundmolekyle	28
Aminosyre		Fedtsyrefordeling	30
forbrænding af	22	Fedtsyrer	
grundmolekyle	28	kolesterol	30
Assimilation	20	lipoproteiner	30
ATP	13, 20, 22, 23	M:P:S forholdet	30
Autotrof stofomsætning	18	monoumættede	30
Calorimetri	24	mættede	30
direkte calorimetri	24	polyumættede	30
indirekte calorimetri	24	Forbrænding af	
Celle		aminosyrer	22
dyrecelle	6	fedtsyrer	22
plantecelle	9	glucose	22
Cellekernen	7	Forbrændingsproces	22
Cellemembran	7	Fordøjelse	19, 28
semipermeabel	12	Glucose	22
Cellesaftrum	9	Golgiapparat	8
Cellevæg	9	Grundmolekyler	28
Centrioler	8	aminosyrer	28
Cytoplasma	8	fedtsyrer	28
Definition		glucose	28
ATP	23	vitaminer og mineraler	28
respiration	22	Grønkorn	9
Denaturering	15	HDL	30
irreversibel	15	Heterotrof stofomsætning	19
reversibel	16	Ilt	22
Diffusion	11	energiækvivalent	24
DNA	7	stofskiftemåling	24
Endoplasmatisk retikulum	6	Katalysator	13
Energi		definition	13
kemisk energi	22	Kernetemperatur	26
varmeenergi	22	Klorofyl	9, 18
Energifordeling	30	Kulhydratt	
Ensvarm	25	depotkulhydrat	18
Enzym	14	strukturkulhydrat	18
pH- afhængighed	16	LDL	30
primære struktur	14	Legemstemperatur	25
sekundære struktur	14	Ligevægtstofskifte	24
specifikt	14	M:P:S forhold	30
temperatúrafhængighed	15	Mitochondrier	6, 23
tertiær struktur	14	Næringsstoffer	29
Ernæring	28	behov	29
Fedtsyre	22	Osmose	11
forbrænding af	22	osmotiske tryk	12
		Overskudsvarme	26

Plasmanet	6
Respiration	18, 20, 22
Ribosomer	6
Standardstofskifte	24
Stofskifteliggvægt	21, 24
aminosyrer	32
Stofskiftemåling	24
Stofskiftetyper	
autotrof	18
heterotrof	18
mixotrof	18
Sved	26
Temperaturregulering	25
Varmeafgivelse	25
Varmechok	26
Varmetab	23
Vekselvarme	25
Vippespirometer	24
VLDL	30