

# Proteiner. Enzymer

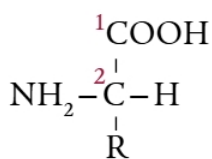
Proteiner er nogle af de mest komplekse makromolekyler, der indgår i planter og dyr. De kan fungere som katalysatorer eller transportere andre molekyler, fx O<sub>2</sub> og CO<sub>2</sub>. Proteiner findes blandt andet i dyrs muskler, hvor de skaber den sammentrækning, der giver musklerne bevægelse, og de bidrager til den mekaniske afstivning af skelettet. De indgår i immunsystemet, og de medvirker ved transport af nerveimpulser. Et menneske indeholder op mod 25000 forskellige proteiner.

I dette kapitel skal vi se på de grundlæggende principper for proteiners struktur og egenskaber.

## Aminosyrers opbygning og egenskaber

I *Basiskemi B* side 238-243 findes en kort introduktion til aminosyrers og proteiners struktur. I det følgende vil vi gå lidt mere i detaljer med strukturen af de aminosyrer, der indgår i levende organismers proteiner.

Aminosyrer indeholder som minimum en carboxylgruppe, –COOH, og en primær aminogruppe, –NH<sub>2</sub>. Der findes 20 forskellige aminosyrer, som indgår i opbygningen af proteiner. Aminosyrerne er 2-aminosyrer på L-form, dvs. med aminogruppen placeret til venstre i en fischerprojektion, som det ses af den generelle strukturformel:



Sidegruppen R er forskellig for de 20 aminosyrer. Carbon nr. 2 er asymmetrisk, undtagen hvis R er et H-atom.

Strukturformlerne for de 20 biologisk vigtige aminosyrer er angivet i tabel 28 (på næste side) med de navne, man traditionelt benytter i biokemisk sammenhæng. Normalt anvender man en trebogstavkode for de 20 aminosyrers navne; fx forkortes L-alanin til Ala. Forkortelserne for de 20 aminosyrer er angivet i tabellen. Det ses her, at kun L-prolin afviger fra den generelle struktur.

De aminosyrer, der har upolære og hydrofobe sidegrupper, er markeret med gult, mens de aminosyrer, der har polære og hydro-



Figur 143. Kød og bælgfrugter indeholder store mængder protein.

Tabel 28. Fischerprojektionerne for de 20 biologisk vigtigste aminosyrer. En \* markerer aminosyrer, der er livsnødvendige for mennesker, idet de ikke kan syntetiseres i kroppen og derfor skal indtages med føden.

$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array}$ <p>L-serin (Ser)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CHOH} \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-threonin (Thr)*</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$ <p>glycin (Gly)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-alanin (Ala)</p>
$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2\text{SH} \end{array}$ <p>L-cystein (Cys)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CONH}_2 \end{array}$ <p>L-asparagin (Asn)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH} - \text{CH}_3 \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-valin (Val)*</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH} - \text{CH}_3 \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-leucin (Leu)*</p>
$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CONH}_2 \end{array}$ <p>L-glutamin (Gln)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{C}_6\text{H}_4 \\   \\ \text{OH} \end{array}$ <p>L-tyrosin (Tyr)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH} - \text{CH}_3 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-isoleucin (Ile)*</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{C}_5\text{H}_7\text{NH} \end{array}$ <p>L-prolin (Pro)</p>
$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{C}_4\text{H}_3\text{N} \end{array}$ <p>L-histidin (His)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{COOH} \end{array}$ <p>L-asparaginsyre (Asp)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{COOH} \end{array}$ <p>L-glutaminsyre (Glu)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{C}_8\text{H}_6\text{NH} \end{array}$ <p>L-tryptofan (Trp)*</p>
$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$ <p>L-lysin (Lys)*</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{NH} - \text{NH}_2 \\   \\ \text{C} \\    \\ \text{NH} \end{array}$ <p>L-arginin (Arg)</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{S} \\   \\ \text{CH}_3 \end{array}$ <p>L-methionin (Met)*</p>	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 - \text{C} - \text{H} \\   \\ \text{CH}_2 \\   \\ \text{C}_6\text{H}_5 \end{array}$ <p>L-phenylalanin (Phe)*</p>

- Aminosyre med upolær (hydrofob) sidegruppe.
- Aminosyre med polær (hydrofil) sidegruppe.
- Aminosyre, hvor sidegruppen har ladningen +1 ved pH ≈ 7 (stærkt hydrofil).
- Aminosyre, hvor sidegruppen har ladningen -1 ved pH ≈ 7 (stærkt hydrofil).

file sidegrupper, er markeret med tre forskellige blå nuancer (forklares under tabellen).

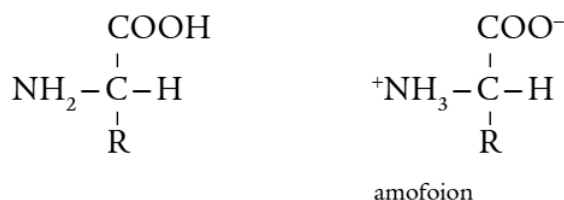
Bemærk, at to af aminosyrerne i tabel 28 har en syregruppe i sidegruppen (L-asparaginsyre og L-glutaminsyre), og de to aminosyrer (L-lysin og L-arginin) har sidegrupper med baseegenskaber. Sidegrupperne viser sig at have stor betydning for proteinernes egenskaber. Herom senere i kapitlet.

### OPGAVE

**71.** I tabel 28 er angivet fischerprojektionerne for de 20 biologisk vigtige aminosyrer.

- Undersøg, om L-cystein er en *S*- eller en *R*-form. Byg eventuelt en model af molekylet.
- Undersøg, om L-phenylalanin er en *S*- eller en *R*-form.
- Forklar, hvorfor sidegruppen i L-serin er polær, og hvorfor sidegruppen i L-leucin er upolær.

Da en aminosyre indeholder både en syregruppe og en basegruppe, kan den omdannes til en amfoion (også kaldet en zwitterion):

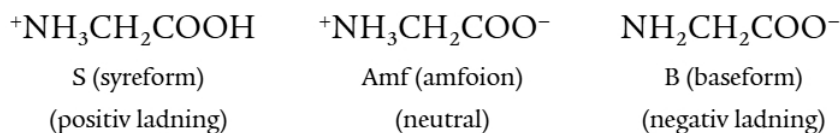


Der er naturligvis ikke tale om en rigtig ion, da amfoionen udadtil er neutralt ladet. På grund af ladningerne får amfoionen dog ionkarakter, hvilket blandt andet medfører, at alle aminosyrer er faste stoffer ved stuetemperatur, idet deres smeltepunkter ligger mellem 200 °C og 300 °C.

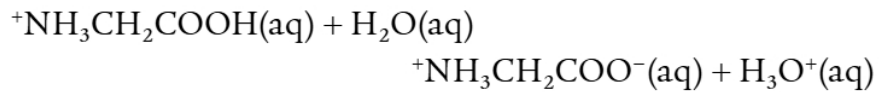
En amfoion er en amfolyt. Som eksempel ser vi på den simpleste aminosyre, glycin:



Hvis glycins korresponderende syre betegnes S, og dens korresponderende base betegnes B, kan vi opskrive følgende rækkefølge:

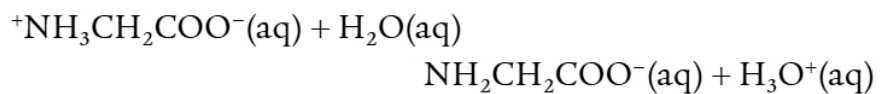


For glycins syreform vil der indstille sig følgende ligevægt ved reaktion med vand:



Syreformen har  $\text{p}K_s(\text{S}) = 2,34$ , og denne  $\text{p}K_s$ -værdi er knyttet til carboxylgruppens ( $-\text{COOH}$ ) afgivelse af en hydron.

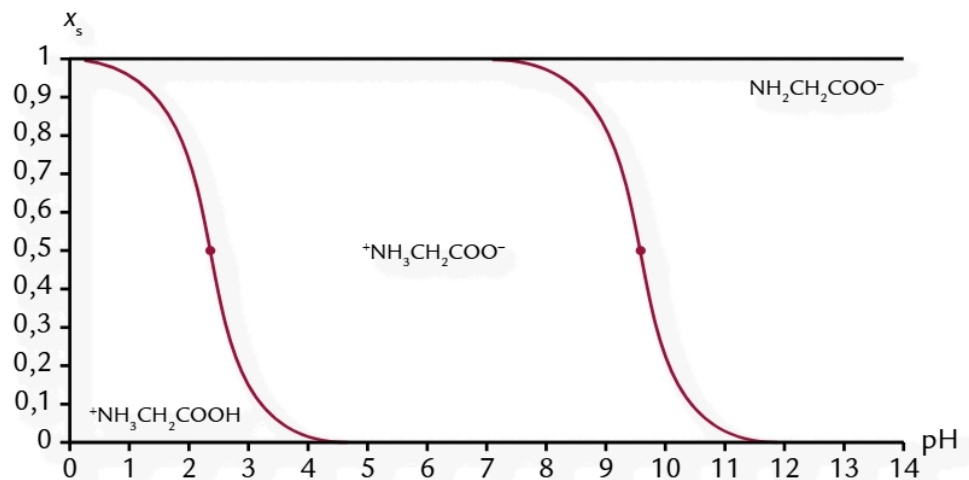
For glycins amfoion vil der indstille sig følgende ligevægt ved reaktion med vand:



Amfoionen har  $\text{p}K_s(\text{Amf}) = 9,58$ , og denne  $\text{p}K_s$ -værdi er knyttet til ammoniumgruppens ( ${}^+\text{NH}_3$ ) afgivelse af en hydron.

Bjerrumdiagrammet for glycin fremgår af figur 144. I stærkt sur opløsning eksisterer glycin hovedsagelig på syreform, S, og i en stærkt basisk opløsning på baseform, B. Omkring  $\text{pH} = 7$  har vi hovedsagelig glycin som amfoion, Amf.

Figur 144. Bjerrumdiagram for glycin.



For alle aminosyrerne i tabel 28 gælder, at  $\text{p}K_s$ -værdien knyttet til  $-\text{COOH}$ -gruppen har en værdi på cirka 2, og at  $\text{p}K_s$ -værdien knyttet til  ${}^+\text{NH}_3$ -gruppen har en værdi på cirka 10. Det vil sige, at bjerrumdiagrammerne for alle aminosyrerne i store træk ligner diagrammet for glycin, hvis man kun tager hensyn til disse to grupper.

Mange biologiske processer foregår i opløsninger, der har pH-værdier omkring 7. Som nævnt i starten af kapitlet indeholder

L-asparaginsyre og L-glutaminsyre i deres sidegrube yderligere en syregruppe. Disse syregrupper har en  $pK_s$ -værdi på cirka 2, og ved pH omkring 7 får disse sidegrupper nettoladningen  $-1$ .

Ved pH omkring 7 vil sidegrupperne i L-lysin og L-arginin have optaget en hydron, og sidegruppens nettoladning bliver herved  $+1$ .

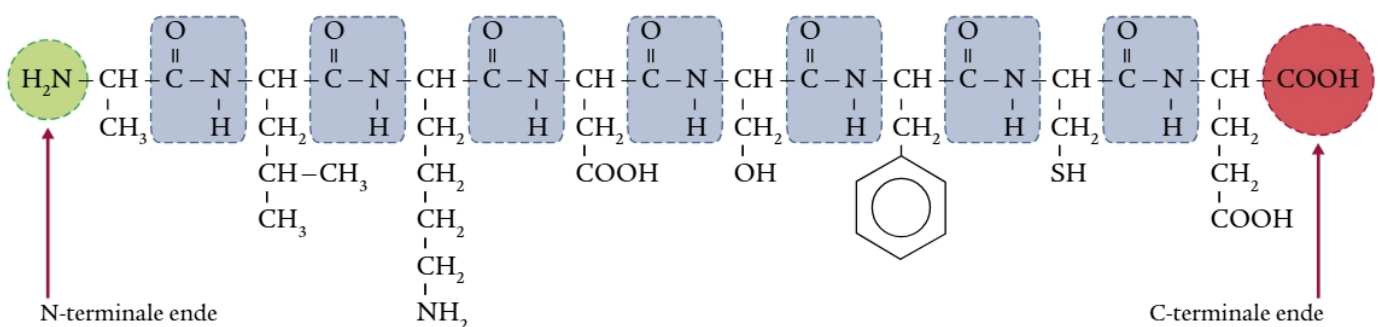
L-tyrosins sidegrube indeholder en phenolgruppe. Som syre er phenolgruppen så svag ( $pK_s = 10,10$ ), at den ikke afgiver sin hydron ved pH-værdier omkring 7. Det samme gælder for L-cystein, hvor sidegruppen indeholder thiolgruppen  $-SH$  ( $pK_s = 8,14$ ), hvis syrestyrke kan sammenlignes med den svage syre  $H_2S$ .

## Proteiners struktur

I *Basiskemi B* (side 240) så vi, at aminosyrer kan reagere med hinanden og danne peptidkæder. Lange peptidkæder kaldes generelt for proteiner. Rækkefølgen af aminosyrerne og deres forskellighed bestemmer proteinets egenskaber. Man opdeler normalt proteiners struktur i fire niveauer: primær, sekundær, tertiær og kvaternær. I det følgende vil vi se nærmere på de enkelte strukturer.

### Proteiners primære struktur

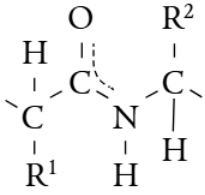
Strukturen herunder viser et eksempel på en peptidkæde sammensat af otte aminosyrer; peptidbindinger er markeret med blå:



Rækkefølgen af aminosyrer kaldes for *aminosyresekvensen*. Den læses fra aminogruppen til venstre, der betegnes som den *N-terminale ende*, til syregruppen til højre, der betegnes som den *C-terminale ende*. Læg mærke til, at peptidets »rygrad« består af en række peptidbindinger adskilt af C-atomer.

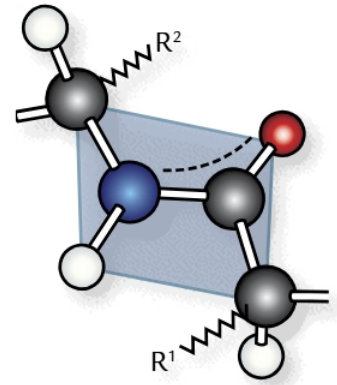
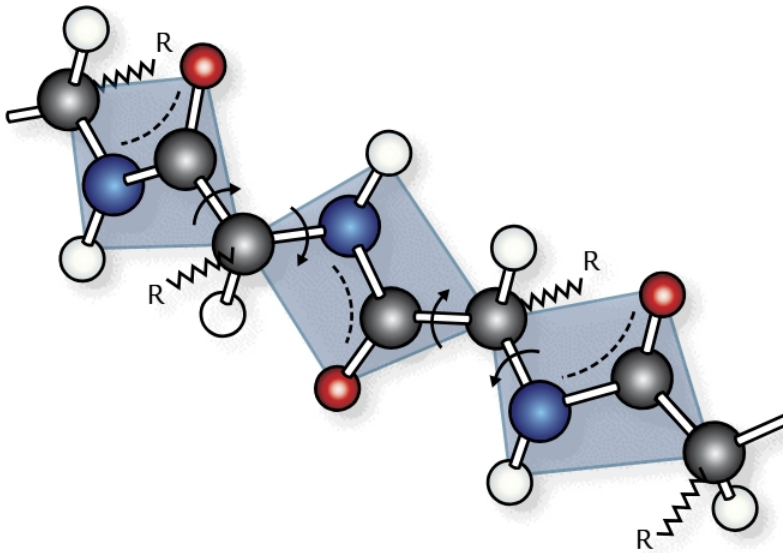
Med forkortelserne fra tabel 28 og læst fra den N-terminale til den C-terminale ende kan aminosyresekvensen for ovenstående peptid angives som:





Der vil derfor ikke være fri drejelighed omkring C–N-bindingen.

Da sidegrupperne  $R^1$  og  $R^2$  har en vis rumlig udstrækning, vil nabosidegrupper forstyrre hinanden mindst muligt, hvis C=O og N–H er anbragt i transstilling i forhold til hinanden som skitseret i figur 145 og figur 146.



Figur 145. I peptidbindingen er atomerne placeret i samme plan, og C=O og N–H placeret i transstilling i forhold til hinanden.

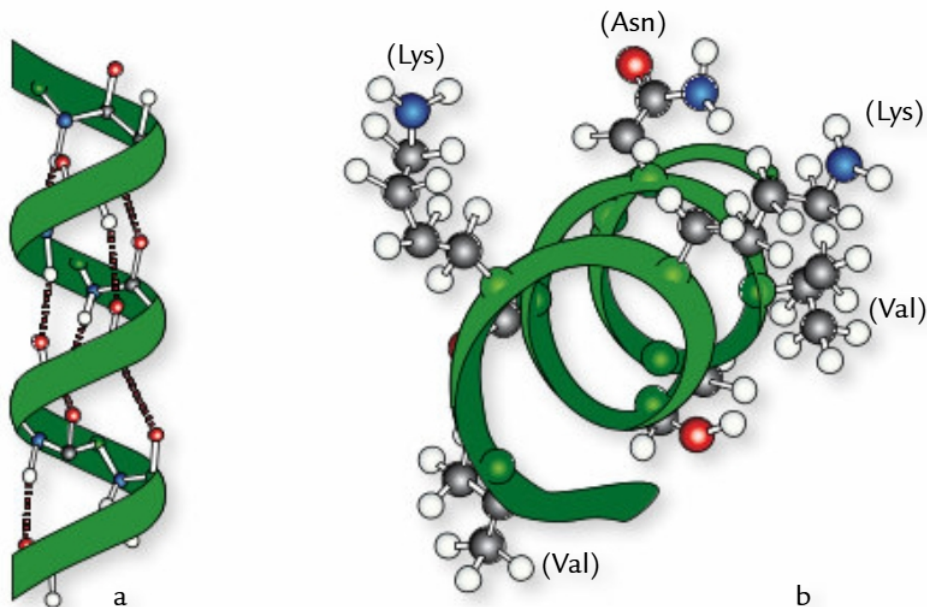
Figur 146. I peptidkæden er der fri drejelighed omkring bindingerne til de C-atomer, som knytter peptidbindingerne sammen.

### Proteiners sekundære struktur

Proteinkæderne vil ikke forekomme som lange, lineære strukturer, men vil være foldede og vredet i forskellige former, som kaldes den *sekundære struktur*. Der er to karakteristiske sekundære strukturer:  $\alpha$ -helix og  $\beta$ -foldebladsstruktur. I begge tilfælde stabiliseres sekundærstrukturerne af hydrogenbindinger mellem en N–H-gruppe i én peptidbinding til C=O fra en anden peptidbinding.

I  $\alpha$ -helixen ligger proteinkæden i en spiral med cirka 3,6 aminosyreenheder pr. snoning. I proteinet peger aminosyrernes sidegrupper væk fra spiralens midte, som illustreret i figur 147 på næste side.

Figur 147. a) En model af  $\alpha$ -helix. Hydrogenbindinger holder peptidkæden fast i spiralstrukturen. b) For hver 5. aminosyre sidder sidegrupperne ud for hinanden, hvilket er med til at stabilisere strukturen.



Figur 148. Foldebladsstruktur. De sorte kugler symboliserer sidegrupperne.

$\beta$ -foldebladsstrukturen er en anden vigtig grundstruktur for proteinkæder. Her ligger flere stykker af proteinkæden parallelt med andre stykker af proteinkæden. I figur 148 er foldebladsstrukturen skitseret. Man kan se, hvorledes sidegrupperne er placeret skiftevis pegende opad og nedad i forhold til foldebladets plan. Pilene angiver retningen af primærstrukturen fra den N-terminale ende mod den C-terminale ende.

De dele af en proteinkæde, der danner foldebladsstrukturen, vil ofte stamme fra aminosyresekvenser, der kan være placeret langt fra hinanden i polypeptidkæden. Foldebladsstrukturen er sædvanligvis ikke plan, men derimod vredet i større eller mindre grad.

Et protein indeholder normalt både sektioner med  $\alpha$ -helix- og med  $\beta$ -foldebladsstrukturer.

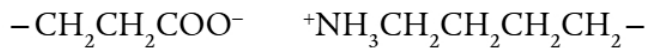
### *Proteiners tertiære struktur*

Den tredimensionale struktur af en enkelt proteinkæde kaldes proteinets *tertiære struktur*. Den tertiære struktur beskriver den samlede rumlige placering af alle proteinets atomer. Den opstår, når proteinkæden snos og foldes i en form, som er unik for hver enkelt protein.

Ud over hydrogenbindingerne, som er vigtige for proteinets struktur, er der også andre bindingsforhold, der har stor betydning for stabiliseringen af proteinets rumlige struktur.

### *Ionbindinger*

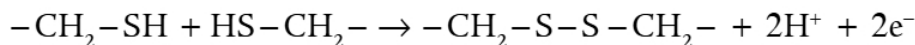
Som man kan se af peptidstrukturen side 166, kan aminosyrernes sidegrupper indeholde grupper med ionladninger:  $-\text{COO}^-$  og  $-\text{NH}_3^+$ . Positive og negative grupper vil tiltrække hinanden. Herunder er et eksempel, hvor sidegrupperne fra L-glutaminsyre og L-lysin tiltrækker hinanden:



I stedet for ionbinding betegnes denne type binding nogle gange som en *saltbro*.

### *Svovlbroer*

Hvis proteinkæden indeholder to L-cystein i passende afstand fra hinanden, kan der ved en oxidationsreaktion ske en sammenkobling af de to cysteinsidegrupper, hvorved der dannes en kovalent binding mellem to svovlatomer.



Gruppen  $-\text{S}-\text{S}-$  kaldes en *svovlbro*. Reaktionen katalyseres af enzymet *disulfid-isomerase*. I lighed med andre katalysatorer katalyserer enzymet også den modsatte reaktion, dvs. spaltningen af disulfidbindinger, hvilket viser sig nyttigt, hvis der fx er sket en forkert sammenkobling af proteinets cysteindele. Enzymet kan bryde fejdannede svovlbroer, og efterfølgende kan de korrekte svovlbroer dannes.



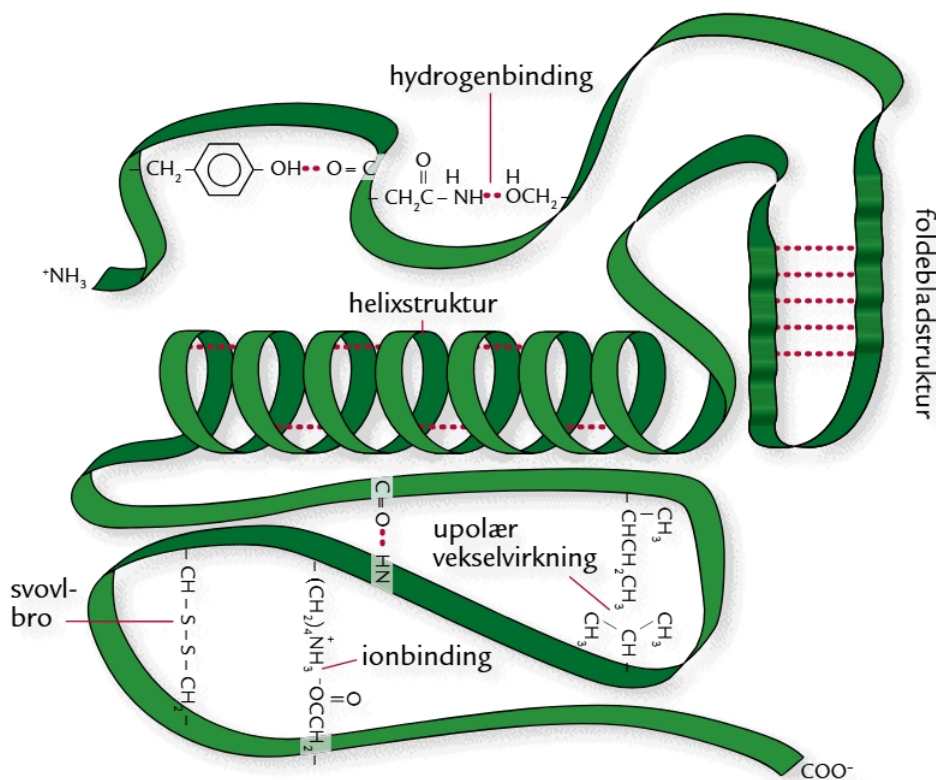
Figur 149. Disulfid-isomerase er et enzym, der katalyserer dannelsen af svovlbroer. Enzymet indeholder både flere  $\alpha$ -helixstrukturer og  $\beta$ -foldebladsstrukturer.

### Polær og upolær vekselvirkning

Som illustreret side 166 har nogle sidegrupper polær karakter, mens andre har upolær karakter. Det bevirker i store træk, at når polypeptidkæden foldes, klumpes polære sektioner af polypeptidkæden sammen – dette kaldes *polær* vekselvirkning. Det tilsvarende sker for upolære sektioner – dette kaldes *upolær* vekselvirkning. Specielt vil proteiner, der er vandopløselige, som regel have de polære grupper placeret på overfladen, der vender ud mod vandfasen, mens de upolære grupper hovedsageligt er samlet inde i proteinets indre.

Figur 150 viser en skitse med opsummering af de forskellige intramolekylære vekselvirkninger (inden for samme molekyle), som holder proteinets dele fast i den tertiære struktur.

Figur 150. Oversigt over intramolekylære vekselvirkninger i et protein.



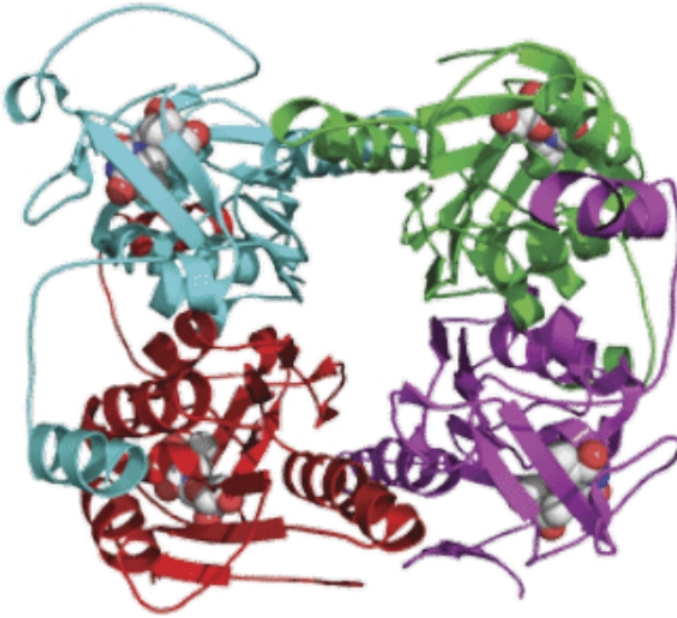
### Proteiners kvaternære struktur

Hvis flere proteiner er knyttet sammen, kaldes den samlede struktur for den *kvaternære struktur*. Figur 151 viser den kvaternære struktur for et protein opbygget af fire ens polypeptidkæder.

Proteiner kan foruden polypeptidkæder indeholde fx metalioner og organiske molekyler, der ikke er peptider – fx hæmgrupper (beskrevet i *Baiskemi B* side 261).

Proteinernes struktur har meget stor betydning for deres egen-

skaber. Ændres strukturen, ændres proteinets egenskaber. Der findes flere faktorer, der kan bevirke en ændring af et proteins struktur og dermed egenskaber. Det beskrives i næste afsnit.



Figur 151. Den kvaternære struktur af et protein, som er opbygget af fire polypeptidkæder.

## Denaturering af proteiner

Proteiner tåler kun i begrænset omfang at blive opvarmet. En opvarmning vil normalt ikke påvirke peptidbindingerne, dvs. selve primærstrukturen (aminosyresekvensen) bevares. Da hydrogenbindingerne samt de upolære og de polære vekselvirkninger er svage, brydes disse bindinger forholdsvis let ved opvarmning. Proteinet mister derved sine normale egenskaber, idet disse er knyttet til den tredimensionale struktur. Processen, hvor et protein får ændret sin tredimensionale struktur, kaldes en *denaturering*. Denatureringen er sædvanligvis irreversibel, det vil sige, at en for kraftig opvarmning endegyldigt ødelægger proteinet. Dette kendes fx fra opvarmning af kød og æg.

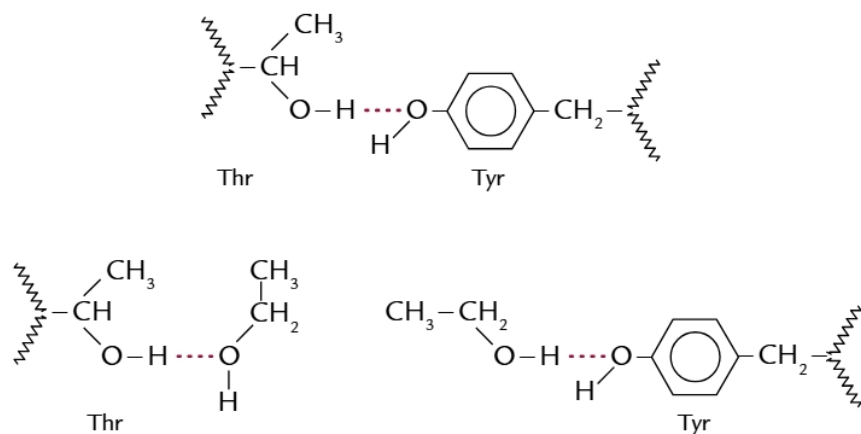
En ændring af pH vil ændre på ladningsfordelingen på proteinet. Lad os vende tilbage til polypeptidkæden på side 166. Sidekæden for L-asparaginsyre (Asp, aminosyre nr. 4 fra venstre) indeholder en syregruppe, som ved pH cirka 7 findes på formen  $-\text{COO}^-$ . Ved lave pH-værdier optager denne gruppe en hydron og bliver til  $-\text{COOH}$ . I samme peptidkæde ses aminosyren L-lysin som den tredje aminosyre fra venstre, og den indeholder en aminogruppe, som ved pH cirka 7 findes på formen  $-\text{NH}_3^+$ . Ved høje pH-værdier

afgiver denne gruppe en hydron og omdannes til  $-NH_2$ . Sidekædernes ladninger har betydning for proteinets rumlige struktur på grund af vekselvirkningen mellem de ladede grupper. Det er derfor ikke så underligt, at proteinernes rumlige struktur afhænger af pH. Hvis opløsningen gøres stærkt sur eller stærkt basisk, ødelægges den rumlige struktur. En sådan denaturering kan i nogle tilfælde være reversibel, dvs. den rumlige struktur kan genskabes, hvis pH reguleres tilbage til den oprindelige værdi.

Tungmetalioner kan skabe forstyrrelser i områder, der holdes sammen af ionbindinger, og kan også bevirke, at svovlbroer brydes. Begge dele virker ødelæggende på proteinets tredimensionale struktur.

Upolære stoffer kan denaturere proteinerne ved at fordele sig i proteinets upolære områder, hvorved de ændrer de upolære vekselvirkninger. På samme måde kan polære stoffer, fx ethanol, forstyrre i områder, som bindes sammen af hydrogenbindinger (se figur 152). Denne form for denaturering kendes fra afsprøjtning af huden, hvor alkoholen trænger ind i bakterier og denaturerer proteiner i bakteriecellen, hvorved bakterierne dør.

Figur 152. Tilsætning af ethanol til proteiner vil bevirke, at hydrogenbindinger i proteinet brydes.

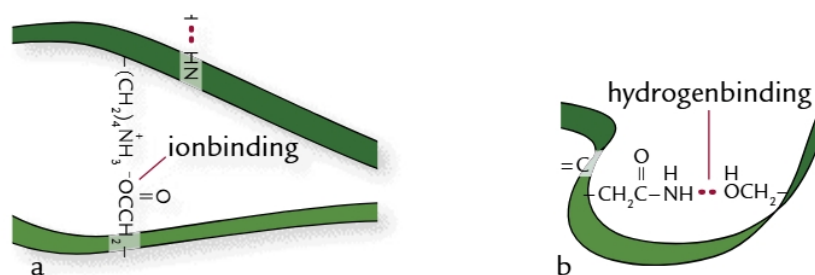


**OPGAVE**

72. Figur 153a viser et lille udsnit af figur 150 side 170.

a) Forklar, hvorfor den rumlige struktur i det viste område af proteinet ændres, hvis pH sænkes.

Figur 153. To udsnit af figur 150.



Figur 153b viser et andet lille udsnit af figur 150.

- b) Lav en skitse til forklaring af, hvordan ethanol kan ødelægge hydrogrogenbindingen i proteinstrukturen på dette sted.

## Enzymers struktur

Enzymer er katalysatorer. Man har kendskab til et meget stort antal forskellige enzymer og mange tusinde forskellige kemiske reaktioner, hvor enzymer er involveret. Enzymernes egenskaber og evne til at katalysere bestemte kemiske processer er nøje knyttet til enzymmolekylernes rumlige struktur.

De fleste enzymer er specifikke, det vil sige, at de ofte kun virker ved omdannelse af helt bestemte stoffer. Andre enzymer kan katalysere flere forskellige kemiske reaktioner. Enzymerne forøger en kemisk reaktions hastighed ved at åbne en anden reaktionsvej med lavere aktiveringsenergi og/eller ved at optimere den rumlige orientering af reaktanterne.

Enzymer har deres oprindelse i plante- og dyreriget. I nyere tid har dygtige kemikere dog været i stand til at fremstille kunstige enzymer, som er designede til at katalysere nogle ganske bestemte kemiske reaktioner.

Enzymer er grundlæggende opbygget med samme grundstrukturer som proteiner. En del enzymer kan desuden indeholde andre molekyler eller uorganiske ioner. Normalt er enzymmolekylerne ret kompakte – mange har en facon, der ligger tæt på en kugleform.

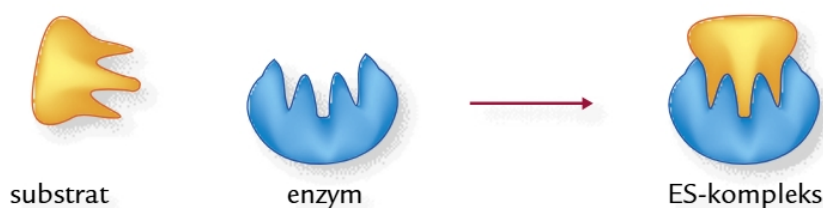
De fleste enzymer er store molekyler, opbygget af flere tusinde aminosyrer og med formelmasser på over 200 000 u. Der kendes dog også enzymer, der er opbygget af under 100 aminosyrer.

### Substrat

Det stof, som enzymet katalyserer omdannelsen af, kaldes *substratet*. Inden omdannelsen skal substratet bindes til enzymet. Det sker i et bestemt område af enzymmolekylet, som kaldes *det aktive center*. Det aktive center er udformet som en hulning eller lomme i enzymets overflade. Det aktive center vil normalt kun udgøre en lille del af det samlede enzym. Når substrat og enzym er bundet

sammen, kaldes det for et *enzym-substrat-kompleks*, ofte forkortet ES-kompleks, se figur 154.

Figur 154. Skematisk illustration af processen, hvor et substrat bindes til det aktive center i et enzym. Når substrat og enzym er bundet til hinanden, har man et enzym-substrat-kompleks, og omdannelsen af substratet kan nu ske.

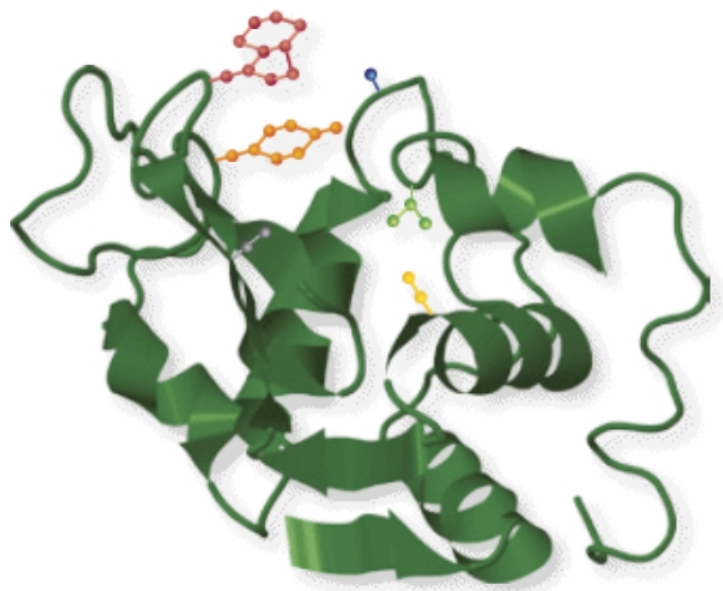


De fleste enzyms navne ender på *-ase*. De navngives efter det substrat, de virker på. Nogle eksempler: Lipider kan nedbrydes af forskellige typer af enzymer, som under et kaldes *lipaser*. *Saccharase* kan hydrolysere saccharose til D-fructose og D-glucose, og *amylase* kan hydrolysere amylose, dvs. nedbryde polysaccharidet til kortkædede carbohydrater.

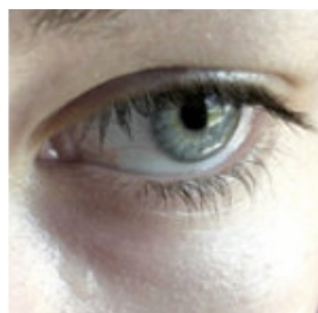
Enzymmolekylerne består af en stærkt sammenfoldet peptidkæde – og indimellem kan der være flere kæder samlet i en kvaternær struktur.

Den sammenfoldede struktur af proteiner bevirker, at de aminosyrer, som udgør det aktive center, kan være placeret ret langt fra hinanden i primærstrukturen.

Figur 155. Nederst ses en skitse af peptidkæden i lysozym fra (høns-)æggehvide. Lysozym er opbygget af 129 aminosyrer. Numrene angiver de aminosyrer, der indgår i opbygningen af lysozyms aktive center. Aminosyrerne er markeret med farvekoder på skitsen. Disse farvekoder kan genfindes i strukturtegningen af enzymet, hvor de viser placeringen af disse aminosyrers sidegrupper.



N-1 35 52 62,63 101 108 C-129



Figur 156. Tårevæske indeholder bl.a. lysozym og hjælper derved med at holde øjnene fri for uønskede bakterier.

Et eksempel på placering af et aktivt center er vist i figur 155 for enzymet *lysozym*. Dette enzym findes blandt andet i tårer, hvor det virker bakteriedræbende ved at nedbryde specielle polysaccharider, som findes i forskellige bakteriers cellevægge.

## Cofaktorer

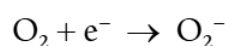
En stor gruppe af enzymer virker kun, hvis der også er en *cofaktor* til stede. Cofaktorer kan enten være metalioner eller mindre organiske molekyler, der ikke er proteiner. Disse mindre organiske molekyler kaldes også *coenzym*. Mange vitaminer indgår som bestanddele af coenzymerne. Vitaminer er naturstoffer, som menneskelegemet skal bruge, men ikke selv kan fremstille, og som derfor tilføres med kosten. Nogle vitaminer er angivet i varedeklarationen på figur 157.

Metalionerne sidder som regel et stykke inde i enzymet, og det er ofte ioner af metallerne fra undergrupperne i periodesystemets 4. periode, fx  $Zn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Co^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$  og  $Fe^{2+}$ . Der kendes enkelte eksempler på enzymer, hvor et metal fra 5. periode, fx molybdæn, optræder som cofaktor. Metalionerne kan også være fra hovedgrupperne, fx  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  og  $Mg^{2+}$ . Metalionerne er bundet komplekst til polypeptidkæden via ledige elektronpar på fx O eller N. Der kendes også mange eksempler, hvor fx svovlatomer fra L-cystein binder jernioner i såkaldte jern-svovlklynger.

Når en metalion virker som cofaktor, kan den have to forskellige funktioner: Den kan være med til at fastholde substratet på den rette position, og den kan deltage i overførsel af elektroner. Elektrontransport kan ske, fordi metalionerne fra undergrupperne (på nær  $Zn^{2+}$ ) let kan skifte oxidationstal. Oxidationstallene skifter med  $\pm 1$ . Fx kan jern veksle mellem  $Fe^{2+}$  og  $Fe^{3+}$ . Metalionerne er beskyttet mod en tilfældig oxidation eller reduktion ved at være indpakket i et lag af enzymets polypeptidkæde. I det følgende vil vi se nærmere på to enzymer, hvor metalioner optræder som cofaktor.

### Superoxid-dismutase

Superoxid,  $O_2^-$ , dannes i plante- og dyreceller, når  $O_2$  optager en enkelt elektron:



Hvis man tegner elektronprikformlen for superoxid, kan man se, at der er tale om et radikal:



### MULTIVITAMINTABLET

Næringsstofindhold pr. tablet i mængde:

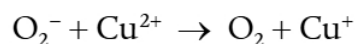
Kosttilskud	Mængde
Vitamin A	800 $\mu$ g
Thiamin B <sub>1</sub>	1,4 mg
Riboflavin B <sub>2</sub>	1,6 mg
Vitamin B <sub>6</sub>	2 mg
Vitamin B <sub>12</sub>	1 $\mu$ g
Folsyre	200 $\mu$ g
Niacin B <sub>3</sub>	18 mg
Pantothensyre	6 mg
Vitamin C	60 mg
Vitamin D <sub>3</sub>	5 $\mu$ g
Vitamin E	10 mg
Jern	14 mg
Zink	15 mg
Kobber	0,9 mg
Jod	150 $\mu$ g
Mangan	1,8 mg
Chrom	25 $\mu$ g
Selen	40 $\mu$ g
Molybdæn	45 $\mu$ g

Figur 157. Varedeklaration fra et glas multivitamin-tabletter (inkl. mineraler) til voksne.

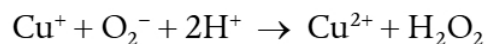
Radikaler er ekstremt reaktive, og i levende celler kan de reagere med næsten alt, de kommer i nærheden af, inklusive DNA-molekyler og andre molekyler, der er vigtige for cellernes funktion. Det er derfor nødvendigt, at der i cellerne eksisterer mekanismer, som effektivt kan fjerne superoxid. Sådanne mekanismer involverer enzymer, der under ét kaldes *superoxid-dismutase*. Cofaktorer i disse enzymer kan være  $\text{Cu}^+/\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}/\text{Mn}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$  eller  $\text{Ni}^{2+}/\text{Ni}^{3+}$ .

Lad os se på en af de superoxid-dismutaser, der findes i mennesket. Den betegnes SOD1 og indeholder  $\text{Cu}^{2+}$  som cofaktor. SOD1 indeholder desuden to  $\text{Zn}^{2+}$ .

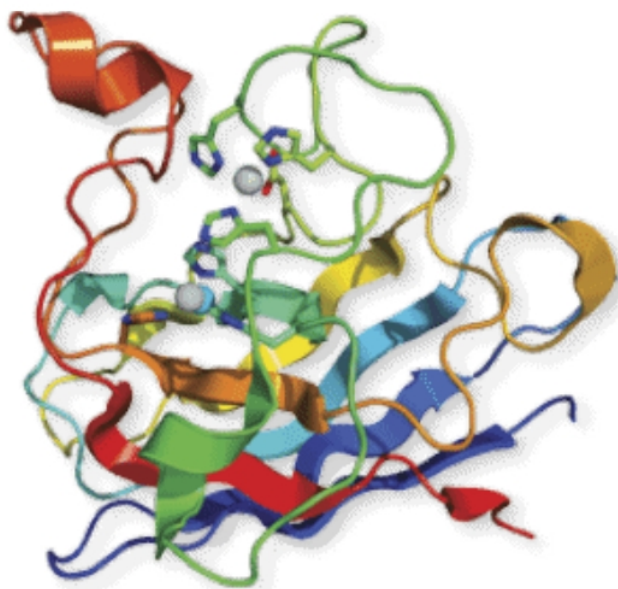
Fjernelsen af superoxid sker i tre trin: Først orienteres  $\text{O}_2^-$  korrekt i enzyms aktive center, dvs.  $\text{O}_2^-$  placeres i nærheden af cofaktoren  $\text{Cu}^{2+}$ . Reaktionens næste trin er overførsel af en elektron fra  $\text{O}_2^-$  til  $\text{Cu}^{2+}$ , som reduceres til  $\text{Cu}^+$ :



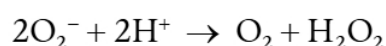
Sidste trin er en reaktion med endnu en superoxid, men denne gang sker der en oxidation af  $\text{Cu}^+$  og dermed en gendannelse af  $\text{Cu}^{2+}$ :



Figur 158. Model af SOD1, en superoxid-dismutase, hvor hvert enzymmolekyle indeholder to  $\text{Zn}^{2+}$ -ioner (grå kugler) og en  $\text{Cu}^{2+}$ -ion (lyseblå kugle). SOD1 findes blandt andet i menneskecellers cytoplasma.



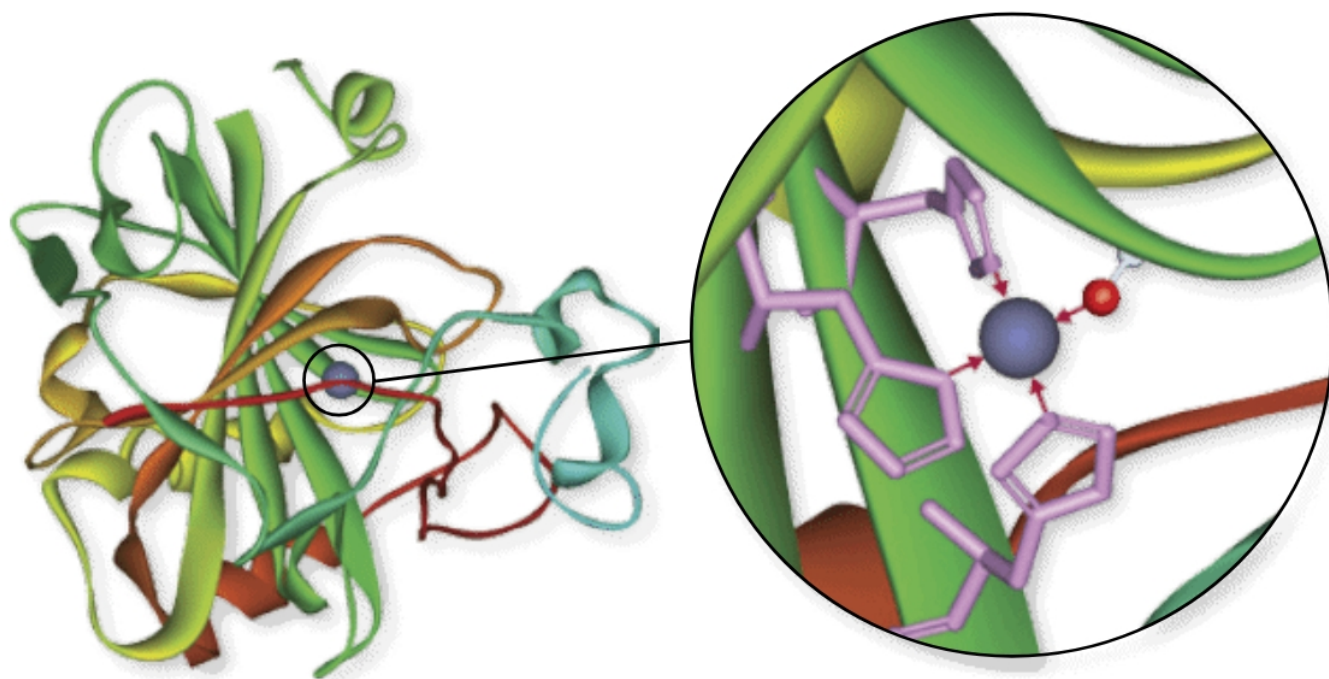
Den samlede reaktion kan opskrives således:



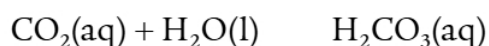
Man kan måske undre sig over dannelsen af  $\text{H}_2\text{O}_2$ , da  $\text{H}_2\text{O}_2$  i lighed med  $\text{O}_2^-$  er særdeles reaktivt over for mange molekyler i levende celler. I cellerne findes imidlertid også enzymet *catalase*, som meget effektivt omdanner  $\text{H}_2\text{O}_2$ . (Catalase omtales nærmere på side 189).

### Carbonsyreanhydrase

I enzymet *carbonsyreanhydrase* (*kulsyreanhydrase*) fungerer en  $\text{Zn}^{2+}$ -ion som cofaktor.  $\text{Zn}^{2+}$  er kompleksbundet til N-atomer, som sidder i sidegrupperne på tre L-histidin samt en  $\text{OH}^-$ -ion.



Ved de kemiske reaktioner i cellerne hos fx mennesker dannes der  $\text{CO}_2$ , som derpå skal transporteres med blodet til lungerne – for derefter at blive fjernet ved udåndingen. Under transporten med blodet omdannes  $\text{CO}_2$  til carbonsyre:



I blod er pH cirka 7,4. Derfor er  $\text{H}_2\text{CO}_3$  næsten fuldstændig hydrolyseret:



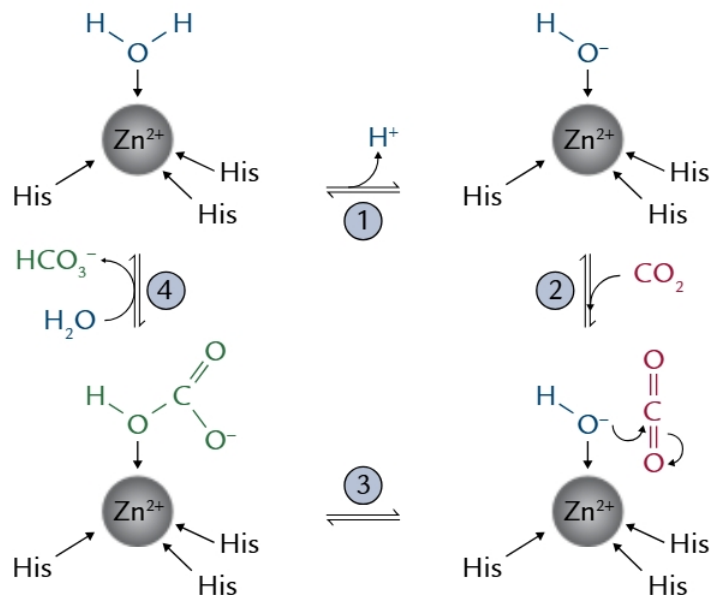
Figur 159. Til venstre ses en model af carbonsyreanhydrase.  $\text{Zn}^{2+}$ -ionen er den blåviolette kugle i midten. Til højre nærbillede af omgivelserne omkring  $\text{Zn}^{2+}$ -ionen.

I lungerne udåndes gassen  $\text{CO}_2$ , hvorved de to ligevægte forskydes mod venstre.

Den første reaktion er ikke særlig hurtig, men ved carbonsyreanhydrases medvirken får man en af de hurtigste enzymkatalyserede reaktioner, man kender. Under gunstige forhold kan hvert enzymmolekyle omsætte 600 000  $\text{CO}_2$ -molekyler i sekundet.

Lad os se lidt nærmere på enzymets virkning. En vigtig forudsætning for enzymets funktion er, at et vandmolekyle er kompleksbundet til  $\text{Zn}^{2+}$ , se figur 160.  $\text{H}_2\text{O}$  er en yderst svag syre med  $\text{p}K_s(\text{H}_2\text{O}) \approx 14$ , men når vandmolekylet bindes til  $\text{Zn}^{2+}$  i carbonsyreanhydrase, bliver  $\text{p}K_s(\text{H}_2\text{O}) \approx 7$ . I blodet er pH som nævnt cirka 7,4, og en stor del af de zinkbundne vandmolekyler fraspalter derfor en hydron og omdannes til kompleksbundet  $\text{OH}^-$  (reaktion 1 i figur 160). Herefter ankommer  $\text{CO}_2$  til enzymets aktive center, hvor det bindes og orienteres rigtigt i forhold til  $\text{OH}^-$  (reaktion 2). Ved reaktion 3 reagerer  $\text{CO}_2$  med  $\text{OH}^-$ , og der dannes  $\text{HCO}_3^-$  bundet til zinkionen. Ved den fjerde og sidste reaktion udskiftes  $\text{HCO}_3^-$  med  $\text{H}_2\text{O}$ , hvorved enzymet er gendannet. I lungerne forløber reaktionerne i den modsatte retning.

Figur 160. Reaktionsmekanisme for carbonsyreanhydrases omdannelse af  $\text{CO}_2$ .



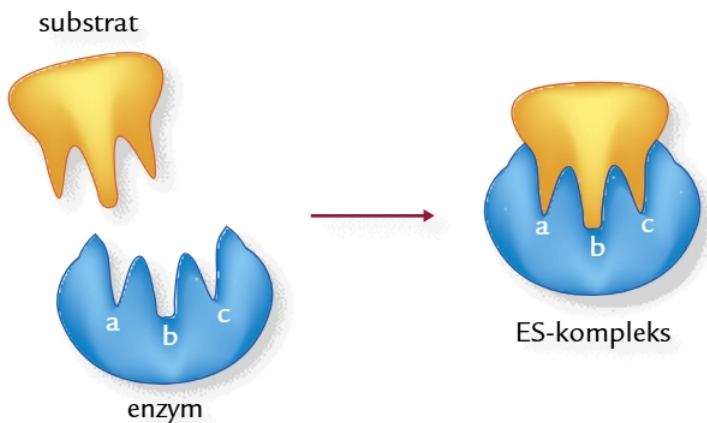
### OPGAVE

**73.** Forklar, hvorfor de to carbonsyreligevægte nævnt på forrige side forskydes mod venstre, når der udåndes  $\text{CO}_2$ .

## Enzymers virkemåde

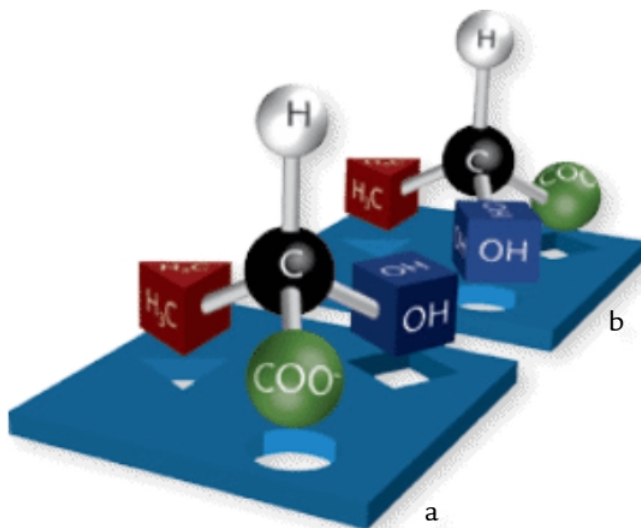
Substratet bindes i enzymets aktive center ved hjælp af hydrogenbindinger, ionbindinger eller ved vekselvirkninger mellem polære og upolære dele af enzym og substrat. De bindinger, der holder enzym og substrat sammen, er ret svage, og de virker i praksis kun ordentligt, hvis substrat og enzym passer godt sammen.

Den første og ældste model for enzymers reaktion med substrat er Emil Fischers fra 1894, den såkaldte 'lås og nøgle'-model. Her forestiller man sig, at den rumlige struktur for et enzymets aktive center præcist svarer til substratets form, hvorfor et bestemt substrat kun kan passe til et helt bestemt aktivt center – analogt til, at der til en bestemt lås kun findes én bestemt nøgle, der passer, se figur 161.



Figur 161. 'Lås og nøgle'-model for et enzymers reaktion med et substrat.

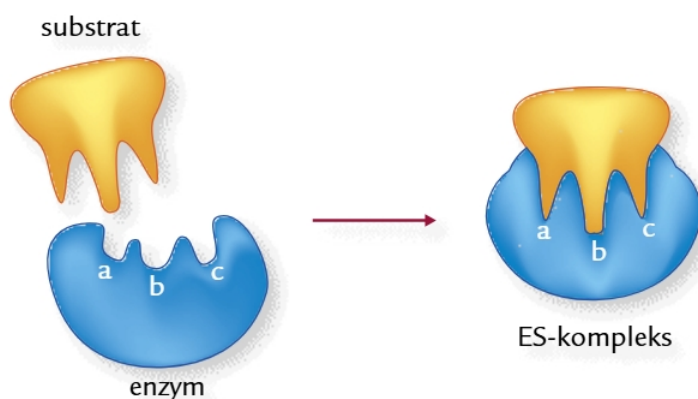
Med denne simple model er det let at forklare, hvorfor nogle enzymer kun virker på den ene af de to spejlbilledisomere former af substrater, idet det aktive center kun passer til én bestemt spejlbilledisomer form, se figur 162.



Figur 162. Enzymet lactat-dehydrogenase katalyserer omdannelsen af (S)-2-hydroxypropanoisyre til 2-oxopropanoisyre. Reaktanten indeholder et asymmetrisk carbonatom, og kun (S)-formen passer til enzymets aktive center.

Lås og nøgle-modellen er imidlertid ikke helt tilfredsstillende. Den tager således ikke højde for, at der ved bindingen af substratet til enzymets aktive center dannes svage bindinger, hvilket bevirker en mindre ændring af enzymets rumlige struktur. Specielt justeres det aktive centers udseende, så der sker en tilpasning af det aktive centers struktur til substratets struktur, se figur 163. Dette kaldes for *induceret tilpasning*. Substratets rumlige struktur kan også ændres ved bindingen til det aktive center, og dette kan være det første trin i den kemiske omdannelse, der skal ske af substratet. Når reaktionsprodukterne forlader enzymets aktive center, vil enzymet vende tilbage til sin grundform.

Figur 163. Induceret tilpasning. Når substratet bindes til enzymets aktive center, tilpasses det aktive centers og substratets form til hinanden. Når reaktionsprodukterne forlader det aktive center, antager enzymet igen sin oprindelige form.



Enzymerne virker på flere forskellige måder. Først og fremmest sænker de aktiveringsenergien. Det sker ved, at enzymet åbner en ny reaktionsvej, hvor reaktionen forløber hurtigere, end den gør uden enzymet (hvis reaktionen da overhovedet kan foregå uden enzymet). Enzymet kan fx virke ved at ændre substratets form på en måde, så nye bindinger lettere etableres, eller bindinger kan blive svækket i styrke, således at den kemiske reaktion lettere kan forløbe.

Som tidligere nævnt udgør det aktive center kun en ringe del af det samlede enzym. Resten af enzymet kan have andre roller. Fx kan overfladeformen medføre, at substratet får den rigtige orientering i forhold til det aktive center. Ladningsfordelingen og polariteten på enzymets overflade kan endvidere bevirke, at substratet hurtigere kommer ind i det aktive center.

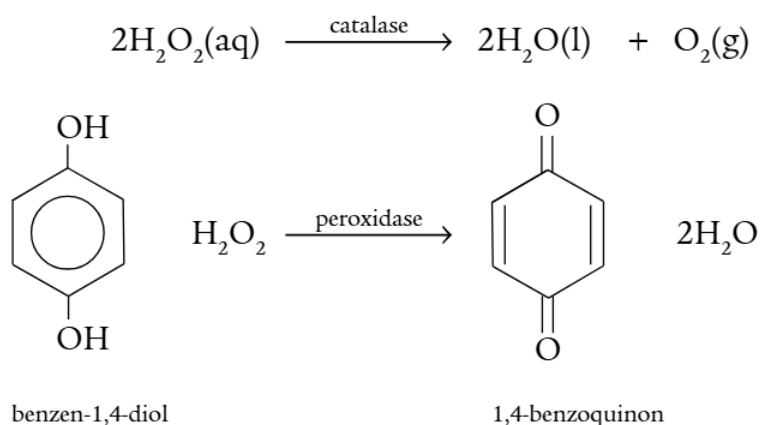




Figur 169. Bombarderbiller mestrer kemisk krigsførelse. Herhjemme findes kun en enkelt art, *Brachinus crepitans*, som lever på Bornholm.

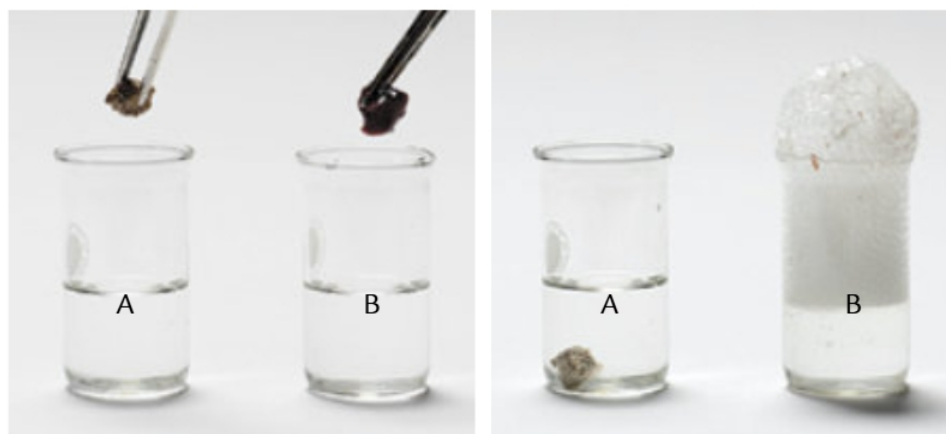
fra III til V. Samtidig overføres en elektron fra hæggruppen, hvorved jern ender med at få oxidationstallet IV. Jern(IV)ionen, som er mindre end jern(III)ionen, kan finde plads midt i hæggruppen. Ved reaktionens næste trin reagerer endnu et molekyle  $H_2O_2$ , og derved gendannes  $Fe^{3+}$ , hæggruppen får elektronen tilbage, og der dannes  $O_2$  og  $H_2O$ .

En lidt mere usædvanlig anvendelse af enzymet catalase finder man hos en gruppe insekter, der kaldes bombarderbiller. I bagkroppen har disse biller to forskellige reservoirer, der indeholder vandige opløsninger af henholdsvis benzen-1,4-diol (hydroquinon) og hydrogenperoxid. Billerne kan presse lidt af opløsningerne fra de to reservoirer ud i et reaktionskammer, der foruden vand indeholder enzymet catalase og *peroxidase*. Ved sammenblandingen bevirker enzymet, at der øjeblikkeligt dannes  $O_2$  på gasform ud fra  $H_2O_2$ , og at benzen-1,4-diol oxideres til det ildelugtende og ætsende 1,4-benzoquinon:



Reaktionerne er stærkt exoterme, og temperaturen i den vandige opløsning kan komme op på  $105\text{ }^\circ\text{C}$ . I kombination med trykstigningen – på grund af  $O_2(g)$  – bliver billen i stand til gennem en

Figur 170. Rå lever har et stort indhold af enzymet catalase, hvilket kan vises med dette forsøg. Bægerglas A og B indeholder begge 10 %  $H_2O_2$ . A tilsættes et stykke kogt lever og B et stykke rå. Catalasen i den kogte lever omdanner stort set ikke  $H_2O_2$ . Forsøget kan også udføres med kartofler.



åbning i bagkroppen at skyde en kogende opløsning af 1,4-benzoquinon i hovedet på sine fjender. En enkelt art bombarderbiller kan klare op til 500 affyringer i sekundet.

## Påvirkning af enzyvers aktivitet

Enzyvers aktivitet afhænger af forskellige ydre faktorer. I det følgende vil vi se på, hvordan ændringer i temperatur, pH og tilstedeværelse af inhibitorer kan have betydning for aktiviteten af enzymer.

### Temperatur

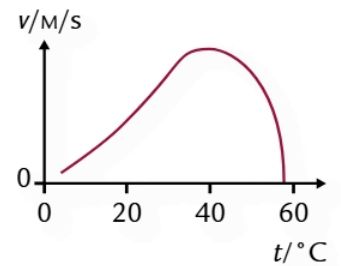
Temperaturen har, som det tidligere er forklaret, betydning for kemiske reaktioners hastigheder. Reaktionshastigheden vokser som bekendt, når temperaturen øges. Det gælder også for enzymkatalyserede processer, men kun til en vis grad. Øges temperaturen yderligere, falder reaktionshastigheden, se figur 171.

Faldet i reaktionshastigheden skyldes denaturering af enzymet. Et denatureret enzym genvinder normalt ikke sin enzymfunktion, hvis man afkøler. Enzymets rumlige struktur er uigenkaldeligt ødelagt ved denatureringen, og det kan ikke genoptage sin oprindelige struktur.

De fleste af menneskelegemets enzymer mister deres virkning ved lidt over 40 °C. Meget høj feber er livstruende, blandt andet fordi enzymerne i kroppen tager skade. Denaturering sker allerede ved legemstemperatur, og cellerne må hele tiden lave nye enzymmolekyler til erstatning for dem, som ødelægges ved denaturering. Dette forløber heldigvis i de fleste tilfælde helt uproblematisk.

Mange vaskemidler indeholder forskellige enzymer, som nedbryder proteiner, fedtstoffer og stivelse i pletterne på tøjet. Et vaskemidlenzym skal kunne fungere ved vaskevandets ret høje pH-værdi. Enzymerne skal desuden kunne tåle temmelig høje temperaturer, og de skal helst også være virkningsfulde ved relativt lav vasketemperatur, så man kan nedsætte energiforbruget ved vask.

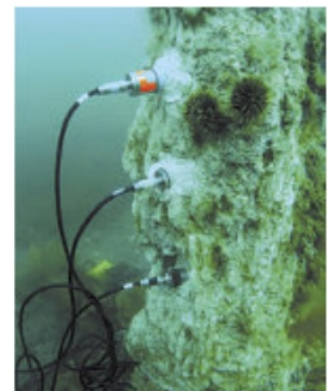
De fleste enzymer denatureres, når de opvarmes til temperaturer over 50-60 °C, men visse bakterier kan overleve temperaturer helt op til omkring 100 °C. Disse termofile bakterier findes fx i varme kilder både ved jordoverfladen og undersøisk. Bakterier, der indeholder varmestabile enzymer, kan udnyttes industrielt, fx i vaskemidler og ved papirfremstilling.



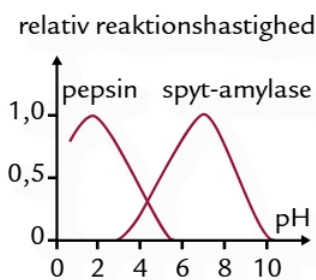
Figur 171. Reaktionshastigheden som funktion af temperaturen. Beliggenheden af temperaturoptimum varierer fra enzym til enzym.



Figur 172. Vaskepulver indeholder normalt flere forskellige enzymer.



Figur 173. I de sydgrønlandske Ikka-søjler lever mikroorganismer, som indeholder enzymer, der virker ved både lav temperatur og høj pH-værdi. Enzymerne kan måske i fremtiden anvendes i bl.a. vaskepulver.

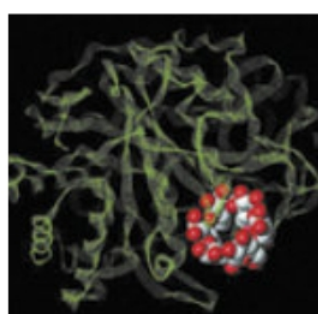
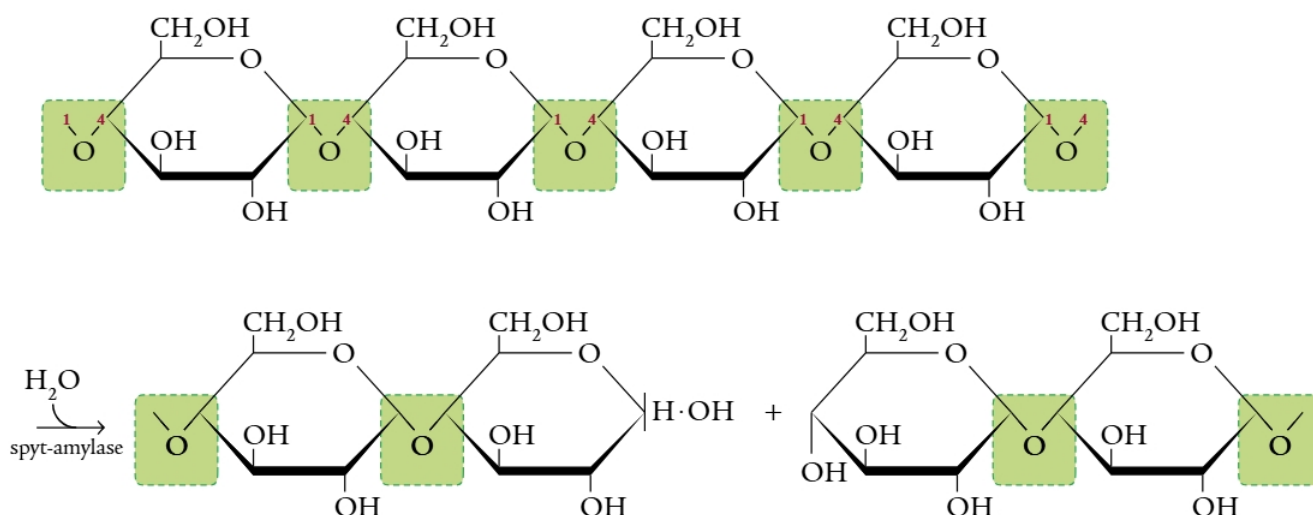


Figur 174. Reaktionshastigheden som funktion af pH for to fordøjelses-enzymmer. Hastigheden er angivet relativt til hastigheden ved pH-optimum.

### pH

Reaktionshastigheden afhænger også af pH. Figur 174 viser pH-afhængigheden for to fordøjelsesenzymmer. Den pH-værdi, hvor reaktionshastigheden er maksimal, kaldes den optimale pH-værdi eller pH-optimum.

Som vist på figuren har spyt-amylase pH-optimum ved cirka 7. Spyt-amylase er et stivelses-spaltende enzym, som er i stand til at katalysere hydrolysen af  $\alpha$ -1,4-bindinger i stivelsesmolekyler. Herunder er vist et brudstykke af amylose.  $\alpha$ -1,4-bindingerne er markeret med grønt, og et eksempel, hvor en enkelt  $\alpha$ -1,4-binding er blevet brudt, er angivet:



Figur 175. Spyt-amylase. Der er placeret et stykke carbohydrat i enzymets aktive center.

Enzymet virker bedst i munden, hvor pH-værdien er tæt på neutral. Når maden kommer videre ned i mavesækken, falder pH til omkring 2 eller lavere, og enzymet vil derved ophøre med at virke.

I mavesækken udskilles enzymet pepsin, et protein-spaltende enzym, der bryder visse typer af peptidbindinger, især hvor der indgår aminosyrer med en aromatisk struktur: L-phenylalanin, L-tyrosin og L-tryptofan. Spaltningen er en hydrolyse, der sker ved carboxylsyreriden af den aromatiske aminosyre, fx som skitseret i reaktionsskemaet side 193.

Enzymet bevirker derfor kun en delvis nedbrydning af proteinerne. Det fremgår af figur 174, at pepsin fungerer bedst i det stærkt sure område. I tyndtarmen, hvor pH er cirka 8,6, er der en række andre proteinnedbrydende enzymer, der fortsætter den nedbrydning, som pepsin har påbegyndt i mavesækken.

D-galactose og D-glucose kan i modsætning til lactose uden problemer optages gennem tarmvæggen.

Sædvanligvis er det sådan, at når pattedyrunger med alderen gradvis bliver mindre afhængige af mælk, falder lactaseindholdet langsomt i tarmvæggen for til sidst at forsvinde helt. Dette sker normalt også for børn ved 3-4-årsalderen. Imidlertid har visse af verdens befolkningsgrupper et højt lactaseniveau i tarmen, selv i voksenalderen. Det gælder fx for mennesker fra Nordeuropa og deres efterkommere i Nordamerika, folk fra Mongoliet og visse mælkedrikkende nomadestammer i Afrika. Alle voksne mennesker, der kan nedbryde lactose, nedstammer fra befolkninger, som gennem årtusinder har haft mælkeprodukter som en vigtig del af deres ernæring. For nordeuropæernes vedkommende mener man, at den høje lactasemængde i tarmen i voksenalderen er opstået ved en mutation for cirka 6000 år siden. Evnen til at producere lactase har holdt sig og er blevet udbredt til stort set hele befolkningsgruppen, fordi det har vist sig at være en ernæringsmæssig fordel.

Voksne, der ikke kan nedbryde lactose, siges at lide af *lactose-intolerans*. Som antydnet ovenfor drejer det sig om en stor del af verdens befolkning, heriblandt knap 3 % danskere. Drikker disse mennesker mælk, får de ubehag og diarre, fordi lactose binder vand i tarmen. Herudover omsætter mikroorganismer i tarmen lactosen, hvorved der dannes 2-hydroxypropansyre (mælkesyre) og gasserne CO<sub>2</sub> og H<sub>2</sub>. Man kan undgå ubehagelighederne ved lactoseintolerans ved at undgå at indtage mælkeprodukter.

Lactose smager væsentlig mindre sødt end D-glucose og lidt mindre sødt end D-galactose. Ved fremstilling af isprodukter af mælk kan der tilsættes lactase, så mælakens indhold af lactose omdannes til de sødere reaktionsprodukter. Lactases virkning kan også udnyttes af mennesker med lactoseintolerans, idet lactase kan tilsættes lactoseholdige produkter før indtagelsen.

## Anvendelse af enzymer

Enzymer har i de seneste årtier fået en stadigt stigende samfundsmæssig betydning, idet de har vist sig velegnede til at løse mange af dagligdagens behov. Nogle eksempler:

- Bioethanol fremstillet af fx halm kræver cellulaser til omdannelse af cellulose til glucose, som derefter gæres til ethanol.
- Vaskemidler indeholder enzymer til fx nedbrydning af lipider,



Figur 183. Lactosefri mejeriprodukter er fremstillet ved tilsætning af enzymet lactase.



Figur 184. Lider man af lactoseintolerans, kan man købe kapsler med lactase, som enten kan indtages eller drysses ud over mælkeholdige fødevarer.

Figur 185. Novozymes' laboratorium i Kalundborg. Udvikling af enzymer er blevet en stor eksportindustri i Danmark. Novozymes har cirka 5000 ansatte i 30 lande og er en af verdens førende virksomheder inden for udvikling og salg af enzymer.



stivelse og proteiner, hvilket forbedrer midlernes evne til at vaske rent. Der er også udviklet enzymer, som virker ved relativt lave temperaturer, og det er naturligvis en energimæssig fordel.

- Bundfald af frugtkød i juice kan fjernes ved hjælp af enzymer i stedet for ved filtrering.
- Kød kan mørnes ved hjælp af enzymer, fx enzymer fra ananas eller papaya.
- Ostefremstilling startes ved at benytte et proteinspaltende enzym fra kalvemaver (osteløbe). Nyere undersøgelser har vist, at enzymer fra kameler er mere effektive.
- Proteinnedbrydende enzymer (proteaser) kan benyttes til at fjerne kød fra skeletter, hvilket både konservatorer og medicinalindustrien gør brug af.
- Enzymer tilsættes foder for at forbedre dyrenes udnyttelse af næringsstoffer.
- Høj-fructose-sirup er en blanding af glucose og fructose, der er dannet ved enzymatisk nedbrydning af stivelse og efterfølgende isomerisering af en del af glucosen til fructose. Isomeriseringen sker ved hjælp af enzymet glucose-isomerase og forhandles under navnet Sweetzyme T<sup>®</sup>. Høj-fructose-sirup anvendes som sødemiddel, fx i læskedrikke.

## Opsamling

Test din viden om proteiner og enzymer. Ved du, hvad begreberne betyder?