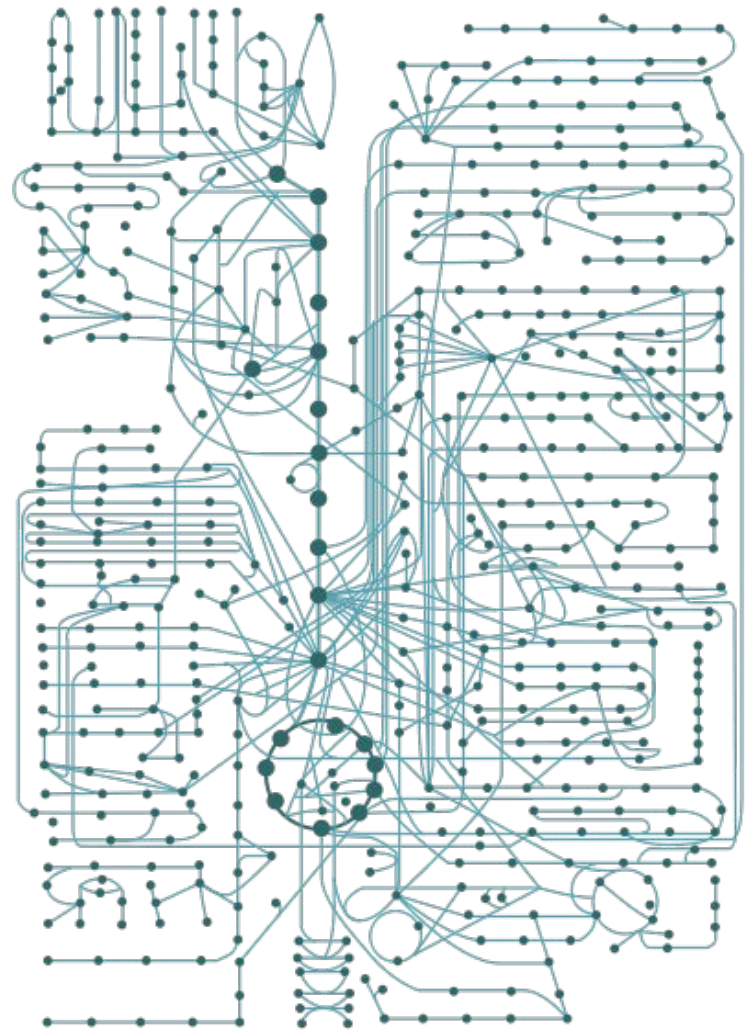


METABOLISMO CELLULARE

Cellula eucariote



INDICE

IN COPERTINA

Diagramma semplificato della rete metabolica eucariotica principale. I cerchi indicano metaboliti e le linee indicano conversioni da parte degli enzimi. La glicolisi e il ciclo dell'acido citrico sono evidenziati in grassetto.

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Metabolism_diagram.svg

Prima di cominciare ... alcuni concetti di base

La fotosintesi clorofilliana

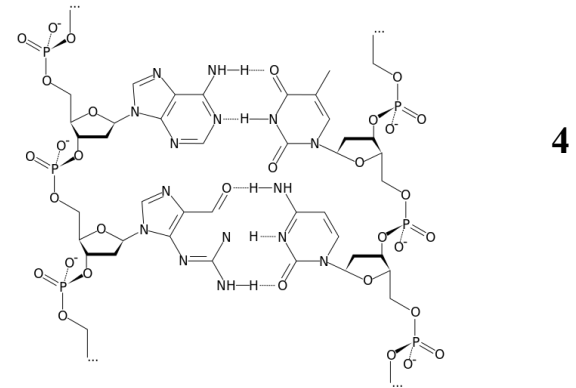
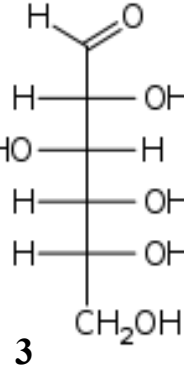
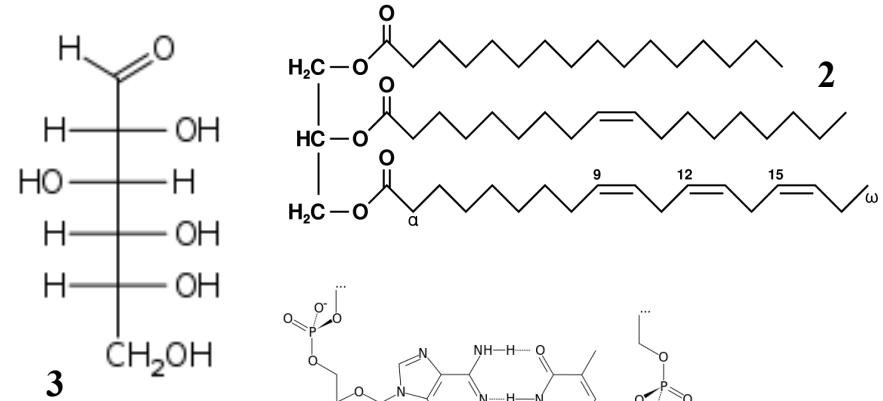
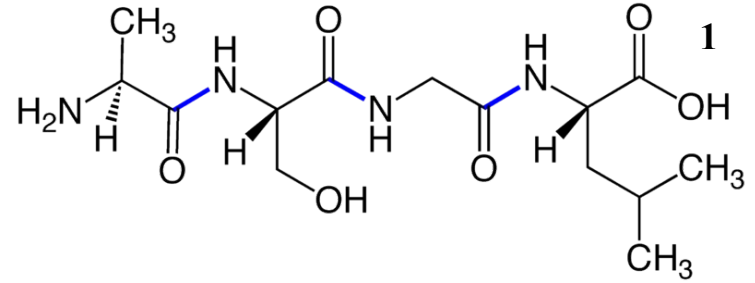
La respirazione cellulare

Author credits

**Prima di cominciare
... alcuni concetti di
base**

La chimica del carbonio

Il **carbonio** è l'elemento base della vita sulla Terra. Tutte le biomolecole sono composti organici in cui il carbonio è organizzato in catene più o meno lunghe. Queste catene sono lo scheletro a cui si legano altri elementi: H, O, N, S, P ...



La chimica del carbonio

Quindi la prima domanda che dobbiamo farci è:

qual è la fonte di carbonio per tutti gli esseri viventi?

Ogni cellula deve accrescersi quando viene originata da una divisione cellulare e poi deve rinnovarsi, occuparsi della sostituzione di strutture molecolari danneggiate, sintetizzare molecole indispensabili a tutte queste reazioni di sintesi e quindi ha necessità di avere sempre a disposizione la “materia prima”.

Autotrofi ed eterotrofi

Ma non basta chiedersi qual è la fonte di carbonio perché per avviare e portare a termine tutte queste reazioni è necessaria anche **energia**.

Esistono organismi che sono autonomi cioè non hanno bisogno di appoggiarsi a fonti esterne per materiali ed energia (**autotrofi**) e esseri viventi che invece devono assumere molecole complesse dall'esterno per ottenere sia la materia prima quanto l'energia necessaria per le loro reazioni (**eterotrofi**).

Autotrofi ed eterotrofi

Esempi di organismi **autotrofi**.

- Piante
- Alghe eucariote
- Cianobatteri ed altri batteri

Tutti questi esseri viventi sono **fotosintetici** cioè utilizzano la luce del sole come fonte di energia per trasformare semplici molecole inorganiche (H_2O e CO_2) in molecole organiche complesse (glucidi).

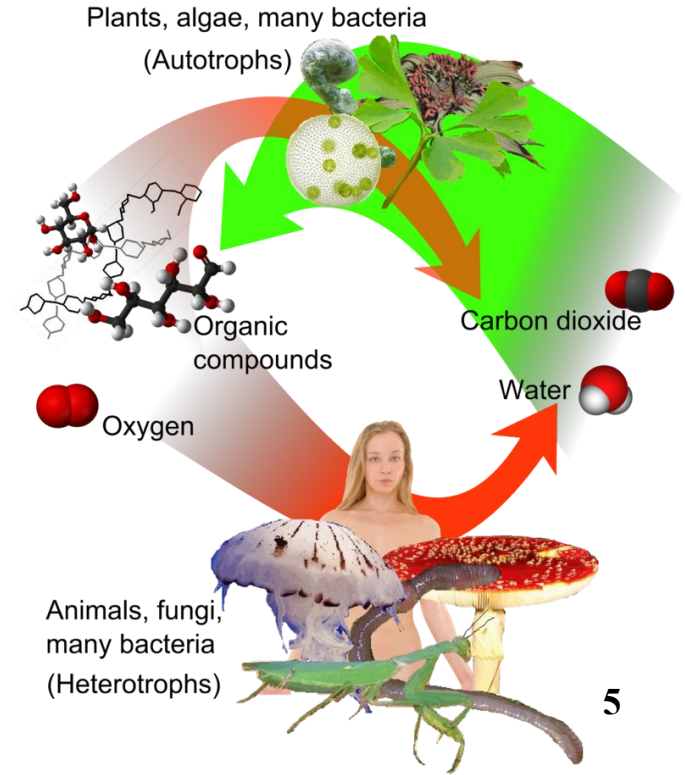
❑ Batteri chemiosintetici

Microrganismi in grado di catturare l'energia a loro necessaria da altre reazioni chimiche; non hanno quindi bisogno della luce.

Autotrofi ed eterotrofi

Esempi di organismi eterotrofi.

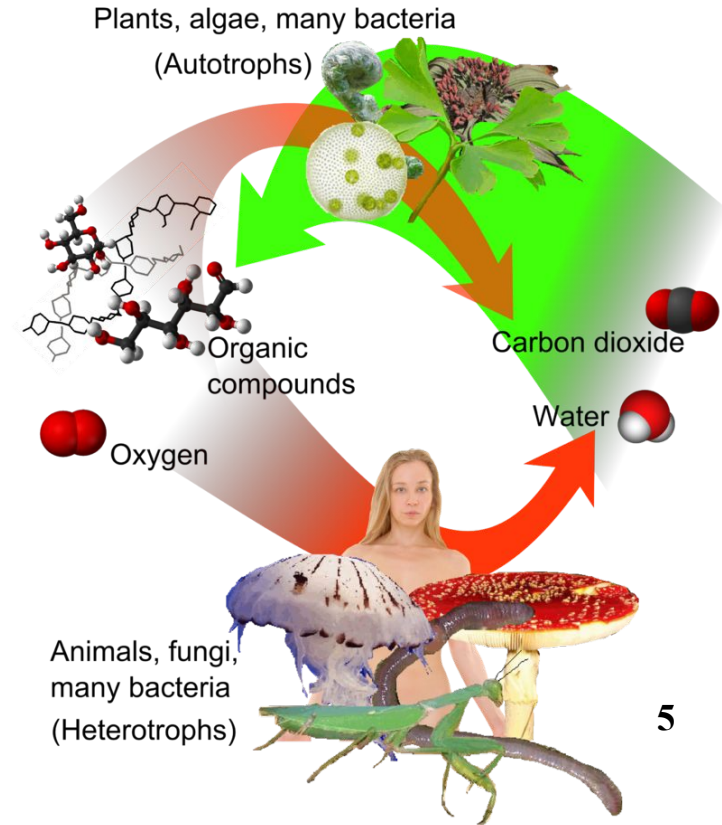
- Animali
- Funghi
- Molti batteri e protisti



Tra autotrofi ed eterotrofi quindi si instaura un ciclo.

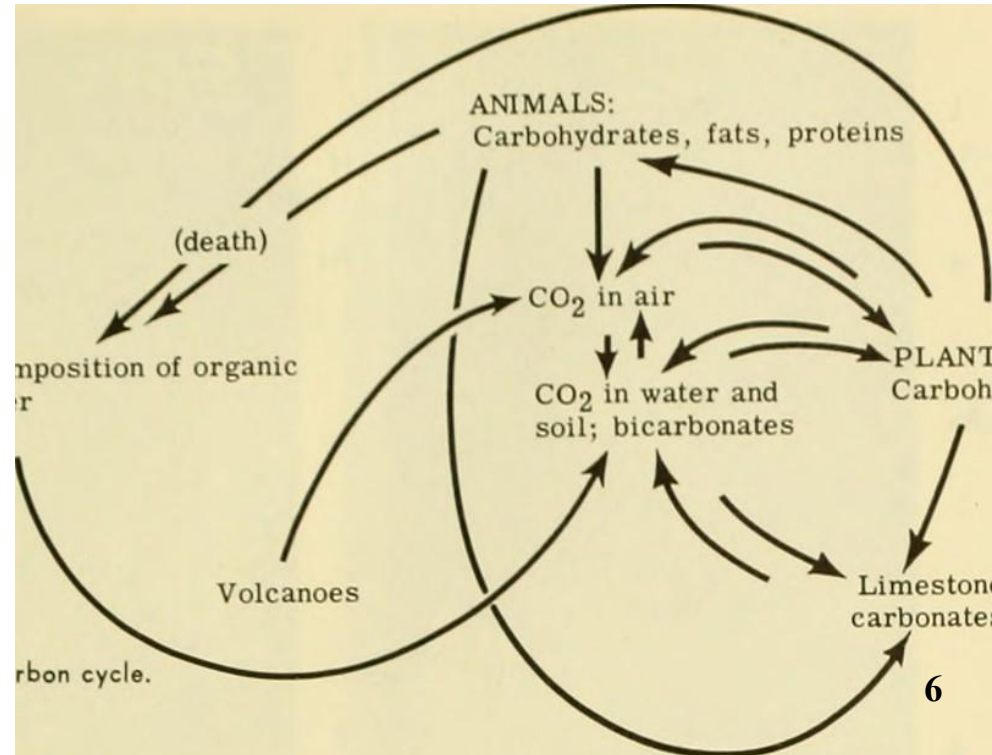
Autotrofi ed eterotrofi

Lo schema di lato è un ciclo solo se si considerano i rapporti tra autotrofi ed eterotrofi in relazione a CO_2 e H_2O . Se lo allarghiamo al complesso delle biomolecole che vengono sintetizzate da ambedue dobbiamo includere gli organismi decompositori che alla morte di un essere vivente, con i processi di degradazione, provvedono a rifornire l'ambiente di tutte le materie prime in forma inorganica.



Autotrofi ed eterotrofi

Di lato è rappresentato il ciclo completo del carbonio con la decomposizione delle molecole organiche. Da notare la presenza nel ciclo biogeochimico delle rocce carbonatiche dovute alla presenza di CO_2 in acqua.



Energia

Prima di passare ai dettagli dell'argomento sarà bene riflettere sul concetto di energia.

Il termine **energia** deriva dal latino *energia* che significa forza, potenza.

La **fisica classica** concepisce l'energia come la **capacità di un corpo o di un sistema di compiere un lavoro**. La sua unità di misura nel S.I. è il **joule (J)**, cioè è il lavoro svolto esercitando la forza di un newton per una distanza di un metro.

Energia

In altre parole

$$1\text{J} = 1\text{N} * 1\text{m} \text{ (newton metro)}$$

In termini pratici un joule è pari, all'incirca, al lavoro richiesto per sollevare una piccola mela (della massa di 102 g) per un metro, opponendosi alla forza di gravità terrestre. Oppure al calore richiesto per aumentare la temperatura di 1 g di acqua di 0,24° C. A proposito di calore

Energia

... in effetti in **termodinamica** energia è tutto ciò che può essere trasformato in calore. E allora l'unità di misura è la **caloria** o **piccola caloria (cal)**, cioè la quantità di calore necessaria per innalzare di un grado, da 14,5 a 15,5°C, 1 grammo di acqua distillata.

Fattore di conversione tra le due unità di misura

$$1 \text{ cal} = 4,19 \text{ J}$$

In pratica si usa molto più spesso la **grande caloria (Cal o kcal)**

$$1 \text{ Cal o kcal} = 1000 \text{ cal}$$

Principi della termodinamica

La **termodinamica** è la scienza che studia tutte le trasformazioni energetiche e ci interessa particolarmente per entrare nei dettagli del metabolismo cellulare perché la cellula da questo punto di vista è un **sistema aperto** che scambia materia ed energia con l'ambiente esterno. Diversa quindi da un sistema chiuso che scambia solo energia e da un sistema isolato (Universo) che non ha alcuno scambio. È necessario, a questo punto, ripassare i due principi della termodinamica.

Principi della termodinamica

Primo principio della termodinamica. L'energia non si crea e non si distrugge. Può essere solo trasformata. È quello che abbiamo appena esaminato con il concetto generale di fotosintesi. La luce del sole viene utilizzata dagli organismi fotosintetici come fonte di energia per trasformare semplici molecole inorganiche (H_2O e CO_2) in molecole organiche complesse (glucidi). L'energia luminosa viene trasformata in energia chimica di legame.

Principi della termodinamica

Ma quante forme di energia ci sono in relazione alla cellula?

Meccanica: somma di energia potenziale e cinetica

Chimica: associata ai legami chimici

Biologica: alla base della vita della cellula

Elettrica: il classico flusso di elettroni

Luminosa: parte dello spettro elettromagnetico

Termica: associata al calore

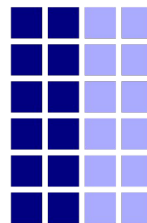
Principi della termodinamica

Secondo principio della termodinamica o della trasformazione.

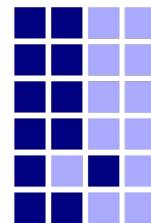
Ogni volta che avviene la trasformazione da una forma di energia ad un'altra, una parte più o meno consistente si trasforma in energia termica. Si produce calore, che viene disperso. Quindi questa parte di energia trasformata in calore non può più essere utilizzata per compiere lavoro. Viceversa la quantità di energia utilizzabile (libera) sarà inferiore rispetto all'energia iniziale. In altre parole l'efficienza di un sistema chimico o fisico non potrà mai essere del 100% (quindi anche cellule e macchina uomo).

Principi della termodinamica

Ricapitoliamo. Semplificando, in un sistema abbiamo l'**energia totale (entalpia)** che comprende l'energia utilizzabile per il lavoro (libera) e quella inutilizzabile che rappresenta il grado di disordine del sistema. Lo stato di disordine viene definito **entropia**.



(a)



(b)



(c)

7

Rappresentazione del grado di disordine di un sistema (entropia): sistema ordinato (a), con basso grado di disordine (b) e disordinato (c).

Energia libera di Gibbs

Torniamo alle nostre cellule e in particolare alle loro reazioni chimiche. In questo tipo di sistema aperto l'energia libera, cioè quella utilizzabile e quindi trasformabile, è definita come

energia libera di Gibbs (G)

In una reazione chimica l'energia libera dei prodotti può essere inferiore o superiore ai reagenti; il che comporta una variazione che viene rappresentata come ΔG

Energia libera di Gibbs

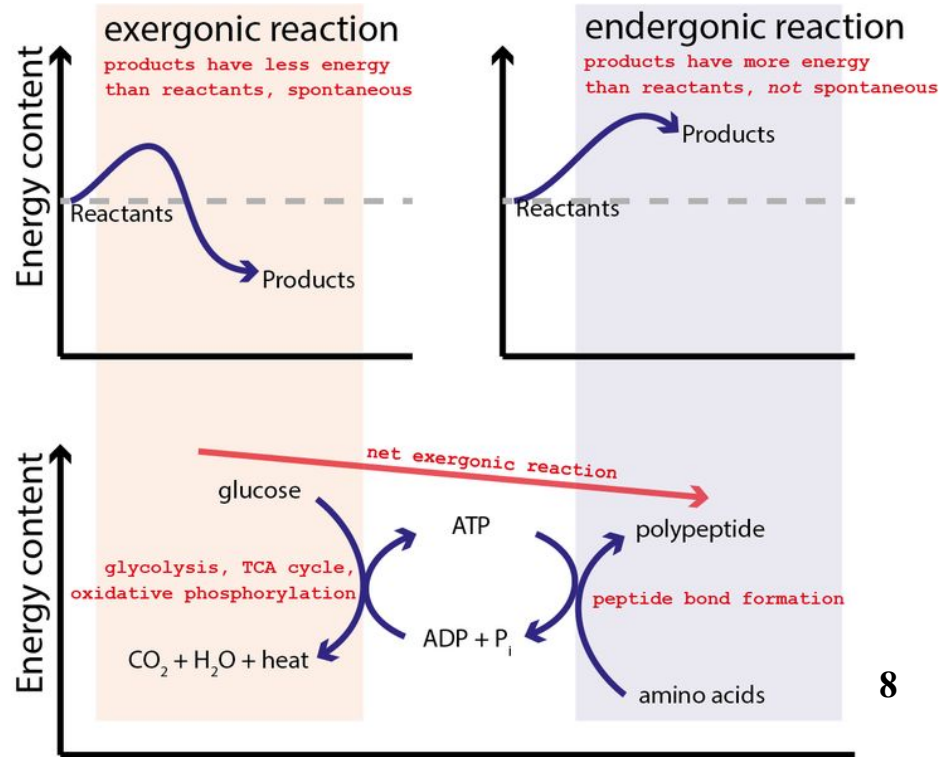
$$\Delta G_{\text{reazione}} = G_{\text{prodotti}} - G_{\text{reagenti}}$$

Quando il ΔG è negativo si può dire che la reazione è spontanea perché l'energia libera dei prodotti è inferiore a quella dei reagenti. In altre parole la reazione libera energia (**reazione esoergonica**).

In caso contrario, quando il ΔG è positivo si può affermare che la reazione richiede energia (**reazione endoergonica**).

Energia libera di Gibbs

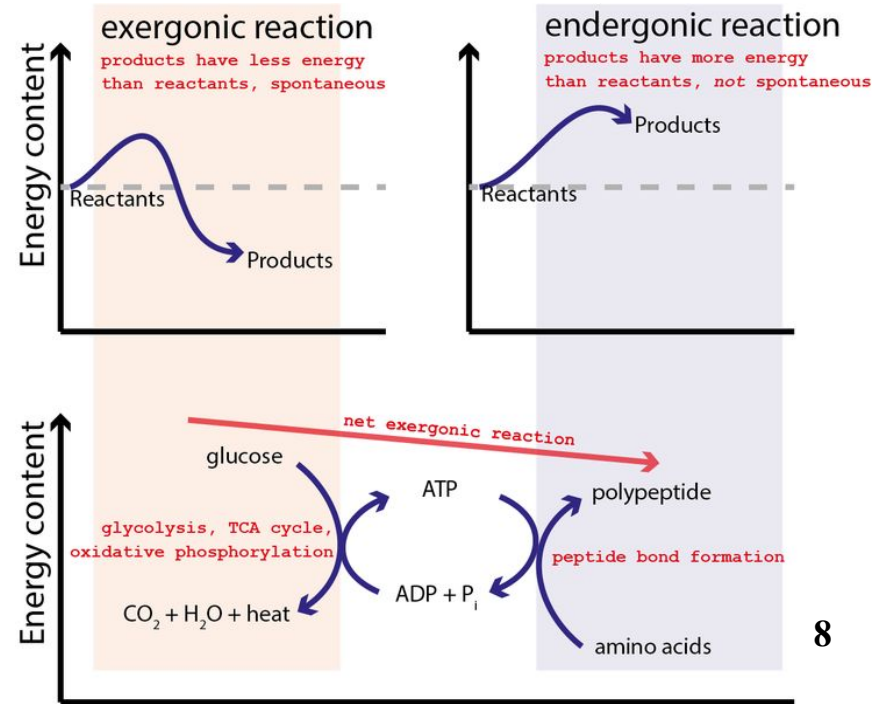
L'immagine di lato evidenzia una reazione esoergonica ed una endoergonica. La prima è spontanea e può essere ad esempio la degradazione del glucosio che nelle cellule avverrà sempre. Se mettiamo il glucosio in una provetta in presenza di ossigeno si trasformerà sicuramente in CO_2 e H_2O , anche se in tempi lunghissimi.



Energia libera di Gibbs

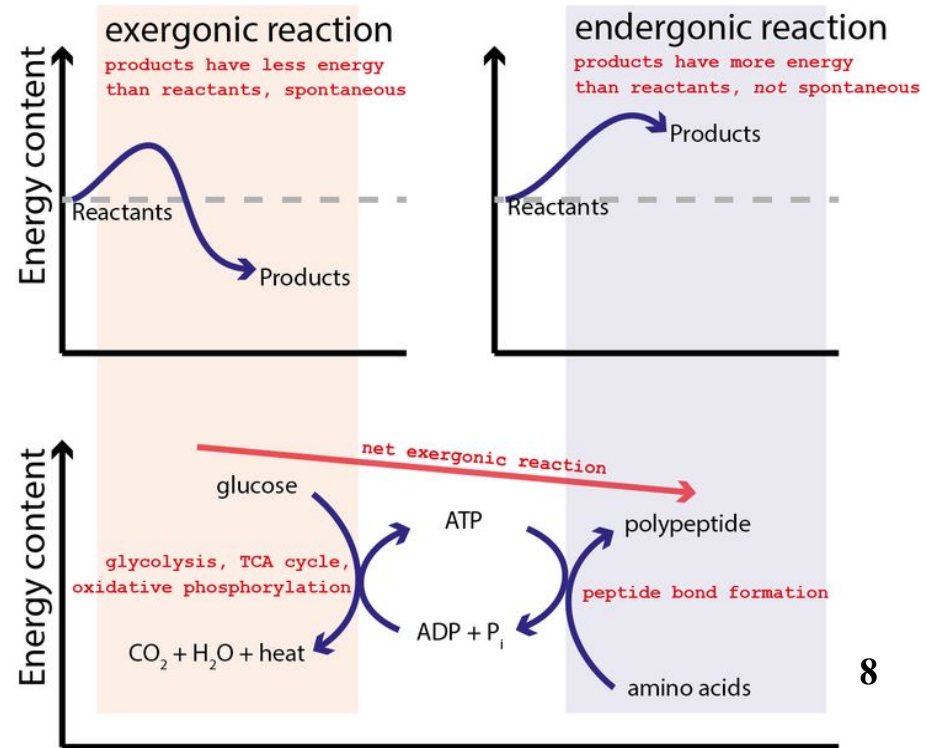
Nella cellula invece esistono delle molecole particolari, gli **enzimi**, che sono dei catalizzatori. Grazie a loro la velocità di ogni reazione viene controllata in maniera che non sia mai né troppo rapida né troppo lenta.

Torniamo alla demolizione del glucosio, reazione esoergonica che libera energia; questa energia viene immagazzinata in una molecola (**ATP**) che verrà poi sfruttata ad esempio nella sintesi proteica.



Energia libera di Gibbs

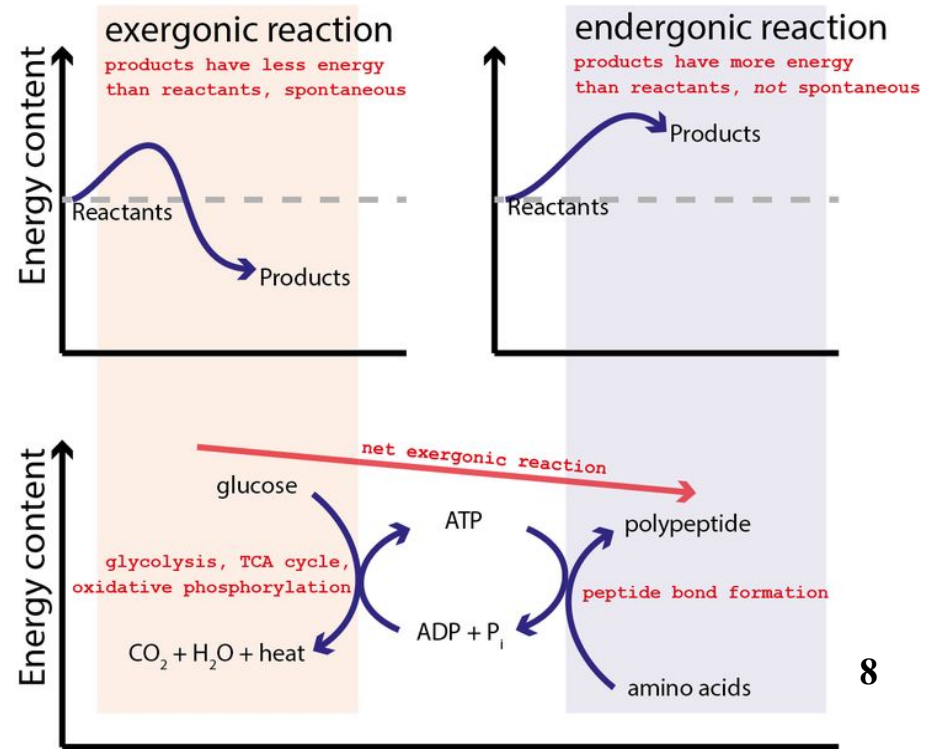
La reazione di sintesi proteica è una reazione endoergonica perchè il prodotto finale è una struttura più ordinata rispetto ai singoli aminoacidi e quindi l'energia libera dei prodotti è maggiore di quella dei reagenti.



Catabolismo

La prima reazione, di demolizione, è un esempio di quella parte di metabolismo chiamato **catabolismo**.

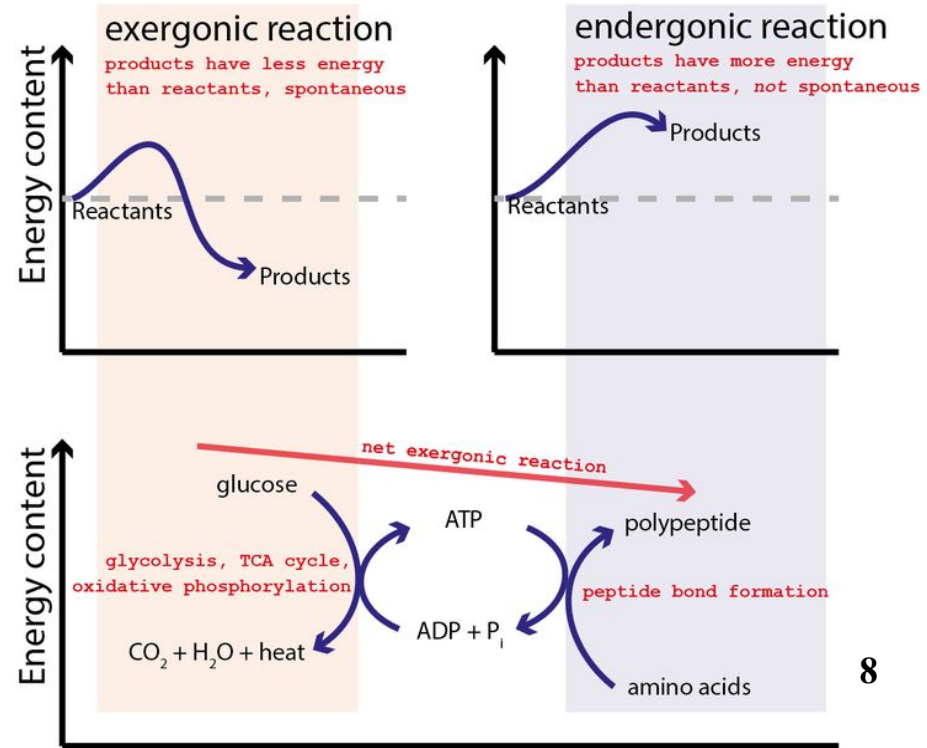
La demolizione può riguardare sia molecole provenienti dall'esterno che molecole interne.



Anabolismo

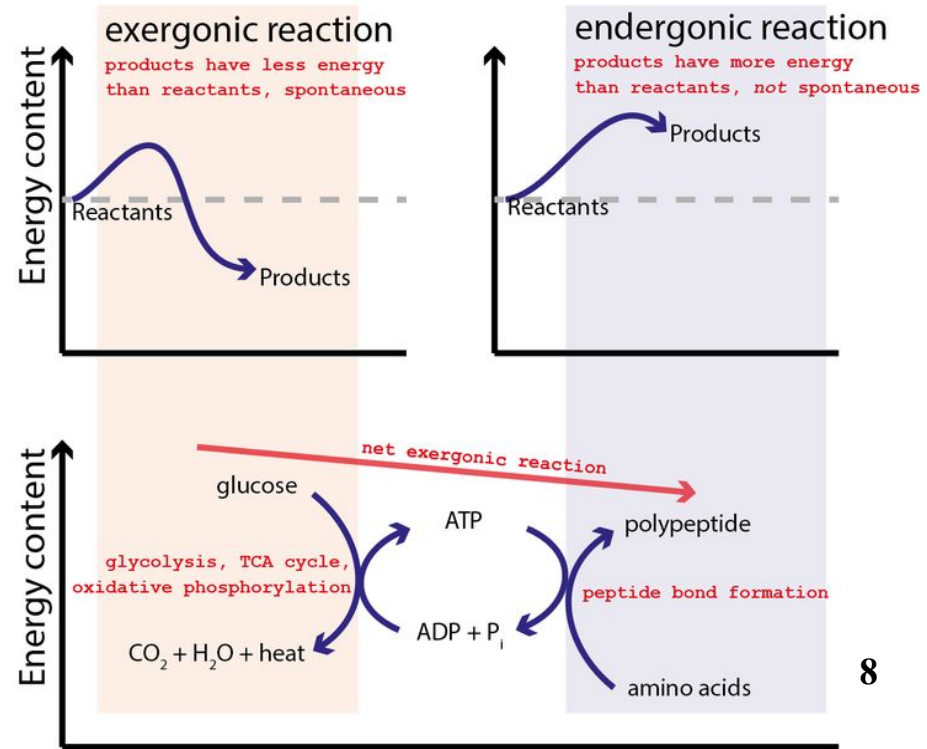
La seconda reazione, di sintesi, è un esempio della parte di metabolismo che viene detto **anabolismo**.

Il punto di partenza è spesso, ma non sempre, la sintesi dei monomeri. Monomeri dalla cui polimerizzazione derivano le biomolecole.



Metabolismo

Lo schema che ci sta accompagnando in questa parte di spiegazione ci deve far riflettere però sull'artificialità di una tale distinzione. In effetti anabolismo e catabolismo che nel loro insieme costituiscono il **metabolismo** non sono spesso separabili nella cellula.



Metabolismo

Altro elemento da tenere in considerazione è che tutte le reazioni che abbiamo citato fino ad ora e, in genere, tutte quelle che si verificano nella cellula, non avvengono in un unico passaggio ma in più tappe.

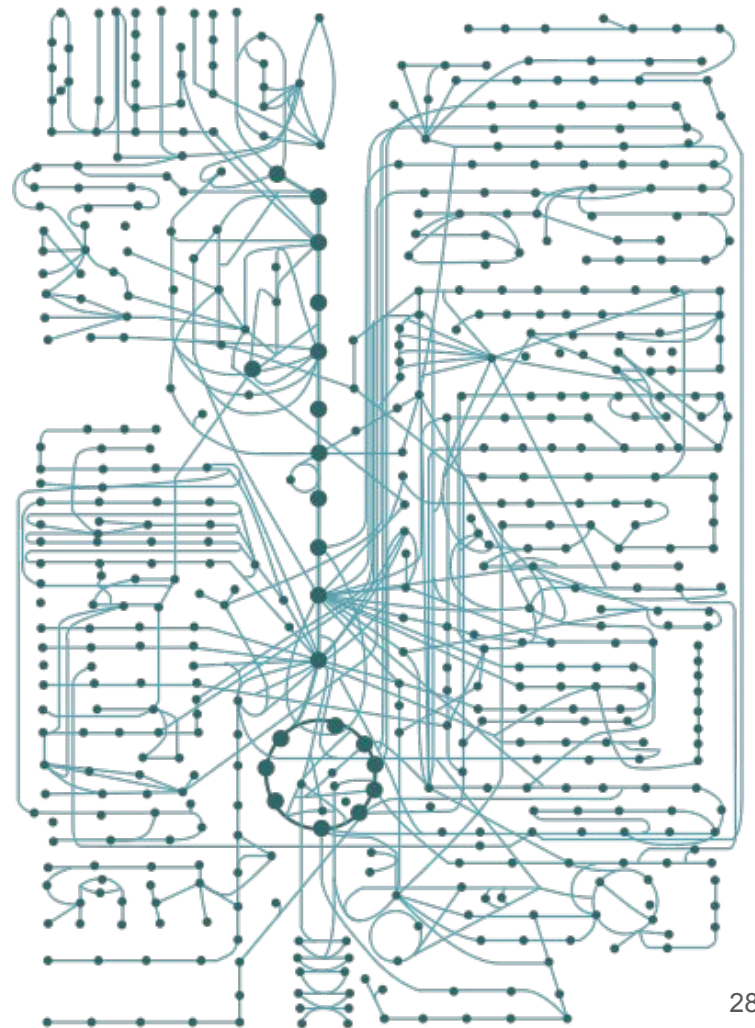
Il prodotto di una reazione diventa il substrato per la successiva. Ciò significa che se scriviamo



la reazione è la somma di decine e decine di altri passaggi.

Metabolismo

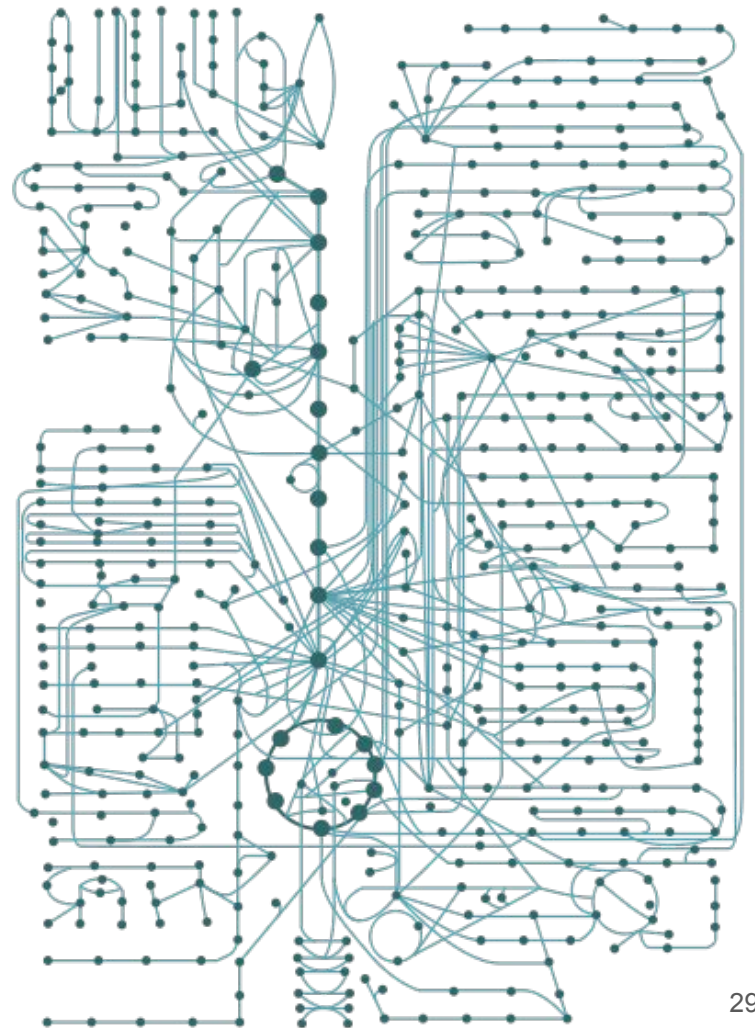
Le cellule in questo modo possono sfruttare al meglio le vie metaboliche regolando velocità e formazione di composti intermedi che prendono il nome di **metaboliti**.
Ne risulta una vera e propria mappa come il diagramma semplificato della rete metabolica di una cellula eucariote raffigurato di lato.



Metabolismo

I cerchi indicano metaboliti e le linee indicano conversioni da parte degli enzimi.

La glicolisi e il ciclo dell'acido citrico, essenziali per la produzione di energia, sono evidenziati in grassetto.



Enzimi

Nelle slide precedenti sono stati citati gli enzimi. Vediamo le caratteristiche più importanti per apprezzarne meglio il ruolo nel metabolismo cellulare.

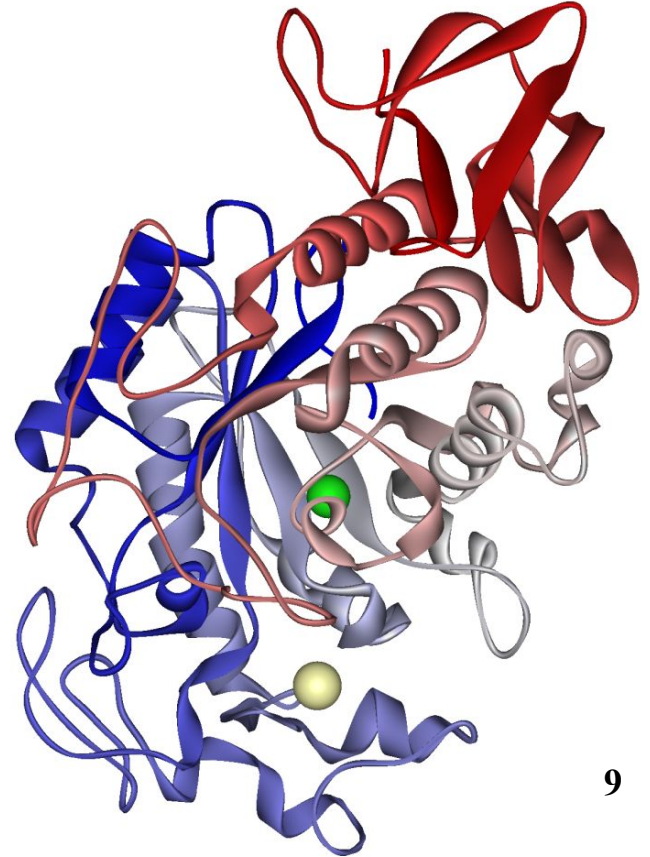
Un enzima è un catalizzatore biologico (**biocatalizzatore**).

Un catalizzatore partecipa ad una reazione chimica, accelerandola, ma senza essere consumato. In altre parole a fine reazione non fa parte dei prodotti e viene allontanato, pronto per essere ancora utilizzato. Lo stesso ruolo lo svolge il biocatalizzatore all'interno di una cellula.

Enzimi

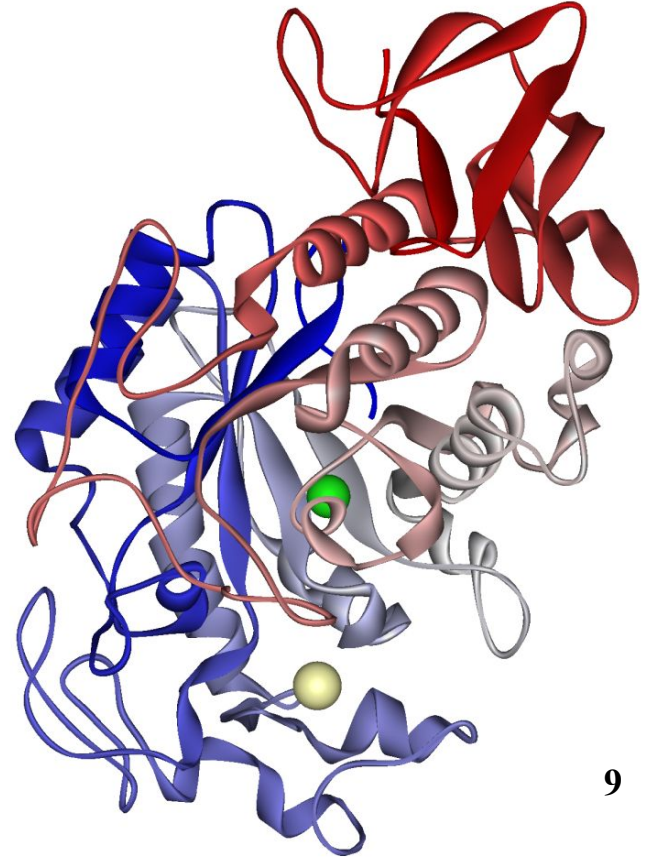
Gli enzimi sono prevalentemente proteine. **Proteine globulari** formate da una o più unità.

Di lato è rappresentata l' α -amilasi, un enzima presente nella saliva, in cui sono evidenziati in verde lo ione cloro e in chiaro lo ione calcio. Vedremo più avanti l'importanza della presenza di ioni nella struttura molecolare.



Enzimi

L' α -amilasi idrolizza l'amido in tri- e disaccaridi che a loro volta verranno trasformati in molecole di glucosio grazie all'intervento di altri enzimi. L' α -amilasi nell'uomo è prodotta dal pancreas e dalle ghiandole salivari ed è molto importante nel processo digestivo.

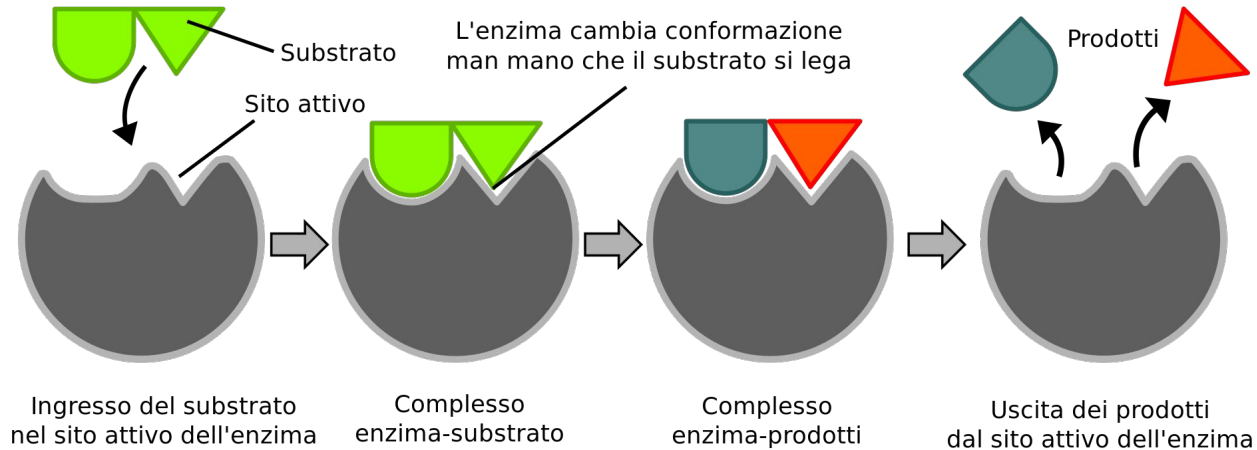


Enzimi

L'attività delle proteine è legata alla **struttura terziaria**. Queste molecole agiscono su un substrato verso cui presentano una **elevata specificità** (per esempio la β -galattosidasi agisce sul lattosio). E la specificità si estende anche al tipo di reazione catalizzata (sempre la β -galattosidasi agisce sul suo substrato scindendo il legame tra glucosio e galattosio). In genere gli enzimi hanno un volume molto maggiore del loro substrato ma la zona deputata all'interazione vera e propria (**sito attivo**) è molto limitata. A volte solo 3 o 4 aminoacidi.

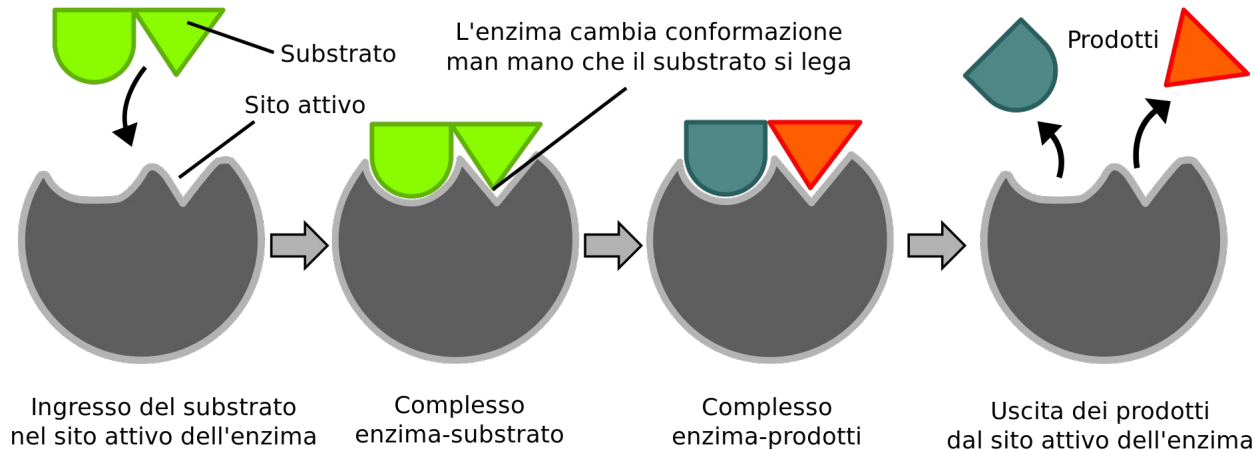
Enzimi

L'immagine ci mostra in modo chiaro il funzionamento degli enzimi. Una volta si pensava che il riconoscimento avvenisse per un **meccanismo chiave-serratura**.



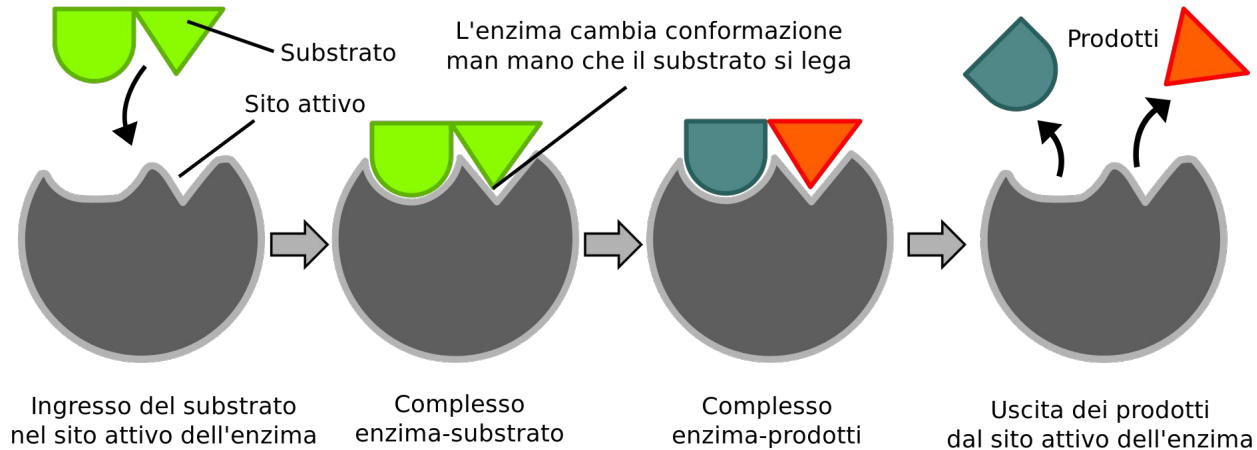
Enzimi

Il modello proposto si basava sul fatto che il sito attivo dell'enzima ed il substrato fossero complementari. Studi recenti hanno dimostrato che il sito attivo è modellabile.



Enzimi

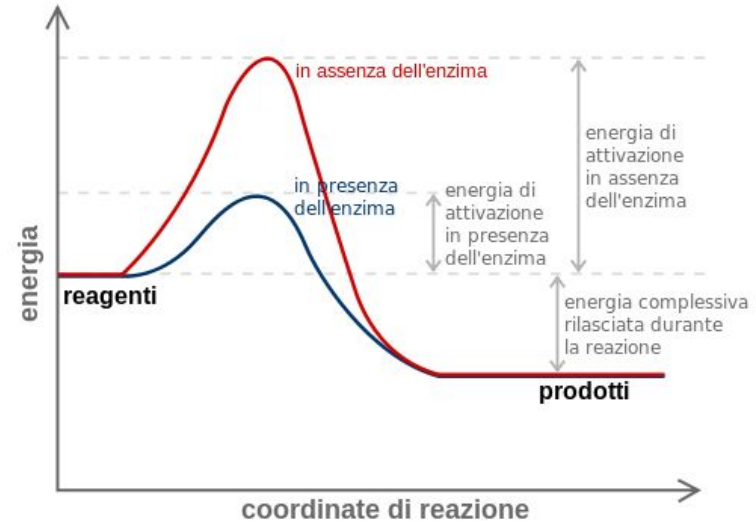
L'immagine evidenzia questa capacità di adattamento. Questa è l'ipotesi dell'adattamento indotto.



10

Enzimi

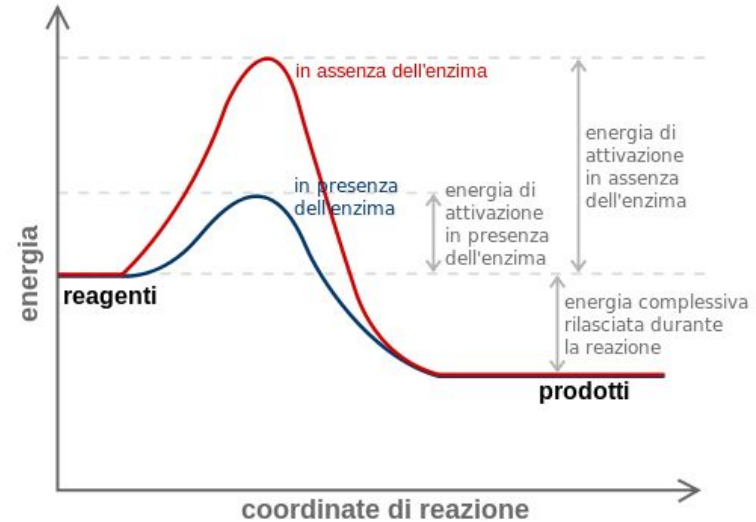
L'altro elemento su cui riflettere è il ruolo svolto dall'enzima nella reazione chimica in cui interviene. Innanzi tutto **non modifica l'equilibrio della reazione**. La reazione si svolge nello stesso senso in cui avverrebbe anche in assenza dell'enzima stesso. **La differenza è la velocità.**



Enzimi

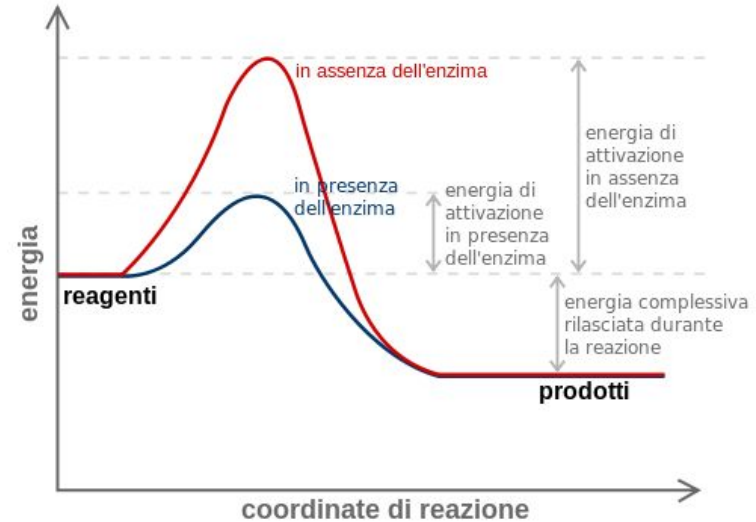
Il grafico evidenzia bene ciò che succede.

Sull'asse delle x è riportato il tempo. L'andamento della funzione mostra l'energia richiesta nei vari stadi. A confronto sono l'energia richiesta (energia di attivazione) per attivare il processo senza e con l'enzima.



Enzimi

L'enzima crea un microambiente nel quale i substrati possono raggiungere lo stato di transizione (picco blu) più facilmente, riducendo così la quantità di energia richiesta. Con uno stato energetico minore **la reazione può avvenire più frequentemente e più velocemente.**



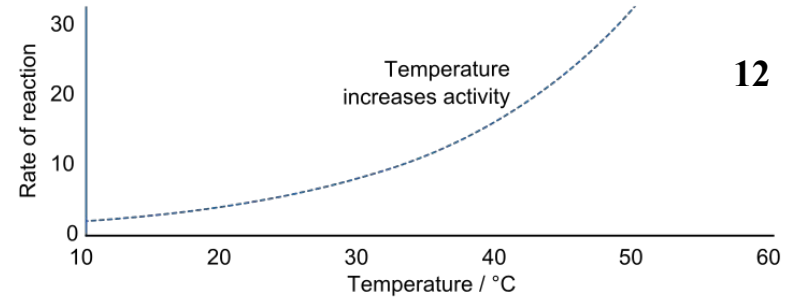
Enzimi

Basta fare un esempio concreto per capire cosa vuol dire questo fatto.

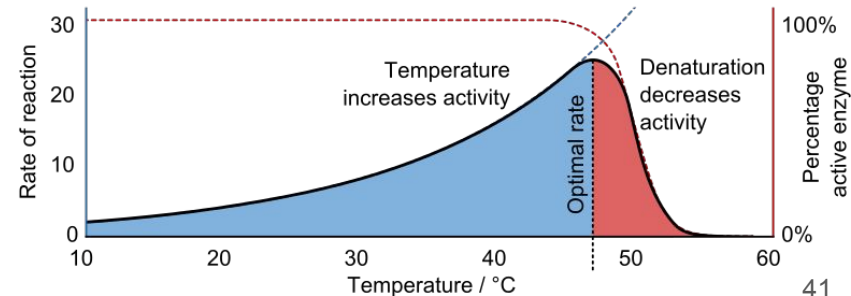
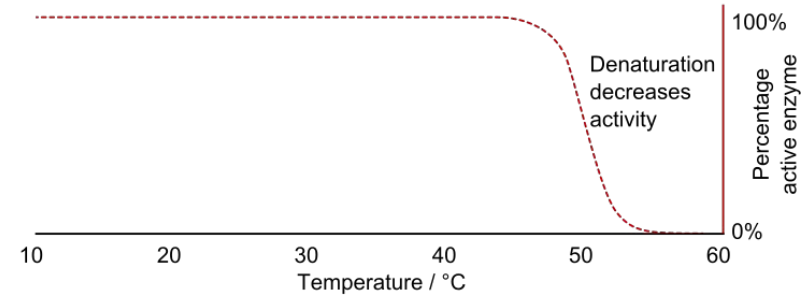
Gli enzimi sono in grado di catalizzare alcuni milioni di reazioni al secondo. Per esempio, la reazione catalizzata dalla orotidina-5-fosfato decarbossilasi (classe liasi, sintesi delle pirimidine) impiega circa **25 millisecondi** per processare la stessa quantità di substrato che, in assenza dell'enzima, verrebbe convertita in **78 milioni di anni!!!!**

Enzimi

La velocità della reazione dipende dalle condizioni della soluzione, dalla concentrazione del substrato ... e poi non dobbiamo dimenticarci che stiamo parlando di proteine. Le alte temperature, pH lontani dalla neutralità e alte concentrazioni saline provocano denaturazione con ovvie conseguenze.



12

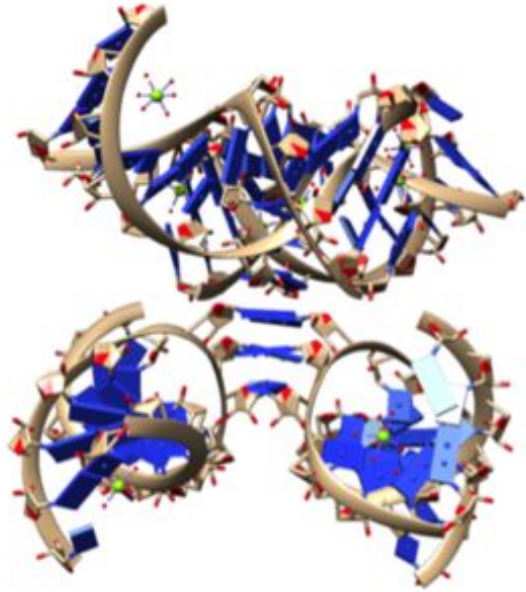


41

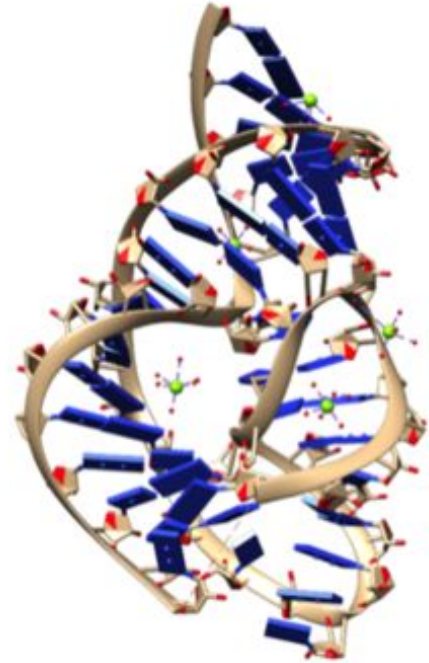
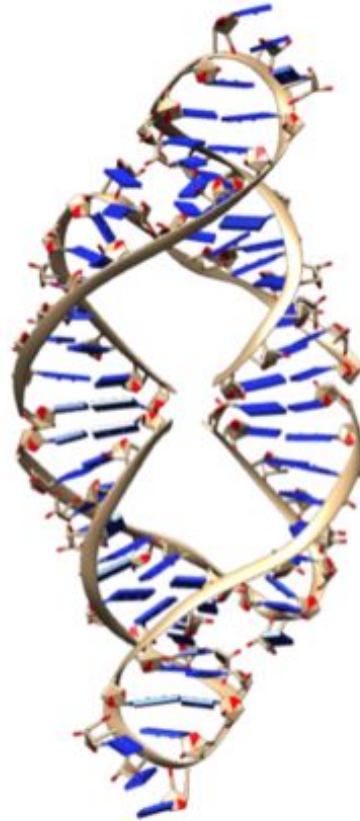
Enzimi

Recentemente è stato scoperto che anche l'RNA svolge una qualche attività catalitica. A questa categoria di enzimi è stato dato il nome di **ribozimi** (acido ribonucleico + enzima). Il ribozima farebbe parte dell'unità maggiore dei ribosomi e catalizzerebbe il legame tra aminoacidi. Ma parteciperebbe anche ad altre attività catalitiche in cui è coinvolto l'RNA come la replicazione virale e lo splicing. Nella slide successiva alcune immagini di ribozimi.

Enzimi



Ribozimi



13

Enzimi

Per concludere questa brevissima carrellata su struttura e ruolo degli enzimi vale la pena ricordare che spesso queste molecole hanno bisogno dell'intervento di altre molecole non proteiche per portare a compimento la loro attività. Sono i **cofattori** che si dividono in:

- attivatori (ioni che abbiamo visto nell' α -amilasi)
- coenzimi (composti organici che funzionano da trasportatori di elettroni e che troveremo spesso nelle slide successive)

ATP

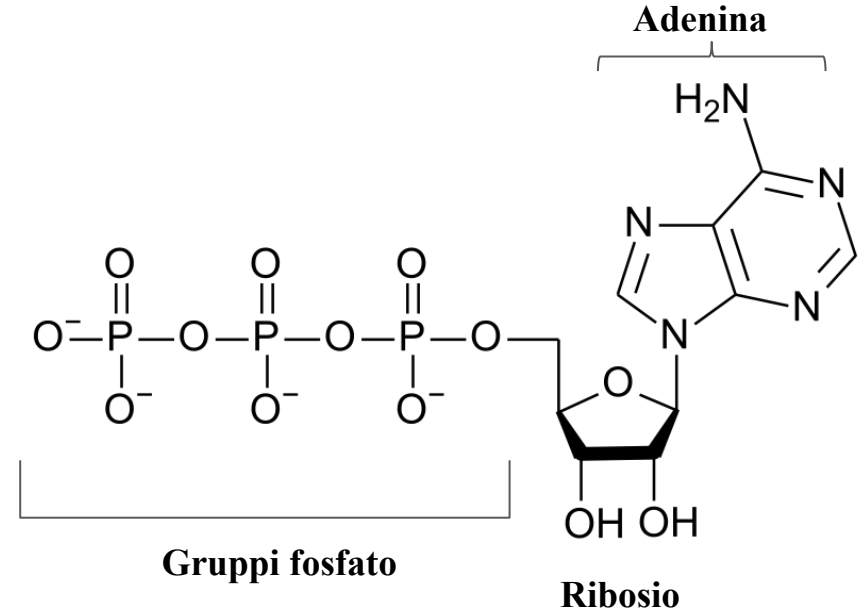
Nelle slide dedicate all'energia libera di Gibbs è stato evidenziato come spesso nelle cellule la strategia energetica sia quella di accoppiare una reazione esoergonica che libera energia ad una endoergonica che, invece, richiede energia.

Questa strategia è fattibile perché l'energia liberata dalla prima reazione viene convogliata in **molecole ad alto contenuto energetico** che fanno da carrier cioè trasportano l'energia prelevata dall'ambiente verso tutte le attività che ne hanno bisogno.

ATP

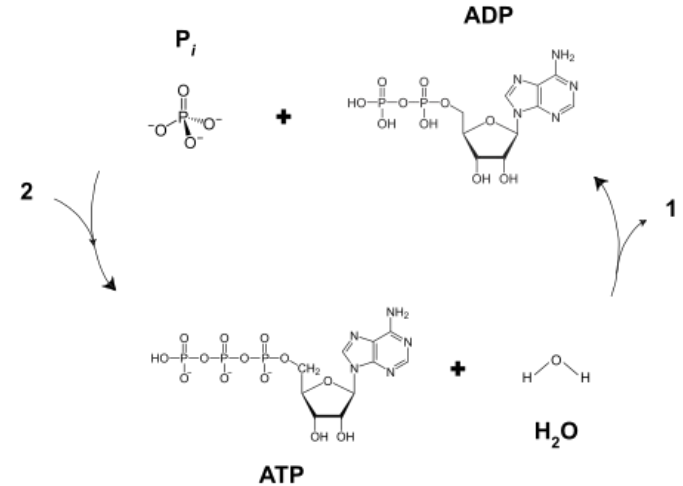
La più importante di queste molecole ad alta energia è l'**ATP** (**adenosintrifosfato**).

È formato da una base azotata (adenina), da uno zucchero pentoso (ribosio) e da tre gruppi fosfato.



ATP

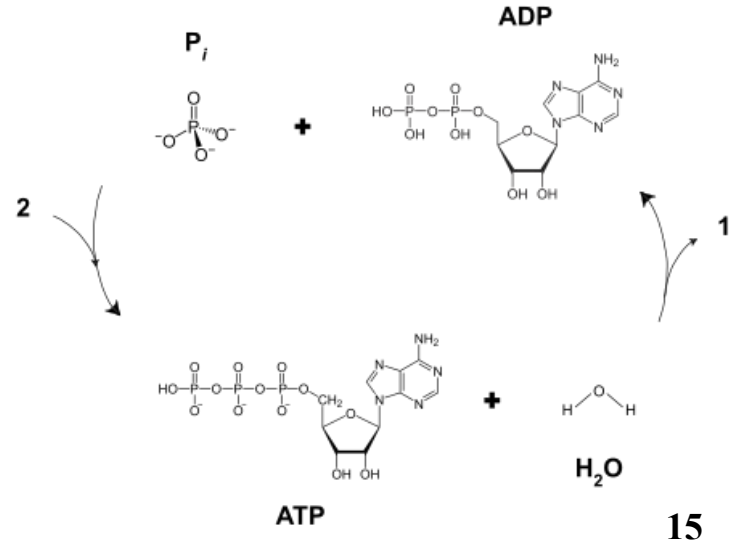
I due fosfati più esterni sono legati al resto della molecola con legami covalenti che si rompono facilmente liberando energia. Spesso è il gruppo fosfato più esterno che viene rilasciato (figura di lato) con l'intervento di 1 molecola di acqua (**idrolisi dell'ATP**).



15

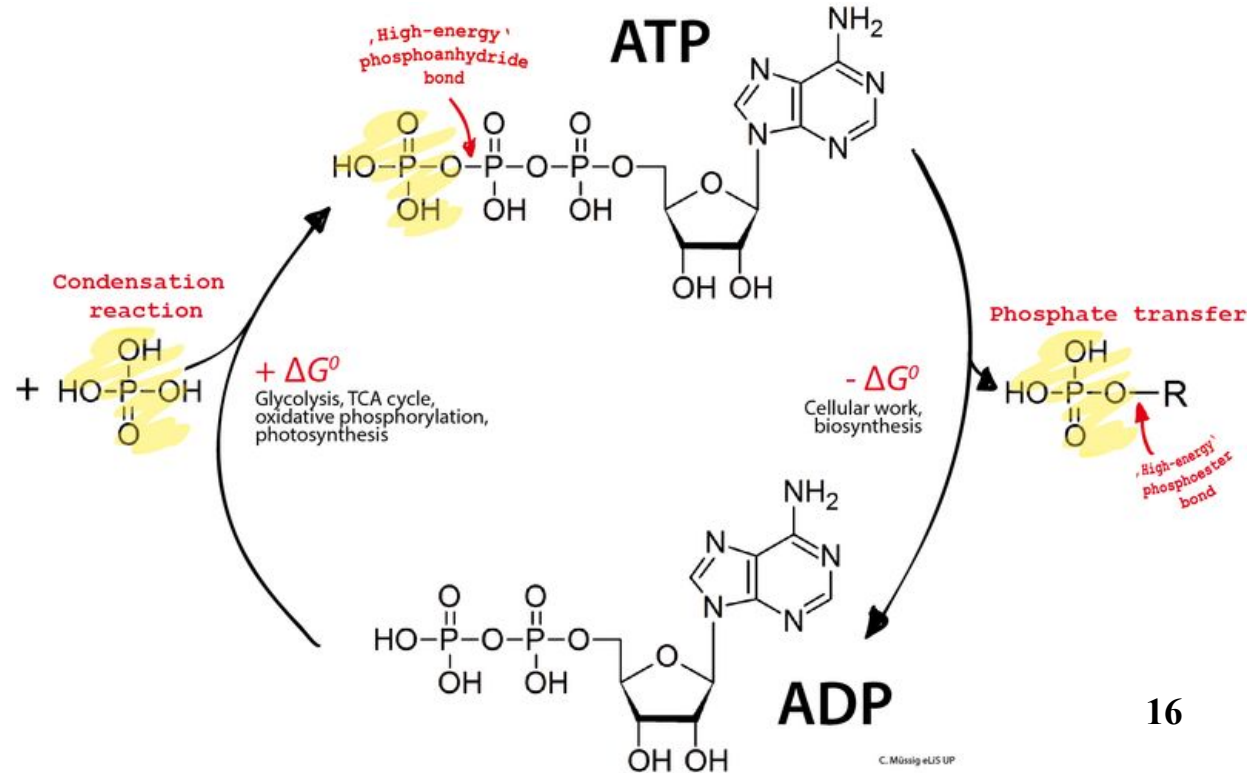
ATP

Il gruppo fosfato rilasciato a questo punto può essere trasferito ad un'altra molecola che necessita di energia per il tipo di reazioni in cui è coinvolta. Nel frattempo la molecola di ATP si è trasformata in **ADP (adenosindifosfato)**. Per formare di nuovo ATP ci vuole altra energia destinata alla formazione di un legame covalente tra ADP e uno ione fosfato (fosforilazione).



ATP

Lo schema di lato evidenzia il ruolo di ATP e ADP e il loro coinvolgimento in alcune delle reazioni che si verificano nelle cellule.





La fotosintesi clorofilliana

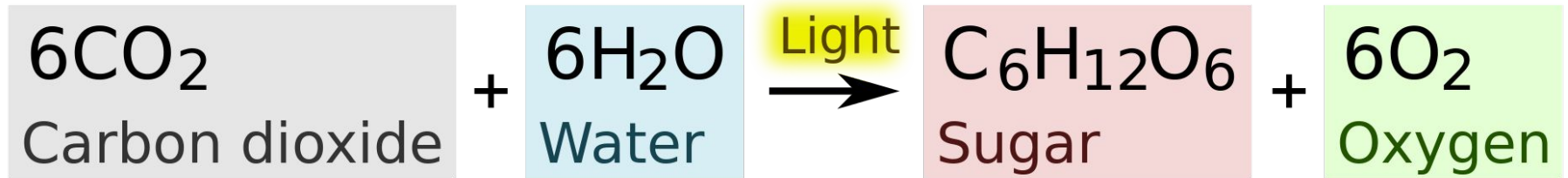
Fotosintesi clorofilliana

Gli organismi che consentono la vita sulla Terra sono le piante, le alghe eucariote e i cianobatteri. Sono organismi **fotoautotrofi** perchè sono in grado di trasformare l'energia luminosa in energia chimica di legame a lunga durata. Infatti utilizzando l'energia luminosa producono glucidi partendo da fonti di carbonio molto semplici come la CO_2 e dall'acqua. Un sottoprodotto di tutta questa complessa via metabolica è l'ossigeno che viene eliminato nell'ambiente esterno e che viene così messo a disposizione degli organismi eterotrofi.

Fotosintesi clorofilliana: formula

La formula riepilogativa di questa via metabolica è

17



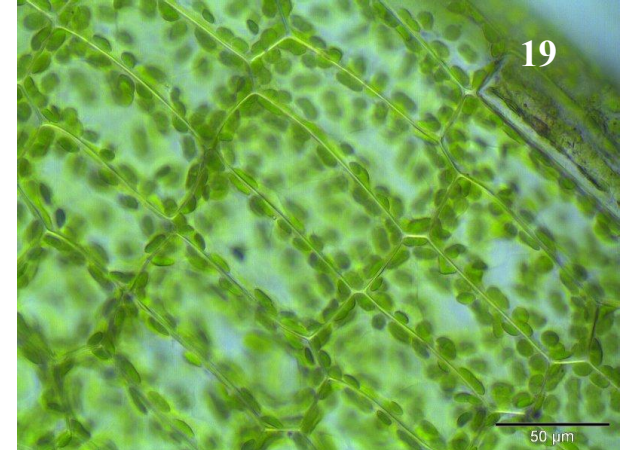
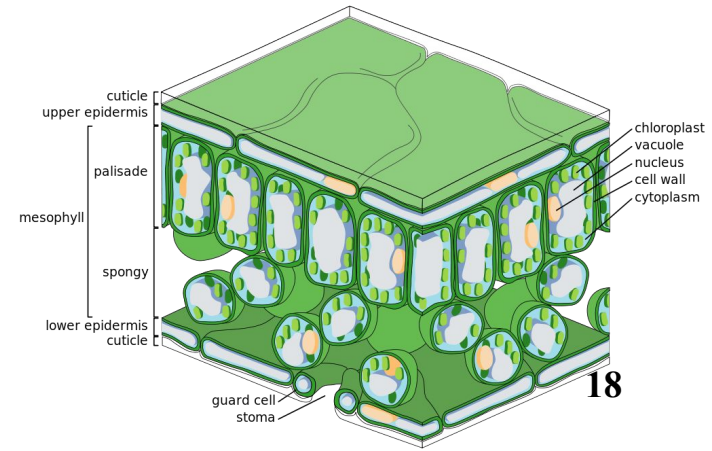
Dal momento che viene rilasciato ossigeno in atmosfera questa è una **fotosintesi ossigenica**.

Esaminiamola nelle piante.

Fotosintesi clorofilliana

In una pianta la fotosintesi clorofilliana avviene solo nelle parti verdi e in modo particolare nelle foglie. Gli organelli della cellula vegetale coinvolti sono i **cloroplasti**.

L'immagine in alto mostra la struttura di una foglia nel suo spessore. La foto in basso è stata scattata al microscopio ottico ed evidenzia i cloroplasti.

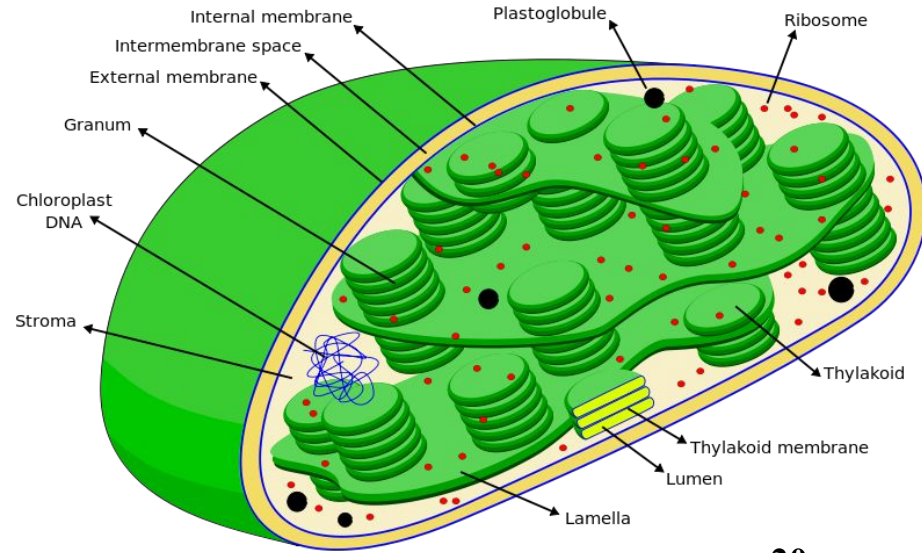


Fotosintesi clorofilliana: cloroplasto

Ricordo che i cloroplasti derivano da cianobatteri secondo la nota teoria endosimbiontica.

Esaminiamo l'interno di un cloroplasto.

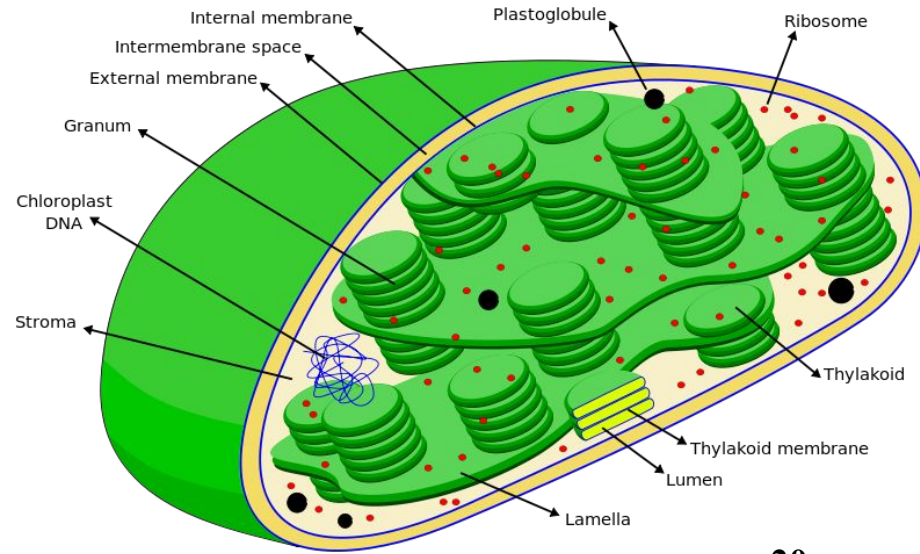
Ciascuno di essi ha la forma di un disco piatto del diametro di 2 - 10 μm . Nelle cellule vegetali se ne contano da 10 a 100.



20

Fotosintesi clorofilliana: cloroplasto

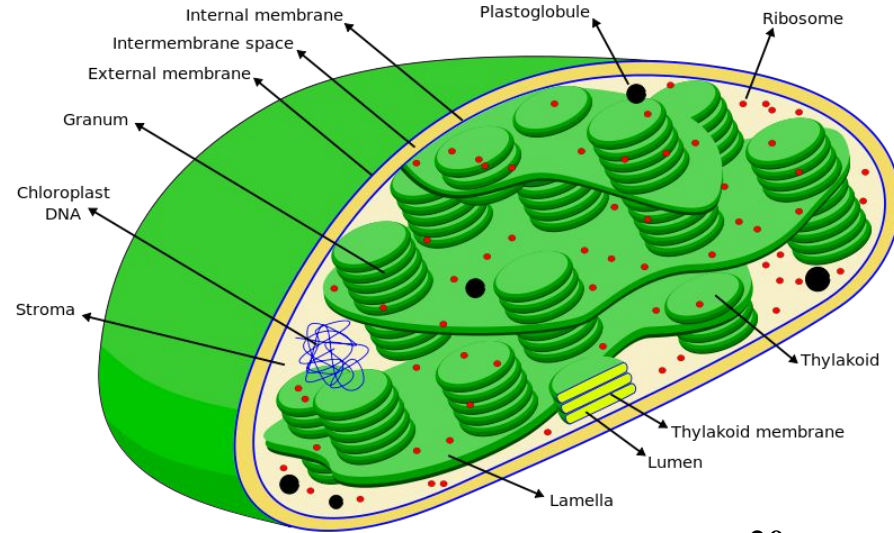
Ogni cloroplasto è delimitato da una doppia membrana. La **membrana esterna** è permeabile alla maggior parte delle molecole mentre quella **interna** è decisamente più selettiva e incorpora numerose proteine di trasporto



20

Fotosintesi clorofilliana: cloroplasto

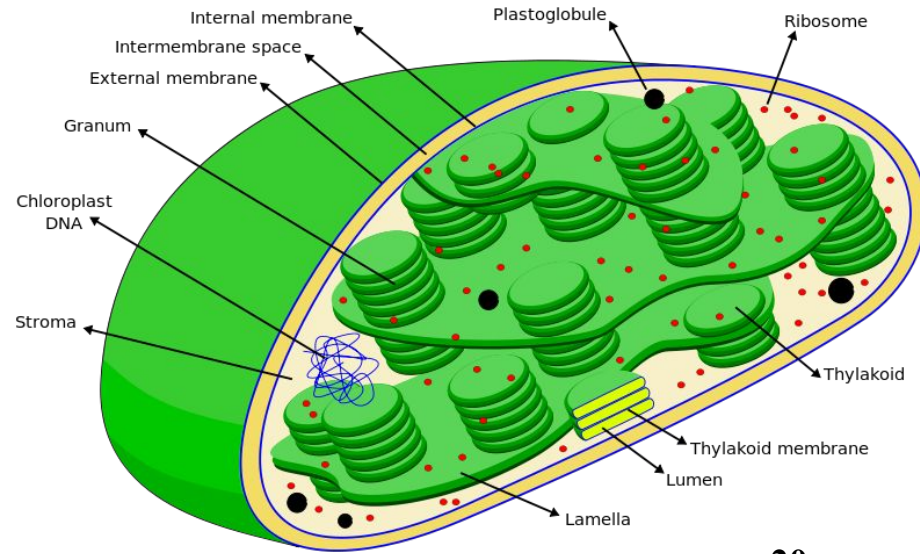
L'interno è occupato da un fluido detto **stroma** in cui si trova il DNA circolare e numerosi ribosomi. La presenza di DNA e ribosomi fa supporre che il cloroplasto sia in grado di sintetizzare le proteine necessarie al suo funzionamento. In realtà non è proprio così perché dipende anch'esso da proteine codificate dal genoma nucleare.



20

Fotosintesi clorofilliana: cloroplasto

Lo stroma è attraversato da due tipi di strutture laminari. Le **lamelle dello stroma** che decorrono lungo l'asse maggiore del plastidio e le **lamelle tilacoidali o tilacoidi** che hanno l'aspetto di dischi impilati e formano i grani. Le lamelle dello stroma hanno la funzione di connettere due o più grani.

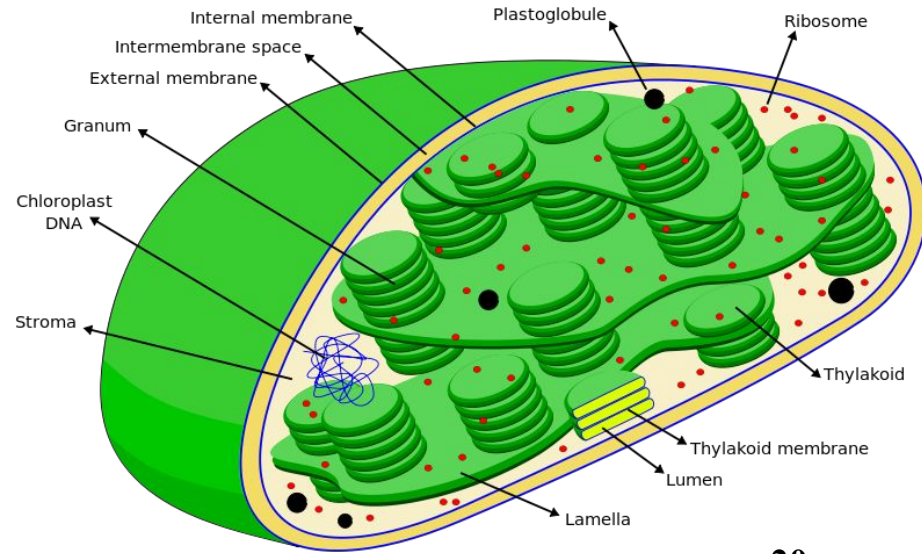


20

Fotosintesi clorofilliana: cloroplasto

Lo spazio interno dei tilacoidi si chiama **lumen**.

I complessi ricchi di pigmenti al centro delle reazioni del processo fotosintetico sono suddivisi, in base a fattori che vedremo tra poco, in **fotosistema I** e **fotosistema II**. Il fotosistema I si trova nelle lamelle dello stroma mentre il fotosistema II nei grani



20

Fotosintesi clorofilliana: i pigmenti

Abbiamo appena visto che i pigmenti essenziali per far partire la fotosintesi sono associati alle lamelle e non sono presenti nello stroma.

Ma quali sono i pigmenti?

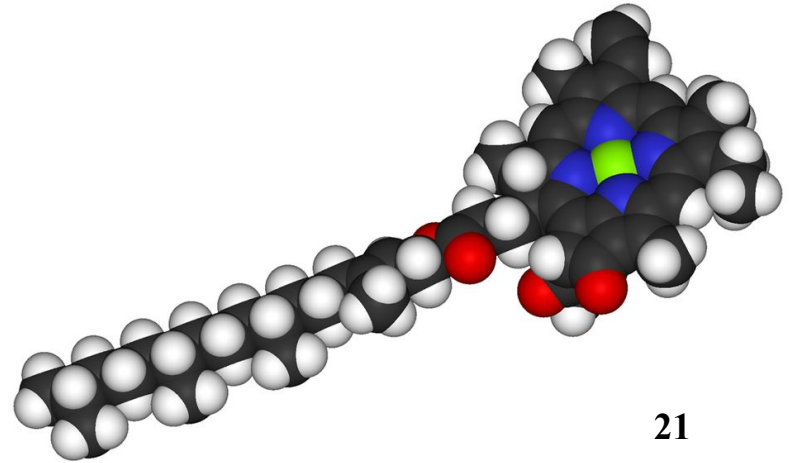
Nelle piante superiori parliamo di **clorofilla a e b**, di **carotenoidi** e di **ficobiline**.

Queste molecole sono capaci di captare quanti di luce e di trasferire l'energia ai cosiddetti centri di raccolta che iniziano le reazioni chimiche vere e proprie.

Vediamo più dettagli sulle clorofille.

Fotosintesi clorofilliana: clorofille

Clorofille. La molecola è una clorina che viene prodotta con lo stesso processo delle porfirine (eme). Ha una struttura ad anello al centro del quale si trova un atomo di magnesio che ha una funzione specifica: conferire rigidità perché l'energia solare assorbita non venga dispersa prima di poter essere utilizzata.

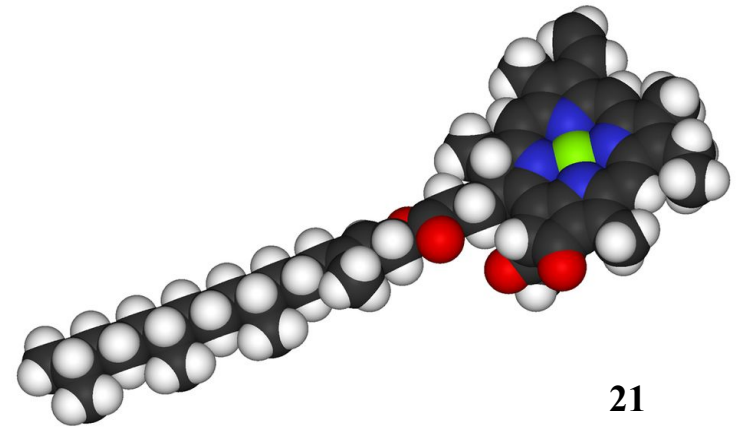


Clorofilla a

21

Fotosintesi clorofilliana: clorofille

Clorofille. Dall'anello parte poi una lunga coda idrofoba che ha il compito di ancorare la molecola alla membrana dei tilacoidi. Sono note diverse clorofille ma nelle piante sono state individuate la a e la b con una netta prevalenza della prima. Entrambe, seppure con qualche differenza, assorbono meglio la porzione blu dello spettro elettromagnetico così come la rossa.

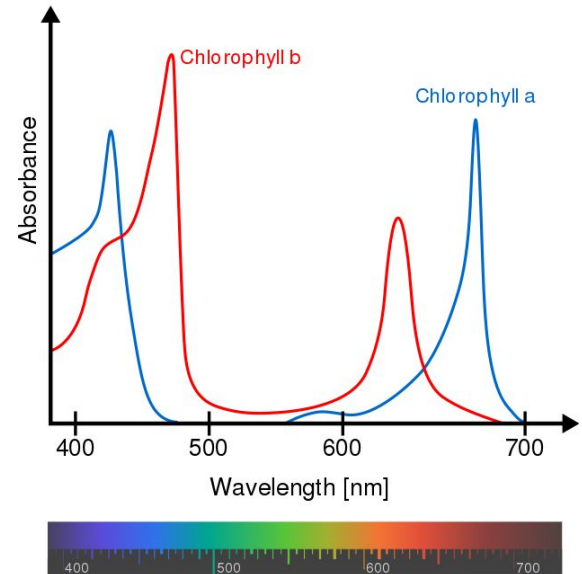


Clorofilla a

21

Fotosintesi clorofilliana: clorofille

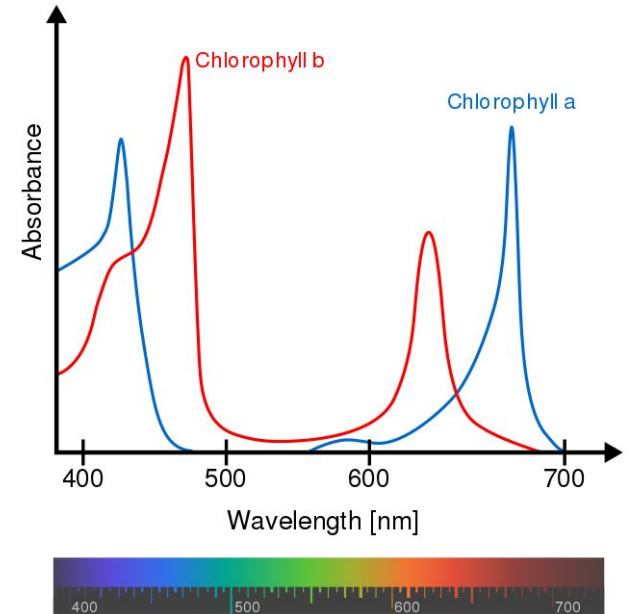
Clorofille. Di lato vengono rappresentati gli spettri di assorbimento della clorofilla *a* (blue) e *b* (rosso), libere in un solvente. Gli spettri delle molecole di clorofilla, *in vivo*, sono leggermente modificati perché variano le interazioni pigmento-proteine.



Fotosintesi clorofilliana: clorofille

Clorofille. La clorofilla ha in genere un colore verde giallastro proprio perché assorbe tutte le lunghezze d'onda nello spettro del visibile tranne quelle comprese tra 490 e 590 nm. Come si può vedere bene nel grafico.

Questo comportamento determina il suo colore.



Fotosintesi clorofilliana: clorofille

Le clorofille hanno qualche diversità nei procarioti ma verranno segnalate nelle lezioni specifiche. Bisogna ricordare nelle piante anche la presenza dei **carotenoidi** che riflettono la luce arancio e delle **ficobiline**. Carotenoidi e ficobiline, oltre ad ampliare lo spettro di lunghezze d'onda della radiazione assorbibile, esercitano un ruolo protettivo nei confronti dei fenomeni foto-ossidativi che si potrebbero sviluppare a carico delle clorofille. Vediamo ora di capire come funzionano questi pigmenti analizzando le fasi della fotosintesi.

Fotosintesi clorofilliana: le due fasi

Innanzitutto la fotosintesi si articola in due fasi:

- **fase luminosa** o **fase luce dipendente** perché necessita della luce e si attua sulle strutture lamellari dei cloroplasti
- **fase oscura** o **ciclo di Calvin** perché può avvenire anche se non c'è luce; avviene nello stroma del cloroplasto

Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

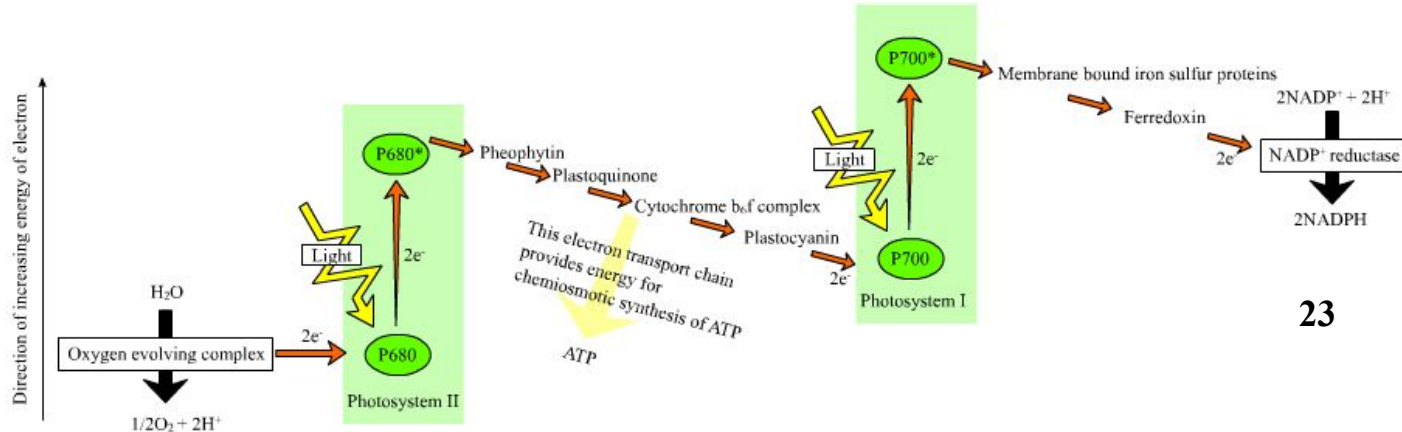
Tutti i pigmenti (sia le clorofille che i pigmenti accessori) sono organizzati in fotosistemi sulle membrane dei tilacoidi e tutti sono capaci di assorbire la luce ma solo alcune combinazioni particolari di molecole sono in grado di avviare la trasformazione dell'energia luminosa in energia chimica (**centri di reazione fotochimici**).

Tutti i pigmenti, quindi, sono **molecole antenna** tranne quelli che formano i centri di reazione fotochimici.

Quindi le molecole antenna trasferiscono l'energia a quelle vicine fino a quando l'energia non giunge al centro di reazione.

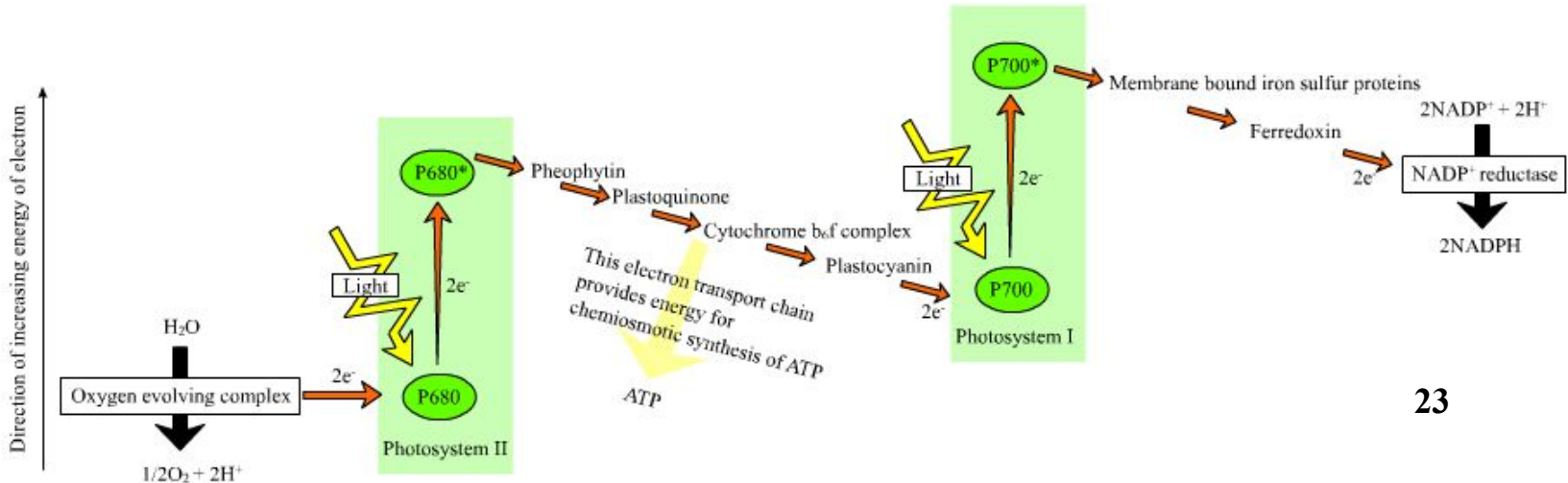
Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

Il primo fotosistema coinvolto è il II che è stato nominato in questo modo perché scoperto in seconda battuta dopo il I. Il suo centro di reazione viene chiamato **P680** in relazione alla lunghezza d'onda maggiormente assorbita.



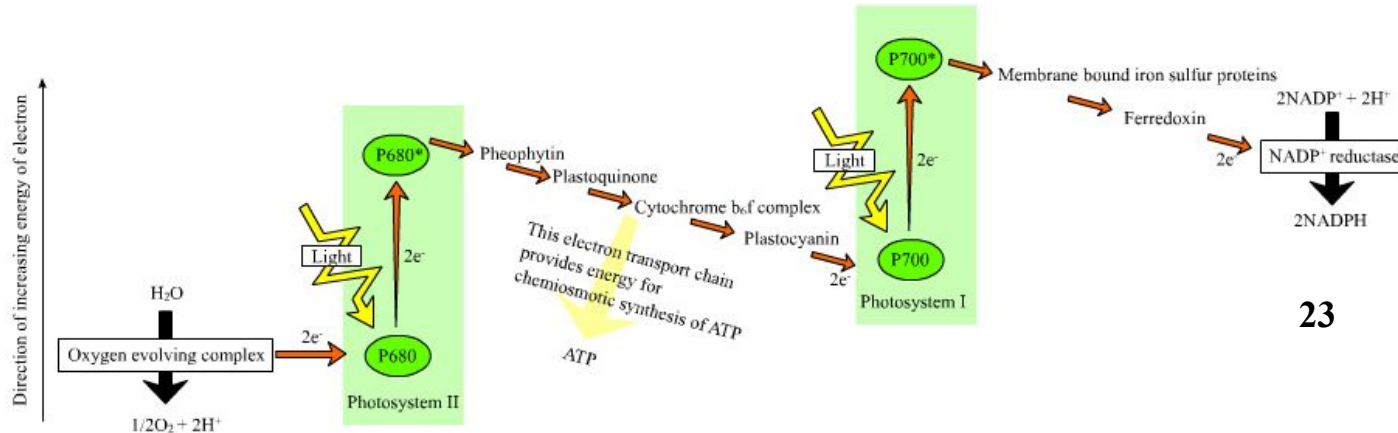
Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

Il centro P680, assorbito un fotone, sfrutta la sua energia per portare una coppia di elettroni ad uno stato di eccitazione, cioè ad un livello energetico superiore.



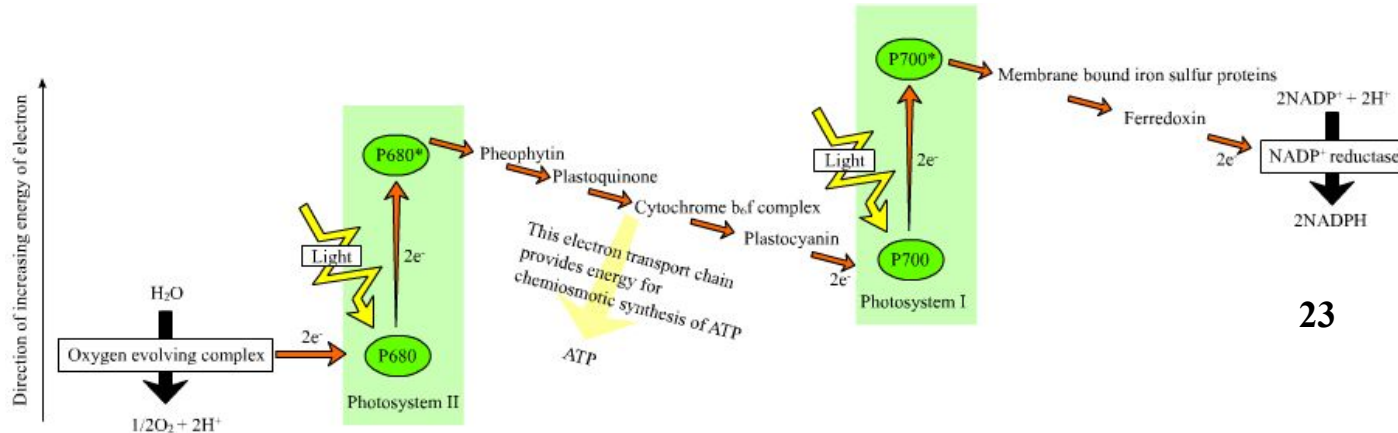
Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

Gli elettroni eccitati vengono quindi trasferiti grazie ad un sistema di trasportatori (citocromi e plastochinone) fino al fotosistema I. Nel frattempo l'energia rilasciata viene sfruttata per produrre ATP e il plastochinone viene ridotto a plastochinolo



Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

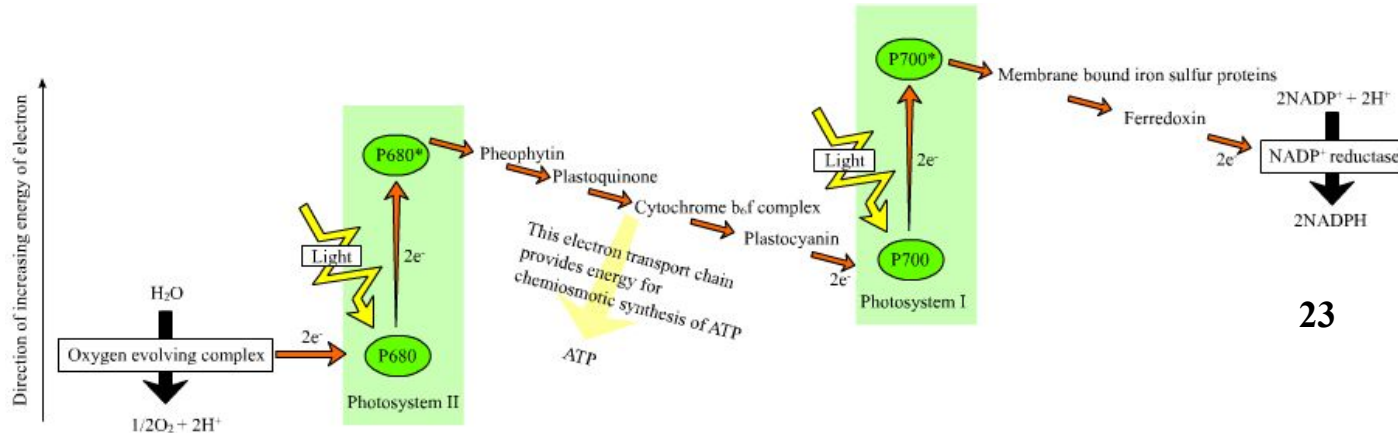
Il centro di reazione del fotosistema II riacquista gli elettroni persi attraverso la reazione di scissione dell'acqua in ossigeno e idrogeno e la ionizzazione di quest'ultimo in H^+ ed elettroni.



23

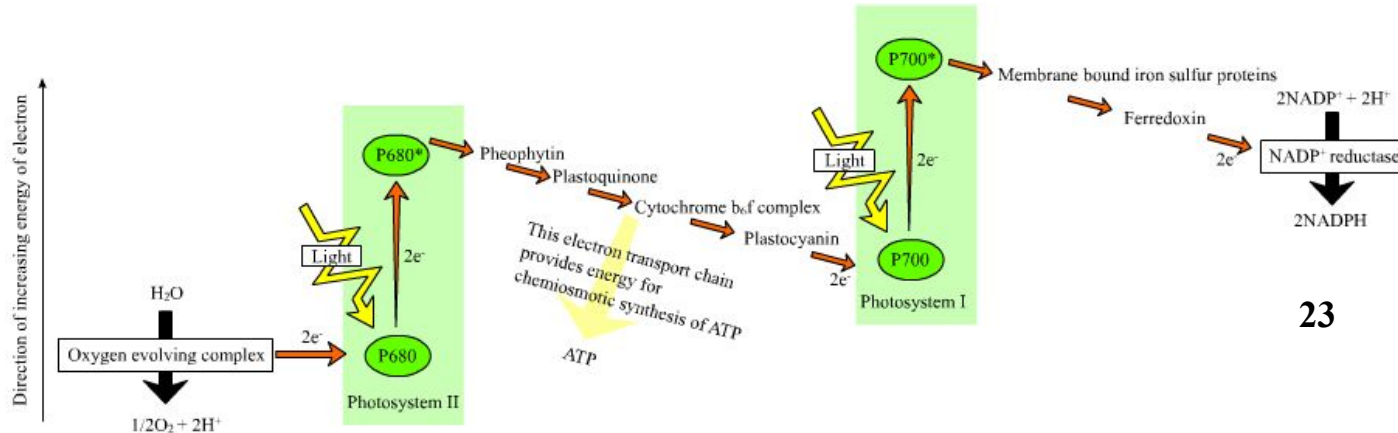
Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

I protoni ottenuti dalla scissione dell'acqua vengono invece pompatis nello stroma dove vanno a formare un **gradiente protonico** utilizzato dall'ATP sintasi per produrre ATP.



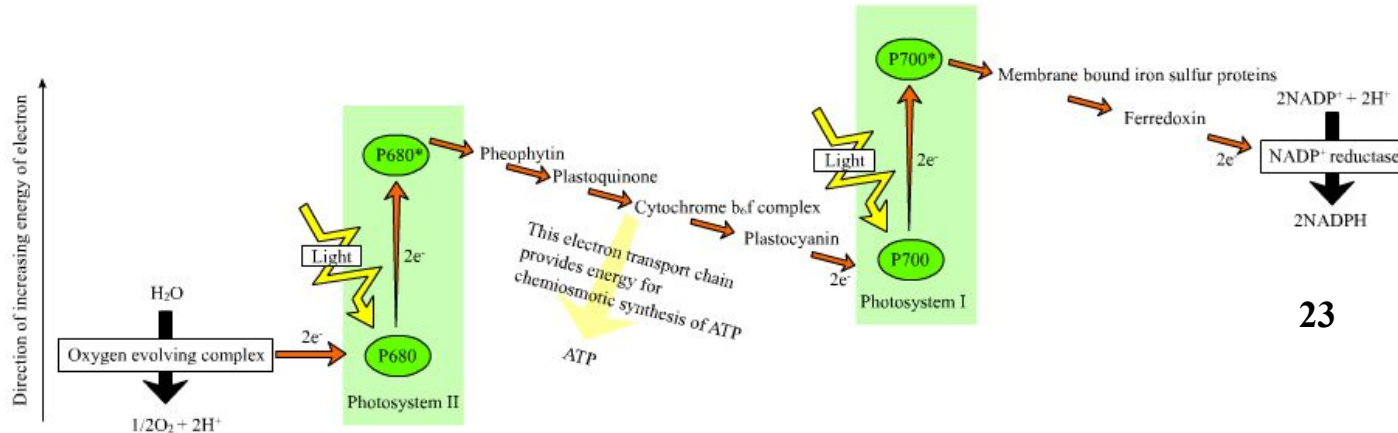
Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

Nel frattempo il centro di reazione del fotosistema I (**P700**) accoglie gli elettroni in arrivo dal fotosistema II e li trasferisce alla proteina ferridossina che ossidandosi li cede al NADP^+ producendo NADPH.



Fotosintesi clorofilliana: fase luminosa

In sintesi la fase luminosa, attraverso l'assorbimento di energia luminosa, porta alla produzione di ATP e NADPH e all'emissione in atmosfera di ossigeno gassoso che è fondamentale per tutti gli organismi aerobi.

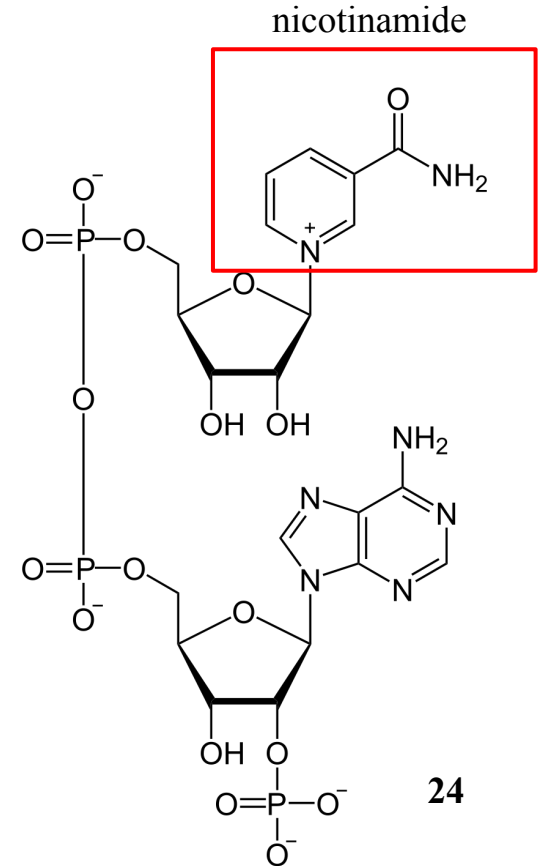


23

Fotosintesi clorofilliana: NADP^+

Durante la spiegazione della fase luminosa della fotosintesi abbiamo visto che l'ultimo accettore di elettroni è il NADP^+ che si riduce a NADPH .

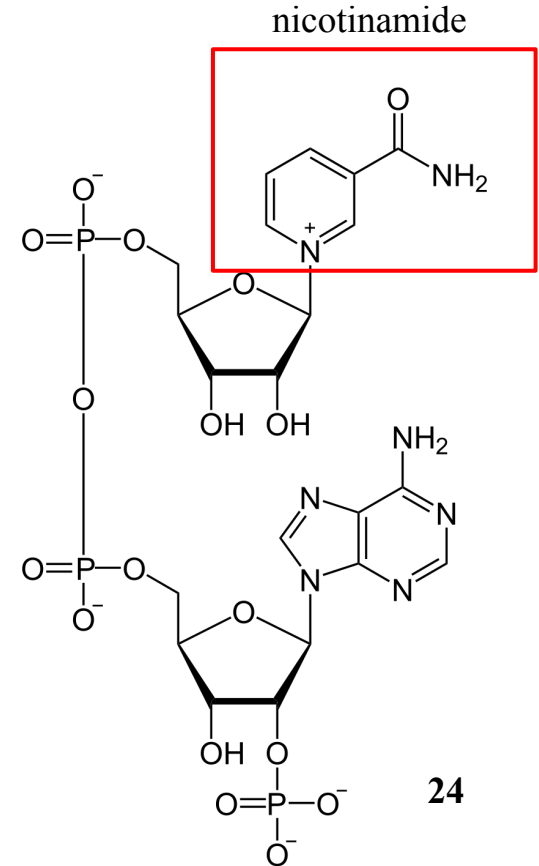
Ma che cosa sono il NADP^+ e il NADPH ? (formula di struttura del NADP^+ di lato)



Fotosintesi clorofilliana: NADP^+

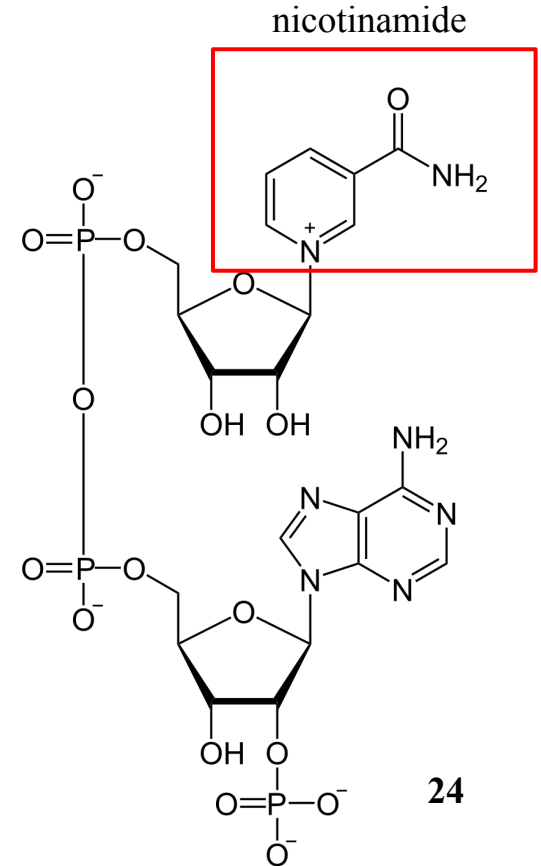
L'acronimo sta per **nicotinamide adenin dinucleotide fosfato**.

È un coenzima delle deidrogenasi,
gli enzimi ossidoriduttivi che
intervengono nel metabolismo
catalizzando il trasferimento di
atomi di idrogeno.
La molecola è complessa.



Fotosintesi clorofilliana: NADP⁺

Il riquadro rosso nel disegno evidenzia la nicotinamide. La molecola ossidata ha una carica positiva sull'azoto (da cui l'indicazione di NADP⁺). Quando in una reazione di ossidoriduzione un substrato si ossida cedendo due atomi di idrogeno, il NADP⁺ acquista solo 2 elettroni e un protone (in pratica uno ione idruro H:⁻) e lascia il secondo protone H⁺ in soluzione.



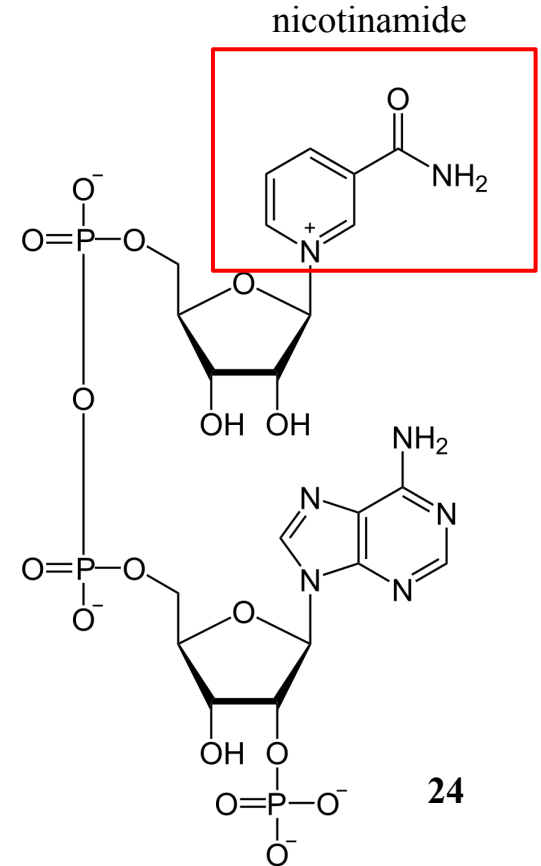
Fotosintesi clorofilliana: NADP⁺

Quindi la sua forma ridotta andrebbe scritta più correttamente come



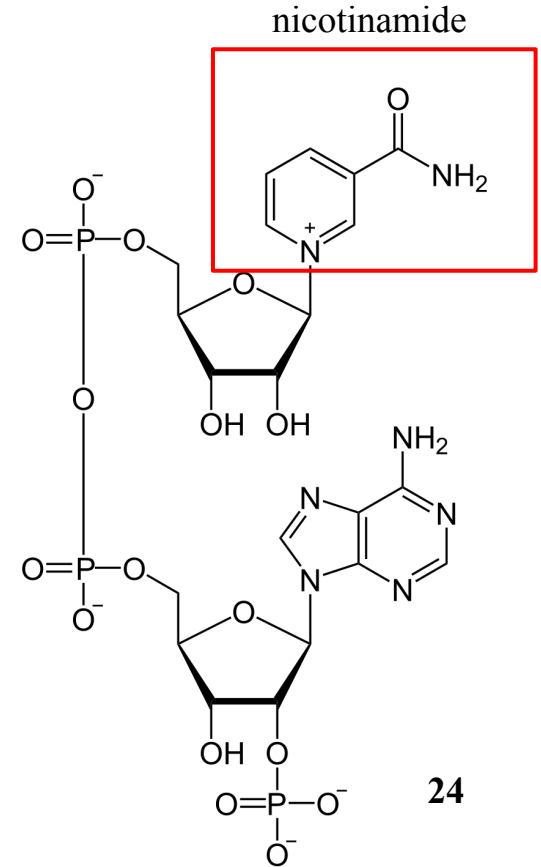
Per comodità però ci si può fermare solo a NADPH.

Questa molecola agisce sempre in modo ciclico.



Fotosintesi clorofilliana: NADP^+

Quindi per essere riutilizzata deve tornare alla sua forma ossidata. Pertanto cede i due elettroni e il protone a un substrato accettore su cui agisce un enzima di cui il nicotinamide adenin dinucleotide fosfato è il coenzima.

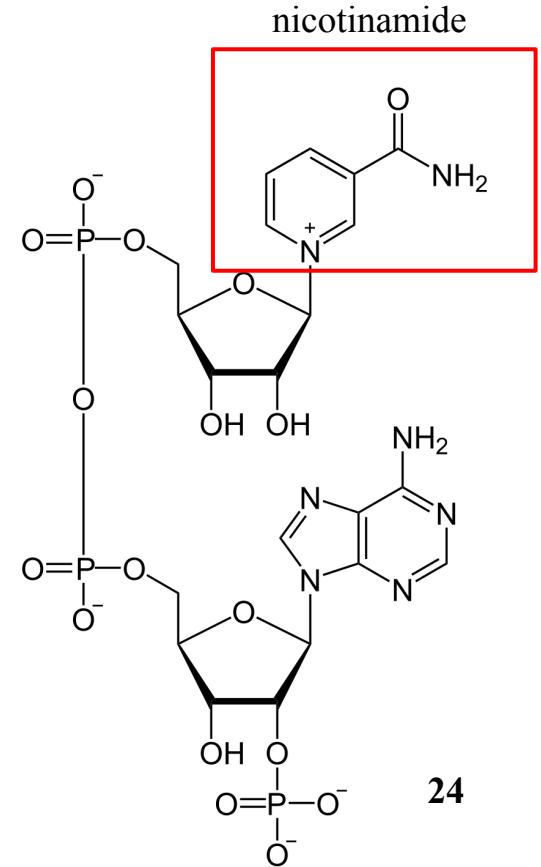


Fotosintesi clorofilliana: NADP^+

Nei cloroplasti, il NADP^+ è ridotto a NADPH dalla

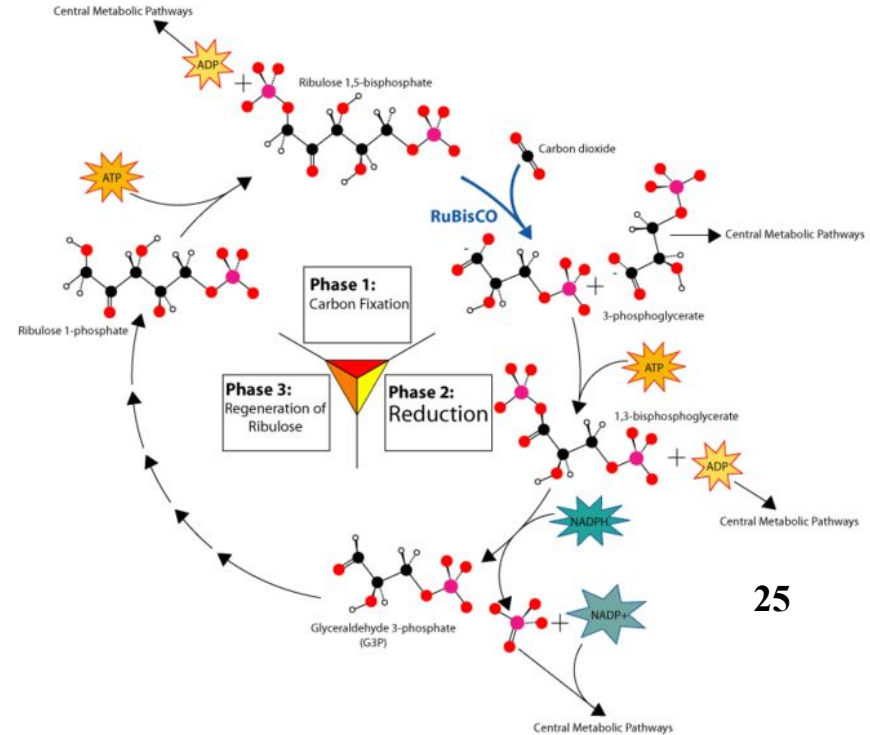
ferridossina- NADP^+ reduttasi

nell'ultimo passaggio della catena di elettroni della fase luminosa della fotosintesi. Il NADPH prodotto è poi utilizzato per le reazioni biosintetiche del ciclo di Calvin.



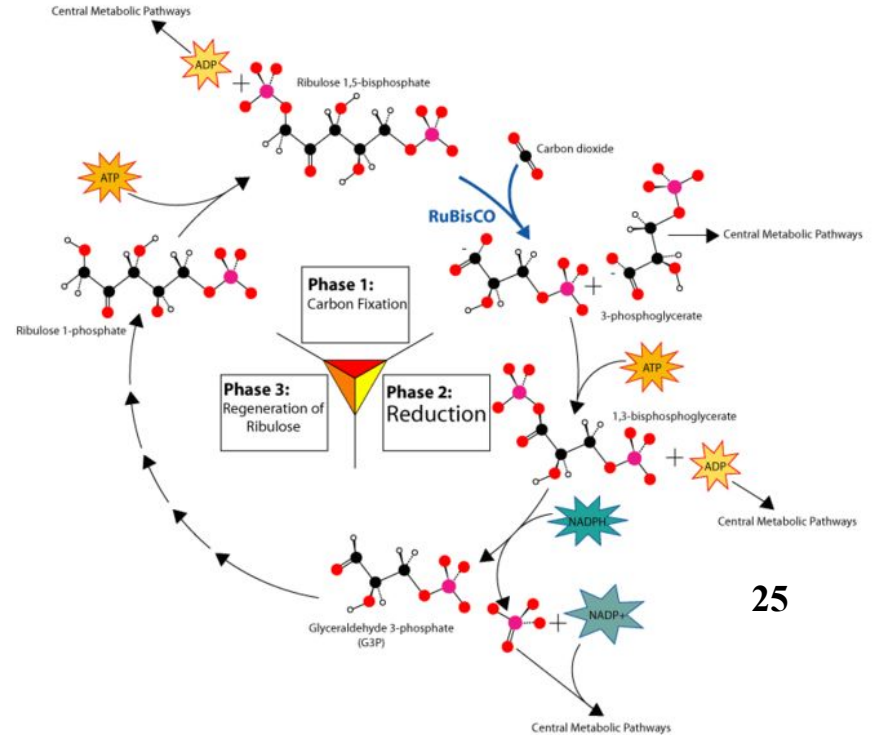
Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

Dopo la fase luminosa, sempre nei cloroplasti ma nello stroma, si ha il **ciclo di Calvin** in cui entra il secondo reagente, cioè la CO_2 e i prodotti della fase luminosa: gli **ATP** e gli **NADPH**. Scopo del ciclo la sintesi di un precursore del glucosio.



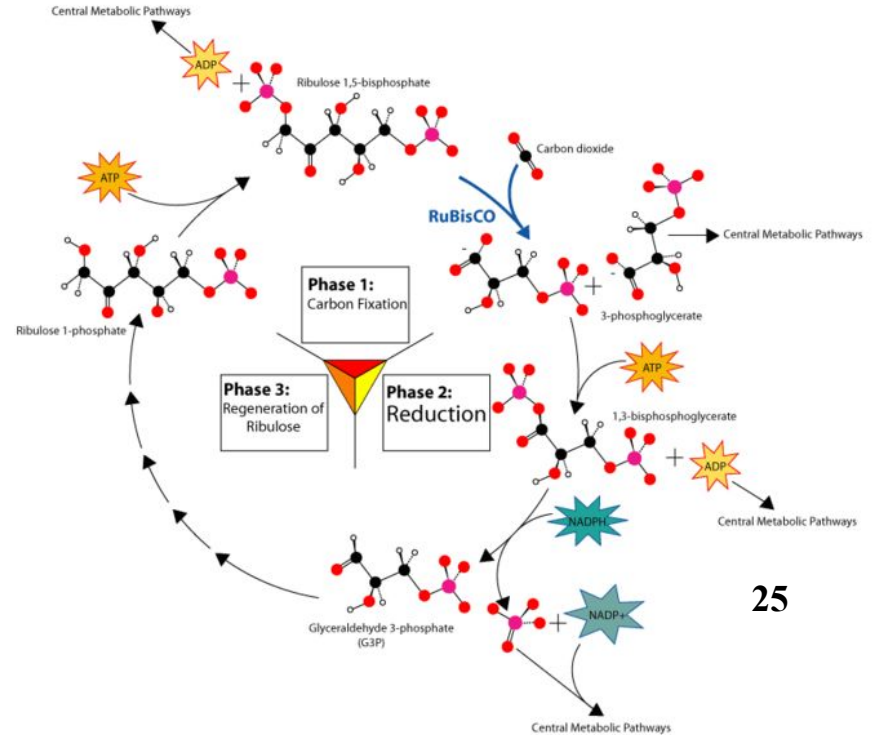
Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

Il glucosio è una molecola complessa a 6 atomi di carbonio mentre l'anidride carbonica ne ha uno solo. Quindi occorrono 6 CO_2 . Il ciclo parte dalla **fissazione del carbonio** grazie al **ribulosio-1,5-difosfato**.



Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

Il **ribulosio-1,5-difosfato** è sempre presente nello stroma dei cloroplasti e quindi deve essere rigenerato durante il ciclo di Calvin. La fissazione del carbonio avviene ad opera dell'enzima RuBisCO.

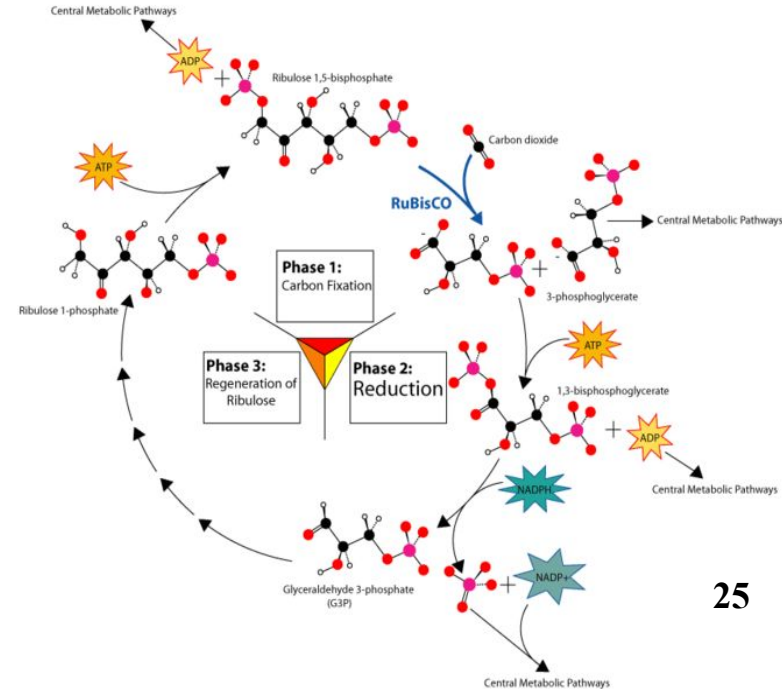


Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

L'enzima RuBisCO è un ribulosio-1,5-difosfato carbossilasi/ossigenasi.

La reazione richiede una molecola d'acqua.

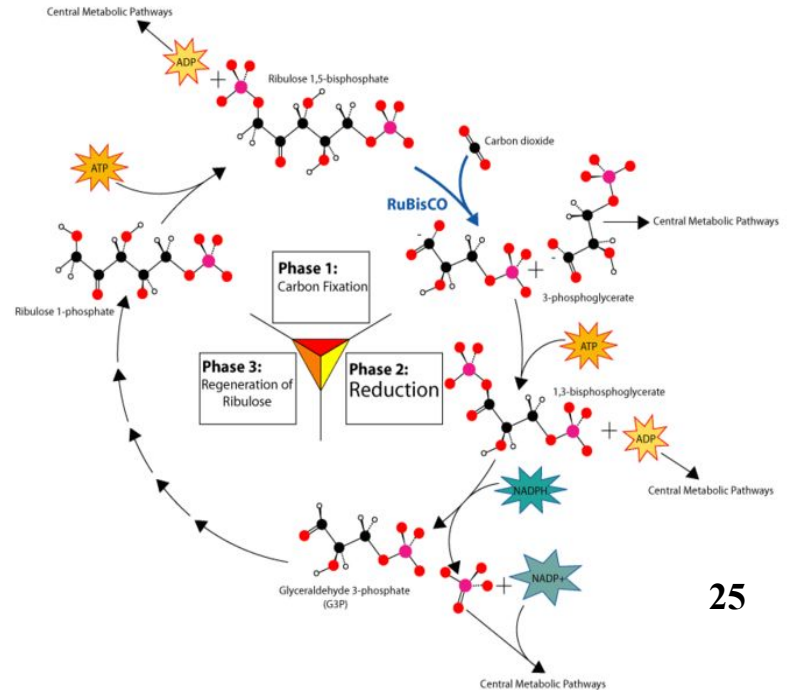
La **seconda fase o di riduzione** porta alla formazione del precursore del glucosio, una molecola a 3 atomi di carbonio (gliceraldeide-3-fosfato)



Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

Nella fase di riduzione è richiesto l'intervento dell'ATP che cede un gruppo fosfato alla molecola di gliceraldeide-3-fosfato.

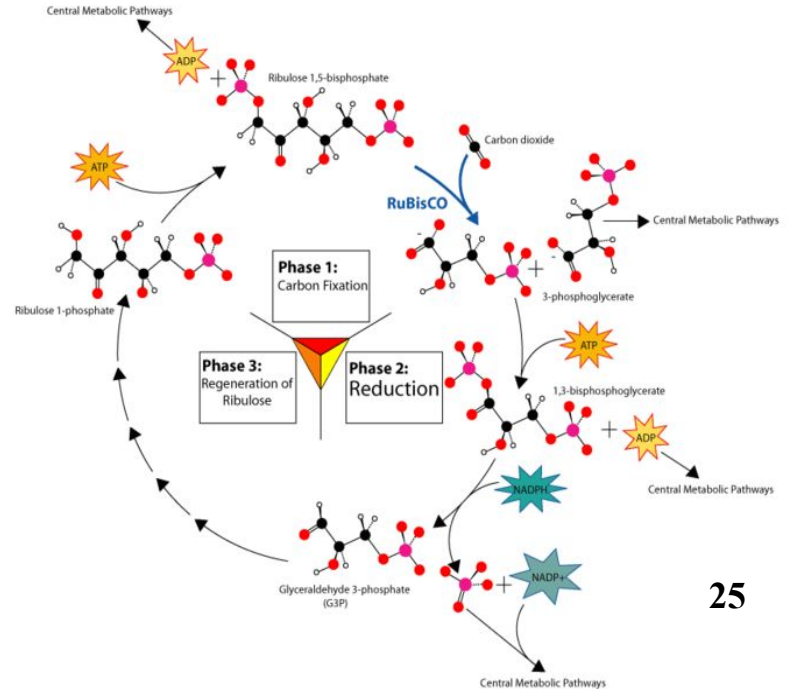
Nel frattempo viene ossidato il NADPH che quindi può ritornare alla fase luminosa.



Fotosintesi clorofilliana: ciclo di Calvin

La terza fase riguarda la rigenerazione della molecola di partenza, il ribulosio-1,5-difosfato, senza la quale il ciclo non può ripartire.

È il caso ora di fare qualche conto.



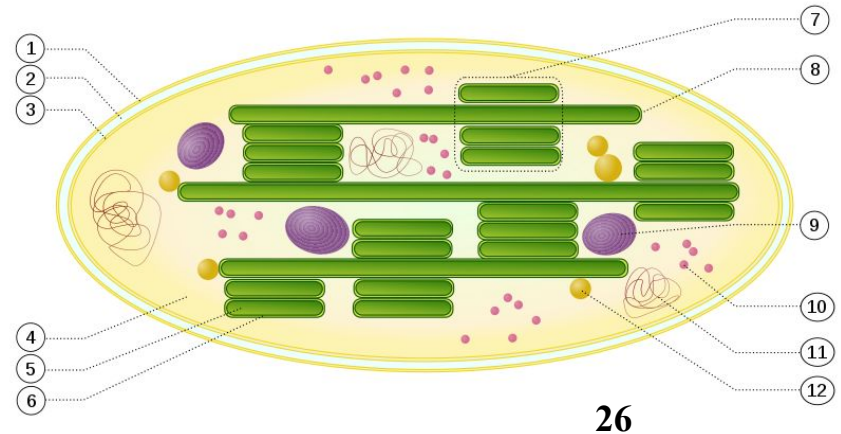
Fotosintesi clorofilliana: bilancio finale

6 molecole di ribulosio-1,5-difosfato si legano a 6 molecole di CO_2 . Il ribulosio è uno zucchero pentoso. Sono in gioco quindi complessivamente 36 atomi di carbonio che si distribuiscono in 12 molecole a 3 atomi di carbonio di gliceraldeide-3-fosfato. 10 di queste sono rimesse in gioco per rigenerare il ribulosio-1,5-difosfato necessario per il ciclo successivo e le ultime due sono quelle che origineranno il glucosio.

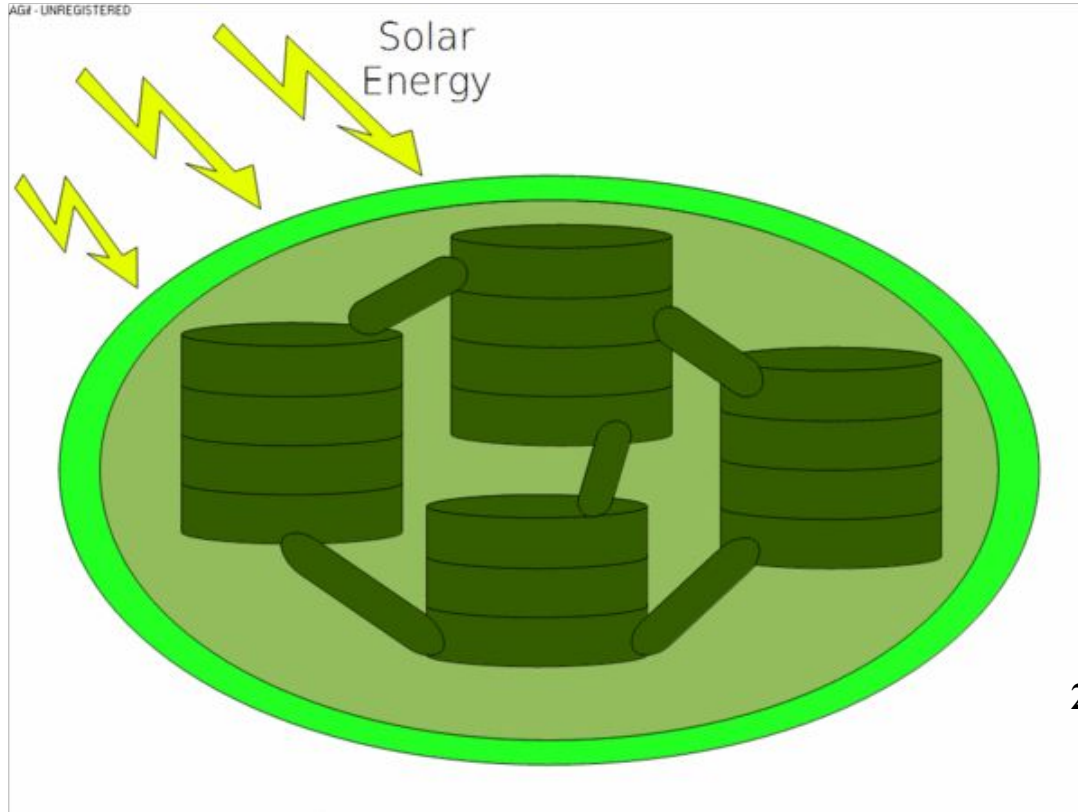
Fotosintesi clorofilliana: bilancio finale

Il glucosio si può poi legare al fruttosio per formare il saccarosio oppure dare origine all'amido o alla cellulosa secondo le esigenze funzionali della pianta di appartenenza.

La fotosintesi trasforma circa 115×10^9 tonnellate di carbonio atmosferico in biomassa ogni anno. Di lato lo schema di un cloroplasto con granuli di amido colorati in viola.



Fotosintesi clorofilliana: sintesi



La gif animata di lato ricostruisce le varie fasi della fotosintesi.



La respirazione cellulare

Respirazione cellulare: la catena alimentare

Le piante che abbiamo visto sono organismi fotoautotrofi e quindi dei **produttori primari** perché producono riserve alimentari sotto forma di zuccheri e amidi. Ma non solo. Sono anche in grado di produrre attraverso complesse vie metaboliche anche altre importanti biomolecole (proteine, grassi ...). In ogni caso molecole che sono fonte di materia ed energia per i **consumatori** (organismi eterotrofi) di tutti i livelli.

Respirazione cellulare: la catena alimentare

I consumatori occupano livelli trofici diversi (erbivori, carnivori ...)

come ci insegna l'ecologia.

Il passaggio della biomassa da un livello all'altro genera una perdita di energia potenziale (anche l'80 - 90%) che viene dissipata sotto forma di calore.

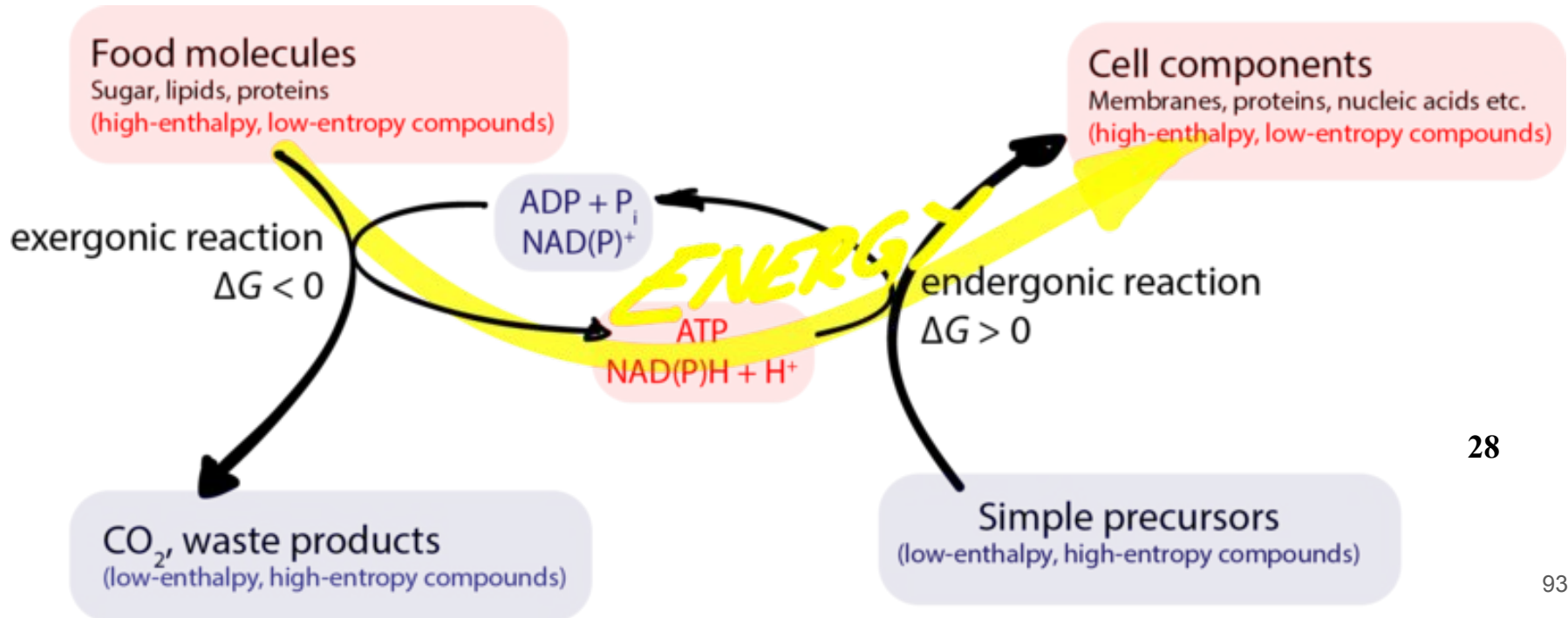
Questo discorso ci porta direttamente all'uomo e a quello che succede all'interno dell'organismo in relazione ad una delle attività più importanti: alimentarsi.

Respirazione cellulare: la catena alimentare

Alimentarsi significa rifornirsi di tutte le molecole utili al nostro organismo che non sono solo una fonte di materia prima ma anche di energia. Energia chimica di legame conservata nelle proteine, nei carboidrati, nei grassi Queste molecole sono destinate ad entrare nei processi catabolici che liberano energia (reazioni esoergoniche con $\Delta G < 0$) che comportano l'automatica formazione di ATP e contemporaneamente l'avvio di una reazione anabolica di sintesi (reazione endoergonica con $\Delta G > 0$).

Respirazione cellulare: introduzione

Lo schema riassume più efficacemente delle parole quanto appena esposto circa il catabolismo, le molecole trasportatrici di energia e l'anabolismo.



Respirazione cellulare: introduzione

In questo contesto ci interessa in modo particolare la reazione catabolica di demolizione del glucosio con produzione di energia che già sappiamo essere una delle principali reazioni che riportano acqua e anidride carbonica a disposizione degli organismi autotrofi. Ma in realtà tutti i prodotti della digestione (aminoacidi, acidi grassi, zuccheri ...) sono coinvolti. Stiamo parlando della respirazione cellulare e ce ne occupiamo a livello di cellula eucariote. Bisogna ricordare che è una via metabolica anche degli autotrofi.

Respirazione cellulare: introduzione

Attraverso la respirazione cellulare la cellula ottiene l'energia necessaria a tutte le sue attività. Ovviamente si tratta di un processo che è la somma di tante reazioni diverse che coinvolgono distretti diversi della cellula. Le reazioni nella grande maggioranza dei casi sono ossidoriduzioni. L'agente ossidante per elezione è l'ossigeno che è l'accettore finale di elettroni. In pochissimi casi nelle cellule dell'uomo non si arriva fino al coinvolgimento finale dell'ossigeno.

Respirazione cellulare: prima fase

La **prima fase** della respirazione cellulare è la **glicolisi**.

Viene effettuata nel **citoplasma**.

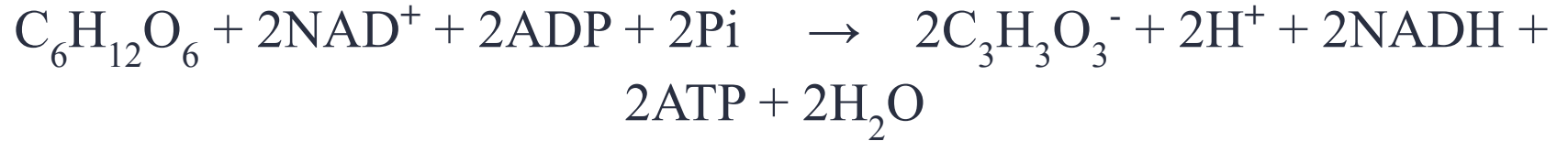
La molecola del glucosio (zucchero esoso) viene ossidata a 2 molecole di **piruvato** (a 3 atomi di carbonio).

La reazione comporta la liberazione di energia che porta alla produzione di 4 ATP. Ma nella fase iniziale ne vengono consumati 2. Il bilancio netto è di **2 ATP**.

Inoltre si ha la riduzione di 2 NAD^+ (**2 NADH**). Il NAD^+ (nicotinamide adenin dinucleotide) è un coenzima del tutto analogo al NADP^+ che abbiamo visto nella fotosintesi.

Respirazione cellulare: prima fase

La reazione seguente tiene conto solo del bilancio finale degli ATP



Nelle cellule umane e degli organismi superiori in genere il processo continua fino alla completa demolizione del glucosio in acqua e anidride carbonica che presuppone la presenza di ossigeno. Ci possono però essere delle situazioni particolari come quella del tessuto muscolare che può proseguire la sua attività in anaerobiosi cioè in assenza di ossigeno.

Respirazione cellulare: prima fase

In questo caso, cioè quando non c'è presenza di ossigeno, il piruvato viene indirizzato verso un'altra via metabolica: la fermentazione. La fermentazione, di cui ci occuperemo meglio nel metabolismo microbico, comporta la formazione di prodotti come il lattato o altre molecole organiche e quindi la liberazione di una minore quantità di energia.

Ciò che è eccezionale per il tessuto muscolare è invece la norma per lieviti e batteri che vivono in condizioni di anaerobiosi. Ecco perché è un argomento tipico del metabolismo microbico.

Respirazione cellulare: seconda fase

La **seconda fase** della respirazione cellulare è la **decarbossilazione ossidativa del piruvato**.

In presenza di ossigeno il piruvato viene trasferito all'interno dei mitocondri, sfruttando la diffusione facilitata e quindi il “passaggio” attraverso una proteina carrier specifica presente nella membrana interna del mitocondrio.

La **decarbossilazione**, con produzione di una molecola di CO_2 , avviene ad opera dell'**enzima piruvato deidrogenasi** e comporta la trasformazione del piruvato in una molecola a 2 atomi di carbonio.

Respirazione cellulare: seconda fase

La molecola a 2 atomi di carbonio è un **gruppo acetile**.

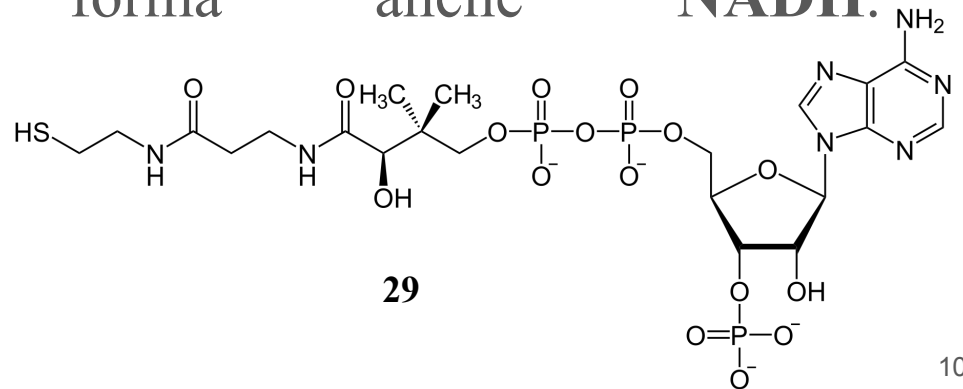
L'acetile si lega al coenzima A (CoA) e si forma così

l'acetyl-coenzima A che fa partire la terza fase, il ciclo di Krebs.

Il ruolo del coenzima A è di trasportare il gruppo acetile.

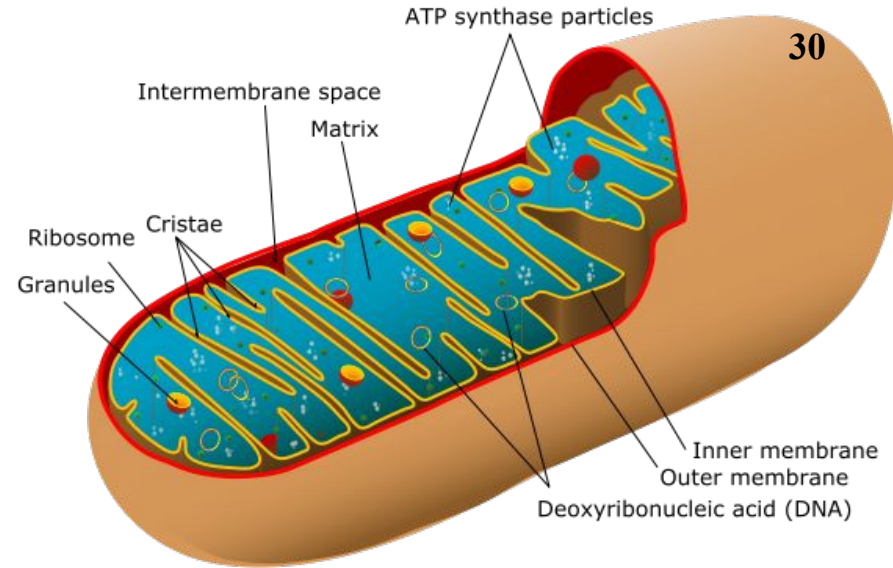
Nella reazione si forma anche **NADH**.

Coenzima A



Respirazione cellulare: il mitocondrio

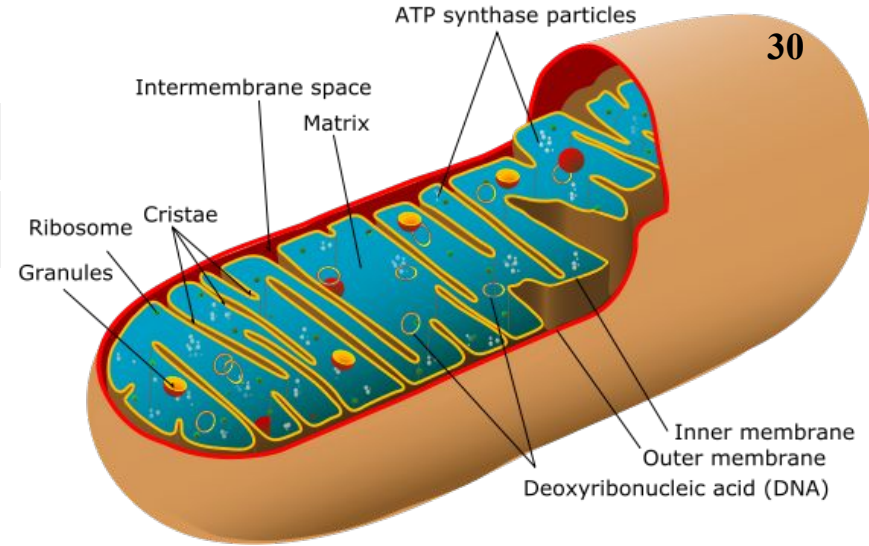
Visto che il teatro operativo della respirazione cellulare è ora il **mitocondrio**, ripassiamo velocemente la sua struttura. Isolato dalla cellula, può essere paragonato ad un salsicciotto di 1 - 4 μm e del diametro di circa 1,5 μm .



30

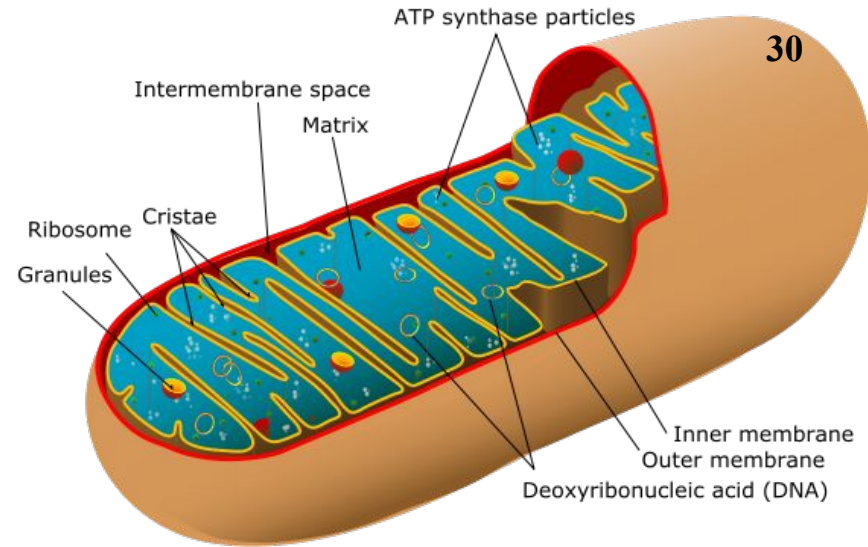
Respirazione cellulare: il mitocondrio

Ma all'interno di alcune cellule può dare origine anche a reti mitocondriali. Secondo la teoria endosimbiontica il mitocondrio deriva da proteobatteri simbiotici di primitive cellule eucariote. E dei batteri ha conservato diverse caratteristiche come si intuisce dall'immagine.



Respirazione cellulare: il mitocondrio

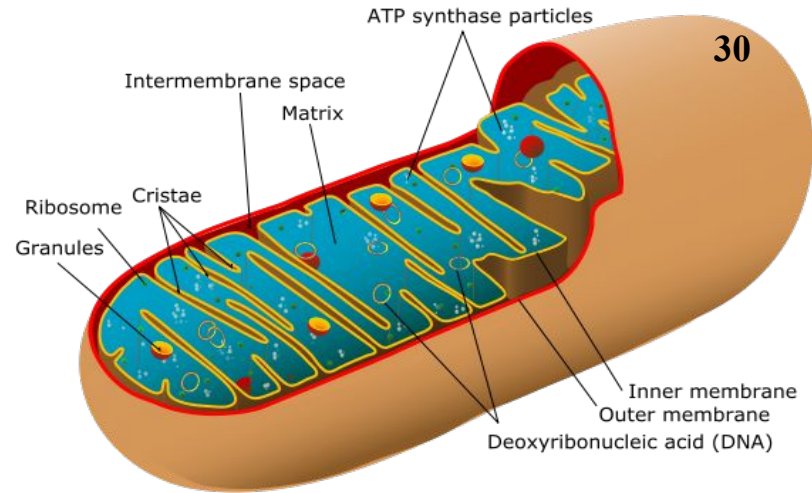
Il mitocondrio è delimitato da due membrane. La membrana esterna è formata per il 50% da lipidi e poi da proteine a funzione enzimatica coinvolte, per esempio, nella degradazione del triptofano (aminoacido) o nell'allungamento degli acidi grassi.



Respirazione cellulare: il mitocondrio

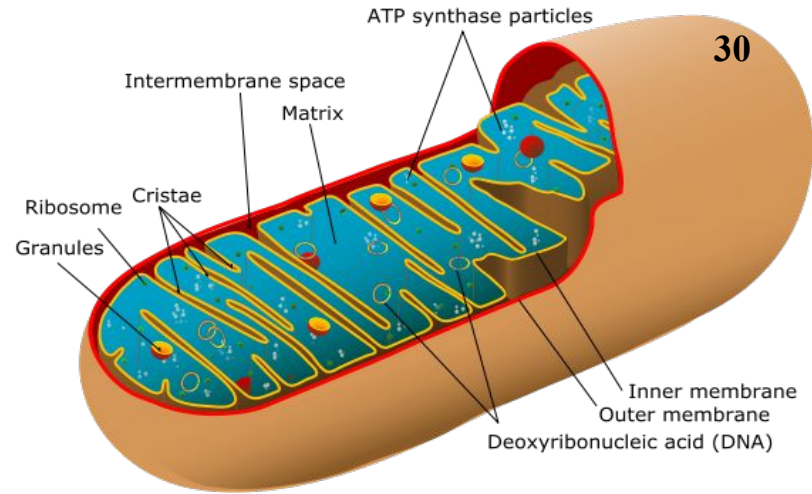
Altre proteine della membrana esterna sono le porine, formate da foglietti β -pieghettati che, di per sé, non sono selettivi.

Molto più selettiva è la membrana interna in cui la presenza di proteine è più marcata perché si tratta di molecole coinvolte nel ciclo di Krebs.



Respirazione cellulare: il mitocondrio

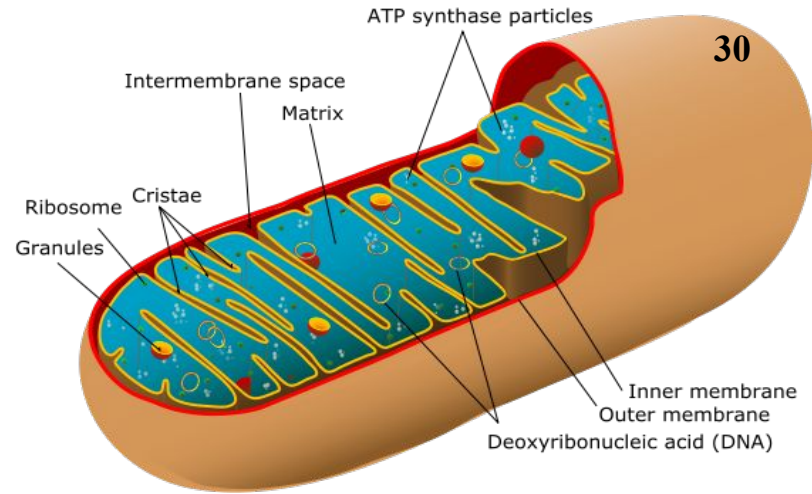
La membrana interna, come mostra l'immagine, si incunea nello spazio interno mitocondriale attraverso una serie di introflessioni (creste mitocondriali) che hanno il compito preciso di aumentare la superficie a disposizione di tutte le proteine coinvolte nel ciclo di Krebs.



Respirazione cellulare: il mitocondrio

Entrambe le membrane non presentano molecole di colesterolo. Elemento a favore della teoria endosimbiontica. Le due membrane delimitano degli spazi ben precisi all'interno del mitocondrio:

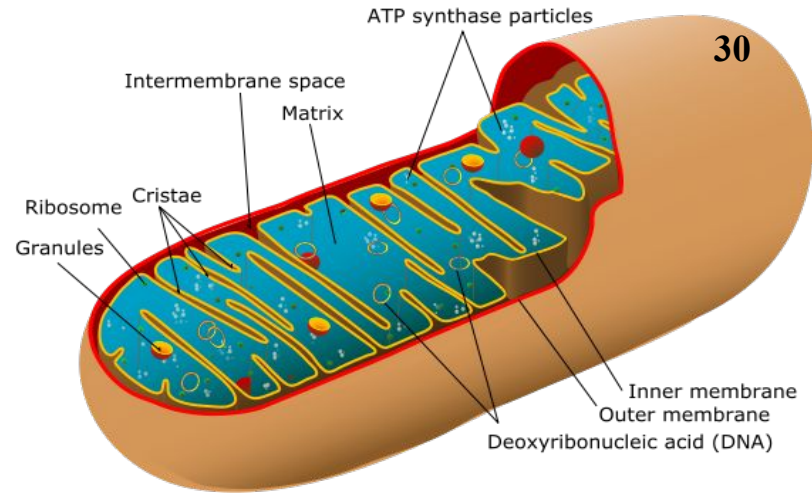
- lo spazio intermembrana
- la matrice mitocondriale



30

Respirazione cellulare: il mitocondrio

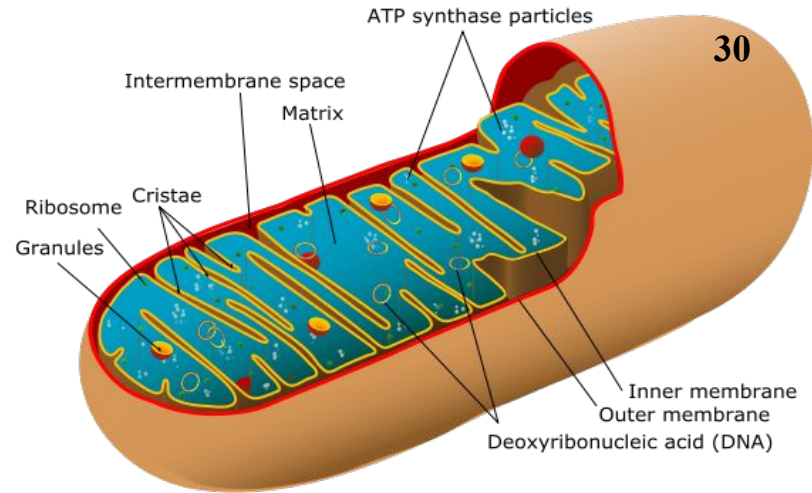
La matrice ha una consistenza gelatinosa dovuta alla presenza di numerosissime molecole proteiche, di ribosomi e di molecole di DNA circolare a doppio filamento (altra analogia strutturale con la cellula batterica). Quindi il mitocondrio è in grado di sintetizzare molecole proteiche in modo indipendente.



30

Respirazione cellulare: il mitocondrio

Altra caratteristica da tenere presente è che il DNA mitocondriale viene ereditato per via matrilineare. Non è quindi un'eredità mendeliana. Di conseguenza, se il padre ha una malattia genetica trasmissibile con il DNA mitocondriale questa non sarà ereditata da nessun membro della prole.



Respirazione cellulare: terza fase

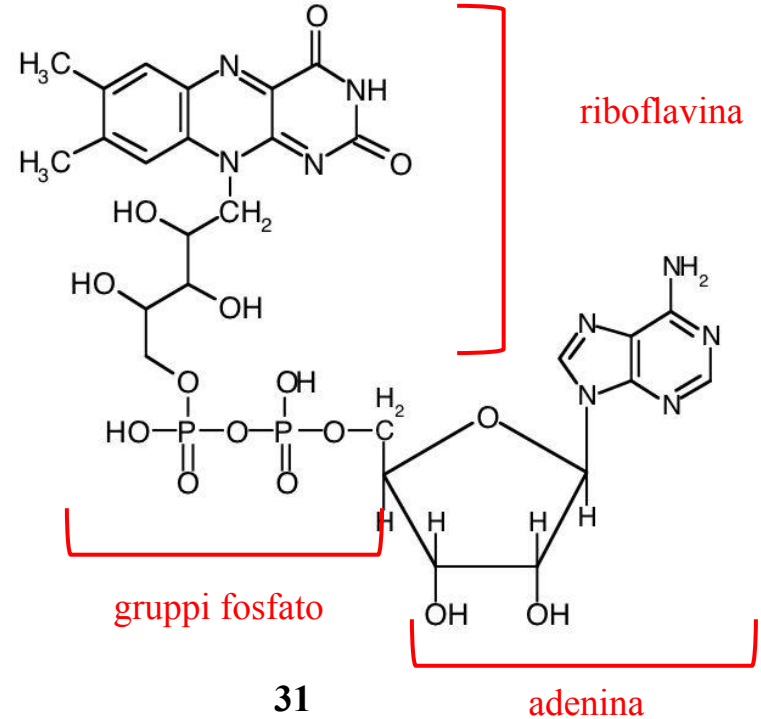
La **terza fase** della respirazione cellulare è il **ciclo di Krebs**.
Il ciclo di Krebs viene anche detto ciclo dell'acido citrico o degli acidi tricarbossilici.

Si tratta di una serie complessa di reazioni che avvengono nella matrice mitocondriale dove sono presenti quasi tutti gli enzimi richiesti per le relative ossidoriduzioni che porteranno alla formazione di molecole di CO_2 e alla riduzione di due coenzimi che sono il NAD^+ e il FAD rispettivamente a NADH e FADH_2 .

Respirazione cellulare: FAD e FADH₂

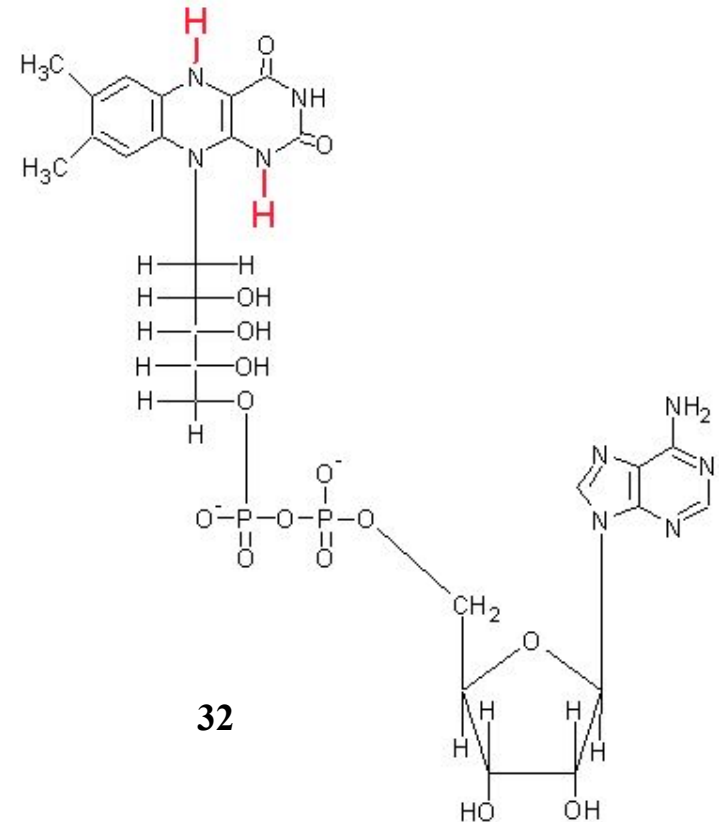
Prima di passare allo schema del ciclo di Krebs vediamo come è fatta e funziona la **molecola del FAD**.

Il **flavina adenina dinucleotide** è un coenzima che nella sua forma ossidata ha la struttura riprodotta nell'immagine di lato.



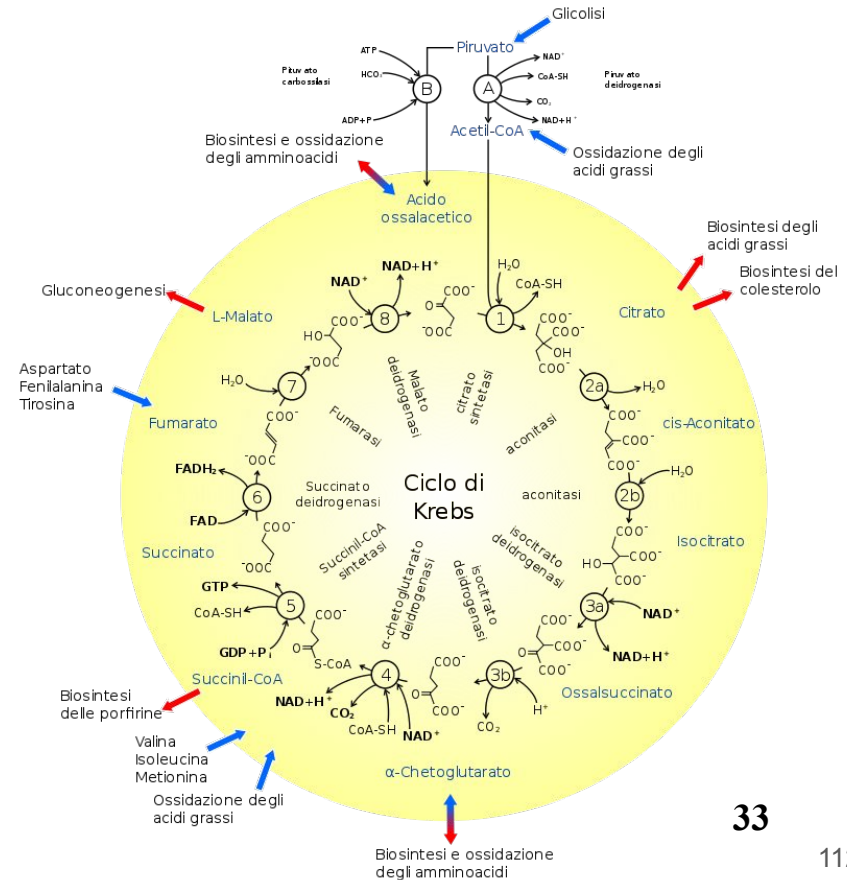
Respirazione cellulare: FAD e FADH₂

Durante il ciclo di Krebs il FAD acquisisce due atomi di idrogeno e si trasforma nella forma ridotta che si può vedere di lato. Il FAD interviene anche nell'ossidazione degli acidi grassi che porta alla formazione di acetil-coenzima A (lo stesso precursore citato per la reazione che stiamo esaminando) e nella catena di trasporto degli elettroni.



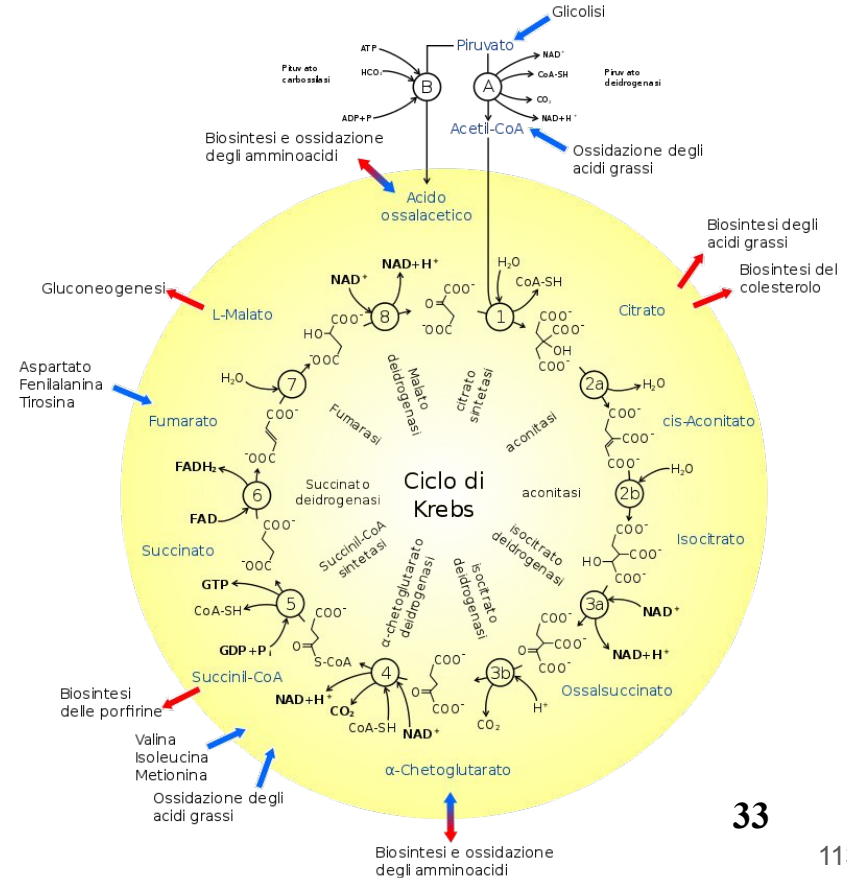
Respirazione cellulare: terza fase

Torniamo ora al ciclo di Krebs schematizzato nell'immagine di lato. Non è compito di questa presentazione analizzare ogni singola reazione (argomento specifico della biochimica nel corso di studi di Biotecnologie sanitarie).



Respirazione cellulare: terza fase

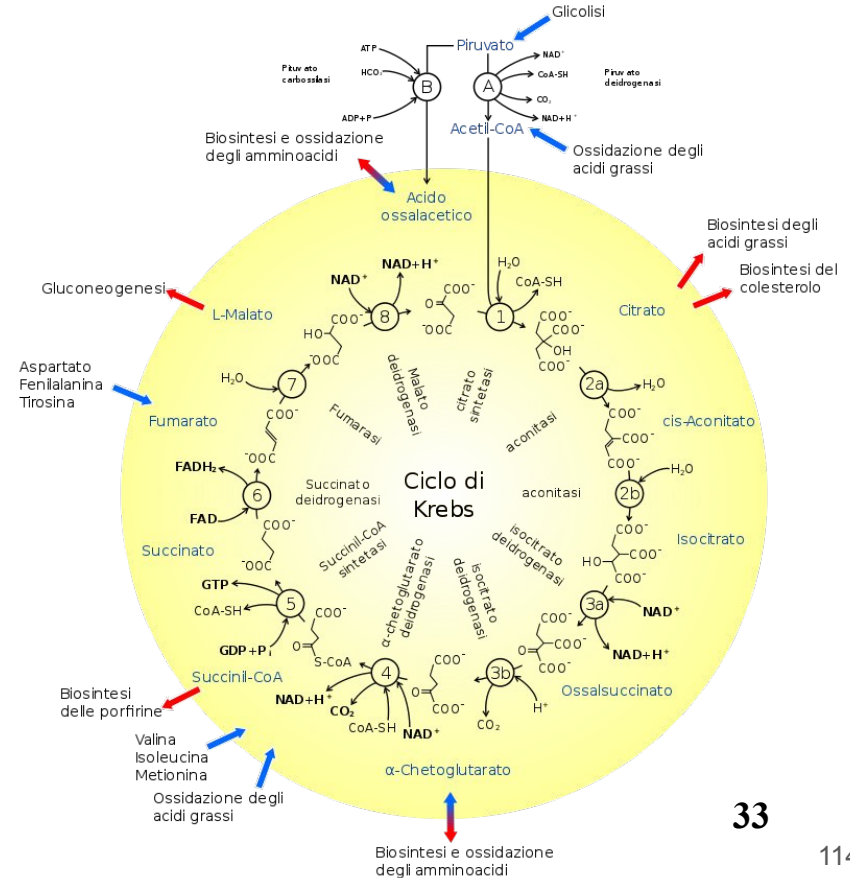
Invece è interessante segnalare alcune caratteristiche che spiegano come mai nella rete metabolica di una cellula ha una importanza fondamentale tanto da essere evidenziato in modo che spicchi tra tutte le vie metaboliche.



Respirazione cellulare: terza fase

Il caso dell'acetil-coenzima A che appartiene sia al catabolismo dei glucidi che degli acidi grassi è stato già annotato.

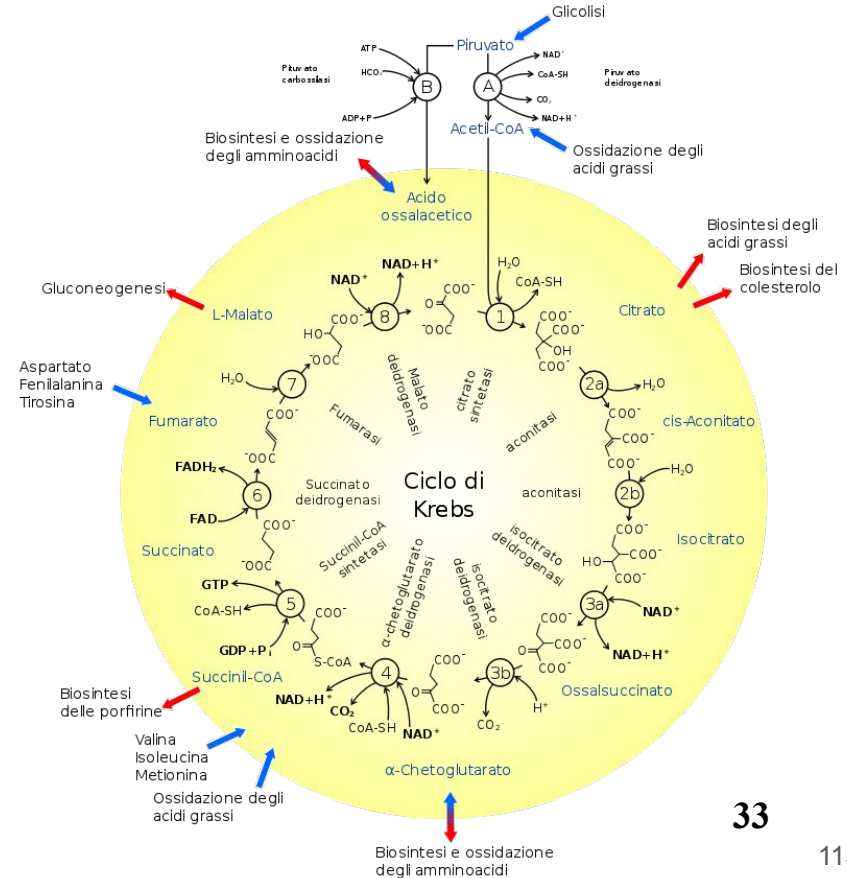
Ma basta vedere tutte le frecce blu e rosse che intersecano il ciclo per capire che è l'anello di congiunzione delle vie di degradazione catabolica di proteine, carboidrati e grassi in anidride carbonica e acqua.



Respirazione cellulare: terza fase

Inoltre fornisce molti precursori per le biosintesi di aminoacidi come l' α -chetoglutarato e l'ossalacetato. O di altre molecole fondamentali nel metabolismo cellulare.

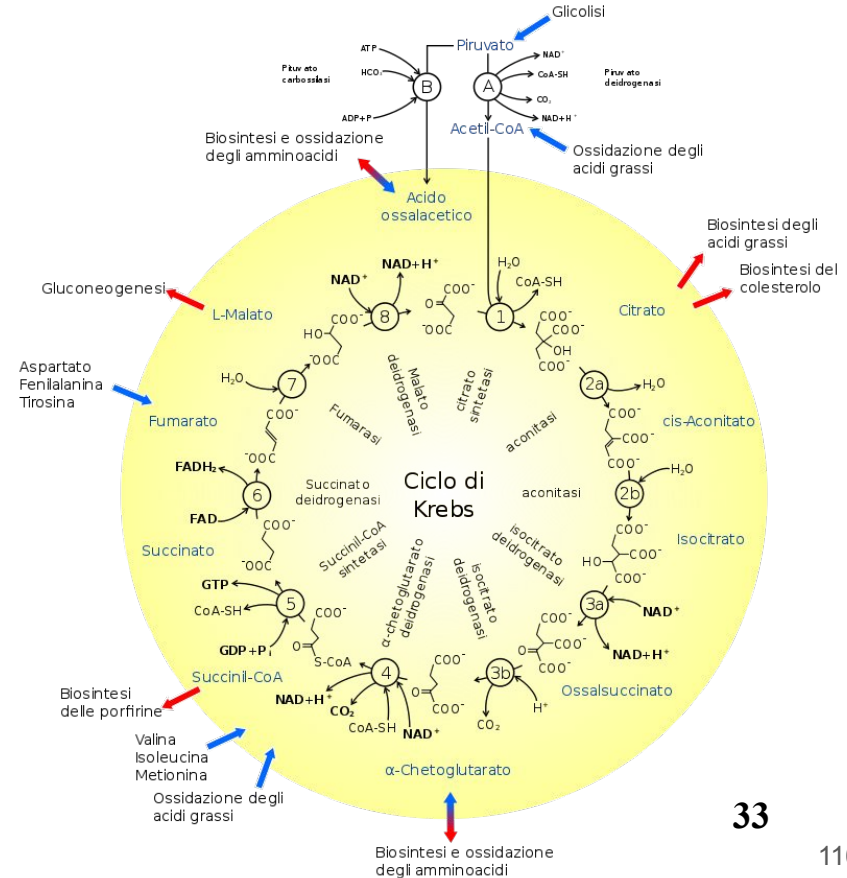
L'ingresso dell'acetil-coenzima A avvia il ciclo. Infatti si verifica una condensazione con l'ossalacetato che porta alla formazione di citrato.



Respirazione cellulare: terza fase

Al termine del ciclo i due atomi di carbonio dell'acetil-coenzima A vengono ossidati a due molecole di CO_2 e l'ossalacetato viene rigenerato.

Inoltre i processi di ossidazione portano alla formazione di una molecola di GTP, tre molecole di NADH e una di FADH_2 . Nella slide successiva l'equazione.



Respirazione cellulare: terza fase

Questa è l'equazione del ciclo di Krebs



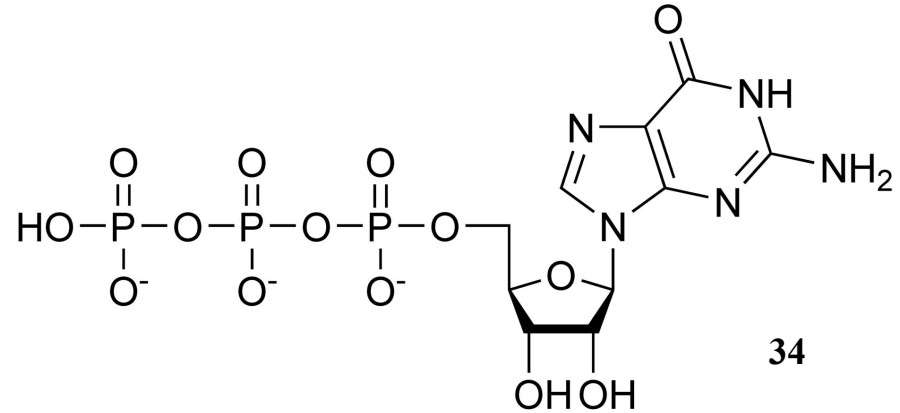
La molecola di GTP, formata durante il ciclo, viene utilizzata subito per produrre ATP.

Respirazione cellulare: GTP

Ma che cos'è il GTP?

GTP è l'acronimo di **guanosintrifosfato**. Si tratta di un ribonucleotide formato da:

guanina (base azotata), ribosio (zucchero pentoso) e tre gruppi fosfato. È un'ottima fonte di energia sfruttata dalla cellula ad esempio nella sintesi proteica, nella formazione dei microtubuli, nella trasduzione dei segnali



Respirazione cellulare: quarta fase

La **quarta fase** della respirazione cellulare è la **fosforilazione ossidativa**.

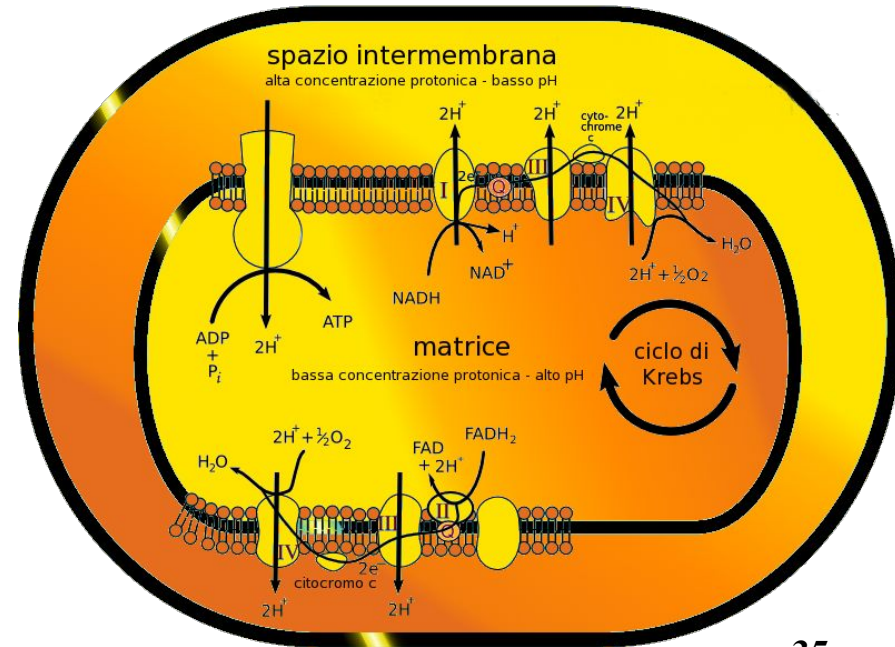
Negli eucarioti avviene sulle creste mitocondriali, dunque nella membrana mitocondriale interna.

Consta di due fasi:

- il trasporto degli elettroni
- la sintesi di ATP

Respirazione cellulare: quarta fase

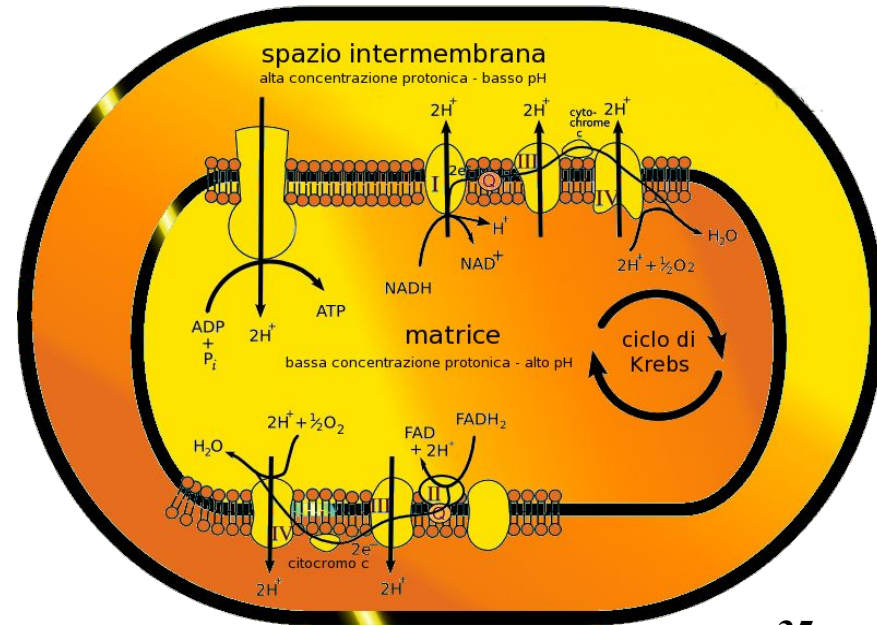
La prima fase avviene a carico di complessi enzimatici che hanno il compito preciso di riossidare tutte le molecole di NADH e FADH₂ che si sono formate dalla glicolisi al ciclo di Krebs. Prima di tutto vengono strappati gli idrogeni e si producono protoni H⁺ ed elettroni e⁻ destinati alla catena respiratoria. Ma vediamo il loro destino.



Respirazione cellulare: quarta fase

Il lavoro delle proteine transmembrana che stiamo per esaminare ha principalmente lo scopo di generare un gradiente protonico che viene poi sfruttato nelle reazioni successive per produrre ATP a partire da ADP e ATP sintasi.

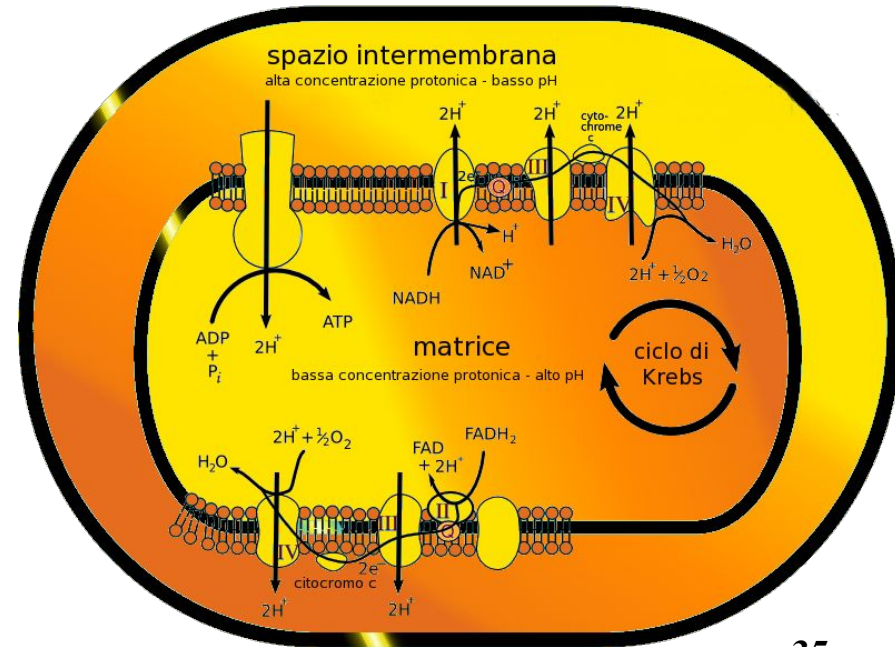
Situazione che abbiamo già esaminato nella fotosintesi clorofilliana.



Respirazione cellulare: quarta fase

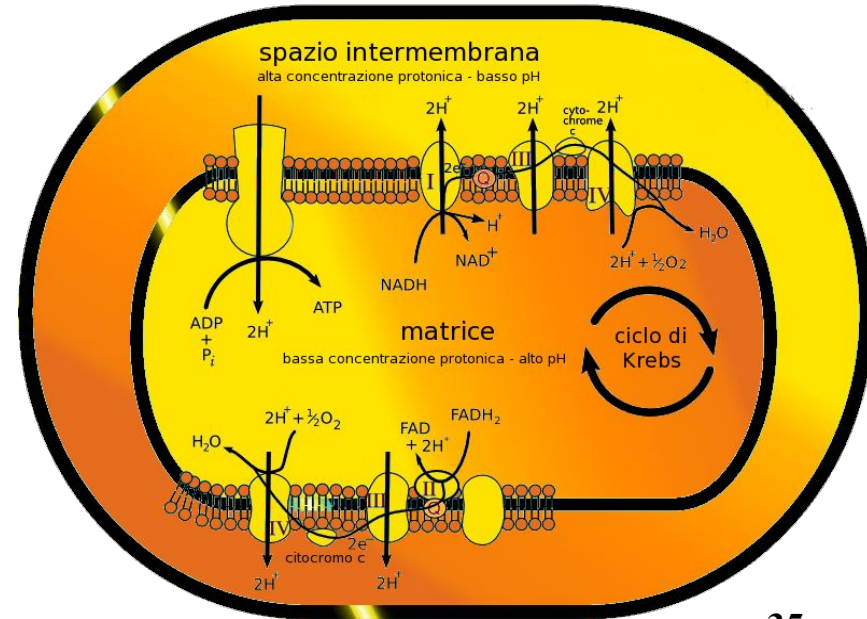
Ma quali sono i complessi enzimatici transmembrana coinvolti in questa catena di trasporto degli elettroni che ha il compito di riossidare le molecole di NADH e FADH₂ a NAD⁺ e FAD?

Sono i **citocromi**.



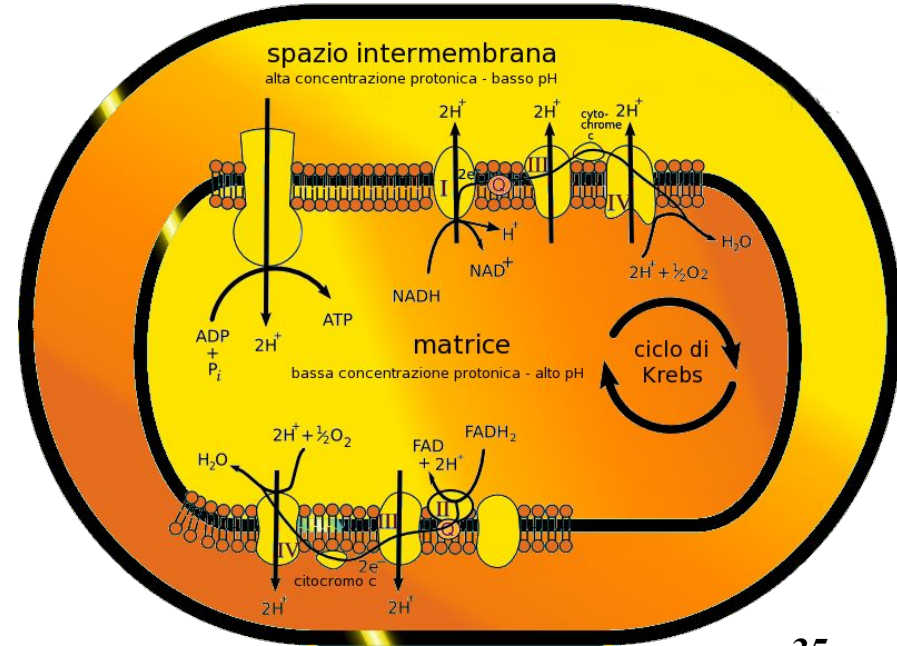
Respirazione cellulare: quarta fase

Quindi i citocromi trasferiscono gli elettroni ma in questo trasferimento rilasciano energia che viene sfruttata per trasferire i protoni H^+ dalla matrice mitocondriale alla membrana esterna. Si genera un gradiente protonico tra lo spazio intermembrana e la matrice perché la matrice è basica mentre la membrana esterna è acida.



Respirazione cellulare: quarta fase

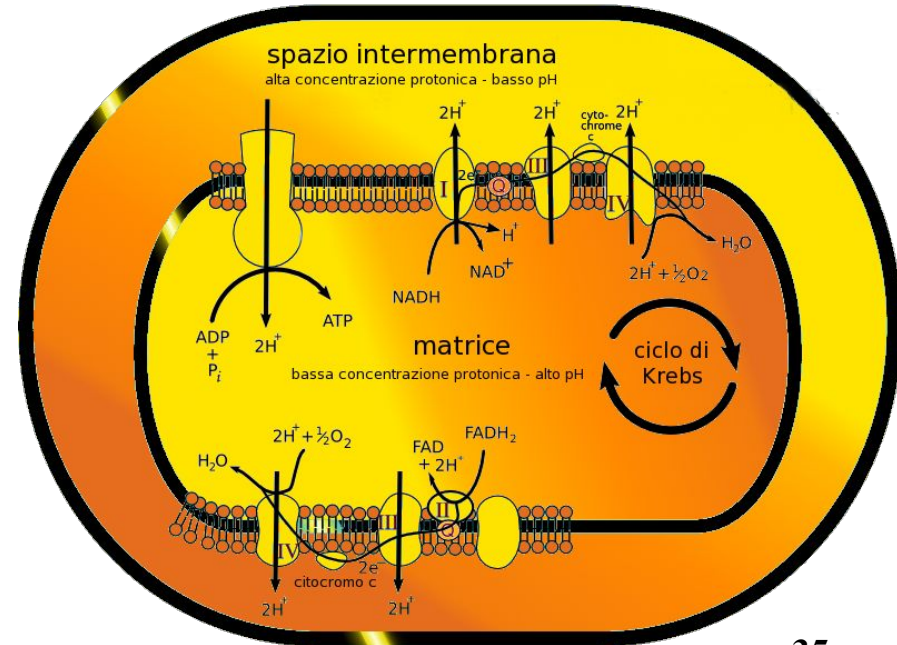
I protoni H^+ vorrebbero rientrare nella matrice mitocondriale ma il loro rientro è impedito dalla membrana interna che è a loro impermeabile. Subentra quindi l'enzima ATP sintasi che consente il passaggio ma sfrutta la loro energia per produrre ATP.



Respirazione cellulare: quarta fase

Nel trasferimento di elettroni a carico dei citocromi l'acceptore finale è l'ossigeno che viene ridotto in acqua, come si può vedere dallo schema accanto.

Il processo coinvolge entrambe le molecole di NADH e $FADH_2$.

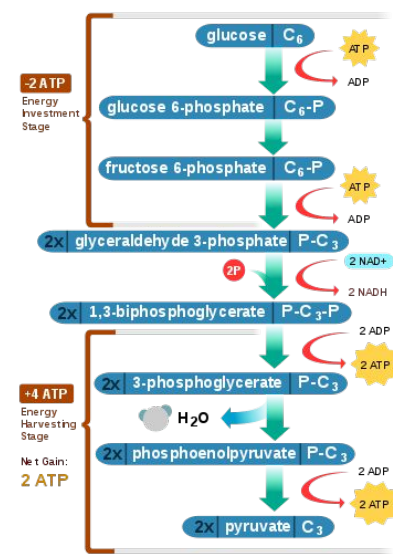


Respirazione cellulare: i conti finali

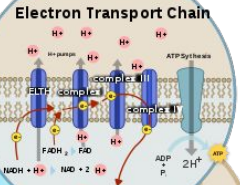
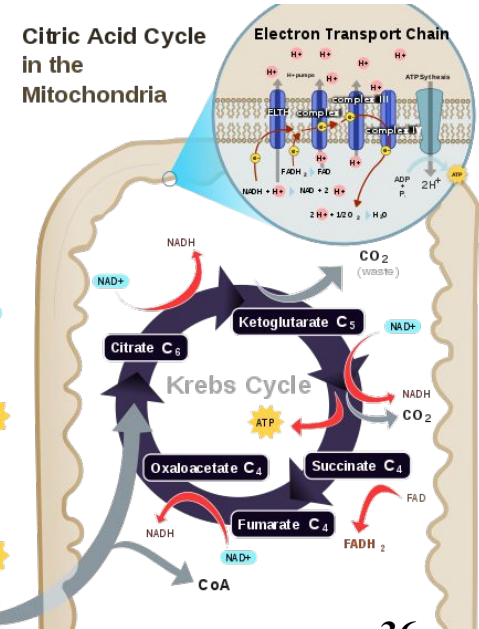
Alla fine, da una molecola di glucosio e sei molecole di ossigeno iniziali qual è il bilancio definitivo in termini energetici?

La domanda è specifica perché già conosciamo i prodotti che sono sei molecole di acqua e sei molecole di anidride carbonica. Quindi, quante molecole di ATP?

Glycolysis in the Cytoplasm



Citric Acid Cycle in the Mitochondria



36

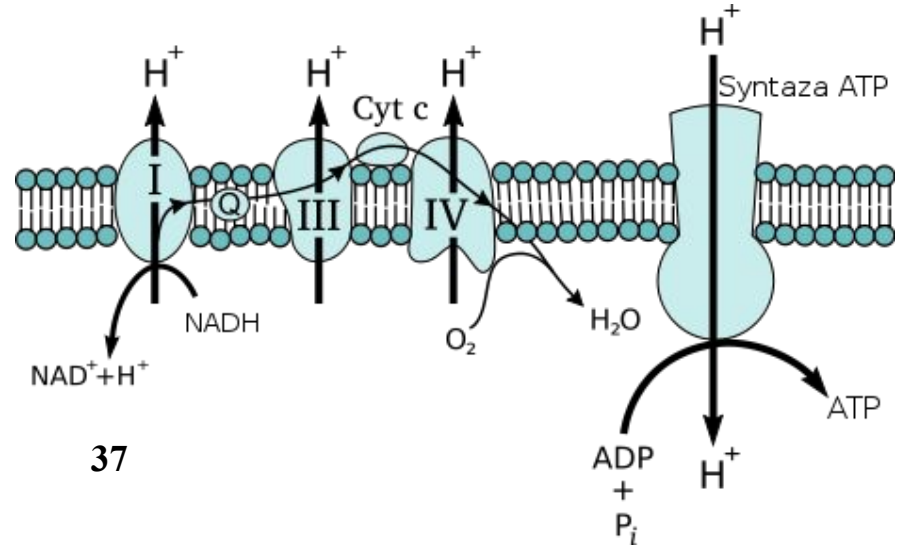
Respirazione cellulare: i conti finali

Fase	Coenzimi	ATP	Sorgente di ATP
Glicolisi		2 ATP	Fosforilazione a livello di substrato
	2 NADH	6 ATP	Fosforilazione ossidativa
Decarbossilazione ossidativa del piruvato	2 NADH	6 ATP	Fosforilazione ossidativa
Ciclo di Krebs		2 ATP	Fosforilazione a livello di substrato
	6 NADH	18 ATP	Fosforilazione ossidativa
	2 FADH ₂	4 ATP	Fosforilazione ossidativa
Bilancio totale		38	

Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

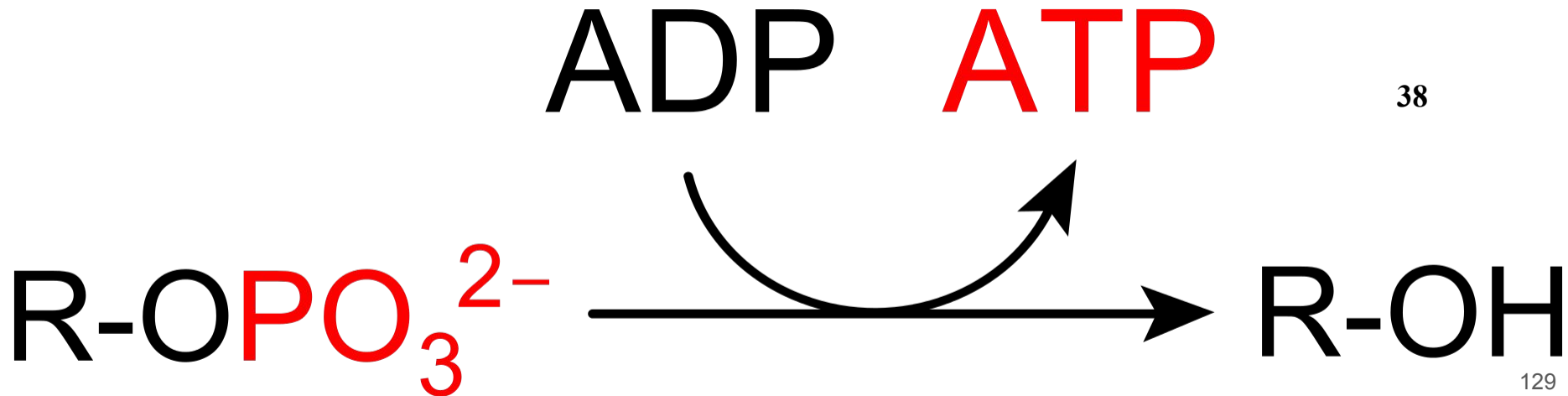
Per concludere chiariamo il significato di fosforilazione ossidativa e su substrato.

La **fosforilazione ossidativa** è tipica degli organismi aerobi che effettuano la respirazione cellulare ed è quanto avviene nella quarta fase come abbiamo appena visto.



Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

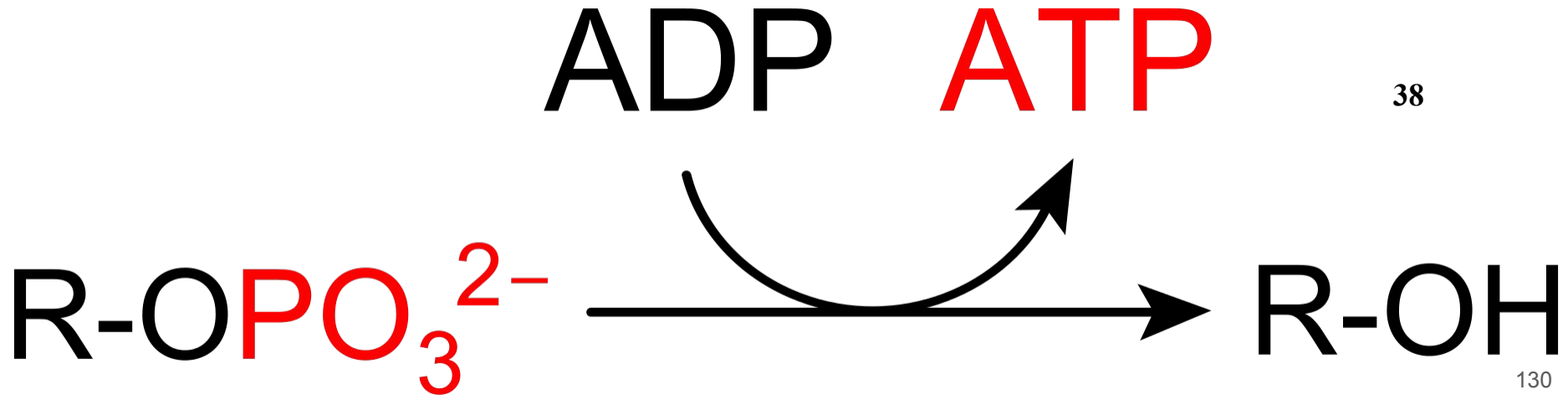
La **fosforilazione a livello di substrato** è una reazione metabolica che provoca la formazione di ATP o GTP mediante il trasferimento diretto di un gruppo fosfato all'ADP o al GDP da un altro composto fosforilato.



Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

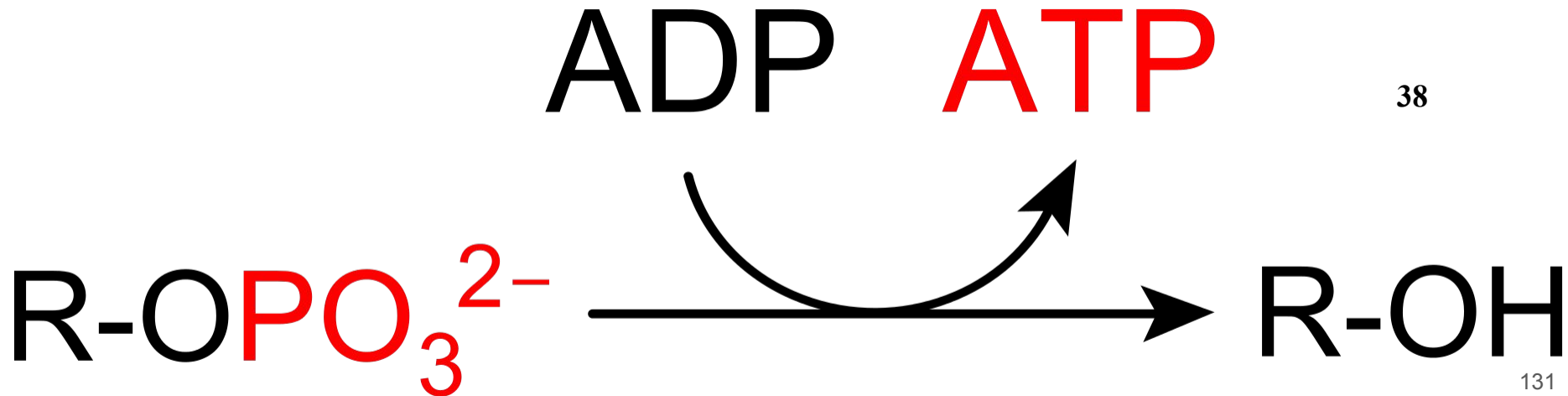
Quindi il composto donatore del gruppo fosfato è una molecola ad alta energia.

Altra considerazione: ossidazione e fosforilazione non sono accoppiate.



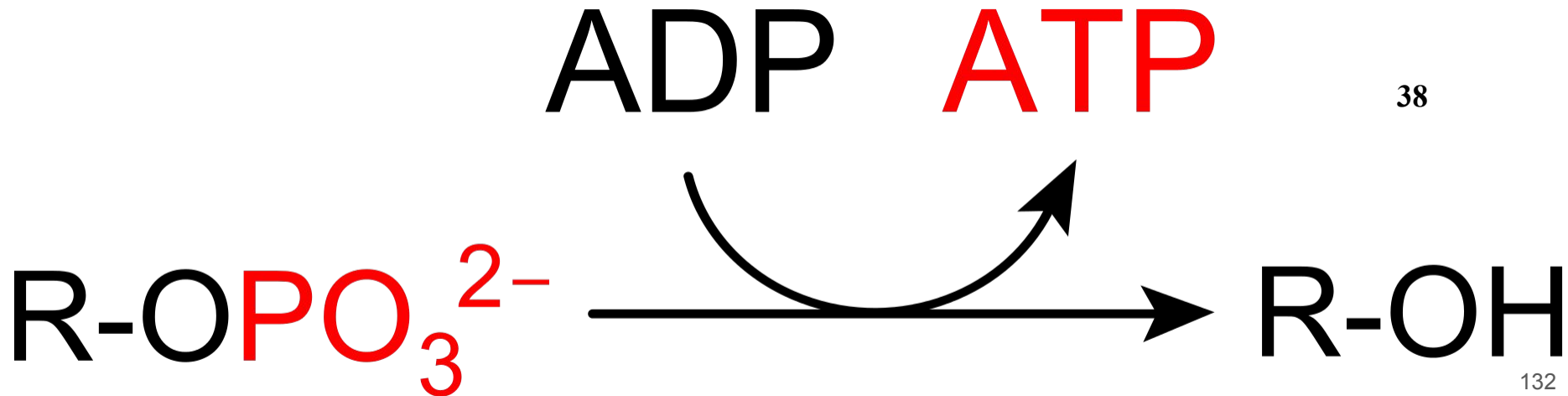
Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

Ciò non toglie che molecole di ATP possano essere formate con questa reazione metabolica anche durante la respirazione cellulare (glicolisi e ciclo di Krebs).



Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

Si tratta comunque sempre di una produzione di ATP meno efficiente che nelle cellule umane avviene solo nelle cellule muscolari con carenza di ossigeno e negli eritrociti perché mancano dei mitocondri.



Respirazione cellulare: le due fosforilazioni

Si può quindi facilmente dedurre che la fosforilazione ossidativa è comparsa nella cellula in evoluzione solo quando questa è stata in grado di operare una divisione di cariche ai due lati della membrana che ha generato quella forza proton-motrice (gradiente protonico) che è stata ed è la forza trainante per la produzione di ATP. Migliorare la resa energetica è stata sicuramente una tappa fondamentale.

Nella pagina dedicata al metabolismo microbico vedremo come i microrganismi si sono differenziati nella produzione di ATP.

AUTHOR CREDITS

- 1 Tetrapeptide - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Peptide_Bonds_Tetrapeptide_V.1.png
- 2 Triglyceride By Wolfgang Schaefer - author, Public Domain,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=116421>
- 3 Glucosio - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:DGlucose_Fischer.svg
- 4 DNA - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:DNA_structure_formula_virgin.svg
- 5 Ciclo del carbonio - By Derivative by Mikael Häggström, using originals by Laghi I, BorgQueen, Benjah-bmm27, Rkitko, Bobisbob, Jacek FH, Laghi L and Jynto - Images used:GlucoseAnimalsCarbon dioxideGlucose (open form)OxygenPlantsFungiStarchWaterHumanFile:Upper body front.png, CC BY-SA 3.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=6602399>
- 6 Schema del ciclo del carbonio - <https://www.flickr.com/photos/internetarchivebookimages/18196520135/>
- 7 Rappresentazione del disordine di un sistema - Di Daniele Pugliesi - Opera propria, CC BY-SA 3.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=19835884>
- 8 Reazioni eso- ed endoergoniche - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coupled_reactions.png
- 9 α -amilasi - By Own work. - From PDB entry 1SMD., Public Domain,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1765675>

AUTHOR CREDITS

- 10 Funzionamento degli enzimi - Di Created by TimVickers, vectorized by Fvasconcellos - Translation from Image:Induced fit diagram.svg by TimVickers, Pubblico dominio, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2047480>
- 11 Diagramma dell'energia di attivazione - <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2042097>
- 12 By Thomas Shafee (Own work) [CC BY 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>)], via Wikimedia Commons
- 13 Strutture di ribozimi - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ribozyme_structure_picutres.png
- 14 Struttura dell'ATP - Di User:Mysid - Self-made in bkchem; edited in perl., Pubblico dominio, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2570252>
- 15 Idrolisi ATP - <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ATP-ADP.svg>
- 16 Utilizzo ATP - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ADP_ATP_cycle.png
- 17 Formula della fotosintesi - By ZooFari - Own work, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=10433073>
- 18 Struttura di una foglia - By Zephyris - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=15005439>
- 19 Cloroplasti al microscopio - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rhizomnium_punctatum_lamina.jpeg

AUTHOR CREDITS

- 20 Schema della struttura interna di un cloroplasto - https://en.m.wikipedia.org/wiki/File:Scheme_Chloroplast-en.svg
- 21 Struttura della molecola di clorofilla a - Pubblico dominio,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1061563>
- 22 Spettro di assorbimento in un solvente per le clorofille a e b - Di Chlorophyll_ab_spectra2.PNG: Daniele Pugliesiderivative work: M0tty - Questo file deriva da: Chlorophyll ab spectra2.PNG:, CC BY-SA 3.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=20509583>
- 23 Schema della fase luminosa della fotosintesi clorofilliana - By w>User:Bensaccount - <http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Z-scheme.png>, CC BY-SA 3.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=3461098>
- 24 Formula di struttura di NADP^+ e NADPH - Di NEUROtiker - Opera propria, Pubblico dominio,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2326143>
- 25 Ciclo di Calvin - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Overview_of_the_Calvin_Cycle.png
- 26 Schema di un cloplasto con inclusioni di amido e lipidi - <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chloroplast.svg>
- 27 Gif animata della fotosintesi - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Photosynthesis_\(animated\).gif](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Photosynthesis_(animated).gif)
- 28 Catabolismo, trasportatori di energia e anabolismo -
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Catabolism,_energy_carriers_and_anabolism.png

AUTHOR CREDITS

- 29 Struttura molecolare del coenzima A - Di NEUROtiker - Opera propria, Pubblico dominio, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1555660>
- 30 Schema del mitocondrio - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Animal_mitochondrion_diagram_en_\(edit\).svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Animal_mitochondrion_diagram_en_(edit).svg)
- 31 FAD - Pubblico dominio, <https://it.wikipedia.org/w/index.php?curid=68353>
- 32 FAD ridotto - Di L'utente che ha caricato in origine il file è stato Samuele Madini di Wikipedia in italiano - Trasferito da it.wikipedia su Commons., Pubblico dominio, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=48272463>
- 33 Ciclo di Krebs - Di L'utente che ha caricato in origine il file è stato .jhc. di Wikipedia in italiano - Trasferito da it.wikipedia su Commons da Calipper utilizzando CommonsHelper., CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=10024220>
- 34 GTP - CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=106138>
- 35 Fosforilazione ossidativa - Di User:Rozzychan - original source en:Image:Etc2.png, CC BY-SA 2.5, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1599058>
- 36 Schema della respirazione cellulare - By RegisFrey - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=4389845>

AUTHOR CREDITS

- 37 Fosforilazione ossidativa - https://it.wikipedia.org/wiki/File:Mitochondrial_electron_transport_chain_short_PL.svg
- 38 Fosforilazione a livello di substrato - By Yikrazuul - Own work, Public Domain,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=9294318>