

# ΚΕΦΑΛΑΙΟ 22 : Η ενεργοποίηση της μεταγραφής

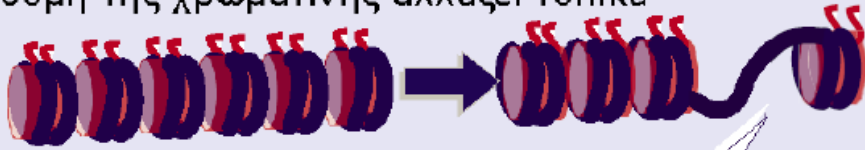


Genes VIII - Ακαδημαϊκές Εκδόσεις 2004

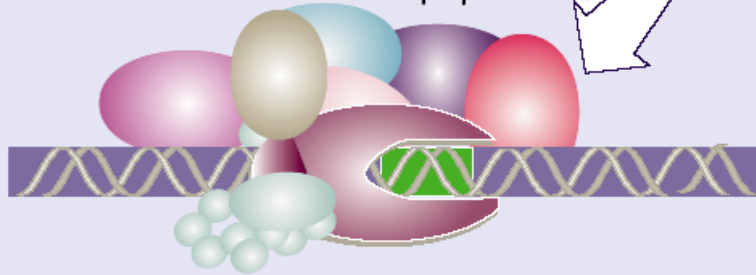
## Η γονιδιακή έκφραση περνά από πολλά στάδια

Ρύθμιση στο επίπεδο έναρξης της μεταγραφής:  
συμβαίνει στα περισσότερα γονίδια

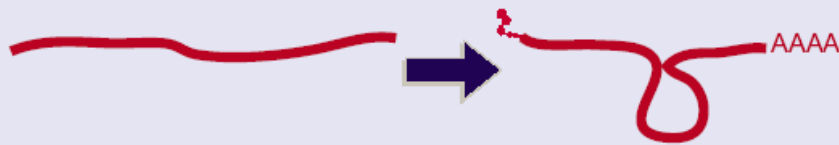
Η δομή της χρωματίνης αλλάζει τοπικά



Η βασική μεταγραφική συσκευή  
προσδένεται στον υποκινητή

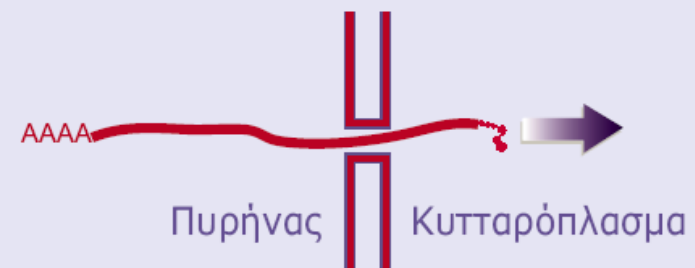


Το RNA υφίσταται επεξεργασία και τροποποιήσεις: από  
το ίδιο γονίδιο μπορεί να προκύψουν εναλλακτικά προϊόντα

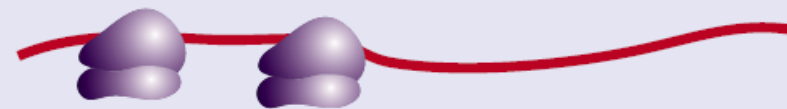


**Εικόνα 22.1** Η γονιδιακή έκφραση ελέγχεται κυρίως κατά την έναρξη της μεταγραφής και σπάνια στα επόμενα στάδια της γονιδιακής έκφρασης, παρόλο που ο έλεγχος της επεξεργασίας μπορεί να καθορίζει ποια μορφή του γονιδίου αντιπροσωπεύεται στο mRNA.

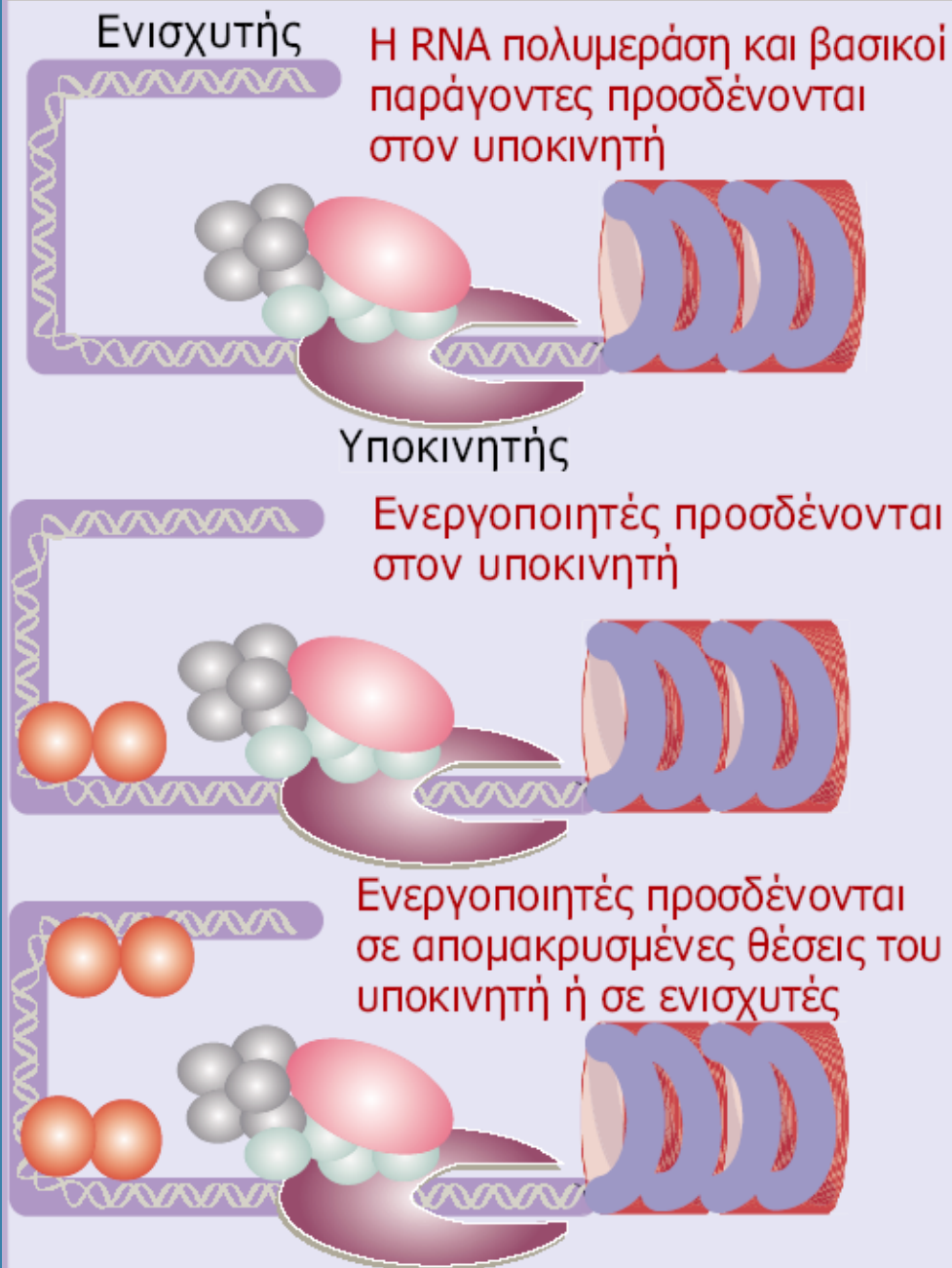
Το mRNA μεταφέρεται από τον πυρήνα στο  
κυτταρόπλασμα: το στάδιο αυτό δεν υφίσταται ρύθμιση



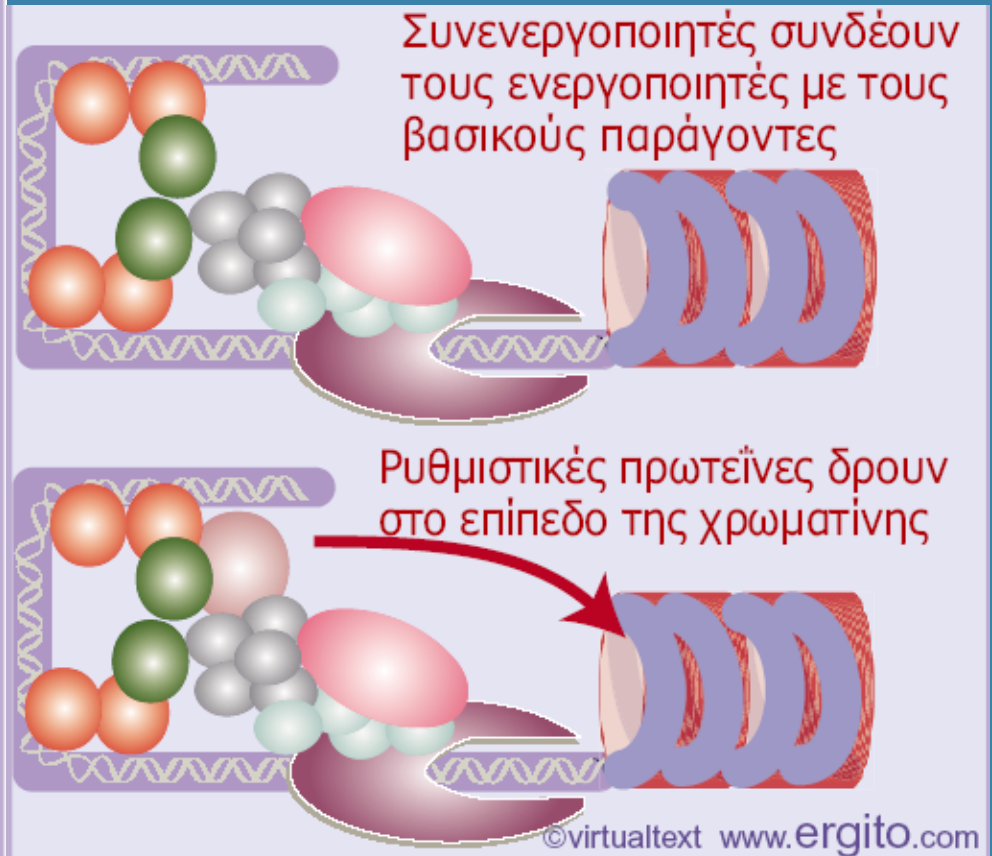
Το mRNA μεταφράζεται: το στάδιο αυτό υφίσταται  
ρύθμιση, π.χ. στα αμφίβια κατά την ανάπτυξή τους

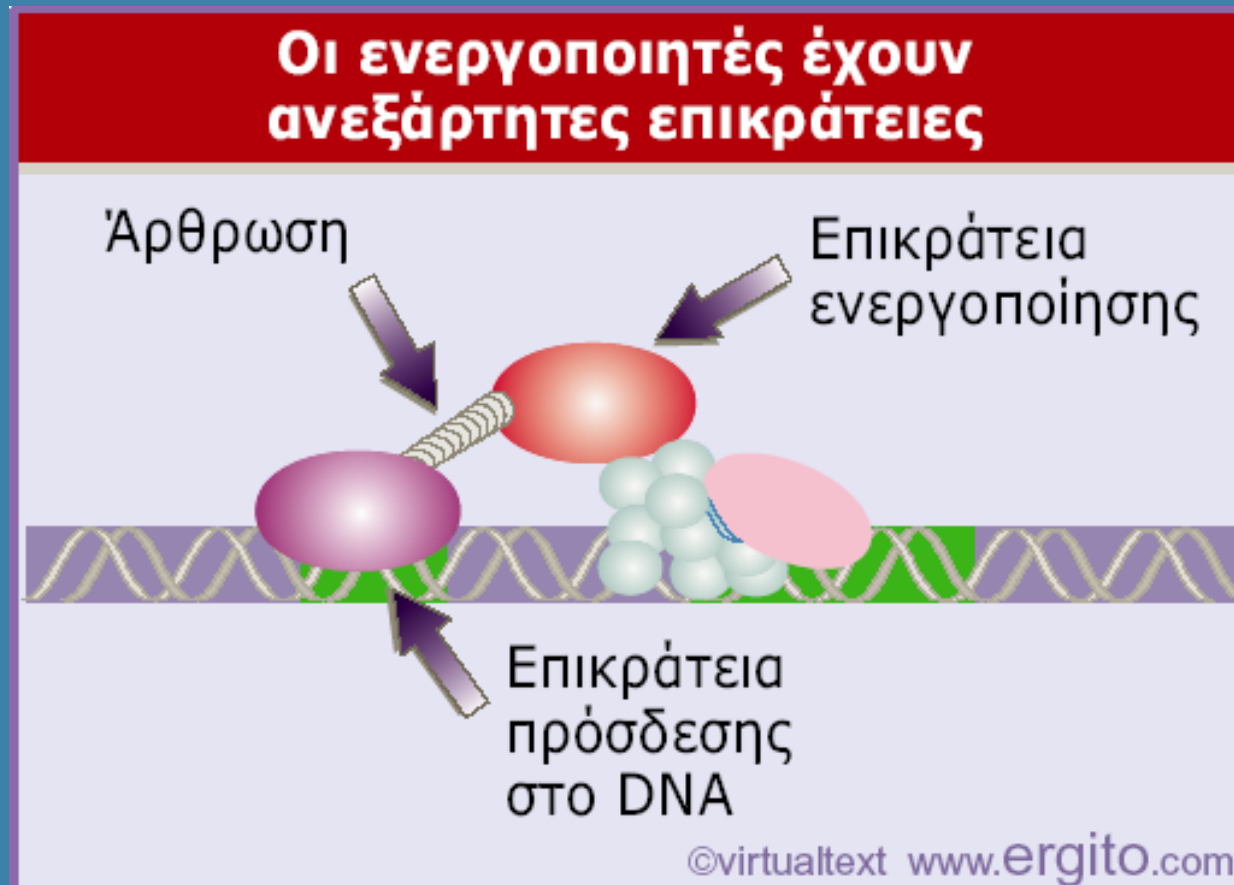


## Διάφοροι παράγοντες επηρεάζουν τη μεταγραφή



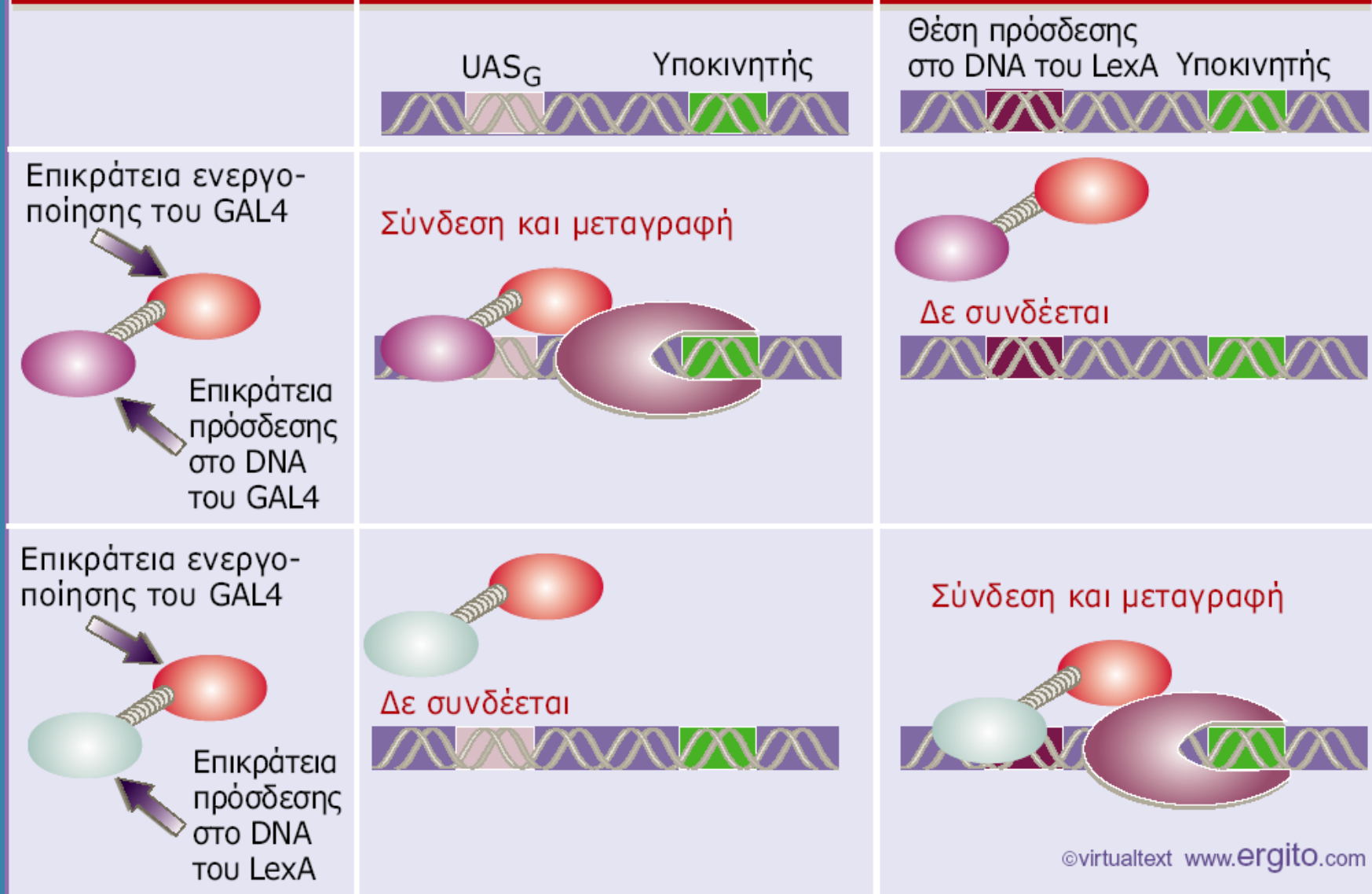
**Εικόνα 22.2** Οι παράγοντες που ενέχονται στη γονιδιακή έκφραση περιλαμβάνουν την RNA πολυμεράση και τη βασική συσκευή, τους παράγοντες που προσδένονται άμεσα στο DNA του υποκινητή ή του ενισχυτή, τους συνενεργοποιητές, οι οποίοι συνδέουν τους ενεργοποιητές με τη βασική συσκευή, καθώς και τους ρυθμιστές, που επιδρούν στη δομή της χρωματίνης.





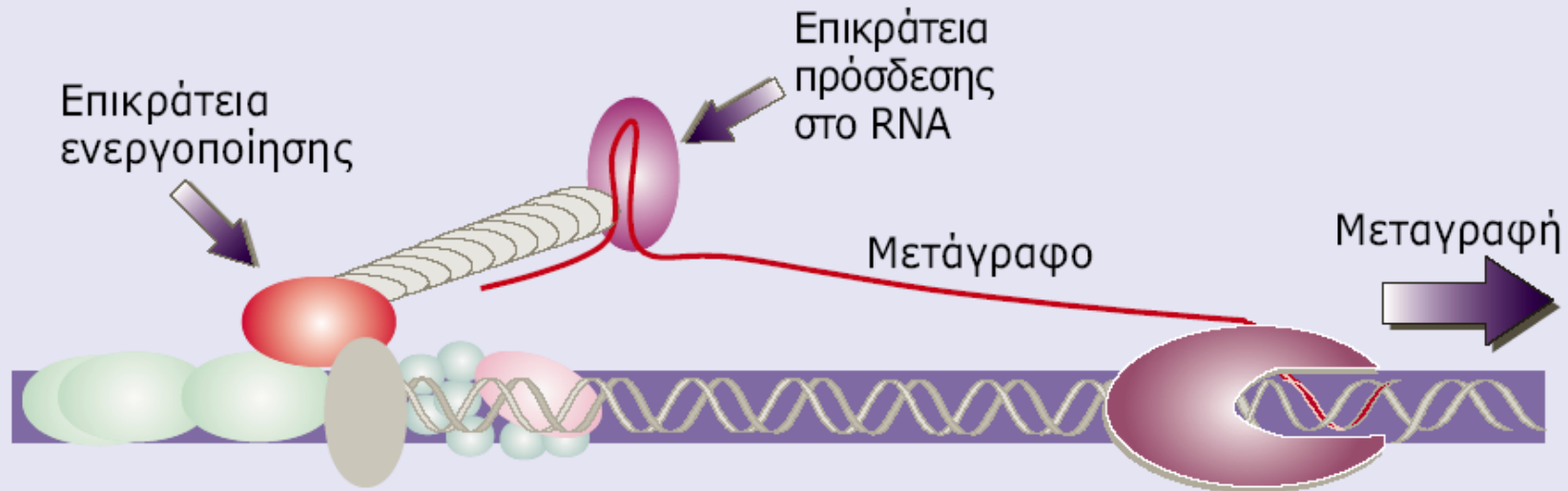
**Εικόνα 22.3** Σε ένα μεταγραφικό παράγοντα, οι λειτουργίες της πρόσδεσης στο DNA και της ενεργοποίησης μπορεί να επιτελούνται από ανεξάρτητες επικράτειές του.

**Η ειδικότητα της ενεργοποίησης καθορίζεται από την επικράτεια πρόσδεσης στο DNA**

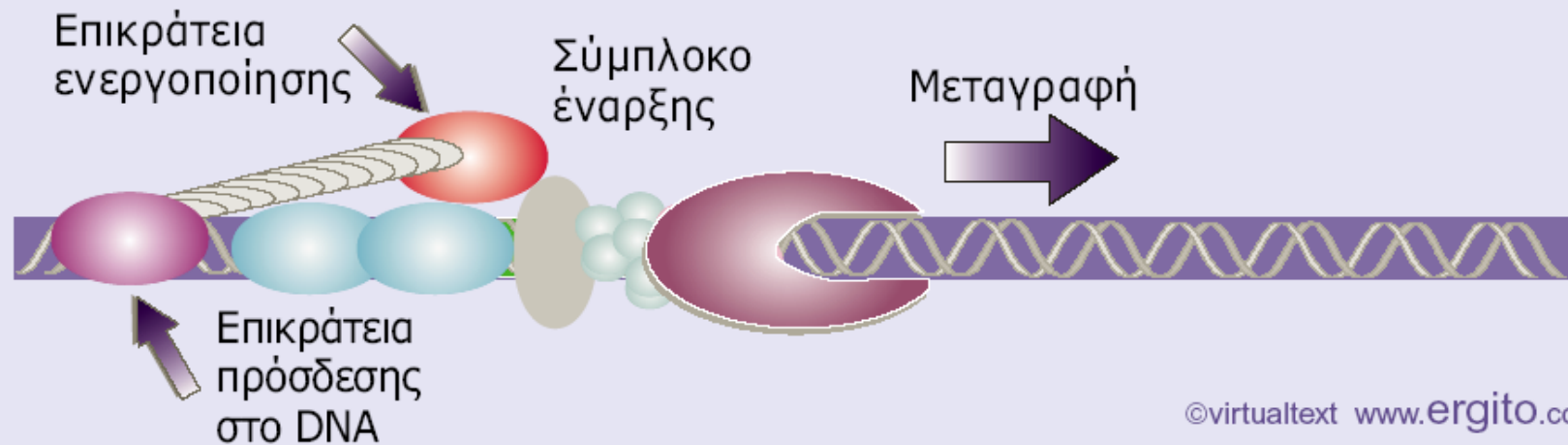


**Εικόνα 22.4** Η ικανότητα της GAL4 να ενεργοποιεί τη μεταγραφή είναι ανεξάρτητη από την ειδικότητά της για πρόσδεση στο DNA. Όταν η επικράτεια της GAL4 που προσδένεται στο DNA αντικαθίσταται από την αντίστοιχη επικράτεια της LexA, η χιμαιρική πρωτεΐνη μπορεί να ενεργοποιήσει τη μεταγραφή εάν ο υποκινητής διαθέτει την αλληλουχία-χειριστή της LexA.

**Συνήθως η tat προσδένεται στην αλληλουχία *tar* του RNA**



**Η επικράτεια ενεργοποίησης της tat λειτουργεί εξίσου καλά όταν συνδέεται με μια επικράτεια πρόσδεσης στο DNA**



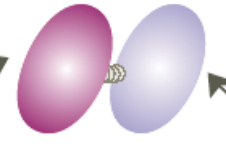
©virtualtext www.ergito.com

**Εικόνα 22.5** Η επικράτεια ενεργοποίησης της πρωτεΐνης tat του HIV μπορεί να διεγείρει τη μεταγραφή εάν δεσμευτεί κοντά στο σημείο έναρξης, μέσω πρόσδεσης στο προϊόν RNA του προηγούμενου κύκλου της μεταγραφής. Η ενεργοποίηση είναι ανεξάρτητη από τη φύση της δέσμευσης, όπως φαίνεται από την αντικατάσταση της επικράτειας πρόσδεσης στο RNA με μία επικράτεια πρόσδεσης στο DNA.

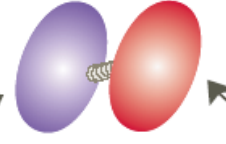
## Η τεχνική των δύο υβριδίων ανιχνεύει αλληλεπιδράσεις μεταξύ πρωτεϊνών

### Οι "παίκτες"

Υβρίδιο μεταξύ  
μίας επικράτειας πρόσδεσης στο DNA & της πρωτεΐνης 1



Υβρίδιο μεταξύ  
της πρωτεΐνης 2 & μίας επικράτειας ενεργοποίησης



### Το σύστημα αναφοράς

Θέση που αναγνωρίζει η επικράτεια πρόσδεσης στο DNA

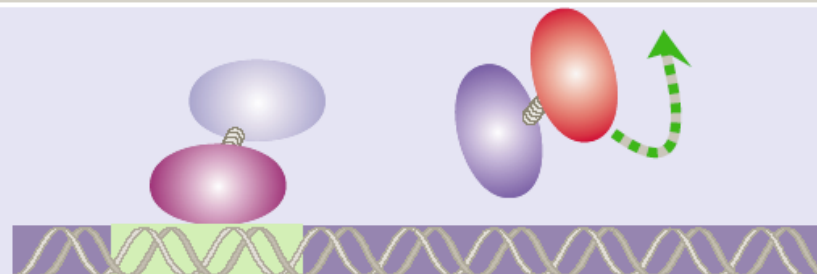
Γονίδιο αναφοράς



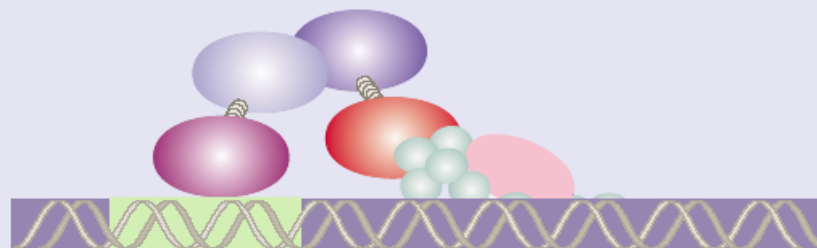
CAT ή άλλο εύκολα ανιχνεύσιμο προϊόν

**Εικόνα 22.6** Η δοκιμή των δύο υβριδίων ελέγχει την ικανότητα αλληλεπίδρασης δύο πρωτεϊνών, σχηματίζοντας δύο υβριδικές πρωτεΐνες, από τις οποίες η μία φέρει μία επικράτεια πρόσδεσης στο DNA και η άλλη μία επικράτεια ενεργοποίησης της μεταγραφής.

Όταν οι πρωτεΐνες 1 και 2 δεν αλληλεπιδρούν, το γονίδιο αναφοράς δεν εκφράζεται

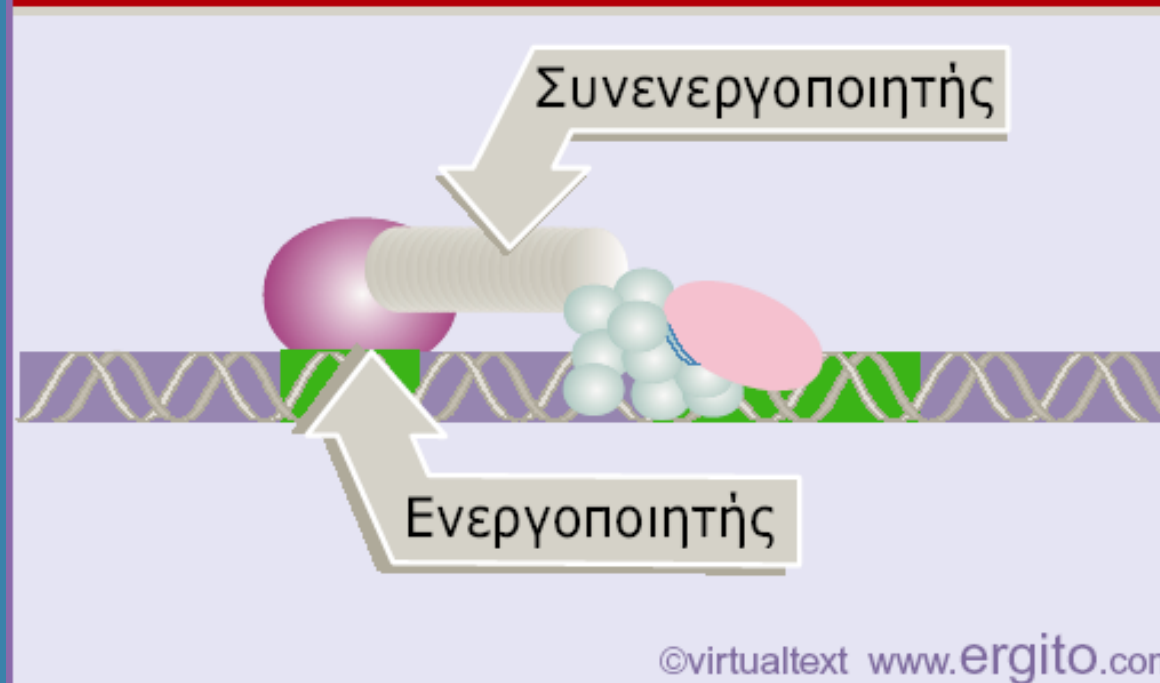


Όταν οι πρωτεΐνες 1 και 2 αλληλεπιδρούν, το γονίδιο αναφοράς ενεργοποιείται



©virtualtext www.ergito.com

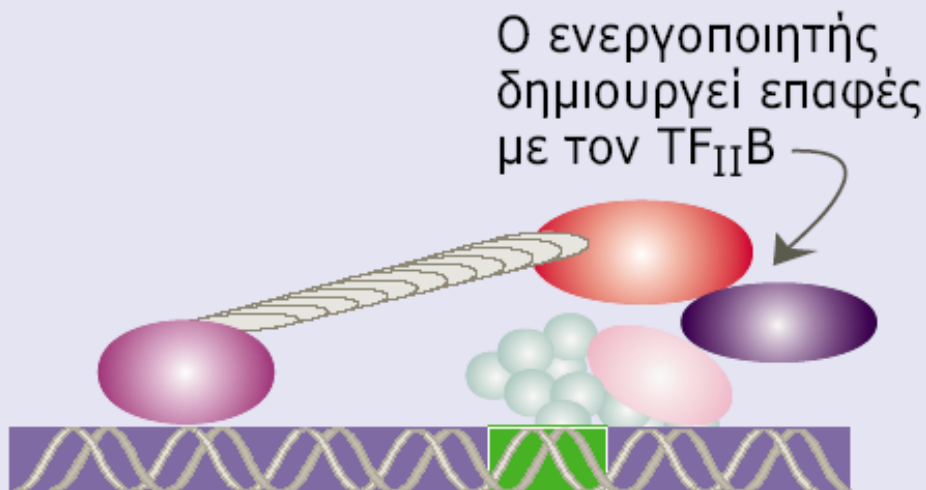
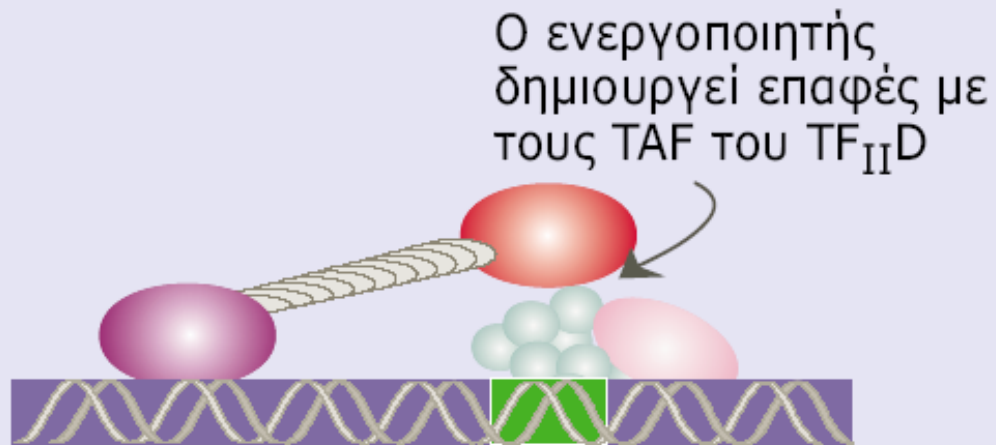
## Ορισμένοι ενεργοποιητές χρησιμοποιούν συνενεργοποιητές



**Εικόνα 22.7** Ένας ενεργοποιητής μπορεί να προσδεθεί σε ένα συνενεργοποιητή, ο οποίος δημιουργεί επαφές με τη βασική συσκευή.



**Οι ενεργοποιητές έρχονται σε επαφή με τη βασική μεταγραφική συσκευή**

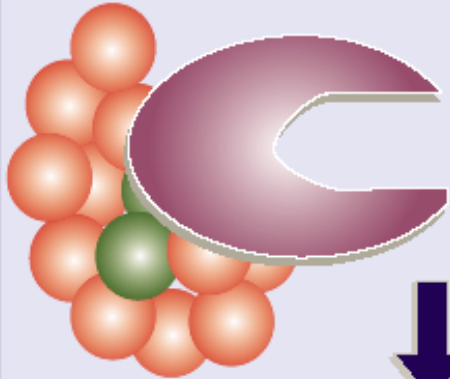


©virtualtext www.ergito.com

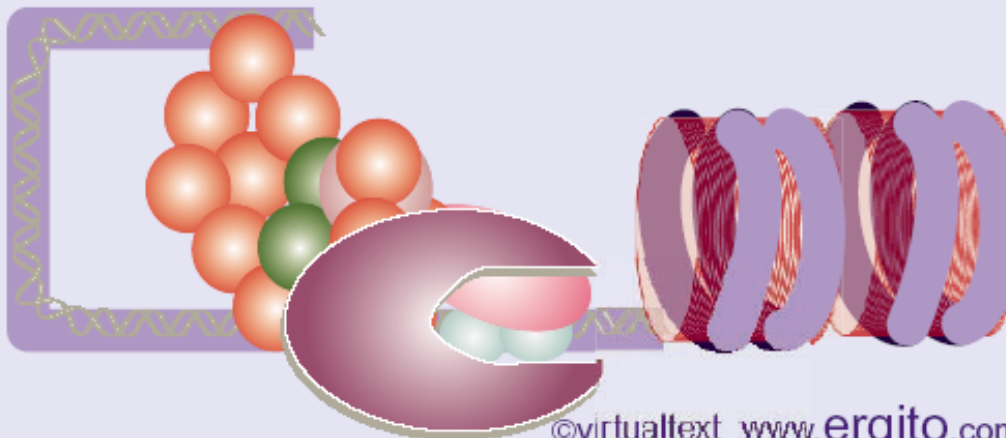
**Εικόνα 22.8** Οι ενεργοποιητές μπορεί να δράσουν σε διαφορετικά στάδια της έναρξης, δημιουργώντας επαφές με τους TAF του TF<sub>II</sub>D ή με τον TF<sub>II</sub>B.

## Η RNA πολυμεράση υφίσταται ως ολοένζυμο

Πρόσδεση ενεργοποιητών  
και βασικών παραγόντων



Πρόσδεση του ολοενζύμου  
της RNA πολυμεράσης

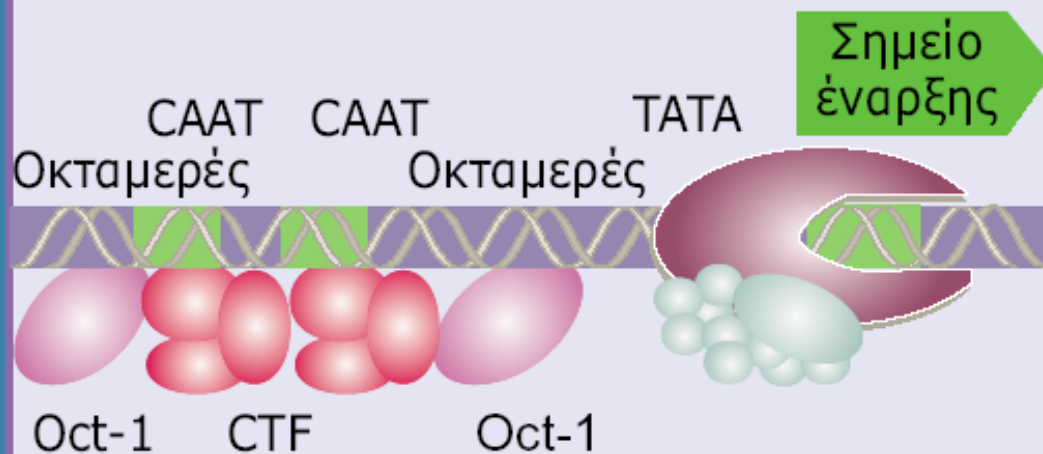


©virtualtext www.ergito.com

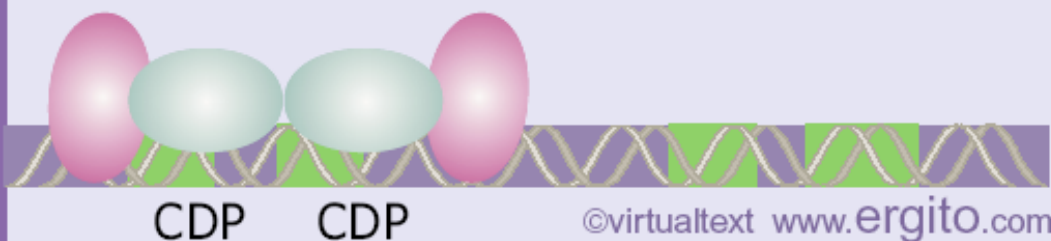
**Εικόνα 22.9** Η RNA πολυμεράση υφίσταται ως ολοένζυμο που περιέχει πολλούς ενεργοποιητές.

## Στο πλαίσιο CAAT είναι δυνατόν να συνδέεται ένας καταστολέας

**Ενεργό γονίδιο:** σχηματίζεται το μεταγραφικό σύμπλοκο στους όρχεις (δεν απεικονίζονται όλοι οι παράγοντες της βασικής μεταγραφικής συσκευής)

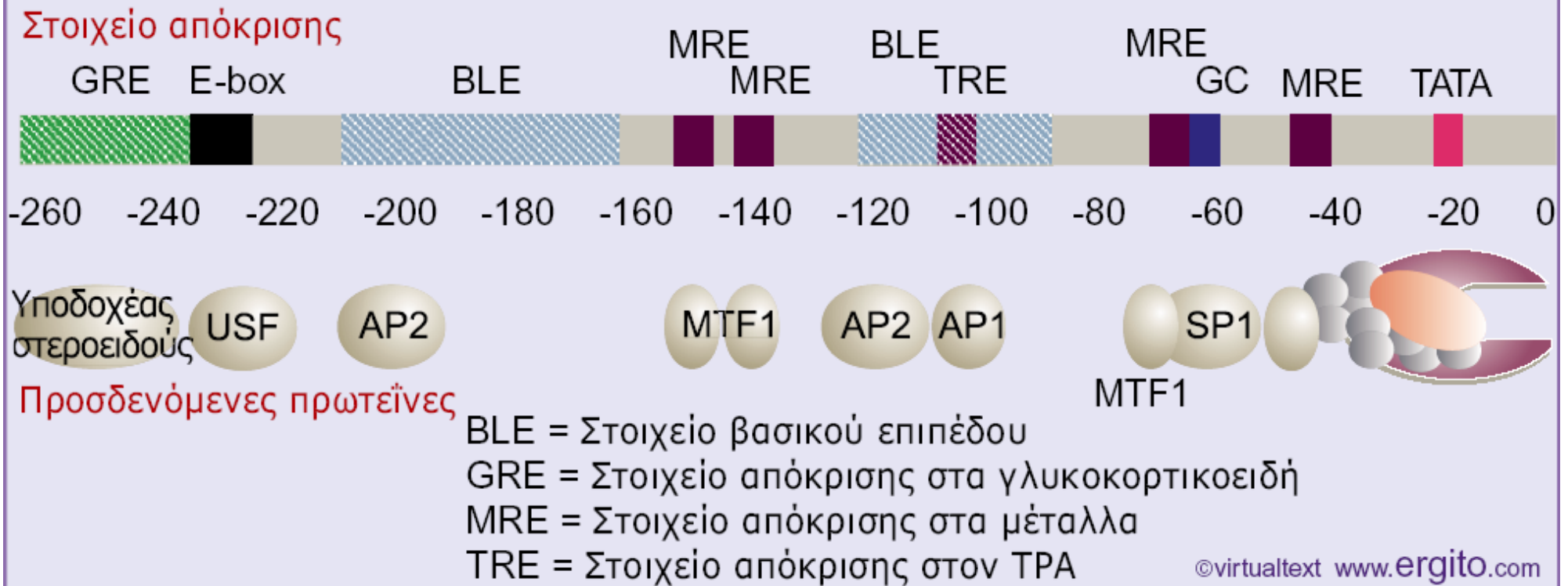


**Ανενεργό γονίδιο:** η CDP παρεμποδίζει την πρόσδεση άλλων παραγόντων στο πλαίσιο CAAT και έτσι δε σχηματίζεται το μεταγραφικό σύμπλοκο



**Εικόνα 22.10** Το μεταγραφικό σύμπλοκο αναγνωρίζει αρκετά στοιχεία του υποκινητή H2B στις γονάδες αχινού. Στο έμβρυο, η πρόσδεση του παράγοντα εκτόπισης εμποδίζει την πρόσδεση του παράγοντα CAAT κι έτσι δεν μπορεί να σχηματιστεί το ενεργό σύμπλοκο.

**Στη ρυθμιστική περιοχή του γονιδίου MT περιλαμβάνονται πολλά στοιχεία απόκρισης**



**Εικόνα 22.11** Το γονίδιο της μεταλλοθειονίνης του ανθρώπου φέρει ρυθμιστικά στοιχεία τόσο στον υποκινητή όσο και στον ενισχυτή. Ο υποκινητής έχει στοιχεία για την επαγωγή σε συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων, ενώ ο ενισχυτής διαθέτει ένα στοιχείο απόκρισης σε γλυκοκορτικοειδή. Τα στοιχεία του υποκινητή παρουσιάζονται πάνω από το χάρτη, ενώ οι πρωτεΐνες που προσδένονται σε αυτά φαίνονται από κάτω.

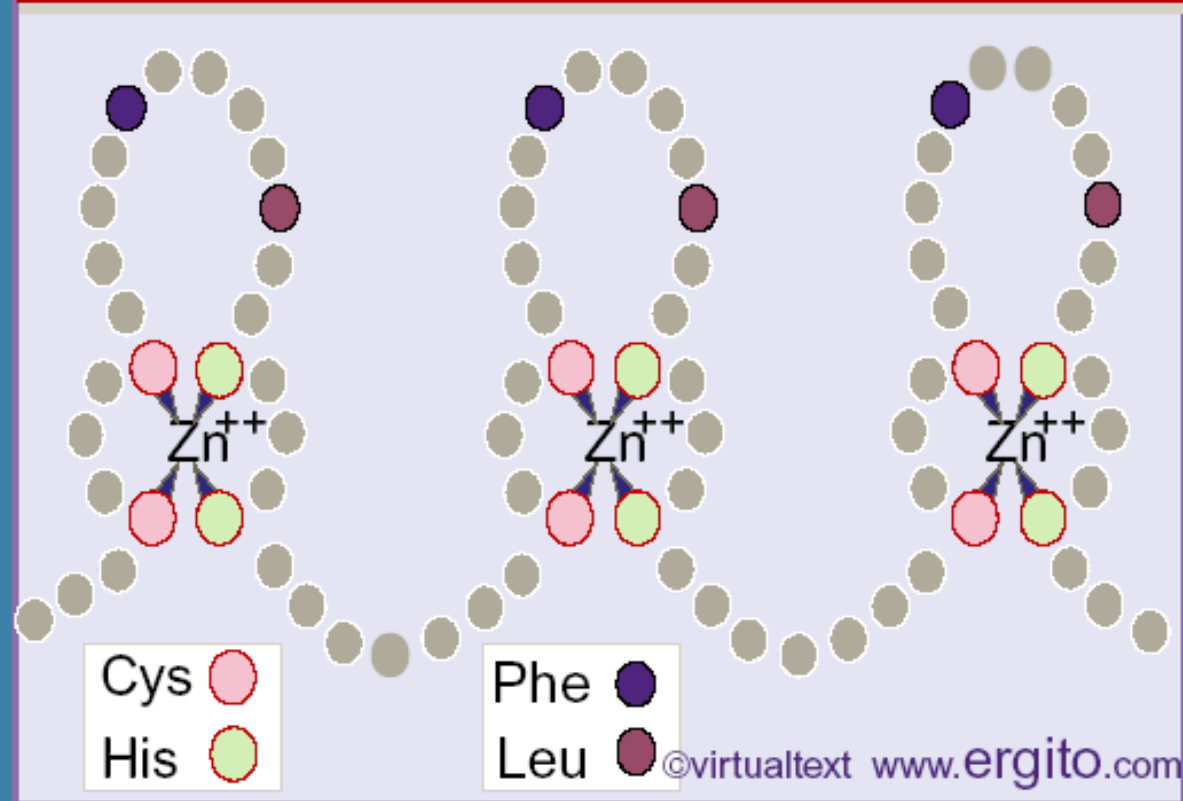
## Οι μεταγραφικοί παράγοντες ενεργοποιούνται με διάφορους τρόπους

Ανενεργή κατάσταση	Μηχανισμός ενεργοποίησης	Ενεργή κατάσταση	Παράδειγμα
Απουσία πρωτεΐνης	Σύνθεση πρωτεΐνης →		Ομοιωτικοί παράγοντες
 Ανενεργή πρωτεΐνη	Φωσφορυλίωση πρωτεΐνης →		HSTF
 Ανενεργή πρωτεΐνη	Αποφωσφορυλίωση πρωτεΐνης →		
 Ανενεργή πρωτεΐνη	Δέσμευση προσδέτη →		Υποδοχείς στεροειδών
 Ανενεργή πρωτεΐνη Καταστολέας	Απομάκρυνση καταστολέα →		NF-κB
 Ανενεργή πρωτεΐνη Ανενεργός εταίρος	Αλλαγή εταίρου →		HLH (MyoD/ID)
 Πρωτεΐνη συνδεδεμένη σε μεμβράνη	Απελευθέρωση του ενεργού παράγοντα με πέψη →		Απόκριση σε στερόλες

©virtualtext www.ergito.com

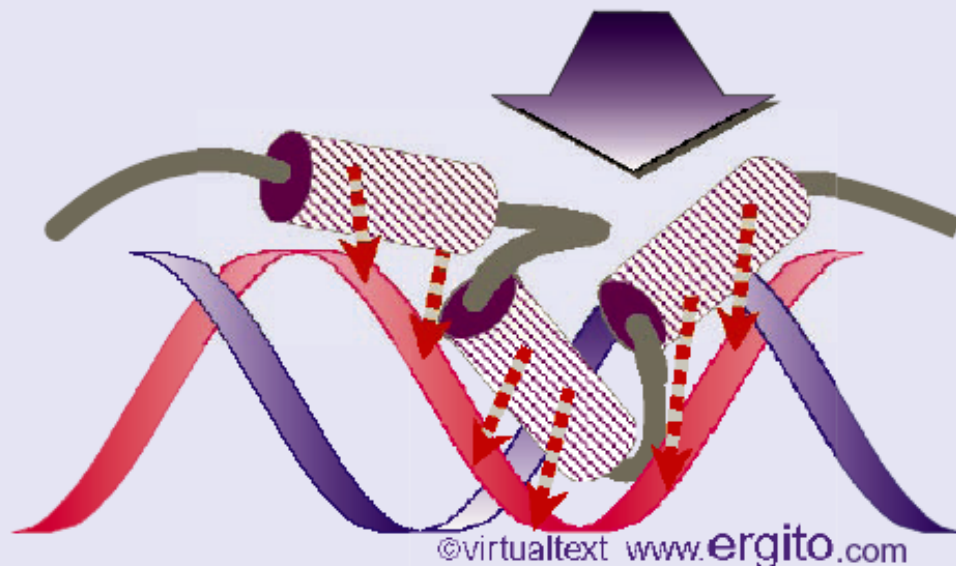
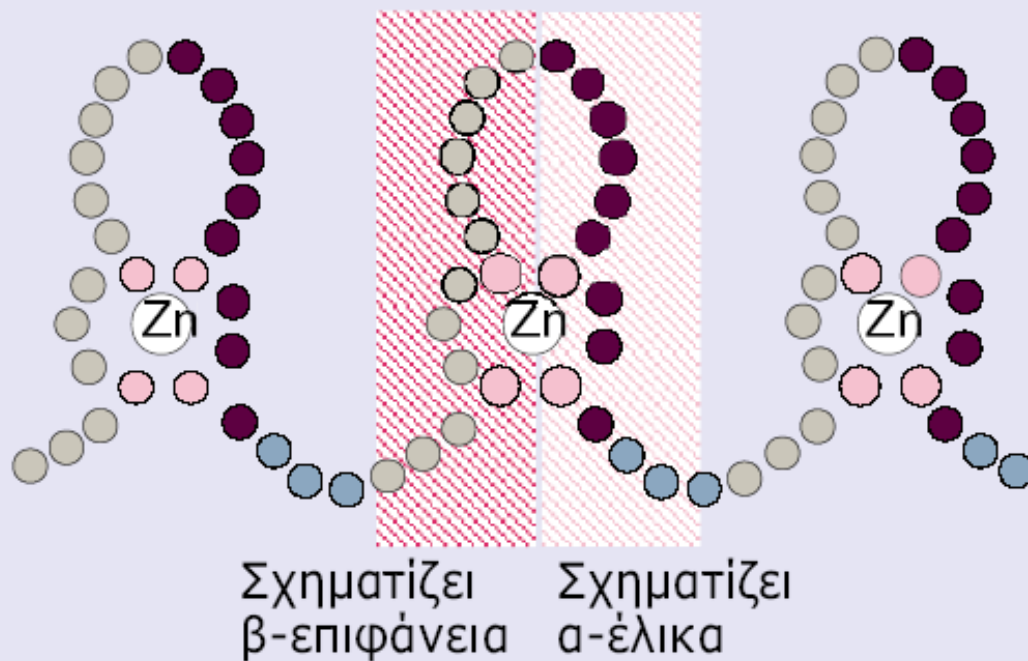
**Εικόνα 22.12** Η ενεργότητα ενός ρυθμιστικού μεταγραφικού παράγοντα μπορεί να ελέγχεται από τη σύνθεση της πρωτεΐνης, την ομοιοπολική τροποποίηση της πρωτεΐνης, τη δέσμευση ενός προσδέτη ή, τέλος, την πρόσδεση καταστολέων, οι οποίοι αιχμαλωτίζουν την πρωτεΐνη ή επηρεάζουν την ικανότητά της να προσδέεται στο DNA.

## Οι δάκτυλοι ψευδαργύρου ακολουθούν το πρότυπο $Cys_2 His_2 Zn^{++}$



**Εικόνα 22.13** Ο μεταγραφικός παράγοντας SP1 έχει μια σειρά από τρεις δακτύλους ψευδαργύρου, ο καθένας από τους οποίους έχει το χαρακτηριστικό πρότυπο καταλοίπων κυστεΐνης και ιστοδίνης που συνιστούν τη θέση συναρμογής του ψευδαργύρου.

**Ο δάκτυλος ψευδαργύρου είναι  
μια επικράτεια πρόσδεσης στο DNA**

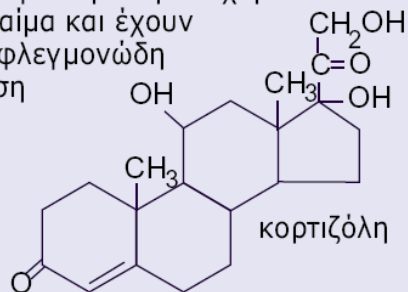


**Εικόνα 22.14** Οι δάκτυλοι ψευδαργύρου μπορεί να σχηματίζουν α-έλικες, που εισέρχονται στη μεγάλη αύλακα του DNA συνδεδεμένες στην άλλη πλευρά με β-πτυχωτές επιφάνειες.

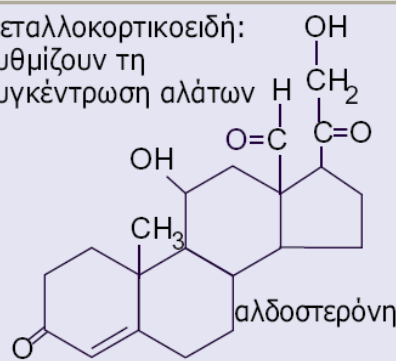
**Μια μεγάλη ποικιλία υδρόφοβων προσδετών ενεργοποιεί μεταγραφικούς παράγοντες**

**Κορτικοειδή (στεροειδή επινεφριδίων)**

Γλυκοκορτικοειδή: αυξάνουν τη συγκέντρωση σακχάρου στο αίμα και έχουν αντιφλεγμονώδη δράση

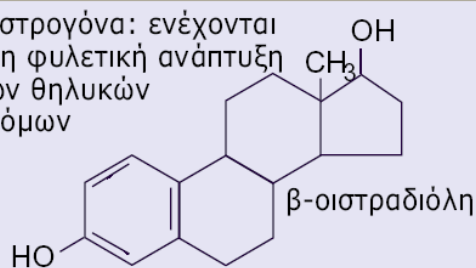


Μεταλλοκορτικοειδή: ρυθμίζουν τη συγκέντρωση αλάτων

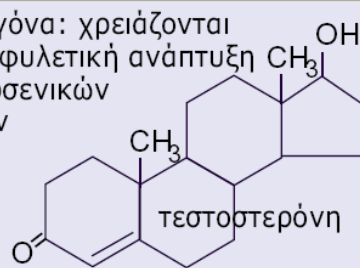


**Στεροειδείς φυλετικές ορμόνες**

Οιστρογόνα: ενέχονται στη φυλετική ανάπτυξη των θηλυκών ατόμων



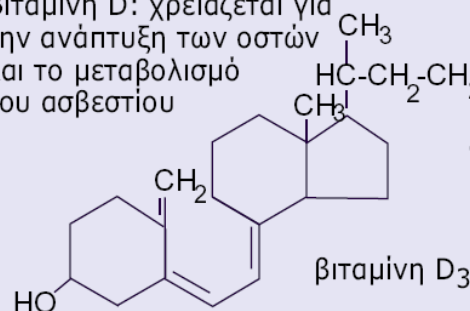
Ανδρογόνα: χρειάζονται για τη φυλετική ανάπτυξη των αρσενικών ατόμων



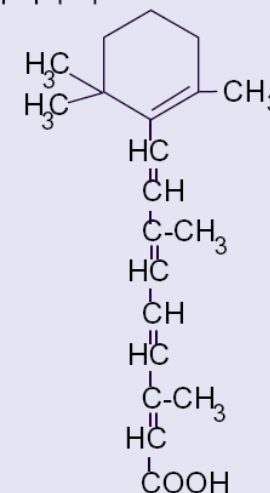
**Εικόνα 22.15 Διάφοροι τύποι μικρών υδρόφοβων μορίων ενεργοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες.**

**Ανάπτυξη και μορφογένεση**

Βιταμίνη D: χρειάζεται για την ανάπτυξη των οστών και το μεταβολισμό του ασβεστίου

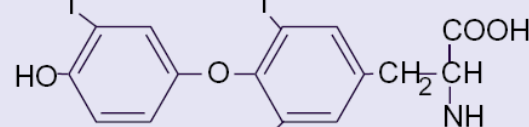


Ρετινοϊκό οξύ: δρα ως μορφογόνο



**Θυρεοειδείς ορμόνες**

Θυρεοειδείς ορμόνες: ελέγχουν το ρυθμό του βασικού μεταβολισμού





## Οι προσδετοεξαρτώμενοι υποδοχείς έχουν κοινά χαρακτηριστικά

Πρόσδεση στο DNA και μεταγραφική ενεργοποίηση (ομοιότητα 42-94%)

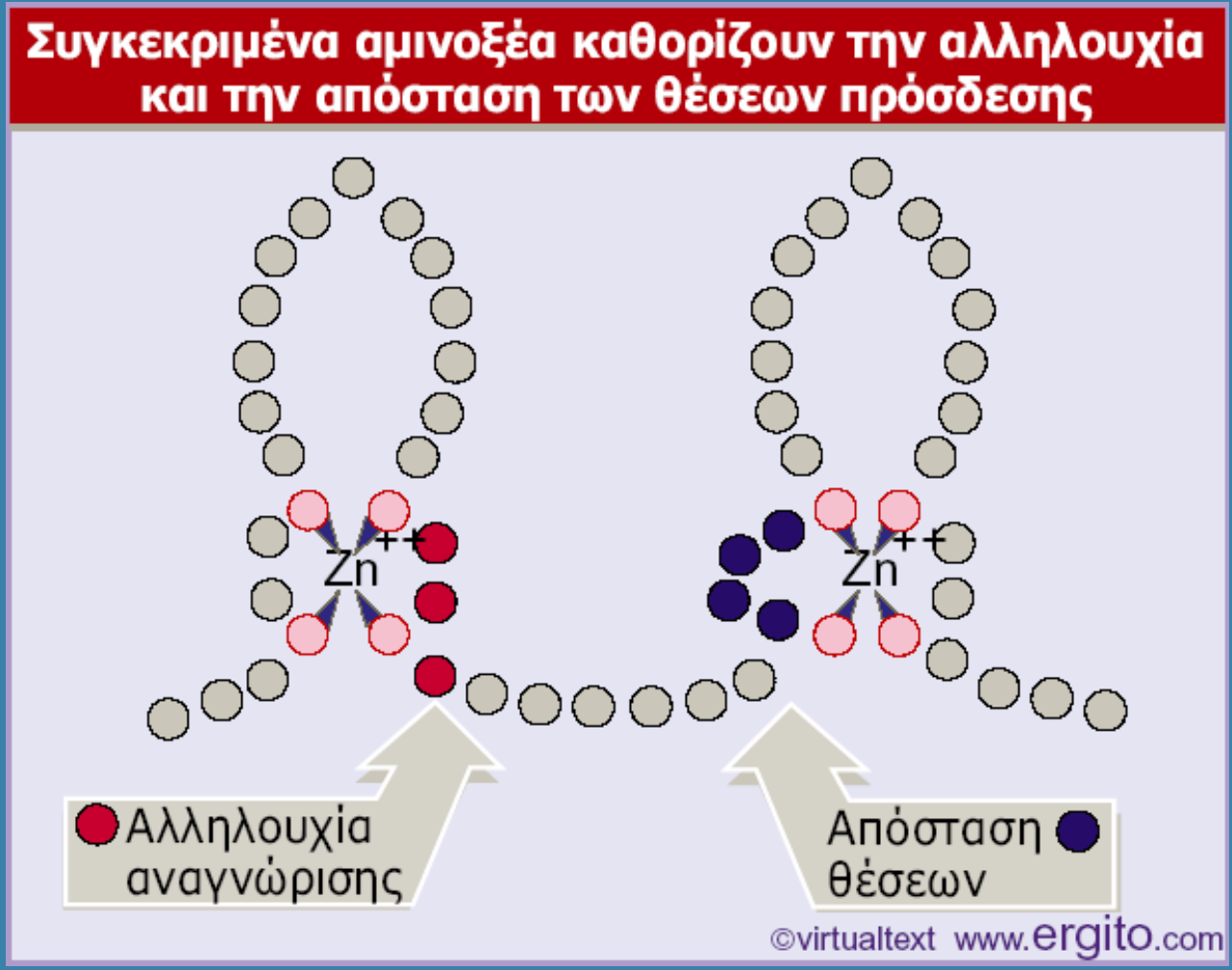
Οι N-τελικές περιοχές χρειάζονται για την ενεργοποίηση της μεταγραφής και έχουν <15% ομοιότητα

Οι περιοχές πρόσδεσης της ορμόνης και διμερισμού έχουν ομοιότητα 15-57%

Υποδοχέας:

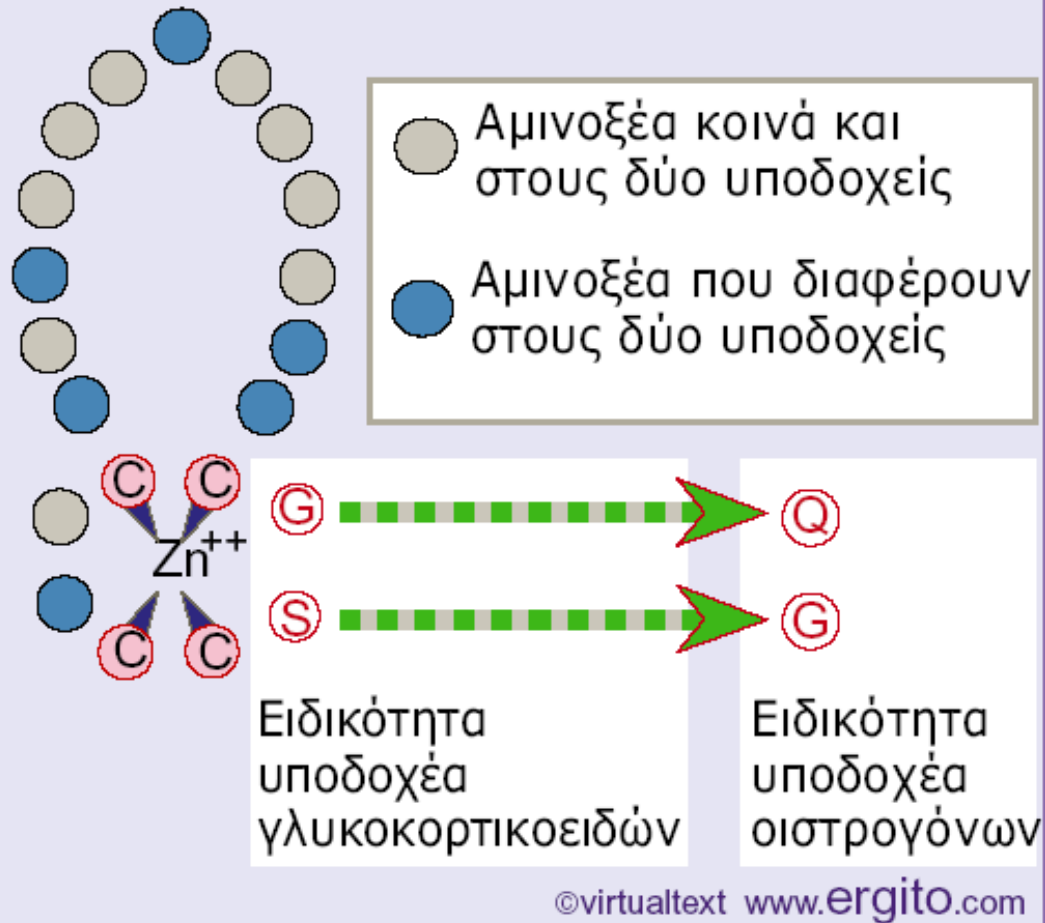


**Εικόνα 22.16** Οι υποδοχείς πολλών στεροειδών και θυρεοειδών ορμονών έχουν παρόμοια οργάνωση, με μια ιδιαίτερη N-τελική περιοχή, μια συντηρημένη περιοχή πρόσδεσης στο DNA και την C-τελική περιοχή πρόσδεσης της ορμόνης.



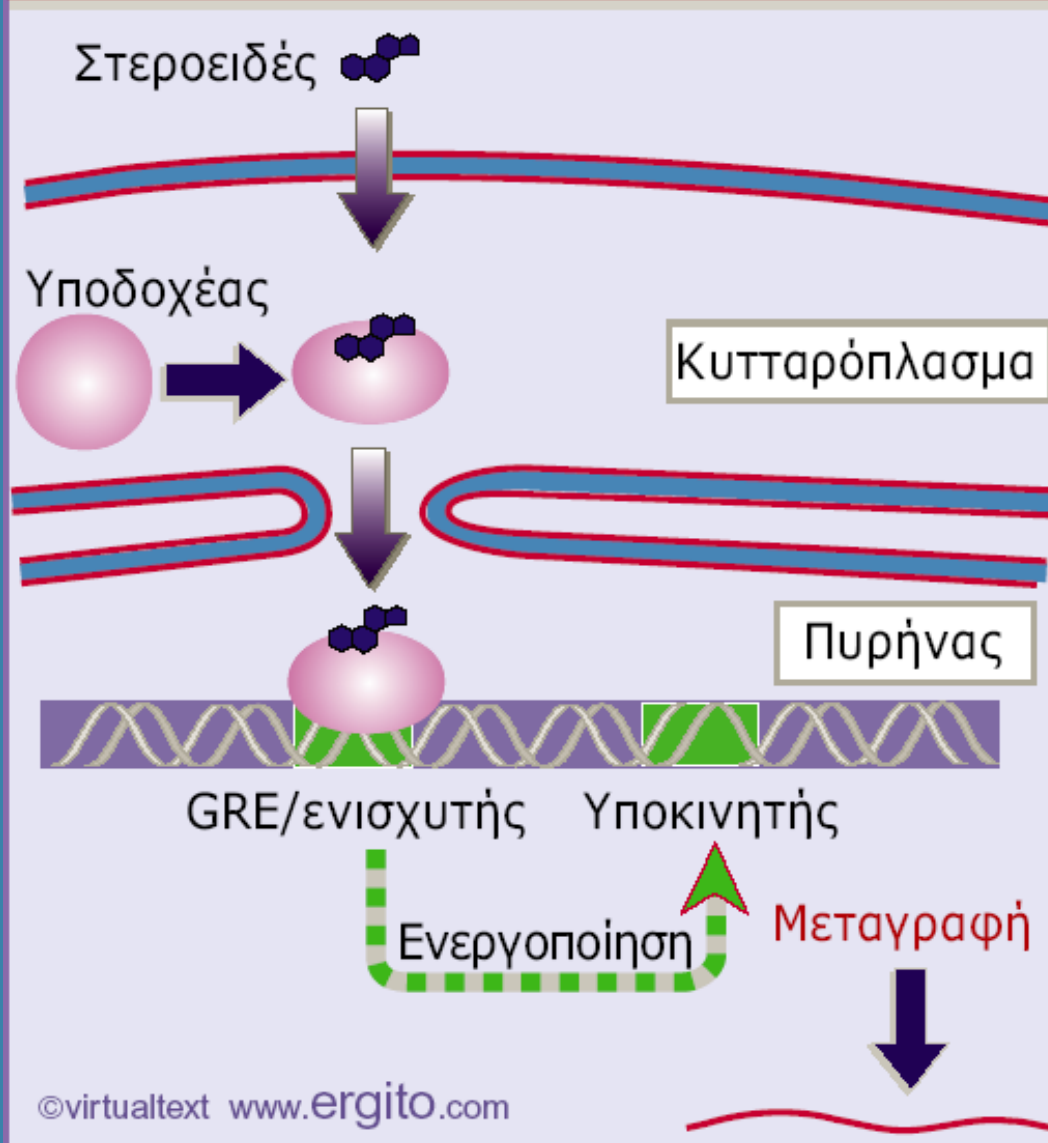
**Εικόνα 22.17** Ο πρώτος δάκτυλος ενός υποδοχέα στεροειδών ελέγχει την αλληλουχία πρόσδεσης στο DNA (οι θέσεις επισημαίνονται με κόκκινο) ενώ ο δεύτερος το διάστημα ανάμεσα στις αλληλουχίες (μπλε θέσεις).

## Δύο κρίσιμα αμινοξέα προσδιορίζονται με πειράματα ανταλλαγής τους



**Εικόνα 22.18** Η διάκριση μεταξύ των αλληλουχιών-στόχων GRE και ERE καθορίζεται από δύο αμινοξέα στη βάση του πρώτου δακτύλου ψευδαργύρου του υποδοχέα.

## Οι υποδοχείς των στεροειδών ενεργοποιούνται από προσδέτες



**Εικόνα 22.19** Τα γλυκοκορτικοειδή ρυθμίζουν τη γονιδιακή μεταγραφή προκαλώντας την πρόσδεση των υποδοχέων τους σε έναν ενισχυτή, η δράση του οποίου είναι αναγκαία για τη λειτουργία του υποκινητή.

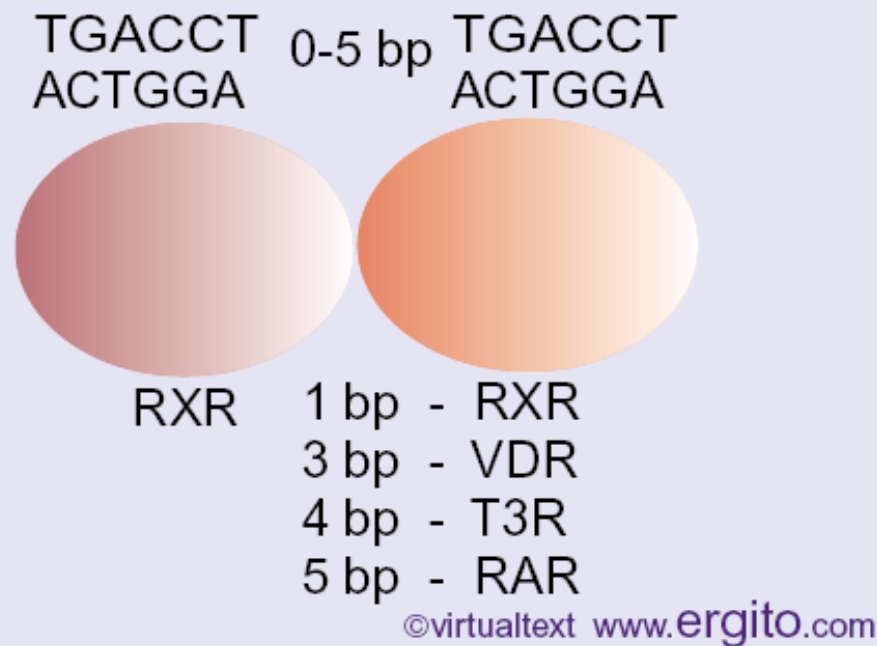
**Ομοδιμερή με διάταξη κεφαλής-προς-κεφαλή προσδένονται σε παλίνδρομα**



©virtualtext [www.ergito.com](http://www.ergito.com)

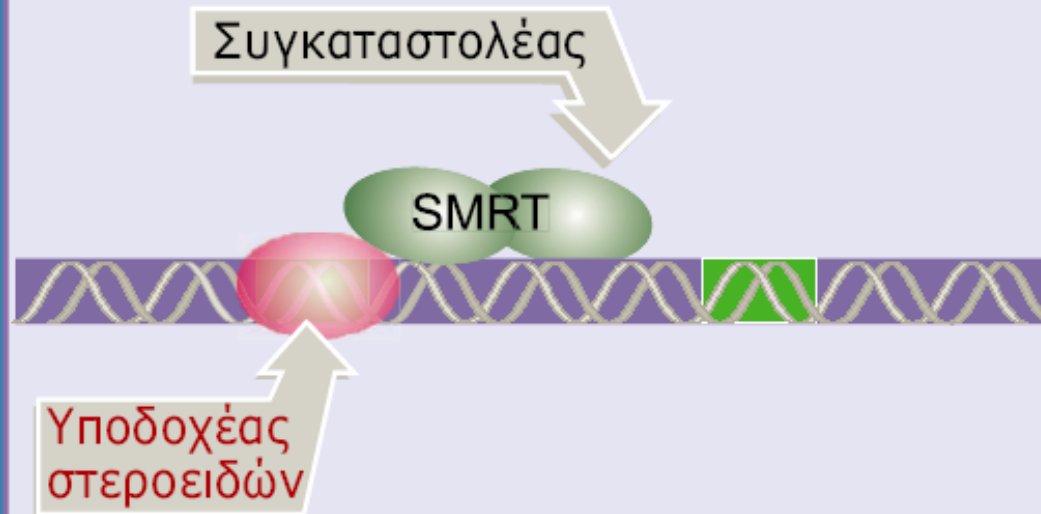
**Εικόνα 22.20** Τα στοιχεία απόκρισης που σχηματίζονται από τις παλινδρομικές ημιθέσεις TGTTCT αναγνωρίζονται από αρκετούς διαφορετικούς υποδοχείς, ανάλογα με το διάστημα ανάμεσα στις ημιθέσεις.

**Ετεροδιμερή προσδένονται  
σε ομόρροπες επαναλήψεις**

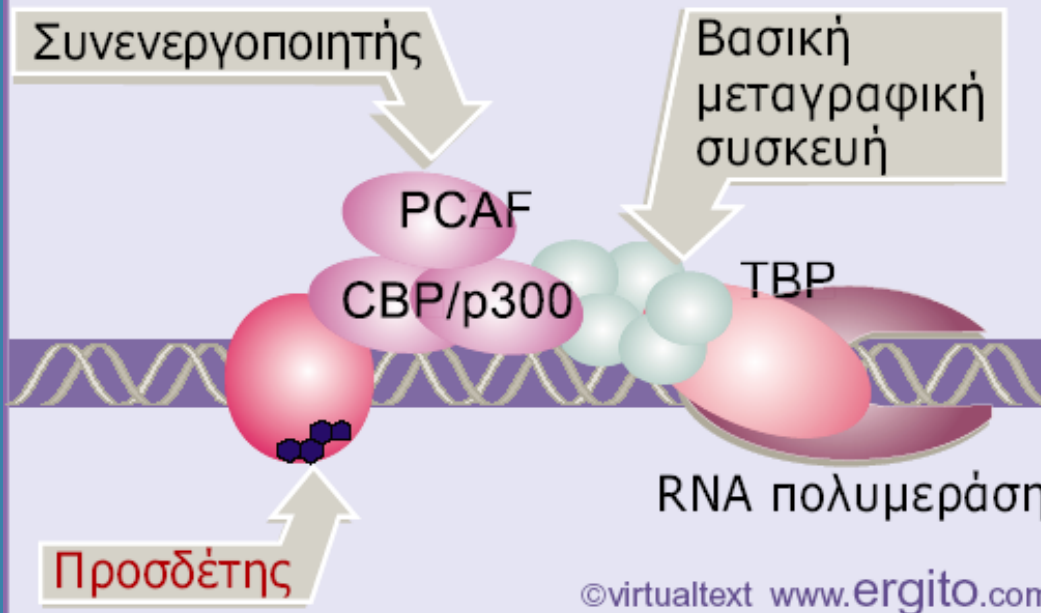


**Εικόνα 22.21** Τα στοιχεία απόκρισης με τις ομόρροπες επαναλήψεις TGACCT αναγνωρίζονται από ετεροδιμερή, μία υπομονάδα των οποίων είναι ο παράγοντας RXR.

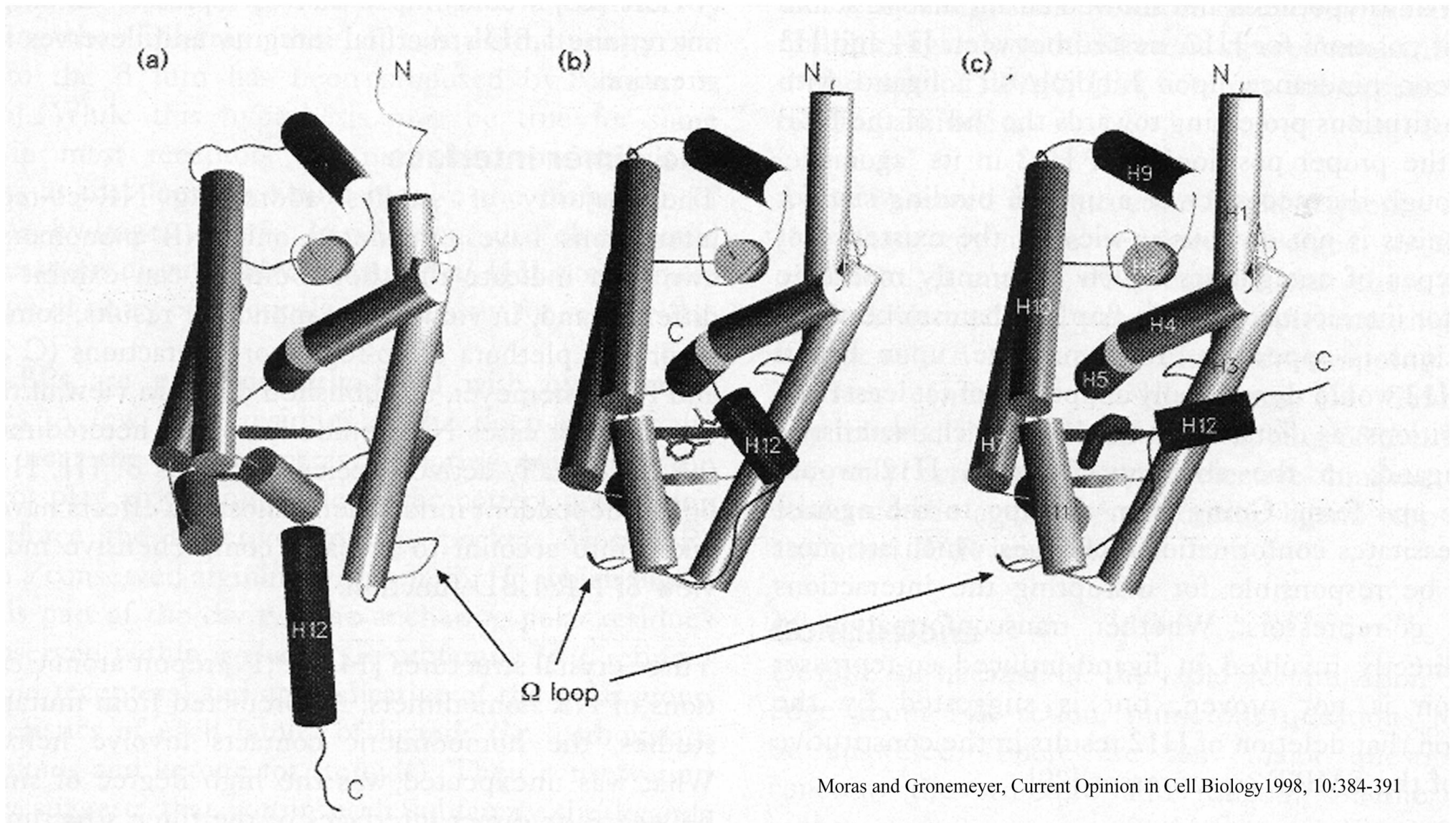
## Απουσία του προσδέτη, η καταστολή υπερσχύει



## Ο προσδέτης προκαλεί την ενεργοποίηση

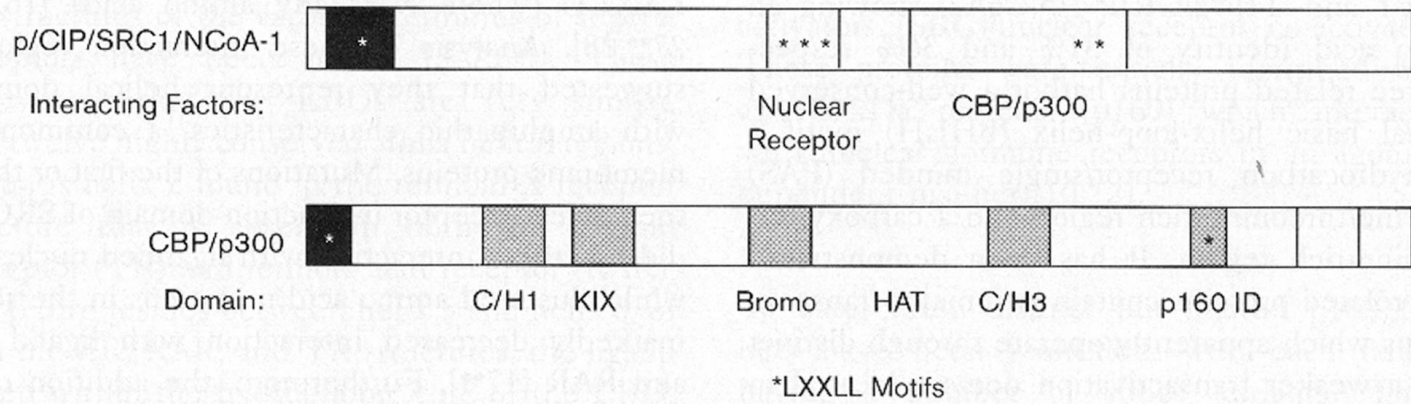


**Εικόνα 22.22** Απουσία προσδέτη, οι υποδοχείς TR και RAR προσδένουν το συγκαταστολέα SMRT και ο υποκινητής δεν εκφράζεται. Όταν εκτοπίζεται ο SMRT κατά τη δέσμευση του προσδέτη, ο υποδοχέας δεσμεύει ένα σύμπλοκο συνενεργοποιητών, οδηγώντας στην ενεργοποίηση της μεταγραφής από τη βασική συσκευή.

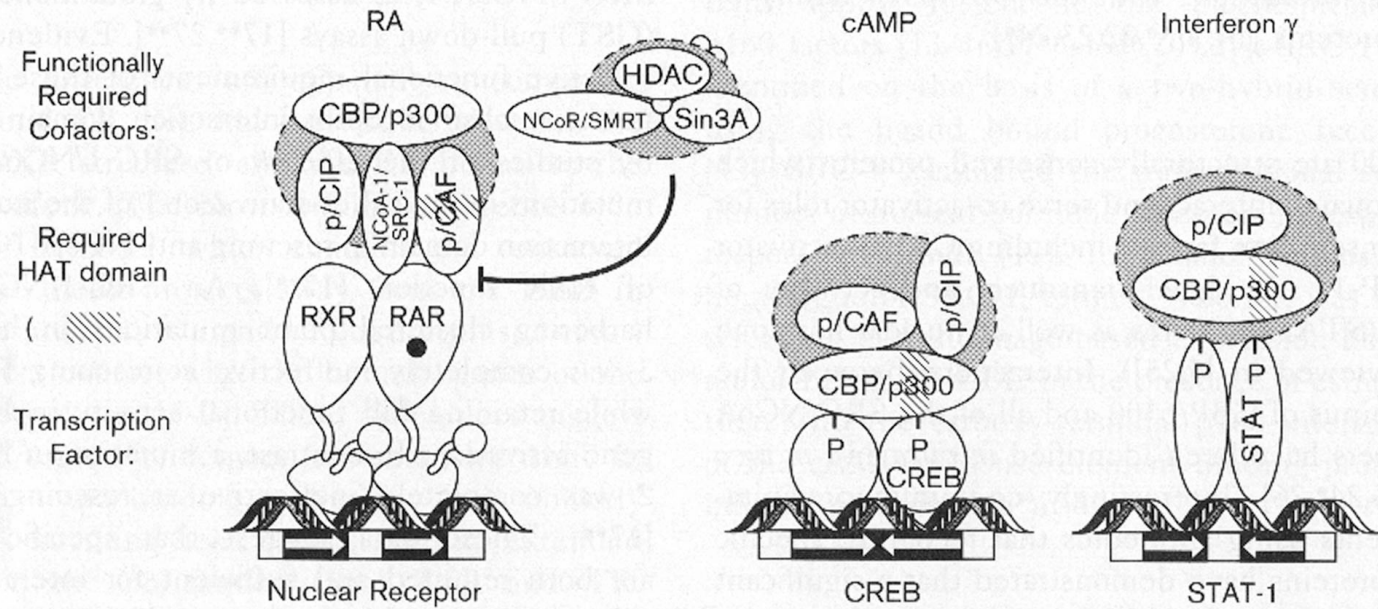




(a)

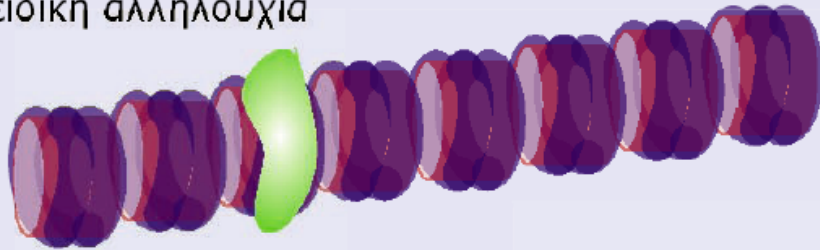


(b)

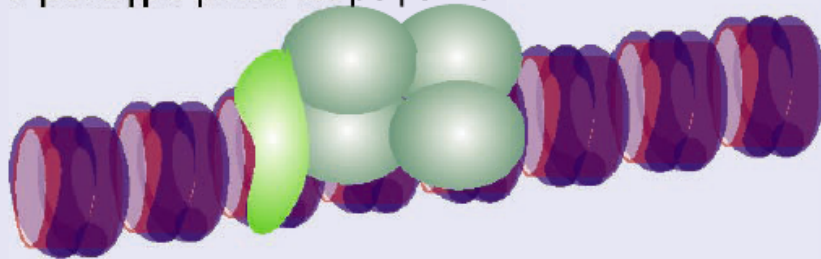


## Η ενεργοποίηση ενός υποκινητή ενέχει μια διαδοχή γεγονότων

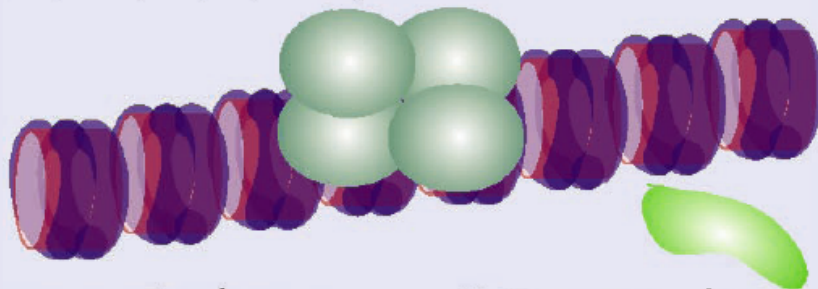
Ένας μεταγραφικός παράγοντας προσδένεται σε μια ειδική αλληλουχία



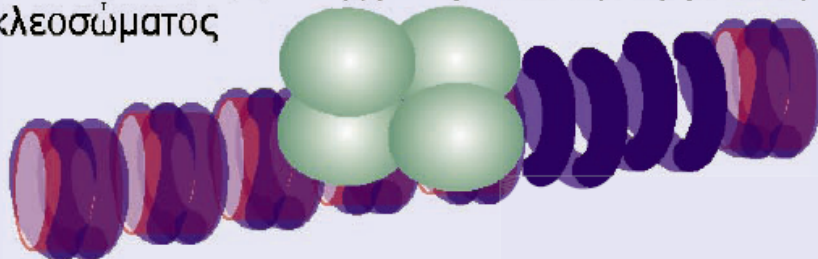
Το σύμπλοκο αναδιαμόρφωσης προσδένεται μέσω του μεταγραφικού παράγοντα



Ο μεταγραφικός παράγοντας απελευθερώνεται

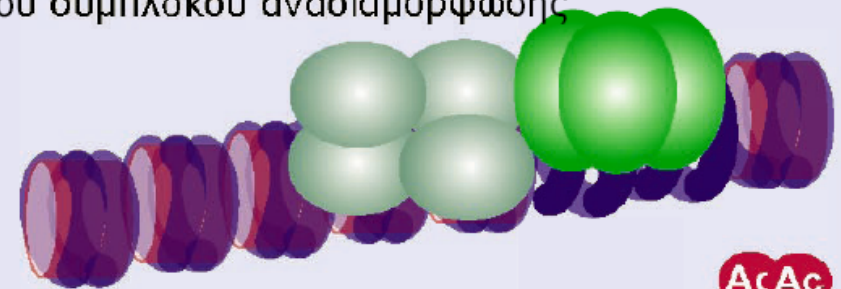


Το σύμπλοκο αναδιαμόρφωσης μεταβάλλει την οργάνωση του νουκλεοσώματος

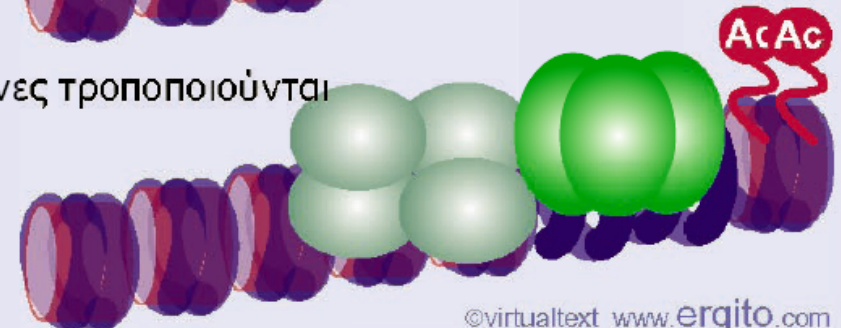


**Εικόνα 23.17** Η ενεργοποίηση ενός υποκινητή περιλαμβάνει αρχικά την πρόσδεση ενός ειδικού ενεργοποιητή και στη συνέχεια τη στρατολόγηση και τη δράση ενός συμπλόκου αναδιαμόρφωσης και ενός συμπλόκου ακετυλίωσης της χρωματίνης.

Το σύμπλοκο της ακετυλάσης προσδένεται μέσω του συμπλόκου αναδιαμόρφωσης

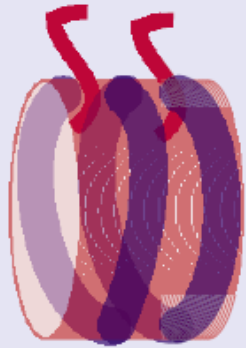


Οι ιστόνες τροποποιούνται

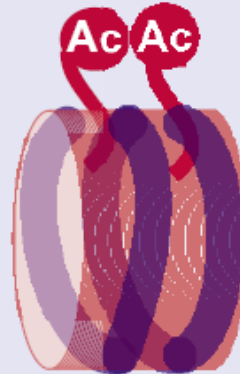


## Τρεις τύποι τροποποιήσεων επηρεάζουν τη χρωματίνη

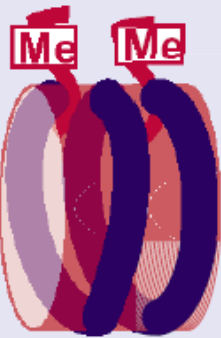
Ανενεργή κατάσταση



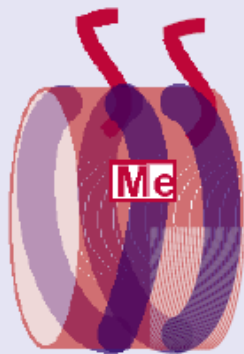
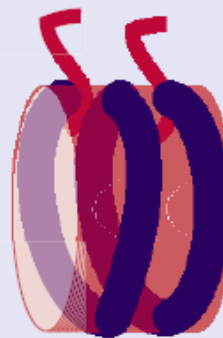
Ενεργή κατάσταση



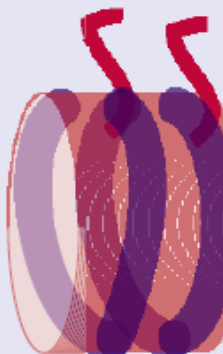
ακετυλάση των ιστονών  
→  
←  
απακετυλάση των ιστονών



απομεθυλάση των ιστονών  
→  
←  
μεθυλάση των ιστονών

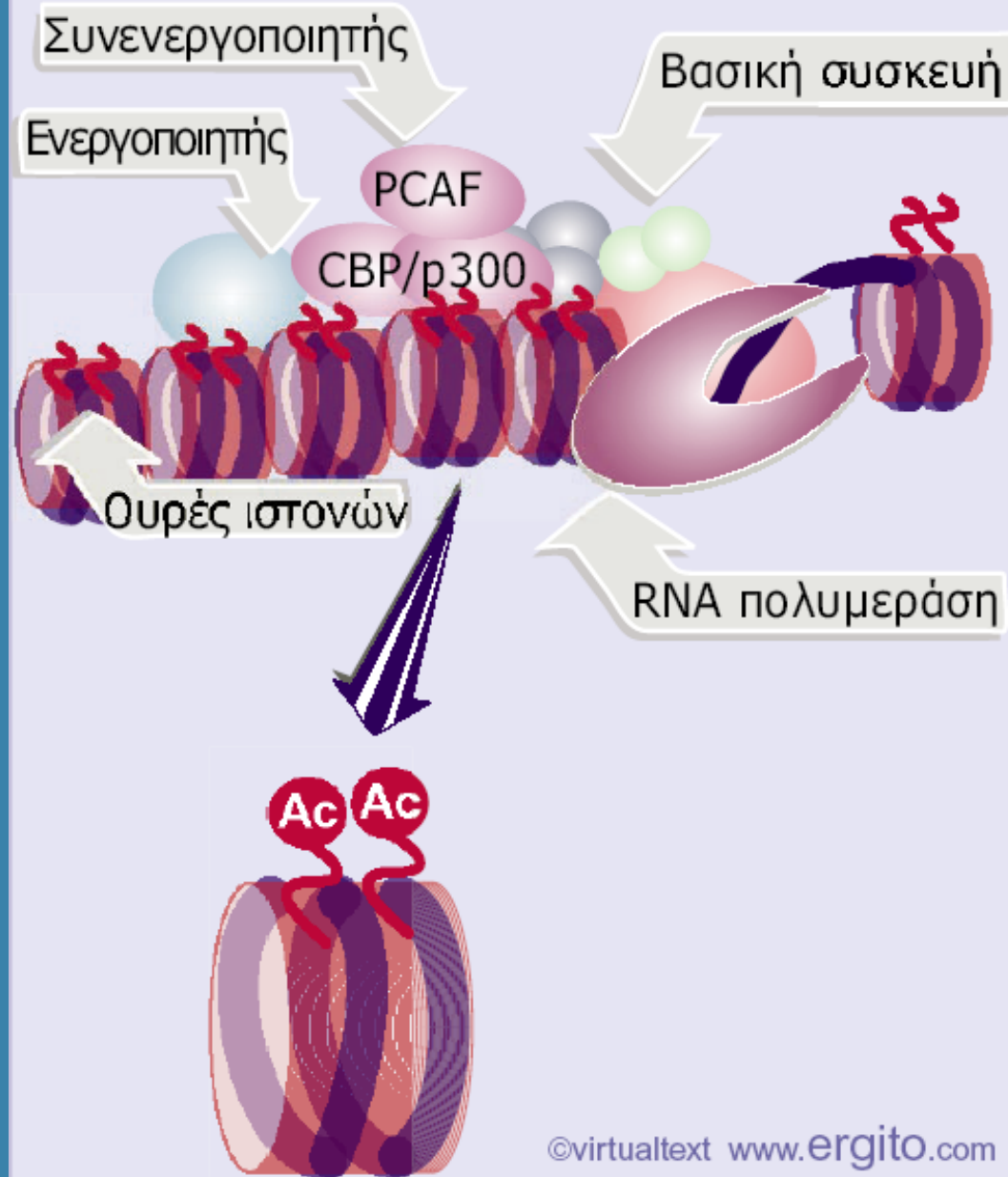


(απομεθυλάση του DNA;)  
→  
←  
μεθυλάση του DNA



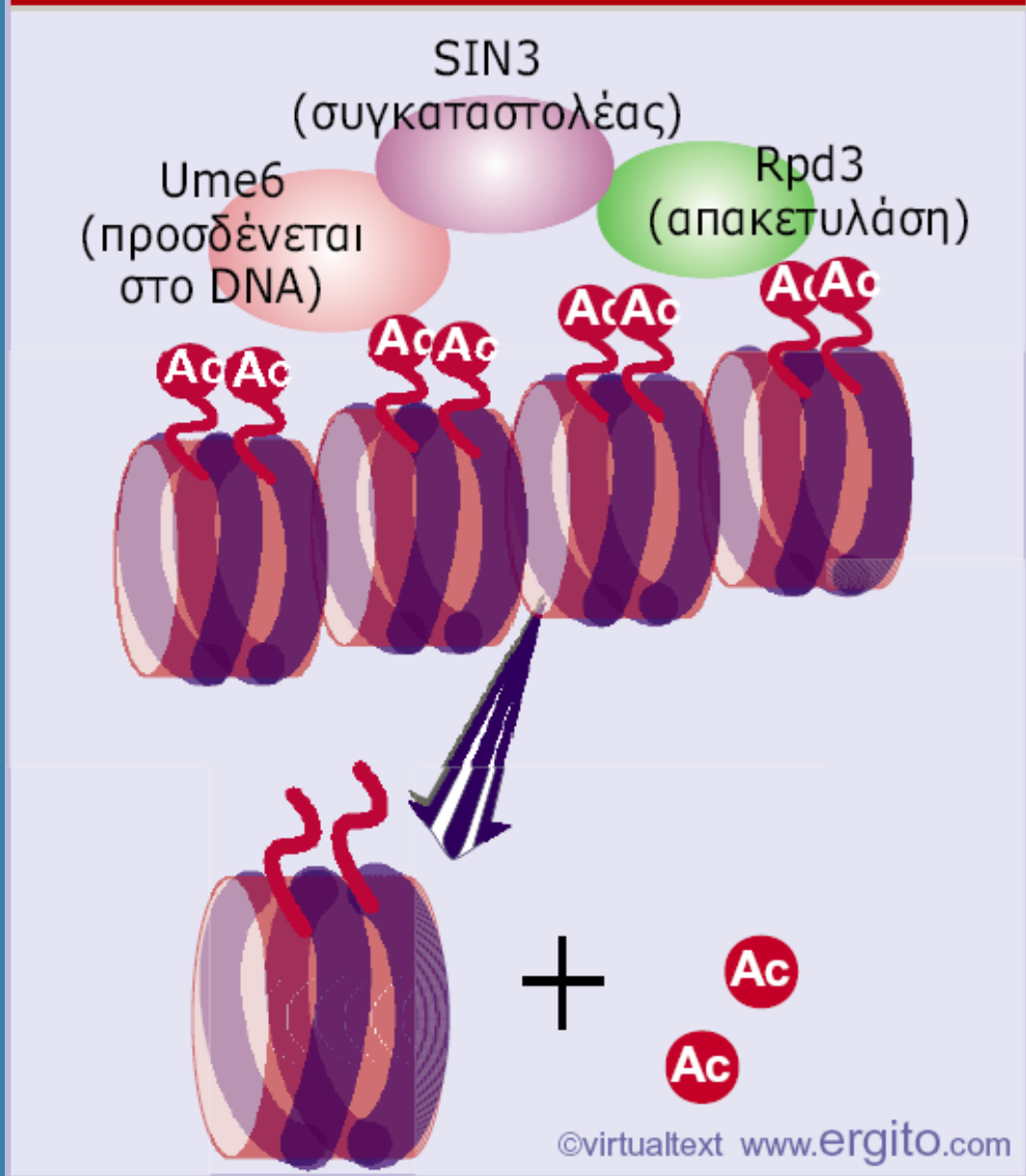
**Εικόνα 23.16** Η ακετυλίωση των ιστονών ενεργοποιεί τη χρωματίνη, ενώ η μεθυλίωση του DNA και των ιστονών απενεργοποιεί τη χρωματίνη.

## Μερικοί συνενεργοποιητές είναι ακετυλοτρανσφεράσες



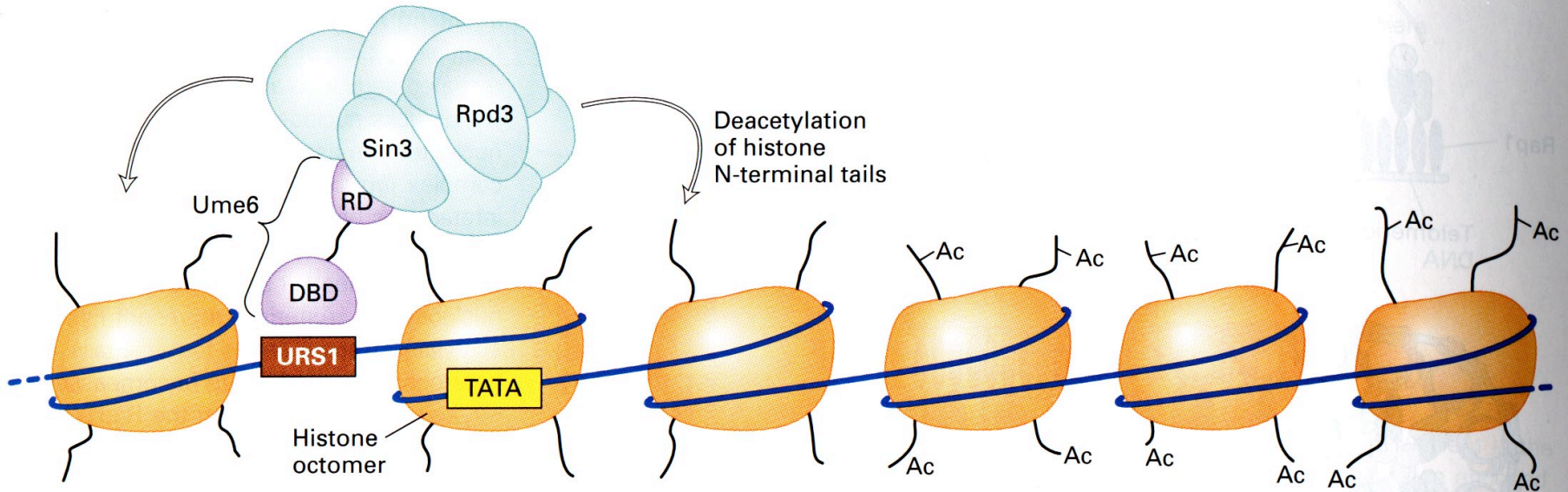
**Εικόνα 23.13** Οι συνενεργοποιητές μπορεί να διαθέτουν ενεργότητες HAT, οι οποίες ακετυλιώνουν τις ουρές των νουκλεοσωμικών ιστονών.

## Η απακετυλίωση καταστέλλει τη μεταγραφή

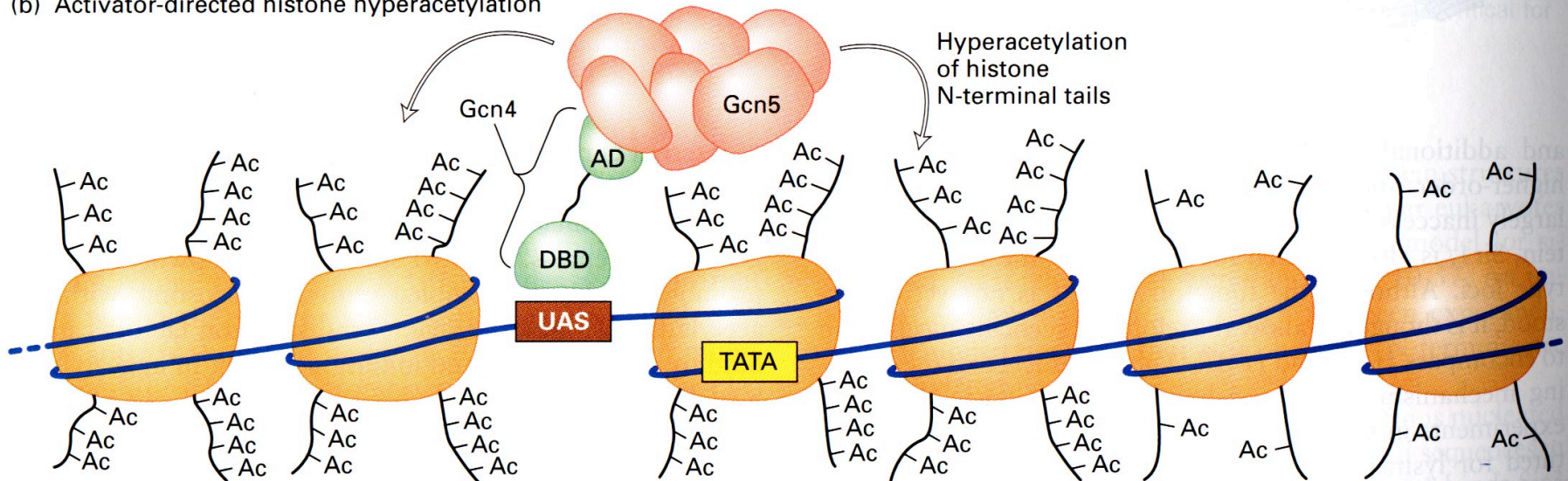


**Εικόνα 23.15** Ένα σύμπλοκο καταστολής αποτελείται από τρία μέρη: μία υπομονάδα πρόσδεσης στο DNA, ένα συγκαταστολέα και μία απακετυλάση των ιστονών.

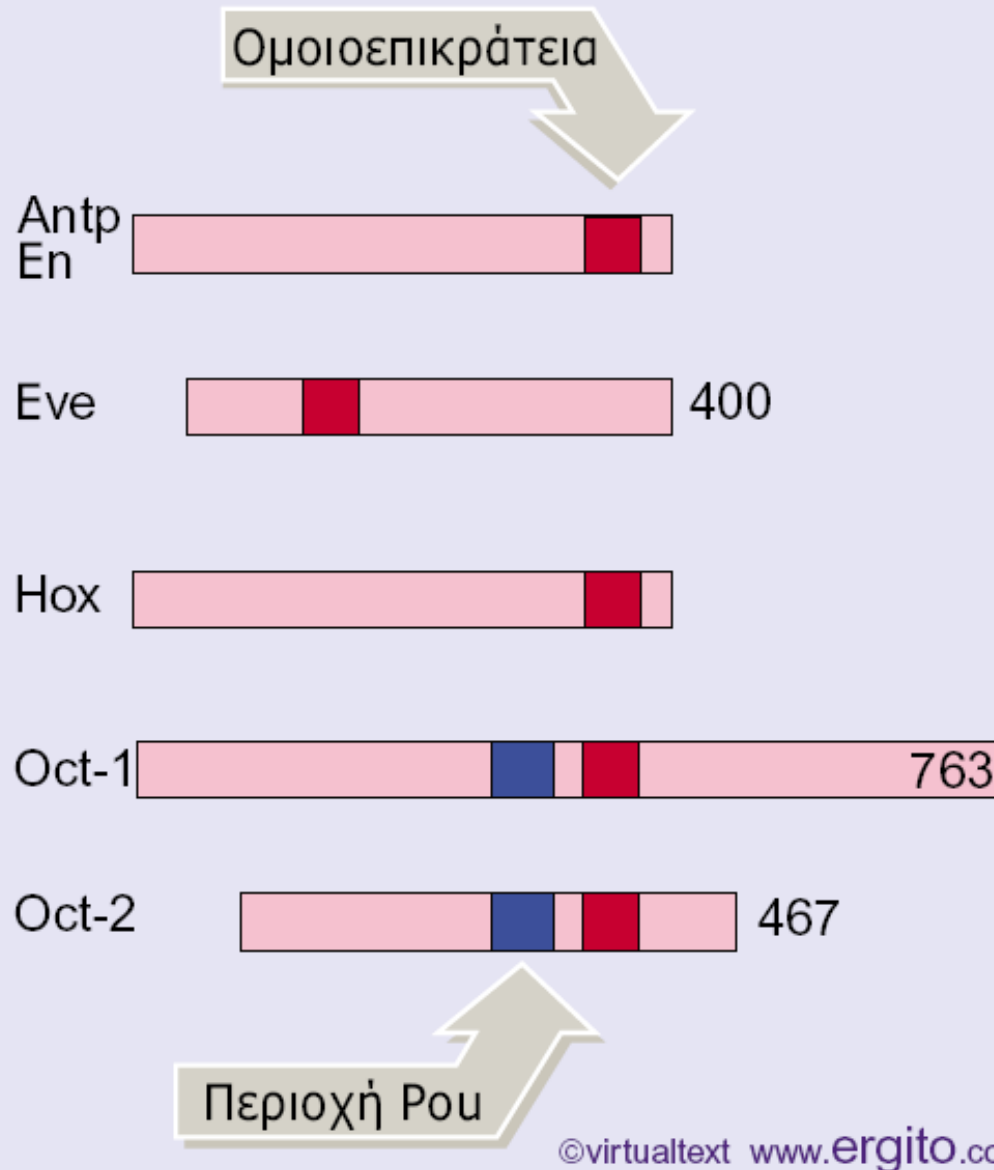
(a) Repressor-directed histone deacetylation



(b) Activator-directed histone hyperacetylation



## Η ομοιοεπικράτεια αποτελεί ένα διακριτό μοτίβο



**Εικόνα 22.23** Η ομοιοεπικράτεια μπορεί να αποτελεί το μοναδικό μοτίβο πρόσδεσης DNA ενός ρυθμιστή της μεταγραφής ή να συνδυάζεται με άλλα μοτίβα. Αντιπροσωπεύει ένα διακριτό τμήμα (60 καταλοίπων) της πρωτεΐνης.

## Η ομοιοεπικράτεια αποτελείται από 60 αμινοξέα

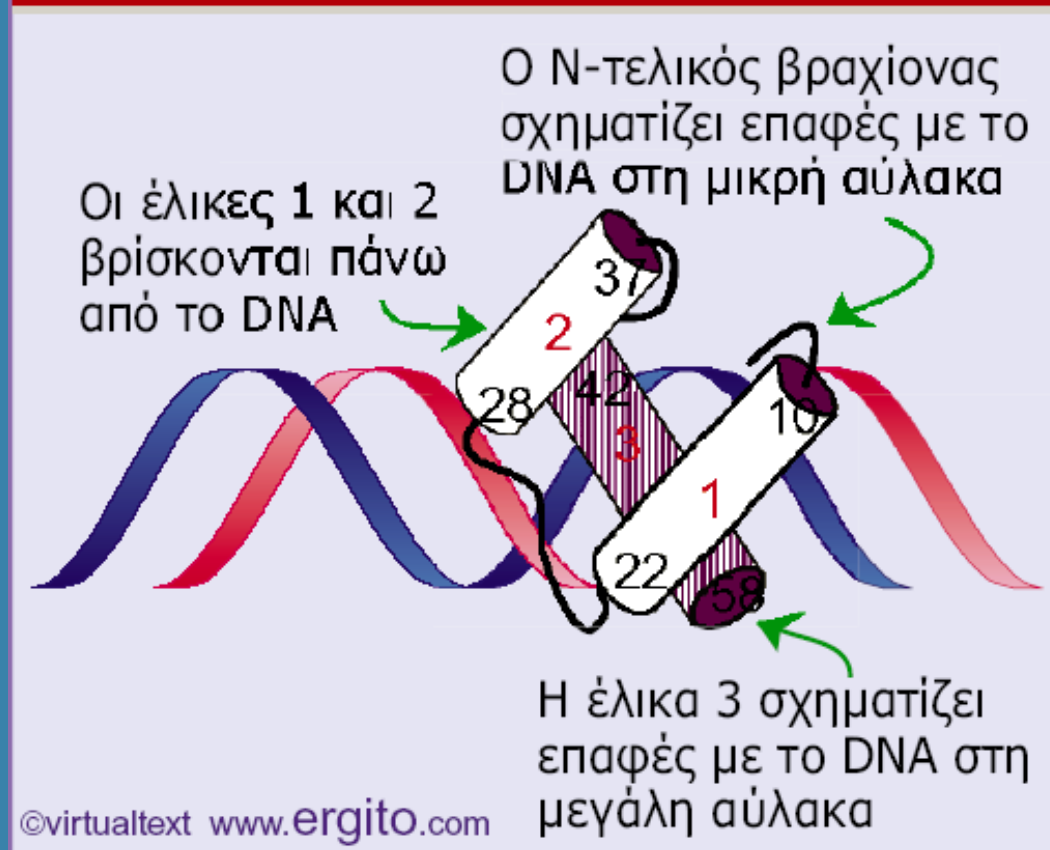
	1 N-τελικός βραχίονας	10	Έλικα 1	20
En	Glu <b>Lys Arg Pro Arg Thr Ala</b> PheSer Ser Glu Gln LeuAla Arg <b>LeuLys Arg</b> Glu <b>Phe</b> AsnGlu			
Antp	Arg <b>Lys Arg Gly Arg Gln Thr</b> Tyr Thr Arg Tyr Gln Thr LeuGlu <b>LeuGlu Lys</b> Glu <b>Phe</b> His Phe			
Oct2	Arg <b>Arg Lys Lys Arg Thr Ser</b> Ile Glu Thr AsnVal Arg PheAla <b>LeuGlu Lys</b> Ser <b>Phe</b> LeuAla			
		30	Έλικα 2	40
En	<b>AsnArg Tyr LeuThr</b> Glu Arg Arg Arg Glu Glu <b>LeuSer</b> Ser Glu <b>Leu</b> Gly Leu			
Antp	<b>AsnArg Tyr LeuThr</b> Arg Arg Arg Arg Ile Glu Ile <b>Ala His Ala Leu</b> CysLeu			
Oct2	<b>AsnGlu Lys Pro Thr</b> Ser Glu Glu Ile LeuLeuIle <b>Ala Glu Gln Leu</b> His Met			
	41	50	Έλικα 3	60
En	AsnGlu Ala Gln Ile <b>Lys Ile Trp PheGln AsnLys Arg Ala Lys Ile Lys Lys</b> Ser <b>Asn</b>			
Antp	Thr Glu Arg Gln Ile <b>Lys Ile Trp PheGln AsnArg Arg MetLys Trp Lys Lys</b> Glu <b>Asn</b>			
Oct2	Glu <b>Lys Glu Val Ile Arg Val Trp PheCysAsnArg Arg Gln Lys Glu Lys Arg</b> Ile <b>Asn</b>			

©virtualtext www.ergito.com

**Εικόνα 22.24** Η ομοιοεπικράτεια του γονιδίου *Antennapedia* αποτελεί αρχέτυπο της πιο μεγάλης ομάδας γονιδίων που φέρουν ομοιοπλαΐσια στην *Drosophila*. Το *engrailed* (*en*) αντιπροσωπεύει έναν άλλο τύπο ομοιωτικού γονιδίου και ο παράγοντας Oct-2 στα θηλαστικά αντιπροσωπεύει μια ομάδα μεταγραφικών παραγόντων με μακρινή συγγένεια. Η ομοιοεπικράτεια αριθμείται συμβατικά από 1 έως 60. Αρχίζει με τον N-τελικό βραχίονα και οι τρεις έλικες αποτελούνται από τα κατάλοιπα 10-22, 28-38 και 42-58. Τα αμινοξέα με κόκκινο είναι συντηρημένα και στα τρία παραδείγματα.



## Η ομοιοεπικράτεια έχει 3 α-έλικες



**Εικόνα 22.25** Η έλικα 3 της ομοιοεπικράτειας προσδένεται στη μεγάλη αύλακα του DNA, με τις έλικες 1 και 2 να βρίσκονται έξω από τη διπλή έλικα. Η έλικα 3 έρχεται σε επαφή τόσο με τη φωσφορική ραχοκοκαλιά όσο και με ειδικές βάσεις. Ο N-τελικός βραχίονας βρίσκεται στη μικρή αύλακα και δημιουργεί επιπλέον επαφές.

## Οι πρωτεΐνες HLH έχουν δύο έλικες

MyoD Ala Asp Arg Arg Lys Ala Ala Thr Met Arg Gln Arg Arg Arg  
 Id Arg Leu Pro Ala Leu Leu Asp Gln Glu Glu Val Asn Val Leu

**Βασική περιοχή**  
 Από την Id απουσιάζουν  
 6 συντηρημένα κατάλοιπα

MyoD Leu Ser Lys Val Asn Gln Ala Phe Gln Thr Leu Lys Arg Cys Thr  
 Id Leu Tyr Asp Met Asn Gly Cys Tyr Ser Arg Leu Lys Gln Leu Val

**Έλικα 1**  
 Τα συντηρημένα κατάλοιπα  
 είναι κοινά στη MyoD  
 και στην Id

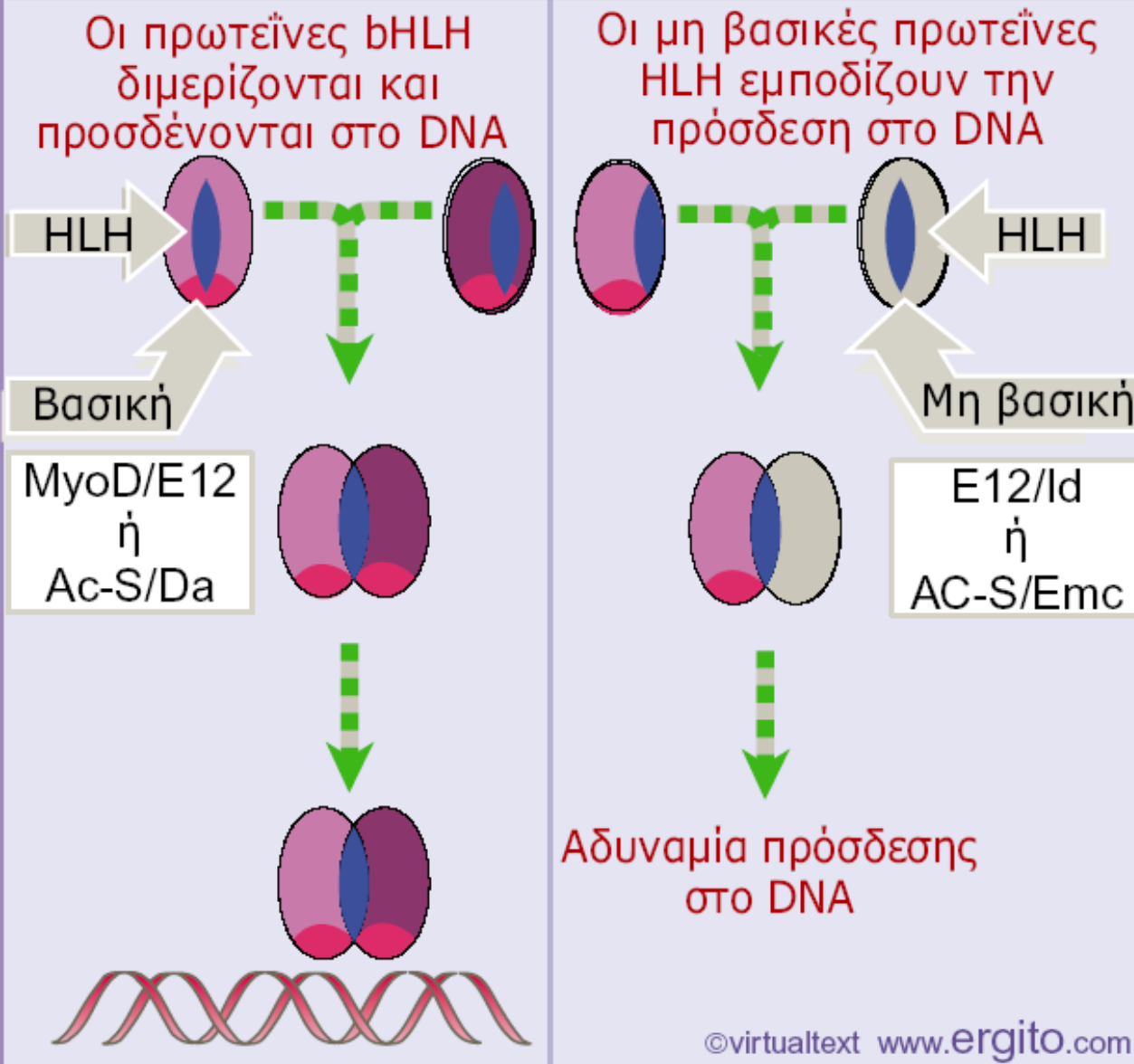
MyoD Lys Val Gln Ile Leu Arg Asn Ala Ile Arg Tyr Ile Gln Gly Leu Glu  
 Id Lys Val Gln Ile Leu Glu His Val Ile Asp Tyr Ile Arg Asp Leu Glu

**Έλικα 2**

©virtualtext [www.ergito.com](http://www.ergito.com)

**Εικόνα 22.26** Όλες οι πρωτεΐνες HLH έχουν περιοχές που αντιστοιχούν στην έλικα 1 και στην έλικα 2, διαχωρισμένες από ένα βρόχο 10-24 καταλοίπων. Οι βασικές πρωτεΐνες HLH έχουν μια περιοχή με συντηρημένα θετικά φορτία αμέσως δίπλα από την έλικα 1.

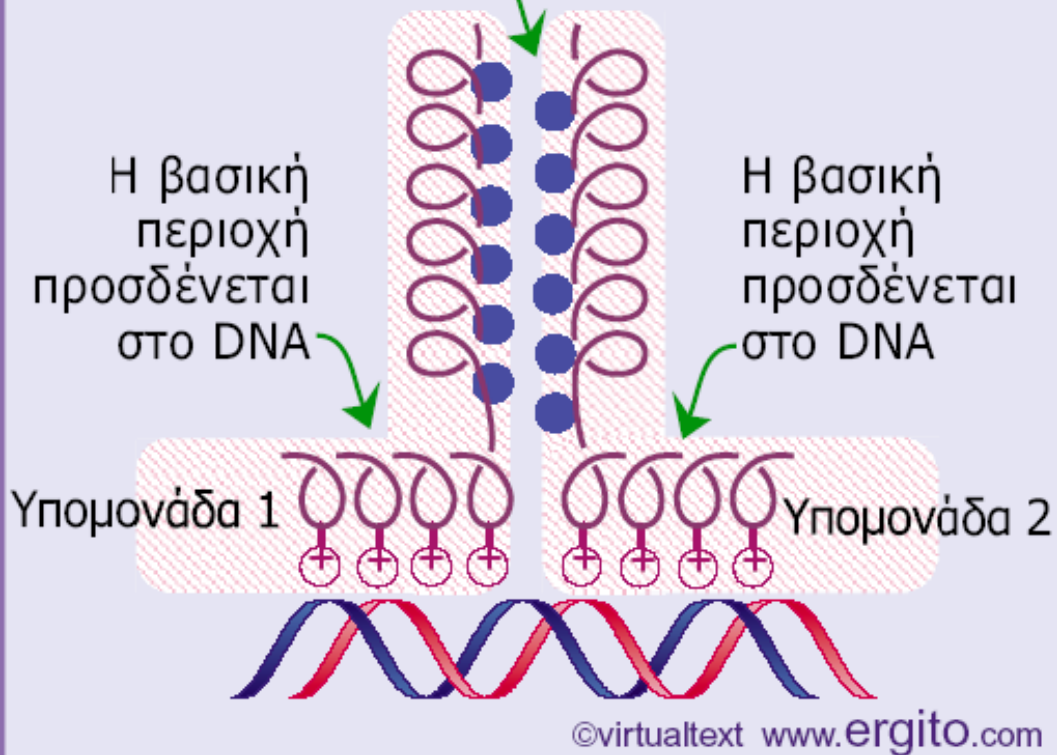
## Οι πρωτεΐνες HLH σχηματίζουν δύο τύπους διμερών



**Εικόνα 22.27** Ένα διμερές HLH με δύο υπομονάδες τύπου bHLH μπορεί να προσδεθεί στο DNA. Όμως, όταν η μία υπομονάδα στερείται της βασικής περιοχής, δεν μπορεί να προσδεθεί στο DNA.

## Τα φερμουάρ λευκίνης διμερίζονται

Οι λευκίνες στις υδρόφοβες επιφάνειες των δύο ελίκων αλληλεπιδρούν



**Εικόνα 22.28** Οι βασικές περιοχές του μοτίβου bZIP συγκρατούνται μαζί εξαιτίας του διμερισμού του παρακείμενου φερμουάρ, καθώς οι υδρόφοβες επιφάνειες των δύο φερμουάρ λευκίνης αλληλεπιδρούν σε παράλληλη διάταξη.