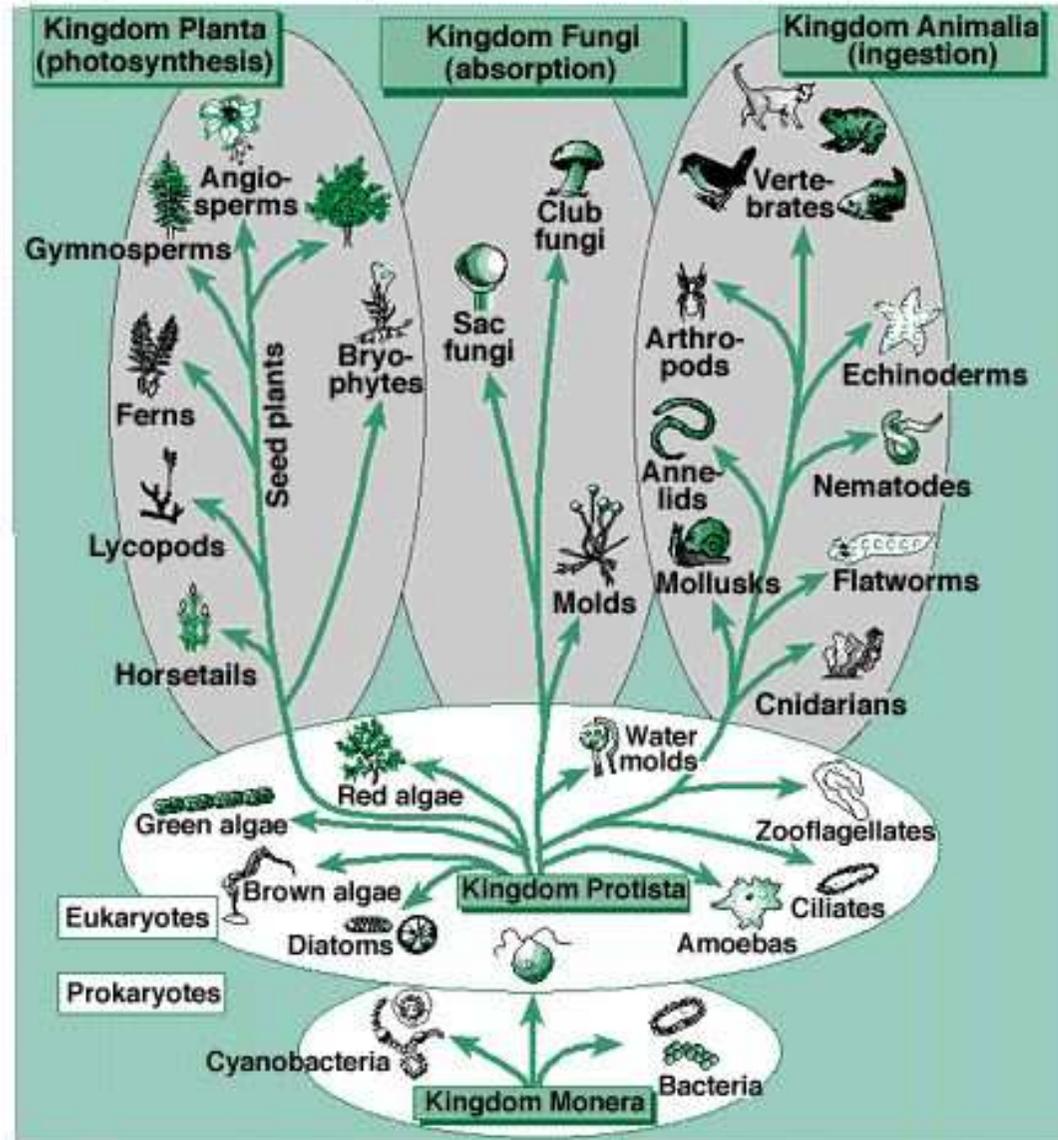


Estelle Levetin and Karen McMahon, Botany Visual Resource Library © 1998 The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

The Five Kingdoms



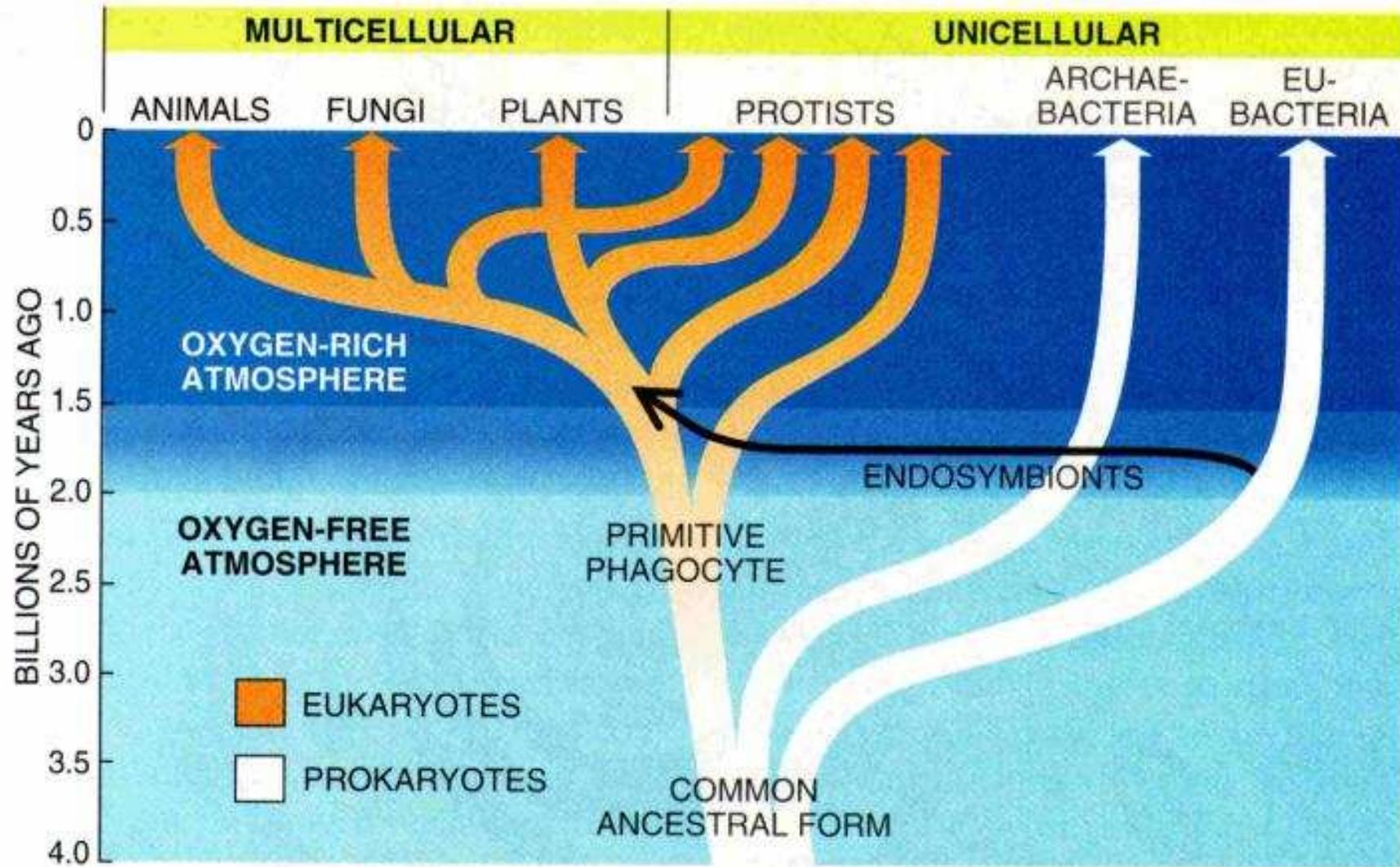
Procarioti:

Il termine Procariota deriva dal greco e significa “a nucleo primitivo”. I procarioti sono costituiti da organismi unicellulari (batteri e cianobatteri). Le cellule procariotiche si presentano peculiari in quanto non hanno il DNA associato a proteine a formare cromosomi, e il nucleo non è circondato da un involucro membranoso: Non posseggono inoltre organelli specifici, delimitati da membrane (mitocondri, cloroplasti ecc.) deputati a svolgere particolari funzioni.

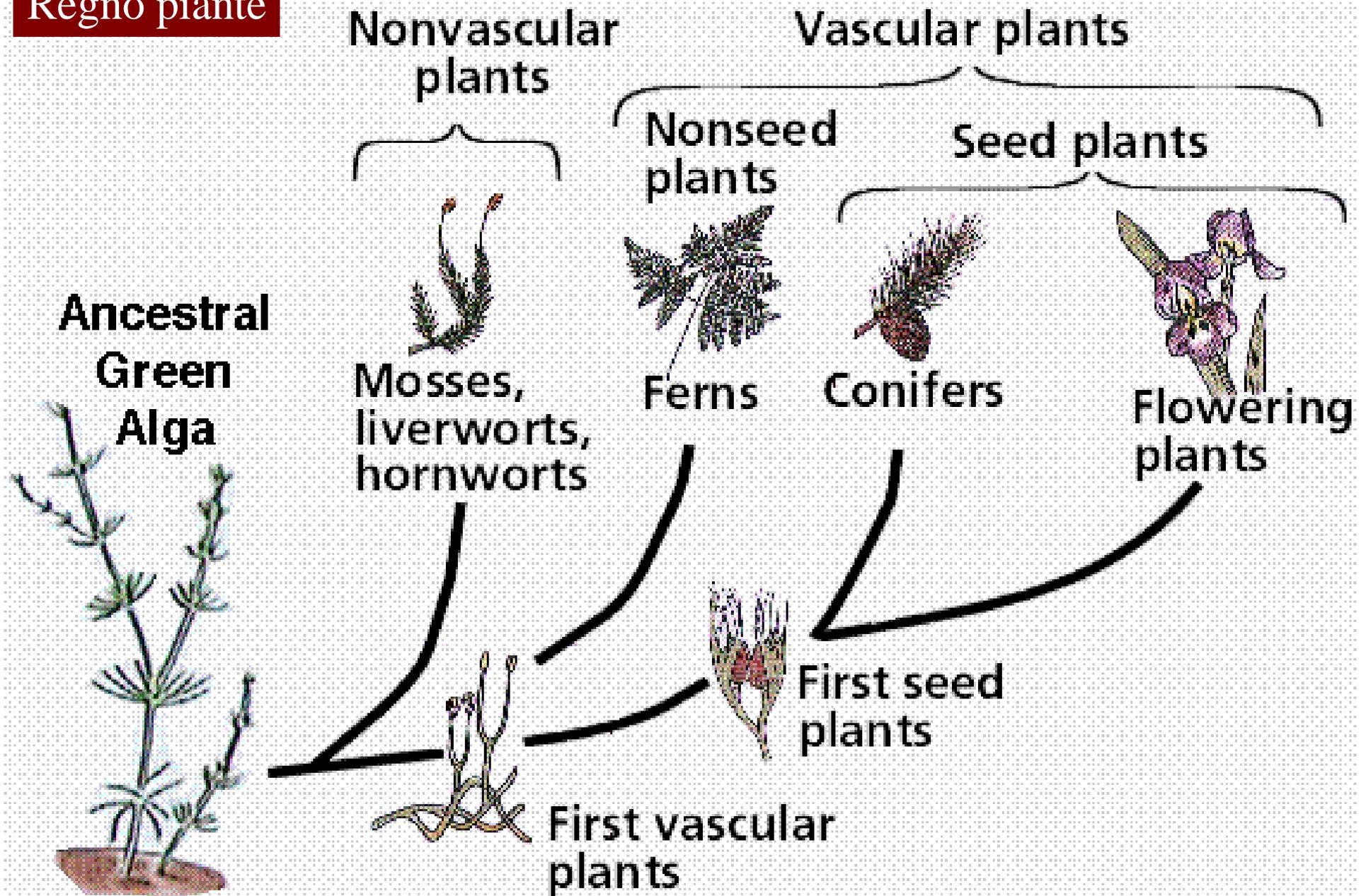
Eucarioti:

Le cellule eucariotiche invece posseggono cromosomi (DNA + proteine) e sono racchiusi nel nucleo. Inoltre posseggono organelli delimitati da membrane deputati a svolgere particolari funzioni. Le cellule eucariotiche sono normalmente più grandi di quelle procariotiche e presentano una compartimentazione interna dovuta ad una serie di membrane tri-stratificate che si mantiene tale in quasi tutti gli organismi.

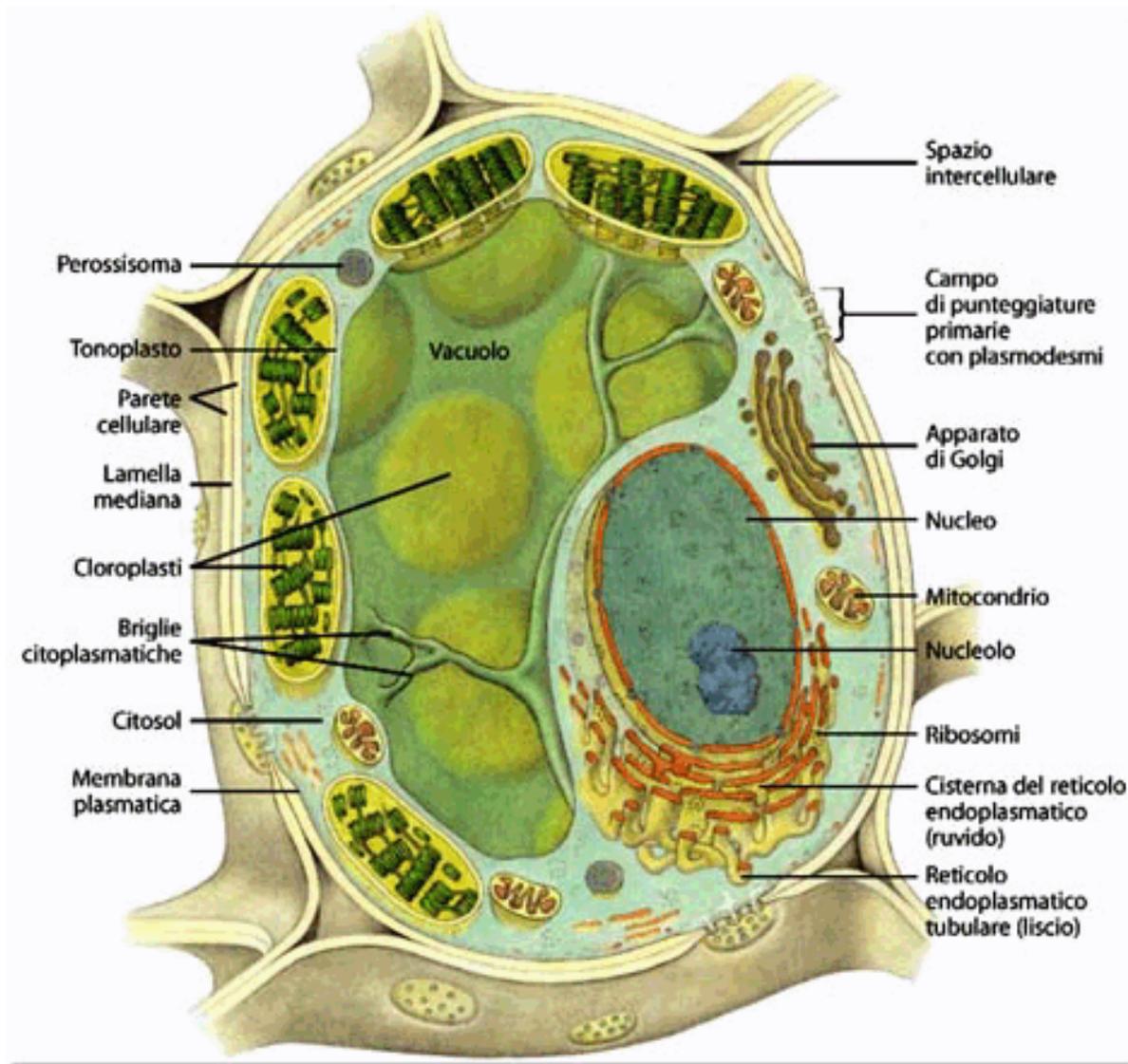
Universal Tree of Life



Regno piante



LA CELLULA VEGETALE



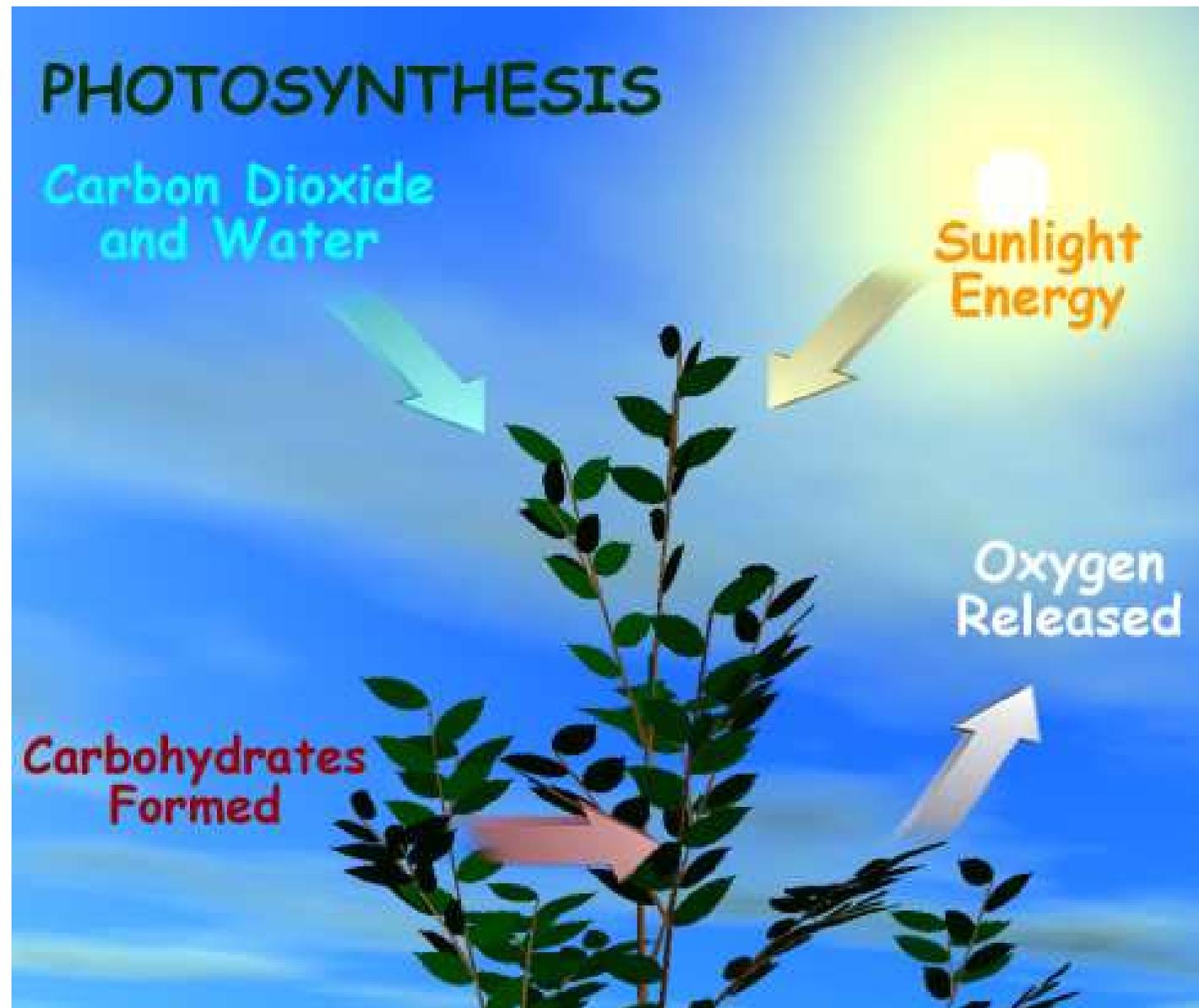
La cellula vegetale differisce da quella animale per diversi caratteri tra i quali i principali sono: parete cellulare, plastidi, vacuolo.

PARETE CELLULARE: La parete costituisce uno strato rigido e robusto, posto all'esterno della membrana cellulare. E' composto principalmente da un polisaccaride del glucosio (**cellulosa**), **sostanze pectiche, lignina, cutina e suberina**.

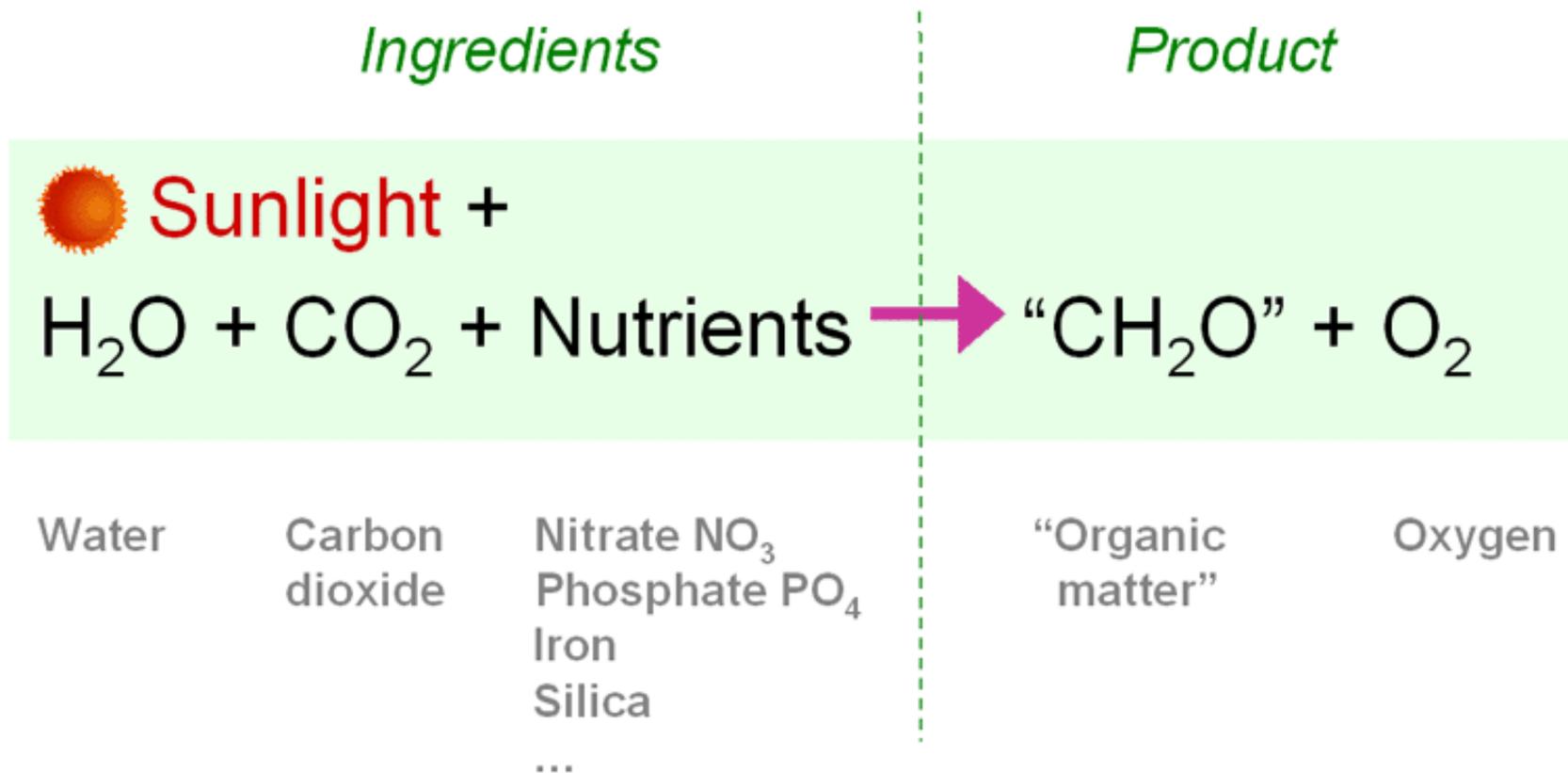
PLASTIDI: I plastidi si possono considerare come sacche membranose, nelle quali la cellula può accumulare sostanze. I **leucoplasti** sono plastidi nei quali viene confinato l'amido di riserva, in attesa di utilizzazione; i **cromoplasti** sono plastidi nei quali si accumulano pigmenti detti carotenoidi, di colore rosso o giallo. I **cloroplasti** rappresentano la sede della fotosintesi clorofilliana, e contengono le molecole di clorofilla necessarie al processo.

VACUOLO: Nelle cellule vegetali è presente un grosso vacuolo centrale, ossia una cavità delimitata da una membrana e piena di un liquido detto succo vacuolare. Il vacuolo costituisce una sorta di idroscheletro della cellula, e svolge anche **funzioni metaboliche**. Contribuisce inoltre al **bilancio idrico** della cellula.

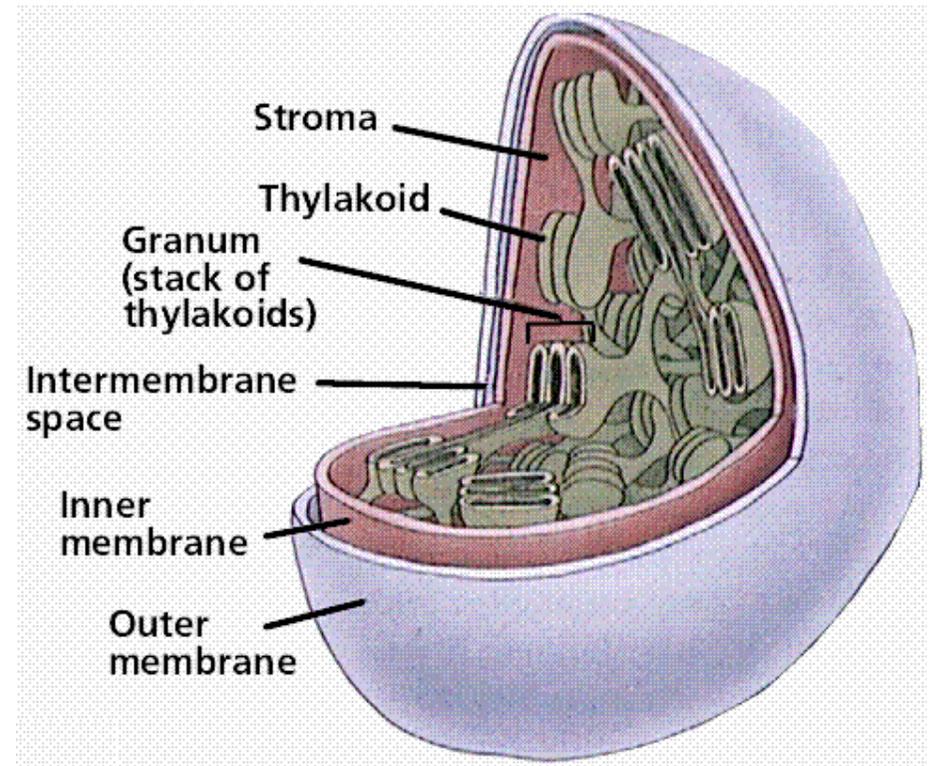
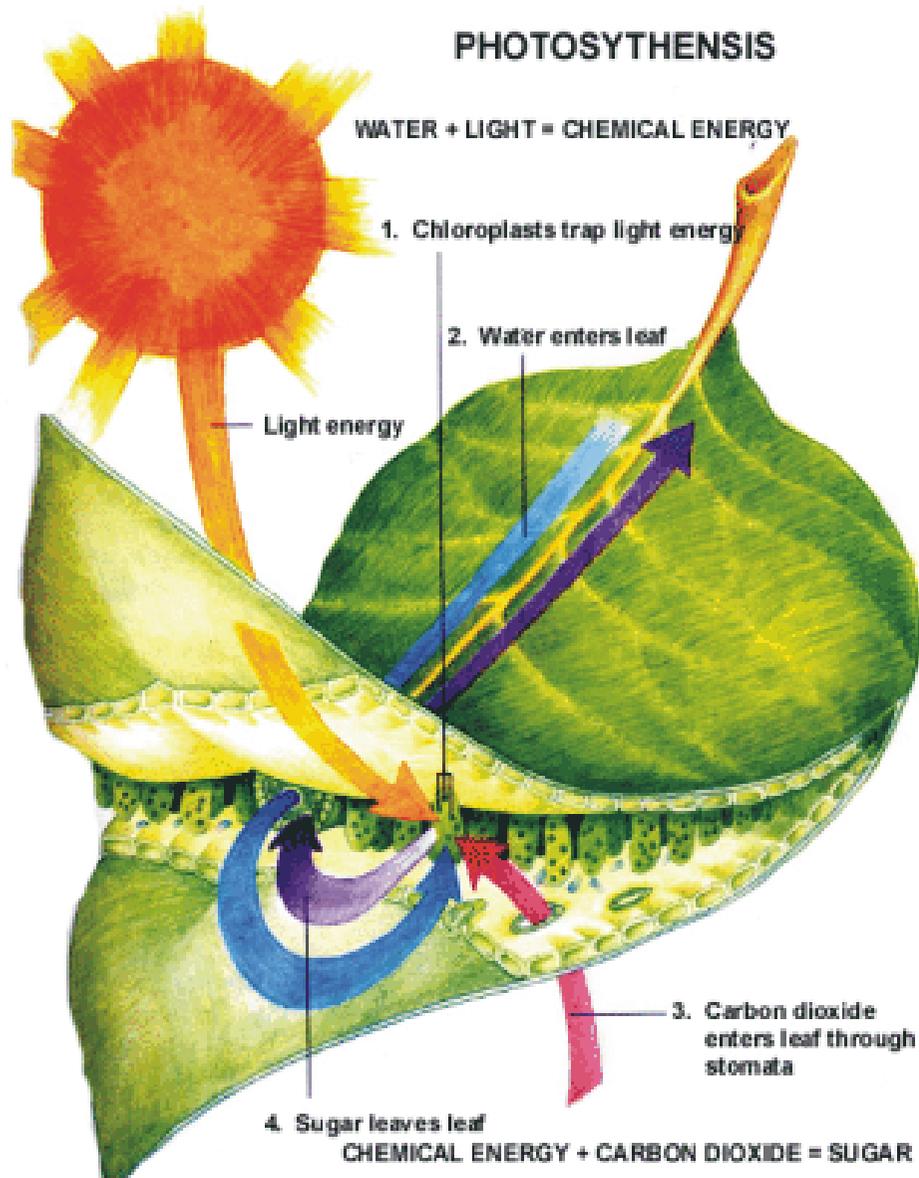
La fotosintesi-clorofilliana rappresenta il processo fondamentale delle piante



Photosynthesis



FOTOSINTESI: **Cloroplasti**

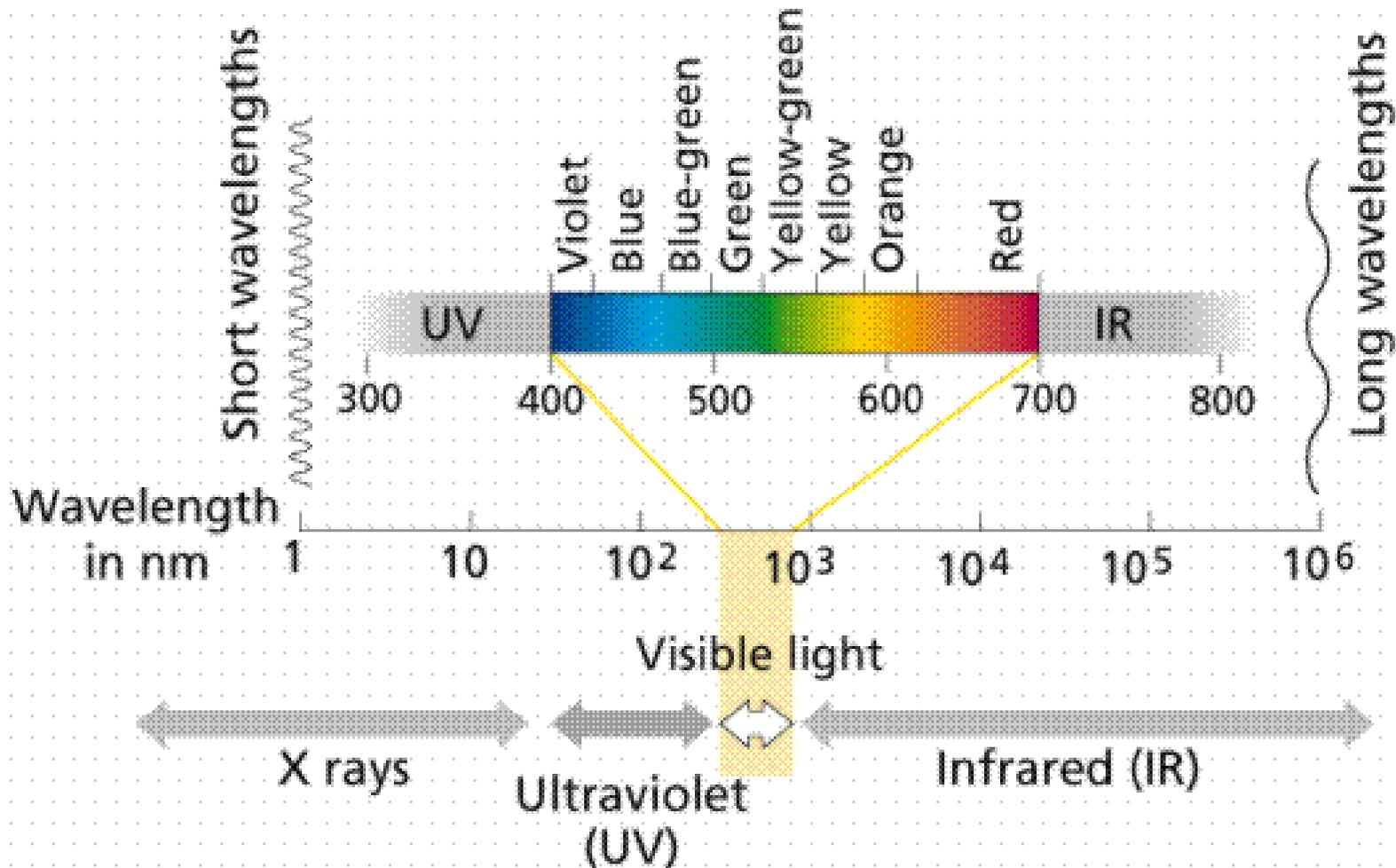


IL cloroplasto può essere visualizzato come un insieme di membrane contenute in uno spazio chiuso. La membrana esterna del cloroplasto delimita uno spazio interno anch'esso delimitato da membrane. Si tratta di un insieme di dischi appiattiti (**Tilacoidi**) a consistenza membranosa contenenti liquido e collegati tra loro. Un insieme di dischi appiattiti impilati viene denominato "**Granum**" mentre alcuni singoli tilacoidi fungono da dischi di collegamento tra i diversi grana. I tilacoidi e i grana sono immersi in una sostanza fondamentale della "**Stroma**".

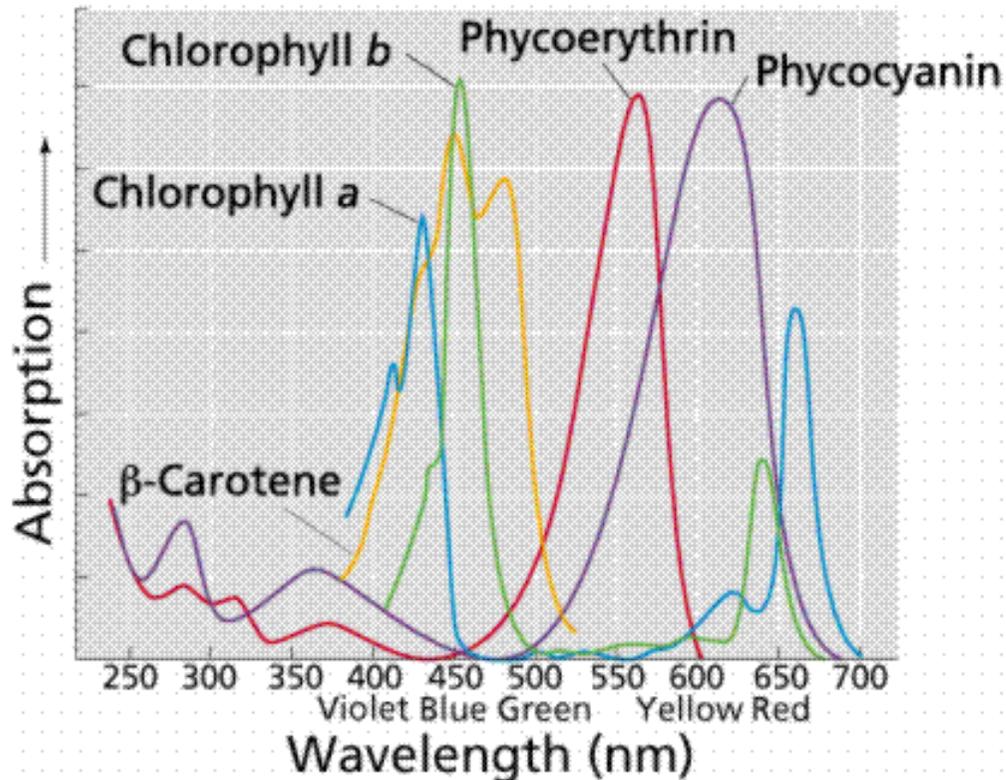
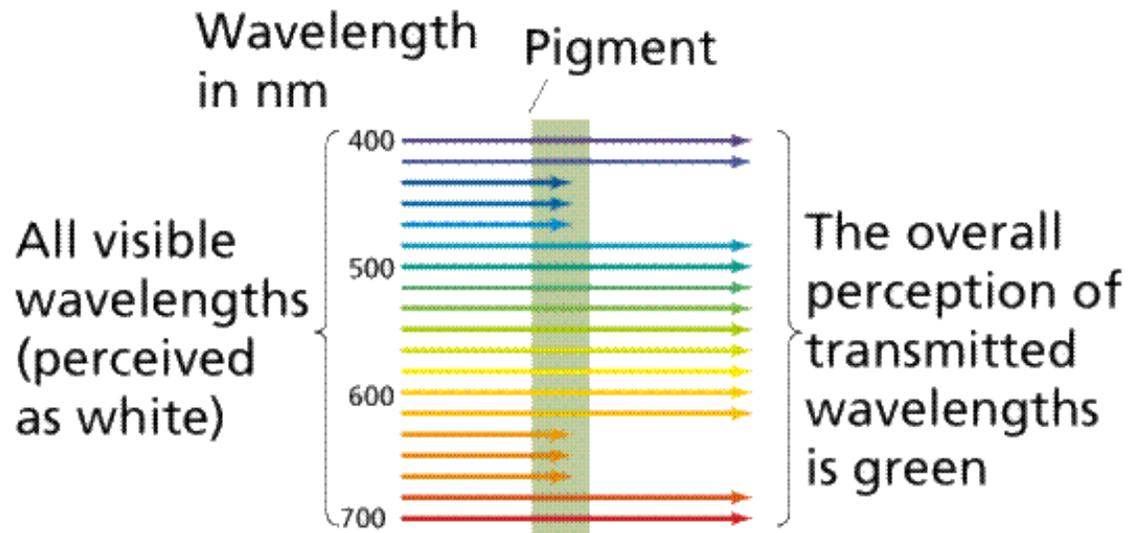
Tutti i pigmenti fotosintetici del cloroplasto si trovano nei tilacoidi.

FOTOSINTESI: **Luce**

La **Luce visibile** altro non è che una piccolissima parte del vasto spettro della radiazione elettromagnetica compresa in un ben determinato intervallo di lunghezza d'onda che va dai **400 ai 700 nm**. A lunghezze d'onda inferiori vi sono i raggi ultravioletti, che hanno un'energia superiore e che sono dannosi per la materia vivente in quanto distruggono i legami deboli che caratterizzano le molecole. Lunghezze d'onda superiori ai 700 nm sono quelle dei raggi infrarossi che normalmente non produce alcun cambiamento nella struttura delle molecole. Solo le radiazioni comprese nello spettro visibile (luce visibile) hanno proprietà tali da "eccitare" le molecole e permettere il passaggio degli elettroni da un livello energetico inferiore ad uno superiore e quindi di produrre cambiamenti significativi a livello biologico.

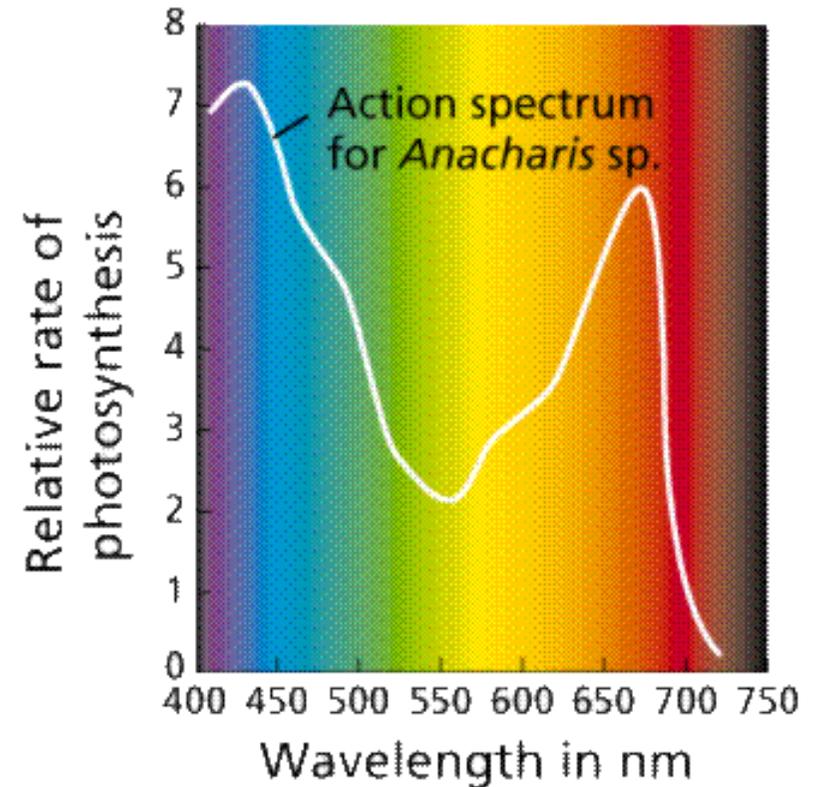


FOTOSINTESI: Luce

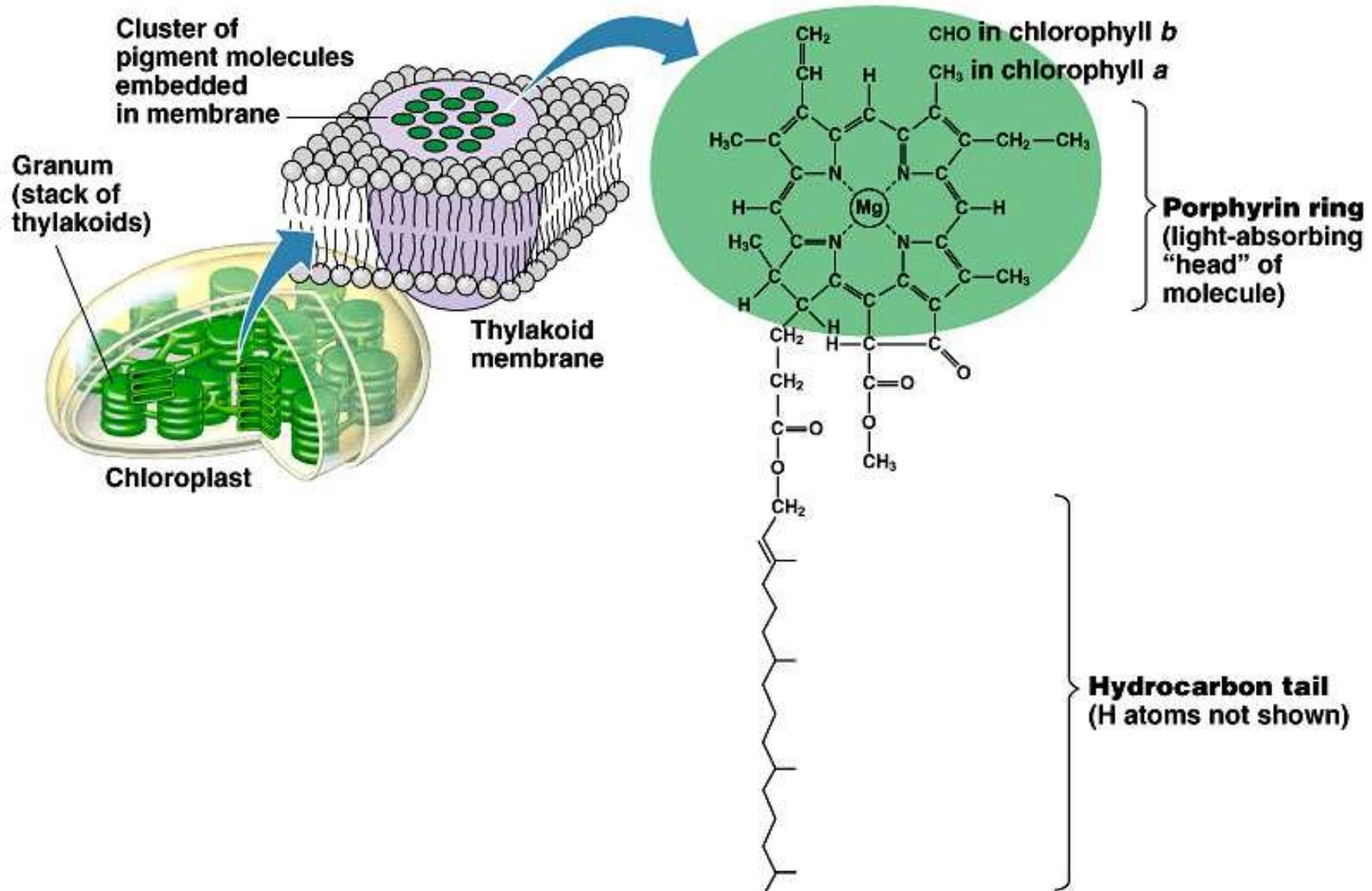


L'assorbimento della radiazione luminosa è la prima tappa per la conversione dall'energia luminosa in energia chimica. Responsabili dell'assorbimento della luce sono i **"Pigmenti"**, ossia qualsiasi sostanza in grado di assorbire luce. I pigmenti differiscono tra loro in quanto assorbono luce a determinate lunghezze d'onda e la riflettono ad altre.

La clorofilla assorbe luce principalmente nella zona del violetto dell'azzurro e del rosso. La risultante delle lunghezze d'onda riflesse da come risultato il colore verde.



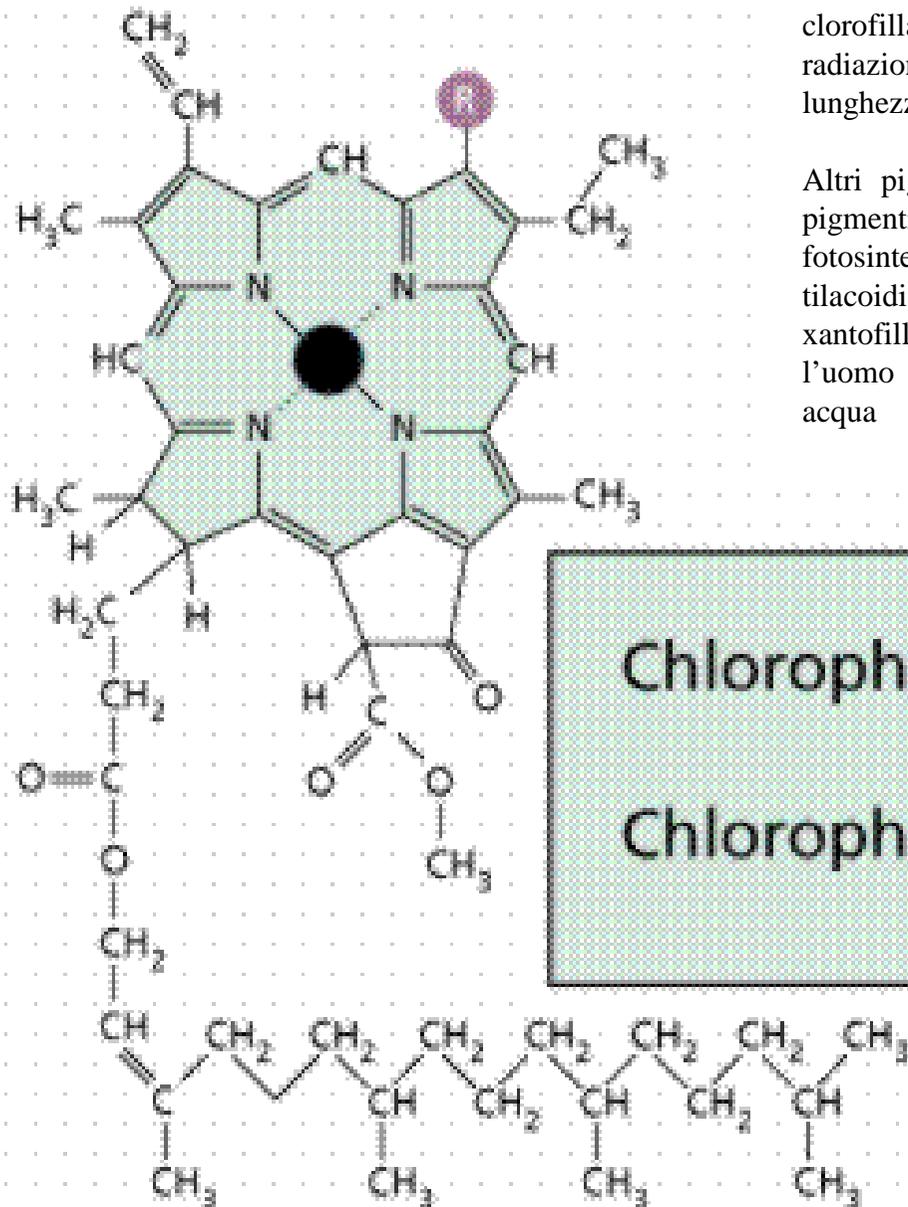
FOTOSINTESI: **Pigmenti**



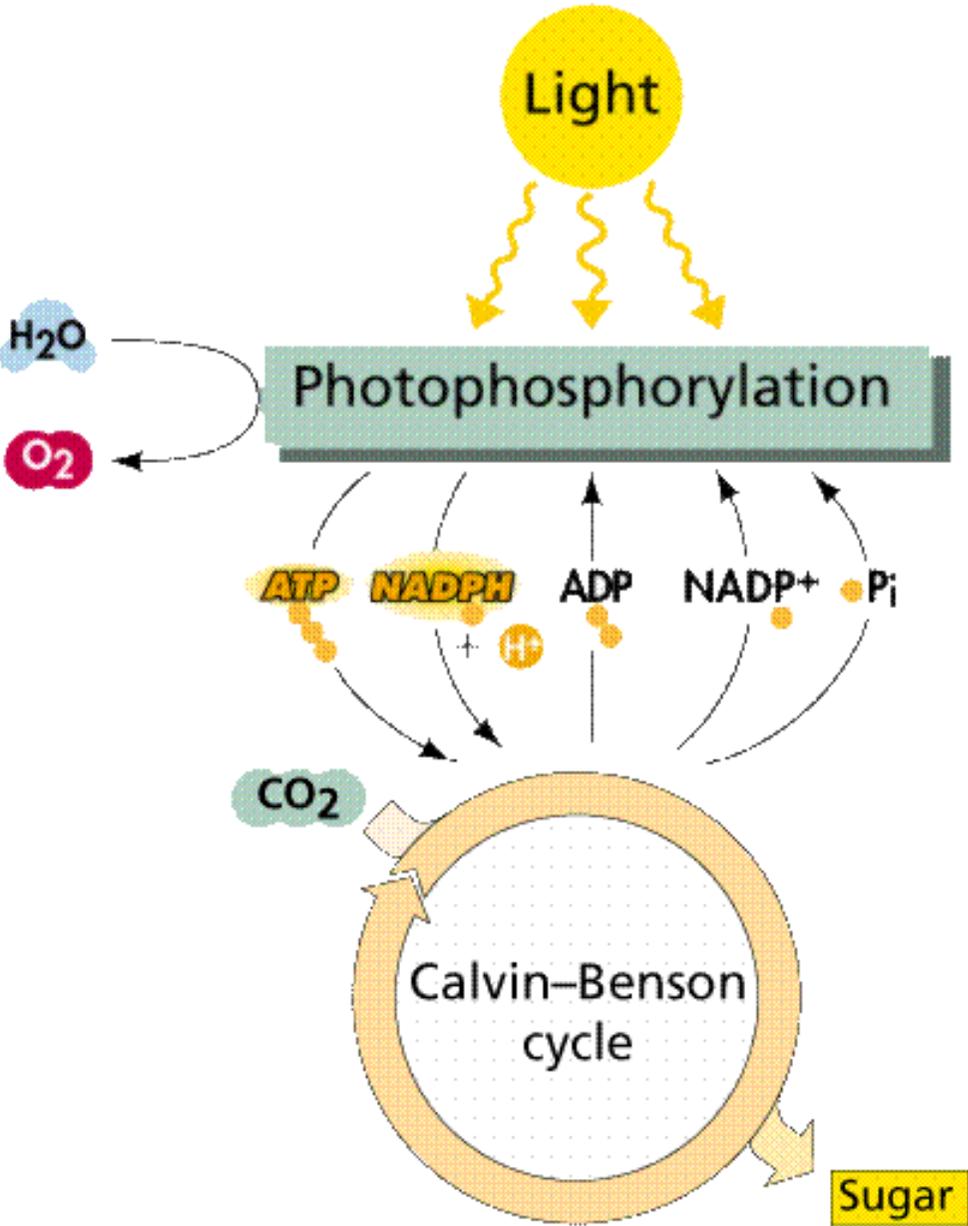
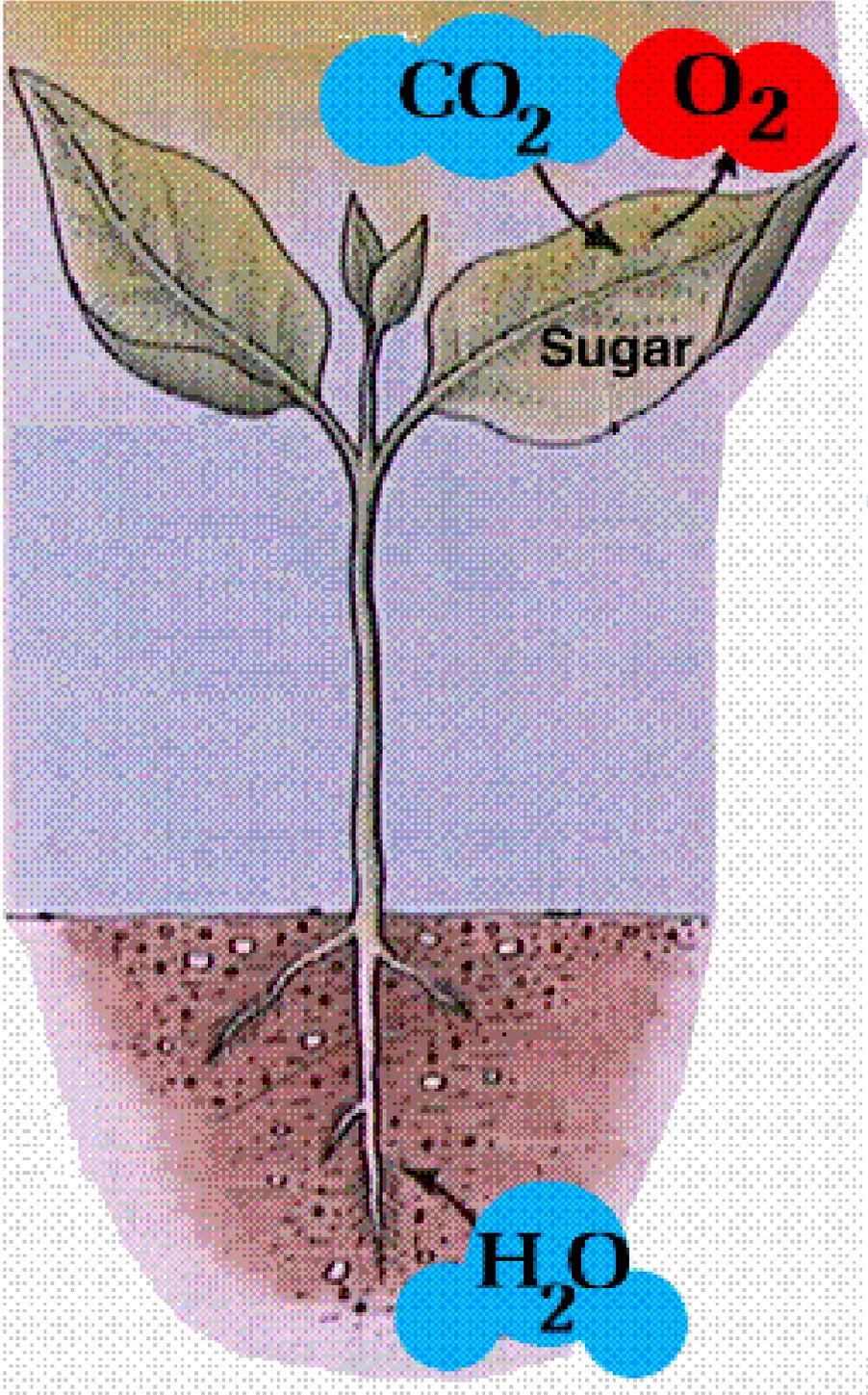
FOTOSINTESI: **Pigmenti**

Vi sono diversi tipi di clorofilla che differiscono tra loro per alcuni dettagli della loro struttura molecolare. La clorofilla A è il principale pigmento fotosintetico e si trova in tutti gli organismi eucarioti e nei cianobatteri. La clorofilla B è un pigmento accessorio e serve ad ampliare lo spettro di radiazioni luminose utilizzabili per la fotosintesi in quanto assorbe luce a lunghezze d'onda diverse (inferiori) rispetto a quelle della clorofilla A.

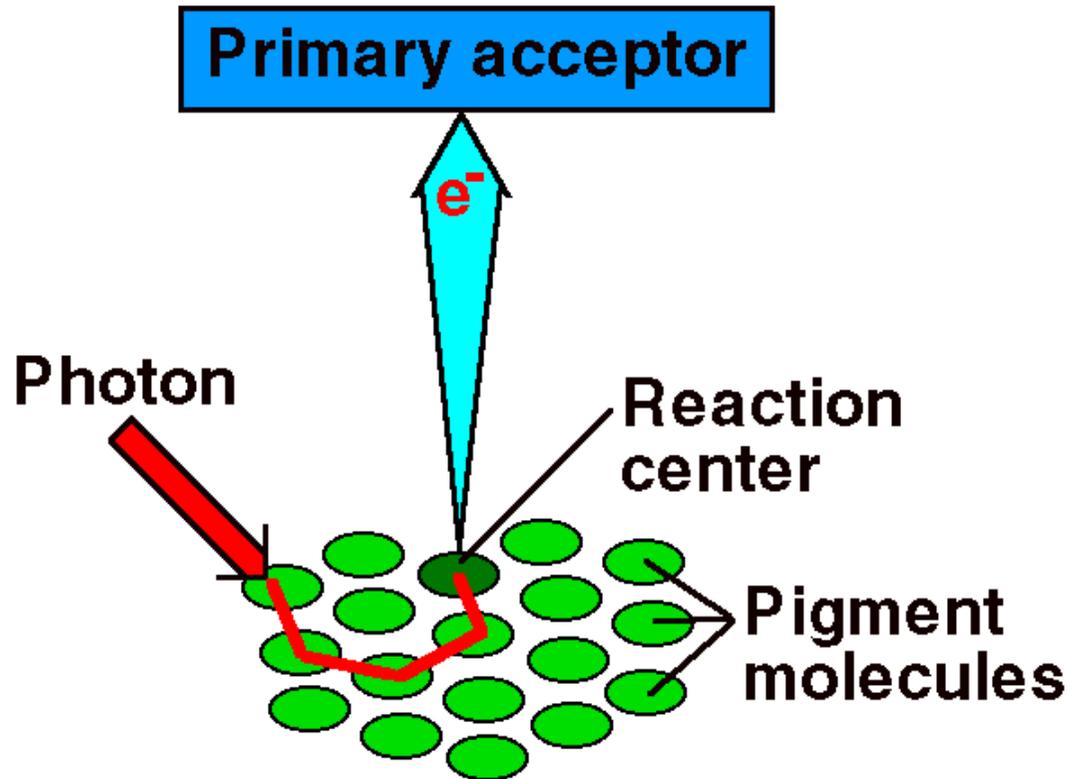
Altri pigmenti fotosintetici sono i carotenoidi e le ficobiline. Essendo pigmenti accessori non possono sostituire la clorofilla nella reazione fotosintetica. Anche i carotenoidi sono inglobati nelle membrane dei tilacoidi dei cloroplasti. Sono liposolubili e si dividono in caroteni e xantofille. Il beta-carotene è la principale sorgente di Vitamina A per l'uomo e per molti altri animali. Le Ficobiline sono pigmenti solubili in acqua



FOTOSINTESI: **riassunto**



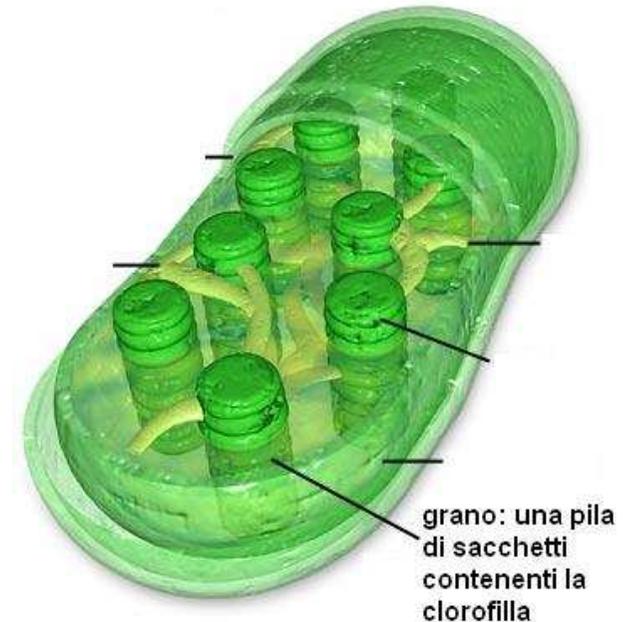
FOTOSINTESI: **Fotosistemi**



Nei cloroplasti la clorofilla e gli altri pigmenti sono inglobati in unità fotosintetiche dette: **FOTOSISTEMI** (circa 200-450 molecole di pigmento). Nell'ambito dei pigmenti si riconoscono i "pigmenti antenna" e il "centro di reazione". I pigmenti antenna servono per captare la luce e trasmettere l'energia al centro di reazione che è l'unica molecola di clorofilla "A" che può dar luogo alla reazione chimica

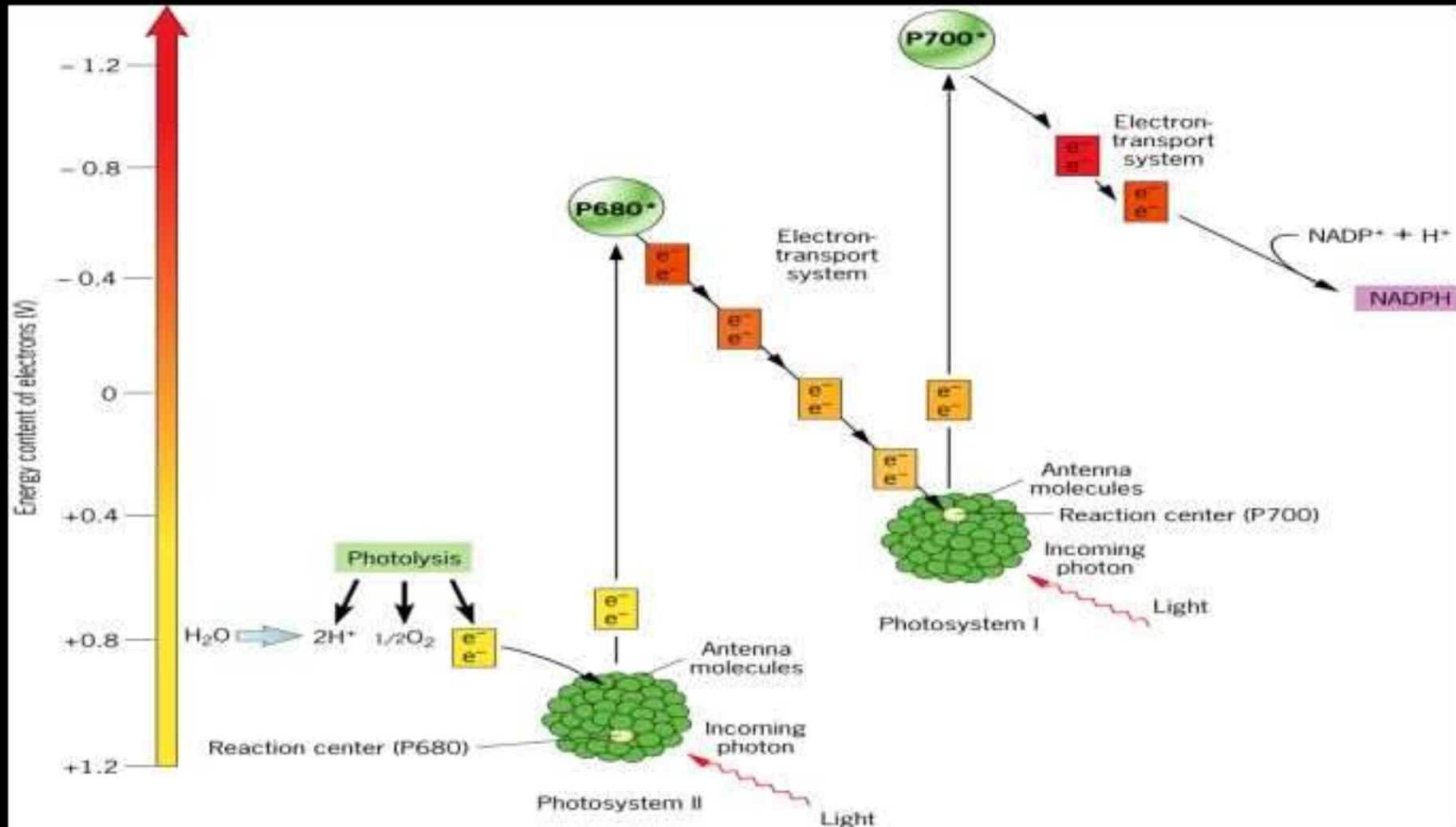
All'interno dei cloroplasti sono presenti due Fotosistemi. Nel **Fotosistema I** il centro di reazione è costituito da una molecola di clorofilla (P_{700}) che mostra il massimo assorbimento a 700 nm mentre nel **Fotosistema II** il massimo assorbimento si ha a 680 nm. I due fotosistemi operano in maniera coordinata.

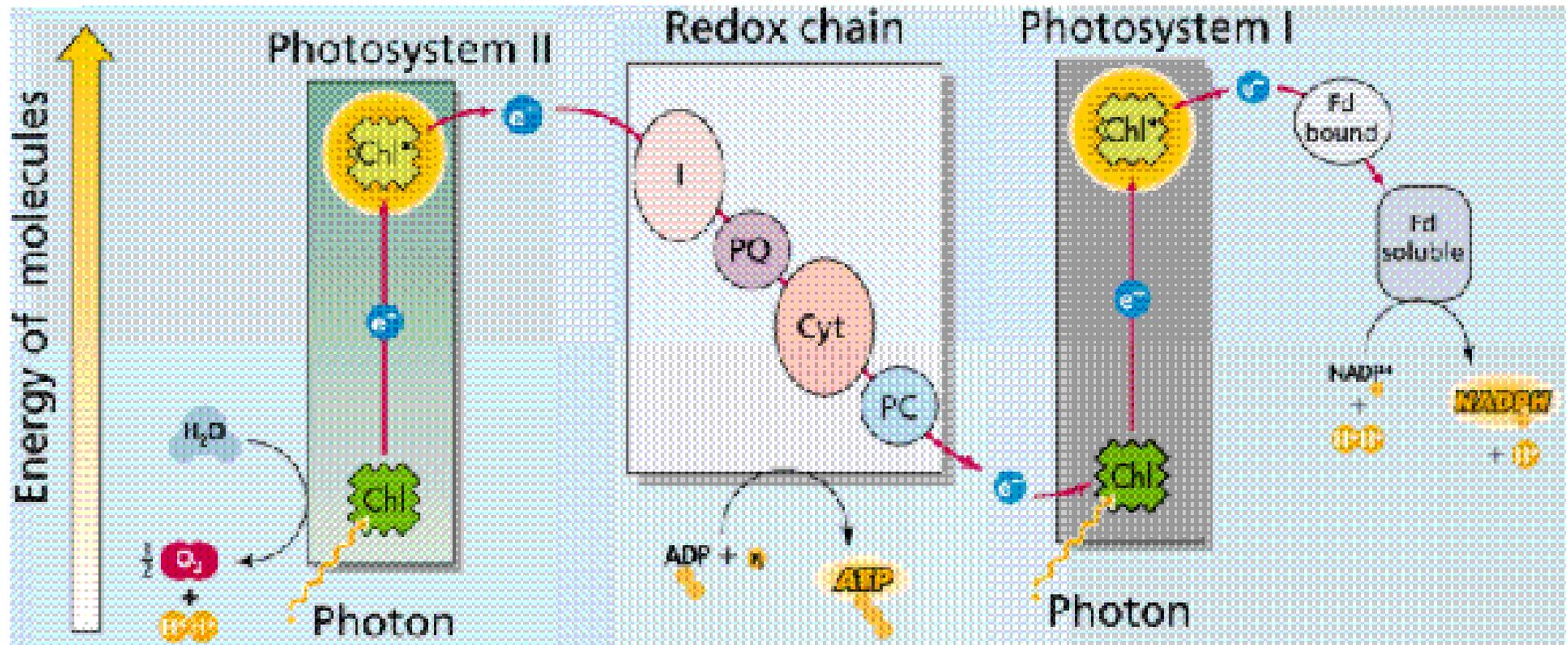
L'Energia luminosa che colpisce (sottoforma di fotoni di luce) il pigmento antenna in qualsiasi parte del fotosistema si trovi, viene trasferita, da molecola a molecola fino al centro di reazione. Il centro di reazione, raggiunto dall'Energia si eccita e porta a livello superiore un elettrone. Questo elettrone viene trasferito ad un sistema di trasportatori di elettroni che utilizzano tale surplus di energia per immagazzinarla in forma chimica (**ATP e NADPH**)



FOTOSINTESI: Fase luminosa

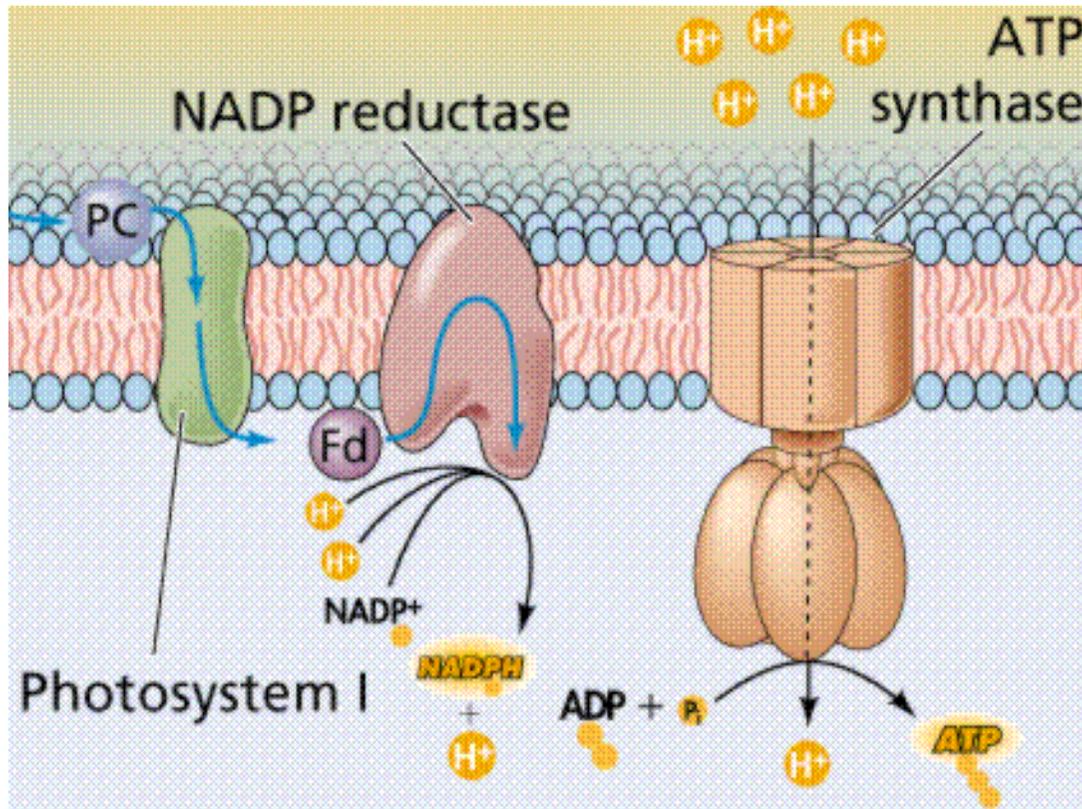
Z Scheme of Electron Flow





In questo cosiddetto **schema Z** (chiamato in questo modo per la classica forma a zig-zag), si evidenziano il flusso di elettroni “non ciclico” e la **fotofoforilazione**. Colpito dal fotone di luce, il centro di reazione porta ad un livello energetico superiore una coppia di elettroni. Questa coppia di elettroni arriva ad un accettore di elettroni che seguendo un gradiente di livello energetico decrescente trasferisce la coppia di elettroni ad accettori posti ad un livello di energia sempre più basso. Gli elettroni scendendo di livello energetico liberano l’energia precedentemente assorbita sotto forma di luce trasferendola ad un sistema che permette la formazione di legami chimici. La clorofilla è appunto il pigmento che permette la **conversione da energia luminosa in energia chimica** ma può fare questo solo se inglobata in specifiche membrane (quelle dei **Tilacoidi**) e se associata a specifiche proteine. I due elettroni che il centro di reazione del Fotosistema 2 aveva perso vengono rimpiazzati da quelli provenienti dalla fotolisi dell’acqua (tale processo avviene sulla membrana interna dei Tilacoidi) dove la molecola di H₂O viene scissa in H⁺ (ioni idrogeno che hanno perso gli elettroni trasferiti al centro di reazione del Fotosistema II) e O₂ (ossigeno gassoso). La catena di trasporto degli elettroni che collega il Fotosistema II al Fotosistema I permette la formazione di **ATP** (Adenin-trinucleotide-fosfato) a partire da ADP + P e viene chiamata **Fotofoforilazione**. Nel Fotosistema I un secondo fotone luminoso porta la coppia di elettroni di nuovo ad un livello energetico superiore. Di nuovo gli elettroni sono trasferiti ad un sistema di accettori di elettroni che seguendo un gradiente di energia decrescente porta gli elettroni ad un accettore chiamato Ferrossidina che li trasferisce ad una molecola di NADP (Nicotinamin-Adenin-Dinucleotide-Fosfato) che viene ridotto a NADPH₂ che al pari dell’ATP è una molecola di scambio energetico.

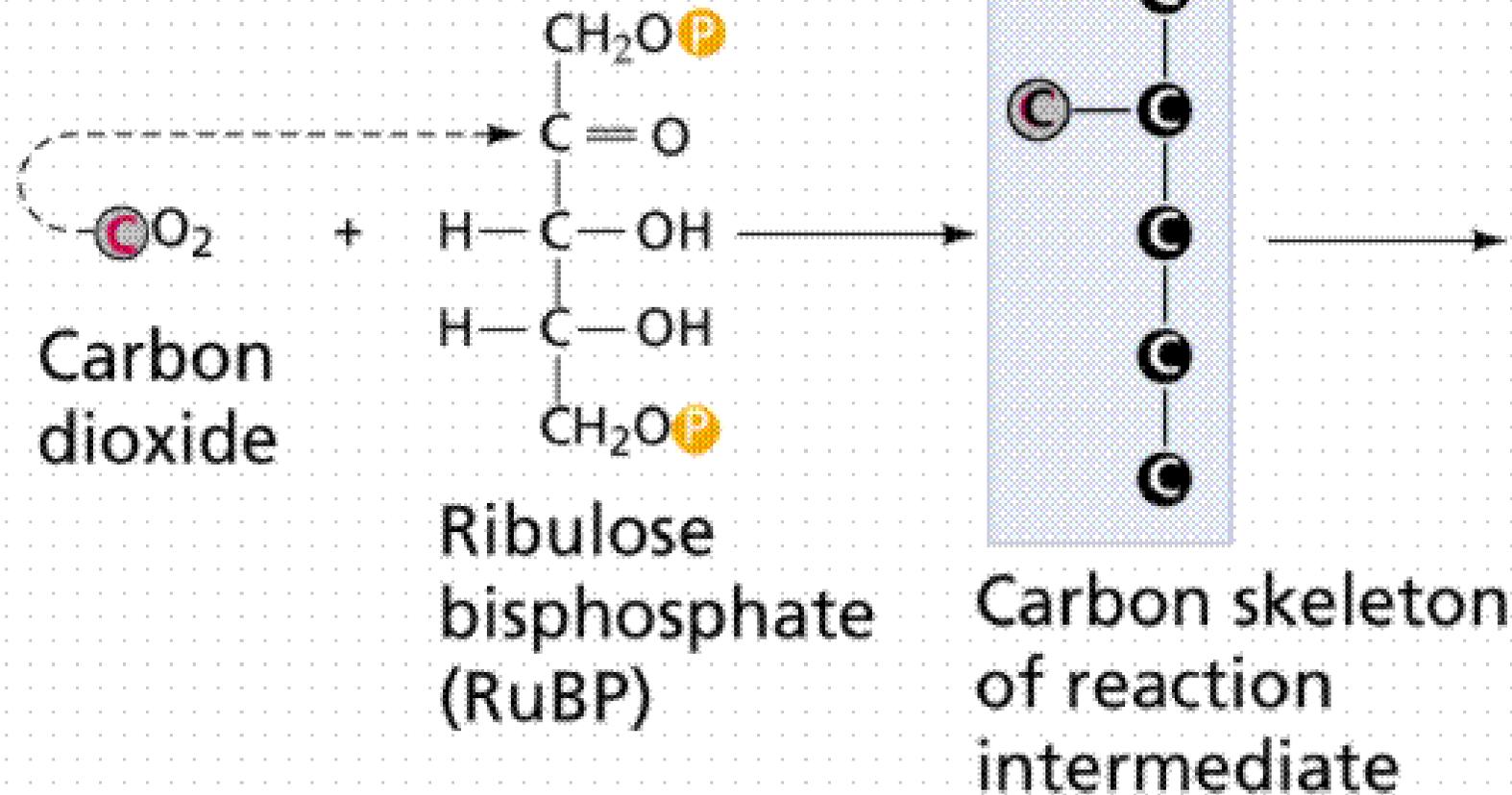
FOTOSINTESI: Fase luminosa



Alcune porzioni delle proteine della membrana dei tilacoidi sono idrofobe e si localizzano nella parte lipidica della membrana mentre le porzioni idrofile (catene di aminoacidi) si estendono tanto sul lato interno del tilacoide quanto nello stroma. Nel tilacoide è grazie a queste proteine transmembrana che avviene la trasduzione dell'energia ossia del trasferimento dell'energia luminosa ad energia di legame disponibile per le reazioni chimiche che culmineranno nella fotolisi dell'acqua e nell'immagazzinamento di energia. A seguito della fotolisi dell'acqua si determina un accumulo di protoni nel lume del tilacoide per cui si viene a creare un gradiente protonico asimmetrico ai due lati della membrana tilacoidale.

Tale gradiente è potenzialmente capace di compiere un lavoro in quanto le particelle tendono a diffondersi casualmente nello spazio e si spostano da zone a maggiore concentrazione a zone a minore concentrazione. Passando dal lume del tilacoide allo stroma i protoni attraversano determinati siti in grado di conservare l'energia derivante dal loro movimento unidirezionale. Tale energia viene conservata sotto forma di ATP ossia della moneta di scambio energetico della cellula. Nel fotosistema 1 gli elettroni che attraversano la catena di trasporto degli elettroni arrivano all'NADP che essendosi caricato positivamente per l'acquisto di un protone H⁺ si vede ora neutralizzato dall'acquisto di elettroni. L'ATP e l'NADPH sono le molecole in grado di trasformare la CO₂ precedentemente fissata al buio.

FOTOSINTESI: Fase oscura

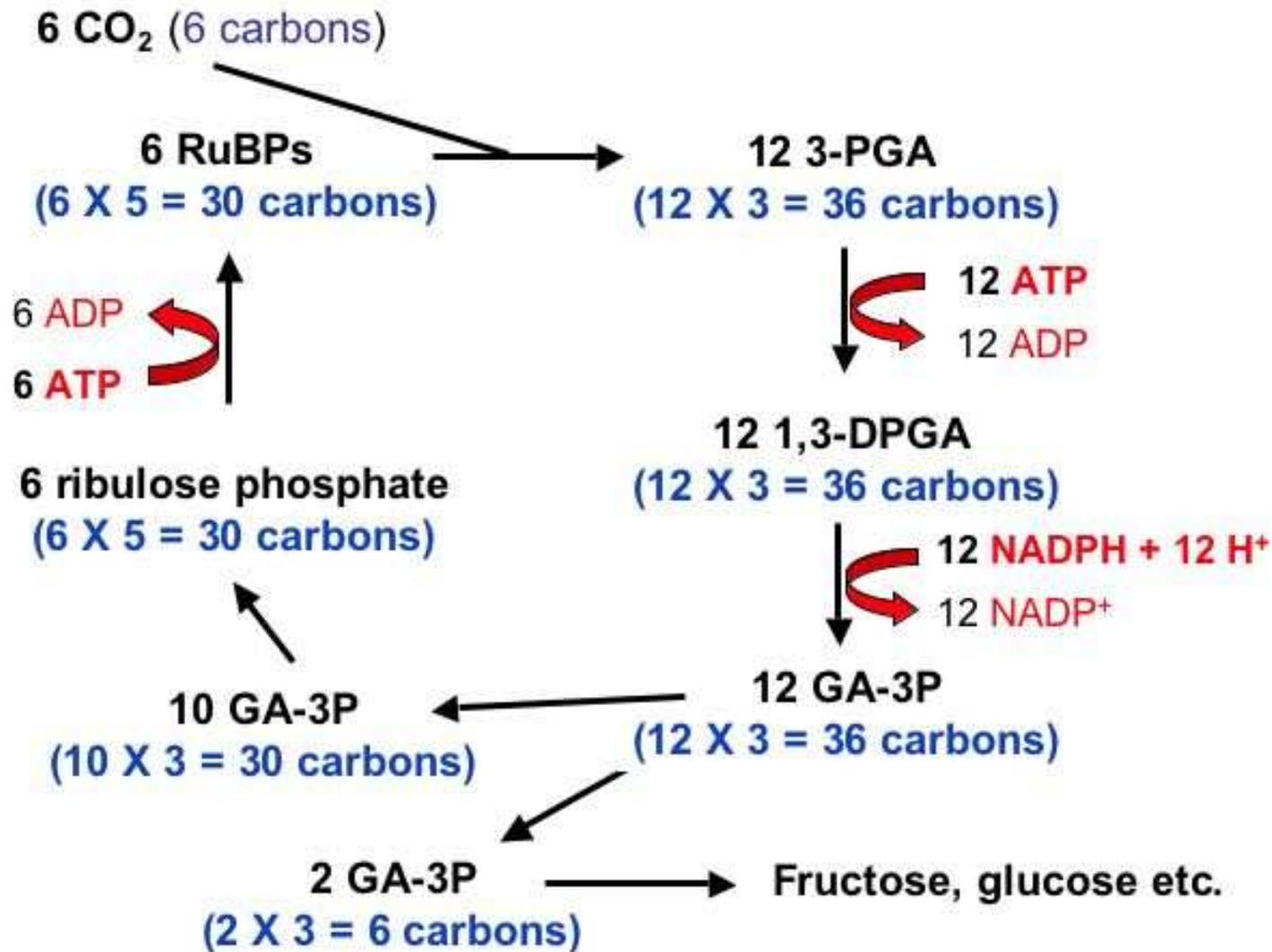


La seconda fase della fotosintesi prevede la riduzione dell'anidride carbonica a zuccheri tramite utilizzo dell'energia accumulata durante la fase "luminosa" della Fotosintesi. La riduzione della CO_2 viene detta **FASE OSCURA** non perché avvenga al buio ma per il fatto che la luce non è direttamente coinvolta nel processo di fissazione dell'anidride carbonica che a differenza della fase luminosa (che avviene sulla membrana dei tilacoidi) avviene nello stroma del cloroplasto. Le reazioni della fase oscura della fotosintesi sono meglio conosciute come **Ciclo di Calvin** (o via metabolica C_3) in quanto il primo prodotto del Ciclo è un composto a 3 atomi di carbonio ossia il 3-Fosfoglicerato (PGA).

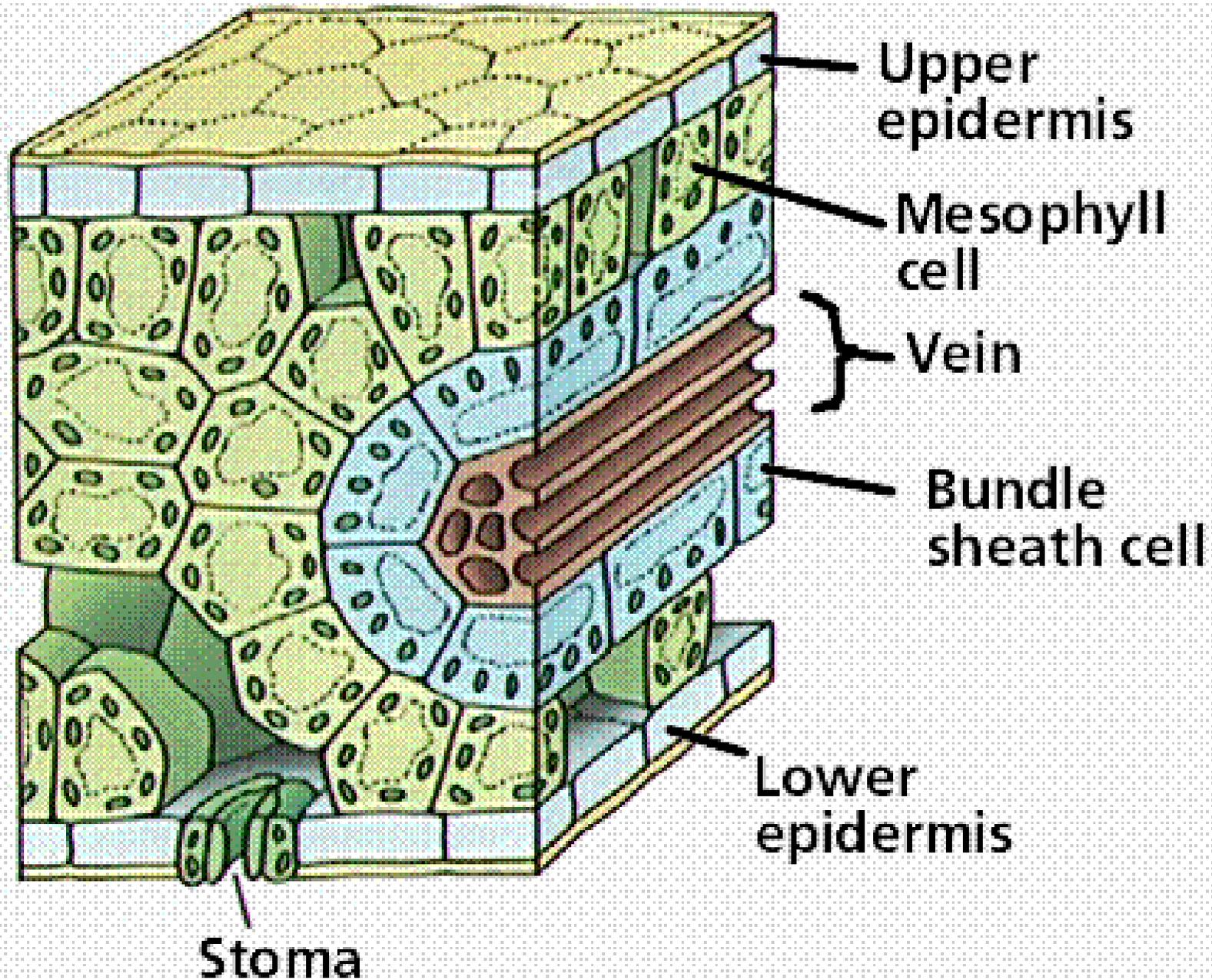
L'Anidride carbonica che arriva alle cellule fotosintetiche passando attraverso le speciali aperture della foglia (**stomi**) si lega ad uno zucchero a 5 atomi di carbonio (Ribulosio 1,5 – difosfato = RuDP) grazie all'azione catalitica dell'enzima RuDP carbossilasi (**Rubisco**). Questa unione dà luogo ad un composto instabile a 6 atomi di carbonio che si scinde in due molecole di Fosfoglicerato (PGA) ognuna a 3 atomi di carbonio che vengono convertite a gliceraldeide 3-fosfato. **Due molecole** di gliceraldeide-3P si combinano insieme e danno luogo ad uno zucchero a 6 atomi di carbonio (**glucosio, fruttosio**) mentre le altre si riorganizzano a formare di nuovo il composto a 5 atomi di carbonio (Ribulosio-1,5- difosfato) che ricomincerà il ciclo (vedi pagina seguente).

FOTOSINTESI: Fase oscura: Ciclo di Calvin C₃

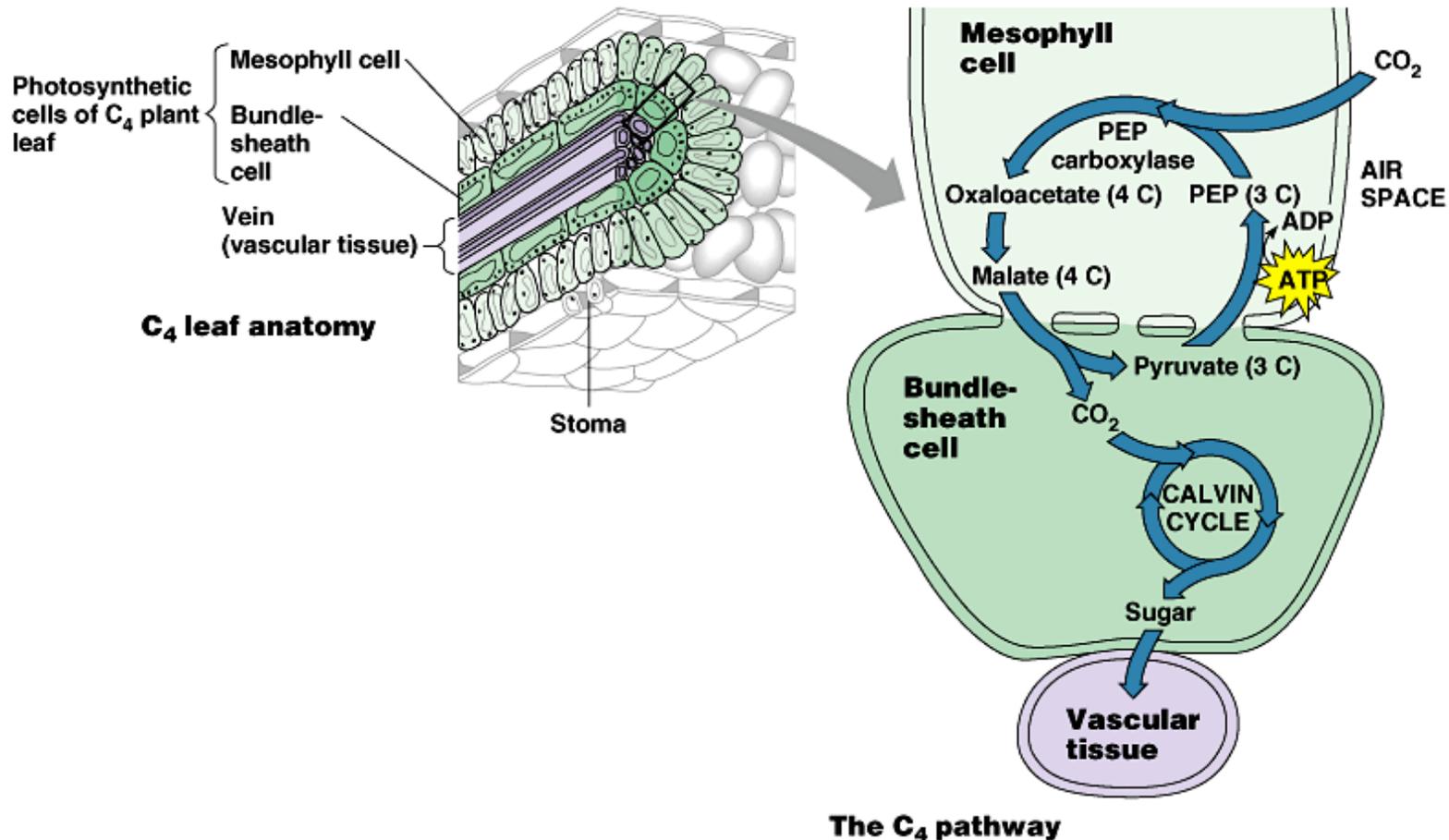
Follow the Carbons--Calvin cycle



FOTOSINTESI: **struttura della foglia**



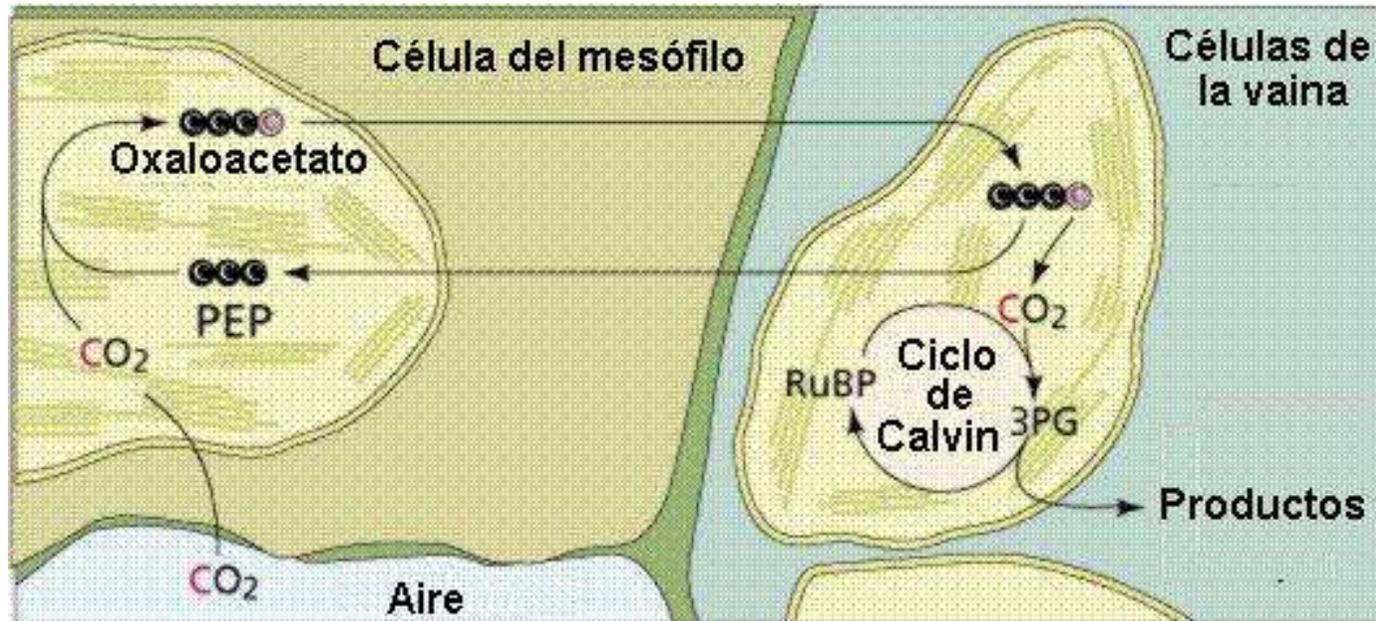
FOTOSINTESI: Fase oscura: Ciclo C₄



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Esiste anche un'altra via metabolica per la fissazione dell'Anidride carbonica ed è quella del Ciclo C₄. Questo nome si deve al fatto che il primo prodotto di formazione del Ciclo C₄ è un composto a 4 atomi di carbonio (Ossalacetato). L'ossalacetato si forma per reazione dell'anidride carbonica con il fosfoenolpiruvato (PEP). A differenza del Ciclo C₃, le cui reazioni avvengono nelle cellule della guaina del fascio, le reazioni del ciclo C₄ avvengono nelle cellule del mesofillo della foglia. Nelle cellule del mesofillo l'ossalacetato viene ridotto a malato e/o aspartato che successivamente migrano nelle cellule della guaina del fascio, vengono decarbossilati e la CO₂ derivante da tale decarbossilazione si lega al RuDP ed entra nel ciclo di Calvin. Quindi nelle piante C₄ esiste una doppia via metabolica separata spazialmente: la via C₄ nel mesofillo e la via C₃ nella guaina del fascio.

FOTOSINTESI: Fase oscura: Ciclo C_4



La via C_4 è una via più dispendiosa in quanto per fissare 1 molecola di CO_2 c'è bisogno di 5 molecole di ATP contro le 3 molecole richieste dal ciclo C_3 . Il motivo per cui le piante C_4 hanno adottato una via così dispendiosa è perché normalmente il ciclo C_3 è accompagnato dalla fotorespirazione, un processo che consuma ossigeno e libera anidride carbonica senza produzione di ATP (fino al 50% della CO_2 fissata nella fotosintesi può riossidare a CO_2 con la fotorespirazione). La Rubisco è un enzima che funziona meglio ad elevate concentrazioni di CO_2 rispetto ad elevate concentrazioni di ossigeno. Le piante C_4 grazie alla decarbossilazione del malato/aspartato proveniente dalle cellule del mesofillo consentono alle cellule della guaina del fascio di lavorare in un regime di elevato rapporto CO_2/O_2 e quindi di essere più funzionali. Inoltre la CO_2 liberata nel ciclo C_3 dalla fotorespirazione può essere riassorbita dalle cellule del mesofillo e ripompata successivamente in quelle della guaina del fascio. Per tali (e anche altri) motivi la velocità dei fotosintesi delle piante C_4 è di circa 3 volte superiore a quella delle piante C_3 per cui le prime sono molto avvantaggiate in quelle zone del globo caratterizzate da elevate temperature e intensità luminose e scarsa disponibilità idrica. La canna da zucchero, il mais, il sorgo sono tutte piante a Ciclo C_4 .

FOTOSINTESI: **Fase oscura: Metabolismo CAM**

Esiste una terza via metabolica per la fissazione della CO_2 che prende il nome di **Metabolismo CAM** (*Crassulacean Acid Metabolism*) che caratterizza soprattutto le piante succulente come le Crassulacee e le Cactacee. Si tratta di una variante del Ciclo C_4 caratterizzata dal fatto che la separazione del Ciclo C_4 da quello C_3 non è di tipo spaziale ma temporale. Le piante CAM, infatti, fissano la CO_2 di notte tramite reazione con il fosfoenolpiruvato (PEP) formando accumuli di acido malico che trasferiscono nei loro grossi vacuoli. Durante il giorno l'acido malico dei vacuoli viene decarbossilato e l'anidride carbonica derivante da questo processo entra nel normale Ciclo di Calvin (C_3) legandosi al RuDP.

Il vantaggio di tale processo sta nel fatto che nelle piante CAM esiste una separazione temporale tra Ciclo C_4 e Ciclo C_3 , per cui le piante CAM possono aprire gli stomi della foglia e accumulare CO_2 di notte tramite il Ciclo C_4 e operare il normale Ciclo C_3 di giorno (a stomi chiusi) evitando di perdere acqua, che, negli ambienti desertici dove vivono i cactus e molte crassulacee costituisce una risorsa estremamente preziosa.

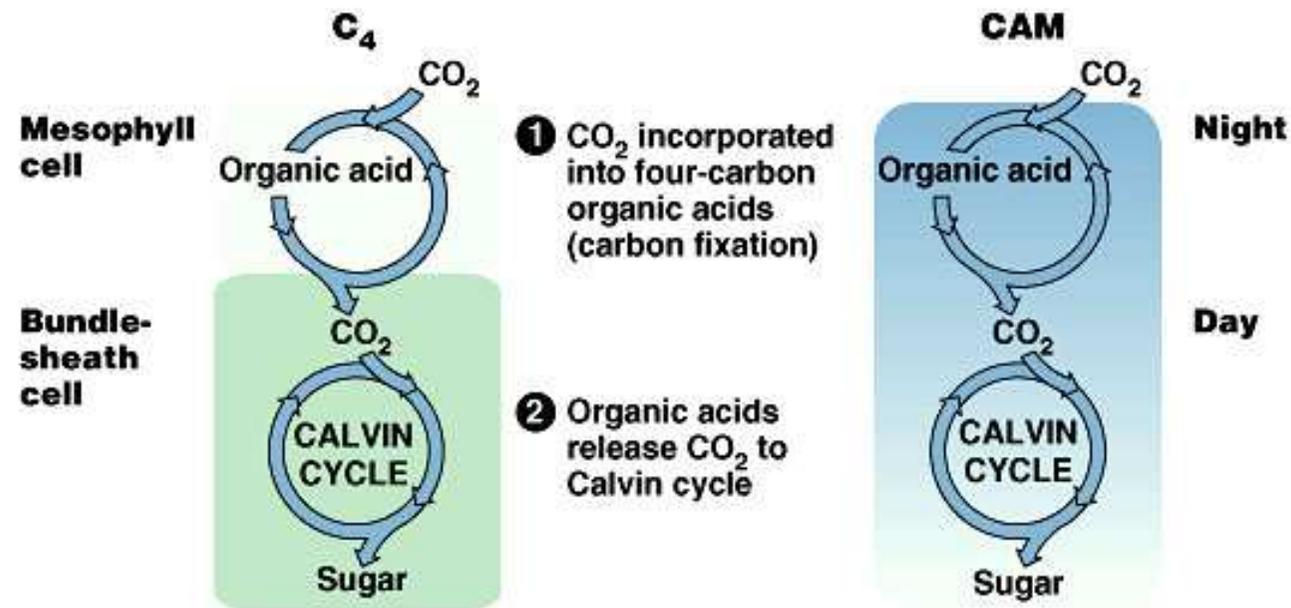
FOTOSINTESI: C₄/CAM



Sugarcane



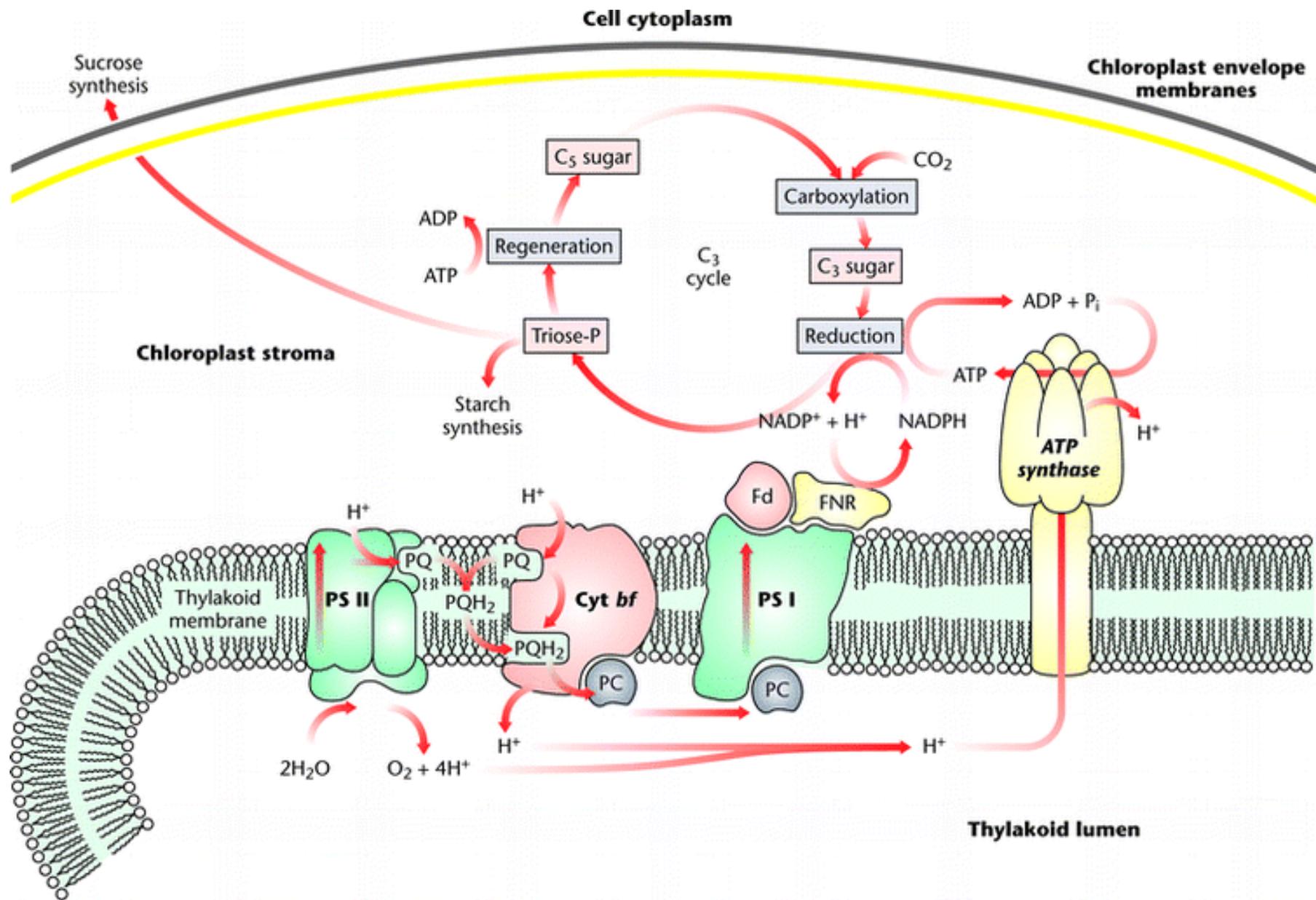
Pineapple



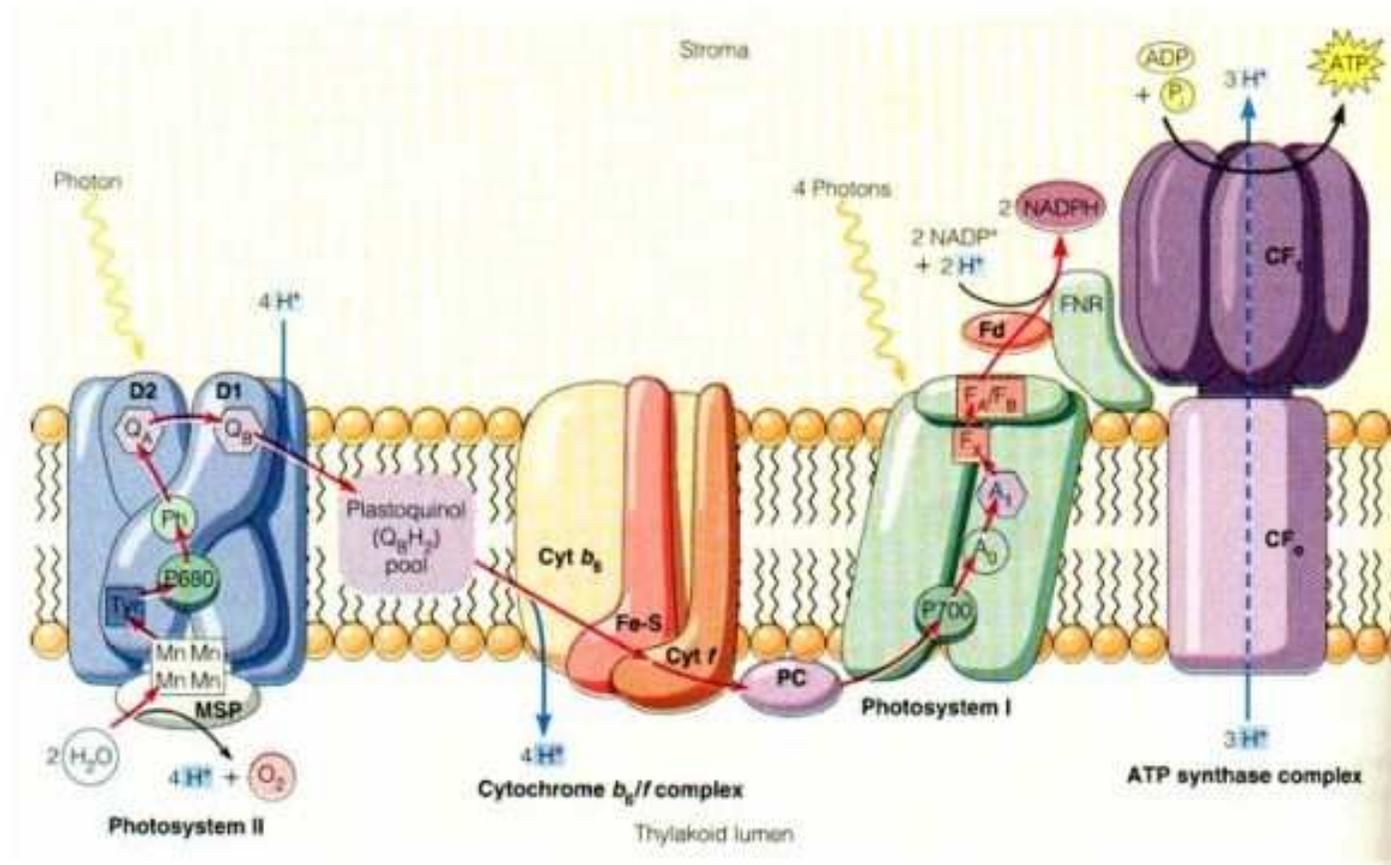
(a) Spatial separation of steps

(b) Temporal separation of steps

FOTOSINTESI: Overview

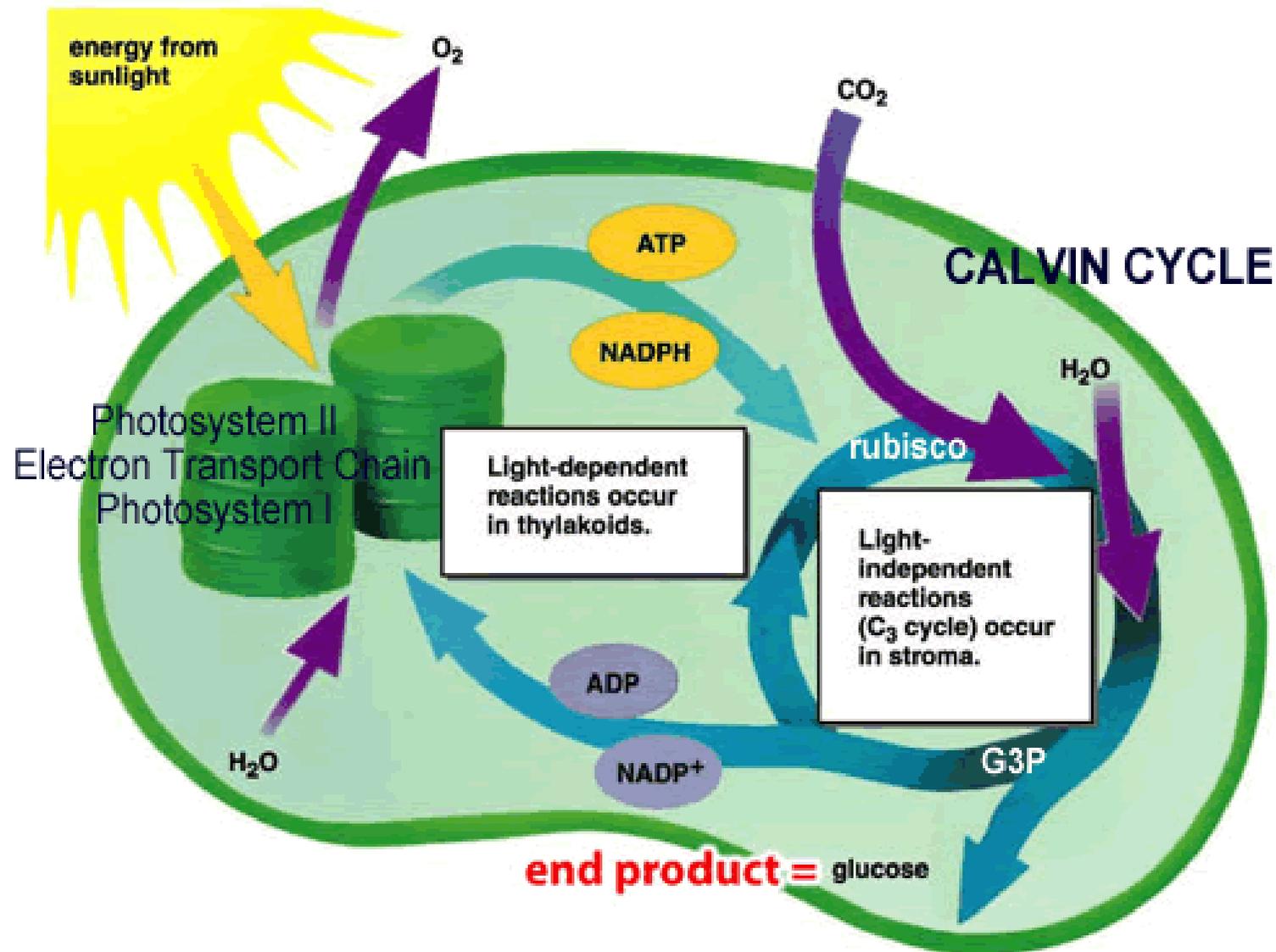


Overview energy generation



Anidride carbonica + Acqua $\xrightarrow{\text{luce}}$ Glucosio + Acqua + Ossigeno

$6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} + 12\text{NADPH}_2 + 18\text{ATP} \xrightarrow{\text{luce}} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2$



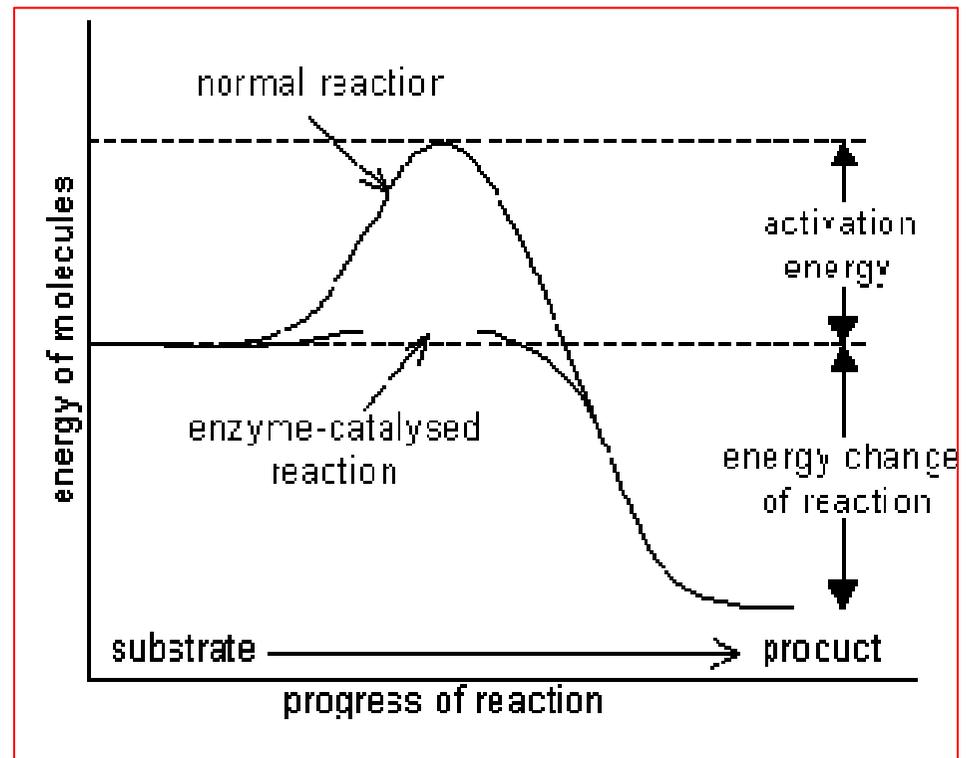
II.a lezione Bot. gen. e Sist. Prof. Di Pietro 2008/09

Le reazioni si dividono in **esoergoniche** ed **endoergoniche**. Sono reazioni **esoergoniche** (cioè che liberano energia) quelle che procedono spontaneamente verso un massimo di disordine e un minimo di energia (ossia sono quelle reazioni dove i prodotti contengono meno energia dei reagenti per cui rilasciano l'energia in eccesso sottoforma di energia libera.

Si definiscono **endoergoniche**, invece, quelle reazioni in cui i prodotti posseggono più energia dei reagenti per cui necessitano che venga fornito un input di energia dall'esterno.

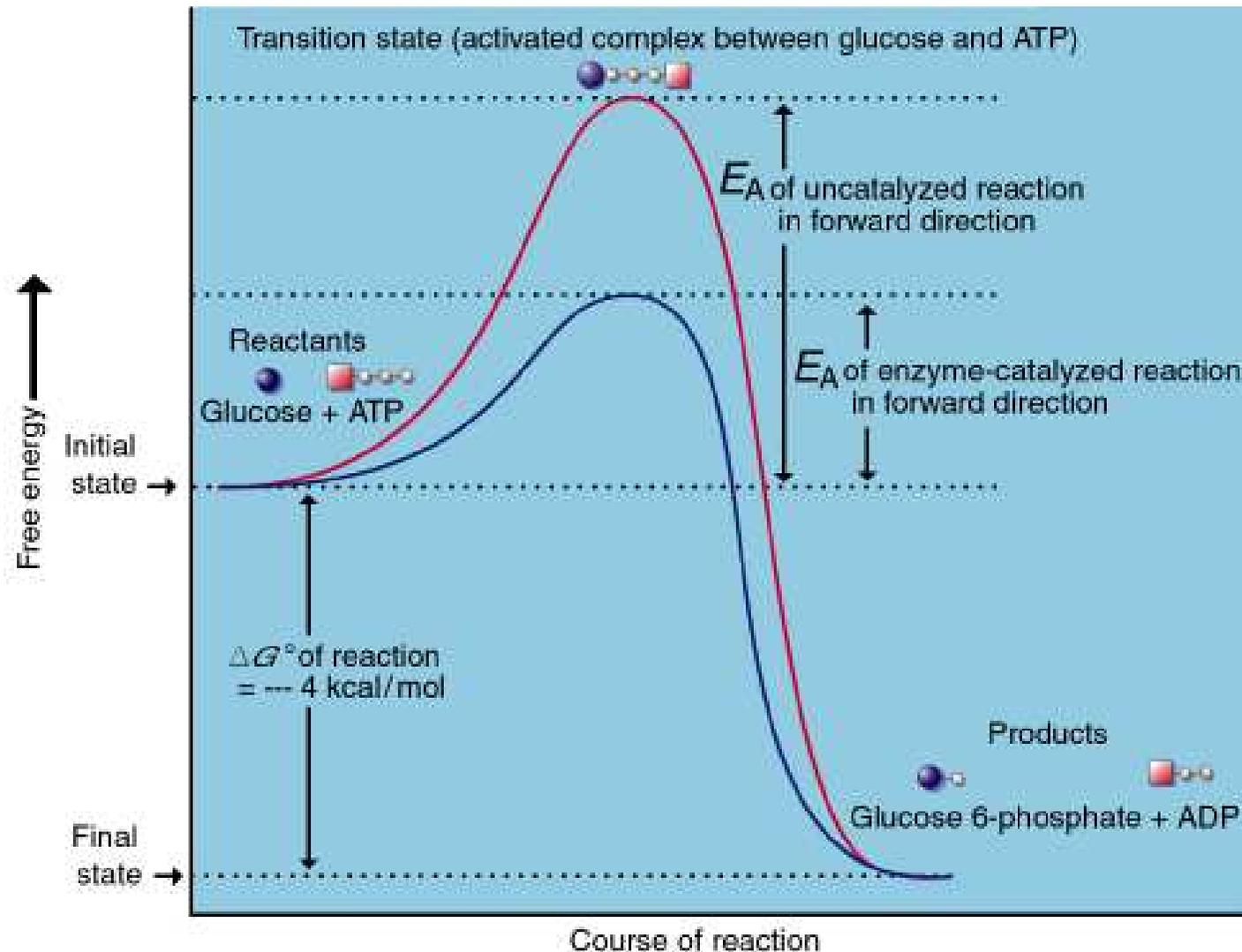
Le reazioni esoergoniche avvengono spontaneamente in natura. Tuttavia anche queste reazioni per procedere hanno bisogno di essere innescate fornendo una piccola quantità di energia che viene detta "**energia di attivazione**".

Infatti per formare nuovi legami chimici ad un livello energetico inferiore è prima necessario rompere i vecchi legami a livello energetico superiore; solo dopo aver rotto tali legami (attraverso l'energia di attivazione) la reazione procederà in maniera del tutto spontanea verso i prodotti finali.



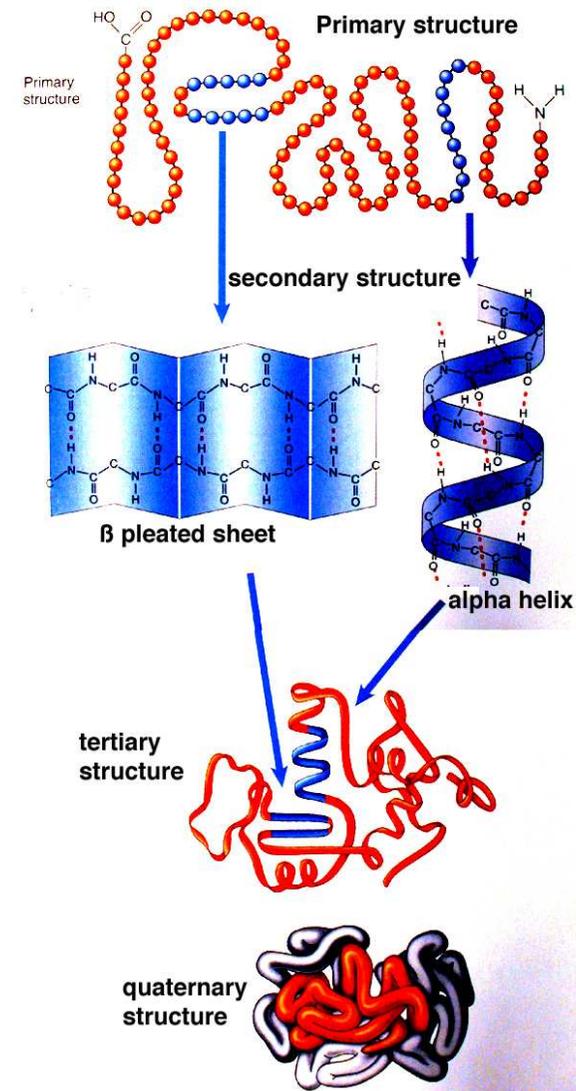
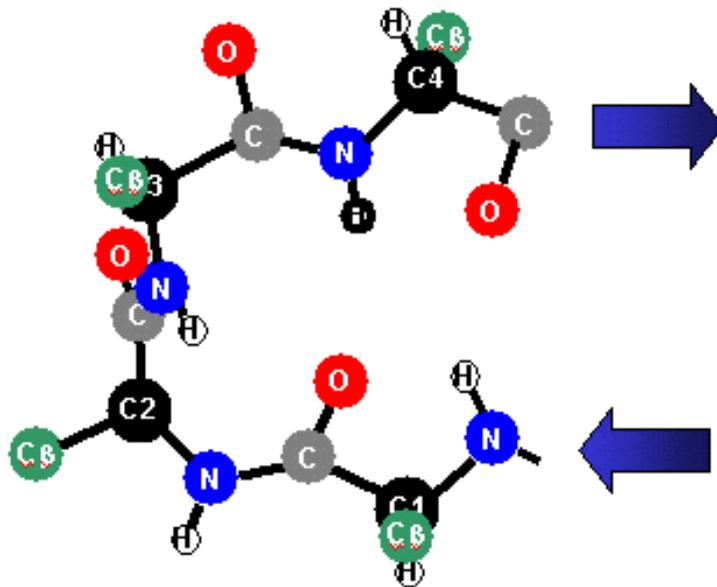
Esempio: noi sappiamo che quando la benzina viene incendiata si ottiene un rilascio di energia libera sottoforma di calore o di lavoro spendibile come, ad esempio, far muovere un'automobile; tuttavia la benzina delle automobili non prende fuoco spontaneamente ma ha bisogno dell'energia di attivazione fornita dalla scintilla della candela.

Spesso la velocità di una reazione non dipende da quale sia la differenza di energia tra reagenti e prodotti ma piuttosto da quanta energia di attivazione si rende necessaria per innescare la reazione. Più sono forti i legami chimici dei reagenti maggiore sarà l'input di energia di attivazione da fornire.



PROTEINE

Le proteine sono dei polimeri e quindi sono costituiti da un certo numero (diverse centinaia) di monomeri. Nel caso delle proteine i monomeri sono gli aminoacidi, molecole costituite sempre da un gruppo amminico (NH_2) e un gruppo carbossilico (COOH) legati ad un atomo di carbonio e dalla restante parte della molecola costituita da un radicale R differente per ciascun aminoacido. Nei polipeptidi (proteine) gli aminoacidi sono legati l'uno all'altro attraverso un legame peptidico (ossia un legame che unisce il gruppo amminico di un aminoacido con il gruppo carbossilico dell'altro previa eliminazione di una molecola d'acqua).



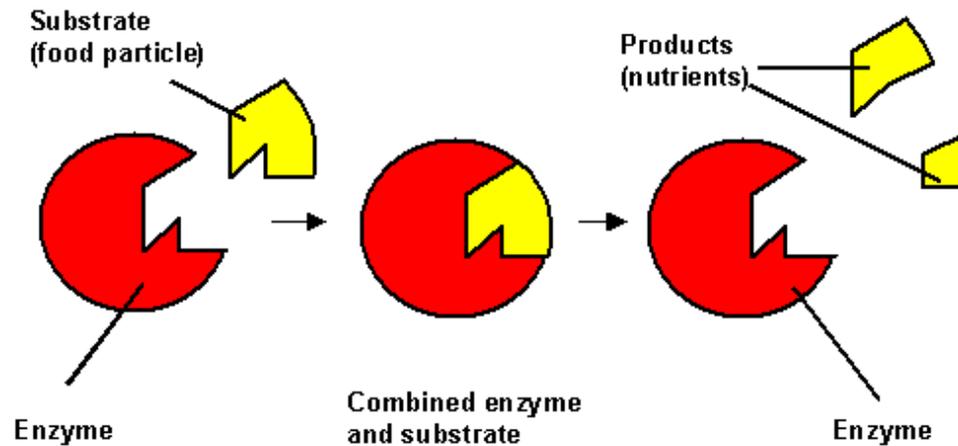
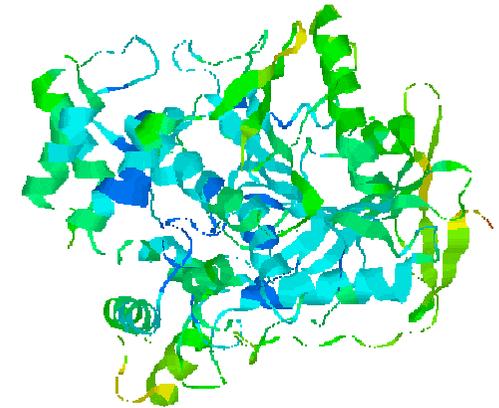
Nelle proteine la sequenza degli aminoacidi nella catena polipeptidica costituisce la **struttura primaria** della proteina. Le catene polipeptidiche non sono piane ma assumono una forma tridimensionale spiralata (elicoidale) che rappresenta la “**struttura secondaria**” della proteina. Tale struttura ad elica è dovuta ai legami idrogeno che si stabiliscono tra le diverse spire dell'elica tra gli idrogeni carichi positivamente del gruppo amminico e l'ossigeno carico negativamente del gruppo carbossilico. Se queste eliche polipeptidiche si ripiegano su se stesse assumono una forma globulare che ne definisce la “**struttura terziaria**”. La maggior parte delle proteine biologicamente attive (come gli enzimi) presentano forma globulare. La “**struttura quaternaria**” di una proteina rappresenta il modo in cui le più catene polipeptidiche costituenti la proteina interagiscono tra di loro.

ENZIMI

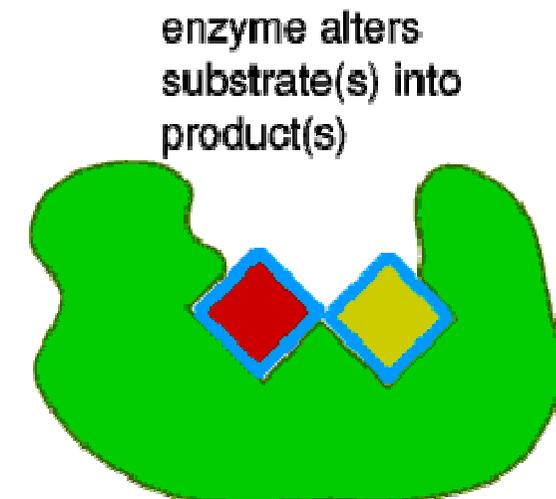
La **catalisi** è il processo per il quale i legami chimici dei reagenti vengono "destabilizzati" in modo tale da ridurre la soglia di attivazione. Le sostanze che svolgono questa funzione sono dette "**catalizzatori**", ossia molecole che hanno la proprietà di aumentare la velocità di una reazione riducendo l'energia di attivazione

Gli **ENZIMI** sono *catalizzatori organici*. Si tratta di proteine globulari che sono specializzate nel formare legami temporanei con le molecole che stanno per reagire destabilizzando i legami preesistenti tra queste e riducendo l'energia di attivazione necessaria per spezzarli definitivamente. Senza gli enzimi le reazioni avverrebbero ugualmente ma ad una velocità talmente bassa da rendere l'effetto di tale reazione trascurabile. Il nome di un enzima si ottiene aggiungendo il suffisso "asi" al nome del substrato (la *saccarasi* è l'enzima che catalizza la scissione del saccarosio in glucosio e fruttosio; la *Ribulosio 1-5 difosfato carbossilasi* (**Rubisco**) è l'enzima che catalizza la reazione tra il Ribulosio 1-5 difosfato e la CO_2 durante la fase oscura della Fotosintesi

Dato che nel processo di catalisi la molecola di enzima non subisce alcuna modificazione la stessa molecola può essere teoricamente utilizzata per un numero indefinito di volte.



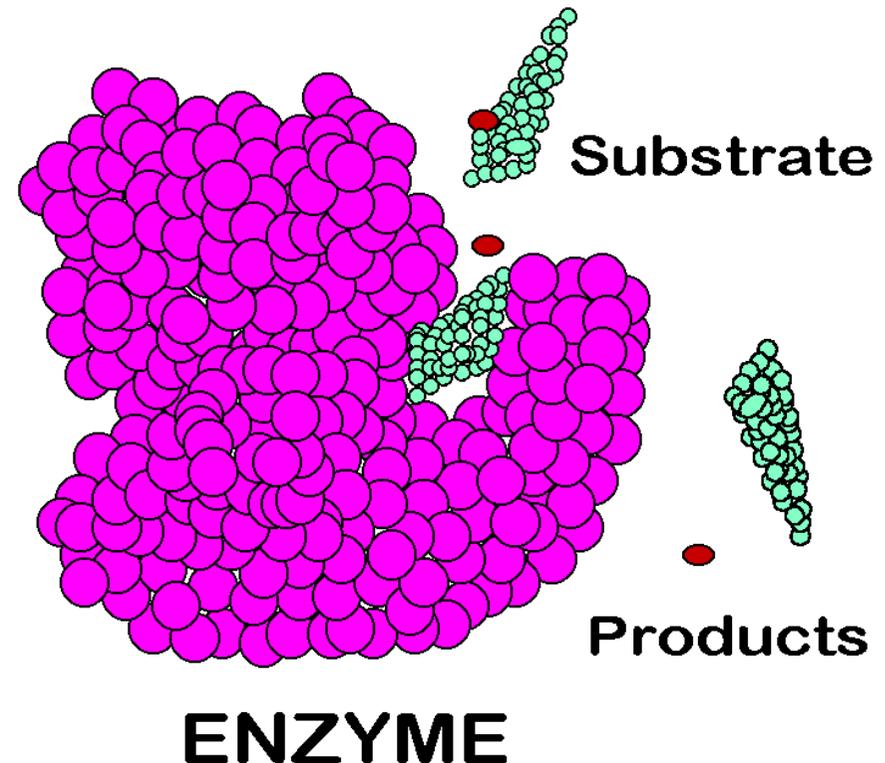
How enzymes break down food into nutrients



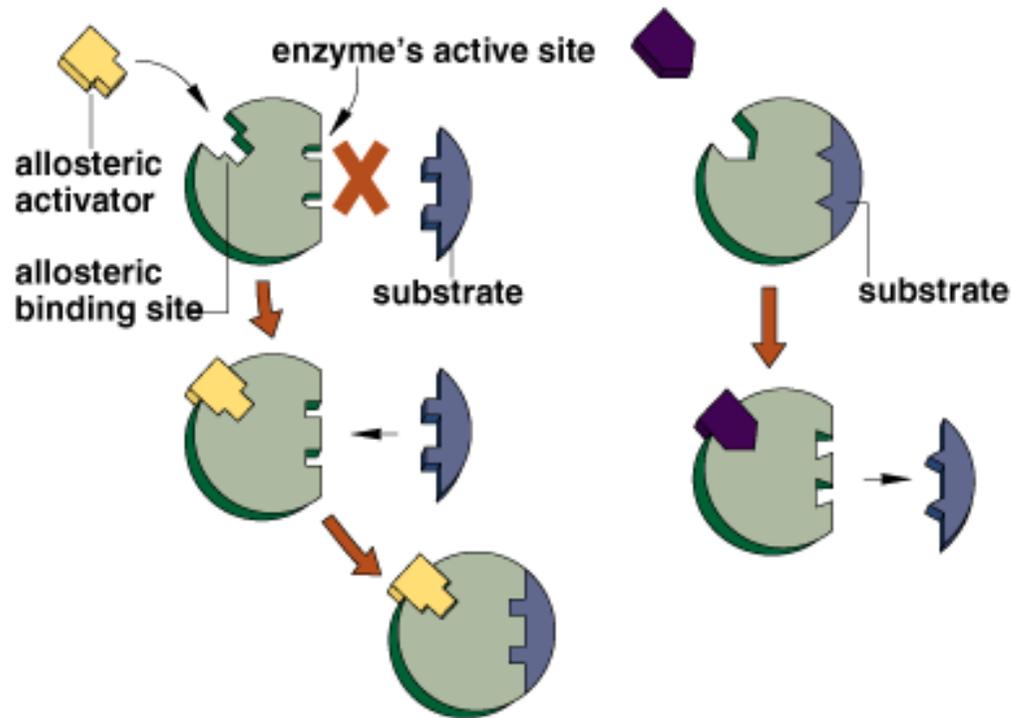
Gli enzimi riescono a svolgere la propria funzione in quanto presentano tipiche incavità o "tasche" nella struttura della propria molecola. Tali incavità vengono chiamati "**siti attivi**" e sono le aree dove ha fisicamente luogo il processo di catalisi.

Affinché il processo di catalisi possa effettivamente avvenire, le molecole che devono reagire (**substrato**) andranno a posizionarsi (con una o più parti della propria molecola) proprio in corrispondenza del sito attivo dell'enzima. In tal modo alcuni atomi delle molecole reagenti interagiranno con gli atomi presenti nel sito attivo dell'enzima. Quando una molecola di substrato si legherà all'enzima, alcuni gruppi di aminoacidi della molecola di quest'ultimo interagiranno chimicamente con quelli del substrato provocando una destabilizzazione dei legami preesistenti nella molecola del substrato, rendendo in tal modo più agevole la loro rottura (abbassando la soglia di attivazione).

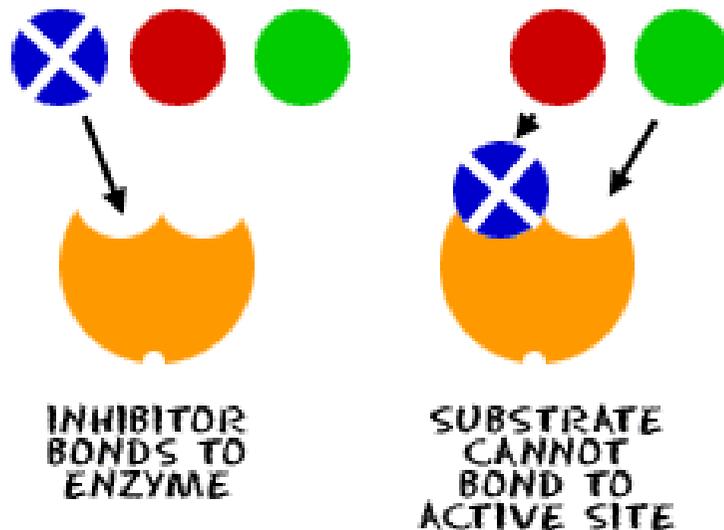
Ogni enzima catalizza una o pochissime reazioni in quanto sono molto selettivi e specializzati verso i tipi di substrato in quanto la forma e dimensione del proprio sito attivo sono perfettamente modellati a quelli di un solo reagente o a pochi altri strutturalmente molto simili ad esso.



Tra i fattori che maggiormente influenzano l'attività degli enzimi vi sono **la temperatura**, il **pH** ecc. In particolare la temperatura rappresenta un fattore cruciale in quanto gli enzimi, essendo delle proteine, hanno la propria forma determinata da legami deboli quali ad esempio i legami idrogeno che sono facilmente scindibili anche a seguito di deboli variazioni di temperatura. Per tale motivo gli enzimi operano in un intervallo termico molto limitato (5 - 10 °C). Analogamente gli organismi non possono vivere a temperature troppo elevate in quanto tali temperature denaturerebbero e inattiverebbero gli enzimi



© 1998 Wadsworth Publishing Company/ITP



L'attività degli enzimi è spesso legata alla presenza di determinati composti chimici (attivatori o inibitori) che sono in grado di legarsi all'enzima modificandone la struttura e conseguentemente regolandone l'attività in senso attivatorio o inibitorio. Quando il cambiamento della forma dell'enzima (a seguito del legame di quest'ultimo con il composto chimico di cui sopra) è necessario per catalizzare una reazione tale composto viene detto "**attivatore**"; al contrario quando questo legame interrompe l'attività dell'enzima il composto viene detto "**inibitore**". Quando il cambiamento nella forma dell'enzima è dovuto ad un legame con un'altra molecola che non sia il substrato tale cambiamento viene detto "**allosterico**" (vedi Fig. a sx). I siti di legame con gli attivatori e/o gli inibitori allosterici si trovano in una posizione della molecola enzimatica che è diversa da quella del sito attivo dell'enzima. Molti enzimi posseggono dei cofattori, ossia composti chimici che aiutano l'enzima nel processo di catalisi. Alcuni cofattori sono ad esempio degli ioni che vengono incorporati dagli enzimi all'interno del loro sito attivo e che permettono di reagire meglio nei confronti del substrato catturando gli elettroni che si liberano nel momento della rottura dei legami dei reagenti.

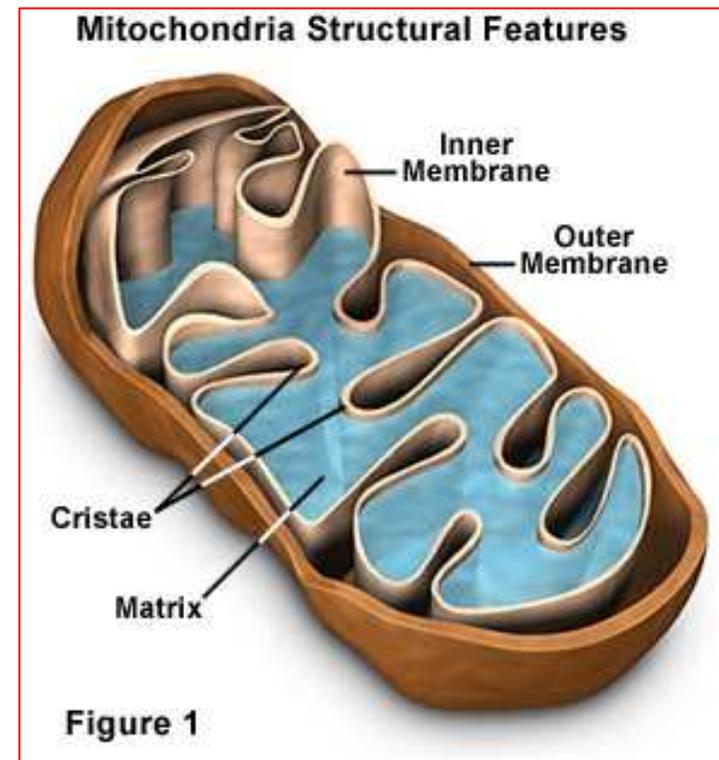
I Cofattori di natura non proteico-organica vengono chiamati COENZIMI. Spesso i coenzimi prendono gli elettroni dal sito attivo di un enzima per portarli ad un altro enzima che sta catalizzando un'altra reazione. Tale trasporto di elettroni (generalmente associati a due ioni idrogeno) fornisce all'enzima l'energia necessaria per superare la soglia di attivazione della reazione.

Uno dei coenzimi più conosciuti è il NAD^+ (nicotinamide-Adenin-dinucleotide). Quando il NAD^+ riceve un elettrone si riduce a NADH e trasporta elettroni ed energia. L'ossidazione del glucosio porta alla formazione di numerose molecole di NADH che verranno successivamente ossidate per formare ATP .

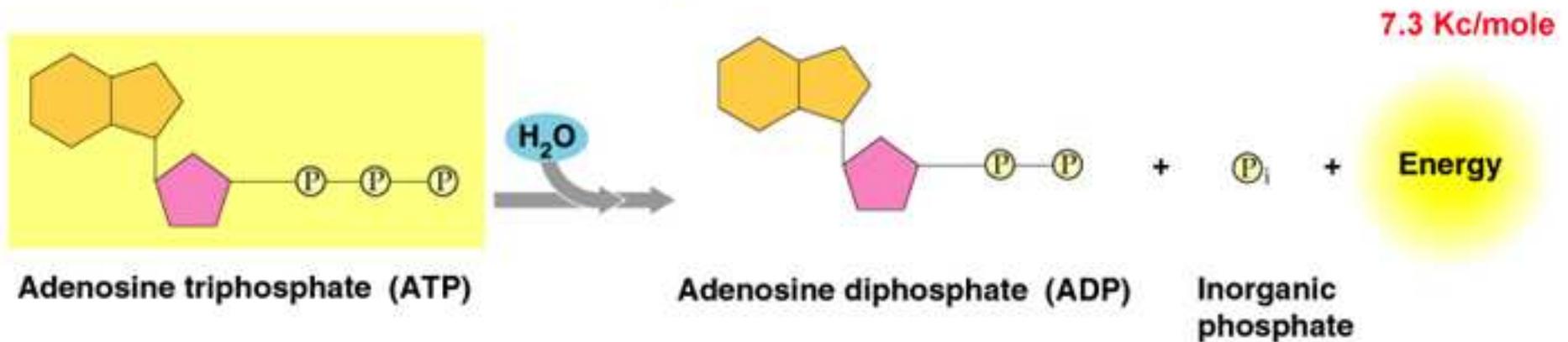
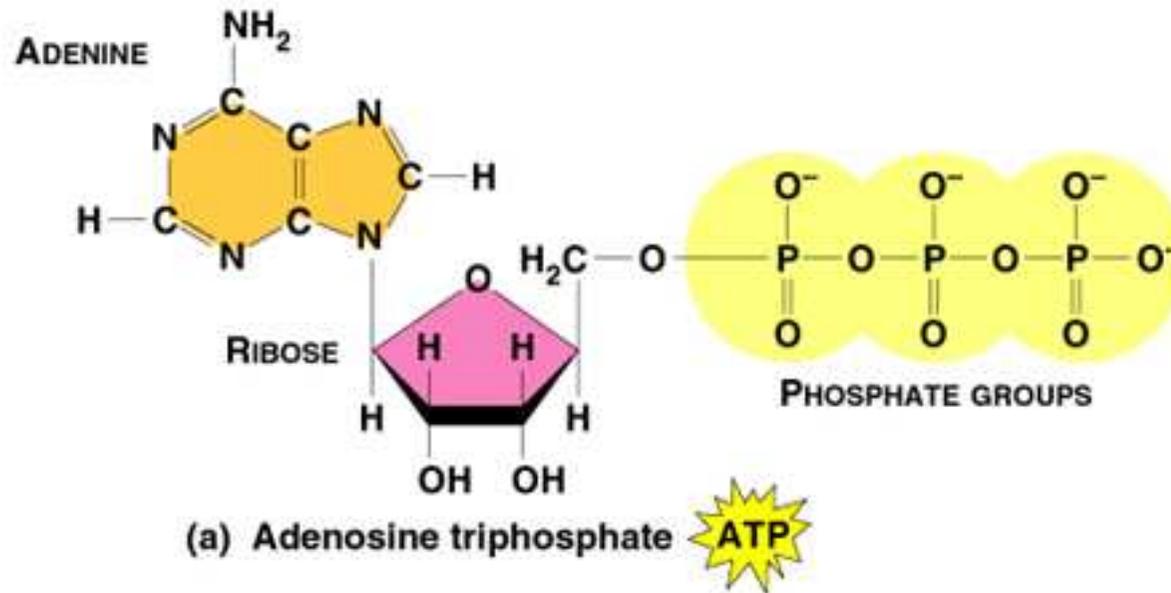
I **mitocondri** rappresentano gli organelli cellulari all'interno dei quali avviene una parte importante della "respirazione cellulare". In termini morfologici i mitocondri sono organelli a forma (grosso modo) di fagiolo che presentano una doppia membrana. La membrana esterna è liscia e regolare mentre quella interna presenta numerose inflessioni che ne aumentano notevolmente la superficie e determinano ampie pieghe chiamate "**creste mitocondriali**". Le creste dividono l'interno del mitocondrio in due compartimenti separati: la **matrice** (presente nell'area interna alle creste) e il **compartimento esterno** (che caratterizza l'area compresa tra la membrana esterna e le creste.). Probabilmente in origine i mitocondri costituivano dei batteri simbiotici aerobici che sono stati poi incorporati dalle cellule eucariotiche ancestrali incapaci di svolgere le reazioni metaboliche necessarie per vivere in un'atmosfera sempre più ricca di ossigeno..

Le dimensioni dei mitocondri, le invaginazioni della membrana interna degli stessi che è simile all'attuale membrana di alcuni batteri, la presenza di un proprio DNA "mitocondriale" presente in forma di molecola circolare (proprio come quello dei batteri) e capace di produrre, a sua volta, un proprio RNA e propri ribosomi tramite i quali si compie la sintesi di quelle proteine essenziali al mitocondrio per svolgere il proprio ruolo nel metabolismo ossidativo, sono tutte evidenze che supportano l'ipotesi **dell'origine simbiotica dei mitocondri**. I cloroplasti, analogamente ai mitocondri, dovrebbero avere avuto anch'essi un'origine simbiotica per le loro capacità di compiere la fotosintesi

2.a lezione Bot. generale e sistematica
Prof. R. Di Pietro 2007/08 (A.G.P.)



ATP: Adenosin trifosfato



(b) Hydrolysis of ATP

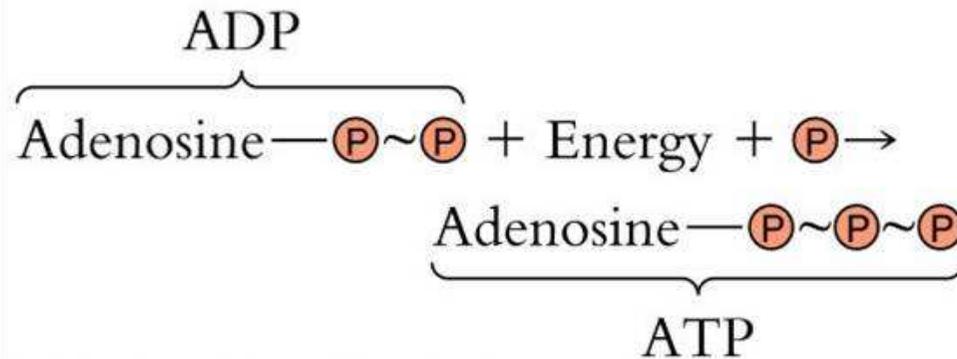
RESPIRAZIONE CELLULARE

FORMAZIONE DI ATP

La respirazione cellulare è il processo che permette di utilizzare l'energia contenuta nei carboidrati (ma anche in altre molecole organiche) per sintetizzare ATP. Noi sappiamo che il metabolismo delle cellule viene alimentato grazie all'energia contenuta nelle molecole di **ATP**, la moneta energetica corrente negli organismi. A differenza della fotosintesi, che è prerogativa degli organismi autotrofi, la capacità di convertire energia in ATP a partire da molecole organiche è una capacità condivisa da tutti gli organismi, sia autotrofi che eterotrofi.

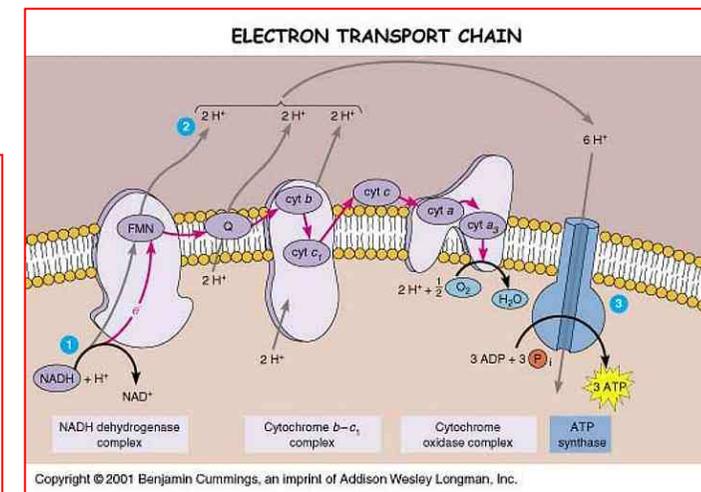
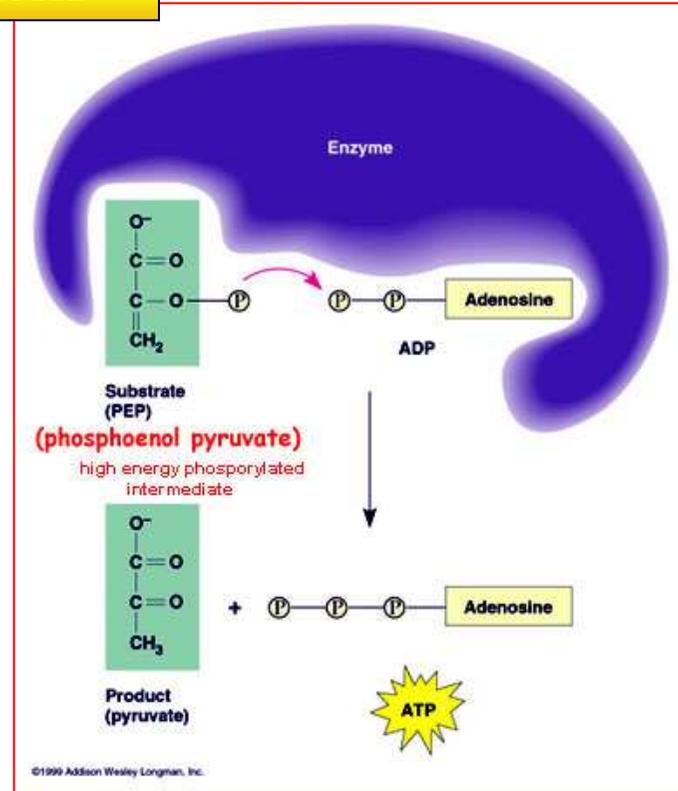
La formazione di ATP segue essenzialmente due processi:

- **Fosforilazione a livello di substrato** a partire da $ADP + P$
- **Sintesi chemiosmotica dell'ATP** dovuta alla presenza di una pompa protonica (canali trans-membrana)



La fosforilazione è un processo che richiede energia per cui per avvenire deve necessariamente essere associato ad un'altra reazione che libera una quantità di energia superiore a quella necessaria a legare un terzo gruppo fosforico (P) alla molecola di Adenosindifosfato (ADP).

La sintesi chemiosmotica di ATP avviene invece perché gli ioni idrogeno (H^+) possono avere una concentrazione differente ai due lati di una membrana. Quando questi ioni si muovono per diffusione da un lato all'altro della membrana passando attraverso speciali canali trans-membrana l'energia del loro passaggio determina la sintesi di ATP a partire da $ADP + P$.



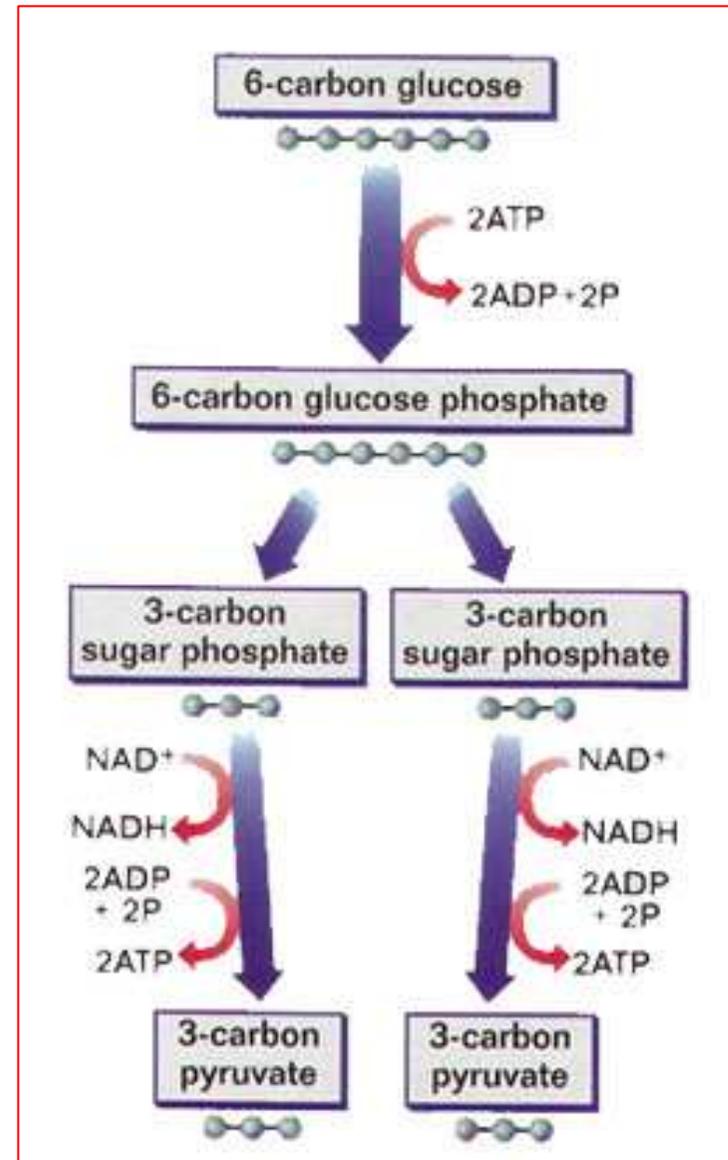
RESPIRAZIONE CELLULARE

GLICOLISI (via anaerobica)

La respirazione cellulare consta di due fasi: GLICOLISI e RESPIRAZIONE OSSIDATIVA.

La **Glicolisi** rappresenta la prima fase della respirazione cellulare ed è un processo che si **svolge nel citoplasma** di tutti gli organismi viventi ed è un **processo anaerobico** (che si svolge in assenza di ossigeno). Nella glicolisi una molecola di glucosio (6 atomi di carbonio) viene scissa in due molecole di piruvato (3 atomi di carbonio). Tale scissione richiede 2 molecole di ATP per rompere i legami preesistenti nella molecola di glucosio ma permette di ricavare 4 molecole di ATP grazie all'energia che si libera nel prosieguo della reazione (esoergonica) con un bilancio netto positivo di 2 ATP. Inoltre durante la reazione vengono formate due molecole di NADH_2 a partire da NAD in quanto due elettroni (e due protoni sotto forma di atomi di idrogeno) vengono trasferiti al NAD nella reazione che ossida l'aldeide fosfoglicerica (derivante dalla scissione in due parti della molecola di glucosio) a glicerato. Il glicerato seguendo un percorso fatto di varie reazioni chimiche si trasforma in Piruvato.

Riassumendo due molecole di ATP e due molecole di NADH_2 rappresentano il bilancio netto della Glicolisi, ossia della fase anaerobica della respirazione.



RESPIRAZIONE CELLULARE

RESPIRAZIONE OSSIDATIVA (via aerobica)

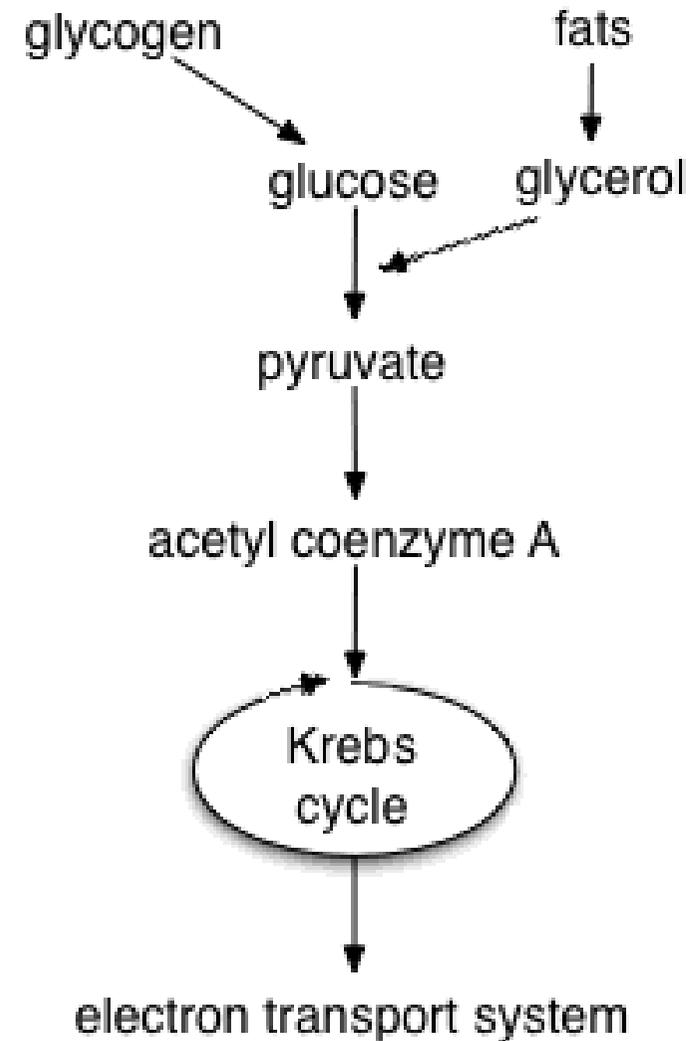
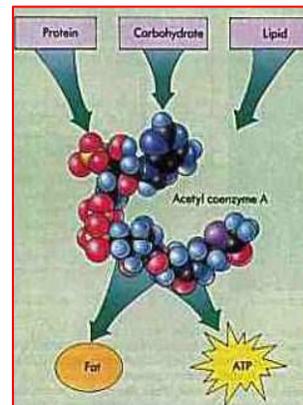
La **Respirazione ossidativa** rappresenta la seconda fase della respirazione cellulare ed è un processo che si **svolge nei mitocondri**.

La respirazione ossidativa consta a sua volta di tre fasi.
1a. fase: ossidazione del piruvato e formazione di un prodotto intermedio denominato “**Acetilcoenzima A**” (acetil-CoA).

2a. fase: Ciclo di Krebs, in cui vi è sia l'estrazione dell'energia sottoforma di elettroni che passano dal substrato a due diversi tipi di trasportatori di elettroni quali NAD^+ e FAD^+ , sia la formazione diretta di ATP.

3a fase: Catena di trasporto degli elettroni, dove gli elettroni legati al NADH e al FADH vengono ceduti all'ossigeno con liberazione di energia utilizzata per sintetizzare ATP.

Nella formazione di Acetil-CoA a partire dal Piruvato (che, tramite un processo molto complesso catalizzato da numerosi enzimi, viene sia decarbossilato che ossidato) si ha il passaggio di 2 elettroni dal NAD^+ al NADH_2 . L'Acetil-CoA così formato entra nel ciclo di Krebs.



RESPIRAZIONE CELLULARE

CICLO DI KREBS

Durante il Ciclo di Krebs, che si svolge nella matrice mitocondriale, l'Acetil-CoA si combina con un composto a 4 atomi di carbonio (l'Ossalacetato) per formare un composto a 6 atomi di carbonio (Citrato).

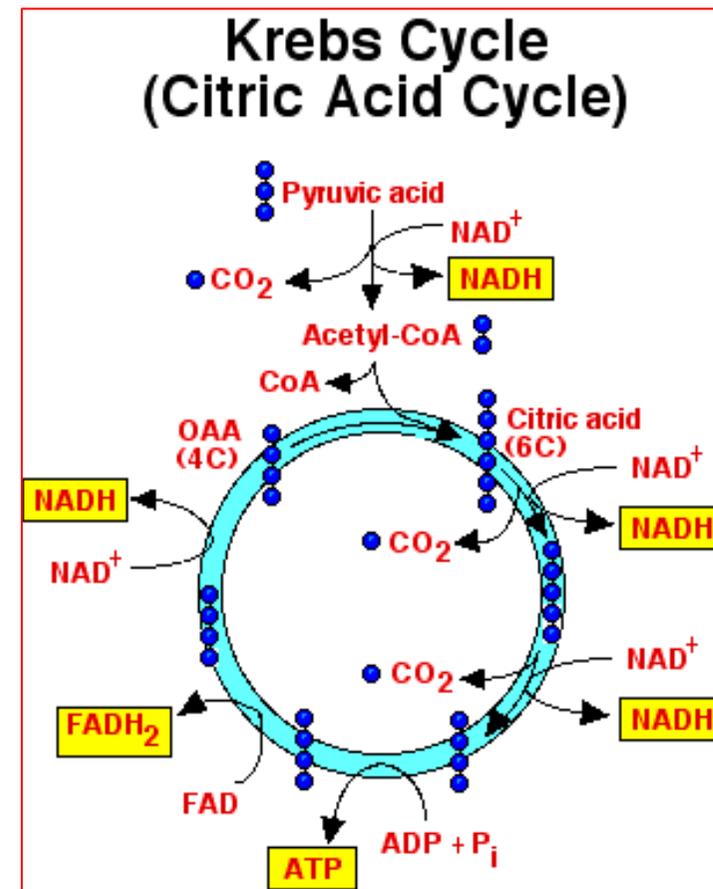
Il Citrato viene ossidato fino a riformare ossalacetato che rientrerà nel Ciclo di Krebs per ricombinarsi con l'Acetil-CoA. L'ossidazione del citrato darà luogo a diverse reazioni esoergoniche che permetteranno di formare 1 molecola di ATP a partire da ADP + P e di trasferire diverse coppie di elettroni a specifici trasportatori (3 molecole di NADH² e 1 molecola di FADH²).

Considerando che per ogni molecola di glucosio si formano 2 molecole di Piruvato e che un singolo Ciclo di Krebs riguarda una singola molecola di Piruvato, per conoscere il guadagno energetico netto del Ciclo di Krebs a partire da una singola molecola di glucosio bisogna moltiplicare i risultati del ciclo per due.

Piruvato/acetil-CoA = 2 NADH² (1 x 2)

Ciclo di Krebs = 6 NADH² (3 x 2)
2 FADH² (1 x 2)
2 ATP (1 x 2)

Riassumendo al termine del Ciclo di Krebs sono state guadagnate 2 molecole di ATP mentre la restante parte di energia è stata incamerata in 8 molecole di NADH² (6 + 2) e 2 molecole di FADH²



RESPIRAZIONE CELLULARE

CATENA DI TRASPORTO DEGLI ELETTRONI

Durante la catena di trasporto degli elettroni gli elettroni trasportati dal NADH e dal FADH vengono trasferiti all'ossigeno liberando per via chemiosmotica l'energia necessaria a creare molecole di ATP a partire da ADP + P

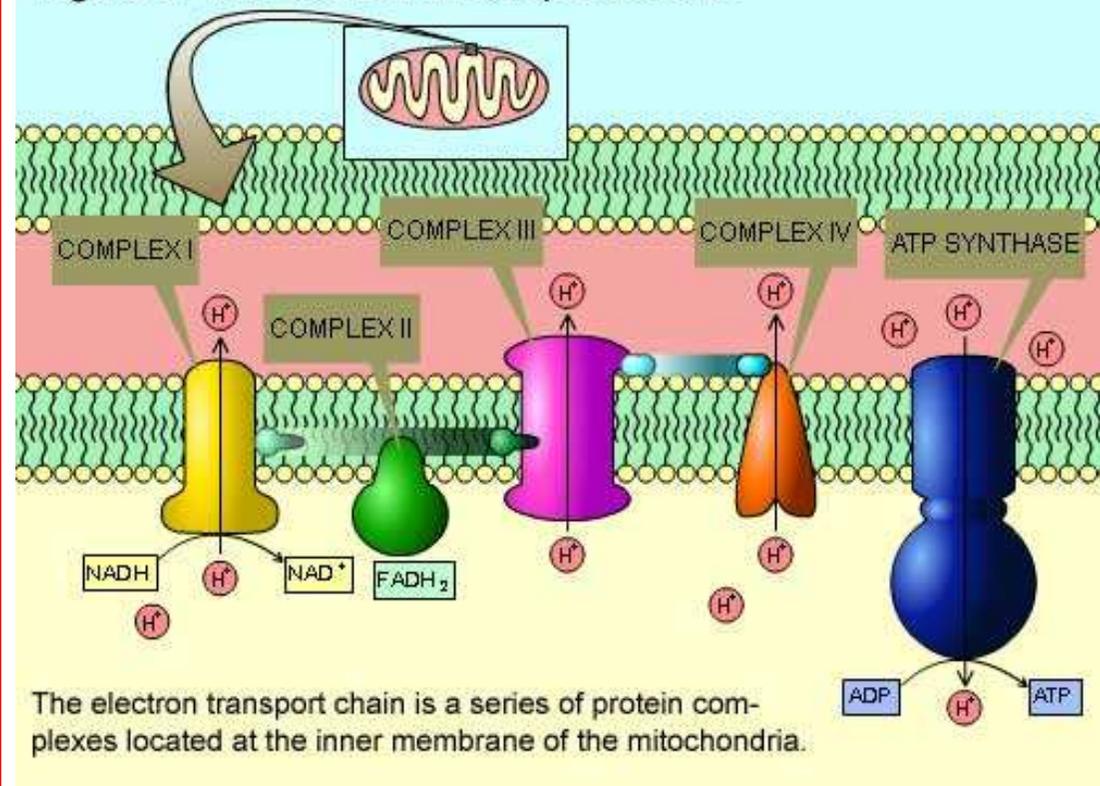
Durante la catena di trasporto degli elettroni gli elettroni contenuti nel NADH² e nel FADH² vengono trasferiti ad un sistema di ulteriori trasportatori di elettroni chiamati citocromi. Questa catena di citocromi riceve gli elettroni e pompa i protoni nel compartimento esterno. Alla fine l'ultimo citocromo trasferisce i suoi elettroni all'ossigeno che acquisendo anche protoni nella matrice forma H₂O (ossia uno dei prodotti finali della respirazione).

Il compartimento esterno, grazie all'alta concentrazione di protoni H⁺ ivi pompati dalla matrice mitocondriale si trova ad avere un gradiente protonico positivo nei confronti della matrice. Per tale motivo gli ioni H⁺ tenderanno a ridiffondersi spontaneamente verso la matrice.

Tale spostamento secondo gradiente libererà una certa quantità di energia che verrà utilizzata per creare ATP a partire da ADP + P.

Per ogni molecola di NADH² si avrà la formazione di 3 molecole di ATP mentre per ogni molecola di FADH² si avrà la formazione di 2 molecole di ATP.

Figure J-13: Electron Transport Chain



A questo punto si può fare un bilancio definitivo della Respirazione cellulare:

2 molecole di ATP (glicolisi) + 2 molecole di ATP (ciclo di Krebs) = **4 molecole di ATP**

10 molecole di NADH² (2 glicolisi + 2 Acetil-CoA + 6 Ciclo di Krebs) = **30 molecole di ATP**

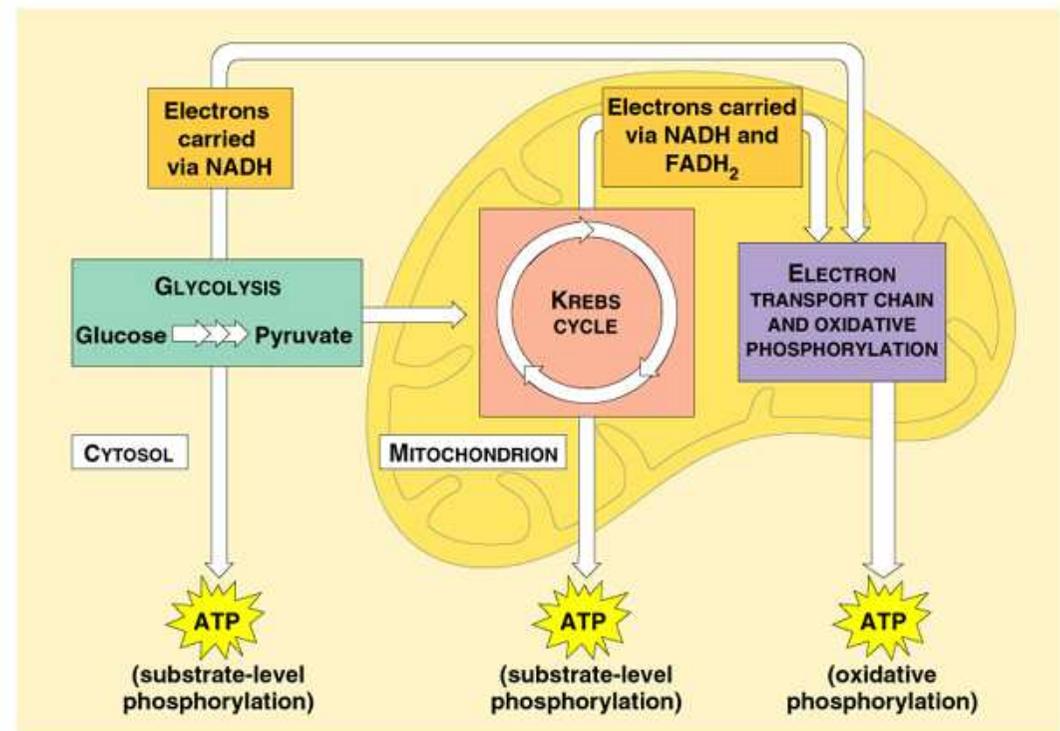
2 molecole di FADH² (Ciclo di Krebs) = **4 molecole di ATP**

TOTALE: 38 molecole di ATP

Una mole di glucosio possiede circa 686 kilocalorie. ogni ATP libera 7,3 kilocalorie per cui dal processo respiratorio si ottengono 277,4 kilocalorie con un'efficienza del 40%

Confrontando il risultato della Glicolisi (guadagno netto di 2 ATP con una resa energetica del 2%) con quello della respirazione ossidativa (36 ATP con resa del 36%) si capisce quanto la presenza dell'ossigeno abbia reso molto più efficiente il processo di degradazione dei carboidrati.

Per tale motivo la comparsa degli organismi fotosintetici, che liberano ossigeno nel processo di sintesi del glucosio si è rivelato un evento fondamentale nell'evoluzione delle cellule eucariotiche e di tutti gli esseri viventi più in generale



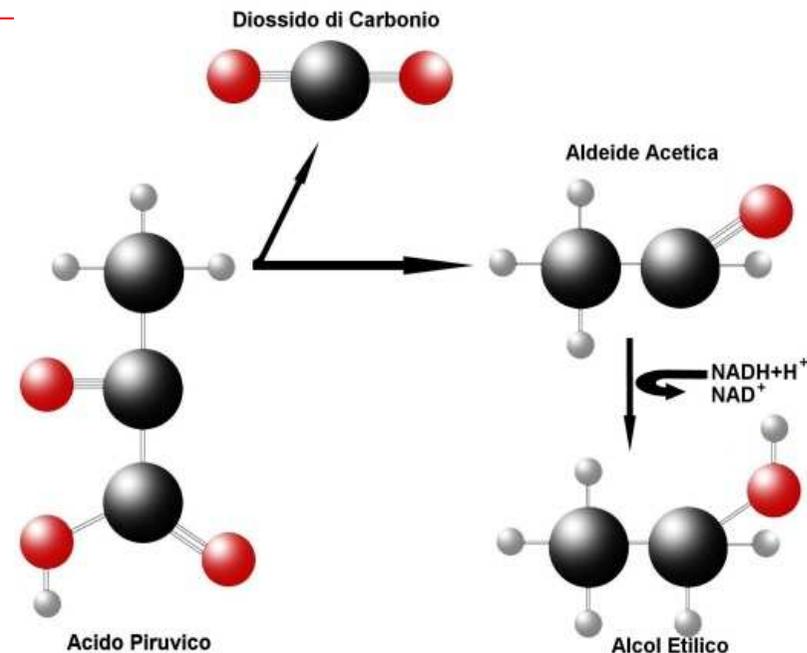
FERMENTAZIONE

Noi avevamo visto che durante la Glicolisi si formavano 2 molecole di Piruvato con sintesi netta di 2 ATP e di 2 NADH². Per far continuare la Respirazione tuttavia il NAD⁺ deve essere necessariamente riformato per essere utilizzato di nuovo quale accettore di elettroni e divenire NADH². Per far ciò la cellula può dar luogo a:

1. Respirazione ossidativa (in presenza di ossigeno)
2. **Fermentazione** (in assenza di ossigeno)

Nella fermentazione non è l'ossigeno ad accettare gli atomi di idrogeno ma un'altra molecola (organica). Nelle cellule vegetali e in alcuni lieviti il piruvato viene trasformato in etanolo ed anidride carbonica. Ossia il Piruvato viene prima decarbossilato (viene tolta una molecola di CO₂). Quello che rimane (acetaldeide) permette l'ossidazione del NADH² a NAD⁺ e la formazione di alcool etilico.

Fermentazione Lattica: Nelle cellule animali ha luogo la fermentazione lattica, ossia il piruvato non viene decarbossilato ma solo ridotto ad acido lattico. La rimozione dell'acido lattico dalle cellule muscolari avviene ad opera del sangue che lo porta al fegato dove viene nuovamente convertito in piruvato. Se l'acido lattico viene prodotto in una quantità superiore a quella con cui viene portato via dal sangue, si crea un suo accumulo nei muscoli da cui deriva l'incapacità di questi ultimi a lavorare in maniera efficiente. La concentrazione di acido lattico nei muscoli infatti determina un abbassamento del pH e una conseguente ridotta capacità di contrazione delle fibre muscolari da cui deriva la ben nota sensazione di stanchezza.



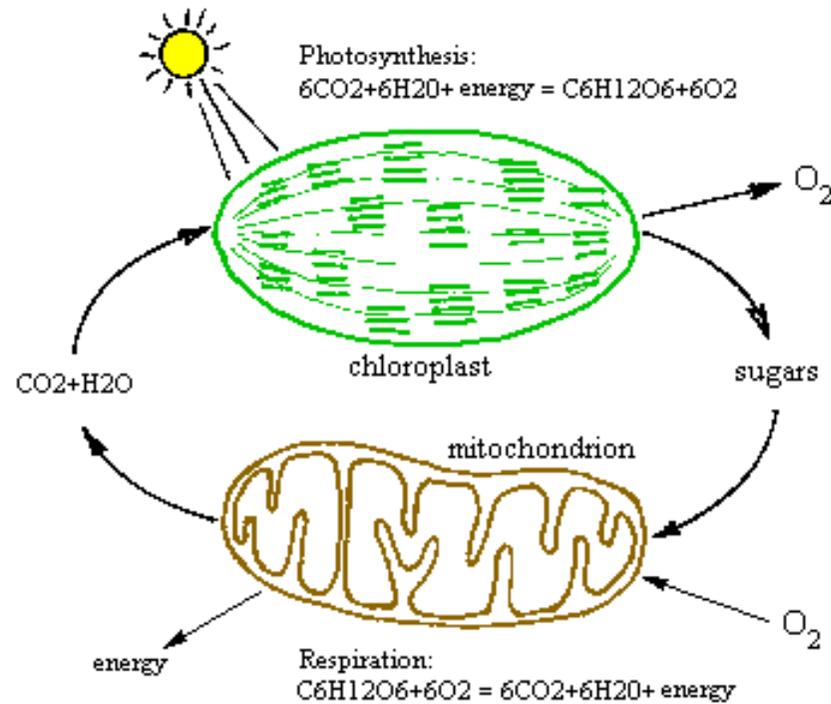
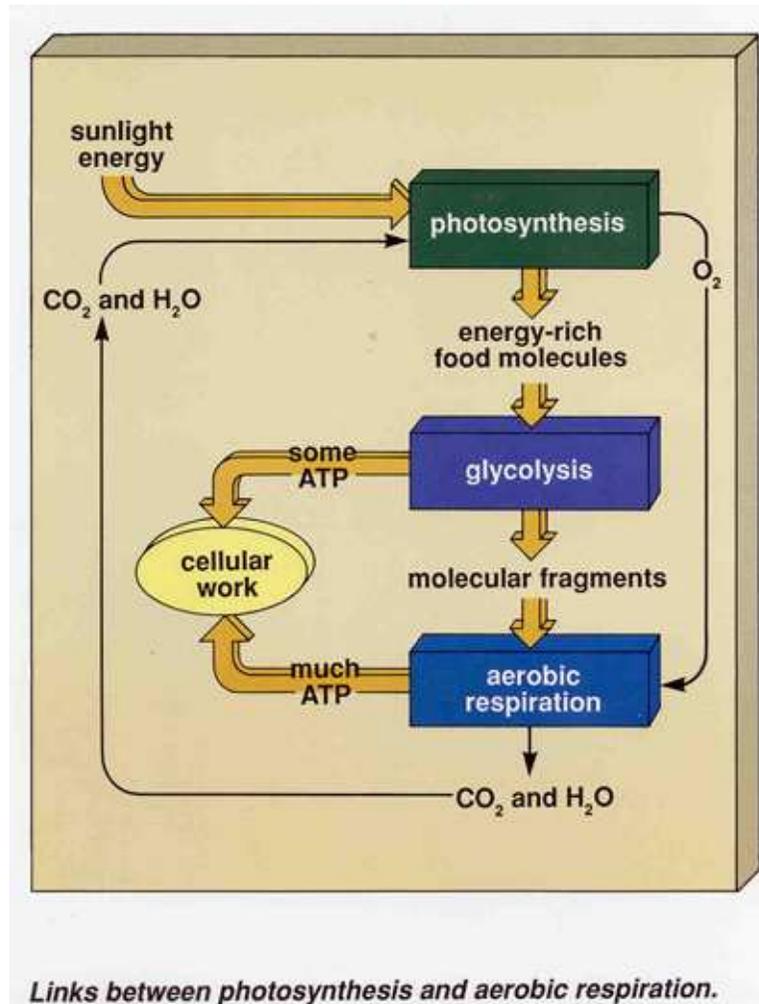


Figure 16 - With the photosynthesis, the solar energy is cumulated by the chloroplasts as sugar molecules. With the glycolysis and the respiration, made by mitochondria, the energy is liberated and supplied to the cell for its biochemical processes.

La respirazione cellulare e la fotosintesi clorofilliana sono due processi strettamente connessi in quanto i prodotti dell'una (CO_2 e H_2O) rappresentano i reagenti dell'altra e viceversa. La prima (RESPIRAZIONE) è una reazione **esoergonica e catabolica** che produce energia tramite la degradazione di molecole organiche complesse (glucosio) in molecole inorganiche semplici. La seconda (FOTOSINTESI) è una reazione **endoergonica e anabolica** che partendo da molecole inorganiche semplici produce molecole organiche complesse utilizzando l'energia fornita dal sole.