



*Centro Studi
Colombo*

3. Bioenergetica

3 BIOENERGETICA

Per mantenere la propria struttura, per crescere e per moltiplicarsi, gli esseri viventi hanno costantemente bisogno di prelevare dall'ambiente materia (per formare le molecole degli specifici composti che costituiscono ciascun organismo) ed energia (per compiere i diversi tipi di lavoro, chimico, osmotico, meccanico, ecc.).

Delle diverse forme di energia disponibili nell'ambiente e capaci di compiere lavoro nelle condizioni che caratterizzano la materia vivente (temperatura e pressione costanti), gli esseri viventi, a seconda del tipo di organismo, ne possono utilizzare solo due:

- **energia luminosa** (limitatamente a radiazioni di determinate lunghezze d'onda) da parte degli *organismi fototrofi*;
- **energia chimica** (contenuta in composti chimici: nella massima parte dei casi, composti organici) da parte degli *organismi chemiotrofi*.

Il calore non può essere utilizzato come fonte di energia da parte degli esseri viventi, perché essi "funzionano" a temperatura costante.

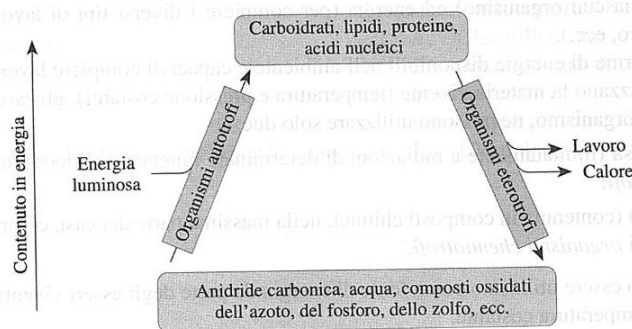
Nei processi fisici e chimici – ad esclusione di quelli coinvolti nelle trasformazioni atomiche (radioattività, fusione nucleare, ecc.) – l'energia non può essere né creata, né distrutta, ma solo trasformata. In ciascun organismo essa viene:

- in parte immagazzinata all'interno dell'organismo stesso sotto forma di composti chimici;
- in parte dispersa nell'ambiente sotto forma di calore;
- in parte restituita all'ambiente sotto forma di lavoro (chimico, meccanico, ecc.) svolto dall'organismo stesso.

Si può quindi dire che la materia vivente nel suo insieme e ciascun organismo singolarmente sono costantemente attraversati da un *flusso di energia* che consente loro di compiere i diversi tipi di lavoro (*chimico*, di sintesi di composti organici; *osmotico*, attraverso le membrane cellulari (concentrazione o espulsione di diversi composti dalle cellule contro i rispettivi gradienti di concentrazione); *meccanico*, con i diversi movimenti; *elettrico*, nel caso di alcuni organismi) necessari alla sopravvivenza, all'accrescimento e alla moltiplicazione. Quando questo flusso si arresta, si verifica la morte.

In particolare, nel mondo inorganico, gli elementi chimici che formano le molecole biologiche (soprattutto il carbonio) si trovano in forma ossidata, che è la forma più stabile, in quanto a minor contenuto di energia: nel caso del carbonio, esso si trova quasi esclusivamente sotto forma di anidride carbonica o di suoi derivati (carbonati)¹. Nei composti biologici, invece essi si trovano allo stato ridotto, a contenuto energetico maggiore. Da un lato, quindi la sintesi dei composti organici richiede energia (per ridurre il carbonio), dall'altro, però, i composti organici, una volta sintetizzati, possono rappresentare una fonte di energia qualora vengano ossidati.

La massima parte dell'energia necessaria alla riduzione del carbonio (e quindi alla sintesi di nuovi composti organici) deriva dall'energia luminosa: nell'economia della materia vivente il compito di sintetizzare nuovi composti organici a partire da materiale inorganico è infatti svolto per la massima parte da organismi fototrofi (che, per il fatto di esser capaci di produrre nuovi composti organici rientrano nella categoria degli **organismi autotrofi**). I composti organici così ottenuti rappresentano la fonte di energia per la maggior parte degli organismi chemiotrofi, che li ossidano, restituendo all'ambiente il carbonio sotto forma di anidride carbonica e di altro materiale inorganico (Fig. 3.1). Questi organismi, per il fatto di dover utilizzare composti organici elaborati da altri organismi, sono detti **organismi eterotrofi**.

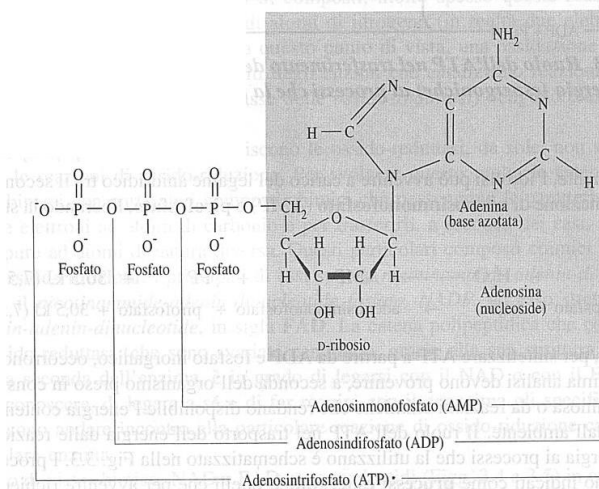


❖ **Figura 3.1** *Ciclo della materia e flusso di energia nella materia vivente. Mentre la materia, trasformata dagli organismi autotrofi in composti organici poi ossidati e ritrasformati in composti inorganici dagli eterotrofi, può essere riutilizzata per sintesi organiche, dando quindi origine ad un "ciclo" della materia, l'energia entrata negli organismi autotrofi come energia luminosa, trasformata in energia chimica dei composti organici ed utilizzata per compiere lavoro o dispersa come calore, non è più riutilizzabile da parte degli organismi.*

3.1 LA VALUTA ENERGETICA DELLE CELLULE: ATP

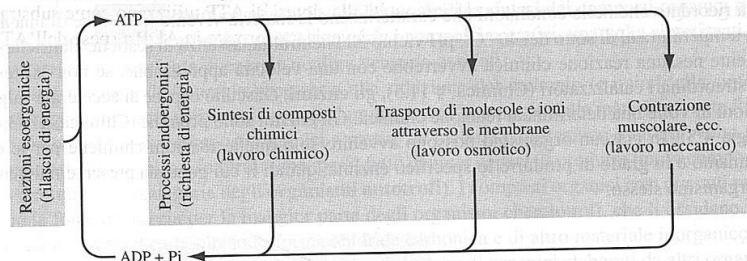
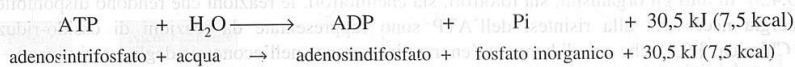
Qualunque sia la forma con cui l'energia è prelevata dall'ambiente, essa viene trasformata, all'interno di ciascun organismo, nell'energia chimica contenuta in un particolare tipo di composto: l'**adenosintrifosfato**, in sigla **ATP**, (o, più raramente, in composti ad esso simili, i **nucleosidi trifosfati**). L'ATP viene poi utilizzato per fornire energia a tutti i processi che ne richiedono. Esso costituisce quindi la forma con cui l'energia viene scambiata tra i processi che la forniscono e quelli che la utilizzano. In altre parole, gli organismi sono "macchine che funzionano a energia chimica", sfruttando cioè l'energia resa disponibile da certe reazioni chimiche e utilizzando per far avvenire altre reazioni (lavoro chimico) o per svolgere altri tipi di lavoro (meccanico, osmotico, ecc.).

Va ricordato che nelle condizioni che caratterizzano la materia vivente (pressione di una atmosfera, temperatura al di sotto dei 40 °C, pH vicino alla neutralità, assenza di scariche elettriche) praticamente nessuna reazione chimica avverrebbe con una velocità apprezzabile, se non esistessero degli straordinari catalizzatori (Chimica, § 11.5), gli **enzimi**, ciascuno capace di accelerare migliaia o milioni di volte una determinata reazione chimica. Gli enzimi sono proteine (Chimica, § 13.4.1 e Biologia 4.5). In ciascun organismo possono avvenire solo quelle reazioni chimiche per le quali l'organismo è in grado di produrre lo specifico enzima, quindi il cui gene sia presente nel genoma dell'organismo stesso.



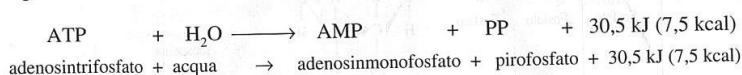
□ **Figura 3.2** *Struttura dell'ATP.*

L'ATP (Fig. 3.2) è formato da una molecola di adenina legata tramite un legame covalente ad una molecola di *ribosio* (formando *adenosina*); il ribosio, a sua volta, è legato a tre molecole di acido fosforico (di cui la prima si lega al ribosio sotto forma di estere) legate fra di loro sotto forma di anidridi (cioè con legami anidridici). Quando l'ATP viene utilizzato per fornire energia, viene idrolizzato il legame tra l'ultimo e il penultimo fosfato, con formazione di **adenosindifosfato (ADP)** e **fosfato inorganico**, e liberazione di una quantità di energia pari a 30,5 kJ (7,5 kcal) per mole di ATP idrolizzata:



□ **Figura 3.3** *Ruolo dell'ATP nel trasferimento dell'energia dalle reazioni che liberano energia (esoergoniche) ai processi che la utilizzano (endoergonici).*

Alternativamente, l'idrolisi può avvenire a carico del legame anidridico tra il secondo e il primo fosfato, con formazione di **adenosinmonofosfato (AMP)** e **pirofosfato**, liberando la stessa quantità di energia:



D'altra parte, per sintetizzare ATP a partire da ADP e fosfato inorganico, occorrono 30,5 kJ (7,5 kcal), che, in ultima analisi devono provenire, a seconda dell'organismo preso in considerazione, o dall'energia luminosa o da reazioni chimiche che rendano disponibile l'energia contenuta nei composti prelevati dall'ambiente. Il ruolo dell'ATP nel trasporto dell'energia dalle reazioni chimiche che liberano energia ai processi che la utilizzano è schematizzato nella Fig. 3.3. I processi che liberano energia sono indicati come **processi esoergonici**, quelli che per avvenire richiedono energia sono detti **processi endoergonici**.

La quantità di 30,5 kJ (7,5 kcal) rappresenta il "pacchetto" minimo indivisibile con cui l'energia viene scambiata tra processi esoergonici e processi endoergonici. Se l'energia necessaria a far avvenire un certo processo è inferiore a 30,5 kJ, la parte non utilizzata viene dispersa sotto forma di calore: il calore è una forma di energia "degradata", che gli organismi viventi non possono utilizzare. Se un processo richiede più di 30,5 kJ, gli enzimi coinvolti utilizzano due o più molecole di ATP.

D'altra parte, in tutte le cellule, l'ATP può essere sintetizzato, a partire da ADP e fosfato inorganico, solo nel corso di reazioni che liberino almeno 30,5 kJ. Il processo di sintesi di ATP viene indicato con il termine di *fosforilazione*; a seconda delle modalità con cui si verifica, se ne distinguono due tipi: la *fosforilazione a livello del substrato* e la *fosforilazione ossidativa* (Biologia, § 3.4.1 e 3.4.3). In tutti gli organismi, sia fototrofi, sia chemiotrofi, le reazioni che rendono disponibile l'energia necessaria alla risintesi dell'ATP sono rappresentate da reazioni di ossido-riduzione (Chimica, § 9.1), che quindi hanno un'enorme importanza nell'economia degli esseri viventi.

In tutti gli organismi, i sistemi enzimatici deputati alla sintesi di ATP utilizzano come substrato di partenza l'ADP. L'AMP eventualmente formato può venir trasformato in ADP a spese dell'ATP, grazie ad un enzima che catalizza la reazione:

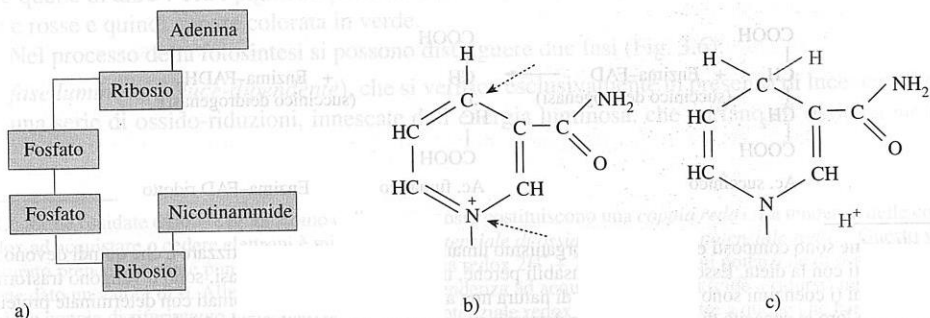


3.2 LE OSSIDO-RIDUZIONI BIOLOGICHE E I COENZIMI DELLE OSSIDO-RIDUZIONI: NAD E FAD

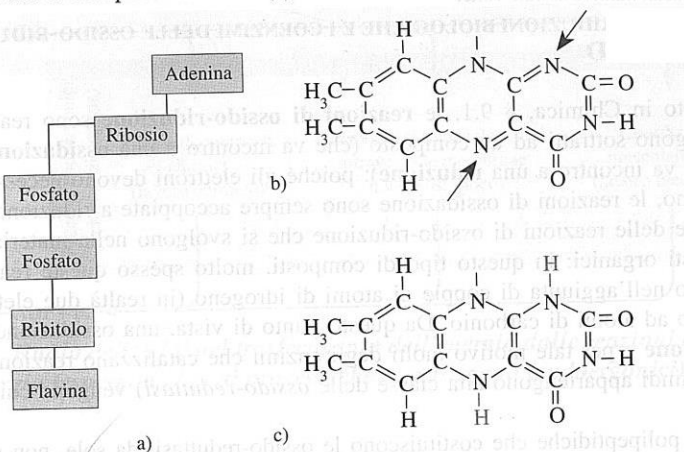
Come indicato in Chimica, § 9.1, le **reazioni di ossido-riduzione** sono reazioni nelle quali elettroni vengono sottratti ad un composto (che va incontro a una **ossidazione**) e trasferiti ad un altro (che va incontro a una **riduzione**): poiché gli elettroni devono necessariamente legarsi ad un atomo, le reazioni di ossidazione sono sempre accoppiate a riduzione e viceversa. La maggior parte delle reazioni di ossido-riduzione che si svolgono nella materia vivente riguardano composti organici: in questo tipo di composti, molto spesso queste reazioni consistono nel distacco o nell'aggiunta di coppie di atomi di idrogeno (in realtà due elettroni e due protoni, H^+) da o ad atomi di carbonio. Da questo punto di vista, una ossidazione consiste in una **deidrogenazione** e per tale motivo molti degli enzimi che catalizzano reazioni di ossido-riduzione (che quindi appartengono alla classe delle *ossido-reduttasi*) vengono chiamati **deidrogenasi**.

Le catene polipeptidiche che costituiscono le ossido-reduttasi, da sole, non sono in grado di far avvenire le reazioni di ossido-riduzione. Per svolgere questo ruolo, le catene polipeptidiche devono combinarsi con particolari composti chimici che posseggono le caratteristiche necessarie per strappare elettroni ad atomi di carbonio e per trasferirli, a seconda dei casi, ad altri atomi di carbonio oppure ad atomi di natura diversa. Questi particolari composti chimici sono detti **coenzimi delle ossido-riduzioni**: i principali di essi sono il *nicotinammide-adenin-dinucleotide*, in sigla **NAD** (e il *nicotinammide-adenin-dinucleotide fosfato*, **NADP**, ad esso strettamente correlato), e il *flavin-adenin-dinucleotide*, in sigla **FAD**. La catena polipeptidica che costituisce ciascuna delle ossido-reduttasi (che sono svariate centinaia), grazie alla sua struttura tridimensionale, da un lato, a seconda dell'enzima, è in grado di legarsi con il NAD o con il FAD, dall'altro è capace di riconoscere, di legare a sé e di far reagire con il coenzima gli specifici composti chimici che devono andare incontro alla particolare reazione di ossido-riduzione catalizzata da ciascun particolare enzima.

Dal punto di vista chimico, NAD e FAD sono nucleotidi (Figg. 3.4 e 3.5) in cui l'adenosinmonofosfato (AMP) è legato tramite il fosfato ad un secondo nucleotide, la cui base azotata è, nel caso



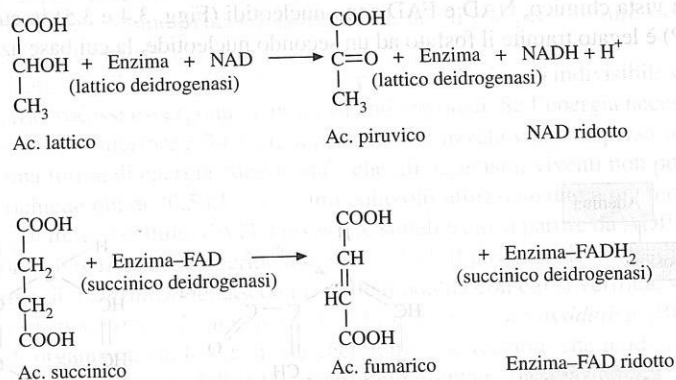
□ **Figura 3.4 Il NAD.** (a) Struttura della molecola. (b) Forma ossidata della nicotinammide: le due frecce tratteggiate indicano le posizioni in cui entrano i due elettroni sottratti ai composti ossidati. (c) Forma ridotta della nicotinammide.



□ **Figura 3.5 Il FAD.** (a) Struttura della molecola. (b) Forma ossidata della flavina: le due frecce indicano le posizioni in cui entrano i due elettroni e i due protoni sottratti ai composti ossidati. (c) Forma ridotta della flavina.

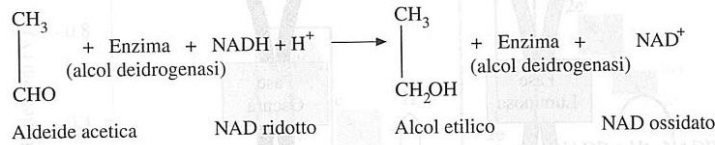
del NAD, la nicotinammide, derivata dalla vitamina³ PP (*pellagra preventing*), e, nel caso del FAD, una flavina, la vitamina B₂ o *riboflavina*.

Nelle cellule, il NAD e il FAD possono essere utilizzati per ossidare composti organici, sottraendo loro due elettroni e due protoni (due atomi di idrogeno): in questo caso si ottengono i coenzimi ridotti (NADH + H⁺ e FADH₂). Ad esempio:



³ Le **vitamine** sono composti organici che l'organismo umano non è in grado di sintetizzare e che quindi devono essere introdotti con la dieta. Esse sono indispensabili perché, nella massima parte dei casi, sono o vengono trasformate in coenzimi (i coenzimi sono quei composti di natura non aminoacidica che, combinati con determinate proteine conferiscono loro la capacità di catalizzare una determinata reazione chimica; a seconda del tipo di reazione si distinguono coenzimi delle ossido-riduzioni, coenzimi delle transaminazioni, ecc.). Il fabbisogno giornaliero di vitamine è relativamente piccolo rispetto a quello di altri nutrienti, perché i coenzimi fanno parte degli enzimi, cioè di catalizzatori che, pur partecipando a reazioni chimiche, ricompaiono inalterati alla fine della reazione stessa e quindi possono essere riutilizzati numerosissime volte.

Il potenziale di ossidoriduzione (potenziale redox)⁴ della coppia NAD/NADH+H⁺ è sufficientemente vicino a quelli degli atomi di carbonio dei composti organici perché il NADH+H⁺ possa essere anche utilizzato per ridurre composti organici, inserendo nella loro molecola due elettroni e due protoni e rigenerando il coenzima ossidato:



Nel caso della coppia FAD/FADH₂, invece, la riossidazione del FADH₂ richiede l'intervento di ossidanti più forti.

Quando si trovano combinati con questi coenzimi, gli elettroni si trovano ad un livello energetico elevato: questo spiega perché i coenzimi ridotti possono essere utilizzati per ridurre il carbonio e giustifica il fatto che essi siano considerati, da un certo punto di vista, uno strumento a disposizione delle cellule per trasferire energia dai composti che vengono ossidati a quelli che vengono ridotti.

La quantità di coenzimi disponibili nelle cellule è limitata, quindi la quantità di composti che possono essere ossidati generando coenzimi ridotti è limitata dalla disponibilità di coenzimi. Per consentire il proseguimento delle reazioni di ossidazione, occorre che i coenzimi vengano riossidati: a seconda del tipo di reazione attraverso cui avviene la riossidazione, in molti casi le cellule riescono ad utilizzare una parte dell'energia ancora presente negli elettroni ad essi legati.

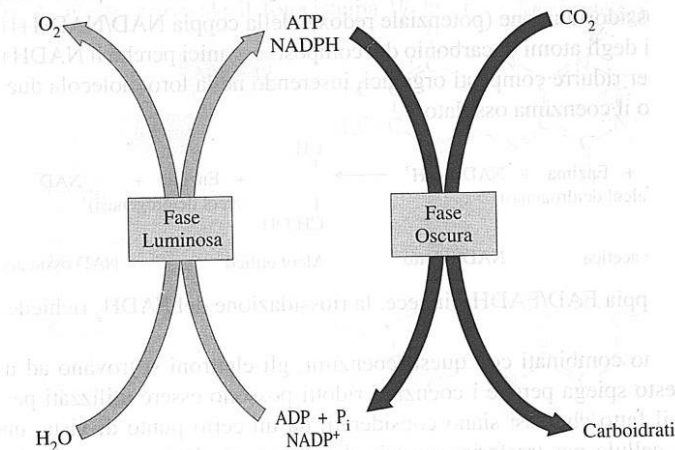
3.3 FOTOSINTESI

Gli organismi fototrofi posseggono il corredo di enzimi che consente loro di trasformare l'energia luminosa in energia chimica e di utilizzarla per ridurre l'anidride carbonica, trasformandola dapprima in carboidrati (glucosio) e poi in tutti gli altri composti che costituiscono la materia vivente. Questo processo di utilizzazione dell'energia e della materia prende il nome di **fotosintesi**.

Nella sua forma più evoluta, la fotosintesi si svolge nei **cloroplasti** (§ Biologia 2.4.4 e 2.6.1), organelli presenti nelle cellule delle alghe verdi e dei tessuti verdi delle piante. Nello spessore delle membrane presenti all'interno dei cloroplasti, sono presenti diversi **pigmenti**, sostanze che appaiono colorate perché sono in grado di assorbire la luce di certe lunghezze d'onda, mentre lasciano passare quelle di altre⁵. Tra i pigmenti presenti il più importante è la **clorofilla**, che assorbe radiazioni blu e rosse e quindi appare colorata in verde.

Nel processo della fotosintesi si possono distinguere due fasi (Fig. 3.6):

- **fase luminosa** (o *luce-dipendente*), che si verifica esclusivamente in presenza di luce: consiste in una serie di ossido-riduzioni, innescate dall'energia luminosa, che portano all'ossidazione del-



□ **Figura 3.6** Rapporto tra fase luminosa e fase oscura della fotosintesi.

l'ossigeno dell'acqua, che viene liberato sotto forma di ossigeno molecolare, e all'accumulo di ATP e di un coenzima ridotto, il NADPH+H⁺;

- **fase oscura** (o *luce-indipendente*), che può verificarsi anche al buio (purché siano presenti quantità sufficienti di ATP e di NADPH+H⁺): l'ATP e il coenzima ridotto sono utilizzati per ridurre l'anidride carbonica, trasformandola in glucosio.

3.3.1 LE REAZIONI DELLA FASE LUMINOSA DELLA FOTOSINTESI

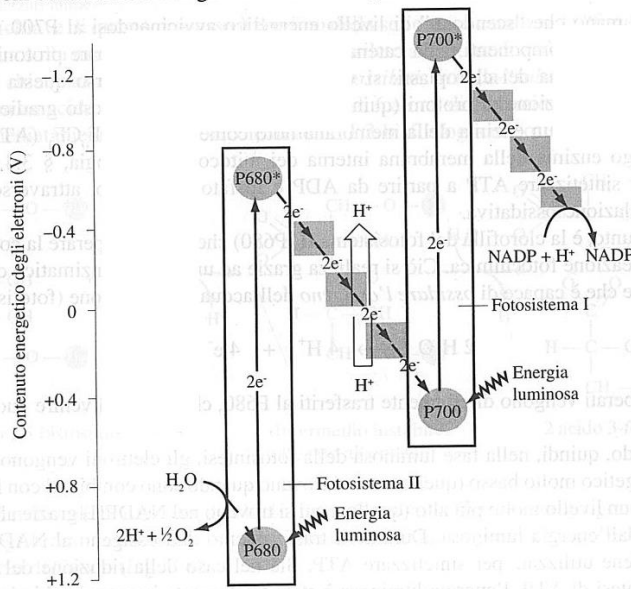
La clorofilla e gli altri pigmenti, nelle membrane all'interno dei cloroplasti, si trovano associati con proteine a formare grossi complessi multimolecolari di due tipi:

- i *fotosistemi (I e II)* direttamente coinvolti nell'assorbimento della luce e nella sua conversione in energia chimica, formati da 50-100 molecole di clorofilla e da 10-20 molecole di proteine; una o due delle molecole di clorofilla presenti costituiscono il *centro di reazione fotochimica*, a livello del quale si verifica l'evento fondamentale delle reazioni della fase luminosa: l'eccitazione della clorofilla; il fotosistema II contiene inoltre il sistema enzimatico che scinde l'acqua, utilizzandola come fonte di elettroni;
- i *complessi di captazione dell'energia*, deputati a raccogliere l'energia luminosa e a convogliarla sui fotosistemi.



È consigliabile tornare a rileggere questo paragrafo dopo aver studiato quello sulla respirazione cellulare (Biologia § 3.4.2).

Un quanto di luce, quando colpisce la clorofilla di un centro di reazione fotochimica del fotosistema I (Fig. 3.7), indicato con la sigla P700, cede la propria energia ad una coppia di elettroni di questa clorofilla, che diviene "eccitata" in quanto contiene questi elettroni divenuti "ad alta energia". La clorofilla eccitata cede immediatamente questi elettroni ad un "accettore primario": l'energia luminosa causa quindi una ossido-riduzione, in cui la clorofilla del fotosistema I si ossida (perde elettroni) e l'accettore primario si riduce (acquista elettroni). Nel passaggio all'accettore primario, gli elettroni conservano l'energia che avevano acquistato dalla luce. Gli elettroni, ora combina-



□ **Figura 3.7** Flusso degli elettroni durante la fase luminosa della fotosintesi.

I quadrati grigi rappresentano i componenti delle catene di trasporto degli elettroni, che vanno incontro a reciproche ossidoriduzioni. Gli asterischi accanto alle sigle P700 e P680 ne indicano lo stato eccitato. La freccia bianca indica il pompaggio di protoni attraverso la membrana del tilacoide, che crea un gradiente di pH attraverso la membrana stessa. Questo gradiente è poi sfruttato per sintetizzare l'ATP.

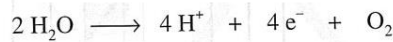
ti con l'accettore primario, si trovano ad un livello energetico più elevato di quello in cui si troverebbero se fossero legati al NADP, per cui il loro passaggio a questo coenzima è un processo spontaneo, "in discesa": essi infatti entrano in una catena di trasferimento di elettroni, costituita da diverse proteine enzimatiche che fanno parte delle membrane interne dei cloroplasti. Esse "si passano" gli elettroni attraverso una serie di reazioni ossido-riduzione spontanee (in cui un enzima, ridotto, cede gli elettroni al successivo membro della catena che a sua volta si riduce, mentre il primo si riossida), che si concludono con la riduzione del NADP, che dà origine a NADPH+H⁺ prelevando due H⁺ dalla soluzione circostante.

La clorofilla del fotosistema I deve recuperare gli elettroni perduti, per poter essere di nuovo eccitabile. A questo provvede il fotosistema II: la clorofilla del suo centro di reazione fotochimica (indicato con la sigla P680) viene eccitata in modo analogo a quello descritto per il fotosistema I e cede gli elettroni ad un accettore primario diverso da quello del fotosistema I. Il livello energetico a cui vengono a trovarsi ora gli elettroni è più alto di quello del P700 del fotosistema I, per cui essi possono essere trasferiti ad esso "in discesa" attraverso una catena di trasportatori (sempre inseriti nelle membrane interne dei cloroplasti) che vanno incontro a cicliche ossido-riduzioni.

La catena di trasportatori di elettroni dal P680 eccitato al P700 funziona in modo del tutto paragonabile alla catena respiratoria dei mitocondri (Biologia, § 3.4.2); l'energia liberata dagli

elettroni, man mano che “scendono” di livello energetico avvicinandosi al P700 nel corso delle ossido-riduzioni dei componenti della catena, viene utilizzata per pompare protoni (H⁺) attraverso la membrana interna dei cloroplasti: si viene così a creare, attraverso questa membrana, un gradiente di concentrazione di protoni (quindi un gradiente di pH). Questo gradiente, a sua volta, viene utilizzato da un enzima della membrana noto come ATPasi CF₀CF₁ (ATPasi, molto simile all’analogo enzima della membrana interna dei mitocondri; Biologia, § 3.4.2) come fonte di energia per sintetizzare ATP a partire da ADP e fosfato inorganico, attraverso un meccanismo di fosforilazione ossidativa.

A questo punto, è la clorofilla del fotosistema II (P680) che deve recuperare la coppia di elettroni persi nella reazione fotocimica. Ciò si realizza grazie ad un sistema enzimatico che fa parte del fotosistema II e che è capace di *ossidare l’ossigeno* dell’acqua nella reazione (fotolisi dell’acqua):



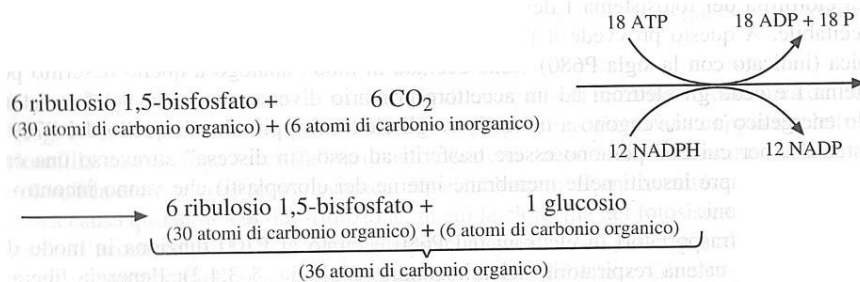
Gli elettroni liberati vengono direttamente trasferiti al P680, che può così venire nuovamente eccitato.

Riassumendo, quindi, nella fase luminosa della fotosintesi, gli elettroni vengono “sollevati” da un livello energetico molto basso (quello a cui si trovano quando sono combinati con l’ossigeno dell’acqua) fino a un livello molto più alto (quello a cui si trovano nel NADPH) grazie alle ossido-riduzioni causate dall’energia luminosa. Durante il trasferimento dall’ossigeno al NADPH, una parte dell’energia viene utilizzata per sintetizzare ATP. Sia nel caso della riduzione del NADP, sia in quello della sintesi di ATP, l’energia luminosa è stata trasformata in energia chimica contenuta in composti utilizzabili dai sistemi enzimatici delle cellule.

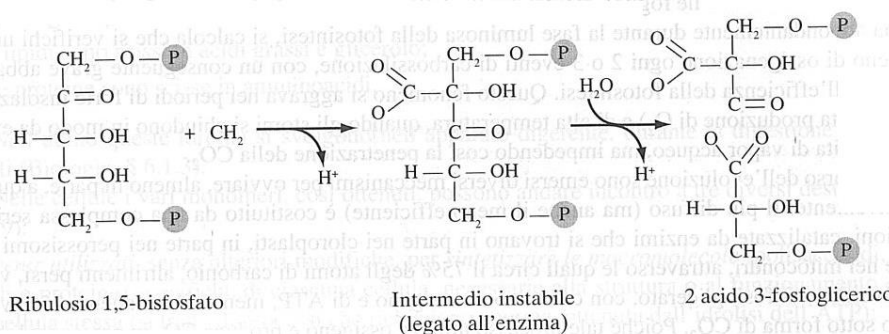
Va sottolineato che le reazioni della fase luminosa portano alla liberazione di ossigeno molecolare (O₂), che viene immesso nell’atmosfera. L’elevato contenuto di ossigeno dell’atmosfera terrestre contemporanea è dovuto esclusivamente alla fotosintesi clorofilliana: è infatti solo dopo la comparsa degli organismi fototrofi sulla terra che ha avuto inizio l’accumulo di ossigeno nell’atmosfera.

3.3.2 LE REAZIONI DELLA FASE OSCURA DELLA FOTOSINTESI

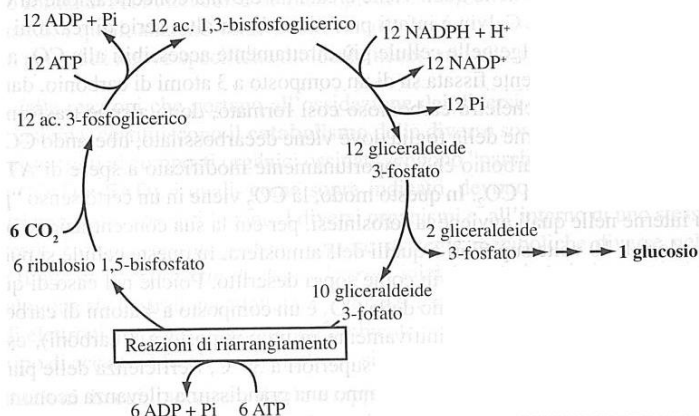
L’utilizzazione dell’ATP e del NADPH per ridurre l’anidride carbonica e dar origine a glucosio (dal quale possono poi essere ottenuti tutti gli altri composti biologici) avviene attraverso una complessa serie ciclica di reazioni enzimatiche, nota come *ciclo di Calvin* (o di *Calvin-Benson*), grazie alla quale, partendo da 6 molecole di uno zucchero a 5 atomi di carbonio (combinato con due molecole di acido fosforico: ribulosio 1,5-bisfosfato) e da 6 molecole di anidride carbonica, si ottengono una molecola di glucosio e 6 molecole di ribulosio 1,5-bisfosfato, il composto di partenza, con il consumo di 18 molecole di ATP (che formano altrettante molecole di ADP e di fosfato inorganico) e l’ossidazione di 12 molecole di NADPH (con formazione di NADP):



L’enzima-chiave di questo processo è il primo della serie: esso catalizza la “fissazione” dell’anidride carbonica sulla molecola di uno zucchero fosforilato a 5 atomi di carbonio, il ribulosio 1,5-bisfosfato, ed è chiamato *ribulosio 1,5-bisfosfato carbossilasi*, in sigla “*rubisco*”. In seguito alla reazione, si forma un acido carbossilico con una catena di 6 atomi di carbonio ramificata, instabile, che si scinde immediatamente in due molecole di acido 1,3-bisfosfoglicerico:



Così, da 6 molecole di ribuloso 1,5-bisfosfato e 6 molecole di CO_2 , si ottengono 12 molecole di acido 3-fosfoglicerico (composto a 3 atomi di carbonio), che rappresenta il primo composto intermedio del ciclo di Calvin (Fig. 3.8).



□ **Figura 3.8** *Rappresentazione schematica del ciclo di Calvin.*

L'acido 3-fosfoglicerico viene dapprima fosforilato a spese dell'ATP formando acido 1,3-bisfosfoglicerico; questo è poi ridotto a spese del NADPH e defosforilato, trasformandosi in gliceraldeide 3-fosfato. Delle 12 molecole di questo composto, così formatesi, due ($2 \times 3 = 6$ atomi di carbonio) sono utilizzate per sintetizzare una molecola di glucosio, mentre le rimanenti 10 ($10 \times 3 = 30$ atomi di carbonio) vanno incontro a una complessa serie di reazioni, che riarrangiando gli atomi di carbonio ed utilizzando ATP, portano al ripristino delle 6 molecole di ribuloso 1,5-bisfosfato di partenza.

Nonostante l'importantissimo ruolo svolto nell'economia degli esseri viventi, la rubisco è in complesso un enzima poco efficiente, perché ha un'affinità relativamente bassa per la CO_2 e può utilizzare ossigeno (O_2) al posto della CO_2 , legandolo al ribuloso 1,5-bisfosfato, che viene così ossidato anziché carbossilato e che si scinde in un composto a 3 atomi di carbonio (l'acido 3-fosfoglicerico) e in uno a 2 atomi di carbonio, che non può essere utilizzato nel ciclo di Calvin (oltre ad essere tossico per le cellule). Tenuto conto che la concentrazione della CO_2 nei cloroplasti è bassa (essa deve diffondere dall'aria dentro le foglie attraverso gli stomi, piccolissime aperture nel rivestimento impermeabile delle foglie), mentre quella dell'ossigeno è relativamente alta, in quanto esso si forma abbondantemente durante la fase luminosa della fotosintesi, si calcola che si verifichi un fenomeno di ossigenazione ogni 2 o 3 eventi di carbossilazione, con un conseguente grave abbassamento dell'efficienza della fotosintesi. Questo fenomeno si aggrava nei periodi di forte insolazione (quindi alta produzione di O_2) e di alta temperatura, quando gli stomi si chiudono in modo da evitare la perdita di vapor acqueo, ma impedendo così la penetrazione della CO_2 .

Nel corso dell'evoluzione sono emersi diversi meccanismi per ovviare, almeno in parte, a questo inconveniente. Il più diffuso (ma anche il meno efficiente) è costituito da una complessa serie di reazioni, catalizzate da enzimi che si trovano in parte nei cloroplasti, in parte nei perossisomi e in parte nei mitocondri, attraverso le quali circa il 75% degli atomi di carbonio, altrimenti persi, viene riconvertito a 3-fosfoglicerato, con consumo di ossigeno e di ATP, mentre il rimanente 25% viene perso sotto forma di CO_2 . Poiché tale processo utilizza ossigeno e produce CO_2 in presenza di luce, viene indicato con il nome di **fotorespirazione**. Nelle piante che utilizzano questo sistema (e sono la maggioranza), il primo composto nel quale si ritrova la CO_2 proveniente dall'atmosfera è un composto a 3 atomi di carbonio (il 3-fosfoglicerato). Per questo motivo vengono dette *piante C₃*.

Altre piante aggirano il problema in modo diverso: le loro foglie hanno struttura tale per cui la rubisco si trova solo in cellule nelle quali viene creata un'elevata concentrazione di CO_2 . Nelle foglie di queste piante il ciclo di Calvin è infatti preceduto da un'altra serie di reazioni cicliche (il ciclo di Hatch-Slack) che si svolge nelle cellule più direttamente accessibili alla CO_2 atmosferica. In tali cellule essa viene inizialmente fissata su di un composto a 3 atomi di carbonio, dando origine ad un composto a 4 atomi. Lo scheletro carbonioso così formato, dopo alcune trasformazioni, viene trasferito nelle cellule più interne della foglia dove viene decarbossilato, liberando CO_2 e rigenerando lo scheletro a 3 atomi di carbonio che, opportunamente modificato a spese di ATP, torna nelle cellule esterne per ricaricarsi di CO_2 . In questo modo, la CO_2 viene in un certo senso "pompatà" nelle cellule più interne nelle quali avviene la fotosintesi, per cui la sua concentrazione può addirittura raggiungere valori di 10 volte superiori a quelli dell'atmosfera. In queste cellule si può così svolgere con grande efficienza il ciclo di Calvin come sopra descritto. Poiché nel caso di queste piante il primo prodotto in cui si ritrova il carbonio della CO_2 è un composto a 4 atomi di carbonio (anche se poi ne viene distaccata per entrare definitivamente in un composto a 3 carboni), esse sono dette *piante C₄*. Con forte insolazione e temperature superiori a 30°C , l'efficienza delle piante C_4 è circa il doppio di quelle C_3 . Alcune tra le piante C_4 hanno una grandissima rilevanza economica, ad esempio il mais e la canna da zucchero.

3.4 L'UTILIZZAZIONE DELLA MATERIA E DELL'ENERGIA DA PARTE DEGLI ORGANISMI ETEROTROFI

La massima parte degli organismi eterotrofi, di cui fa parte anche l'uomo, e i tessuti non fotosintetici delle piante, utilizzano composti organici complessi come fonte simultanea di materia e di energia. *Carboidrati, lipidi e proteine* forniscono sia gli scheletri carboniosi per la sintesi delle molecole proprie di ciascun organismo, sia l'energia per produrre l'ATP necessario per compiere i diversi tipi di lavoro svolti dalle cellule.

L'utilizzazione di questi composti, sia per trarne energia, sia per sintetizzare i composti specifici dell'organismo, avviene tramite numerosissime reazioni chimiche, ciascuna catalizzata da uno specifico enzima, che, nel loro insieme, costituiscono il **metabolismo** di ciascun organismo.

Quando penetrano in un organismo, le molecole complesse devono anzitutto essere scisse (idrolizzate) nei loro diversi componenti (monomeri)⁶:

- gli oligo- e polisaccaridi sono scissi in monosaccaridi;
- i lipidi sono scissi in acidi grassi e glicerolo;
- le proteine sono scisse in amminoacidi.

Nell'uomo queste idrolisi si svolgono nell'apparato digerente, durante la digestione degli alimenti (Biologia, § 6.1.3).

Nelle cellule i vari monomeri, così ottenuti, possono andare incontro a tre diversi destini (Figura 3.9):

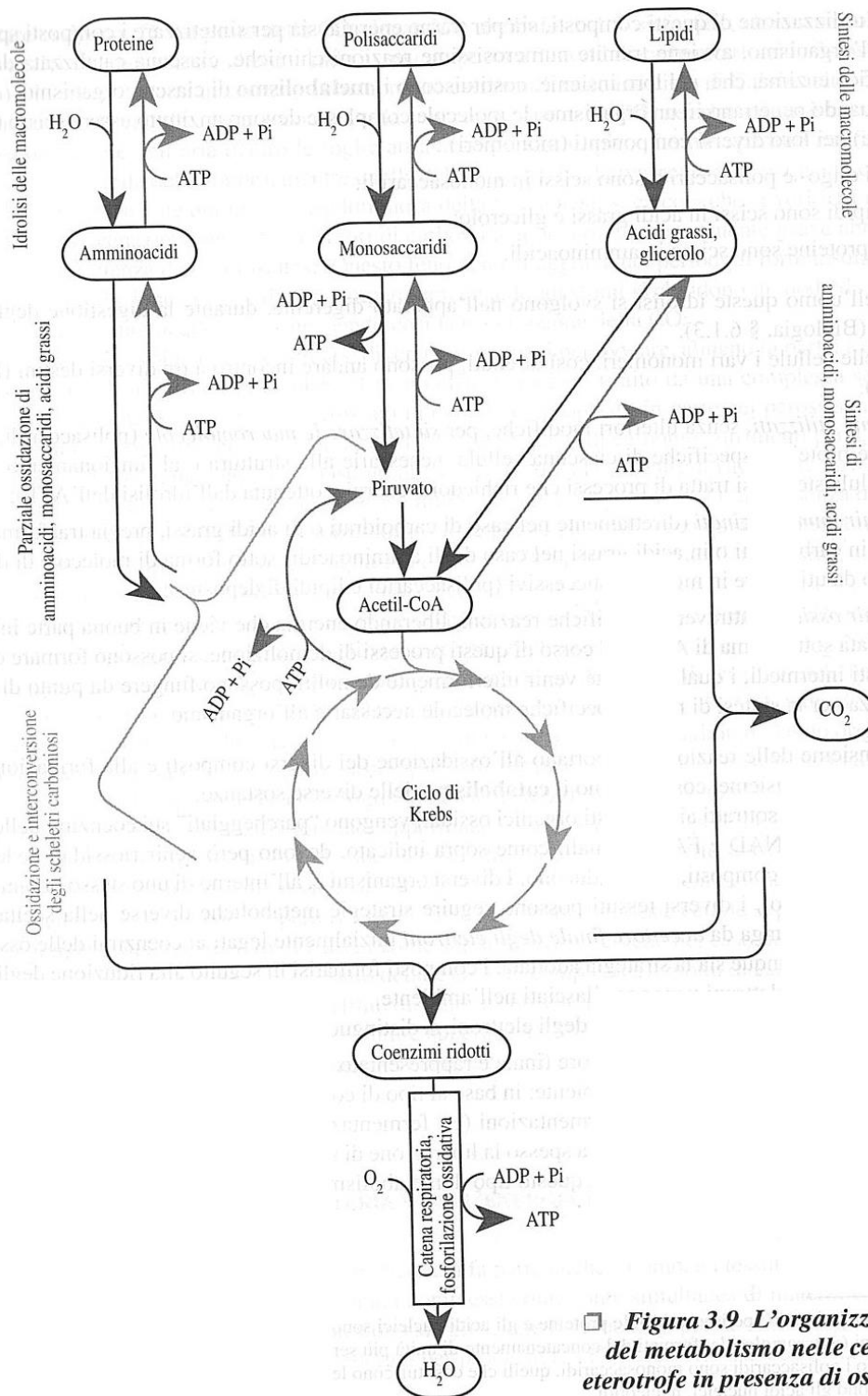
- *venir utilizzati*, senza ulteriori modifiche, per *sintetizzare le macromolecole* (polisaccaridi, lipidi e proteine) specifiche di ciascuna cellula, necessarie alla struttura o al funzionamento della cellula stessa (si tratta di processi che richiedono energia, ottenuta dall'idrolisi dell'ATP);
- *venir immagazzinati* (direttamente nel caso di carboidrati o di acidi grassi, previa trasformazione in carboidrati o in acidi grassi nel caso degli amminoacidi) sotto forma di molecole di deposito da utilizzare in momenti successivi (polisaccaridi e lipidi di deposito);
- *venir ossidati*, attraverso specifiche reazioni, liberando energia che viene in buona parte intrappolata sotto forma di ATP; nel corso di questi processi di demolizione, si possono formare composti intermedi, i quali, anziché venir ulteriormente demoliti, possono fungere da punto di partenza per la sintesi di nuove specifiche molecole necessarie all'organismo.

L'insieme delle reazioni che portano all'ossidazione dei diversi composti e alla formazione di ATP, nel loro insieme, costituiscono il **catabolismo** delle diverse sostanze.

Gli elettroni sottratti ai composti organici ossidati vengono "parcheeggiati" sui coenzimi delle ossido-riduzioni (NAD e FAD), i quali, come sopra indicato, devono però venir riossidati cedendo elettroni ad altri composti, che si riducono. I diversi organismi e, all'interno di uno stesso organismo (uomo compreso), i diversi tessuti possono seguire strategie metaboliche diverse nella scelta del composto che funga da *accettore finale degli elettroni* inizialmente legati ai coenzimi delle ossido-riduzioni. Qualunque sia la strategia adottata, i composti formati in seguito alla riduzione degli accettori finali di elettroni vengono rilasciati nell'ambiente.

In base al tipo di accettore finale degli elettroni, si distinguono due principali tipi di metabolismo:

- le **fermentazioni**, in cui l'accettore finale è rappresentato da un altro *composto organico*, che si riduce e viene immesso nell'ambiente: in base al tipo di composto ridotto immesso nell'ambiente, si distinguono vari tipi di fermentazioni (es. fermentazione alcolica, fermentazione lattica, ecc.); in questi processi si verifica spesso la liberazione di anidride carbonica, da cui il nome (dal Latino *fervere* = ribollire) dato a questo tipo di metabolismo;



□ **Figura 3.9** L'organizzazione del metabolismo nelle cellule eterotrofe in presenza di ossigeno.

■ la **respirazione cellulare**, in cui l'accettore finale è, nella grandissima parte dei casi, rappresentato dall'**ossigeno**, che si riduce formando acqua.

I diversi organismi posseggono e utilizzano in varia misura questi due tipi di metabolismo: alcuni organismi svolgono solo fermentazioni e possono quindi vivere in assenza di ossigeno: essi sono detti **organismi anaerobi**. Altri utilizzano esclusivamente la respirazione e devono quindi disporre di ossigeno per la loro sopravvivenza: sono detti **organismi aerobi**. Altri, infine, posseggono i corredi di enzimi necessari sia alla respirazione sia ad una fermentazione e, a seconda delle condizioni, possono utilizzare sia l'una che l'altra: essi sono detti **organismi aerobi facoltativi**.

L'uomo è un organismo aerobio, ma alcuni suoi tessuti possono, per brevi periodi, funzionare in condizioni di anaerobiosi (assenza di ossigeno), utilizzando un particolare tipo di fermentazione, la fermentazione lattica (Biologia, § 3.4.1)⁷.

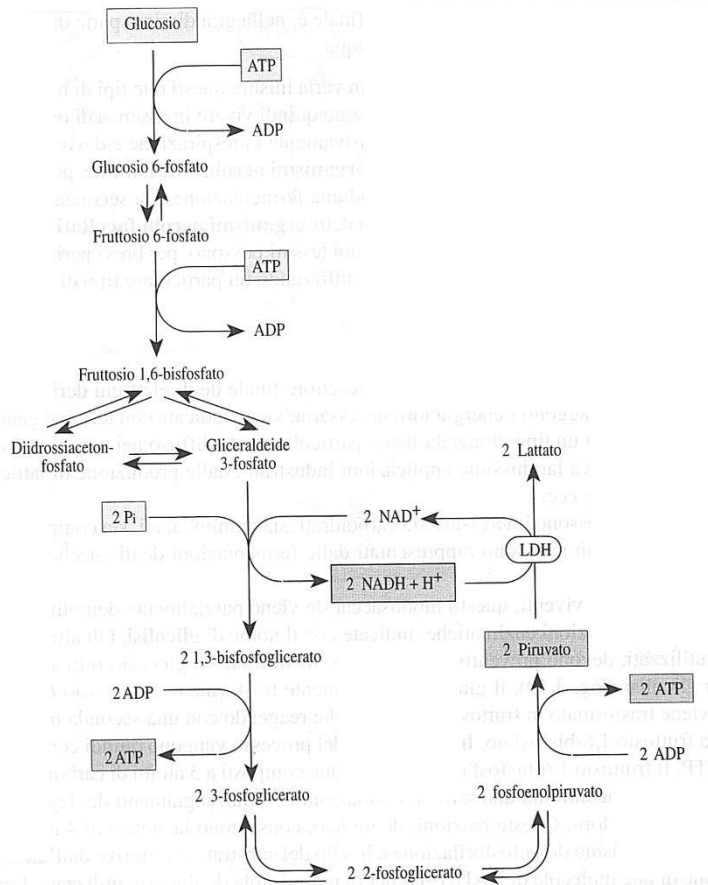
3.4.1 LE FERMENTAZIONI E LA GLICOLISI

L'utilizzazione di un composto organico come accettore finale degli elettroni derivati dalle ossidazioni da cui le cellule traggono l'energia loro necessaria, viene indicata con termine generico di **fermentazione**. Si tratta di un tipo di metabolismo particolarmente diffuso nei microrganismi (sia batteri che lieviti), che trova larghissime applicazioni industriali, dalla produzione di latticini a quella delle bevande alcoliche, ecc.

Le fermentazioni possono interessare sia carboidrati, sia amminoacidi, sia composti di natura diversa, ma gli esempi più noti sono rappresentati dalle fermentazioni degli zuccheri, in particolare del glucosio.

Nella gran parte dei viventi, questo monosaccaride viene parzialmente demolito ed ossidato attraverso una serie di reazioni enzimatiche, indicate con il nome di **glicolisi**. Gli altri monosaccaridi, per essere utilizzati, devono preventivamente essere trasformati in glucosio o in suoi derivati. Nel corso della glicolisi (Fig. 3.10), il glucosio, inizialmente trasformato in glucosio 6-fosfato a spese dell'ATP, viene trasformato in fruttosio 6-fosfato, che reagendo con una seconda molecola di ATP, dà origine a fruttosio 1,6-bisfosfato. In questa fase del processo vengono quindi consumate due molecole di ATP. Il fruttosio 1,6-bisfosfato è scisso in due composti a 3 atomi di carbonio, entrambi fosforilati, che vanno incontro ad una serie di ossidazioni e di riarrangiamenti dei legami che uniscono i vari atomi fra di loro. Queste reazioni, da un lato, consentono la sintesi di 4 molecole di ATP (attraverso il meccanismo della fosforilazione a livello del substrato, v. sotto) e dall'altro portano alla formazione di due molecole di $\text{NADH} + \text{H}^+$ per ogni molecola di glucosio utilizzata. I prodotti della serie di reazioni, a questo stadio, sono rappresentati da due molecole di acido piruvico e da due di $\text{NADH} + \text{H}^+$, con la produzione netta di due molecole di ATP (4 formate meno 2 utilizzate all'inizio del processo).

In assenza di un accettore di elettroni che rigeneri il NAD, la glicolisi si arresterebbe rapidamente. In diversi organismi o tessuti, la riossidazione del $\text{NADH} + \text{H}^+$ avviene attraverso reazioni diverse, che utilizzano accettori diversi, ciascuno dei quali caratterizza un diverso tipo di fermentazione del glucosio: nella **fermentazione lattica**, l'accettore di elettroni è l'acido piruvico stesso, che ad opera dell'enzima *lattato deidrogenasi* (in sigla LDH) viene ridotto ad acido lattico, riossidando il $\text{NADH} + \text{H}^+$ (Fig. 3.10). In altri casi, il meccanismo è un po' più complesso: nella **fermentazione alcolica**, ad esempio, il piruvato viene dapprima decarbossilato ad aldeide acetica, con liberazione di anidride carbonica, e l'aldeide acetica viene ridotta a spese del $\text{NADH} + \text{H}^+$ ad alcol etilico. È impor-



□ **Figura 3.10** Rappresentazione schematica della parziale demolizione del glucosio nel corso della glicolisi e della riossidazione del $\text{NADH} + \text{H}^+$ da parte dell'acido piruvico nella fermentazione lattica. I nomi dei composti acidi sono indicati con il nome del corrispondente anione, perché a pH fisiologico questi acidi si trovano tutti dissociati. LDH = lattato deidrogenasi

tante osservare che, in entrambi i casi, è il prodotto stesso della demolizione parziale del glucosio che funge da accettore finale degli elettroni e che si accumula nelle cellule e nei liquidi biologici sotto forma di acido lattico o di alcol etilico.

La fermentazione lattica si verifica anche in alcuni tessuti dell'organismo umano: sempre nei globuli rossi, occasionalmente, ad esempio, nel tessuto muscolare scheletrico, durante sforzi intensi e di breve durata.

Nelle fermentazioni, il solo meccanismo di sintesi di ATP è rappresentato dalla *fosforilazione a livello del substrato*. Questo processo si verifica quando, nel corso del catabolismo, si forma un composto (substrato) in grado di andare incontro ad una singola reazione che liberi almeno i 30,5 kJ necessari per fosforilare l'ADP. Spesso (ma non necessariamente) i substrati sono essi stessi fosforilati e sono in grado di trasferire il proprio fosfato all'ADP. Questa situazione, ad esempio, si verifica due volte nel corso della glicolisi (Fig. 3.10): a livello dell'acido 1,3-bisfosfoglicerico e a livello del fosfoenolpiruvato, nei quali il fosfato è legato al resto della molecola da un legame il cui contenuto in energia è uguale o superiore a quello che lega il terzo fosfato dell'ATP al secondo: il fosfato può essere quindi direttamente trasferito all'ADP.

Le fermentazioni consentono agli organismi e alle cellule che le utilizzano di estrarre solo una piccola parte dell'energia potenzialmente contenuta nei composti ossidati: la fermentazione lattica, ad esempio, consente la sintesi netta di 2 molecole di ATP per ogni molecola di glucosio utilizzata. L'acido lattico prodotto ha ancora un elevato contenuto in energia, che i meccanismi della fermentazione non sono in grado di rendere disponibile.

3.4.2 LA RESPIRAZIONE CELLULARE

Nel corso dell'evoluzione, nella materia vivente si è perfezionato un meccanismo diverso per la riossidazione dei coenzimi ridotti, che si ritrova in numerosi organismi e che consente di sfruttare – cosa che non avviene nelle fermentazioni – la notevole quantità di energia ancora associata agli elettroni legati ai coenzimi ridotti. In questo caso, l'*accettore finale degli elettroni è rappresentato dall'ossigeno molecolare (O₂)*, che, ricevendo quattro elettroni e quattro protoni, dà origine a due molecole d'acqua. Passando dai coenzimi ridotti all'ossigeno, gli elettroni liberano 52,6 kcal per coppia di elettroni: quasi il 50% di questa energia viene intrappolata sotto forma di ATP, mentre il resto viene disperso sotto forma di calore.

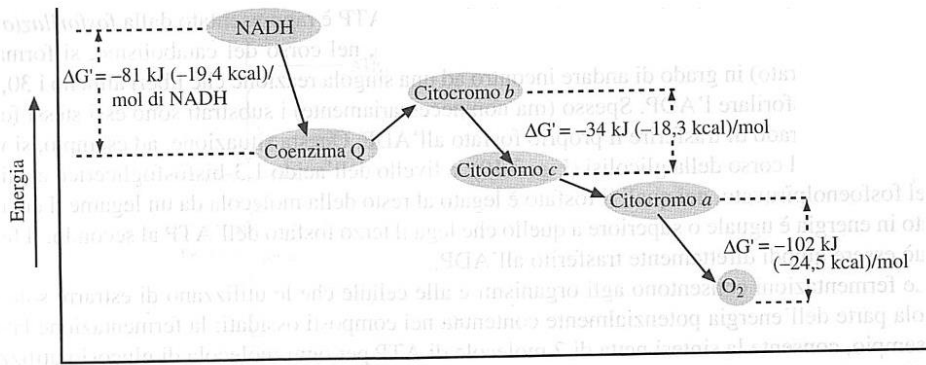
Il processo di trasferimento degli elettroni dai coenzimi ridotti all'ossigeno prende il nome di **respirazione cellulare** e avviene grazie alla presenza nello spessore della membrana interna dei mitocondri (Biologia, § 2.5 e 2.6) di vari enzimi (raggruppati in complessi formati da diverse proteine, indicati come complessi I, II, III e IV) e di molecole trasportatrici di elettroni relativamente piccole e mobili all'interno della membrana, che, nel loro insieme, costituiscono la cosiddetta **catena respiratoria**.



Attenzione! La respirazione cellulare non va confusa con la ventilazione polmonare – comunemente indicata con il termine di respirazione: la ventilazione polmonare assicura il ricambio dell'aria all'interno dei polmoni; la respirazione cellulare consiste invece nel trasporto degli elettroni all'ossigeno.

Va sottolineato che i complessi enzimatici della catena respiratoria, pur essendo liberi di muoversi (si potrebbe dire di “navigare”) nel piano della membrana mitocondriale, mantengono sempre lo stesso orientamento rispetto al piano della membrana stessa (come le navi, non possono “capovolgersi”): questa caratteristica è di fondamentale importanza per la loro funzione di “pompe” di protoni (v. sotto).

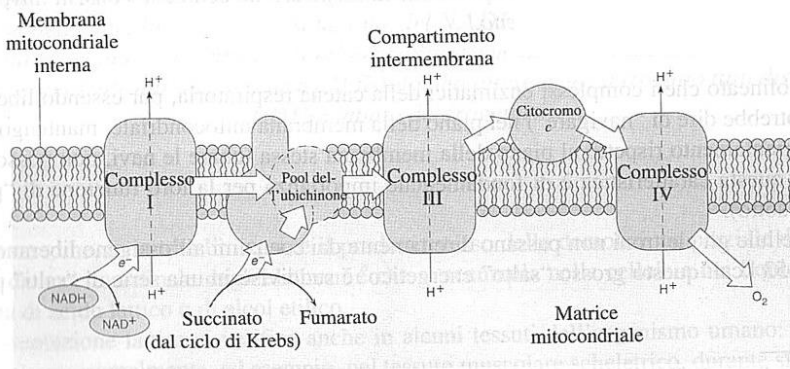
Nelle cellule gli elettroni non passano direttamente dai coenzimi all'ossigeno liberando in blocco le circa 53 kcal: questo grosso “salto” energetico⁸ è suddiviso in una serie di “salti” più piccoli



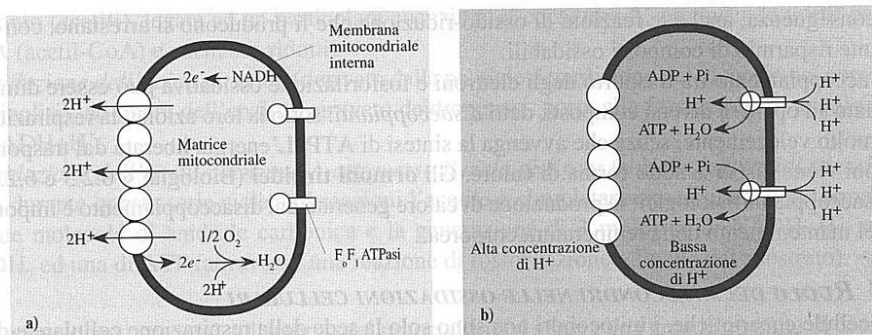
□ **Figura 3.11** Livello energetico degli elettroni durante il trasporto lungo la catena respiratoria. Sono indicati i $\Delta G'$ dei "salti" energetici in corrispondenza dei quali avviene il trasporto di protoni attraverso la membrana mitocondriale interna.

che fanno sì che l'energia liberata sia più facilmente intrappolabile. Ciò viene realizzato attraverso una serie di reazioni di ossido-riduzione che si verificano a carico dei componenti della catena respiratoria, i quali si "passano" gli elettroni (ricevendoli e cedendoli, quindi riducendosi e ossidandosi, ciclicamente) in una successione definita dal loro potenziale redox e li portano gradualmente a livelli sempre più vicini a quello dell'ossigeno, al quale infine vengono ceduti (Figg. 3.11 e 3.12) con formazione di acqua, che rappresenta quindi il prodotto finale delle ossidazioni biologiche.

Nel corso del passaggio degli elettroni lungo la catena respiratoria, l'energia man mano liberata dalle ossido-riduzioni viene utilizzata da alcuni componenti della catena per "pompare" protoni fuori dal mitocondrio. Poiché la membrana mitocondriale interna è impermeabile ai protoni, e quindi questi non possono rientrare nel mitocondrio, il passaggio degli elettroni lungo la catena respiratoria crea una differenza nella concentrazione dei protoni tra la matrice mitocondriale (dove la concentrazione diminuisce, quindi il pH diviene basico) e l'esterno del mitocondrio (dove la concentrazione aumenta, quindi il pH diviene acido): si crea un gradiente di concentrazione di protoni (di pH attraverso la membrana mitocondriale interna (Fig. 3.13a). Questo gradiente rappresenta una form:



□ **Figura 3.12** Flusso degli elettroni lungo la catena respiratoria.



□ **Figura 3.13** Generazione del gradiente di pH attraverso la membrana mitocondriale interna ad opera del trasporto di elettroni lungo la catena respiratoria (a) ed utilizzazione del gradiente per la sintesi di ATP ad opera della F_0F_1 ATPasi (b).

di energia potenziale (energia elettrochimica), che può essere utilizzata per compiere lavoro. Il principale lavoro svolto grazie a questa forma di energia è la sintesi di ATP attraverso il processo della fosforilazione ossidativa.

3.4.3 LA FOSFORILAZIONE OSSIDATIVA

La sintesi di ATP accoppiata al trasporto degli elettroni lungo la catena respiratoria durante la respirazione cellulare prende il nome di **fosforilazione ossidativa**. Il processo avviene a livello della membrana mitocondriale interna, dove è inserita una proteina (costituita da diverse catene polipeptidiche), la ATP sintetasi, indicata con la sigla F_0F_1 ATPasi: questa proteina è una “pompa” che trasporterebbe protoni dall’interno all’esterno del mitocondrio utilizzando l’energia derivata dall’idrolisi dell’ATP (se funzionasse come tale, sarebbe una ATPasi, cioè un enzima che idrolizza l’ATP ed avrebbe lo stesso effetto dei complessi della catena respiratoria che espellono i protoni dal mitocondrio). Tuttavia a causa dell’elevato gradiente di concentrazione di protoni generato dal trasporto degli elettroni, la F_0F_1 ATPasi è costretta a funzionare “alla rovescia”: i protoni, sotto la spinta del loro gradiente, rientrano nel mitocondrio attraverso la pompa e, così facendo, forniscono energia per la sintesi di ATP a partire da ADP e fosfato inorganico (Fig. 3.13b). La sintesi di ATP può continuare finché persiste il gradiente di pH, cioè finché si verifica il trasporto di elettroni. Se questo cessa, cessa anche la sintesi di ATP.

L’efficienza della fosforilazione ossidativa è notevole: durante la riossidazione del $NADH+H^+$ il gradiente di pH generato permette la sintesi di 3 molecole di ATP; durante la riossidazione del $FADH_2$, i cui elettroni si inseriscono “più a valle” nella catena (Fig. 3.12), le molecole di ATP prodotte sono due.

I due processi della respirazione cellulare e della fosforilazione ossidativa sono strettamente “ingranati” fra di loro: si dice che sono strettamente *accoppiati*. Infatti:

- se cessa il trasporto di elettroni, cessa la sintesi di ATP;
- se la fosforilazione ossidativa non può procedere per mancanza di ADP (in quanto è già stato tutto trasformato in ATP), il trasporto di elettroni (quindi la respirazione cellulare) si arresta.

Quest’ultimo fenomeno prende il nome di **controllo respiratorio** e ha un importante significato biologico: la carenza di ADP indica che la cellula ha già “fatto il pieno” di energia e che quindi sarebbe uno spreco riossidare i coenzimi. In queste condizioni, essi si accumulano nella forma ridotta e, di conseguenza, anche le reazioni di ossido-riduzione che li producono si arrestano, con un conseguente risparmio di composti ossidabili.

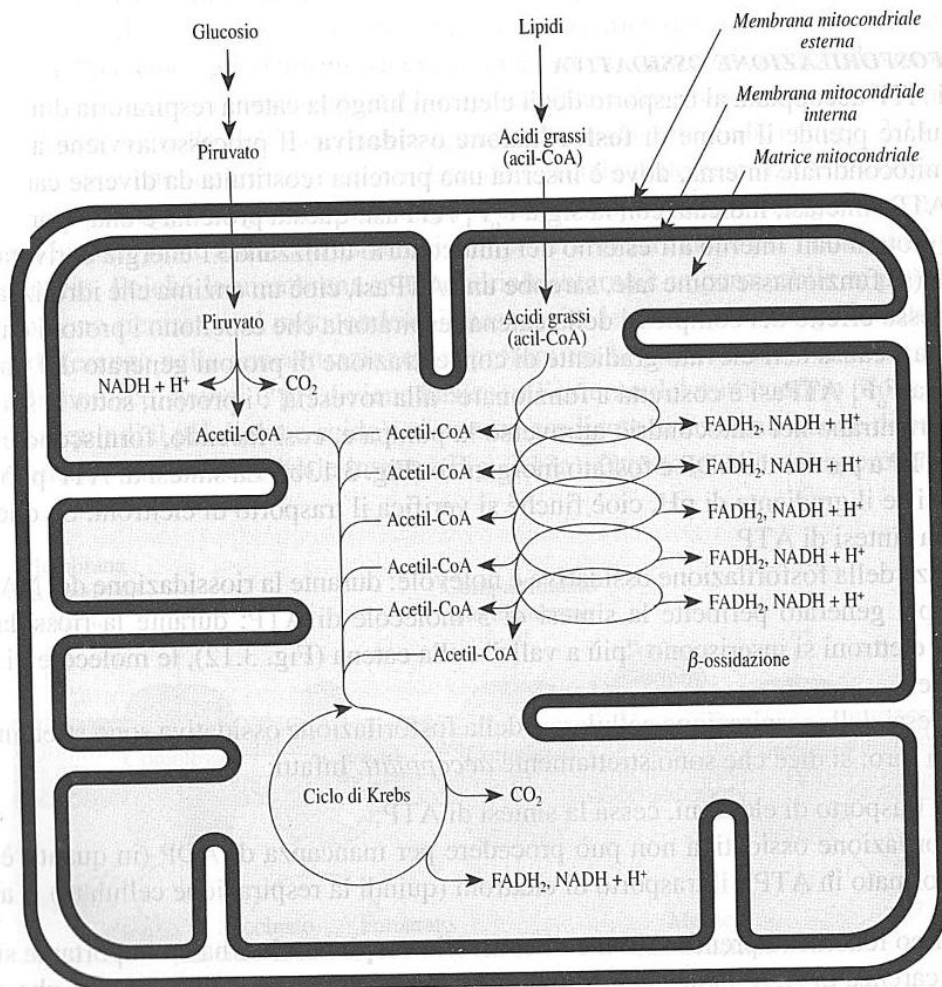
L’accoppiamento fra trasporto degli elettroni e fosforilazione ossidativa può essere diminuito o annullato ad opera di diversi composti, detti *disaccoppianti*: sotto la loro azione, la respirazione procede molto velocemente, senza che avvenga la sintesi di ATP. L’energia liberata dal trasporto degli elettroni viene dispersa sotto forma di calore. Gli **ormoni tiroidei** (Biologia, § 6.2.3 e 6.2.4) sono dei disaccoppianti fisiologici: la produzione di calore generata dal disaccoppiamento è importante ai fini del mantenimento della temperatura corporea.

3.4.4 RUOLO DEI MITOCONDRI NELLE OSSIDAZIONI CELLULARI

Nelle cellule eucariotiche, i mitocondri non sono solo la sede della respirazione cellulare e della fosforilazione ossidativa ad essa collegata: nella matrice mitocondriale sono contenuti gli enzimi responsabili dei principali processi di ossidazione dei diversi composti, che generano la maggior parte dei coenzimi ridotti riossidati poi dalla catena respiratoria.

I più importanti processi ossidativi che avvengono nella matrice sono (Fig. 3.14):

- la *beta-ossidazione degli acidi grassi* derivati dall’idrolisi dei trigliceridi: ossidando parzialmente la catena carboniosa di questi acidi, il processo li frammenta in unità formate da due atomi di



□ **Figura 3.14** Generazione di coenzimi ridotti all'interno dei mitocondri.

carbonio (acetili), legate ad un particolare coenzima, il coenzima A, producendo acetil-coenzima A (acetil-CoA) e coenzimi ridotti;

- l'ossidazione dell'acido piruvico (derivato dalla parziale demolizione del glucosio nel corso della glicolisi), ad opera dell'enzima piruvato deidrogenasi, porta alla formazione di acetil-CoA e di $\text{NADH} + \text{H}^+$;
- l'ossidazione dell'acetil-coenzima A attraverso il ciclo di Krebs (o ciclo degli acidi tricarbossilici): durante questa serie ciclica di reazioni l'acetile è completamente ossidato con formazione di due molecole di anidride carbonica e la generazione di 3 molecole di $\text{NADH} + \text{H}^+$, una di FADH_2 ed una di ATP (attraverso una reazione di fosforilazione a livello del substrato).

Attraverso questi processi, all'interno del mitocondrio si genera una grande quantità di coenzimi ridotti, che, grazie al fatto di essere prodotti nell'ambiente circoscritto della matrice mitocondriale, sono immediatamente disponibili per la riossidazione da parte della catena respiratoria, assicurando la massima efficienza a tutto il sistema di produzione dell'energia all'interno della cellula.

Nella matrice mitocondriale non hanno luogo solo le vie metaboliche di ossidazione degli acidi grassi, del piruvato e dell'acetil-coenzima A. Vi avvengono anche le reazioni iniziali della sintesi del glucosio a partire da piruvato (*gluconeogenesi*) e della *sintesi degli acidi grassi* a partire da acetil-coenzima A e alcune tappe del *ciclo dell'urea* (via metabolica che porta alla sintesi dell'urea, che è il prodotto attraverso il quale l'organismo umano elimina l'eccesso di gruppi amminici introdotti con la dieta sotto forma di proteine).

Nel loro insieme, quindi, i mitocondri svolgono un ruolo centrale nel metabolismo delle cellule.

Verifica Bioenergetica

- 1) **Le forme di energia che possono essere utilizzate dalla materia vivente sono:**
 - A. energia chimica ed energia meccanica
 - B. energia luminosa e calore
 - C. energia chimica ed energia elettrica
 - D. energia luminosa ed energia chimica
 - E. calore ed energia elettrica
- 2) **Uno dei seguenti destini dell'energia prelevata dagli organismi dall'ambiente non si verifica. Indicare quale.**
 - A. Essere resa all'ambiente intrappolata in composti organici escreti dall'organismo
 - B. Essere intrappolata in composti organici all'interno dell'organismo
 - C. Essere dispersa nell'ambiente sotto forma di calore
 - D. Essere resa all'ambiente sotto forma di lavoro meccanico
 - E. Essere distrutta
- 3) **La capacità dell'ATP di immagazzinare e rilasciare energia è legata:**
 - A. alla presenza dell'adenina
 - B. al legame tra i fosfati e il ribosio
 - C. alla presenza di fosfati legati fra di loro da legami anidridici
 - D. al fatto che il ribosio si trova in forma ciclica
 - E. al fatto che la sua molecola può essere completamente ossidata ad anidride carbonica ed acqua
- 4) **Il numero di molecole di ATP che una cellula dovrebbe teoricamente utilizzare per formare un composto la cui sintesi richiede 18,7 kcal/mole è:**
 - A. 3
 - B. 1
 - C. 2
 - D. 2,5
 - E. 3,5
- 5) **Spesso, nei composti organici, una ossidazione consiste:**
 - A. in una deidrogenazione
 - B. in una idrogenazione
 - C. in una reazione con l'ATP
 - D. nell'acquisizione di elettroni
 - E. nella reazione con il fosfato
- 6) **Il fabbisogno giornaliero di vitamine è più basso rispetto a quello di altri nutrienti, come carboidrati o proteine o lipidi, perché:**
 - A. la maggior parte dei composti che costituiscono le vitamine è comunque sintetizzata dall'organismo umano e l'apporto con la dieta si limita a completare il fabbisogno
 - B. le vitamine danno origine a coenzimi, che, intervenendo cataliticamente nelle reazioni enzimatiche, ricompaiono inalterati alla fine delle reazioni e possono essere riutilizzati moltissime volte
 - C. le vitamine sono molecole regolatrici che agiscono a concentrazioni bassissime e rimangono in circolo per lungo tempo
 - D. le molecole delle vitamine hanno elevatissimo contenuto energetico e, di conseguenza, ne bastano piccole quantità per coprire il fabbisogno di un organismo
 - E. nell'organismo umano, le vitamine non vengono modificate, ma permangono inalterate per lunghissimo tempo
- 7) **Nella fotosintesi, il processo che trasforma l'energia luminosa in energia chimica consiste:**
 - A. nell'eccitazione delle molecole di clorofilla dei fotosistemi
 - B. nella scissione della molecola dell'acqua con liberazione di ossigeno molecolare
 - C. nel trasporto di coppie di elettroni lungo una catena di enzimi simile alla catena respiratoria dei mitocondri
 - D. nell'attivazione dell'anidride carbonica
 - E. nell'idrolisi dell'ATP

8) Nelle reazioni del ciclo di Calvin o di Calvin-Benson, che costituiscono la fase oscura della fotosintesi, il primo composto nel quale si ritrova l'anidride carbonica proveniente dall'atmosfera è:

- A. un composto a due atomi di carbonio
- B. un composto a tre atomi di carbonio
- C. un composto a quattro atomi di carbonio
- D. un composto diverso a seconda del tipo di pianta
- E. un composto diverso a seconda delle condizioni ambientali

9) La respirazione cellulare consiste:

- A. nella fase oscura della fotosintesi
- B. nel prelievo di ossigeno dall'ambiente esterno alle cellule e nell'emissione di anidride carbonica
- C. nell'utilizzazione di energia per effettuare la sintesi di ATP
- D. nel trasporto di coppie di elettroni dai coenzimi ridotti $\text{NADH}+\text{H}^+$ e FADH_2 all'ossigeno
- E. nell'ossidazione di composti organici, come monosaccaridi o acidi grassi

10) Il risultato del trasporto degli elettroni lungo la catena respiratoria nei mitocondri è rappresentato dalla formazione di:

- A. anidride carbonica e acqua
- B. ossigeno e un gradiente di protoni attraverso la membrana mitocondriale interna
- C. acqua e un gradiente di protoni attraverso la membrana mitocondriale interna
- D. coenzimi ridotti e ossigeno
- E. ATP e un gradiente di protoni attraverso la membrana mitocondriale interna

11) Quando in una cellula non c'è ADP disponibile per la fosforilazione ossidativa:

- A. la respirazione cellulare si arresta
- B. la cellula muore
- C. la respirazione cellulare accelera
- D. viene incrementata l'ossidazione di diversi composti
- E. la cellula ricorre alla fermentazione

12) Il disaccoppiamento della respirazione cellulare dalla fosforilazione ossidativa, prodotto dagli ormoni tiroidei, ha come conseguenza:

- A. un aumento della produzione di calore da parte dell'organismo
- B. una maggior sintesi di ATP
- C. un accumulo di coenzimi ridotti, $\text{NADH}+\text{H}^+$ e FADH_2 , all'interno dei mitocondri
- D. una diminuzione nel consumo di ossigeno
- E. una diminuzione della temperatura corporea