

TRANSFER RNAs  
STRUCTURE  
AND FUNCTIONING  
AT THE FIRST STAGE  
OF PROTEIN  
BIOSYNTHESIS

O. O. FAVOROVA

*Molecules of transfer RNA (tRNA) play a key role in gene expression participating in the translation information of messenger RNA codons into the language of protein aminoacid residues. The primary, secondary and tertiary structures of tRNAs and their function at the first stage of protein biosynthesis are discussed.*

**Молекулы транспортной РНК (тРНК) играют ключевую роль в экспрессии генов, участвуя в переводе информации, содержащейся в матричных РНК в виде кодонов, на язык аминокислотных остатков белковых цепей. В статье описаны первичная, вторичная и пространственная структуры молекул тРНК и функции тРНК на первом этапе биосинтеза белков.**

© Фаворова О.О., 1998

## СТРОЕНИЕ ТРАНСПОРТНЫХ РНК И ИХ ФУНКЦИЯ НА ПЕРВОМ (ПРЕДРИБОСОМНОМ) ЭТАПЕ БИОСИНТЕЗА БЕЛКОВ

О. О. ФАВОРОВА

Российский государственный медицинский университет,  
Москва

### ВВЕДЕНИЕ

Основное назначение транспортной РНК (тРНК) — доставлять активированные остатки аминокислот в рибосому и обеспечивать их включение в синтезирующуюся белковую цепь в соответствии с программой, записанной генетическим кодом в матричной, или информационной, РНК (мРНК).

Удивительна история открытия тРНК. В 50-х годах стало ясно, что информация для аминокислотной последовательности белков закодирована в виде нуклеотидной последовательности матрицы. Хотя генетический код еще не был раскрыт, Г. Гамов предложил считать, что он должен быть триплетным, то есть каждая аминокислота должна кодироваться тройкой нуклеотидов матрицы. Между тем триплетный кодон не может непосредственно узнавать боковые радикалы аминокислот, поскольку между ними нет стерического соответствия. Исходя из этого, Ф. Крик в 1955 году предположил, что должно существовать семейство малых молекул РНК с двойной функцией — каждая из них должна ковалентно связываться с определенным аминокислотным остатком и в то же время иметь в своем составе нуклеотидный триплет, комплементарный кодону для этой аминокислоты. Эти гипотетические РНК должны выполнять функцию адапторов (переходников) между аминокислотой и соответствующим ей кодоном, в связи с чем гипотеза получила название адапторной. Поскольку аминокислот 20, то и соответствующих им РНК-адапторов должно быть не меньше. Ф. Крик предположил, что их ковалентное связывание осуществляет 20 специальных ферментов, по одному на каждую аминокислоту. Не прошло и двух лет, как адапторная гипотеза была доказана экспериментально: были открыты сравнительно небольшие тРНК и специфические ферменты, присоединяющие к ним аминокислотные (правильнее аминоацильные) остатки. Далее было показано, что образующиеся аминоацил-тРНК способны переносить остатки аминокислот в растущую цепь белка. К концу 50-х годов были открыты РНК-матрицы (мРНК). Стало ясно, что действительно молекулы тРНК играют ключевую роль в

экспрессии генов, обеспечивая перевод информации, записанной в мРНК в виде последовательности кодонов, на язык аминокислотной последовательности белков. Так, сложнейший биологический процесс был предсказан до того, как обнаружили участвующие в нем макромолекулы.

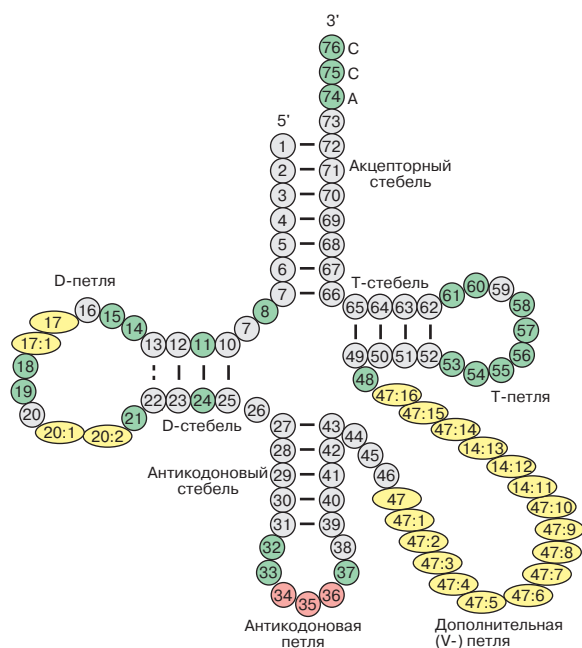
## СТРОЕНИЕ тРНК

Впервые нуклеотидная последовательность молекулы тРНК – дрожжевой аланиновой тРНК – была расшифрована в 1965 году в лаборатории Р. Холли. С тех пор были опубликованы данные о нуклеотидной последовательности (называемой первичной структурой) более чем 1700 видов различных тРНК из прокариотических и эукариотических организмов. Из них только 500 последовательностей определены непосредственным анализом структур различных тРНК, что связано в первую очередь с трудностью их выделения в чистом виде. Для остальных 1200 видов тРНК определяли нуклеотидные последовательности кодирующих их генов, а затем ДНК-последовательности переписывали в форме кодируемых РНК. В число расшифрованных тРНК входит почти полный набор молекул этого типа из некоторых бактерий и дрожжей. Из тРНК человека, которые кодируются примерно 1300 генами на гаплоидный геном, пока расшифрована незначительная часть.

Все тРНК имеют общие черты как в их первичной структуре, так и в способе складывания полинуклеотидной цепи во вторичную структуру за счет взаимодействий между основаниями нуклеотидных остатков. На рис. 1 представлены универсальные черты первичной и вторичной структур тРНК из прокариот и цитоплазмы эукариот. Помимо цитоплазматических тРНК, кодируемых ядерной ДНК, в эукариотических клетках имеются особые виды тРНК, кодируемые автономными геномами митохондрий и хлоропластов.

### Первичная структура тРНК

тРНК – относительно небольшие молекулы, длина их цепей варьирует от 74 до 95 нуклеотидных остатков. Все тРНК имеют одинаковый 3'-конец, построенный из двух остатков цитозина и одного – аденозина (ССА-конец). Именно 3'-концевой аденозин связывается с аминокислотным остатком при образовании аминоацил-тРНК. ССА-конец присоединяется ко многим тРНК с помощью специального фермента. В других случаях он считывается с кодирующего данную тРНК гена. Нуклеотидный триплет, комплементарный кодону для аминокислоты (антикодон), находится приблизительно в середине цепи тРНК. В отдельных положениях последовательности практически у всех видов тРНК встречаются одни и те же (консервативные) нуклеотидные остатки. В некоторых положениях могут



**Рис. 1.** Универсальная укладка полинуклеотидной цепи тРНК, названная клеверным листом. Каждому нуклеотиду присвоен свой номер, нумерация идет от 5'- к 3'-концу. Зелеными кружками показаны консервативные или полуконсервативные нуклеотиды. Прямыми линиями обозначены формирующие двойную спираль водородные связи между комплементарными нуклеотидными остатками, их число постоянно во всех тРНК. Пунктиром обозначена непостоянная пара. Нуклеотиды, входящие в антикодон, обозначены розовым цветом. Желтыми овалами показаны нуклеотиды, отсутствующие в структуре многих тРНК. Для единой нумерации нуклеотидов клеверного листа в различных тРНК этим "необязательным" нуклеотидам присвоены особые номера. Если тРНК короче 76 нуклеотидов, то пропускается отсутствующий нуклеотид (чаще всего 17-й или 47-й)

находиться или только пуриновые, или только пиримидиновые основания (их называют полуконсервативными остатками).

Для всех молекул тРНК характерно присутствие большого числа (до 25% всех остатков) разнообразных модифицированных нуклеозидов, часто называемых минорными. Они образуются в различных местах молекул, во многих случаях четко определенных, в результате модификации обычных нуклеозидных остатков с помощью специальных ферментов. Общий список выявленных в тРНК модифицированных нуклеозидов превышает 60 названий. Среди них много метилированных производных, часто встречаются псевдоуридин (5-рибофуранозилурацил, Ψ), 5,6-дигидроуридин, D, 4-тиоуридин, инозин и многие другие.

## Вторичная структура тРНК

Анализ нуклеотидной последовательности уже первой расшифрованной дрожжевой аланиновой тРНК выявил возможность складывания цепи во вторичную структуру за счет взаимодополнительности участков цепи. Из рис. 1 видно, что три фрагмента цепи оказываются комплементарными при складывании их на себя, образуя шпилькообразные структуры. Кроме того, 5'-конец комплементарен участку, близкому к 3'-концу цепи, при их антипараллельном расположении; они формируют так называемый акцепторный стебель. В результате образуется структура, характеризующаяся наличием четырех стеблей и трех петель, которая получила название "клеверного листа". Стебель с петлей формируют ветвь. На рис. 1 внизу расположена антикодона ветвь, содержащая антикодонный триплет в составе своей петли. Слева и справа от нее расположены D- и T-ветви, соответственно названные так из-за присутствия в их петлях необычных консервативных нуклеозидов дигидроуридина (D) и тимидина (T). Нуклеотидные последовательности всех изученных тРНК могут быть сложены в аналогичные структуры. В дополнение к трем петлям клеверного листа в структуре тРНК выделяют также дополнительную, или переменную, петлю (V-петлю). Ее размеры резко различаются у разных тРНК, варьируя, как это обозначено на рис. 1, от 4 до 21 нуклеотида, а по последним данным, и до 24 нуклеотидов.

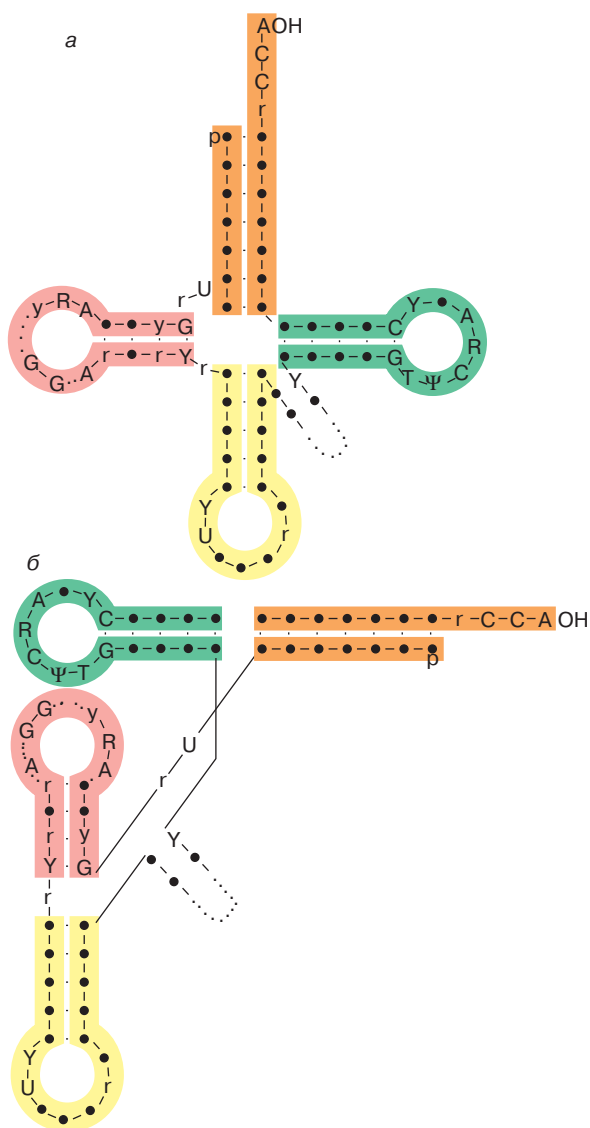
Двухтяжевые стебли, имеющие постоянное число спаренных нуклеотидов, представляют собой двойную спираль. На виток этой спирали приходится 11 пар нуклеотидных остатков, она близка по параметрам к А-форме ДНК (см. статью В.И. Иванова "А-ДНК", опубликованную в "Соросовском Образовательном Журнале". 1998. № 1. С. 2–7). Неспаренные участки молекулы тРНК (петли и ССА-конец) также имеют вторичную структуру: несколько расположенных друг за другом нуклеотидных остатков образуют одностебельную спираль за счет межплоскостных взаимодействий их оснований (так называемый стэкинг оснований).

## Пространственная (третичная) структура тРНК

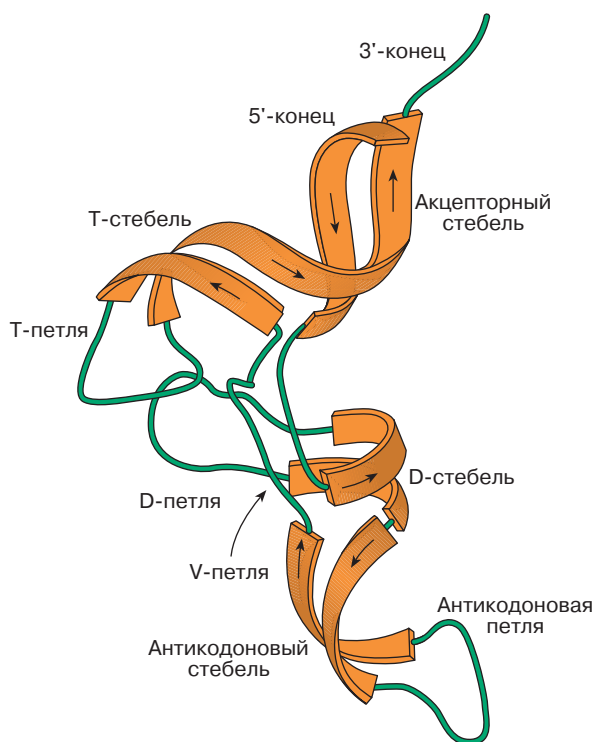
Изображение тРНК в виде клеверного листа на плоскости имеет такое же отношение к реальной пространственной структуре молекулы, как развертка куба, изображенная на листе бумаги, к трехмерному кубу. Впервые трехмерная структура тРНК была установлена в 1974 году для дрожжевой фенилаланиновой тРНК с помощью рентгеноструктурного анализа ее кристаллов. С тех пор удалось закристаллизовать и расшифровать пространственную структуру еще почти десятка тРНК из дрожжей и кишечной палочки.

Общие принципы складывания цепей различных тРНК в компактную третичную структуру оказались универсальными. За счет взаимодействия

элементов вторичной структуры формируется третичная структура, которая получила название L-формы из-за сходства с латинской буквой L (рис. 2 и 3). За счет стэкинга оснований акцепторный стебель и T-стебель клеверного листа образуют одну непрерывную двойную спираль (одну из "палочек" — доменов буквы L), а два других стебля — антикодонный



**Рис. 2.** Схематическое изображение, показывающее, как структура клеверного листа (а) укладывается в две двуспиральные области, формирующие L-форму тРНК (б). Пунктиром показаны участки структуры тРНК, длина которых варьирует. R, r – пурины и Y, y – пиримидины у всех (заглавные буквы) и у большинства (строчные буквы) тРНК, р – 5'-концевой фосфат. Оранжевым цветом обозначен акцепторный стебель, розовым, зеленым и желтым – D-, T- и антикодона ветви соответственно



**Рис. 3.** Схема L-образной трехмерной структуры фенилаланиновой тРНК, на которой участки полинуклеотидной цепи представлены или в форме свернутой оранжевой ленты, или в форме зеленого тяжа. Двуспиральная область стеблей формируется из двух лент, одонитевые петли изображены тяжами. Видно, что D- и Т-петли находятся в очень тесном контакте

и D – другую непрерывную двойную спираль (второй домен L). При этом D- и Т-петли оказываются сближенными и скрепляются между собой путем образования дополнительных, часто необычных пар оснований. В образовании этих пар, как правило, принимают участие консервативные или полуконсервативные остатки. В свете этого становится ясным, зачем они присутствуют в D- и Т-петлях. Аналогичные третичные взаимодействия скрепляют и некоторые другие участки L-структуры. ССА-конец тРНК и ее антикодонный триплет находятся на максимальном удалении один от другого (расстояние около 8 нм), причем основания антикодона обращены внутрь угла L-образной молекулы. Любители загадочных картинок могут проследить ход нуклеотидной цепи тРНК в трехмерной структуре на рис. 3, основываясь на схематическом изображении рис. 2, б.

Индивидуальные различия в первичной структуре отдельных видов тРНК проявляют себя на уровне как вторичной, так и третичной структур. Известные структуры тРНК, специфичных для разных аминокислот, различаются величиной угла

между доменами L-структуры и некоторыми другими деталями.

### Особенности строения тРНК органелл

Хлоропласты и митохондрии эукариотических клеток содержат автономно реплицирующиеся геномы и все компоненты, необходимые для транскрипции и трансляции их генетической информации. Часть этих компонентов, в частности тРНК, кодируется геномом органелл, а другие кодируются ядерной ДНК и затем поступают в органеллы.

тРНК хлоропластов похожи по строению на эубактериальные тРНК, что считается следствием симбиотического происхождения хлоропластов. Все хлоропластные тРНК укладываются в классическую структуру клеверного листа и, как правило, содержат консервативные и полуконсервативные основания. За исключением митохондриальных тРНК растений, которые укладываются в обычный клеверный лист, митохондриальные тРНК имеют палитру необычных структурных свойств. У многих из них не обнаружено некоторых консервативных нуклеотидов, вовлеченных в формирование вторичной и третичной структур в классических тРНК. В митохондриальных тРНК животных в большей или меньшей степени укорочены Т- и D-петли. Особенно необычно строение митохондриальных тРНК паразитических червей нематод. Они значительно короче, чем классические тРНК, их длина составляет от 54 до 65 нуклеотидов. Во вторичной структуре этих тРНК отсутствует либо D-ветвь, либо одновременно Т-ветвь и варибельная петля. Пространственная структура митохондриальных тРНК не установлена.

### Изоакцепторные тРНК

В каждой клетке присутствует более чем 20 видов индивидуальных тРНК. Так, в кишечной палочке имеется 45 видов тРНК, кодируемых различными генами. Это значит, что несколько различных тРНК могут соединяться с одной и той же аминокислотой; такие тРНК называются изоакцепторными. Разные изоакцепторные тРНК могут узнавать разные кодоны для данной аминокислоты. Если в соответствии с кодовым словарем аминокислота кодируется четырьмя и более кодонами, то для нее обязательно существуют две или более изоакцепторные тРНК с разными антикодонами. К тому же в некоторых случаях изоакцепторные тРНК, различающиеся по первичной структуре, могут иметь одинаковые или похожие антикодоны и узнавать одни и те же кодоны. Для таких изоакцепторов не обнаружено функциональных различий, и их назначение остается совершенно непонятным. Наконец, известны и изоакцепторные тРНК, кодируемые одним и тем же геном. В этом случае изоакцепторы с различной первичной структурой возникают в результате химической модификации отдельных нуклеотидов у части молекул.



## ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ тРНК НА ПРЕДРИБОСОМНОМ ЭТАПЕ БЕЛКОВОГО СИНТЕЗА

В соответствии с описанной во введении ролью тРНК различают две ее основные функции: акцепторную – способность ковалентно связываться с аминокислотным остатком, превращаясь в аминокислот-тРНК, и адапторную – способность узнавать триплет генетического кода, соответствующий транспортируемой аминокислоте, и обеспечивать поступление аминокислоты на законное место в растущей цепи белка. Некоторые тРНК выполняют также другие функции в метаболизме клетки, в частности принимая участие в биосинтезе клеточной стенки, хлорофилла и гема и выступая в роли затравки при синтезе ДНК по матрице РНК ретровирусов (в том числе вируса иммунодефицита человека). Мы рассмотрим акцепторную функцию тРНК на предрибосомном этапе биосинтеза белков.

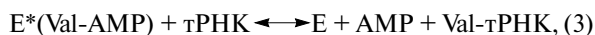
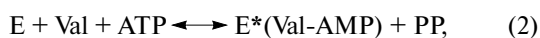
### Аминоацилирование тРНК

Как уже указывалось, для каждой из 20 аминокислот в клетках есть специальный фермент, осуществляющий синтез соответствующей аминокислот-тРНК (общее название – аминокислот-тРНК-синтетазы, для краткости будем называть их синтетазами). Все ферменты этой группы катализируют реакции аминокислотирования тРНК по принципиально сходному механизму. Реакция сопряжена с расщеплением аденозин-5'-трифосфата (АТФ) и протекает в две стадии. На первой стадии происходит активация аминокислоты с использованием энергии, запасенной в АТФ, а на второй активированный аминокислотный остаток переносится на одну из гидроксильных групп рибозного кольца концевой аденозина на ССА-конце тРНК (остаток 76 на рис. 1).

Например, валил-тРНК-синтетаза катализирует суммарную реакцию синтеза валил-тРНК:



включающую следующие две стадии:



где E – фермент, Val – валин, АТФ и АМР – аденозин-5'-три- и монофосфат соответственно, PP – пиррофосфат, E\*(Val-АМР) – комплекс фермента с аминокислотаденилатом, тРНК – специфическая валиновая тРНК, Val-тРНК – валил-тРНК.

Как видно из уравнения (2), образующийся на первой стадии реакции аминокислотаденилат Val-АМР, в котором остаток валина активирован за счет гидролиза макроэргической связи АТФ и отщепления пиррофосфата, не покидает молекулы валил-тРНК-синтетазы, образуя с ней комплекс. Происходящий затем перенос аминокислотного остатка из Val-АМР на валиновую тРНК (уравнение (3)) завер-

шает реакцию аминокислотирования тРНК и приводит к освобождению фермента и АМР.

Исключительно низкая частота ошибок при аминокислотировании тРНК ( $<10^{-4}$ ) является непременным условием реализации генетического кода. Дело в том, что при биосинтезе белков в рибосомах выбор аминокислоты, включающейся в растущую белковую цепь, зависит исключительно от адапторной молекулы тРНК, к которой она прикреплена. Если на предрибосомном этапе произошла ошибка и к тРНК присоединилась аминокислота, не соответствующая специфичности антикодона, то эта ошибка уже не может быть исправлена на последующих этапах белкового синтеза. При этом не имеет значения, при отборе какого из субстратов реакции (1) – тРНК или аминокислоты – ошиблась соответствующая аминокислот-тРНК-синтетаза. В любом случае продукт реакции (аминокислот-тРНК) будет включаться в синтезирующуюся в рибосоме молекулу белка аминокислотный остаток, не соответствующий кодирующему триплету мРНК.

Неудивительно, что в ходе эволюции выработались специфические механизмы отбора “правильных” субстратов для аминокислот-тРНК-синтетаз, обеспечивающие безошибочное аминокислотирование тРНК. В связи с особым значением этих механизмов для реализации генетической информации их называют иногда вторым генетическим кодом. Молекулярным механизмам, обеспечивающим высокую точность отбора синтетазами правильных аминокислот, посвящена статья О.И. Лаврик “Механизмы специфического отбора аминокислот в биосинтезе белка” (Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 4. С. 18–23). Отбор “правильных” тРНК в этих реакциях зависит от узнавания ферментом отдельных элементов L-образной структуры молекул тРНК, о чем речь пойдет ниже.

### Молекулярные основы узнавания тРНК аминокислот-тРНК-синтетазами

Каждая тРНК, сохраняя универсальную L-образную форму, должна иметь какие-то отличительные признаки, безошибочно распознаваемые “своим” ферментом как “притягательные”, а остальными 19 ферментами – как “отталкивающие”. Очевидно, что такие признаки должны быть общими у изоакцепторных тРНК, специфичных для одной и той же аминокислоты.

Вопрос о молекулярной основе высокоточного узнавания тРНК “своей” и только “своей” синтетазой интересовал ученых со времени открытия этих макромолекул. Довольно скоро стало ясно, что за несколькими исключениями модифицированные нуклеотиды не являются теми элементами, которые распознает синтетаза. Значительный прогресс в понимании принципов этого РНК-белкового взаимодействия был достигнут в последнее десятилетие с появлением возможности направленно изменять

строение белков и нуклеиновых кислот, разработкой методов компьютерного моделирования их пространственных структур, а также кристаллизации и рентгеноструктурного анализа комплексов тРНК со “своей” синтетазой. На сегодняшний день ученые знают, хотя бы в первом приближении, набор нуклеотидов, существенных для аминоацилирования “своих” тРНК почти каждой аминоацил-тРНК-синтетазой из кишечной палочки. Такой набор, естественно разный для разных пар тРНК – синтетаза, включает нуклеотиды, занимающие одни и те же положения в структуре большинства тРНК. Это следующие участки тРНК (см. рис. 1).

1. Антикодон (остатки 34–36). Участие антикодона, определяющего на рибосоме включение аминокислоты в растущую цепь белка, еще и в отборе этой аминокислоты на стадии реакции аминоацилирования тРНК, предполагалось еще в 60-е годы исходя из уникальности этого элемента в структуре молекулы. Данные последних лет показывают, что в узнавании может участвовать один или более нуклеотидов антикодона.

2. Нуклеотид 73, предшествующий ССА-концу. Присутствие в этом положении того или другого пуринового нуклеотида (А или G) коррелирует с типом аминокислот, присоединяемых к тРНК. Если в этом положении находится А, то тРНК акцептирует гидрофобные аминокислоты, а если G – то полярные.

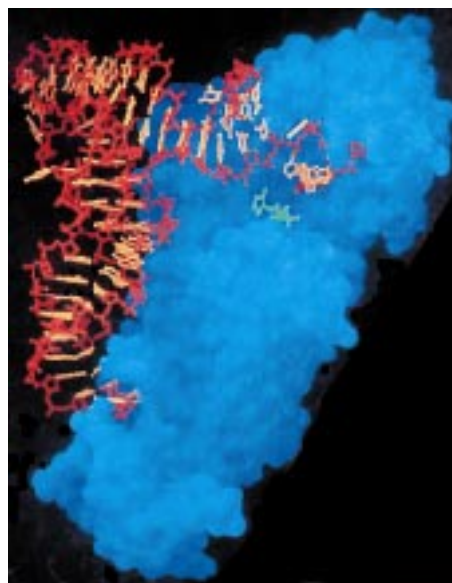
3. Первые три пары нуклеотидов акцепторного стебля (1–72, 2–71, 3–70). В разных случаях в узнавании синтетазой может вовлекаться от одной до трех пар нуклеотидов акцепторного стебля.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в основном те же участки тРНК узнаются аминоацил-тРНК-синтетазами из других организмов. В случае некоторых тРНК к элементам узнавания относятся также отдельные неконсервативные нуклеотиды D- и T-петель (в первую очередь в положении 20 D-петли). У каждой отдельной тРНК синтетазами может узнаваться только часть перечисленных элементов. Другими словами, число нуклеотидов, определяющих индивидуальность каждой тРНК (то есть ее свойство быть опознанной всеми 20 аминоацил-тРНК-синтетазами таким образом, что “своя” синтетаза присоединяет к ней аминокислоту, а остальные 19 синтетаз ее “отвергают”), невелико. Для каждой отдельной пары тРНК – синтетаза узнавание определяется ограниченным числом элементов структуры тРНК, перечисленных выше. По мнению некоторых авторов, иногда для узнавания бывает достаточно одного какого-либо элемента структуры, например одной нуклеотидной пары в акцепторном стебле.

Отчетливая картина того, как синтетаза узнает на молекулярном уровне “свою” тРНК, была получена с помощью рентгеноструктурного анализа для тех нескольких комплексов синтетаза · тРНК, кото-

рые удалось закристаллизовать. Впервые структура кристалла была установлена в 1989 году для комплекса глутаминовой тРНК с глутаминил-тРНК-синтетазой из кишечной палочки. На рис. 4 видно, как два домена тРНК по внутренней стороне угла L-структуры вступают в контакт с ферментом, причем отдельные функциональные группы элементов узнавания – антикодона и ССА-конца тРНК – обволакиваются белковой молекулой.

Существенно важным для достижения подобного структурного соответствия между ферментом и субстратом является взаимная подгонка двух макромолекул, которая происходит в результате их конформационных изменений. Так, было установлено, что структура глутаминовой тРНК в свободном состоянии и в комплексе со “своей” синтетазой существенно изменяется, а другие тРНК, если они и связываются с глутаминил-тРНК-синтетазой, неспособны так точно “подогнаться” к поверхности фермента. Динамический процесс конформационных изменений макромолекул является важной составной частью их взаимного узнавания и последующей реакции аминоацилирования тРНК.



**Рис. 4.** Комплекс глутаминил-тРНК-синтетазы с глутаминовой тРНК и АТР (по данным рентгеноструктурного анализа). В молекуле тРНК красным изображен рибозофосфатный скелет, оранжевым – основания. Фермент представлен голубым, АТР – зеленым. Область контакта между тРНК и ферментом простирается вдоль одной стороны поверхности белка. ССА-конец и антикодон тРНК, а также АТР располагаются в углублениях на поверхности фермента. Белок проникает между 5'- и 3'-концами тРНК и разрушает первую пару оснований акцепторного стебля

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Молекулы тРНК в некотором роде пионеры среди нуклеиновых кислот. Из-за сравнительно небольших размеров они ранее других раскрывали исследователям секреты своего строения. Так, дрожжевая аланиновая тРНК стала вообще первой расшифрованной нуклеиновой кислотой. тРНК оказались также первыми представителями природных полирибонуклеотидов, которые удалось закристаллизовать и изучить методом рентгеноструктурного анализа. Поэтому неудивительно, что современные представления о принципах организации вторичной и третичной структур РНК практически полностью основаны на данных о структуре тРНК. Сказанное, конечно, не означает, что все РНК укладываются в структуры клеверного листа и L-формы, но для всех них характерны образование шпилькообразных элементов вторичной структуры и контакты между последними, обеспечивающие свертывание молекулы в третичную структуру. И наконец, первая информация о тонких молекулярных взаимодействиях, лежащих в основе РНК – белкового узнавания, была получена при исследовании закристаллизованного комплекса глутаминовой тРНК с глутаминил-тРНК-синтетазой.

Различные тРНК, распознаваемые 20 аминоацил-тРНК-синтетазами в соответствии со своей индивидуальностью и нагруженные каждая своей аминокислотой на первом, предрибосомном этапе белкового синтеза, готовы к выполнению своей адапторной функции в рибосомах. Теперь различные аминоацил-тРНК становятся равноправными субстратами для синтеза белка, и их отбор зависит

только от того, какой кодон мРНК считывает рибосома в настоящий момент. Здесь, в рибосоме, используются преимущества единого плана строения всех тРНК. Универсальная L-форма молекул позволяет всем аминоацил-тРНК равно эффективно связываться с рибосомными субчастицами, а также со специальными белковыми факторами, ответственными за начало (инициацию) синтеза белковой молекулы, за ее удлинение и завершение, и шаг за шагом, аминокислота за аминокислотой, наращивать белковую цепь.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Киселев Л.Л., Фаворова О.О., Лаврик О.И. Биосинтез белков от аминокислот до аминоацил-тРНК. М.: Наука, 1984. 407 с.
2. Спиринов А.С. Молекулярная биология: Структура рибосомы и биосинтез белка. М.: Высш. шк., 1986. 303 с.

\* \* \*

Ольга Олеговна Фаворова, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой молекулярной биологии и медицинской биотехнологии медико-биологического факультета Российского государственного медицинского университета (Москва), ведущий научный сотрудник Кардиологического научного центра РАМН. Области научных интересов – исследования предрибосомных этапов синтеза белков, молекулярные механизмы аутоиммунных заболеваний человека. Автор одной монографии и более 120 научных работ.