



8.2 Gluconeogénesis 255

Prefacio xi
Acerca de los autores xv

1 Introducción a la bioquímica 1

1.1 ¿QUÉ ES LA VIDA? 2

1.2 BIOMOLÉCULAS 4

Grupos funcionales de las biomoléculas orgánicas 5
Clases principales de biomoléculas pequeñas 5

1.3 ¿ES LA CÉLULA VIVA UNA FÁBRICA DE PRODUCTOS QUÍMICOS? 12

Reacciones bioquímicas 13
Energía 16
Generalidades del metabolismo 17
Orden biológico 18

1.4 BIOLOGÍA DE SISTEMAS 19

Emergencia 20
Robustez 20
Modularidad 21

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

Introducción 22
Resumen del capítulo 22
Lecturas recomendadas 23
Palabras clave 23
Preguntas de revisión 24
Preguntas de análisis 25



2 Las células vivas 27

2.1 TEMAS BÁSICOS 29

Agua 29
Membranas biológicas 29
Autoensamblaje 30
Máquinas moleculares 31
Hacinamiento macromolecular 31
Transducción de señales 32

2.2 ESTRUCTURA DE LAS CÉLULAS PROCARIOTAS 32

Pared celular 33
Membrana plasmática 34
Citoplasma 35
Pili y flagelos 36

2.3 ESTRUCTURA DE LAS CÉLULAS EUCARIOTAS 36

Membrana plasmática 37
Reticulo endoplásmico 38
Aparato de Golgi 41
Núcleo 42

10.2 Fosforilación oxidativa 317

Organelos vesiculares 44
Mitocondrias 48
Peroxisomas 50
Plástidos 50
Citoesqueleto 51
Ribosomas 56

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

Tecnología celular 57
Resumen del capítulo 59
Lecturas recomendadas 60
Palabras clave 60
Preguntas de revisión 60
Preguntas de análisis 61



3 El agua: la matriz de la vida 62

3.1 ESTRUCTURA MOLECULAR DEL AGUA 63

3.2 ENLACES NO COVALENTES 64

Interacciones iónicas 65
Enlaces de hidrógeno 65
Fuerzas de van der Waals 66

3.3 Propiedades térmicas del agua 67

3.4 Propiedades disolventes del agua 69

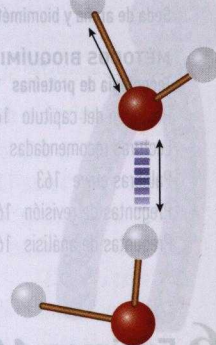
Moléculas hidrófilas, estructuración del agua celular y transiciones sol-gel 69
Moléculas hidrófobas y efecto hidrofóbico 71
Moléculas anfipáticas 72
Presión osmótica 73

3.5 IONIZACIÓN DEL AGUA 77

Ácidos, bases y pH 77
Amortiguadores 79
Amortiguadores fisiológicos 85

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Regulación de volumen celular y metabolismo 87
Resumen del capítulo 88
Lecturas recomendadas 89
Palabras clave 89
Preguntas de revisión 89
Preguntas de análisis 90



4 Energía 91

4.1 Termodinámica 93

Primera ley de la termodinámica 94
Segunda ley de la termodinámica 96

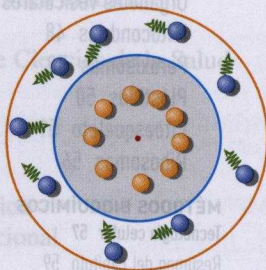
Degradación de sustratos múltiples 93
Oxidación completa de un sustrato 96
Iniciación de una reacción 96
Efectos de las enzimas 96
Macromoléculas 96

4.2 Energía libre 98

- Variaciones de la energía libre estándar 98
- Reacciones acopladas 100
- Nueva perspectiva del efecto hidrófobo 102

4.3 Función del ATP 102

- Resumen del capítulo 106
- Lecturas recomendadas 106
- Palabras clave 106
- Preguntas de revisión 107
- Preguntas de análisis 108



5 Aminoácidos, péptidos y proteínas 109

5.1 Aminoácidos 111

- Clases de aminoácidos 113
- Aminoácidos con actividad biológica 114
- Aminoácidos modificados en las proteínas 115
- Estereoisómeros de los aminoácidos 115
- Titulación de los aminoácidos 116
- Reacciones de los aminoácidos 121

5.2 Péptidos 123

5.3 Proteínas 126

- Estructura de las proteínas 127
- El problema del plegamiento 142
- Proteínas fibrosas 145
- Proteínas globulares 148

5.4 Máquinas moleculares 153

- Proteínas motoras 154

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Seda de araña y biomimética 155

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

- Tecnología de proteínas 158
- Resumen del capítulo 163
- Lecturas recomendadas 163
- Palabras clave 163
- Preguntas de revisión 164
- Preguntas de análisis 165



6 Enzimas 166

6.1 Propiedades de las enzimas 167

6.2 Clasificación de las enzimas 171

6.3 Cinética enzimática 174

- Cinética de Michaelis-Menten 176
- Gráficas de Lineweaver-Burk 178
- Reacciones de sustratos múltiples 179
- Inhibición enzimática 180
- Cinética enzimática, metabolismo y hacinamiento macromolecular 186

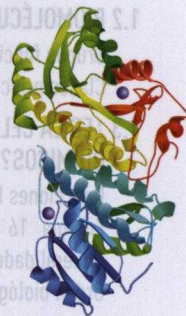
6.4 Catálisis 187

- Reacciones orgánicas y estado de transición 187
- Mecanismos catalíticos 188
- Función de los aminoácidos en la catálisis enzimática 191
- Funciones de los cofactores en la catálisis enzimática 192
- Efectos de la temperatura y el pH en reacciones catalizadas por enzimas 194
- Mecanismos detallados de la catálisis enzimática 196

6.5 Regulación enzimática 197

- Control genético 199
- Modificación covalente 199
- Regulación alostérica 200
- Compartimentación 202

- Resumen del capítulo 204
- Lecturas recomendadas 204
- Palabras clave 205
- Preguntas de revisión 205
- Preguntas de análisis 206



7 Carbohidratos 208

7.1 Monosacáridos 209

- Estereoisómeros de los monosacáridos 210
- Estructura cíclica de los monosacáridos 210
- Reacciones de los monosacáridos 213
- Monosacáridos importantes 219
- Derivados de monosacáridos 221

7.2 Disacáridos 222

7.3 Polisacáridos 223

- Homoglucanos 223
- Heteroglucanos 227

7.4 Glucoconjugados 229

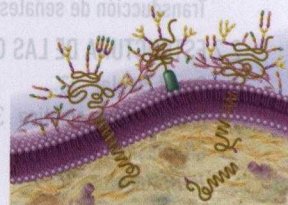
- Proteoglucanos 229
- Glucoproteínas 230

7.5 Código de los azúcares 231

- Lectinas: traductoras del código de los azúcares 233
- Glucidoma 234

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

- Glucómica 235
- Resumen del capítulo 236
- Lecturas recomendadas 236
- Palabras clave 237
- Preguntas de revisión 237
- Preguntas de análisis 238



8 Metabolismo de los carbohidratos 239

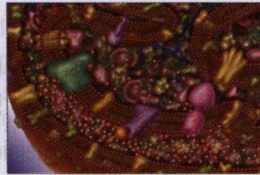
8.1 Glucólisis 240

- Reacciones de la vía glucolítica 243
- Destinos del piruvato 249
- Producción de energía a través de la glucólisis 251
- Regulación de la glucólisis 252

- 8.2 Gluconeogénesis 255
 - Reacciones de la gluconeogénesis 255
 - Sustratos de la gluconeogénesis 259
 - Regulación de la gluconeogénesis 260
- 8.3 Vía de las pentosas fosfato 262
- 8.4 Metabolismo de otros azúcares importantes 266
 - Metabolismo de la fructosa 266
- 8.5 Metabolismo del glucógeno 268
 - Glucogénesis 268
 - Glucogenólisis 271
 - Regulación del metabolismo del glucógeno 272

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

- El diseño turbo puede ser peligroso 257
- Resumen del capítulo 276
- Lecturas recomendadas 276
- Palabras clave 276
- Preguntas de revisión 277
- Preguntas de análisis 277

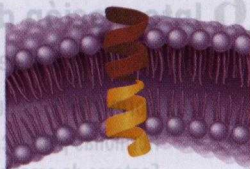


9 Metabolismo aerobio I: ciclo del ácido cítrico 278

- 9.1 Reacciones de oxidación-reducción 280
 - Coenzimas redox 283
 - Metabolismo aeróbico 287
- 9.2 Ciclo del ácido cítrico 287
 - Conversión del piruvato en acetil-CoA 289
 - Reacciones del ciclo del ácido cítrico 292
 - Destino de los átomos de carbono en el ciclo del ácido cítrico 296
 - Ciclo del ácido cítrico anfóbico 296
 - Regulación del ciclo del ácido cítrico 298
 - El ciclo del ácido cítrico y la enfermedad humana 301
 - Ciclo del glioxilato 302

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

- Historia evolutiva del ciclo del ácido cítrico 304
- Resumen del capítulo 305
- Lecturas recomendadas 306
- Palabras clave 306
- Preguntas de revisión 306
- Preguntas de análisis 307



10 Metabolismo aerobio II: transporte de electrones y fosforilación oxidativa 308

- 10.1 Transporte de electrones 309
 - Transporte de electrones y sus componentes 309
 - Transporte de electrones: los modelos del estado fluido y el estado sólido 316
 - Inhibidores del transporte electrónico 316

- 10.2 Fosforilación oxidativa 317
 - Teoría quimiosmótica 317
 - Síntesis de ATP 320
 - Control de la fosforilación oxidativa 321
 - Oxidación total de la glucosa 322
 - Transporte electrónico desacoplado 326
- 10.3 OXÍGENO, FUNCIONAMIENTO CELULAR Y ESTRÉS OXIDATIVO 326
 - Especies reactivas de oxígeno 327
 - Sistemas enzimáticos antioxidantes 332
 - Moléculas antioxidantes 334

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

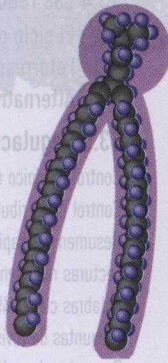
- Infarto al miocardio: isquemia y reperfusión 337
- Resumen del capítulo 338
- Lecturas recomendadas 338
- Palabras clave 338
- Preguntas de revisión 339
- Preguntas de análisis 339

11 Lípidos y membranas 340

- 11.1 Clases de lípidos 341
 - Ácidos grasos 341
 - Eicosanoides 344
 - Triacilgliceroles 347
 - Ésteres de ceras 348
 - Fosfolípidos 348
 - Fosfolipasas 352
 - Esfingolípidos 352
 - Enfermedades del almacenamiento de esfingolípidos 354
 - Isoprenoídes 355
 - Lipoproteínas 359
- 11.2 Membranas 362
 - Estructura de la membrana 362
 - Función de la membrana 368

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

- Botulismo y fusión de membrana 375
- Resumen del capítulo 376
- Lecturas recomendadas 377
- Palabras clave 377
- Preguntas de revisión 378
- Preguntas de análisis 379



12 Metabolismo de los lípidos 380

- 12.1 Ácidos grasos, triacilgliceroles y rutas de la lipoproteínas 381
- 12.2 Gliceroneogénesis y el ciclo del triacilglicerol 383
 - Degradación de los ácidos grasos 387
 - Oxidación completa de un ácido graso 391
 - Oxidación de los ácidos grasos: dobles enlaces y cadenas impares 393

- Biosíntesis de los ácidos grasos 396
- Regulación del metabolismo de los ácidos grasos en los mamíferos 404
- Metabolismo de las lipoproteínas: la vía endógena 408

12.3 Metabolismo de los lípidos de la membrana 408

- Metabolismo de los fosfolípidos 408
- Metabolismo de los esfingolípidos 411

12.4 Metabolismo de los isoprenoides 411

- Metabolismo del colesterol 411
- La vía biosintética del colesterol y el tratamiento farmacológico 422

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Aterosclerosis 409

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Biotransformación 423

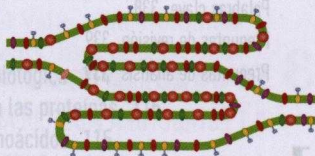
Resumen del capítulo 425

Lecturas recomendadas 425

Palabras clave 426

Preguntas de revisión 426

Preguntas de análisis 427



13 Fotosíntesis 428

13.1 Clorofila y cloroplastos 429

13.2 Luz 436

13.3 Reacciones a la luz 439

- Fotosistema II y oxidación del agua 441
- Fotosistema I y síntesis de NADPH 443
- Fotofosforilación 445

13.4 Las reacciones dependientes de la luz 446

- El ciclo de Calvin 446
- Fotorrespiración 450
- Alternativas al metabolismo C3 451

13.5 Regulación de la fotosíntesis 453

- Control lumínico de la fotosíntesis 454
- Control de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa 455
- Resumen del capítulo 457
- Lecturas recomendadas 457
- Palabras clave 457
- Preguntas de revisión 458
- Preguntas de análisis 458

14 Metabolismo del nitrógeno I: síntesis 460

14.1 Fijación del nitrógeno 461

- Reacción de fijación de nitrógeno 462
- Asimilación de nitrógeno 464

14.2 Biosíntesis de los aminoácidos 465

- Generalidades del metabolismo de los aminoácidos 465

Reacciones de los grupos amino 466

Síntesis de los aminoácidos 470

14.3 Reacciones biosintéticas que involucran aminoácidos 477

- Metabolismo de un carbono 477
- Glutación 483
- Neurotransmisores 484
- Nucleótidos 487
- Hem 496

Resumen del capítulo 497

Lecturas recomendadas 497

Palabras clave 497

Preguntas de revisión 498

Preguntas de análisis 499

15 Metabolismo del nitrógeno II: degradación 500

15.1 Recambio proteínico 501

- Sistema proteasómico de ubiquitina 502
- Sistema de autofagia lisosómica 504

15.2 Catabolismo de los aminoácidos 505

- Desaminación 505
- Síntesis de urea 506
- Control del ciclo de la urea 509
- Catabolismo de los esqueletos carbonados de los aminoácidos 510

15.3 Degradación de neurotransmisores 519

15.4 Degradación de los nucleótidos 519

- Catabolismo de las purinas 520
- Catabolismo de las pirimidinas 522

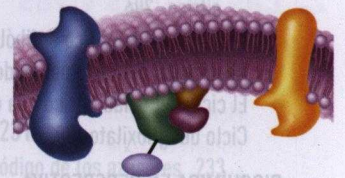
Resumen del capítulo 524

Lecturas recomendadas 524

Palabras clave 524

Preguntas de revisión 525

Preguntas de análisis 525



16 Integración del metabolismo 527

16.1 Visión general del metabolismo 528

16.2 Hormonas y comunicación intercelular 530

- Hormonas peptídicas 530
- Factores de crecimiento 538
- Mecanismos de las hormonas esteroideas y de las tiroideas 539

16.3 Metabolismo en el cuerpo de los mamíferos: división del trabajo 539

- Tubo digestivo 541
- Hígado 541
- Músculos 542
- Tejido adiposo 542
- Cerebro 542
- Riñones 543

16.4 Ciclo alimentación-ayuno 543

Fase de alimentación 543

Fase de ayuno 547

Comportamiento alimentario 547

Resumen del capítulo 550

Lecturas recomendadas 551

Palabras clave 551

Preguntas de revisión 551

Preguntas de análisis 552

17 Ácidos nucleicos 553

17.1 DNA 557

Estructura del DNA: naturaleza de las mutaciones 560

Estructura del DNA: el material genético 564

Estructura del DNA: variaciones sobre un tema 566

Superenrollamiento del DNA 569

Cromosomas y cromatina 570

Estructura del genoma 575

17.2 RNA 579

RNA de transferencia 579

RNA ribosómico 582

RNA mensajero 583

RNA no codificador 583

17.3 VIRUS 584

Bacteriófago T4 585

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Investigaciones forenses 580

Lecturas recomendadas 587

Palabras clave 588

Preguntas de revisión 588

Preguntas de análisis 589



18 Información genética 590

18.1 Información genética: replicación, reparación

y recombinación 593

Replicación del DNA 593

Reparación del DNA 602

Reparaciones directas 604

Recombinación del DNA 607

18.2 Transcripción 623

Transcripción en procariontes 623

RNAP y el proceso de transcripción procarionte 624

Transcripción en eucariotas 627

18.3 Expresión génica 633

Expresión génica en procariontes 635

Expresión génica en eucariotas 637

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

Genómica 616

Resumen del capítulo 645

Lecturas recomendadas 645

Palabras clave 645

Preguntas de revisión 646

Preguntas de análisis 647

19 Síntesis de proteínas 649

19.1 El código genético 651

Tendencia en el uso de codones 652

Interacciones codón-anticodón 653

Reacción de la aminoacil tRNA sintetasa 654

19.2 Síntesis de proteínas 656

Síntesis de proteínas en procariontes 659

Síntesis de proteínas en eucariotas 665

BIOQUÍMICA EN PERSPECTIVA

Reasignación de los codones dependiente del contexto 671

MÉTODOS BIOQUÍMICOS

Proteómica 682

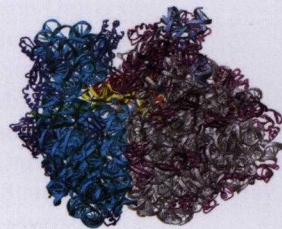
Resumen del capítulo 683

Lecturas recomendadas 683

Palabras clave 683

Preguntas de revisión 684

Preguntas de análisis 685



Apéndice: Soluciones A-1

Glosario G-1

Créditos C-1

Índice alfabético I-1