

Biologia

Lezione 1

ESAPTAZIONE = evoluzione per adattamento

TIMELINE

formazione del sistema solare → 4,57 miliardi di anni fa

formazione della Luna → 4,53 miliardi

↳ tramite un impatto tra la terra e un altro pianeta, chiamato Theia

La terra ha passato anni di bombardamenti, ma ciò portò acqua e a molecole complesse

Si creano croste e oceani (4 miliardi di anni fa)

Iniziano le prime forme di vita → 3,5 miliardi di anni fa

I batteri danno inizio alla fotosintesi clorofilliana → 3,0-2,5 miliardi

nascono i primi organismi eucarioti → 2,0 miliardi

si evolvono gli organismi multicellulari → 1,2 miliardi

si sviluppano gli animali → 600-500 milioni

nasce l'uomo → 200 mila anni fa

↳ in Africa

↳ condividiamo un progenitore con: Scimpanzé, Gorilla e Bonobo

Ominimi → nostri antenati → pre-umani

↳ si evolvono a partire da 0,5 milioni di anni fa

escono dall' africa e popolano l' Eurasia

L' uomo si ibrida più volte con altre specie umane anatomicamente arcaiche: Neanderthal e Denisoviani

→ quindi non si sono estinte perché noi ne portiamo alcuni tratti

L'ibridazione è comunissima fra le specie umane

NOMADISMO- MIGRAZIONE- IBRIDAZIONE → hanno contribuito alla Biologia della nostra specie

COME SONO NATE LE PROTOCELLULE: ABIOGENESI

come sono nate le prime cellule:

- non è detto che siano nate sul nostro pianeta → potrebbero essere comparse anche grazie un asteroide
- uno scenario possibile: mondo a RNA

molecole di RNA (simile a un acido nucleico) (il DNA ha funzione di genoma, cioè materiale genetico da distribuire nelle cellule successive)

l'RNA servono a trasportare le informazioni dal DNA fino agli organelli che sintetizzano le proteine, cioè i ribosomi)

nonostante siano più semplici e meno evoluti funzionalmente, hanno una funzione enzimatica (cioè catalizzano reazioni bio-chimiche primitive in queste protocellule) e sono capaci di ripiegarsi come molecole tridimensionali, come fanno le proteine. Inoltre, dato che sono una catena polinucleotidica, sono capaci di autoreplicarsi: si abbinano due a due tra loro e si moltiplicano

Quindi si comportavano come GENOMI (auto replicandosi) e come enzimi (catalizzando le reazioni) quindi si formò prima L' RNA, poi si formarono delle sue forme più evolute → DNA e PROTEINE

Ora ha perso la funzione di genoma

ma in alcuni casi ha la funzione di enzima → i ribozimi (ribosoma o splicing)

Brodo Primordiale di Haldane e Oparin fu testato da Miller

Ha simulato l'atmosfera della terra primitiva per poter fare degli esperimenti, facendo fare una reazione chimica tra diversi ingredienti e dandogli delle scosse elettriche, in un ampolla

Scoprì che amminoacidi, basi azotate e altre molecole cellulari si producono spontaneamente. Quindi, RNA autoreplicandosi possono essere selezionati e fatti evolvere in provetta

SELEX → usato con gli aptameri

meccanismo per il quale si parte da un tratto casuale di RNA, generato ricopiandolo da un tratto complementare di DNA sintetico in laboratorio

Poi questo RNA viene selezionato in base alle sue capacità di catalizzatore. Dopo la I selezione, le molecole selezionate vengono riconvertite in DNA, amplificate in miliardi di copie identiche, poi di nuovo trascritte a RNA corrispondenti.

Questi di nuovo selezionati per la capacità di catalizzare una reazione, riportati a DNA, riamplicati, ritrascritti e così via.

Così da selezionare una qualche decina di RNA con una buona capacità di catalizzare e che possono essere utili in laboratorio

In laboratorio, si ha anche dimostrato che i lipidi hanno delle capacità bio-fisiche e svolgono la funzione di contenitore degli acidi nucleici

Teorie cellulari

→ tutti gli esseri viventi (terrestri, attuali o passati) sono formati da una o più cellule

→ tutte le cellule hanno alcune caratteristiche costanti:

- membrana plasmatica formata da molecole di lipidi
- DNA come materiale genetico
- citoplasma, e ribosomi per sintetizzare le proteine a partire da uno stampo, l'RNA messaggero

IL DOGMA CENTRALE DELLA BIOLOGIA

Ogni organismo cellulare segue i principi comuni basati sull'uso di:

- DNA, come magazzino di informazioni (genoma)
- RNA e proteine per trasferire queste info, ed eseguirle per il funzionamento della singola cellula o di un organismo multicellulare complesso

rRNA → ribosomiale → fondamentale come catalizzatore

ribosoma → organello fondamentale

proteina → catena di amminoacidi

mRNA → veri e propri portatori del codice genetico necessario per la sintesi

tRNA → transfer → attacca a sé un particolare singolo monomero di amminoacido e fa da adattatore, si appaia con il suo complementare per poter formare la catena di amminoacidi

Tutti gli organismi derivano da un progenitore comune

Questo progenitore viene chiamato luca (last universal common ancestor)

Poi si divide in eubatteri e archeobatteri

Gli archea si dividono in funghi, animali, protisti e piante

LUCA → aveva tutte o quasi tutte le caratteristiche fondamentali di una cellula

ex: ribosomi e sintesi proteica

PROCARIOTI

eubatteri

Unicellulari o multicellulari semplici

Mancano di organelli nel citoplasma a parte i ribosomi

molti eterotrofi, ma anche autotrofi (cyanobatteri)

gli archaeobatteri (archaea) sono un gruppo distinto

EUBATTERI

Numero infinito di specie

- ❖ Mancano di compartimenti interni
- ❖ Hanno una parete cellulare di peptidoglicano: il peptidoglicano è formato dalla membrana esterna e da una capsula idratata; la capsula ha varie funzioni, come mimetizzare le cellule
- ❖ Hanno un singolo cromosoma circolare

I batteri GRAM POSITIVI hanno un solo strato di peptidoglicano che per questo viene chiamato parete

I batteri GRAM NEGATIVI hanno uno strato sottile di peptidoglicano, ma hanno anche la membrana esterna, con una struttura lipidica ben diversa dalla membrana interna: lo spazio tra le 2 membrane si chiama spazio periplasmico

I gram:

positivi → si colorano di blu/viola

negativi → di rosa, perché si colorano di poco

gli eubatteri oltre al DNA principale, hanno molti elementi genetici nuovi

ex: i plasmidi → responsabili delle resistenze ad antibiotici

i plasmidi possono crescere di centinaia di copie identiche, non come il cromosoma che è uno solo inoltre, i plasmidi possono essere trasmessi da cellula a cellula

ARCHEA

Diversi dagli eubatteri

→ Nel 1977 Carl Woese inventa una tecnica di comparazione degli rRNA 16s, che segna l'avvento definitivo della filogenesi molecolare (classificazione degli organismi). E dimostra che gli Archea sono distinti dagli eubatteri, e più vicini agli eucarioti

Gli archea non hanno peptidoglicano nella parete

Presentano somiglianze genetiche e biochimiche con gli eucarioti:

il loro DNA è avvolto intorno a proteine e forma cromatina

il macchinario per la sintesi di DNA, RNA e proteine ha elementi in comune con quello eucariotico

ex: archea ed eucarioti usano una tata binding protein per riconoscere la sequenza dei promotori

necessari alla trascrizione- gli eubatteri usano un fattore σ

però gli archea hanno fosfolipidi di membrana differenti da quelli batteri ed eucariotici

archea:

1. I crenarchaeota

↳ sono ipertermofili (possono sopravvivere a elevate temperature $\leq 121^\circ\text{C}$)

ma anche nel plankton delle acque marine fredde, e nei suoli, dove convertono ammoniaca in nitriti (nitrificazione)

2. Gli euryarchaeota

vivono in ambienti estremi

termoacidofili

↳ (nelle sorgenti calde sulfuree, nei black smokers sottomarini)

I metanogeni → nella famiglia di stagni, paludi e nei dendriti fognari; nel rumine dei bovini, nel colon dei mammiferi, nell'intestino delle termiti

Gli alofili → vivono in ambienti salatissimi, come il mar morto

3. Gli archea asgard

↳ sono i più strettamente imparentati agli eucarioti

vivono in ambienti freddissimi

un albero della vita eucariotico più moderno

l'avvento della filogenesi molecolare ha consentito di costruire un albero eucariotico più complesso

- Opisthokonti (animali, funghi)
- Archaeplastida (piante, alghe verdi e rosse)
- I cosiddetti protisti sono riclassificati in molti raggruppamenti distinti, di uguale dignità tassonomica rispetto a opisthokonti e archaeplastida (e in parte al loro interno)

I VIRUS

non sono nominati perchè: NON SONO CELLULE

sono parassiti genetici degli organismi cellulari

Formano un impero genetico distinto rispetto all' impero cellulare

↳ sono abbondantissimi (le particelle virali sono 10 volte più numerose delle cellule nei mari)

sono più vari come contenuto in geni unici e nel tipo di materiale ereditario e nel modo di replicarlo

Insieme a elementi genetici mobili senza involucro proteico (come i plasmidi) sono la causa di trasferimento genico orizzontale fra organismi cellulari (che rimescola le carte dell' albero evolutivo)

TRASFERIMENTO GENICO ORIZZONTALE

Non è vero che sono un impero distinto

perché nel genoma umano ci sono diverse forme parassitari e dei geni virali, ma sono tenuti sotto controllo

Anche noi siamo, in parte, virus

L' 8% del nostro DNA genomica è fatto da retrovirus endogeni integrati (ERV), in gran parte " fossili

Insieme: trasposoni, ERV e introni coprono più della metà del genoma umano

Tratti di DNA parassitario sono stati via via addomesticati per usi cellulari in tutta la storia dell' evoluzione e in parte nell' EUCARIOGENESI

Lezione 2

GLI EUCARIOTI

Parafiletico → fa una classificazione di tipo approssimativo e infondata dal punto di vista evuzionistico

Le "invenzioni" delle cellule eucariotiche

Evoluzione di un sistema di endomembrane (sviluppato da sistemi tubuliformi che servivano ai preeucarioti per espellere dalla cellula enzimi digestivi e assorbire materiale digerito extra-cellulare) ed estesa compartimentalizzazione del citoplasma

Si forma l'involucro nucleare («carioteca»), in connessione con le membrane secretorie; si evolvono la mitosi moderna ed il trasporto nucleo-citoplasmatico

La replicazione del DNA e la sintesi degli RNA vengono separati dalla sintesi delle proteine

Il nucleo eucariotico

Consente alle cellule di alloggiare un genoma di DNA lungo e frammentato, formato da molti cromosomi lineari avvolti attorno agli istoni e legati ad altre proteine per formare la cromatina

Il nucleolo non ha una membrana, resta compatto grazie a delle piccole interazioni fra ribosomi e proteine

I pori nucleari sono canali proteici che attraversano entrambe le membrane nucleari

Proteine grandi, RNA e complessi di macromolecole attraversano i pori in modo regolato

Mitocondri

Il citoplasma contiene mitocondri, nei quali viene sintetizzata la maggior parte dell'ATP cellulare, la molecola di accumulo di energia chimica, con un processo chemio-osmotico

Mitocondri (e cloroplasti) sono endosimbionti

-1,5 miliardi di anni fa un eucariote primitivo ingoia un procariote e ne ottiene ATP

-la maggior parte dei geni del procariote passano al nucleo (noi eucarioti siamo un patchwork genetico)

I mitocondri attuali contengono ancora diverse copie di un piccolo genoma mitocondriale circolare

Nell'uomo, il DNA mitocondriale ospita 37 geni (13 che codificano le proteine, 24 per rRNA e tRNA mitocondriale); gli enzimi che servono per queste reazioni sono tutti di natura batterica (ex: i ribosomi). La filogenesi molecolare basata sugli rRNA 16s indica che il progenitore dei mitocondri era simile agli attuali -proteobatteri

I mitocondri (come i batteri) producono ATP creando una forte concentrazione di cariche positive su un lato della membrana interna
colpo di genio:

- mantenendo al proprio interno molte "centraline energetiche"...
- la cellula eucariotica può aumentare di dimensioni ed espandere la superficie esterna...
- senza rimanere fulminata (batterie mitocondri non possono essere più grandi di quanto sono, per non autoannichilirsi)

L'origine degli eucarioti potrebbe essere ancora più complicata

Accontentarsi di un solo evento di endosimbiosi Archea-Alpha- Proteobatterio rende non ovvio spiegare perché

- esiste una frazione di geni specifici degli eucarioti che non derivano dagli Archea
- le membrane di noi eucarioti sono fatte come quelle eubatteriche, non come quelle archeane

Altre teorie:

Abbiamo adottato la sintesi dei fosfolipidi dell'antenato del mitocondrio o in realtà si era già verificato una precedente endosimbiosi di un archeobatterio ingoiato da un batterio (ipotesi della sintrofia) si pensa che un eubatterio abbia ingurgitato sia un archea (recente, simile a noi), sia un -protobatterio. Così l'eubatterio diventa il genoma nucleare, l'archea diventa il nucleo

Per questo le nostre membrane assomigliano a quelle degli eubatteri
sta di fatto che l'eucariogenesi si è sviluppata, e ha portato a noi.

ALTRE "INVENZIONI" DELLE CELLULE EUCARIOTICHE

1. la riproduzione sessuata → crea dei "pianeti" aploidi grazie a un meccanismo chiamato MEIOSI, una modalità di divisione cellulare, di divisione e duplicazione cellulare, in cui c'è anche il meccanismo della ricombinazione che fa sì che in un organismo diploide, come siamo noi, la coppia materna e paterna di ogni cromosoma vanno incontro ad un appaiamento temporaneo, con degli scambi reciproci fra coppie materne e paterne sdoppiati nei loro cromatidi, che rimescolano completamente l'origine paterna e materna originaria delle 2 coppie

la meiosi è una fonte di esteso ricombinamento di geni e di varianti alleliche nel processo di generazione dei gameti

noi siamo diploidi, nella meiosi il gamete diventa aploide → questo ciclo di ploidia (cioè da diploide a aploide) si accompagna con il ciclo riproduttivo

la ricombinazione serve per:

- sottrarsi all'ingranaggio di Muller (Muller's ratchet, accumulo irreversibile di mutazioni dannose)
- favorire il rimescolamento genetico della popolazione di cellule o organismi (soprattutto per fronteggiare la pressione creata dai patogeni: l'ipotesi della regina rossa.)

2. Multi cellularità complessa

- controllo sofisticato del ciclo di divisione cellulare (divisioni asimmetriche, grazie a cellule staminali che si dividono asimmetricamente formando una copia di se stessa e una versione un po' diversificata che andrà incontro a successive divisioni)

- differenziamento cellulare, in parti di una linea germinale (per i gameti)
- senescenza e suicidio cellulare (apoptosi...)

3. invecchiamento e morte dell'individuo

4. cancro, cellule che sfuggono ai controlli

Anche i funghi, alghe verdi, alghe rosse... hanno inventato la multicellularità
→ quindi servono per gli esperimenti scientifici.

EVO-DEVO

Negli organismi multicellulari complessi esiste un piano orchestrato/ una gerarchia di geni che controllano altri geni e fanno sì che l'organismo funzioni correttamente se questi geni smettono di funzionare, ex: non fanno più la proteina corretta, a cascata, produce effetti negativi su tutta l'organizzazione

Basta un singolo gene di controllo alterato, per cambiare drasticamente la struttura di una parte del corpo

su questo, in particolare, agisce la selezione naturale: EVO-DEVO (evolutionary development biology)

l'organismo si evolve

Linea somatica vs linea germinale

CELLULE SOMATICHE → tutte le cellule diverse dai gameti (la maggior parte del soma)

GAMETI → prodotti per meiosi dalla linea germinale

N.B solo i cambiamenti che interessano la linea germinale sono trasmessi alla prole

I CICLI CELLULARI DI DIVISIONE CELLULARE

↳ MITOSI E MEIOSI

Differenze fra cellule batteriche ed eucariotiche

Una cellula di E. coli si divide in 2 cellule figlie non appena ha replicato tutto il cromosoma

Una cellula di mammifero invece no

• NUMERO DI CROMOSOMI

mentre i batteri hanno un solo cromosoma, gli eucarioti hanno molti cromosomi (ad esempio: noi ne abbiamo 23)

• FORMA E COMPLESSAMENTO DEI CROMOSOMI

I singoli cromosomi eucariotici sono lineari e molto + lunghi di quelli batterici

IL DNA è avvolto attorno a proteine (Istoni) e forma i nucleosomi

• NUMERO DI COPIE DI CIASCUN CROMOSOMA

molte cellule eucariotiche sono diploidi: 2 copie di ciascun cromosoma

• SCANSIONE TEMPORALE

la replicazione dei cromosomi eucariotici e la loro ripartizione fra cellule figlie avvengono in stadi diversi del ciclo cellulare

MITOSI

Interfase (19-23 h) + mitosi (1 h)

Interfase (fase G₁, S, G₂)

Mitosi (fase M: profase, pro-metafase, metafase, anafase, telofase)

Il ciclo dura 20-24 h

N.B

Negli eucarioti diploidi, come l'uomo, la ploidia (= numero di genomi) è 2n per tutto il ciclo cellulare delle cellule somatiche (non riproduttive)

Il contenuto in DNA per cellula oscilla fra 2c (fase G₁) e 4c (fasi G₂-M)

MECCANISMI PARASESSUALI ED EVOLUZIONE NEI BATTERI

la presenza di una parete e l'assenza di un citoscheletro complesso favoriscono la fusione fra cellule

→ gli scambi di DNA genomico, anche interspecifici, avvengono grazie a trasferimento intenzionato con proteine

> CONIUGAZIONE

> TRASFORMAZIONE → le cellule cantano DNA da altre cellule, magari perchè sono morte

> TRASDUZIONE mediata dai virus (batterio fagi) → infettano una cellula, a volte incorporando anche del DNA

→ forte impatto del trasferimento genico orizzontale sull'evoluzione dei batteri

REPRODUZIONE EUCARIOTICA

- ASESSUATA

molti eucarioti multicellulari si riproducono anche per:

- scissione
- gemmazione
- frammentazione vegetativa
- propaguli pluricellulari
- sporulazione

alcuni eucarioti sanno riprodursi asessualmente, producendo cloni (prole geneticamente identica al genitore)

- SESSUATA

Fusione di 2 gameti per produrre un singolo zigote → MEIOSI

Con l'eccezione di organismi autofecondanti (ex: alcune piante) lo zigote deriva da gameti di genitori distinti

LA MEIOSI CREA RIASSORTIMENTO GENETICO

Nel replicare cellule somatiche, la mitosi produce cellule figlie geneticamente identiche alla cellula genitrice (da $2n$ a $2n$)

La meiosi produce riassortimento genetico tramite rimescolamento dei cromosomi materni e paterni e il crossing over (+ conversione genica)

> Nessuna cellula figlia generata nella meiosi è geneticamente identica a un set aploide paterno o materno originale

> con la fecondazione, la fusione di gameti aploidi unici produce una prole realmente unica.

MEIOSI - differenze chiave rispetto alla mitosi

- la meiosi dimezza il numero di cromosomi: $2n \rightarrow 1n$
- 2 divisioni (la mitosi solo una)
- I set aploidi finali dei gameti differiscono geneticamente fra loro, e da quelli dei genitori

Lezione 3-4

Il DNA

È una macromolecola stabile, capace di:

replicarsi fedelmente

codificare RNA → proteine

accumulare mutazioni a bassa frequenza, da cui: variabilità genetica delle popolazioni, ed evoluzione degli organismi

parentesi chimica:

i carboidrati (zuccheri)

❖ monosaccaridi: il glucosio → catena di 6 carbonio legati da legami covalenti singoli

i monosaccaridi si condensano formando disaccaridi → ex: saccarosio, lattosio; e polisaccaridi ex: glicogeno

i 2 pentosi usati negli acidi nucleici: ribosio e deossiribosio

a quest'ultimo manca il gruppo ossidrilico (OH)

basi azotate cicliche (di carbonio, idrogeno e ossigeno)

purine: hanno un anello doppio → adenina e guanina

pirimidine → citosina, timina (dna), uracile (rna)

i nucleotidi, sono formati da:

- ribosio o deossiribosio
- fosfato (mono-di-tri) legato a C5 (5') del pentoso
- base azotata ciclica al C1 del pentoso

LA GIUSTA TERMINOLOGIA CHIMICA

Basi → Adenina, Timina, Uracile, Citosina, Guanina

Nucleosidi (la base + lo zucchero) → (Deossi)Adenosina, (Oleosi) Citidina, (deossi) guanosina, timidina, uridina

NUCLEOTI → Deossiadenosina (etc) mono, di o tri- fosfato: dAMP, dADP, dATP etc...

Adenosina (etc) mono, di, tri fosfato: AMP, ADP, ATP etc...

Storia del DNA

- F. Misenti (1871) → voleva studiare le proteine, ma scopre una molecola speciale: la nucleina

- Phoebus Levene (1910-1929)

↳ Il DNA è una catena di nucleotidi

- Il principio trasformante

Fred Griffith (1928) → il principio trasformante

Oswald "Babe" Avery (1944) → il DNA è il Principio trasformante

Alfred Hershey e Martha Chase (1952) → i batteriofagi e il frullatore

Erwin Chargaff → le regole di Chargaff: Per il DNA di tutti gli organismi → purina con pirimidine, quindi A-T e G-C

- Rosalind Franklin, Maurice Wilkins, James Watson e Francis Crick (1953) → IL DNA è una doppia elica

Rosalind ha dato le basi per poter scoprire il modello del DNA, ma Watson e Crick si sono appropriati della loro ricerca e nessuno dei 3 nel loro discorso ha accennato alle scoperte di Franklin

Acido deossiribonucleico: DNA

• I nucleotidi formano ponti-monofosfato (legami fosfodiesterici) fra C5 e C3

• DNA: Acido Deossiribonucleico

DOPPIAELICA

- le basi contrapposte nelle 2 catene formano ponti idrogeno: 2 in A-T, 3 in G-C

- le 2 catene hanno andamento antiparallelo

IL PERCHÈ DELLA TIMINA

Può esserci dell'Uracile nel DNA

la causa della deaminazione della citosina: cioè muta (mutazione casuale) e perché il gruppo NH₂ diventa un gruppo cheto (come l'uracile)

Quando ciò avviene, intervengono gli apparati della cellula, fatti da enzimi che monitorano la struttura del DNA. E ce ne sono alcuni specializzati (enzimi-sentinella) nell'individuare gli uracili, che sono estranei

Piega il DNA per togliere l'uracile e lo taglia. E altri enzimi riproducono la citosina. La timina quindi, sostituisce l'uracile, se no questi enzimi non avrebbero potuto riconoscere gli uracili da eliminare e quelli da tenere

Inoltre, il gruppo CH₃ della Timina è più innovativo e permette di legarsi meglio all'adenina

DOPPIA ELICA
Il DNA (forma B) nella cellula è una doppia elica destrorsa
diametro max: 20 Å

Le coppie di basi al suo interno:

- sono visibili attraverso un solco maggiore ed un solco minore
- sono ampliate con orientamento a circa 90° rispetto all'asse dell'elica
- 3,4 Å fra coppie di basi, 36 Å per giro, 10,5 basi per giro

LEGAMI CHE STABILIZZANO LA DOPPIA ELICA

- I legami idrogeno tra le basi complementari non sono sufficienti a stabilizzare la struttura (potrebbero formarsi anche con l' acqua del solvente)
- le interazioni idrofobiche e di van der waals (forze di stacking) tra i piani di coppie di basi adiacenti contribuiscono in modo determinante alla stabilità

SOLCO MAGGIORE e SOLCO MINORE

misura circa il doppio del solco minore

Particolari sequenze di basi in entrambi i solchi possono essere legate specificamente da altre molecole, senza aprire la doppia elica

le proteine spesso si legano attraverso il solco maggiore, perchè fornisce più punti di contatto con un ordine preciso

la forma A DNA è una versione disidratata della forma B. i solchi sono ridotti e non possono prendere le proteine. Inoltre, è più rigida, ed è più facile spezzarsi. L'RNA è in forma A per questo è stato sostituito al DNA (più flessibile)

G-QUADRUPLEX

sequenze di Dna ricche in guanine possono disporsi a formare G-quadruplex (o G-tetradì) inter-bi-o tetra molecolari

Le guaine si dispongono in anelli di 4, stabilizzati da un catione monovalente

si accumulano in fase S e sono stabilizzati dalla piridostatina e telomestatina presenti soprattutto nei telomeri, porzioni che si trovano alla fine del DNA

Potrebbe essere un'arma contro i tumori, ma ancora è da studiare

REPLICAZIONE DEL DNA

↳ fatta dall'aiuto delle proteine

Il Dna è semiconservativo → uno stampo è vecchio, uno è nuovo

BREVESTORIA DEL DNA

matthew Meseison e Frank Stahl scoprono che è conservativa (1958)

Arthur Kornberg (1958) → scopre che un enzima replica la doppia elica usando deossiribonucleotidi trifosfati (dNTP) come precursori