

张志新 高奇蓉

(中国科学院上海细胞生物学研究所)

真核细胞核小体(nucleosome)的研究是染色体研究领域中的一项新课题,正日益受到重视。1977年冷泉港定量生物学会议为此专门制订新的研究方案^[1]。近几年,此项工作飞速发展,使这个研究领域增添了不少新内容。这里我们拟从核小体的结构出发,简要地叙述它怎样形成染色质的各级结构,以及它和转录、复制的关系。

一、核小体结构的一般概念

1975年Oudet首先使用“核小体”一词,实际上就是Kornberg于1974年首次提出的染色质亚单位结构。1975年后的研究报告基本上都用“核小体”。

自从Kornberg核小体模型^[2]建立以来,许多实验室先后提供的大量实验证据表明:真核细胞染色质均以核小体形式存在;核小体是染色质有序的重复亚单位,它由核心颗粒和颗粒间的连接丝两部分组成。前者主要包括由各二分子的H2A、H2B、H3和H4组成的八聚体组蛋白核心和绕在核心外围链长为140碱基对(以下简称bp)的DNA;连接丝则主要包括组蛋白H1、一些非组蛋白(简称NHC蛋白)和20—100bp长短不一的DNA。

1977年Finch等人利用X光衍射和电镜三维重组术进行的结晶核心颗粒测定,进一步发展了Kornberg模型^[3]。他们发现核小体是 $110 \times 110 \times 57 \text{ \AA}$ 大小的扁圆形球体,DNA左向超螺旋 $1\frac{3}{4}$ 圈,间距 $28 \text{ \AA}$,旋转直径 $110 \text{ \AA}$,并沿短轴等分成二个对称的盘状板体(图1)。此种模型促进了对DNA螺旋方式、组蛋白与

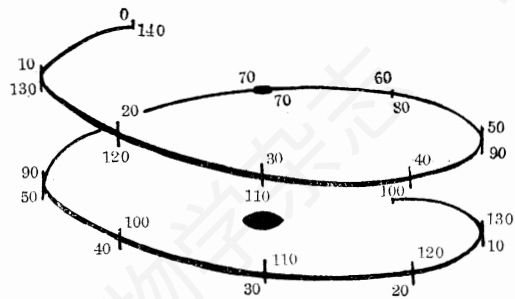


图1 Finch扁圆形核小体模型

DNA(粗线所示)在核小体核心颗粒周围螺旋盘绕 $1\frac{3}{4}$ 圈。图中数值代表核酸酶切割位置

DNA相互作用以及组蛋白核心内部排列等方面的研究。

关于核小体在染色质中的高级排列方式,目前认为,电镜下显现的 $200-300 \text{ \AA}$ 直径染色质纤维是核小体螺旋排列的结果;Finch(1976)和Renz(1977)进一步分别提出了螺线管(solenoid)模型和超念珠(Superbead)模型。核小体结构与功能关系的研究,目前仍处于探索阶段,由于人们注意力的转向,功能研究正蕴育着关键性突破。

二、核小体组成与内部结构

1. DNA超螺旋 据小球菌核酸酶(micrococcal nuclease)消化细胞核的实验^[4],连接丝区域首先被切断,产生核小体的单聚体、二聚体及多聚体,进一步酶切则得到相对稳定的核小体核心颗粒。所以核小体DNA应包括核心颗粒DNA和连接丝DNA两部分。由不同来源细胞核的酶消化实验表明^[4],所有真核

* 本文承蒙庄孝德先生指导,谨致谢意。钟逸新同志协助照片制作,特此感谢。

细胞的核心颗粒均含有 140bp DNA。因此,不同组织和物种的细胞中,核小体 DNA 总长度之所以不同(介于 160—240bp 之间)是连接丝的长度不同,通常变动在 20—100bp 之间。

双链 DNA 盘绕在组蛋白核心外面的事实虽已确定,然而 DNA 走向的细节仍然不太清楚。最近,根据以 DNase I 作为探针进行的酶切实验结果,人们提出了二种截然不同的设想^[5]。

这些设想均从 B 构型 DNA 出发。由于 DNase I 酶切时,切点总是发生在单链 DNA 间隔 10 个核苷酸或其倍数($n \cdot 10$ 个核苷酸)的位置,因此以 Crick (1975), Sobell (1976) 等人为代表的设想认为, DNA 链在核小体上的走向不是连续弯曲,而是每隔 10 bp 弯折的螺旋。他们假设 DNase I 酶消化的情形为: DNA 只有在核小体表面突起或与组蛋白接触松散的位置才被酶切,因此切点应位于每 10 bp 弯折的位置,即酶消化将产生双链横断切割或双链间 10 个核苷酸距离的交错切割片段。然而主张另一种设想的 Sollner-webb (1977) 以及 Lutter (1978) 等人则认为 DNA 的走向没有弯折而是连续弯曲的,用 DNase I 酶消化发现,消化后得到的片段,其末端带有单链尾巴;虽然这些双链 DNA 片段的每条单链都有 $n \cdot 10$ 个核苷酸长,但 2 条链并非完全对齐;因为通过 *E. coli* DNA 聚合酶 II 可以补偿单链尾巴相对应的另一条 DNA 链,即延伸 3'-OH 端 8 个核苷酸或 5'-P 端 2 个核苷酸。此种交错切割意味着,切点间隔在单链 DNA 上为 10 个核苷酸,而在双链 DNA 间并非 10 个核苷酸;切点的糖-磷酸骨架均处于最易暴露状态。由于这些切点并不位于 Crick 等所假设的每 10 bp 弯折突起之处,因此他们认为核小体 DNA 的走向是连续弯曲的。

在 DNase I 酶消化的基础上,人们又进一步用 DNase II 和小球菌核酸酶进行研究^[5],结果发现这些酶与 DNase I 一样显示交错切割。虽然切割产生的单链尾巴长短各异,但酶

消化都以一个共同位点作为对称中心进行切割。这些结果恰与图 1 DNA 螺旋盘绕的对称性相符。从聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱同样发现, DNase I 的酶解产物呈现一系列有规则、明暗各异的带谱;利用 ^{32}P 同位素标记法鉴定^[6], DNase I 容易切割位置为 10、20、40、50、90、100、120、130 个核苷酸(5'端)。这些结果表明 DNA 双链酶切位点的分布具有对称性;同时证实每个核小体 DNA 以每圈 80 bp 长度盘绕 $1\frac{3}{4}$ 圈。

总之,越来越多的证据表明 DNA 在核心颗粒外面呈现连续弯曲的走向。DNA 双链酶切位点的实验有可能提供组蛋白核心与 DNA 相互作用的对称关系。

2. 组蛋白与组蛋白、组蛋白与 DNA 的相互作用 由于核小体是 DNA 与五种组蛋白的复合物,因此组蛋白之间以及组蛋白与 DNA 间的相互作用对于 DNA 的盘绕、核小体内部结构、以及染色质的理化性质都有密切关系。

从能量守恒角度而言, DNA 与组蛋白之间必然存在作用力与反作用力的平衡关系。Camerini-Otero 根据 DNA 盘绕长度与平均弯曲力的常数关系,指出 DNA 在核小体表面连续弯曲需要 20—28 千卡/每克分子核小体能量^[7]。对核心颗粒四种组蛋白在溶液中的自由能测定知道,每克分子组蛋白二聚体含有 20 千卡自由能^[7]。所以一对或两对组蛋白聚合体的作用力足以维持 DNA 在颗粒外围的盘绕。

另一方面,从核心颗粒内部组蛋白间相互作用以及核小体的体外重组实验可以知道,组蛋白的排列是有序的。组蛋白与 DNA 以某种特定方式相互作用。早些时候, D'Anna 等人 (1974) 关于溶液中各种组蛋白亲和力的研究指出, H3-H4 的亲合力为最强; H4-H2B、H2B-H2A 次之;其余则较弱。von Holt 等人^[8]用交联剂交联的 H4-H2B-H2A 三聚体存在一定的结合方式,组蛋白 H2B C 端半分子与 H4 结合,它的 N 端半分子与 H2A 结合。

Weintraub(1974)用胰蛋白酶处理重组的核蛋白复合物后发现,首先被酶解的是H1,随后依次是H3、H4、H2B和H2A。上述各项实验说明,核心颗粒内部组蛋白按不同亲和力相互聚合,从而导致有序排列的组蛋白八聚体。

大量体外重组实验都已证实,在一定条件下,DNA与组蛋白重组可以形成核小体,在电镜下也呈现天然核小体的念珠状相貌,而且它们的超离心沉降值,核酸酶消化产物也都相似^[4]。如只用H3、H4也可与DNA重组形成类核小体,重组结构的DNA长度为140 bp,组蛋白聚合体符合自由能测定值,通常以四聚体形式存在(也有八聚体形式的报道),因为H3、H4两对聚合体的相互作用足以维持DNA折叠。由于H2A、H2B、H3、H4都含有强碱性N末端和非极性的疏水C末端,所以组蛋白总是以N端伸向DNA大槽与之结合,它的C端则相互聚合形成组蛋白核心。

在大量资料基础上,人们提出了不同的DNA与组蛋白相互作用的模型。它们大多数具有Finch扁圆形模型的特征。下面简要介绍两种。

(a) 组蛋白线性排列模型 Trifonov 提出^[9],组蛋白核心以H3-H4-H2B-H2A-H2B-H4-H3顺序的线性排列,DNA在组蛋白核心外侧螺旋盘绕形成圆柱形弹簧结构(图2a)。根据组蛋白平均分子量(13500道尔顿)和比容(0.73毫升/克),Moss^[9]计算每个球状组蛋白平均直径为30 Å,由于每个组蛋白在DNA链上分布的平均距离约为60 Å(即140 bp DNA长度的八分之一),所以八个组蛋白彼此必须紧密排列,从而导致DNA在其外围弯曲。在天然状态下,图2a应是压紧的弹簧结构,富精组蛋白则处于H3-H4、H4-H4、H4-H3状态(即H3-H4-H4-H3四聚体状态)。根据组蛋白亲和力关系,H3-H2B、H2A-H3不可能形成任何聚合体,相邻组蛋白只能形成H3-H4-H4-H3四聚体。所以他认为H3、H4在模型中的分布是合理的。

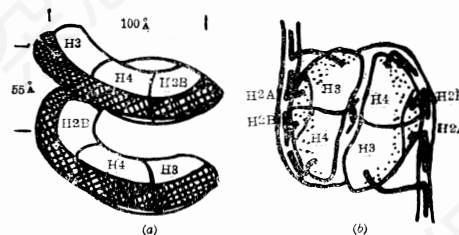


图2 组蛋白与DNA相互作用的方式

粗线表示DNA双螺旋在组蛋白周围盘绕
a. 组蛋白线性排列模型; b. 半核小体模型

(b) 半核小体模型 最早Weintraub等人^[10]将核小体置于2M NaCl中解离,发现被解离的组蛋白核心是包含H2A、H2B、H3、H4各一分子的四聚体,因而他们认为核小体降解为两个对称的半核小体。Oudet等人^[11]以SV-40微染色体作为材料,电镜观察到共有20—24个核小体,而在低离子强度下变成外形略长、含有40—50个念珠状结构。另外,Finch的DNase I酶切对称性的证据^[3]也提供了半核小体存在的可能性。实际上,半核小体是核小体降解的两个完全对称的半颗粒,它由各一分子H2A、H2B、H3、H4和绕在蛋白外围的DNA组成(图2b)。据最近报道,两个半核小体的连接是通过与A24蛋白相结合的联系;A24蛋白是组蛋白H2A和低分子蛋白泛醌的共价复合物,它位于H2A第119残基赖氨酸 ϵ -NH₂上。

3. 组蛋白H1与非组蛋白(NHC蛋白)在核小体上的排列 组蛋白H1和NHC蛋白是核小体结构中两类特异的蛋白质。由于它们都具有极强的异质性,所以研究工作进展缓慢。下面简略介绍它们在核小体上的情况。

(a) 组蛋白H1 核小体核心颗粒不包含组蛋白H1,它位于核小体连接丝DNA区域。用一定浓度的NaCl从染色质上选择性地去除H1,在电镜下可看到被解开颗粒间约35 bp长度的连接丝DNA;重新加入H1,解开的颗粒即刻回复到原来的包扎状态。Renz等人^[12]在电镜下观察到含H1的染色质是直径200 Å、

有球状结节的纤维, 每个结节由 6—10 个核小体组成。因此, H1 不仅能交联核小体, 而且可维持染色质的高级结构。H1 的上述特性与其本身的氨基酸排列顺序密切相关。

H1 具有区别于其它组蛋白的特性, 它的分子量几乎两倍于其它组蛋白, 含有 216 个残基。分成三个区域(分别称鼻、头、尾): 鼻 (1—41 残基) 含有一个非常碱性的片段 (19—35) 和酸性的 N 末端 (1—15); 头 (42—123 残基) 是一个无极性的中央区域, 可折迭成球状结构; 尾 (124—216 残基) 是一个强碱性的羧基端片段, 含 80% 以上赖氨酸、脯氨酸和甘氨酸。尾末端有力地结合 DNA 起交联核小体的作用。鼻的碱性区域 (19—35) 也附着于连接丝 DNA, 与大约 35 bp DNA 结合。球状头部则形成疏水性核心, 使核小体产生超螺旋、导致形成高级螺旋结构。组蛋白 H1 也可能与连接丝的长度有关, 它的氨基酸顺序排列的特异性以及各种细胞中化学修饰的多样性, 致使其碱性氨基酸残基数目发生变化, 因此在各种真核细胞中连接丝 DNA 长度不同。

(b) NHC 蛋白 核小体结构中另一类重要蛋白质—NHC 蛋白, 种类繁多 (达五百余种), 异质性强。其中一类特殊的 NHC 蛋白可以直接从不解离的染色质中抽提, 经不同浓度三氯醋酸处理, 可分别得到称为 HMG (High Mobility Group) 和 LMG (Low M. G.) 蛋白。另一类蛋白称磷蛋白可以用酚从细胞核中直接提取。

HMG 蛋白含有 25% 酸性氨基酸和 25% 碱性氨基酸, 并有高含量赖氨酸。早些时候, 有人报道这类蛋白与活性基因相结合。但 Mathew 等人^[13]的 DNase I 酶解实验未发现此类蛋白优先被释放。他们从兔胸腺核小体分离得到 HMG 1、2、14 和 HMG17 四种蛋白, 从而证实核小体含 HMG 蛋白。进一步研究发现 HMG 蛋白的含量仅为组蛋白的 3%, HMG 14、17 结合于核小体核心颗粒, 而 HMG 1、2 相似于组蛋白 H1, 它们参与维持染

色质高级结构。多数证据表明, HMG 蛋白为结构蛋白, 与染色质结构的形成密切相关^[8]。至于它是否属于调节蛋白有待进一步研究。

另一类 NHC 蛋白—磷蛋白位于核小体连接丝 DNA 区域, 它通过识别特定核苷酸顺序与 DNA 亲合, 因而表现出强烈的种属专一性。由于这类蛋白的磷酸化, 它们能促进 RNA 合成, 因而在染色质转录中有重要作用。至于它与 H1 或 DNA 的结合方式迄今仍无所知。

三、核小体的高级螺旋结构

在电镜下看到的直径 200—300 Å 染色质粗纤维是核小体的高级螺旋结构。此种结构在细胞分裂中期极其稳定。在少量二价阳离子或 0.15M NaCl 存在下, 间期染色质也呈现上述结构。直径 200—300 Å 粗纤维进一步螺旋形成直径 4000 Å 的单位纤维, 单位纤维浓缩则形成染色体。

关于染色质的粗纤维结构, 目前较有代表性的是 Klug^[14]的螺线管模型和 Renz^[12]的超念珠模型 (图 3)。Klug 指出, 核小体可进一步螺旋化形成直径 300 Å 的螺线管, 中央有一直径 100 Å 空洞, 螺线间距 110 Å, 每圈分布 6 个核小体。Renz 则提出 200 Å 直径粗纤维是由 6—10 个核小体的超念珠结构组成, 在电

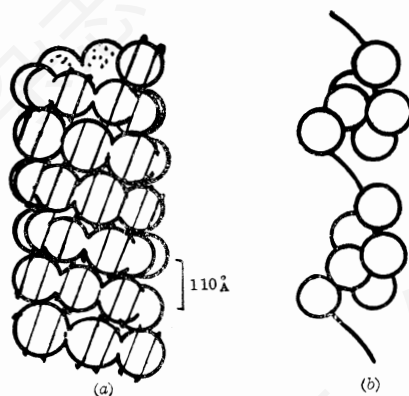


图 3 核小体的高级螺旋结构

a. Klug 的螺线管模型; b. Renz 的超念珠模型。圆圈代表核小体颗粒, 细线代表 DNA

镜下可见带有结节的染色质粗纤维。Renz 还认为, H1 对于形成染色质粗纤维是不可缺的,而这种粗纤维的盘绕方式和包扎程度则主要取决于溶液的离子强度。

虽然核小体高级螺旋结构存在着两种不同的假设,但它们都指出核小体螺旋盘绕而成染色质粗纤维结构(或称染色质的二级结构)。从目前对 H1 的认识出发,超念珠模型似乎比螺线管模型更为合理。

螺线管或超念珠染色质粗纤维的再盘绕,涉及到更高级水平的染色体结构。一般认为,一个典型的真核细胞的遗传单位含有 $50-100 \times 10^3$ bp 即 250—500 个核小体,相当于 500—1000nm 长。因此,这种粗纤维极有可能盘绕成环。活跃与不活跃基因区域,可能表现完全不同的特征。从灯刷染色体的形态学及遗传学研究可以推测,在不活跃基因中所有的环以盘绕的粗纤维结构存在;而在基因活跃时,启动子启动,粗纤维打开,环伸展成核小体的念珠状线条。

当前在染色体结构的研究中,Laemmli 关于染色体支架结构(Scaffolding structure)的工作值得注意^[15]。他用硫酸葡聚糖和肝素处理 HeLa 细胞中期染色体,去除组蛋白,在电镜下观察到染色体有一中枢的支架,它具有中期染色体的基本形状;外围有许多 DNA 环组成的 DNA 晕圈。每个环固定在支架上,环长 $30-90$ kb,环上无超螺旋结构(见图版)。去除了组蛋白之后再提取染色体蛋白,电泳显示 30 多种清晰的 NHC 带,分子量大多超过 50,000。所以,从 Laemmli 的实验可以看出,染色体结构是由一个 NHC 蛋白支架(称为支架蛋白)维持染色体的形状,这些蛋白对于中期染色体的高级结构起稳定作用。Laemmli 的研究极其有力地证明了染色体粗纤维折迭在不转录情况也是以绕紧的环状结构存在。

综上所述,在染色体结构的研究中,除它的初级结构和粗纤维结构外,其余各级结构均还不甚清楚,有待于结合功能研究加以解决。

四、核小体结构与染色质功能

正如 DNA 的双螺旋结构为理解 DNA 的生物学功能奠定了基础,深入了解核小体的结构可能对于了解基因的调节具有重大意义。许多设想的核小体结构与染色质功能有关的因素都在研究。本节将简单介绍有关方面。

1. DNA 核苷酸顺序与核小体功能 核小体的排列是否与 DNA 核苷酸顺序的特定位置有关, DNA 核苷酸顺序是否影响核小体的功能?这样的问题吸引了许多研究者。

现有证据表明,在 DNA 核苷酸顺序上核小体分布是随机的, DNA 包扎方式对 DNA 的功能没有直接影响, DNA 的直接作用仅仅是形成核小体结构。

最早 Cremisi(1976)采用限制性内切酶对 SV-40 微染色体进行研究,结果发现核小体沿病毒 DNA 任意排列。然而高等真核基因组的情形远比病毒复杂,最近报道的 Prunell 等人^[16]的实验认为,鼠肝核小体的排列是任意的。他们首先分离得到核小体片段,然后用 *E. Coli* exo III 酶降解核心颗粒的 3' 末端,磷酸二酯酶或 S1 核酸酶降解 5' 末端,从分别修剪核心颗粒外的两个末端而得到单个核心颗粒。用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析,发现修剪前后的带谱显示出宽带和狭带的明显差别。由此断定宽带带幅的存在反映出核小体之间酶切位置的可变性;同时说明在特定细胞中核小体 DNA 含量并非恒定,在基因组各拷贝 DNA 顺序间分布的核小体片段必然相互重迭。

根据现有资料,如果假定核小体 DNA 包扎对于 DNA 功能不产生直接影响,那么影响 DNA 功能的因素很可能是组蛋白化学修饰和 NHC 蛋白或酶系等调节因子。

2. 组蛋白化学修饰的意义 组蛋白化学修饰可能是赋予 DNA 功能的重要因素之一。这种修饰是转译后的修饰,包括核小体内组蛋白乙酰化、磷酸化,以及组蛋白 H1 甲基化、磷酸化、ADP 核糖基化。在核小体功能研究

中,组蛋白的赖氨酸乙酰化极为重要,下面将着重讨论它在DNA转录中的地位。

高度乙酰化的核小体结构对于DNase I酶特别敏感。Whitlock等人^[17]为了去除组蛋白碱性氨基末端,用胰酶处理核心颗粒,致使与这些蛋白氨基末端结合的、对DNase I不敏感的30 bp 60—80 bp (5'端)DNA区域暴露,从原来不敏感变为敏感。此种情形与组蛋白化学修饰后极其相似。因为与DNA结合的氨基末端的广泛乙酰化也会导致组蛋白与DNA的结合变弱,因而容易受到DNase I酶的攻击。Simpson等人用n-丁酸钠培养HeLa细胞以诱导组蛋白乙酰化,诱导后DNase I引起的降解速度比原来快5—10倍^[18]。而且Bradburg发现乙酰化了的N端区域密度显著下降,因此更有利于DNA转录和复制^[19]。

Mathew等人认为修饰引起DNA-蛋白作用力的改变,可以启动基因开关进行转录。他发现组蛋白乙酰化的增加与RNA合成的增加密切相关^[20]。Chestier认为乙酰化的结果中和组蛋白的正电荷,因此减弱与DNA磷酸基团的结合,导致产生一种更开放的结构,从而使RNA的转录起始并延长^[21]。

尽管组蛋白乙酰化与功能表达有密切关系,然而仍不能足以反映活性基因的结构。从整体水平来说,染色质的功能表达必须通过DNA-蛋白(包括组蛋白与NHC蛋白)的相互作用。它们的相互作用调节核小体处于易于使大分子酶(核酸酶或聚合酶)接近的结构状态。所以真核细胞的基因调控可能通过染色质结构的改变来实现,活性基因可能是伸展的核蛋白,也可能是一串念珠结构,而非活性的异染色质则处于粗纤维状态。所以活性基因与核小体结构的内在联系是一项十分有趣的研究课题。

3. 活性基因与核小体结构 虽然电镜提供了证据,除rRNA基因外的活性基因均有核小体的念珠相貌^[22],然而电镜分辨率还不能揭示念珠的细微结构与功能的关系。最近研究核小体结构与活性基因关系的手段之一是以

核酸酶作为探针。早期Weintraub^[23]用小球菌酶消化鸟类网织细胞珠蛋白基因,发现产物与大部分染色质相似,证实活性基因同样存在核小体结构;可是当用DNase I消化时,产物与大部分染色质不尽相同。于是他们提出DNase I优先降解网织细胞活跃的珠蛋白基因。更有趣的是在成纤维细胞中,这些基因并不被DNase I优先消化,因为它们在这些细胞中是不活跃的。这些结果被归结为,活性基因由于存在组蛋白化学修饰或NHC蛋白的调节,其本身结构处于开放状态,利于DNase I酶攻击或RNA聚合酶通过,活性基因的核小体结构可能是一种变构的念珠状颗粒。

目前许多学者试图从核小体内部结构的特征推测它如何表现功能。这方面Richards提出了系统的半核小体转录复制模型^[24]。人们在普遍注意到半核小体结构的同时,都认为半核小体是有功能意义的,所以此模型的设想可能具有某种特定的研究价值。

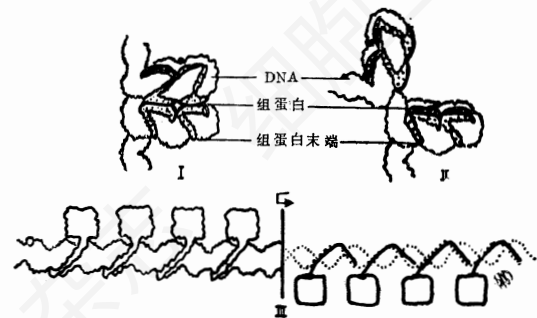


图4 Richards半核小体转录复制模型

Richards模型(图4)指出,核小体各组蛋白以强碱性N端尾巴通过离子键与DNA结合(图4 I)。转录开始时,半核小体的两个组蛋白四聚体间作用力减弱,容许某种酶通过,DNA在半核小体“关节”处分开(图4 II),以致各组蛋白相互作用彻底破裂,最后双螺旋DNA呈线状排列,组蛋白与DNA的一条链接触,呈现对称排列,并开始转录(图4 III)。转录结束后,由于组蛋白作用力的影响导致结

(下转15页)

的。如果期望得到植株的话,高比例的萌发的胚能生长到成熟是更有希望的。胚乳发育程度不同的完整谷粒,不论其来源于离体授粉或活体内授粉,其萌发率大约为60%。在本实验中,所有离体授粉的子房大约有5%发育到生理上成熟和表现正常的谷粒。虽然没有进行过试验,但上述种子在田间条件下是应有萌发能力的。如果发展出一种更加适宜的培养基,则正常谷粒的出现率还可能增加。



图1 离体授粉后40天A619玉米
颖果的发育情况

上述实验方案能使玉米正常的有性生殖过程和组织培养技术的某些优点结合起来。受精作用以及随后胚和(或)胚乳的发育能在控制营养、激素和环境的条件下发生。上述潜在能力有可能应用于玉米的发育、营养、遗传和生化研究。

参考文献

- [1] Gengenbach, B. G., Green, C. E. 1975,

Crop. Sci. 15, 645—649.

[2] Hess, D., Wagner, G. 1974, *Z. Pflanz. phsiol.* 72, 466—468.

[3] Kanta, K., Maheshwari, P. 1963, *Phytomor phology.* 13, 230—237.

[4] Kanta, K., Rangaswamy, N. S., Mahe-shwari, P. 1962, *Nature*, 194, 1214—1217.

[5] Linsmaier, E. M., Skoog, F. 1965, *physiol. Plant.* 18, 100—127.

[6] Rangaswamy, N. S., Shivanna, K. R. 1967, *Nature*, 216, 937—939.

[7] Rangaswamy, N. S., Shivanna, K. R. 1969, *Curr. Sci.* 38, 257—259.

[8] Shivanna, K. R. 1965, *Phytomor phology* 15, 183—185.

[9] Zenkteler, M. 1965, *Naturwissenscha-ften.* 52, 645—646.

[10] Zenkteler, M. 1967, *Experientia* 23, 775—776.

[11] Zubkova, M., Sladky, Z. 1975, *Biol. Plant.* 17, 276—280.

[译自 *Planta*, 134(1): 91—93(1977)]

叶树茂、张绍武译 王怀智校

(上接第6页)

构重新折叠。复制时,组蛋白尾巴附着的DNA链被复制酶打开,与此同时,带有新组蛋白的新DNA链以特定方式排列,它们与老的不混杂。所以这种组蛋白与DNA有序方式的结合使得新DNA-组蛋白和老DNA-组蛋白成为“半新”核小体复制。

以上的叙述虽然不够全面,但可以看出,核小体的发现改变了我们对染色质结构的理解,使我们的认识向前迈进了一大步。对它的进一步研究将更大地扩大我们的视野。由于核小体是所有真核细胞的共有结构,它的存在是真核细胞染色体有别于原核细胞“染色质”的主要特征。它的生物学意义,它在真核细胞基因的调节控制中起什么作用,无疑地是研究基因的调节控制的重要课题之一,从现有情况判

断,在对于核小体的结构有了基本了解之后,人们的兴趣逐渐转到它的功能方面,可以预期这方面会有较大的进展。这方面的突破对于了解基因调节控制机制的重要性,是不言而喻的。

(参考文献见插页)

更正

1980年第2期《核酸分子杂交技术简解》一文,错列入“细胞工程讲座”栏内,应改列入本期“细胞化学和细胞生化技术讲座”,特此更正。