

# Indice

## 1

### La biochimica ai nostri giorni

#### 1.1 Che cos'è la biochimica? 1

- 1.1.1 La biochimica è una parte centrale della biologia 2
- 1.1.2 Anche la chimica è importante per la biochimica 3
- 1.1.3 La biochimica studia biomolecole di dimensioni molto grandi 6
- 1.1.4 La biochimica comprende anche lo studio del metabolismo 8
- 1.1.5 La conservazione e l'impiego dell'informazione biologica sono una parte fondamentale della biochimica 10
- 1.1.6 La biochimica è una scienza sperimentale 11

**SCHEDA 1.1** *Le origini della biochimica* 5

**SCHEDA 1.2** *Schrödinger e la biologia* 6

**SCHEDA 1.3** *Atomi, isotopi e masse molecolari* 8

**SCHEDA 1.4** *Gli «-omi» sono insiemi di biomolecole* 11

**Per approfondire** 12

## PARTE 1 - Cellule, organismi e biomolecole

## 2

### Cellule e organismi viventi

#### 2.1 Le cellule, unità elementari della vita 13

- 2.1.1 Esistono due diversi tipi di struttura cellulare 14
- 2.1.2 Procarioti 15
- 2.1.3 Eucarioti 19
- 2.1.4 Qualcosa a proposito dei virus? 24

#### 2.2 L'evoluzione e l'unità della vita 26

- 2.2.1 La vita ha avuto inizio quattro miliardi di anni fa 26
- 2.2.2 Tre miliardi e mezzo di anni di evoluzione 28

**SCHEDA 2.1** *Unità di misura* 14

**SCHEDA 2.2** *Nomenclatura delle specie* 15

**SCHEDA 2.3** *In un biofilm i batteri comunicano fra loro* 18

**SCHEDA 2.4** *Il microbioma* 18

**SCHEDA 2.5** *Tipi particolari di particelle infettive* 25

**SCHEDA 2.6** *Gli eventi di estinzione di massa* 29

**Per approfondire** 30

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 31

## 3

## Le proteine

- 3.1 Le proteine sono costituite da aminoacidi** 35
- 3.1.1** Gli aminoacidi che costituiscono le proteine sono venti 36
  - 3.1.2** Le caratteristiche biochimiche degli aminoacidi 37
  - 3.1.3** Alcuni aminoacidi vengono modificati dopo la sintesi della proteina 43
- 3.2 La struttura primaria e secondaria delle proteine** 45
- 3.2.1** I polipeptidi sono polimeri di aminoacidi 46
  - 3.2.2** I polipeptidi possono assumere conformazioni regolari 48
- 3.3 Proteine fibrose e proteine globulari** 50
- 3.3.1** Le proteine fibrose: cheratina, collagene e seta 50
  - 3.3.2** Le proteine globulari possiedono struttura terziaria e, a volte, quaternaria 53
- 3.4 Il processo di ripiegamento delle proteine (*protein folding*)** 56
- 3.4.1** Le proteine più piccole si ripiegano spontaneamente nella loro struttura terziaria corretta 57
  - 3.4.2** Le vie di ripiegamento delle proteine 57
  - 3.4.3** Il processo di ripiegamento delle proteine è uno dei principi fondamentali della biologia 60

**SCHEDA 3.1** *Esistono due forme di ciascun aminoacido?* 38

**SCHEDA 3.2** *La ionizzazione dell'acqua e la scala del pH* 40

**SCHEDA 3.3** *I tipi di legame chimico* 43

**SCHEDA 3.4** *Le particolarità del legame peptidico* 47

**SCHEDA 3.5** *Qual è la differenza fra  $\alpha$ -elica destrorsa e sinistrorsa?* 49

**SCHEDA 3.6** *La sequenza aminoacidica consente di prevedere la struttura secondaria di un polipeptide* 50

**SCHEDA 3.7** *Impiego della struttura del collagene per l'identificazione degli animali estinti* 52

**SCHEDA 3.8** *Un esempio di proteina costituita da più domini* 54

**SCHEDA 3.9** *Studio del processo di ripiegamento delle proteine* 60

**Per approfondire** 61

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 62

## 4

## Gli acidi nucleici

- 4.1 Le strutture di DNA e RNA** 65
- 4.1.1** La struttura di un polinucleotide 66
  - 4.1.2** La struttura secondaria di DNA e RNA 68
  - 4.1.3** Le molecole di RNA mostrano numerose modificazioni chimiche 74
- 4.2 L'impacchettamento del DNA** 75
- 4.2.1** Nucleosomi e fibre di cromatina 75
- SCHEDA 4.1** *L'impilamento delle basi* 69
- SCHEDA 4.2** *La scoperta della doppia elica* 71
- SCHEDA 4.3** *La conformazione raggrinzita dello zucchero* 72
- SCHEDA 4.4** *Unità di lunghezza per le molecole degli acidi nucleici* 73
- SCHEDA 4.5** *Impacchettamento del DNA nei batteri* 77

**Per approfondire** 79

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 79

## 5

## I lipidi e le membrane biologiche

### 5.1 La struttura dei lipidi 84

- 5.1.1 Gli acidi grassi e i loro derivati 84
- 5.1.2 Altri lipidi con funzioni diverse 90

### 5.2 Le membrane biologiche 95

- 5.2.1 La struttura della membrana 95
- 5.2.2 Le membrane sono barriere selettive 98

**SCHEDA 5.1** *La notazione strutturale degli acidi grassi* 86

**SCHEDA 5.2** *Acidi grassi essenziali* 89

**SCHEDA 5.3** *I politerpeni* 91

**SCHEDA 5.4** *Le prostaglandine* 94

**SCHEDA 5.5** *I carboidrati di membrana* 98

**SCHEDA 5.6** *Canali ionici controllati dal voltaggio e impulsi nervosi* 100

**SCHEDA 5.7** *La biochimica della fibrosi cistica* 101

**Per approfondire** 103

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 104

## 6

## I carboidrati

### 6.1 Monosaccaridi, disaccaridi e oligosaccaridi 107

- 6.1.1 I monosaccaridi sono le unità costitutive dei carboidrati 108
- 6.1.2 I disaccaridi si formano per unione di due monosaccaridi 112
- 6.1.3 Gli oligosaccaridi sono brevi polimeri costituiti da monosaccaridi 114

### 6.2 I polisaccaridi 115

- 6.2.1 Amido, glicogeno, cellulosa e chitina sono omopolisaccaridi 115
- 6.2.2 Gli eteropolisaccaridi costituiscono la matrice extracellulare e le pareti batteriche 117

**SCHEDA 6.1** *Rappresentazione della struttura dei monosaccaridi* 109

**SCHEDA 6.2** *I diversi tipi di isomeri che hanno rilevanza nella struttura dei carboidrati* 109

**SCHEDA 6.3** *L'uomo ha sviluppato recentemente la capacità di digerire il latte* 113

**SCHEDA 6.4** *Le estremità riducente e non riducente di una molecola di amido* 116

**Per approfondire** 119

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 119

## PARTE 2 - Produzione dell'energia e metabolismo

## 7

## Gli enzimi

### 7.1 Che cos'è un enzima? 124

- 7.1.1 Gli enzimi sono in gran parte proteine 124
- 7.1.2 Alcuni enzimi richiedono la presenza di cofattori 128
- 7.1.3 Gli enzimi vengono classificati in base alla loro funzione 131

### 7.2 Il funzionamento degli enzimi 132

- 7.2.1 Gli enzimi sono catalizzatori biologici 133
- 7.2.2 Fattori che influenzano la velocità di una reazione enzimatica 137
- 7.2.3 Gli inibitori e i loro effetti sugli enzimi 141

- SCHEDA 7.1** *Metalloproteine e metalloenzimi* 130  
**SCHEDA 7.2** *Reazioni di ossidazione e riduzione* 131  
**SCHEDA 7.3** *Reazioni reversibili* 135  
**SCHEDA 7.4** *La specificità di legame del substrato* 136  
**SCHEDA 7.5** *Sfruttamento degli enzimi termostabili nella produzione del biocarburante* 139  
**SCHEDA 7.6** *L'equazione di Michaelis-Menten* 142  
**SCHEDA 7.7** *Enzimi allosterici* 146  
**Per approfondire** 147  
**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 147

## 8

## Produzione di energia: la glicolisi

- 8.1** **Una panoramica sui processi di produzione dell'energia** 151  
**8.1.1** Le molecole trasportatrici attivate immagazzinano l'energia che viene utilizzata nelle reazioni biochimiche 152  
**8.1.2** La produzione dell'energia biochimica è un processo a due fasi 153  
**8.2** **La glicolisi** 154  
**8.2.1** La via glicolitica 154  
**8.2.2** La glicolisi in assenza di ossigeno 159  
**8.2.3** La glicolisi a partire da monosaccaridi diversi dal glucosio 161  
**8.2.4** Regolazione della glicolisi 164  
**SCHEDA 8.1** *Le unità di energia* 152  
**SCHEDA 8.2** *La biosintesi dell'ATP* 159  
**SCHEDA 8.3** *Aerobi e anaerobi* 160  
**SCHEDA 8.4** *Perché la fosfofruttochinasi è regolata dall'AMP e non dall'ADP?* 166  
**SCHEDA 8.5** *Il controllo dei livelli di fruttosio 6-fosfato da parte del glucagone* 168  
**Per approfondire** 170  
**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 170

## 9

## Produzione di energia: il ciclo dell'acido citrico e la catena di trasporto elettronico

- 9.1** **Il ciclo dell'acido citrico** 174  
**9.1.1** L'ingresso del piruvato nel ciclo dell'acido citrico 174  
**9.1.2** Le tappe del ciclo dell'acido citrico 175  
**9.1.3** Regolazione del ciclo dell'acido citrico 180  
**9.2** **La catena di trasporto elettronico e la sintesi dell'ATP** 181  
**9.2.1** Il trasferimento degli elettroni nella catena di trasporto elettronico libera energia 181  
**9.2.2** Struttura e funzione della catena di trasporto elettronico 183  
**9.2.3** La sintesi dell'ATP 186  
**9.2.4** Inibitori e disaccoppianti della catena di trasporto elettronico 191  
**9.2.5** Il NADH citosolico non può entrare nella catena di trasporto elettronico 191  
**SCHEDA 9.1** *La scoperta del trasportatore mitocondriale del piruvato* 176  
**SCHEDA 9.2** *Le succinil CoA sintetasi* 179  
**SCHEDA 9.3** *Il potenziale redox* 182  
**SCHEDA 9.4** *La sede della catena di trasporto elettronico* 184  
**SCHEDA 9.5** *Perché la proteina che produce ATP si chiama ATPasi?* 188  
**SCHEDA 9.6** *La rotazione della  $F_0F_1$  ATPasi* 189  
**SCHEDA 9.7** *L'odore del cavolo *Symplocarpus foetidus** 194  
**Per approfondire** 194  
**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 195

## 10

## La fotosintesi

- 10.1 Una panoramica sulla fotosintesi** 200
- 10.1.1** La fotosintesi è la produzione di carboidrati guidata dalla luce 200
  - 10.1.2** La fotosintesi si svolge all'interno di organuli specializzati 200
- 10.2 Le reazioni alla luce** 201
- 10.2.1** La luce del sole viene raccolta dai pigmenti fotosintetici 201
  - 10.2.2** Il trasporto elettronico e la fotofosforilazione 204
- 10.3 Le reazioni al buio** 208
- 10.3.1** Il ciclo di Calvin 208
  - 10.3.2** La sintesi di saccarosio e amido 214
  - 10.3.3** La fissazione del carbonio nelle piante C4 e CAM 216
- SCHEDA 10.1** *I colori dell'autunno* 203
- SCHEDA 10.2** *Orbitali atomici* 205
- SCHEDA 10.3** *Il ruolo dei pigmenti carotenoidi nella fotoprotezione* 207
- SCHEDA 10.4** *Lo schema Z* 207
- SCHEDA 10.5** *La fotosintesi nei batteri* 208
- SCHEDA 10.6** *Aumento della capacità fotosintetica nelle piante da raccolto* 216
- Per approfondire** 218
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 219

## 11

## Metabolismo dei carboidrati

- 11.1 Metabolismo del glicogeno** 223
- 11.1.1** Sintesi e degradazione del glicogeno 223
  - 11.1.2** La regolazione del metabolismo del glicogeno 226
- 11.2 Gluconeogenesi** 231
- 11.2.1** Le tappe della gluconeogenesi 232
  - 11.2.2** Regolazione della gluconeogenesi 236
- 11.3 La via dei pentoso fosfati** 237
- 11.3.1** Le fasi ossidativa e non-ossidativa della via dei pentoso fosfati 237
- SCHEDA 11.1** *Lo zucchero nel sangue* 227
- SCHEDA 11.2** *Come evitare un ciclo futile* 229
- SCHEDA 11.3** *Il controllo del metabolismo del glicogeno da parte del calcio* 230
- SCHEDA 11.4** *Il controllo allosterico del metabolismo del glicogeno nelle cellule del fegato* 231
- SCHEDA 11.5** *La spesa energetica per la gluconeogenesi* 235
- SCHEDA 11.6** *Fu la via dei pentoso fosfati a causare l'avversione di Pitagora per le fave?* 240
- Per approfondire** 241
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 242

## 12

## Metabolismo dei lipidi

- 12.1 La sintesi di acidi grassi e triacilgliceroli** 245
- 12.1.1** La sintesi degli acidi grassi 246
  - 12.1.2** La sintesi dei triacilgliceroli 252

- 12.2 La demolizione di triacilgliceroli e acidi grassi** 253
- 12.2.1** La degradazione dei triacilgliceroli in acidi grassi e glicerolo 253
  - 12.2.2** La degradazione degli acidi grassi 256
- 12.3 Sintesi del colesterolo e dei suoi derivati** 263
- 12.3.1** La sintesi del colesterolo 263
  - 12.3.2** La sintesi dei derivati del colesterolo 266
- SCHEDA 12.1** *La spesa energetica nella sintesi degli acidi grassi* 249
- SCHEDA 12.2** *Lipoproteine* 254
- SCHEDA 12.3** *La notazione con lettere greche per la struttura degli acidi grassi* 258
- SCHEDA 12.4** *Il ciclo del glicosilato* 259
- SCHEDA 12.5** *La biochimica dell'Olio di Lorenzo* 261
- Per approfondire** 268
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 269

## 13

### Metabolismo dei composti azotati

- 13.1 La sintesi dell'ammoniaca dall'azoto inorganico** 274
- 13.1.1** La fissazione dell'azoto 274
  - 13.1.2** La riduzione dei nitrati 277
- 13.2 La sintesi delle biomolecole azotate** 277
- 13.2.1** Sintesi degli amminoacidi 278
  - 13.2.2** Sintesi dei nucleotidi 286
  - 13.2.3** Sintesi dei tetrapirroli 287
- 13.3 La degradazione dei composti azotati** 289
- 13.3.1** La degradazione degli amminoacidi 290
  - 13.3.2** Il ciclo dell'urea 292
- SCHEDA 13.1** *La fissazione dell'azoto da parte dei cianobatteri simbiotici* 275
- SCHEDA 13.2** *La sintesi del corretto enantiomero del glutammato* 278
- SCHEDA 13.3** *Piante da raccolto geneticamente modificate che resistono all'azione di un erbicida che ostacola la sintesi degli amminoacidi aromatici* 284
- SCHEDA 13.4** *La sintesi dei nucleotidi è un bersaglio della chemioterapia oncologica* 289
- SCHEDA 13.5** *Malattie associate ad alterazioni del metabolismo azotato* 295
- Per approfondire** 297
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 297

## PARTE 3 - Conservazione dell'informazione biologica e sintesi delle proteine

## 14

### La replicazione e la riparazione del DNA

- 14.1 La replicazione del DNA** 302
- 14.1.1** L'inizio della replicazione del DNA 303
  - 14.1.2** La fase di allungamento della replicazione del DNA 304
  - 14.1.3** La terminazione della replicazione 314
- 14.2 La riparazione del DNA** 317
- 14.2.1** La correzione degli errori della replicazione del DNA 318
  - 14.2.2** La riparazione dei nucleotidi danneggiati 321
  - 14.2.3** La riparazione delle rotture del DNA 324

- SCHEDA 14.1** *Il DNA superavvolto* 306  
**SCHEDA 14.2** *Le DNA polimerasi* 309  
**SCHEDA 14.3** *Perché le DNA polimerasi necessitano di un innesco?* 312  
**SCHEDA 14.4** *L'interazione tra le proteine Tus e il replisoma* 316  
**SCHEDA 14.5** *Telomerasi e cancro* 318  
**SCHEDA 14.6** *La tautomeria delle basi può causare errori nella replicazione* 319  
**SCHEDA 14.7** *La riparazione per fotoriattivazione dei dimeri di ciclobutano* 323  
**SCHEDA 14.8** *Difetti nei meccanismi di riparazione del DNA sono alla base di importanti patologie umane* 324
- Per approfondire** 325
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 326

## 15

### La sintesi di RNA

- 15.1** **Trascrizione del DNA in RNA** 329
- 15.1.1** RNA codificanti e non codificanti 330
  - 15.1.2** Inizio della trascrizione 330
  - 15.1.3** La fase di sintesi dell'RNA nella trascrizione 334
  - 15.1.4** La terminazione della trascrizione 338
- 15.2** **Il processamento dell'RNA** 340
- 15.2.1** La rimozione degli introni dai pre-mRNA degli eucarioti 341
- SCHEDA 15.1** *I promotori per la RNA polimerasi I e la RNA polimerasi III* 333  
**SCHEDA 15.2** *Le rifamicine sono importanti antibiotici che bloccano la sintesi dell'RNA batterico* 336
- SCHEDA 15.3** *La transesterificazione* 343  
**SCHEDA 15.4** *Lo spliceosoma minore* 343  
**SCHEDA 15.5** *Lo splicing alternativo* 345
- Per approfondire** 345
- DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 346

## 16

### La sintesi proteica

- 16.1** **Il codice genetico** 350
- 16.1.1** Le caratteristiche del codice genetico 350
  - 16.1.2** Come viene applicato il codice genetico durante la sintesi proteica 353
- 16.2** **Il meccanismo della sintesi proteica** 357
- 16.2.1** I ribosomi 357
  - 16.2.2** La traduzione di un mRNA in un polipeptide 360
- 16.3** **La modificazione post-traduzionale delle proteine** 366
- 16.3.1** Il processamento tramite taglio proteolitico 367
  - 16.3.2** Modificazione chimica delle proteine 370
- 16.4** **L'indirizzamento delle proteine** 373
- 16.4.1** La funzione delle sequenze di localizzazione nell'indirizzamento delle proteine 373
- SCHEDA 16.1** *La nomenclatura usata per distinguere i diversi tRNA* 354  
**SCHEDA 16.2** *Il tentennamento e i codoni di inizio alternativi* 357

**SCHEDA 16.3** *Siti interni di legame al ribosoma: inizio della traduzione negli eucarioti in assenza della scansione* 362

**SCHEDA 16.4** *Antibiotici che hanno come bersaglio il ribosoma batterico* 364

**SCHEDA 16.5** *Sintesi delle polipeptidi Gag e Gag-Pol* 369

**SCHEDA 16.6** *La localizzazione delle proteine nei batteri* 379

**Per approfondire** 379

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 380

## 17

### Il controllo dell'espressione genica

**17.1** **La regolazione delle vie di espressione genica** 385

**17.1.1** La regolazione dell'inizio della trascrizione nei batteri 385

**17.1.2** La regolazione dell'inizio della trascrizione negli eucarioti 391

**17.1.3** Regolazione genica dopo l'inizio della trascrizione 394

**17.2** **La degradazione degli mRNA e delle proteine** 397

**17.2.1** La degradazione dell'RNA 397

**17.2.2** La degradazione delle proteine 399

**SCHEDA 17.1** *La trascrittomica: studiare i cambiamenti dello schema di espressione genica* 388

**SCHEDA 17.2** *Il paradosso dell'allolattosio* 390

**SCHEDA 17.3** *Gli operoni reprimibili* 392

**SCHEDA 17.4** *Il motivo zinc finger* 394

**SCHEDA 17.5** *L'emivita delle proteine e degli mRNA* 401

**Per approfondire** 402

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 403

## PARTE 4 - Studio delle biomolecole

## 18

### Lo studio di proteine, lipidi e carboidrati

**18.1** **I metodi per lo studio delle proteine** 407

**18.1.1** Metodi per identificare la presenza di una singola proteina 408

**18.1.2** Lo studio del proteoma 413

**18.1.3** Lo studio della struttura delle proteine 418

**18.2** **Lo studio di lipidi e carboidrati** 423

**18.2.1** Metodi per lo studio dei lipidi 423

**18.2.2** Lo studio dei carboidrati 426

**SCHEDA 18.1** *Immunoglobuline e diversità anticorpale* 409

**SCHEDA 18.2** *L'elettroforesi* 412

**SCHEDA 18.3** *Cromatografia* 415

**SCHEDA 18.4** *Luce polarizzata circolarmente* 419

**SCHEDA 18.5** *L'interpretazione di uno spettro NMR* 421

**SCHEDA 18.6** *La metabolomica* 424

**Per approfondire** 427

**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 428



**19****I metodi per lo studio del DNA e dell'RNA****19.1 La manipolazione di DNA e RNA con enzimi purificati** 432**19.1.1** Gli enzimi utilizzati per l'analisi di DNA e RNA 432**19.1.2** La reazione a catena della polimerasi 437**19.2 Il sequenziamento del DNA** 442**19.2.1** Metodi per il sequenziamento del DNA 443**19.2.2** Il sequenziamento di nuova generazione 446**19.3 Il clonaggio del DNA** 447**19.3.1** Metodi per il clonaggio del DNA 448**19.3.2** Impiego del clonaggio di DNA per ottenere proteine ricombinanti 453**SCHEDA 19.1** *Cosa si intende per «restrizione»?* 434**SCHEDA 19.2** *Utilizzo della PCR per alterare i codoni di un gene* 441**SCHEDA 19.3** *I Neanderthal si sono incrociati con gli uomini moderni?* 442**SCHEDA 19.4** *L'integrazione di un plasmide di lievito in un cromosoma* 453**SCHEDA 19.5** *Sintesi del fattore VIII come proteina ricombinante* 455**Per approfondire** 457**DOMANDE DI AUTOVALUTAZIONE** 458**Indice analitico** 461