



第三章

RNA、RNA组和RNA组学

RNA, RNome and RNomics

杜芳



第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

一、RNA的种类与功能

分类	功能
核蛋白体RNA (rRNA)	核蛋白体的组分
信使RNA (mRNA);编码RNA	蛋白质合成的模板
转运RNA (tRNA)	识别密码, 转运氨基酸
核内异质RNA (hnRNA)	成熟mRNA的前体
核内小RNA (snRNA)	参与hnRNA的剪接、转运
核仁小RNA (snoRNA)	参与rRNA的加工、修饰
胞浆小RNA (scRNA)	参与信号识别体(SRP)的构成
催化性小RNA (核酶)	催化和剪接作用
小干扰RNA (siRNA)	参与转录后的基因表达调控
微小RNA (microRNA)	参与转录后的基因表达调控



第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

一、RNA的种类与功能

编码RNA: mRNA, 占1%-5%

非编码RNA: rRNA, tRNA, 及其它小分子RNA

非mRNA小RNA
(small non-messenger RNAs,
snmRNAs)



Science. 2016 Jan 15;351(6270):271-5.

A peptide encoded by a transcript annotated as long noncoding RNA enhances SERCA activity in muscle

Benjamin R. Nelson,^{1,2*} Catherine A. Makarewich,^{1,2*} Douglas M. Anderson,^{1,2}
Benjamin R. Winders,^{1,2} Constantine D. Troupes,^{3,4} Fenfen Wu,⁵ Austin L. Reese,^{6,7}
John R. McAnally,^{1,2} Xiongwen Chen,^{3,4} Ege T. Kavalali,^{6,7} Stephen C. Cannon,⁵
Steven R. Houser,^{5,†} Rhonda Bassel-Duby,^{1,2} Eric N. Olson^{1,2,†}

Muscle contraction depends on release of Ca^{2+} from the sarcoplasmic reticulum (SR) and reuptake by the Ca^{2+} adenosine triphosphatase SERCA. We discovered a putative muscle-specific long noncoding RNA that encodes a peptide of 34 amino acids and that we named dwarf open reading frame (DWORF). DWORF localizes to the SR membrane, where it enhances SERCA activity by displacing the SERCA inhibitors, phospholamban, sarcolipin, and myoregulin. In mice, overexpression of DWORF in cardiomyocytes increases peak Ca^{2+} transient amplitude and SR Ca^{2+} load while reducing the time constant of cytosolic Ca^{2+} decay during each cycle of contraction-relaxation. Conversely, slow skeletal muscle lacking DWORF exhibits delayed Ca^{2+} clearance and relaxation and reduced SERCA activity. DWORF is the only endogenous peptide known to activate the SERCA pump by physical interaction and provides a means for enhancing muscle contractility.



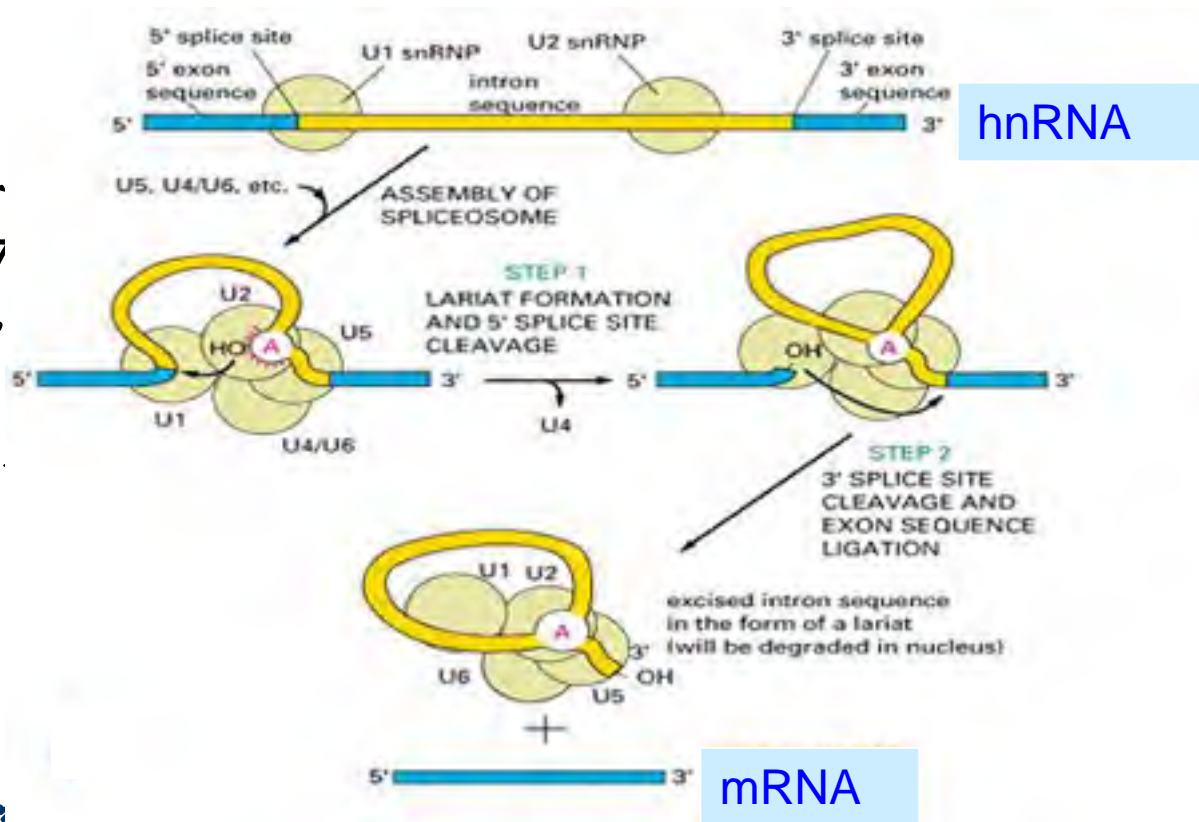
第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(一) 核内小RNA (snRNA)

1. SnRNA存在核内，
2. 20余种SnRNA，其U4，U5，U6，U7富含UMP残基；5'富含UMP残基；5'
3. 常与蛋白质组成核蛋白质组成剪接体



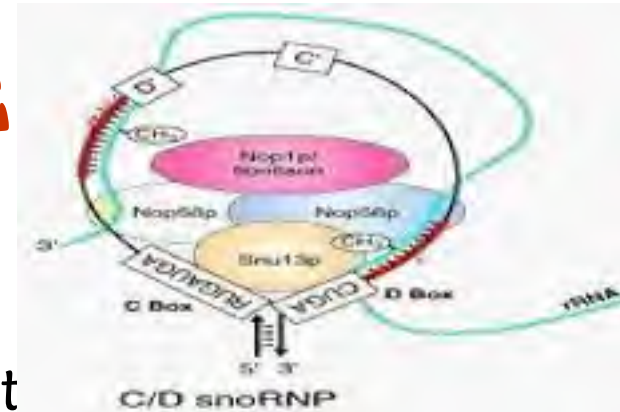


第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(二) 核仁小RNA (snoRNA)



1. SnoRNA存在核仁区，含几十~几百个nt
2. 两种SnoRNA：**C/D型**：5' 有序列C(RUGAUGA)-----3'有序列D(CUGA)；D序列上游有8~14nt与rRNA的核心序列互补（反义序列SnoRNA）。**H/ACA型**：3'有保守序列ACA (AGA或AUA)，成发夹结构。
3. SnoRNA的功能：作为rRNA前体加工复合物的组成，参与rRNA前体的加工；促进rRNA正确构象的形成；指导甲基化修饰；促进尿苷转变成假尿苷。

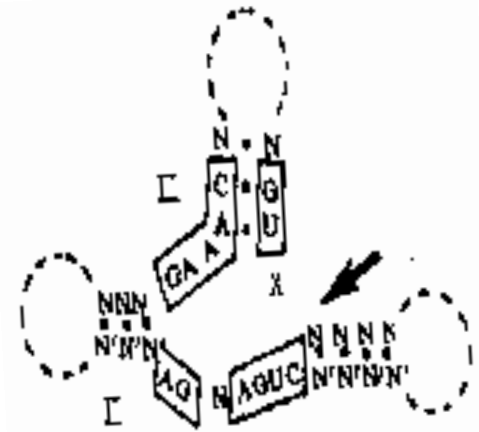


第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(三) 催化性小RNA (核酶, ribozyme)



1. 四膜虫rRNA前体, Rnase P中的RNA,

T4 RNA, 某些植物类病毒、拟病毒中存在有自我剪接的RNA——催化活性的RNA(核酶)。

2. 两种:

剪接型核酶: 催化磷酸二酯键的转移反应(转酯反应), 兼有限制酶和连接酶的活性, 同时发挥剪切和连接作用。催化反应需要 Mg^{2+} 和鸟苷酸/腺苷酸等辅助因子。

剪切型核酶: 只剪切不接, 如剪切tRNA前体的Rnase P中M1 RNA, 在Rnase P蛋白质部分和 Mg^{2+} 辅助下水解5'磷酸末端。

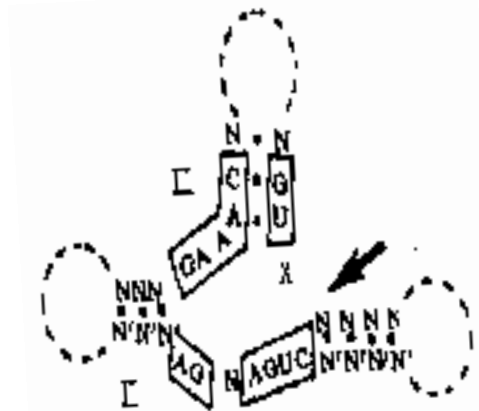


第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(三) 催化性小RNA (核酶, ribozyme)



3. 澳大利亚的Symons首先提出“锤头” (hammerhead) 状二级结构模型：约60nt，三个茎环区及13nt组成的催化中心，切割反应自动发生在GUN3'端。
4. 核酶多为单一的RNA分子，也可由两个RNA分子组成，后者可作为基因治疗的工具
5. 核酶研究的意义：冲击酶的传统概念；对中心法则的补充，对研究生命起源的重要意义；基因治疗。

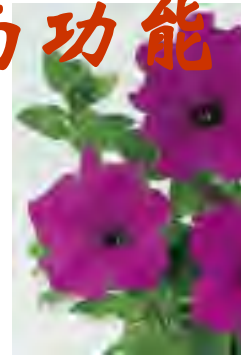


第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(四) 小干扰RNA (siRNA)



1. 21-23个nt的**双链**RNA，可经某些因素作用以单链RNA方式和靶mRNA配对结合，导致mRNA降解，特定基因沉默。
2. 人为地引入siRNA使靶mRNA沉默无法表达其功能的过程称为**RNA interference** (RNA干扰)。
3. siRNA介导的是**转录后基因表达调控**，作为基因沉默的重要工具，用于基因功能的研究。



第一节 RNA的结构与功能

RNA——由四种核糖核苷酸组成的线性大分子。

二、小分子RNA的种类与功能

(五) 微小RNA (microRNA, miRNA)



1. 由21-24nt组成的单链RNA分子。是由RNA聚合酶II转录生成、具有发夹结构的约70-80nt的单链RNA前体、经过Dicer酶加工而成。编码miRNA前体的基因约有250个，位于基因非编码区。动物miRNA有基因簇现象。
2. miRNA可与蛋白质形成RNA诱导沉默复合物(RISC复合物),结合并切割特异的mRNA而导致基因沉默。是体内正常基因表达产物,其主要功能是参与转录后基因的表达调控。其与生长发育、细胞凋亡及心脏病、癌症、艾滋病等疾病的发生发展有一定的关系。



第二节 转录组学

一、转录组与转录组学

▶ 转录组(transcriptome)

一种生物体或一个细胞在特定生理或病理状态下转录出的所有mRNA。

▶ 转录组学(transcriptomics) (1997年提出转录组学)

以转录组为研究对象,研究细胞内全部的mRNA分子,了解基因产生全部转录物的时空关系及其生物学意义。

是功能基因组的重要分支,也是连接基因组结构和功能的桥梁和纽带。



第二节 转录组学

二、转录组学研究的主要技术

用于mRNA表达研究的技术

Northern blot

原位杂交 (hybridization in site)

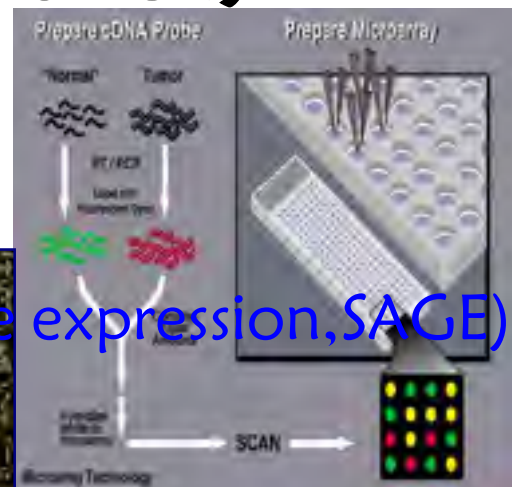
RNA酶保护试验 (RNase protection assay, RPA)

RT-PCR 及实时定量PCR (real-time PCR)

cDNA microarray (cDNA Chip)

基因表达高通量分析

基因表达系列分析 (serial analysis of gene expression, SAGE)



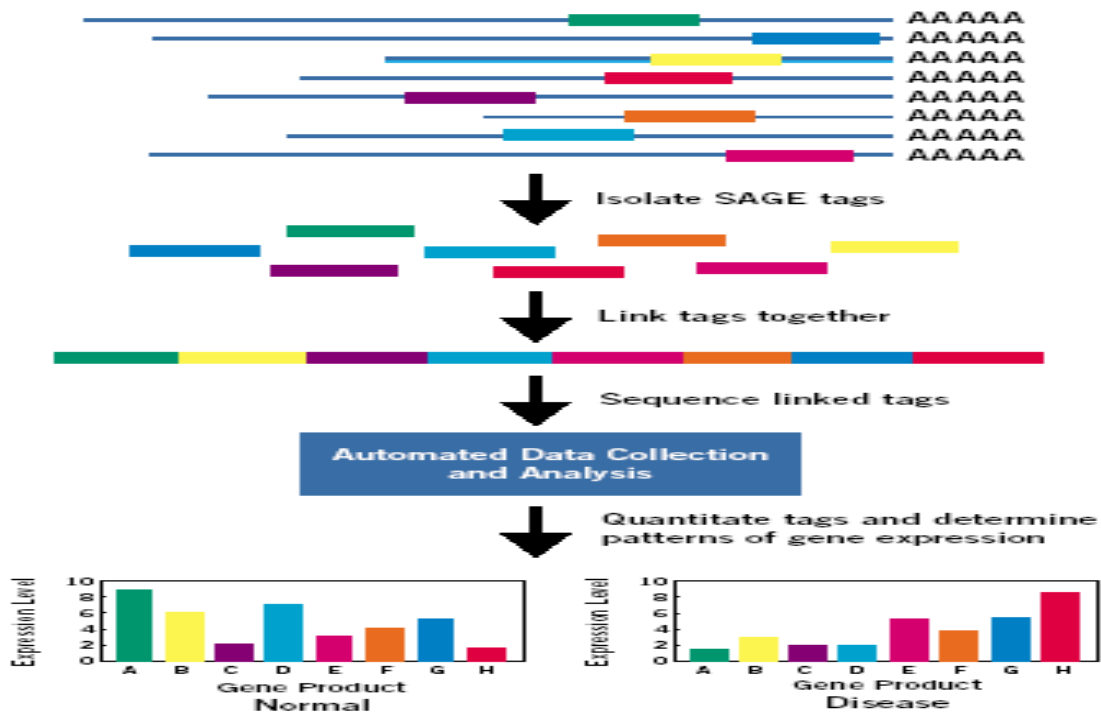


第二节 转录组学

二、转录组学研究的主要技术

基因表达系列分析(serial analysis of gene expression, SAGE)

通过快速和详细分析成千上万个EST(express sequenced tags)来寻找表达丰度不同的标签序列,从而接近完整地获得基因组的表达信息。





第三节 RNA组与RNA组学

一、RNA组与RNA组学

➤ RNA组(RNome)

一种生物体或一个细胞或组织中的全部RNA分子。

➤ RNA组学(RNomics)

以RNA组为研究对象,研究细胞内所有RNA分子的结构和功能及其在不同生理条件下的动态变化规律的科学。

2000年底提出**RNA组学新概念**: 研究全部非mRNA小RNA (snmRNA), 在特定状态下表达差异、功能及其与蛋白质的相互作用。



第三节 RNA组学与RNA组学

二、RNA组学研究的主要内容

研究snmRNAs的重点

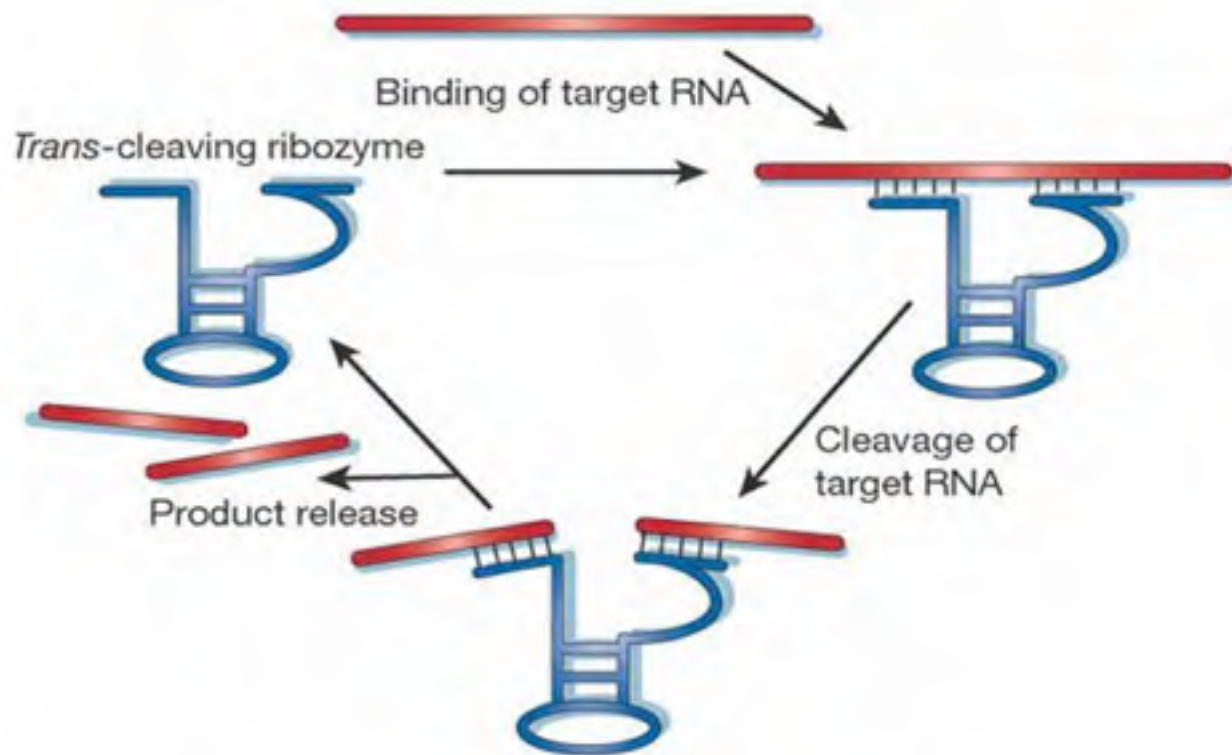
- 核酶 (ribozyme)
- 反义RNA (antisense RNA)
- RNA干扰 (RNA interference; RNAi)
- 微小RNA (MicroRNA; miRNA)



二、RNA组学研究的主要内容

(一) 利用核酶抑制基因表达

- 基因治疗
- 杀肿瘤细胞
- 防病毒复制
- 研究基因功能



Applications of trans-cleaving ribozymes for gene inhibition
(Sullenger BA, Gilboa E. Emerging clinical applications of RNA. Nature. 2002)



二、RNA组学研究的主要内容

(二) 利用反义RNA抑制基因表达



1. 反义RNA (antisense RNA) 是一类能与特异mRNA顺序互补配对的小RNA分子。能阻断mRNA翻译为蛋白质。除调节翻译过程外，还能选择性关闭基因、阻止RNA合成。
2. 对内、外源基因均有调节作用。
3. 可利用克隆表达获得长链反义RNA或直接合成反义寡脱氧核苷酸进行反义技术 (Antisense technology)



二、RNA组学研究的主要内容

(三) RNA干扰(RNAi)

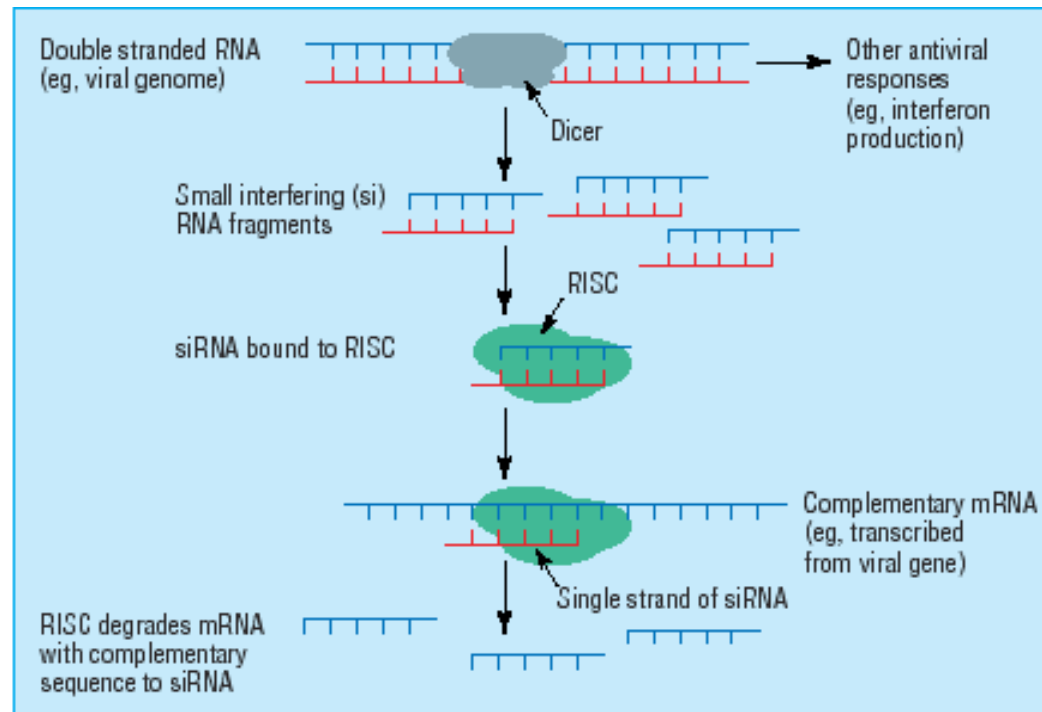
RNAi是指通过反义RNA与正链RNA形成双链RNA特异性地抑制靶基因的转录后表达的现象。

Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*

Andrew Fire¹, SiQun Xu¹, Mary K. Montgomery¹, Steven A. Kostas^{1,2}, Samuel E. Driver¹ & Craig C. Mello¹

Nature. 1998 Feb 19;391(6669):806-11.

武汉大学基础医学院生物化学与分子生物学系





二、RNA组学研究的主要内容

(四) miRNA

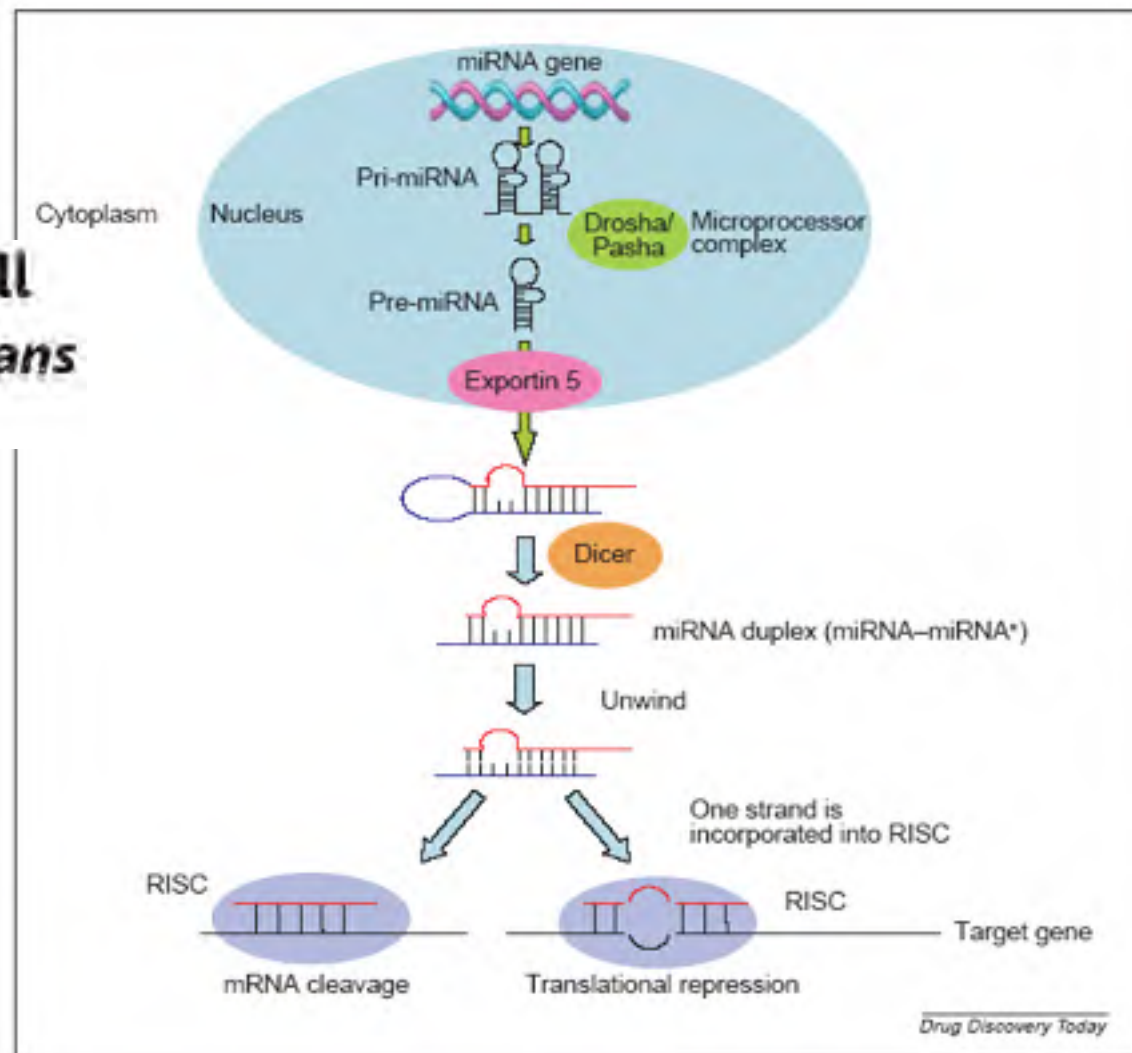
An Extensive Class of Small RNAs in *Caenorhabditis elegans*

Rosalind C. Lee and Victor Ambros¹

Science. 2001 Oct 26;294(5543):862-4.

- 基因的表达调控
- 造血干细胞的分化
- 调控癌症发生、癌基因表达

○ 组织细胞的生长发育





小结

- ❖ 基本概念：小分子RNA, siRNA, microRNA, 核酶, 反义RNA, RNAi, RNA编辑, 转录组与转录组学, RNA组与RNA组学
- ❖ 转录组学研究的主要技术
- ❖ RNA组学研究的主要内容（各种小分子RNA功能研究、应用、与疾病的关系）



第四章 基因组的复制

❖ DNA复制特点

- 双向复制
- 半保留复制
- 半不连续复制

✿ 参与DNA复制的主要酶类

✿ 解旋、解链酶类

- DNA拓扑异构酶
- 解链酶
- 单链结合蛋白

✿ 引物酶

✿ DNA聚合酶

✿ DNA连接酶



第一节 原核生物DNA的复制

一、复制过程的主要特点

- 只有一个复制起点
- 从起点向两个相反方向复制
- 复制的速度快，大约每秒延伸**500 bp**
- **RNA**引物和冈崎片段均较长
- 可以连续发动复制



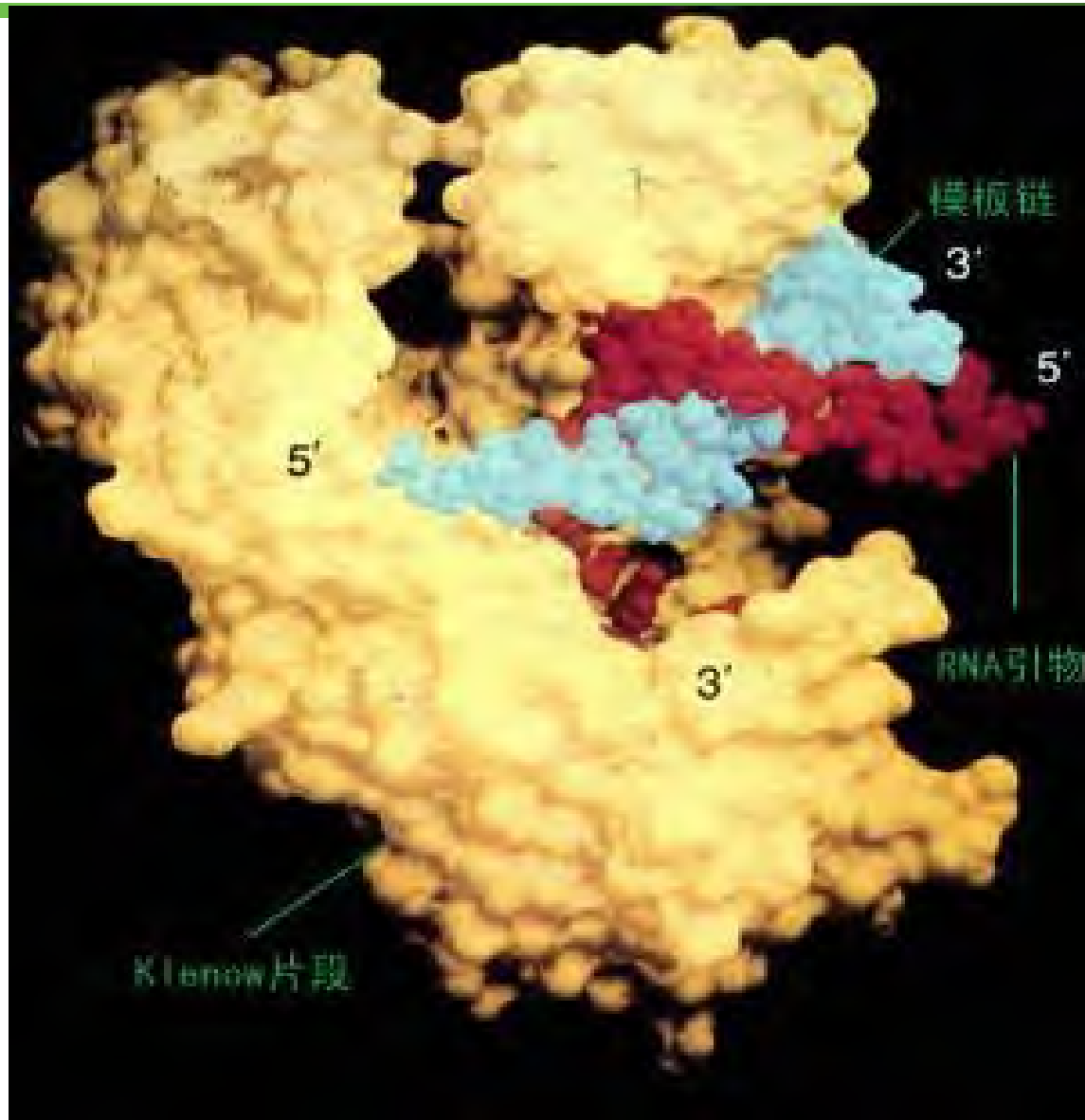
二、DNA聚合酶(DNA Polymerase)

- ❖ 此酶最早在大肠杆菌中发现，以后陆续在其他原核生物及微生物中找到。
- ❖ 这类酶的共同性质是
 - 以脱氧核苷酸三磷酸(dNTP)为前体催化合成DNA
 - 需要模板和引物的存在
 - 不能起始合成新的DNA链
 - 催化dNTP加到生长中的DNA链的3'-OH末端
 - 催化DNA合成的方向是5'→3'。



109kD

- 校对作用
- 切除修复作用





N 端  C 端



木瓜蛋白酶



小片段

323个氨基酸

5' → 3' 核酸外切酶活性

大片段/Klenow 片段

604个氨基酸

DNA 聚合酶活性

3' → 5' 核酸外切酶活性

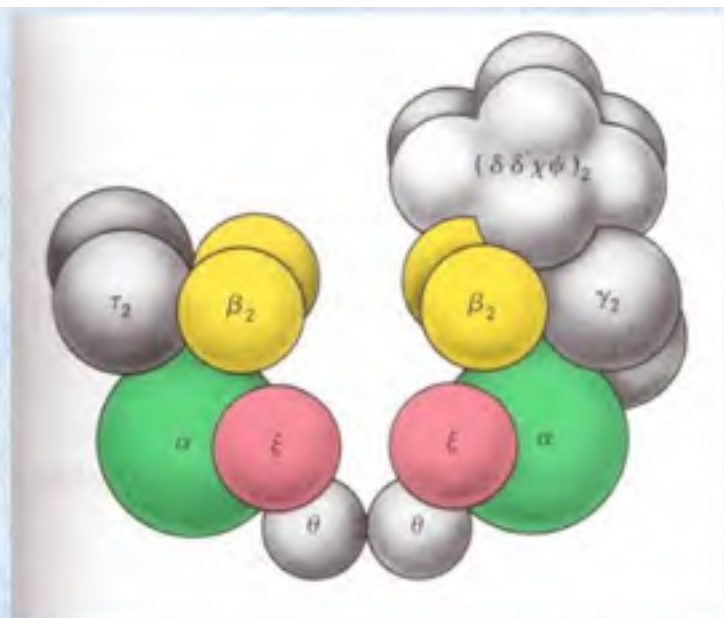
- Klenow 片段是实验室合成DNA，进行分子生物学研究中常用的工具酶。



➤ DNA-pol II (120kD)

- DNA-pol II 基因发生突变，细菌依然能存活。
- DNA-pol II 对模板的特异性不高，即使在已发生损伤的DNA模板上，它也能催化核苷酸聚合。因此认为，它参与DNA损伤的应急状态修复。

➤ DNA-pol III



■ 功能:

是原核生物复制延长中真正起催化作用的酶。生物学



	DNA-pol I	DNA-pol II	DNA-pol III
相对分子量 (10^3)	109	90	>600
细胞内分子数	400	17-100	10-20
5' → 3' 聚合酶活性	+	+	+
核苷酸数/酶分子.分钟	600	30	30,000
5' → 3' 外切酶活性	+	-	-
3' → 5' 外切酶活性	+	+	+
缺口平移活性	+	-	-
对dNTP亲和力	低	低	高
功能	修复 去除引物 填补空缺	修复	复制



三、原核生物基因组DNA复制的起点、方向和方式

1. 复制起点

- 复制起点控制复制起始
- 只有一个复制起点

2. 复制方向

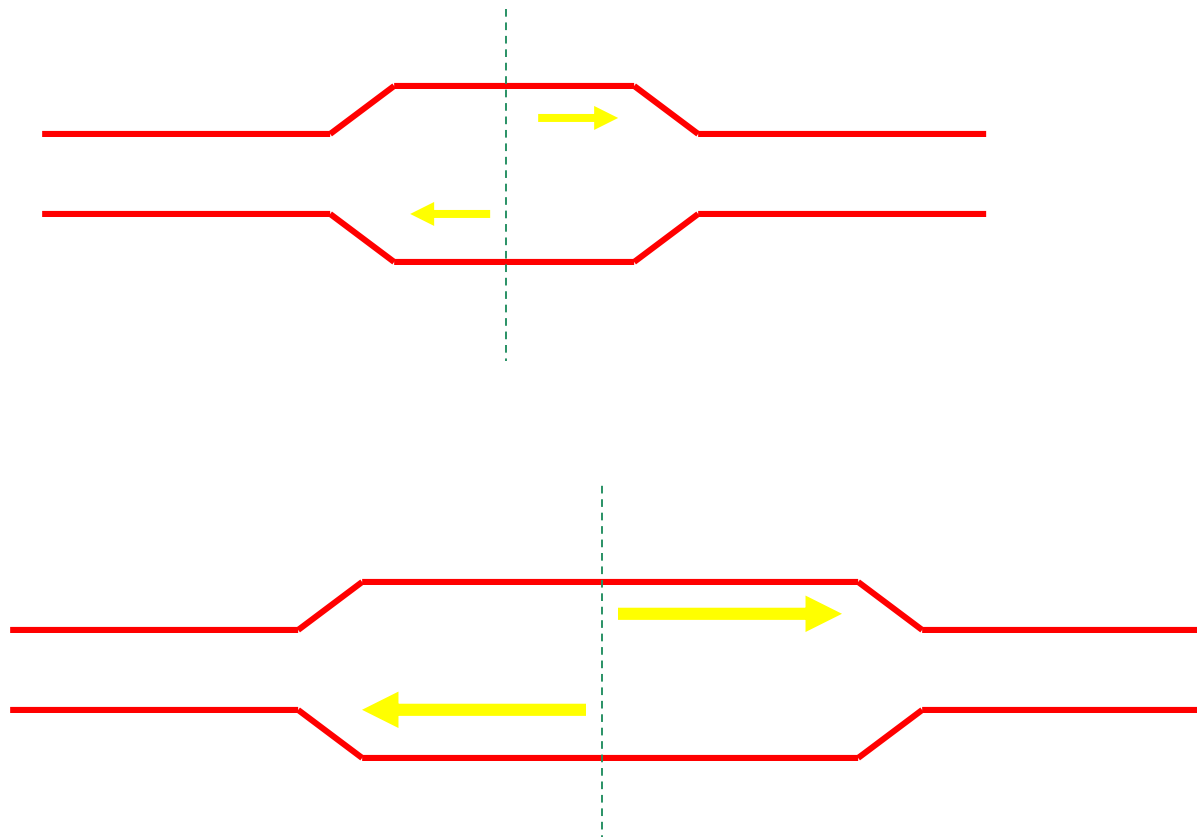
- 多数双向

3. 复制方式

- θ 型复制、滚环复制、D-loop式



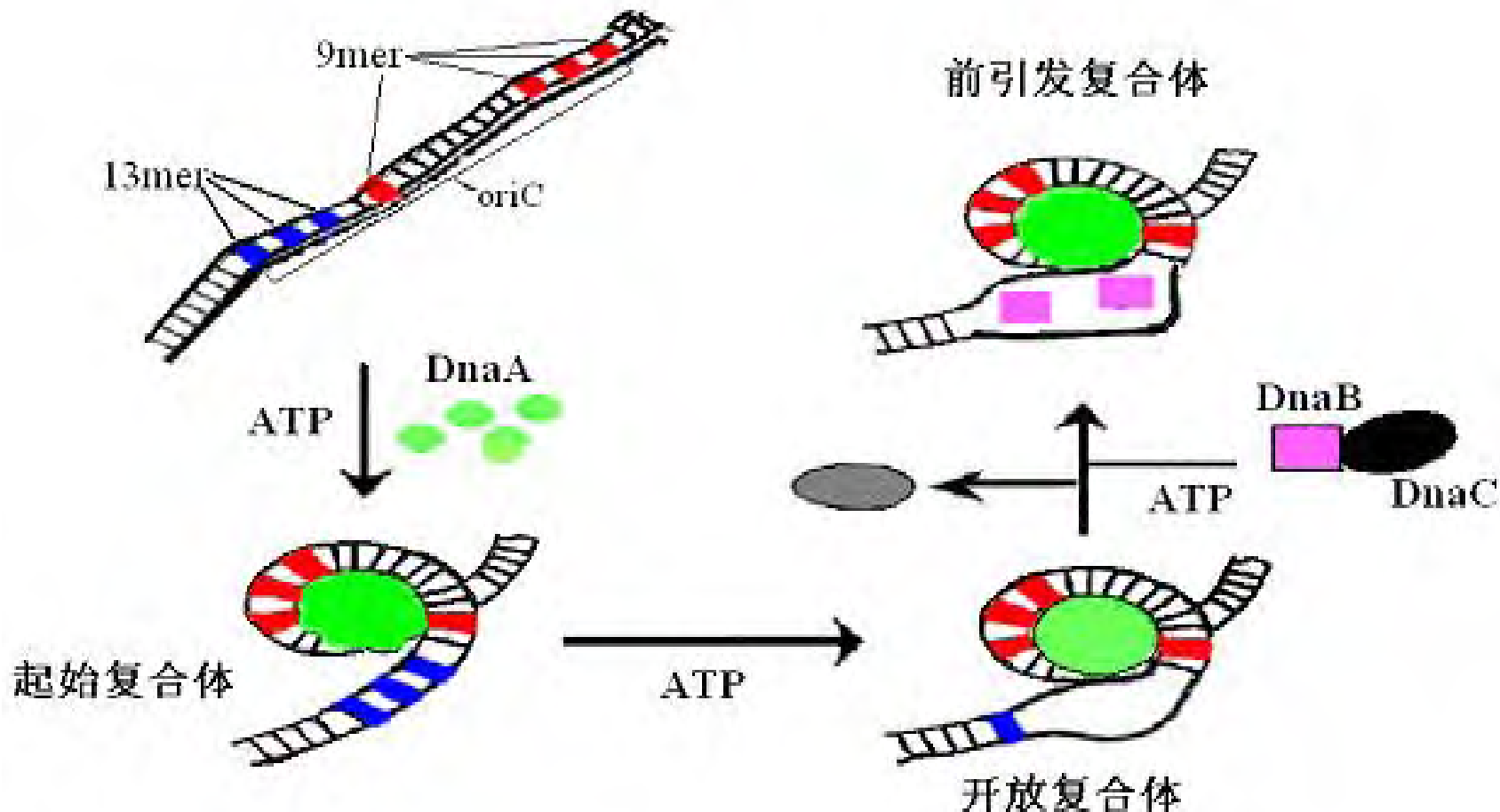
θ 型复制

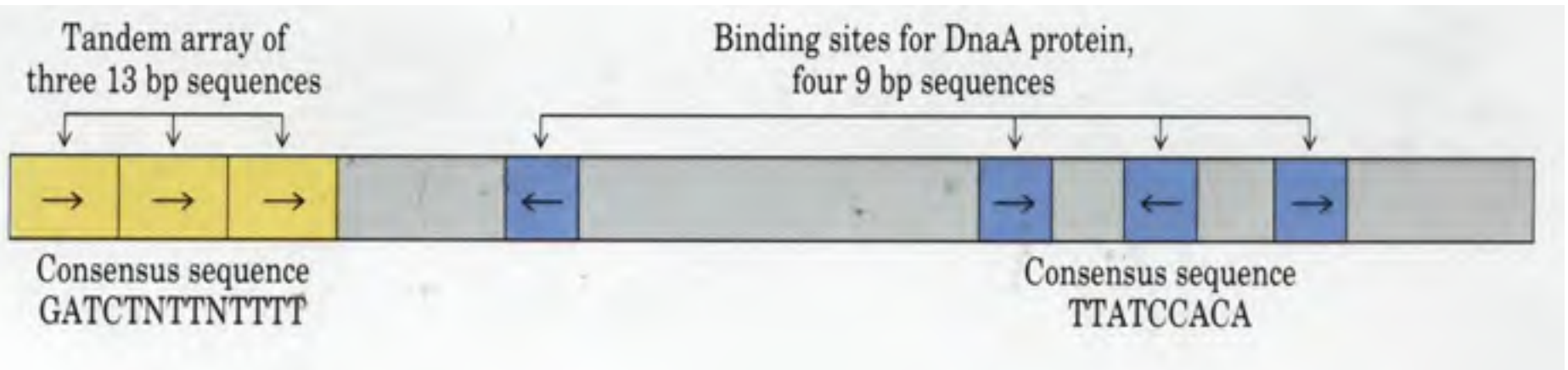


一个起点，两个复制叉，双向复制



原核生物基因组DNA复制的起始复合体





引发体：引物酶，*DnaB*，*DnaC*，*DnaG*，复制
起始点 *DNA*



有9个蛋白和酶参与复制的起始

- ❖ **DnaA蛋白** 识别原点顺序在特定位点上打开**DNA**双链
- ❖ **DnaB蛋白** **DNA**解螺旋
- ❖ **DnaC蛋白** 帮助**DnaB蛋白** 与原点结合
- ❖ **HU** 刺激复制起始
- ❖ **引物酶DnaG蛋白** 合成**RNA**引物
- ❖ **SSB** 结合单链**DNA**
- ❖ **RNA聚合酶** 促进**DnaA蛋白**激活
- ❖ **DNA旋转酶** 释放解螺旋时产生的张力
- ❖ **Dam甲基化酶** 甲基化原点的**5'-GATC**序列



- 大约30个左右的DnaA蛋白首先与OriC中的4个9碱基重复区相结合；
- 识别并使3个13碱基串联重复区DNA形成开环结构；
- DnaB蛋白在DnaC的帮助下与未解链序列结合。每六个DnaB蛋白形成一组并与一条DNA母链结合，可在不同方向同时起始DNA的复制。当细胞中存在足够的SSB和DNA gyrase时，DnaB的解链效率非常高。

整个DNA复制过程中，只有复制起始受细胞周期的

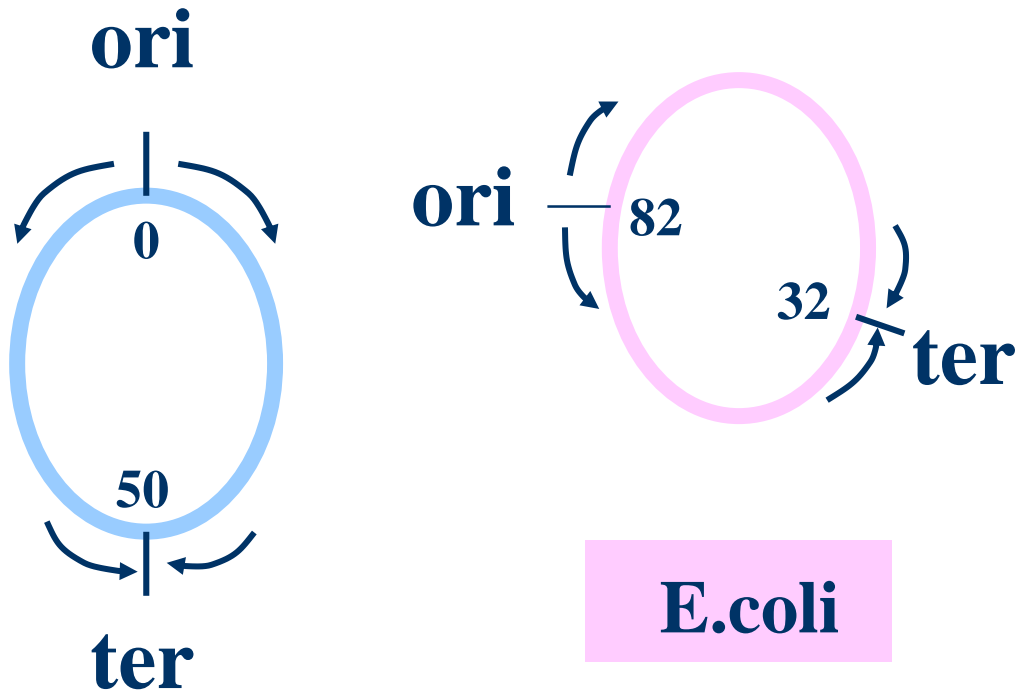


DNA子链的延伸小结:

- 主要包括两个不同但相互有联系的事件，即前导链和随后链的合成。由DNA helicase解开双螺旋，由拓扑异构酶消除DNA链上的扭曲力，SSB结合使DNA单链稳定。
- 前导链的合成：由DnaG (primase) 在复制起始位点附近合成一个10-60 nt的RNA引物，然后由pol III把dNTP加到该引物上。
随后链的合成：产生Okazaki fragments，消除RNA引物并由DNA pol I补上这一小段DNA序列，由DNA Ligase把两个片段相连。



- 原核生物基因是环状DNA，双向复制的复制片段在复制的终止点(ter)处汇合。



当复制叉前移遇到20bp重复性终止序列 (Ter) 时， Ter-Tus复合物能阻挡复制叉的继续前移，当相反方向复制叉到达，在DNA拓扑异构酶作用下使复制叉解体，释放子链DNA。



真核生物基因组复制特点

- ❖ 真核生物DNA复制时需要解开和重新组装核小体结构
- ❖ 真核生物染色体DNA的复制从多个位点起始
- ❖ 真核生物染色体DNA需要特殊机制复制端粒
- ❖ 真核生物染色体DNA全部复制完成以前不会启动新一轮复制
- ❖ **RNA**引物及冈崎片段的长度均小于原核生物
- ❖ 线粒体DNA以D环模式进行复制



真核生物DNA聚合酶

	亚基数目	3' → 5' 外切酶活性	5' → 3' 外切酶活性	功能
DNA聚合酶 α	4	-	-	起始引发, 引物酶活性
DNA聚合酶 β	1	-	-	修复
DNA聚合酶 γ	2	+	-	线粒体DNA复制
DNA聚合酶 δ	2	+	-	核DNA复制、解螺旋酶活性
DNA聚合酶 ϵ	5	+	-	填补缺口、修复



名称	结构特点	活性	在DNA复制中的作用
PCNA		DNA聚合酶 δ 的辅助蛋白	PCNA沿DNA滑动，使聚合酶 δ 不会从DNA上滑落
RF-C	5个亚基		负责将PCNA套在DNA上
RF-A		单链DNA结合蛋白	维持DNA局部单链结构
RNase H1		核酸酶	切除RNA引物，但在冈崎片段上保留一个核糖核苷酸
FEN1		核酸内切酶	切除冈崎片段上保留的一个核糖核苷酸

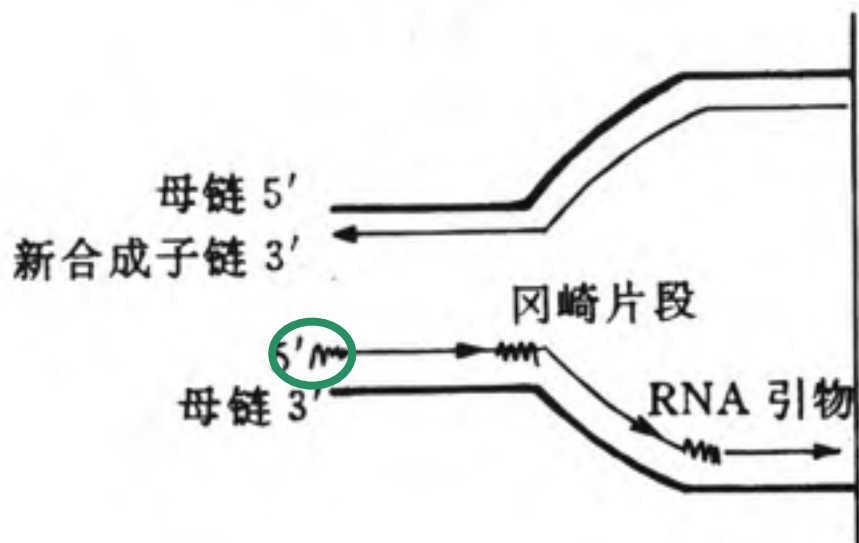


端粒结构和端粒酶

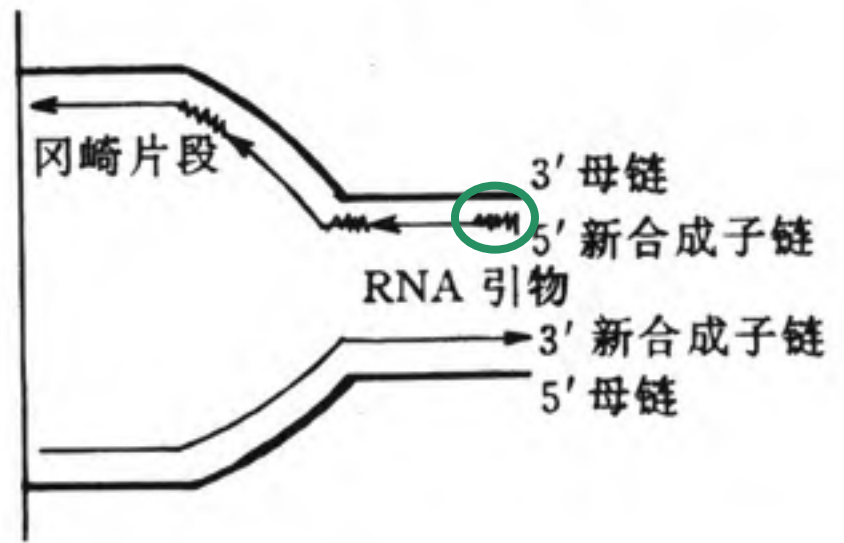
- ❖ 端粒 (telomere) :是位于真核生物染色体末端的、由DNA和蛋白质组成的一膨出结构。端粒DNA由短的富含GC的高度重复序列组成，不同生物的重复序列不同
- ❖ 端粒酶 (telomerase) :为反转录酶，由蛋白质和RNA共同组成的一种核糖核蛋白体(RNP)，能以自身的RNA为模板反复延伸端粒的重复序列
- ❖ 端粒酶特殊的生物学功能：
 - 端粒酶活性与遗传信息的稳定性；
 - 端粒酶活性与细胞衰老；
 - 端粒酶活性与肿瘤



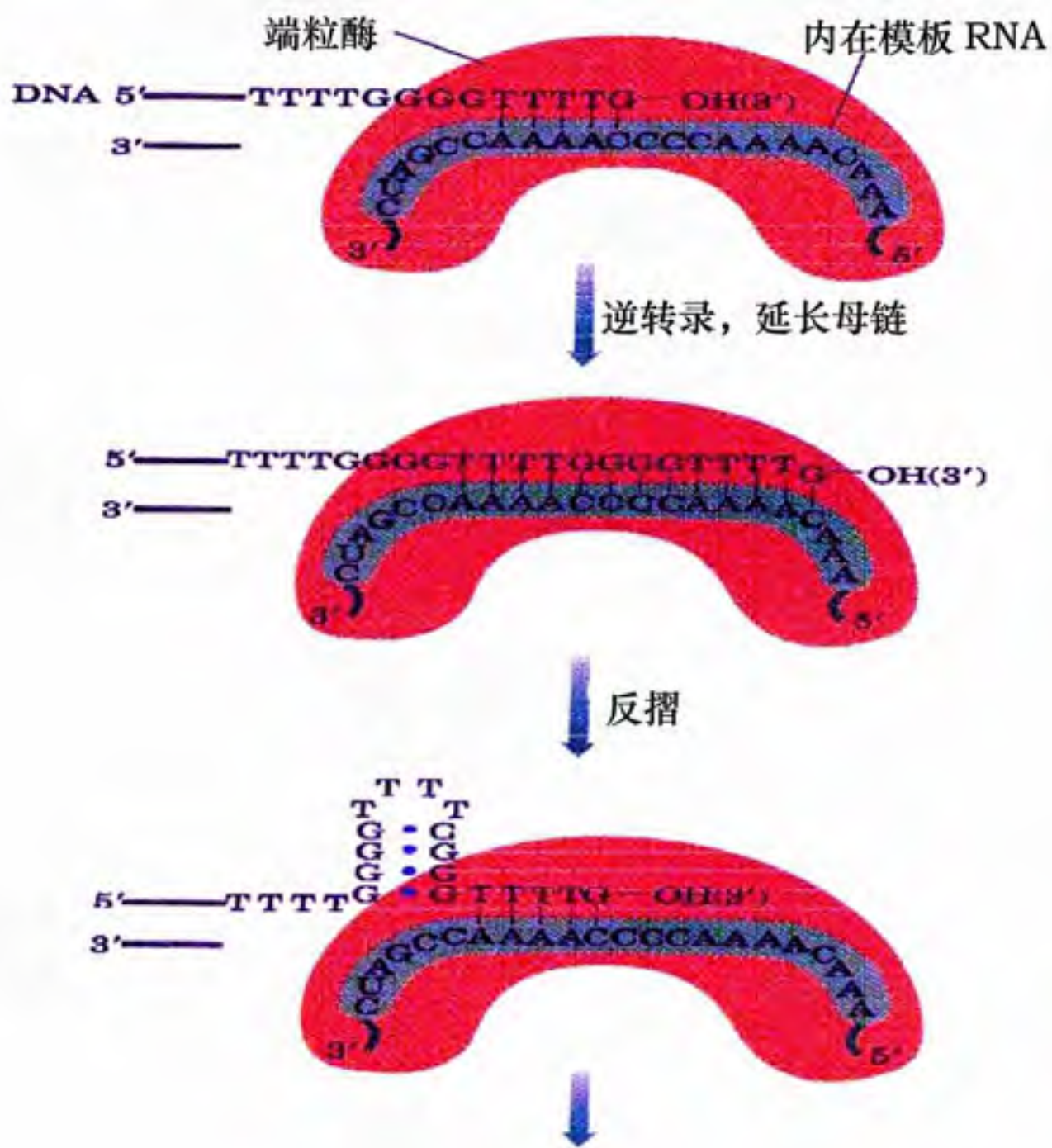
染色体末端 DNA

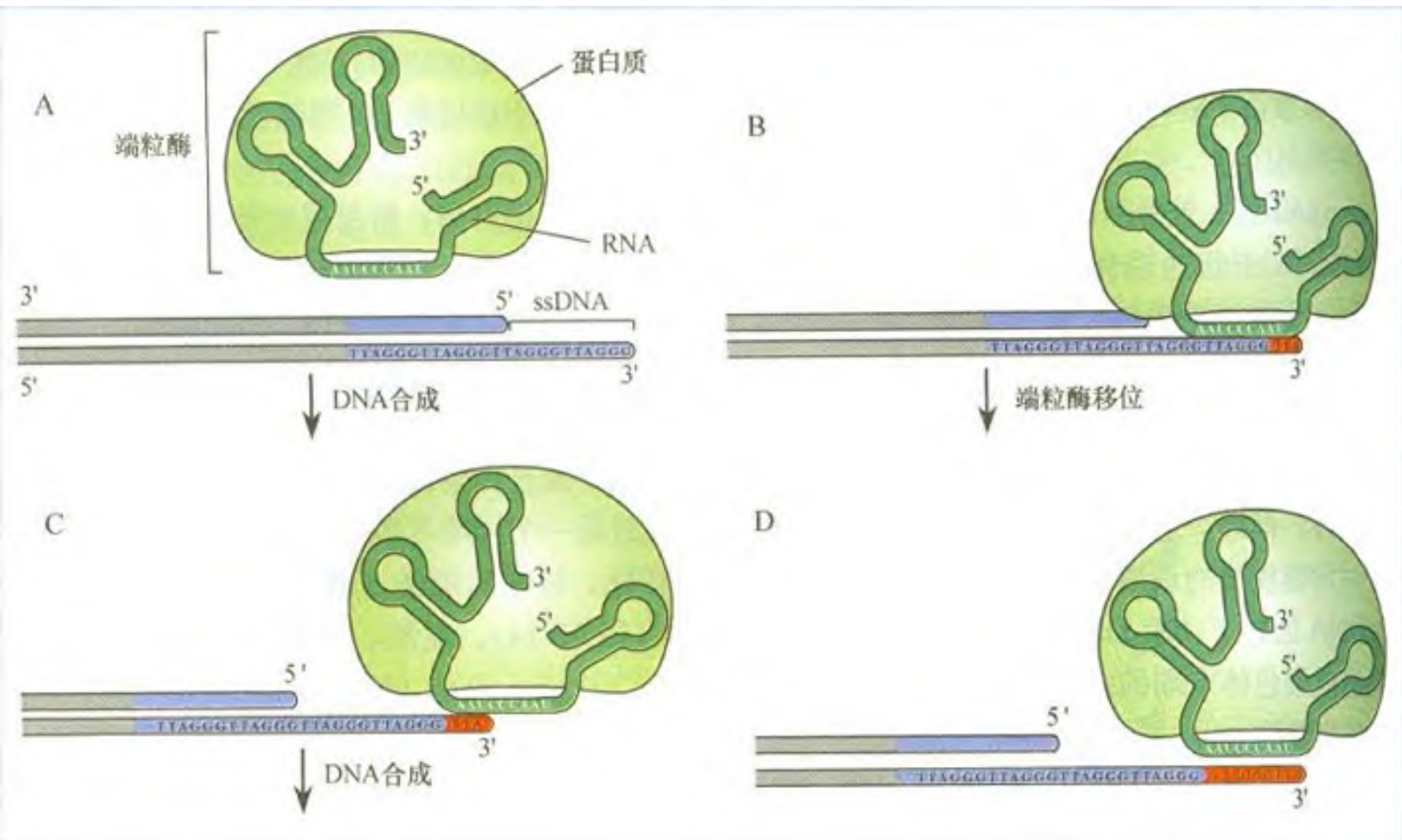


染色体末端 DNA



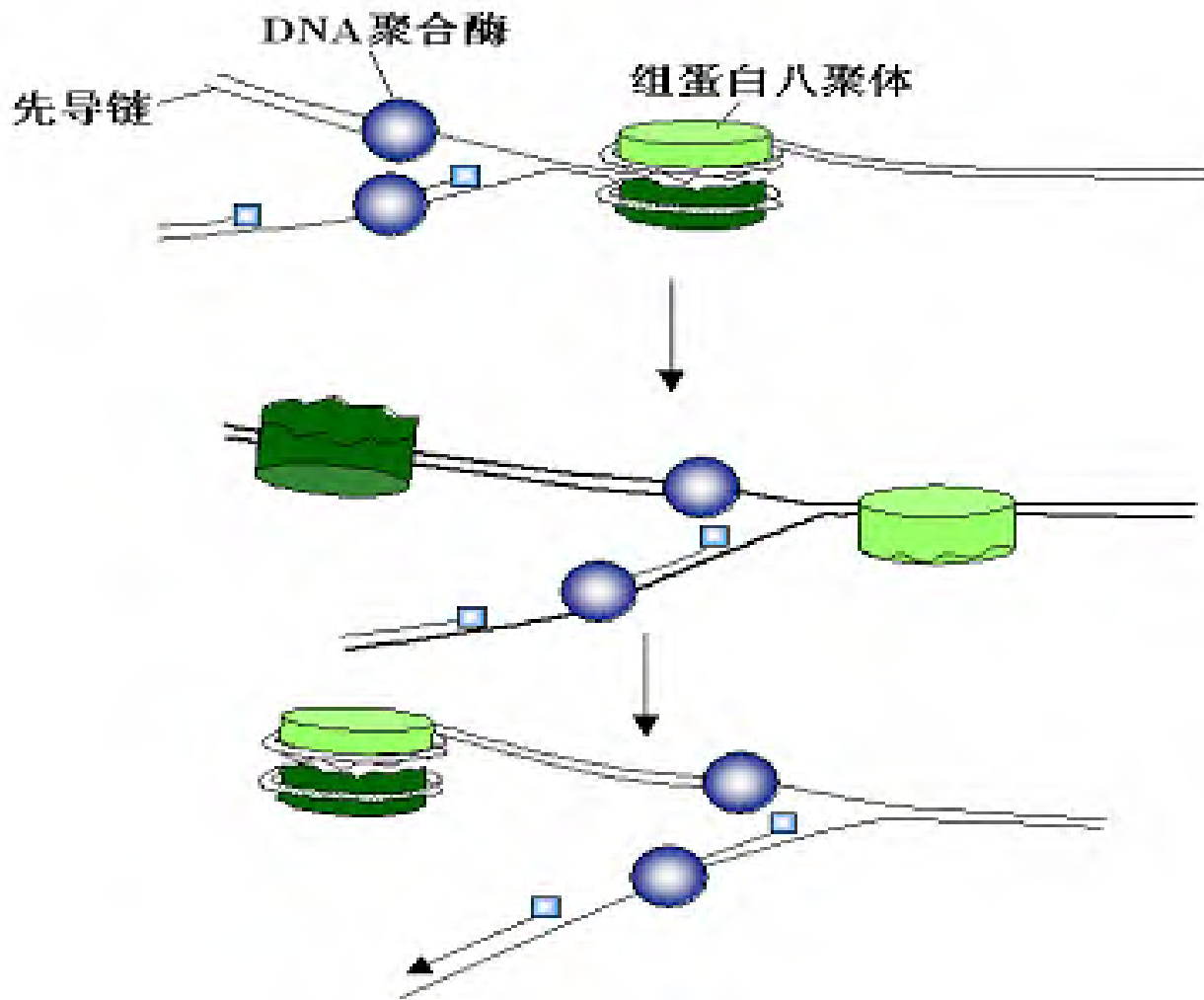
线形DNA复制末端问题







复制过程中核小体的装配



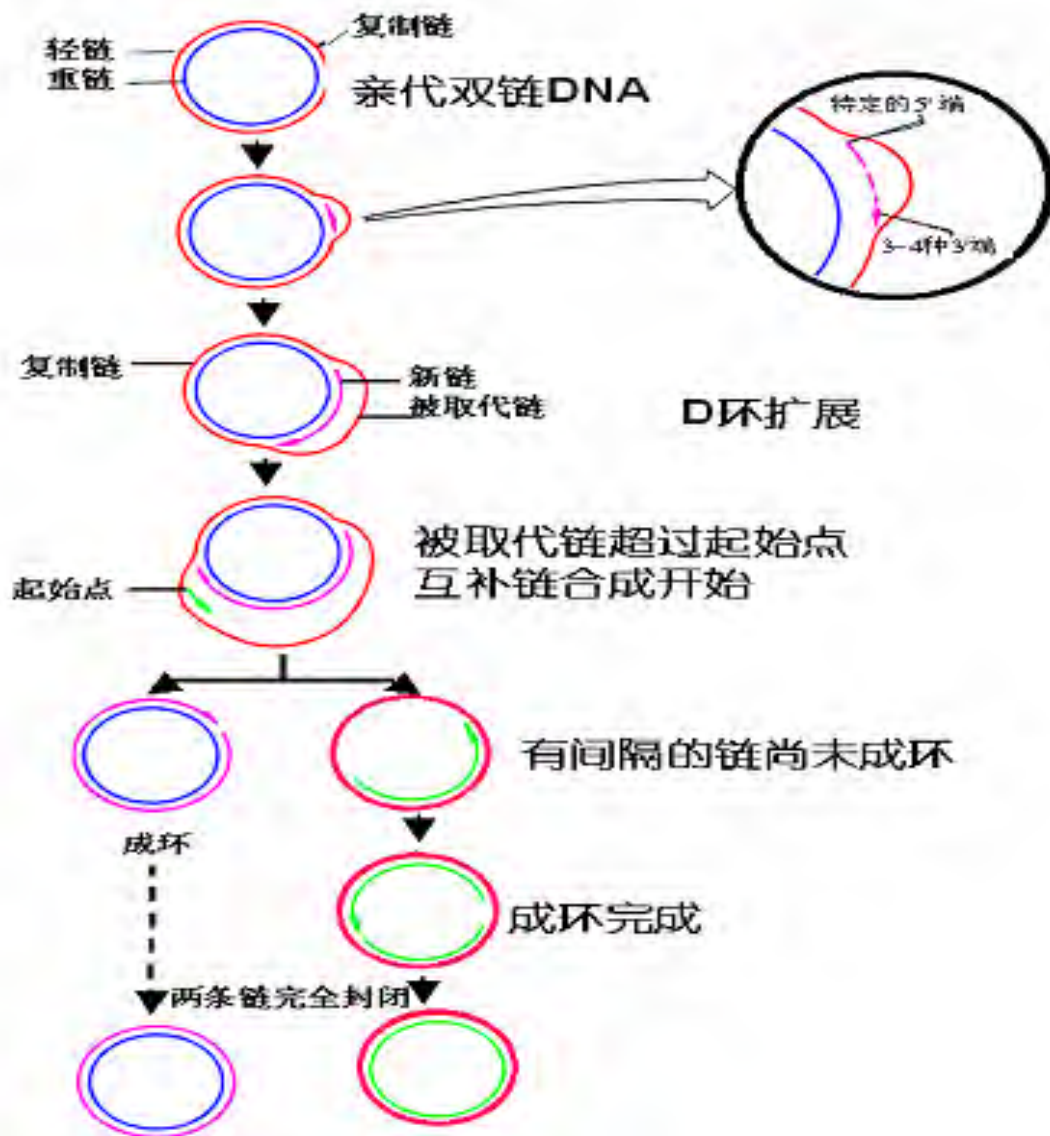
真核生物
DNA缠绕在
组蛋白八聚
体上，形成
核小体

发生在细胞S
期，与DNA
复制同步



线粒体DNA的复制

线粒体DNA的D环复制





病毒基因组核酸复制特点

- ❖ 单链环状基因组DNA可通过成环滚环模式复制
- ❖ 双链环状基因组DNA可通过不同方式复制
 - 同原核生物
 - λ 噬菌体以滚环方式复制
- ❖ 有的病毒双链环状基因组DNA通过RNA中间体进行复制
- ❖ 病毒线粒体基因组DNA复制利用特殊的末端起始引物
- ❖ RNA病毒通过RNA复制过程复制基因组核酸
- ❖ 逆转录病毒基因组RNA通过cDNA中间体进行复制。



一、腺病毒DNA的复制

腺病毒基因组结构

双链线性DNA

两端有反向末端重复序列 (**inverted terminal repeat, ITR**)

复制

需要**6**种蛋白

病毒基因编码: **DNA**结合蛋白, 前末端蛋白,
DNA聚合酶**pol**

宿主细胞提供: 核因子**I**, **II**, **III**



核因子**I**、**III**、**DNA**结合蛋白结合到复制起点



前末端蛋白（**pTP**）和聚合酶**Pol**形成的复合物与**DNA**结合



pTP上的**dCMP-OH**为引物起始**DNA**链的复制



聚合酶**Pol**与**pTP**解离后结合到**DBP**分子上



pTP经过修饰变成**TP**留在新合成链的**5'** 端



二、单链RNA病毒基因组的复制

结构特点

基因组较小

只编码A蛋白、外壳蛋白和复制酶等

分类

正链单链RNA病毒

负链单链RNA病毒



- ★复制正链：只需要复制酶
- ★复制负链：以正链为模板，需要复制酶和宿主核糖体蛋白S1、延伸因子EF-T_u和延伸因子EF-T_s结合成全酶。
- ★复制酶全酶对负链的亲合力大于对正链的亲合力，得到的正链总比负链多
- ★正、负链只在复制酶工作的位置上结成双链

三、反转录病毒基因组的复制

- 反转录病毒基因组 (+) **RNA**在反转录酶作用下通过**cDNA**中间体进行复制。
- 反转录→**DNA** →整合→复制转录→翻译
- 基因组结构:

两端有长末端重复序列 (**LTR**)

转录复制起始信号及引物结合位点 (**PBS**)

同向重复序列 (含**tRNA**引物结合位点)





四、乙型肝炎病毒基因组的复制

- 基因组：带缺口的环状双链**DNA**分子，负链长，环状不闭合，正链短，长短不一。
- 所需因子：逆转录酶、蛋白质引物
- 复制过程：

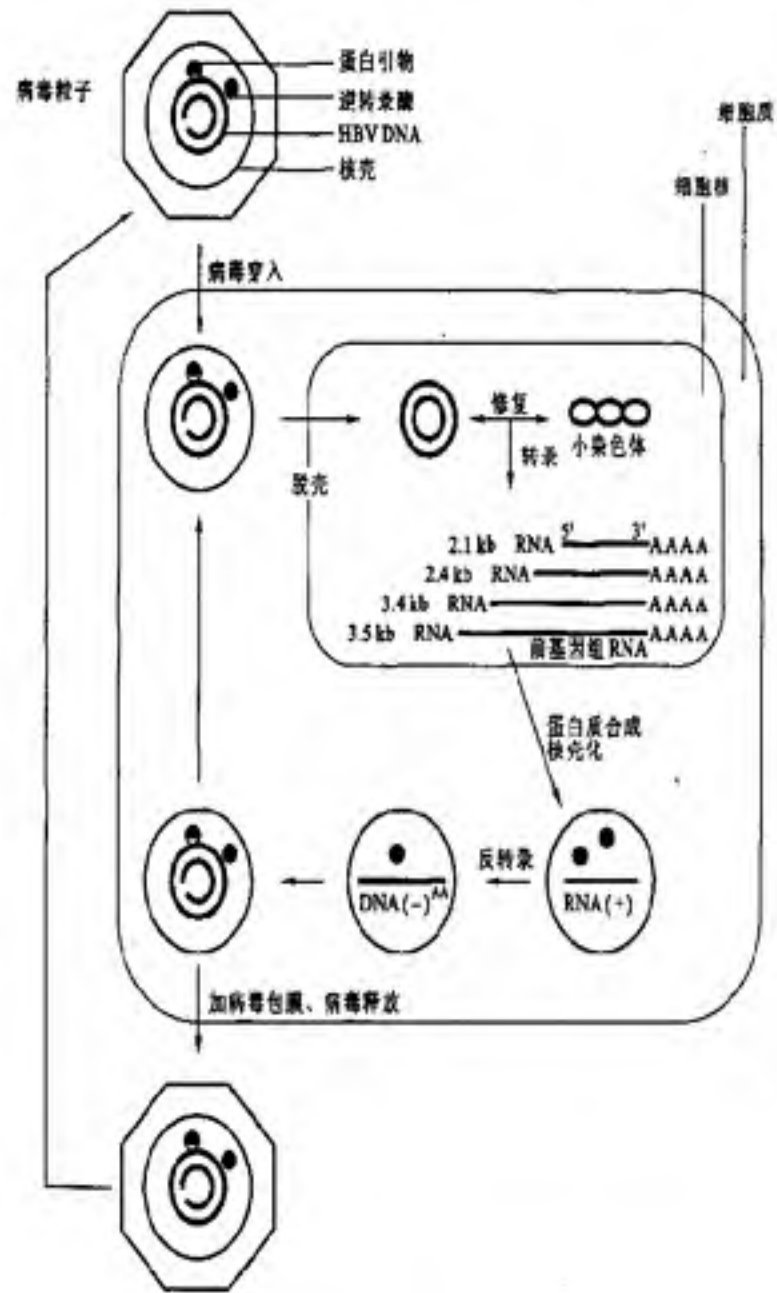
修补→转录出（+）**RNA**→核壳内逆转录→
（-）**DNA**→（+）**DNA**→桥连成环



HBV的复制

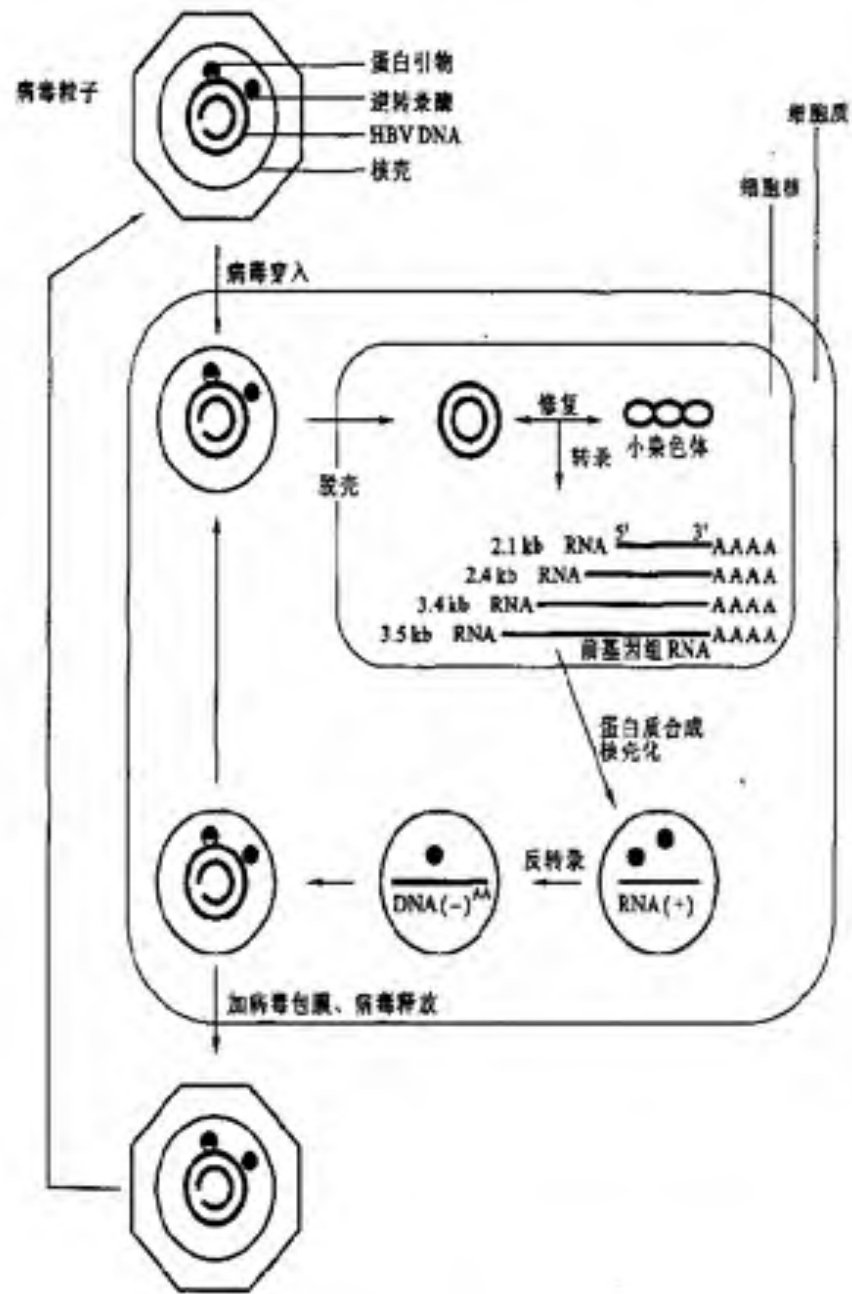
dsDNA,不是通过半保留复制方式复制,通过反转录途径。

- ① HBV 侵入人体后,与肝细胞膜上的受体结合,脱去包膜,穿入肝细胞质内,
- ② 然后脱去衣壳,部分双链环状DNA进入肝细胞核内,
- ③ 在宿主酶作用下,以负链DNA为模板修正正链,形成共价闭合环状DNA (ccc DNA),
- ④ 以cccDNA为模板,在宿主RNA聚合酶II的作用下,转录成几种不同长短的mRNA,其中3.5kb的mRNA含有HBV DNA序列上全部遗传信息,称为前基因组RNA。





⑤后者进入肝细胞质作为模板，在HBV逆转录酶作用下，合成负链DNA；⑥再以负链为模板，在HBV聚合酶作用下，合成正链DNA，形成子代部分双链环状DNA，装配成完整的HBV，释放至肝细胞外。⑦子代部分双链环状DNA也可进入肝细胞核内，再形成cccDNA并继续复制。cccDNA半寿(衰)期长，很难从体内彻底清除





第二节、RNA的生物合成

❖ 参与转录的主要物质

- 转录模板
- RNA聚合酶
- 底物
- 终止因子



RNA聚合酶——原核细胞 (RNA polymerase)

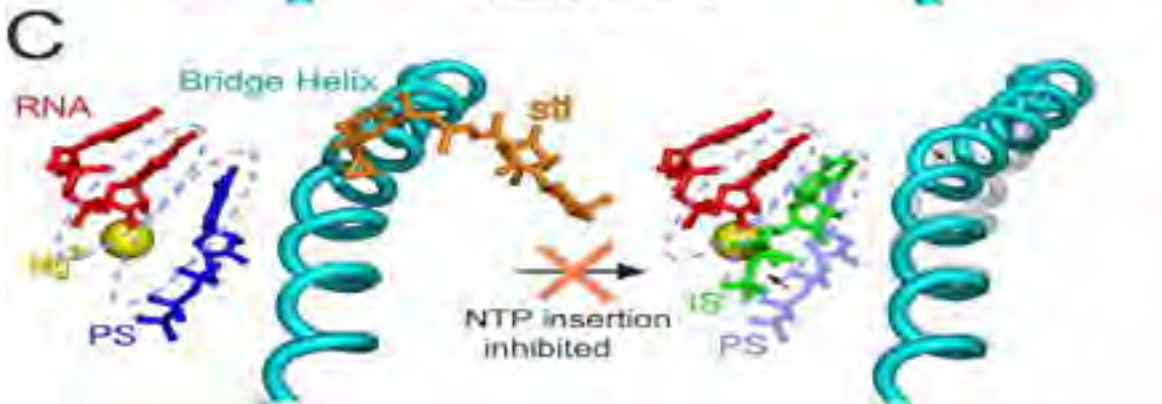
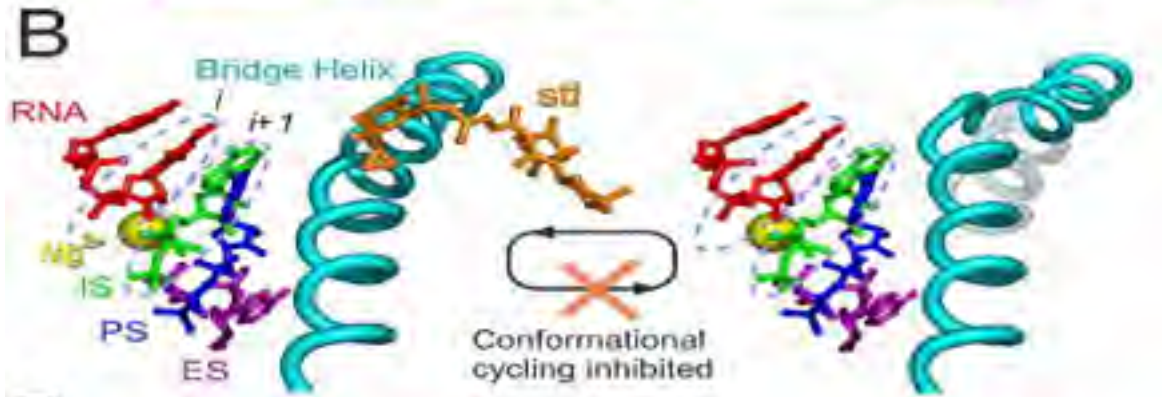
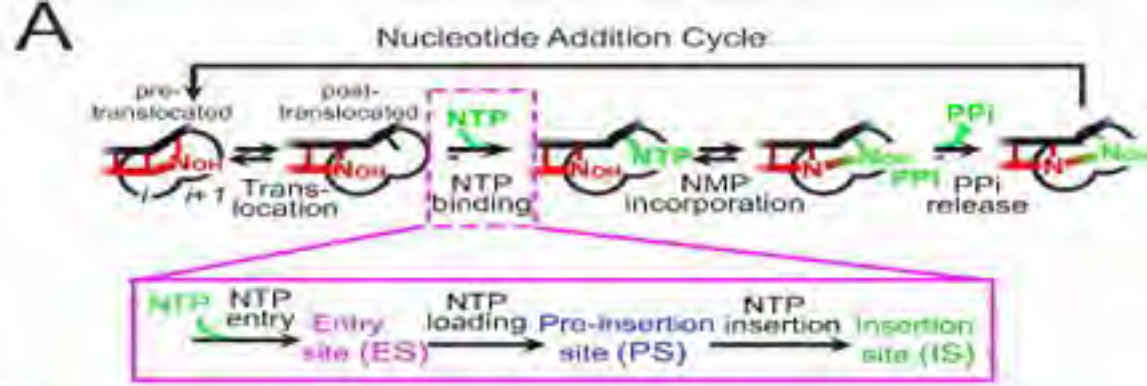
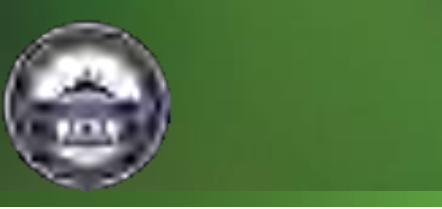
亚基	功能
$\alpha 2$	决定哪些基因被转录
β	与转录全过程有关
β'	结合DNA模板
σ	辨认起始点

全酶：核心酶 ($\alpha 2 \beta \beta'$) + 起始因子 (σ)



(二) RNA聚合酶——真核细胞

类型	细胞内定位	催化转录产物	对鹅膏蕈碱的反应
I	核仁	rRNA前体	耐受
II	核质	mRNA前体	极敏感
III	核质	5SrRNA tRNA	中度敏感



Inhibition of Bacterial RNA Polymerase by Streptolydigin: Stabilization of a Straight-Bridge-Helix Active-Center Conformation, **Cell**, 2005, 122 (4) : 541-552



RNA复制

基因组双链RNA复制过程是双链复制

基因组单链正链RNA以负链为模板复制

基因组单链负链RNA以正链为模板复制

逆转录病毒基因组RNA需要通过DNA中间体进行复制



RNA的复制

- ❖ 以RNA为模板合成RNA的过程（RNA病毒）。
- ❖ RNA复制酶：依赖RNA的RNA聚合酶。



RNA复制酶

- ❖ 依赖于**RNA**的**RNA**聚合酶。
- ❖ 以病毒**RNA**为模板，4种**5'**-三磷酸核苷为底物的合成**RNA**的酶。
- ❖ 从感染**RNA**型噬菌体或癌病毒的细胞分离出来的。对反应来说，**Mg²⁺**是必要的，而且模板的特异性高，例如大肠杆菌**Q β** 噬菌体的酶只能以**Q β** 或类绿的噬菌体**RNA**为模板。反应生成物具有与模板完全相同的结构。



- ❖ 反应分两个阶段进行，首先合成与模板 **RNA**（+链）有互补的核苷酸序列的 **RNA**（-链），继之以此（-）链为模板合成（+）链。
- ❖ **Q β** 噬菌体的酶由一种来源于噬菌体的蛋白质和三种大肠杆菌的蛋白质构成，合成反应还有另外两个大肠杆菌的蛋白质因子参与。



- ❖ 脊髓灰质炎病毒基因组**RNA**相当于一条**mRNA**，不含基因表达调控部分，通过**RNA**复制过程不断复制出来。复制过程需要引物。
- ❖ 脊髓灰质炎（简称脊灰）系由脊灰病毒引起，主要通过粪—口途径传播的急性传染病。人受该病毒感染后多数没有症状，为亚临床型经过，约**1%—1‰**的感染者出现急性单侧性（或双侧的）弛缓性麻痹。因本病多发生在儿童时期，故俗称为小儿麻痹症。发生麻痹症的儿童多数留下跛行，终身致残。



小结

- ❖ 原核基因组复制特点
- ❖ 真核基因组复制特点
- ❖ 病毒基因组复制特点
- ❖ 乙肝病毒基因的复制
- ❖ 端粒和端粒酶

See You !

