پیچ بتا

پیوند هیدروژنی، می‌تواند در بین اسیدآمینه‌هایی که در یک پلی پپتید به یکدیگر بسیار نزدیک هستند نیز تشکیل شود. هنگامی که این اتفاق در بین گروه CO پیوند پپتیدی یک ریشه اسیدآمینه و گروه NH پیوند پپتیدی ریشه‌ای که سه اسیدآمینه دورتر قرار دارد روی می‌دهد، یک پیچ β سنجاق‌سری [16] تشکیل می‌شود. تغییرات ناگهانی جهت یک پلی پپتید، تشکیل اشکال کروی متراکم را امکان‌پذیر می‌سازد. این پیچ‌های β می‌توانند رشته‌های همسو یا ناهمسو را در صفحات چین‌دار بتا به هم متصل کنند.

ساختارهایی با نظم بیشتر

بسیاری از موتیف‌های ساختاری پیچیده‌تر که متشکل از ترکیبی از نواحی ساختاری فوق‌الذکر می‌باشند، **دمین‌های پروتئینی** را می‌سازند. این دمین‌ها، اغلب برای شکل کلی پروتئین و ثبات آن حیاتی بوده و معمولاً نشان‌دهنده واحدهای عملیاتی درگیر در اتصال به مولکول‌های دیگر می‌باشند. یکی دیگر از عوامل مهم تعیین‌کننده ساختار و عملکرد) یک پروتئین، **پل‌های دی سولفید** هستند. این پل‌ها در بین اتم گوگرد گروه‌های سولفید ریل (SH-) در دو اسیدآمینه‌ای که می‌توانند بر روی یک زنجیره پلی‌پپتیدی واحد یا دو زنجیره پلی‌پپتیدی مختلف قرار داشته باشند، تشکیل می‌گردند (شکل ۳۵-۱).

شکل ۳۳-۱. ساختار استاندارد یک مارپیچ آلفا و یک مارپیچ آلفا دوگانه دوست.

(A) ساختار مارپیچ α توسط تشکیل پیوند هیدروژنی، در میان اکسیژن گروه کربونیل (C=O) هر پیوند پپتیدی و هیدروژن واقع بر روی گروه آمید (NH) پیوند پپتیدی چهار اسیدآمینه دورتر، تثبیت شده و مارپیچی با ۳/۶ ریشه اسیدآمینه‌ای در هر دور، تشکیل می‌شود. زنجیره جانبی هر اسیدآمینه، در خارج مارپیچ قرار می‌گیرد؛ و تقریباً هیچ‌گونه فضای خالی در داخل مارپیچ وجود ندارد. توجه داشته باشید که تنها اسکلت پلی پپتید در اینجا نشان‌داده‌شده است، و برای سادگی تصویر برخی از پیوندها نشان داده نشده است. (B) یک مارپیچ α دوگانه دوست، دارای آمینو اسیدهای بسیار نزدیک به هم بوده و اسیدهای آمینه باردار و اسیدهای آمینه آب‌گریز آن، در سطوح مختلف واقع شده‌اند.

شکل ۳۴-۱. ساختار صفحات مو شبکه‌های B.

(A) در یک صفحه β (که همچنین به صفحه چین‌دار β نیز معروف است)، پیوند هیدروژنی بین اکسیژن‌های کربونیل و هیدروژن‌های آمید قطعات مجاور یک صفحه ایجاد شود که ممکن است یا از قطعات موازی همسو

---

16 . Hairpin 8-turn

- یک **کوفاکتور**، مانند کاتیون دوظرفیتی (به‌عنوان‌مثال Ca^{2+}، Fe^{2+}، Cu^{2+} یا Zn^{2+})، یا مولکول کوچکی که برای فعالیت آنزیم عملکرد دار، موردنیاز است (مانند NAD^{+}).
- یک **لیگاند** (هر مولکولی که به طور اختصاصی به پروتئین متصل می‌شود).

چهار سطح سازمان‌یابی ساختاری مختلف در پروتئین‌ها، شناسایی و تعریف شده است جدول ۷-۱).

حتی در داخل یک پلی پپتید منفرد نیز، میدان وسیعی برای برقراری پیوند هیدروژنی در میان ریشه‌های آمینواسیدی وجود دارد. این امر موجب ثبات بارهای قطبی جزئی در اسکلت پلی پپتید شده و دارای تأثیرات عمیقی بر شکل کلی پروتئین می‌باشد. باتوجه‌به کانفورماسیون یک پروتئین، مهم‌ترین پیوندهای هیدروژنی آنهایی می‌باشند که بین اکسیژن گروه کربونیل (CO) یک پیوند پپتیدی، با هیدروژن گروه آمینو (NH) پیوند پپتیدی دیگر، برقرار می‌گردد. چند الگوی اساسی ساختاری (موتیف) که به‌واسطه برقراری پیوند هیدروژنی در درون یک پلی پپتید منفرد پایدار شده‌اند، شناسایی شده که مهم‌ترین آنها در ادامه توضیح داده می‌شود.

مارپیچ α

مارپیچ α استوانه سفت و سختی است که توسط برقراری پیوند هیدروژنی در میان اکسیژن کربونیل یک پیوند پپتیدی و اتم هیدروژن مربوط به نیتروژن آمینوی یک پیوند پپتیدی که چهار اسیدآمینه دورتر قرار دارد، پایدار می‌شود (شکل ۳۳-۱). مارپیچ‌های آلفا، غالباً در پروتئین‌های که وظایف کلیدی سلول را انجام می‌دهند یافت می‌شوند (از جمله فاکتورهای رونویسی که معمولاً در دمین‌های اتصال به DNA شناسایی شده‌اند). مارپیچ‌های آلفای یکسان که یک ترتیب تکراری از زنجیره‌های جانبی غیرقطبی دارند، معمولاً حول یکدیگر می‌پیچند و حلقه‌های پیچ‌درپیچ[15]) را که پایداری ویژه‌ای دارند، تشکیل می‌دهند. حلقه‌های پیچ‌درپیچ، در بسیاری از پروتئین‌های فیبری، مانند کلاژن ماتریکس خارج سلولی، پروتئین تروپومیوزین عضله، α- کراتین در مو، و فیبرینوژن در لخته‌های خون، حضور دارند.

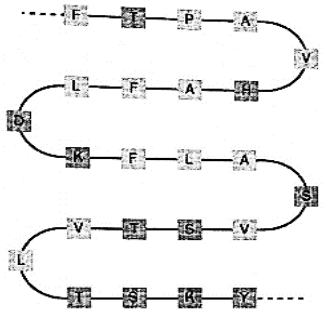
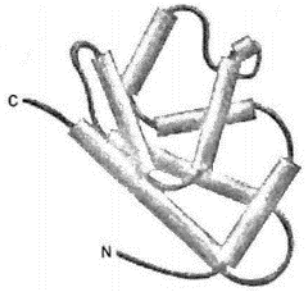
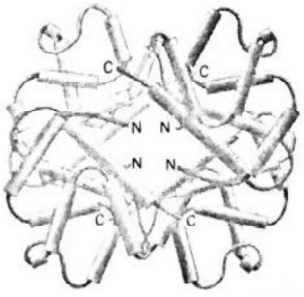
صفحه β

صفحات β (که به صفحات چین‌دار نیز معروف هستند)، همچنین از طریق پیوندهای هیدروژنی پایدار می‌شوند ولی در این مورد، در بین پیوندهای پپتیدی مقابل هم در بخش‌های همسو با ناهمسو یک زنجیره پلی‌پپتیدی واحد، تشکیل می‌گردند (شکل A ۳۴-۱). صفحات چین‌دار بتا، غالباً همراه با مارپیچ‌های α در مرکز بسیاری از پروتئین‌های کروی حضور دارند و می‌توانند ساختارهای کمپلکس نظیر شبکه‌های β تشکیل دهند (شکل B ۳۴-۱).

---

15 .

جدول ۷-۱. سطوح ساختارهای پروتئینی

سطح	تعریف	ملاحظات
اول	توالی خطی اسیدهای آمینه موجود در یک پلی پپتید 	طول آن از چند عدد تا چندین هزار آمینواسید می‌توان متغیر باشد.
دوم	ساختاری که اسکلت پلی پپتید در درون نواحی موضعی ساختار اول، دارد.	در طول پلی پپتید، دارای تنوع می‌باشد؛ عناصر معمول ساختار دوم، شامل مارپیچ آلفا و صفحه چین‌دار بتا است.
سوم	ساختار کلی سه‌بعدی یک پلی پپتید که از ترکیب کلیه ساختارهای دوم پدید می‌آید. 	دارای حالت‌های مختلف می‌باشد (مانند کروی، میله‌ای، لوله‌ای، مارپیچ، صفحه‌ای)
چهارم	ساختاری اجتماع یافته از یک پروتئین مولتی مر (متشکل از بیش از یک زیر واحد که می‌تواند از یک نوع بیشتر باشد). 	توسط تشکیل پل‌های دی سولفید در میان زیر واحدها، یا اتصال لیگاند و فاکتورهای دیگر، پایدار می‌شود

و پیش از صادر شدن از سلول برش خورده می‌شود. برش پس از ترجمه گاها نیز برای تولید پلی‌پپتیدهای فعالی از یک پیش ساز پلی‌پپتیدی بزرگ‌تر به کار برده می‌شود (مثال تولید انسولین در شکل ۳۲-۱ دیده شود).

رابطه پیچیده بین توالی اسیدآمینه و ساختار پروتئین

پروتئین‌ها، می‌توانند متشکل از یک یا چند پلی پپتید بوده که هر یک از آنها، تحت تغییرات پس از ترجمه‌ای قرار گیرند. برهمکنش متقابل میان یک پروتئین و هر یک از موارد زیر می‌تواند کانفورماسیون آن پروتئین را به طور قابل‌ملاحظه‌ای تغییر دهد:

شکل ۳۲-۱. تولید انسولین، مستلزم چندین برش پس از ترجمه‌ای در پیش سازهای پلی‌پپتیدی می‌باشد.

mRNA انسولین انسانی ترجمه شده و یک پری پرو انسولین دارای ۱۱۰ اسیدآمینه (aa) تولید می‌کند که دارای یک توالی رهبر N - ترمینال ۲۴ aa ای است، یک علامت برای صادر شدن پروتئین از سلول موردنیاز می‌باشد. در پردازش، توالی رهبر برش داده شده و دور انداخته می‌شود. پیش ساز ۸۶- aa ای پرو انسولین باقیمانده، حاوی یک قطعه مرکزی (پپتید ارتباط دهنده) بوده که ممکن است کانفورماسیون زنجیره‌های A و B انسولین در آمادگی تولید پروتئین انسولین پایانی را حفظ کند. در لحظه آخر، پپتید ارتباط دهنده قطع می‌شود و سپس زنجیره‌های A و B به‌صورت کووالانسی به همدیگر توسط پل‌های دی سولفیدی، همان‌طور که در شکل ۳۵-۱ نشان‌داده‌شده است، متصل می‌شوند.

(ADP - ریبوز) پلیمرازها (PARPs) سنتز می‌شود. PARPها از NAD^+ به‌عنوان یک دهنده واحدهای ADP - ریبوز استفاده می‌کنند.

اضافه‌شدن پروتئین‌ها

از پروتئین‌ها توسط اتصال برخی پروتئین خاص تنظیم می‌شوند. سوموی‌لیشن یک تغییر پروتئینی می‌باشد که در آن پروتئین‌های SUMO (یک تنظیم‌کننده شبه بوبی‌کوییتین) به طور برگشت پذیر به پروتئین‌ها متصل می‌شوند. سومویلیشن منجر به القاء تغییر رفتاری در پروتئین‌ها (از طریق تغییر در اجزای متصل‌شونده به پروتئین‌ها، تغییر در محل تجمع در درون سلول‌ها و غیره) می‌شود. در تنظیم فرآیندهای ویژه نظیر، رونویسی، ساختار کروماتین، ترمیم DNA، پایداری پروتئین، انتقال از هسته و سیتوپلاسم و غیره، بسیار مهم می‌باشد.

پروتئین‌های یوبی‌کوییتین شبیه پروتئین‌های SUMO می‌باشند و می‌توانند به‌صورت برگشت پذیر به پروتئین‌ها متصل شوند. هدف اصلی این تغییر، هدف‌گیری کردن پروتئین‌ها برای تخریب (هنگامی که پروتئینی نیازمند جایگزینی باشد و یا پروتئین تهدیدی برای سلول باشد) می‌باشد. اضافه‌کردن یک زنجیره کوچک از ریشه‌های یوبی‌کوییتین (پلی یوبی‌کوییتین) به یک پروتئین، آن پروتئین را برای تجزیه پروتئولیتیک در پروتئوزوم نشان‌دار می‌کند و بعد از آن پلی یوبی‌کوییتین به‌عنوان واحدهای یوبی‌کوییتین تک، بازیافت می‌شود. در موارد دیگر، یک تک ریشه یوبی‌کوییتین می‌تواند به یک پروتئین متصل شود که این نوع از تغییر یوبی‌کوییتین می‌تواند نقش‌های تنظیمی مختلفی ایفا کند.

ADP - ریبوزیلیشن

نوع دیگری از تغییر برگشت پذیر پروتئین شامل اضافه‌شدن آنزیمی زیر واحدهای ADP - ریبوز می‌باشد که توسط نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید (NAD^+) اهداء می‌شود. منو -ADP - ریبوزیل ترانسفرازها، اضافه‌شدن یک تک‌واحد ADP - ریبوز از NAD^+ را به زنجیره جانبی آرژنین پروتئین هدف کاتالیز می‌کنند. پلی (ADP - ریبوز) پلیمرازها (PAPPs) اضافه‌شدن چندین واحد ADP - ریبوز را که توسط مولکول‌های NAD^+ دهنده تأمین می‌شود کاتالیز می‌کنند (شکل ۳۱D-۱).

برش‌های پس از ترجمه

محصول اولیه ترجمه، برای تولید محصول بالغ کوچک‌تر، متحمل برش داخلی قرار می‌گیرد. گاها، هر متیونین آغازین، از محصول اولیه ترجمه برش داده می‌شود، همانند سنتز β-گلوبین (شکل ۲۷-۱ دیده شود).
پروتئین‌های ترشحی (پروتئین‌های کوچک، هورمون‌های پلی‌پپتیدی، نوروپپتیدها، فاکتورهای رشد و غیره) عموماً با یک توالی سیگنال کوتاه N-ترمینال تولید می‌شوند که این توالی به‌عنوان یک علامت مقصد عمل کرده

پروتئوگلیکان‌ها، پروتئین‌های دارای گلیکوز آمینوگلیکانها (پلی‌ساکاریدها) می‌باشند که معمولاً شامل تکرار واحدهای دی‌ساکاریدی حاوی گلوکز آمین یا گالاکتوز آمین هستند. شناخته‌شده‌ترین پروتئوگلیکان‌ها، از اجزای ماتریکس خارج سلولی می‌باشند که شبکه پیچیده ماکرومولکول‌های ترشح شده از سلول‌ها و احاطه‌کننده آنها در بافت یا محیط کشت هستند.

شکل ۳۰-۱. تغییرات پس از ترجمه در پروتئین P^{53} که مسئول تغییرات خاص در رفتار پروتئین هستند.

پروتئین P^{53} متحمل تغییرات پس از ترجمه بسیار زیادی می‌شود، اما تنها تغییراتی که مسئول مستقیم تأثیرات زیستی هستند در سمت چپ شکل نشان‌داده‌شده‌اند. N،GlcNAc - استیل گلوکوز آمین.

اضافه‌شدن گروه‌های لیپیدی و گلیکولیپیدی

بعضی از پروتئین‌ها، به‌ویژه پروتئین‌های غشایی، با اضافه‌شدن گروه‌های اسیل یا پرنیل، تغییر داده می‌شوند. این گروه‌های اضافه شده، معمولاً به‌عنوان لنگرهای غشایی برای توالی‌های آمینواسیدی آب‌گریزی عمل می‌کنند که پروتئین تازه سنتز شده را در درون غشای پلاسمایی یا شبکه اندوپلاسمی، حفظ می‌نمایند (جدول ۶-۱).

قلاب کردن یک پروتئین در لایه خارجی غشای پلاسمایی، غالباً مستلزم اتصال گروه گلیکوزیل فسفاتیدیل اینوزیتول (GPI) می‌باشد (شکل A ۳۱-۱). این گروه گلیکولیپیدی، دارای یک گروه فتی اسیل بوده که به‌عنوان لنگر غشاء عمل می‌کند؛ و به‌صورت پی‌درپی به یک واحد گلیسروفسفات، یک واحد الیگوساکارید، و نهایتاً از طریق یک واحد فسفو اتانول آمین به انتهای C- پروتئین، متصل می‌شود. کل پروتئین، به‌غیراز لنگر GPI، بر فضای خارج سلول قرار می‌گیرد.

شکل ۳۱-۱. مثال‌هایی از تغییرات پروتئینی ایجاد شده توسط اتصال گروه‌های پیچیده.

(A) اضافه‌شدن گیکوزیل فسفاتیدیل اینوزیتول (GPI) برای اتصال یک پروتئین به سطح غشاء پلاسمایی. گروه کربوکسیل C - ترمینال پروتئین توسط گروه اتانول آمین (سبز) به گروه گلایکان (آبی) متصل می‌شود که این اتصال بر اساس مانوز (MAN) و گلوکز (GLU) می‌باشد. در این اتصال هر یک از قندها به‌نوبت به یک گروه فسفا تبدیل اینوزیتول (قرمز) متصل می‌شود. سپس، گروه‌های جانبی آسیل طویل که به درون غشای پلاسمایی وارد می‌شوند تا یک اتصال محکم ایجاد کنند، دیده می‌شود. (B) اضافه‌شدن واحدهای ADP - ریبوز. تصویر نشان‌دهنده ساختارهای شیمیایی نیکوتین آمید است، نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید (NAD^+)، و پلی (ADP - ریبوز). اضافه‌شدن واحدهای ADP - ریبوز توسط استفاده کردن از NAD^+ به‌عنوان دهنده ADP - ریبوز انجام می‌شود. پلی(ADP - ریبوز) یک پلیمر شاخه‌ای است که روی پروتئین‌های پذیرنده توسط پلی

بسیاری از پروتئین‌ها دارای یک یا چند گروه شیمیایی هستند که به یک اسیدآمینه ویژه متصل می‌شود. علاوه بر این، گروه‌های شیمیایی پیچیده بیشتری به اسکلت پلی‌پپتیدی برخی پروتئین‌های خاص متصل می‌شوند. در این موارد، ممکن است که گروه‌های بزرگ به‌صورت برگشت‌ناپذیر متصل شوند: کربوهیدرات‌ها به پروتئین‌های ترشحی، و لیپیدها و گلیکولیپیدها به بسیاری از پروتئین‌های غشایی. در برخی دیگر از موارد، واحدها ADP - ریبوز و برخی از انواع پروتئین‌های خاص می‌توانند به‌صورت برگشت پذیر به پروتئین‌ها متصل شوند و آنها را تنظیم کنند (جدول ۶-۱).

نوع دیگری از پردازش پس از ترجمه شامل برش پلی پپتید پیش ساز برای ایجادکردن یک یا چند محصول پلی‌پپتیدی فعال می‌باشد.

اضافه‌شدن گروه‌های شیمیایی ساده

مشخصات و عملکردهای پروتئین‌ها غالباً توسط گروه‌های شیمیایی بسیار ساده برگشت پذیر تنظیم می‌شود، نظیر گروه‌های فسفات، استیل و هیدروکسیل. ارتش‌های کوچکی از آنزیم‌ها برای اضافه‌کردن و یا برداشتن این گروه‌ها از پروتئین‌های خاص، یا دسته‌های پروتئینی نظیر کینازها، متیلازها و استیلازها برای اضافه‌کردن گروه‌های فسفات متیل و استیل و فسفاتازها، دی متیلازها و دی استیلازها برای برداشتن آنها، موردنیاز می‌باشد.

این تغییرات برای عملکردهای سلولی گوناگون نظیر تنظیم ساختار کروماتین، رونویسی، پیام‌رسانی سلولی و غیره حیاتی است، و پروتئین‌های کلیدی متحمل تغییرات پس از ترجمه گسترده‌ای می‌شوند (شکل ۳۰-۱).

اضافه‌شدن گروه‌های کربوهیدراتی

گلیکوپروتئین‌ها، دارای الیگوساکاریدهایی می‌باشند که به‌صورت کووالانسی به زنجیره‌های جانبی برخی از اسیدهای آمینه، اضافه شده‌اند. پروتئین‌های کمی در سیتوپلاسم به‌صورت گلیکوزیله می‌باشند (حامل کربوهیدرات متصل)؛ و در صورت وجود، دارای یک ریشه قندی منفرد N - استیل - گلوکز آمین بوده که به ریشه سرین با ترئونین متصل است. ولی پروتئین‌های که از سلول ترشح می‌شوند یا به لیزوزوم، دستگاه گلژی، یا غشای پلاسمایی انتقال داده می‌شوند، به طور معمول گلیکوزیله هستند. در این موارد، قندها قبل از اتصال به پروتئین به‌صورت الیگوساکاریدهایی تجمع یافته‌اند.

گلیکوزیلاسیون، به دو نوع اصلی انجام می‌شود. N -گلیکوزیلاسیون کربوهیدرات، شامل افزودن یک گروه کربوهیدراتی به اتم نیتروژن زنجیره جانبی آسپارژین بوده و O- گلیکوزیلاسیون، مستلزم افزودن کربوهیدرات به اتم اکسیژن گروه OH زنجیره‌های جانبی برخی از اسیدهای آمینه می‌باشد (جدول ۶-۱).

جدول ۶-۱. تغییرات شیمیایی اصلی در پروتئین‌ها

نوع تغییر (گروه اضافه شده)		اسیدآمینه (های) هدف	ملاحظات
گروه‌های شیمیایی ساده			
فسفوریلاسیون (PO_4)		Ser،Tyr،Thr	توسط کیناز های اختصاصی انجام می‌شود؛ توسط فسفاتاز ها برداشته می‌شود
متیلاسیون (CH_3)		Lys	توسط متیلاز ها صورت می‌گیرد؛ توسط دمتیلاز ها برداشته می‌شود
هیدروکسیلاسیون (OH)		Pro،Lys،Asp	هیدروکسی پرولین (Hyp) و هیدروکسی لیزین (Hyi) در کلاژن‌ها فراوان می‌باشند.
استیلاسیون (CH3CO)		Lys	توسط استیلاز اضافه می‌شود؛ توسط داستیلاز برداشته می‌شود.
کربوکسیلاسیون (COOH)			توسط ۸- کربوکسیلاز افزوده می‌شود.
گروه‌های شیمیایی پیچیده			
کربوهیدرات	N گلیکوزیلاسیون (منوساکاریدها به کربوهیدرات پیچیده)	Asn[10]	ابتدا در شبکه اندوپلاسمی انجام شده، و بعداً تغییرات اضافی در دستگاه گلژی رخ می‌دهد.
	O- لیکوزیلاسیون (قندها و کربوهیدرات‌های پیچیده)	Ser،Thr،Hyi[11]	در دستگاه گلژی انجام می‌شود؛ نسبت به N.گلیکوزیلاسیون نادرتر است.
گلیکولیپید	اتصال گلیکوزیل فسفاتیدیل اینوزیتول	Asp[12]	باعث اتصال پروتئین به لایه خارجی غشای پلاسمایی می‌شود شکل A ۱-۳۱).
لیپید			
	مریستولاسیون (گروه اسید چرب (C_{14})	Gly[13]	به‌عنوان یک لنگر غشایی عمل می‌کند.
	پالمیتوئیلاسیون (گروه اسید چرب C_{16})	Cys[14]	به‌عنوان یک لنگر غشایی عمل می‌کند.
	فارنسیلاسیون (گروه پرنیل (C_{15}	Cys	به‌عنوان یک لنگر غشایی عمل می‌کند.
	ژرانیل ژرانیلاسیون (گروه پرنیل (C_{20})		به‌عنوان یک لنگر غشایی عمل می‌کند.
پروتئین	سوموپلیشن(SUMO، یا پروتئین‌های شبه تنظیم‌کننده یوبی‌کوییتین کوچک)	Lys	سوموپروتئین‌ها تقریباً طولی به‌اندازه ۱۰۰ اسیدآمینه دارند توسط برش ۴ اسیدآمینه بالغ می‌شود که منجر به باقی‌ماندن یک گلایسین C-ترمینال می‌شود و توسط یک پیوند ایزو پپتید به پروتئین هدف متصل می‌شود.
	یوبی‌کوئیتیلیشن (یوبی‌کوییتین)	Lys	یوبی‌کوییتین ها به‌شدت حفاظت شده هستند، ۷۶ اسیدآمینه دارند. یک گلایسین C- ترمینال پیوند ایزو پپتید را با گروه آمینو ترمینال یک لیزین زنجیره جانبی پروتئین هدف تشکیل می‌دهد
دیگر	ADP - ریبوزیلیشن و پلی (ADP - ریبوزیل ایشن	Arg	گروه‌های ADP - ریبوزیل توسط NAD^+ (نیکوتین آدنین نوکلئوتید) اهداء شده‌اند. گاها چندین گروه ADP - ریبوزیل به هم متصل شده تا یک ساختار کمپلکس پلی (ADP - ریبوز) ایجاد کنند (شکل B ۳۱-۱).

[10] . در هنگام حضور Asn در توالی، این تغییر بسیار معمول می باشد: (Asn-X-(Ser/Thr ، که در آن X هر اسید آمینهای غیر از پرولین می تواند باشد.

[11] . هیدروکسی لیزین

[12] . در انتهایC پلی پپتید

[13] . در انتهای N پلی پپتید

[14] . جهت تشکیل پیوند S – پالمیتوئیل

(UAA، UAG،AGA و AGG؛ شکل ۲۹-۱ دیده شود).

معنای یک کدون، می‌تواند به بستر توالی نیز بستگی داشته باشد؛ یعنی، ماهیت توالی نوکلئوتیدی که در آن واقع شده است. برخی از کدون‌ها در تعداد کمی از mRNAهای کدگذاری شده هسته‌ای، ممکن است بسته به‌توالی اطراف، به شکلی متفاوت از معنای طبیعی‌شان تفسیر شوند. به‌عنوان‌مثال در برخی از mRNAهای کدگذاری شده هسته‌ای، کدون خاتمه UGA برای دادن یک اسیدآمینه کمیاب به نام سلنوسیستئین رمزگشایی می‌شود و گاها UAG برای دادن گلوتامین معنی می‌شود.

پردازش پس از ترجمه: اصلاح شیمیایی اسیدهای آمینه و برش پلی پپتید

پلی‌پپتیدها غالباً در طی ترجمه یا پس از آن، تحت انواع تغییرات شیمیایی آنزیمی قرار می‌گیرند. تغییرات شامل اتصال کووالانسی گروه‌های شیمیایی ساده و یا پیچیده می‌باشد، و این تغییرات ممکن است برگشت‌پذیر (تغییر رفتار پروتئین در برابر نتایج مختلف و با برگشت‌ناپذیر باشند. بانک اطلاعاتی dbPTM یک بانک اطلاعاتی قابل جستجو از تغییرات ترجمه پروتئین فراهم می‌کند.

کد ژنتیکی خاصیت هم‌ترازی داشته و کاملاً جهان‌شمول نمی‌باشد

کد ژنتیکی، یک رمز سه حرفی می‌باشد که برای هر یک از سه موقعیت یک کدون، یکی از چهار باز می‌تواند انتخاب شود؛ بنابراین ۶۴ = $۴^{۳}$ کدون می‌تواند وجود داشته باشد که برای رمز کردن ۲۰ اسیدآمینه اصلی، بیش از حد نیاز، می‌باشند. دلیل هم تراز [۸] بودن کد ژنتیکی این است که به طور متوسط هر اسیدآمینه، تقریباً توسط سه کدون تعیین می‌گردد. تعدادی از اسیدهای آمینه (مانند لوسین، سرین و آرژنین)، توسط شش کدون، مشخص می‌شوند؛ و برخی دیگر، توسط کدون‌های کمتری تعیین می‌گردند (شکل ۲۹-۱). دژنره بودن کد ژنتیکی، غالباً در ارتباط با سومین باز کدون می‌باشد.

جدول ۵-۱. قواعد جفت شدن بازها، در موقعیت سوم می‌تواند نقض شود (لغزش)

باز واقع در انتهای ′۵ آنتی کدون tRNA	بازی که در انتهای ′۳ کدون mRNA تشخیص داده می‌شود
A	**تنها U**
C	**تنها G**
G (یا I) [a]	**C یا U**
U	**A یا G**

a. اینوزین (I)، شکل دآمینه شده گوانوزین است.

با وجود اینکه بیش از ۶۰ کدون، قادر به مشخص نمودن اسیدآمینه می‌باشند، تعداد انواع مولکول‌های tRNA سیتوپلاسمی، بسیار کمتر بوده و در میتوکندری تنها ۲۲ نوع tRNA ساخته می‌شود. ازآنجایی‌که جفت شدن باز در RNA، نسبت به DNA بسیار انعطاف‌پذیرتر می‌باشد، تفسیر بیش از ۶۰ کدون با معنی، توسط تعداد بسیار کمتری tRNA، امکان‌پذیر می‌باشد. جفت شدن کدون و آنتی کدون، برای دو باز موقعیت اول کدون، از قوانین طبیعی A-U و G-C تبعیت می‌کند. ولی در مورد باز موقعیت سوم، کمی انعطاف‌پذیری وجود دارد (لغزش باز [۹] و جفت بازهای GU در این محل، تحمل می‌شوند (جدول ۵-۱).

کد ژنتیکی در تمام یوکاریوت‌ها ژنوم‌های هسته‌ای یکسان می‌باشد. بااین‌حال، میتوکندری و کلروپلاست، ظرفیت محدودی برای سنتز پروتئین داشته و در طول تکامل، کد ژنتیکی آنها اندکی از کد ژنتیکی مورداستفاده ریبوزوم‌های سیتوپلاسمی، اختلاف یافته است. ترجمه mRNAهای کد شده در هسته، تا رسیدن به یکی از سه کدون خاتمه (UAG،UAA یا UGA) ادامه می‌یابد. اما در میتوکندری پستانداران، چهار کدون وجود دارد

---

[۸]. **Degenerate**
[۹]. **Wobble**