

Génová expresia u eukaryotov

- Len približne 3-5% všetkých génov v ľudskej bunke sa vyjadruje v akomkoľvek danom čase. Vyjadrené gény môžu byť špecifické pre konkrétny bunkový typ alebo tkanivo.

Metabolizmus galaktózy v kvasinkách

- Príjem galaktózy a metabolizmus v kvasinkách sú kódované GAL génmi.
- Rovnako ako baktérie, typ katabolitickej represie funguje v kvasinkách. Galaktóza sa teda bunkou používa len vtedy, ak nie je prítomná glukóza
- GAL gény nie sú fyzicky spojené a v kvasinkách nie sú žiadne operóny
- Expresia GAL génov je však koordinovaná.

TABLE 28–3		Genes of Galactose Metabolism in Yeast				
	Protein function	Chromosomal location	Protein size (number of residues)	Relative protein expression in different carbon sources		
				Glucose	Glycerol	Galactose
Regulated genes						
<i>GAL1</i>	Galactokinase	II	528	—	—	+ + +
<i>GAL2</i>	Galactose permease	XII	574	—	—	+ + +
<i>PGM2</i>	Phosphoglucomutase	XIII	569	+	+	+ +
<i>GAL7</i>	Galactose 1-phosphate uridylyltransferase	II	365	—	—	+ + +
<i>GAL10</i>	UDP-glucose 4-epimerase	II	699	—	—	+ + +
<i>MEL1</i>	α -Galactosidase	II	453	—	+	+ +
Regulatory genes						
<i>GAL3</i>	Inducer	IV	520	—	+	+ +
<i>GAL4</i>	Transcriptional activator	XVI	881	+ / —	+	+
<i>GAL80</i>	Transcriptional inhibitor	XIII	435	+	+	+ +

Source: Adapted from Reece, R. & Platt, A. (1997) Signaling activation and repression of RNA polymerase II transcription in yeast. *Bioessays* 19, 1001—1010.

Table 28-3
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

A) pathway (chodník?)

a) GAL structural genes



B) absencia galaktózy

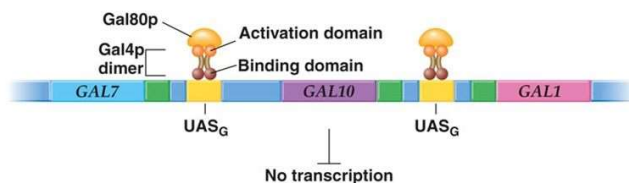
Regulation of Galactose Metabolism in Yeast

Gal80p sa viaže na aktivačnú doménu, blokujúcu ju zo začatia transkripcie.

Gal80p binds to the Gal4 AD and blocks activation

b) Absence of galactose

Gal80p binds to Gal4p activation domain, blocking it from activating transcription.



Russell, *igenetics*, 2nd ed.

C) prezentovanie galaktózy

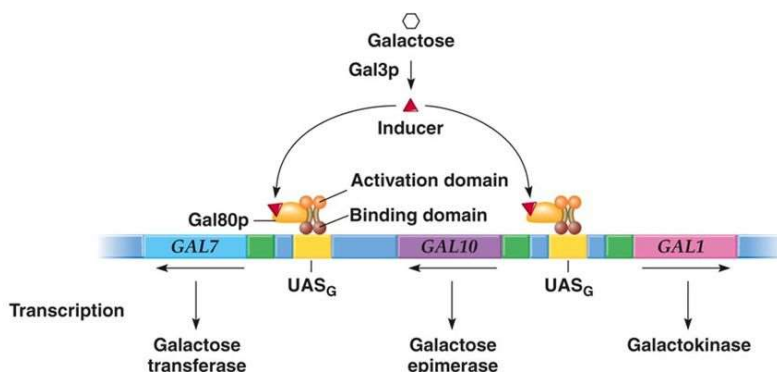
Regulation of Galactose Metabolism in Yeast

Gal3p changes Galactose to an unknown inducer form

Gal3p konveruje galaktózu induktorom, ktorý sa viaže na Gal80p, čo spôsobuje jeho pohyb na Gal4p.

c) Presence of galactose

Gal3p converts galactose to the inducer which binds to Gal80p, causing it to move on Gal4p. The now exposed Gal4p activation domain activates transcription.



Oblasť (doména) Gal4p aktivácie spôsobuje transkripciu

GAL transkripcia

- Gal4p je transaktivátor transkripcie GAL génu.
- V neprítomnosti galaktózy, Gal80p viaže Gal4p a zabraňuje jeho väzbe na UAS_G.
- Galaktóza viaže Gal3p, čo viaže Gal80p a odhaľuje väzbové miesto DNA na Gal4p.
- Dochádza k iniciácii transkripcie na promotory GAL.
- Katabolitový represívny systém sa nezobrazuje.

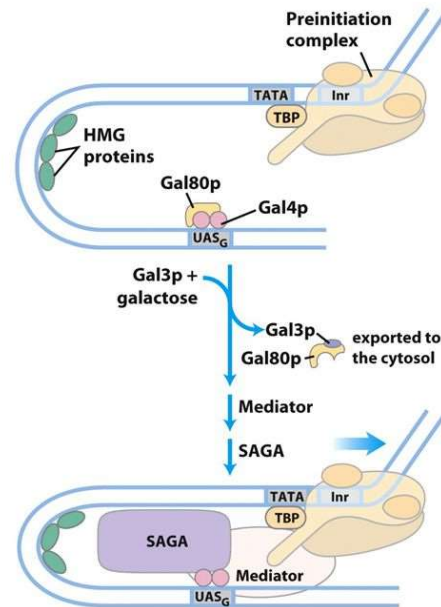


Figure 28-31
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Génová expresia u eukaryotov

- Kontrola eukaryotickej transkripcie bola pôvodne považovaná za identickú, čo sa pozorovalo u prokaryotov. "čo platí pre E. coli bude platiť pre slona"

Transkripcia u eukaryotov

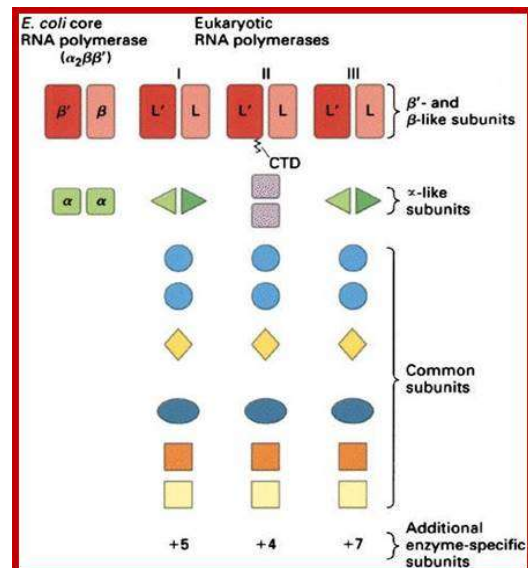
- Všeobecne to isté ako u eukaryotov, okrem toho:
 - Viac RNA polymeráz, aktivita transkripčného komplexu vyžaduje ďalšie pomocné proteíny
- **Eukaryotické RNA polymerázy**
- 3 rôzne RNA polymerázy prepisujú rôzne triedy nukleárných génov:
 - RNA Pol I - transkribuje veľké rRNA gény
 - RNA Pol II - transkribuje gény kódujúce proteíny
 - RNA Pol III - transkribuje malú RNA, ako je tRNA a 5S rRNA

-Všetky tieto RNA polymerázy sú komplexné, viaczložkové enzýmy. Odlišujú sa od seba v zložení podjednotiek.

- 2 najväčšie podjednotky eukaryotických polí RNA sú podobné podjednotkám β a β' z E. coli

Regulácia na transkripčnom leveli

- Porovnanie prokaryotických a eukaryotických RNA polymeráz



Promótory pre RNA polymerázu II majú veľmi obmedzenú sekvenciu Konsenzus a obsadenie väčších úsekov DNA

- TATA box (= Hogness box) promotory pri -19 až -27 pred začatím transkripcie
- Iniciátori: Konsenzus sekvencie C / A na -1 / + 1 miestach
- Upstream? aktivačné sekvencie - Sekvencie, ktoré riadia transkripčnú iniciáciu, ale neposkytujú nevyhnutne presnosť transkripcie iniciácie, ako sú ostrovy CpG

Eukaryotické promotóry triedy II.

- Úloha TATA boxu sa zdá byť správnym, umiestnením polymerázy na začiatok transkripcie.
- Niektoré gény nemajú boxy TATA. Takéto gény vrátane tzv. génov, ktoré sú vždy vyjadrené (konštitutívne "na") v bunke, majú iné prvky, ktoré sa podieľajú na kontrole, vrátane protiprúdových prvkov.

Nasledujúce prvky:

- Tu nie je zhoda. Tieto prvky sú známe iba skutočnosťou, že ich experimentálna zmena zmení transkripciu génov, ktoré ich obsahujú.

Zosilňovače a tlmiče:

- Rýchlosť transkripcie v prokaryotách môže byť zmenená väzbou proteínov na špecifické sekvencie (nezabudnite na väzbu cAMP-CAP).
- V eukaryotických bunkách sú sekvencie, ktoré ovplyvňujú rýchlosť transkripcie interakciou so špecifickými proteínmi.
- Sekvencie, ktoré zvyšujú rýchlosť transkripcie, sa nazývajú zosilňovače.
- môžu byť umiestnené v blízkosti príslušnej transkripčnej jednotky alebo je od nej dosť vzdialený.

Eukaryotické transkripčné faktory

- Zhromažďovanie komplexu transkripcie komplikovanejšie v eukaryotoch
- pol RNA sa neviažu na promotory nešpecificky, potrebnosť transkripčných faktorov (Tfs).
- Väčšina TFs nie je izolovaná ako súčasť transkripčného komplexu.
- Tfs buď sa viažu priamo na DNA, predtým, ako sa RNA Pol viaže alebo sa spája s RNA Pol alebo potom, čo sa viaže na promótor.
- Všeobecné transkripčné faktory = vyžadované pre transkripciu všetkých génov
- Iné transkripčné faktory môžu byť vyžadované iba určitými génmi
- Všetky eukaryóty obsahujú množstvo podobných všeobecných TFs, ktoré priamo interagujú s RNA Pol II a kontrolnou iniciáciou vo všetkých génoch triedy II. Mnoho génov triedy II má TATA box medzi 19 a 27 bp proti prúdu miesta začatia transkripcie. TATA box v eukaryótoch je miesto, kde RNA pol II viaže DNA počas zostavovania iniciačného komplexu. (TATA box rozpozná TBP, podjednotkou z TFIID)
- TFs viaže promótor pred RNA Pol II a jeho úlohou je prilákať RNA Pol II k promótoru
- rozpoznávajú cieľové sekvencie v DNA a komunikujú s inými transkripčnými faktormi

Tieto trans-pôsobiacie faktory môžu regulovať génovú expresiu v niekoľkých spôsoboch:

- faktor môže byť vyjadrený špecifickým tkanivovým spôsobom (priestorová regulácia)
- faktor môže byť vyjadrený v konkrétnom čase vo vývoji (časová regulácia)
- faktor môže vyžadovať modifikáciu (fosforyláciu)
- faktor môže byť aktivovaný viazaním ligandu
- faktor môže byť uzavretý až do vhodného signálu prostredia umožňujúcu interakciu s jadrovou DNA

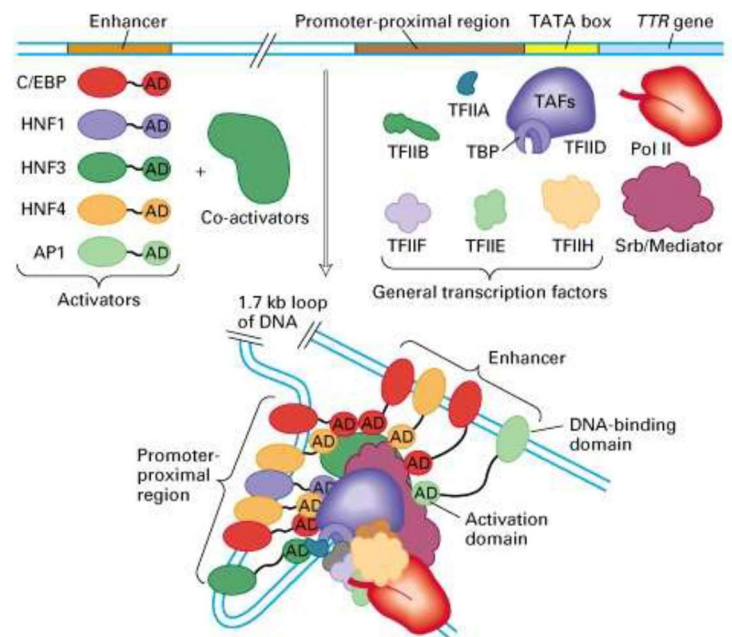
Väzba DNA transaktivátorov:

- Tieto viazacie zosilňovače, ktoré sú ďaleko od organizátora rozpoznávajú špecifické sekvencie
- * Niektoré proteíny viažúce enhancer? Pracujú na veľkom počte génov, umožňujú koordinovať riadenie transkripcie
- * Iné sú špecifické pre jeden gén

- Otočia sa dovnútra smerom k promótoru tak, že enhancer viažúci proteín môže interagovať

S bazálnymi transkripčnými faktormi pri mieste promótoru

- * interakcie proteín-proteín sú sprostredkované motívmi, ako je leucinový zips a špirála-helix



Proteíny koaktivátora

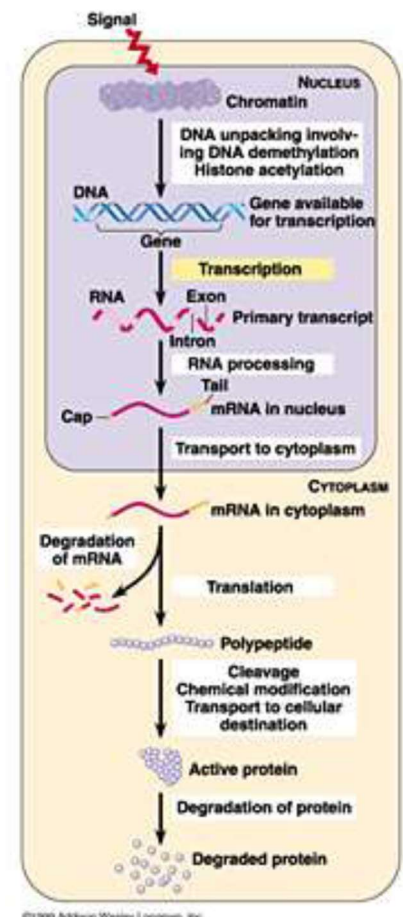
- Tieto viažu komplexy RNA polymerázy II a enhancer viažúce proteíny a sprostredkujú medzi nimi signalizáciu
- RNA polymeráza II môže niesť proteíny koaktivátora
- koaktivátory sú potrebné pre transkripciu

V eukaryotoch je potrebné zvážiť

- DNA je v chromatine
- Existujú tri RNA polymerázy oproti jednej v prokaryotoch
- Počiatočný prepis vyžaduje spracovanie skôr, ako je funkčná mRNA
- mRNA sa syntetizuje v jadre, ale je preložená v cytoplazme takže sa nevyskytuje spájanie transkripcie a translácie

K regulácii eukaryotických génov dochádza na niekoľkých úrovniach:

- Vzhľadom na spektrum buniek, tkanív a typ orgánov, vysoký stupeň regulácie musí byť k dispozícii.

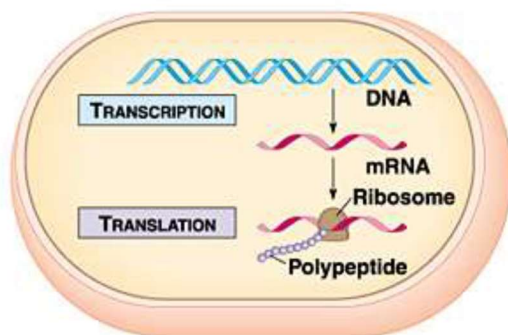


- V každom máme prostriedky na reguláciu každého kroku od transkripcie po preklad.
- Prepis je obmedzený na jadro
- Preklad je obmedzený na cytoplazmu

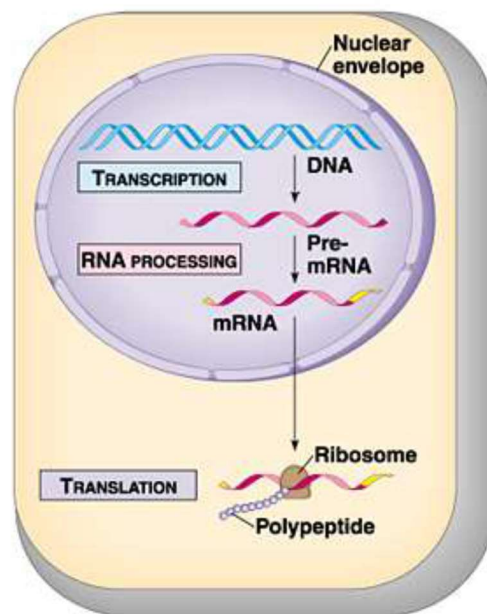
Väčšina eukaryotických génov je regulovaná viacerými prvkami kontroly transkripcie!

Typické polčasy mRNA molekúl

Bunka	Generačný čas	Priemerný	Polčasy Range?
<i>Escherichia coli</i>	20 - 60 min	3 - 5 min	2 - 10
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (yeast)	3 hod	22 min	4 - 40
Cultured human or rodent cells	16-24 hod	10 hod	30 min



(a) Prokaryotic cell



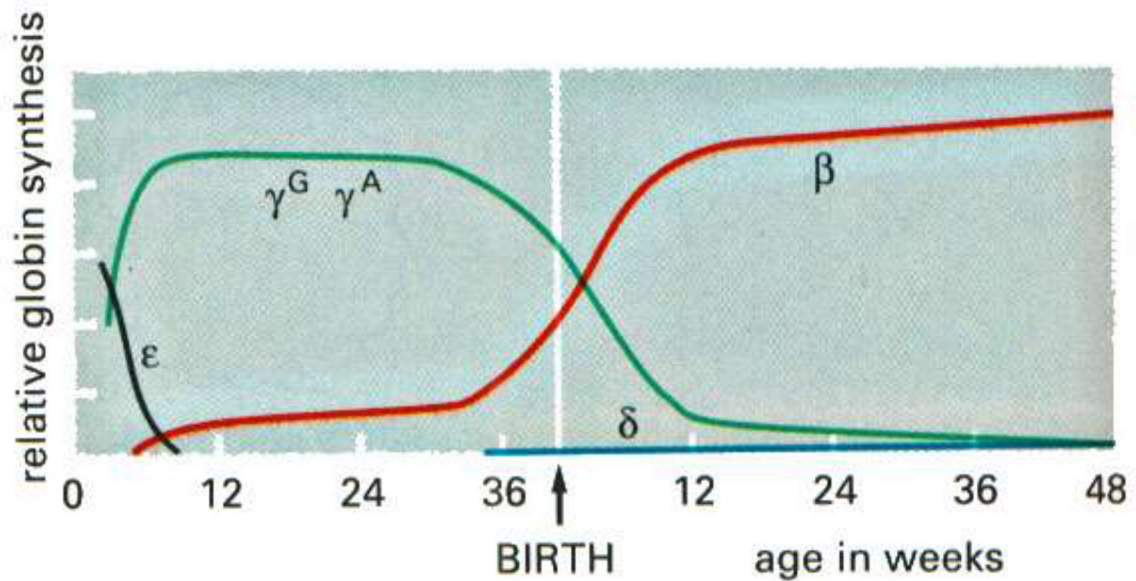
(b) Eukaryotic cell

©1999 Addison Wesley Longman, Inc.

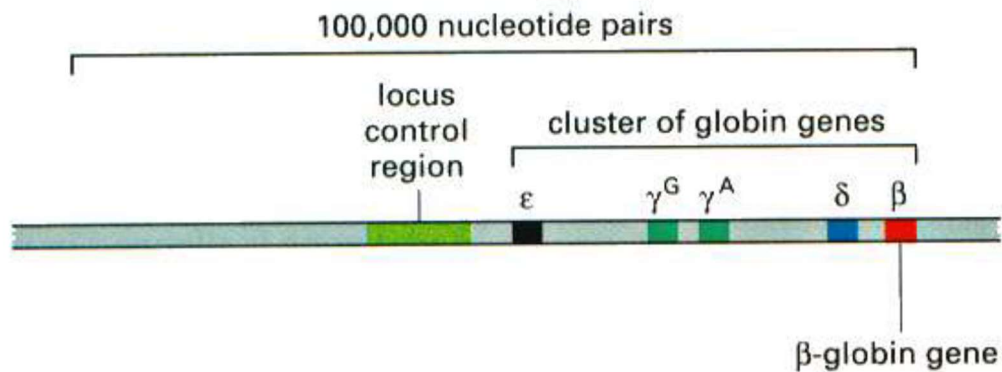
PROKARYOTY nemajú jadro!

Transkripčia eukaryotov prebieha v JADRE!

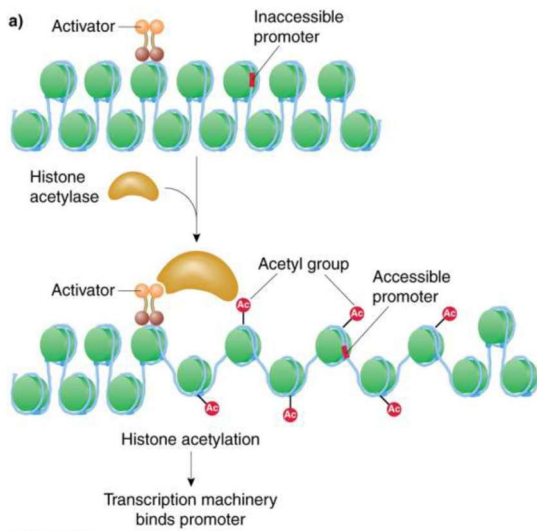
Diferenciálna expresia beta-globínových génov počas ľudského vývoja



Táto oblasť obsahuje 100 000 nukleotidových párov a 5 globínových génov a lokus kontrolnej oblasti. Každý gén globínu je regulovaný špecifickým súborom regulačných proteínov. Okrem toho celý zhluk podlieha kontrole zapnutia a vypnutia, ktorá zahŕňa globálne zmeny v štruktúre chromatinu.



Sú tu dve etapy, ktoré sú zapojené do regulácie ľudských globínových génov:



Chromatínová štruktúra

- S cieľom zabaliť veľmi dlhý kúsok DNA do najmenšieho priestoru, DNA sa postupne prerušuje okolo proteínov samotných
- Odmotaná ľudská DNA je ~ 6 cm dlhá! Jednou veľmi dôležitou štruktúrou je nukleozóm.
- Gény môžu byť transkribované keď sú tu prítomné históny. Ale toto zhromaždenie je veľmi dynamické (Históny je možné uvoľniť). Väčšina prokaryotického genómu kóduje proteíny. Naproti tomu **97% ľudského genómu nekóduje nič!**

-RNA polymeráza je porovnateľná s veľkosťou nukleozómu a môže sa stretnúť s ťažkosťami v nasledovaní DNA okolo histónov

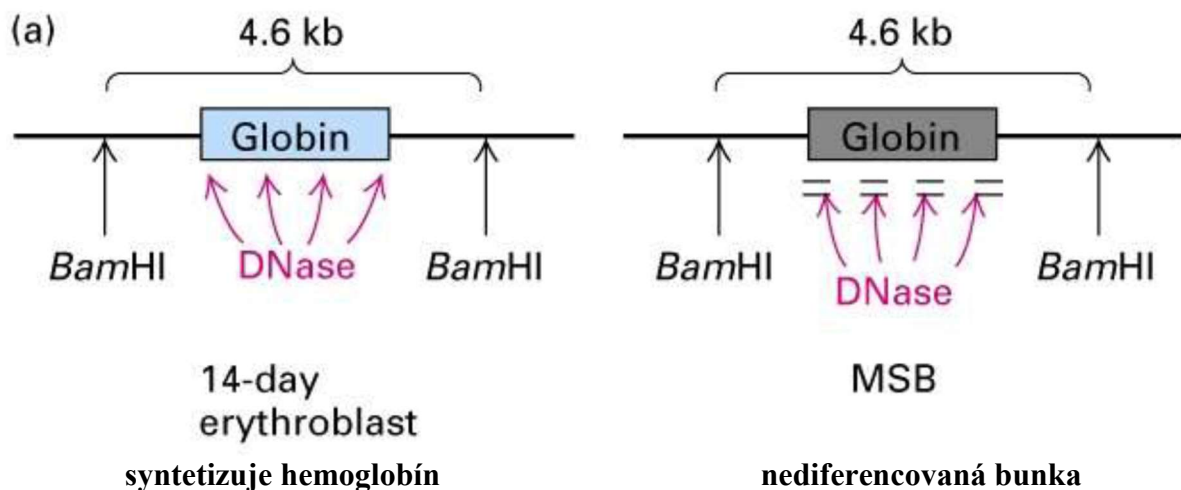
-RNA Polymerase premiestňuje DNA z histónu- oktameru, ako postupuje

Remodelácia chromatínu

3 hlavné modifikácie histónových proteínov:

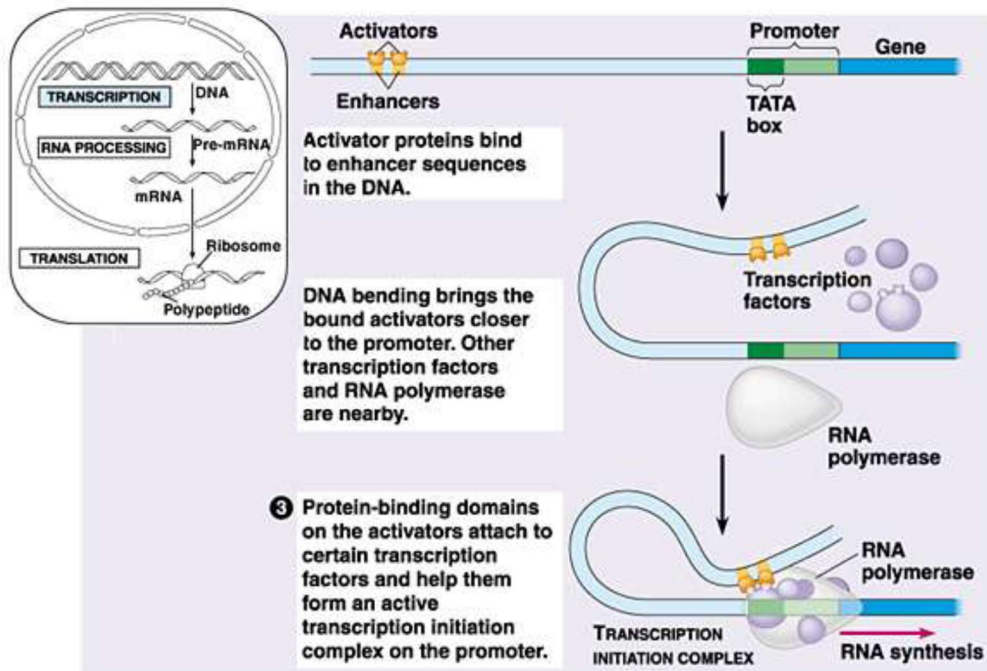
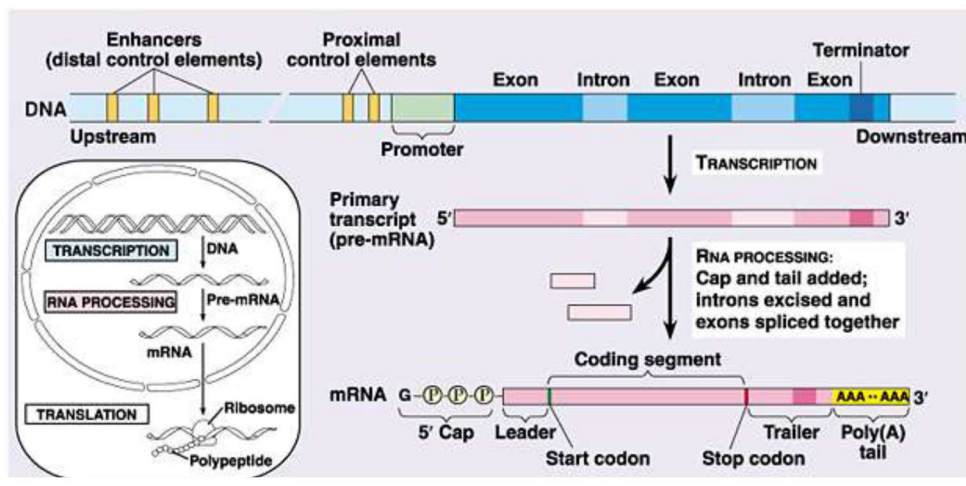
- 1.) acetylácia
- 2.) fosforylácia
- 3.) metylácia

-Aktívne transkribované gény sú citlivé na trávenie endonukleázami = hypersenzitívnymi oblasťami pre DNázu I (ešte k chromatínovej štruktúre):



Transkripčné faktory

- RNA polymeráza nemôže transkribovať gény, pokiaľ nie je podporovaná transkripčnými faktormi TFs.
- TFS rozpoznávajú a viažu špecifické sekvencie v promótoroch a zosilňovačoch (oblasti pred génom), aby sa stimulovala väzba RNA polymerázy. Akonáhle sa urobí transkript, je 5' čiapočka pripojená, intróny sú zostrihané a do konca 3' je pridaný poly (A) chvost.



©1999 Addison Wesley Longman, Inc.

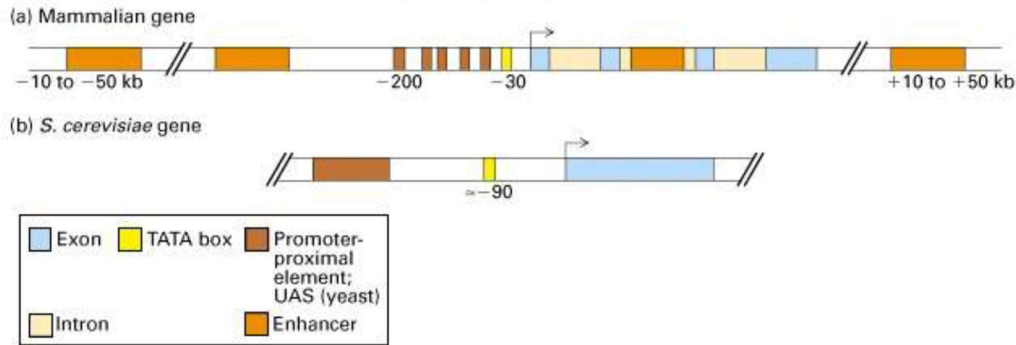
Modulárna povaha eukaryotických transkripčných faktorov

- Každý proteín transkripčného faktora obsahuje aspoň jeden, často viac, aktivačných domén a jednu doménu viažucu DNA.
- Mnohé transkripčné faktory sa viažu na DNA ako diméry rozpoznávajúce palindromické sekvencie.

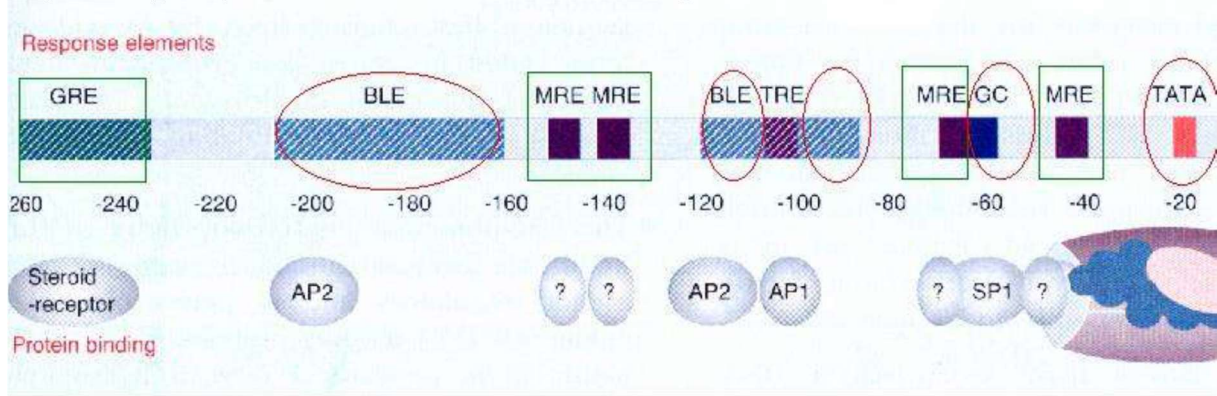
Väzbové domény DNA

- Existuje mnoho stratégií, ktoré proteíny používajú na viazanie DNA vo veľmi špecifických podmienkach
- HTH, prst zinku a leucinové zipsy sú tri spoločné motívy. každý motív sa opiera o výrobu mnohých vodíkových väzieb, iónových väzieb a Van der Walsových síl, ktoré sú v styku so základmi a chrbtovou kosťou cukru a fosfátu

Molekulárna anatómia eukaryotických génov



Regulačné prvky ľudského Methalotioneínového génu

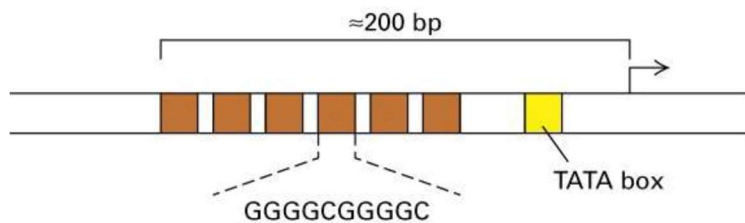


Prvky reakcie pre transkripčné faktory

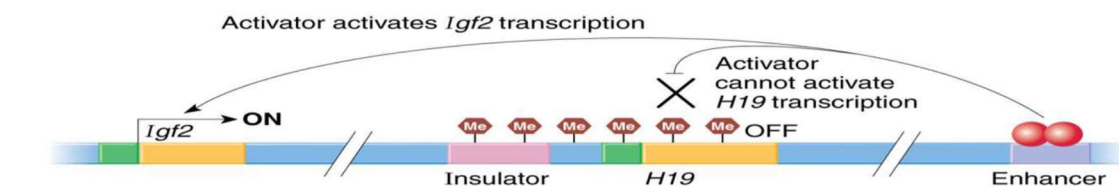
- Invertované opakujúce sa štruktúry**- zosilňovače pre transkripčné faktory odrážajú homodimérne organizácie podjednotiek
- Priame opakujúce sa štruktúry** odrážajú heterodimérne organizácie podjednotiek

SP1 je transkripčný faktor, ktorý sa viaže na CpG UAS

SP1-binding sites in SV40 genome

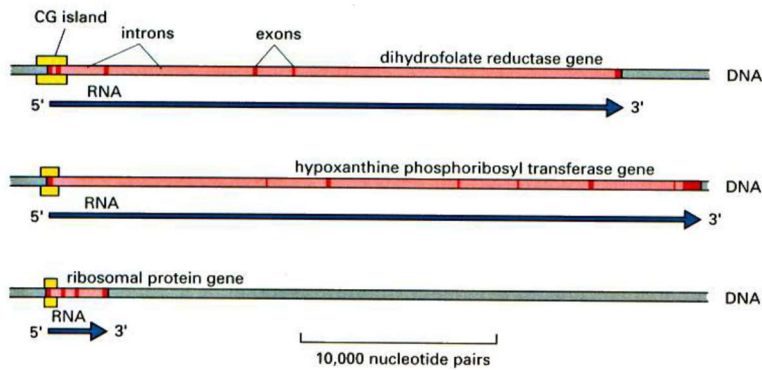


b) Paternal chromosome



CG ostrovy obklopujú promotóry troch cicavčích génov

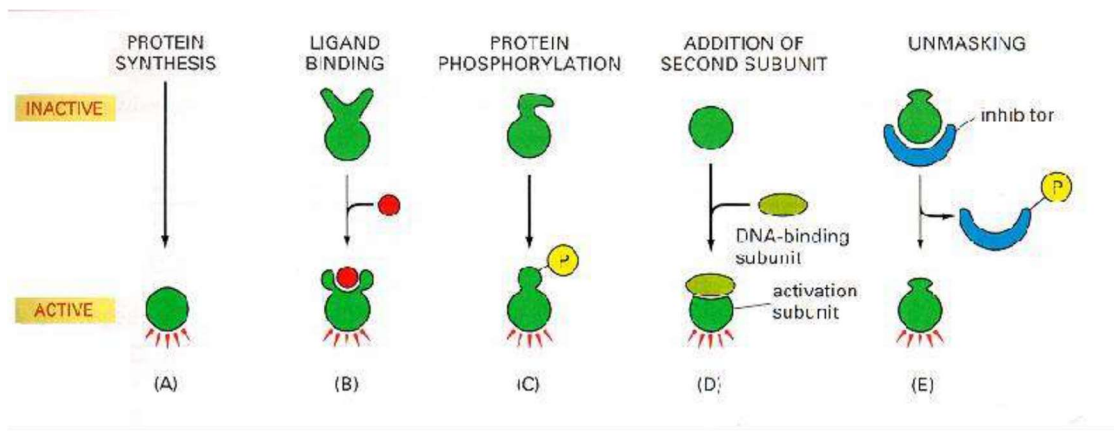
CG sekvencie sú nerovnomerne rozdelené do genómu. Sú zoskupené na ostrovoch, dlhé asi 1000 až 2000 nukleotidov, blízko promotórov génov. CG ostrovy **aktívnych génov** sa udržiavajú v *demetylovanom stave*. V **neaktívnych génoch** sú Cs *metylované*.



Chromatínová remodelácia a metylácia DNA sú základom epigenetického dedičstva!

Prvky reakcie

- Prvky reakcie sú rozpoznané a viažu sa indukčnými faktormi



Enhancers (zosilňovače?)

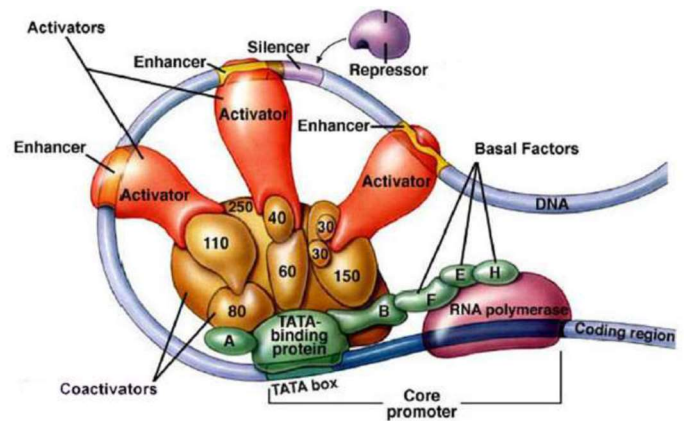
- Zosilňovače pôsobia vo vzdialenosti od transkripčnej jednotky
- Enhancers sa zvyčajne nachádzajú v protismere, ale môžu byť prítomné v intrónoch alebo v géne smerom dole
- Zosilňovače pôsobia v ľubovoľnej orientácii bez ovplyvnenia smeru transkripcie
- Zosilňovače sú zvyčajne zložité- komplexy , napr. sú zložené z viacerých proteínových väzbových miest
- Priemerná dĺžka zosilňovača 50-200 bp
- Sekvencia zosilňovača je irelevantná pre akciu zosilňovača tak dlho, ako transkripčný faktor (faktory) sa môže viazať s vhodnou afinitou

Ako pôsobia zosilňovače z diaľky?

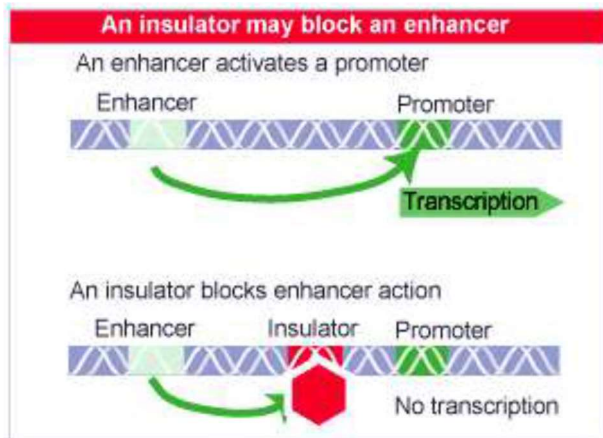
1. **"konformačný model"**: viazanie transkripčného faktora na jeho zosilňovač spôsobuje zmenu štruktúry chromatinu, čo vedie k lepšej prístupnosti promótoru k RNAPolII

2. **"Skenovací model"**: viazanie transkripčného faktora na jeho zosilňovač spôsobí, že predpokladá "aktivovaný stav", ktorý sa prenáša k RNAPolII, keď sa vyskytuje blízko promótoru

3. **"Smyčkový model"**: Smyčka DNA prináša viazaný transkripčný faktor na jeho zosilňovač bližšie k RNAPolII, ktorý sedí u promótoru; *tento model podporuje väčšina výskumníkov

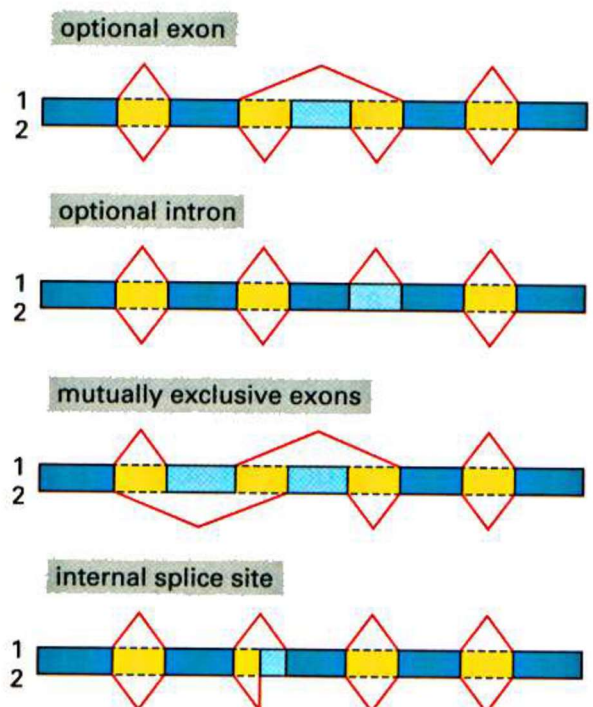


Izolátory

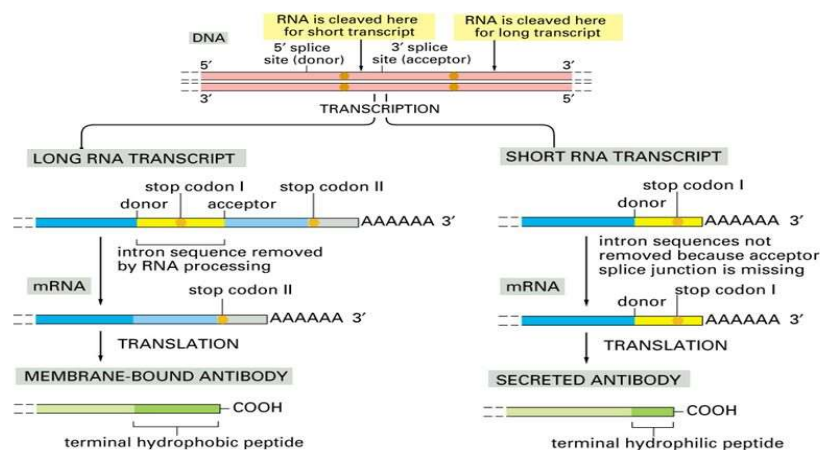


Alternatívne zostrihovanie je ďalším spôsobom regulácie génovej expresie

- Tmavo modré políčka označujú exóny, ktoré sú zachované v oboch mRNA.
- Svetlo modré políčka označujú možné exónové sekvencie, ktoré sú zahrnuté iba v jednej z týchto mRNA.
- Políčka sú spojené červenými čiarami na označenie, kde intronové sekvencie (žlté) sú odstránené.



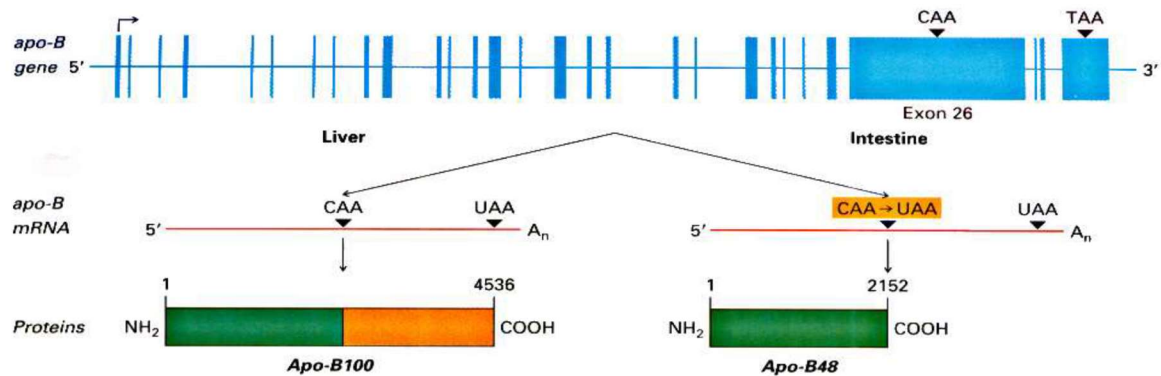
RNA spracovanie



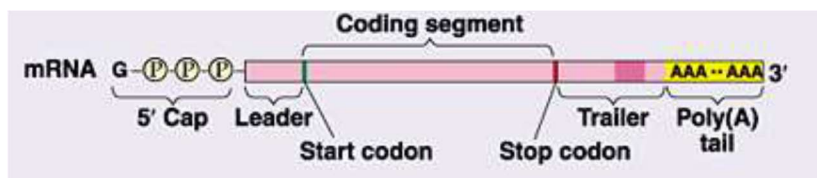
Regulation of the sites of RNA cleavage and poly-A addition determines whether an antibody molecule is secreted or remains membrane-bound. In stimulated B lymphocytes (left), a long RNA transcript is produced, and the intron sequence near its 3' end is removed by RNA splicing to give rise to an mRNA molecule that codes for a membrane bound antibody molecule. In contrast, after antigen stimulation (right) the primary RNA transcript is cleaved upstream from the spliced site in front of the last exon sequence. As a result, some of the intron sequence that is removed from the long transcript remains as coding sequence in the short transcript. These are the nucleotide sequences that encode the hydrophilic C-terminal portion of the secreted antibody molecule.

RNA editácia ľudského lipoproteínu apo-B

- Apo-B mRNA produkovaný v ľudskej pečeni je preložený do apo-B100 proteínu
- V intestinálnych bunkách sa však upravuje tá istá mRNA, čím sa deaminuje C na U. To konvertuje Gln kodón na stop kodón. Preklad tejto editovanej mRNA produkuje apo-B48, proteín, ktorý neobsahuje C-koncovú časť apo-B100.

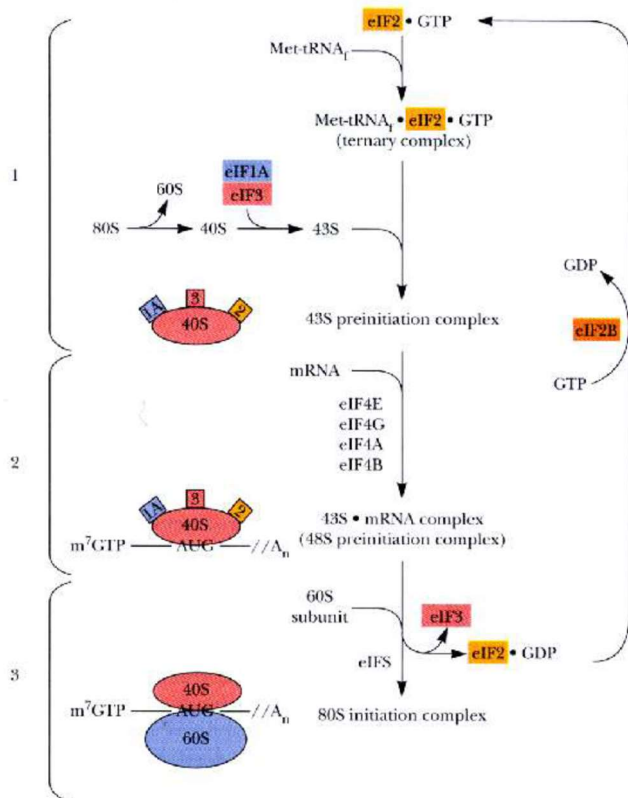


Degradácia mRNA



Stabilita mRNA je výrazne znížená, keď 5' uzáver a 3' poly (A) modifikácie sú odstránené. Existuje vzájomná súvislosť medzi dĺžkou poly (A) konca a stabilitou mRNA.

Regulácia na transkripčnom leveli



Regulácia translácie je oveľa viac bežná v eukaryotoch ako v prokaryotoch

- Fosforylácia iniciačných faktorov môže zabrániť prekladu a spôsobiť všeobecnú depresiú translácie v bunkách
 - Určité vírusy fosforylujú hostiteľské IF. Vírusové mRNA nemusia vyžadovať hostiteľské IF pre iniciáciu a tak získať selektívnu výhodu.
- Iniciácia prekladu pre špecifické mRNA môže byť inhibovaná väzbou translačného represora proteínov na špecifické sekvencie v 3'UTR.

Prepínanie

- alpha1** je pozitívny regulátor, ktorý zapínajú požadované gény pre alfa fenotyp, vrátane alfa faktora a vylučovaného feromónu
- alpha2** je negatívny regulátor ktorý vypína špecifické gény
- v diploidných bunkách, alfa1 a alfa2 sa kombinujú na inhibíciu alfa1 (a teda všetky gény, ktoré reguluje) a potlačenie HO a zapnutie meiotickej dráhy

Regulácia v mnohobunkových eukaryotoch

- Časový priebeh:** sled regulovaných udalostí. Bunkové cykly a vývojové programy sú koordinované regulačné udalosti.
- Priestorové:** génové expresie špecifické pre región. Trojrozmerný telesný plán vyžaduje špecifickú aktivitu génov v rámci určitých anatomických oblastí.
- Odozva:** reakcie na podnety zo životného prostredia. Ako u prokaryotov, génová expresia v eukaryotoch je regulovaná v prostredí.

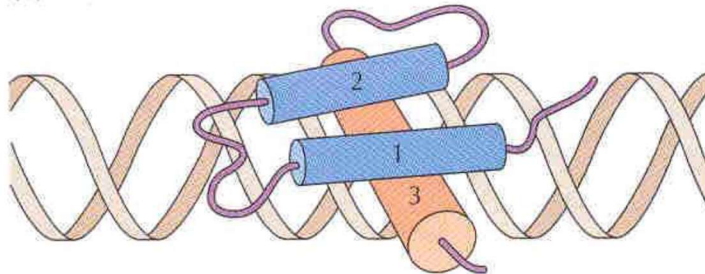
Imaginálne disky vo vývoji *Drosophilla*

- Každý imaginálny disk obsahuje bunky, ktoré sú vopred stanovené rozvinúť sa do jedného konkrétneho segmentu ovocnej mušky.
- Mutácie v tzv. homeotických génoch môžu presmerovať vývoj segmentu. Napríklad **Antennapedia mutácia** spôsobuje, že nohy rastú tam, kde normálne rastú antény, alebo **bithoraxová mutácia** vedie k abnormálnemu vývoju hrudníka.
- Homeotické gény kódujú transkripčné faktory. Všetky obsahujú sekvencie s veľkosťou 180 bp, ktorá sa nazýva **homeobox**, ktorý je vysoko konzervovaný a našiel sa v podstate u všetkých zvierat.

Osem homeoboxov -(Hox) génov reguluje identitu v rámci dospelého a embrya.

Štruktúra homeodomény

(B) Helix-turn-helix



Helix- turn- helix proteín a homeoboxy

- Tri α - helix regióny (špirálové oblasti) sú oddelené krátkymi zákrutami
- Spojenie s DNA podobným spôsobom.
- spojené ako diméry
- aminokyselinová substitúcia v α - helixoch blízko C terminálu narúša väzbu v hlavnej drážke DNA
- Oblasť kódujúca asi 60 aminokyselin bola pozoruhodne konzervovaná vo všetkých týchto génoch nazývaných homeobox.

Homeobox = oblasť v géne

Homeotický gén = gén

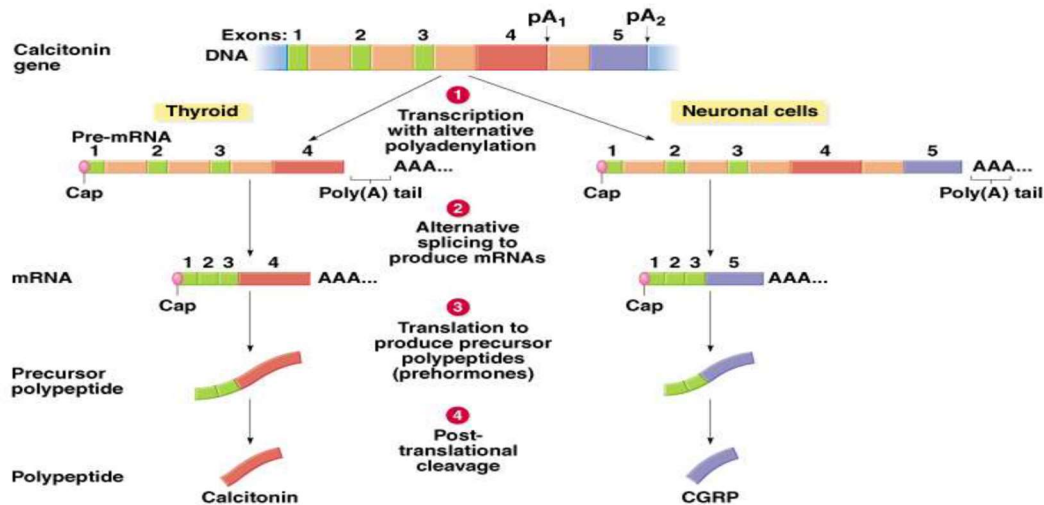
Homeodomén / helix-turn-helix proteín = proteín kódovaný homeotickým génom

Hox gény sú *regulátory transkripcie* a **Homeobox doména** je *doména viažuca DNA*.

Stanovenie pohlavia *Drosophila*

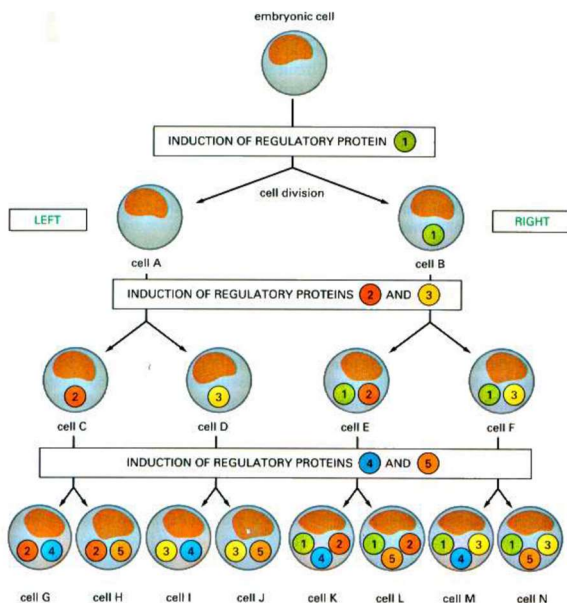
- Úplný **SXL proteín** sa produkuje u samičiek a nie je prítomný u samcov ako primárny prepínač v kaskáde určujúcom pohlavie. SXL je proteín viažuci RNA, ktorý ovplyvňuje rozdiel skenovania prepisov *sxl* a *tra*. Prítomnosť proteínu SXL tiež potláča mechanizmus kompenzácie dávky.
- Prítomnosť TRA proteínu pomocou spájania sprostredkovaného SXL a TRA-2 vedie k ženskému špecifickému zostrihu *dsx*. Prítomnosť TRA-2 (bez TRA) vedie k štiepeniu *dsx* špecifického pre samcov.
- Alternatívne produkty od *dsx* kontrolujú špecifické bunkové somatické fenotypy.

Alternatívna polyadenylácia a zostrih ľudského CACL génu v štítnej žľaze a neurónových bunkách

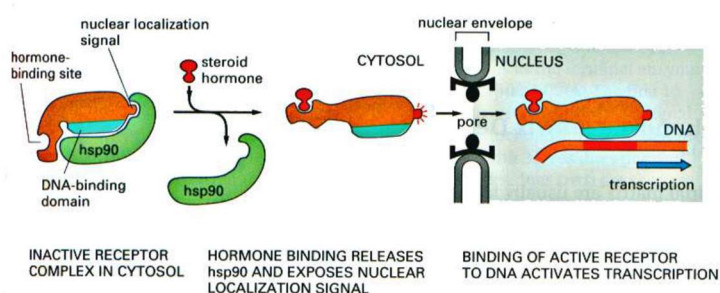


Kombinačné vyjadrenie transkripčných faktorov proteínov umožňuje diferenciáciu buniek do rôznych typov buniek

Hormóny ako modulátory génovej expresie signálnej transdukcie
? obr.



Receptor glukokortikoidov je génový regulačný proteín



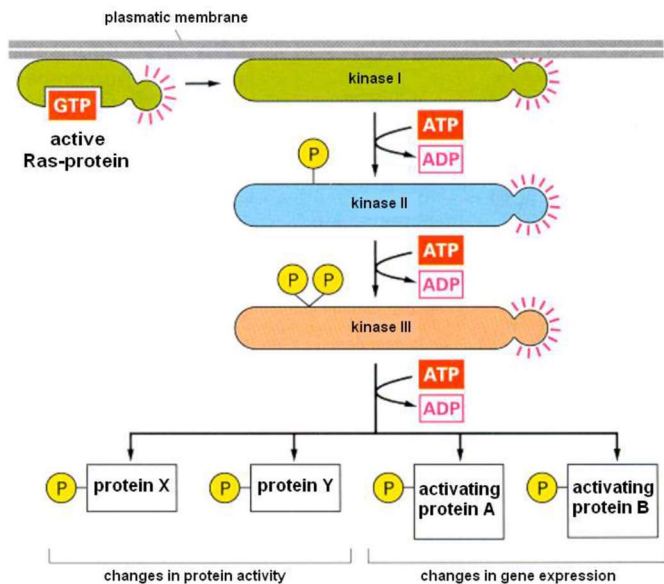
V cytoplazme sa glukokortikoidový receptor (GR) viaže na chaperónový proteín hsp90 a v tomto komplexe je neaktívny. Po naviazaní hormónu sa hsp90 disociuje a aktivovaná GR migruje do jadra, kde sa viaže na sekvenciu nazvanú prvok reakcie na glukokortikoid. To uľahčuje iniciáciu transkripcie.

Rodina proteínov steroidných receptorov

Estrogén, glukokortikoid, hormón štítnej žľazy, progesterón, vitamín D a retinoid receptor kyseliny zdieľajú spoločnú doménu viažucu DNA, ktorá tvorí dva zinkové prsty.

Hormóny ako modulátory génovej expresie

zosilnenie signálu



RNA sprostredkované génové tlmenie

Trieda malých RNA bola objavená u vyšších eukaryot (červy cicavcov), ktoré uzatvárajú expresiu špecifických génov.

- StRNA a siRNA interferujú s ich cieľovou mRNA na spúšťanie degradácie alebo blokovania prekladu.
- Funkcia vo vývoji génovej regulácie a je obranou proti určitým vírusom RNA.
- V laboratóriu môže byť umelá syntetizovaná RNAi použitá na vypnutie prakticky akéhokoľvek génu v rastlinách. V červoch môžu byť gény vypnuté jednoducho pridávaním RNAi do potravy.
- RNAi sa vyvíjajú ako terapia ľudských ochorení, zatiaľ, klinické skúšky sú zamerané na:
 - blokovanie vývoja makulárnej degenerácie sietnice pomocou RNAi tlmenia génu kódujúceho špecifický transkripčný faktor.
 - zníženie hladín cholesterolu v krvi pomocou umlčania apnoenzýmu RNAi v pečeni.

Prokaryoty kontrolujú expresiu:

Transkripciou

Eukaryoty kontrolujú expresiu pomocou:

Transkripcie, spracovanie RNA, transport mRNA, preklad mRNA, degradácia mRNA
Degradácia bielkovín