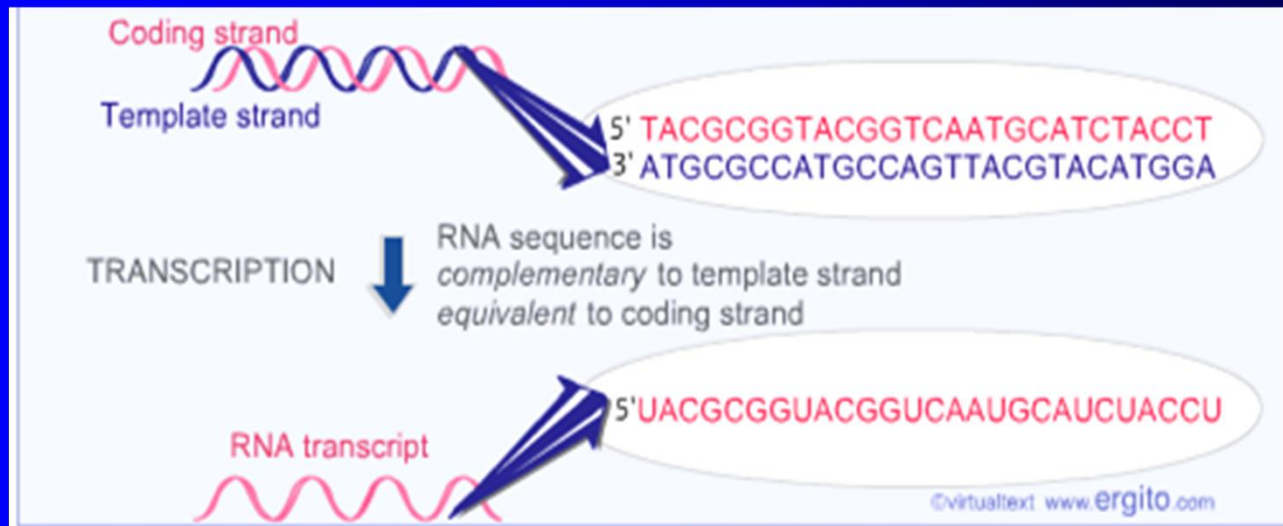


第四章 RNA转录（上）

- 何谓基因表达？
- 原核生物的转录概论
- 原核生物转录的过程
- 逆转录





-
- 转录与复制有何不同？
 - 转录需要引物吗？
 - 转录有方向性吗？
 - 转录的忠实性如何？
 - 转录过程中有那些酶参与？
 - RNA聚合酶与DNA聚合酶有何不同？
 - 何谓逆转录？

原核生物的转录 - mRNA的发现

❖ 为何存在信使？

1955年Brachet用洋葱根尖进行实验：

若加入RNA酶，蛋白质合成停止！

❖ 若再加入酵母的RNA，又可合成蛋白质

❖ 推测：RNA可能作为信使

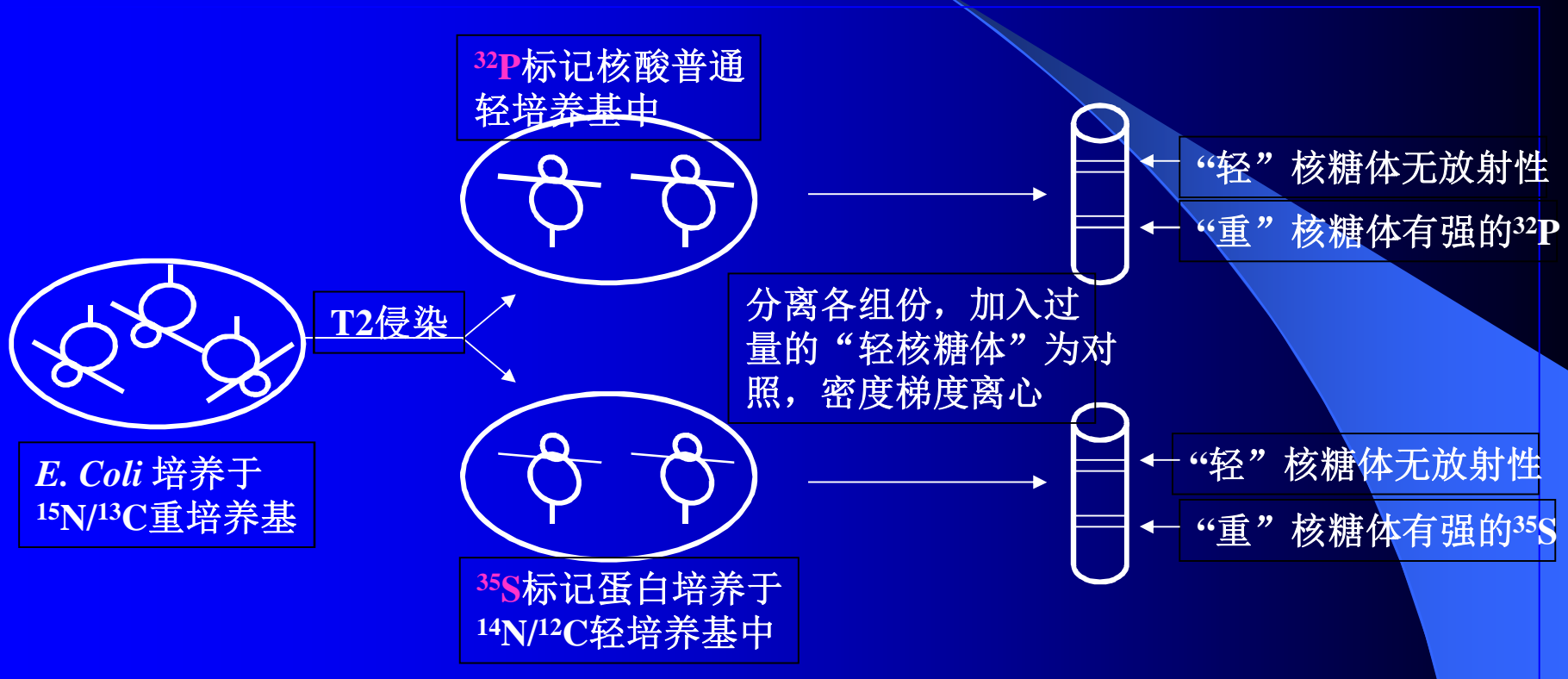
❖ 1955: Goldstein & Plaut RNA synthesized

in nucleus and protein synthesized in cytoplasm

mRNA充当翻译的模板

1953年 mRNA messenger ribonucleic acid

核糖体是信使吗？



T2侵染E.coli后**重核糖体**上负载的RNA的碱基与T2相似
与E.coli RNA不同 **无新核糖体合成**



About mRNA

➤ Jacob. Monod

nonspecialized ribosomes that translate

unstable RNAs called messengers

(messenger RNA mRNA)

➤ **The music (polypeptide) depends on the
tape (mRNA), not the player (ribosome)**

RNA合成的基本特点

- 1960年Weiss, S, B等发现RNA聚合酶（第二个）
- 性质：

阐明基因表达里程碑的研究！
- ❖ 以DNA为模板（DDRP）
- ❖ 以核糖核苷三磷酸（NTP）为底物
- ❖ 按5' -3' 方向合成
- ❖ 无需引物的存在
- ❖ 在体内DNA双链中仅一条链作为模板
- 不对称转录？

● 转录是不对称的

❖ 在体外DNA的两条链都可作为RNA合成的模板

❖ 1963 J. Marmur和Spi egel nan区分有义链实验:

采用枯草杆菌的SP8噬菌体为材料, SP8 DNA 双链有
“轻”、“重”差异明显

确定有义链实验

Pu链+Py链
SP8噬菌体

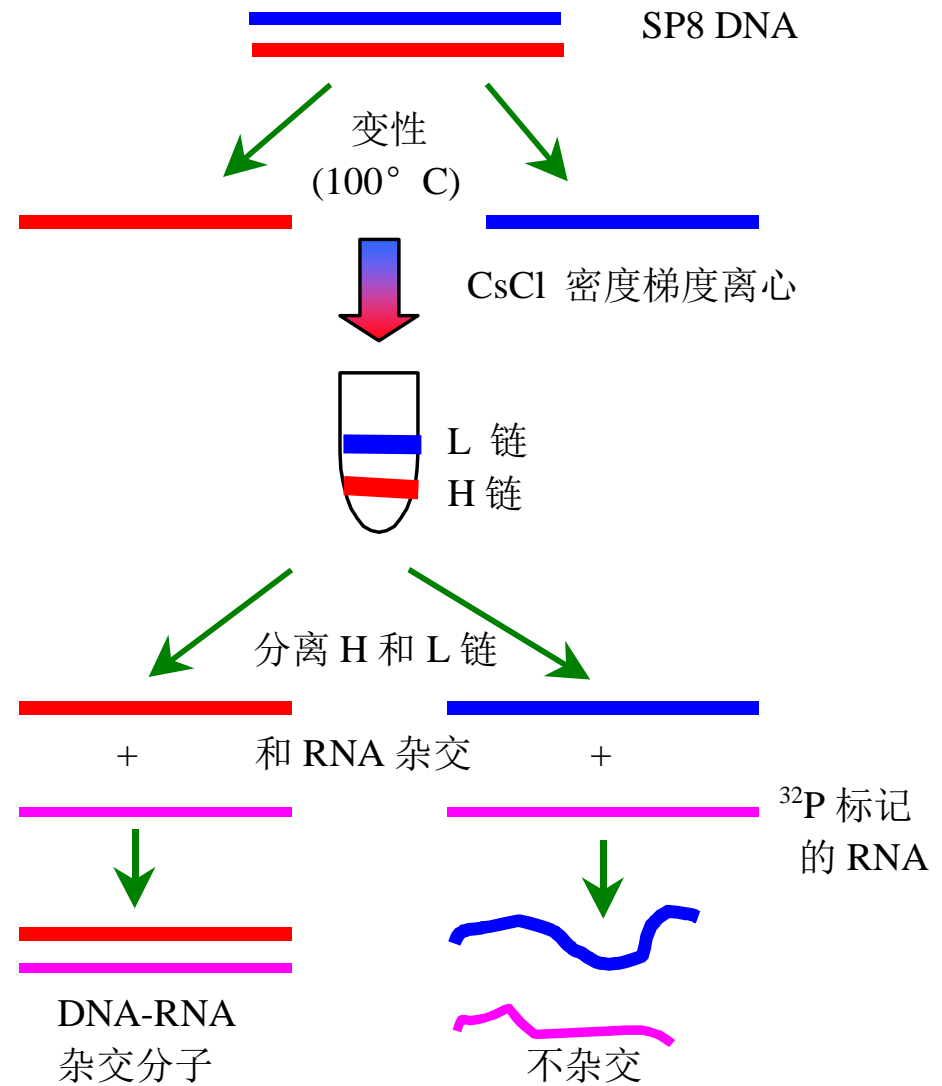
P³²培养基

SP8RNA

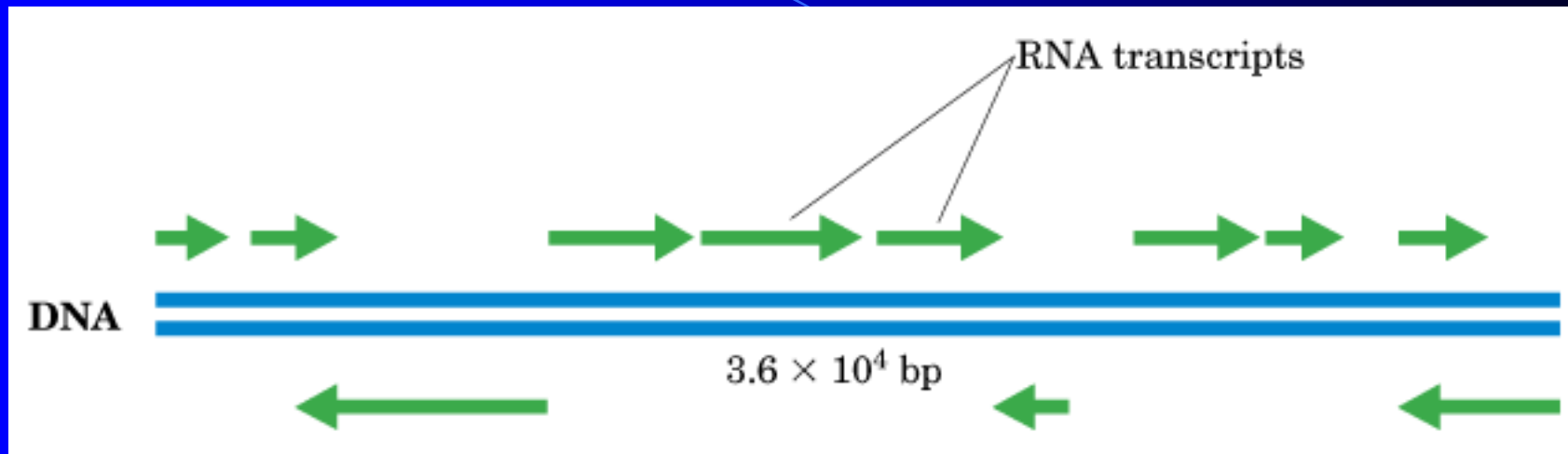
P³²标记

分离mRNA

杂交：重链



不对称转录示意图



- ❖ 模板链/非模板链 编码链 反义链/有义链
coding strand sense strand
- ◆ 作为转录模板的DNA单链称为模板链或反义链 (anti sense strand)
- ◆ 非模板链称为有义链 (sense strand) 或编码链

5'...GCAGTACATGTC...3'

编码链

3'...cgtc**a**tgt**a**c**a**g...5'

模板链

↓ 转录

5'...GCAG**U**ACA**U**G**U**C...3'

mRNA

↓ 翻译

❖ 非模板链 编码链 有义链

书写基因顺序

正链/负链 - RNA病毒:

❖ +链病毒 RNA→mRNA

❖ -链病毒 RNA→互补RNA→翻译

动画

● mRNA的合成延着5-3' 方向进行

❖ 实验:

- *E. coli* 在 0°C时需13秒钟才能加上一个核苷酸,
 - 而在37°C每秒就可加上40个核苷酸
- 先在无¹⁴C的培养基上培养, 然后转到以¹⁴C-U培养
E. coli (0°C), 提取正在延伸的mRNA分子

❖ 结果:

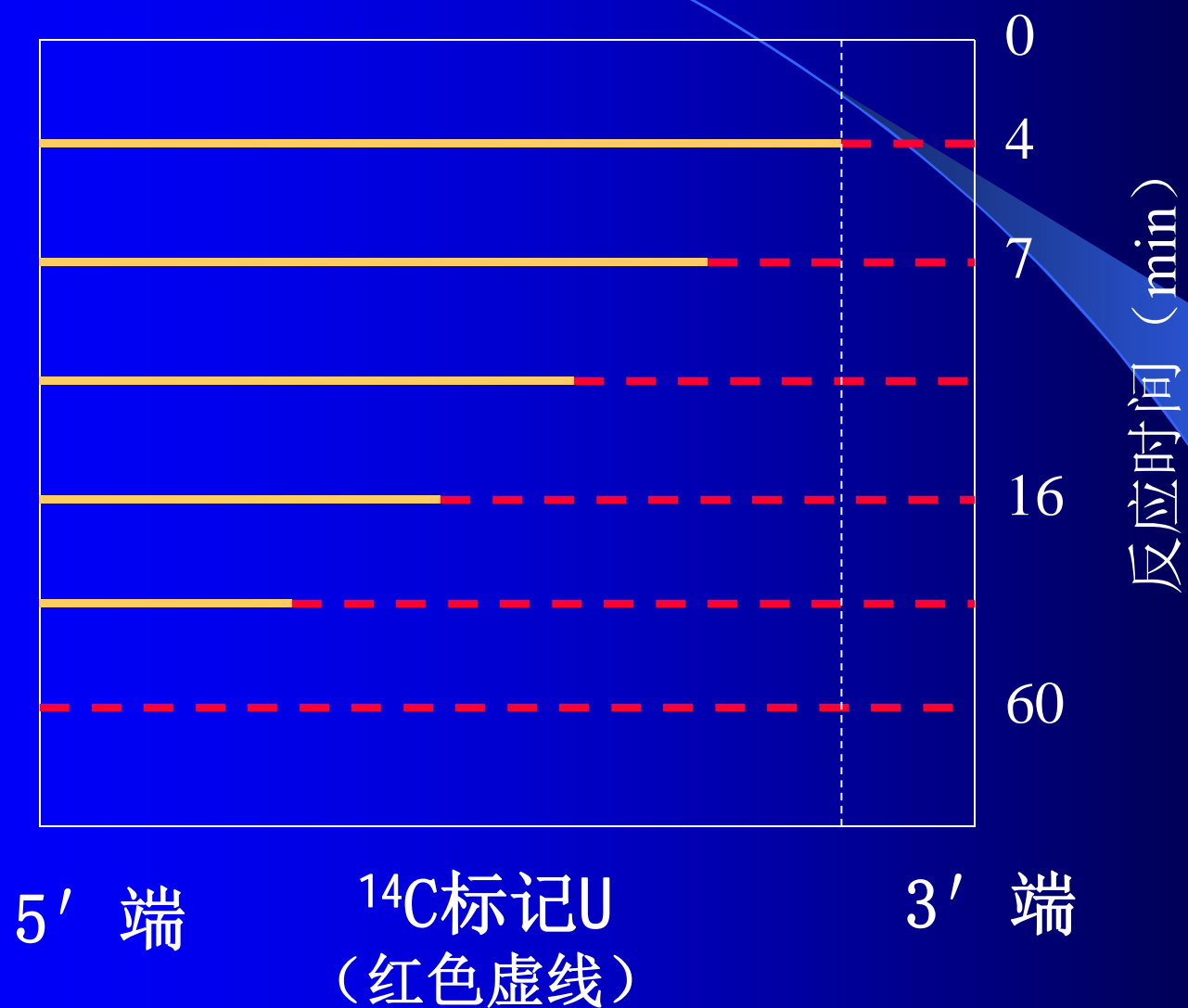
- 发现¹⁴C标记首先出现在伸长的3' 端

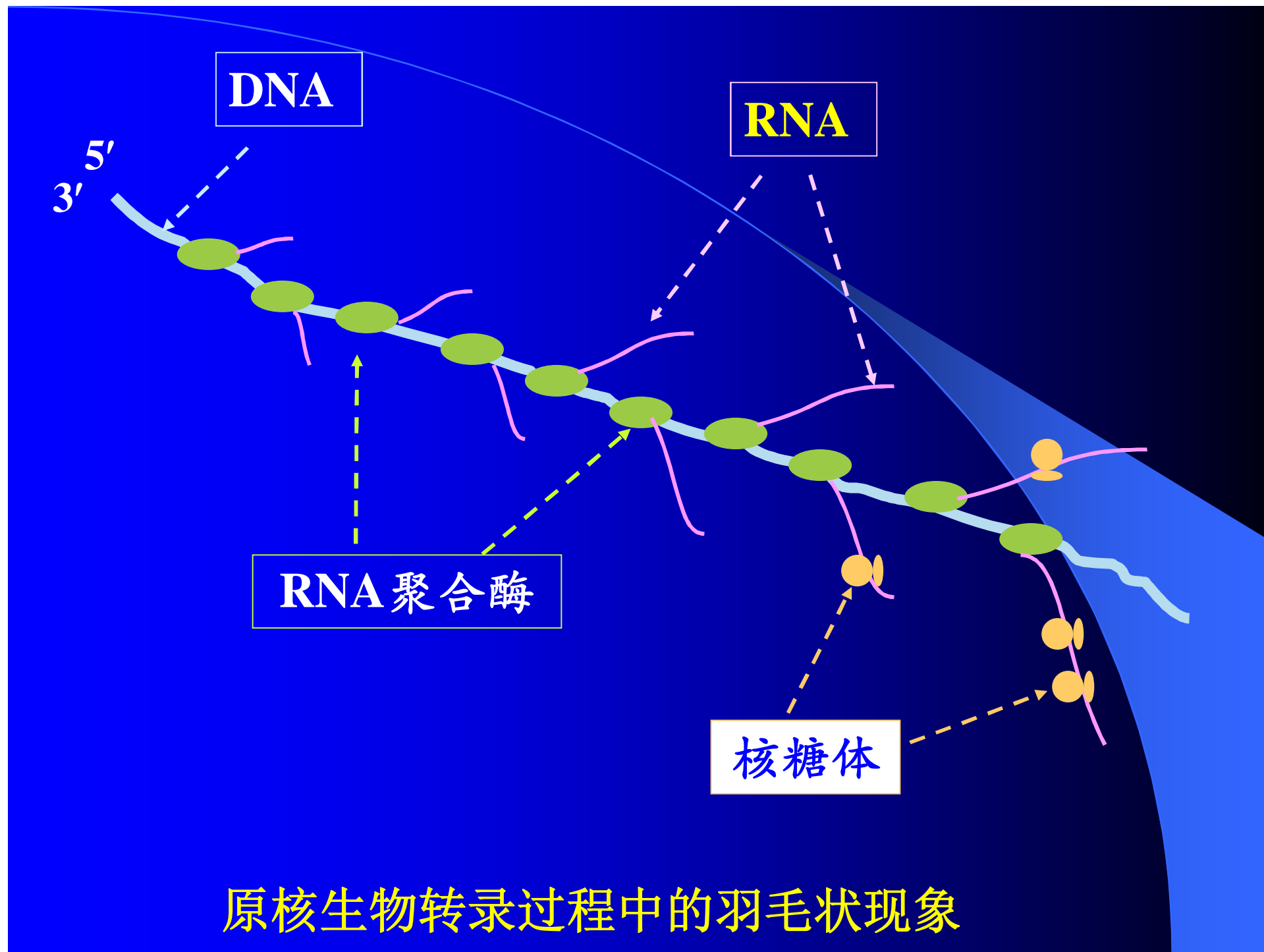
❖ 证明:

- 合成是延着5' -3' 方向进行



正在延伸的mRNA分子





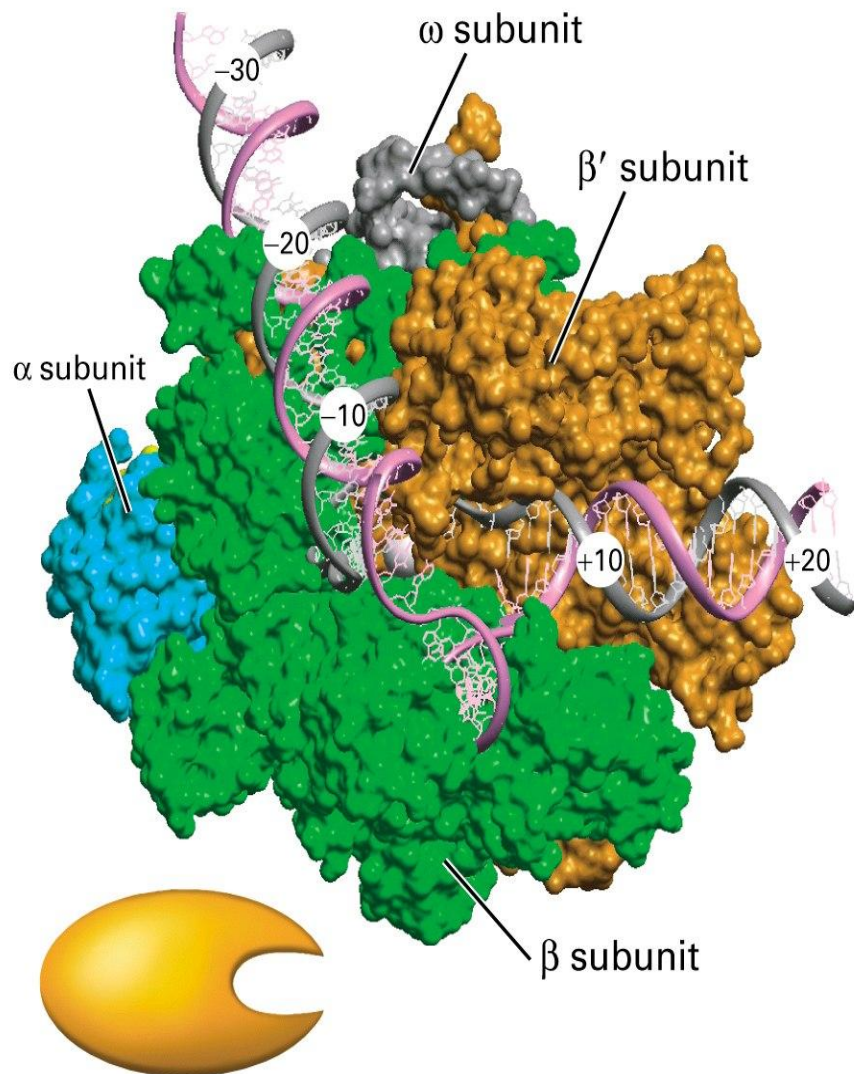
原核生物转录过程中的羽毛状现象

RNA合成和DNA复制的区别

- ❖ 转录时只有一条DNA链为模板
- ❖ RNA合成不需引物
- ❖ RNAPol 校对功能较低

RNAPol 忠实性较低

E. coli RNA pol



holoenzyme:

起始因子: σ^* 种类 功能*

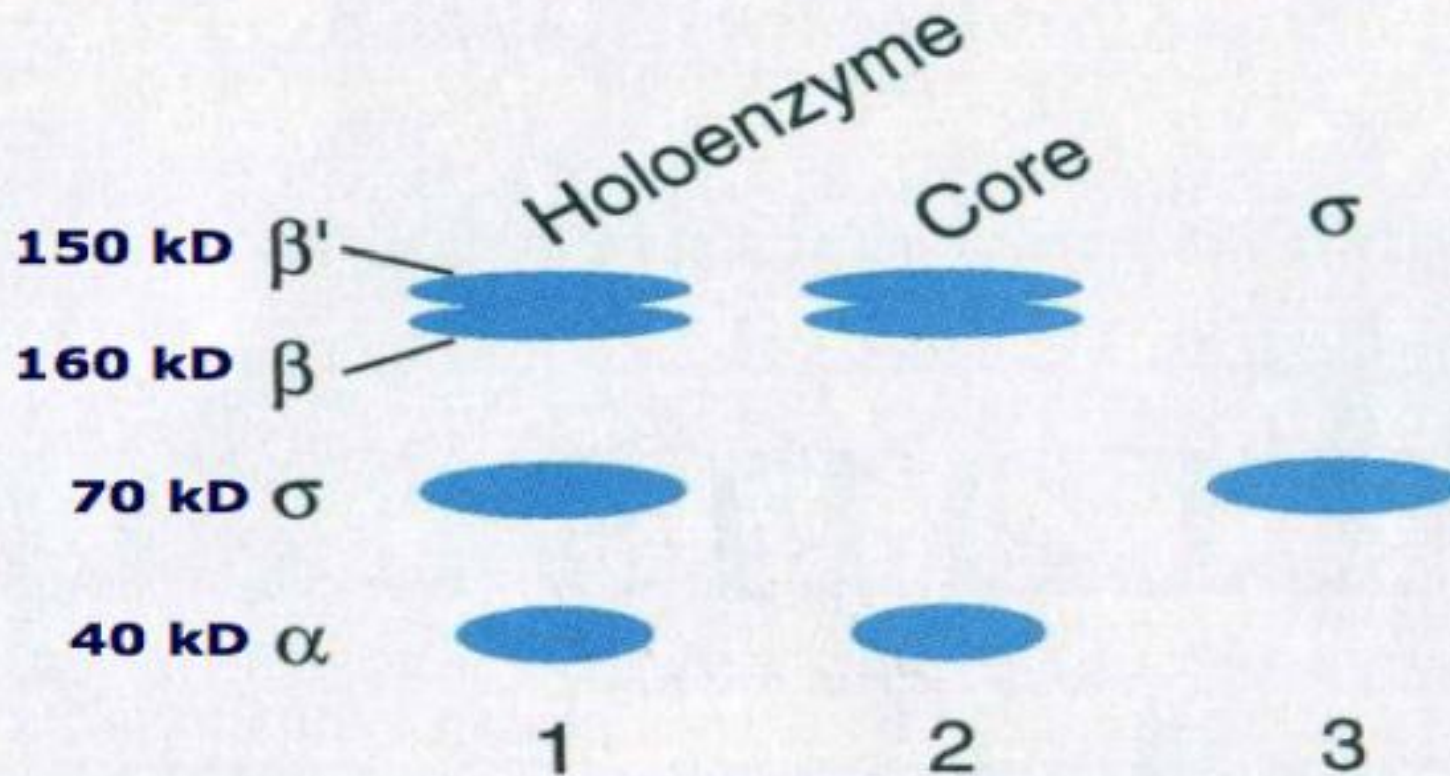
核心酶: $\alpha \beta \beta'$

组装: $\alpha \alpha \rightarrow \alpha_2 \rightarrow \alpha_2 \beta$
 $\rightarrow \alpha_2 \beta \beta' \sigma$

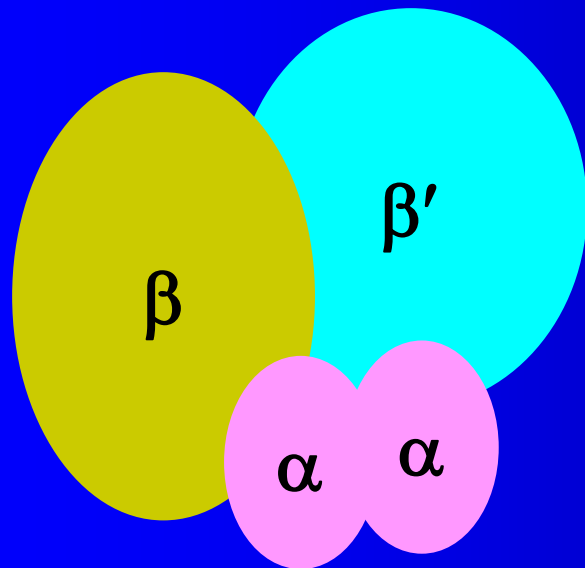


Separation of the subunits of *E. coli* RNA polymerase by SDS-PAGE

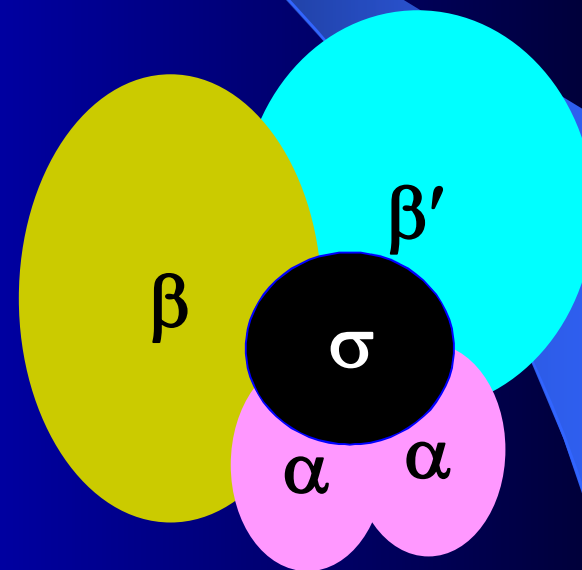
Richard Burgess and Andrew Travers (1969)



核心酶 (core enzyme)



全酶 (holoenzyme)



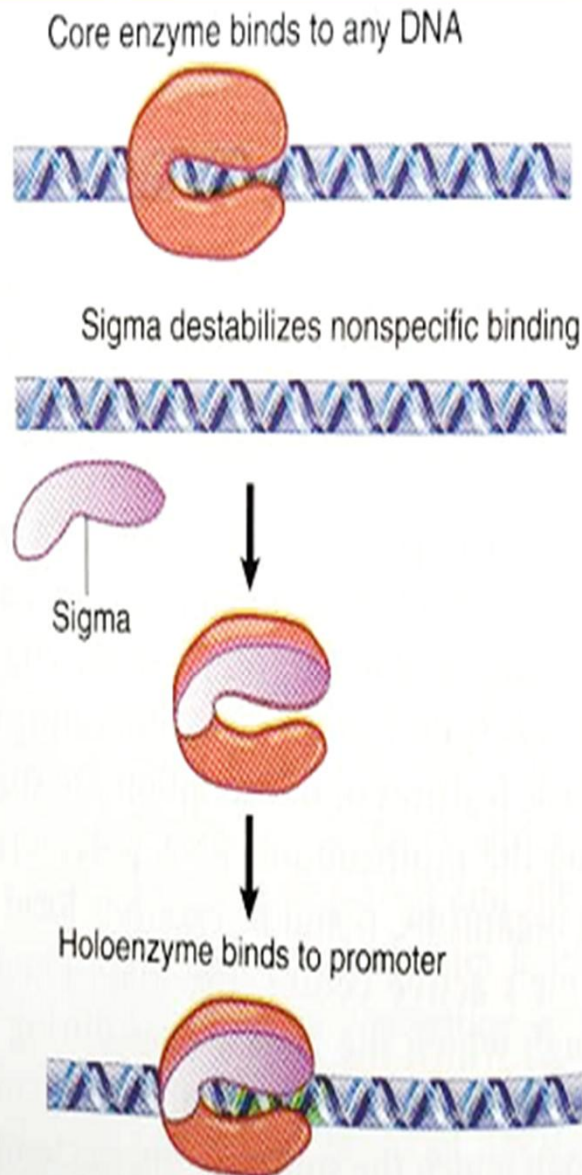


FIGURE 19.10 Core enzyme binds indiscriminately to any DNA. Sigma factor reduces the affinity for sequence-independent binding and confers specificity for promoters.

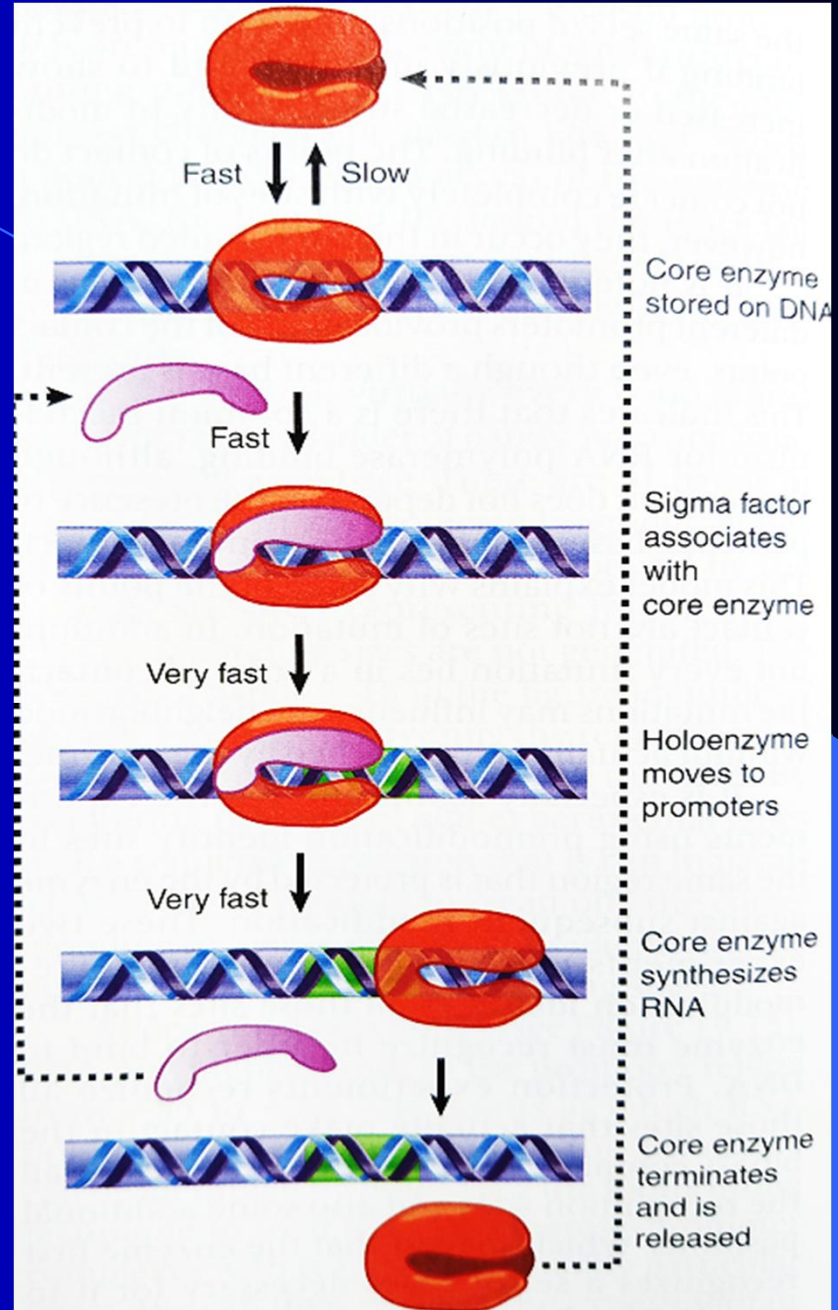


FIGURE 19.24 Sigma factor and core enzyme recycle at different points in transcription.

RNA聚合酶亚基功能

亚 基	分 子 量	功 能
α	36512	决定哪些基因被转录
β	150618	催化功能
β'	155613	结合DNA模板
→ σ	70263	辨认起始点

无 σ ，体外可以转录

E. coli RNA pol 的性质

- 全能性 特殊性

Gene	Factor	Use	-35 Sequence	Separation	-10 Sequence
<i>rpoD</i>	σ^{70}	general	TTGACA	16-18 bp	TATAAT
<i>rpoH</i>	σ^{32}	heat shock	CCCTTGAA	13-15 bp	CCCGATNT
<i>rpoE</i>	σ^E	heat shock	not known	not known	not known
<i>rpoN</i>	σ^{54}	nitrogen	CTGGNA	6 bp	TTGCA
<i>flaA</i>	σ^f	flagellar	CTAAA	15 bp	GCCGATAA

σ 因子的更替 →

表 10-1 大肠杆菌和枯草杆菌的启动子序列

σ 因子	- 35 区	间隔区/bp	- 10 区
大肠杆菌			
σ^{70}	TTGACA	16 ~ 18	TATAAT
σ^{38}	GTTAAGC	16 ~ 20	CGTCC
σ^{32}	TNTCNCCCTTGAA	13 ~ 15	CCCCATTTA
σ^{54}	CTGGYAYA	5	TTGCA
枯草杆菌营养生长			
σ^{43}	TTGACA	17	TATAAT
σ^B	NGGNTINA	14	GGGTAT
σ^C	AAATC	15	TANTGNTINTA
σ^D	TAAA	15	GCCGATAT
σ^H	NNAGGANNT	14	NGAAT
σ^L	TGGCAC	5	TTGCANN
枯草杆菌孢子形成			
σ^E	NNATANN	14	CATACANT
σ^F	GCATN	15	GGNNANNTN
σ^G	CNATN	18	CATNNTA
σ^K	AC	17	CATANNTA

SP01基因的转录过程

Early

Early phage genes have promoters that are recognized by bacterial holoenzyme

Early gene 28 codes for a new sigma factor that displaces bacterial sigma factor

Middle

gp28-core enzyme complex transcribes phage middle genes

Middle genes 33 and 34 code for proteins that replace gp28

Late

gp33-gp34-core enzyme transcribes phage late genes

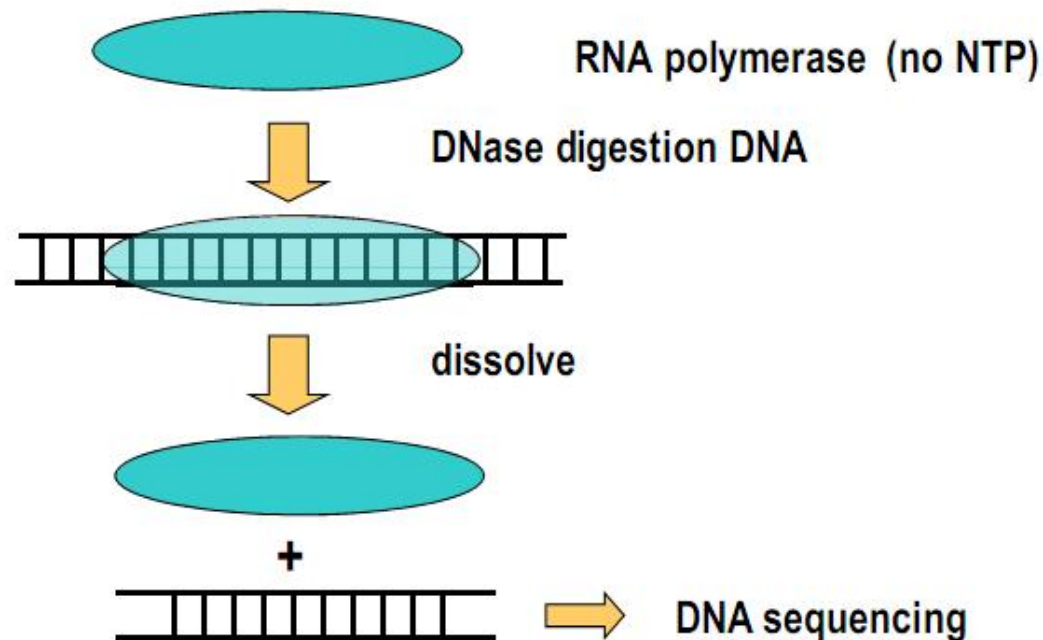
- ❖ 前一过程基因编码后一过程基因表达所需的 σ 因子
- ❖ 通过 σ 因子更替识别不同基因的启动子
- ❖ 基因级联表达

DNase I 足迹实验

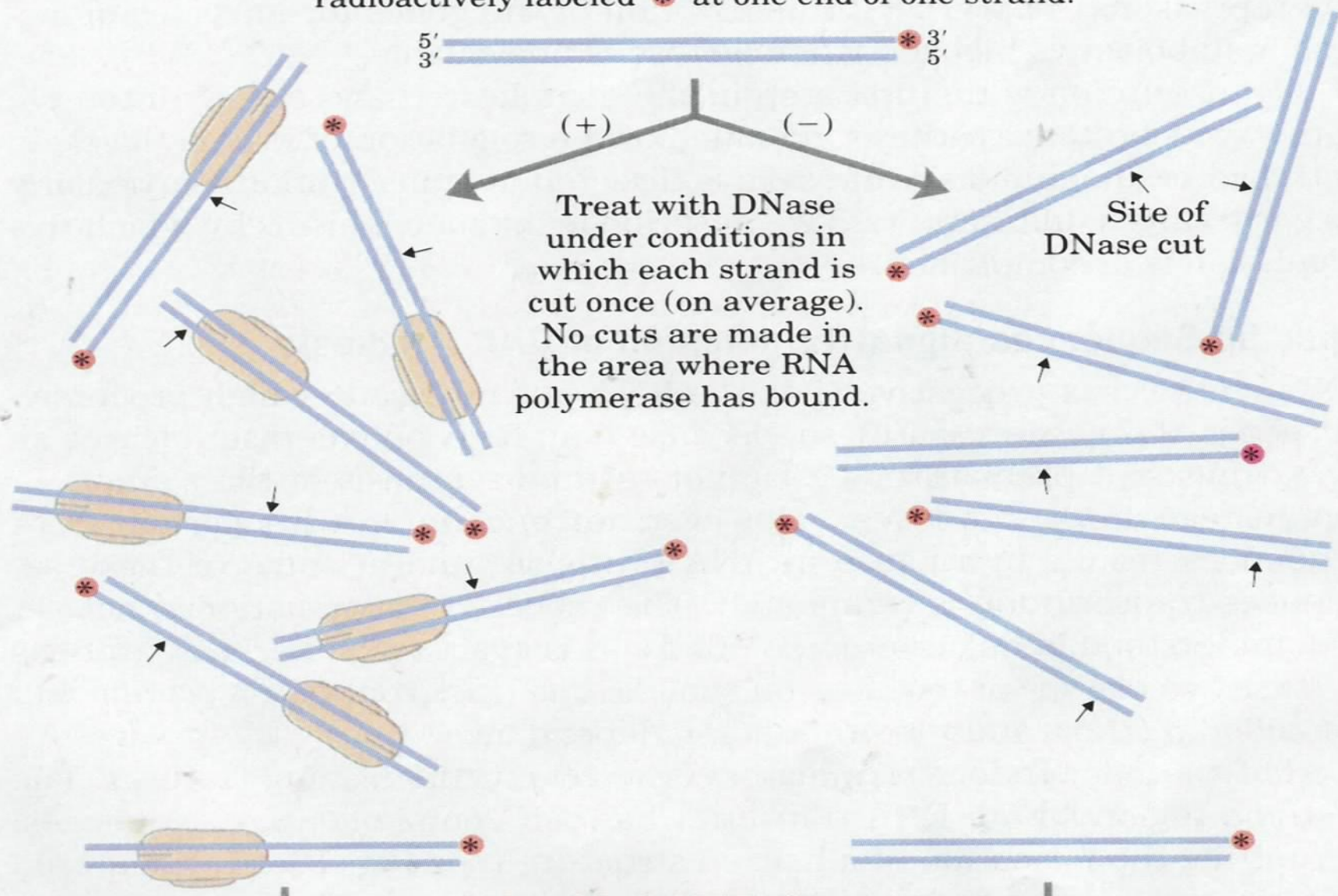
footprinting assay

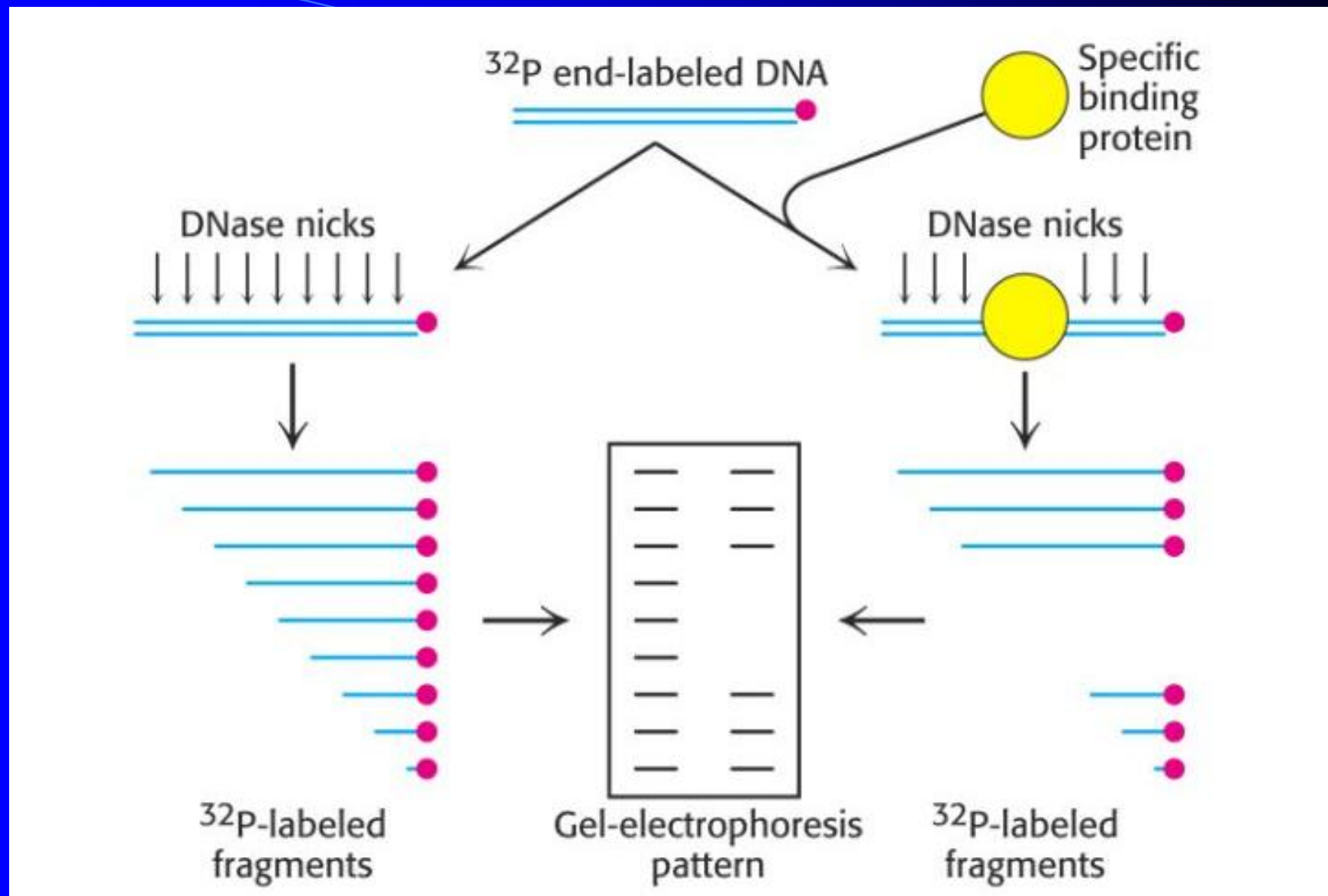
检测蛋白质因子与特定DNA片段结合区域

Promoter region identified by DNAase method



Solution of identical DNA fragments
radioactively labeled * at one end of one strand.

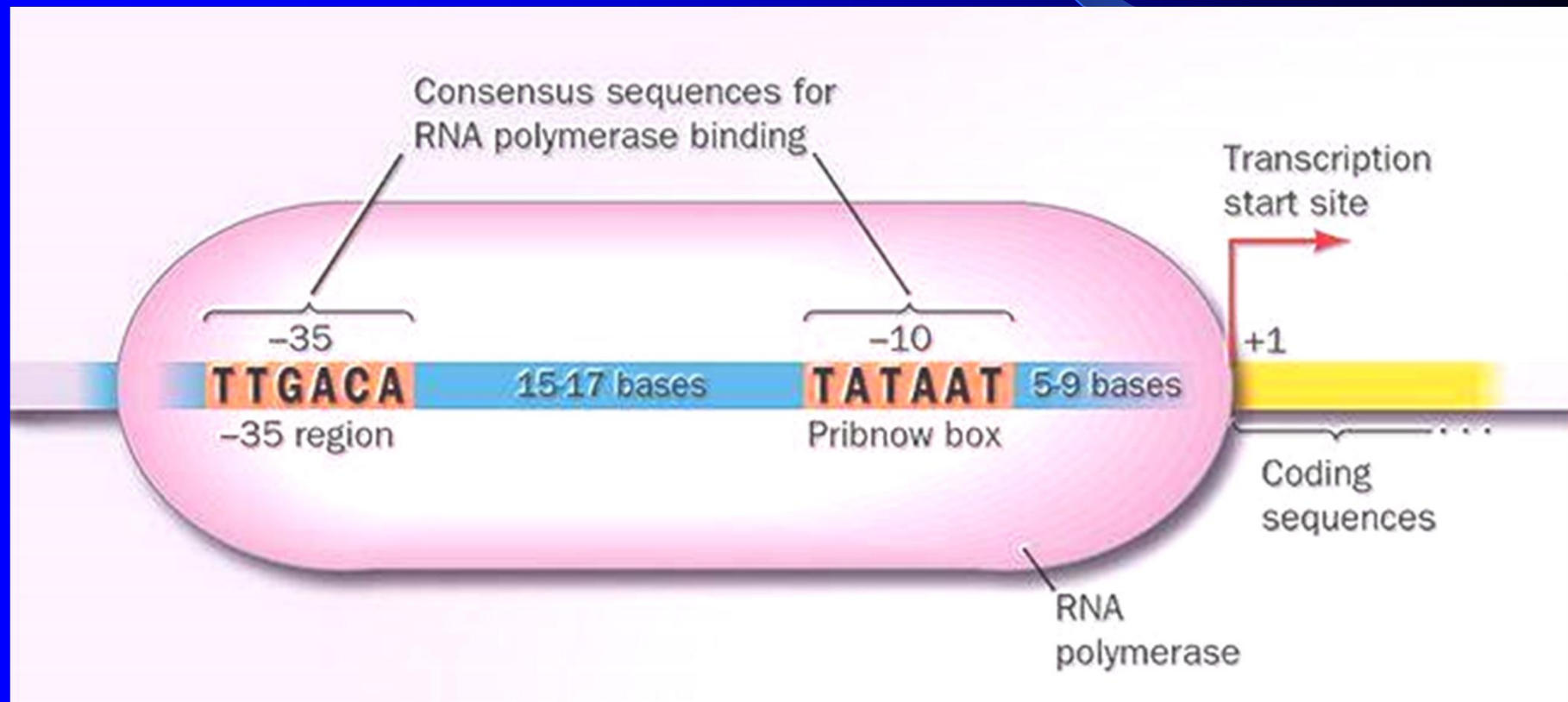




足迹法原理示意图

也可直接测定被覆盖的DNA序列

启动子结构示意图

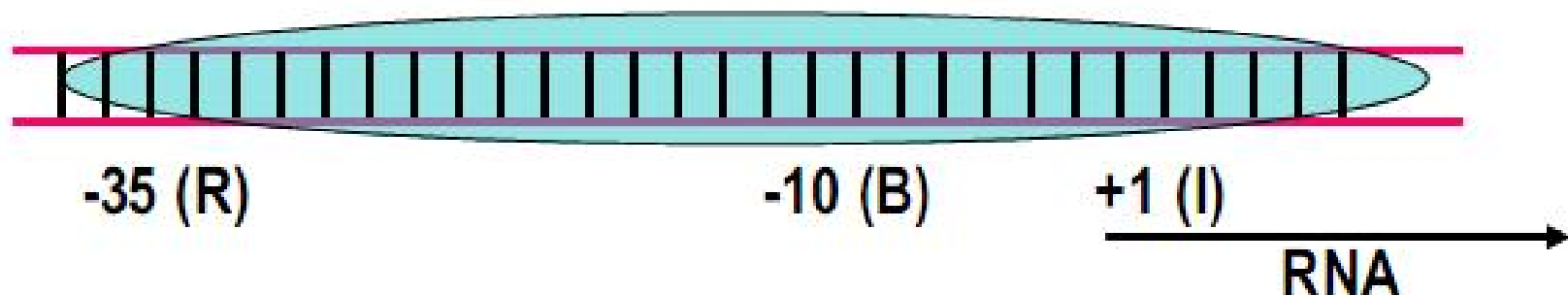


Promoter region including

Sextama Box ; -35 site RNAPol. loosely binding site
 RNAPol. recognition site (R site)
 TTGAC (Sextama Box)

Pribnow Box ; -10 site RNAPol. firmly binding site (B site)
 TATAAT (pribnow Box)

Initiation site ; +1 RNA transcriptional startpoint (I site)
 A/G



原核启动子序列

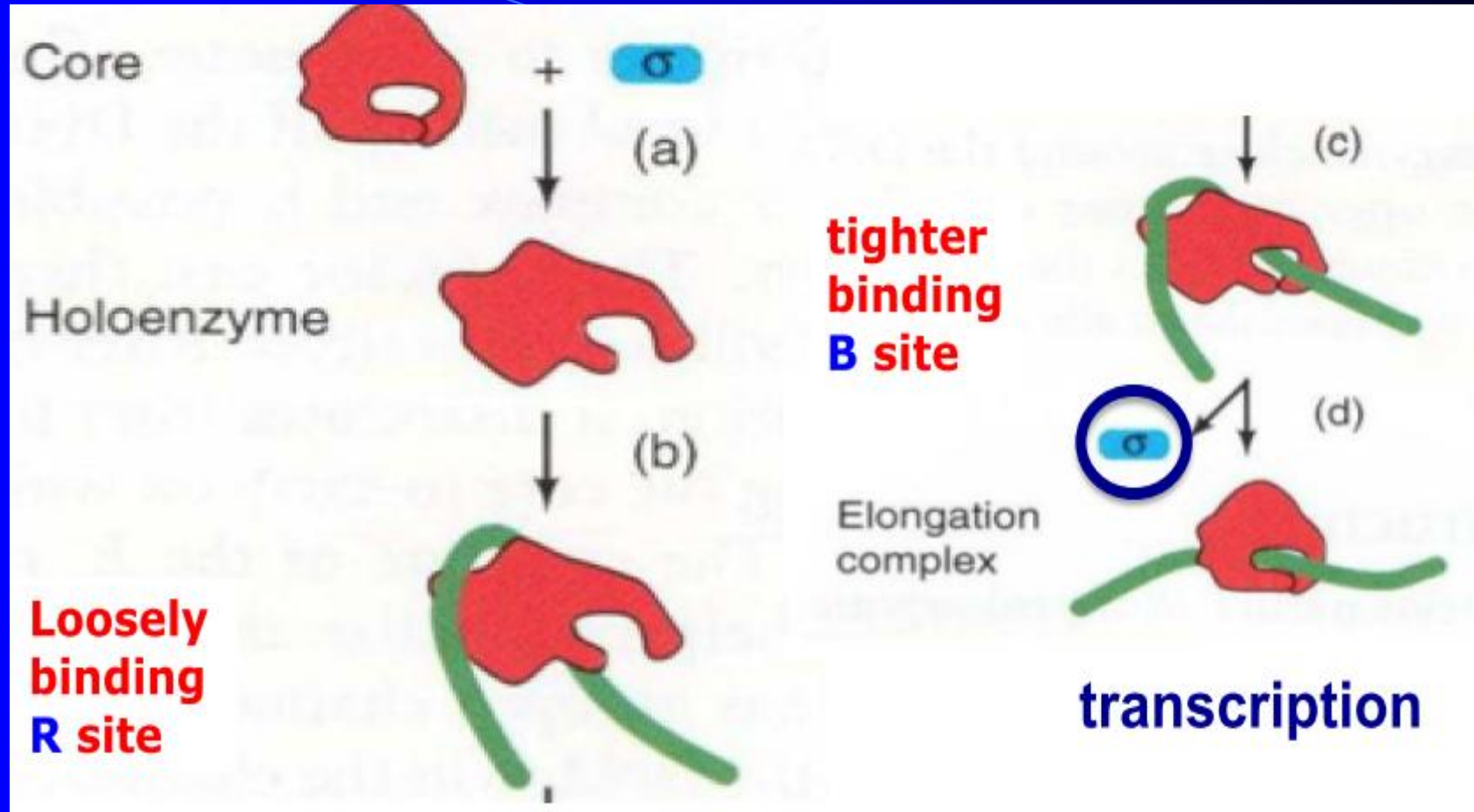
- -35序列又称为Sextama盒
- 其保守序列为 $(T_{82}T_{84}G_{78}A_{65}C_{54}A_{45})$

-10序列称为Pri bnow框

保守序列: $T_{80}A_{95}T_{45}A_{60}A_{50}T_9$

σ 亚基的作用

- σ 亚基一般转录完成2-9 Nt后再循环
- 保障RNAPol 识别位点 (R)
- 保障RNAPol 紧密结合位点 (B)
(binding template strand of B site)
- σ 亚基结合核心酶导致RNAPol 构象改变降低全酶与DNA的非专一性结合力
- 增强全酶与R, B site的专一性结合力



- 核心酶与R位点松驰型结合
- 全酶与B位点紧密结合

原核生物promoter特征

- 结构：-35区、-10区、起始区
- ❖ 序列保守
- ❖ 位置和距离都比较恒定
- ❖ 直接和RNAPol 相结合
- ❖ 位于基因的5' 端
- ❖ 决定转录的起始和方向

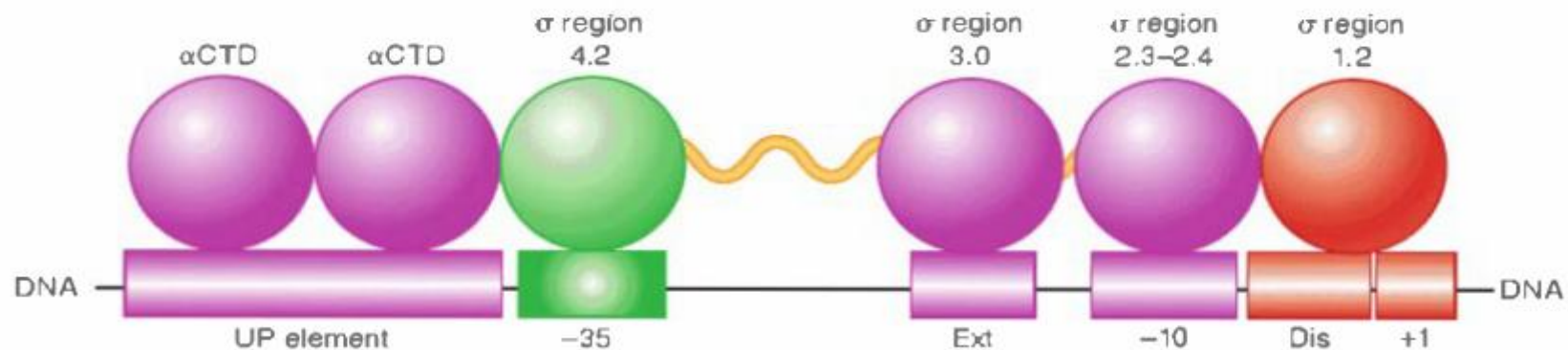


FIGURE 19.14 DNA elements and RNA polymerase modules that contribute to promoter recognition by sigma factor. Adapted from S. P. Haugen, W. Ross, and R. L. Gourse, *Nat. Rev. Microbiol.* 6 (2008): 507-519.

原核生物启动子突变效应

Sextama Box or Pri bnow Box 突变，转录效率下降
如 Probnw Box A/T → G/C，双螺旋体稳定性加强，转录率下降

- Sextama Box 与Pri bnow Box 间距17bp :
有利于RNAPol 启动
- 间距远离于17 bp ，down mutation
- 17bp的间距较17bp的序列对转录更为重要

标准启动子-强启动子

	UP element	-35 Region	Spacer	-10 Region	Spacer	RNA start
Consensus sequence	NNAAA ^{AA=A} _{TT-T} TTTNNAAAANN	TTGACA	N ₁₇	TATAAT	N ₆	+1
<i>rrnB</i> P1	AGAAAATTATTTTAAATTTCCT	GTGTCA	N ₁₆	TATAAT	N ₈	A
<i>trp</i>		TTGACA	N ₁₇	TTAACT	N ₇	A
<i>lac</i>		TTTACA	N ₁₇	TATGTT	N ₆	A
<i>recA</i>		TTGATA	N ₁₆	TATAAT	N ₇	A
<i>araBAD</i>		CTGACG	N ₁₈	TACTGT	N ₆	A

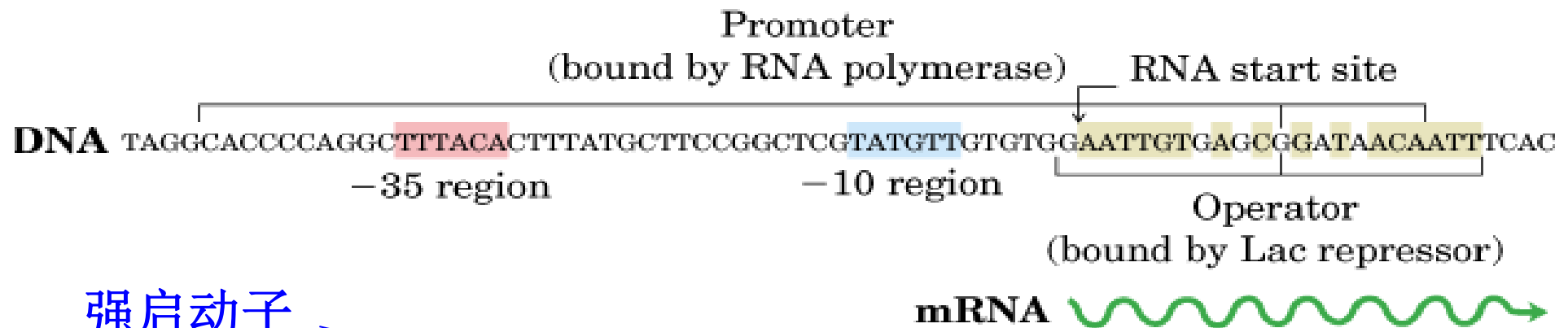
启动子结构特征的普遍性

Promoters recognized by *E. coli* RNA polymerase containing σ^{70}

tyr tRNA	TCTCAACGTAACACTTTACAGCGGCG••CGTCATTTGATATGATGC•GCCCCGCTTCCCGATAAGGG
rrn D1	GATCAAAAAAATACTTGTGCAAAAAA••TTGGGATCCCATAAATGCGCCTCCGTTGAGACGACAACG
rrn X1	ATGCATTTTTCCGCTTGTCTTCTGA••GCCGACTCCCATAAATGCGCCTCCATCGACACGGCGGAT
rrn (DXE) ₂	CCTGAAATTCAGGGTTGACTCTGAAA••GAGGAAAGCGTAATATAC•GCCACCTCGCGACAGTGAGC
rrn E1	CTGCAATTTTTCTATTGCGGCCTGCG••GAGAACTCCCATAAATGCGCCTCCATCGACACGGCGGAT
rrn A1	TTTTAAATTTCTCTTGTGAGGCGG••AATAACTCCCATAAATGCGCCACCACTGACACGGAACAA
rrn A2	GCAAAAATAAATGCTTGACTCTGTAG••CGGGAAGGCGTATTATGC•ACACCCCGCGCCGCTGAGAA
λ P _R	TAACACCGTGCGTGTTGACTATTTTA•CCTCTGGCGGTGATAATGG••TTGCATGTACTAAGGAGGT
λ P _L	TATCTCTGGCGGTGTTGACATAAATA•CCACTGGCGGTGATACTGA••GCACATCAGCAGGACGCAC
T7 A3	GTGAAACAAAACGGTTGACAACATGA•AGTAAACACGGTACGATGT•ACCACATGAAACGACAGTGA
T7 A1	TATCAAAAAGAGTATTGACTTAAAGT•CTAACCTATAGGATACTTA•CAGCCATCGAGAGGGACACG
T7 A2	ACGAAAAACAGGTATTGACAACATGAAGTAACATGCAGTAAGATAC•AAATCGCTAGGTAACTAG
fd VIII	GATACAAATCTCCGTTGTACTTTGTT••TCGCGCTTGGTATAATCG•CTGGGGGTCAAAGATGAGTG
	-35 -10 +1 

启动子序列多样性—生物对环境的适应性

如何进行不同程度表达—调控



强启动子



-35 -10

5' ~~~~ TTGACA ~~~~~~ TATAAT ~~~~ 3' Standard promoter

5' ~~~~ TNNCNCNCTTGAA ~~~~~~ CCCATNT ~~~~ 3' Heat-shock promoter

5' ~~~~ CTGGGNA ~~~~~~ TTGCA ~~~~ 3' Nitrogen-starvation promoter

全能性



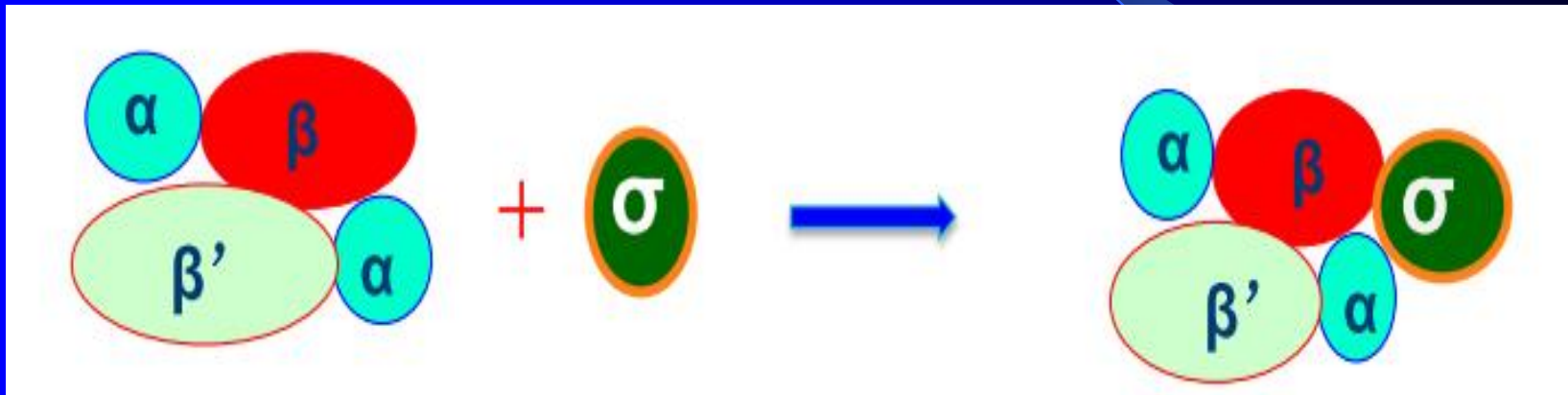
Gene	Factor	Use	-35 Sequence	Separation	-10 Sequence
<i>rpoD</i>	σ^{70}	general	TTGACA	16-18 bp	TATAAT
<i>rpoH</i>	σ^{32}	heat shock	CCCTTGAA	13-15 bp	CCCGATNT
<i>rpoE</i>	σ^E	heat shock	not known	not known	not known
<i>rpoN</i>	σ^{54}	nitrogen	CTGGNA	6 bp	TTGCA
<i>flaA</i>	σ^f	flagellar	CTAAA	15 bp	GCCGATAA

Subunit/gene	Size (# aa)	Approx. # of promoters	Promoter sequence recognized
Sigma 70 (<i>rpoD</i>)	613	1000	TTGACA-16 to 18-bp-TATAAT
Sigma 54 (<i>rpoN</i>)	477	5	CTGGNA-6 bp-TTGCA
Sigma S (<i>rpoS</i>)	330	100	TTGACA-16 to 18-bp-TATAAT
Sigma 32 (<i>rpoH</i>)	284	30	CCCTTGAA-13 to 15-bp- CCCGATNT
Sigma F(<i>rpoF</i>)	239	40	CTAAA-15 bp-GCCGATAA
Sigma E (<i>rpoE</i>)	202	20	GAA-16 bp-YCTGA
Sigma FecI (<i>fecI</i>)	173	1-2	?

FIGURE 19.15 *E. coli* sigma factors recognize promoters with different consensus sequences.

- σ 因子是一类起始基因转录的调节因子，结构上可分为多种类型
- 从功能上则可分为管家 σ 因子和不同类型的可变 σ 因子
- σ 因子还可选择性地招募RNA聚合酶核心酶调节基因表达，促进快速响应及适应环境压力

E. coli RNA pol 组成



Core Enzyme

起始

非专一性与DNA 结合

Holo Enzyme

延伸

专一性与 DNA 结合

启动子清除

σ 因子功能新发现

浙江大学生命科学学院生物化学研究所的研究人员，揭示了：

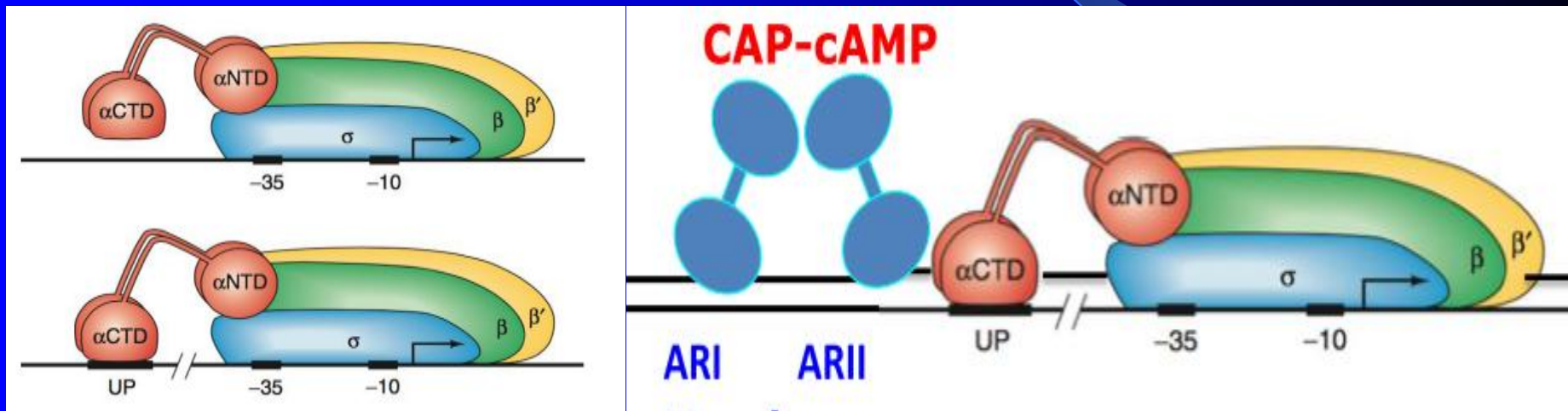
- 天蓝色链霉菌中ECF σ 因子通过蛋白降解途径调控其在细胞内水平，以及次级代谢产物作为 σ 因子的调控因子通过正反馈调控模式调节次级代谢过程的机制
- 阐述了 σ 因子蛋白稳定性与细胞分化的相互调控关系

相关研究论文发表在9月6日的《生物化学杂志》
(JBC)

σ 因子功能新发现

- 为了满足细菌的生理学需要，ECF σ 因子的胞内蛋白质水平和转录调控活性也在等多个水平受到精细地调控
- 涉及转录、翻译、抗 σ 因子的拮抗和蛋白质降解
- 大多数的ECF σ 因子基因表达都可由一些胞外环境信号快速诱导，并频繁进行自调节从而能够快速抵制损伤

α 亚基的作用



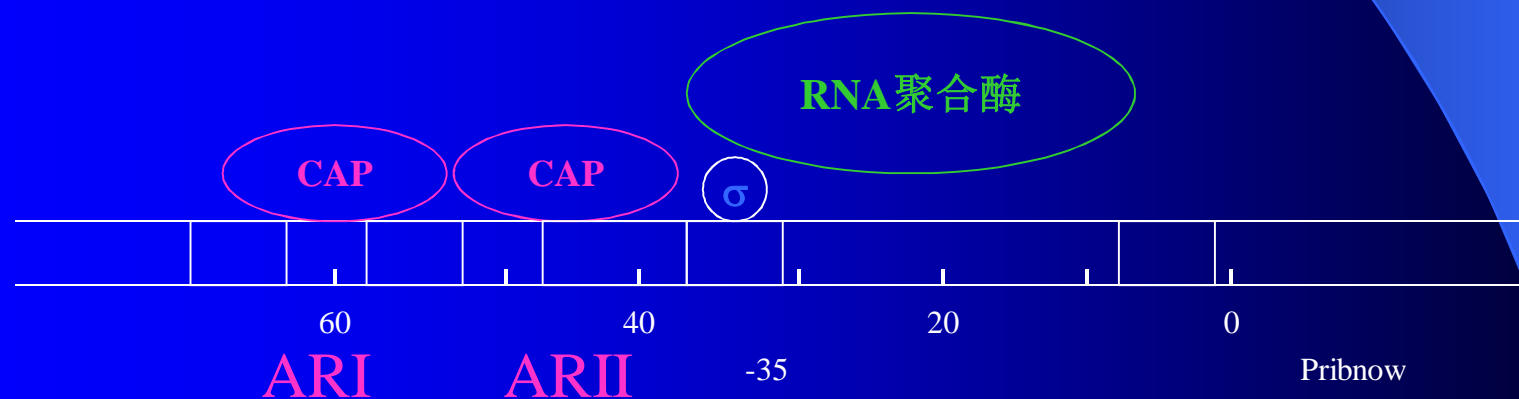
- 位于前端的 α 因子使双链解链为单链
- 位于尾端的 α 因子使单链新聚合为双链
- α CTD 与 Up element 结合进行正调

原核RNA聚合酶与G敏感性操纵子



CAP位点: catabolite activator protein “两道开关”

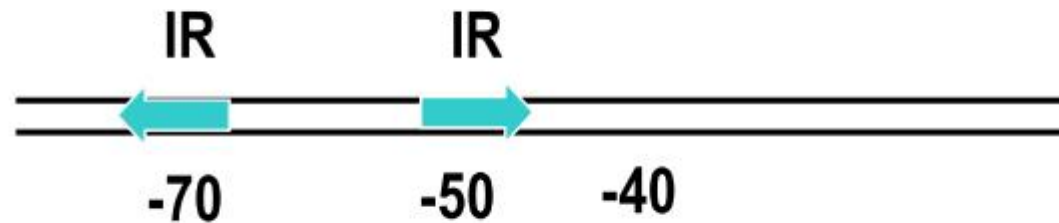
<i>lac</i> promoter	TTTACA	TATGTT
	-35 region	-10 region
Promoter consensus sequence	TTGACA	TATAAT



两个CAP分子和RNA聚合酶分子在乳糖启动子上的排列

Activator region : AR

CAP-cAMP binding site (Activator region AR)




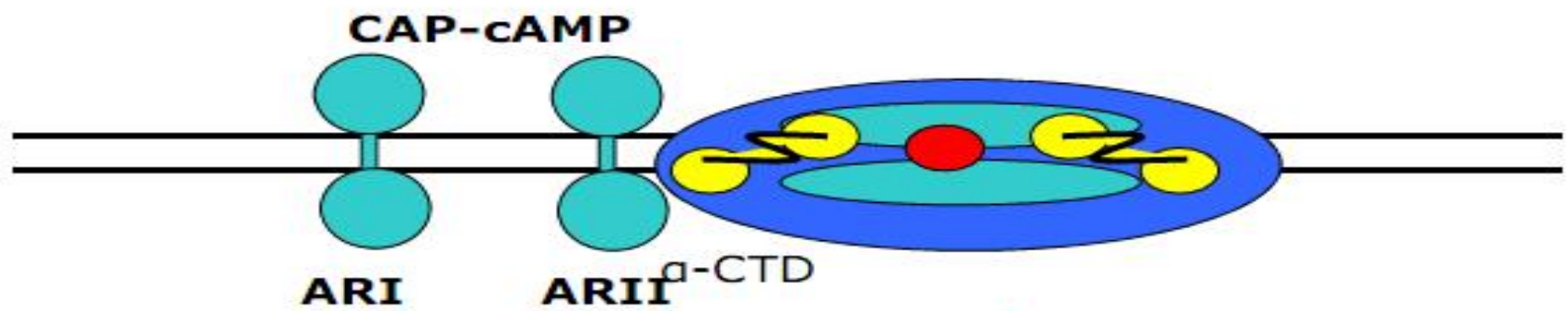
AR I AR II

- AR I; IR是CAP-cAMP 的强结合位点 (-70 ~ -50)
- AR II; CAP-cAMP 的弱结合位点 (-50 ~ -40)
- AR I + CAP-cAMP

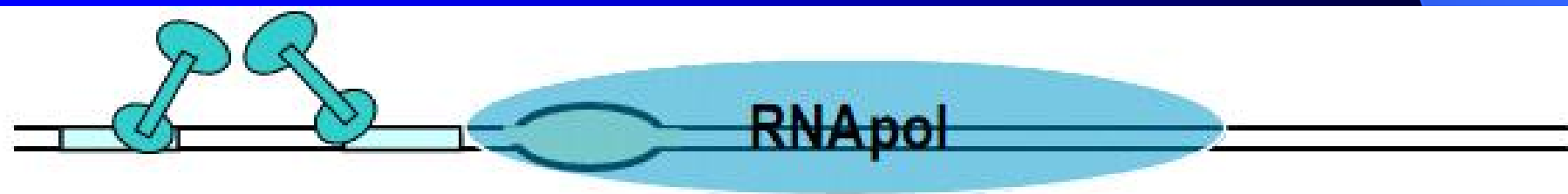
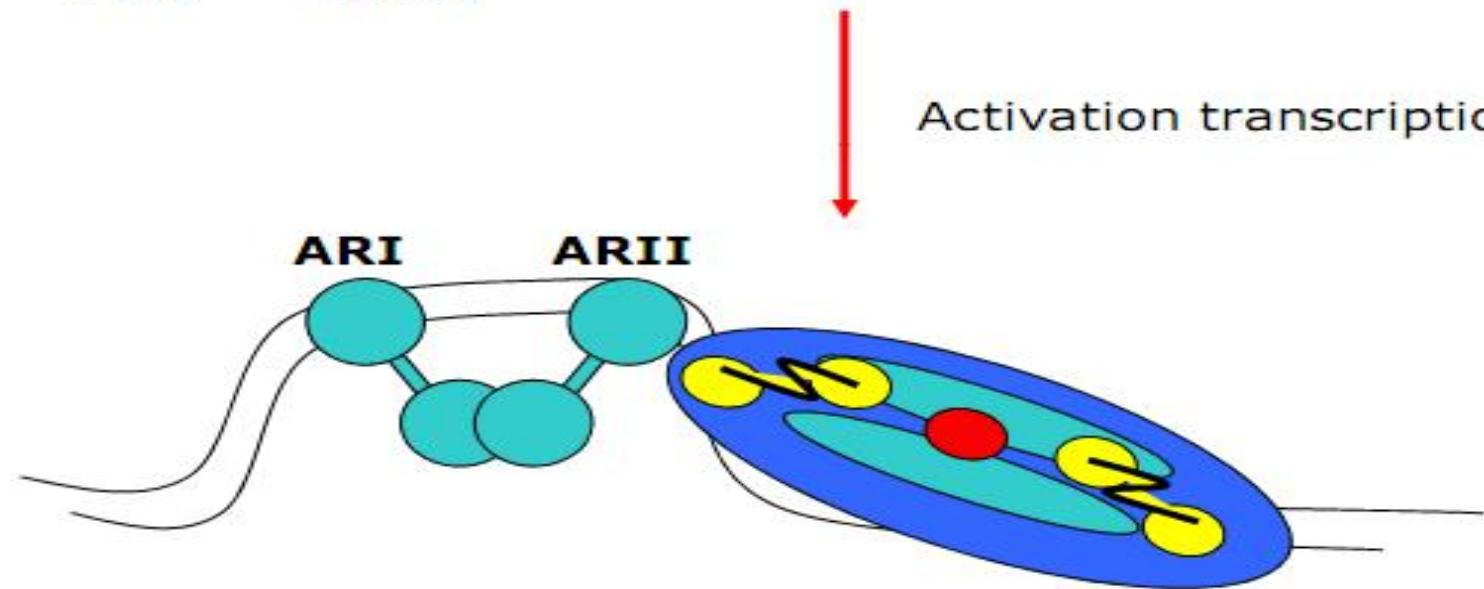
cooperative effect

提高ARII 的结合效率

- AR II + CAP-cAMP  RNApol. into Sextama Box
into Pribnow Box
starting transcription



Activation transcription



β 亚基的功能

RNA pol + NTP \rightarrow RNA elongation

- 聚合酶作用
- 与Rho(ρ)因子竞争RNA 3' 端, 完成转录终止
- Hol oenzyme结构中 β 亚基与模板链结合

具有两个位点:

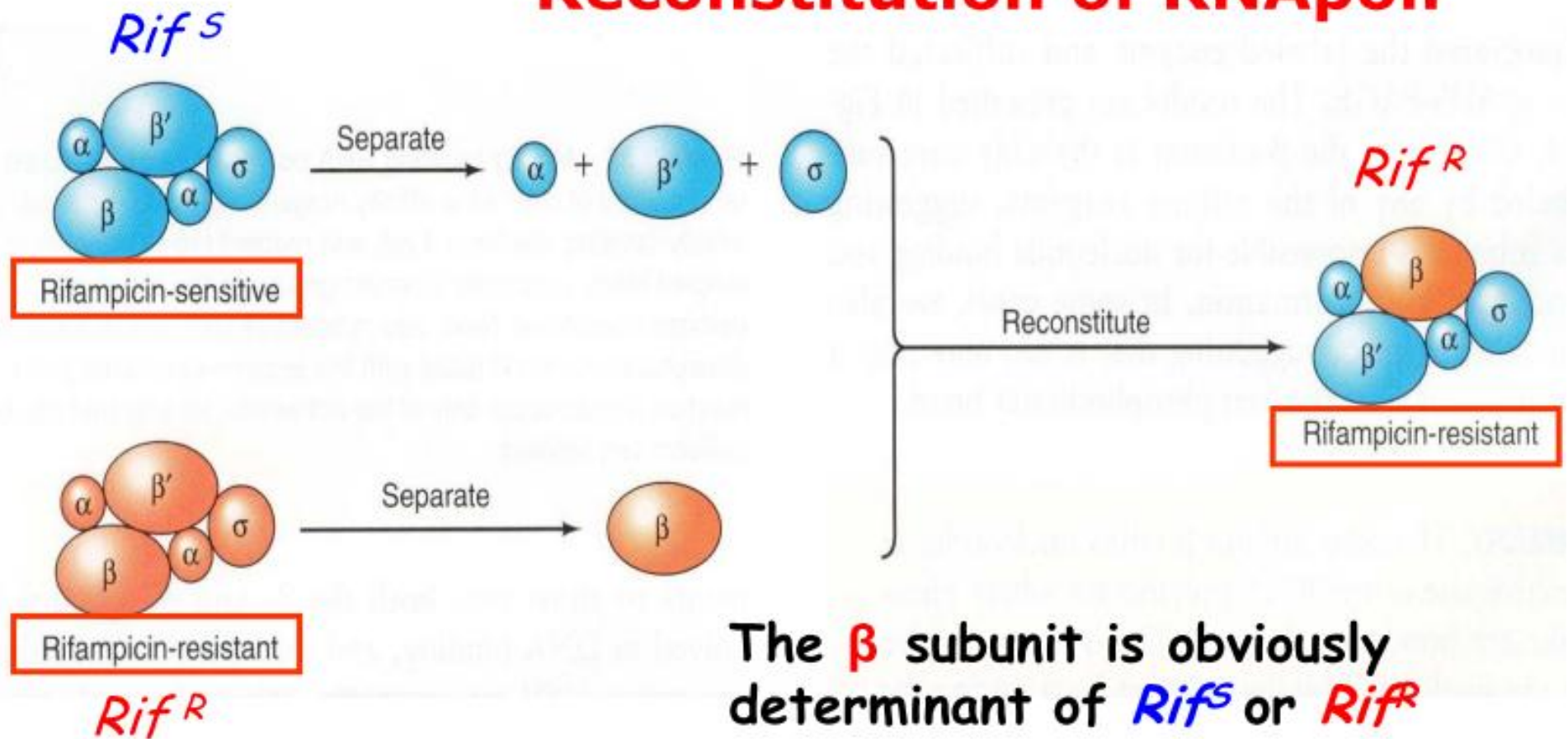
起始位点 I (R i f S) --- 专一性地结合ATP or GTP

模板链T or C

延伸位点 E (R i f R) --- 对NTP 非专一性结合

RNAPol 重构实验

Reconstitution of RNAPol.



Rifampin对RNAPol 的抑制机制

当Rif与 β 亚基紧密结合:

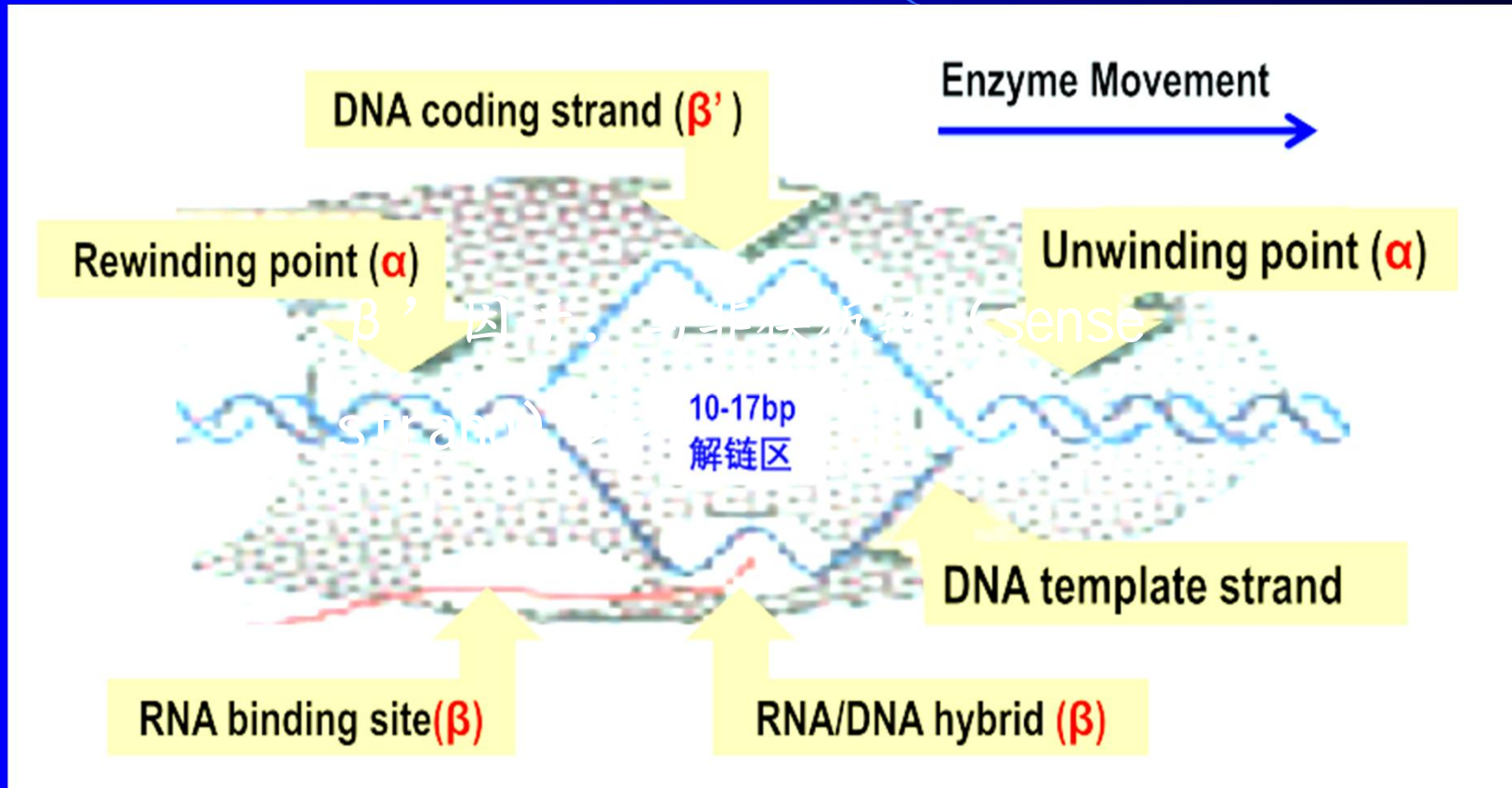
Rif 与ATP / GTP竞争 I 位点

→ 阻止ATP/GTP对I 位点结合, 抑制转录起始

当 I, E 位点被 pppXpYpZ(3Nts) 填充, Rif失去抑制效应

结论: Rifampin是RNA合成起始的抑制剂

核心酶各亚基功能



E位点

I 位点

β' 因子：与非模板链 (sense strand) 结合

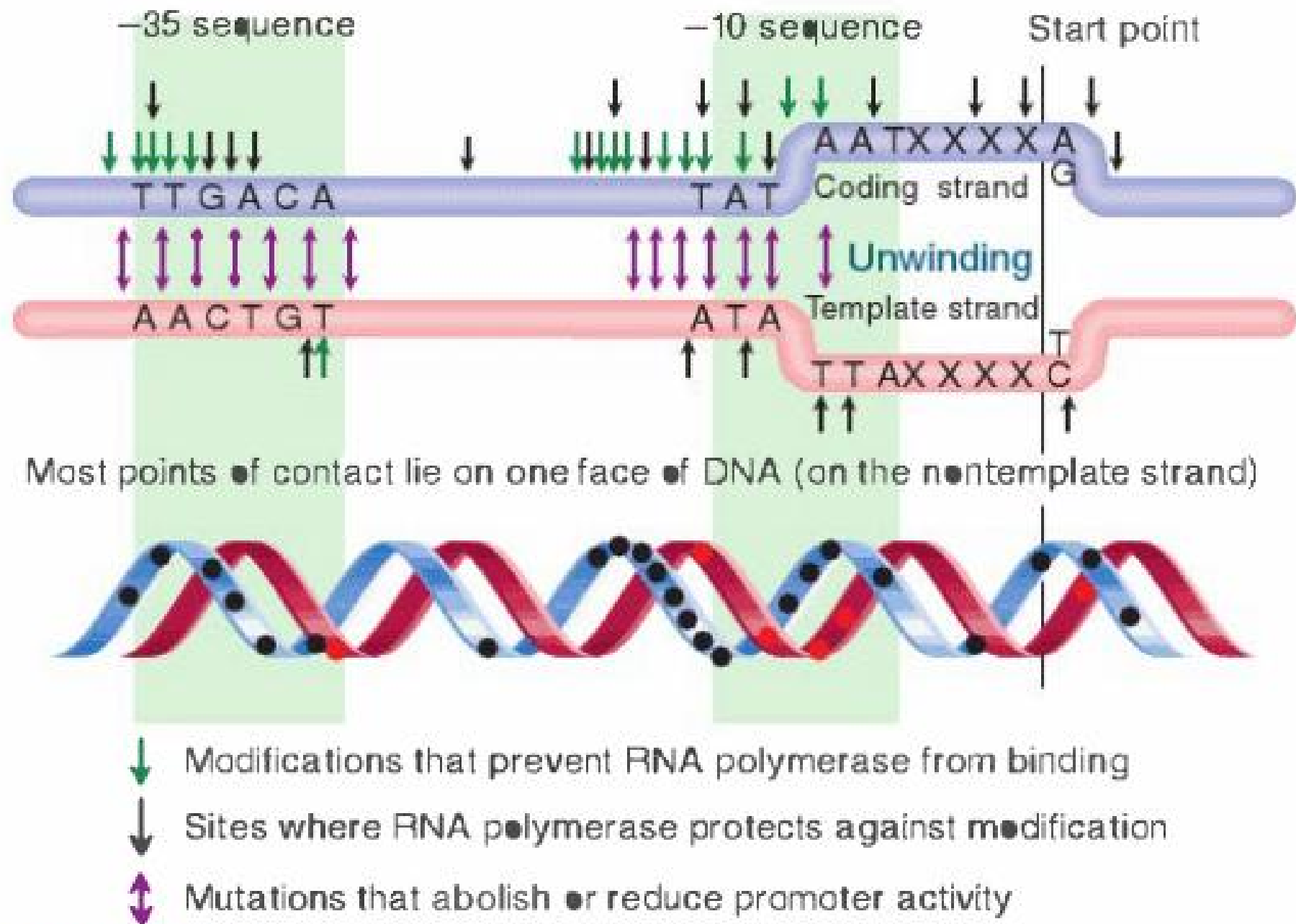


FIGURE 19.22 One face of the promoter contains the contact points for RNA.

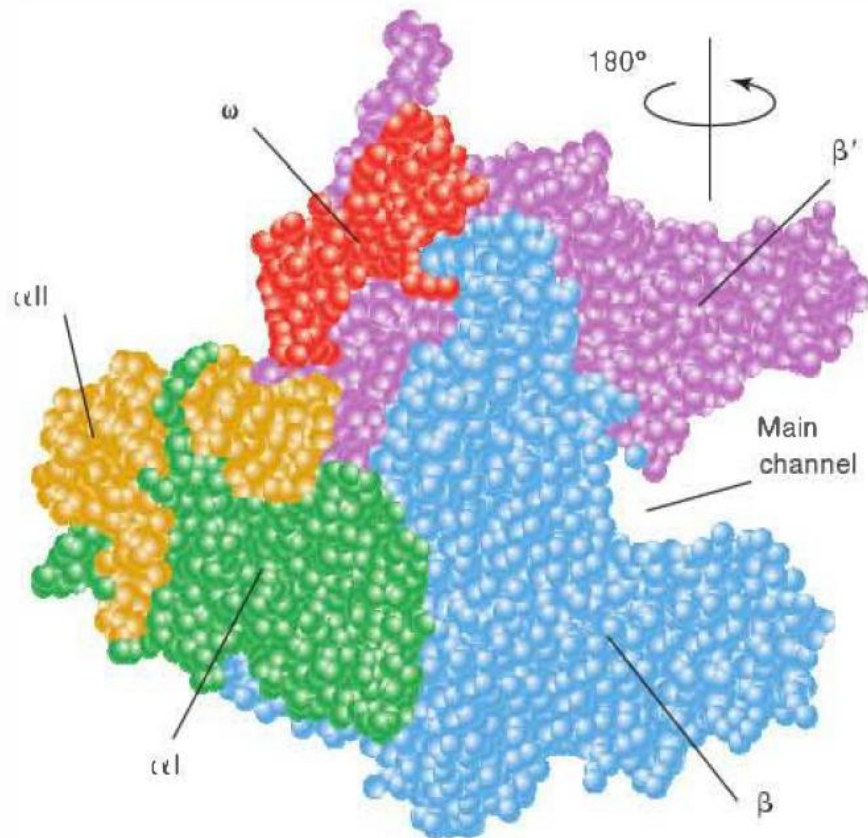


FIGURE 19.8 The upstream face of the core RNA polymerase, illustrating the “crab claw” shape of the enzyme. β (cyan) and β' subunit (pink) of RNA polymerase have a channel for the DNA template. α I is shown in green and α II in yellow; ω is red. Adapted from K. M. Geszvain and R. Landick (ed. N. P. Higgins). *The Bacterial Chromosome*. American Society for Microbiology, 2004.

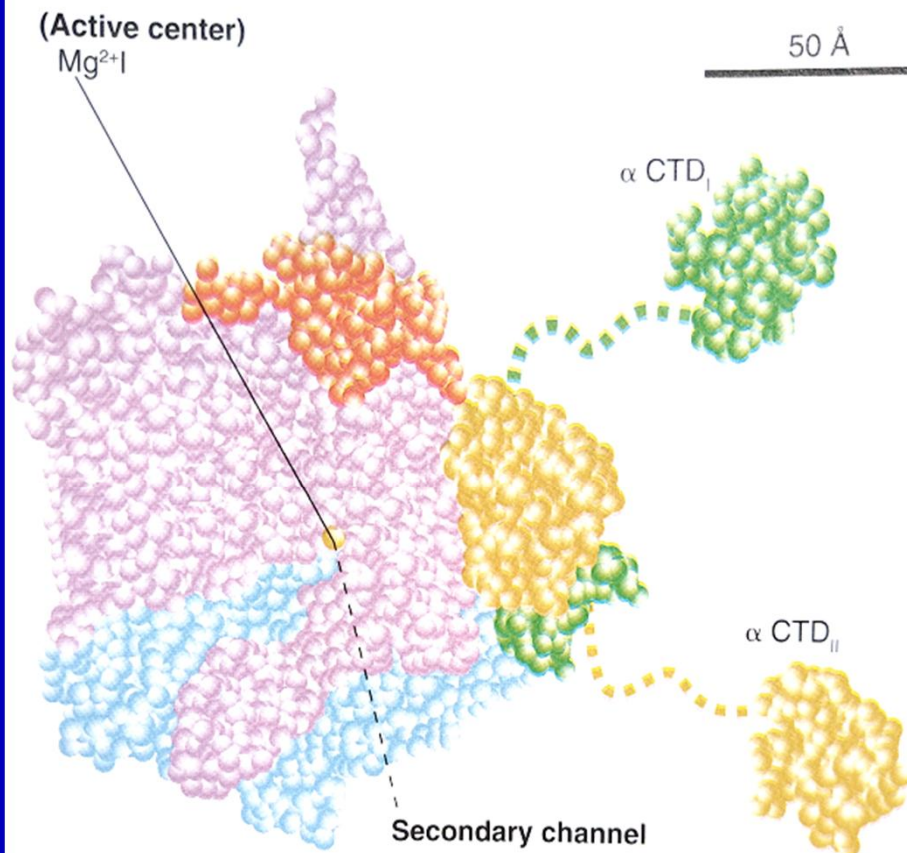


FIGURE 19.25 The A model showing the structure of RNA polymerase through the main channel. Subunits are color-coded as follows: β' , pink; β , cyan; α I, green; α II, yellow; ω , red. Adapted from K. M. Geszvain and R. Landick (ed. N. P. Higgins). *The Bacterial Chromosome*. American Society for Microbiology, 2004.

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

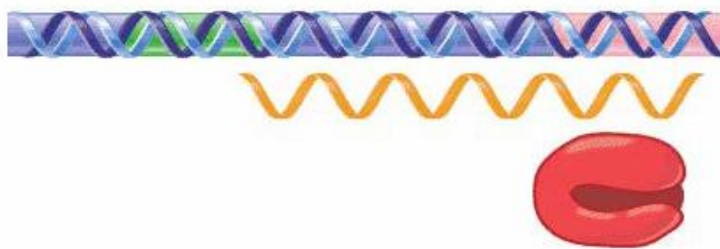
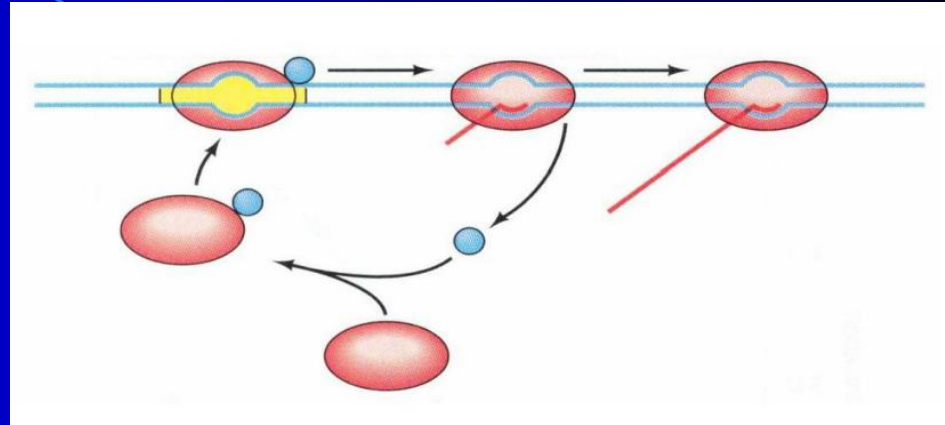


FIGURE 19.6 Transcription has three stages: The enzyme binds to the promoter and melts DNA and remains stationary during initiation; moves along the template during elongation; and dissociates at termination.

σ 因子的再生



形成开放复合物后RNAPoI

离开启动子，释放 σ 因子

启动子清除

NusA出现

原核生物转录的终止

终止子 (terminator, t)

- 强终止子—内部终止子

(intrinsic terminators)

又称顺式终止

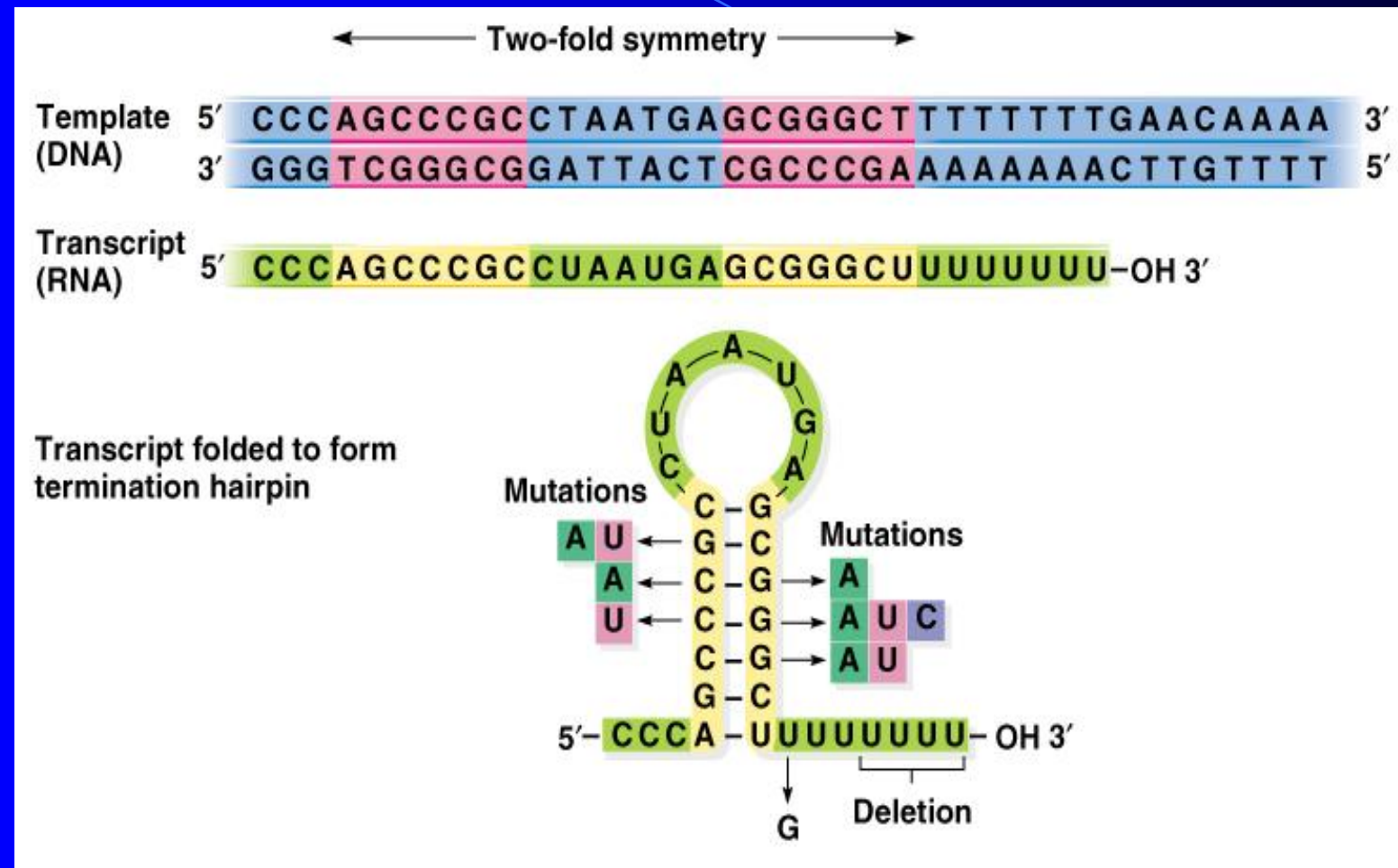
- 弱终止子—需要 ρ 因子 (rho factor)

称为 ρ 依赖性终止子

(Rho-dependent terminator)

又称反式终止

强终止子结构图



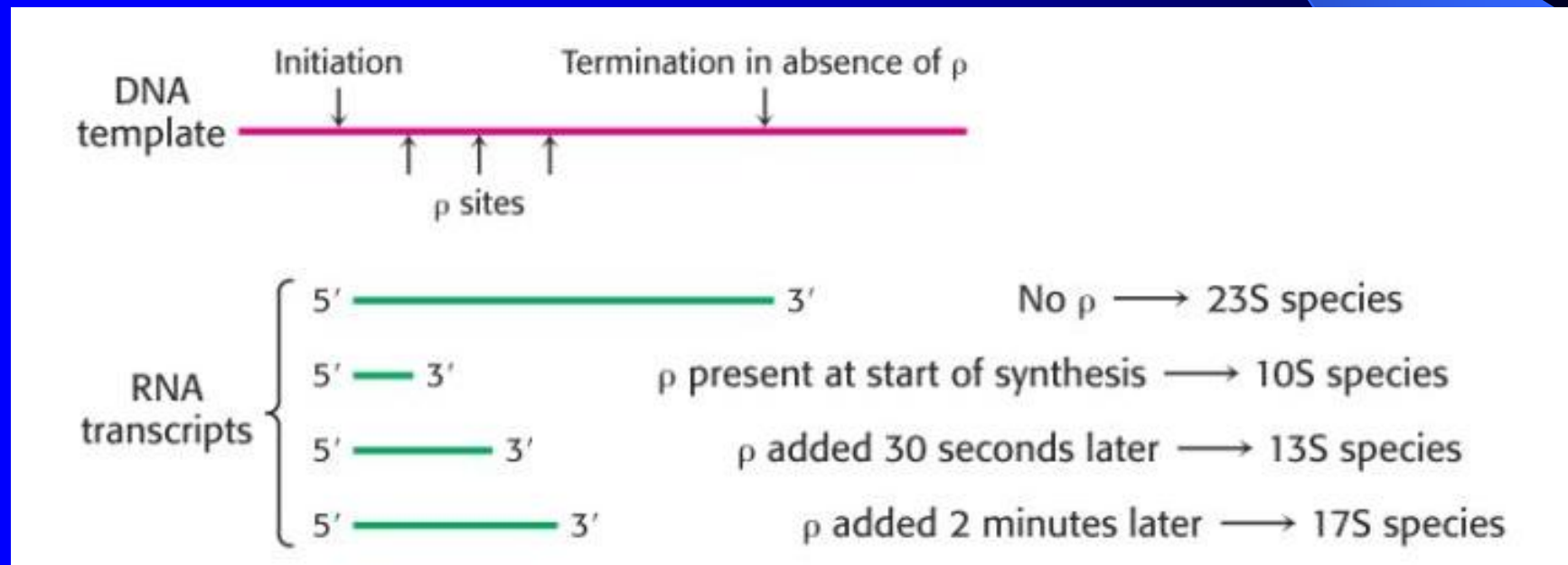
特点：富含GC碱基的发夹结构+polyU链
由DNA上的终止子序列编码

弱终止子的序列

ρ 因子：六聚体，具有RNA-DNA解旋酶的活性

活性：浓度达到10% RNAPol 时，活性最强

依赖于RNA链的ATPase活性



ρ 终止过程

- ❖ 当RNA聚合酶转录出富含C的 ρ 因子识别位点时, ρ 因子与RNA结合
- ❖ 当RNA聚合酶转录出终止位点时, ρ 因子水解ATP释放能量, DNA-RNA杂合链解链, 转录终止

AU CGCUA CCUC AUAU CC GCACC UCCUCAA AC GCUA CCUC GACC AGAAAGG CGUCU CUU

Bases	
C	41%
A	25%
U	20%
G	14%

← Deletion prevents termination →

FIGURE 19.31 A *rut* site has a sequence rich in C and poor in G preceding the actual site(s) of termination. The sequence corresponds to the 3' end of the RNA.

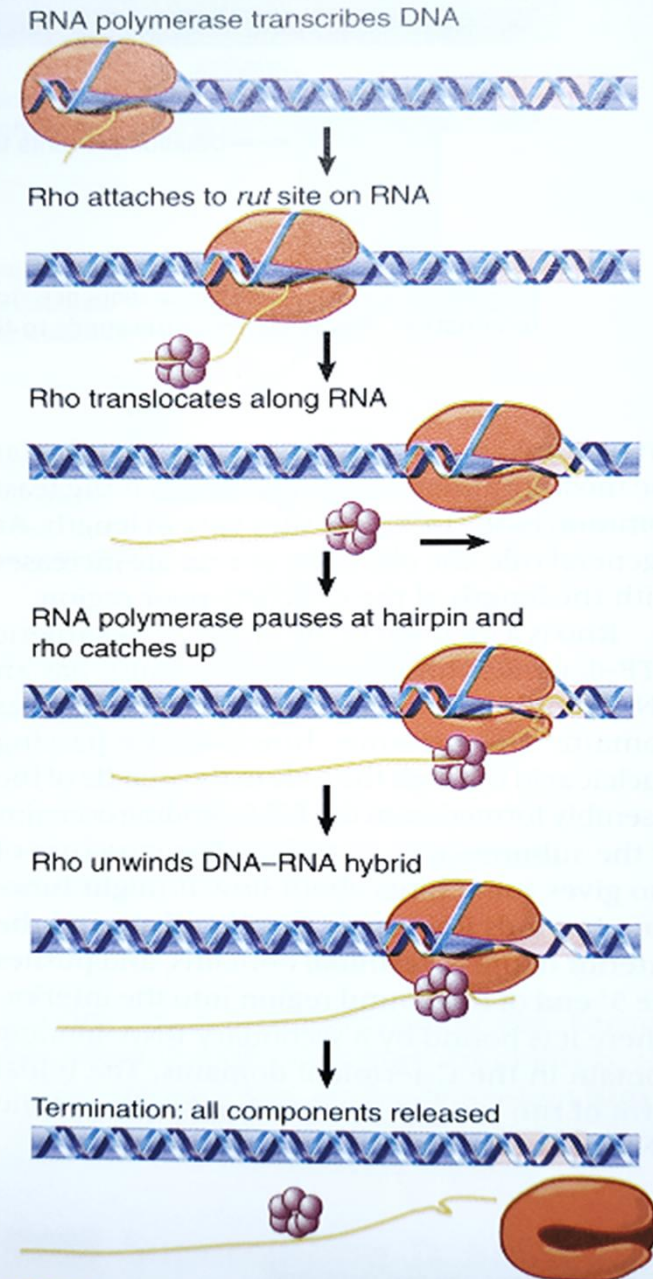
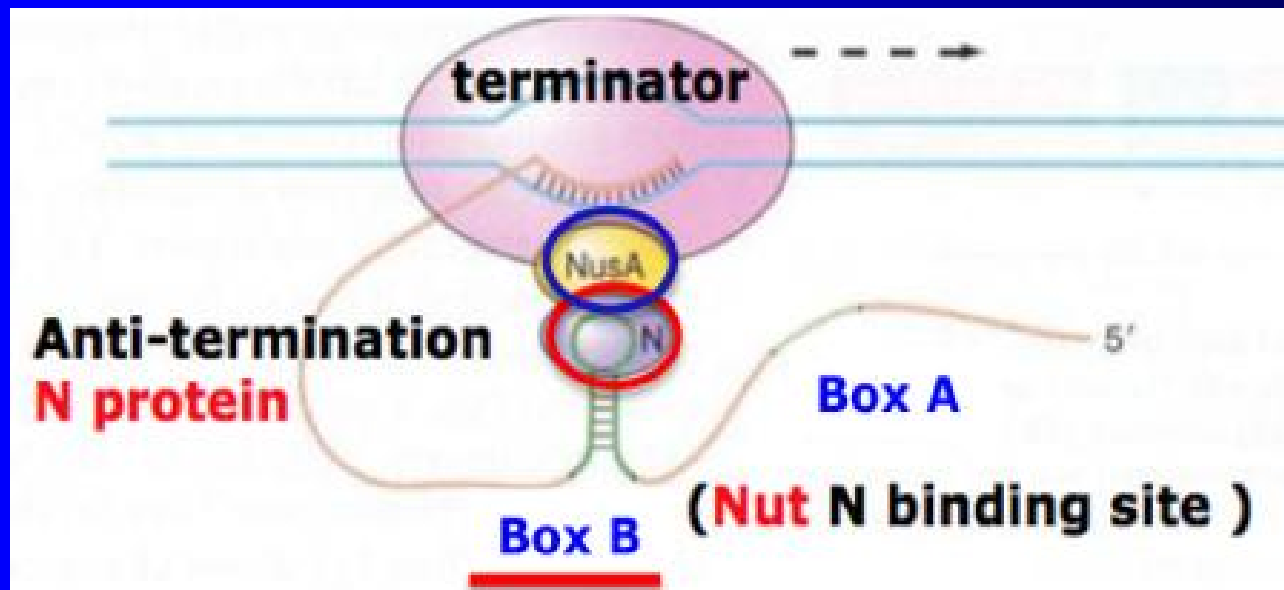


FIGURE 19.30 Rho factor binds to RNA at a *rut* site and translocates along RNA until it reaches the RNA-DNA hybrid in RNA polymerase, where it releases the RNA from the DNA.

NusA 蛋白

- antitermination N protein utilization substance
- 转录起始→ σ 因子脱落 → NusA 与 核心酶结合
迫使RNAPol 在 terminator停留
- 与 ρ 一起协同作用使RNA转录停止



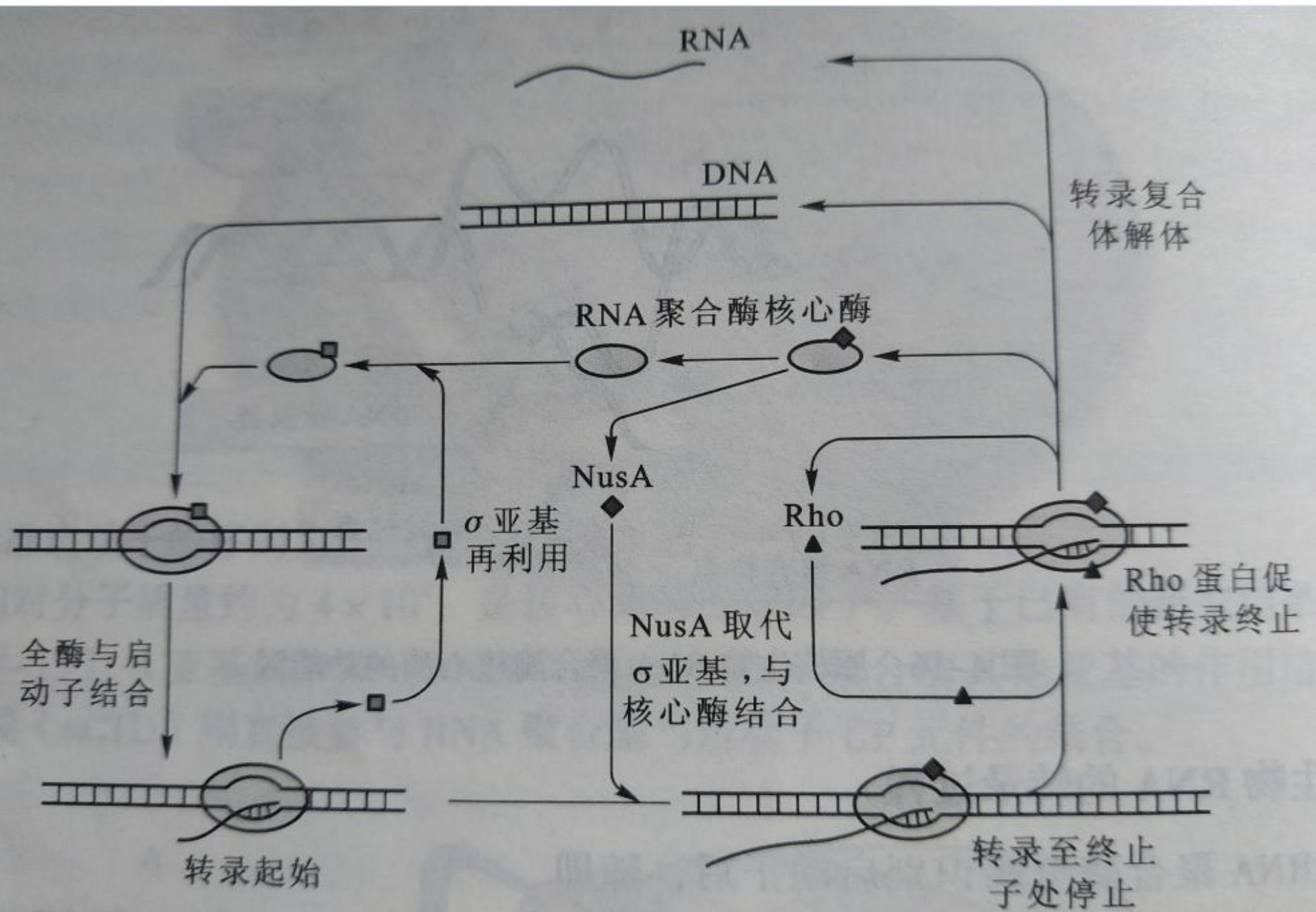


图 4-18 原核生物的 RNA 转录过程

其它启动子

- *lac*启动子
- *trp*启动子
- *tac*启动子

由 *lac* 启动子的 -10 区和 *trp* 启动子 -35 区融合而成，强启动子

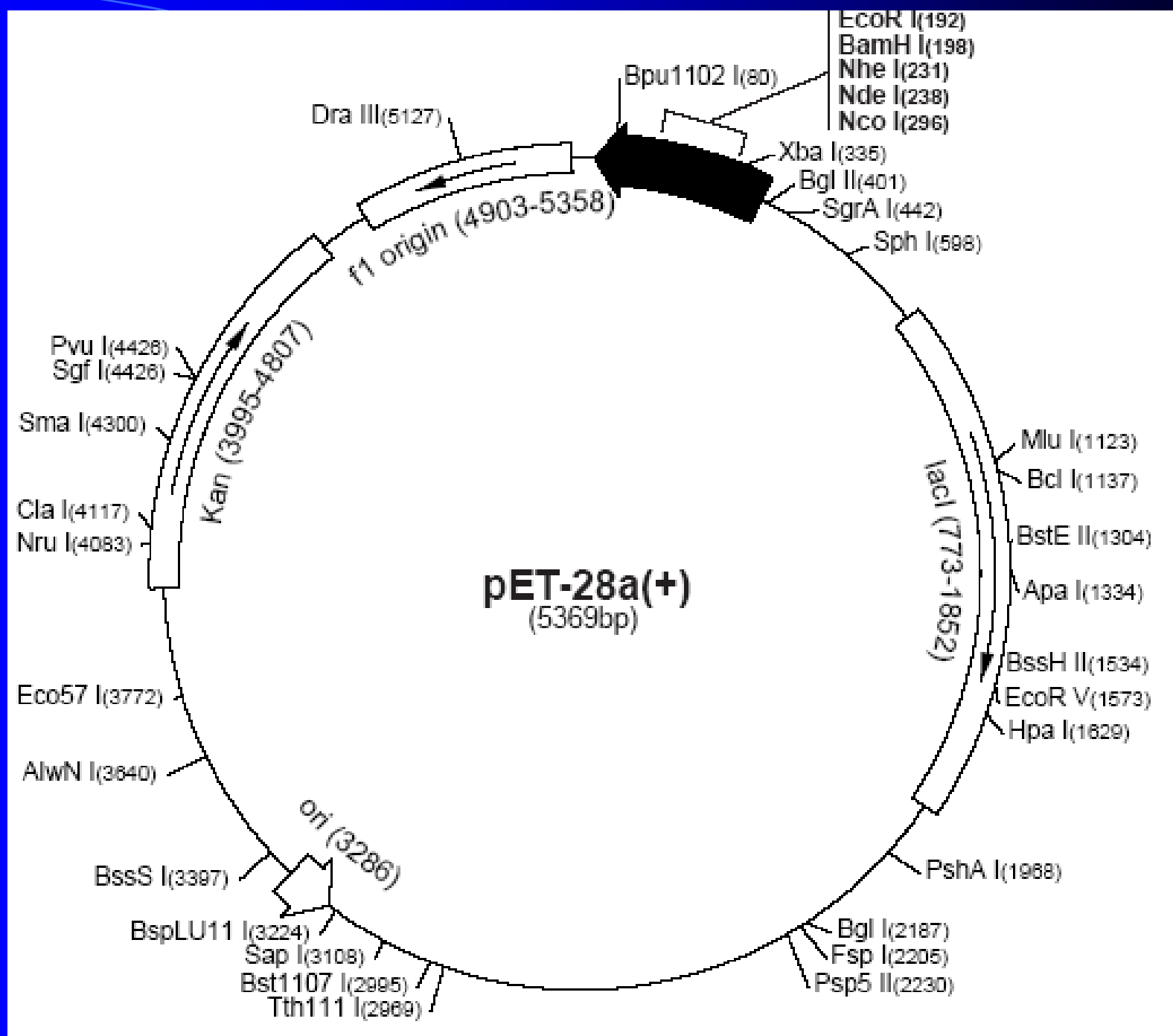
- 温控启动子： P_L 启动子
- T7噬菌体启动子

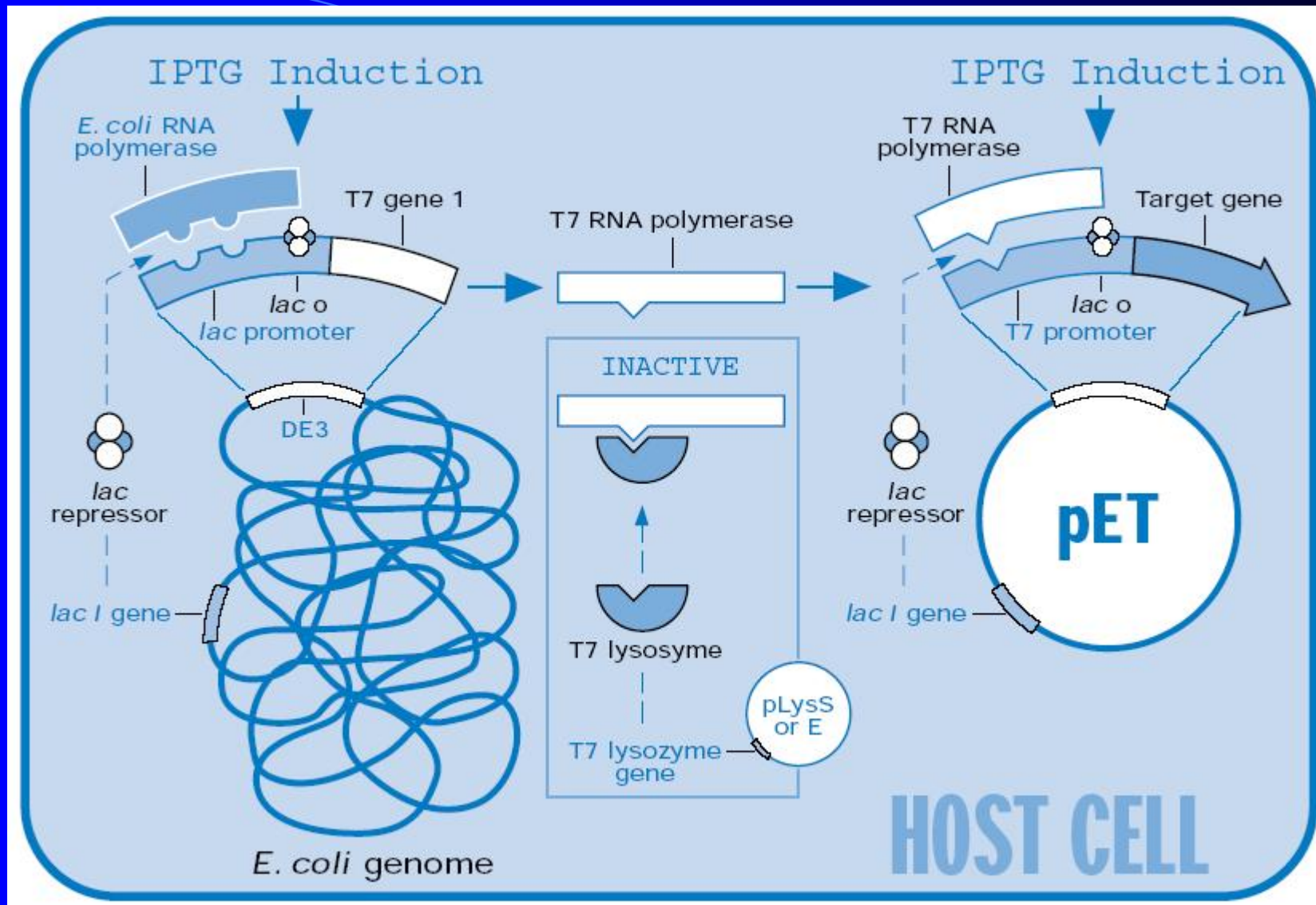
PET 系统：大肠杆菌 蛋白表达的金字招牌

Novagen pET 系统

大肠杆菌中蛋白表达的首选

已用于表达成千上万种不同蛋白





(DE3) 指宿主为DE3 溶原菌
其染色体上带有 *lacUV5* 启动子控制的T7RNA 聚合酶基因

PNAS惊人发现：基因转录成双对

- 《美国科学院院报》（Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America, 缩写 PNAS）
- 编码蛋白的DNA在开始转录时会同时启动一个逆向转录程序，生成相应的长非编码RNA（lncRNA）
- 在干细胞分化为其他类型细胞的过程中，成对mRNA 和 lncRNA的转录是相协调的
- 这一发现有助于人们重新理解基因的组织形式及其调控

lncRNA

- 长非编码RNA是指长度超过三百个核苷酸的RNA分子，其上没有任何编码蛋白的阅读框
- 绝大多数lncRNA基因与mRNA基因相邻，其中大部分lncRNA（65%）的转录起始点就在相应mRNA基因的活性启动子上，lncRNA的转录在此处向“上游”反向运行
- 正、反调控强度一致

RNA反转录

❖ 64年 Temin: 抑制DNA复制的放线菌素能抑制RNA病毒

❖ ? ? ?

❖ 70年: 逆转录酶RDDP

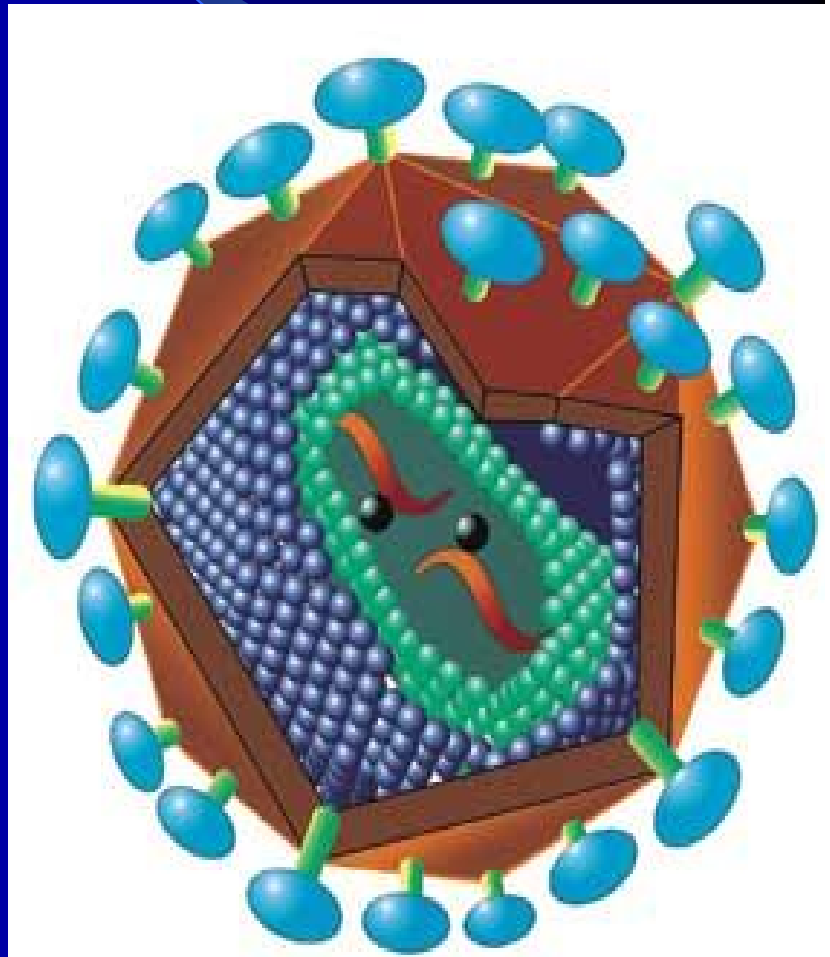
❖ 前病毒

内源性前病毒

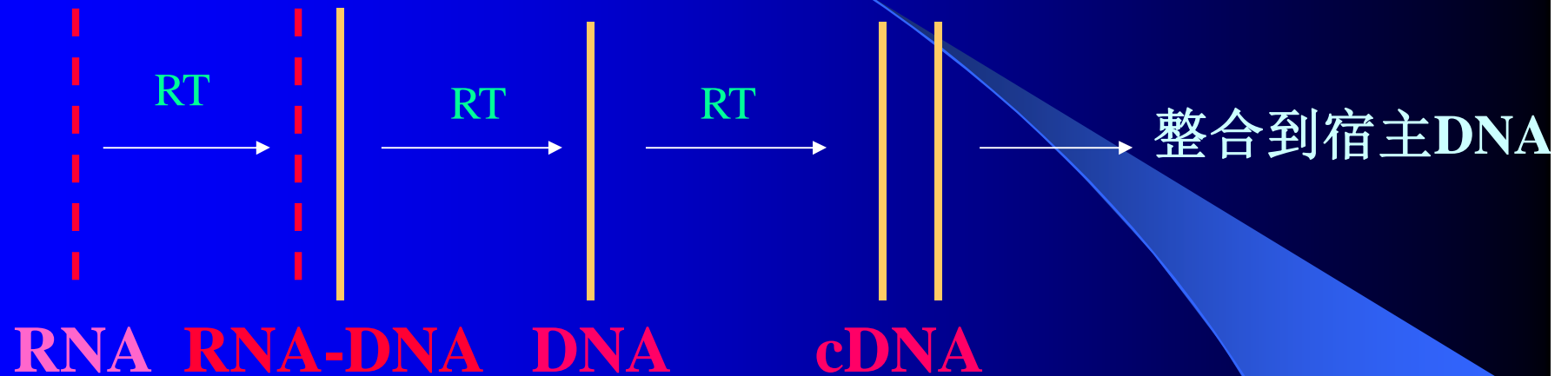
❖ 逆转录酶性质:

❖ RDDP RNA病毒编码

❖ 需RNA或DNA为引物



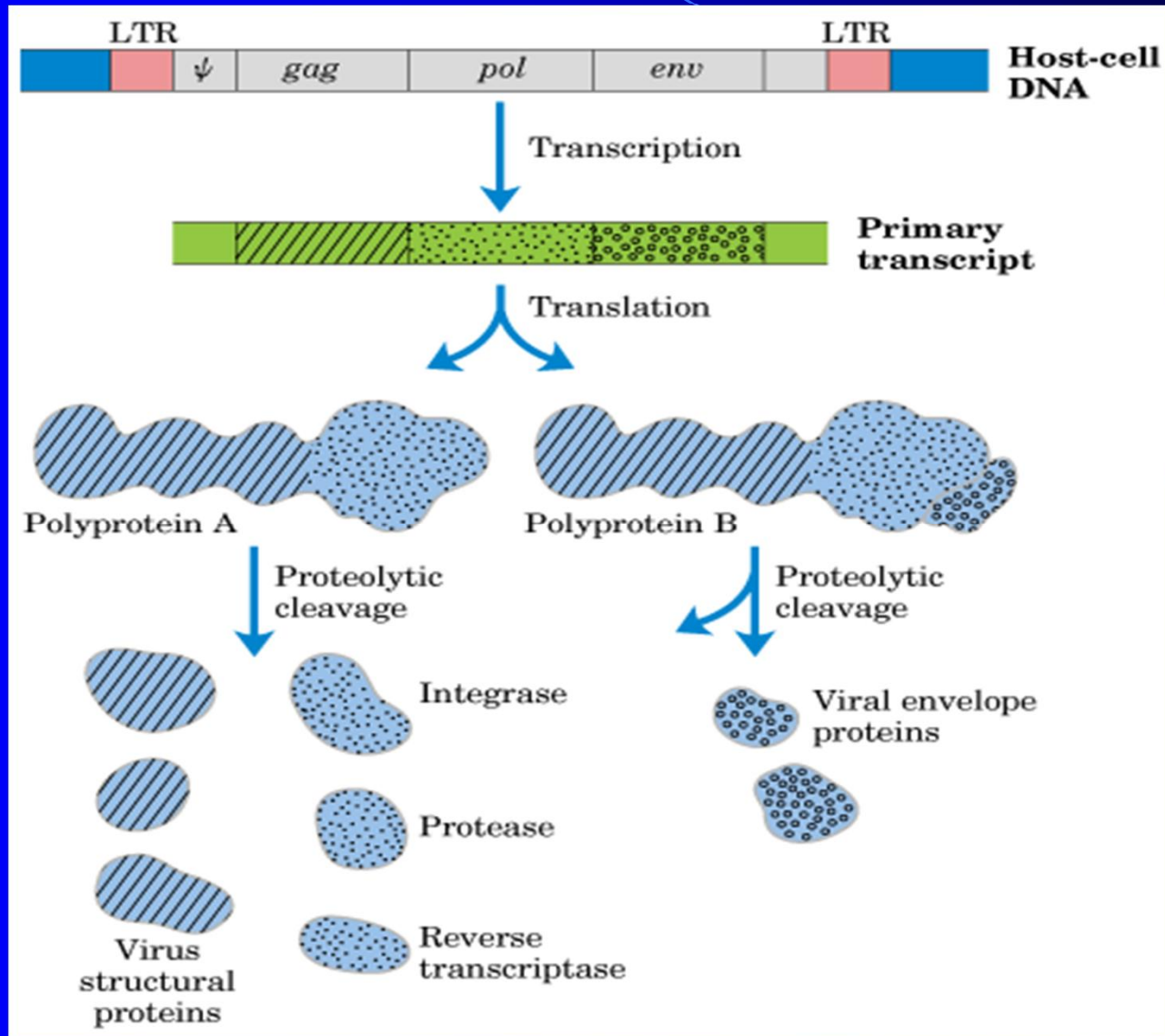
以RNA为模板合成DNA的过程



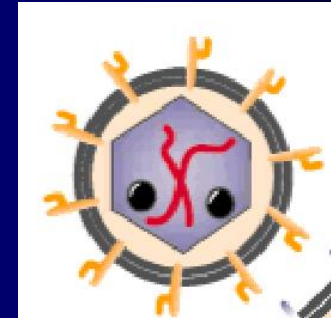
多功能酶活性:

- RNA指导下的DNA聚合酶活性（**逆转录酶**）
- 水解RNA（RNA-DNA杂交链）的酶活性（**RNase H 活性**）
- DNA指导的**DNA聚合酶活性**

反转录病毒基因组结构

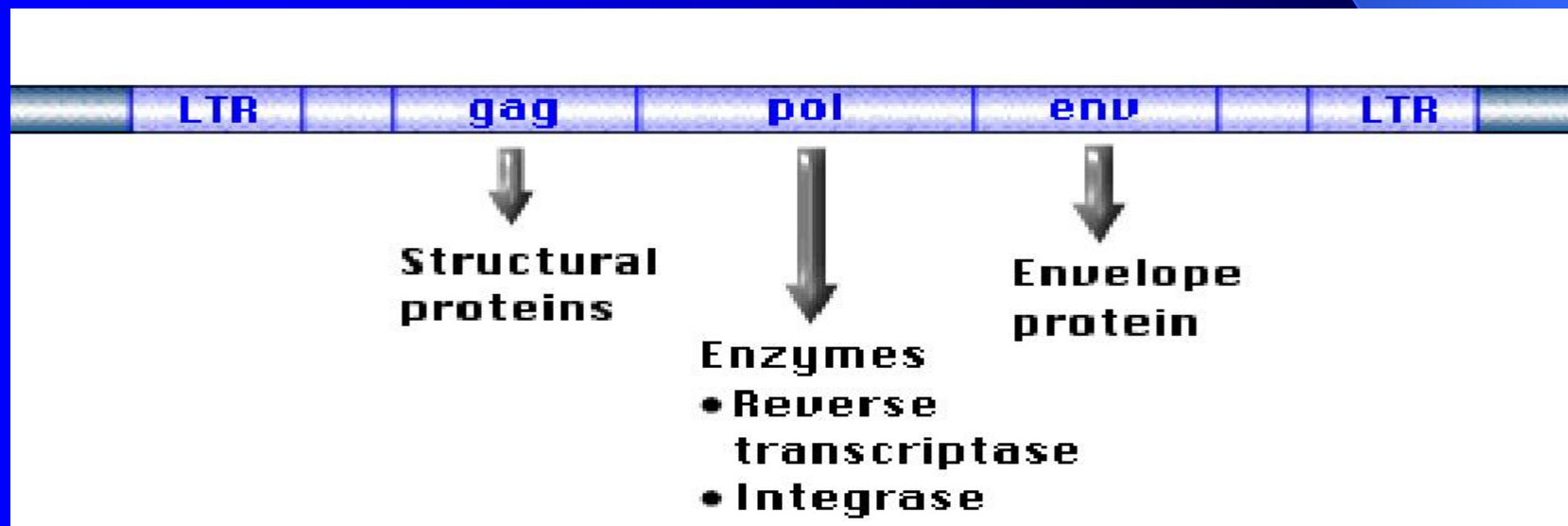


反转录病毒序列特征



5' 端带帽, 3' 端polyA

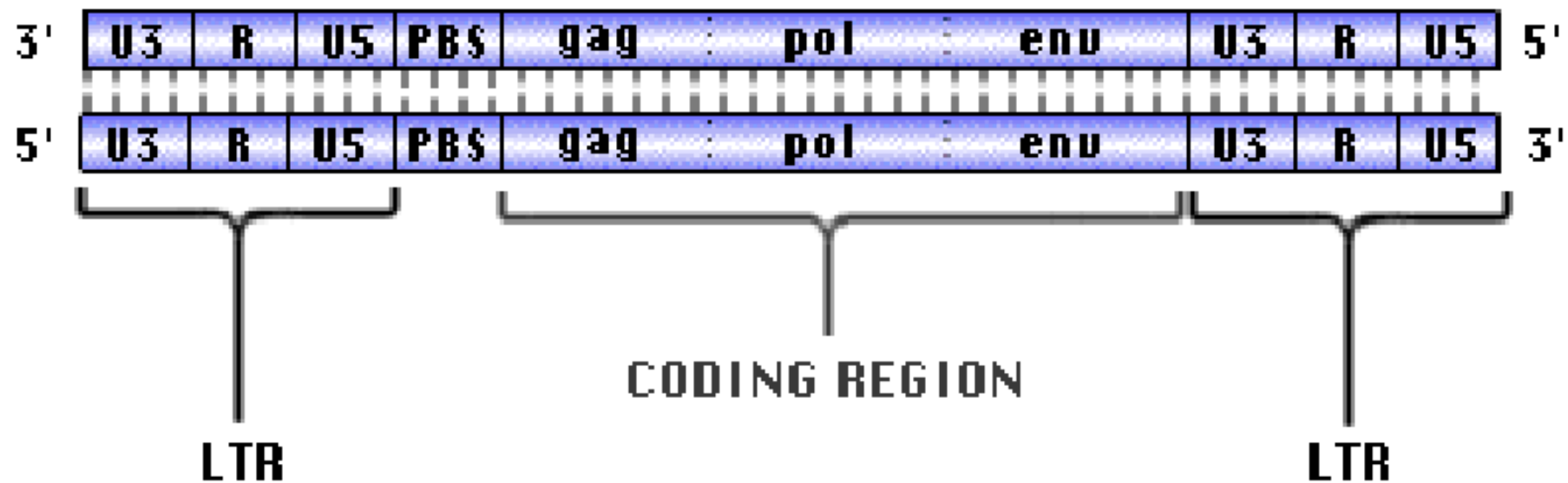
两端各有短重复序列及与其相邻的U5和U3序列



反转录病毒整合到 宿主基因组后结构

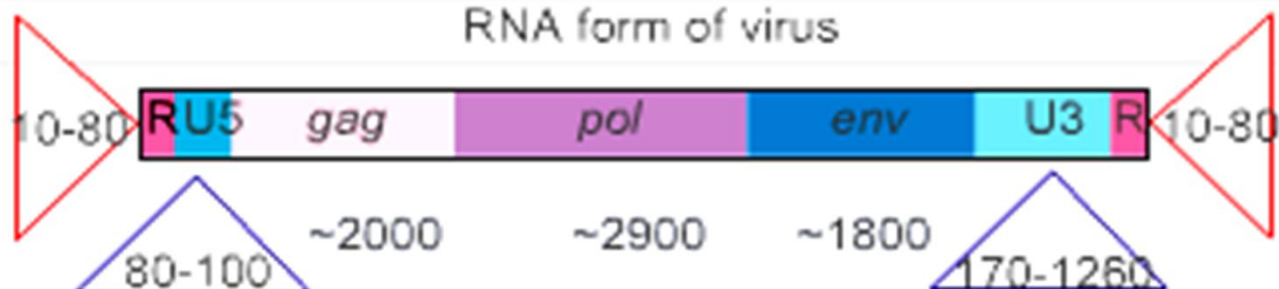
两端出现LTR结构：

U3-R-U5



Retroviral genomes exist as RNA and DNA sequences

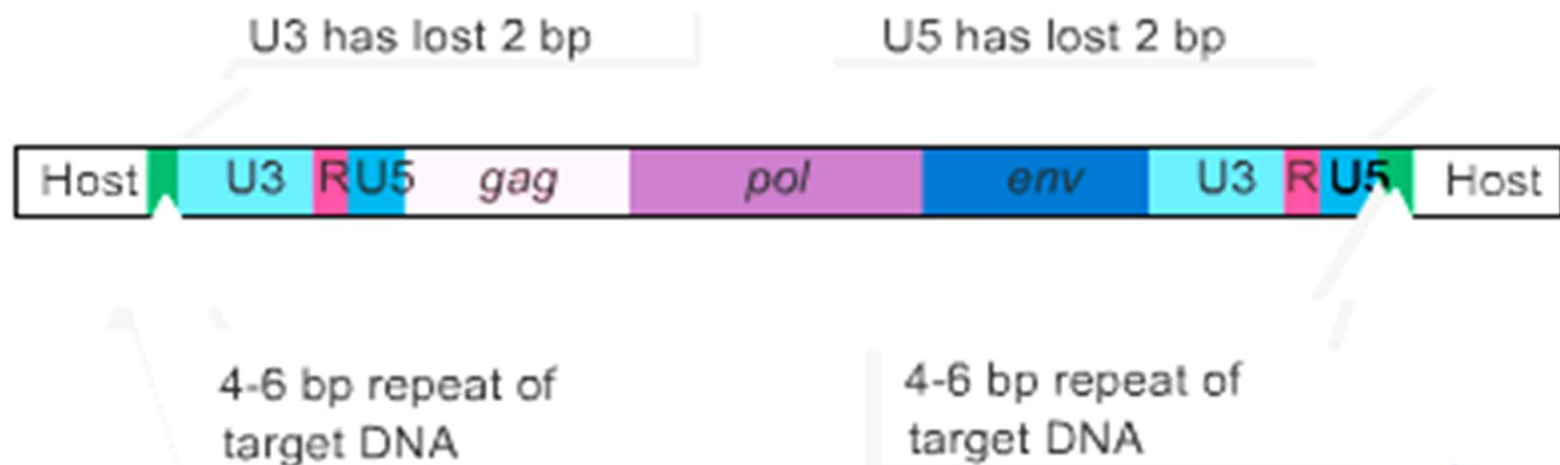
RNA form of virus



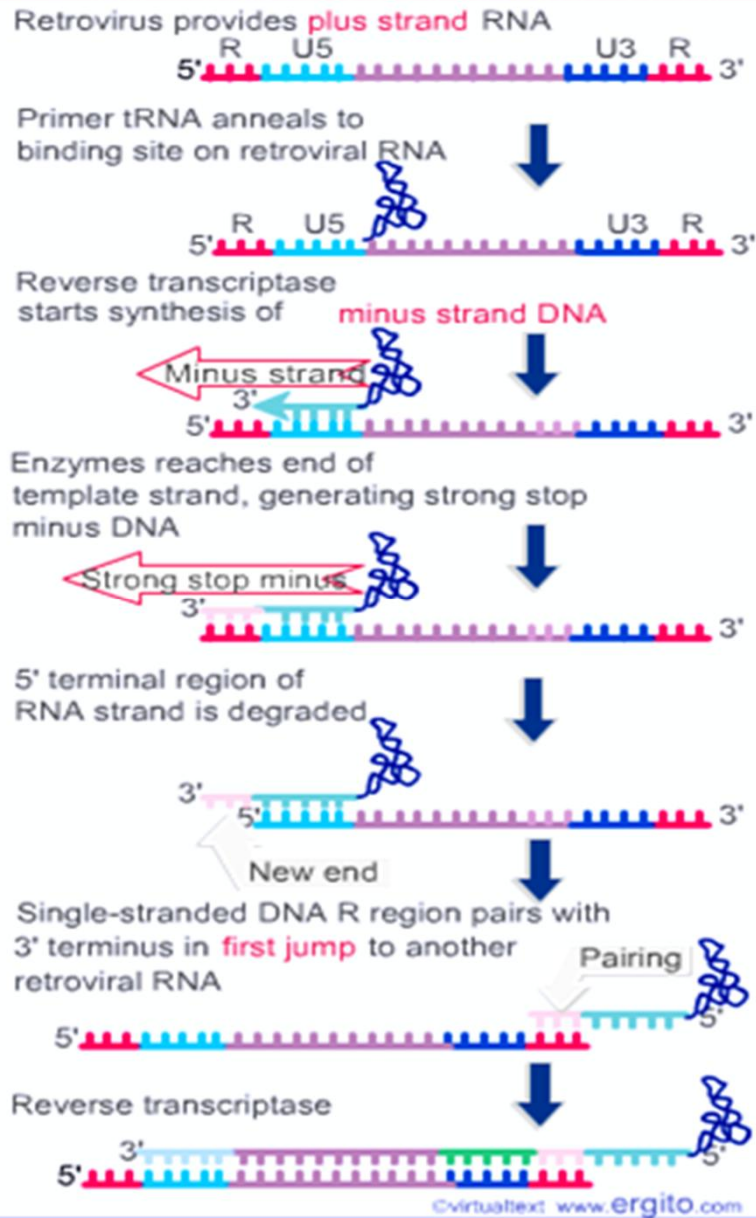
Linear DNA form of virus



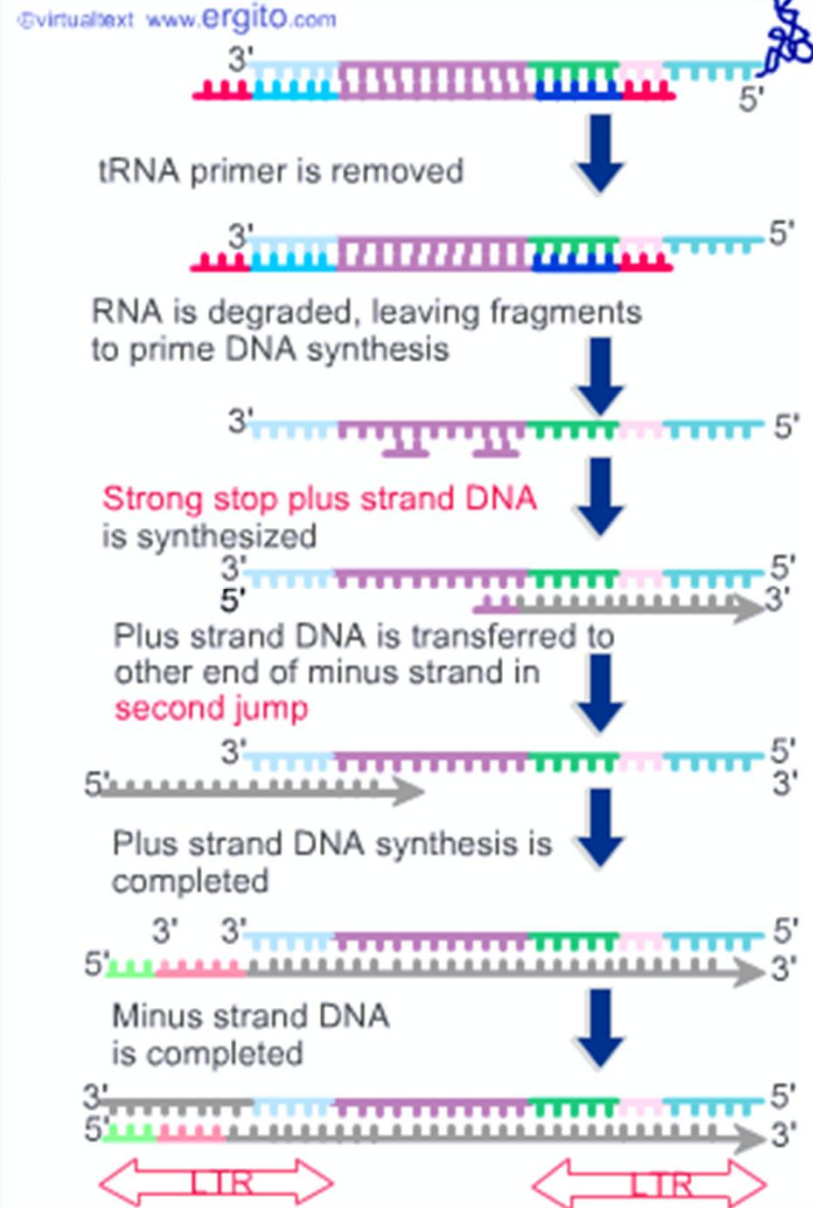
Integrated DNA form of virus



Minus strand synthesis requires transfer

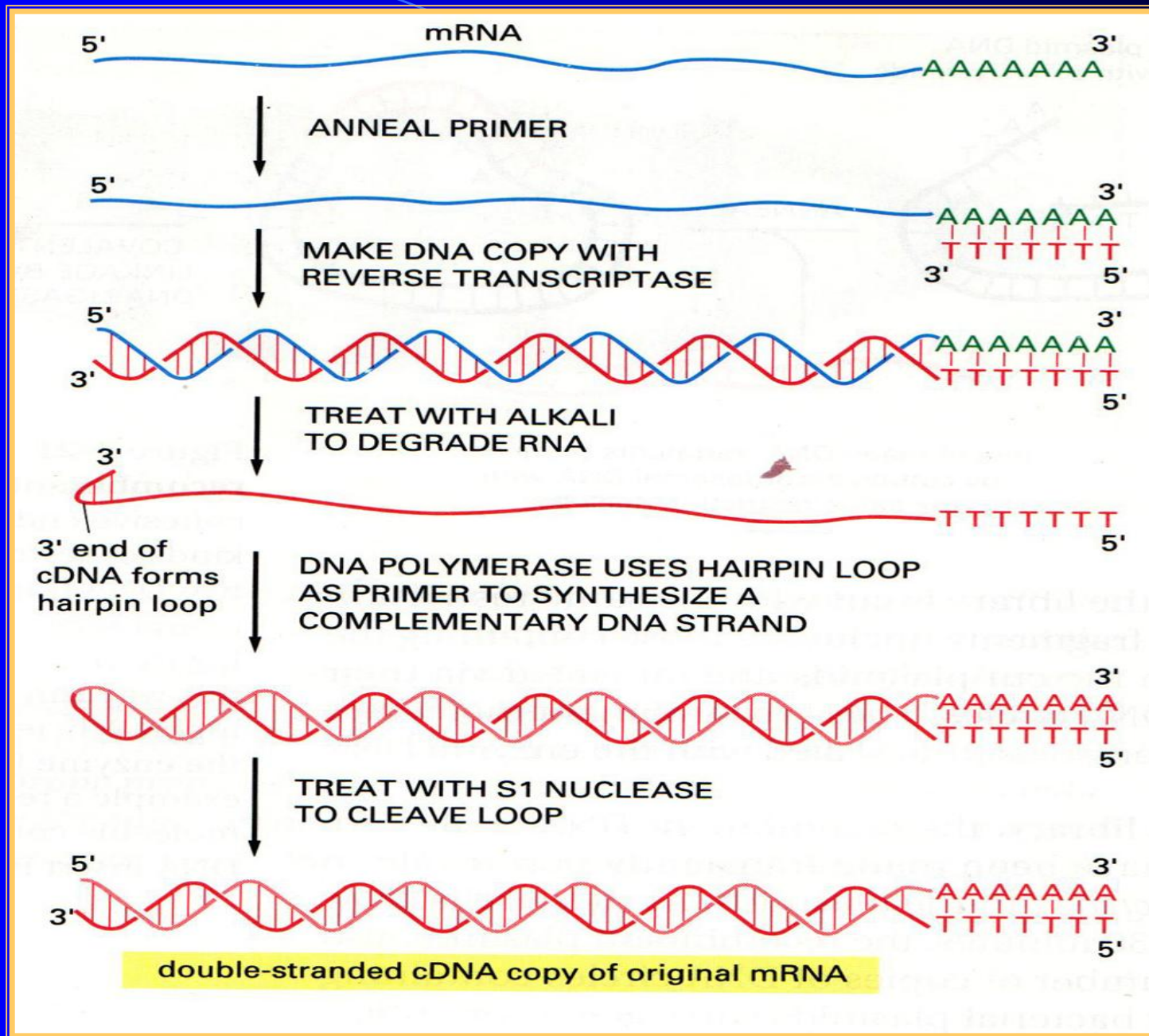


Plus strand transfer requires a jump



反转录过程示意图

cDNA制备



反转录酶意义

- ❖ 合成cDNA 建立cDNA文库
- ❖ 去内含子，表达外源蛋白
- ❖ 基因治疗 RT-PCR

建立cDNA文库:

从真核细胞分离总 mRNA $\xrightarrow{\text{逆转录酶}}$ cDNA \longrightarrow 将其插入载体内，构成重组DNA \longrightarrow 转化 E. coli \longrightarrow 得到克隆（即为cDNA文库）

原核生物转录要点

- ❖ 不对称转录
- ❖ 模板链、非模板链、有义链、反义链、编码链
- ❖ 转录和复制的区别
- ❖ RNAPol 各亚基的结构和功能
- ❖ Rifampin对RNAPol 抑制的分子机制
- ❖ 启动子的结构
- ❖ 原核生物转录终止的机理
- ❖ 逆转录酶性质
- ❖ 反转录病毒基因组特征