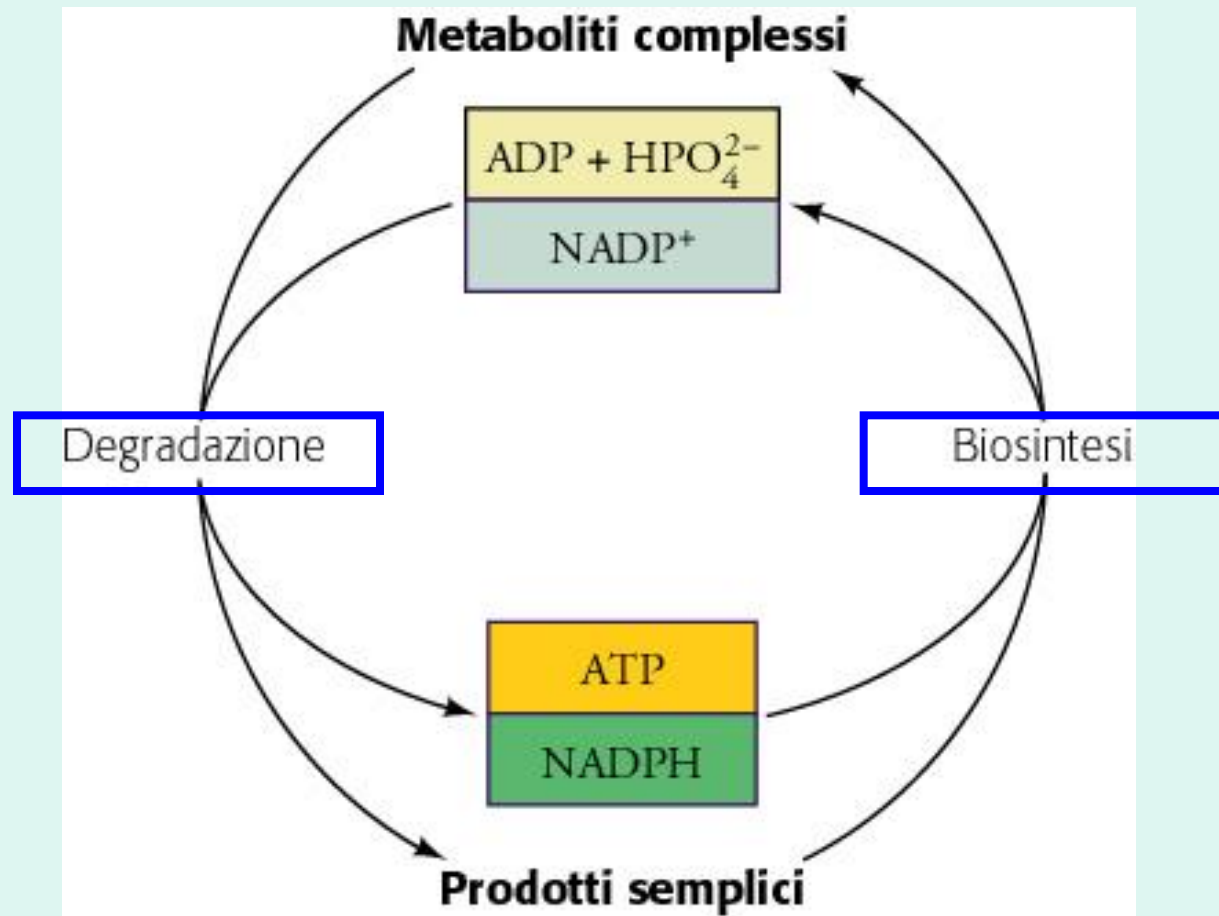


Il **METABOLISMO** comprende la totalità dei processi attraverso i quali gli esseri viventi ricavano e utilizzano energia secondo i limiti imposti dalle leggi della termodinamica :

Catabolismo = degradazione di composti per recuperare i loro componenti e/o produrre energia

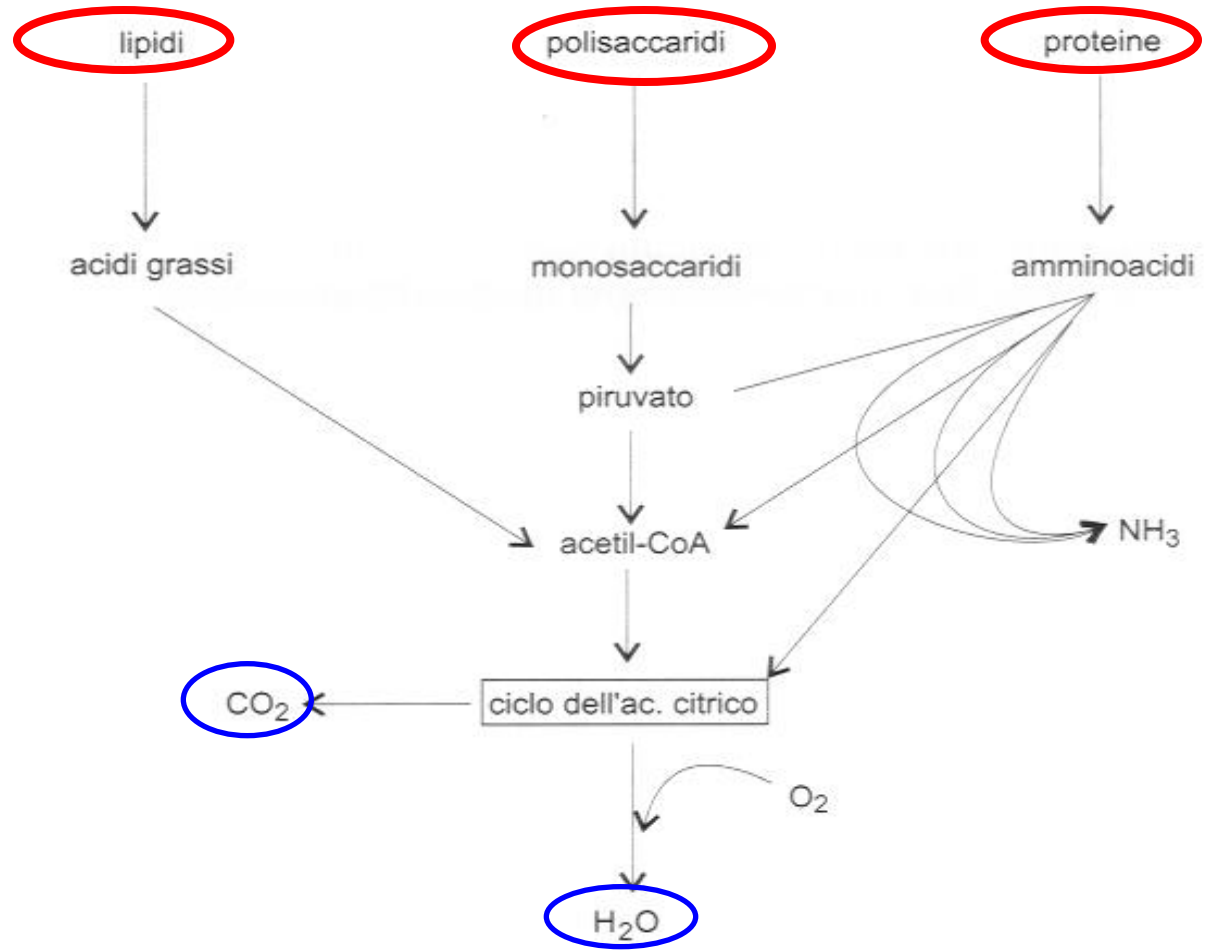
Anabolismo = biosintesi di molecole a partire da composti più semplici.

Le vie anaboliche e cataboliche sono in relazione fra loro

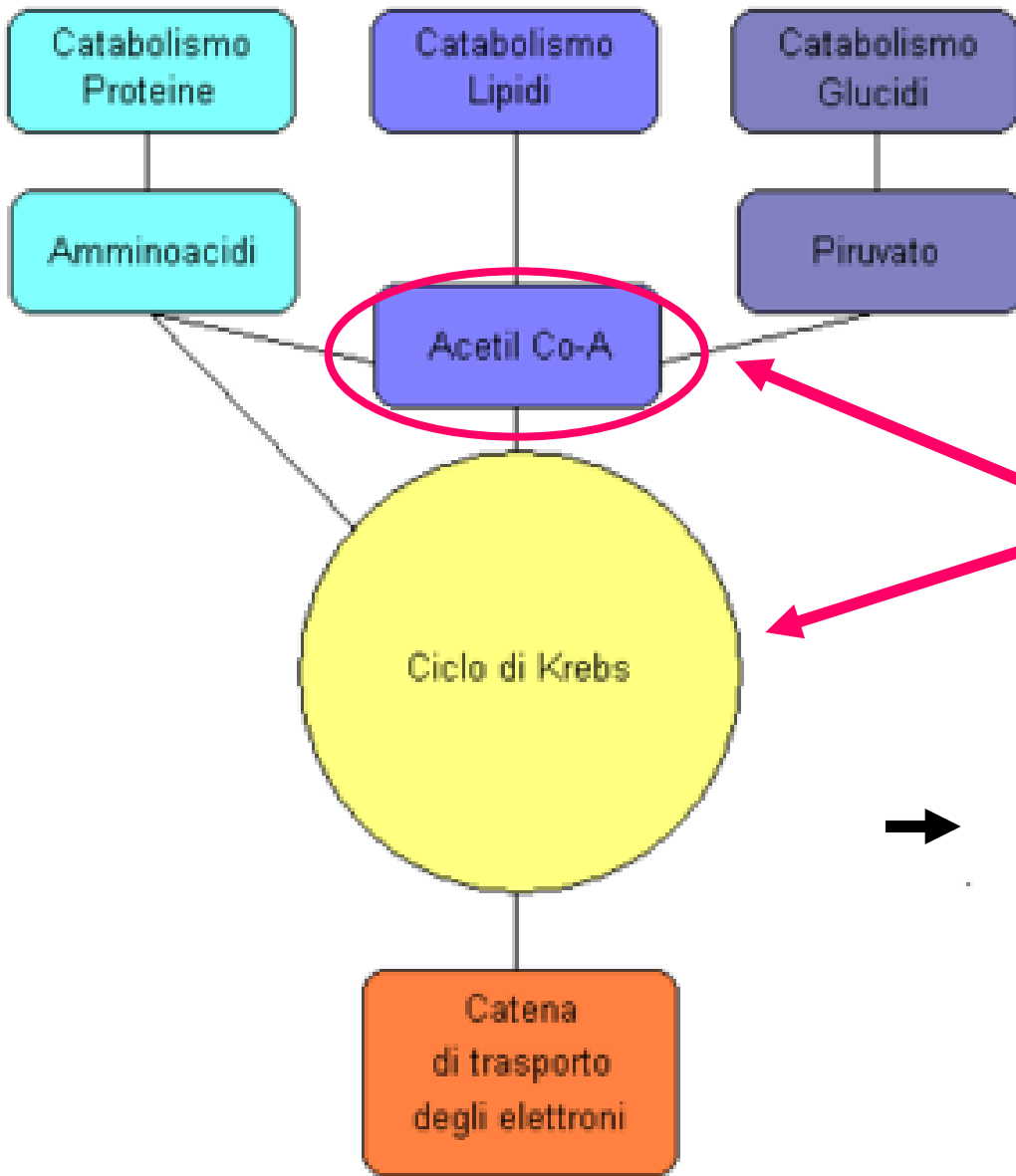


Le vie cataboliche di : lipidi, proteine, carboidrati convergono verso la sintesi di *intermedi comuni* che vengono successivamente ossidati in una via metabolica centrale.

La via catabolica finale è comune → ossidazione a CO_2 e H_2O



Nelle vie biosintetiche avviene il processo opposto: un numero relativamente basso di metaboliti serve da materiale di partenza per la produzione di una grande varietà di prodotti



le grosse molecole sono degradate nei loro costituenti principali e poi in intermedi ancora + semplici

punto di incontro = ***Via anfibolica***
 può essere usata nel senso del catabolismo o nel senso dell'anabolismo

Il ***ciclo dell'acido citrico o ciclo di Krebs*** oltre ad essere centrale nel metabolismo energetico è anche una fonte di precursori fondamentali per alcune biosintesi ***è una via anfibolica***

Le vie cataboliche sono convergenti

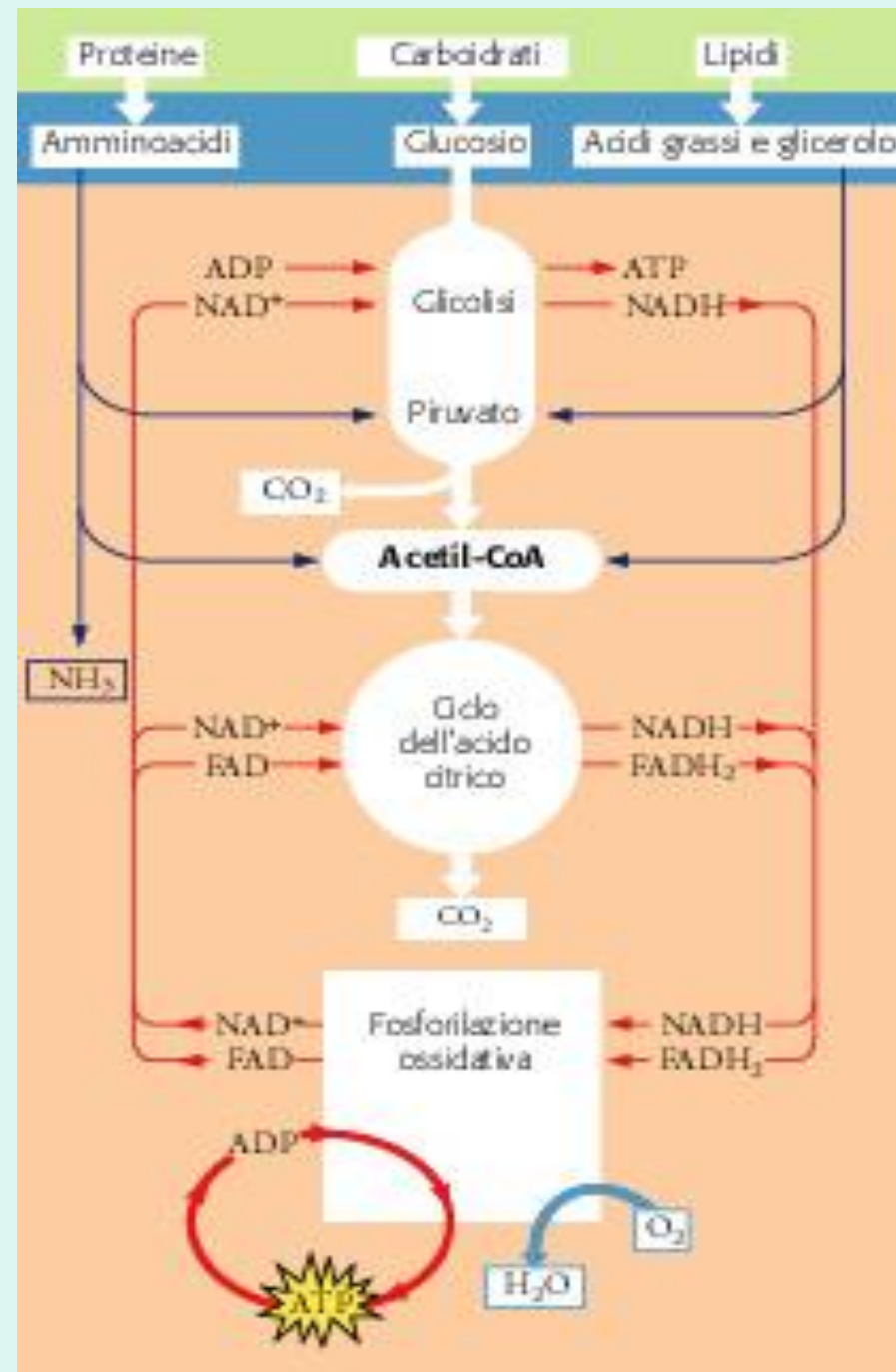
Le vie anaboliche sono divergenti

Le vie cataboliche e anaboliche non sono in genere l'inverso l'una dell'altra

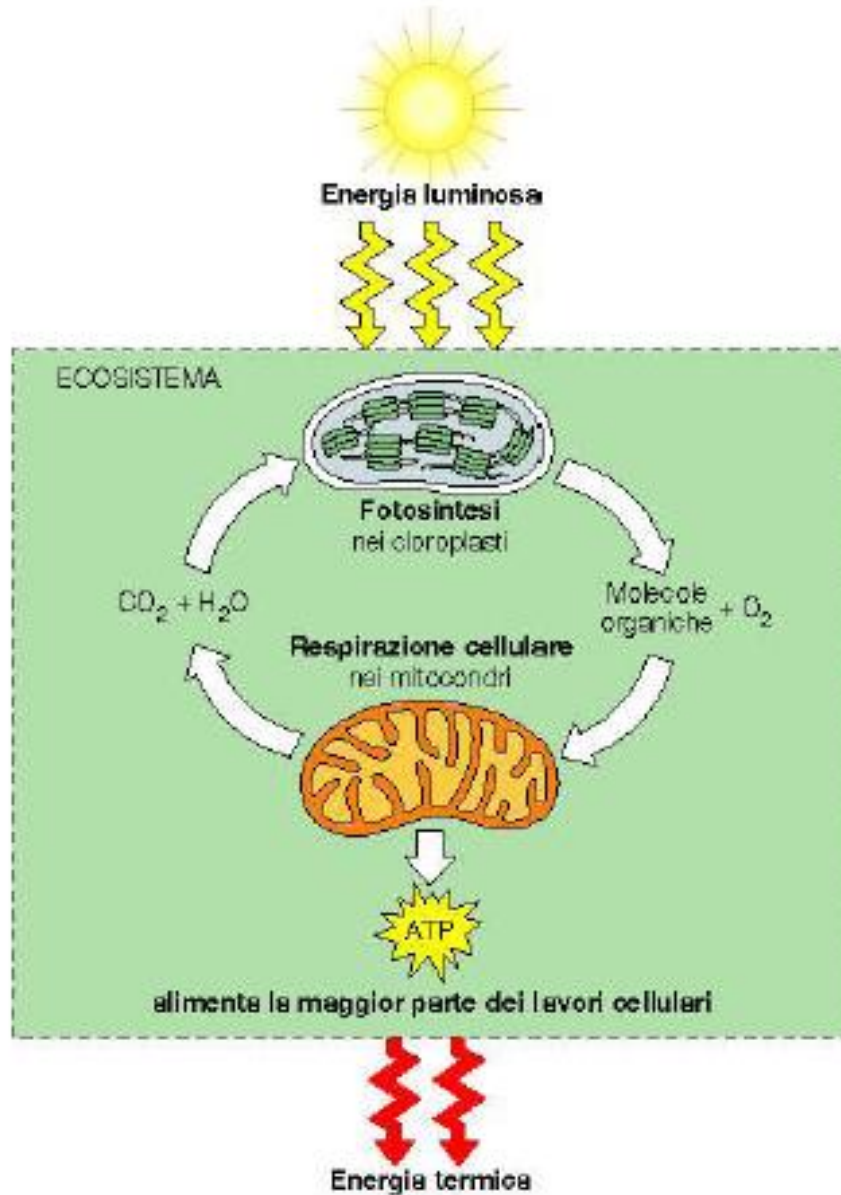
La degradazione di una molecola organica complessa è un processo in discesa dal punto di vista energetico,

la sua sintesi è un processo in salita

La via seguita nel catabolismo è energeticamente impossibile per l'anabolismo



Flusso dell'energia



Il **catabolismo ossidativo** procede a tappe e l'energia rilasciata viene recuperata e conservata mediante la sintesi di **pochi intermedi ad alta energia**.



La conseguente demolizione di tali intermedi consente lo svolgimento dei processi endoergonici

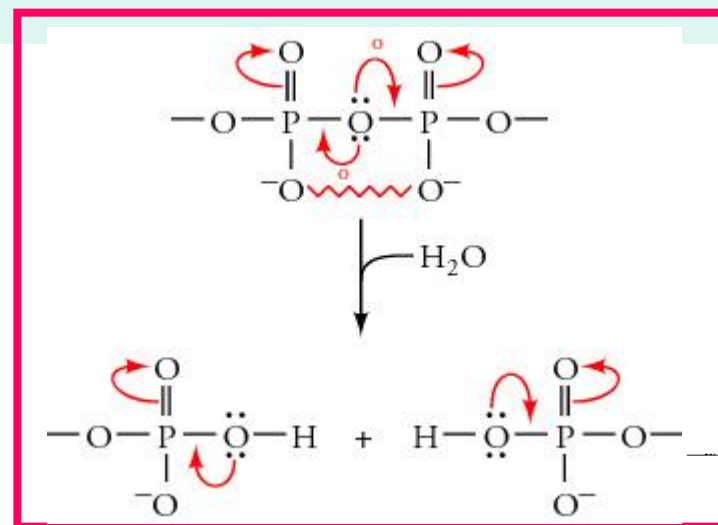
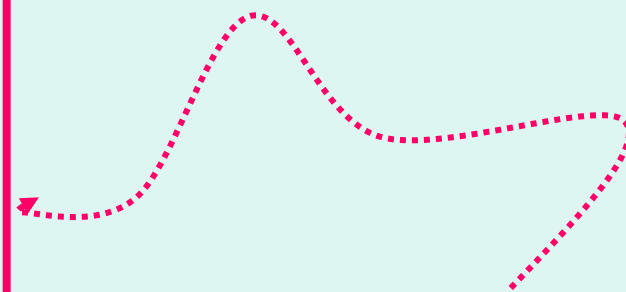
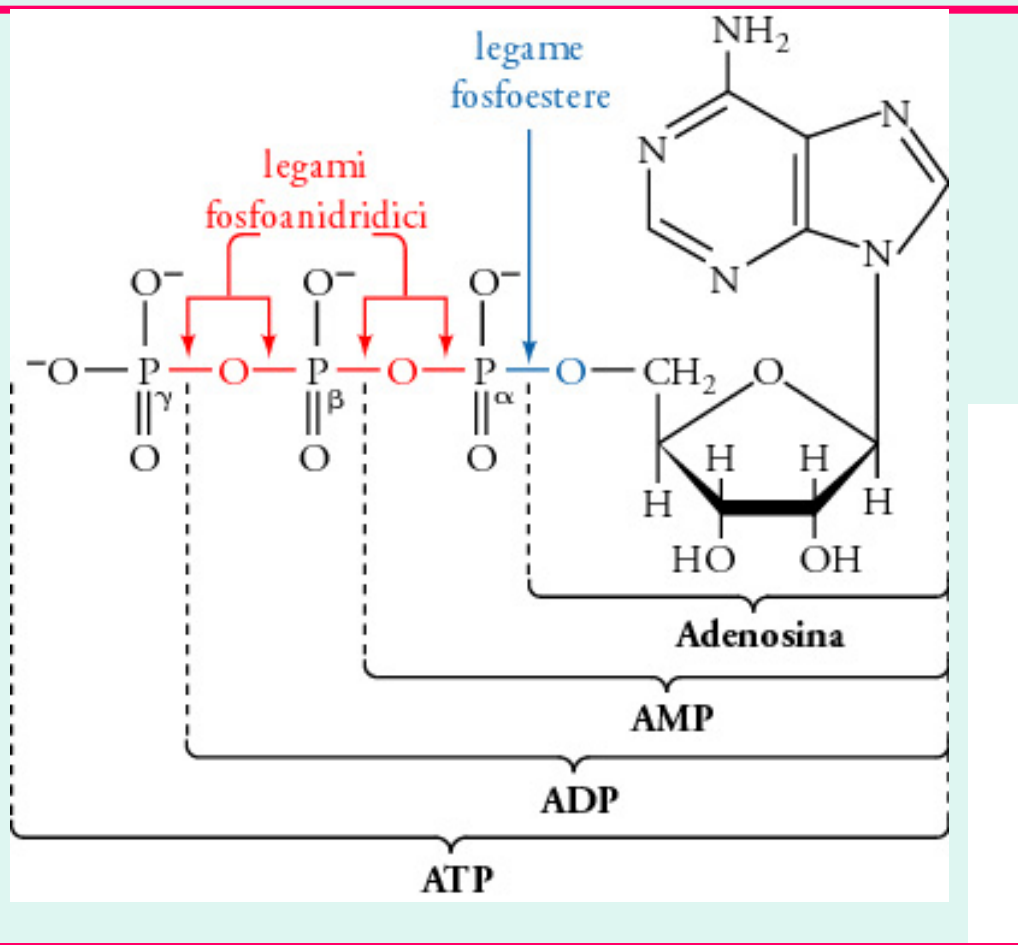


Figura 13.4

Risonanza e stabilizzazione elettrostatica in una fosfoanidride e nei suoi prodotti di idrolisi. Le risonanze in competizione tra loro (freccie curve che partono dall'O centrale) e le repulsioni carica-carica (linea rossa a zig zag) tra i gruppi fosforici diminuiscono la stabilità della fosfoanidride rispetto ai suoi prodotti di idrolisi.

I legami anidride dell'ATP sono ad alta energia
La loro rottura porta a forti riduzioni di en.libera
del sistema con un

$$\Delta G \text{ di idrolisi} = -30,5 \text{ kJ/mole}$$

$$-7 \text{ Kcal/mole}$$

Oltre all'ATP ci sono altri composti ad alta energia

una **tabella termodinamica** classifica i composti in grado di trasferire i loro gruppi fosforici e

si basa sui **ΔG di idrolisi = potenziale di trasferimento del gruppo fosforico**

❖ *gli* composti fosforici a + alta energia hanno ΔG di idrolisi + negativi e

possono trasferire spontaneamente un gruppo fosforico all'ADP che si trova in una posizione intermedia con formazione di ATP

❖ *L'ATP a sua volta può trasferire spontaneamente un gruppo fosforico e formare i composti che si trovano + in basso*

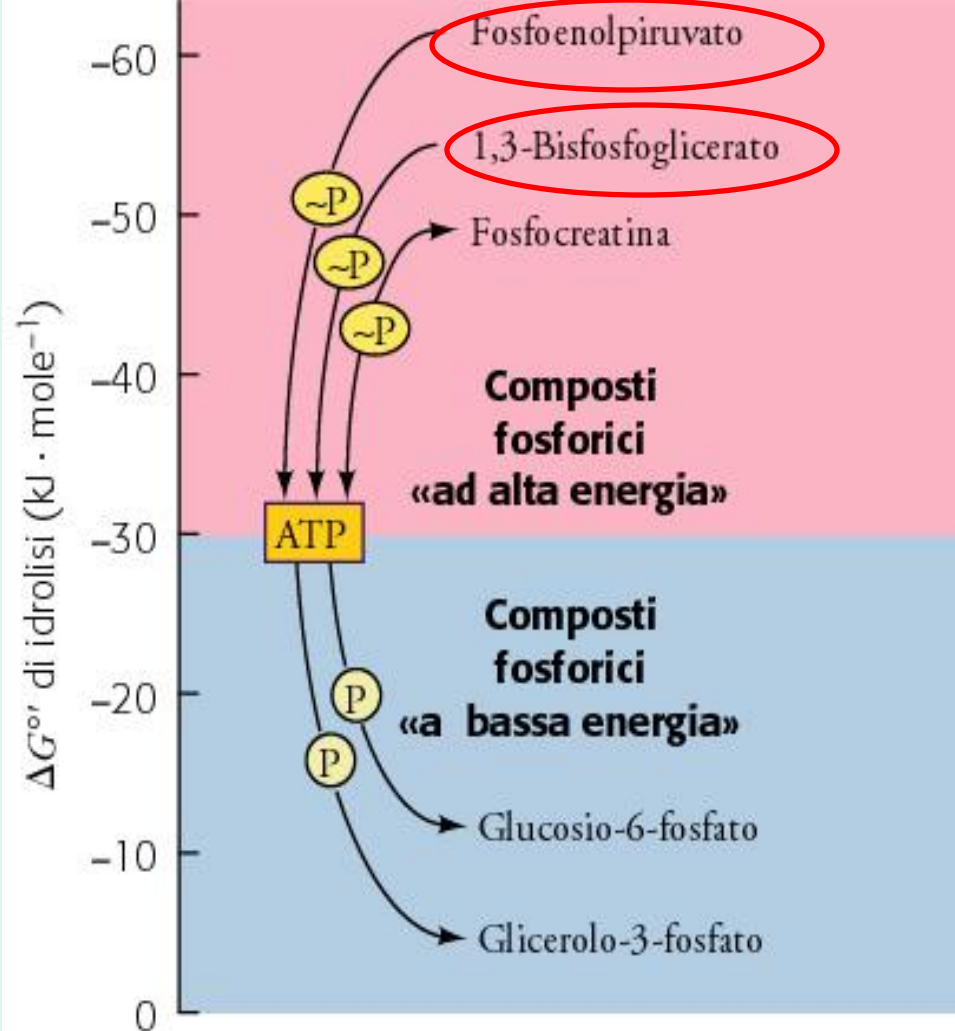


Tabella 13.2. Energia libera standard di idrolisi del gruppo fosforico di alcuni composti di interesse biologico

<i>Composto</i>	$\Delta G^{\circ'} (kJ \cdot mole^{-1})$
Fosfoenolpiruvato	- 61,9
1,3-Bisfosfoglicerato	- 49,4
Acetil fosfato	- 43,1
Fosfocreatina	- 43,1
PP_i	- 33,5
ATP (\rightarrow AMP + PP_i)	- 32,2
ATP (\rightarrow ADP + P_i)	- 30,5
Glucosio-1-fosfato	- 20,9
Fruttosio-6-fosfato	- 13,8
Glucosio-6-fosfato	- 13,8
Glicerolo-3-fosfato	- 9,2

Fonte: Jencks, W.P., in Fasman, G.D. (a cura di), *Handbook of Biochemistry and Molecular Biology* (3^a ed.), Physical and Chemical Data, Vol. 1, pp. 296-304, CRC Press (1976).

(a)

			ΔG° (kJ·mole ⁻¹)
Semi-reazione endoergonica 1	$P_i + \text{glucosio}$	$\rightleftharpoons \text{glucosio-6-fosfato} + H_2O$	+13,8
Semi-reazione endoergonica 2	ATP + H_2O	$\rightleftharpoons ADP + P_i$	-30,5
Reazione complessiva accoppiata	$ATP + \text{glucosio}$	$\rightleftharpoons ADP + \text{glucosio-6-fosfato}$	-16,7

(b)

			ΔG° (kJ·mole ⁻¹)	
Semi-reazione esoergonica 1	$\begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \\ \text{CH}_2=\text{C} \\ \\ \text{OPO}_3^{2-} \end{array} + H_2O$ Fosfoenolpiruvato	\rightleftharpoons	$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{COO}^- + P_i$ Piruvato	-61,9
Semi-reazione esoergonica 2	$ADP + P_i$	\rightleftharpoons	$ATP + H_2O$	+30,5
Reazione complessiva accoppiata	$\begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \\ \text{CH}_2=\text{C} \\ \\ \text{OPO}_3^{2-} \end{array} + ADP$	\rightleftharpoons	$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{COO}^- + ATP$	-31,4

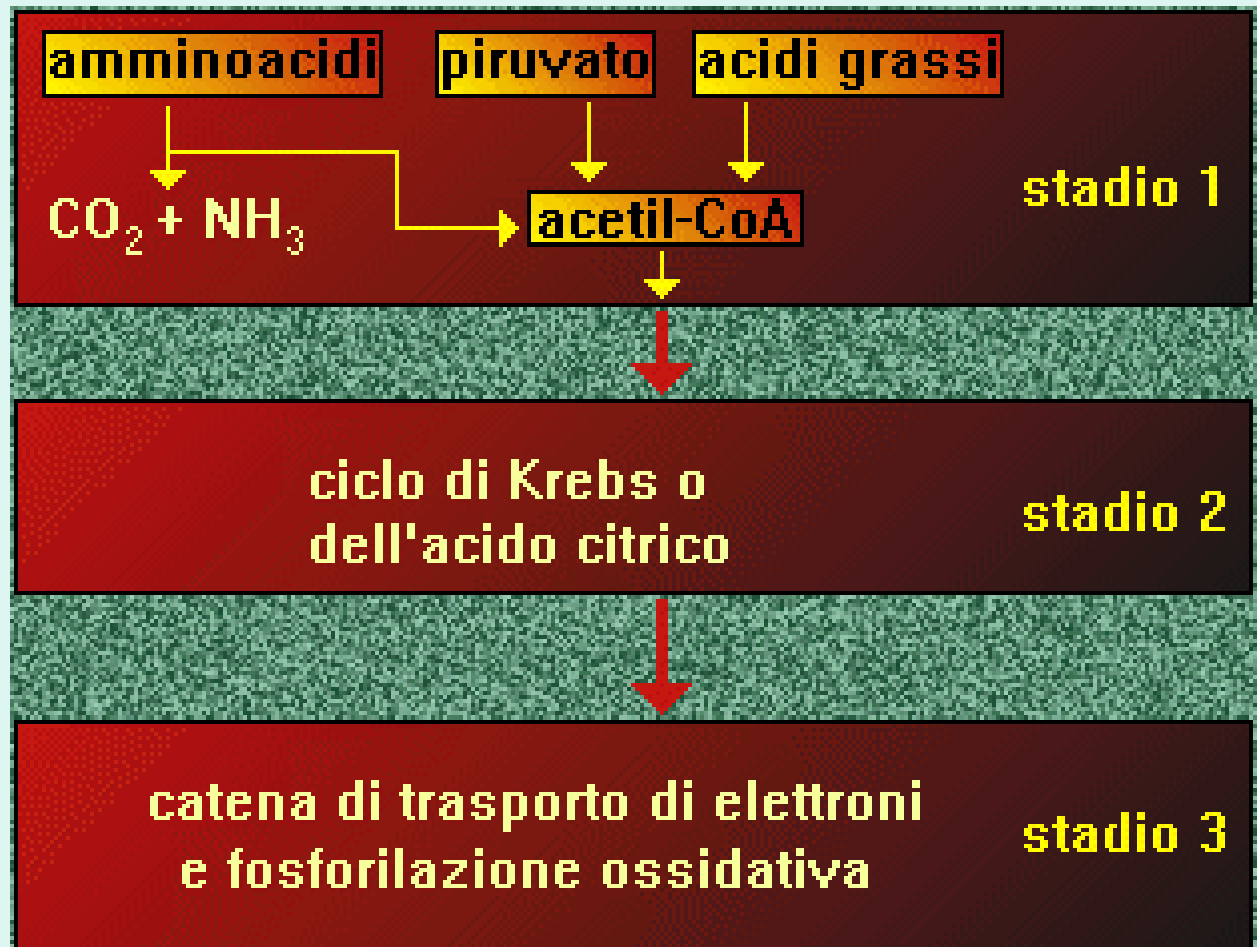
Le reazioni esoergoniche dei composti ad alta energia possono essere accoppiate a processi endoergonici per portarli a completamento

la via metabolica totale è esoergonica

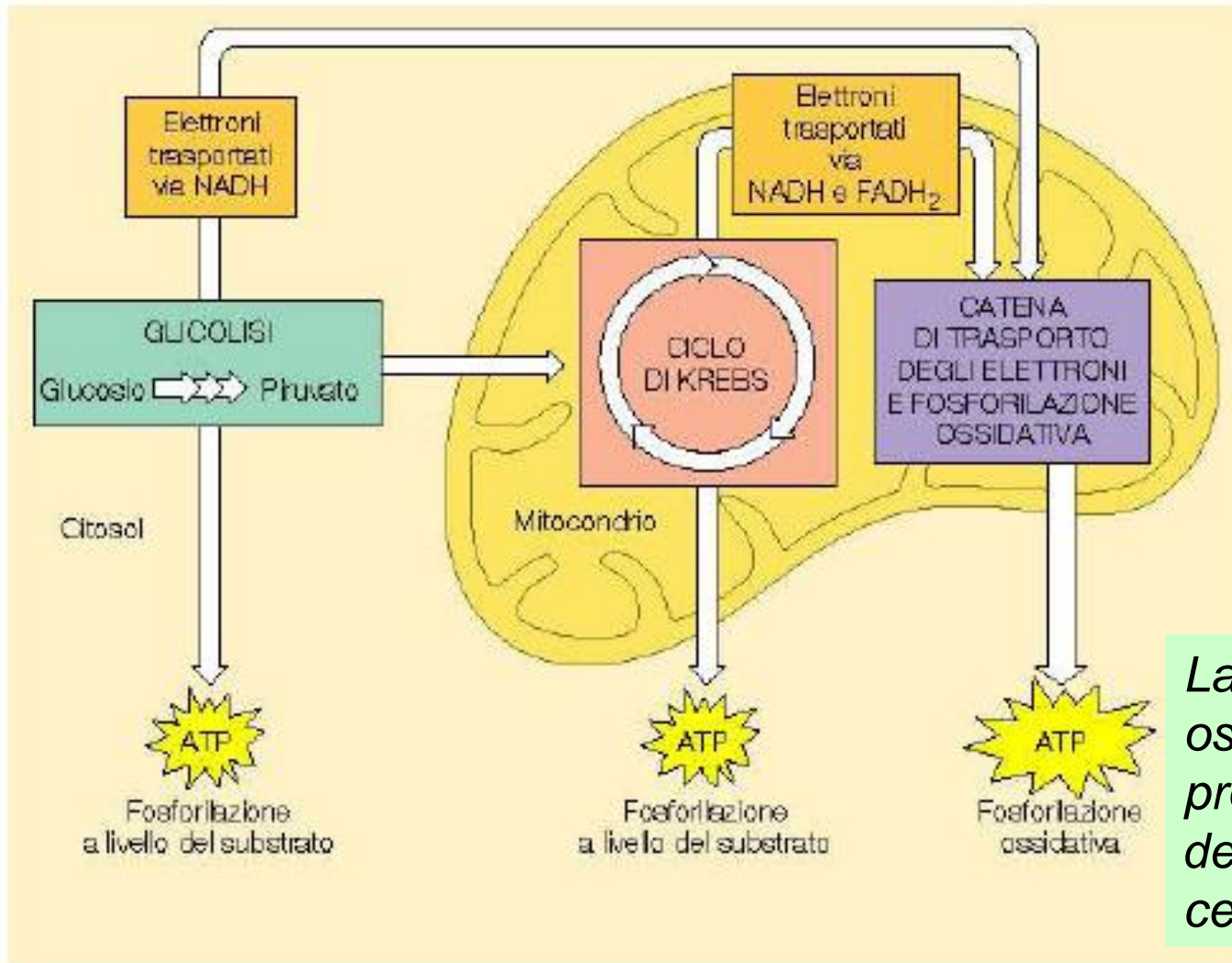
la *respirazione cellulare* avviene *fondamentalmente* in *tre stadi*:

1. il primo porta alla formazione dell'acetil Coenzima A partendo da amminoacidi, da carboidrati (piruvato) e da acidi grassi;
2. il secondo stadio corrisponde al ciclo dell'acido citrico o di Krebs;

3. il terzo, corrisponde alla catena di trasporto di elettroni e alla fosforilazione-ossidativa.



Respirazione cellulare



La fosforilazione ossidativa produce il 90% dell'ATP cellulare

L'ATP è la moneta metabolica

GLICOLISI = lisi dello zucchero

Si riferisce alla *degradazione degli esosi nel citoplasma* che porta alla produzione di **acido piruvico**. **E' una sequenza di 10 reazioni**

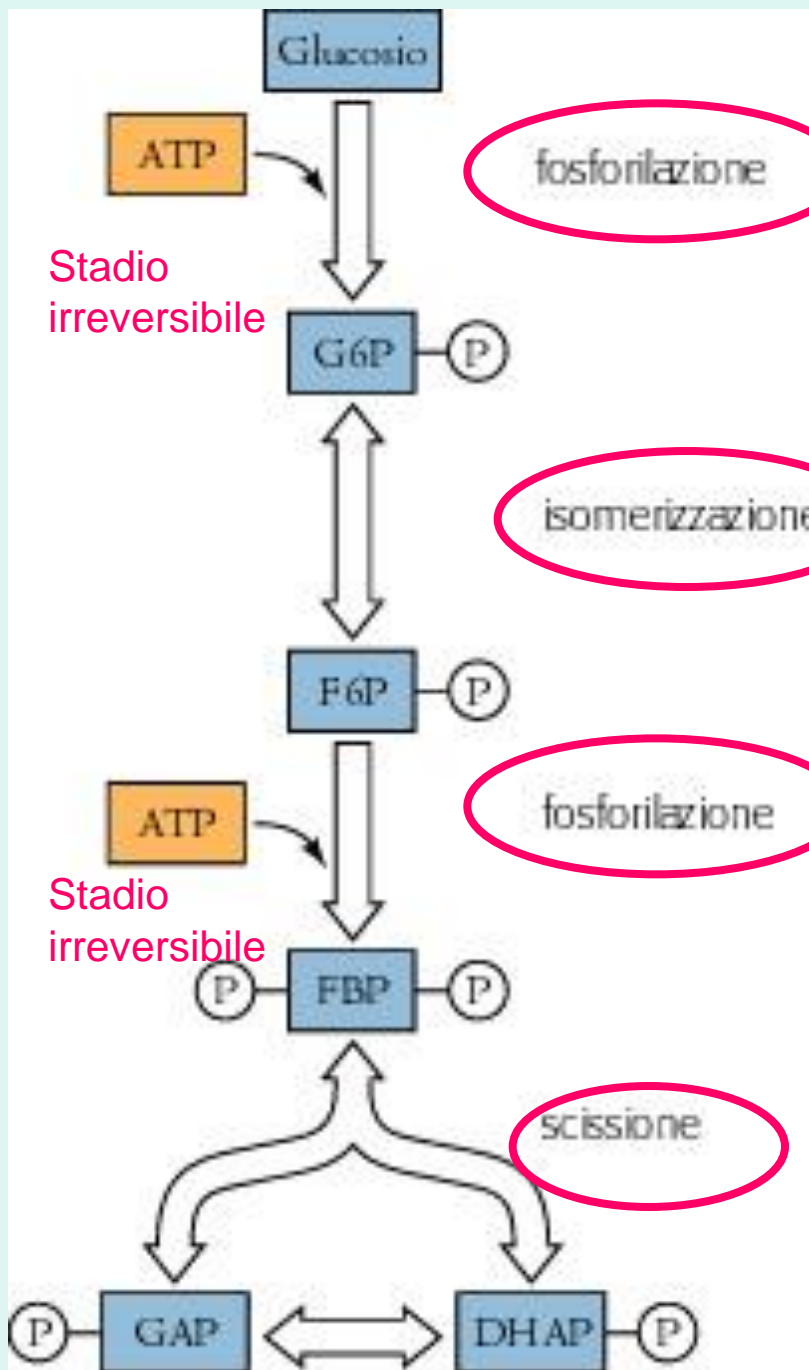
L'equazione globale è:



Non si ha consumo di O_2 né produzione di CO_2

*2 NADH vengono nuovamente ossidati nei mitocondri
producendo NAD^+ e ATP*

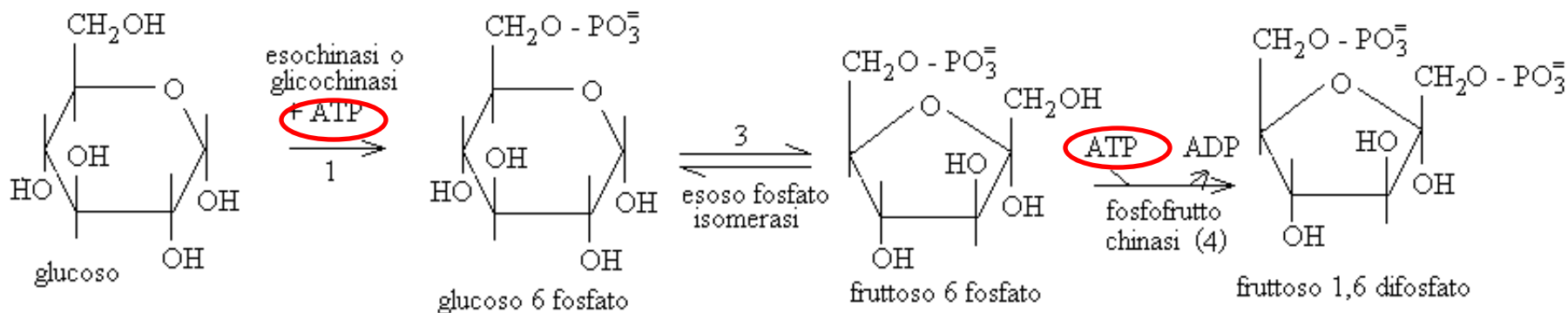
Stadio I della Glicolisi



Ad opera di una **esochinasi**, un E. allosterico
La reazione è caratterizzata da un $\Delta G^\circ = -16,7$ KJ/mole che la rende praticamente irreversibile
Il G6P è il modulatore negativo dell'E. (feed-back)

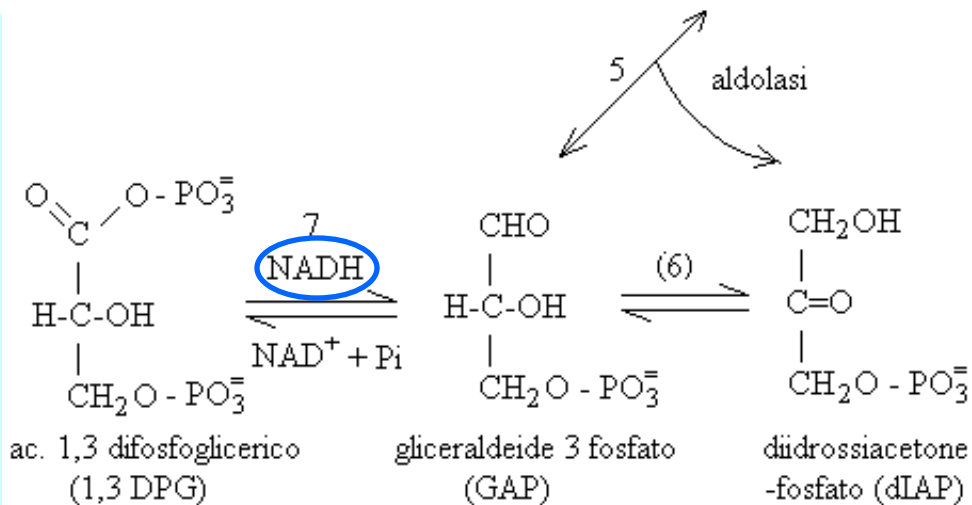
- Le cellule sono impermeabili ai composti fosforilati
- Lo zucchero fosforilato è un composto ad alta energia

STADIO I DELLA GLICOLISI: demolizione del glucosio a gliceraldeide 3P (C3)



Una isomerasi trasforma il
Glu-6-P in **Fru-6-P**

Fosforilazione del
Fru-6-P a Fru-1,6-difosfato ad opera della **Fosfofruttochinasi**= enzima allosterico la cui attività è controllata da Effettori positivi : AMP, ADP
Effettori negativi: ATP, Fosfoenolpiruvato, Citrato



Scissione del composto doppiamente fosforilato da parte di un'**aldolasi** in 2 frammenti fosforilati a 3 C:

La Gliceraldeide-3-P e il diidrossiacetone-P

2 molecole interconvertibili



2 molecole di Gliceraldeide-3-P

ATTIVATORI:

AMP, ADP,
FRUTTOSIO,2-6,
BISFOSFATO

SITO ALLOSTERICO

INIBITORI:

ATP, . . . ,
CITRATO



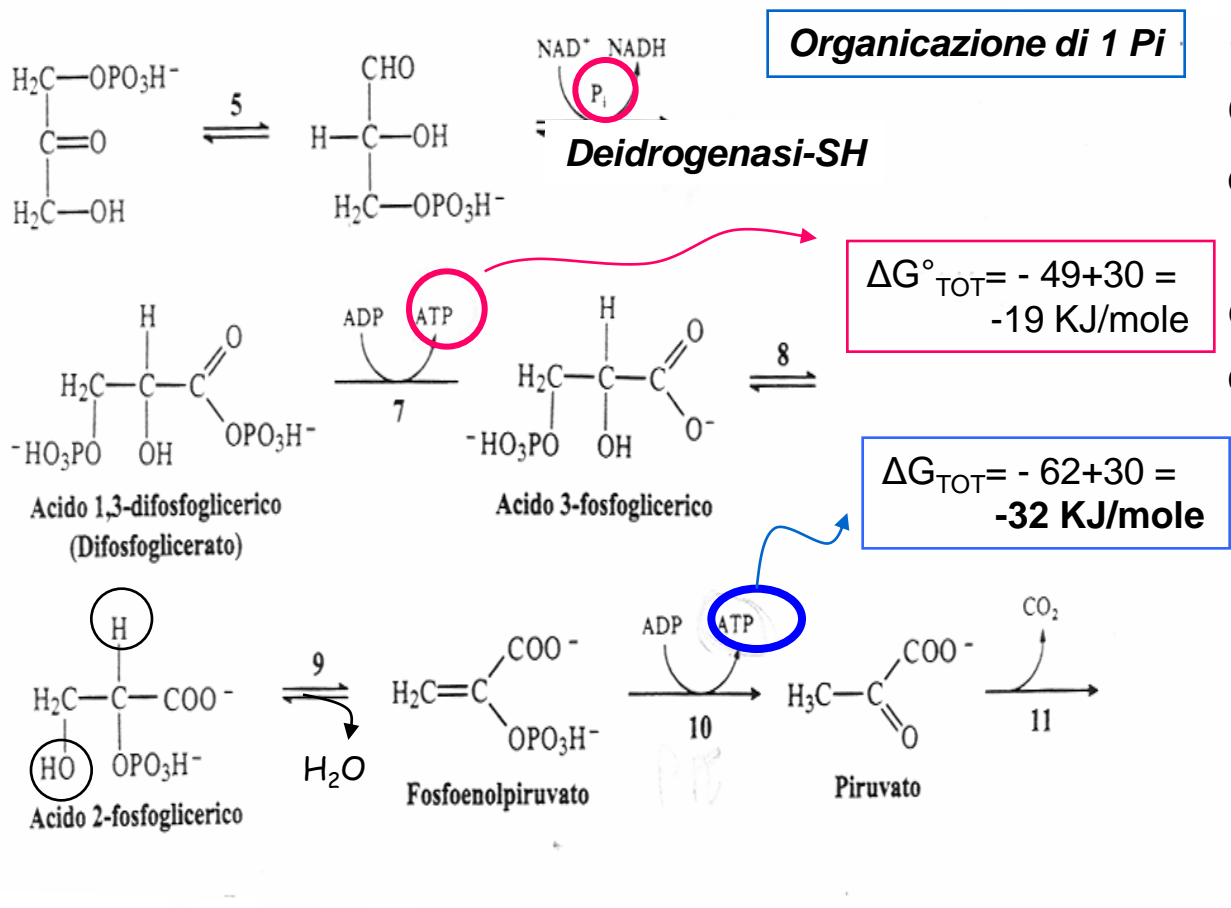
Fosfofruttochinasi-1

FRUTTOSIO-
6-FOSFATO

FRUTTOSIO-1,6-
BISFOSFATO

STADIO II DELLA GLICOLISI

La gliceraldeide-3-P \longrightarrow Piruvato



- Ossidazione della Gliceraldeide-3-P accompagnata da incorporazione di P \longrightarrow **Ac 1,3-Difosfoglicerico** è un composto ad alta energia che cedendo 1 Pi all' ADP \longrightarrow **ATP e Ac 3-Fosfoglicerico**
- Sono stati prodotti 2 ATP e 2 ATP erano stati consumati**
- \Downarrow
il bilancio è in pareggio

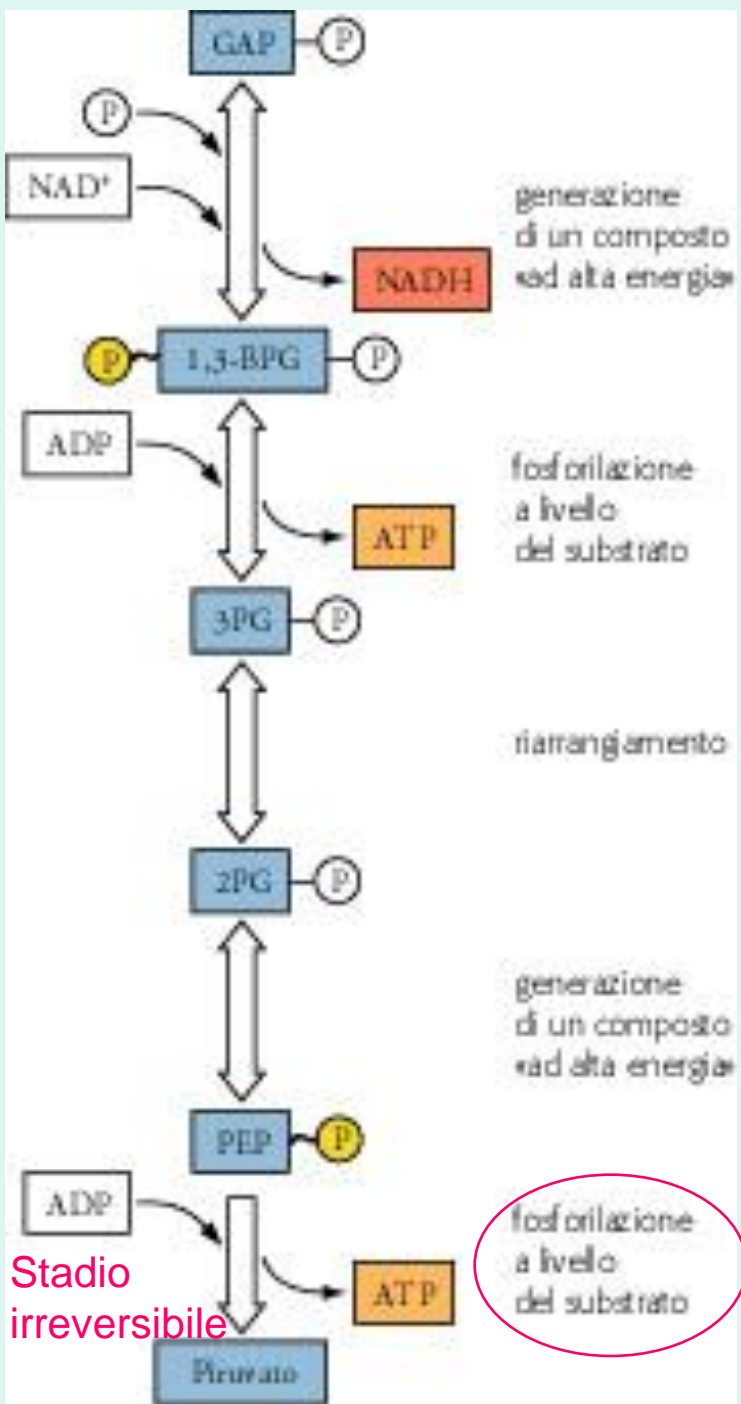
- Passaggio da **3-Fosfoglicerato** a **2-Fosfoglicerato** ad opera di una mutasi
- Eliminazione di H₂O (enolasi) \longrightarrow **Fosfoenolpiruvato** composto ad alta energia che Tramite la **Piruvato Chinasi** reagisce con ADP \longrightarrow **ATP e Piruvato**

Sono 2 ATP prodotti e 2 moli Piruvato per mole di Glu

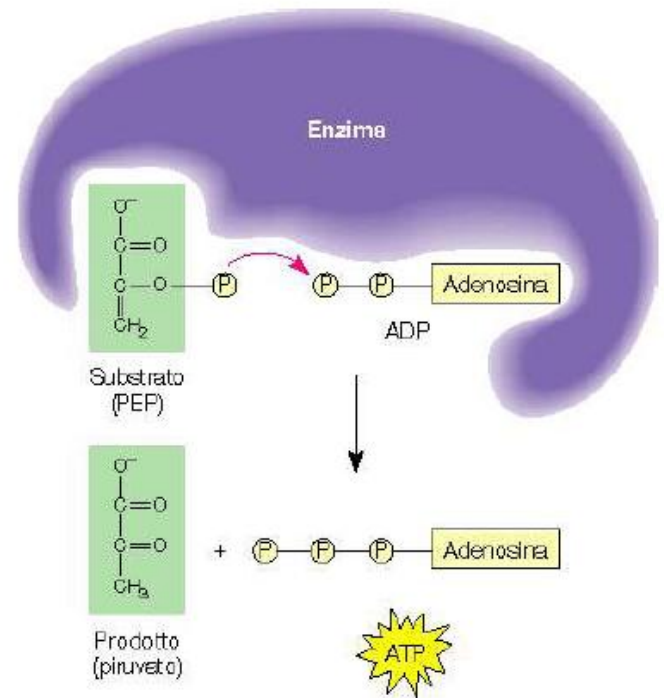
Stadio II della Glicolisi

La *Piruvato chinasi* è un enzima allosterico

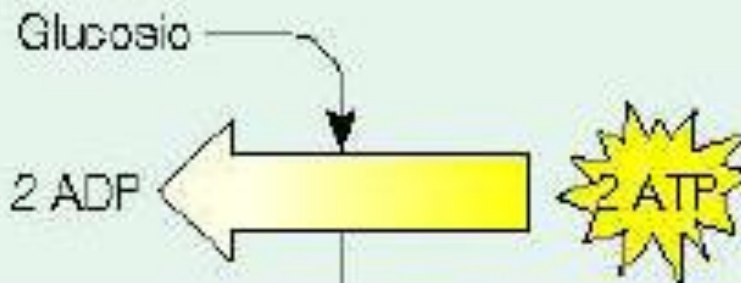
Fungono da inibitori le alte concentrazioni di: ATP, Acetil-CoA, acidi grassi e alcuni a.a.



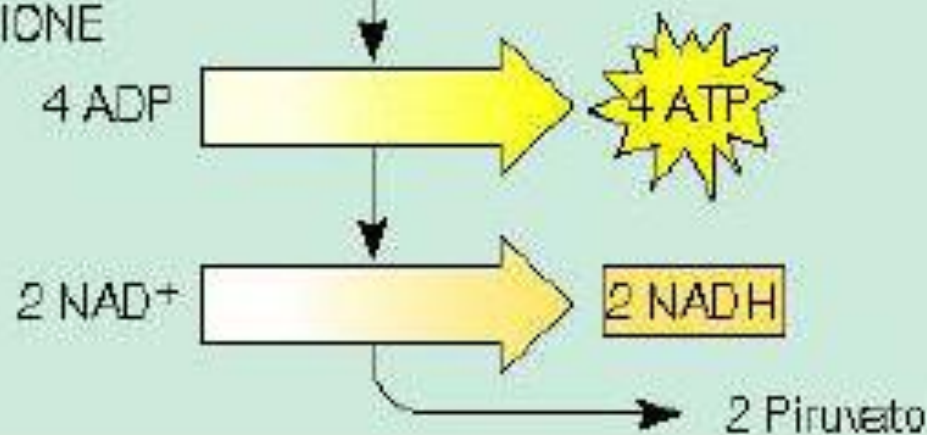
Fosforilazione a livello del substrato



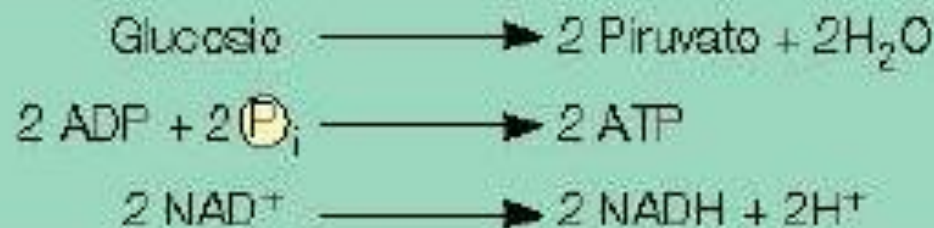
FASE DI INVESTIMENTO
ENERGETICO



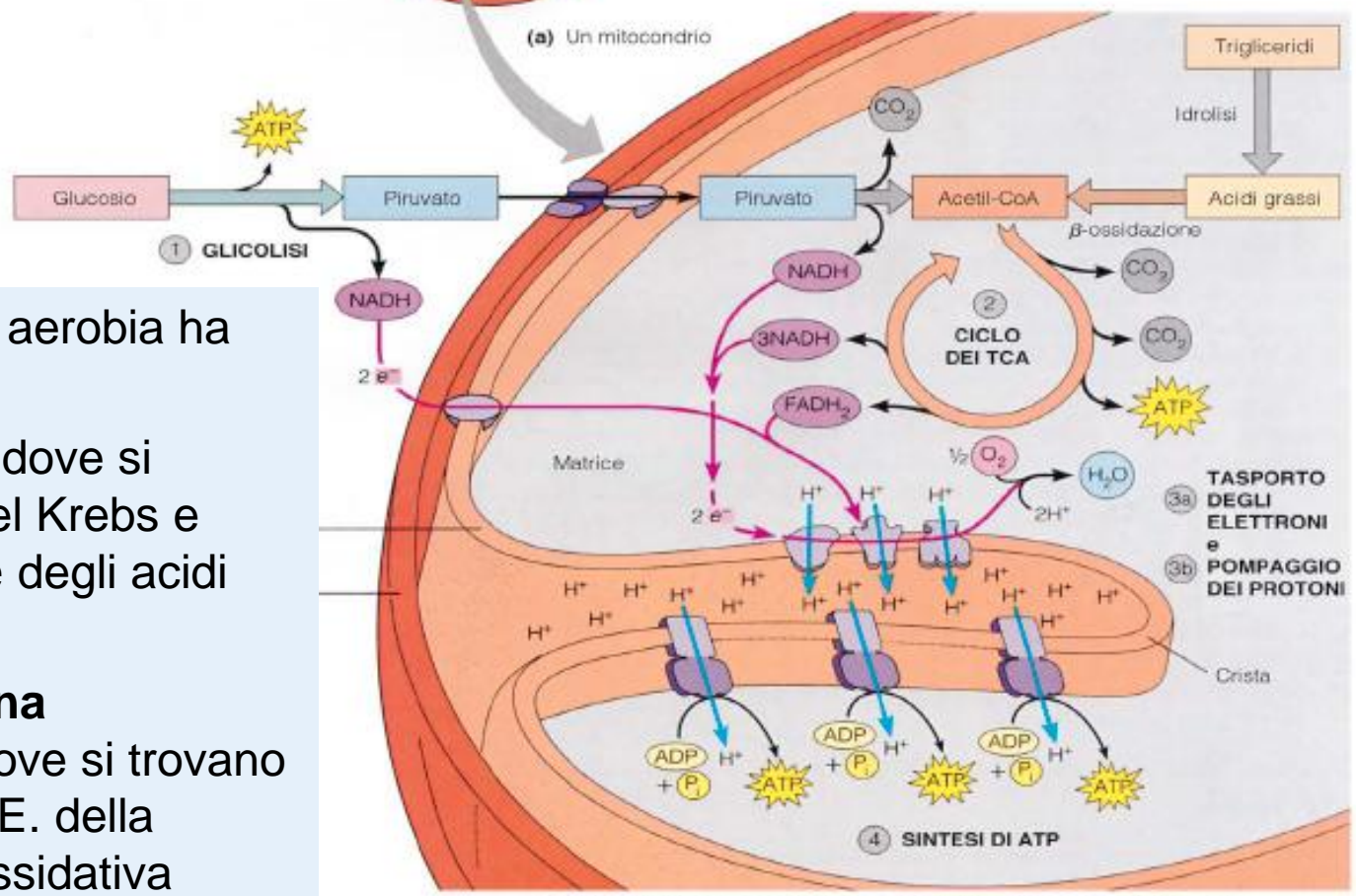
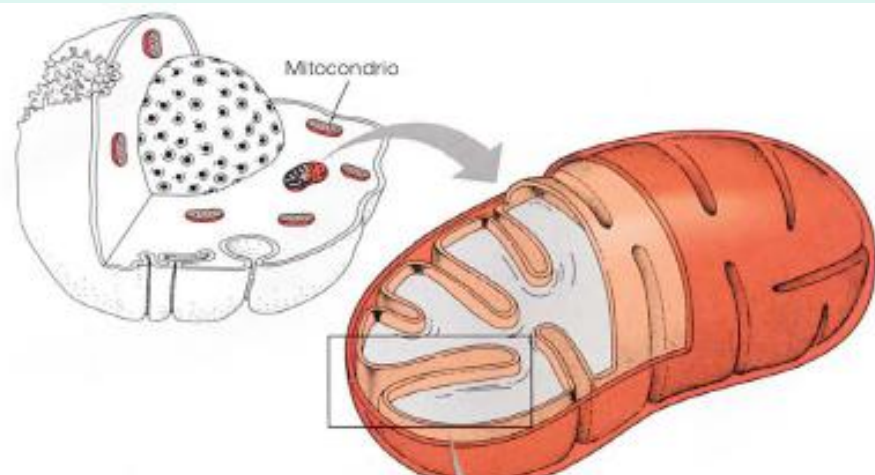
FASE DI LIBERAZIONE
DELL'ENERGIA



NETTO



Bilancio energetico della glicolisi o processo di decomposizione dello zucchero



La respirazione aerobia ha luogo :

-**nella matrice** dove si trovano gli E. del Krebs e dell'ossidazione degli acidi grassi

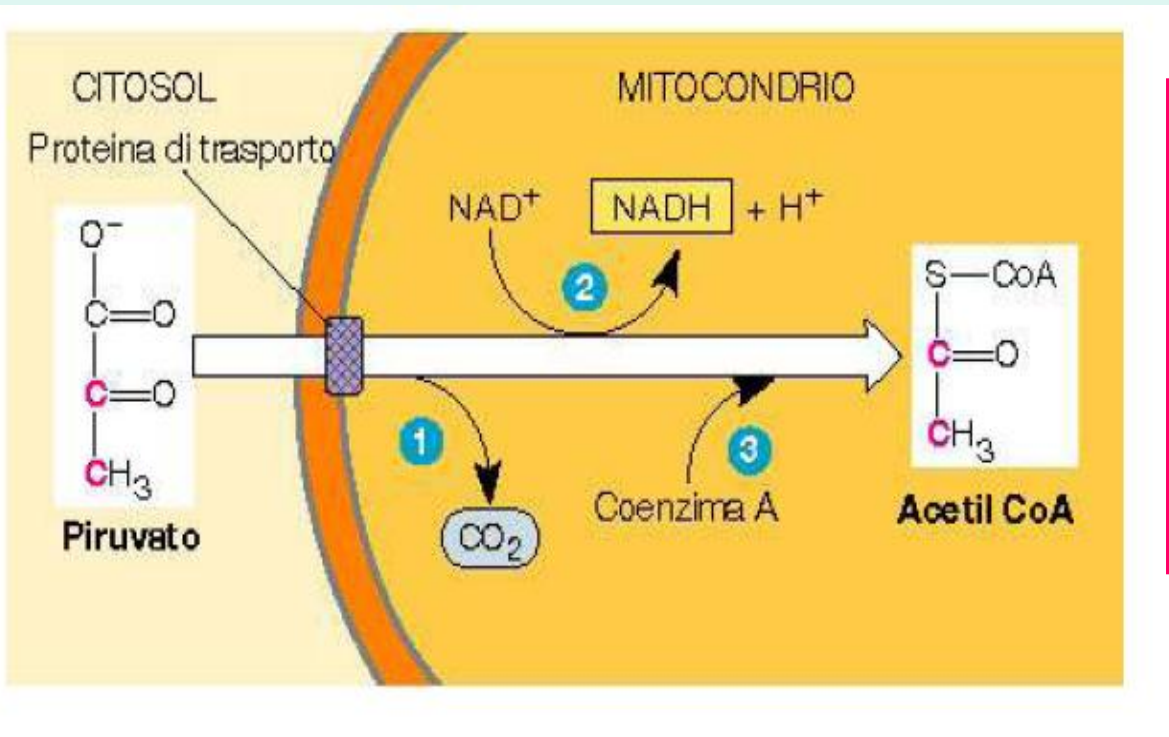
-**nella membrana** mitocondriale dove si trovano i citocromi e gli E. della fosforilazione ossidativa

Prima di entrare nel ciclo il piruvato viene trasformato in AcetilCoA:

→ È una decarbossilazione ossidativa

ad opera della **PIRUVATO DEIDROGENASI**

un complesso enzimatico che opera 3 passaggi:



1. $-\text{COOH}$ in CO_2
2. Ossidazione ad acetato con produzione di NADH
3. Aggiunta di Acetile al CoA-SH

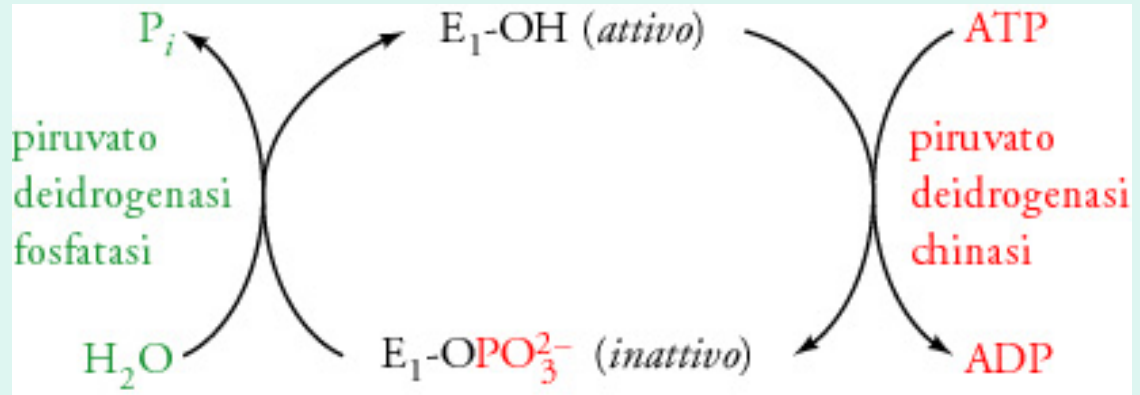
La **piruvato deidrogenasi** ha un ruolo importante nel catabolismo dei carboidrati: controlla l'ingresso del piruvato nel ciclo dell'acido citrico \longrightarrow *catabolismo aerobio* piuttosto che verso altri destini metabolici

Duplice meccanismo di regolazione:

1. **Intervento di 2 enzimi**

Piruvato fosfatasi e

Piruvato chinasi



2. **Regolazione di natura allosterica**

modulatori negativi: ATP , acetil-CoA e $NADH$

modulatori positivi: AMP , PEP

La **piruvatodeidrogenasi** non rifornisce il ciclo di Krebs quando è già disponibile
Acetil-CoA, potere riducente ($NADH$) ed energia (ATP)

Reazione 1: citrato sintasi

Il meccanismo prevede un attacco nucleofilo dell'enolato del tioestere al gruppo carbonilico dell'ossalacetato con formazione di citrato

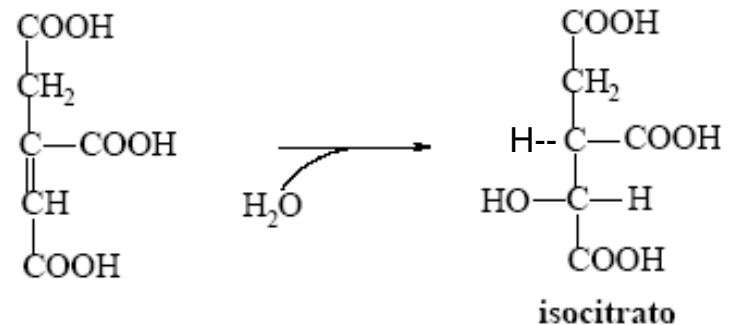
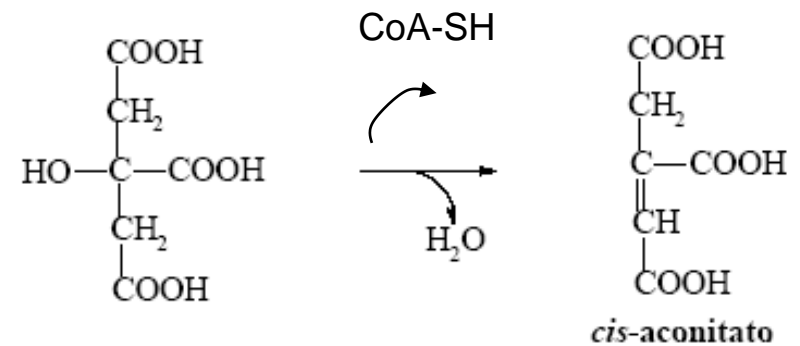
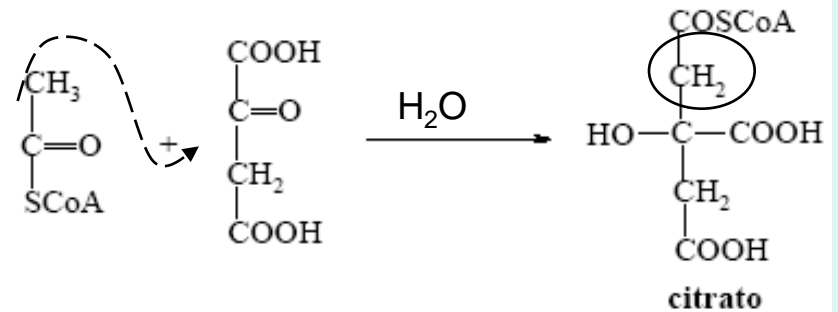
$$\Delta G^\circ = -32,2 \text{ KJ/mole}$$

Reazione 2: aconitasi

E' un'eliminazione di H₂O favorita dalla formazione di un acido α,β insaturo in equilibrio con l'idratazione ad acido isocitrico

Reazione 3: idratasi

Gli equilibri di disidratazione e idratazione sono spostati verso la formazione di α -chetoglutarato grazie ad una decarbossilazione con ossidazione dell'ossidrilico in α al carbossile



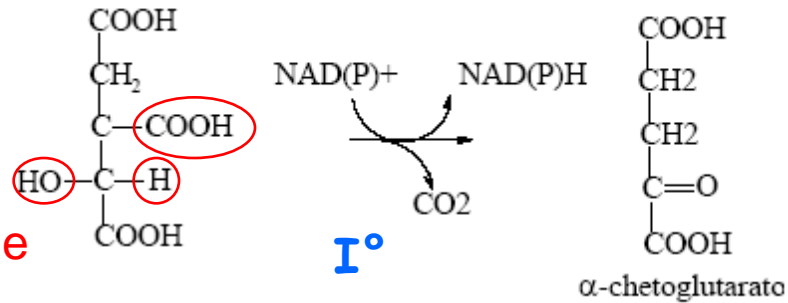
Le 2 reazioni sono in equilibrio, ma la reazione è spostata verso la formazione di isocitrato che viene continuamente sottratto per il procedere del ciclo

Reazione 4: *isocitrato deidrogenasi*

β -decarbossilazione che coinvolge un'ossidazione ad ossalosuccinato intermedio.

Decarbossilazione ossidativa

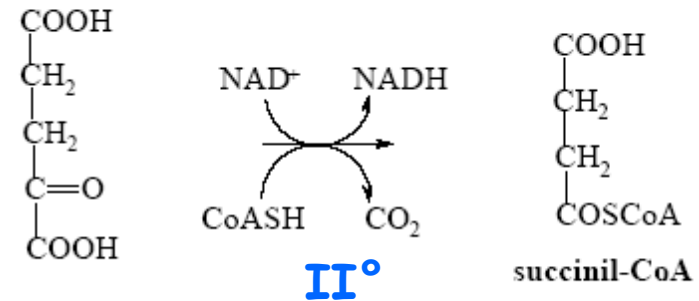
$$\Delta G^\circ = -21 \text{ KJ/mole}$$



Reazione 5: *2-chetoglutarato deidrogenasi*

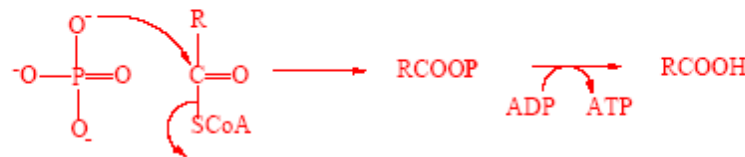
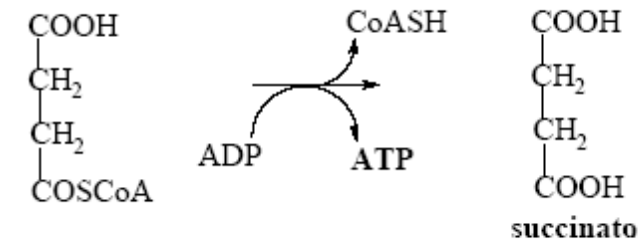
Questa è una decarbossilazione ossidativa analoga a quella osservata nel caso della trasformazione di piruvato in acetil-CoA.

$$\Delta G^\circ = -35,5 \text{ KJ/mole}$$



Reazione 6: *succinato tiochinasi*

La rottura idrolitica del legame C-S è accompagnata dalla formazione di ATP



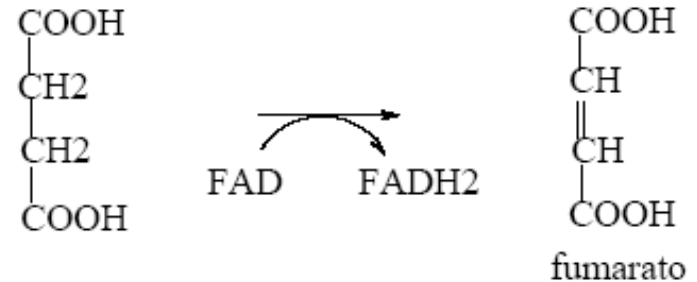
- II^a decarbossilazione e condensazione con CoASH per dare un composto ad alta energia il **Succinil CoA**
Sono state formate 2 CO₂ e 2 NADH :

lo scheletro carbonioso del glucosio è stato completamente demolito

Nelle fasi finali del ciclo il **succinato** è convertito a **ossalacetato**:

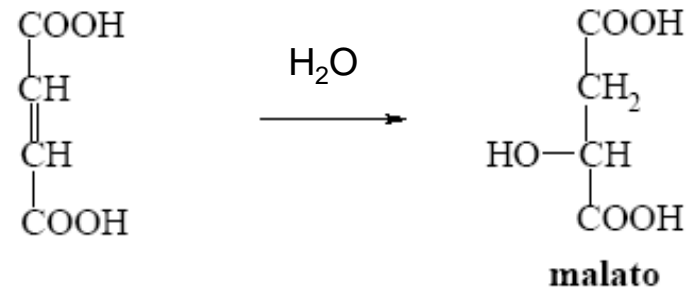
Reazione 7: *succinato deidrogenasi*

L'ossidazione del succinico a fumarico è collegata ad una catena di trasporto elettronica che permette la riossidazione del FADH_2 .



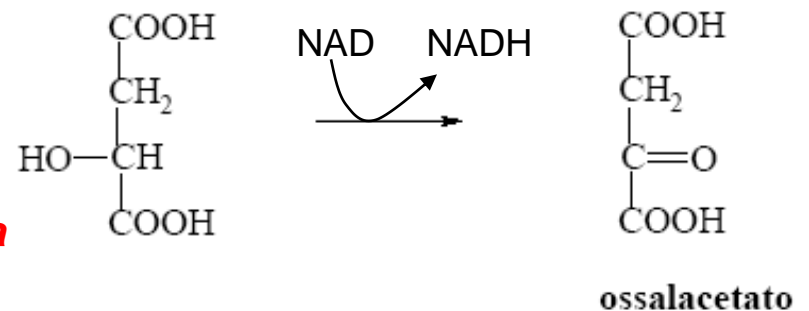
Reazione 8: *fumarasi*

Idratazione simile a quella vista nel caso del *cis*-aconitato.



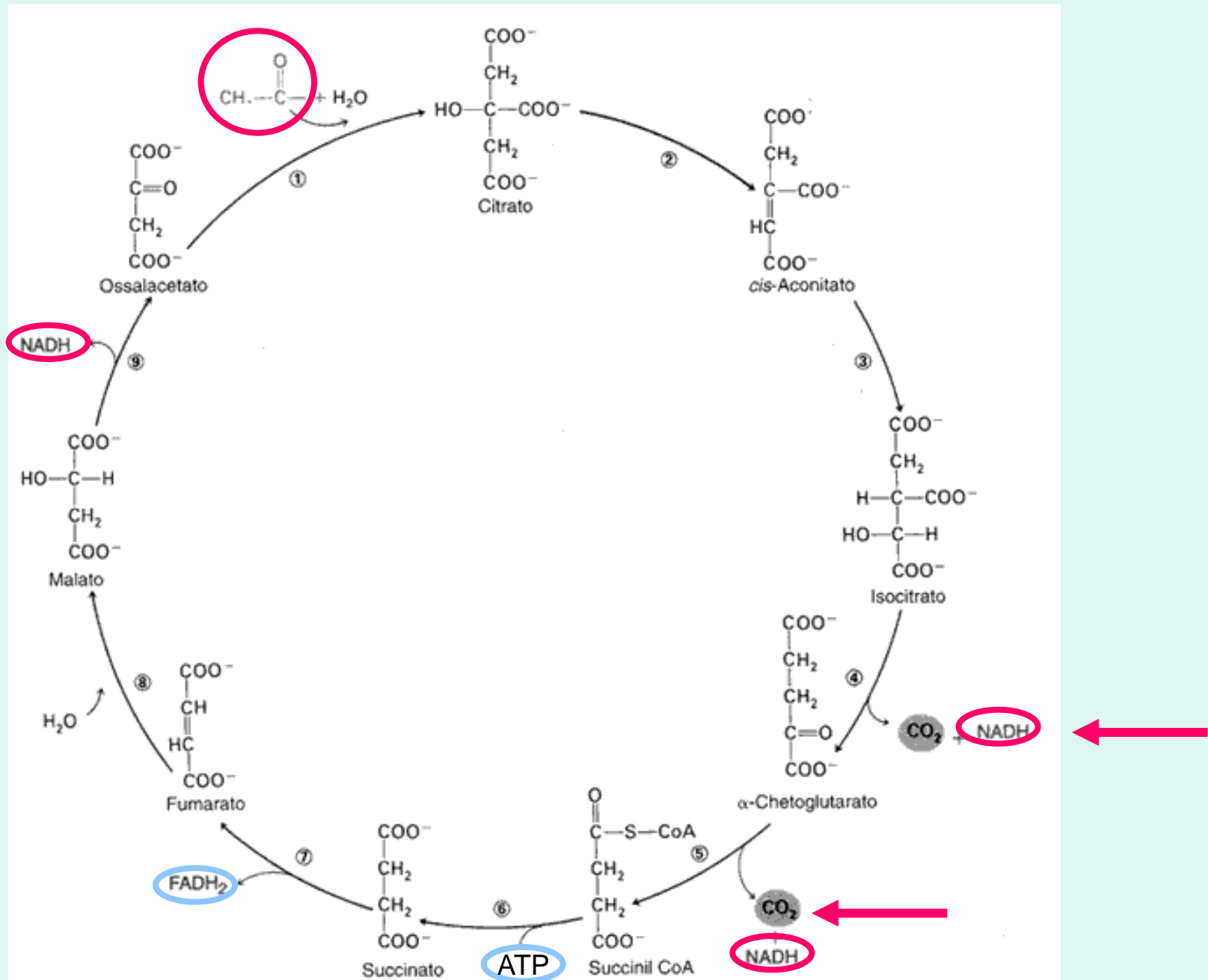
Reazione 8: *malato deidrogenasi*

Reazione di ossidazione che porta ad una molecola di ossalacetato che può riprendere il ciclo.

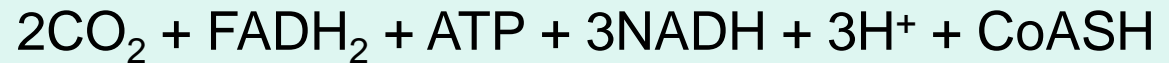
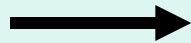


$\Delta G^\circ = 29,7 \text{ KJ/ mole}$ reazione endoergonica spostata verso sinistra

Schema riassuntivo del Ciclo di Krebs

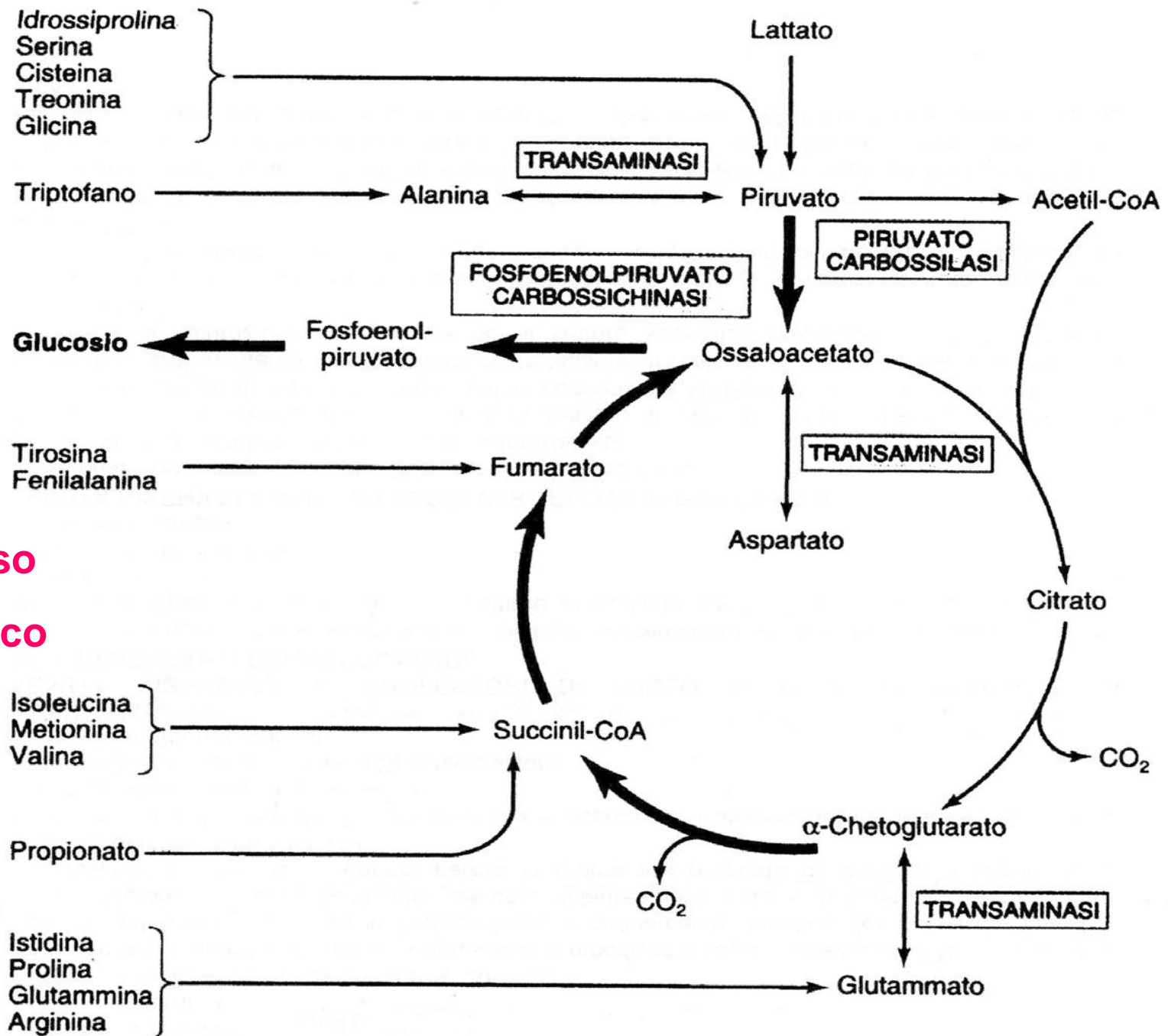


La stechiometria del ciclo TCA :



- *Solo Acetil-CoA viene consumato :*
- I 2 C della porzione acetilica sono trasformati in 2CO_2
- Gli enzimi del ciclo del TCA si trovano nel mitocondrio
- Negli animali si forma GTP e non direttamente ATP

**Ciclo
di
Krebs:
processo
anfibolico**



Fosforilazione ossidativa e fotofosforilazione

- In entrambi i processi è coinvolto un flusso di elettroni attraverso intermedi redox
- L'energia resa disponibile dal flusso esoergonico è accoppiata al trasporto endoergonico di protoni
- il flusso di protoni in senso inverso fornisce l'energia libera per la sintesi di ATP

Alla catena respiratoria partecipano:

1. Coenzimi (NADH, FADH₂,)
2. Proteine integrali di membrana :
 - citocromi (contenenti gruppi eme)
 - proteine ferro-zolfo
3. Ubichinone o Coenzima Q = molecola idrofobica
diffusibile nel doppio strato
4. Citocromo c, piccola proteina periferica (**diffusibile**)

Potenziali redox dei trasportatori di e⁻ nella catena respiratoria

Standard Reduction Potentials of Respiratory Chain and Related Electron Carriers

Redox reaction (half-reaction)	<i>E</i> '° (V)
$2\text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{H}_2$	-0.414
$\text{NAD}^+ + \text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{NADH}$	-0.320
$\text{NADP}^+ + \text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{NADPH}$	-0.324
$\text{NADH dehydrogenase (FMN)} + 2\text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{NADH dehydrogenase (FMNH}_2)$	-0.30
$\text{Ubiquinone} + 2\text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{ubiquinol}$	0.045
$\text{Cytochrome } b (\text{Fe}^{3+}) + e^- \longrightarrow \text{cytochrome } b (\text{Fe}^{2+})$	0.077
$\text{Cytochrome } c_1 (\text{Fe}^{3+}) + e^- \longrightarrow \text{cytochrome } c_1 (\text{Fe}^{2+})$	0.22
$\text{Cytochrome } c (\text{Fe}^{3+}) + e^- \longrightarrow \text{cytochrome } c (\text{Fe}^{2+})$	0.254
$\text{Cytochrome } a (\text{Fe}^{3+}) + e^- \longrightarrow \text{cytochrome } a (\text{Fe}^{2+})$	0.29
$\text{Cytochrome } a_3 (\text{Fe}^{3+}) + e^- \longrightarrow \text{cytochrome } a_3 (\text{Fe}^{2+})$	0.55
$\frac{1}{2}\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2e^- \longrightarrow \text{H}_2\text{O}$	0.816

❖ I valori positivi indicano una maggiore tendenza ad acquistare elettroni

*I potenziali redox consentono di valutare la
variazione di energia libera*

l'equazione di NERST: $\Delta G^\circ = - n F \Delta E^\circ$

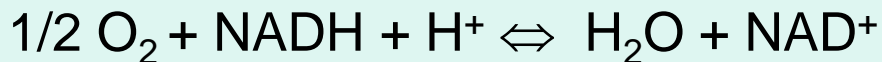
$n = e^-$

$F = \text{cost. Faraday} = 96485 \text{ mole}^{-1} e^-$

Ad esempio: $\Delta E^\circ = E^\circ_{\text{(accettore di } e^-)} - E^\circ_{\text{(donatore di } e^-)}$



L'ossigeno ha maggior tendenza a ridursi:

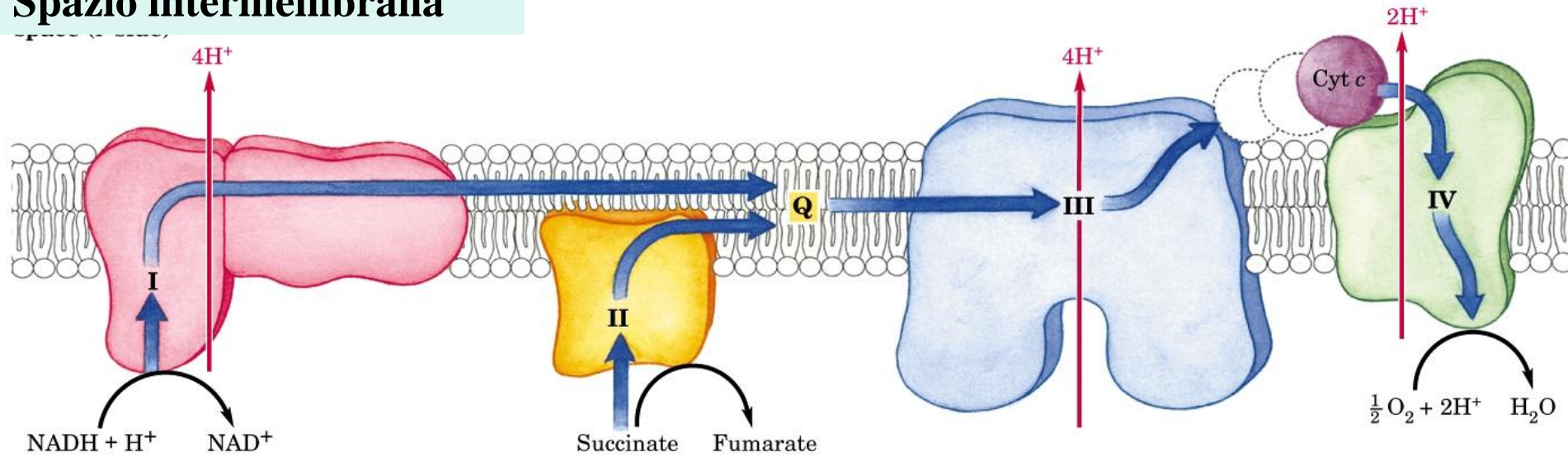


$$\Delta E^{\circ'} = 1,230 \text{ V}$$

$$\Delta G^{\circ'} = - (2 \times 96485 \times 1,23) = - 237051 \text{ J/mole} = - \mathbf{237 \text{ kJ/mole}}$$

Schema del trasferimento elettronico

Spazio intermembrana



matrice

Complesso I
NADH
DEIDROGENASI
trasferisce
elettroni dal
NADH al Q

Complesso II
SUCCINATO
DEIDROGENASI
trasferisce
elettroni dal
FADH₂ al Q

Complesso III
UBICHINONE-
CITOCROMO C
REDUTTASI
trasferisce
elettroni dal Q
al citocromo c

Complesso IV
CITOCROMO
OSSIDASI
trasferisce
elettroni dal
citocromo c
all'O₂

Complesso I NADH DEIDROGENASI

- Trasferimento di elettroni da NADH a Q (ubichinone o Coenzima Q)
- Più di 30 subunità proteiche
- Quattro H⁺ trasportati fuori per 2 e⁻

Complesso II SUCCINATO DEIDROGENASI

- è lo stesso enzima del ciclo di Krebs, unico ad essere legato alla membrana mitocondriale interna
- Trasferisce e⁻ direttamente al Q
- Non è associato trasporto di H⁺

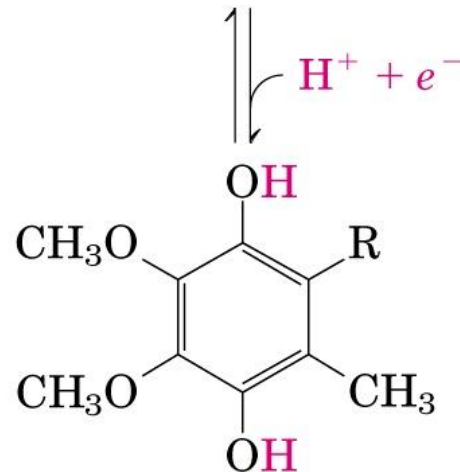
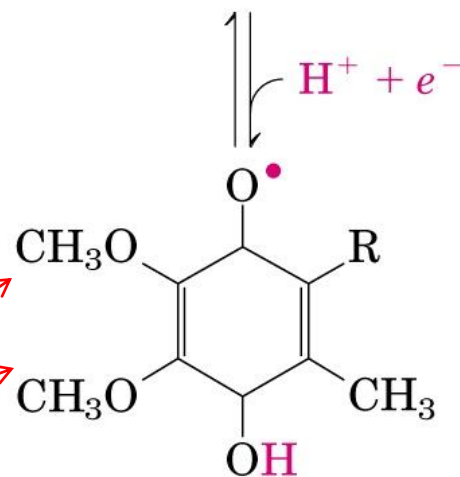
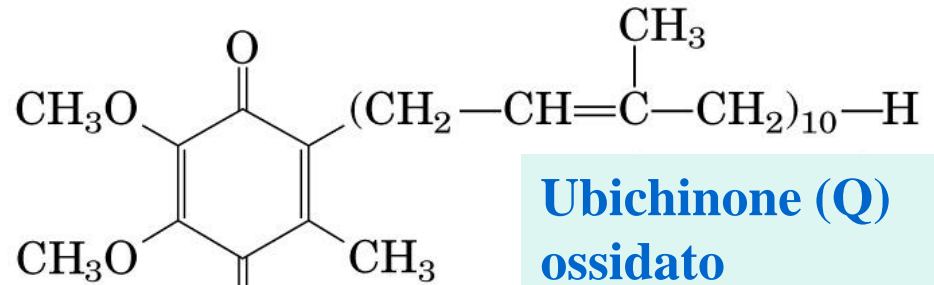
Complesso III UBICHINONE-CITOCROMO C REDUTTASI

- Q passa elettroni al cyt c (e pompa H⁺)
- La principale proteina transmembrana nel complesso III è il citocromo b
- I citocromi sono agenti che trasferiscono un elettrone
- Il *citocromo c* è un trasportatore di elettroni idrosolubile (è una piccola proteina periferica di membrana)

L'ubichinone o coenzima Q è liberamente diffusibile nella membrana

L'ubichinone mitocondriale differisce dal plastoquinone dei cloroplasti per i gruppi metossilici anzichè metilici e 10 unità isopreniche contro le 9 del plastoquinone

Nella forma di semichinone è altamente reattivo e può formare radicali liberi dell'O



Complesso IV

CITOCROMO OSSIDASI

Trasferisce elettroni dal citocromo c all'O₂:

riduzione con 2 elettroni di $\frac{1}{2}$ O₂ per produrre H₂O

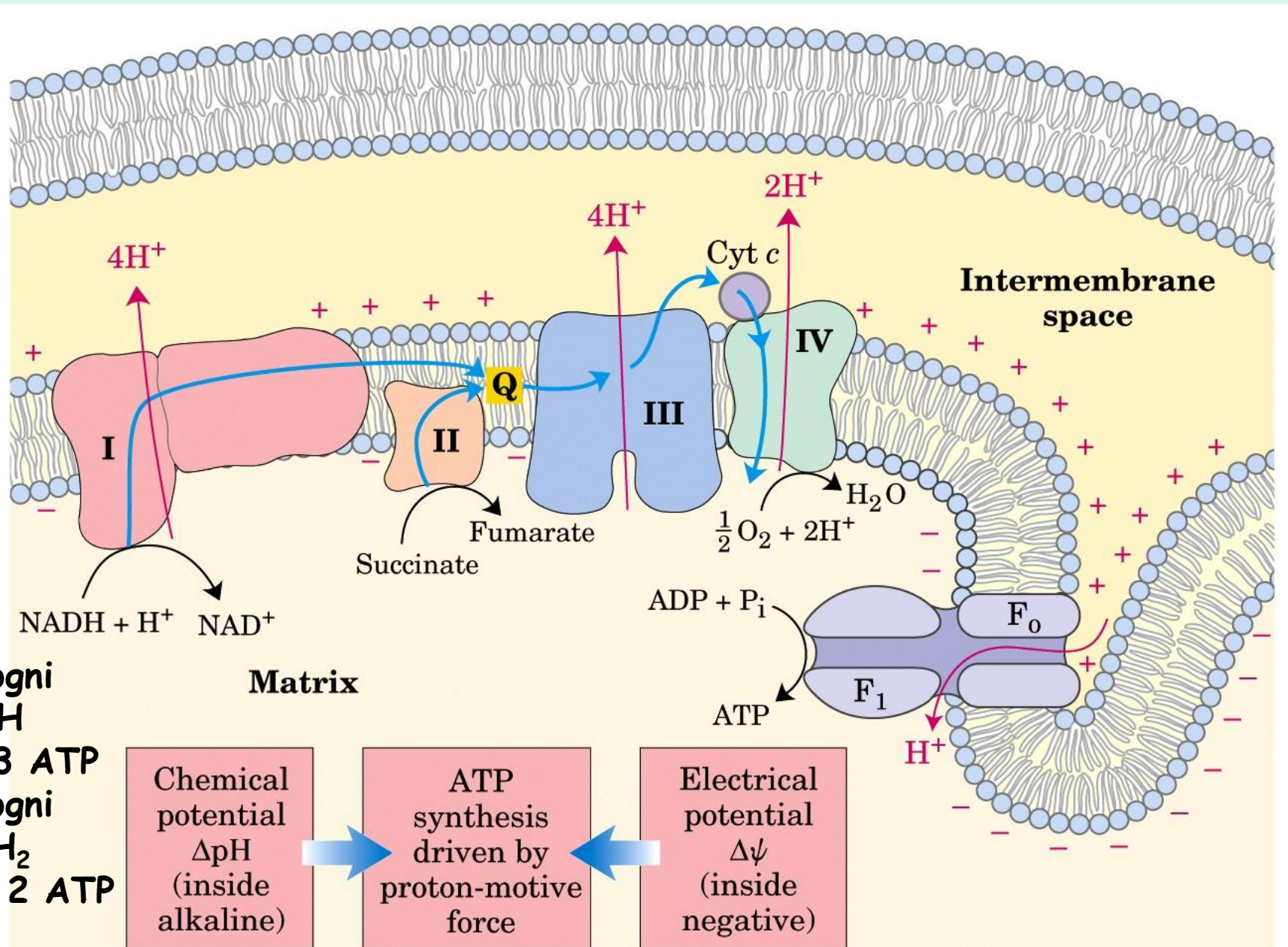
Il complesso trasporta anche H⁺ :

Per ogni coppia di e⁻ \longrightarrow 2 H⁺

**2 protoni si spostano dalla matrice
allo spazio intermembrana**

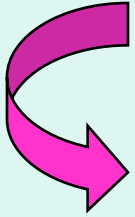
***L'ossigeno è dunque l'accettore terminale di
elettroni nella catena di trasporto***

La sintesi di ATP è “guidata” dal gradiente protonico



Fosforilazione ossidativa e teoria chemiosmotica

- La sintesi dell'ATP è catalizzata dalla **ATP sintasi** (o complesso V);



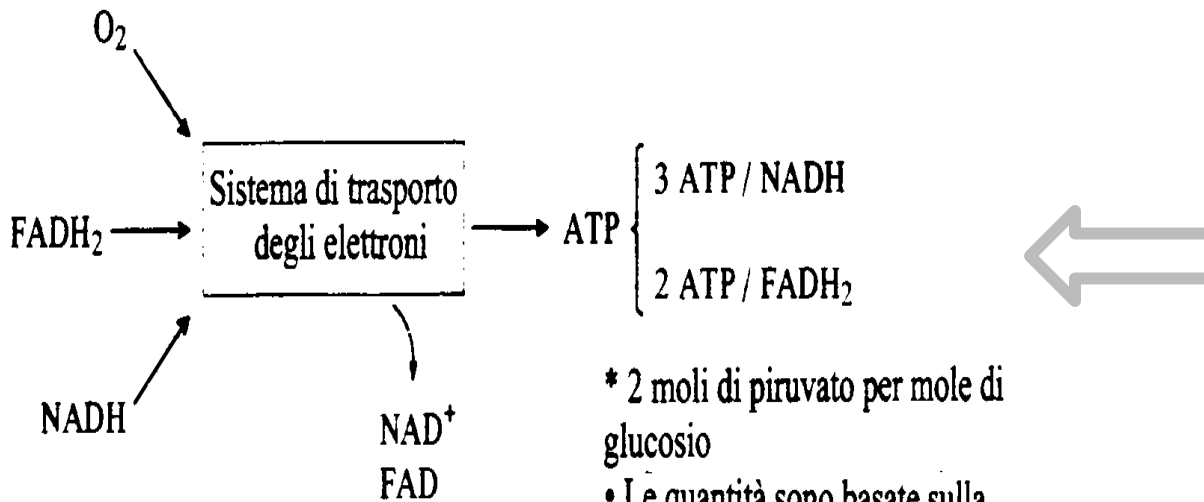
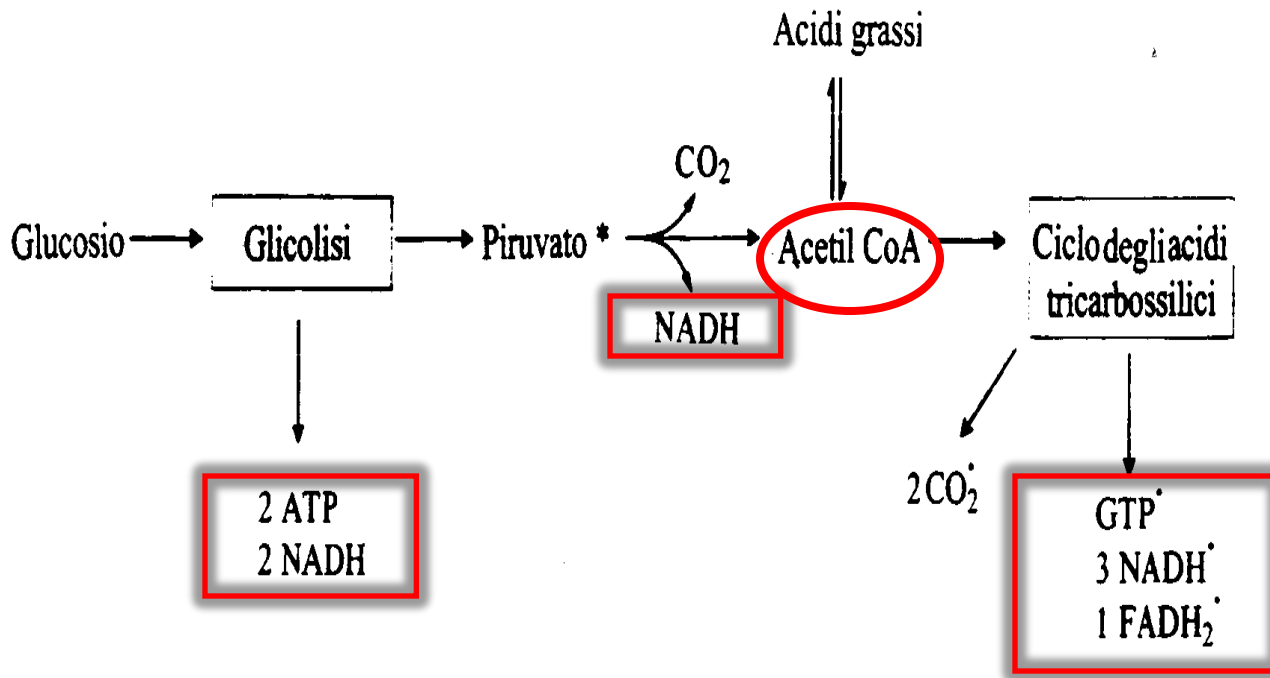
l'energia liberata dal trasporto di elettroni e di H^+
crea un gradiente elettrochimico (pH e carica);

L'ossidazione di NADH permette il pompaggio di 10 H^+

L'ossidazione del $FADH_2$ di 6 H^+

Il potenziale del gradiente è sfruttato per la sintesi di ATP

- *l'accoppiamento fra **trasporto di H^+** e **produzione di ATP** dipende dall'integrità della membrana: composti che dissipano il gradiente protonico (**disaccoppianti**) impediscono la sintesi di ATP ma non la "respirazione"*



* 2 moli di piruvato per mole di glucosio
 • Le quantità sono basate sulla utilizzazione di una mole di acetil CoA

organismi aerobici:

Nel **CICLO DI KREBS** o **Ciclo degli Acidi Tricarbossilici (TCA)**

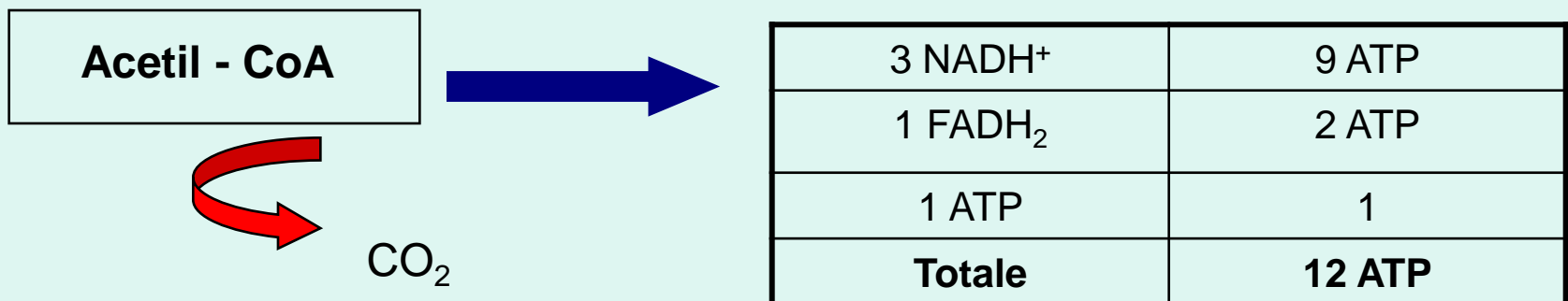
2 moli di piruvato vengono trasformate in 2 moli di acetil CoA e 2 NADH :

- L'**AcetilCoA** viene quindi ossidato a **CO₂ e H₂O** e il **NADH e FADH₂** prodotti vengono riossidati a **NAD e FAD**

Bilancio Energetico del Ciclo di Krebs

Per ogni molecola di Acetil -CoA che entra nel Ciclo di Krebs si producono 12 molecole di ATP

Reazione catalizzata da	Metodo di produzione	ATP formato
Isocitrato deidrogenasi	Ossidazione del NADH nella CTE	3
α-chetoglutarato deidrogenasi	Ossidazione del NADH nella CTE	3
Succinato tiochinasi	Fosforilazione a livello del substrato	1
Succinato deidrogenasi	Ossidazione del FADH ₂ nella CTE	2
Malato deidrogenasi	Ossidazione del NADH nella CTE	3
		Totale: 12



Numero di moli di ATP prodotte nelle varie fasi dell'ossidazione aerobica del glucosio

moli di ATP	tappe di produzione
2	a livello di substrato nella glicolisi dalla riossidazione dei <u>2 NADH</u> citoplasmatici
2 x 3 = 6	
6	dalla riossidazione dei <u>2 NADH</u> prodotti nella deidrogenazione del piruvato (piruvato DH)
2	a livello di substrato nel ciclo di Krebs
6 x 3 = 18	dalla riossidazione dei 3x <u>2 NADH</u> prodotti nel ciclo di Krebs
2 x 2 = 4	dalla riossidazione dei <u>2 FADH₂</u> prodotti nel ciclo di Krebs
TOTALE = 38moli	

AGENTI DISACCOPIANTI:

(Antibiotici, 2,4-dinitrofenolo) = acidi deboli con molecola idrofobica

→ Diffusione nella membrana interna mitocondriale

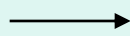
Rilascio di H^+ nella matrice



- *Dissipazione gradiente protonico*

- *Mancata produzione di ATP*

Disaccoppiamento per via naturale



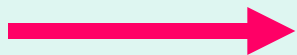
viene prodotto calore invece di ATP

Es: I mammiferi che cadono in letargo

Nei mitocondri delle cellule del grasso bruno :

La ***termogenina o proteina disaccoppiante*** consente

il ritorno degli H^+ nella matrice senza passare nella ATP sintasi



L'energia viene rilasciata sottoforma di calore

Mantenimento della temperatura corporea durante il letargo

Effetto simile in alcuni funghi, batteri e specie vegetali

Meccanismo di respirazione cianuro-resistente o dell'ossidasi alternativa

La tossicità del cianuro deriva dalla sua capacità, nei tessuti animali in respirazione, di inibire la citocromo ossidasi (complesso IV).

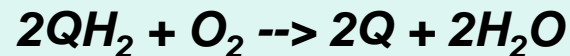
Molti vegetali hanno via alternativa per il trasporto degli e⁻ sull'O₂.

l'enzima responsabile è

l' *ossidasi cianuro-resistente* o *ossidasi alternativa*,

nella catena di trasporto degli elettroni dei mitocondri vegetali.

L'enzima catalizza la reazione:



Gli elettroni passano alla via alternativa dal pool dell'ubichinone e

vengono by-passati i complessi III e IV

non si forma ATP e l'energia che avrebbe dovuto normalmente essere accumulata in questo composto viene liberata sottoforma di energia termica (calore).



Funzione ed effetti della via dell'ossidasi alternativa:

- **Impollinazione entomofila.**

Durante lo sviluppo florale di alcuni membri della famiglia della araceae
(*Sauromatum guttatum*):

Poco prima dell'impollinazione per mezzo della via alternativa che causa il riscaldamento



volatilizzazione di determinate ammine ed indoli

odore putrido che attira gli insetti impollinatori

- **valvola di sfogo di energia** in grado di ossidare substrati respiratori che si accumulano più del necessario:

gli elettroni finiscono nella via alternativa quando

la *velocità di respirazione* > *richiesta di ATP* da parte della cellula

- **in condizioni di stress quali gelo, siccità e osmotici,**

inibenti la respirazione mitocondriale, l'ossidasi alternativa

- previene la sovrapproduzione di pool dell'ubichinone e di **specie tossiche reattive dell'ossigeno** (anioni superossido e radicali ossidrilici).

- **attenuazione degli effetti inibitori dello stress sulla respirazione.**

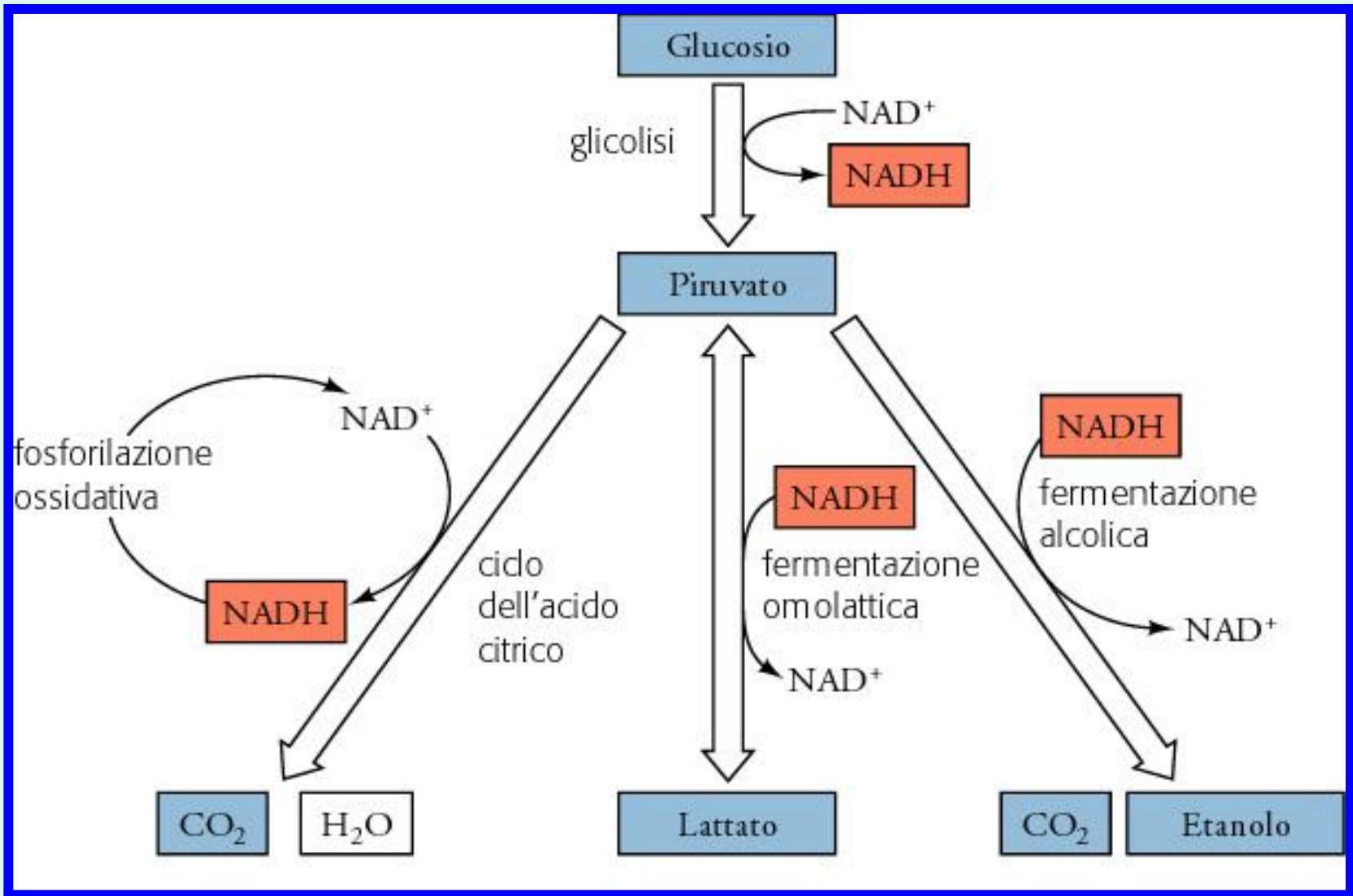
La velocità di respirazione di una pianta dipende da diversi fattori: la specie di pianta e il suo habitat, il tipo di organo che si considera e la sua età, le condizioni ambientali quali la concentrazione esterna di ossigeno, la temperatura e lo stato idrico della pianta.

Le maggiori attività respiratorie sono mostrate dalle cellule dei tessuti in via di sviluppo (gemme, apici meristemati). Nei tessuti adulti le attività sono inferiori e tendono a diminuire durante la senescenza.

Una eccezione si ha

- durante la maturazione dei frutti quando CLIMATERIO o PICCO CLIMATERICO si ha un notevole e rapido aumento della respirazione
- durante la senescenza di foglie e fiori recisi.

L' aumento climaterico è associato alla produzione di etilene e sembra essere particolarmente attiva la via cianuro-resistente



Il **destino anaerobico** del piruvato è chiamato **fermentazione**:
Omolattica in alcuni batteri e nel muscolo in intensa attività
Alcolica nelle piante e si forma **etanolo**

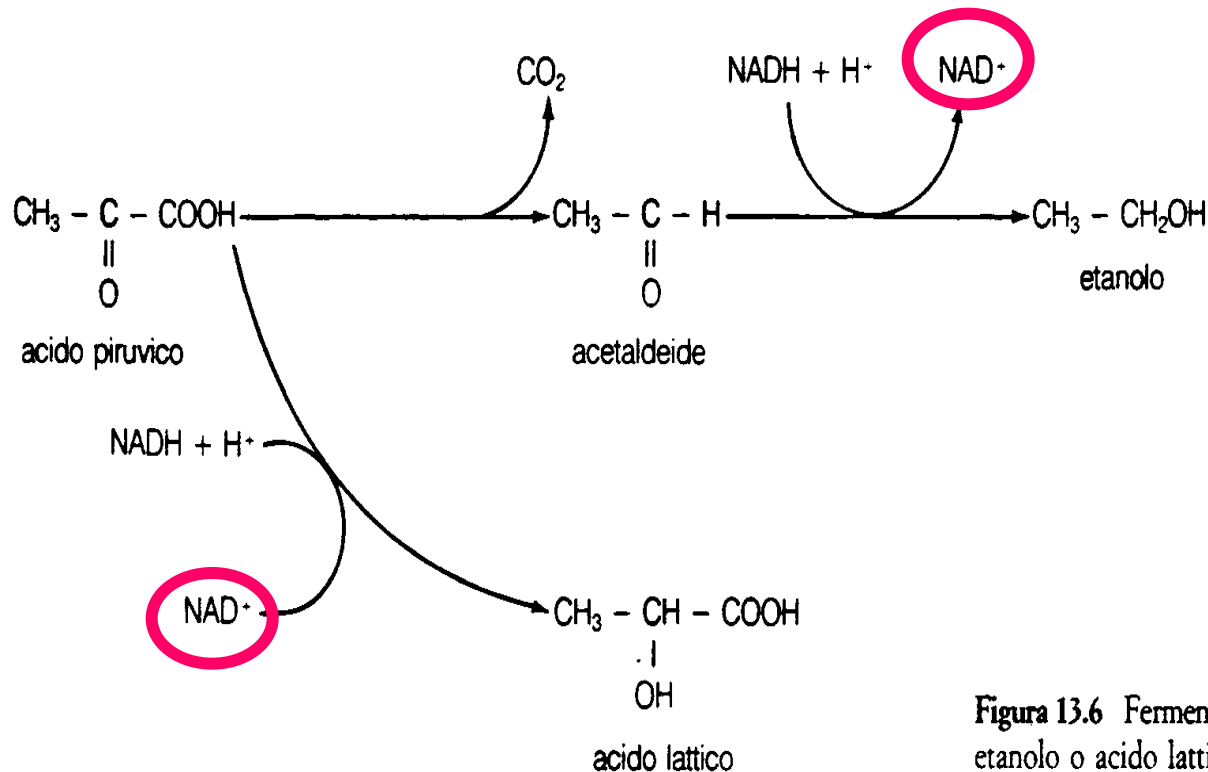
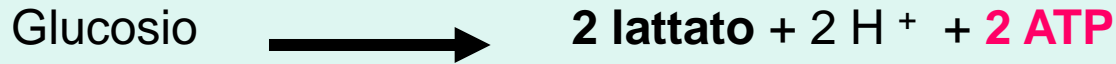


Figura 13.6 Fermentazione del piruvato per formare etanolo o acido lattico.

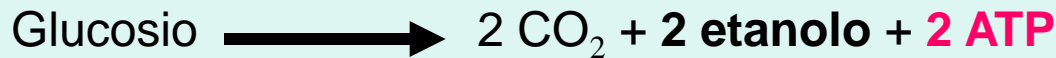
Viene riossidato il NADH formatosi durante la via glicolitica

Energetica della

Fermentazione omolattica :



Fermentazione alcolica



Con la fosforilazione ossidativa si ha una resa di **38 ATP**
per molecola di glucosio degradata



- *La fermentazione anaerobica utilizza il glucosio in modo assolutamente inefficiente.*



- *La velocità di produzione di ATP può essere 100 volte maggiore a quella della fosforilazione ossidativa:*

Nei tessuti come il **muscolo** in condizioni di rapido consumo di energia ATP viene rigenerato mediante la glicolisi anaerobica.