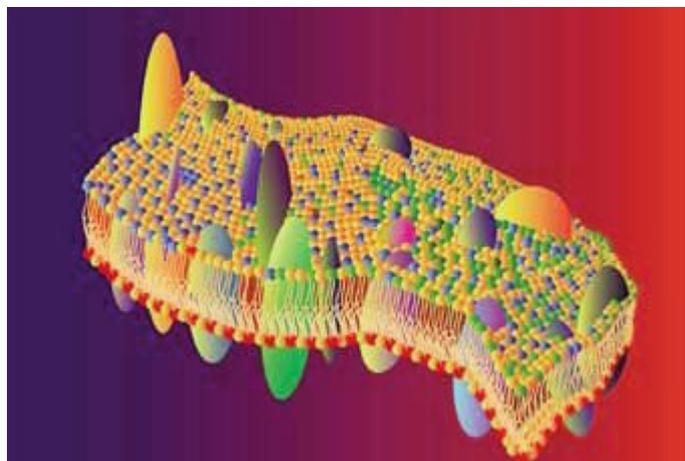


# Biología

## Unidad 2

### La superficie celular Glúcidos y lípidos

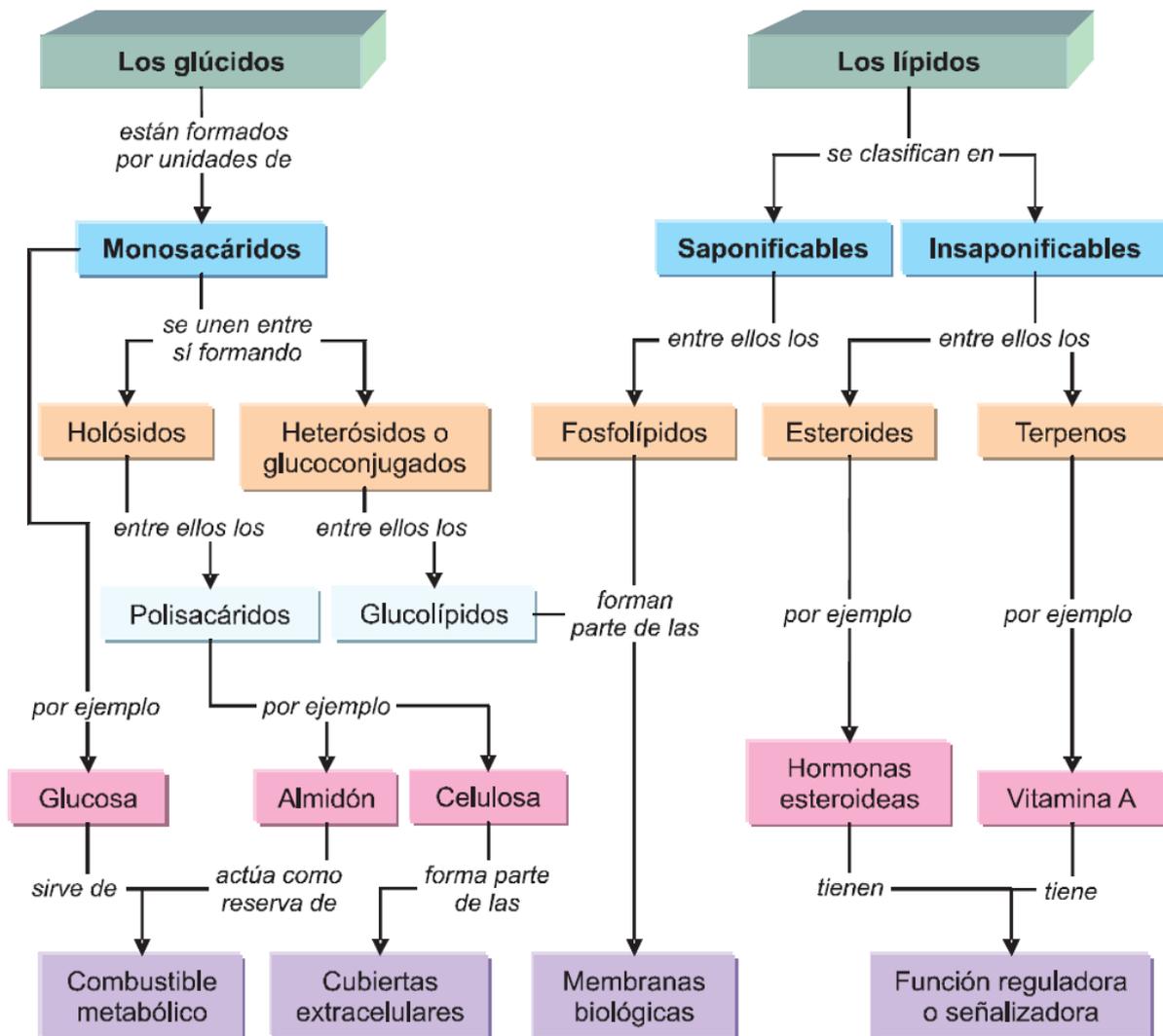


**Ilustración 2.1.** Pintura que representa los distintos componentes de la membrana plasmática. Los componentes de mayor tamaño corresponden a proteínas y el resto son fosfolípidos (Fuente: <http://commons.wikimedia.org/wiki/>).

Los glúcidos y lípidos son macromoléculas que desempeñan importantes funciones en los seres vivos. Por ejemplo, la celulosa es el glúcido más abundante en los vegetales. Este polisacárido forma parte de la pared celular que contribuye al mantenimiento de la forma de la célula vegetal y actúa como esqueleto en las plantas. Otro glúcido importante con funciones parecidas es la quitina, que forma el exoesqueleto de los artrópodos y la pared celular de los hongos. Como veremos en esta Unidad, las membranas celulares de todos los seres vivos —con la excepción de ciertas arqueas— comparten el mismo diseño estructural: una doble capa de lípidos en la que se encuentran incluidas, o asociadas, proteínas. Dichas membranas juegan un papel importante como barrera del citoplasma con el medio extracelular, pero posibilitan, al mismo tiempo, el intercambio de sustancias, regulando la entrada de nutrientes y la salida de productos de secreción o de desechos. En muchas células animales, ciertos glúcidos se asocian a los lípidos y a las proteínas de membrana formando el llamado glucocáliz, y participan en la transmisión de información biológica, actuando como marcadores y lugares de reconocimiento.

# Índice

<b>1. Glúcidos y cubiertas celulares</b>	<b>50</b>
1.1. Monosacáridos	50
1.2. Oligosacáridos	57
1.3. Polisacáridos	59
1.4. Glucoconjugados o heterósidos	62
1.5. Las cubiertas celulares	63
Actividades	67
<b>2. Lípidos y membranas</b>	<b>69</b>
2.1. Ácidos grasos y derivados	70
2.2. Glicerolípidos	73
2.3. Glicerofosfolípidos	75
2.4. Esfingolípidos	75
2.5. Lípidos esterólicos	77
2.6. Lípidos prenólicos	80
2.7. Las membranas biológicas	81
Actividades	85
Solucionario	87
Glosario	90
Bibliografía	91



Con el estudio de esta Unidad nos proponemos alcanzar los siguientes objetivos:

1. Identificar las fórmulas de los principales glúcidos y lípidos, sabiendo reconocer sus grupos funcionales y los tipos de enlaces que se establecen entre ellos.
2. Reconocer los distintos tipos de isomería espacial de los glúcidos, y escribir sus moléculas mediante representaciones lineales y fórmulas cíclicas.
3. Describir las principales funciones biológicas de los glúcidos.
4. Clasificar y enumerar las funciones biológicas de los distintos tipos de lípidos.
5. Explicar por qué algunos lípidos son idóneos para formar membranas celulares.
6. Conocer la composición, estructura y propiedades de las membranas biológicas.

# 1. Glúcidos y cubiertas celulares

El término **glúcido** deriva del griego *glyky*, que significa “dulce”, y alude a un conjunto de biomoléculas cuyas unidades básicas son polihidroxialdehídos o polihidroxicetonas, es decir, compuestos que poseen un grupo aldehído (-CHO) o cetona (-C=O) y varios grupos hidroxilo (-OH); también se incluyen entre los glúcidos a los derivados de polihidroxialdehídos y polihidroxicetonas (que presentan, además, grupos amino, carboxilo...) y a todas aquellas moléculas que se forman por unión, mediante **reacciones de condensación**, de los compuestos mencionados.

Los primeros glúcidos aislados respondían a la fórmula empírica  $(CH_2O)_n$ , en la que la proporción del carbono con el agua es 1:1; de ahí que recibieran el nombre, poco apropiado, de **hidratos de carbono** o **carbohidratos**. Algunos glúcidos, como la glucosa o la fructosa, poseen sabor dulce, por lo que también se les conoce como **azúcares**.

Atendiendo a su complejidad, los glúcidos se clasifican de la siguiente forma:

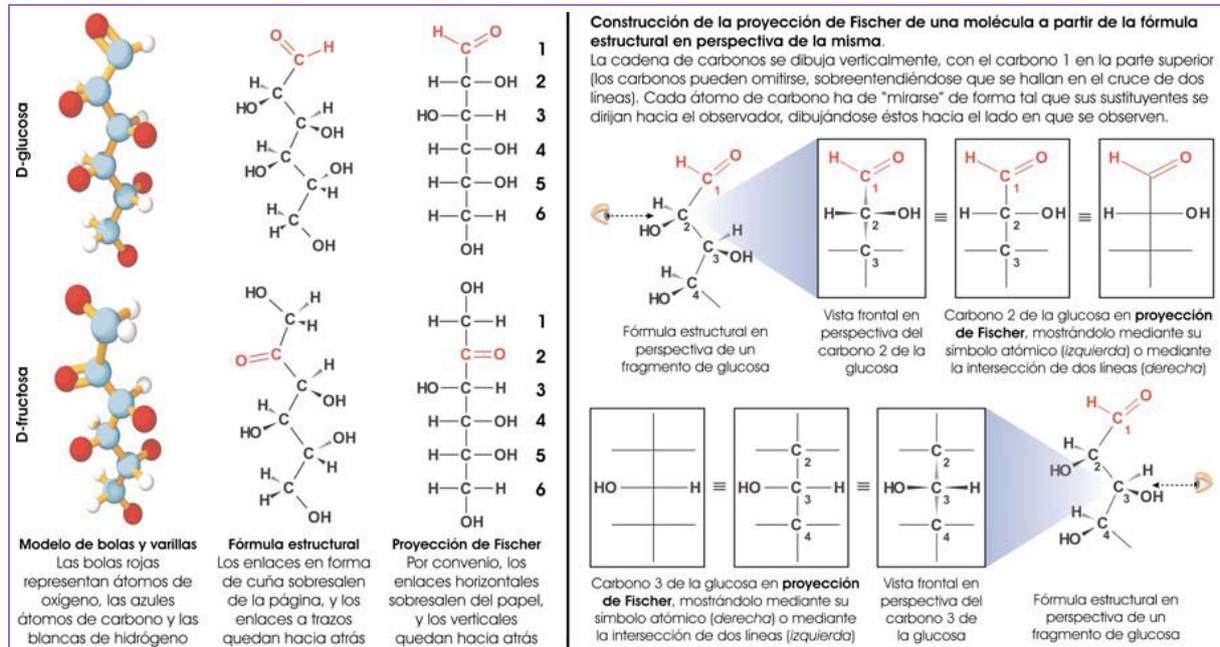
<p><b>1. Monosacáridos u osas.</b> Están formados por una sola unidad de polihidroxialdehído o polihidroxicetona y son los únicos glúcidos que responden a la fórmula <math>(CH_2O)_n</math>. Pueden tener entre 3 y 9 átomos de carbono.</p>	
<p><b>2. Ósidos.</b> Proviene de la unión de monosacáridos mediante reacciones de condensación en las que se forma el denominado enlace O-glucosídico [véase la ilustración 2.12] que, a su vez, puede ser <b>hidrolizado</b>.</p>	<p><b>2.1. Holósidos.</b> Son ósidos formados exclusivamente por monosacáridos.</p>
	<p><b>2.1.1. Oligosacáridos.</b> El número de monosacáridos es inferior a diez. Los más importantes son los disacáridos (con dos restos de monosacáridos) y los trisacáridos (con tres restos).</p>
	<p><b>2.1.2. Polisacáridos.</b> El número de restos de monosacáridos es superior a diez.</p>
<p><b>2.2. Heterósidos o glucoconjugados.</b> Constan de osas y de compuestos no glucídicos. Destacan entre ellos los glucolípidos y las glucoproteínas.</p>	
	<p><b>2.1.2.1. Homopolisacáridos.</b> Están formados por un solo tipo de monosacárido.</p>
	<p><b>2.1.2.2. Heteropolisacáridos.</b> Formados por dos o más tipos de osas.</p>

## 1.1. Monosacáridos

Los monosacáridos son sólidos cristalinos, incoloros o blancos, a menudo con sabor dulce. En su estructura básica se distinguen los siguientes componentes:

- Una cadena simple (no ramificada) de átomos de carbono unidos mediante enlaces covalentes sencillos. Dependiendo del número de átomos de carbono los monosacáridos se denominan **triosas** (3 carbonos), **tetrosas** (4), **pentosas** (5), **hexosas** (6), **heptosas** (7)...

- Un **grupo carbonilo** situado, bien en el carbono 1 (en cuyo caso se trata de un grupo aldehído, y el monosacárido se llama **aldosa**), bien en el carbono 2 (hablándose entonces de una **cetosa**), y **grupos hidroxilo** en los restantes carbonos. Estos grupos son polares y establecen enlaces de hidrógeno con el agua, y por ello los monosacáridos son hidrosolubles.

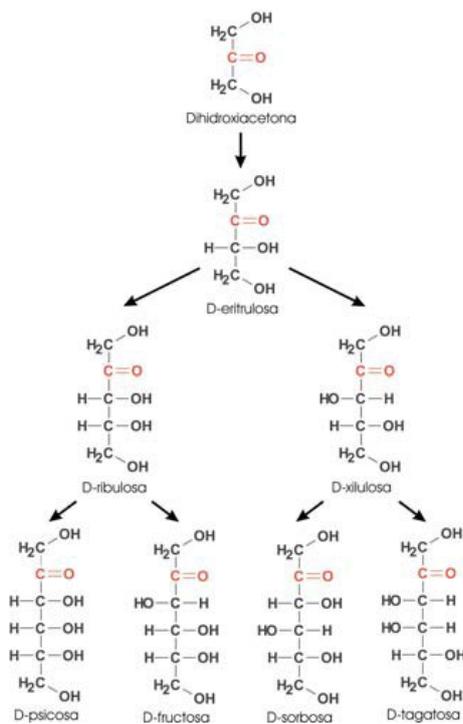


**Ilustración 2.2.** Distintos tipos de representación de los monosacáridos tomando como modelo una aldosa (glucosa) y una cetosa (fructosa). Las proyecciones de Fischer sitúan todos los átomos de la molécula en el mismo plano: el grupo carbonilo en la parte superior; el alcohol primario en la parte inferior; y los hidroxilos y los átomos de hidrógeno de los grupos alcohol secundarios, a izquierda y derecha de la cadena carbonada. La numeración de los átomos de carbono comienza por el grupo carbonilo (aldosas) o por el carbono más próximo a éste (cetosas), (Fuente: ASH).

### A. Isomería en los monosacáridos

Los monosacáridos pueden presentar **isomería espacial** o **estereoisomería**, así como **isomería óptica**, debido a la disposición espacial de los grupos funcionales alrededor de los átomos de carbono:

- **Isomería espacial o estereoisomería.** La mayoría de los monosacáridos exhibe en su molécula **carbonos asimétricos**, esto es, carbonos con los cuatro enlaces unidos a radicales diferentes. Su presencia significa que los grupos funcionales se pueden disponer, alrededor de estos carbonos, según dos configuraciones espaciales diferentes denominadas **estereoisómeros**. Así, al representar mediante proyecciones de Fischer la estructura de un monosacárido tendremos dos figuras posibles—los estereoisómeros— por cada carbono asimétrico [véase la ilustración 2.5]. Si, además, ambas formas son imágenes especulares no superponibles (como una mano y su imagen en el espejo) se denominan **enantiomorfos** o **enantiómeros**. El número total de estereoisómeros de un monosacárido es  $2^n$ , siendo  $n$  el número de carbonos asimétricos.

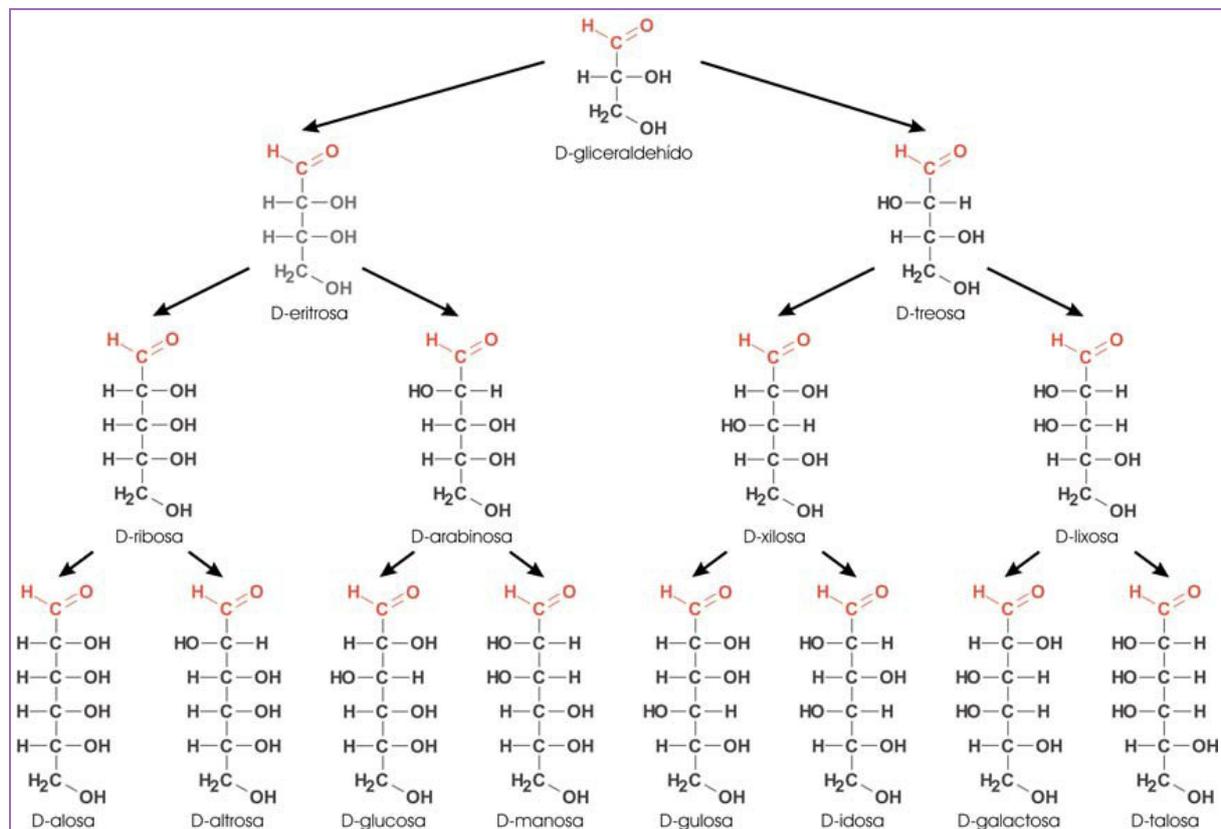


**Ilustración 2.3.** Serie de las D-cetosas. Las distintas cetosas se forman a partir de la eritrososa por adición de nuevos átomos de carbono con sus correspondientes H y OH. El grupo cetona se mantiene en el carbono 2 (Fuente: ASH).

Por convenio, se dice que el monosacárido es de configuración **D** cuando el grupo -OH del carbono asimétrico más alejado del grupo carbonilo se sitúa a la derecha; en el caso de que esté a la izquierda, será de configuración **L**. En la naturaleza solo se presentan las formas D.

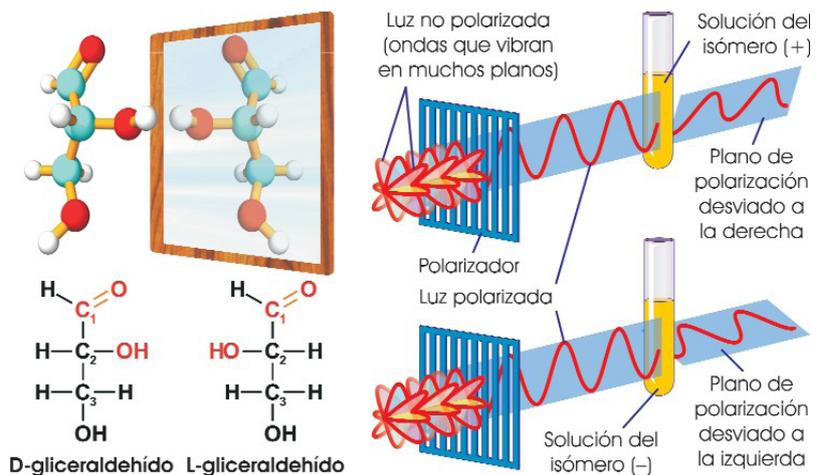
Cuando dos estereoisómeros difieren en la posición de un grupo -OH situado en un carbono asimétrico distinto al último se denominan **epímeros** o **diastereoisómeros**, y no se les distingue por la letra D o L (ya que, como se ha mencionado, ésta se reserva para el *último* carbono asimétrico), sino por sus nombres. Así, la D-glucosa y la D-mannosa [véase la ilustración 2.4] son epímeros porque solo se diferencian por la posición del -OH correspondiente al carbono 2.

- **Isomería óptica.** Por el hecho de poseer carbonos asimétricos, la mayoría de los monosacáridos presentan actividad óptica; es decir, desvían el plano de un rayo de **luz polarizada** que atraviese una disolución de dicho azúcar [véase la ilustración 2.5]. Si la desviación —medida con un **polarímetro**— se produce a la derecha se dice que el azúcar es **dextrógiro (+)** y si lo hace hacia la izquierda será **levógiro (-)**.



**Ilustración 2.4.** Serie de las D-aldosas. Obsérvese que los distintos aldehídos derivan del D-gliceraldehído por adición de nuevos átomos de carbono con sus correspondientes H y OH. El grupo aldehído siempre se mantiene en el carbono 1 (Fuente: ASH).

**Ilustración 2.5.** Izquierda y arriba: Representación tridimensional del D-gliceraldehído y del L-gliceraldehído. (azul: carbono; rojo: oxígeno; blanco: hidrogeno). Abajo: Representación, según las proyecciones de Fischer, de dichas moléculas. Obsérvese que el C<sub>2</sub> es asimétrico porque esta unido a 4 radicales diferentes (CHO, H, OH, y CH<sub>2</sub>OH), originando dos estereoisómeros. Derecha: mediante un instrumento llamado polarizador (representado como una rejilla) se puede lograr que la luz vibre en un solo plano. Cuando dicha luz polarizada atraviesa una disolución de D-gliceraldehído, el plano en el que vibra se desvía hacia la derecha, por lo que decimos que es dextrógiro; análogamente, el L-gliceraldehído es levógiro (Fuente: ASH).



La isomería espacial y la isomería óptica son propiedades independientes; existen, pues, cuatro posibles combinaciones de estas dos características: D (+), D (-), L (+) y L (-). La presencia de un tipo de isomería u otra va a ser de gran importancia biológica porque confiere a las moléculas diferentes características físico-químicas.

### Reacción de Fehling

Sirve para determinar el **carácter reductor** de los azúcares. El reactivo de Fehling, desarrollado por el químico alemán Hermann von Fehling (1812-1885), está formado por dos soluciones denominadas A y B; la primera es una solución de sulfato cúprico (se diluye 25 g de sulfato cúprico cristalizado en 500 cm<sup>3</sup> de agua destilada) y la segunda está formada por hidróxido de sodio y una sal orgánica (175 g de tartrato de sodio y potasio y 55 gramos de hidróxido potásico en 500 cm<sup>3</sup> de agua destilada).

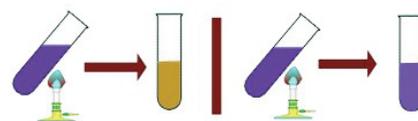
En la reacción de Fehling, los azúcares reductores se oxidan, en medio alcalino, reduciendo los iones Cu<sup>2+</sup> a Cu<sup>+</sup>. Estos se combinan con iones OH<sup>-</sup>, formando hidróxido cuproso, de color amarillo que por calentamiento se convierte en óxido cuproso de color rojo:



Para llevar a cabo esta reacción hemos de seguir los siguientes pasos:

- Mezclar las soluciones A y B. Se forma un complejo entre el ion cúprico y el tartrato que origina una disolución de color azul intenso.
- A continuación, se añade la sustancia a investigar y se calienta suavemente.

Si la sustancia añadida no tiene carácter reductor, la disolución resultante tendrá un color azul intenso. Si, por el contrario, la sustancia agregada es un glúcido reductor observamos que el color azul desaparece y en su lugar surge un precipitado rojo anaranjado; esto es debido a que, en presencia de un compuesto reductor, el Cu cambia su estado de oxidación, de sulfato de cobre a óxido cuproso.



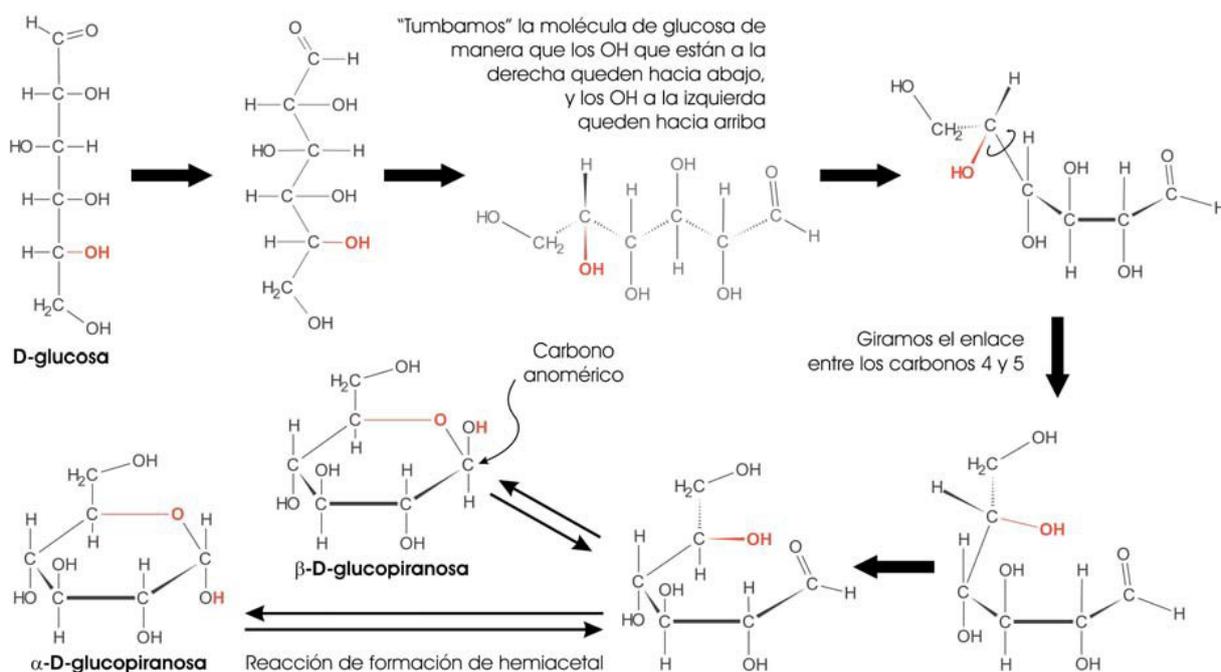
**Ilustración 2.6.** Reacción de Fehling positiva (izquierda) y negativa (derecha); (Fuente: [www.arrakis.es/~rfluengo/glucidos.html](http://www.arrakis.es/~rfluengo/glucidos.html)).

## B. Propiedades químicas de los monosacáridos

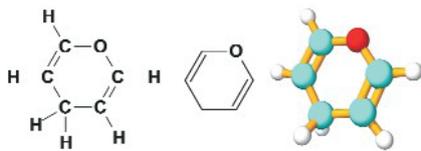
Los monosacáridos presentan las siguientes propiedades químicas:

- **Poder reductor.** Los monosacáridos pueden ceder electrones a sustancias como el reactivo de Fehling [véase el recuadro "Reacción de Fehling"], debido a la presencia del grupo carbonilo que fácilmente se oxida en disoluciones alcalinas de plata o cobre dando lugar a un ácido. Esta propiedad se utiliza para detectar la presencia de azúcares en medios biológicos.
- **Ciclación.** El grupo carbonilo puede reaccionar con grupos hidroxilo de la misma molécula, formando **enlaces hemiacetálicos** internos cuya consecuencia es la ciclación del azúcar.

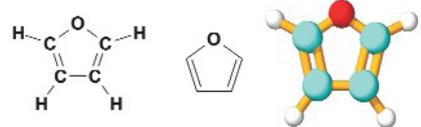
En efecto, las aldopentosas y las aldohexosas, cuando se encuentran en disolución acuosa, adoptan estructuras cíclicas al reaccionar el grupo aldehído ( $C_1$ ) con el grupo hidroxilo más alejado ( $C_4$  en pentosas o  $C_5$  en hexosas), formándose un puente de oxígeno intramolecular; como consecuencia, surge un nuevo carbono asimétrico, llamado **carbono anomérico**, unido a un radical  $-OH$  que conserva su poder reductor [véase la ilustración 2.7] —las estructuras cíclicas se representan mediante la **proyección de Haworth** en la que los anillos se ven en perspectiva: el plano del anillo es perpendicular al plano del papel y la línea más gruesa es la más cercana al lector—. Se originan dos nuevos isómeros espaciales, llamados **anómeros**, que pueden presentar configuración  $\alpha$ , cuando el grupo hidroxilo ( $-OH$ ) del carbono anomérico queda por debajo del plano, o  $\beta$  si el grupo hidroxilo ( $-OH$ ) queda por encima del plano.



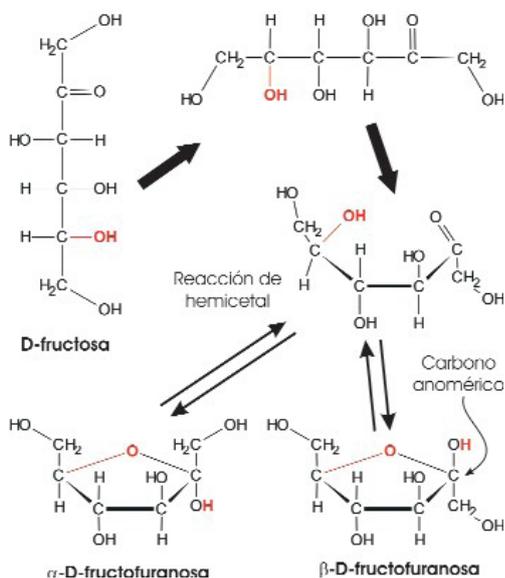
**Ilustración 2.7.** Ciclación de la D-glucosa. Como regla general, los  $-OH$  situados a la derecha en las fórmulas de Fischer se escriben hacia la parte inferior del plano en las fórmulas de Haworth, y los  $-OH$  situados a la izquierda, hacia la parte superior del plano (Fuente: ASH).



Tres formas de representar una molécula de **pirano**



**Ilustración 2.8.** Representación del pirano y el furano en fórmula desarrollada (izquierda), simplificada (centro) y modelo de bolas (derecha); (Fuente: ASH).



**Ilustración 2.9.** Ciclación de la D-fructosa (Fuente: ASH).

Los anillos que forman las aldohexosas son hexagonales, de seis vértices, y se llaman **piranosas** porque estructuralmente derivan de la molécula llamada **pirano**; los anillos que forman las cetohexosas y las aldopentosas son pentagonales, de cinco vértices, y se llaman **furanosas** porque derivan del furano.

En el caso de las cetohexosas, la ciclación se produce al reaccionar el grupo cetona del C<sub>2</sub> con el OH del C<sub>5</sub>, formándose un **hemiacetal** intramolecular; la ciclación mediante la formación de un puente de oxígeno [véase la ilustración 2.9] dará lugar a un anillo furanósico, con dos anómeros:  $\alpha$  y  $\beta$ .

Para nombrar un monosacárido ciclado se indica, en primer lugar, si se trata del anómero  $\alpha$  o  $\beta$ ; a continuación se dice el tipo de enantiómero, D o L, seguido del nombre del monosacárido que indica el tipo de epímero, más el sufijo furano o pirano y la terminación -osa. Por ejemplo, una de las formas más comunes de la glucosa en disolución acuosa es la  $\beta$ -D- glucopiranososa [véase la ilustración 2.7].

### C. Monosacáridos de interés biológico

Los monosacáridos más importantes son:

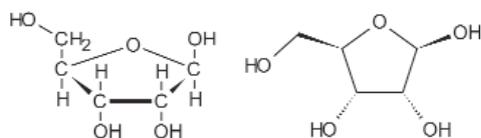
- 1. Triosas.** Se conocen dos, la **dihidroxiacetona** y el **gliceraldehído** [véanse las ilustraciones 2.3 y 2.4, respectivamente]. Se trata de **metabolitos** intermedios de la degradación de la glucosa y de otros glúcidos; son, por lo tanto, muy abundantes en el interior de las células.
- 2. Tetrasas.** Las más importantes son la **eritrosa** (una aldotetrosa que, como veremos en la Unidad 9, es en su forma fosforilada un intermediario del ciclo de Calvin y de la ruta de las pentosas fosfato) y la **eritru-losa** (una cetotetrosa ampliamente utilizada, junto a la dihidroxiacetona, en la industria cosmética de los autobronceadores).
- 3. Pentosas.** Dentro de las aldopentosas cabe destacar, por su importancia biológica, la **ribosa**, presente en los ácidos ribonucleicos (ARN). Otras pentosas, como la **xilosa** y la **arabinosa**, se encuentran presentes en la madera y en la goma arábiga, respectivamente. Como cetopentosa citaremos la **ribulosa** [véase la ilustración 2.3], que desempeña un papel importante en la fotosíntesis durante la fijación del CO<sub>2</sub>, según veremos en la Unidad 9.

**4. Hexosas.** Entre las más importantes [véanse las ilustraciones 2.3 y 2.4] cabe destacar:

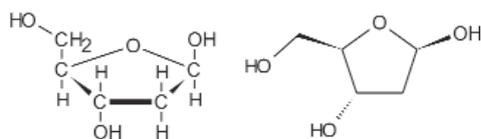
- **Glucosa.** Es una aldohexosa, conocida como azúcar de la uva. Es muy abundante en los vegetales, tanto en forma libre (en los frutos), como polimerizada (formando parte de la celulosa y del almidón). En los animales la podemos encontrar libre en sangre (aproximadamente 1 gramo por litro), formando disacáridos, o polimerizada en forma de glucógeno. Es el principal “combustible” metabólico de muchas células.
- **Galactosa.** Es una aldohexosa que no se encuentra en forma libre. Junto con la glucosa, forma parte del disacárido lactosa, presente en la leche de los mamíferos. También se puede hallar en polisacáridos vegetales (gomas, mucílagos, pectinas) y en la fracción glucídica de muchos glucolípidos y glucoproteínas.
- **Manosa.** Es una aldohexosa presente en estado libre en algunos vegetales, como el naranjo, y como constituyente de determinados polisacáridos (manosanas) en algunas bacterias, hongos y plantas, como el árbol *Fraxinus ornus*, cuyo exudado constituye el maná bíblico.
- **Fructosa.** Es una cetohexosa, también llamada *levulosa* debido a su fuerte carácter levógiro. Se encuentra en estado libre en la miel y en muchas frutas, o asociada a la glucosa formando el disacárido sacarosa. Es el glúcido con mayor poder edulcorante. En el hígado se transforma en glucosa, por lo que posee el mismo valor energético que ésta. Está presente en el líquido seminal como nutriente de los espermatozoides.

#### D. Derivados de monosacáridos

Este grupo incluye compuestos como los siguientes:



Dos formas de representar una molécula de  $\beta$ -D-ribofuranosa (ribosa)



Dos formas de representar una molécula de 2-desoxi- $\beta$ -D-ribofuranosa (desoxirribosa)

**Ilustración 2.10.** Fórmulas cerradas de la D-ribosa y de la D-desoxirribosa (Fuente: ASH).

- **Desoxiazúcares.** Destaca la **D-desoxirribosa**, un integrante del ADN que se diferencia de la D-ribosa en que el  $-OH$  en el carbono 2 es reemplazado por un H [véase la ilustración 2.10]. Otro desoxiazúcar importante es la **fucosa**, en la que el  $-OH$  del carbono 6 de la galactosa es sustituido por un H, y forma parte de glucolípidos y glucoproteínas de las membranas.
- **Aminoazúcares.** Tiene interés la **glucosamina**, en la que el grupo  $-OH$  del carbono 2 es sustituido por un grupo  $-NH_2$ ; su derivado, la **N-acetil-glucosamina**, es un componente de la quitina del exoesqueleto de los artrópodos y de la pared celular de los hongos. En las paredes bacterianas hay otro aminoazúcar, el ácido **N-acetil-murámico**.

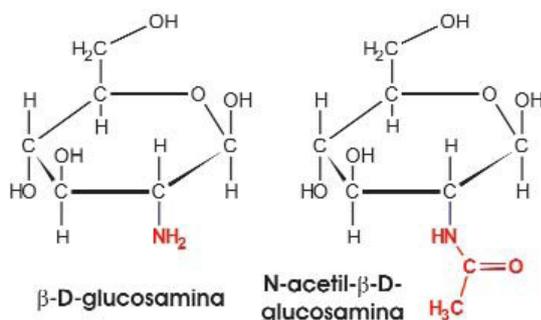


Ilustración 2.11. Derivados nitrogenados de la D-glucosa (Fuente: ASH).

- **Ácidos urónicos.** Resultan de la oxidación del grupo  $-OH$  del carbono 6, dando lugar a un grupo carboxilo ( $-COOH$ ). Es de destacar el **ácido hialurónico** del tejido conjuntivo.
- **Polialcoholes.** Se forman por reducción del grupo carbonilo ( $-CHO$  o  $-C=O$ ) a alcohol ( $-OH$ ). Tiene interés el **glicerol** o glicerina, constituyente de diversos lípidos. Otros, como el **sorbitol** (frutas) y el **xilitol** (levaduras, hongos, líquenes), se utilizan como edulcorantes en chicles o zumos.

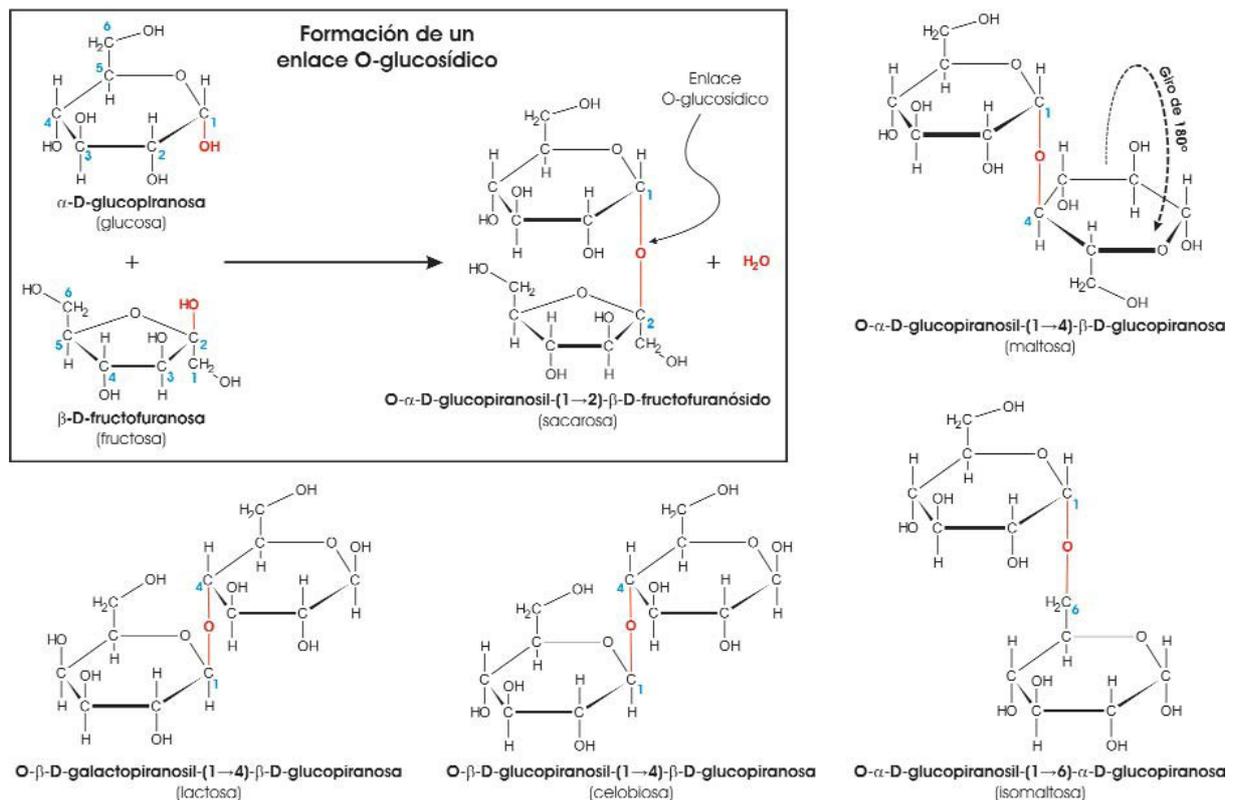
## 1.2. Oligosacáridos

Los oligosacáridos están constituidos por la unión de dos a diez monosacáridos mediante enlaces O-glucosídicos. El enlace **O-glucosídico** se forma por condensación de dos grupos hidroxilo con liberación de una molécula de agua, por lo que dicho enlace será hidrolizable. Se distinguen dos tipos de enlaces O-glucosídicos:

- Enlace **monocarbonílico.** Resulta de la unión del grupo hidroxilo del carbono anomérico del primer monosacárido con un grupo hidroxilo no anomérico del segundo monosacárido. Al quedar libre el carbono anomérico del segundo monosacárido, el disacárido mantendrá el poder reductor, por lo que la reacción de Fehling dará un resultado positivo.
- Enlace **dicarbonílico.** Se forma si la unión se da entre los grupos hidroxilos de los carbonos anoméricos de ambos monosacáridos. Al no quedar libre el  $-OH$  de ningún carbono anomérico, el disacárido resultante no será reductor, por lo que la reacción de Fehling será negativa.

Los **disacáridos** son los oligosacáridos más importantes. Están formados, en general, por la unión de dos hexosas mediante un enlace O-glucosídico. Al igual que los monosacáridos, son solubles en agua, tienen sabor dulce, son incoloros o blancos y cristalizan.

En caso de la unión monocarbonílica, el disacárido resultante se nombrará de la siguiente manera: en primer lugar, y precedido de una O, se escribe el nombre del primer monosacárido con la terminación *-osil*; a continuación, entre paréntesis, los carbonos que participan en el enlace; finalmente, se escribe el segundo monosacárido con la terminación *-osa*: por ejemplo, O- $\alpha$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D-glucopiranososa. Si la unión es dicarbonílica, se cambia el sufijo *-osa* del segundo monosacárido por *-osido*; así, escribiremos O- $\alpha$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 2)- $\beta$ -D-fructofuranósido.



**Ilustración 2.12.** Formación del enlace O-glucosídico y principales disacáridos (Fuente: ASH).

Entre los disacáridos de interés biológico destacan los siguientes:

- **Maltosa.** Es la *O- $\alpha$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D-glucopiranosil*. Se encuentra libre en granos de cebada germinados. La malta —cebada germinada y tostada— se utiliza como sucedáneo del café y es la base de la fabricación de la cerveza. Las células la obtienen mediante hidrólisis de dos polisacáridos, el almidón y el glucógeno.
- **Isomaltosa,** u *O- $\alpha$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 6)- $\alpha$ -D-glucopiranosil*. No se halla en forma libre, sino que procede de la hidrólisis de la amilopectina (un componente del almidón) y del glucógeno.
- **Celobiosa.** Es la *O- $\beta$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -D-glucopiranosil*. No se presenta en estado libre, y solo se forma al hidrolizar la celulosa.
- **Lactosa.** La *O- $\beta$ -D-galactopiranosil-(1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -D-glucopiranosil* se encuentra libre en la leche de los mamíferos y no forma polímeros.
- **Sacarosa.** Es el *O- $\alpha$ -D-glucopiranosil-(1 $\rightarrow$ 2)- $\beta$ -D-fructofuranósido*. De los disacáridos citados hasta ahora es el único que no presenta carácter reductor, puesto que la unión (1 $\rightarrow$ 2) es dicarbonílica. Se encuentra en estado libre en la caña de azúcar y en la remolacha azucarera.

### 1.3. Polisacáridos

Son los glúcidos más abundantes en la naturaleza. Están formados por más de diez monosacáridos (generalmente hexosas o sus derivados), pudiendo llegar a varios miles, unidos entre sí por enlaces O-glucosídicos.

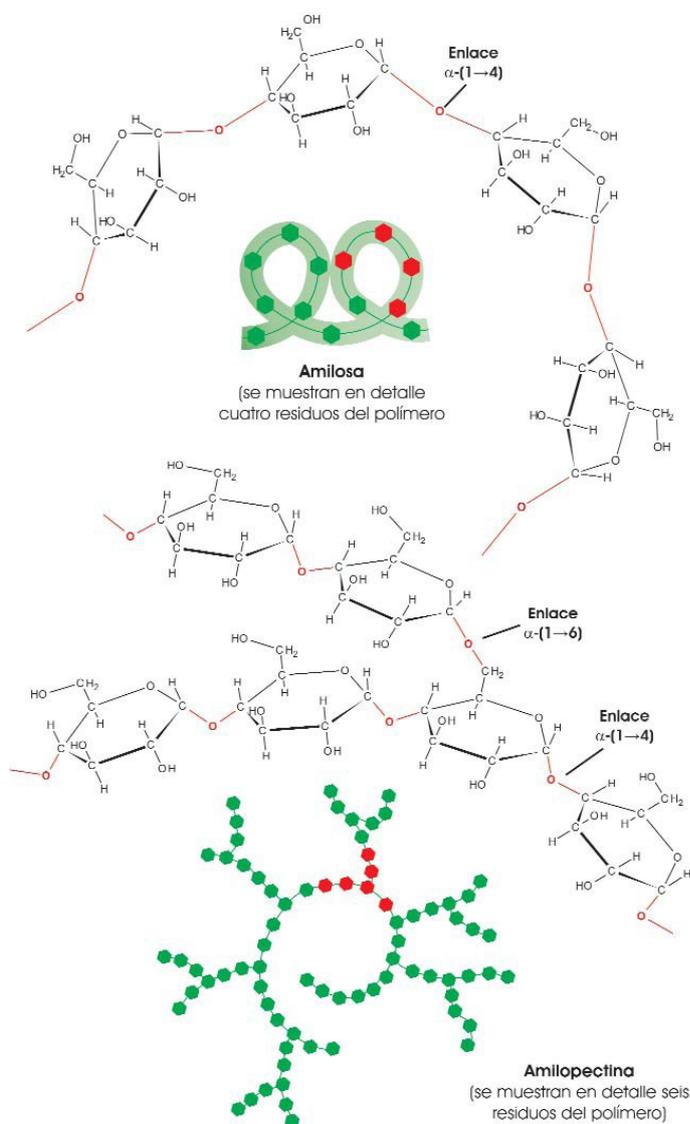
Los polisacáridos no cristalizan y son insípidos e insolubles en agua, si bien algunos, como el almidón, pueden formar **dispersiones coloidales**, ya que tienen gran cantidad de grupos  $-OH$  que interaccionan con las moléculas de agua formando enlaces de hidrógeno. No presentan carácter reductor, al estar la mayoría de los  $-OH$  de los carbonos anoméricos formando parte de enlaces O-glucosídicos. Por su estructura, se pueden clasificar en:

#### A. Homopolisacáridos

Están formados por la repetición de un único tipo de monosacárido, dando lugar a cadenas lineales o ramificadas. Podemos destacar:

- **Almidón.** Es un polisacárido propio de las células vegetales. Se acumula en unos orgánulos llamados amiloplastos, muy abundantes en órganos de reserva como tubérculos o semillas. Al no ser soluble en agua, no influye en la **presión osmótica** interna. Además ocupa poco volumen y es fácilmente hidrolizable, lo que lo hace idóneo como reserva energética. Está integrado por dos componentes:

- **Amilosa.** Constituye aproximadamente el 30 por ciento del peso total del almidón. Está formada por cadenas lineales, no ramificadas, de restos de  $\alpha$ -D-glucosa unidos por enlaces  $(1 \rightarrow 4)$  —obsérvase que, si tomamos las unidades de dos en dos, podríamos decir que la amilosa está constituida por cadenas lineales de maltosas—. Esta cadena adquiere una configuración helicoidal, con seis glucosas por cada vuelta de hélice. La amilosa es soluble en agua, formando dispersiones coloidales y se tiñe de color negro con **lugol** (reactivo que contiene yodo específico del almidón), lo cual permite identificarlo en una muestra. Su hidrólisis se



**Ilustración 2.13.** Estructura del almidón: amilosa y amilopectina. Se trata de una representación simplificada, en la que no aparecen todas las glucosas (Fuente: ASH).

lleva a cabo por proteínas específicas (enzimas) denominadas  $\alpha$ -amilasas (presentes, por ejemplo, en la saliva y en el jugo pancreático) y  $\beta$ -amilasas (se encuentran en semillas), originando moléculas de maltosa, que posteriormente se hidrolizan a glucosa.

- **Amilopectina.** Está formada, como la amilosa, por cadenas helicoidales de maltosas unidas por enlaces  $\alpha(1\rightarrow4)$ ; pero, además, cada 24 a 30 restos de glucosa presenta ramificaciones en posición  $\alpha(1\rightarrow6)$ . Estas ramas laterales también están formadas por restos de glucosa unidos por enlaces  $\alpha(1\rightarrow4)$ . En consecuencia, la hidrólisis de la amilopectina originará dos disacáridos: la *maltosa* y la *isomaltosa*. Con el lugol, este polímero se tiñe de un color de rojo a violeta [véase el recuadro “Reconocimiento del almidón”, a continuación].

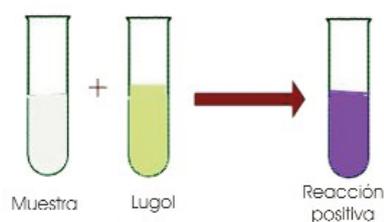
### Reconocimiento del almidón

El **almidón** o **fécula** jamás se encuentra de forma natural en la leche o los embutidos. El que se detecte almidón en la leche significa que ha sido objeto de una adulteración, tendente a aumentar su densidad para encubrir un excesivo contenido en agua; en el caso de los embutidos, es relativamente frecuente la adición de fécula de patata, que resulta mucho más barata que los componentes naturales.

Tiene, pues, importancia disponer de un método sencillo de detectar almidón y destapar fraudes alimentarios. La presencia de almidón se puede poner de manifiesto gracias al color azul violáceo que adquiere al reaccionar con yodo, aunque el procedimiento concreto puede variar en distintas situaciones:

1. Para detectar almidón en harina o en legumbres machacadas, se coloca una pequeña cantidad de estas en un tubo de ensayo y se añaden unas gotas de solución diluida de yodo o de **lugol** (que se prepara con 3 g de yodo, 6 g de yoduro potásico y 100 cm<sup>3</sup> de agua destilada, filtrando la disolución obtenida). Inmediatamente aparece la coloración característica de la reacción positiva.
2. Para detectar almidón en embutidos, se pica finamente el embutido que se quiere analizar y se introduce en tubos de ensayo con agua destilada; se lleva a ebullición al baño maría durante unos minutos para que se libere la fécula que pudiese contener, y se deja enfriar. Finalmente, se añaden unas gotas de lugol y se observa si adquiere la coloración azul violácea característica.

La coloración producida por el lugol se debe a que el yodo se introduce entre las espirales de la molécula de almidón. No es, por tanto, una verdadera reacción química, sino que se forma un compuesto de inclusión que modifica las propiedades físicas de esta molécula, apareciendo la coloración azul violácea.



**Ilustración 2.14.** Esquema que muestra la reacción de reconocimiento del almidón (Fuente: <http://upload.wikimedia.org/>).

- **Glucógeno.** Típico de los animales, este polisacárido es un polímero de  $\alpha$ -D-glucosa. Su estructura es similar a la que presenta la amilopectina, pero los puntos de ramificación son más frecuentes, cada 8 o 12 restos de glucosa. En presencia de lugol se tiñe de color rojo oscuro. Su hidrólisis libera grandes cantidades de glucosa, por lo que el glucógeno es considerado como una forma de almacenamiento de glucosa —fun-

damentalmente en el hígado y en el músculo estriado— que puede ser rápidamente movilizado si el organismo lo requiere.

- **Celulosa.** Es un polímero lineal formado por moléculas de  $\beta$ -D-glucosa unidas mediante enlaces  $\beta(1\rightarrow4)$ ; obsérvese que, en este caso, la unidad que se repite es la celobiosa [véase la *ilustración 2.12*]. Presenta la característica de que cada una de las glucosas está invertida ( $180^\circ$ ) respecto a la siguiente, y que se forman puentes de hidrógeno intracatenarios (entre las glucosas de la misma cadena) e intercatenarios (entre las glucosas de las cadenas paralelas que forman las fibras de celulosa). Estos puentes “protegen” a los enlaces O-glucosídicos y hacen que sean difícilmente hidrolizables. La agrupación de cadenas de celulosa origina **micelas** de celulosa; la unión de micelas dará lugar a las **microfibrillas** de celulosa, que forman parte de las paredes celulares de las plantas, siendo particularmente abundante en las fibras vegetales (cáñamo, lino, esparto, algodón...) y en la madera. También tiene un papel importante en la alimentación humana, proporcionando la denominada **fibra alimentaria**.

Son pocos los seres vivos que poseen las enzimas hidrolíticas (**celulasas**) que rompan los enlaces  $\beta(1\rightarrow4)$ . Las celulasas se hallan en algunos invertebrados, como el pececillo de plata, en las bacterias simbioses del tubo digestivo de rumiantes (vaca, oveja...) y en los protozoos del intestino de insectos xilófagos (“comedores de madera”, como las termitas).

- **Quitina.** Es el segundo polisacárido más abundante del planeta. Es un polímero no ramificado formado a partir de un derivado de la glucosa, la N-acetil- $\beta$ -D-glucosamina [véase la *ilustración 2.11*]. Los monómeros se unen mediante enlaces  $\beta(1\rightarrow4)$ , como la celulosa, pero con las cadenas dispuestas de modo antiparalelo, lo que aumenta su insolubilidad y resistencia. Ejerce una función estructural en las paredes celulares de los hongos y en el exoesqueleto de los artrópodos; en los crustáceos está impregnado de carbonato cálcico, que aumenta su dureza.

## B. Heteropolisacáridos

Están formados por la repetición periódica de dos o más monosacáridos diferentes o de sus derivados. Se localizan en animales, en plantas y en algas, generalmente con función estructural y, ocasionalmente, defensiva. Los principales son:

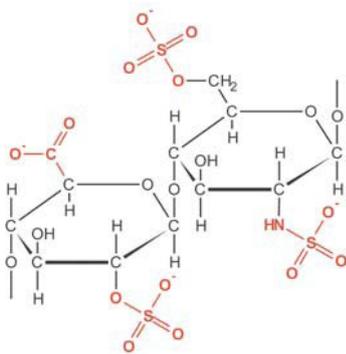
- **Pectinas y hemicelulosas.** Son heteropolisacáridos ramificados que forman parte de las paredes celulares de los vegetales. Las pectinas se emplean en la industria como espesantes.
- **Gomas.** Son polímeros de arabinosa, galactosa y ácido glucurónico que fluyen al exterior de la planta, taponando heridas. Algunas, como la goma arábica, tienen importancia económica.

- **Agar-agar.** Es un polímero de D- y L-galactosa, dispuestas de forma alternante. Se extrae de algas rojas y se usa como medio de cultivo en microbiología y como espesante alimentario.

## 1.4. Glucoconjugados o heterósidos

Resultan de la asociación de glúcidos, generalmente polisacáridos, con otras moléculas de naturaleza no glucídica. Entre los heterósidos de mayor importancia biológica destacan los siguientes:

- **Peptidoglucano o mureína.** Es el principal componente de la pared bacteriana.
- **Proteoglucanos.** Están constituidos mayoritariamente por polisacáridos conocidos como glucosaminoglucanos (antiguamente llamados mucopolisacáridos) y una fracción proteínica. Se encuentran en animales y poseen propiedades estructurales, o actúan como lubricantes. Entre ellos destacan:
  - ▶ **Ácido hialurónico,** formado por ácido glucurónico y N-acetilglucosamina. Se halla en el tejido conectivo, en el líquido sinovial de las articulaciones, en el humor vítreo del ojo...
  - ▶ **Condroitina,** de composición similar al anterior, aunque con N-acetilgalactosamina en lugar de N-acetilglucosamina. Se localiza en cartílagos, huesos, córnea...
  - ▶ **Heparina,** sustancia anticoagulante localizada en las paredes de las arterias y en la saliva de animales que se alimentan de sangre. Se usa en medicina para evitar la formación de coágulos por su acción trombolítica.



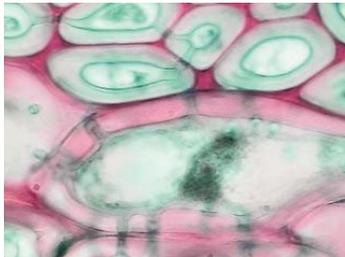
**Ilustración 2.15.** La heparina es un proteoglucano que se encuentra de forma natural en pulmones, hígado, piel y células cebadas (mastocitos). Está formado por la repetición de 12 a 15 veces de unidades de disacárido sulfatadas; la unidad de disacárido más común está formada por la unión de ácido-D-glucorónico y de N-acetil-D-glucosamina sulfatadas (Fuente: ASH).

- **Glucolípidos.** Están constituidos por restos glucídicos unidos a lípidos mediante enlaces glucosídicos. Normalmente forman parte de las membranas biológicas (lípidos de membrana).
- **Glucoproteínas.** Mayoritariamente están formadas por proteínas que llevan asociada una pequeña parte de glúcidos (de un 5 a un 40 por ciento). Muchas de las proteínas que se sintetizan en las células acaban siendo modificadas por la adición de glúcidos (en el retículo endoplasmático rugoso y en el aparato de Golgi) según su posterior destino y función, como por ejemplo:
  - ▶ En las membranas celulares, las glucoproteínas actúan como receptores o como **antígenos**, estimulando la síntesis de anticuerpos que intervienen en la defensa del organismo.
  - ▶ En la sangre, como la protrombina (precursora de la trombina, proteína que participa en la coagulación) y las inmunoglobulinas.

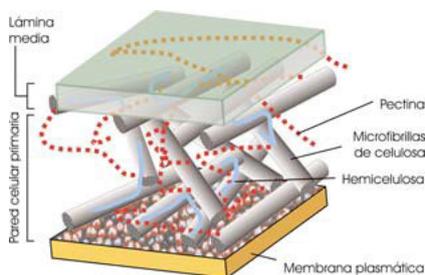
## 1.5. Las cubiertas celulares

Los glúcidos son los componentes mayoritarios, a veces únicos, de gran parte de las cubiertas celulares que se forman alrededor de las membranas plasmáticas de algunos tipos celulares:

### A. La pared celular vegetal



**Ilustración 2.16.** Los plasmodesmos son puntos de comunicación, en la pared celular primaria, entre dos células vegetales adyacentes. En las células vegetales maduras reciben el nombre de punteaduras. (Fuente: <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany>).



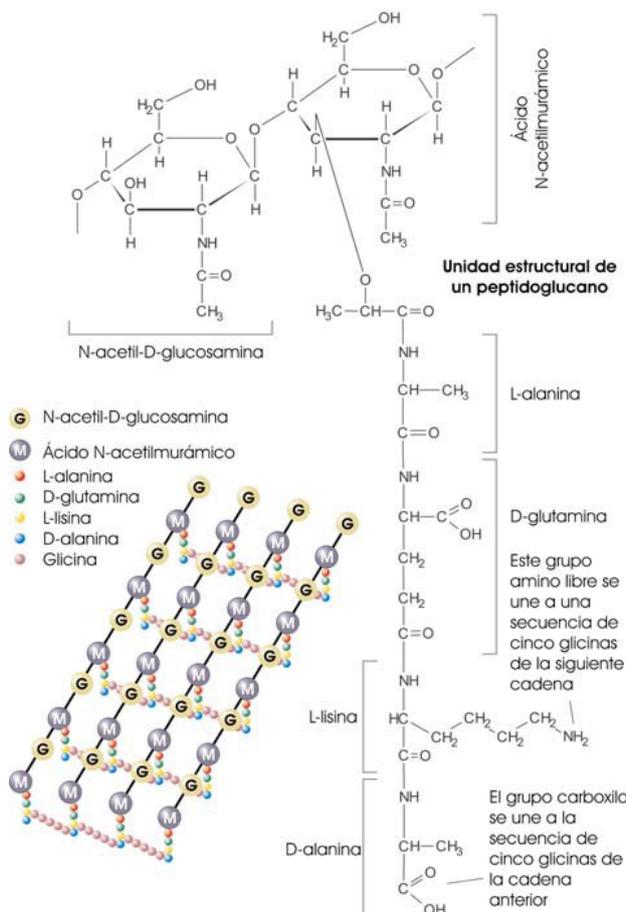
**Ilustración 2.17.** Estructura en capas de la pared celular vegetal (Fuente: ASH).

Es una cubierta gruesa y rígida que rodea la membrana plasmática de todas las células vegetales manteniendo su forma; además, actúa como un “esqueleto” y le permite soportar los cambios de **presión osmótica**. Pese a ser una capa continua, la célula puede mantener contacto con las células adyacentes mediante los denominados **plasmodesmos** [véase la ilustración 2.16]; a través de ellos se producen intercambios de sustancias. Todos los componentes de la pared son segregados por la propia célula. Desde el exterior al interior de la célula, la pared celular presenta dos estructuras en células jóvenes: la lámina media y la pared primaria. En células maduras puede haber una pared secundaria.

- 1. Lámina media.** Está compuesta por **pectinas** que, gracias a sus cargas negativas, se asocian a cationes como el  $\text{Ca}^{2+}$ . Se segrega en el momento de la división celular, originando el tabique que separará las dos células hijas.
- 2. Pared celular primaria.** Se forma sobre la lámina media y hacia el interior de la célula. Aparece en células jóvenes y no es completamente rígida. Está compuesta por microfibrillas de celulosa que se disponen en paralelo formando las fibras celulósicas. Las fibras se disponen a su vez formando una red embebida en una matriz formada por hemicelulosa, pectinas, algunas proteínas, agua y sales minerales. La hemicelulosa establece enlaces de hidrógeno con las fibras de celulosa, posibilitando la formación de la red [véase la ilustración 2.17].
- 3. Pared celular secundaria.** Mientras la célula vegetal está creciendo solo presenta pared primaria. Una vez finalizado el crecimiento celular se depositan, hacia la membrana plasmática, una o varias capas semejantes a la pared primaria, pero con más celulosa y menos pectinas, y con una disposición en hélice; el resultado es una pared menos hidratada y más rígida.

A veces, a la pared celular se añaden sustancias de naturaleza no glucídica, como por ejemplo:

- **Lignina**, que aumenta la rigidez de la pared. Abunda en el xilema (tejido conductor de la savia bruta y principal elemento de sostén de las plantas).



**Ilustración 2.18.** Estructura del peptidoglucano. Las cadenas de N-acetil-glucosamina (NAG) y de N-acetil-murámico (NAM) se unen unas a otras mediante un tetrapéptido (unido a las moléculas de NAM); a su vez, estas cadenas de tetrapéptidos se unen trans-versalmente entre sí mediante otra cadena formada por cinco aminoácidos de glicina (pentaglicina); (Fuente: ASH).

● **Suberina y cutina.** Son sustancias impregnadas por ceras y, por tanto, impermeabilizantes. La suberina forma el súber (corko) y la cutina se halla en la epidermis (cutícula de hojas y tallos).

● **Carbonato cálcico y sílice.** Se encuentran en la epidermis de las hojas en algunas plantas, aumentando su rigidez.

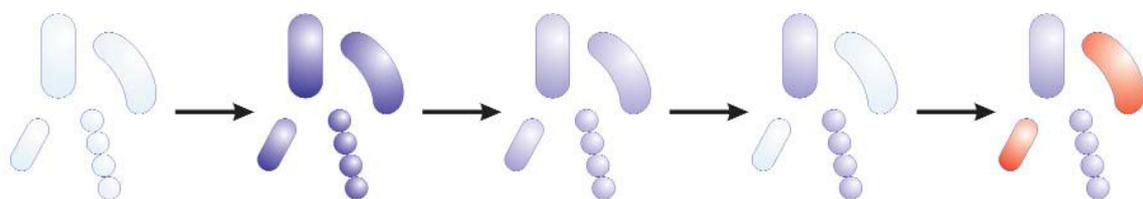
### B. La pared celular de los hongos

La mayoría de los hongos presentan una pared celular estructuralmente semejante a la pared vegetal, pero formada esencialmente por quitina, aunque también presenta otros polisacáridos, glucoproteínas y lípidos, además de sales minerales y pigmentos.

### C. La pared celular bacteriana

La pared bacteriana es una estructura rígida situada alrededor de la membrana plasmática. Da forma a la bacteria y la protege frente a cambios de presión osmótica. Los llamados **antibióticos β-lactámicos**, como la penicilina, interfieren en la formación de la pared impidiendo, por lo tanto, el crecimiento bacteriano.

El componente más característico de la pared es el **peptidoglucano** o **mureína**, formado por un andamiaje de naturaleza polisacáridica a base de largas cadenas alternantes de N-acetilglucosamina (NAG) y ácido N-acetil-murámico (NAM) unidas por enlaces β(1→4) [véase la ilustración 2.18].



**Fijación:** se extiende una muestra del cultivo sobre un portaobjetos (frotis), fijándola mediante calor.

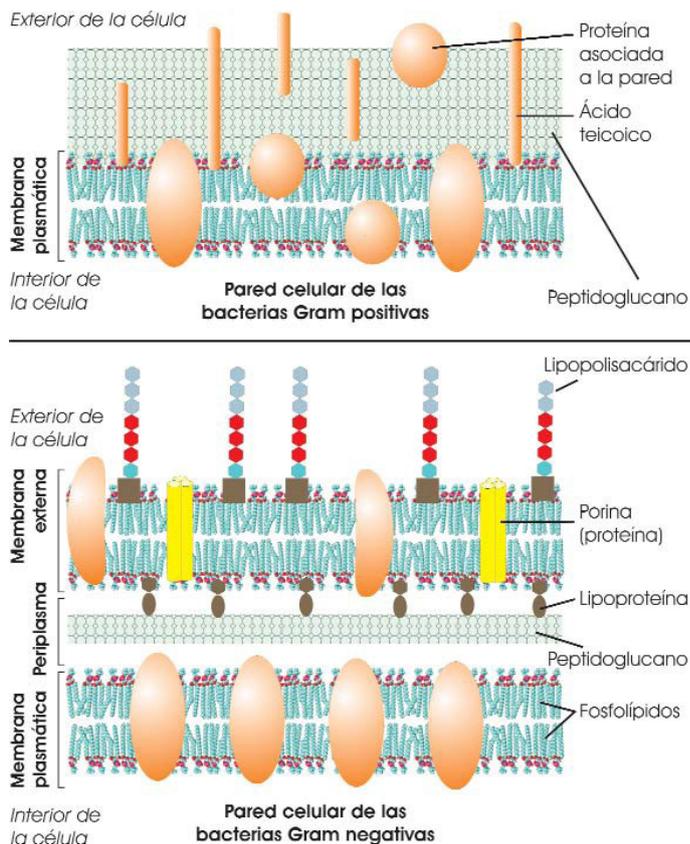
**Tinción con genciana violeta:** se sumerge en una solución de genciana violeta durante un minuto.

**Tratamiento con lugol.** Se añade durante tres minutos lugol, una solución yodada que actúa como mordiente, es decir, fija y refuerza la tinción.

**Decoloración con alcohol:** Se añade alcohol y se lava con agua. Las bacterias G(+) permanecen de color violeta, pero las G(-) pierden el color.

**Tinción de contraste con colorante rojo (safranina o fucsina):** intensifica el color violeta de las bacterias G(+) y tiñe de color rosado las G(-).

**Ilustración 2.19.** La técnica de la tinción de Gram fue desarrollada por el bacteriólogo danés Hans Christian Joachim Gram (1853-1938) en 1884. Incluye básicamente una tinción inicial, una decoloración y una segunda tinción de contraste, tal y como se esquematiza en la figura (Fuente: ASH).



**Ilustración 2.20.** Estructura de la pared de las bacterias Gram positivas y Gram negativas (Fuente: ASH).

Se distinguen dos tipos de paredes bacterianas que difieren tanto en su composición (distinto porcentaje de peptidoglucano) como en su estructura, y que se caracterizan por su desigual comportamiento frente a la llamada **tinción de Gram** [véase la ilustración 2.19]. Ello permite agrupar las bacterias en dos categorías:

- **Bacterias Gram negativas o G(-).** En estas bacterias el peptidoglucano solo representa el 10 por ciento de la pared y se dispone formando una red delgada, el **periplasma**, que se sitúa entre dos membranas: una interna —la membrana plasmática— y otra externa. Esta última está formada por lipopolisacáridos, fosfolípidos y lipoproteínas; la presencia de **porinas** acrecienta en gran medida su permeabilidad. La membrana externa y la capa de mureína se hallan conectadas por proteínas del periplasma [véase la ilustración 2.20].

- **Bacterias Gram positivas o G(+).** En estas bacterias el peptidoglucano representa el 90 por ciento de su pared, aunque también hay proteínas, otros polisacáridos y ácido teicoico (un polialcohol unido por grupos fosforilo). Estructuralmente, el peptidoglucano forma una red dispuesta en capas superpuestas [véase la ilustración 2.20].

#### D. La cápsula bacteriana

Exteriormente a la pared, las células bacterianas están rodeadas de una sustancia viscosa, producida y excretada por la propia célula. Esta sustancia se denomina **glucocáliz** y está constituida por glucoproteínas y polisacáridos distintos (su composición varía mucho de unas bacterias a otras). A menudo, esta sustancia se organiza, se hace más rígida y se une firmemente a la pared bacteriana constituyendo una estructura denominada **cápsula bacteriana**.

La cápsula bacteriana cumple un importante papel en la adherencia y fijación de algunas bacterias patógenas a sus hospedadores; también confiere a las bacterias resistencia ante las células fagocitarias del sistema inmunitario y, sobre todo, las protege de la desecación —ya que los polisacáridos atraen gran cantidad de agua— y de la acción de agentes antibacterianos.

### E. El glucocáliz de las células animales

Como veremos en la siguiente Unidad, numerosas secuencias de oligosacáridos de las glucoproteínas y glucolípidos de la membrana plasmática se prolongan hacia el exterior de la célula [véase la *ilustración 2.38*] originando una capa laxa denominada **cubierta celular** y también, como en las bacterias, el **glucocáliz** (los antiguos microscopistas lo denominaban glucocálix). Las secuencias oligosacáridas varían ampliamente de unas células a otras, lo que les confiere características específicas que, como veremos, son fundamentales. Sus funciones más importantes son:

- Protege la superficie celular.
- Participa en procesos de reconocimiento y adhesión celular (en la respuesta inmunitaria, en la interacción óvulo-espermatozoide, durante el desarrollo embrionario...).
- Es el lugar de anclaje de determinadas sustancias (hormonas), virus, bacterias...
- Su deterioro sirve como señal que permite reconocer a células envejecidas. Los eritrocitos, por ejemplo, al perder parte de los oligosacáridos del glucocáliz serán eliminados de la sangre.
- Sus oligosacáridos actúan como antígenos de la superficie celular. Tal es el caso de los grupos sanguíneos del sistema ABO, caracterizados por diferencias en las secuencias de monosacáridos del glucocáliz de los eritrocitos.

### F. La matriz extracelular de los animales

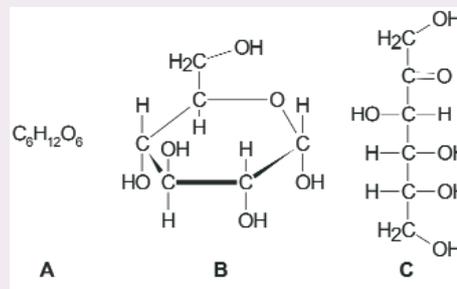
Exteriormente a la célula, e independientemente de ella, podemos encontrar una **matriz extracelular**. Esta formación está presente solamente en determinados tipos de tejidos animales y está formada por productos secretados por las propias células. Consta de una red de fibras proteínicas (colágeno, elastina, fibronectina...) entre cuyas funciones destacan las siguientes:

- Mantiene la forma celular y la estructura del tejido concreto.
- Participa en el intercambio de sustancias de la célula con el medio extracelular.
- Contiene algunas enzimas implicadas en el **metabolismo** celular.

## Actividades

1. Si hablamos de *D*-gliceraldehído y *L*-gliceraldehído, ¿por qué no hablamos de *D*-dihidroxiacetona y *L*-dihidroxiacetona?
2. La *D*-eritrosa, ¿será dextrógira o levógira? Razona la respuesta.
3. Clasifica los siguientes monosacáridos según su grupo funcional y el número de átomos de carbono: ribosa, ribulosa, fructosa, manosa, galactosa.
4. A partir de la ilustración 2.4, localiza el epímero en el carbono 2 de la *D*-glucosa y el enantiómero de la *D*-talosa.
5. Cicla la molécula de *D*-ribosa para que adquiera la estructura de β-*D*-ribofuranosa.

6. ¿Cuál de las fórmulas de la figura adjunta no corresponde a la glucosa? ¿Qué podrías decir de esta otra molécula?



7. ¿Por qué la ciclación de la fructosa (molécula con seis carbonos) da lugar a una estructura furanósica y no piranósica como la glucosa?
8. Escribe la reacción de formación de un disacárido a partir de dos moléculas de *D*-glucosa unidas mediante un enlace α(1→6). Nombra dicho compuesto según la nomenclatura sistemática.
9. Indica cuántas glucosas dará como resultado la hidrólisis de una molécula de cada una de las siguientes sustancias: a) lactosa; b) celobiosa; c) isomaltosa y d) sacarosa.
10. Indica cuáles de las siguientes moléculas no darán un resultado positivo en la reacción de Fehling y explica por qué: glucosa, fructosa, sacarosa, maltosa y almidón.
11. Indica las diferencias estructurales de la amilopectina y el glucógeno, y explica cómo influyen en su papel biológico.
12. Tanto el glucógeno como la celulosa son polímeros de glucosa. Sin embargo, el primero puede ser digerido por los animales, mientras que el segundo no; además, la celulosa tiene una función estructural. Da una explicación a estos hechos.



## RECUERDA

### Los glúcidos.

- Son biomoléculas formadas básicamente por carbono, hidrógeno y oxígeno.
- Se clasifican en osas o monosacáridos y en ósidos (oligosacáridos, polisacáridos y glucoconjugados).
- Los monosacáridos responden a la fórmula general  $C_nH_{2n}O_n$ , pero los restantes glúcidos no.
- Sus funciones principales son: energética (como la glucosa y la fructosa), de reserva (como el glucógeno y el almidón) y estructural (como, por ejemplo, la celulosa, la quitina y el peptidoglucano).
- Forman parte importante de las cubiertas celulares (pared vegetal, pared celular de los hongos y pared y cápsula bacterianas), y del glucocáliz de las células animales. En este último caso actúan como lugar de reconocimiento, y son esenciales para la comunicación y relación celulares.
- Son las biomoléculas más abundantes en los vegetales (celulosa, almidón).

## 2. Lípidos y membranas

Superadas las barreras que forman las estructuras extracelulares (glucocálix, pared celular...), un hipotético explorador de la superficie celular se toparía con un último obstáculo antes de poder acceder al interior de la célula: la **membrana plasmática**. En su composición interviene un grupo novedoso de sustancias conocidas como lípidos.

El término **lípido** —derivado del griego *lipo*, “grasa”— designa a un grupo de biomoléculas orgánicas muy dispar, tanto desde el punto de vista químico como funcional. En general se trata de sustancias insolubles en agua pero solubles en disolventes apolares orgánicos (éter, acetona, benceno...), cuya estructura incluye grupos hidrocarburoados de al menos diez átomos de carbono y sus correspondientes hidrógenos, aunque también pueden contener oxígeno, fósforo, nitrógeno o azufre. A menudo presentan un aspecto brillante (graso) y son untuosos al tacto.

La clasificación de los lípidos es complicada debido a su heterogeneidad, lo que ha dado lugar a diferentes esquemas. Así, se les ha dividido en lípidos **simples** (si su hidrólisis da lugar a lo sumo a dos productos diferentes) y **complejos** (que generan tres o más productos por hidrólisis). También se les ha dividido en **saponificables** (cuando en su composición figuran los llamados *ácidos grasos* y, en consecuencia, sirven para formar jabones) e **insaponificables** (si carecen de ácidos grasos). La clasificación que aquí seguiremos, esbozada en el siguiente recuadro, depende de criterios químicos, en particular de los componentes hidrofóbicos e hidrofílicos de cada molécula.

### Clasificación actual de los lípidos

El ILCNC (Comité Internacional para la Nomenclatura y Clasificación de los Lípidos) ha desarrollado un esquema moderno de clasificación (<http://www.lipidmaps.org>) que agrupa a los lípidos en ocho clases, según la estructura de su esqueleto químicamente funcional:

1. **Ácidos grasos** y moléculas relacionadas, como los icosanoides (prostaglandinas, leucotrienos, tromboxanos...) o los ésteres grasos (las ceras y las lactonas).
2. **Glicerolípidos**, entre ellos los mono-, di- y triacilgliceroles.
3. **Glicerofosfolípidos** (diacilglicerofosfocolinas, diacilglicerofosfoetanolaminas...).
4. **Esfingolípidos**, que incluyen a la esfingosina y a los lípidos que la contienen en su estructura: ceramidas, fosfoesfingolípidos (esfingomielinas), glucoesfingolípidos (gangliósidos)...
5. **Lípidos esterólicos**, como los esteroides (colesterol, fitosteroides...), los esteroides (andrógenos, estrógenos, corticoides), secosteroides (vitaminas D<sub>2</sub> y D<sub>3</sub>), ácidos biliares...
6. **Lípidos prenólicos**, que incluyen a los isoprenoides o terpenos (mentol, alcanfor, vitamina A, carotenos, xantofilas, caucho...) y a las quinonas (ubiquinonas, vitaminas E y K).
7. **Sacarolípidos**, típicos de bacterias Gram negativas, que presentan un ácido graso unido directamente al esqueleto carbonado de un azúcar (pero no a través de un enlace glucosídico).
8. **Poliquétidos**, entre los que figuran conocidos agentes anticancerígenos, antiparasitarios y antimicrobianos (tetraciclinas, eritromicinas...). Otros poliquétidos son potentes toxinas.

Según un criterio rigurosamente estructural, los grupos 1 y 8 deberían estar unidos en uno solo (igual ocurriría con los grupos 2 y 3, y con los 5 y 6); pero razones históricas e informáticas (para facilitar la búsqueda en bases de datos) aconsejan mantenerlos en grupos separados.

## 2.1. Ácidos grasos y derivados

Los ácidos grasos que forman parte de los lípidos poseen una larga cadena lineal hidrocarbonada, generalmente con un número par de átomos de carbono —entre 2 y 80, aunque habitualmente su rango se sitúa entre 12 a 24— y un grupo carboxilo en un extremo [véase la ilustración 2.21].

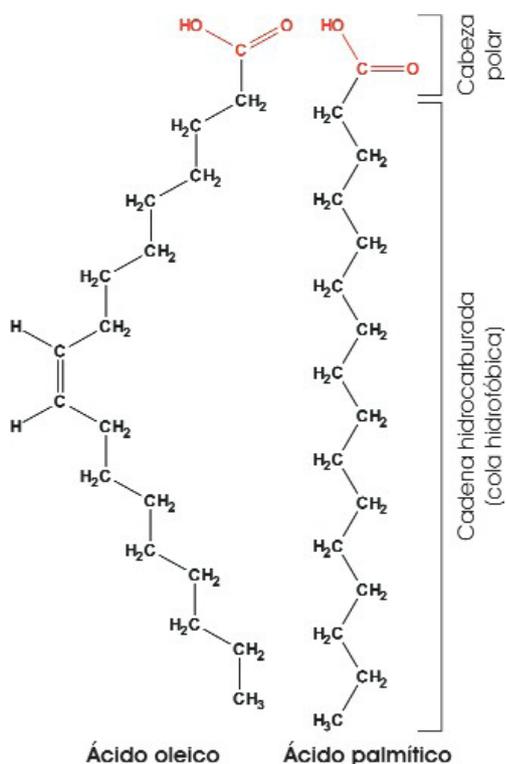


Ilustración 2.21. Estructura espacial de dos ácidos grasos (Fuente: ASH)..

### Clasificación de los ácidos grasos

Los ácidos grasos se clasifican atendiendo a la presencia o no de dobles enlaces en la cadena hidrocarbonada, así como al número y posición de dichos dobles enlaces:

**1. Ácidos grasos saturados.** Son ácidos grasos que solo poseen enlaces covalentes sencillos, presentan una gran flexibilidad y generalmente se encuentran extendidos. Un ejemplo es el ácido palmítico [véase la ilustración 2.21]. Son muy abundantes en las grasas animales, en la manteca de cacao, en el aceite de palma, de coco...

**2. Ácidos grasos insaturados.** Presentan uno o más dobles enlaces. Se dividen en:

- **Monoinsaturados**, con un único doble enlace que les confiere cierta rigidez e impide la libertad de giro; esto supone que la molécula presenta codos o inflexiones. Un ejemplo es el **ácido oleico**, componente del aceite de oliva.
- **Poliinsaturados**, con varios dobles enlaces. Destacan por su importancia el **ácido linoleico** (abundante en el aceite de girasol y de uva), el **linolénico** (que, junto con el linoleico, se encuentra en semillas) y el **araquidónico** (que se sintetiza a partir del linoleico). Los dos primeros son **esenciales** para la especie humana, ya que no podemos sintetizarlos y debemos incorporarlos a través de la dieta.

### Nomenclatura de los ácidos grasos

Además del nombre común (oleico, palmítico...), suele ser de uso muy habitual la *nomenclatura sistemática* abreviada. En ella se indican el número de átomos de carbono y el número de dobles enlaces (insaturaciones) separados por dos puntos. Las

posiciones de los dobles enlaces se pueden especificar mediante exponentes que siguen a una  $\Delta$  (delta), contando al carbono carboxílico como el número 1; así,  $\Delta^{9,12}$  significa que hay un doble enlace entre los carbonos 9 y 10 y otro entre el 12 y el 13. Alternativamente, se puede contar a partir del carbono más alejado del grupo carboxilo (designado con la letra griega omega,  $\omega$ ); en tal caso solo se necesita especificar la posición  $n$  del primer doble enlace (designada como “ $\omega$  menos  $n$ ”), porque los sucesivos se sitúan siempre tres átomos de carbono después del precedente. Algunos ejemplos:

Nombre	Nomenclatura abreviada		Estructura
Palmítico	C16:0	C16:0	$\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{14} - \text{COOH}$
Esteárico	C18:0	C18:0	$\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{16} - \text{COOH}$
Oleico	C18:1 $\Delta^9$	C18:1 ( $\omega$ -9)	$\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_7 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$
Linoleico	C18:2 $\Delta^{9,12}$	C18:2 ( $\omega$ -6)	$\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_4 - (\text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2)_2 - (\text{CH}_2)_6 - \text{COOH}$
Linolénico	C18:3 $\Delta^{9,12,15}$	C18:3 ( $\omega$ -3)	$\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - (\text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2)_3 - (\text{CH}_2)_6 - \text{COOH}$
Araquidónico	C20:4 $\Delta^{5,8,11,14}$	C20:4 ( $\omega$ -6)	$\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_4 - (\text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2)_4 - (\text{CH}_2)_2 - \text{COOH}$

### Propiedades físicas de los ácidos grasos

Están determinadas, en gran medida, por la longitud y grado de insaturación de la cadena hidrocarbonada. Las principales propiedades físicas de los ácidos grasos son:

- **Solubilidad.** Los ácidos grasos son compuestos **anfipáticos**, es decir, poseen una zona *hidrófoba*, la cadena hidrocarbonada, con tendencia a formar enlaces de Van der Waals con otras cadenas semejantes, y una zona *hidrofílica* (el grupo carboxilo). Por esta razón, cuando los ácidos grasos se encuentran en un medio acuoso, sus grupos hidrofílicos se orientan hacia las moléculas de agua, mientras los grupos hidrofóbicos se alejan de ellas, dando lugar a la formación de micelas, monocapas y bicapas [véase la ilustración 2.36].
- **Punto de fusión.** Los ácidos grasos saturados, dada su disposición recta (conformación extendida), pueden empaquetarse de forma muy compacta y estable porque se forman puentes de hidrógeno entre los grupos carboxilo de las distintas cadenas de ácidos grasos y porque se establecen un gran número de enlaces de Van der Waals entre los átomos de las cadenas hidrocarbonadas adyacentes. En consecuencia, se necesita mucha energía para romper estos enlaces —muy numerosos, aunque débiles— y, por tanto, el punto de fusión será elevado.

Sin embargo, en los ácidos grasos insaturados los codos provocados por la presencia de dobles enlaces dificultan la formación de interacciones de van der Waals y el punto de fusión de

estos ácidos grasos será más bajo. De hecho, los ácidos saturados son sólidos a temperatura ambiente, mientras que los insaturados se mantienen en estado líquido.

### Propiedades químicas de los ácidos grasos

Son consecuencia de la presencia del grupo carboxilo en la molécula y del grado de insaturación de las cadenas hidrocarbonadas. Las principales propiedades son:

- Los ácidos grasos **se oxidan**, especialmente los poliinsaturados, produciéndose la rotura de la cadena hidrocarbonada y la formación de aldehídos volátiles responsables del olor a rancio. Los seres vivos evitan esta oxidación mediante sustancias antioxidantes, como la vitamina E.
- Los ácidos grasos reaccionan con radicales  $\text{—OH}$ , dando lugar a la formación de un enlace éster y liberándose una molécula de agua:



- Los ácidos grasos, o los ésteres de los mismos, reaccionan con bases fuertes como la sosa ( $\text{NaOH}$ ) o la potasa ( $\text{KOH}$ ), dando lugar a la sal del ácido correspondiente, que recibe el nombre de **jabón**, y a una molécula de agua o de alcohol (reacción de **saponificación**):



### Lípidos derivados de ácidos grasos

Existe un amplio grupo de lípidos químicamente relacionados con los ácidos grasos o derivados de ellos, entre los que figuran:

1. **Icosanoides.** Se trata de un grupo de moléculas cuya función reguladora es semejante a la de las hormonas, pero difieren en que no son sintetizadas por glándulas endocrinas ni tampoco son distribuidas por los líquidos circulatorios a los lugares donde van a ejercer su acción; actúan en las células próximas al punto de síntesis, de ahí que también se denominen **hormonas locales** o **paracrinas**. Químicamente derivan de ácidos grasos poliinsaturados de veinte carbonos, como el araquidónico [véase la ilustración 2.22], que forma parte de las membranas celulares y del cual toman el nombre (*eikosi* significa, en griego, “veinte”)<sup>1</sup>.

Se incluyen en este grupo las **prostaglandinas**, **prostacilinas**, **tromboxanos** y los **leucotrienos**. Sus funciones son

<sup>1</sup> Es habitual referirse a los icosanoides como **eicosanoides**, a pesar de que, desde 1973, la IUPAC recomienda utilizar el prefijo icosa para designar las cadenas de veinte átomos de carbono.

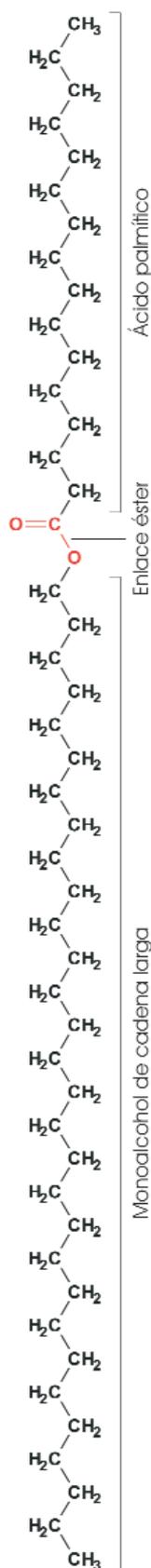


Ilustración 2.23. Fórmula del palmitato de miricilo, la cera de abeja (Fuente: ASH).

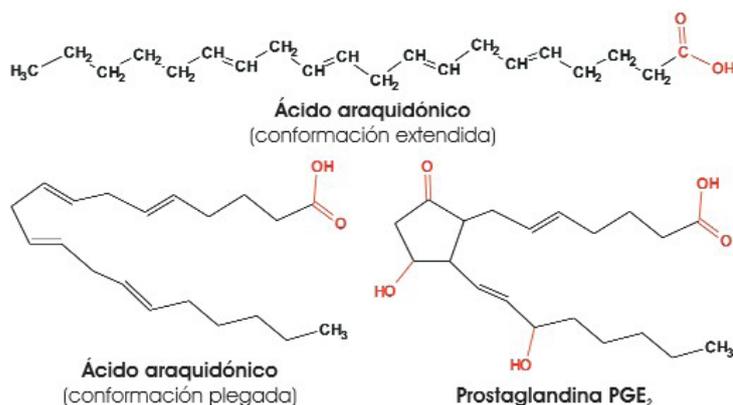


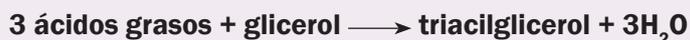
Ilustración 2.22. Ácido araquidónico (conformaciones extendida y plegada) y prostaglandina PGE<sub>2</sub> (Fuente: ASH).

muy diversas y, a veces, antagónicas. Así, por ejemplo, participan en la regulación de la presión sanguínea al favorecer la vasodilatación, median en la respuesta inflamatoria y desencadenan la fiebre (la aspirina inhibe la síntesis de prostaglandinas y este es el mecanismo por el cual reduce la inflamación y la fiebre), colaboran en el desarrollo de procesos asmáticos, favorecen la agregación de plaquetas (mecanismo de coagulación), activan la secreción de mucus en el tubo digestivo, provocan las contracciones del útero durante el parto...

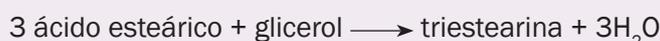
- 2. Ceras.** Resultan de la esterificación de un monoalcohol de cadena larga con un ácido graso también de cadena larga. Presentan fuerte carácter lipófilo, por lo que se asocian formando láminas impermeables. Su función es impermeabilizar tejidos y formaciones dérmicas, ya sea en animales (plumas, pelos...) o en plantas (tallos, hojas, frutos...); tal es el caso de la *lanolina* en la lana de oveja, la cera de los panales de abejas [véase la ilustración 2.23], el aceite de *espermaceti* (cachalote) o el *cerumen* del conducto auditivo.

## 2.2. Glicerolípidos

Esta segunda clase de lípidos incluye a todos aquellos en cuya composición figura el trialcohol llamado **glicerol**. Los más conocidos entre sus miembros son los **acilgliceroles** —nombre favorecido por la IUPAC frente al más corriente de **acilglicéridos**—, en los que el glicerol se halla esterificado con una, dos o tres moléculas de ácido graso, dando lugar a un **monoacilglicerol**, a un **diacilglicerol** o a un **triacilglicerol**, respectivamente [véase la ilustración 2.24]:



Por ejemplo:





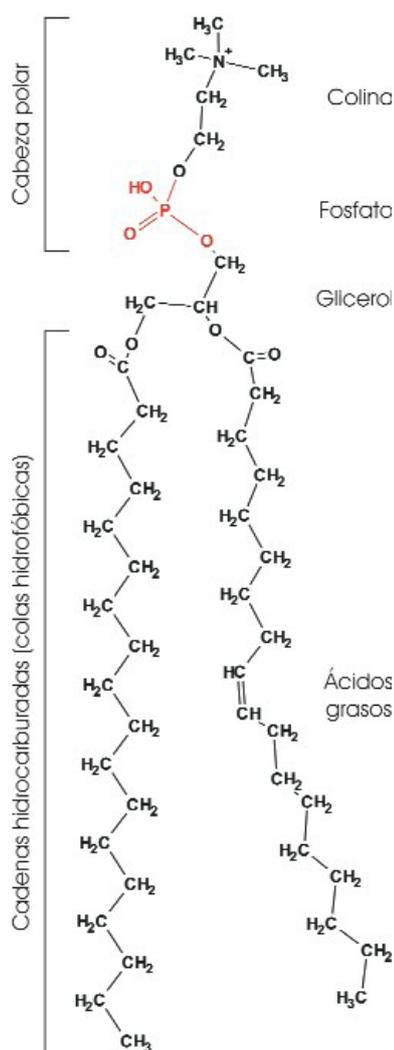


Ilustración 2.27. Estructura de una fosfatidilcolina (Fuente: ASH).

En algunos animales los triacilgliceroles se acumulan bajo la piel y sirven como aislante térmico; en otros organismos actúan como amortiguadores mecánicos.

### 2.3. Glicerofosfolípidos

Estos lípidos, a veces llamados **fosfoglicéridos**, se definen por la presencia de un **grupo fosforilo** ( $-OPO_3^{2-}$ ) esterificado al grupo  $-OH$  que está unido al tercer carbono del glicerol. A su vez, el grupo fosforilo se halla a un compuesto muy polar o cargado, llamado **grupo de cabeza**, mediante una nueva reacción de esterificación; de este modo el átomo de fósforo ejerce un papel de “puente” entre el glicerol y el grupo de cabeza, formando una agrupación de enlaces covalentes ( $-O-PO_2^- -O-$ ) conocida como **enlace fosfodiéster**. El grupo de cabeza es en general un aminoalcohol, como *colina*, *etanolamina*, *serina* o *inositol*.

Típicamente, los otros dos grupos  $-OH$  del glicerol se hallan esterificados a sendos ácidos grasos de cadena larga: el ácido graso de la posición 1 suele ser saturado, y el que ocupa la posición 2 suele ser insaturado.

Entre los glicerofosfolípidos cabe citar las **fosfatidilcolinas** o **lecitinas**, presentes en la mayoría de las membranas celulares de eucariotas [véase la ilustración 2.27], las **fosfatidiletanolaminas**, las **fosfatidilserinas** o **cefalinas** y los **fosfatidilinositoles**.

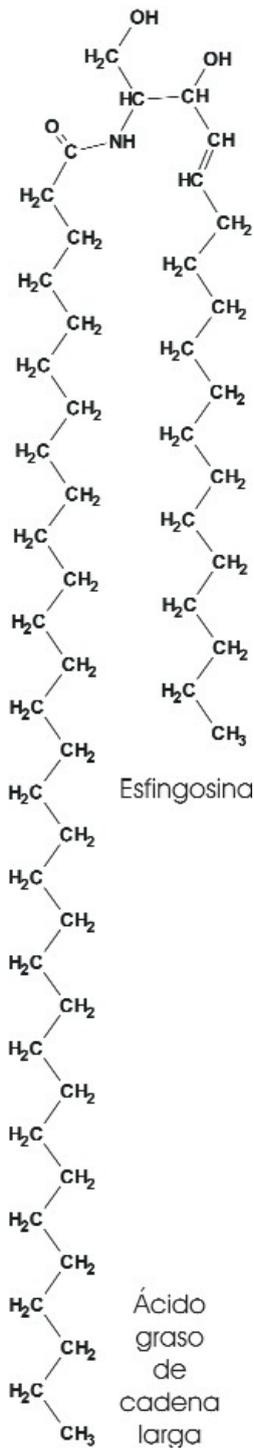
Se trata de moléculas *anfipáticas*, esto es, con una parte apolar (hidrofóbica) y otra polar (hidrofílica). Debido a este carácter, los glicerofosfolípidos tienden a organizarse en disolución acuosa formando monocapas, bicapas, micelas o **liposomas**, como veremos en el epígrafe 2.7.

### 2.4. Esfingolípidos

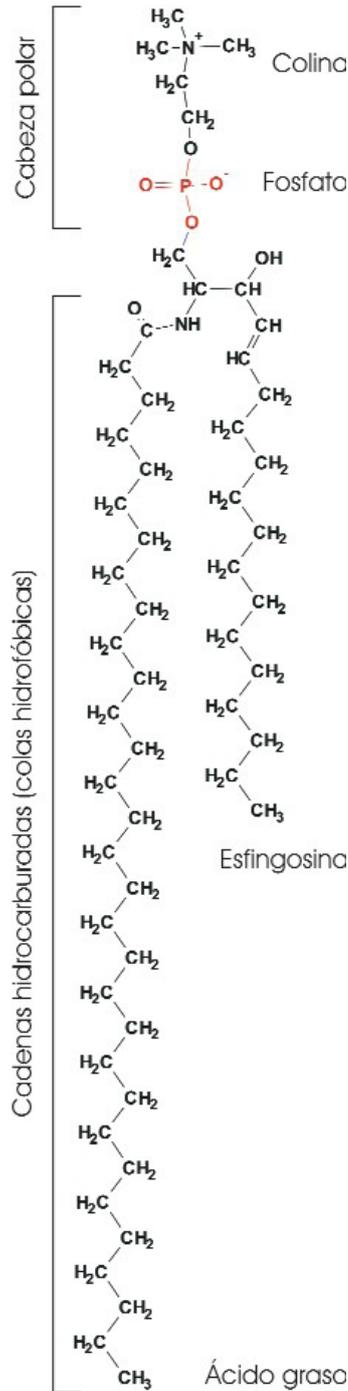
Los esfingolípidos son una compleja familia de compuestos que comparten un rasgo común: la presencia de un aminoalcohol de cadena larga denominado **esfingosina** o uno de sus derivados.

Los carbonos 1, 2 y 3 de la esfingosina son estructuralmente análogos a los tres carbonos del glicerol, y pueden esterificarse a distintos compuestos originando varias clases de esfingolípidos:

- **Ceramidas**, ésteres formados por la unión mediante un enlace de tipo amida de un ácido graso de cadena larga al carbono 2 de la esfingosina. Son estructuralmente semejantes a un diacilglicerol [véase la ilustración 2.28].
- **Fosfoesfingolípidos**, formados por una ceramida esterificada a un grupo fosforilo que, a su vez, se esterifica con grupo de cabeza polar (etanolamina o colina); junto con los glicerofosfolípidos, a menudo se clasifican como **fosfolípidos**. Al igual que los



**Ilustración 2.28.** Estructura de una ceramida (Fuente: ASH).



**Ilustración 2.29.** Estructura de la esfingomielina (Fuente: ASH).

glicerofosfolípidos, los fosfoesfingolípidos poseen carácter anfipático y forman parte de las membranas celulares.

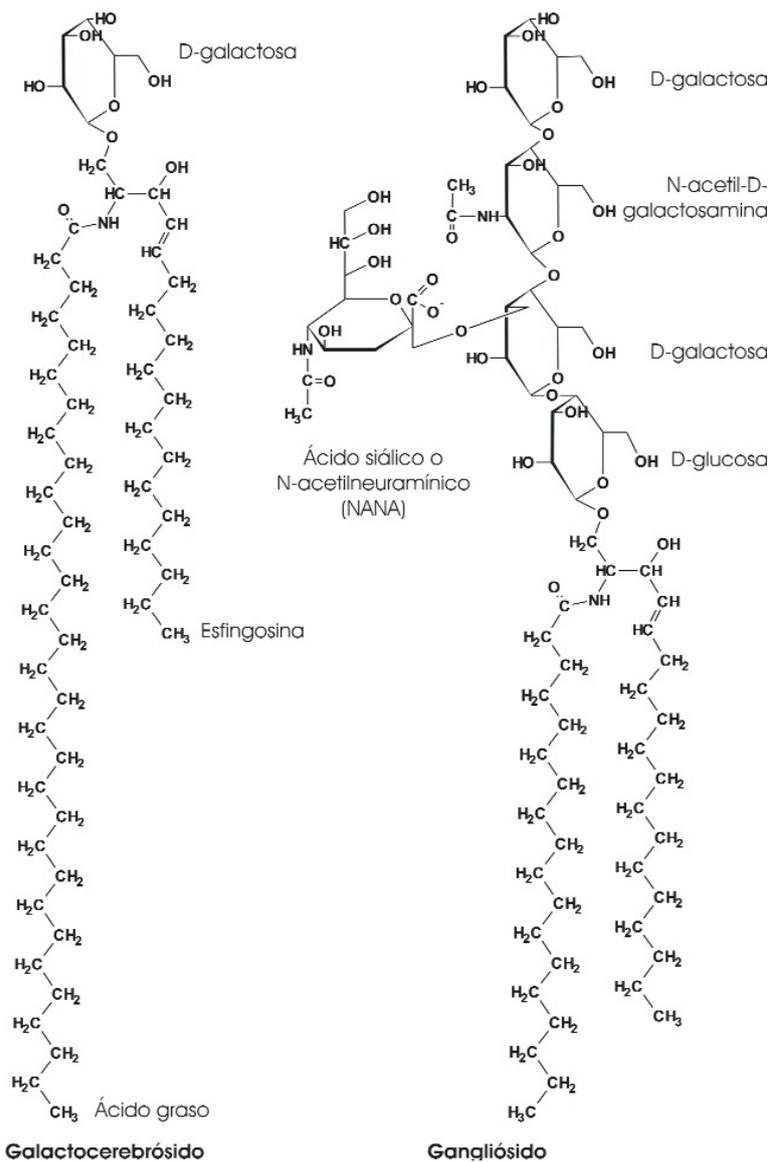
Los principales fosfoesfingolípidos de los mamíferos son los que poseen colina como grupo de cabeza, muy parecidos a las fosfatidilcolinas en sus propiedades y estructura; abundan en las células del tejido nervioso, especialmente en las vainas de mielina que recubren los axones (fibras mielínicas) de determinadas neuronas, razón por la que también se denominan genéricamente **esfingomielinas** [véase la ilustración 2.29]. En cambio, en los insectos predominan los fosfoesfingolípidos con etanolamina.

- **Glucoesfingolípidos** o, simplemente, **glucolípidos**, en los que un glúcido (formado a su vez por uno o varios monosacáridos) se une, mediante un enlace O-glucosídico, al carbono 1 de una molécula de ceramida. Se trata, pues, de glucoconjugados.

Los monosacáridos más comunes en la estructura de los glucoesfingolípidos son la glucosa, la galactosa, la fucosa, el ácido siálico, la N-acetilglucosamina y la N-acetilgalactosamina.

Los glucoesfingolípidos se hallan en las membranas celulares de todo tipo de células, y especialmente en las neuronas del cerebro. Se sitúan en la cara externa de la membrana, donde intervienen en las funciones de relación de la célula. Entre los glucoesfingolípidos se incluyen:

- ▶ **Cerebrósidos**, en los que la ceramida se une a un único monosacárido, que puede ser la glucosa o la galactosa.
- ▶ **Gangliósidos**, en los que la ceramida se une un oligosacárido complejo, uno de cuyos integrantes es siempre el ácido siálico.

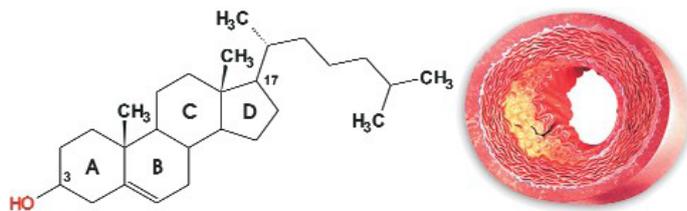


**Ilustración 2.30.** Izquierda: cerebrósido. Derecha: ejemplo de gangliósido (Fuente: ASH).

## 2.5. Lípidos esterólicos

Derivan de un hidrocarburo policíclico denominado **ciclopentanoperhidrofenantreno**, **esterano** o **gonano**; está formado por un anillo de ciclopentano y tres de ciclohexano. Los principales lípidos esterólicos son:

- 1. Esteroles.** Poseen un grupo hidroxilo (-OH) unido al carbono 3 del ciclopentanoperhidrofenantreno y una cadena hidrocarbonada ramificada en el carbono 17. El más estudiado en los mamíferos es el **colesterol** [véase la ilustración 2.31], una molécula anfipática que forma parte de las membranas celulares de los animales —tan importante como los glicerofosfolípidos y las esfingomielinas—, proporcionándolas fluidez a la vez que estabilidad y resistencia; además, es la molécula precursora de la mayoría de lípidos esterólicos.



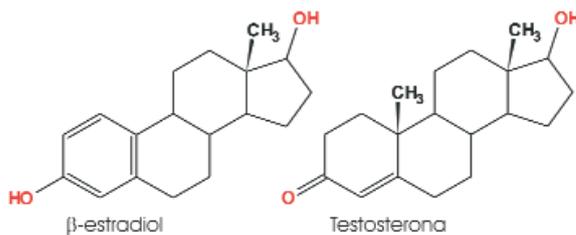
**Ilustración 2.31.** A la izquierda, molécula de colesterol. A la derecha, corte transversal de un vaso sanguíneo en el que se ha formado una placa de ateroma; en amarillo, acúmulo de grasa (Fuentes: ASH y <http://commons.wikimedia.org/wiki>).

Como aspecto negativo podemos indicar que un exceso de colesterol en sangre contribuye a la formación de *ateromas* en el interior de las arterias (depósitos de grasa en forma de placas), lo que aumenta el riesgo de enfermedades cardiovasculares.

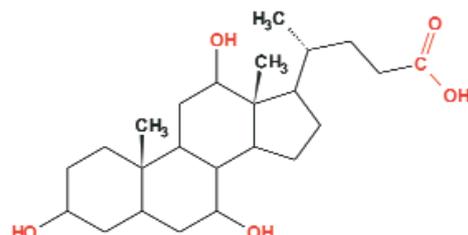
**2. Esteroides.** Este grupo incluye sustancias que actúan como hormonas o moléculas señalizadoras, y se subdivide en función del número de átomos de carbono:

- **Esteroides C18**, con 18 átomos de carbono. Incluyen los **estrógenos**, una familia de hormonas femeninas (como el **β-estradiol** y la **estrona**) producidos en los ovarios que participan en la aparición y mantenimiento de los caracteres sexuales primarios y secundarios femeninos [véase la ilustración 2.32].
- **Esteroides C19**, que comprenden a los **andrógenos** (como la **testosterona**) u hormonas sexuales masculinas, producidas en los testículos [véase la ilustración 2.32].
- **Esteroides C21**, que contienen una cadena de dos carbonos en la posición 17 e incluyen los **gestágenos** (otro grupo de hormonas sexuales, como la **progesterona**, que preparan el útero para la nidación y mantienen el proceso de gestación), así como las **hormonas suprarrenales**; destacan entre éstas la **aldosterona** (un *mineralocorticoide* que participa en el equilibrio del agua y sales minerales en el organismo, regulando su excreción por el riñón) y el **cortisol** (un *glucocorticoide* que participa en el metabolismo de los glúcidos, estimulando la síntesis de glucógeno, y favorece la degradación de grasas y proteínas).

**3. Ácidos biliares.** Se sintetizan en el hígado a partir del colesterol. De ellos (por ejemplo, de los ácidos *cólico*, *desoxicólico* y *quenodesoxicólico*) derivan las **sales biliares**, que intervienen en la emulsión de grasas durante la digestión, favoreciendo la acción de las lipasas y, en consecuencia, la posterior absorción intestinal de los ácidos grasos.



**Ilustración 2.32.** Estructuras del estradiol y de la testosterona (Fuente: ASH).



**Ilustración 2.33.** Estructura del ácido cólico (Fuente: ASH)

- 4. Secosteroides.** Se caracterizan por la apertura del anillo B del ciclopentanoperhidrofenantreno, y de ahí el prefijo *seco-* (“cortar” en latín). Comprenden varias formas de **vitamina D** [véase el recuadro “*Vitaminas*”]. La vitamina D<sub>3</sub>, también conocida como **colecalfiferol**, se forma en la piel gracias a la acción de los rayos ultravioleta. El colecalfiferol no es por sí mismo biológicamente activo, pero ciertas enzimas del hígado y de los riñones lo convierten en 1,25-dihidroxicolecalfiferol, que interviene en el metabolismo del calcio y en su absorción intestinal; su déficit en la infancia provoca **raquitismo** y, en los adultos, la enfermedad llamada **osteomalacia**. Por su parte, la vitamina D<sub>2</sub> o **ergocalciferol** se obtiene al irradiar el ergosterol de levadura con luz ultravioleta, y se añade a los productos lácteos como suplemento dietético, pues tiene los mismos efectos que la D<sub>3</sub>.

### Vitaminas

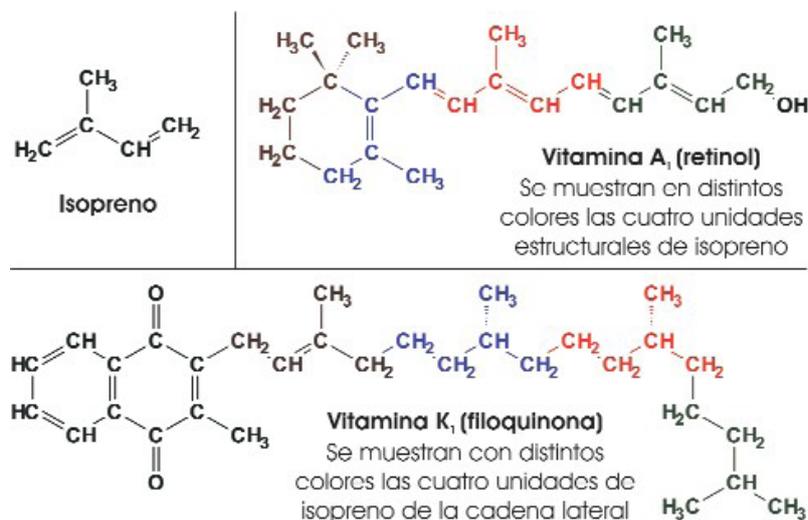
Las vitaminas son sustancias de composición química muy dispar, indispensables para el buen funcionamiento del organismo debido a su acción reguladora en las reacciones metabólicas, y que se requieren en cantidades muy pequeñas (del orden de µg). Se pueden dividir en:

- **Liposolubles.** Tienen naturaleza lipídica, por lo que no se eliminan y se acumulan en los tejidos. Su papel biológico es muy variado, como veremos a lo largo de la Unidad. Como ejemplo de vitaminas liposolubles tenemos las vitaminas A, D, E y K.
- **Hidrosolubles.** Son solubles en agua, no se acumulan en el organismo y se eliminan con los líquidos excretados. La mayoría son **coenzimas** o forman parte de ellas [véase la Unidad 4]. Como ejemplo tenemos la vitamina C, el grupo de vitaminas B (B1, B2, B6, B12...), la biotina, el ácido nicotínico...

Los vegetales y muchos microorganismos no necesitan vitaminas porque son capaces de producirlas por sí mismos, pero la mayor parte de las especies animales precisa determinadas vitaminas que ha de ingerir en la dieta, por ser incapaces de sintetizarlas. Algunas vitaminas se ingieren en forma de provitamina que posteriormente se transforma en vitamina activa. En muchos casos la ingestión insuficiente de vitaminas, o determinadas enfermedades que dificultan su absorción, pueden dar lugar a enfermedades carenciales o **hipovitaminosis**, que suelen remitir por la administración de la vitamina correspondiente.

## 2.6. Lípidos prenólicos

Son lípidos formados por la polimerización de **isopreno** (el 2-metil-1,3-butadieno, representado en la ilustración 2.34), lo que puede dar lugar a moléculas lineales o cíclicas. Existen dos grupos principales: **terpenos** o **isoprenoides** y **quinonas**.



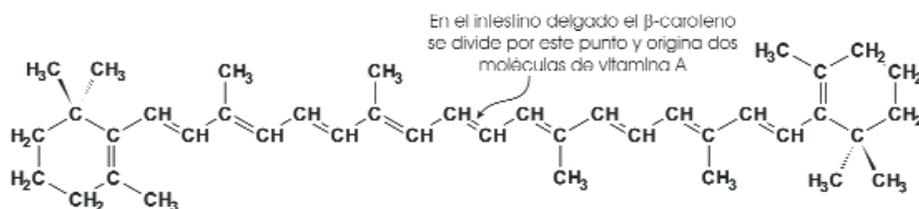
**Ilustración 2.34.** Estructura molecular del isopreno, de la vitamina A (retinol) y de la vitamina K (filoquinona); (Fuente: ASH).

### A. Terpenos o isoprenoides

Son los principales componentes de la resina y de la trementina obtenida a partir de ella (la palabra terpeno deriva de *turpentine*, que significa “trementina” en inglés). Están formados *únicamente* por la adición de unidades de isopreno, a veces modificadas químicamente —por ejemplo, oxidaciones—; puesto que el isopreno tiene cinco carbonos (C5), podemos clasificar los isoprenoides en:

- **Isoprenoides C5**, formados por una sola unidad de isopreno. Un ejemplo es el **prenol**, un alcohol insoluble que deriva del isopreno por hidroxilación y que se encuentra en la membrana celular de las bacterias.
- **Isoprenoides C10** o **monoterpenos**, formados por dos unidades de isopreno. Son sustancias volátiles, con aromas penetrantes y característicos de las esencias vegetales, como por ejemplo el limoneno, el **mentol**, el **pineno**, el **geraniol**...
- **Isoprenoides C15** o **sesquiterpenos**, con tres unidades de isopreno, como el **farnesol** (presente en muchos aceites esenciales). El prefijo *sesqui-* significa “uno y medio”, y alude a que antiguamente se consideraba que la “unidad de terpeno” era la molécula C<sub>10</sub>H<sub>16</sub>, correspondiente a dos unidades de isopreno (un monoterpeno).

- **Isoprenoides C20** o **diterpenos**, con cuatro unidades de isopreno. Entre ellos destacan el **fitol** (que forma parte de la clorofila) y el **retinol** o **vitamina A** (importante para la visión y la regeneración epitelial).
- **Isoprenoides C30** o **triterpenos**, formados por seis moléculas de isopreno, entre los que figura el **escualeno**, precursor del colesterol.
- **Isoprenoides C40** o **tetraterpenos**, con ocho unidades de isopreno. Este grupo incluye los pigmentos fotosintéticos de los vegetales; por ejemplo, los **carotenoides** (anaranjados, como el  $\beta$ -**caroteno**, precursor de la vitamina A), las **xantofilas** (amarillas) y los **licopenos** (rojos).
- **Politerpenos**, formados por cientos de moléculas de isopreno. El más importante, debido a su valor económico, es el **caucho**, que se obtiene a partir del látex de algunos vegetales, especialmente de la siringa o árbol del caucho (*Hevea brasiliensis*).



**Ilustración 2.35.** Estructura del  $\beta$ -caroteno. Obsérvese que está formado por dos moléculas de vitamina A (Fuente: ASH).

## B. Quinonas

Además de una “cola” formada por unidades de isopreno, poseen una “cabeza” no isoprenoide [véase la ilustración 2.34] con dos grupos carbonilo ( $C=O$ ) capaces de reducirse a grupos  $-OH$ : la *quinona* se transforma entonces en *quinol*. Son ejemplos la **filoquinona** o **vitamina K** (que colabora en el proceso de la coagulación sanguínea) y el **tocoferol** o **vitamina E** (que al parecer protege a la membrana celular frente a los radicales libres del oxígeno). Son importantes también la **ubiquinona** o **coenzima Q**, cuyo papel en la respiración celular estudiaremos en la Unidad 8, y la **plastoquinona**, involucrada en la fotosíntesis —tal y como veremos en la Unidad 9—.

## 2.7. Las membranas biológicas

El estudio de los lípidos nos faculta para abordar la exploración de las membranas biológicas, puesto que están formadas básicamente por una doble capa de fosfolípidos. Ahora bien, ¿cómo se las arreglan estas moléculas para formar una cubierta tan resistente y, a la vez, flexible? Para responder a esta pregunta

podemos trazar un paralelismo con un fenómeno cotidiano: la formación de una pompa de jabón [véase el recuadro “Pompas de jabón, micelas y liposomas”].

**Pompas de jabón, micelas y liposomas**

Las moléculas de jabón son, al igual que los fosfolípidos, estructuras anfipáticas. En presencia de agua se orientan dirigiendo sus cabezas polares hacia el agua y sus colas hidrocarbonadas hacia el aire, formando una **monocapa**. También pueden crear **micelas**, es decir, esferas en cuya cara exterior se sitúan las cabezas polares mientras que en su cara interna se encuentran las cadenas hidrocarbonadas.

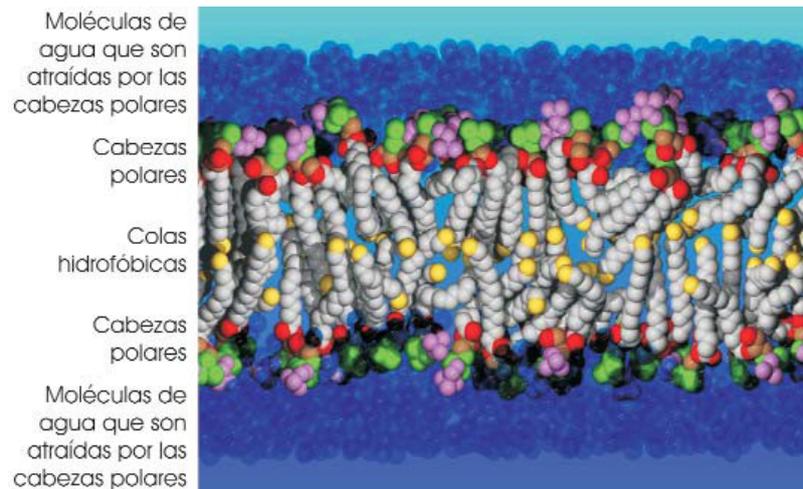
Si insuflamos aire a una solución de agua jabonosa, las moléculas de jabón se reorientan de forma espontánea formando una **bicapa** que permite formar la **pompa de jabón**. En la pompa, las cabezas polares interaccionan dejando una finísima capa de agua entre ambas, y las colas hidrofóbicas se dirigen hacia el aire, esto es, hacia el exterior y el interior de la burbuja.

Aplicando ultrasonidos a un medio acuoso con moléculas anfipáticas —como los fosfolípidos— se pueden formar **liposomas**. Un liposoma de fosfolípidos está formado por una esfera (en cuyo interior encierra una parte del medio acuoso) delimitada por una doble capa de fosfolípidos, en la que las colas de sus ácidos grasos se sitúan en el interior de la bicapa y sus cabezas polares hacia la periferia, en contacto con los medios acuosos externo e interno. En medicina y en cosmética se utilizan como transportadores de principios activos; por ejemplo, se usan liposomas con medicamentos en el tratamiento de células tumorales dado que estas células necesitan consumir grandes cantidades de lípidos para mantener su crecimiento extremadamente rápido.

**Figura 2.36.** Arriba, *monocapa de jabón*. Centro: *micela*. Abajo: *pompa de jabón*. Obsérvese la disposición de los ácidos grasos, que tienden a unirse entre sí, evitando el contacto con el agua (fuentes: ASH y <http://en.wikipedia.org/wiki/>.)

Pero, a diferencia de las pompas de jabón, en las membranas biológicas las cabezas polares de los fosfolípidos se orientan hacia el exterior y el interior celular (ambos medios acuosos), mientras las colas apolares quedan relegadas al centro, fuera de contacto con el agua. Las cabezas polares establecen enlaces de hidrógeno y atracciones electrostáticas con el medio acuoso, en tanto que las colas de los ácidos grasos interaccionan entre sí mediante fuerzas de Van der Waals.

Las membranas, vistas al microscopio electrónico de transmisión (MET), aparecen como una estructura trilaminar de 6 a 10 nm de grosor, en las que dos bandas electrodensas (oscuras) están separadas por una banda más clara. Esta estructura se denomina **unidad de membrana**.



**Ilustración 2.36.** Esquema de una bicapa lipídica; representación según el modelo de bolas (Fuente: <http://helix.nih.gov/research/rvenable.html>).

Basándose en esta y otras observaciones, los estadounidenses Seymour Jonathan Singer (n. 1924) y Garth L. Nicholson (n. 1943) propusieron en 1972 un esquema de la membrana conocido como **modelo del mosaico fluido**, según el cual las membranas celulares están formadas por:

- Una **bicapa lipídica**, que constituye una especie de “esqueleto” básico. Está formada fundamentalmente por fosfolípidos y, en menor proporción, gluco-esfingolípidos y colesterol.
- Una serie de **proteínas** distribuidas por el interior de la bicapa o bien asociadas a ella, tanto por la capa externa como por la interna. Estas proteínas se estudiarán en la Unidad 3.

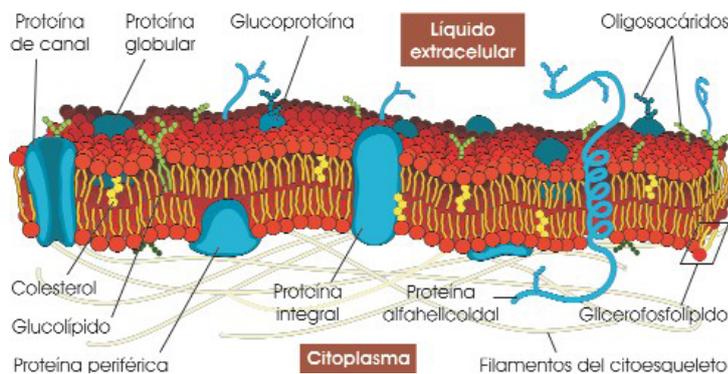
Según este modelo, la membrana presenta las siguientes propiedades:

- **Asimetría.** Por lo general, las monocapas externa e interna de la bicapa lipídica tienen diferente composición. Así, los glucolípidos y glucoproteínas que forman el glucocáliz, estudiado en el epígrafe 1.5, solo se hallan en la capa externa. Además, en la capa externa de muchas células suele abundar la fosfatidilcolina y la esfingomielina, mientras que en su monocapa interna, en contacto con el citoplasma, abundan la fosfatidilserina y la fosfatidiletanolamina.

Esta asimetría estructural provoca una asimetría eléctrica, que se traduce en una diferencia de cargas eléctricas entre el interior de la bicapa (más negativo debido, entre otras cosas, a la presencia de fosfatidilserina) y el exterior de la célula.

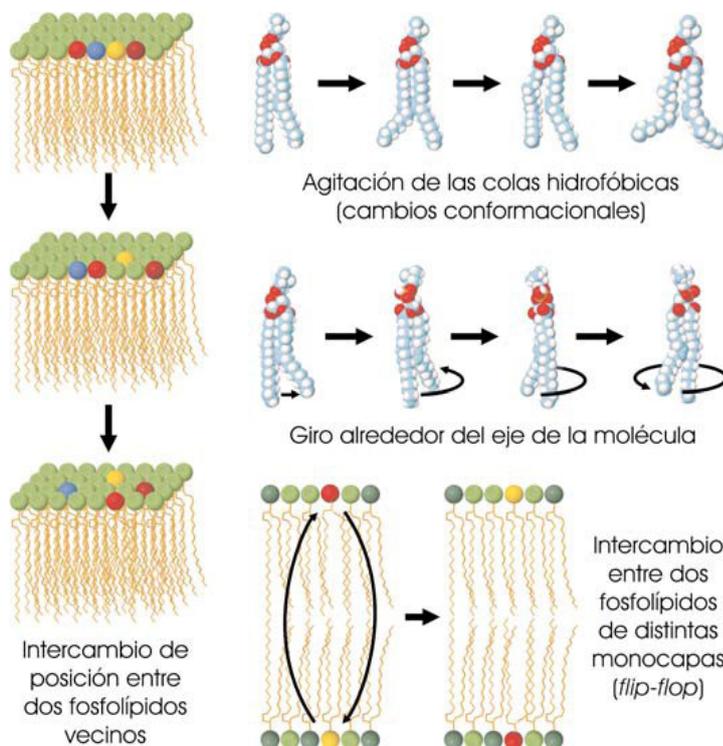
- **Fluidez.** Cada monocapa se comporta como un líquido bidimensional. Esta propiedad deriva de la flexibilidad de los ácidos grasos de los fosfolípidos, que, en consecuencia, experi-

mentan movimientos: desplazamiento a lo largo de toda la bicapa —fenómeno conocido como **difusión lateral**—, giro sobre sí mismos y, aunque no es muy frecuente, intercambio con un fosfolípido de la otra monocapa, movimiento que se conoce como **flip-flop** [véase la ilustración 2.39]. El grado de fluidez depende de los ácidos grasos de los fosfolípidos (cuantas más insaturaciones, mayor fluidez) y de la temperatura (a menor temperatura, más viscosidad y, en consecuencia, menor fluidez); para adaptarse a las bajas temperaturas ambientales, algunos animales sintetizan ácidos grasos más insaturados y de cadenas más cortas. De la fluidez dependen funciones tan importantes como el transporte de sustancias a través de la membrana, en ambos sentidos.



**Ilustración 2.38.** Estructura y composición de la membrana celular, según el modelo del mosaico fluido (fuente: <http://commons.wikimedia.org/wiki/User:LadyofHats>)

- **Permeabilidad selectiva.** La bicapa lipídica es impermeable a un gran número de moléculas, sobre todo iones ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{H}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ...), moléculas hidrófilas neutras (como glucosa) y moléculas cargadas. En cambio, las sustancias como el agua, gases ( $\text{O}_2$  y  $\text{CO}_2$ ), sustancias hidrófobas y moléculas polares pequeñas (como el etanol y la urea) la atraviesan sin demasiada dificultad.



**Ilustración 2.39.** Movimientos de los fosfolípidos de membrana: agitación de las colas hidrofóbicas, giro sobre sí mismos, difusión lateral y flip-flop (Fuente: ASH).

Es decir, algunas sustancias pueden pasar a través de la membrana más rápidamente que otras, e incluso la membrana puede ser totalmente impermeable para determinadas sustancias. Esta permeabilidad selectiva, lejos de suponer un problema para la célula, le permite obtener del exterior solamente las sustancias que necesita, así como eliminar las que no precisa. Ello es posible gracias a multitud de **sistemas de transporte** mediados por las proteínas de la membrana; de los tipos y mecanismos de transporte a través de las membranas celulares nos ocuparemos en la próxima Unidad.

**Actividades**

13. ¿Qué producto crees que contiene mayor proporción de ácidos grasos saturados: las mantecas, los aceites o los sebos? Explica por qué.
14. ¿Por qué las margarinas de origen vegetal no son líquidas a temperatura ambiente?
15. Escribe la fórmula del ácido láurico (C12:0).
16. ¿Qué diferencia existe entre esterificación y saponificación?
17. ¿Poseen región polar los triglicéridos? Razona la respuesta.
18. Entre las siguientes moléculas orgánicas, indica cuáles utilizan las células animales para obtener energía: glucosa, maltosa, fosfatidilcolina, glucógeno,  $\beta$ -caroteno, amilasa, celulosa, diglicérido, colesterol, esfingosina, triglicérido, quitina.
19. Hacemos reaccionar una molécula de tripalmitina con hidróxido sódico (sosa cáustica). Escribe y ajusta la reacción indicando el nombre del jabón que se obtiene.
20. La hidrólisis completa de cierto lípido rinde dos moléculas de ácido graso, una de glicerol, una de fosfato y una del aminoalcohol serina. ¿De qué lípido se trata? ¿A qué grupo pertenece?
21. En el espermaceti del cachalote abunda el palmitato de cetilo. De acuerdo con su fórmula,  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{CO}-\text{O}-(\text{CH}_2)_{14}-\text{CH}_3$ , indica la estructura de las dos moléculas que lo componen y el tipo de lípido de que se trata.
22. ¿Qué tienen en común y en qué se diferencian los gangliósidos y los cerebrósidos?
23. Agrupa los tipos de lípidos estudiados en saponificables e insaponificables.
24. Explica qué tienen en común los terpenos con el colesterol.
25. A partir de la información proporcionada en la Unidad, justifica o rebate la siguiente frase: "Las grasas son malas para la salud y deben de ser eliminadas de la dieta".
26. Las grasas son la principal fuente energética de los animales, mientras que los glúcidos lo son de los vegetales. ¿A qué es debida esta diferencia?
27. Una sola dosis de algunas vitaminas, como la A y la D, es suficiente para cubrir las necesidades del organismo durante semanas. Sin embargo, otras vitaminas, como las del grupo B, deben administrarse frecuentemente. Propón una posible explicación.
28. De los siguientes componentes de la membrana plasmática, indica qué partes de sus estructuras moleculares corresponden a las unidades hidrofóbicas y cuáles a las hidrofílicas: colesterol, gangliósido, fosfatidiletanolamina.
29. Los animales que viven en ambientes muy fríos presentan en sus membranas mayor cantidad de ácidos grasos insaturados y de cadena corta que los animales que viven en ambientes más cálidos. Da una posible explicación a este hecho.
30. Explica por qué los iones como  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$  ... no pueden atravesar la membrana plasmática rápidamente a pesar de su pequeño tamaño.



### Recuerda

- Los lípidos son biomoléculas formadas por C, H, O y, en menor proporción, por N y P. Son insolubles en agua y solubles en disolventes orgánicos (alcohol, éter, benceno...). Muchos de ellos, como los fosfolípidos, son moléculas anfipáticas y en solución acuosa forman espontáneamente monocapas, bicapas, micelas o liposomas.
- Algunos (los que contienen ácidos grasos formando parte de su estructura) son **saponificables**, por lo que forman jabones en hidrólisis alcalina; como ejemplo tenemos las grasas y muchos lípidos de membrana (fosfolípidos). Otros son **insaponificables** (no contienen ácidos grasos) y, por lo tanto, no dan lugar a la formación de jabones; entre ellos están los lípidos esterólicos (como el colesterol), los prenólicos y los icosanoides.
- Las funciones más importantes de los lípidos son: reserva energética (triacilgliceroles), estructural (ceras, lípidos de membrana) y reguladora, como las hormonas (esteroides, prostaglandinas) o las vitaminas liposolubles (A, D, E, F y K).
- Todas las **membranas** celulares están formadas por un “esqueleto” básico, la llamada bicapa lipídica, a la que se añaden proteínas y glúcidos (modelo del **mosaico fluido**).

# Solucionario

1. Porque la dihidroxiacetona no posee ningún carbono asimétrico; por lo tanto, no podrá tener estereoisómeros (véase la ilustración 2.4).
2. La única forma de saber si un monosacárido es dextrógiro o levógiro es experimentalmente —usando un polarímetro, que mide la desviación que experimenta un rayo de luz al atravesar una disolución—; no se puede averiguar nada estudiando los isómeros espaciales.
3. Ribosa: aldopentosa; ribulosa: cetopentosa; fructosa: cetohehexosa; manosa: aldohexosa; galactosa: aldohexosa.
4. Son, respectivamente la D-manosa (–OH del carbono 2 a la izquierda.) y la L-talosa (con todos los –OH asimétricos cambiados); véase la ilustración 2.3.
5. Véanse las ilustraciones 2.7 y 2.9.
6. La C no es una glucosa. Se trata de una cetohehexosa, concretamente la D-fructosa.
7. La fructosa es una cetohehexosa, es decir, el grupo funcional cetónico se encuentra en el C<sub>2</sub>, como acabamos de ver en la actividad anterior, que formará un puente de oxígeno intramolecular con el C<sub>5</sub>, dando lugar a un ciclo pentagonal. Sin embargo, la glucosa es una aldohexosa, con el grupo aldehído en C<sub>1</sub> que, al ciclarse, reacciona con el C<sub>5</sub>, formando un anillo hexagonal.
8.  $\alpha\text{-D-glucosa} + \alpha\text{-D-glucosa} \rightarrow \text{isomaltosa} + \text{H}_2\text{O}$ .  
La isomaltosa sería la  $\alpha\text{-D-glucopiranosil-(1}\rightarrow\text{6)-}\alpha\text{-D-glucopiranosil}$ .
9. Lactosa: una; celobiosa: dos; isomaltosa: dos; sacarosa: una.
10. La sacarosa y el almidón. En la sacarosa no hay ningún –OH anomérico libre. En el almidón, la inmensa mayoría de los grupos hidroxilos anoméricos están formando parte de enlaces O-glucosídicos dando lugar a cadenas lineales de glucosas y a sus ramificaciones.
11. Ambos constan de cadenas lineales de glucosa unidas por enlaces  $\alpha(1\rightarrow4)$  y con ramificaciones en  $\alpha(1\rightarrow6)$ , aunque en el glucógeno las ramificaciones son más frecuentes. En consecuencia, el glucógeno no posee estructura helicoidal, pero la amilopectina sí, por lo que el primero será más accesible a la acción de enzimas que la degradan. Esto es importante porque las células animales requieren más energía y de forma más inmediata que las vegetales.
12. Las moléculas de glucógeno son largas cadenas de glucosa unidas por enlaces  $\alpha(1\rightarrow4)$  mientras que la celulosa está formada por  $\beta\text{-D-glucosa}$  y los enlaces que se establecen entre ellas son  $\beta(1\rightarrow4)$ . Este hecho hace que no puedan ser hidrolizadas por las enzimas digestivas presentes en los animales.

- 13.** Los sebos contienen mayor proporción de ácidos grasos saturados que las mantecas, y éstas mayor que los aceites. Debido a ello, los sebos son sólidos a temperatura ambiente, las mantecas funden a temperaturas próximas a los 37 °C y los aceites permanecen líquidos.
- 14.** Porque proceden de aceites vegetales parcialmente hidrogenados; debido a lo cual una parte de sus dobles enlaces se hallan saturados.
- 15.**  $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$ . También podemos escribirla de forma abreviada:  $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{10} - \text{COOH}$ .
- 16.** La esterificación es una reacción de condensación entre un ácido graso, por ejemplo, y un alcohol (glicerol), dando lugar a un éster y una molécula de agua. La saponificación, sin embargo, es una reacción de hidrólisis en medio alcalino (sosa o potasa) en la que a partir de un éster obtenemos un alcohol y un jabón (sal sódica o potásica de un ácido graso).
- 17.** No porque es precisamente el grupo  $-\text{COOH}$  el que participa en la esterificación. Por ello los triglicéridos se suelen denominar grasas neutras.
- 18.** Glucosa, glucógeno, diglicérido, triglicérido.
- 19.**  $\text{Tripalmitina} + 3 \text{ NaOH} \rightarrow \text{glicerol} + 3 \text{ palmitato sódico}$ .
- 20.** Se trata de la fosfatidilserina, un glicerofosfolípido típico de las bicapas lipídicas de las membranas celulares.
- 21.** Es una cera, es decir, un lípido formado por la esterificación de un ácido graso de cadena larga (ácido palmítico) con un alcohol también de cadena larga (alcohol cetílico).
- 22.** Los dos son esfingoglucolípidos, es decir, están formados a partir de una ceramida. Los cerebrosidos solo poseen, unido a la ceramida, un resto glucídico (glucosa o galactosa), mientras que los gangliósidos presentan un oligosacárido que siempre contiene ácido siálico.
- 23.** Para que un lípido sea saponificable debe de poseer en su composición, al menos, un ácido graso. Los lípidos saponificables serán, aparte de los propios ácidos grasos, las ceras, los glicerolípidos, los glicerofosfolípidos y los esfingolípidos. Los lípidos insaponificables serán los icosanoides (aunque deriven de un ácido graso no contienen ácidos grasos), los lípidos esterólicos y los lípidos prenólicos (el isopreno es muy diferente a un ácido graso).
- 24.** El colesterol se sintetiza a partir del escualeno, un triterpeno.
- 25.** Una dieta equilibrada, para una persona sana, debe contener entre un 30 y un 35 % de grasas y ajustarse a una demanda calórica, que dependerá de la actividad física, edad y sexo de cada individuo. Además, ciertos ácidos grasos son esenciales (linoleico, linolénico y araquidónico) y no los sintetiza el organismo. Asimismo, las grasas son el vehículo de vitaminas liposolubles (A, D, E, K) que también son compuestos esenciales para nuestro organismo. Por último, las grasas confieren palatabilidad a los alimentos y proporcionan energía ( $39 \text{ kJ g}^{-1}$ ) al organismo. Por todas estas razones, no debemos eliminar las grasas de la dieta.
- 26.** Las grasas ocupan menos volumen (se almacenan en forma anhidra) y proporcionan más del doble de energía ( $39 \text{ kJ g}^{-1}$ ) que el almidón ( $17 \text{ kJ g}^{-1}$ ), lo que facilita la movilidad en los animales; además, las grasas actúan como aislante térmico y posibilitan en algunos casos la flotabilidad. Las plantas no tienen problemas de almacenamiento, ni de movilidad, ni osmóticos, y es menos costoso, energéticamente hablando, sintetizar almidón que grasas.

**27.** Porque las vitaminas A y D son liposolubles y se almacenan en los tejidos, mientras que las vitaminas del grupo B son hidrosolubles y se eliminan rápidamente por la orina.

**28.**

	Unidad hidrofóbica	Unidad hidrofílica
Colesterol	Esqueleto hidrocarbonado	Grupo alcohol
Gangliósido	Ácido graso y cadena hidrocarbonada de la esfingosina	Moléculas de azúcar
Fosfatidiletanolamina	Los dos ácidos grasos	Fosfoetanolamina

**29.** A bajas temperaturas disminuye la fluidez de las membranas, lo que afecta a procesos como el paso de sustancias a través de ellas que pueden alterar seriamente la actividad celular. Una de las formas de compensar los efectos negativos de las bajas temperaturas es aumentar la presencia, en las membranas, de ácidos grasos insaturados y de cadena corta; éstos tendrán un mayor número de “codos” en sus cadenas hidrocarbonadas, lo que impide la formación de puentes de hidrógeno y el establecimiento de fuerzas de Van der Waals entre las cadenas de ácidos grasos adyacentes.

**30.** Porque deben atravesar la bicapa lipídica, en cuyo interior se encuentran las cadenas hidrocarbonadas que proporcionan un entorno apolar, lo que dificulta el paso de iones.

# Glosario

## **Antígeno**

Sustancia capaz de desencadenar la respuesta inmunológica provocando la activación de los linfocitos B que producirán anticuerpos para su neutralización.

## **Carácter reductor**

Capacidad de ceder electrones y oxidarse.

## **Coenzima**

Sustancia orgánica necesaria para la acción de ciertas enzimas. Muchas vitaminas hidrosolubles actúan como coenzimas.

## **Dispersión coloidal**

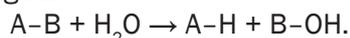
Mezcla de una sustancia fluida y otra sólida, formada esta última por partículas de tamaño comprendido entre 1 nm y 1  $\mu\text{m}$ .

## **Espermaceti**

Es una cera presente en las cavidades del cráneo del cachalote (*Physeter macrocephalus*) y en las grasas de las demás ballenas. De él se extrae el aceite de ballena, que tiene aplicaciones en cosmética y lubricantes, entre otros usos.

## **Hidrolizado**

Sustancia cuyos enlaces se pueden romper mediante una reacción de hidrólisis, es decir, por acción de una molécula de agua:



## **Homeotermo**

Animal capaz de mantener constante su temperatura corporal, con independencia de la del medio, al poseer mecanismos internos de producción de calor.

## **IUPAC**

Siglas, en inglés, de la *Unión Internacional de Química Pura y Aplicada*, organización no gubernamental dedicada al desarrollo de las reglas de nomenclatura química.

## **Liposomas**

Estructura esférica cuyo interior encierra un medio acuoso y cuya pared está formada por una doble capa de fosfolípidos, con las colas de los ácidos grasos orientadas hacia el interior de la bicapa y las cabezas polares de los fosfolípidos hacia la periferia.

## **Metabolismo**

Conjunto de reacciones químicas que se dan en las células de un ser vivo.

## **Metabolitos**

Sustancias que participan o se forman en las reacciones metabólicas.

## **Osteomalacia**

Enfermedad provocada en estado adulto —una vez que ha concluido el crecimiento— por un déficit de vitamina D. Afecta a la absorción del calcio y, por tanto, a la mineralización de los huesos, que se vuelven más frágiles y tendentes a las fracturas.

## **Poiquilotermo**

Animal que presenta la misma temperatura corporal que la del medio en que habita, ya que no posee mecanismos internos de producción de calor.

## **Porina**

Proteína que forma un canal acuoso y se localiza en la membrana externa de la pared celular de las bacterias Gram negativas.

## **Presión osmótica**

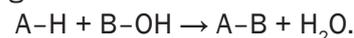
Presión resultante de la entrada de agua (ósmosis) en un compartimento separado por una membrana semipermeable de un entorno acuoso que contiene soluto a una concentración inferior. Se mide por la fuerza necesaria para impedir dicho flujo.

## **Raquitismo**

Enfermedad propia de la infancia que se produce por un aporte deficitario de vitamina D. Se manifiesta por deficiencias en la mineralización de los huesos, dando lugar a lesiones y deformaciones del esqueleto, como las piernas arqueadas hacia el exterior.

## **Reacción de condensación**

Reacción química que supone la formación de un enlace entre dos moléculas con la pérdida de una molécula de agua:



# Bibliografía

ASIMOV, I.: Fotosíntesis. Barcelona, Plaza & Janés, 1992.

Uno de los más conocidos divulgadores científicos, y también afamado escritor de ciencia-ficción, nos muestra con estilo claro y ameno el proceso del que depende la vida. Aunque se trata de un libro antiguo (fue escrito en 1968), su principal atractivo es que, partiendo de preguntas casi triviales (¿por qué no se agotan la comida ni el oxígeno?), logra introducirnos en la comprensión de los esfuerzos de tantos científicos por desentrañar el mecanismo de la fotosíntesis.

CAIRNS-SMITH, A. G.: Siete pistas sobre el origen de la vida. Madrid, Alianza, 1990.

El autor, emulando a Sherlock Holmes, va buscando “pistas” entre los seres vivos actuales para intentar averiguar su origen, lo que le permite explorar la estructura y funcionamiento de las células desde una perspectiva sorprendente, prescindiendo de tecnicismos.

DE DUVE, C.: La célula viva (2 tomos). Barcelona, Prensa Científica, 1988.

En este libro, su autor, premio Nobel de Medicina, nos introduce en un maravilloso viaje por el interior de una célula eucariótica viva, reduciéndonos con la imaginación al tamaño de bacterias y permitiéndonos nadar a nuestro gusto por su interior. Combina magistralmente la amenidad y el rigor científico, y constituye la mejor forma de adentrarse en los contenidos de la asignatura.

MAYNARD SMITH, J., Y SZATHMÁRY, E.: Ocho hitos de la evolución. Barcelona, Tusquets, 2001.

Obra que recorre de forma panorámica la evolución de los seres vivos, desde el origen de la vida hasta la aparición del lenguaje, jalonándola de una serie de “transiciones principales” (la aparición de las células, el surgimiento del sexo, la emergencia de la pluricelularidad...). Dirigido a un público no especializado, hace hincapié en los principales problemas que deben resolver los biólogos y trata muchos de los aspectos de la asignatura desde una perspectiva evolutiva.

SCHRÖDINGER, E.: ¿Qué es la vida? Barcelona, Tusquets, 1983.

Es uno de los textos más influyentes en la historia de la Biología, escrito en 1944 por uno de los físicos más prestigiosos. Schrödinger, presentándose a sí mismo como un “físico ingenuo”, intenta dilucidar —con prosa clara y argumentos persuasivos— los problemas de la herencia y la organización celular; parte únicamente de consideraciones físicas y predice la estructura de los genes antes del descubrimiento de la doble hélice.

SOL, C. Y OTROS: Selectividad Biología: pruebas de 2006. Madrid, Anaya, 2007.

Es un libro bastante económico en el que se plantean y se resuelven las cuestiones formuladas en pruebas de acceso a la Universidad de toda España.

TEIXIDÓ, F.: Biología. Schaum. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 2005.

Adaptado al currículo vigente de segundo curso de bachillerato, en cada uno de sus capítulos se resumen de forma concisa los principales conceptos de Biología, se aportan instrucciones y consejos para no cometer errores en los exámenes y se proponen y resuelven multitud de ejercicios y problemas. Útil para preparar las pruebas de acceso a la Universidad.

VOGEL, G. Y ANGERMANN, H.: Atlas de biología. Barcelona, Omega, 1987.

Se trata de un libro que conserva plena vigencia en la presentación de los contenidos básicos de la Biología de forma esquemática y asociada siempre a ilustraciones claras y detalladas.

WATSON, J.: La doble hélice. Barcelona, Salvat, 1987.

Best-seller internacional desde su publicación, en 1968, narra de forma autobiográfica los acontecimientos que desembocaron en el descubrimiento de la estructura del ADN. Constituye una interesante descripción del modo en que trabajan los científicos, de sus anhelos y sus mezquindades; en suma, un relato de la naturaleza del éxito.

## Aviso legal

---

El contenido de esta unidad es adaptación del existente en el libro de Biología para 2º de Bachillerato a distancia (NIP0: 660-09-096-2).

Adaptación: César Martínez Martínez  
Asesor Técnico Docente Biología y Geología. CIDEAD, 2016.

La utilización de recursos de terceros se ha realizado respetando las licencias de distribución que son de aplicación, acogiéndonos igualmente a los artículos 32.3 y 32.4 de la Ley 21/2014 por la que se modifica el Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual. Si en algún momento existiera en los materiales algún elemento cuya utilización y difusión no estuviera permitida en los términos que aquí se hace, es debido a un error, omisión o cambio de licencia original.

Si el usuario detectara algún elemento en esta situación podrá comunicarlo al CIDEAD para que tal circunstancia sea corregida de manera inmediata.

En estos materiales se facilitan enlaces a páginas externas sobre las que el CIDEAD no tiene control alguno, y respecto de las cuales declinamos toda responsabilidad.



DIRECCIÓN GENERAL DE  
FORMACIÓN PROFESIONAL

