

9. ZLATNI PRESEK KAO DETERMINANTA GENETSKOG KODA

9.1. KONCEPT HARMONIJE

Gоворити о златном пресеку, то значи говорити о гармонији, о складу (кохеренцији) делова унутар неке целине; говорити о гармонији генетског кода, то значи говорити о гармонији искључиво са аспекта могућег егзактног природно-математичког приступа, и то тако да се најпре анализира гармонија првог могућег случаја (складност два дела у оквиру целине), а тек потом и гармонија следећих могућих случајева (гармонија три, четири, пет, и више делова у оквиру целине). Гармонија првог могућег случаја, пак, може се реализовати на два и само два начина: 1. на начин да два дела неке целине буду једнака (и тада је реч о гармонији determinisanoj *harmonijskom sredinom* целине и њене половине), и 2. на начин да се два неједнака дела у оквиру целине налазе у таквом односу, тј. гармонији која је determinisana *zlatnim presekom* (иначе има безброј начина поделе целине на два неједнака дела, а да се делови не налазе у односу златног пресека, што значи да се не налазе у гармонији) (у претходној лекцији је објашњено да је подела дужи на два једнака дела zapravo нули случај generalisanog златног пресека.

9.2. KONCEPT GENETSKOG KODA

За генетски код (Табела 9.1) важе оба *начина* реализације првог могућег *случаја* гармоније. Целину генетског кода представљају, наиме, 64 кодона (и 20 кореспондентних канонских аминокиселина) raspoređena на pozicijama 0-63 шестобитног binarno-kodnog drveta 2^n ($n=0,1,2,3,4,5,6$) (Слика 9.1) у вези са Сликом 9.2 и 9.3). При томе у првој половини су 32 кодона (0-31) pirimidinskog и у другој половини 32 кодона (32-63) purinskog типа. Како се средишња тачка (аритметичка средина!) налази упозицији 31.5 то је гармонијска средина (за бројеве 31.5 и 63.0), $h = 42$. У тојпозицији binarno-kodnog drveta (101010) завршава се, с једне стране *златни пут* кореспондентног, такозваног *Farijevog drveta*, (Слика 9.4) и реализује се, с друге стране, најкомплекснији од три могућа *stop* кодона (**UGA** nasuprot **UAA & UAG**). У првој могућој суседнојпозицији, упозицији 43 (101011) налази се кодон (**UGG**) који кодира најкомплекснију аминокиселину triptofan (**W**), једину са два прстена у боčном низу молекула. Како видимо, специфичност

pozicija na binarno-kodnom drvetu korespondira sa specifičnošću fizičko-hemijskih karakteristika konstituenata genetskog koda.

[Napomena: Farijevo drvo ("Farey tree") determiniše odnose svih racionalnih brojeva u intervalu (0,1) pri čemu se redom pojavljuju polovine, trećine, četvrtine, petine, itd. Njegova glavna karakteristika zapravo je pojava "zlatnog puta" u formi *cik-cak* linije (linije 101010 na binarno-kodnom drvetu) koju čine razlomci čiji su – i brojenci i imenici – članovi Fibonačijevog niza brojeva ("Fibonacci numbers") F_n , gde je $F_n = F_{n-1} + F_{n-2}$. Na n -tom "cik" ili "cak" zavoju, startujući od pozicije $1/1$ dostižu se redom razlomci F_{n-1} / F_{n-2} , koji konvergiraju *zlatnom preseku* $\Phi = 1.6180339\dots$, i $1/\Phi = \phi = 0.6180339\dots$ Inače, razlomci na Farijevom drvetu po nivoima, polazeći od celine, tj. od početnog, nultog nivoa (0,1), čiju krajnju tačku predstavlja razlomak $1/1$, slede ovim redom: $(1/2)(1/3, 2/3)(1/4, 2/5, 3/5, 3/4)(1/5, 2/7, 3/8, 3/7, 4/7, 5/8, 5/7, 4/5)$ itd.]

Analizom binarnih zapisu na Slikama 9.1 i 9.2 neposredno uviđamo i realnu egzistenciju binarnosti u fizičko-hemijskim svojstvima molekula – konstituenata genetskog koda. Tako, redosled od šest cifara u zapisu svakog pojedinog kodona otčitavamo sa binarnog drveta na sledeći način:

1. Prva cifra je 0 ako je središnja baza u kodonu pirimidin (Py), odnosno 1 ako je u pitanju purin (Pu);
2. Druga cifra je 0 ako je prva baza u kodonu pirimidin (Py), odnosno 1 ako je u pitanju purin (Pu);
3. Treća cifra je 0 ako je središnja baza u kodonu sa dve vodonične veze (U ili A), odnosno 1 ako su u pitanju tri vodonične veze (C ili G);
4. Četvrta cifra je 0 ako je prva baza u kodonu sa dve vodonične veze (U ili A), odnosno 1 ako su u pitanju tri vodonične veze (C ili G);
5. Peta cifra je 0 ako je treća baza u kodonu pirimidin (Py), odnosno 1 ako je u pitanju purin (Pu);
6. Šesta cifra je 0 ako je treća baza u kodonu sa dve vodonične veze (U ili A), odnosno 1 ako su u pitanju tri vodonične veze (C ili G);

Uz ovu analizu treba zapaziti i odnose između troslovnog ternarnog koda, predstavljenog u Tabeli 1, s jedne, i šestoslovnog binarnog koda predstavljenog na Slikama 1 i 2, s druge strane.

Tabela 9.1. Tablica standardnog genetskog koda

CODON						
1st letter	2nd letter				3rd letter	
	U	C	A	G		
U	UUU	UCU	UAU	UGU	U	
	UUC	UCC	UAC	UGC	C	
	UUA	UCA	UAA	UGA	A	
	UUG	UCG	UAG	UGG	G	
C	CUU	CCU	CAU	CGU	U	
	CUC	CCC	CAC	CGC	C	
	CUA	CCA	CAA	CGA	A	
	CUG	CCG	CAG	CGG	G	
A	AUU	ACU	AAU	AGU	U	
	AUC	ACC	AAC	AGC	C	
	AUA	ACA	AAA	AGA	A	
	AUG	ACG	AAG	AGG	G	
G	GUU	GCU	GAU	GGU	U	
	GUC	GCC	GAC	GGC	C	
	GUA	GCA	GAA	GGA	A	
	GUG	GCG	GAG	GGG	G	

TABELA-1.JPG

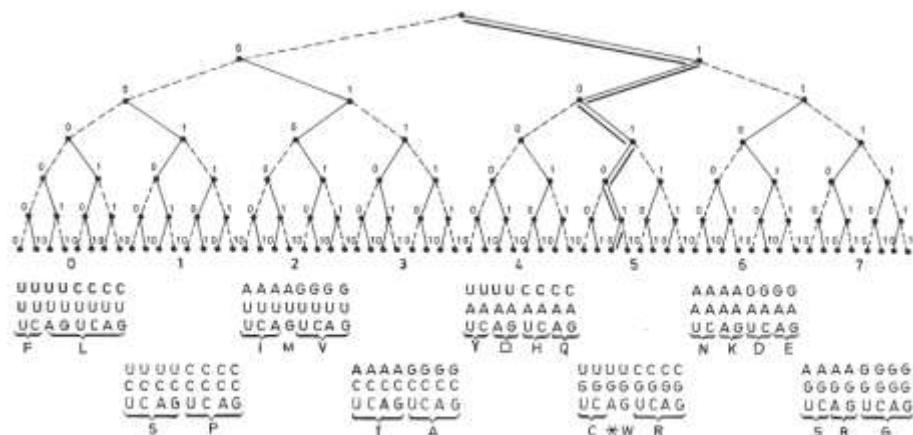


Fig. 9.1: Binarno-kodno drvo genetskog koda (Rakočević, 1998). Dvostruka linija predstavlja put najveće promene u tom smislu što u svakom sledećem koraku nula biva zamenjena jedinicom i obratno. Taj put korespondira sa zlatnim putem na Farijevom binarnom drvetu (Slika 9.2).

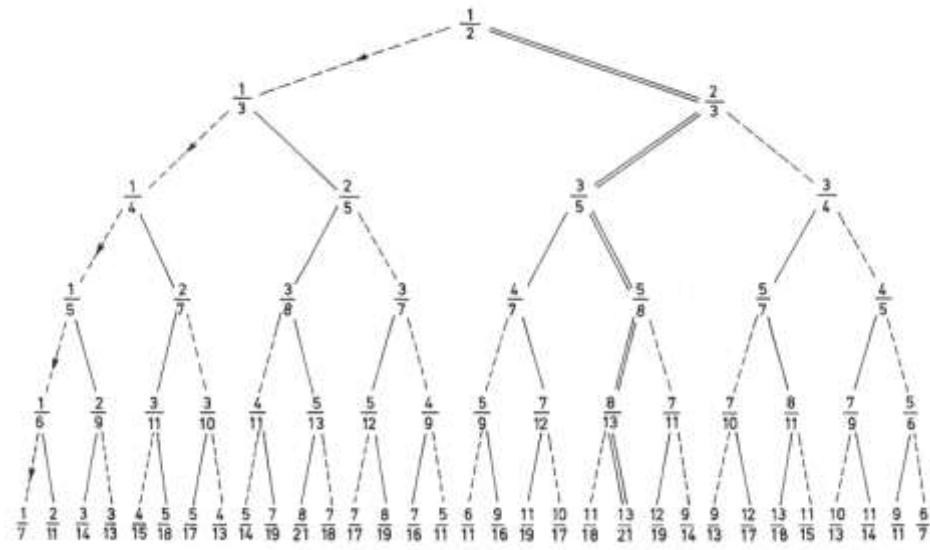


Fig.9.2: Farijevo binarno drvo (Rakočević, 1998). Dvostruka linija predstavlja „zlatni put“ zbog toga što i brojoci i imenioci, redom, daju Fibonačijeve brojeve, koji se, po sebi, nalaze u relaciji sa zlatnim presekom (Slika 8.1).

Fig. 9.3. Sistem 64 heksagrama sa binarnom osnovom u starokineskoj knjizi „Ji Ding“

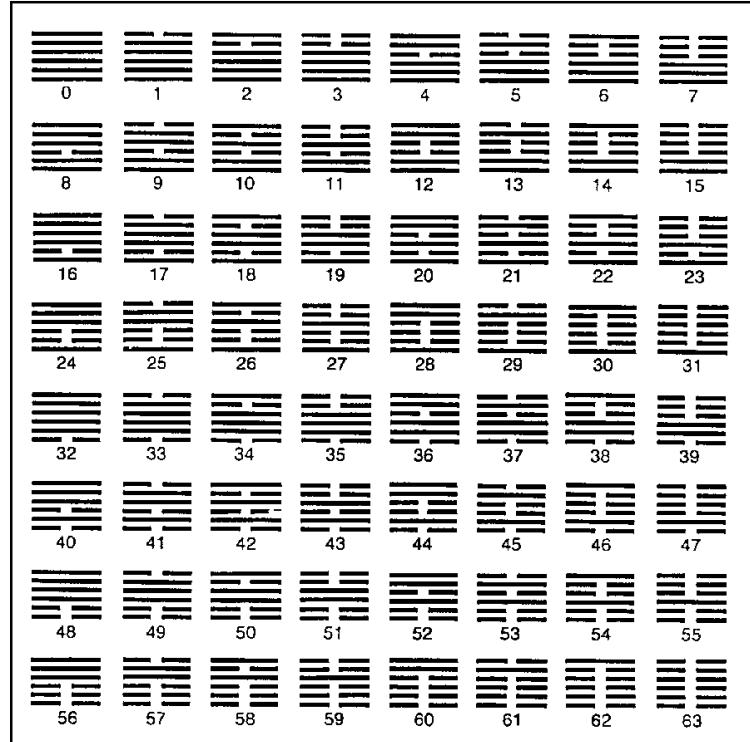


Fig 9.4 Binarni zapis genetskog koda (Rakocvic,1988)

(0) 000000 UUU F	(0) 011000 ACU		
(1) 000001 UUC	(1) 011001 ACC	T	IV
(2) 000010 UUA	(2) 011010 ACA		
(3) 000011 UUG	(3) 011011 ACG		
(4) 000100 CUU	(4) 011100 GCU		
(5) 000101 CUC	(5) 011101 GCC	A	
(6) 000110 CUA	(6) 011110 GCA		
(7) 000111 CUG	(7) 011111 GCG		
(0) 010000 AUU I	(0) 001000 UCU		
(1) 010001 AUC	(1) 001001 UCC	S	
(2) 010010 AUA	(2) 001010 UCA		
(3) 010011 AUG M III	(3) 001011 UCG		II
(4) 010100 GUU V	(4) 001100 CCU		
(5) 010101 GUC	(5) 001101 CCC	P	
(6) 010110 GUA	(6) 001110 CCA		
(7) 010111 GUG	(7) 001111 CCG		
(0) 111000 AGU S VIII	(0) 110000 AAU	N	
(1) 111001 AGC	(1) 110001 AAC		
(2) 111010 AGA R	(2) 110010 AAA	K	VII
(3) 111011 AGG	(3) 110011 AAG		
(4) 101100 CGU VI	(4) 110100 GAU	D	
(5) 101101 CGC	(5) 110101 GAC		
(6) 101110 GCA R	(6) 110110 GAA	E	
(7) 101111 CGG	(7) 110111 GAG		
(0) 101000 UGU C	(0) 100000 UAU	Y	
(1) 101001 UGC	(1) 100001 UAC		
(2) 101010 UGA *	(2) 100010 UAA	□	
(3) 101011 UGG W	(3) 100011 UAG	V	
(4) 111100 GGU G VIII	(4) 100100 CAU	H	
(5) 111101 GGC	(5) 100101 CAC		
(6) 111110 GGA	(6) 100110 CAA		
(7) 111111 GGG	(7) 100111 CAG	Q	

9.3. "ZLATNE" AMINOKISELINE

Aminokiseline koje se mogu očitati kako sa vertikalne *cik-cak* linije zlatnog puta, tako i sa horizontalne 0-63 linije binarno-kodnog drveta nazvaćemo "zlatne" aminokiseline. Pri tome se jedino za aminokiselinu glutamin (Q) može smatrati da se zaista nalazi u poziciji zlatnog preseka zbog toga što se njeni pripadni kodoni nalaze na pozicijama 38 i 39, koje pozicije inače predstavljaju najbliže cele brojeve zlatnom preseku unutar jediničnog intervala 0-63 ($63 \times 0.6180339\dots = 38.936\dots$). Preostale "zlatne" aminokiseline (posredstvom pripadnih kodona) nalaze se na pozicijama udela (stepena) zlatnog preseka, i to unutar tačno jednog modularnog ciklusa, računato po modulu devet dekadnog brojevnog sistema, unutar ciklusa $\phi^0, \phi^1, \phi^2, \phi^3, \phi^4, \phi^5, \phi^6, \phi^7, \phi^8, \phi^9$ i to sa specifičnom strukturom: glicin G 63 (ϕ^0), glutamin Q 38-39 (ϕ^1), treonin T 24-25 (ϕ^2), prolin P 14-15 (ϕ^3), serin S 09-10 (ϕ^4), leucin L 05-06 (ϕ^5), 03-04 (ϕ^6), 02-03 (ϕ^7 - ϕ^8), i fenilalanin F 01-02 (ϕ^8), 00-01 (ϕ^9) (Slika 9.1 u relaciji sa tabelom 9.2).

Tabela 9.2. Aminokiseline na pozicijama stepena zlatnog preseka unutar intervala 0-63 na binarno-kodnom drvetu

ϕ^0	ϕ^1	ϕ^2	ϕ^3	ϕ^4	ϕ^5	ϕ^6	ϕ^7	ϕ^8	ϕ^9
G	Q	T	P	S	L	L	L	L-F	F
63	39-38	25-24	15-14	10-09	06-05	04-03	03-02	02-01	01-00
63	38.94	24.06	14.87	9.19	5.68	3.51	2.17	1.34	0.83

“Zlatne” aminokiseline predstavljene su polumasno (“bold”) na levoj strani u Tabeli 9.3 i to u strukturi koja prati binarni niz (geometrijsku progresiju sa količnikom 2): 1-2-4. Treba zapaziti da se u citiranom radu (Rakočević, 1998) ne ide dalje od distinkcije 2-5, tj. od podele “zlatnih” aminokiselina na dve grupe, pri čemu su u prvoj grupi glutamin Q i treonin T kao izvesni “maksimumi” [glutamin sa dva hetero atoma u bočnom nizu i treonin sa $\text{HC}(\text{CH}_3)\text{-R}$ “zastorom” između “glave” i “tela”, umesto samo $\text{CH}_2\text{-R}$, kakav je slučaj u preostalih 15 aminokiselina alaninskog stereohemijskog tipa]; drugu grupu čine pet aminokiselina sa izvesnim “minimumima” (prolin kao najjednostavnija ciklična aminokiselina; serin kao najjednostavnija neciklična, koja poseduje hetero atom u bočnom nizu; fenilalanin kao najjednostavnija aromatična aminokiselina unutar alaninskog stereohemijskog tipa; leucin kao najjednostavnija šestokodonska aminokiselina; konačno, glicin kao poseban slučaj po tome što je to najjednostavnija moguća aminokiselina).[O četiri stereohemijska tipa videti u: Popov (1989) i u: Rakočević & Jokić (1996)].

Tabela 9.3. “Zlatne” aminokiseline, komplementi i nekomplementi (u odnosu na oznaku aminokiseline: sa spoliašnje strane vrednosti izo-električne tačke, a sa unutrašnje

6.0	G	01	01		10	10	V	6.0
5.7	Q	11			08	N	5.4	
6.2	T	08	19		11	M	5.7	
6.3	P	08			13	I	6.0	
5.7	S	05			05	C	5.1	
6.0	L	13	40	37	04	A	6.0	
5.5	F	14			15	Y	5.7	
---	---					---	---	
2.8	D	07			10	E	3.2	
9.7	K	15	33	45	17	R	11. 2	
7.6	H	11			18	W	5.9	

U Tabeli 9.3, međutim, prikazana je struktura 1-2-4 u tom smislu što se objektivno radi o različitim tipovima “minimuma”. Tako, kod glicina je reč o minimumu unutar vodoničnog bočnog niza (stvarni, tj. pravi minimum), dok je kod preostale četiri aminokiseline reč o minimumima unutar ugljovodoničnog bočnog niza (četiri “središnje” tačke u relaciji sa jednim stvarnim minimumom i dva stvarna maksimuma).

9.4. KONCEPT KISELOSTI-BAZNOSTI

U citiranom radu (Rakočević, 1998) pokazano je da je distinkcija (klasifikacija) na 7 “zlatnih”, 7 njima komplementarnih, i 6 preostalih nekomplementarnih aminokiselina (Tabela 9.3) praćena svojevrsnom ravnotežom broja atoma u bočnim nizovima tih aminokiselina. Tako se u 7 bočnih nizova za 7 “zlatnih” aminokiselina nalazi 60 atoma; u njihovih 7 komplementarnih 1 x 6 atoma više (66); u preostalih 6 nekomplementarnih još 2 x 6 atoma više (78). Na taj način razlike u broju atoma između tri grupe iznose (1 x 6):(2 x 6):(3 x 6), što predstavlja svojevrsnu celobrojnu proporciju.

[Napomena: Zlatni presek je najbolja moguća proporcija dva nejednaka dela; proporcija 1:1 je najbolja moguća proporcija dva jednakaka dela; proporcija 1:2 korespondira sa prvim slučajem kontinuiteta u nizu prirodnih brojeva; proporcija 1:2:3 je drugi takav slučaj, ali istovremeno prvi i jedini slučaj koji korespondira sa specifičnom i jedinom situacijom u nizu prirodnih brojeva, čiji smisao je u tome da i zbir i proizvod daju isti rezultat: $(1+2+3 = 6)$ i $(1 \times 2 \times 3 = 6)$ (broj 6 je prvi savršeni broj)].

Sa čisto hemijskog stanovišta ima smisla postaviti pitanje da li ova ravnoteža broja atoma koja korespondira sa zlatnim presekom, korespondira istovremeno i sa kiselošću-baznošću (aciditetom-bazicitetom) aminokiselinskih molekula. Posmatrajući najpre Tabelu 9.3 reklo bi se da korespondencije zapravo i nema, budući da se ne može reći da su sve “zlatne” aminokiseline manje kisele, a njima komplementarne aminokiseline više kisele, sudeći prema konstanti kiselosti (pK_{COOH}), iako se za većinu njih to može upravo tako reći. Izuzetak su prolin P i fenilalanin F. U području nekomplementarnih aminokiselina postoje čak dva izuzetka (D i H). Šta će se dogoditi ako parove aminokiselina sa naznačenim izuzecima okrenemo za 180° pokazuje Tabela 9.4. Samo po sebi se razume da će sada sve aminokiseline na levoj strani biti manje kisele, a na desnoj strani više kisele. Međutim, postavlja se pitanje da li to ima ikakvog fizičko-hemijskog smisla? Kad uočimo da u ovom procesu cikličnog okretanja učestvuje svih

pet cikličnih aminokiselina, očekujemo da nekakvog smisla verovatno mora biti. Ako bismo mogli na primer da dokažemo da je ova ciklizacija takođe praćena ravnotežom broja atoma, već samo to bi dovoljan dokaz fizičko-hemijskog smisla.

Analizom utvrđujemo da je zapravo o tome reč. U prvih 7 aminokiselinskih molekula (u njihovim bočnim nizovima) na desnoj strani Tabele 9.4 ima tačno onoliko atoma, koliko ih ima u prvih 7 aminokiselinskih ("zlatnih") molekula na levoj strani Tabele 9.3, a to znači tačno 60. U prvih 7 na levoj strani Tabele 9.4 ima ih koliko i u prvih 7 na desnoj strani Tabele 9.3, a to znači tačno $[60+(1x6)]$ atoma. Naravno u 6 nekomplementarnih aminokiselina u Tabeli 9.4 biće isto onoliko atoma koliko ih je u njima i u Tabeli 9.3, a to je $\{[60+(1x6)] + (2x6)\}$. Kako vidimo, proporcija je ostala ista (1:2:3), s tim što je sada u "igru" harmonije ušla i kiselost-baznost, takođe i sa ravnotežom u okviru celine sistema (102 ± 1), kako je i naznačeno cik-cak linijama (koje su zapravo linije periodičnosti).

Predočeni odnosi su toliko neočekivani i toliko neverovatni, da se zaista sa izuzetnom znatiželjom moraju preispitati i odnosi koji slede iz relacija datih preko konstante baznosti (pK_{NH_2}). Ti odnosi su prikazani u Tabeli 9.5. Kako vidimo, ponovo su na levoj strani sve aminokiseline manje kisele (mereno preko konstante baznosti), a na desnoj strani više kisele; i sve je ponovo propraćeno ravnotežom broja atoma. Naime, u prvih 7 na levoj strani ima 60-9, a u prvih 7 na desnoj strani $66+9$ atoma. Promena je, dakle, tačno za jedan ciklus mereno po modulu 9 u okviru dekadnog brojevnog sistema.

Tabela 9.4. Uređenost aminokiselina, determinisana konstantom kiselosti (vrednosti naznačene spolja)

2.4	G	01	01	10	10	V	2.3
2.2	Q	11		08	N	2.0	
2.6	T	08	19	19	11	M	2.3
2.4	I	13		08	P	2.0	
2.1	S	05		05	C	1.8	
2.4	L	13	46	04	A	2.3	
2.2	Y	15		14	F	1.8	
---	---			---	---	---	
2.2	E	10	43	07	D	2.0	
2.2	K	15		17	R	1.8	
2.4	W	18	35	11	H	1.8	
(102±1)							

Tabela 9.5. Uređenost aminokiselina, determinisana konstantom baznosti

9.8 G 01	01			10 V 9.6
		10		
9.1 Q 11			08 N 8.8	
10.4 T 08	19		11 M 9.2	
10.6 P 08		19		
			13 I 9.7	
10.0			05 S 9.2	
C				
05				
9.9	31		13 L 9.6	
A		46		
04				
9.1 F 14			15 Y 9.1	
---	---		---	---
10.0 D 07			10 E 9.7	
9.2 K 15 40			17 R 9.0	
		38		
9.4 W 18			11 H 9.2	
(102±2)				

9.5. KONCEPT PERIODIČNOSTI

Svaka periodičnost neminovno je *cik-cak* periodičnost. Znajući to, uočavamo da se ravnoteže koje se uspostavljaju preko broja atoma odnose na celinu sistema svih 20 proteinskih aminokiselina, tj. odnose se na svih 20 kanonskih aminokiselina genetskog koda i po ovom *cik-cak* kriterijumu periodičnosti. Tako u Tabeli 9.3 koliko ima atoma na punoj cik-cak liniji (102), toliko ih ima i na isprekidanoj (102). Drugim rečima, ima ih 102 ± 0 u odnosu na aritmetičku sredinu. U Tabeli 9.4 analogan rezultat je 102 ± 1 , i, konačno, u Tabeli 9.5 taj rezultat iznosi 102 ± 2 . Smisao je više nego jasan: istovremeno važe i princip *najmanje promene* i princip *kontinuiteta*, uključujući i proporciju 0:1:2.

9.6. KONCEPT LOGIČKOG KVADRATA

Odnosi između četiri molekula aminobaza (dve pirimidinske i dve purinske) jesu takvi da korespondiraju sa logičkim kvadratom (Slike 9.5 – 9.7 u Prilogu). Prvi od dva trougla u logičkom kvadratu jeste trougao: 0,1,2, čiju jednu

stranicu predstavlja inicijalni vektor a preostale dve odgovaraju početnim koracima Fibonačijevog i Lukasovog niza, respektivno (0,1)(2,1). Iz ovog uvida sledi da se niz prirodnih brojeva može „procitati“ i kao niz trouglova, u kome drugi po redu jeste Pitagorin trougao, sa kojim genetski kod takođe korespondira (Slika 9.8 u Prilogu).

9.7. KONCEPT PRIRODNOG ZAKONA

Činjenica da je broj nukleona u genetskom kodu (iskazan u dekadnom brojevnom sistemu) strogo determinisan Pitagorinom trojkom, kao i ravnoteže broja atoma korespondentne fizičko-hemijskim svojstvima molekula (konstituenata genetskog koda), nalaže postavljanje hipoteze (za dalja istraživanja) prema kojoj u prirodi postoje dva tipa prirodnih zakona: zakoni nezavisni od brojevnih sistema, i zakoni zavisni od brojevnih sistema.

R E F E R E N C E

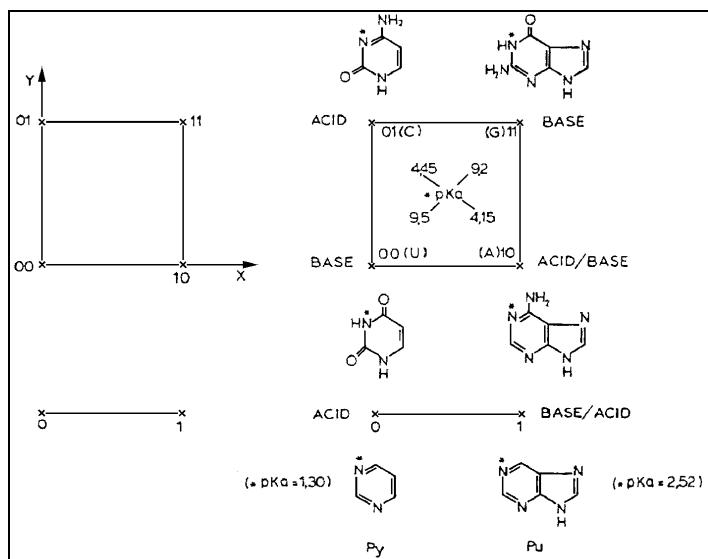
- Cantor, C. R., Schimmel, P. R. (1980) *Biophysical chemistry*, W.H. Freeman and Comp., San Francisco.
- De Sosir F. (1989) Opšta lingvistika, drugo izdanje, Nolit, Beograd.
- Popov, E.M. (1989) *Strukturnaya organizaciya belkov*, Nauka, Moskva.
- Rakočević, M.M. (1998) The genetic code as a Golden mean determined system, *Biosystems*, **46**, 283-291.
- Rakočević, M.M, Jokić, A (1996) Four stereochemical types of protein amino acids:synchronous determination with chemical characteristics, atom and nucleon number. *J.Theor. Biol.* **183**, 345 – 349.
- Shcherbak, V.I. (1993). Twenty canonical amino acids of the genetic code: the arithmetical regularities. Part I. *J Theor. Biol.* **162**, 399-401.
- Shcherbak, V.I. (1994). Sixty-four triplets and 20 canonical amino acids of the genetic code: the arithmetical regularities. Part II. *J Theor. Biol.* **166**, 475-477.
- Swanson, R. (1984). A unifying concept for the amino acid code. *Bull. Math. Biol.* **46**, 187 – 207.
- Van Nostrand's (1983) Scientific Encyclopedia, sixth edition, New York.

Pitanja:

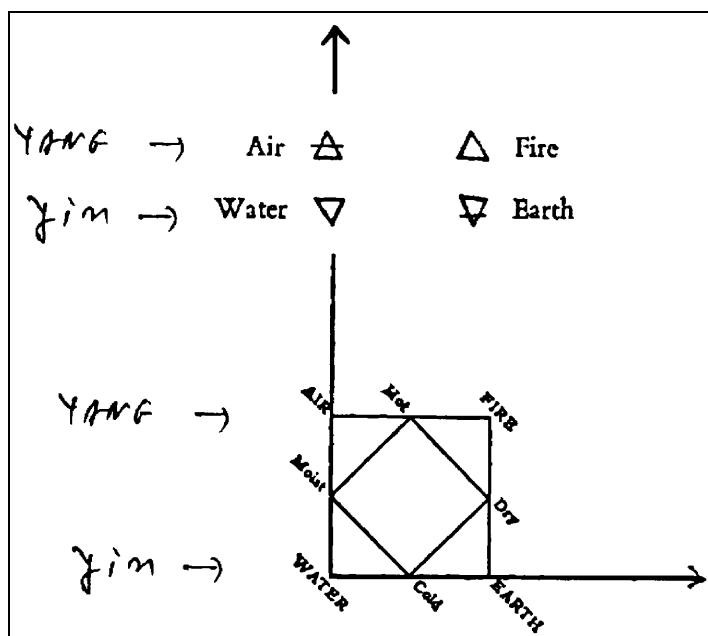
Zadaci:

PRILOZI:

Slika 9.5. Logički kvadrat genetskog koda



Slika 9.6. Logički kvadrat „četiri elementa“ prema Aristotelu i alhemičarima u relaciji sa kineskim entitetima Yin i Yang



Slika 9.7. Logički kvadrat četiri tipa glasova (prema De Sosiru)

PRINCIPES DE PHONOLOGIE				
On obtient ainsi le schéma des variations possibles :				
	I	II	III	IV
a	Expiration	Expiration	Expiration	Expiration
b	Art. bucc.	Art. bucc.	Art. bucc.	Art. bucc.
c	[]	~~~~~	[]
d	[U]	[U]

Slika 9.8. Četvorokodonske i nečetvorokodonske aminokiseline sa brojem nukleona determinisanim sa Pitagorinom trojkom (Shcherbak, 1994)

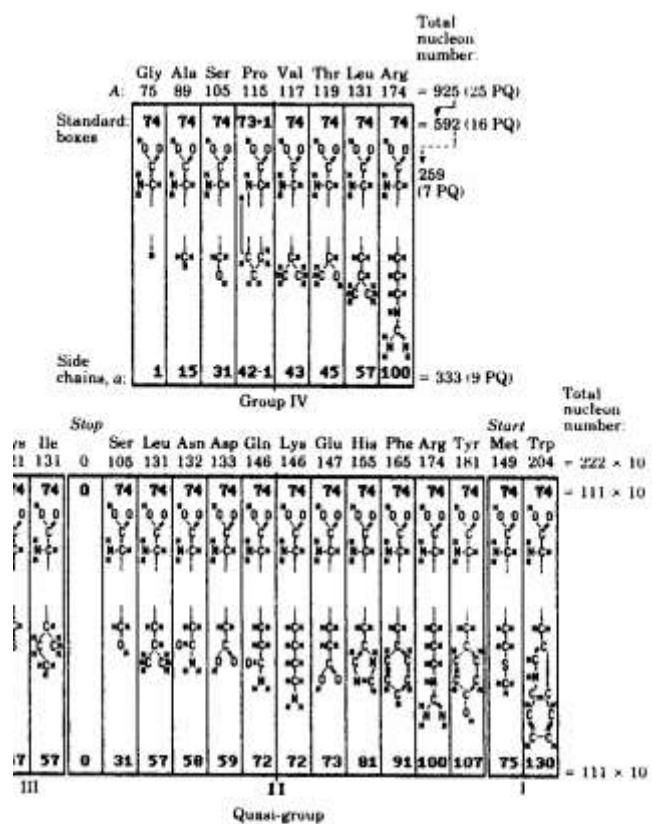


FIG. 1. Arithmetical regularities for the barionic numbers of the free amino acid molecules divided into group IV and quasi-group III-II-I (Shcherbak, 1993b). The sums of nucleons in amino acid side chains are multiples of the Prime Quantum (PQ) 037. Group IV. In the case of Pro, the formal borrowing of one nucleon ensures the sums being multiples of the PQ both for the standard boxes and the side chains. In the PQ dimensions, the sums demonstrate the squares of the first three Pythagorean numbers. Quasi-group III-II-I. The sums of nucleons in the standard boxes and the side chains demonstrate a precision balance. The symbol A denotes the total nucleon number in the atomic nuclei of neutral molecules of amino acids, the symbol a denotes the total nucleon number in their side chains. The punctuation triplets *Stop* are assigned a zero nucleon parameter as a formal symbol of the absence (normally) of the corresponding aminoacyl-tRNA.