

La traduzione

Processo molto conservato che richiede molta energia
Trasferimento dell'informazione

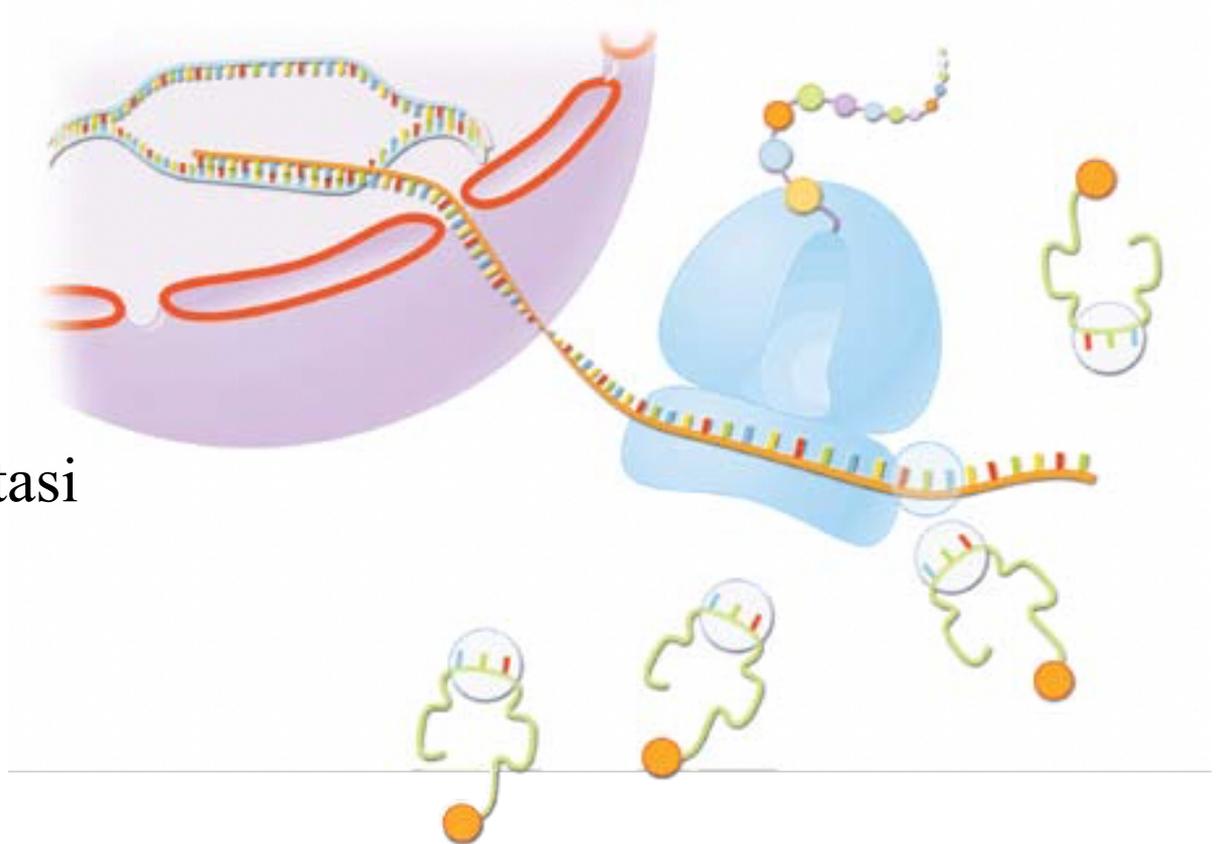
Codice?

mRNA

tRNAs

Ribosoma

Aminoacil-tRNA sintetasi



CODICE

Un esempio tradizionale di codice è il Morse, appartenente alla **codifica dei caratteri** ed utilizzato nei primi tempi della telegrafia (1840): in cui ad ogni **lettera** dell'alfabeto inglese (l'insieme di informazioni da rappresentare) viene assegnata una sequenza di **punti e linee** (gli elementi dell'alfabeto usato per la codifica).

Codici segreti di comunicazione (ad es. durante la seconda guerra mondiale)

International Morse Code

1. The length of a dot is one unit.
2. A dash is three units.
3. The space between parts of the same letter is one unit.
4. The space between letters is three units.
5. The space between words is seven units.

A	• —	U	• • —
B	— • • •	V	• • • —
C	— • — •	W	• — — —
D	— • • •	X	— • • —
E	•	Y	— • — —
F	• • — •	Z	— — • •
G	— — • •		
H	• • • •		
I	• •		
J	• — — —		
K	— • — —		
L	• — • •		
M	— —		
N	— •		
O	— — —		
P	• — — •		
Q	— — • —		
R	• — • •		
S	• • •		
T	—		
		1	• — — — —
		2	• • — — —
		3	• • • — —
		4	• • • • —
		5	• • • • •
		6	— • • • •
		7	— — • • •
		8	— — — • •
		9	— — — — •
		0	— — — — —



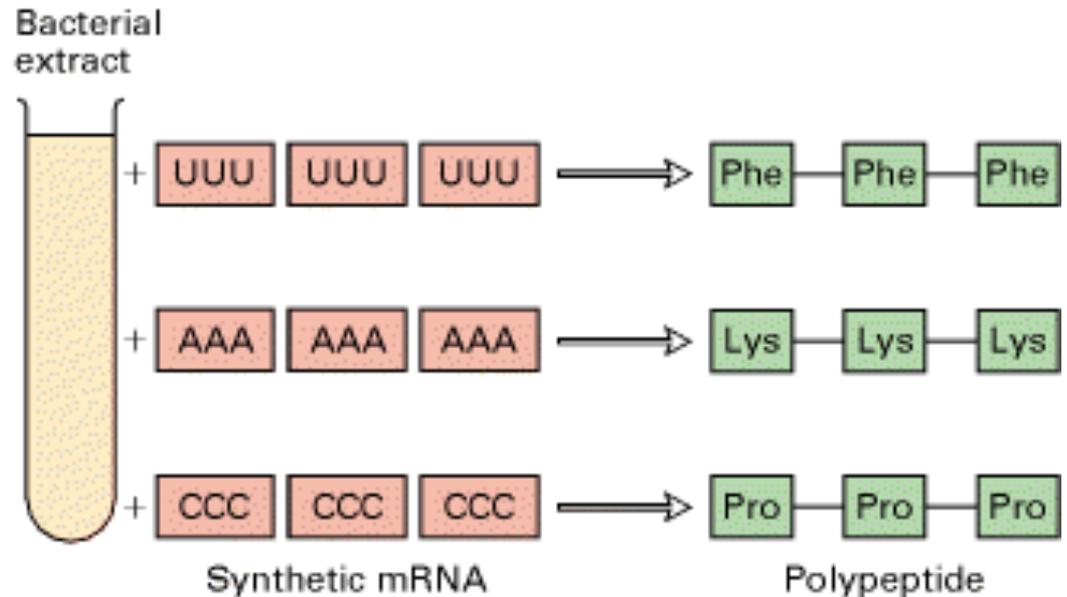
Come il codice genetico venne decodificato

4 nucleotidi 20 amminoacidi $\rightarrow 4^1=4$ $4^2=16$ $4^3=64$

Sintesi di omo-poliribonucleotidi, ad es. UUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUUU..

traduzione su ribosomi in vitro e determinazione della composizione amminoacidica dei polipeptidi ottenuti.

Risultava, ad es., che poli-U determinava la sintesi di poli-Phe, e quindi UUU codificava per la fenilalanina.



Inoltre sintesi di poliribonucleotidi a sequenza casuale di due monomeri in proporzione diversa, ad es. G e U in rapporto 3:1,

GGUGGGGUGUGGGUGGGGGUUGGGUUUGGGGGUGUGGGUGGGGGGGUGGUUGGUUGGGUGGGGG...

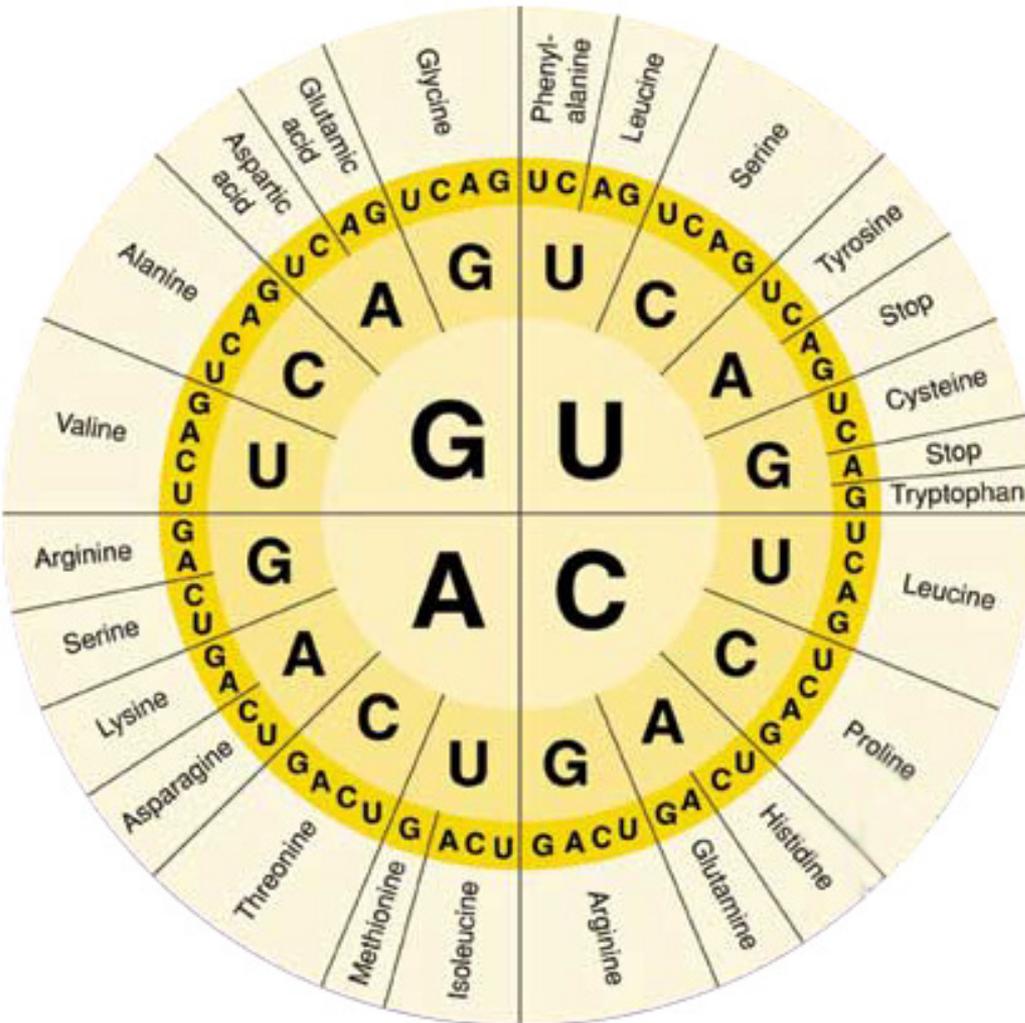
traduzione su ribosomi in vitro e determinazione della composizione amminoacidica dei polipeptidi ottenuti. In tal caso il codone più frequente era GGG e l'amminoacido più abbondante nel polipeptide era la glicina, dunque GGG codificava per la glicina, ecc..

Il codice genetico

GCA	AGA									
GCC	AGG									
GCG	CGA						GGA			
GCU	CGC						GGC		AUA	
	CGG	GAC	AAC	UGC	GAA	CAA	GGG	CAC	AUC	
	CGU	GAU	AAU	UGU	GAG	CAG	GGU	CAU	AUU	
Ala	Arg	Asp	Asn	Cys	Glu	Gln	Gly	His	Ile	
A	R	D	N	C	E	Q	G	H	I	
UUA										
UUG										
CUA				CCA	AGC					
CUC				CCC	AGU	ACA			GUA	
CUG	AAA		UUC	CCG	UCA	ACC			GUC	UAA
CUU	AAG	AUG	UUU	CCU	UCG	ACG		UAC	GUG	UAG
					UCU	ACU	UGG	UAU	GUU	UGA
Leu	Lys	Met	Phe	Pro	Ser	Thr	Trp	Tyr	Val	stop
L	K	M	F	P	S	T	W	Y	V	

- Il codice è basato su triplette (codoni) = 64 combinazioni.
- È degenerato.
- E' «universale»

Il codice genetico



2nd base in codon

	U	C	A	G	
U	Phe Phe Leu Leu	Ser Ser Ser Ser	Tyr Tyr STOP STOP	Cys Cys STOP Trp	U C A G
C	Leu Leu Leu Leu	Pro Pro Pro Pro	His His Gln Gln	Arg Arg Arg Arg	U C A G
A	Ile Ile Ile Met	Thr Thr Thr Thr	Asn Asn Lys Lys	Ser Ser Arg Arg	U C A G
G	Val Val Val Val	Ala Ala Ala Ala	Asp Asp Glu Glu	Gly Gly Gly Gly	U C A G

1st base in codon

3rd base in codon

Il codice genetico

- I codoni con pirimidine (T/C) in 2° posizione → aa **idrofobici**
- I codoni con purine (G/A) in 2° posizione → aa **polari**
- Se hanno **G o C** in 1° e 2° posizioni, la **terza non ha importanza** (interazione forte dei primi due nucleotidi della tripletta)
- Se hanno **T o A** in 1° e 2° posizione, la **terza ha importanza** (interazione debole dei primi due)

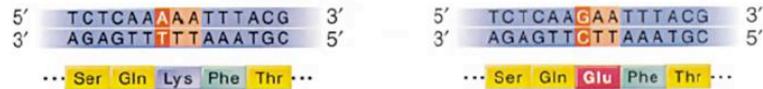
	U	C	A	G	
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
	UUA Leu	UCA Ser	UAA TER	UGA TER	A
	UUG Leu	UCG Ser	UAG TER	UGG Trp	G
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
	AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

	Hidrophobic - Imino		Hidrophobic - Aliphatic		Polar - Neutral
	Hidrophobic - Aromatic		Polar - Acid		Polar - Basic

Le transizioni (da A:T a G:C o da G:C ad A:T) sono le + comuni mutazioni puntiformi: il codice si è evoluto per rendere minimi gli effetti delle mutazioni.

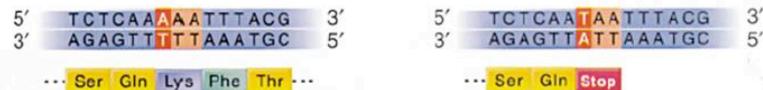
Le mutazioni possono alterare la lettura dell' mRNA

c) Mutazione missenso (sostituzione di un aminoacido in un altro; qui una transizione da AT a GC cambia il codone per lisina ad acido glutammico)



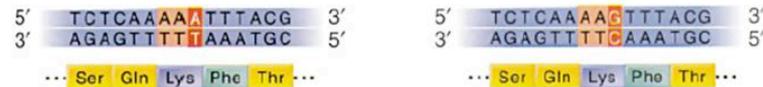
missenso

d) Mutazione nonsense (sostituzione di un aminoacido con un codone di stop; qui una mutazione per transversione da AT a TA cambia il codone per lisina a codone di stop UAA)



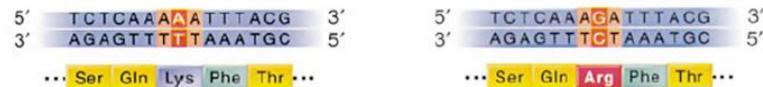
nonsense

f) Mutazione silente (cambiamento nel codone che non comporta un cambiamento dell'aminoacido; qui una mutazione da AT a GC in terza posizione del codone forma un codone che codifica ancora per lisina)



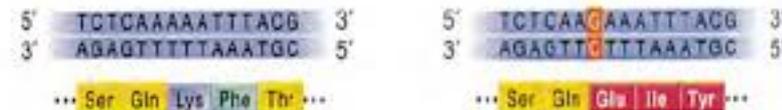
silente

e) Mutazione neutra (sostituzione di un aminoacido con un altro con proprietà chimiche simili; qui una mutazione per transizione da AT a GC cambia il codone per lisina a arginina)



neutra o
sinonima

g) Mutazione frameshift (inserzione o delezione di una o qualche coppia di basi che alterano la fase di lettura; qui l'inserzione di una coppia di basi GC scombina il messaggio a valle della glutammina)



frameshift

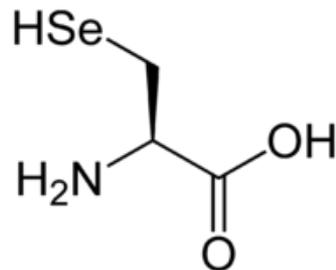
		Second letter					
		U	C	A	G		
First letter	U	UUU } Phe UUC } UUA } Leu UUG }	UCU } UCC } Ser UCA } UCG }	UAU } Tyr UAC } UAA Stop UAG Stop	UGU } Cys UGC } UGA Trp UGG Trp	U C A G	
	C	CUU } CUC } Leu CUA } CUG }	CCU } CCC } Pro CCA } CCG }	CAU } His CAC } CAA } Gln CAG }	CGU } CGC } Arg CGA } CGG }	U C A G	
	A	AUU } Ile AUC } AUA Met AUG }	ACU } ACC } Thr ACA } ACG }	AAU } Asn AAC } AAA } Lys AAG }	AGU } Ser AGC } AGA Stop AGG Stop	U C A G	
	G	GUU } GUC } Val GUA } GUG }	GCU } GCC } Ala GCA } GCG }	GAU } Asp GAC } GAA } Glu GAG }	GGU } GGC } Gly GGA } GGG }	U C A G	

Third letter

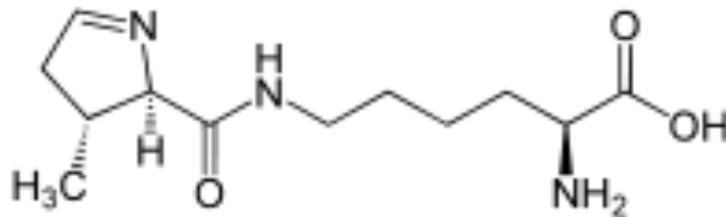
The mitochondrial genetic code: one of the few slightly variant minor codes

Due α -amminoacidi anomali raramente usati nella sintesi proteica

Selenocisteina. Compare sporadicamente in poche proteine sia in procarioti che eucarioti (uomo compreso). E' codificata da **UGA**, che in presenza di una particolare sequenza sul mRNA detta SECIS, al seguito dell' UGA o al 3' non tradotto, viene riconosciuto dal suo apposito tRNA anziché da un fattore di terminazione.



Pirrolisina. E' stata osservata in poche proteine di procarioti. E' codificata da **UAG**, che in presenza di una particolare sequenza sul mRNA detta PYLIS, viene riconosciuto dal suo apposito tRNA anziché da un fattore di terminazione.



Open reading frames

- I codoni sono letti senza interruzioni.
- Esistono tre “reading frames” o cornici di lettura
- Qual è quella «giusta»? Dove inizia? -> Metionina iniziale.

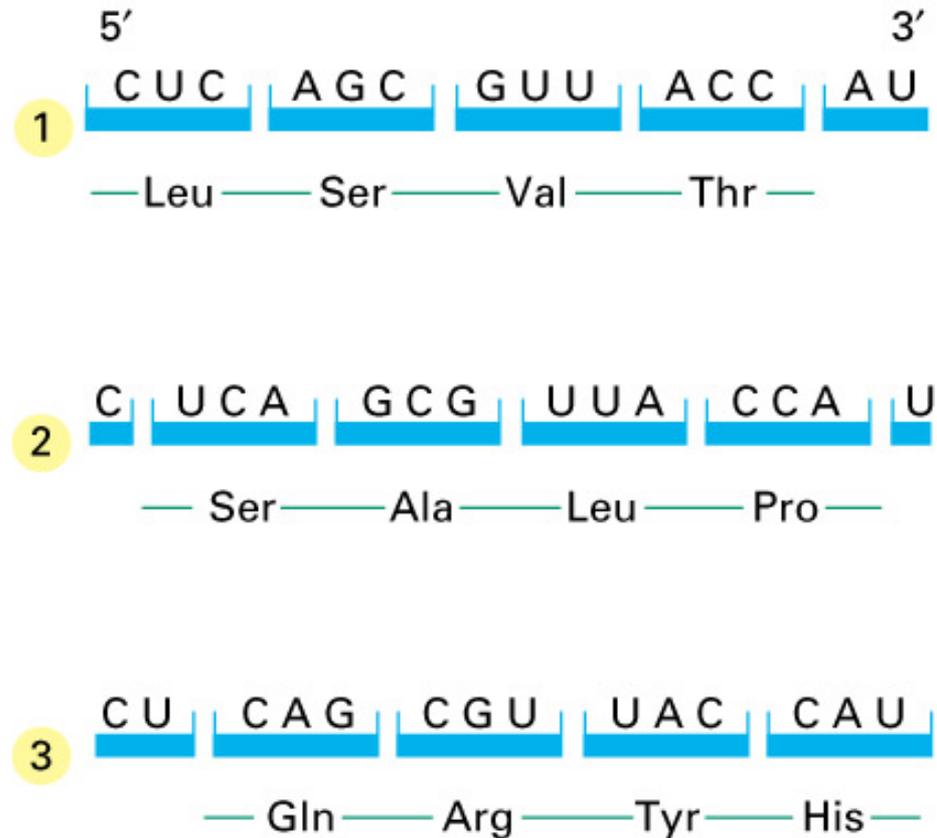
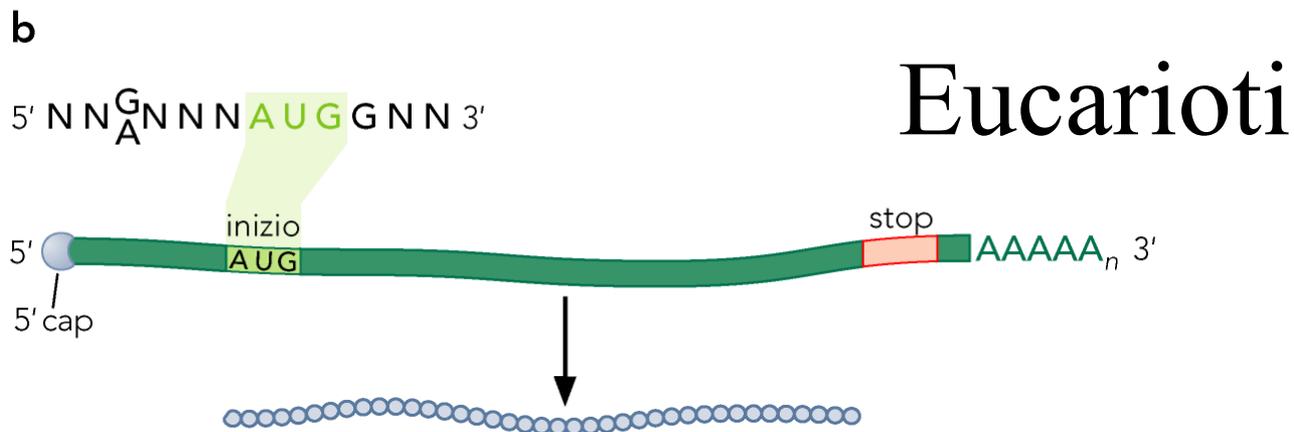
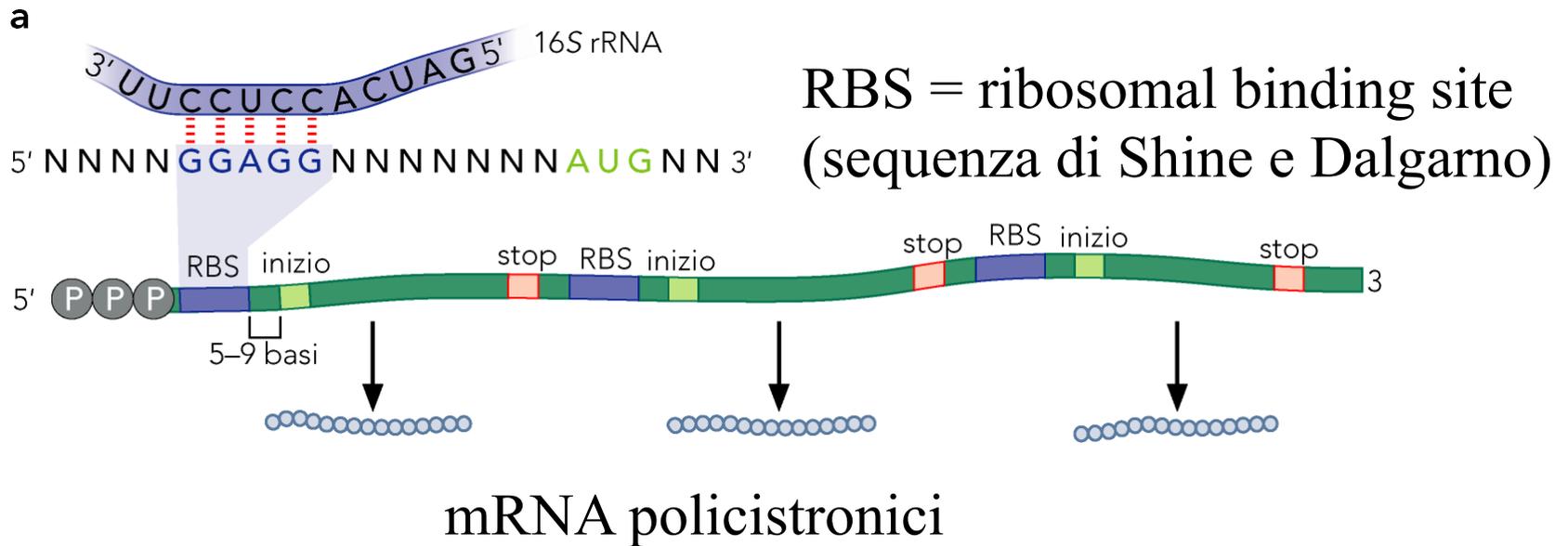


Figure 6-51. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

mRNA procariotici ed eucariotici

Procarioti



Transfer RNA (tRNA)

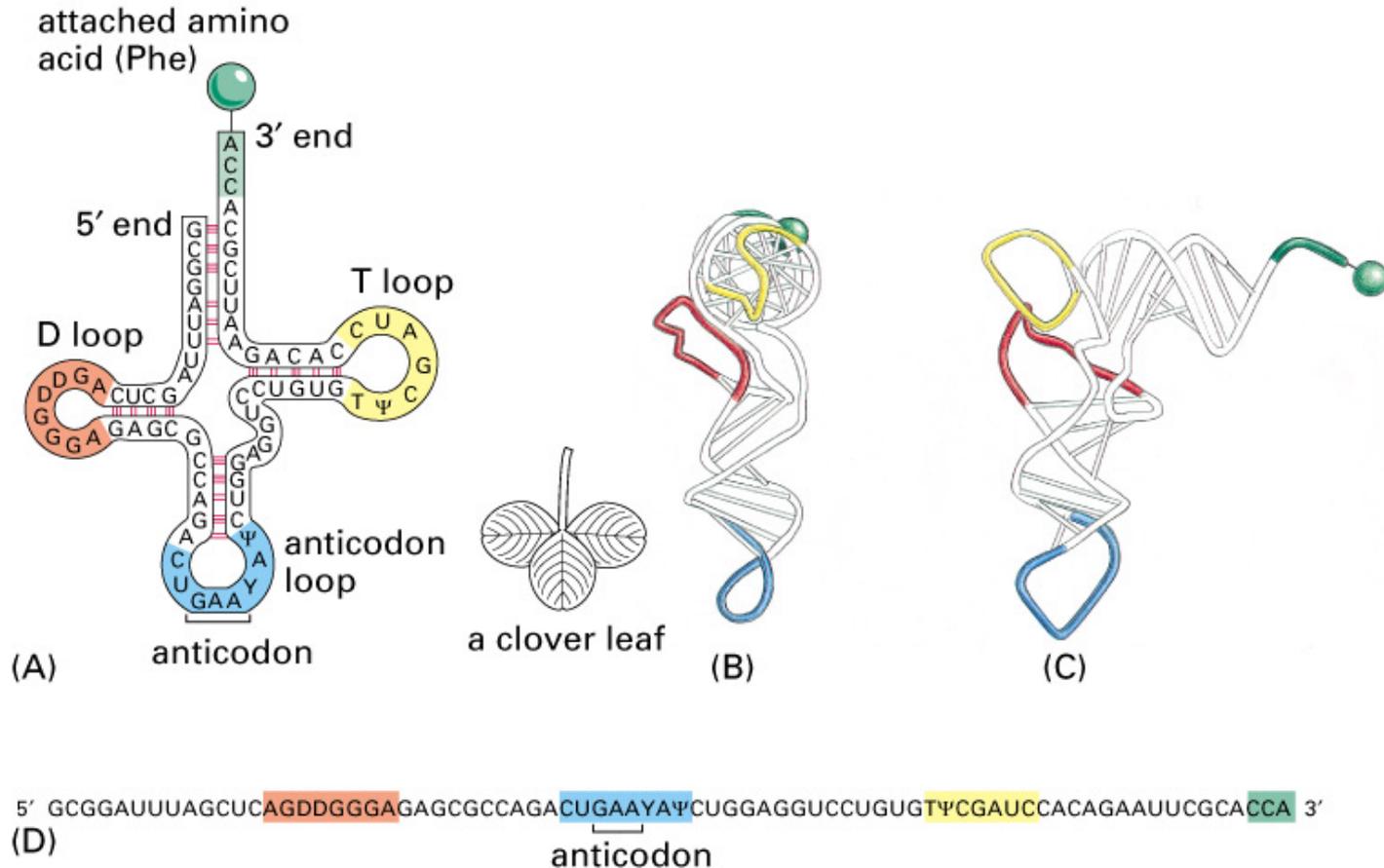
Sono piccoli RNA (di circa 70 – 90 nucleotidi) preposti alla **decodifica** dei mRNA nel processo della traduzione a livello dei ribosomi, cioè all'associazione a ciascun codone dell'amminoacido pertinente in accordo al codice genetico (**adattatori fra codoni e amminoacidi**).

Presentano una **struttura secondaria** (a trifoglio) e **terziaria** (a L) omogenea le cui caratteristiche generali servono a farli interagire indistintamente ai siti preposti sul ribosoma (siti A, P, E).

Vanno incontro a **numerose modifiche enzimatiche** perlopiù a livello di basi, alcune comuni a tutti, altre specifiche di ciascun tRNA.

Le differenze tra loro nella struttura primaria e nelle modifiche specifiche consentono a ciascuna amminoacil-tRNA-sintetasi di **riconoscere** solo i tRNA di propria competenza e di legare al loro 3' terminale l'amminoacido appropriato a ciascuno di essi.

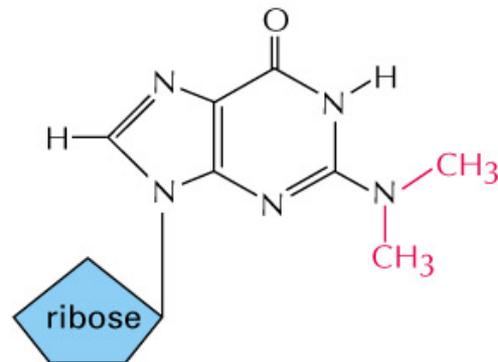
Transfer RNA (tRNA)



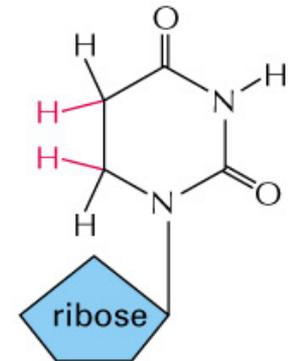
- L' anticodone è posto tra una pirimidina (Y) al 3' ed un uracile al 5'

Modifiche covalenti ai tRNA

Quasi 1 nucleotide su
10 è modificato,
circa 50 tipi di
modificazioni

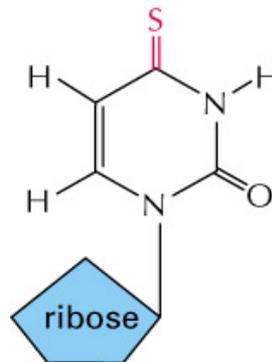


two methyl groups added to G
(*N,N*-dimethyl G)

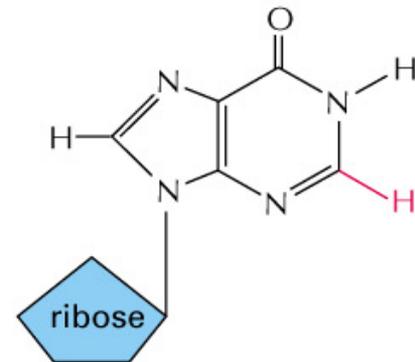


two hydrogens added
to U (dihydro U)

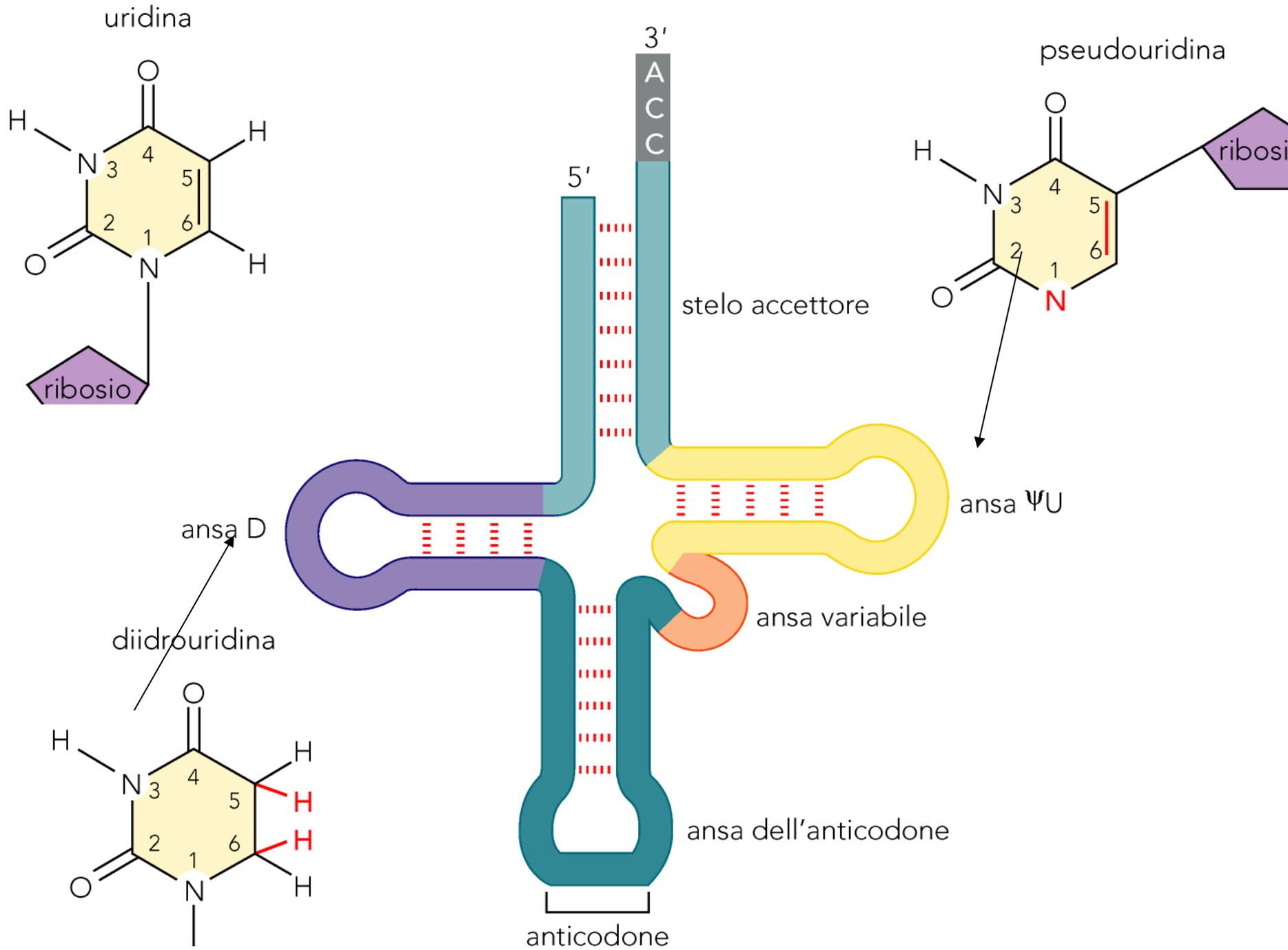
D

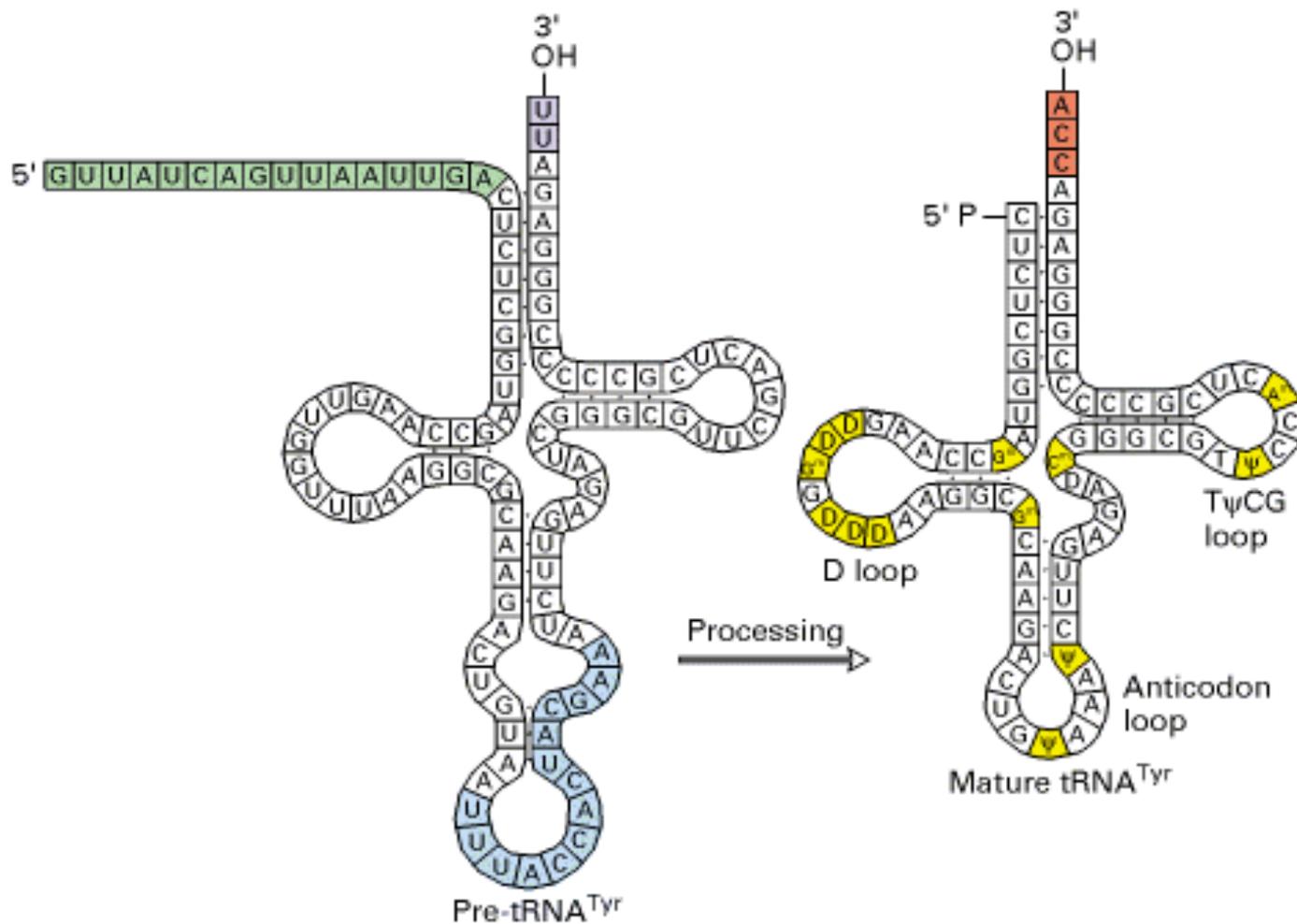


sulfur replaces oxygen in U
(4-thiouridine)



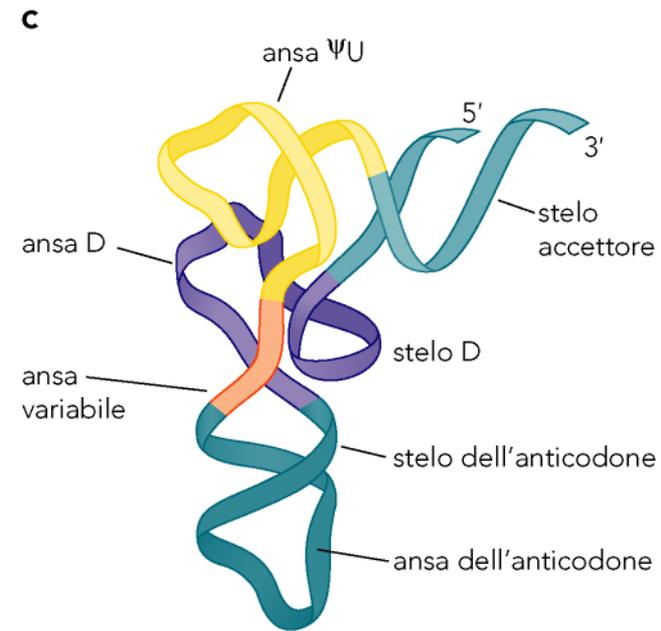
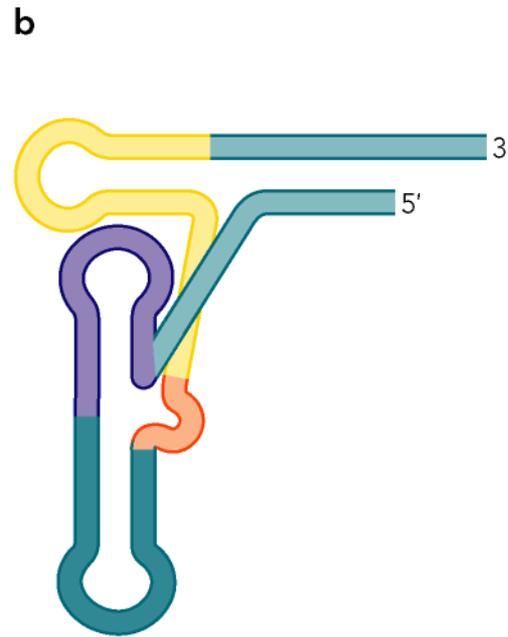
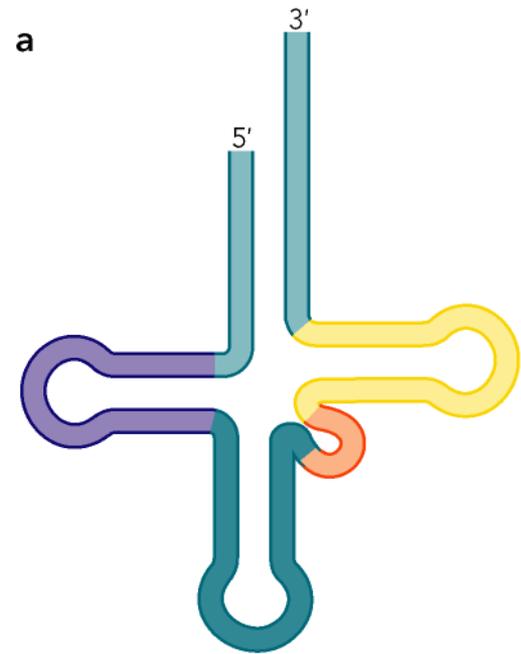
deamination of G
(inosine)





Processing of tyrosine pre-tRNA involves four types of changes. A 14-nucleotide intron (blue) in the anticodon loop is removed by splicing. A 16-nucleotide sequence (green) at the 5' end is cleaved by RNase P. U residues at the 3' end are replaced by the CCA sequence (red) found in all mature tRNAs. Numerous bases in the stem-loops are converted to characteristic modified bases (yellow). Not all pre-tRNAs contain introns that are spliced out during processing, but they all undergo the other types of changes shown here. D = dihydrouridine; Ψ = pseudouridine.

Ripiegamento del tRNA

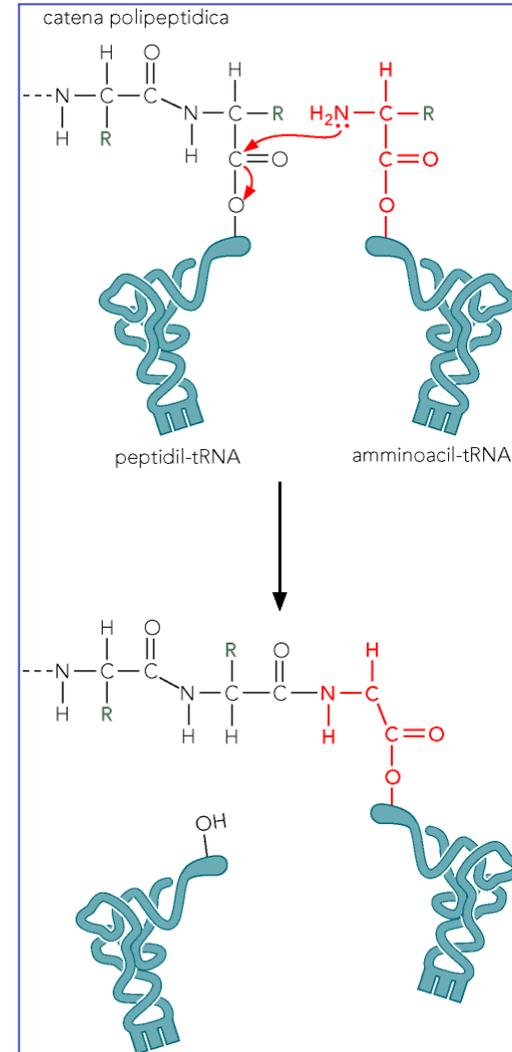
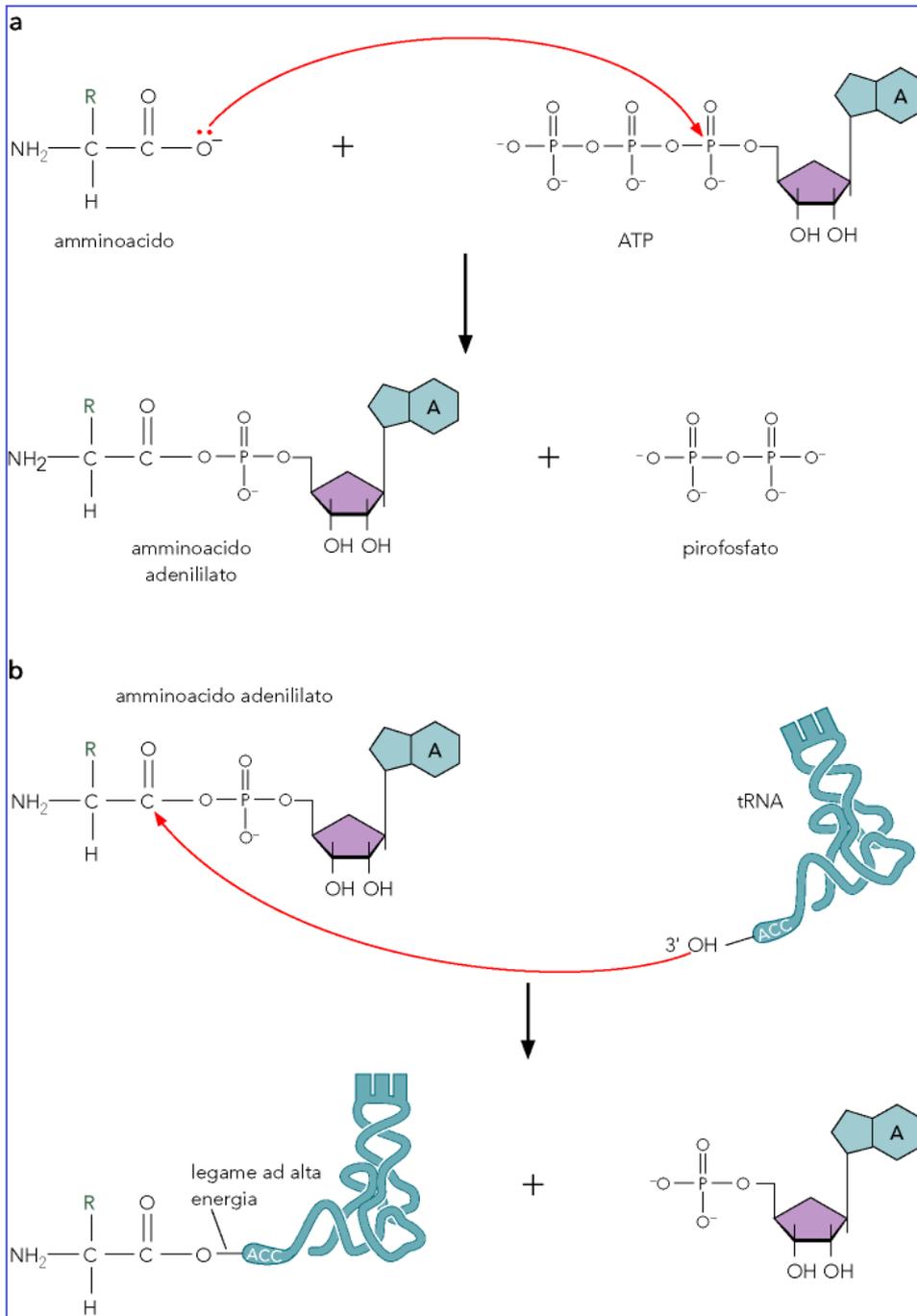


Le amminoacil-tRNA-sintetasi

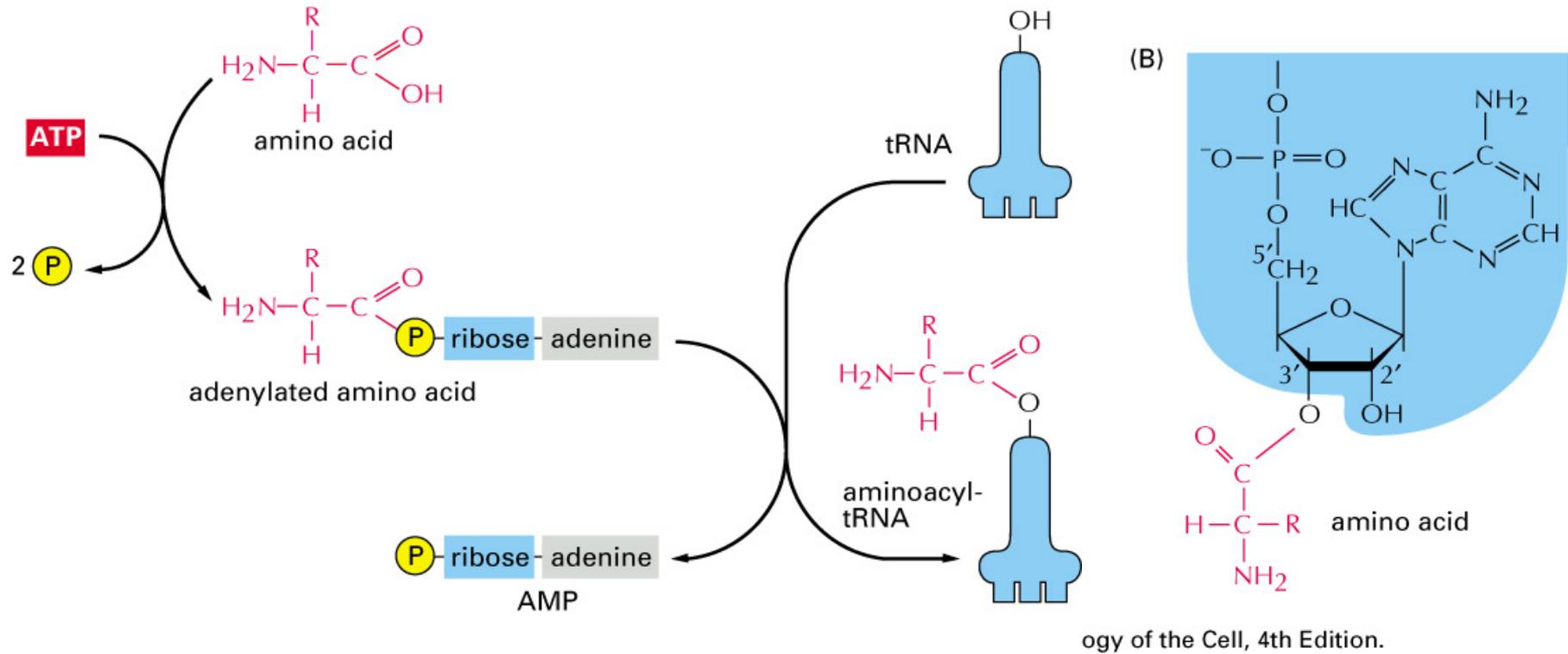
Questi enzimi (in genere **uno** per ciascuno dei **venti** amminoacidi utilizzati nella biosintesi proteica) hanno la funzione di legare l'amminoacido di loro pertinenza specificamente ai tRNA preposti al riconoscimento dei codoni relativi a quell'amminoacido.

1 amminoacido – 1 enzima – più tRNA

La reazione avviene in **due stadi** attraverso un intermedio (l' amminoacil-AMP), e porta a legare l' amminoacido al ribosio 3' terminale del tRNA mediante un legame di tipo estereo.



Attivazione di amino acidi



ogy of the Cell, 4th Edition.

Figure 6-56. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

- Aminoacil-tRNA sintetasi: il gruppo carbossile è attivato dal legame a AMP, ed è poi trasferito al 3' terminale di tRNA
- Si forma un **legame** acilico, ad **alta energia**
- Si consuma un ATP

I due adattatori

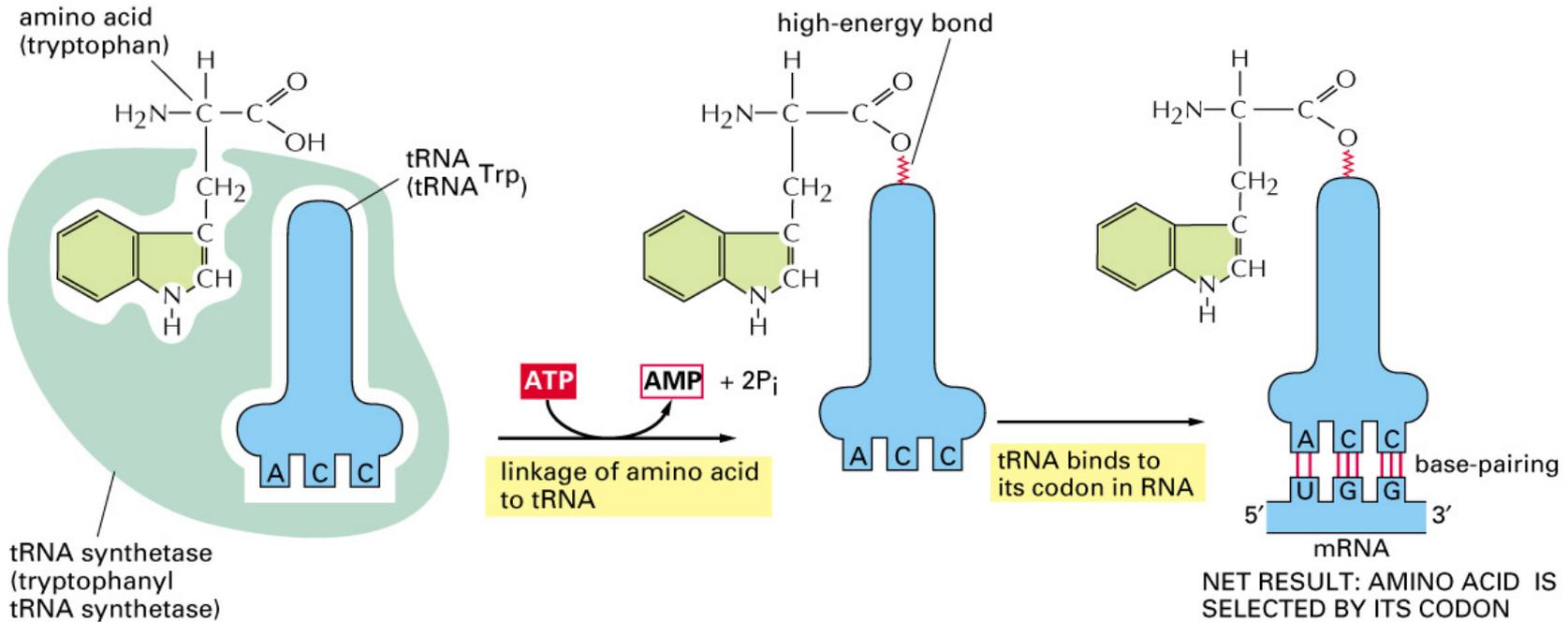


Figure 6-58 part 1 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Figure 6-58 part 2 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Esistono due classi di aminoacil-tRNA sintetasi:

classe I (tipicamente monomeri) legano al 2' OH dell'ultimo ribosio;

classe II (tipicamente dimeri o tetrameri) legano al 3' OH dell'ultimo ribosio.

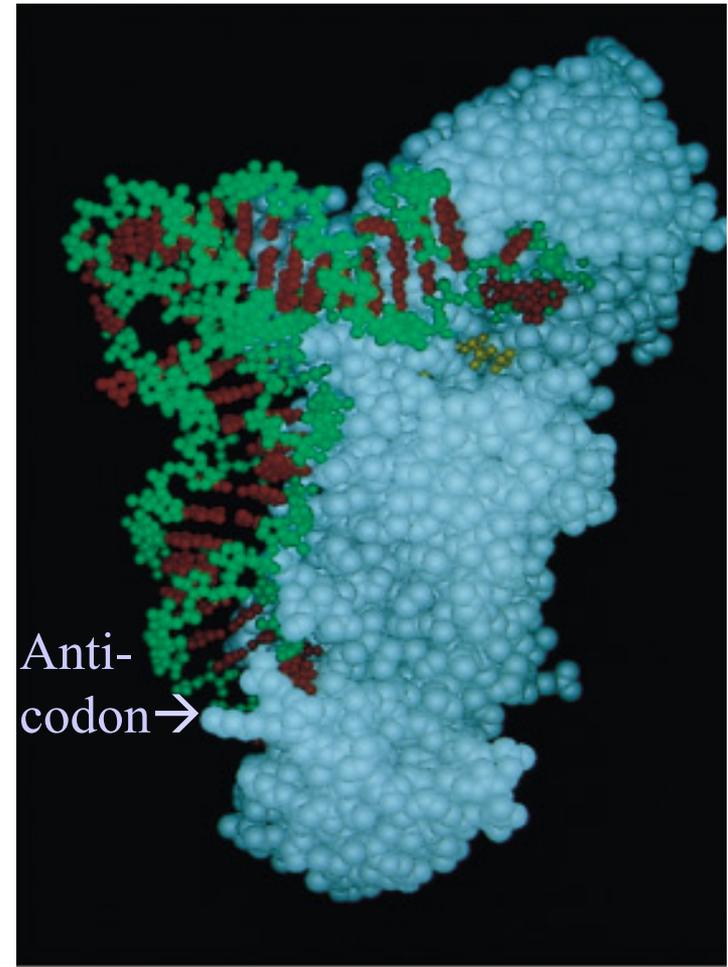
Aminoacil-tRNA sintetasi

Ogni amino acido (aa) viene legato al suo tRNA da una tRNA sintetasi specifica (20 diversi tipi, di solito)

Una sintetasi può riconoscere più di un tRNA (**tRNA isoaccettori**)

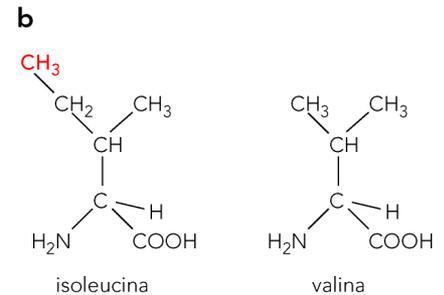
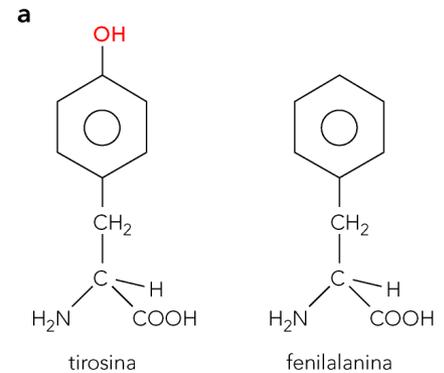
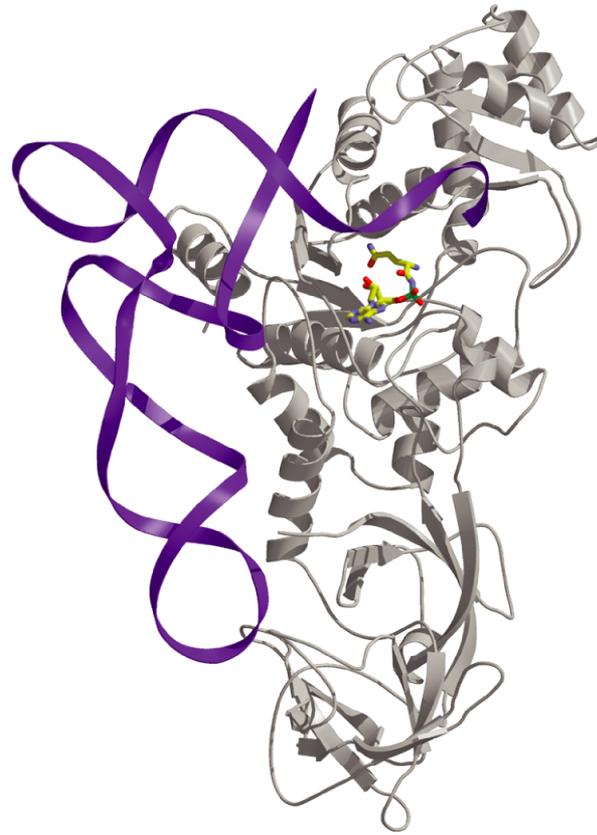
Una tRNA sintetasi riconosce solo un tipo di aa.

I siti di riconoscimento del tRNA sono: lo **stelo accettore** e l'**ansa anticodone**.



Accuratezza dell' amminoacil-tRNA-sintetasi

- Alcuni aa sono molto simili (es Ile e Leu, Val)
- Errori 1/1000



Hydrolytic editing

- Il riconoscimento dell'aa è chimicamente complesso. L'enzima ha tasche per riconoscere i diversi aa
- Alcune tRNA sintetasi hanno un sito di correzione
- Il ribosoma non è in grado di riconoscere il carico del tRNA (es: Cys → Ala)

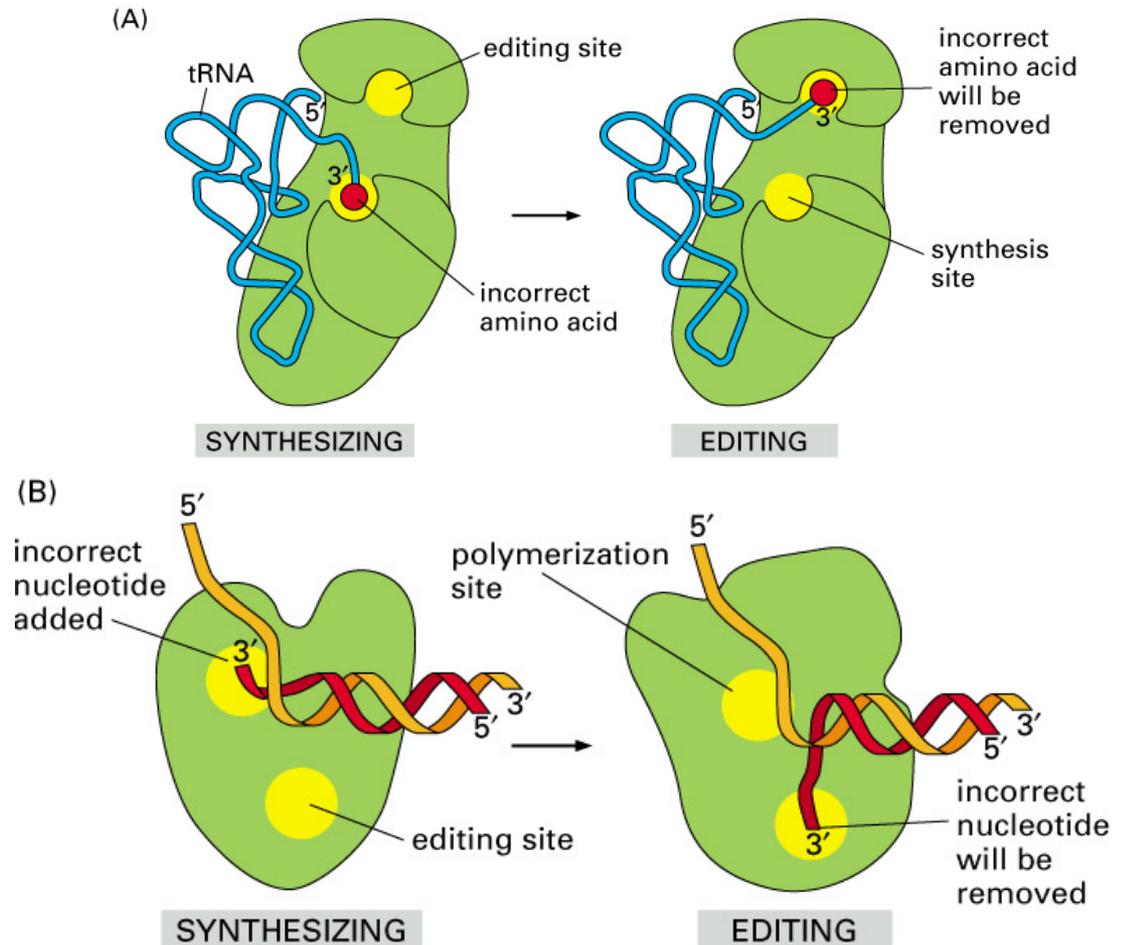
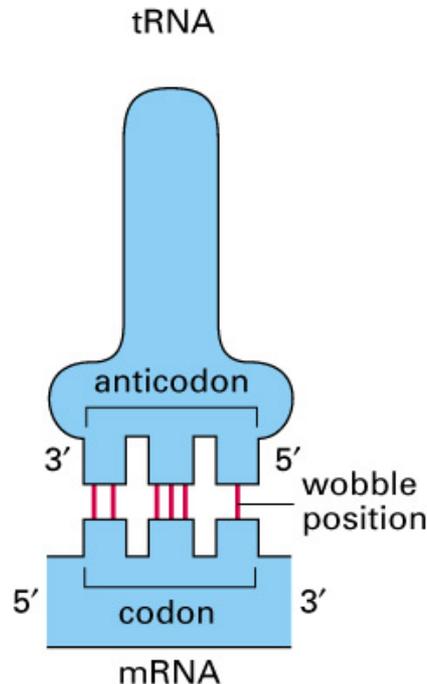


Figure 6-59 part 2 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Appaiamento codone anticodone

- Un tRNA può riconoscere codoni diversi usando accoppiamento tentennante (wobble) al 5' (spesso G:U)



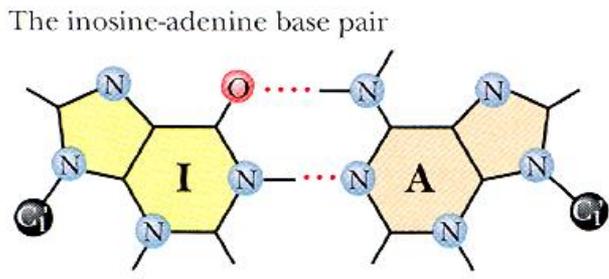
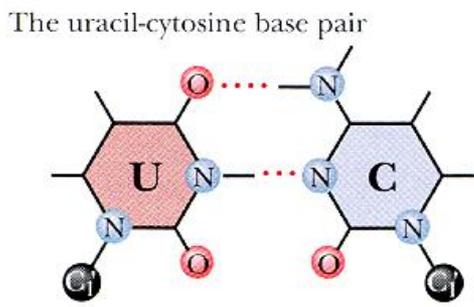
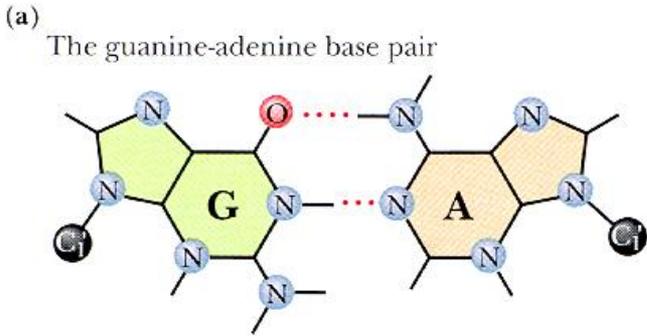
bacteria

wobble codon base	possible anticodon bases
U	A, G, or I
C	G or I
A	U or I
G	C or U

eucaryotes

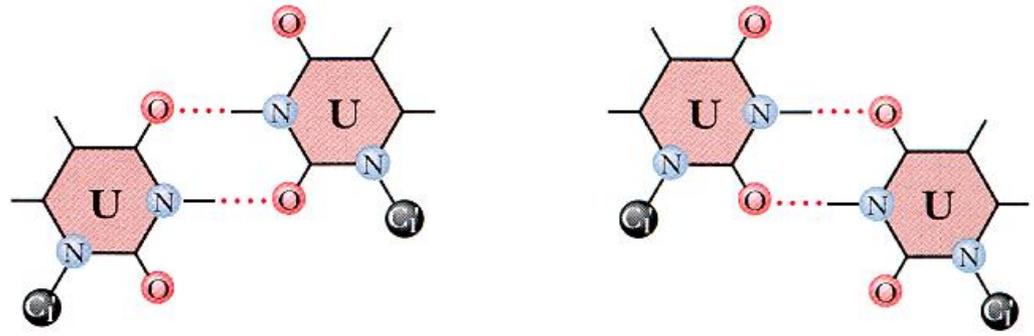
wobble codon base	possible anticodon bases
U	G or I
C	G or I
A	U
G	C

Ciò rende conto del fatto che il numero degli anticodoni è inferiore a quello dei codoni (61) ma superiore a quello degli aa (20).

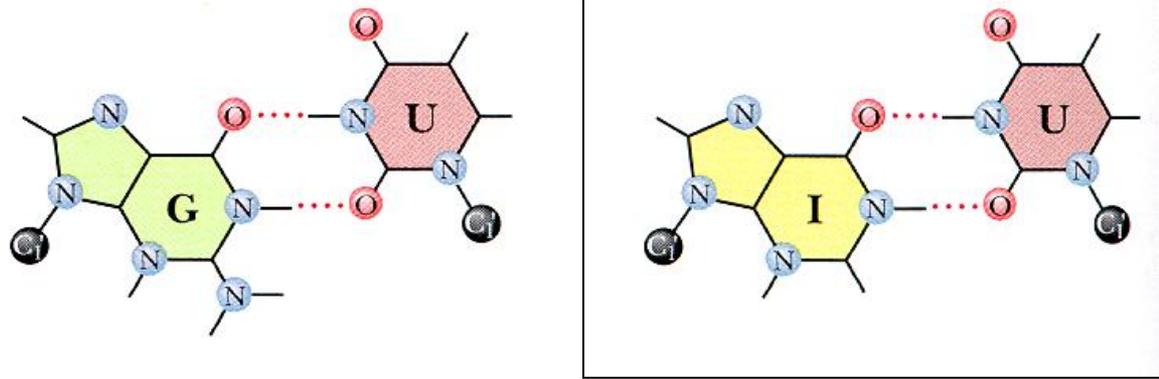


(b) Anticodon Codon

The two possible uracil-uracil base pairs



The guanine-uracil and inosine-uracil base pairs are similar



"Wobble"

Figure 2. • Various base-pairing alternatives. (a) G:A is unlikely because the 2-NH₂ of G cannot form one of its H bonds; even water is sterically excluded. U:C may be possible even though the two

I ribosomi in procarioti ed eucarioti

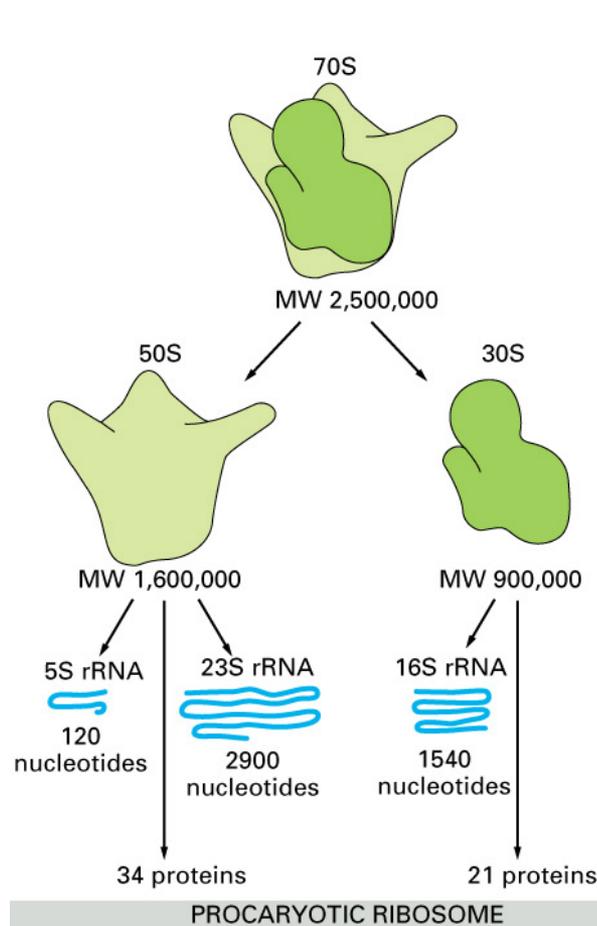


Figure 6-63 part 1 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

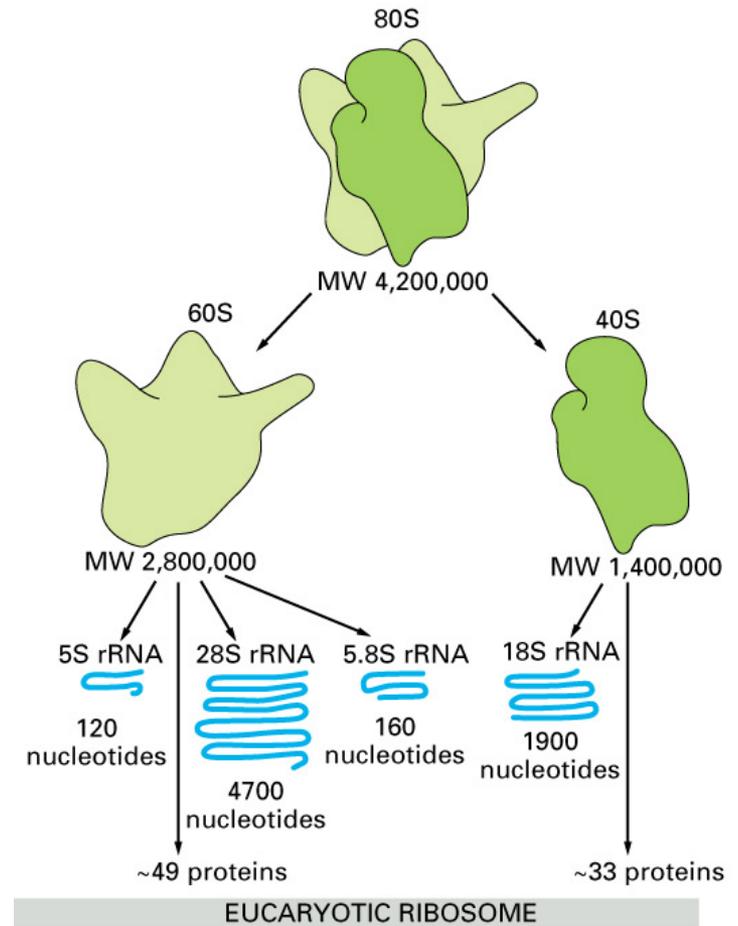
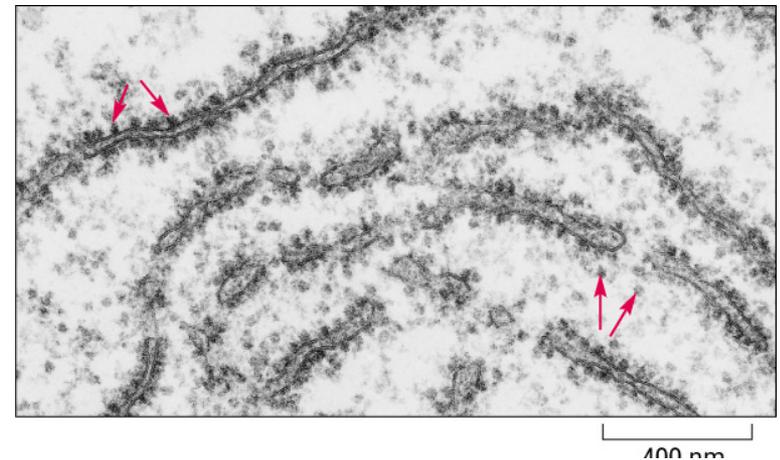


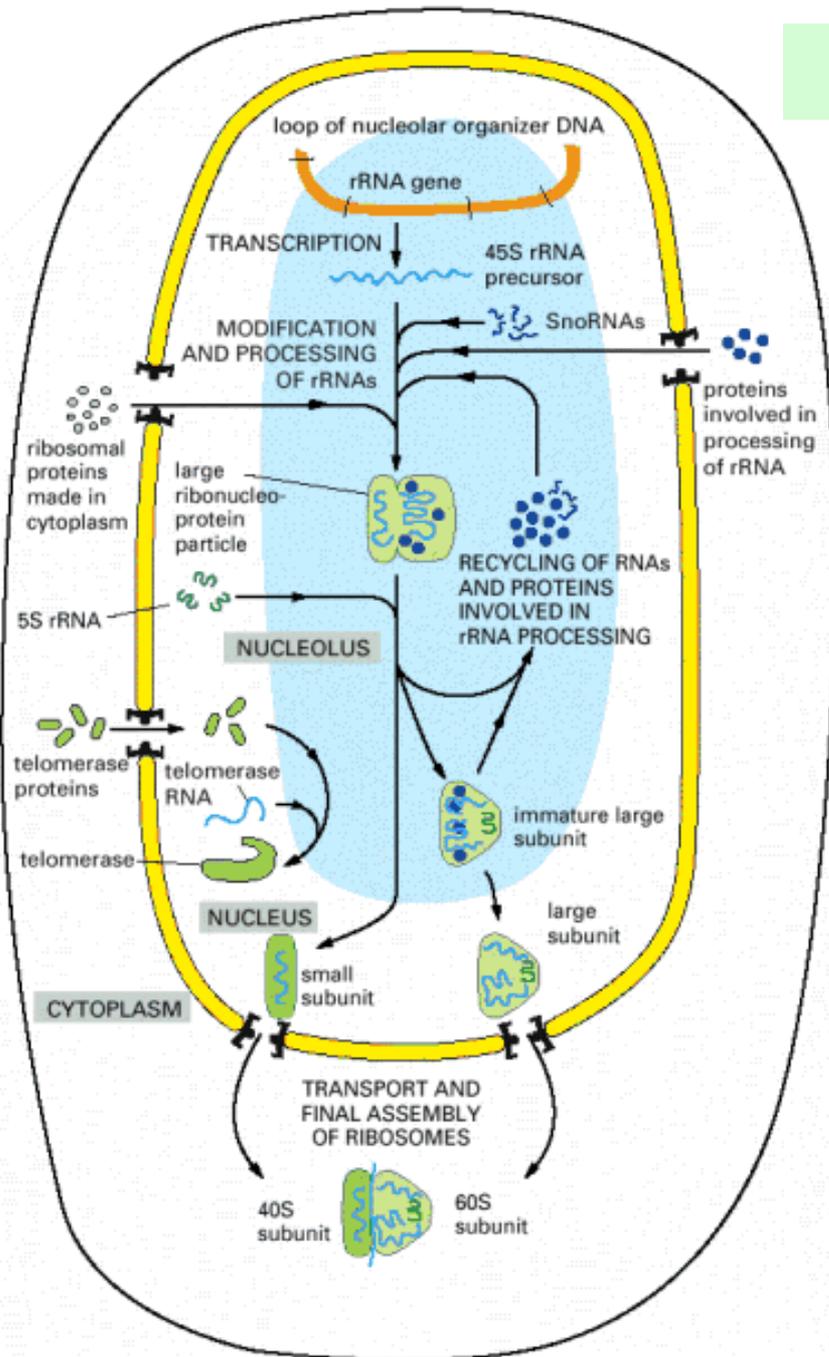
Figure 6-63 part 2 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Ribosomi in procarioti ed eucarioti

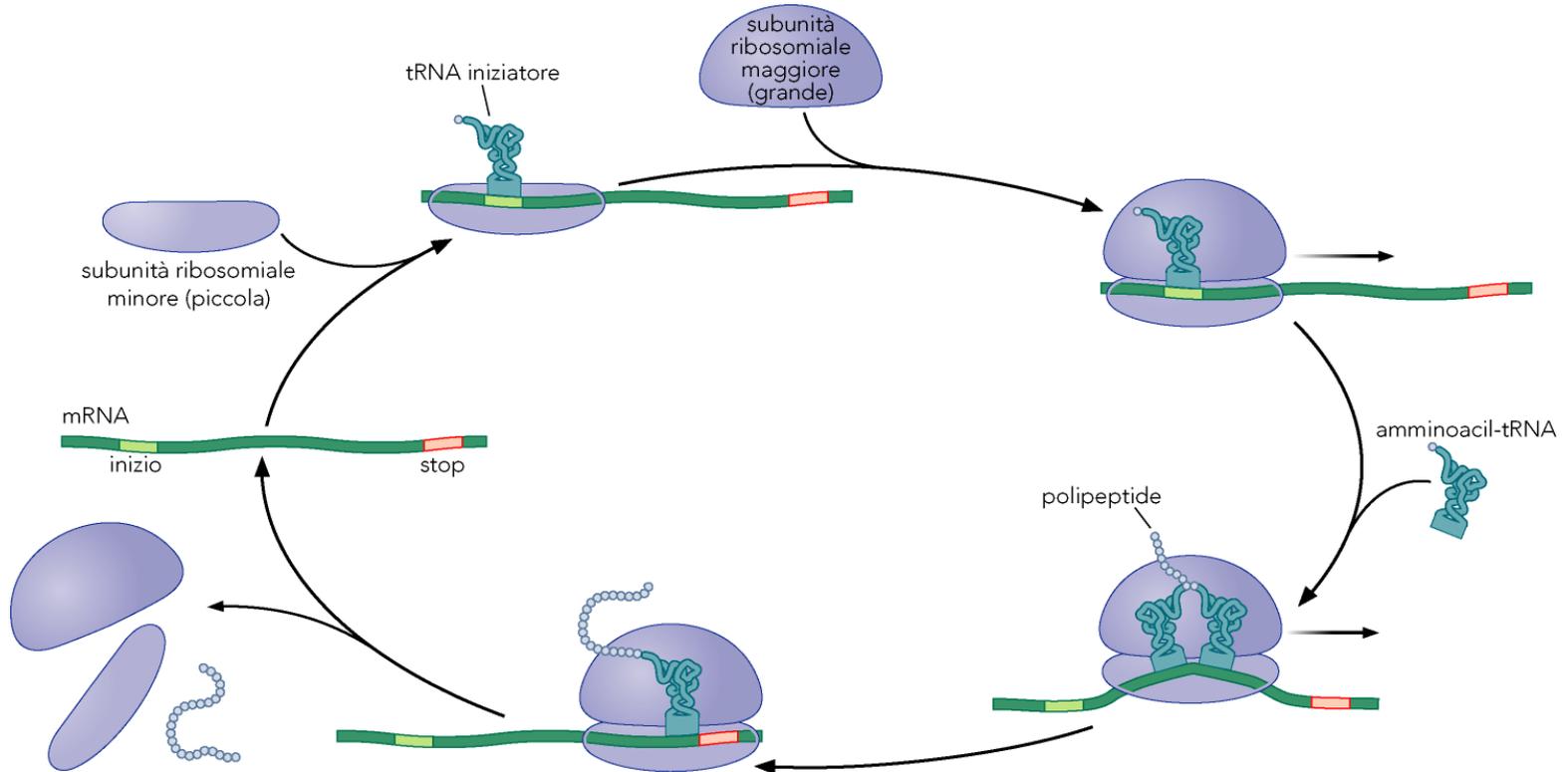
- I ribosomi sono composti da tre (quattro) RNA e ≈ 50 (≈ 80) proteine diverse, con una massa $> 2,5$ MDa
- Nei **procarioti** la **velocità di sintesi** è di circa **20 aa/sec**, quella della trascrizione 50-100 nt/sec. Sono quindi confrontabili e la traduzione riesce a reggere la velocità della trascrizione.
- Negli **eucarioti** di **2-4 aa/sec**, ma la traduzione avviene in un comparto diverso e non c'è quindi necessità che vadano in parallelo.



Ribosome assembling in eukaryotes



Ciclo ribosomiale

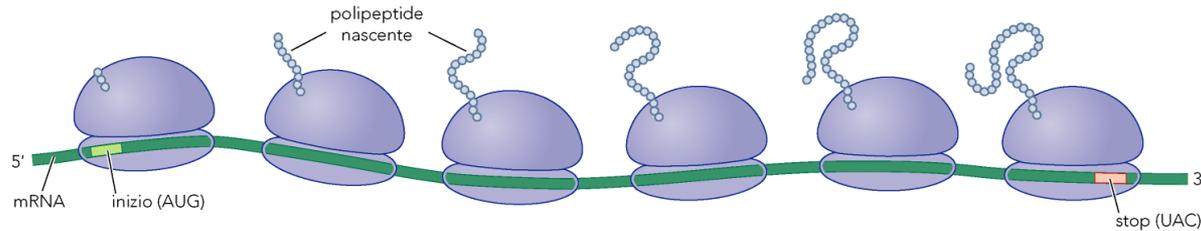


La traduzione inizia quando **mRNA** e **tRNA** iniziatore si **legano alla subunità minore**. Poi viene reclutata la subunità maggiore.

Successivamente inizia la sintesi proteica ed il ribosoma scorre sul mRNA.

Quando incontra il codone stop, il peptide viene rilasciato, e le due subunità si dissociano e sono poi pronte per un nuovo ciclo.

Ciclo ribosomiale



Un ribosoma è in contatto con circa 30 nt, ma nei poliribosomi sono distanziati circa 80 nt

Funzione del ribosoma: incorporazione di un amino acido in una proteina

I legami polipeptidici si formano trasferendo la catena polipeptidica da un tRNA all'altro: reazione **peptidil-transferasica**

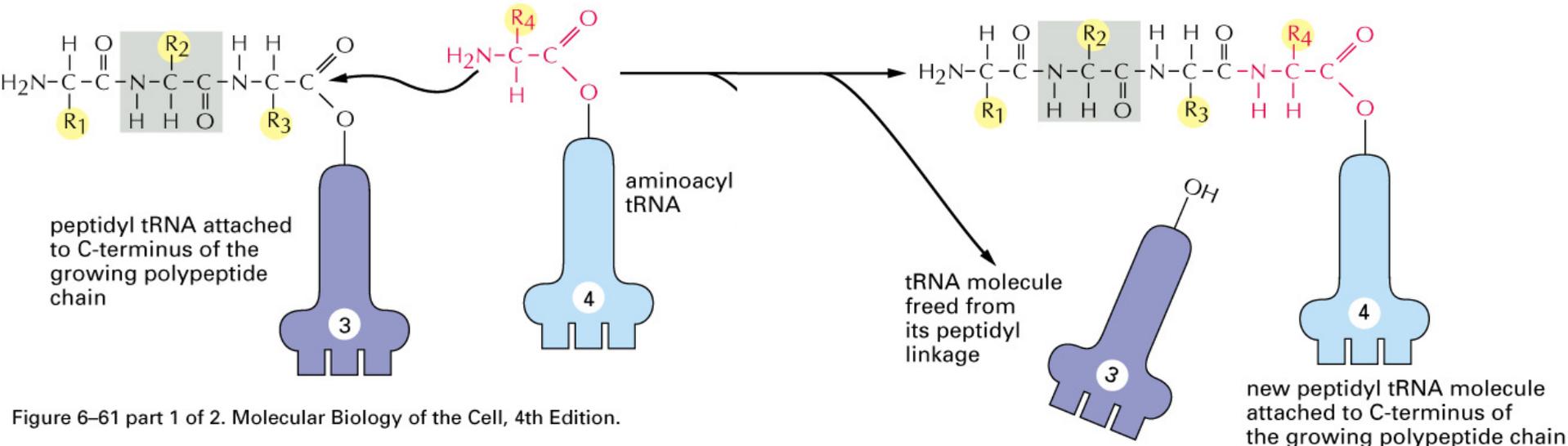
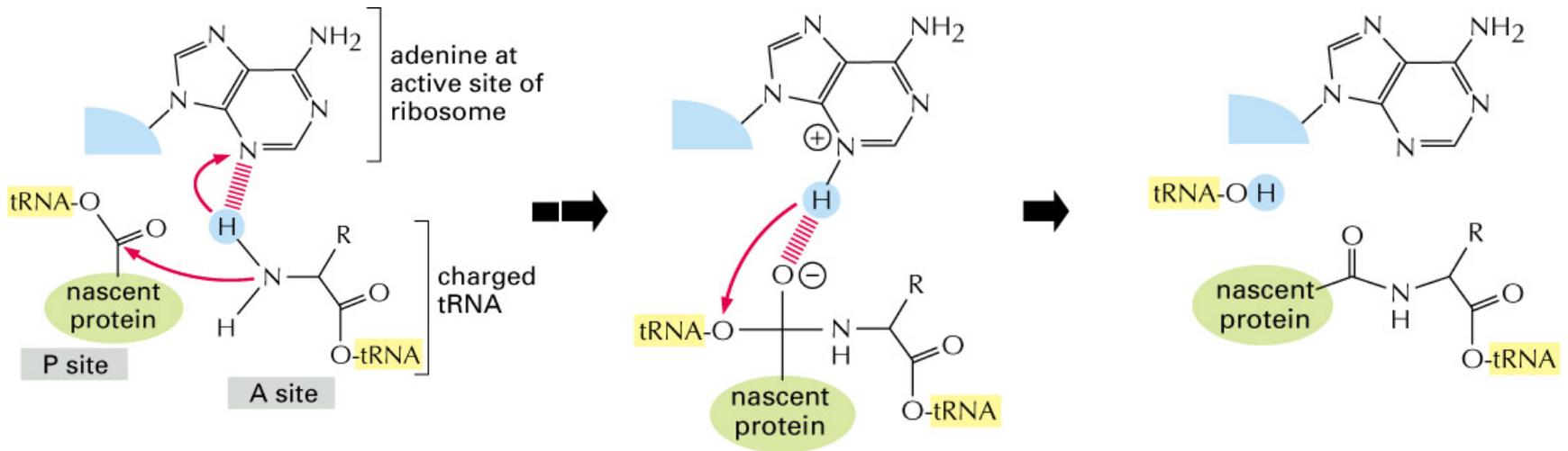


Figure 6-61 part 1 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Figure 6-61 part 2 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Peptidil transferasi



- Il sito catalitico della peptidil transferasi non contiene proteine ma solo RNA
- Un H di una Adenina sembra avere un ruolo nell'attivare la nucleofilicità dell'N del aa

Struttura dell' rRNA nella subunità grande di ribosoma batterico

- Il ribosoma è fatto essenzialmente di RNA. Nel sito catalitico c'è solo RNA

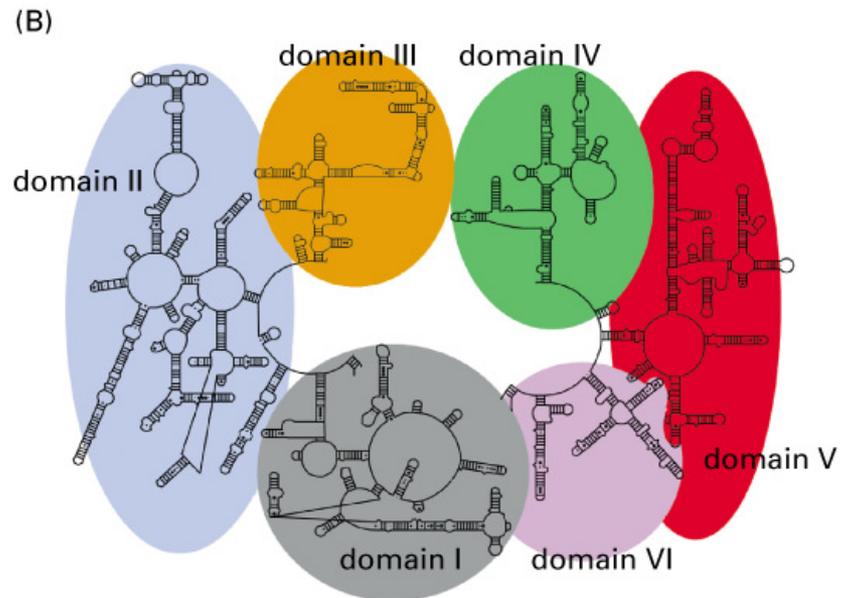
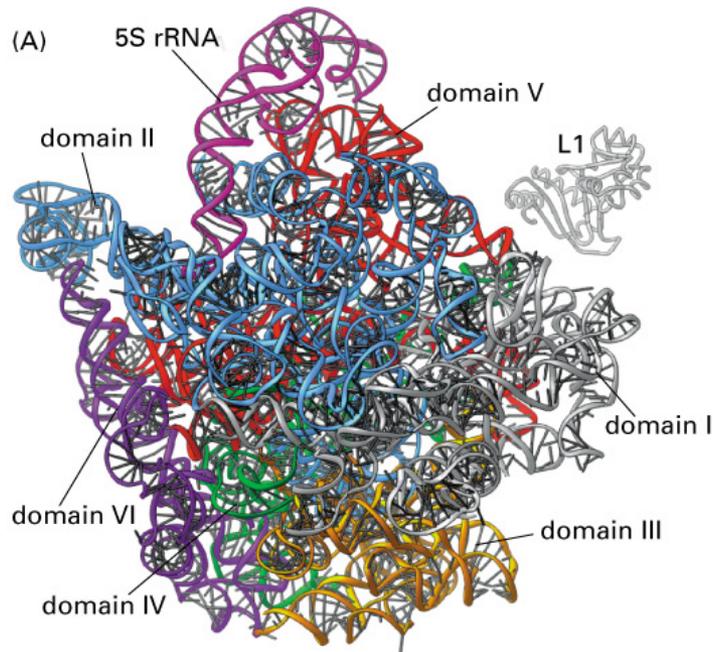
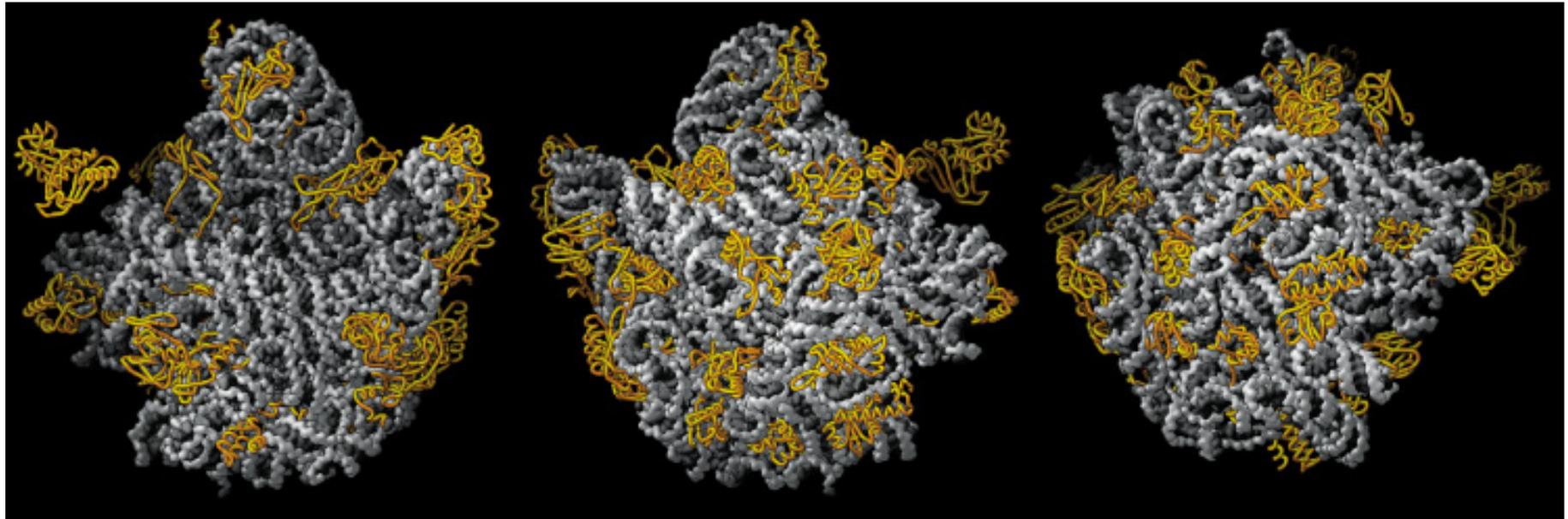


Figure 6-67 part 2 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Figure 6-67 part 1 of 2. Molecular Biology of the Cell, 4th Edition.

Le proteine nel ribosoma (large subunit)

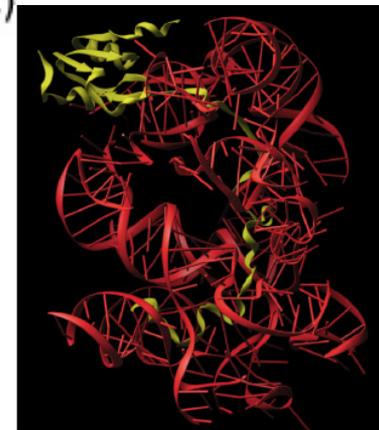


(A)

(B)

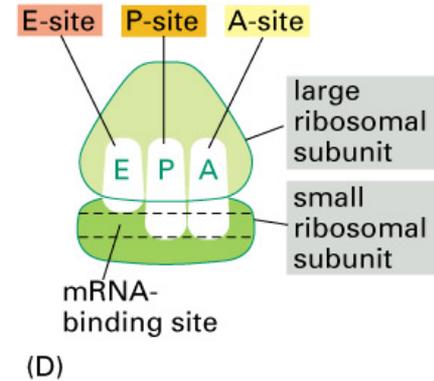
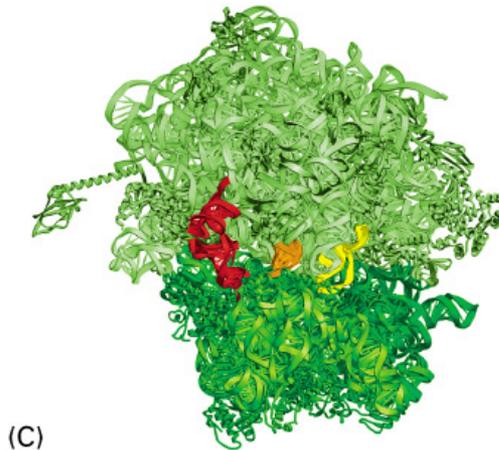
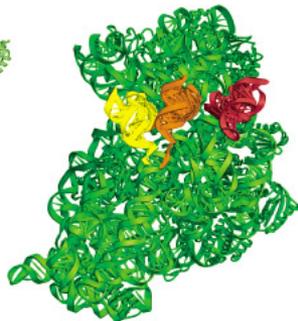
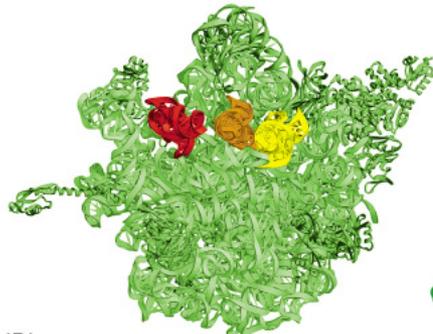
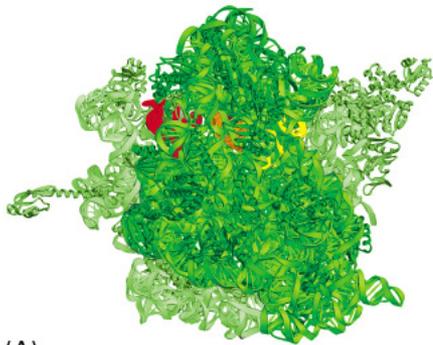
(C)

- Le proteine, in giallo, sono localizzate in periferia

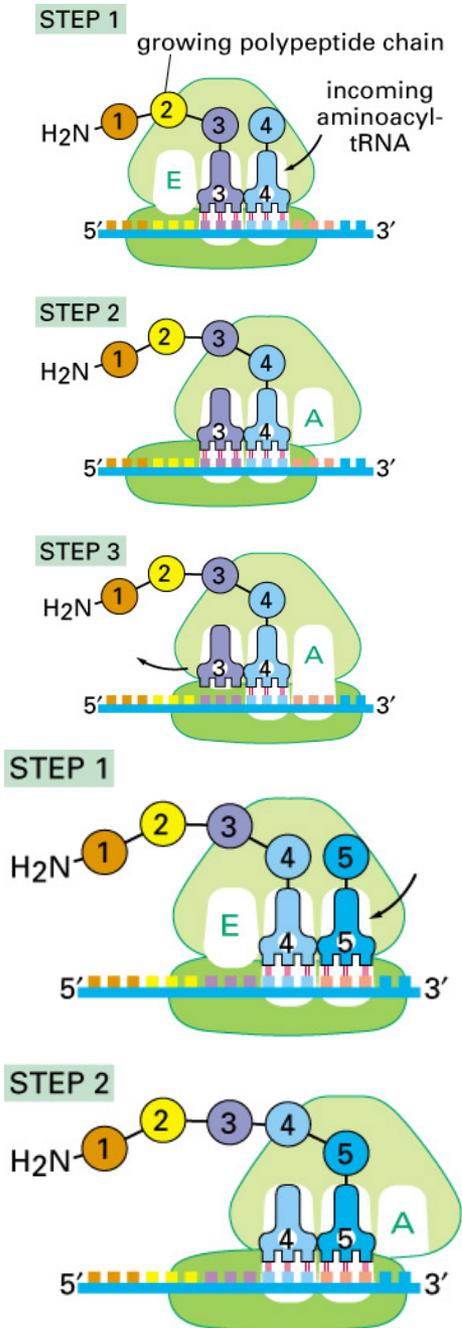


Il ribosoma ha tre siti di legame del tRNA: E, P e A

- I siti sono all' interfaccia tra le due subunità
- I canali per mRNA hanno dimensioni per RNA lineare
- Il mRNA tra i due codoni è piegato, per facilitare il reading frame
- Il canali di uscita del peptide permette alfa eliche ma non beta sheet
- Exit (E), Peptidil (P), Aminoacil (A)



Traduzione



- L' allungamento prevede l' entrata del tRNA nel sito A (step 1),
- Formazione del legame peptidico e trasferimento del peptide dal sito P ad A e la traslocazione ai siti E e P (step 2),
- L' uscita da E (step 3) e la entrata in A (step 1)

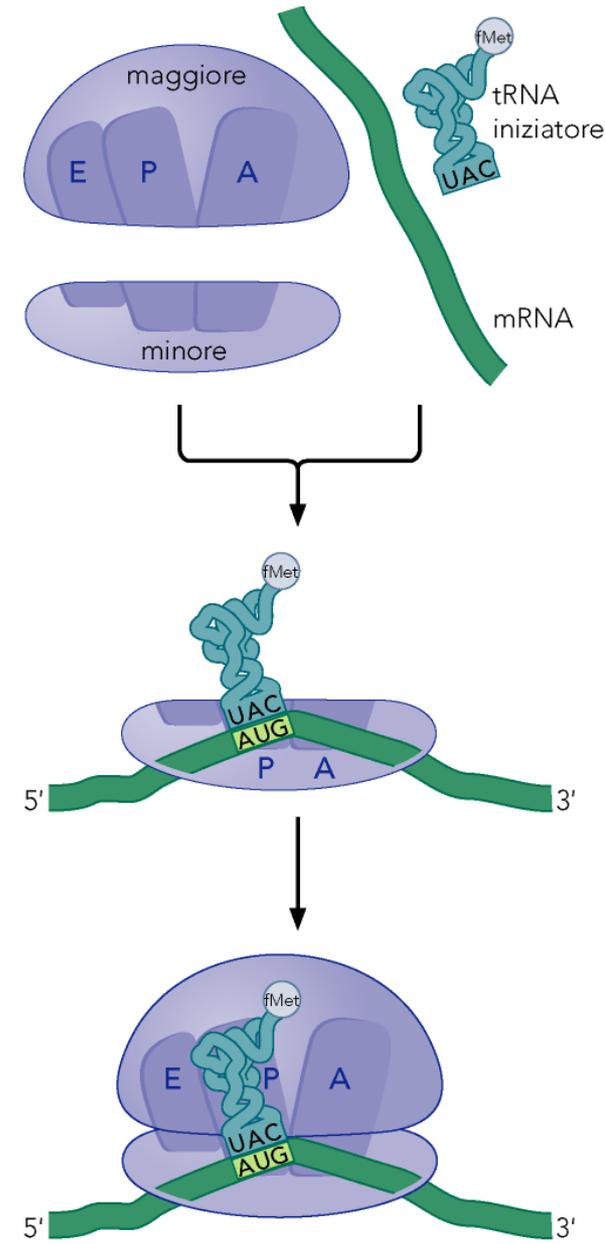
Il processo della traduzione

Consta di **tre** momenti:

- L' **inizio**, notevolmente diverso tra procarioti ed eucarioti, molto più complesso in questi ultimi.
- L' **elongazione**, molto simile tra procarioti ed eucarioti.
- La **terminazione**, pure simile tra procarioti ed eucarioti.

La iniziazione

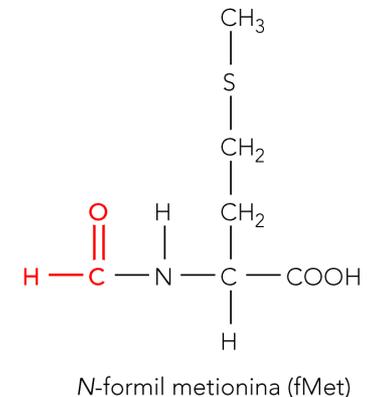
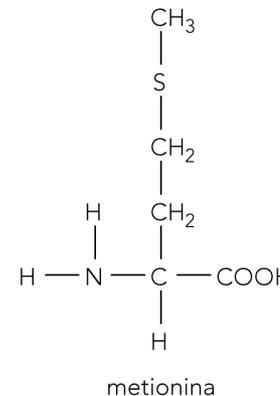
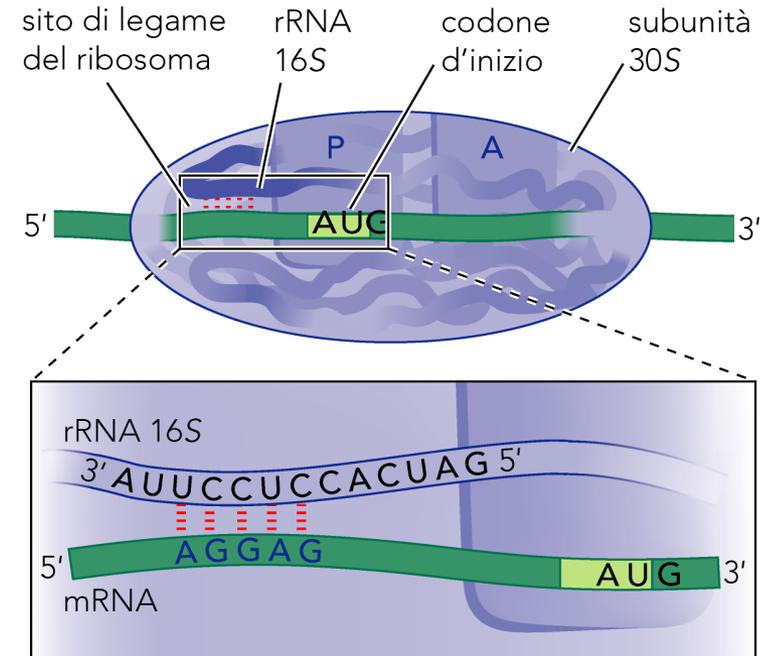
- Il tRNA iniziatore deve posizionarsi sul ATG iniziale e formare un complesso con la subunità minore,
- Poi viene reclutata la subunità maggiore e può iniziare la elongazione



Iniziazione: mRNA batterico

RBS sono riconosciute da rRNA 16S
La distanza tra RBS e AUG posiziona
lo start codon nel sito P

il tRNA iniziatore porta la **N-formil metionina** (che verrà maturata da deformilasi o da amminopeptidasi)



Iniziazione in procarioti

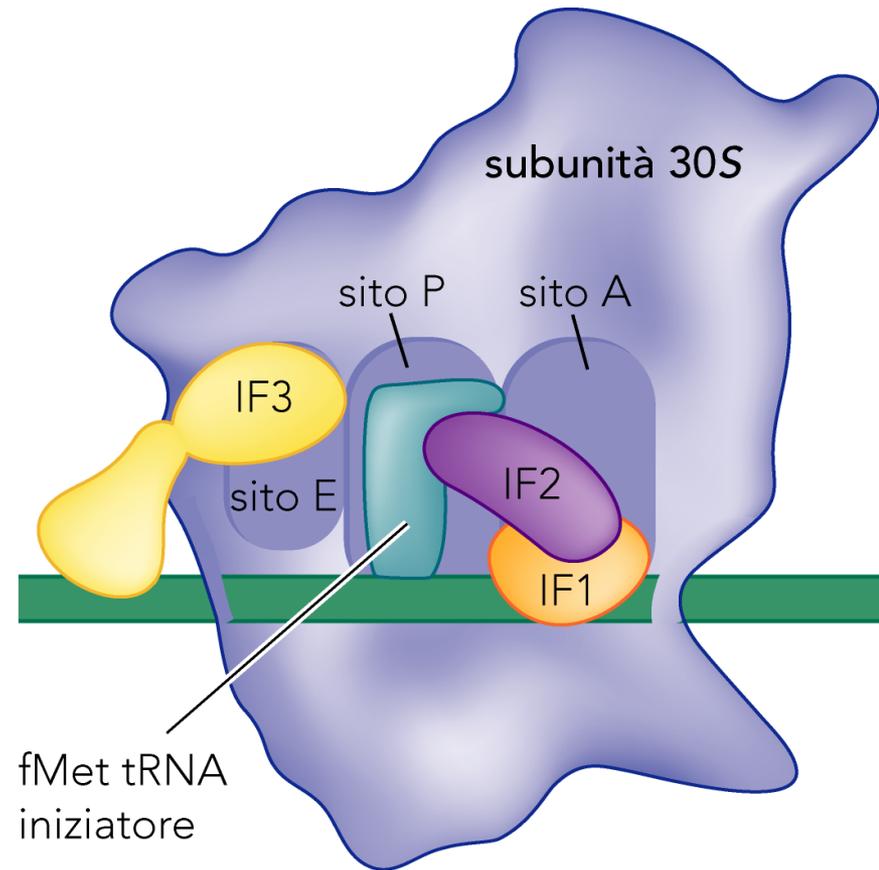
Intervengono tre **Initiation Factors**:

IF1, IF2 e IF3

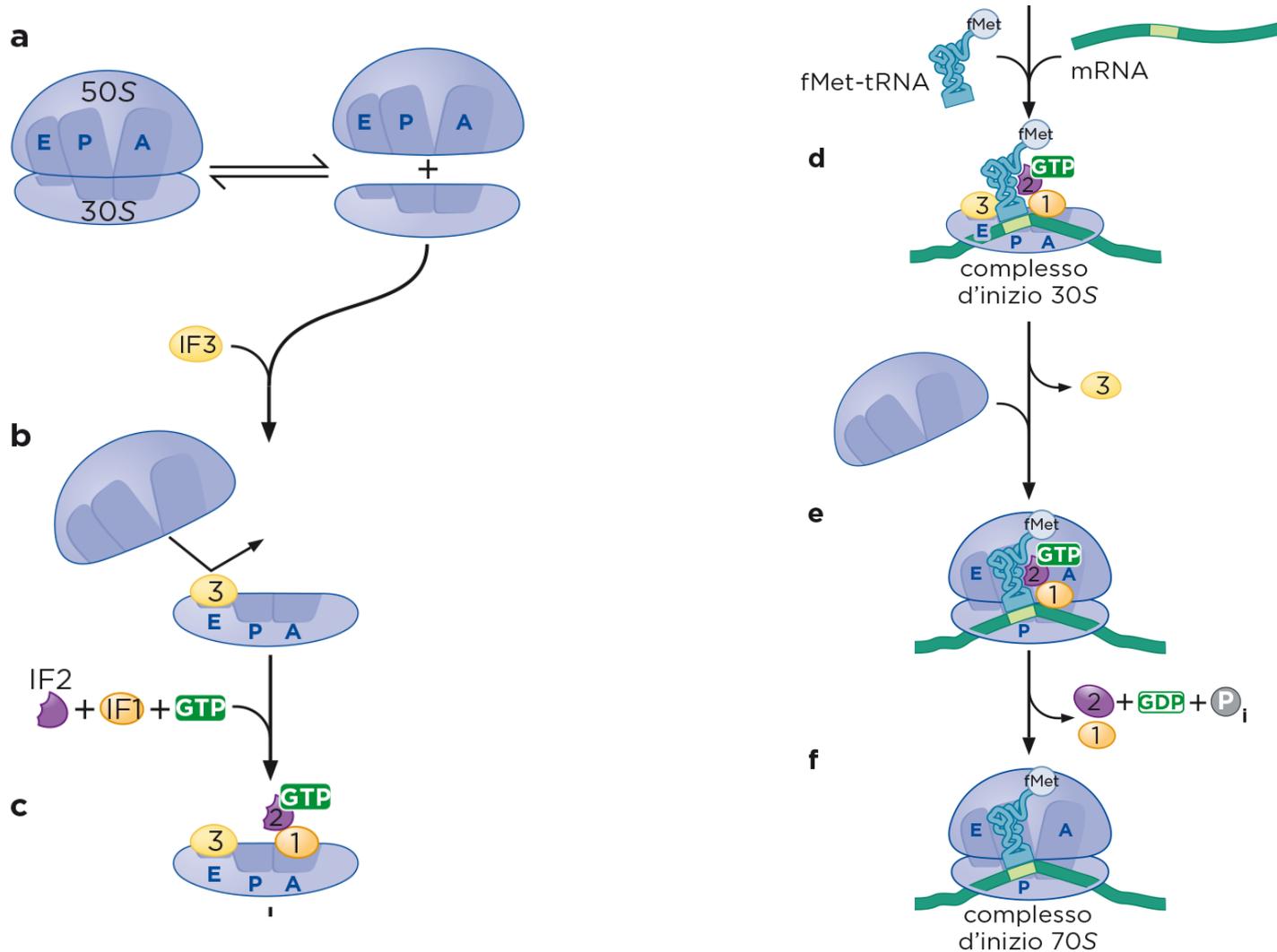
IF1 blocca il sito A,

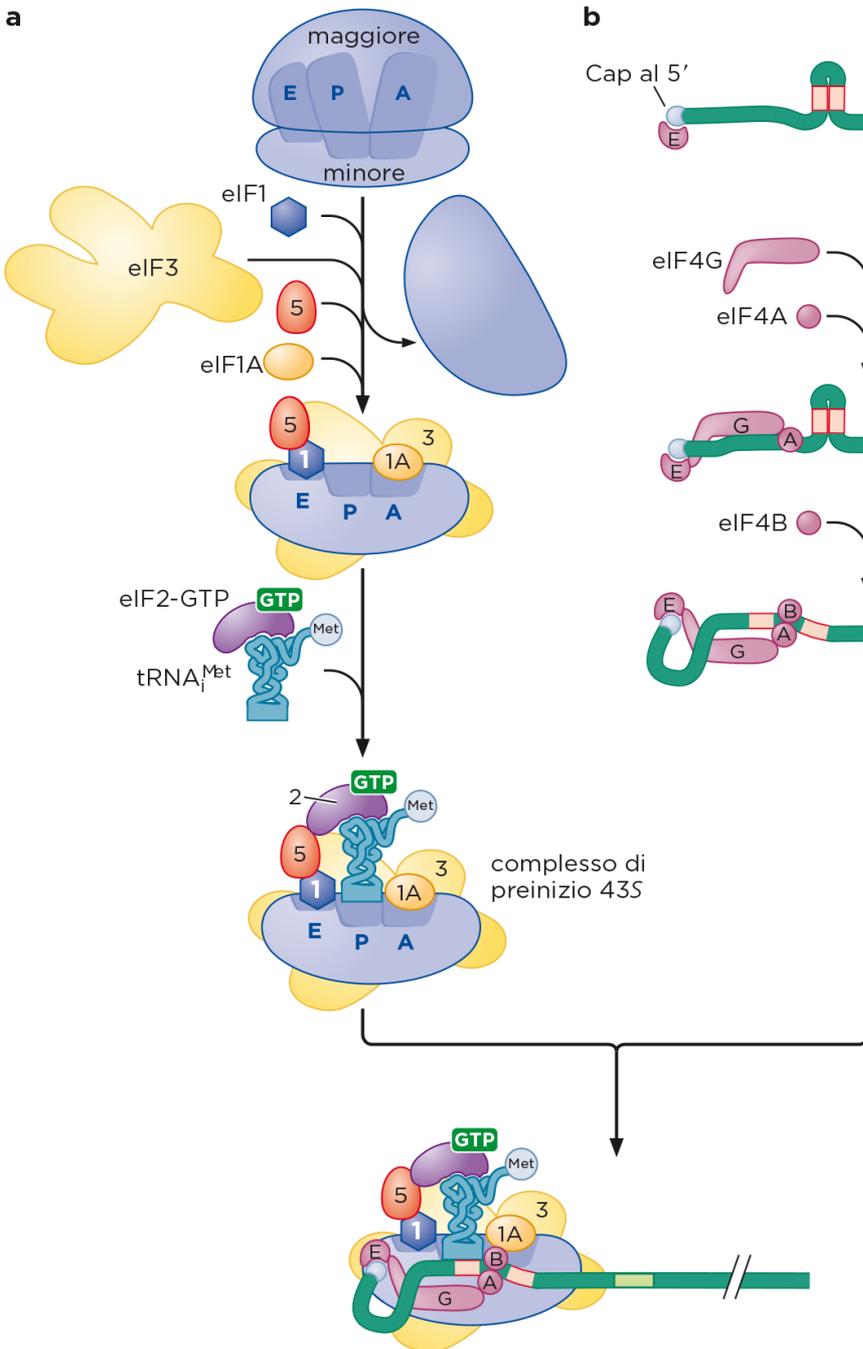
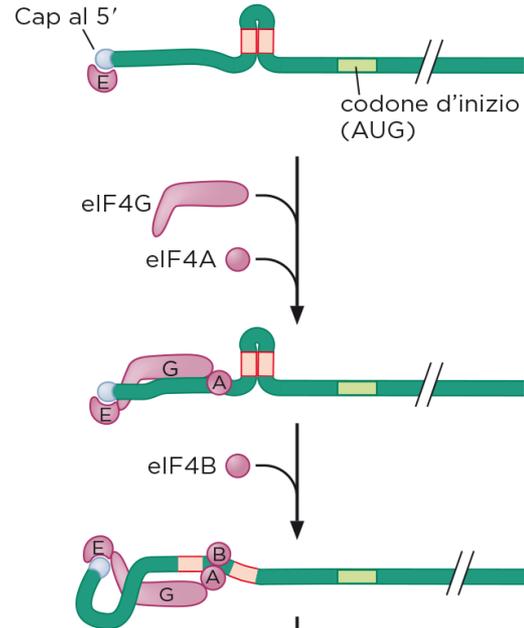
IF2 GTPasi che aumenta la specificità del legame con tRNA iniziatore

IF3 inibisce l'associazione con la subunità maggiore



Iniziazione in procarioti



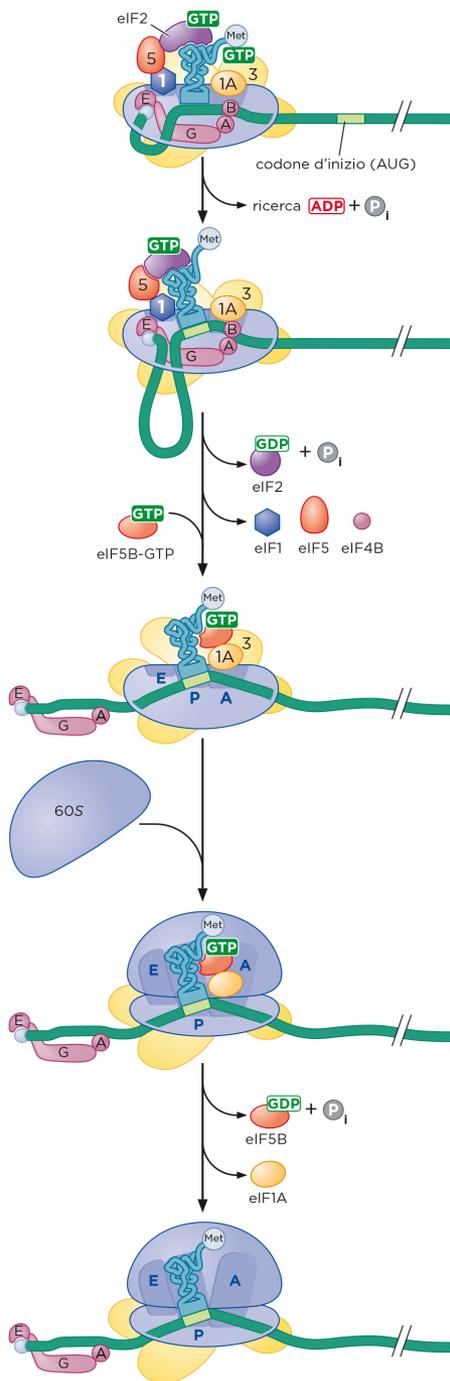
a**b**

Iniziazione negli eucarioti

La subunità minore associata al tRNA iniziatore lega il Cap
 Scorre il mRNA fino a trovare AUG nel contesto giusto (sequenza Kozak 5' -G/ANNAUGG-3')

Intervengono 30 proteine, tra cui eucariotic Initiation Factors (eIF3, eIF4, eIF5B)
 Una elicasi abolisce le strutture secondarie dell' mRNA

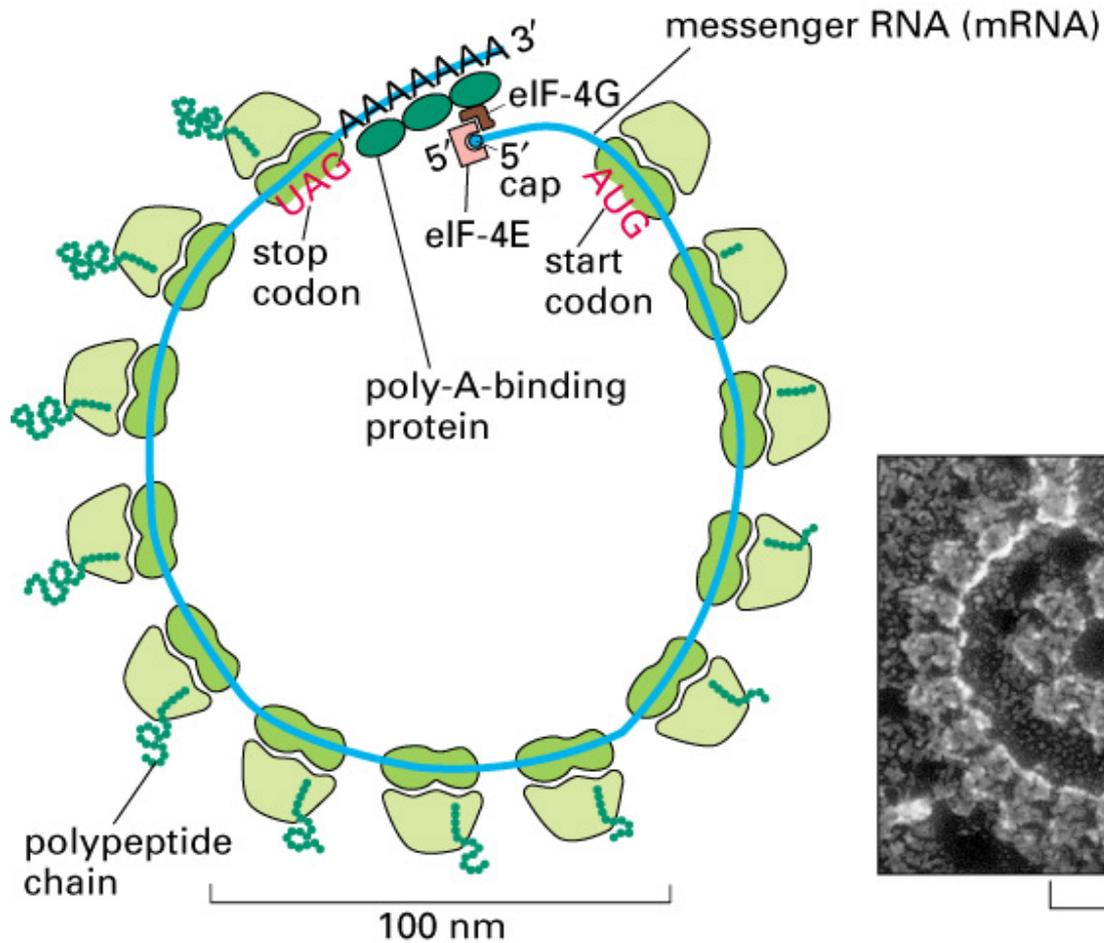
Riconoscimento AUG iniziale in eucarioti



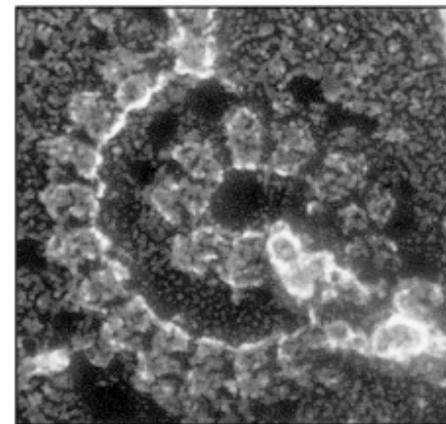
Il complesso si sposta in direzione 5' -> 3' con un processo ATP-dipendente cercando il codone di inizio riconosciuto da accoppiamento codone-anticodone.

Porta alla formazione del complesso d'inizio 80S.

Poliribosoma



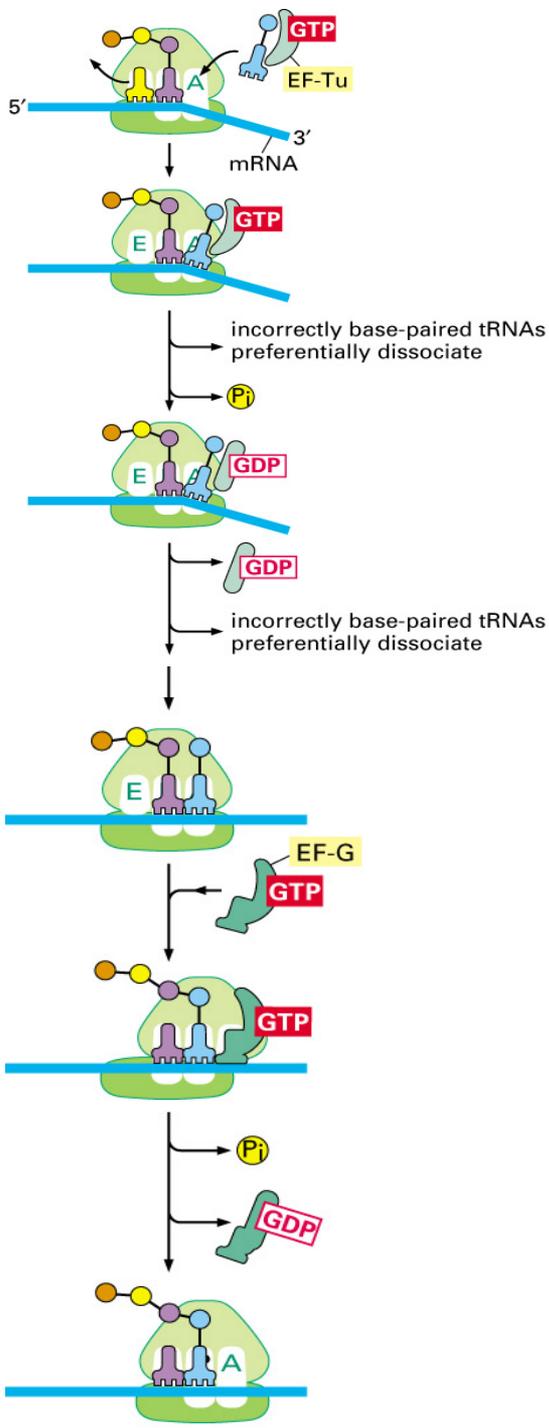
(A)



(B)

eIF4G interagisce con proteina che lega il poliA (che contribuisce ad una efficiente traduzione della proteina)

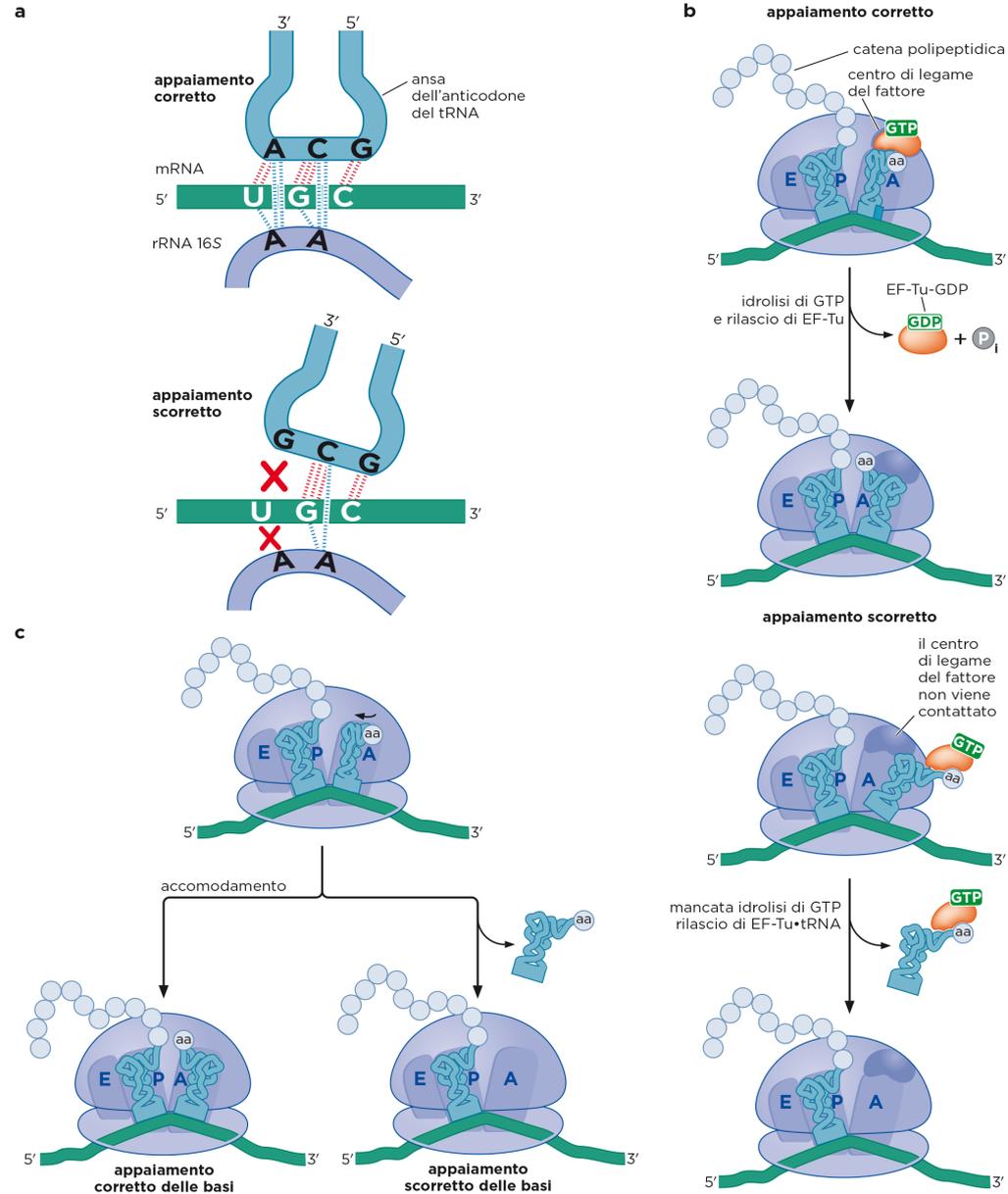
Elongazione



- Meccanismo conservato in eucarioti e procarioti
- Il tRNA viene scortato dal **fattore di allungamento EF-Tu**, che si lega al 3' e maschera l'aa
- EF-Tu lega tRNA solo come EF-Tu-GTP
- Il dominio della subunità maggiore del ribosoma innesca la attività GTPasica
- EF-Tu GDP non ha affinità per tRNA e **viene rilasciato**
- **EF-G** si lega se in forma GTP. Si idrolizza ed induce un cambiamento conformazionale
- Un legame peptidico costa 1 ATP e 2 GTP

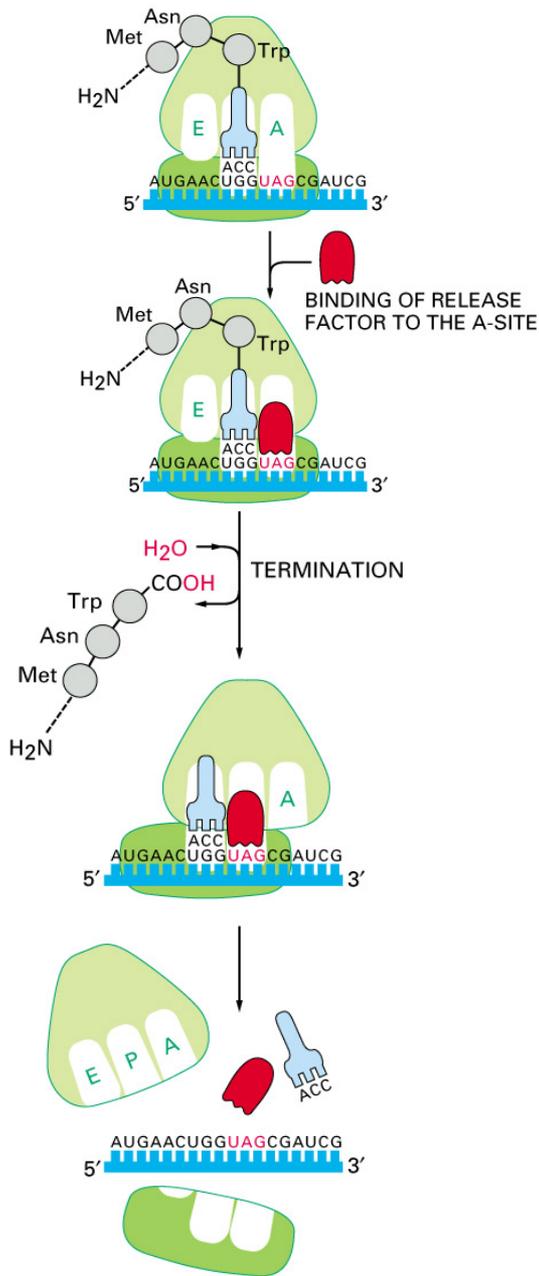
Meccanismi di controllo

- Errori 10^{-3}
- **Due adenine** nel rRNA 16S fanno **legame** con il solco minore del complesso codone-anticodone e lo **stabilizzano**
- l' idrolisi di EF-Tu è sensibile all' accoppiamento
- **Proof reading:** nell' accomodamento il tRNA deve ruotare. Se non si trova nella posizione giusta viene rilasciato



Terminazione

I codoni di terminazione vengono riconosciuti da proteine: **release factors (RF)**.
sono proteine che hanno strutture simili a tRNA e riconoscono lo stop codon (eRF1 negli eucarioti)



Human Translation Release Factor (eRF1)

- eRF1 ha struttura simile ad un tRNA
- Hanno un sequenza **GGQ** essenziale per la funzione

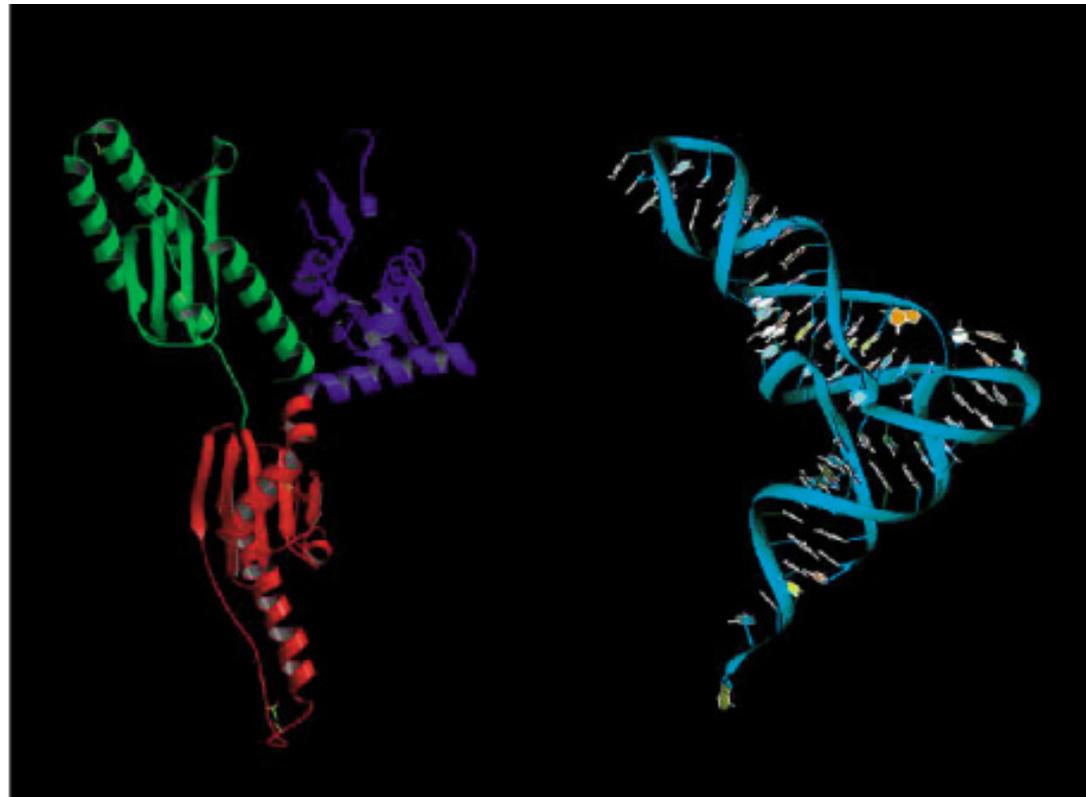
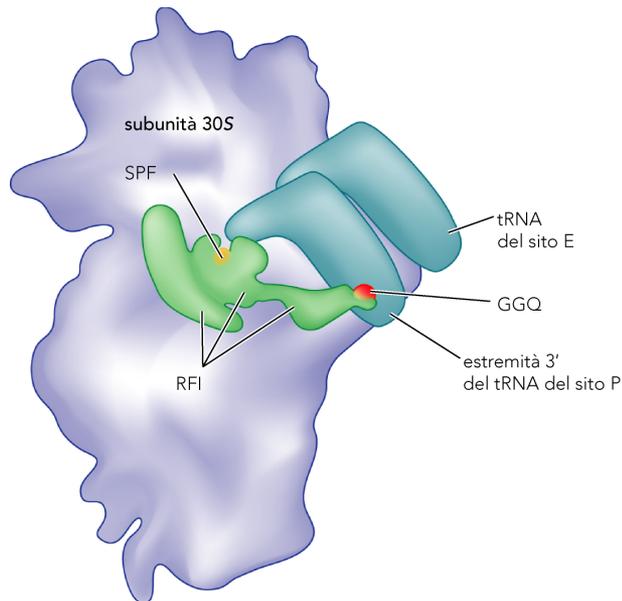


TABELLA 1 Antibiotici: bersagli e conseguenze

Antibiotici/tossine	Cellule bersaglio	Bersagli molecolari	Conseguenze
Tetraciclina	cellule procariotiche	sito A della subunità 30S	inibisce il legame dell'amminoacil-tRNA al sito A
Igromicina B	cellule procariotiche ed eucariotiche	prossimità del sito A della subunità 30S	impedisce la traslocazione del tRNA dal sito A al sito P
Paromicina	cellule procariotiche	adiacente al sito dell'interazione codone-anticodone nel sito A della subunità 30S	aumenta la frequenza di errori durante la traduzione, diminuendo la selettività dell'appaiamento codone-anticodone
Cloramfenicolo	cellule procariotiche	centro della peptidiltransferasi della subunità 50S	blocca il corretto posizionamento dell'amminoacil-tRNA nel sito A per la reazione di trasferimento della peptidiltransferasi
Puromicina	cellule procariotiche ed eucariotiche	centro della peptidiltransferasi della subunità ribosomiale maggiore	terminatore della catena; simula l'estremità 3' dell'amminoacil-tRNA del sito A e si comporta da accettore della catena polipeptidica nascente
Eritromicina	cellule procariotiche	canale d'uscita del peptide della subunità 50S	blocca l'uscita della catena polipeptidica nascente dal ribosoma; arresta la traduzione
Acido fusidico	cellule procariotiche	EF-G	impedisce il rilascio di EF-G-GDP dai ribosomi
Tiostreptone	cellule procariotiche	centro di legame del fattore della subunità 50S	interferisce con l'associazione di IF2 ed EF-G con il centro di legame del fattore
Chirromicina		EF-Tu	impedisce i cambiamenti conformazionali associati all'idrolisi di GTP e di conseguenza il rilascio di EF-Tu
Ricino e α -sarcina (tossine proteiche)	cellule procariotiche ed eucariotiche	modificano chimicamente l'RNA nel centro di legame del fattore della subunità ribosomiale maggiore	impediscono l'attivazione delle GTPasi associate al fattore di traduzione
Tossina difterica	cellule eucariotiche	modifica chimicamente EF-Tu	inibisce la funzione di EF-Tu
Cicloesimmide	cellule eucariotiche	centro della peptidiltransferasi della subunità 60S	inibisce l'attività peptidiltransferasica

Codice genetico

<https://www.youtube.com/watch?v=Q9WlnEpyvpY>

Traduzione

<https://www.youtube.com/watch?v=yUJzqAU0xdo>

<https://www.youtube.com/watch?v=sgBmKdjRVf0>

<https://www.youtube.com/watch?v=glsrY4dJzh8>

https://www.youtube.com/watch?v=PpAg2K_7ID4

<https://www.youtube.com/watch?v=MNMc28EEkK0>

<https://www.youtube.com/watch?v=8P0Sr9V6Shw>