

# **Молекулярная биология**

**Курс лекций для студентов IV курса факультета  
биологии РГПУ им. А.И. Герцена**

**Направление 06.03.01 Биология**

**Профиль «Общая биология»**

## **ЛЕКЦИЯ 3**

**Профессор кафедры Зоологии, д.б.н., профессор  
Цымбаленко Надежда Васильевна**

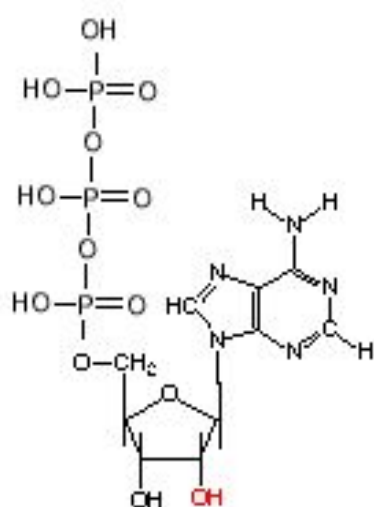
Тема 3(2). **ФУНКЦИИ ДНК**  
**ТРАНСКРИПЦИЯ**

# **Т Р А Н С К Р И П Ц И Я**

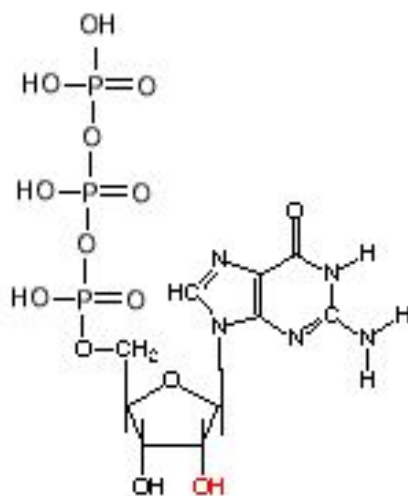
**(прокариоты)**

- **Транскрипция** - это синтез всех видов РНК по матрице ДНК, осуществляемый ферментом ДНК-зависимой РНК-полимеразой.

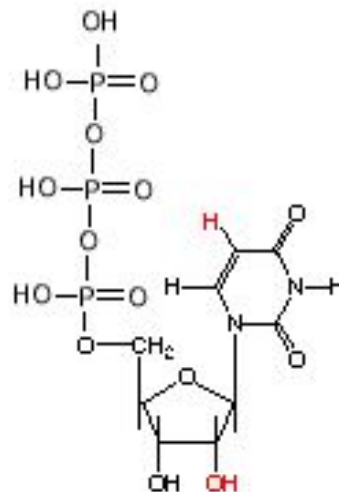
Активированные рибонуклеотиды



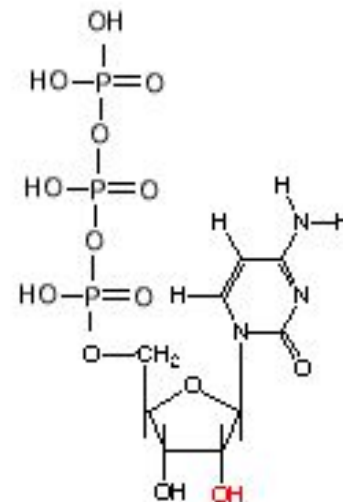
Аденозинтрифосфат  
(АТФ)



Гуанозинтрифосфат  
(GTP)



Уридинтрифосфат  
(UTP)



Цитидинтрифосфат  
(CTP)

Пуриновые

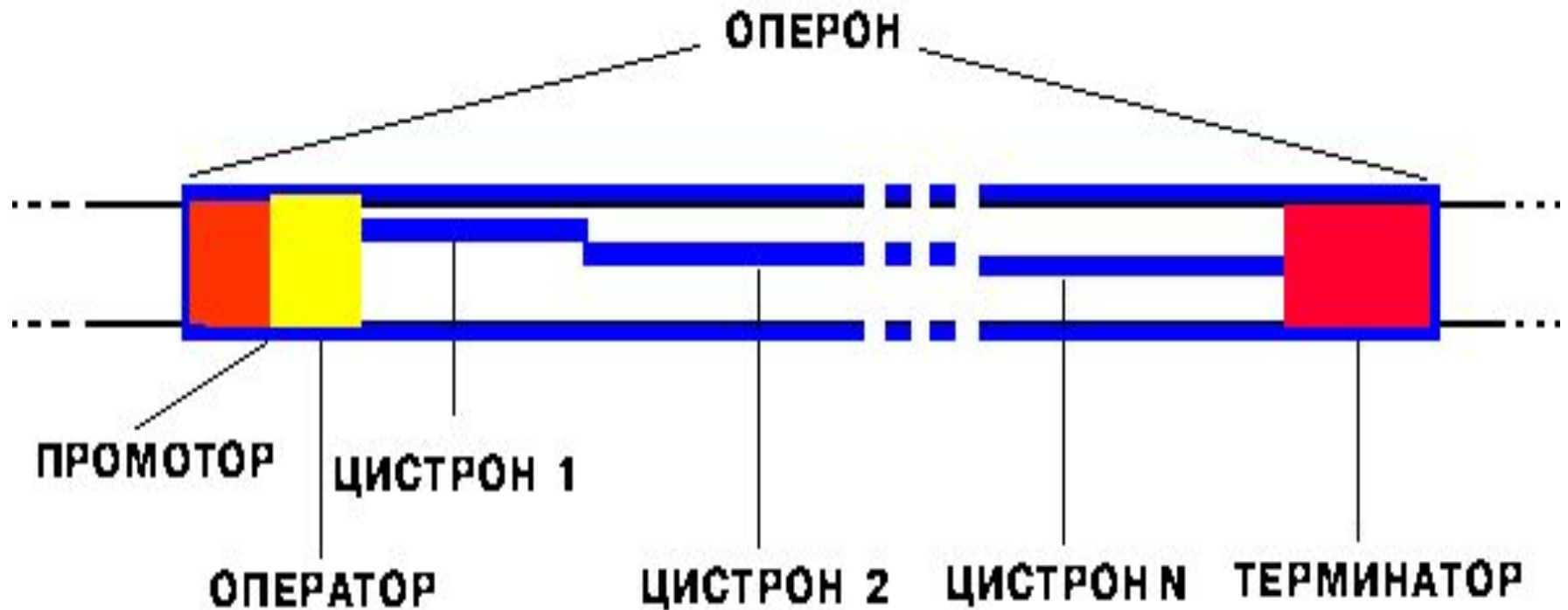
Пиримидиновые

## Принципы транскрипции:

- 1. *Комплементарность.*
  - 2. *Антипараллельность.*
  - 3. *Униполярность.*
  - 4. *Беззатравочность.*
  - 5. *Асимметричность.*
- 
- РНК синтезируется комплементарно и антипараллельно транскрибируемой цепи ДНК. Рост цепи РНК идет только в направлении  $5' \rightarrow 3'$ . Для начала синтеза РНК фермент не нуждается в поли- или олигонуклеотидной затравке.
  - *Первый нуклеотид в РНК всегда пурин в форме трифосфата.*

# Поняtie об опероне

**Оперон** - единица транскрипции у прокариот



**Промотор** - особая последовательность нуклеотидов ДНК, узнаваемая РНК-полимеразой как посадочная площадка и старт синтеза РНК.

Только с промотора может начаться синтез специфической РНК.

**Терминатор** - особая последовательность нуклеотидов ДНК, узнаваемая РНК-полимеразой как финиш транскрипции.

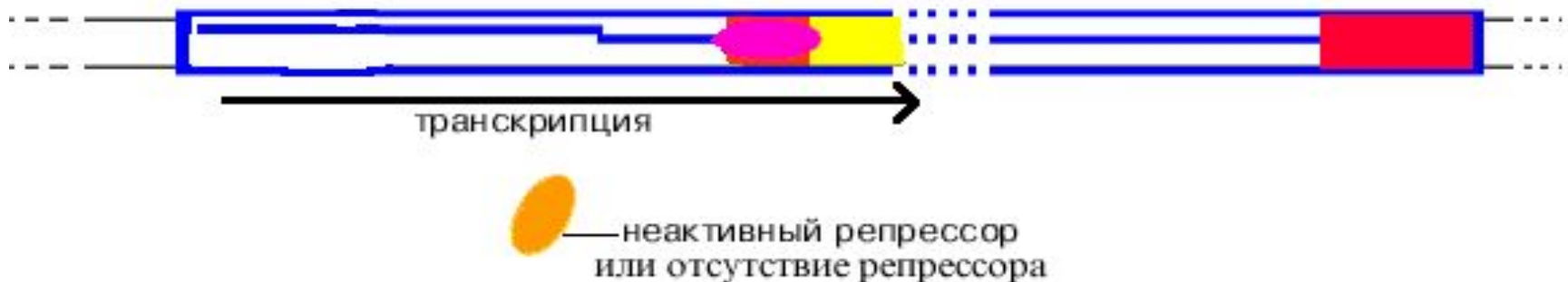
**Цистрон** - последовательность нуклеотидов ДНК, кодирующая один полипептид (в большинстве случаев - белок) или одну тРНК, или одну рРНК

# **Оператор** - особая последовательность нуклеотидов ДНК, узнаваемая белком-репрессором.

- На операторе - белок репрессор. Оперон не транскрибируется.



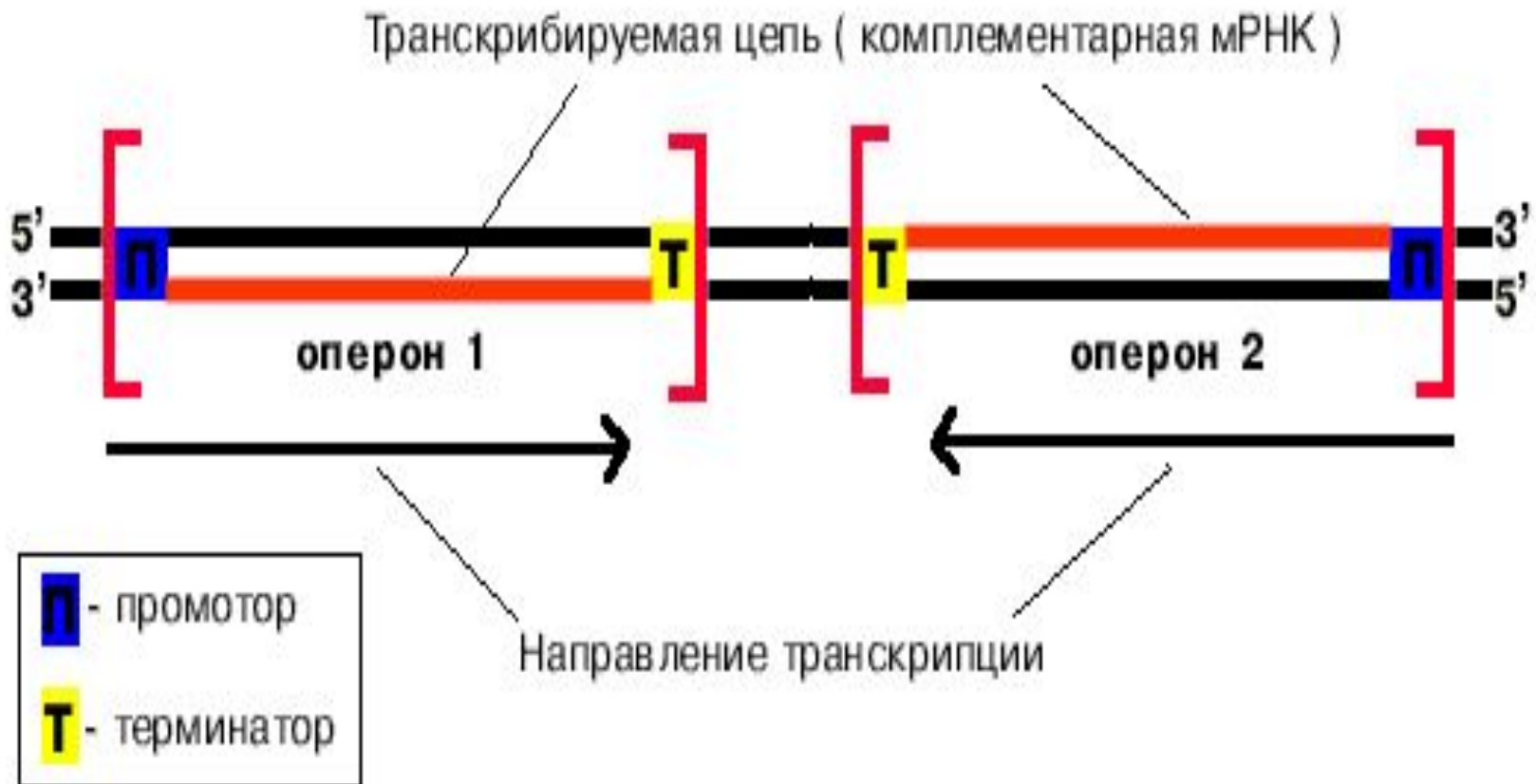
Оператор свободен. Оперон транскрибируется.



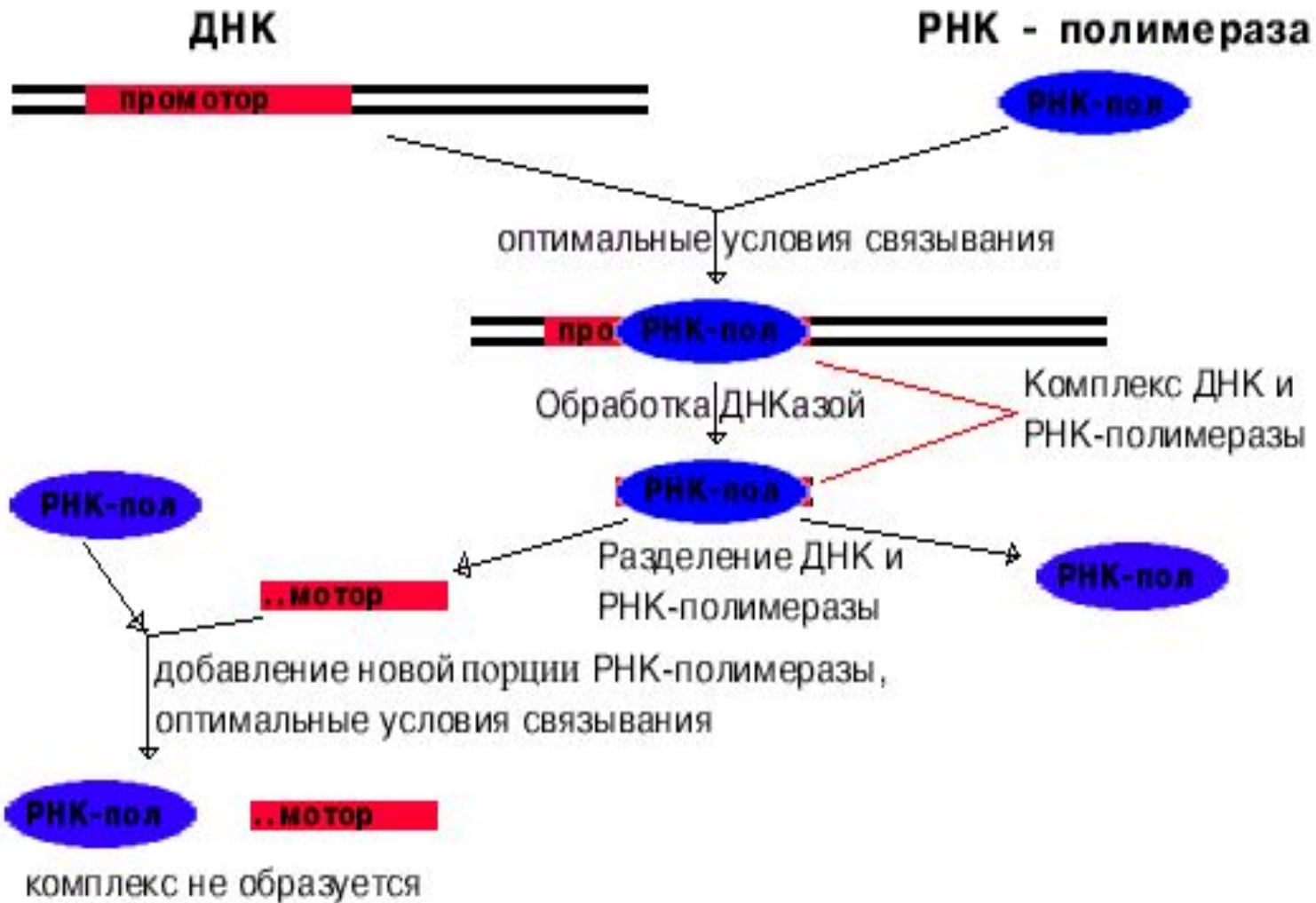


# Асимметричность

Транскрибируются обе цепи ДНК, но в каждом отдельном опероне только одна из них. Какая именно, определяется положением промотора и терминатора.



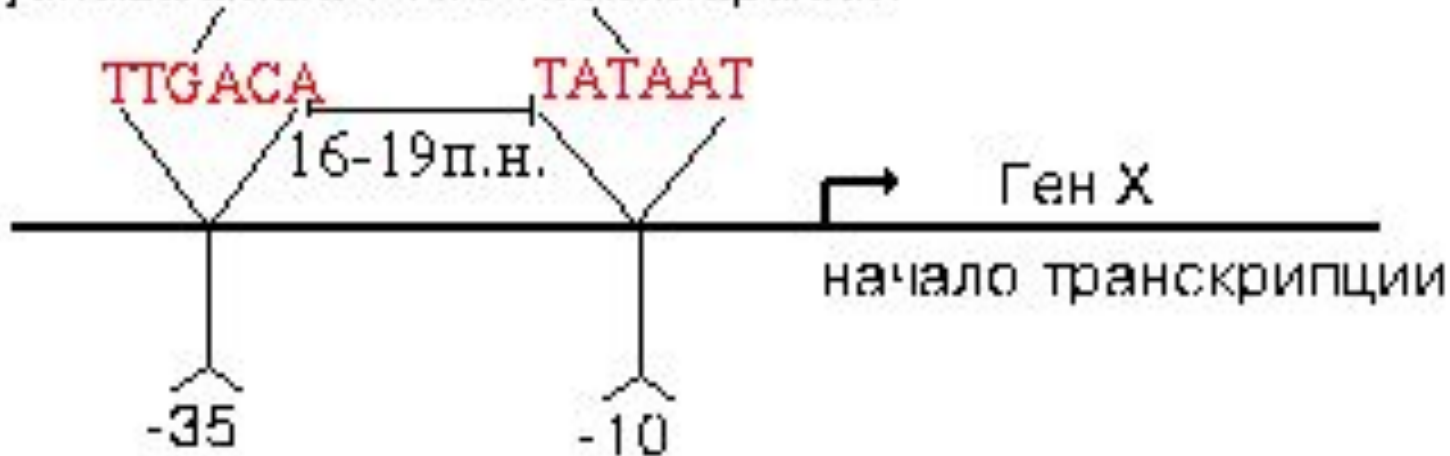
# Особенности структуры промотора



## *Узнавание и прочное связывание происходит на разных участках ДНК.*

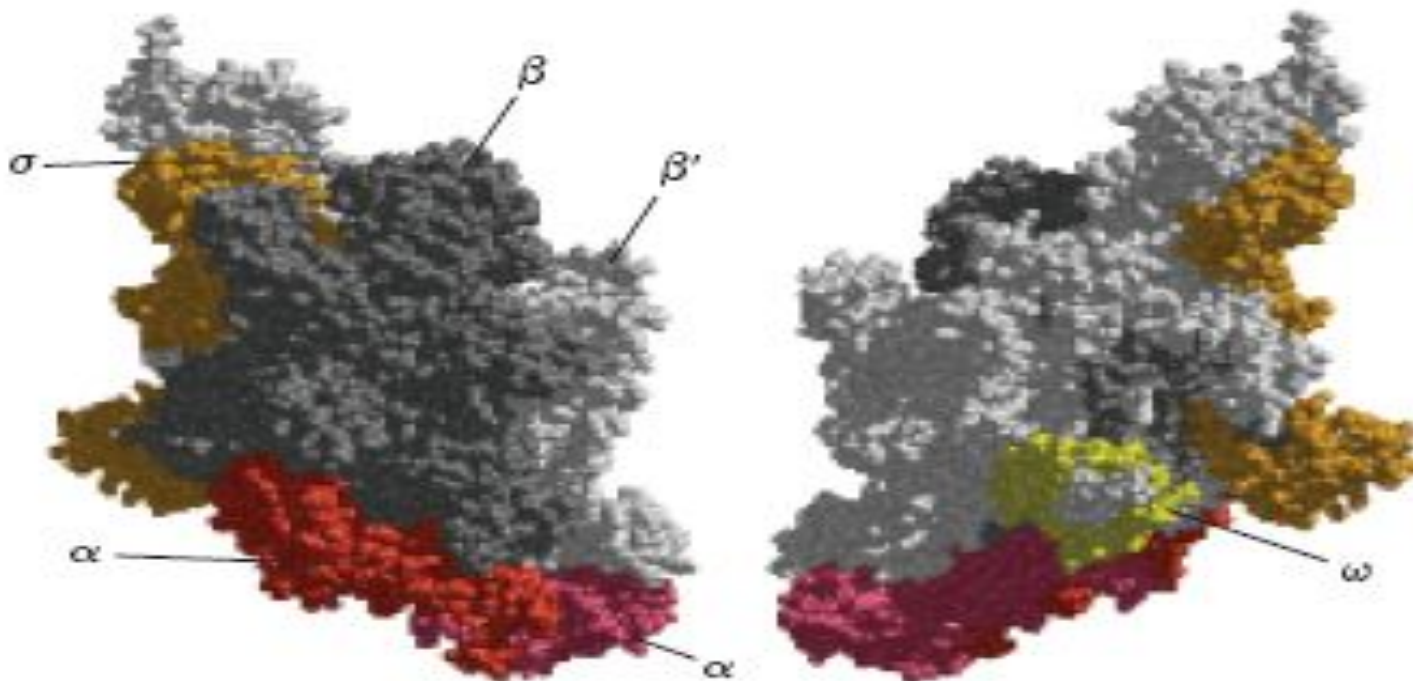
Эти участки отличаются и по первичной, и по вторичной структуре. Путем секвенирования выявили структуру многих промоторов. У большинства из них имеется общее свойство.

консенсусные АТ-богатые последовательности,  
узнаваемые РНК-полимеразой



# Структура ДНК-зависимой РНК-полимеразы *E.coli*

6 субъединиц:  $2\alpha$   $\beta$   $\beta'$   $\omega$   $\delta$  - **холо**фермент  
 $2\alpha$   $\beta$   $\beta'$   $\omega$  - **core**-фермент  
Кофактор: ионы Mg

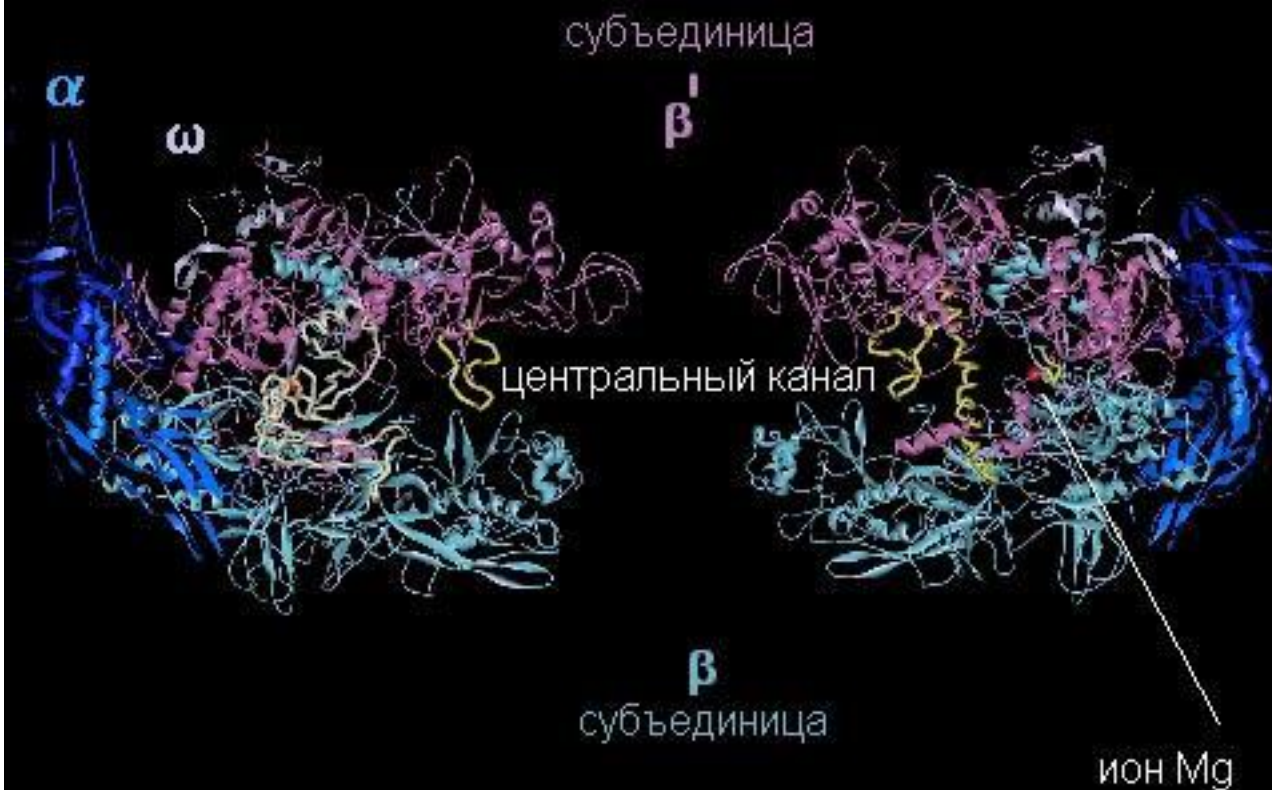


- **$\alpha 2$** : две  $\alpha$ -субъединицы связывают остальные элементы фермента и распознают регулирующие факторы. Каждая субъединица состоит из двух доменов:  $\alpha$ СКД (С-концевой домен) связывает первый элемент промотора, и  $\alpha$ НКД (N-концевой домен) связывается с остальными компонентами полимеразы.
- **$\beta$** : эта субъединица обладает собственно полимеразным действием, катализируя синтез РНК. Она осуществляет инициацию процесса и управляет элонгацией.
- **$\beta'$** : неспецифически связывается с ДНК.
- **$\omega$** : восстанавливает денатурированную РНК-полимеразу обратно в дееспособную форму *in vitro*. Также обнаружено ее защитное/шаперонное действие на  $\beta'$ -субъединицу у *Mycobacterium smegmatis*.
- Для связывания с промоторными областями ДНК, основной фермент нуждается в еще одной субъединице — сигма ( **$\sigma$** ). Сигма-фактор значительно снижает сродство РНК-полимеразы к неспецифичным областям ДНК, и в то же время повышает ее чувствительность к определенным промоторам, в зависимости от своей структуры. С его помощью транскрипция начинается с нужного участка ДНК.

# Бактериальная РНК-полимераза: структура кор-фермента

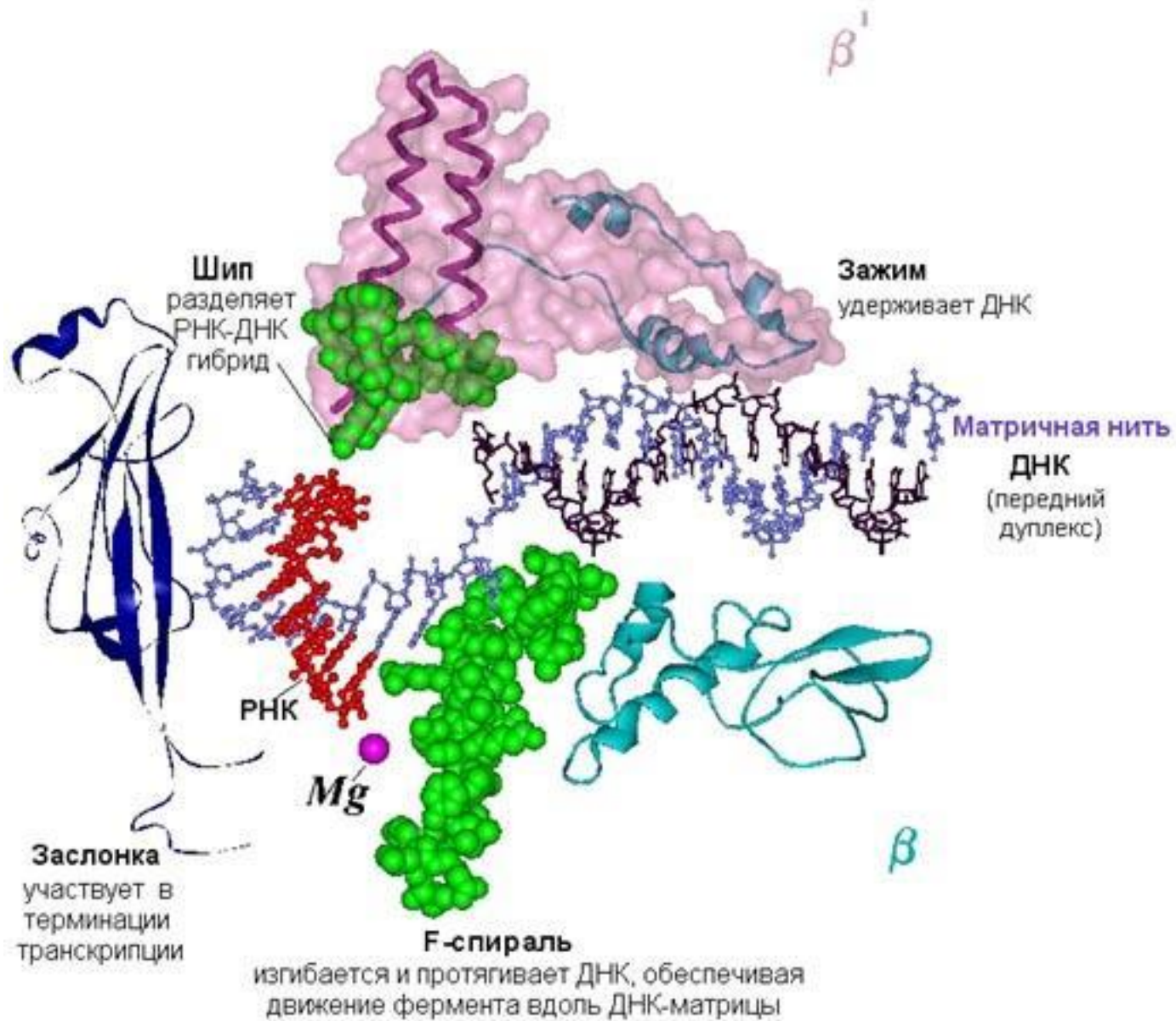
вид справа

вид слева

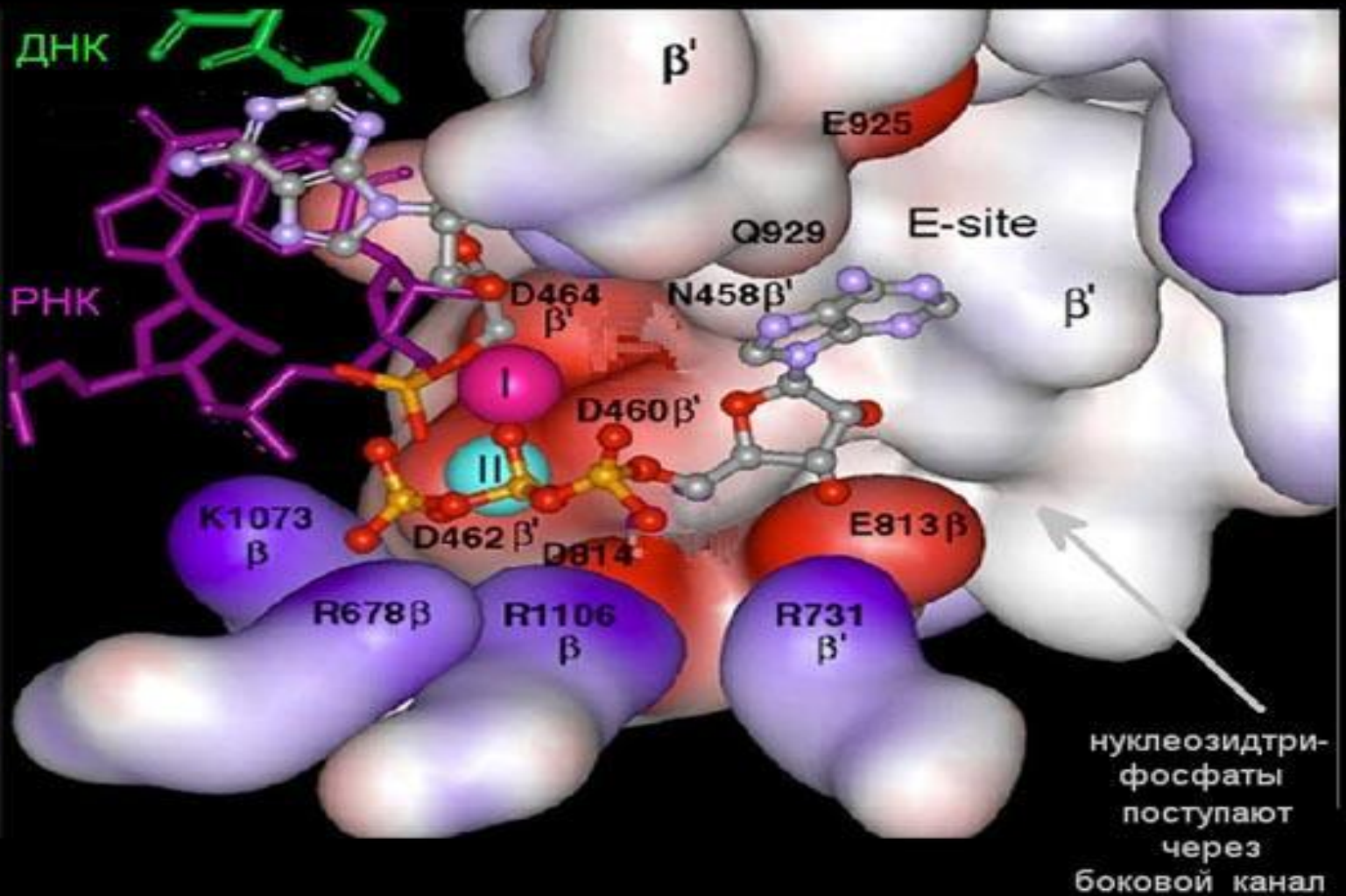


желтым указаны элементы структуры  
(заслонка, шип и F-спираль),  
приведенные на следующем рисунке

# СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ



# СТРУКТУРА АКТИВНОГО ЦЕНТРА РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ

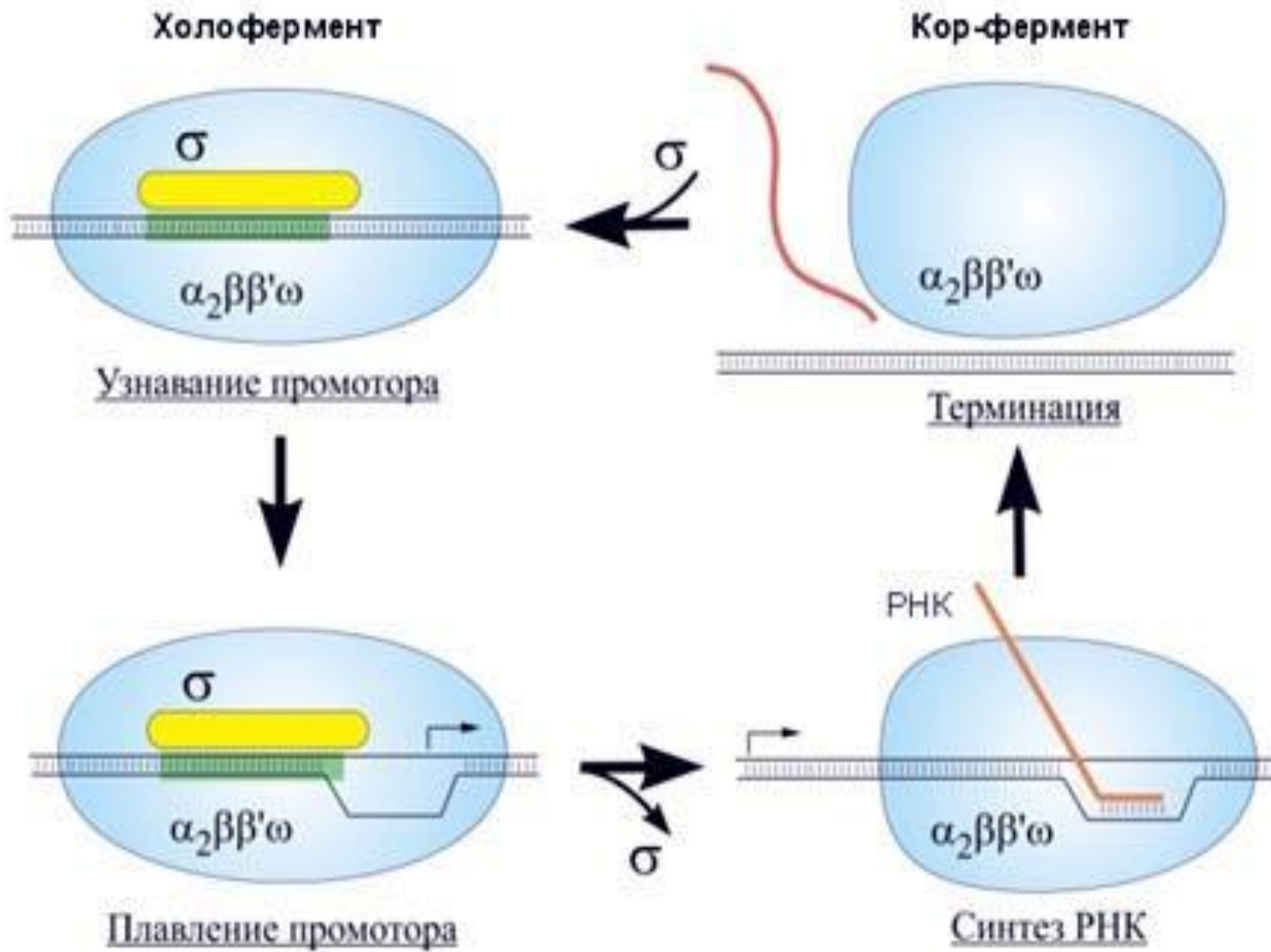


I II - ионы Mg

Указаны номера аминокислотных остатков  $\beta$  и  $\beta'$  субъединиц, участвующих в формировании активного центра

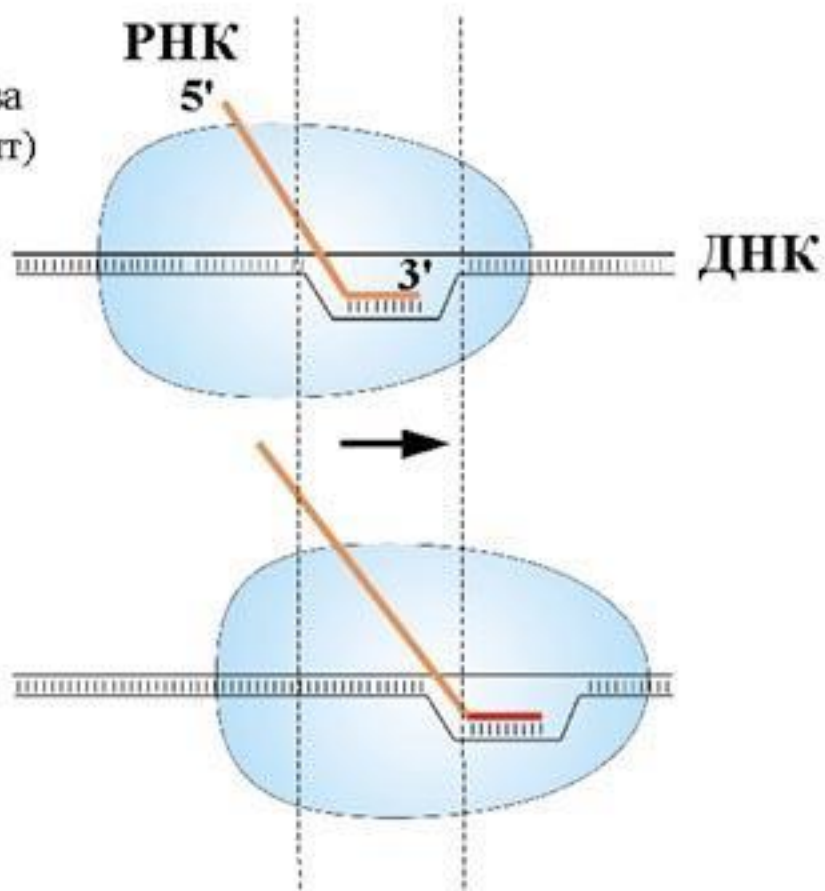


## Общая схема транскрипционного цикла



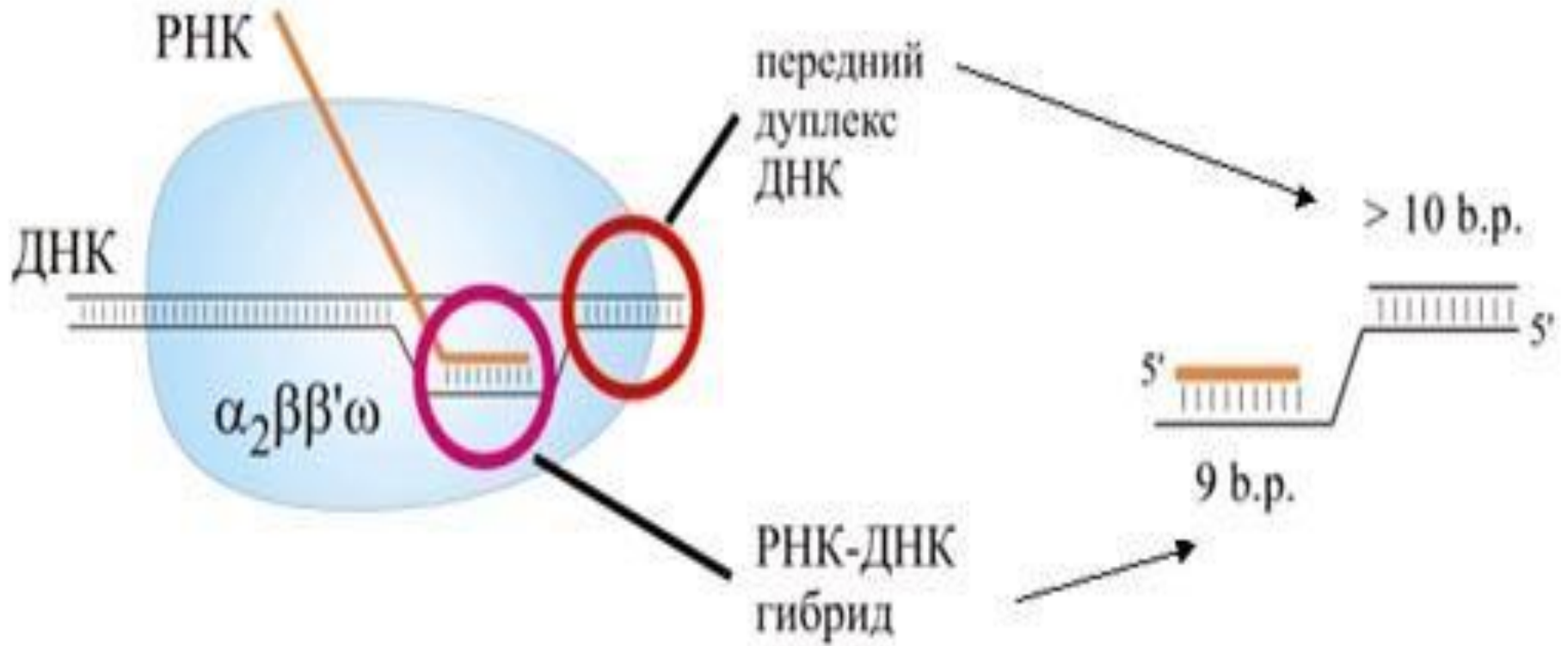
## ЭЛОНГАЦИЯ ТРАНСКРИПЦИИ

РНК-  
полимераза  
(кор-фермент)



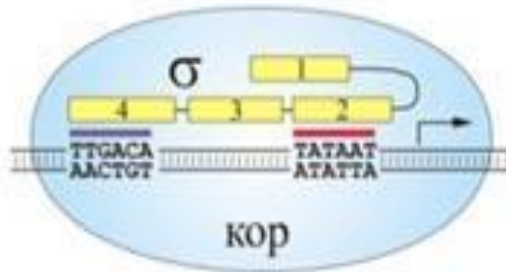
Синтез РНК:  
наращивается  
3'- конец  
молекулы РНК

# Элонгационный комплекс

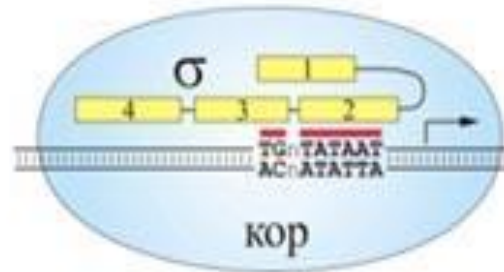


## СХЕМА ИНИЦИАЦИИ ТРАНСКРИПЦИИ

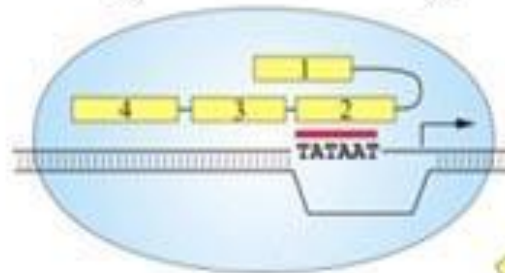
Взаимодействие холофермента с  
"классическим промотором"



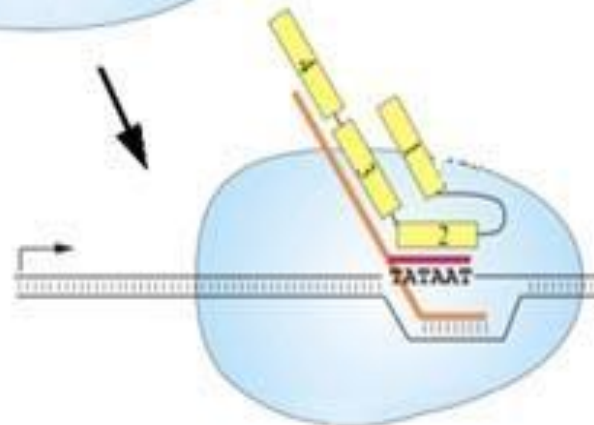
Взаимодействие холофермента с  
"расширенным промотором"



Образование  
"открытого комплекса"  
(плавление участка ДНК)



синтезируемая РНК  
вытесняет  $\sigma$ -субъединицу

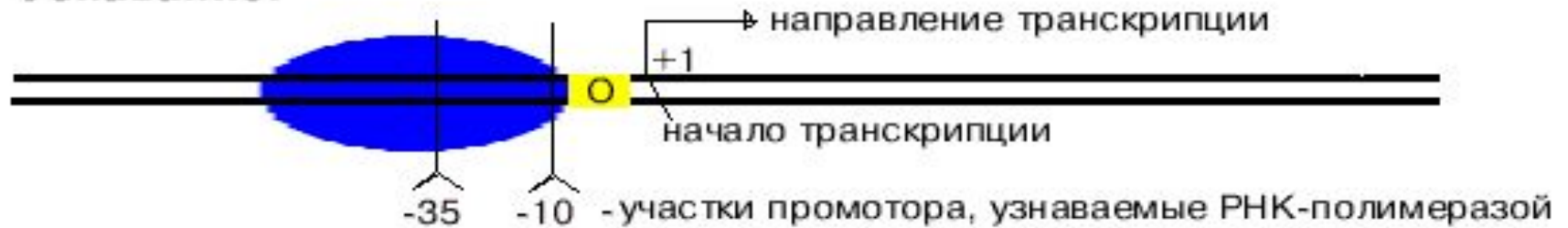


Третьичная структура  
 $\sigma$ -субъединицы  
(цилиндры изображают  
альфа-спирали)

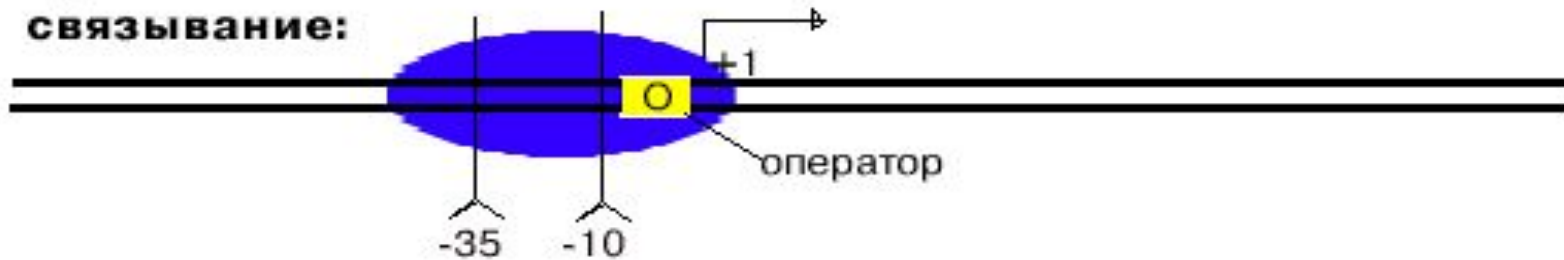
# Этапы транскрипции

## 1. Узнавание и прочное связывание

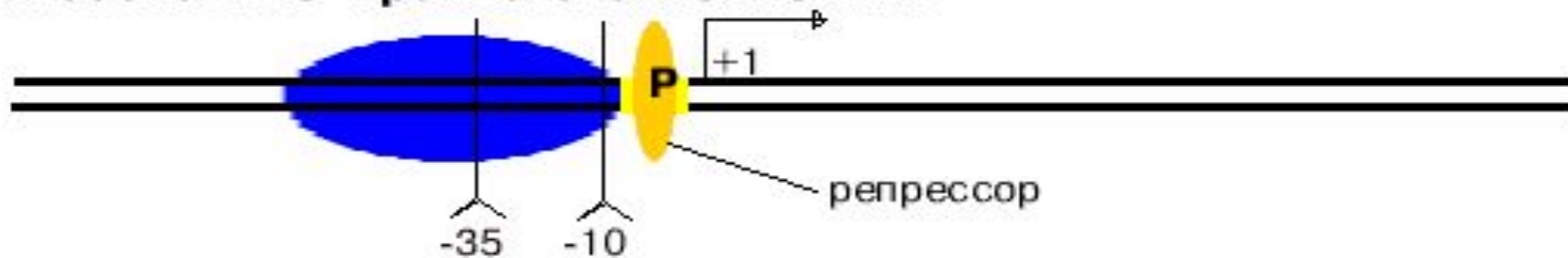
**Узнавание:**



**Прочное связывание:**



**Белок-репрессор мешает переходу из состояния узнавания в состояние прочного связывания:**



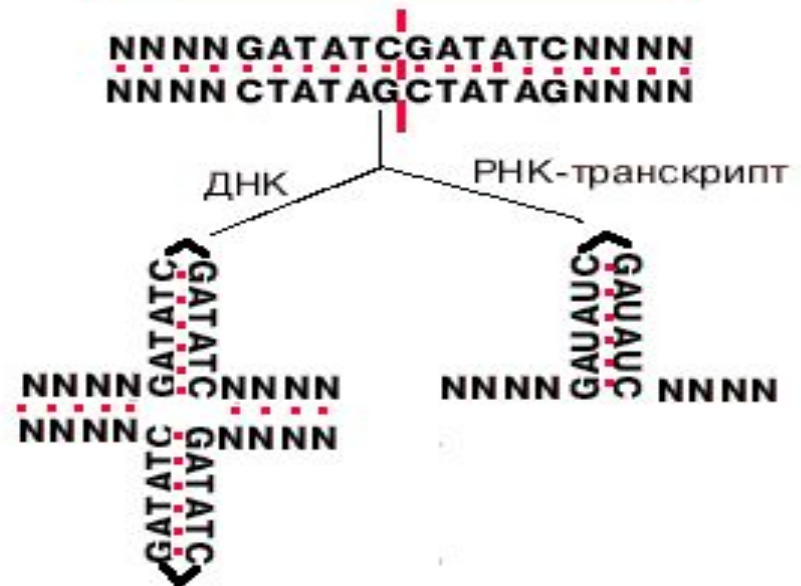
Примерно 5% промоторов у прокариот имеют только участок "-10", однако, тем не менее, хорошо узнаются РНК-полимеразой. Такие промоторы представлены **палиндромными** последовательностями, принимающими форму креста при суперспирализации кольцевых молекул ДНК.

**Палиндромы** - последовательности, которые читаются одинаково слева направо и справа налево.

Словесные палиндромы:

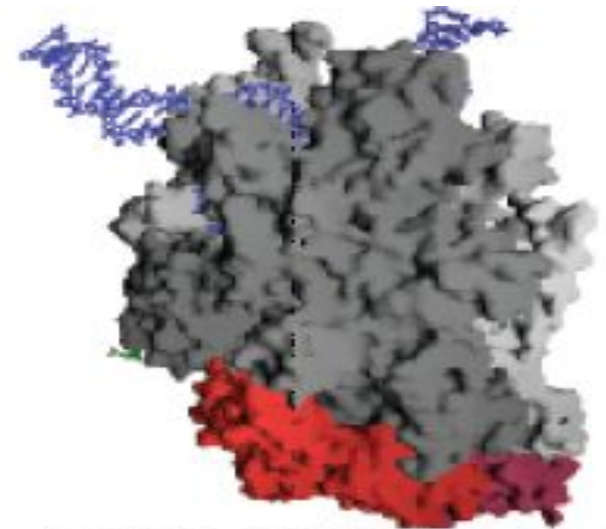
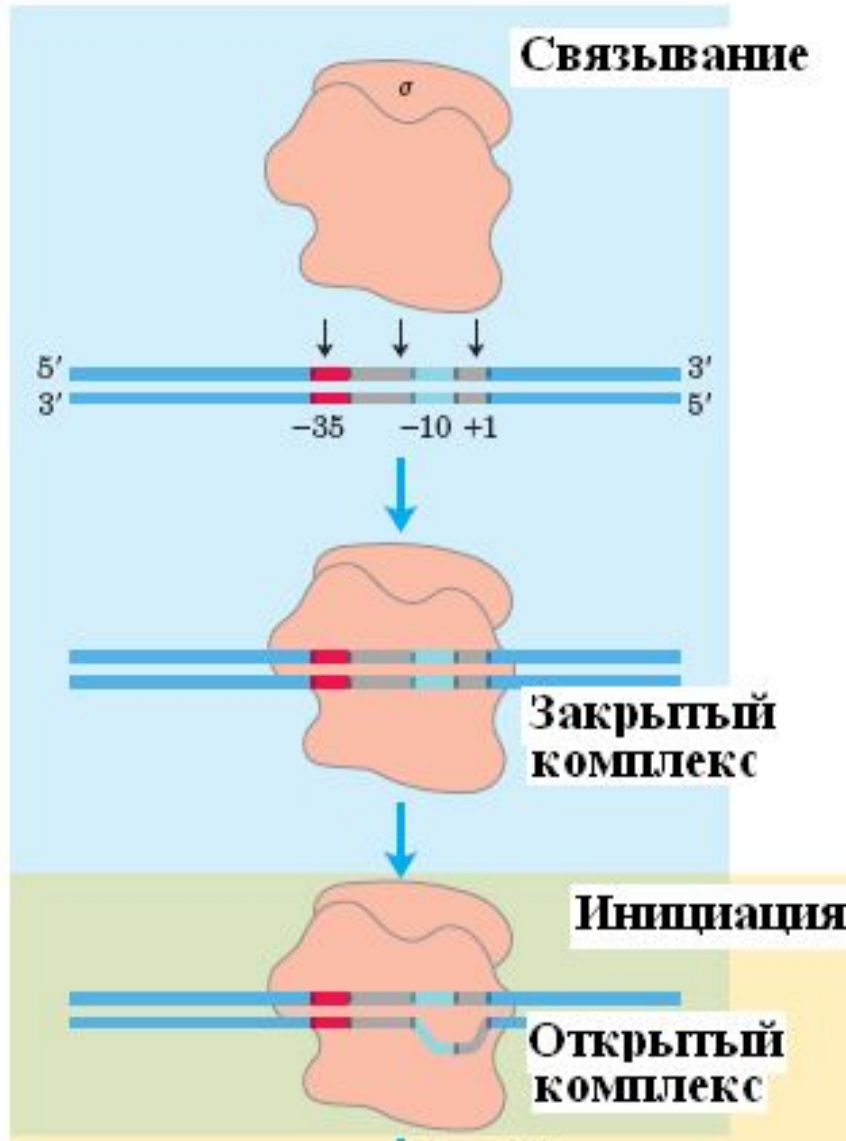
КАЗАК  
 А РОЗА УПАЛА НА ЛАПУ АЗОРА

Палиндромы  
 в нуклеиновых кислотах:

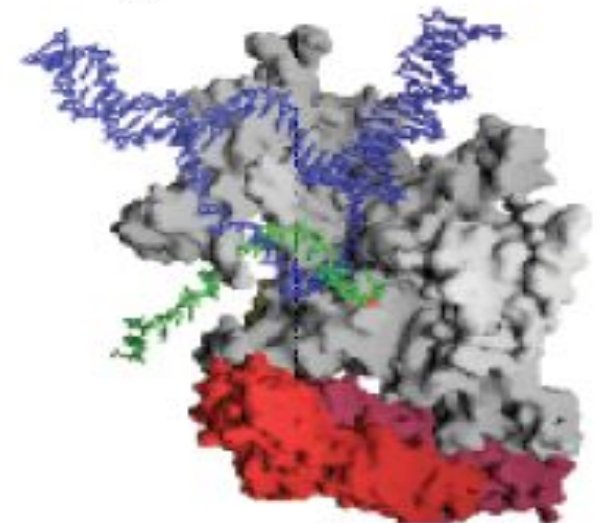


- 2. Инициация** заключается в образовании первой фосфодиэфирной связи между пури-трифосфатом (АТФ или ГТФ) и следующим нуклеотидом. После инициации - фактор покидает фермент.
- 3. Элонгация** - последовательное наращивание цепи РНК (или продолжение транскрипции).
- 4. Терминация.** Специфическая терминация бывает: - - рнезависимой и рзависимой.
- "Мотором" транскрипции является энергия, высвобождающаяся при отщеплении пирофосфата от каждого рибо-НТФ.
- **Ингибиторы транскрипции**
  - *Рифампицин* - ингибитор инициации. Связывается с центром инициации *holo*-РНК-полимеразы *E. coli*.
  - *Стрептолидигин* - ингибитор элонгации. Связывается с центром элонгации *core*-РНК-полимеразы *E. coli*.

# СХЕМА ЭТАПОВ ТРАНСКРИПЦИИ

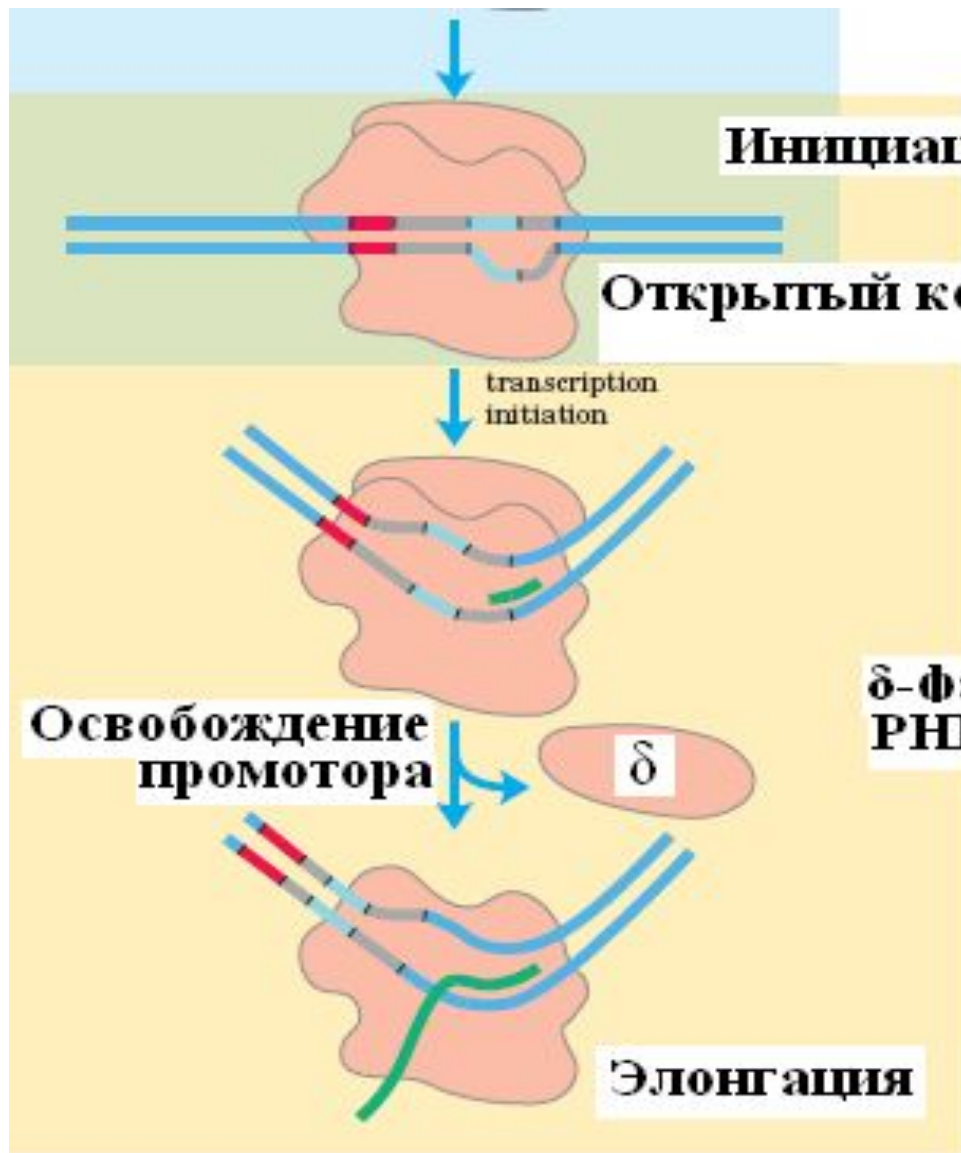


**Закранный комплекс**



**Открытый комплекс**





**Инициация**

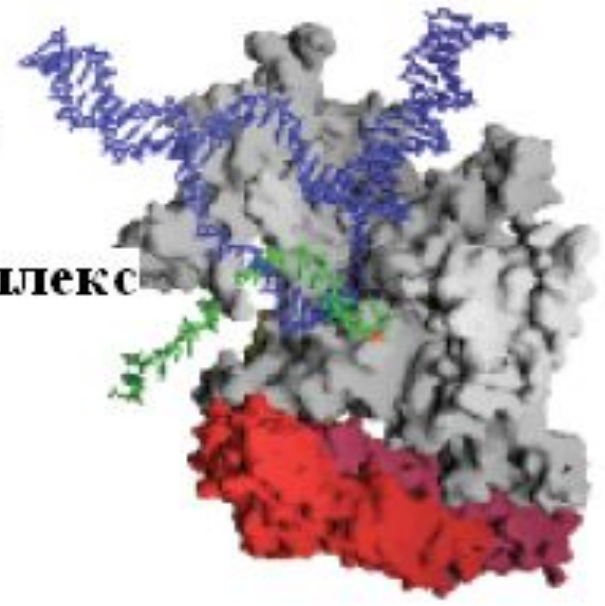
**Открытый комплекс**

transcription initiation

**Освобождение промотора**

$\delta$

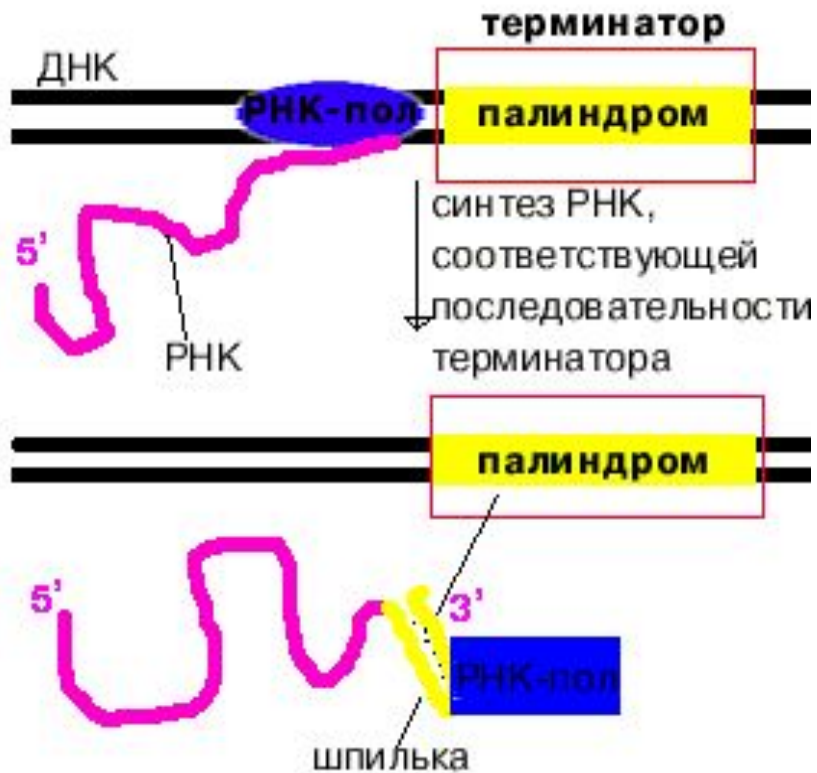
**Элонгация**



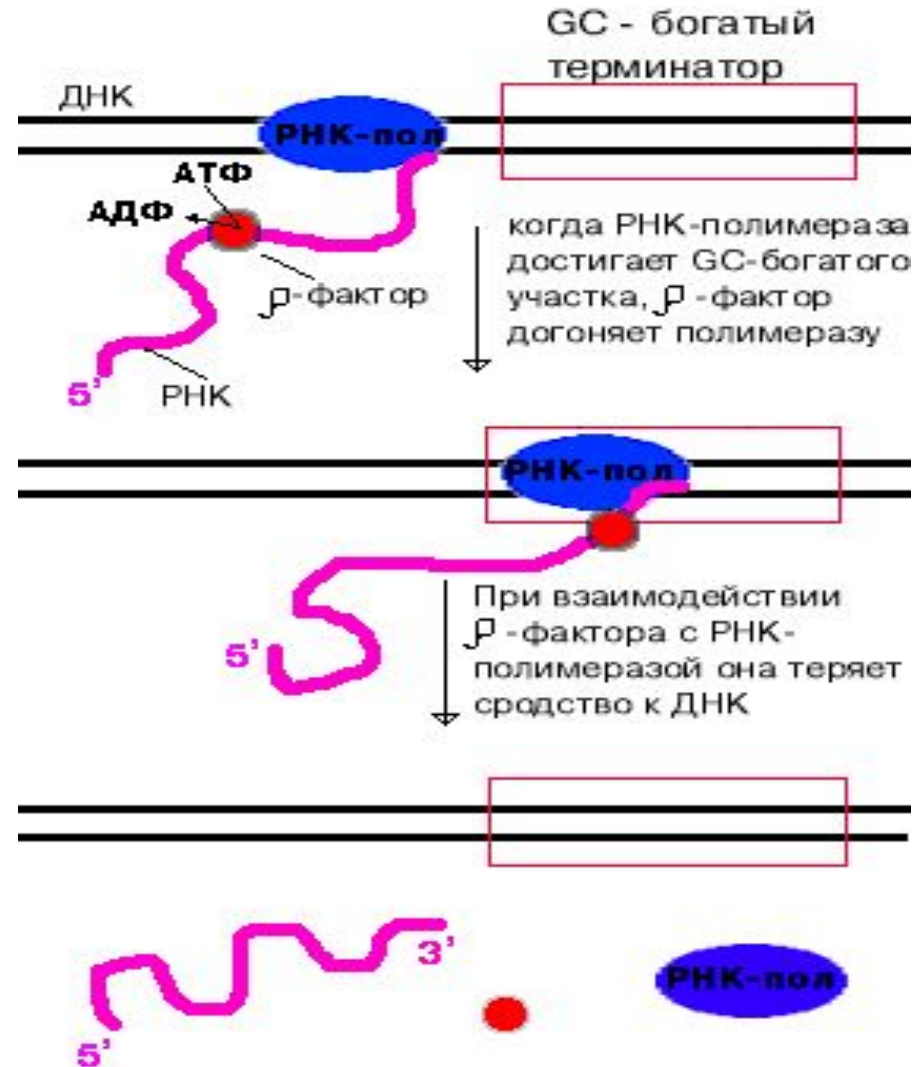
**$\delta$ -Фактор покидает РНК-полимеразу**



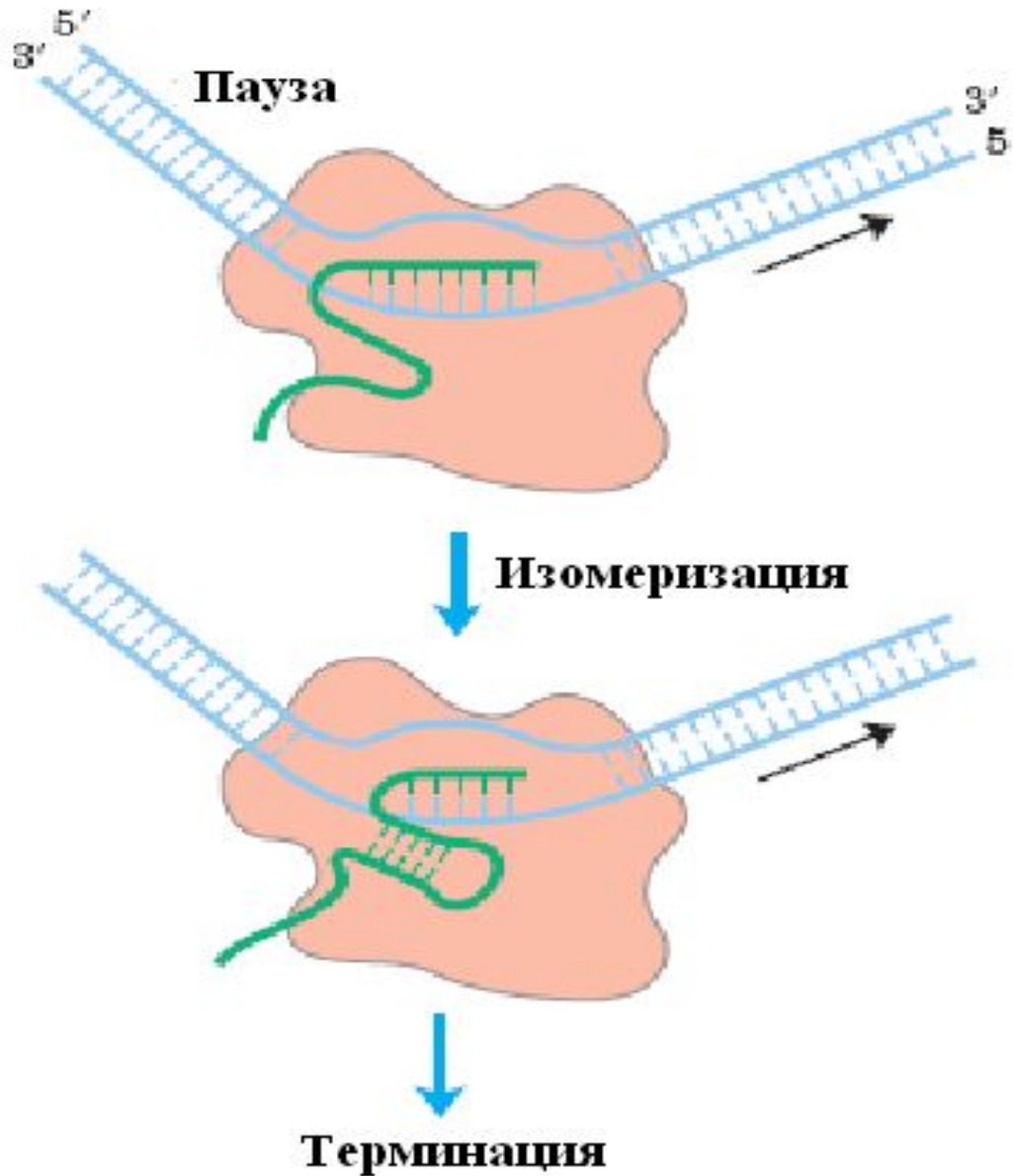
# $\rho$ - независимая терминация



# $\rho$ - зависимая терминация



# $\rho$ - независимая терминация

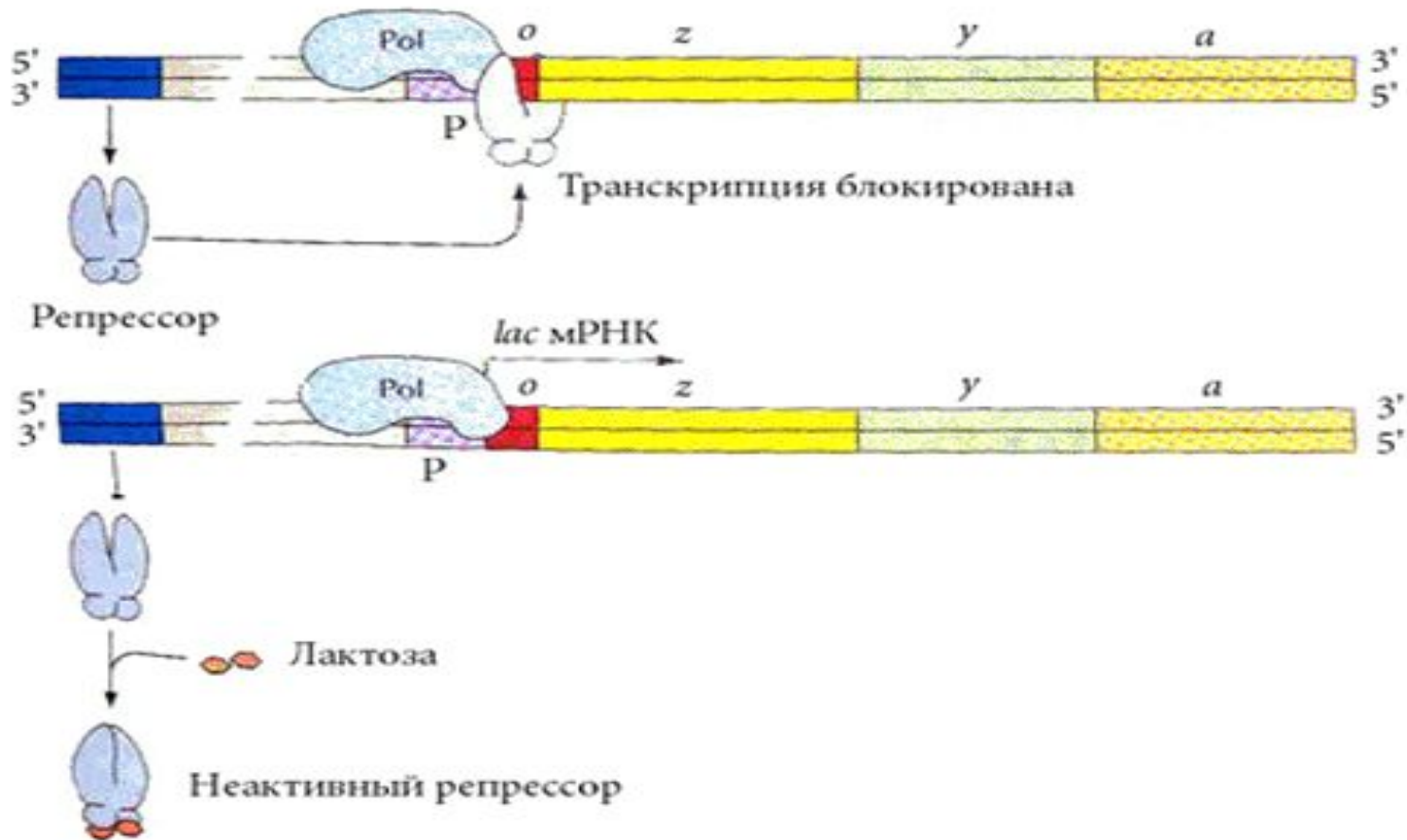


# Регуляция транскрипции у прокариот

## Схема негативной индукции Жакоба и Моно

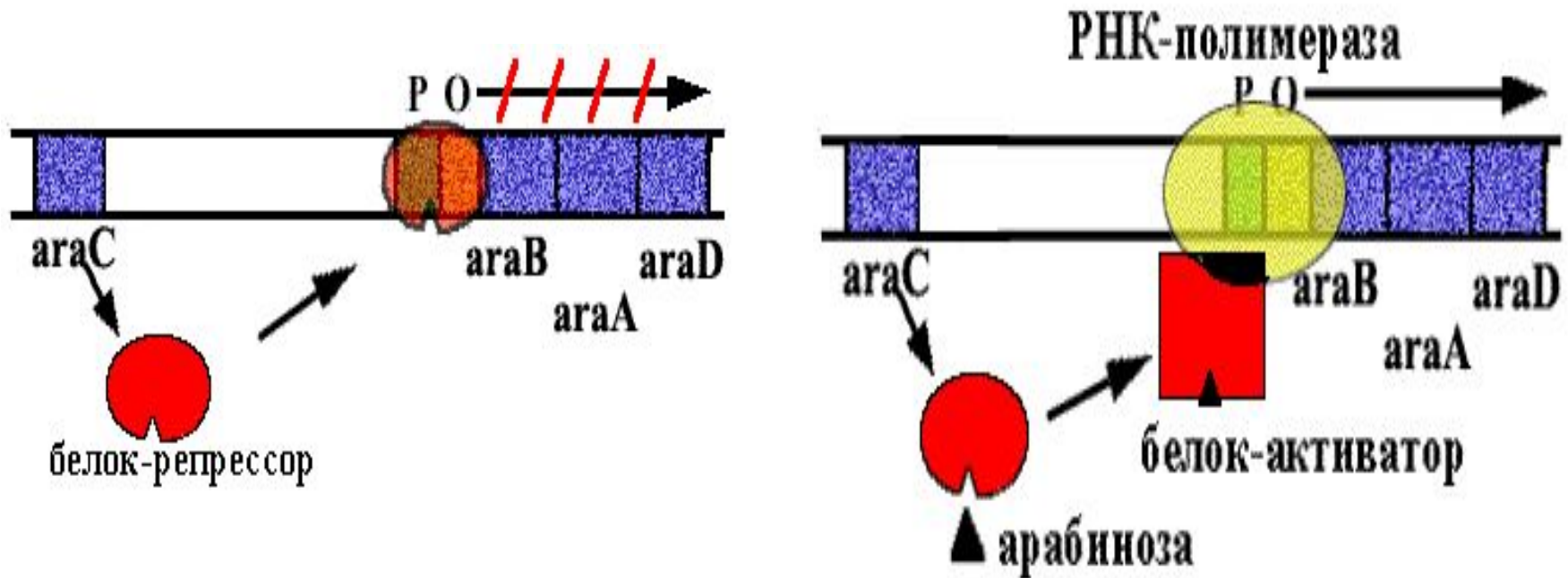
- ***Lac-оперон*** *E. coli* содержит 3 гена, отвечающие за образование белков, участвующих в переносе в клетку дисахарида лактозы и в ее расщеплении.
- ***Z - галактозидаза*** (расщепляет лактозу на глюкозу и галактозу).
- ***Y - галактозидпермеаза*** (переносит лактозу через мембрану клетки).
- ***A - тиогалактозидтрансациетилаза*** (ацетилирует галактозу).

Эта схема называется так потому, что контролирующим транскрипцию фактором является **негативный** фактор, "выключатель" - белок - **репрессор**. **Индукция** (включение) происходит при потере сродства белка - репрессора к оператору



# Схема позитивной индукции Ara-оперон E. coli

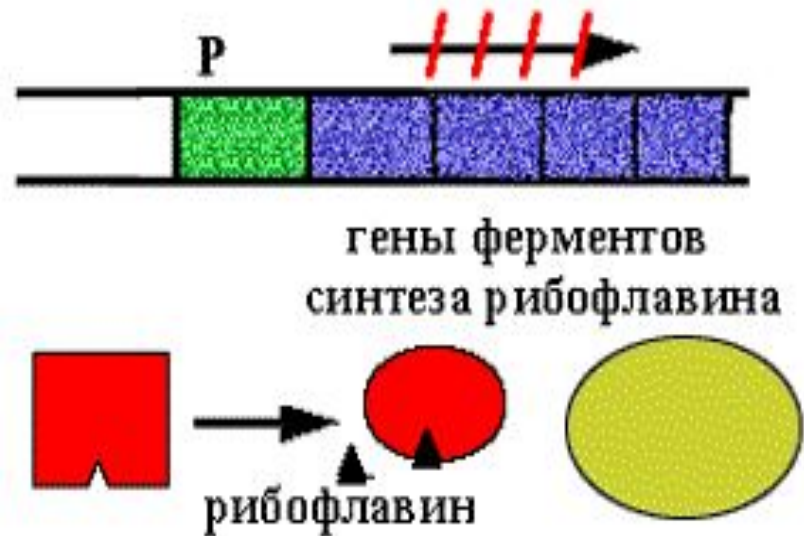
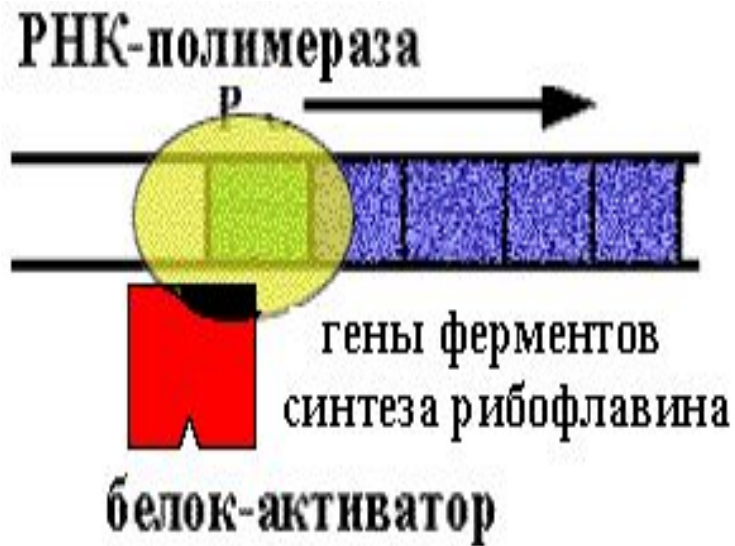
Эта схема регуляции называется **ПОЗИТИВНОЙ индукцией**, поскольку контролирующий элемент - белок - **активатор** "включает" работу оперона.



## Схема позитивной репрессии

Оперон синтеза *рибофлавина* у *Bacillus subtilis*.

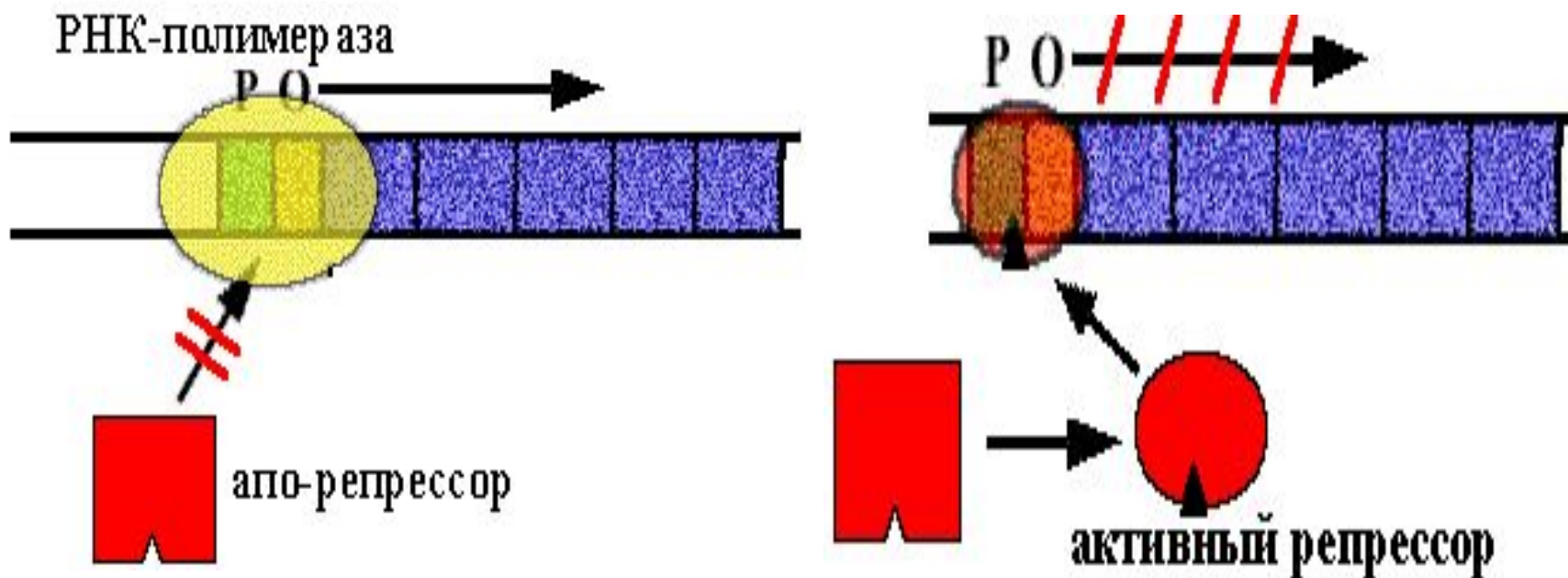
Позитивная репрессия, поскольку в регуляции участвует белок - *активатор*, а сама регуляция заключается в *выключении* транскрипции.



## Схема негативной репрессии

Оперон синтеза *триптофана* у *E. coli*.

Схема регуляции - **негативная репрессия**, потому что белок **репрессор** "выключает" оперон





# **Т Р А Н С К Р И П Ц И Я**

## **(эукариоты)**

**ЛЕКЦИЯ 8**

- У эукариотов процессы транскрипции и трансляции разобщены во времени и пространстве (транскрипция - в ядре, трансляция - в цитоплазме).
- У эукариотов существуют **специализированные РНК-полимеразы**.

В ядре выделяют 3 типа РНК-полимераз:

**РНК-полимераза I** - синтезирует рРНК (кроме 5S рРНК).

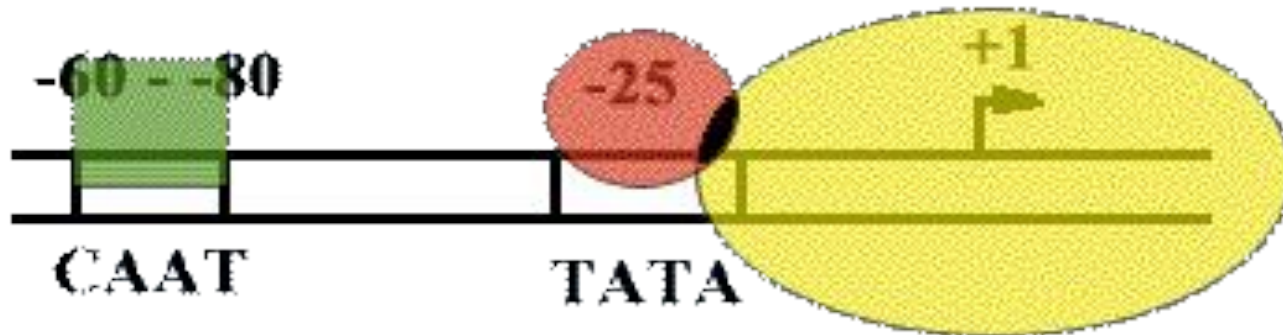
**РНК-полимераза II** - синтезирует мРНК и некоторые sРНК.

**РНК-полимераза III** - синтезирует тРНК, некоторые sРНК и 5SpРНК.

РНК-полимеразы различаются количеством субъединиц, их аминокислотным составом, и зависимостью от катионов магния и марганца. Для РНК-полимераз I и III необходимое для работы соотношение  $[Mn^{2+}]/[Mg^{2+}] = 2$ . Для РНК-полимеразы II -  $[Mn^{2+}]/[Mg^{2+}] = 5$ .

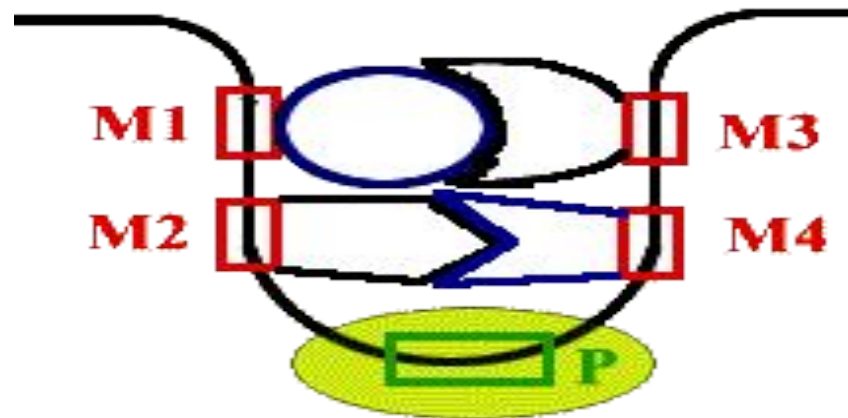
Помимо ядерных РНК-полимераз у эукариот есть еще РНК-полимеразы хлоропластов и митохондрий.

- Особенности транскрипции эукариот
- Единицей транскрипции у эукариот является отдельный **ген**, а не оперон, как у прокариот.
- Оператор, как таковой, отсутствует. Промотор есть, но он организован иначе.



- **Базальные факторы транскрипции** - белки, необходимые для инициации транскрипции
- **Базальные факторы транскрипции необходимы для инициации транскрипции всеми тремя ядерными РНК-полимеразами.**

- Для любого гена, кодирующего белок, есть **энхансеры** (усилители).
- **Энхансеры** - последовательности ДНК, усиливающие транскрипцию при взаимодействии со специфическими белками.
- $M1+M2+M3+M4$  - один энхансер, но он состоит из 4-х модулей.



- Экспрессируются лишь те гены, у которых все энхансерные модули узнаны своими белками и эти белки взаимодействуют друг с другом

- Экспрессируются лишь те гены, у которых все энхансерные модули узнаны своими белками и эти белки взаимодействуют друг с другом.
- Кроме энхансеров есть **сайленсеры** (ослабители).
- **Сайленсеры** - последовательности ДНК, ослабляющие транскрипцию при взаимодействии с белками.
- При соответствующем наборе белков экспрессия отдельных генов в клетке может быть подавлена

# Этапы транскрипции

- **Инициация** – выбор фиксированного места начала транскрипции (специфическое связывание РНК-пол с матричной нитью), **промотор**
- **Элонгация** – синтез РНК после оставления РНК-пол промотора (очищение промотора)
- **Терминация** – окончание транскрипции, **терминатор**

## INITIATION

Template recognition: RNA polymerase binds to duplex DNA



DNA is unwound at promoter



Very short chains are synthesized and released



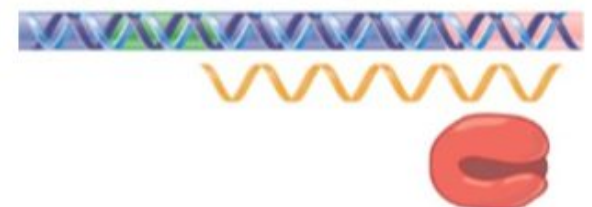
## ELONGATION:

Polymerase synthesizes RNA



## TERMINATION:

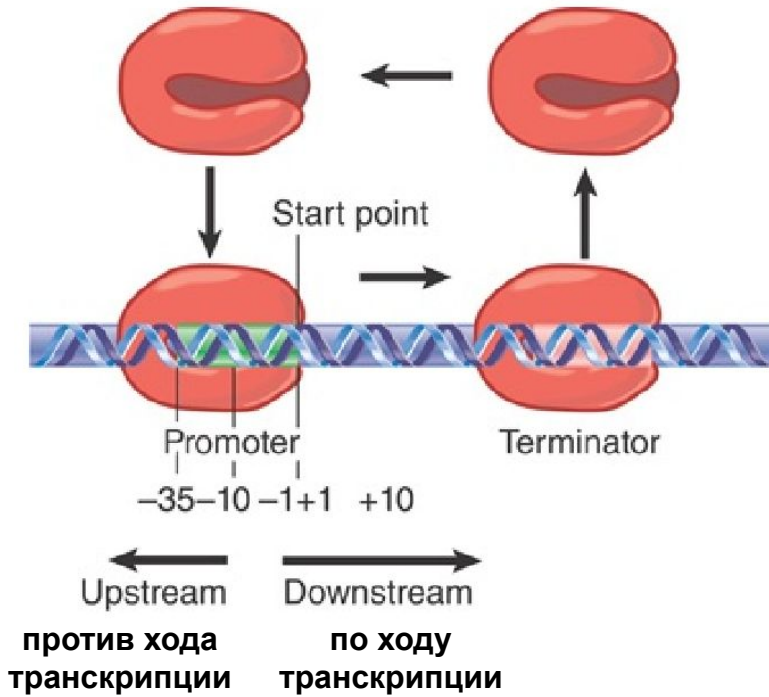
RNA polymerase and RNA are released



# Три этапа транскрипции

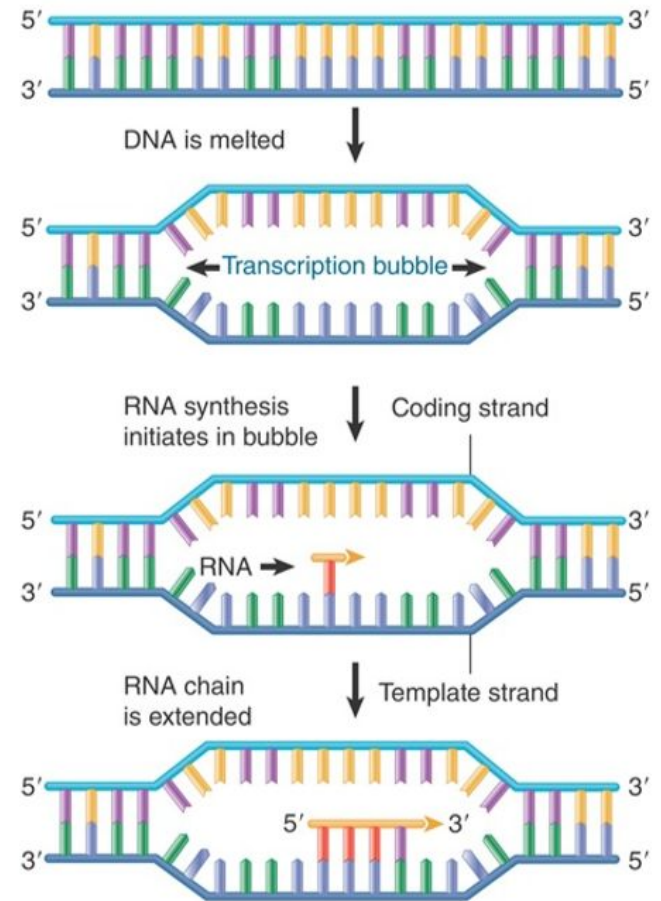
## Инициация

### Координаты транскрипции



Стартовая точка транскрипции, или TSS – transcription start site (+1)

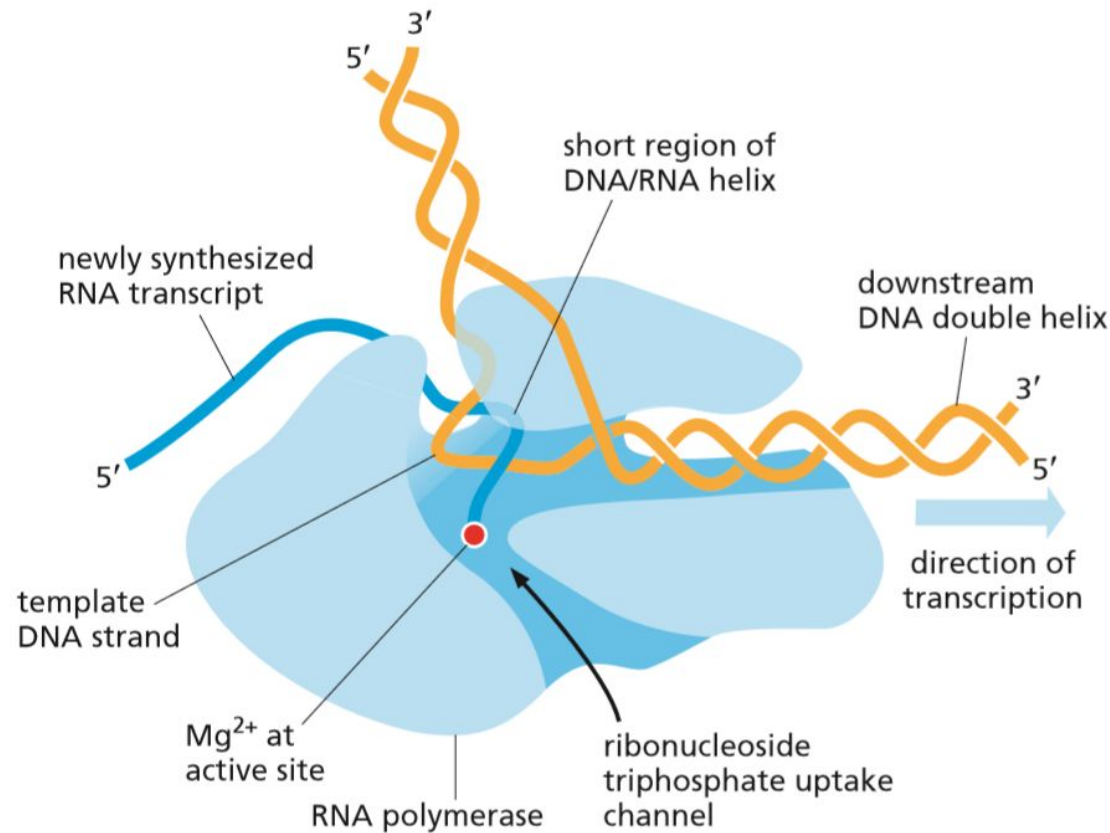
### Формирование транскрипционного пузыря



- 12-14 п.н.
- Синтез РНК в направлении от 5'-конца к 3'-концу

# Три этапа транскрипции

## Элонгация



**Нематричная нить –**  
кодирующая (кодогенная)

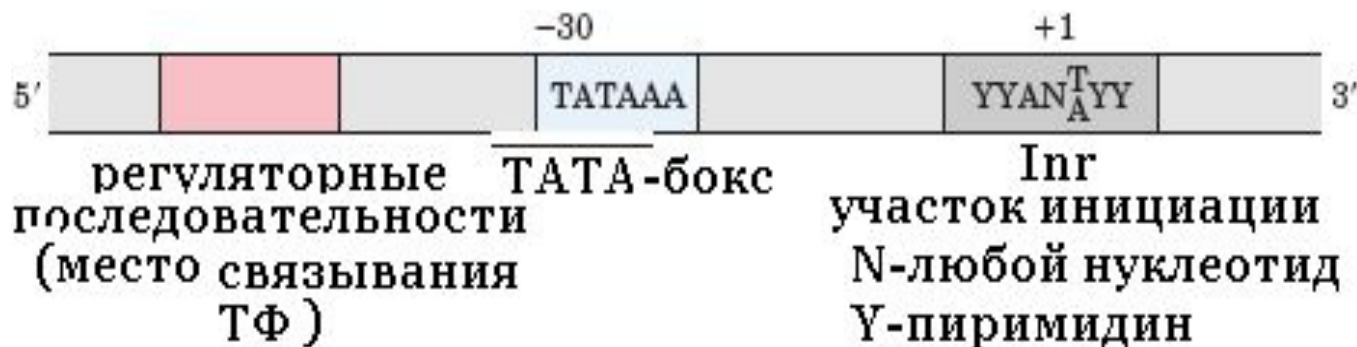
**Матричная нить –**  
транскрибируемая

**РНК-пол движется по**  
нити ДНК в направлении  
3'(ОН)→5'(РО4)

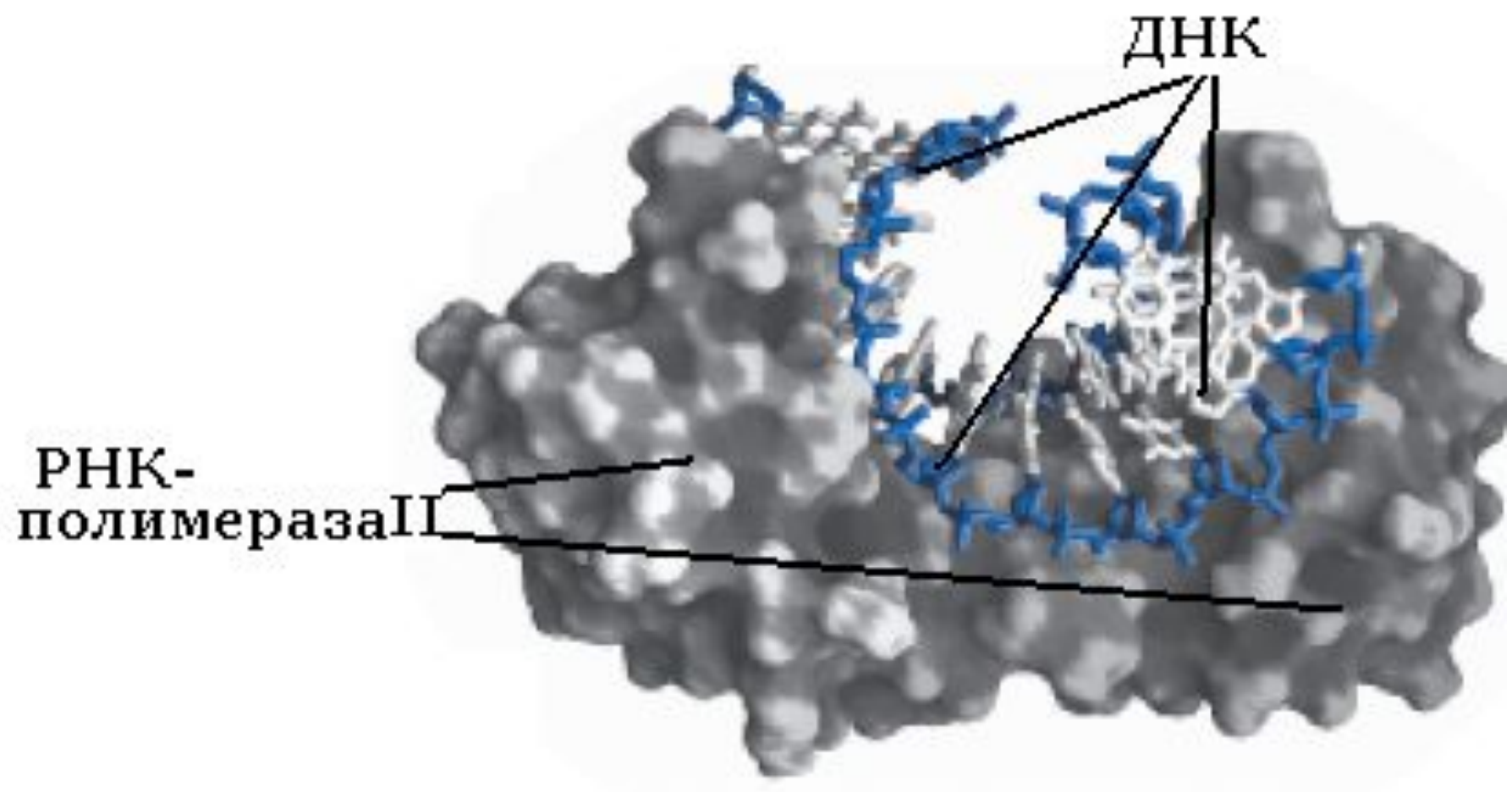
**Записи в базах даны по**  
кодирующей нити



- РНК-полимераза II для осуществления своей работы требует много различных белковых факторов (транскрипционные факторы – ТФ).
- РНК-полимераза II состоит из 12 субъединиц, часть которых выполняют функции, подобные субъединицам РНК-полимеразы прокариотов.
- Самая большая субъединица на С-конце содержит много раз повторяющийся (консенсусный) гепта-повтор, очень важный для функции этого фермента.

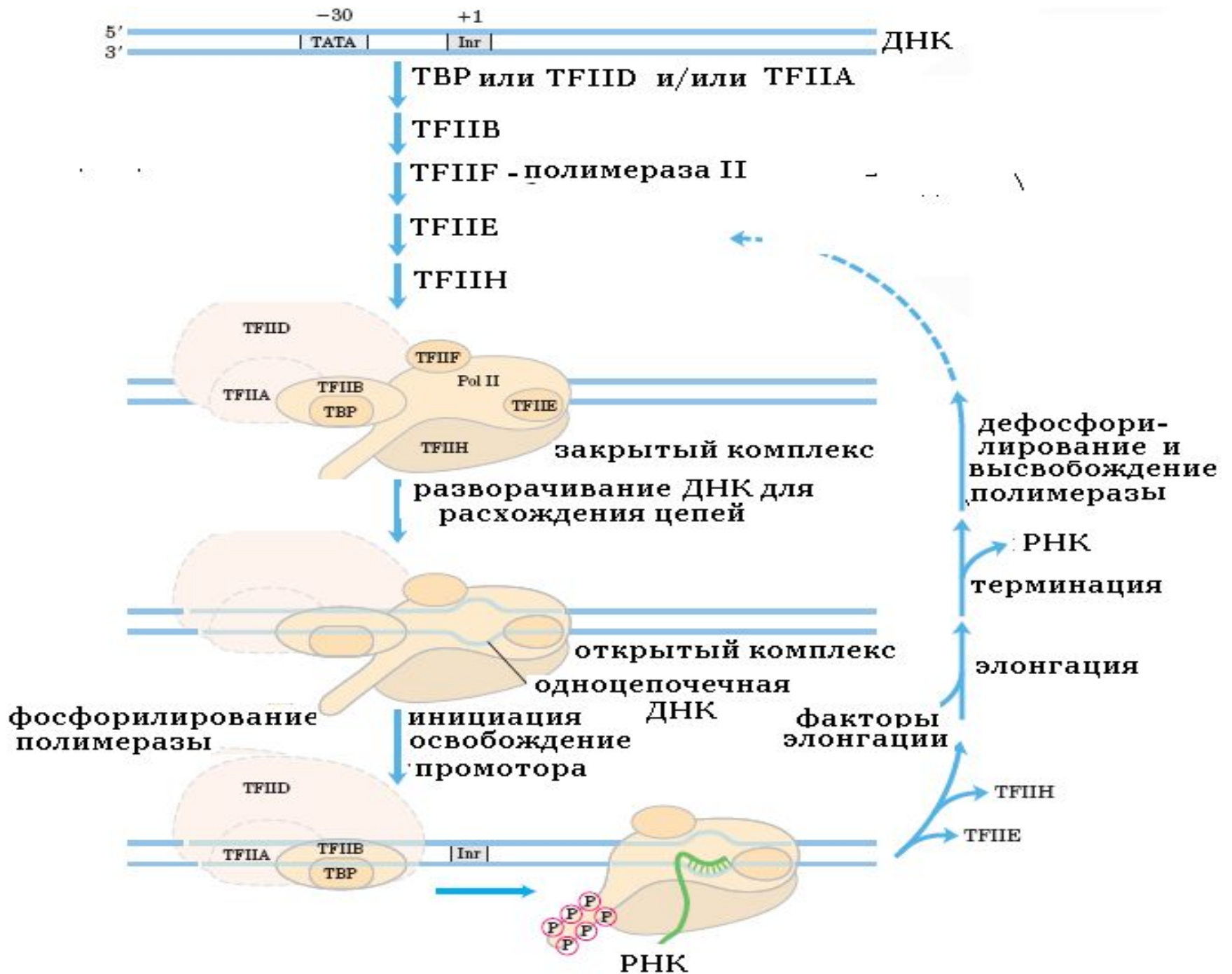


## Комплекс ДНК и РНК-полимеразы II



## Белки, необходимые для инициации транскрипции на эукариотических промоторах РНК-полимеразой II

<i>Transcription protein</i>	<i>Number of subunits</i>	<i>Subunit(s) M<sub>r</sub></i>	<i>Function(s)</i>
<b>Initiation</b>			
Pol II	12	10,000–220,000	Catalyzes RNA synthesis
TBP (TATA-binding protein)	1	38,000	Specifically recognizes the TATA box
TFIIA	3	12,000, 19,000, 35,000	Stabilizes binding of TFIIIB and TBP to the promoter
TFIIB	1	35,000	Binds to TBP; recruits Pol II–TFIIF complex
TFIIE	2	34,000, 57,000	Recruits TFIIH; has ATPase and helicase activities
TFIIF	2	30,000, 74,000	Binds tightly to Pol II; binds to TFIIB and prevents binding of Pol II to nonspecific DNA sequences
TFIIH	12	35,000–89,000	Unwinds DNA at promoter (helicase activity); phosphorylates Pol II (within the CTD); recruits nucleotide-excision repair proteins
<b>Elongation<sup>*</sup></b>			
ELL <sup>†</sup>	1	80,000	
p-TEFb	2	43,000, 124,000	Phosphorylates Pol II (within the CTD)
SII (TFIIS)	1	38,000	
Elongin (SIII)	3	15,000, 18,000, 110,000	



# ИНГИБИТОРЫ РНК-ПОЛИМЕРАЗ

**Актиномицин D и акридин** – подавляют работу на стадии элонгации

**$\alpha$ -аманитин** (токсин бледной поганки) полностью подавляет работу РНК-полимеразы II в концентрации  $10^{-8}$  М и РНК-полимеразы III ( в концентрации  $10^{-6}$  М). РНК-полимераза I фактически нечувствительна к этому токсину.

## Процессинг мРНК

Процессинг мРНК состоит из нескольких этапов.

1. **Кепирование** 100% мРНК
2. **Полиаденилирование** ~95% мРНК
3. **Сплайсинг** ~95% мРНК. Сплайсингу подвергаются только полиаденилированные мРНК.
4. **Редактирование**. Показано лишь для нескольких мРНК.

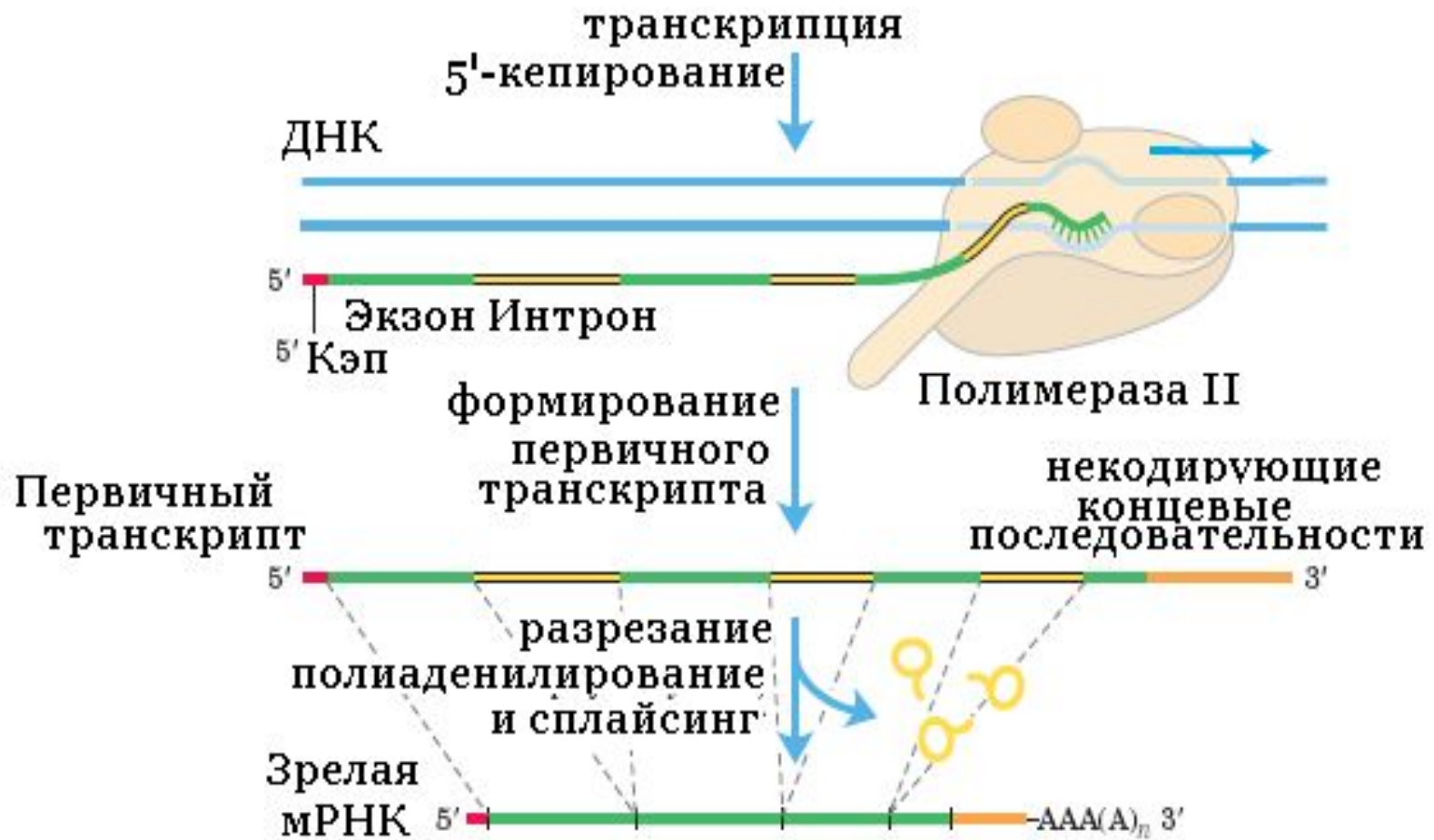
Все стадии процессинга мРНК происходят в РНП-частицах (рибонуклеопротеидных комплексах).

*мРНК не бывает свободной от белков.*

**Полисома** - комплекс мРНК с несколькими или многими рибосомами.

В составе информсом мРНК может жить от нескольких минут до нескольких дней, не подвергаясь действию нуклеаз

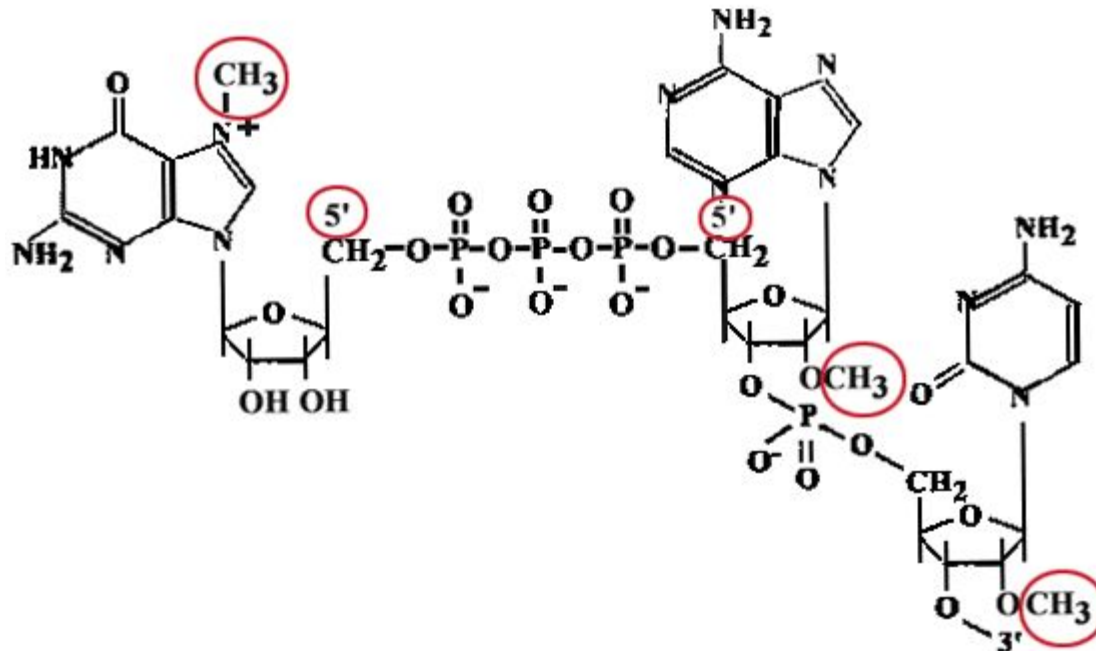
# Процессинг мРНК



# Кепирование

**Кепирование** - надевание "шапочки".

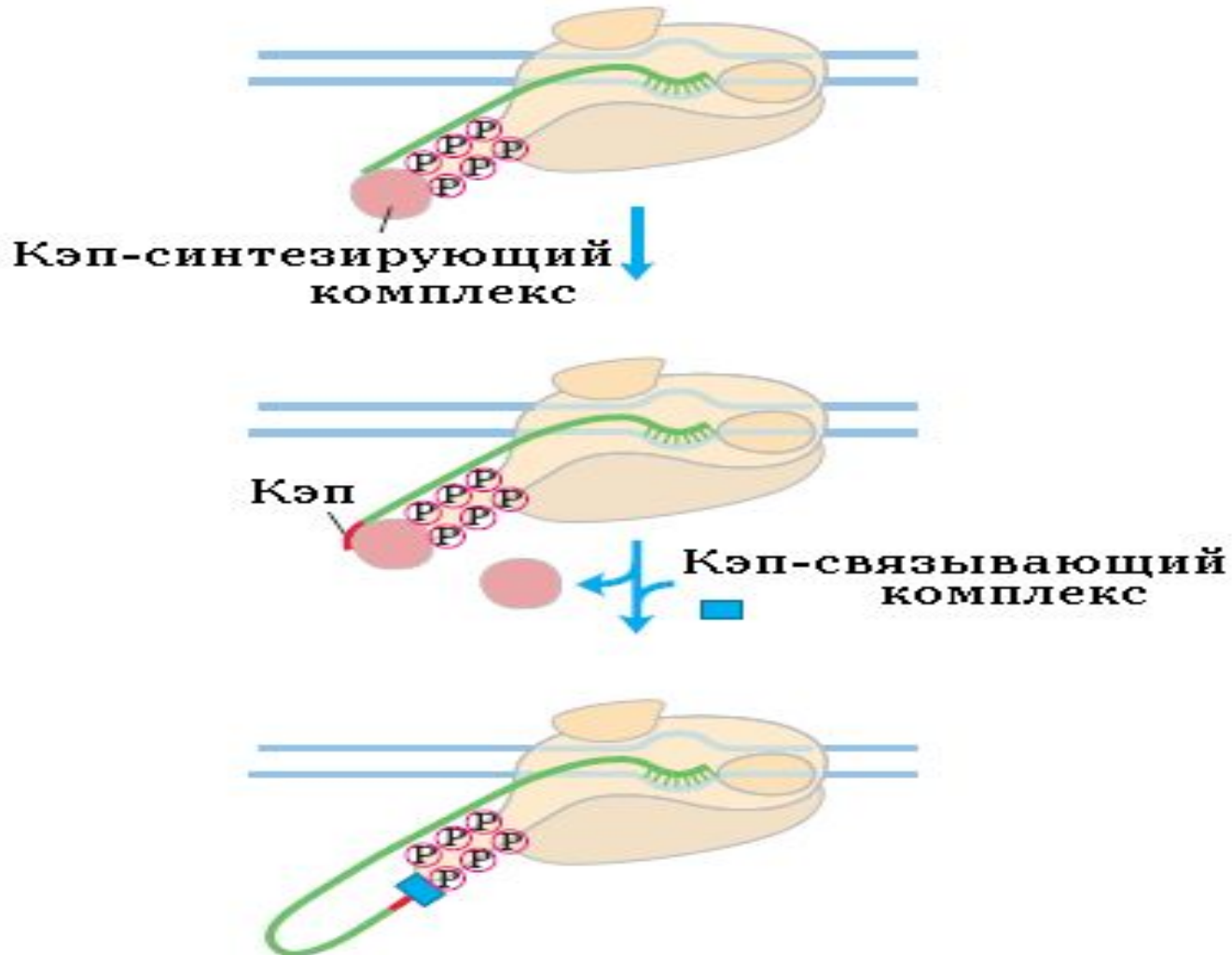
"Cap" представляет собой метилированный GTP, присоединенный в необычной позиции 5'-5' и две метилированные рибозы в первых двух нуклеотидах мРНК. По мере образования пре-мРНК (еще до 30-ого нуклеотида), к 5'-концу, несущему пуринтрифосфат, присоединяется гуанин, после чего происходит метилирование





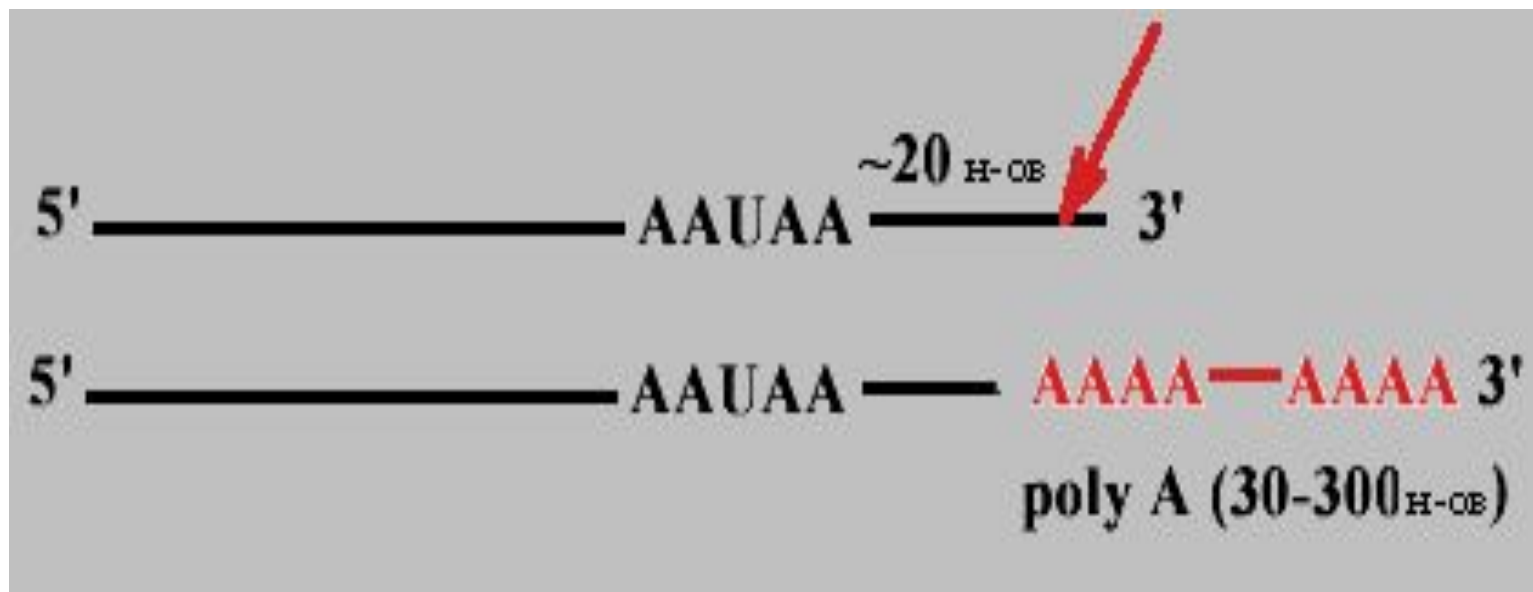
## Назначение “Кэп”

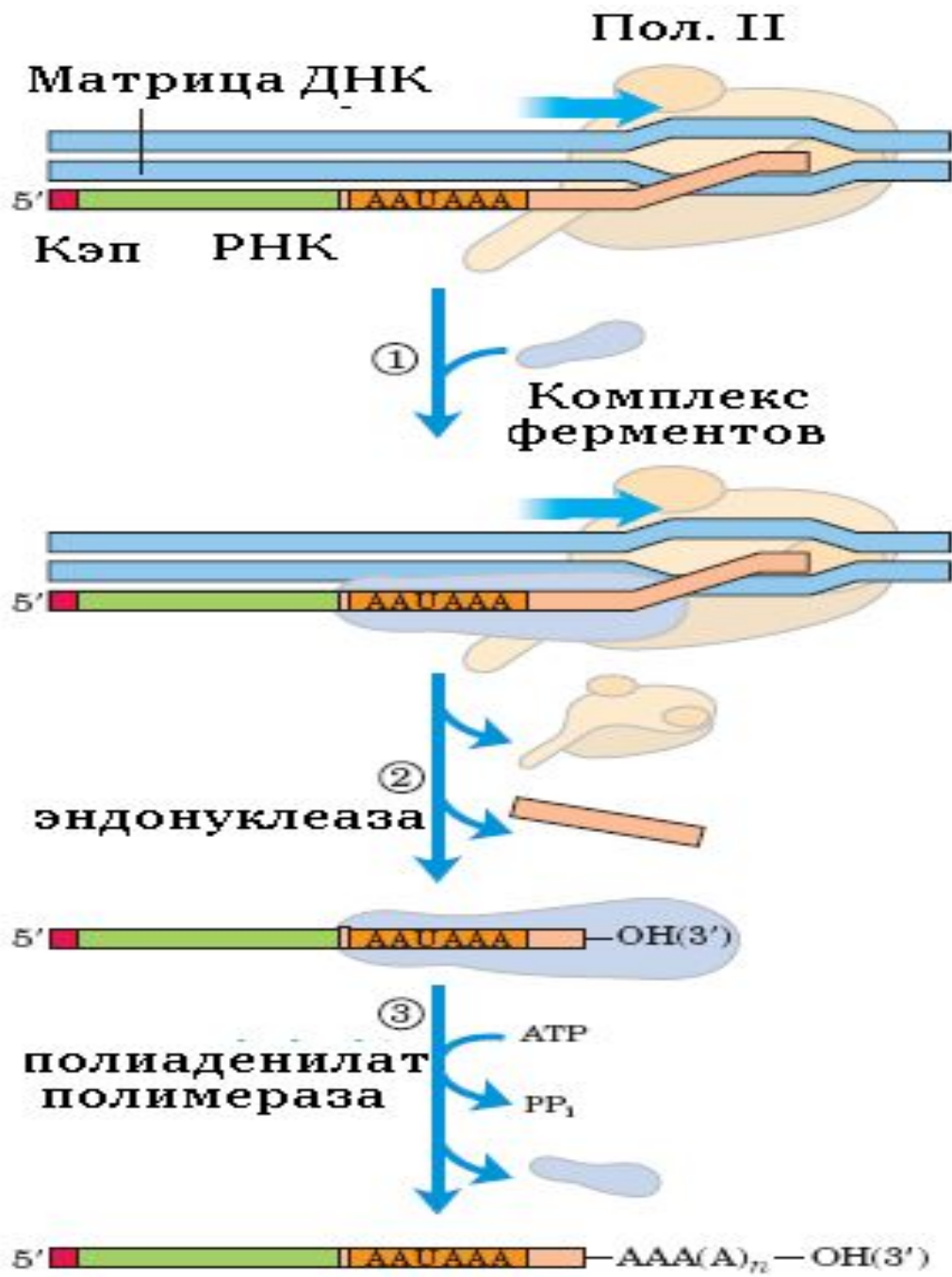
- 1. *Защита 5'-конца мРНК от действия экзонуклеаз.*
- 2. *За счет узнавания “Кэп” связывающими белками происходит правильная установка мРНК на рибосоме*



## Полиаденилирование

Когда синтез пре-мРНК завершен, то на расстоянии примерно 20 нуклеотидов в направлении к 3' - концу от последовательности 5'-AAUAA-3' происходит разрезание специфической эндонуклеазой и к новому 3'-концу присоединяется от 30 до 300 остатков АМР (безматричный синтез).





***мРНК ряда генов не  
полиаденилируется (например  
гистоновых генов).***

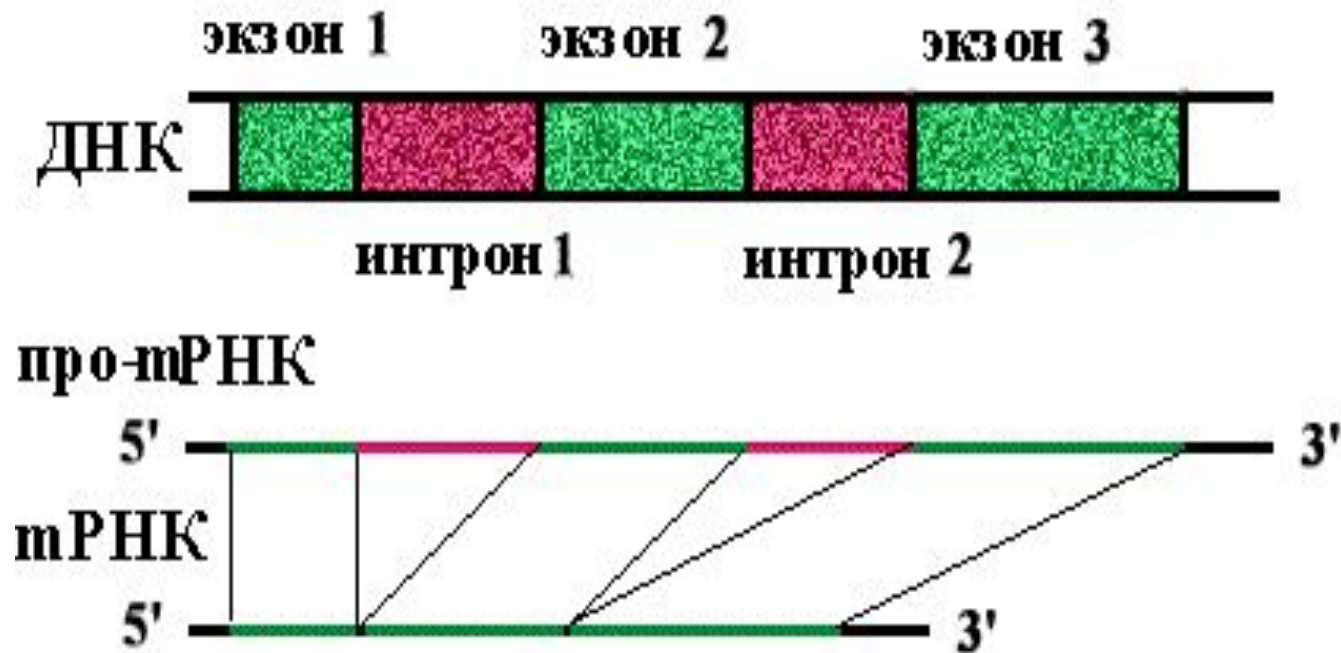
***Полиаденилированные пре-мРНК  
подвергаются сплайсингу.***

# Сплайсинг

**Экзоны** - кодирующие участки генов.

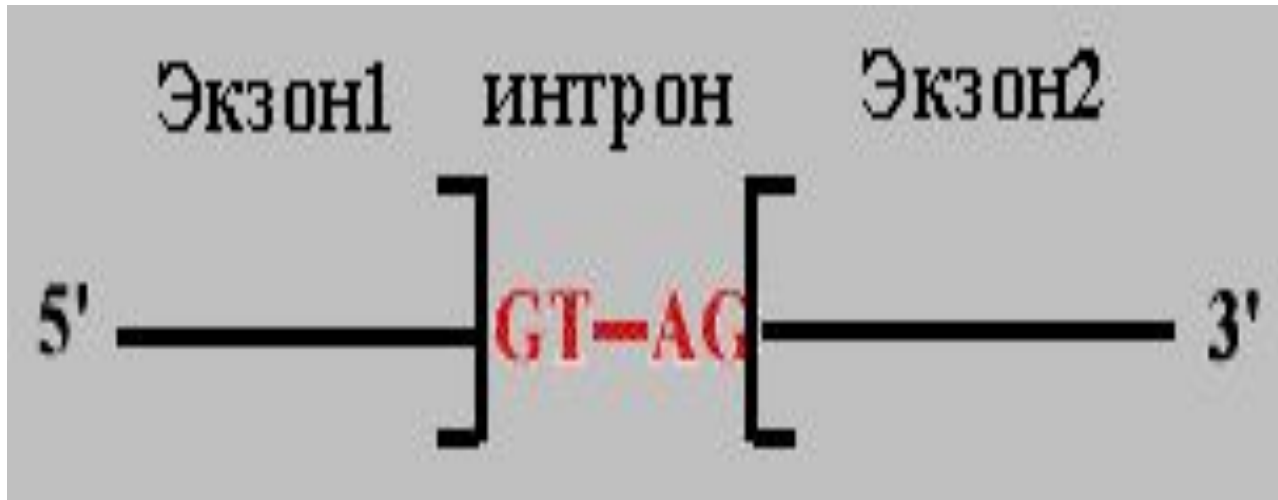
**Интроны** - некодирующие участки генов.

**Сплайсинг** - вырезание копий интронов из пре-мРНК и сшивание копий экзонов с образованием мРНК.

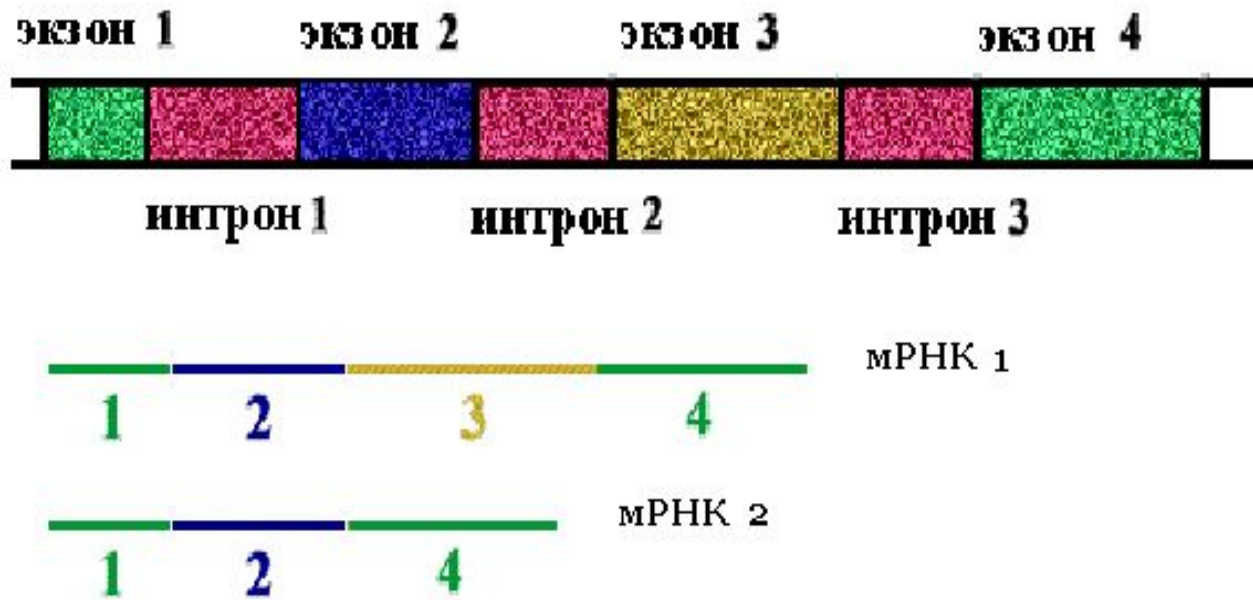


**Для мРНК высших организмов существуют обязательные правила сплайсинга:**

**Правило 1. 5' и 3' концы интрона очень консервативны:  $5'(GT-интрон-AG)3'$ .**



**Правило 2. При сшивании копий экзонов соблюдается порядок их расположения в гене, но могут быть выброшены некоторые из них.**



**Сплайсинг осуществляется белковыми комплексами - *сплайсосомами*, в которых помимо ферментов, вырезающих и сшивающих участки пре-мРНК, имеются белки, придающие про-мРНК нужную конформацию, и несколько sРНК. Сплайосома непосредственно связана с ферментами, занимающимися полиаденилированием.**



# Редактирование

- **Редактирование** - изменение генетической информации на уровне мРНК.
- Пример- редактирование мРНК цитохромоксидазы у трипаносомы: когда трипаносома в человеке – синтезируется только две субъединицы цитохромоксидазы, в мухе – три.
- Происходит сдвиг рамки считывания и отредактированная мРНК кодирует новый полипептид - третью субъединицу цитохромоксидазы

*coxII*



*coxIII*

# **Процессинг РНК в клетках прокариот и эукариот**

**ЛЕКЦИЯ 9**

# Этапы реализации генетической информации

- **Транскрипция** – синтез молекул РНК, образование первичного транскрипта (пре-РНК)
- **Процессинг** – модификация первичного транскрипта (пре-РНК) и образование зрелых молекул РНК
- **Трансляция** – синтез полипептида-предшественника белка
- **Процессинг белка** – получение зрелого функционального белка

# Процессинг РНК в клетках прокариот

- **Ген** – это участок молекулы ДНК, кодирующий синтез функциональной молекулы РНК
- **Цистрон** – участок молекулы мРНК, который кодирует синтез одной полипептидной цепи
- Молекулы мРНК прокариот полицистронны, т.е. они служат матрицей для одновременного синтеза нескольких полипептидов
- **мРНК прокариот не процессируются**

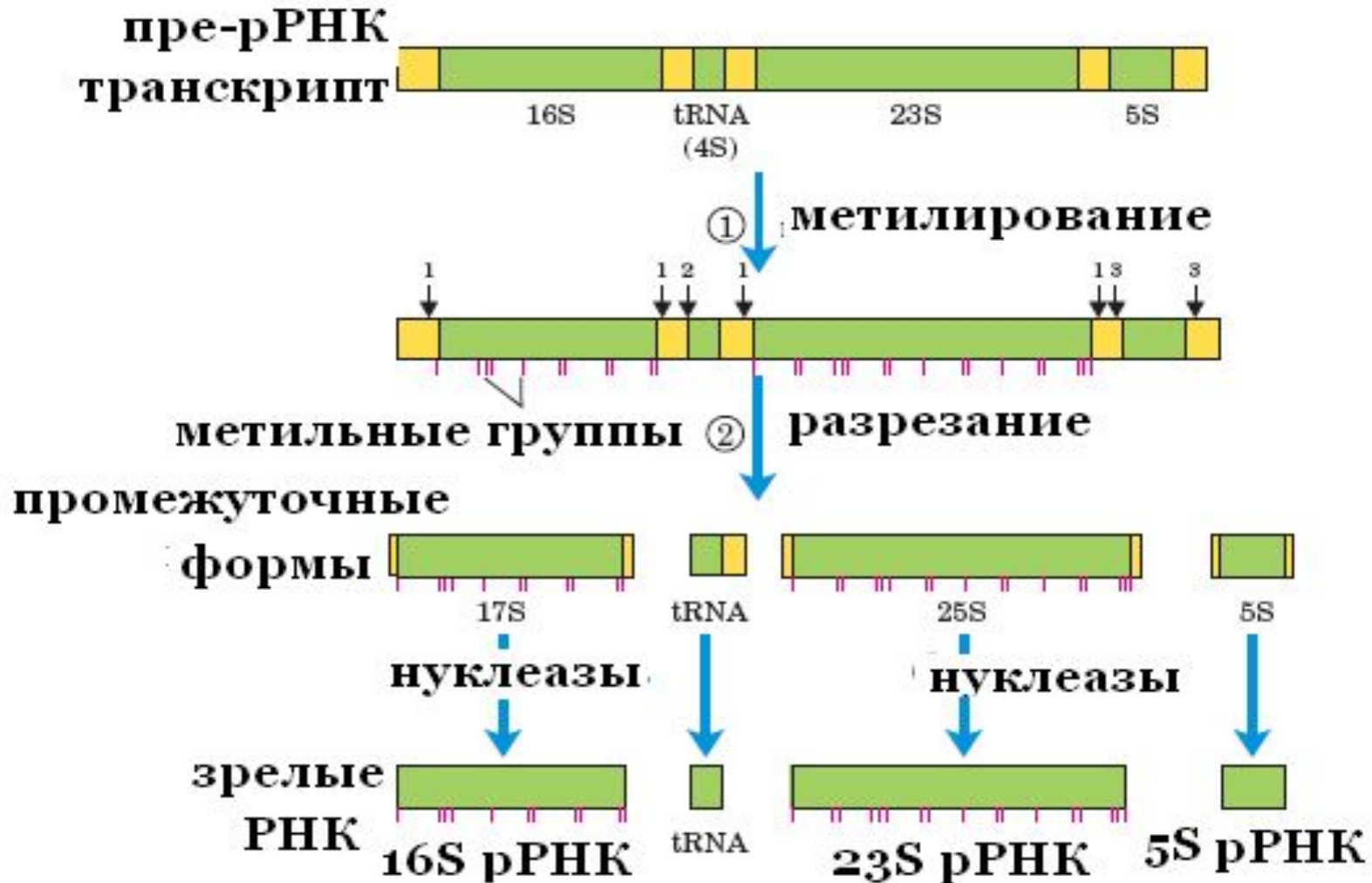
# Процессинг рРНК и тРНК

- Зрелые молекулы рРНК и тРНК образуются у прокариот и эукариот в результате эндо- и экзонуклеазных воздействий на их предшественники.
- У эукариот в некоторых случаях вырезаются копии интронов из пре-рРНК и пре-тРНК

# Процессинг пре-рРНК у бактерий

Гены рРНК и тРНК образуют транскрипционный блок (кластер).  
Спейсер – это участок ДНК между генами.

РНказы- ферменты, которые разрезают молекулы РНК.

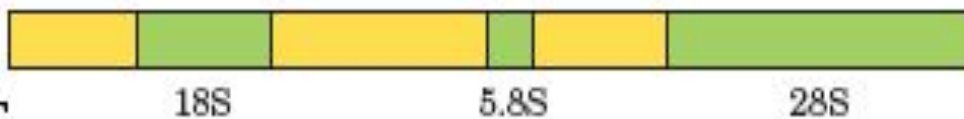


# Процессинг рРНК эукариот

- Транскрипционный блок содержит гены **18S ; 5,8S; 28S - рРНК**, разделенные спейсерами
- три зрелые молекулы рРНК образуются при расщеплении спейсеров эдонуклеазой
- Некоторые эукариоты содержат интрон в 28S пре- рРНК, который вырезается (аутосплайсинг) и образуется 26S рРНК

# Процессинг пре-рРНК у эукариотов

пре-рРНК  
транскрипт  
(45S)

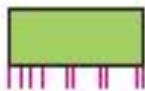


① метилирование



② метильные группы  
разрезание

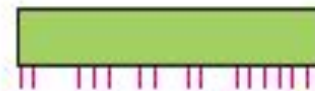
зрелые рРНК



18S  
рРНК



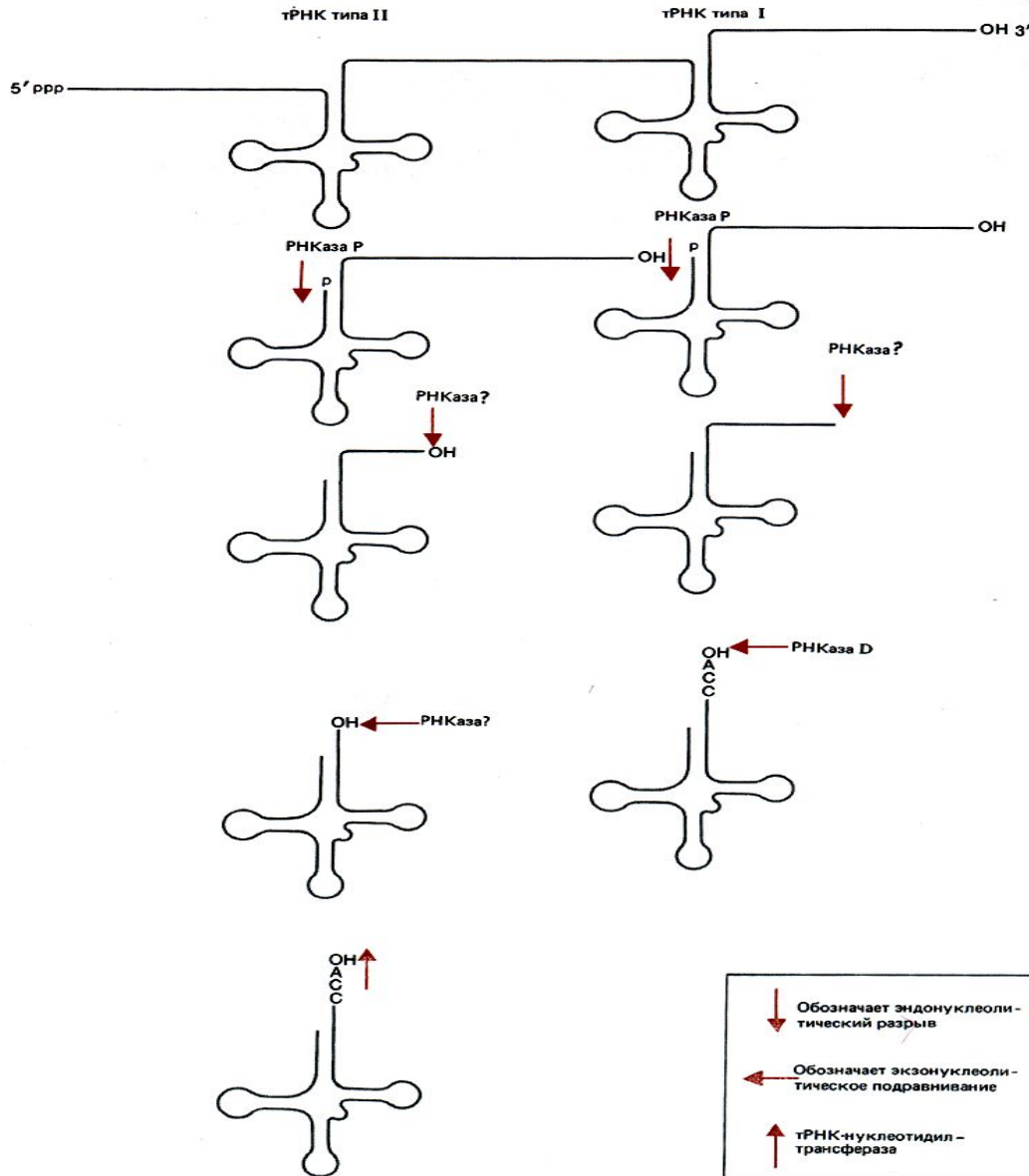
5,8S  
рРНК



28S  
рРНК

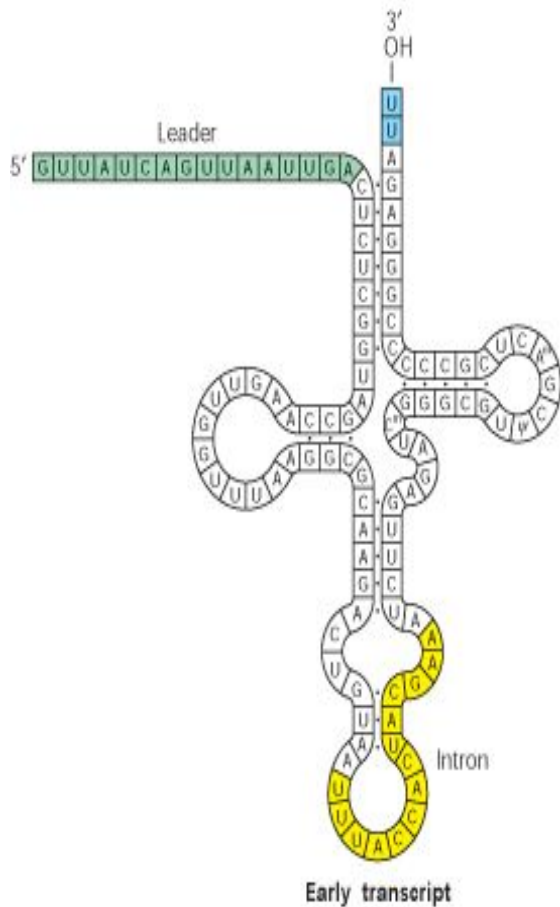


# Этапы процессинга тРНК прокариот:

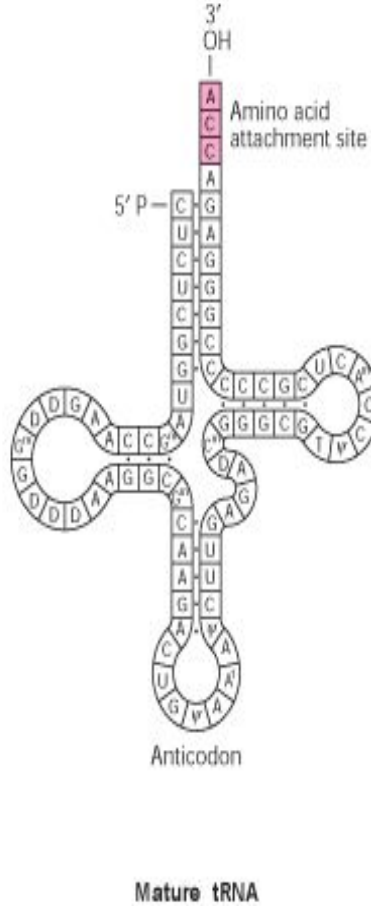


- Модификация 5' – конца - RNКаза P
- Модификацию 3' – конца осуществляет **RNКаза D**
- Модификация некоторых азотистых оснований и формирование зрелой структуры тРНК

# Этапы процессинга тРНК дрожжей (эукариоты)

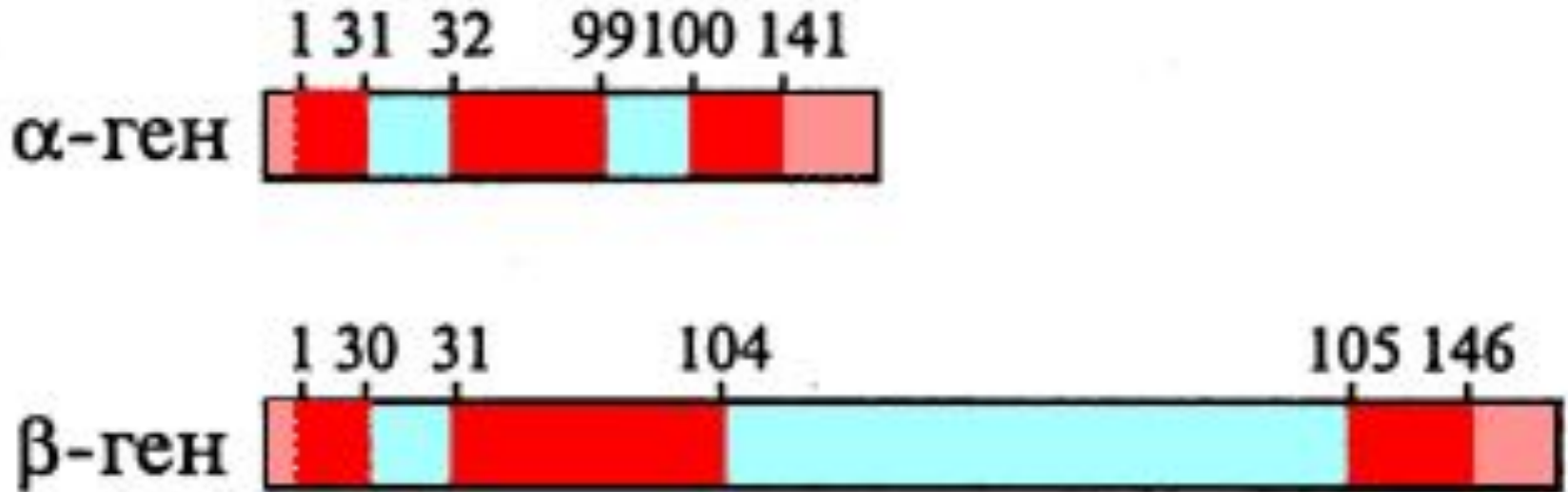


Processing →



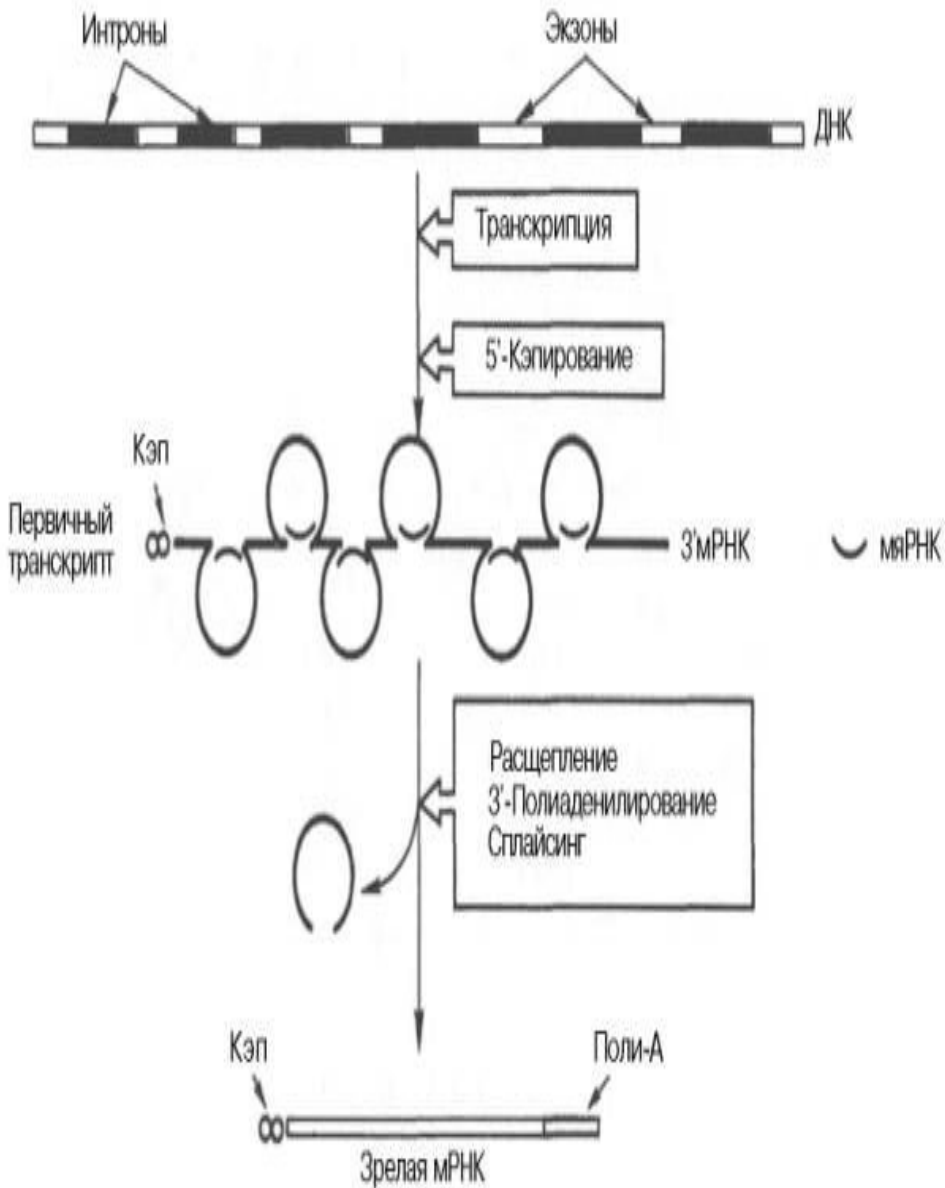
- Удаление интрона
- Вырезание 5' конца (лидер)
- Удаление UU с 3' конца
- Присоединение **ССА** к 3'концу -тРНК
- Модификация азотистых оснований

# Экзон-интронная структура генов эукариот

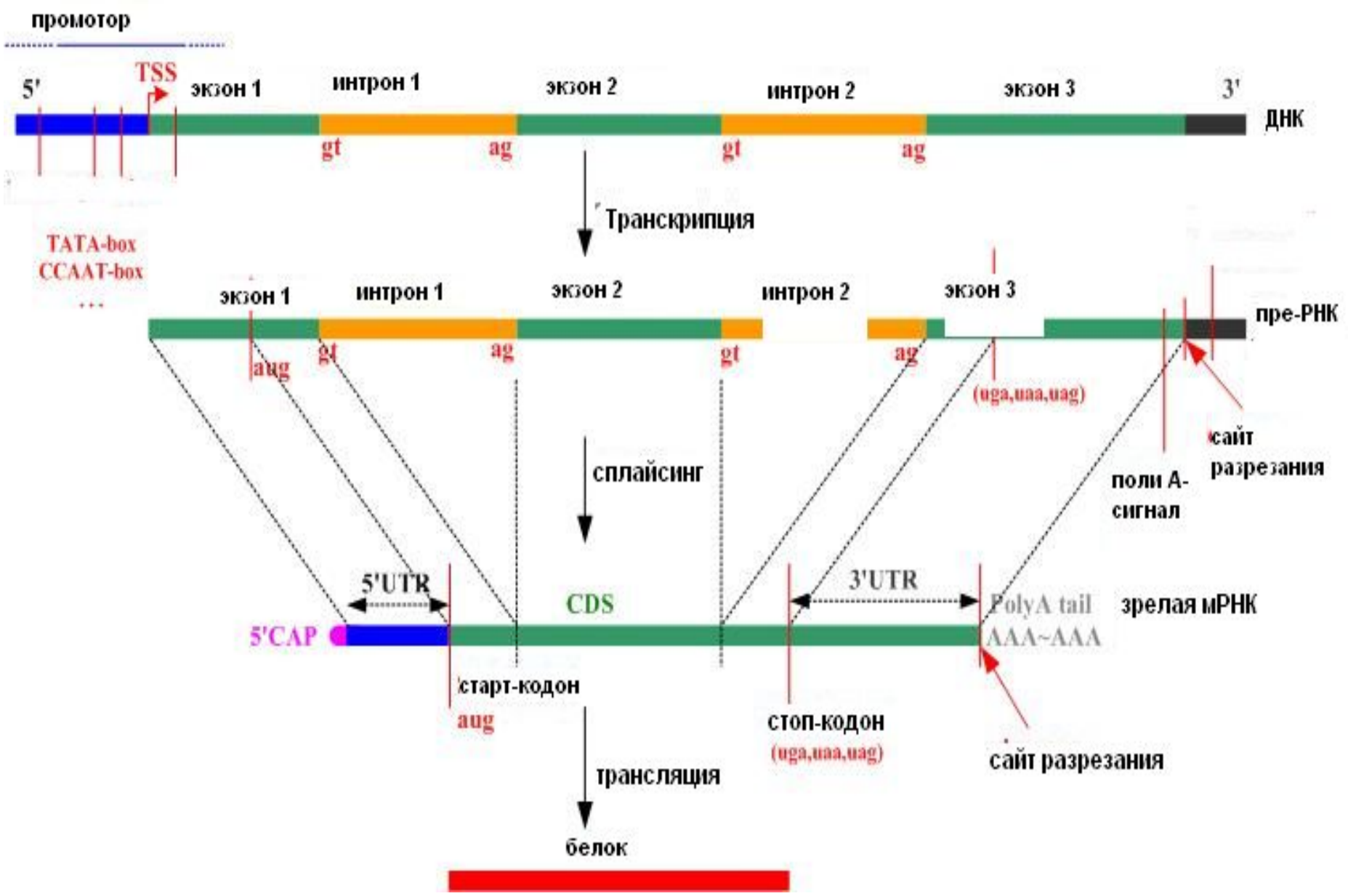


- Структура  $\alpha$ - и  $\beta$ -глобиновых генов
- Экзоны (тёмно-красный цвет), разделены интронами (голубой цвет). Цифры над генами указывают аминокислотные остатки кодируемого полипептида.
- 5'-3'- не транслируемые области содержатся в первом и последнем экзонах (розовый цвет). Они присутствуют в зрелой мРНК, но не транслируются.

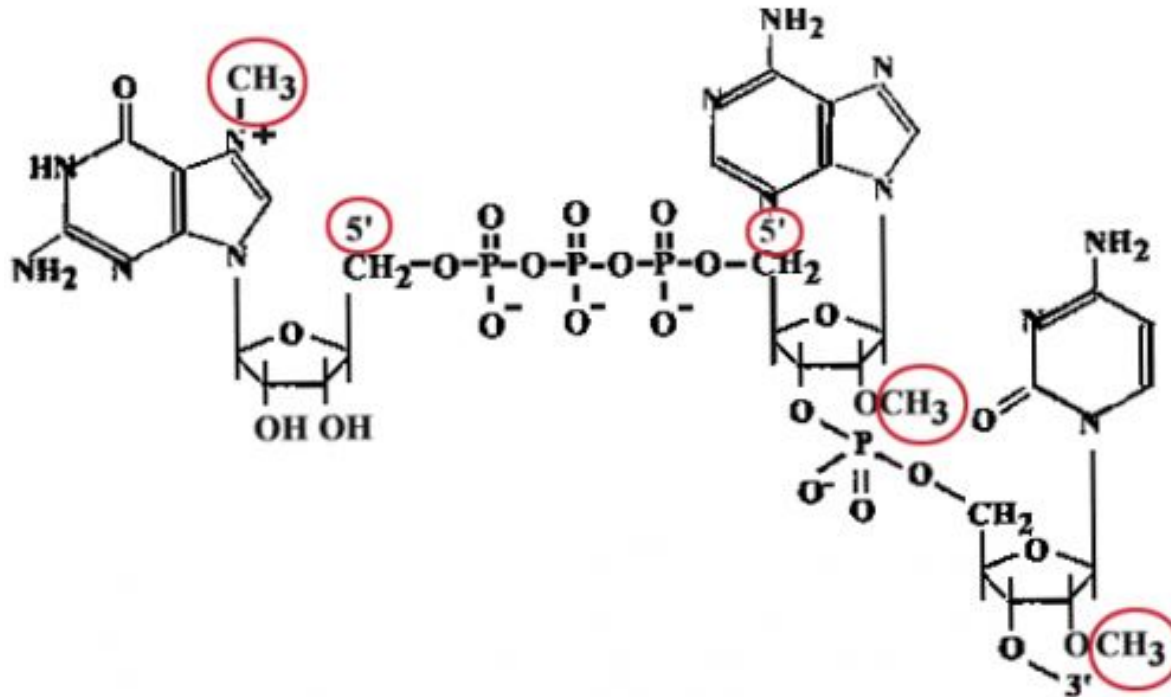
# Этапы процессинга пре-мРНК эукариот



- **Кэпирование** - модификация 5'-конца
- **Полиаденилирование** - модификация 3'-конца
- **Сплайсинг** - удаление интронов и соединение экзонов

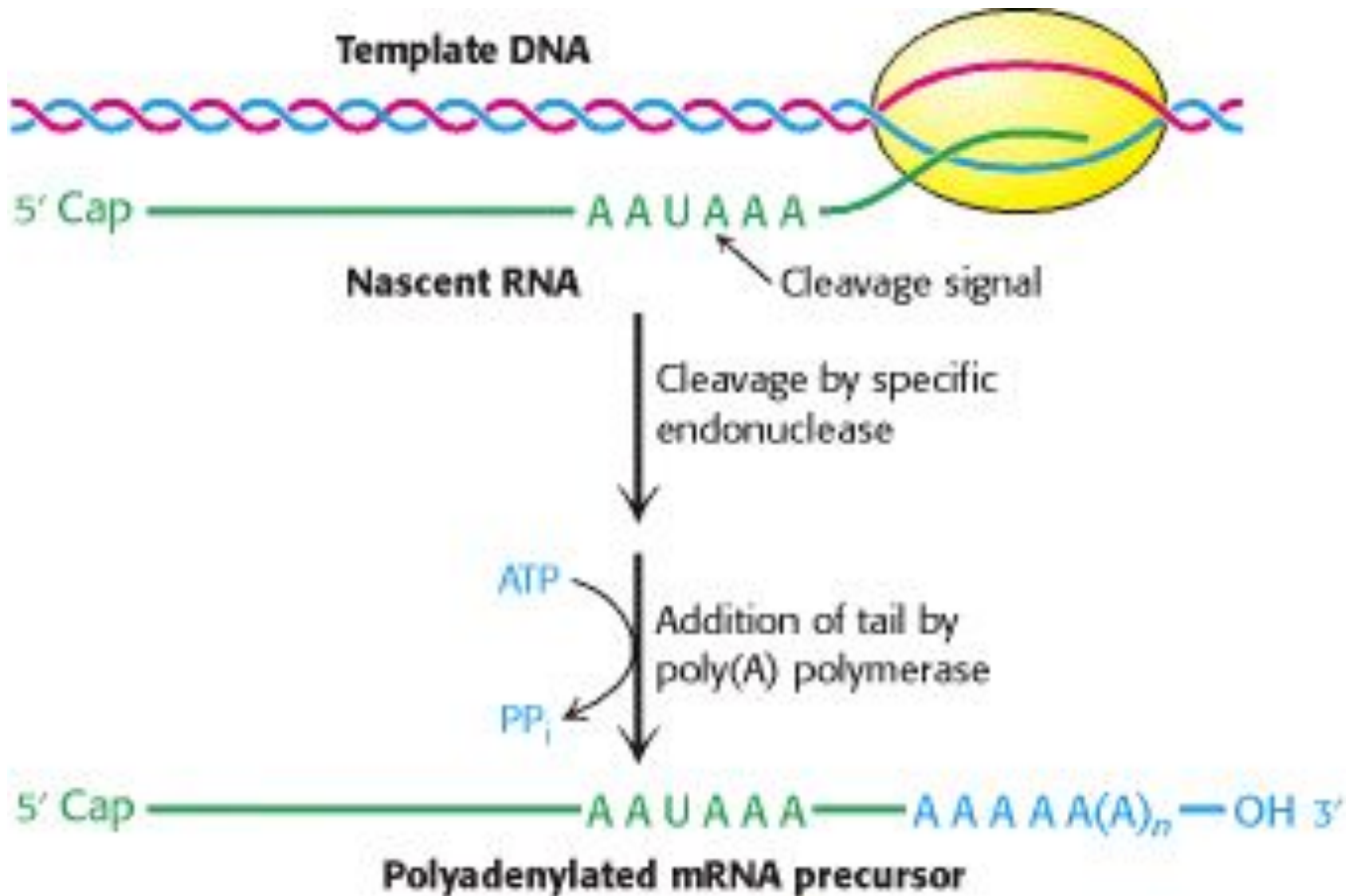


# Модификация 5'-конца – кэпирование



- **Кэп** – это 7-метил-гуанозин соединенный в 5'-5'-ориентации с первым нуклеотидом мРНК
- Кэп присоединяется с помощью фермента гуанозил-7-метилтрансферазы к первому 5'-трифосфату мРНК сразу после транскрипции с помощью особой 5' - 5'- связи

# Модификация 3'-конца пре-мРНК - полиаденилирование

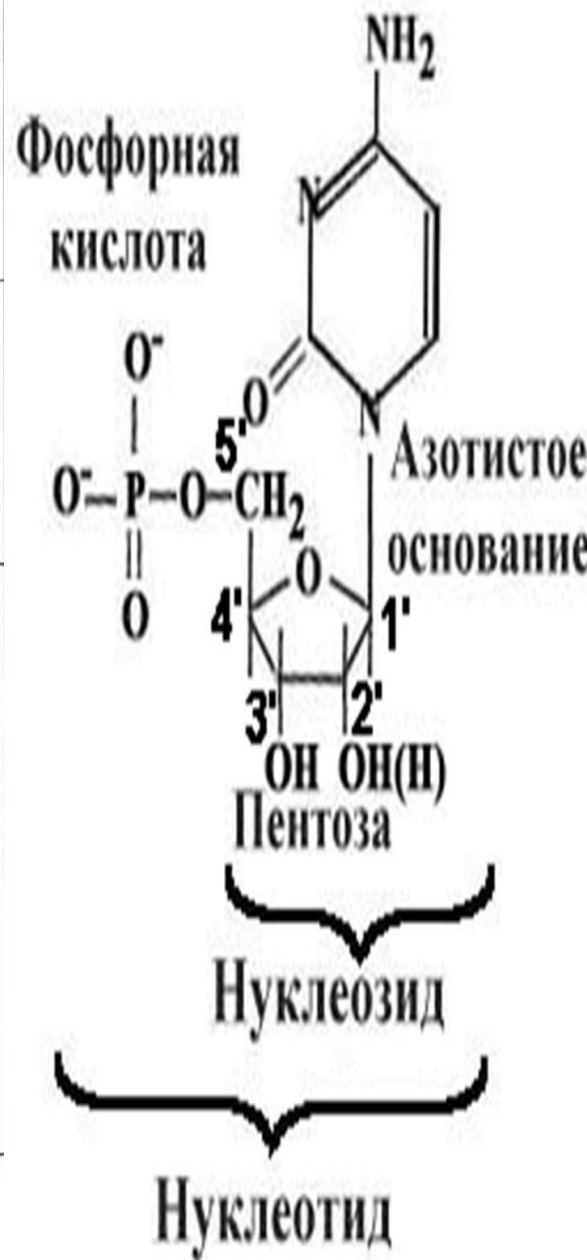
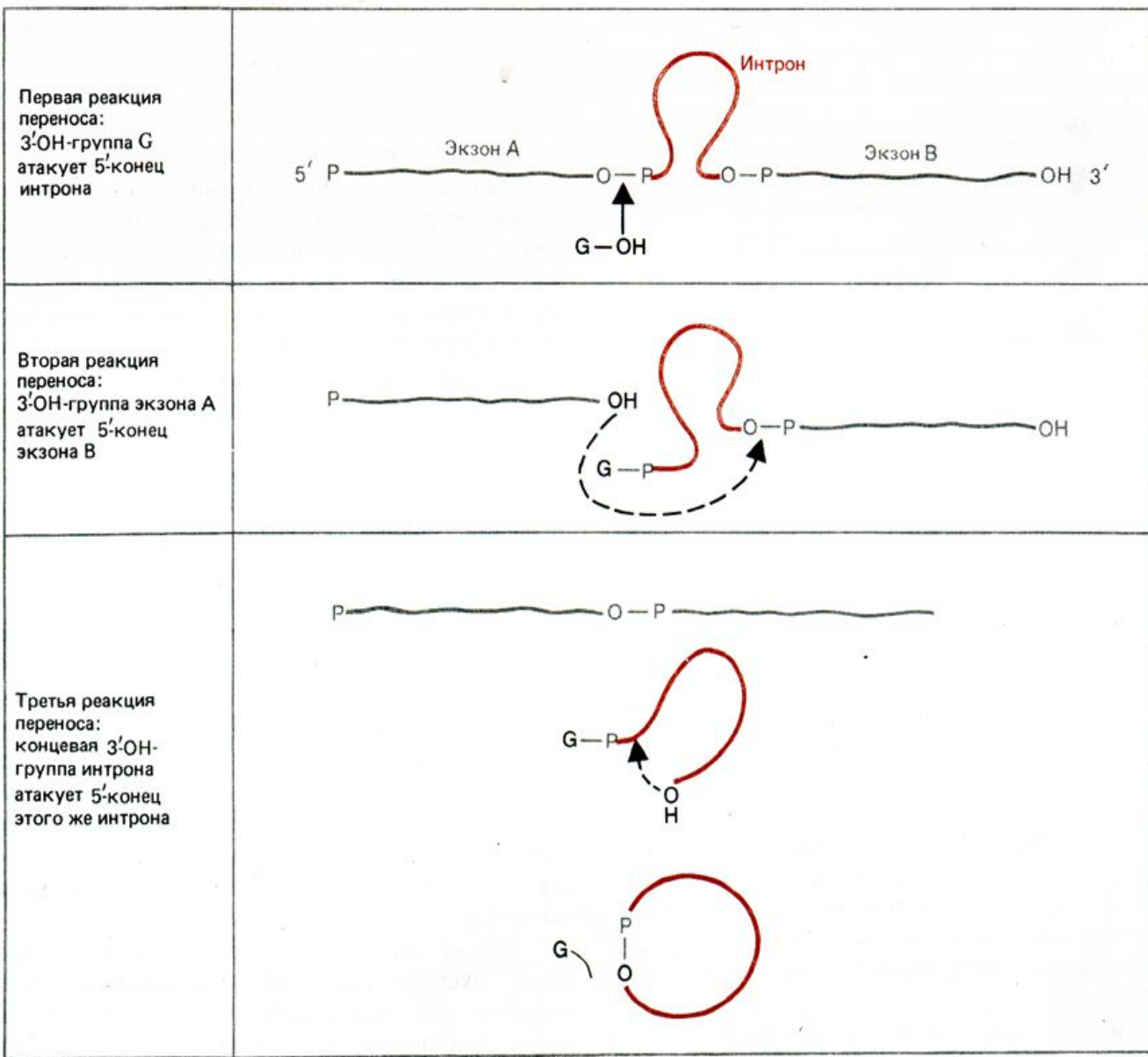


# Механизмы сплайсинга интронов:

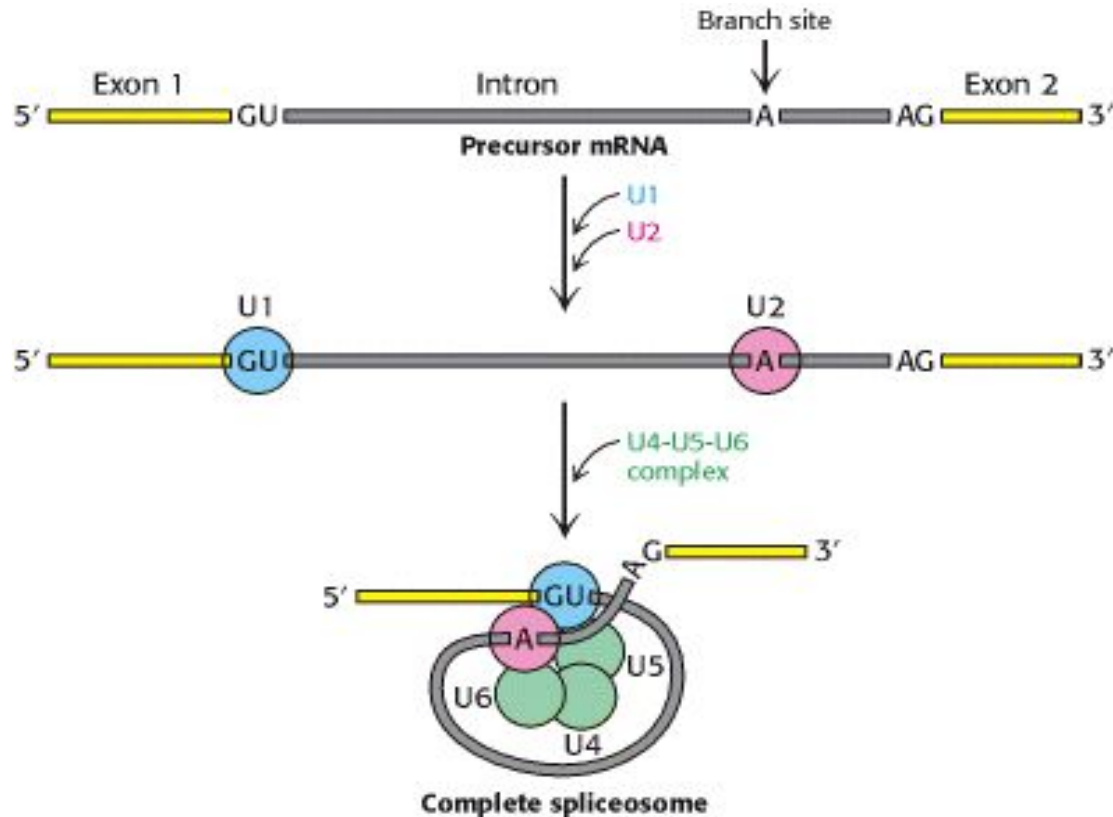
- **Тип I** - интроны подвергаются аутосплайсингу в присутствии только ионов  $Mg^{+2}$  и гуанозина (пре - рРНК *Tetrahymena physarum*)
- **Тип II** – интроны подвергаются аутосплайсингу и имеют концевые последовательности 5'-GU\_AG-3' (некоторые РНК митохондрий у дрожжей)
- **Тип III** - интроны мРНК, имеющие концевые последовательности 5'GU\_AG3', подвергаются сплайсингу в ядре с участием мяРНК



# Сплайсинг интронов типа I

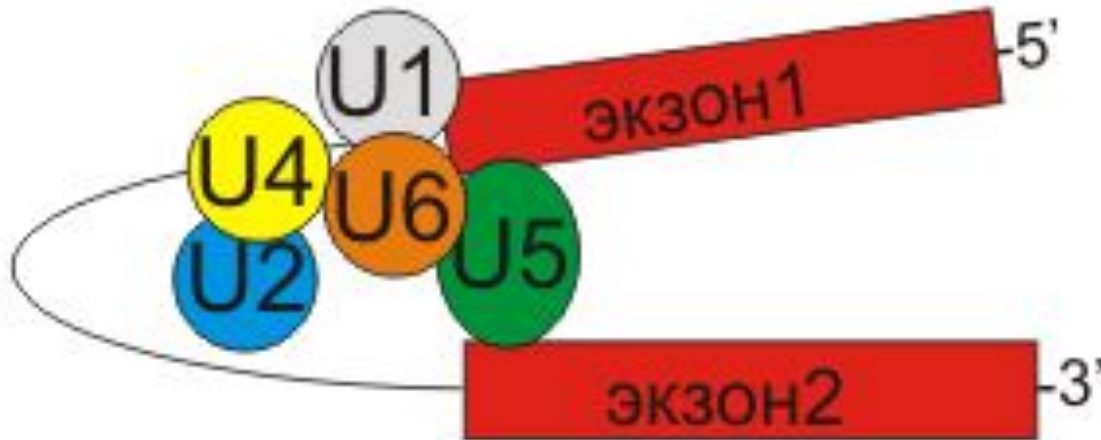


# Сплайсинг ядерной мРНК происходит в сплайсосоме



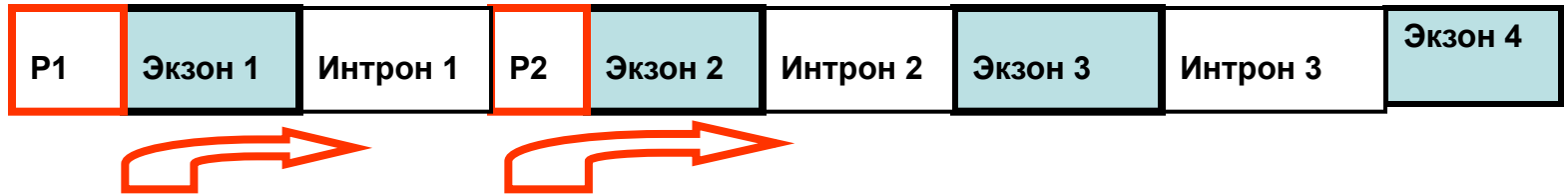
- **Сплайсосома** - специальная ядерная структура, в которой происходит сплайсинг
- В состав сплайсосомы входят **snРНК** (U1, U2, U4, U5 и U6) и 145 молекул белков

# Взаимодействие компонентов сплайсосомы с экзонами и интронами РНК



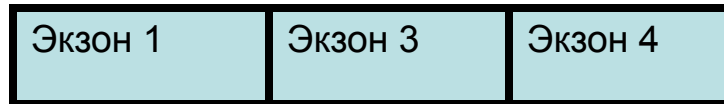
# Механизмы альтернативного сплайсинга:

- Альтернативный выбор промотора
- Альтернативный выбор сигнала полиаденилирования
- Альтернативный выбор разных наборов экзонов
- Транс-сплайсинг

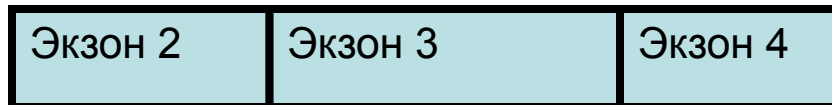


1. Схема фрагмента гена, содержащего 2 промотора, 4 экзона и 3 интрона.

2. Фрагмент мРНК после сплайсинга (выбор промотора P1)



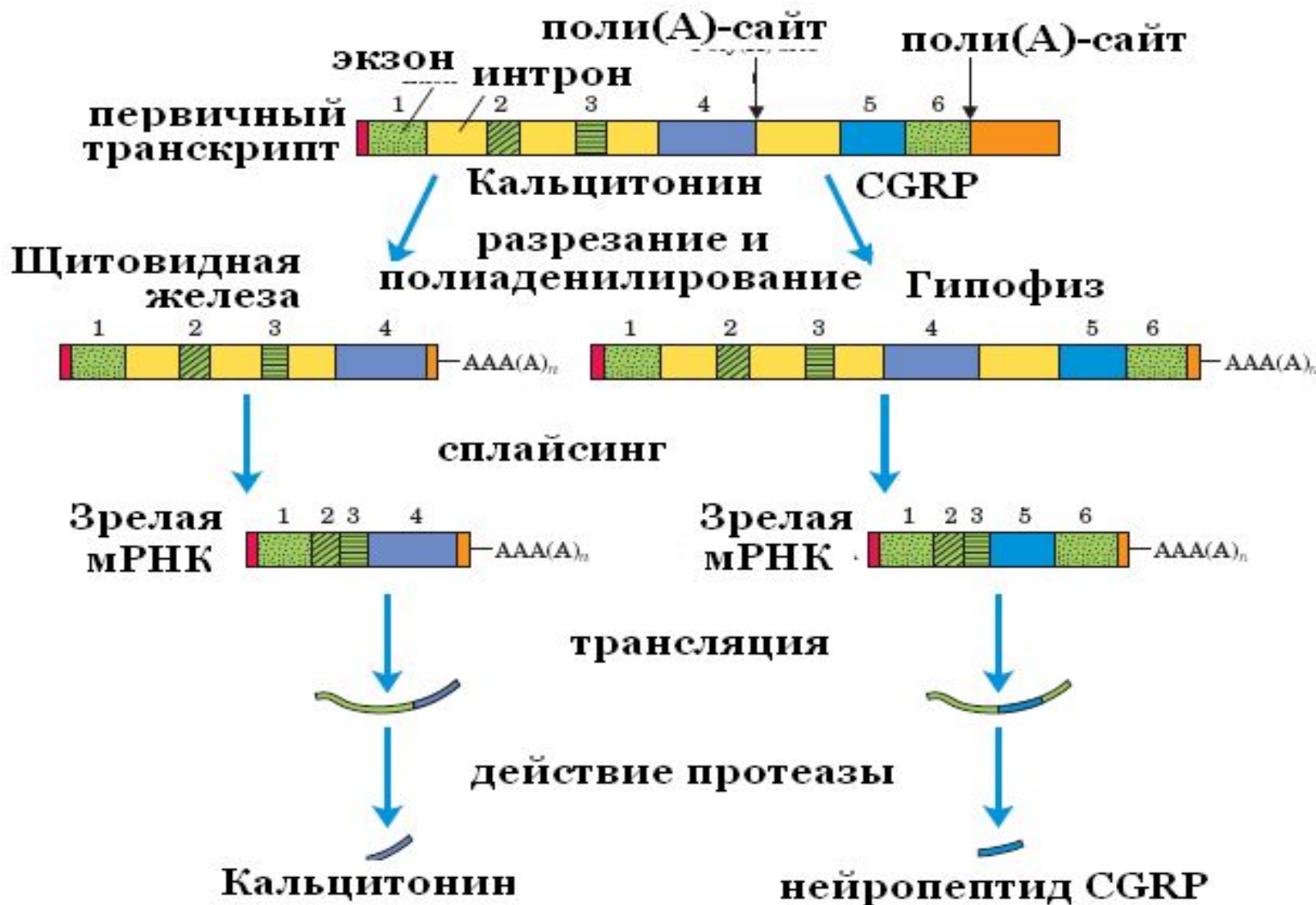
3. Фрагмент мРНК после сплайсинга (выбор промотора P2)



Направление транскрипции 

# Альтернативный сплайсинг мРНК

## кальцитонинового гена у млекопитающих (крыса)



# Структура мРНК прокариот



- Лидер - это 5' не транслируемый участок - 5' UTR (*UnTranslated Region*)
- Трейлер – это 3' не транслируемый участок (3'UTR)
- Рамка считывания – участок мРНК, кодирующий синтез полипептида – от старт кодона до стоп-кодона

# Строение мРНК эукариот



- 5'-кэп- 7 метил-гуанозин
- Лидер – 5' нетранслируемый участок - 5' UTR (*UnTranslated Region*)
- Кодированная последовательность
- Трейлер – 3' нетранслируемый участок (3'UTR)
- 3'-поли(А)-фрагмент