

ÔN TẬP SINH HỌC PHÂN TỬ

PHIÊN MÃ

..o0o..

1. Tái tổ hợp tương đồng

- Xảy ra với 2 điều kiện: hai vùng DNA TTH phải có trình tự tương đồng và một trong hai trình tự đó phải có điểm đứt trên mạch

- RecB và RecC : tháo xoắn và cắt đứt 1 mạch → phức hợp RecBC nhận biết một trình tự gọi là trình tự chi (x) → cắt cách đó vài base

- **RecA** : gắn lên mạch DNA đứt → nhận biết trình tự tương đồng ở mạch kia → hình thành phân tử lai

- **Tạo hai phân DNA tái tổ hợp hoặc hai phân tử DNA dị hợp tại vùng gene trao đổi**

- Ý nghĩa:

- Tăng số lượng bản sao của các gene lặp lại
- Điều hòa biểu hiện của gene
- Loại bỏ các gene hỏng trong trường hợp các gene lặp lại
- Có thể gây ra biến đổi có hại

2. So sánh phiên mã ở pro và euk

- Phiên mã và dịch mã ở Euk diễn ra ở tế bào chất

- Ở pro phiên mã và sao chép diễn ra gần như đồng thời (do thiếu màng nhân)

- mRNA ở pro là **polycistronic** mRNA: chứa thông tin của **nhiều gene**, có thể chứa nhiều ORFs (khung đọc mở), mã hóa cho nhiều chuỗi polypeptide + chiều dài mRNA ngắn hơn đoạn DNA mà nó PM

- mRNA ở Euk là monocistronic: mRNA chứa thông tin của **1 gene**, chỉ chứa 1 ORF, mỗi mRNA chỉ mã hóa cho 1 chuỗi polypeptide. Chiều dài mRNA gần bằng đoạn DNA mà nó phiên mã

3. Promoter

- Chiều của promoter *quyết định chiều của mạch khuôn*

- Có 3 thành phần : hai trình tự tương ứng ở vị trí **-35 (TTGACA)** và **-10 (TATAAT)** (cách nhau khoảng 15- 17 bp và có trình tự nhất định) → giúp dễ tách mạch và RNA pol bám chặt hơn, và điểm khởi đầu phiên mã

- Không được mã hóa

- Nằm trước vùng gene mã hóa

- *Trình tự “consensus” trên promoter của E.coli: là những trình tự được xác lập dựa trên sự so sánh nhiều trình tự tương đồng trên các promoter khác ở E.coli*

4. RNA pol và các tiểu phần

- RNA pol mà một phức hợp của enzyme nên được gọi là holoenzyme, gồm: enzyme lõi (core) và nhân tố sigma

- Core enzyme : tồn tại trong suốt quá trình PM, đảm bảo cho phản ứng kéo dài chuỗi RNA, gồm các tiểu đơn vị: alpha, beta, beta', omega

- + Anpha : có vai trò gắn kết các tiểu đơn vị + liên kết một số nhân tố hoạt hóa, nhận biết promoter
- + β , β' : trung tâm xúc tác của RNA pol, β liên kết với DNA khuôn, RNA đang tổng hợp và ribonucleotide
- Sigma factor: đảm bảo tính đặc hiệu promoter: giảm ái lực giữa RNA pol và trình tự DNA bất kỳ, tăng ái lực giữa RNA pol và promoter

5. Quá trình phiên mã

a. Giai đoạn khởi đầu

- RNA pol nhận biết và gắn vào promoter nhờ sigma factor
- RNA pol nhận biết và gắn một cách lỏng lẻo vào trình tự -35 → tạo phức hợp đóng
- RNA pol gắn với DNA chặt hơn để mở xoắn tại vùng trình tự -10, tạo thành phức hợp, DNA được tháo xoắn và một sợi đơn được phơi ra dưới dạng tự do → làm khuôn cho phiên mã (chỉ 1 mạch làm khuôn)

b. Giai đoạn kéo dài

- Khi phân tử RNA đạt chiều dài khoảng 8nu → sigma factor tách khỏi RNA pol → thay thế bằng một nhân tố kéo dài
- RNA pol tháo xoắn liên tục DNA, vùng DNA được tháo xoắn gọi là **transcription bubble** dịch chuyển trên DNA cùng với RNA pol

c. Giai đoạn kết thúc

🔗 *Kết thúc phiên mã phụ thuộc nhân tố rho (cần năng lượng)*

- Rho: là một protein gồm 6 tiểu đơn vị, có 2 domain (vùng)
- Rho nhận diện một vùng trên RNA gọi là “rut” (gồm 50-90bp nằm phía trước một trình tự kết thúc, Giàu C và ít G)
- Rho thủy phân ATP để dịch chuyển RNA với tốc độ cao hơn RNA pol → Rho phân tách liên kết RNA-DNA nhờ hoạt tính helicase → kết thúc phiên mã

🔗 *Kết thúc PM không phụ thuộc sigma factor*

- Dấu hiệu kết thúc phiên mã là một cấu trúc đặc biệt trên Dna sợi khuôn, gồm:
 - + Hai trình tự đối xứng bổ sung giàu GC, khi phiên mã sẽ tạo thành **cấu trúc kẹp tóc** → cấu trúc ổn định và ngăn không cho RNA pol tiếp tục tổng hợp
 - + Tiếp theo cấu trúc đó là một loạt các Adenin, khi phiên mã tạo thành các Urcil → làm giảm ái lực của RNA với DNA mạch gốc
- ➔ RNA tách khỏi phức hợp phiên mã

7. RNA Pol ở Euk

- RNA pol I: PM rRNA (28S, 18S, 5,8S)
- RNA pol II: PM mRNA
- RNA pol III: PM tRNA, rRNA 5S và các RNA nhỏ (snRNA)

8. Vùng kiểm soát phiên mã của gene eukaryote

- Hộp TATA: 5'- TATAAA- 3'
- Hộp CAAT: 5'- GGCCAATCT
- Hộp GC: GGGCGG (thường có nhiều bản sao)

9. Quá trình biến đổi của các tiền mRNA

- Gắn mũ chụp đầu 5'
- Gắn đuôi poly A đầu 3'
- Cắt, nối, loại intron

a. 5'- Capping (gắn mũ chụp)

- Capping là G bị methyl hóa
- Là bước đầu tiên, ngay khi start phiên mã, một G có gắn thêm Methyl ở N7 (7- methyl guanin) → gắn vào đầu 5' của mRNA nhờ liên kết phosphate

- Capping là yếu tố cần thiết cho phiên mã sau này

b. Gắn đuôi poly A

- Ngay sau khi được phiên mã, các mRNA sẽ bị cắt bỏ khoảng 20nu nằm trước một trình tự 5'-AUAAA-5' → đó là trình tự nhận biết cho phản ứng cắt

- Enzyme polyA pol sẽ gắn 1 lượng A nhất định vào đầu 3' của mRNA

- Tất cả các mRNA của Euk đều có khả năng gắn đuôi polyA, **ngoại trừ mRNA của histone**

- Một protein đặc hiệu (polyA binding protein): gắn vào đuôi polyA → ổn định và hình thành tiền mRNA

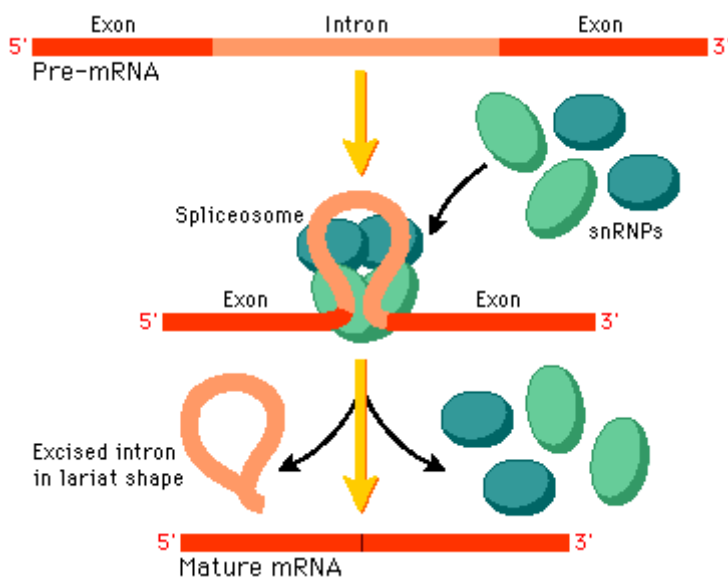
c. Quá trình ghép nối splicing

- Quá trình loại bỏ intron và nối các exon với nhau

- Có 3 trình tự nằm trong intron có vai trò quan trọng:

- Trình tự cho GU ở đầu 5' của intron
- Trình tự rẽ nhánh giàu các pyrimidine bao quanh một A ở gần đầu 3'
- Trình tự AG ở đầu 3'

- Quá trình ghết nhờ sự tham gia của các spliceosome, đó là phức giữa snRNA và một số protein chuyên biệt trong nhân (snRNP)



10. Tổng hợp tRNA

- Tổng hợp tiền tRNA (gồm nhiều tRNA) → Enzyme ribonuclease tách thành mỗi loại tRNA riêng
- Các gene mã hóa tRNA ở euk bằng trình tự intron ngắn
- Ở euk trình tự CCA is added

MÃ DI TRUYỀN VÀ DỊCH MÃ

..oOo..

1. Quá trình biểu hiện của gene

- DNA là VLDT của sự sống
- Quá trình chuyển thông tin từ DNA → protein, gọi là sự biểu hiện của gene
- Bao gồm 2 bước: Transcription và Translation

The secret to happiness is low expectations

2. Mã di truyền

- Codon: thông tin di truyền được mã hóa bằng những bộ ba base không chồng lấp nhau
- Tính suy thoái: nhiều bộ ba quy định một acid amin
- Tính vạn năng: tất cả sinh vật có chung bộ mã di truyền
- Ngoại lệ của tính vạn năng: ở ty thể
 - UGA mã hóa tryptophan
 - Các bộ ba khởi đầu: AUG, AUA, AUU, AUC. AUG mã hóa cho methionine trong chuỗi polypeptide
 - AGA, AGG ở ty thể là các bộ ba kết thúc chứ không phải quy định arginin. Ở động vật nguyên sinh: UAA và UAG mã hóa cho acid glutamic chứ không phải là các codon kết thúc

Vị trí thứ hai					
	U	C	A	G	
Vị trí thứ nhất - Đầu 5'	U UUU } Phe UUC } UUA } Leu UUG }	UCU } UCC } Ser UCA } UCG }	UAU } Tyr UAC } UAA* Stop UAG* Stop	UGU } Cys UGC } UGA* Stop UGG Trp	U C A G
	C CUU } CUC } Leu CUA } CUG }	CCU } CCC } Pro CCA } CCG }	CAU } His CAC } CAA } Gln CAG }	CGU } CGC } Arg CGA } CGG }	U C A G
	A AUU } AUC } Ile AUA } AUG* Met	ACU } ACC } Thr ACA } ACG }	AAU } Asn AAC } AAA } Lys AAG }	AGU } Ser AGC } AGA } Arg AGG }	U C A G
	G GUU } GUC } Val GUA } GUG* }	GCU } GCC } Ala GCA } GCG }	GAU } Asp GAC } GAA } Glu GAG }	GGU } GGC } Gly GGA } GGG }	U C A G
Vị trí thứ ba - Đầu 3'					

3. Các công trình giả mã di truyền

- **Thuyết Wobble:** Sự bắt cặp khập khiễng của của vị trí **3'** của **codon** (có tính linh động) và **5'** của **anticodon** → mỗi anticodon có thể đọc được 2 codon khác nhau

4. Khái niệm khung đọc mở (ORF)

- ORF gồm: codon start và codon stop cách nhau khoảng 300codon (prokaryote) hay 400-500 codon (euk)
- Có thể có ba khung đọc cho bất kỳ trình tự RNA nào phụ thuộc vào base nào được chọn làm base bắt đầu
- Thực tế chỉ một khung đọc được use, hai khung đọc kia chứa một số codon stop nên ngăn cản chúng được use
- **Ví dụ:**

Khung đọc 1. 5' - AUG ACU AAG AGA UCC GG - 3'

Met Thr Lys Arg Ser

Khung đọc 2. 5' - A UGA CUA AGA GAU CCG G - 3'

Stop

Khung đọc 3. 5' - AU GAC UAA GAG AUC CGG - 3'

Stop

5. Cấu trúc tRNA

- Hầu hết các phân tử tRNA của prokaryote và euk đều có cấu trúc giống nhau
- Dây đơn gấp khúc tạo thành vòng (loop), cho ra một phân tử có cấu trúc bậc 2 thành thân chính
 - Thân (stem) hoặc nhánh (arm): vùng chứa các base nối với nhau, tương ứng theo mã di truyền
 - Ở các loop không có sự bắt cặp giữa các base
- tRNA chỉ được phiên mã không được dịch mã, sau đó bị cắt 2 đầu tạo tRNA có cấu hình 3 chùy, cuộn lại tạo cấu hình, biến đổi các base thường thành bất thường
- Chức năng chung gian của tRNA được thực hiện được là nhờ các enzyme đặc hiệu là Aminoacyl-tRNA synthetase (20 loại ứng với 20 amino acid)

6. RNA ribosome

- Chếm 80% tổng số RNA tế bào
- Các RNA kết hợp với protein chuyên biệt tạo thành ribosome
- Một Ribosome gồm tiểu đơn vị nhỏ và một tiểu đơn vị lớn, mỗi tiểu đơn vị gồm nhiều protein và rRNA có size khác nhau
- Tiểu đơn vị nhỏ có vị trí gắn với phân tử mRNA
- Tiểu đơn vị lớn có ba vị trí gắn cho phân tử tRNA, vị trí P (peptide), vị trí A (amino acid), và vị trí E (Exit site). Trong suốt quá trình tổng hợp protein hai tiểu phần luôn gắn với nhau

7. Ribosome

- Là thành phần nằm trong tế bào chất tham gia dịch mã, tổng hợp chuỗi polypeptide
- Ở Pro 70S ribosome = 30S + 50S
- Ở Euk 80S ribosome = 40S + 60S
- Vị trí P giữ tRNA mang chuỗi polypeptide đang hình thành, tRNA sau đó được giải phóng nhờ vị trí E
- Sự phân tách của Ribosome:
 - Các ribosome E.coli phân tách các tiểu phần tại bước cuối của quá trình dịch mã
 - IF1 xúc tác hoạt hóa cho quá trình tách này
 - IF3 gắn vào tiểu phần 30S tự do và ngăn sự tái liên kết với tiểu phần 50S → hình thành ribosome hoàn chỉnh

8. Hoạt hóa amino acid

- Enzyme: Aminoacyl-tRNA synthetase (gắn các amino acid đúng với tRNA chuyên biệt)
- Bước 1: amino acid và ATP gắn vào enzyme → a.a được hoạt hóa
- Bước 2: tRNA liên kết (giàu năng lượng) với phức hợp enzyme-aminoacid
- Bước 3: tRNA được nối với amino acid bằng liên kết giàu năng lượng (tRNA gắn a.a vào đầu 3')

9. Quá trình khởi đầu dịch mã

Tóm tắt:

- Bước 1: IF1 tác động làm tách ribosome 70S thành 50S và 30S
- Bước 2: gắn IF3 vào 30S, ngăn sự tái hình thành ribosome hoàn chỉnh
- Bước 3: IF1, IF2, GTP gắn vào dọc bên IF3
- Bước 4: IF2 mang tRNA gắn vào phức hợp mRNA-30SrRN
- Bước 5: thay đổi cấu hình của tiểu phần nhỏ, IF1 và IF3 tách ra
- Bước 6: toàn bộ phức hợp trên liên kết với tiểu phần 50S của ribosome → hình thành ribosome hoàn chỉnh
- IF2 tách ra và thủy phân GTP

*Note: prokaryote có 3 nhân tố IF. Euk có 6 nhân tố khởi động eIF

a. Phức hợp 30S khởi đầu dịch mã

- Khi ribosome tách 2 tiểu phần 30S và 50S → phức hợp trên 30S được hình thành, gồm: mRNA, GTP, yếu tố IF1, IF2, IF3 và fMet-tRNA

b. Gắn mRNA vào tiểu phần 30S

- Phức hợp 30S khởi đầu dịch mã được hình thành từ một tiểu phần ribosome 30S + mRNA + fMet-tRNA
- Việc gắn tiểu phần ribosome 30S ở prokaryote vào vị trí khởi đầu dịch mã của mRNA phụ thuộc vào sự bắt cặp bổ sung giữa:

c. Một trình tự ngắn Shine-Dalgarno (5'-AGGAGGU-3') của mRNA nằm ở upstream của codon start

- Giúp mRNA liên kết chắc chắn và chính xác hơn với rRNA ở bước khởi đầu dịch mã
- Trình tự bổ sung ở đầu cuối 3' của 16S RNA
- Ở vi khuẩn tiểu đơn vị nhỏ gắn với mRNA tại trình tự Shine-Dalgarno ở thượng nguồn codon khởi đầu

d. Gắn fMet-tRNA vào 30S Initiation Complex

- IF2 là nhân tố chính xúc tác cho việc gắn của fMet-tRNA vào 30S initiation complex
- GTP cần thiết cho việc gắn của IF2, và không bị thủy phân ở bước này

e. Phức hợp 70S khởi đầu dịch mã

- GTP được thủy phân sau khi 50S gắn vào phức hợp 30S → 70S → khởi đầu dịch mã
- Mục đích của sự thủy phân GTP là tách IF2 và GTP khỏi complex → giúp cho quá trình kéo dài polypeptide có thể bắt đầu

Khởi đầu dịch mã

• Eukaryote

- Bắt đầu với methionine
- tRNA khởi đầu không giống như tRNA tham gia vào quá trình kéo dài
- Không có trình tự Shine-Dalgarno
- mRNA có mũ chụp tại đầu 5'

• Vi khuẩn

- N-formyl-methionine
- Trình tự Shine-Dalgarno chỉ cho ribosome biết đâu là điểm khởi đầu dịch mã

10. Kéo dài dịch mã

- Bước 1: nhận diện codon: anticodon của một aminoacyl tRNA đến bắt cặp bổ sung với codon của mRNA tại vị trí A. Sự phân hủy của GTP làm tăng độ chính xác và hiệu quả của bước này
- Bước 2: hình thành liên kết peptide: một phân tử rRNA của tiểu phần lớn xúc tác sự hình thành cầu nối peptide giữa amino acid ở vị trí A và đầu cuối carboxyl của chuỗi polypeptide đang hình thành ở

vị trí P site. Bước này chuyển chuỗi polypeptide sang tRNA ở vị trí A → nhờ **Hoạt tính peptide transferase**

- Bước 3: Ribosome chuyển vị trí của tRNA ở vị trí A sang vị trí P, tRNA ở vị trí P chuyển sang vị trí E → giải phóng

*Hoạt tính peptidyl transferase của ribosome : xúc tác tạo liên kết peptide giữa 2 amino acid

11. Kết thúc dịch mã

- Bước cuối cùng trong dịch mã khi ribosome đi tới codon stop trên mRNA

- RF (release factor- nhân tố giải phóng) gắn vào vị trí A (vị trí codon stop) → thủy phân tRNA cuối cùng khỏi chuỗi polypeptide → kết thúc dịch mã

-RRF (nhân tố giải phóng ribosome): gắn tại vị trí RF → gắn vào A → các phức hợp PM tách ra

12. Polyribosome

- Nhiều ribosome có thể tham gia dịch mã một phân tử mRNA cùng một lúc hình thành nên polyribosome

13. Sai sót trong dịch mã

- RNA pol bắt nhầm nucleotide khi phiên mã

- Ribosome đọc lệch khung

-tRNA-aa không phù hợp : tần số sai lớn nhất 10^{-3}

- Aminoacyl-tRNA-synthetase : bắt nhầm amino acid

- Aminoacyl-tRNA-synthetase bắt nhầm tRNA

14. Sửa sai trong bước gắn tRNA-amino acid

- Enzyme AMP : phân cắt các a.a không phù hợp

15. Sửa sai trong dịch mã

ĐIỀU HÒA BIỂU HIỆN CỦA GENE

1.Ý nghĩa

- Prokaryote:

+Điều chỉnh enzyme cho phù hợp với các nhân tố môi trường, có tính linh động và tính thuận nghịch

+ Điều hòa chủ yếu diễn ra ở giai đoạn phiên mã

- Euk:

+ Biệt hóa từng loại tế bào, không có tính thuận nghịch, không có khả năng quay lại trạng thái ban đầu

+ Điều hòa trải qua nhiều giai đoạn phức tạp hợp

- Các kiểu điều hòa ở Prokaryote:

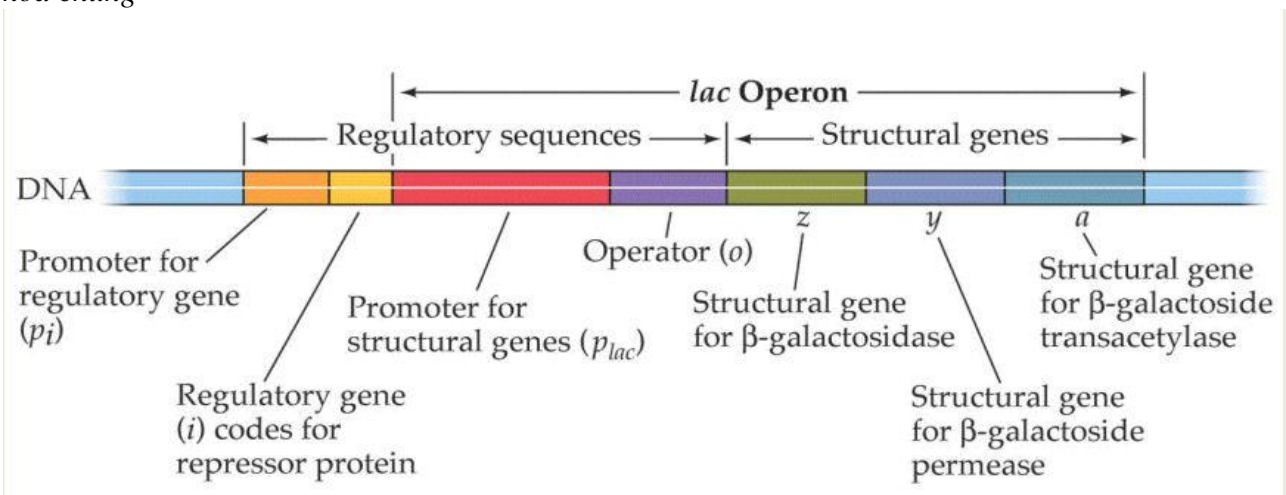
- Operon Lac
- Operon Tryptophane
- Operon arabinose
- Điều hòa bằng sigma factor
- Điều hòa “làm giảm”

2. Điều hòa âm dương

- Kiểm soát dương tính: activator gắn vào vùng điều hòa → transcription start (phổ biến ở euk)
 - + Kiểm soát dương (cảm ứng): phức hợp activator-inducer gắn lên vùng điều hòa → transcription
 - + Kiểm soát dương (ức chế): phức hợp activator-repressor → không thể gắn lên vùng điều hòa → no transcription
- Kiểm soát âm:
 - + Repressor (chất ức chế): gắn lên vùng điều hòa → no transcription
 - + Inducer (chất cảm ứng) làm bất hoạt repressor → không thể gắn lên vùng điều hòa → transcription

3. Cấu trúc operon lac

- Có 3 phần: promoter, operator, và các gene cấu trúc. Thêm vào đó là một gene điều hòa hoạt động của gene cấu trúc
 - Promoter: được nhận diện bởi RNA pol, nơi bắt đầu phiên mã
 - Operator: kiểm soát việc gắn RNA pol vào promotor, thông thường nằm trong promotor hoặc giữa promotor và gene cần được phiên mã (*không mã hóa cho protein*)
 - Gene cấu trúc: mã hóa chuỗi polypeptide
- Là tập hợp các gene có con đường chuyển hóa chung được đặt dưới sự điều hòa of một trình tự điều hòa chung

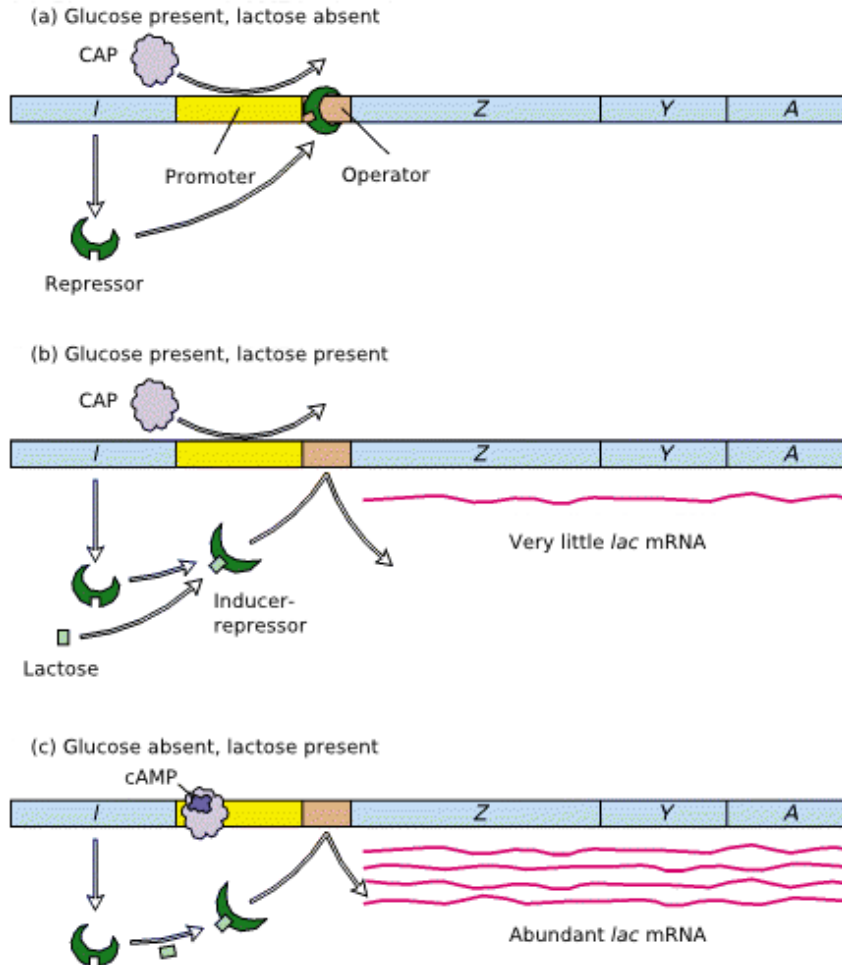


4. Hoạt động của operon lac

- Môi trường không có lactose → repressor gắn vào operator → no transcription
- Môi trường có lactose (được gọi là nhân tố cảm ứng- inducer) → inducer gắn vào repressor → repressor bị bất hoạt → Transcription
- Tiết kiệm năng lượng, khi không có glucose thì tế bào mới sử dụng lactose (trường hợp trên là điều hòa theo con đường dị hóa)
- Kiểm soát dương của Operon Lac: Glucose là nguồn đường chủ yếu của tế bào
 - Hàm lượng cAMP nội bào có tương quan tỉ lệ nghịch với hàm lượng glucose. cAMP có thể hoạt hóa CAP (CAP là một repressor cho chính gene tổng hợp ra nó)

- Enzyme adenylate cyclase ức chế tổng hợp cAMP
- Như vậy: khi low glucose → phức hợp cAMP-CAP gắn vào DNA tại upstream của Lac promoter (trình tự kế với promoter) → uốn cong vùng DNA xung quanh nó → Transcription
- CAP-cAMP là tăng sự gấp RNA pol vào promoter → tăng phiên mã 50 lần

- Ảnh hưởng của Glucose và lactose tới phiên mã:



5. Trp operon (operon đồng hóa)

- Trp operon: chứa các gene cấu trúc (5gene) cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp tryptophan
- Trp operon hoạt hóa quá trình phiên mã khi không có sự hiện diện của tryptophan
- Hệ thống ức chế được điều hòa bởi một cơ chế kiểm soát ngược âm
- Trp operon được đóng khi tryp gắn vào là làm bất hoạt aporepressor
- Phức hợp tryptophan-repressor: gắn vào operator → ngăn phiên mã khi mức tryptophan cao
- Nếu tryptophan giảm, phức hợp trp-repressor sẽ tách khỏi operator
- Tryp được gọi là corepressor, vì nó hoạt động cùng với protein repressor để lock phiên mã, và operon trp là một operon ức chế → đây là cơ chế kiểm soát âm tính vì represspr ngăn chặn phiên mã

6. Điều hòa giảm bớt (attenuation) → cấu trúc ngừng phiên mã

- Trình tự trp attenuator: chứa một trình tự base bổ sung ở đầu 5' trong mRNA và có thể bắt cặp bổ sung tạo thành cấu trúc kẹp tóc → kết thúc phiên mã ở đầu 5' của mRNA
- Nếu tRNA-trp hiện diện, quá trình *tổng hợp peptide leader* dẫn tới sự bắt cặp bổ sung của mRNA tạo thành cấu trúc cản hoạt động của RNA pol
- Một số operon điều hòa theo cơ chế operon trp: Trp, PheA, His, Leu, Thr, Ileu

7. Các yếu tố sigma ở E.coli

- Sử dụng sigma factor khác nhau là cơ chế điều hòa nhanh chóng và tiết kiệm năng lượng ở prokaryote
- Ở 50°C, sigma 32 gắn chuyên biệt với promoter shock nhiệt → tổng hợp 17 protein
- Ở nhiệt độ thấp sigma32 bị phân hủy bởi protease màng (FtsH)

YẾU TỐ	PROMOTER	TRÌNH TỰ BẢO TỒN	
		-35	-10
Sigma 70	Đa số	TTGACAT	TATAAT
Sigma 32	Shock nhiệt	TCTCNCCTTGAA	CCCCATNTA
Sigma 28	Chuyển động	CTAAA	CCGATAT
Sigma 38	Đáp ứng stress	? vùng -24	? vùng -12
Sigma 54	Chuyển hóa nitơ	CTGGNA	TTGCA

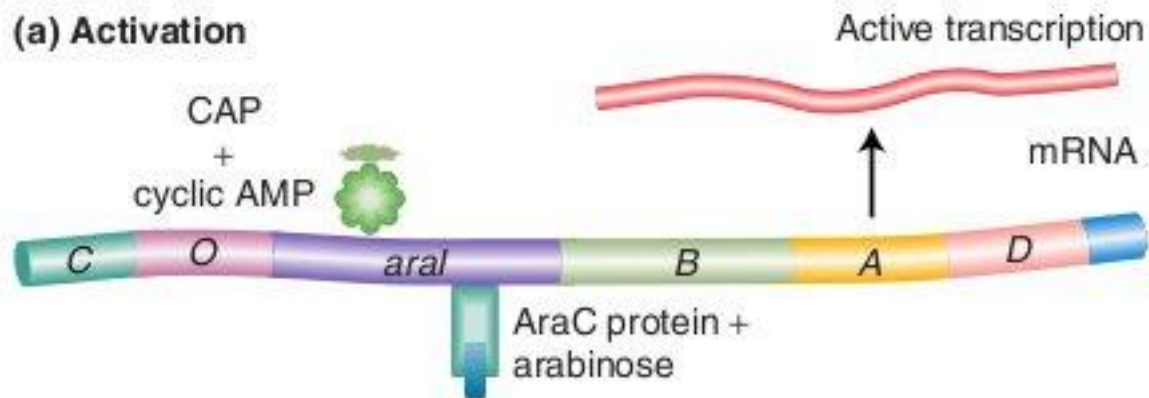
8. Phage SP01 xâm nhiễm bacillus subtilis

SP01 phage xâm nhiễm vào bacillus sub có 3 bước biểu hiện của gene: các gene sớm, trung gian và gene muộn được biểu hiện ở những thời điểm khác nhau

- Giai đoạn sớm: enzyme của vi khuẩn nhận biết promoter của phage → sigma28 factor of phage sẽ thay thế sigma factor của vi khuẩn
- Giai đoạn trung gian: phức hợp enzyme-gp28 sẽ phiên mã các gene trung gian của phage. Các gene trung gian 33, 34 (gene có nhân tố 33,34) mã hóa cho nhân tố sigma khác thay thế cho gp28
- Giai đoạn muộn: phức hợp enzyme-gp33/gp34 sẽ phiên mã các gene muộn của phage

9. Operon Arabinose (operon dị hóa)

(a) Activation



(b) Repression

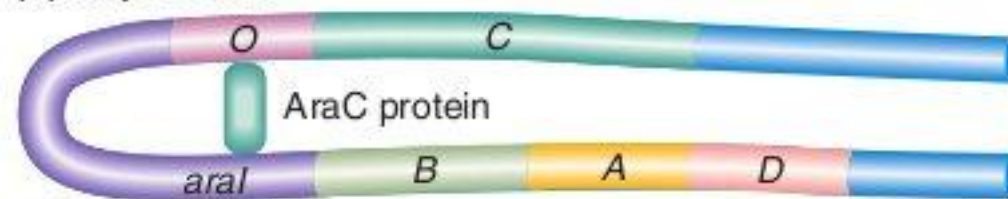


Figure 10-20 Dual control of the *ara* operon. (a) In the presence of arabinose, the AraC protein binds to the *araI* region. The CAP–cAMP complex binds to a site adjacent to *araI*. This binding stimulates the transcription of the *araB*, *araA*, and *araD* genes. (b) In the absence of arabinose, the AraC protein binds to both the *araI* and the *araO* regions, forming a DNA loop. This binding prevents transcription of the *ara* operon.