

La fotosintesi clorofilliana

Fotosintesi Clorofilliana



La luce è un insieme di radiazioni elettromagnetiche con lunghezza d'onda caratteristica; interagisce con la materia e il suo assorbimento è il primo passo di ogni processo fotochimico

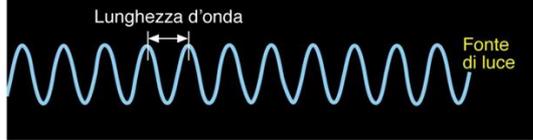
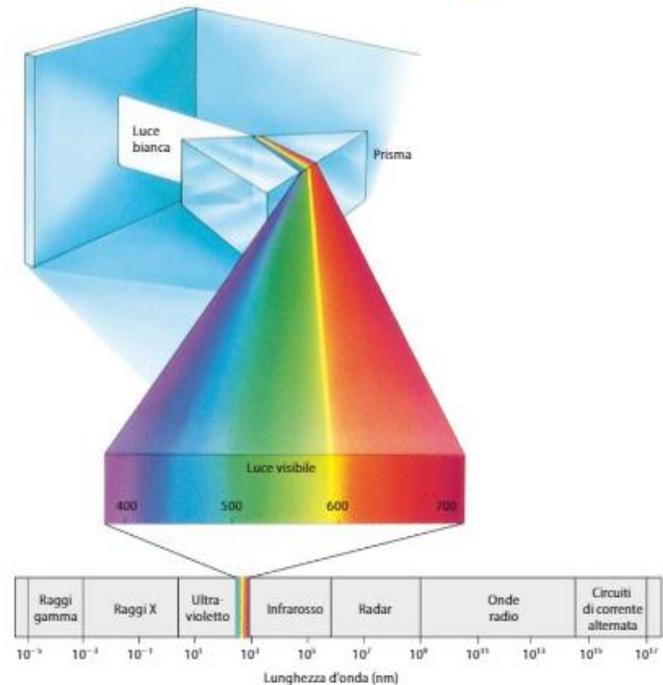
La luce visibile va dal violetto (380 nm) al rosso (750 nm)

Più corta è la lunghezza d'onda maggiore è l'energia associata: violetto ha energia doppia del rosso

Modello ondulatorio: la luce viaggia come onda

Teoria corpuscolare della luce: la luce è costituita da particelle di energia i FOTONI (quanti di luce) (Einstein 1905)

L'energia di un fotone è inversamente proporzionale alla sua lunghezza d'onda (violetto energia doppia del rosso)

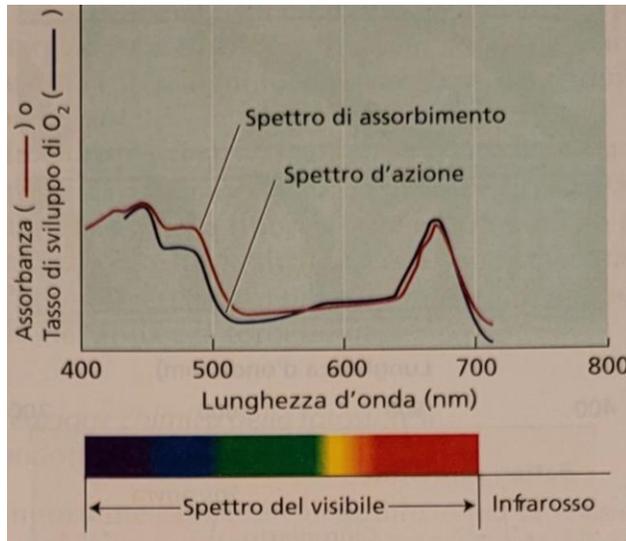


I pigmenti clorofilliani assorbono la luce

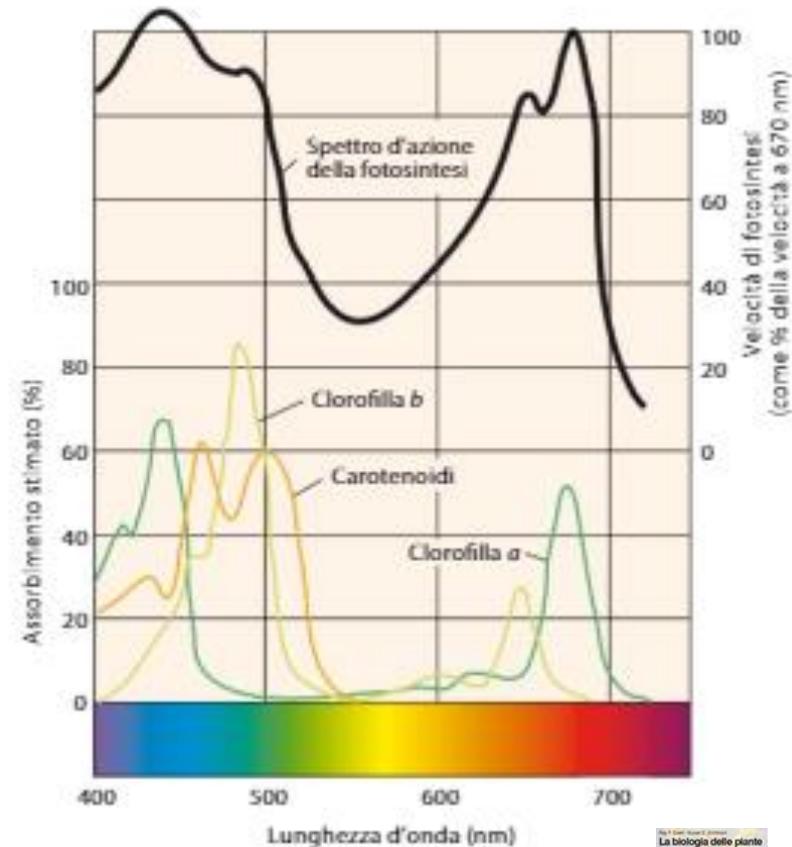
La maggior parte dei pigmenti assorbe solo determinate lunghezze d'onda e trasmette e riflette quelle che non assorbe

Spettro d'azione: l'influenza delle diverse lunghezze d'onda della luce sui processi cellulari (fioritura, germinazione dei semi, fotosintesi)

Pigmento responsabile di quel particolare processo cellulare

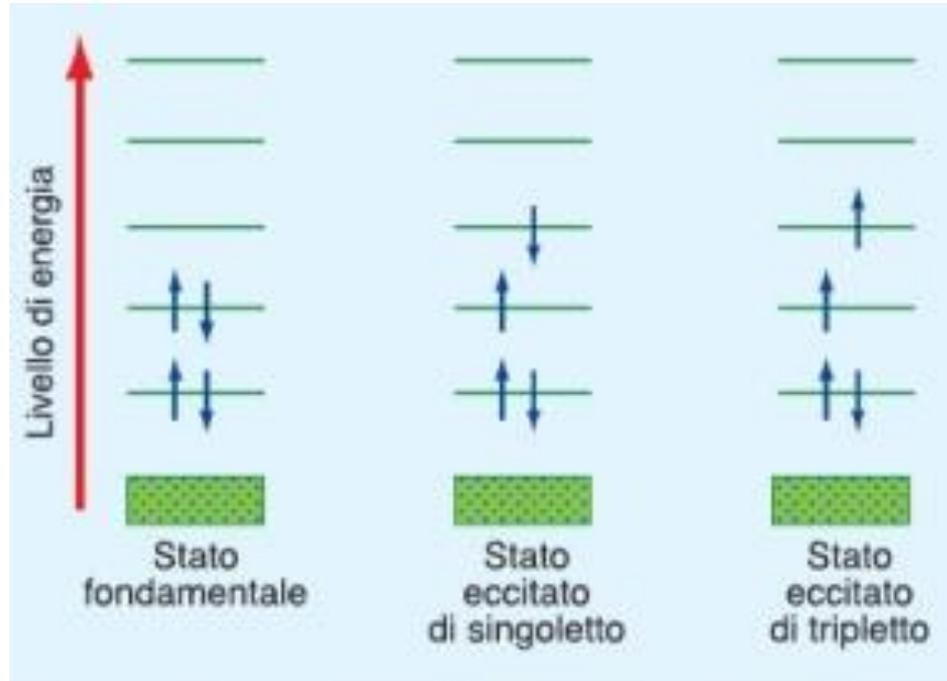


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.



La clorofilla assorbe la luce alle lunghezze d'onda del VIOLETTO, BLU e ROSSO
La clorofilla riflette soprattutto la luce VERDE

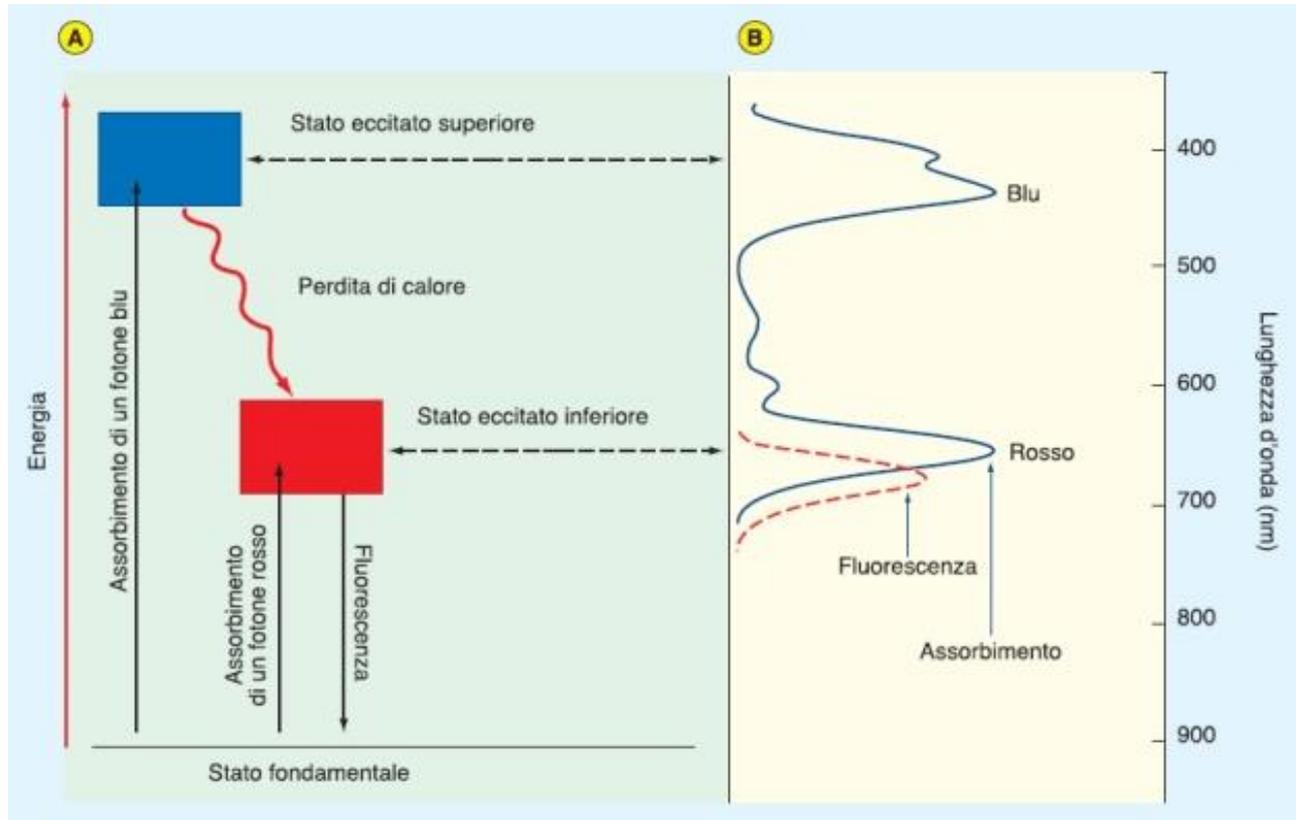
Quando le molecole di clorofilla (o di un pigmento) assorbono luce gli elettroni sono temporaneamente spinti ad un livello energetico superiore chiamato *STATO ECCITATO*



La direzione delle frecce indica il momento di spin dei due elettroni omologhi

Quando gli elettroni tornano allo stato energetico inferiore o *STATO FONDAMENTALE* viene rilasciata energia

Assorbimento ed emissione della luce da parte della clorofilla



Utili per la
fotosintesi

1. Convertita in calore e in un fotone meno energetico (*Fluorescenza*)
2. Trasferimento dell'energia da una molecola di clorofilla eccitata che torna allo stato fondamentale ad un'altra adiacente che si eccita (*Risonanza*)
3. Trasferimento dell'elettrone eccitato ad una molecola adiacente (accettore di elettroni) che si riduce mentre la molecola di clorofilla si ossida

Pigmenti fotosintetici

Clorofille, Carotenoidi, Ficobiline

Clorofilla a: si trova in tutti gli eucarioti fotosintetici e nei cianobatteri

Clorofilla b: diverso spettro di assorbimento, piante e alghe verdi

Clorofilla c: sostituisce la *b* in alcuni gruppi di alghe (brune e diatomee)

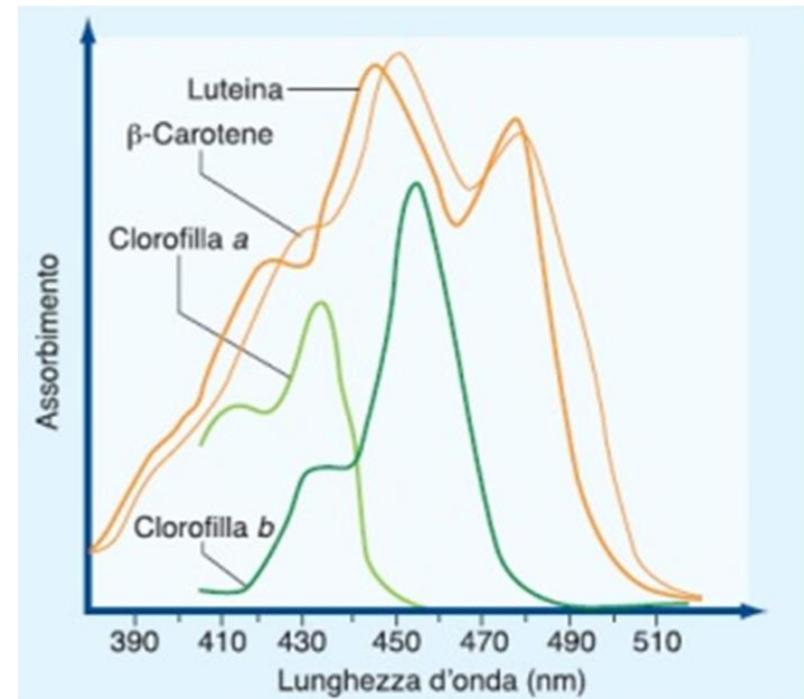
ESSENZIALE per la fotosintesi che produce ossigeno

PIGMENTO ACCESSORIO: non direttamente coinvolto nella fotosintesi; ampliano l'intervallo di luce utilizzato per la fotosintesi

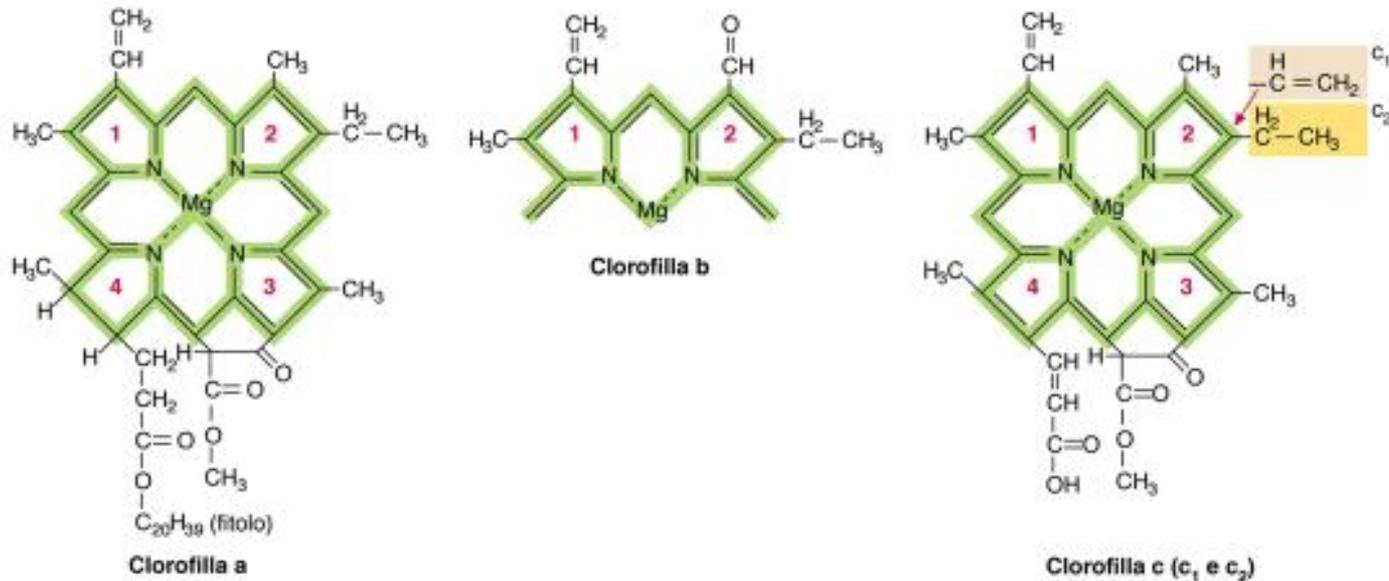
Carotenoidi: pigmenti liposolubili di colore rosso, arancione e giallo presenti in tutti i cloroplasti e nei cianobatteri, proteggono la clorofilla dai danni foto-ossidativi (caroteni e xantofille)



Pigmenti accessori: raccolgono diverse lunghezze d'onda (500-600 nm dove l'assorbimento delle clorofille è relativamente debole)



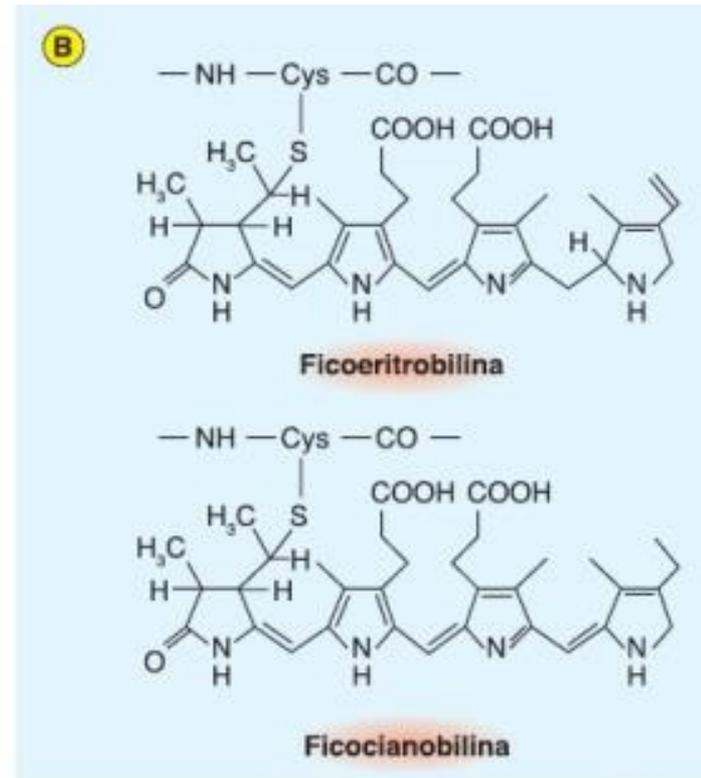
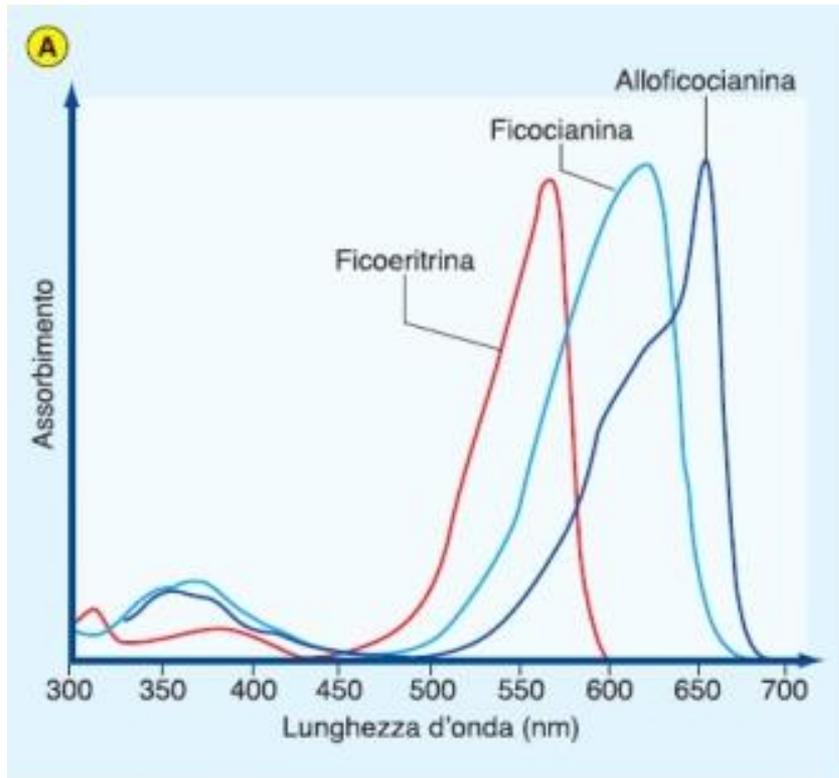
Le piante superiori contengono clorofilla sotto due forme, a e b mentre nelle alghe rosse, diatomee e dinoflagellati ne è presente una di tipo c



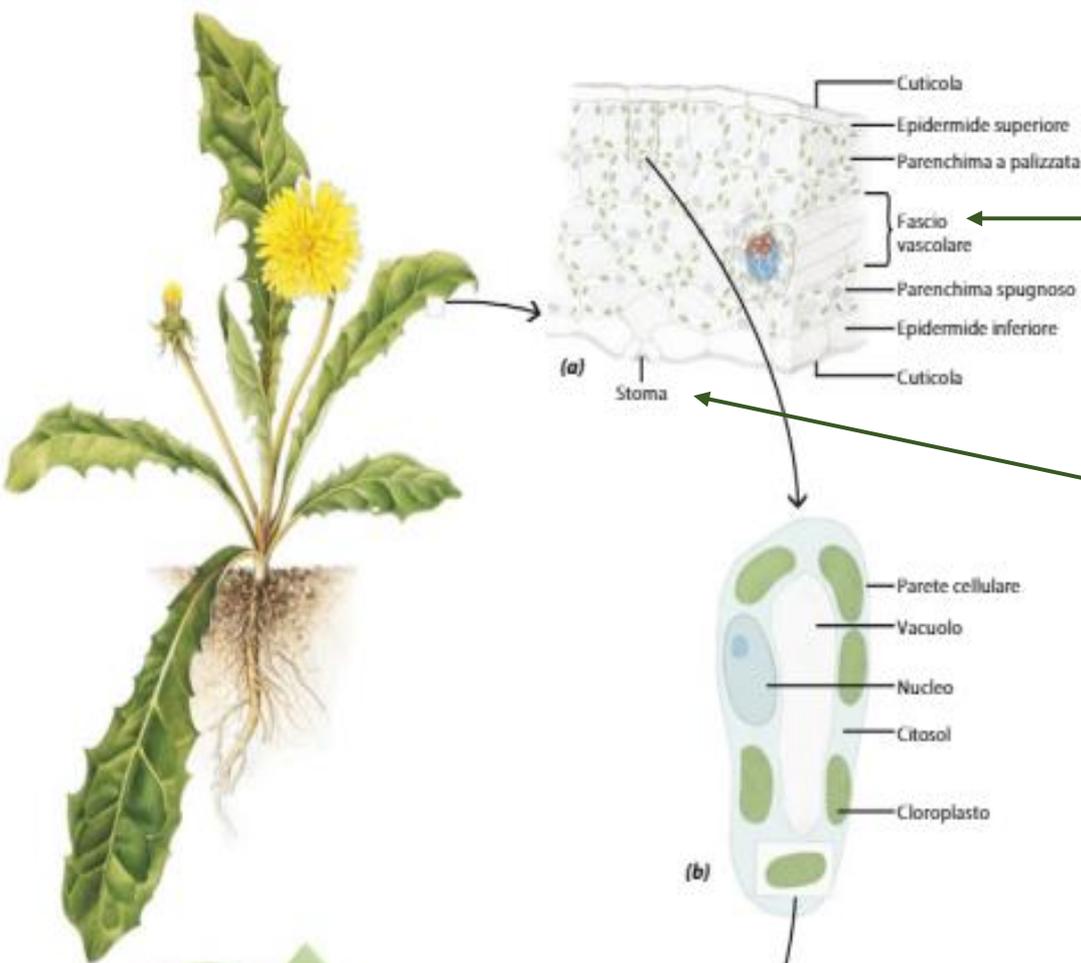
Le clorofille contengono un complesso magnesio-porfirina i cui 4 atomi centrali di N sono coordinati da un atomo di Mg e formano un complesso estremamente stabile. Gli spettri di assorbimento sono diversi e complementari alla luce solare incidente nelle regioni corrispondenti al *rosso* e al *blu nello spettro del visibile*

Clorofilla a: Il colore verde e la capacità di assorbire le radiazioni nell'intervallo di del visibile è principalmente dovuto alla presenza di numerosi doppi legami coniugati. Presenta una lunga coda idrocarburica (FITOLO) che ne permette l'ancoraggio ai sistemi membranosi. La luce non catturata dalla clorofilla a viene catturata dalla clorofilla b e c

Ficobiline: pigmenti accessori idrosolubili presenti nei cianobatteri e nei cloroplasti delle alghe rosse

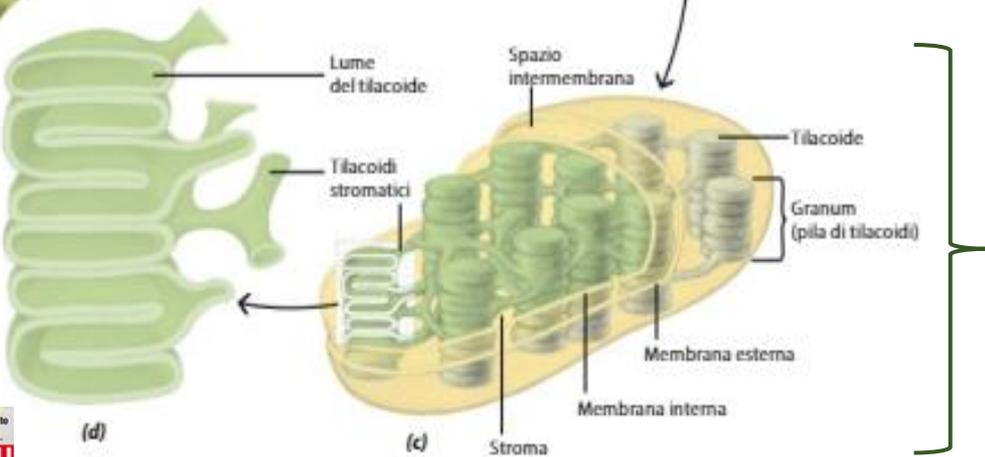
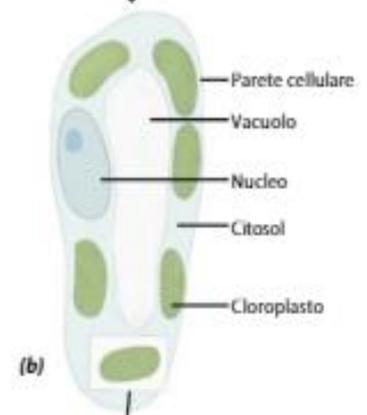


Bacterioclrofilla (batteri purpurei) e *clorobium-clorofilla* (solfobatteri verdi): nei batteri fotosintetici che non usano l'acqua come donatore di elettroni e non liberano ossigeno



H₂O e sali minerali assorbiti dalla radice arrivano alla foglia (*via xilematica*); gli zuccheri prodotti arrivano a tutta la pianta (*via floematica*)

O₂, CO₂, e altri gas entrano nella foglia e riempiono gli spazi intercellulari (entrano nelle cellule per diffusione)



Sede della fotosintesi

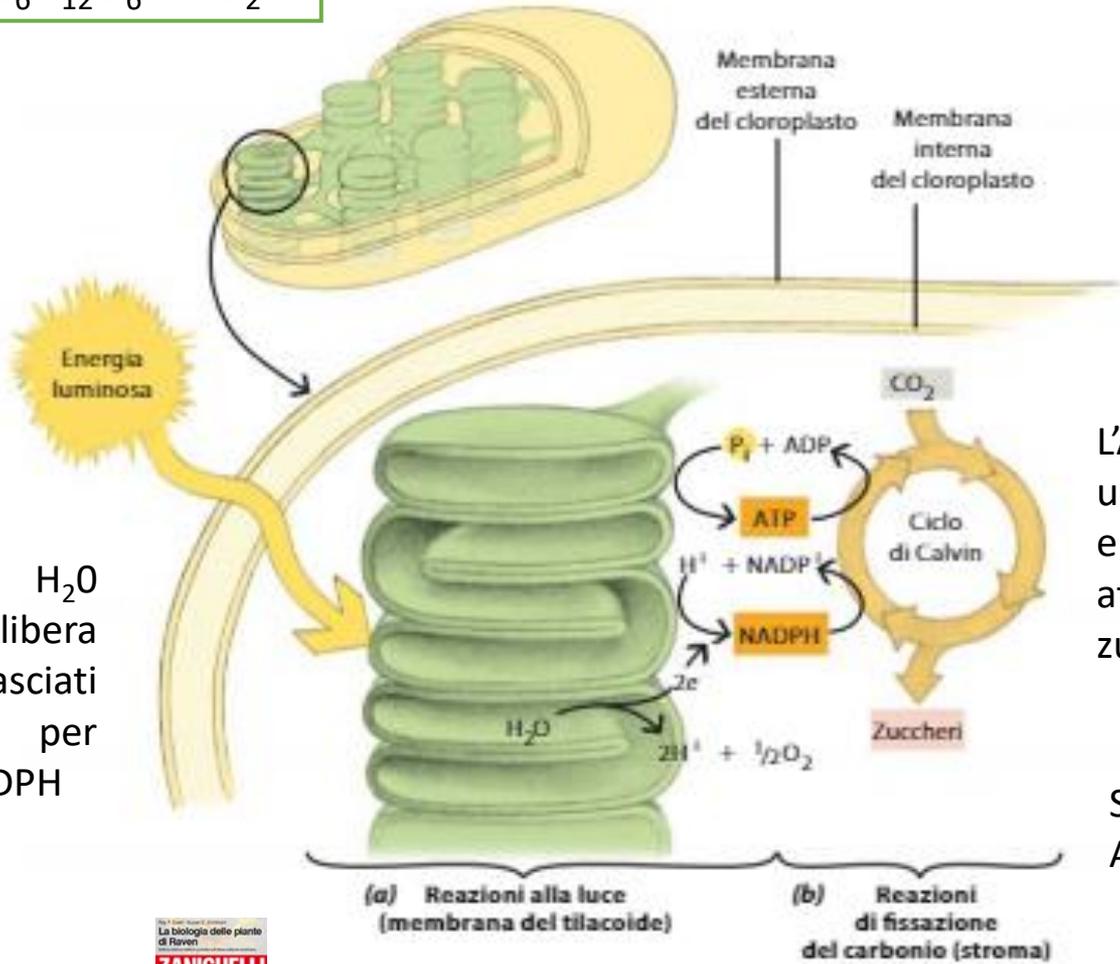
Reazioni della fotosintesi

Reazioni alla luce (trasduzione di energia): catturano l'energia luminosa e avvengono nei cloroplasti (tilacoidi) del mesofillo fogliare

Reazioni di fissazione del Carbonio: utilizzano l'energia luminosa catturata e avvengono nello stroma dove sono immersi i tilacoidi



Le molecole di H₂O vengono scisse e si libera O₂. Gli elettroni rilasciati vengono utilizzati per ridurre NADP⁺ a NADPH



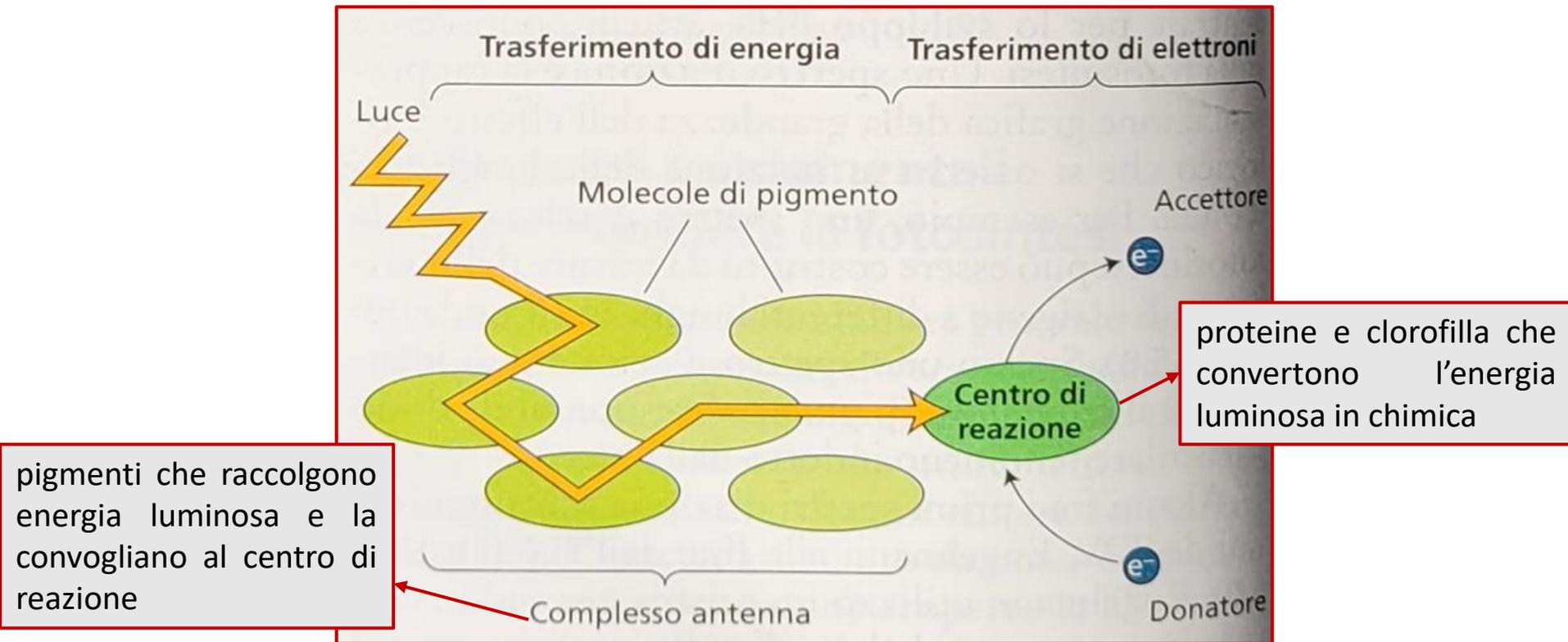
L'ATP fissa la CO₂ in una molecola organica e l'NADPH riduce gli atomi di C fissati a zucchero semplice

Saccarosio (trasporto)
Amido (riserva)

Reazioni luminose

FOTOSISTEMI: unità distinte di organizzazione dei pigmenti (*clorofilla a e b* e *carotenoidi*) nei tilacoidi dei cloroplasti. Ogni fotosistema contiene da 250 a 400 molecole di pigmenti

Complesso di raccolta della luce (*light harvesting complex*): associato ad ogni fotosistema e costituito da molecole di clorofilla *a*, *b*, carotenoidi, proteine che legano i pigmenti

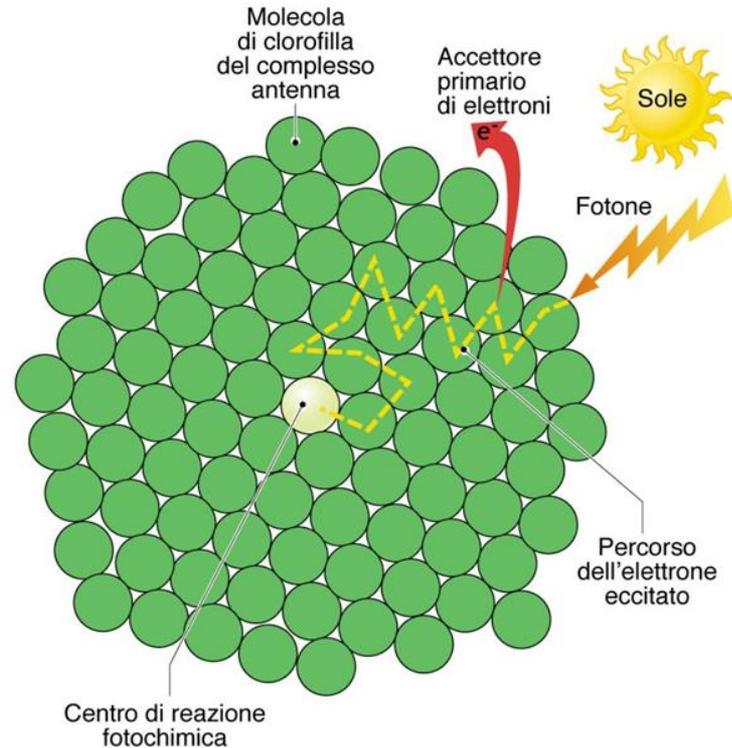


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

Complesso del fotosistema: fotosistema + i suoi complessi di raccolta della luce associati

La cattura della luce è garantita dalla cooperazione di alcune centinaia di molecole di pigmenti che funzionano come antenne

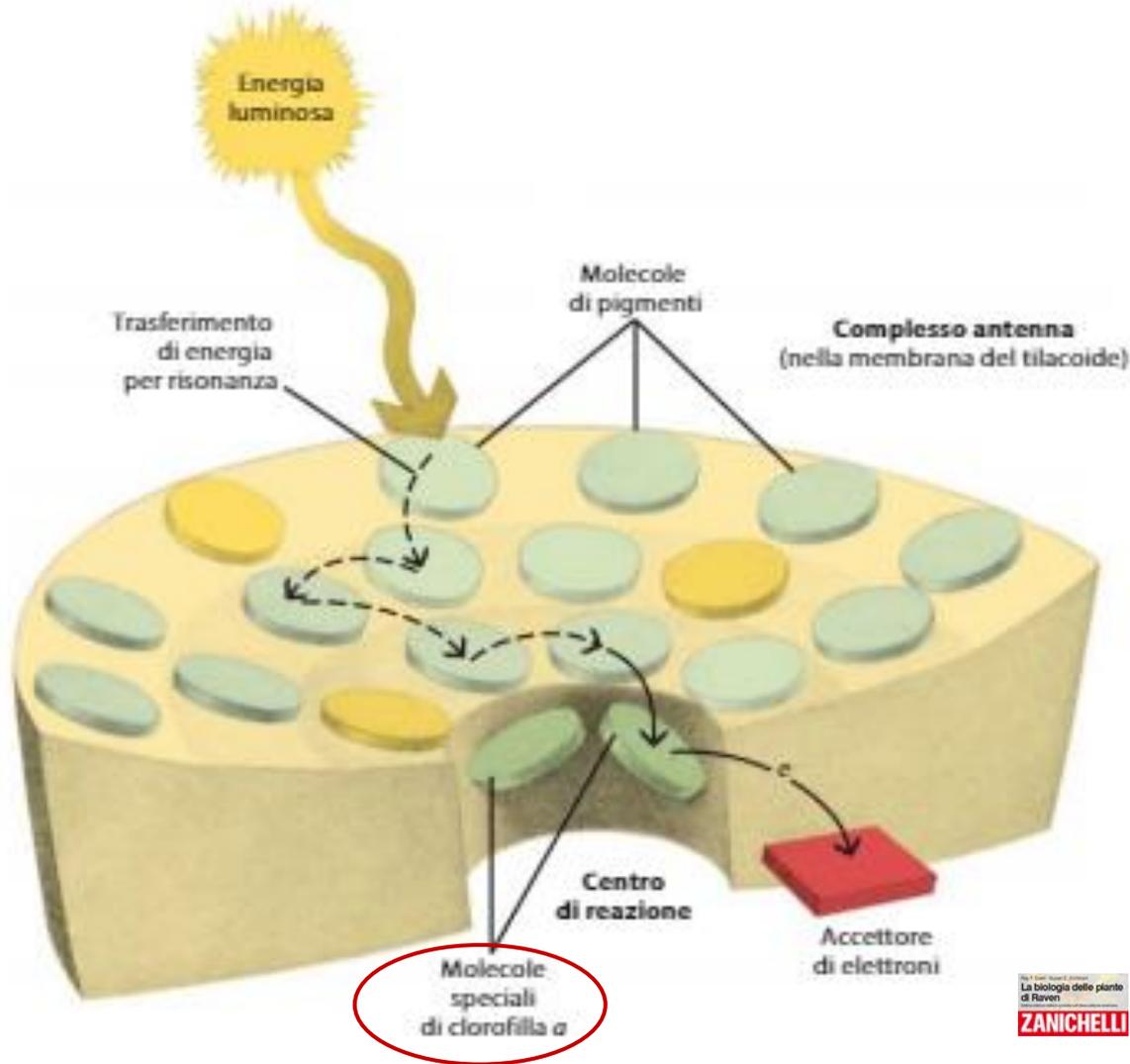
Schema di un complesso antenna: pigmenti fotosintetici, clorofille e carotenoidi



Quando la luce colpisce un pigmento del complesso l'elettrone eccitato trasferisce la sua energia da un pigmento all'altro fino ad arrivare al centro di reazione fotochimica

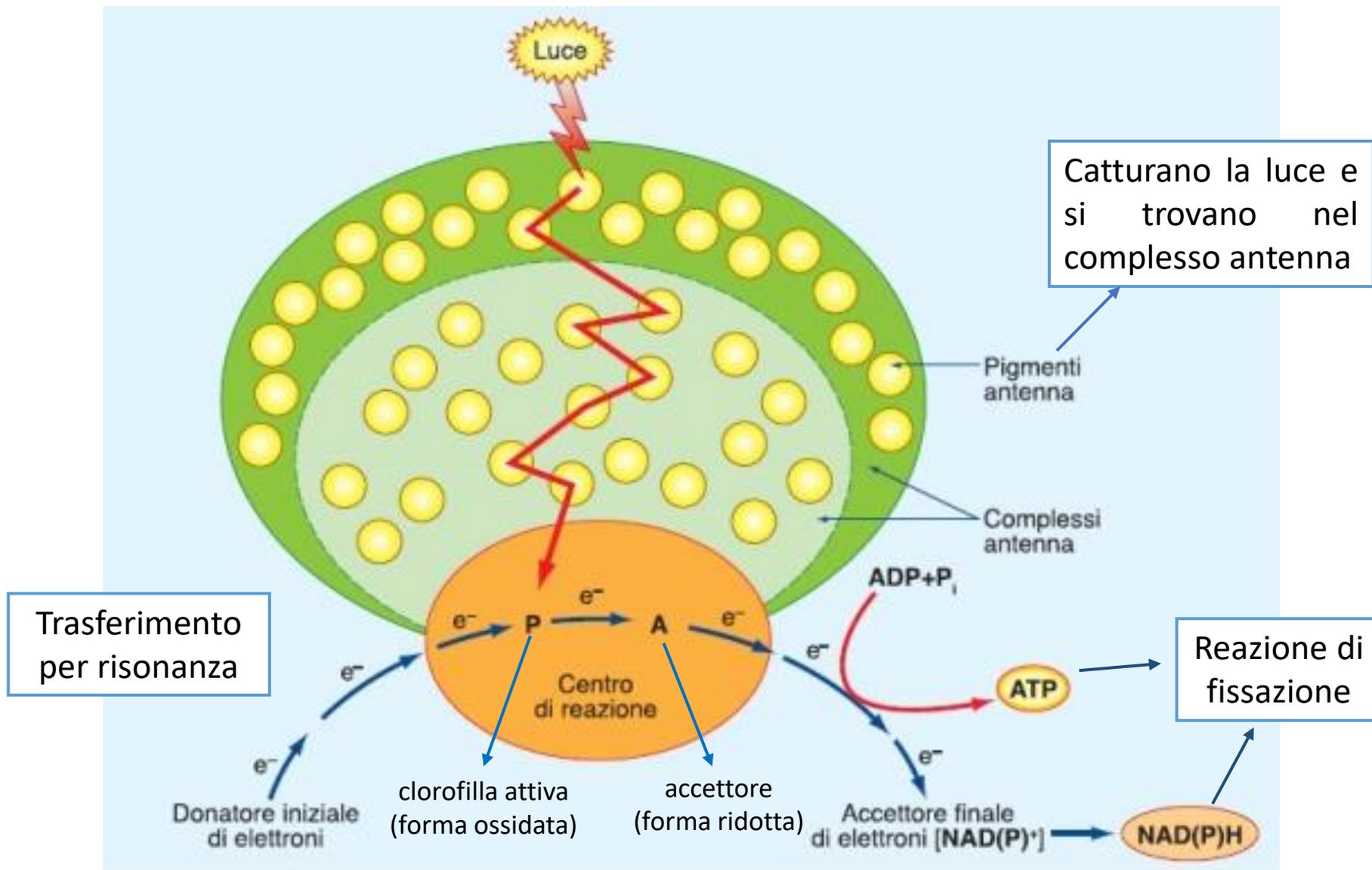
La maggior parte delle molecole di pigmento possono assorbire radiazioni, ma solo alcune molecole di clorofilla, quelle presenti nei centri di reazione, sono in grado di indurre le trasformazioni della luce in energia chimica

L'energia luminosa assorbita dai pigmenti antenna viene trasferita per risonanza alle molecole di pigmento vicine fino a raggiungere il centro di reazione

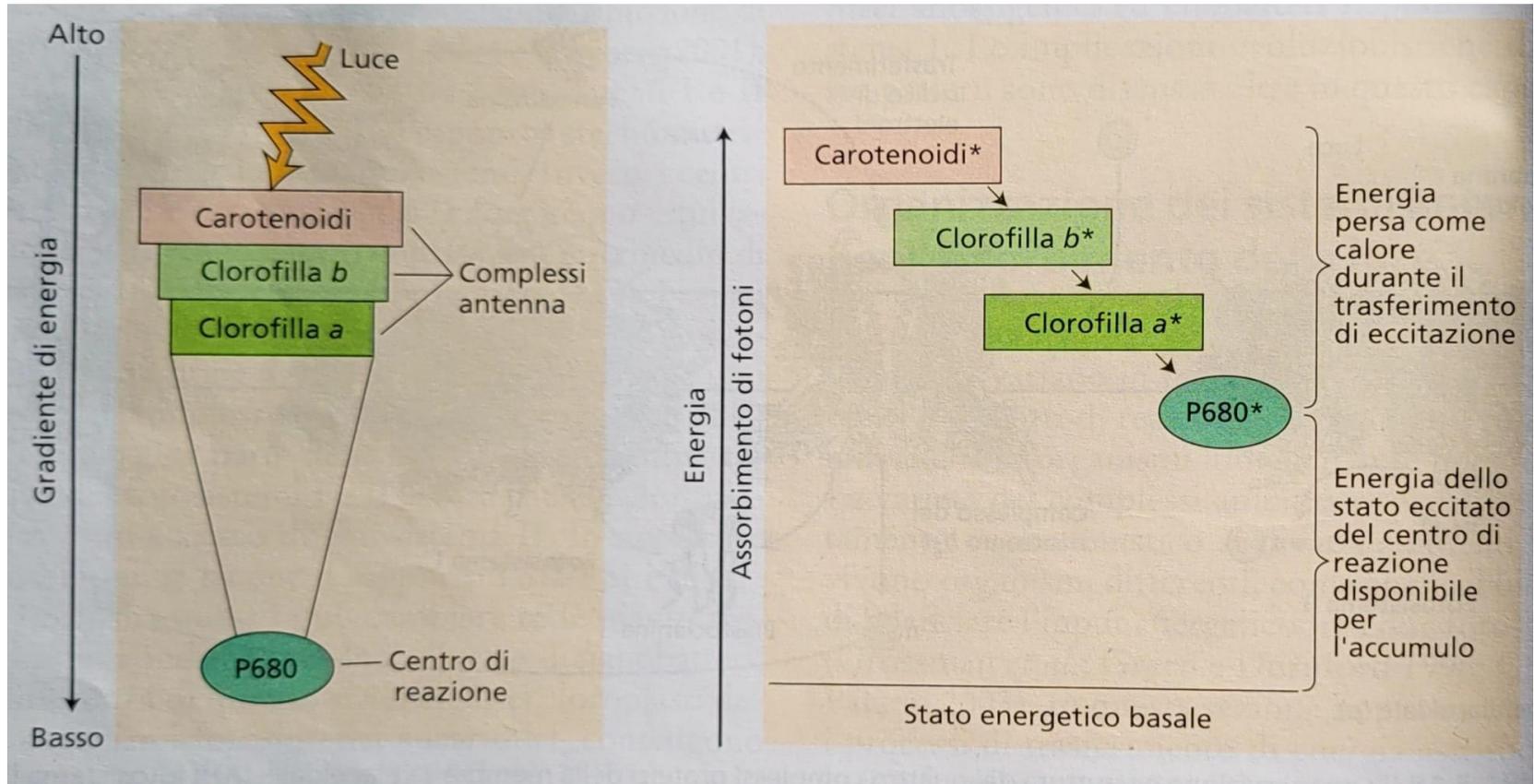


Solo una **coppia speciale** di molecole di clorofilla *a* per centro di reazione può "effettivamente" utilizzare l'energia durante la reazione fotochimica

La luce assorbita da una delle due molecole di clorofilla *a* del centro di reazione, spinge uno dei suoi elettroni ad un livello energetico superiore trasferendolo ad un accettore di elettroni e dando inizio al flusso di elettroni fotosintetico



Incanalamento dell'eccitazione dal sistema antenna verso il centro di reazione



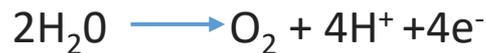
Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

I pigmenti antenna più vicini al centro di reazione possiedono minore energia di quelli più lontani (stato energetico eccitato); questo gradiente energetico assicura che il trasferimento di eccitazione verso il centro di reazione sia energeticamente favorevole. Tutta l'eccitazione assorbita dal complesso antenna viene donata al centro di reazione, solo una piccola parte è persa sotto forma di calore

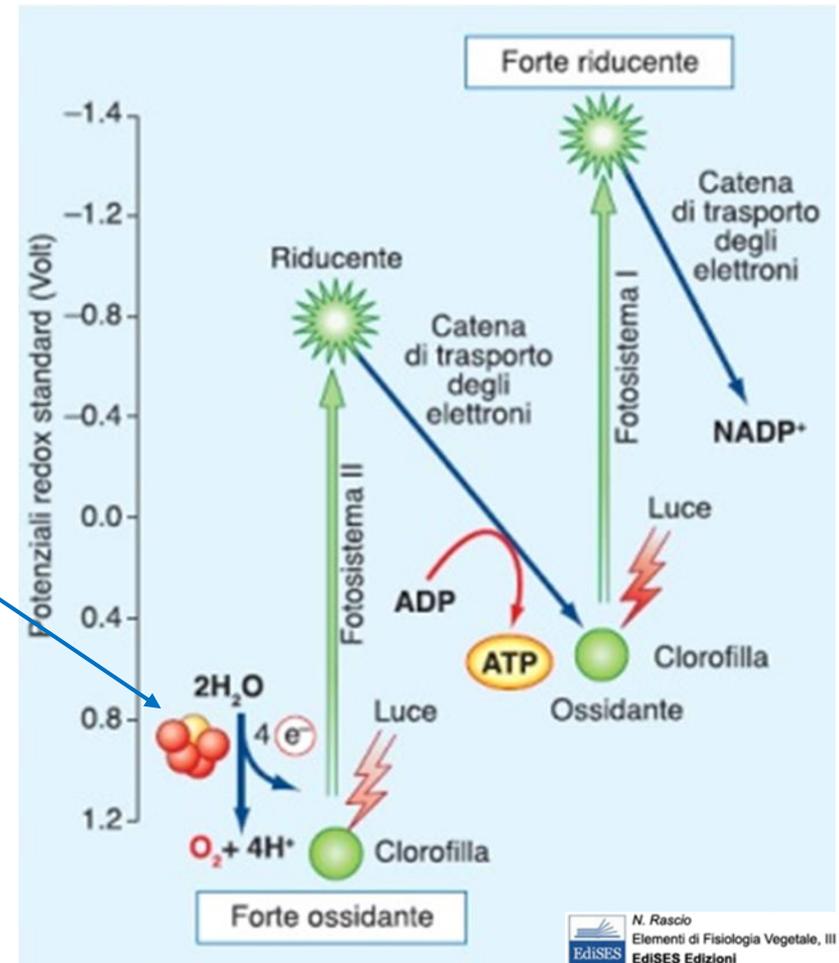
Fotosistema II (P₆₈₀): il picco massimo di assorbimento delle molecole di *clorofilla a* è 680 nm, genera un forte potere ossidante in grado di ossidare l'acqua. Si trova prevalentemente nei tilacoidi granali

Fotosistema I (P₇₀₀): il picco massimo di assorbimento delle molecole di *clorofilla a* è 700 nm, genera un forte potere riducente capace di ridurre il NADP⁺. Si trova esclusivamente nei tilacoidi stromatici e nelle parti terminali dei tilacoidi granali

Fotolisi dell'acqua: il complesso evolvente ossigeno (Mn4Ca) catalizza la scissione e l'ossidazione dell'acqua:

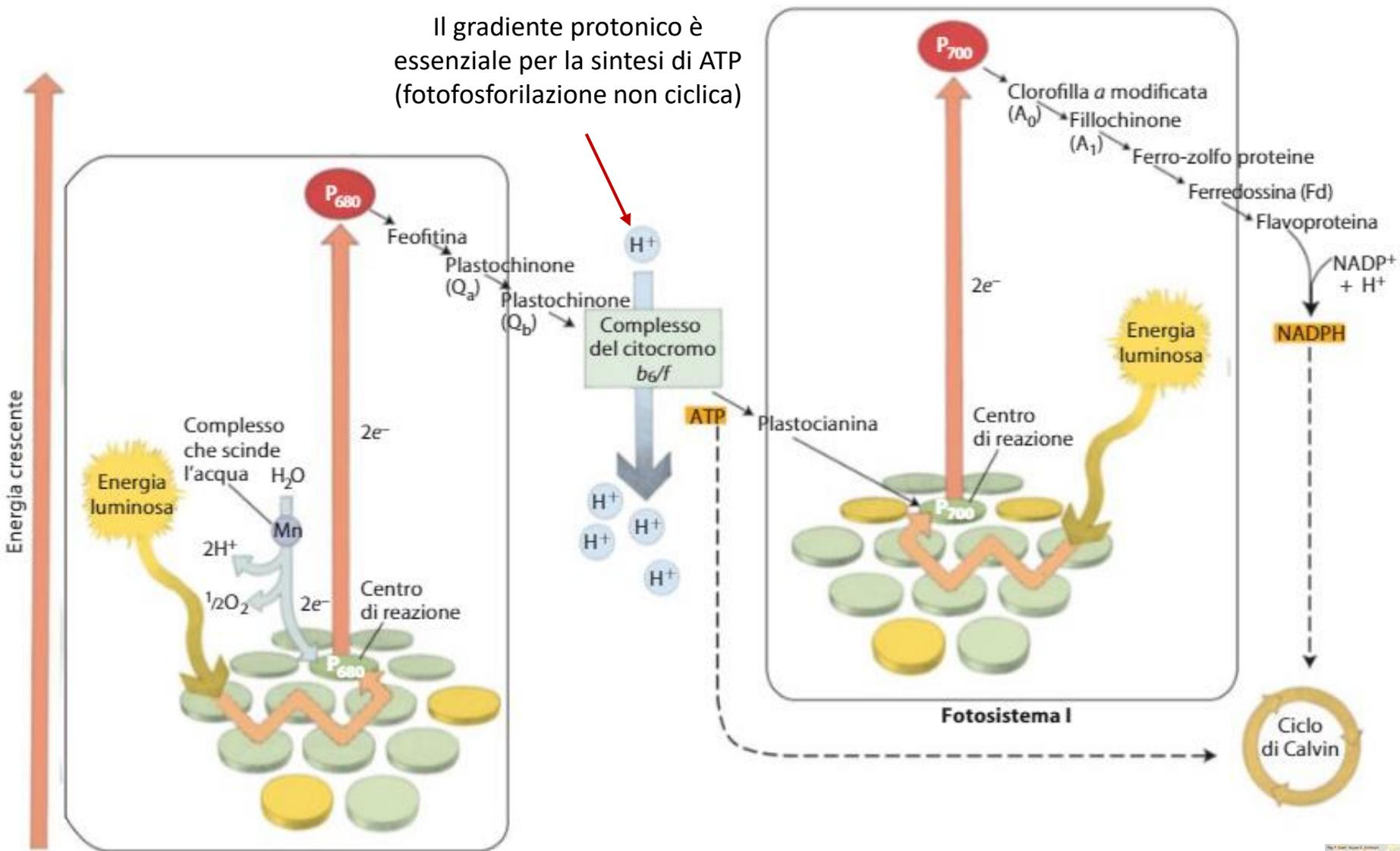


I protoni liberati nel lume tilacoidale partecipano alla formazione del gradiente protonico attraverso la membrana dei tilacoidi



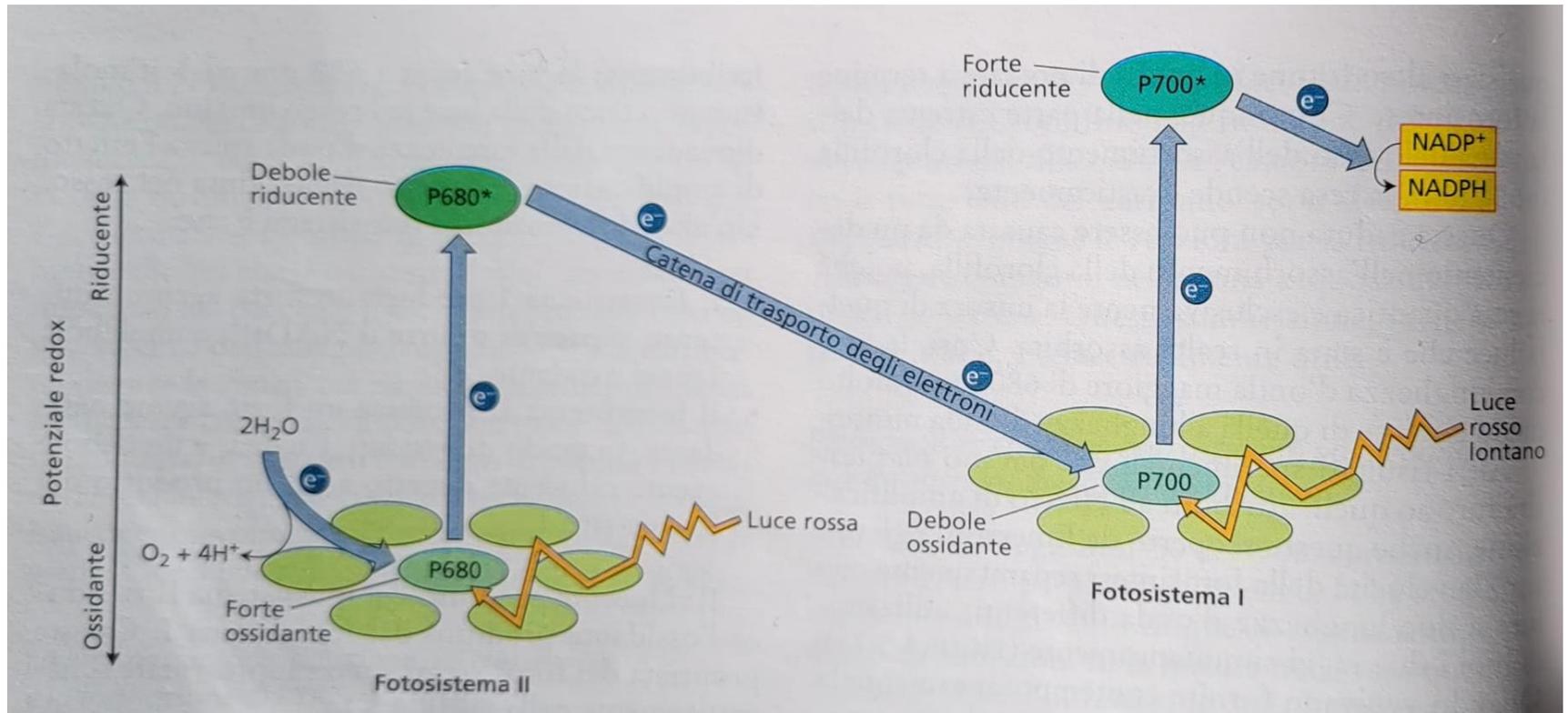
Schema Z: flusso unidirezionale non ciclico degli elettroni dall'acqua al NADP⁺ provoca l'ossidazione dell'H₂O a O₂ e la riduzione del NADP⁺ a NADPH

Il gradiente protonico è essenziale per la sintesi di ATP (fotofosforilazione non ciclica)



Schema Z della fotosintesi

schema di base per comprendere il trasporto fotosintetico degli elettroni

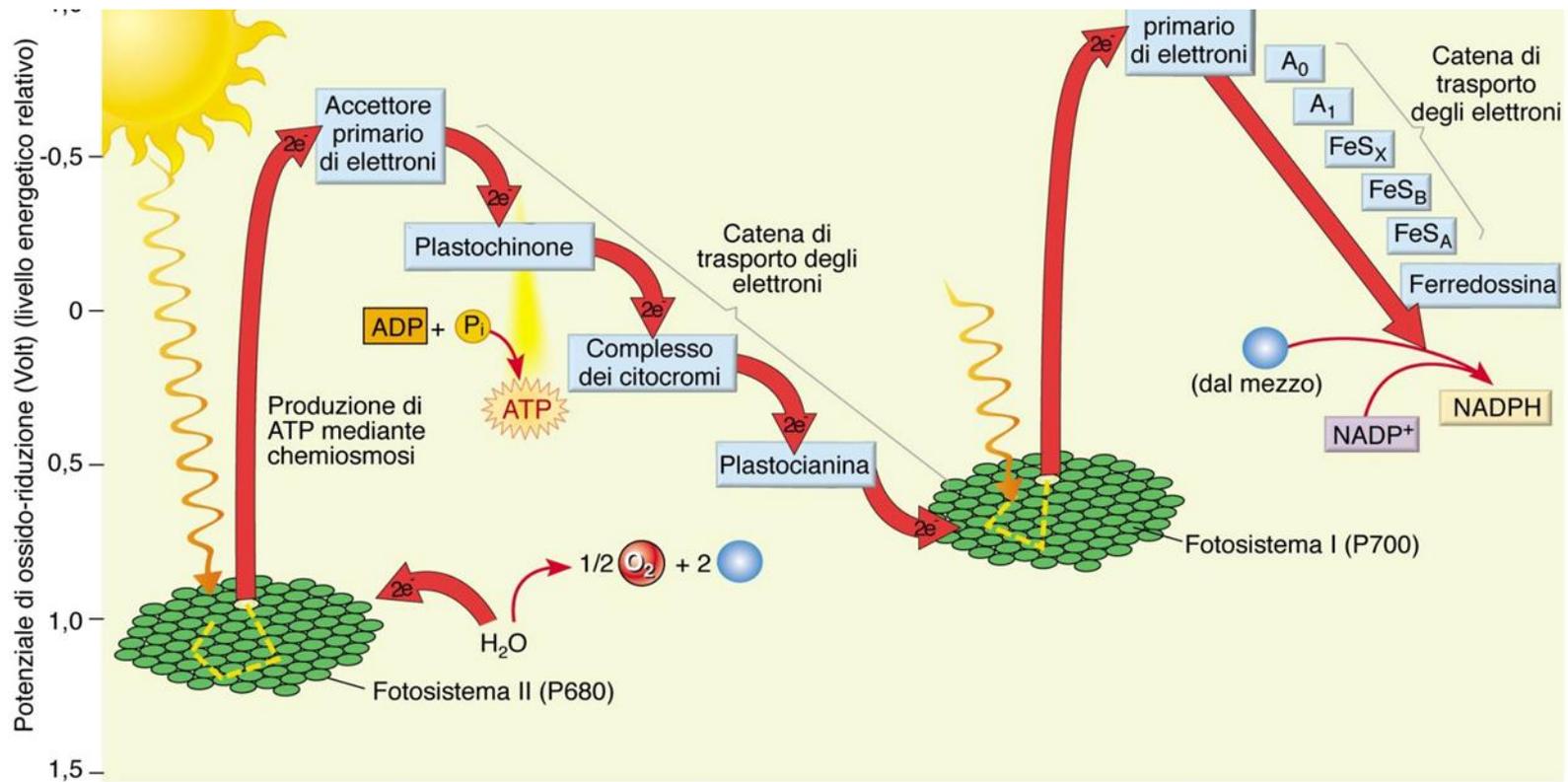


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La luce rossa assorbita dal **P680** produce un *forte ossidante* che ossida l'acqua (*fotolisi dell'acqua*)
La luce nel rosso lontano assorbita dal **P700** produce un *forte riducente* che riduce il *NADP⁺*

*nicotinammide adenina
dinucleotide fosfato*

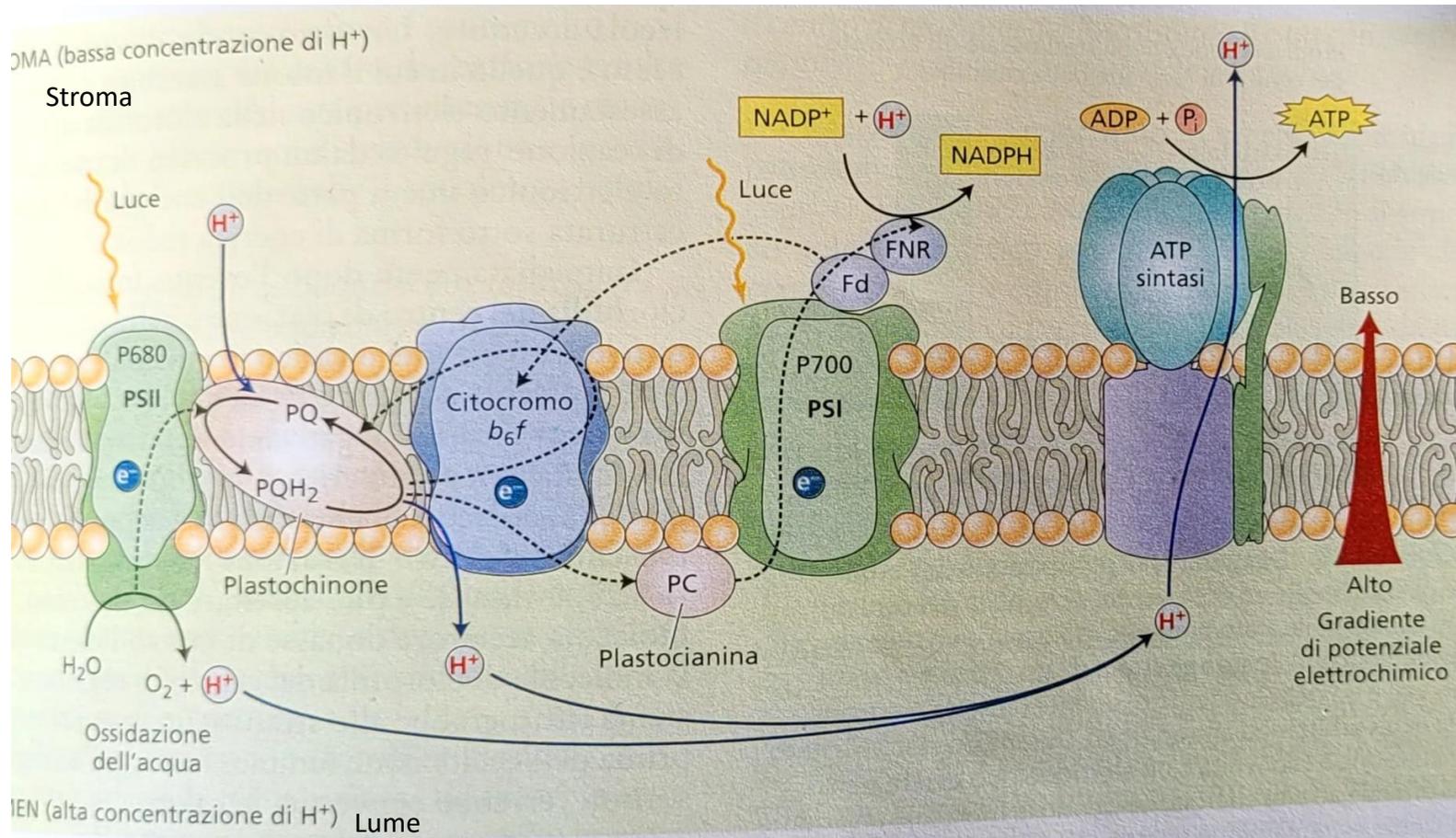
{ NADP⁺ = forma ossidata
NADPH = forma ridotta



La clorofilla eccitata (P680*) del *PII*, trasferisce un elettrone alla feofitina (Feof.) e la forma ossidata (P680) lo riceve dalla fotolisi dell'acqua. La Feof. trasferisce gli elettroni alle molecole della "catena di trasporto degli elettroni" fino alla plastocianina (PC) che trasferisce un elettrone alla clorofilla ossidata (P700) del PSI, la cui forma eccitata (P700*) trasferisce un elettrone alla clorofilla A₀ (A₀) fino alla flavoproteina ferredossina-NADP reduttasi (FNR) che riduce il NADP⁺ a NADPH

Per ottenere 1 NADPH è necessario che 2 elettroni siano spinti fuori dal fotosistema II e due elettroni dal fotosistema I

Il trasferimento di elettroni (e^-) e protoni (H^+) nella membrana tilacoidale



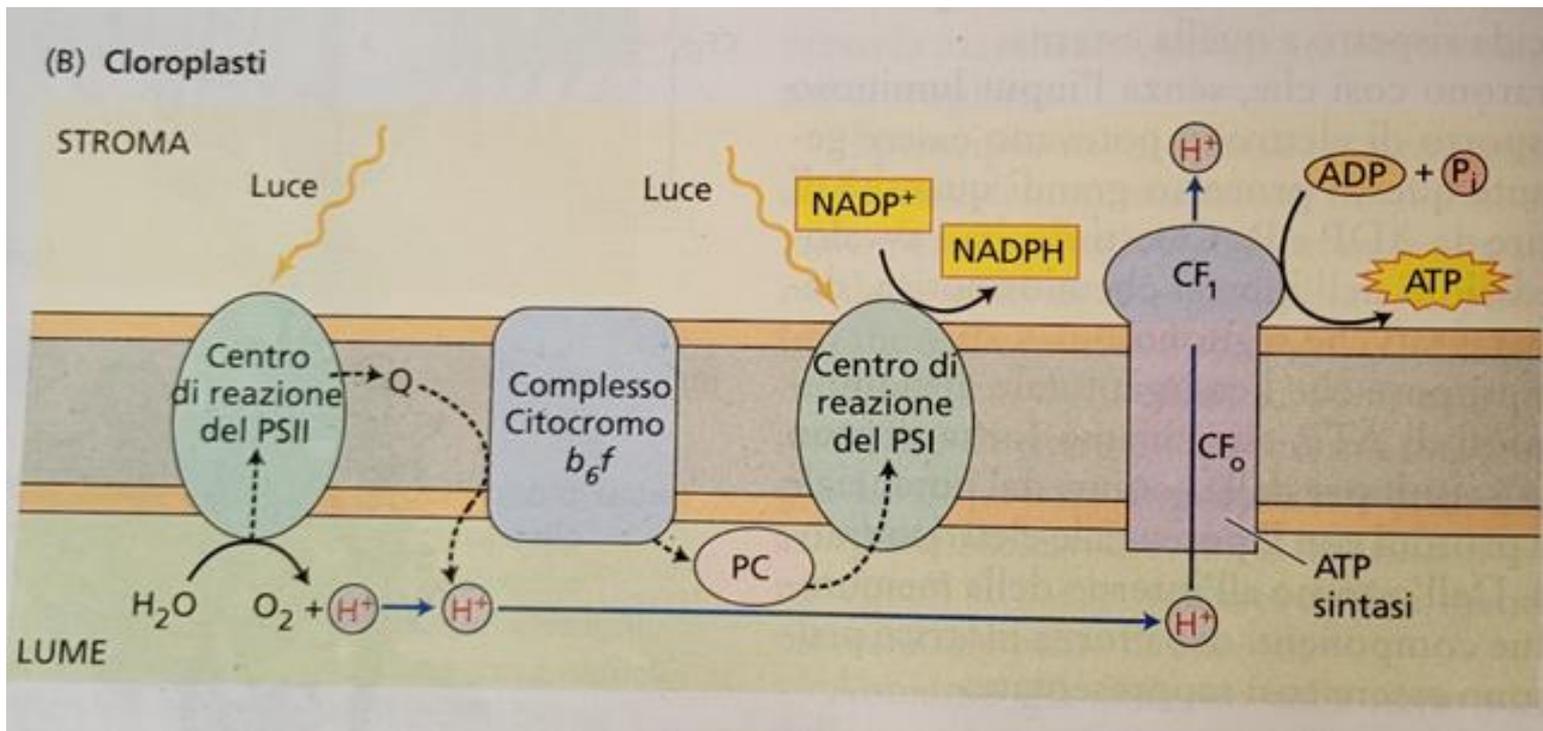
Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

H^+ prodotti nel lume dal PSII (fotolisi dell'acqua) sono trasportati dal citocromo b_6/f verso l'enzima ATP sintasi dove diffondono secondo il gradiente elettrochimico producendo ATP nello stroma

Gli e^- vengono trasferiti dal plastoquinone e dalla plastocianina rispettivamente al citocromo b_6/f e al PSI che riduce il $NADP^+$ a NADPH nello stroma del cloroplasto per azione della FNR

Il flusso elettronico necessario alla *fosforilazione* è accoppiato alla traslocazione di H^+

Fosforilazione = sintesi di ATP



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La fosforilazione è possibile per un meccanismo chemiosmotico: differenza di concentrazione degli ioni e del potenziale elettrico (gradiente elettrochimico)

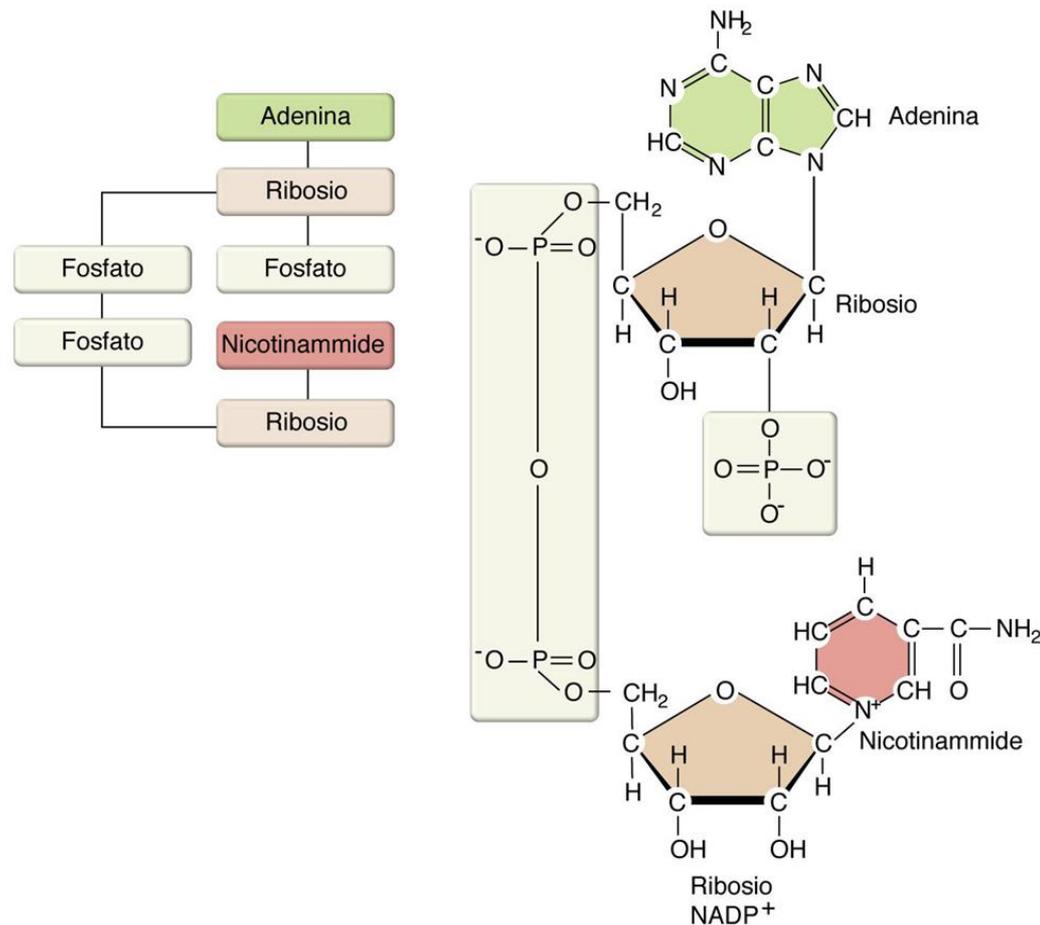
L'ATP sintasi è formata da una porzione idrofoba (CF₀) che funge da canale di transmembrana e una porzione che protrude verso lo stroma (CF₁) e che sintetizza ATP

Formula chimica dell'acceptore finale degli elettroni eccitati *nicotinammide adenina dinucleotide fosfato (NADP⁺)*

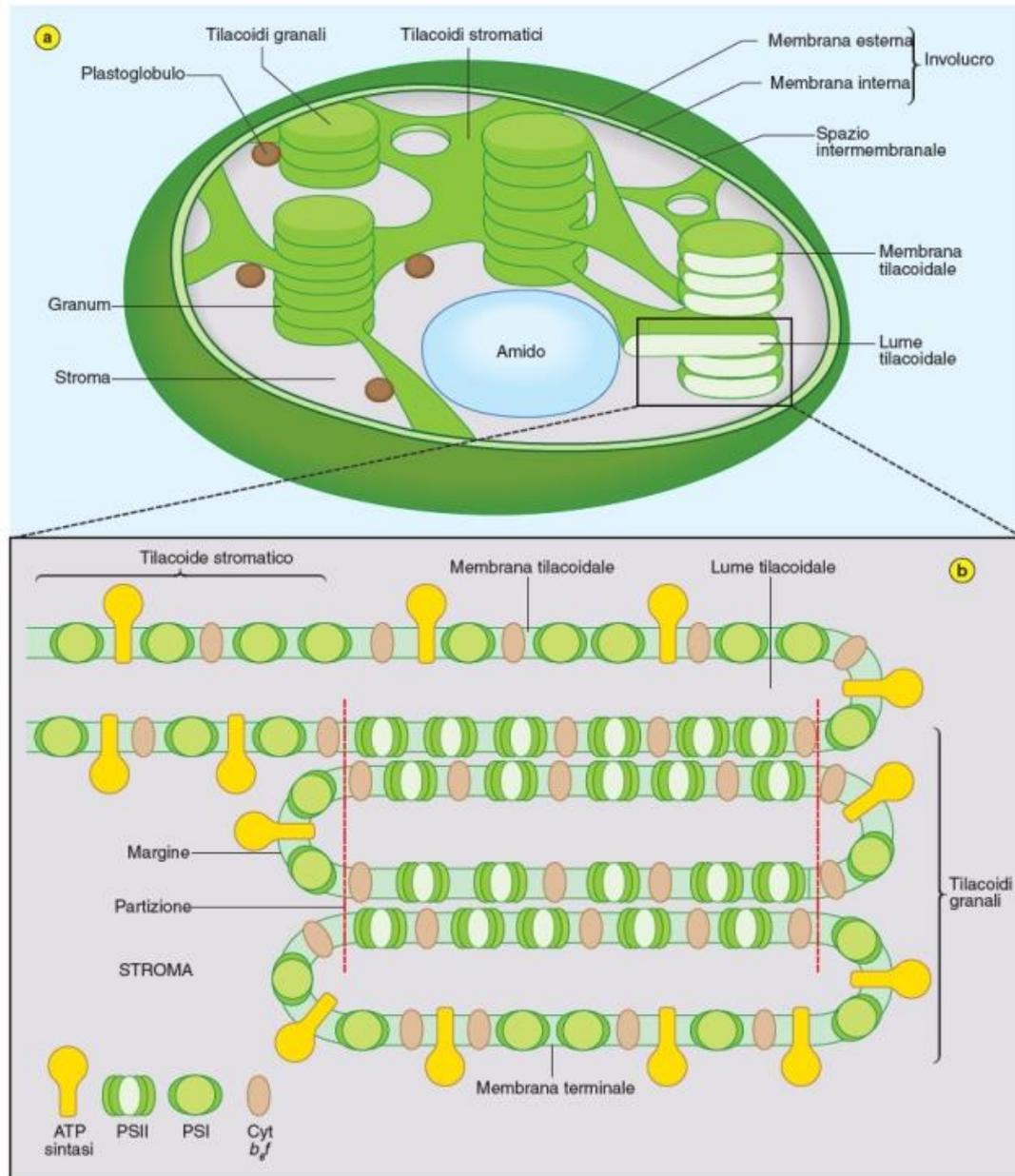
NADP⁺ è un nucleotide simile, per funzioni biologiche e struttura, al NAD⁺

NAD⁺ è utilizzato principalmente nei processi catabolici (reazioni di ossidazione)

NADP⁺ è utilizzato nei processi anabolici (reazioni riduttive)



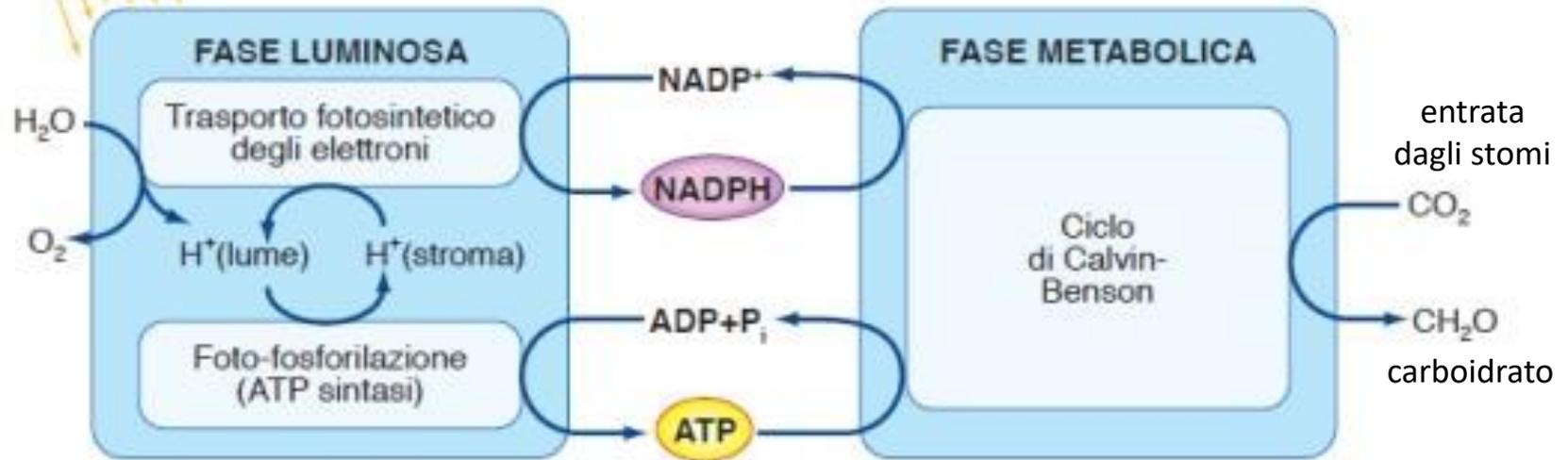
Distribuzione dei complessi multiproteici coinvolti nella reazione luminosa nei tilacoidi



Le linee rosse definiscono le partizioni del granum (membrane tilacoidali sovrapposte)

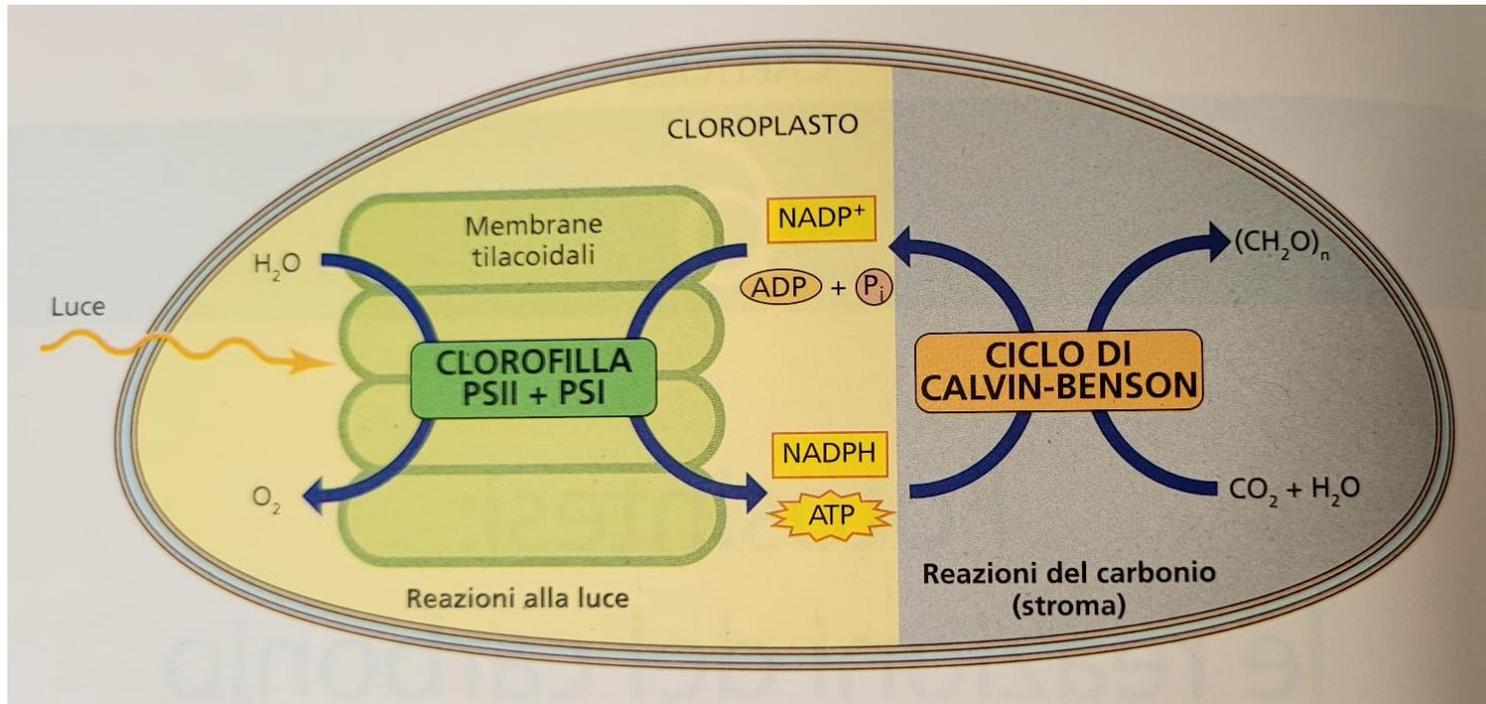
Le reazioni di fissazione del carbonio

Il NADPH e l'ATP prodotti nei cloroplasti durante la reazione luminosa della fotosintesi sono consumati dal ciclo di Calvin per fissare e ridurre il Carbonio e per sintetizzare zuccheri semplici



Il rapporto tra fase luminosa e fase metabolica della fotosintesi è di 1 a 1 tra l' O_2 prodotto dalla fotolisi dell'acqua e la CO_2 consumata dal ciclo di Calvin

Fotosintesi: reazione alla luce e reazione del carbonio nei cloroplasti



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

Nelle membrane tilacoidali l'eccitazione della clorofilla causata dalla luce stimola la formazione di ATP e NADPH

Nello stroma l'ATP e il NADPH sono consumati dal ciclo di Calvin (C3) in una serie di reazioni catalizzate da enzimi che riducono la CO_2 atmosferica a carboidrati (triosio fosfati)

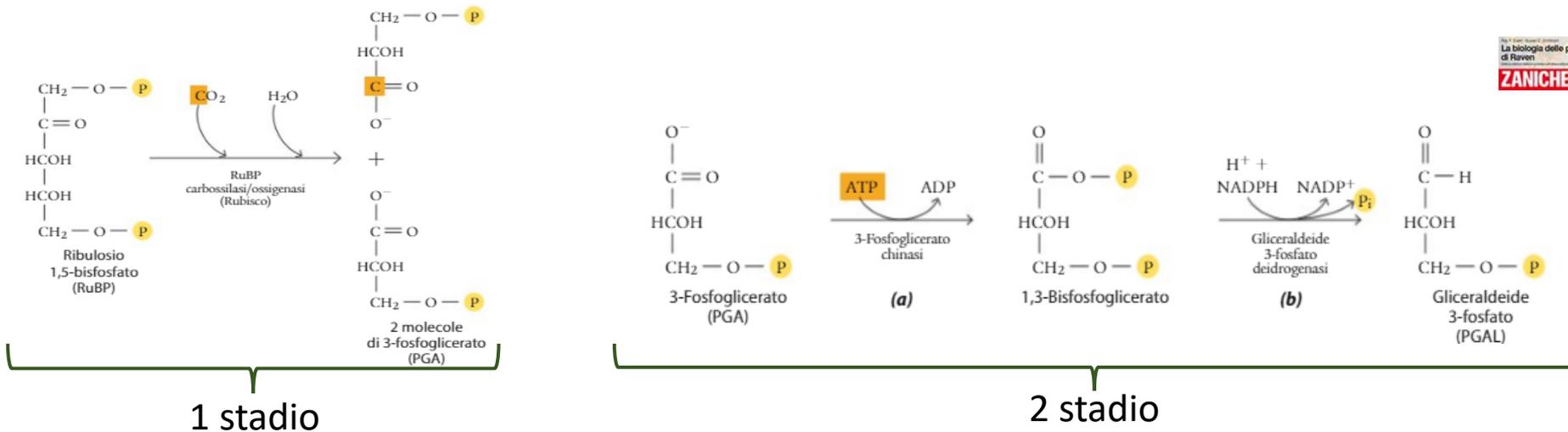
CICLO DI CALVIN

fissazione della CO₂ mediante la via metabolica C₃

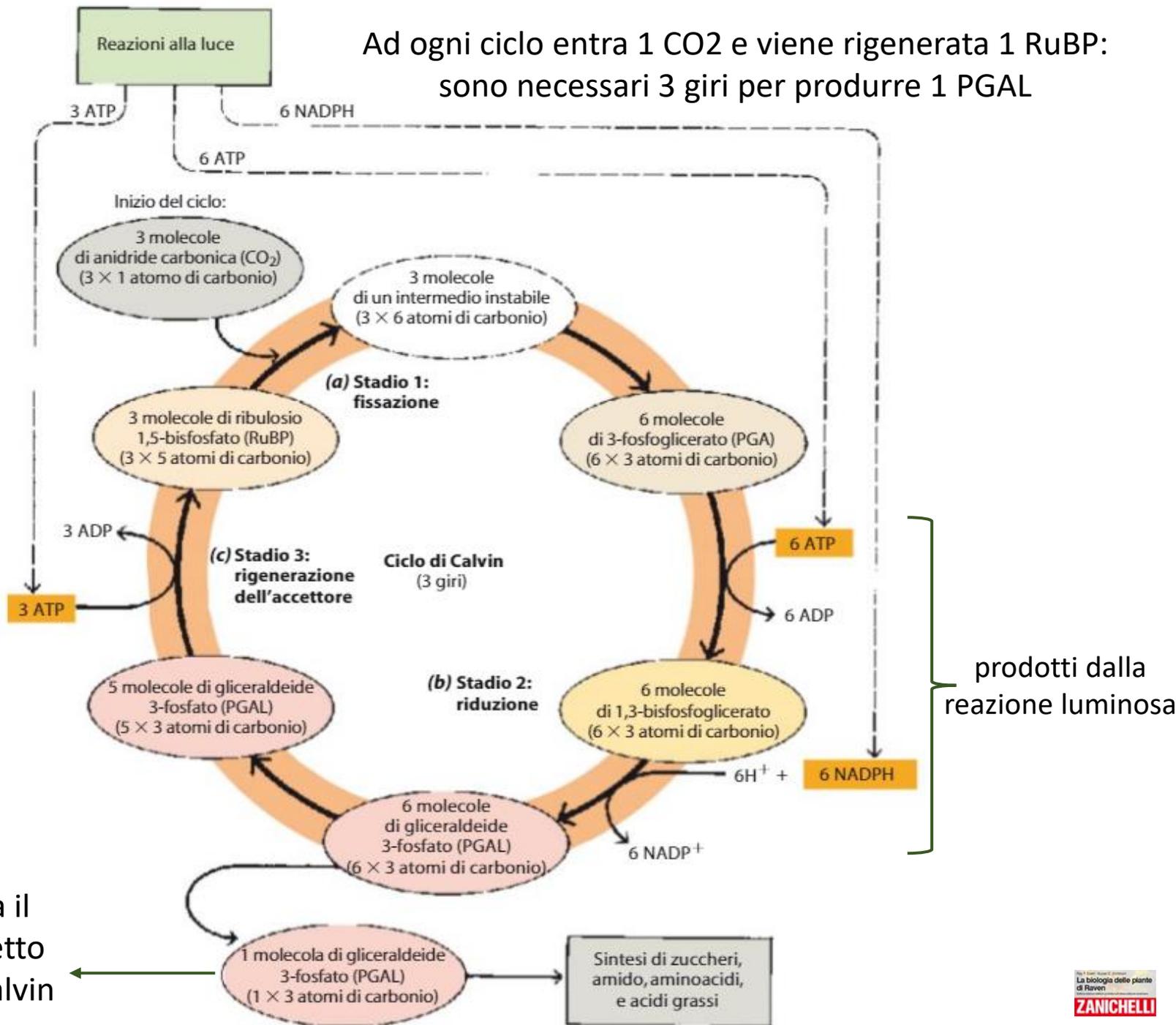
Avviene nello stroma del cloroplasto, si svolge in 3 stadi e alla fine di ogni giro del ciclo si ha la rigenerazione del composto di partenza il RIBULOSIO 1,5-BISFOSFATO (RuBP)

1. *Fissazione*: la CO₂ entra nel ciclo e viene fissata (combinata) al RuBP con produzione di 3 molecole di *acido 3-fosfo-glicerico* (PGA) (attività della Rubisco)
2. *Riduzione*: la PGA viene ridotto a *gliceraldeide 3-fosfato* (PGAL): 3 molecole di CO₂ sono fissate su 3 molecole di RuBP per avere 6 molecole di PGAL
3. *Rigenerazione dell'accettore*: 5 molecole di PGAL si combinano per rigenerare 3 molecole di RuBP (a 5 atomi di Carbonio)

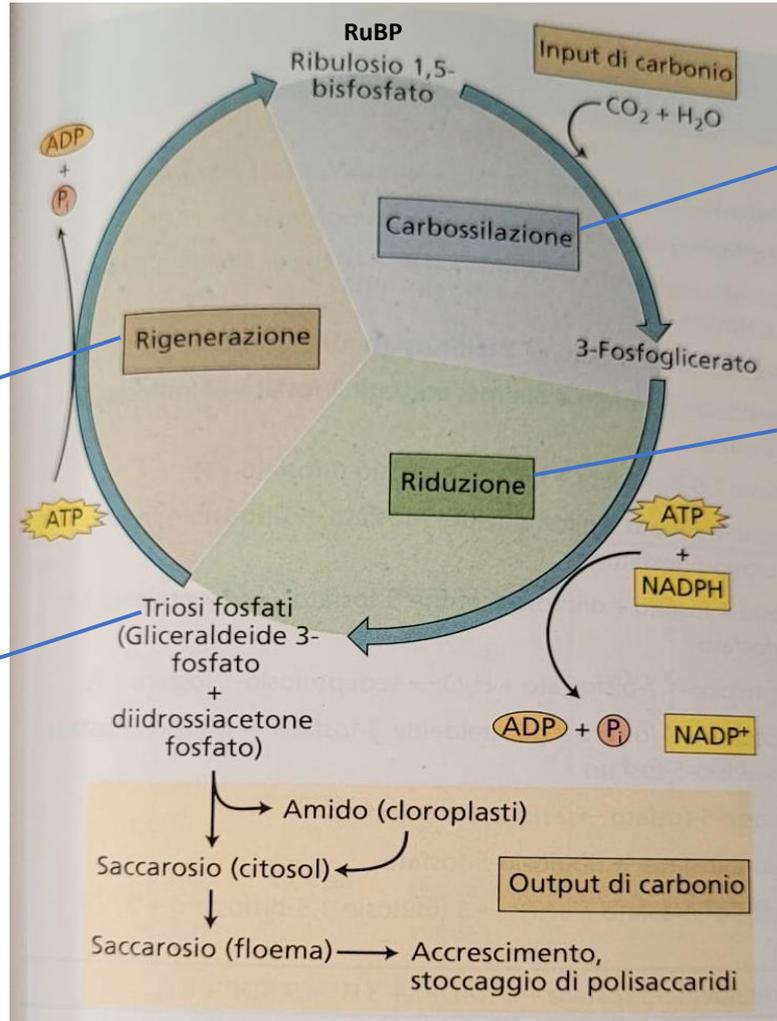
Ogni reazione è catalizzata da uno specifico enzima



Ad ogni ciclo entra 1 CO₂ e viene rigenerata 1 RuBP:
sono necessari 3 giri per produrre 1 PGAL



Tappe del ciclo di Calvin



Il carbonio inorganico della CO_2 viene legato ad uno scheletro carbonioso (*Fissazione*)

Si forma un carboidrato a spese dell'ATP e NADPH (dalla reazione luminosa)

Si rigenera la molecola accettore della CO_2 (RuBP)

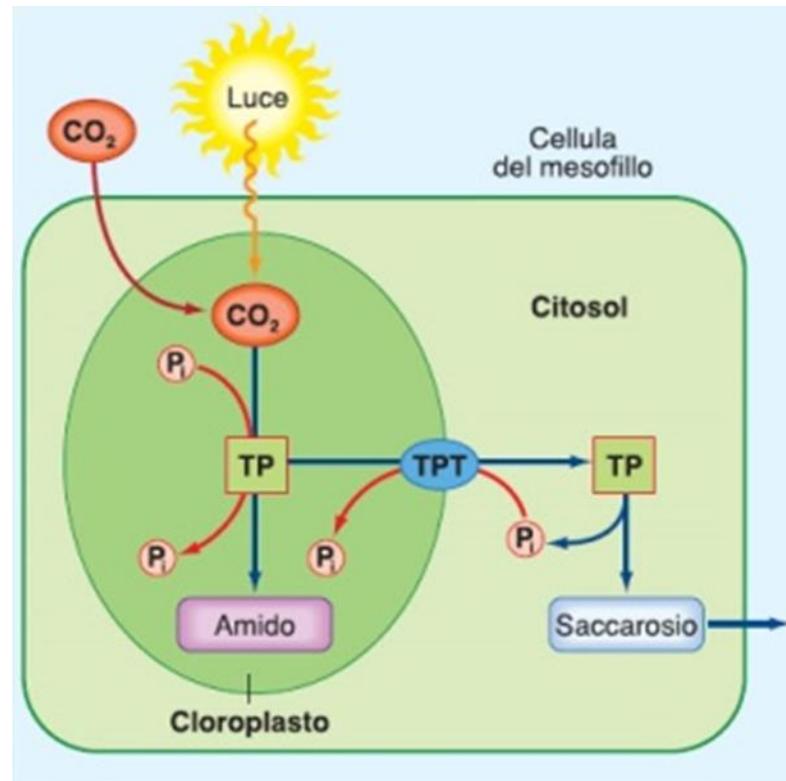
Precursori della biosintesi di amido nei cloroplasti o di saccarosio nel citoplasma

Viene caricato nel floema e trasportato negli organi sink per la crescita o la biosintesi dei polisaccaridi

La maggior parte del carbonio fissato viene convertita in saccarosio e amido

Gliceraleide 3-fosfato (PGA) esportata nel citosol viene trasformata in *saccarosio* principale forma di zucchero trasportata nella pianta

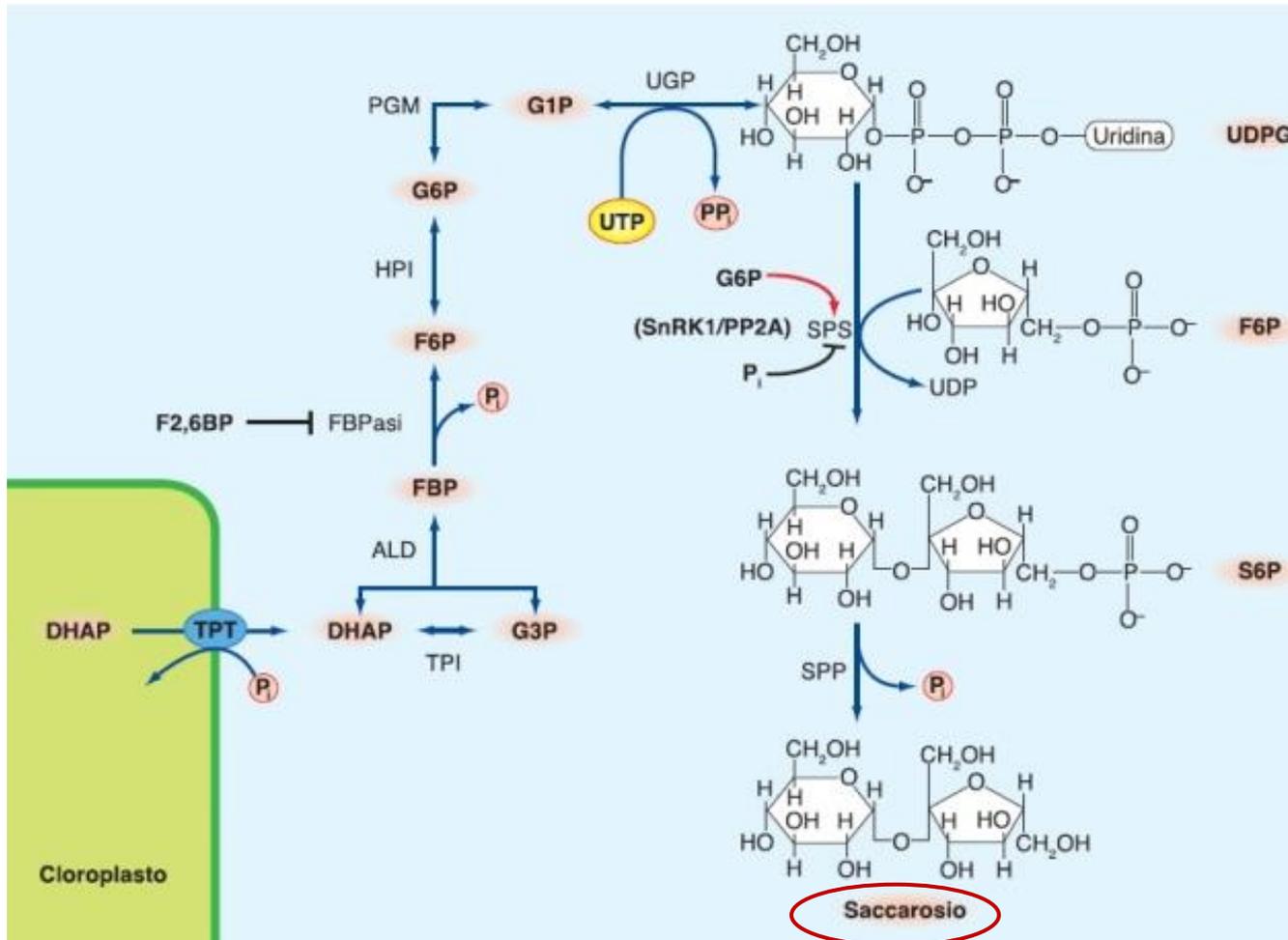
Gliceraleide 3-fosfato (PGA) che resta nel cloroplasto viene convertita in *amido* principale forma di zucchero di riserva nelle piante che al buio viene convertito in saccarosio trasportato a tutta la pianta



TP = triosi fosfati sintetizzati nel ciclo C3

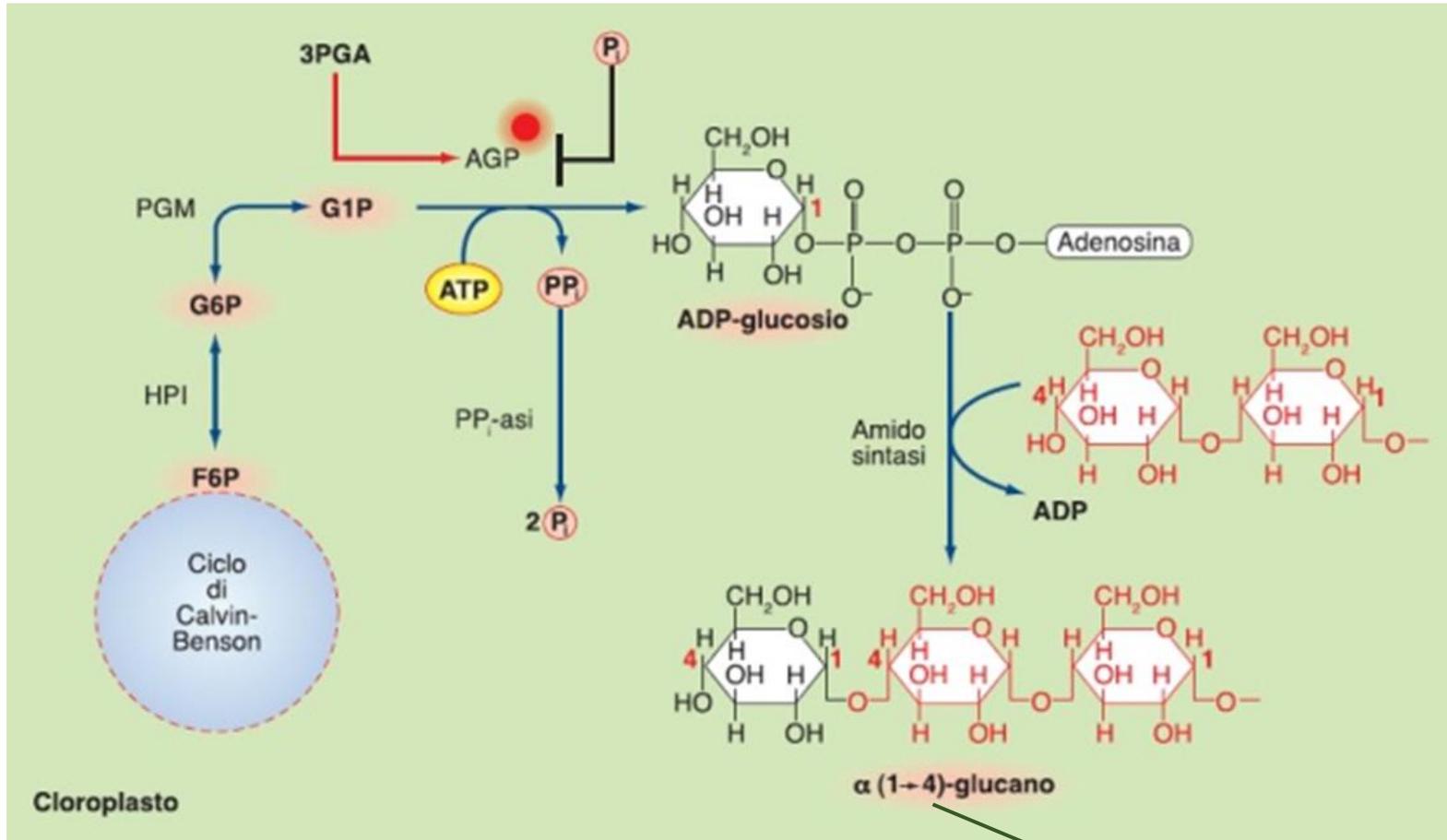
TPT= trasportatori dei triosi fosfati

Biosintesi del saccarosio nel citosol



TPT= trasportatori dei triosi fosfati

Biosintesi dell'amido alla luce



sintesi dell'amilopectina per attività dell'enzima ramificante (transferasi)

FOTORESPIRAZIONE

l'O₂ compete con la CO₂

La Rubisco (RuBP carbossilasi/ossigenasi) non è specifica per la CO₂, il suo sito attivo non discrimina tra CO₂ e O₂:

- in presenza di abbondante CO₂ catalizza la carbossilazione del RuBP (stadio di fissazione del ciclo di Calvin)
- In presenza di O₂ catalizza la condensazione di O₂ con RuBP per formare 1 PGA e 1 di *fosfoglicolato* che è tossico (*attività ossigenasica dell'enzima*). Non viene fissato il C e occorre energia per recuperare il C dal fosfoglicolato



La via di recupero avviene in 3 organelli:
cloroplasto, perossisoma e mitocondrio

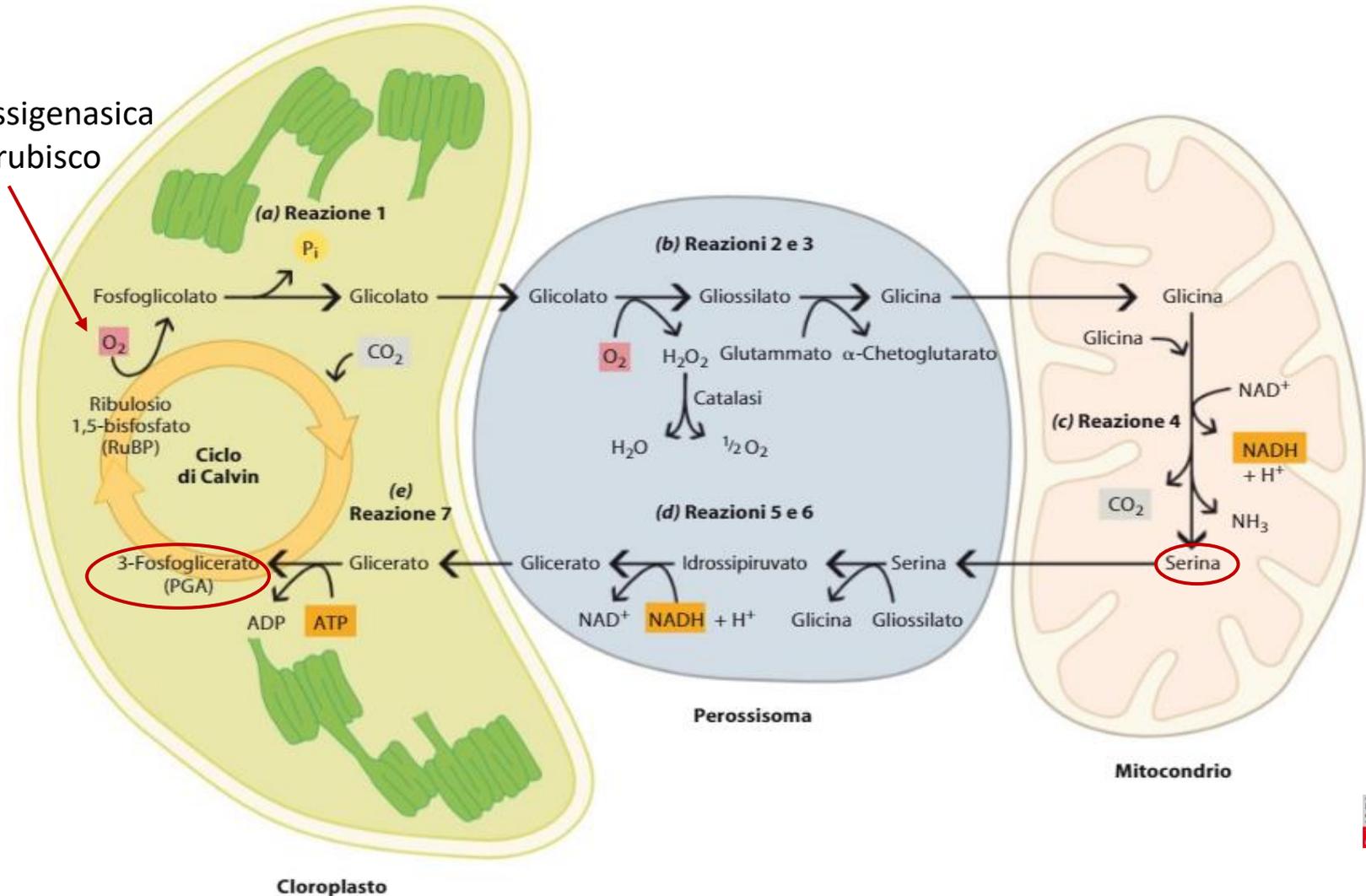
L'attività ossigenasica associata alla via di recupero del Carbonio
consuma O₂ e rilascia CO₂ e avviene solo alla luce

FOTORESPIRAZIONE

Ad alte temperature e aridità si ha la chiusura degli stomi e quindi meno CO₂
Piante molto vicine meno scambi gassosi e meno CO₂

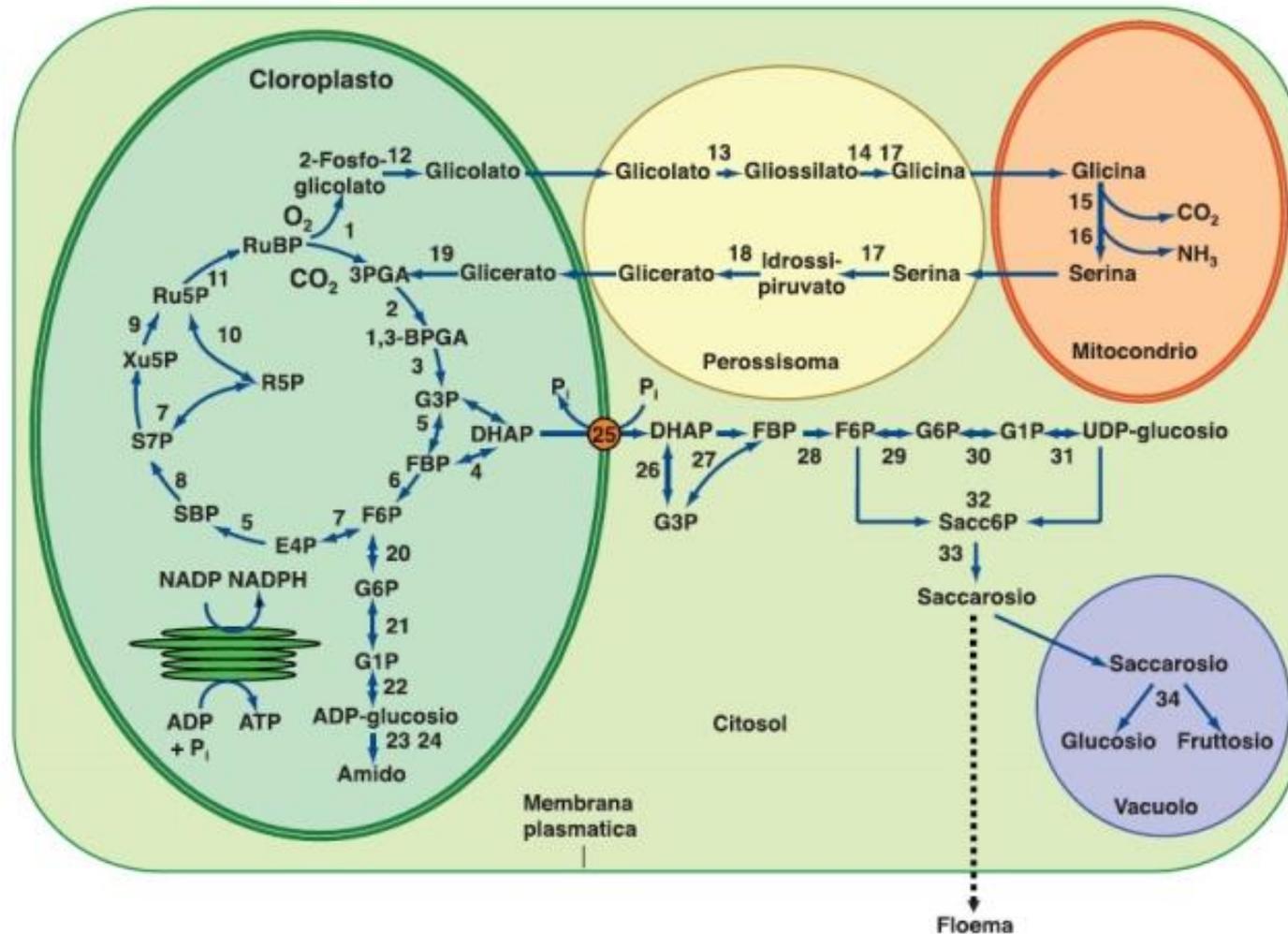
La via di recupero è lunga e dispendiosa dal punto di vista energetico

attività ossigenasica della rubisco



La fotorespirazione fa recuperare il 75 % del Carbonio, protegge l'apparato fotosintetico dalla fotoinibizione e permette la rimozione del fosfoglicolato

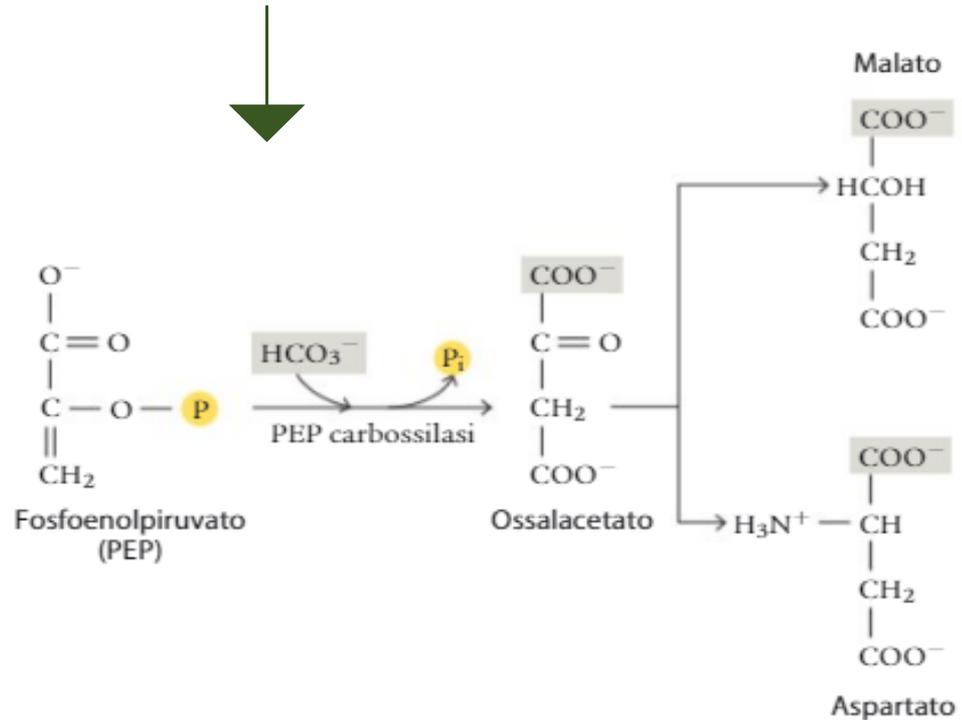
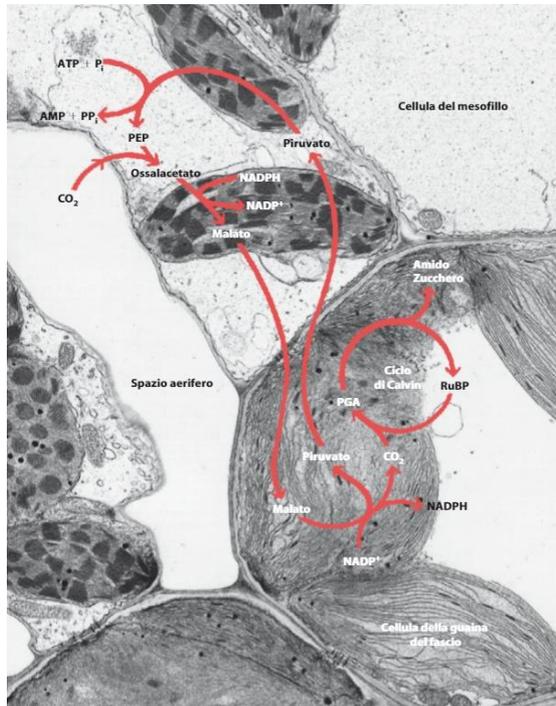
Quadro integrato del metabolismo primario di una cellula fotosintetica alla luce



Il ciclo di Calvin è intimamente connesso alla biosintesi del saccarosio nel citosol, alla biosintesi dell'amido nel cloroplasto e al metabolismo fotorespiratorio che avviene nei cloroplasti, perossisomi e mitocondri

Il ciclo C4 (o di Hatch-Slack, ciclo dell'ossalacetato)

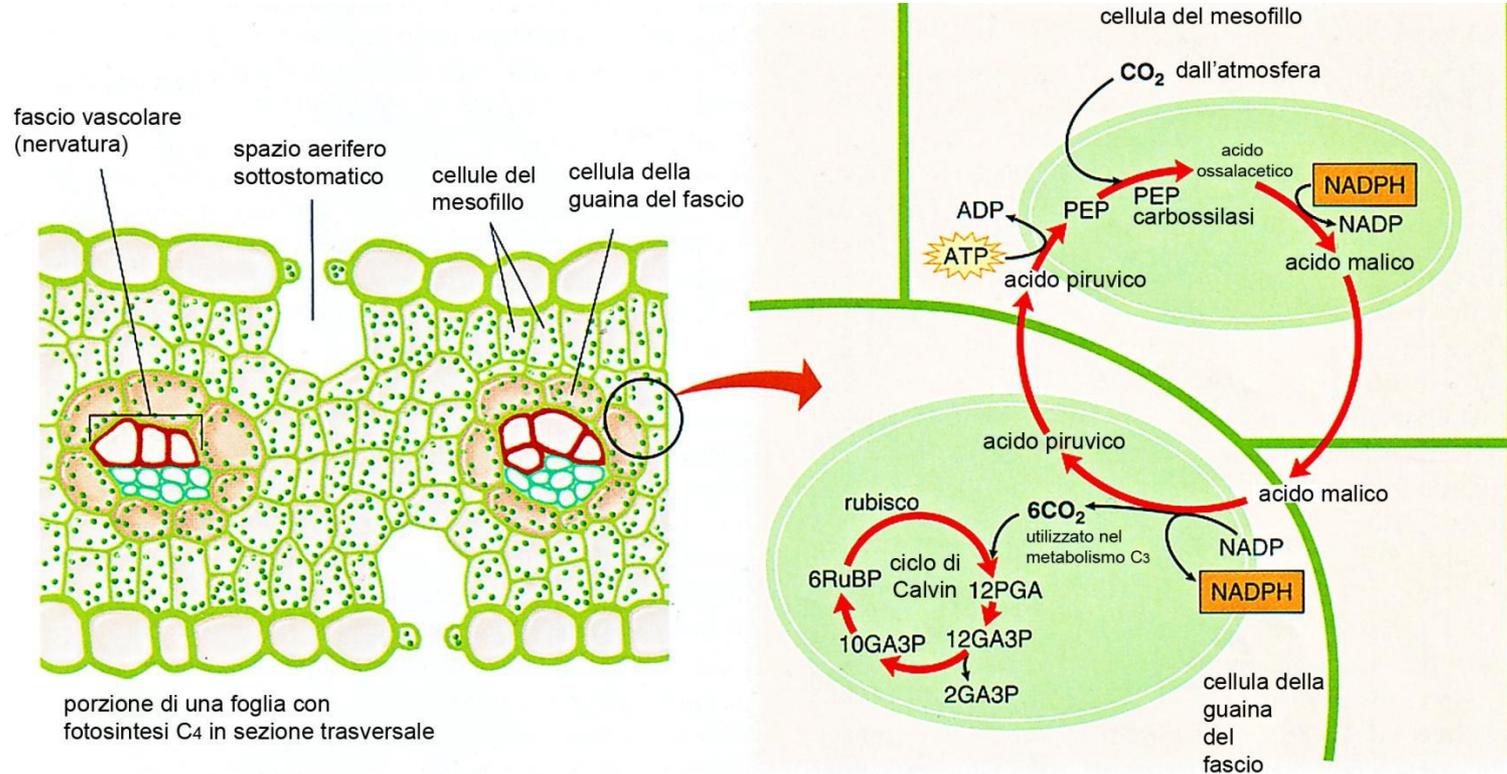
Le **piante C4** (mais, canna da zucchero, sorgo) utilizzano il ciclo C4 e C3 per la fissazione del Carbonio; avvengono in cellule diverse (separazione spaziale) e la fotosintesi è più efficiente (angiosperme: 3 monocotiledoni e 16 dicotiledoni)



Lo ione bicarbonato (HCO_3^-) è la forma di CO_2 fissata nel *fosfoenolpiruvato*

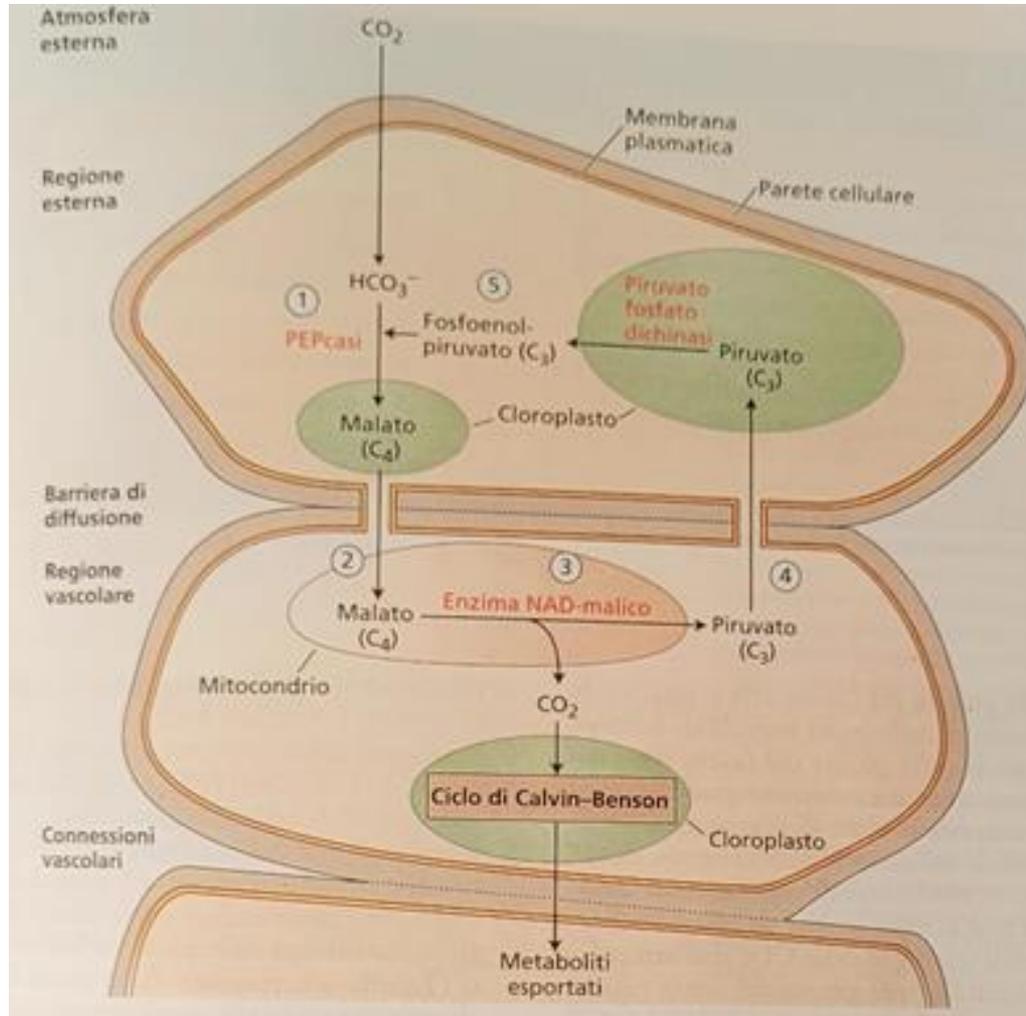
La produzione di malato o aspartato dipende dalla specie: migra nelle cellule della guaina del fascio dove viene decarbossilato per produrre CO_2 (che entrerà nel ciclo C3) e piruvato (che tornerà nel mesofillo per produrre PEP)

Meccanismo più efficiente per fare arrivare la CO_2 all'enzima Rubisco:
la CO_2 prodotta entra nel ciclo di Calvin dove viene ridotta a glucosio



Nelle cellule del mesofillo la PEP carbossilasi catalizza la reazione tra CO_2 e PEP formando l'ossalacetato (4 atomi di C) che diffonde attraverso i plasmodesmi nelle cellule adiacenti della guaina del fascio dove viene decarbossilato (cede 1 carbossile al ribulosio 1-5 difosfato e forma il piruvato che torna alle cellule del mesofillo dove viene fosforilato dall'ATP per formare nuovo acido fosfoenolpiruvico

Passaggi del ciclo C4

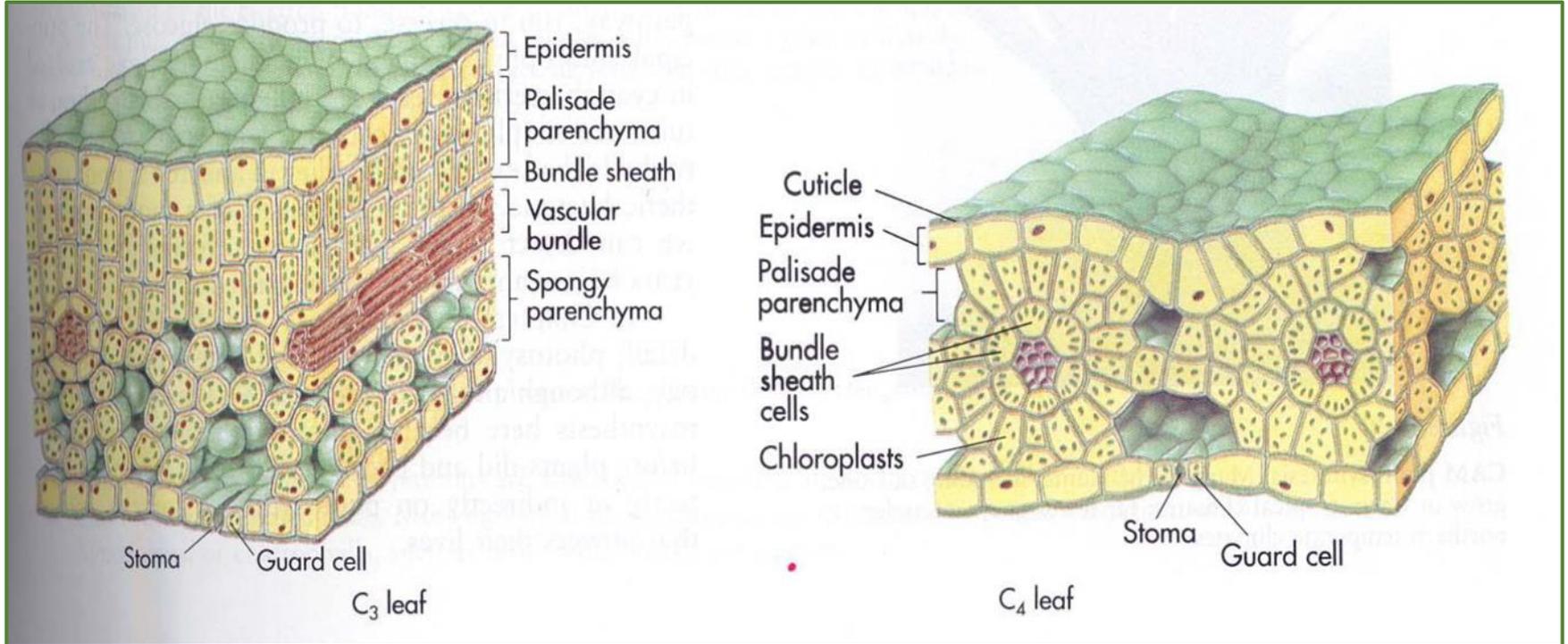


Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

La PEP carbossilasi (PEPcasi) catalizza la reazione dello ione bicarbonato con il fosfoenolpiruvato producendo ossalacetato che viene convertito in malato o aspartato, a seconda della specie

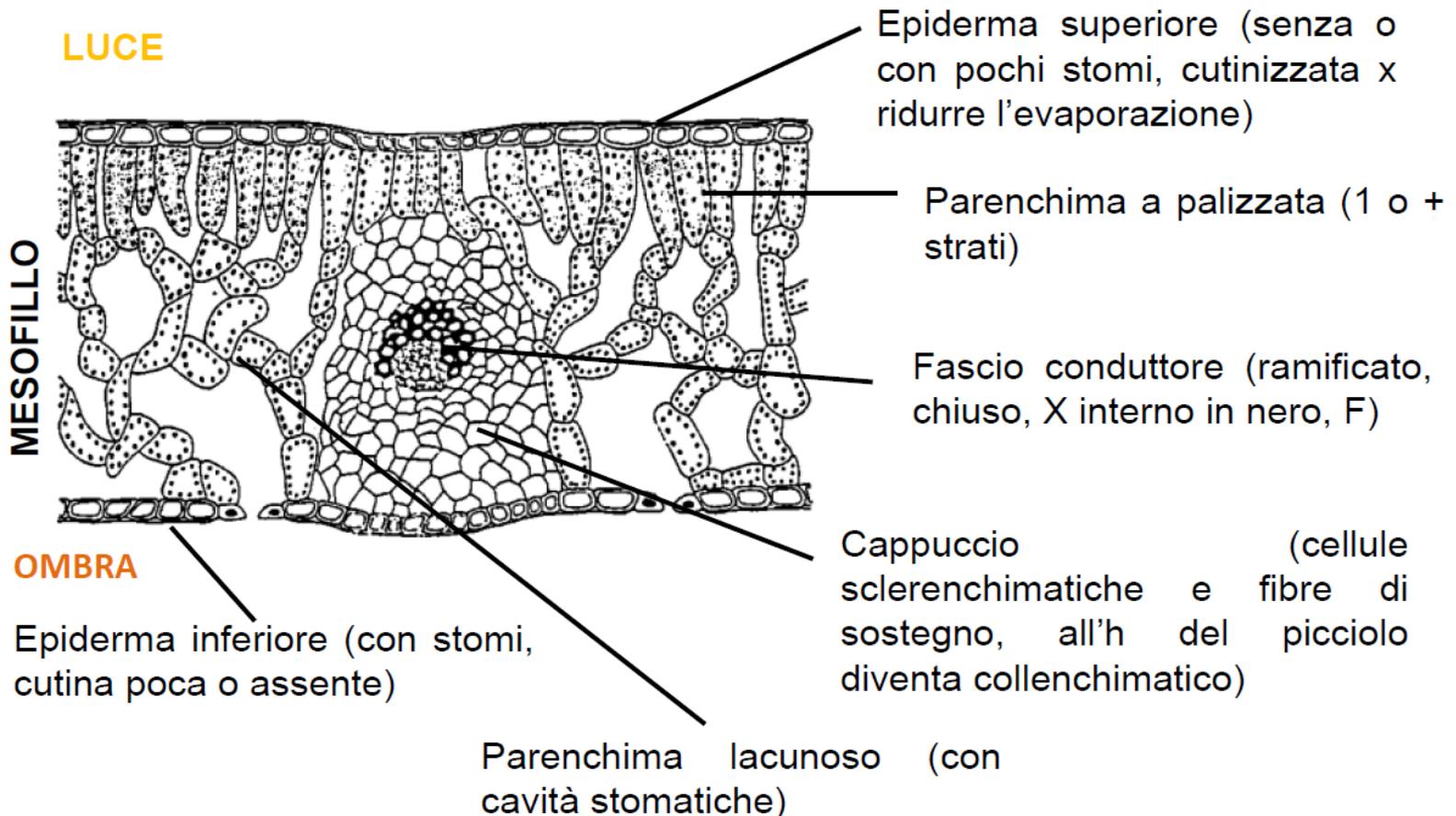
Metabolismo C3: il primo prodotto della fissazione della CO₂ è il fosfoglicerato (3 atomi di C)

Metabolismo C4: il primo prodotto della fissazione della CO₂ è l'ossalacetato (4 atomi di C); tipico delle monocotiledoni e delle piante che vivono in ambienti semi aridi o con basse riserve di acqua



Piante C3: le foglie possono avere delle cellule del mesofillo con funzioni fotosintetiche appressate attorno ai fasci vascolari; DICOTILEDONI

Foglia asimmetrica



Piante C4: le foglie presentano una disposizione ordinata delle cellule del mesofillo intorno a grandi cellule della guaina del fascio a formare due strati concentrici (*anatomia di Kranz*); MONOCOTILEDONI

Foglia simmetrica

LUCE

Cuticola + epidermide sup con stomi

Fascio vascolare

Camera stomatica

Parenchima misto

Guaina del fascio

MESOFILLO

X verso l'interno

Floema

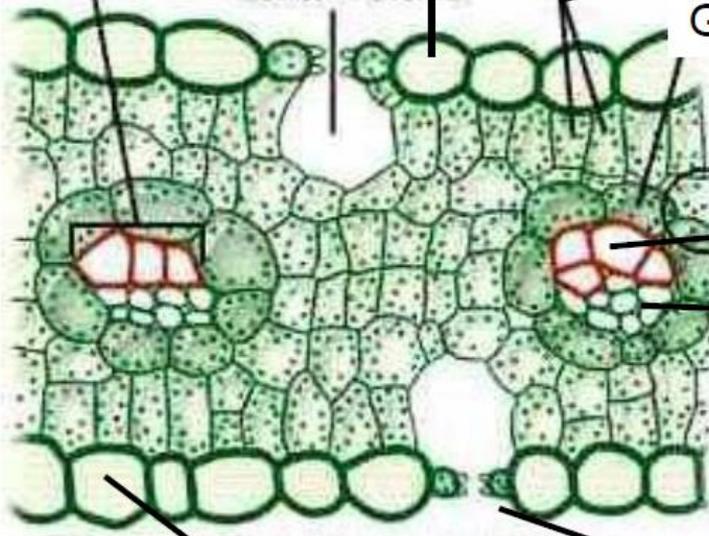


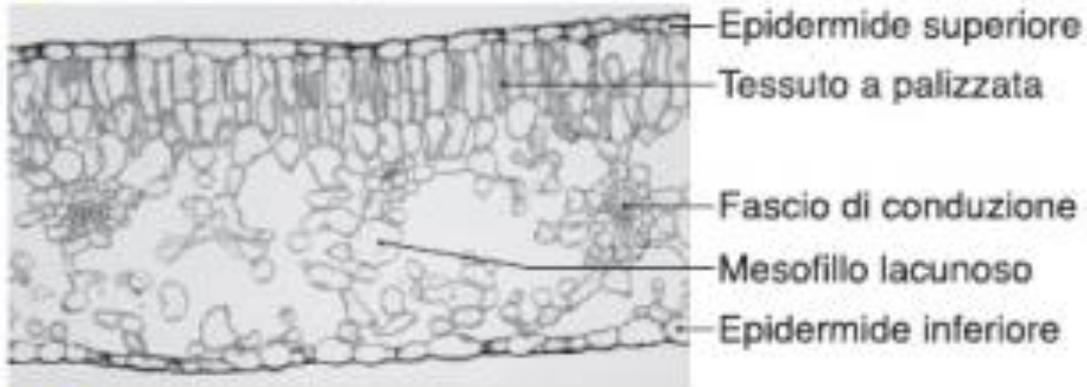
Foto dal Web

Cuticola + epidermide inf con stomi

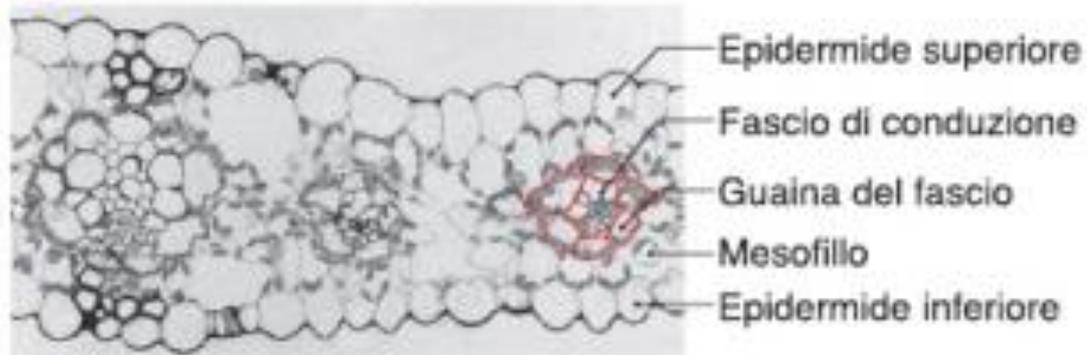
LUCE

Cellule bulliformi

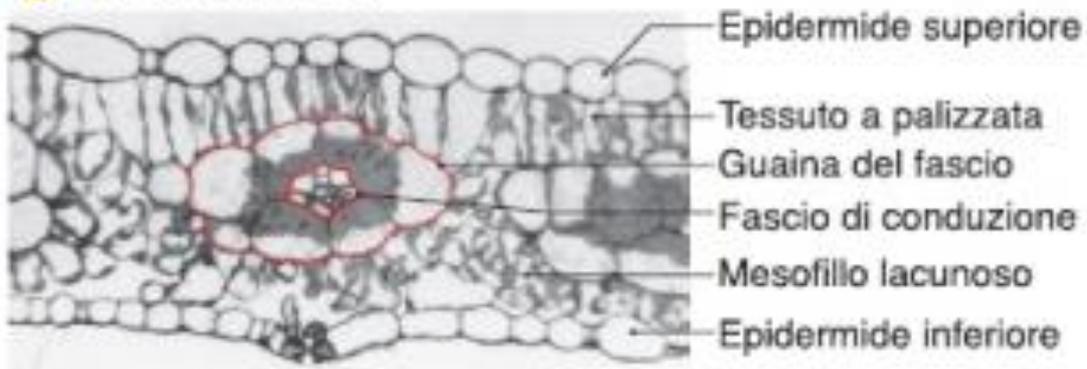
A Dicotiledone C_3



B Monocotiledone C_4



C Dicotiledone C_4

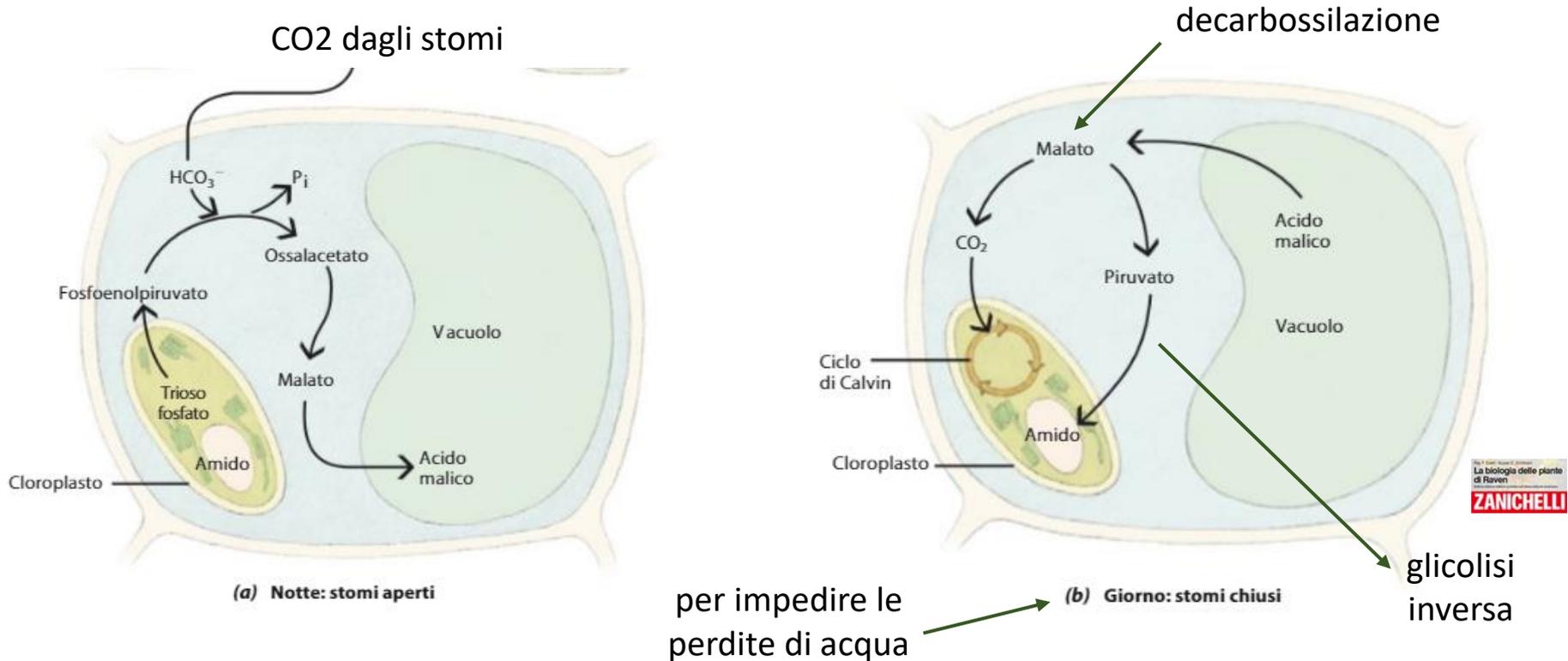


Altra via metabolica per la fissazione del carbonio:
metabolismo acido delle crassulacee (CAM)

Le **piante CAM** utilizzano il ciclo C₄ e C₃ ma in modo temporalmente separato (angiosperme; piante succulente, ananas, piante d'appartamento)

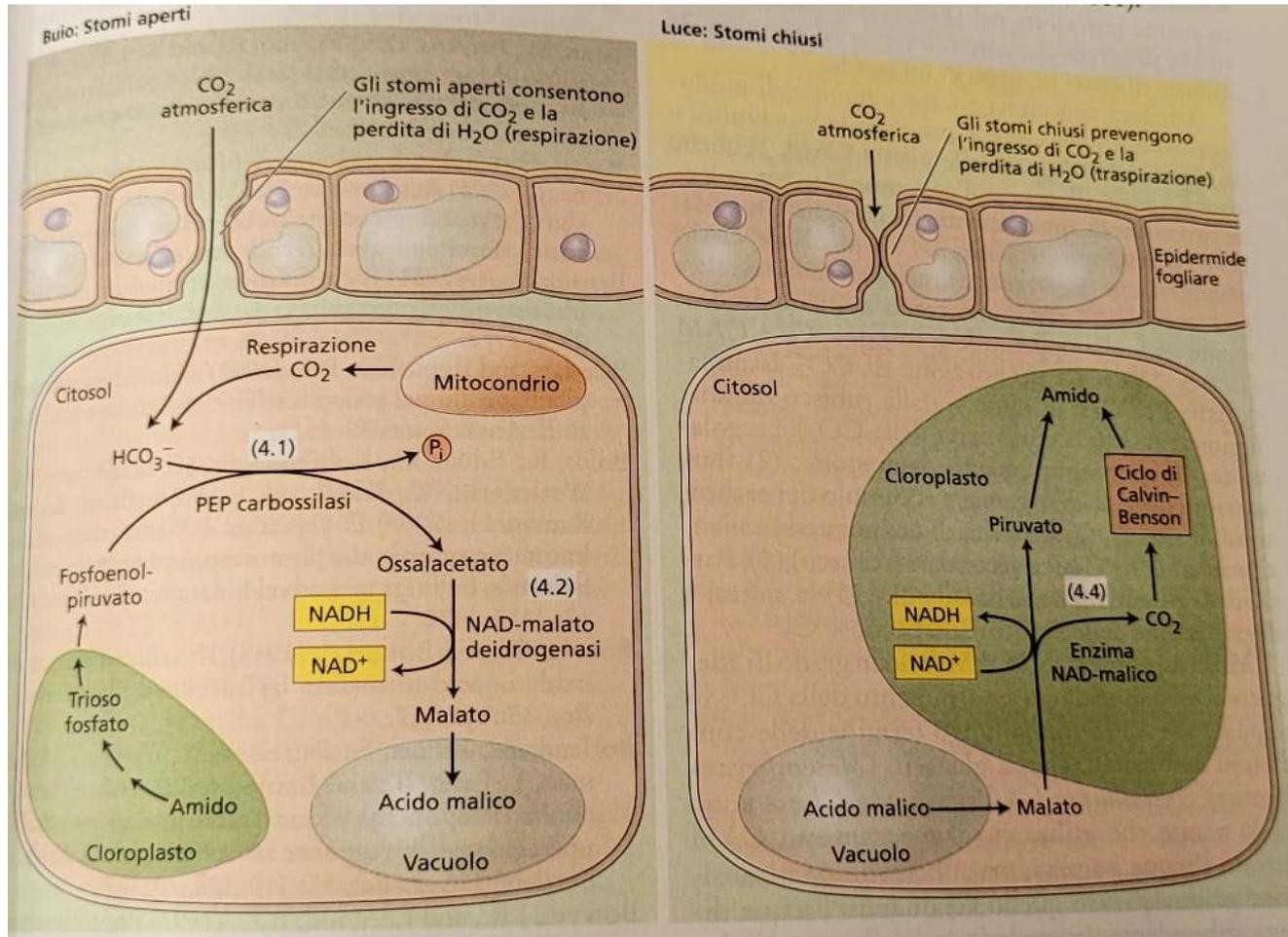


Fissano la CO₂ al buio, nel citosol per azione della PEP carbossilasi con produzione di acido malico



Metabolismo CAM

produzione di malato di notte e produzione di CO₂ dal malato di giorno



Fisiologia Vegetale Applicata – Lionetti & Bellicampi – PICCIN Ed.

Vantaggio adattativo della chiusura degli stomi è quello di impedire le perdite d'acqua per traspirazione e lo scambio di CO₂ interna con l'ambiente esterno

Caratteristica anatomica comune delle piante CAM è il parenchima acquifero che conferisce il tipico carattere succulento

Parenchima acquifero presente nelle foglie

Bryophyllum calycinum



Welwitschia mirabilis



Agave picta



Astrophytum myriostigma



Echinocactus grusonii

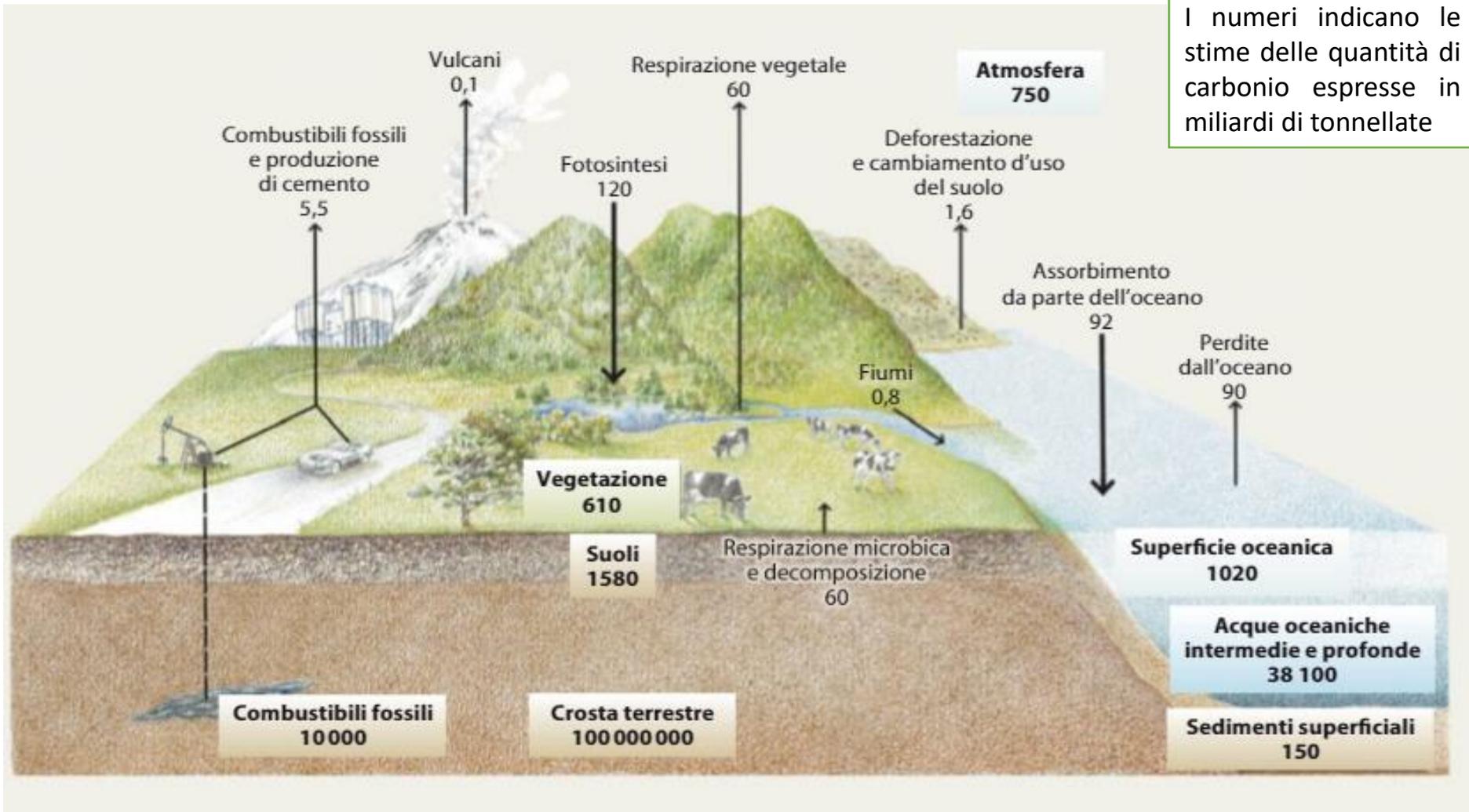


Euphorbia obesa

Parenchima acquifero presente nei fusti

Ciclo globale del carbonio sulla Terra

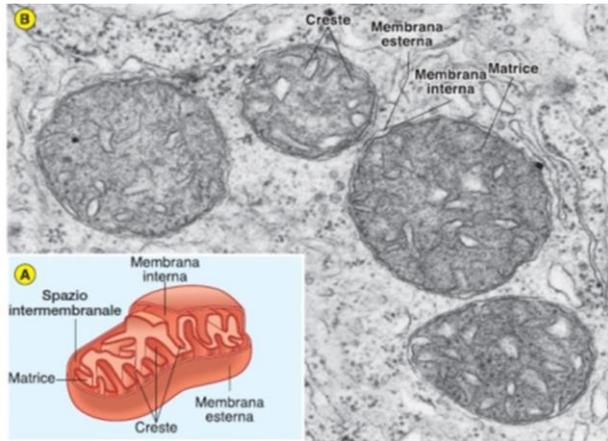
La quantità di Carbonio presente nell'atmosfera aumenta di 4 miliardi di tonnellate ogni anno



Nel ciclo del carbonio i principali organismi fotosintetizzanti sono le piante, il fitoplancton, le alghe e i cianobatteri

RESPIRAZIONE

Completa demolizione degli zuccheri o di altre molecole organiche ad anidride carbonica e acqua



Fasi della respirazione

- GLICOLISI: formazione di *piruvato*
- FORMAZIONE di *acetil CoA* dal piruvato
- CICLO dell'*acido citrico*
- FOSFORILAZIONE OSSIDATIVA guidata dal gradiente protonico generato nella catena di trasporto degli elettroni

 N. Rasco
Elementi di Fisiologia Vegetale, III ed.
EdiSES Edizioni

Tappa principale della respirazione è l'idrolisi delle sostanze di riserva in monosaccaridi glucosio e fruttosio

Ossidazione
del glucosio



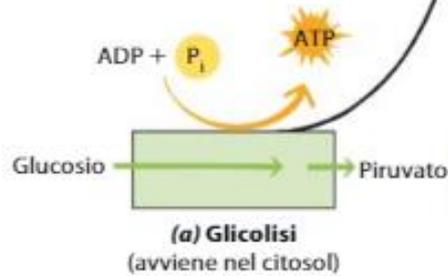
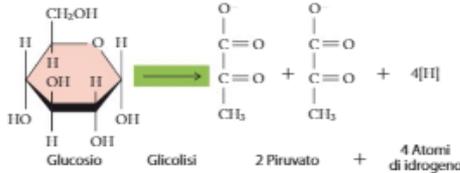
Condizione aerobica -
reazione esoergonica

FERMENTAZIONE: ossidazione delle molecole organiche in assenza di ossigeno (condizione anaerobica)

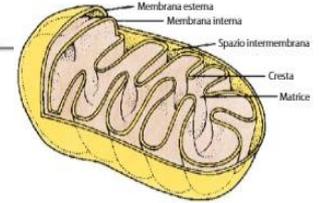
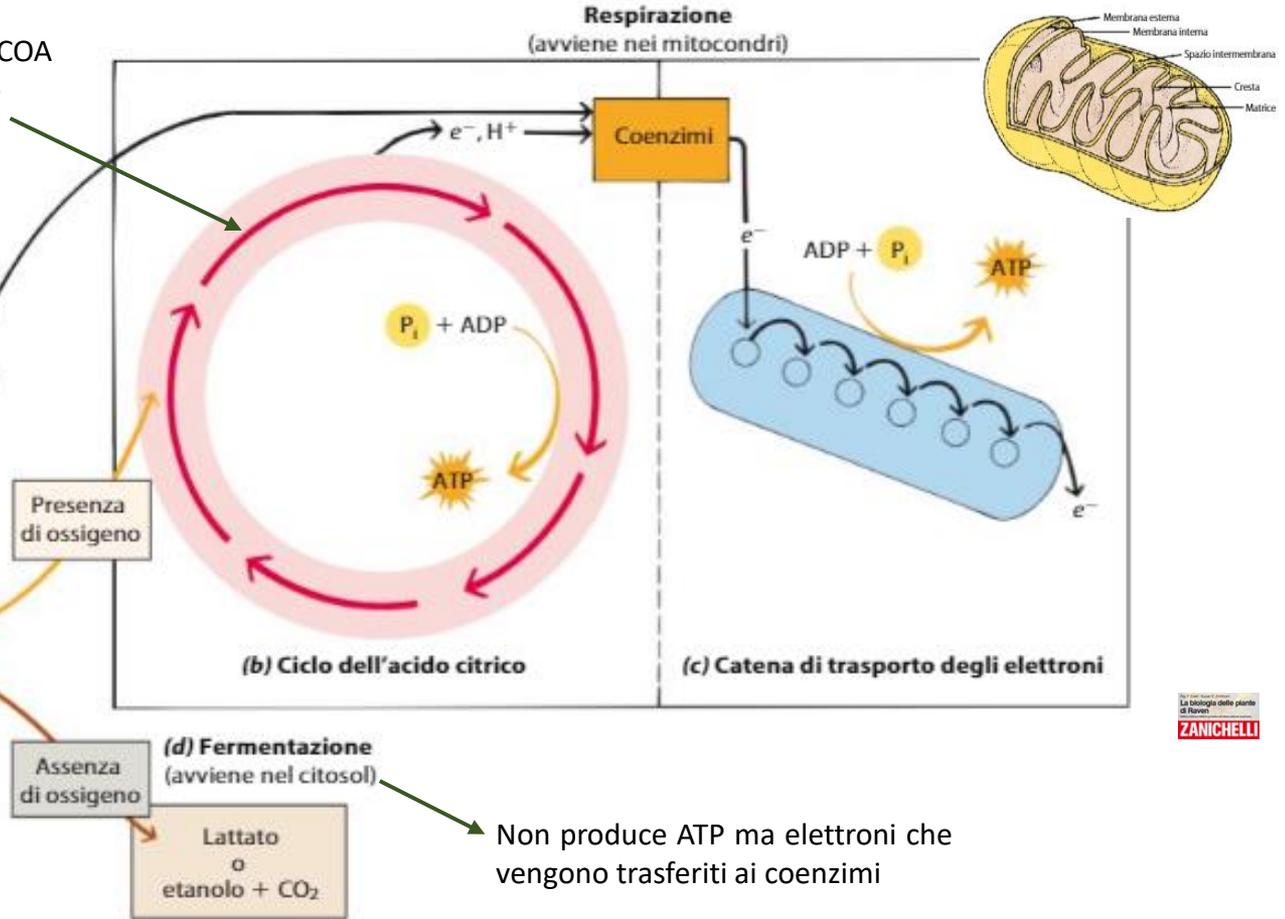
Degradazione aerobica e anaerobica del glucosio

m. esterna permeabile a piccole molecole
 m. interna permeabile solo ad alcune molecole (piruvato e ATP)

Il piruvato è trasformato in acetilCOA che entra nel ciclo dell'acido citrico

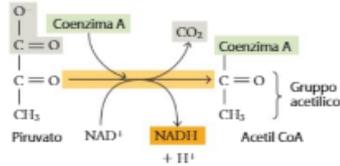
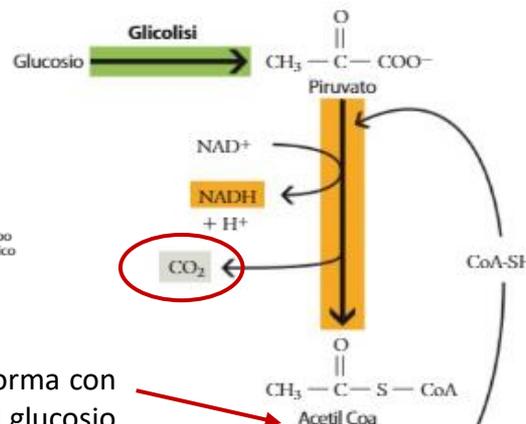


Si svolge in 10 stadi (ognuno catalizzato da uno specifico enzima) in tutti gli organismi viventi (nelle cellule vegetali anche nei plastidi)



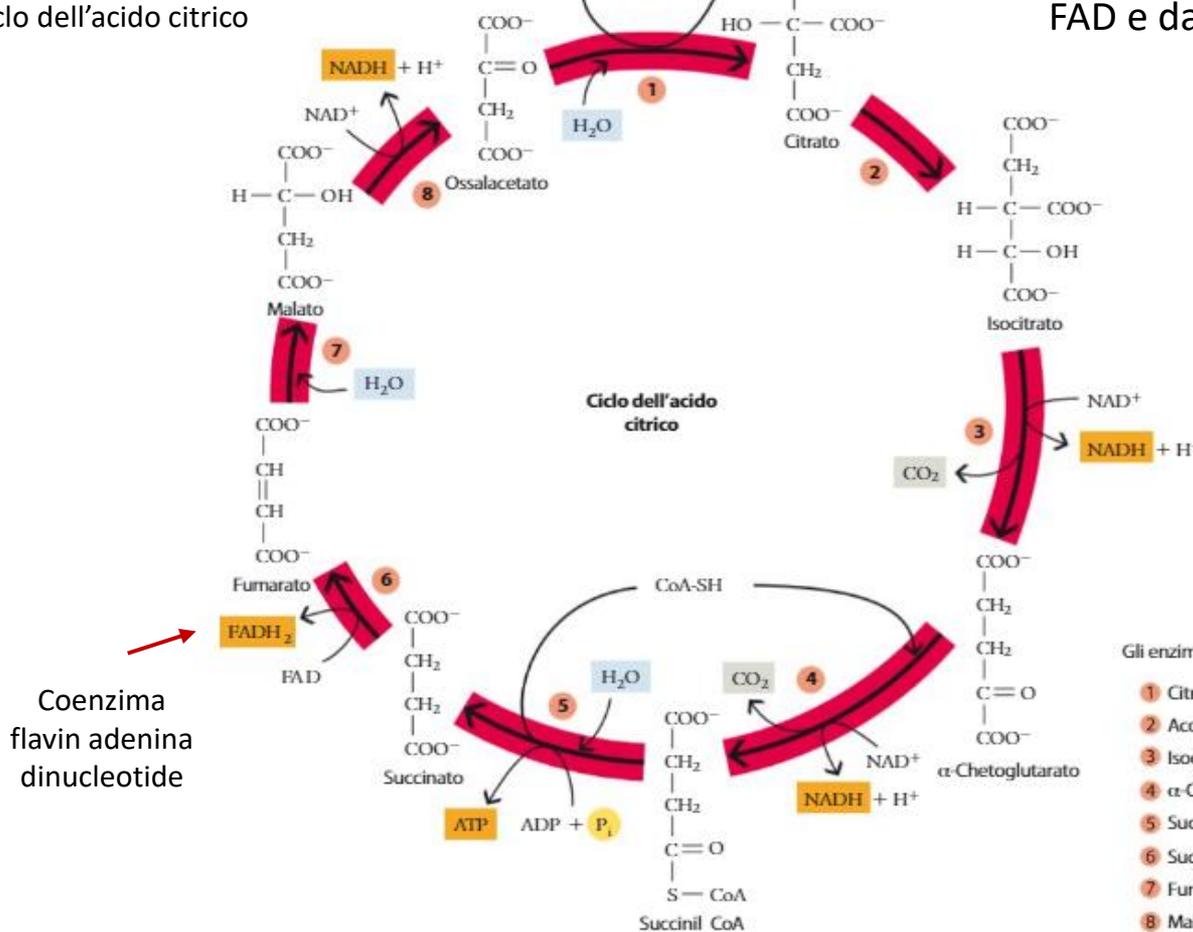
Si formano ATP e NADH che rappresentano il guadagno energetico della glicolisi

Ciclo dell'acido citrico (o ciclo di Krebs o degli acidi tricarbossilici)



gruppo acetilico + coenzima A: forma con la quale gli atomi di carbonio del glucosio entrano nel ciclo dell'acido citrico

Gli elettroni e i protoni rimossi durante l'ossidazione del gruppo acetilico vengono accettati dal FAD e dal NAD^+



Coenzima flavin adenina dinucleotide

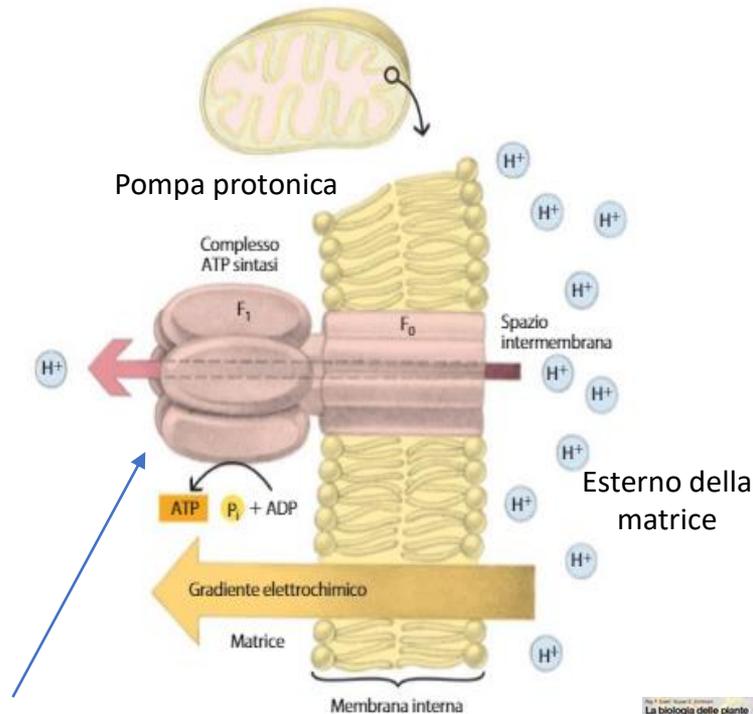
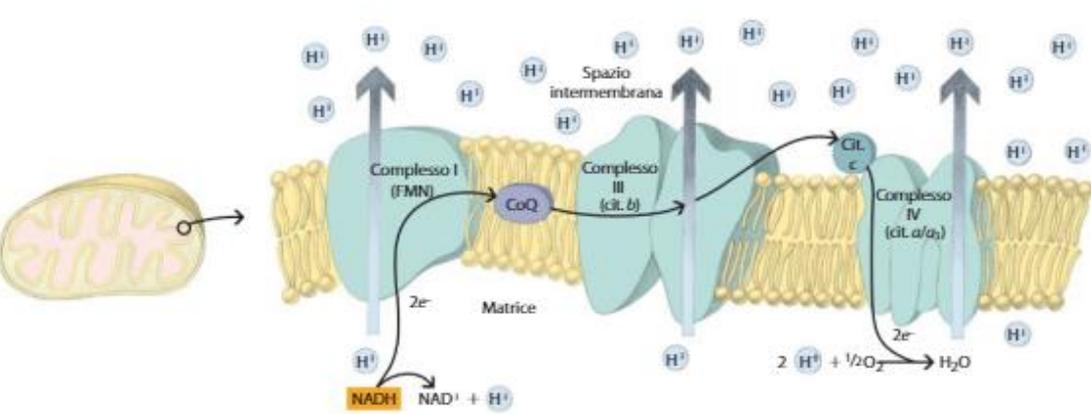
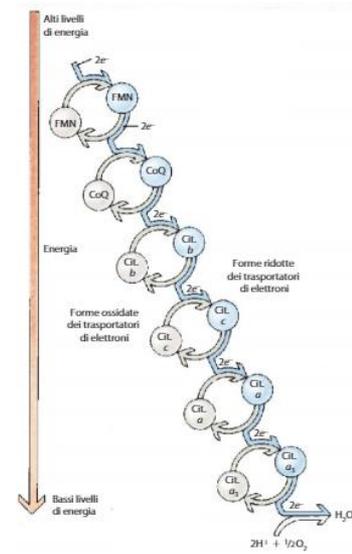
Gli enzimi che catalizzano queste reazioni

- 1 Citrato sintasi
- 2 Aconitasi
- 3 Isocitrato deidrogenasi
- 4 α -Chetoglutarato deidrogenasi
- 5 Succinil Coa sintetasi
- 6 Succinato deidrogenasi
- 7 Fumarasi
- 8 Malato deidrogenasi

Catena di trasporto degli elettroni e Fosforilazione ossidativa

Gli elettroni ad alta energia presenti nei coenzimi NADH e FADH₂ sono trasportati gradualmente all'ossigeno formando ACQUA (livello energetico più basso del glucosio)

La *Fosforilazione ossidativa* dipende dal gradiente protonico generato attraverso la membrana interna del mitocondrio e dall'impiego dell'energia accumulata per formare ATP da ADP e Fosfato.



I protoni sono trasferiti dal lato della matrice della membrana interna allo spazio intermembrana: concentrazione di protoni più alta nello spazio intermembrana che non nella matrice

gradiente elettrochimico: carica + e concentrazione

Principali vie metaboliche di una cellula
anche grassi e proteine possono essere convertiti in acetil CoA ed entrare nel ciclo dell'acido citrico

