

Транскрипция (биосинтез РНК)

- Транскрипция – общие представления
- РНК-полимеразы
- Этапы транскрипции
- Регуляция транскрипции
- Процессинг первичных транскриптов РНК

- Транскрипция – биосинтез РНК на матрице ДНК
- Транскрипция – начальная стадия реализации генетической информации в клетке
- Основой транскрипции является фундаментальный принцип комплементарности азотистых оснований полинуклеотидных цепей ДНК и РНК
- В процессе транскрипции синтезируются мРНК, тРНК, рРНК и другие виды РНК, выполняющие структурные, регуляторные и каталитические функции
- Процесс транскрипции осуществляется ДНК-зависимыми РНК-полимеразами

Все молекулы РНК, исключая геномные РНК некоторых вирусов, переносят информацию, которая постоянно хранится в форме ДНК. В ходе транскрипции ферментная система преобразует генетическую информацию на участке двухцепочечной ДНК в цепь РНК с последовательностью оснований, комплементарной одной из цепей ДНК. Образуется три основных типа РНК. **Матричная РНК (мРНК)** кодирует аминокислотную последовательность одного или нескольких полипептидов, определяемую геном или набором генов. **Транспортная РНК (тРНК)** считывает информацию, закодированную в мРНК, и переносит соответствующую аминокислоту на растущую полипептидную цепь в ходе синтеза белка. **Рибосомная РНК (рРНК)** входит в состав рибосом — сложных клеточных структур, осуществляющих синтез белков. Многие дополнительные **специализированные молекулы РНК** осуществляют регуляторные или каталитические функции или являются предшественниками РНК трех выделенных выше типов. Эти РНК больше не рассматриваются в качестве минорных разновидностей в списке клеточных РНК. У позвоночных гораздо больше типов РНК, чем просто «классические» мРНК, тРНК или рРНК.

- Единица транскрипции – транскриптон
- Транскриптоны бактерий называют оперонами
- В транскриптоне присутствует последовательность, которая называется промотором (зона начала транскрипции) и терминатором (зона остановки транскрипции)
- У прокариот один фермент синтезирует все виды РНК, у эукариот разные виды РНК синтезируются различными РНК-полимеразами

Транскрибируется только одна из комплементарных цепей ДНК, а именно матричная цепь. Другая цепь ДНК называется кодирующей цепью (смысловой), поскольку ее последовательность идентична последовательности РНК.

Нематричная (кодирующая) цепь: TACGGATA

Матричная цепь: ATGCCTAT

РНК, которая синтезируется на основе этого участка: UACGGAUA

(5') CGCTATAGCGTTT (3')

Нематричная (кодирующая) цепь ДНК

(3') GCGATATCGCAAA (5')

Матричная цепь ДНК

(5') CGCUAUAGCGUUU (3')

РНК-транскрипт

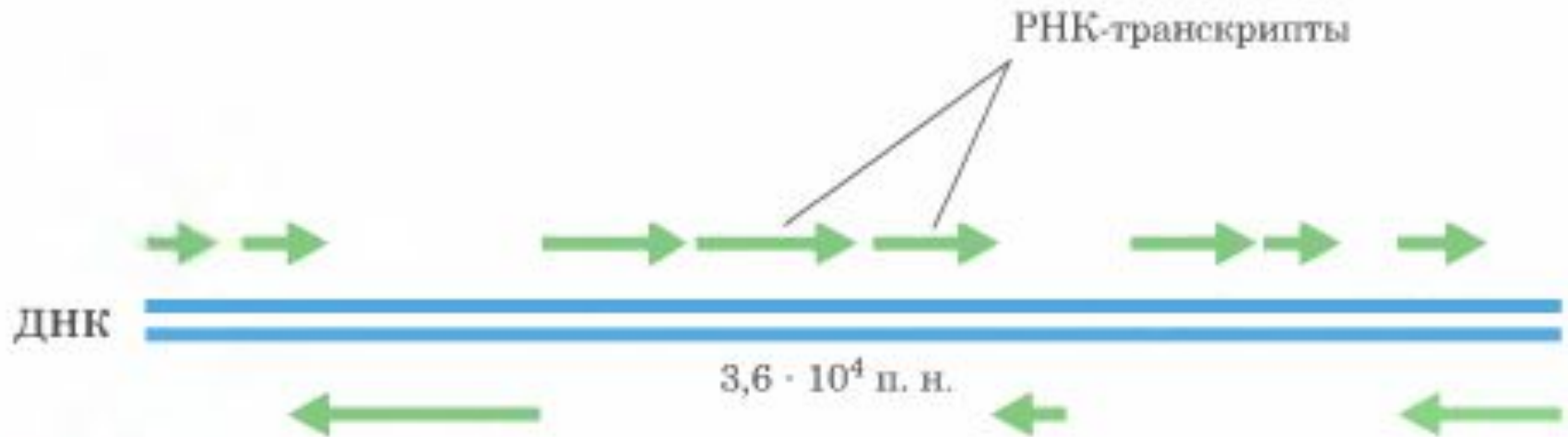


Рис. 26-3. Кодирование информации в геноме аденовируса. Генетическая информация генома аденовируса (самый простой пример) закодирована в молекуле двухцепочечной ДНК размером $36\ 000$ п. н., обе цепи которой кодируют белки. Информация о большинстве белков закодирована в верхней цепи — по договоренности цепь ориентирована слева направо от 5'-конца к 3'-концу. Для этих транскриптов нижняя цепь играет роль матрицы. Однако некоторые белки кодируются нижней цепью ДНК, которая транскрибируется в противоположном направлении (для них матрицей служит верхняя цепь). В реальности синтез молекул мРНК аденовируса намного сложнее. Многие молекулы мРНК, показанные на верхней цепи, сначала синтезируются в виде единого длинного транскрипта (из $25\ 000$ нуклеотидов), который затем подвергается процессингу, превращаясь в отдельные молекулы мРНК. Аденовирусы вызывают инфекции верхних дыхательных путей у некоторых позвоночных.

Бактериальная РНК-полимераза

Состоит из 5 субъединиц: $2\alpha\beta\beta'\delta$

Коровий фермент:

$2\alpha\beta\beta'\delta$

(α – каждая по 40 кДа), (β – 155 кДа), (β' – 160 кДа)

Холофермент:

$2\alpha\beta\beta'\delta\omega$

(δ – 70 кДа), (ω – ?)

480 кДа

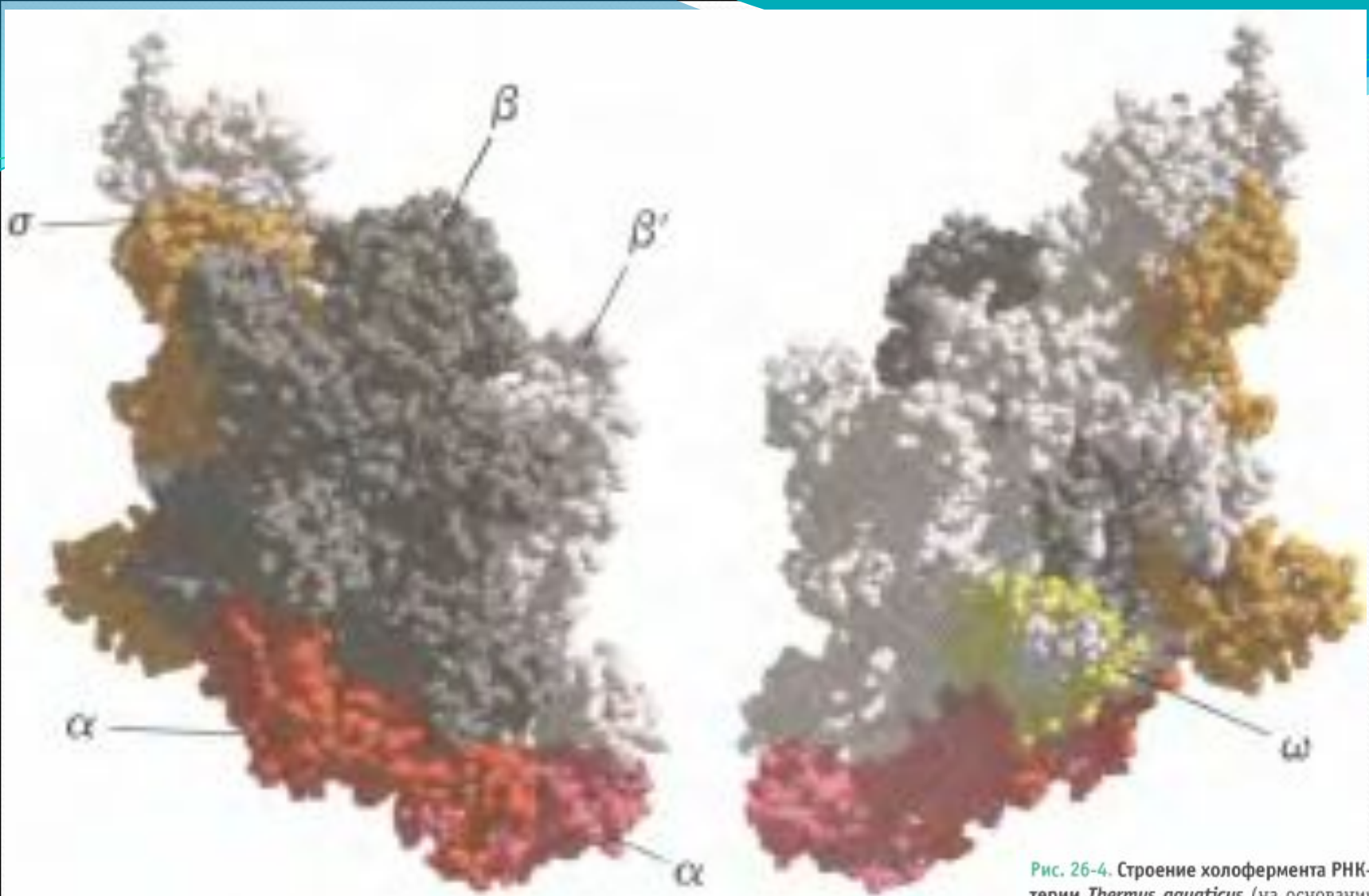
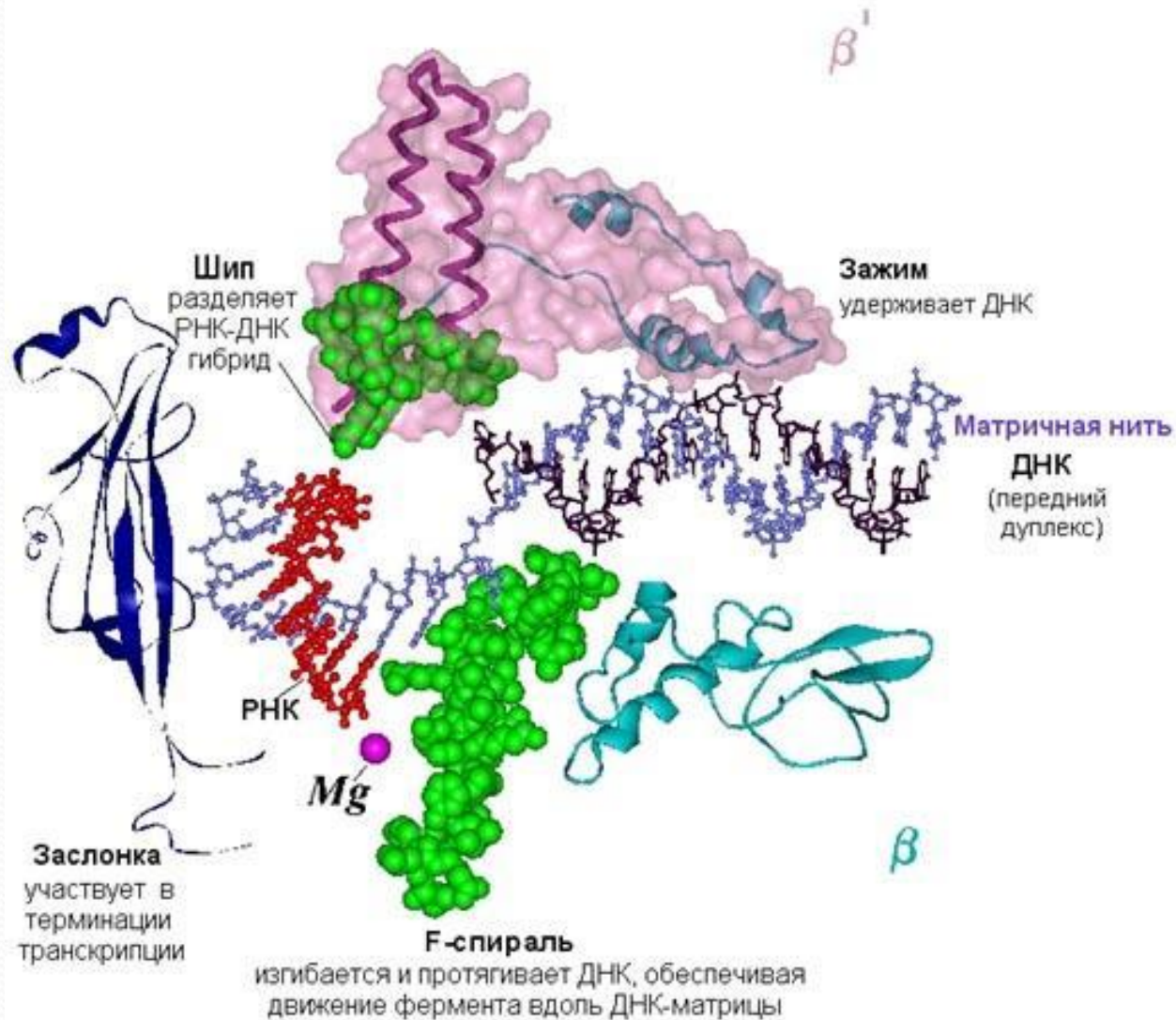


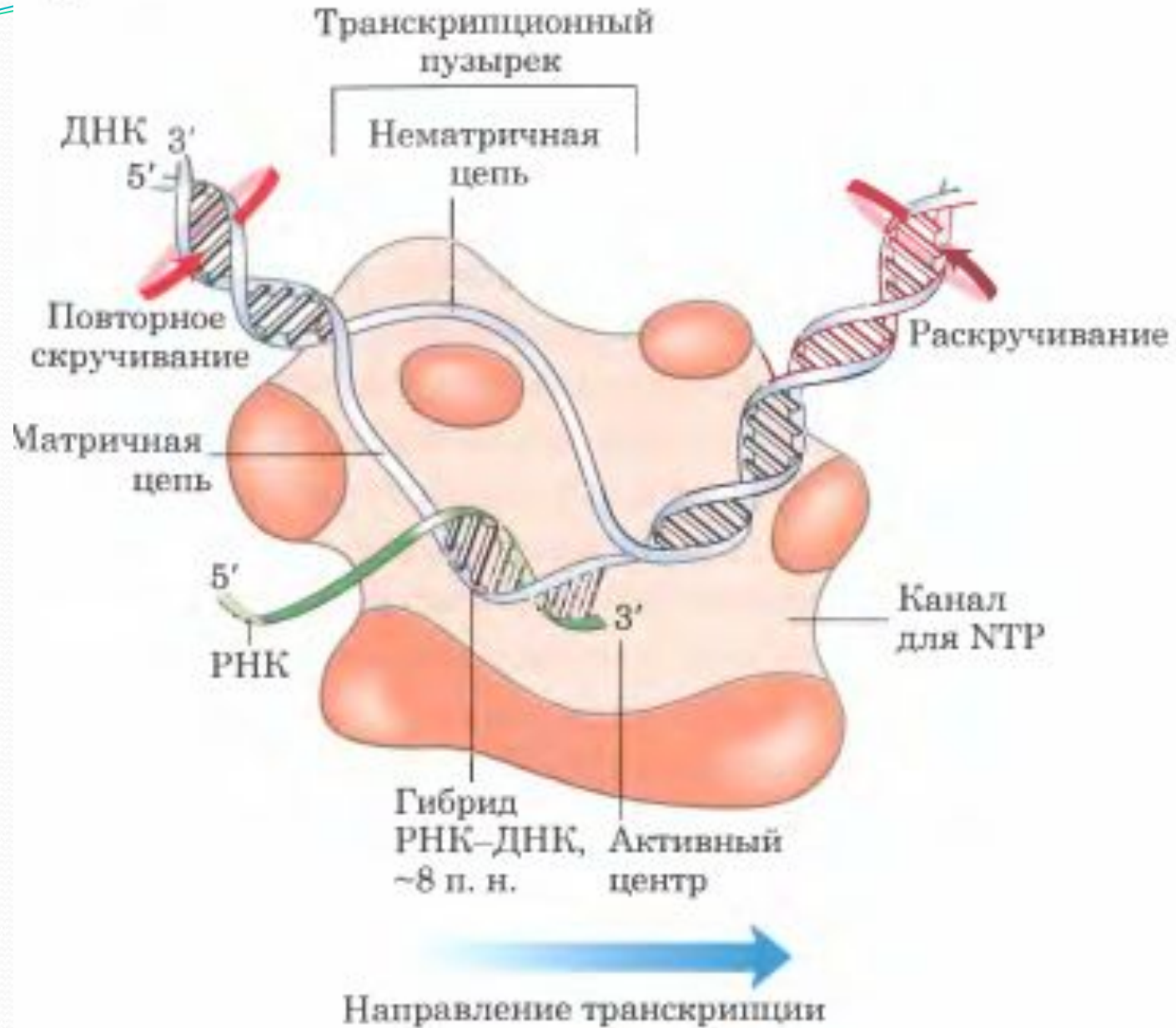
Рис. 26-4. Строение холофермента РНК-полимеразы бактерии *Thermus aquaticus* (на основании PDB ID 1IW7). В целом строение фермента очень напоминает структуру РНК-полимеразы *E. coli* (здесь не показаны ни РНК, ни ДНК). β -Субъединица выделена темно-серым цветом, β' -субъединица светло-серым; две α -субъединицы показаны разными оттенками красного; ω -субъединица желтая; σ -субъединица бежевая. Изображение *слева* ориентировано так же, как на рис. 26-6. При повороте структуры на 180° вокруг оси *у (справа)* становится видна небольшая субъединица ω .

Бактериальная РНК-полимераза

СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ



а



Эукариотические РНК-полимеразы

РНК-полимераза I

18S, 5.8S и 28S рРНК

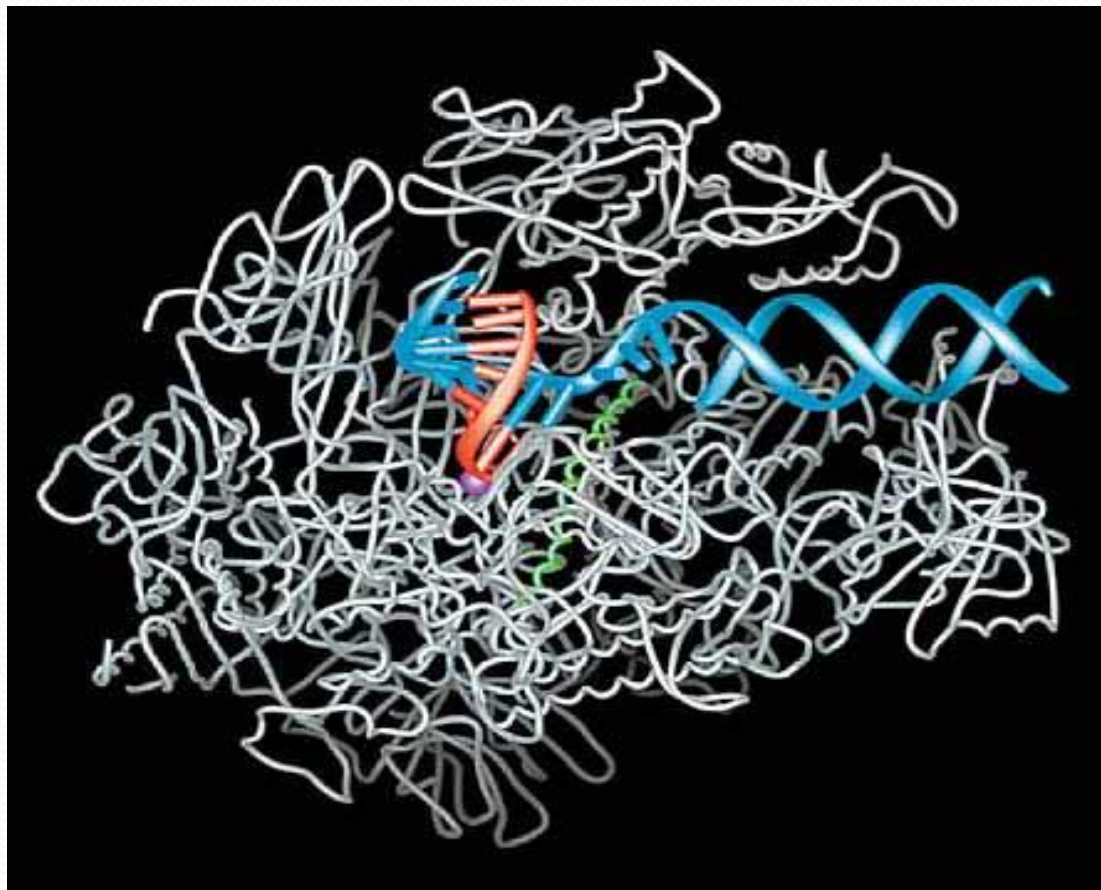
РНК-полимераза II

мРНК, некоторые мяРНК

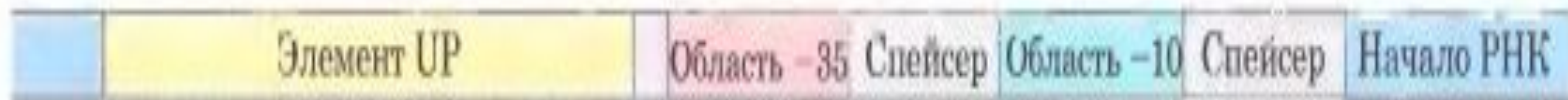
РНК-полимераза III

5S рРНК, тРНК, некоторые мяРНК

Фрагмент структуры РНК-полимеразы II



Спираль ДНК (*синяя*),
растущая цепь РНК
(*красная*), ион металла
в активном центре
в виде *фиолетовой* сферы
и «мостиковая»
α-спираль (*зеленая*).



+1

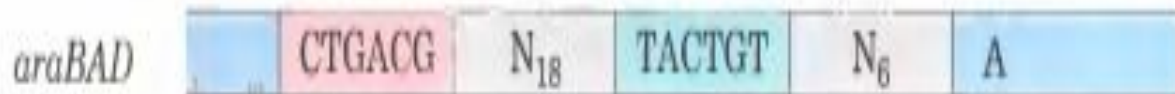
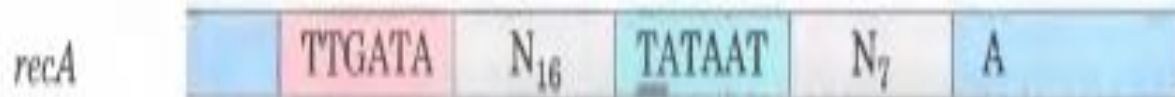
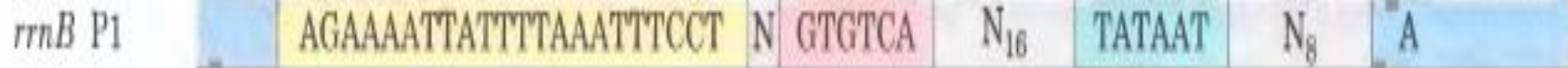
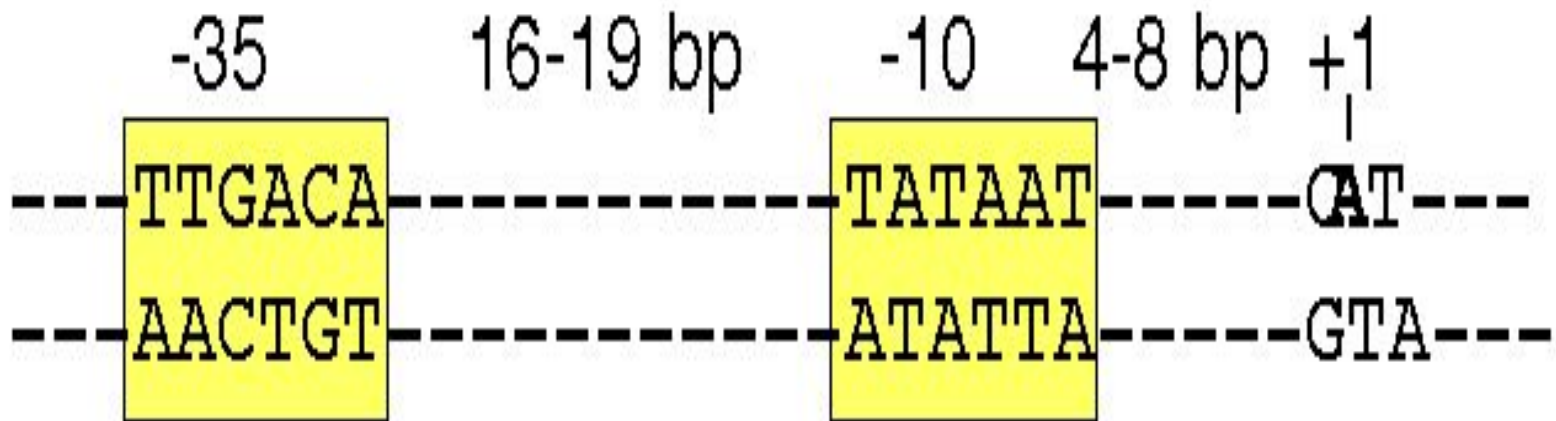
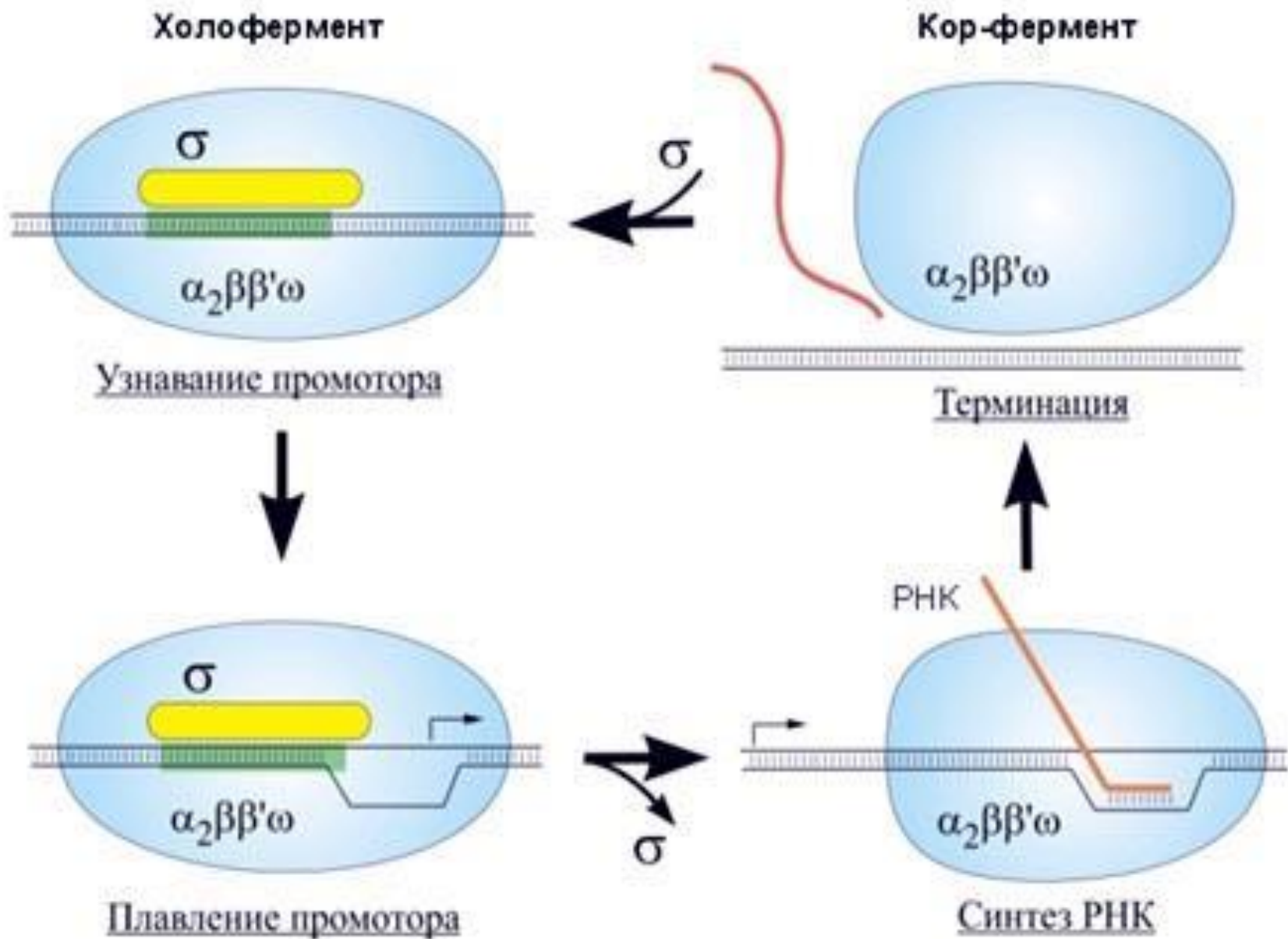


Рис. 26-5. Типичные промоторы *E. coli*, распознаваемые холоферментом РНК-полимеразы, содержащим σ^{70} . Последовательности нематричной цепи представлены обычным способом

Структура промотора

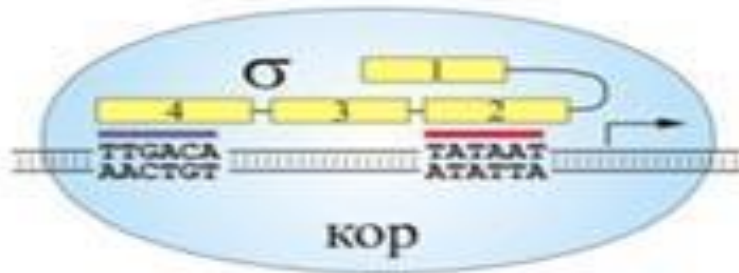


Общая схема транскрипционного цикла

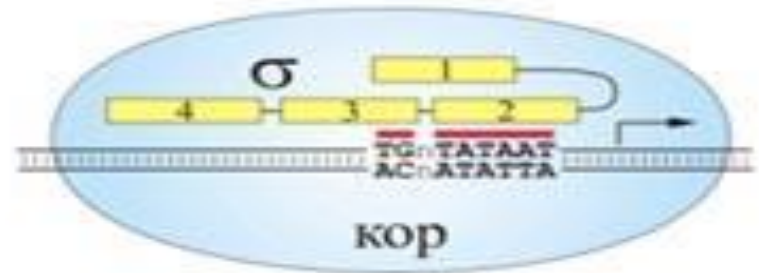


Инициация

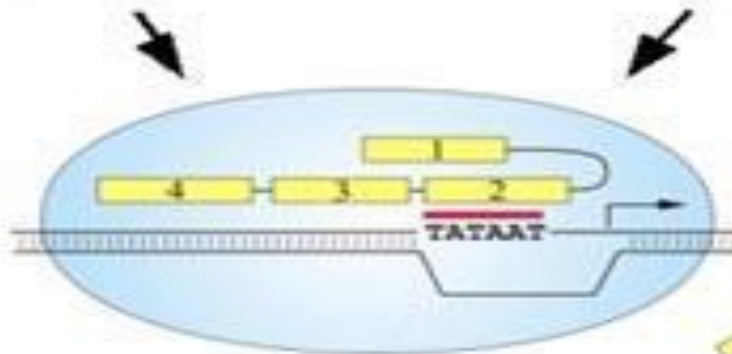
Взаимодействие холофермента с
"классическим промотором"



Взаимодействие холофермента с
"расширенным промотором"



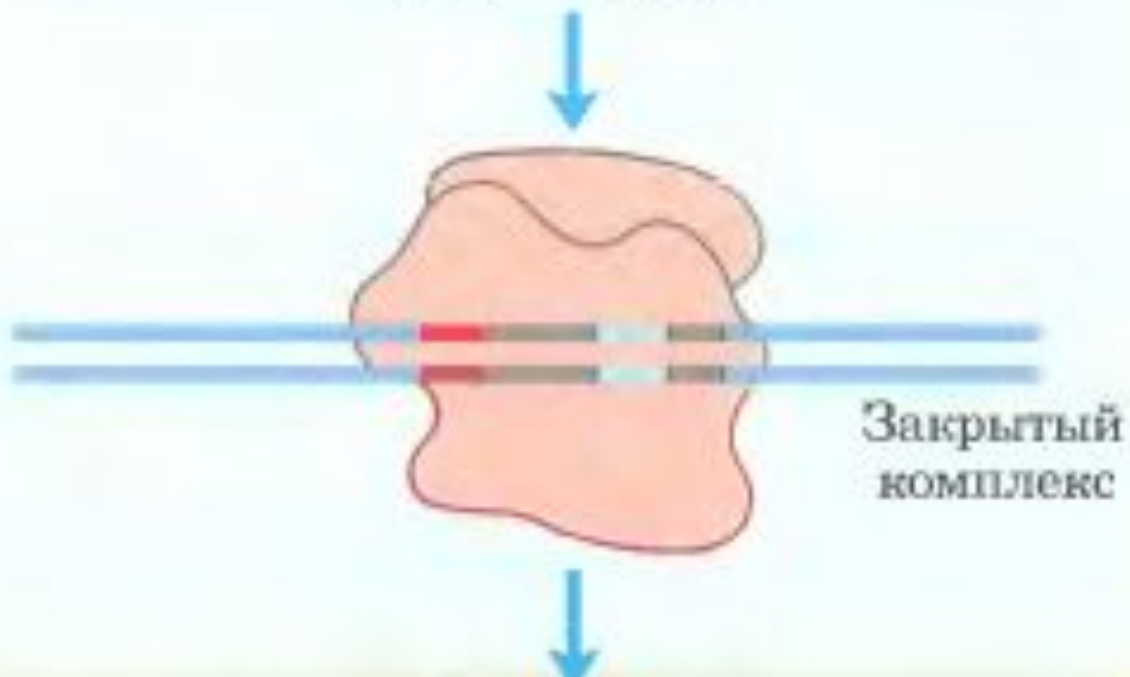
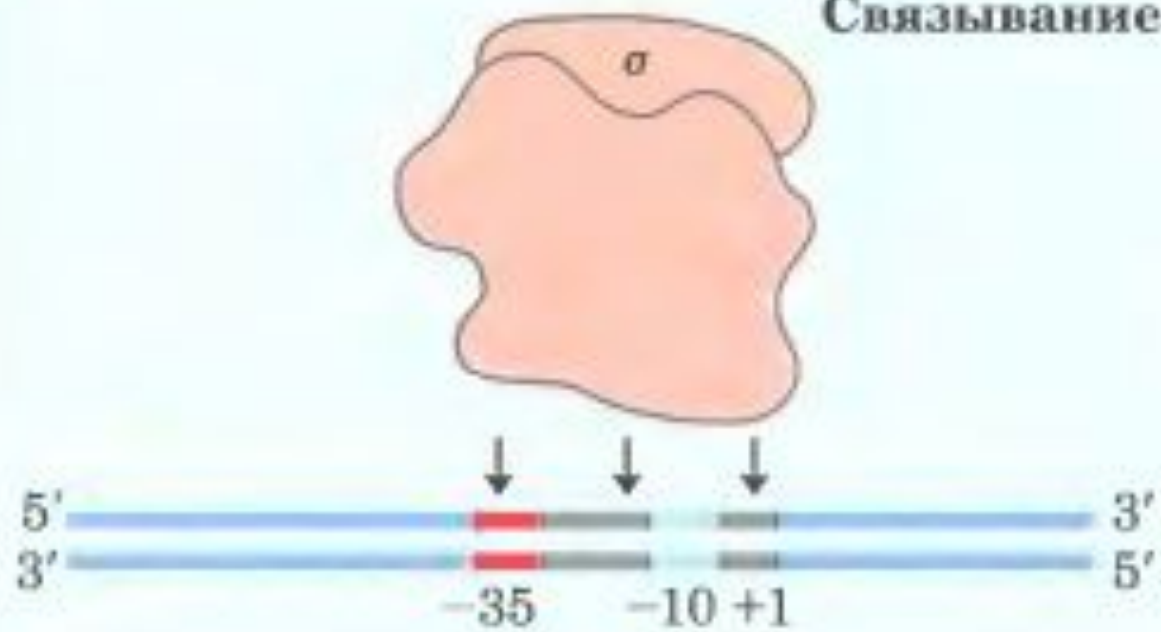
Образование
"открытого комплекса"
(плавление участка ДНК)



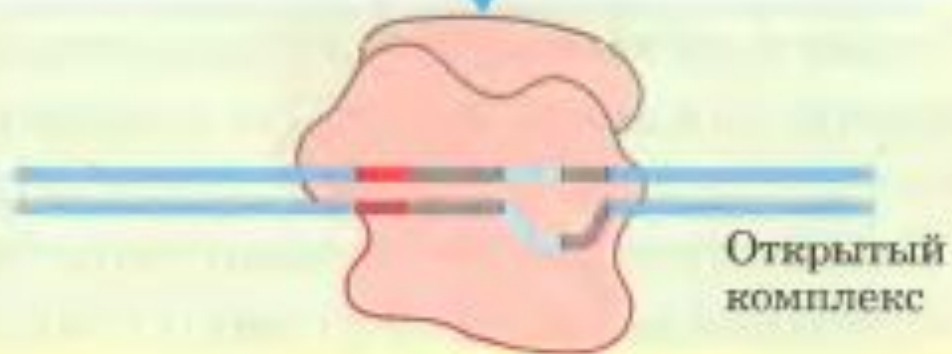
синтезируемая РНК
вытесняет σ -субъединицу



Связывание



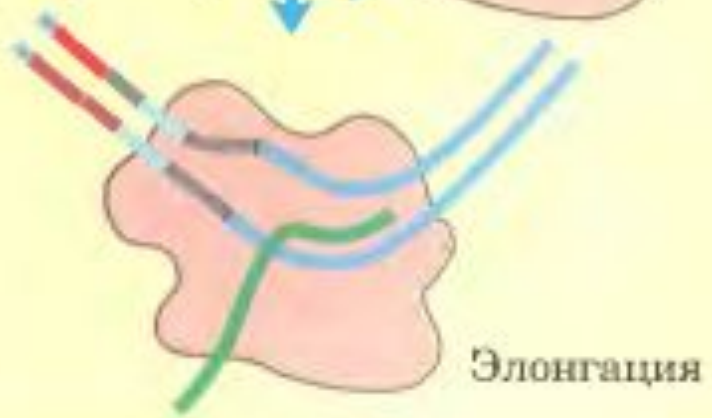
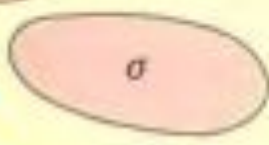
Инициация

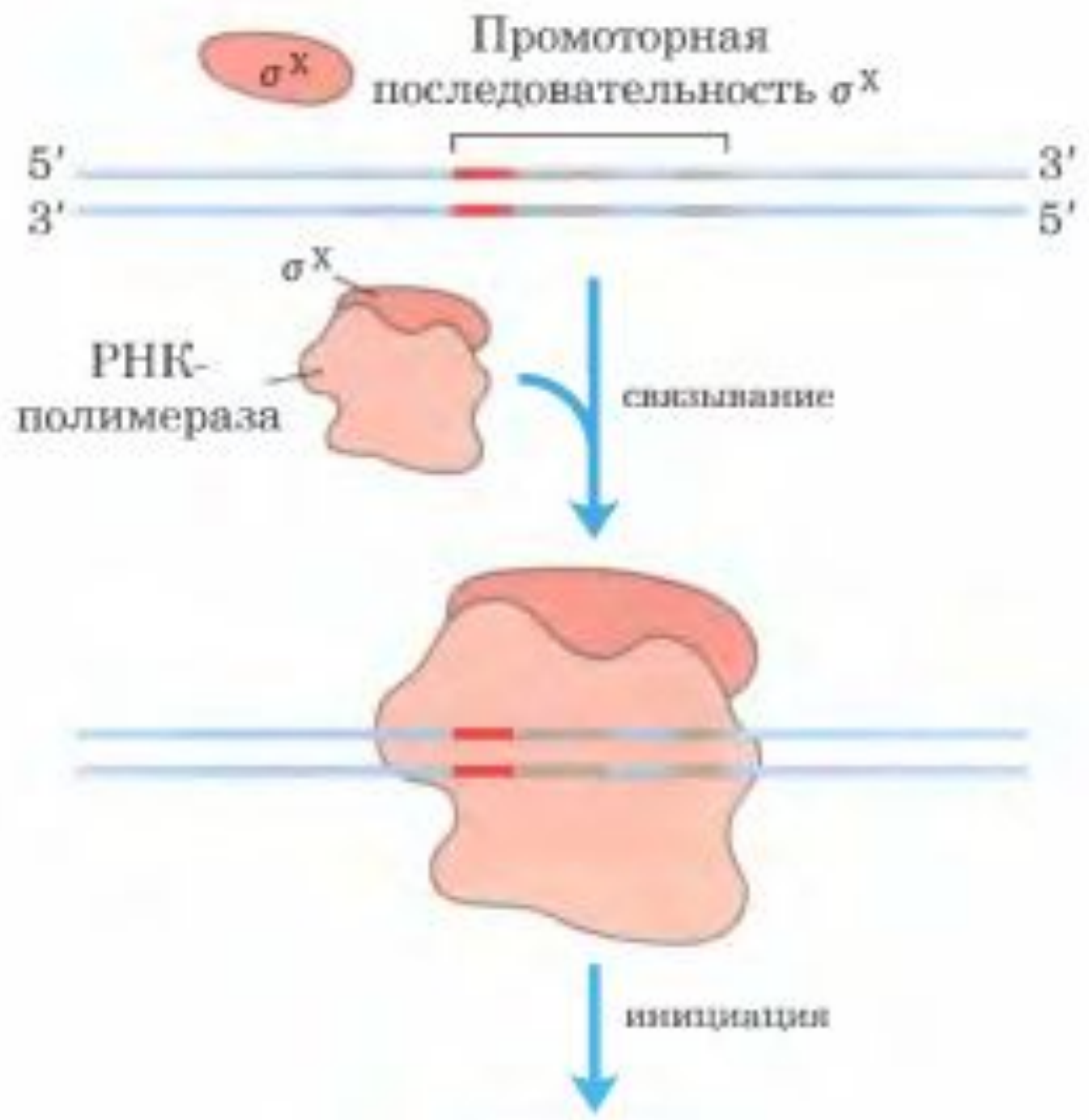


инициация транскрипции



высвобождение промотора





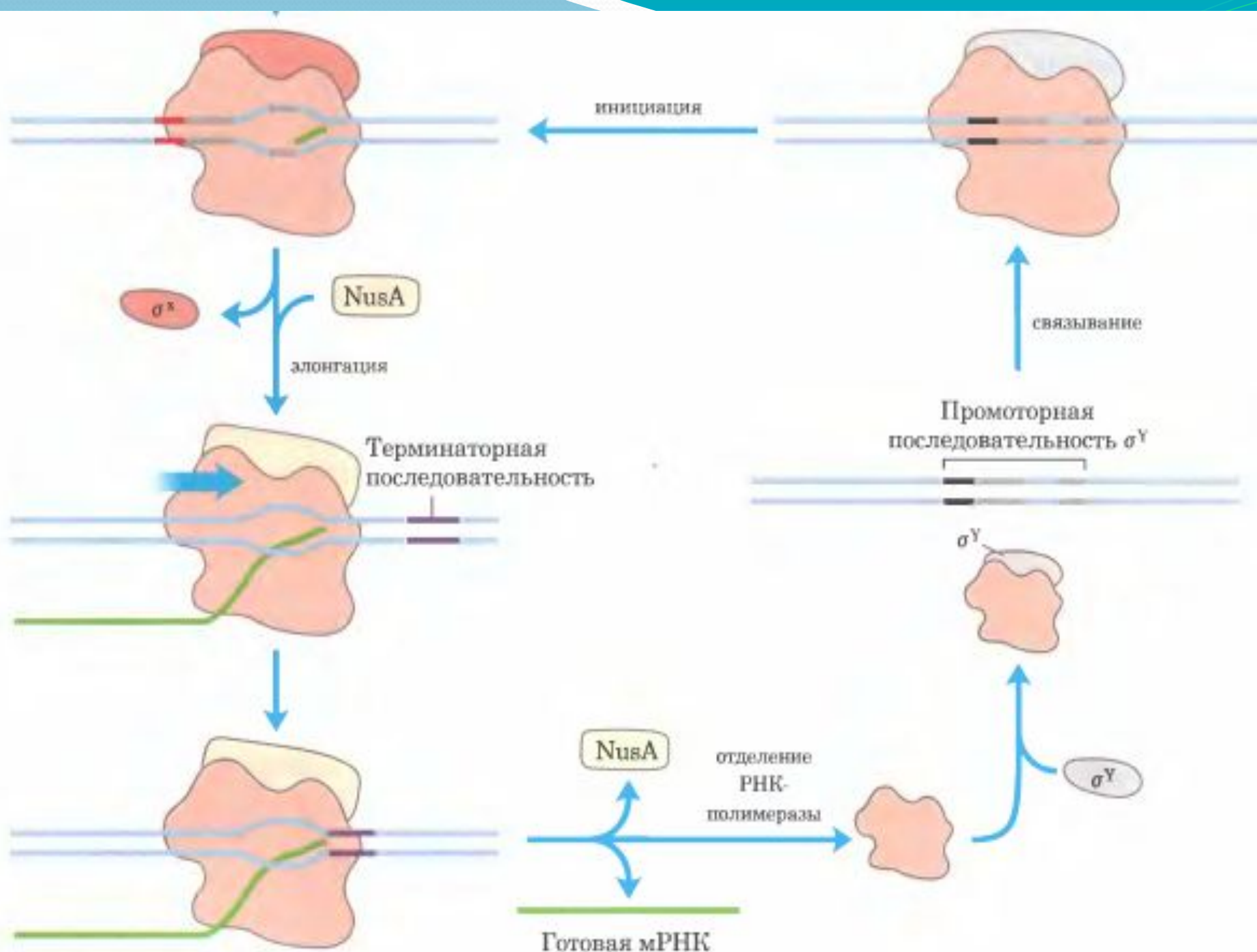
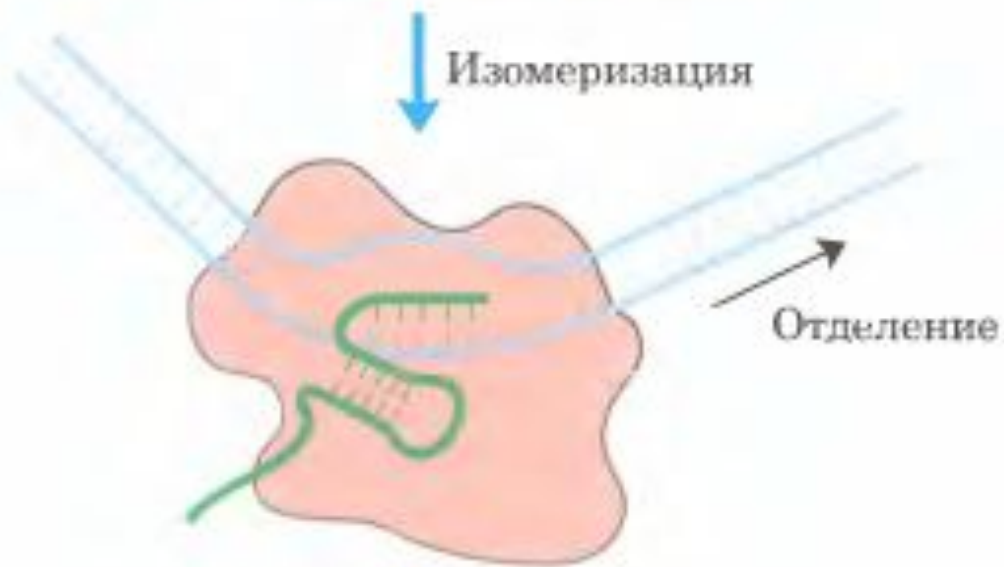
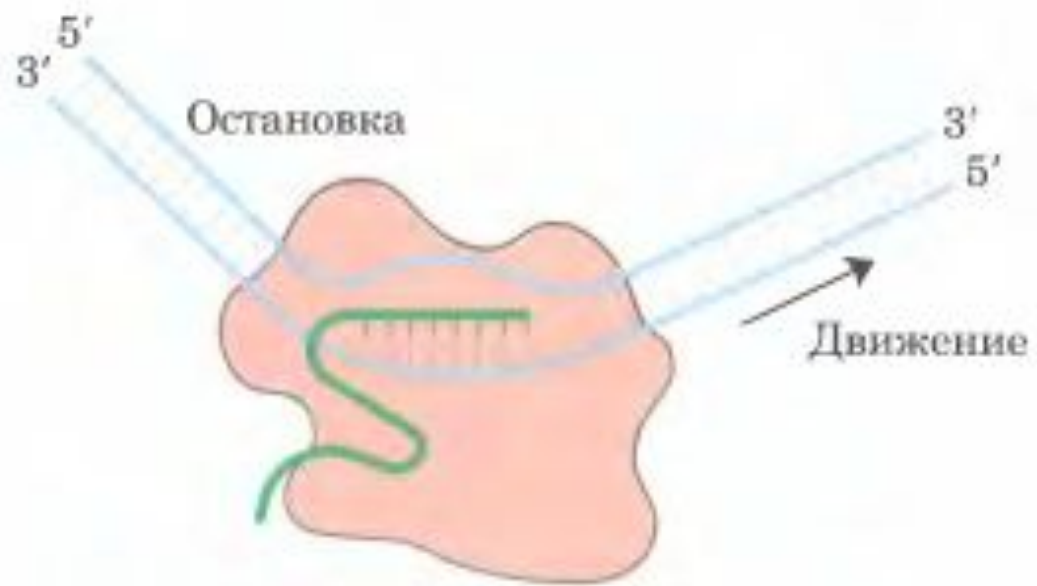


Таблица 26-1 Семь типов субъединиц σ у *Escherichia coli*

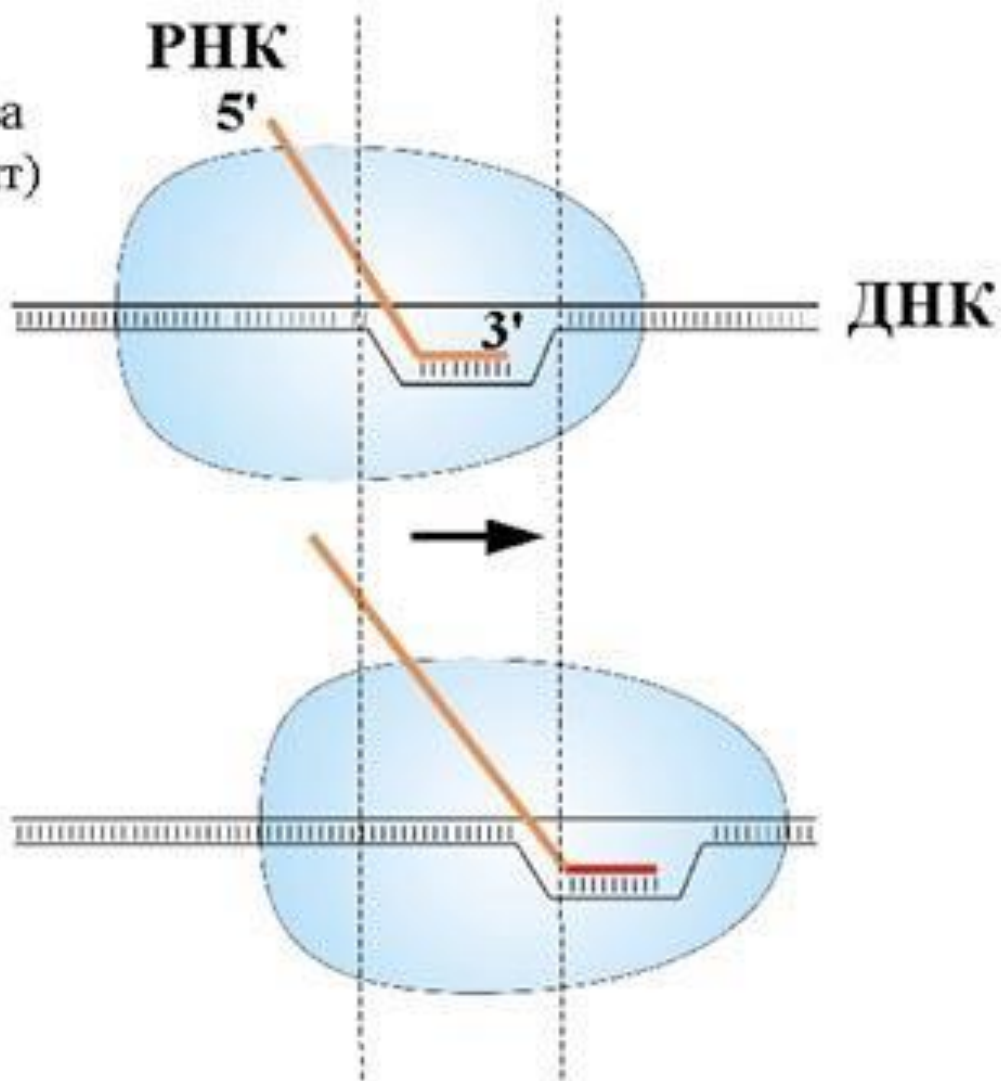
Субъединица σ	K_d (нмоль/л)	Число молекул на клетку*	Доля этого холофермента (%)*	Функция
σ^{70}	0,26	700	78	Гены домашнего хозяйства
σ^{54}	0,30	110	8	Регуляция уровня азота в клетке
σ^{38}	4,26	<1	0	Гены стационарной фазы
σ^{32}	1,24	<10	0	Гены теплового шока
σ^{28}	0,74	370	14	Гены жгутика и хемотаксиса
σ^{24}	2,43	<10	0	Внецитоплазматические функции; участие в реакции на тепловой шок
σ^{18}	1,73	<1	0	Внецитоплазматические функции, включая транспорт цитрата железа



Терминация

ЭЛОНГАЦИЯ ТРАНСКРИПЦИИ

РНК-
полимераза
(кор-фермент)

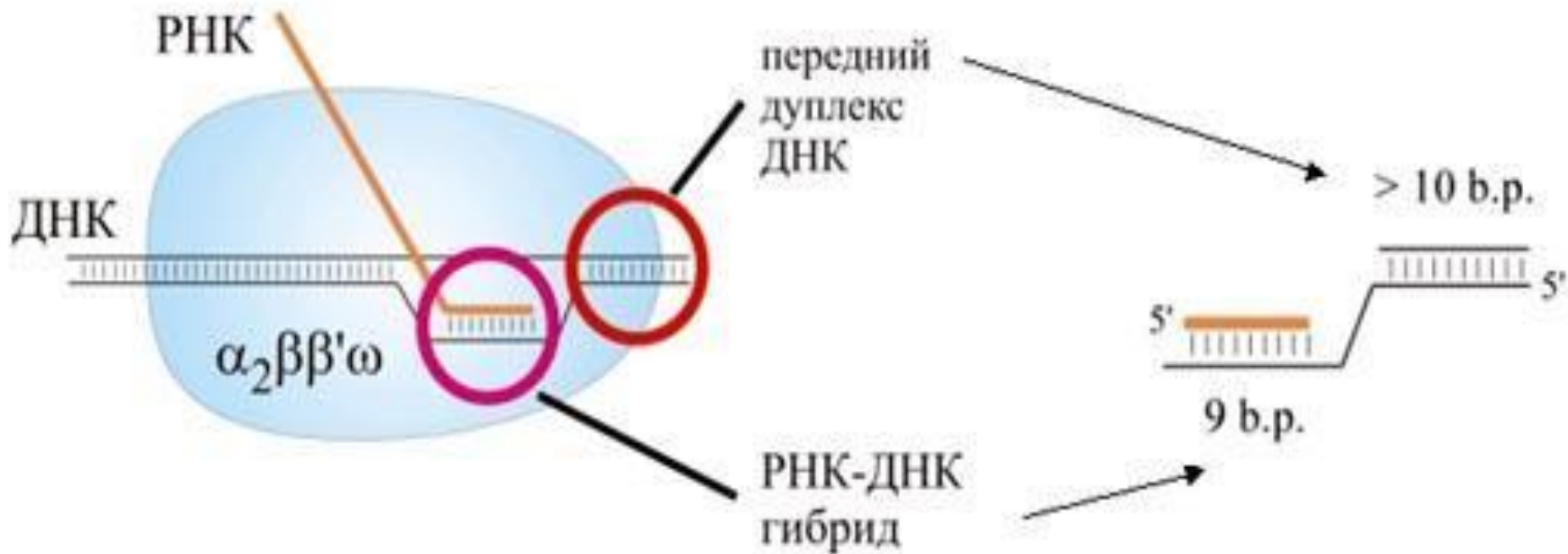


ДНК

Синтез РНК:
наращивается
3'-конец
молекулы РНК

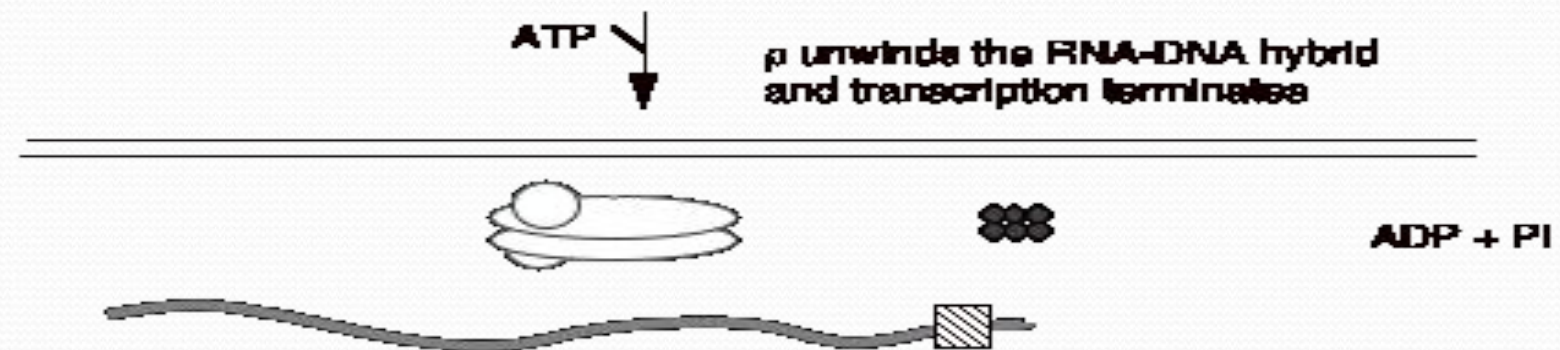
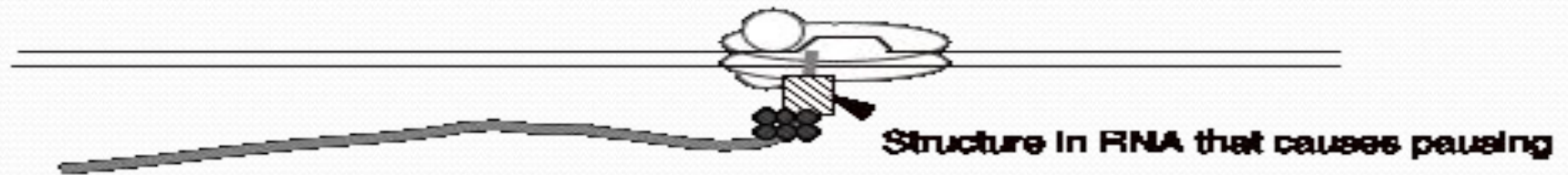
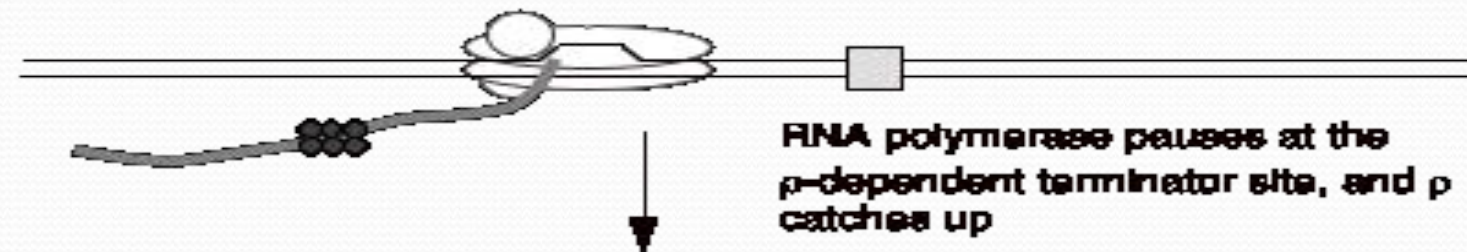
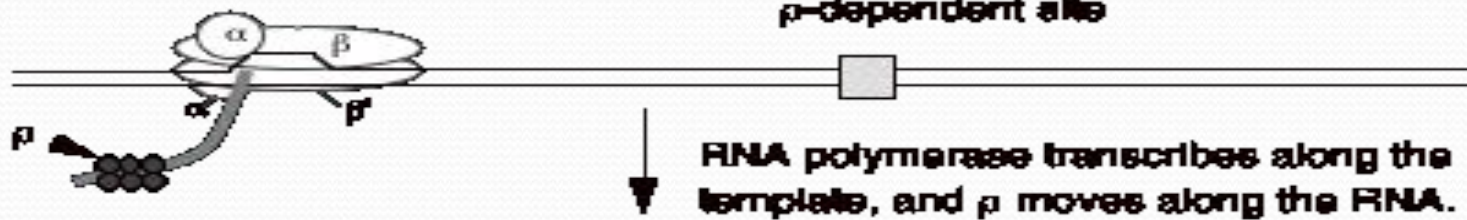
ЭЛОНГАЦИОННЫЙ КОМПЛЕКС

Элонгационный комплекс

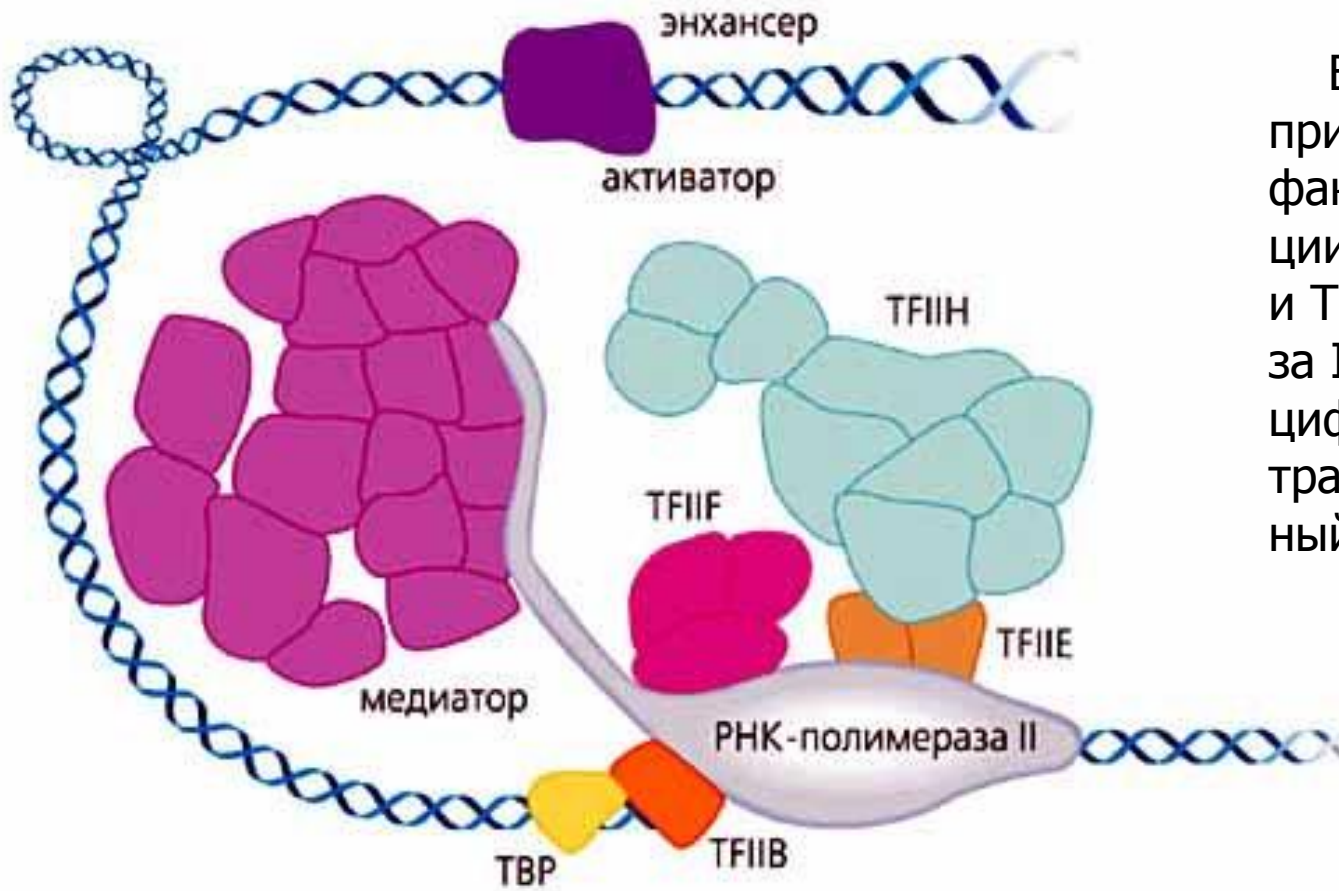


ТЕРМИНАЦИЯ

ρ hexamer binds to protein-free RNA and moves along it.



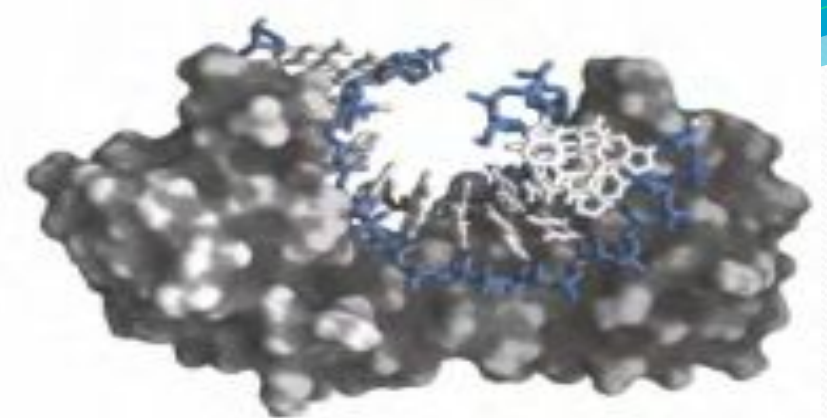
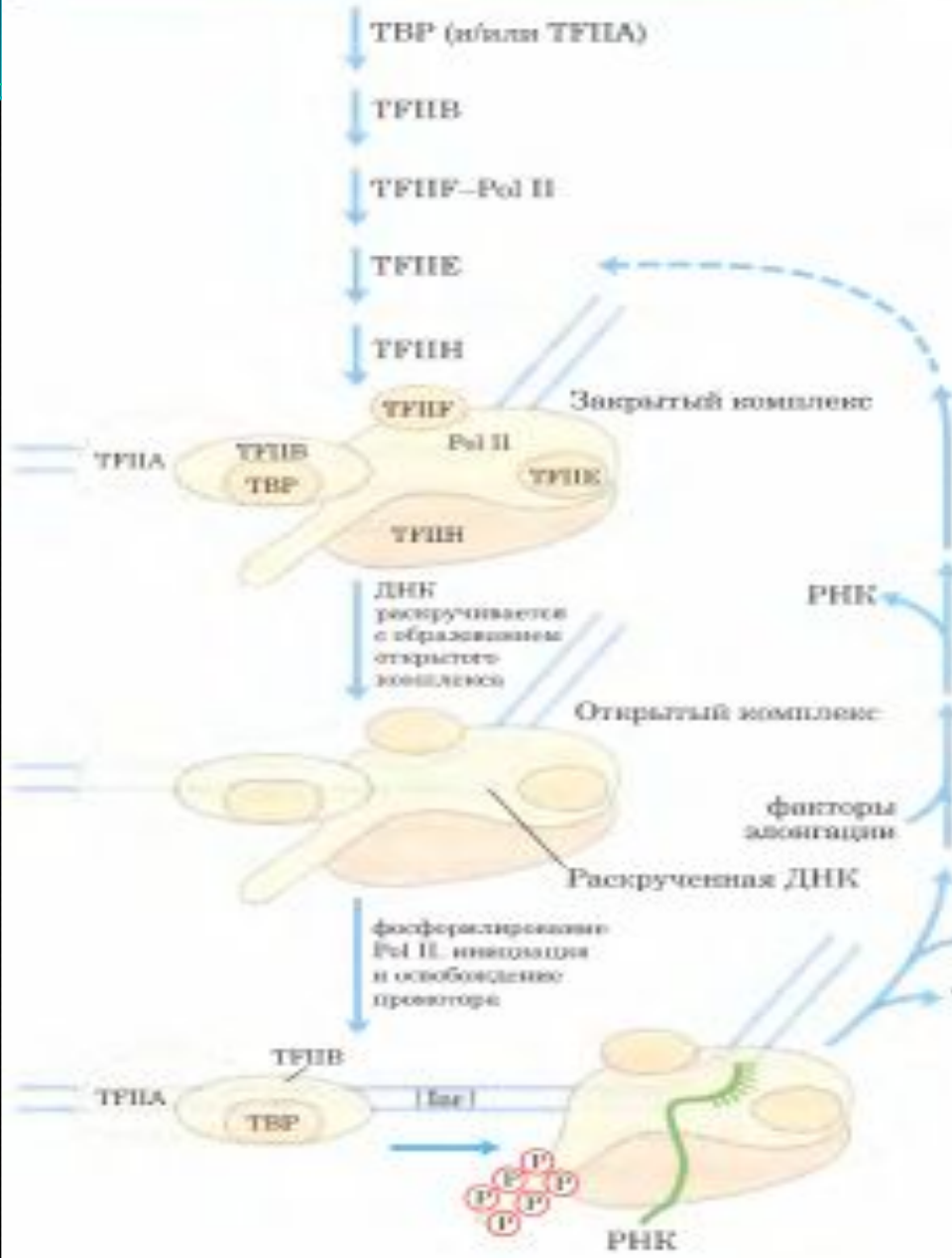
Комплекс инициации транскрипции у эукариот



В составе комплекса приведены общие факторы транскрипции (TFIIB, E, F, H и TBP), РНК-полимераза II, медиатор и специфический фактор транскрипции, связанный с энхансером.

Таблица 26-2 Белки, необходимые для инициации транскрипции с промоторов РНК-полимеразы II (Pol II) у эукариот

Белок	Количество субъединиц	M_r субъединиц	Функции
Инициация			
Pol II	12	10 000–220 000	Катализирует синтез РНК
TBP (ТАТА-связывающий белок)	1	38 000	Распознает ТАТА-бокс
TFIIA	3	12 000, 19 000, 35 000	Стабилизирует связывание TFIIВ и TBP с промотором
TFIIВ	1	35 000	Связывается с TBP; собирает комплекс Pol II-TFIIF
TFIIE	2	34 000, 57 000	Собирает TFIIH; обладает АТФазной и хеликазной активностями
TFIIF	2	30 000, 74 000	Прочно связывается с Pol II; связывается с TFIIВ и препятствует неспецифическому связыванию Pol II с ДНК
TFIIH	12	35 000–89 000	Раскручивает ДНК у промотора (хеликазная активность); фосфорилирует Pol II (в CTD); собирает белки эксцизионной репарации
Элонгация^a			
ELL ^b	1	80 000	
pTEFb	2	43 000, 124 000	Фосфорилирует Pol II (в CTD)
SII (TFIIS)	1	38 000	
Элонгин (SIII)	3	15 000, 18 000, 110 000	



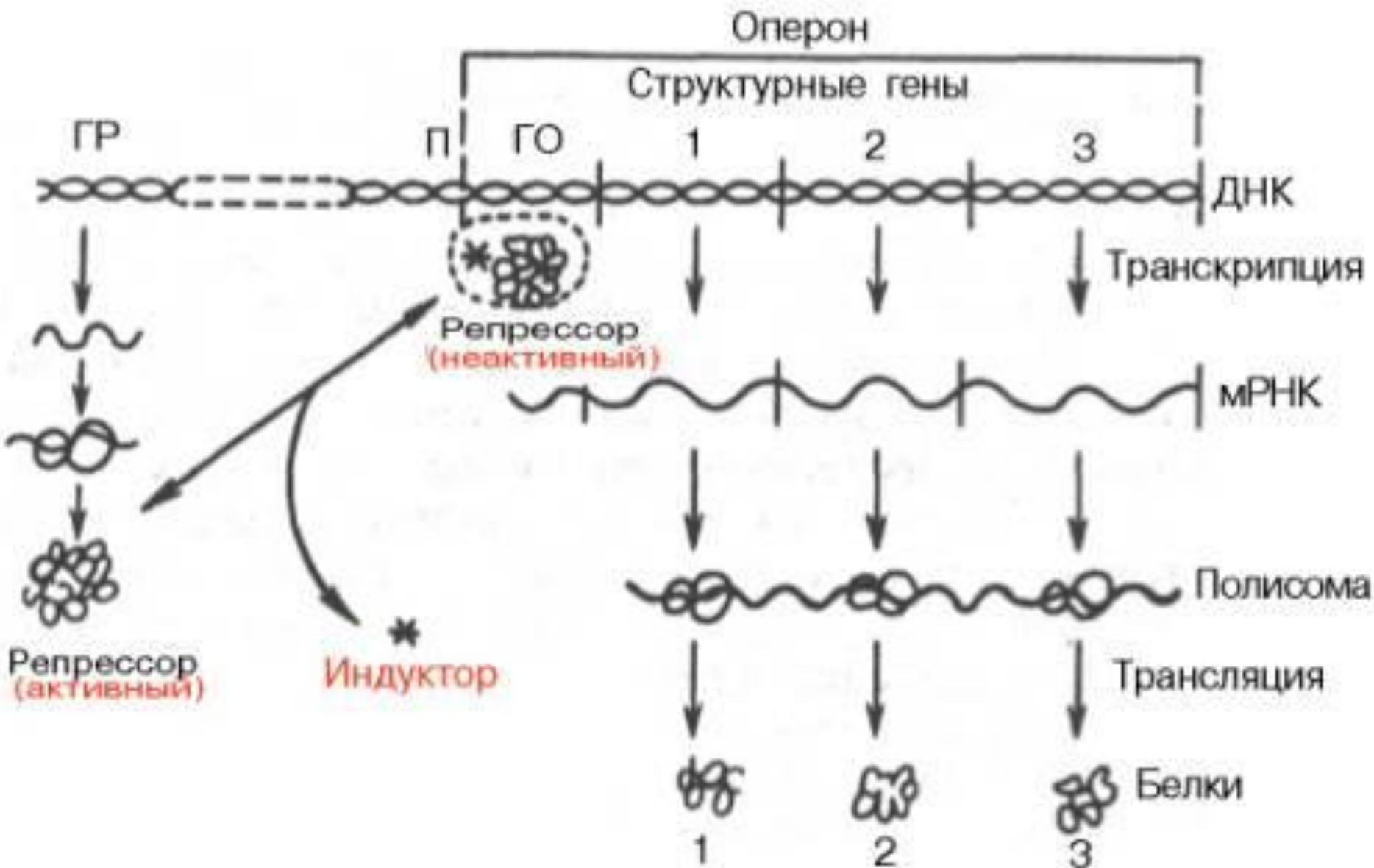
б



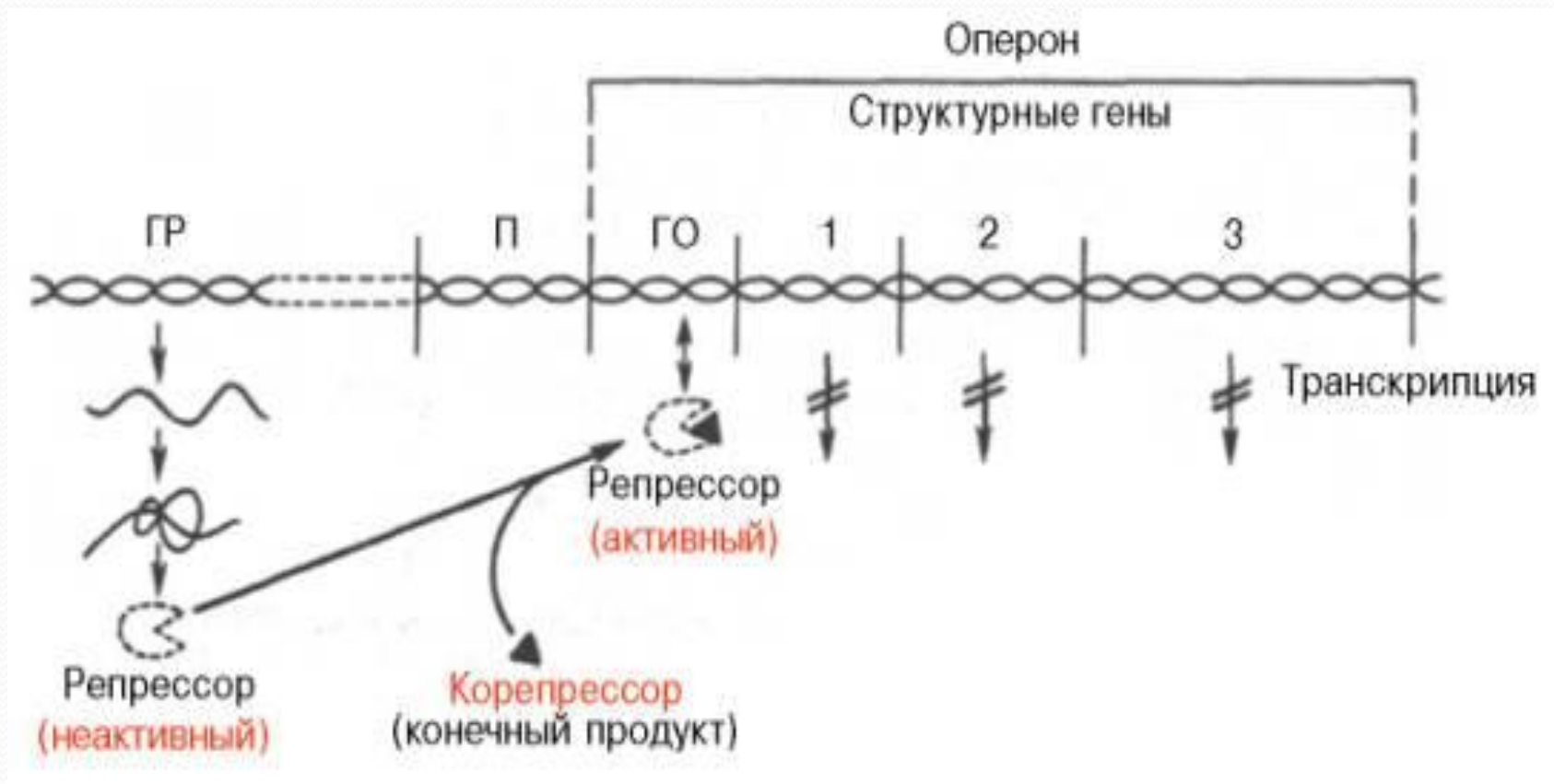
а

е

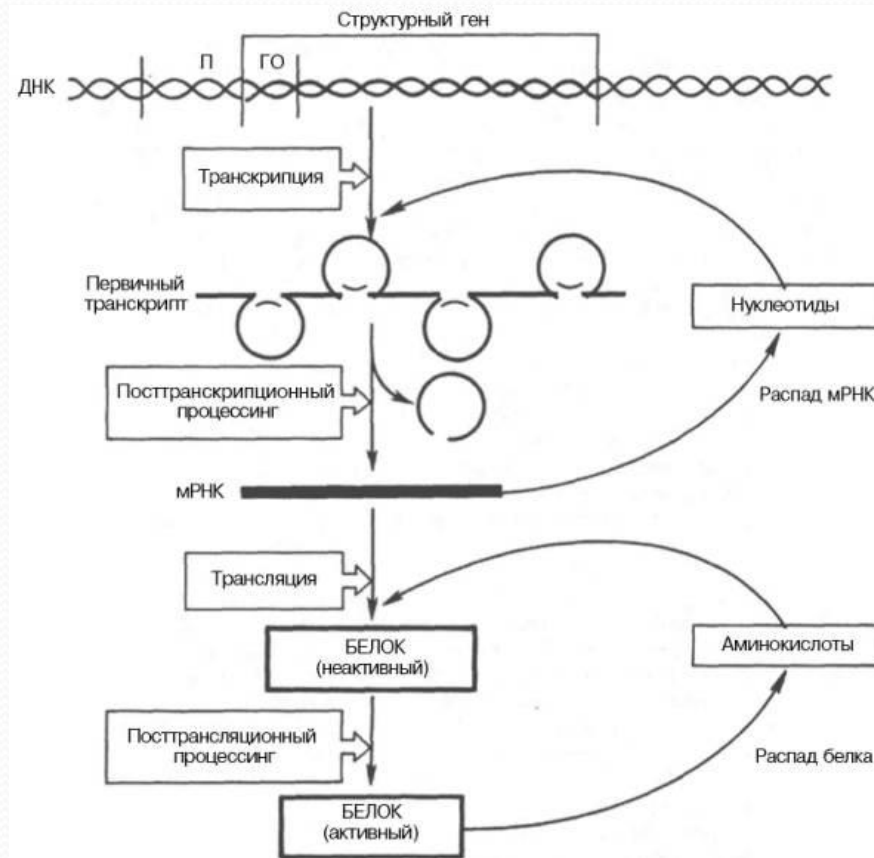
Регуляция экспрессии генов путем индукции

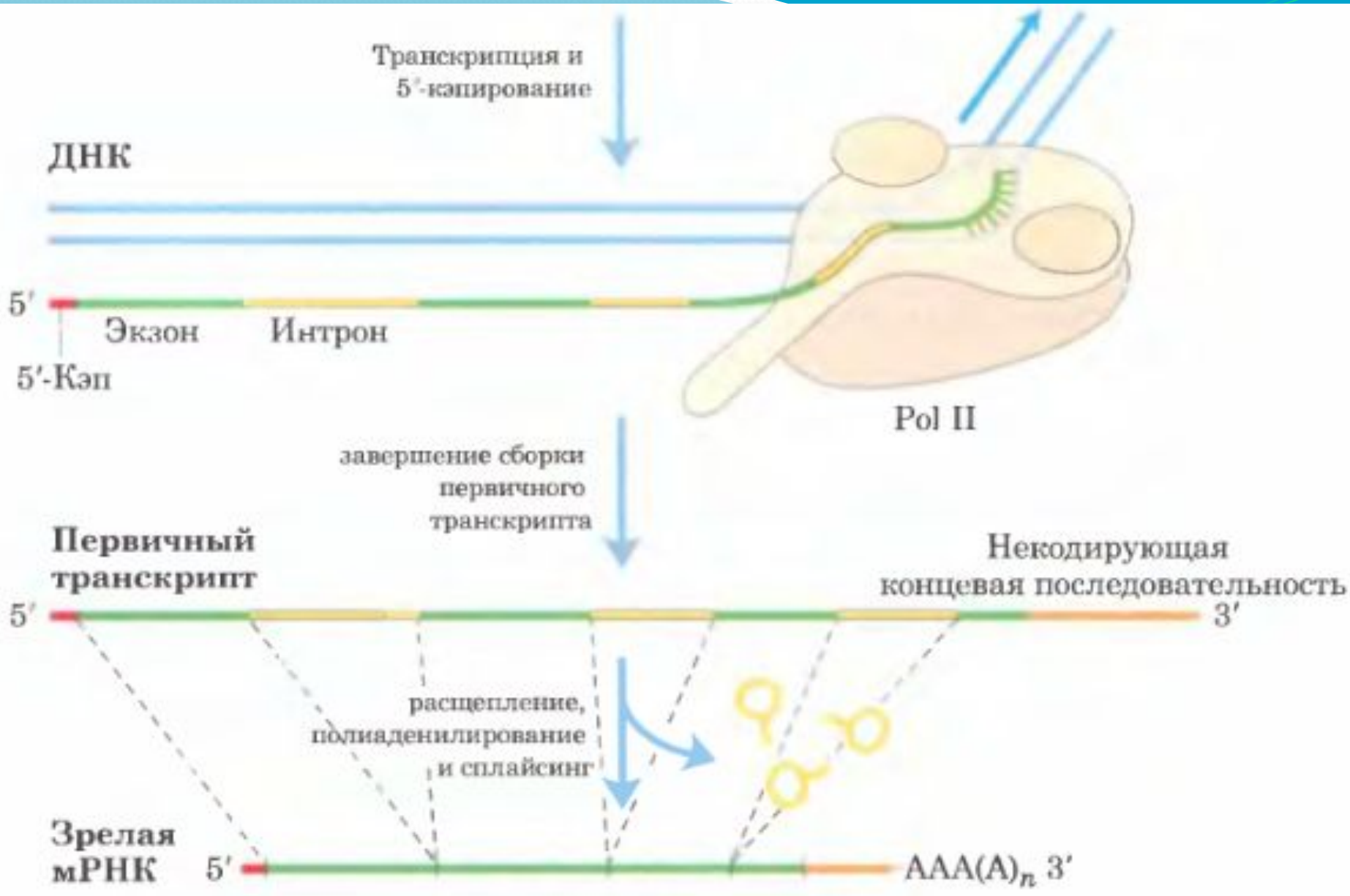


Регуляция экспрессии генов путем репрессии



Регуляция экспрессии гена у эукариот



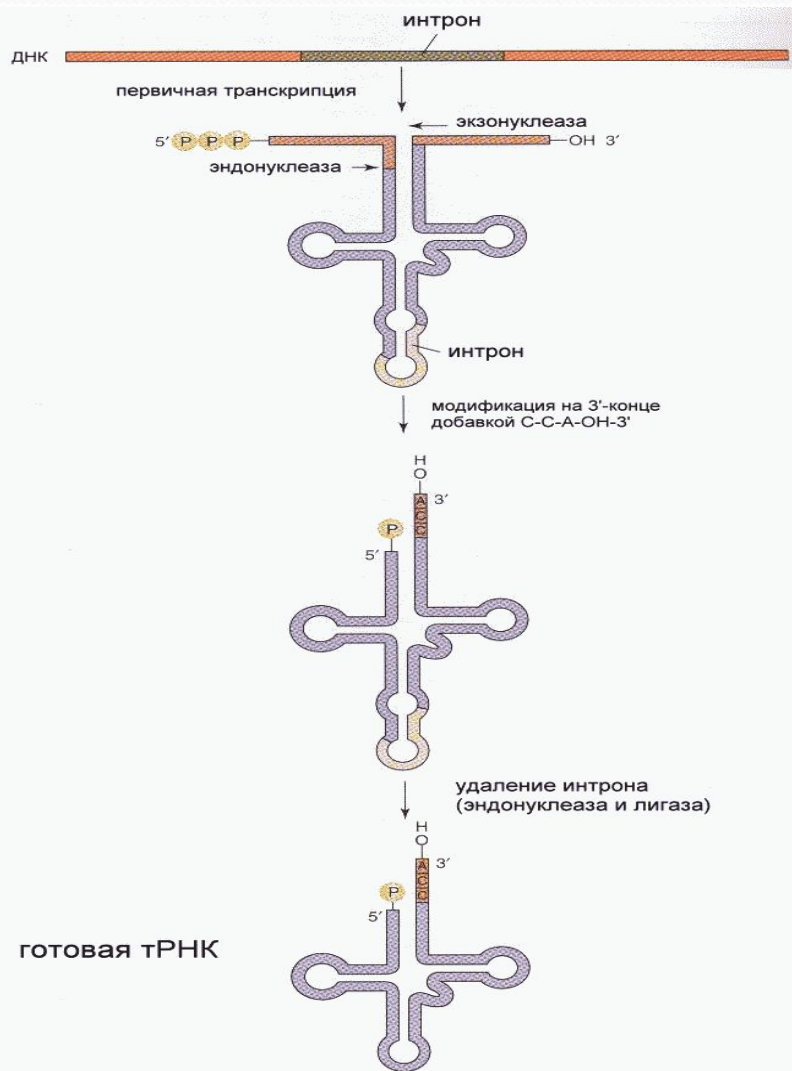


Сплайсинг – вырезание копий интронов из про-мРНК и сшивание копий экзонов с образованием мРНК.



Рис. 2. Основные этапы сплайсинга и-РНК эукариот (по: Георгиев, 1989, с изменениями).

Процессинг первичных транскриптов РНК



Образование зрелой, функционально активной молекулы тРНК.

Модификация 3'-ОН конца и присоединение ССА-триплета.

Удаление из антикодоновой ветви интронной последовательности с помощью эндонуклеазы и лигазы.

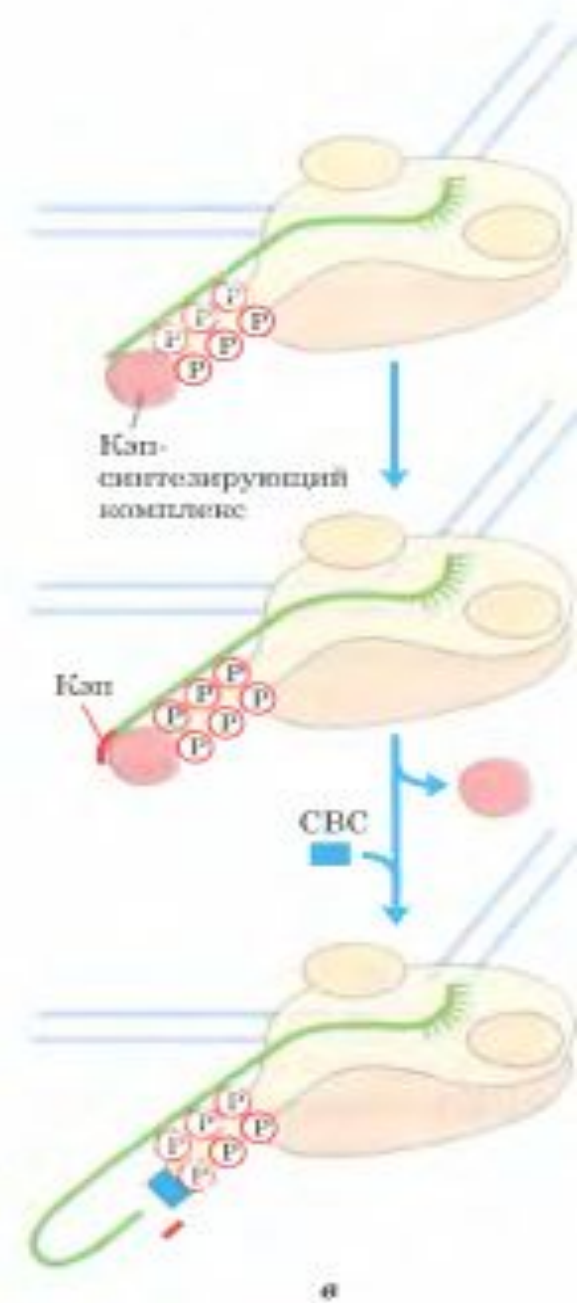
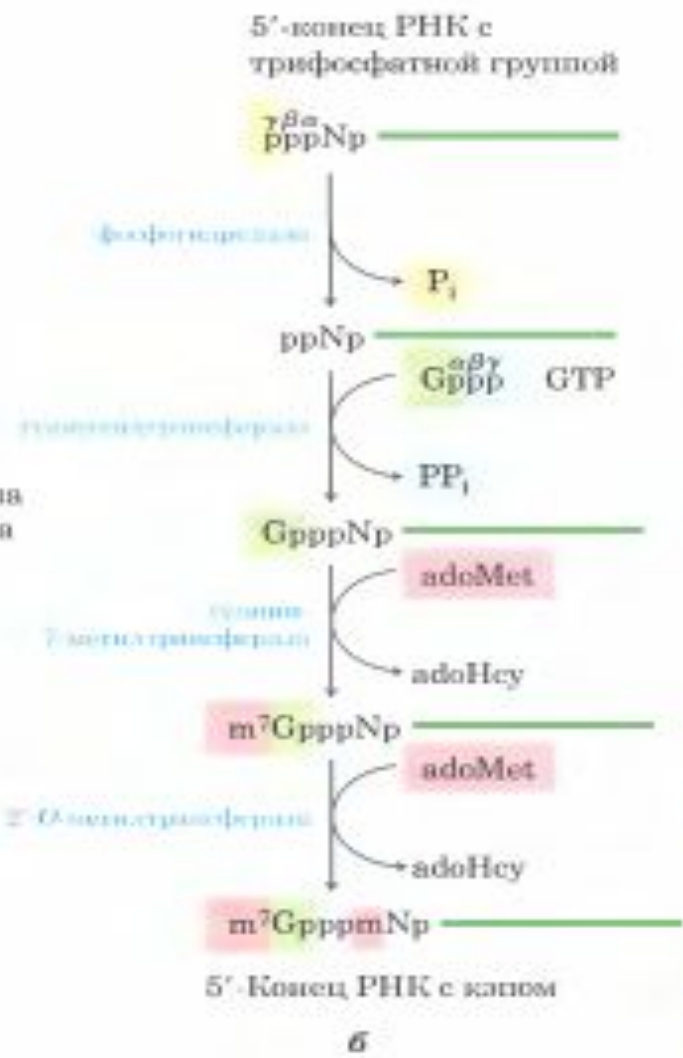
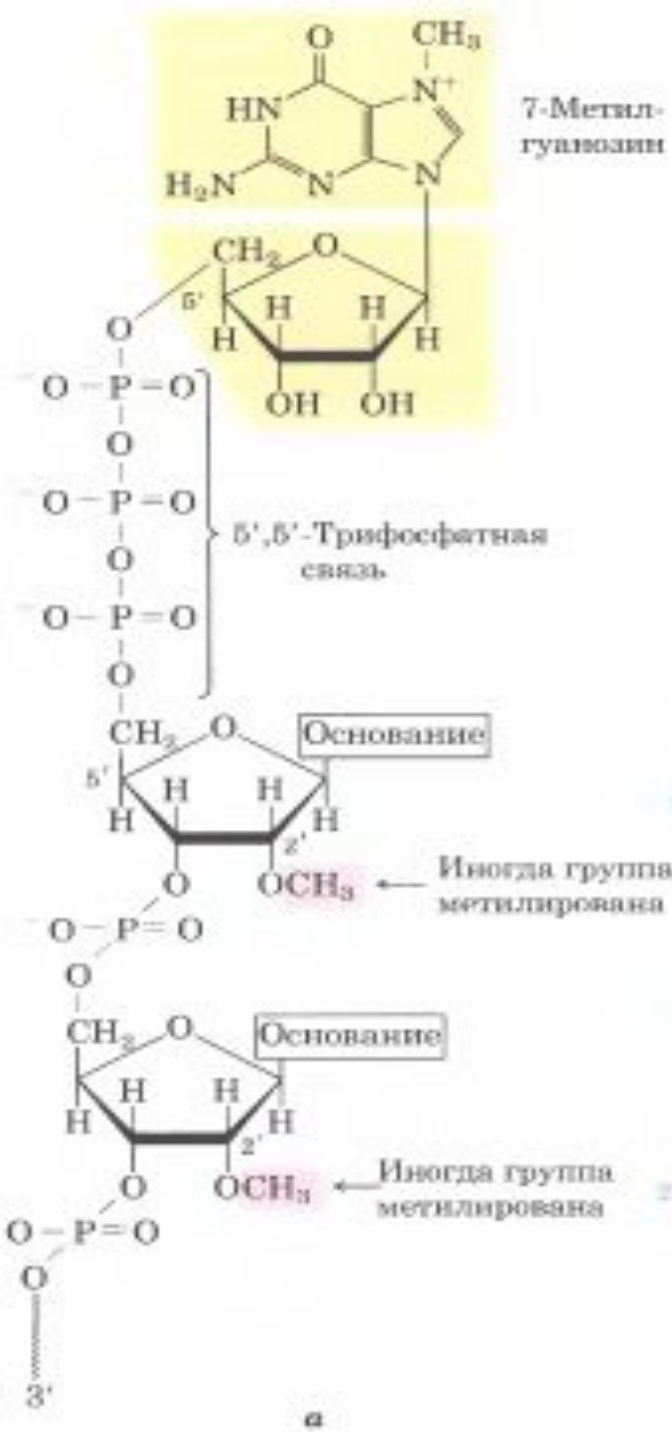


Рис. 26-15. Механизм сплайсинга интронов на первой стадии. Вырезанный интрон полностью распадается.

Первичный транскрипт



3'-ОН гуанозина действует как нуклеофил, атакуя фосфат по 5'-сайту сплайсинга.

Интермедиат



В 5'-экзоне 3'-ОН становится нуклеофилом, завершающим реакцию.

Сплайсированная РНК

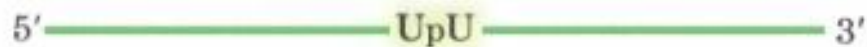
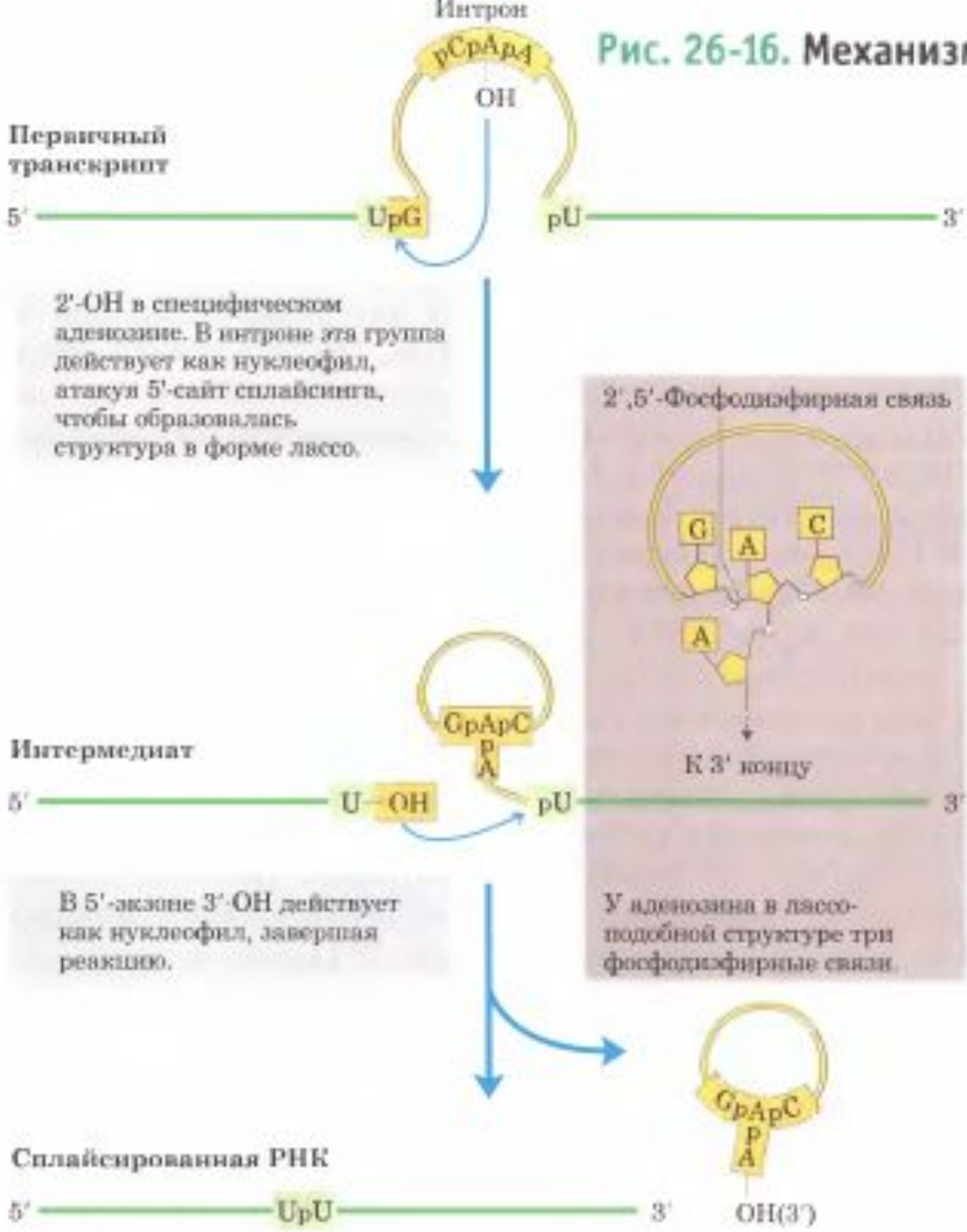
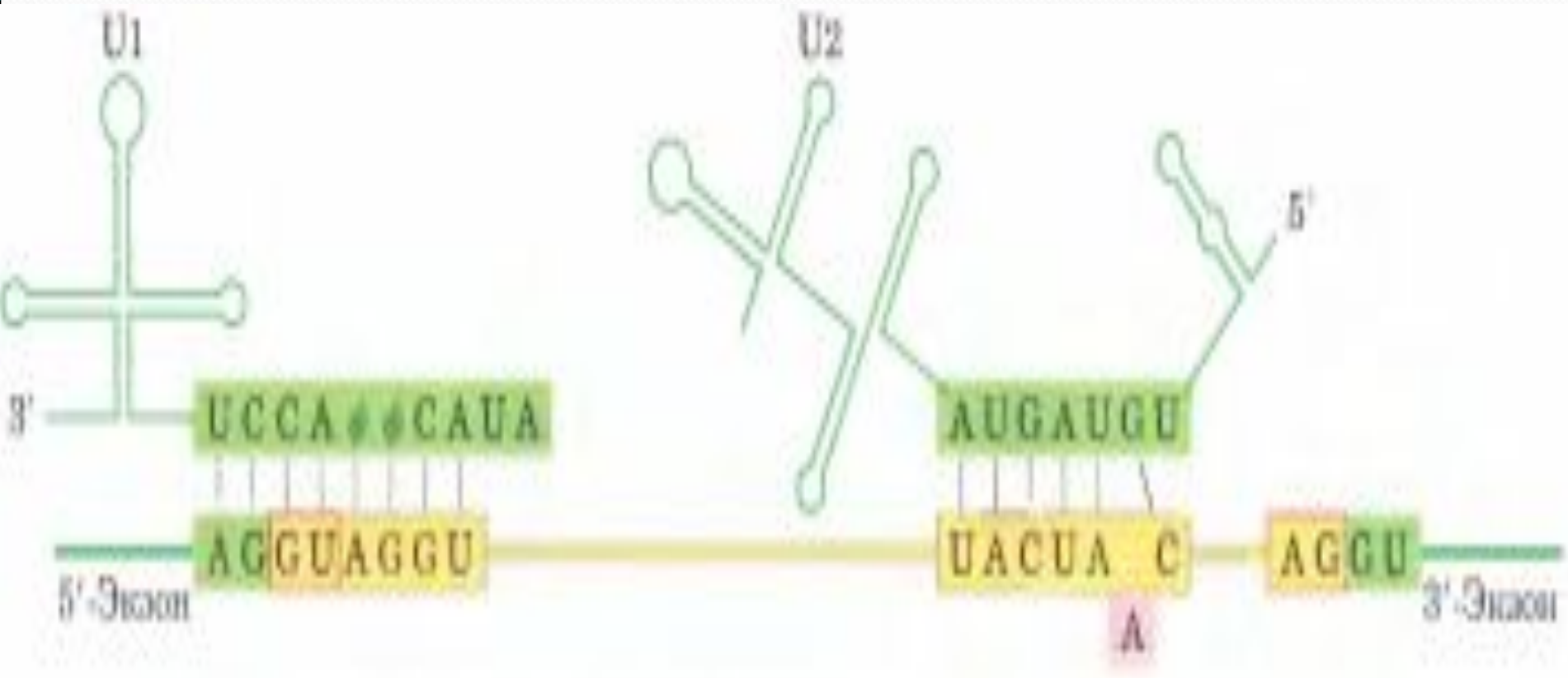
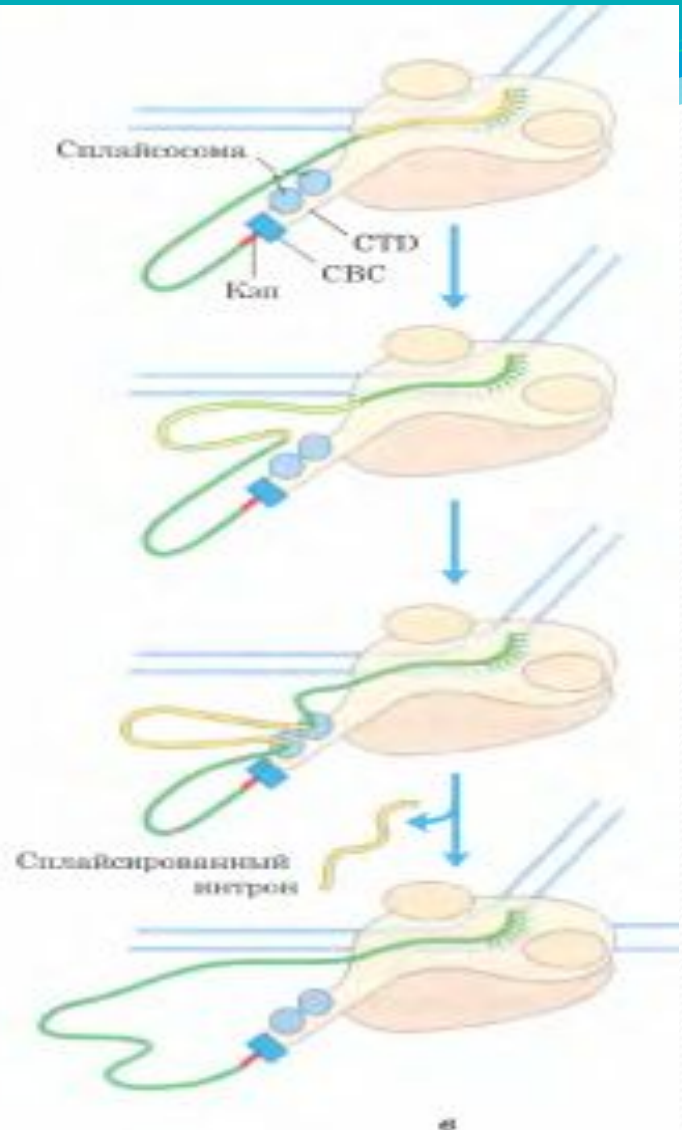
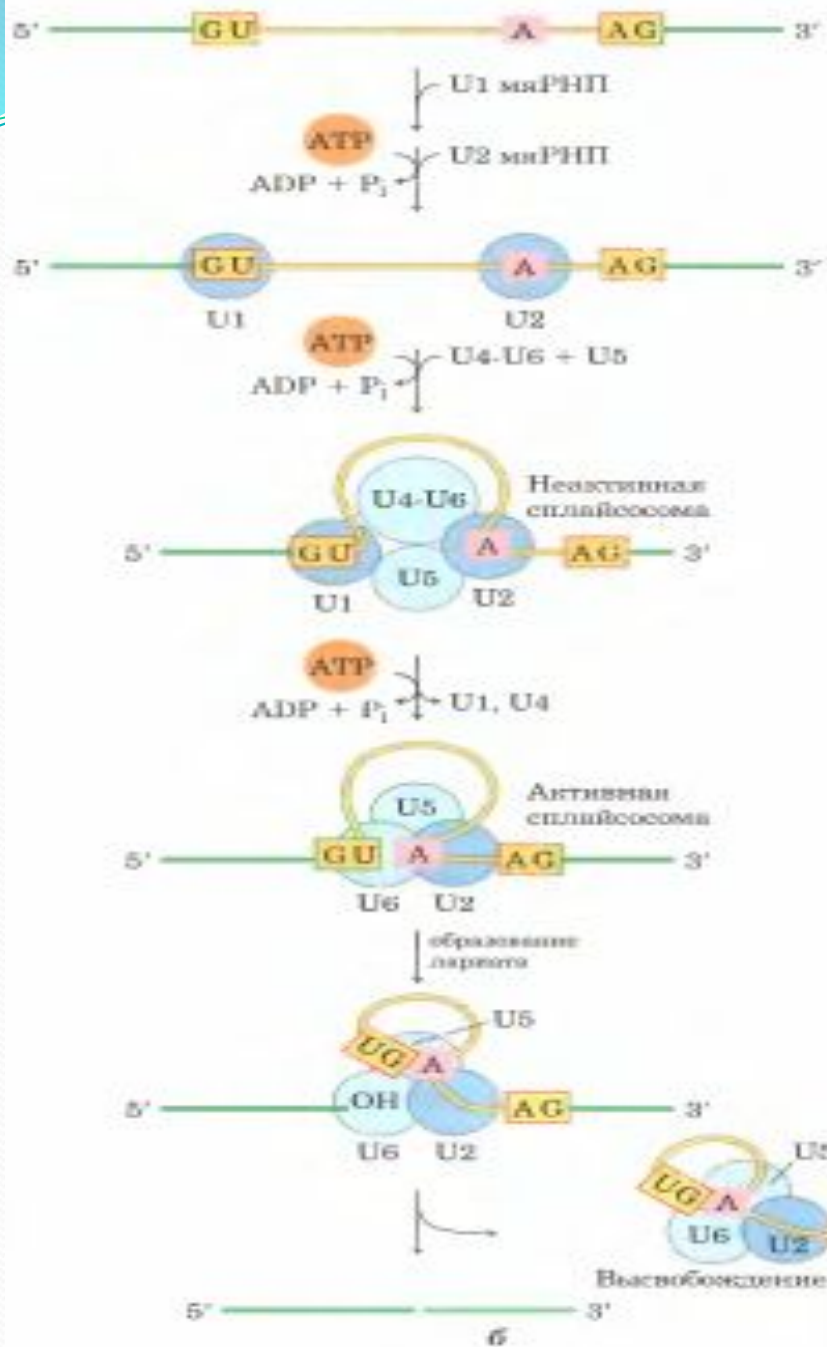


Рис. 26-15. Механизм сплайсинга интронов группы I. Нуклеофилом на первой стадии может быть гуанозин, GMP, GDP или GTP. Вырезанный интрон полностью распадается.

Рис. 26-16. Механизм сплайсинга интронов группы II.







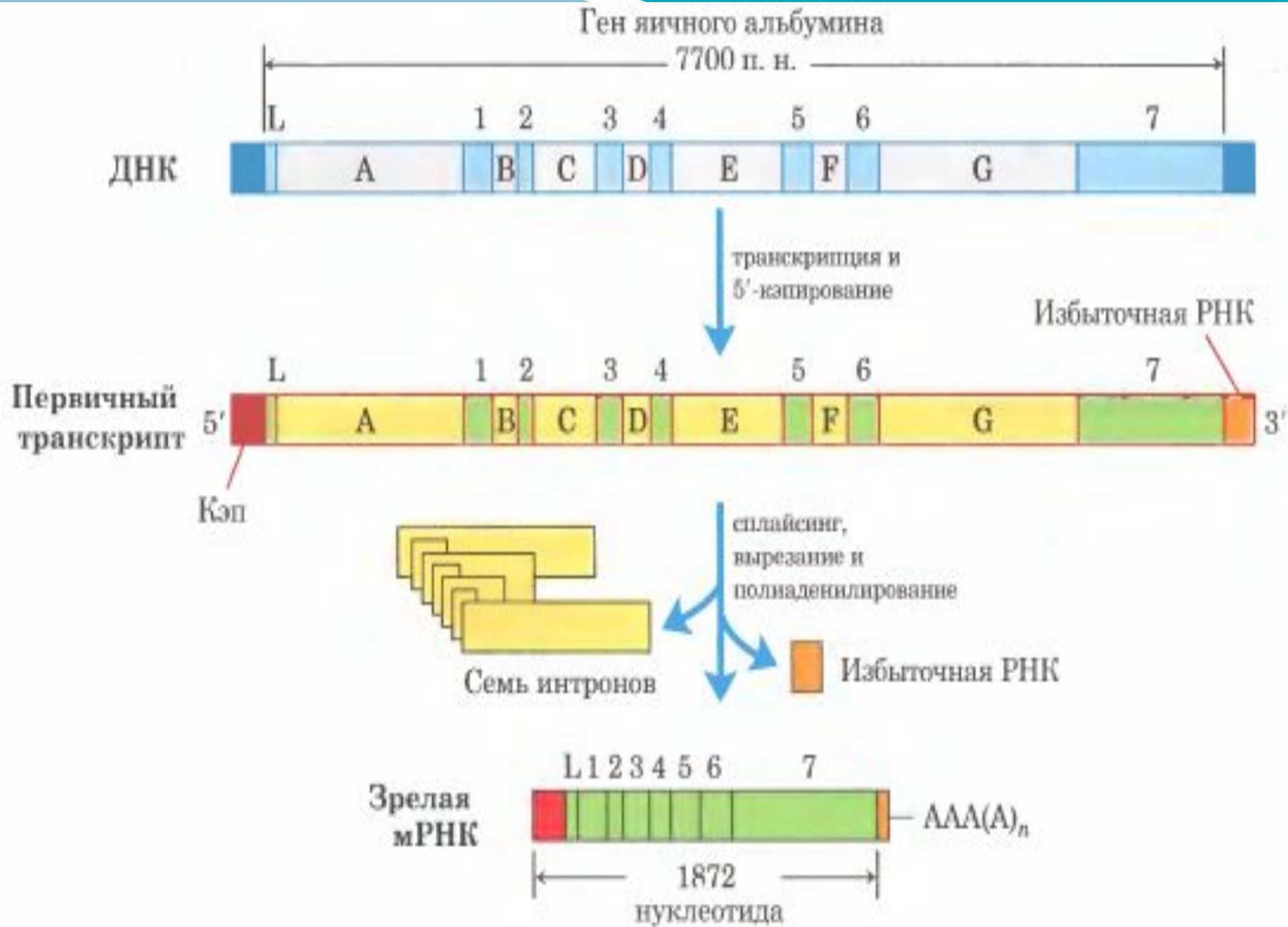
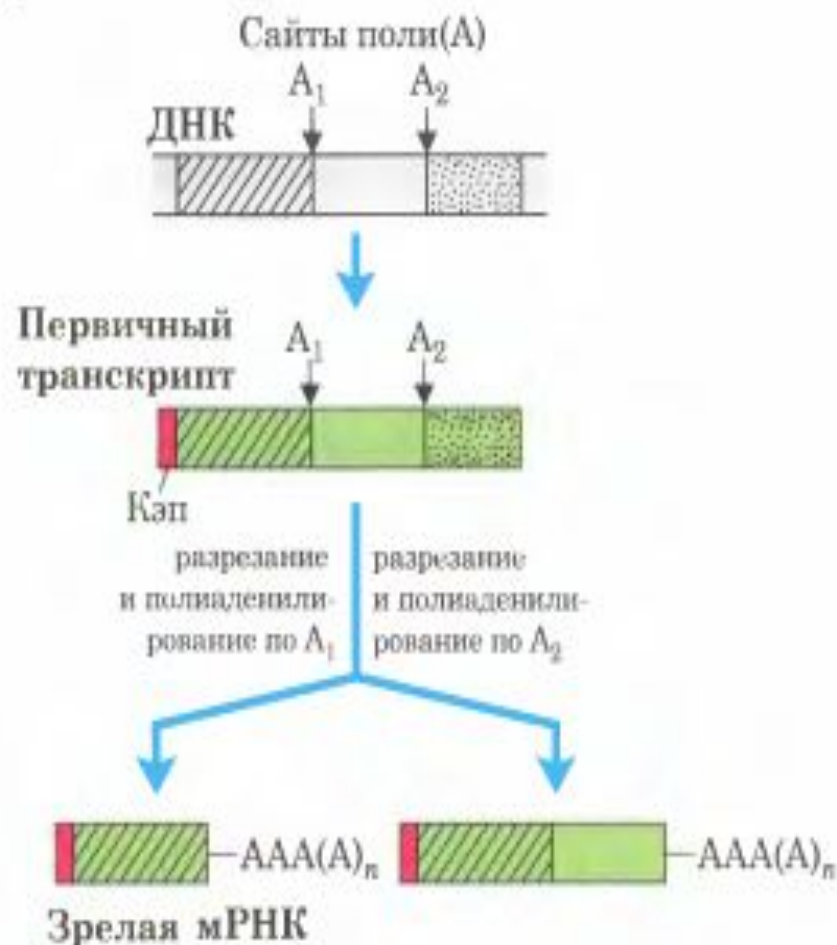


Рис. 26-19. Схема процессинга эукариотической мРНК. Ген яичного альбумина содержит

а



б

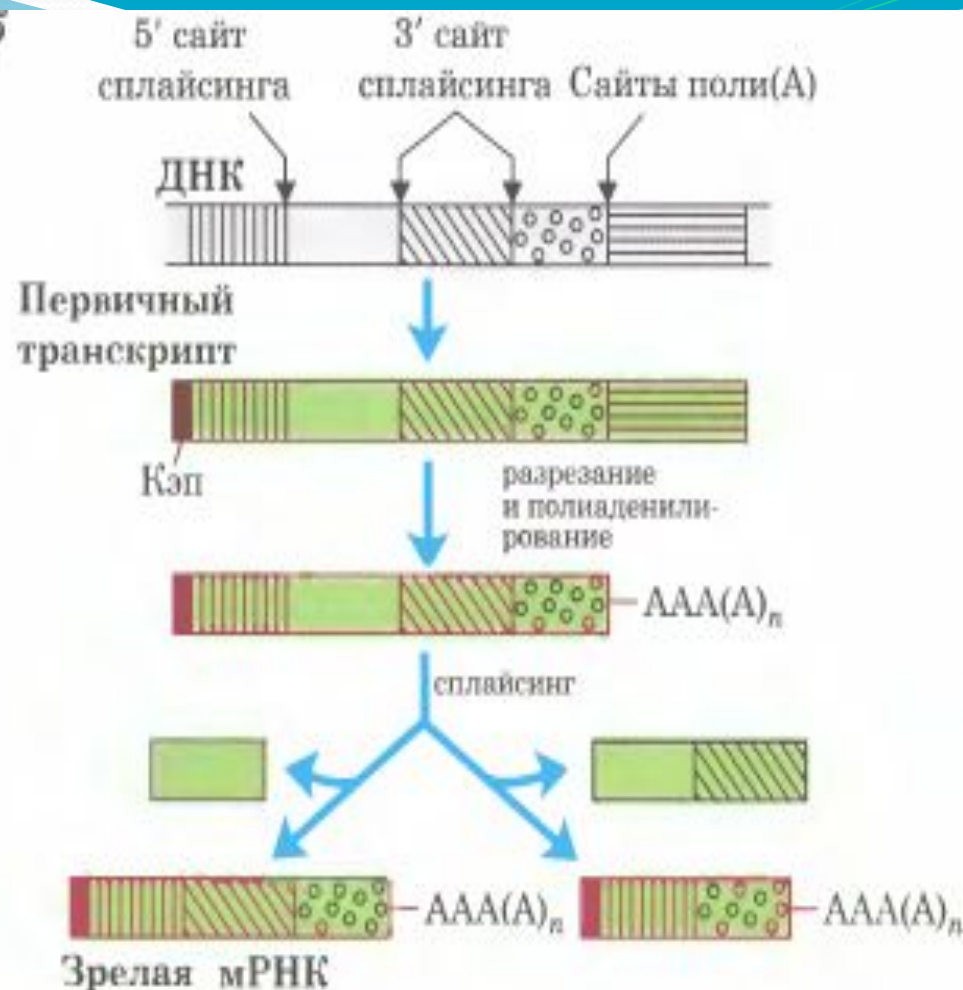


Рис. 26-20. Два механизма альтернативного процессинга сложных транскриптов у эукариот. *а* — альтернативные варианты расщепления и полиаденилирования. Показаны два сайта полиаденилирования — A₁ и A₂. *б* — альтернативные способы сплайсинга. Показаны два разных 3'-концевых сайта расщепления. Оба механизма позволяют получить разные зрелые мРНК с одного и того же транскрипта.

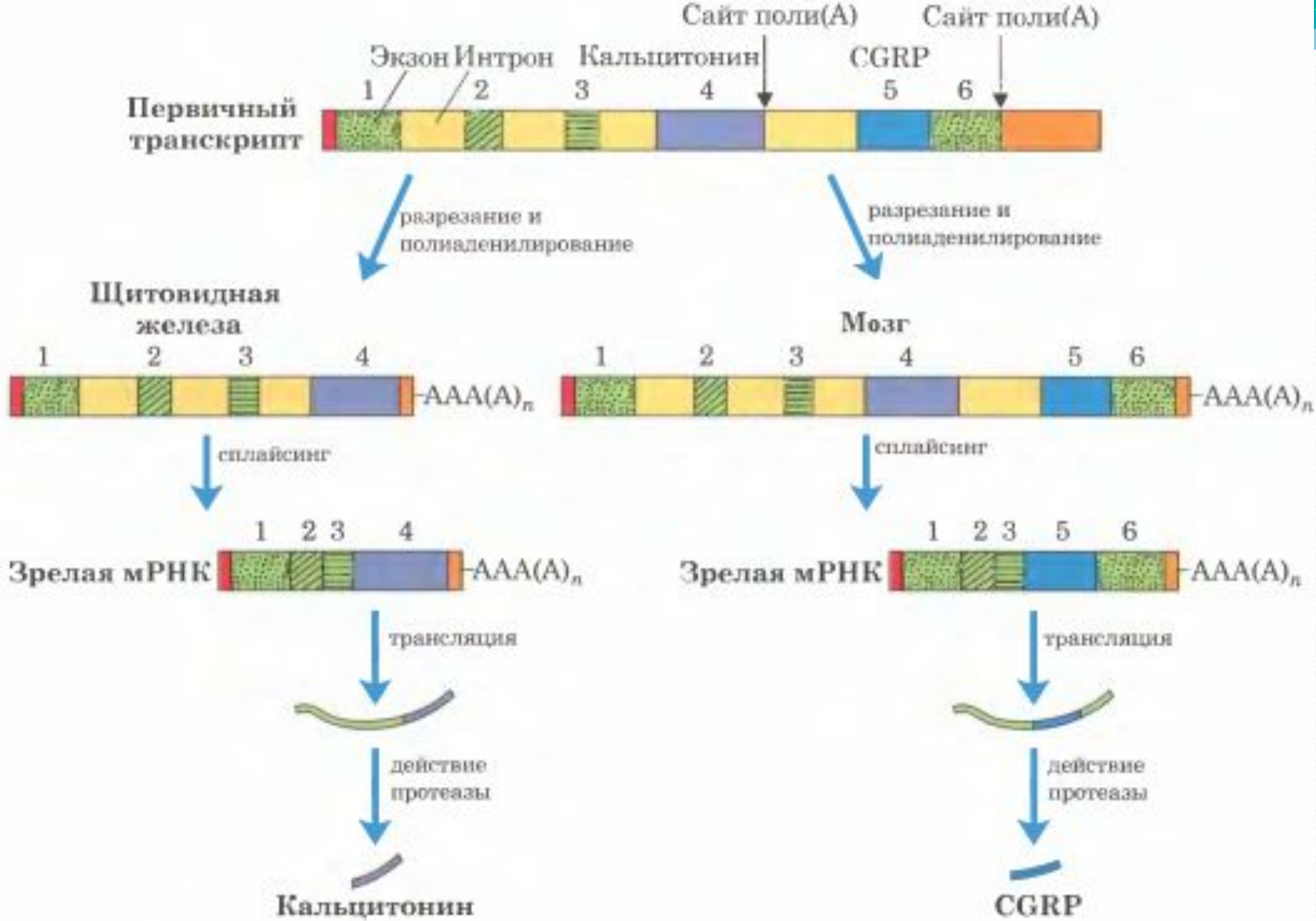


Рис. 26-21. Альтернативный процессинг транскрипта гена кальцитонина у крыс. Первич-

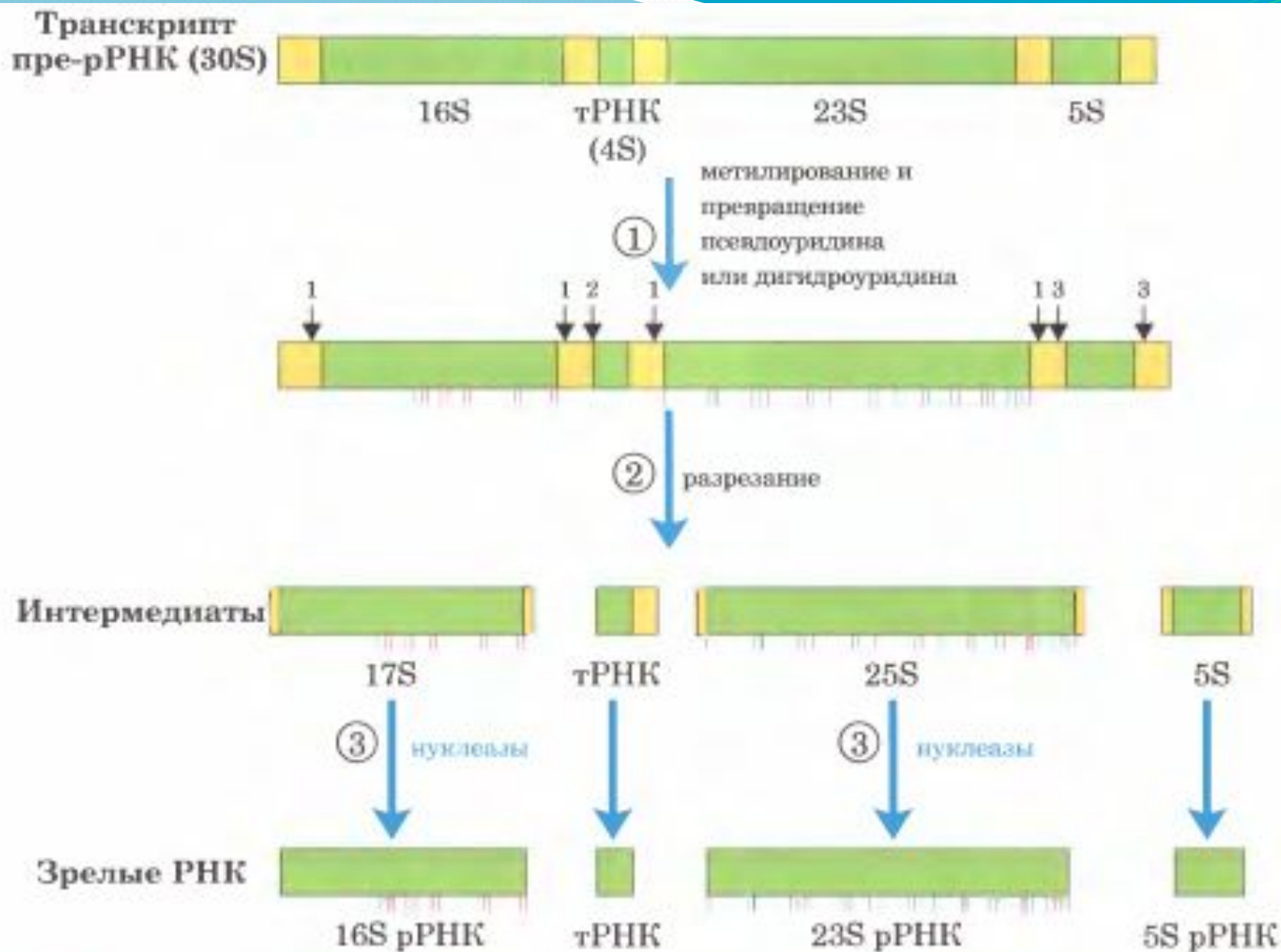
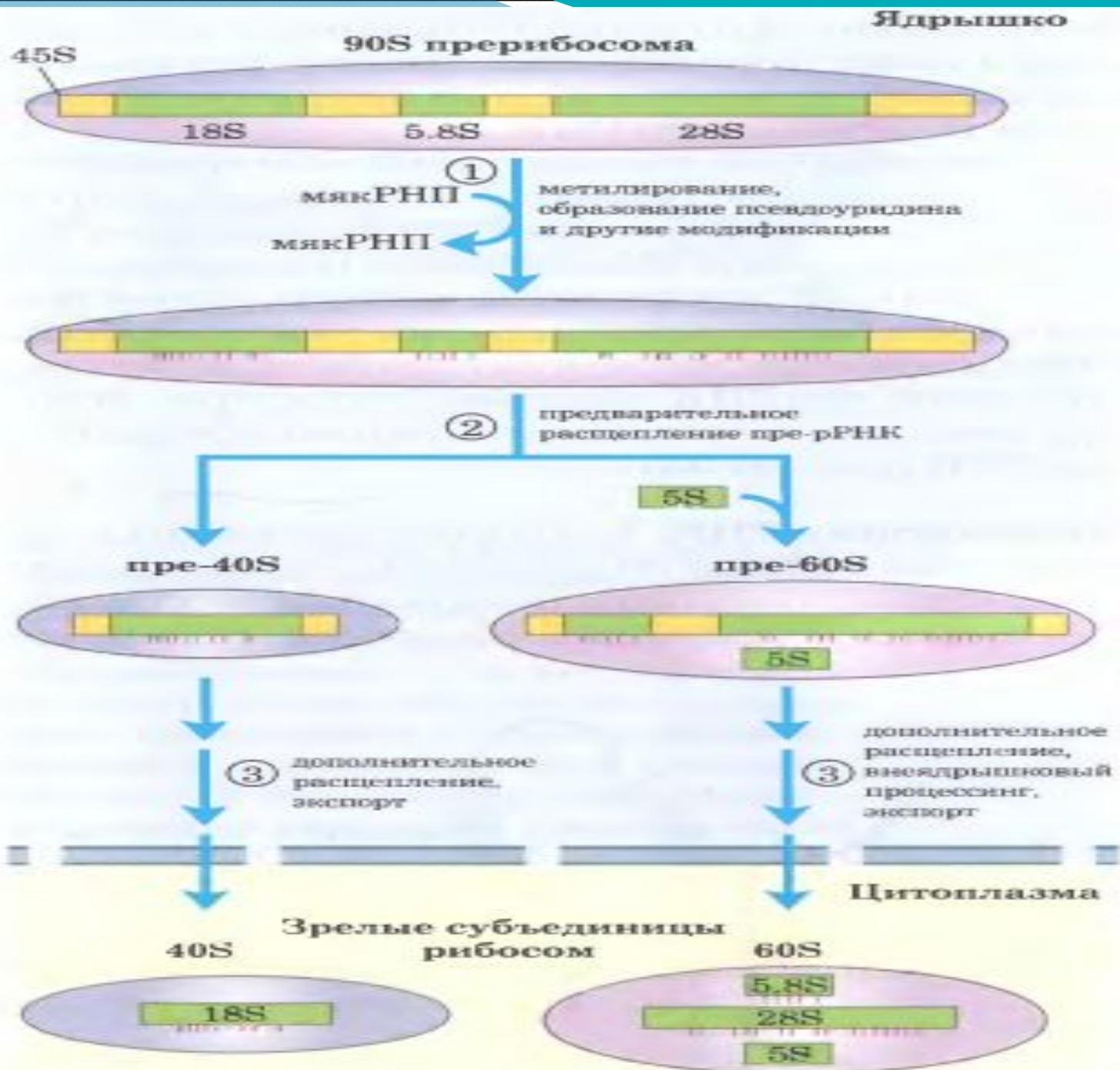
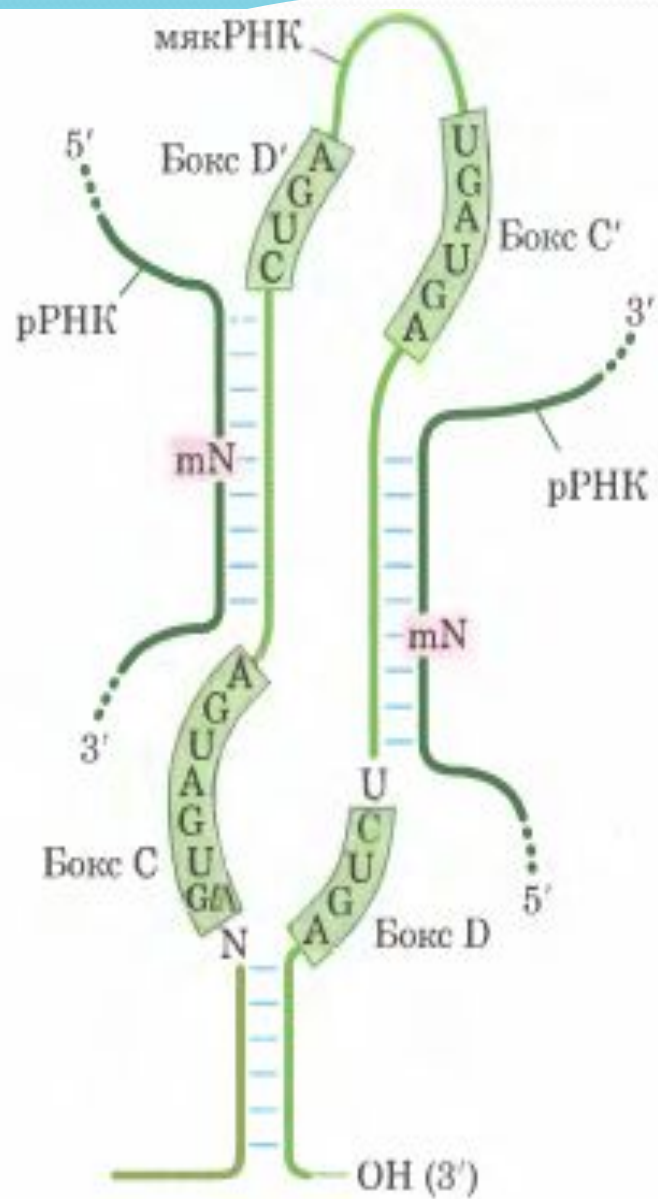
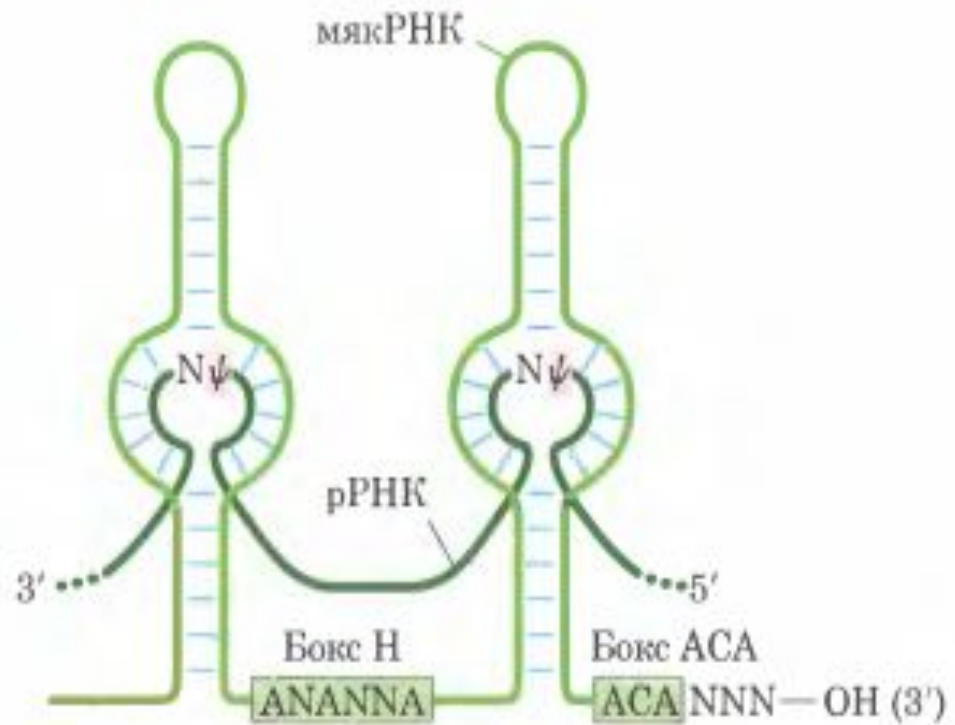


Рис. 26-24. Процессинг транскриптов пре-РНК у бактерий. ① Перед расщеплением пред-





a



б

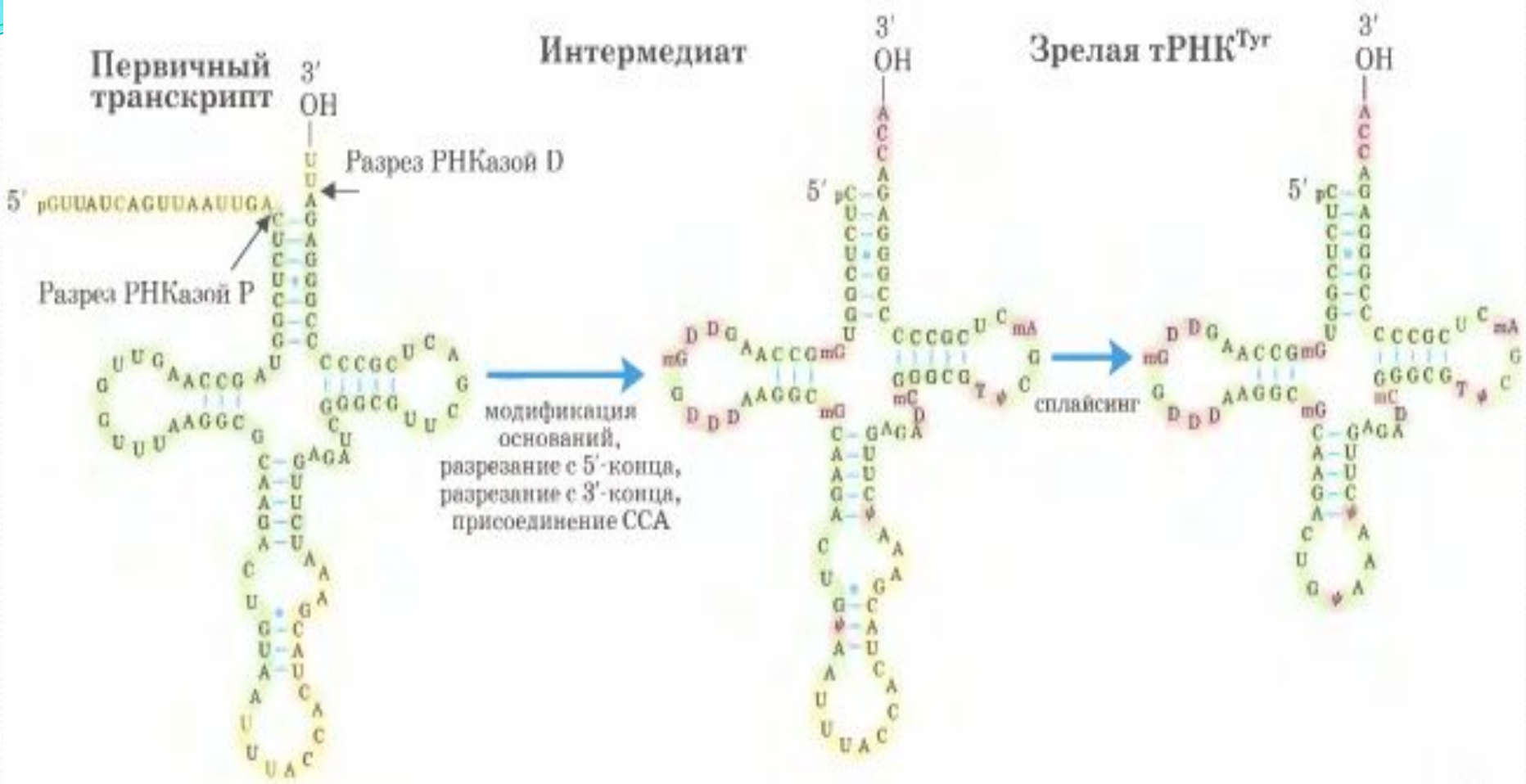


Рис. 26-27. Процессинг тРНК у бактерий и эукариот. Проиллюстрируем важные этапы процессинга на примере дрожжевой тРНК^{Тур} (тРНК, специфически связывающая тирозин; см.

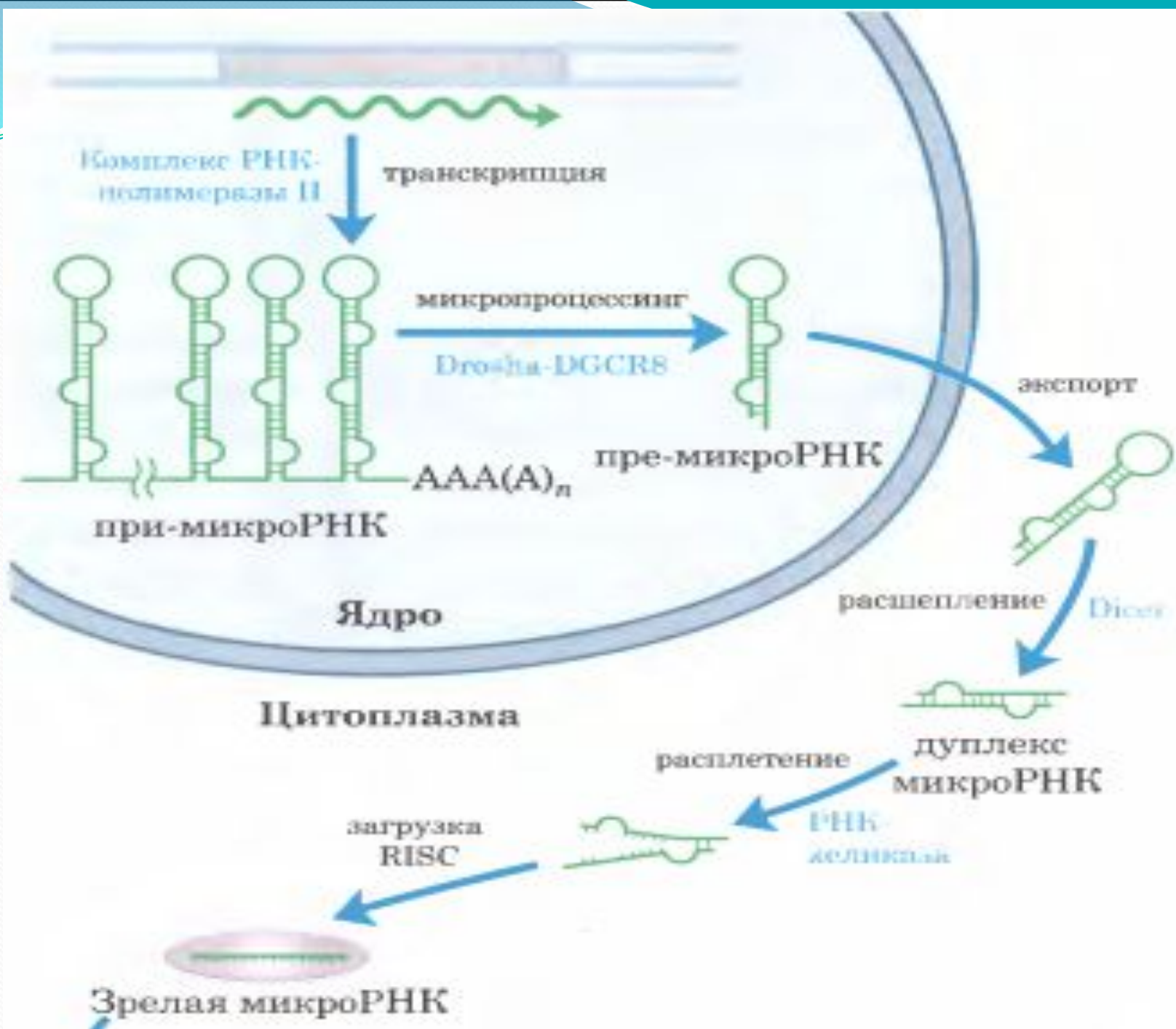




Рис. 26-33. Ретровирусная инфекция в клетке млекопитающего и интеграция ретровируса в хромосому хозяина.

Трансляция (биосинтез белка)

- **Трансляция – общие представления**
- **Генетический код**
- **Активация и транспорт аминокислот в рибосомы**
- **Белоксинтезирующая система**
- **Этапы трансляции**
- **Регуляция транскрипции**
- **Посттрансляционный процессинг**

- Трансляция – это процесс декодирования мРНК, в результате которого информация с языка последовательности нуклеотидов в мРНК переводится (транслируется) в последовательность аминокислотных остатков полипептидной цепи.
- Правила, которым следует трансляция, называется генетическим кодом.
- Трансляция осуществляется на рибосомах.
- Декодирование мРНК осуществляется в направлении $5' \rightarrow 3'$, как и в процессе репликации и транскрипции.

■ Трансляция осуществляется в несколько стадий:

- 1) активация аминокислот;
- 2) аминоацилирование тРНК;
- 3) собственно трансляция;
- 4) посттрансляционная модификация (процессинг) полипептидной цепи.

■ Для синтеза белка необходимы:

- 1) информация о структуре синтезируемого белка (мРНК);
- 2) рибосомы;
- 3) тРНК;
- 4) 20 аминокислот;
- 5) ферменты аминоацил-тРНК-синтетазы;
- 6) белковые факторы трансляции;
- 7) АТФ и GTP, ионы Mg^{2+} .

Свойства генетического кода

- Код триплетен
- Код не перекрывается
- Код вырожден
- Рамка считывания задает положение первого основания кодона мРНК (гена)
- Код универсален

Код ДНК. Свойства кода

		Второй нуклеотид					
		У	Ц	А	Г		
Первый нуклеотид	У	УУУ	УЦУ } УЦЦ } УЦА } УЦГ }	УАУ	УГУ } УГЦ } УГА } УГГ }	УЦА } УЦА } УЦА } УЦА }	
		УУЦ		УАЦ			УГЦ
		УУА		УАА			УГА
		УУГ		УАГ			УГГ
Ц	ЦУУ	ЦЦУ } ЦЦЦ } ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ	ЦГУ } ЦГЦ } ЦГА } ЦГГ }	УЦА } УЦА } УЦА } УЦА }		
	ЦУЦ		ЦАЦ			ЦГЦ	
	ЦУА		ЦАА			ЦГА	
	ЦУГ		ЦАГ			ЦГГ	
А	АУУ	АЦУ } АЦЦ } АЦА } АЦГ }	ААУ	АГУ } АГЦ } АГА } АГГ }	УЦА } УЦА } УЦА } УЦА }		
	АУЦ		ААЦ			АГЦ	
	АУА		ААА			АГА	
	АУГ		ААГ			АГГ	
Г	ГУУ	ГЦУ } ГЦЦ } ГЦА } ГЦГ }	ГАУ	ГГУ } ГГЦ } ГГА } ГГГ }	УЦА } УЦА } УЦА } УЦА }		
	ГУЦ		ГАЦ			ГГЦ	
	ГУА		ГАА			ГГА	
	ГУГ		ГАГ			ГГГ	

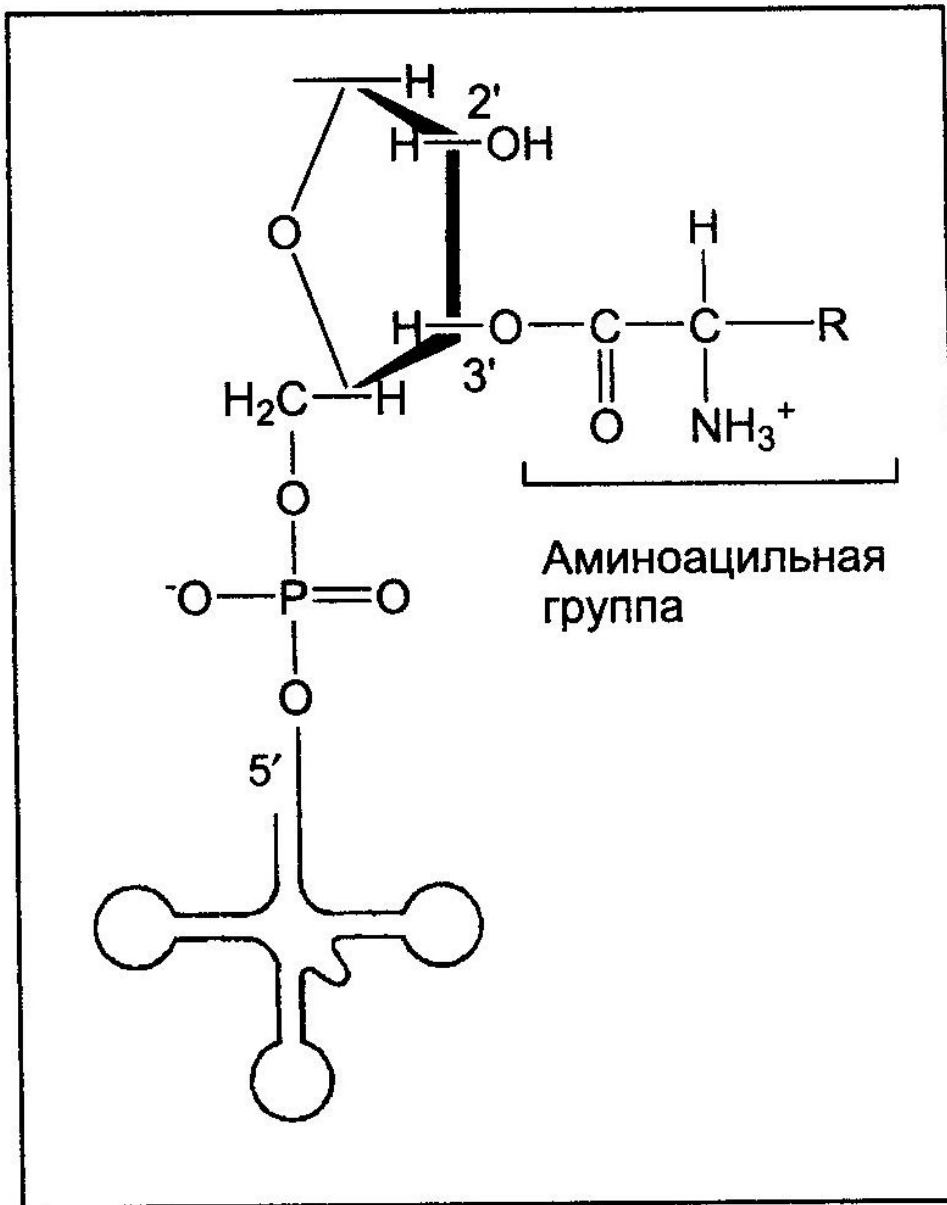
1. **Триплетность.** Каждая аминокислота кодируется триплетом нуклеотидов – **кодоном**.
2. **Однозначность.** Кодовый триплет, кодон, соответствует только одной аминокислоте.
3. **Вырожденность** (избыточность). Одну аминокислоту могут кодировать несколько (до шести) кодонов.

Код ДНК. Свойства кода

- 4. Универсальность.* Генетический код одинаков, одинаковые аминокислоты кодируются одними и теми же триплетами нуклеотидов у всех организмов Земли.
- 5. Неперекрываемость.* Последовательность нуклеотидов имеет рамку считывания по 3 нуклеотида, один и тот же нуклеотид не может быть в составе двух триплетов. (Жил был кот тих был сер мил мне тот кот);
- 6. Наличие кодона-инициатора и кодонов-терминаторов.* Из 64 кодовых триплетов 61 кодон — кодирующие, кодируют аминокислоты, а 3 — бессмысленные, не кодируют аминокислоты, терминирующие синтез полипептида при работе рибосомы (УАА, УГА, УАГ). Кроме того, есть кодон — инициатор (метиониновый), с которого начинается синтез любого полипептида.

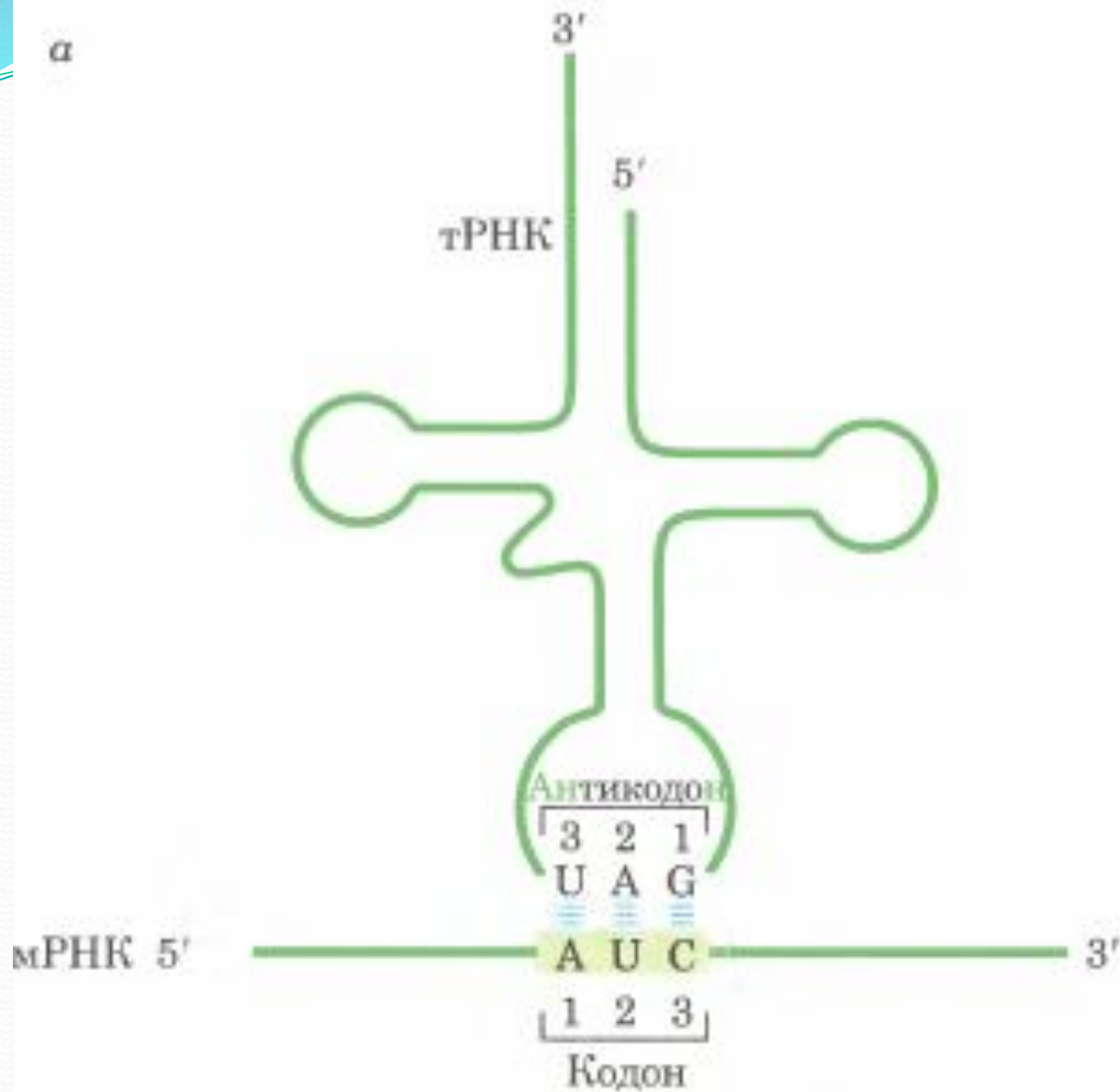
Аминоацил-тРНК-синтетаза



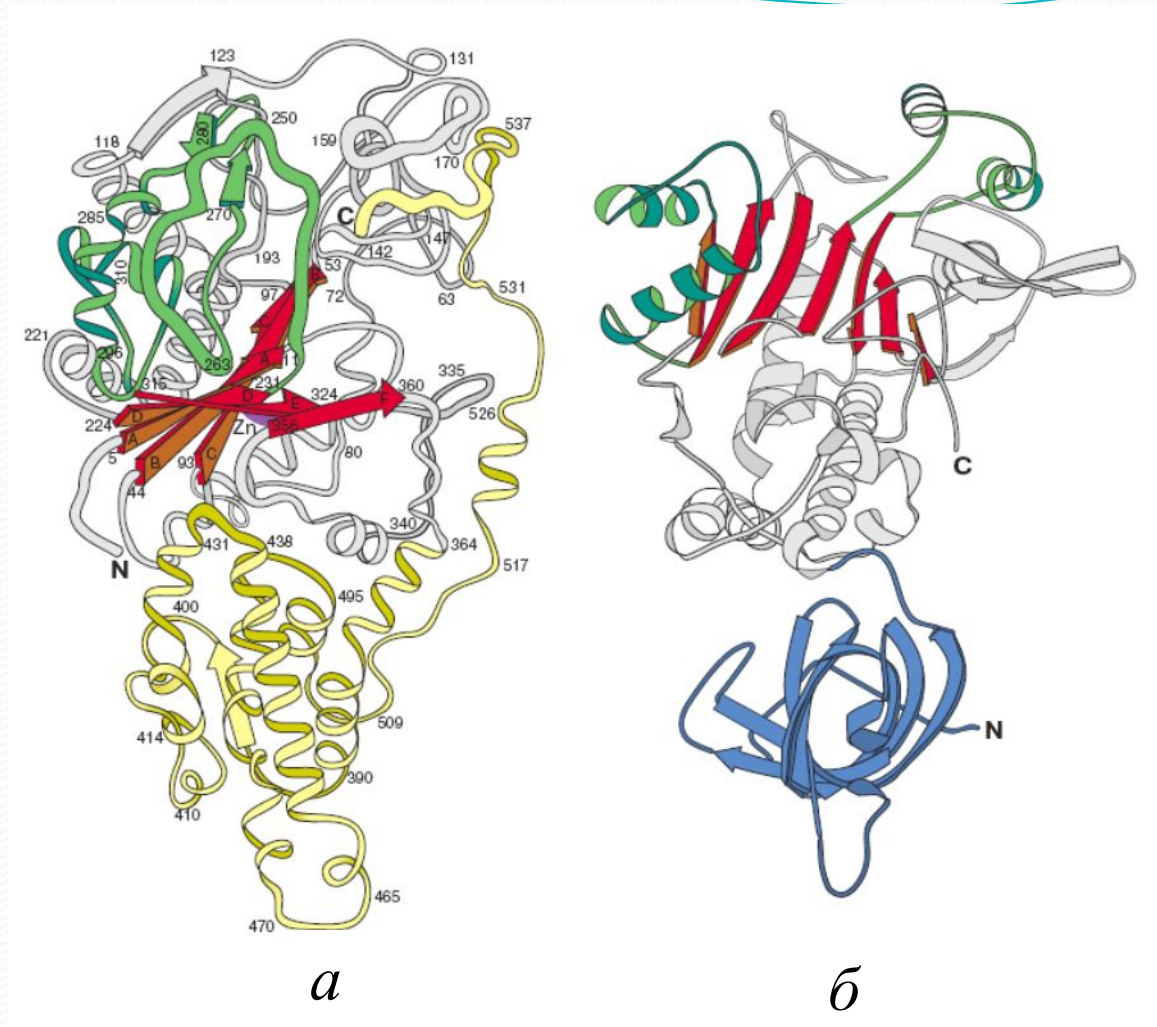


Структура аминоацил -тРНК

а



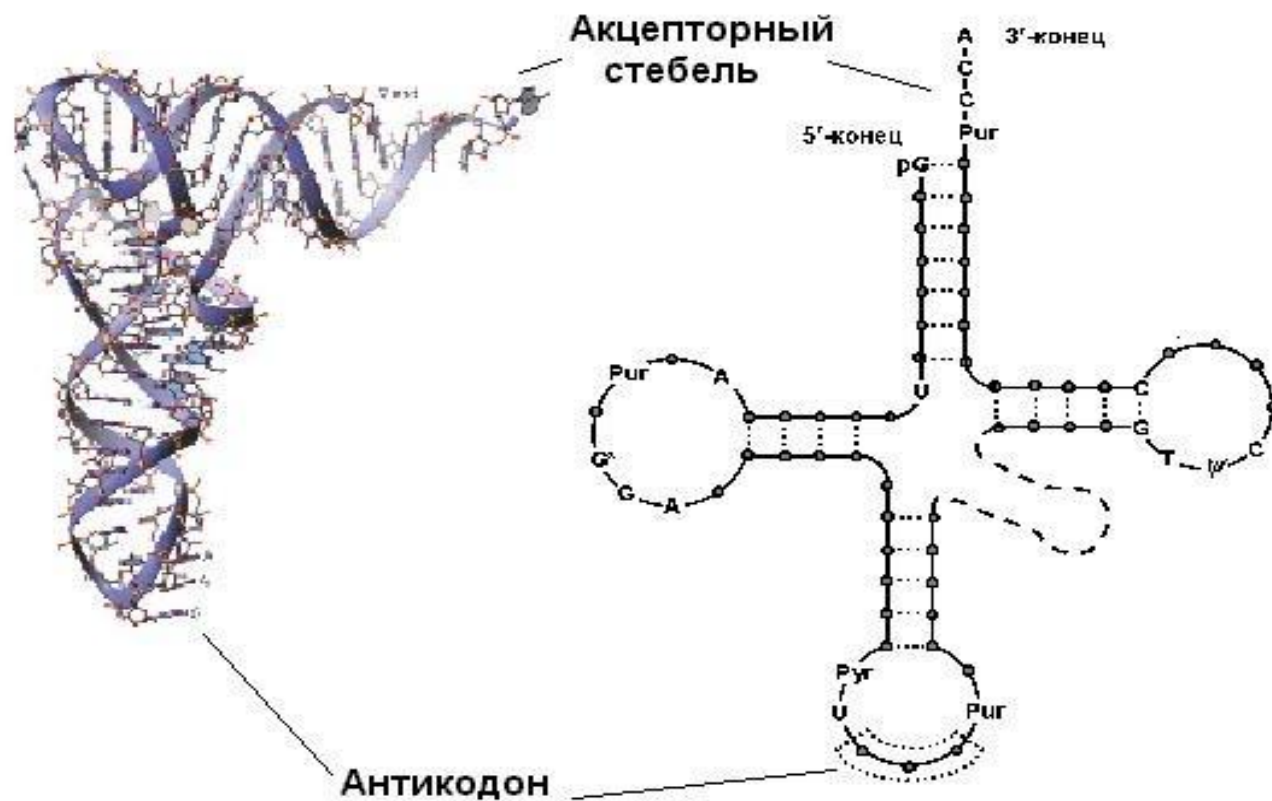
Активация и транспорт аминокислот в рибосомы



Строение аминоксил-тРНК-синтетаз: а – класс 1; б – класс 2

Активация и транспорт аминокислот в рибосомы

СТРУКТУРА тРНК



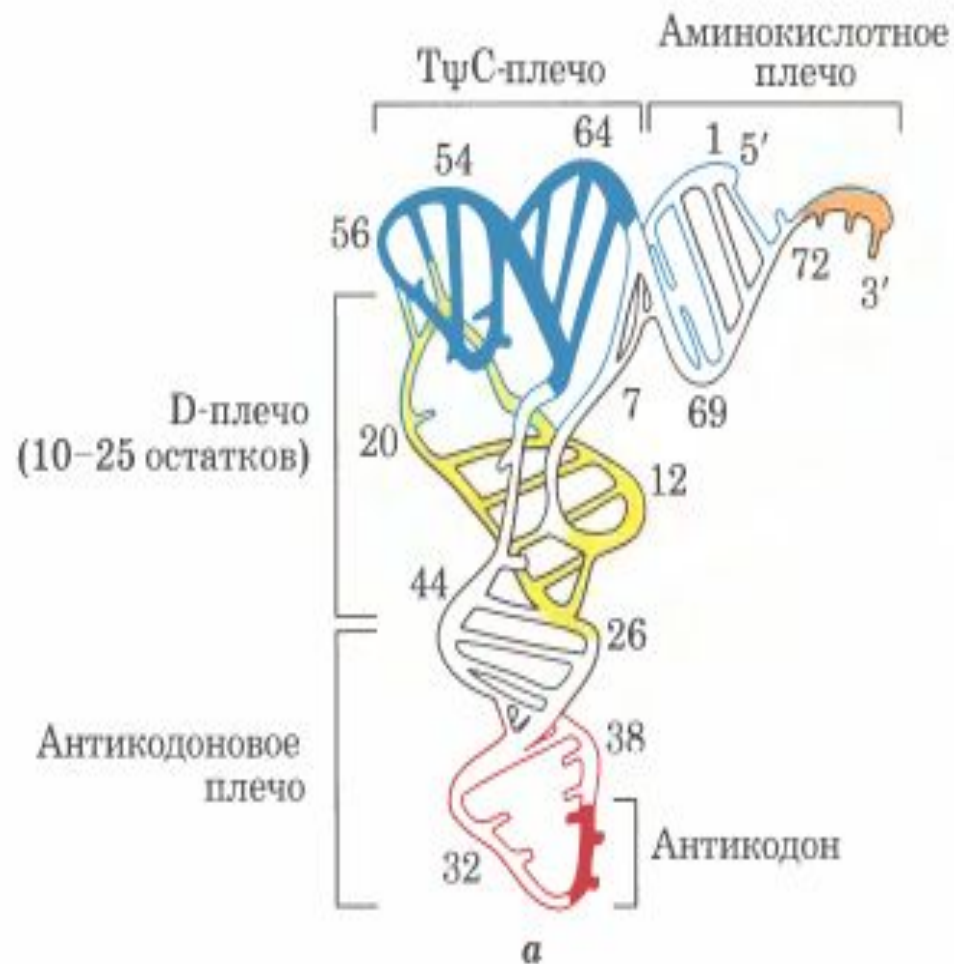


Рис. 27-17. Схема вторичной структуры тРНК в форме клеверного листа. Точками внутри последовательности

50 S и 30 S субчастицы рибосомы

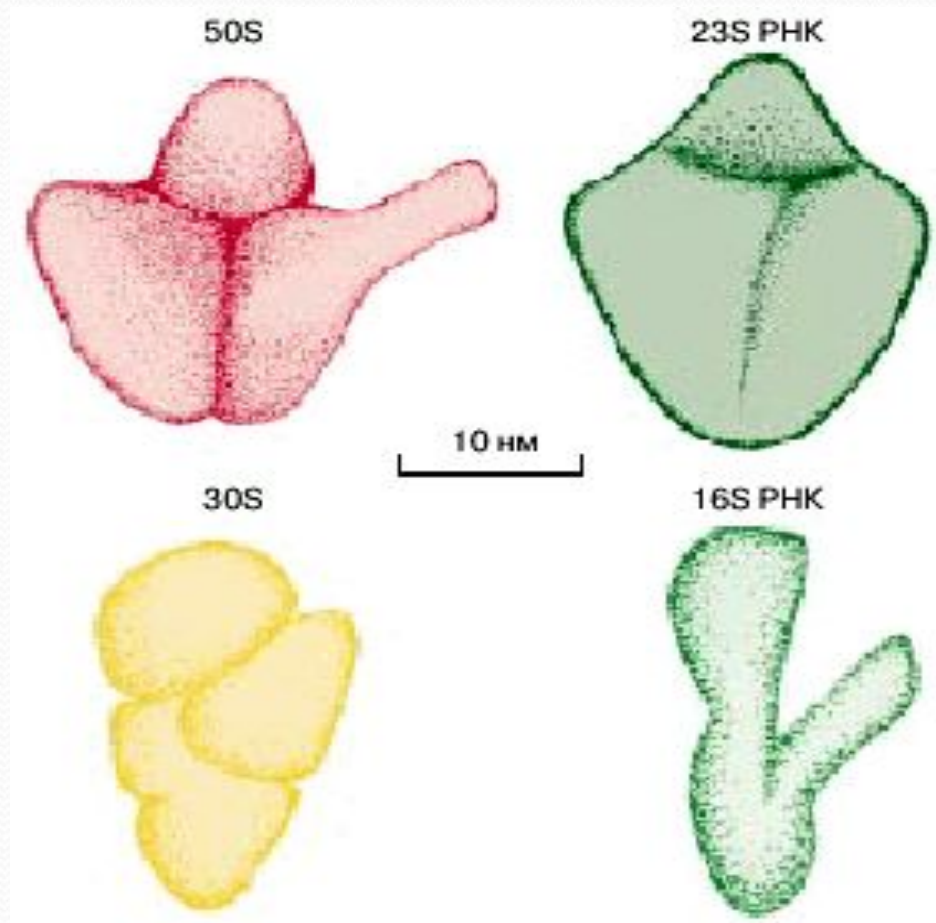


Таблица 27-5

Клеточные компоненты, участвующие в пяти основных стадиях синтеза белка у *E. coli*

Стадия	Основные компоненты
1. Активация аминокислот	20 аминокислот 20 аминоацил-тРНК-синтетаз 32 или более типов тРНК АТФ Mg^{2+}
2. Инициация	мРНК <i>N</i> -формилметионил-тРНК ^{fMet} Инициаторный кодон в мРНК (AUG) 30S-субъединица рибосомы 50S-субъединица рибосомы Факторы инициации (IF-1, IF-2, IF-3) GTP Mg^{2+}
3. Элонгация	Функциональная 70S-рибосома (инициаторный комплекс) Специфические аминоацил-тРНК Факторы элонгации (EF-Tu, F-Ts, EF-G) GTP Mg^{2+}
4. Терминация и высвобождение	Стоп-кодон в мРНК Факторы терминации (RF-1, RF-2, RF-3) EF-G IF-3
5. Укладка и посттрансляционный процессинг	Специфические ферменты, кофакторы и другие компоненты для удаления инициаторного остатка и сигнальных последовательностей, дополнительный протеолитический процессинг, модификация концевых остатков и присоединение ацетильной, фосфорильной, метильной, карбоксильной, углеводной или простетической группы.

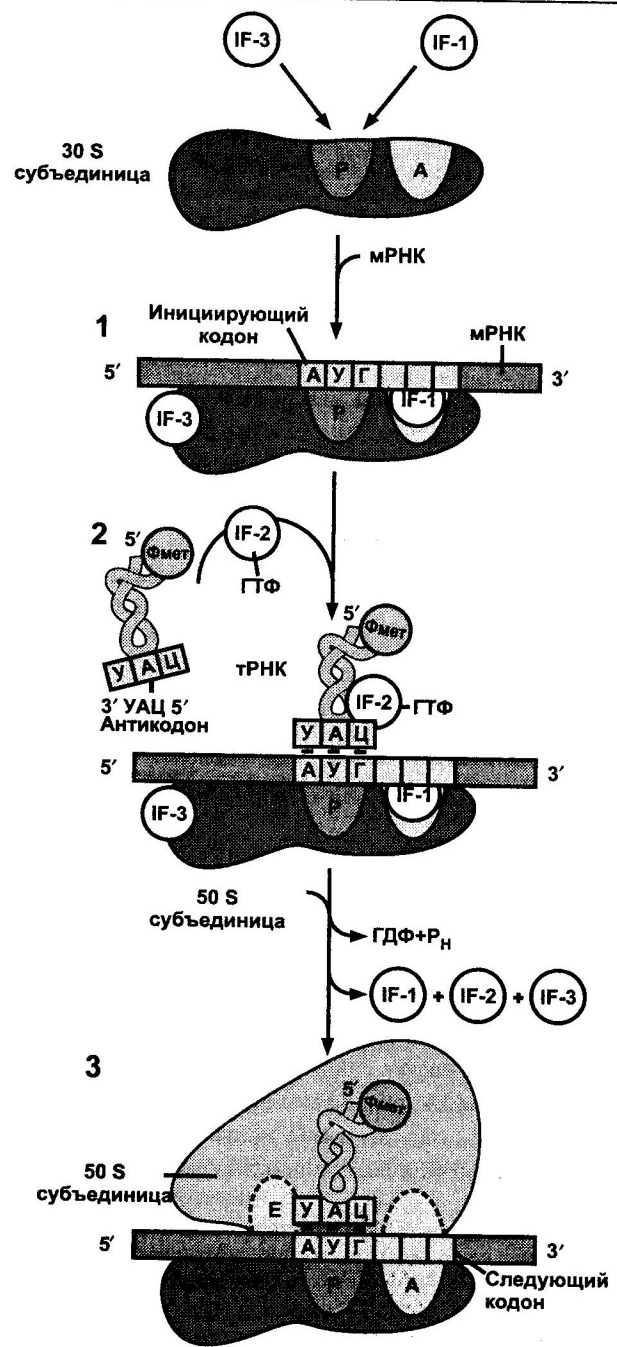
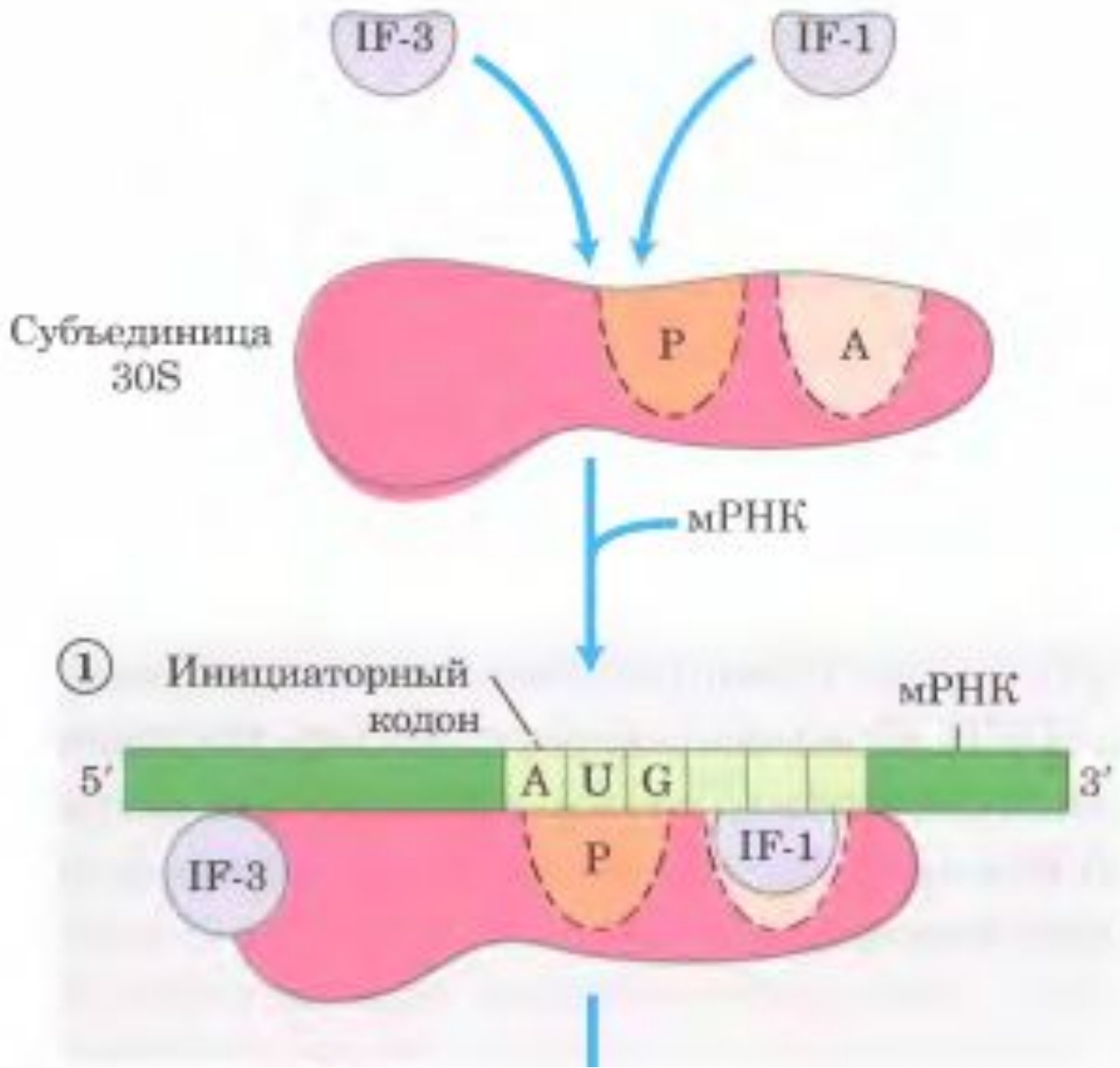
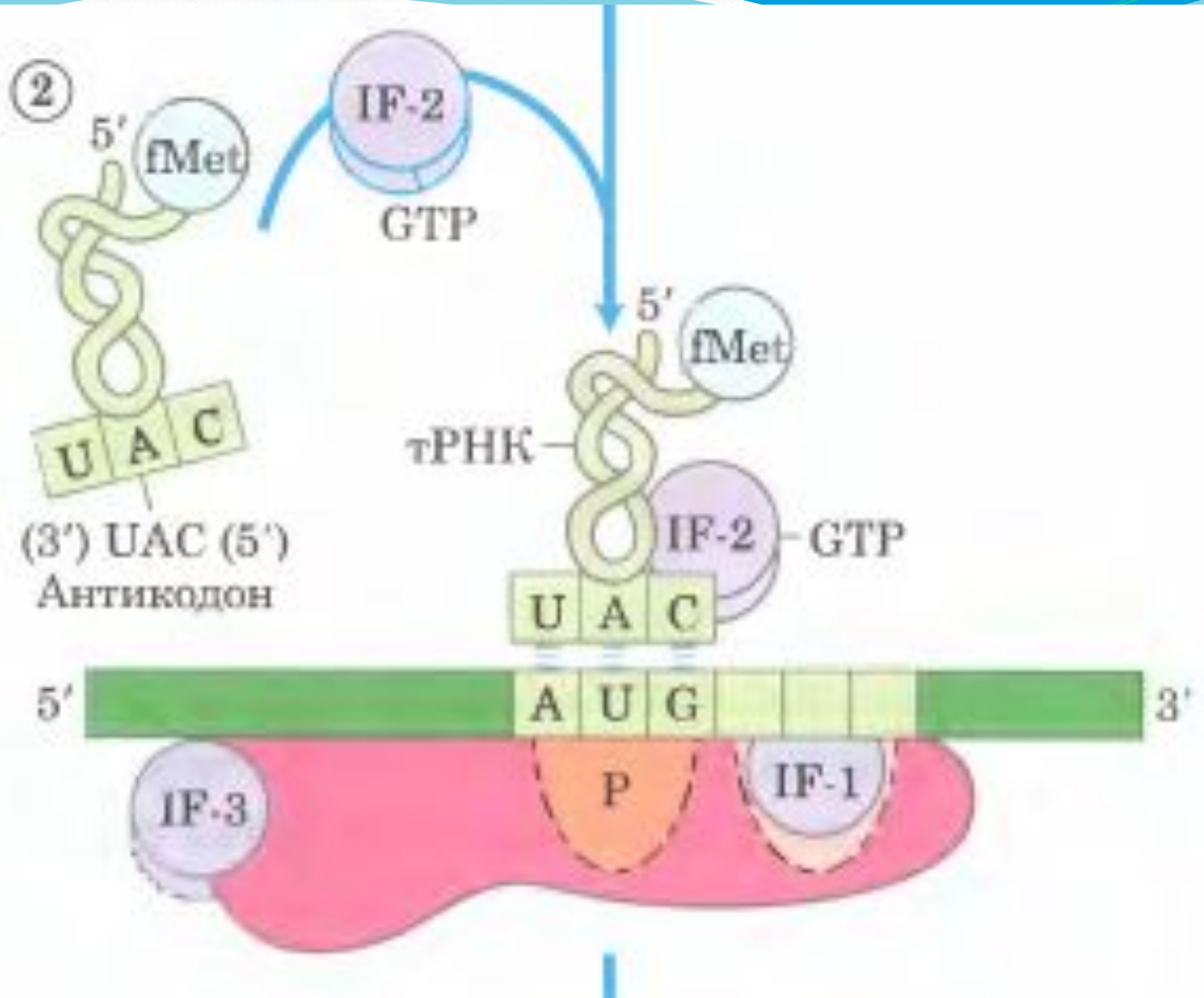


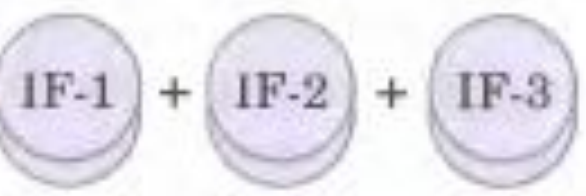
Рис. 26.2. Формирование инициаторного комплекса. (D. L. Nelson, M. M. Cox, с изм.).



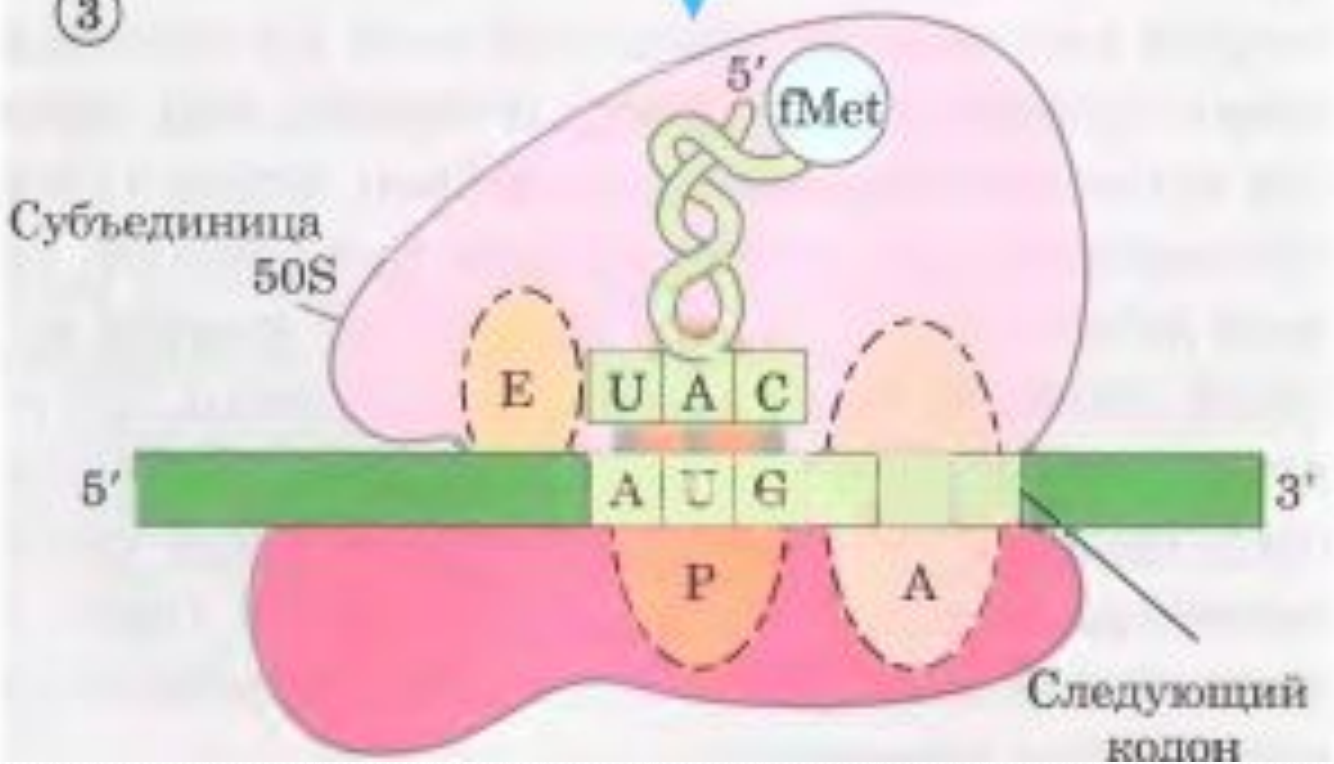


Субъединица
50S

GDP + P_i



3



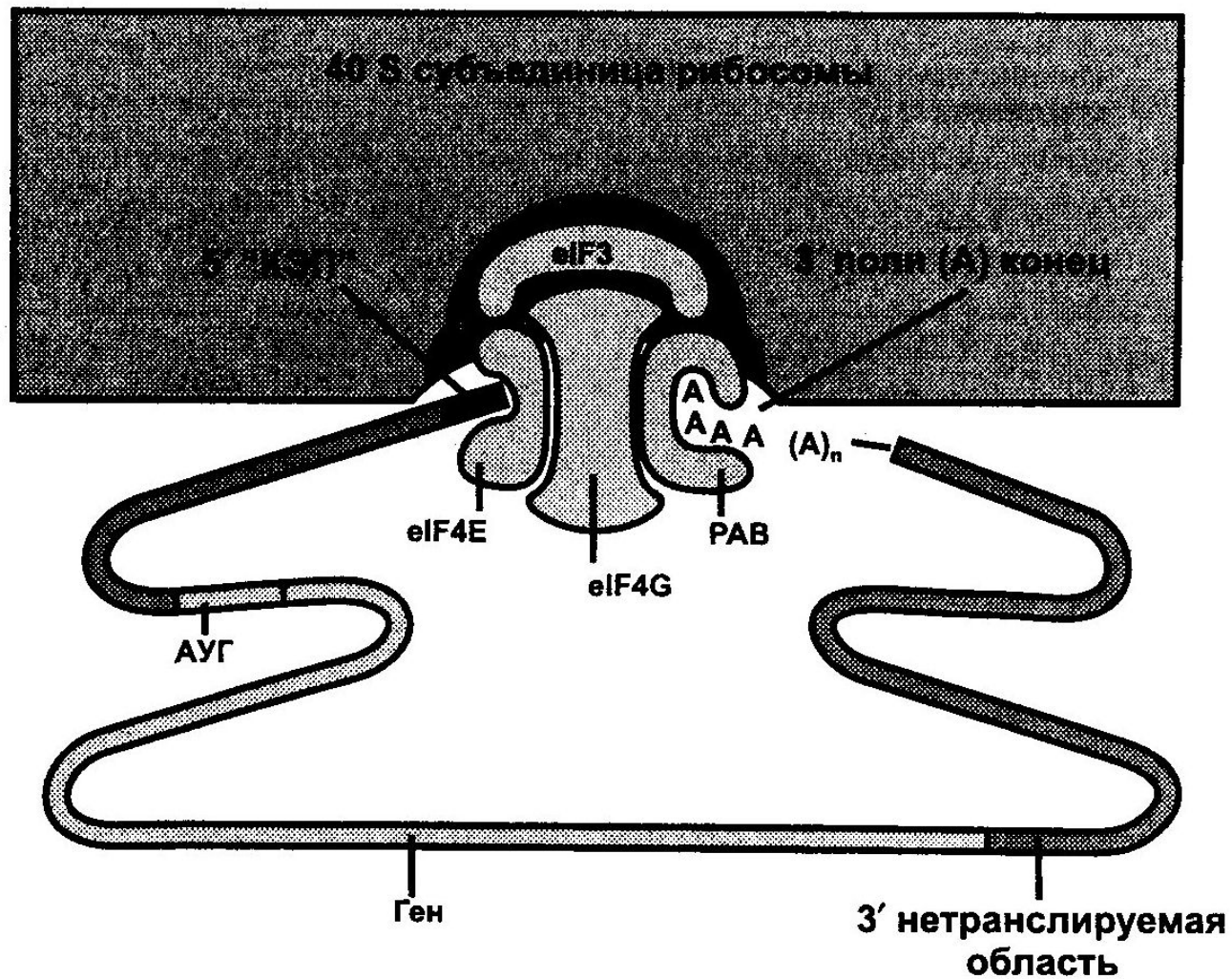


Рис. 26.3. Белковые факторы при образовании инициаторного комплекса у эукариот (D. L. Nelson, M. M. Cox, с изм.).

40S Субъединица рибосомы

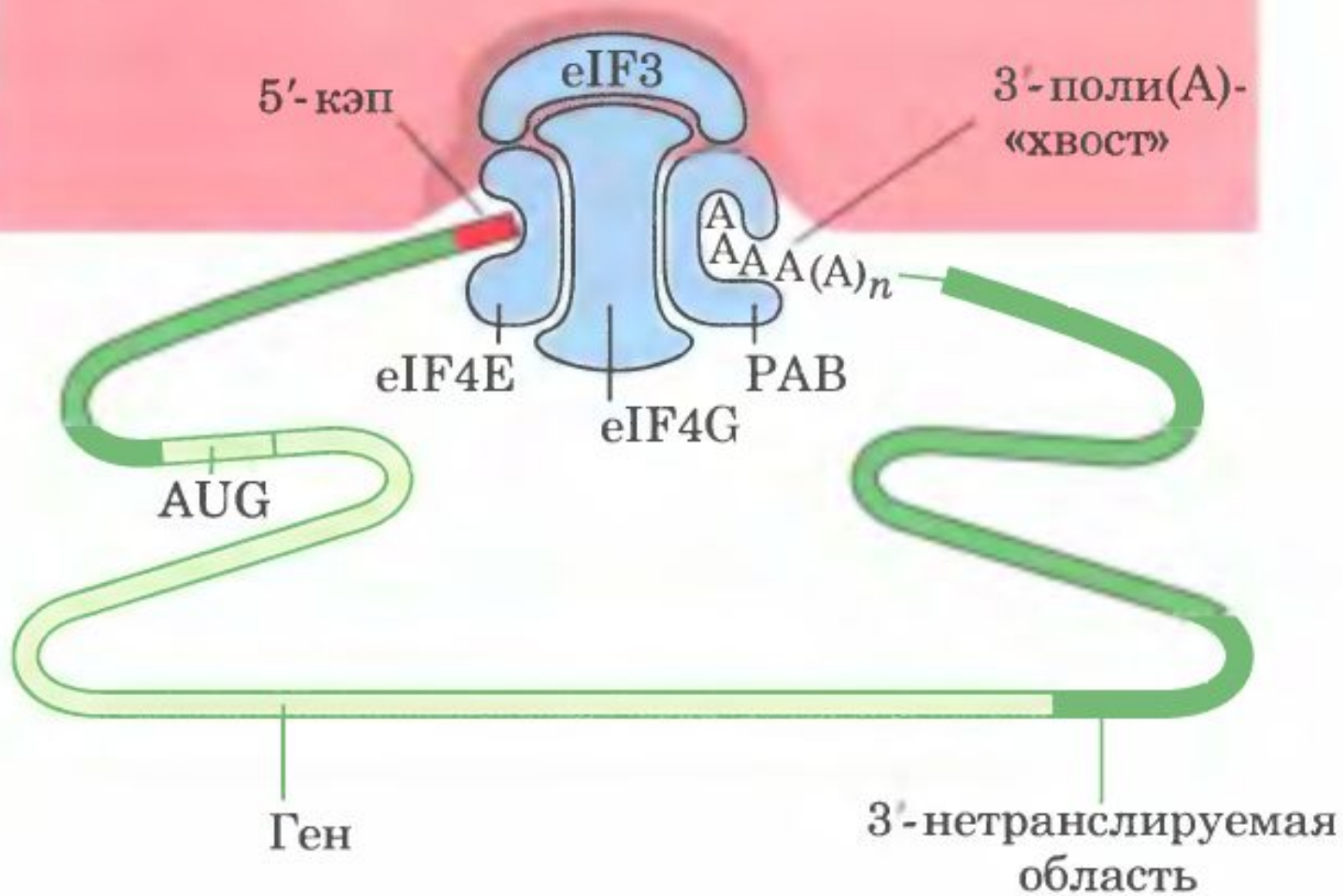


Таблица 27-8 Белковые факторы, необходимые для инициации трансляции в бактериальных и эукариотических клетках

Фактор	Функция
Бактерии	
IF1	Препятствует преждевременному связыванию молекул тРНК с сайтом А
IF2	Облегчает связывание fMet-тРНК ^{fMet} с 30S-субъединицей рибосомы
IF3	Связывается с 30S-субъединицей рибосомы; предупреждает преждевременное связывание 50S-субъединицы; усиливает специфичность Р-сайта к fMet-тРНК ^{fMet}
Эукариоты	
eIF2	Облегчает связывание инициаторной Met-тРНК ^{Met} с 40S-субъединицей рибосомы
eIF2B, eIF3	Первыми связываются с 40S-субъединицей рибосомы; облегчают последующие стадии
eIF4A	РНК-хеликазная активность изменяет вторичную структуру мРНК, позволяя связаться с 40S-субъединицей рибосомы; часть комплекса eIF4F
eIF4B	Связывается с мРНК; облегчает сканирование мРНК для поиска первого кодона AUG
eIF4E	Связывается с 5'-кэпом мРНК; часть комплекса eIF4F
eIF4G	Связывается с eIF4E и поли(А)-связывающим белком (РАВ); часть комплекса eIF4F
eIF5	Способствует диссоциации нескольких факторов инициации из комплекса с 40S-субъединицей перед присоединением 60S-субъединицы для формирования 80S-инициаторного комплекса
eIF6	Облегчает диссоциацию неактивной 80S-рибосомы на субъединицы 40S и 60S

Роль факторов инициации у эукариот.

Фактор	Функция
eIF2	Облегчает связывание иницирующей формилметионин-тРНК к 40S
eIF2, eIF3	Первые факторы, которые связывают 40S субъединицу, облегчают последующие стадии
eIF4 A	РНК-хеликазная активность разрушает вторичную структуру мРНК для облегчения связывания с 40S; является частью eIF4F комплекса
eIF4B	Связывается с мРНК; облегчает узнавание места расположения АУГ
eIF4E	Связывается с 5' «кэп» концом мРНК; является частью eIF4F комплекса
eIF4G	Связывается с eIF4E и поли-А-связывающим белком; является частью eIF4F комплекса
eIF5	Обеспечивает диссоциацию некоторых других факторов инициации от 40S субъединицы, что необходимо для связывания с 60S субъединицей для образования 80S инициаторного комплекса
eIF6	Способствует диссоциации неактивной 80S рибосомы на 40S и 60S субъединицы

Примечание: префикс «е» означает эукариотические факторы

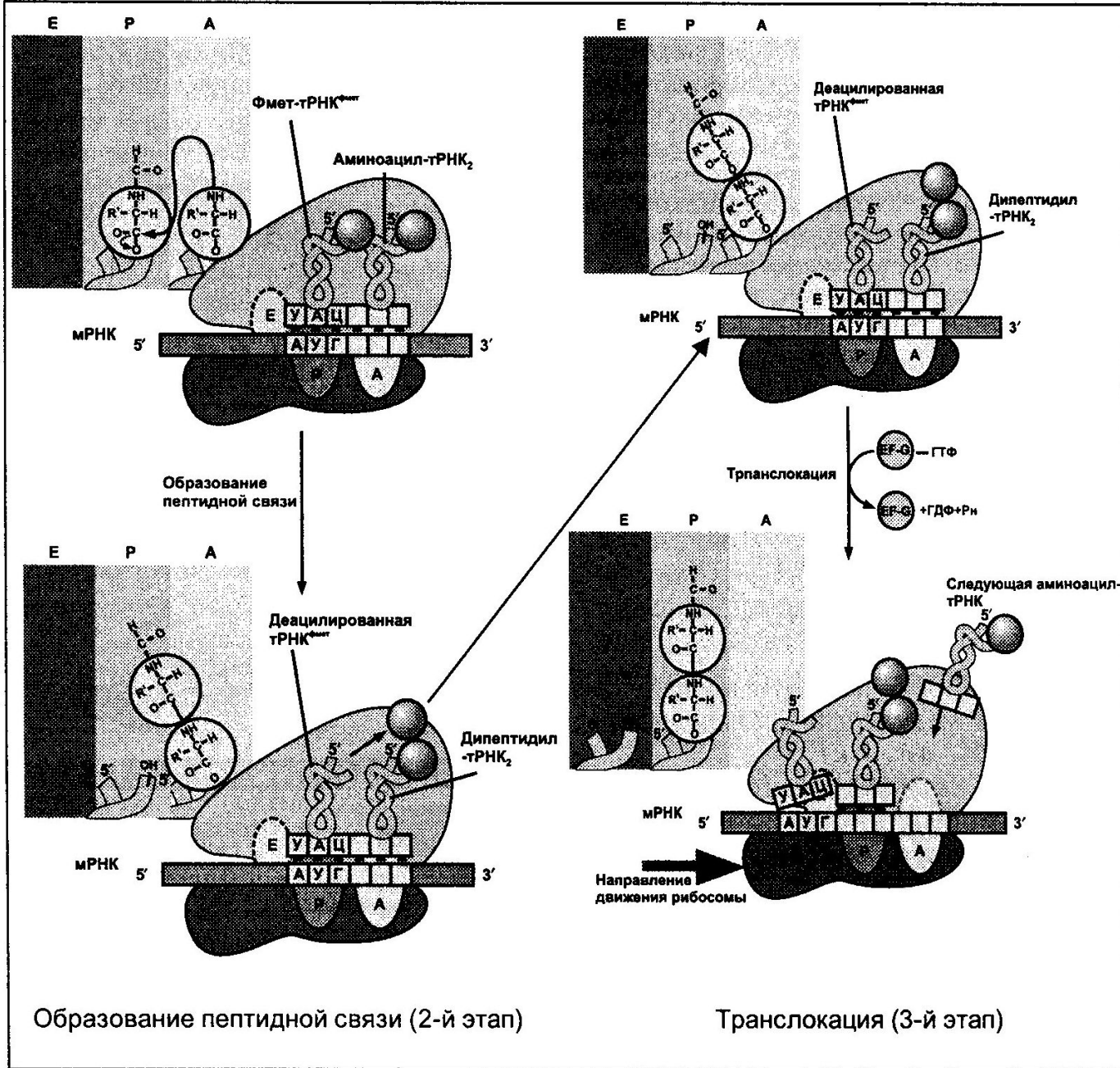


Рис. 26.5. Образование пептидной связи (2-й этап) и транслокация (3-й этап) (D. L. Nelson, M. M. Cox, с изм.).

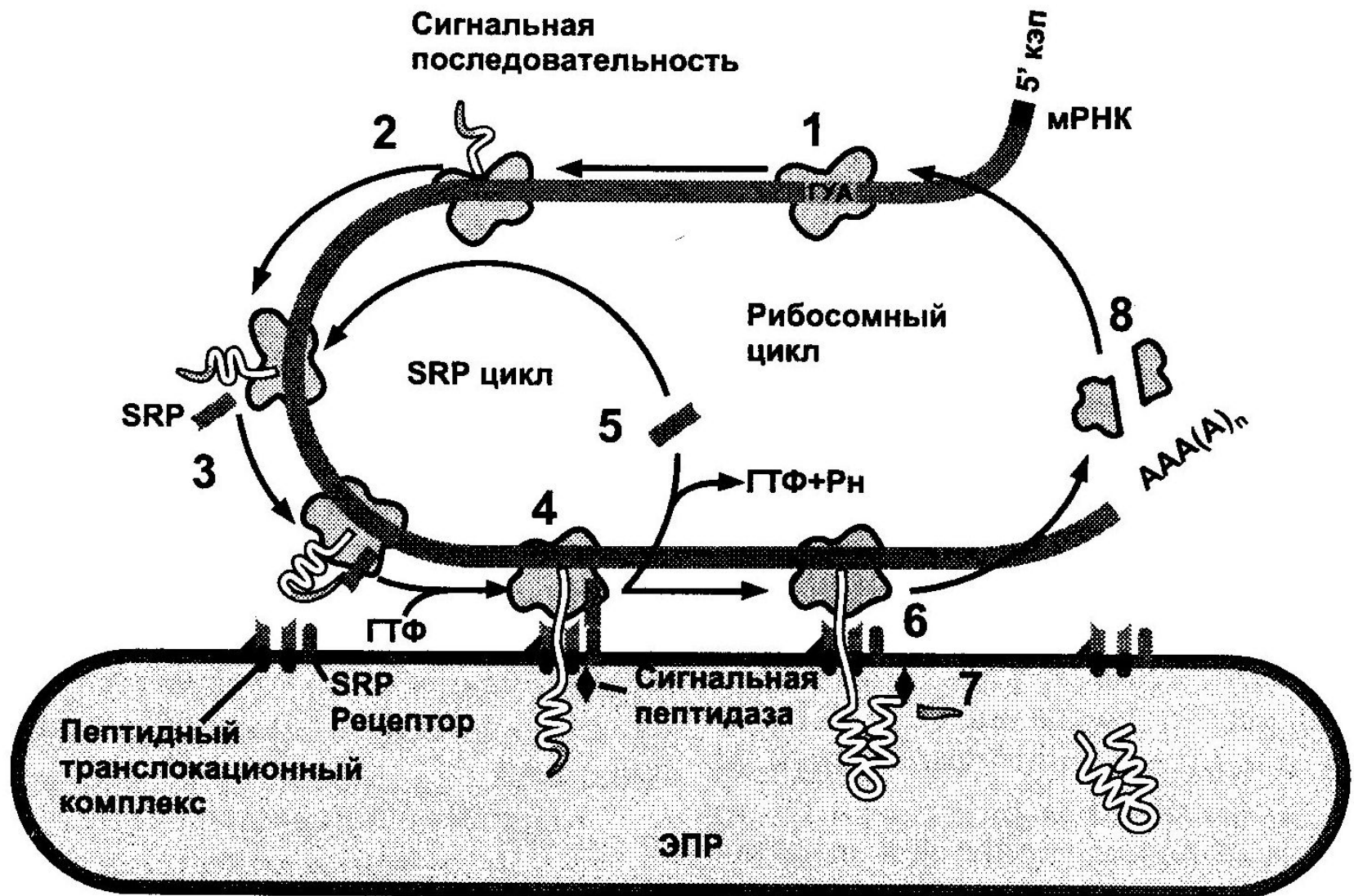


Рис. 26.7. Механизм поступления белков эукариот с соответствующим сигнальным пептидом в ЭПР (D. L. Nelson, M. M. Cox, с изм.).

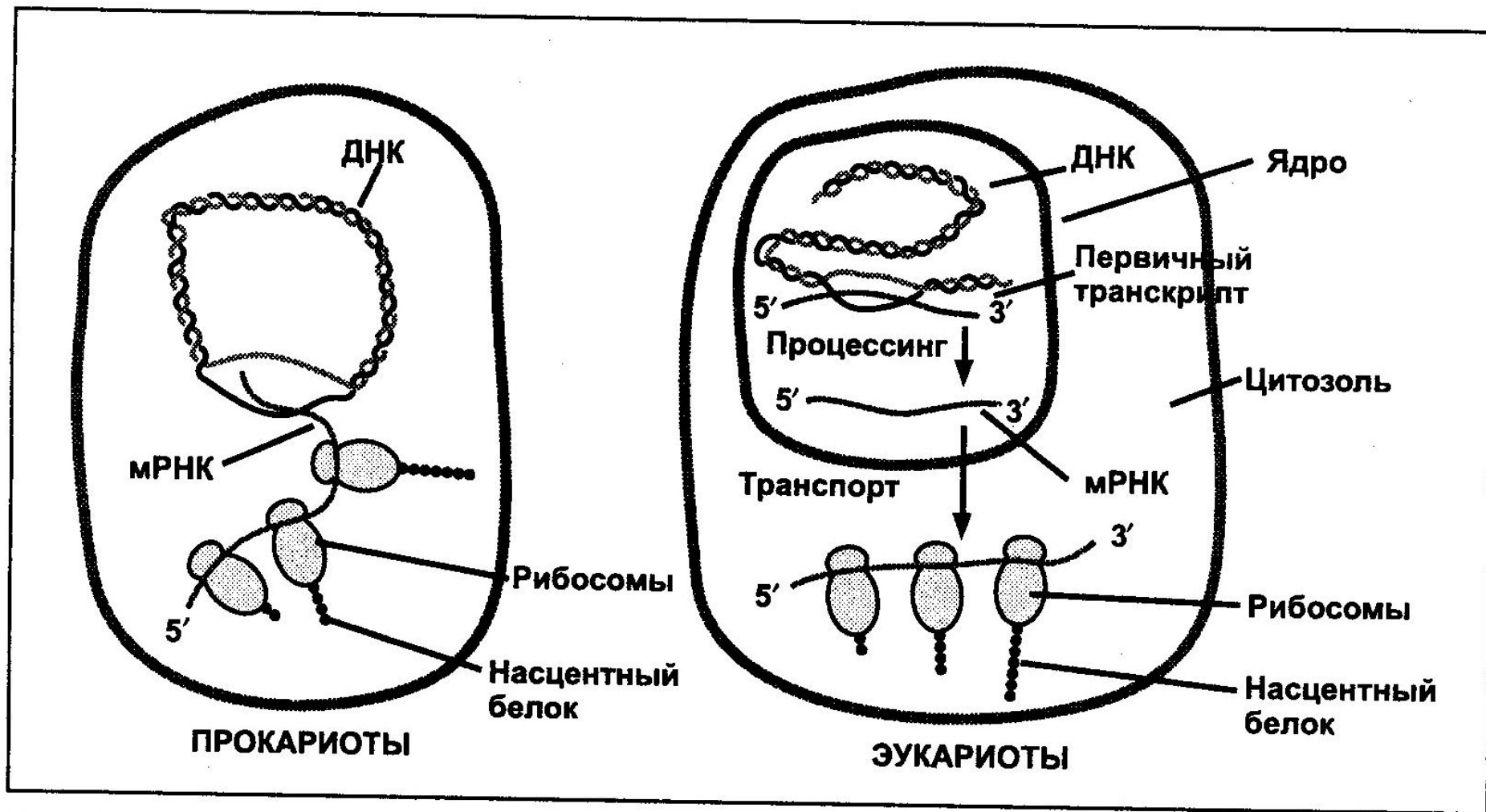


Рис. 26.8. Сравнение транскрипции и трансляции. Эти два процесса строго взаимосвязаны у прокариот и разделены у эукариот. У прокариот первичный транскрипт является мРНК и используется тут же как матрица для синтеза полипептидной цепи. У эукариот предшественник РНК подвергается процессингу в ядре перед транспортом в цитозоль, где происходит синтез полипептидной цепи (по J. Darnell и соавт., с изм.).

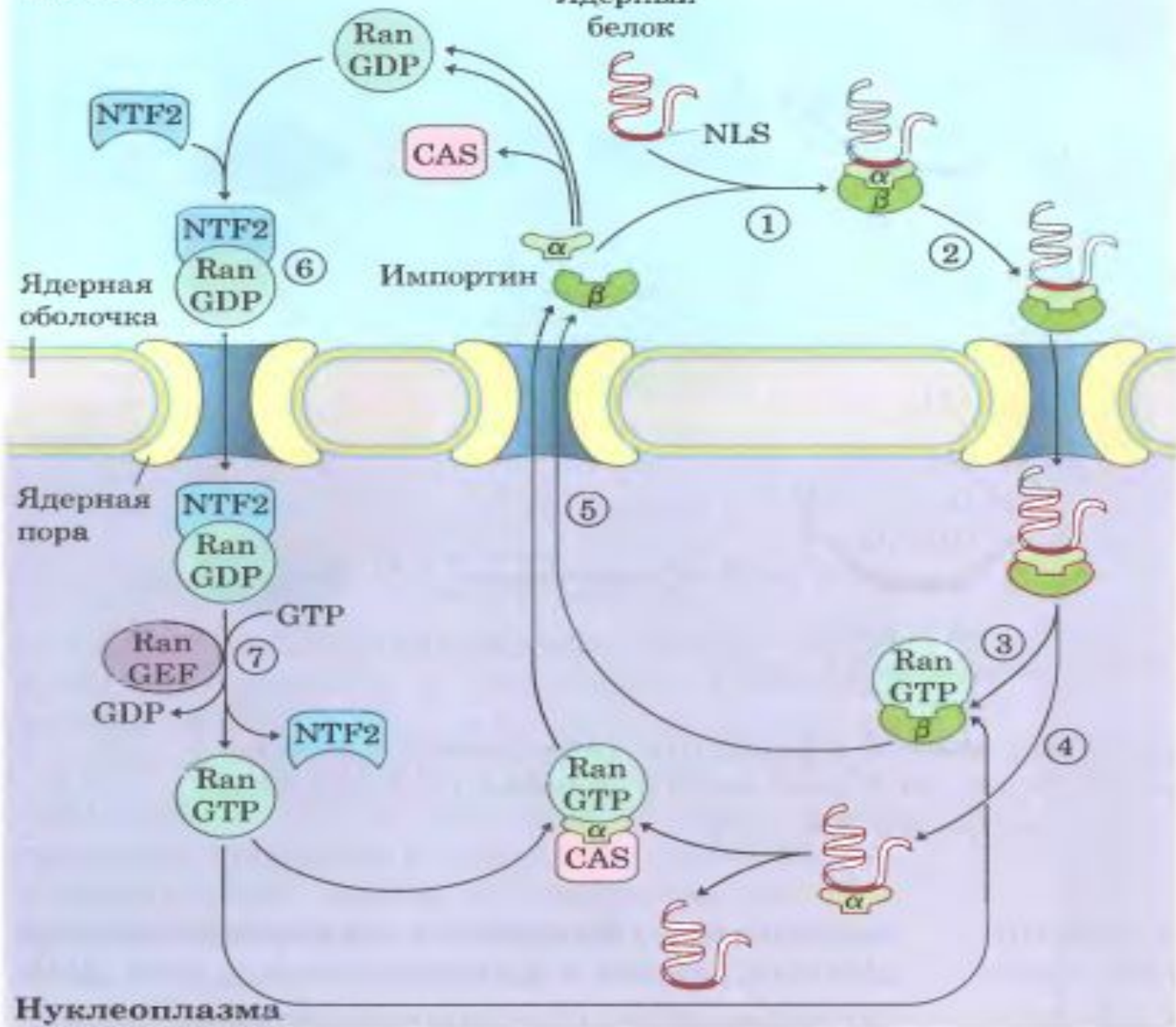
Посттрансляционный процессинг

- Модификация N-конца полипептидной цепи
- Фолдинг (формирование пространственной структуры)
- Химическая модификация (гидроксилирование, гликозилирование и др.)
- Присоединение простетических групп (у гетеропротеинов)
- Объединение протомеров при образовании олигомерных белков
- Присоединение сигнальных пептидов для выхода белка из клетки



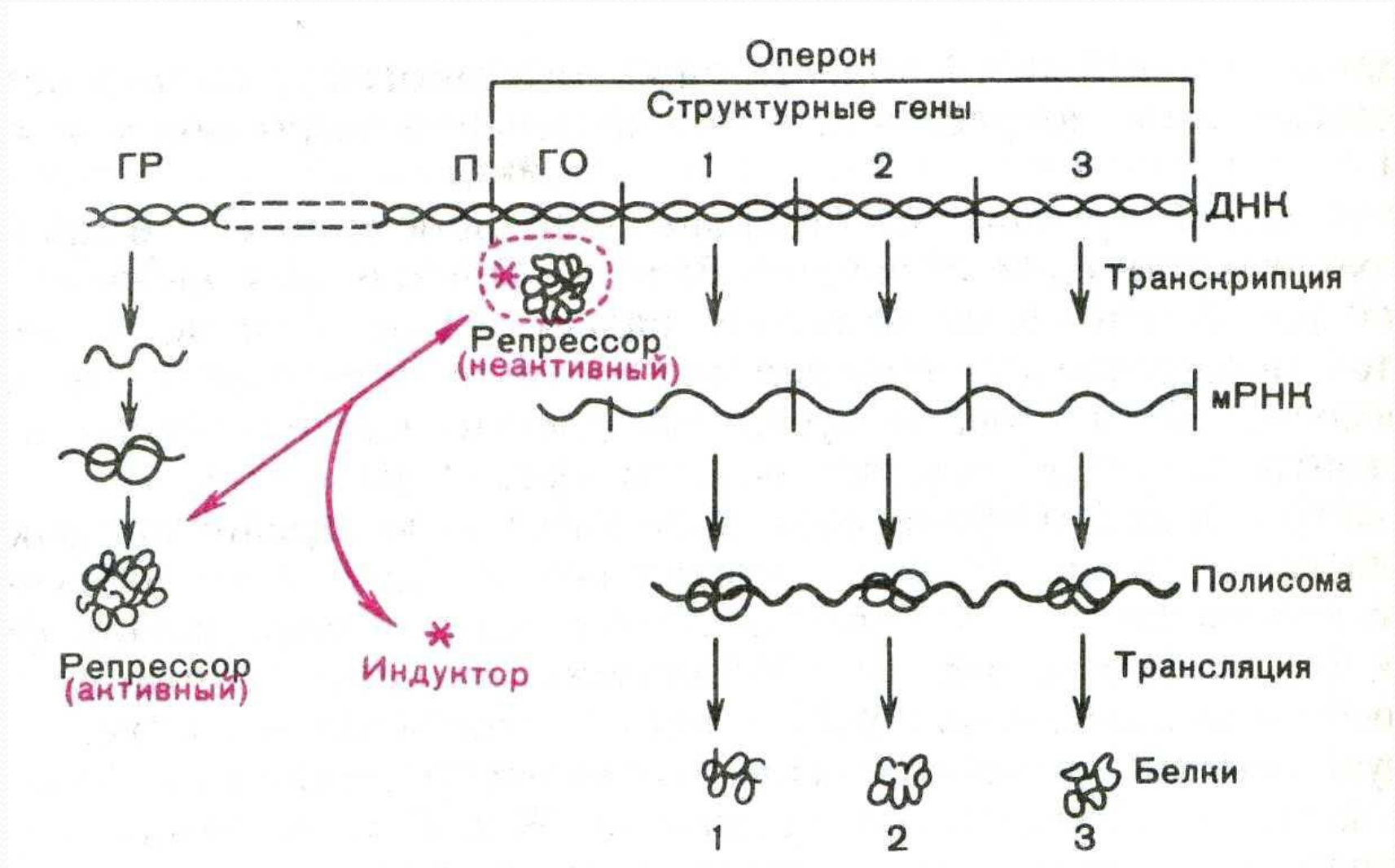
Цитоплазма

Ядерный белок

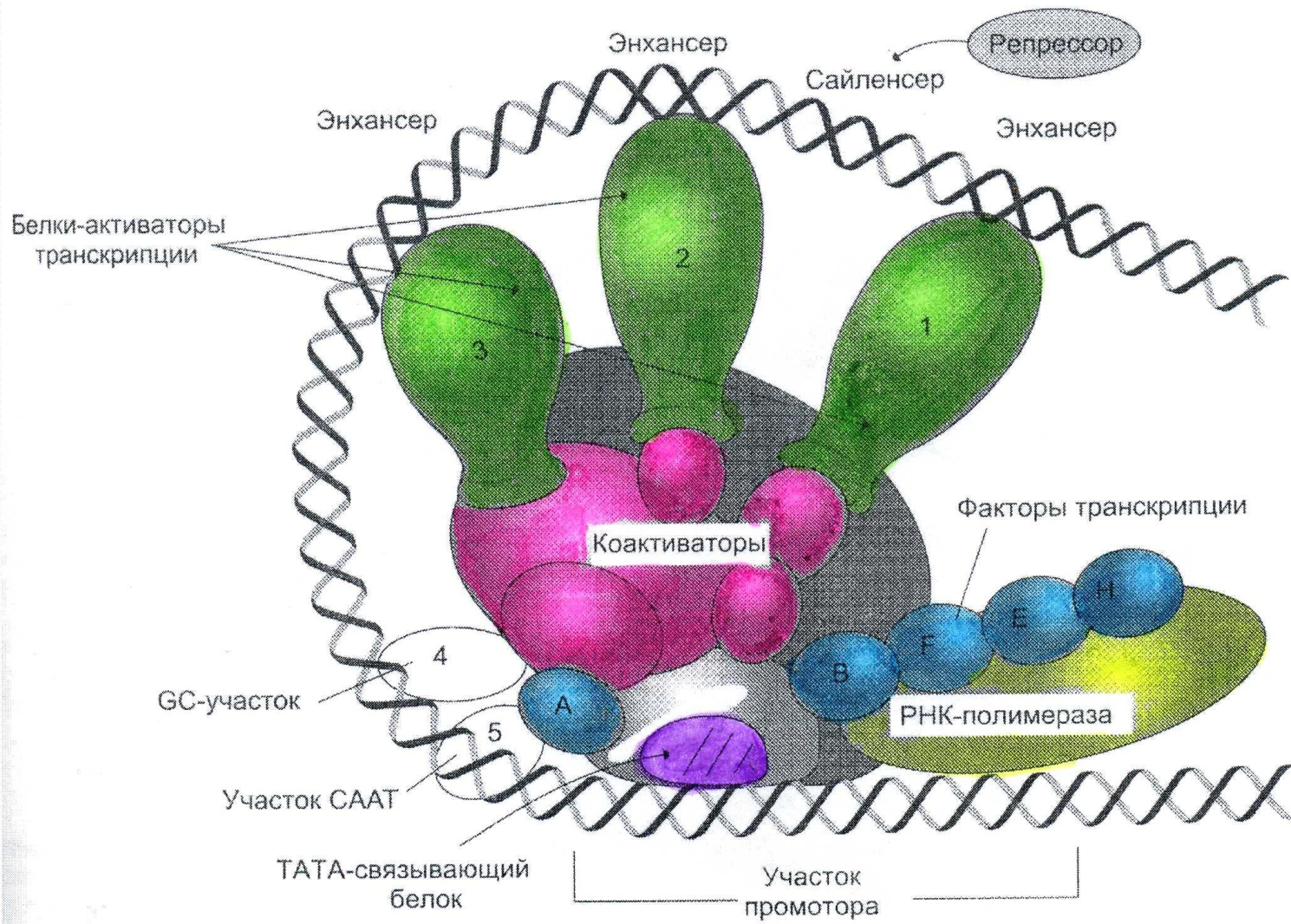


Нуклеоплазма

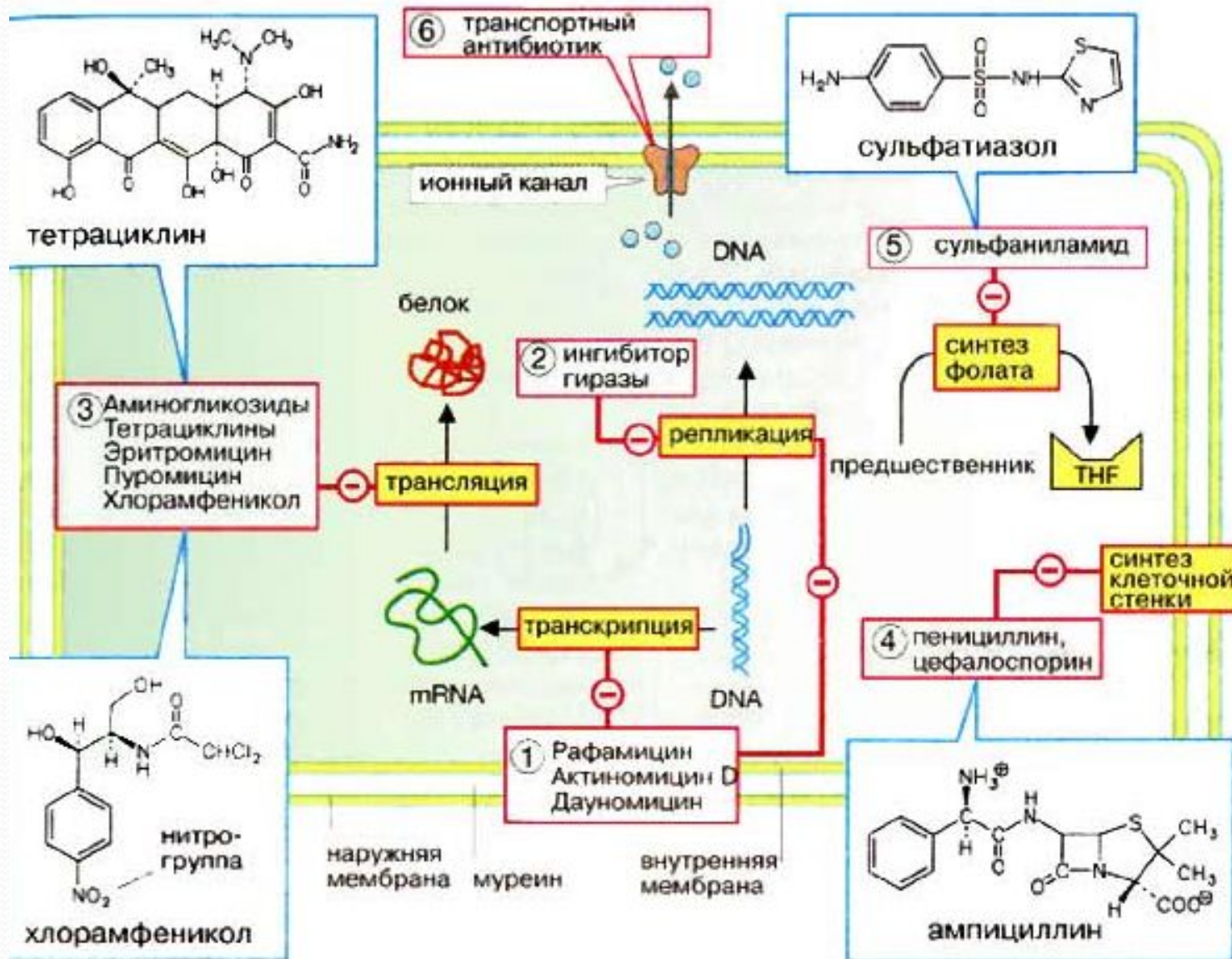
Регуляция биосинтеза



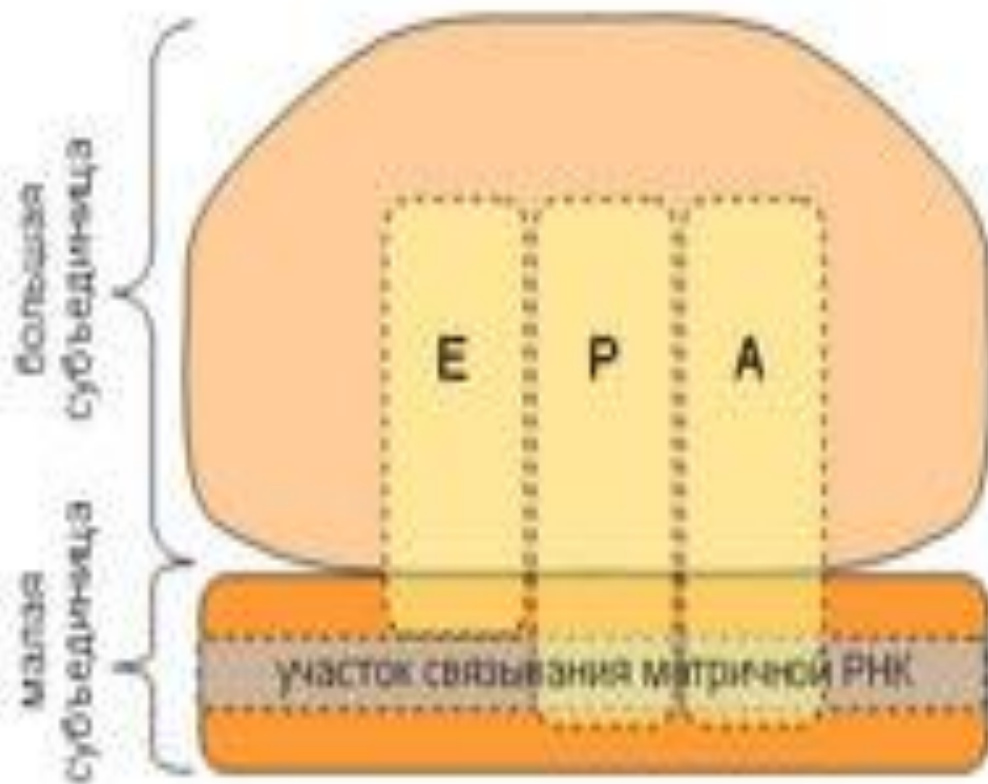
Действие регуляторных белков



Действие антибиотиков

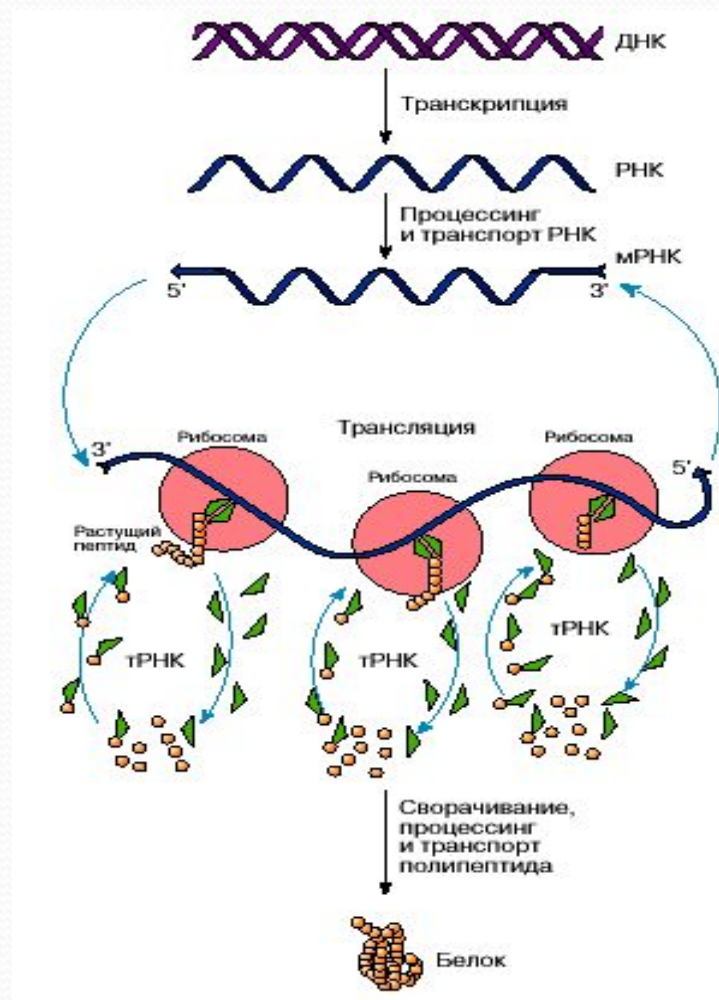


РНК-связывающие участки рибосомы

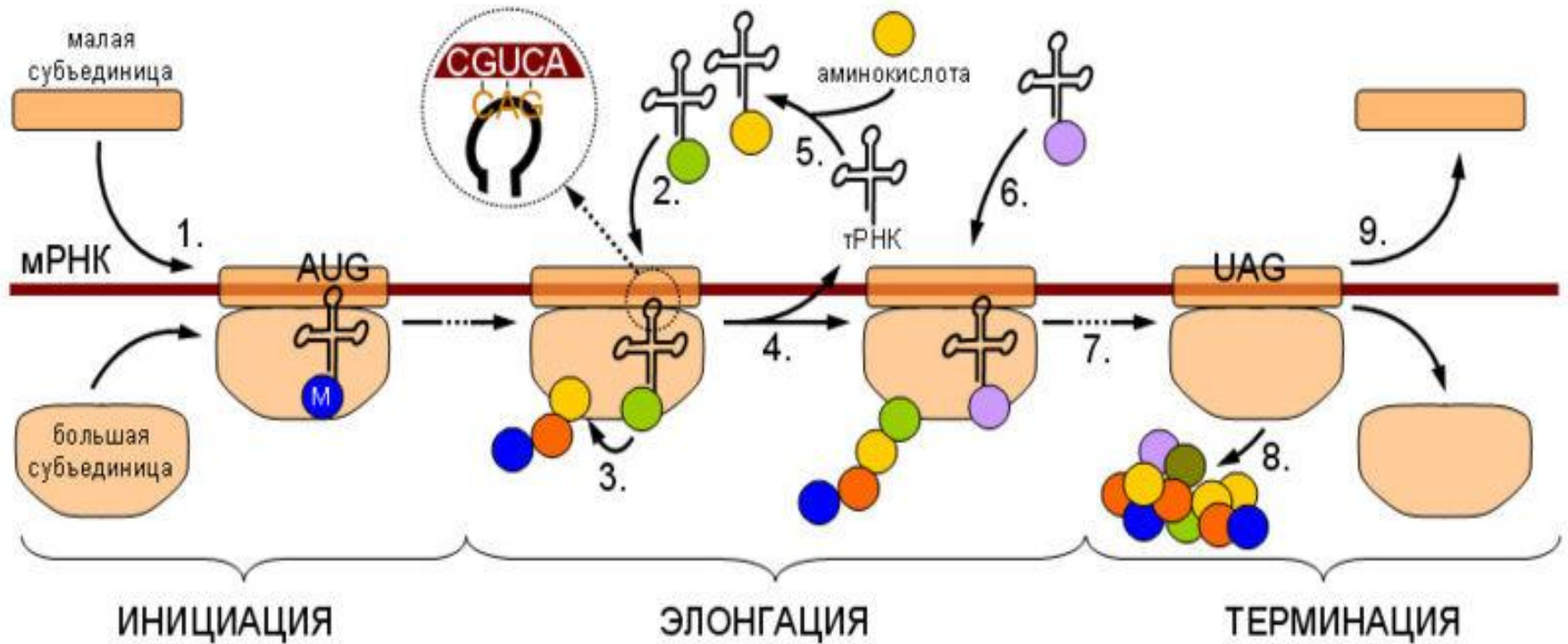


А – аминоацил-тРНК-связывающий участок;
Р – пептидил-тРНК-связывающий участок;
Е – участок выхода тРНК

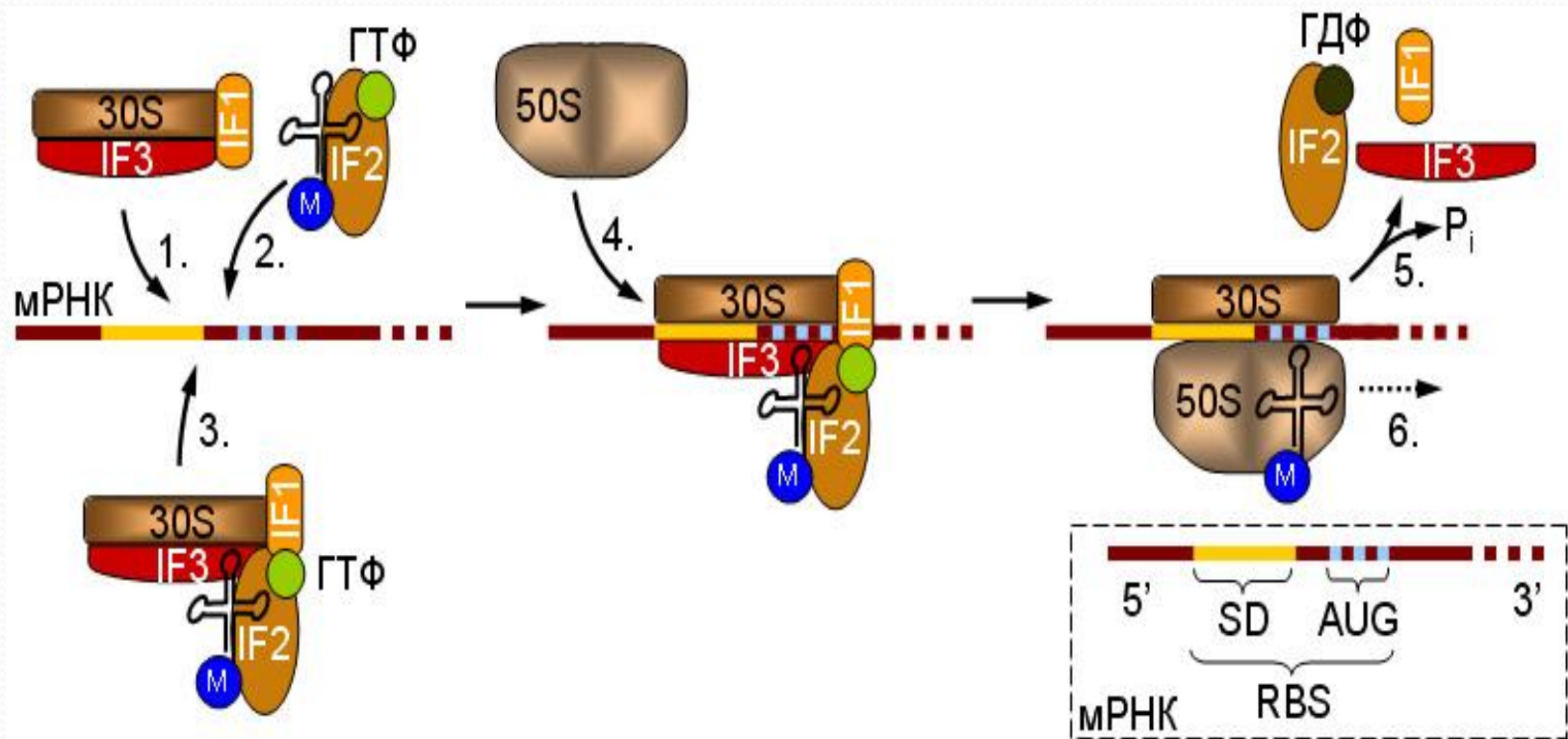
Общая схема биосинтеза белков в клетке

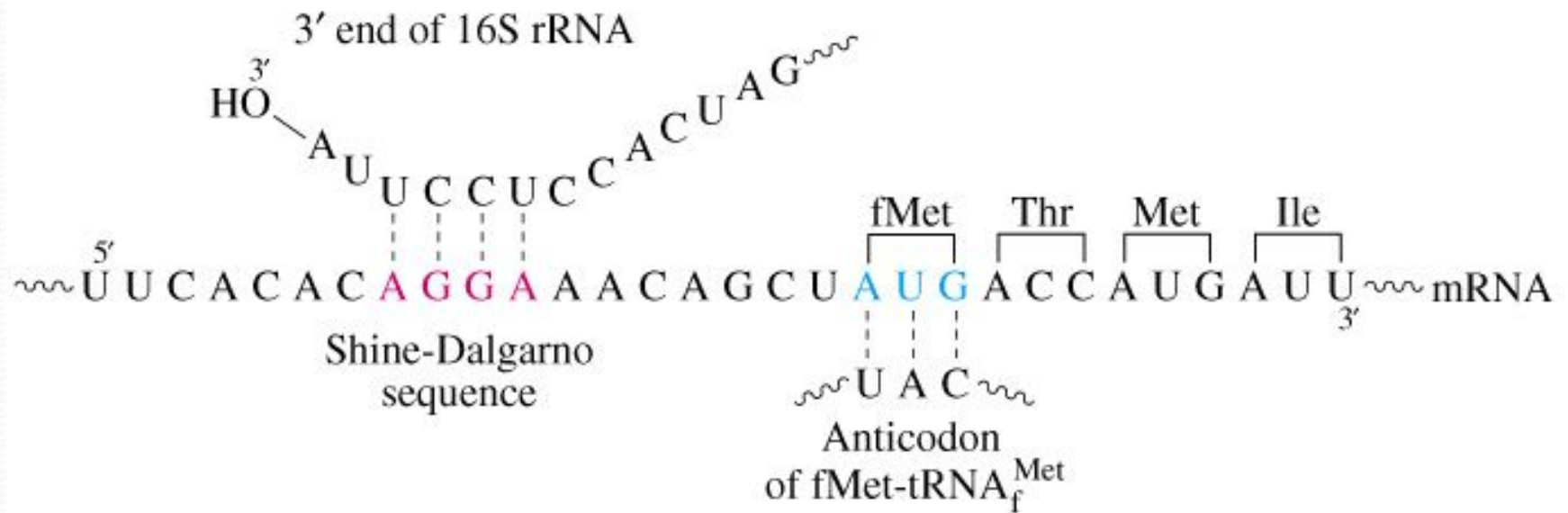


Общая схема трансляции

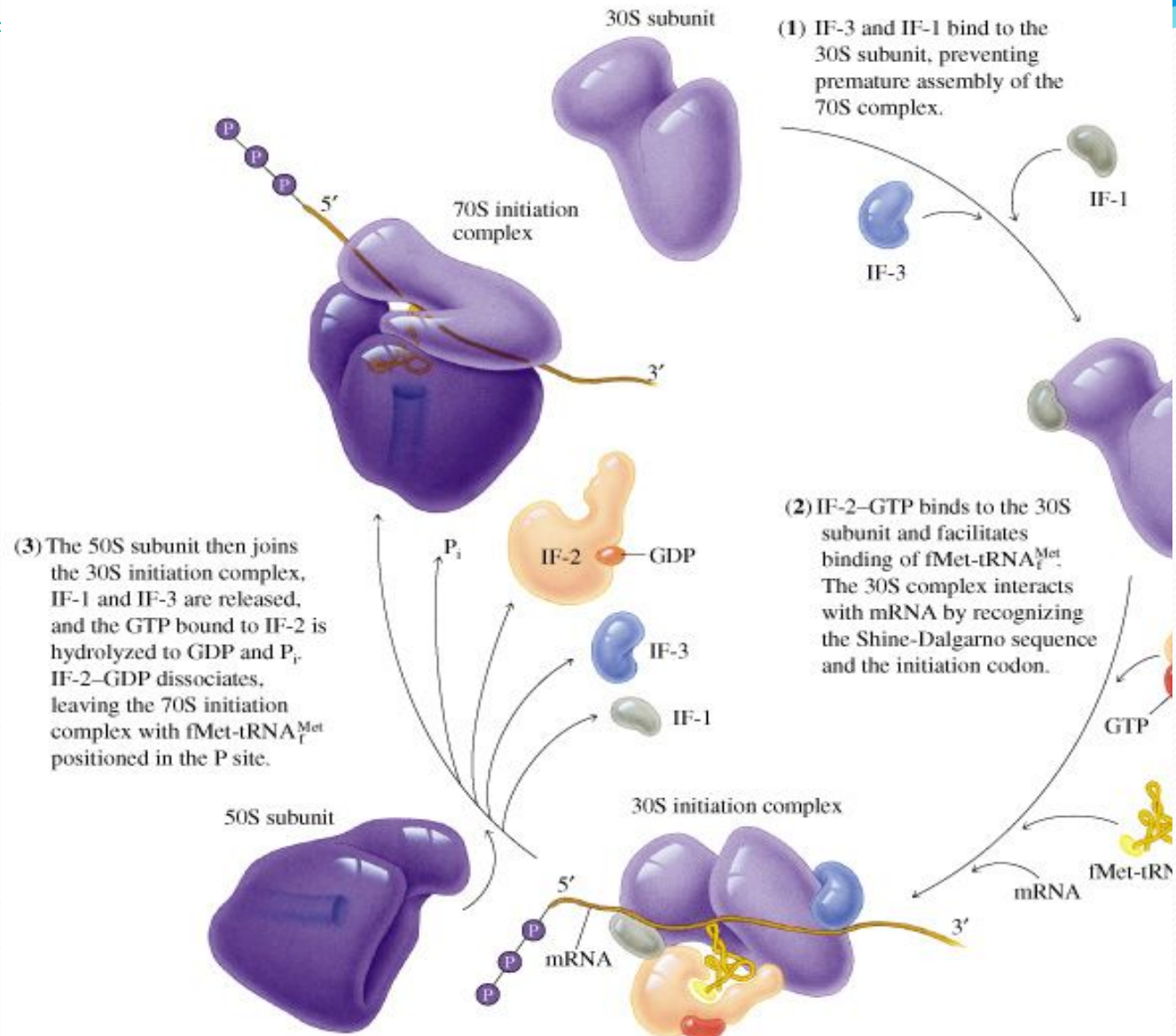


Инициация трансляции у прокариот

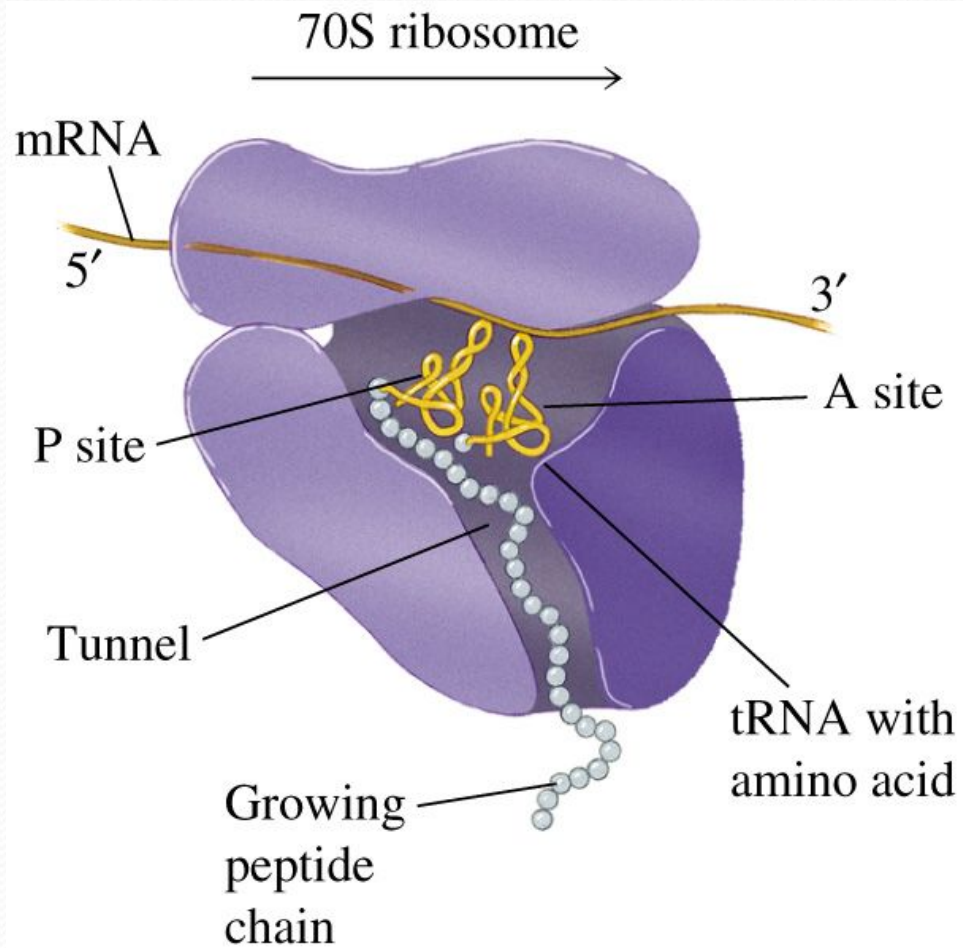


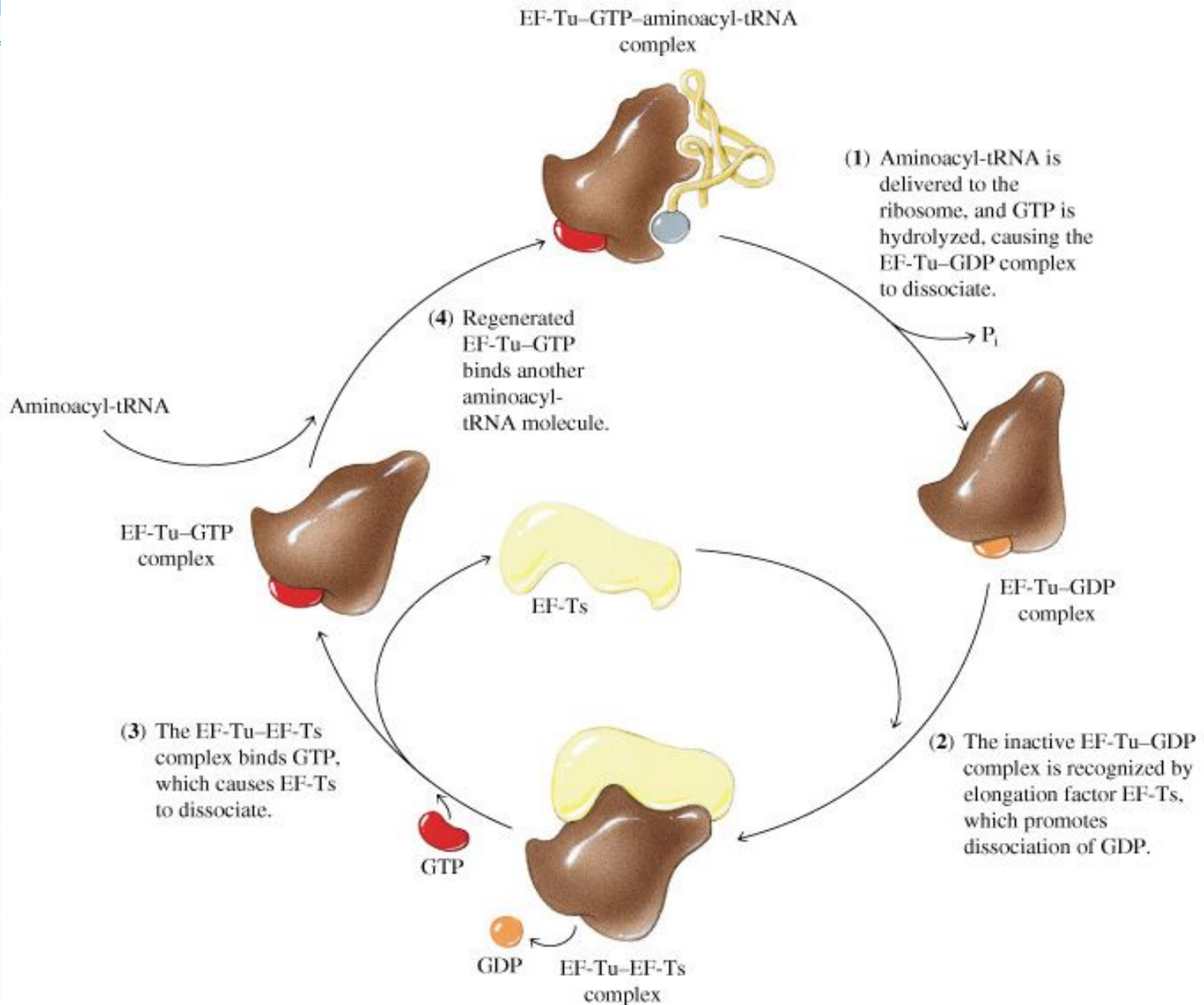


Этапы трансляции

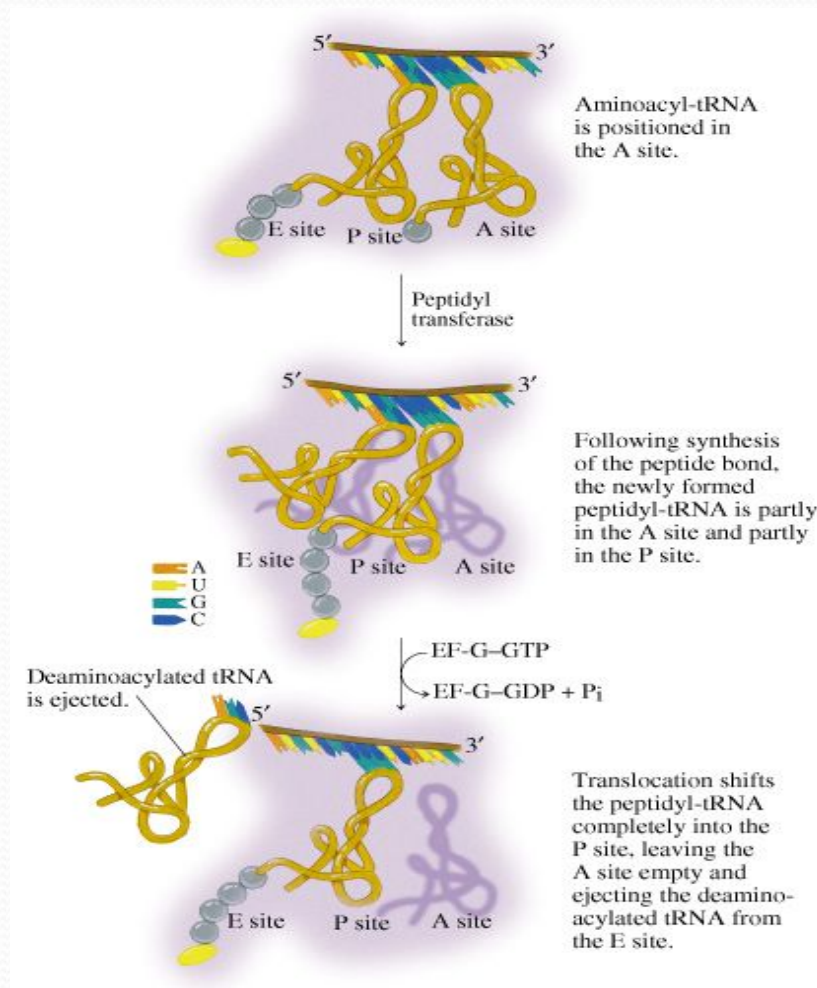


70 S рибосома

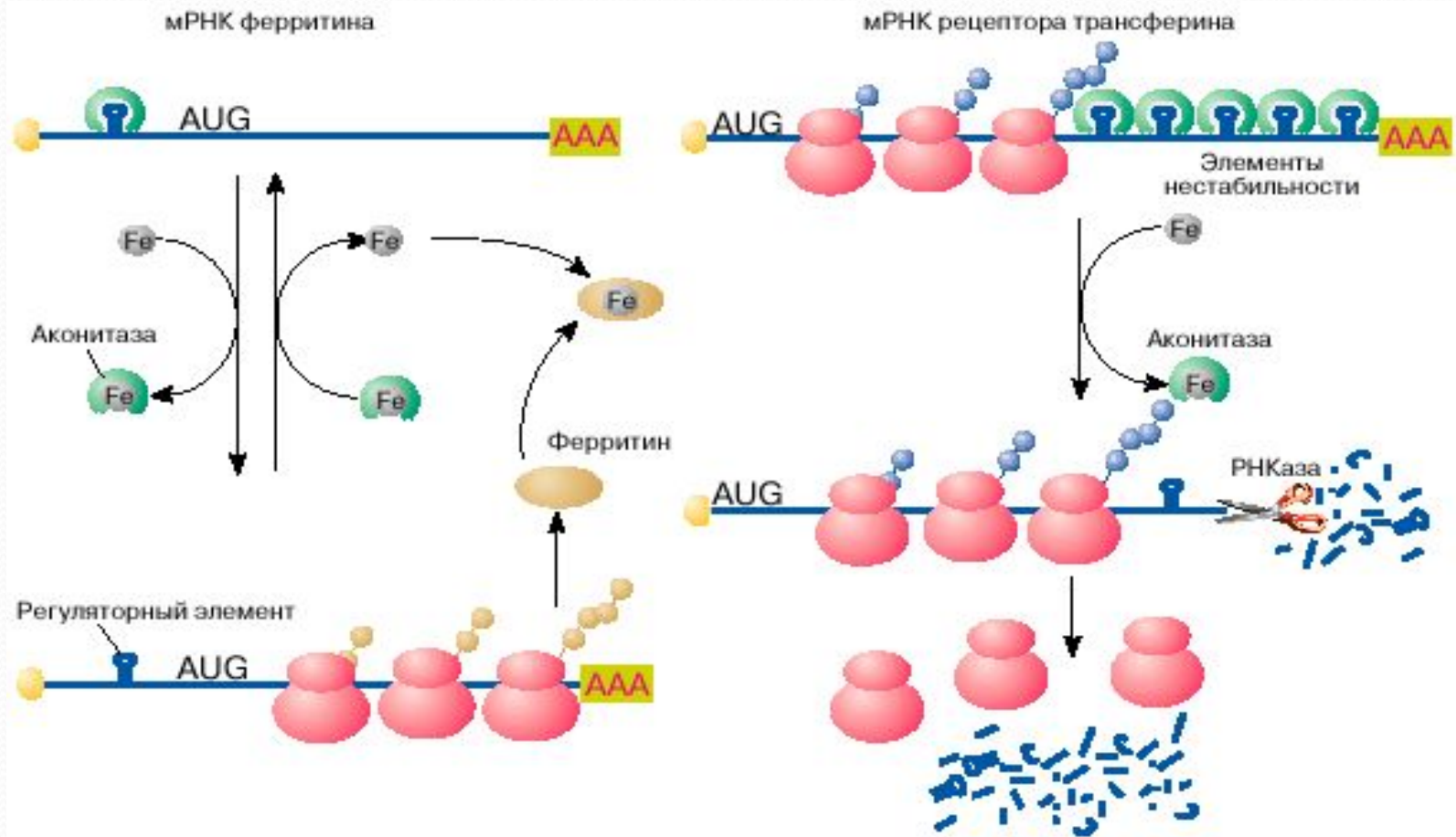




Элонгация трансляции у прокариот

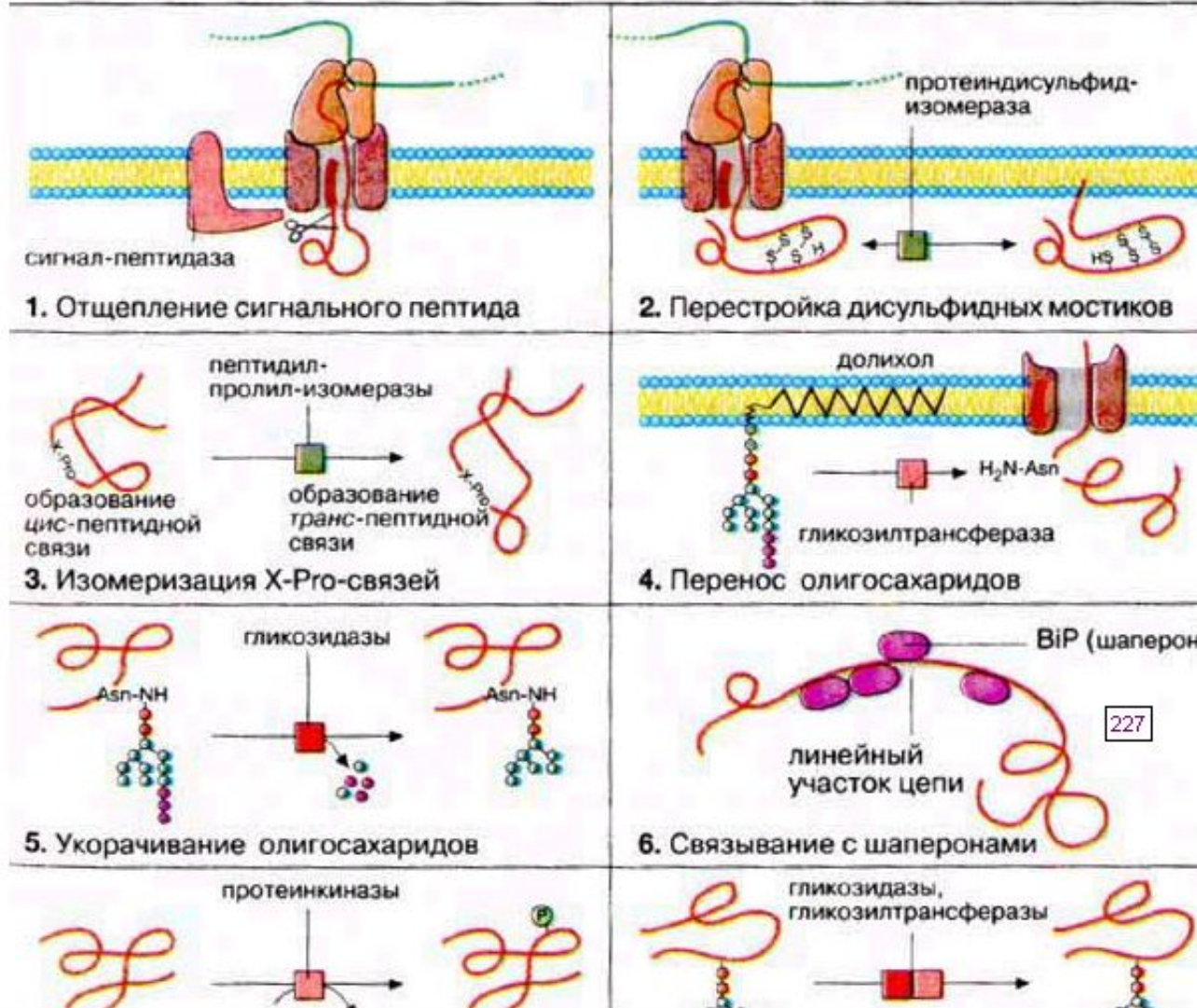


Регуляция транскрипции

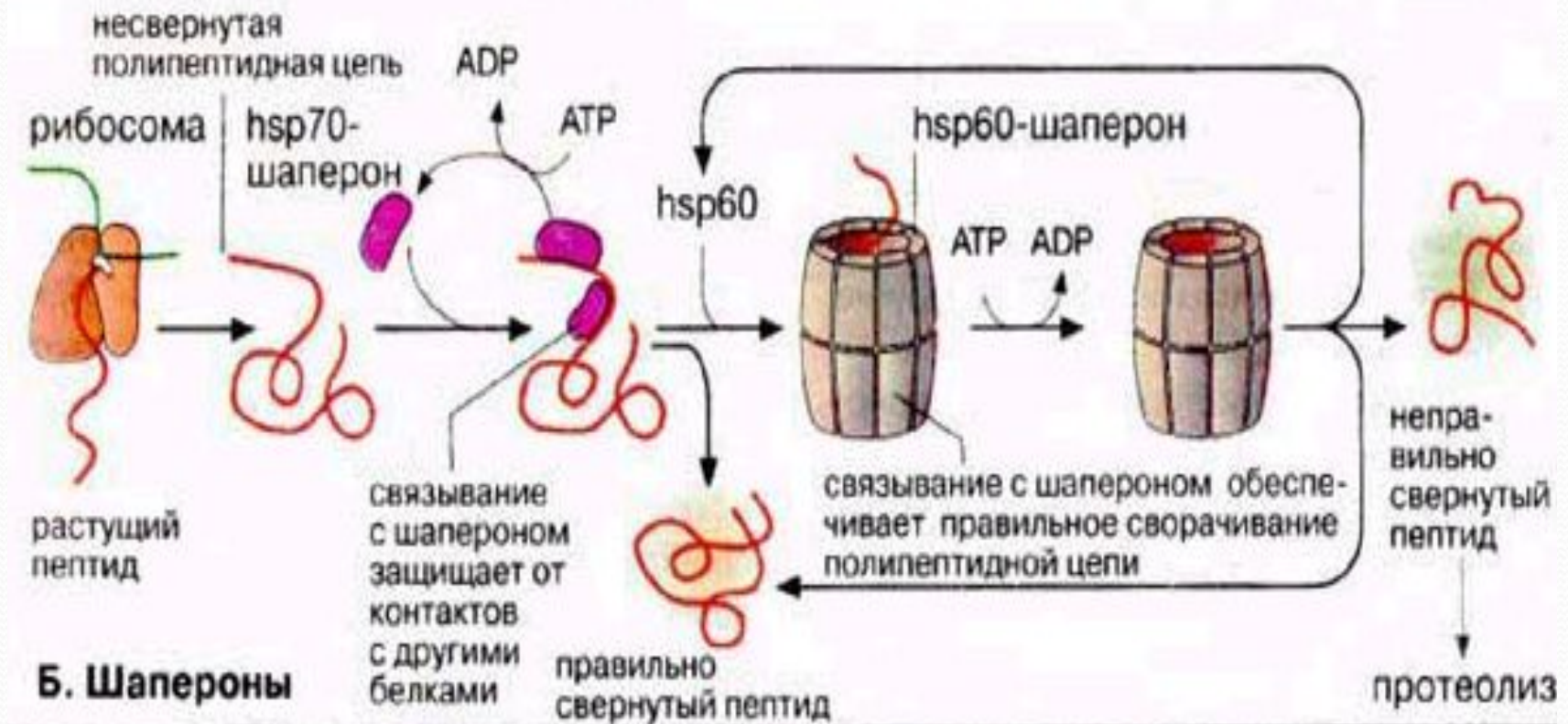


Регуляция железом трансляции мРНК ферритина и стабильности мРНК рецептора трансферрина

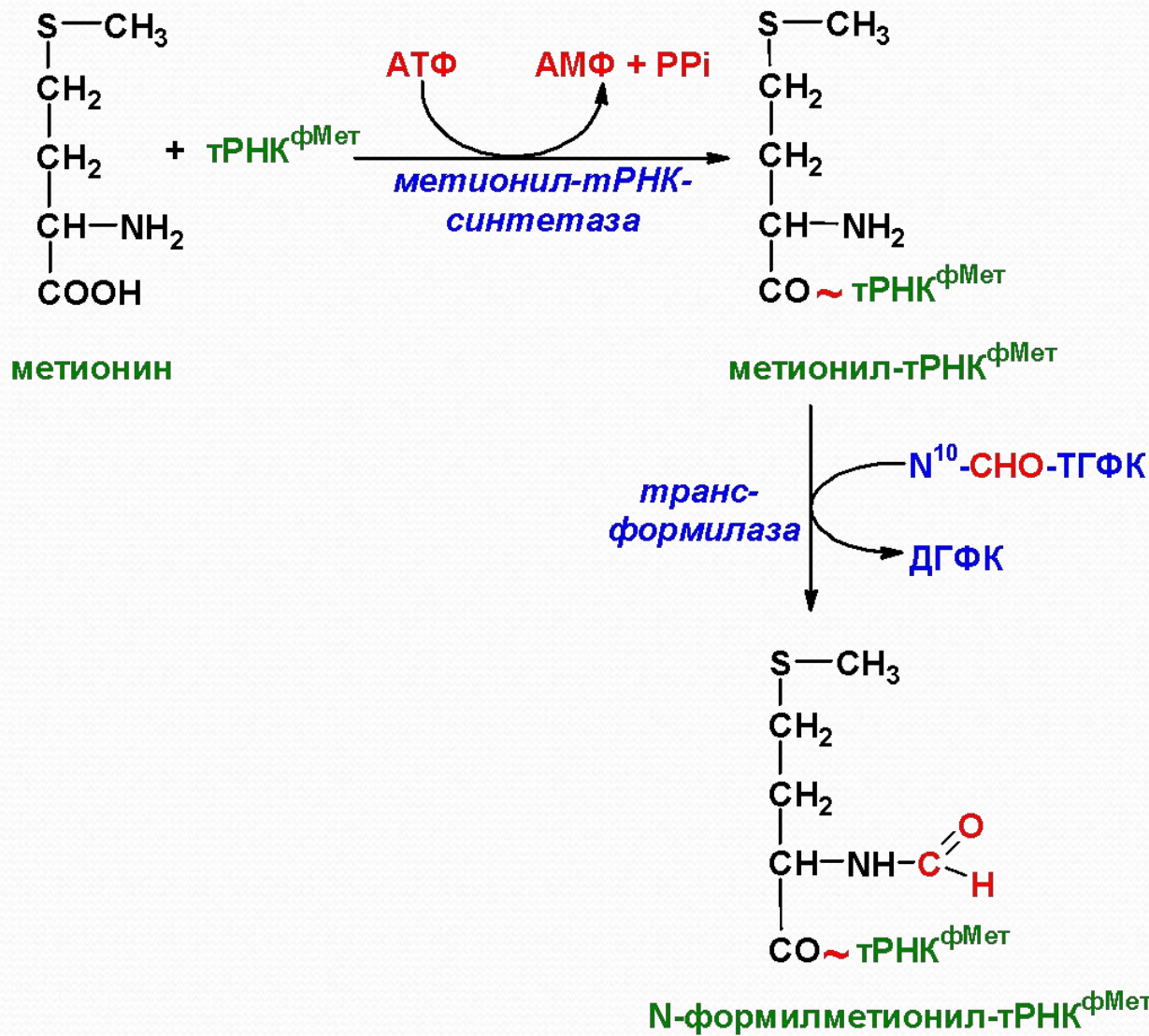
Посттранскрипционный процессинг



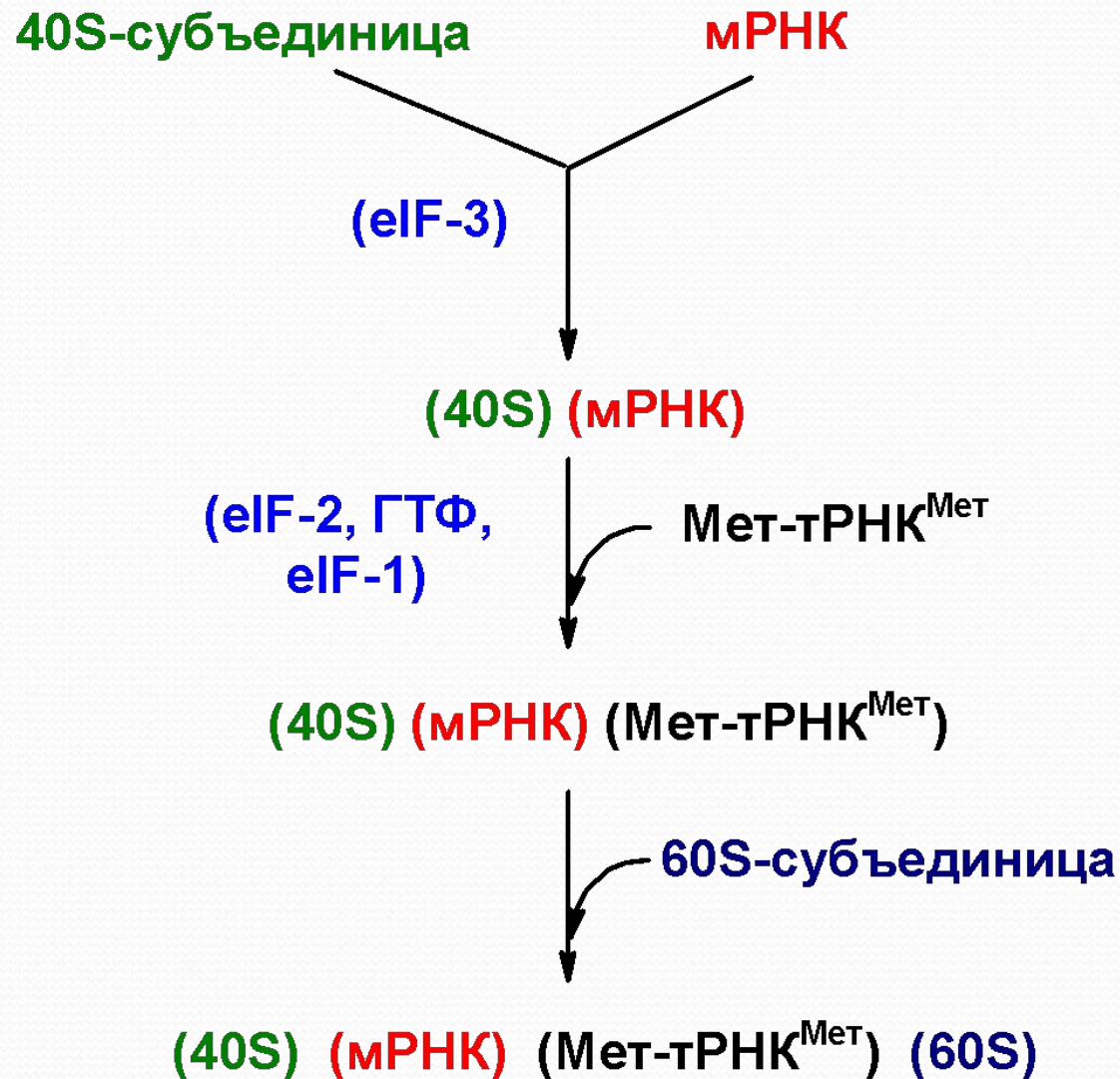
Роль шаперонов в фолдинге полипептидной цепи



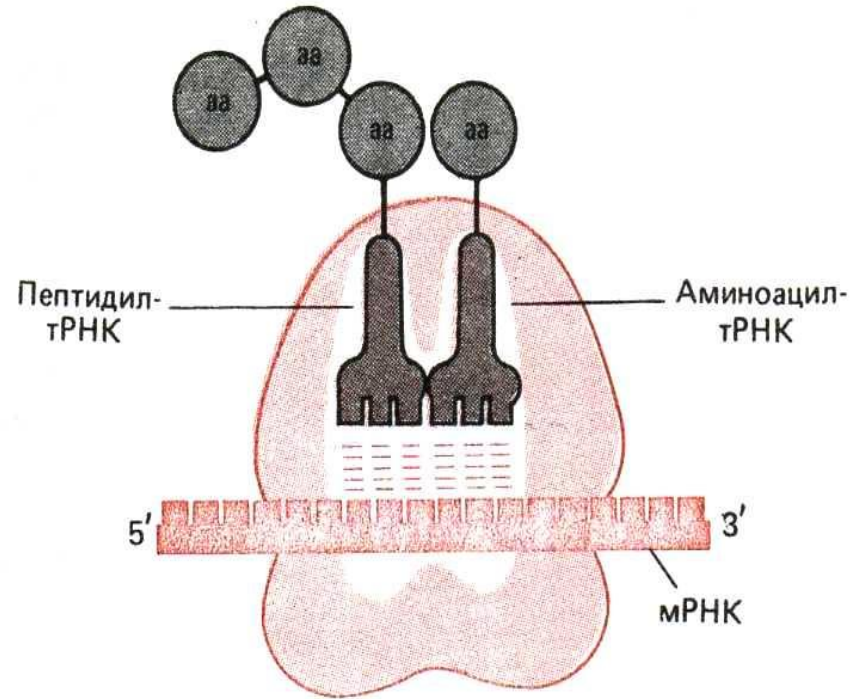
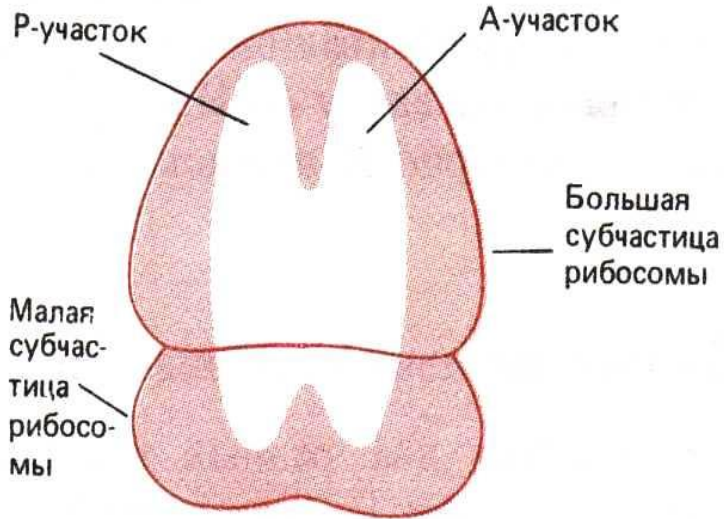
Образование иницирующей аминоацил-тРНК



Образование иницирующего комплекса

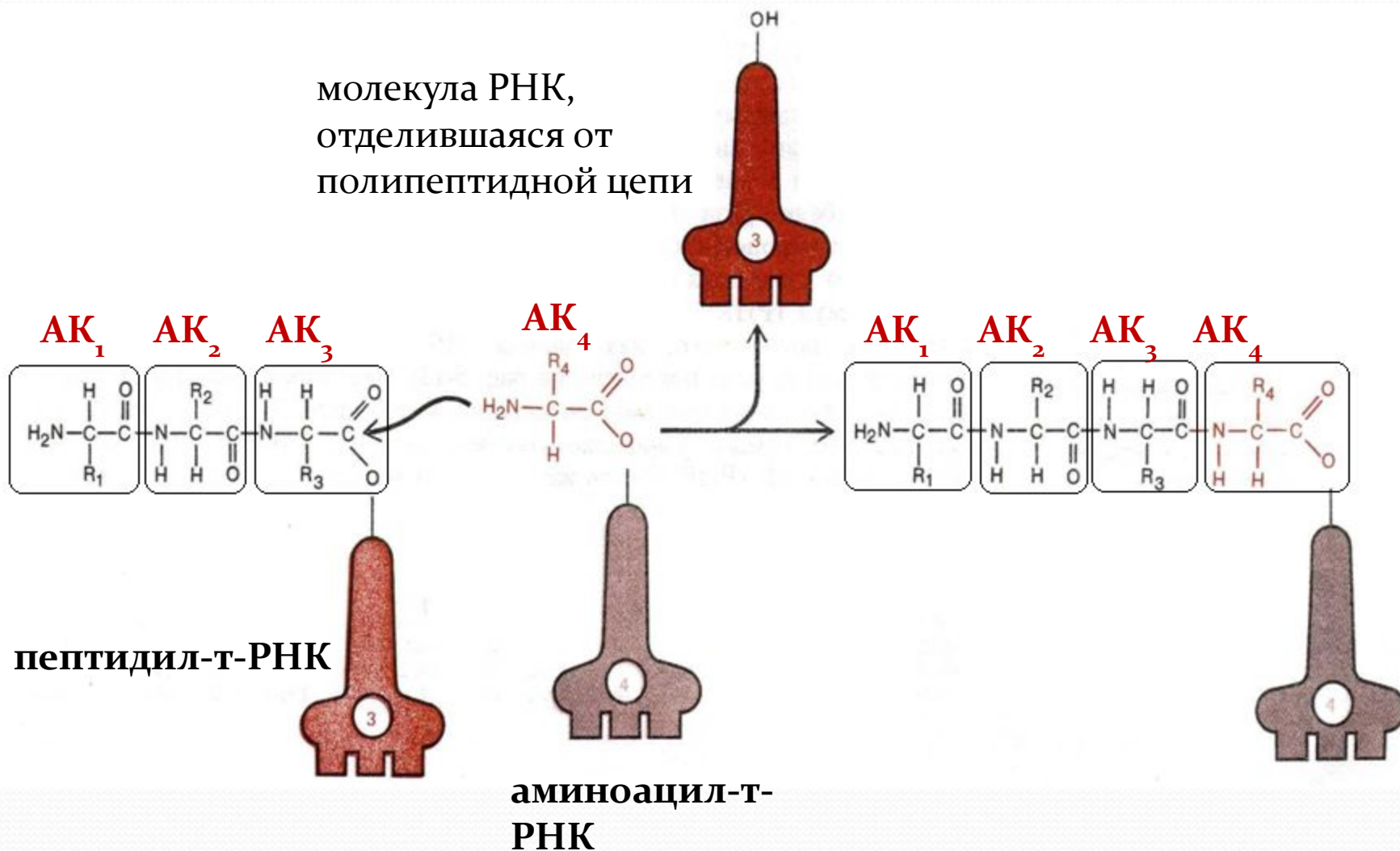


Функционирующая рибосома

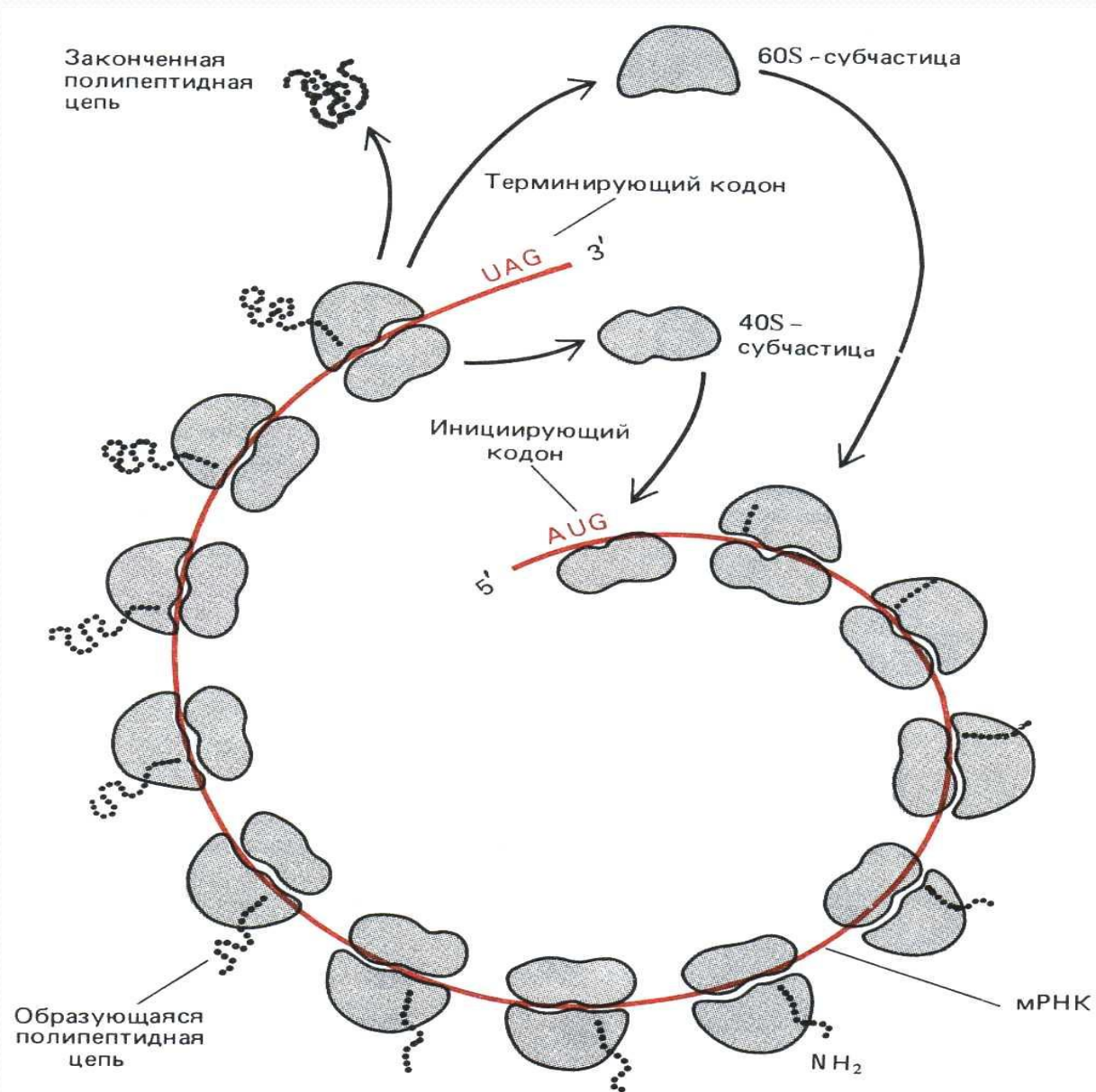


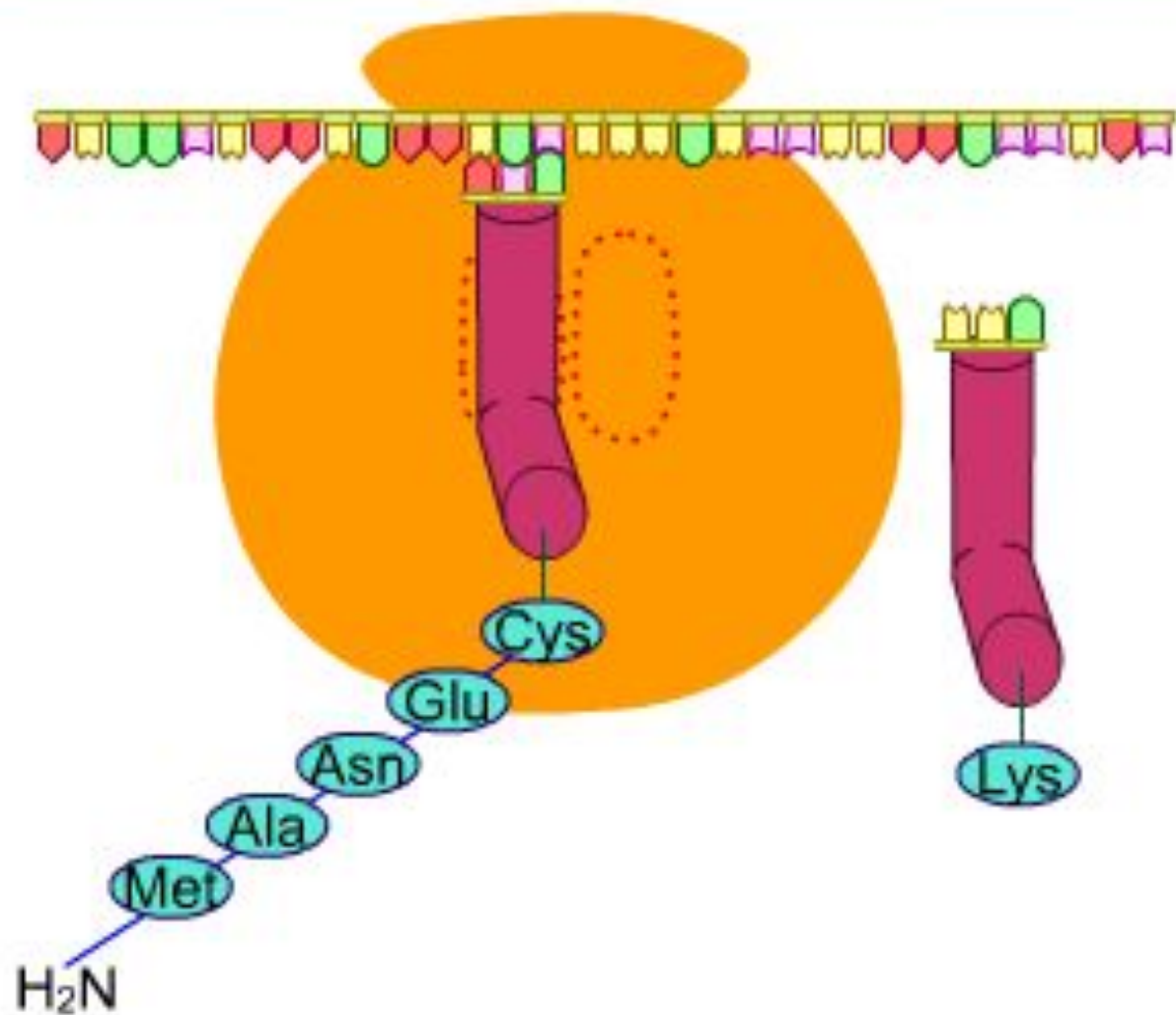
Удлинение полипептидной цепи

молекула РНК,
отделившаяся от
полипептидной цепи



Строение полирибосомы





Стоп

Сброс



Аденин



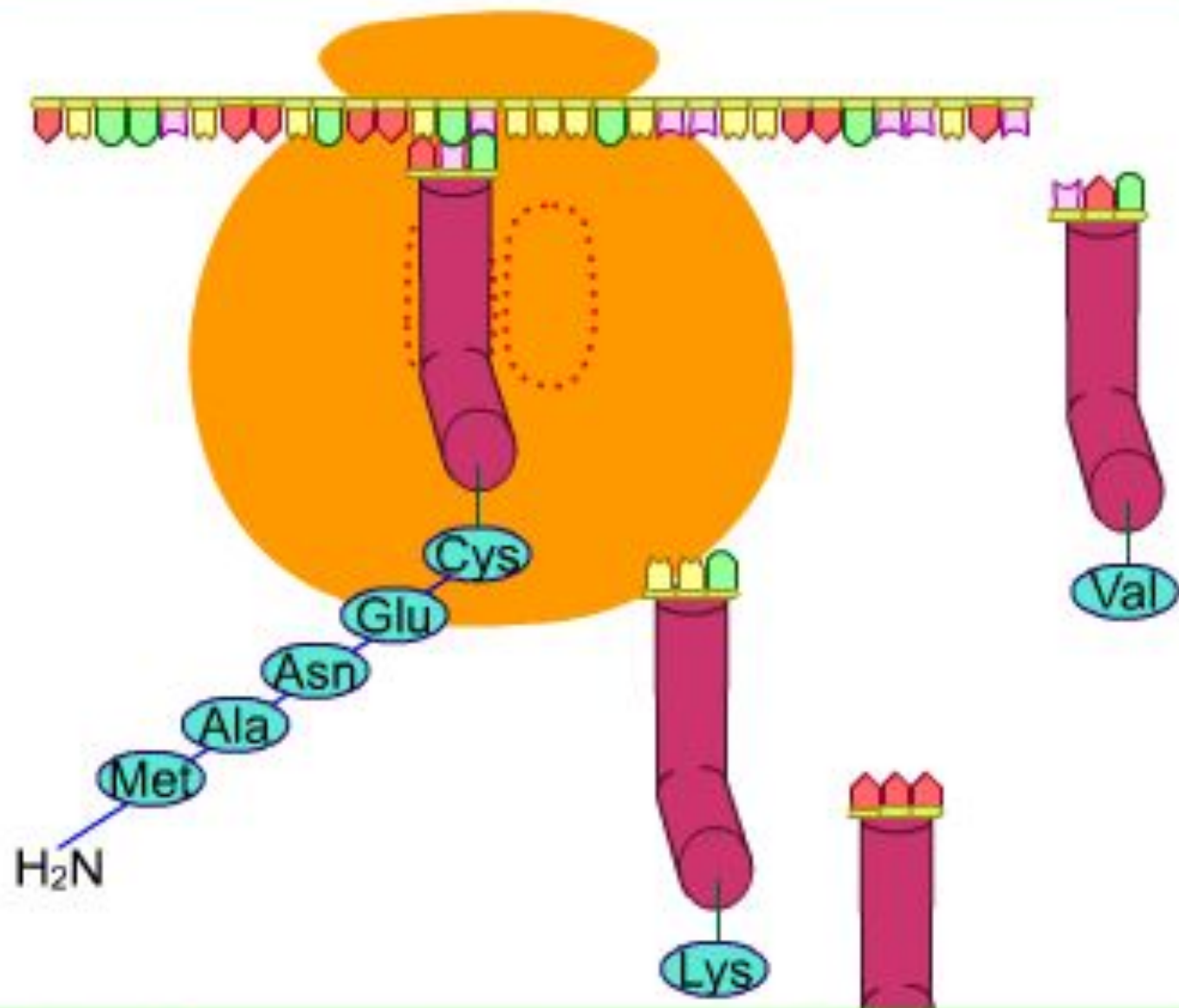
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



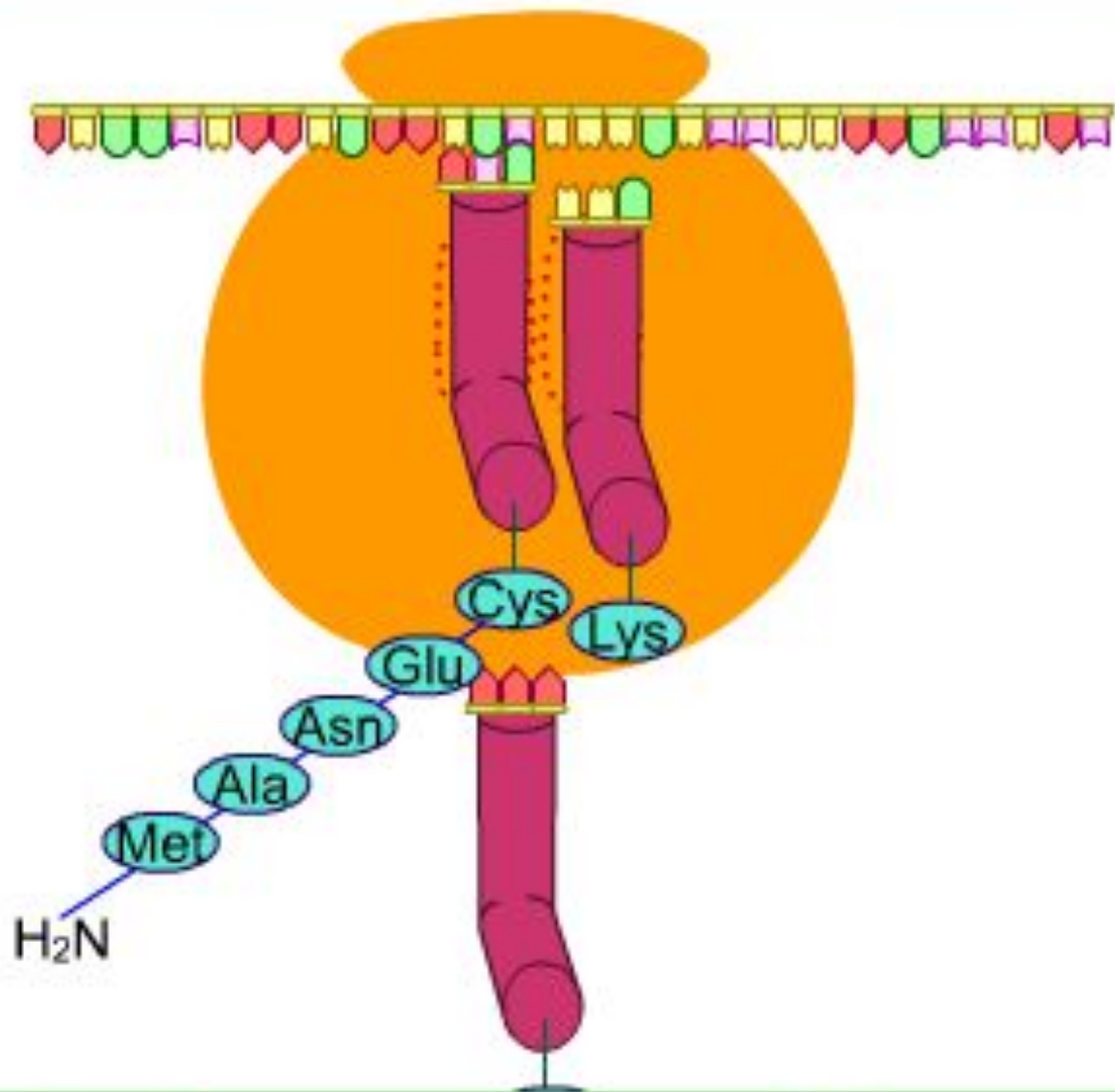
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



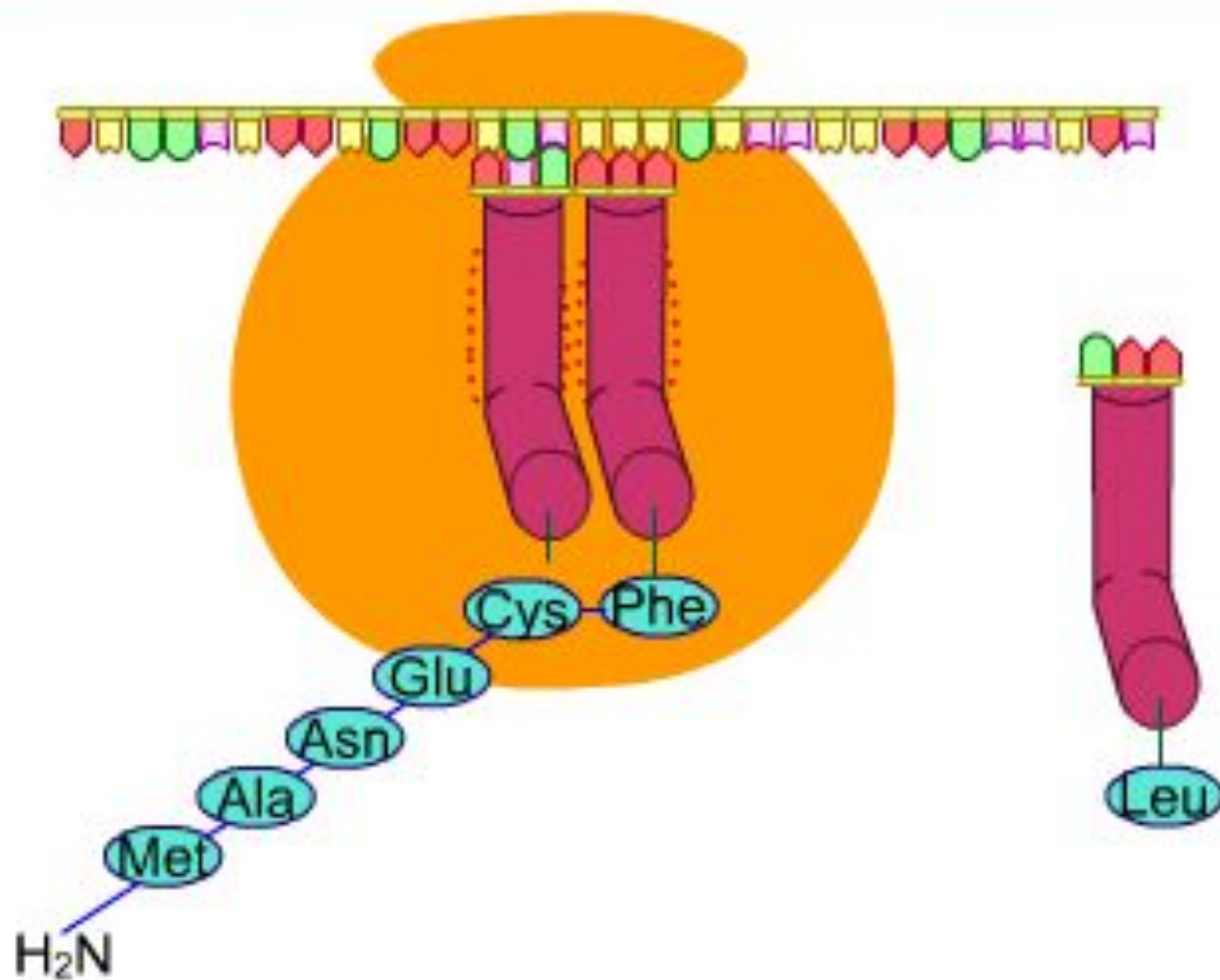
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



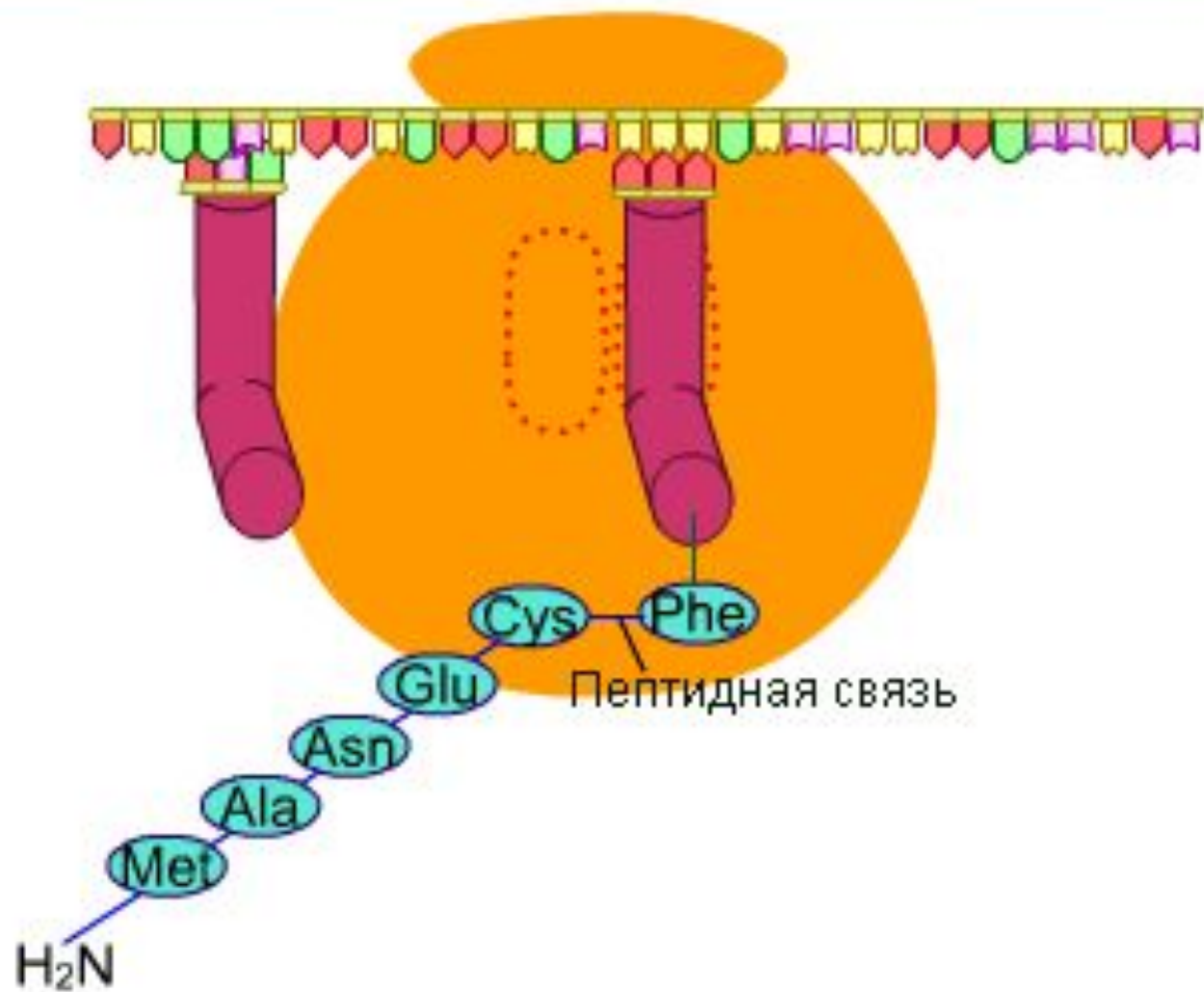
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



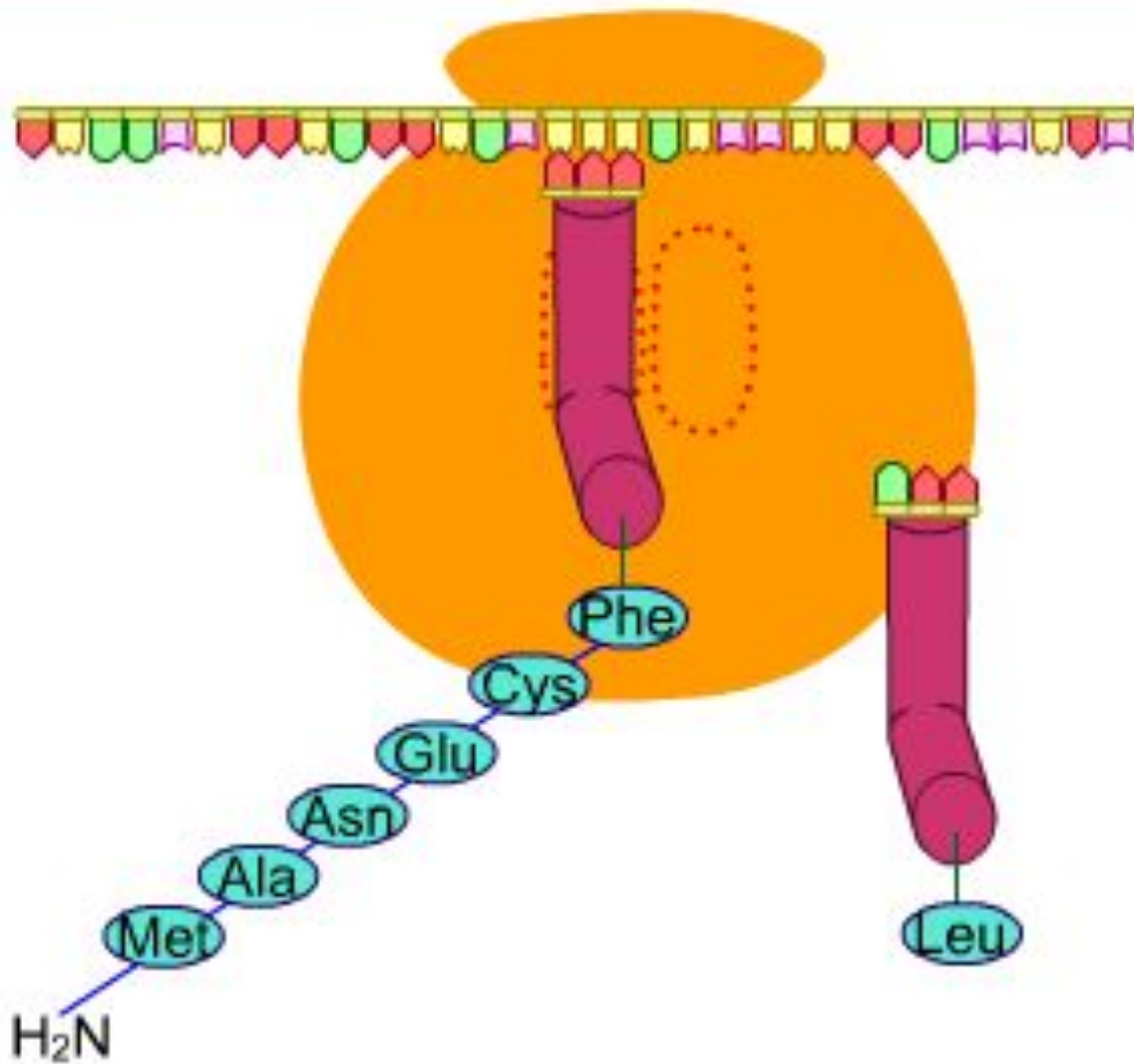
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



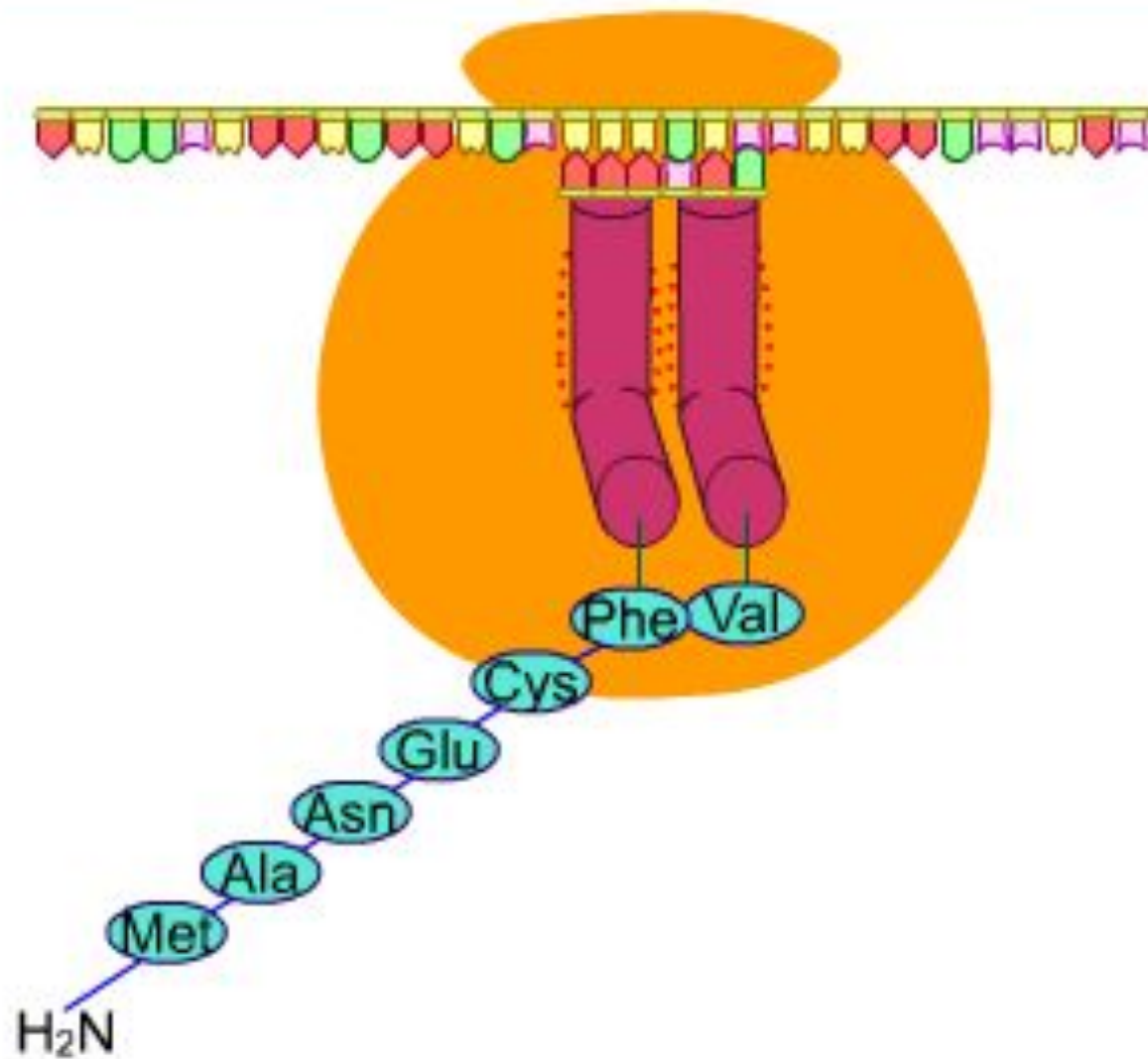
Урацил



Гуанин



Цитозин



Стоп

Сброс



Аденин



Урацил



Гуанин



Цитозин