

## 12. TRANSPORDINÄHTUSED JA BIOENERGEETIKA ALUSED

Eluks on vajalik pidev aine ja energia **transport** (e suunatud liikumine) läbi biosfääri ja konkreetset bioloogilise aine. **Biosfäär** ehk elukeskkond on Maa sfäär (sh õhk, pinnas ja vesi), mida asustavad organismid. Seepärast peame kasvõi üldjoontes mõistma, mis on nende protsesside liikumapanevaks jõuks.

Transportida võib

- **ainet** (siis räägitakse **difusioonist**)
- **energiat** (**soojusjuhtivus**). Maxwelli tasakaalulise kiiruste jaotuse tekkimine gaasides nt on soojusjuhtivuse tulemus.
- **liikumishulka** (**viskoossus**).
- **elektrilaengut** (**elektrijuhtivus**)

Transpordinähtused esinevad aine kõikides agregaatolekutes ja nad kõik alluvad sarnastele seaduspärasustele.

**Transpordinähtused** ilmnevad, kui esineb mingi **intensiivse parameetri** (nt kontsentratsioon, rõhk, temperatuur, elektri- ja/või gravitatsioonivälja potentsiaal) **kõrvalekalle tasakaalulisest väärtusest**.

Intensiivne parameter, nagu me mäletame, iseloomustab tasakaaluolekus kogu süsteemi ja ei sõltu süsteemi suuruselt.

Transport toimub ruumis, seega on jutt eelkõige parameetri **ruumilisest kõrvalekaldest**.

Kõigi **passiivsete** transpordinähtuste **ühiseks jooneks** on **liikumine suurema homogeensuse suunas, korra/organiseerituse vähenemine**. Selliseid protsesse, nagu me juba hästi teame, suunab termodünaamika teine seadus ehk entroopia kasvu seadus. Mida kiiremini parameter ruumis muutub (teiste sõnadega, mida suurem on parameetri **gradient**), seda kiiremini transport toimub. Gradient on mingi pideva suuruse muutumise kiirus **ruumi koordinaadi** järgi.

Jutt on samasugustest jõududest, mis mehaanilist keha (näiteks pendlit) gravitatsiooniväljas tasakaaluasendisse tagasi tirib ja mida me arvutame kui gravitatsioonilise potentsiaalse energia muutuse kiirust:  $F = -\frac{\Delta E_{pot}}{\Delta l}$ , kus  $\Delta l$  on nihe tasakaaluasendist piki l-suunda.

Nagu me juba teame, tuleb termodünaamilistes süsteemides kui  $T > 0$  potentsiaalse energia asemel kasutada **vaba energiat**.

Vaba energiat arvatuna ühe mooli aine kohta nimetatakse **keemiliseks** (või üldjuhul, kui on tegemist laetud ainega, **elektrokeemiliseks**) **potentsiaaliks**  $\mu$ . Kasutades analoogiat jõuga gravitatsiooni potentsiaalses väljas saame keemilise potentsiaalide erinevuse tõttu tekkiva ja tasakaaluasendi suunas mõjuva jõu avaldada kui

$$F = -\frac{\Delta \mu}{\Delta l}.$$

Püüame nüüd  $\Delta\mu$  füüsikalist mõtet avada. Aine  $i$  elektrokeemiline potentsiaal sõltub **konstantsel rõhul ja temperatuuril** mitmest parameetrist. Meie (st bioenergeetika) seisukohalt on kõige olulisem tema sõltuvus aine kontsentratsioonist  $C$ , elektrivälja potentsiaalst  $\Psi$  ja välisest (lisa) rõhust  $P$  (vahel, nt kõrgete puude puhul, tuleb arvestada ka gravitatsioonilise liikmega  $+m_i gh$ , kuid lihtsuse huvides jätame selle liikme siinkohal vaatluse alt välja):

$$\mu_i = \mu_i^* + RT \ln C_i + z_i F \Psi + V_i P.$$

Siin  $F$  on Faraday arv,  $z$  on iooni elektriline laeng ja  $V_i$  on lahustunud aine mooli ruumala.

See valem võib küsimusi tekitada. Nimelt on  $\ln$  all justkui dimensiooniga suurus, mida seal olla ei tohi. Tegelikult ei ole ka. Sobivalt parameetreid  $C_{i0}$ ,  $\Psi_0$  ja  $P_0$  valides võime alati kirjutada:

$$\mu_i - \mu_i^* = RT \ln \frac{C_i}{C_{i0}} + z_i F (\Psi - \Psi_0) + V_i (P - P_0).$$

Näeme, et  $\ln$  all on mitte dimensiooniga molaarne kontsentratsioon vaid kontsentratsiooni **suhe** mingi standardkontsentratsiooni suhtes. Kokkuleppeliselt

võetakse  $C_{i0} = 1 \text{ M}$  ja  $\frac{C_i}{C_{i0}} = C_i$ . Ülejäänud kahes liikmes on tegemist parameetri

**erinevusega/vahega** mingist standardsuurusest. Viimase võib lihtsuse huvides alati 0-ga võrdsustada.

Lõpuks osutame, et nii nagu varem käsitletud gravitatsioonivälja ja elektrivälja juhtudelgi on potentsiaalne energia määratud vaid konstandi täpsusega. Seepärast otsitakse mitte keemilise potentsiaali absoluutväärtust, vaid tema väärtust mingi (jälle kokkuleppelise) standardpotentsiaali ( $\mu_i^*$ ) suhtes.

Arvestades, et ideaalsetes segudes (vaid selliseid segusid me siin käsitlemegi) komponentide elektrokeemilised potentsiaalid lihtsalt summeeruvad ja, et ülaltoodud valem on õige iga komponendi kohta eraldi, siis võime valemist indeksi lihtsuse huvides edaspidi ära jätta.

Potentsiaalide vahe jaoks  $\Delta\mu(r_{12})$  **ruumi erinevates osades**, mida tähistavad raadiusvektorid  $r_1$  ja  $r_2$ , võime siis kirjutada:

$$\Delta\mu(r_{12}) = RT \ln \frac{C(r_1)}{C(r_2)} + zF \Delta\Psi + V \Delta P.$$

Selles avaldises standardpotentsiaali enam ei ole. See taandub välja, sest tegemist on **ühe ja sama ainega**.

Siinkohal tasub paralleeli tõmmata keemilise tasakaalu avaldisega, kus kontsentratsioonidega seoses saime sarnase valemi. Sarnasus on formaalne.

Tegelikult oli viimasel juhul tegemist **erinevate ainete seguga** (nt kahe, aine 1 ja aine 2), mille kummagi kontsentratsioon segu ruumalaks reaktsiooni käigus pidevalt muutub. Tasakaalu korral keemiline potentsiaal ruumi igas punktis on sama:

$$\Delta\mu_{12} = 0 = \mu_1^* - \mu_2^* + RT \ln \frac{C_1}{C_2}$$

$$-\Delta\mu_{12}^* = -(\mu_1^* - \mu_2^*) = \mu_2^* - \mu_1^* = RT \ln \frac{C_1}{C_2}.$$

Näeme, et **keemilise reaktsiooni tasakaalu määrab standardsete (1M, 1 atm, 0 C) keemiliste potentsiaalide vahe**. Keemiline potentsiaal on kogu ruumis ühesugune ja =0.

**Mittetasakaalulisi** transpordinähtusi aga kontrollib **keemiliste potentsiaali erinevus** ruumi erinevates osades. Ei sõltu aine standardsest keemilise potentsiaali väärtusest.

## 12.1. Difusioon

Järgnevalt kontsentreerume kontsentratsioonide erinevusega seotud liikmele

$\Delta\mu(r_{12}) = RT \ln \frac{C(r_1)}{C(r_2)}$ , mis kirjeldab **difusiooni**. Poolläbilaskva membraani

puhul kirjeldab sarnane liige **osmootse rõhku efekti**.

**Difusioon on aine ümberpaiknemine ruumis kontsentratsioonide erinevuse tõttu**. Difusioonil on **peamine ainete transpordi mehhanism raku piires**, samuti taime ja keskkonna vahel.

Kontsentratsioonide erinevus põhjustab jõu, mida võib käsitleda kui **difusiooni liikumapanevat jõudu**

$$F = -\frac{\Delta\mu}{\Delta l} = -\frac{RT}{C} \frac{\Delta C}{\Delta l}.$$

Siin on kasutatud lähendust **lnx=x-1**, mis kehtib, kui kontsentratsioonide erinevus ruumis on suhteliselt väike.

Katseliselt on kindlaks tehtud, et molekulide difusiooniline ümberpaiknemine ruumis toimub seda kiiremini, mida **kiiremini liiguvad molekulid**, mida **suurem** on keskmine põrgete-vahelise **vaba tee pikkus** ja mida järsem on kontsentratsiooni muutus ruumis, st, mida **suurem on kontsentratsiooni gradient**. Kõrgema tihedusega (kontsentratsiooniga) piirkondadest eemale toimub liikumine suurema tõenäosusega kui madalama kontsentratsiooniga piirkondadest kõrgema kontsentratsiooniga piirkondadesse lihtsalt sellepärast, et kõrgema kontsentratsiooniga piirkonnas on rohkem molekule kui madala kontsentratsiooniga piirkonnas. Niimoodi toimub difusiooni käigus aine kontsentratsiooni ühtlustumine.

Neid seaduspärasusi kirjeldab empiiriline valemi, mida tuntakse **Fick'i seaduse** nime all ja mis käsitleb aine liikumise kiirust ehk **aine voogu** (mõõdetakse ühikutes kg/s või mol/s) **silindrilises torus** pikkusega  $\Delta l$  ja ristlõikepindalaga  $S$ . Toru ühes otsas hoitakse konstantset gaasi kontsentratsiooni  $C_1$  ja teises otsas  $C_2$ :

$$W = D \frac{(C_1 - C_2)S}{\Delta l}$$

Sinisega tähistatud liige  $\frac{\Delta C}{\Delta l}$  on võrdeline eelpoolnimetatud **liikumapaneva jõuga**, võrdetegur  $D$  kutsutakse difusioonikonstandiks.

Difusioon on **takistatud liikumine**. Näiteks gaasi molekulid liiguvad suure kiirusega (molekulide keskmine kiirus toatemperatuuril on üle 400 m/s), kuid pidevate pörkumiste tõttu on nende tegelik edasiliikumine ruumis ilma eelissuundadeta, juhuslik ja suhteliselt aeglane. Seepärast võime valemist teisendades sisse tuua nn

**liikumistakistuse** mõiste:  $R = \frac{\Delta l}{DS}$ . Takistus on seda suurem, mida pikem on toru ja seda väiksem, mida suurem on toru ristlõike pindala ning difusioonikonstant.

$$W = \frac{\Delta C}{\frac{\Delta l}{DS}} = \frac{\Delta C}{R}$$

Selliselt üleskirjutatuna on meie valem sarnane koolifüüsikast tuntud **Ohmi seadusega**

$$I = \frac{U}{R},$$

mis määrab elektrivoolu (so **laengute voo**, C/s) läbi takistust  $R$  omava elektrijuhi.

Üldiselt saabki nii aine (nt vedeliku voolamist) kui ka laengu ümberpaiknemist ruumis kirjeldada sarnaste lineaarsete valemite abil, kus lugejas on liikumapaneva jõuga proportsionaalne suurus ja nimetajas on liikumistakistus.

**Ficki seadusele** võib veelgi elegantsema kuju anda kirjutades ta üles **voo tiheduse** (mida mõõdetakse ühikutes mol/ s m<sup>2</sup> või kg/s m<sup>2</sup>) kaudu:

$$J = \frac{W}{S} = -D \frac{dC}{dl}$$

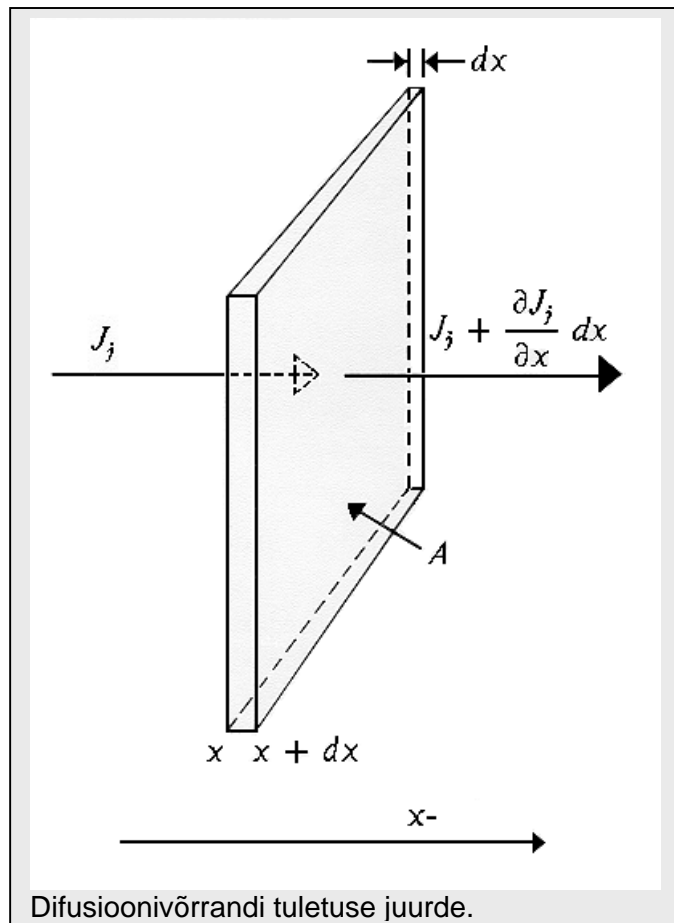
Voog liigub kontsentratsiooni kahanemise suunas, sellest siis miinusmärk.

Voog on statsionaarne, kui kontsentratsioonide vahe (ja toru takistus) ei muutu ajaga. Kontsentratsiooni gradiendi  $\frac{\Delta C}{dl}$  konstantsuse säilitamiseks peab molekule pidevalt kuhugi ära kaduma ja teisalt peale tulema. Näiteks, taimelhes

süsihappegaas pidevalt neeldub fotosünteesi käigus ja seetõttu säilib pidevalt lehes madalam CO<sub>2</sub> kontsentratsioon kui välisõhus.

Kui molekulid ära ei kao ja peale ei tule, siis esialgu mingil viisil tekitatud kontsentratsiooni erinevus väheneb ja kaob mõne aja pärast sootuks.

### Kui kiiresti see kontsentratsiooni ühtlustumine toimub?



Vaatleme lihtsuse mõttes **ühemõõtmelist** juhtu (vt joonist). Oletagem, et sünteesisime mingi koguse metaboliiti raku keskel asuval tasandil  $x=0$  ja küsime, **kui kiiresti** (ehk millise aja jooksul) see aine raku laiali difundeerub?

Valime kaugusel  $x$  meie tasapinnast, kus aine eraldus, ühe **ühikulise pindalaga** ( $S=1$ ) ruudu ja selle kõrvale kaugusele  $x+dx$  teise ruudu, nii et saame nagu õhukese kasti. Kohal  $x$ , kasti sisenedes, on voo tihedus  $J$ , kohal  $x+dx$ , kastist väljudes, võib voo tihedus olla teine. Eeldame, et see muutus on väike (mis lubab kasutada lineaarset lähendit).

Avaldame voo tiheduse teises kohas tema väärtuse kaudu esimeses kohas ning tema ruumilise muutumise kiiruse (gradiendi) kaudu:

$$J(x + dx) = J(x) + \frac{dJ}{dx} dx$$

Kuna kastist väljavoolu kiirus ei võrdu sissevoolu kiirusega, peab kasti ainet ajaga kas kogunema (või sealt kaduma/väheneb). See aine kogunemise kiirus on muidugi võrdne kasti siseneva ja sealt väljuva voo tiheduste vahetusega

$$J - \left( J + \frac{dJ}{dx} dx \right)$$

Meie ühikulise pinnaga kastikeses olgu **aine hulk** katse alguses  $C S dx = C dx$  ( $C$  on kontsentratsioon,  $S dx$  on ruumala, kuid pindala  $S=1$ ). See aine hulk muutub ajas tänu aine kogunemisele (lahkumisele) järgmise kiirusega

$$\frac{dC}{dt} dx = J - \left( J + \frac{dJ}{dx} dx \right)$$

Pärast  $dx$  ja  $J$  taandamisi saame nn. **pidevuse võrrandi**:

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{dJ}{dx}$$

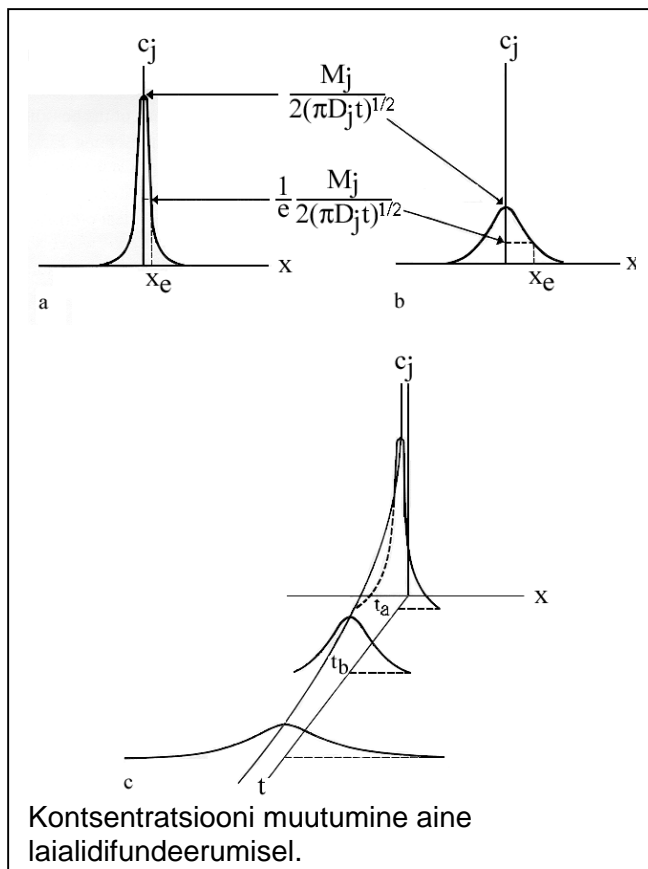
Pidevuse võrrand põhineb aine jäävusel ja väidab, et kui voo tihedus ruumis muutub ( $\frac{dJ}{dx}$ ), siis peab aine sellesse ruumiossa kogunema või sealt ära kaduma ( $\frac{dC}{dt}$ ).

Tehes nüüd asenduse  $J = -D \frac{dC}{dx}$  saame ühemõõtmelist (kolmemõõtmelisel juhul tuleb tuletised võtta kõigi kolme koodinaadi suunas) difusiooni kirjeldava diferentsiaalvõrrandi, mis sõltub nii **ajast** kui **ruumikoordinaadist** :

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{d}{dx} \left( -D \frac{dC}{dx} \right) = D \frac{d^2C}{dx^2}$$

Selle võrrandi lahendiks on kahe muutuja (ruumikoordinaat  $x$  ja aeg  $t$ ) eksponentfunktsioon:

$$C(x,t) = \frac{M}{2\sqrt{\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}},$$



mis  **$x$  suurenedes** küll kiiresti **kahaneb** (ruut!), kuid säilitab märgatava väärtuse ka suurtel kaugustel (vt joonist).  $M$  on normeerimiskonstant (aine kogumass, mis eraldus protsessi alguses tasapinnal  $x=0$ ).

Kui meid huvitab, **kui kaugel on aine difundeerunud mingi aja jooksul**, siis peame küsimust konkretiseerima selles mõttes, et fikseerida mingi konkreetne funktsiooni väärtus, mida me peame difusiooni **frondiks**.

Ütleme, et meid huvitab, kui kaugel on front, mis vastab funktsiooni väärtusele  $e^{-1} = 0.36$  (vt joonist). Tingimus, et  $e$  astendaja = 1 tähendab, et

$$x^2 = 4Dt,$$

millest järeldub, et difusiooni front kaugeneb allikast suhteliselt aeglaselt, võrdeliselt ruutjuurega ajast ja difusioonikonstandist:  $x = \sqrt{4Dt}$ . Teist moodi formuleerides aeg, mis kulub antud vahemaa läbimiseks kasvab võrdeliselt kauguse ruuduga:  $t = \frac{x^2}{4D}$ . Näiteks kaks korda kaugemale levikuks kulub neli korda rohkem aega.

Sellest tulenebki, et isegi kui väikestel distantsidel on difusiooniline transport efektiivne, muutub ta distantsi kasvades väga kiiresti ebaefektiivseks.

Samast valemist saame ka difusioonikonstandi näitliku tõlgenduse: **Difusioonkonstant iseloomustab difundeeriva aine pilve pindala kasvukiirust (mis punktikujulise allika puhul on kera pind). Ühik on m<sup>2</sup>/s. Tõepoolest:**

$$D = \frac{x^2}{4t} = \frac{4\pi x^2}{4\pi 4t} = \frac{S}{16\pi t}.$$

Füüsikaliselt iseloomustab difusioonikonstant nii **difundeerivat ainet** kui ka **difusioonitingimusi** (eelkõige temperatuuri). Võib näidata, et

$$D(T) = \frac{1}{3}v(T)\lambda,$$

kus  $v$  on molekulide lineaar-keskmise kiirus ja  $\lambda$  on vaba tee pikkus. Kordaja 1/3 tuleneb sellest, et liikumist vaadeldakse iga koordinaadi suunas eraldi. Kiirus sõltub teatavasti  $T$ -st kuid mitte vaba tee pikkus (konstantse ruumalaga nõus).

Toome mõned difusioonikonstandi väärtused (ühikutes m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>):

Vees		Õhus	
suhkur	5.2 10 <sup>-10</sup>	CO <sub>2</sub>	1.6 10 <sup>-6</sup>
glükoos	6.7 10 <sup>-10</sup>	veeaur	2.4 10 <sup>-6</sup>
glütsiin	11 10 <sup>-10</sup>	O <sub>2</sub>	2.0 10 <sup>-6</sup>
valk	1 10 <sup>-10</sup>		
DNA	0.1 10 <sup>-10</sup>		

Rusikareegel on, et õhus on difusioonikonstandi väärtused kiirused ligikaudu 1000-10000 korda suuremad kui vees. Vahe tuleneb väga väikesest molekuli vaba tee pikkusest vees võrreldes gaasiga.

Arusaadav on ka see, et raskemad molekulid difundeeruvad aeglasemalt, sest nende liikumise kiirused on väiksemad, kuna samal temperatuuril on energiad

samad, suurema massiga molekulid aga liiguvad aeglasemalt. Kui võtame difusioonikonstandiks  $10^{-9} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$  siis difundeerumiseks kulub järgmine aeg:

5 mikrom	(väikesed rakud ja raku organellid)	0.006 s
50 mikrom	(rakud)	0.6 s
1 m	(organismid)	$25 \cdot 10^7 / 31.5 \cdot 10^6 = 8$ aastat

Siit näeme, et organellides ja väikestes rakkudes on difusioonikiirus piisavalt suur selleks, et molekul võib umbes 200 korda sekundis läbi organelli difundeeruda. Suurema raku mõõtmis on see juba ainult paar korda sekundis. Seepärast on suuremad rakud **diferentseeritud ehitusega**, et difusiooniprotsessid kindlustaksid elutegevuseks vajaliku ainevahetuskiiruse.

Terve organismi piires on difusioon lootusetult aeglane. Seetõttu toimubki metaboliitide **kaugtransport** peamiselt **voolamise** abil (veri, lümfid), närvierutus aga liigub **elektri-impulsside** abil.

**Kui difusioon juba suuremate rakkude puhul liiga aeglaseks jääb, siis tekib küsimus miks rakud ikkagi nii suured on?**

Põhjus on proosaline. Kui rakud oleksid väga väikesed, siis oleks neis raku stabiilseks elutegevuseks liiga vähe molekule. Mõttetu on näiteks rääkida gaasi temperatuurist, kui anumas on vaid üksikud molekulid. Teatavasti **fluktuatsioonid vähenevad proportsionaalselt ruutjuurega molekulide arvust**. Seepärast on ka kõige väiksemates bakterirakkudes piisavalt suur arv ( $\sim 10^9$ - $10^{10}$ ) molekule.

Näiteks bakteri *E. coli* raku ( $V \approx 2 \mu\text{m}^3$ ) on keskmiselt 40.5 miljardit erinevat (3-6 tuhat) molekuli. Neist 40 miljardit on vee molekulid.

## 12.2. Soojusjuhtivus

Tahkistes on eriti hästi näha, et soojendades keha ühte osa jõuab soojus varsti jaguneda ühtlaselt üle kogu keha. Temperatuur ühtlustub, soojus nagu difundeeruks laiali. See nähtus ongi kehade **soojusjuhtivus**.

Gaasides on soojus põhimõtteliselt molekulide kineetiline energia, selle 'laialidifundeerumine' tähendab seda, et ühte ruumi ossa kogunenud kiirelt liikuvad molekulid vahetavad põrgetel oma kiirust aeglasemate molekulidega kuni molekulide kineetiline energia kogu ruumalas ühtlustub. Gaasi molekulide tasakaaluline kiiruste jaotus on selline nagu ennustab Maxwelli kiiruste jaotus.

Et soojusjuhtivuse (e energiajuhtivuse) mehhanism on sama kui aine difusioonil, siis on ka vastavad valemid sarnased. Näiteks soojuse voog läbi varda (pikkus  $l$  ja ristlõikepind  $S$ ) võrdub:



$$Q = \kappa \frac{(T_1 - T_2)S}{l} = \frac{\Delta T}{\frac{l}{\kappa S}} = \frac{\Delta T}{R}$$

$$R = \frac{l}{\kappa S}$$

kus kontsentratsioonide vahet asendab **temperatuuride vahe** ja difusioonikonstanti **soojusjuhtivuse konstant**

$$\kappa = \frac{1}{3} v \lambda \rho c_v = D \rho c_v$$

Soojusjuhtivuse konstant võrdub difusioonikonstant  $D$  korrutatud tihedus korda massiühiku soojusmahtuvus ehk erisoojus  $\rho c_v$ .

Ficki seaduse analoog ehk **soojusvoo tihedus** avaldub ühemõõtmelisel juhul kui

$$J = -\kappa \frac{dT}{dl}$$

### 12.3. Voolamine. Viskoossus

**Voolamine** on molekulide **samaaegne kindlasuunaline liikumine**. Voolamine torudes toimub **rõhkude vahe** mõjul. Loomadel toimub voolamine **veresoontes** ja taimedel **juhtsoontes** (ksüleem, floeem). Voolamine on peamine viis molekulide transportimiseks pikemate vahemaade taha, kui ühe raku mõõtmed.

Vedeliku kogurõhk suvalises voos moodustub **staatilise** (mis on tingitud rõhu all oleva vedeliku potentsiaalsest energiast) ja **dünaamilise** (tingitud liikuva vedeliku kineetilisest energiast) rõhkude summast.

**Bernoulli seadus** (Daniel Bernoulli (1700-1782), põhineb energia jäävuse seadusel): **Statsionaarses voos staatilise ja dünaamilise rõhu summa ei muutu**

$$p + \rho gh + \rho \frac{v^2}{2} = const$$

Voolamine võib olla **laminaarne** või **turbulentne**.

**Laminaarse** voolamise puhul vedeliku- või gaasikihid torus segunevad ainult difusiooni tõttu, seega vähe, ja kihid, mis alustasid teekonda toru seinte lähedal, on seal toru lõpuni. Molekulid, mis alustasid teekonda toru keskosas jäävad samuti sinna kuni lõpuni. Laminaarne on voolamine tavaliselt **peentes torudes**, nagu kapillaar-veresooneid ja taimede juhtsooneid.

**Turbulentsel** voolamisel toimub pidev keeriseline liikumine toru sees, selgeid kihte asendavad keerised, milles molekulid liiguvad kord seinte lähedale, kord jälle kaugemale. Turbulentne voolamine on tavaline **jämedates torudes**. Vaadake

näiteks korstnast väljuvat suitsu, aga jämedamates veresoontes esineb keeriselisus ka vere voolamisel.

Voolaminegi (eriti laminaarne) allub sama tüüpi proportsionaalsele seadusele nagu difusioon ja soojusjuhtivus, ainult siin on liikumapanevaks jõuks rõhkude vahe:

$$W = \frac{1}{\eta} \frac{(p_1 - p_2)S}{l} = \frac{\Delta p}{\frac{\eta l}{S}} = \frac{\Delta p}{R}$$

$$R = \frac{\eta l}{S}$$

$$J = -\frac{1}{\eta} \frac{dp}{dl}$$

Viimane valem kirjeldab voolutihedust. Voolamise puhul nimetatakse võrdetegurit **voolavuseks**, mida tavapäraselt esitatakse **viskoossuse**  $\eta$  kaudu: **voolavus**= $1/\eta$ . Viskoossus iseloomustab vedelike ja gaaside sisehõõrdumist.

Laminaarsel voolamisel sisehõõrdejõu  $F$  suurus:  $F = \eta S \frac{dv}{dz}$ , kus  $S$  on liikuva

vedeliku- või gaasikihi pindala ja  $\frac{dv}{dz}$  kiiruse gradient vooluga ristsuunas. Mida

suurem on viskoossus, seda aeglasem on voolamine sama rõhkude vahe ja sama voolu geomeetria puhul. Viskoossust mõõdetakse SI süsteemis ühikutes Pa s, mis võrdub CGS ühiku puuasiga (P):  $1 \text{ P} = 0.1 \text{ kg/m s}$ .

**Vedelike viskoossus** on põhjustatud peamiselt **molekulidevahelistest sidemetest (tõmbejõududest)**. Kuna need temperatuuri tõustes nõrgenevad (molekulid liiguvad kiiremini ja kaugenevad üksteisest, keha paisub), siis **vedelike viskoossus temperatuuri tõustes väheneb eksponentsiaalselt**.

**Gaaside viskoossus** põhineb teisel alusel, kuna nendes molekulidevahelised tõmbejõud ei ole tähtsad. Toru seinte lähedal liiguvad molekulid pörkuvad sageli seintega ja nende edasiliikumine piki toru on takistatud. Soojusliikumine aga pillutab molekule ka toru seintest eemale ja vastupidi, eemal olevaid molekule seinte suunas. Nii jäävad seinte poolt tulevad molekulid tsentri pool liikuvatele jalgu ja pidurdavad neid, aga tsentrist seinte poole liiguvad molekulid kiirendavad seinte lähedal asuvate voolusuunalist liikumist. Kujuneb välja keskmine kiiruste profiil, mis on ruutparabooli kujuga, kusjuures kõige kiiremini voolavad molekulid toru keskel, aga seinte ääres on need peaaegu paigal (ühesuunalise voolamise mõttes, mitte termilise liikumise mõttes). Kuna **gaaside puhul on viskoossus tingitud molekulide difusioon risti voolu suunaga**, on ka viskoossustegur seotud molekulide soojusliikumise keskmise kiirusega ja vaba tee pikkusega:

$$\eta = \frac{1}{3} v \lambda \rho,$$

kus  $\rho$  on gaasi tihedus.

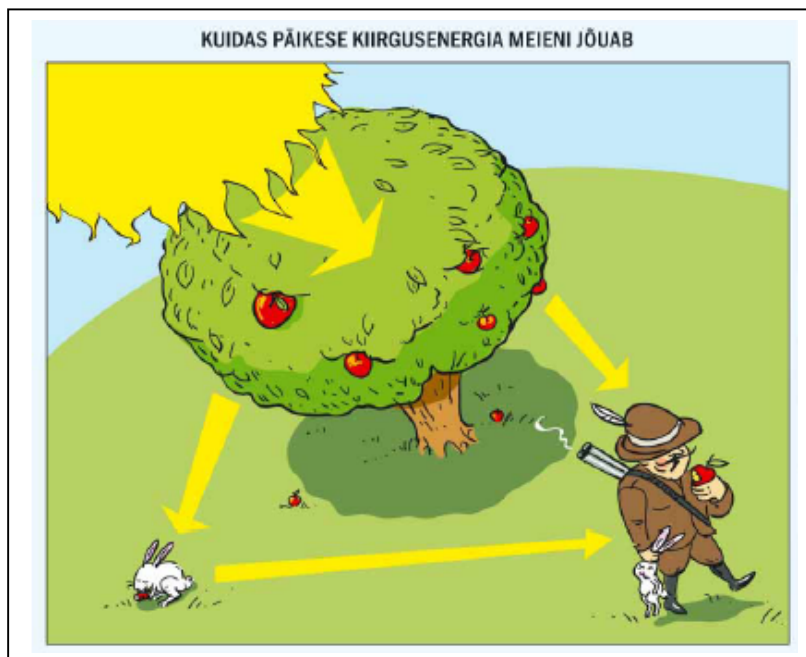
Gaaside viskoossus suureneb temperatuuriga  $\sim\sqrt{T}$ . Viskoossus ei sõltu (ideaal)gaasi rõhust, kuna rõhu suurenedes tihedus küll kasvab, kuid vaba tee pikkus proportsionaalselt kahaneb.

Transpordinähtused			
Nähtus	Voo tihedus	Liikumapanev jõud	Proportsionaalsustegur
Difusioon	$J = -D \frac{dC}{dl}$	$\frac{dC}{dl}$	$D(T) = \frac{1}{3} \bar{v}(T) \lambda$
Soojusjuhtivus	$J = -\kappa \frac{dT}{dl}$	$\frac{dT}{dl}$	$\kappa(T) = \frac{1}{3} \bar{v} \lambda \rho c_v = D \rho c_v$
Voolamine	$J = -\frac{1}{\eta} \frac{dp}{dl}$	$\frac{dp}{dl}$	$(\eta(T))^{-1} = \left( \frac{1}{3} \bar{v} \lambda \rho \right)^{-1}$
Elektrivool	$J = -\sigma \frac{d\Psi}{dl} = \sigma E$	$\frac{d\Psi}{dl}$	$\sigma$ elektrijuhtivus [ $\Omega^{-1} m^{-1}$ ]

## 12.4. Biosfääri ja rakkude energiaallikad

### Biosfääri energiaallikad

Biosfääri energeetikaga tegeleb teadus nimega **bioenergeetika** (1941). Biosfääri energiaallikate, välja arvatud radioaktiivsed tuumkütused, ühiseks lätteks on



Päike. Seda ka kitsalt inimese seisukohalt lähtudes. **Fossiilsed kütused** (nafta, gaas, süsi), nn **taastuvad energiaressursid** (biomassi, hüdro-, tuule-, jne energia) ja **uraan** moodustasid 1987. a andmetel maailma energiaallikates vastavalt **75, 20 ja 5%**.

Kõrvalolev skeem illustreerib, kuidas imetajad päikesepaistest osa saavad. Rohelised taimed toodavad **fotosünteesis** Päikese

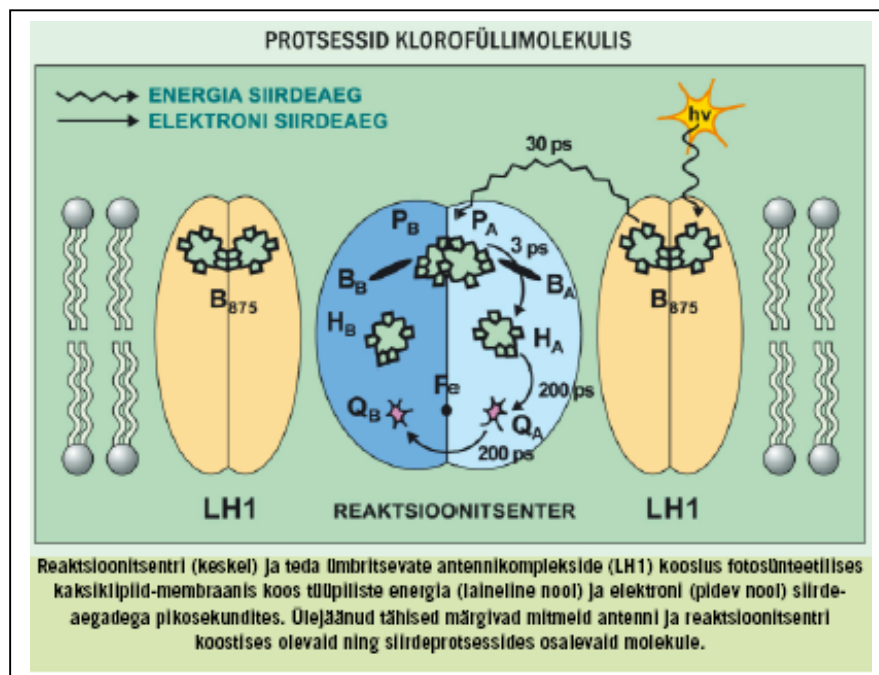
kiirgusenergia toel veest ja süsihappegaasist orgaanilisi aineid, eelkõige suhkruid, ja hapnikku. Tõenäoliselt pärinebki kogu Maa atmosfääris leiduv hapnik fotosünteesist. Suhkru põletamisel saadud energia arvel sünteesitakse ATP ja kõik teised kõrgmolekulaarsed ühendid. Taimetoidulised loomad, ka joonisel kujutatud jänes, omastavad taimi süües seal leiduvaid ühendeid ning ammutavad nendest enda elutegevuseks vajalikku energiat. "Looduse kroon" inimene tarbib nii taime- kui ka lihatoitu. Orgaanilise aine ülejäägid ladestuvad maakoos. Nii on aegade jooksul tekkinud kõik fossiilsed kütused, ka Eesti maapõues leiduv põlevkivi.

Naaseme nüüd juuresoleva skeemi algusesse ja peatume veidi pikemalt fotosünteesil kui ühel biosfääri tähtsaimal protsessil. Fotosünteesi üldvõrrand on



Huvitav on tõdeda, et fotosünteesiks kasutatakse tegelikult üllatavalt väike osa (üksnes ~0,025%) Maale jõudnud päikesekiirgusest. Viimast nimetatakse **Päikese konstandiks** ja ta võrdub ~5040 kJ/h/m<sup>2</sup> (1 kWh=3.6 10<sup>6</sup> J). Suurem osa neeldub ookeanides ja maapinnas, kus ta soojusena hajub. Ei julgeks küll väita, et kasutult, sest ilma selle soojuseta oleks ookeanid põhjani läbi külmunud ja Maa elamiseks täiesti kõlbmatu paik. Suuruselt teine ja kolmas osa päikesekiirgusest peegeldavad pilved tagasi maailmaruumi või neeldub neis.

Fotosüntees käivitub hetkest, kui valguskvant taime, samuti ka fotosünteesilise bakteri, raku poolt neelatakse. Parima tulemuse saavutamiseks peab valgus neelduma laias spektrivahemikus, et võimalikult suuremat tükki Päikese



kiirgusenergiast ära kasutada. Klorofüllimolekul on taimerakus nagu antenn, mida kasutatakse footonite kinnipüüdmiseks. Nii nagu satelliittelevisiooni vastuvõtja antenn püüab kinni raadiosignaali ning saadab selle võimendisse, nii toimetab klorofülliantenn footoni energia fotosünteesilises membraanis

asuvasse erilisse kohta, mida nimetatakse **reaktsioonitsentriks**.

Miks sinna? Aga sellepärast, et klorofüll suudab ergastatud olekut ainult väga lühikest aega, umbes ühe nanosekundi säilitada. See aeg ei ole ATP ja NADPH molekulide sünteesiks küllaldane. Reaktsioonitsentris riburadapidi toimuvad

elektronsiirded (vt joonist) suudavad aga neeldunud valgusenergiat piisavalt kaua (sadade mikrosekundite jooksul) talletada.

## Milleks kulub meie energia

Tööd tehes (elades) kulutame energiat, mida peame pidevalt taastama toitainete keemiliste sidemete energia arvel.

<b>Meie igapäevane energiakulu</b> (J. Wrigglesworth, Energy and Life, Taylor & Francis, 1997)		
<b>Tegevus</b>	<b>Kestus tundides</b>	<b>Energiakulu (kJ)</b>
Lamamine	9	2700
Istumine	10	3540
Seismine	2,5	1200
Käimine	2,5	2010
<b>KOKKU</b>	<b>24</b>	<b>9450</b>

Juuresolev tabel kirjeldab umbes 80-kilogrammise massiga inimese keskmist energiatarvet erinevate tegevuste puhul. Mida me sellest tabelist peaksime kõrva taha panema? Kõigepealt, et isegi puhkus nõuab märkimisväärselt palju energiat. Kui me päeva jooksul midagi ei teeks ja üksnes magaks, saaksime toidu arvelt vaid veerandi kokku hoida. Üsna ootuspäraselt tõuseb energiatarve füüsilise aktiivsuse korral

märgatavalt (käimise puhul nt peaaegu kolm korda). Jagades energiakulu sekundite arvuga ööpäevas saame  $9450000J / 86400s = 109,4W$ , mis näitab, et inimese võimsus vastab umbes 100-vatise elektrikipni võimsusele. Hobune on inimesega võrreldes pea seitse korda jõudsam ( $1hj \approx 736W$ ).

Mis töö see on, mida ei saa hetkekski edasi lükata ja mille tegemiseks peab une ajalgi rabama? Kõigepealt tuleb pidevalt töös hoida nn suured pumbad – süda ja kopsud. Need ringitavad verd ja kindlustavad organismi gaasivahetust. Veri kannab toitaineid ja hapnikku kõikide keharakkudeni ning ühtlasi vabastab nad ainevahetuse jääkproduktidest. Samuti peavad kogu aeg "lööma" väikesed pumbad, mis reguleerivad ionide kontsentratsiooni rakkudes ja närvikanalites. Edasi tuleb ikka ja uuesti mitmesuguseid aineid sünteesida. Hommikul ärgates pole meie keha kunagi päris seesama, mis eelmisel õhtul magama heites. Iga päev saavad tuhanded DNA-ahela nukleotiidid erinevatel põhjustel kannatada ja vajavad kohest väljavahetamist. Lisaks uuendatakse igapäevaselt ligi 8 protsenti kõikidest valkudest. Kord kahe nädala tagant oleme seega nagu uuesti sündinud. Seegi pole veel kõik. Organismi keerukus nõuab kõrgel tasemel juhtimist ning häireteta infoteenindust. Raku jaoks on see üks (energia)kulukamaid tegevusi.

## Raku energiaallikad

Kust võetakse selleks tööks vajalik kõrge väärtusega (loe: kontsentratsiooniga) energia? Erinevalt soojusmasinatest ei saa rakud ja ka suuremad organismid tööd teha soojuse ülekande arvel, sest nende kõik osad omavad lähedast temperatuuri. Sellise tegevuse kasutegur oleks nullilähedane. Ei tule arvesse ka töö rõhkude vahe arvelt, sest atmosfääri rõhk on organismi piires praktiliselt ühesugune.

Tegelikult me juba teame, et see energia tuleb **toidust**.

**Karbohüdraadid e süsivesikud e sahhariidid** on suhkru ja suhkrusarnaste ühendite üldnimi (nt glükoos keemilise valemiga  $C_6H_{12}O_6$ ). Esimesena lagundas tärglise suhkruks vene keemik Gottlieb Kirchoff 1812. a. Tärglis avastati Indias 400 a e Kr, levis araablaste kaudu Läände ja toodi alles ristsõdijate poolt Euroopasse.

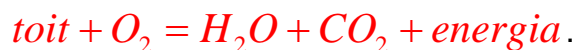
**Lipiidid** (nende hulka kuuluvad ka rasvad) on vees lahustamatud ained, mida kõrgemad organismid kasutavad biosünteesis energiaallikana või keha ehitusmaterjalina (nt  $C_{57}H_{104}O_6$ )

**Valgud e proteiinid** (kr k esmatähtis, nime risiisa Berzelius, 1838) on aminohapetest koosnevad biopolümeerid (nt  $C_{1864}H_{3012}O_{576}N_{468}S_{21}$ ).

Imetajate, sh inimeste, toidu põhikomponentideks (vett arvestamata) on **suhkur, rasv ja valgud**. Toidu põhielemendid on seega: **C, H, O**.

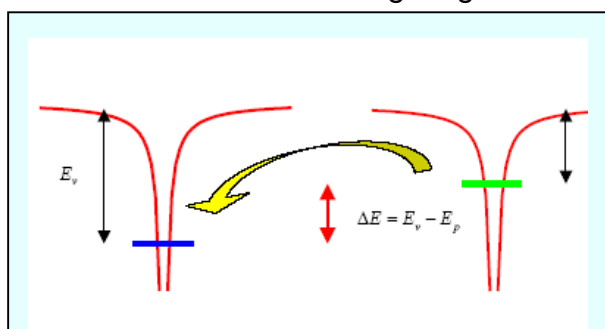
Nendes ühendites akumuleerunud energia vabaneb hapnikuga reageerimisel ehk põlemisel. Nüüd saab ka selgeks, miks me vahetpidamata õhku peame sisse hingama. Ikka selleks, et hapnikku ammutada.

Toidu põlemist võib kirjeldada järgmise kokkuvõtva võrrandiga



Samamoodi põlevad kõik orgaanilised kütused, sh puud meie kaminaahjus: Näiteks söe põlemine  $C + O_2 \rightarrow CO_2$ ; vesiniku põlemine  $2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O$ .

Muuseas vabaneb igasuguse toidu põlemisel ligikaudu ühepalju energiat ühe



Kuidas kvantteooria seletab keemilist energiat. Joonise vertikaaltelg vastab energiale ja horisontaaltelg ruumikoordinaadile. Kujuteldava energialehtri moodustavad punased jooned näitavad elektroni potentsiaalse energia sõltuvust tema kaugusest tuumast kahe üksteisest kaugel asuva molekuli jaoks. Horisontaaljooned vastavad elektroni koguenergiatele (mis on potentsiaalse ja kineetilise energia summa) antud kvantseisundis. Mida lähemal asub elektron tuumale (meie näites vasakpoolne molekul), seda tugevamini on ta viimasega seotud ja vastavalt madalam tema energia. Seepärast vabaneb kollase noolega näidatud elektroni siirdel molekulide

liitri kasutatud hapniku kohta. See võimaldab hapniku tarbimise kaudu suhteliselt lihtsalt organismi summaarset energiakasutust hinnata.

Tähelepanelik lugeja kindlasti juba märkas toidu põlemist ja fotosünteesi kirjeldavate võrrandite suurt sarnasust. Kui lugeda, et  $\text{toit} = CH_2O$  ja valgus = energia, siis on need kaks võrrandit identsed, kuigi vastupidises järjestuses kirjutatud. Seepärast võime lihtsalt kirjutada



kus vastassuundades osutav nool  $\Leftrightarrow$  tähistab reaktsiooni pööratavust ehk mõlemale poole kulgemise võimalikkust.

Eeltoodud brutovõrrand ei ütle midagi energia mikrokoopilise olemuse kohta. Siin tuleb appi kvantteooria. Energiat vabaneb, kui elektronid reaktsiooni käigus liiguvad kõrgema energiaga molekulidelt madalama energiaga molekulidele (kõrvaloleval joonisel siis paremalt vasakule). Selle



siirde käigus vabaneb osa molekulide keemilistes sidemetes salvestunud energiast. Seepärast kutsutaksegi seda energiat suupäraselt **keemiliseks energiaks**. Vastupidises protsessis, st kui elektron liigub madalamalt kõrgemale nivoole, energia neeldub. See on n-ö idee tasemel käsitlus, tegelikult on kõik muidugi palju keerulisem.

Elektroni ülekandereaktsioone nimetatakse keemias **redoksreaktsioonideks** ja need on organismi primaarseks energiaallikaks. Redoksreaktsioonides vabanev energia salvestatakse osaliselt teistes bioloogilises energiakandjas, eelkõige ATPs, osa aga muutub soojuseks. Soojuseks muutuv energia läheb töö seisukohalt vaadates kaotsi, sest seda enam konstantsel temperatuuril töö tegemiseks kasutada ei saa.

Tabelis on võrreldud erinevate toiduainete ja kütuste ühe massiühiku (1 kg)

<b>Toiduainete ja kütuste kütteväärtusi</b>	
Energiasisaldus (kJ/kg)	
Rasvad	40 000
Valgud	24 000
Suhkur	17 000
Leib	9000
Liha	7500
Piim	3000
Aed- ja juurviljad	600–2000
Vesinik	143 000
Maagaas	55 000
Kivisüsi	33 000
Etüülalkohol	30 000
<b>Võrdluseks</b>	
Vee aurustumissoojus	2257
Vee sulamissoojus	334
Aine seisumass	$2.15 \times 10^{13}$
Tuumakütuse põlemisel eraldub ~5 miljonit korda rohkem energiat, kui söe põlemisel, termotuumareaktsioonis veel 10 x enam.	

energiasisaldust. Näeme, et dietoloogide soovitusel süüa vähem rasvarikast toitu ning rohkem rõhuda aed- ja köögiviljadele on tõepõhi all. Rasvade energiasisaldus on isegi kivisöe omast suurem. Arvestades ööpäevast energiakulu, võime ilma tüsenemist kartmata süüa üle 5 kg aed- ja juurvilju, kuid üksnes umbes veerand kilo Krakovi vorsti.

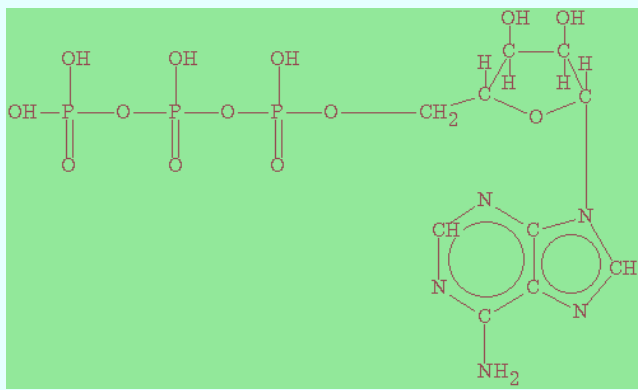
Põlemise jääkproduktideks on vesi ja süsihappegaas. Kui vesi on kahjutu, siis süsihappegaas on mürgine ning tuleb organismist kiiresti välja viia. Süsihappegaas on ka nn kasvuhoonegaas. Seepärast kujutab fossiilsete kütuste, sh põlevkivi, intensiivne põletamine kasvuhooneefekti näol keskkonnale suurt ohtu. Muide, energitootmisega seotud süsihappegaasi kontsentratsiooni kasvust tingitud kasvuhooneefekti ennustas juba enam kui 100 aastat tagasi teoreetiliselt ette rootslasest füsiko-keemik Arrhenius. Järjekordne näide süvateaduse suurest rakendusväärtusest, mida aga

millegipärast ikka ja jälle kiputakse ära unustama!

Energia hankimine on vaid pool muret. Elukogenud talumees teab, et siga veristades ei või kogu liha kohe pannile panna ja ära süüa. Osa tuleb pütti soolata, kust seda siis vajadusel leivakõrvaseks lauale võetakse. Rakk toimib sama targalt. Märkimisväärne osa toidust saadud keemilisest energiast kasutatakse kõrge siseenergiaga molekulide sünteesiks.

### **Kõrgenergeetilised ühendid bioloogias:**

- **Pikaajalised energia akumulaatorid: süsivesikud, rasvad ja valgud**



ATP (adenosiin-trifosfaadi) molekul on raku põhiline energiaallikas, mis koosneb kolmest osast: vasakul paiknevast kolmest fosfaadirühmast, ülal paremas nurgas asuvast riboos-suhkrust ja DNA molekulist tuttavast adeniinist (all paremal). Energiat salvestavad eelkõige fosfaadirühmi ühendavad kovalentsidemed.

- **Lühiajalised:** **ATP, NADPH jt.**

Lühiajalistest energiakandjatest on vast tuntuim ATP molekul, aga on ka teisi, nt taimedes oluline NADPH. ATP süntees (ehk ADP **fosforüülimine**) toimub spetsiaalse ensüümi vahendusel. Ühe mooli ATP **hüdrolüüsil** ehk vee toimel lagunemisel vabaneb umbes 30 kJ energiat. Põhiliselt seda energiat kasutabki rakk kõikvõimalike elutähtsate protsesside käivitamiseks, mis toimuvad nõ vastumäge.

### Kuidas neist vastumäge

### protsessidest aru saada?



Seotud protsessid, mis võimaldavad piiratud süsteemi osas vaba energia kasvu suunas toimuvais liikumisi. Pilt: ASU Photosynthesis Center.

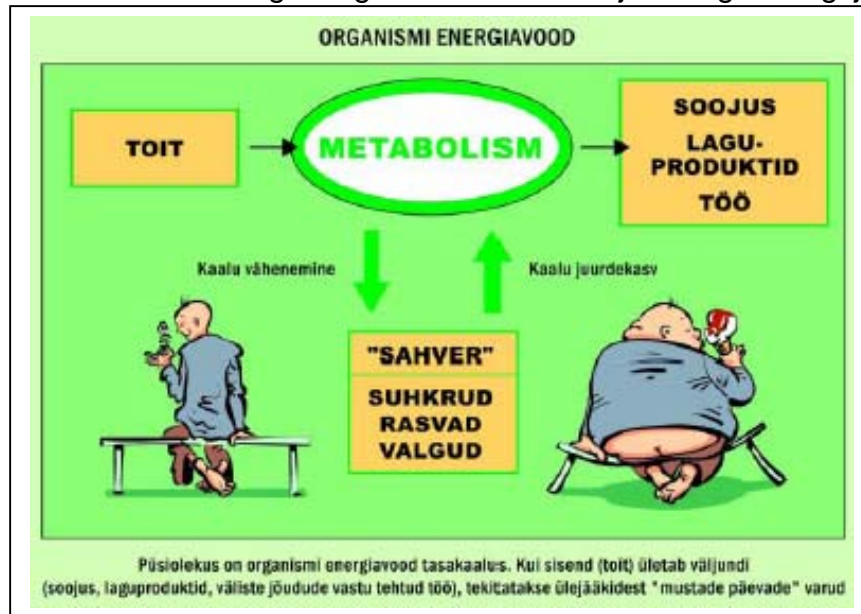
Kaljunukilt murenenud kivi kukub ilma nähtava välise abita kuristikku. See on selle protsessi kulgemise loomulik suund. Seevastu kivi kuristikust üles vinnates peame pingutama ja tööd tegema. Mõistagi, kivid vastumäge ei veere. Aga vahel on kive ka mäe otsas vaja. Näiteks, kui tahta sinna maja ehitada. Niisamuti on rakul vajadusi, mis iseenesest ei realiseeru. Sellistel puhkudel kulubki marjaks ära ATP energia.

Võtame näiteks protsessi, mida nimetatakse **raku energiseerimiseks**. See seisneb ionide ja molekulide pumpamises läbi rakumembraani vastu nende kontsentratsiooni gradienti, st suurema kontsentratsiooni suunas. Me juba teame, et loomuldasa aine vaid hajub pürgides ühtlase ruumilise jaotuse poole. Selle suuna vääramine nõuab vaeva ehk



energiat. Energiseerimise tulemusel salvestatud raku energia vabaneb hiljem juba loomulikus, st kontsentratsiooni vähenemise, suunas toimuvates reaktsioonides, tehes omakorda tööd teiste vajalike mittespontaansete protsesside vedamisel.

ATP molekule võib niisiis võrrelda universaalse valuutaga, mida biokeemilisel rahaturul aktiivselt erinevate väeringute vastu konverteeritakse. Mis saab aga siis, kui raku akuutne energianälg saab rahuldatud ja energiat ülegi jääb? Ei saa ju lasta seda



raisku minna, st soojuseks hajuda. Muidugi mitte, neist jääkidest kombineerib rakk jälle suhkru, rasva ja valgu molekule. Viimased (õigemini nende keemiliste sidemete energia) moodustavad siis raku pikaajalised energiavarud. Nende varude dünaamikat võib igaüks oma kehakaalu muutuste kaudu jälgida. Jooksvateks kuludeks

on aga mugavam kasutada ATP molekulides ja membraanipotentsiaalina salvestatud energiat.

Kirjeldatud hapniku keskkonnas toimuv põlemine ehk **aeroobne** metabolism pole rakul ainuke viis energiat hankida. **Metabolismiks** (kreeka k muutus, Theodor Schwann, 1839) e **ainevahetuseks** nimetatakse protsessi, mille abil loomad ja taimed omastavad toitu ja vabastavad neis sisalduva energia. Lisaks toimub kõikides keharakkudes hapnikuvaba toitainete fermentatiivne lõhustumine, mille käigus samuti energiat vabaneb. Veini käärimine on näide sellisest **anaeroobsest** metabolismist.

## 12.5. Biomembraani energiseeritus

Eelnevalt nägime, et aine **elektrokeemiline** potentsiaal **konstantsel rõhul ja temperatuuril** sõltub mitmest parameetrist.

$$\mu_i = \mu_i^* + RT \ln C_i + z_i F \Psi$$

Töö, mida peab tegema  $\Delta n$  mooli aine üleviimiseks ruumipunktist  $r_1$  ruumipunkti  $r_2$  avaldub kui  $W = \Delta n \times \Delta \mu(r_{12})$ . Keemilise potentsiaali vahe jaoks  $\Delta \mu(r_{12})$  **ruumi erinevates osades** (näiteks raku sees ja väljaspool rakku) võime siis kirjutada

$$\Delta\mu(r_{12}) = RT \ln \frac{C(r_1)}{C(r_2)} + zF \Delta\Psi$$

$$\Delta\mu(r_{12}) = 2.3RT \lg \frac{C(r_1)}{C(r_2)} + zF \Delta\Psi$$

Selles avaldises on vaid kaks liiget: üks käib neutraalsete molekulide kohta, mille kontsentratsioonid erinevad teine teisel pool membraani ja teine laenguga molekulide (e ionide) kohta. Standardpotentsiaaliga  $\mu_i^*$  liige langes välja, sest tegemist on **ühe ja sama ainega**.

Lähendust  $\ln x = x-1$  kasutades saame oma valemit veelgi lihtsustada:

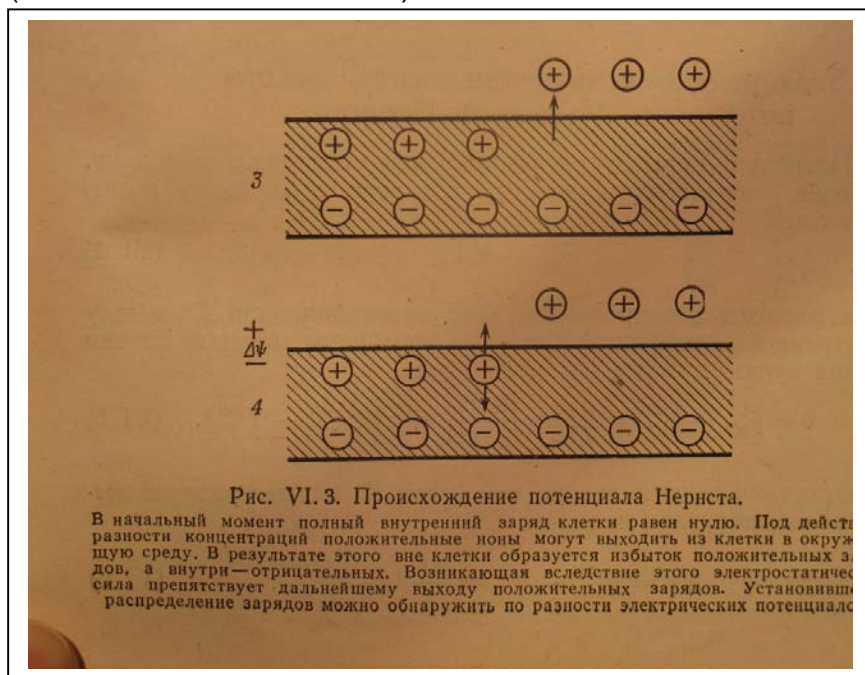
$$\Delta\mu = RT \frac{\Delta C}{C} + zF \Delta\Psi.$$

**Millest need valemid räägivad?**

Oletame, et  $C(r_1) > C(r_2)$ , siis tuleb ühe mooli aine juurdelismiseks suurema kontsentratsiooniga membraani poolele teha tööd, mis võrdub  $2.3RT \lg \frac{C(r_1)}{C(r_2)}$ . St nõutava töö hulk ei ole konstantne, vaid sõltub

kontsentratsioonide suhtest. Iga suurusjärgu kontsentratsioonide gradiendi kohta tuleb täiendavalt kulutada 2.3RT J/mol energiat.

Membraanipotentsiaali 1 V korral aga tuleb positiivsete ionide lisamisel kõrgema elektrilise potentsiaaliga poolele teha iga mooli kohta tööd: 96500 J/V mol (z oniooni ionisatsiooniaste).



Kui membraanil on nii kontsentratsioonide erinevus kui ka potentsiaalide erinevus, siis on summaarne energia:

$$E = E_c + E_e$$

Kui membraan on kord energiseeritud, siis vastupidised (st kontsentratsiooni gradiendi ja elektrilise potentsiaali vahe vähenemise suunas kulgevad) protsessid

toimuvad juba spontaanselt. Just sellistel protsessidel laias laastus bioenergeetika põhinebki.

ATP hüdrolüüsil vabaneva energia arvel tekitatakse elektrokeemiline gradient rakus (**rakumembraan energiseeritakse**). Näiteks pumbatakse ühte tüüpi ioone rakust välja ja vastasmärgilisi ioone rakku sisse (et säiliks süsteemi üldine elektroneutraalsus).

Sellisel akumulieeritud energia vabaneb hiljem spontaansete protsessid käigus tehes omakorda tööd teiste protsesside käivitamiseks.

Võiks arvata, et tasakaalulises olukorras, mis vastab tingimusele  $\Delta\mu(r_{12}) = 0$ , on elektriline potentsiaal kahel pool rakumembraani võrdne. Nii see siiski ei ole. Põhjus on selles, et rakumembraan laseb positiivseid ja negatiivseid ioone erinevalt läbi (vt joonist). Tulemusena tekkinud elektrilist potentsiaalide vahet nimetatakse **Nernsti potentsiaaliks**. Viimane takistab ionide edasist difusiooni ja on määratud tingimusest:

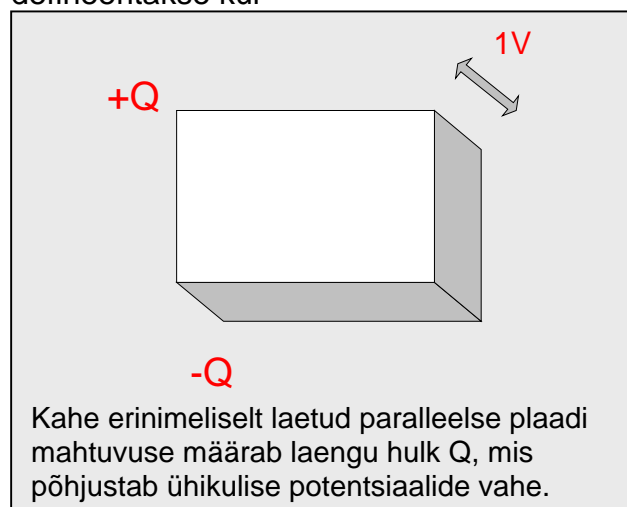
$$\Delta\mu(r_{12}) = 0 = 2.3RT \lg \frac{C_{in}}{C_{out}} + zF(\Psi_{in} - \Psi_{out})$$

$$\Delta\Psi = \Psi_{out} - \Psi_{in} = \frac{2.3RT}{zF} \lg \frac{C_{in}}{C_{out}}$$

Kui ionide **alkontsentratsioonid**  $C_{in} > C_{out}$ , siis on Nernsti potentsiaal väljaspool rakku kõrgem kui seespool ja vastupidi. Tegemist on tõepoolest alkonsentratsioonidega, sest liikumisel tasakaaluasendi poole muutub kontsentratsioon väga vähe.

Hindamaks laengute hulka, mis peab membraani läbima, et kehtestuks tüüpiline membraanipotentsiaali vahe 0.1-0.15 V, peame teadma biomembraani **mahtuvust**.

**Mahtuvust** C (inglise k *capacity*, mitte segi ajada kontsentratsiooniga!) defineeritakse kui



$$C = \frac{Q}{\Delta\Psi}$$

ja mõõdetakse faradites (F) (mitte segi ajada Faraday arvuga, mis on töö!): **1F on mahtuvus, mille korral laeng 1C põhjustab potentsiaalide vahe 1V** (vt joonist).

Katseliselt on kindlaks tehtud, et 1 m<sup>2</sup> biomembraani mahtuvus on 10 mF (1 ruutmikromeetri kohta siis 10 pF).

Laengu hulk, mis on vajalik 0.1 V membraanipotentsiaali tekitamiseks on siis  $Q = C\Delta\Psi = 10 \cdot 10^{-12} \cdot 0.1 = 10^{-12} \text{ C}/\mu\text{m}^2$ . See vastab kõigest  $\sim 6 \cdot 10^6$  iooni ( $10^{-18}$  mooli) läbimineku membraani pinna igast  $\mu\text{m}^2$ . Seega kontsentratsiooni muut on tõepoolest tühine (praktiliselt mittemõõdetav).

### Kordamiseks

Elektrivälja kahe punkti potentsiaalide vahet (rahvakeeles "pinget") mõõdetakse tööga, mida tuleb teha, et ühikulist laengut viia ühest välja punktist teise. Tööd tehakse siin elektrivälja jõu vastu.

Potentsiaalide vahe ühik on Volt (lühend V, itaalia teadlase nimest Volta). Elektrivälja kahe punkti potentsiaalide vahe on üks V, kui laengu 1 C viimisel ühest punktist teise tehakse tööd 1 J. Näiteks meie elektrivõrgus on kahe juhtme potentsiaalide vahe 220 V, galvaani elemendis on see 1.5 V, auto seatina-akus 2 V.

Nendest definitsioonidest on selge, et laengu üks C liikumisel läbi mitokondri membraani tehakse tööd 0.15 J, kui potentsiaalide vahe ühel ja teisel pool membraani (lühidalt ka 'membraanipotentsiaal') on 0.15 V.

Keemias kasutatakse molekulide hulga mõõtmiseks mooli, mis sisaldab Avogadro arvu ( $N_a = 6.02 \cdot 10^{23}$ ) molekule. Neid arve võrreldes leiame, et üks mool prootoneid kannab laengut 96500 kulonit. Seega, kui üks mool prootoneid läbib elektrivälja potentsiaalide vahe 1 V, siis tehakse tööd  $96500 \text{ J mol}^{-1} = 96.5 \text{ kJ mol}^{-1}$ . Seda arvu nimetatakse Faraday arvuks. Membraanipotentsiaalide vahe puhul 0.15 V on vastav töö  $14.5 \text{ kJ mol}^{-1}$ .

## 12.6. Elu füüsika vaatepunktist lähtudes

Üks mõjukamaid 20. sajandi füüsikaraamatuid (E. Schrödinger. *What is Life*, 1944) räägib tegelikult bioloogiast ja elu tekkimisest. Järgnev on mugandus allikatest: L. Smolin. *The Life of the Cosmos*. Oxford University Press 1997  
P. Bak. *How Nature Works*. Springer 1996  
P. Davies. A quantum recipe for life. *Nature* 437 (2005) 819).

18.-19. saj kujutati universumit ette kui mehaanilist kella. Usuti, et kõik kulgeb ettemääratud (ja põhimõtteliselt ettearvutatavat (deterministlikku)) rada pidi. Kui on kell, siis peab olema ka kellamaeister e Jumal.

Tasakaalulise termodünaamika areng 19. saj viis soojussurma hüpoteesini ja võimalusele, et elu Maal on vaid ajutine väike fluktuatsioon muidu külmas ja surnud universumis.

Tänapäeva kosmoloogia aga väidab kindlalt, et universum ise mitte üksnes evolutsioneerub ja muutub pidevalt vaid omab ka keerukat struktuuri, mis mitte kuidagi ei lähe kokku termodünaamika teise seaduse poolt ennustatava üheülbase ja igava maailmapildiga.

Lokaalses mastaabis on pilt üsna selge. Soojussurm ootab (ja seejuures paratamatult) ainult ümbritsevast maailmast hästi isoleeritud süsteeme. **Avatud süsteemid**, millest aine ja energia pidevalt läbi voolavad, võivad eksisteerida piiramatult kaua. Energia läbivool (suunatud liikumine) on oluline igasuguste korrastatud struktuuride (sh molekulide) tekkeks ja taastootmiseks. Seda energiat

vajatakse eelkõige aatomite ja molekulide kaootiline soojusliikumine poolt põhjustatud korratuse vastu võitlemiseks. Korratus ise aga tekib spontaanselt. Selle tingib asjaolu, et makroskoopiliselt eristamatuid (nt sama energiaga) korrastamatuid/mõttetuid aatomite konfiguratsioone on mäekõrguselt rohkem kui mõtestatud konfiguratsioone ja seepärast järelkult tõenäosus, et süsteem spontaanselt osutub olevaks ühes sellise korrastatud konfiguratsiooniga on kaduvväike. See on entroopia kasvu seaduse olemus.

Avatud termodünaamilisi süsteeme käsitleb **mittetasakaaluline termodünaamika**. Prigogine jt avastasid, et konstantse energia läbivoolu kiirusega süsteemid üldjuhul stabiliseeruvad nn **iseorganiseerunud** (*self-organised*) **olekutes**, mis on nii aine jaotuse kui ka keemilise koostise mõttes väga kaugel tasakaalulisest olukorrast suletud süsteemides. Lisaks selgub, et mitte iga energia ei vii iseorganiseerumiseni, vaid ainult piisavalt kõrge kvaliteediga (madala entroopiaga) ja piisva voolukiirusega energia. Tagatipuks peab olema võimalus läbitöötanud (oma kvaliteedi kaotanud) energia süsteemist väljajuhtimiseks. Vastasel korral tekib süsteemi ülekuumenemine, mis süsteemi lõpuks hävitab.

Maa ei ole mingil juhul isoleeritud süsteem. See on esimene ja tähtsaim eeldus siin elu tekkimiseks. Teine eeldus on, et siin pidi olema piisavalt materjali, millest elusaine molekulid kokku panna: C, N, O. **Elu Maal on nähtavasti eriline, kui mitte ekstreemne iseorganiseerumise näide.**

Elu on keemilist päritolu, sest orgaanilised molekulid moodustavad bioloogia riistvara. Aga mis moodustab tema tarkvara? Tänapäeval mõeldakse rakust mitte kui maagilisest erinevaid aineid täistopitud kotist, vaid eelkõige kui arvutist – erakordse täpsusega töötavast infot töötlevast ja infot taastootvast süsteemist. Seega ei saa informatsioonist elu defineerimisel ei üle ega ümber.

Informatsioon on rakus kodeeritud DNA nukleotiidide järjestusena. Vastavad aatomite konfiguratsioonid on ülimalt vähetõenäolised. Aatomite juhuslik soojusliikumine põhjustab pidevalt nende järjestuste katkemisi ohustades sellega raku jätkuvõimet. Loodus on sellest üle saanud selliselt, et nukleotiidide järjestusi pidevalt kontrollitakse ning vajadusel ka parandatakse. Seegi nõuab pidevat energiat.

**Kokku võttes võib elussüsteeme defineerida kui iseorganiseerunud mittetasakaalulisi süsteeme, mida juhivad sümbolitena kodeeritud programmid ja mis on võimelised iseend reprodutseerima, ka oma programme.**

Biosfääri evolutsiooni saab mõista vaid kui paljudest väiksematest komponentidest koosneva põimitud sidemetega terviksüsteemi arengut. Sellised süsteemid püsivad enamiku aja stabiilses konfiguratsioonis, milles tema koostisosad on tasakaalus. Aeg-ajalt läbivad süsteemi nn varingud (*avalanches*), mis puudutavad **kõiki tema koostisosi**. Peale varingut saabub uus stabiilsusperiood, mis aga mõne aja pärast jälle destabiliseerub. Sellist evolutsioonimudelit kutsutakse **katkestatud tasakaalu mudeliks** (*evolution by punctuated equilibria* (Bak, Kaufmann)). See mudel ei ütle midagi uut ühe liigi evolutsiooni kohta. Katkestatud tasakaalu mudelis sisalduv uus idee seisneb selles, et kuivõrd erinevate liikide evolutsioon on üksteisega seotud, siis võivad ilmuda uued, kollektiivsed, evolutsiooni määravad seaduspärasused. Näiteks ei piisa süsteemist täieliku ülevaate saamisest sellest, kui me jälgime teda üksnes terviku (nt kogu organismi) tasemel. Vaja on teavet ka kõikide teiste tasemete kohta, sh raku, organelli ja molekulide tasemel. Teiseks,

süsteemi evolutsioon võib katkeda mitte ainult väliste (nt Maa kokkupõrge meteoriga) vaid ka sisemiste põhjuste tõttu.

Ka Maa on iseorganiseerunud mittetasakaaluline süsteem, kuigi mitte elus. On selge, et selline süsteem ei saa eksisteerida lõpmatult kaua süsteemi sees, mis on tasakaalus. Seega peab ka meie galaktika olema iseorganiseerunud mittetasakaaluline süsteem jne kuni lõpmatuseni. Kuidas on univesumiga? Täna me veel ei tea seda.