

BIOLOGIA MOLECULAR

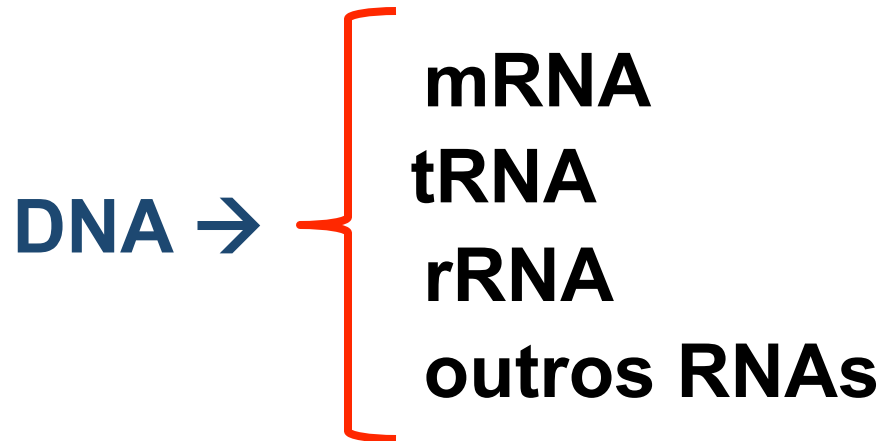
Aula 3

Prof^a Inês Rodrigues

2015/16
2^o Semestre

Expressão Genética

TRANSCRIÇÃO



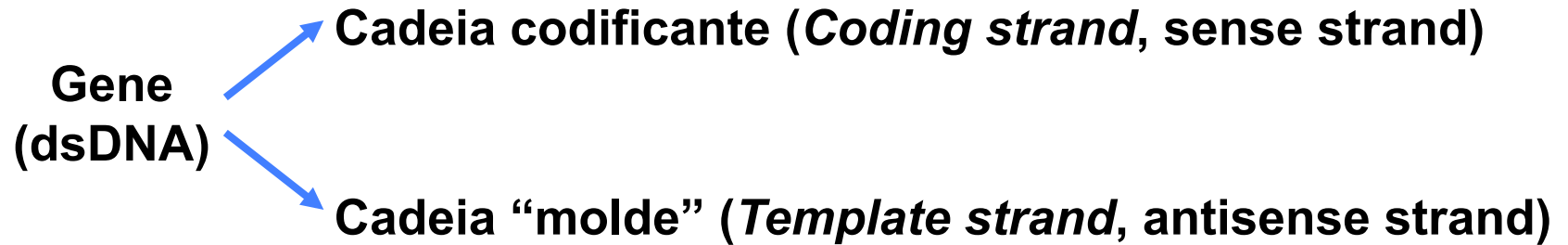
PROCARIOTAS

- Ausência de memb. Nuclear
- Transcrição e tradução são simultâneas

EUCARIOTAS

- ✓ Com memb. nuclear
- ✓ Transcrição no núcleo
- ✓ Transporte dos RNAs para citoplasma
- ✓ Processo mais complexo

PRINCIPAL PONTO DE CONTROLO DA EXPRESSÃO GENÉTICA



Cadeia codificante – contém os tripletos que codificam para cada aminoácido

Cadeia “molde” – complementar

(5') C G C T A T A G C G T T T (3')

DNA nontemplate (coding) strand

(3') G C G A T A T C G C A A A (5')

DNA template strand

(5') C G C U A U A G C G U U U (3')

RNA transcript

Figure 26-2

Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition

© 2008 W. H. Freeman and Company

**Sequência de RNA: complementar à cadeia “molde”
ou seja, igual à cadeia codificante!**

TRANSCRIÇÃO

- ✓ Requer um **molde de DNA**
- ✓ Catalisada por **RNA polimerase** (DNA dependente)
- ✓ Requer os **4 NTPs e Mg^{2+}**
- ✓ Não necessita cadeia iniciadora (*primer*)
- ✓ RNA forma-se de **5' → 3'**
- ✓ NTP na extremidade 5' fica com 3 grupos fosfato (ppp-NTP)
- ✓ Sequência de DNA tem **sinais de iniciação e terminação**
- ✓ Enzima desloca-se de 3' → 5'
- ✓ DNA fica inalterado

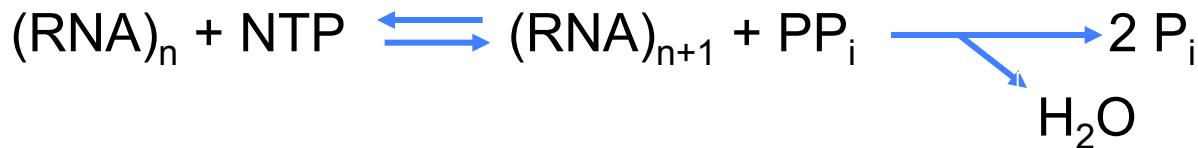
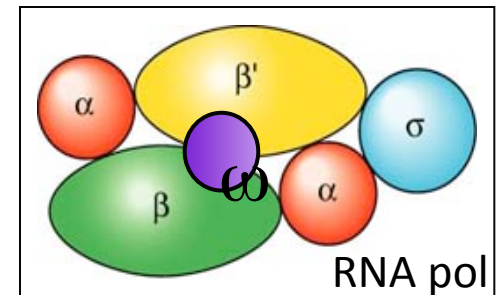
RNA Polimerase Dependente de DNA (Transcriptase)

Identificada em 1960:

Sam Weiss (University of Chicago) – fígado de rato

Jerard Hurwitz (Albert Einstein College of Medicine) – *E. coli*

- Liga-se a dsDNA e usa o DNA como molde
- Sintetiza no sentido 5' → 3'
- Requer SEMPRE os 4 NTPs
- Requer Mg^{2+}
- Sem capacidade de correção de erros (*proofreading*)



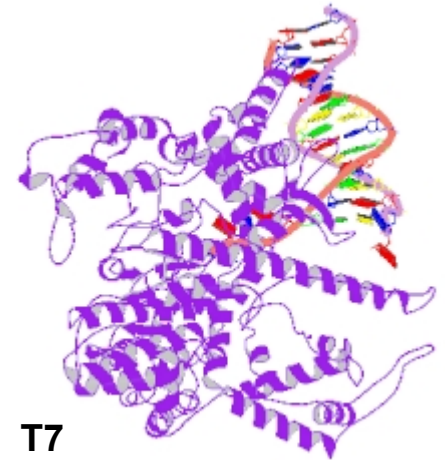
Tipos de RNA Polimerase

Vírus

Só uma proteína ($\approx 100\text{kDa}$)

Reconhece promotores simples (26 nucleótidos)

Ex.: T7 e SP6 Polimerases



T7

www.mitochondrial.net

Procariotas

Só um tipo de RNA Polimerase

Formada por 5 subunidades ($\approx 500\text{ kDa}$)

Reconhece promotores mais complexos (região -35 a -10)

Tipos de RNA Polimerase

Eucariotas

Várias RNA Polimerases

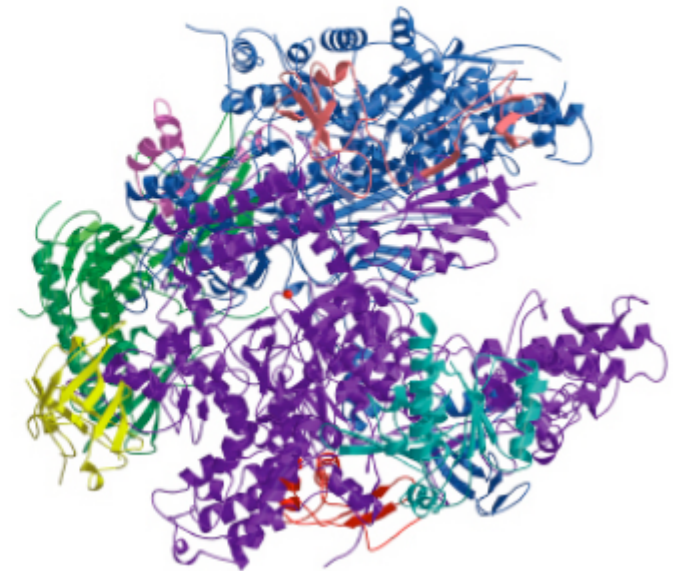
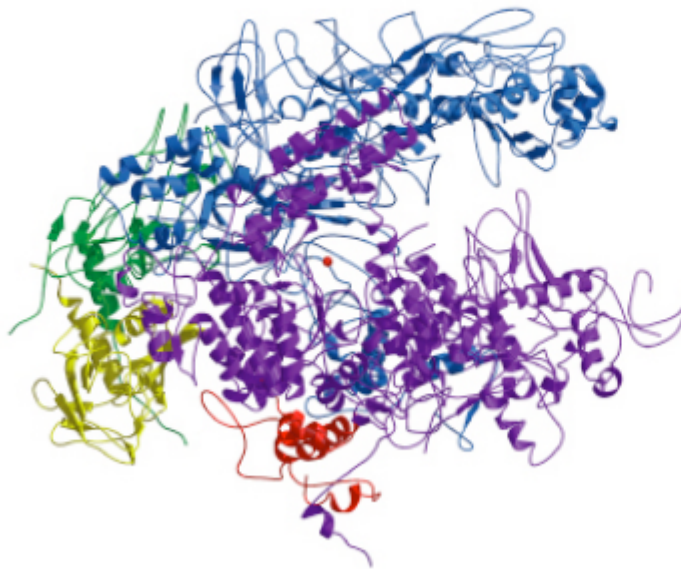
RNA Polimerase I	rRNA	Núcleolo	50-70%
RNA Polimerase II	mRNA	Nucleoplasma	20-40%
RNA Polimerase III	tRNA e outros	Nucleoplasma	≈ 10%
RNA Polimerase IV	Mitocondrial	Matriz mitocondrial	<< 1%

Diferentes RNA Polimerases têm estruturas idênticas

T. aquaticus

S. cerevisiae

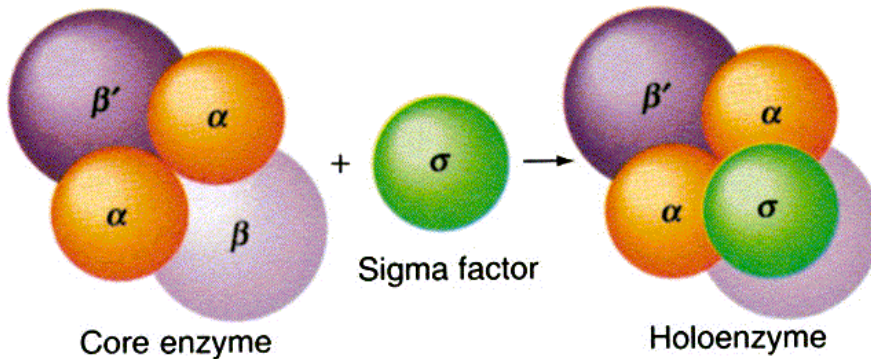
β
 β'
 α
 α
 ω



2 Formas

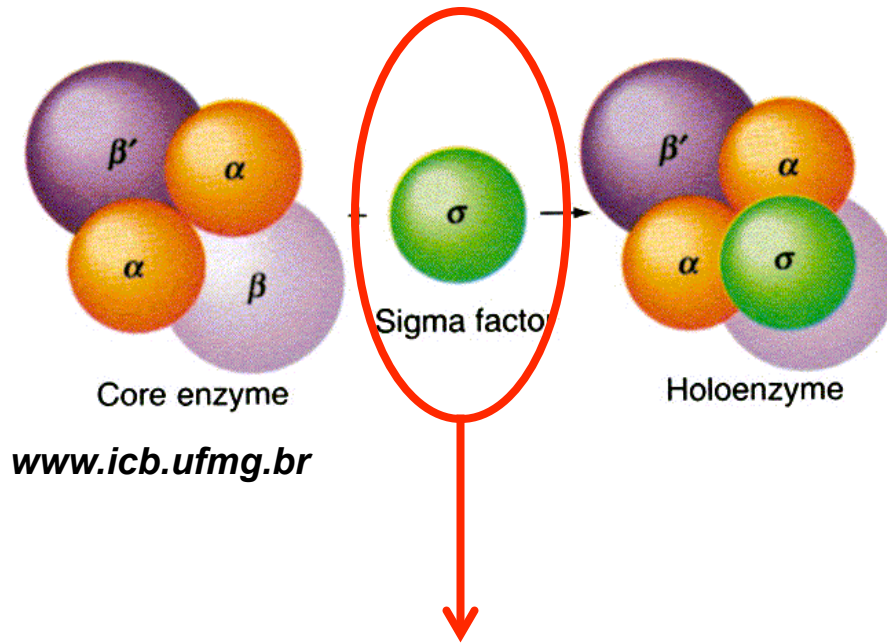
“Núcleo” – Core enzyme: $\alpha_2\beta\beta'$
Pode ligar ao DNA
Pode catalisar a síntese de RNA
Sem especificidade

Holoenzima – Holo enzyme: $\alpha_2\beta\beta'\sigma$
Com maior afinidade pelos promotores



www.icb.ufmg.br

- a: “montagem” da enzima
Reconhecimento dos promotores
Ligação a alguns ativadores
- b e b': Centro catalítico
- s: Especificidade pelo promotor



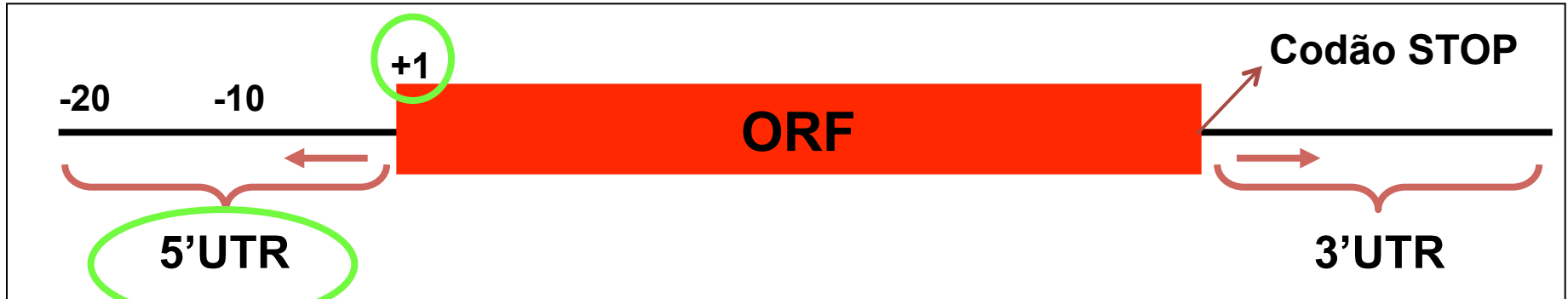
Subunidade σ

Especificidade pelo promotor

Existem vários tipos desta subunidade na célula → transcrição de diferentes genes → diferentes condições metabólicas

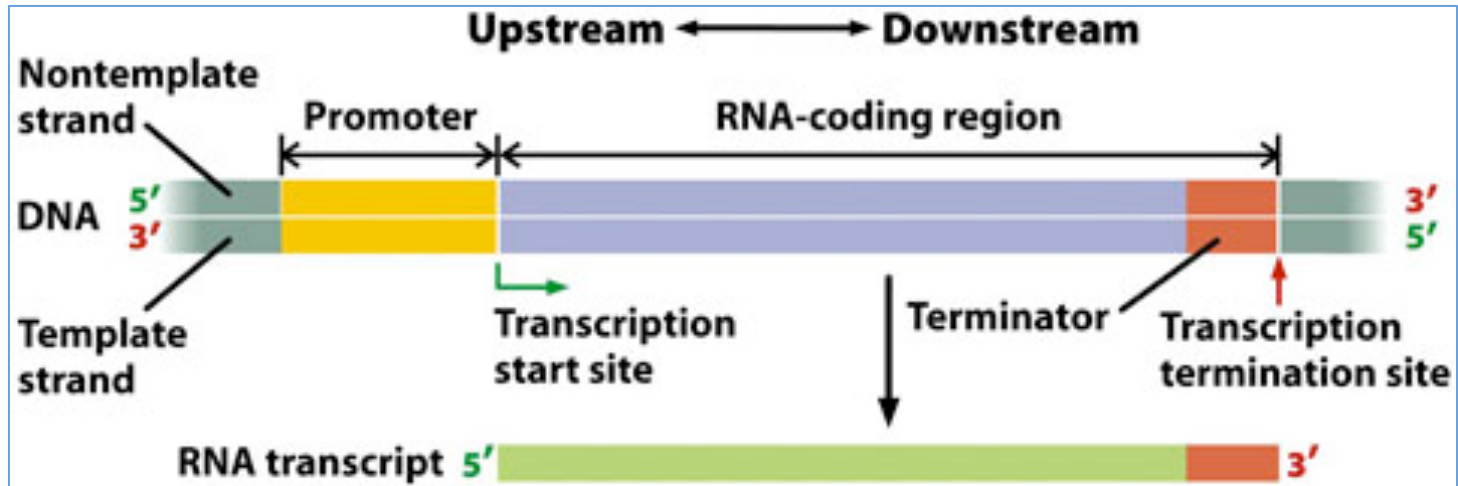
subunit	size aa	size (Kd)	gene	function
alpha (α)	329	36511	<i>rpoA</i>	required for assembly of the enzyme; interacts with some regulatory proteins; also involved in catalysis
beta (β)	1342	150616	<i>rpoB</i>	involved in catalysis: chain initiation and elongation
beta' (β')	1407	155159	<i>rpoC</i>	binds to the DNA template
sigma (σ)	613	70263	<i>rpoD</i>	directs enzyme to the promoter
omega (ω)	91	10237	<i>rpoZ</i>	required to restore denatured RNA polymerase in vitro to its fully functional form

ESTRUTURA DE UM GENE PROCARIOTA



Zona reguladora

ORF: Open reading frame = região codificante
UTR: untranslated region; região não codificante

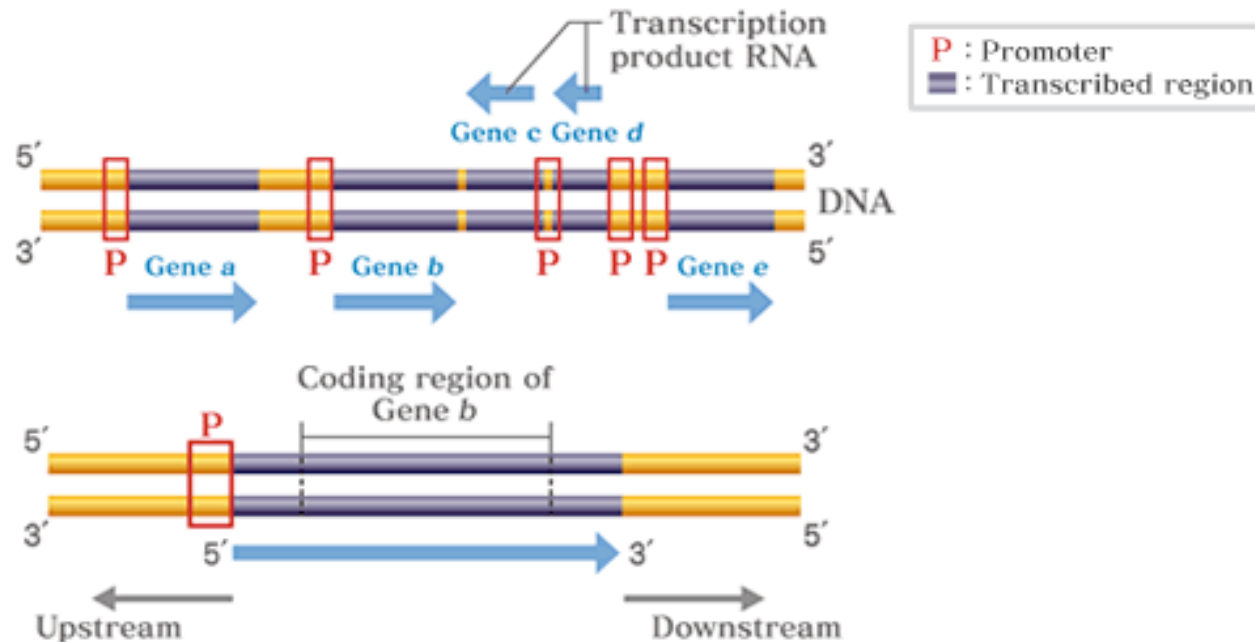


www.doctortee.com

PROMOTOR

Sequência de DNA que indica o início da transcrição

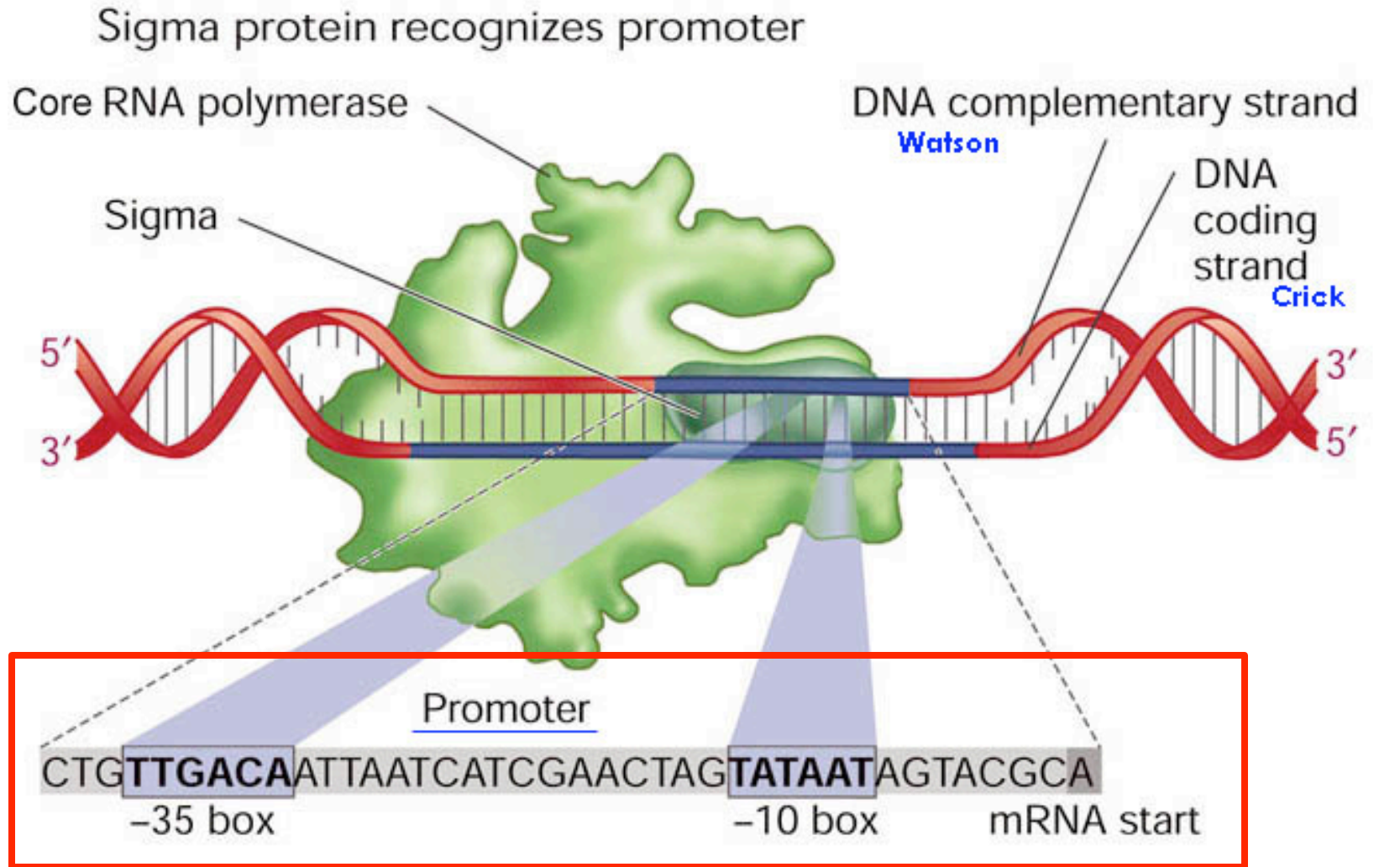
Local onde vai ligar-se a RNA polimerase



<http://csls-text.c.u-tokyo.ac.jp/>

A “decisão” na escolha da cadeia depende da existência de sequências promotoras e reguladoras a montante do gene (5'UTR)

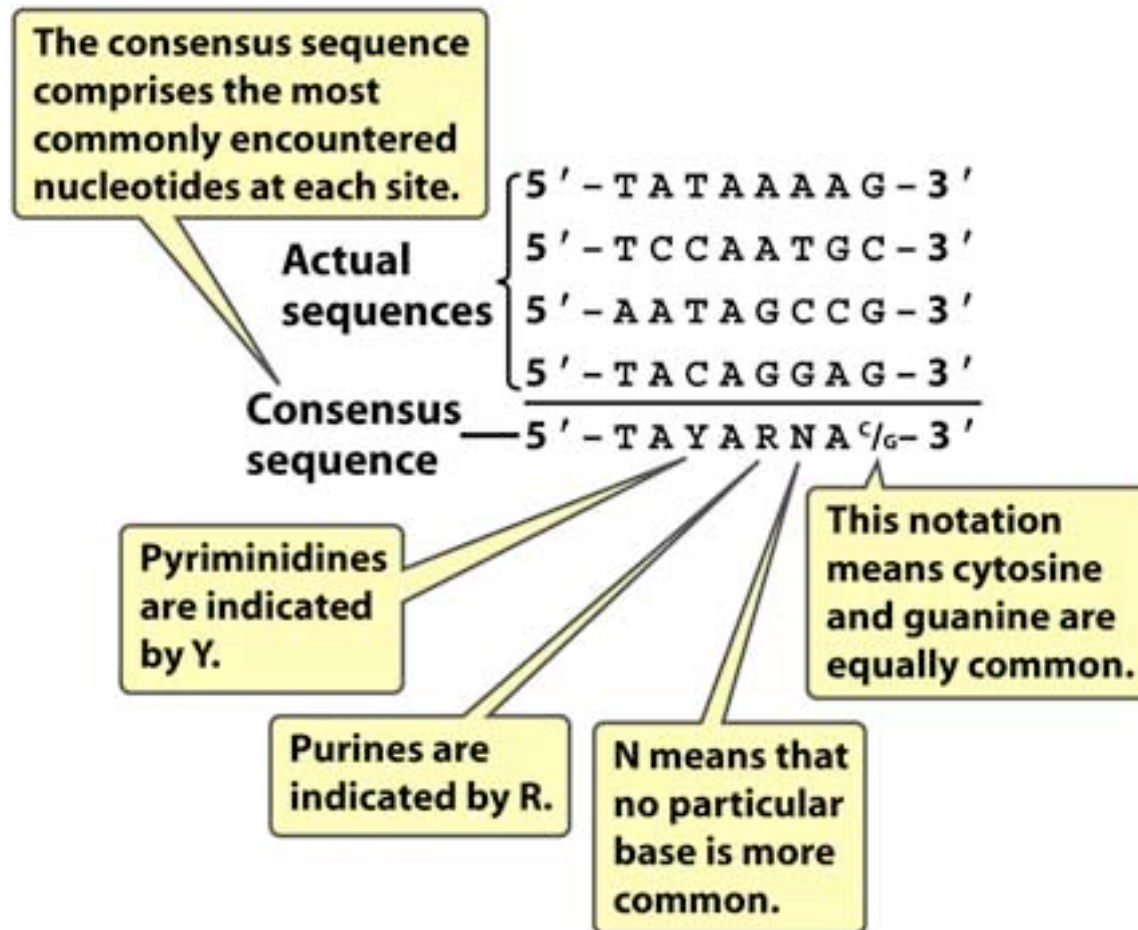
Estrutura de um promotor - procariota



helicase.pbworks.com

Sequência consenso:

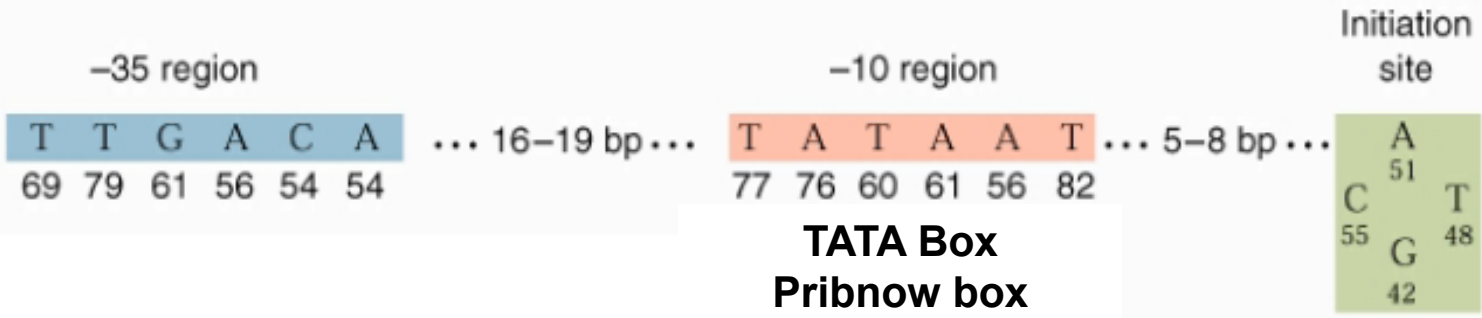
Resulta da comparação de várias sequências presentes em vários genes



www.doctortee.com

Operon	-35 region	-10 region (Pribnow box)	Initiation site (+1)
<i>lac</i>	ACCCAGGC TTTACACTTTATGCTTCCGGCTCG	TATGTTGTGTG	GAATTGTGAGCGG
<i>lacI</i>	CCATCGAATGGCGCAAACCTTTCGCGGTATGG	CATGATAGCGCCC	GGAAGAGAGTC
<i>galP2</i>	ATTTATTCCATGTCACACTTTTCGCATCTTTGT	TATGCTATGGTTA	TTTCATACCAT
<i>araBAD</i>	GGATCCTACCTGACGCTTTTTATCGCAACTCTC	TACTGTTTCTCCATA	ACCCGTTTTTT
<i>araC</i>	GCCGTGATTA TAGACACTTTTGTTACGCGTTTT	TGTCATGGCTTTGGT	CCCGCTTTG
<i>trp</i>	AAATGAGCTGTTGACAATTAATCATCGAACTAG	TAACTAGTACGCAAG	TTCACGTA
<i>bioA</i>	TTCCAAAACGTGTTTTTTGTTGTTAATTCGGTG	TAGACTTGTAAC	CTAAATCTTTT
<i>bioB</i>	CATAATCGACTTTGTAAACCAAATTGAAAAGATT	TAGGTTTACAAGTCT	TACACCGAAT
<i>tRNA^{Tyr}</i>	CAACGTAACACTTTTACAGCGGCGCGTCATTTGA	TATGATGCGCCCC	GCTTCCCGATA
<i>rrnD1</i>	CAAAAAAATAC TTGTGCAAAAAATTGGGATCCC	TATAATGCGCCTCC	GTTGAGACGA
<i>rrnE1</i>	CAATTTTCTATTGCGGCCTGCGGAGA ACTCCC	TATAATGCGCCTCC	ATCGACACGG
<i>rrnA1</i>	AAAATAAATGCTTGACTCTGTAGCGGGAAGGCG	TATTATGCACAC	CCCGCGCCGCTG

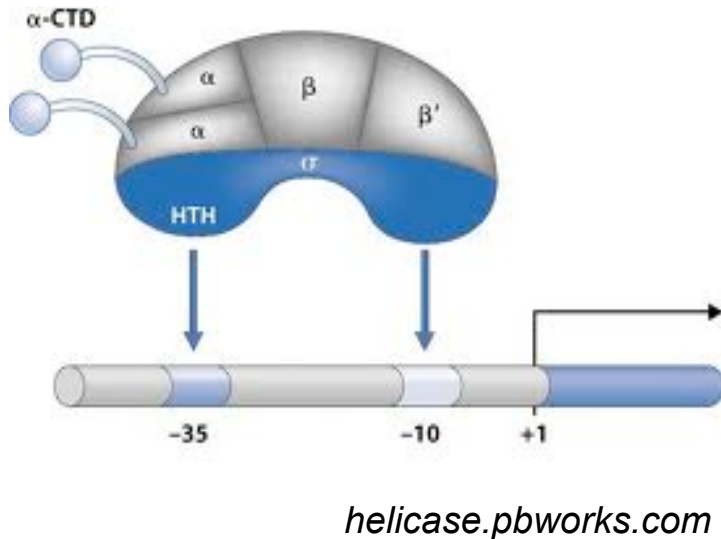
Promotor
Sequência
consenso



PROMOTOR

Direciona a polimerase para o gene correto

Controla a frequência de transcrição



Mais afinidade → mais mRNA produzido (se necessário)

Promotores fortes
Promotores fracos

TTGATA -- 16 -- TATAAT
TTGACA -- 17 -- TATAAT
CTGACG -- 18 -- TACTGT
TTGACA -- 17 -- TATAAT

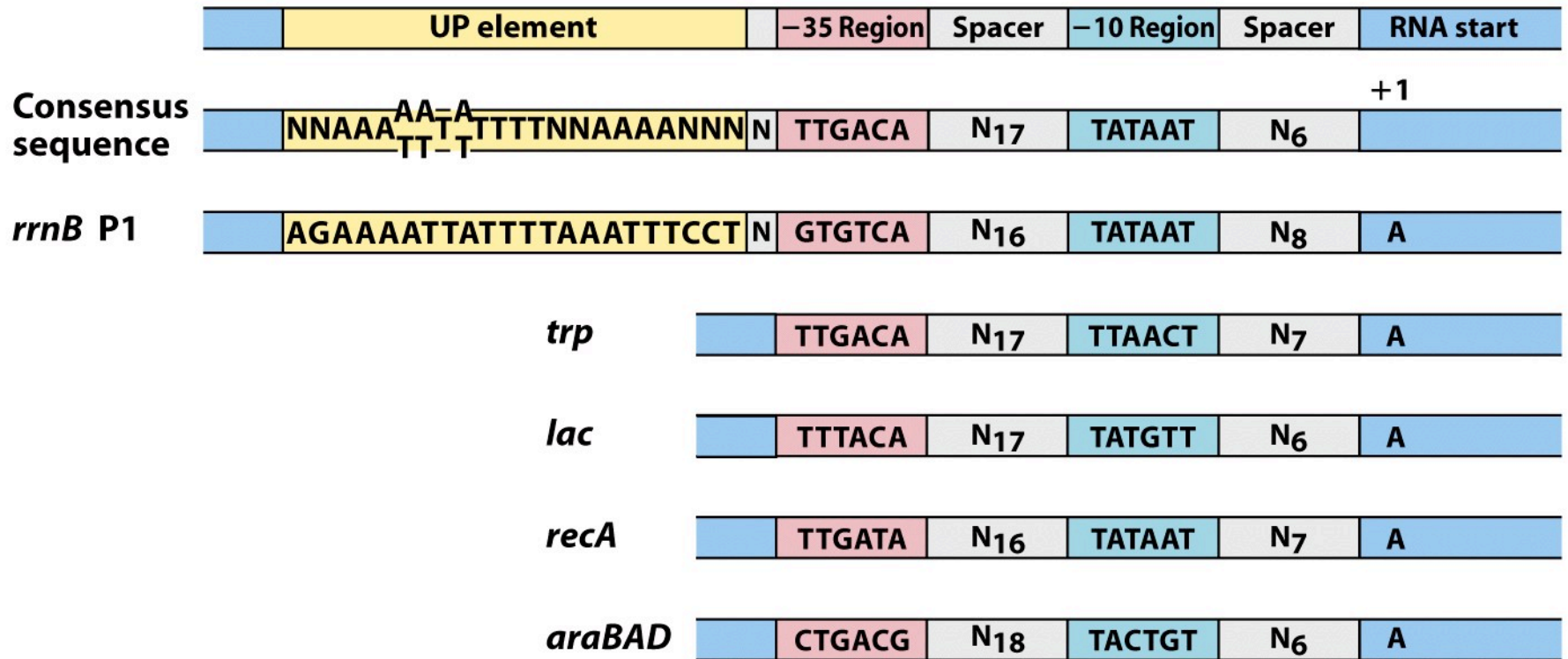
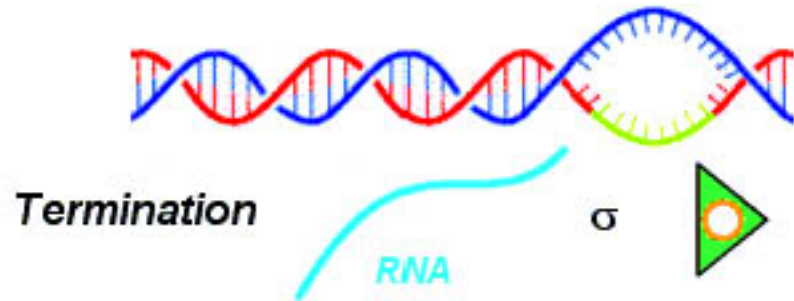
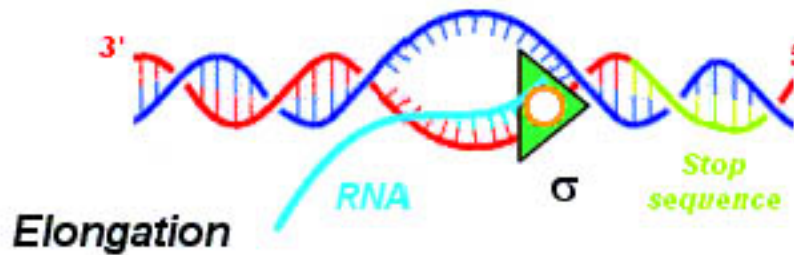
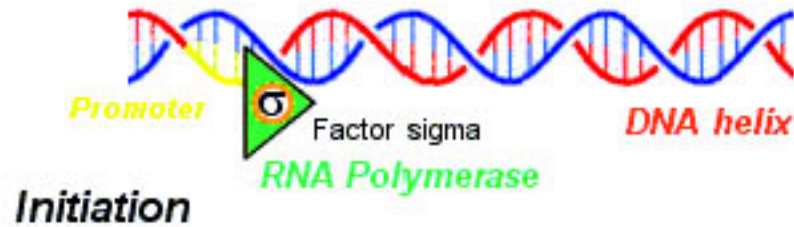


Figure 26-5
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company

Alguns promotores podem ainda conter outros elementos reguladores (ex. elemento UP, situado na região -40 a -60) que estimulam a transcrição.

Etapas da transcrição

1. Iniciação
2. Elongação
3. Terminação

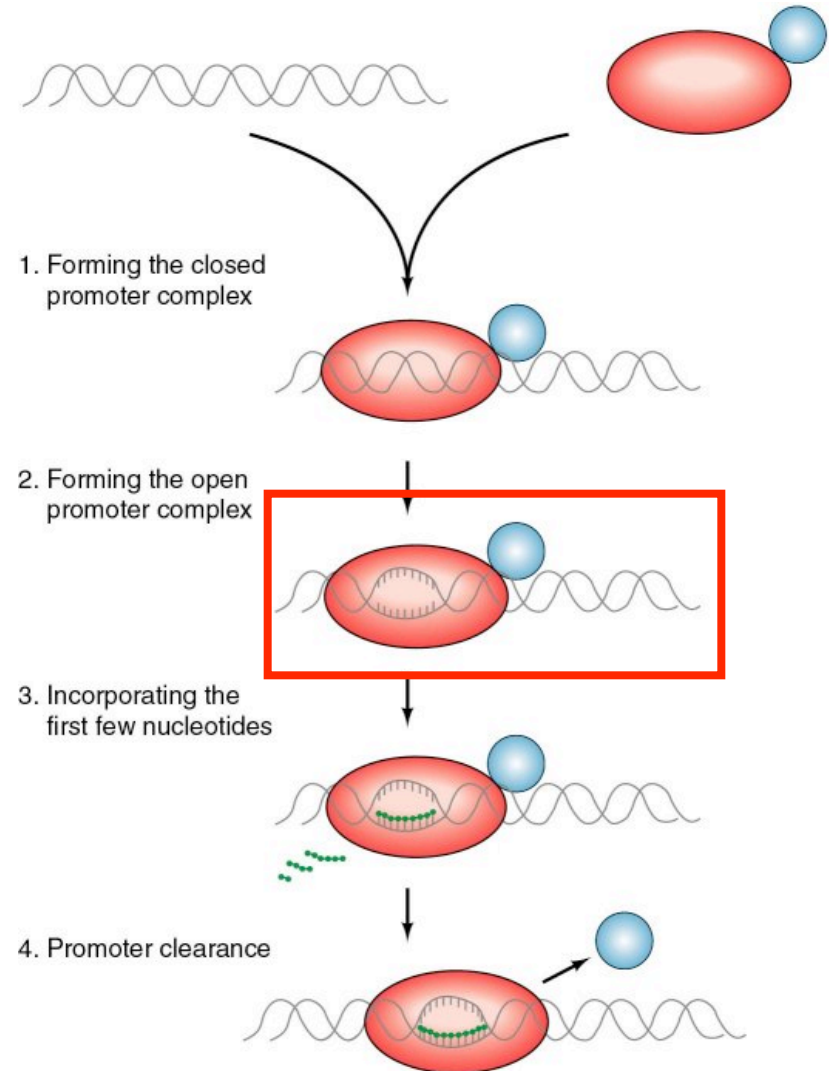


library.thinkquest.org

Transcrição em procariotas

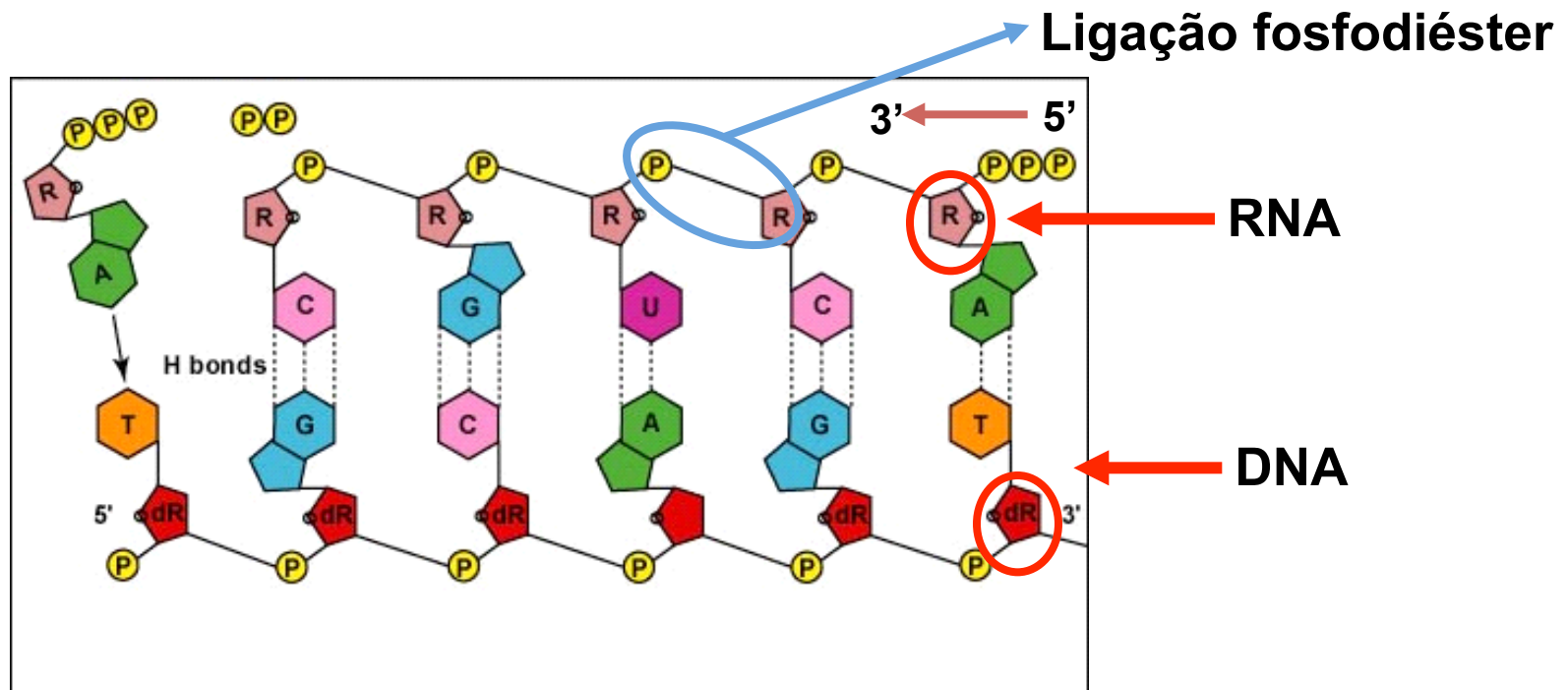
1. Iniciação

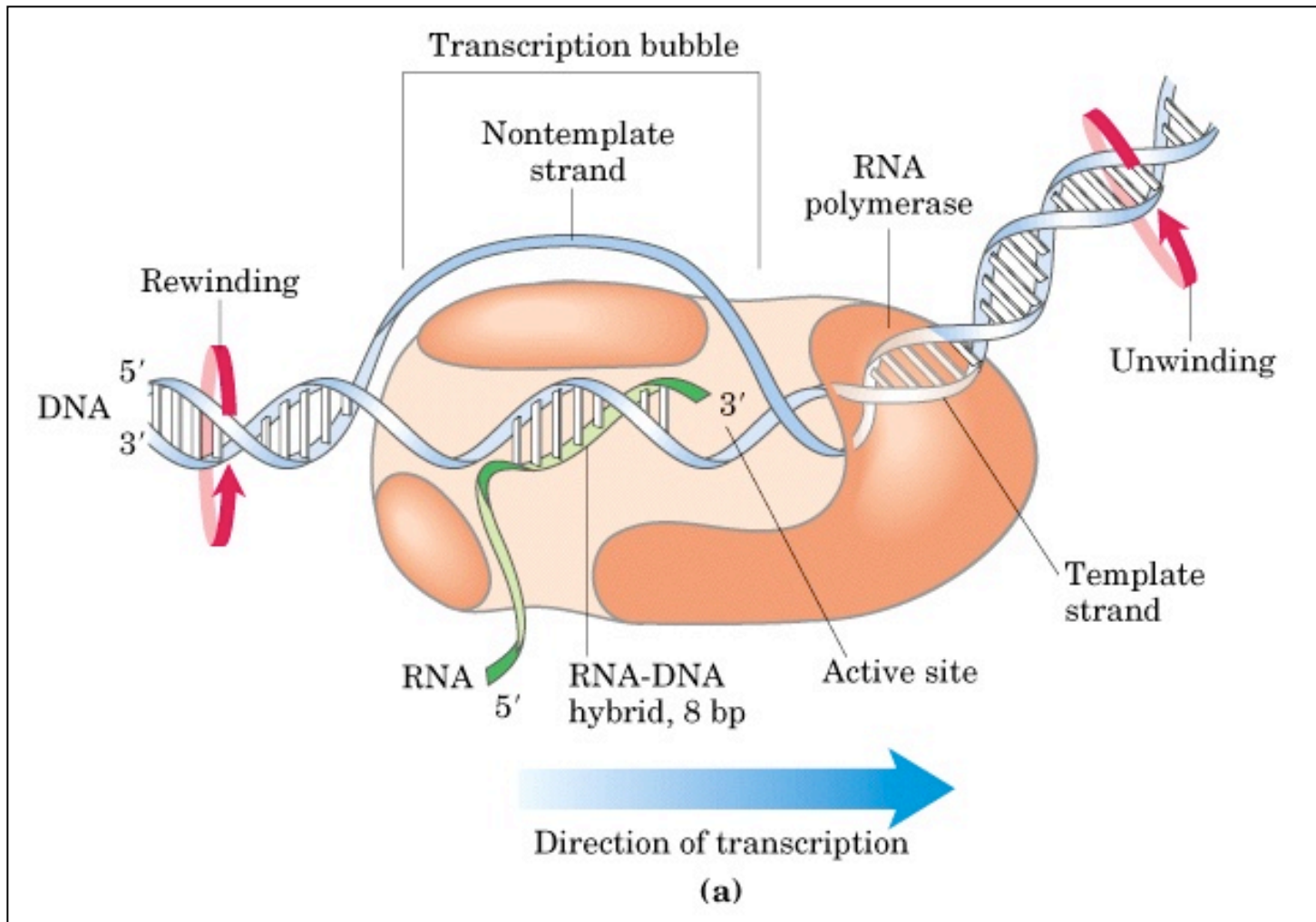
- ❖ Reconhecimento dum região do DNA (promotor do gene)
- ❖ Fixação da RNA polimerase
- ❖ Separação das 2 cadeias de DNA – Olho de transcrição (*transcription bubble*) - ± 18 nt
- ❖ Seleção dos primeiros nucleótidos da cadeia de RNA



2. Elongação

- ❖ Polimerização dos primeiros ribonucleótidos – híbrido DNA-RNA
- ❖ Deslocação da enzima
- ❖ RNA vai sendo libertado → re-enrolamento do DNA
- ❖ Libertação dos fatores de iniciação
- ❖ Ligação de fatores de elongação que aumentam a velocidade da reação

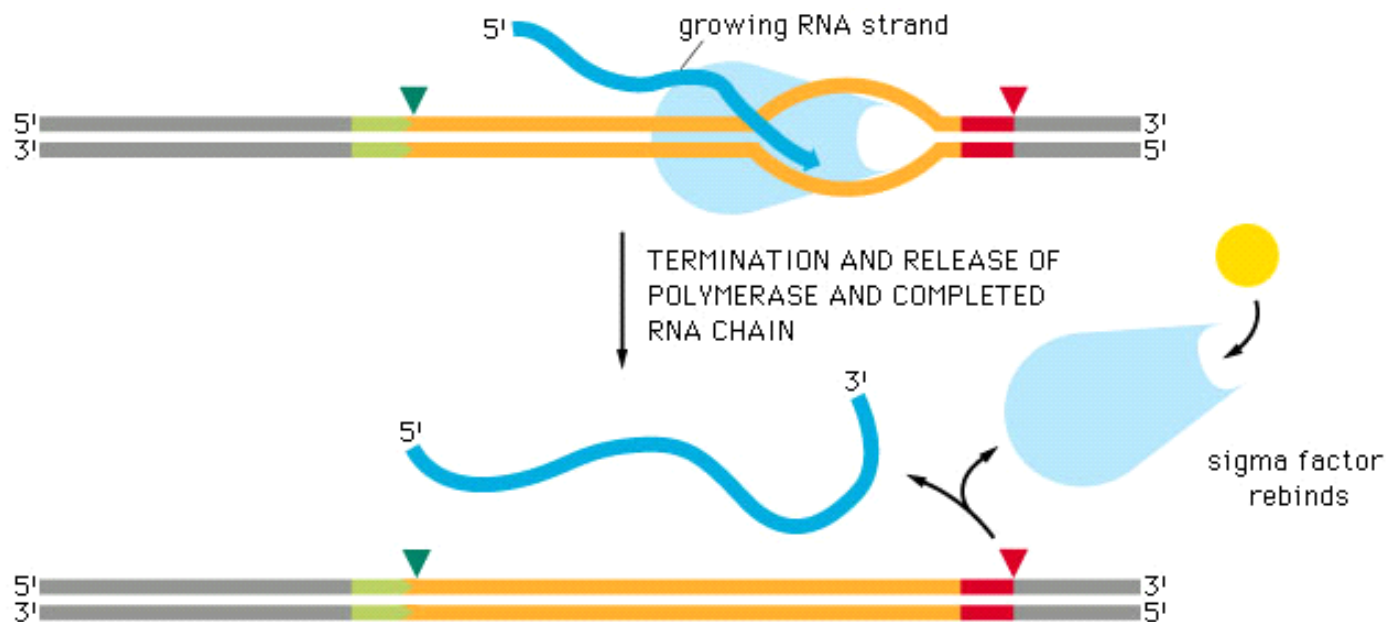




Apenas a área a ser transcrita está na forma de cadeia simples

3. Terminação

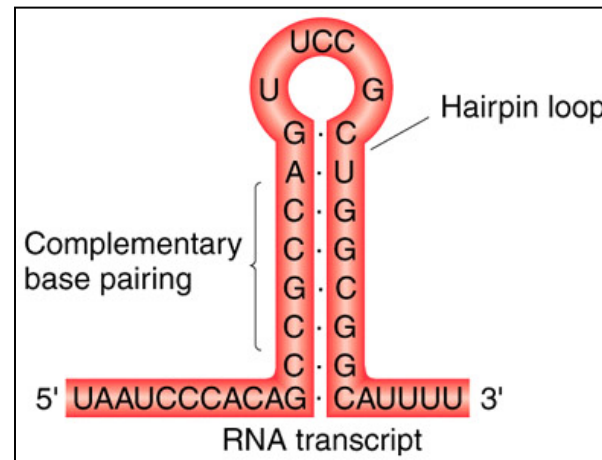
- Determinada por regiões específicas do DNA - Terminador
- Dissociação do complexo de transcrição
- Dissociação do híbrido RNA-DNA
- DNA retoma estrutura bicatenária

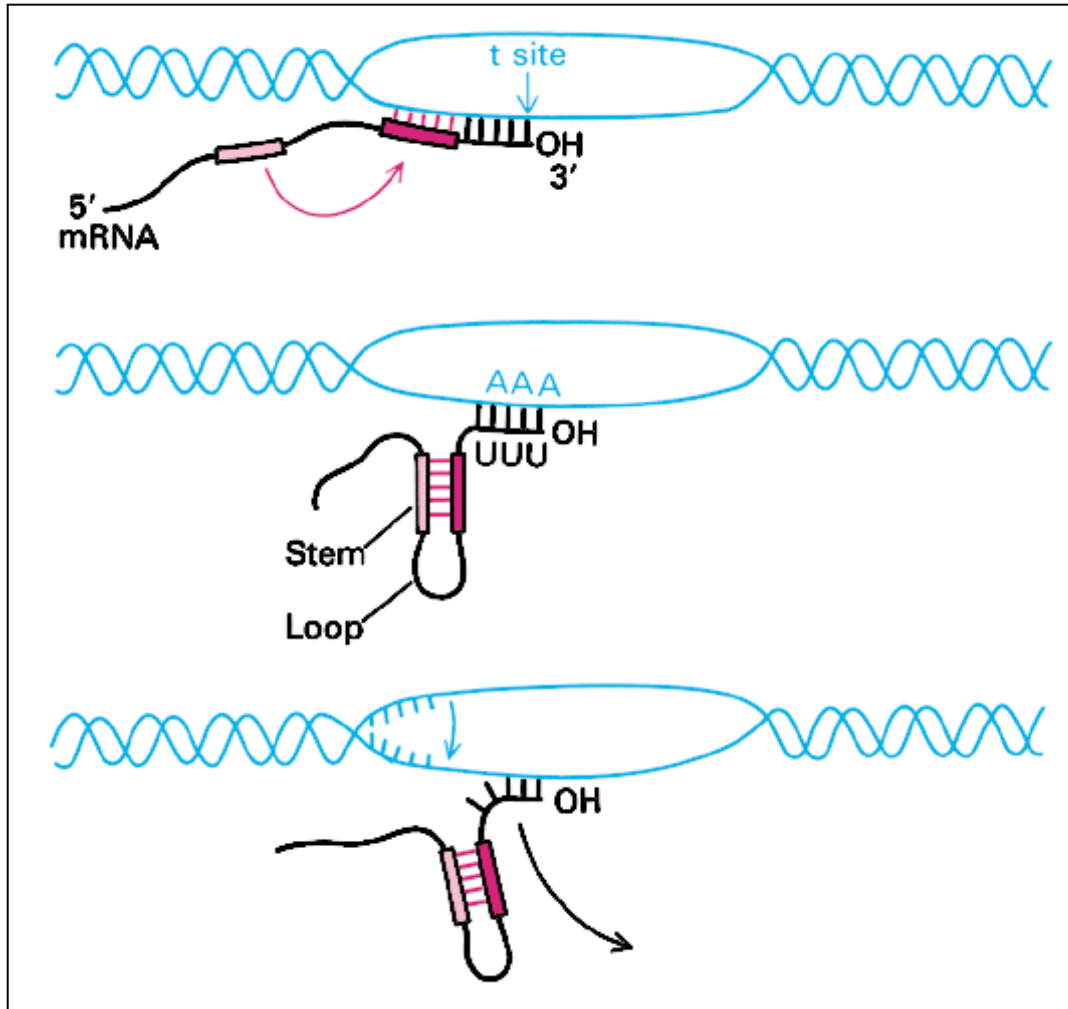


Terminação intrínseca (ou ró (rho) independente)

Sequência palindrômica rica em G e C (≈ 40 pb) seguida de região rica em A e T – contida no DNA

TERMINATOR
(stop signal)





Forma-se uma estrutura em gancho (hairpin) no mRNA

Segue-se uma cadeia de resíduos de U

O gancho destabiliza ao híbrido RNA-DNA

mRNA e RNA Polimerase dissociam-se

Terminação ró (rho) dependente

Factor ró (r) – proteína essencial na fase de terminação (*E. coli*)

Hexâmero

419 aa

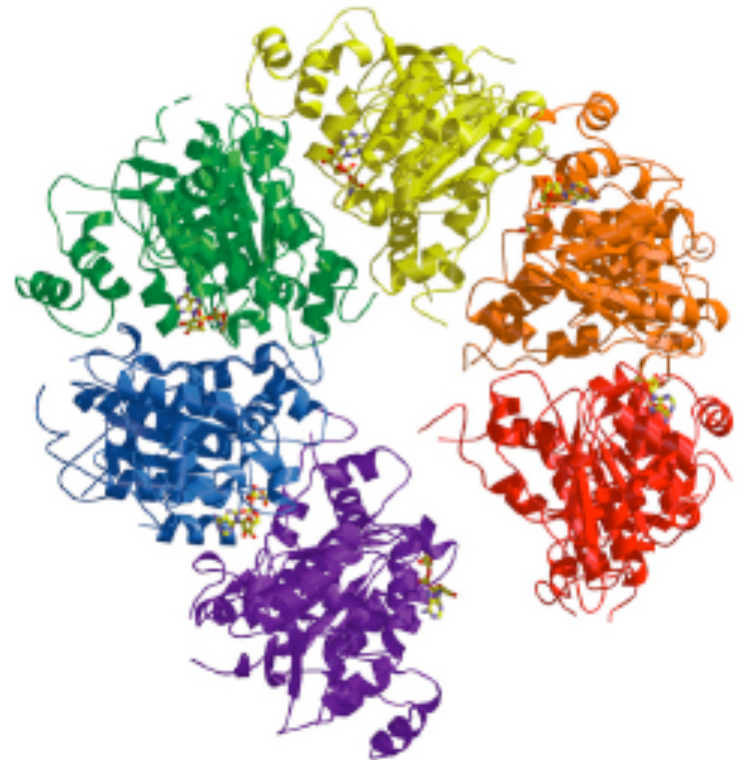
Domínio de ligação ao RNA

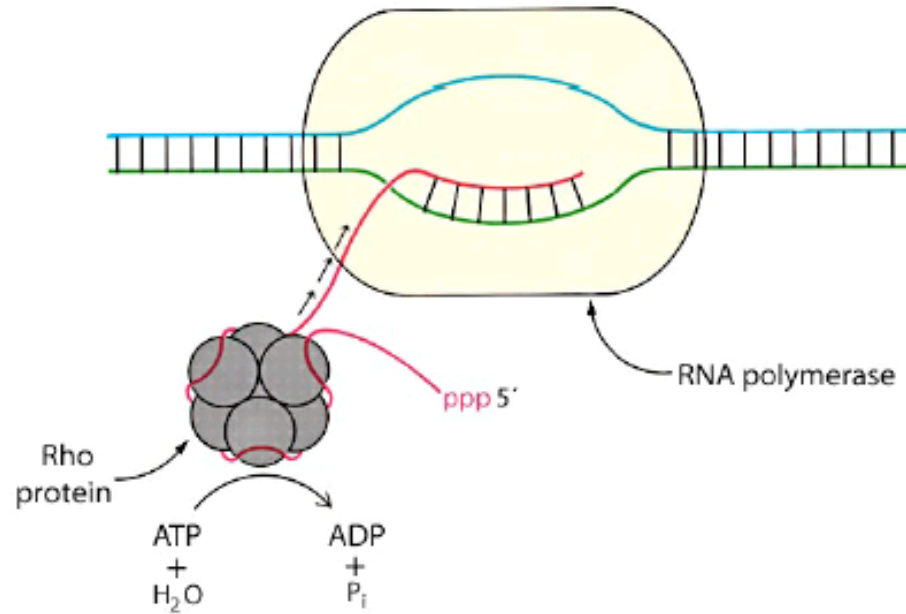
(RNA-binding domain)

Domínio de hidrólise de ATP

(ATP hydrolysis domain)

Helicase





Liga-se ao transcrito

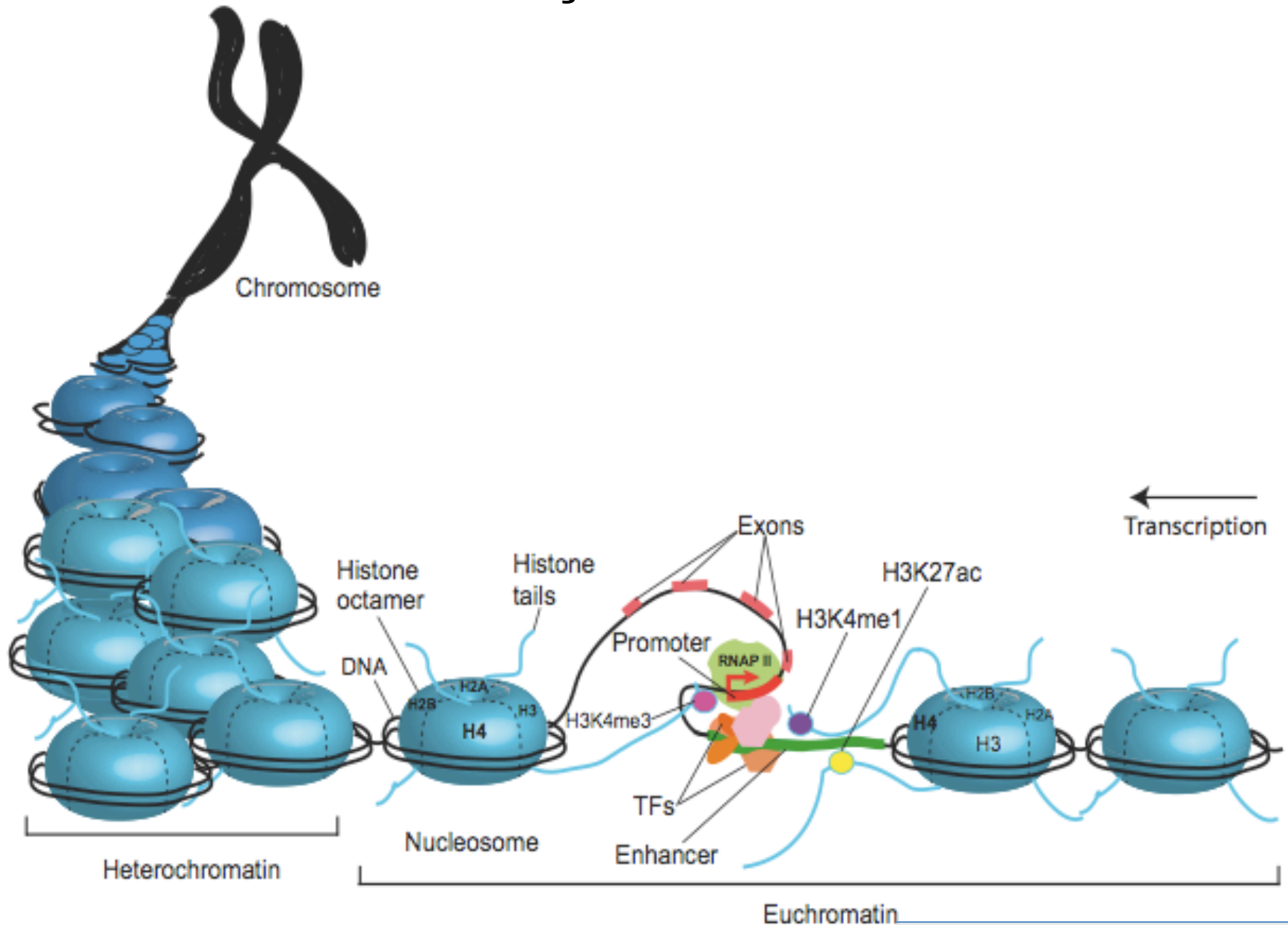
(segmento de 70-80 bases rico em C)

Ativa a hidrólise do ATP

“Persegue” a RNA polimerase

Degrada o híbrido RNA-DNA do local ativo da enzima (helicase)

Transcrição em Eucariotas



Transcrição em Eucariotas

RNA Polimerase I	rRNA	Núcleolo
RNA Polimerase II	mRNA	Nucleoplasma
RNA Polimerase III	tRNA e outros	Nucleoplasma

Grandes agregados enzimáticos (500 kD ou mais); 8 a 14 subunidades

***S. cerevisiae* – RNA Polimerase II**

Constituída por várias (12) subunidades.

As 3 subunidades maiores são homólogas às presentes na RNA polimerase de procariotas

Numa das subunidades existe um **Domínio carboxi-terminal (CTD)** que contém múltiplas repetições de uma sequência consenso de 7 aminoácidos

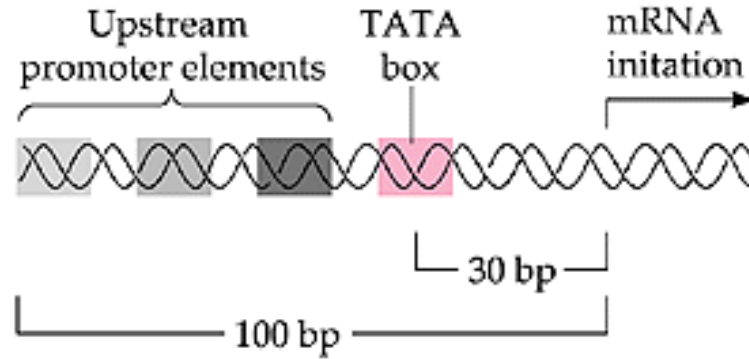
Tyr-Ser-Pro-Thr-Ser-Pro-Ser

que pode ser fosforilada nos resíduos de serina ou tirosina

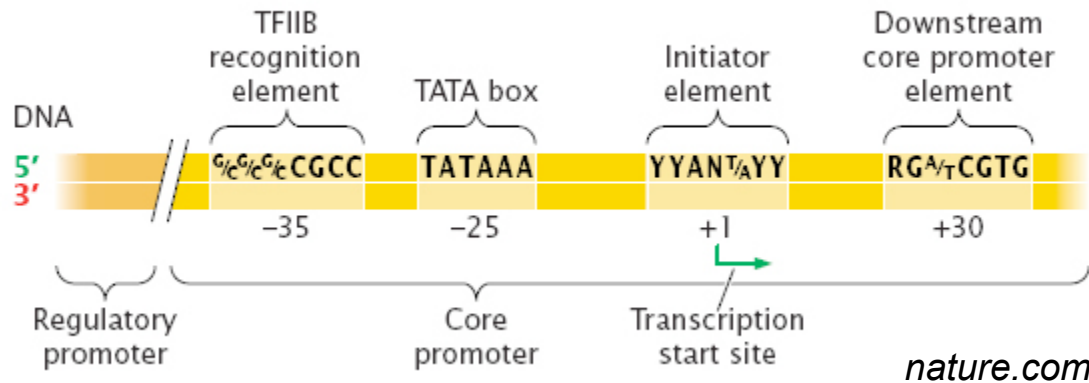
≈26 repetições em leveduras e
≈52 em mamíferos

Topologia geral dos genes que codificantes em eucariotas

Elementos a montante (upstream) (5')

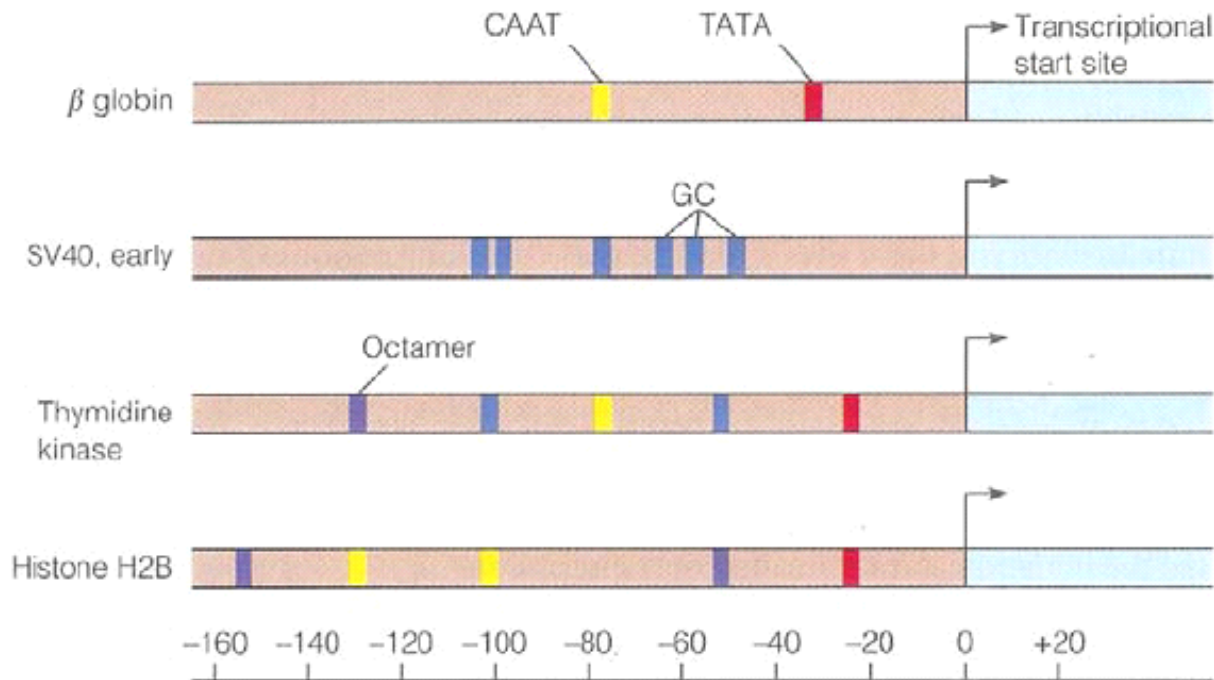


CCAAT
GGGGCGG
GCCACACC
ATGCAAAT



nature.com

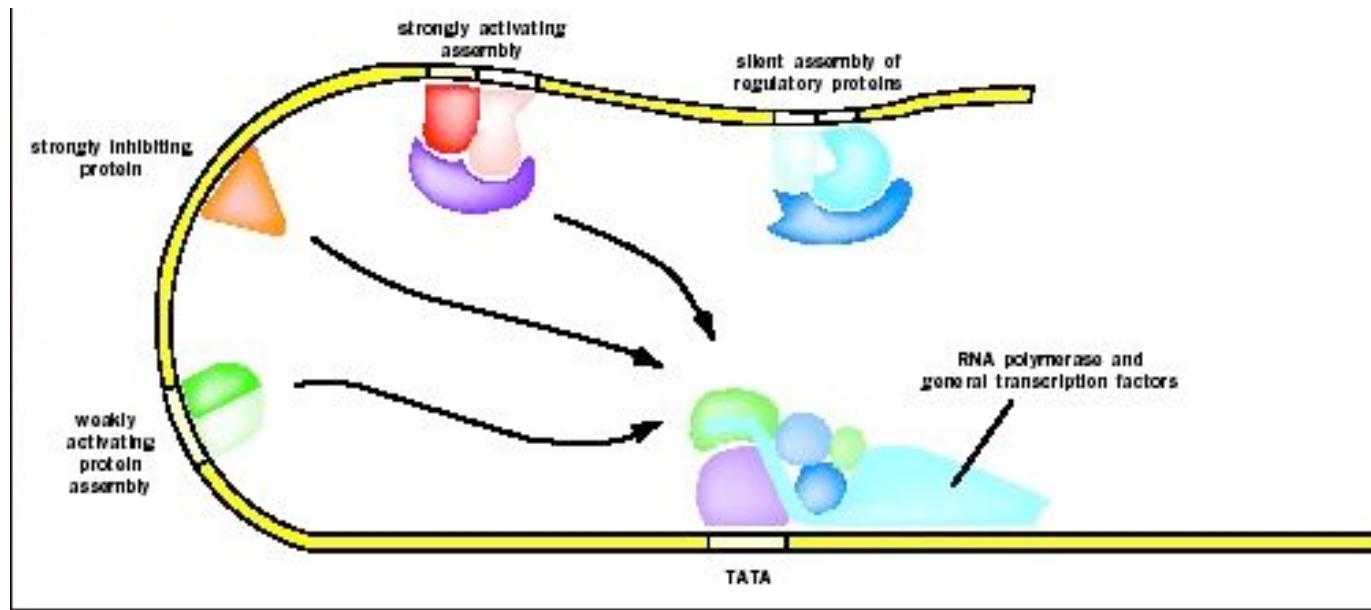
Estruturas de promotores eucariotas típicos



Nome	Seq. consenso
TATA box	TATAAA
CAAT box	GGCCAATCT
GC box	GGGCGGG
Octamêro	ATTTGCAT

Enhancers (ou upstream activator sequence) – “Acentuador”

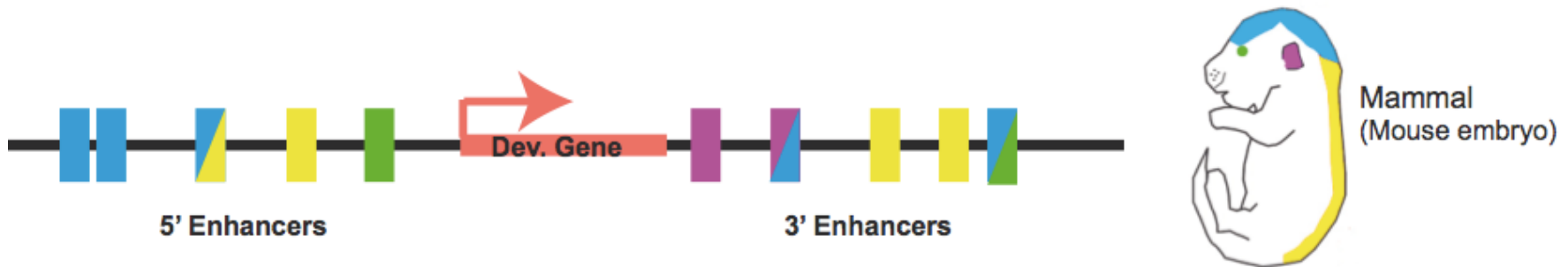
- ✓ Não promove a transcrição
- ✓ Localizado a montante ou jusante do promotor
- ✓ Pode estar muito longe do promotor
- ✓ Aumenta a atividade do promotor (até 200x!!!)
- ✓ Pode funcionar em ambas as direções
- ✓ Tem efeito num tecido específico

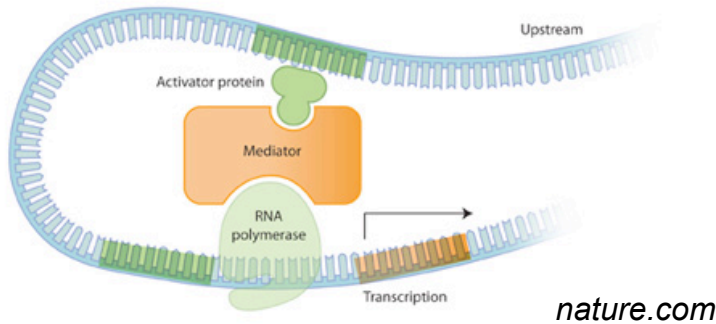
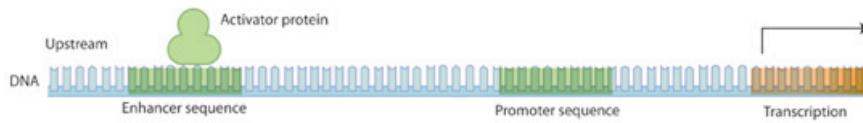


<http://www.biologyreference.com>

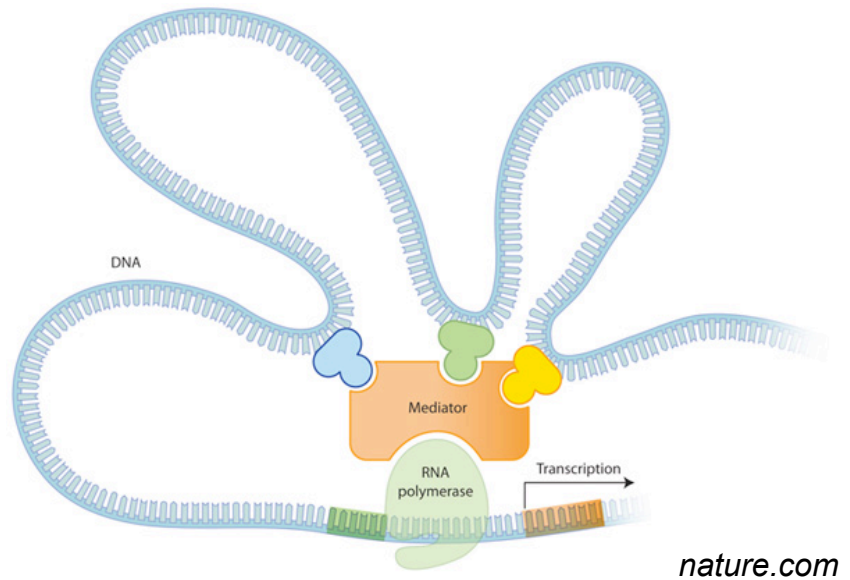
Enhancers (ou upstream activator sequence) – “Acentuador”

- Pode ou não estar ativo consoante o desenvolvimento do ser vivo: controlo genético espaço-temporal
- Normalmente estão marcados epigeneticamente através de modificações químicas em aminoácidos específicos da cauda de histonas específicas (H3K4ac)

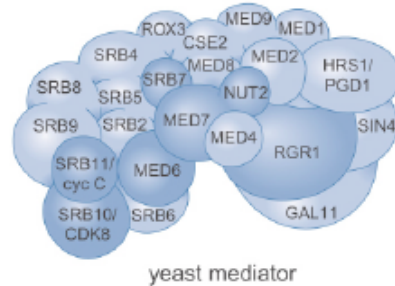
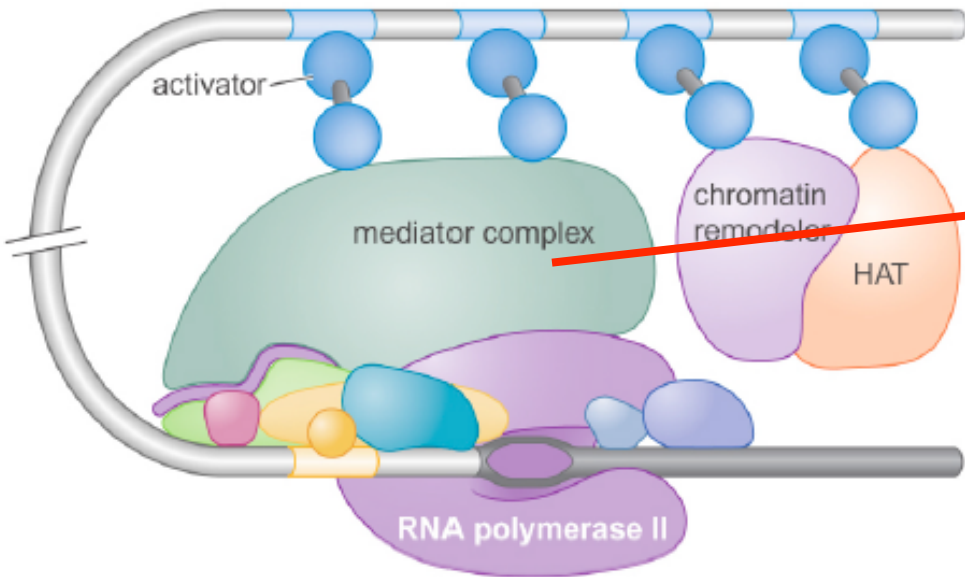




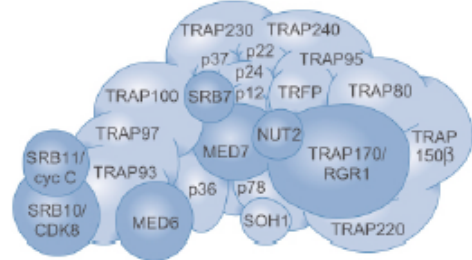
A atividade enhancer requer uma conformação específica (processo de remodelação da cromatina) da cromatina de modo a haver contacto físico entre o enhancer e o promotor



Complexo mediador



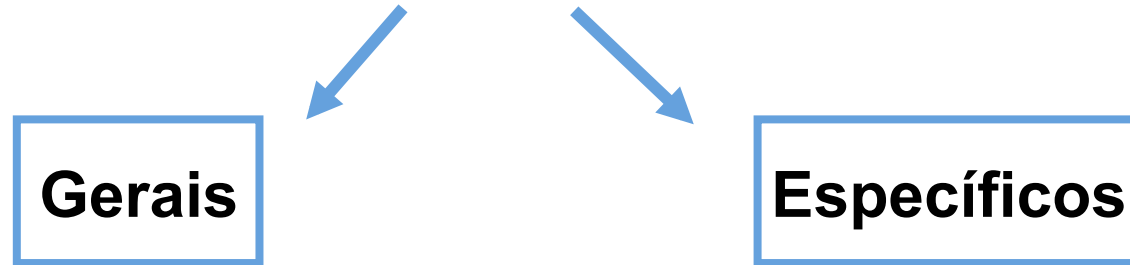
yeast mediator



human mediator

30 subunidades
22 são homólogas
(levedura vs Homem)

Fatores de Transcrição (FTs)



Aproximadamente 5% dos genes humanos codificam FTs

Gerais

- Formam complexo no DNA
- Recrutam a RNA polimerase → a enzima não se liga isoladamente
- Promovem início da transcrição
- Suficientes para níveis basais de transcrição
(*housekeeping* genes; estruturais – proteínas constitutivas)
- Todos os genes associados à RNA polimerase II

Fatores de Transcrição

Específicos

Com função reguladora na transcrição

Sintetizados ou ativados em alturas ou tecidos específicos

Controlo do padrão de transcrição no tempo e no espaço

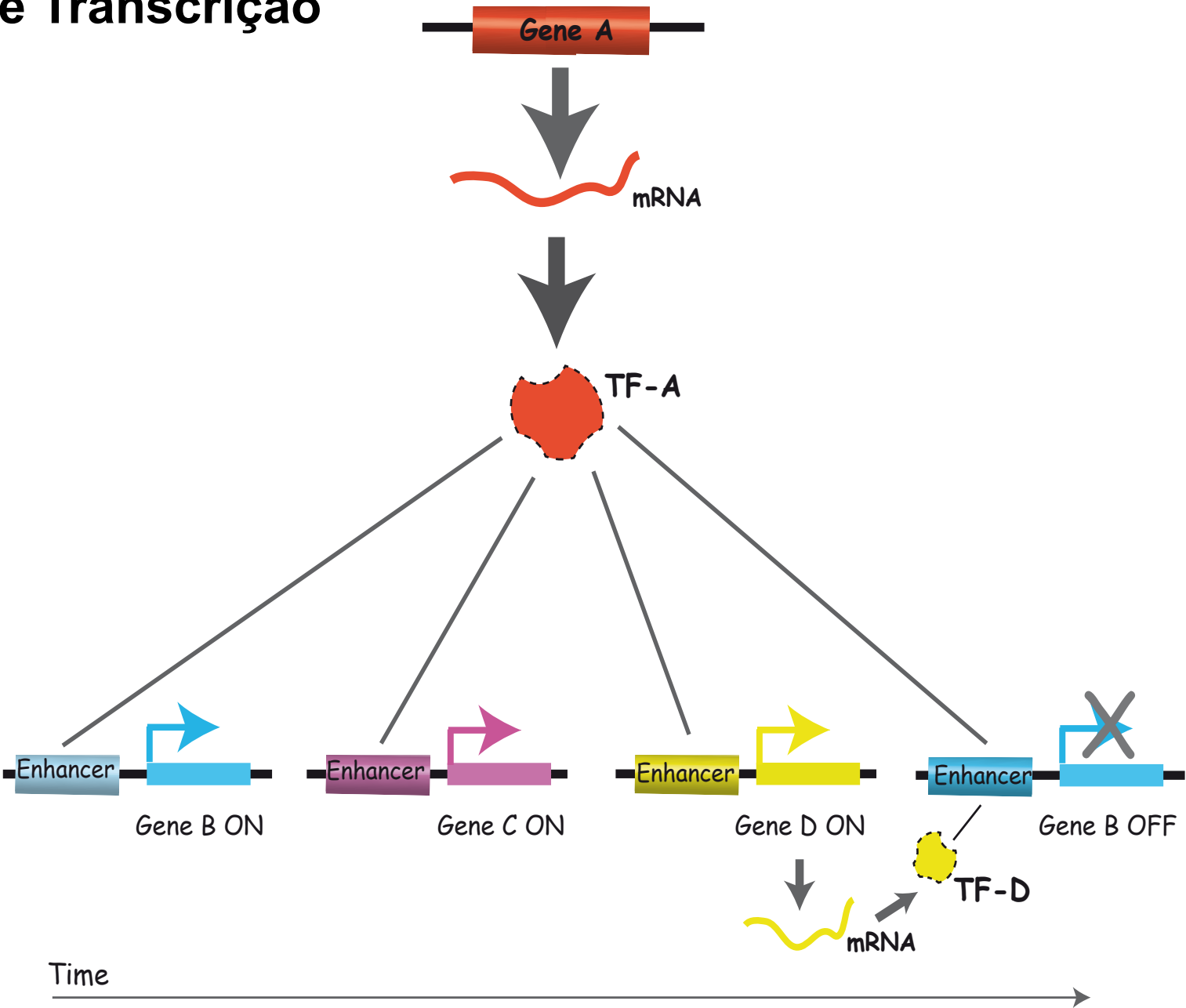
Ligam-se a sequências do DNA designadas elementos de controlo, como os enhancers ou repressors.

Níveis elevados de transcrição, (genes reguladores – proteínas indutíveis)

Fatores de Transcrição:

- ✓ Regulam
- ✓ Precisam de ser regulados (pelo menos alguns!)

Fatores de Transcrição



Características gerais dos Fatores de Transcrição

- **Dois domínios funcionais**

 - Domínio de ligação ao DNA**

 - (DNA binding domain)

 - Domínio de ativação da transcrição**

 - (transcription activation domain)

- **Domínios de dimerização**
(hetero ou homo dimerização)

Fatores gerais de transcrição

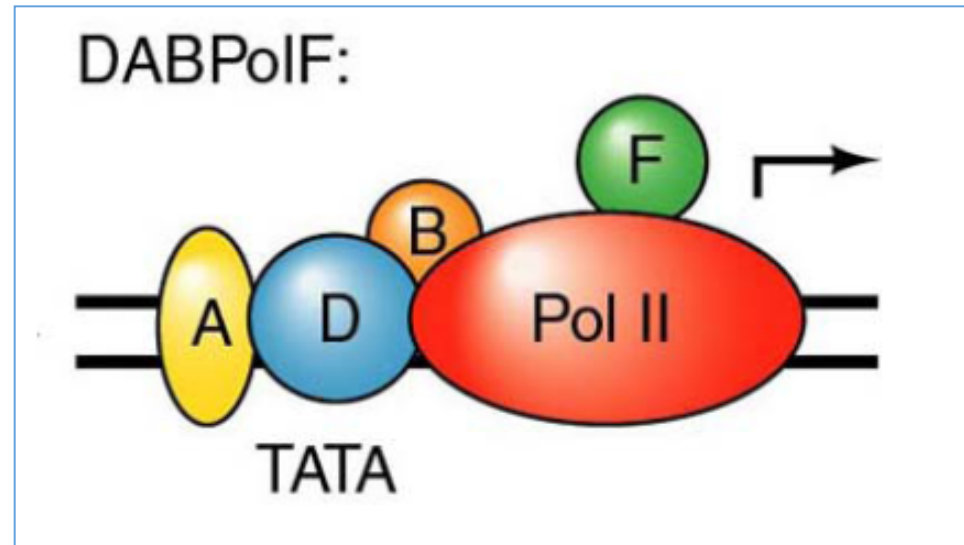
+

RNA Polimerase II

=

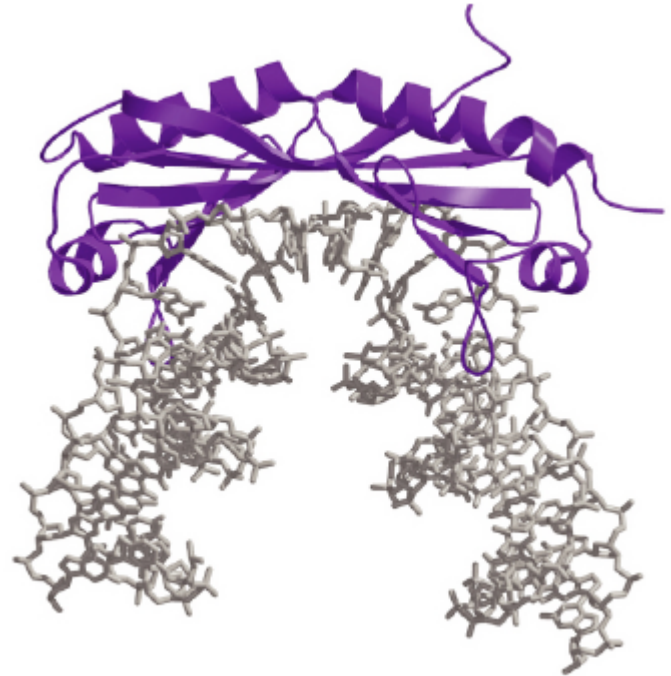
Complexo de pré-iniciação

- ✓ RNA Polimerase II
- ✓ TFIIA
- ✓ TFIIB
- ✓ TFIID
- ✓ TFIIE
- ✓ TFIIF
- ✓ TFIIH



Fator geral	Características principais
TFIID	Contem a TBP (<i>TATA binding protein</i>); liga à TATA box; é um fator de posição
TFIIA	Estabiliza a ligação do TFIID
TFIIB	Liga a montante (sulco maior) e jusante (sulco menor) da TATA box; direciona a transcrição; essencial para a ligação do conjunto “TFIIF-RNA PolII”
TFIIF	Heterotetrâmero, com 2 subunidades diferentes; uma delas tem função de helicase (envolvido na desnaturação do promotor); estabiliza o complexo “DNA-TBP-TFIIB”; essencial para a entrada dos TFIIE e TFIIH
TFIIE	Heterotetrâmero; Atrai o TFIIH para o complexo
TFIIH	9 sub-unidades; 2 delas com atividade helicase; tem atividade quinase (fosforilação do CTD)

TBP – TATA binding protein



180 aa

Estrutura em “forma de sela”

Liga ao DNA através do sulco menor

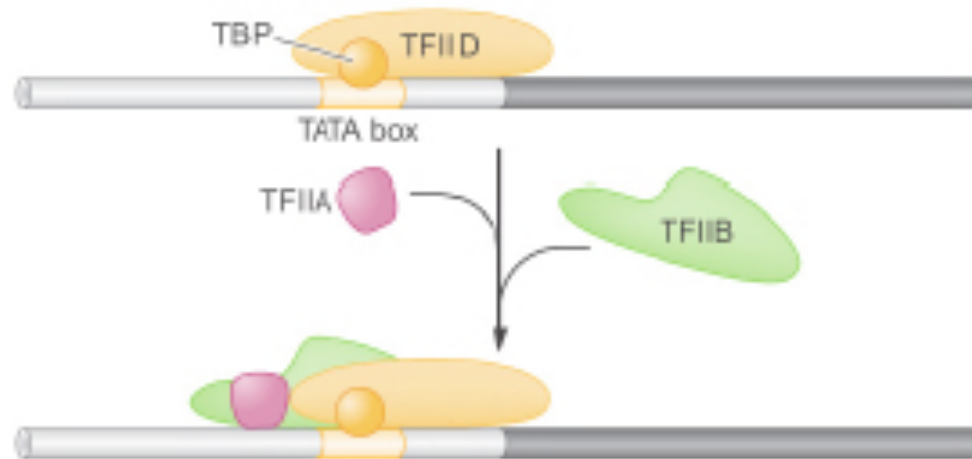
DNA dobra cerca de 80°

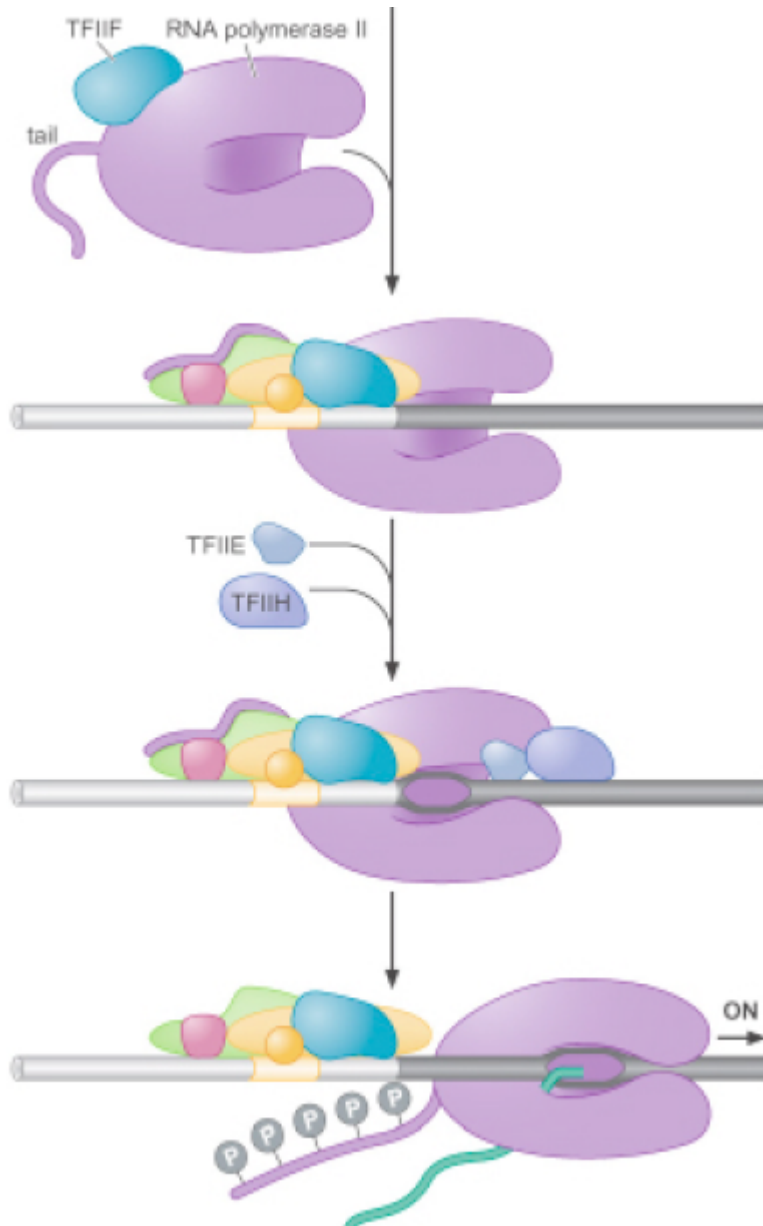
Liga preferencialmente a regiões AT porque requer menos energia para desnaturar o DNA

Montagem do complexo de iniciação - RNA Polimerase II

Região TBP (tata binding protein) do fator **TFIID** reconhece a **TATA box**

A ligação de **TFIIA** estabiliza o TFIID já ligado



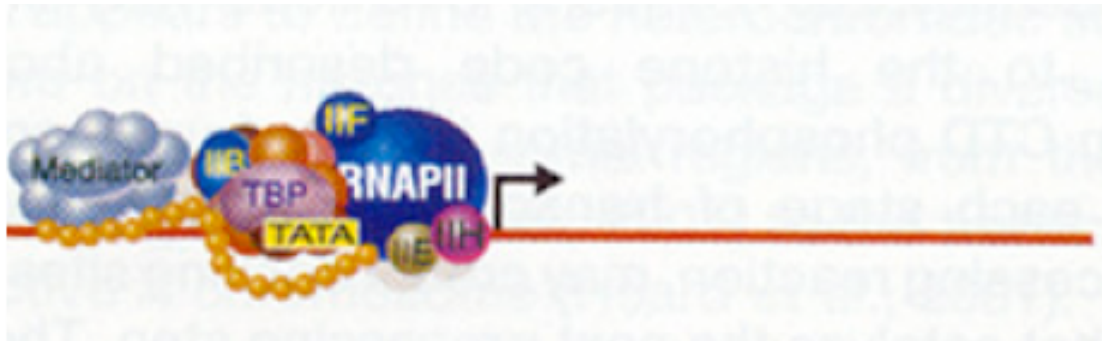


Outros fatores ligam ao complexo

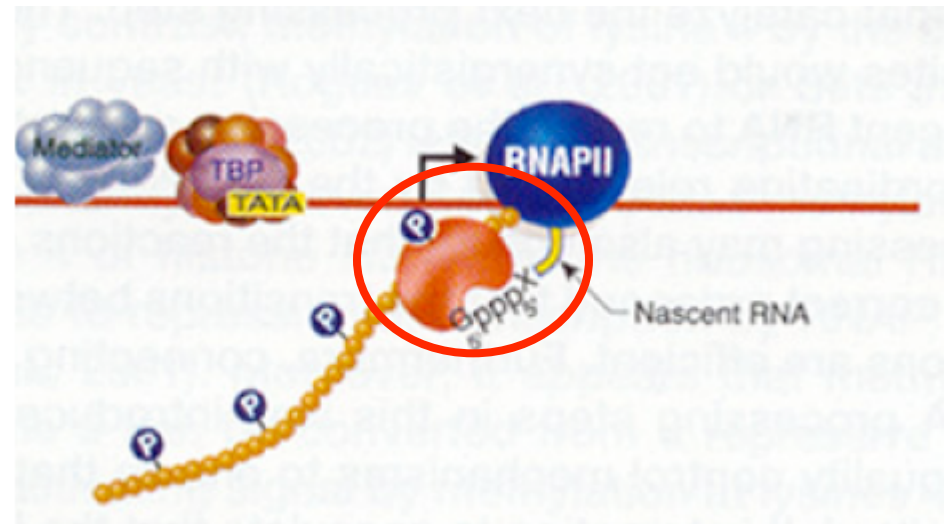
RNA Polimerase também se liga

TFIIE e TFIIH ligam e contribuem para a estabilização do complexo

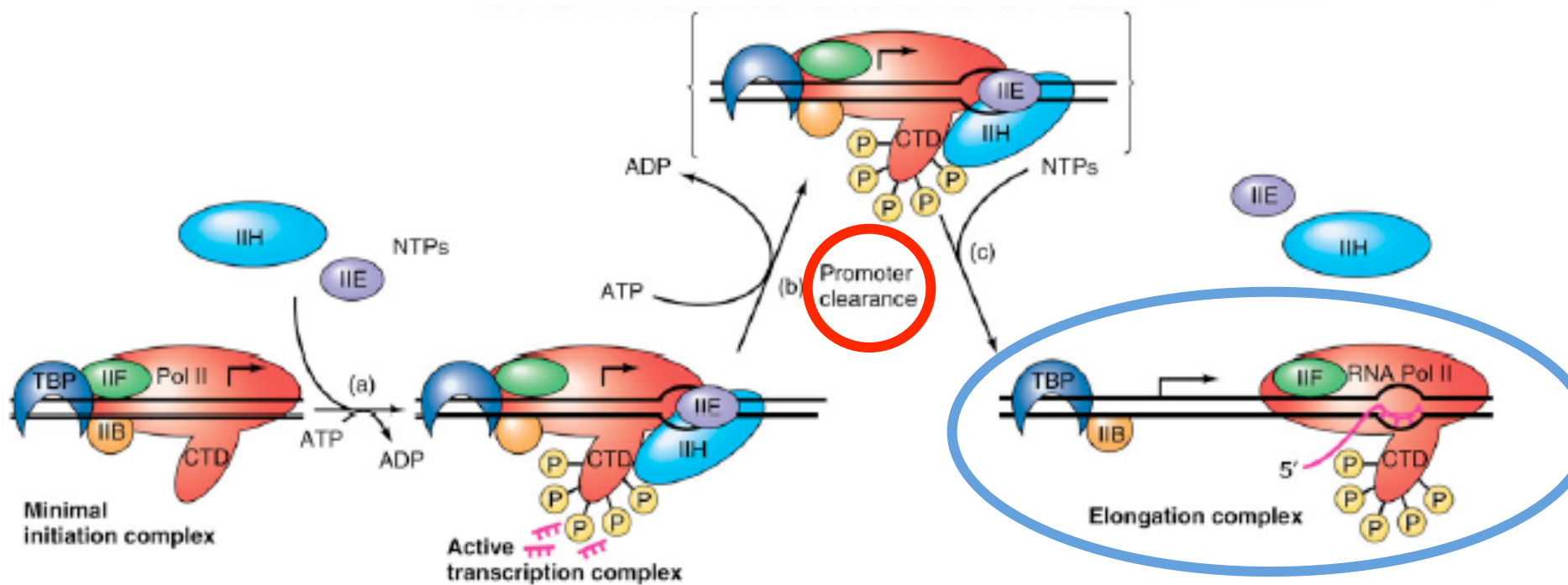
TFIIH tem atividade ATPase, helicase e quinase. Fosforila a cauda CTD da polimerase



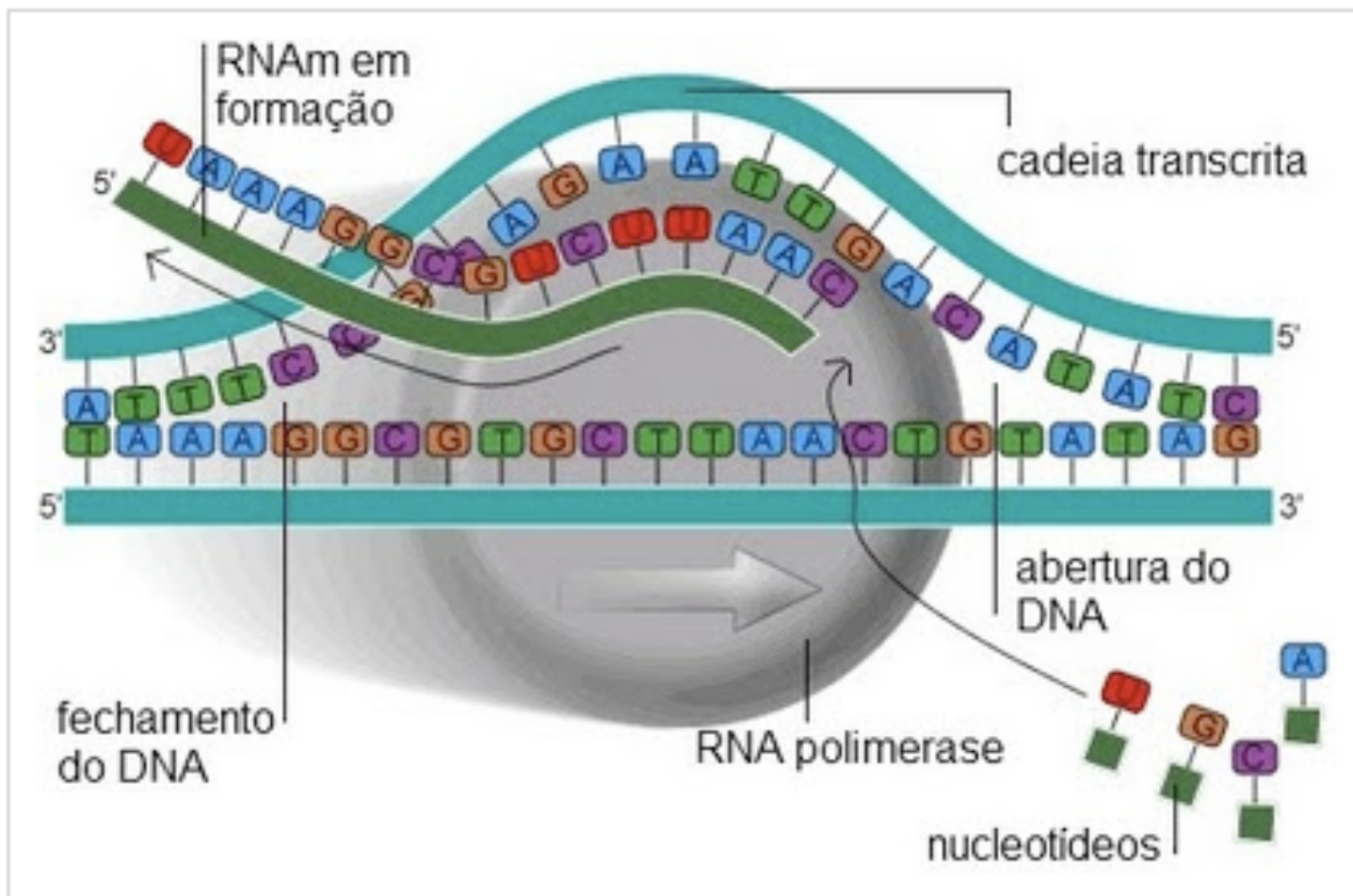
A **fosforilação** permite que a polimerase se desligue do complexo e avance ao longo do gene



A fosforilação da cauda CTD também atrai a enzima **guanilil transferase** que é fundamental para a proteção do mRNA em formação – **Formação do 5' cap**



- ✓ Remoção do complexo de iniciação (*promoter clearance*)
- ✓ Entrada dos fatores de alongação
- ✓ Inicia-se a etapa de ELONGAÇÃO



TERMINAÇÃO

Nos eucariotas, cada uma das RNA polimerases tem mecanismos de terminação diferentes

RNA Polimerase I – requer um fator de terminação específico que liga a jusante da unidade de transcrição. Liga ao DNA!

RNA Polimerase II – termina numa região a 0.5-2 kb da cauda poli(A) (sinal de poliadenilação – AAUAAA e é um processo associado à clivagem e poliadenilação da extremidade 3’

RNA Polimerase III – termina após a polimerização de vários resíduos de U

Processamento do mRNA eucariota

- ✓ Formação 5'cap
- ✓ Clivagem e poliadenilação
- ✓ Splicing

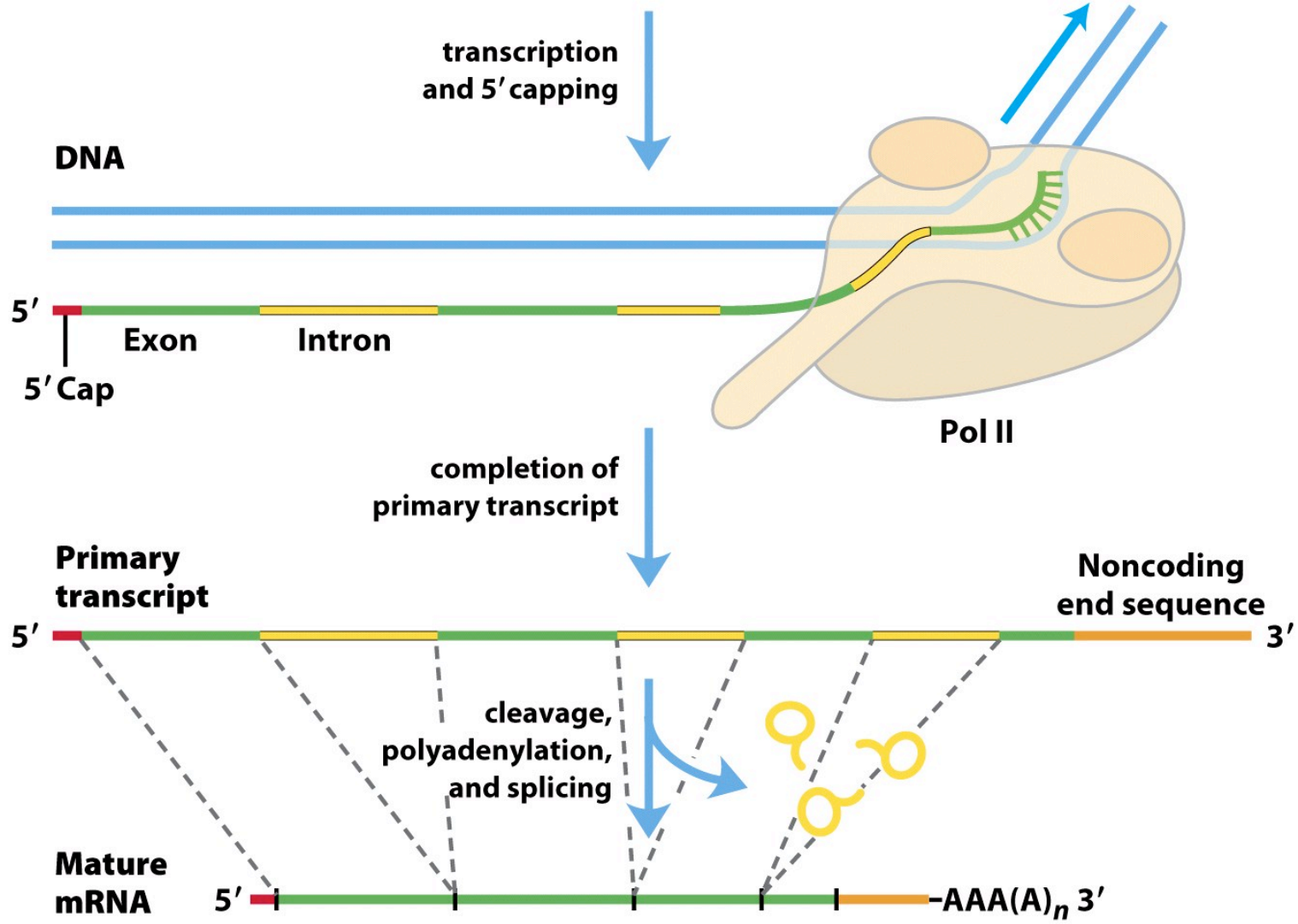


Figure 26-12
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Formação 5'cap

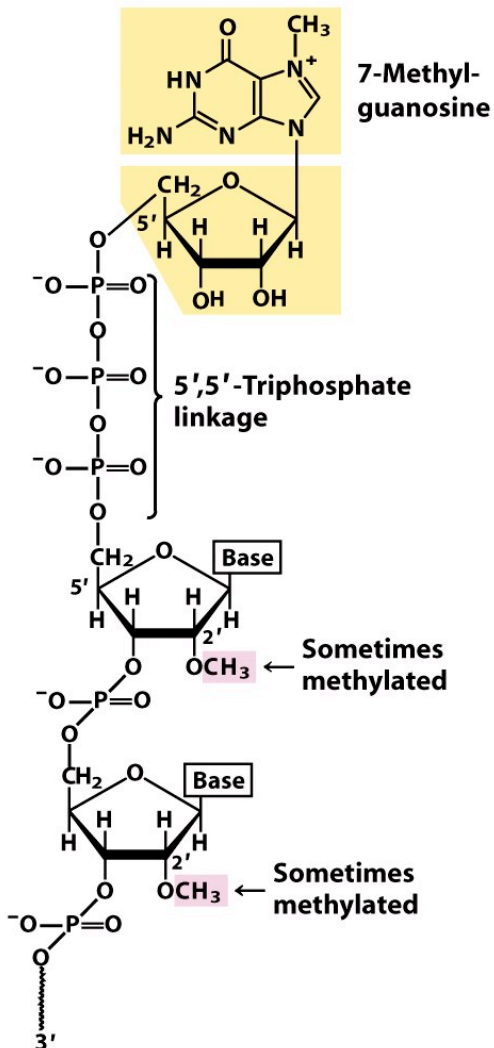


Figure 26-13a
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

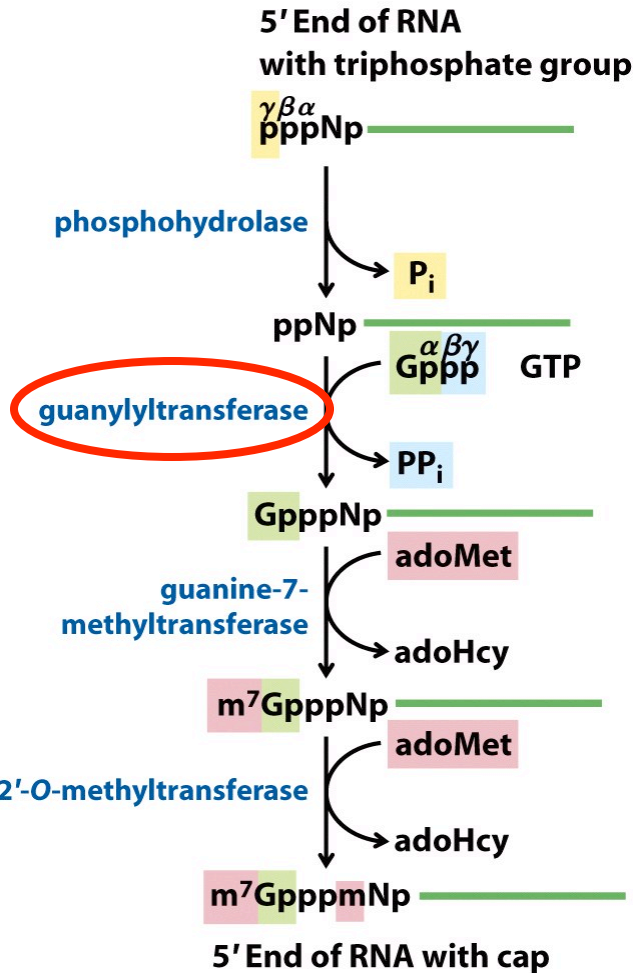


Figure 26-13b
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Associada à cauda CTD da RNA Pol II

O "5'-Cap" é adicionado ao RNA nascente logo após a iniciação (20-40 nt)

Funções do “5’cap”

Protege a extremidade 5’ da digestão por exonucleases

Posiciona os ribossomas na extremidade 5’ do mRNA eucariota.
(Fator de iniciação da tradução – CBPI – reconhece e liga-se ao 5’-cap)

3' Poliadenilação

Cauda poli(A) – aprox 200 A
Não está codificada

Sinal de poliadenilação:

Sequência NNUANA
(AAUAAA ou AUUAAA mais frequentes)

Distância entre o hexâmero e o local de clivagem (10-30 nt)

Associa-se a uma proteína:

PABP (poly A binding protein)
que lhe confere estabilidade
1 PABP/10-20 nt

A presença de PABP impede “de-capping”

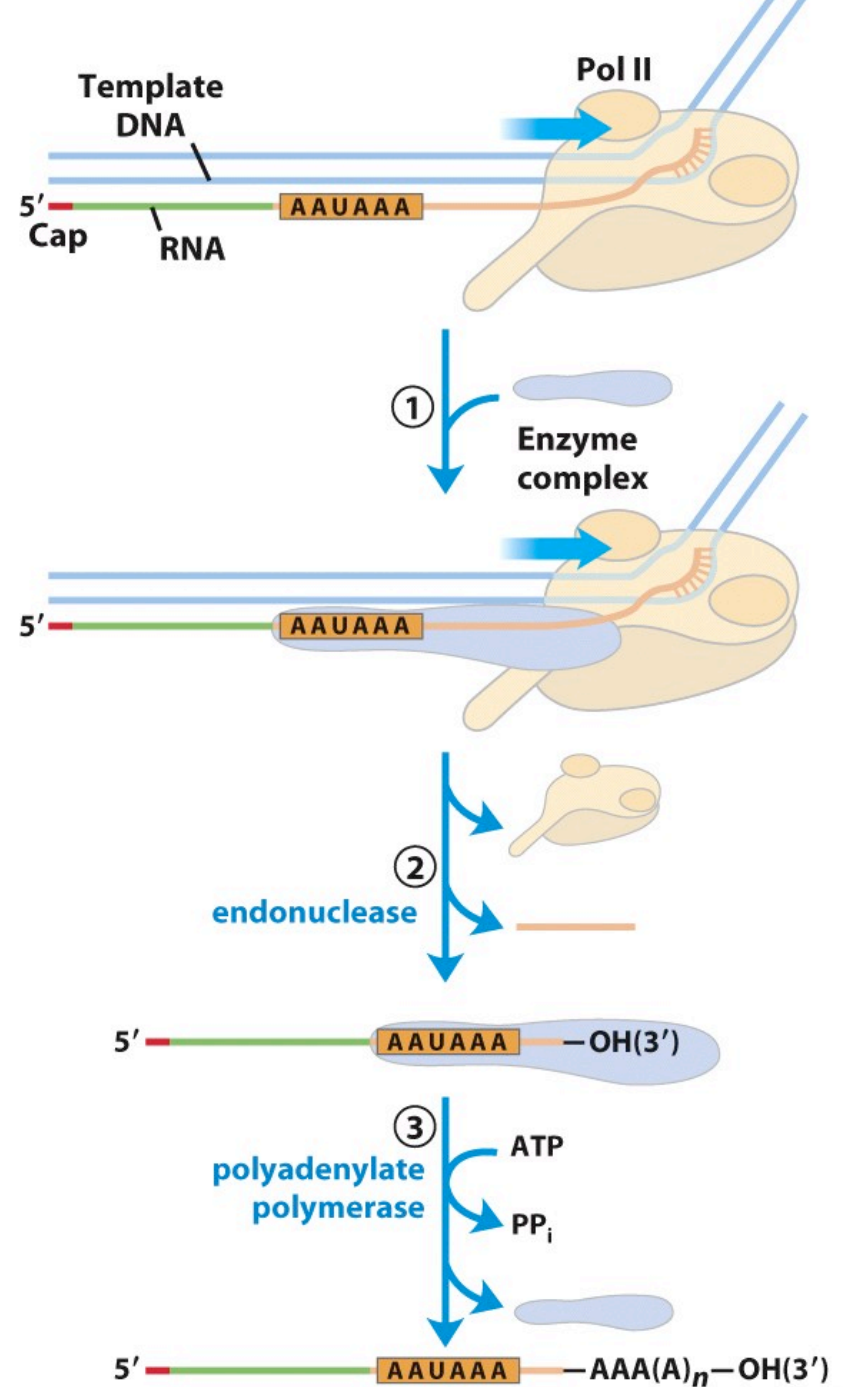
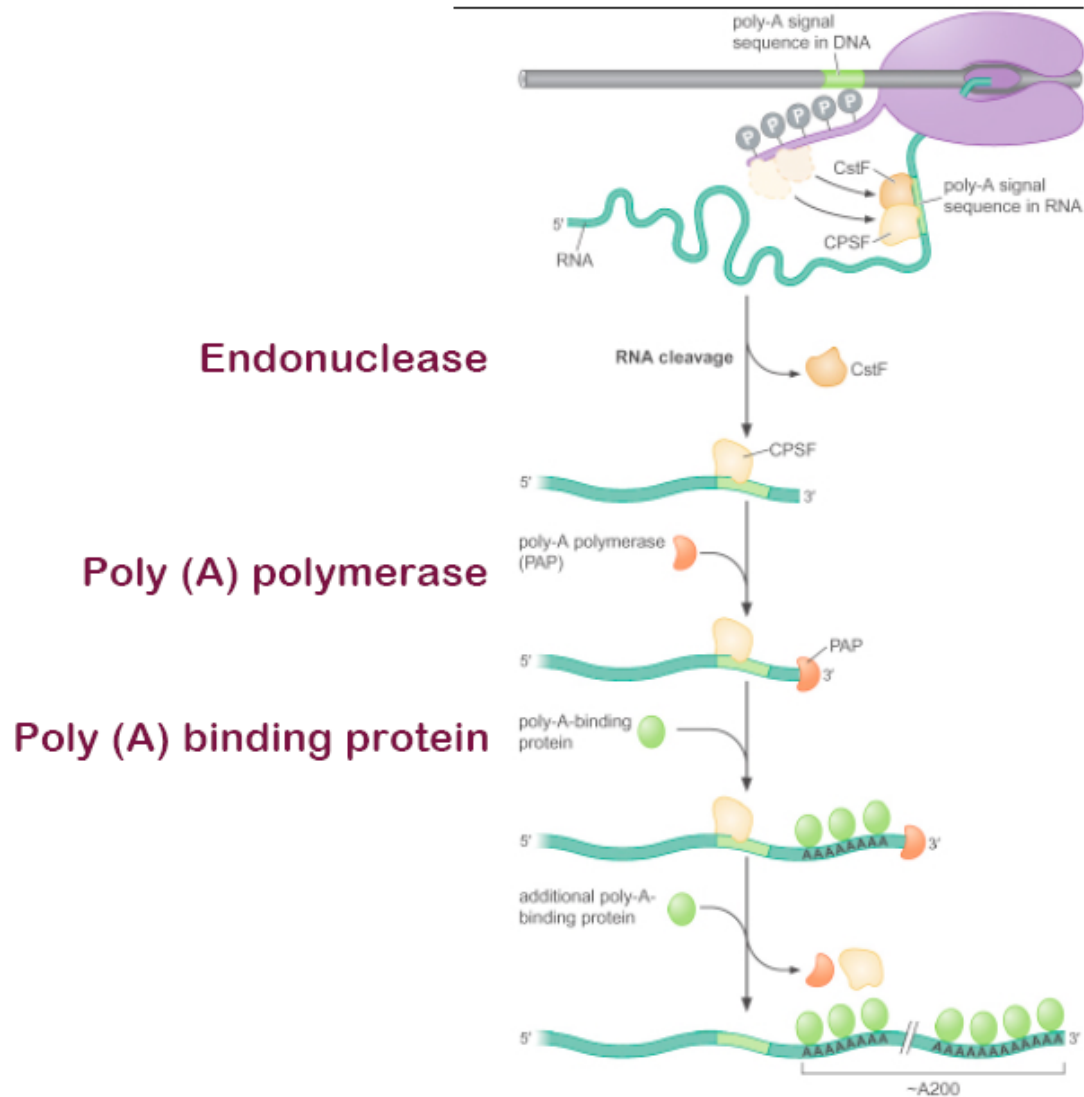
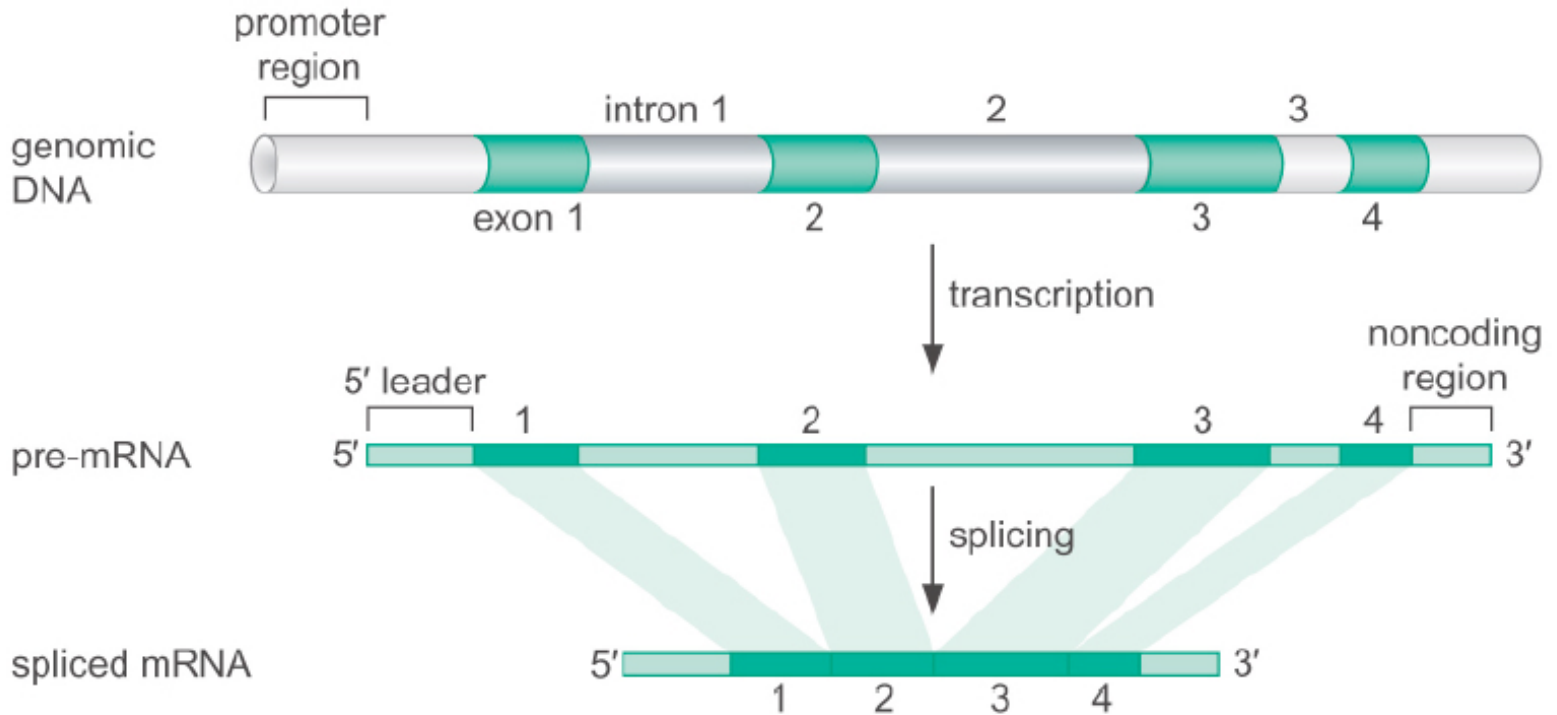


Figure 26-18



Na prática – útil no isolamento de poli(A) mRNA e a formação de cDNA, por emparelhamento com oligo(U) ou oligo(dT)

Splicing



Exões ligados pela mesma ordem – “colinearidade” gene/proteína

“self-splicing” RNA

T. Cech (1981/82)

Não são só as proteínas que catalisam reações...

Detalhes sobre o “splicing” do RNA

Ribozimas



Tom Cech

S. Attman

O componente catalítico ativo da ribonuclease P (*E. coli*) é uma molécula de RNA

Prémio Nobel da Química 1989



Sidney Altman

Splicing

Excisão dos intrões durante o processo de transcrição

RNAs de classe II (**pré-mRNA**) da maioria dos eucariotas requerem várias enzimas

Reconhecimento de pequenas sequências consenso na fronteira exão-intrão

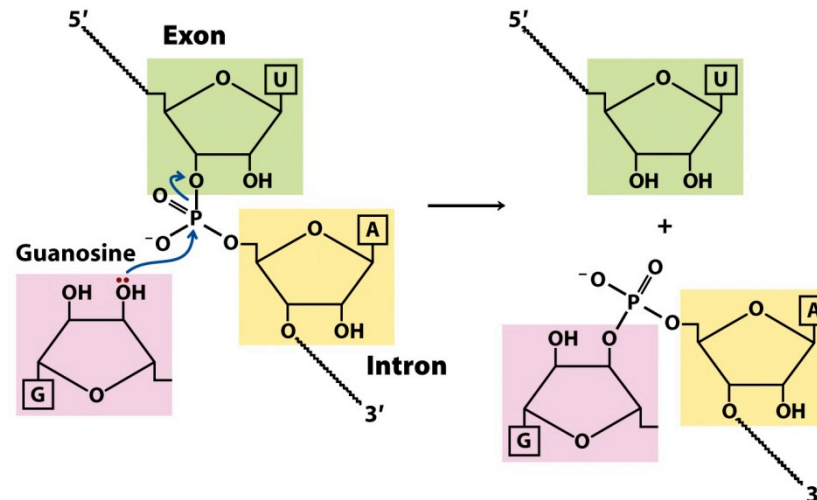
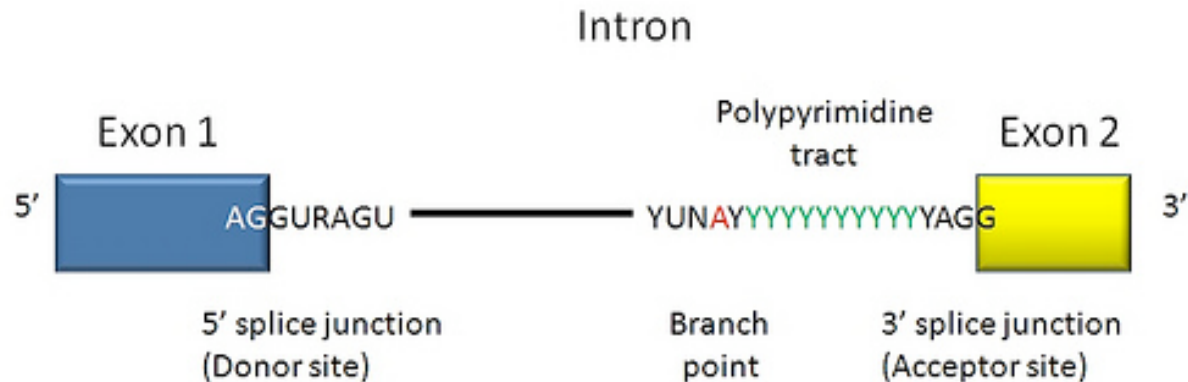
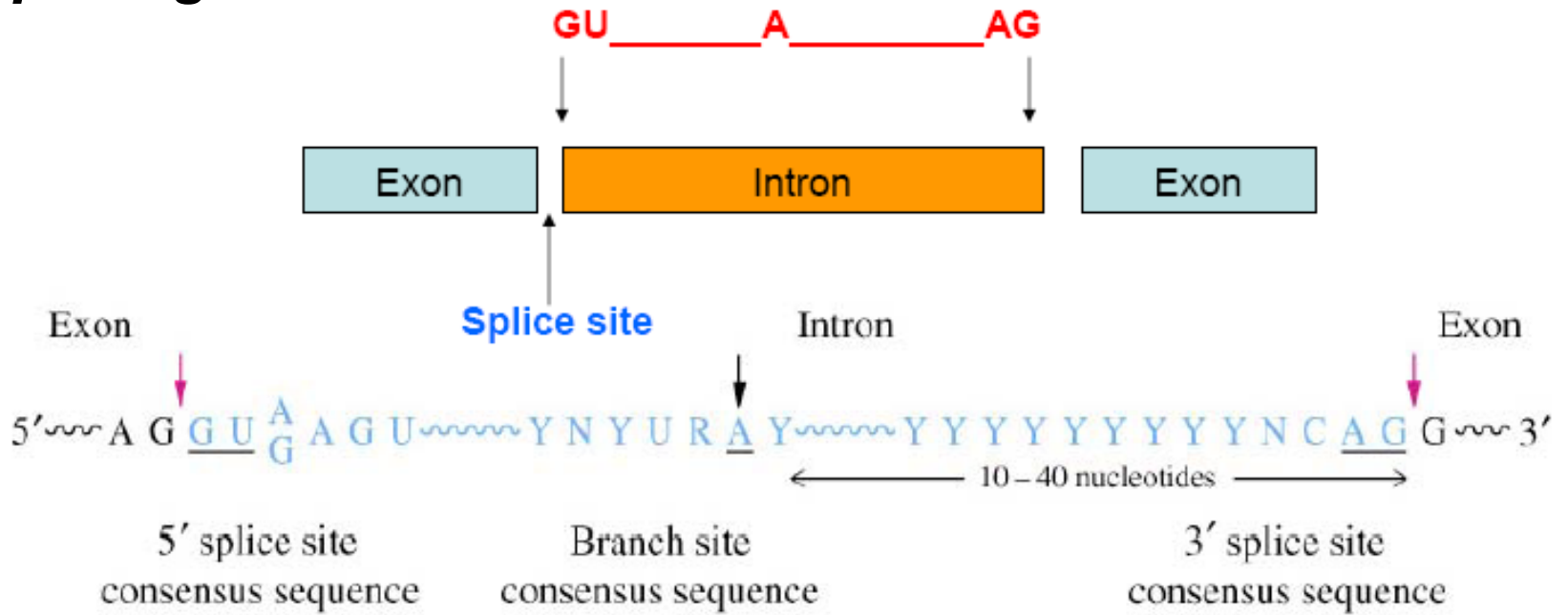


Figure 26-14
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Excisão por reação de transesterificação

Splicing



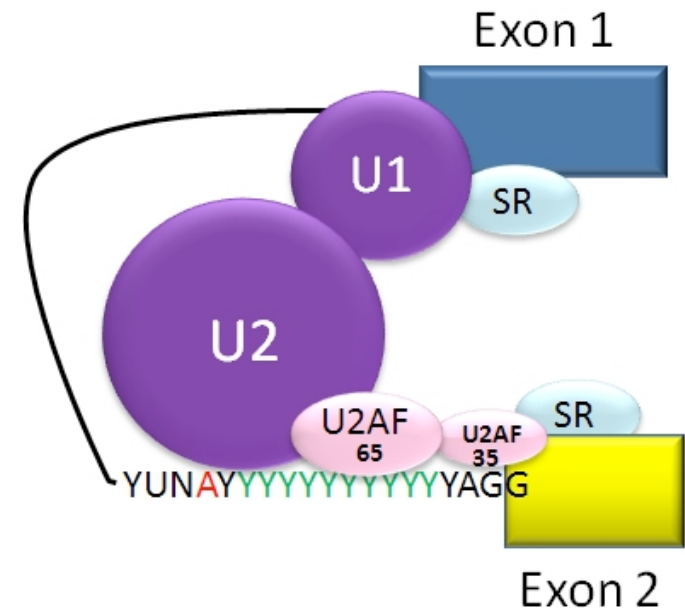
Fatores de *splicing* – proteicos e ribonucleoproteicos:

U1, U2, U4/U6 e U5 snRNP's (ou *snurps*)

(uridine rich small nuclear RibonucleoProteins = pequenas ribonucleoproteínas nucleares)

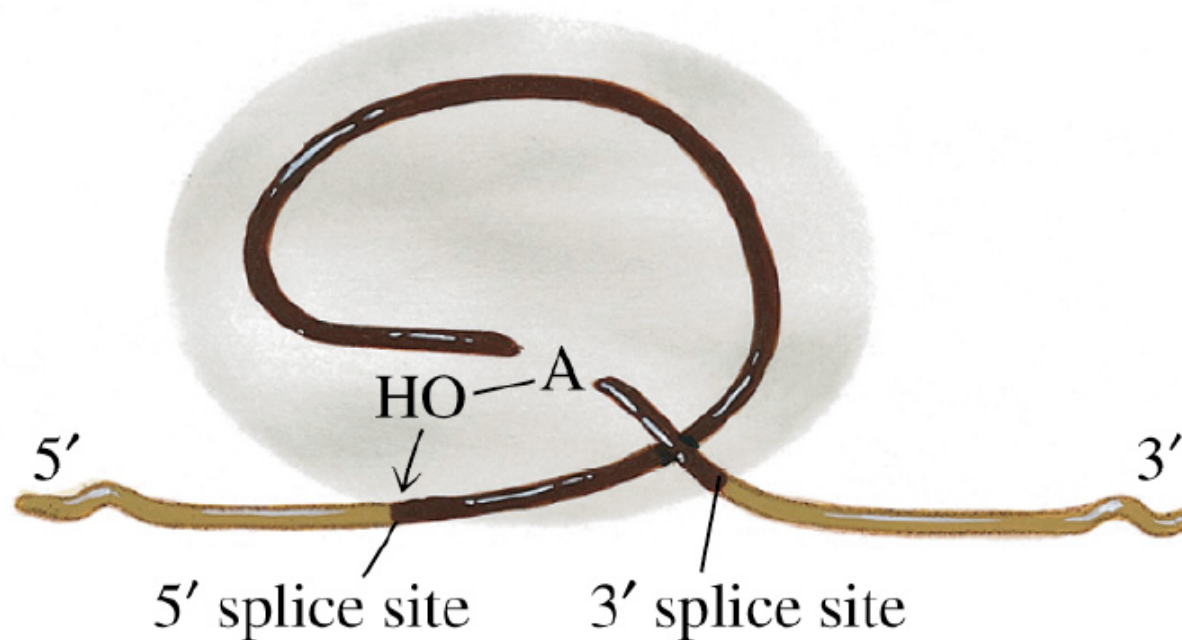
FUNÇÕES

- Reconhecem o local 5' de *splicing*
- Reconhecem o local de ramificação
- Aproximam os 2 locais reconhecidos
- Catalisam as reações de hidrólise do RNA e de junção
- Associados a interações RNA-RNA, RNA-proteína e proteína-proteína

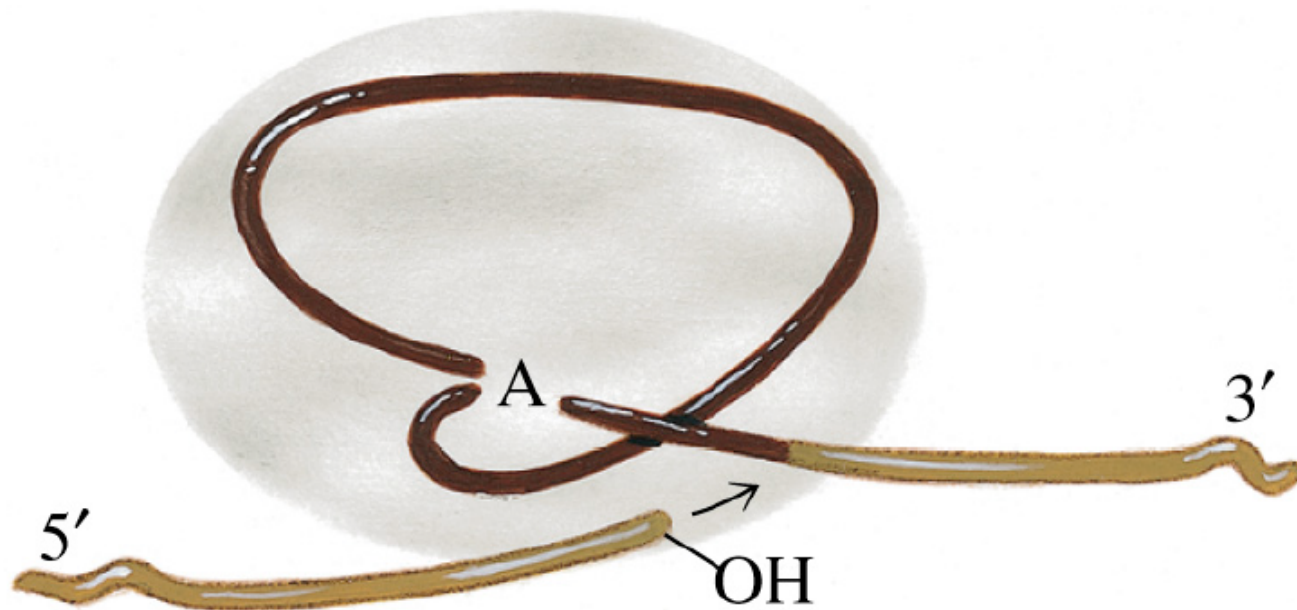


O spliceossoma posiciona o resíduo de adenina (A) do local de ramificação (*branch site*) perto do local 5' do local de corte (*splicing site*).

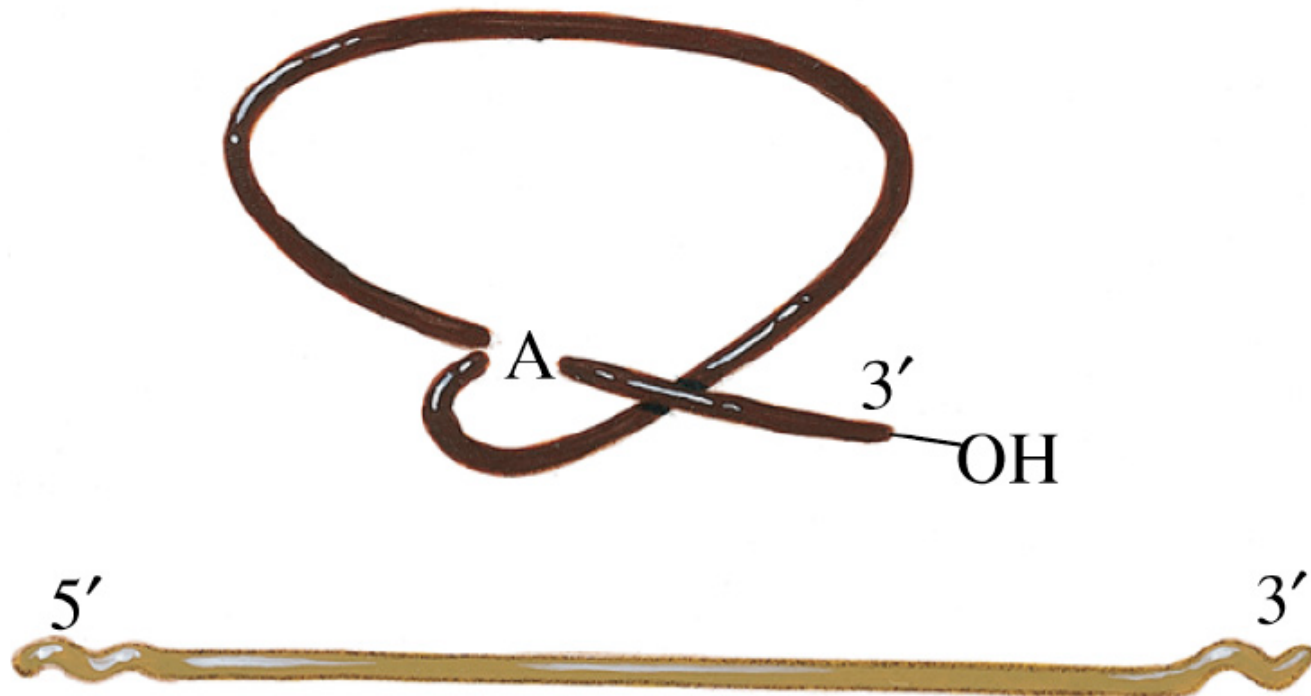
Ocorre a reação entre o grupo 2'-OH do resíduo A e o grupo 5'fosfato (ligação fosfodiéster)



O grupo 2'-OH fica ligado à extremidade 5' do intrão. É criado um grupo 3'-OH no exão que ataca a posição 3' do local de *splicing*



Como consequência, as extremidades dos exões juntam-se e o intrão é libertado numa molécula em forma de laço (*lariat-shaped*)



Splicing do RNA – várias formas possíveis:

Splicing alternativo

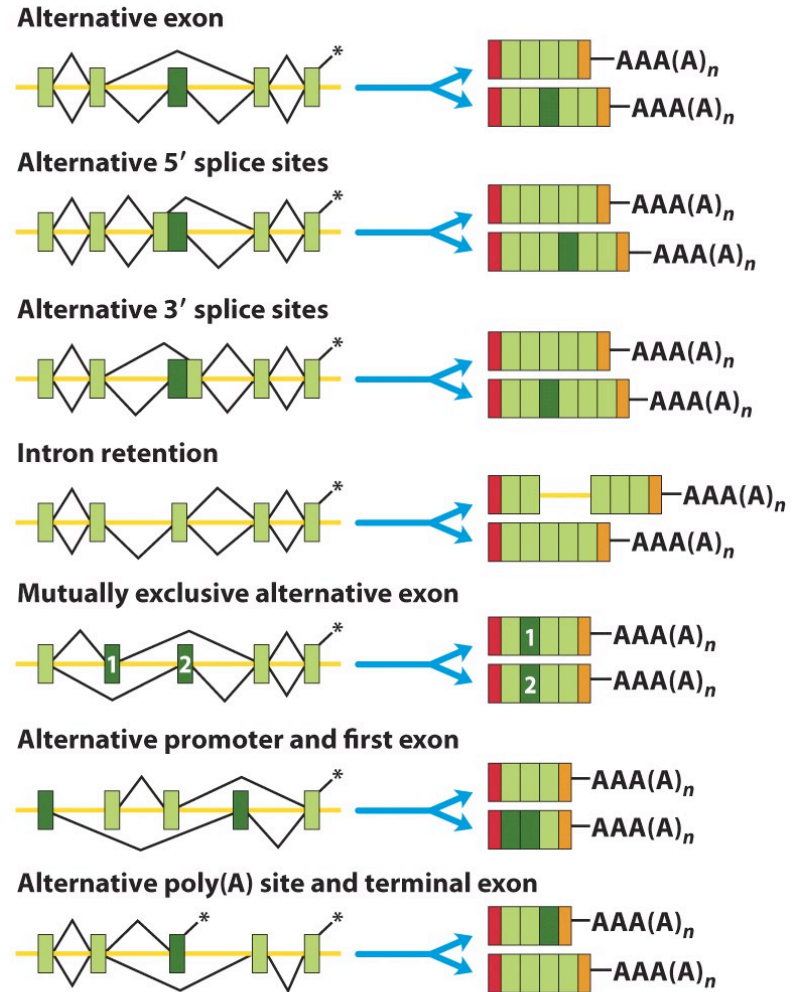
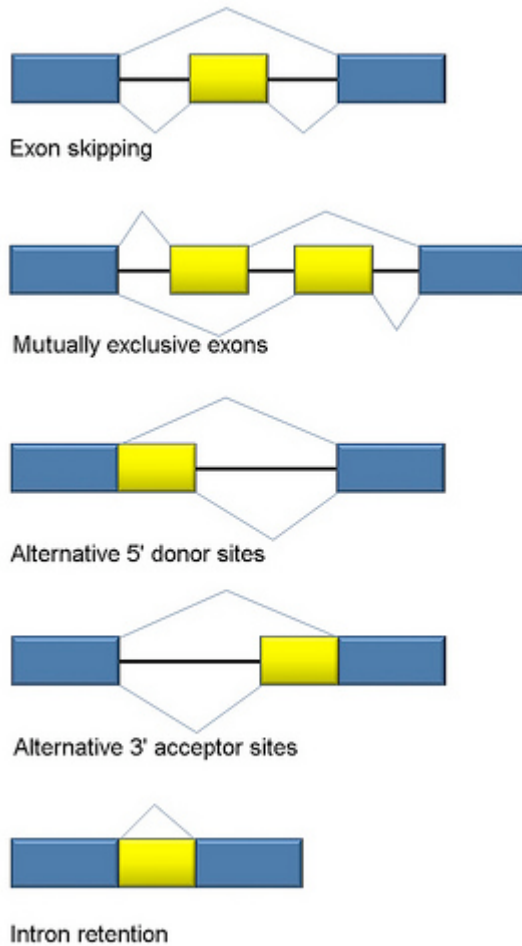


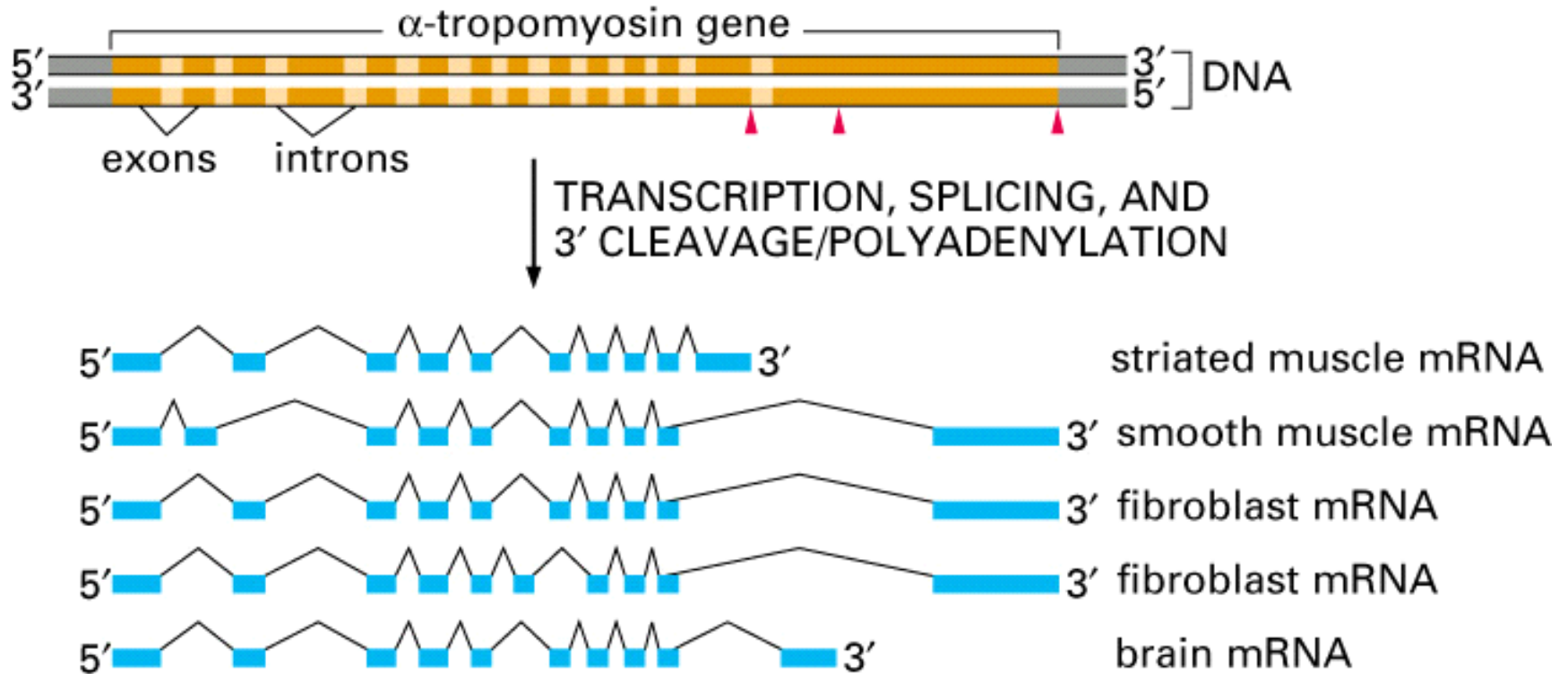
Figure 26-22
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
 © 2008 W.H. Freeman and Company

Splicing do RNA – várias formas possíveis:

Splicing alternativo

- Aumenta a variabilidade genética de um ser vivo
- Cada gene pode produzir muitas proteínas diferentes segundo a sua regulação ao nível da transcrição e splicing alternativo

Splicing – Proteínas isoformas



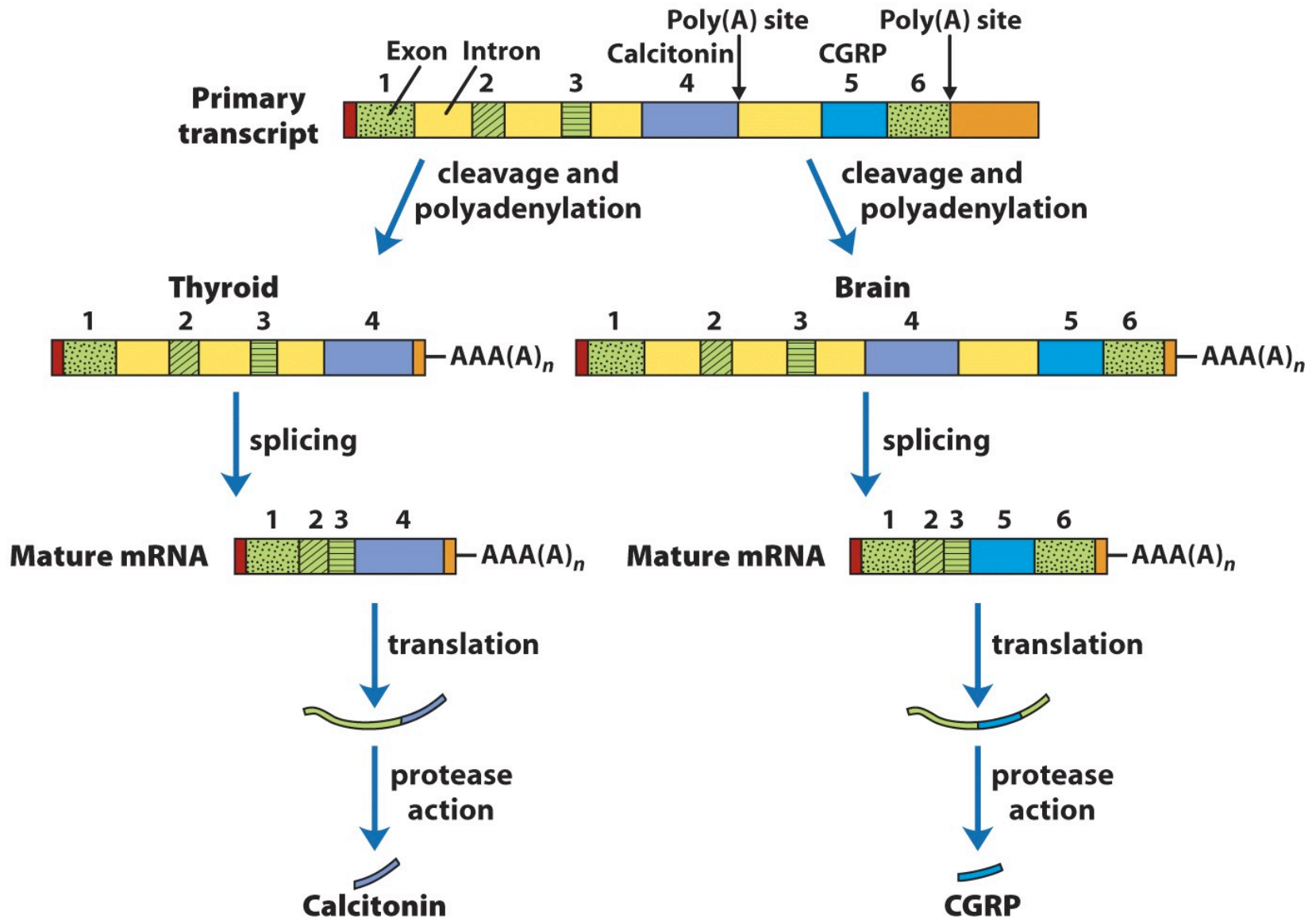


Figure 26-21
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company

RNA Polimerase I – síntese de rRNA (RNA ribossomal)

Complexo de \approx 13 sub-unidades

Promotor (core promoter + upstream control element)



Fatores de transcrição

UBF (Upstream Binding Factor)
Fator de “montagem”: Liga a regiões ricas em G/C

SL 1 (Complexo de “seletividade”)
4 polipéptidos
Componente análogo ao fator s

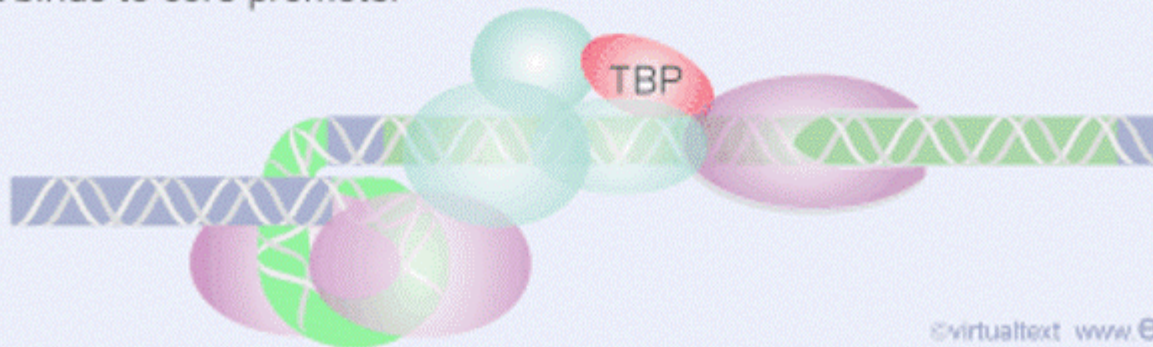
Pol I promoters have two sequence components



UBF binds to upstream promoter element



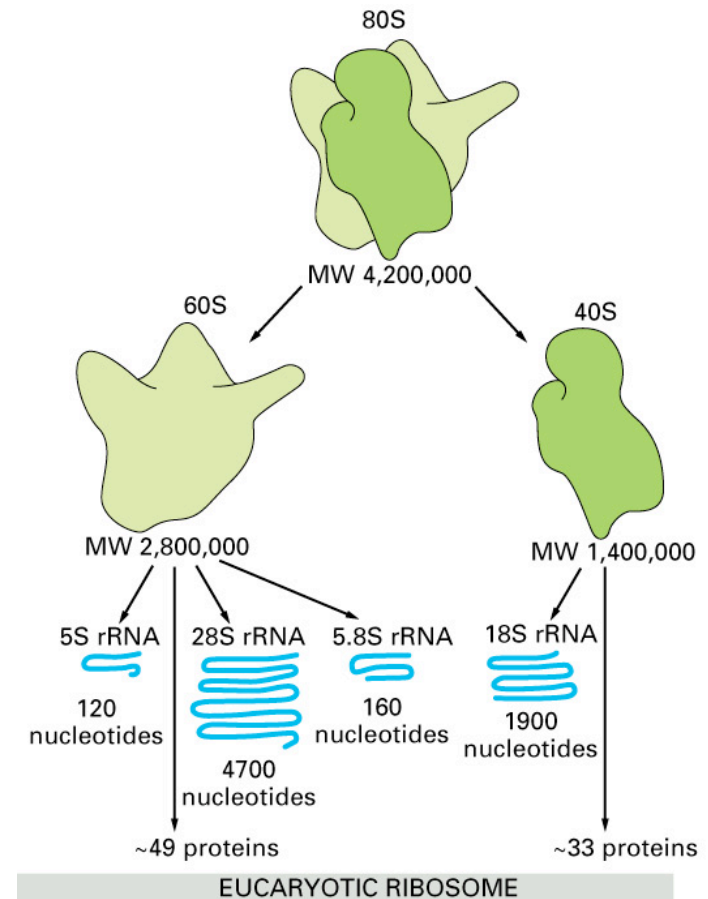
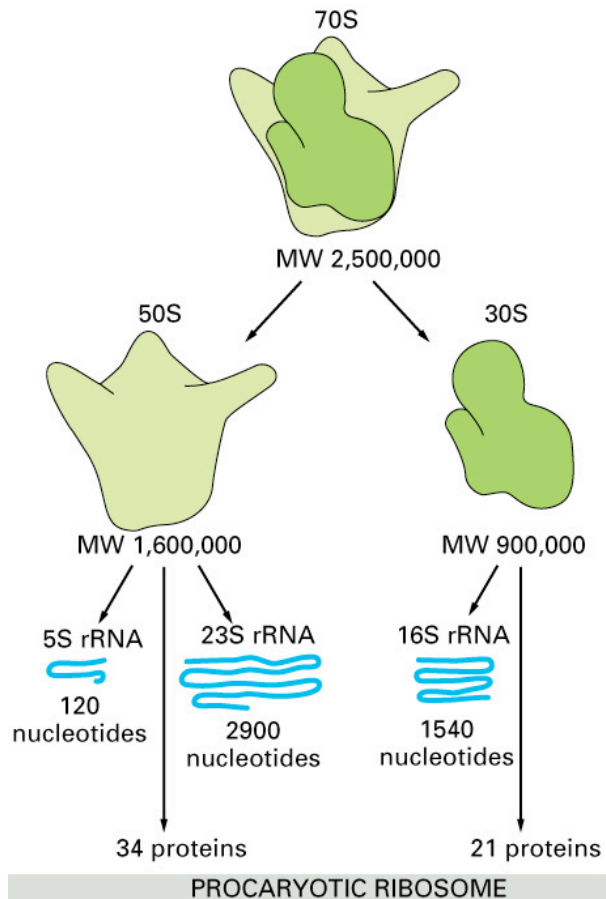
RNA polymerase I holoenzyme includes core-binding factor that binds to core promoter



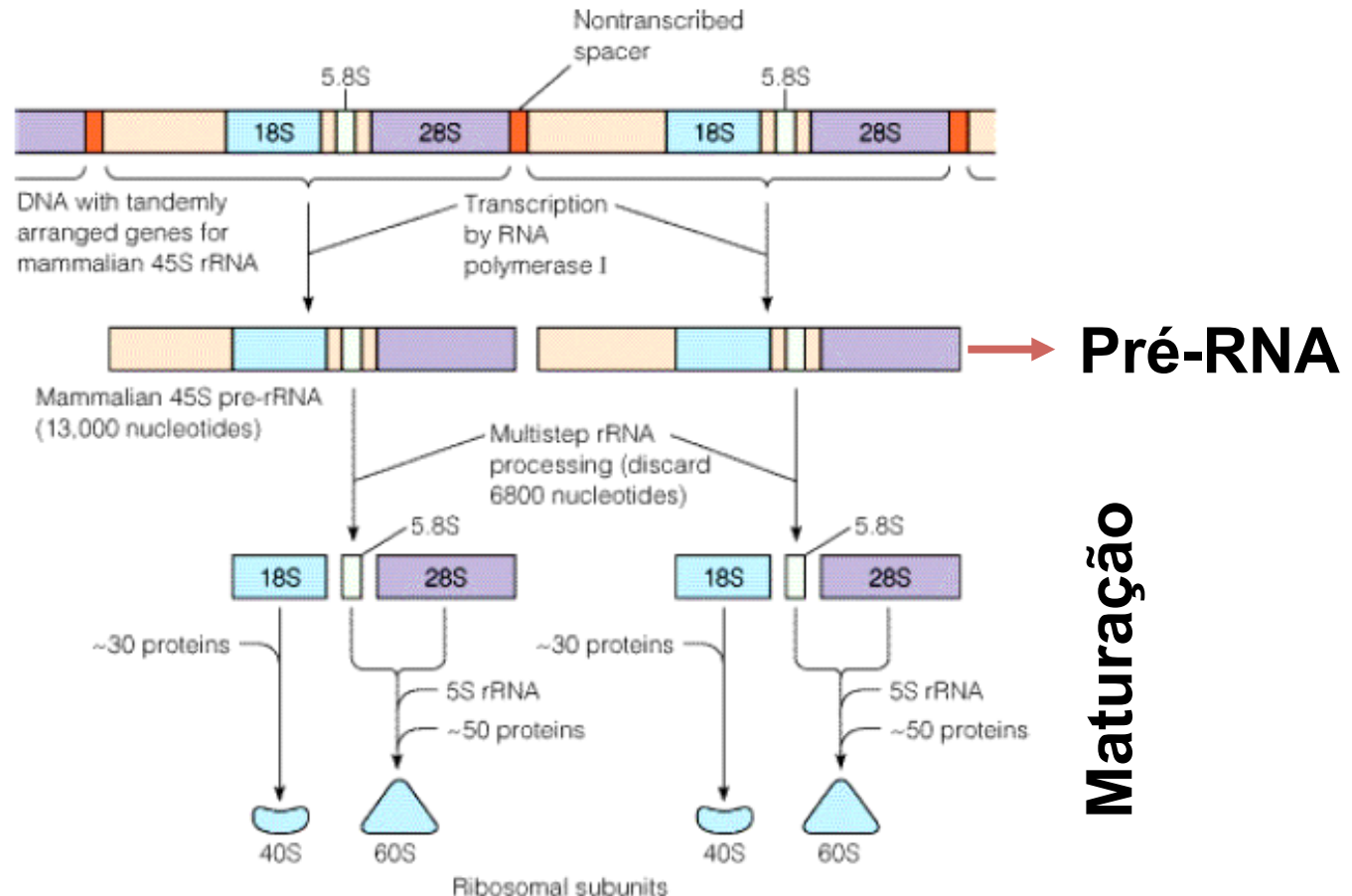
©virtualtext www.ergito.com

Biossíntese de rRNA

Ocorre no nucléolo – estrutura de morfologia, tamanho, número e posição variáveis



Cromossomas nucleolares contêm uma região específica – região do organizador nucleolar (NOR, *nucleolar organizer region*) onde se localizam os genes ribossomais



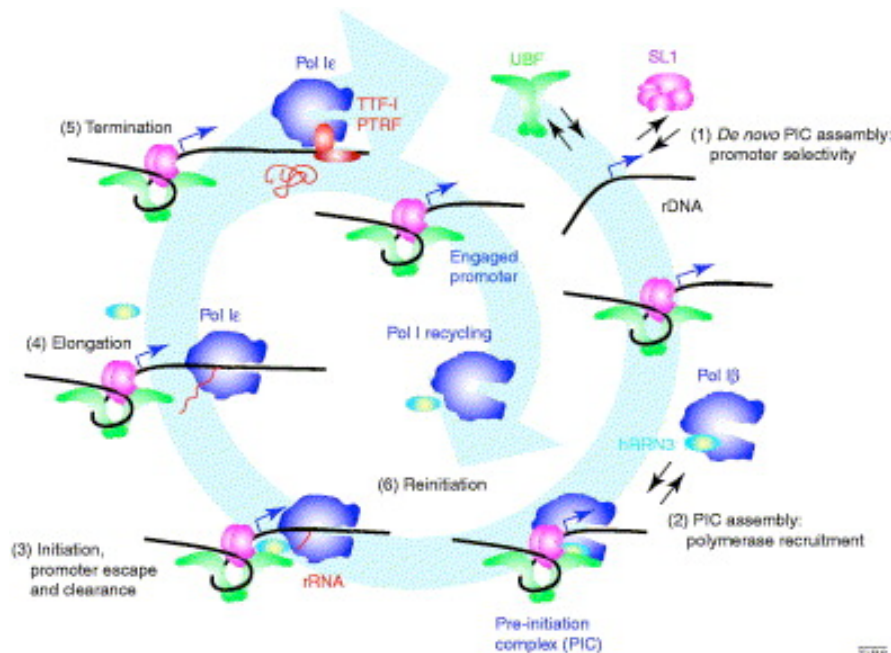
DNA em arranjo *tandem* (cluster) com seqüências repetitivas

Iniciação – Fatores de iniciação

Elongação – Fatores de elongação

Terminação...

RNA Polimerase I – requer um fator de terminação específico que liga a jusante da unidade de transcrição. Liga ao DNA! e reconhece uma sequência de 18 bases situada no fim de cada unidade de transcrição



Russell, J. & Zomerdijs, J. C. B. M., 2005

RNA Polimerase I e fator de elongação libertam-se do rDNA

Pré-RNA (45 S) – processado por endonucleases

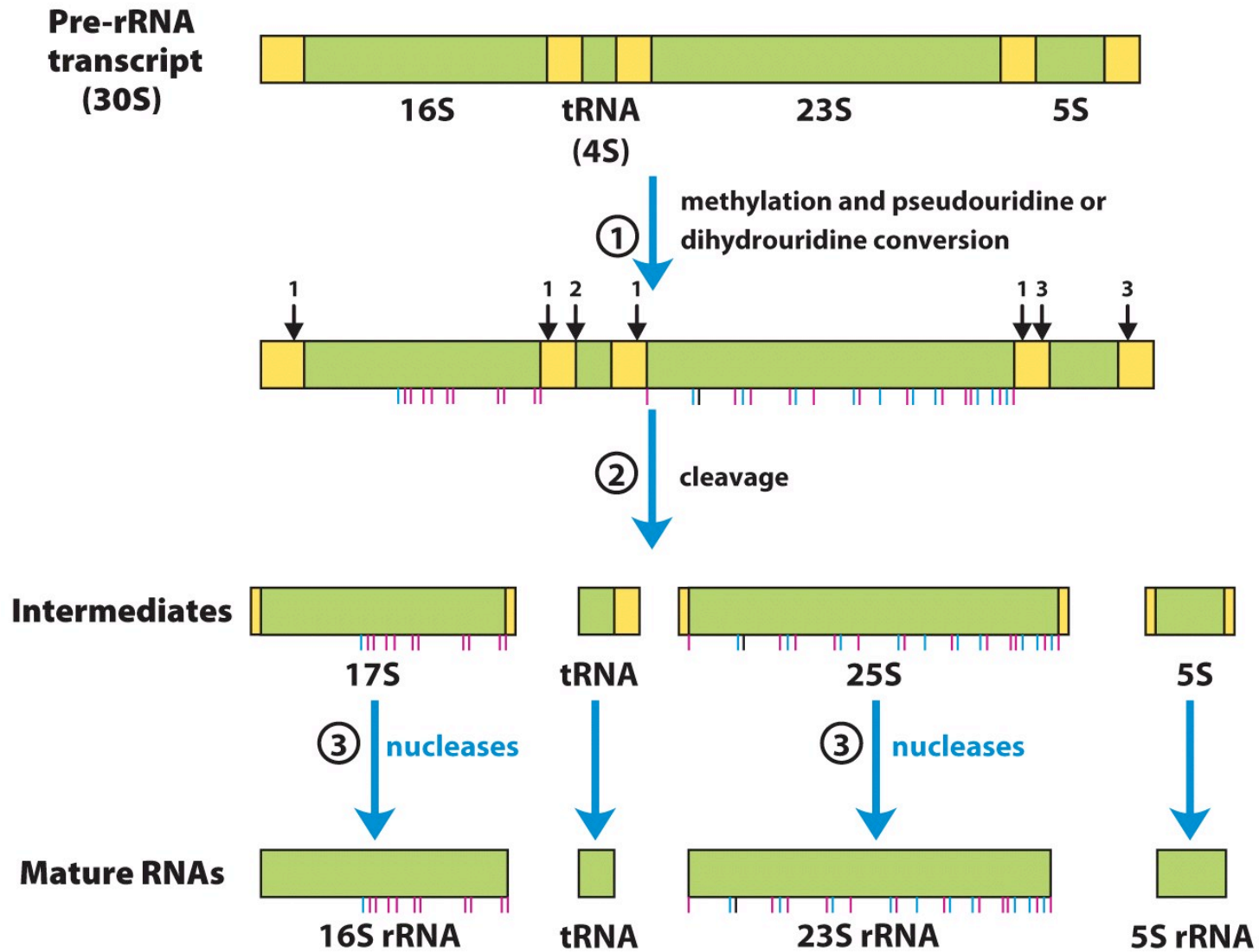


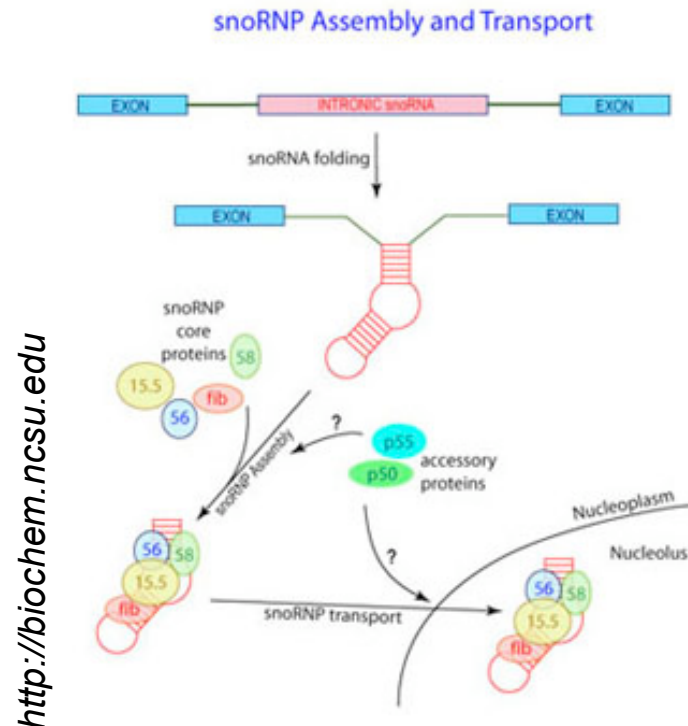
Figure 26-24
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company

snoRNAs (small nucleolar RNA = ribozimas), ricas em uridina (UMP), que existem associados a proteínas formando snoRNPs

snoRNA	Nº bases	Função no processamento
U3	206-228	do rRNA 45S
U8	136-140	do rRNA 5.8S e 28S
U14	86-96	do rRNA 18S
U22	125	do rRNA 18S
MRP	260-280	do rRNA 5.8S

Funções dos snoRNPs

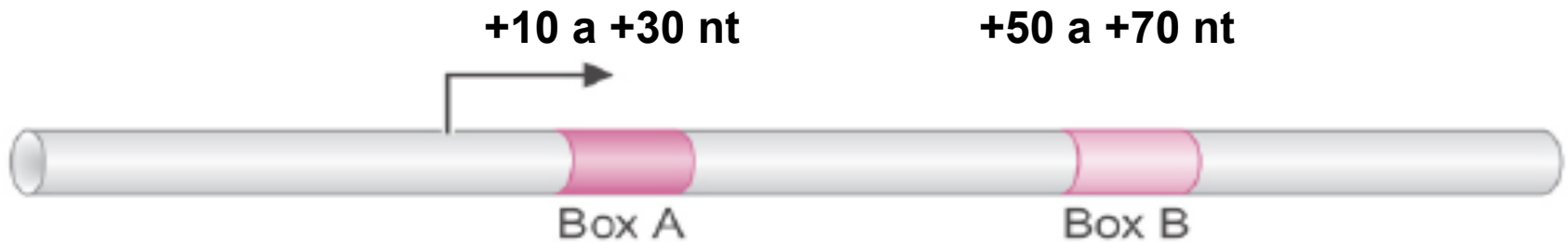
- ✓ Função catalítica
- ✓ Função “chaperon” (acompanhante)
 - ✓ Mantêm-se ligados durante maturação e transporte do pré-mRNA
 - ✓ Associação correta entre rRNA e proteínas na montagem dos ribossomas



RNA Polimerase III – síntese de 5S rRNA e de tRNA

Complexo de 17 subunidades; RNA polimerase mais ativa

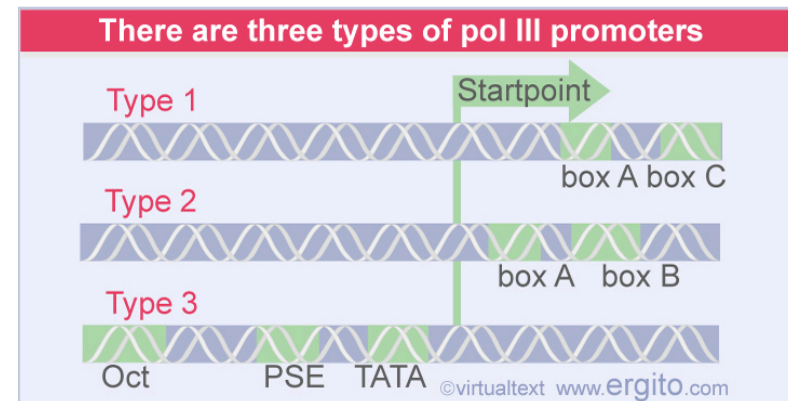
Promotores (internos)



box A + box B - tRNA

box A + box B + box C – 5S rRNA

TATA box



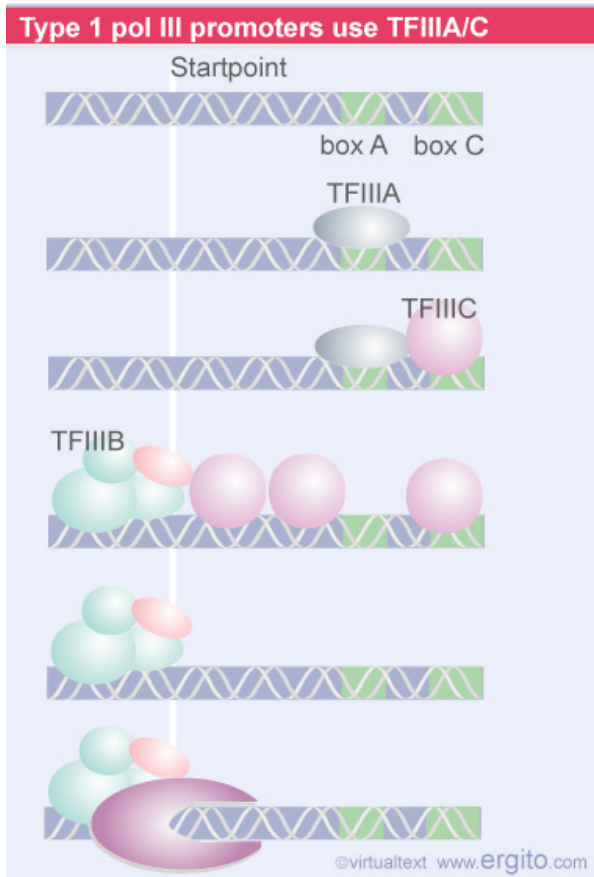
<http://bioweb.wku.edu>

Fatores de transcrição

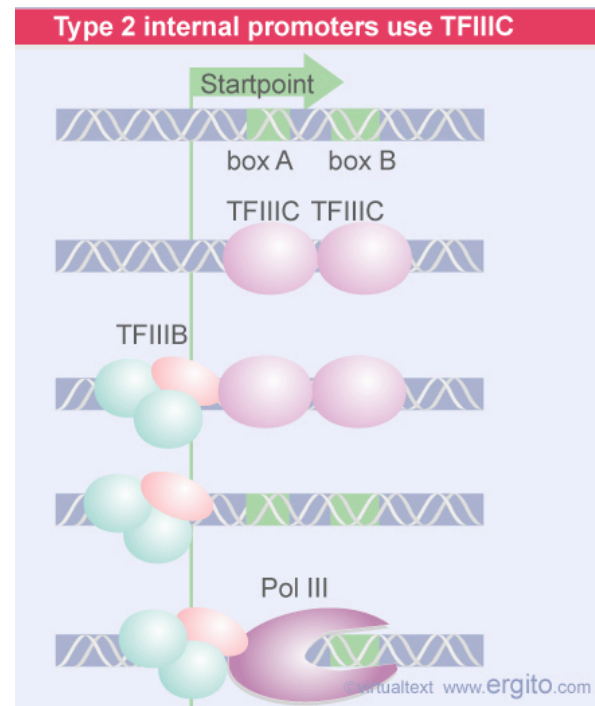
TFIIIA - Liga ao DNA, Fator de “montagem”

TFIIIB - 3 polipéptidos incluindo TBP; Fator posicional

TFIIIC - 6 polipéptidos; Fator de “montagem”

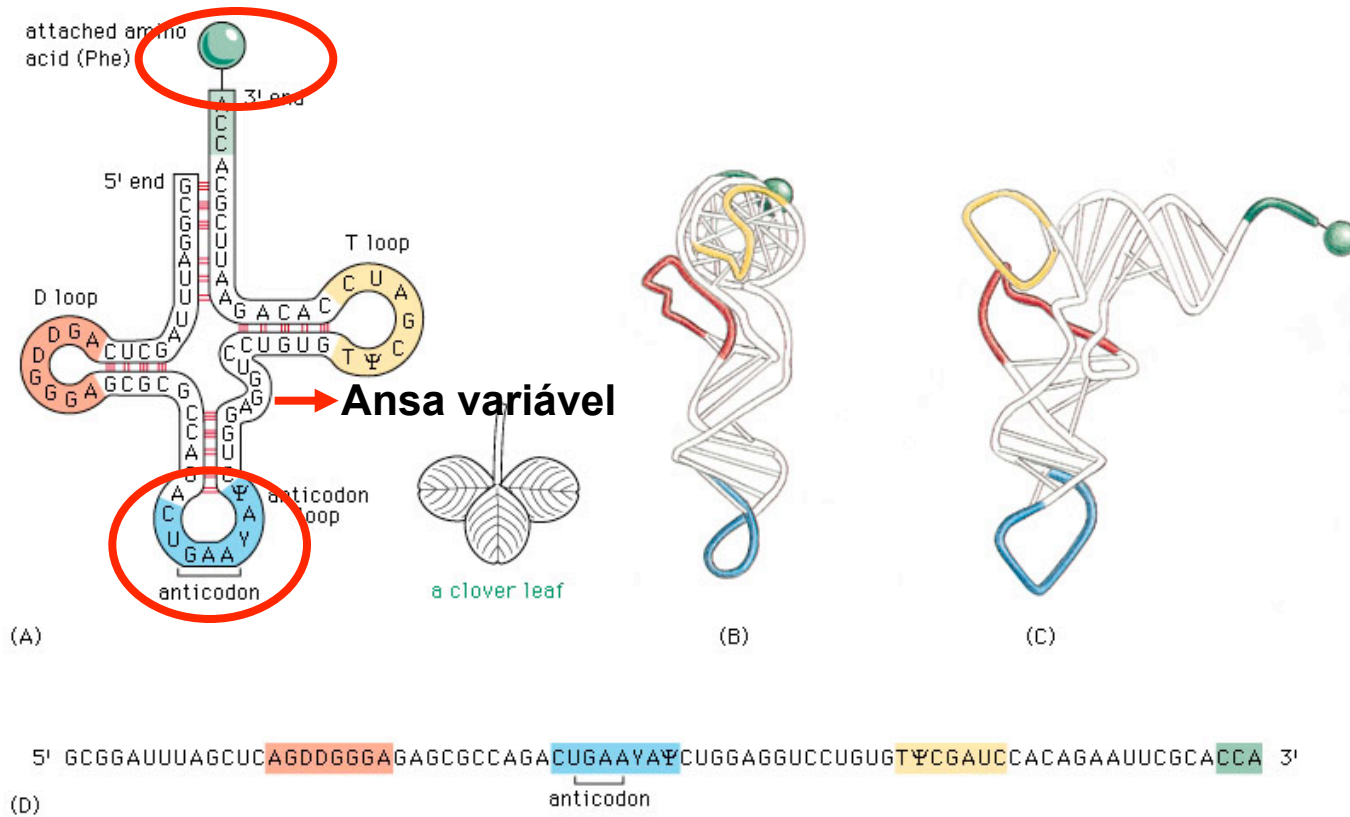


<http://bioweb.wku.edu>



<http://bioweb.wku.edu>

Biossíntese de tRNA



©1998 GARLAND PUBLISHING

tRNAs:

Classe I – ansa variável com 3-5 bases (≈ 75%)

Classe II – ansa variável com 13-21 bases

The end