

RNS SZINTÉZIS ÉS ÉRÉS

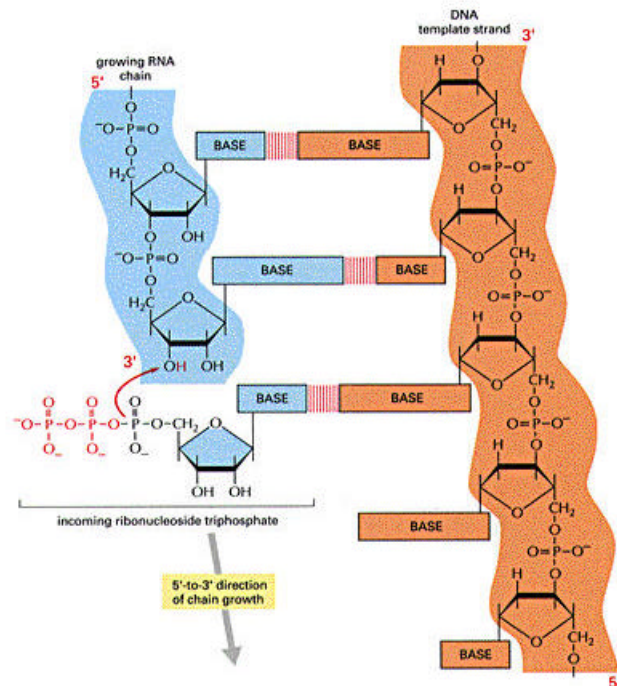
A genom alapvető funkciója, hogy a sejt működéséhez esszenciális gépek (fehérjék) előállítására vonatkozó információt tartalmazza. A DNS-ben rejlő információ egy kétlépéses folyamatban eredményezi fehérjék szintézisét:

1. A DNS templáton RNS szintetizálódik és ezt a folyamatot transzkripciónak nevezzük.
2. A transzkripcióban keletkezett RNS-en riboszómák közreműködése mellett fehérje szintetizálódik a transzláció folyamatában.

Az alábbiakban a fehérjeszintézis ezen kétlépéses folyamatának első lépésével a transzkripcióval foglalkozunk részletesen.

RNS szintézis (transzkripció)

Biokémiailag a folyamat látszólag igen egyszerű. A DNS templáton ribonucleozid-trifoszfátok felhasználása mellett egy ribonukleinsav láncot kell szintetizálni. A folyamatot katalizálni képes enzim a **DNS függő RNS-polimeráz**. Ezek az enzimek a DNS polimerázhoz hasonlóan $5' \rightarrow 3'$ irányú láncszintézist képesek katalizálni. A folyamatban pirofoszfát képződik.



A folyamat biokémiailag egyszerű ugyan, de topológiailag komplikált. Az RNS polimeráznak ugyanis:

1. fel kell ismernie a lánc szintézis kezdőhelyét,
2. fel kell nyitnia a kétszálú DNS láncot,
3. mozognia kell a DNS templáton, miközben RNS-t szintetizál,
4. be kell fejeznie a megfelelő helyen a transzkripciót.

Mindezek alapján az RNS-szintézis, más makromolekulák szintéziséhez hasonlóan) egy három lépésre osztható folyamat:

1. lánckezdés vagy iniciáció,

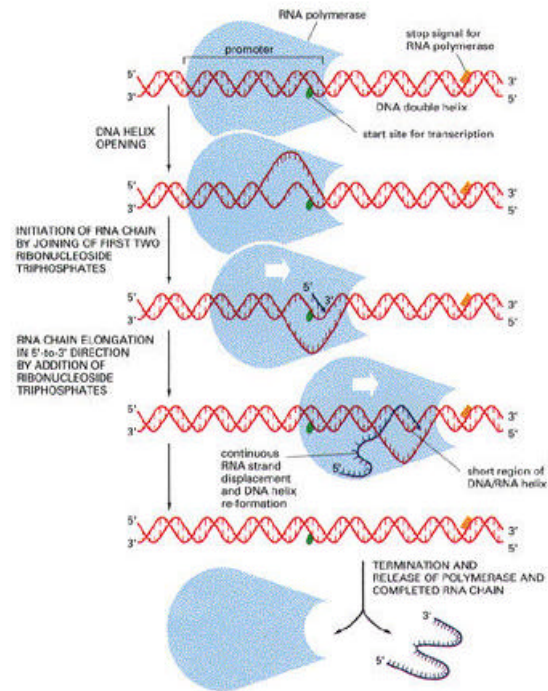
2. lánc növekedés vagy elongáció,
3. lánc szintézis leállása vagy termináció.

Az RNS szintézis folyamatának mindhárom fenti lépését az RNS polimeráz katalizálja és így sejteni lehet, hogy egy igen komplikált enzimről van szó.

A baktériumokban egyféle RNS polimeráz működik

Az RNS szintézis fenti komplikált folyamatait a baktériumokban egyetlen RNS polimeráz végzi, ezért a molekula bonyolult: több alegységből áll. Az eubaktériumok **RNS polimeráza** öt alegységből épül fel: 2 darab α , egy darab β , egy β' és egy σ . Az $\alpha_2\beta\beta'$ alegységek komplexe képezi az enzim

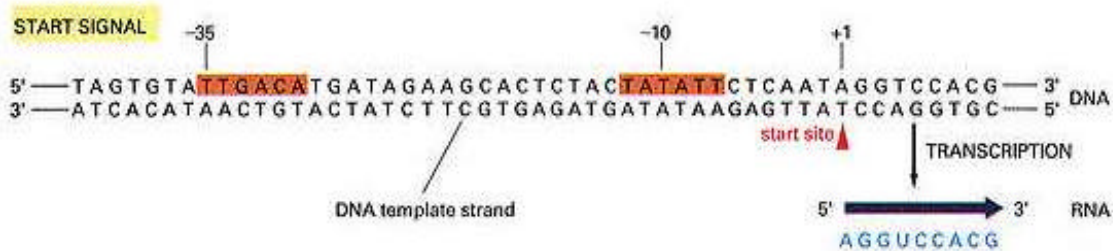
magját. A δ -alegység csak az kezdőpont felismeréséhez (iniciáció) fontos és utána ledisszociál az enzim magjáról. Az *E. coli*-ban öt különböző δ faktor működik. Az ősbaktériumok RNS polimeráza még a valódi baktériumokénál is jóval komplexebb, mert két nagy és nyolc kis alegységből épül fel. Az alábbiakban a prokarióta RNS szintézis folyamatát annak három lépése szerint külön tárgyaljuk.



A lánckezdés vagy iniciáció

Az RNS polimerázok gyakran “ütköznek” a DNS-sel, de annak csak bizonyos szekvenciáihoz képesek kötődni. A RNS polimerázok által a DNS-ben felismert szekvenciát, ahová hozzákapcsolódnak, **promoternek** nevezzük. A promoter, amihez az RNS polimeráz hozzáköthet mindig a fehérjéket kódoló gének előtt helyezkedik el. Konvenció szerint a DNS első bázisát, ami RNS-be íródik át “+1”-el jelöljük és ennek megfelelően a promoter a negatív számokkal jelölt bázisok irányában helyezkedik el. Prokariótákban igen gyakori, hogy több génnek egy közös promotere van és ilyenkor a megkötődött RNS polimeráz egyszerre átírja az összes gént. Az egyes gének előtt elhelyezkedő promoter szekvenciák nagyon hasonlóak egymáshoz, ami természetes is, hiszen ezek olyan szekvenciák amiket az RNS polimeráz felismer. A promotereknek tehát közös vonásaik vannak, ami azt jelenti, hogy ún. **konszenzus szekvenciákat** tartalmaznak. Egy tipikus *E. coli* promotert mutat az ábra. A génátírás kezdetétől (+1) számított -35 és -10 bázispár távolságokban adenin (A) timin (T) gazdag szekvenciák figyelhetők meg, ami a

prokarióta promoterek általános jellegzetessége. Az A és T gazdag régiók elhelyezkedése -35 és -10 pozícióban minden promoternak általános tulajdonsága, de ezenkívül szekvenciájuk különböző. Az egyes promoterek közti szekvencia különbségek pedig befolyásolják az RNS polimeráz kötődését a promoterhez. Vannak promoterek amikhez nagyon erősen kötődik (nagyon gyakran képez vele komplexet) és vannak, amelyekkel csak ritkábban. Ha a génátírást speciális mechanizmusok nem szabályozzák, akkor az RNS transzkripció gyakoriságát az adott génen a promoter erőssége határozza meg. Az egyes gének átírási gyakoriságának összehasonlítása promotereik erősségére ad felvilágosítást. Az egyes promoter szekvenciák összehasonlítása pedig megadja az RNS polimeráz ideális promoter szekvenciáját, amihez a legerősebben tud kötődni. Ilyen ideális promotert az *E.coli* genomja nem tartalmaz, és ennek oka nagyon egyszerű. Egy ilyen ideális promoterrel rendelkező gént olyan gyakran írják át az RNS polimeráz, hogy az gátlólag hatna a többi átíráására. A baktériumban működő promoterek tehát az ideális promoter többé-kevésbé lerontott változatai. Az egyes promoterek közti különbség az RNS polimeráz kötésben igen jelentős, akár 10^4 nagyságrendű is



lehet. Ez azt jelenti, hogy van olyan gén a baktériumban, ami csak egyszer íródik át generációs időnként, de van olyan is, ami minden másodpercben. Meg kell jegyezni, hogy mivel prokariótákban a fehérjeszintézis a transláció szintjén már nem szabályozott, ezért a fehérjék sejten belüli aránya a elsősorban transzkripciójuk mértékét tükrözi. A transzkripció mértéke pedig a promoter erősségének függvénye, amit még az RNS polimeráz iniciációs faktora (σ) befolyásol (melyik σ alegység kötődik a polimerázhoz).

A -35 szekvencia az RNS polimeráz kezdeti felismerési helye, ahol először a DNS-hez kötődik. Innen átugrik a -10 pozícióba, amit **TATA-box**-nak is neveznek. A promoter felismerésében a σ -alegység segíti az RNS-polimerázt, amit ezért **iniciációs faktornak** is neveznek. Ezt követően felnyitja a DNS kettős-hélix hidrogén-kötéseit és a DNS-en egy “buborék” keletkezik, ami általában a “-9”-től a “+3” nukleotidig tart. Ennek a buboréknak a közepén ül az RNS-polimeráz, ezért ún. nyílt komplexnek nevezzük. Ezt követően az egyik szálát templátként használva egyszálú RNS-t szintetizál a +1 bázistól kezdve a szintézist. Amikor a szintetizált RNS eléri a 8 bázis hosszát, akkor a σ -alegység ledisszociál és az RNS polimeráz teljes sebességre kapcsol. A DNS felnyitlásának mértéke (buborék) később növekszik és kb. 18 bázispárnyi DNS szakasz van nyitva a

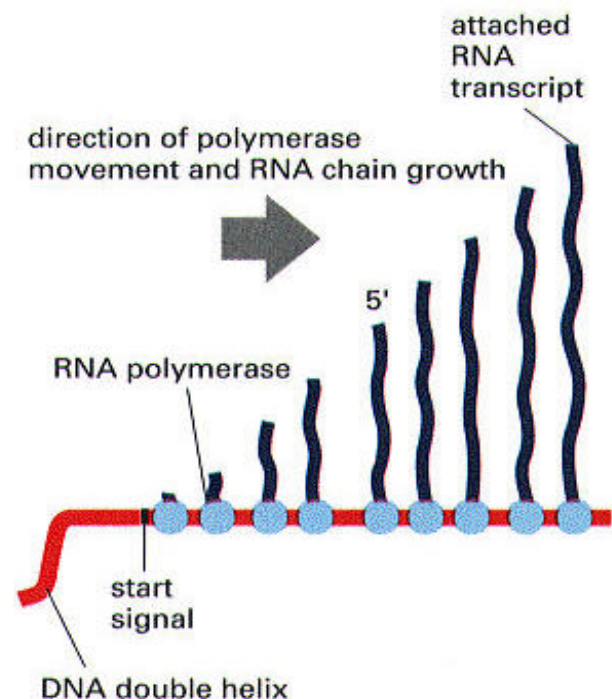
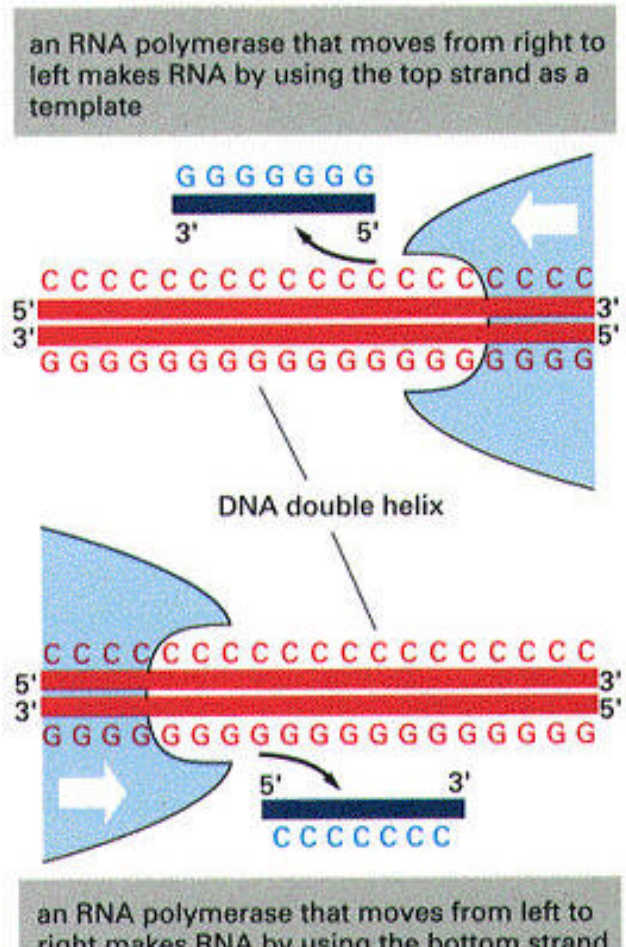
DNS-en a transzkripció során. Természetesen az RNS is folyamatosan ledisszociál a DNS-ről és csak a 3' vége felőli kb. 12 bázispárnyi szakasza kapcsolódik a DNS-hez.

Felmerül a kérdés, hogy melyik szálát másolja le az RNS-polimeráz illetve melyik szál az értelmes szál? Ezt nem az RNS polimeráz dönti el, hanem a promóter, ami "ráülteti" az RNS polimerázt a DNS-re. A promóter meghatározza, hogy az RNS polimeráz milyen irányban ül a DNS-re. Mivel az RNS polimeráz csak egy adott irányban képes mozogni és mindig 5'→3' irányú szál szintézist katalizál, ezen két tényező egyértelműen kijelöli az értelmes szálát. Az értelmes szál génenként változik, hol a DNS egyik szála, hol a másik.

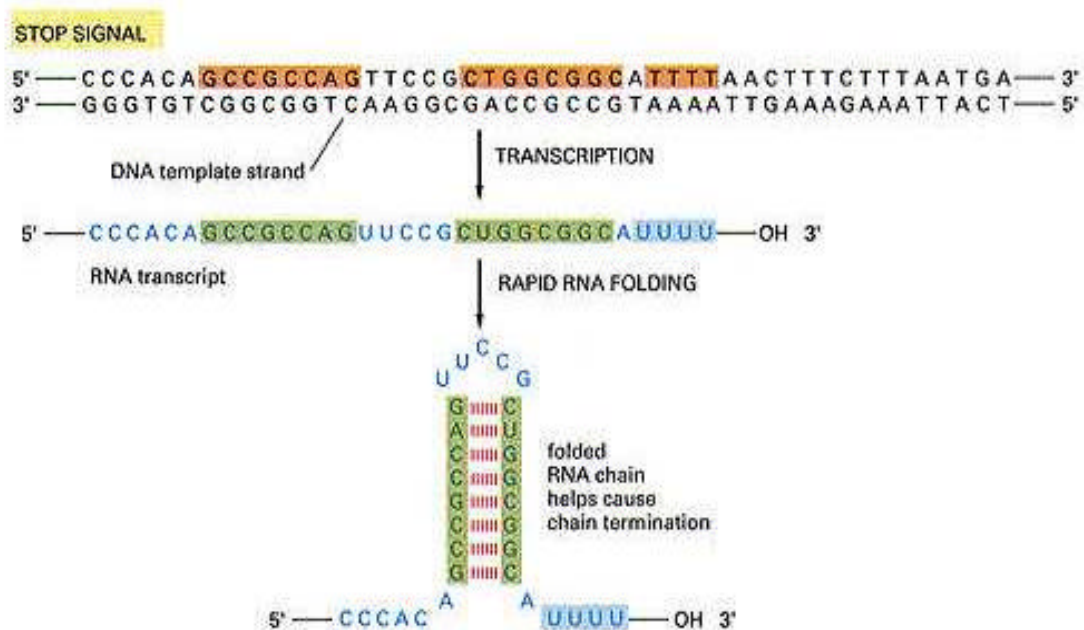
Konvenció szerint a gént nem a templátként használt DNS szál, hanem a komplementer (értelmetlen) szál 3'→5' irányú szekvenciájával adjuk meg, mert ez azonos a képződő RNS szekvenciájával.

Az iniciációt követően komplementer bázispár képzés révén növekszik az RNS lánc (elongáció). Minél távolabb kerül az RNS polimeráz a promotertől annál hosszabb RNS molekula lóg le róla. A sűrűn ártírt géneken több RNS polimeráz is halad egymást követően.

Az elongáció egészen addig tart, amíg az RNS polimeráz el nem ér egy speciális szekvenciát (**stop szignál**), ami az RNS szintézis befejezésére készíti (termináció). Ilyenkor leállítja az RNS szintézist, és mind a DNS templát mind az



újonnan szintetizált RNS ledisszociálnak róla. A terminációnak van egy szabályozott formája is, amit attenuációnak nevezünk, de azzal a génműködés szabályozása fejezetben foglalkozunk. Itt most csak a nem regulált terminációról esik szó. Ezek akkor következnek be amikor az RNS átír egy guanin (G) és citozin (C) bázisokban gazdag régiót, ami fordított ismétlődést mutat és sok adenin (A) követi. Ennek eredményeként a képződött RNS egy hajtű struktúrát képez és mintegy lelöki az RNS polimerázt a DNS templátról. A sok adenin uracilok beépítését irányítja az RNS-be ami a leggyengébb DNS-RNS kapcsolatot eredményezi. Az RNS polimeráznak van egy terminációs faktora is és bizonyos gének átírásának befejezéséhez erre is szükség lehet.



Eukariótákban háromféle RNS polimeráz működik

Az eukarióta sejtekben háromféle RNS polimeráz található, melyek mind egymással mind a prokarióta RNS polimerázzal mutatnak némi strukturális hasonlóságot. Ez azt jelenti, hogy minden RNS polimeráz rendelkezik nagyon hasonló alegységekkel, de vannak eltérő alegységeik is. Az eukarióta RNS polimerázok legalább tíz alegységből állnak és olyan iniciációs faktorokat igényelnek, amiknek előzetesen a **promoterhez** kell kötődniük, hogy az enzim kötődni tudjon.

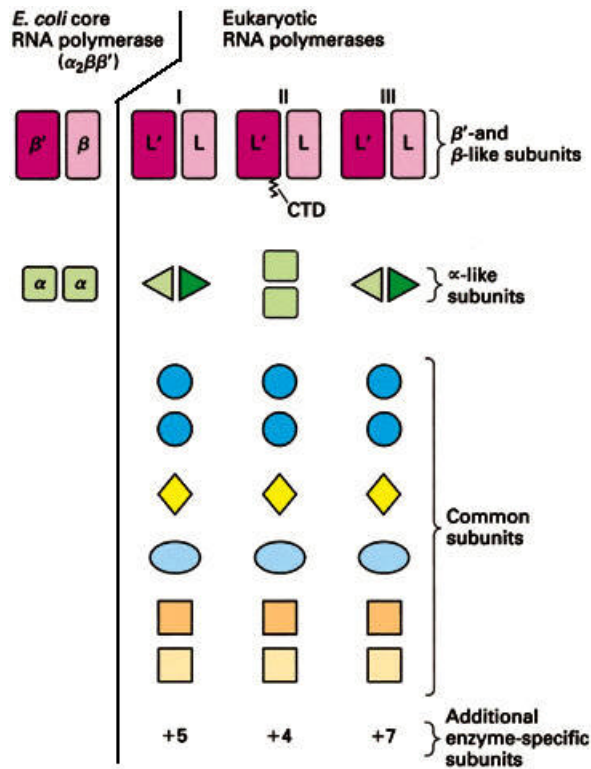
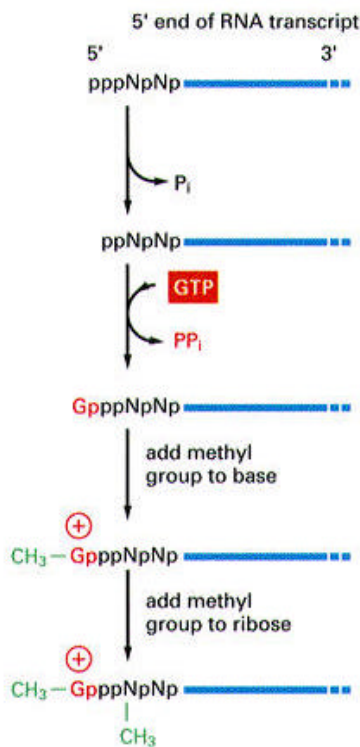
Az eukarióta RNS polimerázok a sejtmag különböző régióiban lokalizálódnak és különböző RNS-eket készítenek. Az RNS polimeráz I riboszómákat alkotó RNS-eket (rRNS) szintetizálja, kivéve a legkisebb rRNS-t (5S). Ezenkívül ez készíti a **kis nukleáris ribonukleo-protein** RNS-ét is. Az RNS polimeráz II azokat a géneket írja át, amiknek RNS-e proteinné fordítódik, vagyis ez készíti a mRNS-eket. Az RNS polimeráz III alapvetően a tRNS-ek szintéziséért felelős, de ez

szintetizálja a legkisebb riboszómális RNS-t is (5S rRNS). Az RNS polimeráz I a nukleoluszban (sejtmagvacska) található, ami az rRNS-ek szintézisének színtere, míg a másik két RNS polimeráz a nucleoplazmában fordul elő, ami a sejtmag sejtmagvacskán kívüli része.

Emlős sejtekben minden egyes polimerázból 20-40 ezer darab található sejtenként.

Az eukarióta mRNS-ek mindkét végükön módosított molekulák

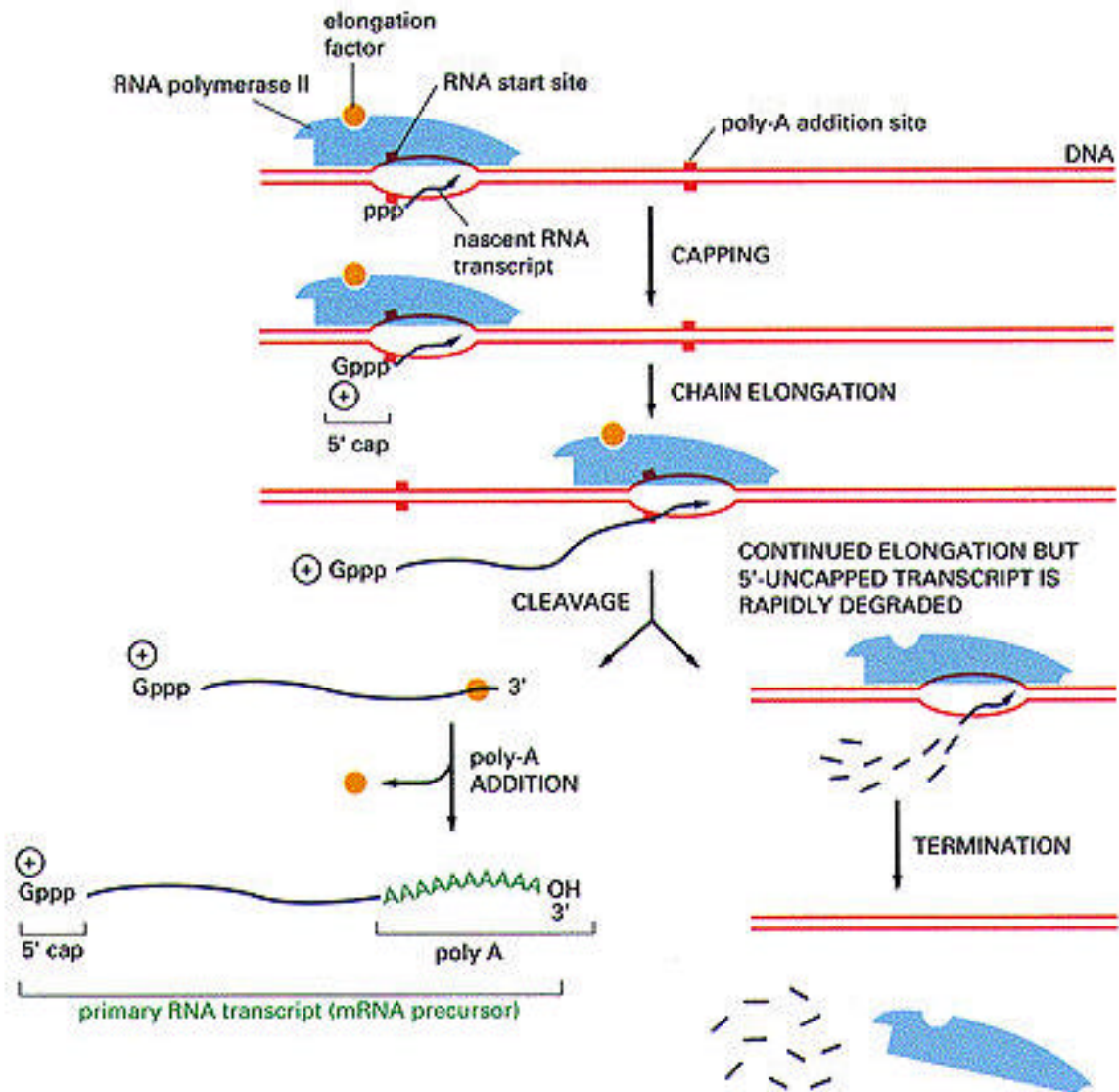
Amint azt már említettük az RNS polimeráz II szintetizálja eukarióta sejtekben a mRNS-eket, amiknek a sejtmagban előforduló formáit



elsődleges transzkripteknek nevezzük. Az elsődleges transzkriptek összessége a sejtmagban alkotja az ún. **heterogén nukleáris RNS-t** (hn-RNS). Ezek átlagos mérete 7000 nukleotid körül van, viszont az egyes láncok hossza nagyon különböző és erre utal a heterogén jelző. Az eukarióta sejtekben a mRNS-ek, tehát az RNS polimeráz II transzkriptjei, mindkét végükön (5' és 3' a végükön egyaránt) módosítottak, és ez jelzi a sejt számára, hogy ezeket az RNS-eket fehérjébe kell fordítani. Fontos megjegyezni, tehát hogy az RNS polimeráz I és III termékei nem módosítottak.

A mRNS 5' végének módosítása akkor következik be, amikor a transzkript kb. 30 nukleotid hosszúságú lesz. Ekkor az 5' végről lehidrolizálódik egy foszfát a ott lévő trifoszfátból, és egy GTP kapcsolódik a véghez pirofoszfát kilépése mellett. A GTP azonban ellentétes orientációval kapcsolódik és így egy 5'-5'-trifoszfodiészter kötés képződik és nem sokkal a belépését követően metileződik.

Ez az 5' sapka a fehérjeszintézis iniciációjához fontos, és azok az enzimek, amik ezt készítik, az RNS polimeráz II-höz kapcsolódnak és ez magyarázza, hogy a másik két fajta RNS-en nem következik be ilyen módosítás.



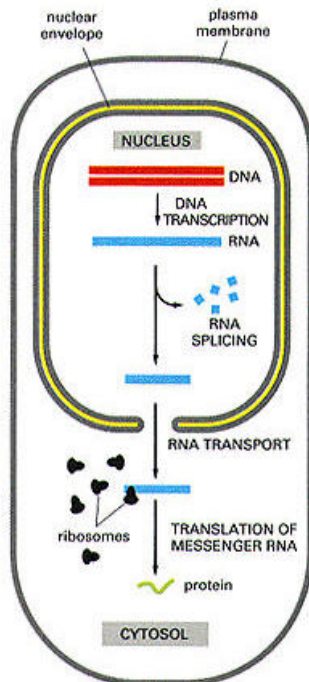
A transzkripció befejezését a képződő RNS molekula 3' végén a prokariótákkal ellentétben nem terminációs szignál határozza meg, hanem a következő mechanizmus. Az RNS lánc szintézise során megjelenik egy vágási szekvencia, ahol az RNS lánc elhasad. Egy poli-A polimeráz nevű enzim kapcsolódik a leváló lánchoz és egy 100-200 adenilsavból álló szakaszt köt hozzá. Ez a **poli-A farok**. Eközben az RNSP II folytatja a gén átírását, de mivel az újonnan képződött 5' végre nem kerül sapka, ezért ezek az RNS-ek degradálódnak. A poli-A farok segíti az RNS transzportját a sejtmagból a citoplazmába, és stabilizálja az RNS-t.

Az RNS polimeráz II gyártja a sejtekben képződő RNS-ek felét, de mivel a mRNS-ek nagyon rövid életűek, ezért az összRNS-nek csak kis százalékát

képviselik. Mégis könnyen ki lehet “halászni” a mRNS molekulákat az RNS-ek keverékből a poli-A farkuknál fogva, ugyanis azok jól kötődnek timin-nukleotidokból készített polimerhez (poli-T).

Az eukariótákban a mRNS molekulák érési folyamaton mennek keresztül

A baktériumokban a fehérjék kódolása a génekben folytonos, ezért igen váratlan volt az a felfedezés 1977-ben, amikor kiderült, hogy az eukarióta gének nem



kódoló (megszakított) szakaszokat is tartalmaznak. Az eukarióta gének tehát mozaikosak, kódoló szakaszok (exon) és nem-kódoló szakaszok (intron) váltakozásából állnak. Az exon tehát a DNS azon szakasza, aminek másolata az mRNS-ben megmarad és transzlációt követően megjelenik a fehérjében is. Ezzel szemben az intron az a DNS szakasz, aminek másolata az mRNS-ből az RNS érés során kihal.

Az intronok felfedezése végül magyarázatot ad a hnRNS-ek régóta ismert rejtélyére. A fehérjék átlagosan 300-400 aminosavból állnak, ami 900-1200 nukleotidból álló RNS-nek felel meg. A hnRNS-ek tehát feltűnően hosszúak az általuk kódolt fehérjékhez képest. Az is ismert volt, hogy a hnRNS-ek néhány perc alatt a 7000 nukleotidos méretükről 1500 nukleotid méretre csökkennek anélkül, hogy elvesztenék 5' és 3' módosító társaikat. Az intronok

felfedezése magyarázatot adott a hnRNS-ek misztikus voltára. Az elsődleges (primer) transzkriptek a gének gazdaságtalan kópiái, amik exonból és intronból állnak és ezek összessége alkotja a hnRNS-t, aminek átlagos hossza az intronok miatt jelentősen nagyobb, mint azt a fehérjék aminosav tartalma alapján várni lehetne. Az intronok azonban az RNS érés folyamata során kivágódnak az mRNS-ekből, mielőtt az kijutna a sejtmagból és ez magyarázza az mRNS-ek átlagos méretének drámai csökkenését.

Az elsődleges transzkripteket azonnal fehérjék borítják

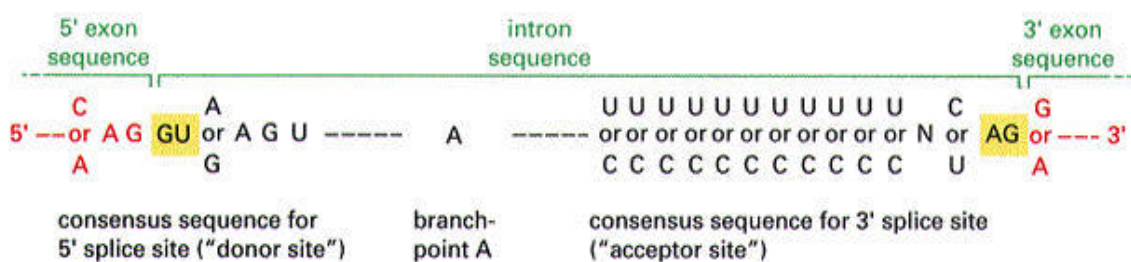
Az újonnan szintetizált mRNS-ek azonnal fehérjékkel lépnek kapcsolatba. Álagosan kb. 500 nukleotidból álló mRNS tekeredik fel egy fehérje tartalmú részecskére, feltehetően a nukleosómához hasonlóan. A hnRNS fehérjékkel alkotott komplexét **heterogén nukleáris ribonukleoprotein részecskének (hnRNP)** nevezzük.

Az eukarióta sejtek sejtmagjában és citoszóljában is kimutathatók olyan kis (kb. 250 nukleotidból álló) RNS molekulák, amik fehérjékkel alkotnak komplexet. A sejtmagban előfordulókat **kis nukleáris ribonukleinsavaknak (snRNS)**, míg a citoplazmában lévőket **kis citoplazmás ribonukleinsavaknak (scRNS)** nevezzük. Fehérje alkotott komplexeik (**kis nukleáris ribonukleoproteinek = snRNP** illetve **kis citoplazmás ribonukleoproteinek = scRNP**) hasonlítanak ugyan a riboszómákra, de azoknál sokkal kisebbek. Elnevezésük mindig a nukleinsav komponens alapján történik és a sejtmagban lévőket U1, U2, ..., U12 jelöléssel illetjük.

Bizonyos snRNP-k az exon - intron határon gyorsan kapcsolatba lépnek a hnRNP-vel. Részletes biokémiai vizsgálatok kiderítették, hogy az U1, U2, U5 és U4/U6 snRNP-ek komplexe alkotja a "**spliceosome**"-át, vagyis azt a biokémiai gépezetet, ami felelős az intronok kivágásáért.

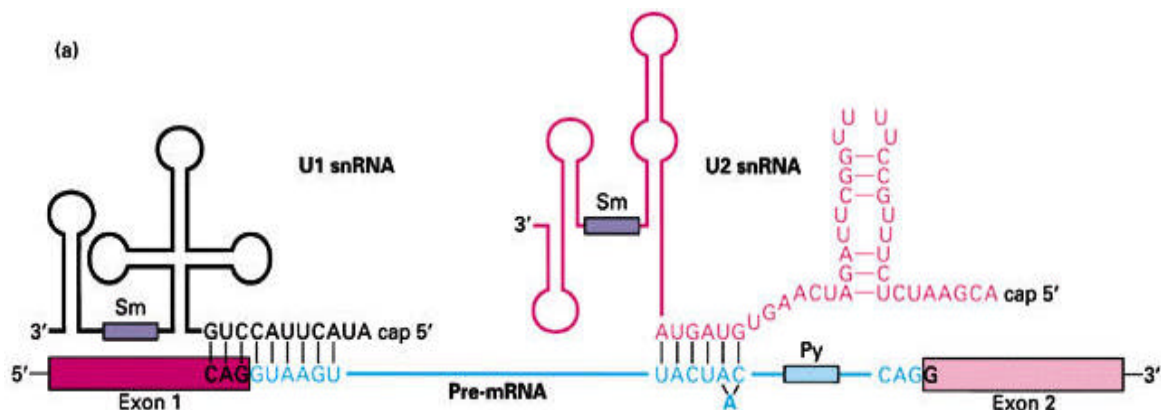
Az intron szekvenciák lasszó alakban vágódnak ki

Az intronok hossza általában 80-1000 nukleotid között változik, és nukleotid szekvenciájuk nagy része teljesen lényegtelen a sejt számára, szemben az exonokéval, amelyek minden nukleotidja alapvető fontosságú. Az intronokban egyedül a kivágódásukért felelős szekvenciák fontosak, amik az intronok két végén (5' és 3' végén) helyezkednek el. Ezek a szekvenciák nagyon hasonlóak egy adott fajon belül az egyes intronokban, tehát konszenzus szekvenciák ismerhetők fel bennük. Egy ilyen konszenzus intron szekvenciát mutat az ábra.

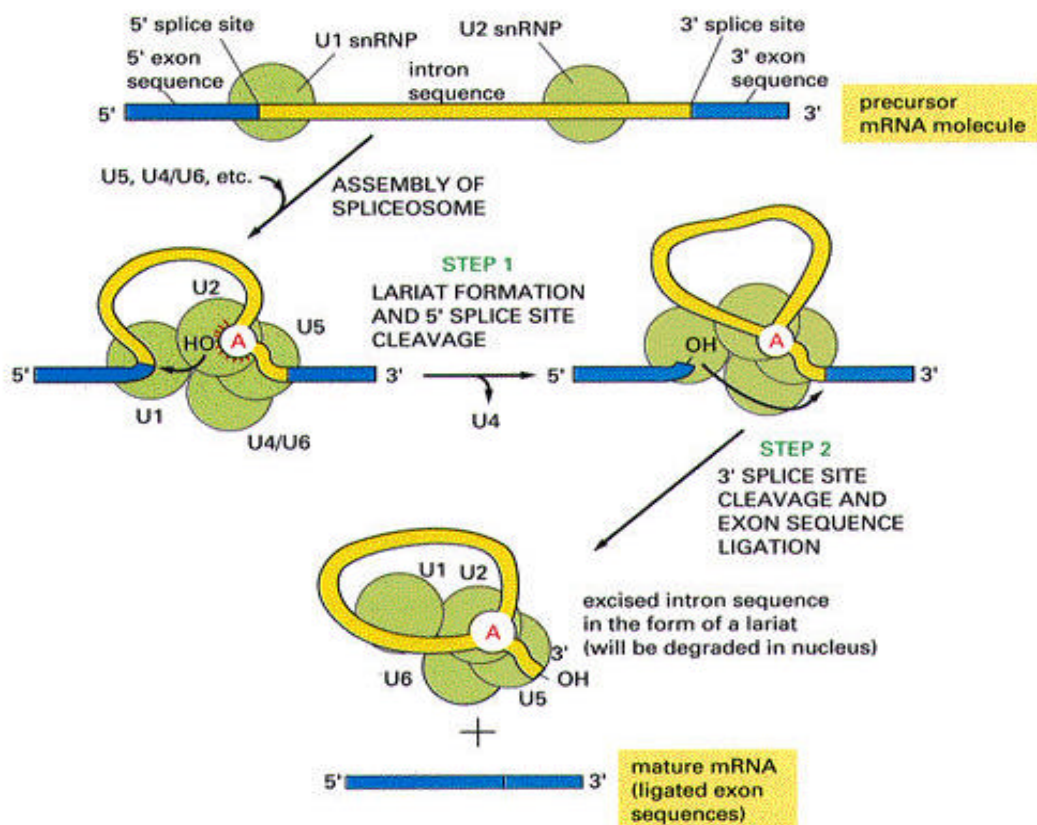


Ezekben a szekvenciákban az intronok nem nagyon változhatnak, mert ha a nukleotidsorrend változása következtében nem vágódnak ki az a fehérje aminosav sorrendjében jelentős változást fog okozni.

Az U1 snRNS 5' vége komplementer bázispárokat tud képezni az intronok 5' végén található szekvenciákkal. Az U2 snRNS egy középső szakasza pedig az intronok 3' végén elhelyezkedő szekvenciákkal lépnek hasonló kapcsolatba.



Az U5 és az U4/U6 funkciója a spliszoszómában, hogy az intron két végéhez tapadt U1 és U2 komponenseket egymás közelébe hozzák. Ha ez megtörtént akkor az intron 5' végénél elvágódik az RNS lánc és a 3' véghez közeli helyhez kapcsolódik és kialakul az ún. lasszó alak. Ezt követően az intron 3' vége is elhasad és az exonok összekapcsolódnak.



Könnyű belátni, hogy az intron kivágódásának nagyon pontosnak kell lennie, ha pusztán csak egy nukleotid különbség is keletkezik, az a fehérjeszintézisben az aminosavakat meghatározó bázishármasokban olyan kereteltolódás okoz, hogy teljesen megváltoztatja a szintetizálódó fehérje aminosavsorrendjét. Ha pedig egy fehérjében lévő több intron úgy vágódna ki, hogy az egyik 5' vége kapcsolódna egy távolabbi intron 3' végével, akkor több vágódna ki a mRNS-ből, mint kellene és ez is jelentősen megváltoztatná a fehérje aminosav sorrendjét.

A spliceoszómák által katalizált intron kivágódás feltehetően egy önkapcsolásos mechanizmusból alakult ki, mert tisztított RNS-el kémcsőben még ma is meg lehet figyelni olyan RNS érést, amiben fehérje nem játszik szerepet. Az enzimaktivitással rendelkező RNS-t, amely pl. saját érését katalizálja, **ribozimmak** nevezzük.

A legtöbb fehérje feltehetően intron tartalmú génekből ered

Mivel a prokarióta génekben intronok nem fordulnak elő, ezért sokáig úgy képzelték, hogy az intronok az evolúció egy késő stádiumában termékei. Ma viszont úgy gondoljuk, hogy ennek éppen az ellenkezője az igaz, vagyis az intronok a biológiai evolúció egy korai stádiumában jelentek meg. Ezt a feltételezést igazolni lehet néhány olyan ősi enzim, mint pl. trióz-foszfát-izomeráz, aminosav szekvenciájának összehasonlításával. Mivel ennek az enzimnek a humán sejtekben és a baktériumokban előforduló formáinak aminosavszekvenciái 46%-os hasonlóságot mutatnak, ezért feltehető, hogy ez az enzim még az eukarióták és a prokarióták fejlődésének elválása előtt alakult ki. A gerinces állati sejtekben előforduló enzim génje hat intront tartalmaznak, és ebből öt ugyanabban a pozícióban van, mint a búza sejtjeiben lévő génben. Ez arra utal, hogy az intronok a növényi és állati sejtek fejlődése előtt kialakultak az enzim génjében. Annak lehetőségét kizárhatjuk, hogy az intronok a bakteriális enzim kialakulását követően jelentek meg az enzim génjében, hiszen ezek inkább hátrányt jelentettek volna mintsem hogy előnyt az eukarióta sejtek számára. Mindezeket figyelembe véve marad egyetlen lehetőség. Az enzim ősi génjében intronok voltak és így alakult ki és fejlődött ki az enzim. A prokarióta sejt, akiknek fejlődése a leggyorsabb szaporodás szelekciós nyomása alatt áll, pedig feltehetően elvesztették intronjaikat, mivel így megszabadultak jelentős mennyiségű nem kódoló DNS szekvencia másolásától és felesleges átírásától.

A riboszóma RNS-ek szintézise

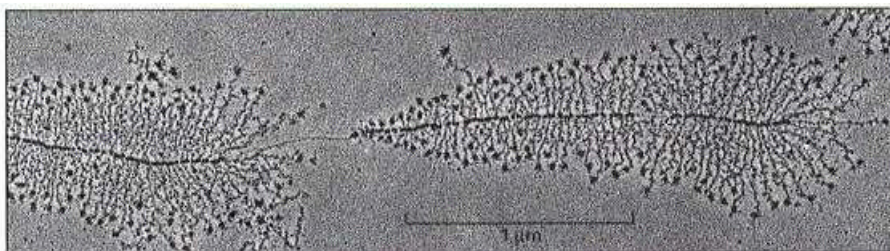
Még a sejtek leggyakoribb fehérjéinek is csak egyetlen génjük van, mert a fehérjeszintézis folyamata (transzláció) egy önerősítő folyamat. Ugyanis egy mRNS molekula "élete" során (amíg nem bomlik) több fehérje molekula szintéziséhez szolgálhat mintaként. Az ilyen erősítő tényező azonban a strukturális RNS-ek (tRNS és rRNS) szintézis folyamataiból hiányzik. Ez pedig különösen az rRNS-ek esetében gondot okozhat, mert könnyen korlátozó tényezővé válhatnak a fehérjeszintézisnek. A sejteknek ugyanis nagyszámú riboszómát kell szintetizálniuk fehérjeszintézisük biztosítása céljából. Annak érdekében, hogy elkerüljék, hogy az rRNS-ek sebességmeghatározó szerepet játszanak a fehérjeszintézisben, mind a prokarióta mind az eukarióta sejtek az rRNS-ek génjeik többszörös kópiában tárolják a genomjukban.

Az *E.coli*-nak is hét darab rRNS operonja van: *rrnA*, *rrnB*, *rrnC*, *rrnD*, *rrnE*, *rrnG* és *rrnH*. Mindhét operon hasonló struktúrájú, nevezetesen mindhárom prokarióta rRNS (5S, 16S és 23S) mindegyikben kódolt. Mindezeket túlmenően a prokarióták még a másik strukturális RNS fajtát, a tRNS-t is elhelyezték az rRNS operonjaikban. Az operonok felépítése az alábbi:

16S rRNS gén - tRNS gén - 23S rRNS gén - 5S rRNS gén - tRNS gén

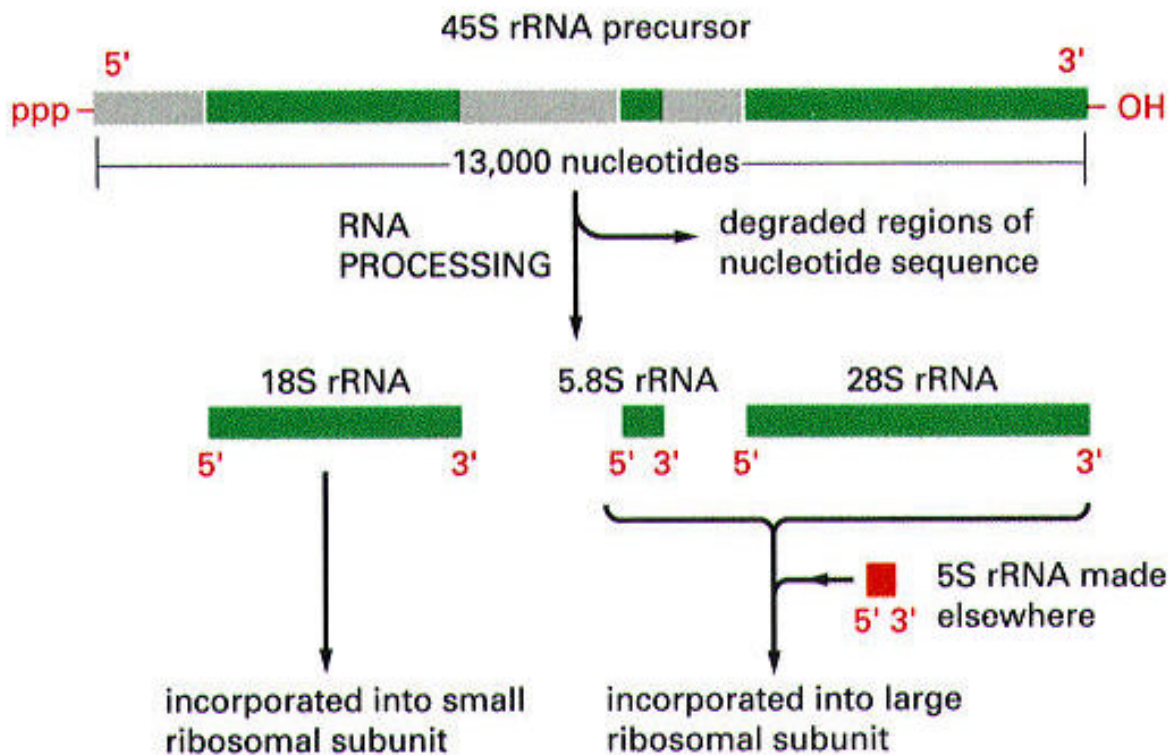
Az egyes operonok csak a tRNS gének tekintetében különböznek egymástól.

Humán sejtekben az rRNS gének kb. 200 példányban vannak jelen öt kromoszómán eloszlva. 8-13 ezer nukleotidból áll egy rRNS gén, és az ismétlődéseket nem átiródó szekvenciák választják el. Az ismétlődő elrendezés miatt az rRNS gének transzkripciója nagyon hatékony. Ezt még tovább fokozza, hogy egyszerre nagyon sok (kb. 100) RNS polimeráz dolgozik egy időben a géneken. Ennek következtében egy jellegzetes **karácsonyfa** alakot lehet látni a kromatin struktúrában, amit az egymást mögött haladó RNS polimerázokról lelógó egyre hosszabb rRNS transzkriptek okoznak.



Amint azt már említettük, az rRNS géneket az RNS polimeráz I írja át. Az átírt elsődleges termékeként egy 13 ezer nukleotidból álló 45 S rRNS keletkezik. Ez a molekula nem sokkal képződését követően három egységre vágódik:

1. kb. 5000 nukleotidból álló 28S rRNS-re,
2. kb. 2000 nukleotidból álló 18S rRNS-re és
3. egy 160 nukleotidból álló 5.8S rRNS-re.



Ezek az RNS molekulák az eukarióta riboszómát alkotó négy rRNS-ből hármat képviselnek. Mivel egy prekurzorból keletkeznek, ezért ekvimolárisak lesznek.

A nagy riboszóma alegység 5S rRNS-ét az RNS polimeráz III írja át, és máshol található.

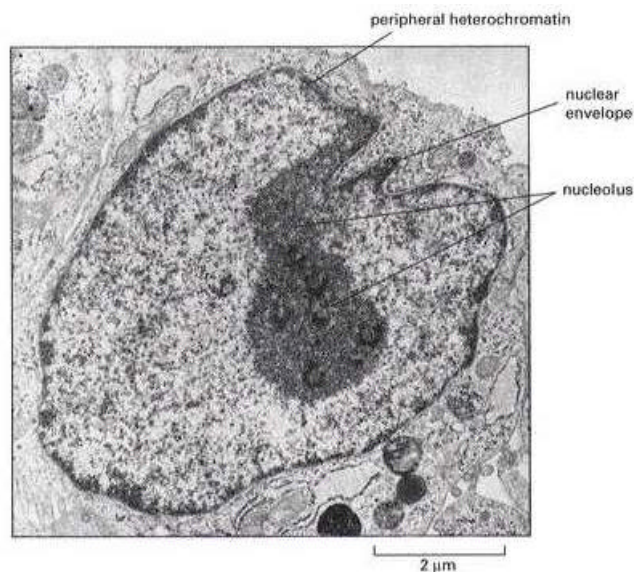
A nukleolusz egy riboszóma termelő gépezet

A képződött rRNS-ek a riboszóma fehérjékkel riboszómákká állnak össze még a sejtmagban, annak egy jellegzetes részében: a **nukleóluszban**. Azok a kromoszómák, amiken rRNS gének vannak, nagy hurkokat eresztenek a nukleóluszba. Minden ilyen génszakasz neve: **nukleólusz organizáló régió**. A gyorsan átíródó rRNS gének 5' végén már elkezdődik az összeszerelés. 80 különböző riboszómális fehérje jön be ide a citoplazmából.

A nukleóluszt nem borítja membrán, hanem csak a be nem fejezett riboszóma egységek közötti kölcsönhatások tartják össze.

A nukleólusz mitózis után specifikus kromoszómákon áll össze

A nukleólusz jellegzetesen változik a sejtciklus alatt: a mitózis előtt csökken a mérete, és végül eltűnik, mert amikor a kromoszómák kondenzálódnak, és az RNS szintézis leáll. Amikor az rRNS szintézis újra megindul, akkor megjelenik egy kis nukleólusz.



Humán sejtekben 5 különböző kromoszóma **végén** vannak az rRNS gének (tehát 10 kromoszómán diploid szervezetben). 10 kis sejtmagvacská jelenik meg először, de nehéz őket megkülönböztetni, mert gyorsan nőnek és fuzionálnak.