

# GLOSSARIO

- A**
- Accettore di elettroni:** sostanza che acquista elettroni in una reazione di ossidoriduzione.
- Accettore di protoni:** composto anionico capace di accettare un protone da un donatore; una base.
- Accoppiamento chemiosmotico:** accoppiamento della sintesi di ATP al trasferimento degli elettroni mediante un gradiente elettrochimico di ioni  $H^+$  attraverso una membrana.
- Acidi biliari:** derivati polari del colesterolo secreti dal fegato e riversati nell'intestino per emulsionare i grassi introdotti con la dieta, facilitando l'azione della lipasi.
- Acidi grassi essenziali:** il gruppo di acidi grassi poliinsaturi che possono essere sintetizzati dalle piante, ma non dagli esseri umani; devono quindi essere presenti nella dieta dell'uomo.
- Acidi nucleici:** polinucleotidi che si trovano in natura in cui il residuo nucleotidico è legato a una specifica sequenza mediante legami fosfodiesterici; RNA e DNA.
- Acido deossiribonucleico:** vedi DNA.
- Acido grasso:** acido carbossilico alifatico con una lunga catena idrocarburica presente nei grassi naturali e negli oli; è un componente dei fosfolipidi e dei glicolipidi di membrana.
- Acido grasso insaturo:** acido grasso contenente uno o più doppi legami.
- Acido grasso poliinsaturo:** vedi PUFA.
- Acido grasso saturo:** acido grasso con una catena alchilica completamente satura.
- Acido ialuronico:** polisaccaride acido con un elevato peso molecolare composto da un'alternanza del disaccaride GlcUA ( $\beta \rightarrow 3$ )GlcNAc. L'acido ialuronico è il principale componente della matrice extracellulare e forma grandi complessi (proteoglicani) con proteine e altri polisaccaridi.
- Acido ribonucleico:** vedi RNA.
- Acidosi:** una condizione metabolica in cui risulta diminuita la capacità del sangue di tamponare gli ioni  $H^+$ , accompagnata di solito da un abbassamento del pH del sangue.
- Acil fosfato:** qualsiasi molecola la cui formula chimica generale è
- $$R-C(=O)-O-PO_3^{2-}$$
- Acquaporina (AQP):** un membro della famiglia delle proteine integrali di membrana che mediano il flusso dell'acqua attraverso le membrane.
- Actina:** una proteina che costituisce i filamenti sottili del muscolo; componente importante del citoscheletro di molte cellule eucariotiche.
- Adattamento indotto:** modificazione della conformazione di un enzima in risposta al legame del substrato che rende l'enzima cataliticamente attivo; espressione usata anche per indicare variazioni della conformazione di macromolecole indotte dal legame di un ligando, che rendono il sito di legame più adatto all'interazione con il ligando stesso.
- S-Adenosilmetionina (adoMet):** cofattore enzimatico coinvolto nel trasferimento di gruppi metilici.
- Adenosina monofosfato 3',5'-ciclico:** vedi AMP ciclico.
- Adipocita:** una cellula animale specializzata per la conservazione dei grassi (triacilgliceroli).
- ADP (adenosina difosfato):** un ribonucleoside 5'-difosfato che serve come accettore del gruppo fosforico nel ciclo energetico cellulare.
- Aerobico:** processo che richiede ossigeno o che avviene in presenza di ossigeno.
- Aerobio:** un organismo che vive esposto all'aria e usa ossigeno come accettore terminale degli elettroni nella respirazione.
- Agente disaccoppiante:** sostanza che disaccoppia la fosforilazione dell'ADP dal trasferimento degli elettroni; per esempio, il 2,4-dinitrofenolo.
- Agente ossidante (ossidante):** accettore di elettroni nelle reazioni di ossidoriduzione.
- Agente riducente:** donatore di elettroni in una reazione di ossidoriduzione.
- Agonista:** un composto, di solito un ormone o un neurotrasmettitore, che induce una risposta fisiologica quando si lega al suo recettore.
- Alcalosi:** una condizione metabolica in cui è diminuita la capacità del sangue di tamponare ioni  $OH^-$ ; di solito è accompagnata da un aumento del pH del sangue.
- Aldoso:** uno zucchero semplice nel quale l'atomo carbonilico è un'aldeide; cioè il gruppo carbonilico è a una delle estremità della molecola.
- Amiloidosi:** un gruppo di patologie progressive caratterizzate da un anormale deposito di proteine ripiegate non correttamente in uno o più tessuti o organi.
- Amminoacidi:** acidi carbossilici sostituiti in posizione  $\alpha$  con un gruppo amminico; i precursori delle proteine.
- Amminoacidi essenziali:** amminoacidi che non sono sintetizzati dall'uomo (e da altri vertebrati) e che devono essere ottenuti dalla dieta.
- Amminoacidi non essenziali:** amminoacidi che possono essere prodotti dall'uomo e dagli altri vertebrati a partire da precursori semplici e non sono quindi necessari nella dieta.
- Amminoacil-tRNA:** estere amminoacilico di un tRNA.
- Amminoacil-tRNA sintetasi:** enzimi che catalizzano la sintesi di un amminoacil-tRNA a spese dell'ATP.
- Amminotrasferasi:** enzimi che catalizzano il trasferimento di gruppi amminici da un  $\alpha$ -amminoacido a un  $\alpha$ -chetoacido; sono dette anche transamminasi.
- Ammoniotelico:** che elimina l'azoto in eccesso sotto forma di ammoniaca.



membrana plasmatica dei batteri, oppure durante la fotofosforilazione nei cloroplasti.

**ATPasi:** un enzima che idrolizza l'ATP, generando ADP e fosfato, di solito accoppiato a un processo che richiede energia.

**ATPasi F<sub>1</sub>:** la subunità multiproteica dell'ATP sintasi che possiede i siti catalitici che sintetizzano l'ATP. Interagisce con la subunità F<sub>0</sub> dell'ATP sintasi accoppiando il movimento dei protoni alla sintesi dell'ATP.

**Attenuatore:** una sequenza di RNA coinvolta nella regolazione dell'espressione di certi geni; funziona come un terminatore della trascrizione.

**Attivatore:** (1) una proteina che lega il DNA che regola positivamente l'espressione di uno o più geni; la velocità della trascrizione aumenta quando l'attivatore è legato al DNA. (2) Un modulatore positivo di un enzima allosterico.

**Attivazione degli amminoacidi:** esterificazione enzimatica ATP-dipendente del gruppo carbossilico di un amminoacido al gruppo ossidrilico 3' del corrispondente tRNA.

**Attività:** la reale attività termodinamica, o potenziale di una sostanza, una funzione diversa dalla sua concentrazione molare.

**Attività ottica:** capacità di una sostanza di ruotare il piano della luce polarizzata.

**Attività specifica:** il numero di micromoli ( $\mu\text{moli}$ ) di substrato trasformato da una preparazione di enzima per minuto per milligrammo di proteina a 25 °C; una misura della purezza dell'enzima.

**Autofagia:** degradazione catabolica effettuata dai lisosomi di proteine e di altri componenti cellulari.

**Autofosforilazione:** fosforilazione di un residuo amminoacidico in una proteina, catalizzata dalla stessa molecola. Spesso si estende la definizione alla fosforilazione di una subunità di un omodimero da parte dell'altra subunità.

**Autotrofo:** un organismo che può sintetizzare le sue molecole complesse a partire da composti organici molto semplici, come la CO<sub>2</sub> o l'ammoniaca.

**Auxina:** un ormone della crescita delle piante.

## B

**Baculovirus:** tutti i virus a DNA a doppio filamento che infettano gli invertebrati, in particolare gli insetti. Vengono largamente utilizzati in biotecnologia per l'espressione di proteine.

**BAT** *vedi* Tessuto adiposo bruno.

**Batteri:** uno dei cinque regni degli organismi viventi. I batteri hanno una membrana plasmatica, ma non organelli o nuclei interni.

**Batteriofago:** un virus capace di replicarsi nelle cellule batteriche; detto anche fago.

**Bioinformatica:** l'analisi computerizzata dei dati biologici usando metodi derivati da statistica, linguistica, matematica, chimica, biochimica e fisica. I dati sono spesso sequenze di acidi nucleici, di proteine o strutture, ma possono contenere anche osservazioni sperimentali da molte fonti, statistiche inerenti pazienti e materiale tratto dalla letteratura scientifica. La ricerca bioinformatica

serve alla conservazione, al recupero e all'analisi dei dati.

**Biologia dei sistemi:** lo studio di sistemi biochimici complessi che tiene conto delle funzioni della maggior parte delle macromolecole presenti in una cellula (RNA, DNA, proteine).

**Biosfera:** tutta la materia vivente sulla Terra, nel mare e nell'atmosfera.

**Biotina:** una vitamina; cofattore enzimatico coinvolto in reazioni di carbossilazione.

## C

**Caloria:** la quantità di calore necessaria a innalzare 1,0 g di acqua da 14,5 °C a 15,5 °C. Una caloria (cal) corrisponde a 4,18 joules (J).

**cAMP:** *vedi* AMP ciclico.

**Canale ionico:** una proteina integrale di membrana che media il trasporto regolato di uno ione o di ioni attraverso una membrana.

**CAP:** *vedi* Proteina attivatrice dei geni catabolici.

**Capside:** rivestimento proteico di un virione o di una particella virale.

**Carbonione:** atomo di carbonio carico negativamente.

**Carbocatione:** atomo di carbonio carico positivamente; detto anche ione carbonio.

**Carboidrato:** poliidrossialdeide o chetone oppure una sostanza che dalla sua idrolisi produce uno di questi tipi di composti. Molti carboidrati hanno formula bruta (CH<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>; alcuni contengono anche azoto, fosforo o zolfo.

**Carbonio anomero:** l'atomo di carbonio in uno zucchero presente in corrispondenza di un nuovo centro chirale che si forma quando lo zucchero assume una forma ciclica emiacetalica. È l'atomo di carbonio carbonilico dei gruppi aldeidici o chetonici.

**Cardiolipina:** un fosfolipide di membrana in cui due molecole di acido fosfatidico condividono un singolo gruppo di testa costituito da glicerolo.

**Carotenoidi:** pigmenti fotosintetici solubili nei lipidi costituiti da unità isopreniche.

**Cascata enzimatica:** una serie di reazioni, spesso coinvolte in un meccanismo di regolazione, in cui un enzima attiva un altro enzima (spesso mediante fosforilazione), che a sua volta ne attiva un altro e così via. L'effetto di un catalizzatore che attiva un altro catalizzatore porta a una grande amplificazione del segnale che ha innescato la cascata.

**Cascata regolatoria:** una via di regolazione costituita da molte tappe in cui un segnale determina l'attivazione di una serie di proteine in successione, in cui ciascuna proteina della serie attiva cataliticamente la successiva, determinando un'amplificazione esponenziale del segnale originale.

**Catabolismo:** la fase del metabolismo intermedio in cui si ha la degradazione delle sostanze nutrienti al fine di produrre energia.

**Catalisi acido-base generale:** catalisi che coinvolge il trasferimento di uno o più protoni verso o da una molecola diversa dall'acqua.

**Catalisi acido-base specifica:** catalisi acido-base che coinvolge i costituenti dell'acqua (idrossido o ione idronio).

- Catecolammine:** ormoni, come l'adrenalina, derivati del catecolo.
- Catena codificante:** nella trascrizione del DNA, è la catena di DNA identica, in termini di sequenza di basi, all'RNA trascritto da essa; nell'RNA ha U al posto delle T nel DNA. È diversa dalla catena stampo (*template*). Chiamata anche catena non stampo (*nontemplate*).
- Catena (o filamento) lenta:** la catena di DNA che durante la replicazione è sintetizzata in direzione opposta al movimento della forcella di replicazione.
- Catena (o filamento) veloce:** catena di DNA che durante la replicazione viene sintetizzata nella stessa direzione del movimento della forcella di replicazione.
- Catena non stampo (*nontemplate*):** vedi Catena codificante.
- Catena respiratoria:** catena di trasferimento degli elettroni; una sequenza di proteine che trasportano gli elettroni da substrati ridotti all'ossigeno molecolare nelle cellule aerobiche.
- Catena stampo:** catena di acido nucleico usata dalla polimerasi come stampo per la sintesi di una catena complementare.
- Catenano:** molecola circolare polimerica con un legame topologico non covalente che ricorda un anello di una catena.
- cDNA:** vedi DNA complementare.
- Cellula epiteliale:** una cellula che forma una parte dello strato che ricopre un organismo o un organo.
- Cellule B:** vedi Linfociti B.
- Cellule T:** vedi Linfociti T.
- Cellule germinali:** tipi di cellule animali che si formano precocemente nell'embriogenesi e possono moltiplicarsi per mitosi o possono produrre per meiosi cellule che si sviluppano in gameti (cellule spermatiche o uova).
- Cellule somatiche:** tutte le cellule del corpo eccetto le cellule della linea germinale.
- Cellule staminali:** le cellule che si dividono normalmente del midollo osseo e che danno origine alle cellule differenziate del sangue, come gli eritrociti e i linfociti.
- Centrifugazione differenziale:** separazione degli organelli della cellula o di altre particelle di diverse dimensioni in base alla diversa velocità di sedimentazione in un campo centrifugo.
- Centro chirale:** un atomo di carbonio con quattro sostituenti disposti in modo che la molecola non sia sovrapponibile alla sua immagine speculare.
- Centro di reazione fotochimica:** parte del complesso fotosintetico dove l'energia di un fotone assorbito determina una separazione di cariche, iniziando il trasferimento degli elettroni.
- Centro ferro-zolfo:** gruppo prostetico di alcune proteine redox coinvolto nel trasferimento di elettroni; gli ioni  $Fe^{2+}$  o  $Fe^{3+}$  si legano a solfuro inorganico e a catene laterali di Cys nelle proteine.
- Centromero:** un sito specializzato all'interno del cromosoma che serve da punto di attacco dei fusi mitotici o meiotici.
- Cerebroside:** uno sfingolipide contenente come testa polare un monosaccaride.
- Cerniera (zipper) di leucina:** motivo strutturale delle proteine coinvolto nelle interazioni tra proteina e proteina in molte proteine regolatrici di eucarioti; è costituita da due  $\alpha$  eliche che interagiscono tra loro in cui i residui di Leu presenti in ogni settima posizione creano le superfici di legame.
- Chaperone:** membro di diverse classi di proteine o complessi di proteine che catalizza l'appropriato ripiegamento delle proteine all'interno delle cellule.
- Chaperonina:** membro di una delle due classi principali di chaperoni presenti praticamente in tutti gli organismi; un complesso di proteine che agisce nel ripiegamento delle proteine, come GroES/GroEL nei batteri o Hsp 60 negli eucarioti.
- Chemiotassi:** la percezione e il movimento di una cellula per avvicinarsi o allontanarsi da un segnale chimico.
- Chemiotrofo:** un organismo che ottiene energia dal metabolismo di composti organici derivati da altri organismi.
- Chetogenico:** un composto che forma, come prodotto della sua demolizione, acetil-CoA, un precursore per la formazione dei corpi chetonici.
- Chetosi:** condizione in cui la concentrazione di corpi chetonici nel sangue, nei tessuti e nelle urine è molto elevata.
- Chetosio:** monosaccaride semplice in cui il gruppo carbonilico è un chetone.
- Chilomicrone:** una lipoproteina plasmatica costituita da una goccia di triacilgliceroli stabilizzata da un rivestimento di proteine e di fosfolipidi; trasporta i lipidi dall'intestino ai tessuti.
- Chinasi:** enzimi che catalizzano la fosforilazione di alcune molecole usando ATP.
- Chip di DNA:** termine informale per definire un microarray, che si riferisce alla piccola dimensione di un tipico microarray.
- Ciclina:** un componente della famiglia di proteine che attivano le proteina chinasi ciclina-dipendenti e regolano il ciclo cellulare.
- Ciclo degli acidi tricarbossilici:** vedi Ciclo dell'acido citrico.
- Ciclo del gliossilato:** variante del ciclo dell'acido citrico per la conversione dell'acetato in succinato e infine in nuovi carboidrati; presente nei batteri e nelle cellule di alcune piante.
- Ciclo dell'acido citrico:** un sistema ciclico di reazioni enzimatiche per l'ossidazione delle unità acetiliche ad anidride carbonica, in cui si ha nella prima tappa la formazione di citrato; noto anche come ciclo di Krebs o ciclo degli acidi tricarbossilici.
- Ciclo dell'azoto:** scambio ciclico di varie forme di azoto biologicamente disponibile attraverso i mondi vegetale, animale e microbico e attraverso l'atmosfera e la geosfera.
- Ciclo dell'urea:** via metabolica ciclica nei vertebrati che produce urea dai gruppi amminici e dall'anidride carbonica; ha luogo nel fegato.
- Ciclo di Calvin:** la via ciclica usata dalle piante per fissare l'anidride carbonica e produrre triosi fosfato.
- Ciclo di Krebs:** vedi Ciclo dell'acido citrico.



- Ciclo futile:** un gruppo ciclico di reazioni catalizzate da enzimi che determina soltanto il rilascio di energia termica derivante dall'idrolisi di ATP.
- Cinetica:** studio delle velocità delle reazioni.
- Cinetica di Michaelis-Menten:** un'analisi cinetica in cui la velocità iniziale di una reazione catalizzata da un enzima presenta una dipendenza iperbolica dalla concentrazione del substrato.
- Cistrone:** un'unità di DNA o di RNA corrispondente a un gene.
- Citochina:** un componente della famiglia di piccole proteine secrete (come le interleuchine e gli interferoni) che attivano la divisione cellulare o il differenziamento legandosi a recettori sulla membrana plasmatica in cellule bersaglio.
- Citochinesi:** la separazione finale delle cellule figlie dopo la mitosi.
- Citocromi:** proteine eme che funzionano da trasportatori di elettroni nella respirazione, nella fotosintesi e in altre reazioni di ossidoriduzione.
- Citocromo P-450:** una famiglia di proteine contenenti il gruppo eme, che hanno una caratteristica banda di assorbimento della luce a 450 nm e partecipano a processi di ossidrilazione biologici.
- Citoplasma:** la porzione della cellula che sta tra il nucleo e la membrana plasmatica; comprende gli organelli, come i mitocondri.
- Citoscheletro:** la connessione filamentosa che fornisce struttura e organizzazione al citoplasma; include filamenti di actina, microtubuli e filamenti intermedi.
- Citosol:** la fase acquosa continua del citoplasma, compresi tutti i soluti; sono esclusi gli organelli, come i mitocondri.
- Clonaggio:** la produzione di un grande numero di molecole di DNA, cellule, oppure organismi identici da una singola unità iniziale.
- Clonaggio del DNA:** vedi Clonaggio.
- Cloni:** i discendenti di una singola cellula.
- Clorofille:** una famiglia di pigmenti verdi che funzionano da recettori per la luce nella fotosintesi; complessi magnesio-porfirina.
- Cloroplasti:** organelli fotosintetici contenenti clorofilla presenti in alcune cellule eucariotiche.
- Cobalammina:** vedi Coenzima B<sub>12</sub>.
- Coda di poli(A):** una coda di residui di adenosina aggiunti all'estremità 3' di molti mRNA nelle cellule eucariotiche (e in alcuni batteri).
- Codice degenerato:** un codice in cui un singolo elemento di un linguaggio è specificato da più di un elemento di un secondo linguaggio.
- Codice genetico:** l'insieme delle triplette nel DNA o nell'mRNA che codificano gli amminoacidi delle proteine.
- Codone:** una sequenza di tre nucleotidi adiacenti in un acido nucleico che codifica uno specifico amminoacido.
- Codone di inizio:** AUG (qualche volta GUG, o più raramente UUG nei batteri); codifica il primo amminoacido di un polipeptide: N-formilmetionina nei batteri e metionina negli archea e negli eucarioti.
- Codone di stop:** vedi Codone di terminazione.
- Codone di terminazione:** UAA, UAG e UGA; segnali per la terminazione di una catena polipeptidica nella sintesi proteica. Detto anche codone di stop.
- Codone nonsense:** un codone che non specifica un amminoacido, ma segnala la terminazione della catena polipeptidica.
- Coefficiente di Hill:** una misura dell'interazione cooperativa fra subunità proteiche.
- Coefficiente di partizione:** costante che esprime il rapporto con cui un dato soluto si distribuisce all'equilibrio tra due liquidi immiscibili.
- Coefficiente di sedimentazione:** costante fisica che specifica la velocità di sedimentazione di una particella in un campo centrifugo in specifiche condizioni.
- Coenzima:** un cofattore organico necessario per l'azione di certi enzimi; spesso contiene o è il derivato di una vitamina.
- Coenzima A:** un coenzima contenente pantotenato che serve da trasportatore degli acili in alcune reazioni enzimatiche.
- Coenzima B<sub>12</sub>:** un cofattore enzimatico derivato dalla vitamina cobalammina, coinvolto in alcune reazioni di riarrangiamento dello scheletro carbonioso.
- Cofattore:** uno ione inorganico oppure un coenzima necessario per l'attività enzimatica.
- Cointegrato:** un intermedio nella migrazione di alcuni trasposoni di DNA in cui il DNA donatore e il DNA bersaglio sono legati covalentemente.
- Coltura di tessuto:** metodo con cui cellule che derivano da un organismo multicellulare sono cresciute in un mezzo liquido.
- Complementare:** composto con una disposizione di gruppi chimici capaci di interagire specificamente con i gruppi chimici di un'altra molecola.
- Complesso (apparato) di Golgi:** complesso organello membranoso delle cellule eucariotiche; è attivo nelle modificazioni post-traduzionali delle proteine e nella loro secrezione dalla cellula o nell'incorporazione nella membrana plasmatica o di altri organelli.
- Complesso della nitrogenasi:** sistema enzimatico capace di ridurre l'azoto atmosferico ad ammoniaca in presenza di ATP.
- Complesso di inizio:** complesso contenente un ribosoma, un mRNA e il Met-tRNA<sup>Met</sup> o il fMet-tRNA<sup>Met</sup> di inizio, pronto per le tappe di allungamento.
- Composto chirale:** un composto che contiene un centro asimmetrico (un atomo o centro chirale) e quindi può trovarsi in due forme corrispondenti alle immagini speculari non sovrapponibili (enantiomeri).
- Condensazione:** un tipo di reazione in cui due composti sono uniti con la contemporanea eliminazione di una molecola di acqua.
- Condroitin solfato:** un membro della famiglia dei glicosamminoglicani solforilati, uno dei principali componenti della matrice extracellulare.
- Configurazione:** la disposizione spaziale degli atomi di una molecola organica dovuta alla presenza di (1) doppi legami attorno ai quali non vi è libertà di ruotare, (2) centri chirali, con una distribuzione specifica dei sostituenti. Gli isomeri conformazionali non possono convertirsi l'uno nell'altro senza la rottura di uno o più legami covalenti.

- Configurazione assoluta:** la configurazione dei quattro differenti gruppi sostituenti intorno a un atomo di carbonio asimmetrico, in relazione alla D- o L-gliceraldeide.
- Conformazione:** la disposizione nello spazio dei gruppi sostituenti che possono assumere posizioni diverse senza la rottura di legami covalenti, poiché sono liberi di ruotare.
- Conformazione  $\beta$ :** l'organizzazione estesa e a zig-zag di una catena polipeptidica; una comune struttura secondaria delle proteine.
- Conformazione nativa:** la conformazione biologicamente attiva di una macromolecola.
- Coniugato:** il termine identifica molecole che interagiscono tra loro, per esempio, l'enzima e il suo substrato oppure un recettore e il suo ligando.
- Contig:** una serie di cloni sovrapposti o una sequenza continua che definisce una sezione ininterrotta di un cromosoma.
- Controllo combinatorio:** uso di combinazioni facenti parte di un repertorio limitato di proteine regolatrici per la regolazione specifica di molti geni.
- Controllo dell'acceptore:** regolazione della velocità della respirazione in base alla disponibilità di ADP nella qualità di acceptore di gruppi fosforici.
- Controllo metabolico:** meccanismo mediante il quale il flusso attraverso una via metabolica viene modificato in risposta a condizioni alterate della cellula.
- Controllo traduzionale:** regolazione della sintesi di una proteina mediante la regolazione della sua velocità di traduzione sui ribosomi.
- Controllo trascrizionale:** regolazione della sintesi di una proteina mediante la regolazione della produzione del suo mRNA.
- Cooperatività:** la proprietà di un enzima o di un'altra proteina attraverso cui il legame di una prima molecola di ligando modifica l'affinità per il legame di una seconda molecola di ligando. Nella cooperatività positiva, l'affinità della seconda molecola di ligando aumenta, mentre nella cooperatività negativa diminuisce.
- Cooperatività negativa:** fenomeno che riguarda alcuni enzimi o proteine con molte subunità in cui il legame di un ligando o di un substrato a una subunità diminuisce la capacità di legame delle altre subunità.
- Cooperatività positiva:** fenomeno che riguarda alcuni enzimi o proteine con molte subunità in cui il legame di un ligando o di un substrato a una subunità facilita il legame alle altre subunità.
- Coppia coniugata acido-base:** un donatore di protoni e la corrispondente specie deprotonata; per esempio, l'acido acetico (donatore) e l'acetato (acceptore).
- Coppia di basi:** due nucleotidi appartenenti a due catene di acidi nucleici che si appaiano formando legami idrogeno tra le loro basi; per esempio, A con T o con U, e G con C.
- Coppia redox:** un donatore di elettroni e la sua corrispondente forma ossidata; per esempio NADH e NAD<sup>+</sup>.
- Coppia redox coniugata:** un donatore di elettroni e la sua forma corrispondente di acceptore di elettroni; per esempio Cu<sup>+</sup> (donatore) e Cu<sup>2+</sup> (acceptore) o NADH (donatore) e NAD<sup>+</sup> (acceptore).
- Corpi chetonici:** acetoacetato, D- $\beta$ -idrossibutirrato e acetone; molecole solubili in acqua normalmente esportate dal fegato, ma prodotte in grandi quantità durante il digiuno o nel diabete mellito non trattato.
- Corte ripetizioni in tandem (STR):** brevi (di norma 3-6 bp) sequenze di DNA ripetute molte volte l'una di seguito all'altra a livello di una particolare regione di un cromosoma.
- Costante di dissociazione:** la costante di equilibrio ( $K_d$ ) per la reazione di dissociazione del complesso formato da due o più biomolecole nei costituenti liberi; per esempio, la dissociazione di un substrato dal suo enzima.
- Costante di dissociazione di un acido:** la costante di dissociazione di un acido ( $K_a$ ) descrive la sua reazione di dissociazione nella sua base coniugata e in uno (o più) protoni.
- Costante di equilibrio ( $K_{eq}$ ):** costante tipica di ogni reazione chimica che pone in relazione le concentrazioni di tutti i reagenti e prodotti all'equilibrio, a una data temperatura e pressione.
- Costante di Michaelis ( $K_m$ ):** la concentrazione di substrato a cui una reazione catalizzata da un enzima procede a metà della sua velocità massima.
- Costante di velocità:** costante di proporzionalità che correla la velocità di una reazione chimica con la concentrazione dei reagenti.
- Cotrasporto:** il trasporto simultaneo di due sostanze attraverso una membrana, operato da un singolo trasportatore. *Vedi anche* Antiporto e Simporto.
- Creste:** ripiegamenti della membrana interna dei mitocondri.
- Cristallografia ai raggi X:** analisi della diffrazione dei raggi X da parte di un composto cristallino, usata per determinare la struttura tridimensionale di una molecola.
- Cromatina:** un complesso filamentoso di DNA, istoni e altre proteine, che costituisce i cromosomi degli eucarioti.
- Cromatoforo:** un composto o una porzione (naturale o di sintesi) che assorbe la luce visibile o quella ultravioletta (UV).
- Cromatografia:** un processo in cui sono separate nei vari componenti miscele complesse di molecole, mediante la continua ripartizione di queste tra una fase mobile e una fase stazionaria.
- Cromatografia a scambio ionico:** un processo utilizzato per separare miscele complesse di composti ionici per mezzo di molte ripartizioni ripetute tra una fase libera (mobile) e una fase stazionaria costituita da una resina polimerica che contiene gruppi carichi immobilizzati.
- Cromatografia liquida ad alta prestazione (HPLC):** procedimento cromatografico, spesso condotto ad alta pressione, con uno strumento automatizzato che permette un'elevata efficienza e riproducibilità.
- Cromatografia per esclusione molecolare:** procedimento per la separazione di miscele di molecole sulla base delle dimensioni, mediante il passaggio attraverso un polimero poroso che esclude le

- molecole che hanno dimensioni oltre un certo valore. Detta anche gel-filtrazione.
- Cromosoma:** una singola molecola di DNA molto lunga, associata a proteine, contenente molti geni; conserva e trasmette l'informazione genetica.
- CRP:** *vedi* Proteina recettore del cAMP
- Cruciforme:** una struttura secondaria del DNA o dell'RNA a doppia elica in cui la doppia elica è denaturata a livello di sequenze ripetute palindromiche presenti in ogni catena; appaiamenti all'interno di ogni catena formano strutture a forcina opposte; *vedi anche* Forcina.
- Curva di titolazione:** grafico del pH in funzione della quantità di base aggiunta a una soluzione di acido.
- D**
- Dalton:** unità di peso molecolare o atomico; equivale al peso di un singolo atomo di idrogeno ( $1,66 \times 10^{-24}$  g).
- Deamminazione:** rimozione enzimatica del gruppo amminico da biomolecole come gli amminoacidi o i nucleotidi.
- Deidrogenasi:** enzimi che catalizzano la rimozione di una coppia di atomi di idrogeno dai loro substrati.
- Deidrogenasi flavina dipendenti:** deidrogenasi che richiedono un coenzima riboflavinico, FAD o FMN.
- ΔG:** *vedi* Variazione di energia libera.
- ΔG<sup>‡</sup>:** *vedi* Energia di attivazione.
- ΔG<sup>°</sup>:** *vedi* Variazione di energia libera standard.
- Denaturazione:** disavvolgimento totale o parziale della conformazione nativa di una catena polipeptidica, di una proteina o di un acido nucleico.
- Densità superelicoidale:** il numero di superavvolgimenti in una molecola elicoidale come il DNA, in relazione al numero di avvolgimenti (giri) della molecola rilassata.
- Deossiribonucleotidi:** nucleotidi contenenti come pentosio il 2-deossi-D-ribosio.
- Desaturasi:** enzimi che catalizzano l'introduzione di doppi legami nella porzione idrocarburica degli acidi grassi.
- Desensibilizzazione:** processo generale mediante il quale i meccanismi sensoriali cessano di rispondere dopo una esposizione prolungata a uno stimolo che percepiscono.
- Desolvatazione:** il rilascio delle molecole di acqua legate a una molecola di soluto in una soluzione acquosa.
- Diabete mellito:** una malattia metabolica che deriva da una deficienza di insulina; caratterizzata dall'impossibilità del glucosio trasportato dal sangue di entrare nelle cellule.
- Dialisi:** allontanamento di piccole molecole da una soluzione mediante diffusione attraverso una membrana semipermeabile in una soluzione tampone.
- Differenziamento:** specializzazione delle strutture e delle funzioni delle cellule durante la crescita e lo sviluppo embrionale.
- Differenziamento cellulare:** il processo in cui una cellula progenitrice diventa specializzata per svolgere una particolare funzione acquistando un nuovo corredo di proteine e RNA.
- Diffusione:** il movimento di molecole nella direzione che porta a concentrazioni più basse.
- Diffusione facilitata:** *vedi* Trasporto passivo.
- Diffusione semplice:** il movimento di un soluto attraverso una membrana verso una regione a bassa concentrazione, senza l'intervento di un trasportatore.
- Digestione:** l'idrolisi enzimatica dei principali nutrienti nel sistema gastrointestinale per formare componenti semplici.
- Dimero di pirimidina:** dimero covalente di due residui di pirimidina adiacenti in un DNA, prodotto dall'assorbimento di luce UV; di solito deriva da due timine adiacenti (un dimero di timina).
- Dimero di timina:** *vedi* Dimero di pirimidina.
- Diploide:** che ha due set di informazione genetica; una cellula che ha due cromosomi per ogni tipo. *Confronta anche* Aploide.
- Disaccaride:** un carboidrato costituito da due unità monosaccaridiche unite covalentemente.
- DNA (acido deossiribonucleico):** un polinucleotide che ha una specifica sequenza di deossiribonucleotidi uniti da ponti fosfodiester-3', 5'; contiene l'informazione genetica.
- DNA a sequenza semplice:** *vedi* DNA satellite.
- DNA chimerico:** un DNA contenente l'informazione genetica derivante da due specie diverse.
- DNA complementare (cDNA):** un DNA usato per clonare il DNA, costruito di solito con la trascrittasi inversa; complementare a un dato mRNA.
- DNA ligasi:** un enzima che crea un legame fosfodiester tra l'estremità 3' di un segmento di DNA e l'estremità 5' di un altro.
- DNA microarray:** una raccolta di sequenze di DNA immobilizzate su una superficie solida, con sequenze specifiche che vengono identificate per ibridazione.
- DNA polimerasi:** enzima che catalizza la sintesi basata su uno stampo di DNA a partire dai suoi precursori di deossiribonucleosidi 5' trifosfato.
- DNA ricombinante:** DNA formato dall'unione di due geni in nuove combinazioni.
- DNA rilassato:** qualsiasi DNA quando si trova nella sua forma più stabile senza stiramenti strutturali; la forma B nella maggior parte delle condizioni cellulari.
- DNA satellite:** segmenti di DNA altamente ripetuti e non trascritti nei cromosomi degli eucarioti; molto spesso associati alla regione centromerica. La sua funzione non è chiara. Chiamato anche DNA a sequenza semplice.
- DNA superavvolto:** DNA che si avvolge su se stesso, in quanto è più o meno avvolto (e quindi stirato) rispetto alla forma B.
- Dogma centrale:** il principio organizzativo della biologia molecolare: l'informazione genetica fluisce dal DNA all'RNA e alle proteine.
- Dominio:** unità strutturale distinta di un polipeptide; i domini possono avere funzioni diverse e si possono avvolgere come unità separate e indipendenti.
- Dominio SH2:** dominio proteico che lega saldamente residui di fosfotirosina in alcune proteine, come i recettori tirosina chinasi, dando inizio alla formazione di complessi multiproteici che agiscono nelle vie di trasduzione del segnale.
- Donatore di elettroni:** sostanza che dona elettroni in una reazione di ossidoriduzione.

**Donatore di protoni:** sostanza che dona protoni in una reazione acido-base; è un acido.

**Doppia elica:** la conformazione naturale avvolta delle due catene complementari e antiparallele del DNA.

**Doppio strato:** un doppio strato costituito da molecole lipidiche anfipatiche che forma la struttura di base delle membrane biologiche. Le code idrocarburiche sono all'interno generando una fase continua non polare.

**Dosaggio radioimmunologico (RIA):** metodo quantitativo e molto sensibile per determinare biomolecole presenti in tracce in campioni biologici, basato sulla capacità di rimuovere una forma radioattiva della molecola dalla sua associazione a un anticorpo specifico.

## E

**$E'^{\circ}$ :** *vedi* Potenziale di riduzione standard.

**ECM:** *vedi* Matrice extracellulare.

**Editing dell'RNA:** modificazione post-trascrizionale di un mRNA che altera il significato di uno o più codoni durante la traduzione.

**Effetto ipercromico:** grande aumento nell'assorbimento della luce a 260 nm che avviene quando un DNA a doppia elica tende a denaturarsi (srotolarsi).

**Elemento di risposta:** una regione del DNA vicina a (a monte di) un gene a cui si legano specifiche proteine che influenzano la velocità di trascrizione del gene.

**Elemento di risposta dell'ormone (HRE):** una breve sequenza di DNA (da 12 a 20 coppie di basi) a cui si legano i recettori degli ormoni steroidei, tiroidei o la vitamina D, alterando l'espressione dei geni contigui. Per ogni ormone vi è una sequenza preferita dal recettore affine.

**Elemento in tracce:** elemento chimico richiesto da un organismo soltanto in quantità minime.

**Elettrofilo:** gruppo carente di elettroni con una forte tendenza ad accettare elettroni da un gruppo ricco di elettroni (nucleofilo).

**Elettroforesi:** il movimento di soluti carichi in un campo elettrico; spesso usata per separare miscele di ioni, di proteine o di acidi nucleici.

**Elettrogenico:** che contribuisce alla formazione di un potenziale elettrico attraverso una membrana.

**$\alpha$  Elica:** una conformazione elicoidale di un polipeptide, di solito destrorsa, con il numero maggiore di legami idrogeno intracatena; una delle strutture secondarie più comuni delle proteine.

**Elicasi:** enzima che catalizza la separazione delle catene di una molecola di DNA prima della replicazione.

**Eluato:** l'effluente da una colonna cromatografica.

**Eme:** gruppo prostetico ferro-porfirinic delle proteine eme.

**Emivita:** il tempo necessario per la scomparsa o il decadimento di metà di un dato composto in un sistema.

**Emoglobina:** proteina eme degli eritrociti; la sua funzione è il trasporto dell'ossigeno.

**Enantiomeri:** stereoisomeri che sono immagini speculari non sovrapponibili l'una dell'altra.

**Endocitosi:** assunzione di materiale extracellulare per inclusione in una vescicola (endosoma) formata per invaginazione della membrana plasmatica.

**Endocrino:** termine riferito a secrezioni cellulari che si riversano nel torrente circolatorio e che esercitano i loro effetti su tessuti distanti da dove sono state prodotte.

**Endonucleasi:** enzimi che idrolizzano i ponti fosfodiesterici interni di un acido nucleico cioè agiscono in punti diversi dai legami terminali.

**Endonucleasi di restrizione:** endonucleasi sito-specifiche che rompono entrambe le catene del DNA a livello di sequenze riconosciute dall'enzima; importanti strumenti dell'ingegneria genetica.

**Energia di attivazione ( $\Delta G^{\ddagger}$ ):** la quantità di energia (in joule) necessaria per convertire tutte le molecole in una mole di reagente dallo stato basale allo stato di transizione.

**Energia di legame:** l'energia derivata dalle interazioni non covalenti tra l'enzima e il substrato, oppure tra il recettore e il suo ligando.

**Energia di un legame:** l'energia necessaria alla rottura di un legame.

**Energia libera ( $\Delta G$ ):** la parte dell'energia totale di un sistema che può produrre un lavoro a temperatura e pressione costanti.

**Energia libera di attivazione ( $\Delta G^{\ddagger}$ ):** *vedi* Energia di attivazione.

**Enhancer:** sequenze di DNA che facilitano l'espressione di un dato gene; può essere localizzato da poche centinaia fino a migliaia di coppie di basi lontano dal gene espresso.

**Entalpia ( $H$ ):** contenuto in calore di un sistema.

**Entropia ( $S$ ):** la quantità di casualità o di disordine di un sistema.

**Enzima:** biomolecola, proteina o RNA, che catalizza una specifica reazione chimica. Non modifica l'equilibrio della reazione catalizzata; aumenta la velocità della reazione, generando una nuova via con un'energia di attivazione più bassa.

**Enzima allosterico:** un enzima regolatore la cui attività catalitica è modulata dal legame non covalente di specifici metaboliti in siti diversi dal sito attivo.

**Enzima eterotropico:** enzima allosterico che richiede un modulatore diverso dal suo substrato.

**Enzima omotropico:** enzima allosterico che usa il suo substrato come modulatore.

**Enzima regolatore:** enzima che ha funzioni regolatorie in base alla sua capacità di subire alterazioni della sua attività catalitica a opera di agenti allosterici o modificazioni covalenti.

**Enzima reprimibile:** nei batteri, un enzima la cui sintesi è inibita quando il prodotto della sua reazione è prontamente disponibile nella cellula.

**Enzimi costitutivi:** enzimi richiesti in ogni momento da una cellula e presenti a un livello costante, per esempio molti enzimi delle vie metaboliche centrali. Talvolta chiamati enzimi *housekeeping*.

**Enzimi moonlighting:** enzimi che hanno due funzioni distinte, in cui almeno una è catalitica; l'altra può avere ruoli catalitici, regolatori o strutturali.



**Eparan solfato:** un polimero solforilato costituito da un'alternanza di *N*-acetilglucosammina e un acido uronico, che può essere acido glucuronico o iduronico; tipico componente della matrice extracellulare.

**Epatocita:** il principale tipo di cellula del tessuto epatico.

**Epigenetica:** descrive qualsiasi caratteristica ereditabile di un organismo vivente che può essere acquisita senza il coinvolgimento della sequenza nucleotidica dei cromosomi parentali; per esempio le modificazioni covalenti negli istoni.

**Epimerasi:** enzimi che catalizzano l'interconversione reversibile tra due epimeri.

**Epimeri:** due stereoisomeri che differiscono per la configurazione intorno a un singolo atomo di carbonio asimmetrico (centro chirale), in un composto con due o più centri chirali.

**Epitopo:** determinante antigenico; gruppo o gruppi chimici in una macromolecola (antigene) a cui si lega un anticorpo.

**Etichetta:** segmento addizionale di una proteina inserito mediante la modificazione del gene che codifica la proteina di interesse, che serve di solito per la sua purificazione.

**Equazione di Henderson-Hasselbalch:** equazione che correla pH,  $pK_a$  e il rapporto delle concentrazioni della specie accettore di protoni ( $A^-$ ) e della specie donatore di protoni (HA) in una soluzione.

$$pH = pK_a + \log \frac{[A^-]}{[HA]}$$

**Equazione di Lineweaver-Burk:** trasformazione algebrica dell'equazione di Michaelis-Menten, che consente la determinazione di  $V_{max}$  e di  $K_m$ , estrapolando  $[S]$  all'infinito.

$$\frac{1}{V_0} = \frac{K_m}{V_{max}[S]} + \frac{1}{V_{max}}$$

**Equazione di Michaelis-Menten:** equazione che descrive la dipendenza iperbolica della velocità iniziale di una reazione,  $V_0$ , dalla concentrazione del substrato,  $[S]$ , in molte reazioni catalizzate da enzimi:

$$V_0 = \frac{V_{max}[S]}{K_m + [S]}$$

**Equilibrio:** lo stato di un sistema in cui non si hanno più modificazioni nette; l'energia libera è al minimo.

**Equivalenti riducente:** un elettrone o l'equivalente di un elettrone sotto forma di un atomo di idrogeno o di uno ione idruro.

**Eritrocita:** cellula del sangue che contiene grandi quantità di emoglobina ed è specializzata per il trasporto dell'ossigeno; un globulo rosso.

**Errore di appaiamento (mismatch):** appaiamento di basi in un acido nucleico che non può formare una normale coppia di basi tipo Watson e Crick.

**Esocitosi:** fusione di vescicole intracellulari con la membrana plasmatica, che produce il rilascio del contenuto della vescicola nello spazio extracellulare.

**Esone:** segmento di un gene eucariotico che codifica una porzione del prodotto finale del gene; segmento di RNA che resta dopo il processo post-trascrizionale e

che viene trascritto in una proteina o incorporato in un RNA. *Vedi anche* Introne.

**Esonucleasi:** enzima che idrolizza soltanto i ponti fosfodiesterici che si trovano alle estremità di un acido nucleico.

**Esosio:** zucchero semplice con uno scheletro contenente sei atomi di carbonio.

**Espressione genica:** trascrizione e, nel caso delle proteine, traduzione per generare il prodotto di un gene; un gene è espresso quando il suo prodotto è presente e attivo.

**Estremità 3':** estremità di una molecola di acido nucleico priva di un nucleotide legato alla posizione 3' del suo residuo terminale.

**Estremità 5':** estremità di una molecola di acido nucleico priva di un nucleotide legato alla posizione 5' del residuo terminale.

**Estremità coesive:** due estremità del DNA nella stessa molecola o in molecole diverse con brevi segmenti a catena singola complementari l'uno all'altro, cosa che facilita la loro unione; dette anche estremità appiccicose.

**Estremità riducente:** estremità di un polisaccaride che ha uno zucchero terminale con un carbonio anomero libero; lo zucchero terminale si comporta come uno zucchero riducente.

**Eteropolisaccaride:** polisaccaride contenente più di un tipo di zucchero.

**Eterotrofo:** organismo che richiede molecole complesse di nutrienti, come il glucosio, quali fonti di energia e di atomi di carbonio.

**Eterotropico:** detto di un modulatore allosterico diverso dal ligando normale.

**Eucariote:** organismo unicellulare o pluricellulare con cellule che hanno nuclei circondati da una membrana, più cromosomi e organelli interni.

**Eucromatina:** le regioni dei cromosomi in interfase che si colorano diffusamente, al contrario dell'eterocromatina più condensata che si colora più intensamente. Queste sono spesso le regioni in cui i geni sono espressi più attivamente.

**Extraepatico:** termine utilizzato per riferirsi a tutti i tessuti all'esterno del fegato; sottolinea la centralità del fegato nel metabolismo.

## F

**FAD (flavin adenin dinucleotide):** il coenzima di alcuni enzimi che catalizzano reazioni di ossidoriduzione; contiene riboflavina.

**Fago:** *vedi* Batteriofago.

**Farmaci sulfonilureici:** un gruppo di medicinali orali utilizzati nel trattamento del diabete di tipo 2 che agiscono chiudendo i canali del  $K^+$  nelle cellule  $\beta$  del pancreas, stimolando la secrezione di insulina.

**Fattore di trascrizione:** negli eucarioti, una proteina che modifica la regolazione e la trascrizione di un gene legandosi alle sequenze regolatrici vicine o all'interno del gene e interagisce con l'RNA polimerasi e/o con altri fattori di trascrizione.

**Fattori di allungamento:** (1) proteine che hanno un ruolo nella fase di allungamento della trascrizione negli eucarioti; (2) proteine specifiche necessarie

- all'allungamento delle catene polipeptidiche sui ribosomi.
- Fattori di crescita:** proteine o altre molecole che agiscono dall'esterno della cellula stimolando la crescita e la divisione cellulare.
- Fattori di scambio dei nucleotidi guaninici (GEF):** proteine regolatrici che si legano alle proteine G attivandole, stimolando lo scambio tra il GDP legato e il GTP.
- Fattori di terminazione:** fattori proteici del citosol necessari per il rilascio di una catena polipeptidica completa da un ribosoma; detti anche fattori di rilascio.
- Fattori per la secrezione (per il rilascio):** ormoni ipotalamici che stimolano la secrezione (rilascio) di altri ormoni nell'ipofisi.
- Feedback negativo (retroazione):** regolazione di una via biochimica da parte del suo prodotto che inibisce una delle prime tappe.
- Fenotipo:** le caratteristiche osservabili di un organismo.
- Fermentazione:** demolizione anaerobica con produzione di energia di una sostanza nutritiva, come il glucosio, senza una ossidazione netta; produce lattato, etanolo oppure qualche altro prodotto semplice.
- Fermentazione alcolica:** vedi Fermentazione etanolica.
- Fermentazione etanolica:** la conversione anaerobica del glucosio in etanolo, attraverso la glicolisi. *Vedi anche* Fermentazione.
- Fibrina:** un fattore proteico che forma fibre unite da legami trasversali nei coaguli sanguigni.
- Fibroblasto:** una cellula del tessuto connettivo che secerne proteine del tessuto connettivo come il collagene.
- Fissazione dell'azoto:** conversione dell'azoto atmosferico ( $N_2$ ) in una forma ridotta disponibile per i processi biologici, prodotta dai microrganismi che fissano l'azoto.
- Flagello:** un'appendice della cellula usata per la propulsione. I flagelli dei batteri hanno una struttura più semplice di quella dei flagelli degli eucarioti, che sono simili alle ciglia.
- Flavoproteina:** enzima contenente un coenzima flavinico come gruppo prostetico saldamente legato.
- Flippasi:** proteine di membrana della famiglia dei trasportatori ABC che catalizzano il movimento dei fosfolipidi dal foglietto extracellulare a quello citosolico del doppio strato della membrana.
- Floppasi:** proteine di membrana della famiglia dei trasportatori ABC che catalizzano il movimento dei fosfolipidi dal doppio strato lipidico di una membrana.
- Fluorescence recovery after photobleaching:** vedi FRAP.
- Fluorescence resonance energy transfer:** vedi FRET.
- Fluorescenza:** emissione di luce da parte di una biomolecola eccitata quando ritorna allo stato basale.
- Flusso ciclico degli elettroni:** nei cloroplasti, il flusso degli elettroni, indotto dalla luce, che hanno origine dal e ritornano al fotosistema I.
- Flusso non ciclico degli elettroni:** flusso di elettroni, indotto dalla luce, dall'acqua al  $NADP^+$  nella fotosintesi che produce ossigeno; interessa i fotosistemi I e II.
- FMN (flavin mononucleotide):** riboflavina fosfato, un coenzima di alcuni enzimi che catalizzano alcune reazioni di ossidoriduzione.
- Focalizzazione isoelettrica:** metodo elettroforetico per la separazione delle macromolecole sulla base del loro pH isoelettrico.
- Foglietto ripiegato:** disposizione di catene polipeptidiche, l'una a fianco dell'altra, unite da legami idrogeno, nella conformazione  $\beta$  estesa.
- Fold:** vedi Motivo.
- Footprinting:** una tecnica per l'identificazione delle sequenze di acidi nucleici legate a proteine che legano il DNA o l'RNA.
- Forcella di replicazione:** struttura a forma di Y presente nei punti dove inizia la sintesi di DNA.
- Forcina:** la struttura secondaria nel singolo filamento di RNA o DNA, nella quale le parti complementari di una ripetizione palindromica si ripiegano all'indietro e si accoppiano per formare una doppia elica antiparallela che viene chiusa a una estremità.
- Forma replicativa:** qualsiasi forma strutturale
- Formule proiettive di Fischer:** un metodo per rappresentare le molecole che mostra la configurazione dei gruppi sostituenti intorno a un centro chirale; note anche come formule di proiezione.
- Formule prospettiche di Haworth:** metodo per rappresentare le strutture chimiche cicliche in modo da definire la configurazione di ogni gruppo sostituito; il metodo è usato per rappresentare gli zuccheri.
- Forza motrice protonica:** il potenziale elettrochimico relativo al gradiente transmembrana di concentrazione di ioni  $H^+$ ; usato nella fosforilazione ossidativa per favorire la sintesi di ATP.
- Fosfatasi:** enzimi che idrolizzano un estere o un'anidride fosforica, rilasciando fosfato inorganico,  $P_i$ .
- Fosfolipide:** lipide che contiene uno o più gruppi fosforici.
- Fosforilasi:** enzimi che catalizzano la fosforolisi.
- Fosforilazione:** introduzione di un gruppo fosforico in un composto, in genere mediante un trasferimento enzimatico di un gruppo fosforico dell'ATP.
- Fosforilazione a livello del substrato:** fosforilazione di ADP o qualche altro nucleoside 5'-difosfato accoppiata alla deidrogenazione di una sostanza organica, indipendente dalla fosforilazione ossidativa.
- Fosforilazione dipendente dalla respirazione:** formazione di ATP da ADP e  $P_i$  favorita dal flusso di elettroni attraverso una serie di trasportatori associati alla membrana, con un gradiente protonico quale forza energetica che traina la catalisi rotazionale dell'ATP sintasi.
- Fosforilazione fotosintetica:** vedi Fotofosforilazione.
- Fosforilazione ossidativa:** fosforilazione enzimatica dell'ADP ad ATP accoppiata al trasporto degli elettroni da un substrato a una molecola di ossigeno.
- Fosforolisi:** scissione di un composto con l'ausilio di un gruppo fosforico come gruppo di attacco; processo analogo all'idrolisi.
- Fotofosforilazione:** formazione enzimatica di ATP da ADP accoppiata al trasferimento di elettroni indotto dalla luce nelle cellule fotosintetiche.

**Fotofosforilazione ciclica:** la sintesi di ATP guidata dal flusso ciclico degli elettroni attraverso il fotosistema I.

**Fotone:** un'unità (o quanto) di energia di luce.

**Fotorespirazione:** consumo di ossigeno che avviene nelle piante esposte alla luce delle zone temperate, dovuto all'ossidazione del fosfoglicolato.

**Fotoriduzione:** riduzione indotta dalla luce di un accettore di elettroni nelle cellule fotosintetiche.

**Fotosintesi:** uso dell'energia della luce per produrre carboidrati dall'anidride carbonica e da agenti riducenti come l'acqua. *Confronta anche* Fotosintesi ossigenica.

**Fotosintesi ossigenica:** sintesi dell'ATP e del NADPH, alimentata dalla luce, che avviene negli organismi che utilizzano l'acqua come fonte di elettroni producendo O<sub>2</sub>.

**Fotosistema:** nelle cellule fotosintetiche, l'insieme di pigmenti capaci di assorbire la luce e del centro di reazione, in cui l'energia assorbita da un fotone viene trasferita in una separazione di cariche elettriche.

**Fototrofo:** organismo che può usare l'energia della luce per sintetizzare le molecole di combustibile da sostanze semplici come l'anidride carbonica, l'ossigeno e l'acqua; diverso da chemiotrofo.

**Frammento di restrizione:** segmento di DNA a doppia catena prodotto dall'azione di una endonucleasi di restrizione su molecole di DNA più grandi.

**FRAP (fluorescence recovery after photobleaching):** una tecnica utilizzata per quantificare la diffusione dei componenti di membrana (lipidi o proteine) nel piano del doppio strato.

**Frazionamento:** il processo di separazione delle proteine o altri componenti di una miscela complessa basato sulla differenza nelle proprietà fisiche dei vari componenti, come dimensioni, carica netta, funzione o solubilità.

**Frazione:** una porzione di un campione biologico che è stato utilizzato per la separazione di macromolecole con tecniche che sfruttano differenze nelle loro proprietà, quali solubilità, carica netta, massa o funzione.

**FRET (fluorescence resonance energy transfer):** una tecnica utilizzata per misurare la distanza tra due proteine o due domini di una proteina misurando il trasferimento di energia non radiante tra i cromofori quando uno viene eccitato e la fluorescenza viene emessa dall'altro cromoforo.

**Fusione genica:** unione, mediata da un enzima, di un gene (o di una parte di un gene) a un altro gene.



**G<sub>i</sub>:** vedi Proteina G inibitoria.

**G<sub>s</sub>:** vedi Proteina G stimolatoria

**Gameti:** cellule riproduttive con un contenuto genico aploide; cellule spermatiche oppure uova.

**Gangliosidi:** sfingolipidi contenenti oligosaccaridi complessi come i gruppi a testa polare; comuni nel tessuto nervoso.

**GEF:** vedi Fattori di scambio dei nucleotidi guaninici.

**Gel-filtrazione:** vedi Cromatografia per esclusione molecolare.

**Gene:** segmento di un cromosoma che codifica una singola unità polipeptidica o una molecola di RNA.

**Gene regolatore:** gene che codifica un prodotto coinvolto nella regolazione dell'espressione di un altro gene; per esempio, un gene che codifica un repressore proteico.

**Gene soppressore dei tumori:** una classe di geni che codificano proteine che normalmente regolano il ciclo cellulare sopprimendo la divisione cellulare. La mutazione di una sola copia del gene è, solitamente, senza alcun effetto, ma quando entrambe le copie sono difettose, la cellula continua a dividersi senza limitazioni, causando l'insorgenza di un tumore.

**Gene strutturale:** un gene che codifica una proteina o una molecola di RNA; diverso da un gene regolatore.

**Geni omeotici:** geni che regolano lo sviluppo dei segmenti nel corpo di *Drosophila*; geni simili sono presenti in molti vertebrati.

**Genoma:** tutta l'informazione genetica codificata in una cellula o in un virus.

**Genomica:** scienza che studia i genomi delle cellule o degli organismi.

**Genotipo:** la costituzione genetica di un organismo; diverso dal fenotipo, che indica invece le caratteristiche fisiche di un organismo.

**GFP:** vedi Proteina fluorescente verde.

**Glicano:** altro termine che indica un polisaccaride; un polimero costituito da monosaccaridi uniti da ponti glicosidici.

**Glicerofosfolipide:** lipide anfipatico con uno scheletro costituito da glicerolo; gli acidi grassi sono esterificati agli atomi di carbonio 1 e 2 del glicerolo, mentre all'atomo C-3 è legato a un alcol polare mediante un legame fosfodiesterico.

**Gliceroneogenesi:** sintesi, che avviene negli adipociti, del glicerolo 3-fosfato a partire dal piruvato, utilizzata nella sintesi dei triacilgliceroli.

**Glicoconiugato:** composto contenente un carboidrato legato covalentemente a una proteina o a un lipide, che forma una glicoproteina o un glicolipide.

**Glicogenesi:** il processo di conversione del glucosio a glicogeno.

**Glicogenina:** la proteina che inizia la sintesi di nuove catene di glicogeno e catalizza la polimerizzazione dei pochi residui iniziali di zuccheri di ogni catena, prima che la glicogeno sintasi continui l'allungamento.

**Glicogenolisi:** la demolizione enzimatica del glicogeno conservato nell'organismo (non della dieta).

**Glicolipide:** lipide contenente un carboidrato.

**Glicolisi:** via catabolica attraverso cui una molecola di glucosio è demolita in due molecole di piruvato.

**Glicoma:** l'insieme di carboidrati e di molecole che contengono carboidrati (legati covalentemente a proteine o lipidi) presenti all'interno di una cellula o di un tessuto in determinate condizioni.

**Glicomica:** lo studio sistematico del glicoma.

**Glicoproteina:** proteina contenente un carboidrato.

**Glicosamminoglicano:** eteropolisaccaride costituito da due unità alternate; una può essere *N*-acetilglucosammina o *N*-acetilgalattosammina; l'altro componente è un acido uronico (di solito l'acido glucuronico). Precedentemente chiamato anche mucopolisaccaride.

**Glicosfingolipidi:** lipidi anfipatici con uno scheletro di sfingosina a cui sono attaccati un acido grasso a catena lunga e un alcol polare.

**Gliosisoma:** perossisoma specializzato che contiene gli enzimi del ciclo del glicosilato; presente nelle cellule dei semi in germinazione.

**Gluconeogenesi:** biosintesi di glucosio da precursori semplici non saccaridici, come l'ossalacetato o il piruvato.

**Glucogenico:** convertibile in glucosio o in glicogeno attraverso il processo della gluconeogenesi.

**GLUT:** denominazione di una famiglia di proteine di membrana che trasportano glucosio.

**GPCR:** vedi Recettori accoppiati alle proteine G.

**Gradiente elettrochimico:** è ciò che risulta dai gradienti di concentrazione e dalla carica elettrica generata da uno ione tra le due facce di una membrana; la forza trainante della fosforilazione ossidativa e della fotofosforilazione.

**Grafico dei doppi reciproci:** un grafico di  $1/V_0$  in funzione di  $1/[S]$ , che consente una determinazione più accurata della  $V_{max}$  e della  $K_m$ , rispetto a un grafico di  $V_0$  in funzione di  $[S]$ ; è detto anche grafico di Lineweaver-Burk.

**Grammo molecola:** il peso espresso in grammi di un composto numericamente uguale al suo peso molecolare; il peso di una mole di composto.

**Grani:** pile di tilacoidi, sacchetti membranosi appiattiti presenti nei cloroplasti.

**Gruppo funzionale:** uno specifico atomo o gruppo di atomi che conferisce una particolare proprietà chimica a una biomolecola.

**Gruppo prostetico:** un composto organico (diverso da un amminoacido) o uno ione metallico che si lega covalentemente a una proteina ed è essenziale per la sua attività.

**Gruppo R:** (1) Formalmente, un'abbreviazione che indica un gruppo alchilico; (2) occasionalmente l'espressione è usata in senso generale per indicare qualsiasi sostituente organico (per esempio, il gruppo R di un amminoacido).

**Gruppo uscente:** gruppo chimico che esce o viene spiazzato da una eliminazione unimolecolare o da una reazione di sostituzione bimolecolare.

#### H

**HPLC:** vedi Cromatografia in fase liquida ad alta prestazione.

**HRE:** vedi Elemento di risposta dell'ormone.

#### I

**Ialuronano:** vedi Acido ialuronico.

**Idrofilico:** polare o carico; detto di molecole o gruppi polari o carichi solubili in acqua.

**Idrofobico:** non polare; detto di molecole o gruppi non solubili in acqua.

**Idrolasi:** enzimi (per esempio, proteasi, lipasi, fosfatasi, nucleasi) che catalizzano reazioni di idrolisi.

**Idrolisi:** rottura di un legame (come un legame anidridico o peptidico) dovuta all'aggiunta degli elementi di una molecola di acqua, che dà origine a due o più prodotti.

**Immunoblotting:** tecnica che impiega anticorpi per identificare una proteina all'interno di un campione biologico dopo che le proteine presenti nel campione sono state separate mediante elettroforesi su gel, trasferite su una membrana e immobilizzate; chiamato anche Western blotting.

**Immunoglobulina:** un anticorpo proteico prodotto contro un antigene e capace di legarlo in modo specifico.

**In situ:** nella naturale posizione o localizzazione.

**In vitro:** "nel vetro"; in una provetta.

**In vivo:** "nel vivente"; in una cellula o in un organismo.

**Incanalamento:** il trasferimento diretto del prodotto di una reazione (intermedio comune) dal sito attivo di un enzima al sito attivo di un altro enzima che catalizza la tappa successiva in una via metabolica.

**Incanalamento dei substrati:** movimento degli intermedi chimici in una serie di reazioni catalizzate da enzimi a partire dal sito attivo di un enzima fino a quello dell'enzima successivo, senza lasciare il complesso proteico che comprende entrambi gli enzimi.

**Indice idropatico:** scala che esprime le relative tendenze idrofobiche o idrofiliche di un gruppo chimico.

**Induttore:** una molecola segnale che, quando si lega a una proteina regolatrice, produce un aumento nell'espressione di un dato gene.

**Induzione:** un aumento dell'espressione di un gene in risposta a una modificazione nell'attività di una proteina regolatrice.

**Ingegneria genetica:** qualsiasi processo tramite il quale il materiale genetico, in particolare il DNA, viene modificato dai biologi molecolari.

**Inibitore (inattivatore) suicida:** molecola relativamente inerte che viene trasformata dall'enzima nel suo sito attivo in una forma reattiva che va a inattivare irreversibilmente l'enzima stesso.

**Inibizione a feedback:** inibizione di un enzima allosterico, posto all'inizio di una sequenza metabolica, da parte del prodotto finale della via; nota anche come inibizione da prodotto finale.

**Inibizione competitiva:** un tipo di inibizione reversibile che può essere soppressa da un aumento della concentrazione del substrato; un inibitore competitivo in genere compete con il substrato o con il ligando per il legame alla proteina.

**Inibizione da prodotto finale:** vedi Inibizione a feedback.

**Inibizione incompetitiva:** inibizione reversibile che deriva dal legame dell'inibitore al complesso enzima-substrato, ma non all'enzima libero.

**Inibizione mista:** inibizione reversibile che deriva dal legame di una molecola di inibitore sia all'enzima libero, sia al complesso enzima-substrato (non necessariamente con la stessa affinità).

**Integrina:** membro di una grande famiglia di proteine transmembrana eterodimeriche che mediano l'adesione delle cellule ad altre cellule o alla matrice extracellulare.



**Interazioni di van der Waals:** Forze deboli intermolecolari tra molecole che inducono una reciproca polarizzazione.

**Interazioni idrofobiche:** associazione di gruppi o composti non polari in sistemi acquosi, favorita dalla tendenza delle molecole di acqua circostanti a raggiungere lo stato più stabile (disordinato).

**Intercalazione:** inserzione tra anelli aromatici o planari impilati; per esempio, l'inserzione di una molecola planare tra due basi successive in un acido nucleico.

**Intermedio comune:** un composto chimico condiviso da due reazioni, come prodotto nella prima e reagente nella seconda.

**Intermedio della reazione:** qualsiasi specie chimica che si forma durante una reazione che ha tempo di vita definito.

**Intermedio di Holliday:** intermedio prodotto durante la ricombinazione genetica in cui due molecole di DNA a doppia catena si uniscono in virtù di un reciproco scambio che coinvolge una catena di ogni molecola.

**Introne (sequenza interna):** sequenza di nucleotidi in un gene che viene trascritta ma eliminata prima che il gene sia tradotto.

**Ione idronio:** lo ione idrogeno idratato ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ).

**Ione carbonio:** vedi Carbocazione.

**Ionoforo:** composto che lega uno o più ioni metallici ed è capace di diffondere attraverso una membrana, trasportando gli ioni legati.

**Ipossia:** condizione metabolica con una drastica diminuzione dell'apporto di ossigeno.

**Isoenzimi:** vedi Isozimi.

**Isomerasi:** enzimi che catalizzano la trasformazione di composti nei loro isomeri posizionali.

**Isomeri:** molecole che hanno la stessa formula bruta, ma diversa disposizione dei gruppi molecolari.

**Isomeri cis e trans:** vedi Isomeri geometrici.

**Isomeri geometrici:** isomeri correlati dalla rotazione intorno a un doppio legame; chiamati anche isomeri *cis* e *trans*.

**Isoprene:** l'idrocarburo 2-metil-1,3-butadiene, l'unità strutturale ricorrente nei composti terpenoidi.

**Isoprenoide:** nome di numerosi composti sintetizzati mediante polimerizzazione enzimatica di due o più unità isopreniche; chiamato anche terpenoide.

**Isotopo radioattivo:** forma isotopica di un elemento con un nucleo instabile che si autostabilizza in seguito all'emissione di una radiazione ionizzante.

**Isozimi:** forme multiple di un enzima che catalizzano la stessa reazione ma differiscono l'una dall'altra a livello della sequenza amminoacidica, dell'affinità per il substrato, di  $V_{\max}$  e/o di proprietà regolatorie; detti anche isoenzimi.

**Istoni:** famiglia di proteine basiche che si associano saldamente al DNA nei cromosomi di tutte le cellule eucariotiche.

## K

**$K_t$  ( $K_{\text{trasporto}}$ ):** parametro cinetico di un trasportatore di membrana, analogo alla costante di Michaelis  $K_m$  di una reazione enzimatica. La velocità di trasporto del substrato è pari alla metà della velocità massima

quando la concentrazione di substrato equivale al valore di  $K_t$ .

## L

**Leader (sequenza segnale):** breve sequenza vicina all'amminotermine della proteina o all'estremità 5' di un RNA che svolge funzioni regolatorie o di riconoscimento di bersagli.

**Lectina:** proteina che lega carboidrati, di solito un oligosaccaride, con una specificità e un'affinità molto elevate; coinvolta nelle interazioni cellula-cellula.

**Legame covalente:** un legame chimico basato sulla condivisione di elettroni.

**Legame fosfodiesterico:** legame chimico che unisce due gruppi alcolici a un gruppo fosforico, il quale fa da ponte tra i due gruppi.

**Legame idrogeno:** un'attrazione elettrostatica debole tra un atomo elettronegativo (come l'ossigeno o l'azoto) e un atomo di idrogeno legato covalentemente a un secondo atomo elettronegativo.

**Legame peptidico:** un legame ammidico sostituito tra il gruppo  $\alpha$ -amminico di un amminoacido e il gruppo  $\alpha$ -carbossilico di un altro amminoacido, con l'eliminazione degli elementi di una molecola di acqua.

**Legami glicosidici:** vedi Legami O-glicosidici.

**Legami O-glicosidici:** legami tra uno zucchero e un'altra molecola (di solito un alcol, una purina, una pirimidina o uno zucchero), mediante un ponte costituito da un atomo di ossigeno.

**Legge dell'azione di massa:** legge che stabilisce che la velocità di una reazione è proporzionale al prodotto delle attività (o delle concentrazioni) dei reagenti.

**Lettura delle bozze (proofreading):** correzione degli errori nella sintesi di biopolimeri contenenti informazioni mediante la rimozione delle subunità monomeriche inserite non correttamente, dopo che sono state aggiunte covalentemente al polimero in fase di allungamento.

**Leucocita:** cellula bianca del sangue, coinvolta nella risposta immunitaria nei mammiferi.

**Leucotriene:** un membro di una classe di lipidi di segnalazione derivati dall'acido arachidonico nella via non ciclica; modulano l'attività della muscolatura liscia.

**Liasi:** enzimi che catalizzano la rimozione di un gruppo da una molecola formando un doppio legame o l'aggiunta di un gruppo a un doppio legame.

**Libreria di cDNA:** raccolta di frammenti di DNA clonati che derivano da tutti gli mRNA espressi in un particolare organismo o tipologia cellulare in un determinato insieme di condizioni.

**Libreria di DNA:** una raccolta di frammenti di DNA clonati.

**Libreria genomica:** una libreria di DNA contenente segmenti di DNA che derivano da tutte le sequenze (o della maggior parte) del genoma dell'organismo.

**Ligando:** piccola molecola che si lega in modo specifico a un'altra più grande; per esempio, un ormone è il ligando specifico del suo recettore proteico.

**Ligasi:** enzimi che catalizzano reazioni di condensazione in cui due atomi sono uniti tra loro usando l'energia dell'ATP o di un altro composto ad alta energia.

**Linfociti:** una sottoclasse di leucociti coinvolti nella risposta immunitaria. *Vedi anche* Linfociti B, Linfociti T.

**Linfociti B:** una delle classi delle cellule del sangue (linfociti), responsabile della produzione di anticorpi circolanti.

**Linfociti T:** una delle classi delle cellule del sangue (linfociti) che originano dal timo, coinvolte nelle reazioni di risposta immunitaria cellulo-mediata.

**Lipasi:** enzimi che catalizzano l'idrolisi di triacilgliceroli.

**Lipide:** una piccola biomolecola insolubile in acqua contenente acidi grassi, steroli o composti isoprenoidi.

**Lipidoma:** il contenuto di lipidi di una cellula o di un tessuto in una particolare condizione.

**Lipidomica:** la caratterizzazione sistematica del lipidoma.

**Lipoato (acido lipoico):** una vitamina per alcuni microrganismi; un trasportatore intermedio di atomi di idrogeno e di gruppi acilici nelle  $\alpha$ -chetoacido deidrogenasi.

**Lipoproteina:** aggregato proteina-lipide che serve per trasportare nel sangue i lipidi insolubili in acqua. La sola componente proteica è un'apolipoproteina.

**Liposoma:** piccola vescicola sferica costituita da un doppio strato lipidico, che si forma spontaneamente quando i fosfolipidi sono sospesi in un tampone acquoso.

**Lisi:** rottura della membrana plasmatica di una cellula o della parete cellulare di un batterio, con il rilascio del contenuto cellulare e la morte della cellula.

**Lisosoma:** organello circondato da membrana delle cellule eucariotiche; contiene molti enzimi idrolitici (o idrolasi) e serve a degradare e riciclare i componenti della cellula non più necessari.

**Lunghezza complessiva:** lunghezza di un polimero elicoidale misurata lungo l'asse dell'elica.

## M

**Macromolecola:** una molecola che ha una massa che può andare da poche migliaia a diversi milioni di moli.

**Macromolecole informative:** biomolecole contenenti informazioni sotto forma di sequenze specifiche di monomeri diversi; per esempio, molte proteine, lipidi, polisaccaridi e acidi nucleici.

**Mappa genetica:** uno schema che mostra la sequenza e la posizione dei geni specifici lungo un cromosoma.

**Matrice:** spazio delimitato dalla membrana interna dei mitocondri.

**Matrice extracellulare:** un intreccio di glicosamminoglicani, proteoglicani e proteine, appena al di fuori della membrana plasmatica, che serve ad ancorare la cellula, al riconoscimento posizionale e alla trazione durante la migrazione cellulare.

**Meccanismo bersaglio del complesso 1 della rapamicina:** *vedi* mTORC1.

**Meiosi:** tipo di divisione cellulare in cui cellule diploidi si dividono in cellule aploidi destinate a diventare gameti o spore.

**Membrana plasmatica:** membrana esterna che circonda il citoplasma di una cellula.

**Metabolismo:** l'intero gruppo di trasformazioni di sostanze organiche catalizzate da enzimi che

avvengono in una cellula. La somma di catabolismo e di anabolismo.

**Metabolismo intermedio:** reazioni catalizzate da enzimi che avvengono all'interno delle cellule deputate all'estrazione di energia chimica dalle sostanze nutrienti, da utilizzare per la sintesi e la costruzione dei componenti cellulari.

**Metabolismo secondario:** vie che portano alla formazione di prodotti specializzati che non sono presenti in tutte le cellule.

**Metabolismo vettoriale:** trasformazioni metaboliche in cui la localizzazione (non la composizione chimica) di un substrato cambia relativamente a una membrana che separa due compartimenti. I trasportatori catalizzano reazioni vettoriali, quando pompano protoni nella fosforilazione ossidativa o nella fotofosforilazione.

**Metabolita:** un intermedio chimico delle reazioni catalizzate da enzimi del metabolismo.

**Metaboloma:** il gruppo completo di piccole molecole, cioè intermedi metabolici, segnali, metaboliti secondari, presenti in una data cellula o in un tessuto in specifiche condizioni.

**Metabolomica:** la caratterizzazione sistematica del metaboloma di una cellula o di un tessuto.

**Metabolone:** una struttura sopramolecolare costituita da enzimi appartenenti a una sequenza metabolica.

**Metalloproteina:** proteina che ha come gruppo prostetico uno ione metallico.

**Metamerismo:** divisione del corpo in segmenti; per esempio negli insetti.

**Micella:** aggregato di molecole anfipatiche in acqua, con la porzione non polare posta all'interno della struttura e la porzione polare disposta sulla superficie, in contatto con l'acqua.

**MicroRNA:** una classe di piccole molecole di RNA (da 20 a 25 nucleotidi alla fine del processo di maturazione) coinvolte nel silenziamento di geni inibendo la traduzione o favorendo la degradazione di un particolare mRNA.

**Microsomi:** vescicole membranose formate dalla frammentazione del reticolo endoplasmatico delle cellule eucariotiche; si ottengono per centrifugazione differenziale.

**Micotubuli:** tubuli sottili costituiti da due tipi di subunità globulari di tubulina; sono presenti nelle ciglia, nei flagelli, nei centrosomi e in altre strutture contrattili.

**Migrazione della ramificazione:** movimento del punto di ramificazione del DNA formato da due molecole di DNA con sequenze identiche. *Vedi anche* Intermedio di Holliday.

**Miocita:** cellula del muscolo.

**Miofibrilla:** unità costituita da filamenti spessi e sottili della fibra muscolare.

**Miosina:** proteina contrattile, il principale componente dei filamenti spessi del muscolo e di altri sistemi actina-miosina.

**miRNA:** *vedi* microRNA.

**Miscela racemica (racemato):** una miscela equimolare degli stereoisomeri D e L di un composto otticamente attivo.

- Mitocondrio:** organello circondato da membrana del citoplasma di cellule eucariotiche; contiene gli enzimi del ciclo dell'acido citrico, dell'ossidazione degli acidi grassi, del trasferimento degli elettroni e della fosforilazione ossidativa.
- Mitosi:** il processo, in molte tappe, che nelle cellule eucariotiche porta alla replicazione dei cromosomi e alla divisione cellulare.
- Modello del mosaico fluido:** modello secondo il quale le membrane biologiche hanno forma di doppio strato lipidico in cui sono immerse le proteine; il doppio strato mostra funzionalità e struttura asimmetriche.
- Modificazione del quadro di lettura:** una mutazione causata da un'inserzione o da una delezione di una o più coppie di nucleotidi, che altera la lettura del codone durante la sintesi proteica; il polipeptide che viene prodotto ha una sequenza diversa a partire dal sito della mutazione.
- Modulatore:** metabolita che, quando è legato al sito allosterico di un enzima, ne altera le proprietà cinetiche.
- Mole:** il peso molecolare espresso in grammi di un composto. *Vedi* Numero di Avogadro.
- Molecola prochirale:** una molecola simmetrica che può reagire in modo asimmetrico con un enzima che abbia un sito attivo asimmetrico, generando un prodotto chirale.
- Monosaccaride:** carboidrato costituito da una sola unità saccaridica.
- Motivo:** ciascuna configurazione di ripiegamento per gli elementi di struttura secondaria osservata in una o più proteine; un motivo può essere semplice o complesso e può rappresentare tutta o solo una piccola porzione di una catena polipeptidica; detto anche ripiegamento o struttura supersecondaria.
- mRNA:** *vedi* RNA messaggero.
- mRNA monocistronico:** un mRNA che può essere tradotto in una sola proteina.
- mRNA policistronico:** mRNA che può essere tradotto in più proteine.
- mTORC1 (meccanismo bersaglio del complesso 1 della rapamicina):** complesso multiproteico costituito da mTOR (meccanismo bersaglio della rapamicina) e da diverse subunità regolatrici che insieme hanno attività Ser/Thr proteina chinasi. Viene stimolato dalle sostanze nutrienti e dalle condizioni in cui c'è energia a sufficienza; interferisce con la terapia antitumorale.
- Mucopolisaccaridi:** altro nome dei glicosamminoglicani.
- Mutagenesi sito-diretta:** una serie di metodi utilizzati per creare modificazioni specifiche nella sequenza di un gene.
- Mutante auxotrofico (auxotrofo):** un organismo mutante che ha un difetto nella sintesi di una data biomolecola, che deve essere quindi aggiunta per la crescita dell'organismo.
- Mutante leaky:** gene mutante che dà origine a un prodotto con una quantità rilevabile di attività biologica.
- Mutarotazione:** la variazione di rotazione specifica di uno zucchero furanosidico o piranosidico o di un glucoside che accompagna il raggiungimento dell'equilibrio tra le sue forme animeriche  $\alpha$  e  $\beta$ .
- Mutasi:** enzimi che catalizzano la trasposizione di gruppi funzionali.
- Mutazione:** una modificazione ereditabile in una sequenza nucleotidica di un cromosoma.
- Mutazione con soppressione:** mutazione che ripristina totalmente o parzialmente una funzione persa in seguito a una prima mutazione; è localizzata su un sito diverso da quello della prima mutazione.
- Mutazione letale:** mutazione che inattiva una funzione biologica essenziale alla vita di una cellula o di un organismo.
- Mutazione nonsenso:** mutazione che porta alla terminazione prematura di una catena polipeptidica.
- Mutazione per delezione:** una mutazione che deriva dalla delezione di uno o più nucleotidi da un gene o un cromosoma.
- Mutazione per inserzione:** una mutazione causata dall'inserzione di una o più basi tra due basi successive di un DNA.
- Mutazione per sostituzione:** mutazione causata dalla sostituzione di una base con un'altra.
- Mutazione silente:** mutazione in un gene che non causa modificazioni evidenti nelle proprietà del prodotto genico.
- N**
- Na<sup>+</sup>K<sup>+</sup> ATPasi:** un trasportatore attivo elettrogenico dipendente dall'ATP, presente sulla membrana plasmatica della maggior parte delle cellule animali, che pompa tre ioni Na<sup>+</sup> all'esterno della cellula e due ioni K<sup>+</sup> all'interno.
- NAD, NADP (nicotinammide adenin dinucleotide, nicotinammide adenin dinucleotide fosfato):** coenzimi contenenti nicotinammide che funzionano come trasportatori di atomi di idrogeno ed elettroni in alcune reazioni di ossidoriduzione.
- Navetta (shuttle) della carnitina:** meccanismo per trasportare acidi grassi dal citosol alla matrice mitocondriale come esteri grassi della carnitina.
- ncRNA (RNA non codificante):** qualsiasi RNA che non codifica istruzioni per un prodotto proteico.
- Neurone:** cellula del tessuto nervoso specializzata nella trasmissione di impulsi nervosi.
- Neurotrasmettitore:** composto a basso peso molecolare (di solito contenente azoto) secreto dalla terminazione di un neurone che va a legarsi a un recettore sul neurone successivo; partecipa alla trasmissione di impulsi.
- NMR:** *vedi* Spettroscopia di risonanza magnetica nucleare.
- Non polare:** idrofobico; si dice di molecole o gruppi poco solubili in acqua.
- Nucleasi:** enzimi che idrolizzano i legami fosfodiesterici interni degli acidi nucleici.
- Nucleo:** negli eucarioti, organello circondato da membrana che contiene i cromosomi.
- Nucleofilo:** gruppo ricco di elettroni con una forte tendenza a donare i suoi elettroni a un gruppo povero di elettroni (elettrofilo); il reagente che entra in una reazione di sostituzione bimolecolare.

- Nucleoide:** nei batteri, la regione nucleare che contiene il cromosoma, ma non è circondata da membrana.
- Nucleolo:** struttura densamente colorabile nel nucleo di cellule eucariotiche; coinvolto nella sintesi dell'rRNA e nella formazione dei ribosomi.
- Nucleoplasma:** parte della cellula circondata dalla sacca nucleare; detta anche matrice nucleare.
- Nucleoside:** composto costituito da una base purinica o pirimidinica legata covalentemente a un pentosio.
- Nucleoside difosfato chinasi:** enzima che catalizza il trasferimento del gruppo fosforico terminale di un nucleoside 5'-trifosfato a un nucleoside 5'-difosfato.
- Nucleoside difosfato zucchero:** un trasportatore simile a un coenzima di uno zucchero che agisce nella sintesi enzimatica dei polisaccaridi e dei derivati degli zuccheri.
- Nucleoside monofosfato chinasi:** enzima che catalizza il trasferimento del gruppo fosforico terminale dall'ATP a un nucleoside 5'-monofosfato.
- Nucleosoma:** negli eucarioti unità strutturale per l'impacchettamento della cromatina; è costituito da una catena di DNA che si avvolge intorno a un nucleo istonico.
- Nucleotide:** un nucleoside fosforilato a livello di uno dei suoi gruppi ossidrilici del pentosio.
- Nucleotide flavinico:** coenzima nucleotidico (FMN o FAD) contenente riboflavina.
- Nucleotide piridinico:** coenzima nucleotidico che contiene il derivato della piridina nicotinammide; NAD o NADP.
- Numero di Avogadro (N):** il numero di molecole nel peso molecolare espresso in grammi (una mole) di un composto ( $6,02 \times 10^{23}$ ).
- Numero di legame:** numero di spire dell'avvolgimento di un DNA circolare intorno a un altro; il numero di legami topologici che mantengono uniti i due cerchi.
- Numero di turnover:** il numero di volte che una molecola di enzima trasforma una molecola di substrato nell'unità di tempo, nelle condizioni che favoriscono la velocità massima, cioè a concentrazioni di substrato saturanti.
- 
- Oligomero:** breve polimero, di solito di amminoacidi, zuccheri o nucleotidi; la definizione di "breve" è di solito arbitraria, ma è spesso utilizzata quando il polimero è inferiore alle 50 subunità.
- Oligonucleotide:** piccolo polimero di nucleotidi (di solito meno di 50).
- Oligopeptide:** alcuni amminoacidi uniti da legami peptidici.
- Oligosaccaride:** alcune unità monosaccaridiche unite da ponti glicosidici.
- Oloenzima:** enzima cataliticamente attivo contenente tutte le subunità, i gruppi prostetici e i cofattori necessari.
- Omeobox:** sequenza di DNA conservata di 180 coppie di basi che codifica domini proteici presenti in molte proteine che regolano lo sviluppo.
- Omeodominio:** dominio proteico codificato da un omeobox; l'unità regolatrice che determina la segmentazione del piano corporeo.
- Omeostasi:** il mantenimento di uno stato stazionario dinamico mediante un meccanismo regolatorio che compensa le eventuali variazioni nelle condizioni esterne.
- Omologhi:** geni o proteine che possiedono una chiara correlazione di sequenza e di funzione l'uno nei confronti dell'altro.
- Omotropico:** si dice di un modulatore allosterico identico al ligando normale.
- Oncogeni:** geni che portano al cancro; alcuni geni mutati che inducono una cellula a proliferare in modo rapido e non controllato. *Vedi anche* Proto-oncogene.
- Operatore:** regione di DNA che interagisce con una proteina repressore per controllare l'espressione di un gene o di un gruppo di geni.
- Operone:** una unità di espressione genica costituita da uno o più geni correlati, un operatore e un promotore che regolano la sua trascrizione.
- Opsina:** la parte proteica del pigmento visivo, che diventa rodopsina quando viene aggiunto il cromoforo retinale.
- Oressigenico:** ciò che tende a far aumentare l'appetito e il consumo di cibo.
- ORF:** *vedi* Quadro di lettura aperto.
- Organelli:** strutture circondate da membrana presenti nelle cellule eucariotiche; contengono enzimi e altri componenti necessari per le funzioni specializzate della cellula.
- Origine (di replicazione):** sequenza di nucleotidi o sito nel DNA dove ha inizio la replicazione.
- Ormone:** sostanza chimica sintetizzata in piccole quantità da un tessuto endocrino e trasportata dal sangue in altri tessuti, dove agisce come un messaggero che regola le funzioni del tessuto o dell'organo bersaglio.
- Ormone tropico (tropina):** ormone peptidico che stimola una specifica ghiandola bersaglio a secernere il suo ormone; per esempio, la tirotropina prodotta dall'ipofisi stimola la secrezione di tiroxina da parte della tiroide.
- Ortologhi:** geni in organismi diversi fra i quali esiste una chiara relazione di sequenza e funzionale.
- Osmosi:** flusso di acqua attraverso una membrana semipermeabile verso un compartimento acquoso contenente soluti a concentrazione più elevata.
- Ossidasi:** enzimi che catalizzano reazioni di ossidazione in cui molecole di ossigeno sono usate come accettori di elettroni, ma nessuno degli atomi di ossigeno viene incorporato nei prodotti. *Confronta anche* Ossigenasi.
- Ossidasi a funzione mista:** enzimi (per esempio monoossigenasi) che catalizzano reazioni in cui due reagenti, di cui uno è di solito il NADPH e l'altro è il substrato, sono ossidati dall'ossigeno molecolare. Un atomo di ossigeno viene incorporato nel prodotto, l'altro viene ridotto ad acqua. Questi enzimi utilizzano spesso il citocromo P-450 per trasportare gli elettroni dal NADPH all'ossigeno.
- Ossidazione:** perdita di elettroni da un composto.
- α Ossidazione:** un meccanismo alternativo per l'ossidazione degli acidi grassi β metilati nei perossisomi.
- β Ossidazione:** la degradazione ossidativa degli acidi grassi in acetyl-CoA mediante le successive ossidazioni del carbonio β. È diversa dalla ω ossidazione.



**ω Ossidazione:** metodo alternativo di ossidazione di un acido grasso in cui l'ossidazione iniziale avviene sul carbonio più distante dal carbonio carbossilico; è diversa da ossidazione.

**Ossidoriduzione:** *vedi* Reazione di ossidoriduzione.

**Ossigenasi:** enzimi che catalizzano reazioni in cui gli atomi di ossigeno sono direttamente incorporati nei prodotti, formando gruppi ossidrilici o carbossilici. Nelle reazioni catalizzate dalle monoossigenasi, soltanto uno degli atomi di ossigeno è incorporato; l'altro viene ridotto ad acqua; nelle reazioni catalizzate dalle diossigenasi entrambi gli atomi di ossigeno sono incorporati nei prodotti. *Confronta anche* Ossidasi.

P

**Palindromo:** segmento di DNA a doppia elica con una sequenza di basi delle due catene che presenta una doppia simmetria rotazionale intorno a un asse.

**Paradigma:** in biochimica, un modello sperimentale o un esempio.

**Paraloghi:** geni o proteine presenti all'interno della medesima specie fra i quali esiste una correlazione di sequenza e funzionale.

**Patogeno:** che causa malattie.

**PCR:** *vedi* Reazione a catena della polimerasi.

**PCR quantitativa (qPCR):** un tipo di PCR che permette la determinazione della quantità di campione (stampo) amplificato presente nel campione originale.

**PDB (Protein Data Bank):** banca dati internazionale ([www.pdb.org](http://www.pdb.org)) che contiene tutti i dati che descrivono la struttura tridimensionale praticamente di tutte le macromolecole la cui struttura è stata pubblicata.

**Pentosio:** zucchero semplice con uno scheletro contenente cinque atomi di carbonio.

**Peptidasi:** enzimi che idrolizzano legami peptidici.

**Peptide:** due o più amminoacidi uniti covalentemente da legami peptidici.

**Peptidil trasferasi:** l'attività enzimatica che sintetizza il legame peptidico delle proteine. La peptidil trasferasi fa parte della grande subunità ribosomiale dell'rRNA ed è quindi un ribozima.

**Peptidoglicano:** uno dei principali componenti delle pareti cellulari dei batteri; in genere è costituito da catene di eteropolisaccaridi parallele unite trasversalmente da brevi peptidi.

**Permeasi:** *vedi* Trasportatori.

**Perossisoma:** organello circondato da membrana presente nel citoplasma delle cellule eucariotiche; contiene enzimi che possono formare o distruggere perossidi.

**pH:** il logaritmo negativo della concentrazione di ioni H<sup>+</sup> in una soluzione.

**pH isoelettrico (punto isoelettrico):** il pH a cui il soluto non ha una carica netta e quindi non si muove in un campo elettrico.

**pH ottimale:** pH caratteristico a cui un enzima esprime la massima attività catalitica.

**pI:** *vedi* pH isoelettrico.

**Piastrine:** piccole cellule senza nucleo che danno inizio al processo di coagulazione del sangue; derivano da cellule dette megacariociti nel midollo osseo. Note anche come trombociti.

**Piante CAM:** le piante succulente che vivono nei climi caldi e aridi, in cui la CO<sub>2</sub> viene fissata nell'ossalacetato al buio e poi fissata dalla rubisco alla luce quando gli stomi si chiudono per escludere l'O<sub>2</sub>.

**Piante C<sub>4</sub>:** le piante (generalmente tropicali) in cui la CO<sub>2</sub> viene fissata in un composto a quattro atomi di carbonio (ossalacetato o malato) prima di entrare nel ciclo di Calvin tramite la rubisco.

**Piccole proteine G:** *vedi* Superfamiglia Ras di proteine G.

**Piccoli RNA nucleari (snRNA):** alcune piccole molecole di RNA nel nucleo, di solito costituite da 100 a 200 nucleotidi; la maggior parte ha un ruolo nelle reazioni di splicing che rimuovono introni da mRNA.

**Piccoli RNA nucleolari (snoRNA):** una classe di piccoli RNA costituiti in genere da 60 a 300 nucleotidi che guida la modificazione degli rRNA nel nucleo.

**Pigmenti accessori:** pigmenti che assorbono la luce visibile (carotenoidi, xantofilline e ficobiline) nelle piante e nei batteri fotosintetici; agiscono insieme alla clorofilla nell'intrappolare l'energia della luce solare.

**Piridossal fosfato (PLP):** coenzima contenente la vitamina piridossina (vitamina B<sub>6</sub>); ha un ruolo nelle reazioni che coinvolgono il trasferimento di gruppi amminici.

**Pirimidina:** base azotata eterociclica presente nei nucleotidi e negli acidi nucleici.

**Pirofosfatasi inorganica:** enzima che idrolizza una molecola di pirofosfato inorganico producendo due molecole di (orto)fosfato; detta anche pirofosfatasi.

**pK<sub>a</sub>:** il logaritmo negativo di una costante di equilibrio.

**Plasmalogeno:** fosfolipide con un sostituito alchilico unito mediante legame etere al C-1 del glicerolo.

**Plasmide:** piccola molecola di DNA circolare extracromosomica che si replica in modo indipendente; comunemente utilizzato in procedimenti di ingegneria genetica.

**Plastide:** un organello autoreplicante delle piante; può differenziarsi in un cloroplasto o in un amiloplasto.

**Plectonemico:** struttura in un polimero molecolare in cui vi sono avvolgimenti di catene l'una sull'altra in modo semplice e regolare.

**PLP:** *vedi* Piridossal fosfato.

**Polare:** idrofilico, che "ama l'acqua"; descrive molecole o gruppi solubili in acqua.

**Polarità:** (1) in chimica, distribuzione non uniforme degli elettroni in una molecola; le molecole polari sono di solito solubili in acqua; (2) in biologia molecolare, la differenza tra estremità 3' e 5' negli acidi nucleici.

**Polilinker:** un breve frammento di DNA, spesso sintetico, contenente sequenze di riconoscimento per diverse endonucleasi di restrizione.

**Polimorfico:** descrive proteine di cui esistono varianti con sequenze amminoacidiche diverse in una popolazione di organismi; le variazioni non modificano la funzione della proteina.

**Polimorfismi di singoli nucleotidi (SNP):** modificazioni di singole coppie di basi genomiche che distinguono ciascun individuo dagli altri all'interno di una popolazione.

**Polimorfismo di sequenza:** le alterazioni nella sequenza genomica (cambi di coppie di basi, inserzioni, delezioni, riarrangiamenti) che aiutano a distinguere

- sottogruppi di individui in una popolazione o a differenziare una specie dall'altra.
- Polinucleotide:** sequenza di nucleotidi legati covalentemente, in cui il gruppo ossidrilico 3' di un pentosio di un nucleotide forma un ponte fosfodiesterico con il gruppo ossidrilico 5' del pentosio del nucleotide successivo.
- Polipeptide:** una lunga catena di amminoacidi uniti da legami peptidici; il peso molecolare è di solito inferiore a 10 000.
- Polisaccaride:** polimero lineare o ramificato costituito da unità monosaccaridiche unite da legami glicosidici.
- Polisoma (poliribosoma):** complesso di una molecola di mRNA con due o più ribosomi.
- Ponte disolfuro:** un legame trasversale covalente tra due catene polipeptidiche formato da un residuo di cisteina (due residui di Cys).
- Porfiria:** malattia genetica derivante dall'assenza di uno o più enzimi coinvolti nella sintesi delle porfirine.
- Porfirina:** composto contenente azoto costituito da quattro sostituiti pirrolici uniti covalentemente per formare un anello; spesso al centro forma complessi con uno ione metallico.
- Potenziale di fosforilazione ( $\Delta G_p$ ):** la variazione di energia libera reale dell'idrolisi di ATP in condizioni non standard, prevalenti nelle cellule.
- Potenziale di membrana ( $V_m$ ):** differenza di potenziale elettrico attraverso una membrana biologica, misurato con l'inserzione di un microelettrodo. I potenziali di membrana variano da  $-25$  mV (per convenzione il segno negativo indica che l'interno è negativo rispetto all'esterno) a valori superiori a  $-100$  mV nelle membrane dei vacuoli di alcune piante.
- Potenziale di riduzione standard ( $E'^{\circ}$ ):** la forza elettromotrice, misurata da un elettrodo, di una soluzione 1 M di un agente riducente e di un agente ossidante a 25 °C e a pH 7,0; una misura della tendenza relativa di un agente riducente a perdere elettroni.
- Potenziale di trasferimento di gruppo:** misura della capacità di un composto di donare un gruppo attivato (come un gruppo fosforico o un gruppo acilico); generalmente espresso sotto forma di energia libera standard di idrolisi.
- Potenziale elettrochimico:** l'energia necessaria a mantenere una separazione delle cariche e una differenza di concentrazione tra le facce di una membrana.
- PPAR (recettore che attiva la proliferazione dei perossisomi):** una famiglia di fattori di trascrizione nucleari attivati da ligandi lipidici che alterano l'espressione di geni specifici tra cui quelli che codificano gli enzimi della sintesi dei lipidi o la loro demolizione.
- Pressione osmotica:** pressione generata dal flusso osmotico dell'acqua attraverso una membrana semipermeabile verso un compartimento con soluti a concentrazione più elevata.
- Prima legge della termodinamica:** legge che stabilisce che, in tutti i processi, l'energia totale dell'universo resta costante.
- Primasi:** enzima che catalizza la formazione di oligonucleotidi di RNA da usare come primer per la DNA polimerasi.
- Primer:** un breve oligomero (di zuccheri o di nucleotidi) a cui un enzima aggiunge altre unità monomeriche.
- Priming:** (1) nella fosforilazione delle proteine si riferisce alla fosforilazione di un residuo amminoacidico che inizia sul sito di legame e diventa il punto di riferimento per la fosforilazione di altri residui nella stessa proteina. (2) Nella replicazione del DNA, la sintesi di un breve oligonucleotide al quale la DNA polimerasi possa aggiungere ulteriori nucleotidi.
- Primosoma:** complesso enzimatico che sintetizza i primer necessari per la sintesi del filamento ritardato del DNA.
- Procariote:** termine storicamente usato per indicare i regni dei Batteri e degli Archaea. Le differenze tra batteri (precedentemente chiamati eubatteri) e gli archea sono sufficientemente vaste da rendere il termine che li comprende poco utile. La tendenza a usare la parola "procariote" per indicare i batteri è piuttosto comune, ma fuorviante; "procariote" implica anche una relazione ancestrale con gli eucarioti, il che non è vero.
- Processi di maturazione post-traduzionale:** processi enzimatici a carico di una catena polipeptidica dopo la sua traduzione dall'mRNA.
- Processi di maturazione post-trascrizionale:** processi enzimatici dei trascritti primari di RNA che producono molecole di mRNA, rRNA e tRNA funzionali e molte altre classi di RNA.
- Processività:** per qualsiasi enzima che catalizzi la sintesi di un polimero biologico, la proprietà di aggiungere molte subunità al polimero senza dissociarsi dal substrato.
- Prodotto ionico dell'acqua ( $K_w$ ):** il prodotto delle concentrazioni di ioni  $H^+$  e  $OH^-$  in acqua pura:  $K_w = [H^+][OH^-] = 1 \times 10^{-14}$  a 25 °C.
- Promotore:** una sequenza di DNA a cui si può legare l'RNA polimerasi, dando inizio alla trascrizione.
- Proprietà colligative:** proprietà delle soluzioni che dipendono dal numero delle particelle di soluto per unità di volume; per esempio, la riduzione del punto di congelamento.
- Prostaglandina:** membro di una classe di lipidi ciclici poliinsaturi che derivano dall'arachidonato; agisce come un ormone paracrino.
- Proteasi:** enzimi che catalizzano la scissione idrolitica dei legami peptidici presenti all'interno delle proteine.
- Proteasoma:** struttura enzimatica sopramolecolare che degrada le proteine danneggiate o non più necessarie alle cellule.
- Protein Data Bank:** vedi PDB.
- Proteina:** macromolecola composta da una o più catene polipeptidiche, ognuna delle quali è caratterizzata da sequenze di amminoacidi uniti da legami peptidici.
- Proteina allosterica:** una proteina (in genere con molte subunità) con molti siti per ligandi e in cui il legame di un ligando a un sito modifica il legame del ligando a un altro sito.

- Proteina ancorata alla GP1:** proteina mantenuta sul monostrato esterno della membrana plasmatica dal suo legame covalente (attraverso una corta catena oligosaccaridica), a una molecola di fosfatidilinositolo presente nella membrana.
- Proteina attivatrice dei geni catabolici (CAP):** *vedi* Proteina recettore del cAMP.
- Proteina chinasi:** enzimi che trasferiscono il gruppo fosforico terminale dell'ATP o di un altro nucleoside trifosfato alla catena laterale di un residuo di Ser, Thr, Tyr, Asp o His in proteine bersaglio, regolando la loro attività o altre funzioni.
- Proteina chinasi attivata dall'AMP (AMPK):** una proteina chinasi attivata dal 5'-adenosina monofosfato (AMP). L'azione dell'AMPK generalmente modifica l'attività del metabolismo, facendolo passare dalla biosintesi alla produzione di energia.
- Proteina coniugata:** una proteina contenente uno o più gruppi prostetici.
- Proteina del plasma:** proteina presente nel plasma sanguigno.
- Proteina denaturata:** una proteina che ha perso la sua conformazione nativa per esposizione ad agenti destabilizzanti come il calore o i detergenti.
- Proteina di fusione:** (1) membro di una famiglia di proteine che facilitano la fusione delle membrane; (2) il prodotto di un gene creato dalla fusione di due geni distinti o di due porzioni di geni.
- Proteina disaccoppiante 1:** *vedi* Termogenina.
- Proteina eme:** proteina contenente un eme come gruppo prostetico.
- Proteina ferro-zolfo:** una delle proteine della grande famiglia dei trasportatori di elettroni in cui il trasporto degli elettroni consiste in uno o più ioni ferro associati a due o più atomi di zolfo mediante residui di cisteina o ioni zolfo inorganici.
- Proteina ferro-zolfo di Rieske:** un tipo di proteina ferro-zolfo in cui due dei ligandi al ferro centrale sono catene laterali di His. Queste proteine agiscono in molte sequenze di trasferimento degli elettroni, comprese la fosforilazione ossidativa e la fotofosforilazione.
- Proteina fosfatasi:** enzimi che idrolizzano un legame estere fosforico o anidridico presente su una proteina rilasciando fosfato inorganico ( $P_i$ ).
- Proteina fluorescente verde (GFP):** una piccola proteina che deriva da un organismo marino che produce una brillante fluorescenza nella regione verde dello spettro del visibile. Le proteine di fusione con il GFP sono utilizzate comunemente per determinare la localizzazione subcellulare della proteina fusa mediante la microscopia a fluorescenza.
- Proteina G inibitoria ( $G_i$ ):** una proteina trimerica che lega il GTP quando viene attivata da un recettore associato alla membrana plasmatica; ha la funzione di inibire un enzima vicino come l'adenilil ciclastasi; la  $G_i$  ha l'effetto opposto della  $G_s$ .
- Proteina G stimolatoria ( $G_s$ ):** una proteina regolatrice trimerica che lega il GTP quando viene attivata dall'associazione con un recettore della membrana plasmatica; stimola un enzima di membrana adiacente come l'adenilil ciclastasi.  $G_s$  ha un effetto opposto rispetto a  $G_i$ .
- Proteina oligomerica:** proteina con due o più subunità identiche.
- Proteina recettore del cAMP (CRP):** una specifica proteina regolatrice che controlla l'inizio della trascrizione dei geni che producono enzimi necessari alla cellula batterica per utilizzare altri nutrienti, quando il glucosio non è disponibile. Detta anche proteina attivatrice dei geni catabolici (CAP).
- Proteina semplice:** proteina che genera solo amminoacidi in seguito a idrolisi.
- Proteine adattatrici:** proteine di segnalazione, generalmente prive di attività enzimatica propria, che possiedono siti di legame per due o più componenti cellulari e che servono a mantenere insieme quei componenti cellulari.
- Proteine anfitropiche:** proteine che si associano reversibilmente alla membrana e quindi possono essere presenti nel citosol, nelle membrane o in entrambe le localizzazioni.
- Proteine che attivano la GTPasi (GAP):** proteine regolatrici che legano le proteine G attivate e ne stimolano l'attività GTPasica intrinseca, velocizzandone l'autoinattivazione.
- Proteine che legano nucleotidi guaninici:** *vedi* Proteine G.
- Proteine con ferro non eme:** proteine contenenti ferro ma non gruppi porfirinici, che di solito agiscono nelle reazioni di ossidoriduzione.
- Proteine di sostegno:** proteine non catalitiche che portano alla formazione di complessi multienzimatici fornendo due o più siti di legame per quelle proteine.
- Proteine fibrose:** proteine insolubili che hanno funzioni protettive o strutturali; contengono catene polipeptidiche che hanno strutture secondarie simili.
- Proteine G:** una grande famiglia di proteine che legano il GTP e che operano nelle vie di segnalazione intracellulari e negli scambi di membrana. Sono attive quando il GTP è legato e si autoattivano convertendo il GTP in GDP. Vengono chiamate anche proteine di legame dei nucleotidi guaninici.
- Proteine G trimeriche:** membri della famiglia delle proteine G costituiti da tre subunità che hanno una funzione in molte diverse vie di segnalazione. Sono inattive quando hanno legato il GDP, e vengono attivate dai recettori a esse associati quando il GDP legato viene sostituito dal GTP. Vengono poi inattivate dalla loro attività GTPasica intrinseca.
- Proteine globulari:** proteine solubili aventi una forma globulare (arrotondata).
- Proteine integrali:** proteine legate saldamente alla membrana mediante interazioni idrofobiche; distinte dalle proteine periferiche.
- Proteine intrinsecamente disordinate:** proteine o parti di esse che non hanno, in soluzione, una struttura tridimensionale ben definita.
- Proteine omologhe:** proteine con sequenze e funzioni simili presenti in specie diverse; per esempio, le emoglobine.
- Proteine periferiche:** proteine che sono legate alla membrana reversibilmente o debolmente mediante legami idrogeno o forze elettrostatiche; in genere solubili in acqua, una volta rilasciate dalla membrana.

**Proteoglicano:** una macromolecola ibrida costituita da un eteropolisaccaride unito a un polipeptide; il polisaccaride è il componente principale.

**Proteoma:** la totalità delle proteine espresse in una cellula in crescita, o la totalità delle proteine che possono essere espresse dal genoma durante la vita.

**Proteomica:** studio del corredo proteico di una cellula o di un organismo.

**Proteostasi:** il mantenimento dei livelli allo stato stazionario delle proteine cellulari necessarie allo svolgimento di tutte le funzioni cellulari in un determinato insieme di condizioni.

**Protomero:** termine generico che descrive ogni unità ripetuta di una o più subunità proteiche stabilmente associate all'interno di una struttura proteica più grande. Se un protomero è costituito da subunità multiple, le subunità possono essere identiche o differenti.

**Proto-oncogene:** gene cellulare che di solito codifica proteine regolatrici che può essere convertito in un oncogene mediante una mutazione.

**PUFA (acido grasso poliinsaturo):** un acido grasso che ha più doppi legami, in genere non coniugati.

**Purina:** base azotata eterociclica presente nei nucleotidi e negli acidi nucleici; è un anello pirimidinico fuso con un anello imidazolico.

**Puromicina:** antibiotico che inibisce la sintesi proteica; una volta incorporato nelle catene polipeptidiche nascenti, determina la loro prematura terminazione.

**Q**

**Q:** vedi Rapporto di azione di massa.

**Quadro di lettura:** gruppo di codoni a tre nucleotidi contigui e non sovrapposti in una molecola di DNA o di RNA.

**Quadro di lettura aperto (ORF):** gruppo contiguo di codoni nucleotidici non sovrapposti in una molecola di DNA o di RNA che non comprende codoni di terminazione.

**Quanto:** l'unità energetica fondamentale.

**R**

**Radiazione ionizzante:** tipo di radiazione, come i raggi X, che determina la perdita di elettroni da alcune sostanze organiche, rendendole più reattive.

**Radiazione ultravioletta (UV):** radiazione elettromagnetica con lunghezza d'onda tra 200 e 400 nm.

**Radicale:** un atomo o un gruppo di atomi che possiedono un elettrone spaiato; detto anche radicale libero.

**Radicale libero:** vedi Radicale.

**Rapporto massa azione (Q):** per la reazione  $aA + bB \rightleftharpoons cC + dD$ , il rapporto  $[C]^c[D]^d/[A]^a[B]^b$ .

**Rapporto P/O:** il numero di molecole di ATP che si formano nella fosforilazione ossidativa per atomo di ossigeno ( $\frac{1}{2}O_2$ ) ridotto (cioè per coppia di elettroni che arriva all'ossigeno). I valori sperimentali usati in questo testo sono di 2,5 per il trasferimento di 2 elettroni dal NADH all'ossigeno e di 1,5 per il trasferimento di due elettroni dal  $FADH_2$  all'ossigeno.

**Reazione a catena della polimerasi (PCR):** procedura ripetitiva che porta all'amplificazione in progressione geometrica di una specifica sequenza di DNA.

**Reazione anaplerotica:** una reazione catalizzata da un enzima che rifornisce di intermedi il ciclo dell'acido citrico.

**Reazione di fissazione del carbonio:** la reazione catalizzata dalla rubisco durante la fotosintesi, oppure da altre carbossilasi in cui la  $CO_2$  atmosferica viene inizialmente incorporata in un composto organico.

**Reazione di Hill:** lo sviluppo dell'ossigeno e la fotoriduzione di un accettore artificiale di elettroni da parte di una preparazione di cloroplasti in assenza di anidride carbonica.

**Reazione di ossidoriduzione:** reazione in cui vengono trasferiti elettroni da un donatore a un accettore; detta anche reazione redox.

**Reazione endoergonica:** reazione chimica che consuma energia (cioè il suo  $\Delta G$  è positivo).

**Reazione endotermica:** reazione che necessita di un rifornimento di calore (cioè il suo  $\Delta H$  è positivo).

**Reazione esoergonica:** reazione chimica che procede con il rilascio di energia libera (cioè il suo  $\Delta G$  è negativo).

**Reazione esotermica:** reazione chimica che rilascia calore (cioè ha un  $\Delta H$  negativo).

**Reazione redox:** vedi Reazione di ossidoriduzione.

**Reazioni accoppiate:** due reazioni chimiche che hanno in comune un intermedio che viene trasferito da una all'altra.

**Reazioni al buio:** vedi Reazione di fissazione del carbonio.

**Reazioni alla luce:** le reazioni della fotosintesi che richiedono luce e non avvengono al buio; note anche come reazioni luce-dipendenti.

**Reazioni di assimilazione del carbonio:** sequenze di reazioni in cui la  $CO_2$  atmosferica è convertita in composti organici.

**Recettore che attiva la proliferazione dei perossisomi:** vedi PPAR.

**Recettore dell'ormone:** proteina sulla superficie di una cellula o dentro di essa che lega uno specifico ormone e inizia la risposta cellulare.

**Recettori a sette eliche:** vedi Recettori accoppiati a proteine G.

**Recettori accoppiati a proteine G (GPCR):** una grande famiglia di recettori di membrana con sette segmenti elicoidali transmembrana spesso associati alle proteine G per trasdurre segnali extracellulari in variazioni del metabolismo cellulare. Detti anche recettori a serpentina o recettori eptaelicoidali.

**Recettori con attività chinasi accoppiati alle proteine G (GRK):** famiglia di proteine chinasi che fosforilano i residui di Ser e di Thr vicini al carbossiterminale dei recettori accoppiati alle proteine G dando inizio alla loro internalizzazione.

**Recettori tirosina chinasi (RTK):** una grande famiglia di proteine della membrana plasmatica con siti di legame per ligandi nel dominio extracellulare e una singola elica transmembrana; il dominio citoplasmatico contiene l'attività tirosina chinasi controllata dal ligando extracellulare.

**Regola dell'interno positivo:** osservazione di carattere generale secondo la quale la maggioranza delle proteine di membrana è orientata in modo che la



- maggior parte dei loro residui amminoacidici carichi positivamente (Lys e Arg) sia rivolta verso la faccia citosolica.
- Regolatori delle proteine G di segnale (RGS):** un dominio strutturale di una proteina che stimola l'attività GTPasica delle proteine G eterotrimeriche.
- Regolazione metabolica:** meccanismo mediante il quale una cellula è in grado di resistere al cambiamento della concentrazione di singoli metaboliti che potrebbe altrimenti avvenire quando i meccanismi di controllo metabolico alterano il flusso attraverso una via.
- Regolone:** un gruppo di geni o di operoni che sono regolati in modo coordinato anche se alcuni di loro possono essere distanti nel cromosoma o nel genoma.
- Replicazione:** sintesi di molecole figlie di acidi nucleici, identiche a quelle parentali.
- Replisoma:** il complesso multiproteico che promuove la sintesi di DNA a livello della forcella di replicazione.
- Repressione:** diminuzione dell'espressione di un gene in risposta a una modificazione dell'attività di una proteina regolatrice.
- Repressore:** proteina che si lega a una sequenza regolatrice o a un operatore di un gene, bloccando la sua trascrizione.
- Repressore traduzionale:** un repressore che si lega a un mRNA bloccandone la traduzione.
- Residuo:** singola unità in un polimero; per esempio, un amminoacido in una catena polipeptidica. Il termine riflette il fatto che zuccheri, nucleotidi e amminoacidi perdono alcuni atomi, di solito gli elementi dell'acqua, quando sono incorporati nei loro rispettivi polimeri.
- Residuo aminoterminale:** l'unico residuo amminoacidico di una catena polipeptidica con un gruppo  $\alpha$ -NH<sub>2</sub> libero; è l'amminoterminale del polipeptide.
- Residuo carbossiterminale:** l'unico residuo amminoacidico di un polipeptide con il gruppo  $\alpha$ -carbossilico libero; identifica la regione carbossiterminale del polipeptide.
- Resina a scambio anionico:** un polimero con gruppi cationici; è utilizzata per la separazione cromatografica di anioni.
- Resina a scambio cationico:** un polimero con gruppi con cariche negative (anioni); è utilizzata per la separazione cromatografica di cationi.
- Respirazione:** qualsiasi via metabolica che porti a un consumo di ossigeno e alla formazione di CO<sub>2</sub>.
- Reticolo endoplasmatico:** un esteso sistema di membrane doppie nel citoplasma delle cellule eucariotiche; comprende i canali secretori ed è spesso ricoperto di ribosomi (reticolo endoplasmatico ruvido).
- Retinale:** un'aldeide isoprenica di 20 atomi di carbonio, che rappresenta il componente sensibile alla luce del pigmento visivo rodopsina. L'illuminazione converte l'11-*cis*-retinale in tutto *trans* retinale.
- Retrovirus:** virus a RNA che contiene una trascrittasi inversa.
- RIA:** *vedi* Dosaggio radioimmunologico.
- Ribonucleasi:** nucleasi che catalizza l'idrolisi di alcuni legami tra i nucleotidi dell'RNA.
- Ribonucleotide:** nucleotide contenente D-ribosio come zucchero a cinque atomi di carbonio.
- Ribosoma:** complesso sopramolecolare di rRNA e proteine, con un diametro da 18 a 22 nm; il sito della sintesi proteica.
- Riboswitch:** un segmento strutturato di un mRNA che lega una specifica proteina e modifica la traduzione o la maturazione dell'mRNA.
- Ribozimi:** molecole di acido ribonucleico con un'attività catalitica; enzimi a RNA.
- Ribuloso 1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi (Rubisco):** l'enzima che fissa la CO<sub>2</sub> inorganica convertendola in forma organica (3-fosfoglicerato) all'interno di quegli organismi (piante e alcuni microorganismi) in grado di fissare la CO<sub>2</sub>.
- RGS:** *vedi* Regolatore della segnalazione da parte della proteina G.
- Ricombinazione:** processo enzimatico con cui l'organizzazione lineare del DNA in un cromosoma viene modificata mediante unioni e rotture.
- Ricombinazione genetica omologa:** ricombinazione tra due molecole di DNA con sequenze simili, che avviene nelle cellule eucariotiche durante la meiosi e la mitosi.
- Ricombinazione sito-specifica:** un tipo di ricombinazione genetica che avviene a livello di specifiche sequenze.
- Riduzione:** il guadagno di elettroni da parte di un composto o di uno ione.
- Rinaturazione:** riavvolgimento di una proteina globulare non avvolta (denaturata) per ripristinare la struttura nativa e la funzione della proteina.
- Riparazione del DNA per ricombinazione:** processi di ricombinazione coinvolti nella riparazione delle catene di DNA interrotte o con legami trasversali, in particolare a livello delle forcelle di replicazione inattivate.
- Riparazione degli errori di appaiamento:** sistema enzimatico per la sostituzione delle basi in presenza di un errore di appaiamento nel DNA.
- Ripiegamento  $\beta$  ( $\beta$  turn):** un tipo di struttura secondaria dei polipeptidi; quattro residui amminoacidici sono disposti in modo da formare uno stretto ripiegamento (cambio di direzione) della catena polipeptidica.
- Risposta immunitaria:** capacità di un vertebrato di generare anticorpi contro un antigene, una macromolecola estranea all'organismo.
- Risposta SOS:** nei batteri, l'induzione coordinata di vari geni in risposta ad alti livelli di DNA danneggiato.
- RNA (acido ribonucleico):** poliribonucleotide con una specifica sequenza, le cui unità sono unite da legami 3',5'-fosfodiesteri.
- RNA messaggero (mRNA):** una classe di molecole di RNA, ognuna complementare a una catena di DNA; trasporta il messaggio genetico dal cromosoma ai ribosomi.
- mRNA monocistronico:** un mRNA che può essere trasferito solo in una proteina.
- RNA non codificante:** *vedi* ncRNA.

**RNA polimerasi:** enzima che catalizza la formazione di RNA da ribonucleosidi 5'-trifosfato, usando una catena di DNA o di RNA come stampo.

**RNA ribosomiale (rRNA):** una classe di molecole di RNA che fanno parte dei ribosomi.

**RNA transfer (tRNA):** una classe di molecole di RNA ( $M_r$  25 000-30 000), ognuna delle quali si combina covalentemente con uno specifico amminoacido; è la prima tappa della sintesi proteica.

**Rodopsina:** il pigmento visivo composto dalla proteina opsina e dal cromatoforo retinale.

**ROS:** *vedi* Specie reattive dell'ossigeno.

**Rotazione specifica:** la rotazione in gradi del piano della luce polarizzata (linea D del sodio) da parte di un composto otticamente attivo a 25 °C, a una specifica concentrazione e con un percorso ottico definito.

**rRNA:** *vedi* RNA ribosomiale.

**RTK:** *vedi* Recettori tirosina chinasi.

**Rubisco:** *vedi* Ribuloso 1,5-bisfosfato carbossilasi/ossigenasi.

## S

**σ:** (1) *vedi* Densità superelicaidale. (2) Subunità della RNA polimerasi batterica che le conferisce la specificità per certi promotori; spesso viene accompagnato anche da un apice che ne indica le dimensioni (per esempio:  $\sigma^{70}$  ha un peso molecolare di 70 000).

**Saggio biologico:** un metodo per misurare la quantità di una sostanza biologicamente attiva (per esempio un ormone) in un campione, mediante la misurazione della risposta biologica ad aliquote di quel campione.

**Sali biliari:** derivati steroidei anfipatici con proprietà detergenti, che partecipano alla digestione e all'assorbimento dei lipidi.

**Sarcomero:** unità strutturale e funzionale del sistema contrattile del muscolo.

**Schema a Z:** la via seguita dagli elettroni nella fotosintesi ossigenica nel loro passaggio dall'acqua attraverso il fotosistema II e il complesso del citocromo  $b_6/f$  al fotosistema I e, infine, al NADPH. Se viene posta in grafico la sequenza dei trasportatori degli elettroni rispetto ai loro potenziali di riduzione, si nota che la via degli elettroni assume un andamento simile alla lettera Z.

**Scramblasi (mescolasi):** proteine di membrana che catalizzano il movimento di fosfolipidi attraverso il doppio strato lipidico uniformando la distribuzione di un lipide tra i due foglietti della membrana.

**Seconda legge della termodinamica:** legge che stabilisce che in qualsiasi processo chimico o fisico l'entropia dell'universo tende ad aumentare.

**Secondo messaggero:** una molecola sintetizzata all'interno della cellula in risposta a un segnale extracellulare (primo messaggero), per esempio un ormone.

**Selectine:** famiglia di proteine di membrana, le lectine, che legano saldamente e specificamente oligosaccaridi su altre cellule e che servono a trasportare segnali attraverso la membrana.

**SELEX:** un metodo per l'identificazione rapida di sequenze di acidi nucleici (di solito RNA) che hanno proprietà catalitiche o di legare ligandi.

**Sequenza consenso:** una sequenza di DNA o di amminoacidi costituita da residui che hanno la stessa posizione in altre sequenze simili.

**Sequenza dell'epitopo:** sequenza di una proteina o di un dominio a cui si lega un certo anticorpo.

**Sequenza di inserzione:** specifica sequenza di basi alle estremità di un segmento di DNA (trasposoma).

**Sequenza di terminazione:** sequenza di DNA che si trova all'estremità di un'unità trascrizionale e segnala la fine della trascrizione.

**Sequenza regolatrice:** sequenza di DNA coinvolta nella regolazione dell'espressione di un gene; per esempio, un promotore o un regolatore.

**Sequenza segnale:** sequenza amminoacidica, spesso all'estremità aminoterminale, che segnala la destinazione di una proteina di nuova sintesi.

**Sequenza Shine-Dalgarno:** sequenza in un mRNA necessaria per il legame dei ribosomi dei procarioti.

**Serina proteasi:** una delle principali classi di proteasi, il cui meccanismo di reazione è caratterizzato da un residuo attivo di Ser che agisce da catalizzatore covalente.

**Sfingolipide:** lipide anfipatico con uno scheletro di sfingosina a cui sono uniti una catena di acido grasso e un alcol polare.

**Simbionti:** due o più organismi che sono mutualmente interdipendenti; di solito vivono in associazione.

**Simporto:** cotrasporto di soluti attraverso una membrana nella stessa direzione.

**Sindrome metabolica:** combinazione di condizioni metaboliche che, nel loro insieme, predispongono a patologie cardiovascolari e al diabete di tipo 2. Fra di esse ci sono l'elevata pressione sanguigna, alte concentrazioni di LDL e di triacilgliceroli nel sangue, concentrazioni leggermente aumentate di glucosio nel sangue a digiuno e obesità.

**Sintasi:** enzimi che catalizzano reazioni di condensazione in cui non è richiesta l'energia di nucleosidi trifosfato.

**Sintenia:** ordine genico conservato lungo i cromosomi di specie differenti.

**Sintetasi:** enzimi che catalizzano reazioni di condensazione usando l'ATP o un altro nucleoside trifosfato come fonte di energia.

**Sistema:** una raccolta di materia isolata; la materia fuori dal sistema è detta ambiente circostante.

**Sistema aperto:** un sistema che scambia materia ed energia con il suo ambiente. *Vedi anche* Sistema.

**Sistema chiuso:** un sistema che non scambia materia ed energia con il suo ambiente; *vedi anche* Sistema.

**Sistema multienzimatico:** gruppo di enzimi correlati che partecipano a una data via metabolica.

**Sistemi di segnalazione a due componenti:** sistemi di trasduzione del segnale che si trovano nelle piante e nei procarioti, costituiti da un recettore per l'His chinasi che fosforila un residuo interno di His quando è occupato dal ligando. Il recettore catalizza poi il trasferimento del gruppo fosforico a un secondo composto, il regolatore della risposta, che, quando fosforilato, modifica la risposta del sistema di segnalazione esterno.

- Sito allosterico:** un sito specifico sulla superficie di un enzima allosterico a cui si lega una molecola di un modulatore.
- Sito attivo:** la regione della superficie di un enzima che lega il substrato e lo trasforma cataliticamente; è noto anche come sito catalitico.
- Sito catalitico:** *vedi* Sito attivo.
- Sito di legame:** la fessura o tasca su una proteina in cui un ligando si lega.
- Slittamento del quadro di lettura:** una modificazione programmata del quadro di lettura durante la traduzione di un mRNA su un ribosoma, che avviene attraverso molti meccanismi.
- SNP:** *vedi* Polimorfismo di singoli nucleotidi.
- Soluzione molare:** una mole di soluto disciolta in un volume totale di un litro.
- Soppressore nonsense:** mutazione, di solito in un gene per un tRNA, che porta all'inserzione di un amminoacido a livello di un codone nonsense.
- Sostituzione conservativa:** sostituzione di un residuo amminoacidico in un polipeptide con un altro residuo con proprietà simili; per esempio sostituzione di Asp con Glu.
- Southern blot:** procedimento di ibridazione del DNA in cui uno o più frammenti di DNA sono identificati in una grande popolazione mediante ibridazione con una sonda nucleotidica complementare marcata.
- Specie reattive dell'ossigeno (ROS):** prodotti altamente reattivi dovuti alla parziale riduzione dell'ossigeno; comprendono anche il perossido d'idrogeno ( $H_2O_2$ ), l'anione superossido ( $\cdot O_2^-$ ) e il radicale ossidrilico libero  $\cdot OH$ , generati come sottoprodotti durante la fosforilazione ossidativa.
- Specificità:** la capacità di un enzima o di un recettore di discriminare tra substrati o ligandi simili.
- Spettro d'azione:** grafico che rappresenta l'efficienza della luce nel promuovere un processo dipendente dalla luce, per esempio la fotosintesi, in funzione della lunghezza d'onda.
- Spettroscopia a dicroismo circolare:** metodo utilizzato per caratterizzare il grado di ripiegamento di una proteina. Si basa sulle differenze nell'assorbimento della luce polarizzata circolarmente destrorsa rispetto a quella sinistrorsa.
- Spettroscopia di risonanza magnetica nucleare (NMR):** tecnica che utilizza le proprietà quantiche dei nuclei atomici per studiare la struttura e la dinamica delle molecole di cui fanno parte.
- Spliceosoma:** complesso di RNA e proteine coinvolto nello splicing degli mRNA degli eucarioti.
- Splicing dell'RNA:** rimozione di introni e unione degli esoni di un trascritto primario.
- Stampo:** molecola necessaria per la sintesi di una molecola informazionale.
- Statina:** una molecola appartenente a una classe di farmaci utilizzati per ridurre il colesterolo presente in circolo negli esseri umani. Inibisce l'enzima HMG-CoA reduttasi, che catalizza una delle tappe precoci della sintesi degli steroli.
- Stato basale:** la forma stabile normale di un atomo o di un composto; è diverso dallo stato eccitato.
- Stato di transizione:** forma attivata di una molecola in cui va incontro a una parziale reazione chimica; il punto più alto della coordinata di reazione.
- Stato eccitato:** stato ricco di energia di un atomo o di una molecola; prodotto dall'assorbimento dell'energia della luce. È diverso dallo stato stazionario.
- Stato stazionario:** uno stato non all'equilibrio di un sistema, nel quale si ha passaggio di materia, ma i vari componenti restano a una concentrazione costante.
- Stereoisomeri:** composti che hanno la stessa composizione e lo stesso ordine di connessioni atomiche, ma una diversa distribuzione molecolare.
- Steroli:** classe di lipidi contenenti il nucleo steroideo.
- STR:** *vedi* Corte ripetizioni in tandem.
- Stroma:** spazio e soluzione acquosa circondati dalla membrana interna del cloroplasto, escluso il contenuto delle membrane tilacoidali.
- Struttura primaria:** struttura dello scheletro covalente di un polimero (macromolecola): ne definisce la sequenza delle unità monomeriche e le interazioni intra- e intercatena.
- Struttura quaternaria:** struttura tridimensionale di una proteina con molte subunità; descrive il modo in cui queste subunità si adattano l'una con l'altra.
- Struttura secondaria:** la conformazione, residuo per residuo, dello scheletro di un polimero.
- Struttura supersecondaria:** *vedi* Motivo.
- Struttura terziaria:** conformazione tridimensionale di un polimero nel suo stato ripiegato nativo.
- Substrato:** lo specifico composto su cui agisce un enzima.
- Superavvolgimento:** l'avvolgimento di una molecola avvolta su se stessa; un avvolgimento avvolto (coiled coil).
- Superavvolgimento del DNA:** l'avvolgimento del DNA su se stesso, in genere come risultato di ripiegamenti, superavvolgimenti o sottoavvolgimenti dell'elica del DNA.
- Superfamiglia Ras di proteine G:** piccole proteine monomeriche ( $M_r \sim 20\,000$ ) che legano nucleotidi guaninici e regolano le vie di segnalazione e di scambio di materiali. Sono inattive quando hanno il GDP legato e sono attivate dalla sostituzione del GDP da parte del GTP. Vengono nuovamente inattivate dall'attività GTPasica intrinseca. Chiamate anche piccole proteine G.
- Svedberg (S):** unità di misura della velocità di sedimentazione di una particella in un campo sottoposto a centrifugazione.
- T**
- Tampone:** un sistema capace di resistere a modificazioni del pH; è costituito da una coppia acido-base in cui il rapporto tra donatore di protoni e accettore di protoni è vicino all'unità.
- Tappa che limita la velocità:** (1) in genere la tappa di una reazione enzimatica che ha la maggiore energia di attivazione o lo stato di transizione con la più alta energia libera. (2) La tappa più lenta di una via metabolica.
- Telomeri:** strutture specializzate localizzate alle estremità dei cromosomi lineari eucariotici.
- Teoria chemiosmotica:** teoria secondo la quale l'energia derivata da reazioni di trasferimento

elettronico è temporaneamente immagazzinata come differenza di carica e di pH attraverso le membrane; successivamente porta alla formazione di ATP nella fosforilazione ossidativa e nella fotofosforilazione.

**Termine del primer:** estremità del primer a cui sono aggiunte le unità monomeriche.

**Termogenesi:** la generazione biologica di calore mediante l'attività muscolare (sforzo), la fosforilazione ossidativa disaccoppiata o l'azione di cicli futili.

**Termogenina:** una proteina della membrana interna dei mitocondri del grasso bruno che permette il movimento transmembrana dei protoni per facilitare il normale impiego dei protoni da condurre alla sintesi dell'ATP, dissipando l'energia di ossidazione del substrato sotto forma di calore. È chiamata anche proteina disaccoppiante (UCP).

**Tessuto adiposo:** tessuto connettivo specializzato per la conservazione di grandi quantità di triacilgliceroli.

**Tessuto adiposo bianco:** tessuto adiposo non termogenico ricco di triacilgliceroli mobilizzati in risposta a segnali ormonali. Il trasferimento degli elettroni nella catena di trasporto mitocondriale è strettamente accoppiato alla sintesi di ATP. *Confronta anche* Tessuto adiposo bruno.

**Tessuto adiposo bruno (BAT):** il tessuto adiposo termogenico ricco di mitocondri che contengono la proteina termogenina, che disaccoppia il flusso degli elettroni attraverso la catena respiratoria dalla sintesi dell'ATP. *Confronta anche* Tessuto adiposo bianco.

**Test di Ames:** un semplice test batterico per l'identificazione di carcinogeni, basato sulla premessa che i carcinogeni sono mutageni.

**Tetraidrobiopterina:** la forma coenzimatica ridotta della biopterina.

**Tetraidrofolato:** la forma attiva e ridotta della forma coenzimatica della vitamina acido folico.

**Tiamina pirofosfato (TPP):** la forma attiva della forma coenzimatica della vitamina B<sub>1</sub>; è coinvolta in reazioni di trasferimento di gruppi aldeidici.

**Tilacoide:** cisterna o disco formato da membrane interne contenenti i pigmenti dei cloroplasti.

**Tioestere:** estere di un acido carbossilico con un tiolo o un mercaptano.

**Tipo selvatico (*wild type*):** il fenotipo normale.

**Tocoferoli:** forme di vitamina E.

**Topoisomerasi:** enzimi che introducono superavvolgimenti positivi o negativi in DNA duplex circolari.

**Topoisomeri:** forme diverse di un DNA circolare che differiscono soltanto nel numero di legame.

**Topologia:** lo studio delle proprietà di un oggetto che non si modificano in condizioni di continua deformazione, come avvolgimenti o piegamenti.

**Traduzione:** processo con cui l'informazione genetica presente in un mRNA viene utilizzata per la sintesi di una catena polipeptidica.

**Transamminasi:** *vedi* Amminotrasferasi.

**Transamminazione:** trasferimento enzimatico di un gruppo amminico da un  $\alpha$ -amminoacido a un  $\alpha$ -chetoadido.

**Transgenico:** detto di organismo che ha geni di un altro organismo incorporati nel suo genoma come risultato di procedimenti di DNA ricombinante.

**Trascrittasi inversa:** RNA polimerasi diretta da DNA in un retrovirus; capace di formare DNA complementare a un RNA.

**Trascritto primario:** il prodotto immediato della trascrizione, prima che inizi il processo di maturazione.

**Trascrittoma:** l'intero corredo di trascritti in RNA presenti in una data cellula o in un tessuto in specifiche condizioni.

**Trascrizione:** processo enzimatico dove l'informazione genetica contenuta in una catena di DNA viene usata per costruire una catena di mRNA con una sequenza di basi complementare.

**Trasducina:** una proteina G trimerica attivata quando la luce viene assorbita dal pigmento visivo rodopsina. La trasducina attivata attiva la fosfodiesterasi dipendente dal cGMP.

**Trasduzione:** (1) in genere, la conversione di energia o informazione da una forma in un'altra. (2) Trasferimento dell'informazione genetica da una cellula a un'altra mediante un vettore virale.

**Trasduzione del segnale:** processo attraverso cui un segnale extracellulare (chimico, meccanico o elettrico) viene amplificato e tradotto in una risposta cellulare.

**Trasferasi terminale:** enzima che catalizza l'aggiunta di residui nucleotidici di un singolo tipo all'estremità 3' di catene di DNA.

**Trasferimento di elettroni:** movimento degli elettroni da substrati all'ossigeno mediante trasportatori della catena respiratoria.

**Trasformazione:** introduzione di un DNA esogeno in una cellula, che viene ad acquistare un nuovo fenotipo.

**Traslocasi:** (1) un enzima che catalizza il trasporto di membrana. (2) Enzima che causa un movimento come quello di un ribosoma lungo l'mRNA.

**Traspirazione:** passaggio di acqua dalle radici delle piante all'atmosfera attraverso il sistema vascolare e gli stomi delle foglie.

**Trasportatore di elettroni:** una proteina, una flavoproteina o un citocromo, che può reversibilmente acquistare o perdere elettroni; è in funzione nel trasferimento di elettroni dalle sostanze nutritive all'ossigeno o ad altri accettori terminali.

**Trasportatori:** proteine che attraversano la membrana e trasportano specifiche sostanze nutritive, metaboliti, ioni o proteine da una parte all'altra della membrana; chiamate anche permeasi.

**Trasportatori ABC:** proteine della membrana plasmatica che possiedono sequenze che utilizzano cassette di legame all'ATP. Questi trasportatori servono a trasportare verso l'esterno della cellula una grande varietà di substrati, come ioni inorganici, lipidi e farmaci non polari, utilizzando l'ATP come fonte di energia.

**Trasportatori multifarmaco:** trasportatori presenti sulla membrana plasmatica, appartenenti alla famiglia dei trasportatori ABC, che rimuovono diversi farmaci antitumorali comunemente utilizzati interferendo, quindi, con le terapie antitumorali.



**Trasporto attivo:** trasporto, che richiede energia, di un soluto attraverso una membrana contro il gradiente di concentrazione.

**Trasporto delle proteine:** il meccanismo con cui le proteine di nuova sintesi sono trasportate verso la loro localizzazione finale nella cellula.

**Trasporto di membrana:** movimento di un soluto polare attraverso la membrana mediante un trasportatore proteico.

**Trasporto passivo:** diffusione di una sostanza polare attraverso una membrana biologica mediante un trasportatore proteico; chiamata anche diffusione facilitata.

**Trasposizione:** movimento di un gene da un sito a un altro nel genoma.

**Trasposizione del DNA:** vedi Trasposizione.

**Trasposone (elemento trasponibile):** segmento di DNA che può spostarsi da una posizione a un'altra nel genoma.

**Triacilglicerolo:** estere del glicerolo con tre molecole di acido grasso; detto anche trigliceride o grasso neutro.

**Trioso:** zucchero semplice con uno scheletro contenente tre atomi di carbonio.

**tRNA:** vedi RNA transfer.

**Trombociti:** vedi Piastrine.

**Trombossani:** classe di molecole derivate dall'arachidonato e coinvolte nell'aggregazione delle piastrine durante la coagulazione del sangue.

**t-SNARE:** recettori proteici presenti su una membrana bersaglio (solitamente la membrana plasmatica) che si legano ai v-SNARE presenti nella membrana di una vescicola secretoria e mediano la fusione della vescicola con le membrane bersaglio.

## U

**Ubiquitina:** una piccola proteina molto conservata che marca le proteine intracellulari destinate alla proteolisi per azione del proteasoma. Nelle proteine bersaglio diverse molecole di ubiquitina vengono unite a un residuo di Lys da uno specifico enzima.

**Uniporto:** sistema trasportatore che trasloca una sola molecola di soluto.

**Ureotelico:** che elimina l'eccesso di azoto sotto forma di urea.

**Uricotelico:** che elimina l'eccesso di azoto sotto forma di urato (acido urico).

## V

**Variazione di energia libera ( $\Delta G$ ):** la quantità di energia libera rilasciata ( $\Delta G$  negativo) o assorbita ( $\Delta G$  positivo) da una reazione a temperatura e pressione costanti.

**Variazione di energia libera standard ( $\Delta G^\circ$ ):** la variazione di energia libera standard di una reazione in condizioni standard: temperatura 298 K, pressione 1 atm o 101,3 kPa; tutti i soluti sono alla concentrazione di 1 M. Il  $\Delta G^\circ'$  è la variazione di energia libera standard a pH 7,0 in 55,5 m di acqua.

**Variazione di entalpia ( $\Delta H$ ):** in una reazione, valore che rappresenta la differenza tra l'energia usata per rompere un legame e l'energia guadagnata dalla formazione di un nuovo legame.

**Velocità metabolica basale:** la velocità di consumo dell'ossigeno di un animale a riposo, lontano da un pasto.

**Vescicola:** una piccola particella di forma sferica, delimitata da membrana, con un compartimento interno acquoso che contiene componenti come ormoni o neurotrasmettitori da trasferire all'interno o all'esterno della cellula.

**Vettore:** molecola di DNA che si replica autonomamente in una cellula ospite, a cui può essere unito un segmento di DNA per consentire la sua replicazione; per esempio, un plasmide o un cromosoma artificiale.

**Vettore di espressione:** vedi Vettore.

**Vettore shuttle (navetta):** un vettore di DNA ricombinante che può replicarsi in due o più specie diverse. Vedi anche Vettore.

**Vettore virale:** DNA virale modificato in modo che possa funzionare da vettore per il DNA ricombinante.

**Vettoriale:** si riferisce a una reazione enzimatica oppure a un processo di trasporto in cui la proteina ha uno specifico orientamento in una membrana biologica; ne è un esempio il caso in cui il substrato viene spostato da un lato della membrana all'altro per essere convertito in un prodotto.

**Via anfibolica:** una via metabolica usata nel catabolismo e nell'anabolismo.

**Via de novo:** una via che sintetizza una biomolecola, come un nucleotide, a partire da precursori semplici; diversa da via di salvataggio.

**Via del fosfogluconato:** una via ossidativa che inizia con il glucosio 6-fosfato e porta, attraverso il 6-fosfogluconato, alla formazione di pentosi fosfato e di NADPH. Detta anche via del pentosio fosfato.

**Via del glicolato:** la via metabolica, presente all'interno degli organismi fotosintetici, che converte il glicolato prodotto durante la fotorespirazione in 3-fosfoglicerato.

**Via del pentosio fosfato:** via metabolica che serve a interconvertire esosi e pentosi ed è la fonte di equivalenti riducenti e di pentosi per i processi biosintetici; presente nella maggioranza degli organismi. Detta anche via del fosfogluconato.

**Via dell'esosio monofosfato:** vedi Via del fosfogluconato.

**Via di salvataggio (recupero):** sintesi di una biomolecola, come un nucleotide, da intermedi della via di degradazione della biomolecola stessa; una via di riciclaggio, diversa dalla via di sintesi *de novo*.

**Virione:** una particella di virus.

**Virus:** complesso di proteine e acidi nucleici che richiedono una cellula intatta per la loro replicazione; il loro genoma può essere di DNA o di RNA.

**Vitamina:** una sostanza organica necessaria in piccole quantità nella dieta di alcune specie; in genere le vitamine sono componenti di coenzimi.

**$V_{\max}$ :** la velocità massima di una reazione enzimatica quando il sito attivo è sempre saturato con il substrato.

**v-SNARE:** recettori proteici presenti sulla membrana di una vescicola secretoria che si legano ai t-SNARE presenti nella membrana bersaglio (di norma la membrana plasmatica) e mediano la fusione della vescicola con le membrane bersaglio.

## W

**Western blotting:** *vedi* Immunoblotting.

**Wobble (vacillamento):** l'appaiamento relativamente debole della base all'estremità 3' di un codone con la base complementare all'estremità 5' dell'anticodone.

## Z

**Zimogeno:** precursore inattivo di un enzima; per esempio il pepsinogeno, il precursore della pepsina.

**Zinc finger (dito di zinco):** motivo strutturale specializzato di proteine, coinvolto nel riconoscimento

del DNA da parte di alcune proteine che legano il DNA; caratterizzato da un singolo atomo di zinco coordinato a quattro residui di Cys oppure a due residui di His e due di Cys.

**Zucchero riducente:** zucchero in cui il carbonio carbonilico anomero non è coinvolto in legami glicosidici e può essere ossidato.

**Zwitterione:** uno ione dipolare con cariche positive e negative spazialmente separate.