



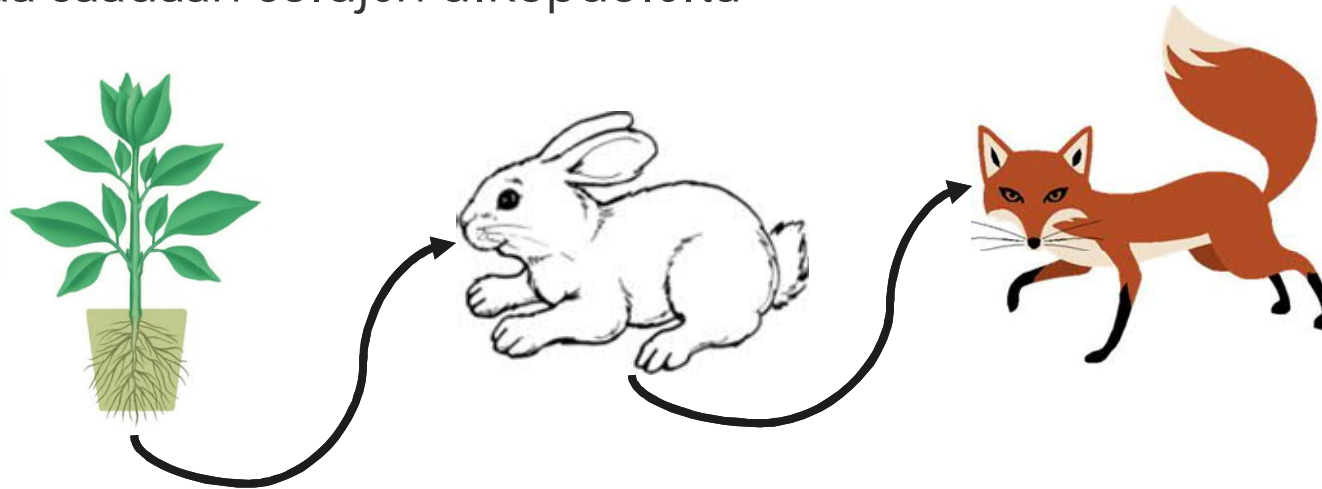
Solu- ja molekyylibiologian perusteet

# Energiantuotanto: Energian muuttaminen

# Elämä on työtä

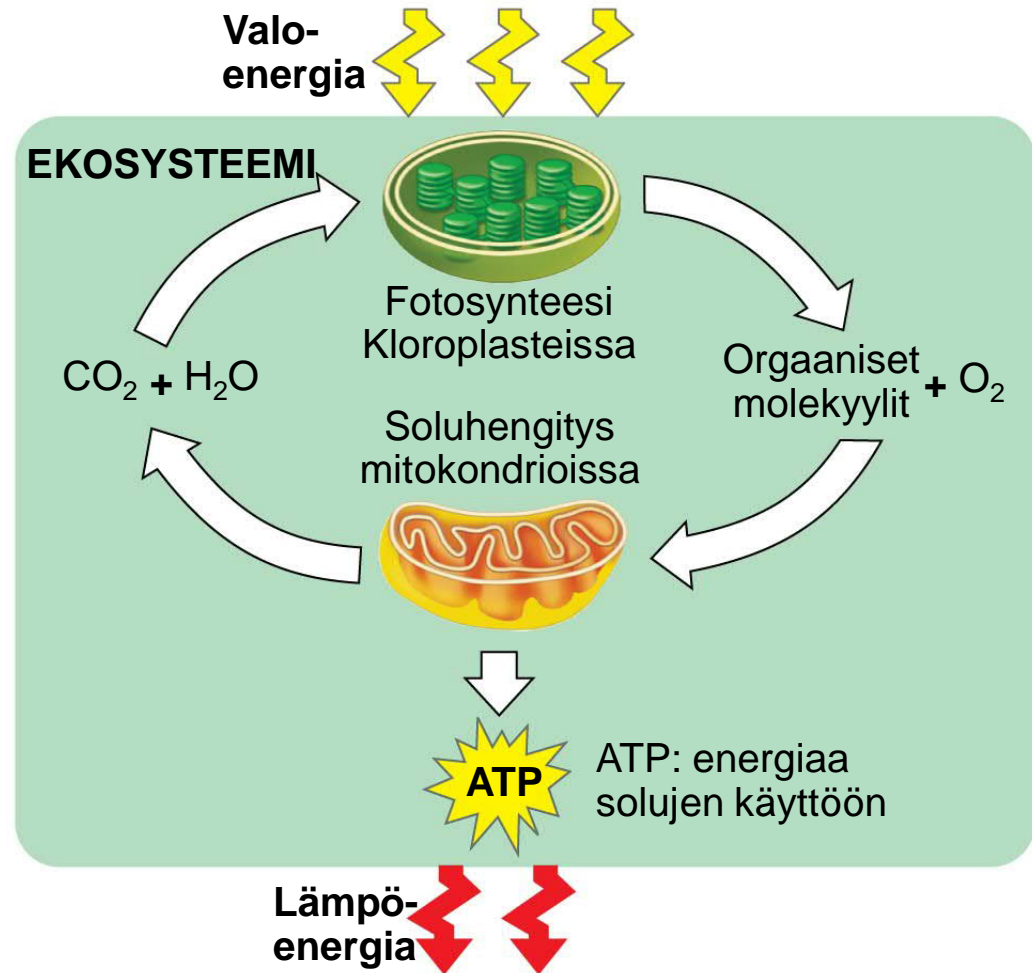
Biologisten prosessien ylläpitäminen vaatii energiaa (solut eivät ole termodynaamisessa tasapainossa)

- Energiaa saadaan solujen ulkopuolelta



Energia virtaa ekosysteemiin valona ja poistuu lämpönä  
Fotosynteesi tuottaa happea ja orgaanisia molekyylejä, joita käytetään solun energiantuotannossa.

Kemiallista energiaa varastoidaan ATP:ksi ja sitä vapauttamalla voidaan soluissa ajaa erilaisia energiaa vaativia reaktioita.



# Kataboliset reaktiot ja ATP:n tuotanto

Orgaanisten molekyylien hajottaminen kataboliolla vapauttaa energiaa ympäristöön (eksergoninen reaktio)

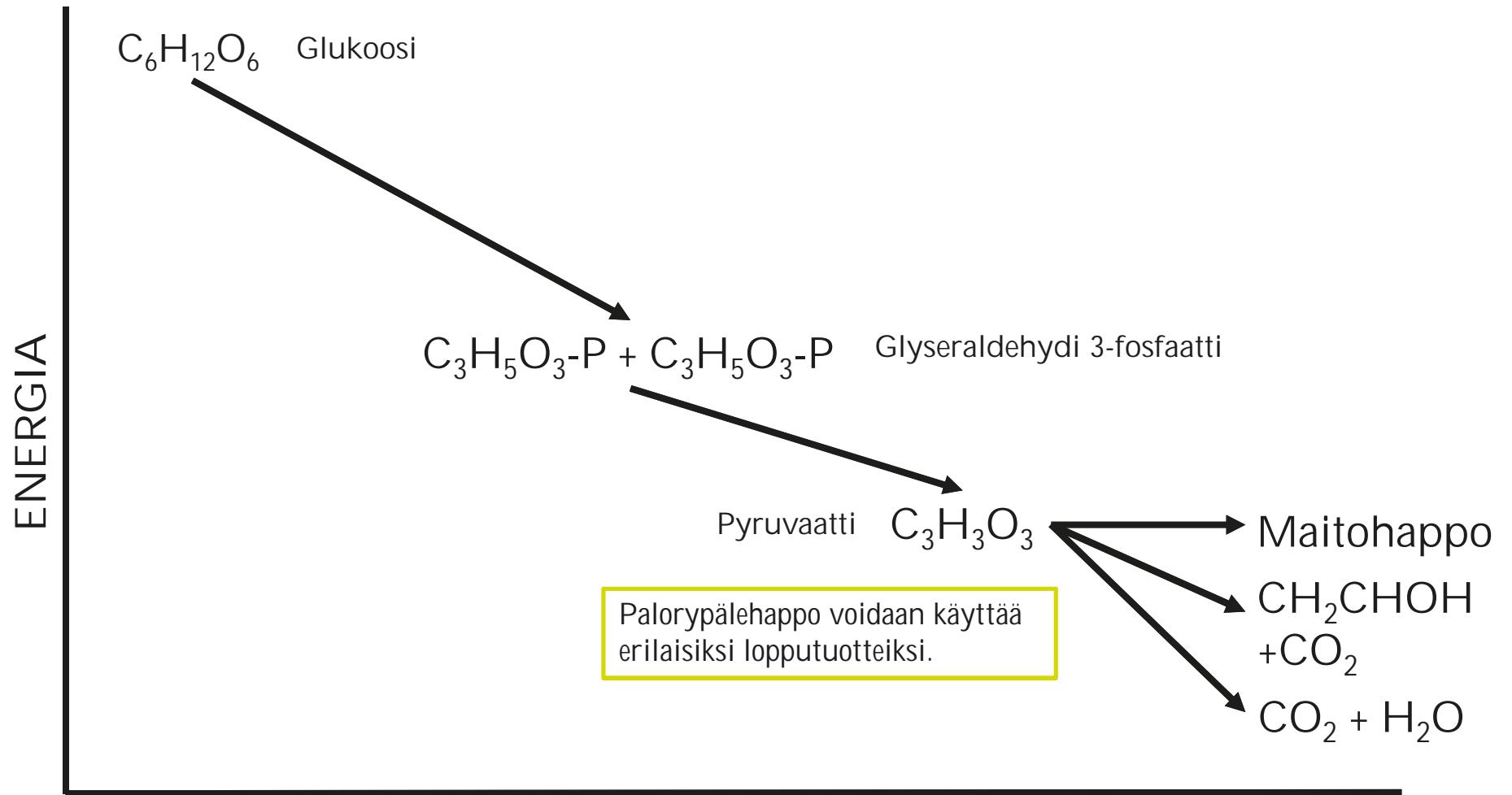
- Käymisellä (fermentaatio) hajotus on mahdollista ilman happea.
  - Tätä kutsutaan usein hapettomaksi energiantuotannoksi
  - Energialähteenä lähinnä sokereita
- Aerobisella energiantuotannolla orgaanisia molekyyliä hajotetaan hapen avulla tuottaen ATP:tä
  - Tätä kutsutaan usein soluhengitykseksi, oksidatiiviseksi fosforylaatiosta, joka on energiantuotannon viimeinen, eniten energiaa vapauttava vaihe.

# Katabolia

Energiantuotannolla tarkoitetaan sekä anaerobista että aerobista energiantuotantoa, mutta usein anaerobinen energiantuotanto unohtuu

- Vaikka elimistö pystyy käyttämään hiilihydraattien lisäksi energian tuotannossa sekä rasvoja että proteiineja, soluhengitystä tarkastellaan usein sokerin pilkkomisena



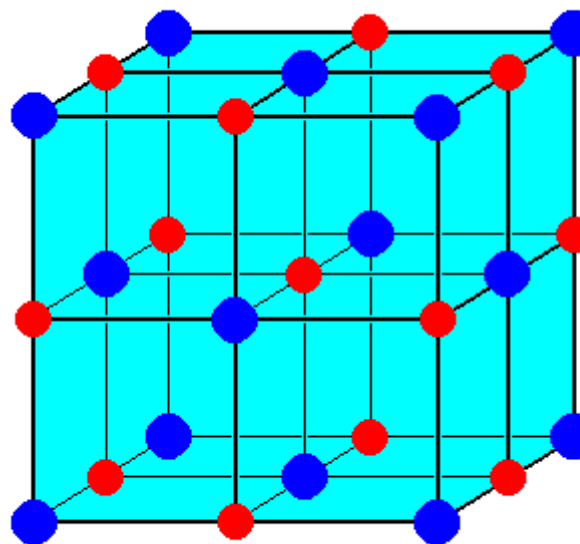
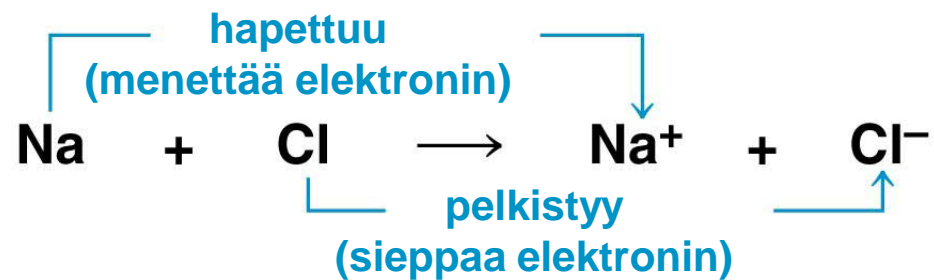


# Redox-reaktiot: hapetus ja pelkistys

Elektronien siirtäminen vapauttaa orgaanisiin molekyyliin sidottua energiaa

- Vapautunut energia käytetään pääasiassa ATP:n tuottamiseen
- Kemiallisia reaktioita, joissa elektroneja siirretään aineiden välillä kutsutaan hapetus-pelkistysreaktioksi (redox-reaktiot)
  - Hapetettaessa molekyylistä karkaa elektroneja.
  - Pelkistettäessä molekyyli sitoo lisää elektroneja.

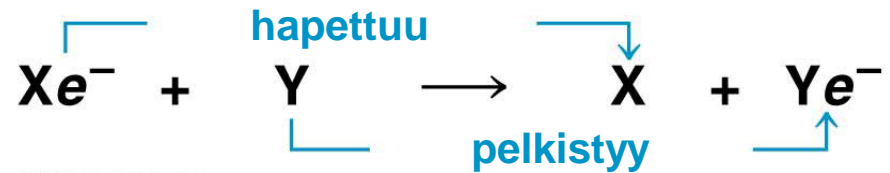
Esim. natriumin ja kloridin reaktio



NaCl

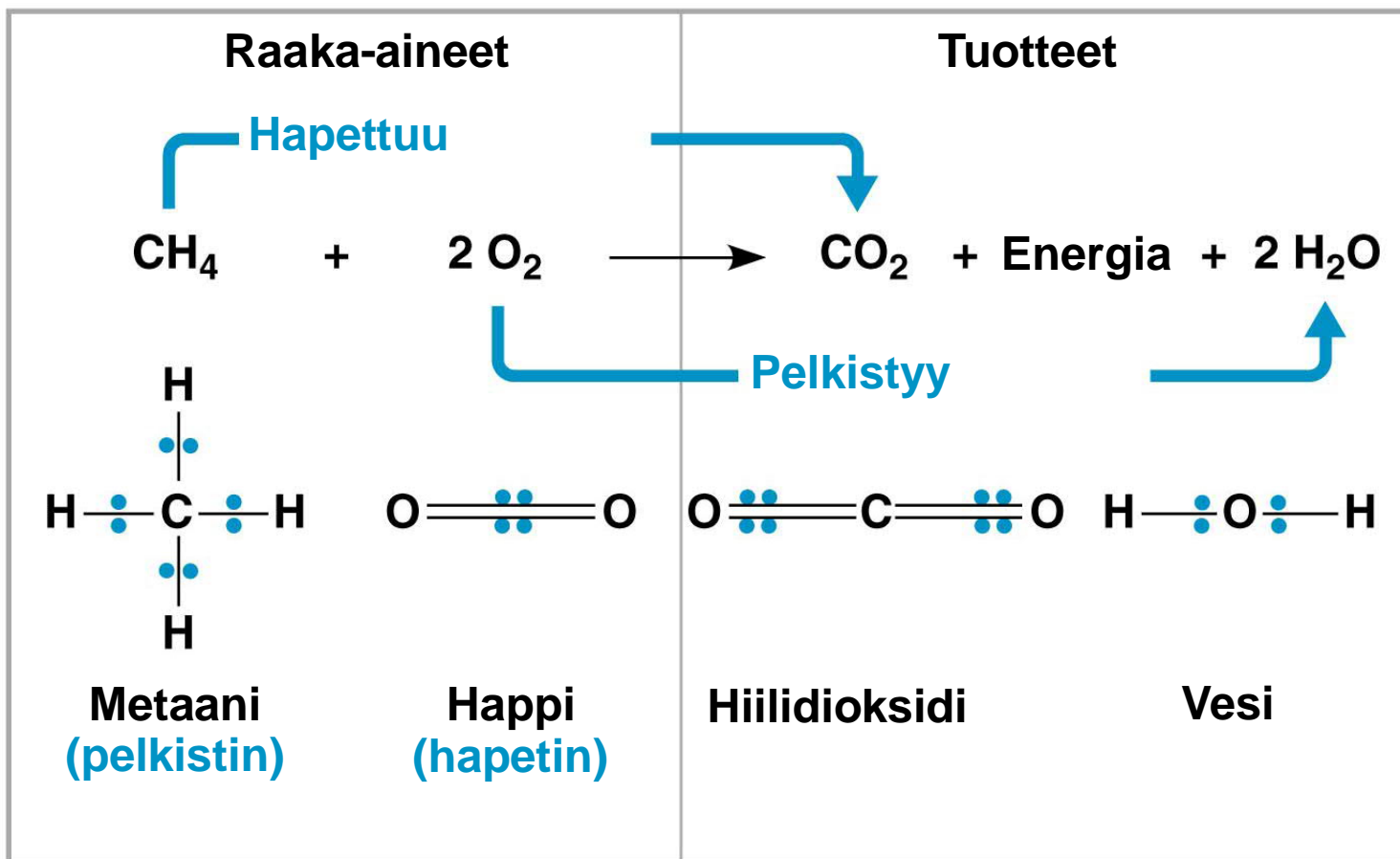


Yleisesti



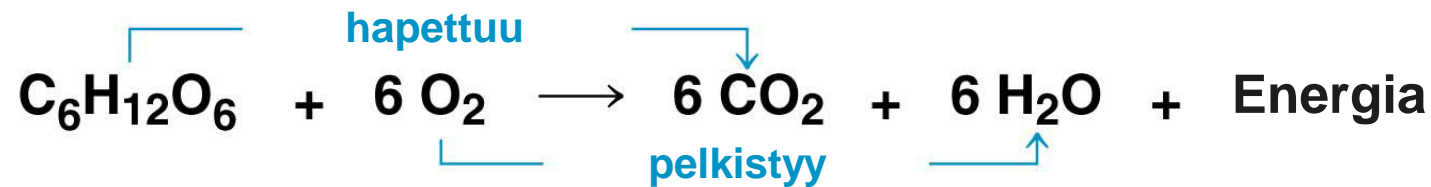
Reaktio	Hapetus	Pelkistys
Elektronit	Menettää elektronin	Ottaa vastaan elektronin
Vaikutus muille reaktion molekyyleille	Toimii pelkistimenä	Toimii hapettimena

Aina hapetus-pelkistysreaktioissa ei elektroneja siirretä kokonaan vaan niiden sijainti muuttuu kovalenttisessä sidoksessa.



# Biomolekyylejä hapetetaan kataboliolla

Energiantuotannossa esimerkiksi glukoosi hapettuu ja happi pelkistyy



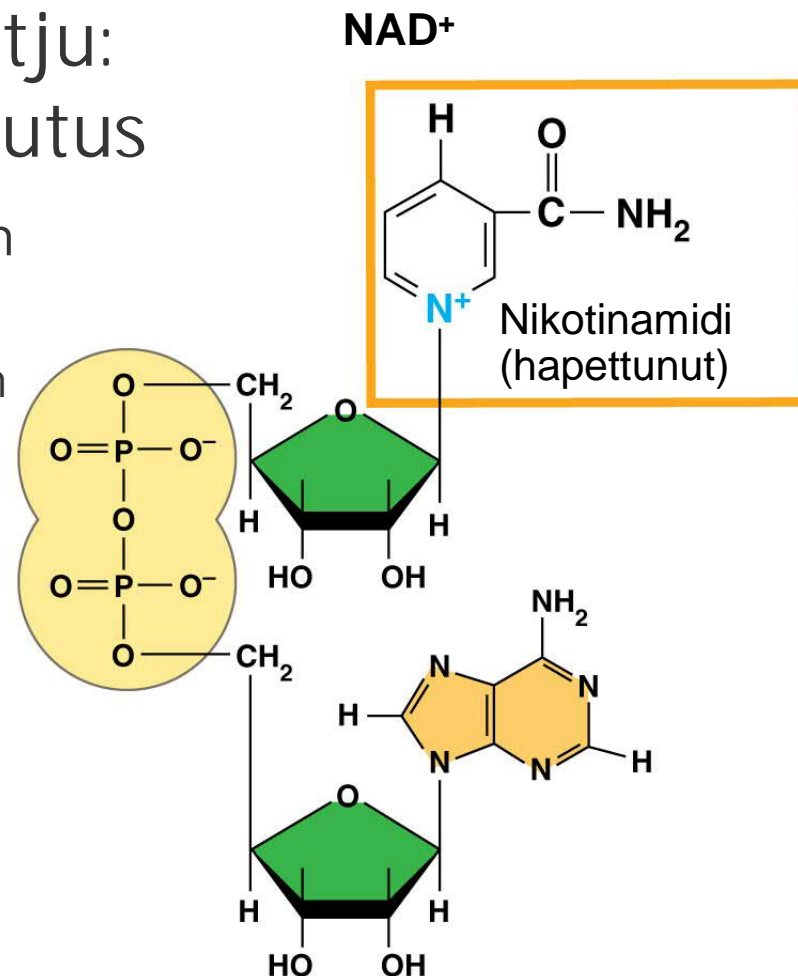
Hapen pelkistyessä vedeksi molekyylin elektronimäärä vähenee (O<sub>2</sub> 96 ja H<sub>2</sub>O 60 elektronia).

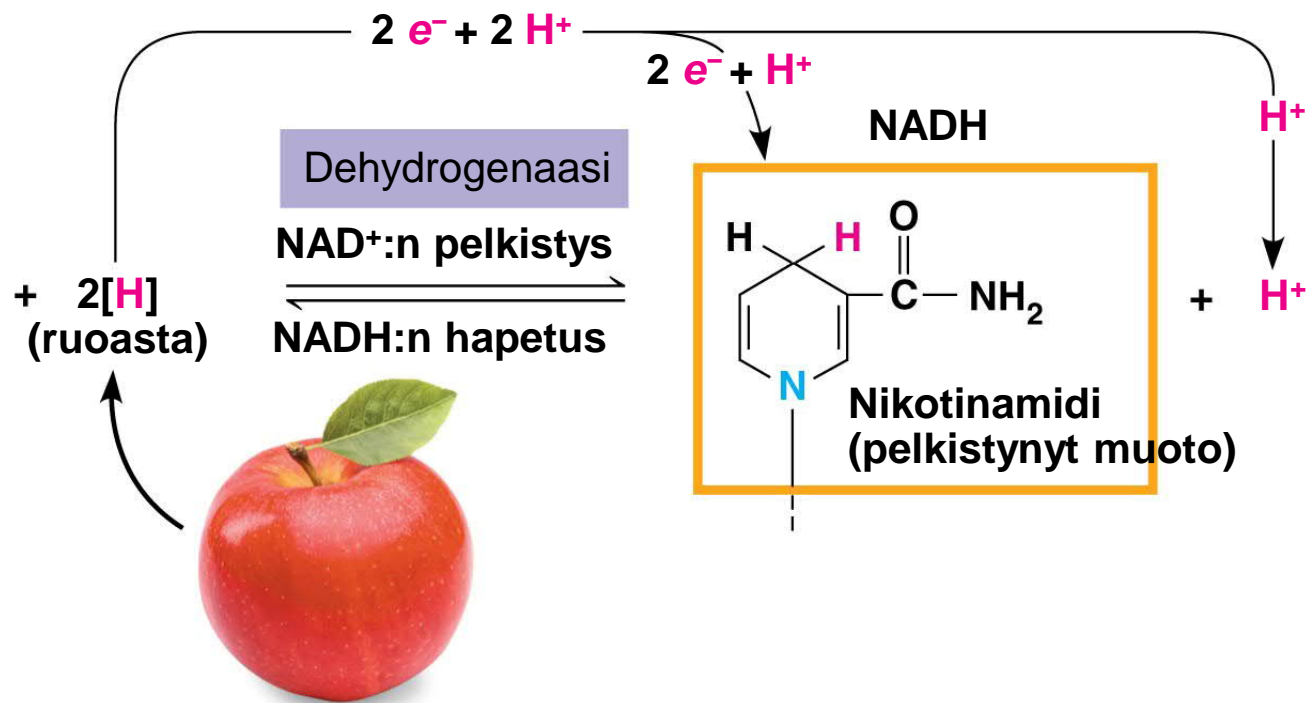
Reaktio on kuitenkin pelkistymistä, koska syntyneessä tuotteessa (vesi) elektronit ovat lähtöainetta lähempänä happiatomia.

# NAD<sup>+</sup> ja elektroninsiirtoketju: vaiheittainen energianluovutus

Glukoosi ja muut molekyylit pilkotaan vaiheittain.

- Yleensä vapautuneet elektronit annetaan ensin koentsyymille, NAD<sup>+</sup>:lle
- NAD<sup>+</sup> ottaa vastaan elektroneja ja toimii hapettimena
- Siten jokainen NADH (pelkistynyt muoto NAD<sup>+</sup>:sta) toimii energiavarastona ATP:n synteesissä





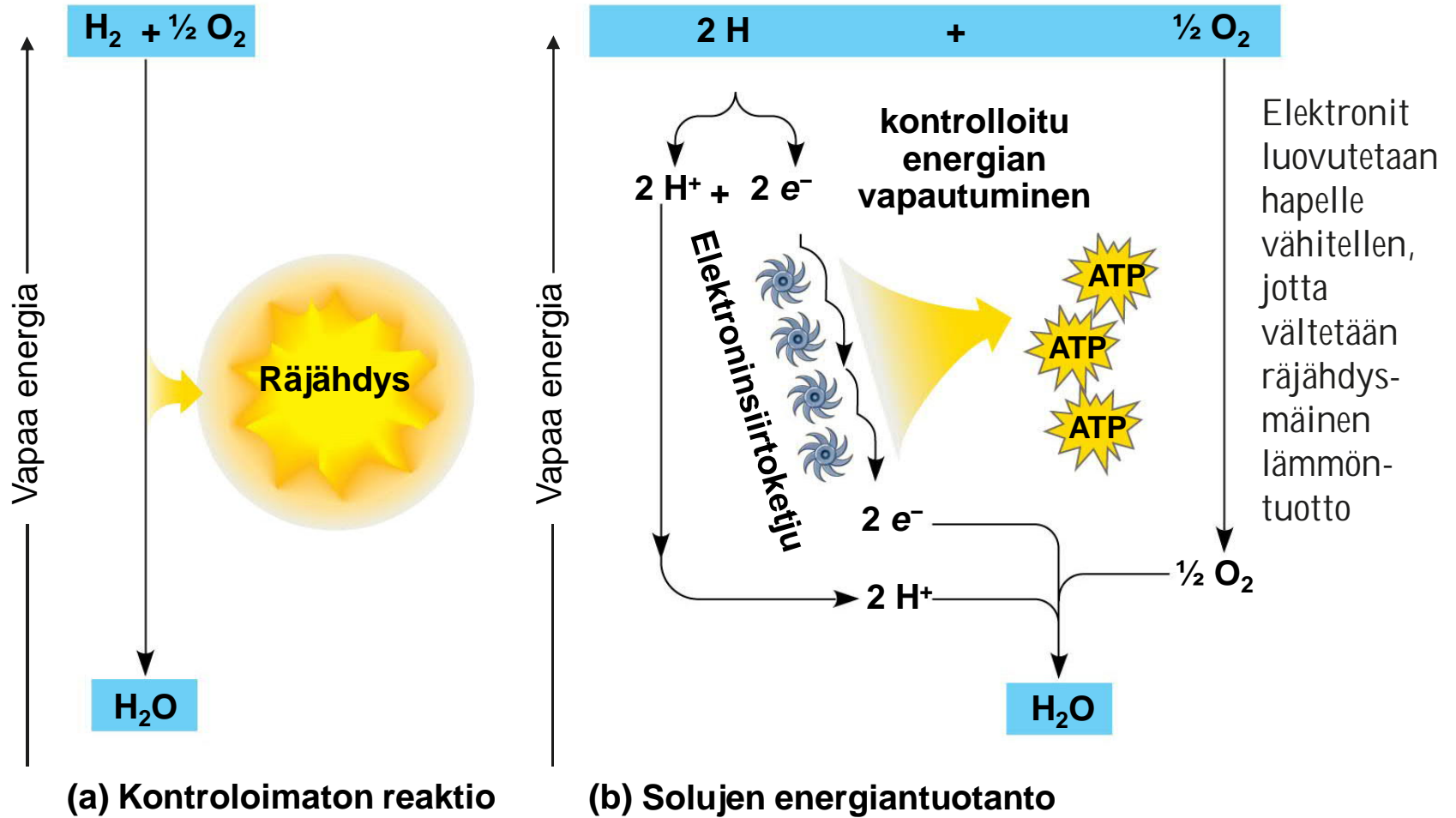
Ravintomolekyylin pilkkominen vapauttaa vetyä, josta siepataan ainoa elektroni.  
 Tällöin muodostuu protoni ( $H^+$ ) ja elektroni ( $e^-$ ), jotka voidaan sitoa  $NAD^+$ :hen



NAD<sup>+</sup>:n reaktio on vedyn poistamista dehydrogenaasi-entsyymillä.

- Molekyylissä hiiliatomiin on sitoutunut vety ja alkoholiryhmä, joka hapetetaan ketoniksi tai aldehydiksi (C=O).
- Dehydrogenaaseja on useita erilaisia ja ne ovat erikoistuneet sokereiden, energiametaboliatuotteiden, alkoholin tai aminohappojen muokkaamiseen.
- Dehydrogenaasien virallinen nimi on donor-oksidoreduktaasi (nimi elektronin viemiseen ja pelkistymiseen)
  - Oksidoreduktaasit sisältävät kaikki hapetus-pelkistysreaktioita katalysoivat entsyymit

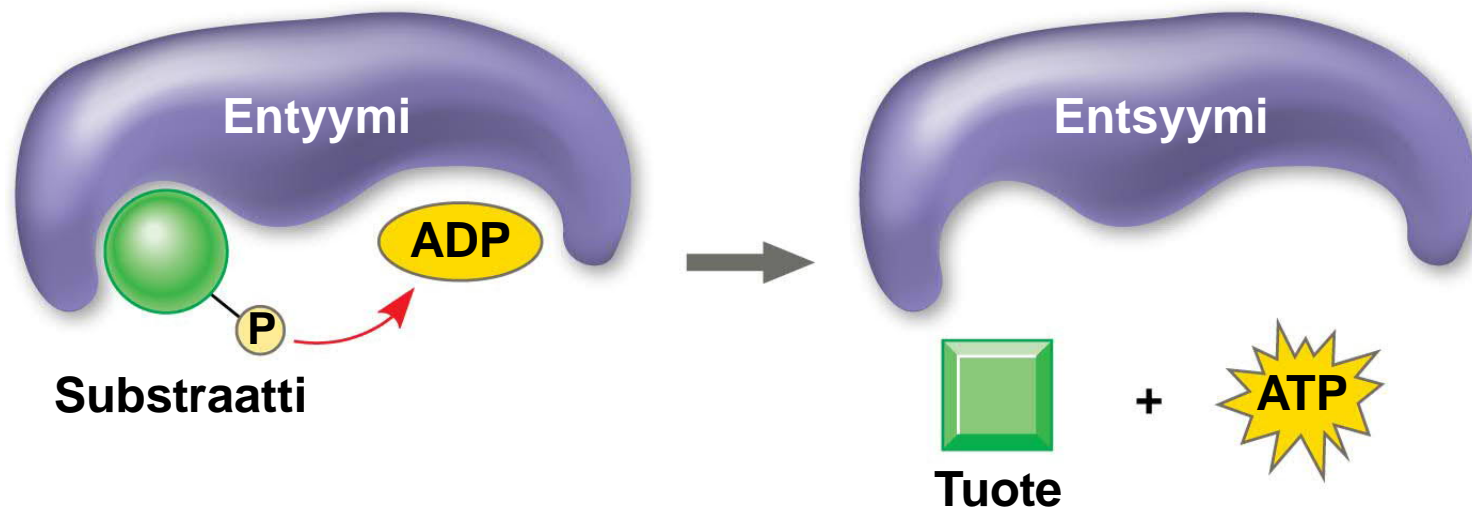
NADH luovuttaa elektronit elektroninsiirtoketjulle



# Katabolian vaiheet

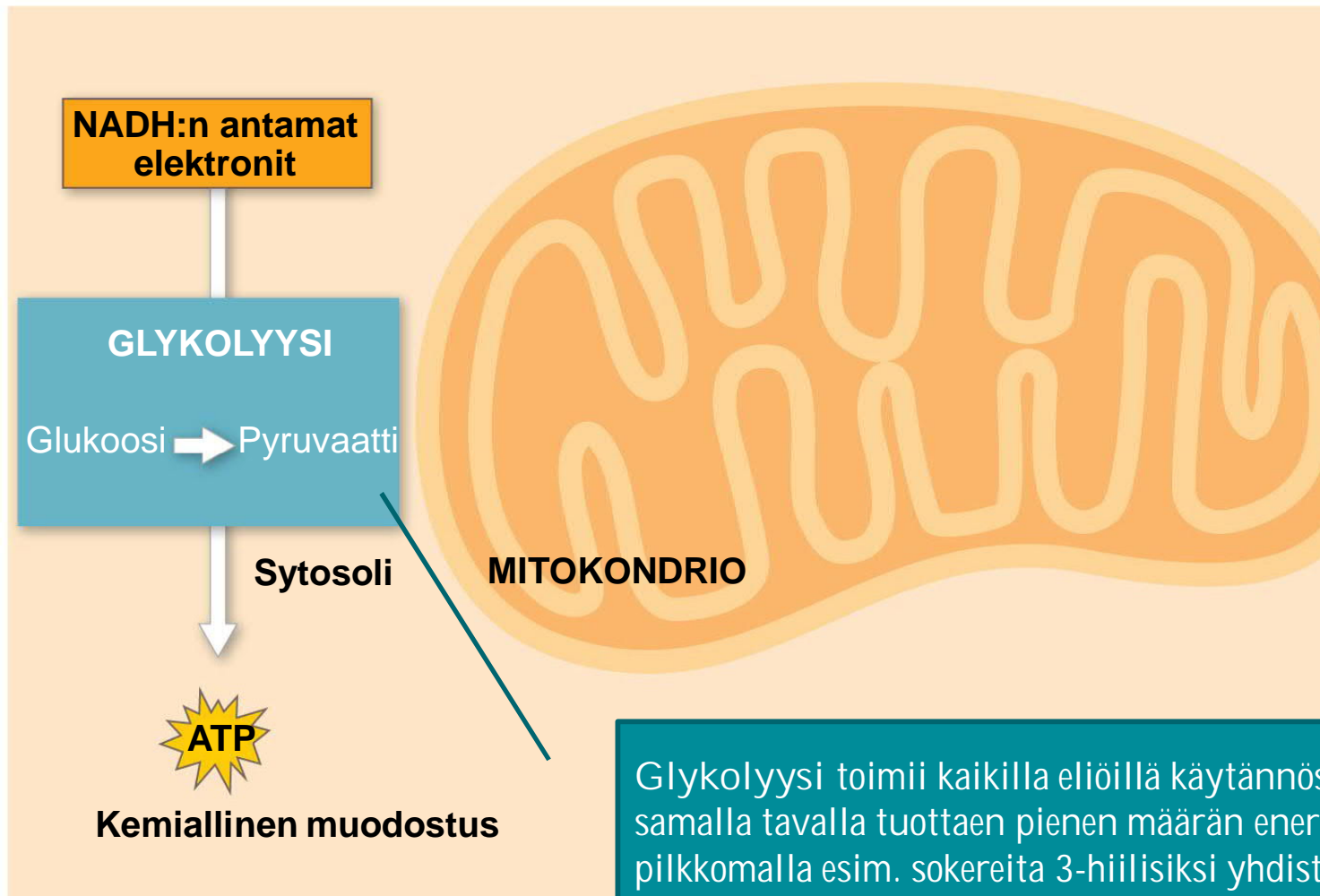
1. **GLYKOLYYSI: glukoosin pilkkominen kahdeksi pyruvaatiksi**
2. **PYRUVAATIN HAPETUS ja SITRAATTIHAPPOSYKLI: Glukoosin osasten lopullinen hajotus**
3. **OKSIDATIIVINEN FOSFORYLAATIO: Elektroninsiirto ja kemo-osmoosi (suurin osa ATP:n tuotannosta)**

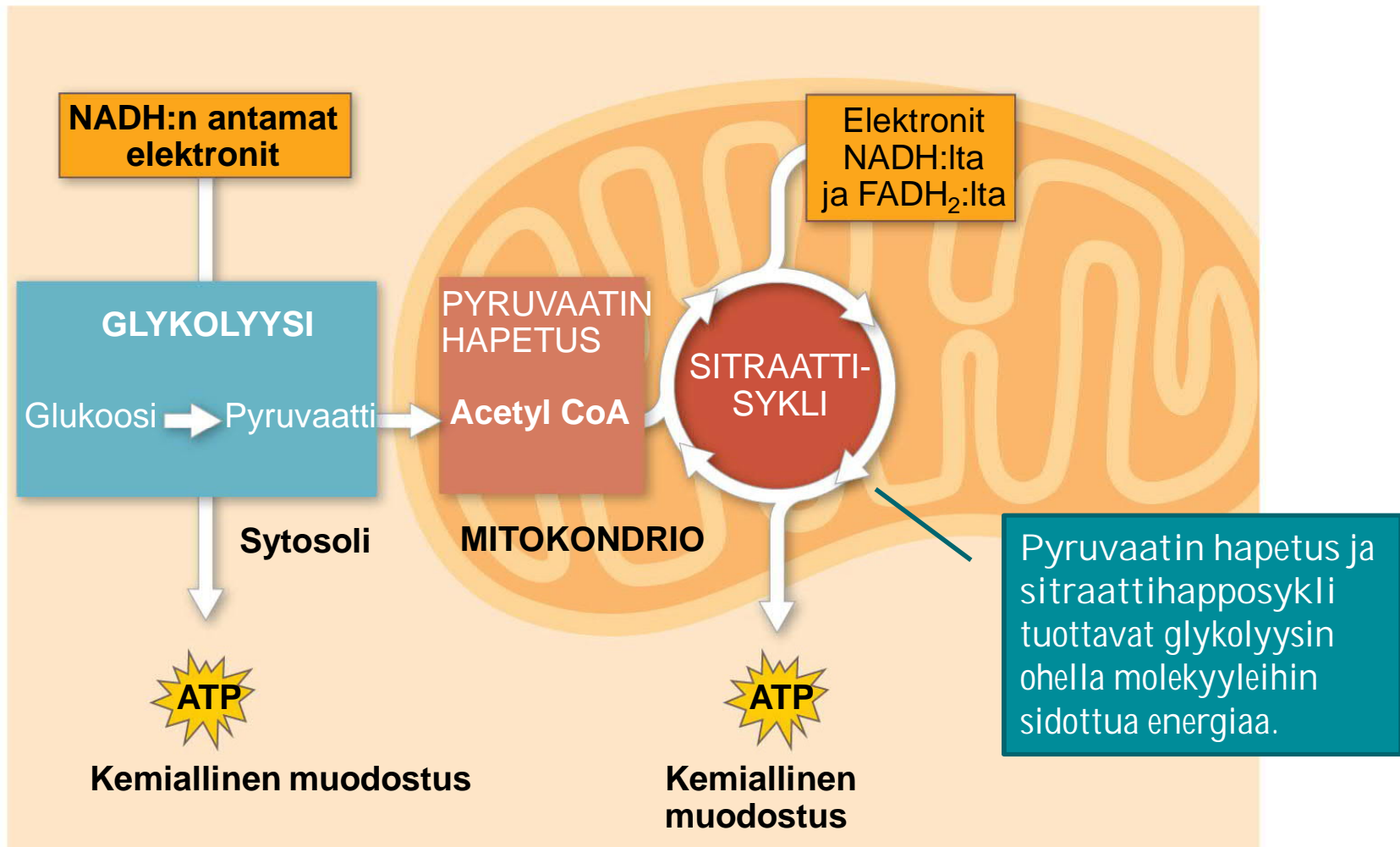


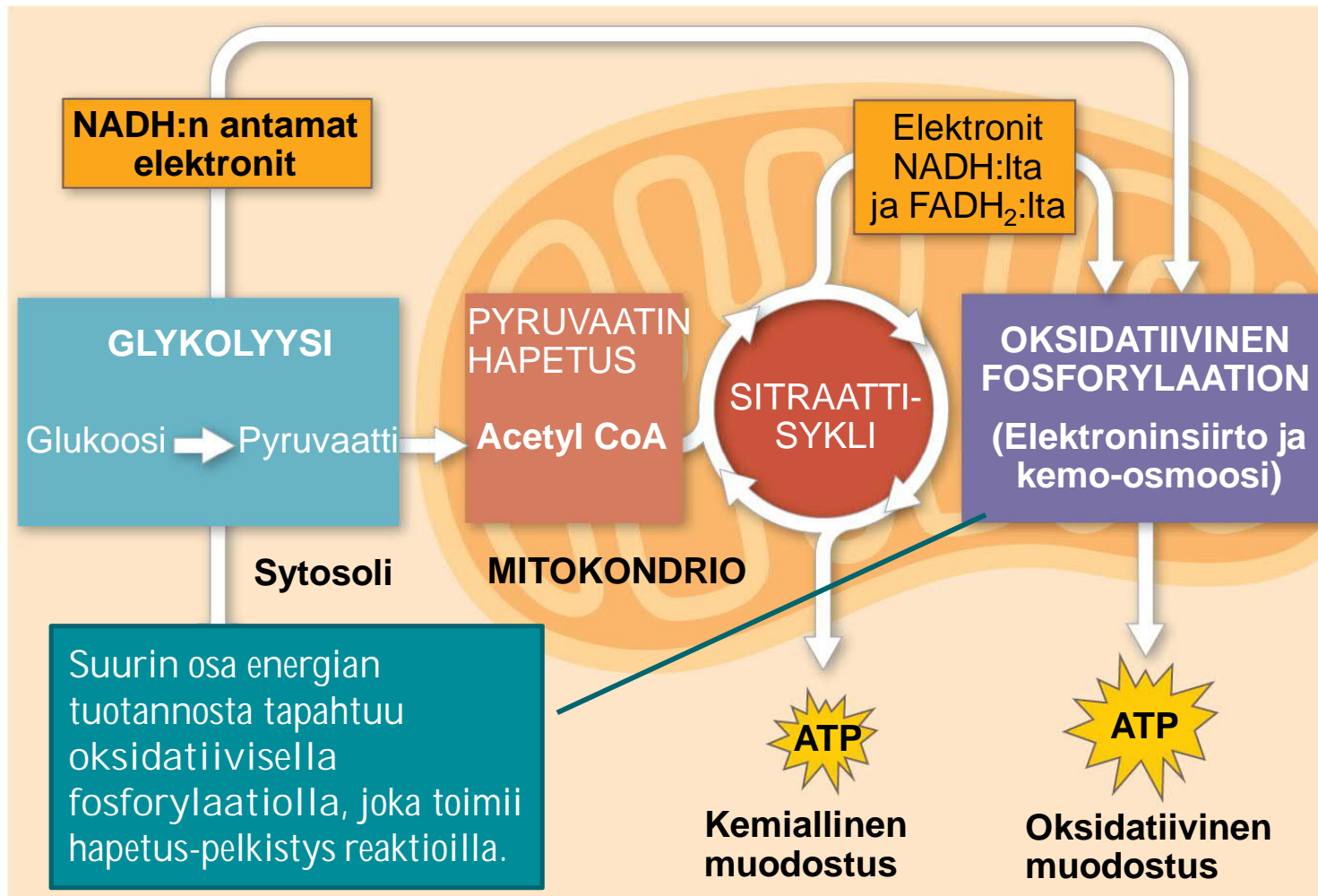


Kemiallinen, molekyyliin sidottu energia saadaan solun yleiseen käyttöön siirtämällä molekyyliin sidottu fosfaatti ADP:lle, jolloin saadaan aikaiseksi korkeaenergistä ATP:tä.

Reaktio vaati kuitenkin tätä ennen molekyylin muokkaamista, koska kaikissa reaktioissa osa energiasta vapautuu lämpönä (termodynamiikan 2. pääsääntö).







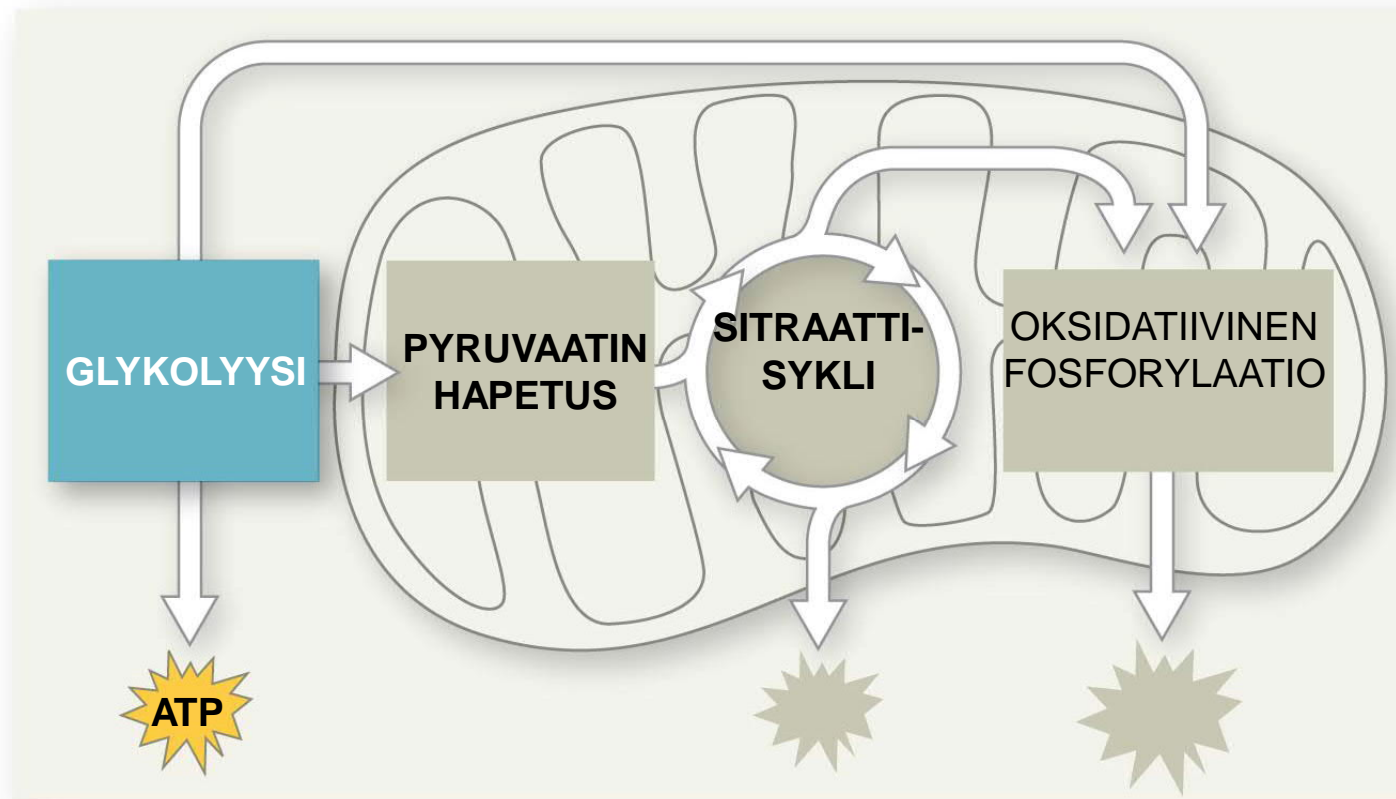
# Kiitos!



UNIVERSITY OF  
EASTERN FINLAND

[uef.fi](http://uef.fi)





Solu- ja molekyylibiologian perusteet

# Energiantuotanto: Glykolyysi

UEF // University of Eastern Finland

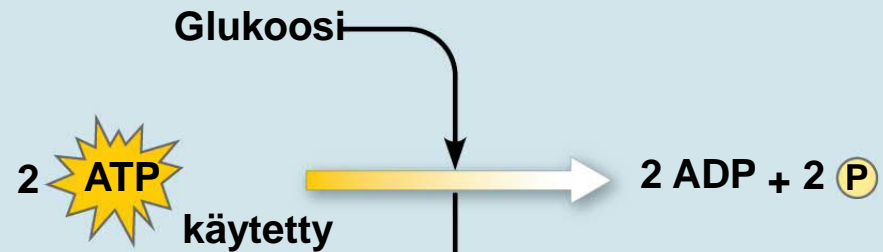
---

# Glykolyysissä glukoosi hapetetaan pyruvaatiksi

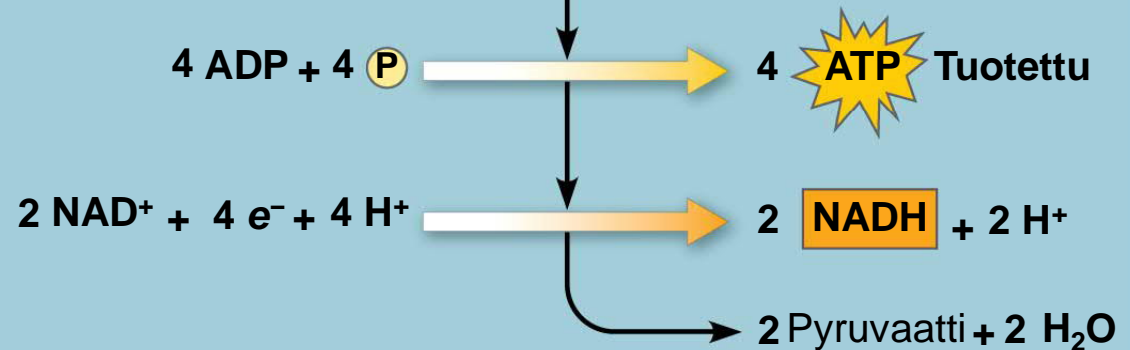
Glykolyysi (gluko-lyysi = sokerin pilkkominen) pilkkoo nimensä mukaisesti glukoosia kahdeksi pyruvaatiksi (palorypälehapoksi).

- Glykolyysi tapahtuu sytosolissa ja siinä on kaksi vaihetta
  1. Energian investointivaihe (fosfaatin liittäminen ATP:n energialla)
  2. Energian tuotantovaihe (fosfaatin irrotus ADP:lle)
- Glykolyysi ei tarvitse happea, joten sitä voidaan käyttää kaikissa olosuhteissa
  - Menetelmä on kuitenkin tehotonta, jolloin vaaditaan suuria sokerivarastoja.

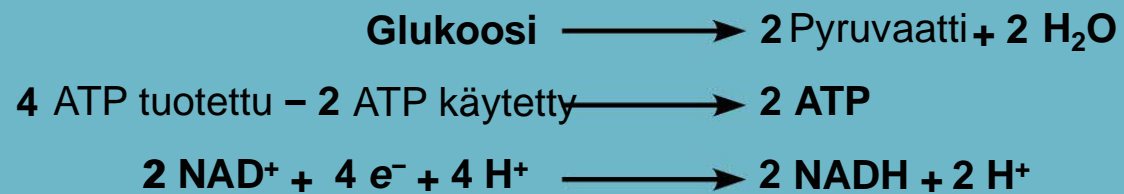
### Energian investointi



### Energian saanti

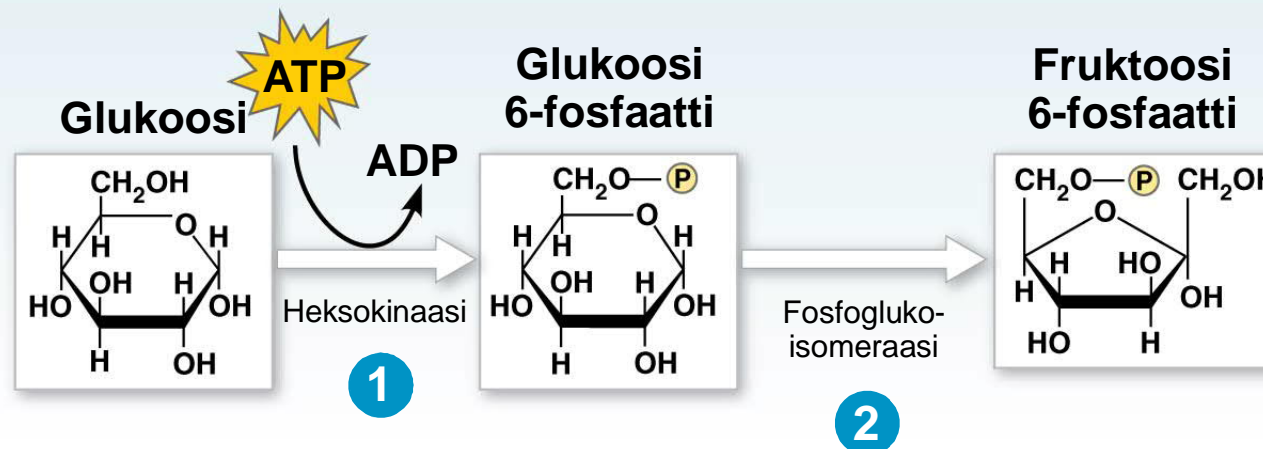


### Yhteensä



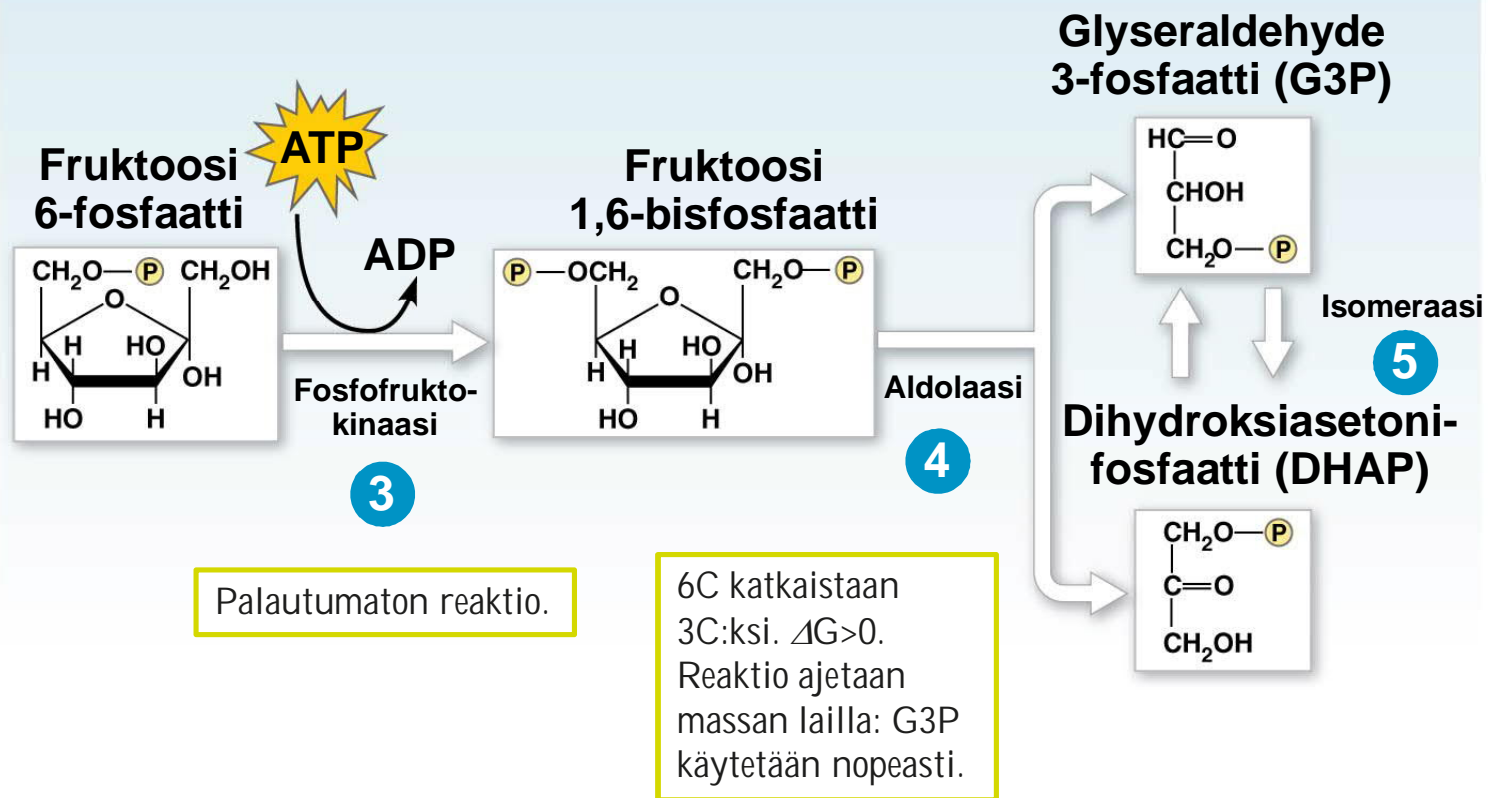


## GLYKOLYYSI: investointivaihe

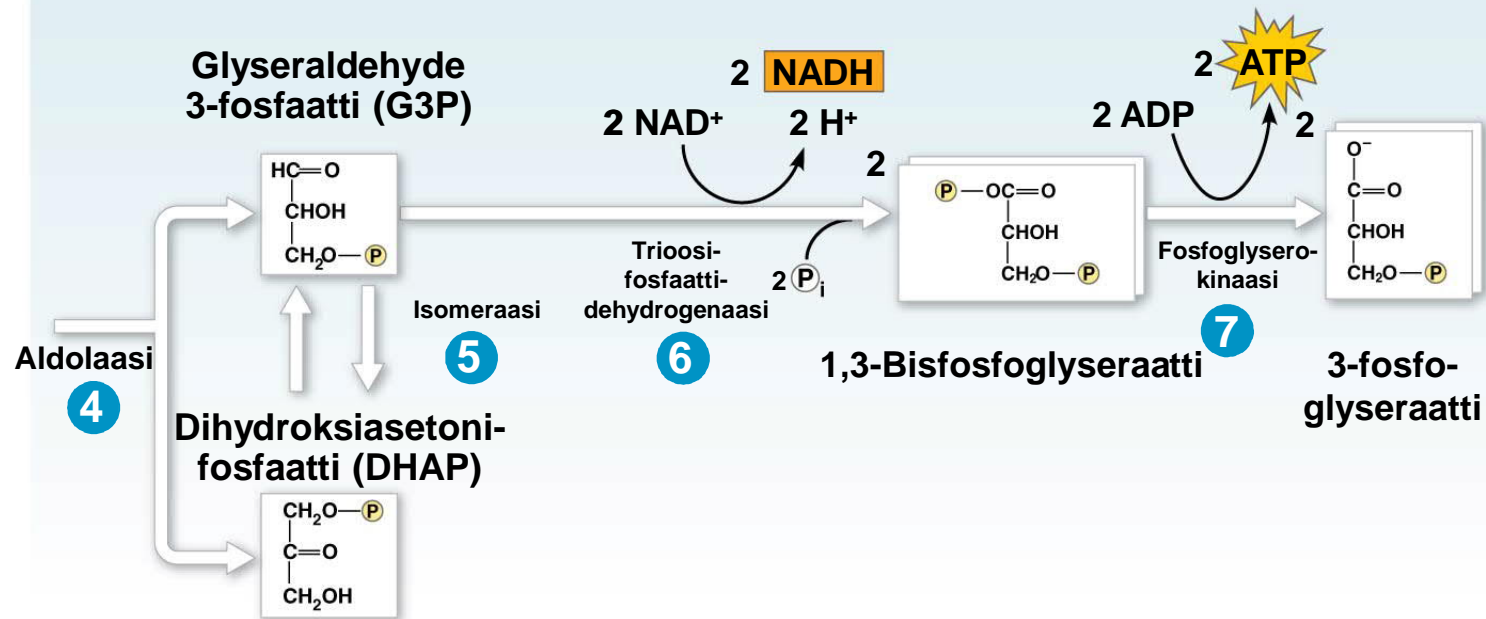


Palautumaton reaktio. Fosfaatin lisääminen varmistaa, että glukoosi pysyy solussa.

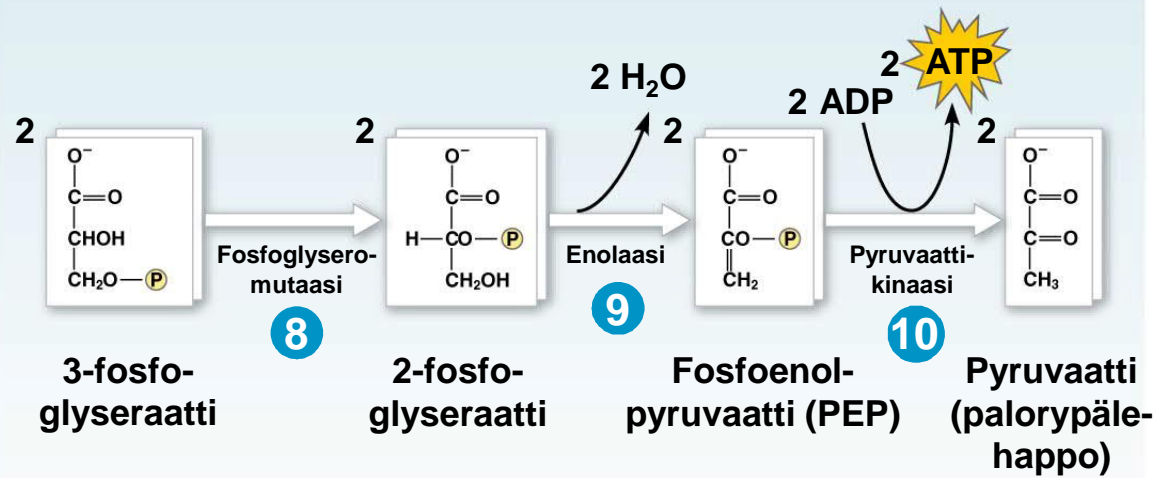
GLYKOLYYSI: investointivaihe



## GLYKOLYYSI: Energian tuotanto



## GLYKOLYYSI: Energian tuotanto



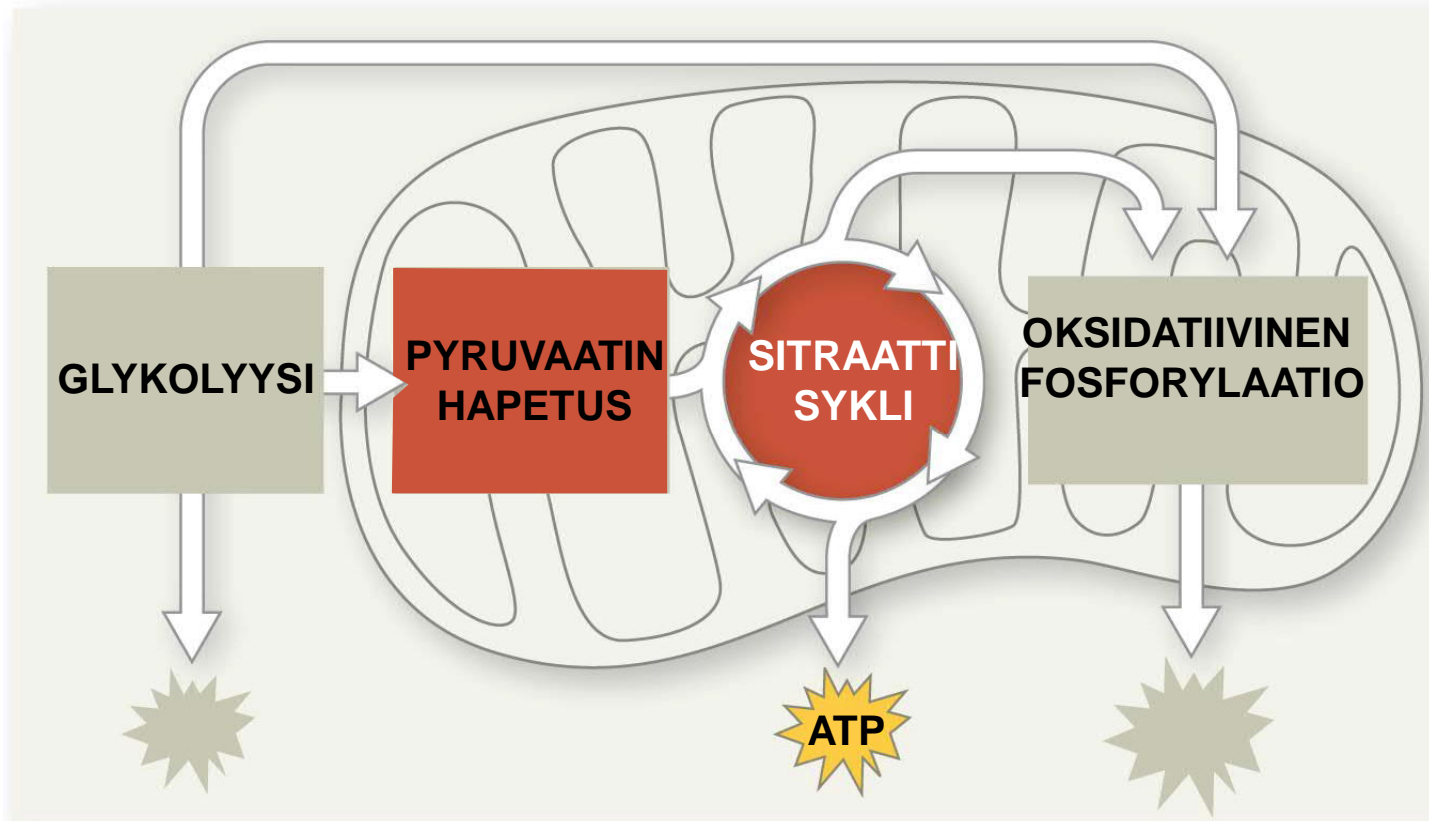
# Kiitos!



UNIVERSITY OF  
EASTERN FINLAND

[uef.fi](http://uef.fi)





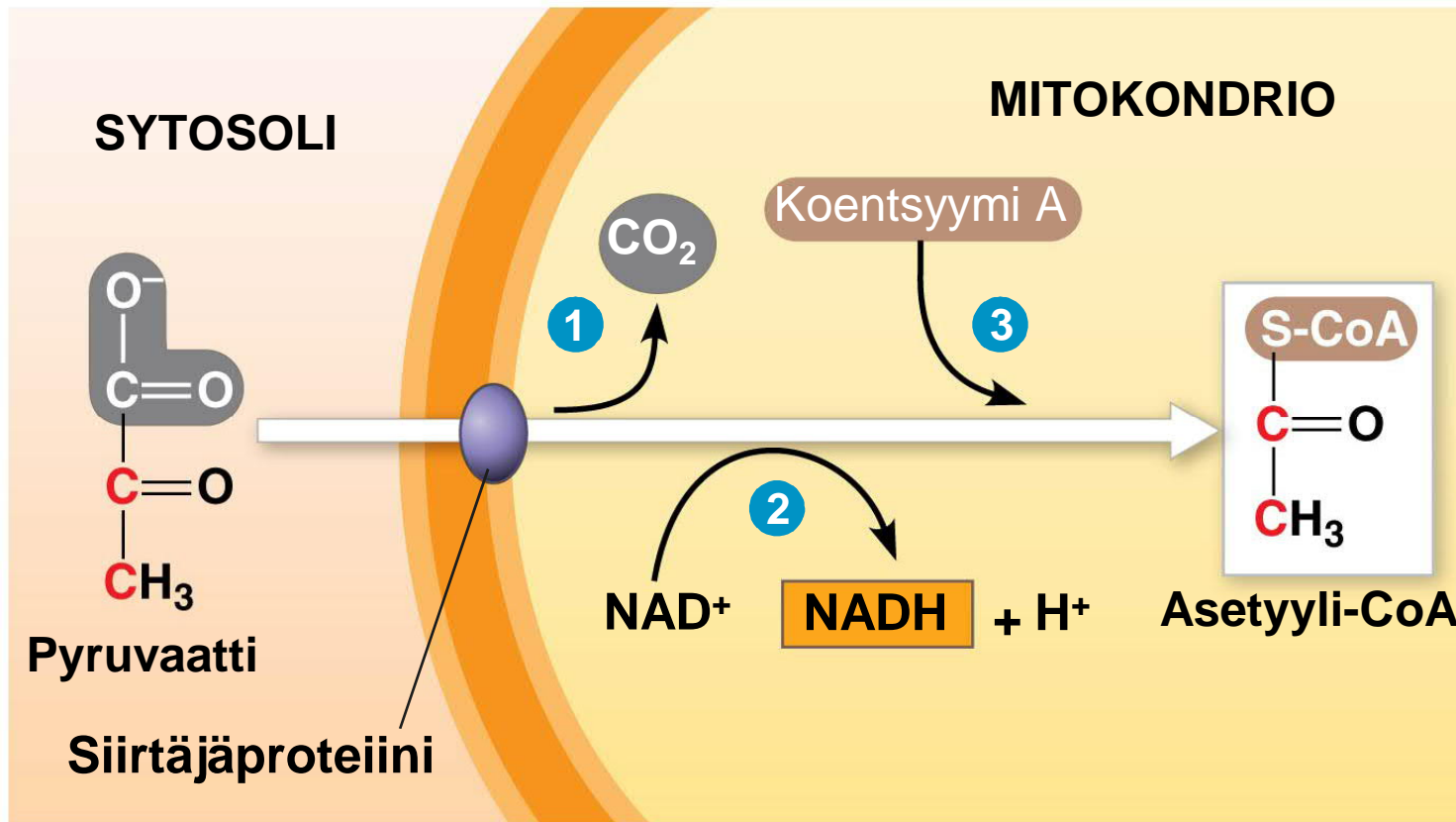
Solu- ja molekyylibiologian perusteet

## Energiantuotanto: Pyruvaatin hapetus ja sitraattisykli

# Pyruvaatti hapetetaan ja sitraattisykli viimeistelee orgaanisten molekyylien hajotuksen

Syttoplassa glykolyysin lopputuotteena on palorypälehappoa (pyruvaattia)

- $pK_A=2.5$  eli kertyminen elimistöön alentaisi pH:ta
- Pyruvaatti sisältää vielä runsaasti energiaa, mutta sen pilkkominen vaatii mitokondrioita ja happea
- Jotta pilkkominen on mahdollista, pyruvaatti ensin hapetetaan, minkä jälkeen se liitetään osaksi sitruunahappoa (sitraattia), joka hajotetaan asteittain hiilidioksidiksi.



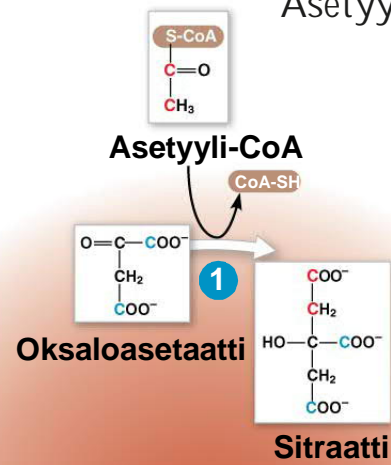


# Sitraattisykli

Sitraattisykli (sitruunahappokierto, Krebsin sykli) pilkkoo pyruvaatin lopulta hiilidioksidiksi

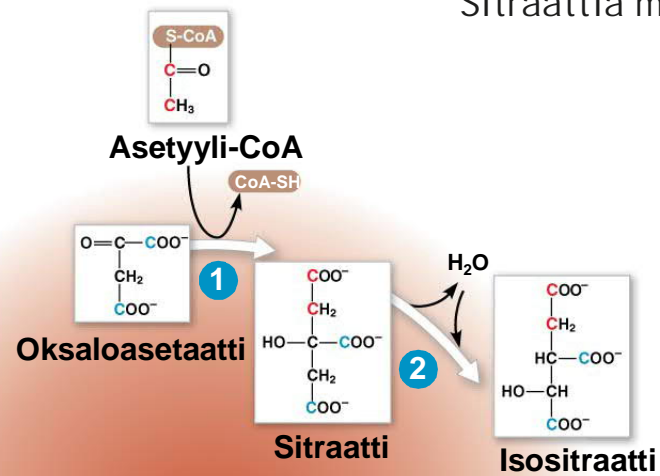
- Syklissä on kahdeksan vaihetta, joista kullakin on oma entsyyminsä.
- Pyruvaatista muokattu asetyyli-CoA liitetään oksaloasetattiin ja muodostunut sitraatti pilkotaan kolmen syklin aikana.
- Jokainen kierros tuottaa pyruvaatista 1 ATP:n, 3 NADH:ta, and 1 FADH<sub>2</sub>:n.
- NADH ja FADH<sub>2</sub> luovuttavat elektronit edelleen elektroninsiirtoketjulle

Asetyyli-CoA liittää etaanihapporyhmän oksaloasetaattiin.  
Hiiliatomien määrä kasvaa 4+2=6 hiiltä.

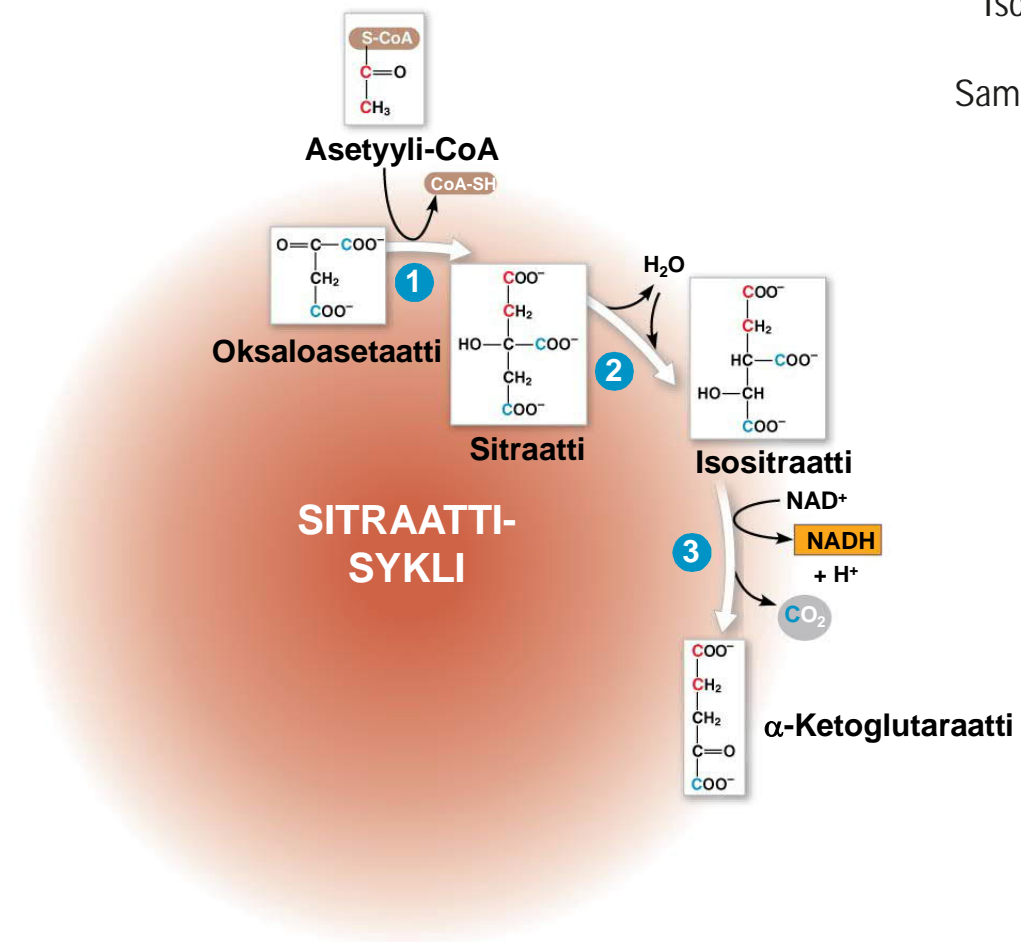


## SITRAATTI- SYKLI

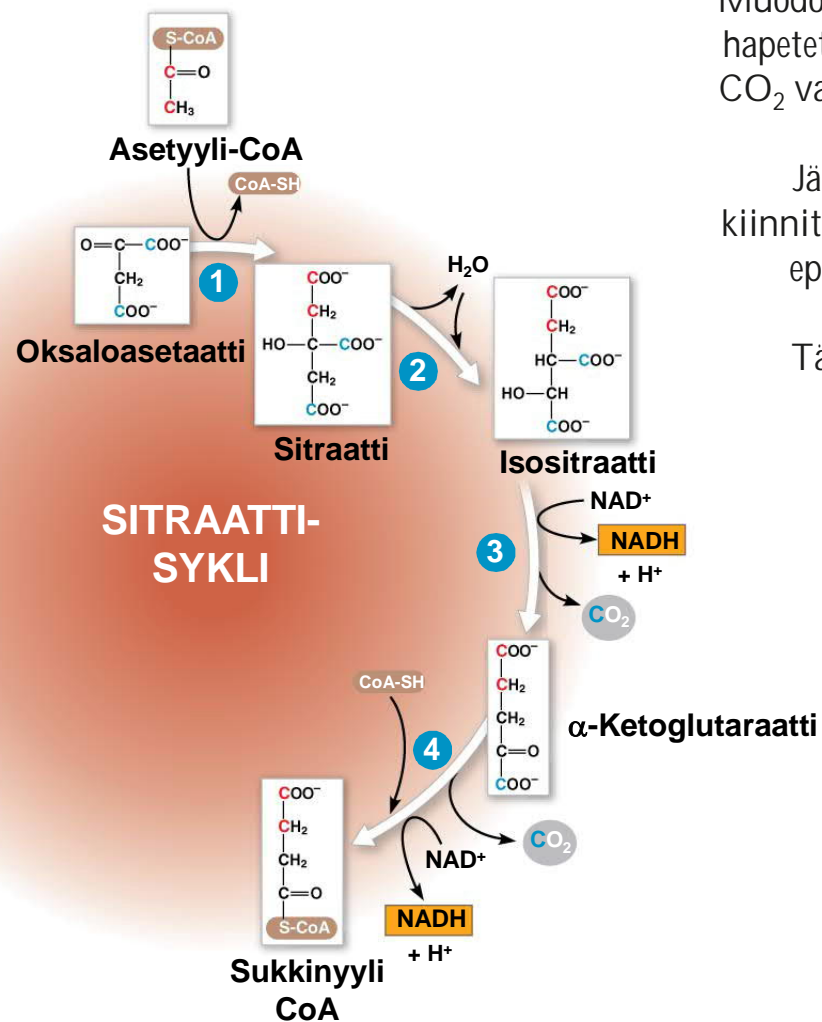
Sitraattia muokataan isomeeriksi, isositraatiksi.  
Alkoholi-ryhmä siirtyy molekyyllissä.



## SITRAATTI- SYKLI



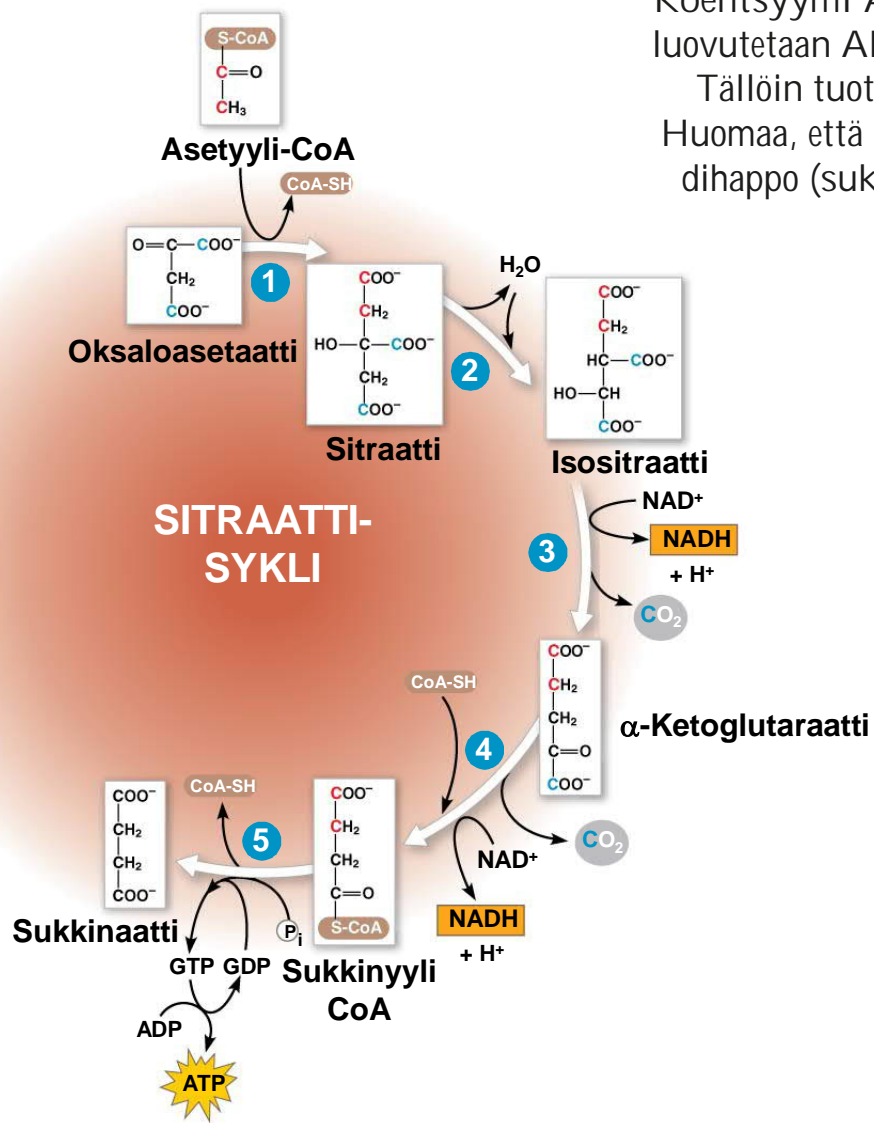
Isositraatti hapetetaan ja siitä vapautuu hiilidioksidia. Samalla molekyylistä vapautuu kaksi protonia (H<sup>+</sup>), joista toinen sidotaan NAD<sup>+</sup>:aan



Muodostunut  $\alpha$ -ketoglutaraatti hapetetaan edelleen, jolloin toinen  $CO_2$  vapautuu (samoin kuin kaksi protonia).

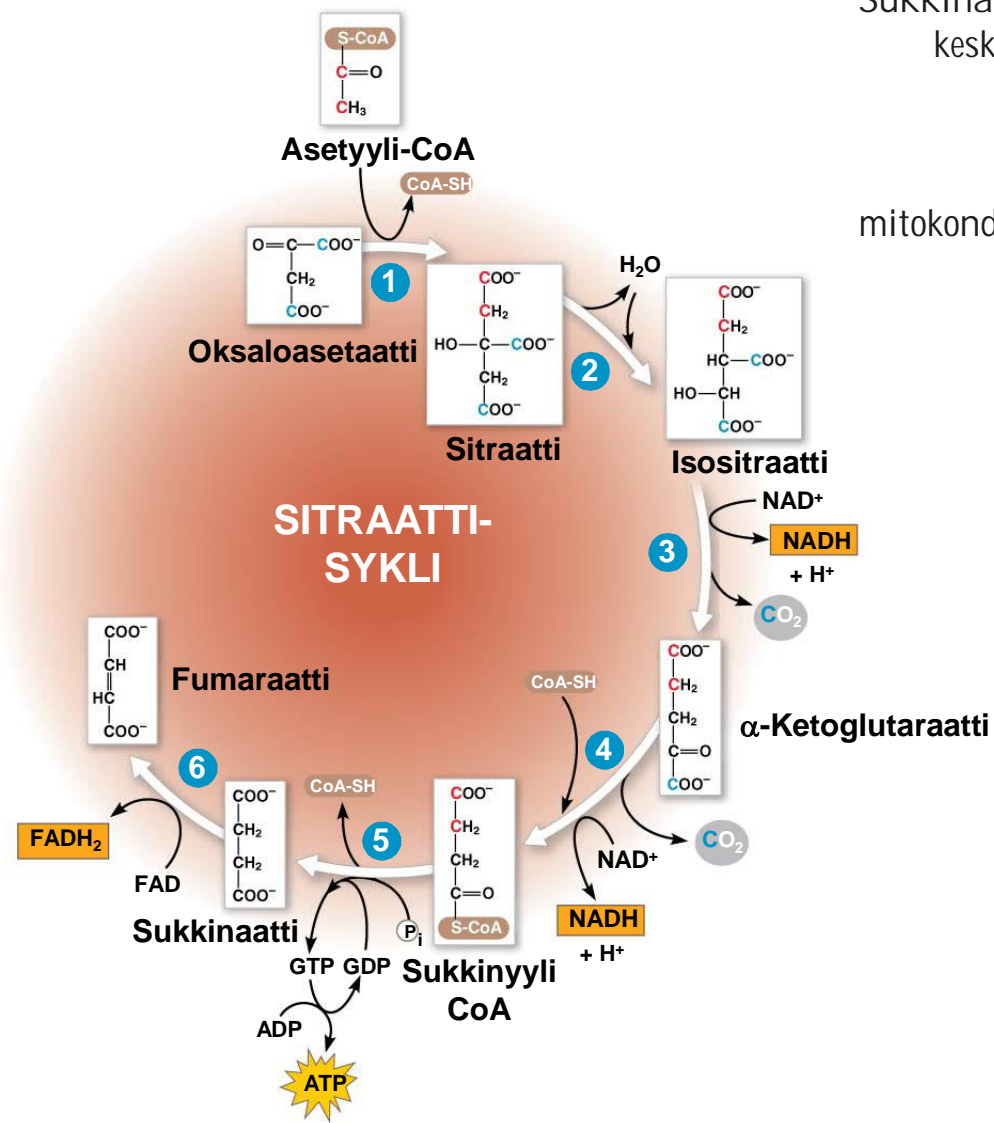
Jäljelle jäävä 4-hiilen ketjuun kiinnitetään koentsyymi A, jotta epästabiili sukkinyyli ei hajoa itsestään.

Tämä neljäs reaktio on tärkeä sitraattisyklin säätelyssä.



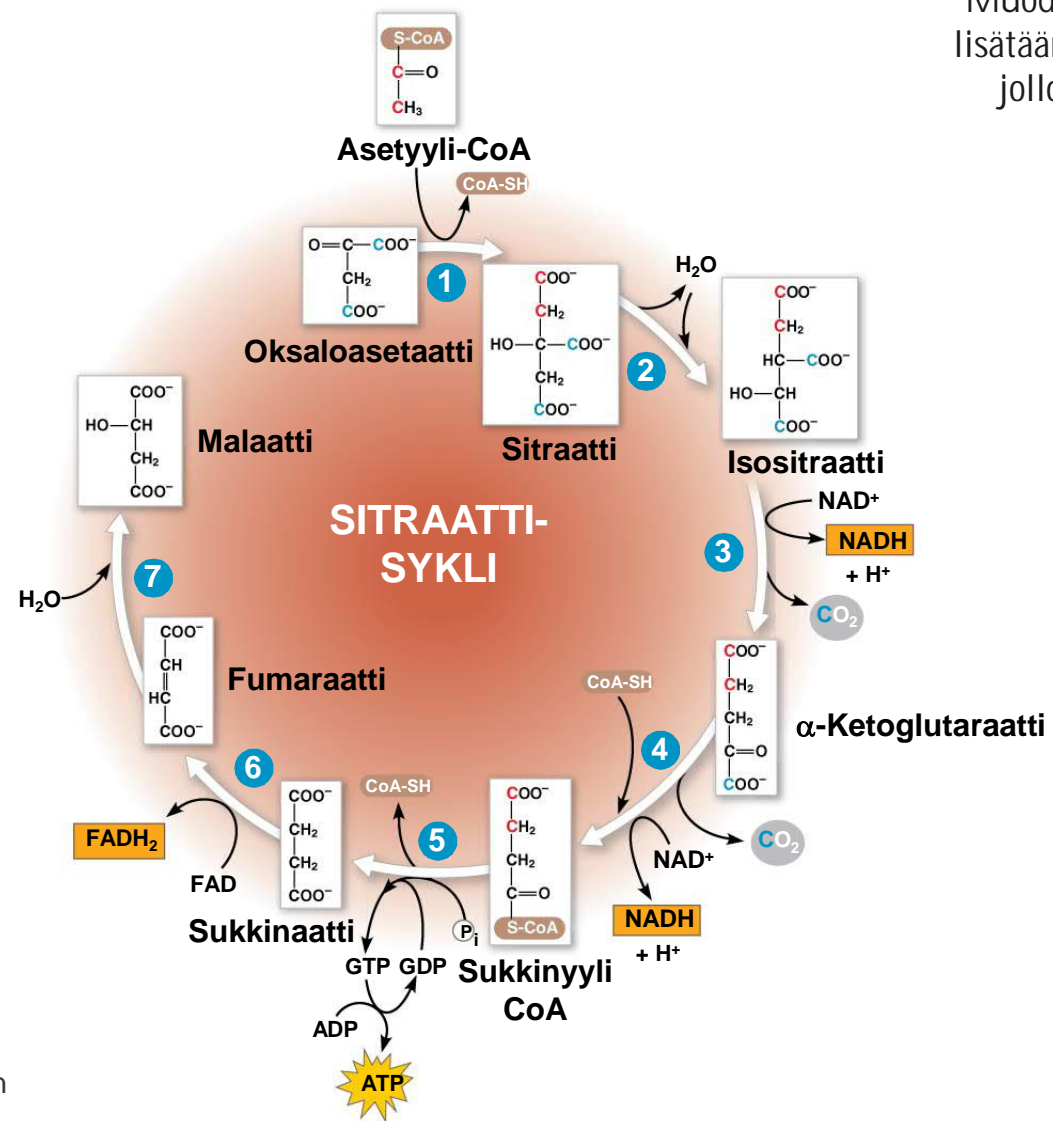
Koentsyymi A korvataan fosfaatilla, joka luovutetaan ADP:lle (tai joskus GDP:lle).

Tällöin tuotetaan energettistä ATP:tä. Huomaa, että muodostunut butaani(1,4)-dihappo (sukkinaatti) on symmetrinen molekyyli.



Sukkinaatti hapetetaan molekyylin keskeltä, jolloin vapautuu kaksi protonia kaksoissidoksen muodostuessa. Protonit annetaan FAD:lle mitokondrion sisäkalvolla, jolloin ne on heti käytettävissä elektroninsiirtoketjussa.

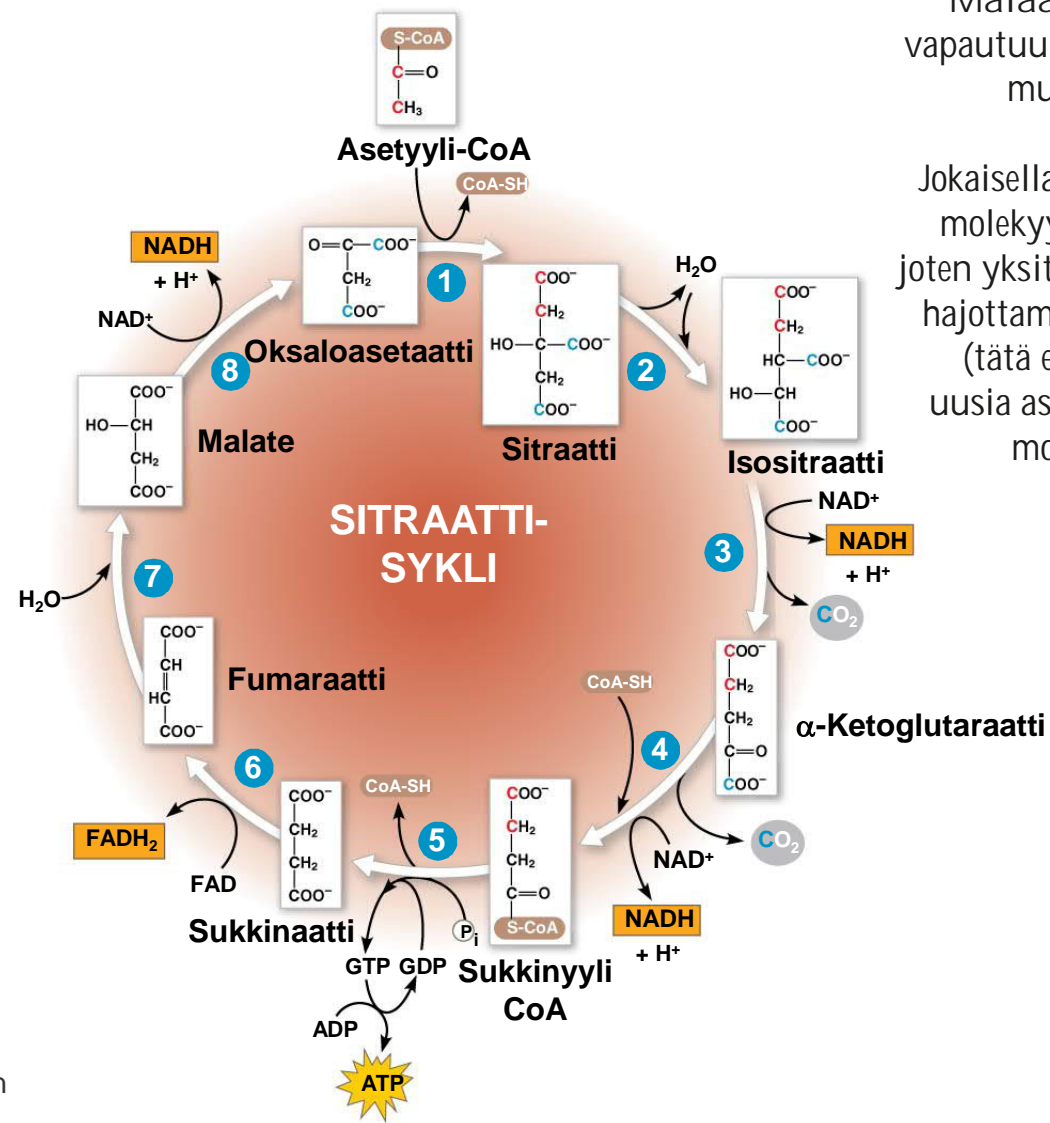
Muodostuneeseen fumaraattiin lisätään alkoholiryhmä ja protoni, jolloin muodostuu malaattia.





Malaatti hapetetaan, jolloin siitä vapautuu kaksi protonia ja molekyyli muuttuu oksaloasetaatiksi.

Jokaisella sitraattisyklin kierroksella molekyyli lyhenee kahdella hiilellä, joten yksittäisen sitraatin täydellinen hajottaminen kestää kolme kierrosta (tätä ei tietenkään huomaa, koska uusia asetyyli-koA ryhmiä liitetään molekyyliin joka kierroksella).

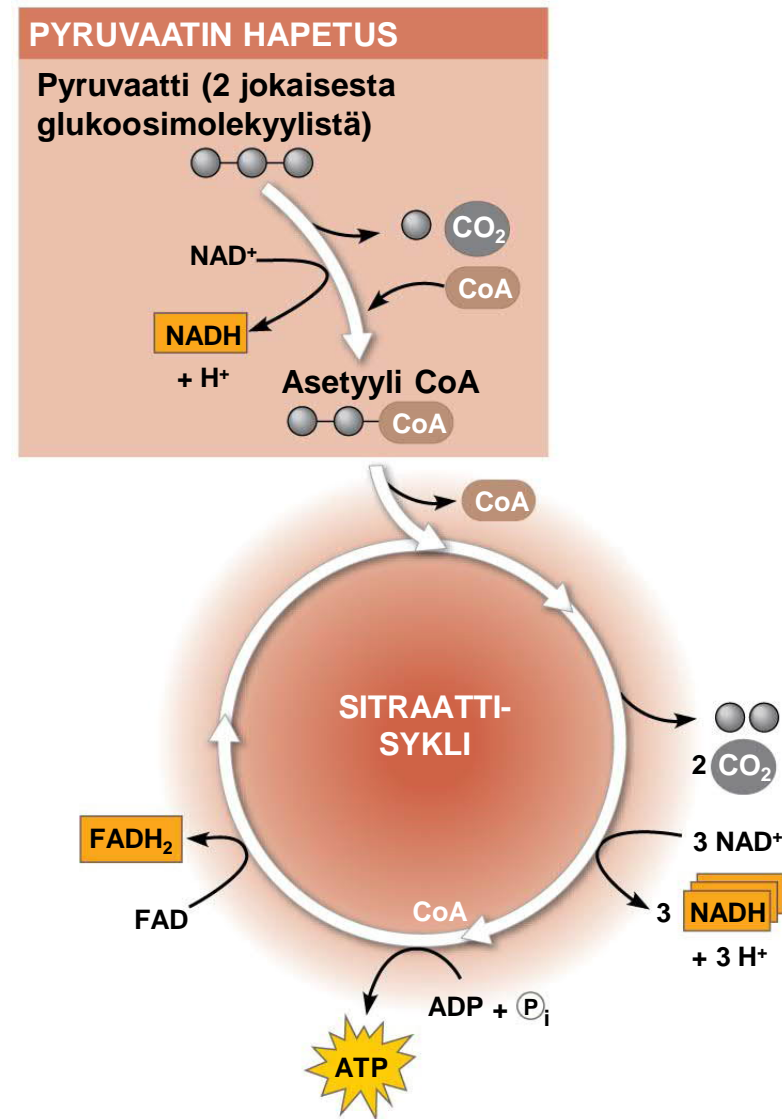
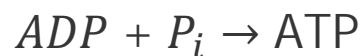
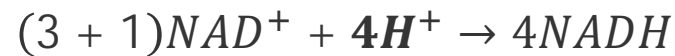


# Pyruvaatin hajotus

Pyruvaatin hajotuksessa hiiliketju pilkotaan hiilidioksidiksi:



Vedyt luovutetaan joko "vapaiksi" tai nukleotideihin sidotuiksi:



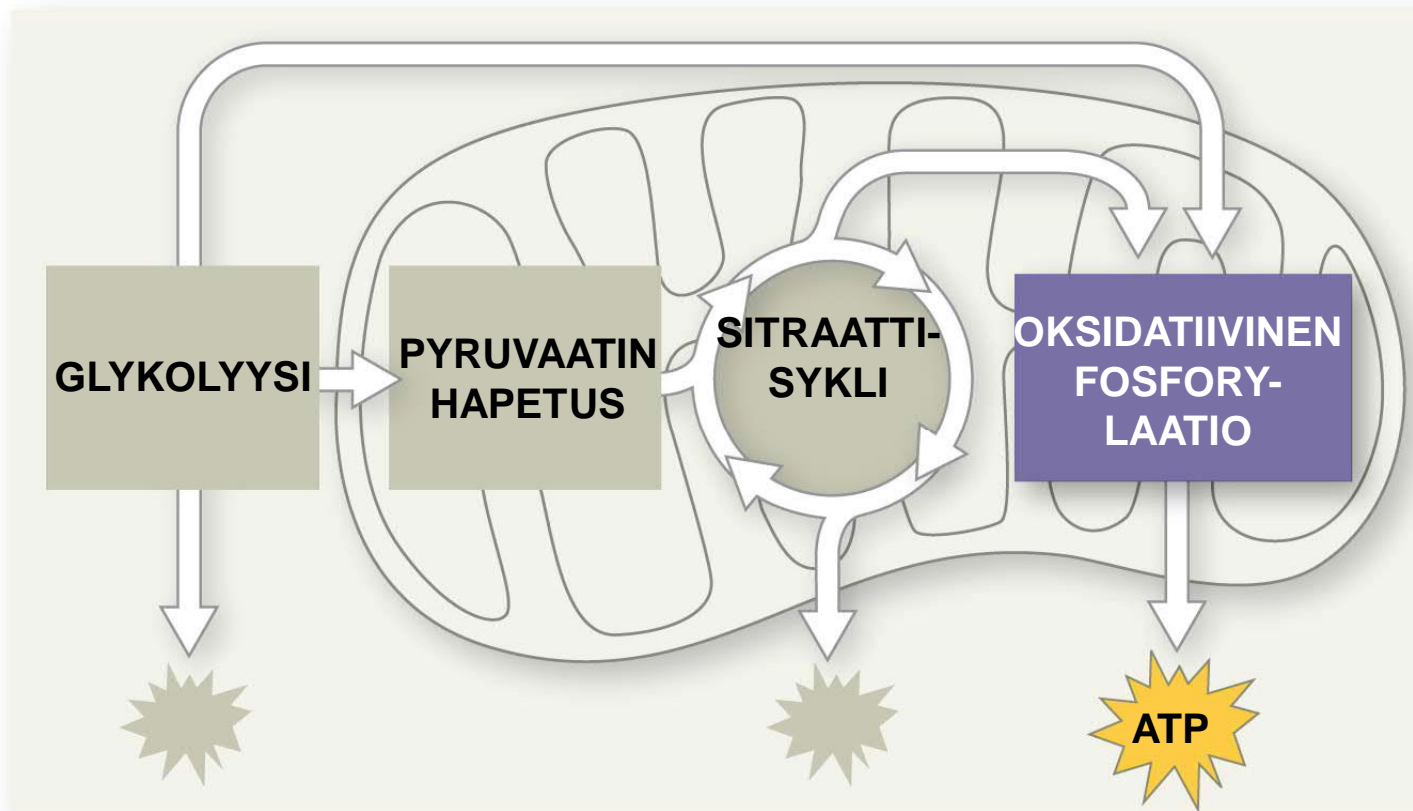
# Kiitos!



UNIVERSITY OF  
EASTERN FINLAND

[uef.fi](http://uef.fi)





Solu- ja molekyylibiologian perusteet

## Energiantuotanto: Oksidatiivinen fosforylaatio

# Oksidatiivinen fosforylaatio

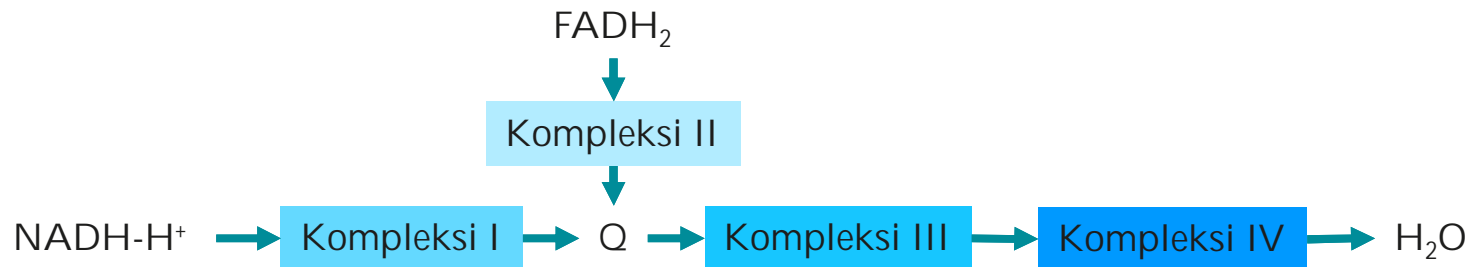
Oksidatiivinen fosforylaatio yhdistää kemiosmoosin elektronin siirtoon ja ATP:n tuotantoon.

- Glykolyysi ja sitraattisykli tuotti pienen määrän ATP:tä, mutta paljon kemiallista energiaa säilöttynä nukleotideihin, NADH ja FADH<sub>2</sub>
- Lisäksi sitruunahappokierto vapautti nukleotideihin sitoutumattomia protoneita
- Nukleotidit vapauttavat elektroneja elektroninsiirtoketjulle, joka käyttää happea.

# Elektroninsiirtoketju

Elektroninsiirtoketju sijaitsee mitokondrion sisemmällä kalvolla.

- Ketju koostuu neljästä proteiini-kompleksista (I-IV), jotka sieppaavat elektronin NADH:lta tai FADH<sub>2</sub>:lta ja luovuttavat sen lopulta hapelle (tuottavat vettä)
- Ketju koostuu sarjasta hapetus-pelkistysreaktioita

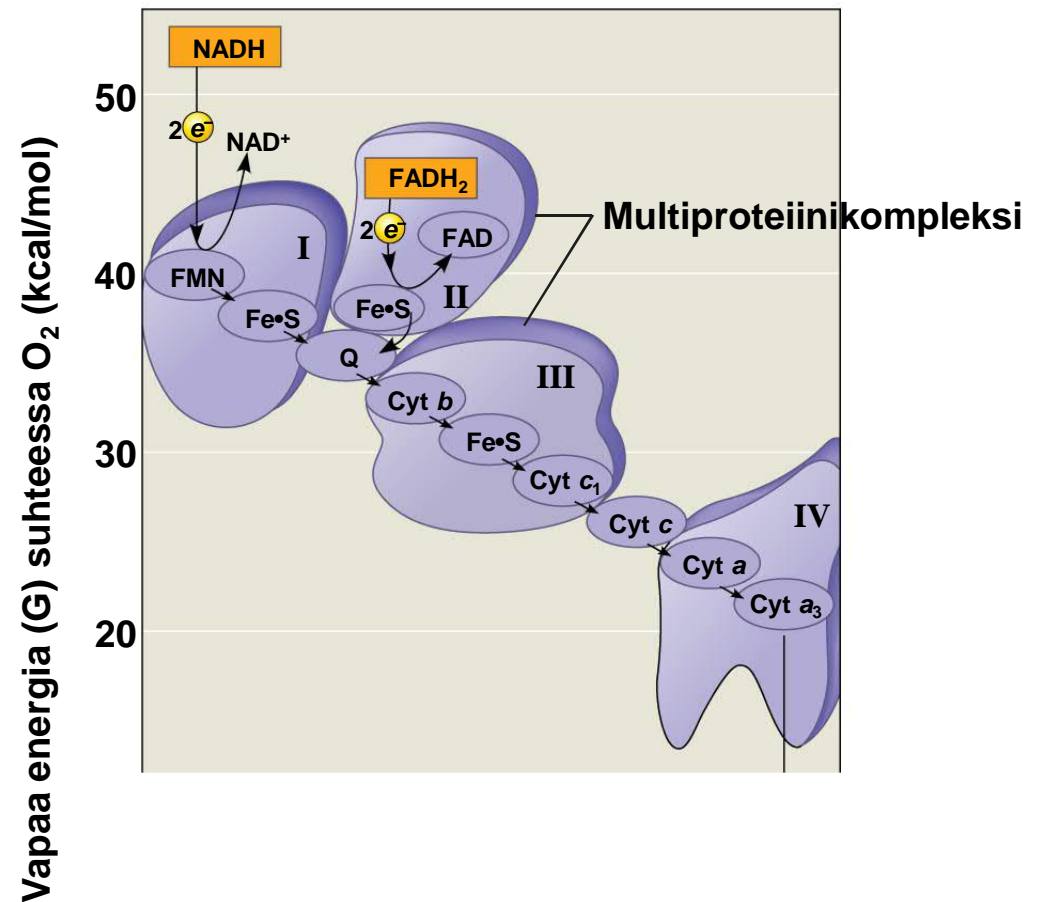


Elektronit siirretään NADH:lta ja  $\text{FADH}_2$ :lta elektroninsiirtoketjulle.

Elektronit siirtyvät usean proteiinin kautta sytokromien rauta-atomeille, jotka luovuttavat ne lopulta hapelle.

Elektroninsiirtoketju ei itse suoraan tuota lainkaan ATP:tä vaan vapauttaa energiaa asteittain.

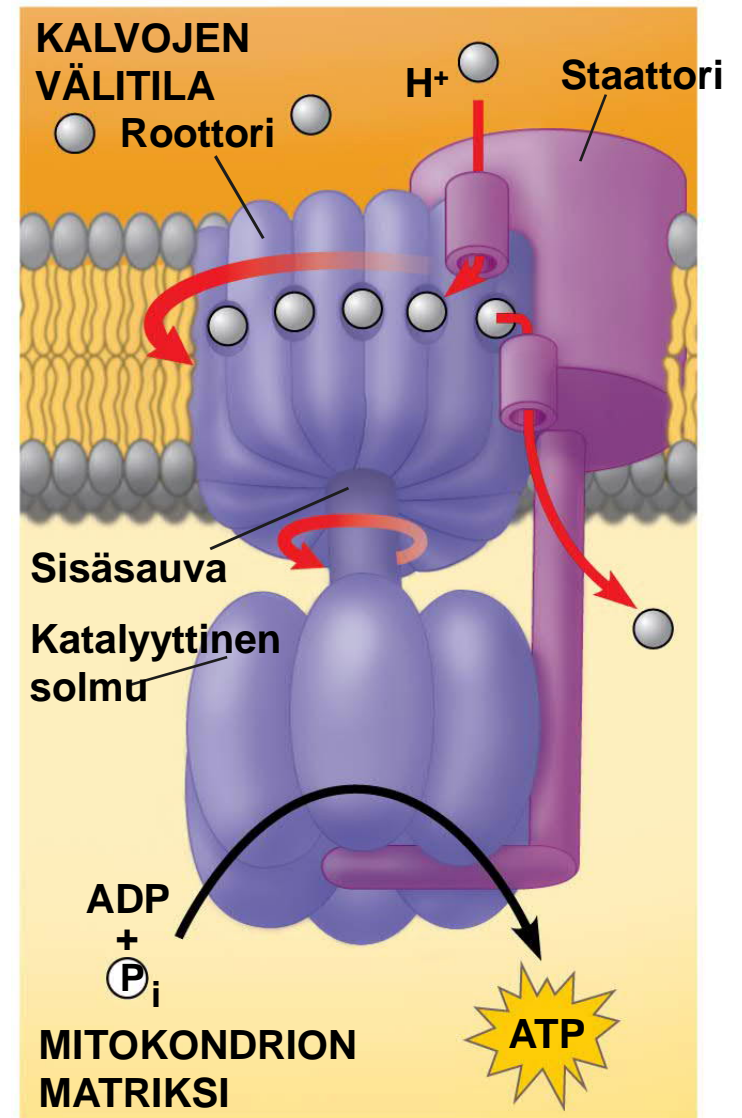
Mekanismi voi tuottaa myös vahingollisia happiradikaaleja.

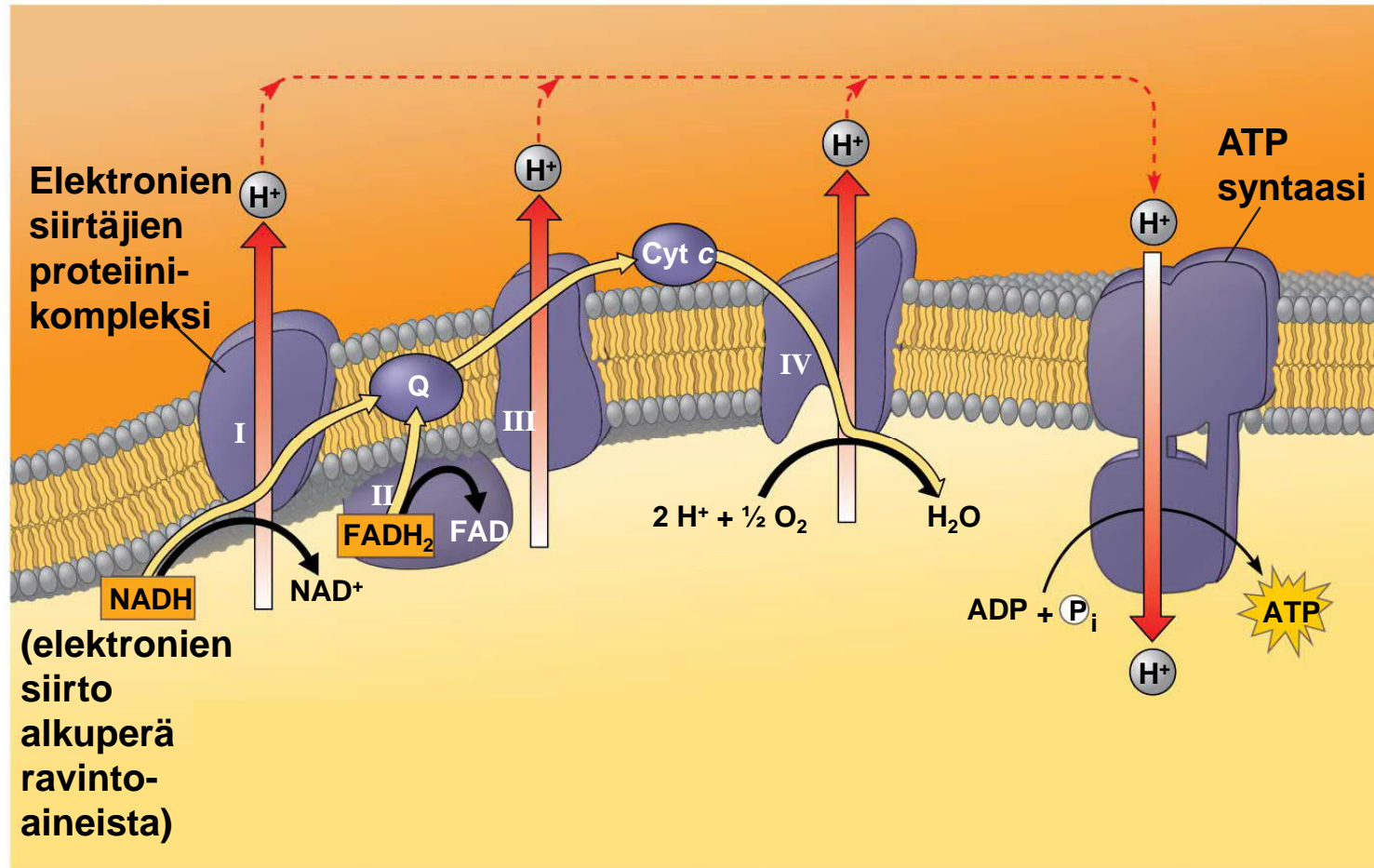


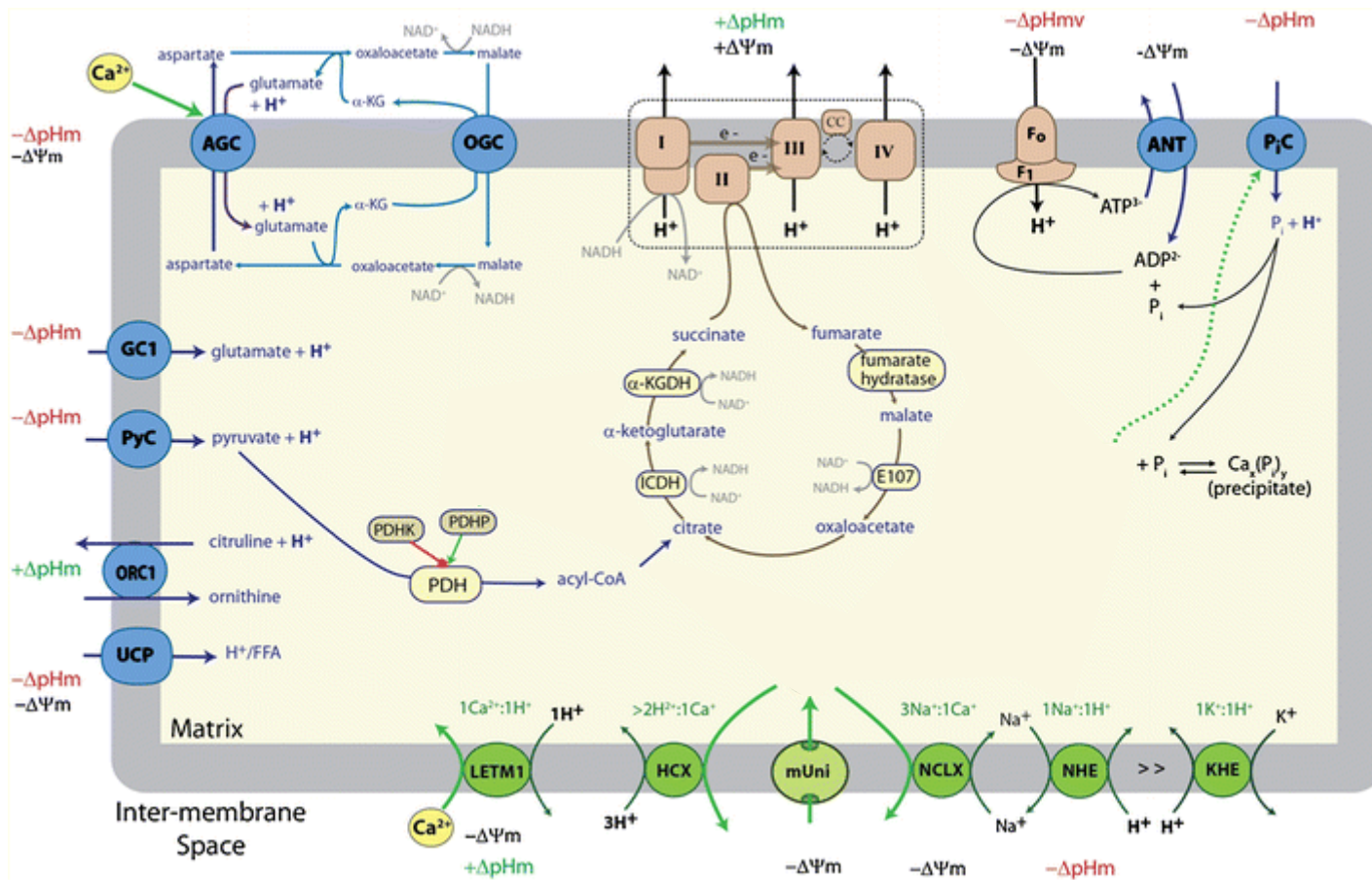
# Kemiosmoosi liittää protonien siirtymisen energiantuotantoon

- Pyruvaatin hapetus ja sitraattisykli tuottivat suuren määrän protoneita. Lisäksi elektroninsiirtoketju aiheuttaa protonien pumppauksen mitokondrion sisältä sen kalvojenväliseen tilaan.
- Protonit palautuvat mitokondrion matrikseen erikoisen protonipumpun avulla.
- Pumppua kutsutaan ATP syntaasiksi, sillä se toimii "väärin päin".
  - Protonien virtaus pumpun läpi luovuttaa energiaa, joka käytetään ATP:n tuotantoon









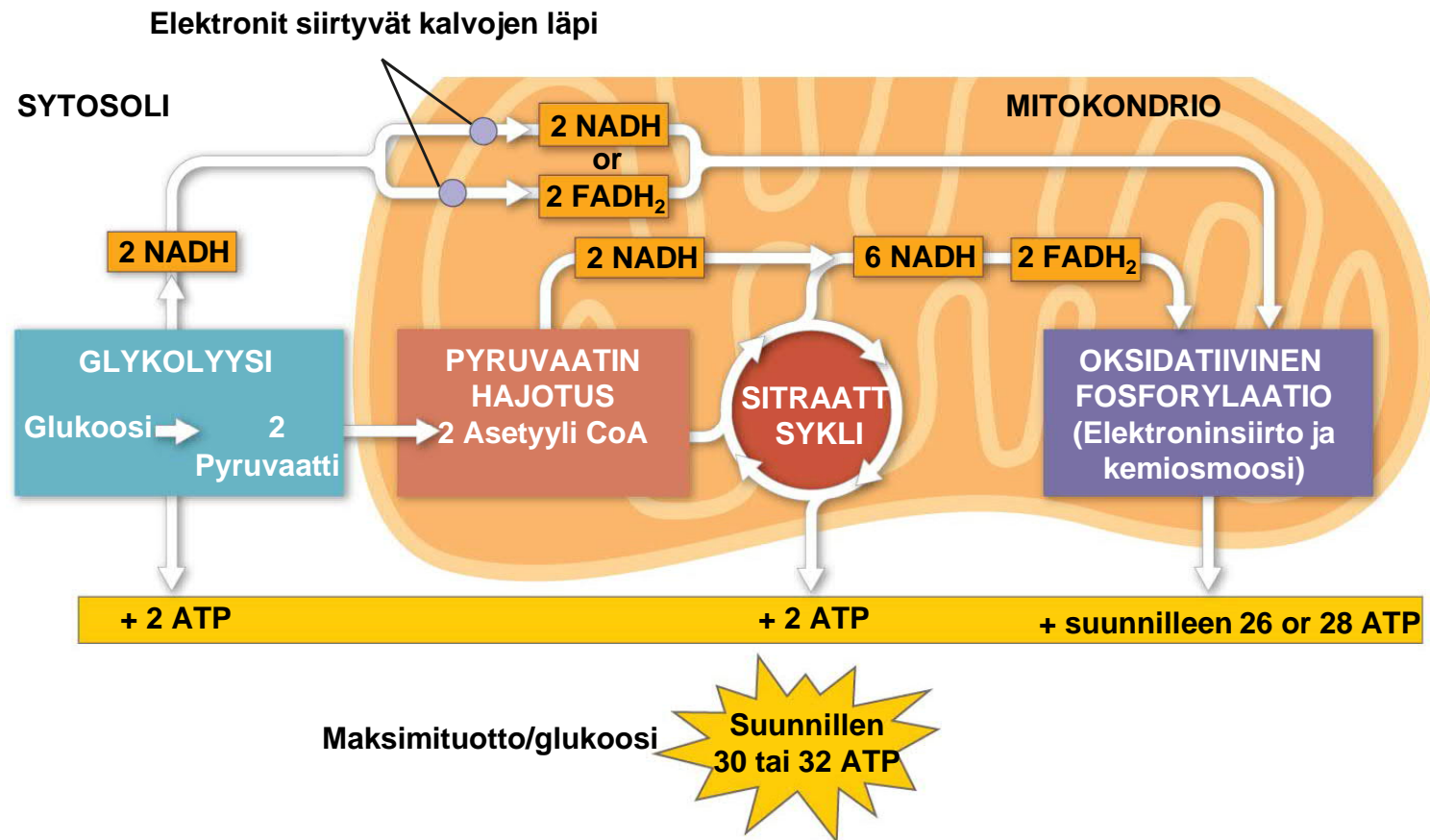
Poburko & Demareux 2012 Pflügers Archiv 464: 19-26

# Paljonko ATP:tä tuotetaan?

Suurin osa soluhengityksen energiasta kylvkee seuraavaa reittiä:

glukoosi → NADH → elektroninsiirtoketju → protonigradietti → ATP

- Suunnilleen 34% energiasta annetaan ATP:lle, jolloin voi muodostua suunnilleen 32 molekyyliä ATP:tä
  - 66 % vapautuu siis lämpöenergiana
- Tarkkaa tuotetun ATP:n määrää ei pystytä selvittämään (tuotetaanko energiaa anaerobisesti, kuinka tehokas oksidatiivinen fosforylaatio on jne).



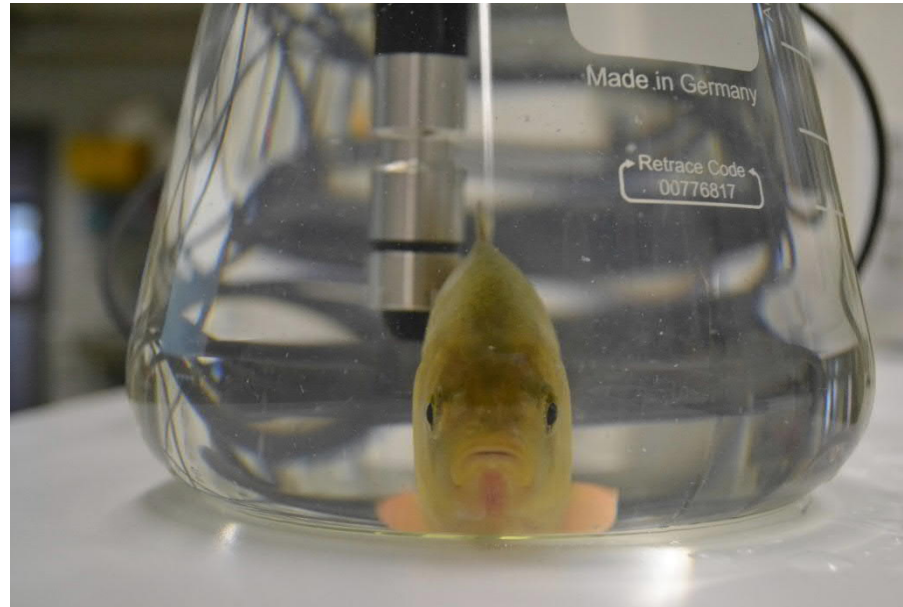
# Kiitos!



UNIVERSITY OF  
EASTERN FINLAND

[uef.fi](http://uef.fi)





Solu- ja molekyylibiologian perusteet

# Energiantuotanto:

Anaerobinen energiantuotanto ja muiden kuin sokereiden hajotus

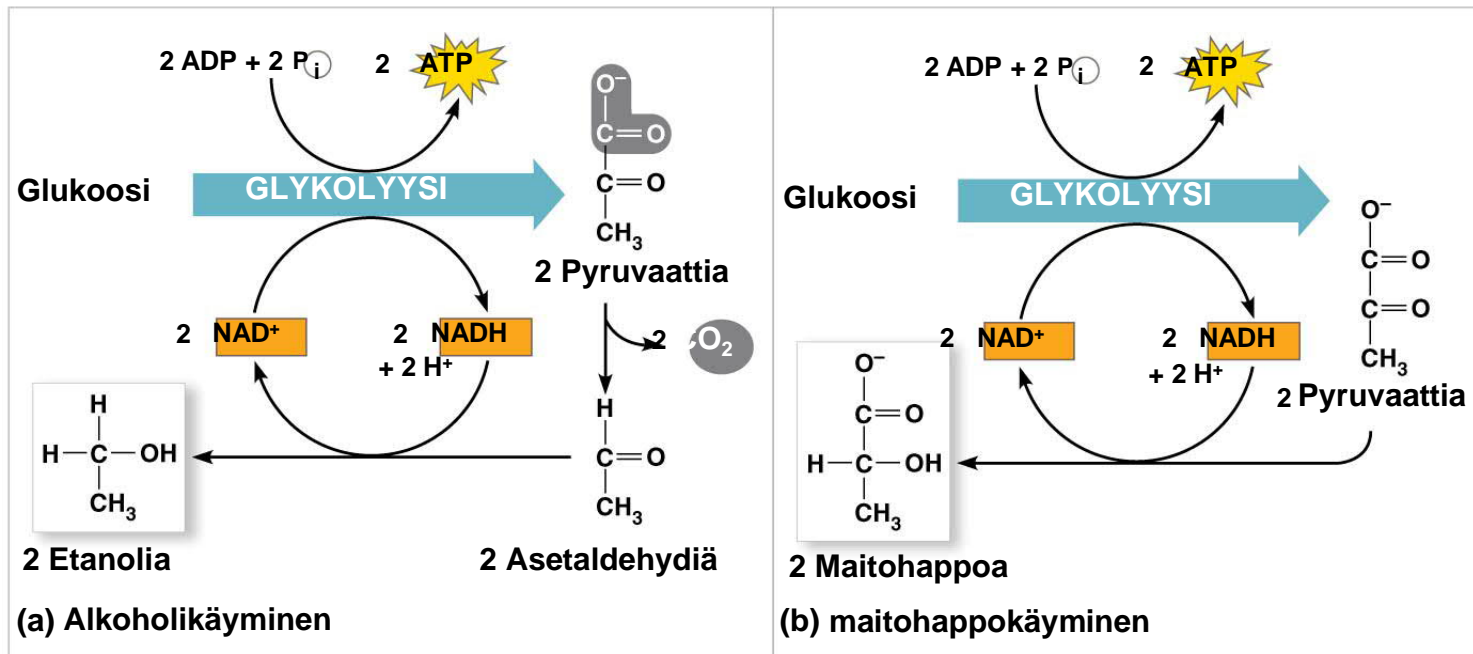
# Happea käyttävä energiantuotanto ei ole ainoa tapa elää

Eliöitä elää myös ympäristöissä, joissa happea ei ole saatavilla.

- Ihmiset pystyvät juoksemaan lyhyitä matkoja hapettomasti
- Osa vaihtolämpöisistä voi selvitä hapettomuudesta erittäin pitkiä aikoja (esim puoli vuotta)
- Käyminen ja anaerobinen energiantuotanto tuottavat ATP:tä ilman hapen tarvetta.
  - Kun happea ei ole saatavana, ei elektronisiirtoketju toimi.



# Käymisen kaksi tyyppiä

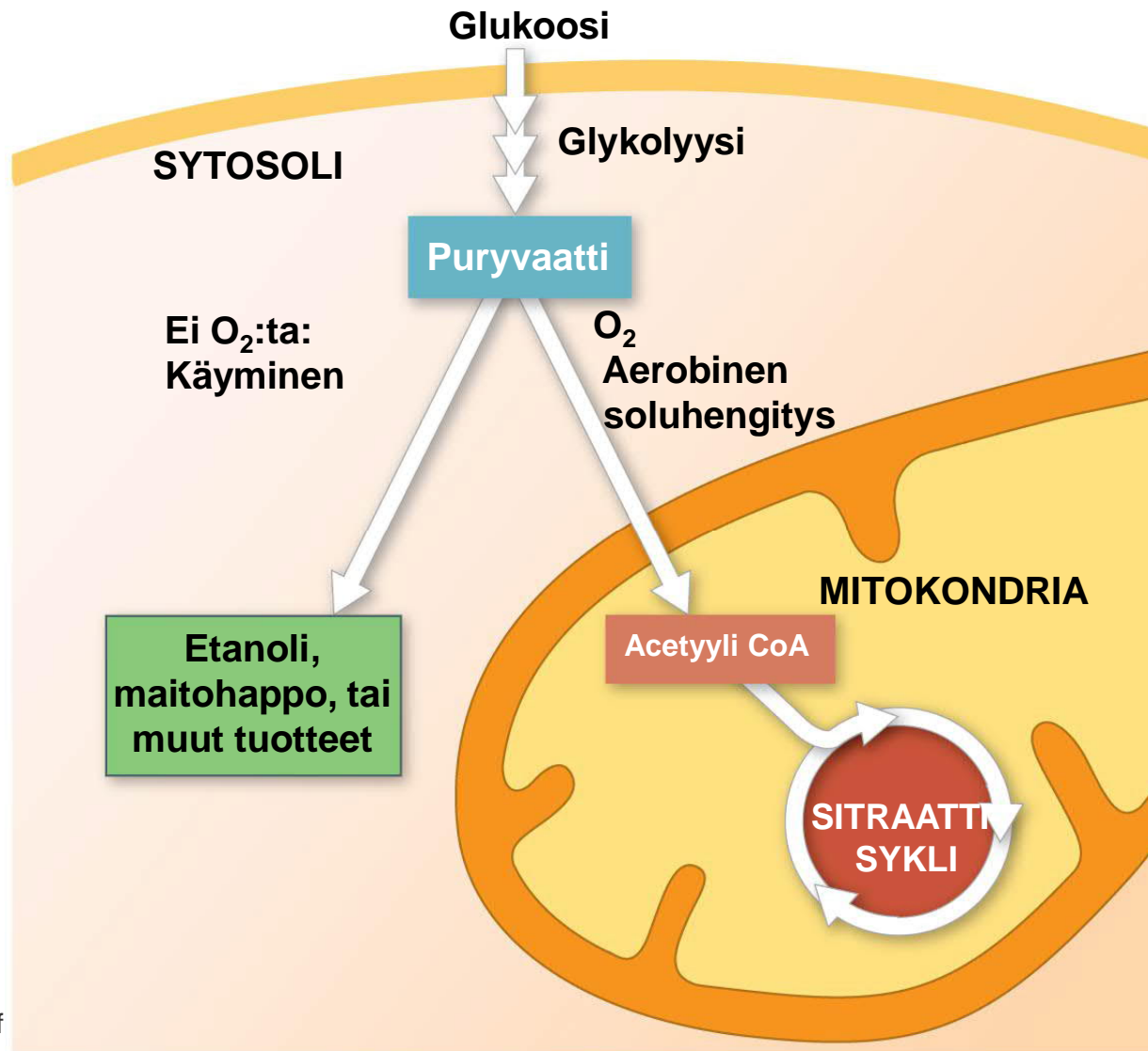


# Käymisen vertailu

- Alkoholikäymisessä vapautetaan hiilidioksidia (kaasua)
  - Lopputuote, etanoli ei vaikuta solun happamuuteen ja on mahdollista erittää elimistöstä
  - Mikrobeilla käytetään sekä alkoholin että leivonnaisten tuotannossa.
- Maitohappokäymisessä pyruvaatti pelkistetään NADH:lla maitohapoksi.
  - Maitohappo on vaikeampi erittää pois elimistöstä, ja se alentaa solujen pH:ta
  - Mikrobeilla käytetään esim. juuston ja jogurtin valmistuksessa
  - Ihmisellä lihassoluissa tuotetaan maitohappoa, kun happea ei ole saatavilla

# Anaerobinen vs. aerobinen metabolia

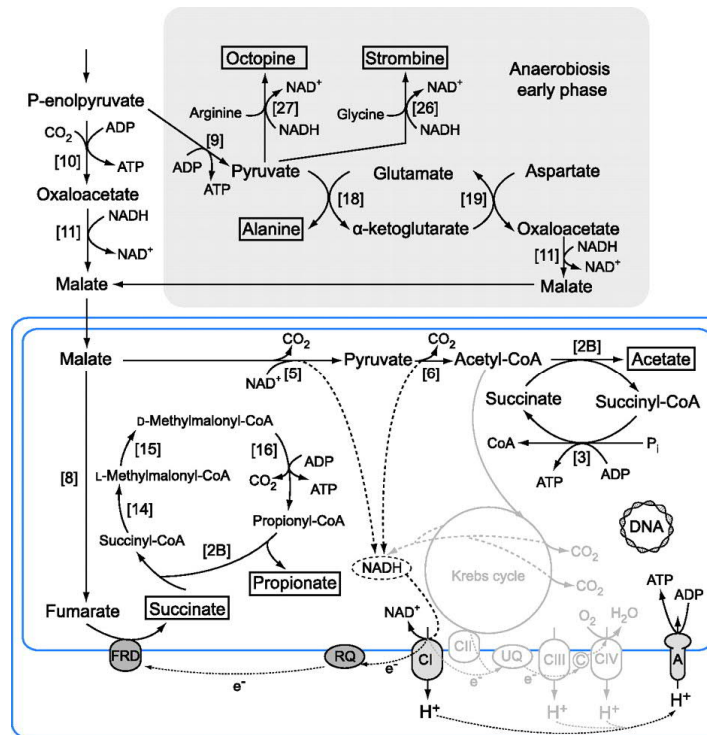
- Anaerobinen metabolia tuottaa kaksi ATP molekyyliä glukoosin hajotuksesta.
  - Samalla  $\text{NAD}^+$  sekä ottaa vastaan että luovuttaa protonin
  - Elektronien vastaanottajana pyruvaatti tai asetaldehydi
- Aerobinen metabolia tuottaa n. 32 ATP molekyyliä glukoosin hajotuksesta.
  - Elektronien vastaanottajana elektroninsiirtoketju



# Mitokondrioita käytetään myös hapettomasti

Jotkut eliöt pystyvät käyttämään mitokondrioita myös ilman happea:

- Elektronit hapen sijasta esim. fumaratille
- Joiltain puuttuu jopa kompleksit I ja IV, joten he eivät voi käyttää happea missään oloissa.

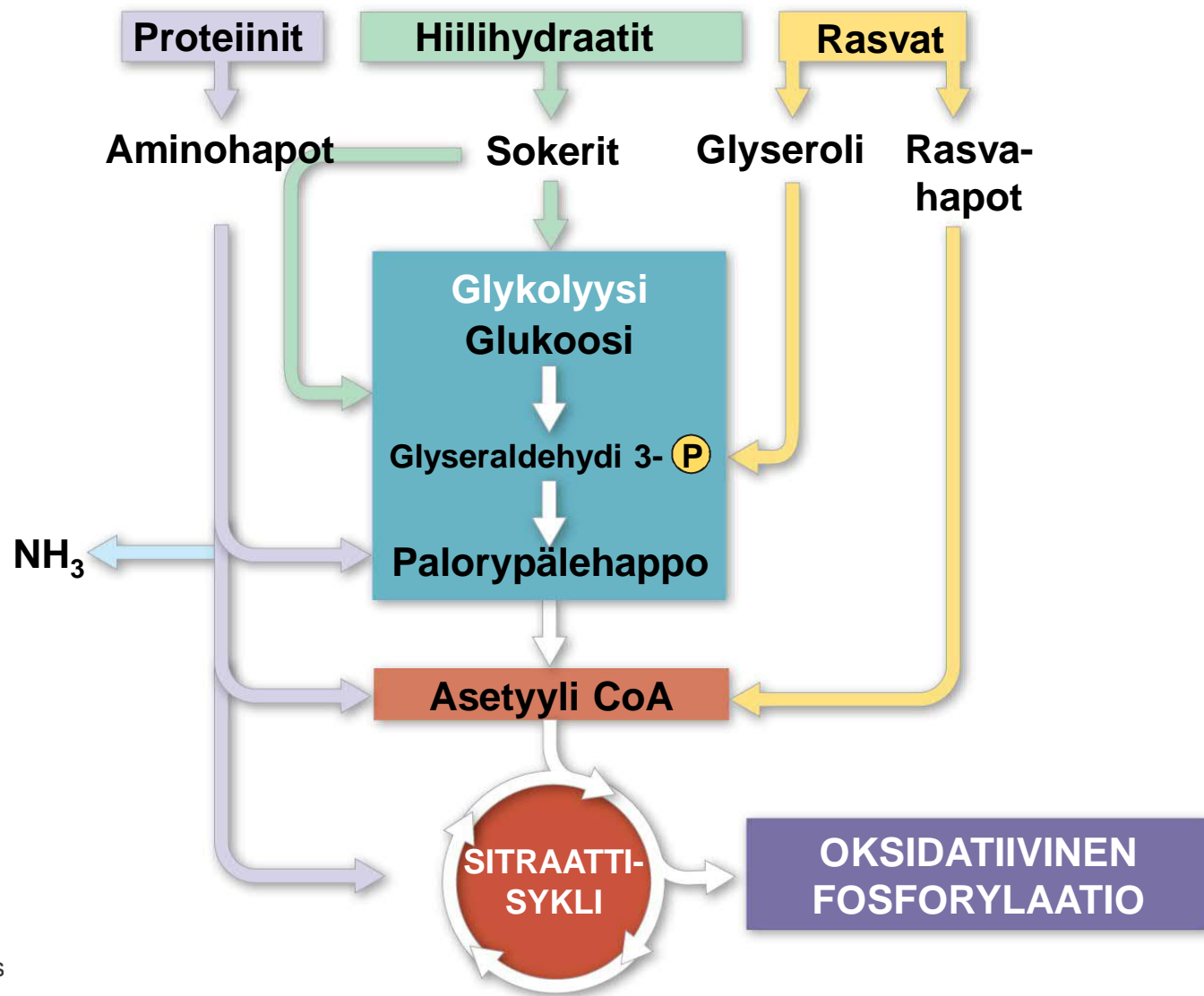


*Mytilus edulis*



# Glykolyysiä ja sitraattisykliä käytetään useaan metaboliareittiin: katabolia

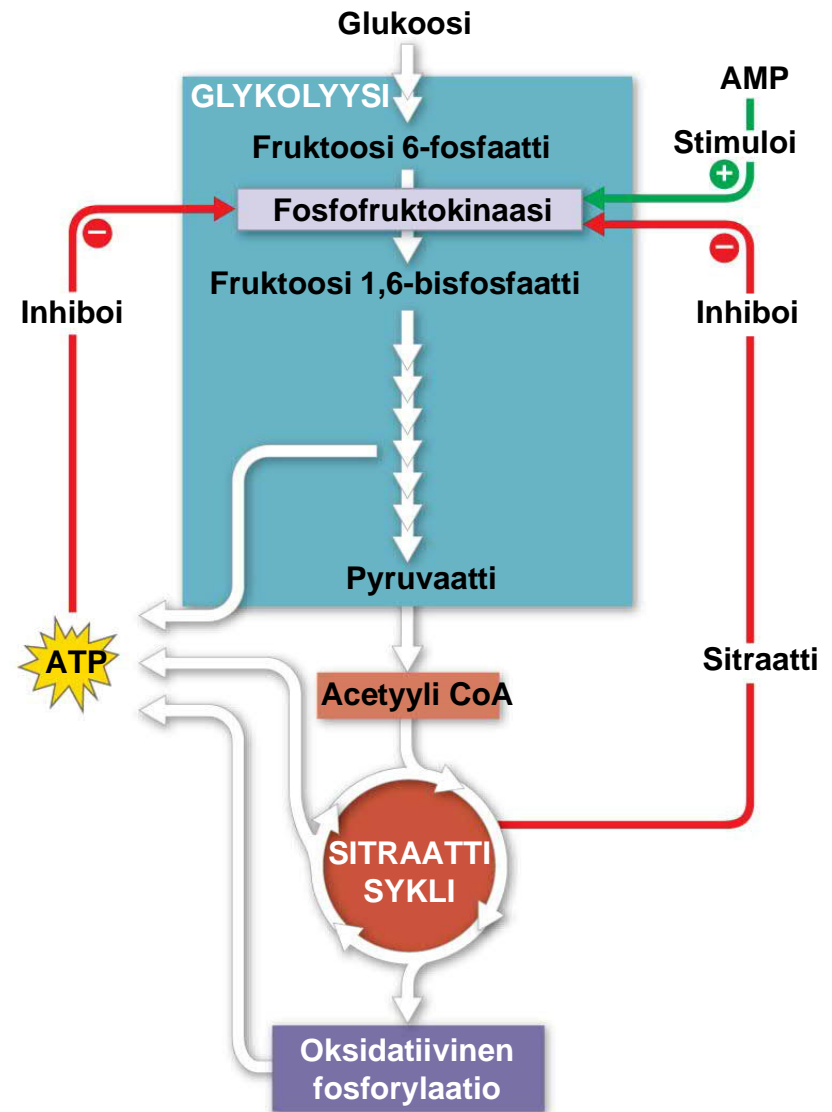
- Kataboliassa elektroneja otetaan erilaisilta orgaanisilta molekyyleiltä soluhengityksen tarpeisiin
- Glykolyysin raaka-aineena voidaan käyttää useita erilaisia sokereita.
- Proteiinit hajotetaan aminohapoiksi, jotka hajotetaan edelleen glykolyysissä tai sitraattisyklissä
- Rasvat hajotetaan glyseroliksi ja rasvahapoiksi
  - Glyseroli glykolyysiin
  - Rasvahapot hapetetaan asetyyli CoA:ski (2. kertaa tehokkaampi ATP:n tuottaja kuin sokerit)



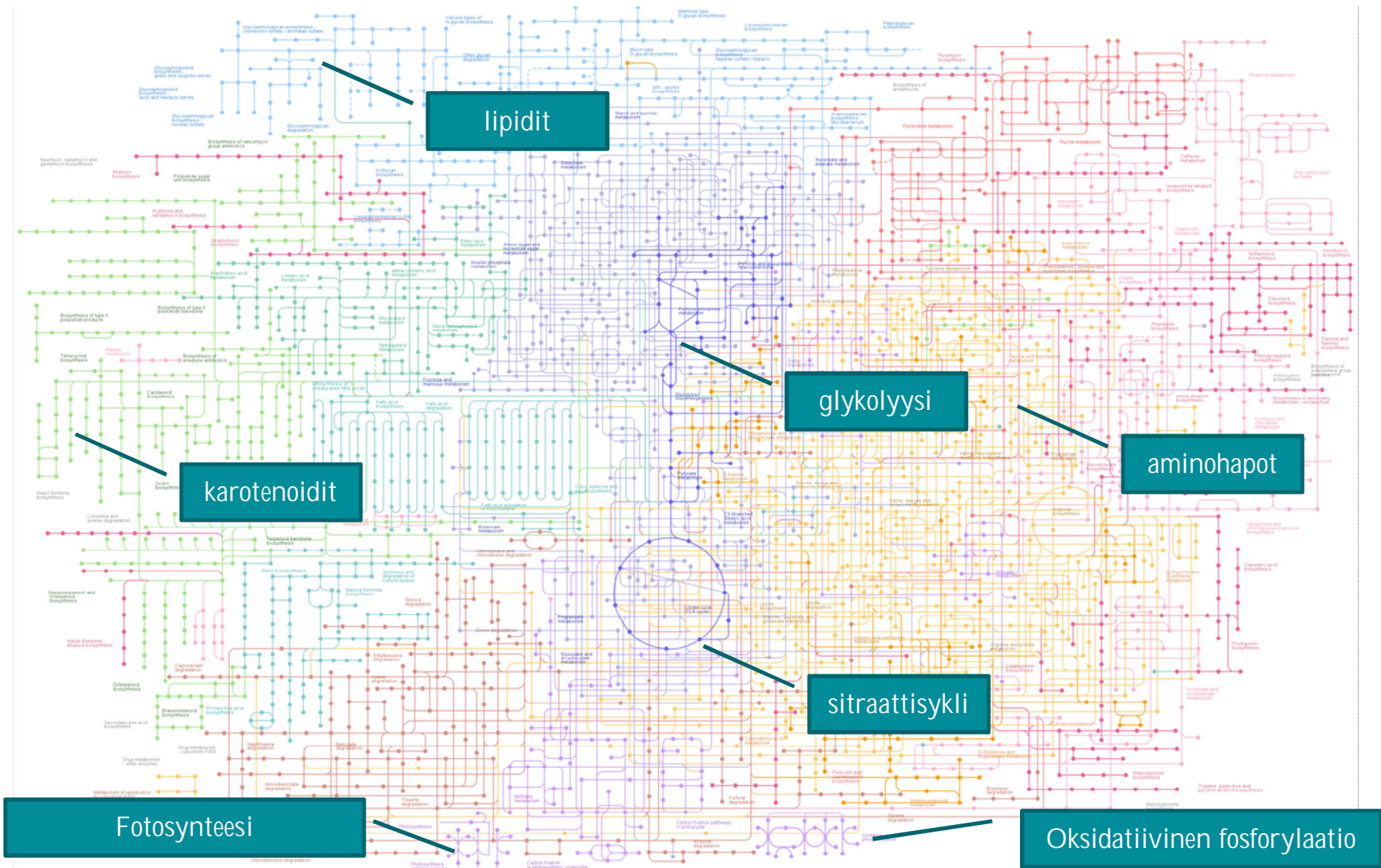
# Feedback

Energiantuotanto on säädelty usealla takaisinkytkentä-mekanismilla:

- solun ATP ja AMP määrät vaikuttavat suoraan glykolyysin toisen fosforylaatioreaktion etenemiseen.
- Lisäksi sitraatti vaikuttaa glykolyysiä hidastaen: tällä estetään katabolian välituotteiden kertyminen.







lipidit

glykolyysi

aminohapot

karotenoidit

sitraattisykli

Fotosynteesi

Oksidatiivinen fosforylaatio

# Kiitos!



UNIVERSITY OF  
EASTERN FINLAND

[uef.fi](http://uef.fi)

