

昆虫细胞核内染色质纤维的结构及其组织排列

王宗舜 钟香臣 郭 鄂

(中国科学院动物研究所)

染色体是生物遗传信息的载体,在细胞分裂期人们才观察到它的出现,而在细胞分裂间期染色体分散成为各类染色质纤维。自从 DuPraw (1965, 1970)^[1-2] 在蜜蜂胚胎细胞核和人的细胞核中,阐明染色质纤维是染色体的基本结构以来,在最近十年内,人们对于染色体组成部分——染色质的结构与功能的研究日趋广泛而深入,所涉及到的动物种类和细胞类型也很广,从原始单细胞动物一直到最高等的哺乳动物细胞^[3]。最近 5 年内有关染色质结构方面的研究十分活跃,可参阅这方面的综述性报道^[3-5]。

大量实验证明,染色体是由直径约 100 Å 基本染色质纤维螺旋或折叠构成的。这种基本染色质纤维是由它的亚单位——核体 (Nucleosome)^[6] 或钮 (ν) 体^[7] 串联而成的。

我们从 1973 年开始,应用电镜液面铺展等项技术对昆虫细胞染色质的结构与功能进行了一些研究。选用两种细胞类型:一种是雄性生殖细胞——精母细胞和精细胞,另一种是蝗虫胚胎细胞。现将所做电镜观察部分工作做一简要报道。

材 料 和 方 法

1. 材料 我们选用东亚飞蝗 (*Locusta migratoria manilensis*) 胚胎细胞、家蚕 (*Bombyx mori*) 和七星瓢虫 (*Coccinella Septempunctata* L.) 的雄性生殖细胞。家蚕系良乡蚕种场供给,家蚕和东亚飞蝗按以前的报道饲养^[8-9],七星瓢虫系野外采集。

2. 样品制作 染色质铺展技术如前人报道^[1]。将昆虫组织放在细玻璃棒膨大末端压碎,轻微研磨,然后把带有细胞的细玻璃棒触及水槽液面。细胞借液面的表面张力迅速铺开和破裂,形成一层膜。用预先喷碳的 Formvar 膜铜网捞取标本,在 2% 醋酸双氧铀水溶液内染色 15 分钟左右,升级乙醇脱水,最后浸入醋酸戊酯,空气干燥。白金、铂铱或铂钨 30° 投影。用国产 DX-2 和日立 HU-11A 电镜观察、照像。

3. 染色质纤维直径的测量 将放大 80,000 倍的照片,用测微尺在双筒镜下测量纤维的宽度,求其标准误差。

结 果

1. 染色质纤维的结构 在昆虫体细胞和生殖细胞的细胞核内,含有各种粗细不一的染色质纤维。在间期细胞核内这些纤维互相交织。一般来讲,靠近核膜部分的染色质纤维较粗而致密,可能多数属于异染色质;游离于核质间的纤维则较细而松散,多数是常染色质(图 1)。

在高倍电镜下检查蝗虫胚胎细胞核内的常染色质区域,至少观察到三种细的染色质纤维。

本文 1978 年 2 月 16 日收到。

第一种细的染色质纤维是典型的串珠状染色质,其厚度为 $110\text{ \AA}$ (图 2、5、6)。其特点是起伏不平,粗细相间。粗部分呈球状颗粒,直径约为 $110\text{ \AA}$ 可能是核体的主颗粒 (Core particle) 部分。主颗粒之间联丝 (Linker) 的长度变动在 $120\text{--}300\text{ \AA}$ 范围内(图 2),同时也观察到 2—3 个核体主颗粒相毗邻贴近。核体主颗粒相毗邻靠近可能反映了原位组织结构情况,而彼此分开的核体主颗粒是拉开的结果。我们根据单位长度内 (μ) 核体出现的频率计算出这种基本串珠状染色质纤维内 DNA 的装配率 (Packing ratio)* 大约是 1.6—1.8,即每微米 (μ) 长 $100\text{ \AA}$ 基本染色质纤维含有 1.6—1.8 微米长的 B 型结构的 DNA 分子。第二种细的染色质纤维较为匀称,直径大约在 $50\text{ \AA}$ 左右(图 7)。第三种细纤维可能是裸露 DNA 分子,出现机会很少(图 6),而且长度有限。有可能是刚复制尚未与组蛋白复合的部分。

然而,在早、中期精细胞内的细染色质纤维和精母细胞减数分裂前期的细染色质纤维,几乎均呈现串珠状 $100\text{ \AA}$ 基本染色质纤维(图 3、4)。更细的纤维极少见。这些基本染色质纤维的 DNA 装配率为 1.6—1.8,与蝗虫胚胎细胞染色质的装配率相似。这与乳草蟻活动的非核糖体转录染色质纤维的装配率 (1.6—1.9) 相仿^[10]。

2. 染色质纤维的大小 在间期细胞核内,染色质纤维的粗细不一,染色质纤维是不同粗细染色质纤维的通称。我们对蝗虫胚胎细胞核内染色质纤维的宽度(粗细)进行了测量,测量结果如表 1。

表 1 染色质纤维宽度的大小

分 组	测量数 (n)	均 值 ($\text{\AA}$)	标 准 差 ($\text{\AA}$)	范 围 ($\text{\AA}$)
1. $50\text{ \AA}$ 纤维	30	48.88	± 10.83	23—64.80
2. $110\text{ \AA}$ 纤维	50	109.40	± 15.21	83.30—148
3. $250\text{ \AA}$ 纤维	50	249.28	± 20.10	213—287
4. $300\text{ \AA}$ 以上纤维	10	—	—	300—880

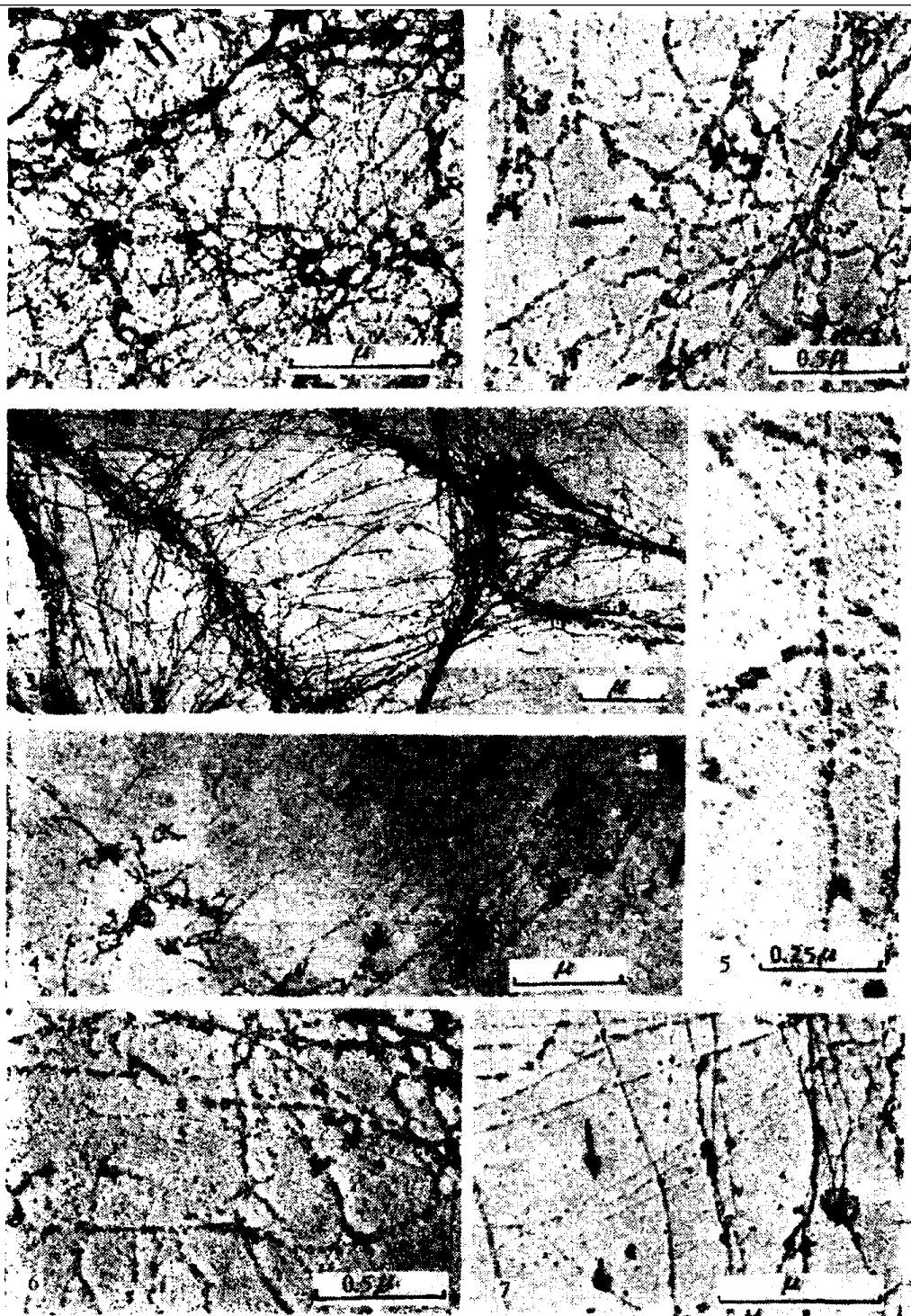
根据染色质纤维宽度大小,它们大致可分成四组。第一组细的 $50\text{ \AA}$ 染色质纤维,就是前面提到的第二种细染色质纤维,可能是具有一定转录活动的染色质。第二组细的 $110\text{ \AA}$ 染色质就是球状基本染色质纤维,由这种纤维再螺旋或折叠成第三和第四组染色质纤维。对其构成方式下面还将进行讨论。

讨 论

根据一些人的电镜观察^[6,7],各类真核细胞的 $100\text{ \AA}$ 左右染色质纤维是串珠状结构,我们所观察的两种不同类型的昆虫细胞染色质纤维也是串珠状纤维(图 2、4),它的宽度为 $110\text{ \AA}$ 左右。我们将这种直径 $110\text{ \AA}$ 左右的串珠状纤维看作是染色质的最基本的纤维组织,我们称作基本染色质纤维。基本染色质纤维之下是亚单位——核体,之上构成更粗的各类染色质纤维。

许多形态学家观察细胞核内原位存在的是 $200\text{--}250\text{ \AA}$ 染色质纤维^[11-12]。我们的观察也证实相当一部分染色质纤维是 $250\text{ \AA}$ 左右纤维。那么 $100\text{ \AA}$ 基本染色质纤维是如何构成 $250\text{ \AA}$ 染色质纤维的? 已经提出了许多模型,例如 Finch 和 Klug^[13] 的螺线管模型和 Bram 等人^[14]

* 装配率计算^[10]:根据每个核体含有 200 碱基对 DNA (主颗粒上 140 个碱基对加上两主颗粒间联丝部分 60 碱基对)。因此,在每微米长基本染色质纤维上出现 24 个核体,就相当于有 4800 个碱基对 DNA。已知 10 个碱基对 B 型 DNA 等于 $34\text{ \AA}$ 长,即可求出每微米基本染色质纤维包扎着 1.63 微米长 DNA。



- 图1 东亚飞蝗胚胎间期细胞核内,串珠状染色质纤维和各类染色质纤维组织排列的情况。靠近核膜部分较为致密(↑↑),游离核质间部分较为松散(↑)
- 图2 东亚飞蝗胚胎间期细胞核内串珠染色质纤维。箭头指示为110 Å串珠染色质纤维
- 图3 家蚕精母细胞分裂前期染色体由110 Å串珠染色质纤维组成
- 图4 七星瓢虫早期精细胞核内串珠染色质纤维,主颗粒分布不均
- 图5 东亚飞蝗胚胎间期核内110 Å串珠状染色质纤维
- 图6 东亚飞蝗胚胎间期核内染色质纤维,箭头指大约20 Å DNA分子
- 图7 东亚飞蝗胚胎间期核内染色质纤维,箭头所指是大约50 Å较平滑染色质

的再盘绕模型,在这些模型内,螺旋或折叠一圈的核体数目大约是4—6个。但是这些模型都未能阐明为什么250 Å 染色质纤维能够稳固存在着,是什么物质使它系的这样牢固?最近有人应用小球菌核酸酶有限的消化淋巴细胞间期染色质,制备出溶在80mM NaCl内的染色质,然后用蔗糖梯度离心分部,检查各部分染色质之组蛋白和DNA分子大小,得知组蛋白H₁不是随机分布在染色质上,是一个组蛋白H₁分子结合着6个以上的核体^[15]。然而组蛋白H₁如何将6个核体结合在一起还不知道。从以上情况来看,H₁即是核体的基本成分,又是构成和稳定250 Å 染色质纤维的重要成分。图8模式表示出构成250 Å 染色质纤维的一种可能方式。强调H₁在稳定这种结构中的作用,在两圈核体之间起联结系作用,每圈是6个核体。

小 结

1. 东亚飞蝗、七星瓢虫间期细胞核和家蚕减数分裂前期细胞核内的基本染色质均是直径为110 Å左右的串珠状染色质纤维。在东亚飞蝗胚胎细胞核内还出现一些直径100 Å以下的染色质纤维。

2. 110 Å基本染色质纤维是由直径110 Å球状亚单位——核体串联起来的,核体包括主颗粒和联丝部分两个部分,沿着基本染色质主颗粒之间的联丝部分的长度并不完全一致,变化在120 Å—300 Å(35—89 碱基对 DNA)之间。

3. 110 Å基本染色质纤维可以盘旋或折叠方式构成250 Å或更粗的染色质纤维。我们提出一个由110 Å基本染色质构成250 Å染色质纤维的可能方式(图8)。

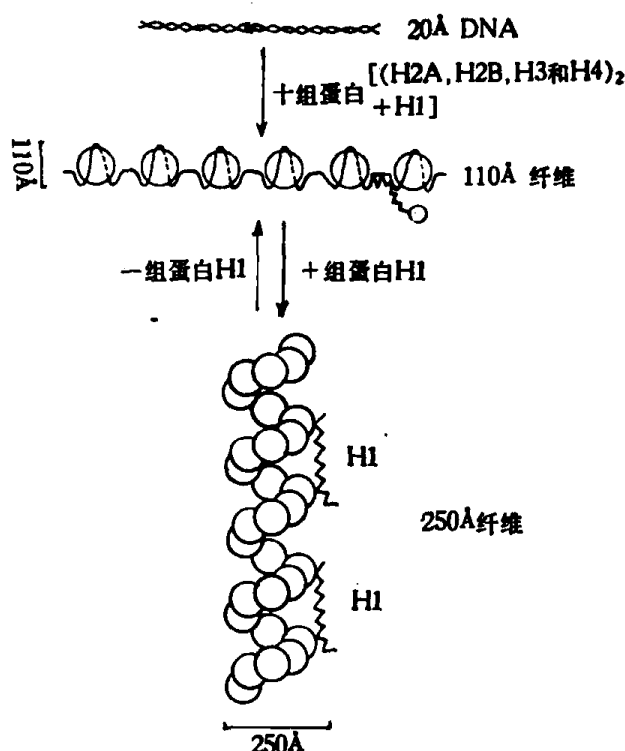


图8 构成250 Å 染色质纤维的图解

参 考 文 献

- [1] DuPraw, E. J., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 53 (1965), 161.
- [2] DuPraw, E. J., In *DNA and Chromosome*, Holt, Rinehart and Winston Inc., New York, 1970, 172.
- [3] Kornberg, R. D., *Ann. Rev. Biochem.*, 46 (1977), 931.
- [4] Thomas, J. O., *Biochem. Soc. Symp.*, 42 (1977), 117.
- [5] Elgin, S. C. R. & Weintraub, H., *Ann. Rev. Biochem.*, 44 (1975), 725.
- [6] Oudet, P. et al., *Cell*, 4 (1975), 281.
- [7] Olins, A. L. & Olins, D. E., *Science*, 183 (1974), 330.
- [8] 钦俊德等, *昆虫学报*, 4 (1954), 383.
- [9] 王宗舜等, *科学通报*, 23 (1978), 249.
- [10] Foe, V. E. et al., *Cell*, 9 (1976), 131.
- [11] Ris, H. & Kubai, D. F., *Ann. Rev. Genet.*, 4 (1970), 263.
- [12] Kiryanov, G. I. et al., *FEBS Lett.*, 67 (1976), 323.
- [13] Finch, J. T. & Klug, A., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 73 (1976), 1897.
- [14] Bram, S. et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 72 (1975), 1043.
- [15] Renz, M., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 74 (1977), 1879.