

PROTEIN BIOSYNTHESIS PROCEDURE AND THE STRUCTURE FOR ITS IMPLEMENTATION

L. Telepneva, Research Associate
Mechnikov Institute of Microbiology and Immunology,
Ukraine

The diamond-shaped arrangement of subunits in the planar forms of existence of biological systems (for the square is only a special case of a rhombus) contributed to the creation of the internal vacuum of the structure, allowing it to carry out the synthesis and re-synthesis of proteins, thereby determining the maximum of properties of representatives of the living nature.

Keywords: Biological structure of the cell, the diamond-shaped arrangement, subunit, vacuum, phagocytosis, cell pore, movement, protein synthesis.

Conference participant

ПРОЦЕСС БИОСИНТЕЗА БЕЛКА И СТРУКТУРА ДЛЯ ЕГО ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ

Телепнева Л.Г., науч. сотр.
Институт микробиологии и иммунологии
им. И.И. Мечникова, Украина

Ромбическая расстановка субъединиц в плоскостных формах существования биологических систем (ибо квадрат лишь частный случай ромба) способствовала созданию внутреннего вакуума структуры, позволившего ей осуществлять синтез и ресинтез белков, определив тем самым максимум свойств представителей живого мира.

Ключевые слова: Биологическая структура, клетка, ромбообразное размещение, субъединица, вакуум, фагоцитоз, клеточная пора, движение, белковый синтез.

Участник конференции



<http://dx.doi.org/10.18007/gisap:bvmas.v0i11.1546>

«Каждый раз, когда я пишу работу о происхождении жизни, я решаю, что никогда не буду писать еще одну...»

«... тРНК могут быть своеобразным «адаптером» между кодоном и аминокислотой».
Крик Ф. (1916-2004.)

В место введения

Биосинтез полипептидной цепи (белка) – воистину центральный процесс живой клетки, поскольку именно через него “мертвые” молекулы нуклеиновых кислот обретают “белковую жизнь”, а “химия” в тот же миг, послушно взмаху волшебной палочки кудесницы Природы, превращается в “биологию”. Следует также заметить, что биосинтез белка - сложный многоступенчатый процесс, находящийся под генетическим контролем и представляющий собою цепь синтетических реакций, протекающих по принципу матричного синтеза и идущих к тому же в разных частях клетки. В силу этих обстоятельств в процессе синтеза белка различают этапы транскрипции и трансляции.

Поскольку ДНК находится в ядре эукариотической клетки, а синтез белка происходит в цитоплазме, необходим посредник (информационная РНК) передающий информацию с ДНК на рибосомы. Именно поэтому первым этапом биосинтеза белка является транскрипция - синтез информационной РНК (иРНК), происходящий в ядре у эукариот и в цитоплазме у прокариот и археев. В результате него информация, содержащаяся в гене ДНК, переписывается на иРНК,

называемой также матричной РНК (мРНК). Перед выходом из ядра к начальной части иРНК (5'-концу) присоединяется остаток метилированного гуанина, называемый «колпачком», «кэпом». На 3'-конце большинства эукариотических мРНК (исключения составляют мРНК гистонов) находится последовательность из остатков адениловой кислоты (АМФ), обычно включающая около 100 нуклеотидов.

Поскольку Природа всегда экономна, обратим более пристальное внимание на характеристику АМФ, имеющей большое самостоятельное значение в обмене веществ в клетке, в частности в углеводном обмене. Она легко гидролизует под влиянием слабых кислот при нагревании. При этом образуется аденозин, рибоза и фосфорная кислота. Соединения фосфора с адениловой кислотой занимают ведущее место в энергетическом обмене клетки. К тому же пиридиновые нуклеотиды состоят из амида никотиновой кислоты, рибозы и адениловой кислоты. Кроме того считается, что присоединение адениловых остатков (полиаденилирование) приводит в первую очередь к увеличению времени жизни мРНК, ее стабилизации, а также обеспечивает транспорт мРНК в цитоплазму.

Кэп также (наряду с полиадени-

ловым 3'-концом) защищает мРНК от действия экзонуклеаз и необходим для их эффективной трансляции.

В таком виде зрелая иРНК (матричная РНК) проходит через ядерную мембрану в цитоплазму, где соединяется с рибосомой. Считают, что у эукариот «колпачок» иРНК играет роль в связывании с малой субчастицей. Поскольку количество вновь синтезированного белка прямо пропорционально количеству содержащейся в цитоплазме соответствующей мРНК, регуляция времени жизни последней является критическим фактором, регулирующим скорость синтеза белка. Нарушения этой регуляции ведут к катастрофическим процессам, – в частности, потере контроля над основными процессами в клетке и трансформации клетки в раковую. Поэтому любая мРНК имеет схожую структуру – кодирующая область в центре и регуляторные фрагменты по краям.

Одновременно с этим в цитоплазме клеток одна (из 61) аминокислота-тРНК-синтетаз, комплементарно узнает аминокислоту и транспортную (тРНК, трансферную РНК, адапторную РНК), которая должна ее переносить, и соединяет их между собой в присутствии ионов Mg^{2+} , образуя аминокислот-тРНК и затрачивая при этом энергию гидратации одного аденозинтрифосфата

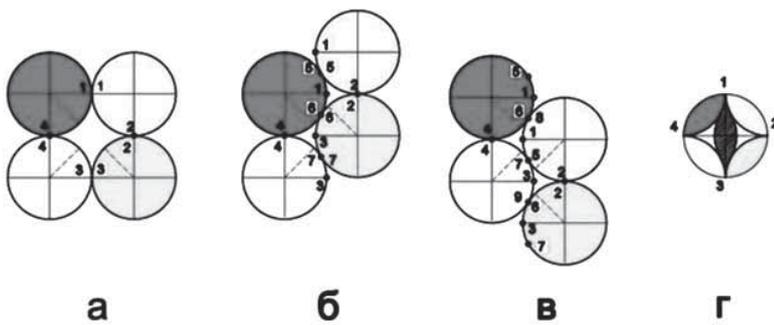


Рис. 1. Три формы плоскостного существования биоструктуры (БС), состоящей из 4-х субъединиц (тРНК - красный круг, мРНК – голубой, малая субъединица рибосомы - зеленый, большая субъединица рибосомы - желтый): 1а – «квадратоподобная», характерная для пребывания БС в нейтральной среде, и две ромбообразные, создающиеся обычно в кислой (1б) и в щелочной среде - 1в. В связи с этим становится понятным необходимость поддержания гомеостаза в организме.

(АТФ). Данная энергия позволяет аминоксил-тРНК объединяться с промежуточной биоструктурой биосинтеза белка, включающей в свой состав мРНК и две субъединицы рибосомы с их многочисленными рибосомными и внерибосомными белками.

Объединение названных выше составляющих биоструктур в единое целое и позволяет осуществить третий этап биосинтеза белка – процесс непосредственного синтеза полипептидных связей, называемый трансляцией и происходящий с обязательным участием двух составляющих рибосомы.

На четвертом этапе этого многостадийного процесса происходит образование вторичной и третичной структуры белка, то есть формирования окончательной структуры белка.

К величайшему сожалению, механизм катализа реакции транспептидации (образования пептидной связи в пептидилтрансферазном центре рибосомы) до сих пор полностью не выяснен [3, 4, 11,12]. Вследствие этого, к уже существующим четырем гипотезам [1, 5, 9], по-разному объясняющим детали этого процесса (оптимальное позиционирование субстратов (induced fit); исключение из активного центра воды, способной прервать образование пептидной цепи посредством гидролиза; участие нуклеотидов рРНК (таких как А2450 и А2451) в переносе протона; участие 2'-гидроксильной группы 3'-концевого нуклеотида тРНК (А76) в переносе

протона) добавлю еще одну, невольно для всех объединяющих их вместе.

В этой связи представим на строгий, но справедливый суд читателей схему биоструктуры (БС), позволяющей осуществлять синтез белка и состоящей из 4-х разных РНК (рис. 1), а также целого ряда специфических белков, охотно взаимодействующих с рРНК двух составляющих рибосомы (но не показанных на схеме расположения этой БС, чтобы максимально показать участие именно РНК в процессе биосинтеза белка).

Отметим при этом, что малая рибосомальная субъединица связывается с нерибосомными факторами инициации, которые и запускают сканирование мРНК и начало белкового синтеза. Причем если в бактериальном аппарате трансляции используется только три фактора инициации, то трансляция эукариот зависит как минимум от 12 факторов инициации, которые упорядоченно собраны в малой субъединице. После узнавания стартового кодона к малой субъединице присоединяется большая субъединица и начинается вторая стадия трансляции – элонгация.

Особенности биоструктуры, позволяющей осуществлять синтез белка.

Особо подчеркнем, что данная БС, схема работы которой представлена на рис. 1, позволяет своим субъединицам попарно: тРНК(красный круг)-рРНК большой субъединицы (желтый круг) и мРНК(голубой круг)-рРНК малой

субъединицы рибосомы(зеленый круг) сдвигаться относительно друг друга «вверх и в сторону» до контакта двух субъединиц рибосомы (рис. 1б) или «вниз и в сторону» до аналогичного контакта» (рис. 1в), что позволяет ей принимать поочередно то две «ромбоподобные» формы плоскостного существования, то одну «квадратоподобную» (рис.1а).

Линзообразная разница в площадях реакционных каналов БС, образованных образующими её субъединиц, в которой создается внутренний вакуум БС, окрашена на рис. 1г. в темно-серый цвет. Площадь её равна разнице в площадях квадрата и ромба (ΔS): $\Delta S = S_k - S_p = 0,134 a^2 = 0,536 D_c^2$, где: D_c – диаметр идентичных субъединиц рассматриваемой поверхности. Именно благодаря этой разности в площадях БС клетка способна совершать процесс обволакивания молекул воды (пиноцитоз) и твердых частиц (фагоцитоз и экзоцитоз). Помимо этого благодаря разности величин плавающих плотностей этих форм существования БС, они способны находиться на разных уровнях в водной среде. Вследствие этого в их внутренние каналы способны попадать разные вещества, плавающая плотность которых близка к плавающей плотности, характерной именно для этой формы существования БС. Кроме того, наличие внутреннего вакуума не только позволяет осуществлять катализирующую функцию БС, но и самостоятельно переводить её из квадратоподобной формы существования в одну из ромбообразных. В то же время переход из ромбоподобной формы существования в квадратоподобную требует привлечения внешнего источника энергии. В силу этого синтез белка высокоэнергетический процесс, возникший, в первую очередь, для увеличения диаметра субъединиц БС и стабилизации их РНК-овых составляющих для усиления её катализирующей функции.

Малый (треугольный) реакционный канал БС, созданный образующими кругов красного, голубого и зеленого цветов (рис. 1б), служит для приема аминокислоты, иницирующей синтез белка. Другой малый канал этой формы существования БС служит для приема аминокислоты, последующей за иницирующей аминокислотой. В

таком случае в лагуне, образованной образующими тРНК (красный круг) и рРНК большой субъединицы (желтый круг) при всех формах существования БС будут находиться аминокислотные остатки растущей пептидной цепи. В то же время в лагуну, открытую во внешнюю среду и созданную образующими малой (зеленый круг) и большой субъединицами рибосомы (желтый круг), будут заходить и задерживаться там последующие аминокислоты. Благодаря крепкой связи с этой лагуной, при смене формы существования именно эта аминокислота поступает в малый реакционный канал БС. В свою очередь, и вторая ромбоподобная форма существования БС (рис. 1в) со временем сменится на квадратоподобную, необходимую для проведения каталитических реакций, заканчивающихся созданием очередной пептидной связи.

Поскольку в малом канале БС, образованном образующими мРНК (голубой круг) рРНК малой субъединицы рибосомы (зеленый круг) и рРНК её большой субъединицы (желтый круг) при ромбообразной форме существования БС, представленной на рис. 1в, находится очередная аминокислота, необходимая для дальнейшего синтеза белка, то процесс удлинения белковой цепи будет диться, пока в него не придет тРНК стоп-кодона.

В связи с тем, что для прохождения синтеза необходимо дважды изменить ромбоподобные формы существования БС, при синтезе белка (осуществляемом в квадратоподобной форме существования БС), необходимо затратить энергию гидратации двух ГТФ. А поскольку в синтезе белка принимают участие только активированные аминокислоты, то энергозатраты на создание одной полипептидной связи необходимо увеличить еще на две АТФ.

Обратим внимание на тот факт, что в «квадратоподобной» форме существования такой биоструктуры с мРНК связана лишь малая субъединица рибосомы, вследствие чего такую форму её существования назвали «разомкнутой». При этом «квадратоподобную» форму существования БС также можно рассматривать как форму БС, характерную для жидко-

кристаллической фазы (золь) любого биокатализатора, при проявлении его катализирующей функции. В то же время две ромбообразных («сомкнутые») формы существования такой БС можно рассматривать в качестве её кристаллической фазы существования (или гель-фазы), для которой характерна переносная функция БС. Заметим попутно, что все виды внутриклеточных движений и амёбовидное движение самой клетки обусловлены гель-золь переходами [2].

Продолжительность жизни «ромбоподобной» БС по сравнению с «квадратоподобной» больше, благодаря появлению у некоторых составляющих БС большего числа связей с другими субъединицами, чем при форме существования с одним реакционным каналом [7].

В связи с приведенными выше фактами, обратим более пристальное внимание на два функциональных участка рРНК большой субъединицы рибосомы, с которыми могут связаться идентичные для всех аминокислот участки двух тРНК. Именно из-за этой особенности БС тРНК и имеют «L-образную» форму, на одном конце которой (в середине полинуклеотидной цепи) располагается антикодон, комплементарный трем нуклеотидам мРНК, а на другом (на 3'-конце) – нуклеотидная последовательность ССА-ОН (С-остаток цитидина, А-аденозина), к которой присоединяется аминокислота. ССА-конец тРНК и ее антикодоновый триплет находятся на максимальном удалении один от другого (расстояние около 8 нм), причем основания антикодона обращены внутрь угла L-образной молекулы [8].

Для тРНК характерны две ее основные функции: акцепторная – способность ковалентно связываться с аминокислотным остатком, превращаясь в аминокислот-тРНК, и адапторная – способность узнавать триплет генетического кода, соответствующий транспортируемой аминокислоте, и обеспечивать поступление аминокислоты на законное место в растущей цепи белка. Концевой остаток АМФ, всегда присутствующий в транспортных РНК, является существенным для связывания аминокислот, участвующих в синтезе белка. В отличие от

АТФ, АМФ проникает через клеточную мембрану и может накапливаться в клетке. В клетках обнаружены полинуклеотиды, содержащие длинные последовательности остатков АМФ или целиком состоящие из остатков АМФ.

Исключительно низкая частота ошибок при аминоацилировании тРНК ($<10^{-4}$) является неперменным 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.

Исключительно низкая частота ошибок при аминоацилировании тРНК ($<10^{-4}$) является неперменным 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 [8].

Особо подчеркнем при этом, что именно рибосома содержит 2 функциональных участка для взаимодействия с тРНК, поскольку в одной из ромбоподобных форм существования такой биоструктуры рРНК большой субъединицы имеет связь с мРНК, помогая при этом удерживать синтезируемую цепь белка в одном из двух малых реакционных каналов биоструктуры. На схеме, представленной на рис. 1б, пептидная цепь располагалась бы в нижнем малом реакционном канале данной БС.

Если при переходе из квадратоподобной формы плоскостного существования в ромбообразную форму данная биоструктура еще способна переходить самостоятельно за счет энергии внутреннего вакуума, то для перехода её из

ромбоподобной формы существования в квадратоподобную форму плоскостного существования она обязательно должна получить внешнюю для неё энергию за счет теплового движения молекул среды (воды). При этом заметим, что интенсивность броуновского движения частиц не зависит от времени, но возрастает с ростом температуры среды, уменьшением её вязкости и размеров частиц (независимо от их химической природы).

В этой связи отметим, что рибосомы имеют сферическую или слегка эллипсоидную форму, диаметром от 15-20 нм (прокариоты) до 25-30 нм (эукариоты), т. е. полностью подпадают под определение броуновских частиц, в отличие от мРНК, включающей в свой состав множество нуклеотидов. Благодаря этому обстоятельству именно субъединицы рибосом скользят по мРНК, а не наоборот.

Скорость элонгации (наращивания пептидной цепи) значительна: синтез пептида из 100 аминокислот занимает примерно 2 мин. Поскольку синтез белка в клетке должен вестись очень быстро, важно было создать как бы внешний выброс тепловой энергии непосредственно в районе биосинтеза белка. В результате взаимодействия с указанными субъединицами нуклеотидной биоструктуры в данных дополнительных биоструктурах должно происходить изменение конформации, способствующее освобождению из них этого источника энергии.

Благодаря выделению тепла нарушается связь предыдущей тРНК с рРНК большой субъединицы и данная тРНК довольно легко отделяется от своего участка на мРНК, в то время как последняя, удерживаемая возле рибосомы тРНК следующей аминокислоты, способна начать очередной цикл наращивания белковой цепи с участием кодона данной аминокислоты. В силу этого и субъединицы рибосомы должны быть сдвинуты на следующий кодон мРНК.

При каждом движении рибосомы от 5' к 3' концу мРНК считывается один кодон путём образования водородных связей между тремя нуклеотидами мРНК и комплементарным ему антикодоном транспортной РНК, к которой присоединена соответствующая аминокислота.

Проверим, как подтверждаются наши предположения на практике. Действительно, у эукариот и прокариот выявлены два фактора элонгации. Так, связывание аминоацил-тРНК катализируется внерибосомным белком - фактором элонгации EF1, содержащим ГТФ. Транслокация осуществляется с помощью другого белка - фактора элонгации EF2 и тоже с участием ГТФ. В ходе катализа ГТФ расщепляется (гидролизуется) до ГДФ и ортофосфата. После переноса растущей белковой цепи в А-участок, свободная аминоацил-тРНК диссоциирует от Р-участка и с рибосомой связывается другой ГТФ-содержащий фактор элонгации (EF-G - GTP). Гидролиз ГТФ этим фактором дает энергию для транслокации рибосомы.

Транслокация — перемещение рибосомы по мРНК на один триплет (примерно 20 ангстрем) в направлении 3'-конца, в результате которого пептидил-тРНК оказывается вновь в Р-сайте, а «пустая» тРНК из Р-сайта переходит в Е-сайт (от слова exit). тРНК из Е-сайта диссоциирует спонтанно, после чего рибосома готова к новому циклу элонгации. Поскольку тРНК, несущая полипептидную цепь, не меняет положения относительно мРНК, она попадает в Р-участок рибосомы, в то время как следующий кодон мРНК (в данном случае GUG), попадает в А-участок. Теперь рибосома готова для вступления в следующий цикл элонгации [10].

Известно также, что при биосинтезе белка используется 7 разновидностей нуклеотидов. В этой связи обратим внимание и на тот факт, что максимальную защиту суперэлемент БСОЛ-2012 получает при её ромбообразной плоскостной форме существования, когда вокруг него собираются 6 субъединиц, каждая из которых в процессе эволюции могла мутировать, что приводило к появлению еще большего разнообразия живой Природы.

В этой связи заметим, что молекула тРНК также содержит в своем составе семь минорных нуклеозидов: у-псевдо-уридин, 1-инозин, Т-риботимидин, DHU-5,6-дигидроуридин, m¹I-1-метилюридин, m¹G-1-метилгуанозин, m²G-N²-диметилгуанозин. Причем образова-

ние минорных нуклеозидов в РНК и ДНК происходит на поли-нуклеотидном уровне (т. е. после того, как полимерная цепь уже сформирована) путем переноса соответствующих групп специализированными ферментами с доноров в определенные положения нуклеиновой кислоты. Минорные нуклеозиды (МН) обнаружены практически во всех нуклеиновых кислотах. Наиболее высокое содержание МН наблюдается у эукариотических тРНК, у которых их доля достигает 20-25% от общего количества нуклеозидов [6].

Расположение всего лишь 9-ти различных точек контактов субъединиц, образованных при нахождении БС в трех плоскостных состояниях (рис. 1), свидетельствует о том, что в создании реакционных каналов таких БС задействовано не так уж много молекул каждой её субъединицы. В этой связи обратим внимание на тот факт, что в ферментах чаще всего это остатки именно 9-ти аминокислот: сер, гис, три, арг, цис, асп, глу, лиз и тир. Данное обстоятельство позволяет объяснить появление самых различных катализирующих систем, работающих по одной и той же схеме.

Заключение.

В процессе биосинтеза белка образуются новые молекулы белка в соответствии с точной информацией, заложенной в ДНК. Этот процесс для живых представителей Природы, облегченный наличием внутреннего вакуума в БС, обеспечивает обновление белков, процессы обмена веществ, рост и развитие клеток, то есть все процессы жизнедеятельности клетки. В этой связи обратим особое внимание на тот факт, что периодическое появления вакуума в БС характерно для всех уровней живого организма. Так, дыхание человека также является циклическим процессом с участием внутреннего вакуума БС, ибо расширение грудной клетки создает вакуум и способствует поступлению воздуха в легкие. Именно благодаря наличию внутреннего вакуума БС не только происходят реакции синтеза и ресинтеза различных веществ, но и самостоятельное перемещение её субъединиц при переходе от состояния «золя» в состояние «гель». В тоже время такие факторы как броуновское движение молекул воды, pH среды, температура и давление, механическое воздействие могут

выступать инициаторами прохождения несамопроизвольного процесса – перехода из геля в золь.

Описанные выше факты неопровержимо свидетельствуют о том, что Природа не только сверх экономна при использовании материальных ресурсов, но и зачастую использует одну и ту же схему при создании БС, находящихся на разных уровнях эволюции.

Возникновение прекрасного дитя РНК-мира – двухсубъединичной рибосомы - ознаменовало начало белкового мира, поскольку она - построенная на основе РНК, входит составной частью машины для производства белков и, в первую очередь, именно для тех из них, что связываются с кодонами рРНК обеих субъединиц рибосомы. Объединение белков с рРНК помогает стабилизации последних и установлению правильного размещения аминокислот и полипептидной цепи в реакционных каналах БС, завершающих белковый синтез.

References:

- Zhimulev I.F. Obshchaya i molekulyarnaya genetika [General and molecular genetics]. – Novosibirsk., Sibirskoye universitetskoye izdatel'stvo [Siberian University Press], 2007. - 479 p.
- Zaguskin S.L. Ritmy zol'-gel' perekhodov i vznikovneniye kletki kak reshayushchiy etap proiskhozhdeniya i evolyutsii zhizni na zemle., Nauchnyy vestnik Khanty-Mansiyskogo gosudarstvennogo meditsinskogo institute [Rhythms of the sol-gel transition and emergence of the cell as the crucial stage of origin and evolution of life on Earth., Scientific Bulletin of the Khanty-Mansiysk State Medical Institute]. 2006, No. 1., pp. 119-127.
- Inge-Vechtomov, S.G. Genetika s osnovami selektsii: uchebnyy dlya studentov vuzov., S. Inge-Vechtomov. -2-ye izdaniye, pererab. i dop. - SPb., Izd-vo N-L [Genetics with the fundamentals of selection: a textbook for university students, S. Inge-Vechtomov. - 2nd edition, revised and extended. - St. Petersburg, Publishing House of the N-L], 2010. - 720 p.
- Krik F. Zhizn' kak ona yest': yeye zarozhdeniye i sushchnost' [Life as it is: its origin and essence]. – Moskva., Institut
- kompyuternykh issledovaniy [Institute of Computer Science], 2002. - 160 p.
- Kurchanov N.A. Genetika cheloveka s osnovami obshchey genetiki: uchebnoye posobiye [Human genetics with the fundamentals of general genetics: a tutorial]. – Moskva., Izd-vo: SpetsLit [Publishing House: SpecLit], 2009. - 192 p.
- Minornyye nukleozidy [Minor nucleosides]., Access mode: <http://www.xumuk.ru/encyklopedia/2628.html>.
- Telepneva L.G. Vnutrenniy vakuum biologicheskikh sistem i yego vliyaniye na svoystva zhivogo mira [The internal vacuum of biological systems and its influence on the properties of the living world]., Access mode: gisap.eu/ru/node/75421.  <https://doi.org/10.18007/gisap:bvmas.v0i9.1356>
- Favorova O.O. Stroyeniye transportnykh RNK i ikh funktsiya na pervom (predribosomnom) etape biosinteza belkov., Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal [The structure of transfer RNA and their function at the first (foreribosome) stage of protein biosynthesis., Soros Educational Journal]. – 1998, No. 11., pp. 71-77.
- Shcherbak I.G. Biologicheskaya khimiya. Uchebnyy [Biological Chemistry. Textbook]., 2005. – 486 p.  <https://doi.org/10.1134/s0022093007020159>
- Chen J., Tsai A., O'Leary S.E., Petrov A., Puglisi J.D. Unraveling the dynamics of ribosome translocation., Curr Opin Struct Biol. - 2012. - Vol. 22, Issue 6., pp. 804-814.  <https://doi.org/10.1016/j.sbi.2012.09.004>
- Matta Cherif F., Quantum Biochemistry. Electronic Structure and Biological Activity. 2010. - 920 p.  <https://doi.org/10.1002/9783527629213>
- Voet D., Voet J.G., Pratt C.W. Fundamentals of Biochemistry: Life at the Molecular Level. 4th Edition. - Wiley, 2013. - 1204 p.  <https://doi.org/10.1002/bmb.20198>
- evolutsii zhizni na zemle., Nauchnyy vestnik Khanty-Mansiyskogo gosudarstvennogo meditsinskogo institute. 2006, №1., С. 119-127.
- Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции: учебник для студентов вузов., С. . Инге-Вечтомов. -2-е издание, перераб. и доп. - СПб., Изд-во Н-Л, 2010. - 720 с.
- Крик Ф. Жизнь как она есть: ее зарождение и сущность. – Москва., Институт компьютерных исследований, 2002. - 160 с.
- Курчанов Н.А. Генетика человека с основами общей генетики: учебное пособие. – М., Изд-во: СпецЛит, 2009. - 192 с.
- Минорные нуклеозиды., Режим доступа: <http://www.xumuk.ru/encyklopedia/2628.html>.
- Телепнева Л.Г. Внутренний вакуум биологических систем и его влияние на свойства живого мира., Режим доступа: gisap.eu/ru/node/75421.  <https://doi.org/10.18007/gisap:bvmas.v0i9.1356>
- Фаворова О.О. Строение транспортных РНК и их функция на первом (предрибосомном) этапе биосинтеза белков., Соросовский образовательный журнал. – 1998, № 11., С. 71-77.
- Щербак И.Г. Биологическая химия. Учебник. 2005. - 486 с.  <https://doi.org/10.1134/s0022093007020159>
- Chen J., Tsai A., O'Leary S.E., Petrov A., Puglisi J.D. Unraveling the dynamics of ribosome translocation., Curr Opin Struct Biol. - 2012. - T. 22, вып. 6., С. 804-814.  <https://doi.org/10.1016/j.sbi.2012.09.004>
- Matta Cherif F., Quantum Biochemistry. Electronic Structure and Biological Activity. 2010. - 920 с.  <https://doi.org/10.1002/9783527629213>
- Voet D., Voet J.G., Pratt C.W. Fundamentals of Biochemistry: Life at the Molecular Level. 4th Edition. - Wiley, 2013. - 1204 p.  <https://doi.org/10.1002/bmb.20198>

Литература:

- Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. - 479 с.
- Загускин С.Л. Ритмы золь-гель переходов и возникновение клетки как решающий этап происхождения и

Information about author:

1. Ludmila Telepneva - Research Associate, Mechnikov Institute of Microbiology and Immunology; address: Ukraine, Kharkov city; e-mail: ltelepneva@mail.ru