



Ελληνική Δημοκρατία  
Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό  
Ίδρυμα Ηπείρου

# Βιοχημεία - Αρχές Βιοτεχνολογίας

Ενότητα 12: Σύνθεση πρωτεϊνών, γενετικός  
κώδικας

Γεώργιος Παπαδόπουλος



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



Τμήμα Τεχνολόγων Γεωπόνων

## Βιοχημεία - Αρχές Βιοτεχνολογίας

**Ενότητα 12:** Σύνθεση πρωτεϊνών, γενετικός κώδικας

Γεώργιος Παπαδόπουλος

Καθηγητής

Άρτα, 2015



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ



# Άδειες Χρήσης

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό υπόκειται σε άδειες χρήσης Creative Commons.
- Για εκπαιδευτικό υλικό, όπως εικόνες, που υπόκειται σε άλλου τύπου άδειας χρήσης, η άδεια χρήσης αναφέρεται ρητώς.





# Χρηματοδότηση

- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «**Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση**» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο ΤΕΙ Ηπείρου**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



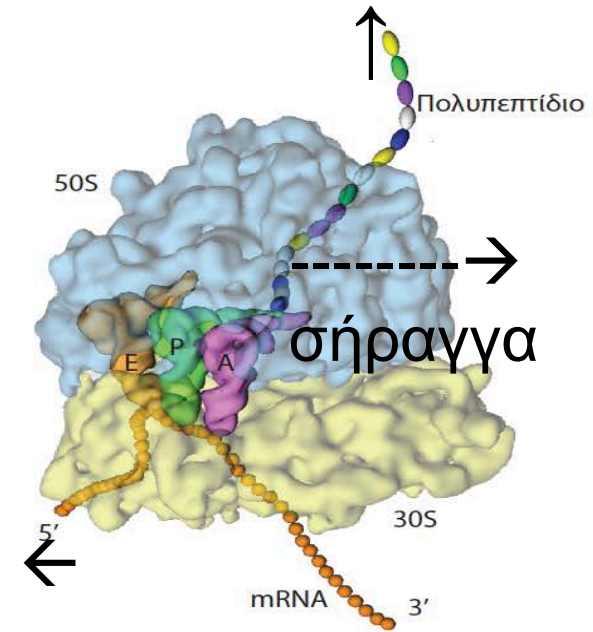
ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης





# Σύνθεση πρωτεϊνών



Το ριβόσωμα, που παρουσιάζεται στα δεξιά αυτής της σελίδας, είναι ένα εργοστάσιο κατασκευής πολυπεπτιδίων. Τα αμινοξέα μεταφέρονται στα ριβοσώματα, ένα κάθε φορά, συνδεδεμένα με μόρια μεταφορικού RNA. Κάθε αμινοξύ προσδέεται στην αυξανόμενη πολυπεπτιδική αλυσίδα, η οποία αποσυνδέεται από το ριβόσωμα μόνο αφού αυτή ολοκληρωθεί. Αυτή η προσέγγιση συναρμολόγησης κατά «εργοστασιακή γραμμή παραγωγής» επιτρέπει ακόμη και σε πολύ μεγάλες πολυπεπτιδικές αλυσίδες να συναρμολογούνται ταχύτατα και με εντυπωσιακή ακρίβεια. [(Αριστερά) Εικόνες από Birmingham Premium/Alamy.]



# Σύνθεση πρωτεϊνών

- Στα **ριβοσώματα**, τις πρώτες και μοναδικές μοριακές μηχανές (και συνάμα οργανίδια) που γνωρίζουμε σε ατομική λεπτομέρεια.
- **Μετάφραση** της **αλληλουχίας νουκλεοτιδίων** του mRNA σε **αλληλουχία αμινοξέων** της **πρωτεΐνης που κωδικεύεται από το γονίδιο** από το οποίο το mRNA έχει προκύψει. **Ποιος είναι ο κώδικας;**
- Η **σύνθεση** των αντίστοιχων **πεπτιδικών δεσμών** **καταλύεται από το ριβοσωματικό RNA.**



## ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΓΕΝΕΤΙΚΟΥ ΚΩΔΙΚΑ (Francis Crick)

- Συνεχής και χωρίς σημεία στίξης (κόμματα, διακοπές κλπ)
- Αποτελείται από **μη επικαλυπτόμενες τριπλέτες νουκλεοτιδίων, τα κωδικία** (π.χ. **AUGCCACAC**...., οπότε **AUG** = αμινοξύ **1**, **CCA** = αμινοξύ **2**, **CAC** = αμινοξύ **3** κλπ)
- Είναι **εκφυλισμένος**: ένα αμινοξύ μπορεί να κωδικεύεται από περισσότερα του ενός κωδικία  
(64 πιθανά κωδικία ( $4^3$ ), 61 κωδικεύουν αμινοξέα, 3 κωδικεύουν λήξη (stop)).
- Είναι ο **ίδιος σε όλους τους οργανισμούς** (εξαίρεση τα μιτοχόνδρια)


**Πίνακας 4.5** Ο γενετικός κώδικας

Πρώτη θέση (άκρο 5')	Δεύτερη θέση				Τρίτη θέση (άκρο 3')
	U	C	A	G	
U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	Stop	Stop	A
	Leu	Ser	Stop	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Thr	Asn	Ser	U
	Ile	Thr	Asn	Ser	C
	Ile	Thr	Lys	Arg	A
	Met	Thr	Lys	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

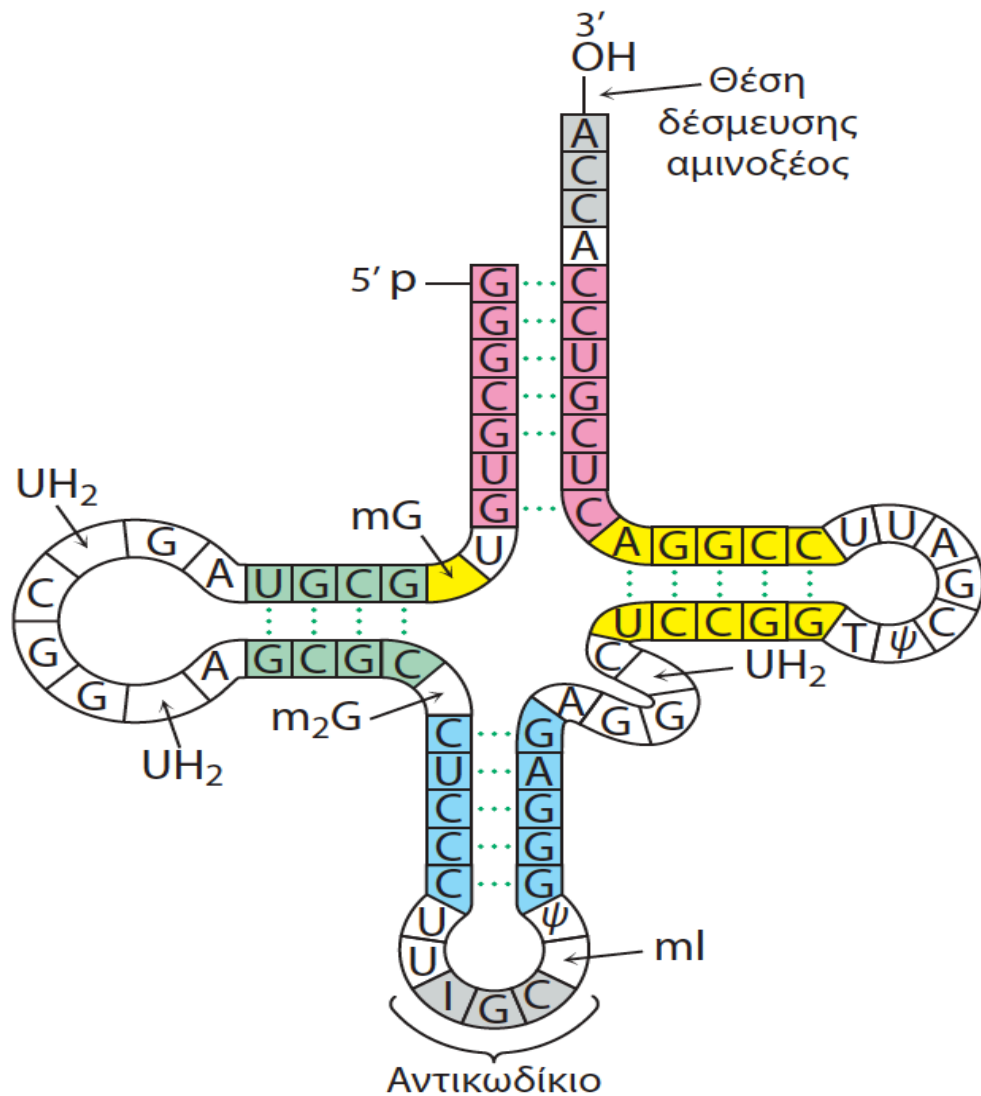
**Σημείωση:** Ο πίνακας ταυτοποιεί το αμινοξύ που κωδικεύεται από την κάθε τριπλέτα. Παραδείγματος χάριν, το κωδικίο 5' - AUG - 3' ενός μορίου mRNA καθορίζει την προσθήκη μεθειονίνης, ενώ το CAU την προσθήκη ιστιδίνης. Τα UAA, UAG και UGA είναι σήματα λήξης της μετάφρασης. Το AUG είναι τμήμα του σήματος έναρξης και επιπροσθέτως κωδικεύει την προσθήκη των εσωτερικών καταλοίπων μεθειονίνης.





# ΠΡΩΤΟ ΒΗΜΑ ΤΗΣ ΠΡΩΤΕΪΝΟΣΥΝΘΕΣΗΣ

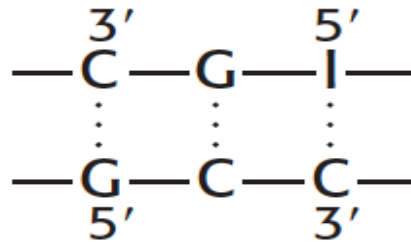
- Ενεργοποίηση των αμινοξέων (με **ATP**)
- Προσθήκη ενεργοποιημένων αμινοξέων σε **προσαρμοστικά μόρια** (ποιιά;)
- Τα προσαρμοστικά μόρια είναι RNA, συγκεκριμένα, μεταφορικά RNA (**tRNA**), με το **συγκεκριμένο αμινοξύ στο ένα άκρο** και την αλληλουχία αναγνώρισης του κωδικίου (**αντικωδίκιο**) στο άλλο.
- Η προσθήκη του **αμινοξέος** στο αντίστοιχο προσαρμοστικό μόριο (**tRNA**) γίνεται από ειδικά ένζυμα τις **συνθετάσες των αμινοακυλο-tRNA**, με χρήση **ATP**.



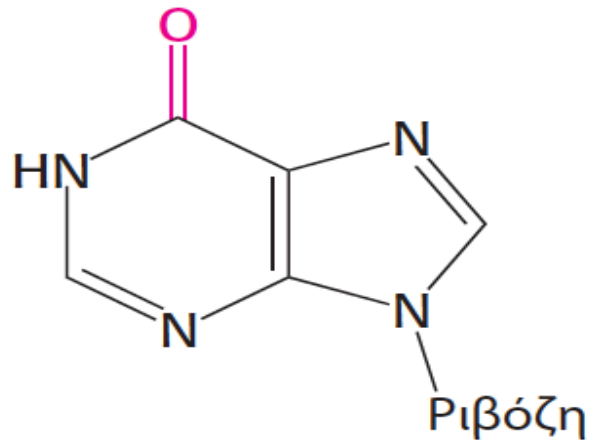
**Εικόνα 30.2 Η αλληλουχία του αλανυλο-tRNA.** Παρουσιάζονται η αλληλουχία βάσεων του αλανυλο-tRNA του σακχαρομύκητα και η συναγόμενη δευτεροταγής δομή τριφυλλιού. Οι συντομογραφίες των τροποποιημένων νουκλεοζιτών έχουν ως εξής: μεθυλοϊνωσησίνη (ml), διυδροουριδίνη (UH<sub>2</sub>), ριβοθυμιδίνη (T), ψευδοουριδίνη (ψ), μεθυλογουανωσίνη (mG) και διμεθυλογουανωσίνη (m<sub>2</sub>G). Η ινωσησίνη (I), ένας άλλος τροποποιημένος νουκλεοζίτης, είναι μέρος του αντικωδικίου.



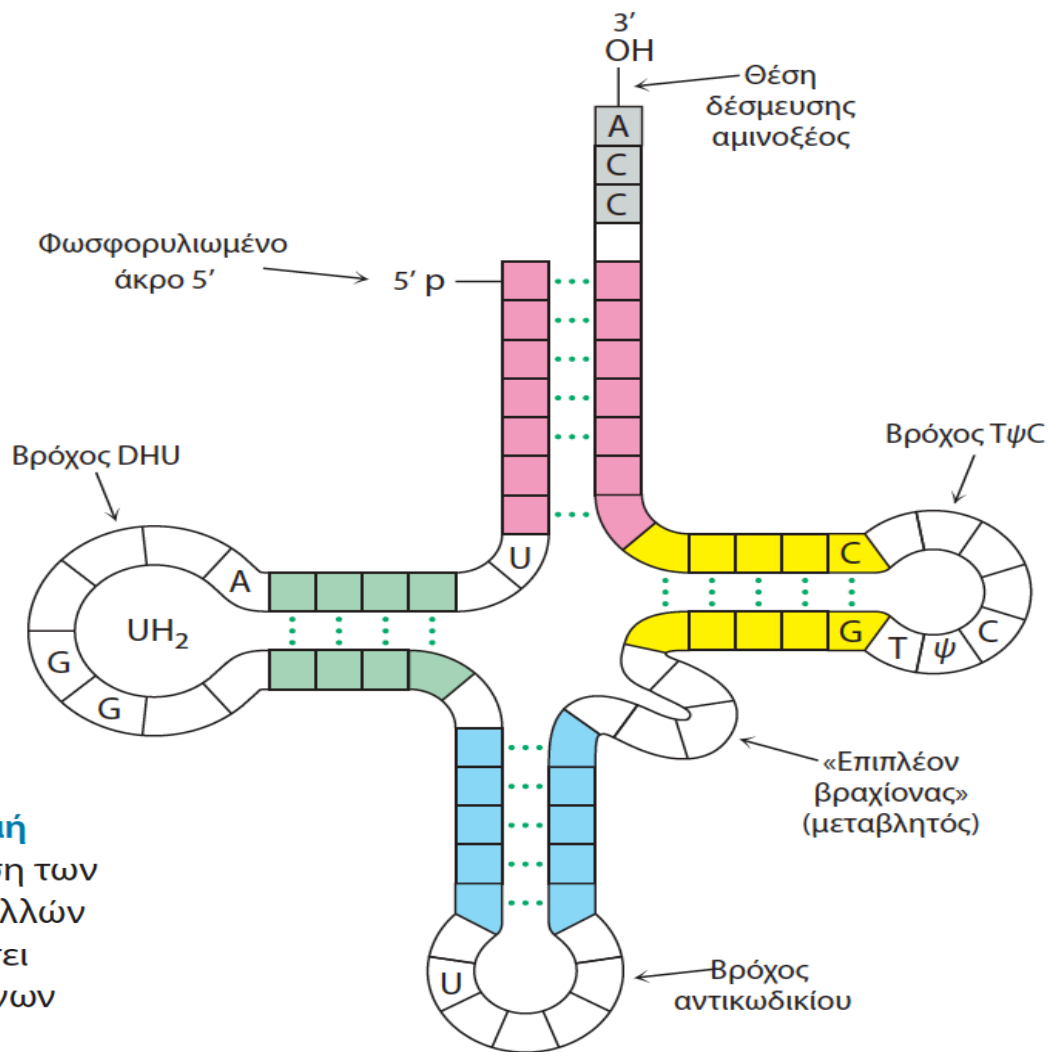
## Αντικωδίκιο



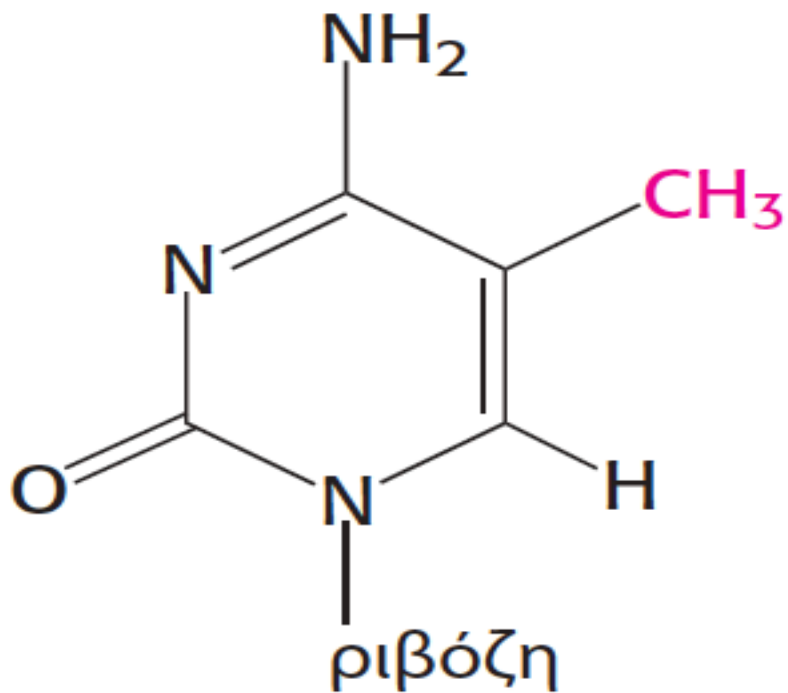
## Κωδίκιο



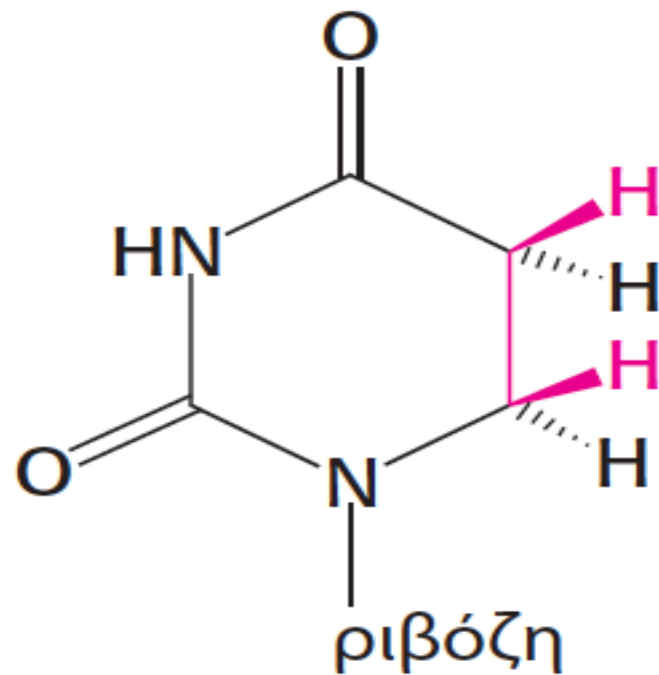
## Ινοσίνη



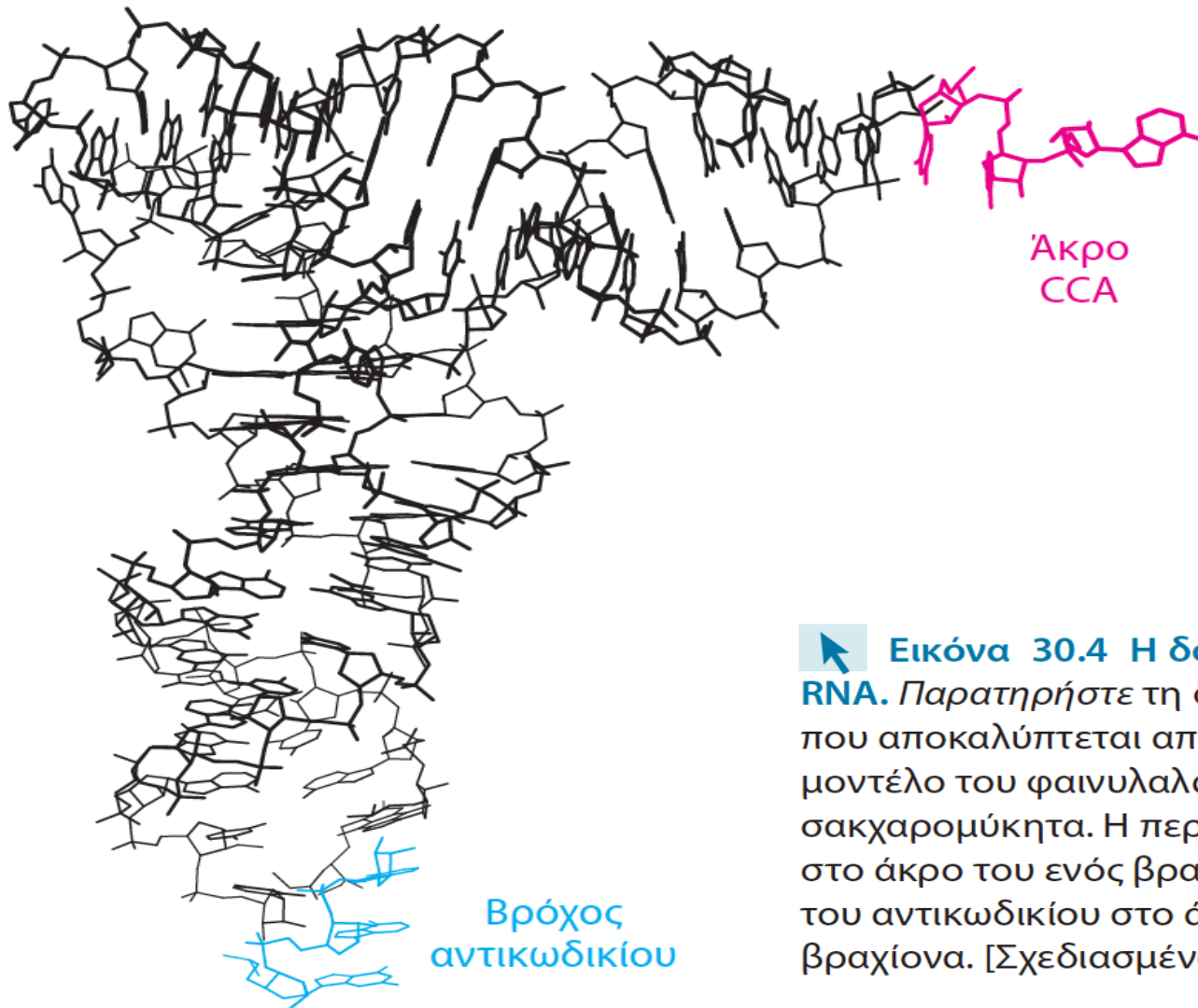
**Εικόνα 30.3 Γενική δομή μορίων tRNA.** Η σύγκριση των αλληλουχιών βάσεων πολλών μορίων tRNA αποκαλύπτει έναν αριθμό συντηρημένων χαρακτηριστικών.



5-Μεθυλοκυτιδίνη  
(mC)



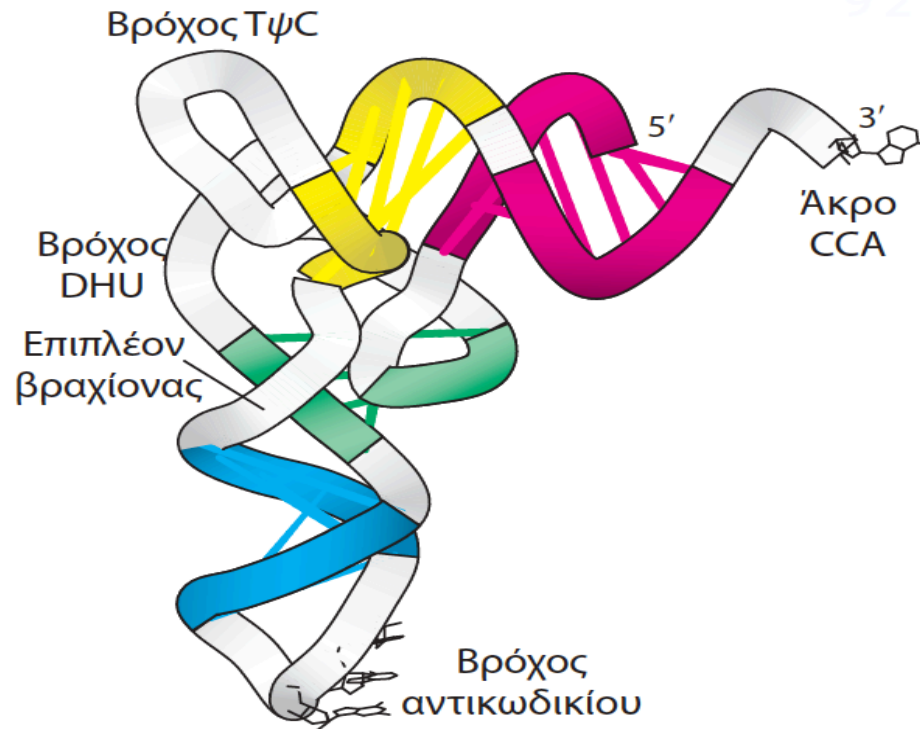
Διυδροουριδίνη  
( $\text{UH}_2$ )




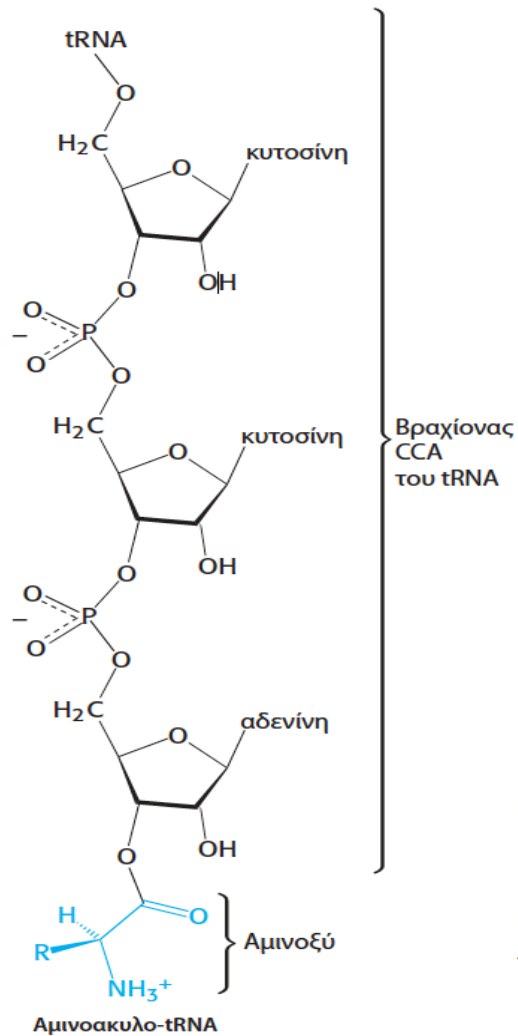
**Εικόνα 30.4 Η δομή του μεταφορικού RNA.** Παρατηρήστε τη δομή σχήματος L (ή Γ) που αποκαλύπτεται από αυτό το σκελετικό μοντέλο του φαινυλαλανυλο-tRNA του σακχαρομύκητα. Η περιοχή CCA βρίσκεται στο άκρο του ενός βραχίονα και ο βρόχος του αντικωδικίου στο άκρο του άλλου βραχίονα. [Σχεδιασμένο από 1EHZ.pdb.]



921



 **Εικόνα 30.5 Η στοίβαξη των ελίκων στο tRNA.** Οι τέσσερις δίκλωνες περιοχές του tRNA (βλ. Εικόνα 30.3) στοιβάζονται σχηματίζοντας μια δομή σχήματος L. [Σχεδιασμένο από 1EHZ.pdb.]

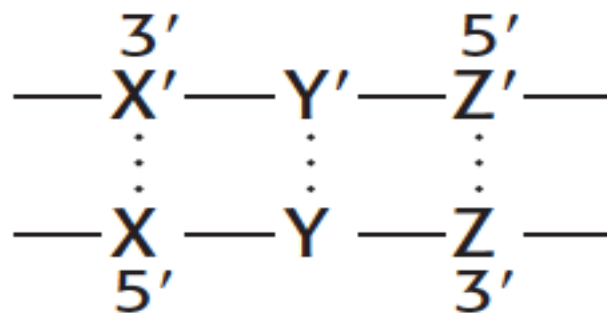


**Εικόνα 30.6 Αμινοακυλο-tRNA.** Τα αμινοξέα συνδέονται με τα μόρια tRNA μέσω εστερικών δεσμών είτε με τη 2'- είτε με τη 3'-υδροξυλική ομάδα του καταλοίπου της αδενοσίνης 3'. Παρουσιάζεται η σύνδεση με την 3'-υδροξυλική ομάδα.

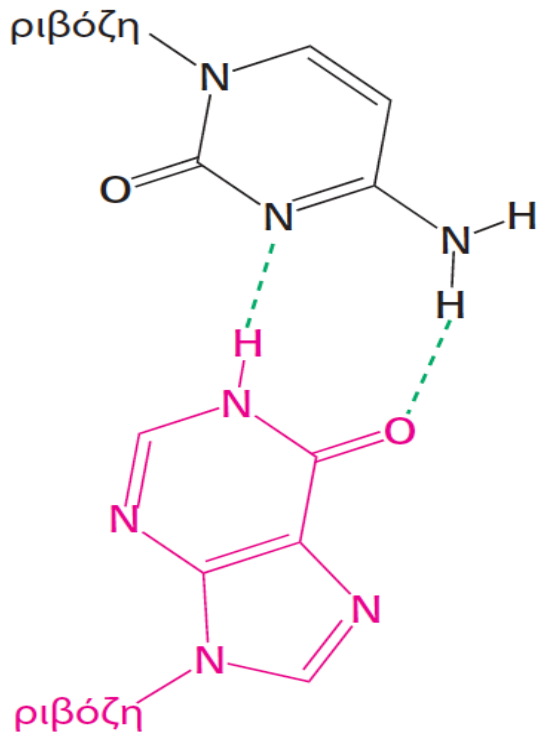




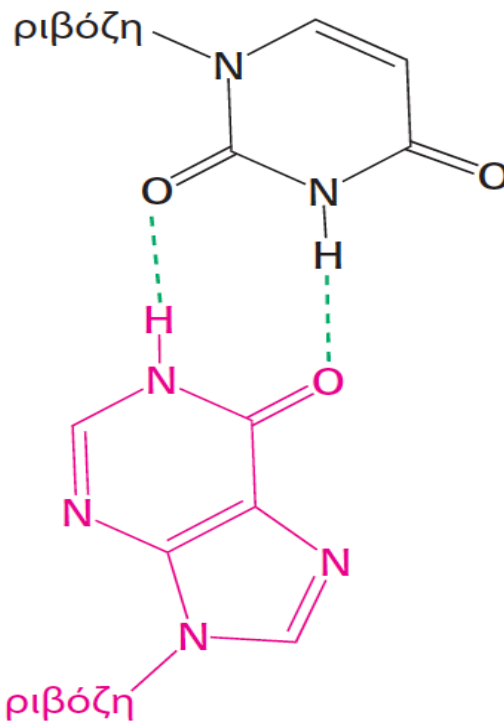
## Αντικωδίκιο



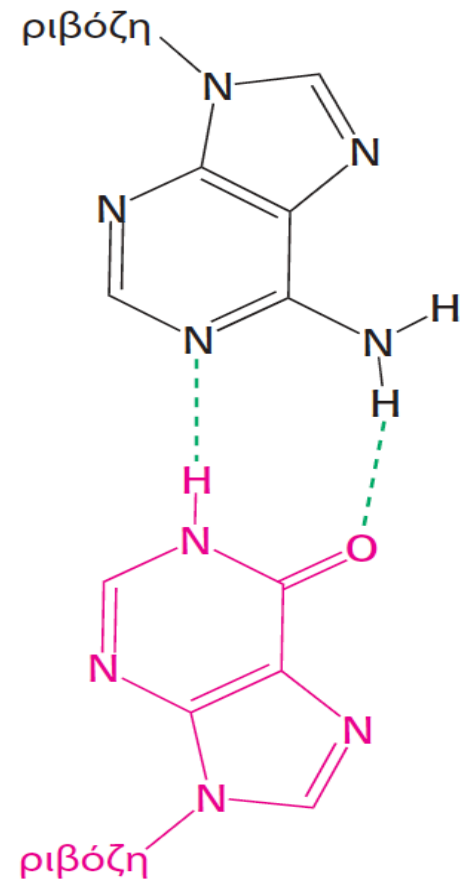
## Κωδίκιο



Ζεύγος βάσεων  
ινοσίνης-κυτιδίνης



Ζεύγος βάσεων  
ινοσίνης-ουριδίνης

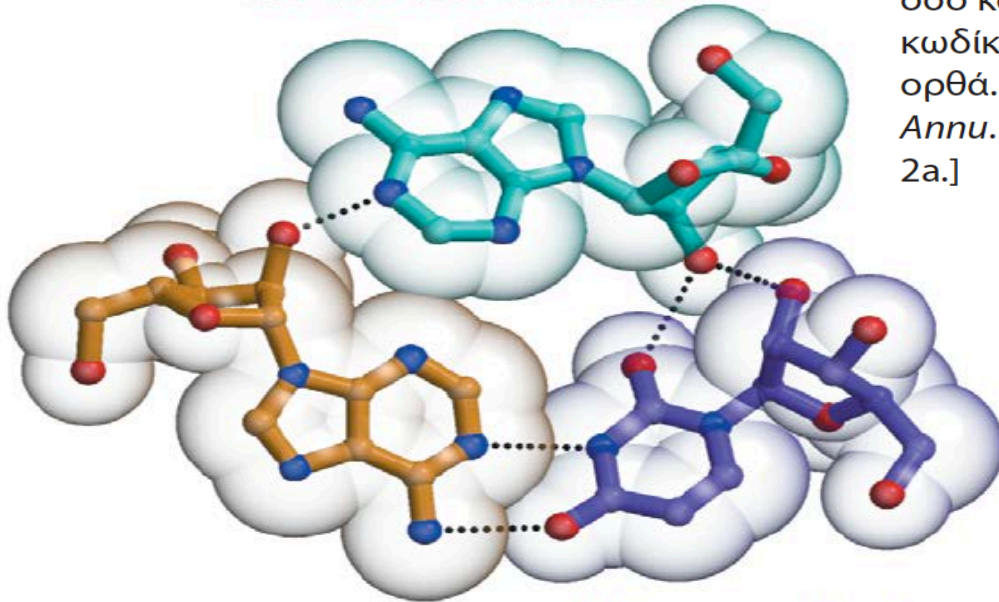


Ζεύγος βάσεων  
ινοσίνης-αδενοσίνης



**Εικόνα 30.7 Το rRNA 16S ενισχύει τη σωστή ζεύξη βάσεων μεταξύ κωδικίου και αντικωδικίου.** Η αδενίνη 1493, μία από τις τρεις οικουμενικά συντηρημένες βάσεις εντός του rRNA 16S, σχηματίζει δεσμούς υδρογόνου με τις βάσεις τόσο του κωδικίου όσο και του αντικωδικίου, μόνο όταν το κωδικίο και το αντικωδικίο έχουν ζευχθεί ορθά. [Από: J.M. Ogle and V. Ramakrishnan. *Annu. Rev. Biochem.* 74:129-177, 2005, Fig. 2a.]

A1493 του rRNA 16S



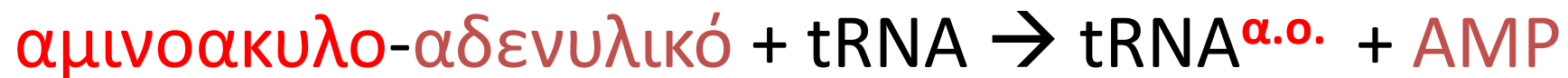
A36 του αντικωδικίου

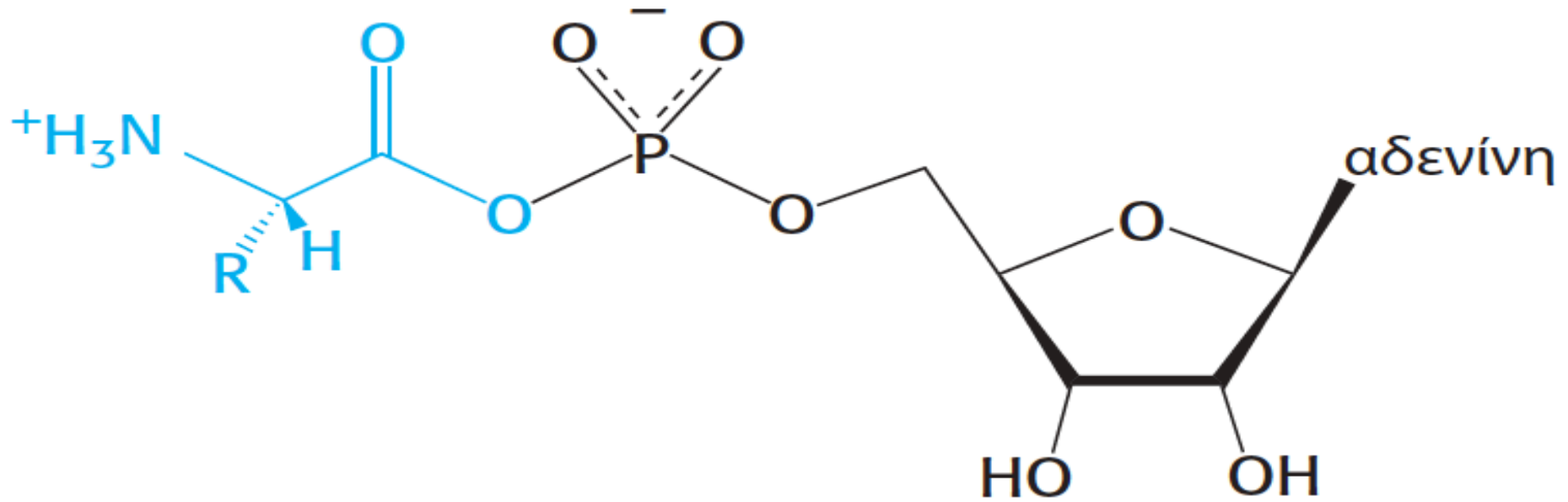
U1 του κωδικίου



## ΕΝΕΡΓΟΠΟΙΗΣΗ ΑΜΙΝΟΞΕΩΝ ΓΙΑ ΣΥΝΘΕΣΗ ΠΡΩΤΕΪΝΩΝ

- Καταλύεται από την αντίστοιχη *συνθετάση του αμινοακυλο-tRNA*
- Γίνεται σε δύο βήματα, από το ίδιο ένζυμο:





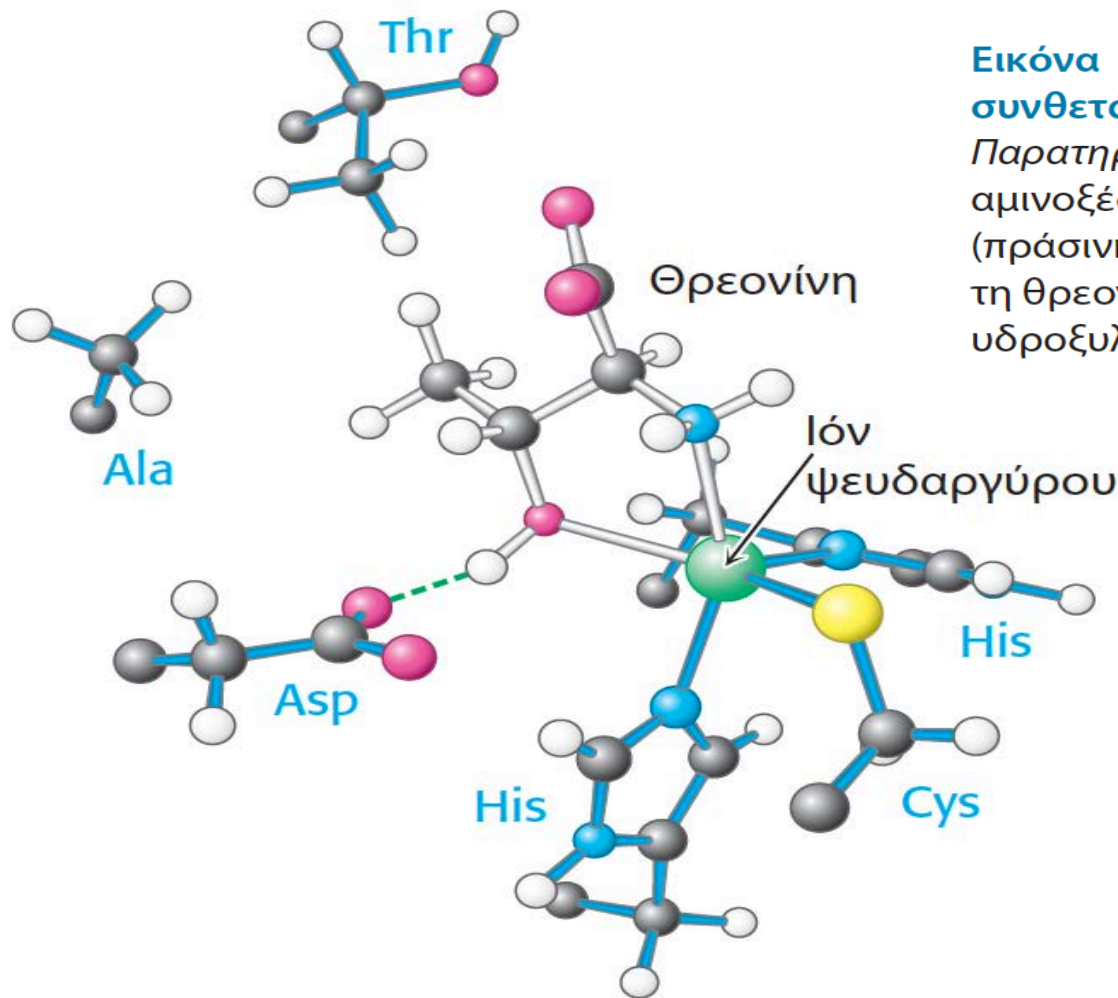
Αμινοακυλοαδενυλικό



## Πίνακας 30.1 Η ακρίβεια της σύνθεσης πρωτεϊνών

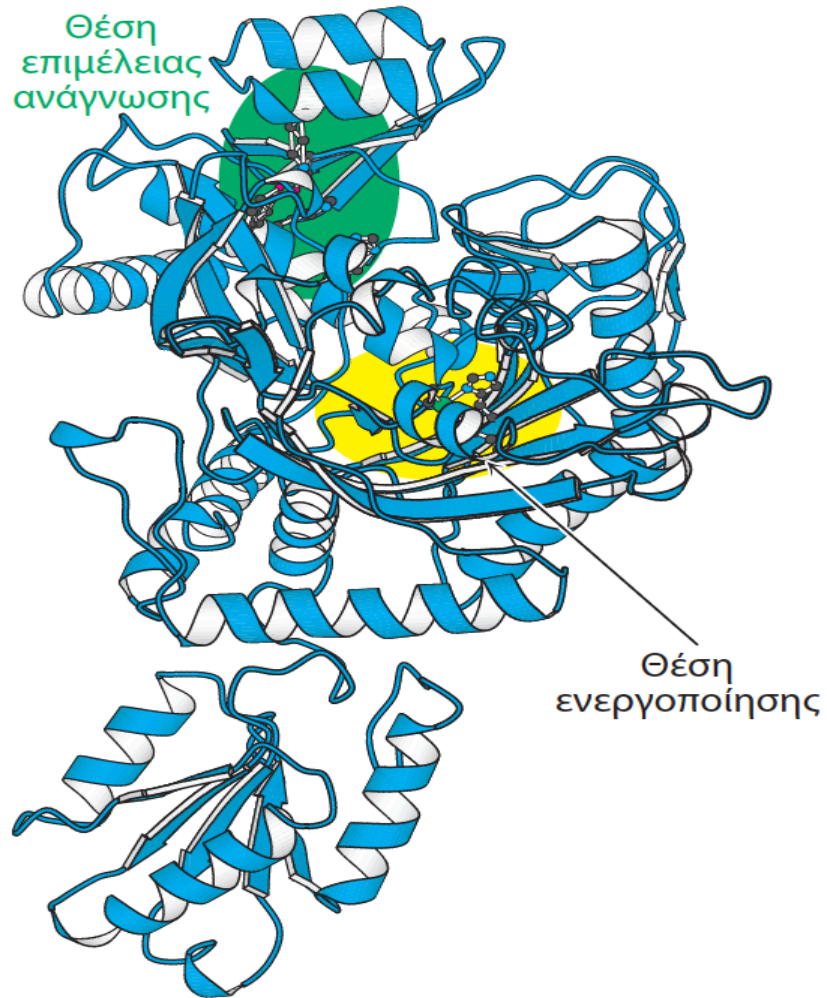
Συχνότητα εισαγωγής εσφαλμένου αμινοξέος	Η πιθανότητα σύνθεσης μιας πρωτεΐνης χωρίς σφάλματα		
	Αριθμός καταλοίπων αμινοξέων		
	100	300	1.000
$10^{-2}$	0,366	0,049	0,000
$10^{-3}$	0,905	0,741	0,368
$10^{-4}$	0,990	0,970	0,905
$10^{-5}$	0,999	0,997	0,990

Σημείωση: Η πιθανότητα  $p$  σχηματισμού μιας πρωτεΐνης χωρίς καθόλου σφάλματα εξαρτάται από την τιμή του  $n$ , του αριθμού αμινοξέων της, καθώς και την τιμή του  $\epsilon$ , της συχνότητας πρόσληψης του λανθασμένου αμινοξέος:  $p = (1 - \epsilon)^n$ .



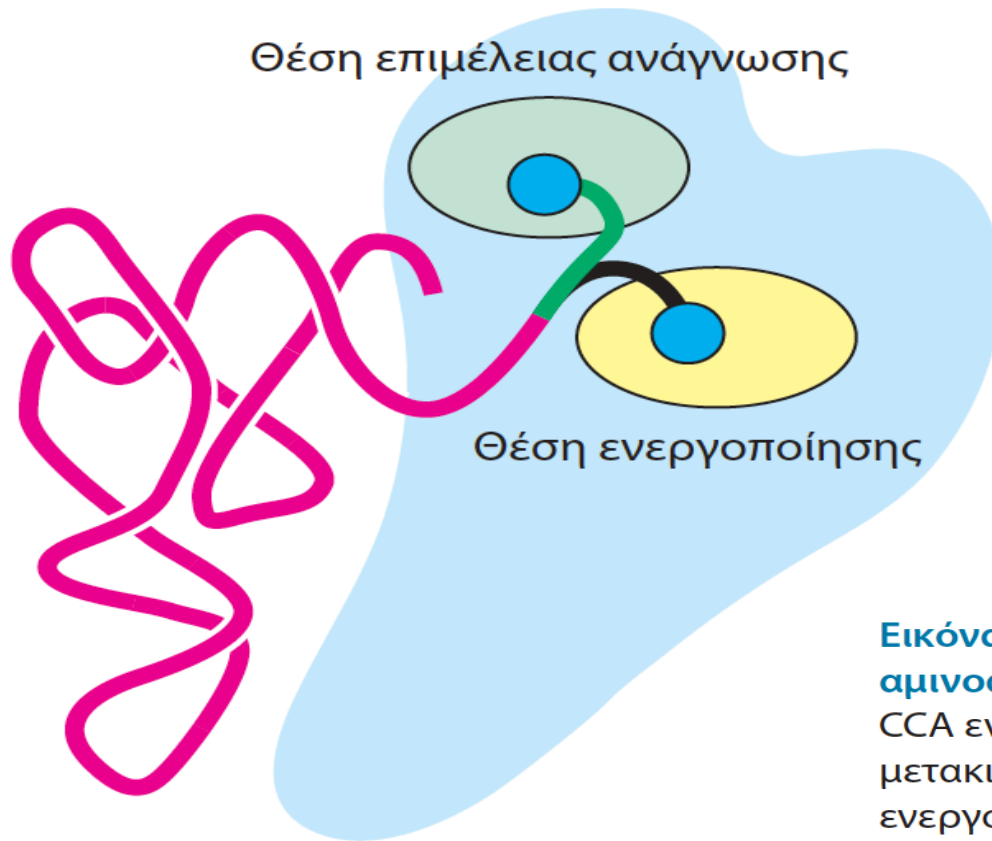
**Εικόνα 30.8 Το ενεργό κέντρο της συνθετάσης του θρεονυλο-tRNA.**

Παρατηρήστε ότι η θέση δέσμευσης αμινοξέος περιέχει ένα ιόν ψευδαργύρου (πράσινη σφαίρα), το οποίο προσανατολίζει τη θρεονίνη μέσω της αμινικής και της υδροξυλικής της ομάδας.

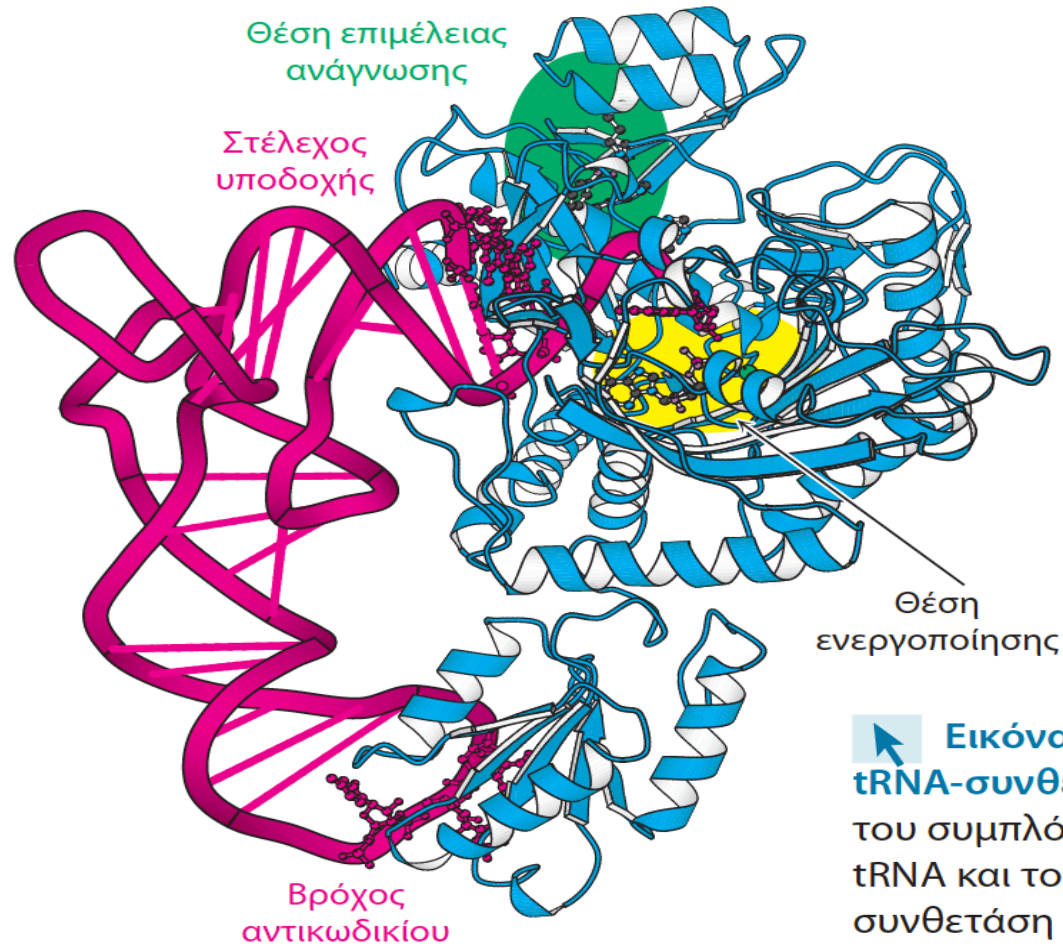


➤ **Εικόνα 30.9 Η θέση επιμέλειας ανάγνωσης.** Με βάση τα αποτελέσματα μελετών μεταλλαξιγένεσης εντοπίστηκε η θέση επιμέλειας ανάγνωσης (παρουσιάζεται με πράσινο χρώμα) της συνθετάσης του θρεονυλο-tRNA. Παρουσιάζεται η μία μόνο υπομονάδα του διμερούς ενζύμου, τόσο εδώ όσο και στις εικόνες που ακολουθούν. [Σχεδιασμένο από 1QF6.pdb.]

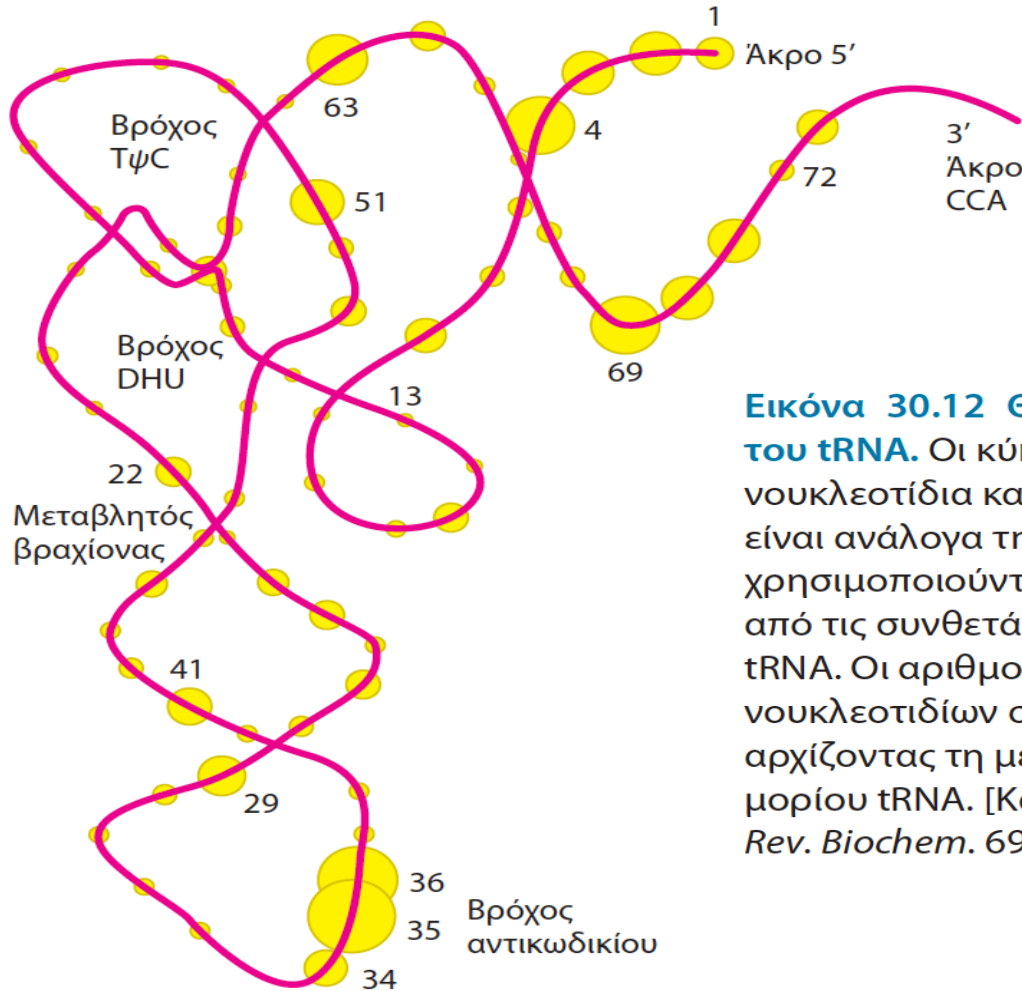




**Εικόνα 30.10 Η επιμέλεια ανάγνωσης του αμινοακυλο-tRNA.** Ο εύκαμπτος βραχίονας CCA ενός αμινοακυλο-tRNA μπορεί να μετακινεί το αμινοξύ μεταξύ της θέσης ενεργοποίησης και της θέσης επιμέλειας ανάγνωσης. Εάν το αμινοξύ ταιριάζει καλά μέσα στη θέση της επιμέλειας ανάγνωσης, τότε το αμινοξύ αφαιρείται με υδρόλυση.



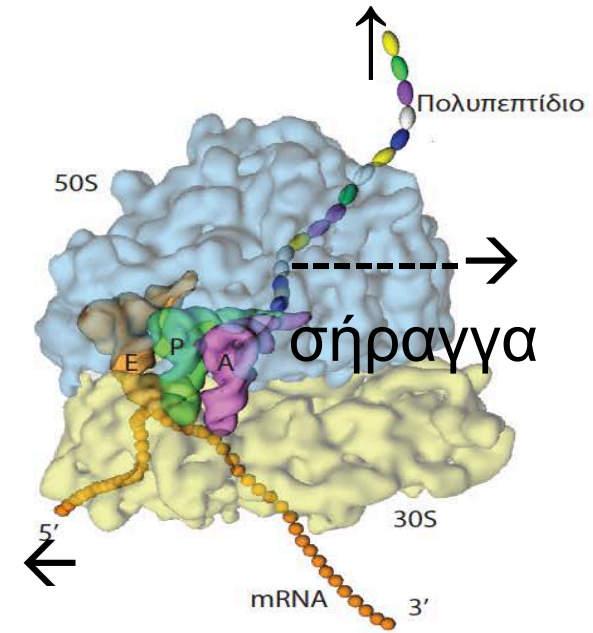
**Εικόνα 30.11** Το σύμπλοκο θρεονυλο-tRNA-συνθετάσης. Παρουσιάζεται η δομή του συμπλόκου συνθετάσης του θρεονυλο-tRNA και του tRNA<sup>Thr</sup>. Παρατηρήστε ότι η συνθετάση δεσμεύεται τόσο στο στέλεχος υποδοχής όσο και στον βρόχο του αντικωδικίου. [Σχεδιασμένο από 1QF6.pdb.]



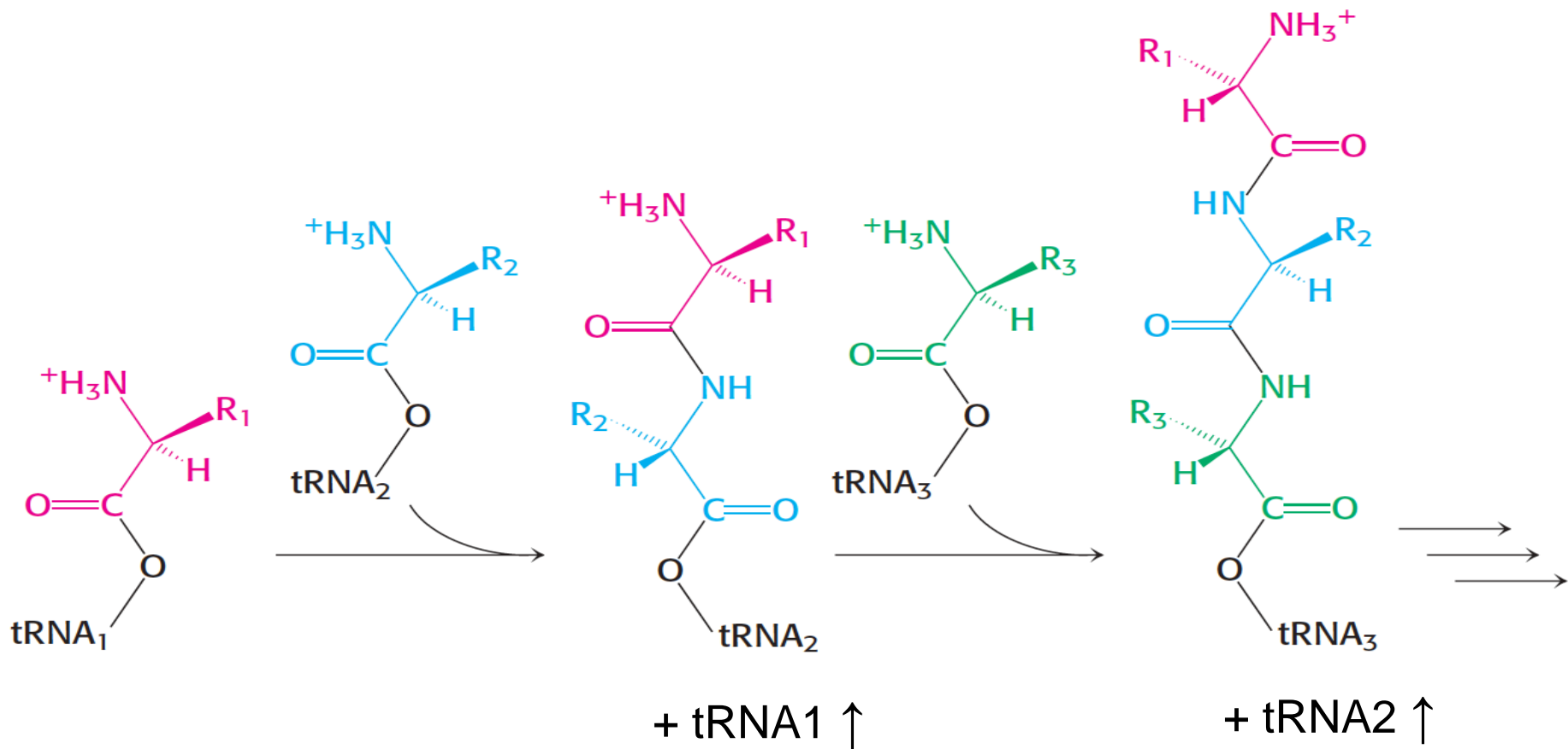
**Εικόνα 30.12 Θέσεις αναγνώρισης επί του tRNA.** Οι κύκλοι αντιπροσωπεύουν νουκλεοτίδια και τα μεγέθη των κύκλων είναι ανάλογα της συχνότητας με την οποία χρησιμοποιούνται ως θέσεις αναγνώρισης από τις συνθετάσες των αμινοακυλο-tRNA. Οι αριθμοί δείχνουν τις θέσεις των νουκλεοτιδίων στην αλληλουχία των βάσεων, αρχίζοντας τη μέτρηση από το άκρο 5' του μορίου tRNA. [Κατά M. Ibba and D. Söll, *Annu. Rev. Biochem.* 69:617-650, 1981, p. 636]



# Σύνθεση πρωτεϊνών



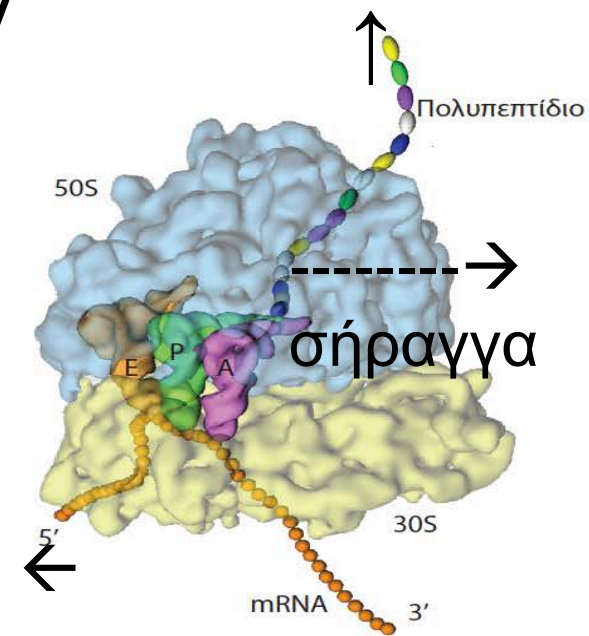
Το ριβόσωμα, που παρουσιάζεται στα δεξιά αυτής της σελίδας, είναι ένα εργοστάσιο κατασκευής πολυπεπτιδίων. Τα αμινοξέα μεταφέρονται στα ριβοσώματα, ένα κάθε φορά, συνδεδεμένα με μόρια μεταφορικού RNA. Κάθε αμινοξύ προσδέεται στην αυξανόμενη πολυπεπτιδική αλυσίδα, η οποία αποσυνδέεται από το ριβόσωμα μόνο αφού αυτή ολοκληρωθεί. Αυτή η προσέγγιση συναρμολόγησης κατά «εργοστασιακή γραμμή παραγωγής» επιτρέπει ακόμη και σε πολύ μεγάλες πολυπεπτιδικές αλυσίδες να συναρμολογούνται ταχύτατα και με εντυπωσιακή ακρίβεια. [(Αριστερά) Εικόνες από Birmingham Premium/Alamy.]



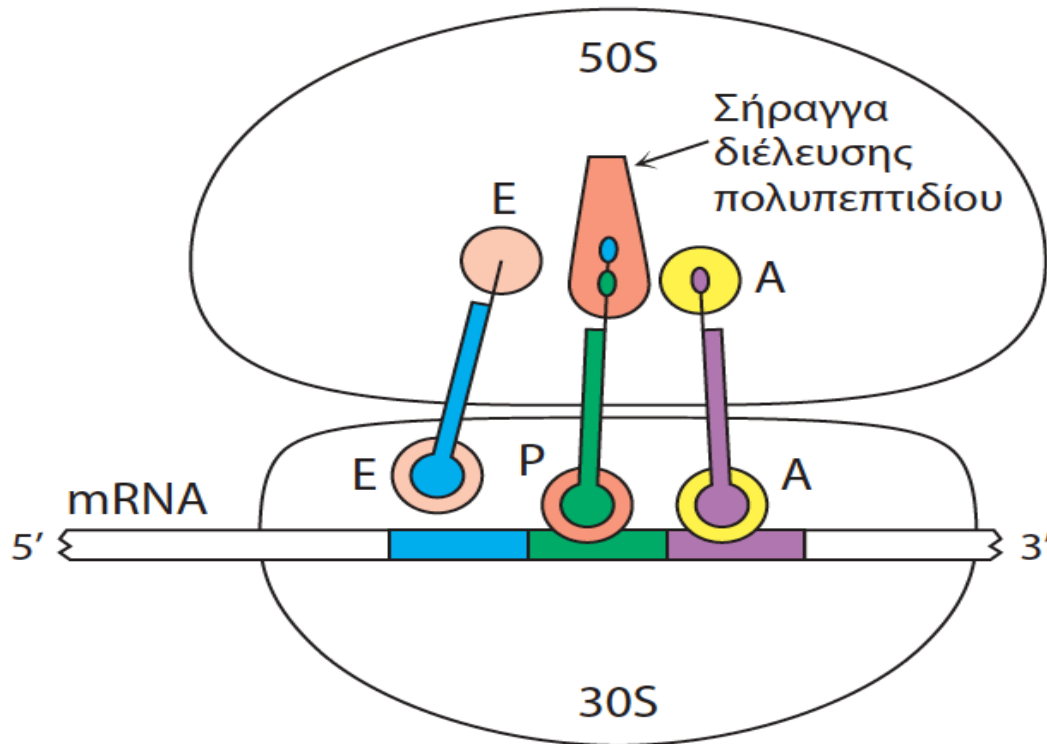
**Εικόνα 30.1 Η αύξηση της πολυπεπτιδικής αλυσίδας.** Οι πρωτεΐνες συντίθενται μέσω της διαδοχικής προσθήκης αμινοξέων στο καρβοξυ-τελικό άκρο.



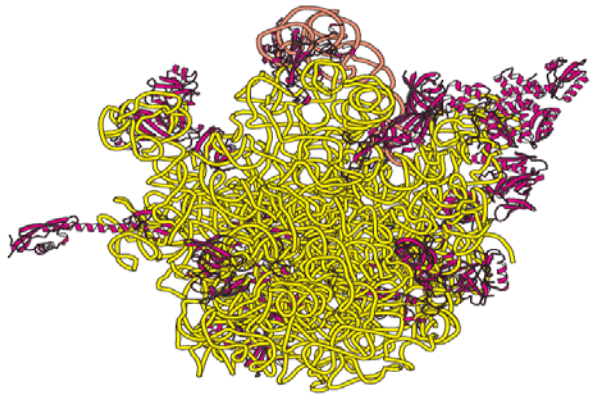
# Σύνθεση πρωτεϊνών



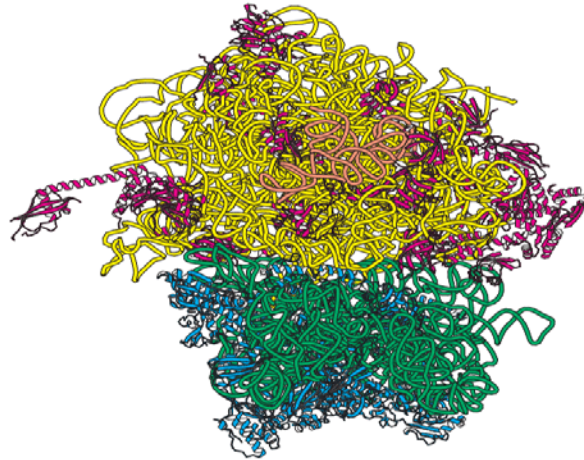
Το ριβόσωμα, που παρουσιάζεται στα δεξιά αυτής της σελίδας, είναι ένα εργοστάσιο κατασκευής πολυπεπτιδίων. Τα αμινοξέα μεταφέρονται στα ριβοσώματα, ένα κάθε φορά, συνδεδεμένα με μόρια μεταφορικού RNA. Κάθε αμινοξύ προσδένεται στην αυξανόμενη πολυπεπτιδική αλυσίδα, η οποία αποσυνδέεται από το ριβόσωμα μόνο αφού αυτή ολοκληρωθεί. Αυτή η προσέγγιση συναρμολόγησης κατά «εργοστασιακή γραμμή παραγωγής» επιτρέπει ακόμη και σε πολύ μεγάλες πολυπεπτιδικές αλυσίδες να συναρμολογούνται ταχύτατα και με εντυπωσιακή ακρίβεια. [(Αριστερά) Εικόνες από Birmingham Premium/Alamy.]



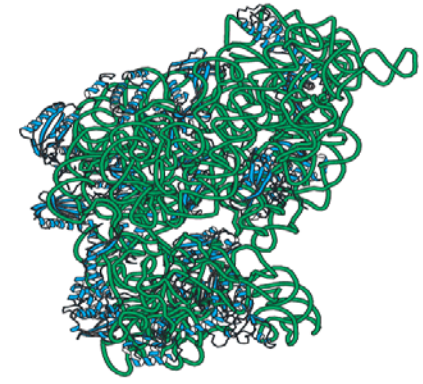
**Εικόνα 30.17 Ένα ενεργό ριβόσωμα.** Αυτή η σχηματική αναπαράσταση δείχνει τις σχέσεις μεταξύ των κρίσιμων συστατικών της μεταφραστικής μηχανής.



Υπομονάδα 50S



Ριβόσωμα 70S



Υπομονάδα 30S

**Εικόνα 30.14 Η δομή του ριβοσώματος σε υψηλή διακριτική ικανότητα.** Λεπτομερή μοντέλα του ριβοσώματος βασιζόμενα στα αποτελέσματα κρυσταλλογραφικών μελετών με ακτίνες Χ του ριβοσώματος 70S και των υπομονάδων 30S και 50S: (αριστερά) το τμήμα της υπομονάδας 50S το οποίο αλληλεπιδρά με την υπομονάδα 30S· (κέντρο) πλάγια όψη του ριβοσώματος 70S· (δεξιά) η όψη του τμήματος της υπομονάδας 30S που αλληλεπιδρά με την υπομονάδα 50S. Το RNA 23S παρουσιάζεται με κίτρινο χρώμα, το RNA 5S με πορτοκαλί, το RNA 16S με πράσινο, οι πρωτεΐνες της υπομονάδας 50S με κόκκινο και οι πρωτεΐνες της υπομονάδας 30S με μπλε χρώμα. *Παρατηρήστε* ότι η επιφάνεια επαφής μεταξύ των υπομονάδων 50S και 30S συνίσταται αποκλειστικά από RNA. [Σχεδιασμένο από 1GIX.pdb. και 1GIY.pdb.]

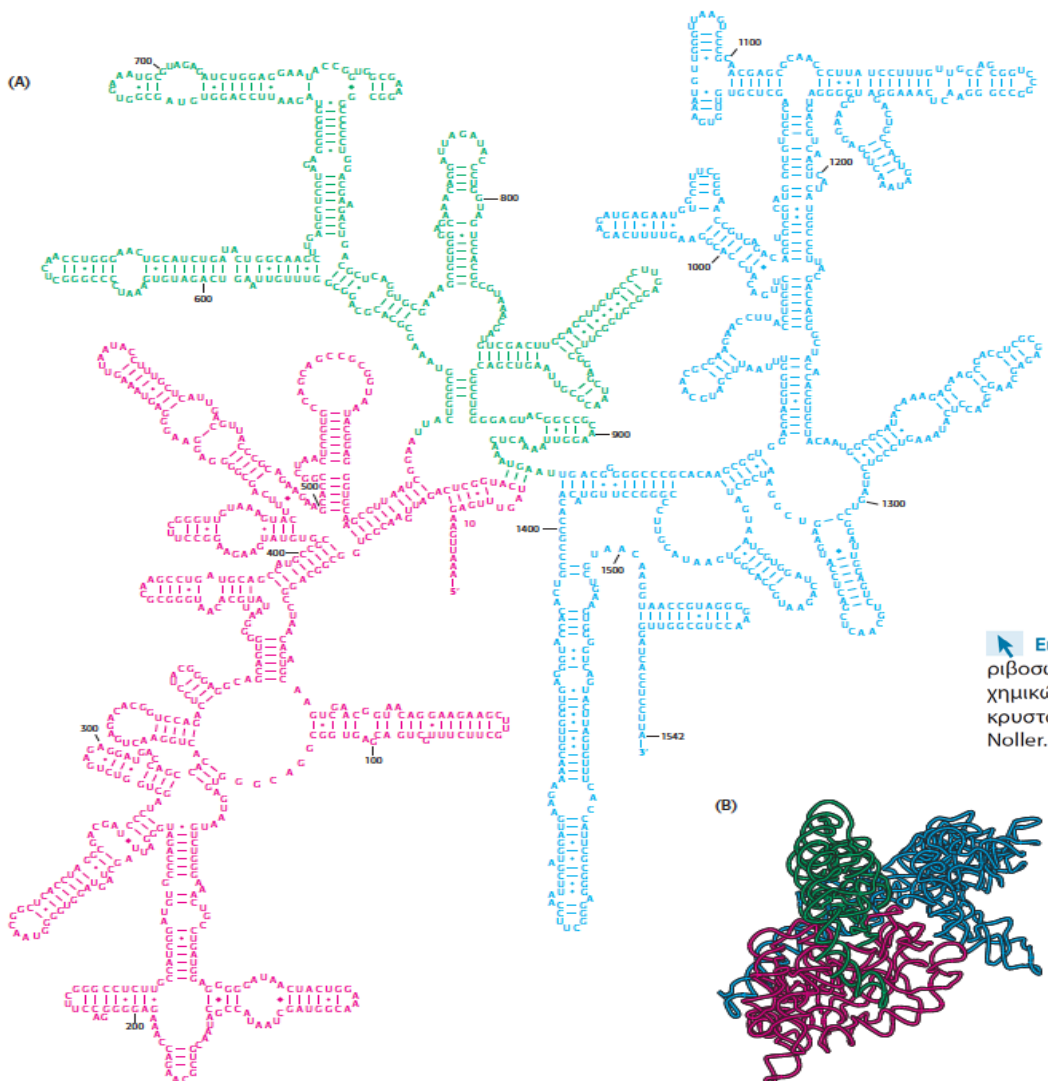
23S RNA, κίτρινο  
5S RNA, πορτοκ.

Πρωτεΐνες  
μεγάλης υπομον.  
κόκκινο

16S RNA, πράσινο

Πρωτεΐνες  
μικρής υπομον.  
μπλε

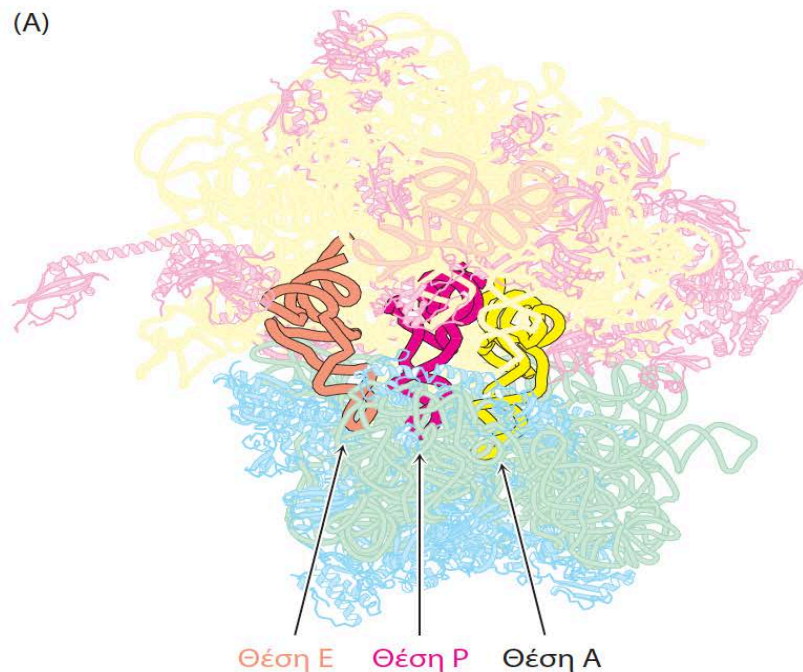




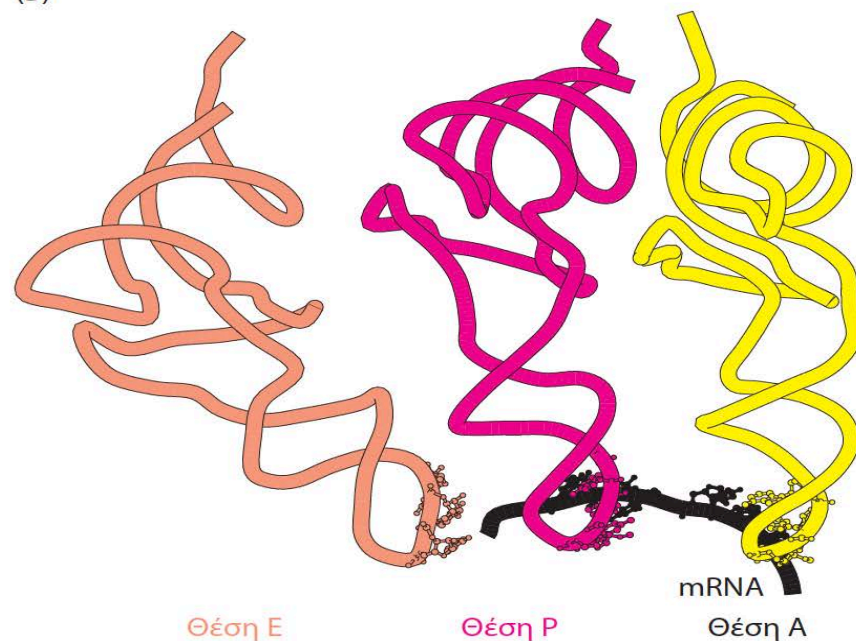
Εικόνα 30.15 Σχήμα αναδίπλωσης ριβοσωματικού RNA. (A) Η δευτεροταγής δομή του ριβοσωματικού RNA 16S όπως συνάγεται από συγκρίσεις αλληλουχιών και τα αποτελέσματα χημικών μελετών. (B) Η τριτοταγής δομή του RNA, 16S η οποία προσδιορίστηκε μέσω κρυσταλλογραφίας με ακτίνες X. [(A), ευγενική προσφορά των Dr. Bryn Weiser και Dr. Harry Noller. (B), σχεδιασμένο από 1FJG.pdb.]



(A)




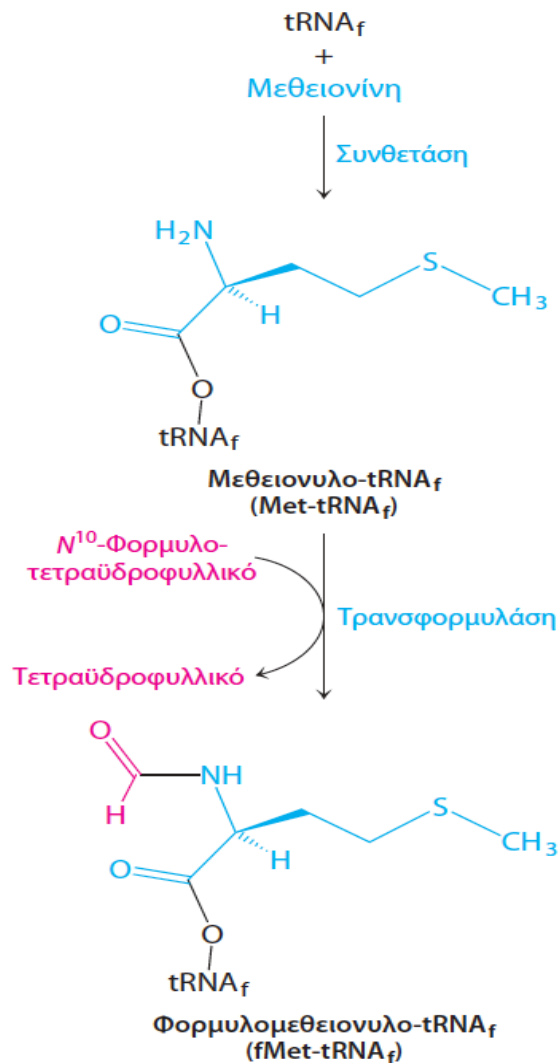
(B)



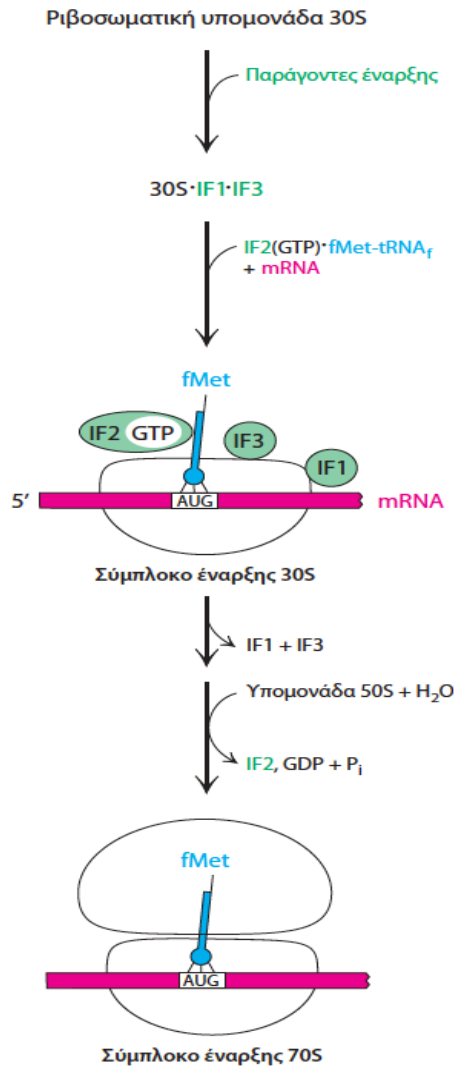
**Εικόνα 30.16 Θέσεις δέσμησης μεταφορικού RNA.** (A) Στο ριβόσωμα 70S υπάρχουν τρεις θέσεις δέσμησης, οι οποίες ονομάζονται θέση A (από το aminoacyl = αμινοακυλο), θέση P (από το peptidyl = πεπτιδυλο-) και θέση E (από το exit = έξοδος). Κάθε μόριο tRNA έρχεται σε επαφή και με τις δυο υπομονάδες, την 30S και την 50S. (B) Τα μόρια tRNA στις θέσεις A και P συνδέονται με το mRNA με ζεύγη βάσεων. [Το (B), σχεδιασμένο από 1JGP.pdb.]



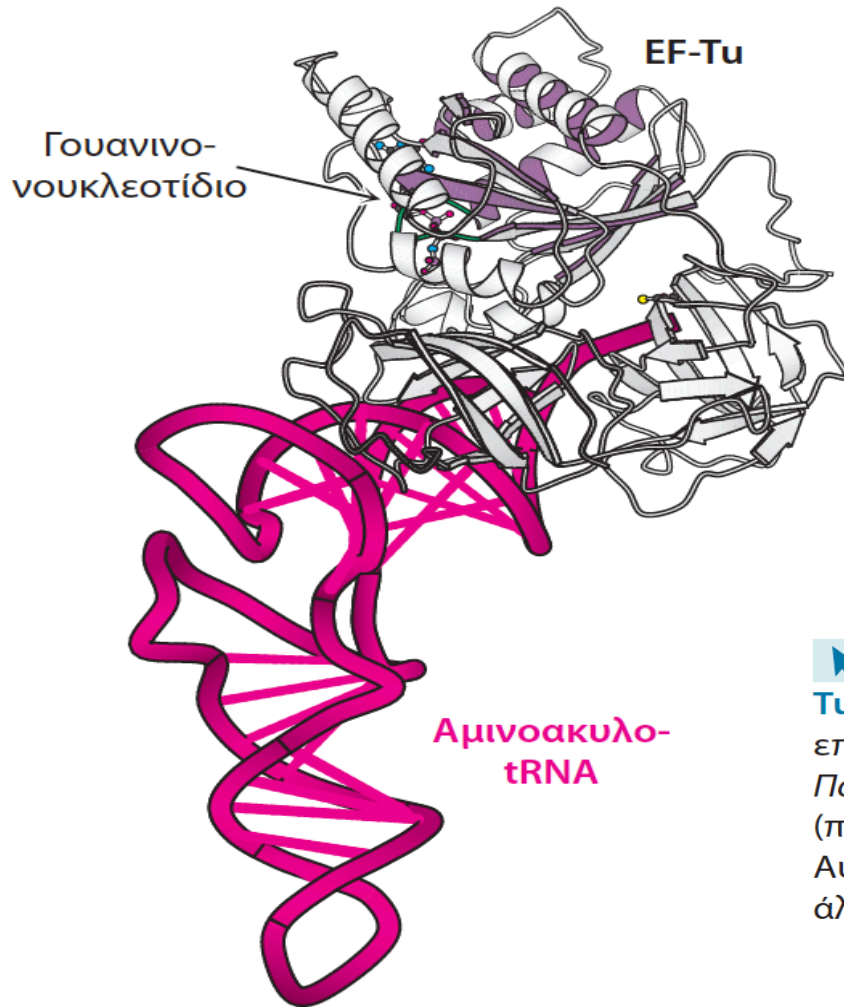
 **Εικόνα 30.18 Θέσεις έναρξης.** Οι αλληλουχίες των θέσεων έναρξης της σύνθεσης πρωτεϊνών μερικών βακτηριακών και ιικών μορίων mRNA. Η σύγκριση των αλληλουχιών αυτών αποκαλύπτει ορισμένα επαναλαμβανόμενα χαρακτηριστικά.



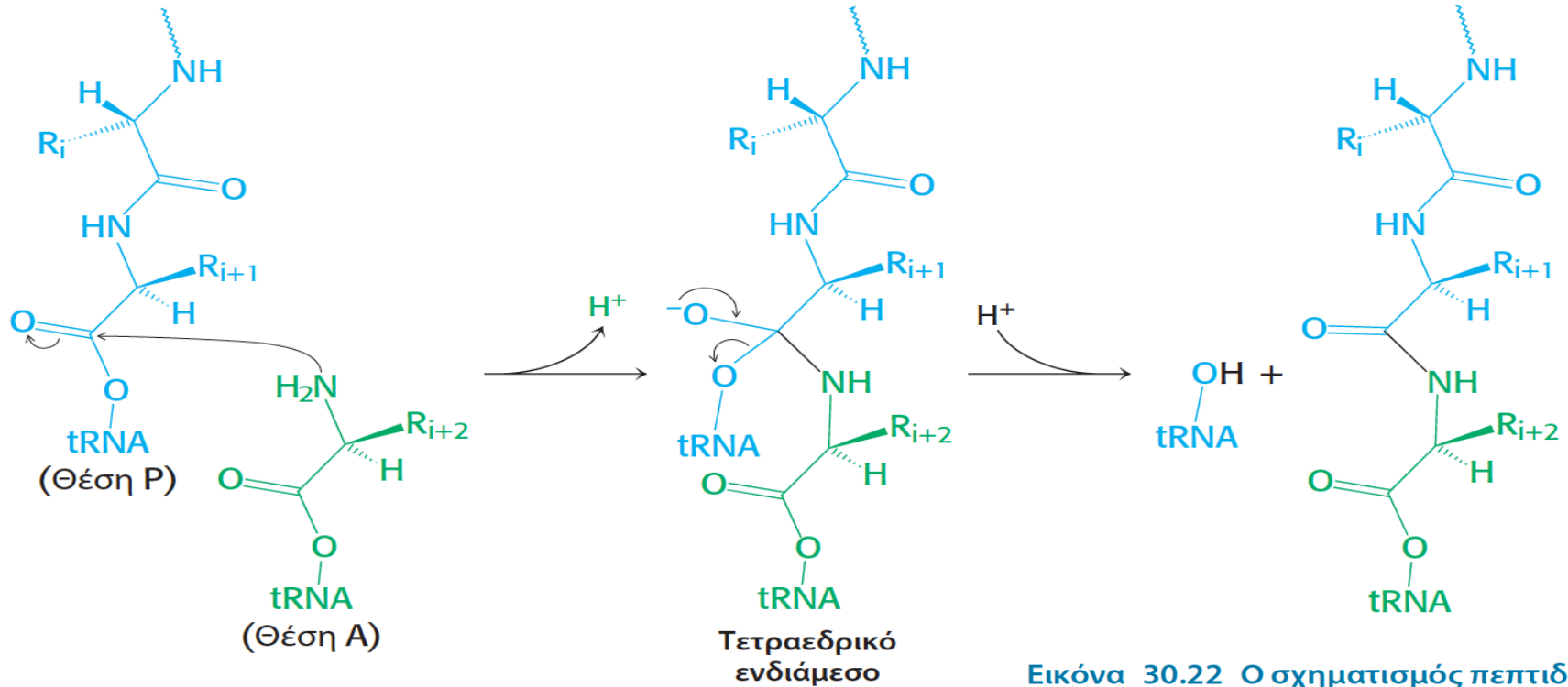
**Εικόνα 30.19 Η φορμυλίωση του μεθειονυλο-tRNA.** Το εναρκτήριο tRNA ( $\text{tRNA}_f$ ) αρχικά φορτίζεται με μεθειονίνη και ακολούθως μεταφέρεται μια φορμυλική ομάδα στο μεθειονυλο-tRNA από το  $\text{N}^{10}$ -φορμυλοτετραϋδροφυλλικό.



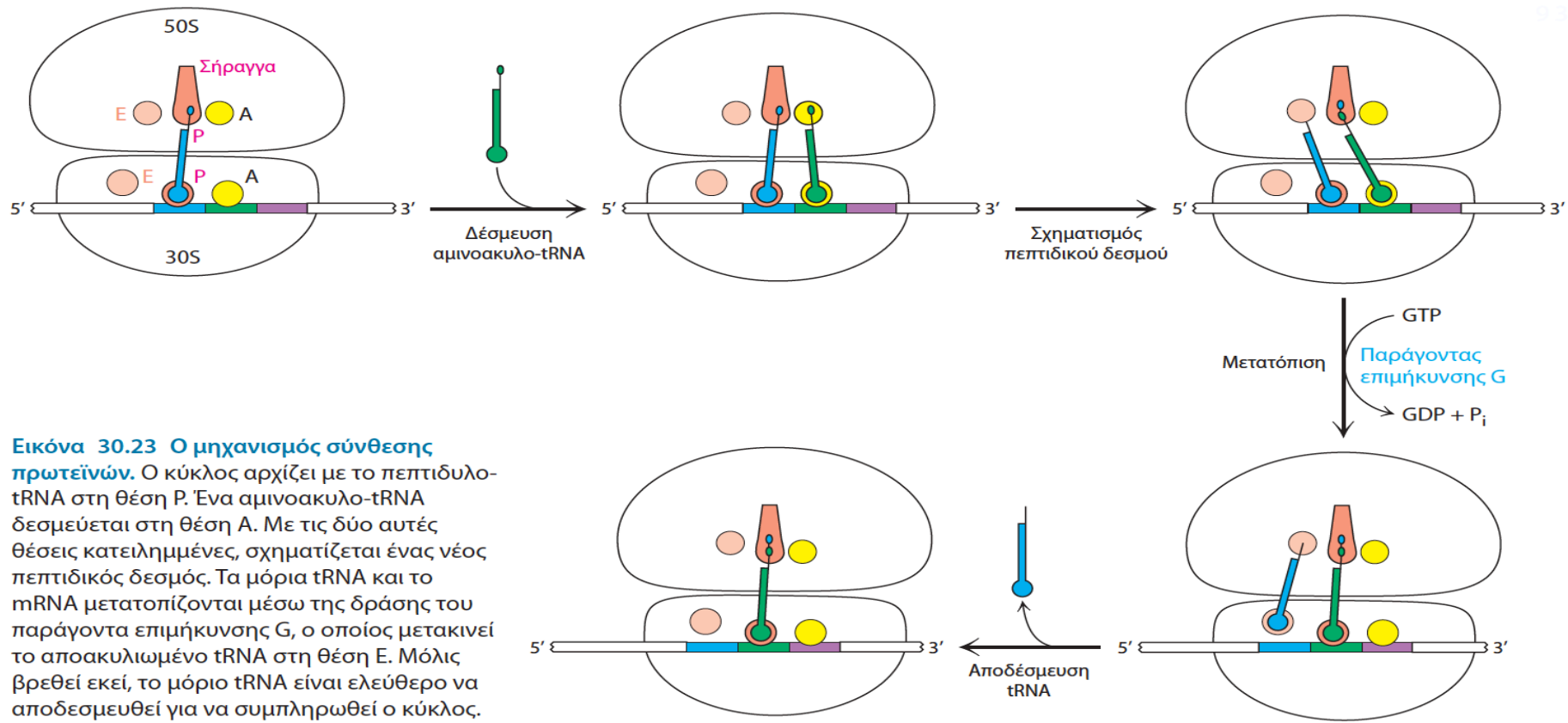
**Εικόνα 30.20 Η έναρξη της μετάφρασης στους προκαρυώτες.** Οι παράγοντες έναρξης βοηθούν τη συναρμολόγηση αρχικά του συμπλόκου έναρξης 30S και στη συνέχεια του συμπλόκου έναρξης 70S.



**Εικόνα 30.21 Η δομή του παράγοντα επιμήκυνσης Tu.** Η δομή ενός συμπλόκου μεταξύ του παράγοντα επιμήκυνσης Tu (EF-Tu) και ενός αμινοακυλο-tRNA. Παρατηρήστε τη δομική περιοχή NTPάσης με θηλιά P (πορφυρή σκίαση) στην αμινο-τελική περιοχή του EF-Tu. Αυτή η δομική περιοχή NTPάσης είναι παρόμοια με εκείνες άλλων πρωτεϊνών G. [Σχεδιασμένο από 1B23.pdb.]

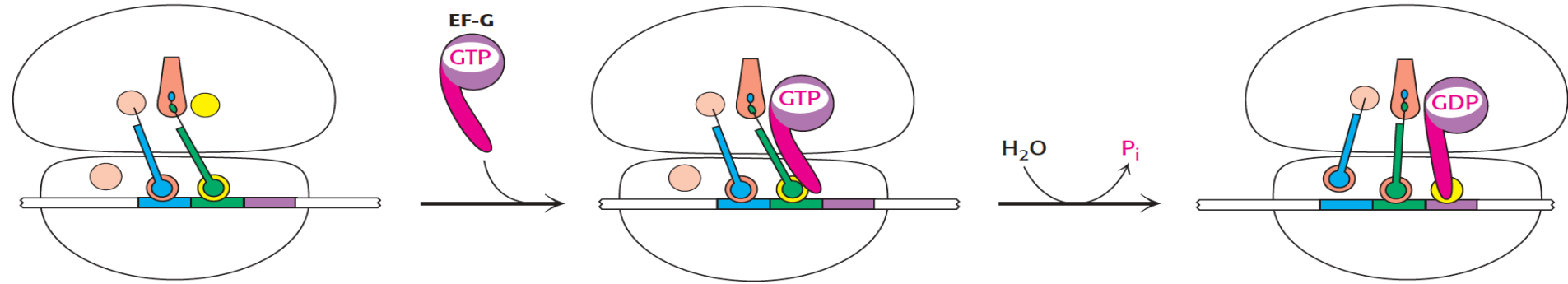


**Εικόνα 30.22 Ο σχηματισμός πεπτιδικού δεσμού.** Η αμινομάδα του αμινοακυλο-tRNA προσβάλλει την καρβονυλομάδα του εστερικού δεσμού ενός πεπτιδυλο-tRNA για να σχηματίσει ένα τετραεδρικό ενδιάμεσο. Το ενδιάμεσο αυτό διασπάται για τον σχηματισμό του πεπτιδικού δεσμού και την απελευθέρωση του αποακυλιωμένου tRNA.



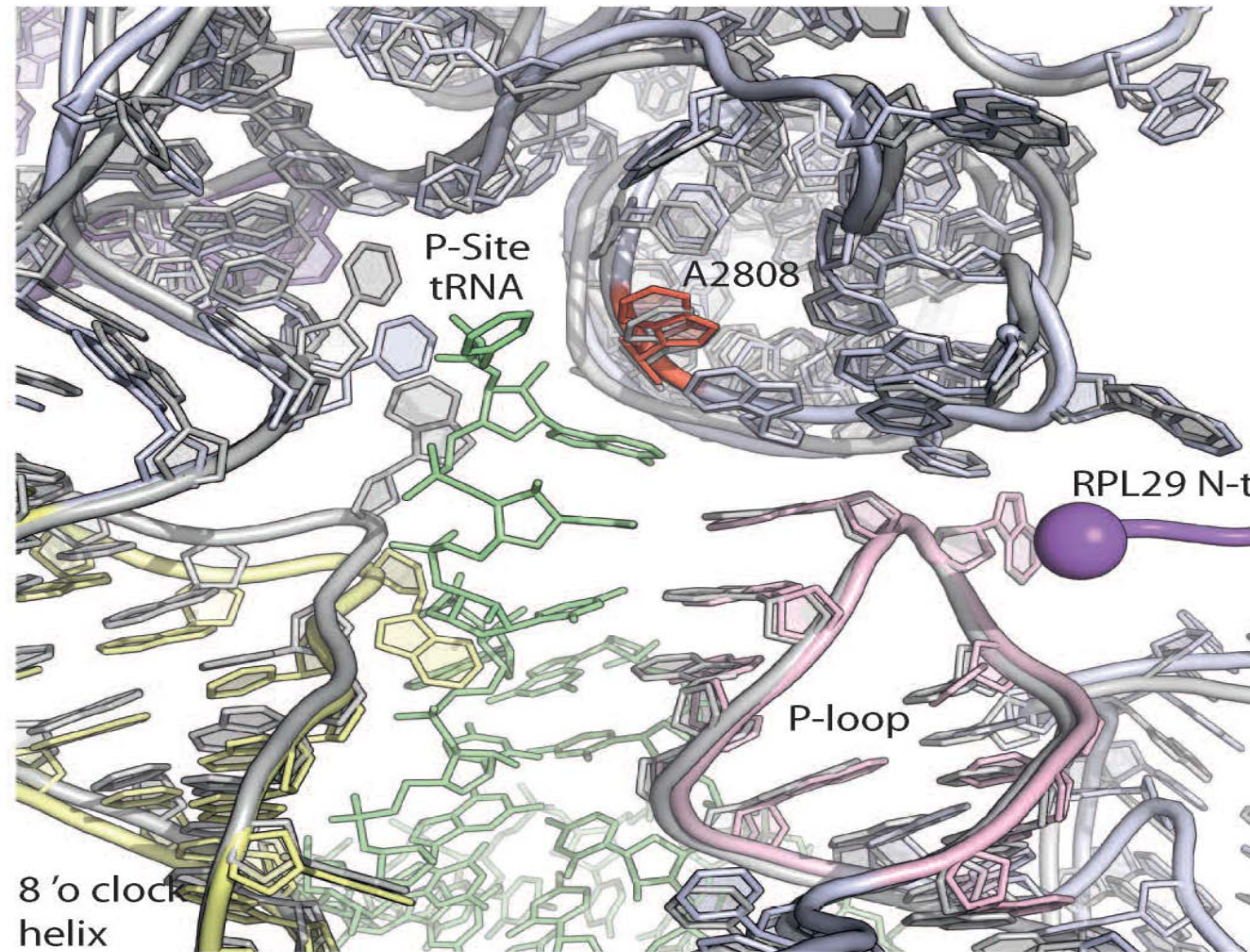
**Εικόνα 30.23 Ο μηχανισμός σύνθεσης πρωτεϊνών.** Ο κύκλος αρχίζει με το πεπτιδυλο-tRNA στη θέση P. Ένα αμινοακυλο-tRNA δεσμεύεται στη θέση A. Με τις δύο αυτές θέσεις κατειλημμένες, σχηματίζεται ένας νέος πεπτιδικός δεσμός. Τα μόρια tRNA και το mRNA μετατοπίζονται μέσω της δράσης του παράγοντα επιμήκυνσης G, ο οποίος μετακινεί το αποακυλιωμένο tRNA στη θέση E. Μόλις βρεθεί εκεί, το μόριο tRNA είναι ελεύθερο να αποδεσμευθεί για να συμπληρωθεί ο κύκλος.





### Εικόνα 30.24 Ο μηχανισμός μετατόπισης.

Ο EF-G στη μορφή που περιέχει GTP δεσμεύεται στη θέση δέσμευσης του EF-Tu στην υπομονάδα 50S. Αυτό διεγείρει την υδρόλυση της GTP, η οποία επάγει αλλαγή της στερεοδιάταξης του EF-G· η αλλαγή υποχρεώνει τα μόρια tRNA και mRNA να μετακινηθούν διά μέσου του ριβοσώματος κατά μια απόσταση που αντιστοιχεί σε ένα κωδικίο.

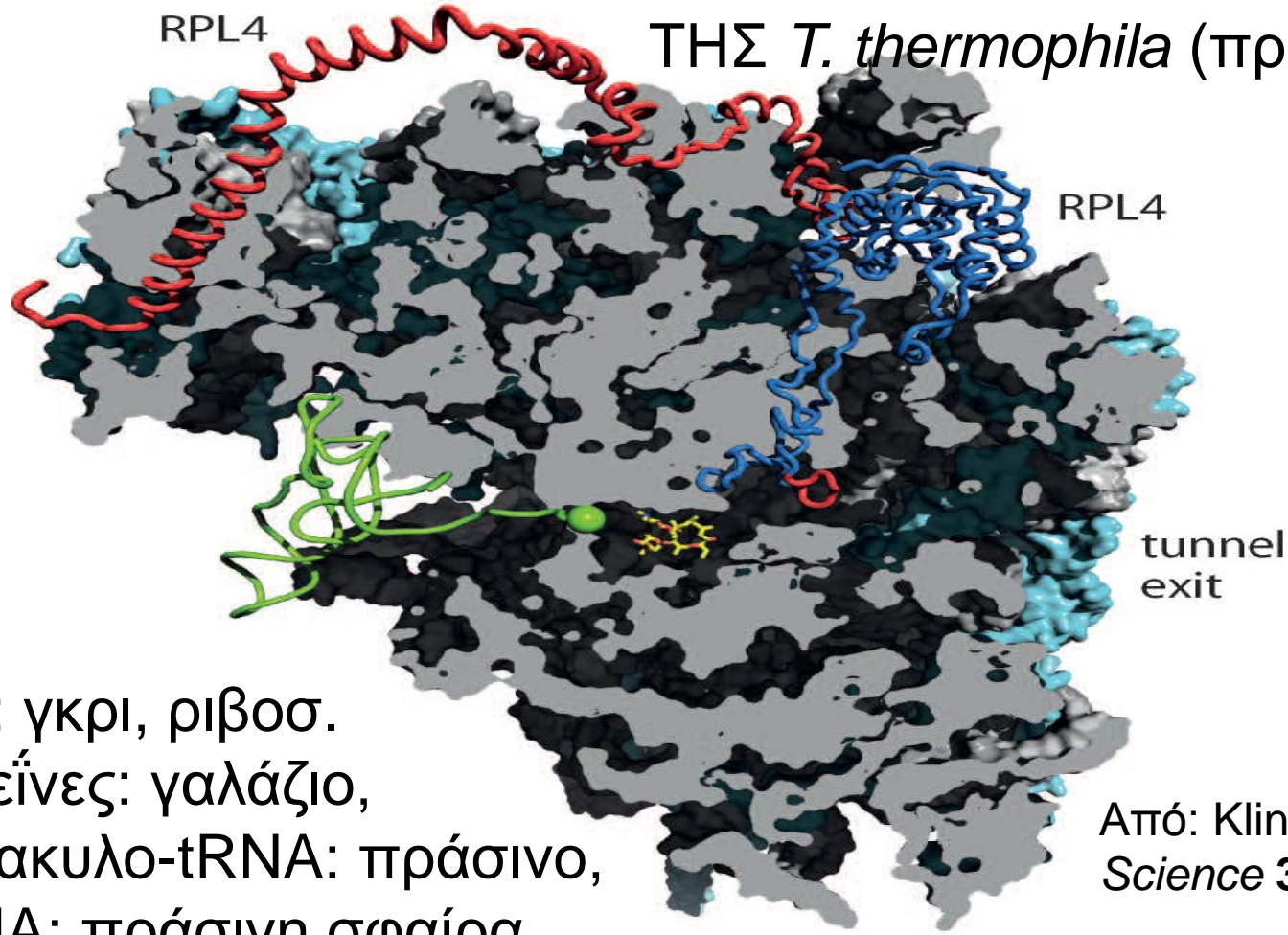


## ΘΕΣΗ ΣΥΝΘΕΣΗΣ ΠΕΠΤΙΔΙΚΟΥ ΔΕΣΜΟΥ

Από: Klinge, *et al.*  
*Science* **334**, 941 (2011)

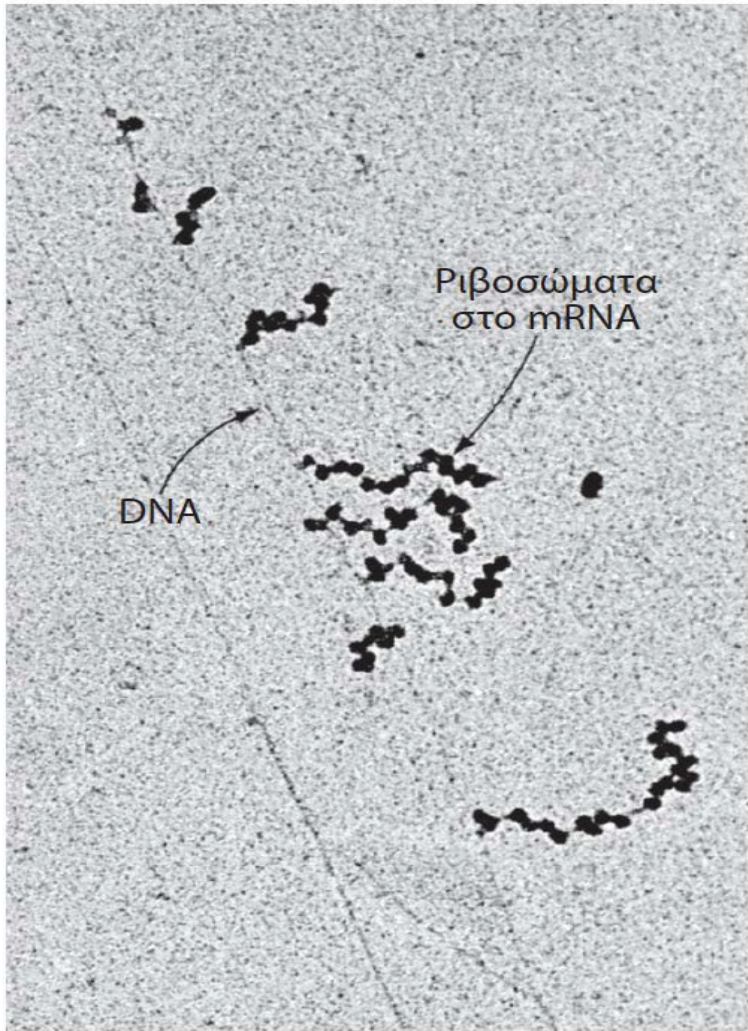


# Ε ΕΓΚΑΡΑΣΙΑ ΤΟΜΗ ΥΠΟΜΟΝΑΔΑΣ 60S ΡΙΒΟΣΩΜΑΤΟΣ ΤΗΣ *T. thermophila* (πρωτόζωο)

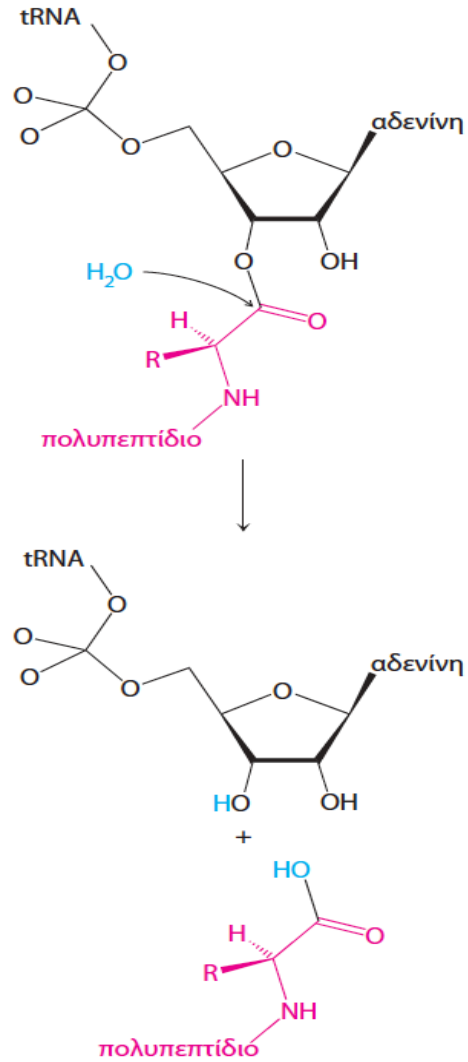


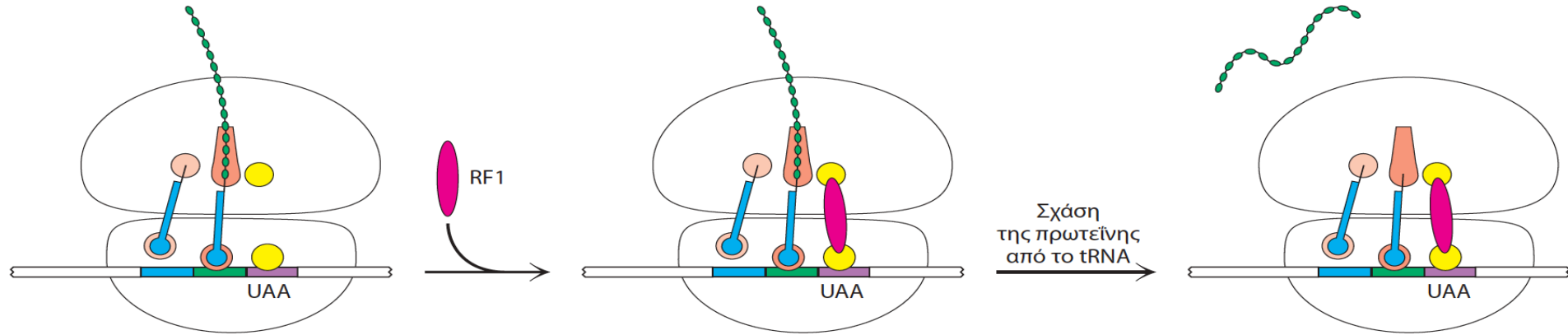
rRNA: γκρι, ριβοσ.  
πρωτεΐνες: γαλάζιο,  
Αμινοακυλο-tRNA: πράσινο,  
E-tRNA: πορτοκαλί

Από: Klinge, *et al.*  
*Science* **334**, 941 (2011)

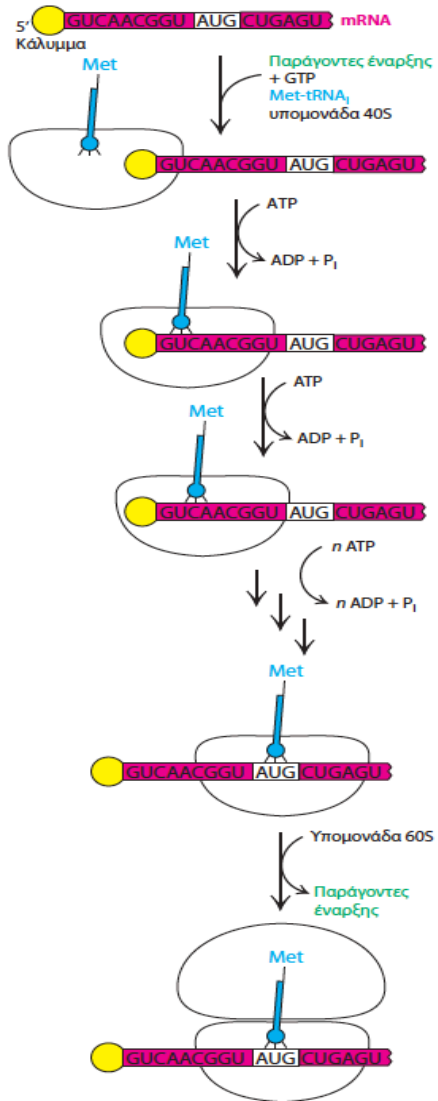


**Εικόνα 30.25 Πολυσώματα.** Η μεταγραφή ενός τμήματος DNA της *E. coli* παράγει μόρια mRNA τα οποία μεταφράζονται αμέσως από πολλαπλά ριβοσώματα. [Από, O.L. Miller, Jr., B.A. Hamkalo and C.A. Thomas, Jr. *Science* 169:392-395, 1970.]

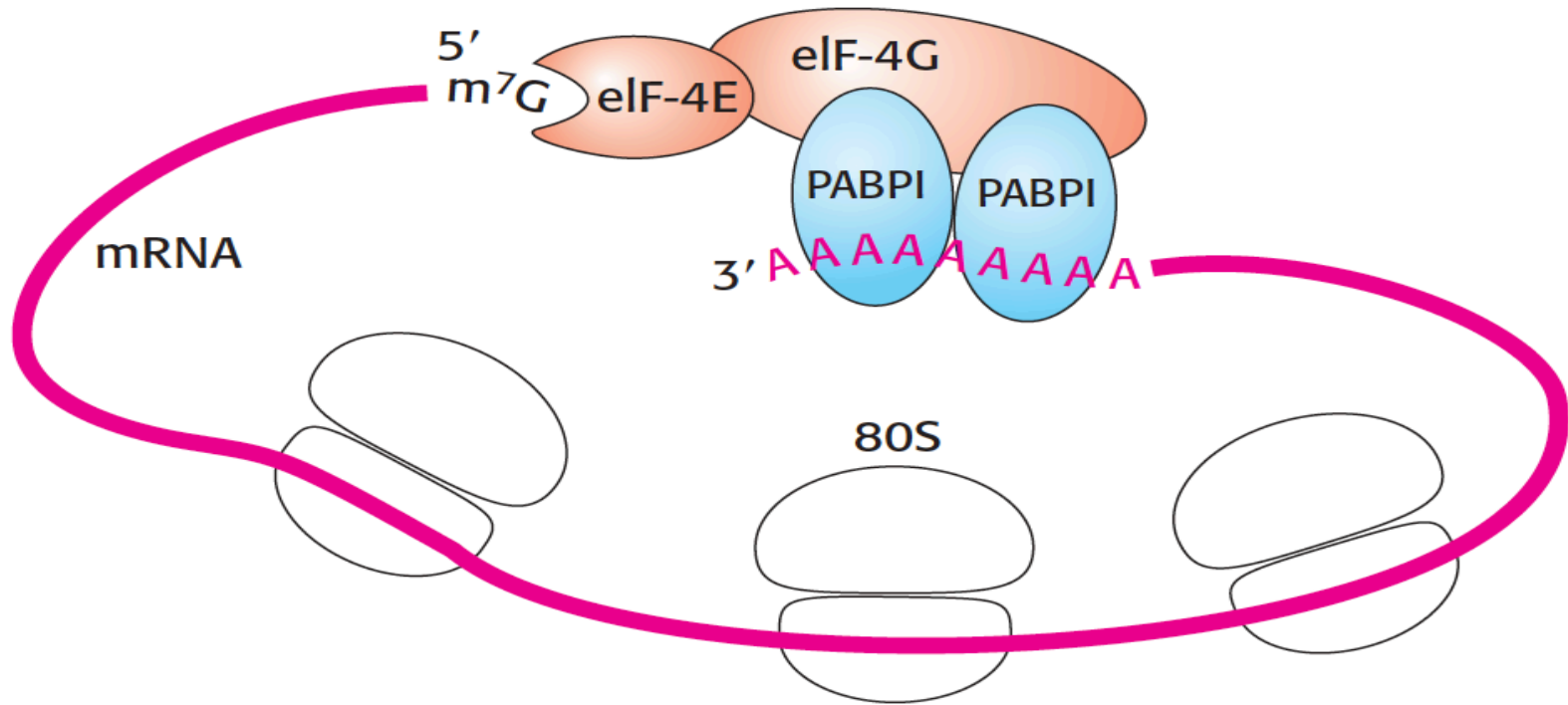




**Εικόνα 30.26 Ο τερματισμός της σύνθεσης πρωτεϊνών.** Ο παράγοντας τερματισμού αναγνωρίζει ένα κωδικίο τερματισμού στη θέση A και διεγείρει την απελευθέρωση της ολοκληρωμένης πρωτεΐνης από το tRNA στη θέση P.



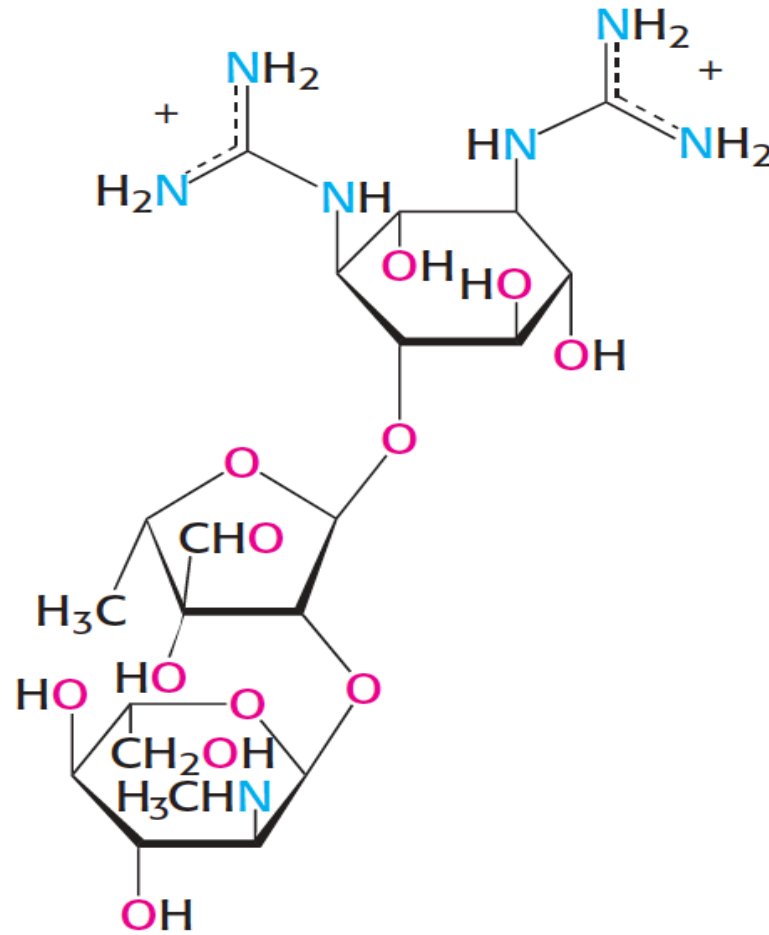
**Εικόνα 30.27 Η ευκαρυωτική έναρξη της μετάφρασης.** Στους ευκαρυώτες, η μετάφραση αρχίζει με τη συγκρότηση ενός συμπλόκου στο κάλυμμα του άκρου 5' το οποίο περιλαμβάνει την υπομονάδα 40S και Met-tRNA<sub>Met</sub>. Αυτό το σύμπλοκο, ωθούμενο από την υδρόλυση ATP, σαρώνει το mRNA έως ότου βρεθεί η πρώτη αλληλουχία AUG. Ακολούθως προστίθεται η υπομονάδα 60S για να σχηματιστεί το σύμπλοκο έναρξης 80S.



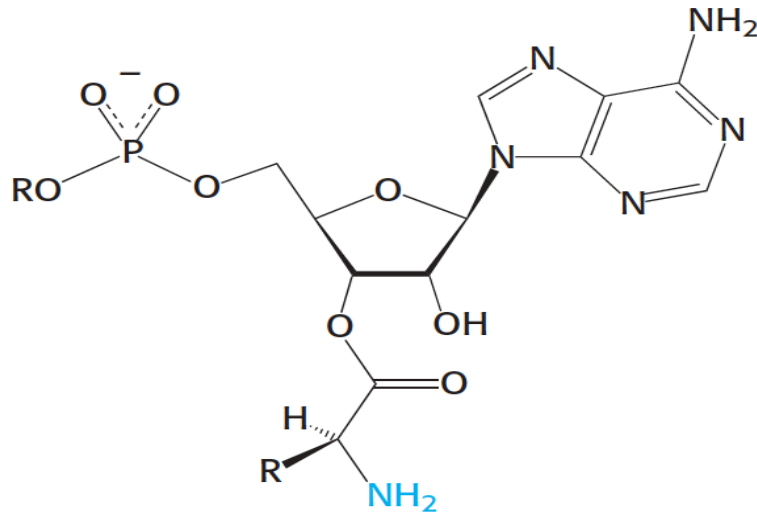
**Εικόνα 30.28 Αλληλεπιδράσεις πρωτεϊνών κυκλοποιούν το ευκαρυωτικό mRNA.** [Κατά, H. Lodish et al. *Molecular Cell Biology*, 5th ed. (W. H. Freeman and Company, 2004), Fig. 4.31.]

τερματισμό ενός  
του eIF-4G συνισ  
υπό παθολογικές  
ποιηθεί για το σύν  
καύσιμα για την

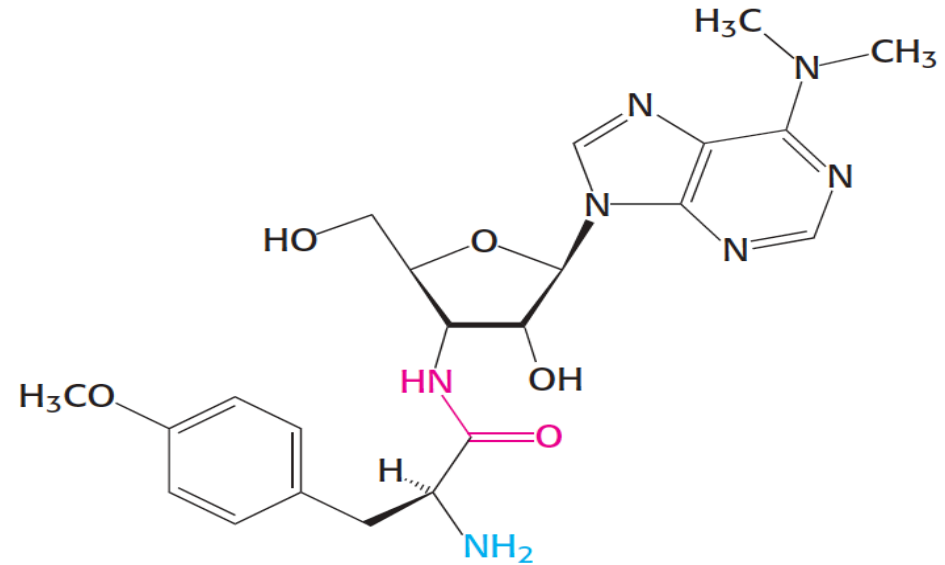




Στρεπτομυκίνη

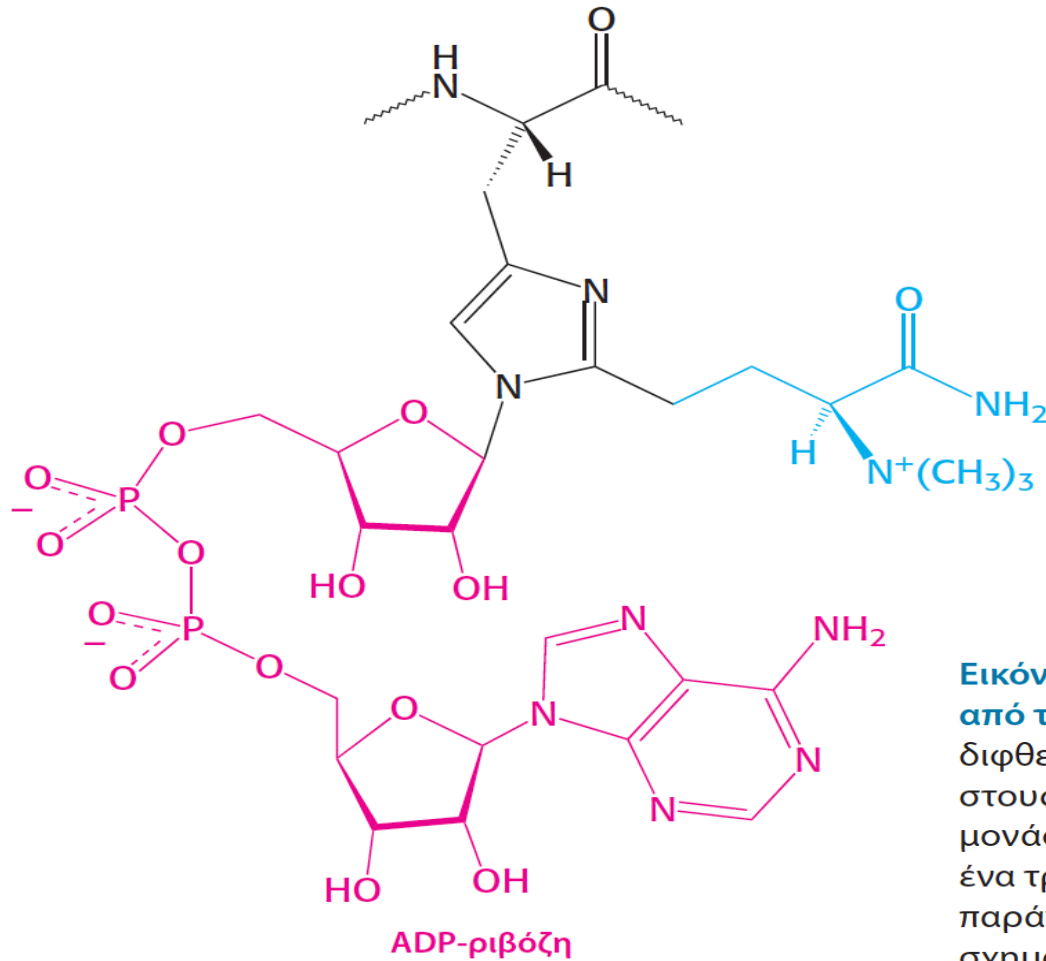


Αμινοακυλο-tRNA



Πουρομυκίνη

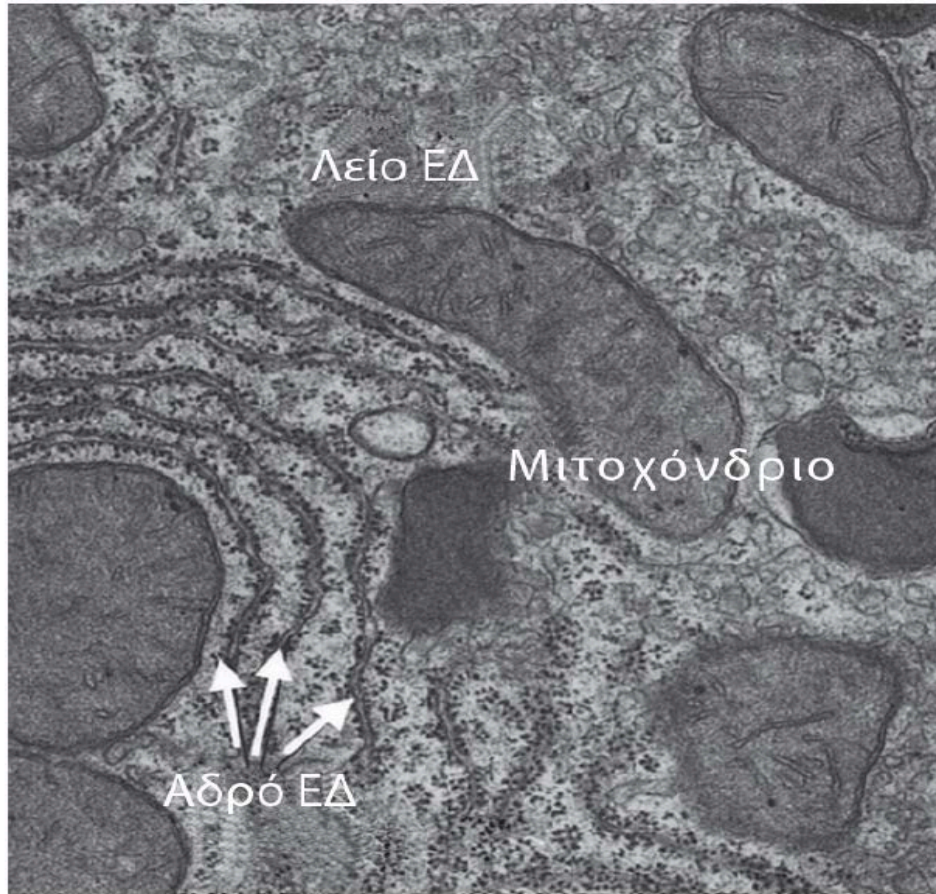
**Εικόνα 30.30 Η αντιβιοτική δράση της πουρομυκίνης.** Η πουρομυκίνη μοιάζει με το αμινοακυλικό άκρο ενός αμινοακυλο-tRNA. Η αμινομάδα της ενώνεται με την καρβονυλομάδα της αναπτυσσόμενης πολυπεπτιδικής αλυσίδας για να σχηματίσει ένα προϊόν προσθήκης το οποίο διίσταται από το ριβόσωμα. Αυτό το προϊόν προσθήκης είναι σταθερό διότι η πουρομυκίνη έχει αμιδική (παρουσιάζεται με κόκκινο χρώμα) αντί για εστερική σύνδεση.



**Εικόνα 30.31 Η παρεμπόδιση της μετατόπισης από την τοξίνη της διφθερίτιδας.** Η τοξίνη της διφθερίτιδας παρεμποδίζει τη σύνθεση των πρωτεϊνών στους ευκαρυώτες καταλύοντας τη μεταφορά μιας μονάδας ADP-ριβόζης από το NAD<sup>+</sup> στο διφθαμίδιο, ένα τροποποιημένο κατάλοιπο αμινοξέος στον παράγοντα επιμήκυνσης 2 (μετατοπάση). Το διφθαμίδιο σχηματίζεται με μια μετα-μεταφραστική τροποποίηση (μπλε) ενός καταλοίπου ιστιδίνης.



**Εικόνα 30.32 Οι σπόροι του Ρίκινου του κοινού.** Οι σπόροι του Ρίκινου του κοινού (*Ricinus communis*) αποτελούν πλούσια πηγή ελαίων με ευρύ φάσμα χρήσεων, συμπεριλαμβανομένης της παραγωγής βιοκαυσίμων. Οι σπόροι είναι επίσης μια πλούσια πηγή της τοξίνης ρικίνη. [Ted Kinsman/Photo Researchers.]

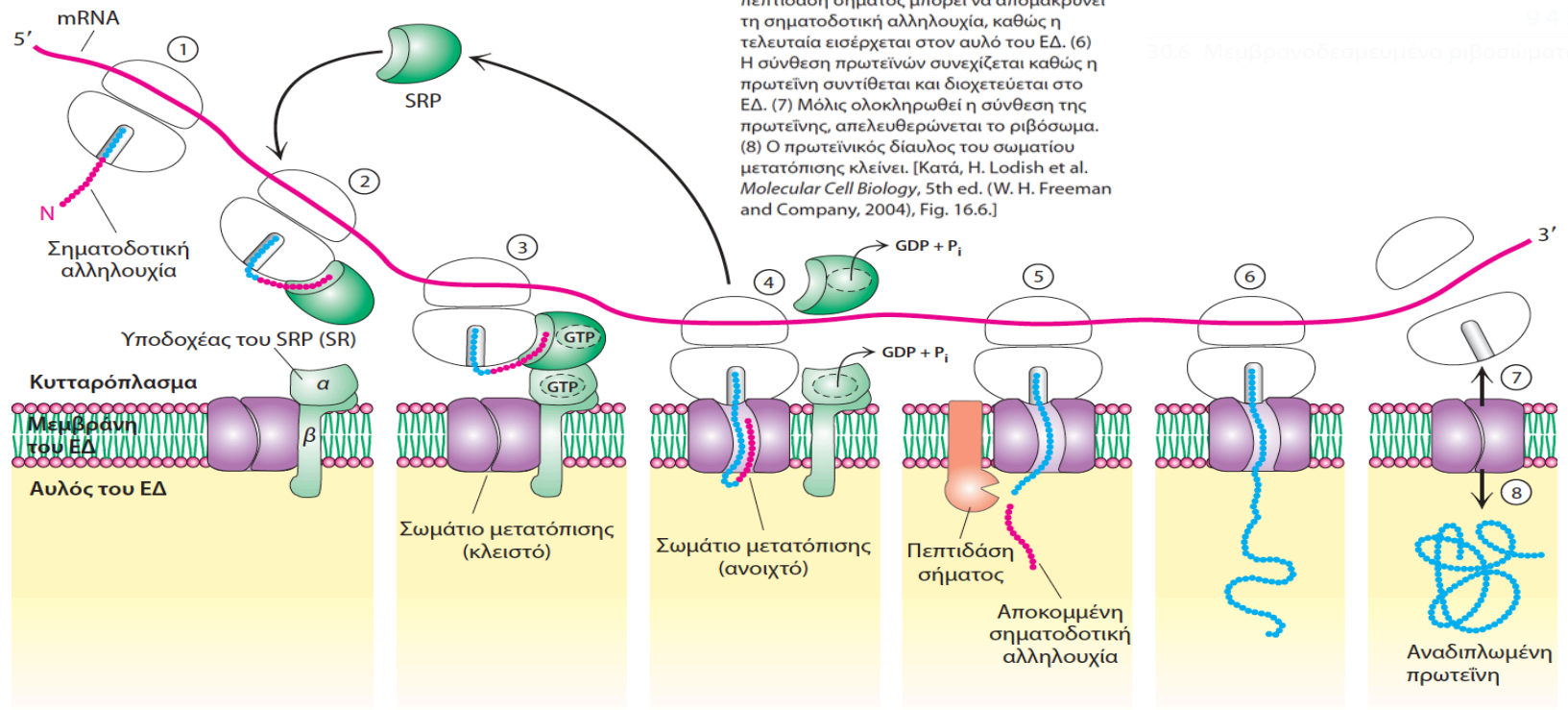


**Εικόνα 30.33 Τα ριβοσώματα είναι δεσμευμένα στο ενδοπλασματικό δίκτυο.** Σε αυτή την ηλεκτρονιομικρογραφία, τα ριβοσώματα εμφανίζονται ως μικρές μαύρες κηλίδες δεσμευμένες στην κυτταροπλασματική πλευρά του ενδοπλασματικού δικτύου, προσδίδοντάς του μια αδρή εμφάνιση. Αντιθέτως, το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο στερείται ριβοσωμάτων. [Από, G. K. Voletz, M. M. Rolls, and T. A. Raporport, *EMBO Rep.* 3:944-950, 2002.]



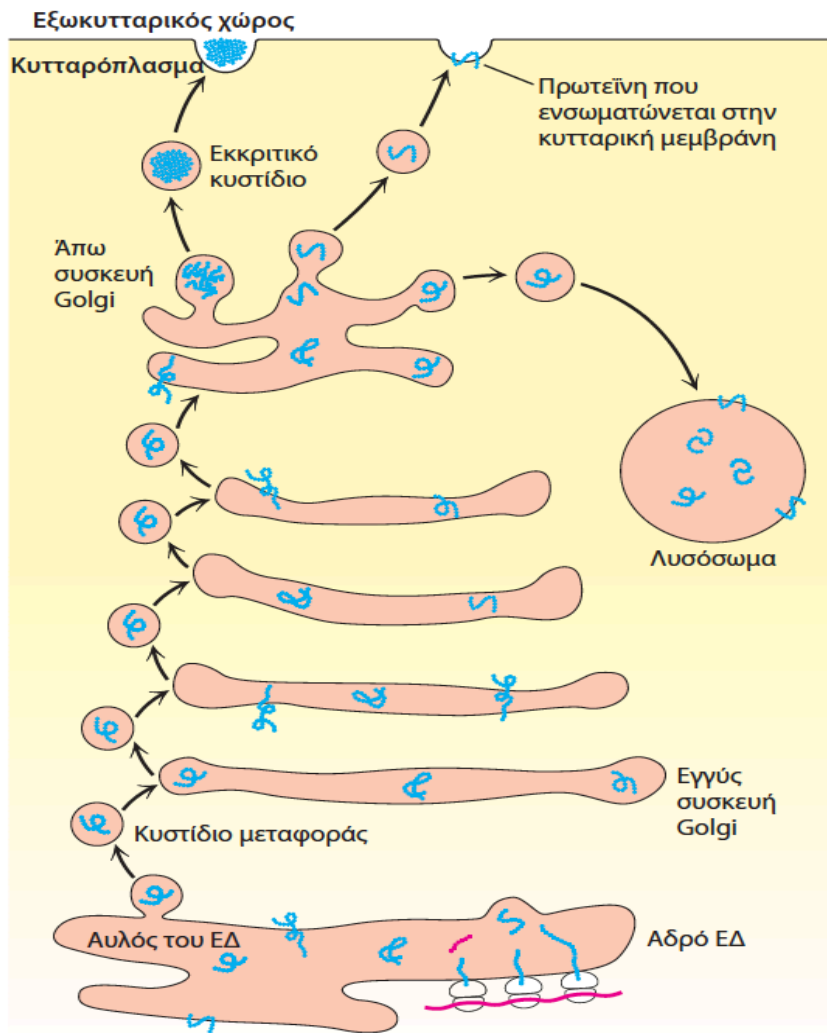


**Εικόνα 30.35 Ο κύκλος στόχευσης του SRP.** (1) Η σύνθεση πρωτεϊνών αρχίζει σε ελεύθερα ριβοσώματα. (2) Μετά την έξοδο της σηματοδοτικής αλληλουχίας από το ριβόσωμα, η αλληλουχία δεσμεύεται από το SRP και η σύνθεση πρωτεϊνών σταματά. (3) Το σύμπλοκο SRP-ριβοσώματος αγκυροβολεί στον υποδοχέα του SRP στη μεμβράνη του ΕΔ. (4) Το SRP και ο υποδοχέας του SRP υδρολύουν ταυτοχρόνως δεσμευμένα μόρια GTP. Η σύνθεση πρωτεϊνών εκκινεί εκ νέου και το SRP είναι ελεύθερο να δεσμεύσει μια άλλη σηματοδοτική αλληλουχία. (5) Η πεπτιδάση σήματος μπορεί να απομακρύνει τη σηματοδοτική αλληλουχία, καθώς η τελευταία εισέρχεται στον αυλό του ΕΔ. (6) Η σύνθεση πρωτεϊνών συνεχίζεται καθώς η πρωτεΐνη συντίθεται και διοχετεύεται στο ΕΔ. (7) Μόλις ολοκληρωθεί η σύνθεση της πρωτεΐνης, απελευθερώνεται το ριβόσωμα. (8) Ο πρωτεϊνικός διάυλος του σωματίου μετατόπισης κλείνει. [Κατά, H. Lodish et al. *Molecular Cell Biology*, 5th ed. (W. H. Freeman and Company, 2004), Fig. 16.6.]



9 4 3  
30.6 Μειβρανοδεσμευμένα ριβοσώματα

Αναδιπλωμένη πρωτεΐνη

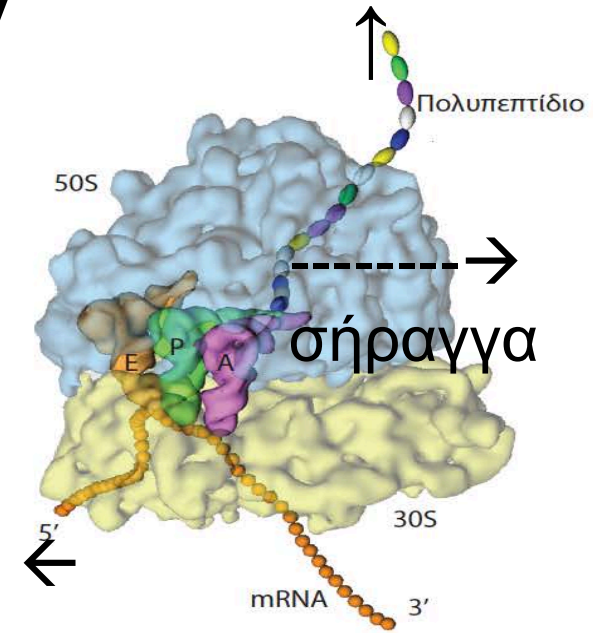


**Εικόνα 30.37 Πορείες διαλογής πρωτεϊνών.** Οι νεοσυντιθέμενες πρωτεΐνες στον αυλό του ΕΔ συλλέγονται στο εσωτερικό μεμβρανικών εκβλαστήσεων. Οι εκβλαστήσεις αυτές αποσπώνται από το ΕΔ για τον σχηματισμό κυστιδίων μεταφοράς. Τα κυστίδια μεταφοράς μεταφέρουν το φορτίο των πρωτεϊνών στη συσκευή Golgi, όπου τροποποιείται το φορτίο των πρωτεϊνών. Τα κυστίδια μεταφοράς μεταφέρουν ακολούθως το φορτίο στον τελικό του προορισμό, όπως αυτός καθορίζεται από τις πρωτεΐνες v-SNARE και t-SNARE.





# Σύνθεση πρωτεϊνών



Το ριβόσωμα, που παρουσιάζεται στα δεξιά αυτής της σελίδας, είναι ένα εργοστάσιο κατασκευής πολυπεπτιδίων. Τα αμινοξέα μεταφέρονται στα ριβοσώματα, ένα κάθε φορά, συνδεδεμένα με μόρια μεταφορικού RNA. Κάθε αμινοξύ προσδένεται στην αυξανόμενη πολυπεπτιδική αλυσίδα, η οποία αποσυνδέεται από το ριβόσωμα μόνο αφού αυτή ολοκληρωθεί. Αυτή η προσέγγιση συναρμολόγησης κατά «εργοστασιακή γραμμή παραγωγής» επιτρέπει ακόμη και σε πολύ μεγάλες πολυπεπτιδικές αλυσίδες να συναρμολογούνται ταχύτατα και με εντυπωσιακή ακρίβεια. [(Αριστερά) Εικόνες από Birmingham Premium/Alamy.]



# Βιβλιογραφία

1. Jeremy M Berg, John L Tymoczko, Lubert Stryer, ΒΙΟΧΗΜΕΙΑ, 5<sup>η</sup> έκδοση, Α τόμος, Παν/κές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο, 2004. Βλέπε και διαδικτυακό τόπο του βιβλίου [www.whfreeman.com/Berg7e/](http://www.whfreeman.com/Berg7e/)
2. Διαμαντίδη Γρ., ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗ ΒΙΟΧΗΜΕΙΑ, 3<sup>η</sup> έκδοση, University Studio Press, Θεσσαλονίκη, 2007/2010.
3. Campbell NA, Reece JB. *Βιολογία*, τόμος Ι. 8<sup>η</sup> έκδοση, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο, 2010.
4. Γ. Μουρκίδη, Γεωργική Χημεία, Θεσσαλονίκη, 1971. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
5. Geoffrey [Zubay](#), William [Parson](#), Diane E. [Vance](#). Αρχές βιοχημείας, [Ιατρικές Εκδόσεις Π. Χ. Πασχαλίδης](#), Αθήνα 1999. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
6. David L. [Nelson](#), Michael M. [Cox](#). *Lehninger*, Principles of Biochemistry (υπάρχει και μεταφρασμένη ελληνική έκδοση) Βασικές αρχές βιοχημείας. Μεταφραστές: Κ.Ε. [Σταματόπουλος](#), Α.Ν. [Χατζηδημητρίου](#). Επιμελητής: Α.Γ. [Παπαβασιλείου](#). [Ιατρικές Εκδόσεις Π.Χ. Πασχαλίδης](#), Αθήνα, 2007. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
7. Mathews D, van Holde KE. BIOCHEMISTRY, 3<sup>rd</sup> edition, Benjamin Cummings, Menlo Park, 2003. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
8. John Clark, Robert ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΗ ΒΙΟΧΗΜΕΙΑ. Παν/κές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο, 1992, 2<sup>η</sup> εκτύπωση, 2001. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
9. ΙΓ Γεωργιάτσου, Δ. Κυριακίδης, Τ. Γιουψάνης, κ.ά. Εργαστηριακές Ασκήσεις Βιοχημείας. Εκδόσεις Ζήτη. Θεσσαλονίκη, 2004. Υπάρχει στη Βιβλιοθήκη του ιδρύματος.
10. Οδηγός μελέτης του μαθήματος (φυλλάδιο που χορηγείται στη διάλεξη).



# Διατήρηση Σημειωμάτων

Οποιαδήποτε αναπαραγωγή ή διασκευή του υλικού θα πρέπει να συμπεριλαμβάνει:

- το Σημείωμα Αναφοράς
- το Σημείωμα Αδειοδότησης
- τη Δήλωση Διατήρησης Σημειωμάτων
- το Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (εφόσον υπάρχει)

μαζί με τους συνοδευόμενους υπερσυνδέσμους.





# Σημείωμα Αναφοράς

Παπαδόπουλος, Γ. Βιοχημεία - Αρχές Βιοτεχνολογίας.  
Τεχνολογικό Ίδρυμα Ηπείρου. Διαθέσιμο από:  
<http://eclass.teiep.gr/courses/TEXG119/>





# Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά Δημιουργού-Μη Εμπορική Χρήση-Όχι Παράγωγα Έργα 4.0 Διεθνές [1] ή μεταγενέστερη. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, Διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.el>



# Τέλος Ενότητας

Επεξεργασία: Αντώνιος Σακελλάριος  
Άρτα, 2015



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΒΟΝΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ





# Τέλος Ενότητας

## Σύνθεση πρωτεϊνών, γενετικός κώδικας



Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης