

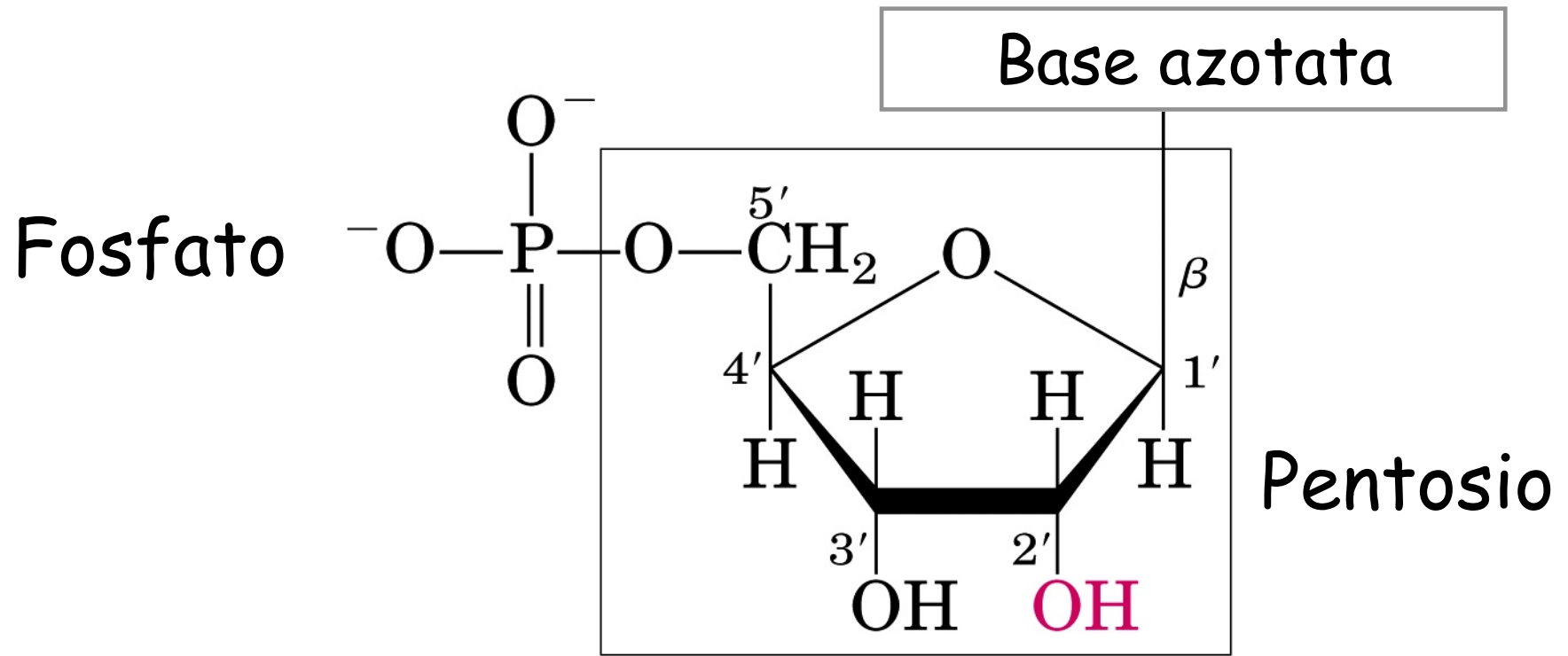
AVVERTENZA

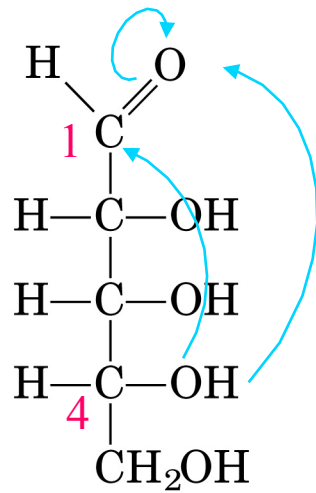
Il presente materiale didattico è messo a disposizione degli studenti per facilitare la comprensione degli argomenti trattati nel corso delle lezioni e lo studio individuale

Non sostituisce il libro di testo che rappresenta lo strumento fondamentale per lo studio della **Biochimica generale e molecolare**

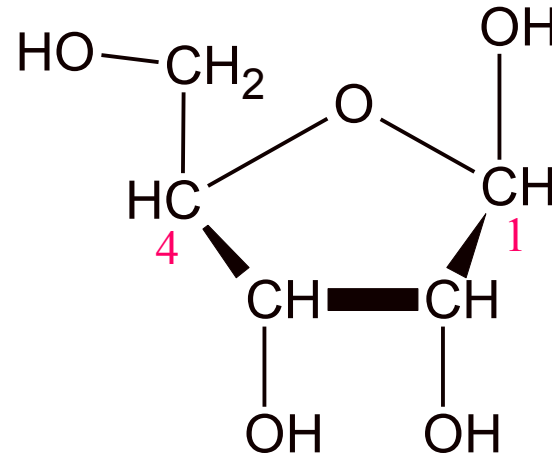
Le immagini utilizzate sono tratte dal libro di testo consigliato e da quelli da consultare indicati nelle diapositive 6-9 del file
INTRODUZIONE

Nucleotide

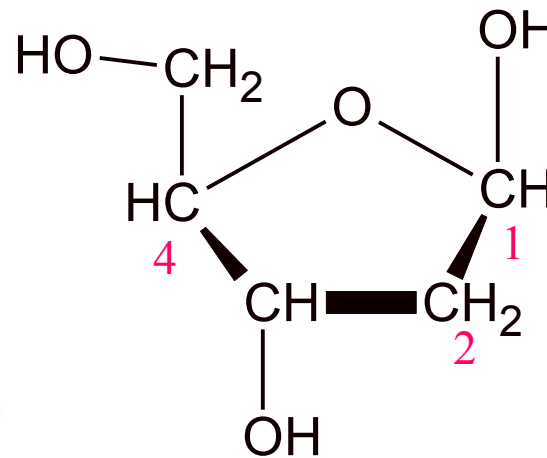




D-ribosio

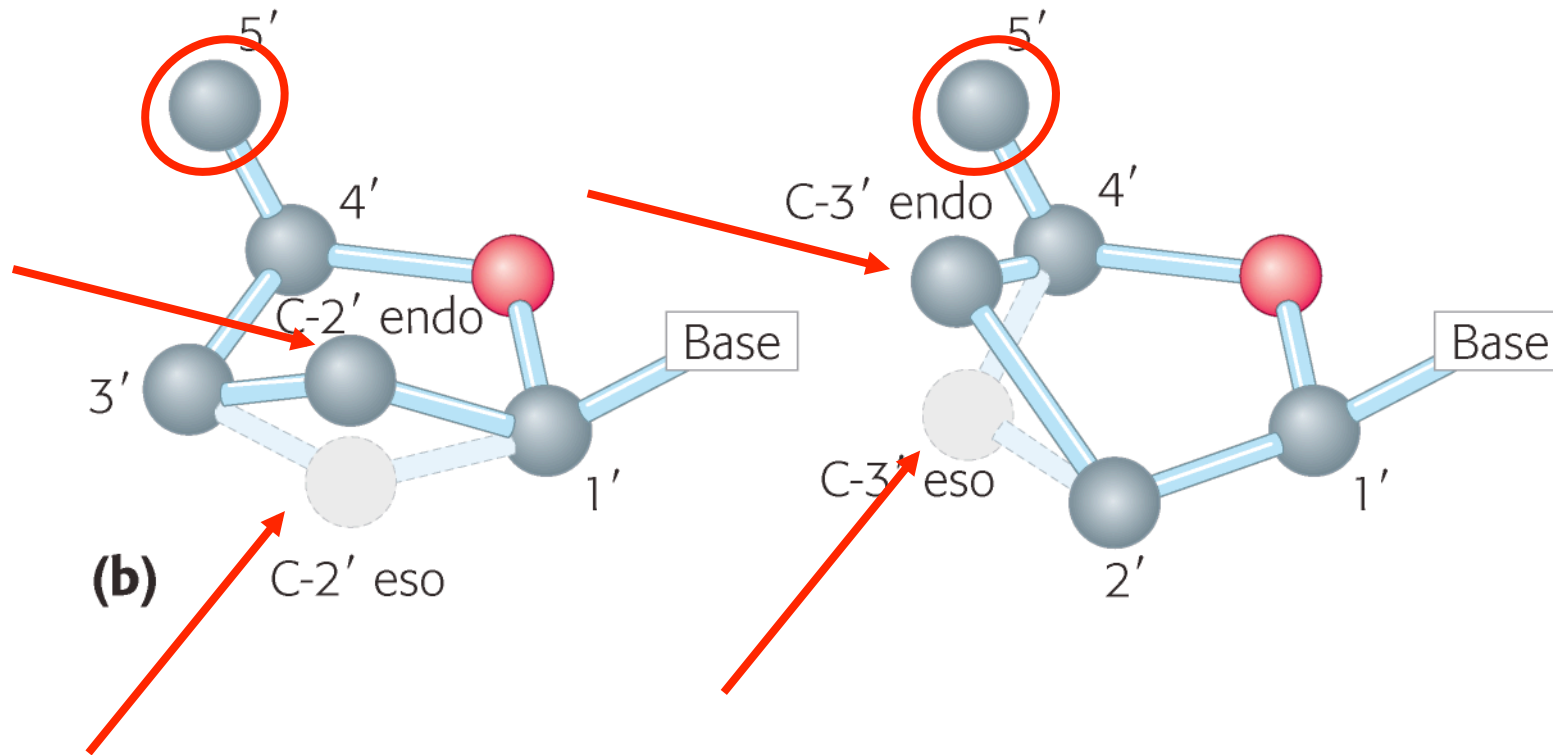


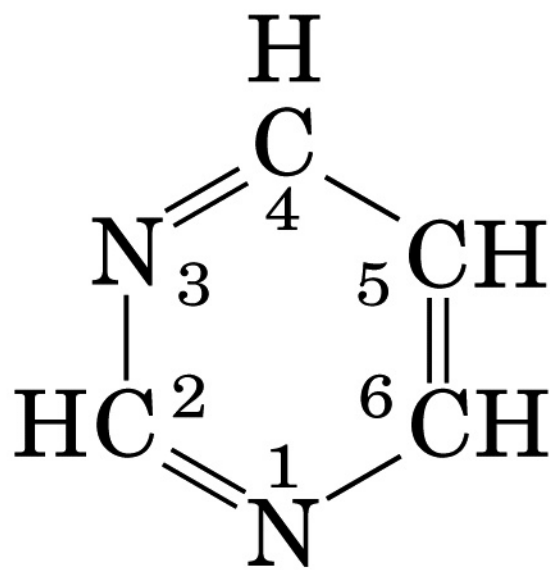
β -D-ribofuranosio
(ribonucleotidi)
L'RNA contiene solo
la forma ad anello



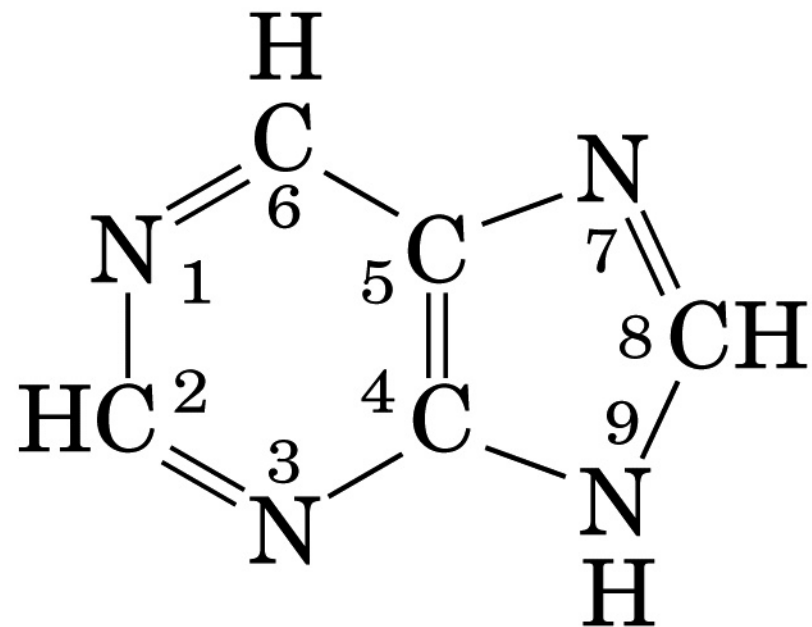
β -2-deossi-D-ribofuranosio
(deossiribonucleotidi)
Il DNA contiene solo la forma
ad anello

Conformazioni "raggrinzite" del ribosio



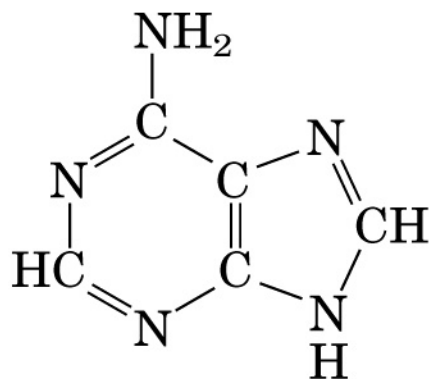


Pirimidina

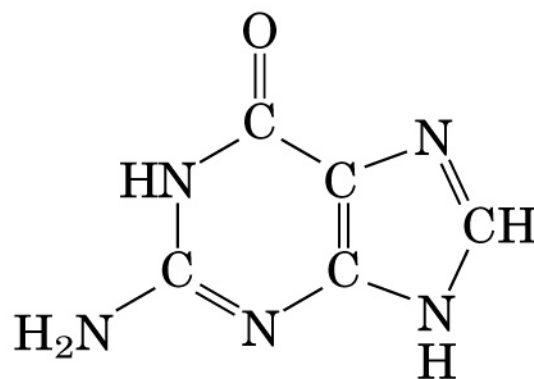


Purina

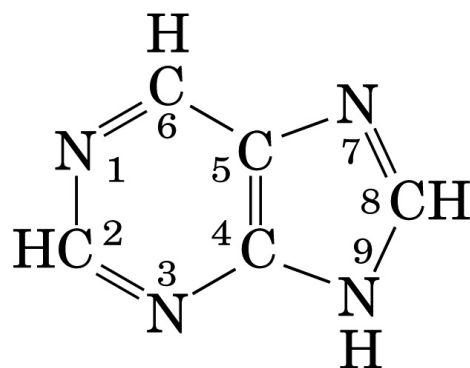
Purine

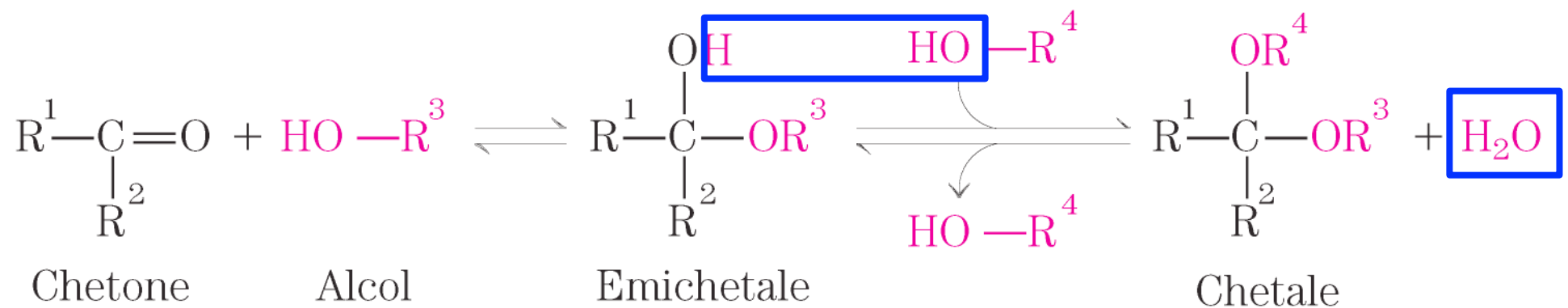
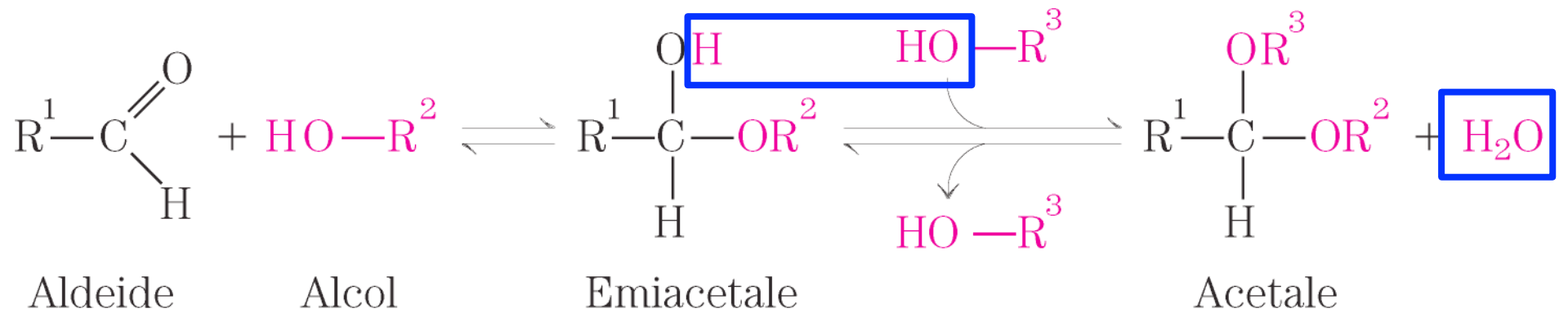


Adenina

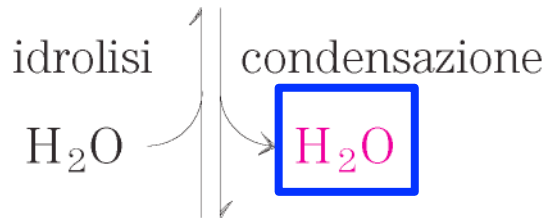
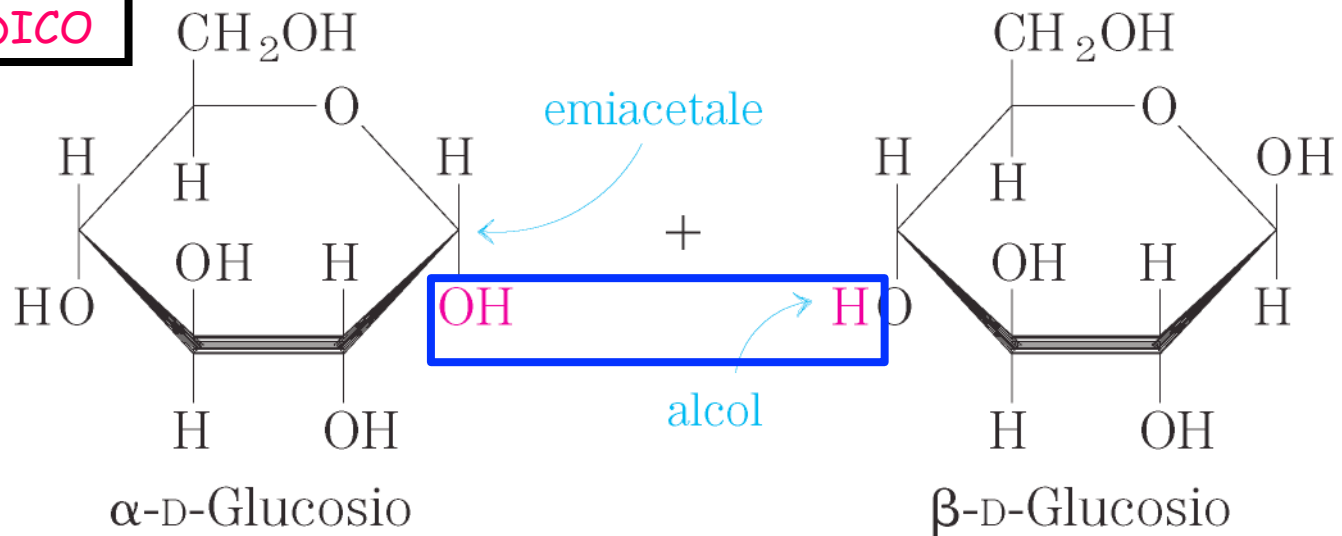


Guanina

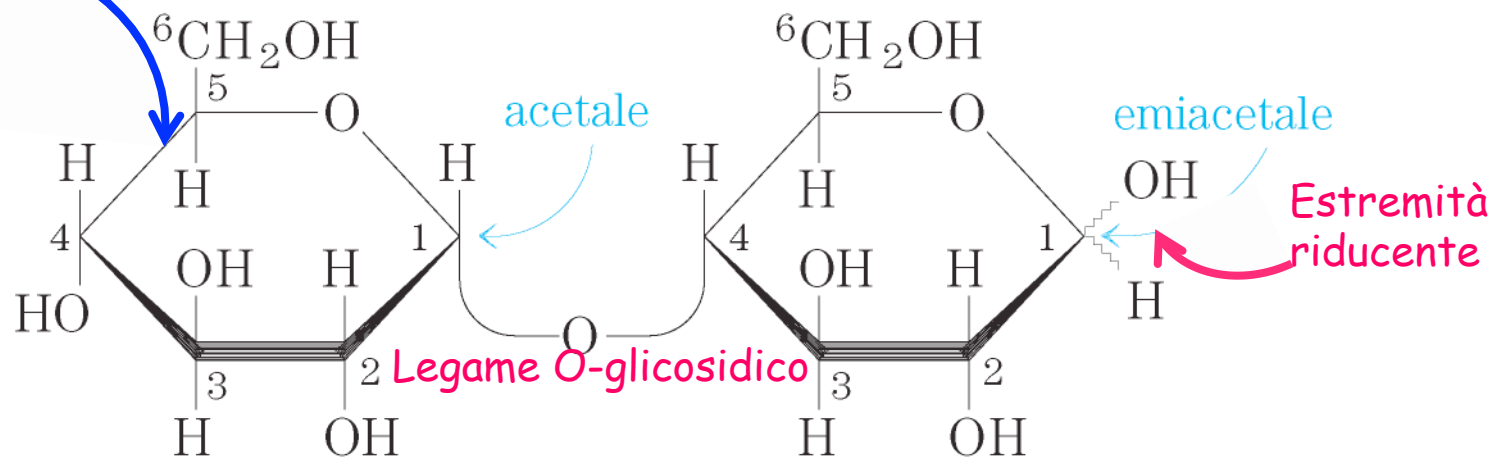




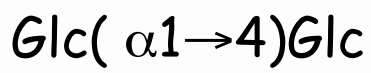
LEGAME GLICOSIDICO



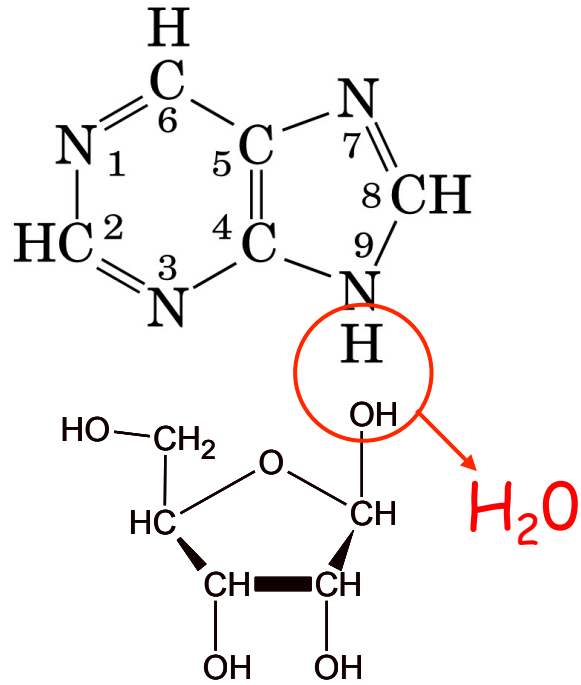
Estremità non riducente



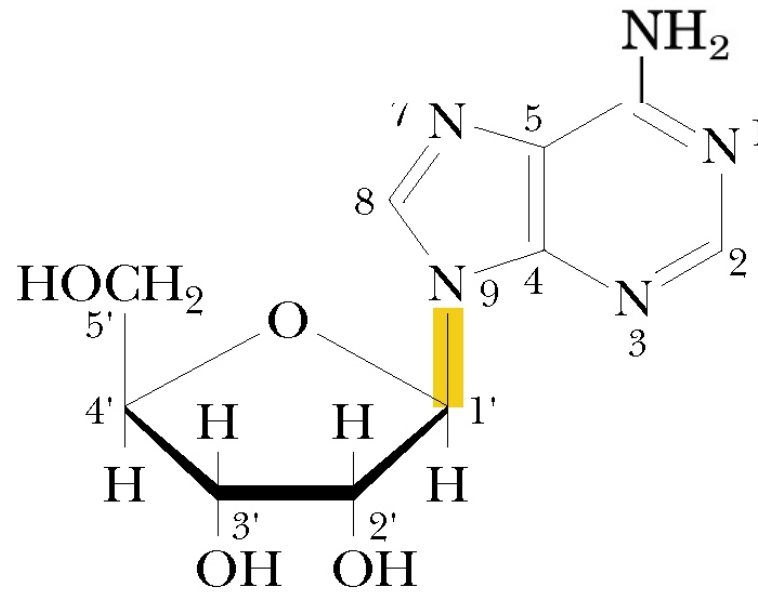
Maltosio



Purina

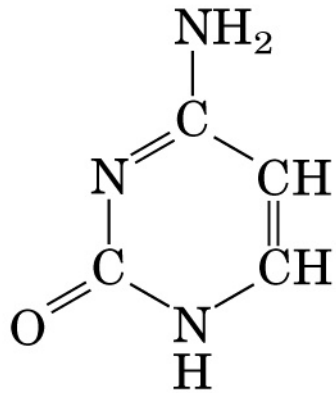


β -D-Ribosio

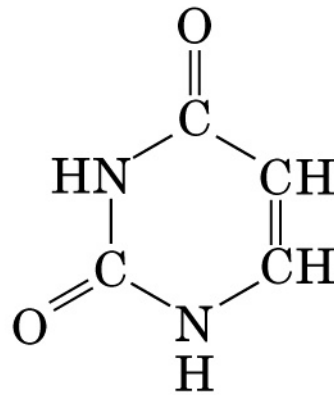


Legame β -N₉-glicosidico
nei nucleosidi
purinici

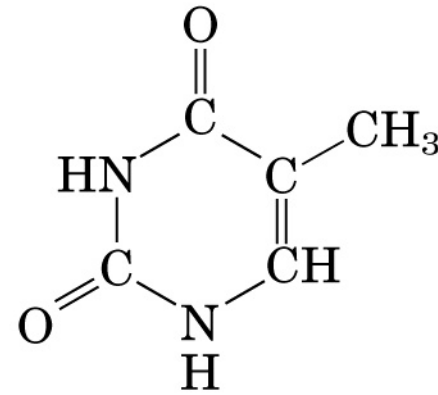
Pirimidine



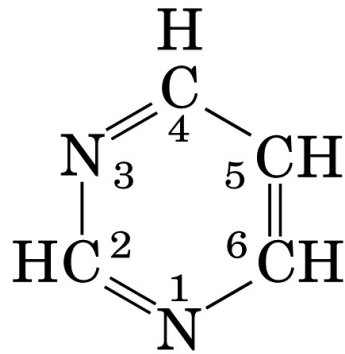
Citosina



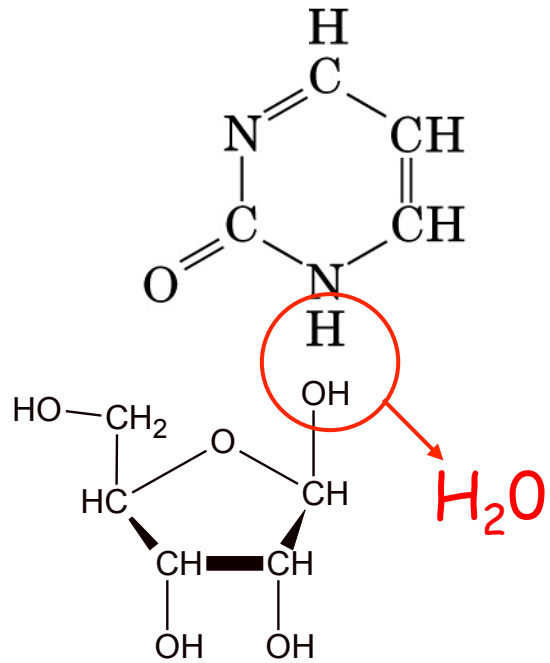
Uracile
(RNA)



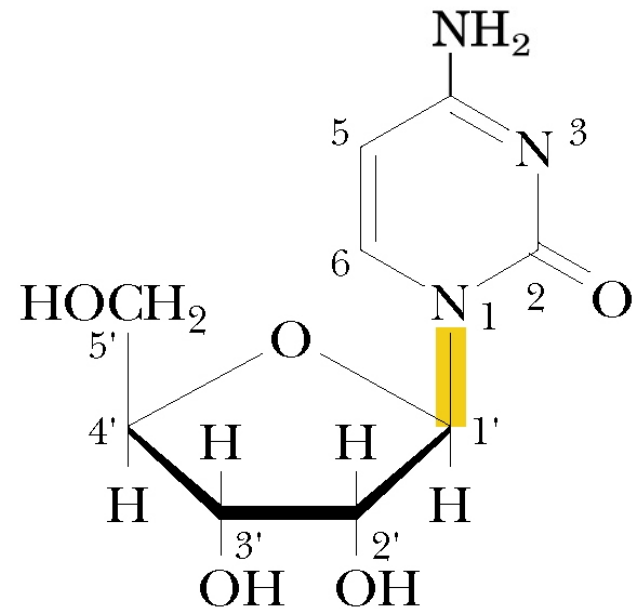
Timina
(DNA)



Pirimidina

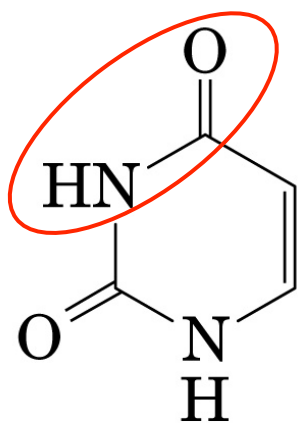


β -D-Ribosio

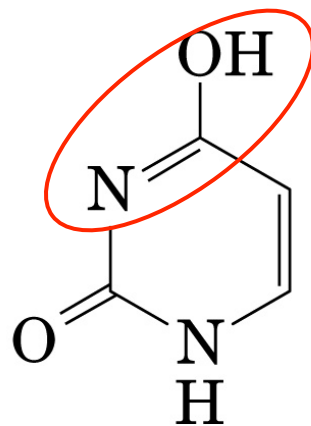
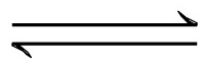


Legame β -N₁-glicosidico
nei nucleosidi
pirimidinici

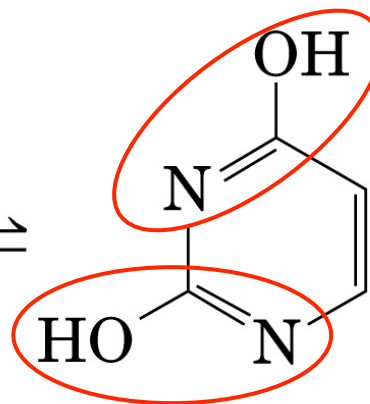
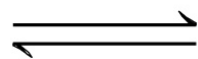
Uracile



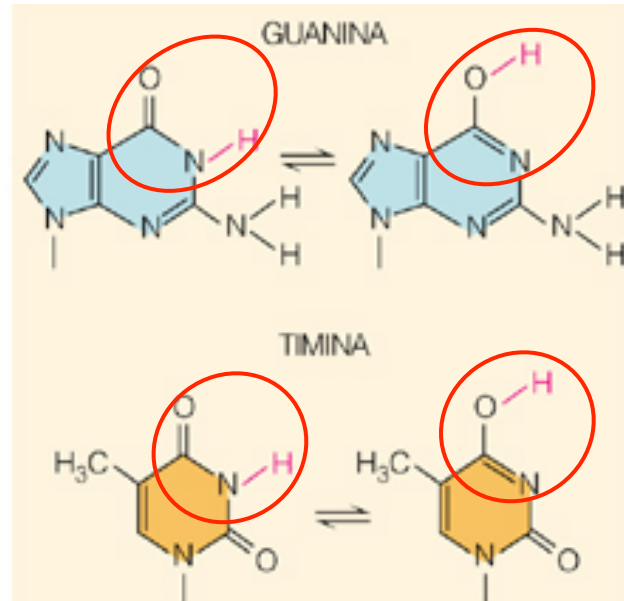
Lattame
(ammide)



Lattime
(acido immidico)

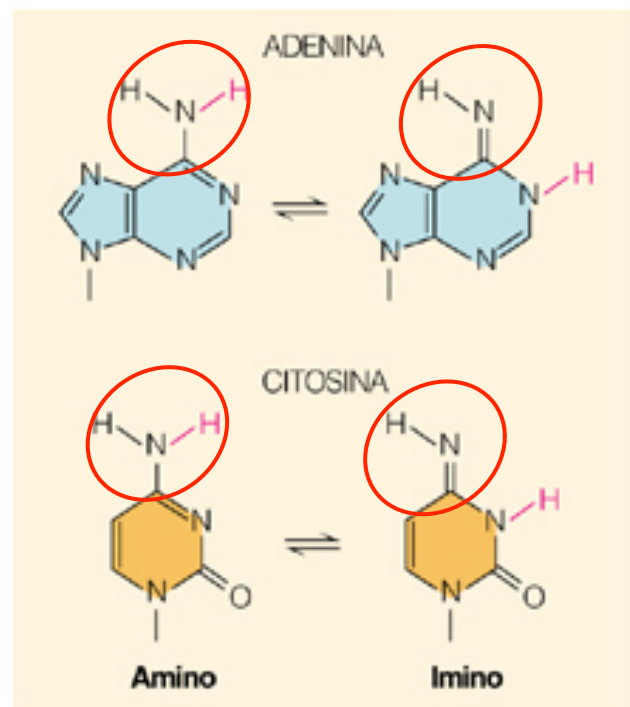


Doppio
lattime

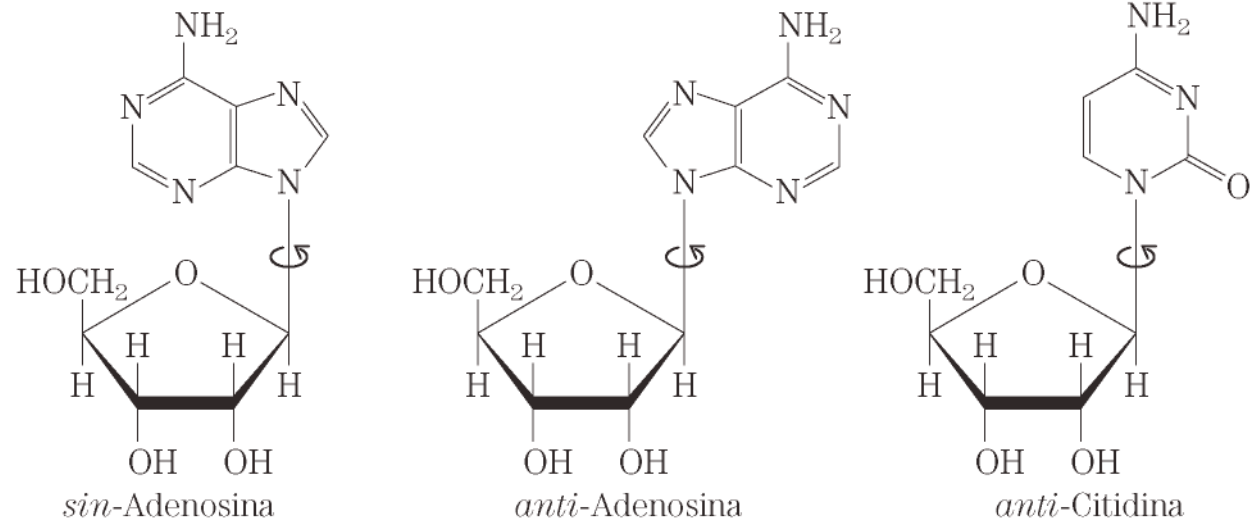


Lattame

Lattime

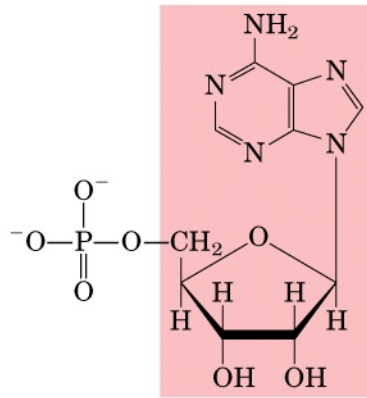


conformazioni stabili delle basi rispetto al pentosio



(b)

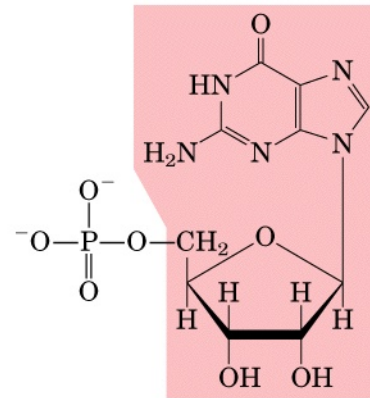
Ribonucleotidi



Nucleotide: Adenilato
(Adenosina
5' -monofosfato)

Nucleoside: Adenosina

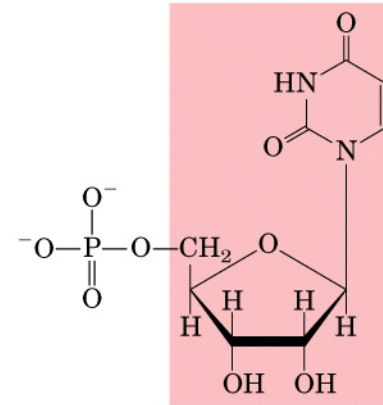
Simboli: AMP, A



Nucleotide: Guanilato
(Guanosina
5' -monofosfato)

Nucleoside: Guanosina

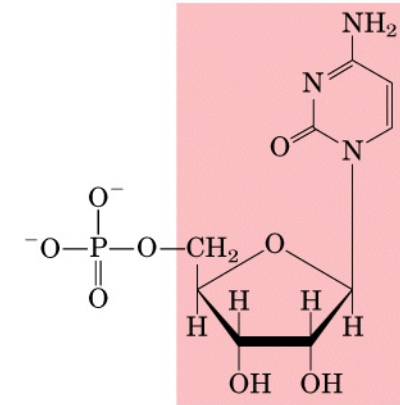
Simboli: GMP, G



Nucleotide: Uridilato
(Uridina
5' -monofosfato)

Nucleoside: Uridina

Simboli: UMP, U

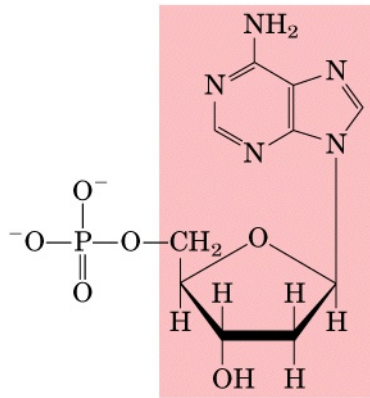


Nucleotide: Citidilato
(Citidina
5' -monofosfato)

Nucleoside: Citidina

Simboli: CMP, C

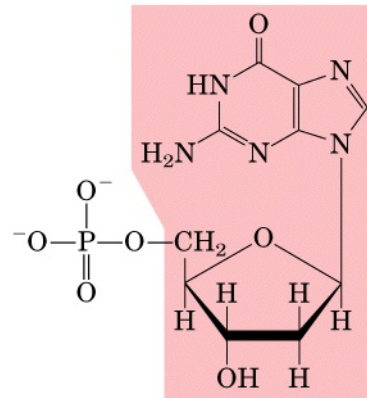
Deossiribonucleotidi



Nucleoside: Deossiadenosina

**Nucleotide: Deossiadenilato
(deossiadenosina
5'-monofosfato)**

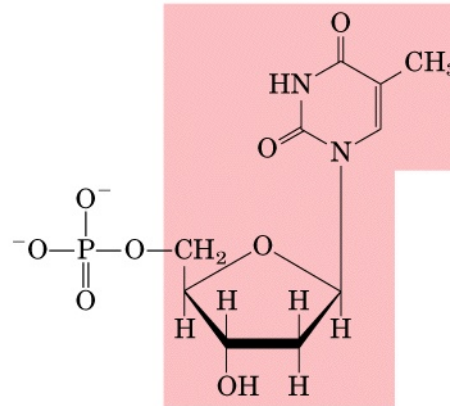
Simboli: dAMP, A, dA,



Deossiguanosina

**Deossiguanilato
(deossiguanosina
5'-monofosfato)**

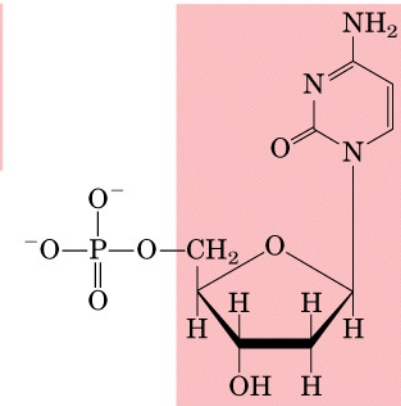
dGMP, G, dG



Deossitimidina (timidina)

**Deossitimidilato
(deossitimidina
5'-monofosfato)**

dTMP, T, dT

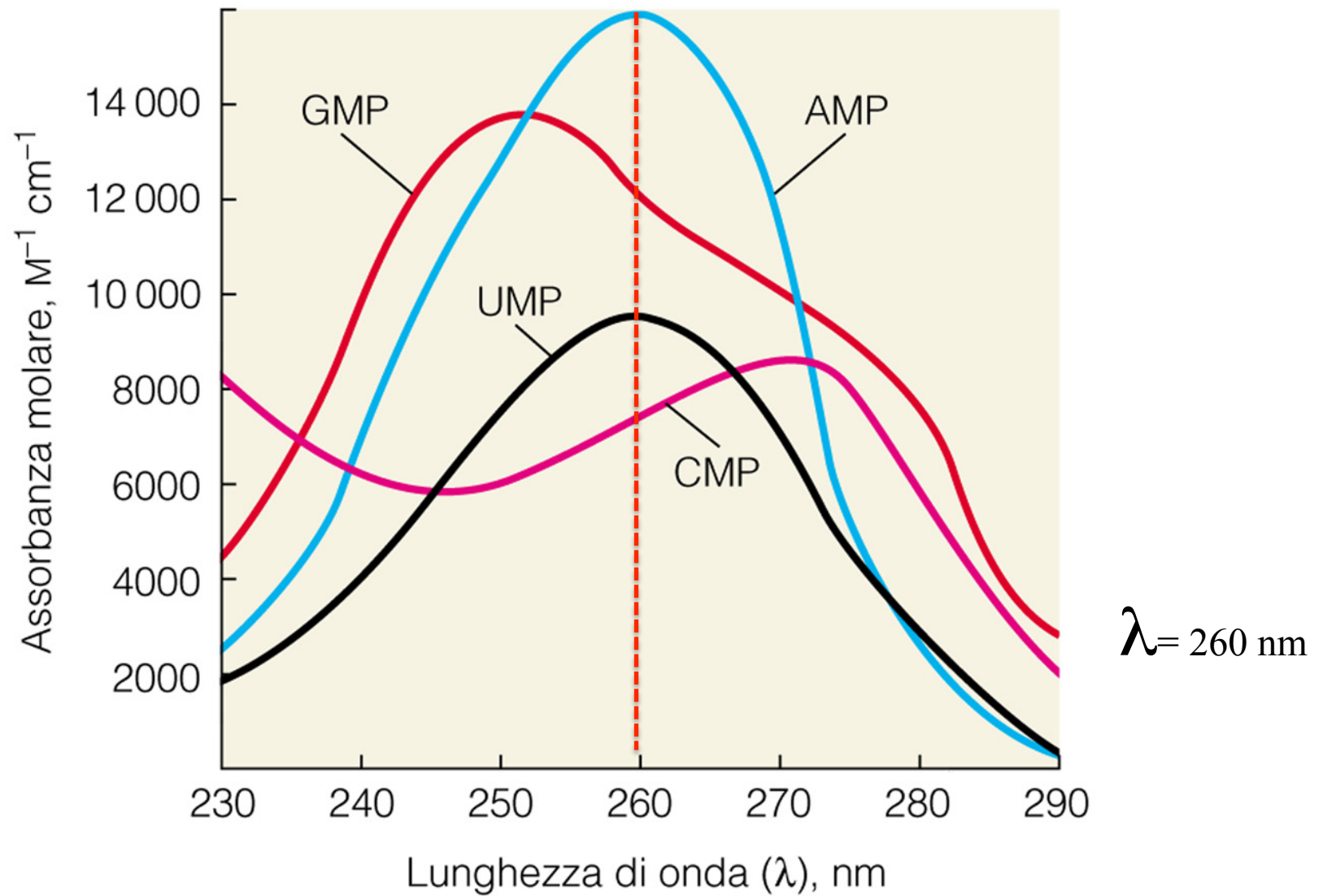


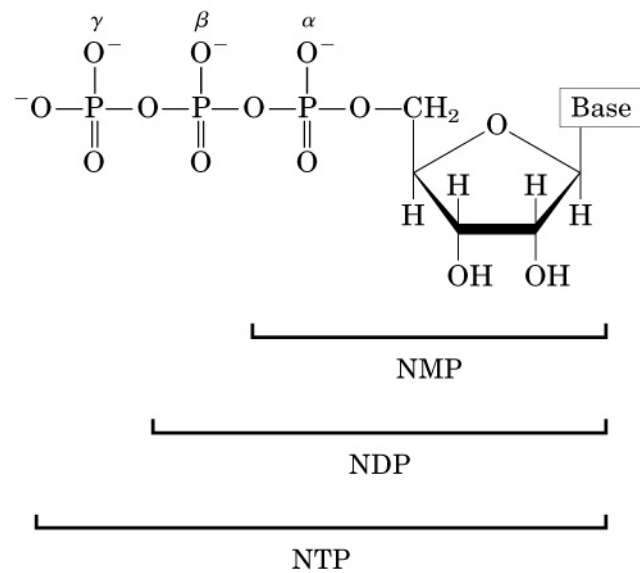
Deossicitidina

**Deossicitidilato
(deossicitidina
5'-monofosfato)**

dCMP, C, dC

Spettro di assorbimento della luce dei principali nucleotidi a pH 7





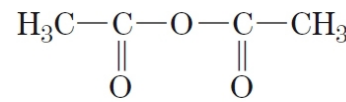
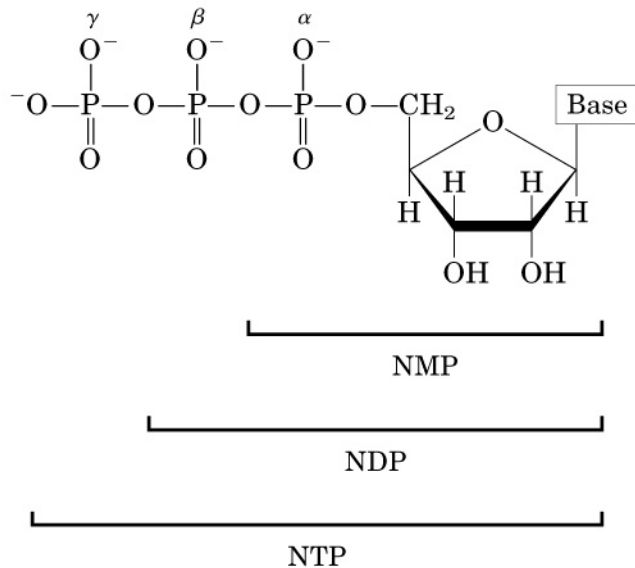
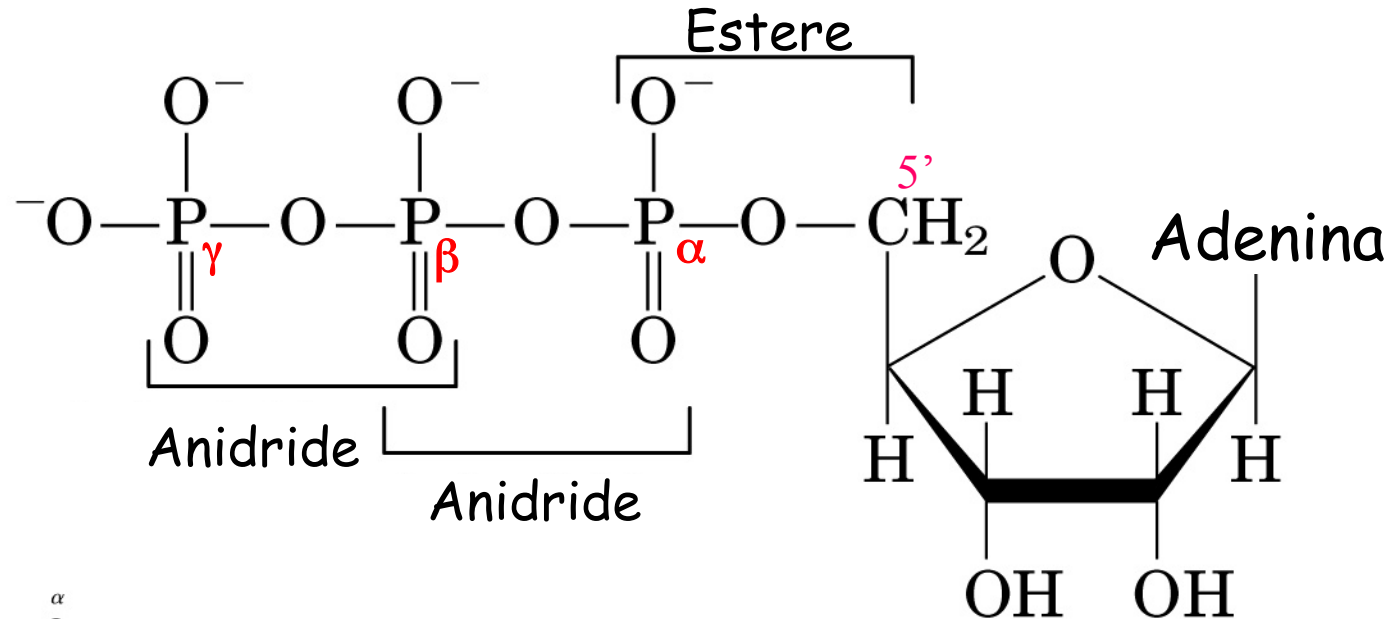
Abbreviazioni dei ribonucleosidi 5'-fosfato			
Base	Mono-	Di-	Tri-
Adenina	AMP	ADP	ATP
Guanina	GMP	GDP	GTP
Citosina	CMP	CDP	CTP
Uracile	UMP	UDP	UTP

Abbreviazioni dei deossiribonucleosidi 5'-fosfato			
Base	Mono-	Di-	Tri-
Adenina	dAMP	dADP	dATP
Guanina	dGMP	dGDP	dGTP
Citosina	dCMP	dCDP	dCTP
Timina	dTMP	dTDP	dTTP

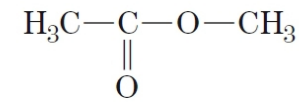
FUNZIONI DEI NUCLEOTIDI

- I nucleosidi 5'-trifosfato sono trasportatori di energia
- ATP ha un ruolo centrale nel metabolismo energetico
- GTP utilizzato nei trasferimenti energetici nella sintesi proteica e nella trasduzione del segnale
- CTP utilizzato nei trasferimenti energetici nella sintesi dei lipidi
- UTP utilizzato nei trasferimenti energetici nel metabolismo dei carboidrati
- I nucleotidi ciclici sono utilizzati come segnali intracellulari e regolatori del metabolismo

ATP

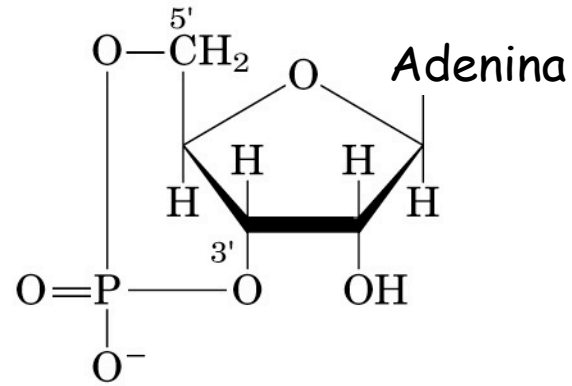


Anidride acetica,
un'anidride
carbossilica

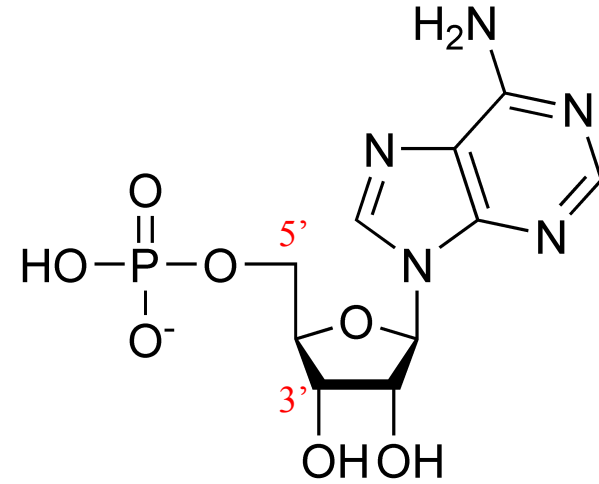


Metilacetato,
un estere
carbossilico

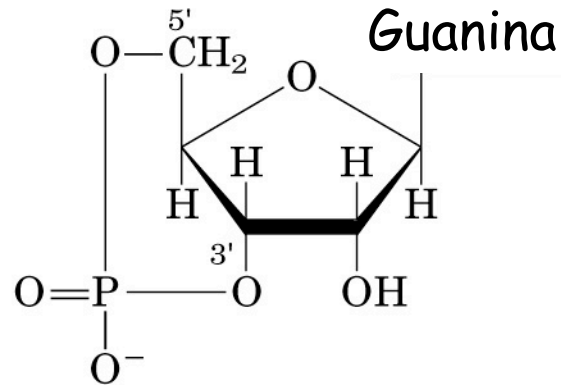
L'idrolisi di un legame anidridico
 rilascia molta più energia di quella
 rilasciata dalla rottura di un legame
 estere



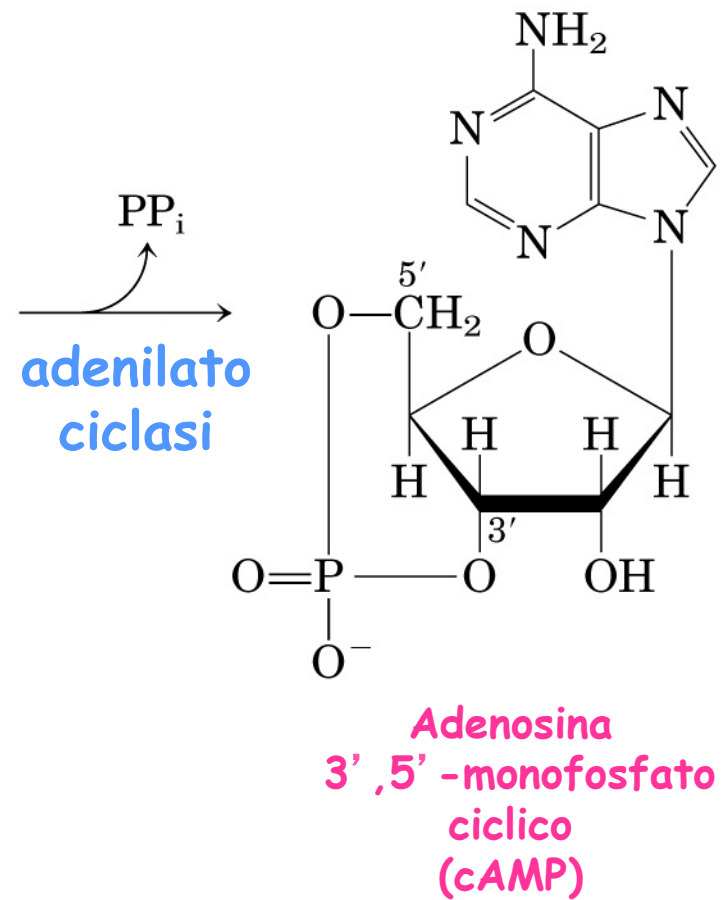
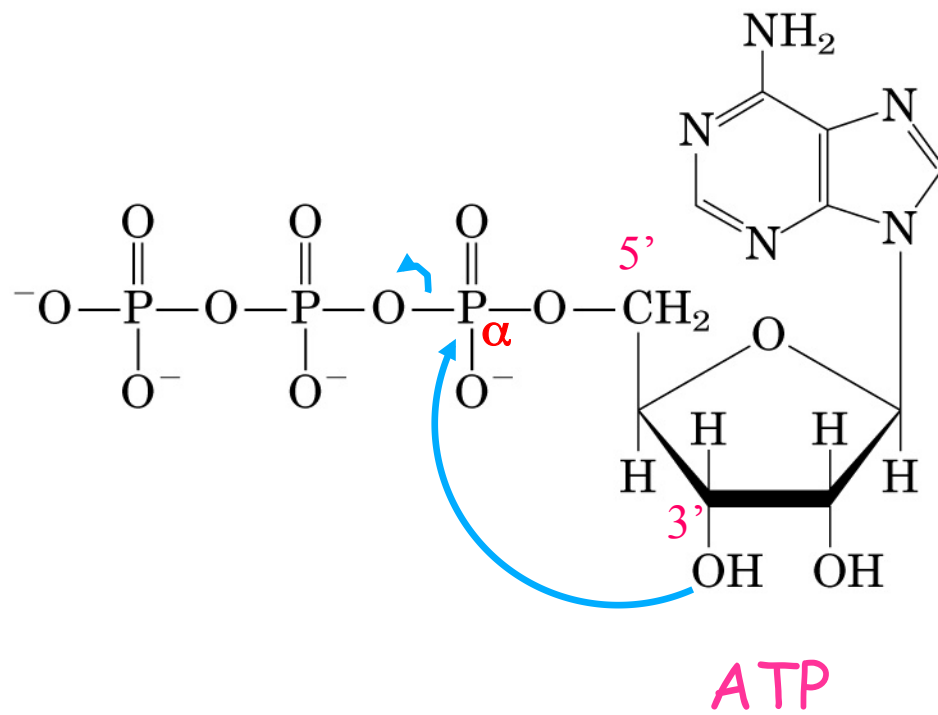
Adenosina 3',5'-monofosfato ciclico
(AMP ciclico, cAMP)



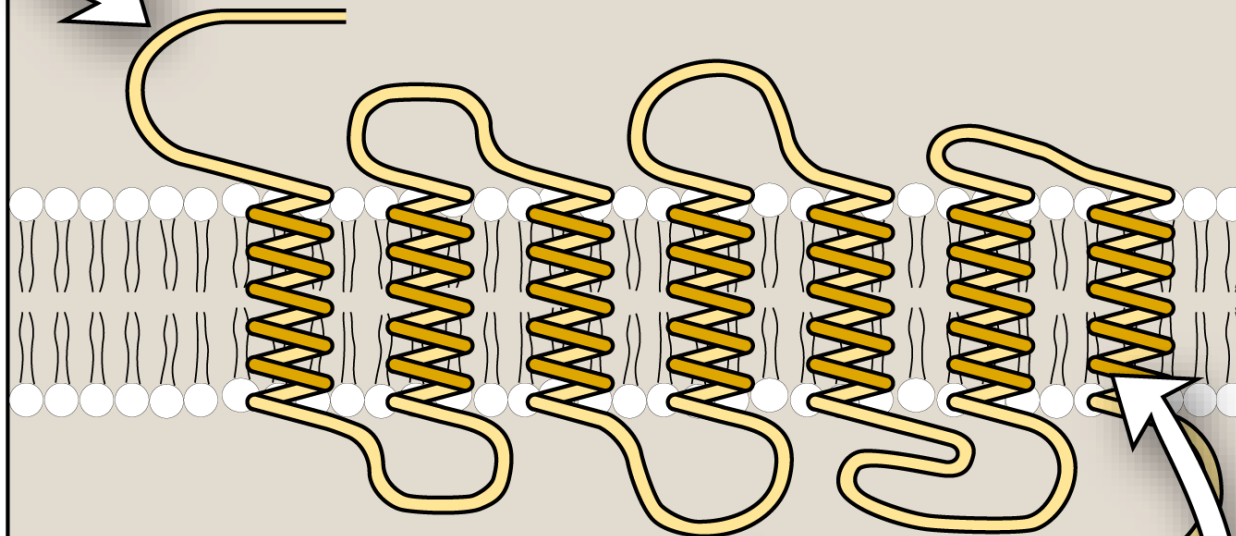
Adenosina 5'-monofosfato
(AMP)



Guanosina 3',5'-monofosfato ciclico
(GMP ciclico, cGMP)

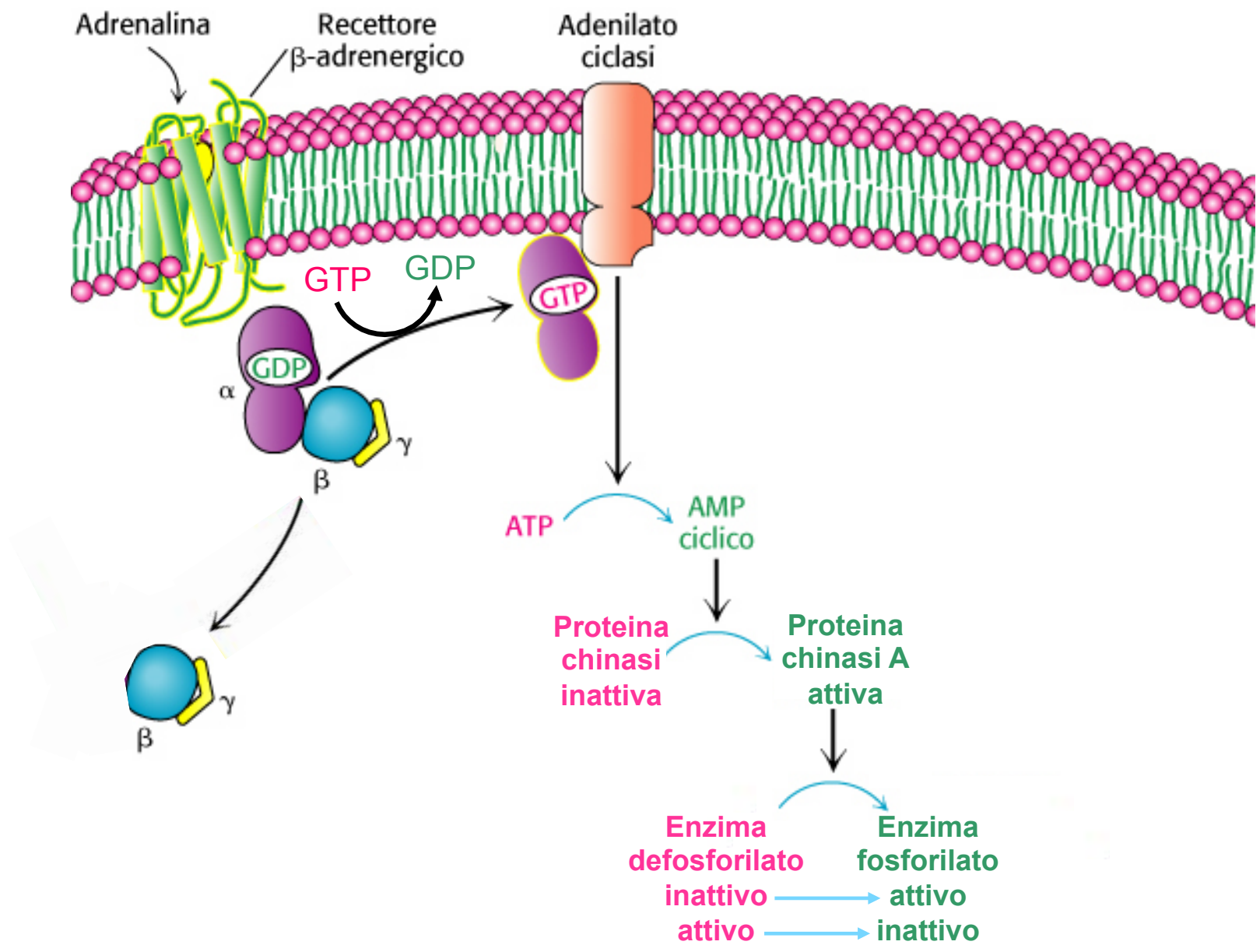


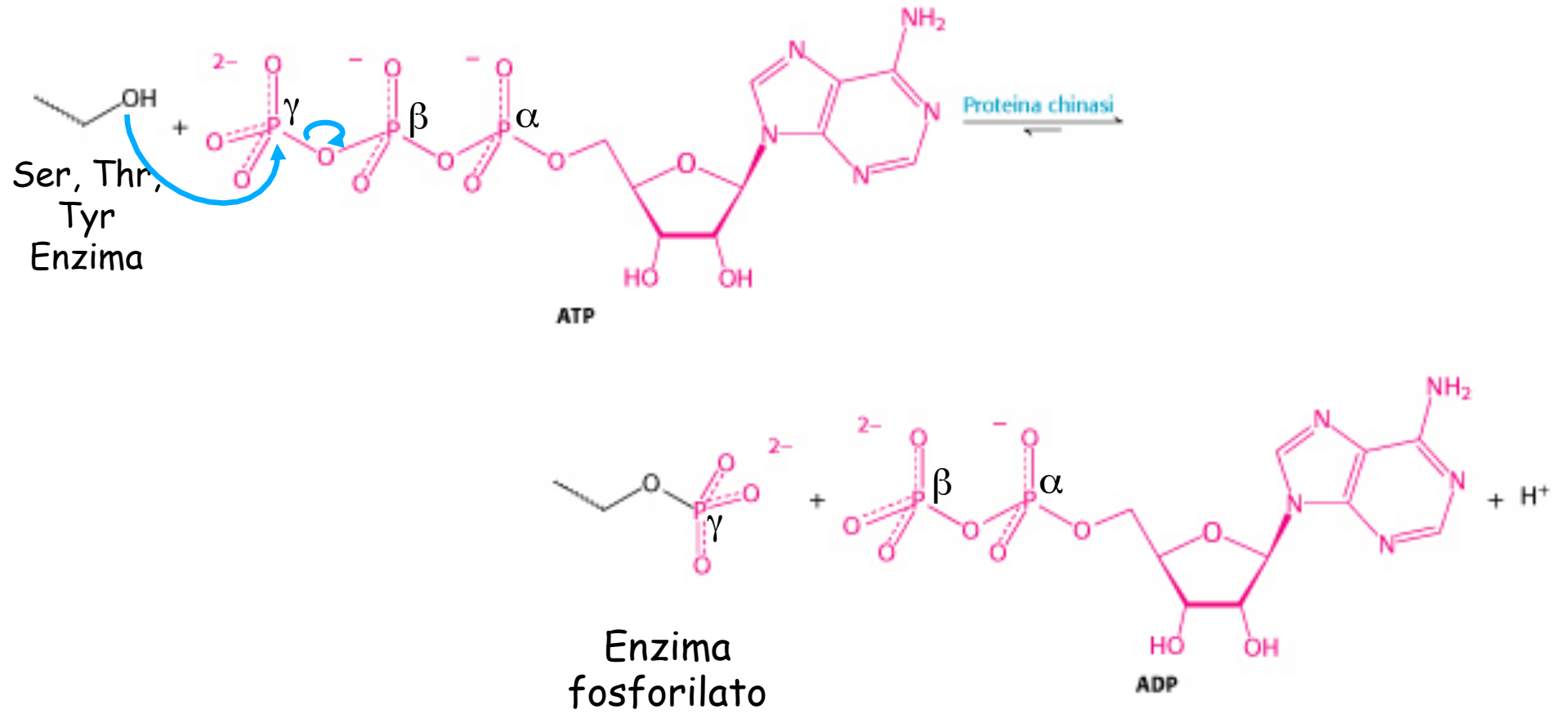
I domini extracellulari contengono il sito di legame per un ligando (un ormone o un neurotrasmettitore)



Il dominio intracellulare interagisce con le proteine G

Si notino le sette eliche α transmembrana

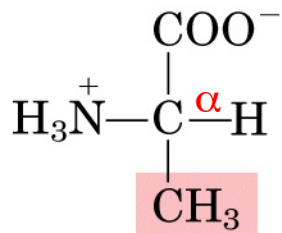
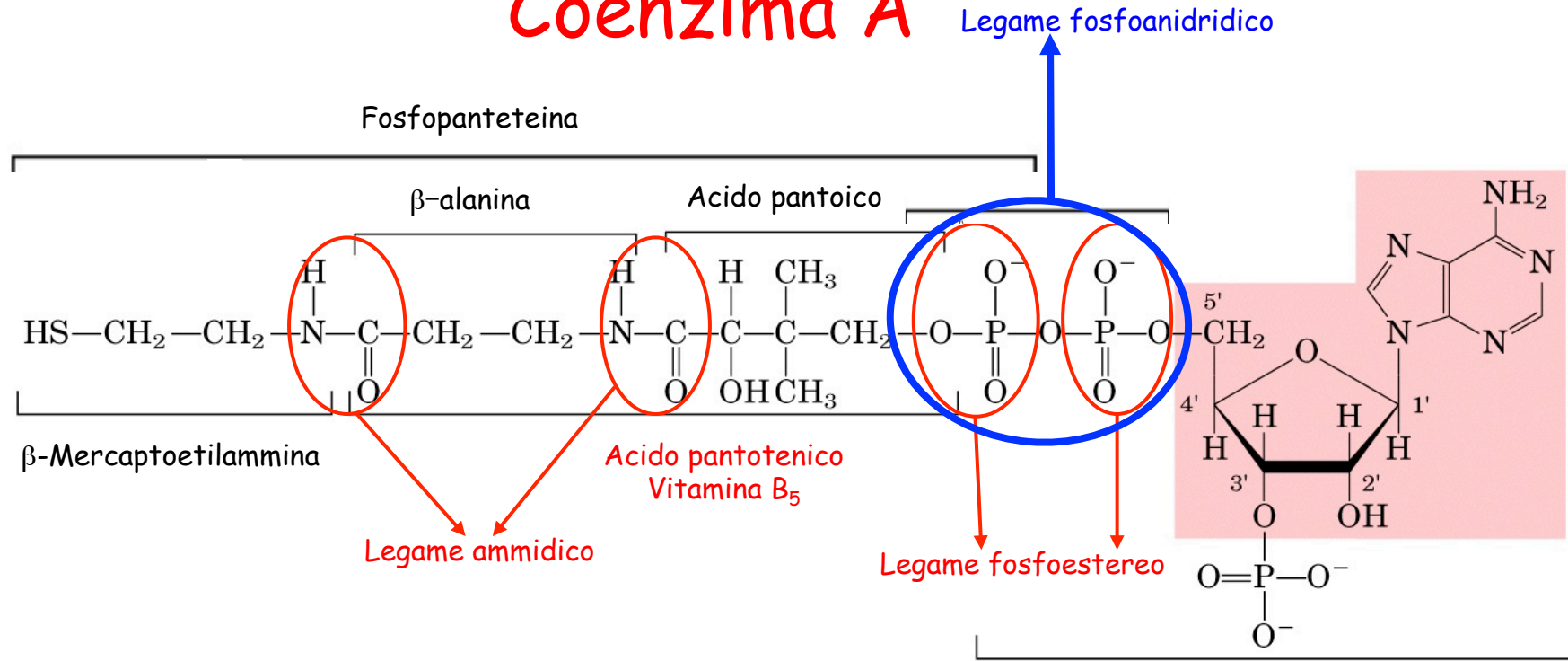




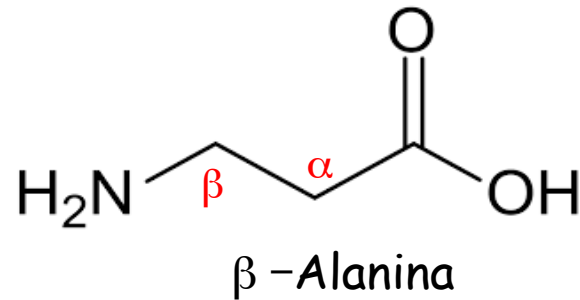
La struttura dell'adenosina è presente in molte molecole che sono cofattori enzimatici

- Coenzima A
- NAD^+ e NADP^+
- FAD
- SAM

Coenzima A

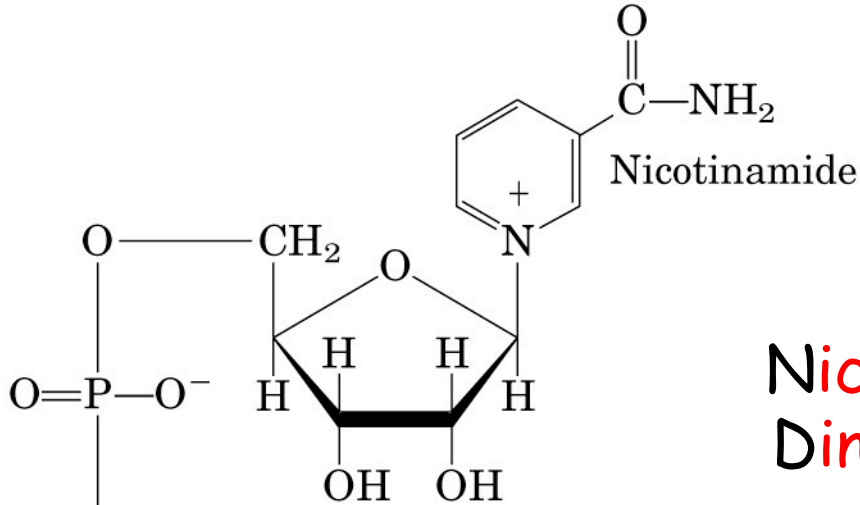


α -Alanina



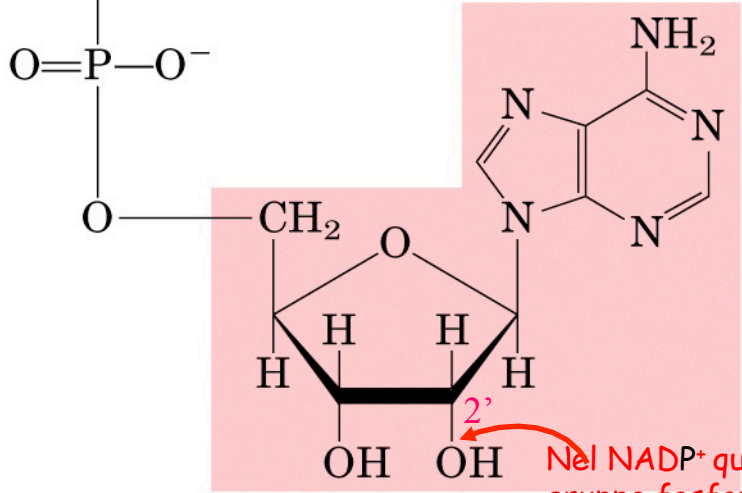
NAD⁺ e NADP⁺

NMN

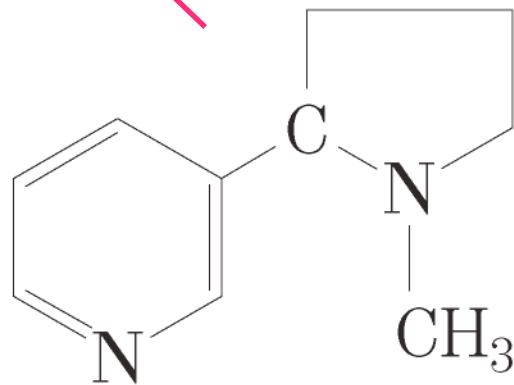
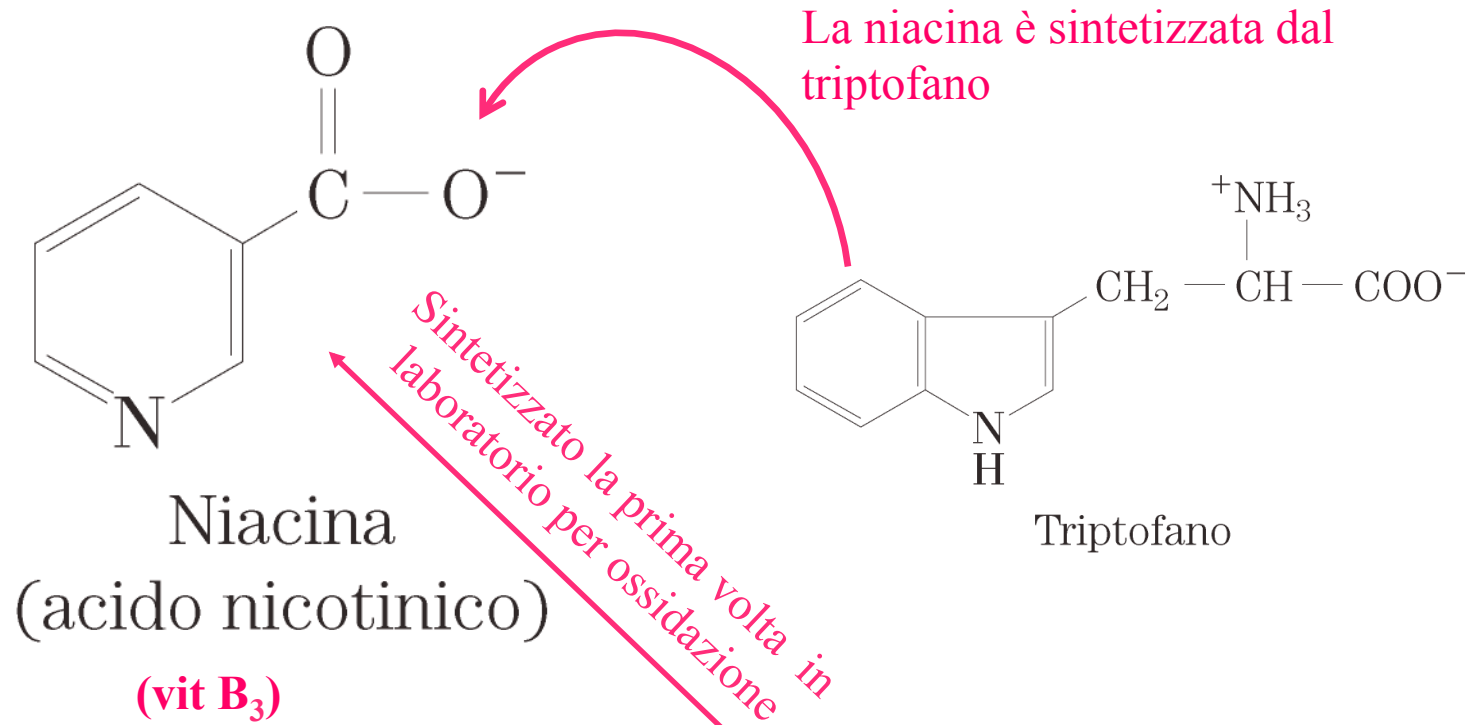


Nicotinamide Adenin
Dinucleotide (NAD⁺)

AMP



Nel NADP⁺ questo gruppo ossidrilico è esterificato con un gruppo fosforico, la lettera P corrisponde alla parola fosfato in inglese (phosphate)



Nicotina

Reazioni di deidrogenazione



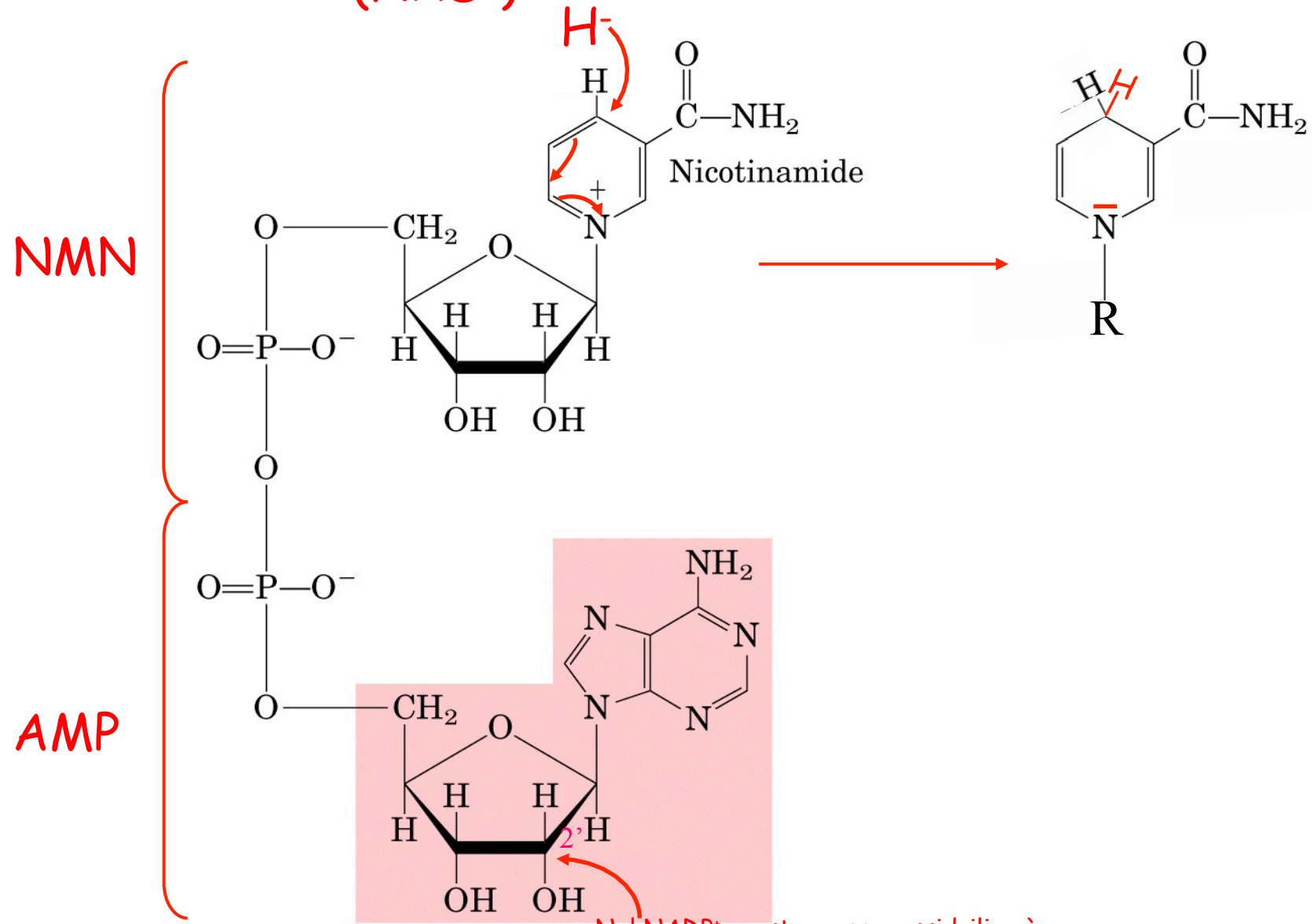
ossidazioni cataboliche:



riduzioni anaboliche:

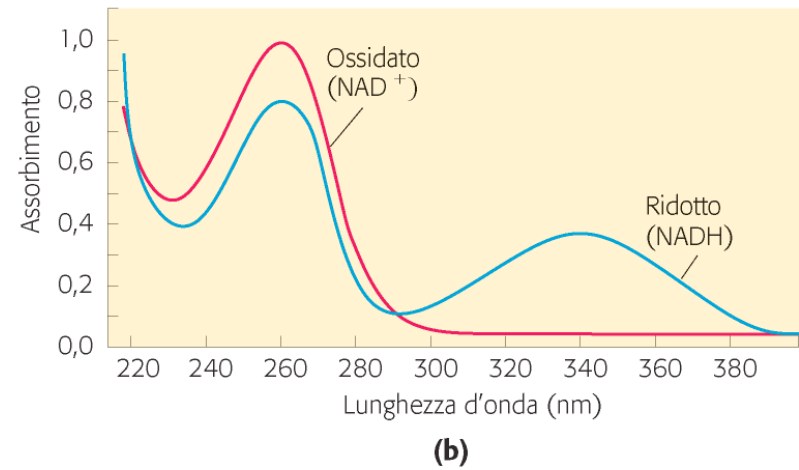
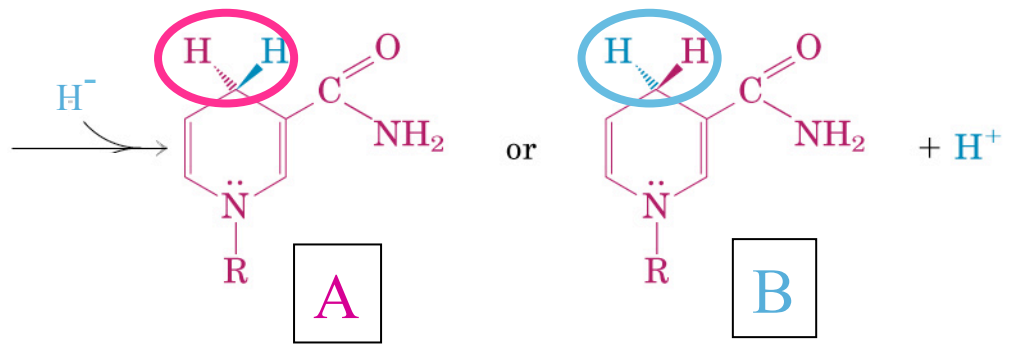
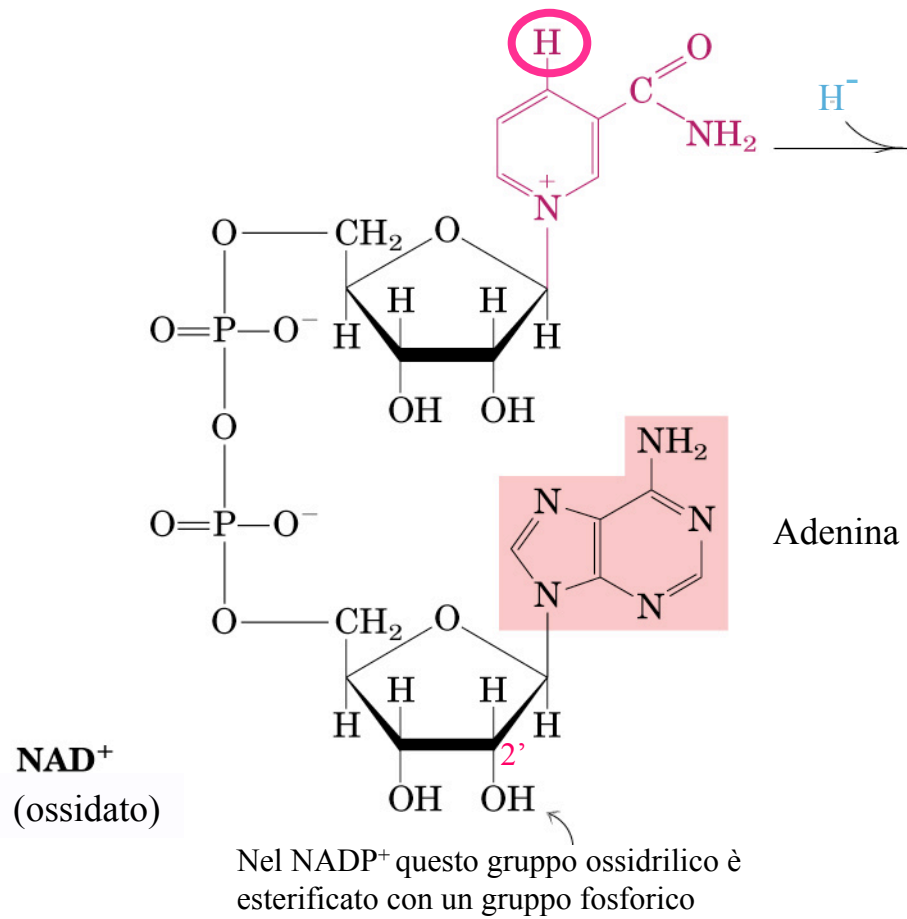


Nicotinamide adenin dinucleotide (NAD⁺)

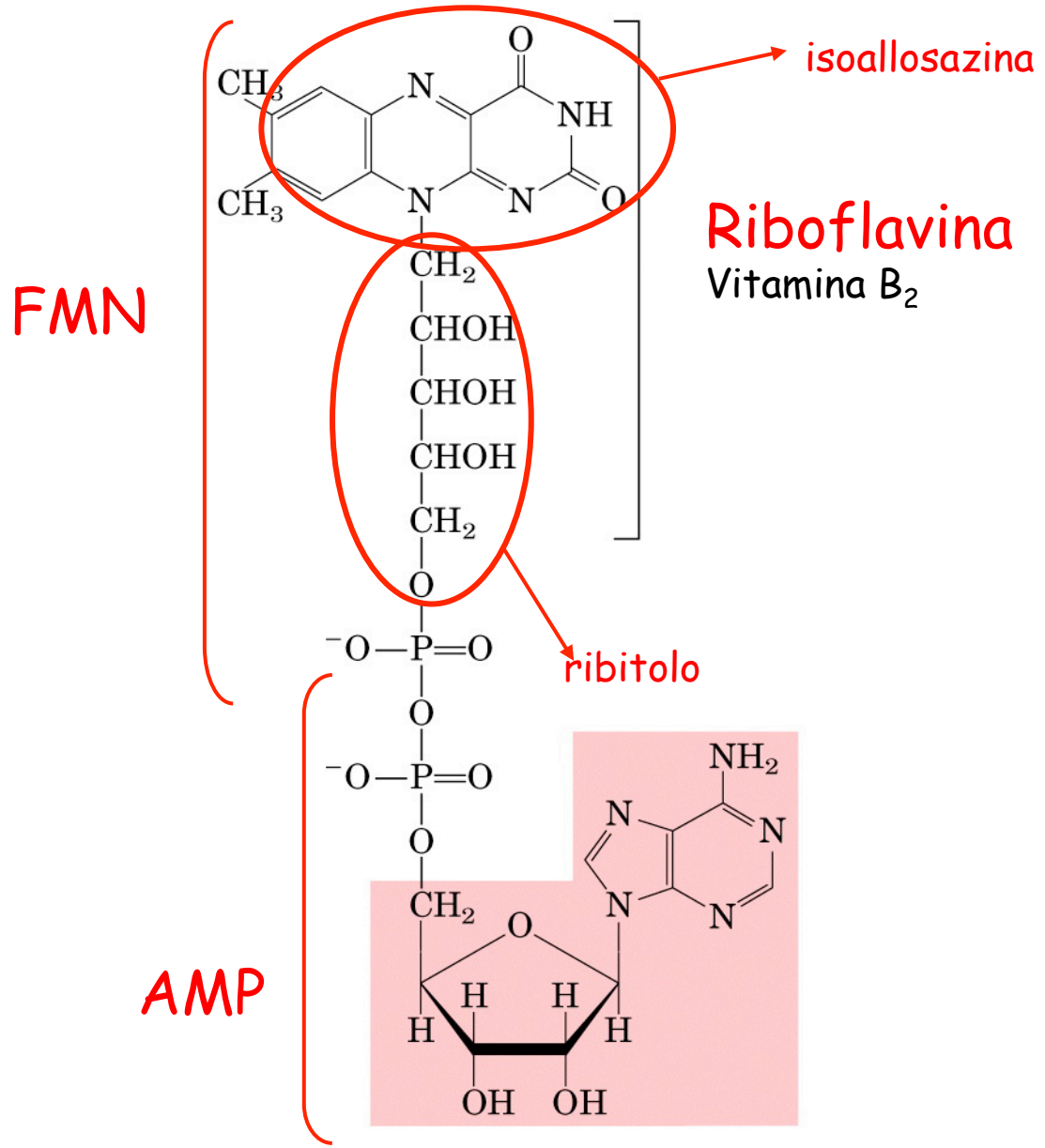


Nel NADP⁺ questo gruppo ossidrilico è esterificato con un gruppo fosforico

NAD⁺ e NADP⁺

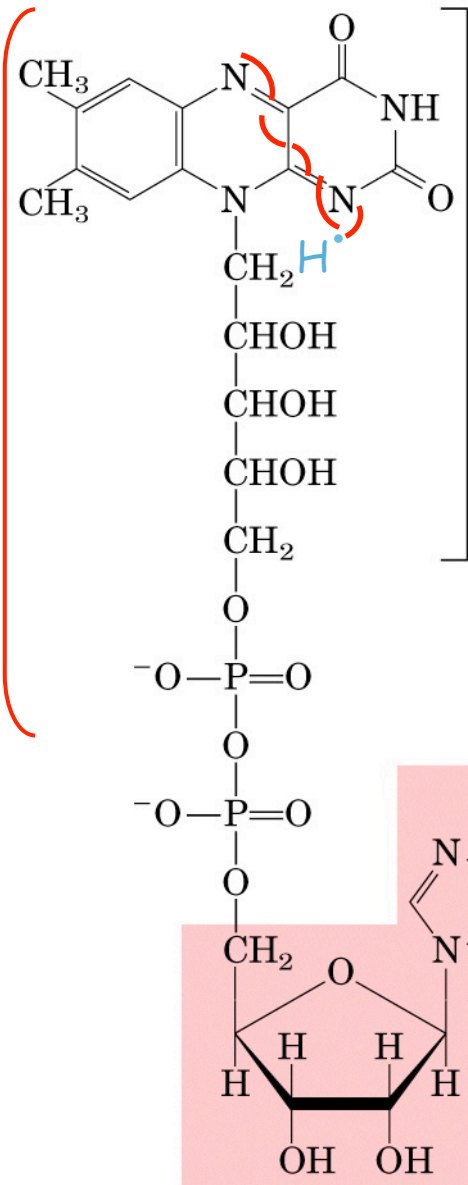


FAD



Flavin adenin dinucleotide (FAD)

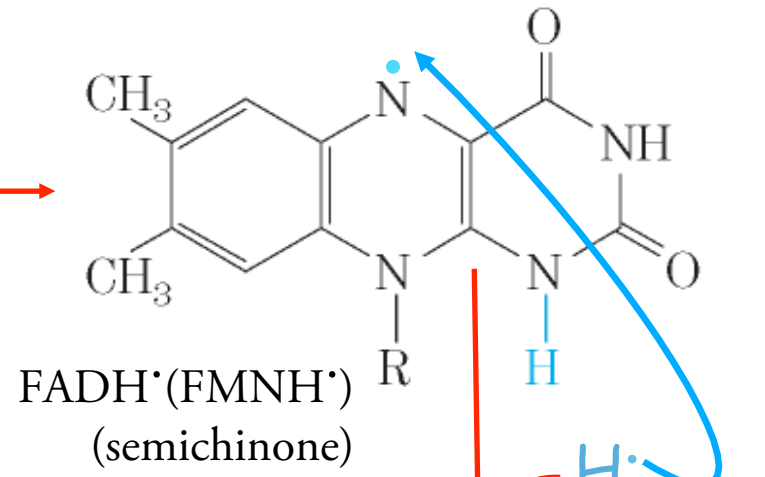
FMN



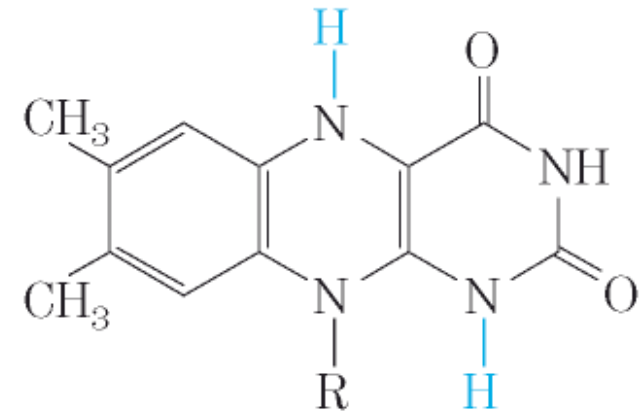
FAD



Un legame corrisponde a 2 elettroni
— = ••



FADH[•] (FMNH[•])
(semichinone)

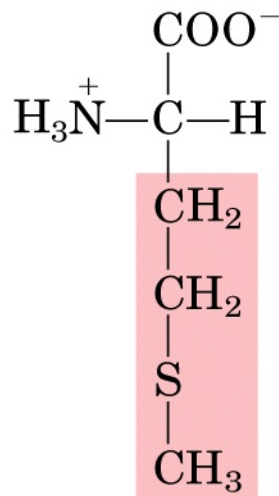


FADH₂ (FMNH₂)
(completamente ridotto)

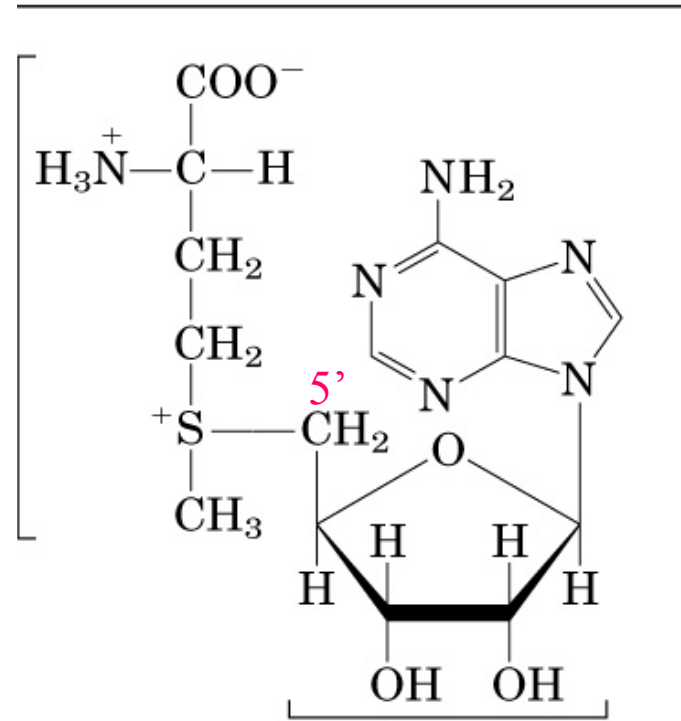
AMP

Flavin adenin dinucleotide (FAD)

SAM



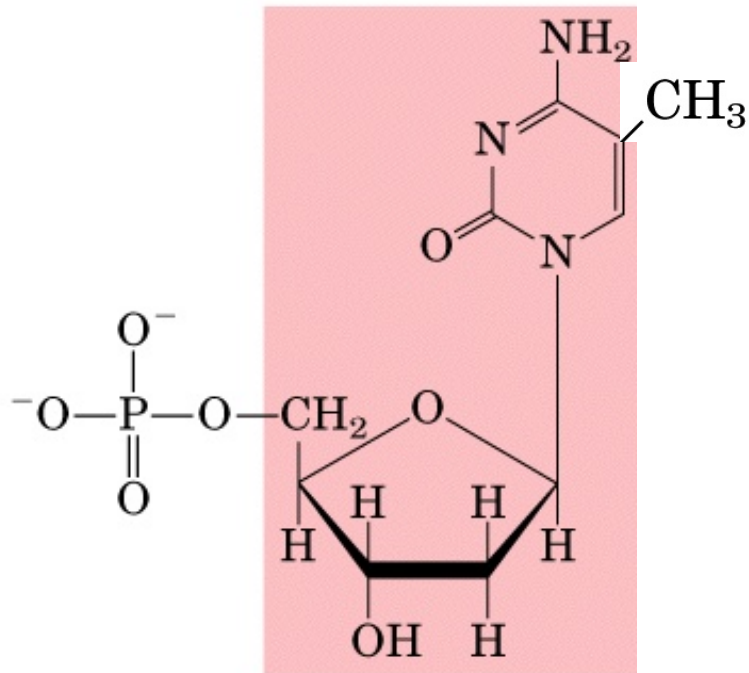
metionina



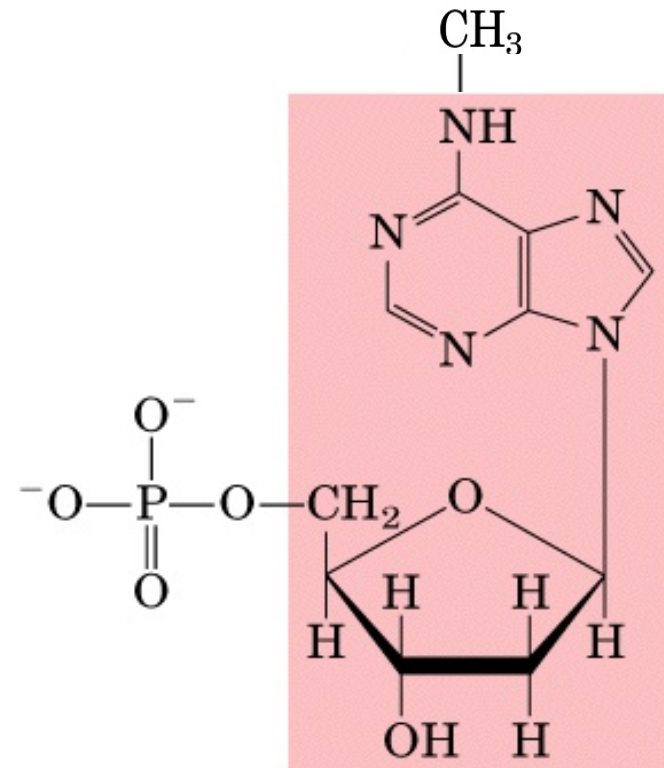
adenosina

S-adenosilmetionina
(SAM)

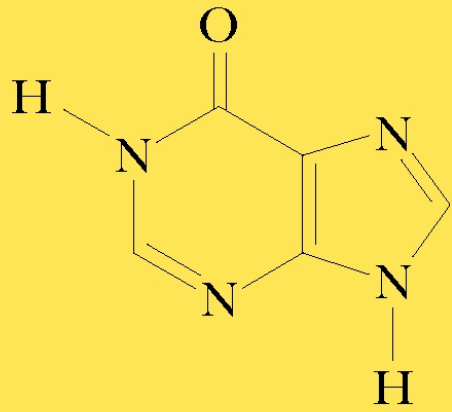
DNA



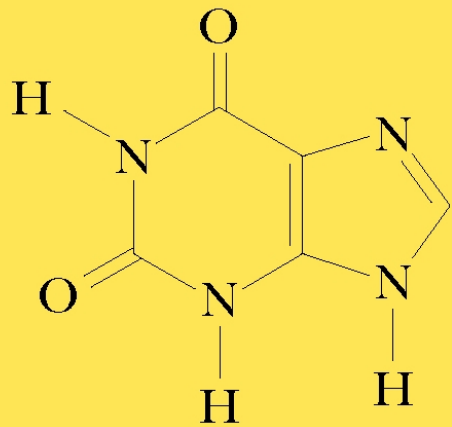
5-Metildeossicitidina
(animali)



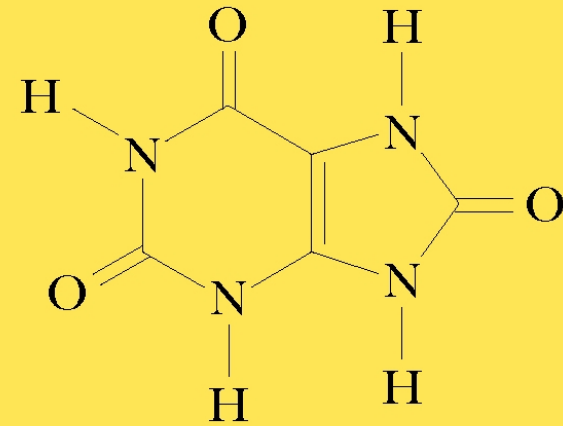
N⁶-Metildeossiadenosina
(batteri)



Hypoxantina

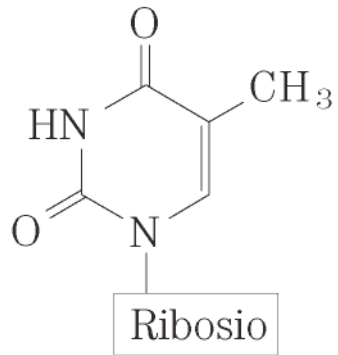


Xantina

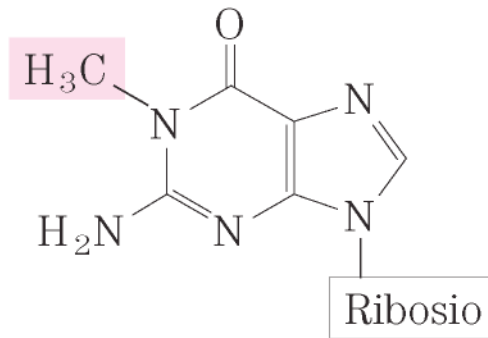


Acido urico

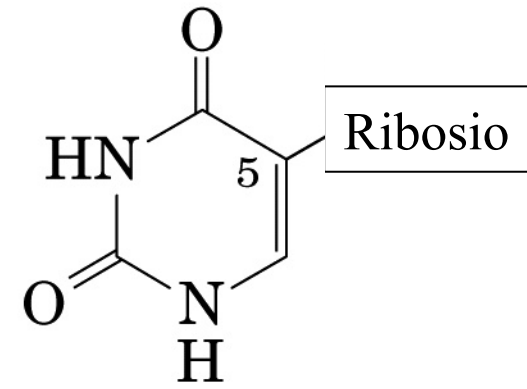
tRNA



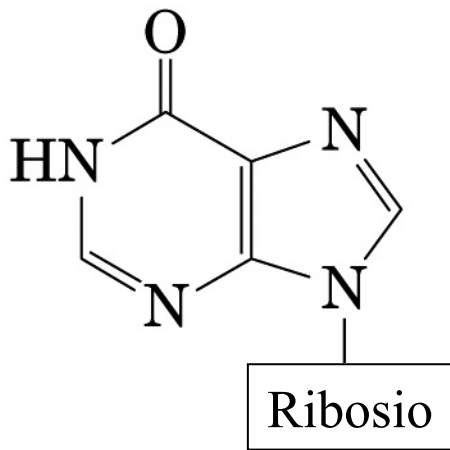
Ribotimidina (T)



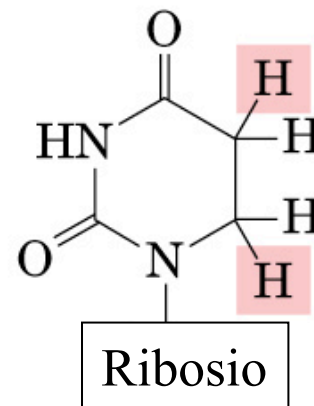
1-Metilguanosa (m^1G)



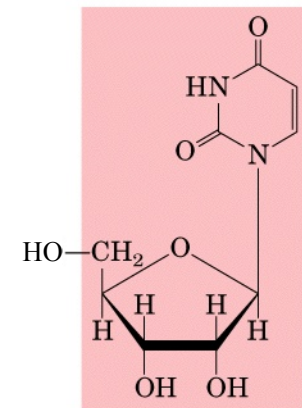
Pseudouridina (ψ)



Inosina (I)

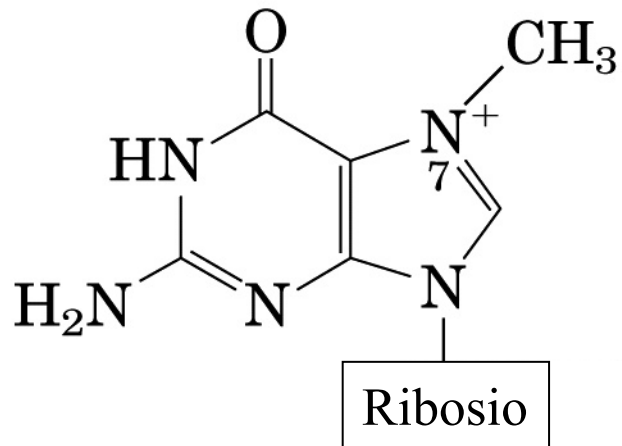


Diidrouidina (D)



Uridina

mRNA



7-Metilguanossina

ACIDI NUCLEICI

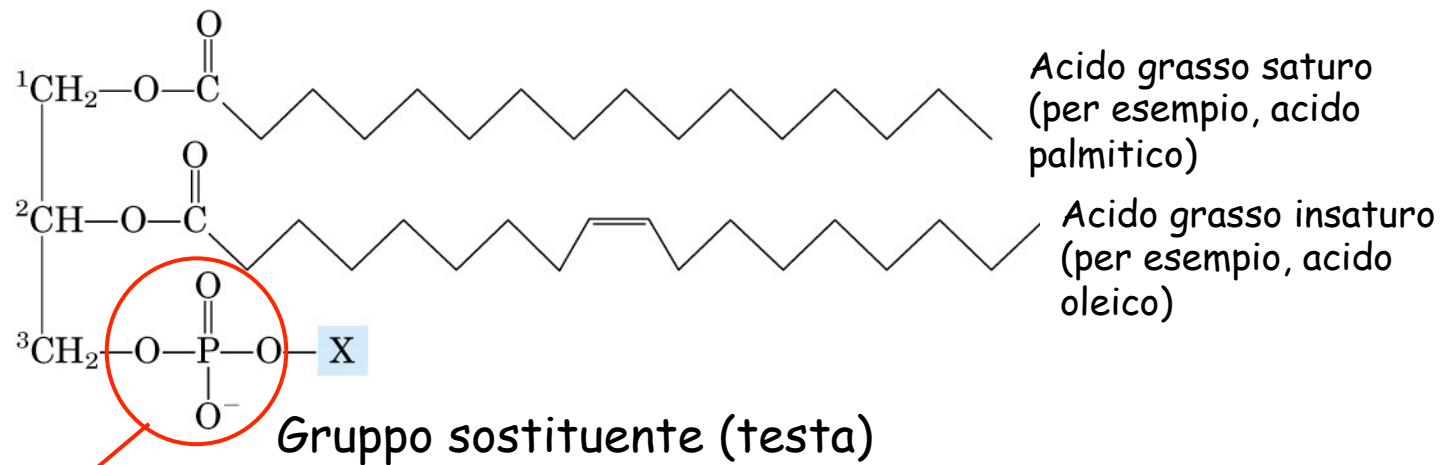
Come per le proteine, per descrivere la struttura degli acidi nucleici si utilizzano livelli gerarchici di complessità strutturale: **struttura primaria, secondaria e terziaria**

Sono polimeri costituiti da monomeri, **i nucleotidi monofosfato**, legati con legami 3'-5' fosfodiesterici

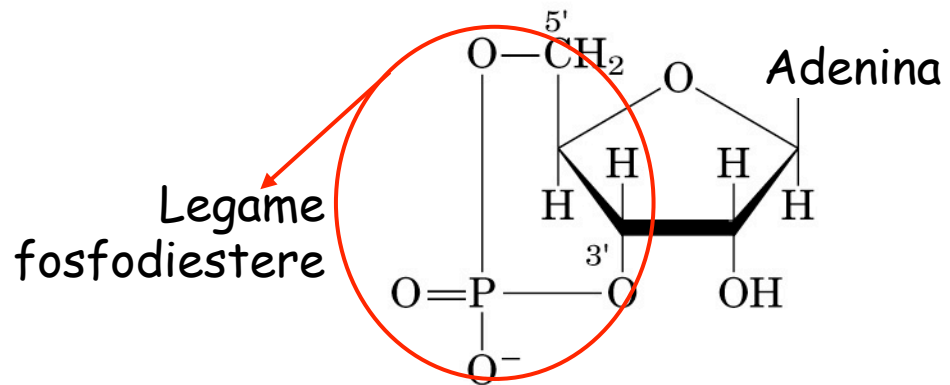
Oligonucleotide

E' un acido nucleico relativamente piccolo con meno di 50 nucleotidi

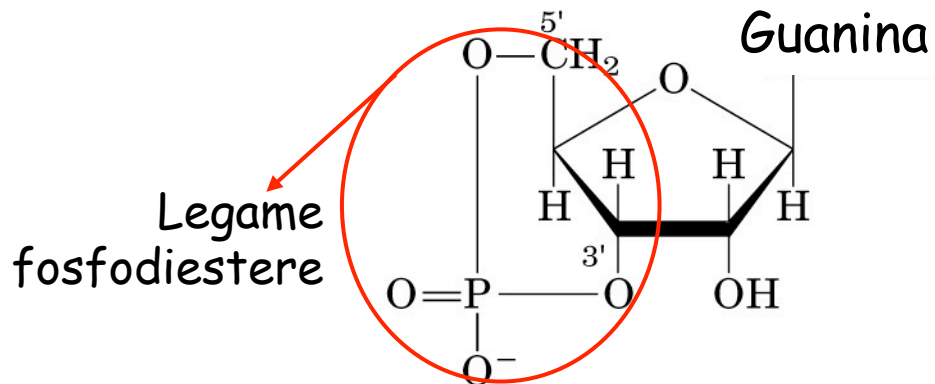
GLICEROFOSFOLIPIDE



Legame fosfodiester



Adenosina 3',5'-monofosfato ciclico
(AMP ciclico, cAMP)



Guanosina 3',5'-monofosfato ciclico
(GMP ciclico, cGMP)

Struttura primaria

- Struttura covalente
- Sequenza nucleotidica

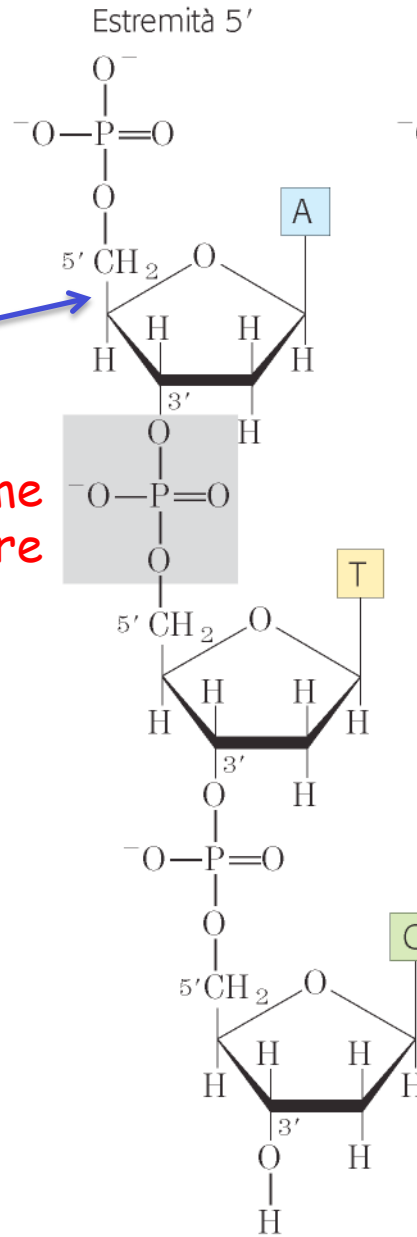
Singola catena di DNA

Legame
3'-5'fosfodiesteri

direzionalità

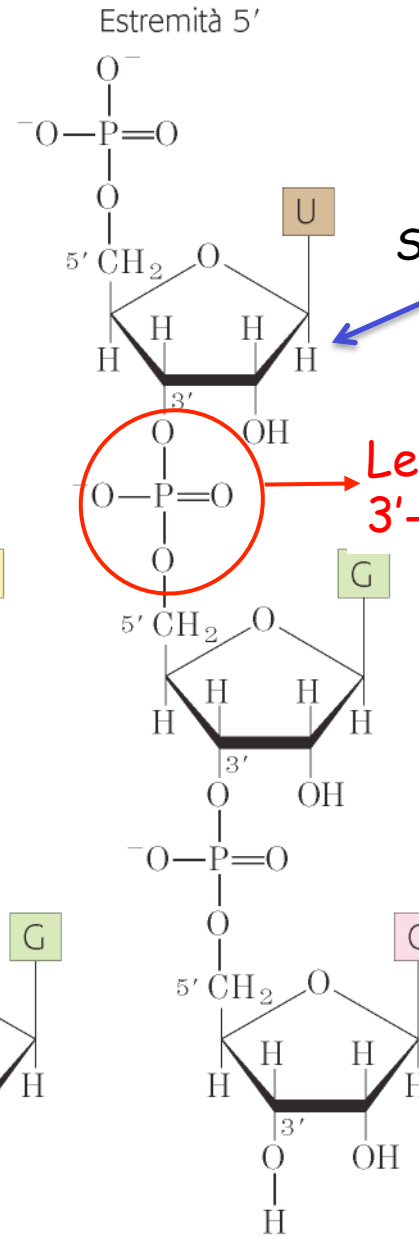
5'
↓
3'

DNA



ATG

RNA

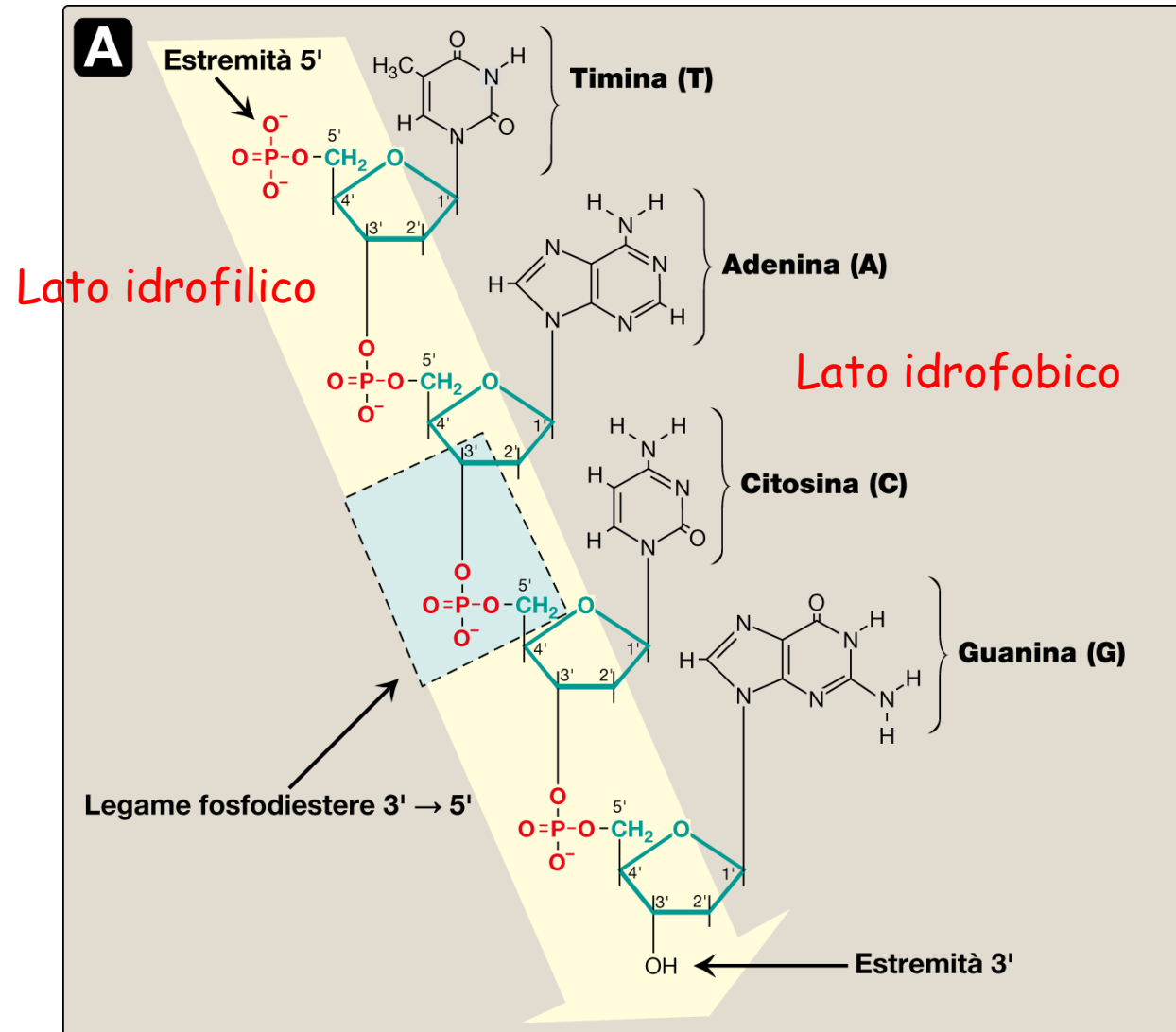


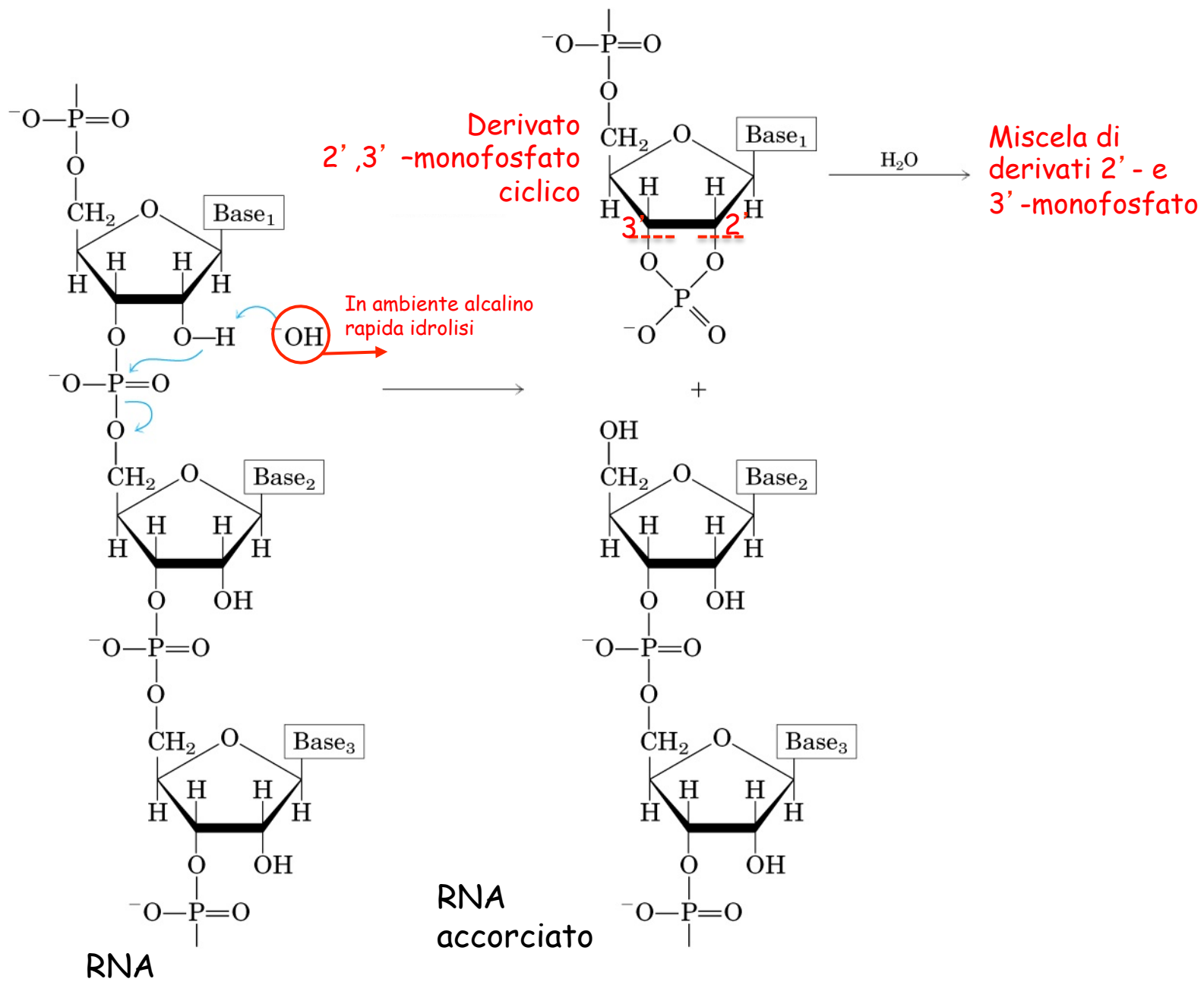
UGC

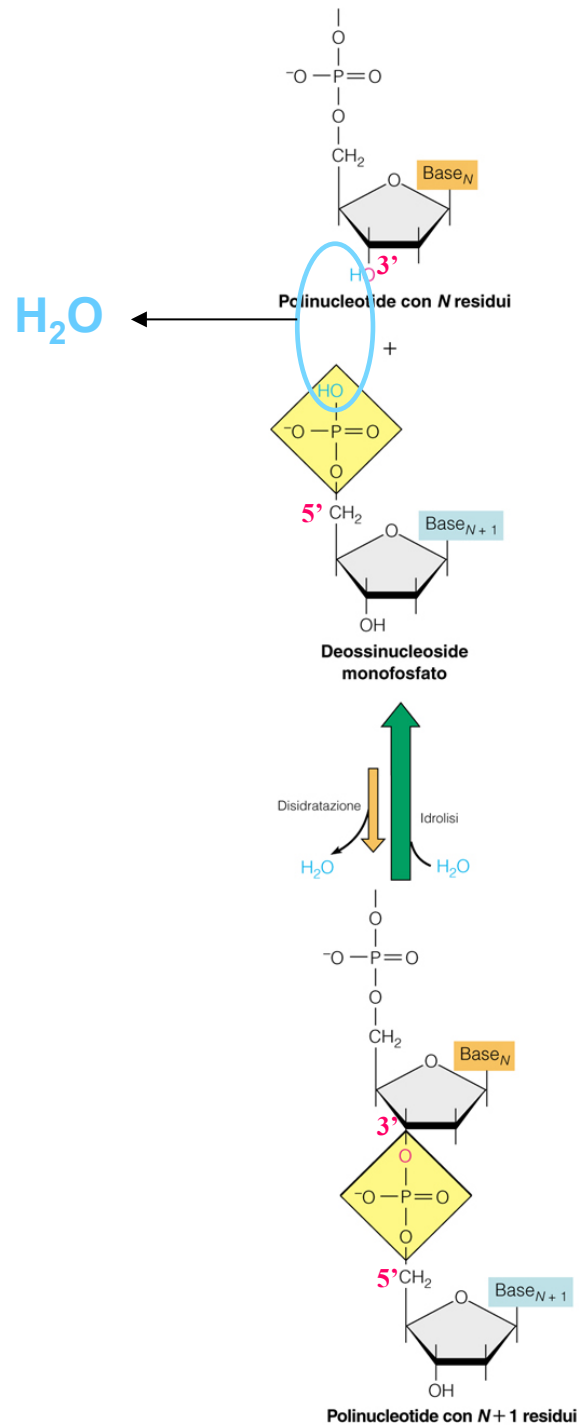
Singola catena di RNA

Legame
3'-5'fosfodiesteri

Gli acidi nucleici hanno un lato idrofilico ed uno idrofobico

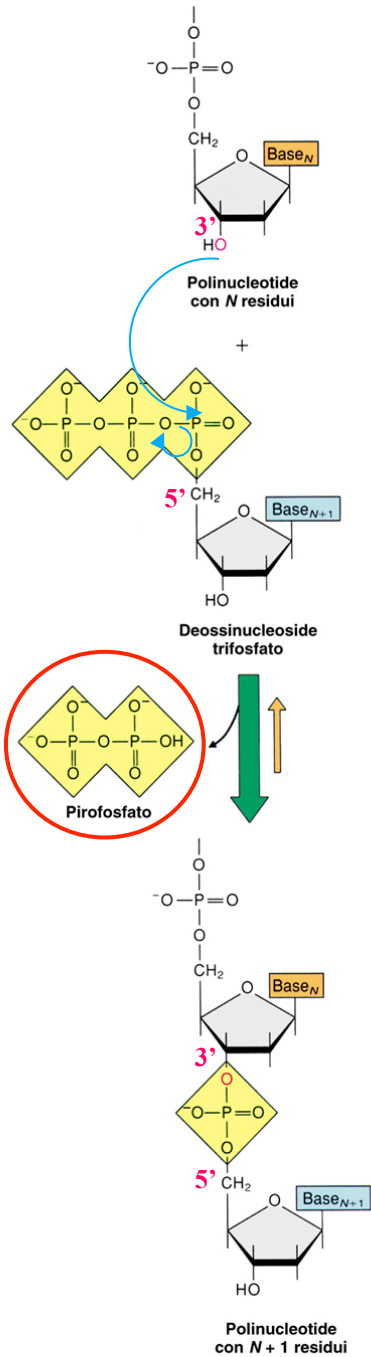






Gli acidi nucleici sono polimeri costituiti da monomeri, **i nucleotidi monofosfato**, legati con legami 3'-5' fosfodiesterici

2Pi



Struttura secondaria degli acidi nucleici

La struttura **secondaria** di un acido nucleico è l'organizzazione spaziale **stabile** e **regolare** assunta da un tratto o da tutta la sequenza nucleotidica

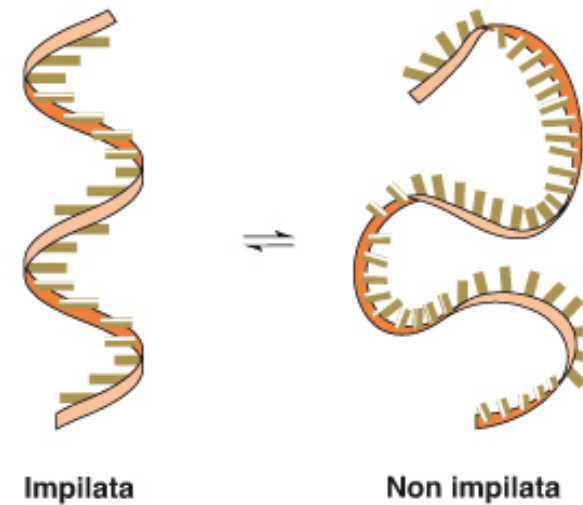


Figura 2.10 Conformazioni impilata e disordinata di un polinucleotide a singolo filamento. Il nastro a elica rappresenta lo scheletro zucchero-fosfato del polinucleotide. Le basi sono mostrate in prospettiva come linee perpendicolari al nastro. La distruzione dell'impilamento delle basi e il loro orientamento casuale aumentano la flessibilità della struttura.

Regole di Chargaff

- La composizione in basi del DNA varia da una specie all'altra
- La composizioni in basi del DNA isolato da tessuti diversi della stessa specie è la stessa
- La composizione in basi del DNA di una data specie non si modifica con l'età e l'alimentazione
- In tutte le molecole di DNA di qualsiasi specie $A = T$ e $G = C$ per cui la somma dei residui purinici è uguale alla somma dei residui pirimidinici ($A+G=C+T$)

Struttura secondaria del DNA

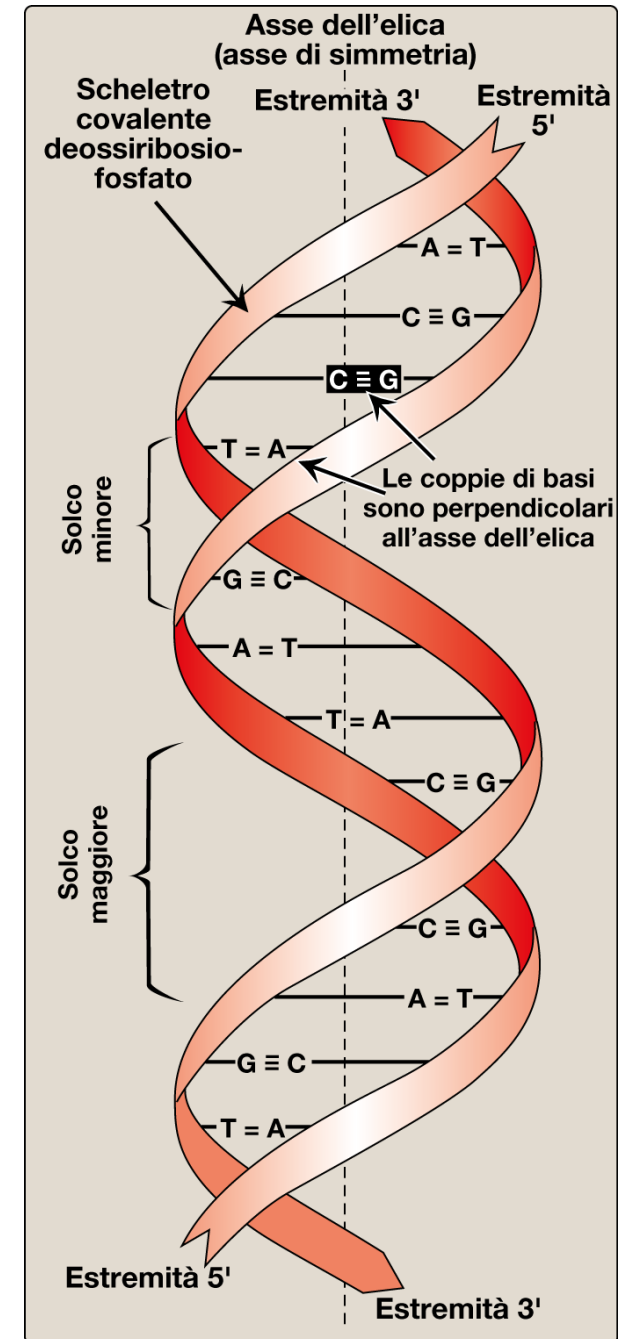
Franklin e Wilkins analizzarono le fibre di DNA con la diffrazione ai raggi X e ottennero le seguenti informazioni:

- Struttura elicoidale del DNA
- Periodicità primaria di 3.4 Å
- Periodicità secondaria di 34 Å
- Diametro costante

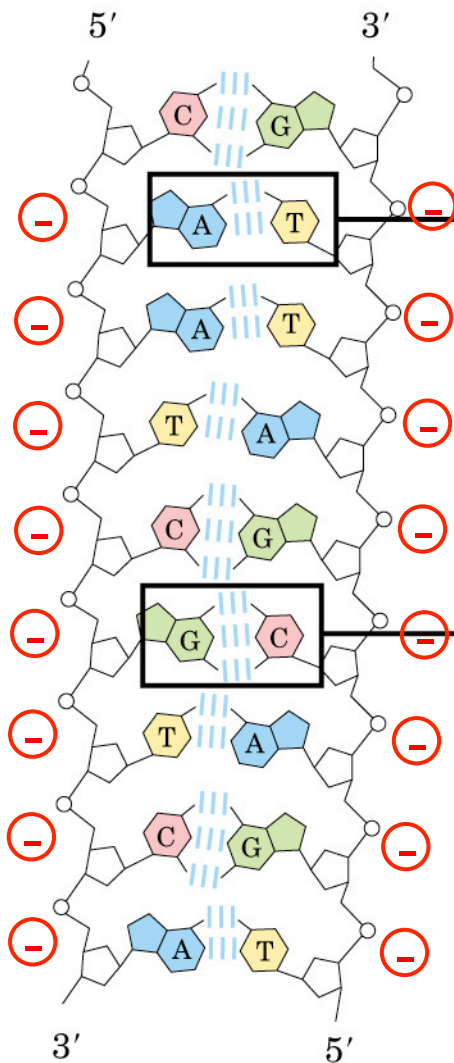
Struttura secondaria del DNA

Watson e Crick

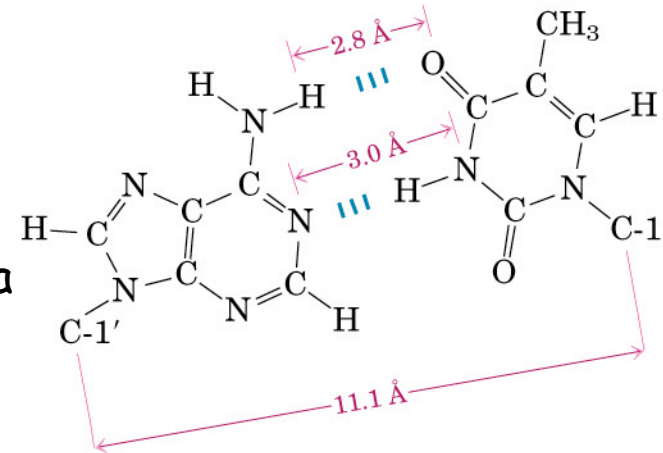
- Il DNA è costituito da due catene elicoidali avvolte intorno ad uno stesso asse longitudinale formando una doppia elica destrorsa
- Lo scheletro covalente idrofilo è all'esterno della doppia elica
- Le base puriniche e pirimidiniche sono impilate all'interno della doppia elica con gli anelli quasi perpendicolari all'asse longitudinale
- Le coppie di basi unite da legami idrogeno (G con C e A con T) sono quelle che si adattano meglio a questa struttura a doppia elica
- La relazione spaziale tra le catene genera due solchi
- Le due catene elicoidali sono antiparallele
- Le due catene polinucleotidiche antiparallele non hanno sequenza e composizione identica di basi ma sono **complementari** l'una all'altra



Le due catene polinucleotidiche antiparallele non hanno sequenza e composizione identica di basi ma sono **complementari** l'una all'altra

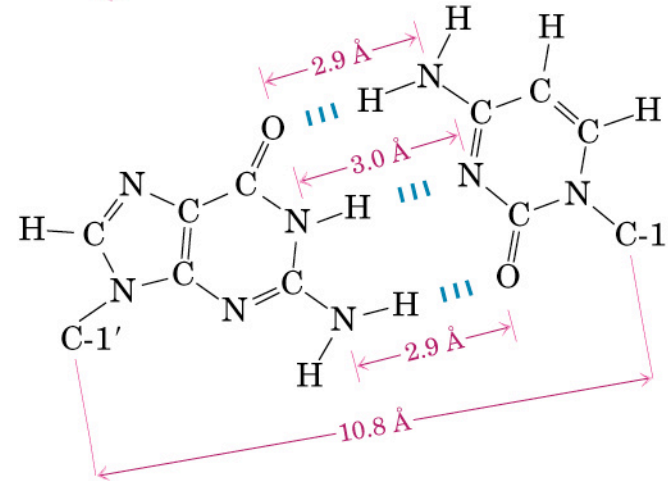


Adenina



Timina

Guanina



Citosina

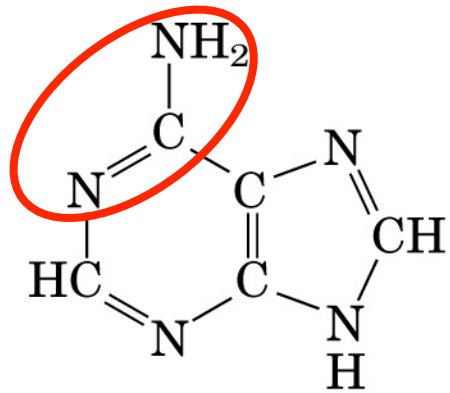
Coppie di Watson e Crick

$$A_3T_2G_1C_3 \neq A_2T_3G_3C_1$$

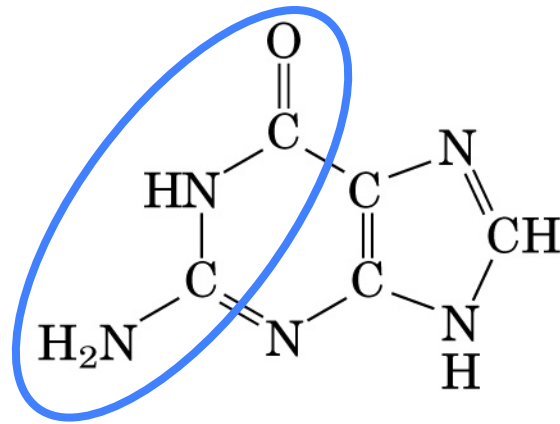
$$A + G = T + C$$

Pirimidine = Purine

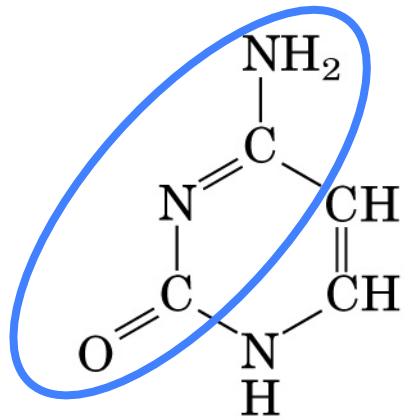
$$CAATCGTCA \neq TGACGATTG$$



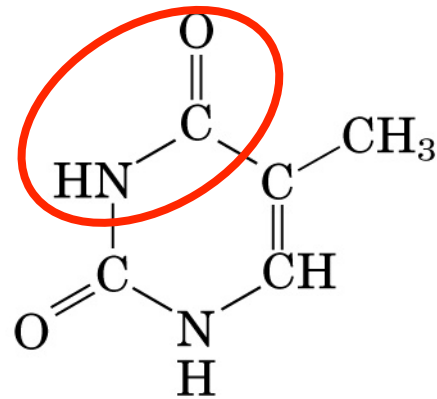
Adenina



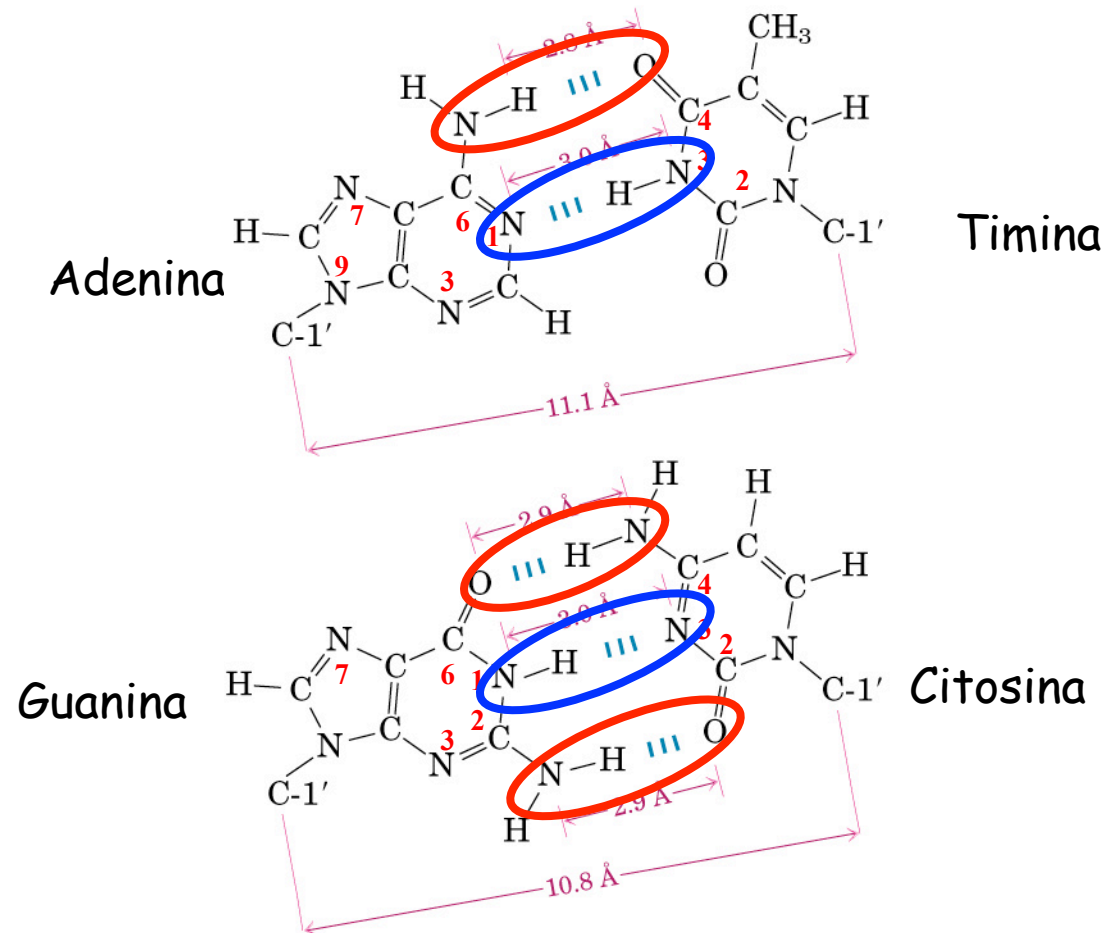
Guanina



Citosina

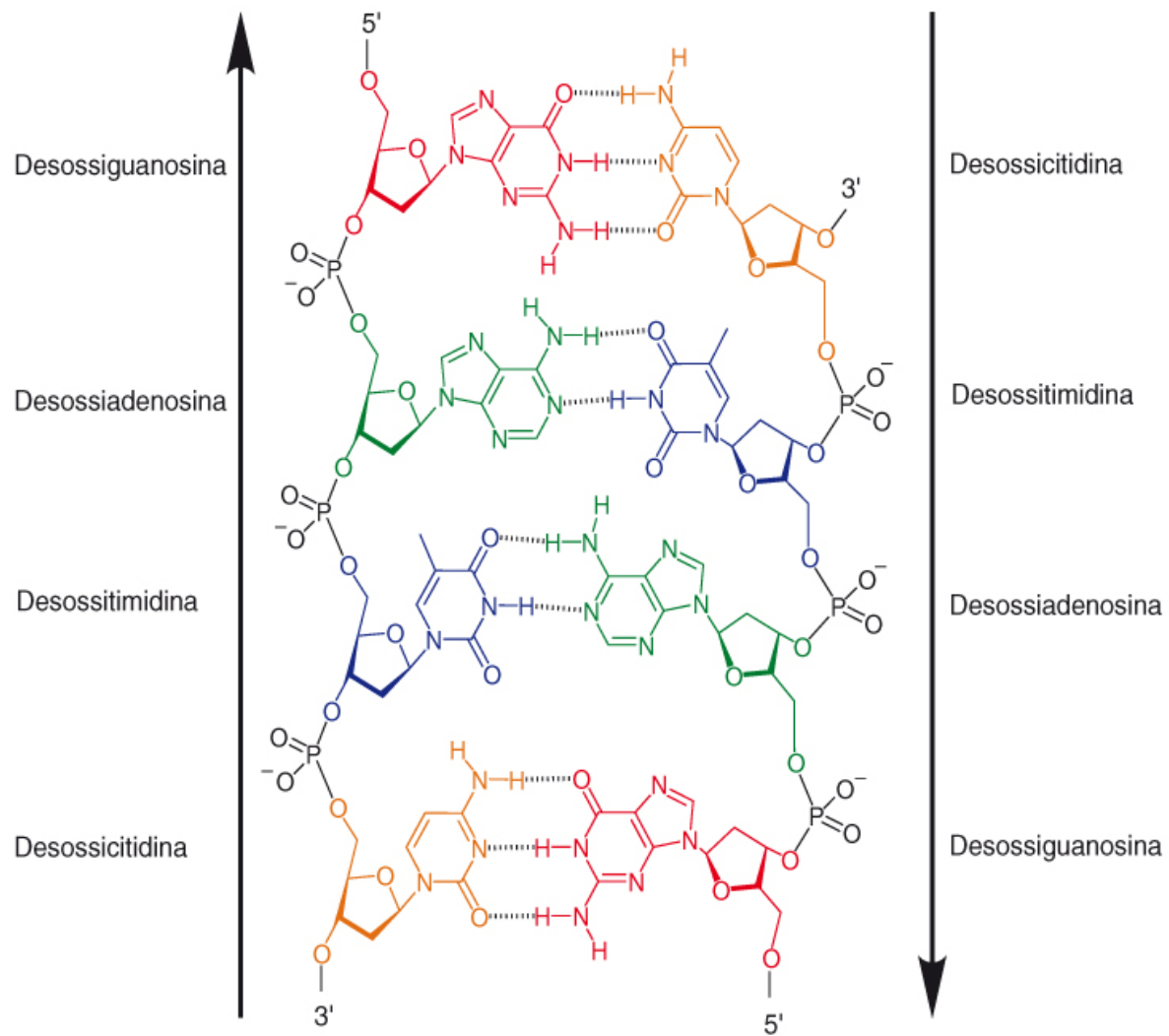


Timina

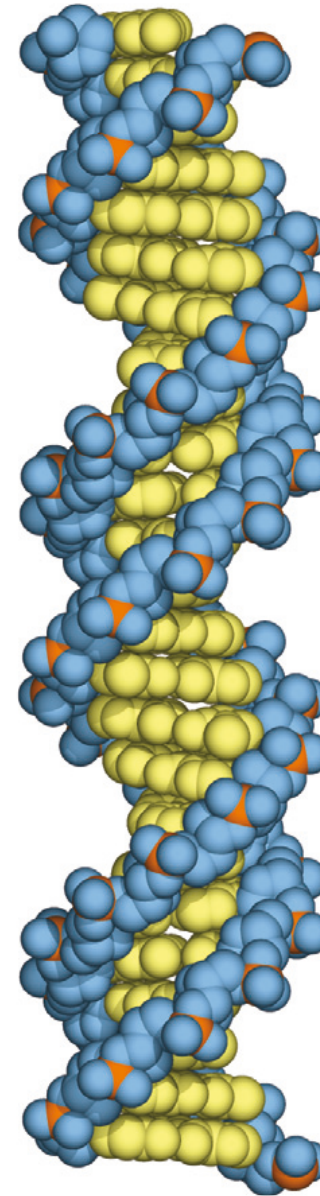
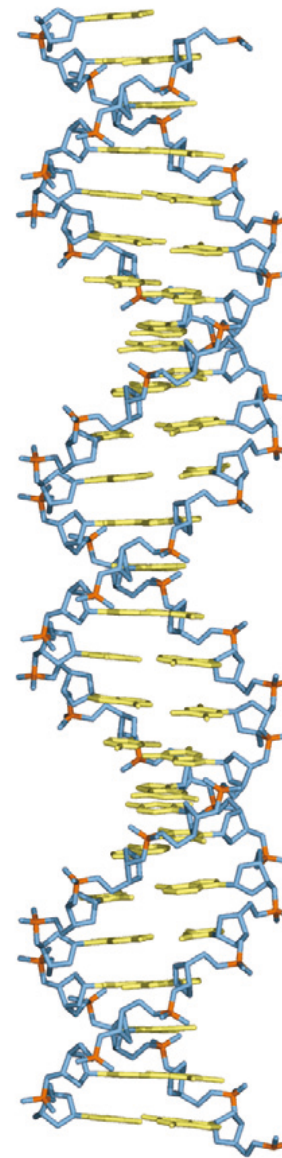
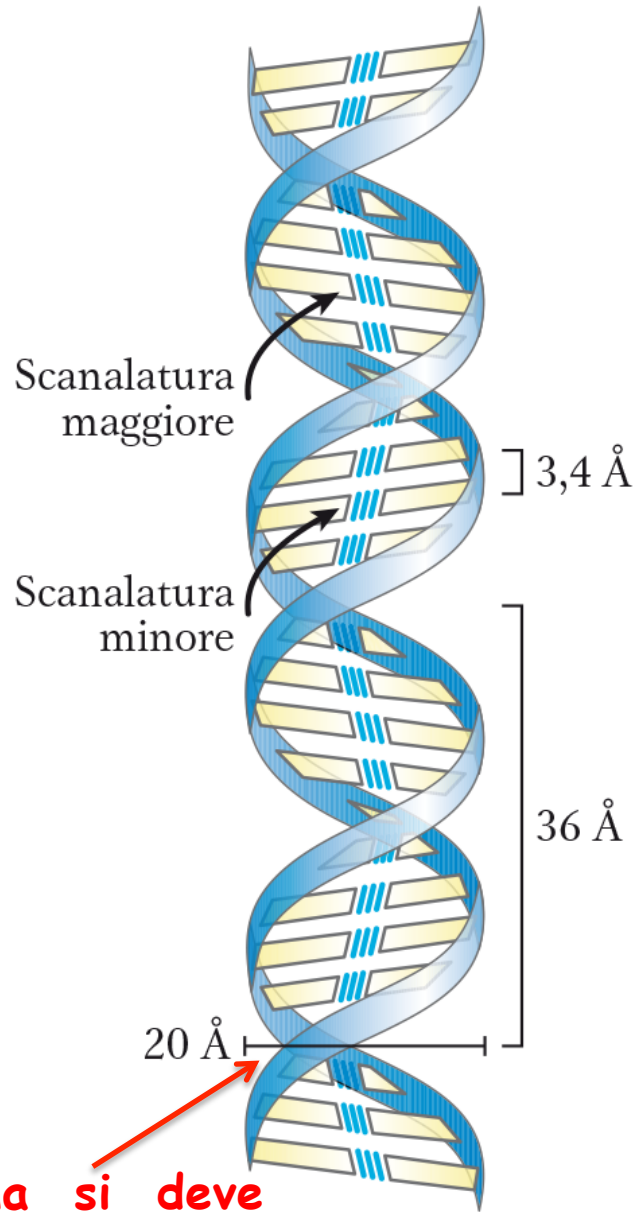


Coppie di Watson e Crick

Le coppie di basi unite da legami idrogeno (G con C e A con T) sono quelle che si adattano meglio a questa struttura a doppia elica



Catene antiparallele

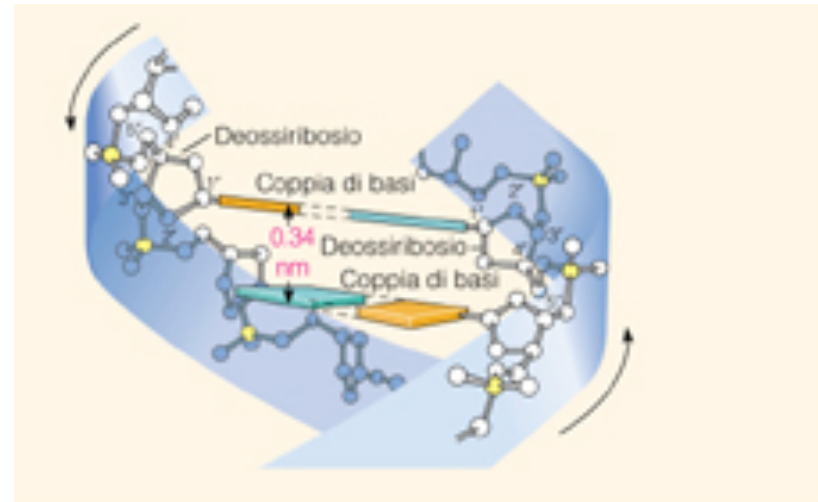
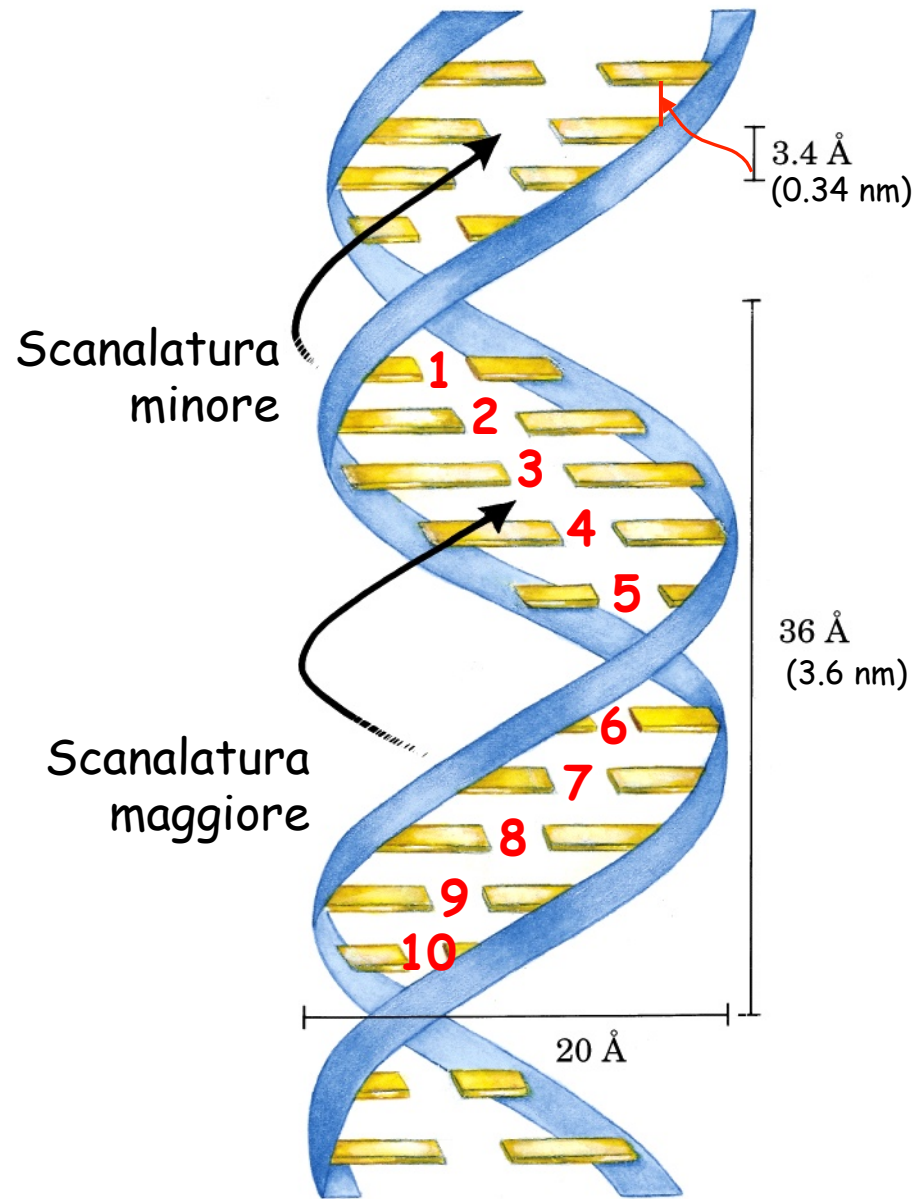


una purina si deve accoppiare con una pirimidina

(a)

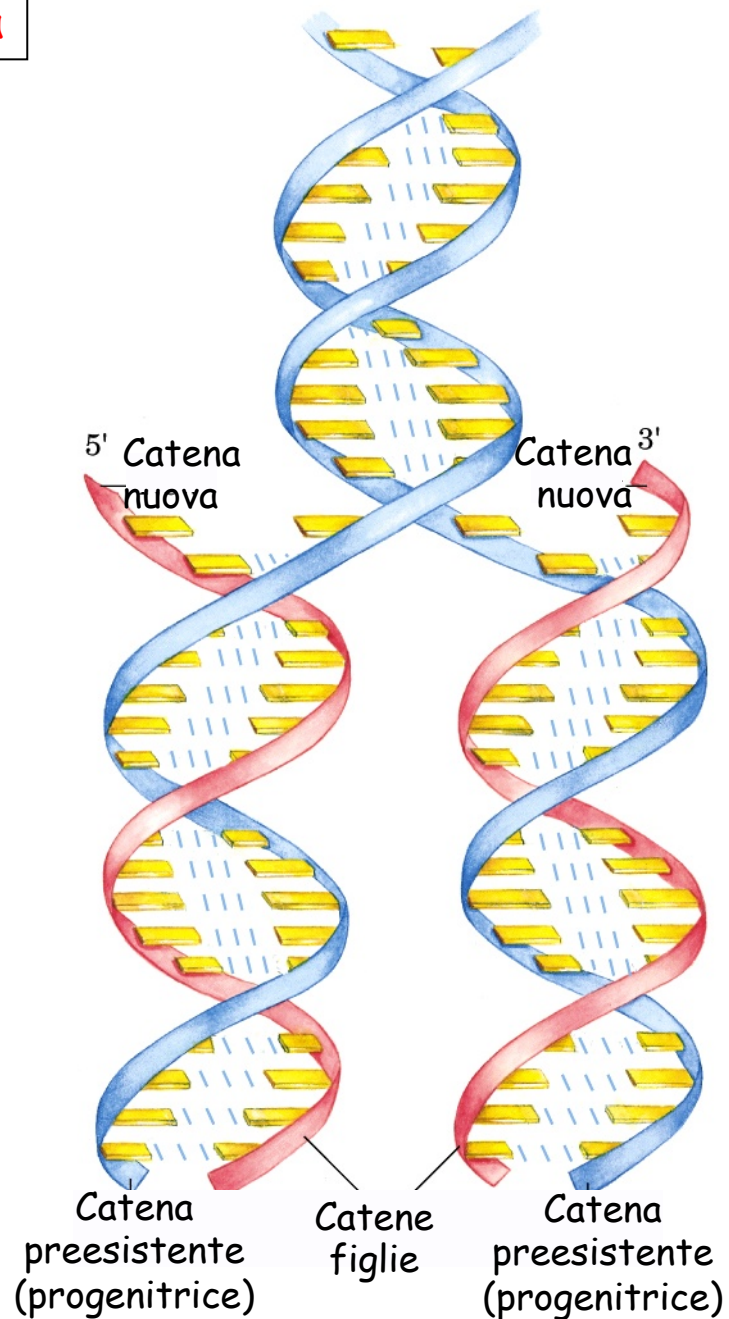
(b)

(c)



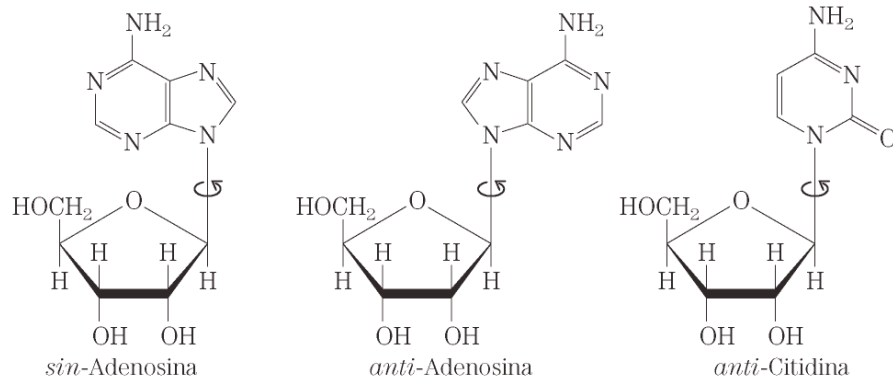
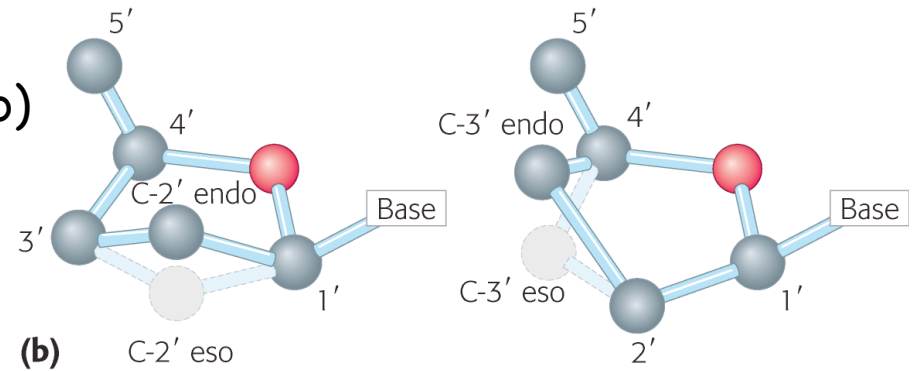
Replicazione semiconservativa

Watson e Crick definirono anche che ogni catena preesistente viene separata e fa da stampo per la sintesi di una catena figlia complementare

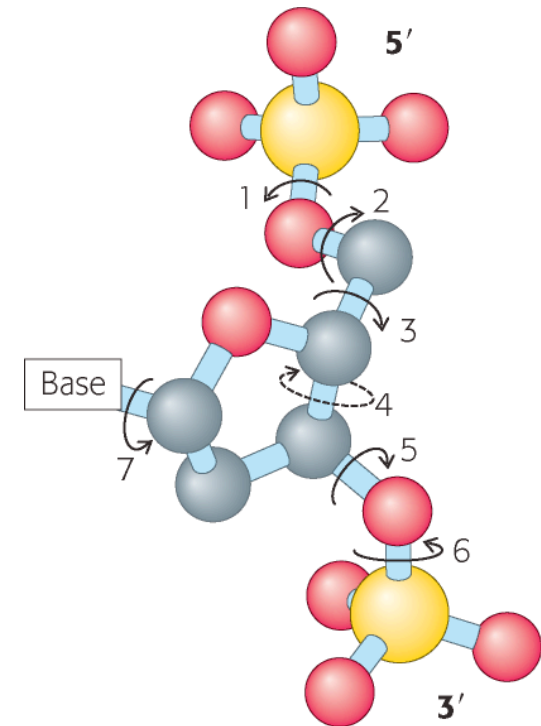


Variazioni strutturali del DNA si basano su

- Diverse conformazioni del deossiribosio (b)
- Rotazione intorno ai legami contigui dello scheletro di fosforibosio (a)
- Libera rotazione intorno al legame C-1'-N-glicosidico (c)



(c)



(a)

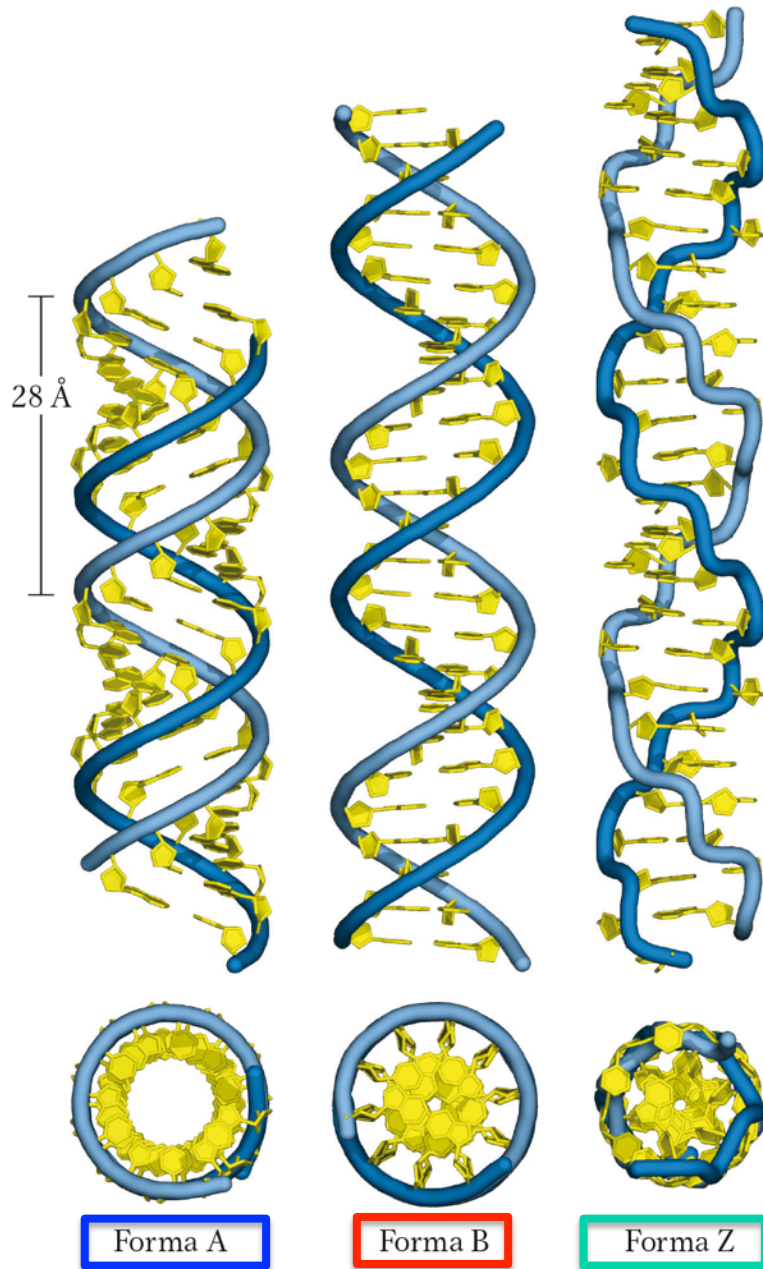
Struttura secondarie alternative del DNA

- Forma A, B, Z
- Forma B più diffusa nell'ambiente cellulare acquoso
- Forma A è presente in ambiente più povero di acqua
- Forma Z si forma quando nella sequenza nucleotidica c'è un'alternanza purina-pirimidina

Questa molteplicità strutturale comunque non altera le proprietà del DNA definite da Watson e Crick, ovvero:

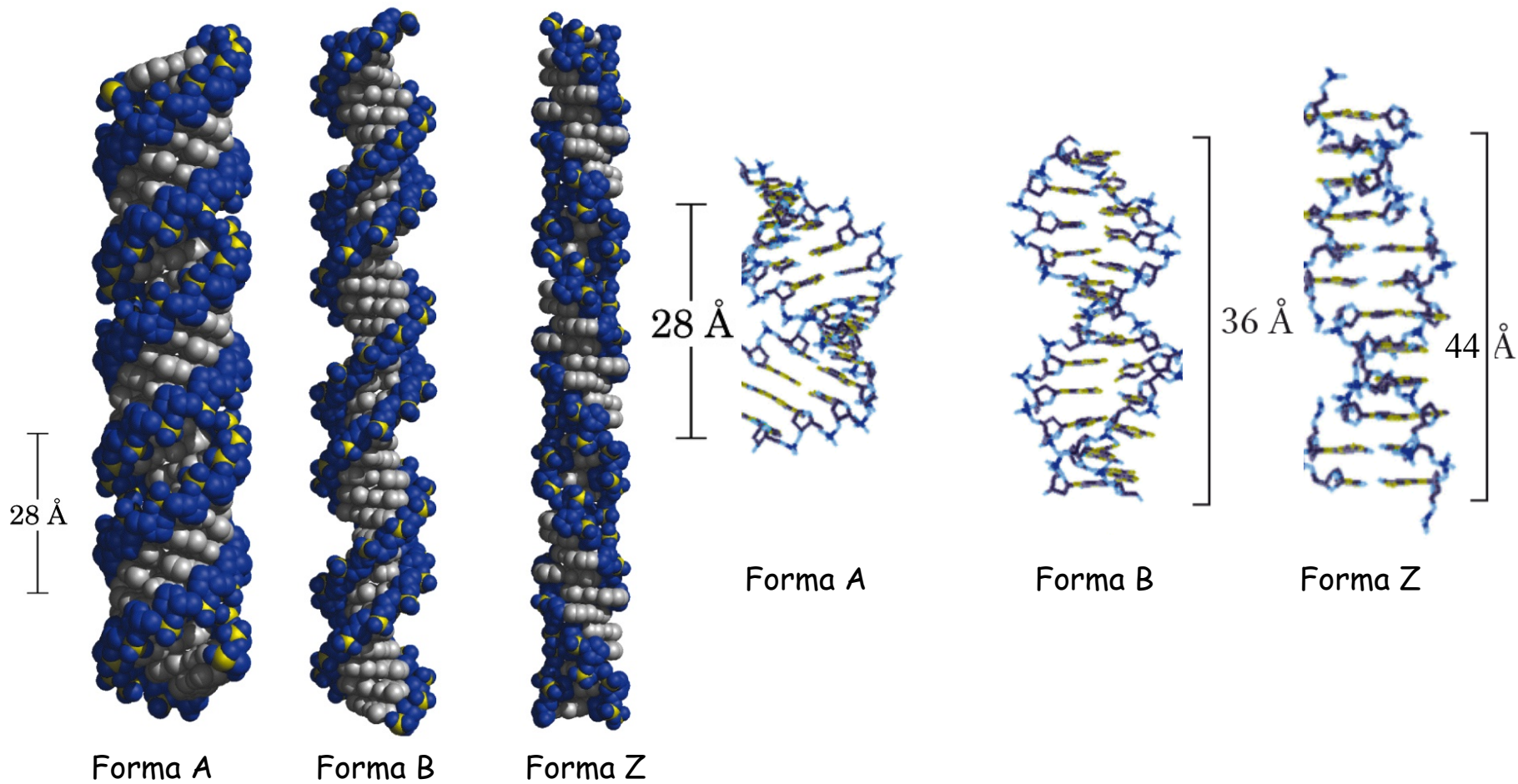
- La complementarietà delle due eliche
- Antiparallelismo delle due eliche
- Appaiamento delle basi $A=T$ $G=C$

Strutture secondarie alternative del DNA

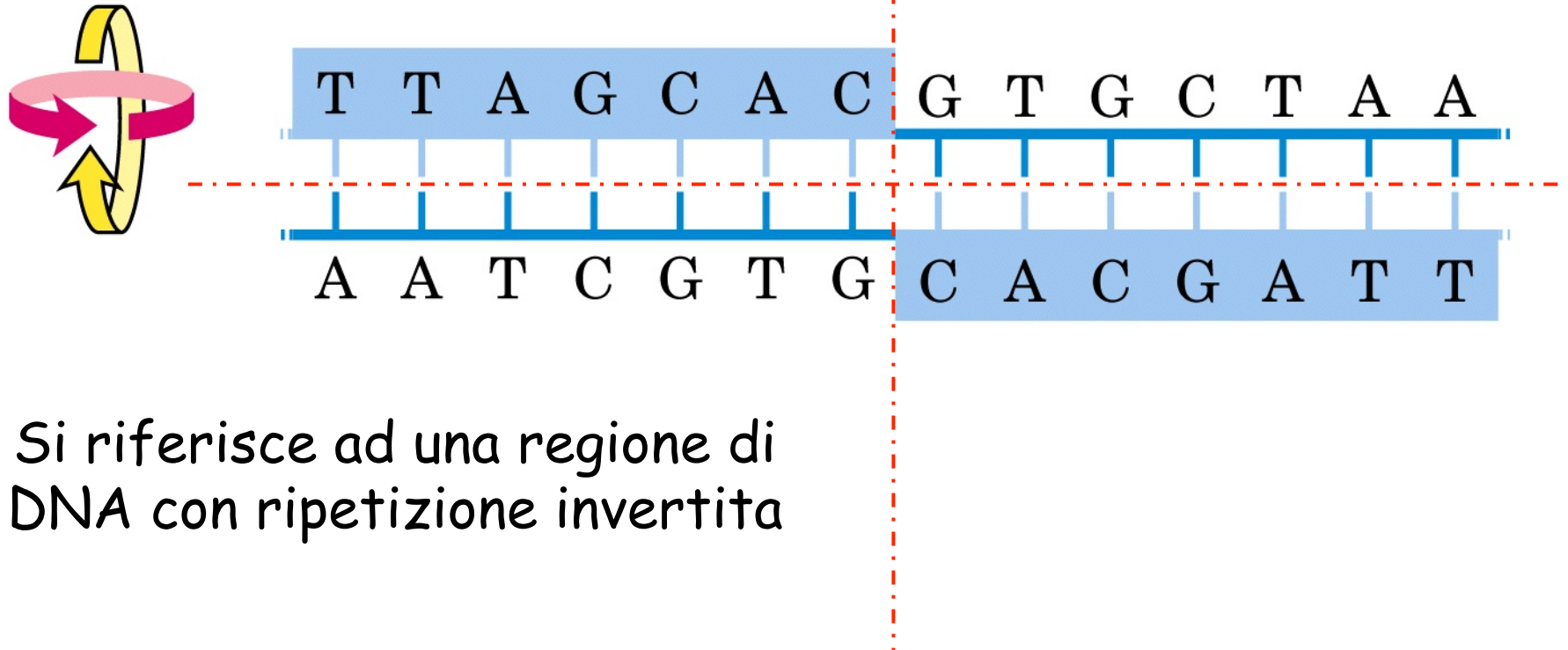


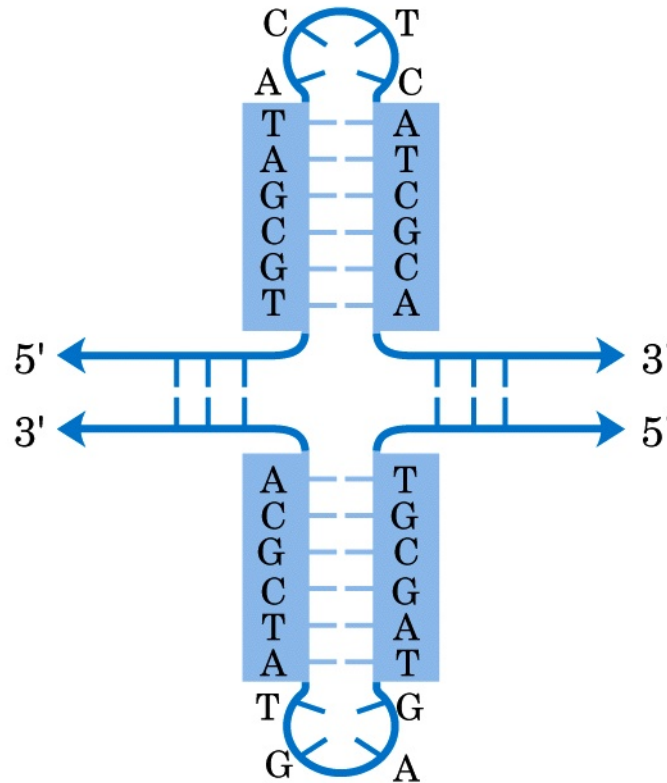
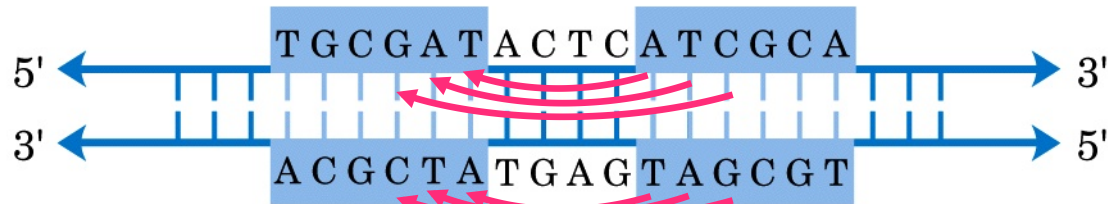
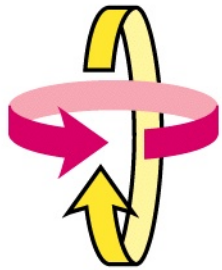
	Forma A	Forma B	Forma Z
Senso dell'elica	Destrorsa	Destrorsa	Sinistrorsa
Diametro	~26 Å	~20 Å	~18 Å
Coppie di basi per ogni giro di elica	11	10,5	12
Distanza tra base e base <i>Periodicità primaria</i>	2,6 Å	3,4 Å	3,7 Å
Piegamento normale delle basi all'asse dell'elica	20°	6°	7°
Conformazione raggrinzita dello zucchero	C-3' endo	C-2' endo	C-2' endo per le pirimidine; C-3' endo per le purine
Conformazione del legame glicosilico	<i>Anti</i>	<i>Anti</i>	<i>Anti</i> per le pirimidine; <i>sin</i> per le purine

Tutte e tre le strutture hanno 36 coppie di basi



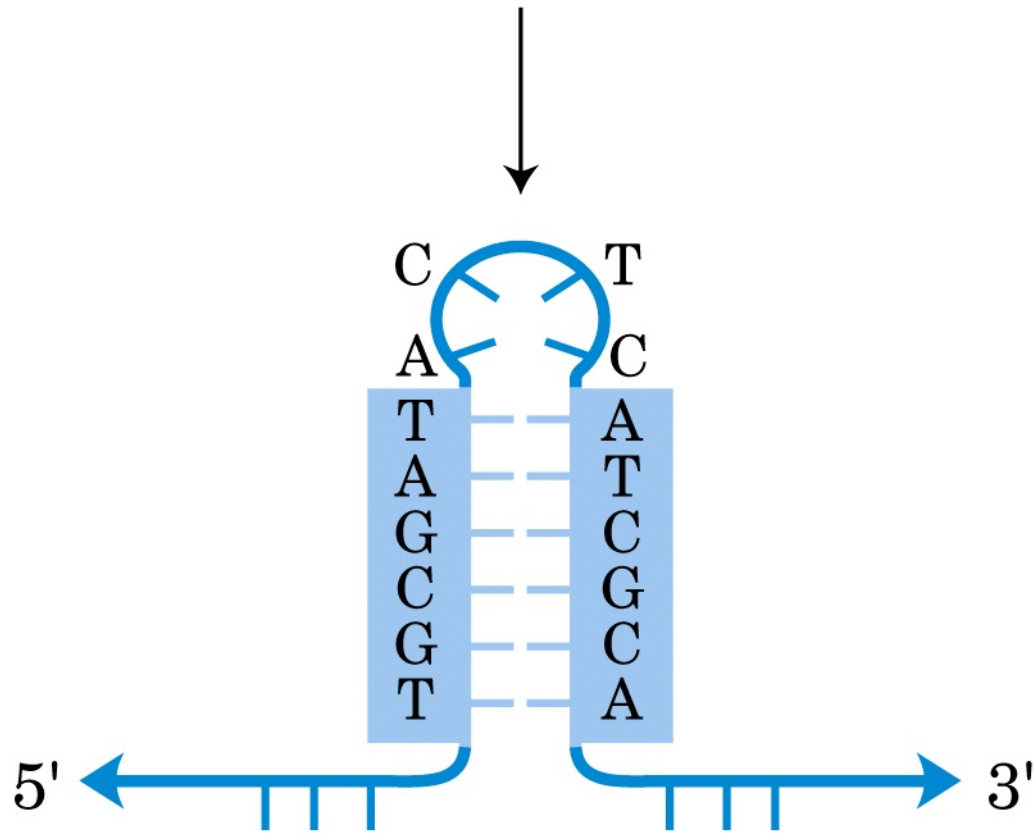
Palindromo





Struttura a croce

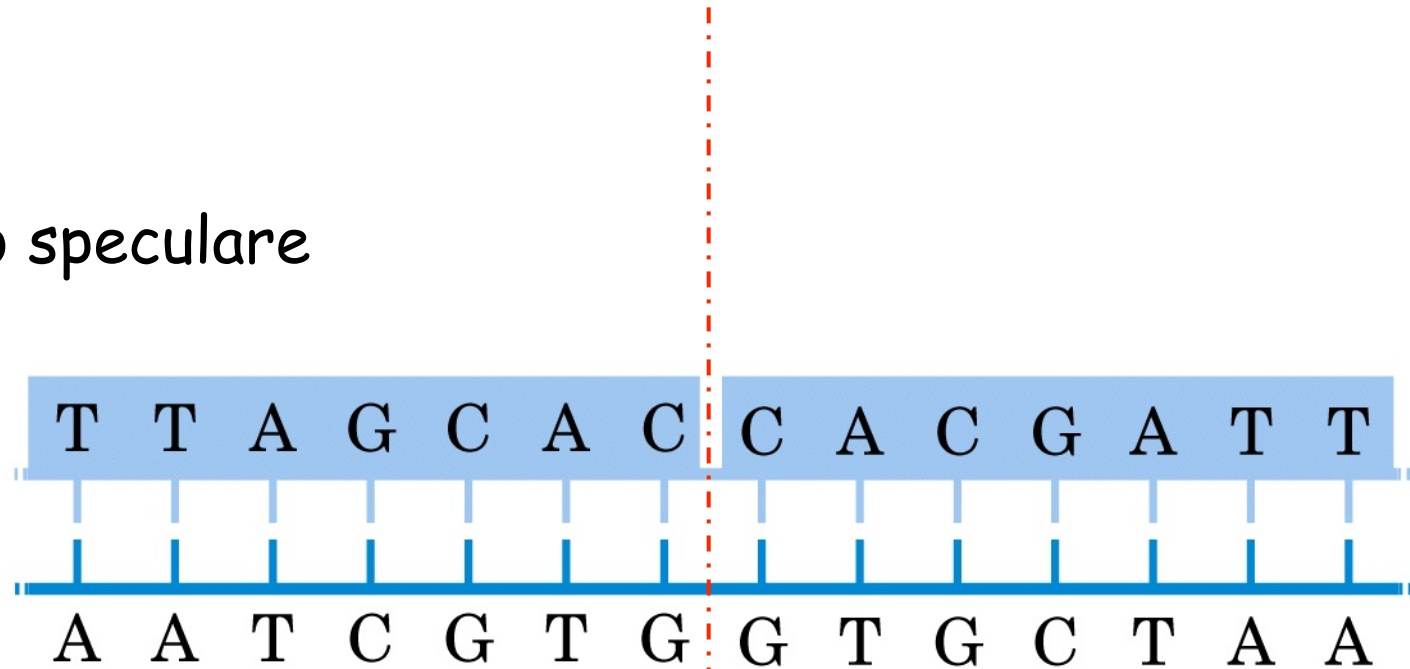
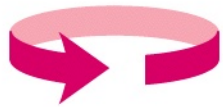
Quando sono coinvolte entrambe le catene del DNA duplex



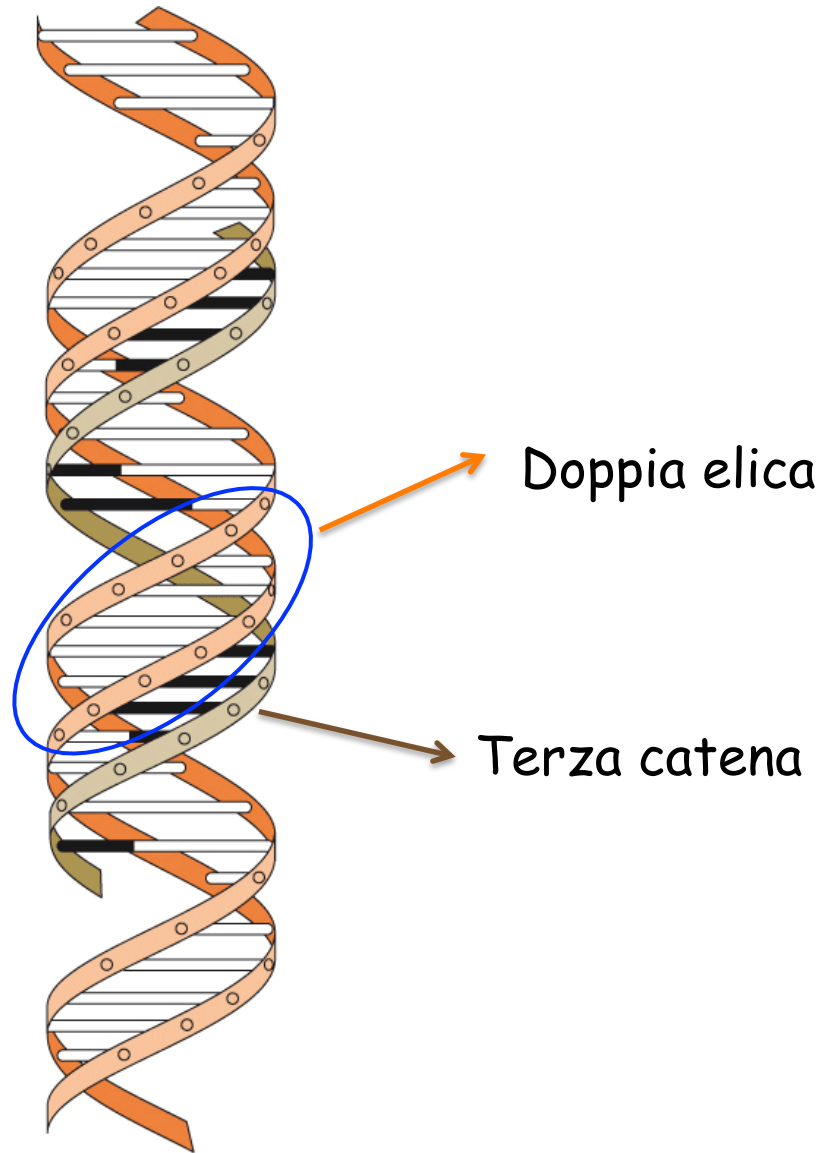
Struttura a forcina

quando è coinvolta una sola catena di DNA o di RNA

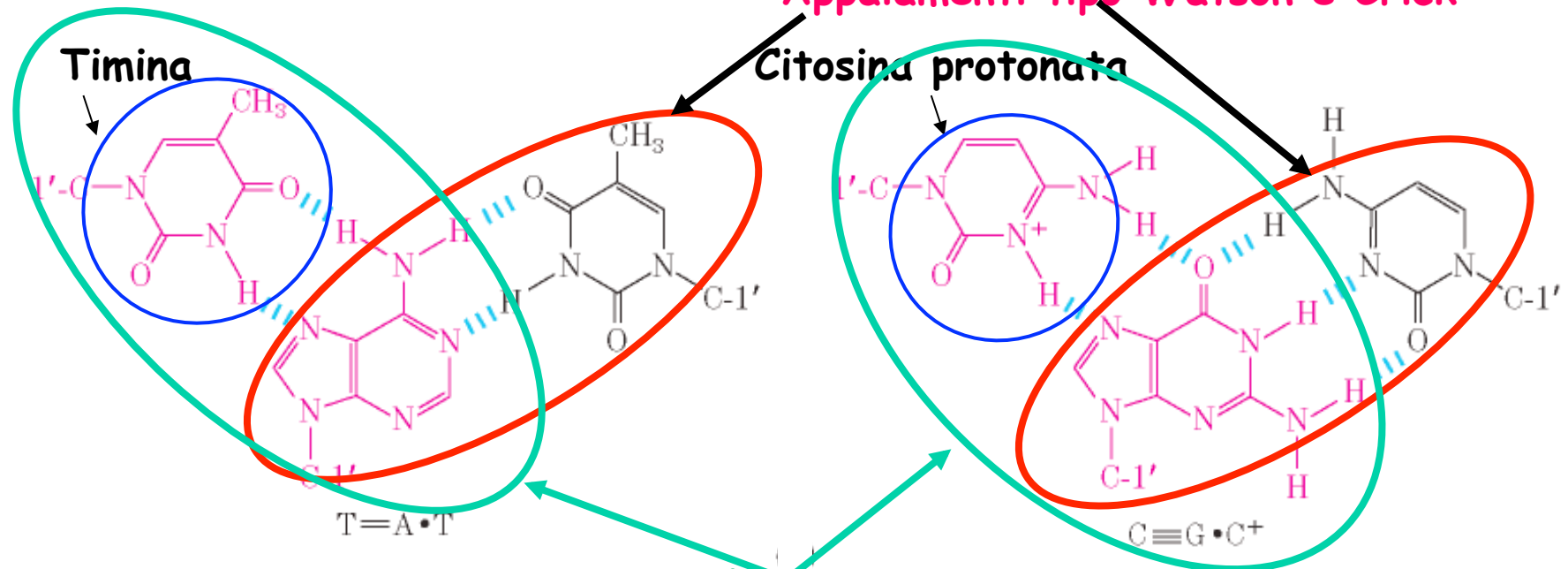
Ripetuto speculare



Le ripetizioni invertite si trovano su entrambi i filamenti di DNA

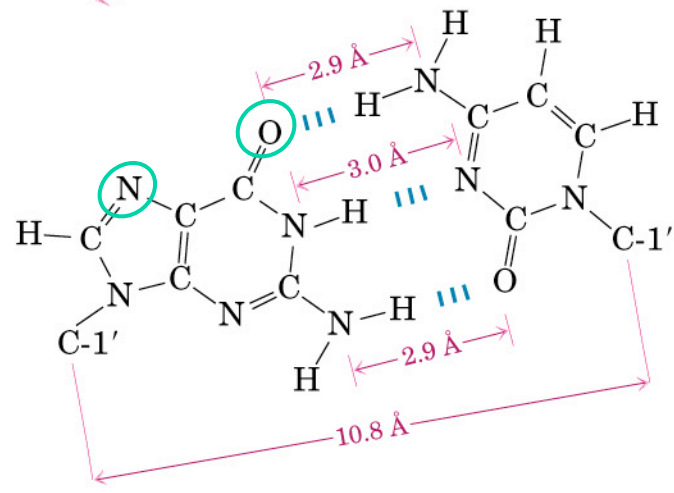
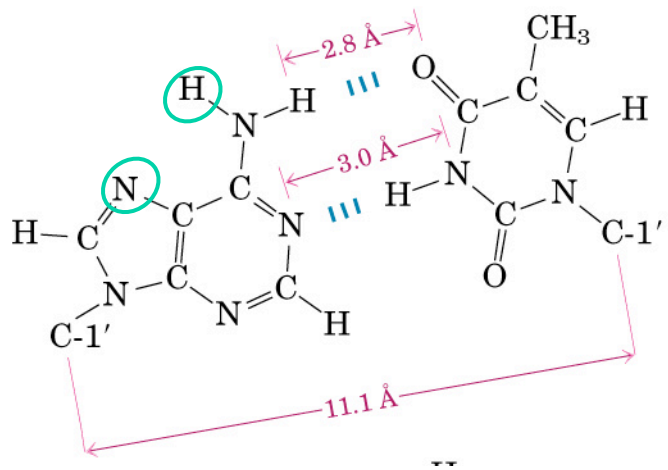


Appaiamenti tipo Watson e Crick



Appaiamenti tipo Hoogsteen

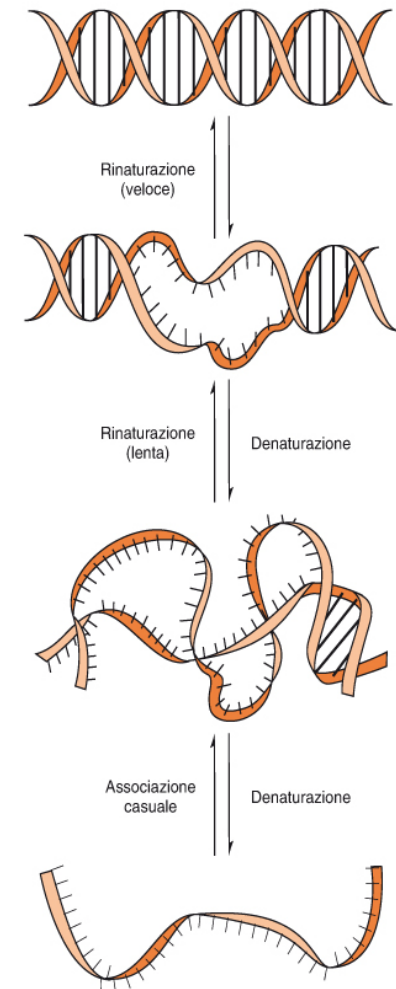
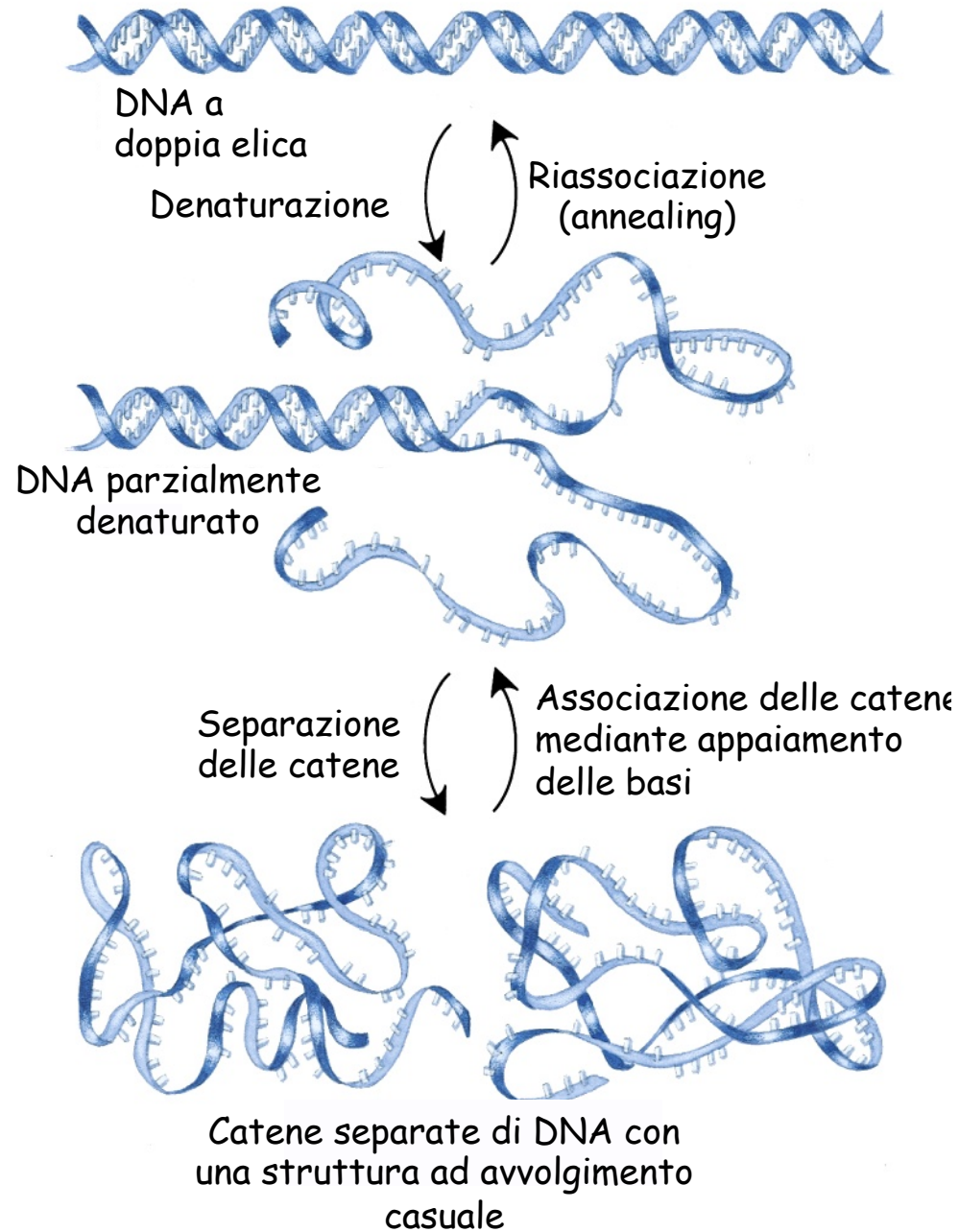
Posizioni di Hoogsteen: N7, N6, O6

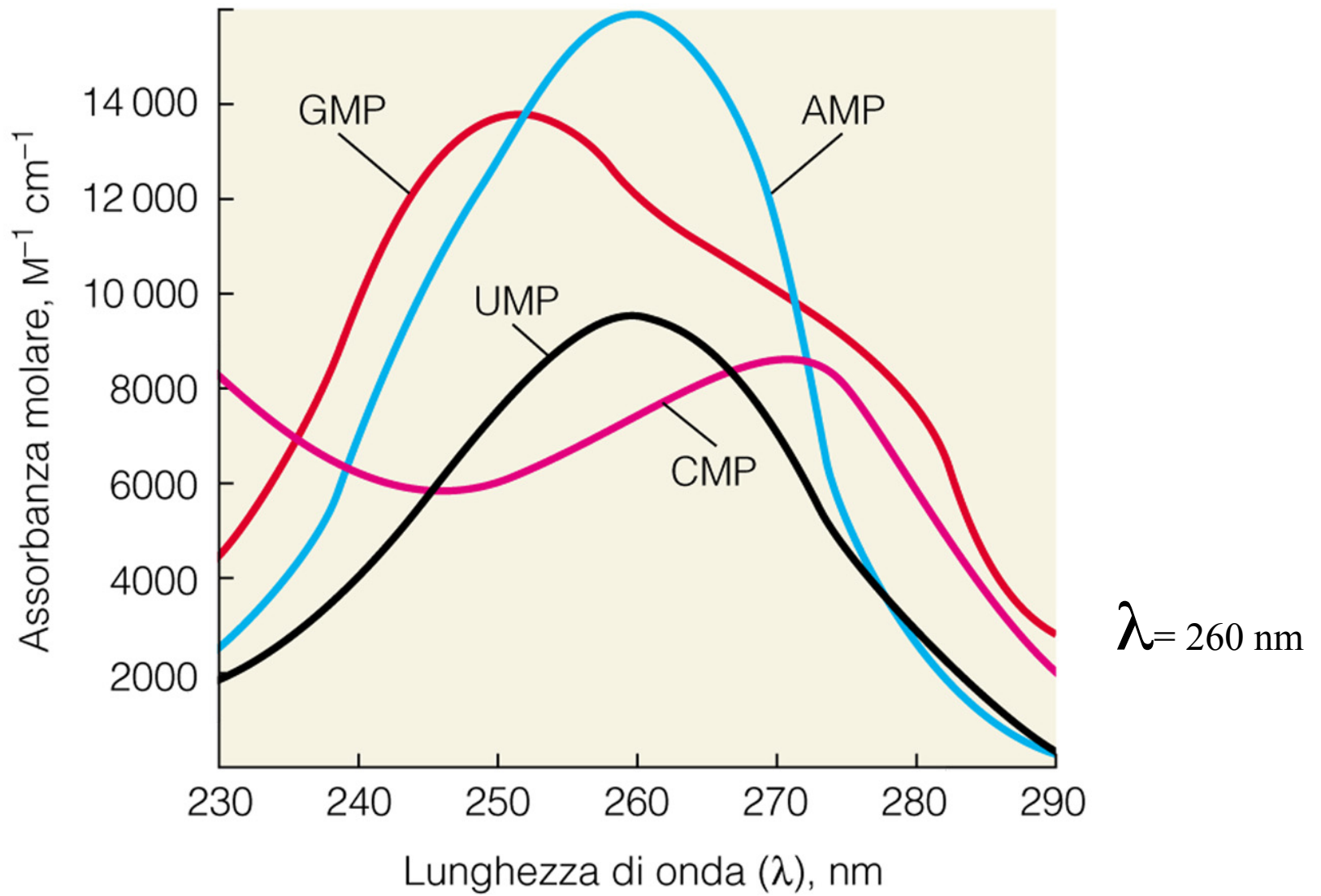


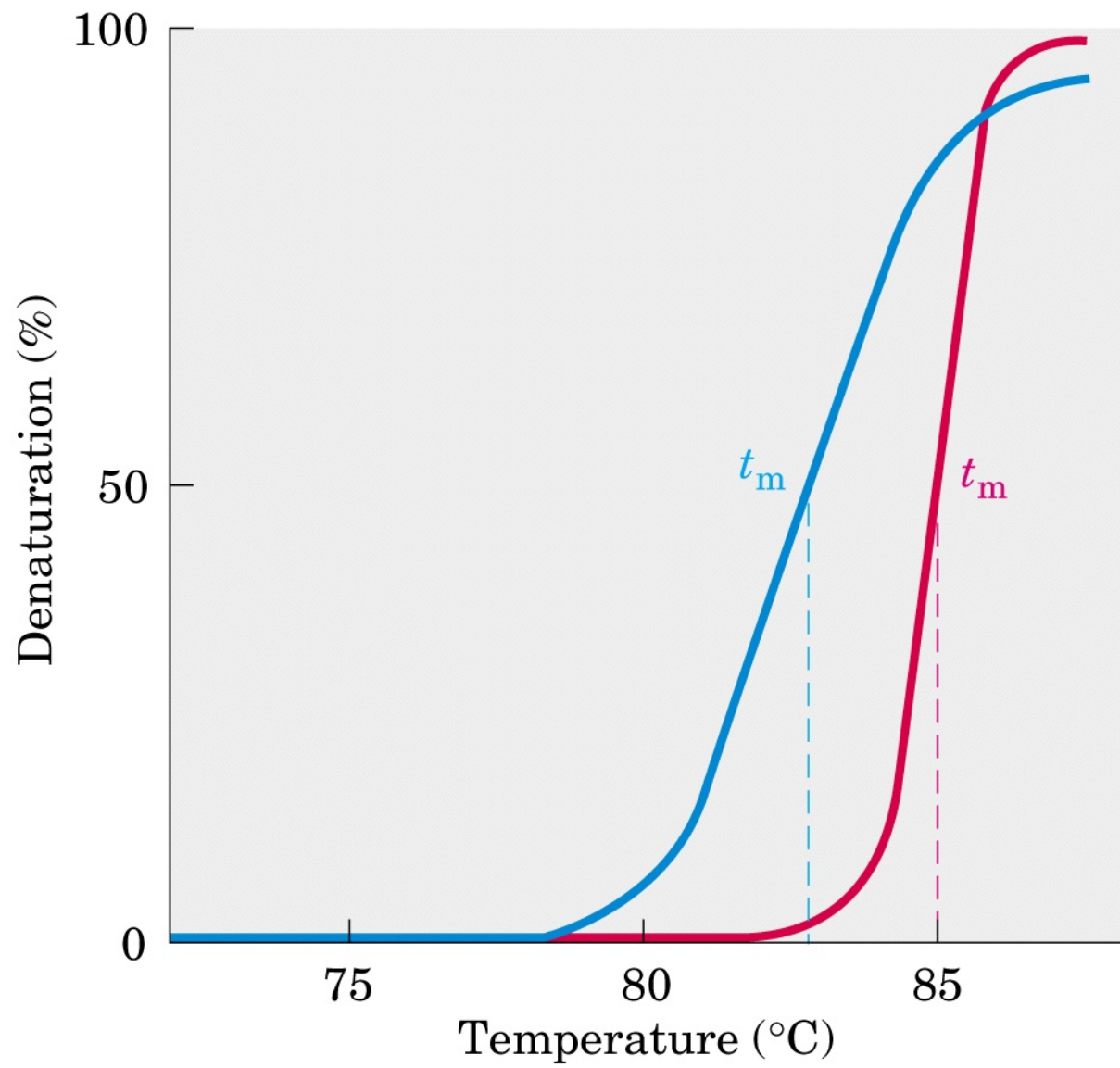
Denaturazione del DNA

$T > 80^{\circ}\text{C}$ o
pH estremi

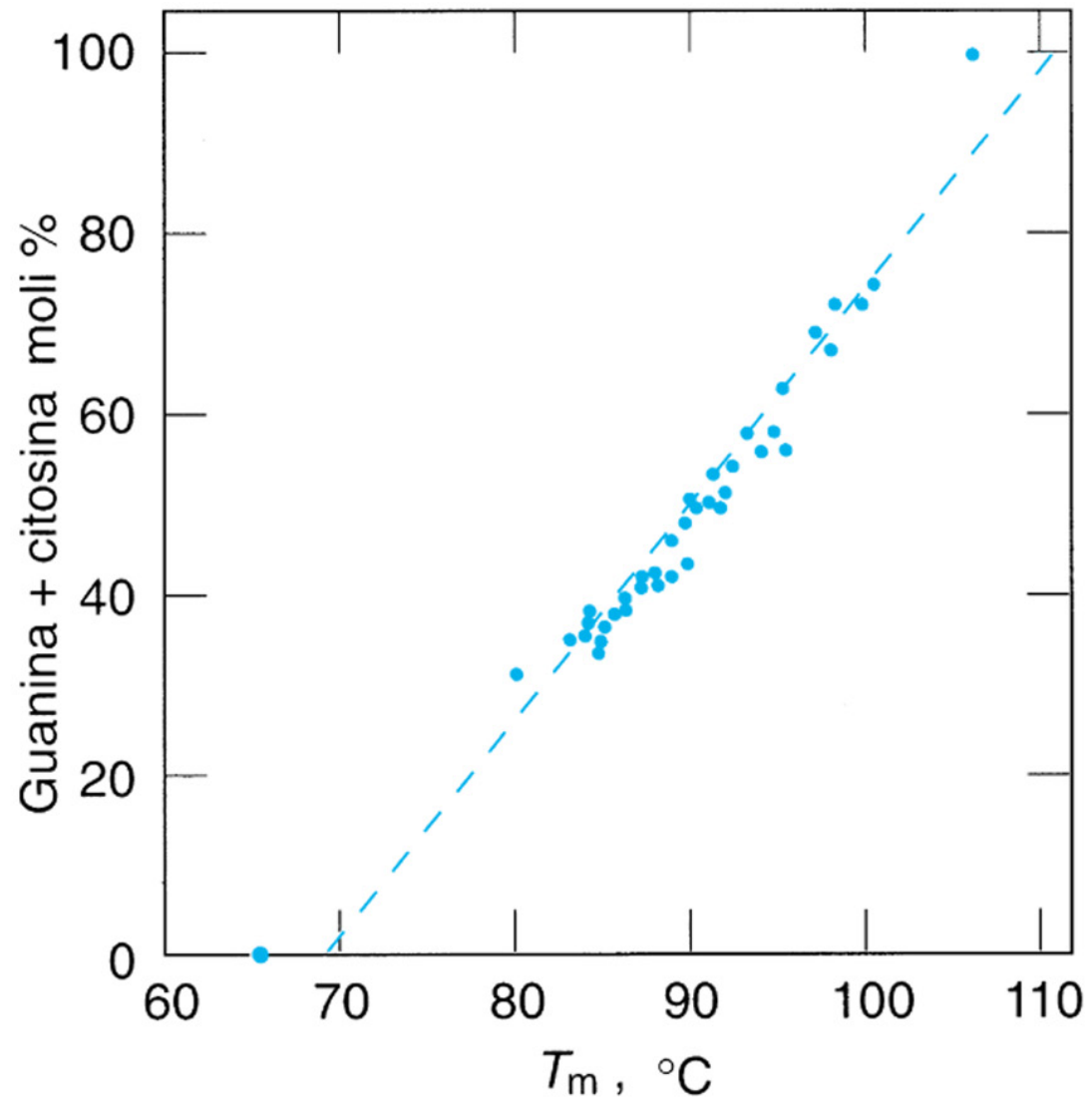
IPERCROMIA





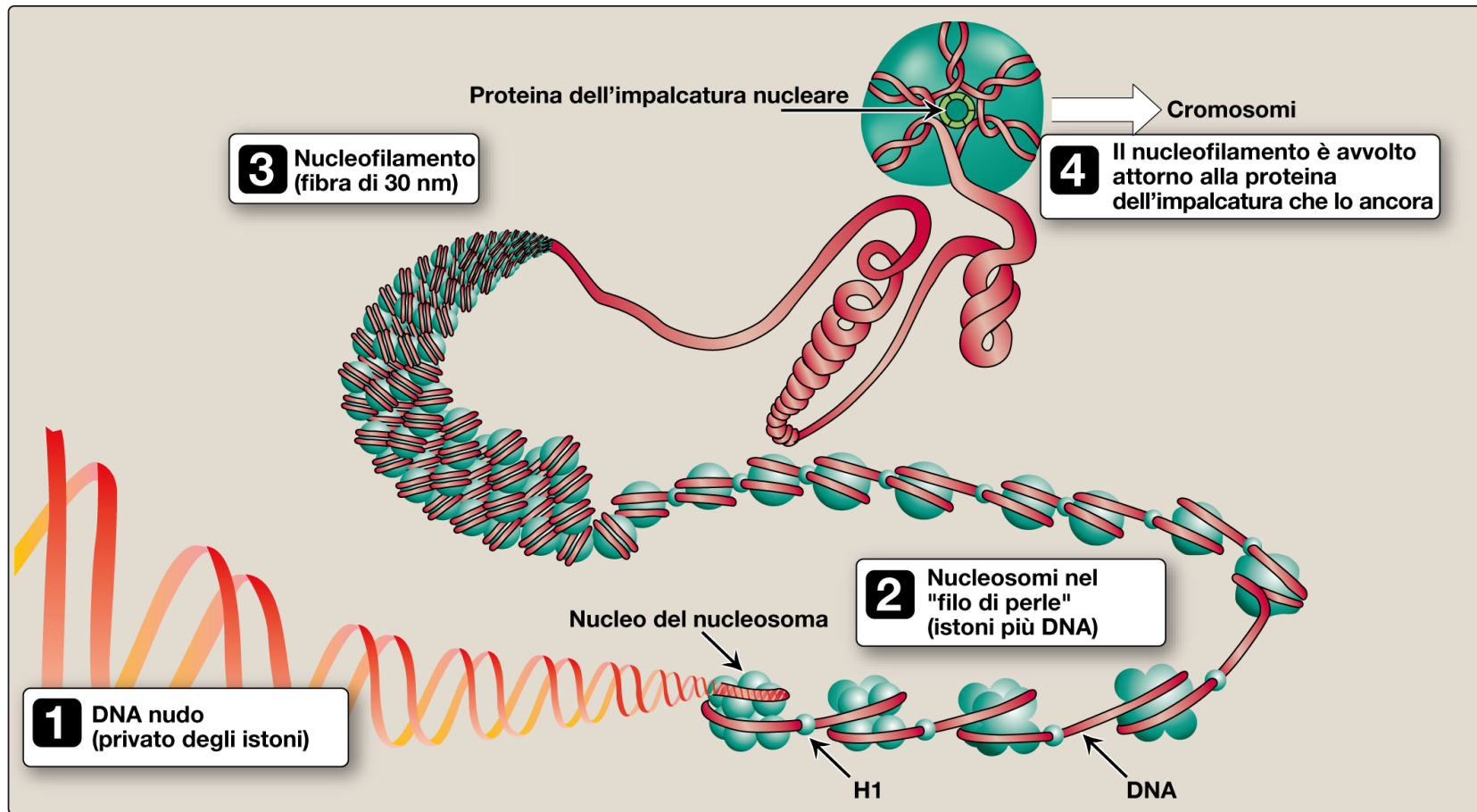


(a)



Struttura terziaria del DNA

Il complesso ripiegamento della cromatina nei cromosomi eucariotici è considerato struttura terziaria



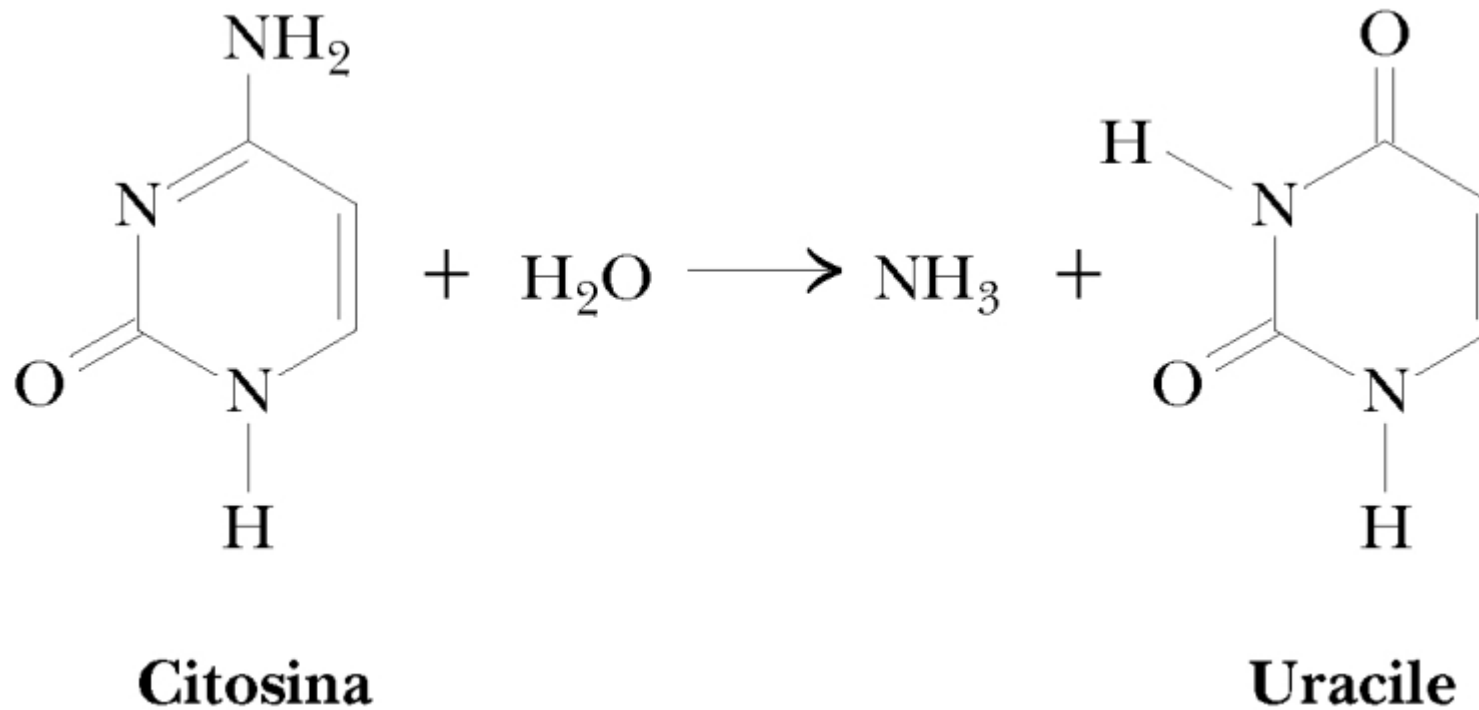
Trasformazioni non enzimatiche di nucleotidi

- Alterazioni lente
- Deamminazione, depurinazione e dimerizzazione
- Possono essere determinate da agenti chimici e fisici
- Sono riparabili

Mutazioni

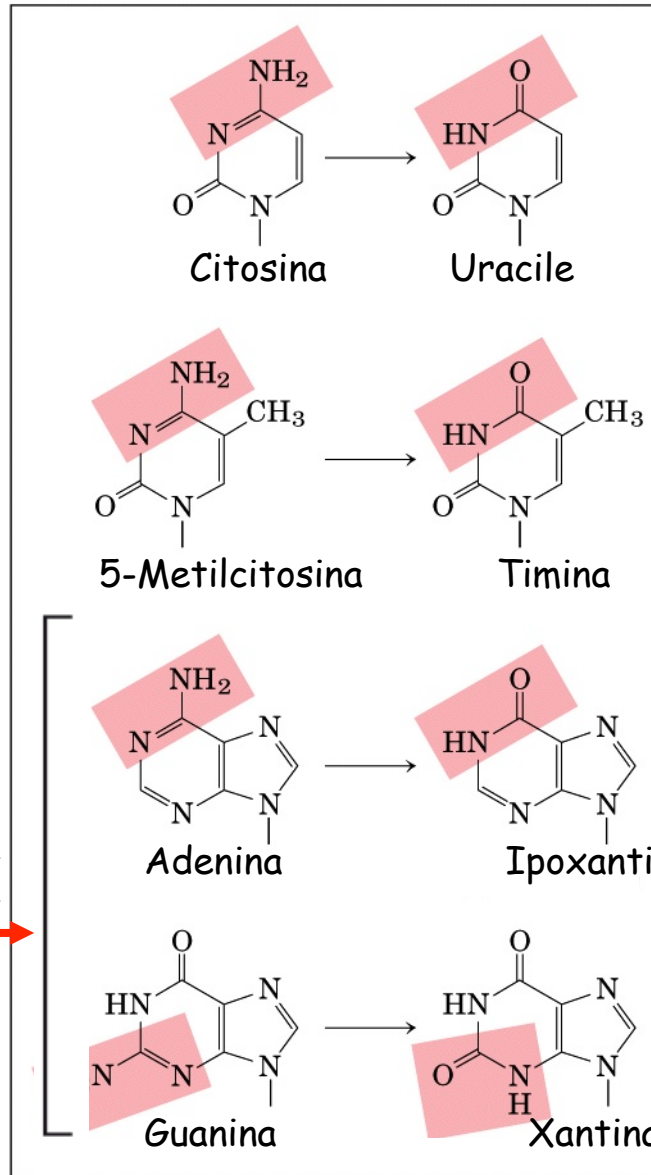
Modificazioni della struttura del DNA con variazioni permanenti dell'informazione genetica

Deamminazione



100 eventi spontanei al giorno per cellula

in seguito alla deamminazione si avrebbe la graduale eliminazione delle coppie $\text{C}\equiv\text{G}$ e aumento delle coppie $\text{U}=\text{A}$



100 volte più lenta rispetto alla deaminazione della citosina



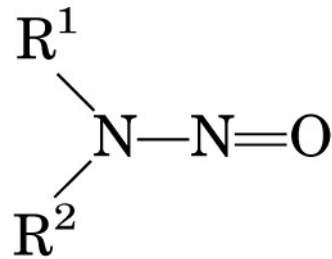
Deaminazione



Sodio nitrito



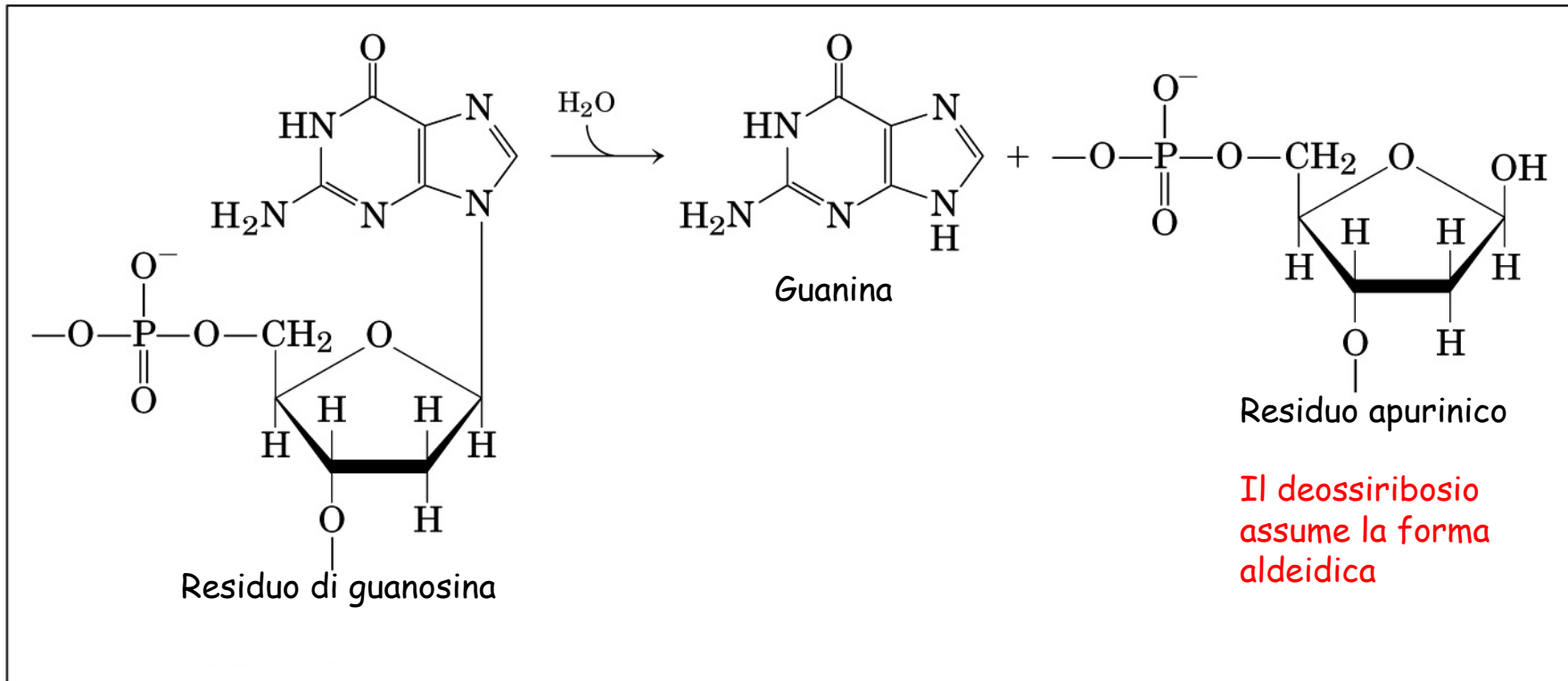
Sodio nitrato



Nitrosammina

**Agenti
deamminanti**

Depurinazione

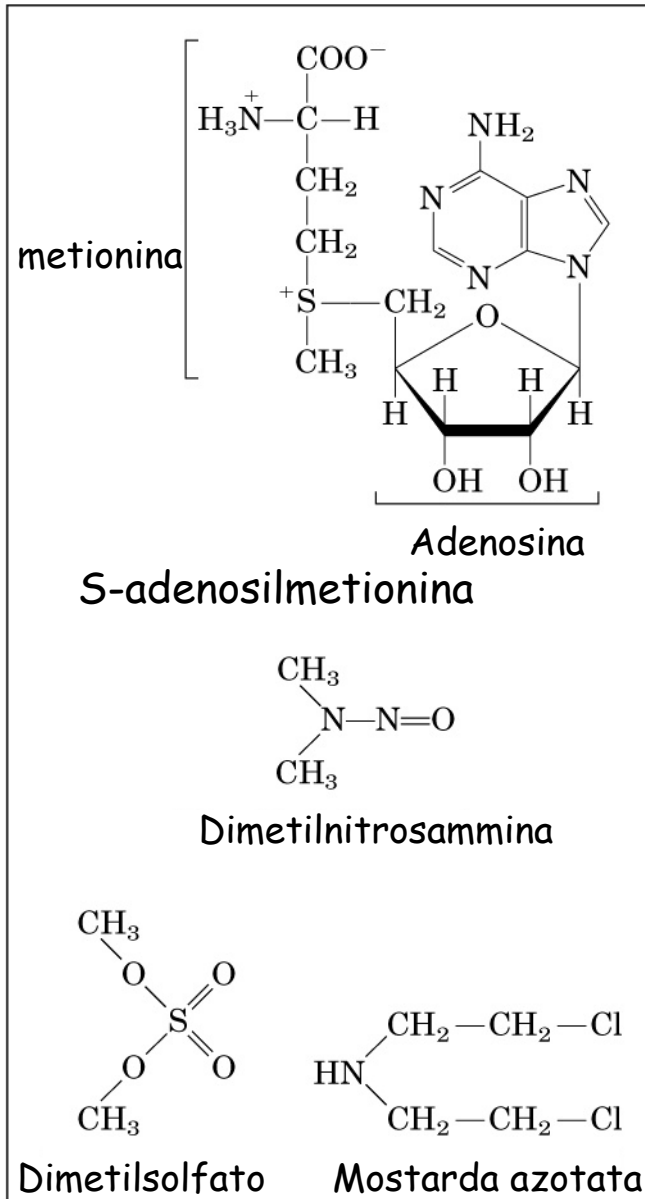


10000 eventi spontanei al giorno per cellula

In provetta è accelerata da un acido diluito

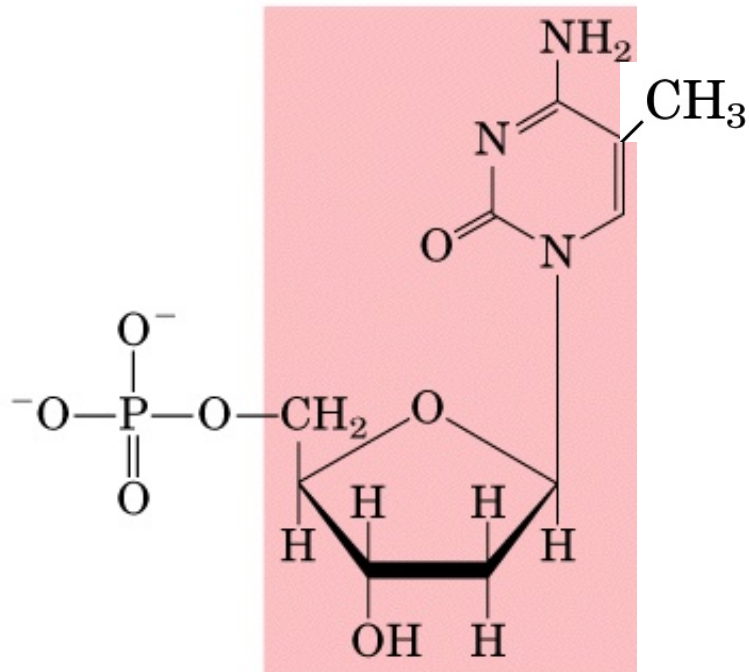
La depurinazione dell'RNA è molto più lenta

La metilazione delle basi
fa parte della normale
regolazione
dell'espressione genica



Agenti alchilanti

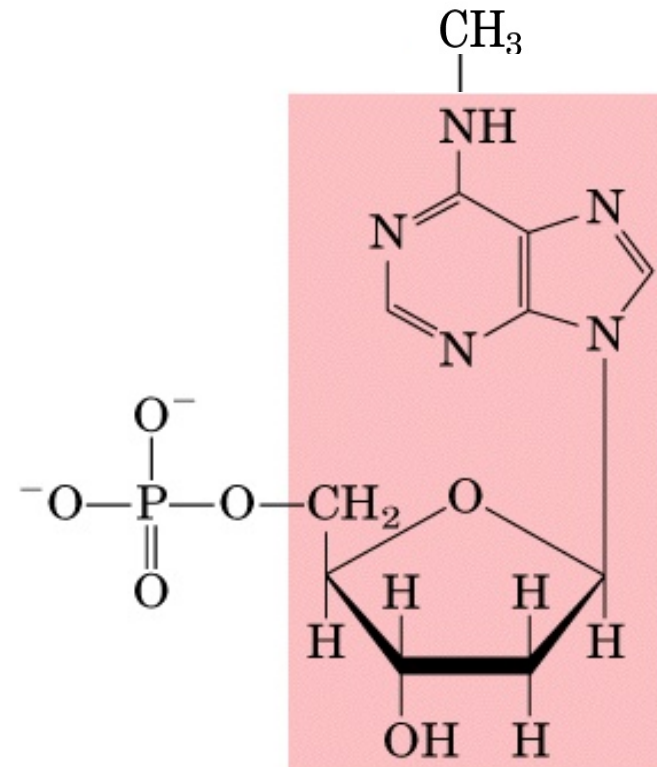
DNA



5-Metildeossicitidina

Circa il 5% delle citosine è metilato
nelle sequenze CG
(animali)

Effetti sul metabolismo e sull'espressione
genica

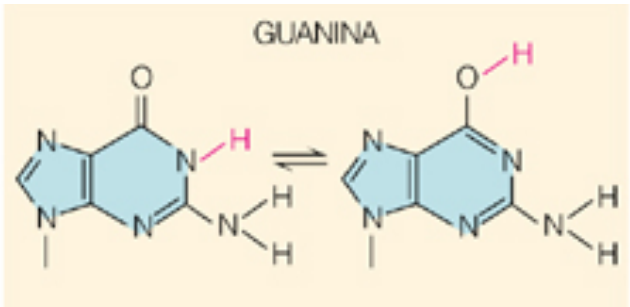


N⁶-Metildeossiadenosina

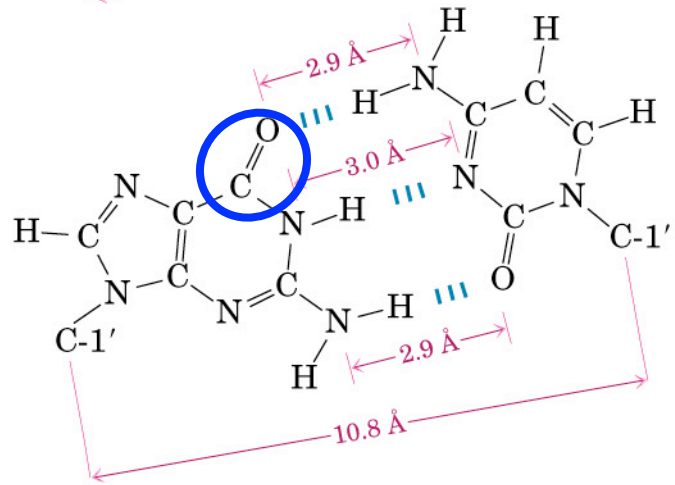
nella sequenza GATC
(batteri)

l'enzima è la DAM metilasi

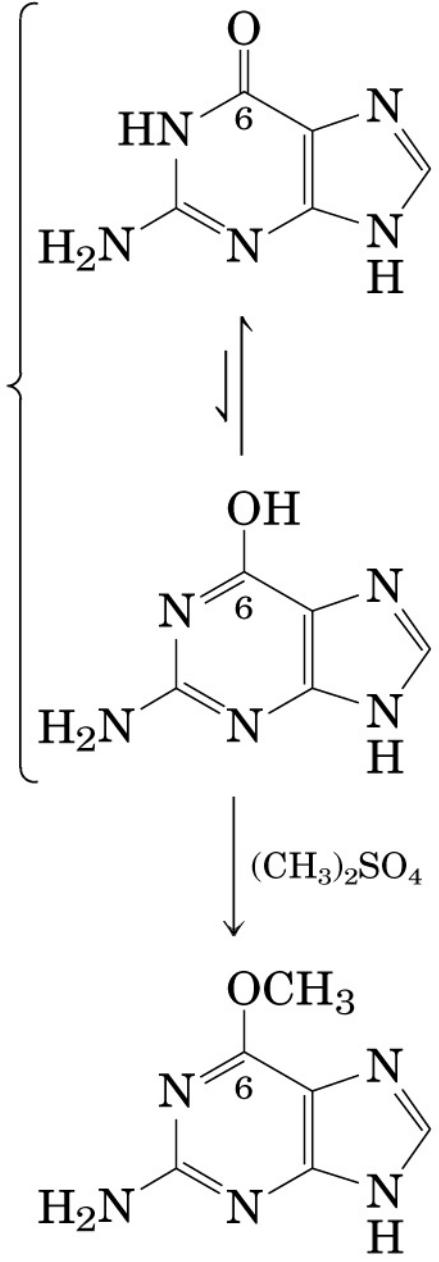
Il donatore del gruppo metilico è sempre la SAM



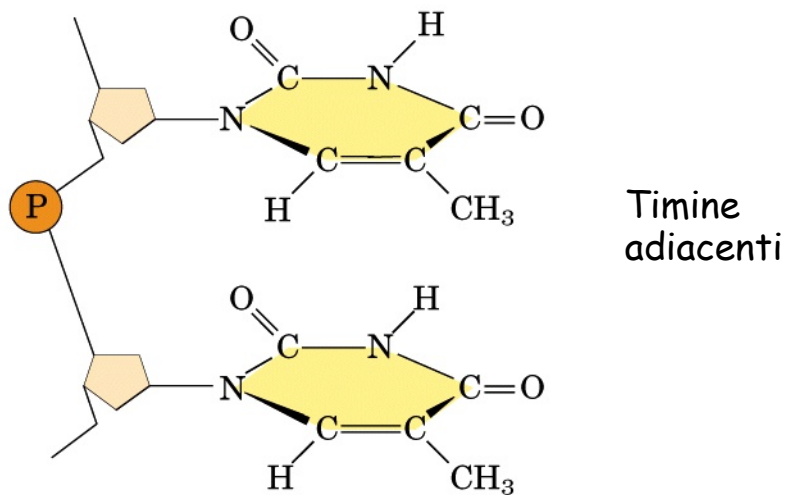
Tautomeri della guanina



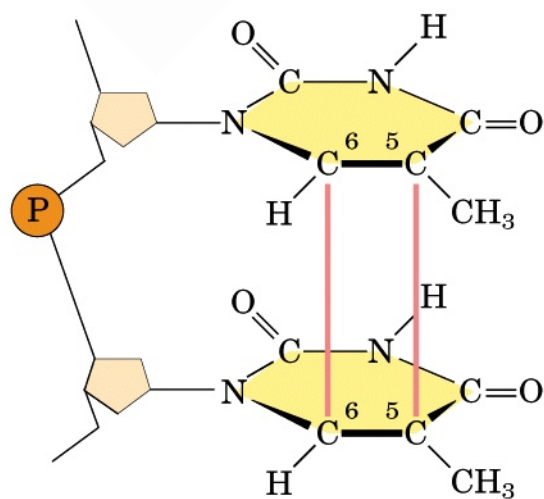
O⁶- Metilguanina

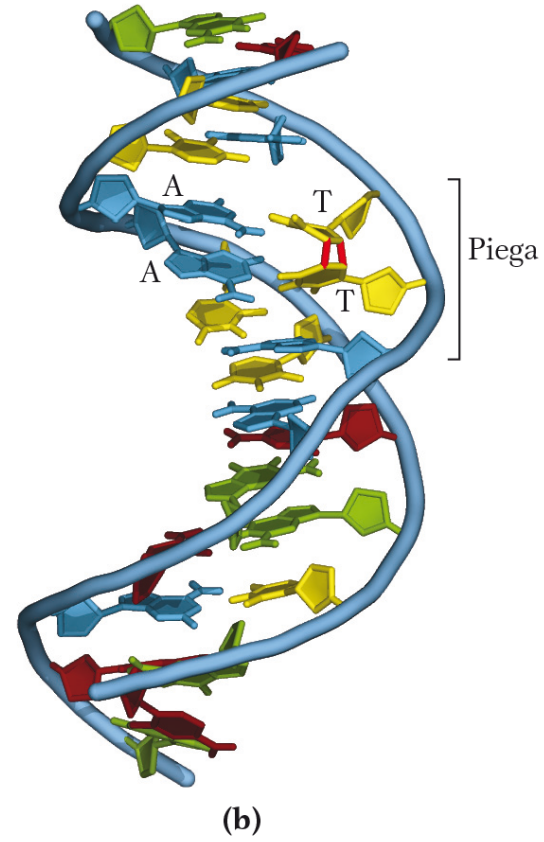
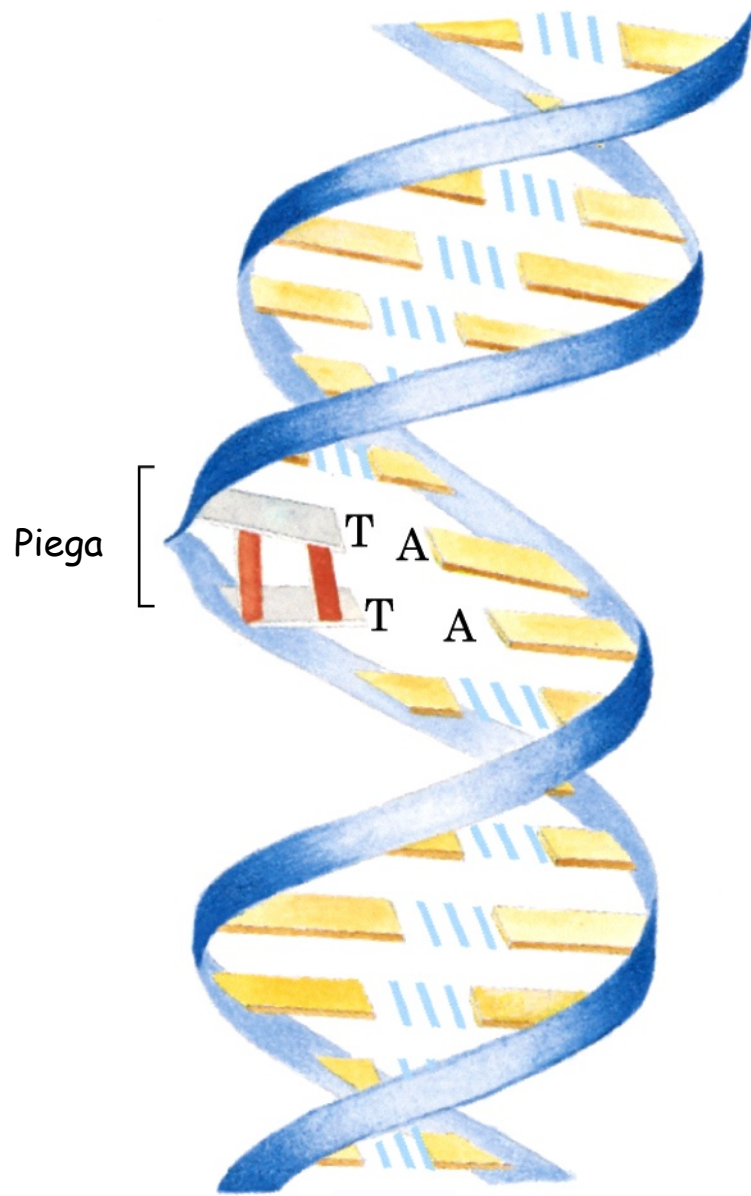


Dimeri di timina



luce UV





Le radiazioni ionizzanti, raggi X e gamma, causano la rottura dello scheletro covalente e la frammentazione delle basi

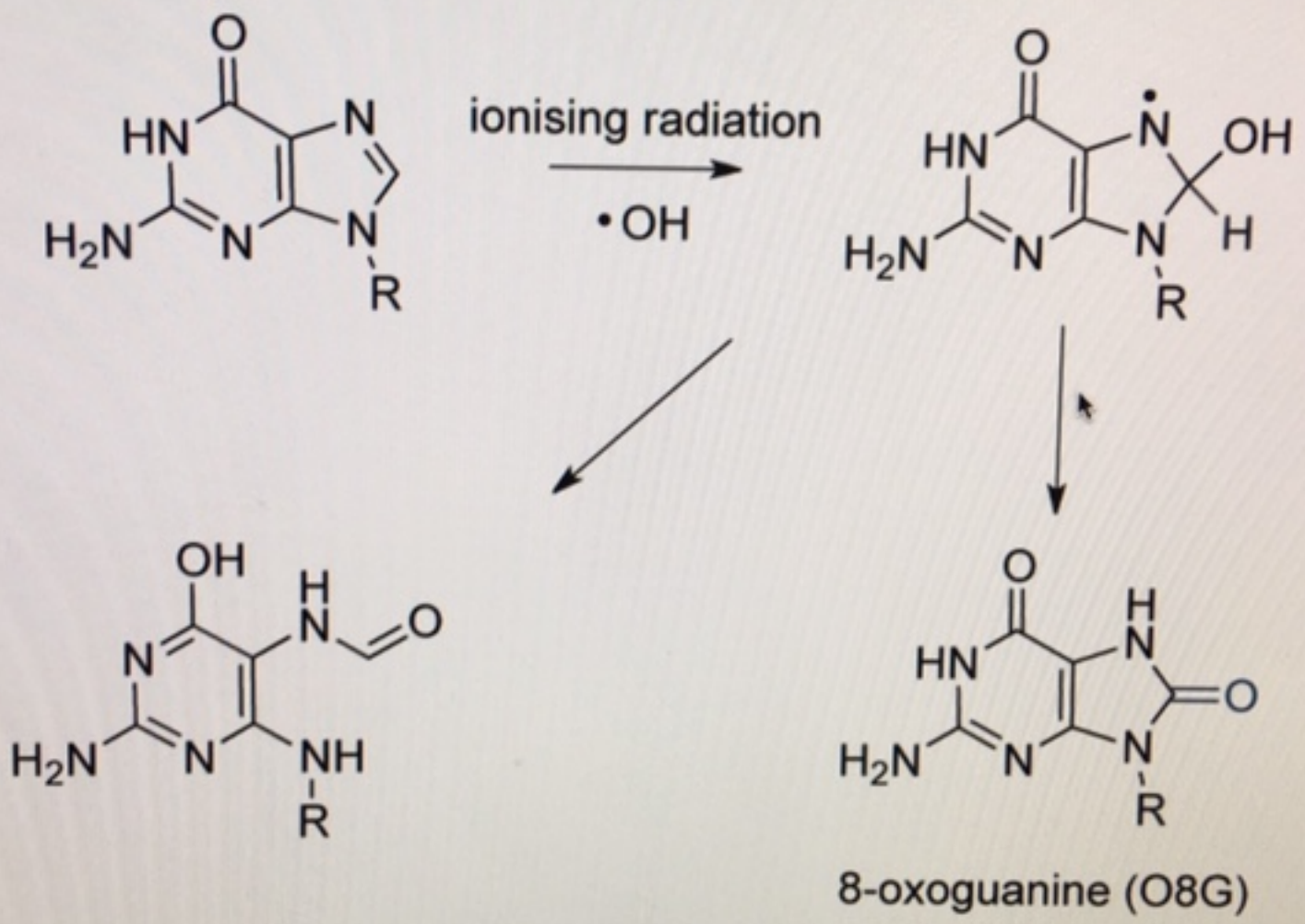
STRESS OSSIDATIVO

Le specie reattive dell'ossigeno (ROS), perossido di idrogeno (H_2O_2), radicali ossidrilici ($\cdot OH$) e anione superossido ($O_2^{\cdot -}$) provocano ossidazione del deossiribosio e delle basi fino alla rottura dell'elica di DNA

Ogni giorno il DNA è sottoposto a migliaia di modificazioni causate dalle reazioni ossidative

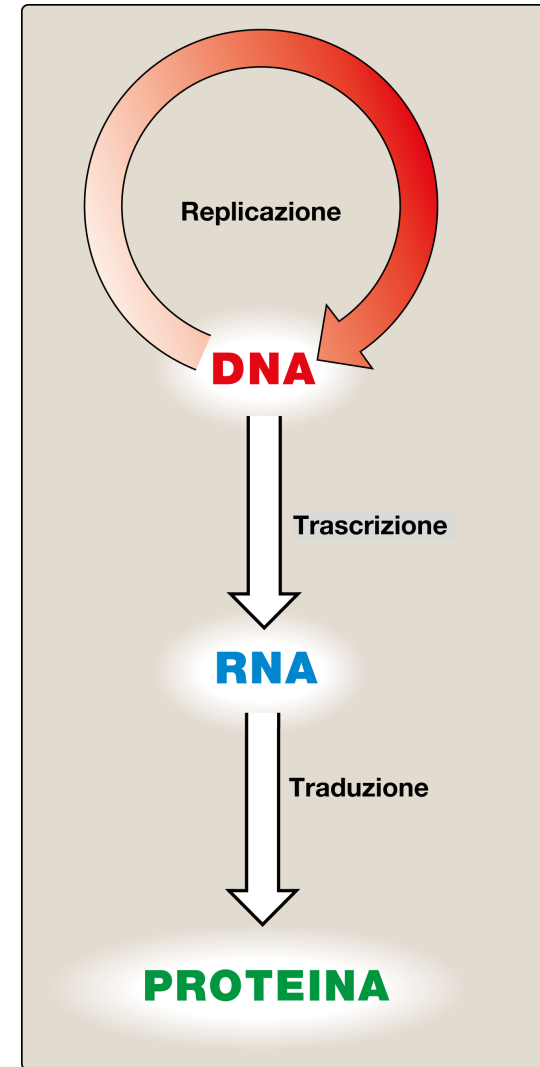
Per fortuna le cellule sono dotate di meccanismi di difesa che distruggono questi ROS

Modificazioni ossidative



"DOGMA CENTRALE" DELLA BIOLOGIA MOLECOLARE

Gli acidi nucleici servono alla conservazione ed espressione dell'informazione genetica



RNA

- mRNA
- rRNA
- tRNA

mRNA

mRNA agisce da intermediario, utilizza l'informazione codificata nel DNA per specificare la sequenza amminoacidica di una proteina funzionale



(a) mRNA monocistronico



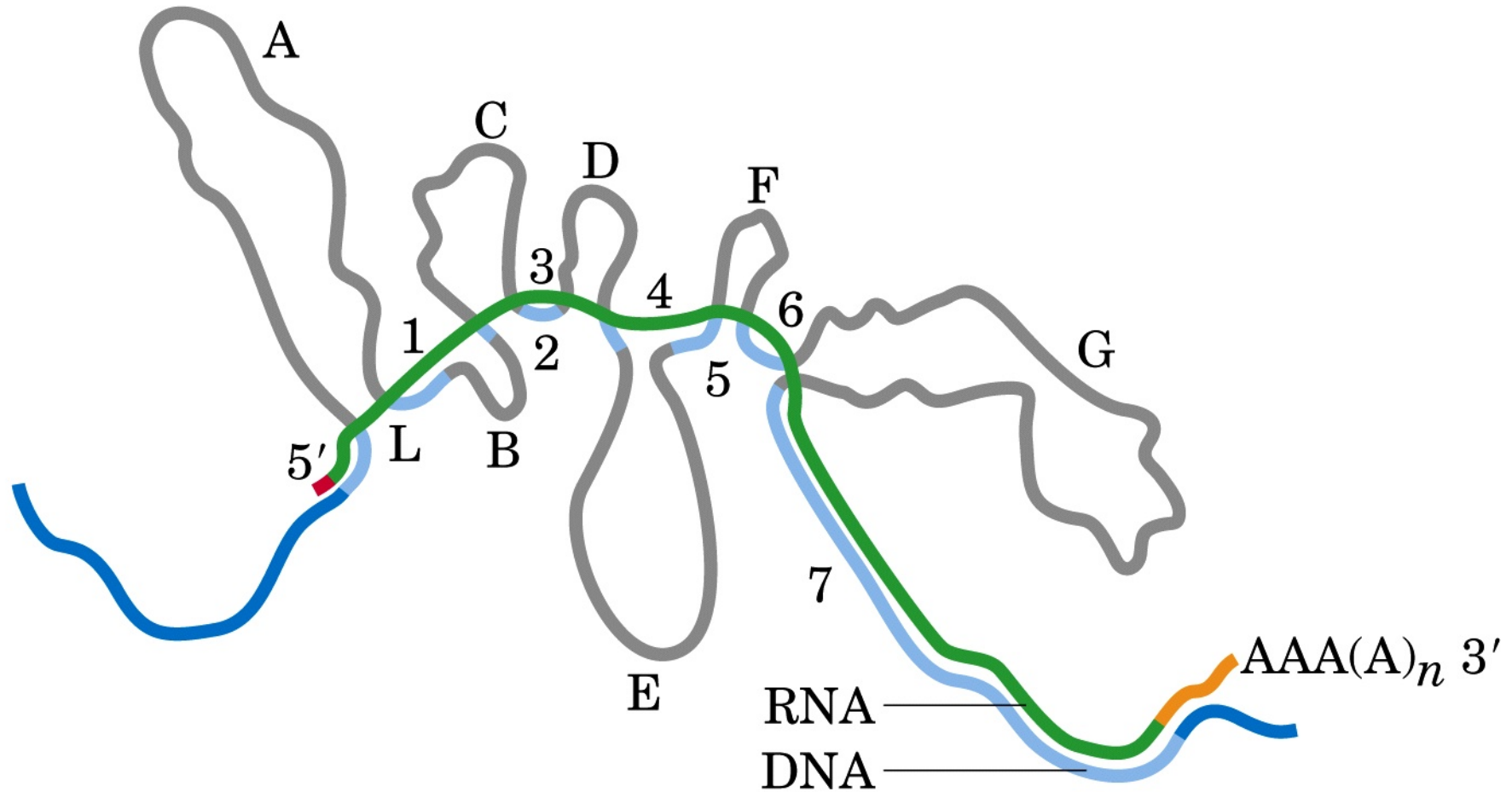
(b) mRNA policistronico

(5') CGCTATAGCGTTT(3') Filamento non-stampo di DNA o codificante o senso

(3') GCGATATCGCAA(5') Filamento stampo di DNA o antisenso

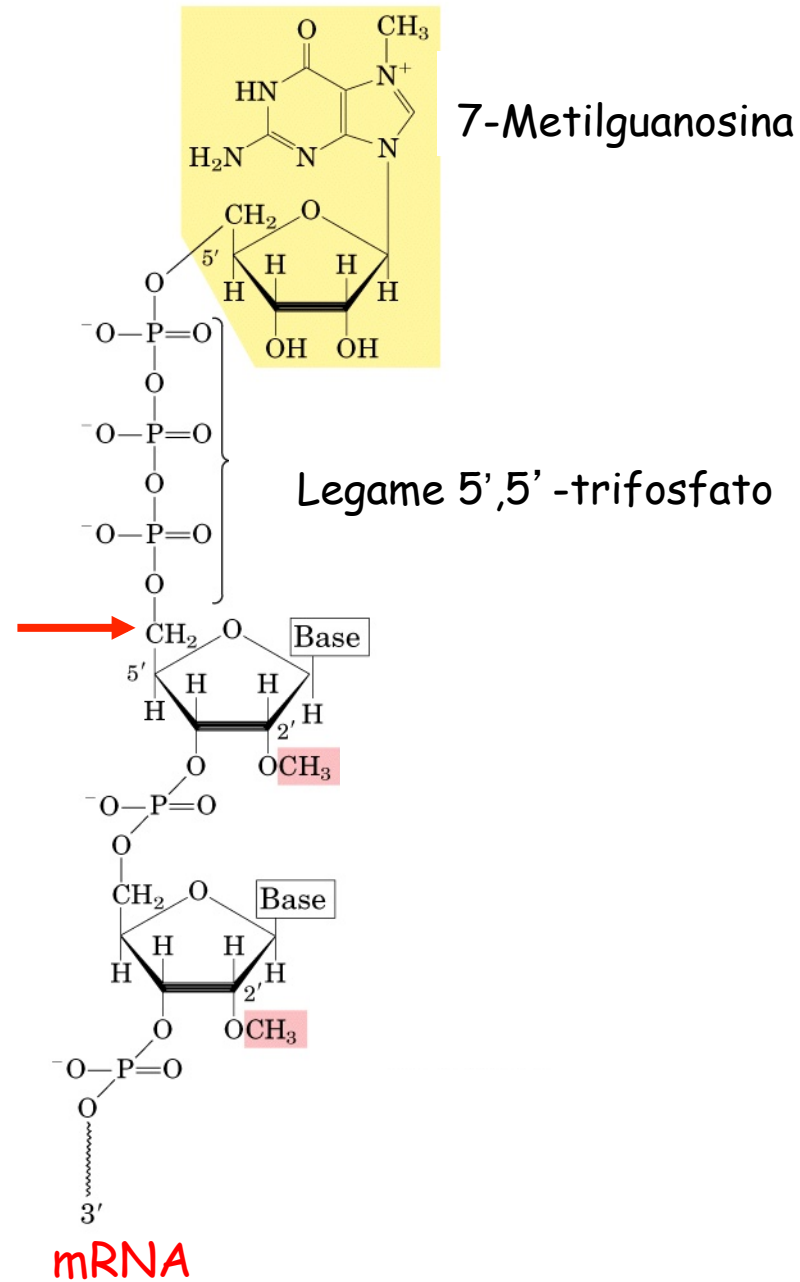
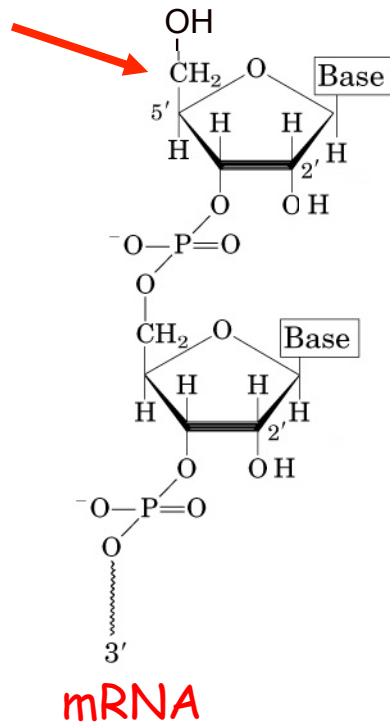
(5') CGCUAUAGCGUUU(3') Trascritto di RNA

mRNA



Circa $\frac{3}{4}$ dell'RNA che codifica per la proteina ovoalbumina viene rimosso

Cappuccio 5' dell' mRNA



Struttura secondaria degli acidi nucleici

La struttura secondaria di un acido nucleico è la struttura stabile e regolare assunta da una parte o da tutti i nucleotidi

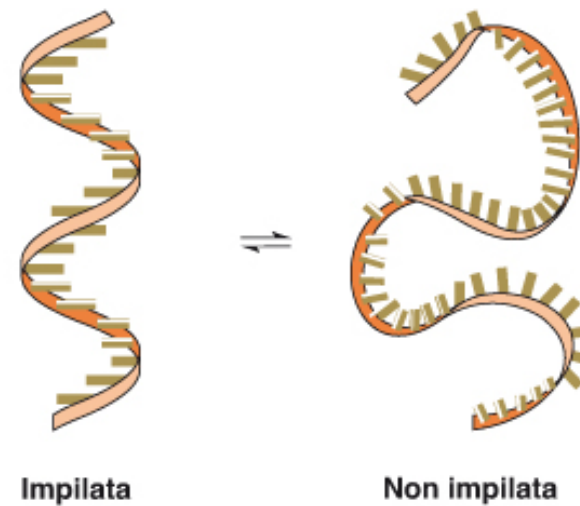
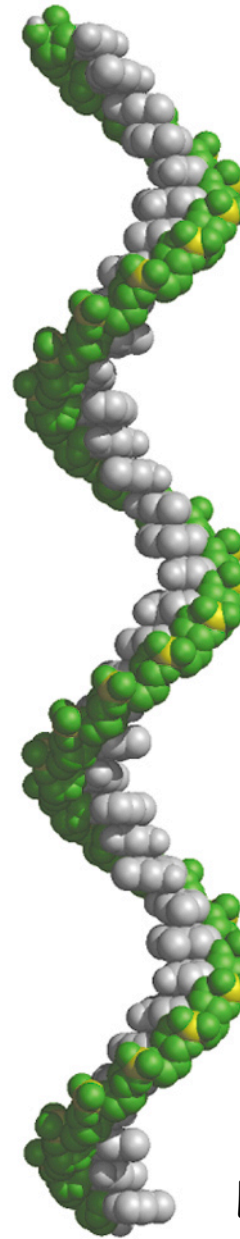


Figura 2.10 Conformazioni impilata e disordinata di un polinucleotide a singolo filamento. Il nastro a elica rappresenta lo scheletro zucchero-fosfato del polinucleotide. Le basi sono mostrate in prospettiva come linee perpendicolari al nastro. La distruzione dell'impilamento delle basi e il loro orientamento casuale aumentano la flessibilità della struttura.

Struttura secondarie comuni nell'RNA

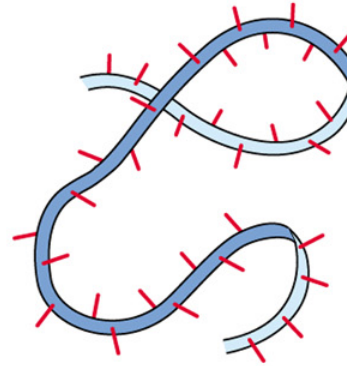
Struttura elicoidale destrorsa di una catena di mRNA



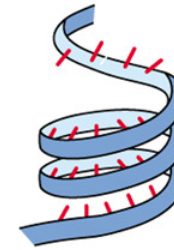
Impilata

Le interazioni più forti sono tra basi puriniche

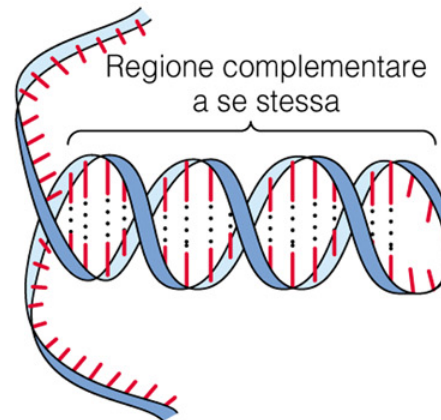
Struttura secondarie comuni nell'RNA



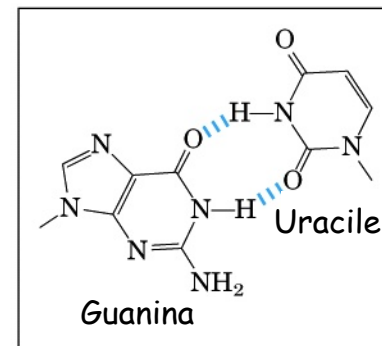
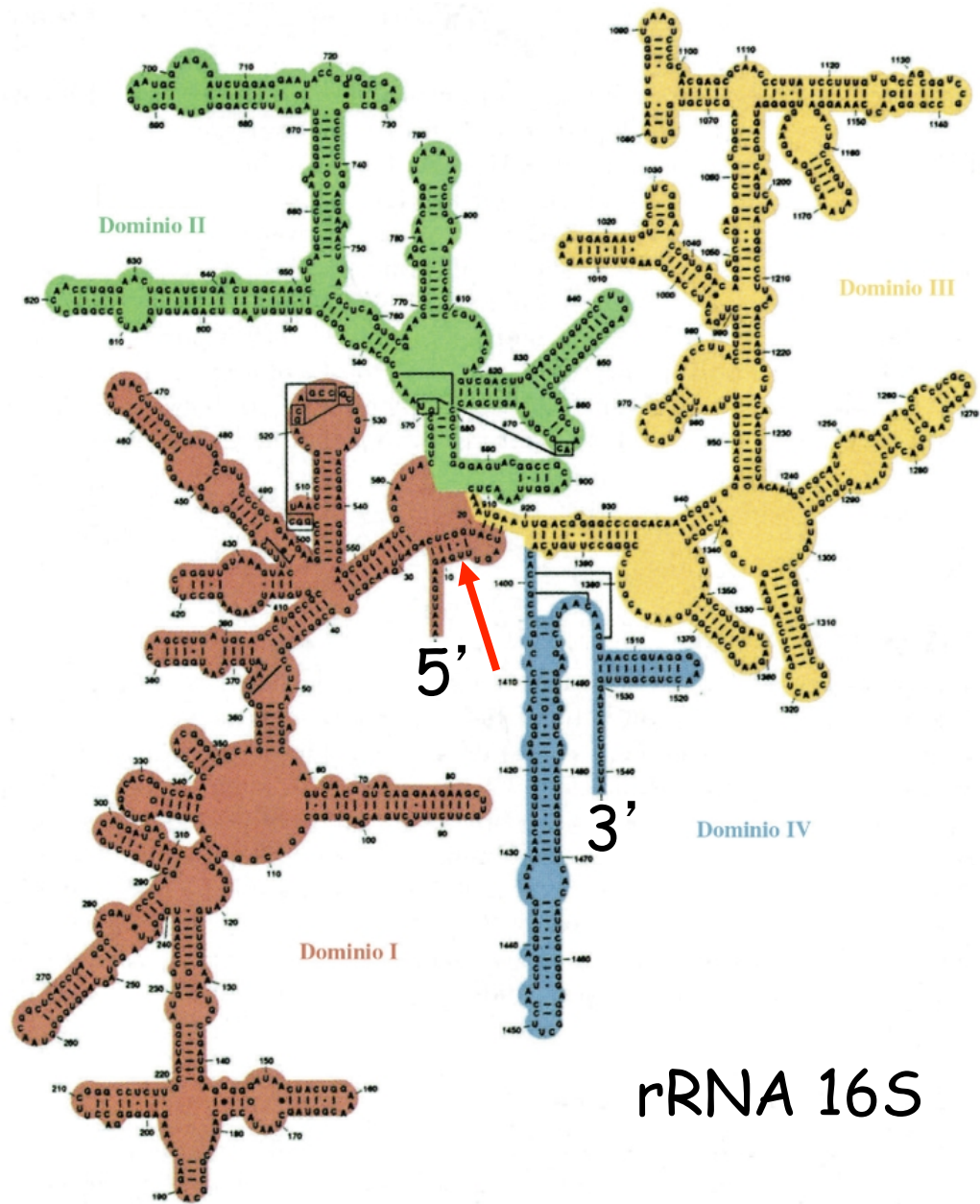
(a) Struttura ad avvolgimento casuale



(b) Struttura con le basi impilate (elica a singolo filamento)



(c) Formazione di una forcina in una regione di autoappaiamento (doppia elica)



RIBOSOMI PROCARIOTICI

(*E. coli*)

Ribosoma

($2,52310^6$ D)



70S

Subunità



30S

($0,93310^6$ D)



50S

($1,59310^6$ D)

RNA

16S RNA
(1542 nucleotidi)

23S RNA
(2904 nucleotidi)

5S RNA
(120 nucleotidi)

Proteine

21 proteine

31 proteine

RIBOSOMI EUCARIOTICI

(Ratto)

Ribosoma

($4,22310^6$ D)



80S

Subunità



40S

($1,4310^6$ D)



60S

($2,82310^6$ D)

RNA

18S RNA
(1874 nucleotidi)

28S + 5,8S RNA
(4718 + 160 nucleotidi)

5S RNA
(120 nucleotidi)

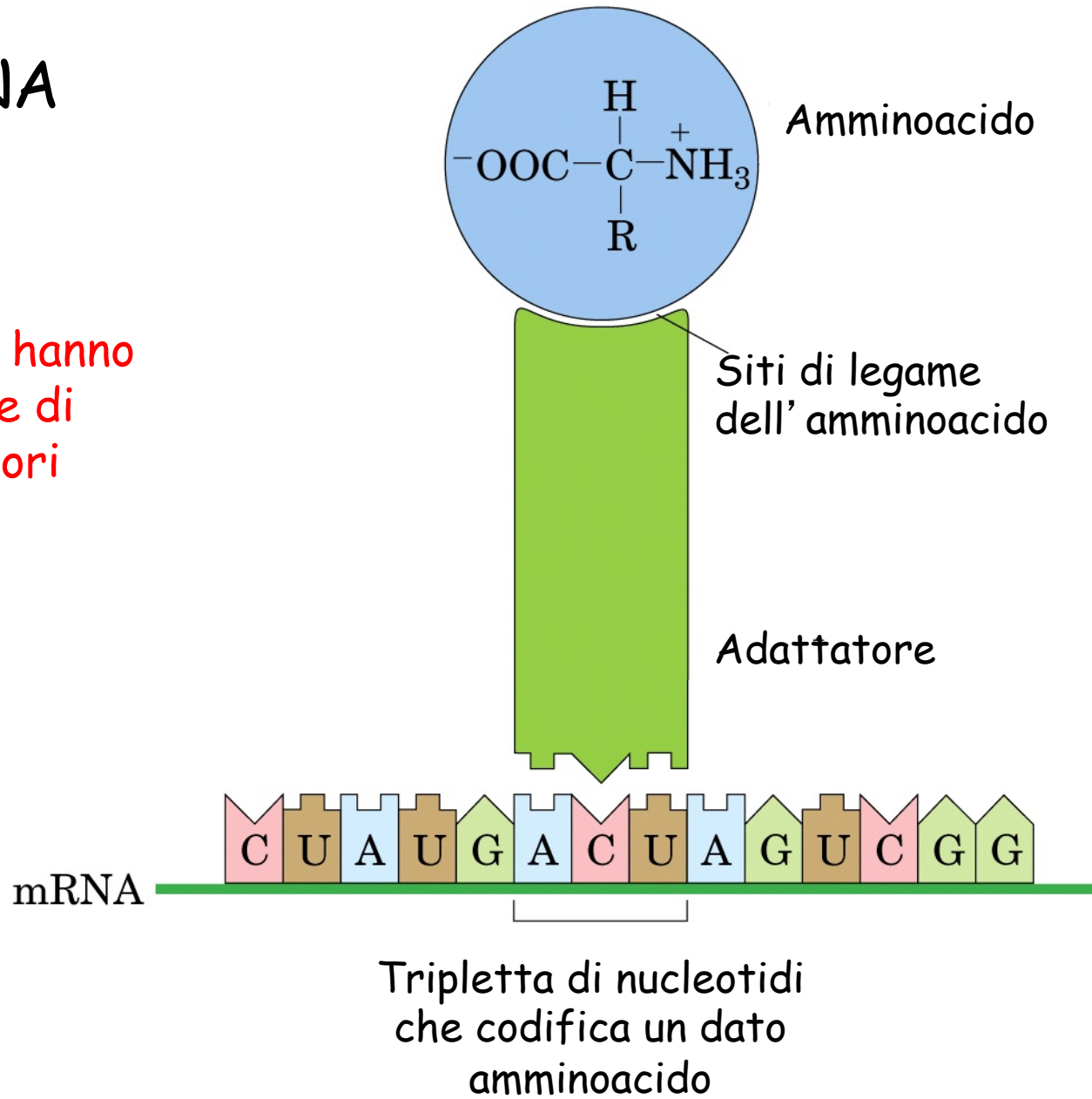
Proteine

33 proteine

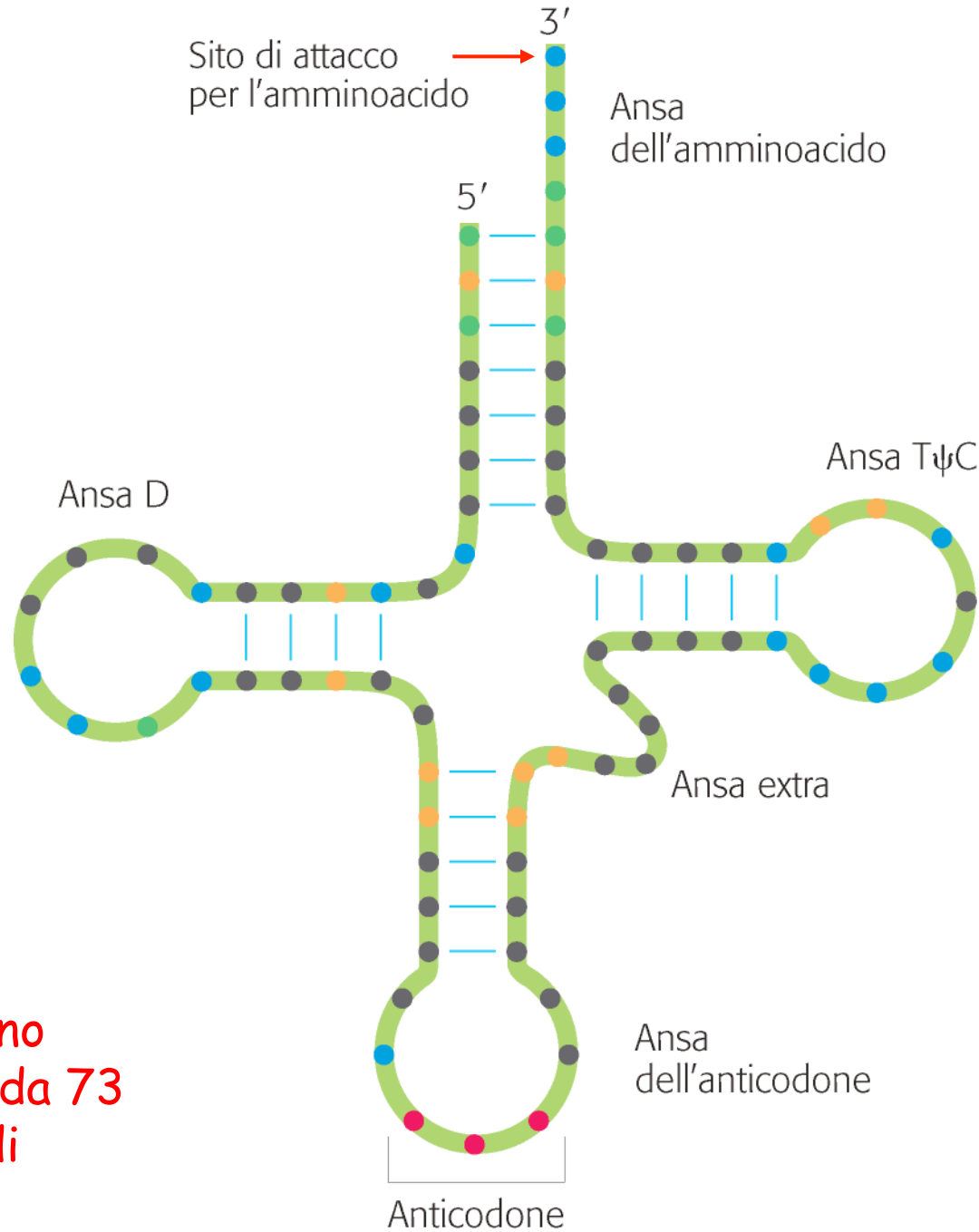
49 proteine

tRNA

I tRNA hanno
funzione di
adattatori

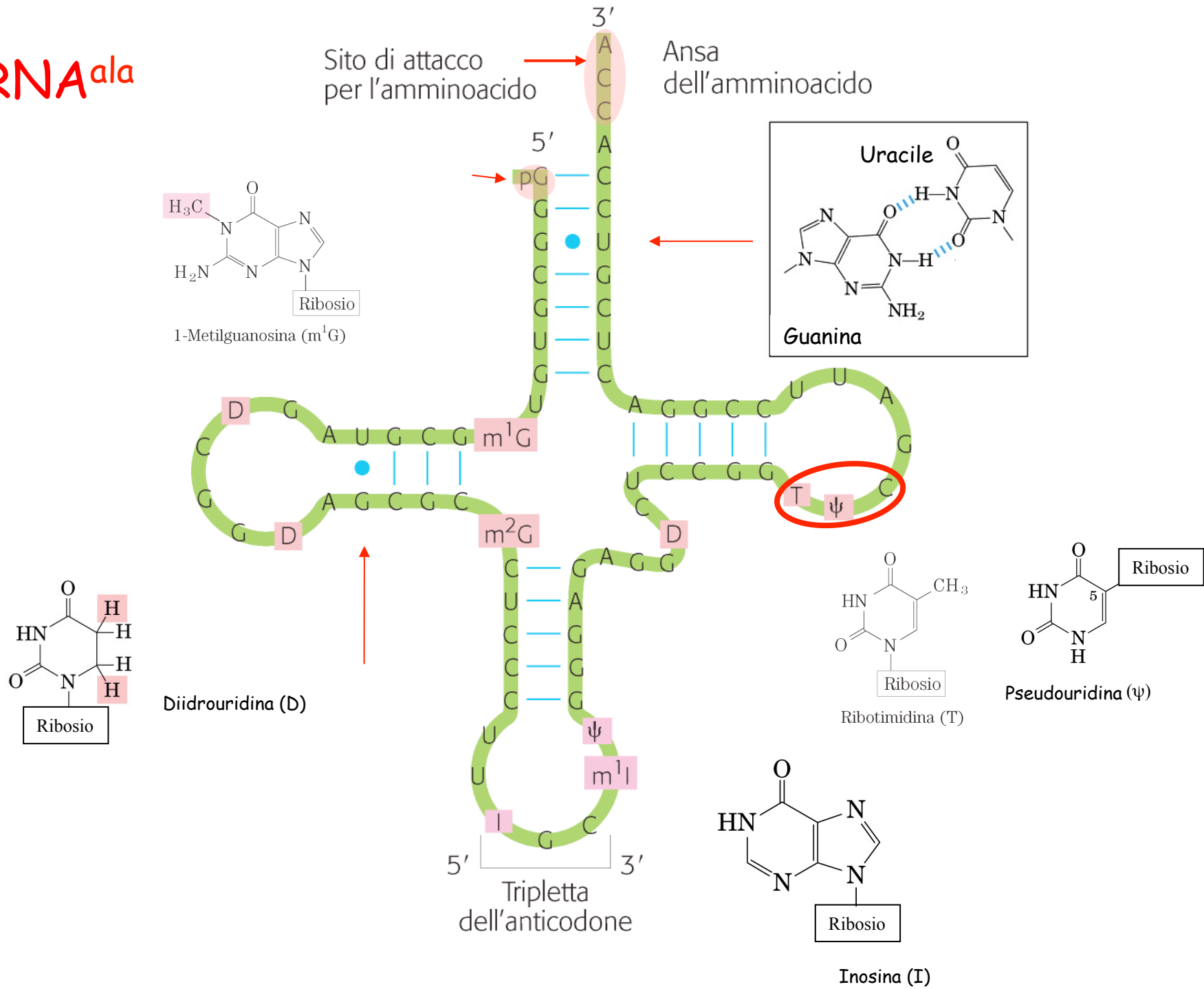


tRNA

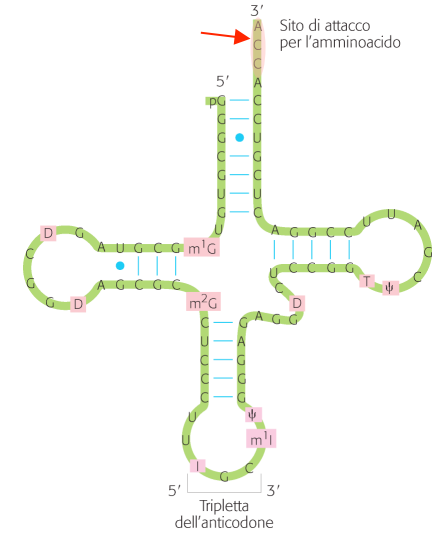
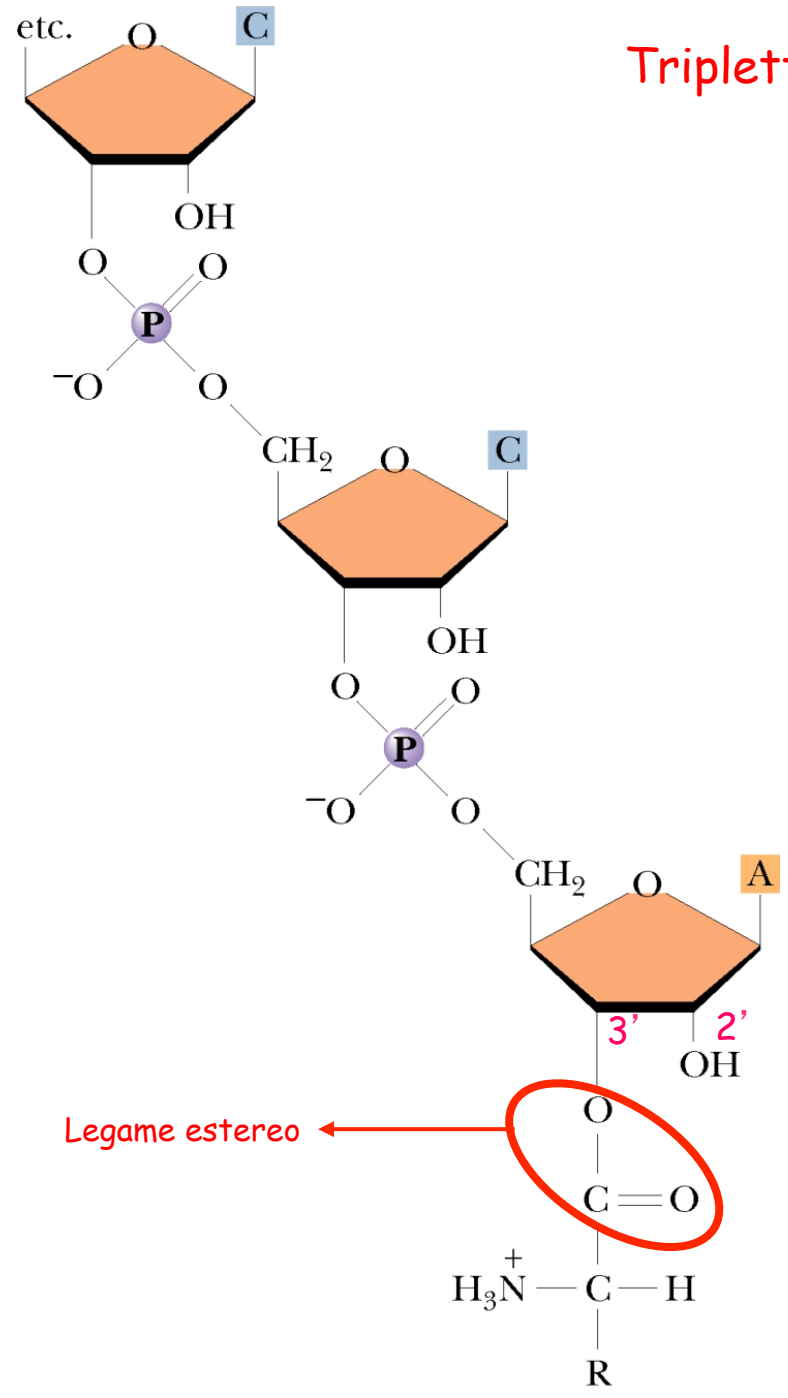


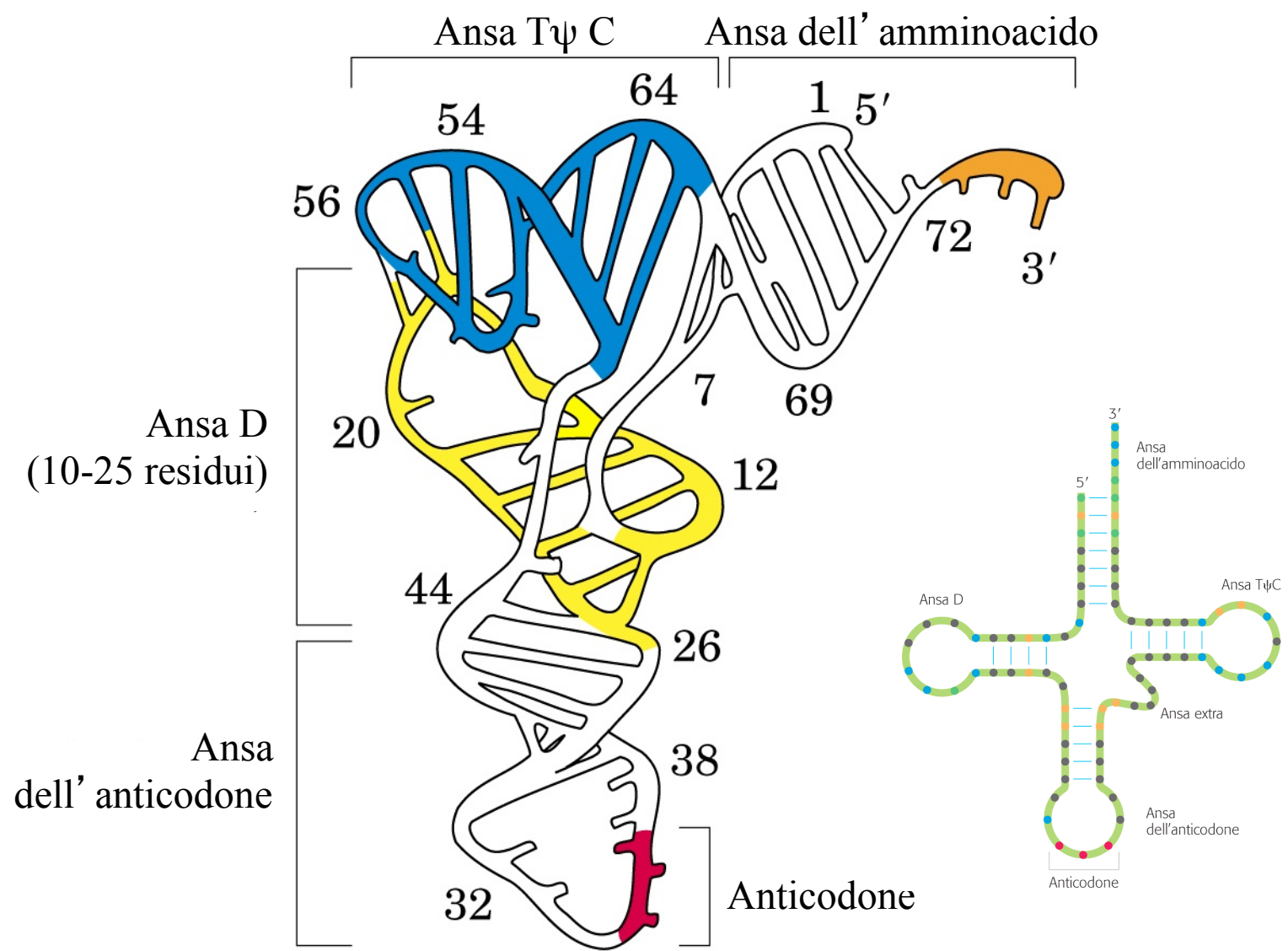
I tRNA possono essere lunghi da 73 a 93 nucleotidi

tRNA^{ala}

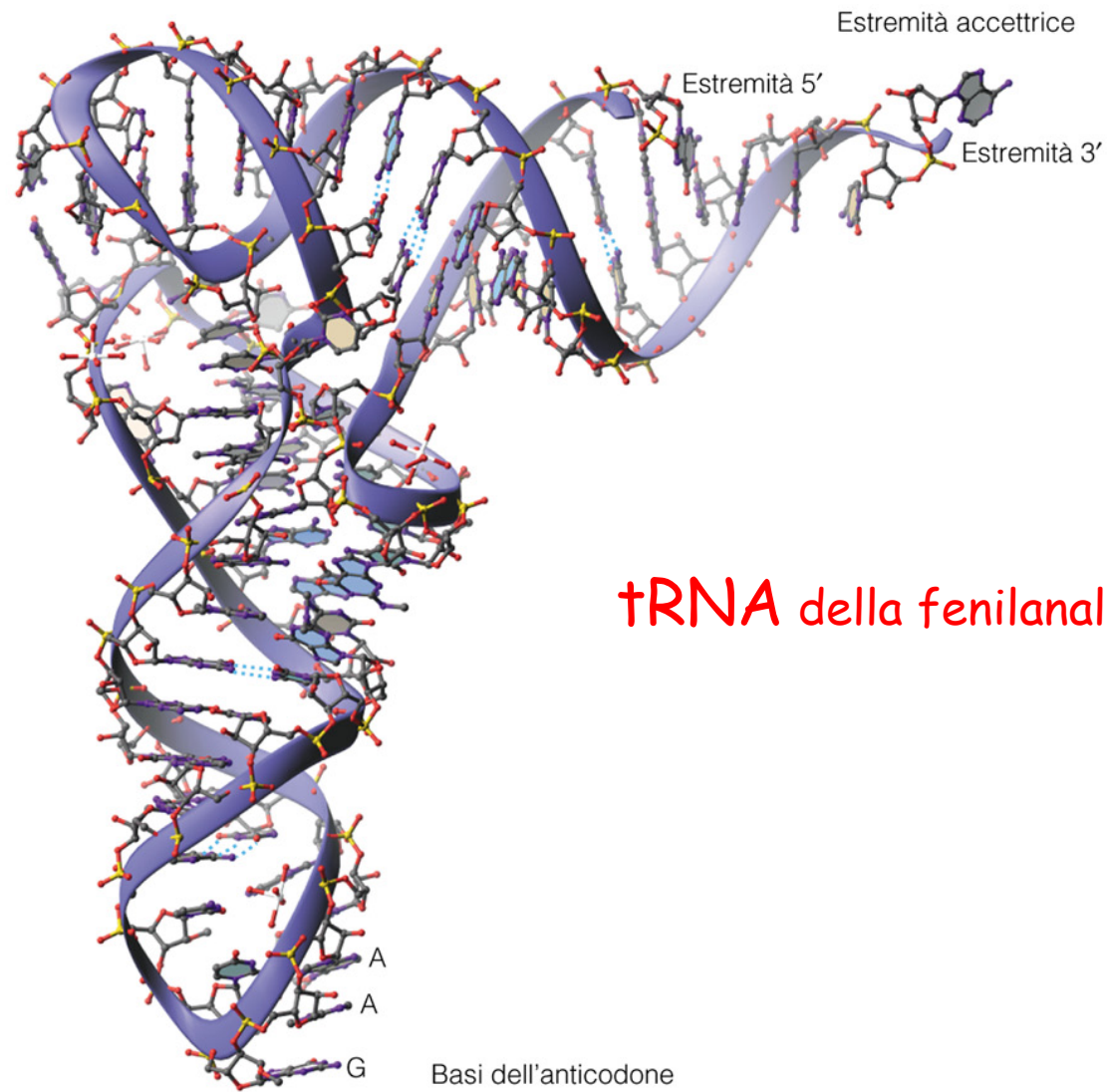


Tripletta ACC all'estremità 3'





(a)



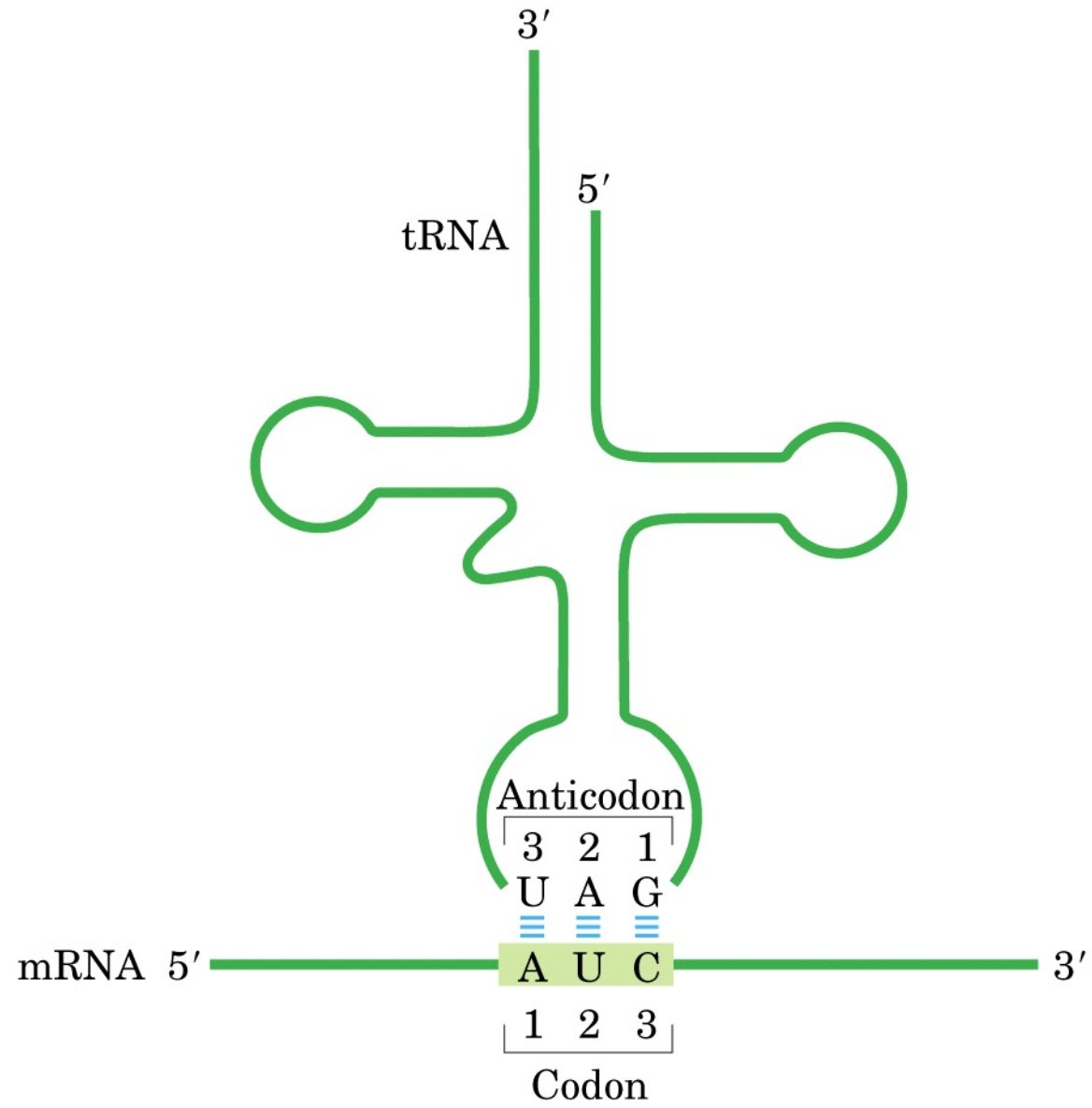
tRNA della fenilalanina nel lievito

Il codice genetico è degenerato: esistono più codoni per quasi tutti gli amminoacidi

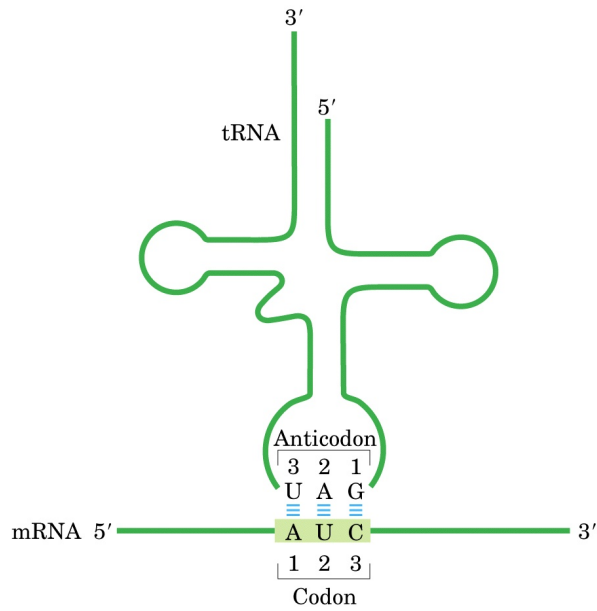
	U	C	A	G
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys
	UUA Leu	UCA Ser	UAA Stop	UGA Stop
	UUG Leu	UCG Ser	UAG Stop	UGG Trp
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg
	AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly
	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly

Degenerazione del codice genetico

Amminoacido	Numero di codoni
Ala	4
Arg	6
Asn	2
Asp	2
Cys	2
Gln	2
Glu	2
Gly	4
His	2
Ile	3
Leu	6
Lys	2
Met	1
Phe	2
Pro	4
Ser	6
Thr	4
Trp	1
Tyr	2
Val	4

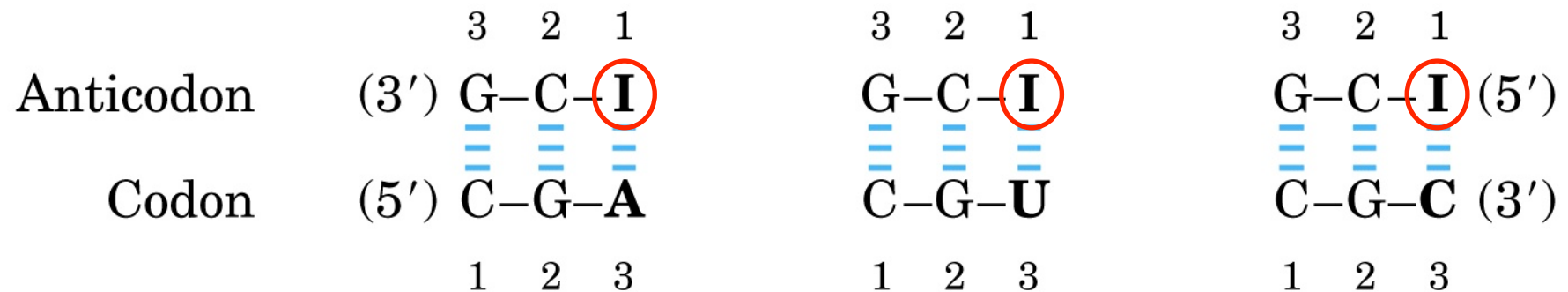


Codone AUC codificante per Ile



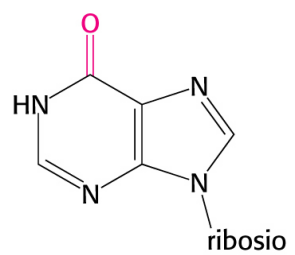
	U		C		A		G	
U	UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys
	UUC	Phe	UCC	Ser	UAC	Tyr	UGC	Cys
	UUA	Leu	UCA	Ser	UAA	Stop	UGA	Stop
	UUG	Leu	UCG	Ser	UAG	Stop	UGG	Trp
C	CUU	Leu	CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg
	CUC	Leu	CCC	Pro	CAC	His	CGC	Arg
	CUA	Leu	CCA	Pro	CAA	Gln	CGA	Arg
	CUG	Leu	CCG	Pro	CAG	Gln	CGG	Arg
A	AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser
	AUC	Ile	ACC	Thr	AAC	Asn	AGC	Ser
	AUA	Ile	ACA	Thr	AAA	Lys	AGA	Arg
	AUG	Met	ACG	Thr	AAG	Lys	AGG	Arg
G	GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly
	GUC	Val	GCC	Ala	GAC	Asp	GGC	Gly
	GUA	Val	GCA	Ala	GAA	Glu	GGA	Gly
	GUG	Val	GCG	Ala	GAG	Glu	GGG	Gly

Lo stesso tRNA può legare tre codoni se presenta la base ipoxantina nel primo nucleotide dell'anticodone

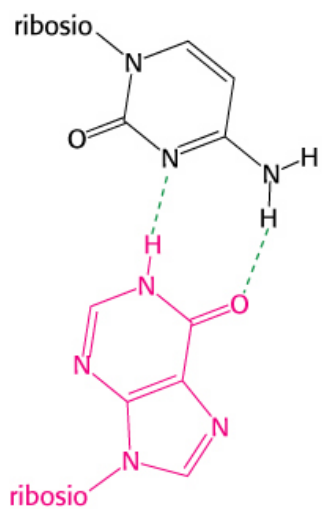


Codoni codificanti per l'amminoacido arginina

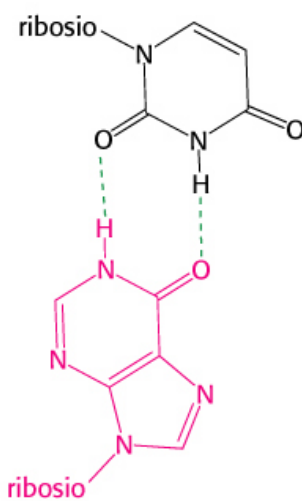
La terza base della maggior parte dei codoni si appaia in modo piuttosto "libero", si dice che "oscilla", con la base corrispondente del proprio anticodone



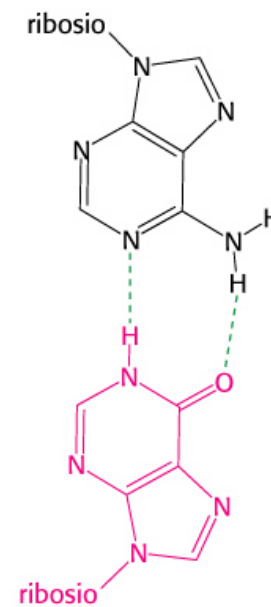
Inosina



**Appaiamento
inosina-citidina**



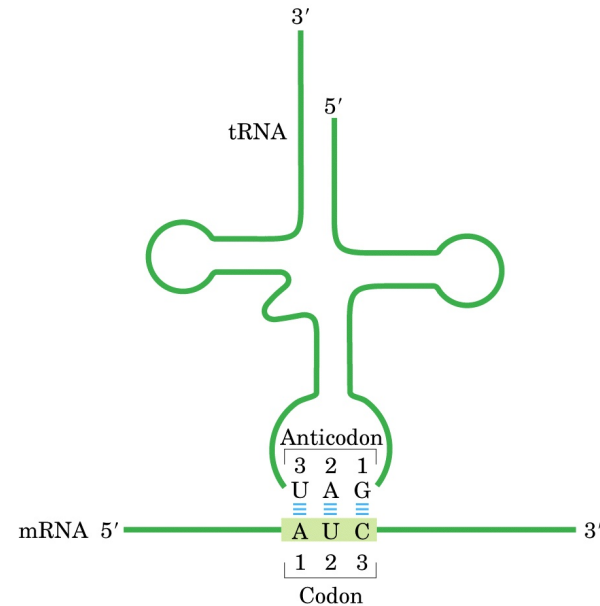
**Appaiamento
inosina-uridina**



**Appaiamento
inosina-adenosina**

Ipotesi dell'oscillazione elaborata da Crick

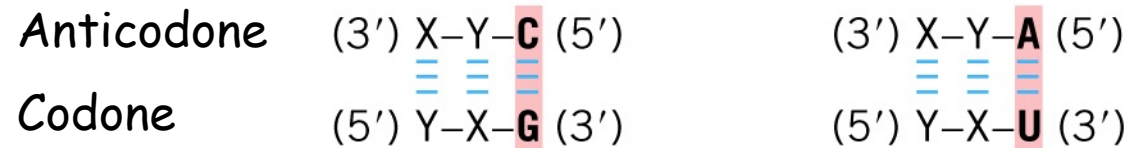
- Le prime due basi di un codone dell'mRNA formano sempre appaiamenti tipo Watson-Crick con la seconda e la terza dell'anticodone
- Se un amminoacido è specificato da più codoni, i codoni che differiscono in una delle prime due basi necessitano di tRNA diversi
- Per la traduzione di tutti e 61 codoni sono necessari almeno 32 tRNA
- La prima base di alcuni anticodoni che è appaiata con la terza base del codone determina il numero di codoni letti da un dato tRNA



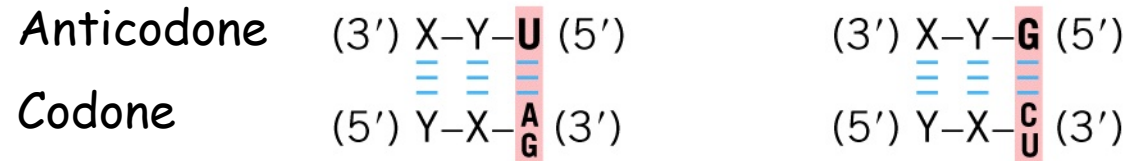
	U	C	A	G
U	UUU Phe UUC Phe	UCU Ser UCC Ser	UAU Tyr UAC Tyr	UGU Cys UGC Cys
	UUA Leu UUG Leu	UCA Ser UCG Ser	UAA Stop UAG Stop	UGA Stop UGG Trp
	CUU Leu CUC Leu	CCU Pro CCC Pro	CAU His CAC His	CGU Arg CGC Arg
	CUA Leu CUG Leu	CCA Pro CCG Pro	CAA Gln CAG Gln	CGA Arg CGG Arg
A	AUU Ile AUC Ile	ACU Thr ACC Thr	AAU Asn AAC Asn	AGU Ser AGC Ser
	AUA Ile AUG Met	ACA Thr ACG Thr	AAA Lys AAG Lys	AGA Arg AGG Arg
G	GUU Val GUC Val	GCU Ala GCC Ala	GAU Asp GAC Asp	GGU Gly GGC Gly
	GUA Val GUG Val	GCA Ala GCG Ala	GAA Glu GAG Glu	GGA Gly GGG Gly

La prima base dell'anticodone determina quanti codoni di un dato amminoacido possono essere riconosciuti dall'anticodone di un tRNA

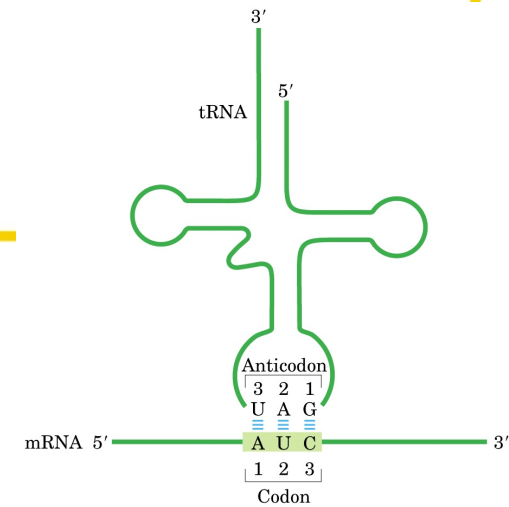
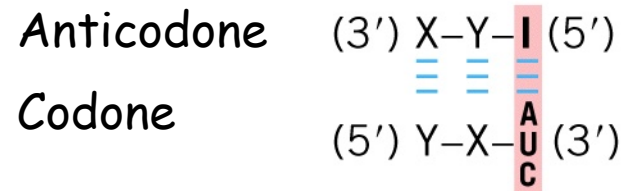
1. Un codone riconosciuto:



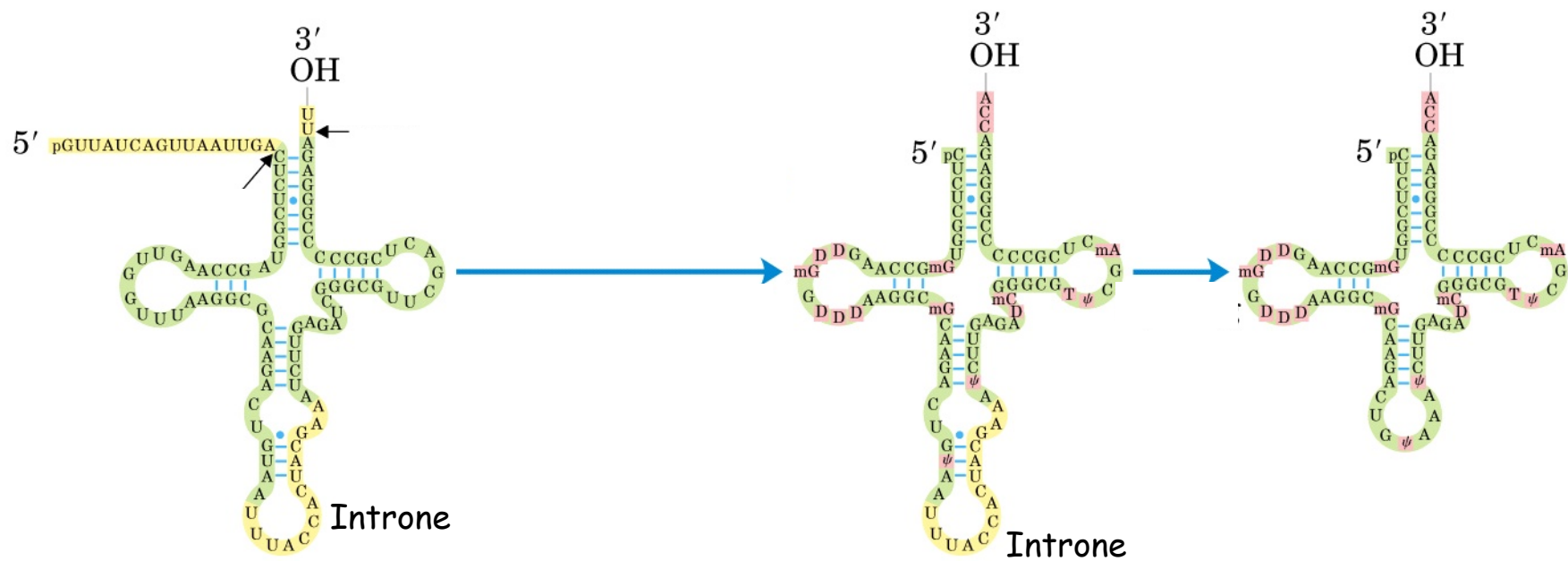
2. Due codoni riconosciuti:



3. Tre codoni riconosciuti:

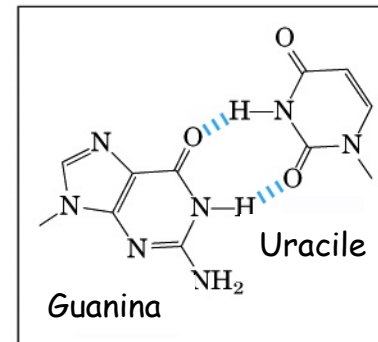
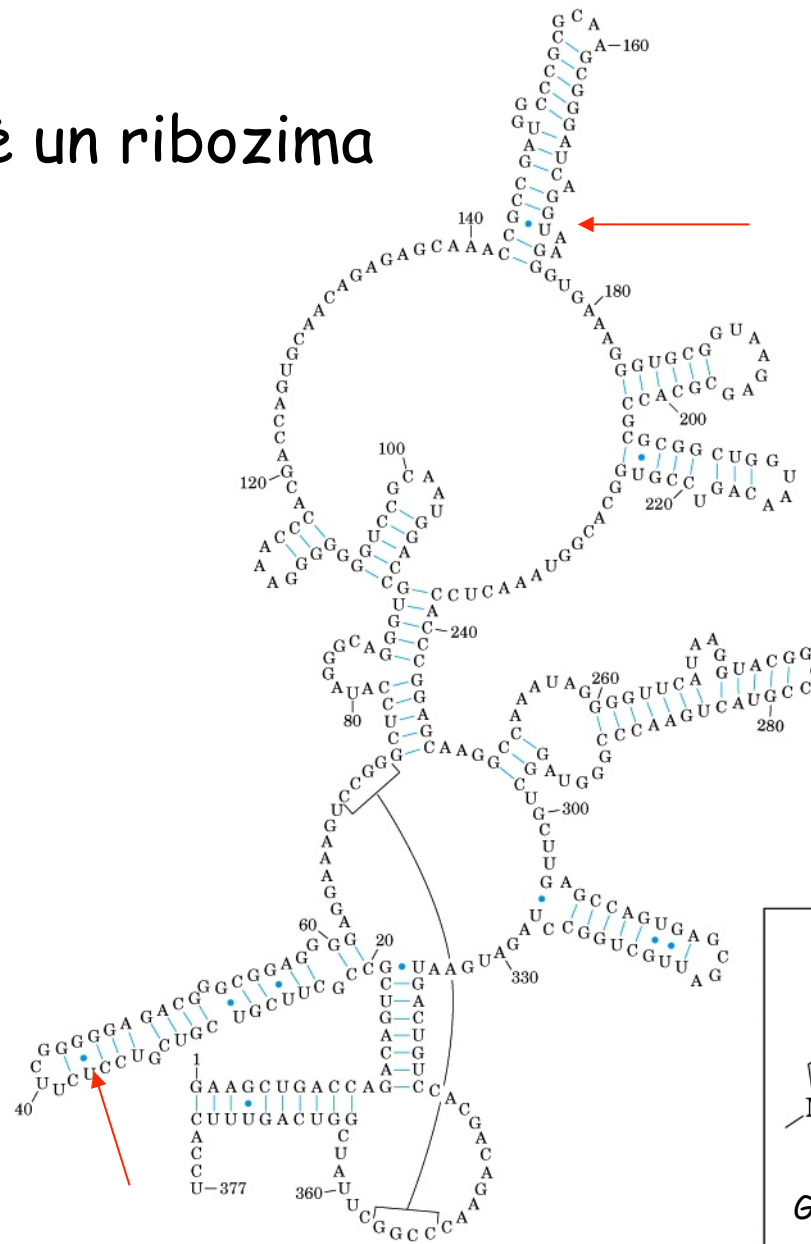


Modificazioni post-trascrizionali dei tRNA



tRNA^{Tyr} del lievito

RNasi P è un ribozima



RNA

- mRNA
- rRNA
- tRNA
- ribozimi
- snRNA small nuclear RNA (legate alle RiboNucleoProteins snRNP)
- snoRNA small nucleolar RNA (legate alle RiboNucleolarProteine snoRNP)
- miRNA