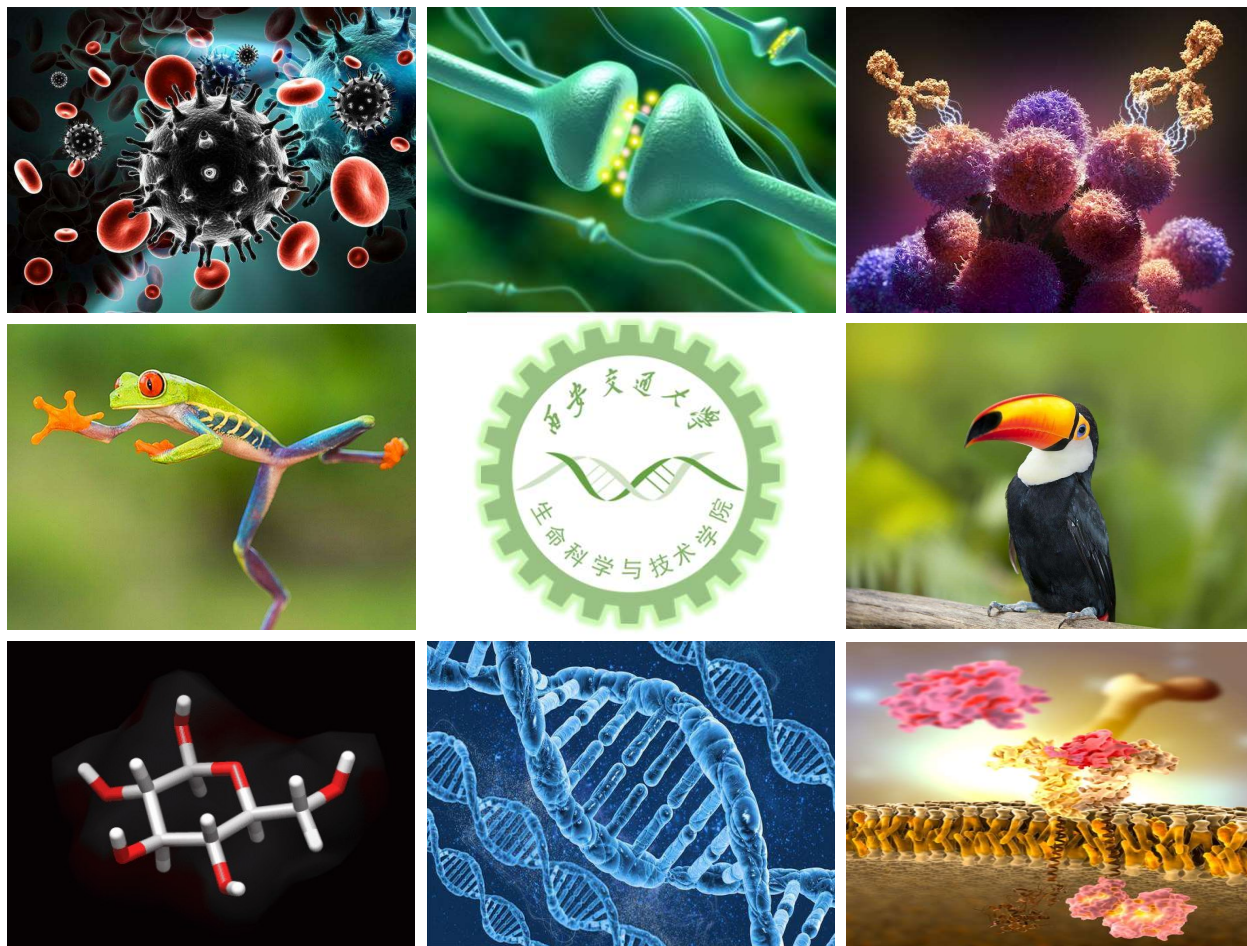




西安交通大学
XI'AN JIAOTONG UNIVERSITY

生命科学基础 I

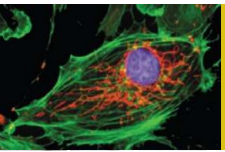


Chapter 5 细胞遗传信息的 表达及调控

冯怡

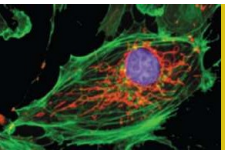


生命科学与技术学院
School of Life Science and Technology

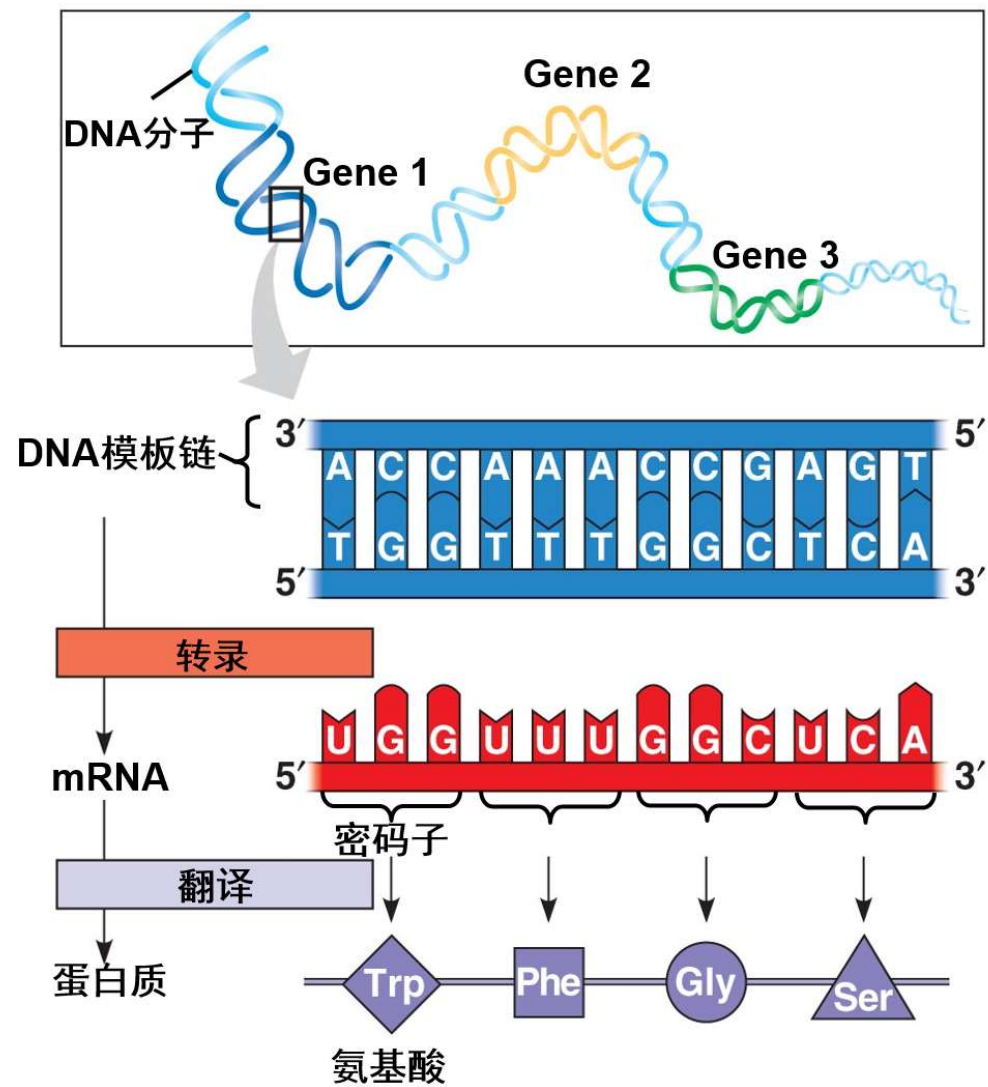


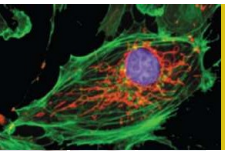
遗传信息的传递

- ❖ DNA的信息是特定的核苷酸序列
- ❖ 生物遗传的DNA通过控制蛋白质的合成而产生特定的性状
- ❖ DNA指导蛋白质合成的过程称为**基因表达 (Gene expression)**
 - 包括两个阶段：
 - 转录 (Transcription)**
 - 翻译 (Translation)**



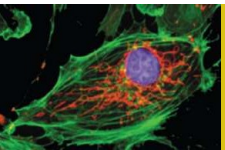
从DNA到蛋白质





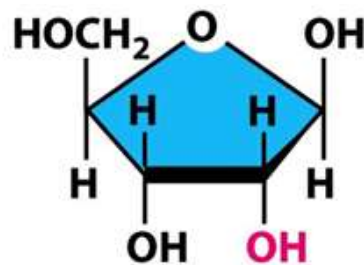
遗传信息的传递

- ❖ 广义上讲，“基因表达”是指将DNA序列中编码的信息翻译成对细胞或生物体有一定影响的产物的过程。
- ❖ 如果基因的最终产物是蛋白质，则基因表达包括转录和翻译
- ❖ 但是，当RNA分子是基因的最终产物时，基因表达不需要翻译



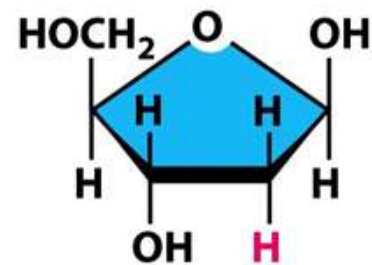
RNA的化学结构

(A)



核糖

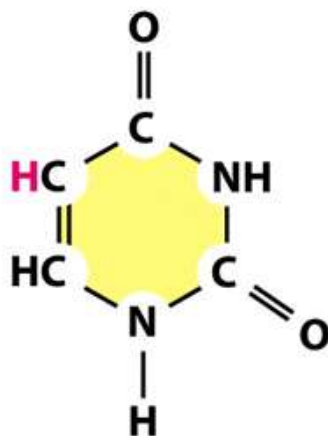
存在于RNA



脱氧核糖

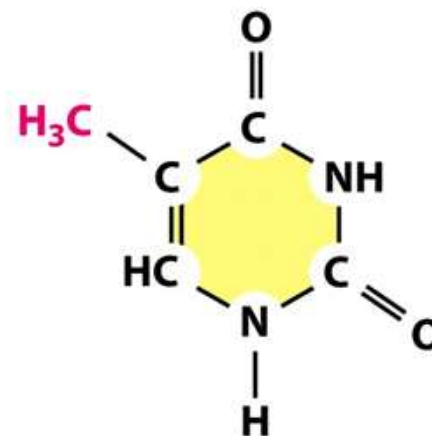
存在于DNA

(B)



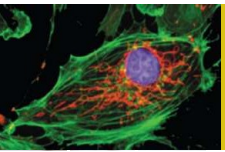
尿嘧啶

存在于RNA



胸腺嘧啶

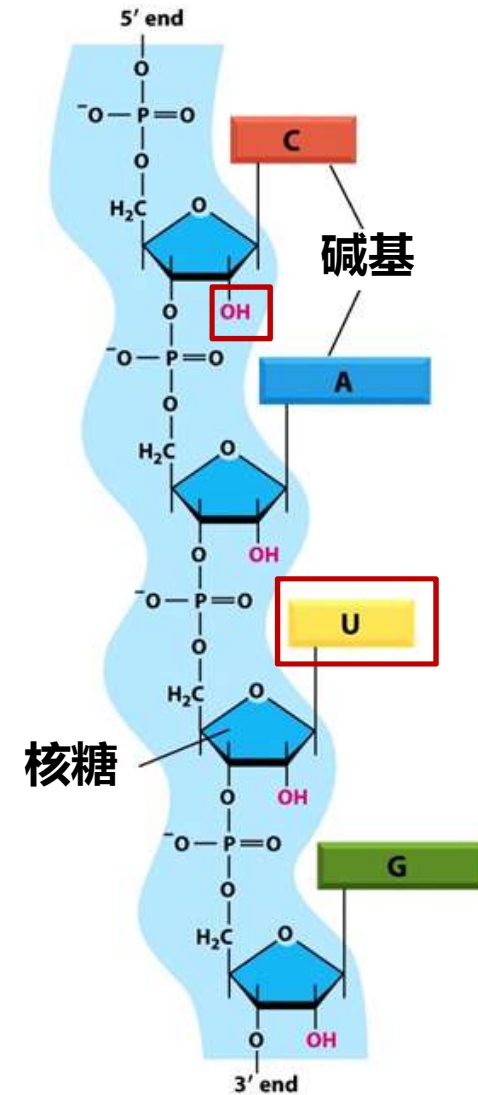
存在于DNA

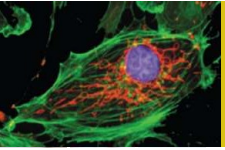


RNA分子通常是一条单链

❖ RNA分子中核苷酸之间的磷酸二酯键与DNA中的键相同，并具有方向性

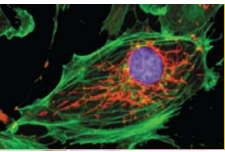
- RNA的戊糖是核糖；
- RNA的嘧啶是胞嘧啶和尿嘧啶。





转录：从DNA到RNA

- ❖ 转录是指在RNA聚合酶的作用下，以双链DNA中的一条单链作为模板，按照A-U和C-G配对的原则合成RNA的过程
- ❖ 转录是DNA遗传信息表达的第一步



参与转录的物质:

➤原料: **NTP (ATP, UTP, GTP, CTP)**

➤模板: **DNA**

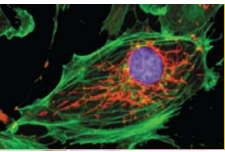
rNTP/NTP:三磷酸核糖核苷
ribonucleoside triphosphate

➤酶: **RNA聚合酶(RNA polymerase, RNA-pol)**

- RNA合成由RNA聚合酶催化, 该酶将DNA双链撬开, 催化核糖核苷酸之间形成3', 5' -磷酸二酯键

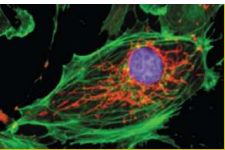
➤其他蛋白质因子:

σ 因子 (原核)、转录因子 (真核) 等

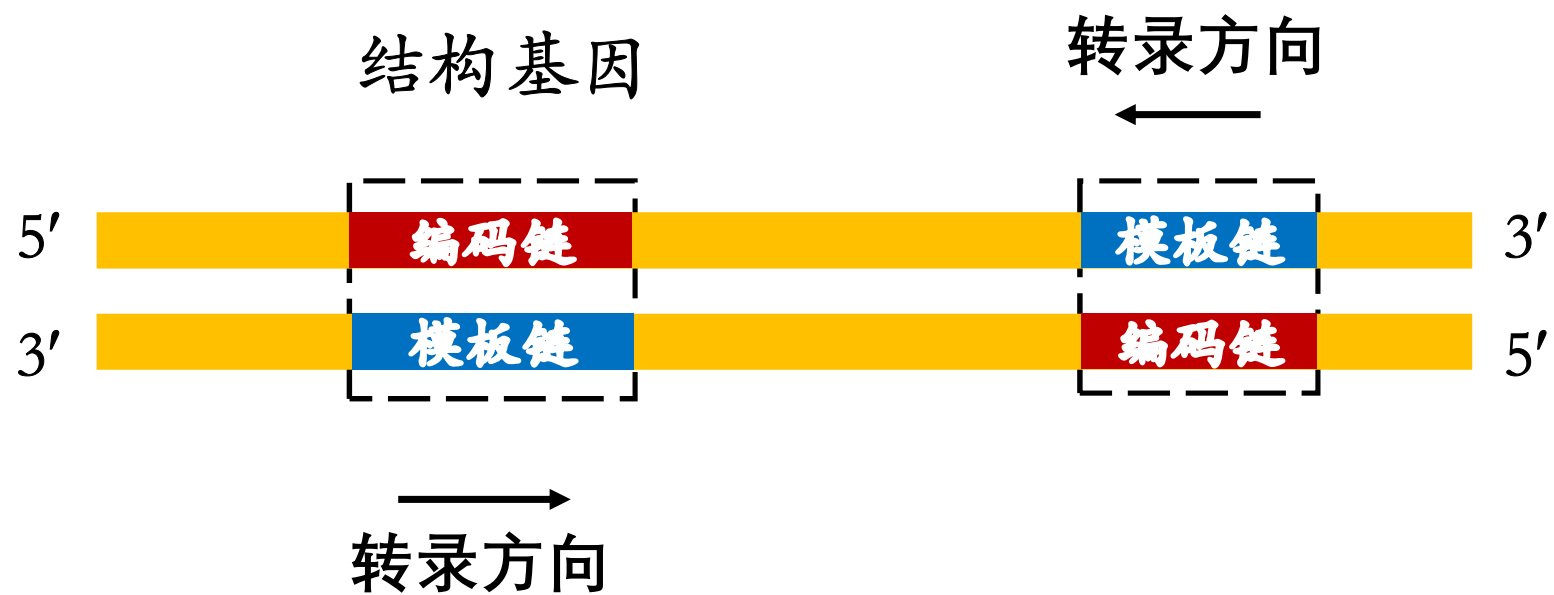


原核生物转录的模板

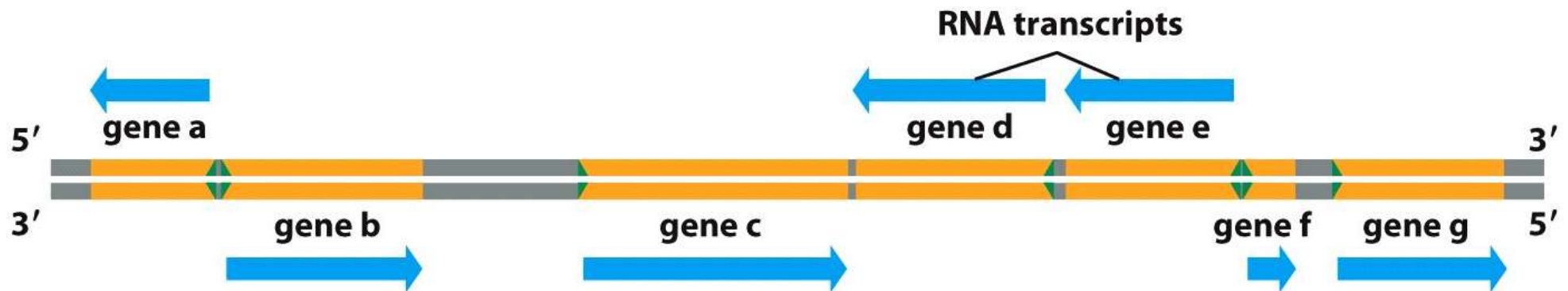
- DNA 分子上转录出 RNA 的区段，称为 **结构基因 (structural gene)**。
- 转录的这种选择性称为 **不对称转录 (asymmetric transcription)**，它有两方面含义：
 - 在DNA分子双链上，一股链用作模板指引转录，另一股链不转录
 - 模板链并非总是在同一单链上



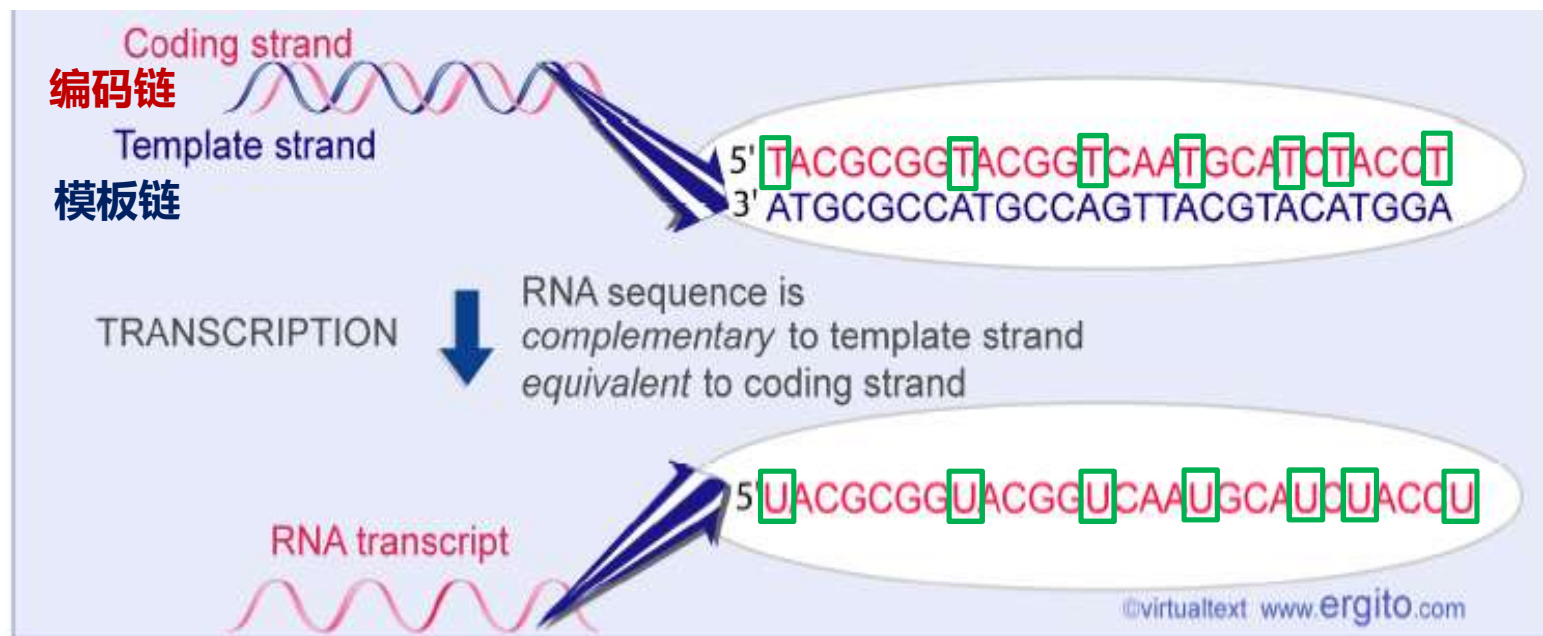
不对称转录

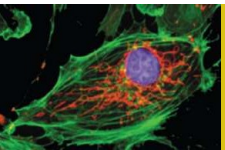


Directions of transcription along a short portion of a bacterial chromosome

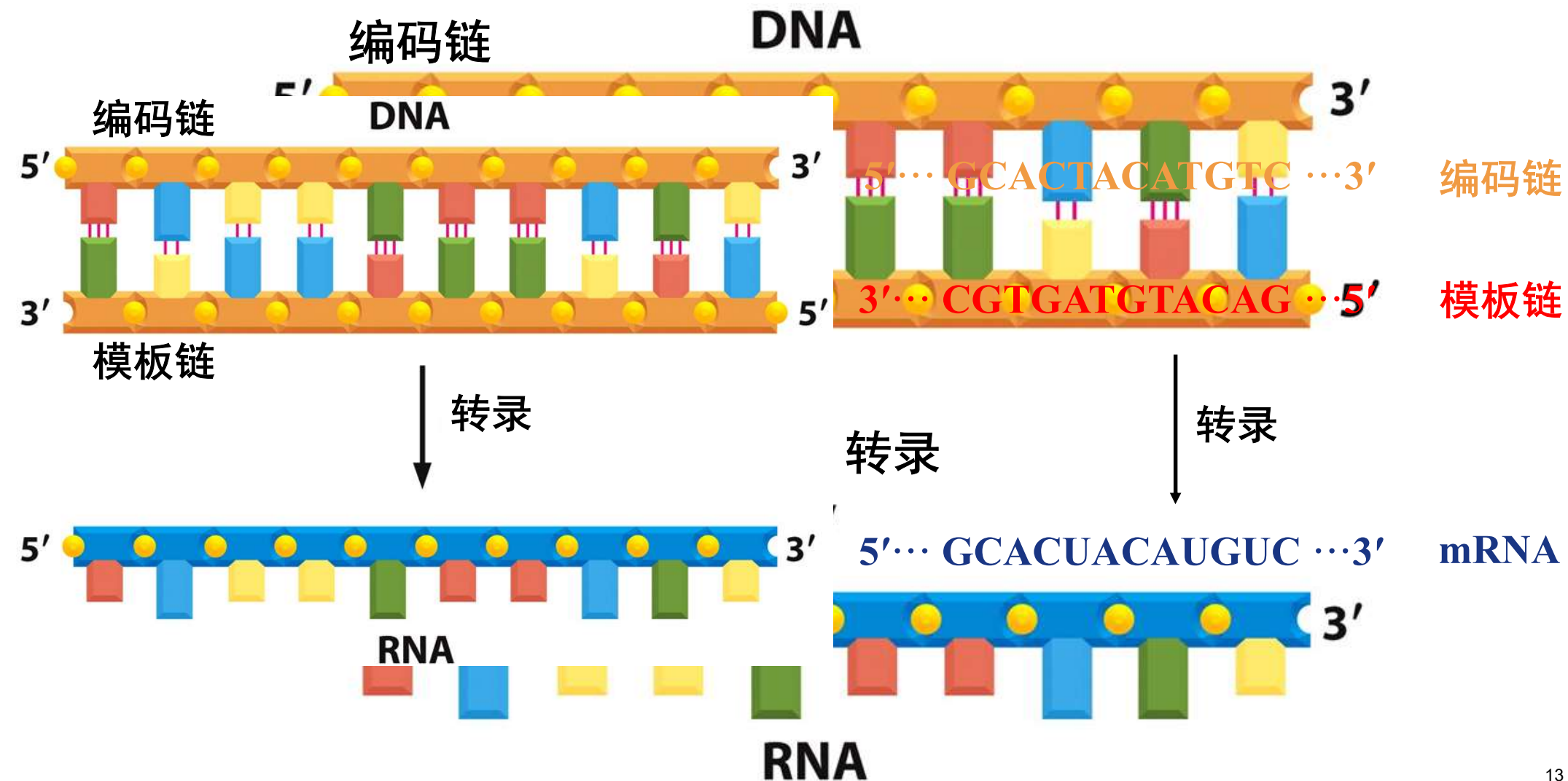


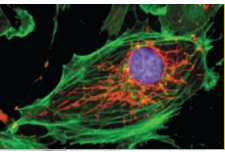
- **模板链(template strand):** DNA双链中, 转录时作为RNA合成模板的一股单链。
 - 也称作**反义链**或**Watson链**
- **编码链(coding strand):** 相对的另一股单链。
 - 也称为**有义链**或**Crick链**





转录：从DNA到RNA





练习

1. 一段序列为5'AGCATCTA3'的模板链获得的转录产物序列为(**C**)

A. 5'TCGTAGAT3'

B. 5'UCGUAGAU3'

C. 5'UAGAUGCU3'

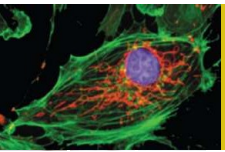
D. 5'TAGATGCT3'

答案解析:

5'AGCATCTA3'-模板链

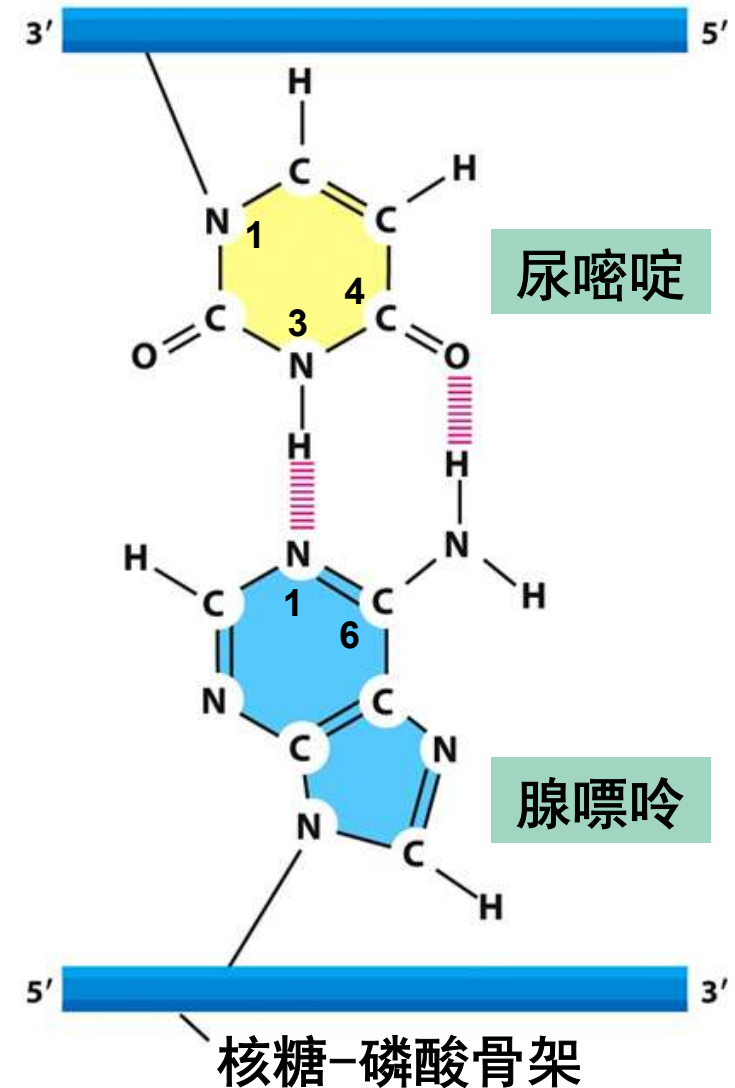
3'UCGUAGAU5'-RNA链

产物:5' UAGAUGCU3'



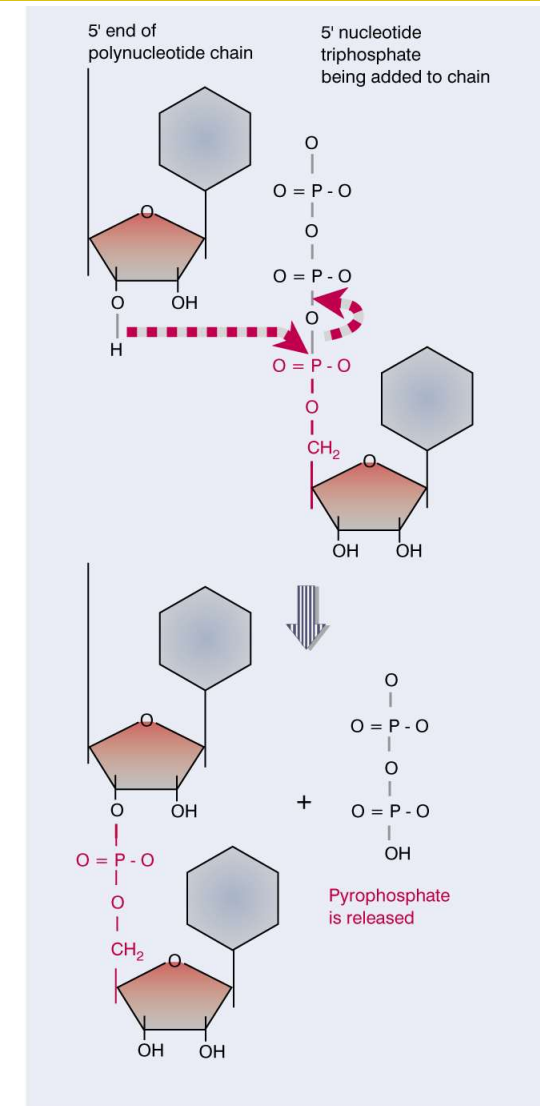
DNA的转录

- ❖ 转录遵循碱基互补配对原则，尿嘧啶替代胸腺嘧啶
- ❖ 原核生物中，所有的RNA分子都是通过同一种RNA聚合酶合成

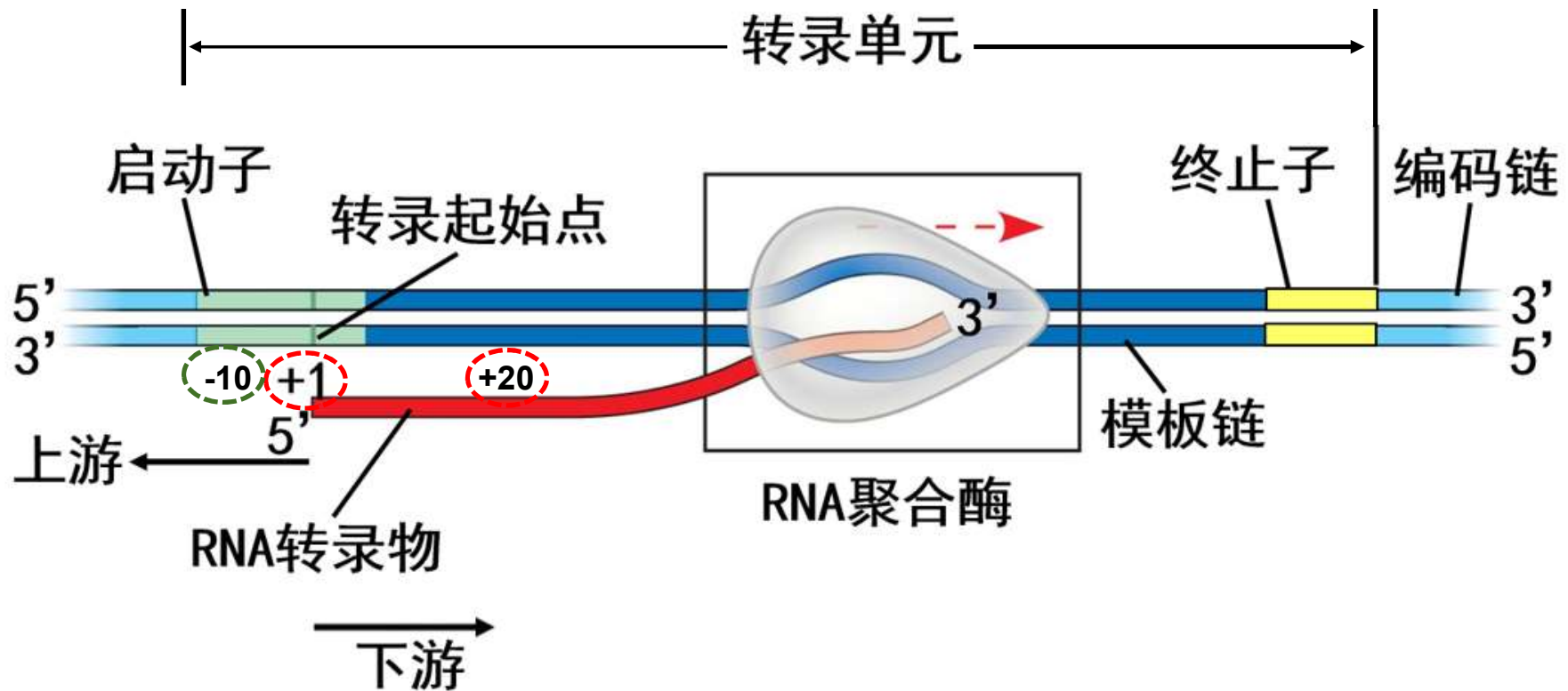


RNA的合成

- ❖ 所有核苷酸的合成都是RNA链末端的3'-OH与5'-三磷酸基团之间的缩合反应
- ❖ 新加入的核苷酸失去末端的两个磷酸基团(β 和 γ), 其 α 磷酸基团与RNA链3'-OH之间形成磷酸二酯键



转录单元

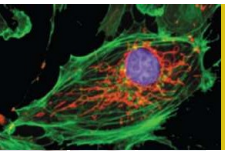


转录单元 (Transcription unit)： 是一段从启动子开始到终止子结束的DNA序列

转录单元

- 原核细胞：一个转录单元中可以有多多个编码基因
- 真核细胞：一个转录单元中只有一个编码基因





原核生物的转录

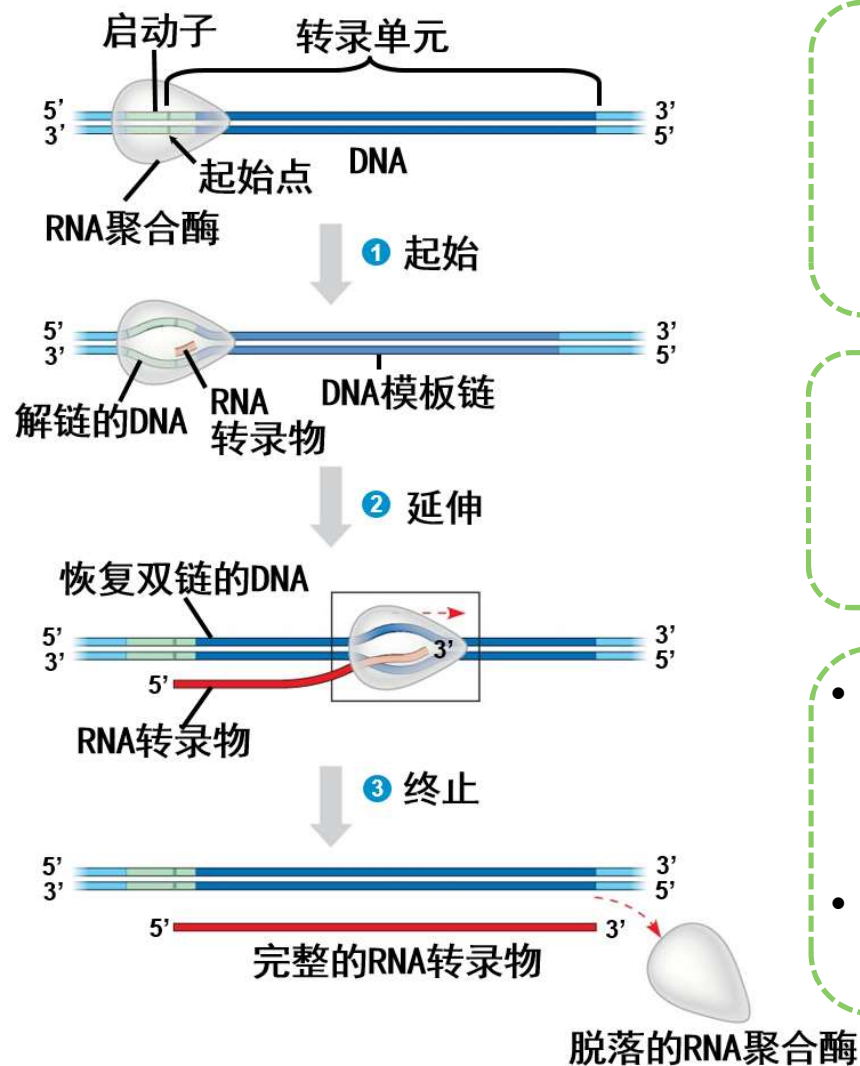
- ❖ **启动子 (Promoter)** : RNA 聚合酶识别、结合并启动转录的一段 DNA 序列
- ❖ **起始点 (Startpoint)** : 指RNA合成第一个核苷酸所对应的DNA序列中的位置, 通常标识为+1
- ❖ **终止子 (Terminator)** : 给予RNA聚合酶转录终止信号的DNA序列
- ❖ **转录单元 (Transcription unit)** : 是一段从启动子开始到终止子结束的DNA序列

转录的过程

❖ 起始 (Initiation)

❖ 延伸 (Elongation)

❖ 终止 (Termination)



• 限速阶段

1. RNA聚合酶与启动子识别
2. 转录泡形成
3. 启动子逃离/清理

RNA聚合酶

- 5'→3'方向延伸
- RNA聚合酶校对功能

• 终止子

1. Rho因子非依赖性终止子
2. Rho因子依赖性终止子

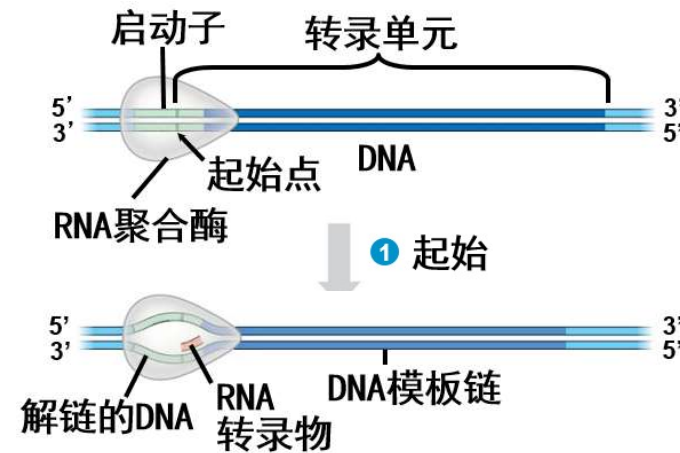
• 原核:

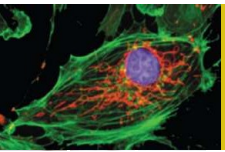
转录翻译耦联

转录的起始

❖ 转录起始需要解决两个问题：

- RNA聚合酶必须准确地结合在转录模板的起始区域
- DNA双链解开，使其中的一条链作为转录的模板

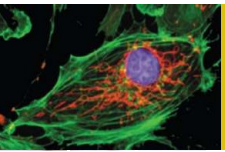




启动子

❖ **启动子 (Promoter)** 是RNA 聚合酶识别、结合并启动转录的一段DNA 序列

- 它含有RNA 聚合酶特异性结合和转录起始所需的保守序列
- 多数位于结构基因转录起始点的上游
- 启动子本身不被转录
- 但有一些启动子（如tRNA启动子）位于转录起始点的下游，这些DNA序列可以被转录

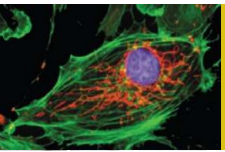


原核生物的启动子

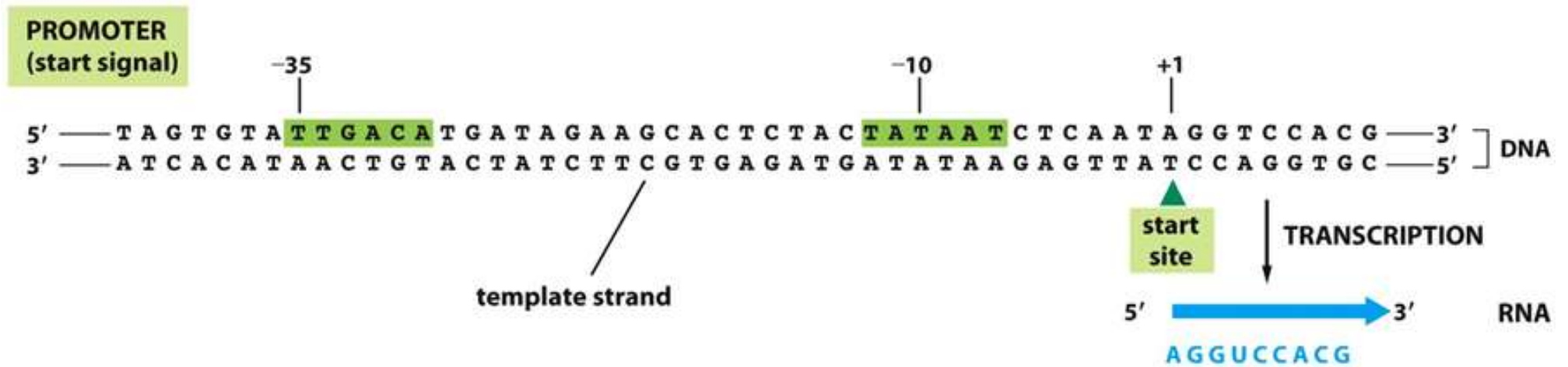
❖ 原核生物的启动子有4 个保守特征:

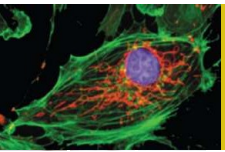
- **起始位点**通常为一**嘌呤碱基**: A or G
- **-10 区**的六脱氧核苷保守序列 (Pribnow box) : **TATAAT**
- **-35 区**的六脱氧核苷保守序列 (Sexmata box) : **TTGACA**
- -10 和-35 区之间间隔距离: **17 ± 1 bp**

❖ 不同的启动子可能在个别位点上与保守序列稍有差异



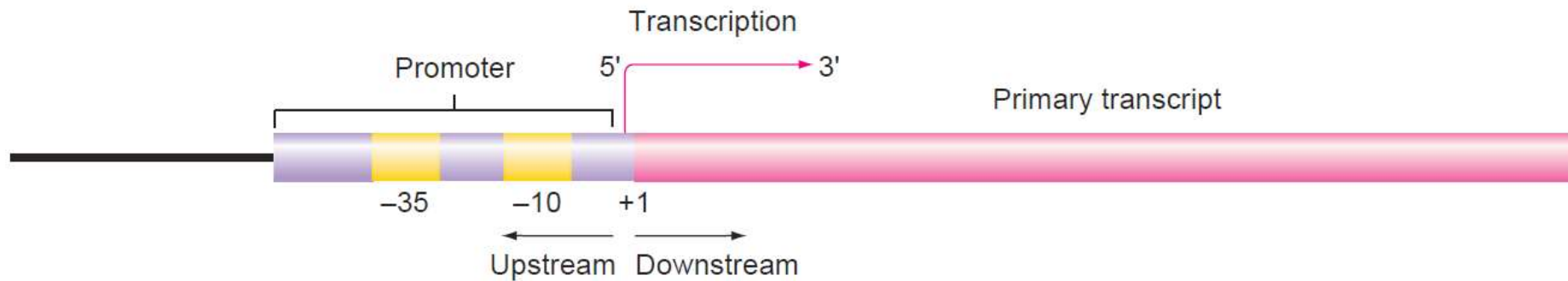
原核生物的启动子





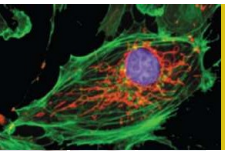
10种不同细菌基因的启动子

(a) Transcription initiation signals in bacteria



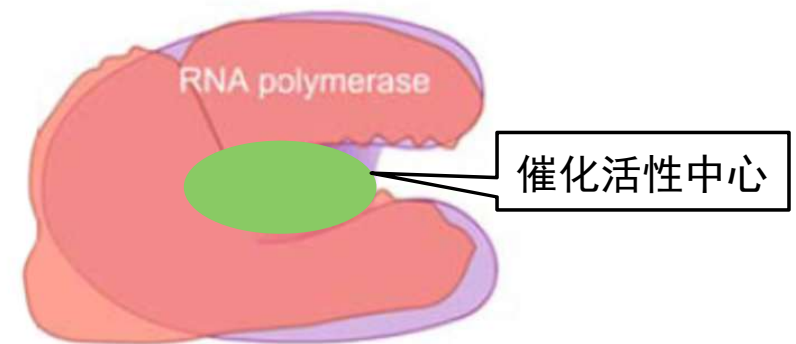
(b) Strong *E. coli* promoters

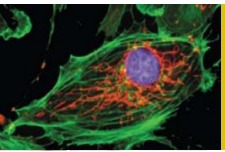
rrn X1	ATGCATTTTTCGCTTGTCTTCCTGA • • GCCGACTCCC	TATAAT	GCGCCTCC	ATCGACACGGCGGGAT
rrn (DXE) ₂	CCTGAAATTCAGGGTTGACTCTGAAA • • GAGGAAAGCG	TAATAT	AC • GCCACCTCGCGACAGTGAGC	
rrn A1	TTTTAAATTTCTCTTGTCTCAGGCCGG • • AATAACTCCC	TATAAT	GCGCCACCACTGACACGGAACAA	
rrn A2	GCAAAAATAAAATGCTTGACTCTGTAG • • CGGGAAGGCG	TATTAT	GC • ACACCCCGCGCCGCTGAGAA	
λ P _R	TACACCGTGCGTGTGTTGACTATTTTA • CCTCTGGCGGT	GATAAT	GG • TTGCATGTACTAAGGAGGT	
λ P _L	TATCTCTGGCGGTGTTGACATAAATA • CCACTGGCGGT	GATACT	GA • GCACATCAGCAGGACGCAC	
T7 A3	GTGAAACAAAACGGTTGACAACATGA • AGTAAACACGG	TACGAT	GT • ACCACATGAACGACAGTGAG	
T7 A1	TATCAAAAAGAGTATTGACTTTAAAGT • CTAACCTATAG	GATACT	TA • CAGCCATCGAGAGGGACACG	
T7 A2	ACGAAAAACAGGTATTGACAACATGA AGTAACATGCAG	TAAGAT	AC • AAATCGCTAGGTAACTACTAG	
fd VIII	GATACAAATCTCCGTTGTACTTTGTT • TCGCGCTTGG	TATAAT	CG • CTGGGCGTCAAAGATGAGTG	
Consensus	TTGACAT	15 – 17 bp	TATAAT	5' Primary transcript 3'



RNA聚合酶

- 全称： **依赖DNA的RNA聚合酶**
(DNA-dependent RNA polymerase)
- 简称： **RNA-pol**
- 活性：
 1. **5'→3' 的聚合活性**
 2. **校对活性**





RNA聚合酶

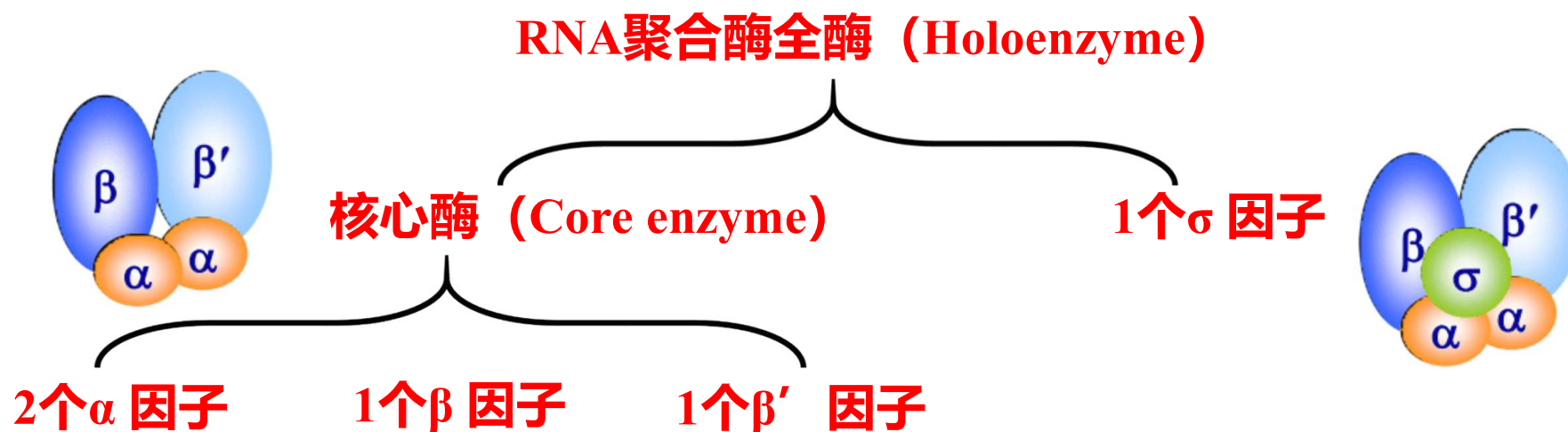
棒棒哒！



- ◆ RNA聚合酶与DNA聚合酶作用机制相似，但底物是NTP
- ◆ RNA聚合酶不需要引物而可以从头合成RNA
- ◆ RNA聚合酶具有解旋能力，不需要解旋酶帮助打开双链

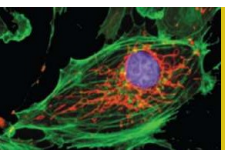
原核生物的RNA聚合酶

❖ 原核生物的RNA聚合酶是一个多亚基蛋白质：

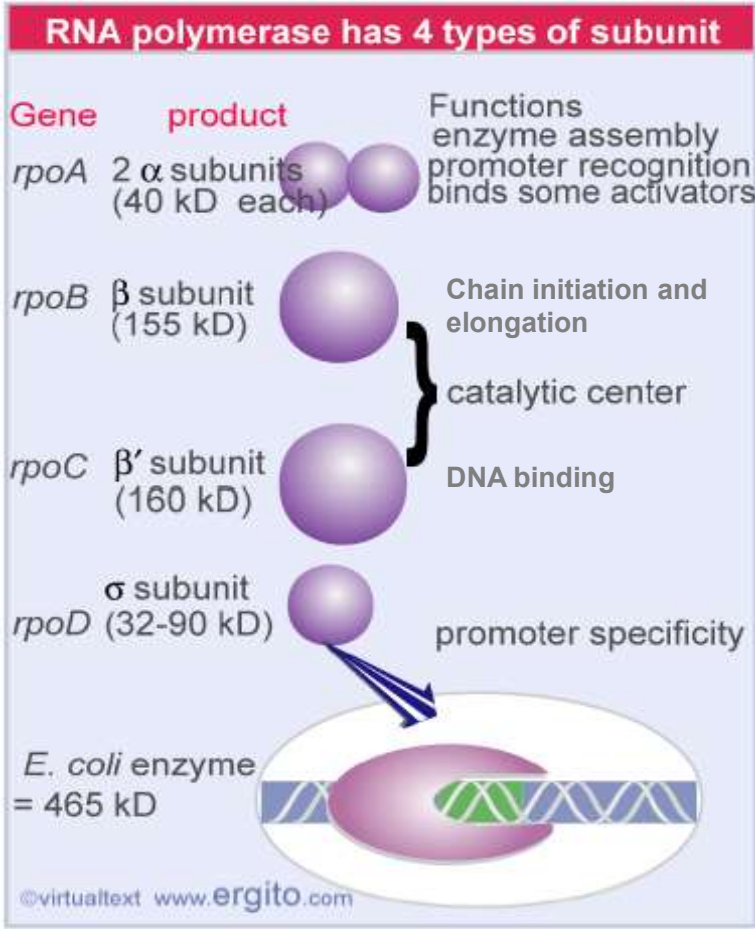


全酶($\alpha_2\beta\beta' \sigma$)可被分为两部分：核心酶($\alpha_2\beta\beta'$)和 σ 因子

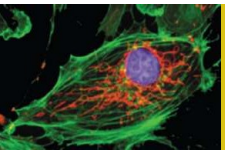
σ 亚基被认为与启动子识别特异性相关， σ 因子能够保证细菌RNA聚合酶稳定地结合到某个特异的、唯一的DNA启动子上。



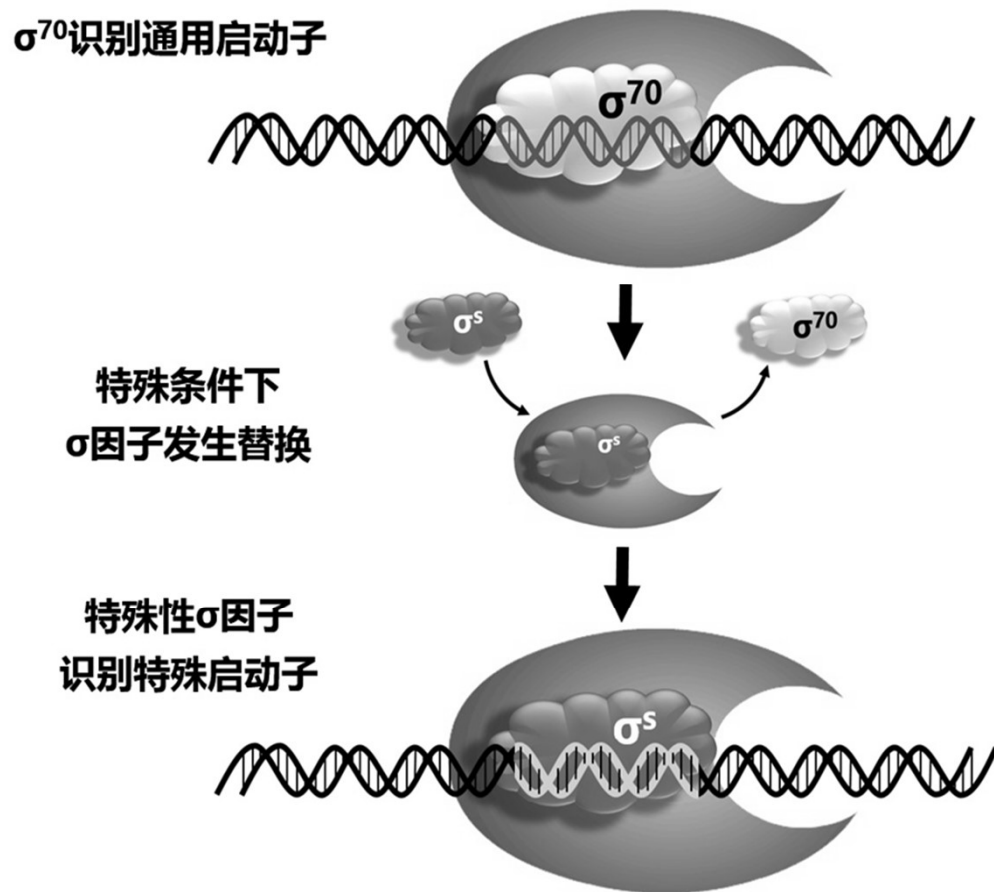
RNA聚合酶各亚基的功能



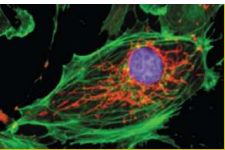
亚基	分子量	每分子酶中所含数目	功能
α	36512	2	组建核心酶的组建因子。 DNA的解链重旋， 促进RNA聚合酶与上游转录因子结合 决定哪些基因被转录
β	150618	1	链的起始与延伸 与转录全程有关（催化）
β'	155613	1	结合DNA模板（解链）
σ	70263	1	启动子特异性识别



RNA聚合酶各亚基的功能

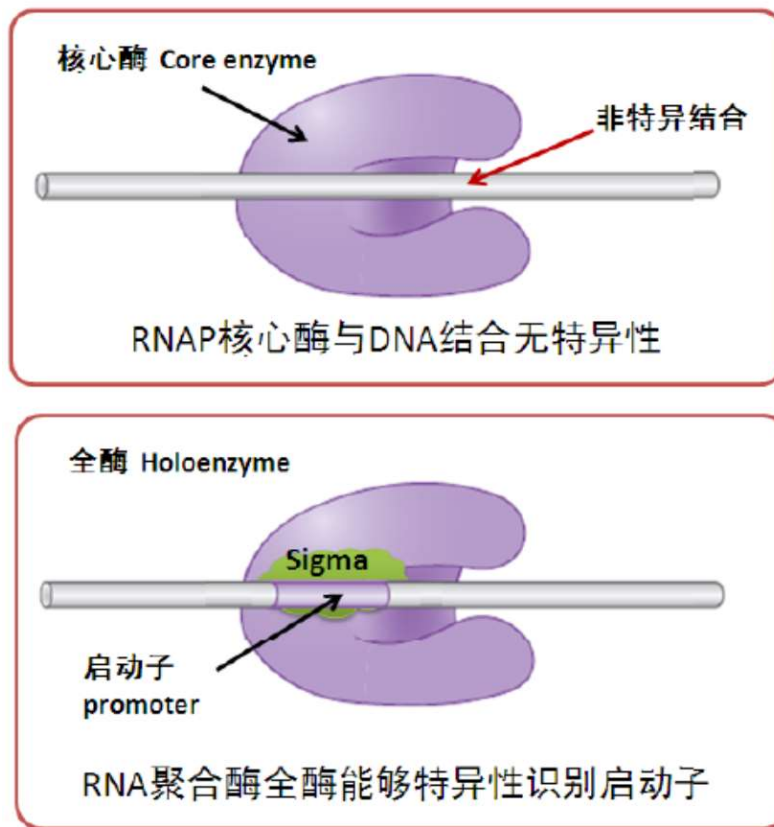


大肠杆菌的多种 σ 因子		
基因	因子	作用
<i>rpo D</i>	σ^{70}	普遍
<i>rpo S</i>	σ^s	应激
<i>rpo H</i>	σ^{32}	热休克
<i>rpo E</i>	σ^E	热休克
<i>rpo N</i>	σ^{54}	氮气
<i>fli A</i>	σ^{28}	鞭毛

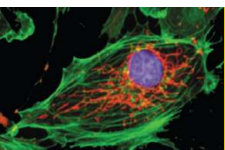


转录起始

1. RNA聚合酶与启动子识别

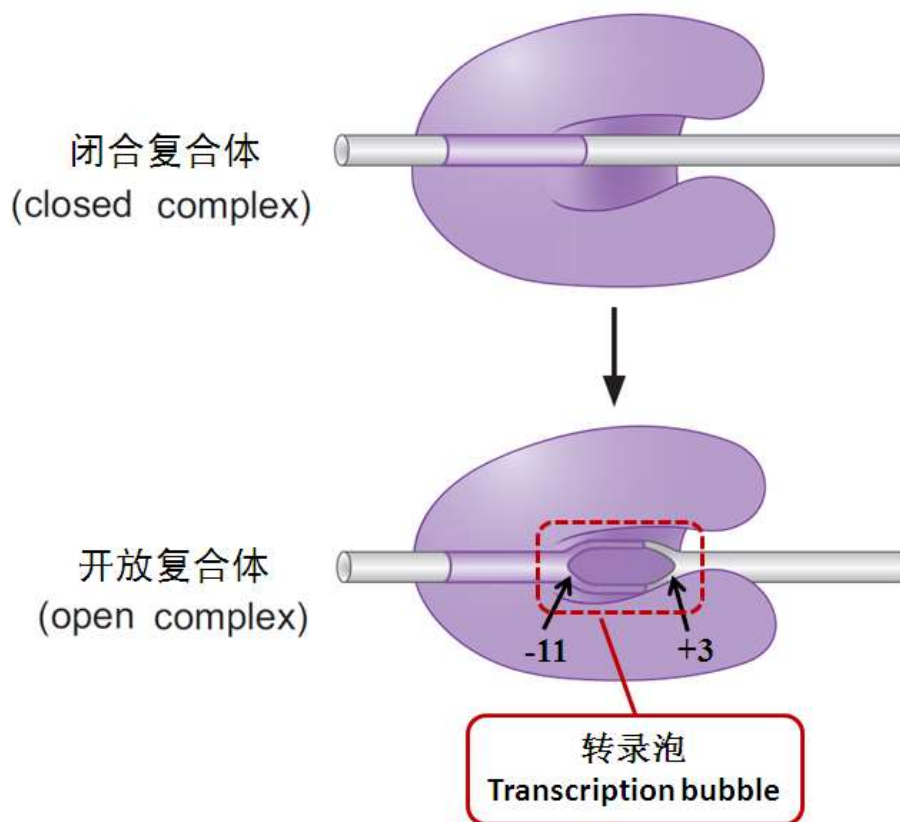


σ 因子与RNA聚合酶的核心酶结合形成RNA聚合酶全酶后，全酶对一般DNA序列的识别结合能力显著降低，而对启动子的识别结合能力显著增强

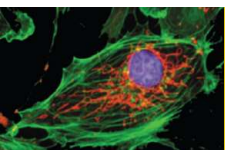


转录起始

2. 转录泡形成



RNA聚合酶全酶与启动子结合后，引起-11至+3区域的DNA发生解旋，形成一个转录泡。转录泡的形成标志着转录起始复合体由闭合复合体转换为开放复合体。



转录起始

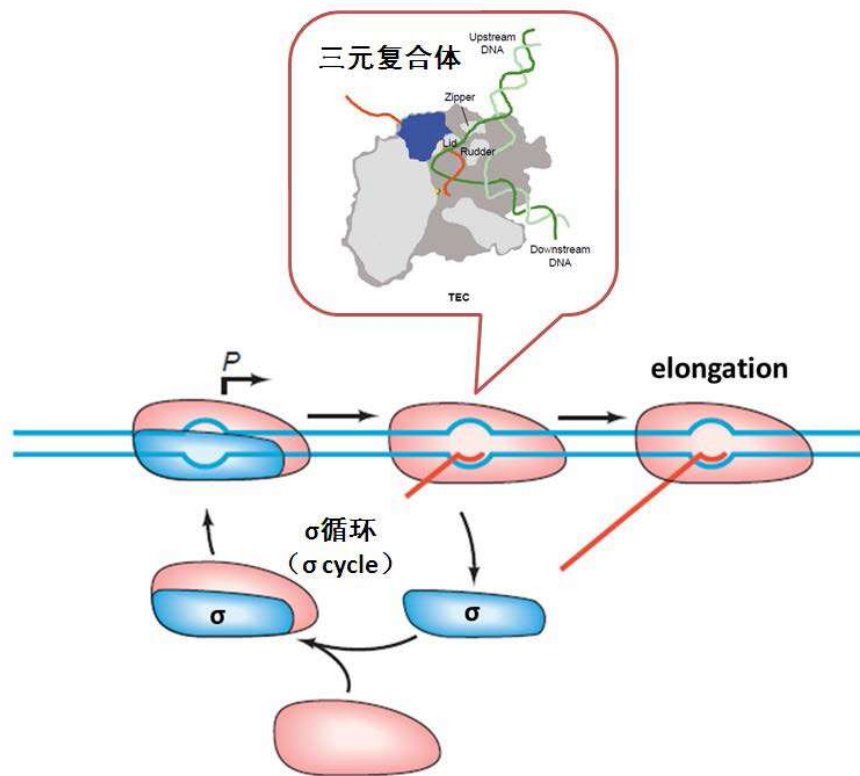
3. 启动子逃离

——RNA聚合酶脱离启动子序列，向下游开始基因的转录。

- 合成前9个核苷酸时，RNA聚合酶仍旧位于启动子上；
- 超过10个核苷酸以后，形成一个稳定的三元复合体结构：聚合酶、DNA模板和增长中的RNA链。此时，RNA聚合酶就可以离开启动子序列，转录随之进入延伸阶段。

转录起始

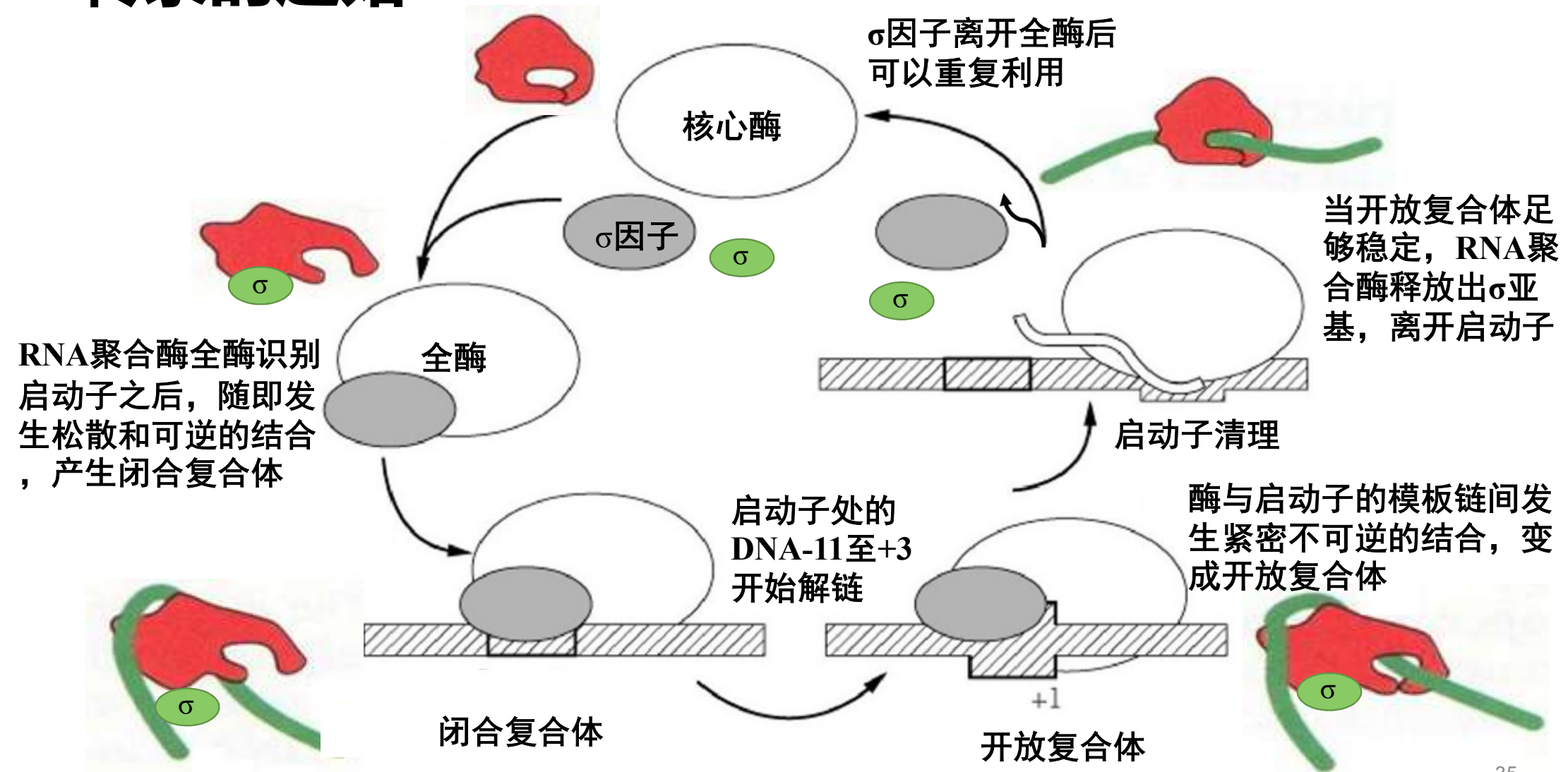
3. 启动子逃离



σ 因子结构上的变化使得他和延伸阶段的核心酶结合能力较弱，因此从复合体中解离。

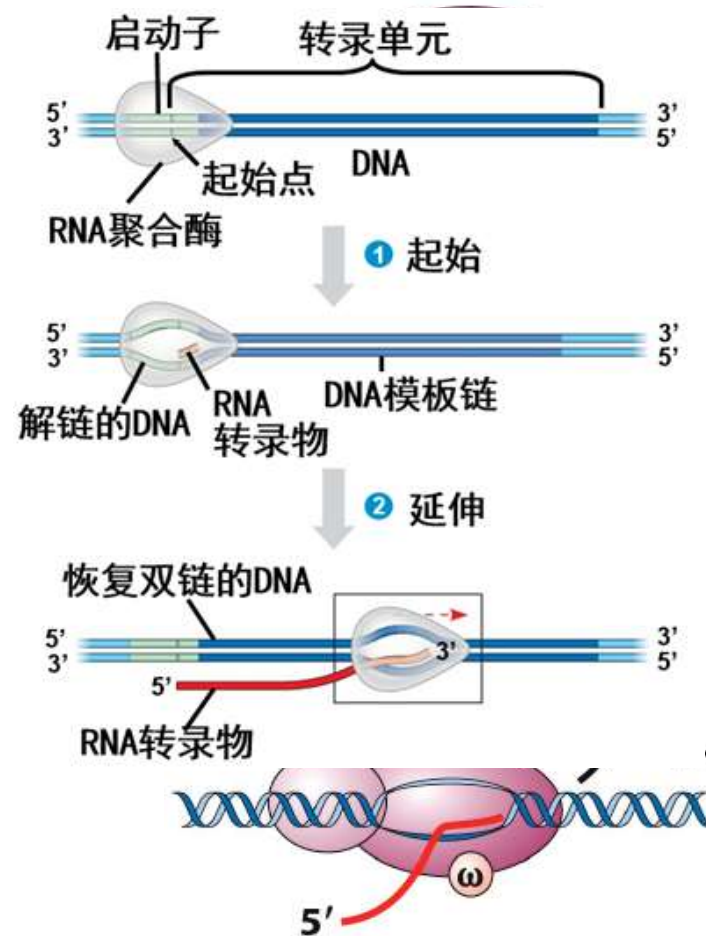
σ 因子又会被新的核心酶结合，不断刺激转录的起始来合成更多的起始RNA链以供核心酶的延伸。这一过程称为 **σ 循环 (σ cycle)**。

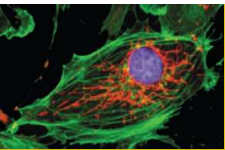
转录的起始



转录的延伸

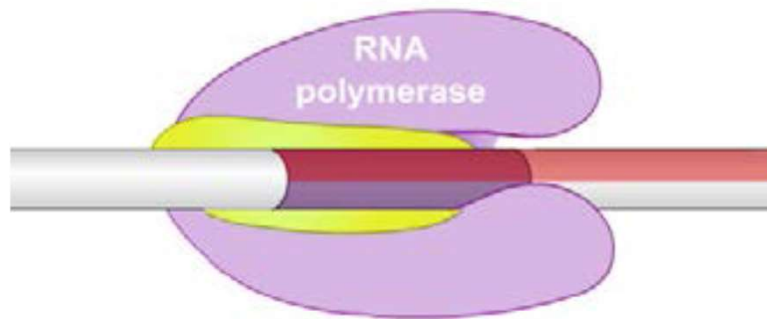
- ❖ 一旦RNA聚合酶成功合成了大约10个核苷酸，它就会中断与启动子的相互作用，并释放出 σ 因子。
- ❖ σ 因子脱落后，RNA聚合酶核心酶改变构象，与模板松弛结合，沿着DNA模板链前移
- ❖ 在核心酶的作用下，NTP不断聚合，RNA链不断延长



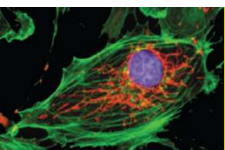


转录的延伸

1. 5' → 3' 方向延伸

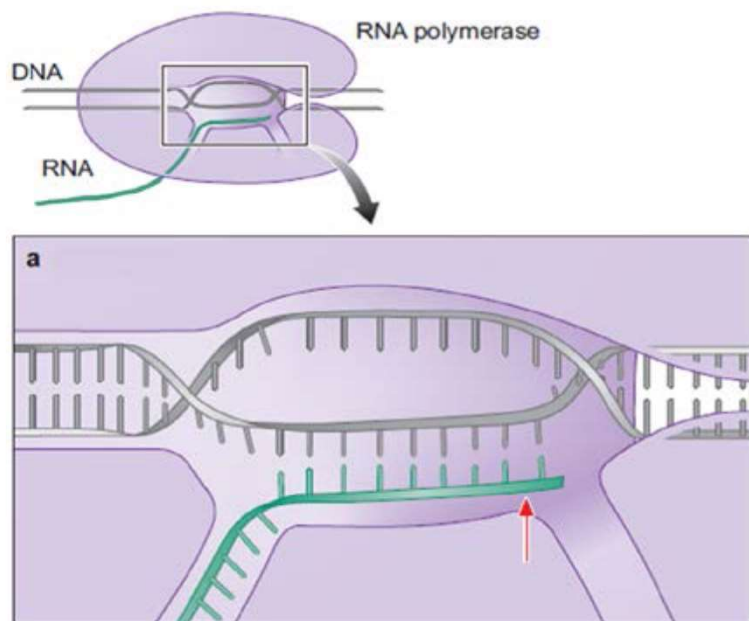


RNA聚合酶与启动子的结合具有一定的方向性，转录只能以DNA的一条链作为模板，向一个方向进行RNA的转录。



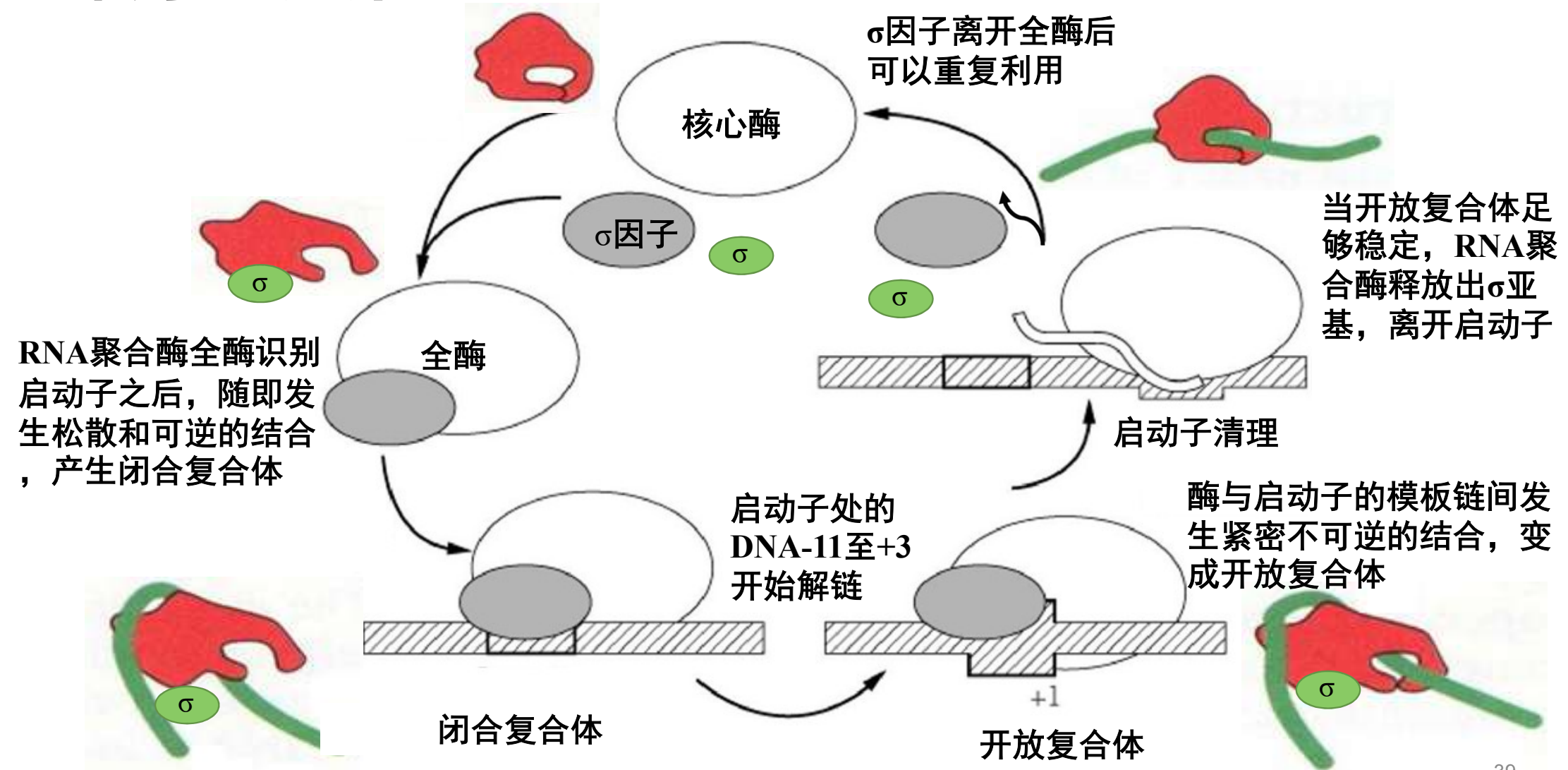
转录的延伸

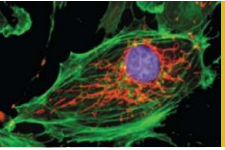
1. 5' → 3' 方向延伸



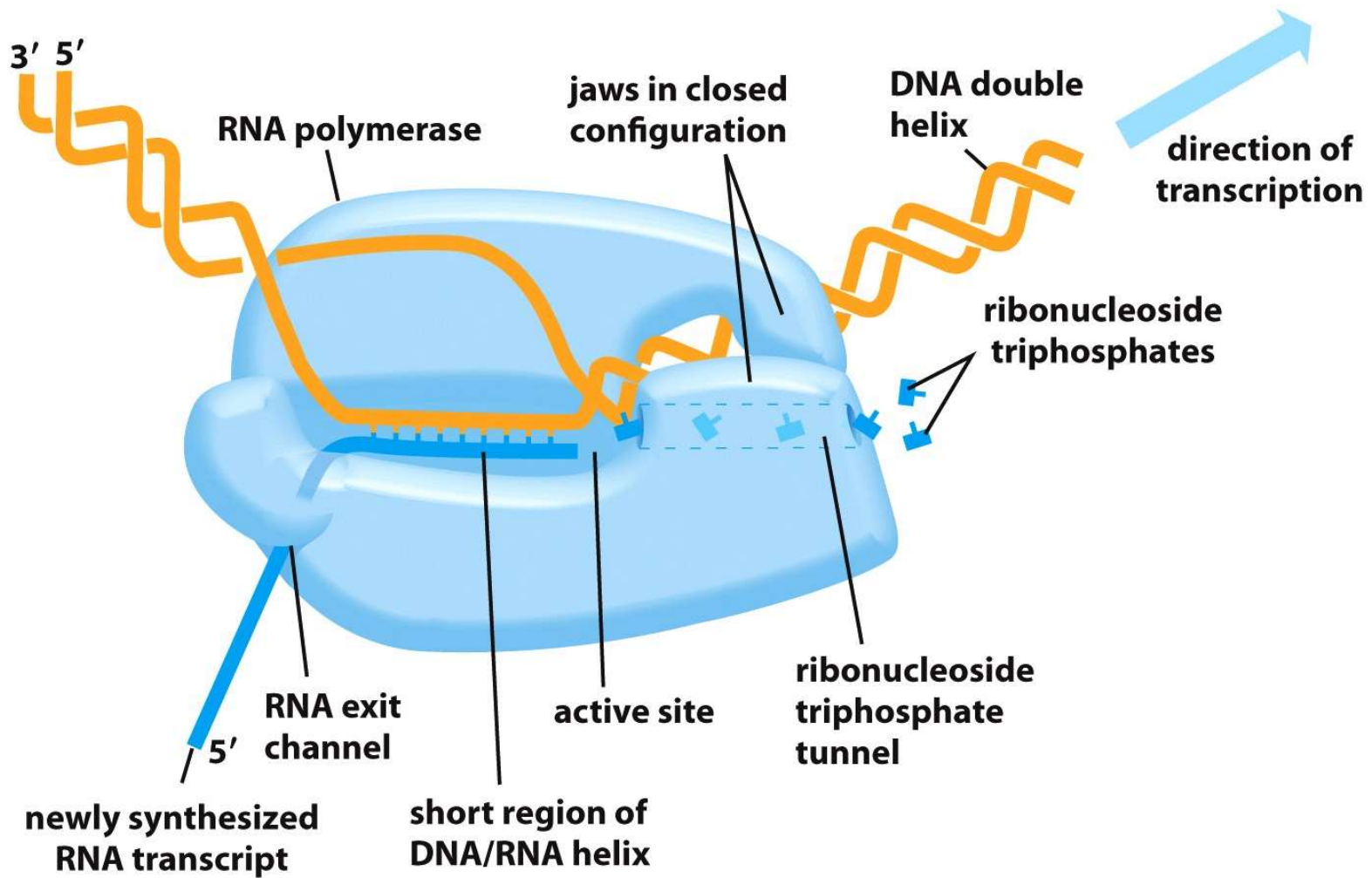
在转录泡内形成一个**8-9bp 的RNA-DNA 杂交链**，而RNA链的其余部分将从RNA聚合酶上脱落，并沿RNA出口通道释放，形成游离的RNA单链，与此同时，在转录泡的上游，DNA 模板链与其原先配对的编码链重新结合形成双螺旋。

转录的起始



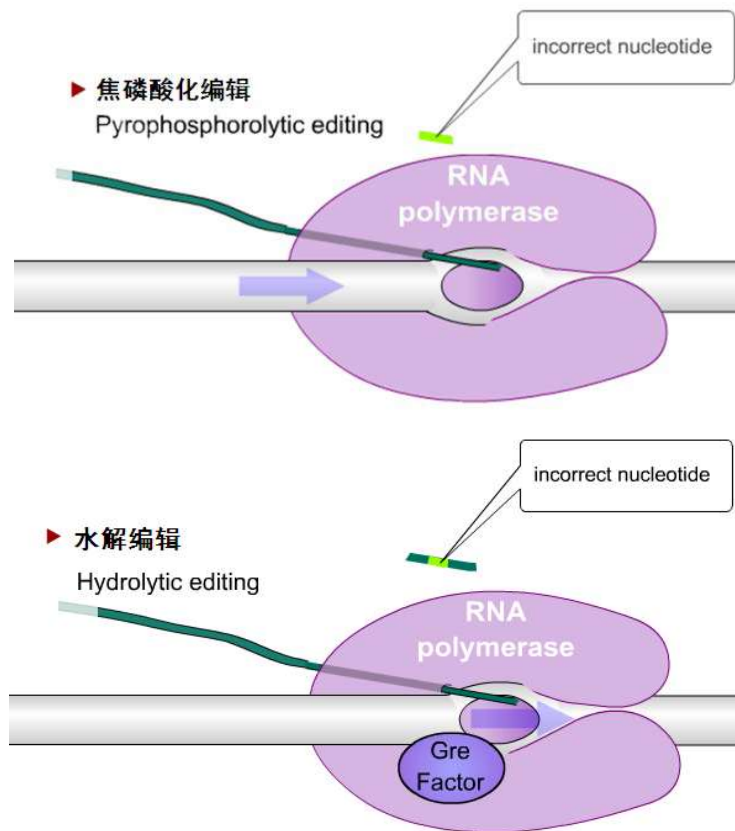


DNA is transcribed by the enzyme RNA polymerase



转录的延伸

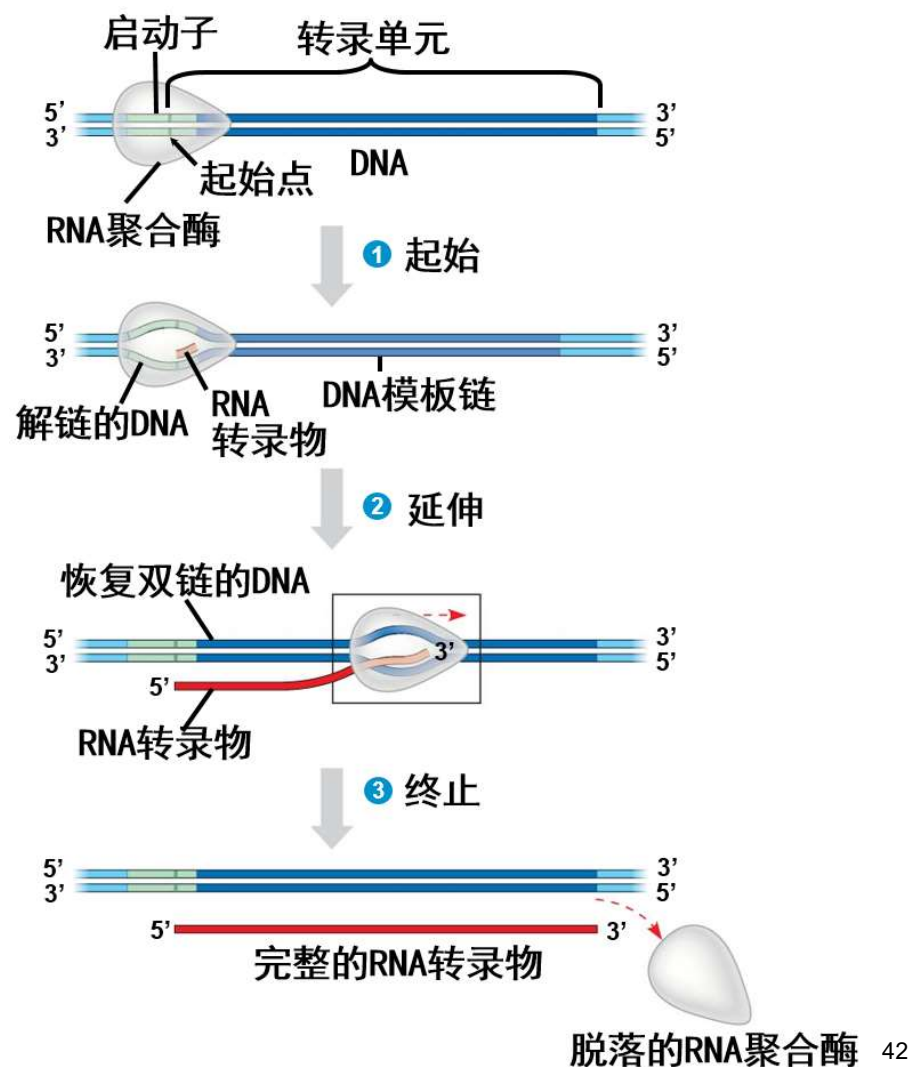
2. RNA聚合酶校对功能

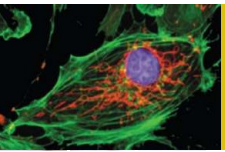


- **焦磷酸化编辑：** RNA聚合酶通过一个简单的后退反应，将错配的核苷酸从RNA生长链的3'末端切掉，再添加上另一个核苷酸。
- **水解编辑：** RNA聚合酶后退1个或多个核苷酸的位置，并切除含有错误的一段RNA序列。（Gre）

转录的终止

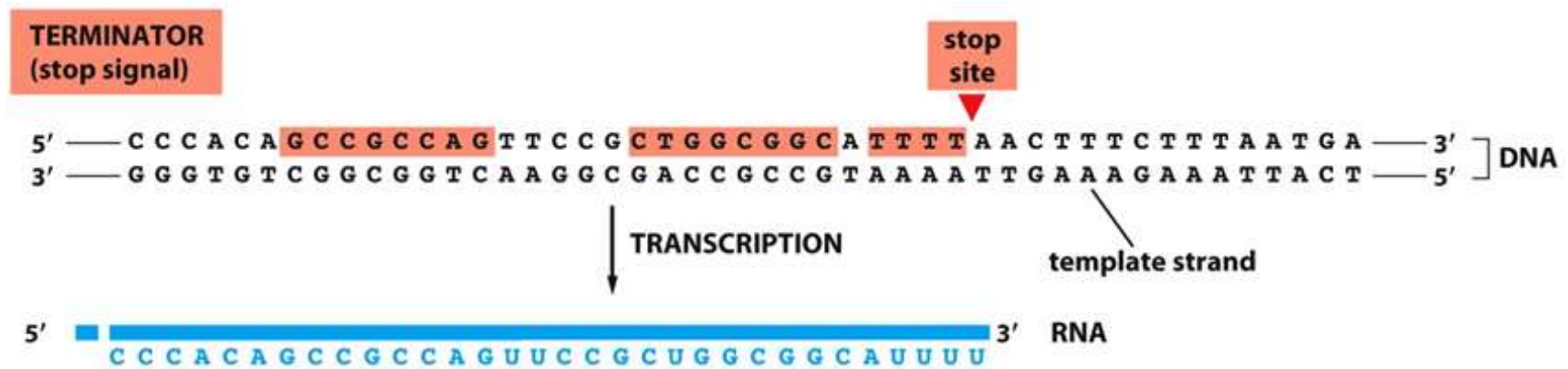
- ❖ 当RNA聚合酶遇到终止子，则会在DNA模板上停顿下来不再前进，转录产物RNA链从转录复合物上脱落下来
- ❖ 根据是否需要蛋白质因子的参与，原核生物的转录终止分为：
 - 不依赖于Rho因子的转录终止
 - 依赖于Rho因子的转录终止





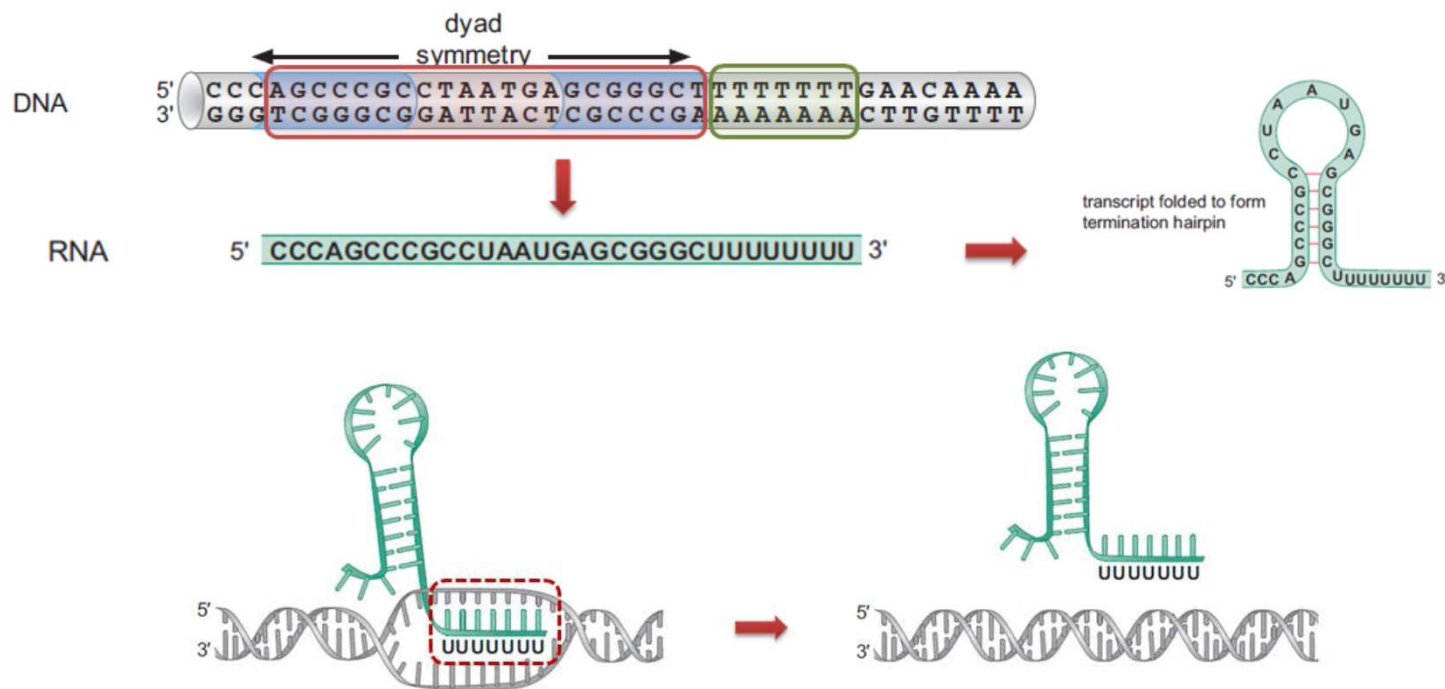
不依赖于Rho因子的转录终止

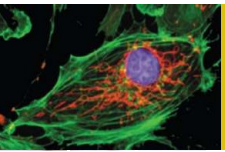
- ❖ 这种终止方式不依赖蛋白因子，而是取决于DNA的序列，即终止子的序列，因此这种终止子也称为**内源性终止子**
- ❖ 内源性终止子有2个明显的结构特点：
 - **富含G:C的反向重复序列**，能使转录的RNA产生**发夹结构**（Hairpin structure）
 - 模板链的转录单位最末端有连续约4-8个A，编码链则是连续约4-8个T



不依赖于Rho因子的转录终止

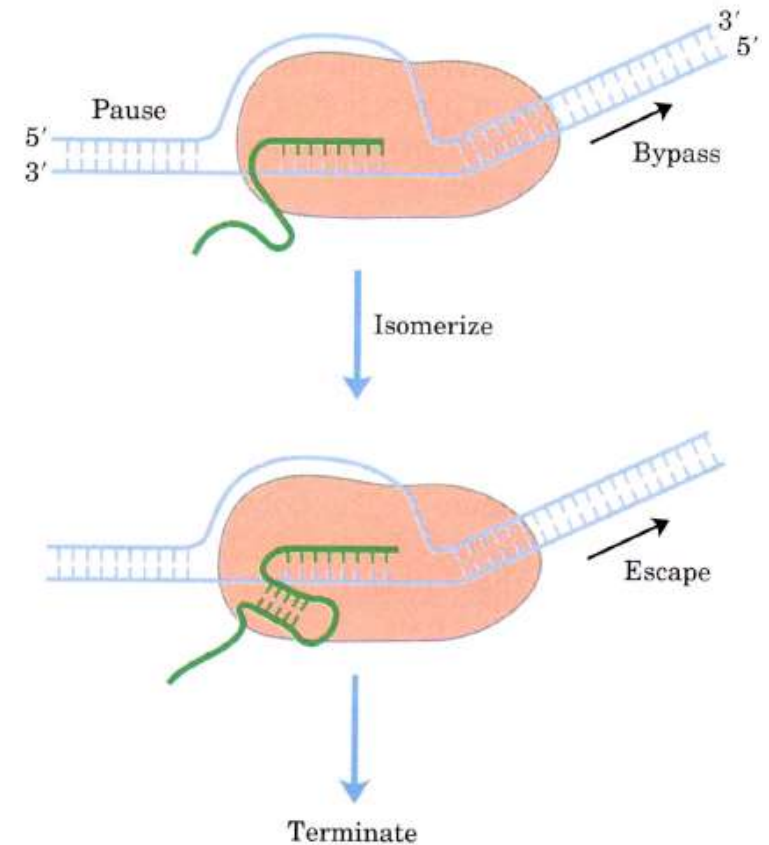
- ❖ RNA转录物会在内源性终止子处形成发夹结构，也叫**茎环结构 (Stem-loop structure)**，出现GC配对的茎环结构
- ❖ 4-8个A转录则在茎环结构后面产生4-8个连续的U





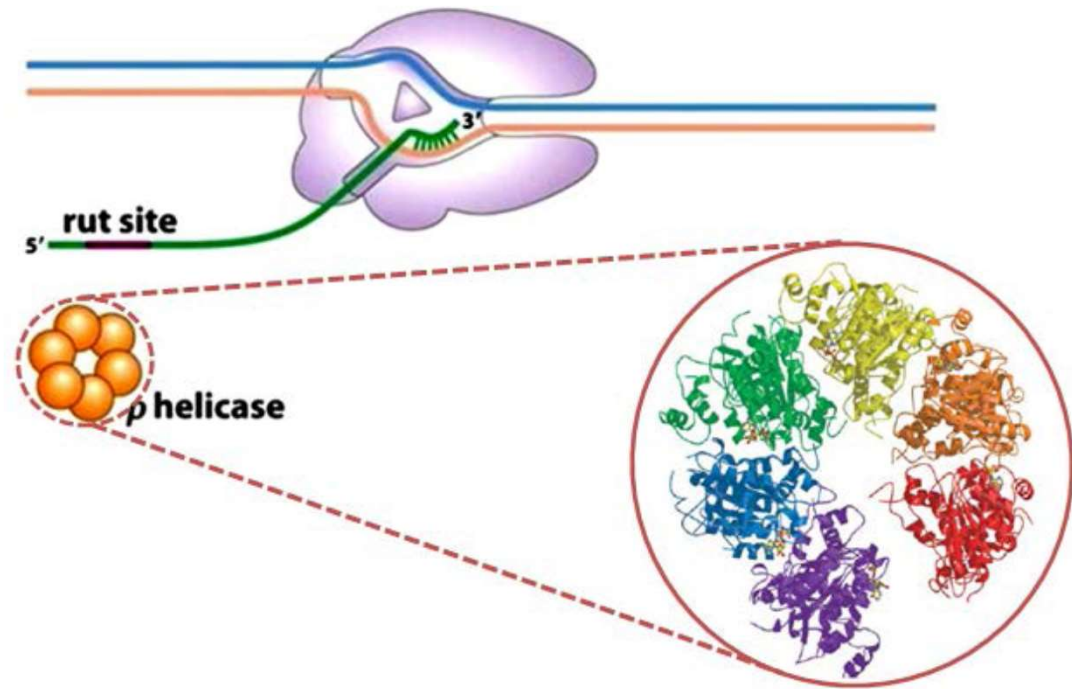
不依赖于Rho因子的转录终止

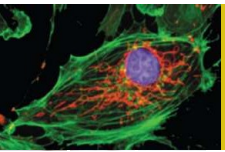
- ❖ RNA茎环结构能阻止转录复合物的延伸，引起RNA聚合酶停顿
- ❖ 4-8个A转录则在茎环结构后面产生4-8个连续的U，dA-rU碱基配对结合力十分微弱，导致DNA/RNA异源双链解离，RNA聚合酶随之从模板上脱落



依赖于Rho因子的转录终止

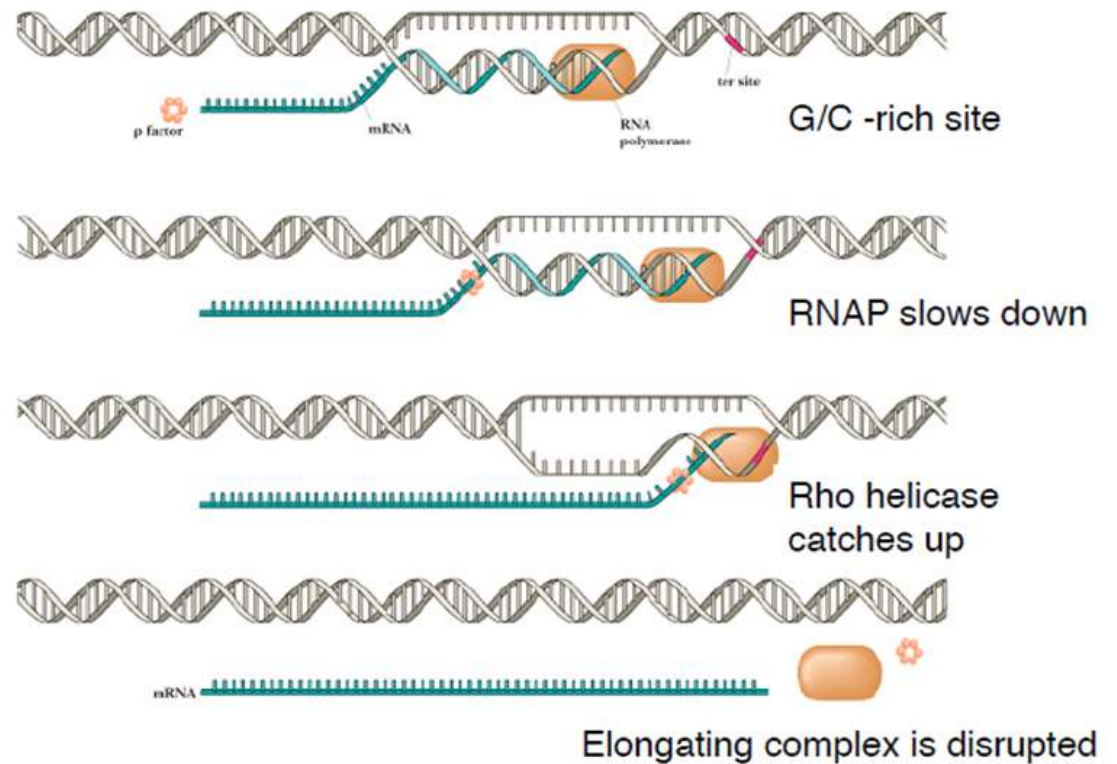
- 需要 ρ 因子的参与
- Rho因子是一个具有6个相同亚基的环状蛋白，
- RNA分子上有一些特异性位点，rut位点，可供Rho因子结合，他们含有几段约40个核苷酸、富含GC但不折叠为二级结构的序列。



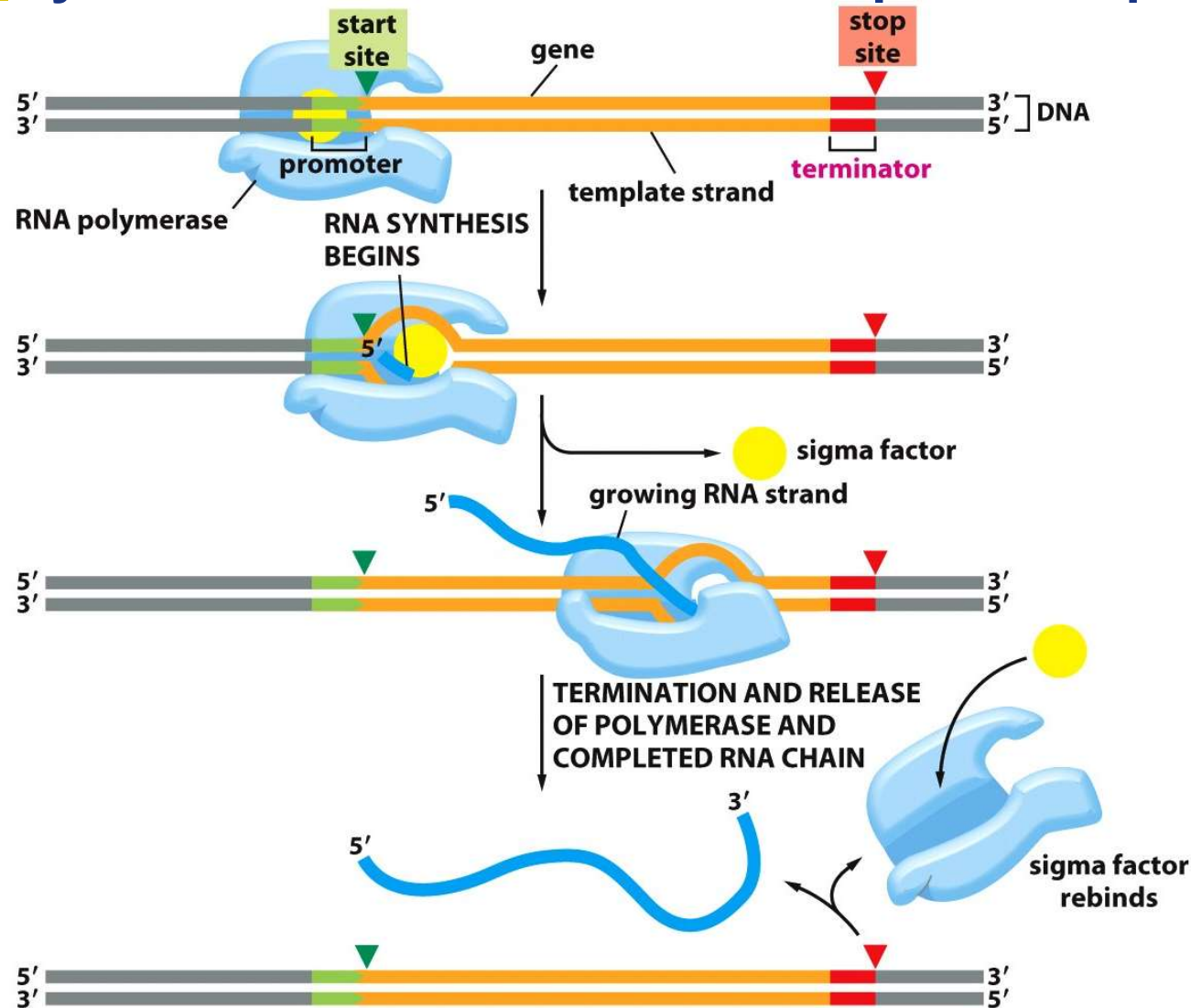


依赖于Rho因子的转录终止

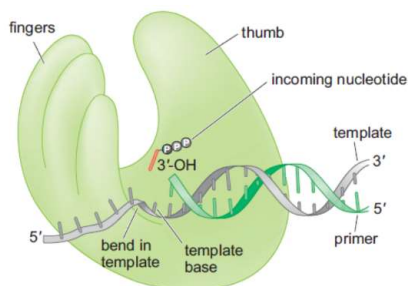
- ❖ ρ 因子使RNA聚合酶构象发生改变，从而使RNA聚合酶停顿
- ❖ ρ 因子具有解旋酶活性，可以通过水解ATP提供能量，使DNA/RNA杂化双链拆离，产物从转录复合物中释放



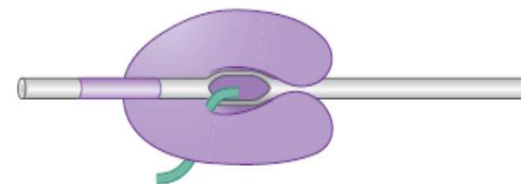
Signals in the nucleotide sequence of a gene tell bacterial RNA polymerase where to start and stop transcription



复制和转录的异同



- 都需要模板
- 聚合酶合成的多聚核苷酸

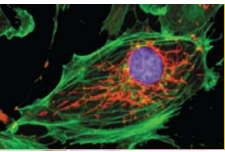


复制：

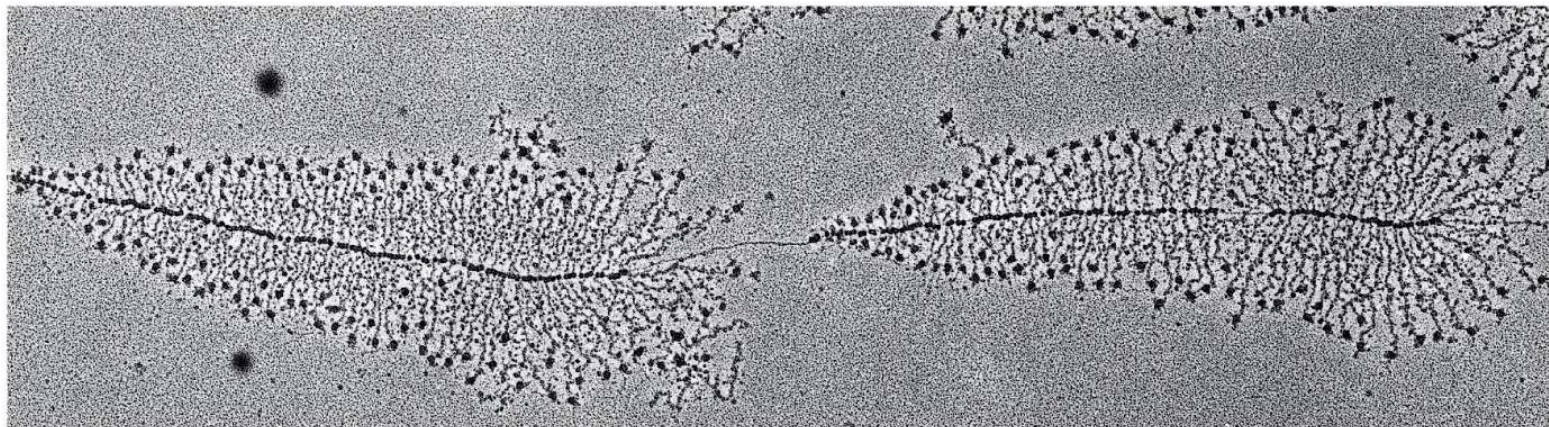
- ✓ 模板：两股链均复制
- ✓ 合成整个基因组
- ✓ 需要引物
- ✓ 原料：dNTP
- ✓ DNA聚合酶
- ✓ 产物：双链DNA
- ✓ 配对：A-T,C-G
- ✓ 一个细胞周期或细胞分裂一次仅复制一次
- ✓ 出错概率控制在千万分之一以内

转录：

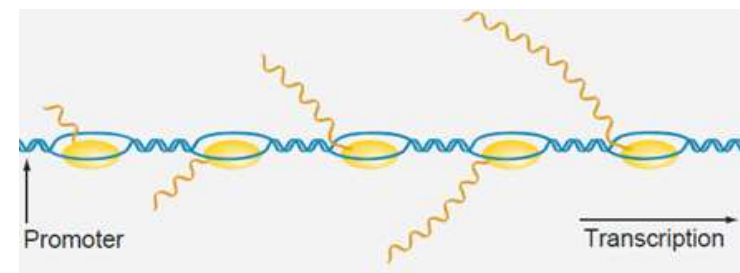
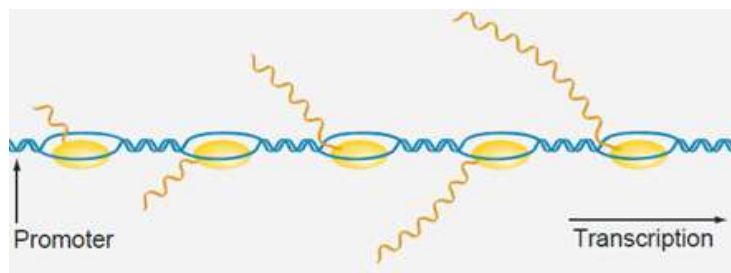
- ✓ 模板：模板链
- ✓ 选择性的对部分基因进行转录
- ✓ 不需要引物
- ✓ 原料：NTP
- ✓ RNA聚合酶
- ✓ 产物：单链RNA
- ✓ 配对：A-U,C-G,T-A
- ✓ 一个转录单元可在一个细胞周期内有多个转录产物
- ✓ 出错概率为万分之一

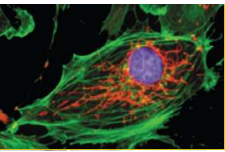


原核生物转录过程中的羽毛状现象



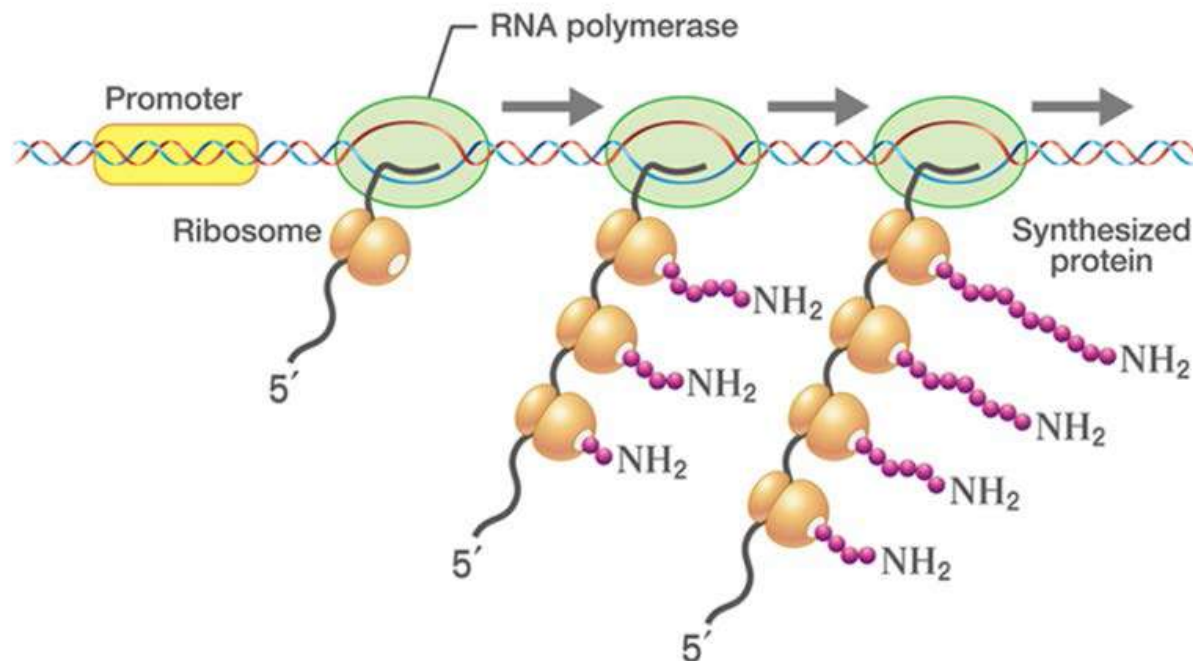
1 μm

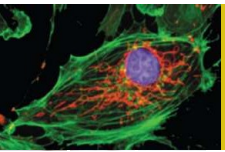




原核细胞：转录翻译耦联

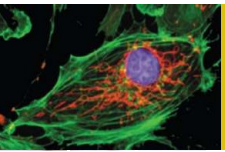
- 原核细胞没有核膜，不存在转录产物向核外转运的问题，因而对编码蛋白质的基因而言，其转录出的mRNA分子在其转录完成之前就可以被核糖体结合开始蛋白质的翻译过程，这个现象叫做**转录翻译耦联**。





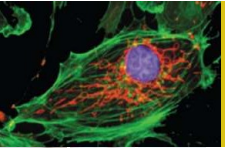
真核生物转录后的加工

- ❖ 真核生物转录生成的RNA分子是**初级转录物** (Primary transcript)
- ❖ 几乎所有的初级转录物都要经过**RNA加工** (RNA processing) , 才能成为具有功能的成熟的RNA
- ❖ 加工主要在**细胞核**内进行



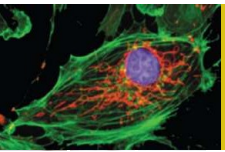
真核生物转录后的加工

- ❖ **RNA加工指新合成的前体RNA分子所经历的结构和化学方面的修饰与成熟过程**
- ❖ **RNA加工过程并非转录结束才开始，它可能在转录开始时就发生，并持续到转录结束后**
- ❖ **真核细胞中，除了5S rRNA外，所有rRNA以及mRNA和tRNA都需要经过加工**



真核生物转录后的加工

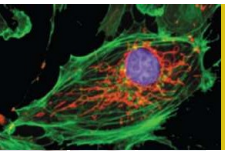
- ❖ RNA加工指新合成的前体RNA分子所经历的结构和化学方面的修饰与成熟过程
- ❖ 真核细胞中，除了5S rRNA外，所有rRNA以及mRNA和tRNA都需要经过加工
- ❖ 真核生物mRNA前体分子的加工包括：
 - 5'末端添加帽子结构
 - 3'末端添加poly-A尾巴
 - RNA的剪接（切去内含子，连接外显子）



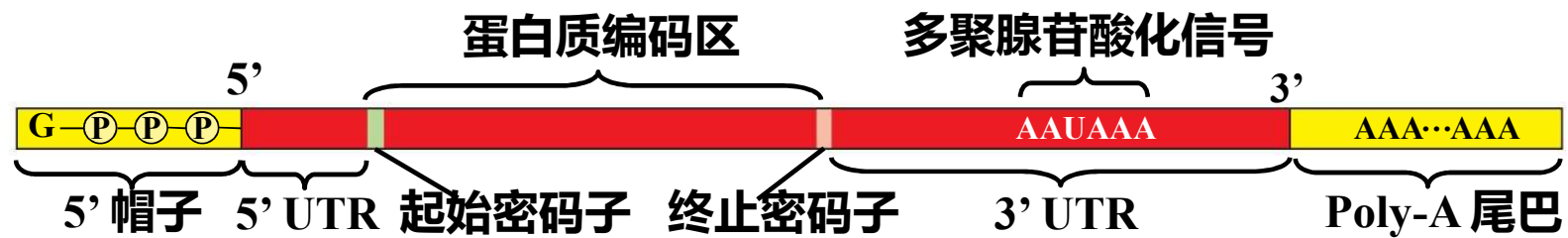
真核生物转录后的加工

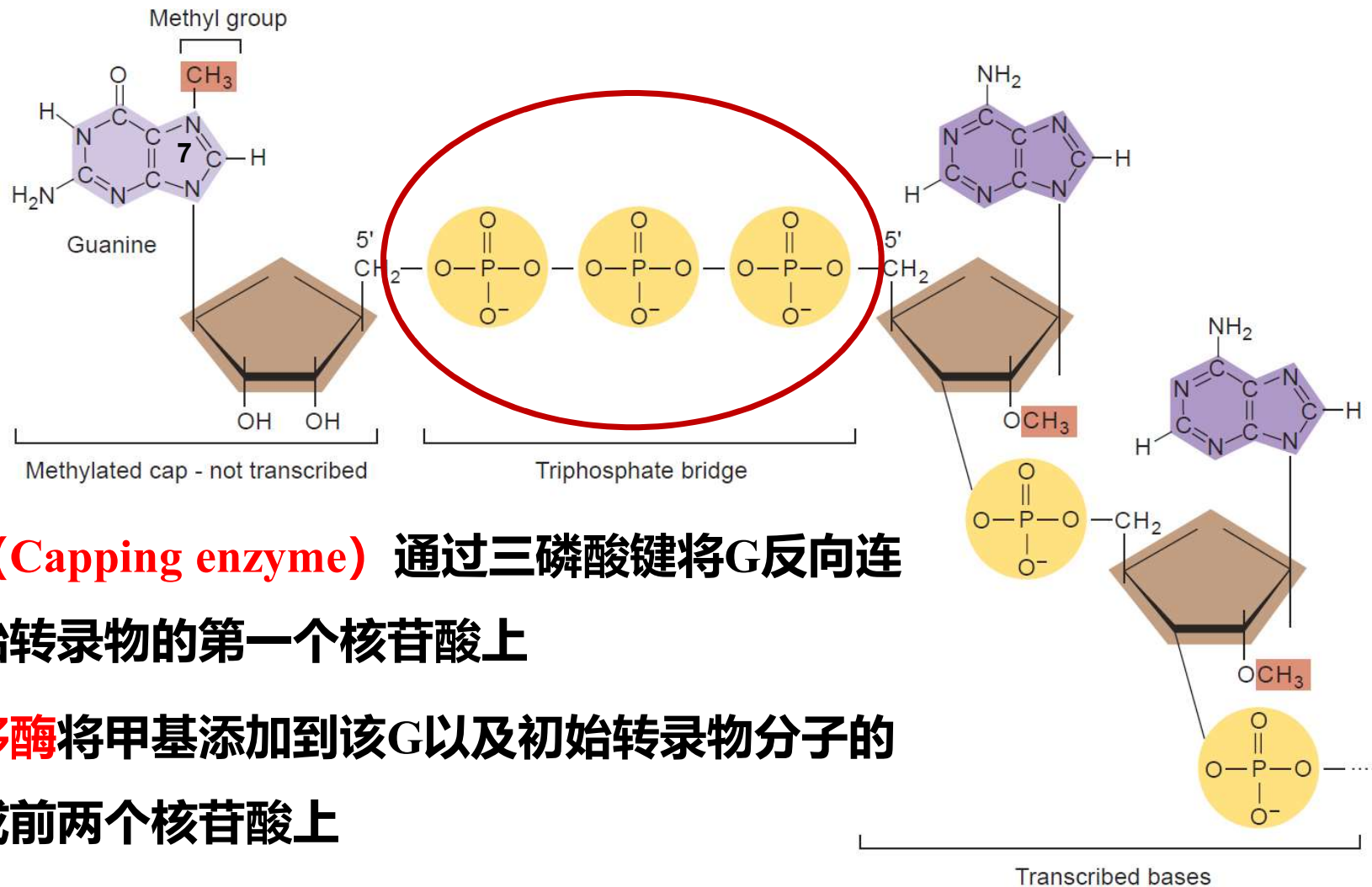
❖ 真核生物mRNA前体分子的加工包括：

- 5'末端添加帽子结构
- 3'末端添加poly-A尾巴
- RNA剪接（切去内含子，连接外显子）

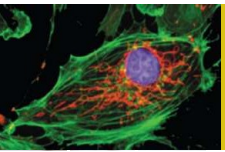


mRNA前体分子的5'端加帽和3' 加尾

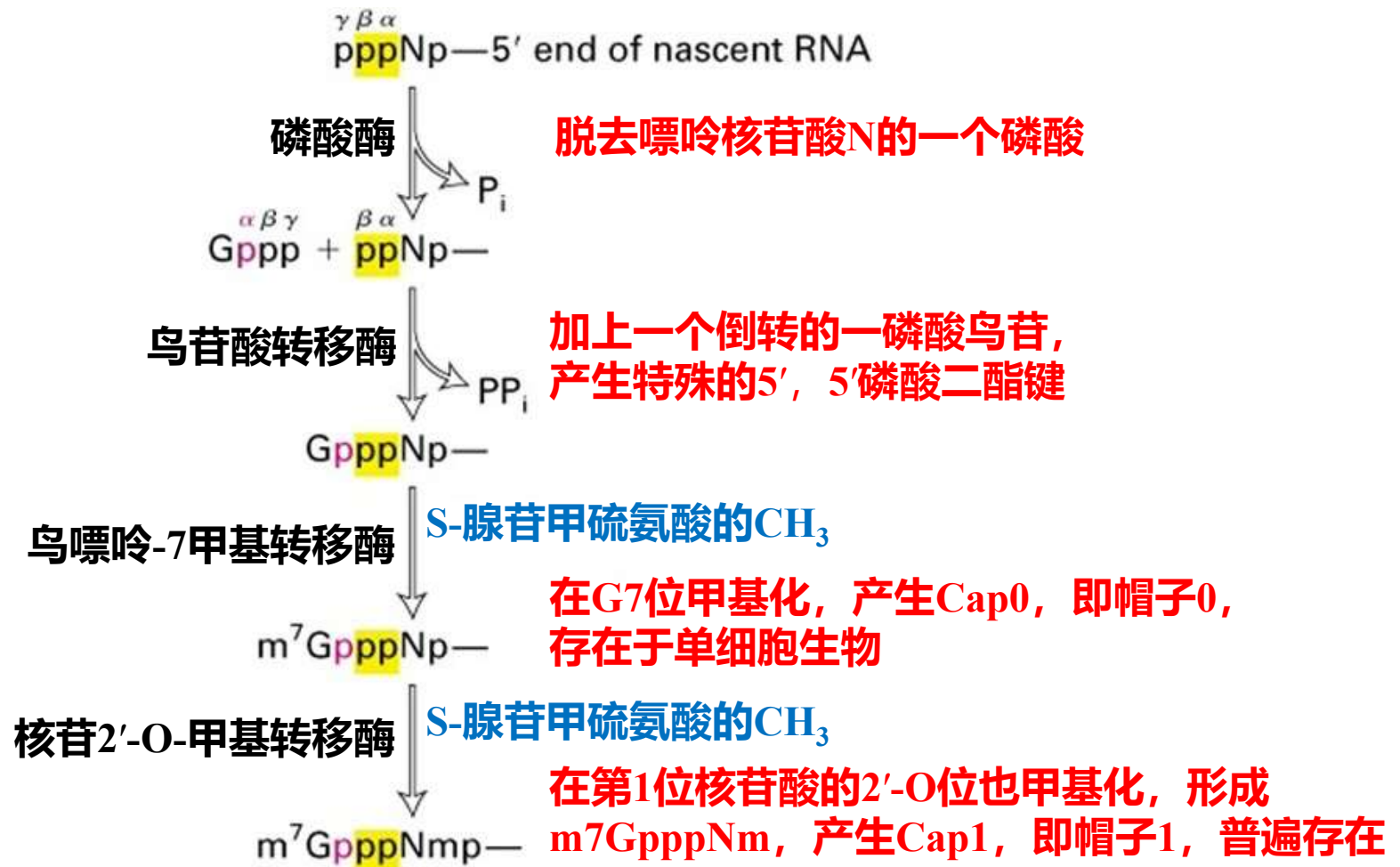




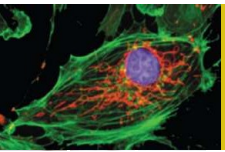
- ❖ **加帽酶 (Capping enzyme)** 通过三磷酸键将G反向连接到初始转录物的第一个核苷酸上
- ❖ **甲基转移酶** 将甲基添加到该G以及初始转录物分子的第一个或前两个核苷酸上



5'端不同的甲基化可形成3种帽子类型：0、1和2

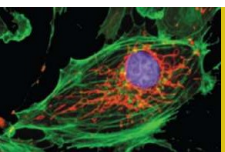


在第2位核苷酸的2'-O位甲基化（2位必须是A），形成m⁷GpppNmNm，产生Cap2，即帽子2，很少发生



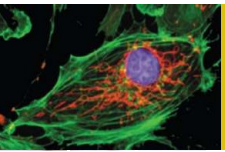
5'端帽子的生物学意义

- ❖ **促进成熟的mRNA通过核孔向细胞质的运输**
- ❖ **mRNA 5'端帽子结构是翻译起始所必要的，为核糖体识别mRNA提供了信号，并协助核糖体与mRNA结合使翻译从AUG开始**
- ❖ **帽子结构可增加mRNA的稳定性，保护mRNA免遭5'→3'核酸外切酶的攻击**



真核生物mRNA 3'端加尾

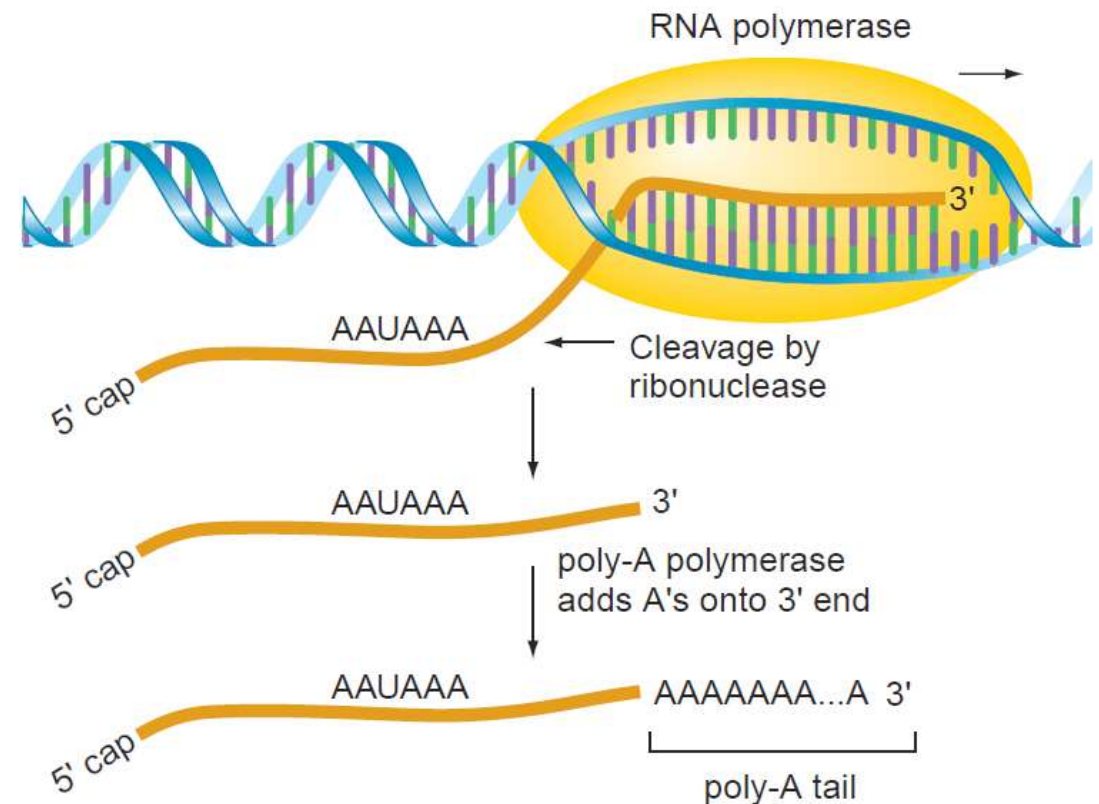
- ❖ 真核生物成熟mRNA的3'端都带有约200个腺苷酸残基（组蛋白mRNA除外），称为**多聚腺苷酸尾巴**（Poly A tail）
- ❖ 非DNA编码，是转录后在**poly A 聚合酶**催化下，以**ATP**为底物添加至mRNA的3'端
- ❖ 通过高度保守加尾识别序列——AAUAAA，准确选择下游20个核苷酸左右的位点切除3'端，同时添加Poly A

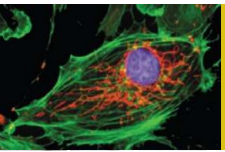


真核生物mRNA 3'端加尾

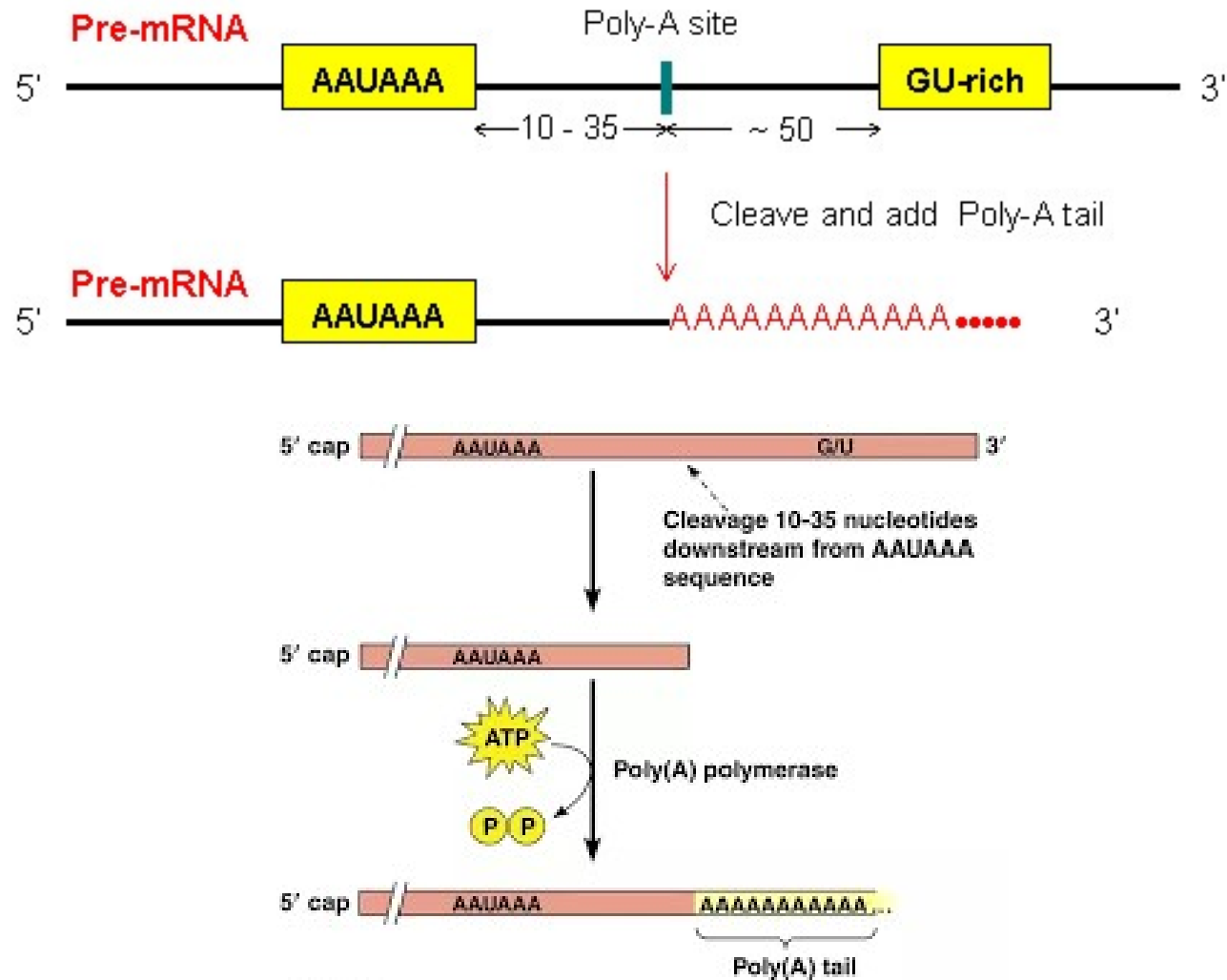
❖ 核糖核酸酶识别初级转录物中的AAUAAA序列，并在其下游切割10-35个核苷酸，以产生一个新的3'末端

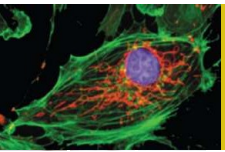
❖ Poly A聚合酶会在这个新的3'末端添加100-200A





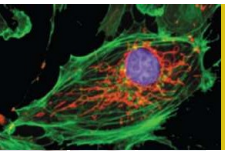
真核生物mRNA 3'端加尾





3'端加尾的生物学意义

- ❖ 促进转录终止，又防止mRNA早熟
- ❖ 参与前体的3'端内含子除去
- ❖ 增加mRNA的稳定性，保护mRNA免遭3'→5'核酸外切酶的攻击
- ❖ 在翻译时可以和5'端作用形成环形RNA分子，提高翻译效率

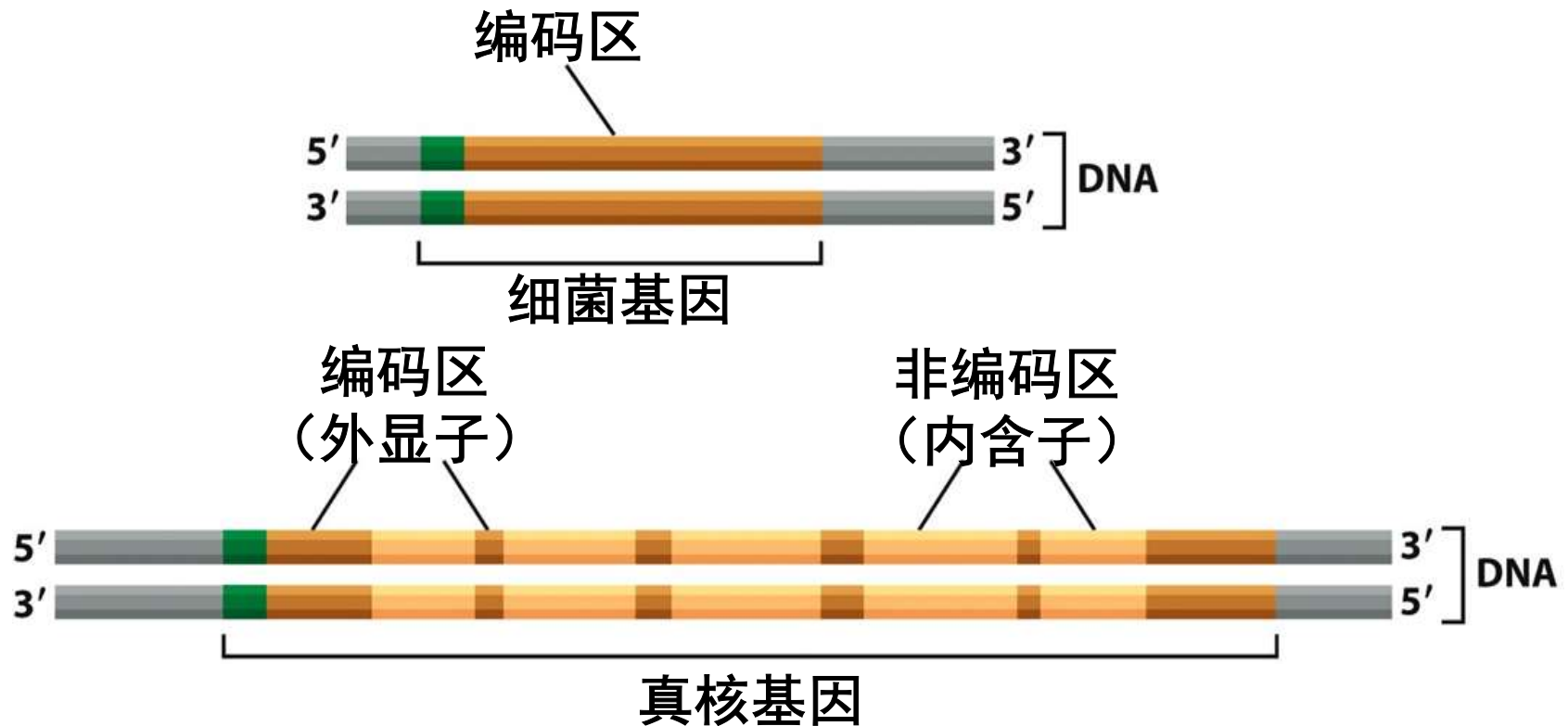


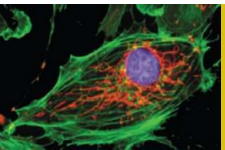
RNA剪接

- ❖ 大多数真核基因及其RNA转录物在编码区之间都有较长的非编码核苷酸
- ❖ 这些非编码区称为**内含子 (Intron)**
- ❖ 编码区域称为**外显子 (Exon)**，通常翻译成氨基酸
- ❖ **RNA剪接 (RNA splicing)** 就是切去内含子，连接外显子，产生完全由连续编码序列构成的mRNA分子的过程

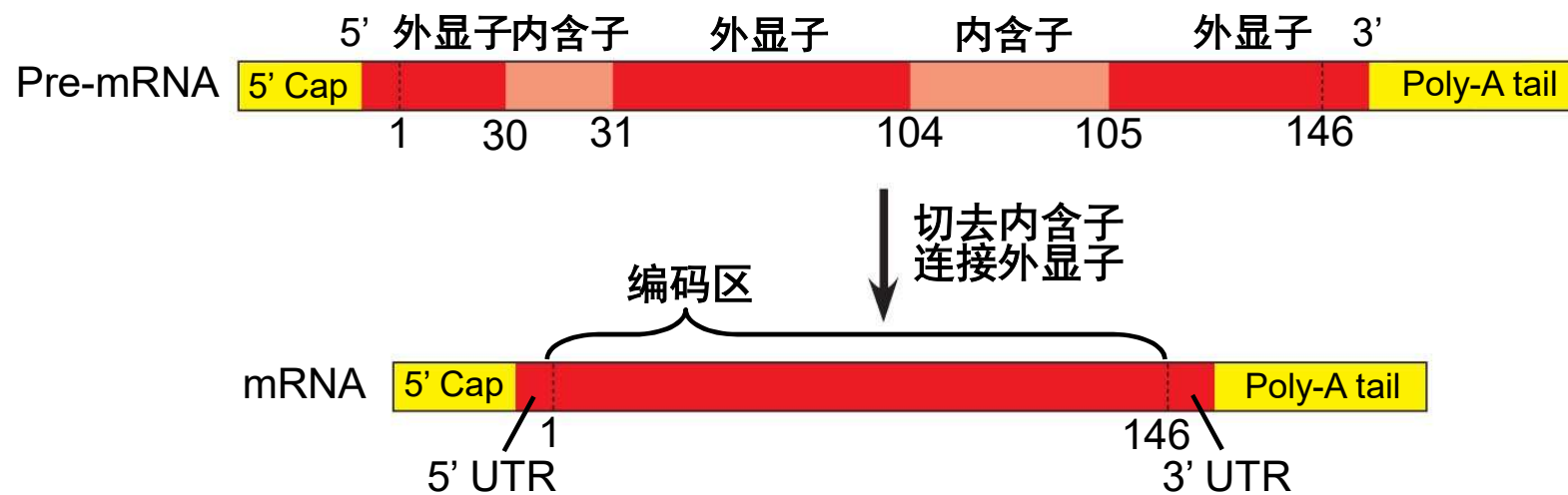
断裂基因

❖ 真核生物结构基因，由若干个编码区和非编码区序列互相间隔开但又连续镶嵌而成，这些基因称为断裂基因（split gene）



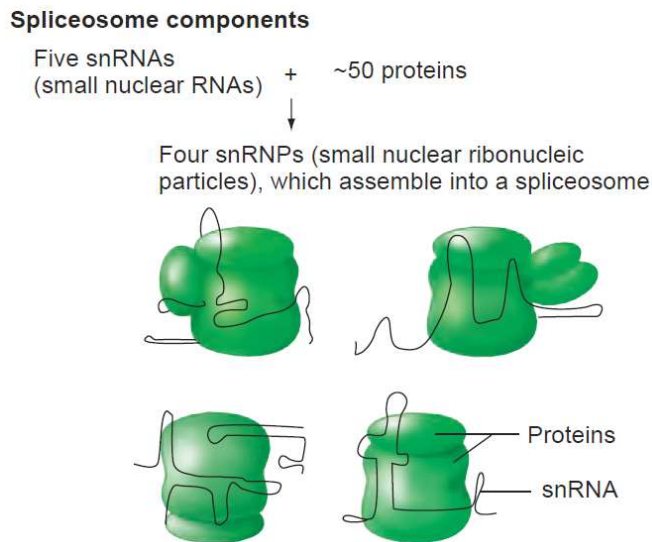


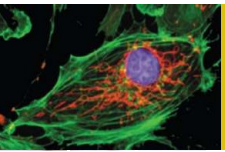
RNA剪接



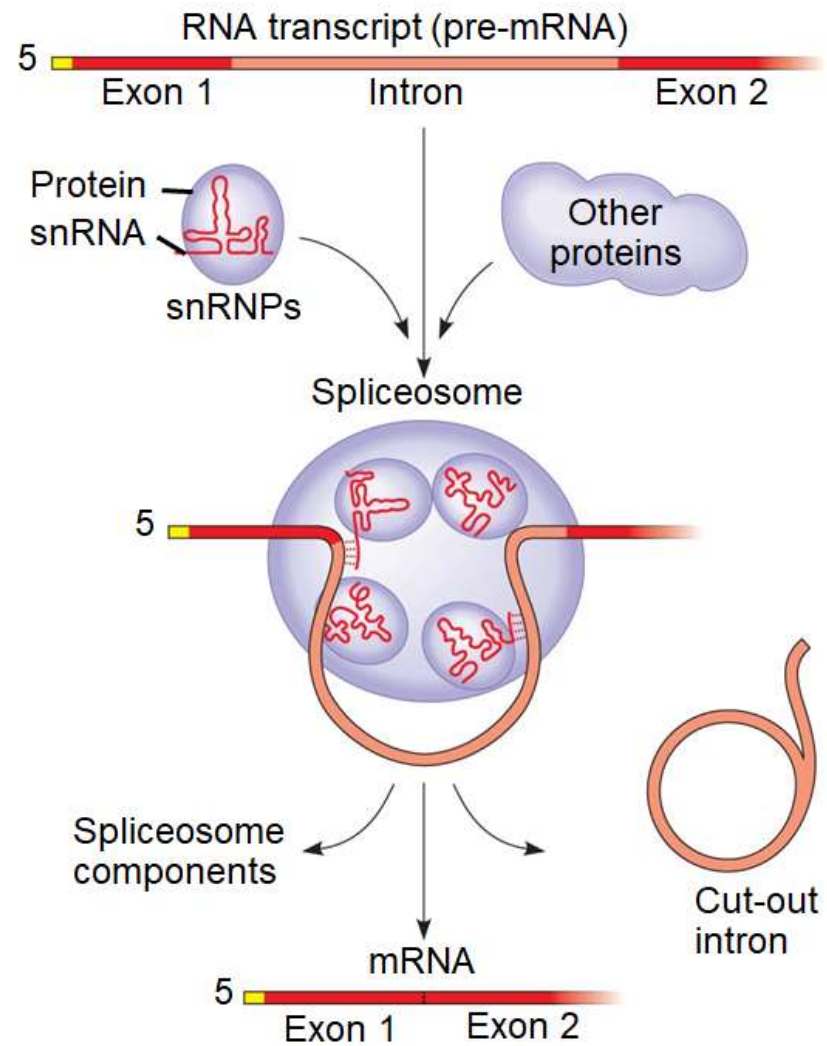
剪接体介导的RNA剪接

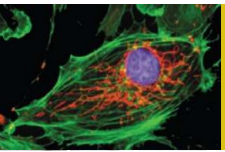
- ❖ 真核生物主要的RNA剪接方式由**剪接体 (spliceosome)** 介导完成
- ❖ 剪接体由四个称为**小核内核糖蛋白 (snRNP)** 的亚基组成
- ❖ 每个snRNP包含一或两个100-300个核苷酸长的**核内小RNA (snRNA)**，与蛋白质结合形成分散的颗粒



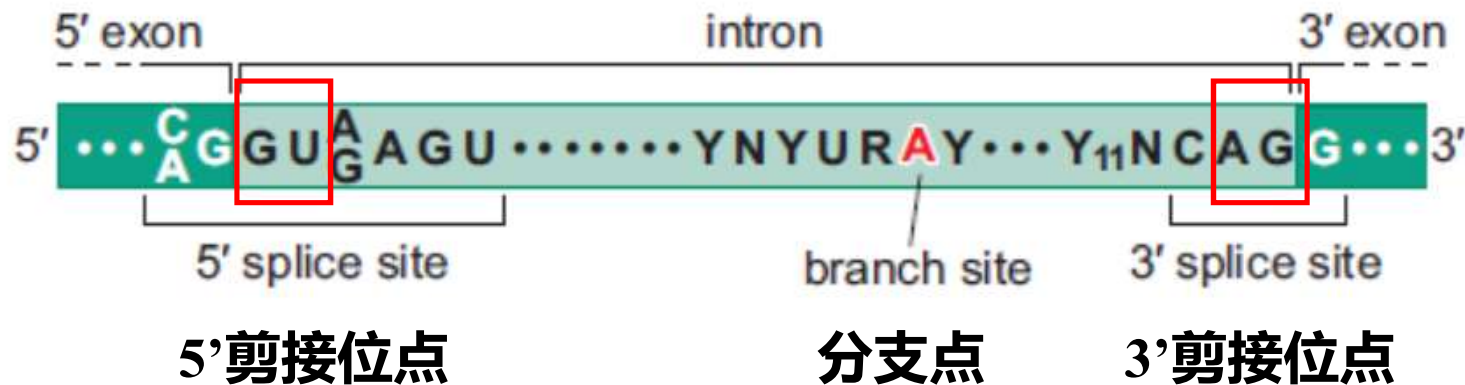


剪接体介导的RNA剪接



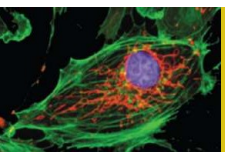


自剪接内含子的剪接位点和保守序列



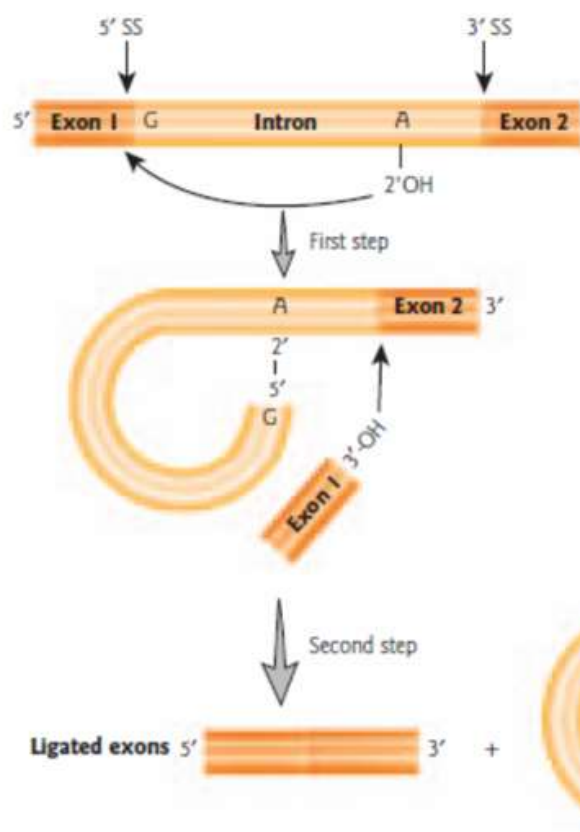
II类内含子保守序列

- 外显子-内含子连接点具有保守性，GT...AG。
- 分支位点（PyPuPyPyUAPy），A为完全保守。
- 分支位点两侧有短的反向重复序列IR，将A突出成为转酯攻击位点。



自剪接内含子

❖ II类自剪接内含子主要存在于原生生物、真菌、藻类、植物线粒体和叶绿体rRNA中

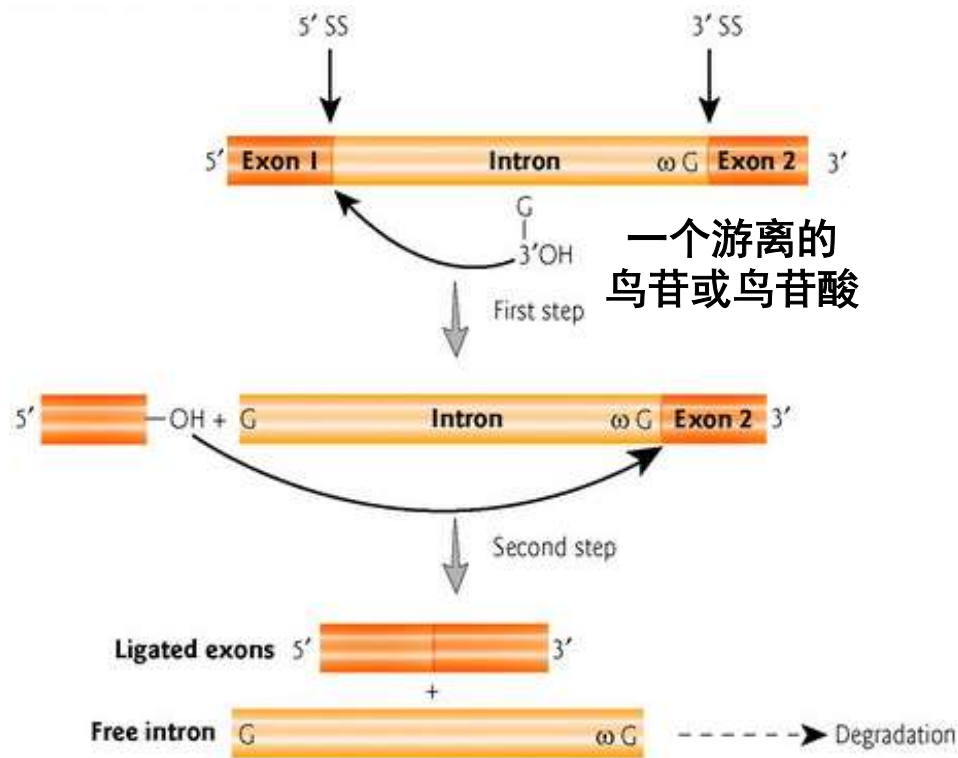


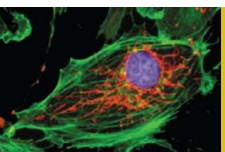
❖ 两步连续的转酯反应

套索结构

自剪接内含子

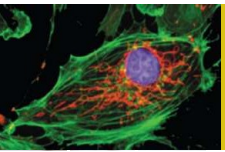
❖ I类自剪接机制略有不同，90%以上发生于真菌、植物细胞及藻类细胞中，内含子没有分支点腺苷酸。





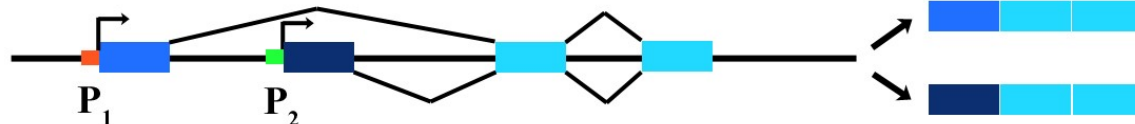
可变剪接

- ❖ 在高等生物中，有些mRNA前体分子存在不止一种剪接方式，从而产生不同的成熟mRNA，称为**可变剪接** (Alternative RNA splicing)
- ❖ 由于存在可变剪接，真核生物产生的不同蛋白质的数量远大于其基因的数量
- ❖ 由同一个初级转录物通过可变剪接而产生的多种蛋白质，称为**同源异型蛋白** (Homeoprotein)
- ❖ 90%人类基因可发生可变剪切
- ❖ 20%的可变剪切位于mRNA非编码区内



可变剪接

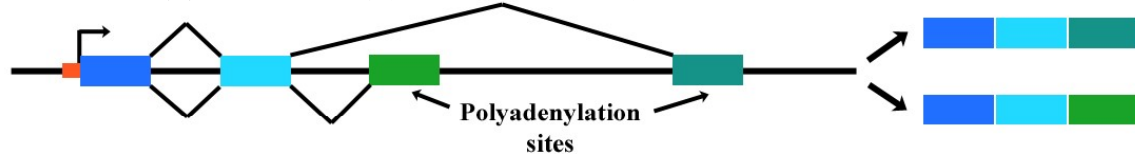
(a) Alternative selection of promoters (e.g., *myosin* primary transcript)



启动子的可变选择（肌球蛋白初始转录物的加工）

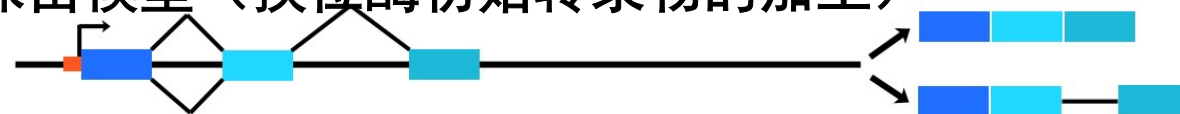
(b) Alternative selection of cleavage/polyadenylation sites (e.g., *tropomyosin* transcript)

可变多聚腺苷酸化（原肌球蛋白转录物的加工）



(c) Intron retaining mode (e.g., *transposase* primary transcript)

内含子保留模型（换位酶初始转录物的加工）



(d) Exon cassette mode (e.g., *troponin* primary transcript)

外显子匣子模型（肌钙蛋白初始转录物的加工）

