



Το Κύτταρο

Μια Μοριακή Προσέγγιση
Εβδομη Έκδοση

Geoffrey M. Cooper • Robert E. Hausman

Κεφάλαιο 6

Γονίδια και γονιδιώματα

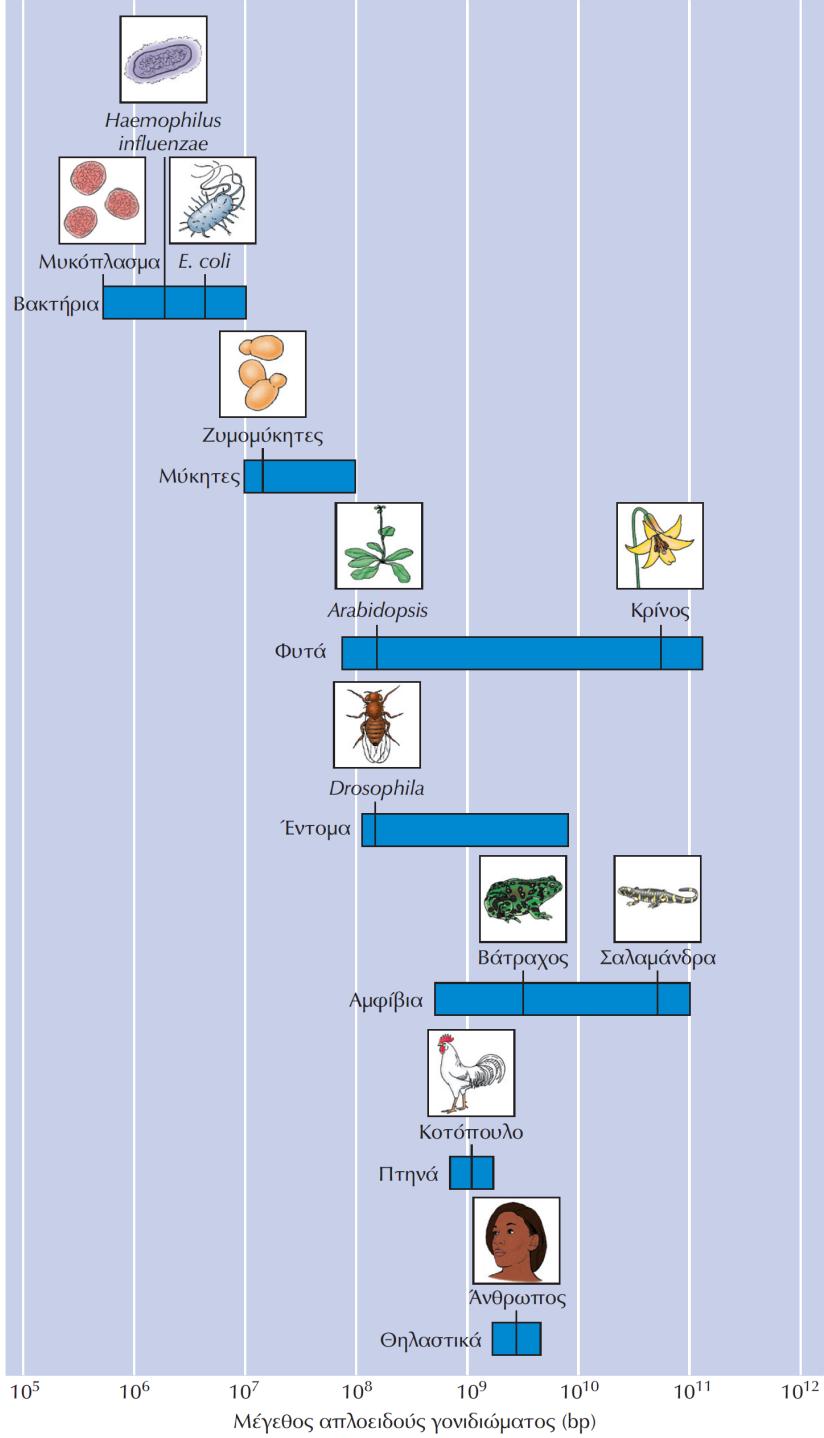
Ακαδημαϊκές
Έκδόσεις



Όπου δεν αναφέρεται ρητά, οι αριθμημένες εικόνες, οι πίνακες και το αντίστοιχο κείμενό τους προέρχονται από το βιβλίο:

Το κύτταρο-Μια Μοριακή Προσέγγιση, Ακαδημαϊκές Εκδόσεις 2011

1. Γονίδια και γονιδιώματα



ΕΙΚΟΝΑ 5.1 Μεγέθη γονιδιώματος.

Παρουσιάζεται, σε λογαριθμική κλίμακα, το εύρος των μεγεθών του γονιδιώματος διαφόρων αντιπροσωπευτικών ομάδων οργανισμών.

Συμπέρασμα: μεγάλες ποσότητες
μη κωδικού DNA.

Τι είναι αυτό;

1.1. Μη κωδικές αλληλουχίες DNA

1. Αλληλουχίες μεσοδιαστήματος (spacer DNA): μη επαναλαμβανόμενο DNA μεταξύ μεταγραφόμενων γονιδίων. Συνδέει διαφορετικά γονίδια.

2. Ιντρόνια (= εσόνια): 20 % συνολικού DNA

Κωδικοποιούν πυρηνισκικά RNA (snRNA: μικρό πυρηνισκικό RNA), miRNA (μικροRNA: αποσιώπηση μεταγραφής).

Εμπλέκονται: στη ρύθμιση για μεταγραφή και επεξεργασία των tRNA, εναλλακτικό μάτισμα, ανασυνδυασμό DNA για ανακατανομή εξονίων.

3. Επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες: 50 % συνολικού DNA 10^5 - 10^6 αντίγραφα.

Επαναλήψεις απλών αλληλουχιών (1-500 nt) όπως δορυφορικό DNA (10 % δομική οργάνωση χρωμοσωμάτων).

3Α. Βραχέα (100-300 bp) διάσπαρτα στοιχεία νουκλεοτιδίων (SINE). $1,5 \times 10^6$, 13 % DNA, μεταγράφουν RNA, άγνωστη λειτουργία.

3Β. Μακρά διάσπαρτα (4-6 kb) στοιχεία νουκλεοτιδίων (LINE). 85×10^4 , 21 % DNA. Μεταγράφονται έως και πρωτεΐνες.

Τα SINE και LINE αποτελούν **ρετροτρανσποζόνια**.

3Γ. Στοιχεία ρετροϊκού τύπου (8 %) και **3Δ.** Τρανσποζόνια DNA (3 %).

4. Διπλασιασμοί γονιδίων και ψευδογονίδια

5 % του γονιδιώματος, 20.000 ψευδογονίδια (και άνω), τα 2/3 επεξεργασμένα.

1,2 % του γονιδιώματος του ανθρώπου είναι οι κωδικές αλληλουχίες.

Στις μη κωδικές αλληλουχίες συμπεριλαμβάνονται οι υποκινητές και οι αλληλουχίες τερματισμού της μεταγραφής.

Συνολικά είναι ένα κλάσμα του 1,2 % των κωδικών αλληλουχιών

Παράδειγμα πληροφορίας σε μη κωδικές αλληλουχίες:

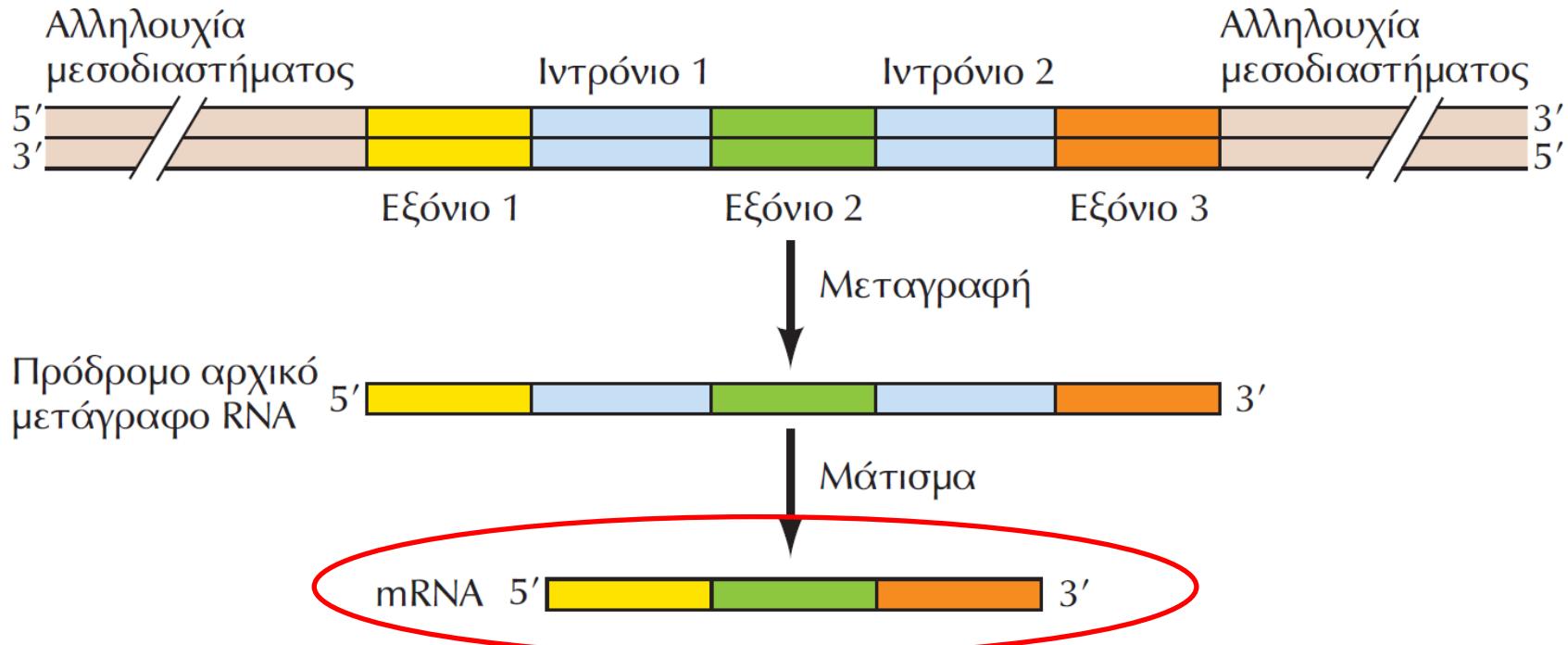
According to the study, the cause for the **malformations** lies in the loss of a small section in the genetic material that is located in the middle of a so-called "**gene desert**", far away from the next known gene. A bioinformatic analysis of this apparently informationless section of the genome indicated that the missing DNA segment contained a so-called "**long non-coding RNA**" (**lncRNA**). This is a section of the genome that is transcribed to RNA, but the transcript is not used as a template for making a protein. Instead, the RNA molecule itself serves as an element involved in the regulation of cellular processes.

Further experiments revealed that this previously unknown lncRNA was indeed **necessary to activate the nearest gene called EN1**. Although the EN1 gene itself was intact, the lack of activation of this gene was responsible for the malformations.

1.2. Εσώνια/Ιντρόνια

Επεξεργασία mRNA

Χρωμοσωμικό DNA



ΕΙΚΟΝΑ 5.2 Η δομή ενός ευκαρυωτικού γονιδίου.

Τα περισσότερα ευκαρυωτικά γονίδια περιέχουν τμήματα κωδικών αλληλουχιών (**εξόνια**) τα οποία διακόπτονται από μη κωδικές αλληλουχίες (**ιντρόνια-εσόνια**).

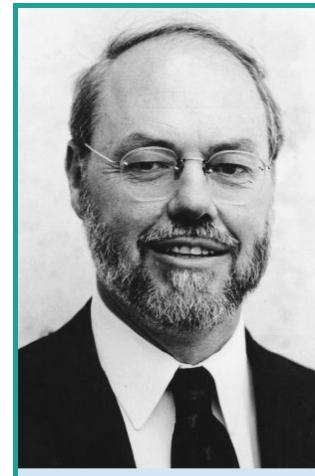
Εξόνιο είναι το τμήμα ενός γονιδίου που κωδικοποιεί **το τελικό ώριμο mRNA** που παράγεται από αυτό το γονίδιο.

Τα εξόνια και τα ιντρόνια μεταγράφονται σε ένα πρόδρομο αρχικό μετάγραφο RNA. Στη συνέχεια, τα ιντρόνια απομακρύνονται με τον μηχανισμό του ματίσματος (= ωρίμανσης) για να σχηματιστεί το ώριμο mRNA.

ΠΕΙΡΑΜΑ-ΣΤΑΘΜΟΣ

Η ανακάλυψη των ιντρονίων

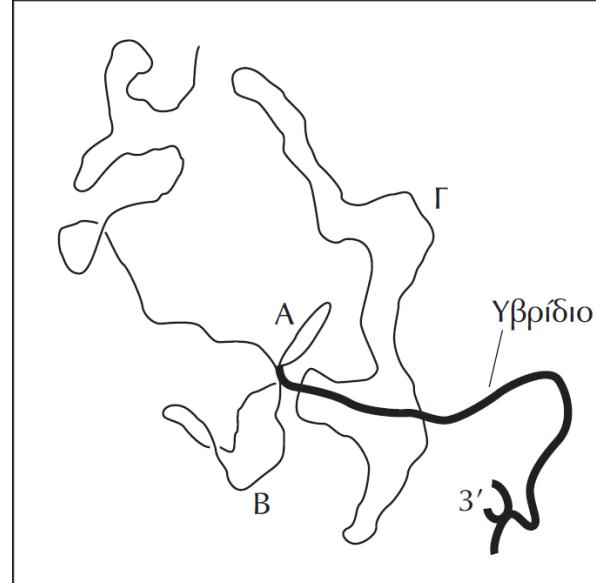
Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου και αντίστοιχο υχνογράφημα του mRNA του εξονίου που έχει υβριδιστεί με αδενοϊκό DNA. Οι μονόκλωνοι βρόχοι που συμβολίζονται με Α, Β και Γ αντιστοιχούν σε ιντρόνια.

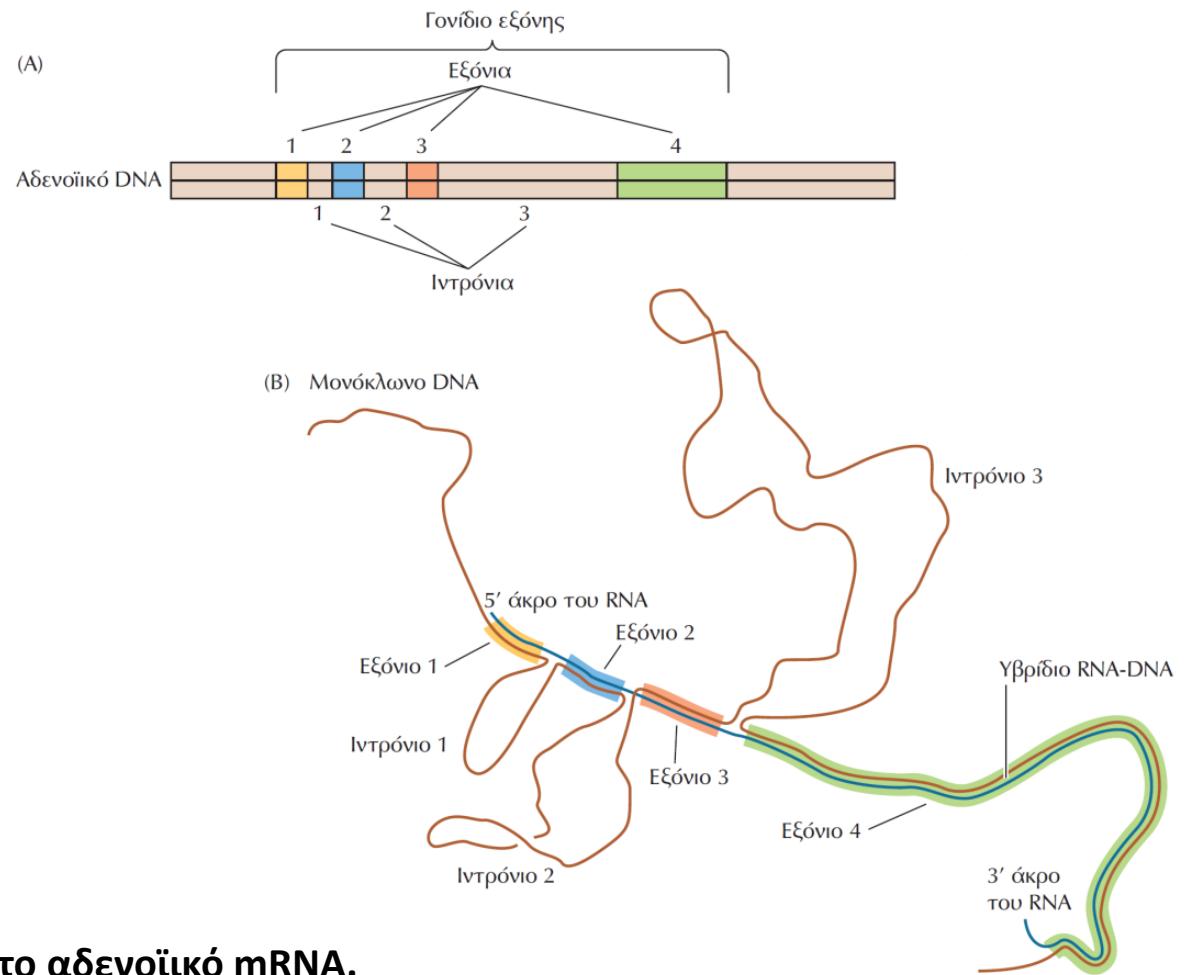


Phillip Sharp



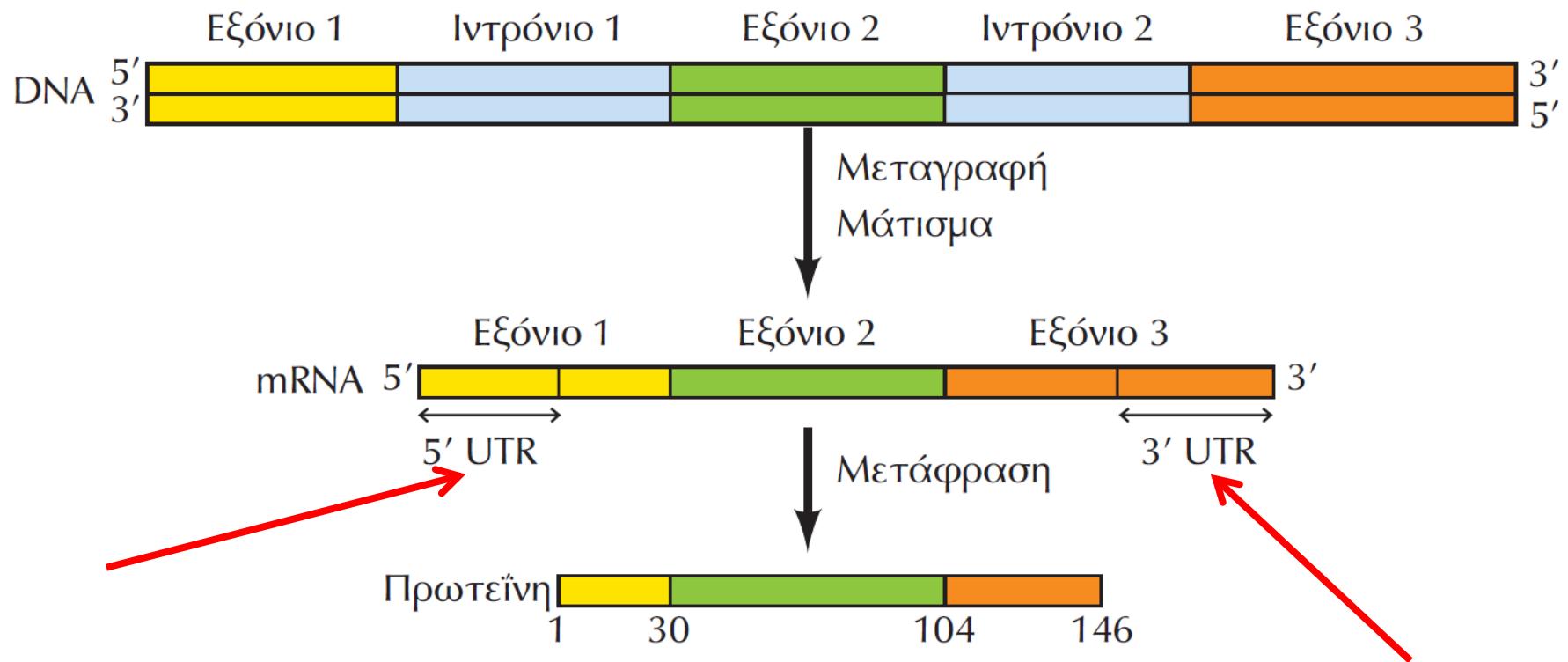
Richard Roberts





ΕΙΚΟΝΑ 5.3 Ταυτοποίηση ιντρονίων στο αδενοϊκό mRNA.

(A) Το γονίδιο που κωδικοποιεί την εξόνη (μια βασική δομική πρωτεΐνη του ΙΙΚΟΥ σωματίου) αποτελείται από τέσσερα εξόνια, μεταξύ των οποίων παρεμβάλλονται τρία ιντρόνια. (B) Σχεδιάγραμμα από μικροφωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου που δείχνει ένα υποθετικό υβρίδιο μεταξύ ενός μορίου mRNA εξόνης και ενός τμήματος DNA του αδενοϊού. Τα εξόνια διακρίνονται ως περιοχές υβριδών RNA-DNA, οι οποίες διαχωρίζονται από βρόχους μονόκλωνου DNA που αντιστοιχούν στα ιντρόνια.



ΕΙΚΟΝΑ 5.4 Το γονίδιο της β-σφαιρίνης του ποντικιού.

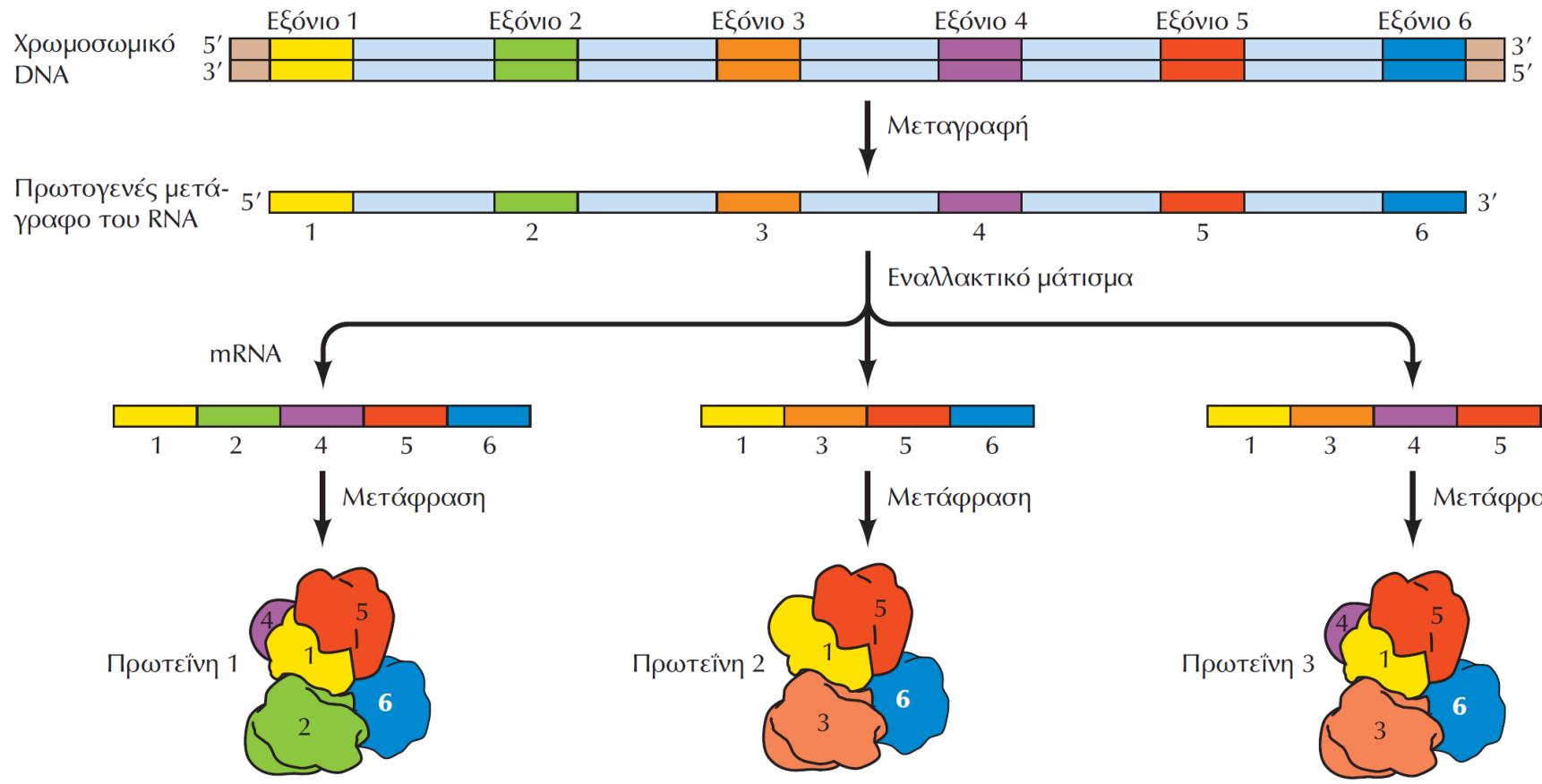
Το γονίδιο αυτό περιέχει δύο ιντρόνια, τα οποία διαιρούν την κωδική περιοχή σε τρία εξόνια. Το εξόνιο 1 κωδικοποιεί την αλληλουχία αμινοξέων 1-30, το εξόνιο 2 την αλληλουχία 31-104 και το εξόνιο 3 την αλληλουχία 105-146.

Τα εξόνια 1 και 3 περιέχουν επίσης περιοχές των δύο άκρων 5' και 3' του mRNA **που δε μεταφράζονται σε πρωτεΐνη** (5' και 3' UTR). Στις περιοχές αυτές **που δεν μεταφράζονται σε πρωτεΐνη** (5' και 3' UTR) υπάρχουν αλληλουχίες που εξασφαλίζουν την σταθερότητα του mRNA καθώς και την αναγνώρισή του από τα ριβοσώματα (Shine Dalgarno) για τη μετάφραση του mRNA σε πρωτεΐνες.

Αριθμός εξονίων	9
Αριθμός ιντρονίων	8
Αλληλουχίες εξονίων:	
5' μη μεταφραζόμενη περιοχή	300 bp
σύνολο κωδικής αλληλουχίας	1.400 bp
3' μη μεταφραζόμενη περιοχή	800 bp
Σύνολο αλληλουχιών εξονίων:	2.500 bp
Αλληλουχίες ιντρονίων:	27.000 bp

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.1

Χαρακτηριστικά ενός μέσου τυπικού γονιδίου του ανθρώπου



ΕΙΚΟΝΑ 5.5 Εναλλακτικό μάτισμα.

Το γονίδιο που απεικονίζεται περιέχει έξι εξόνια, μεταξύ των οποίων παρεμβάλλονται πέντε ιντρόνια. Το εναλλακτικό μάτισμα επιτρέπει συρραφή των εξωνίων αυτών σε διαφορετικούς συνδυασμούς, με αποτέλεσμα τη σύνθεση τριών διακριτών μορίων mRNA και επομένως τριών διαφορετικών πρωτεΐνων από το αρχικό πρωτογενές μετάγραφο.

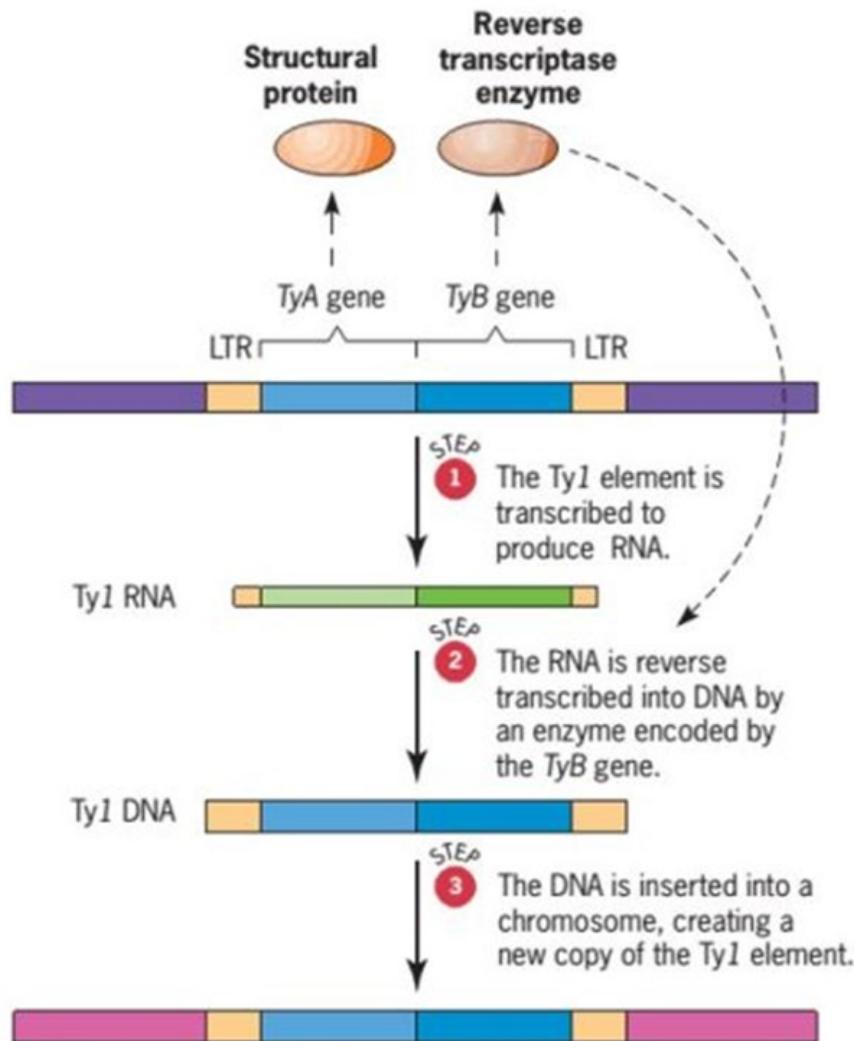
Τύπος αλληλουχίας	Αριθμός αντιγράφων	Ποσοστό γονιδιώματος
Επαναλήψεις απλών αλληλουχιών*	>1.000.000	~10%
Ρετροτρανσποζόνια		
Στοιχεία LINE	850.000	21%
Στοιχεία SINE	1.500.000	13%
Στοιχεία ρετροϊικού τύπου DNA τρανσποζόνια	450.000	8%
	300.000	3%

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.2 Επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες του γονιδιώματος του ανθρώπου

*Το ποσοστό των επαναλήψεων απλών αλληλουχιών υπολογίζεται από το κλάσμα ετεροχρωματίνης του γονιδιώματος του ανθρώπου.

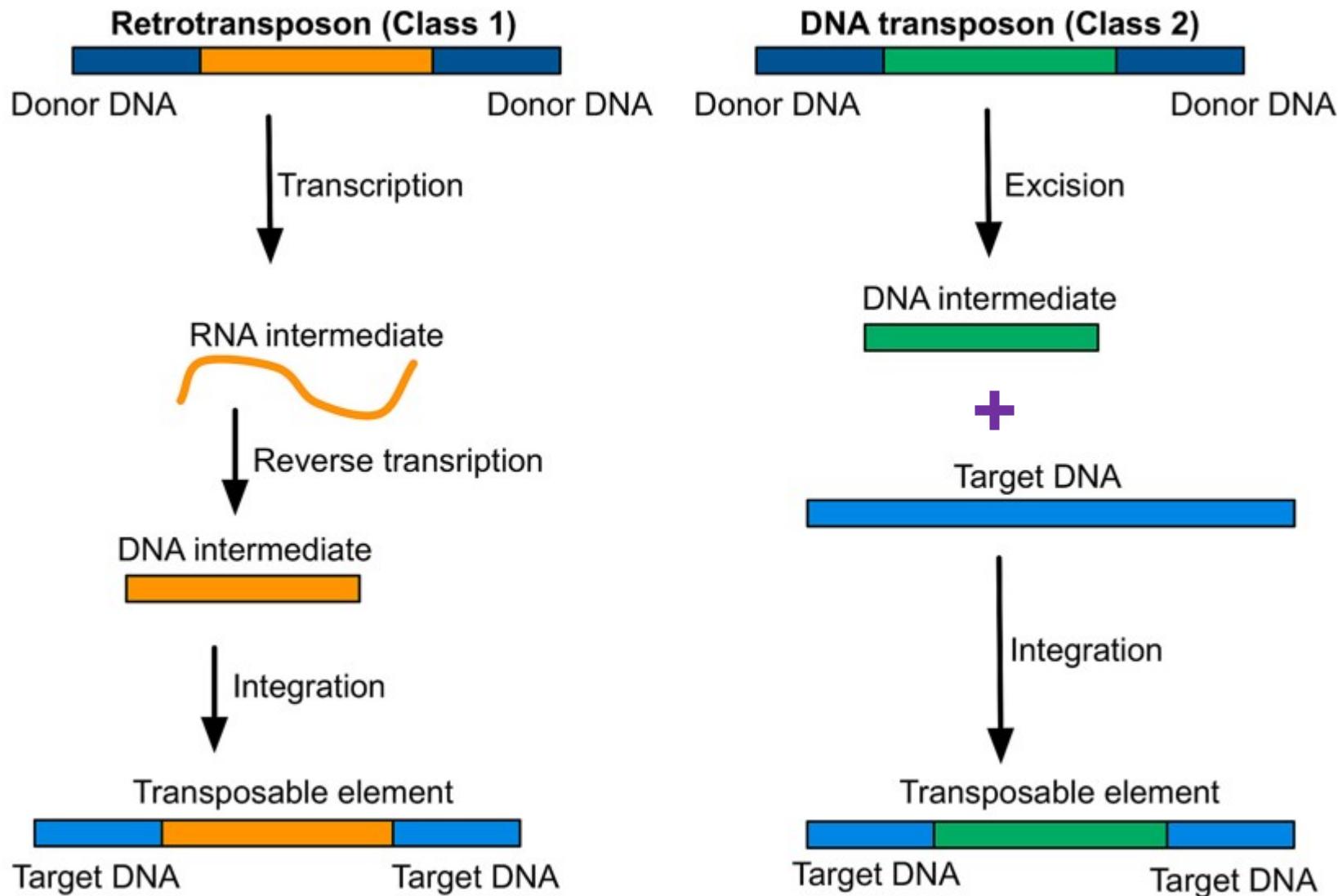
1.3. Τρανσποζόνια/μεταθετά στοιχεία

Μεταθετά στοιχεία στη ζύμη (Ty1)

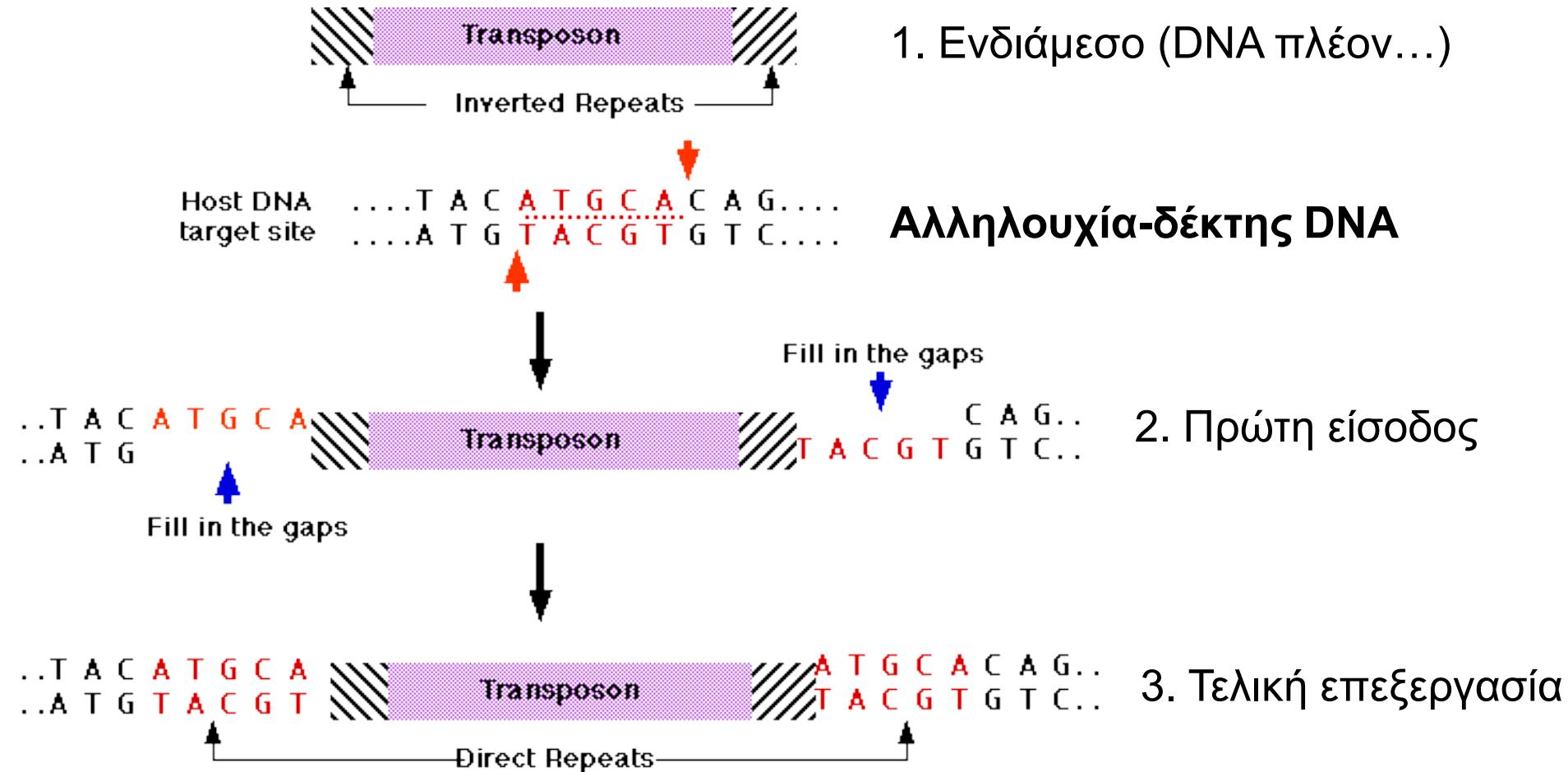


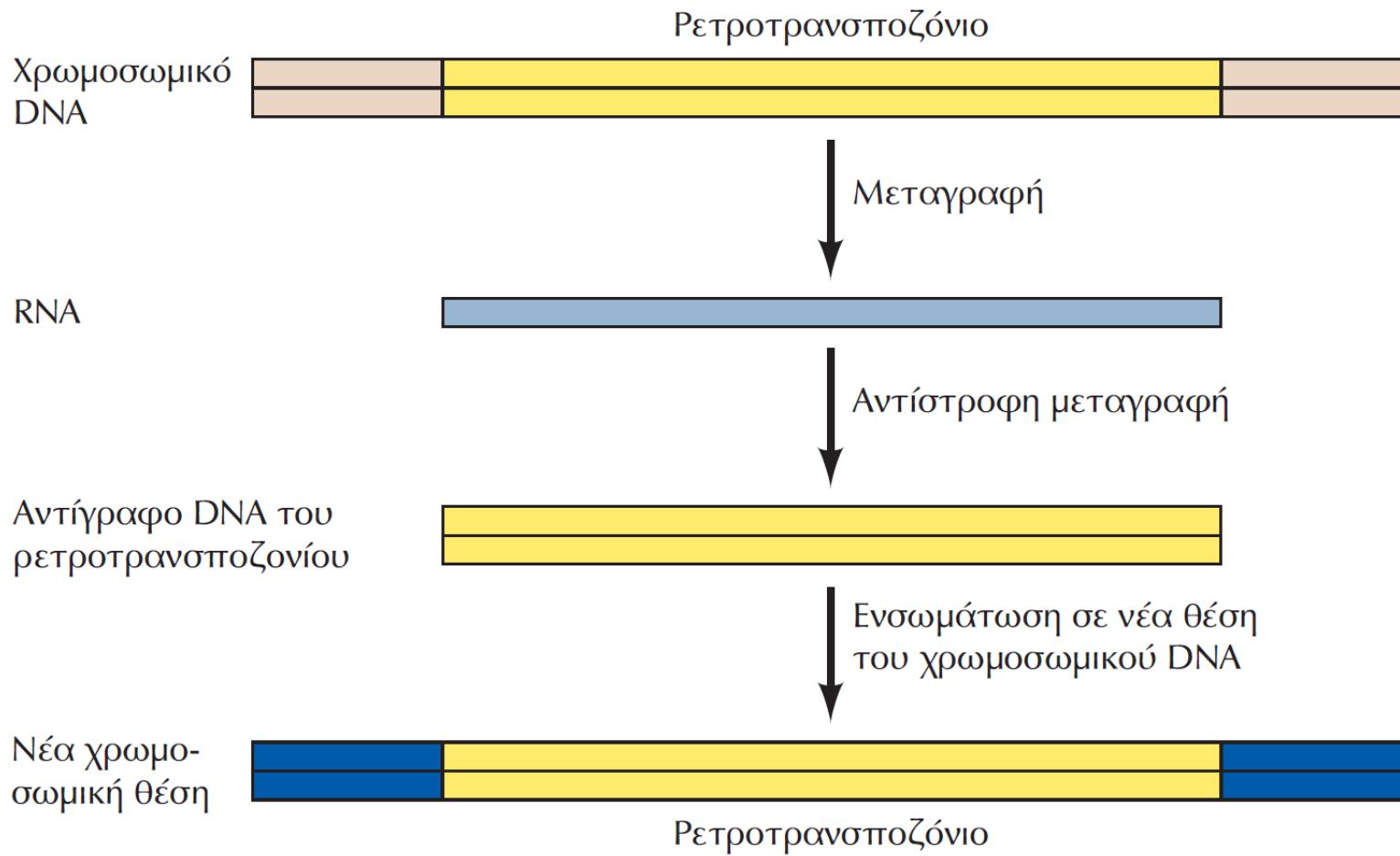
■ FIGURE 17.14 Transposition of the yeast Ty1 element.

SINE, LINE και ρετροϊόι



Εισδοχή στο DNA

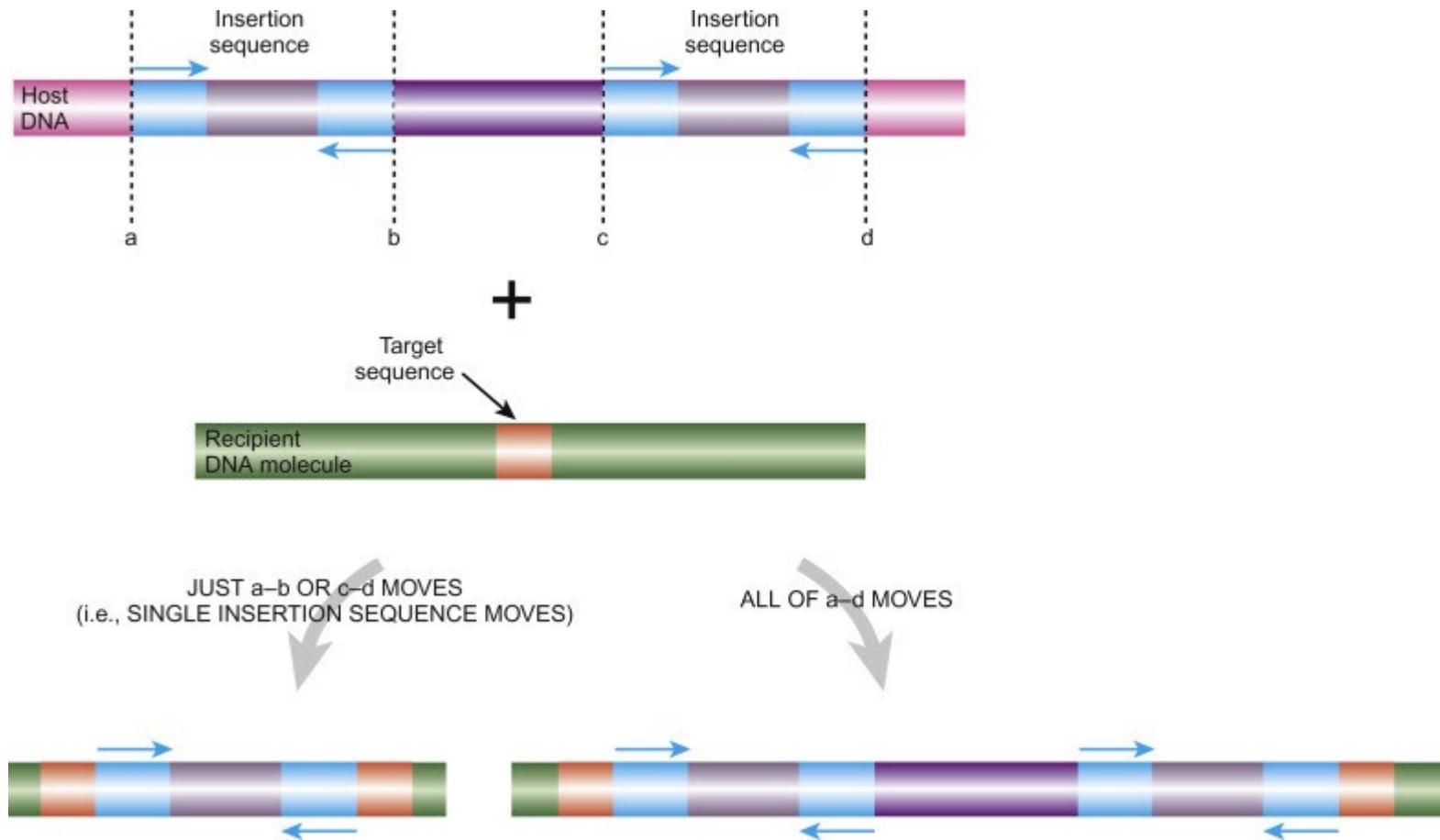


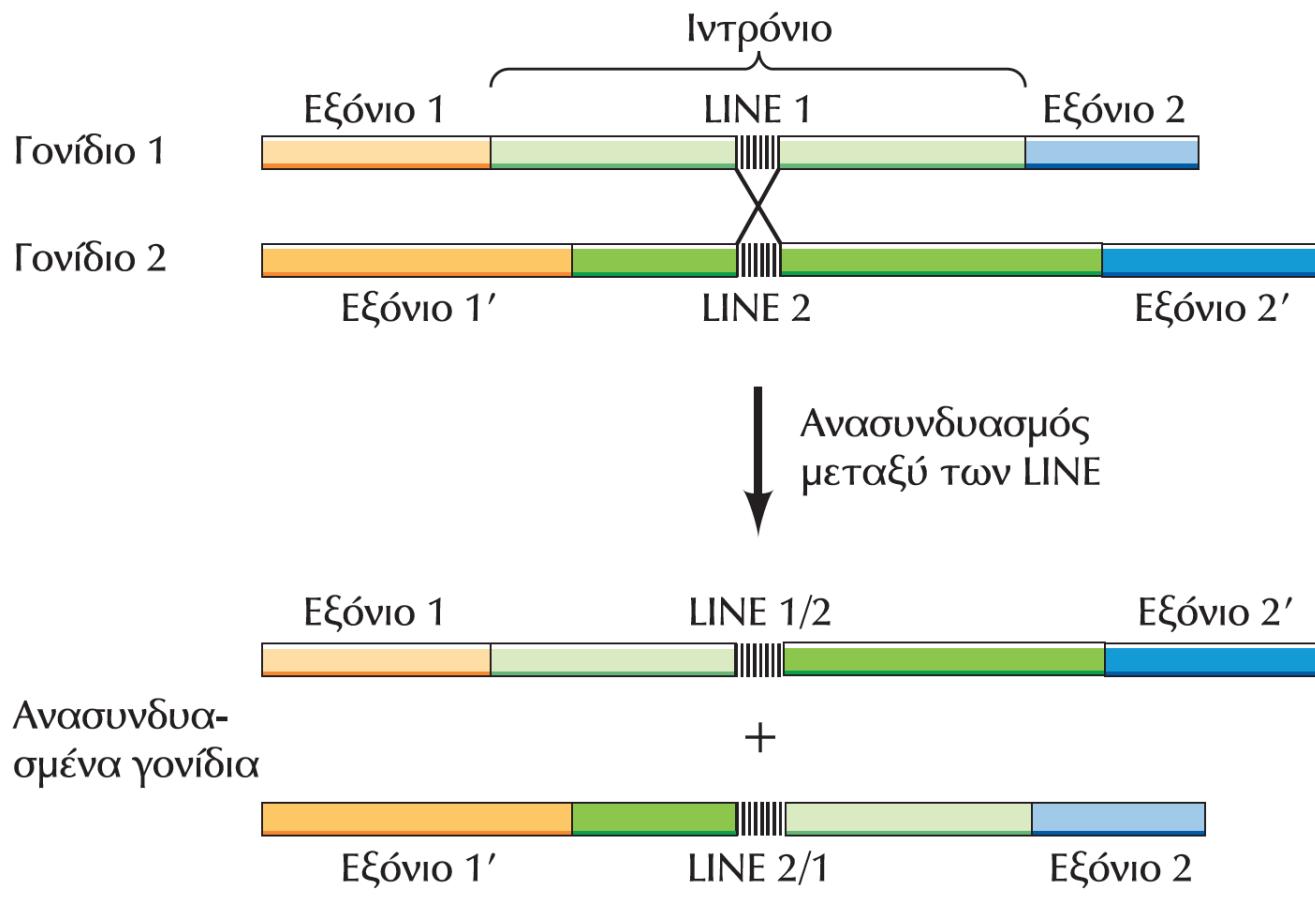


ΕΙΚΟΝΑ 5.8 Μετάθεση απλών ρετροτρανσποζονίων.

Ένα ρετροτρανσποζόνιο που συναντάται σε μια θέση χρωμοσωμικού DNA μεταγράφεται σε RNA και στη συνέχεια μετατρέπεται σε DNA με αντίστροφη μεταγραφή. Το **ρετροτρανσποζόνιο DNA** μπορεί κατόπιν να ενσωματωθεί σε μια **νέα χρωμοσωμική θέση**.

Μετάθεση σύνθετων τρανσποζονίων

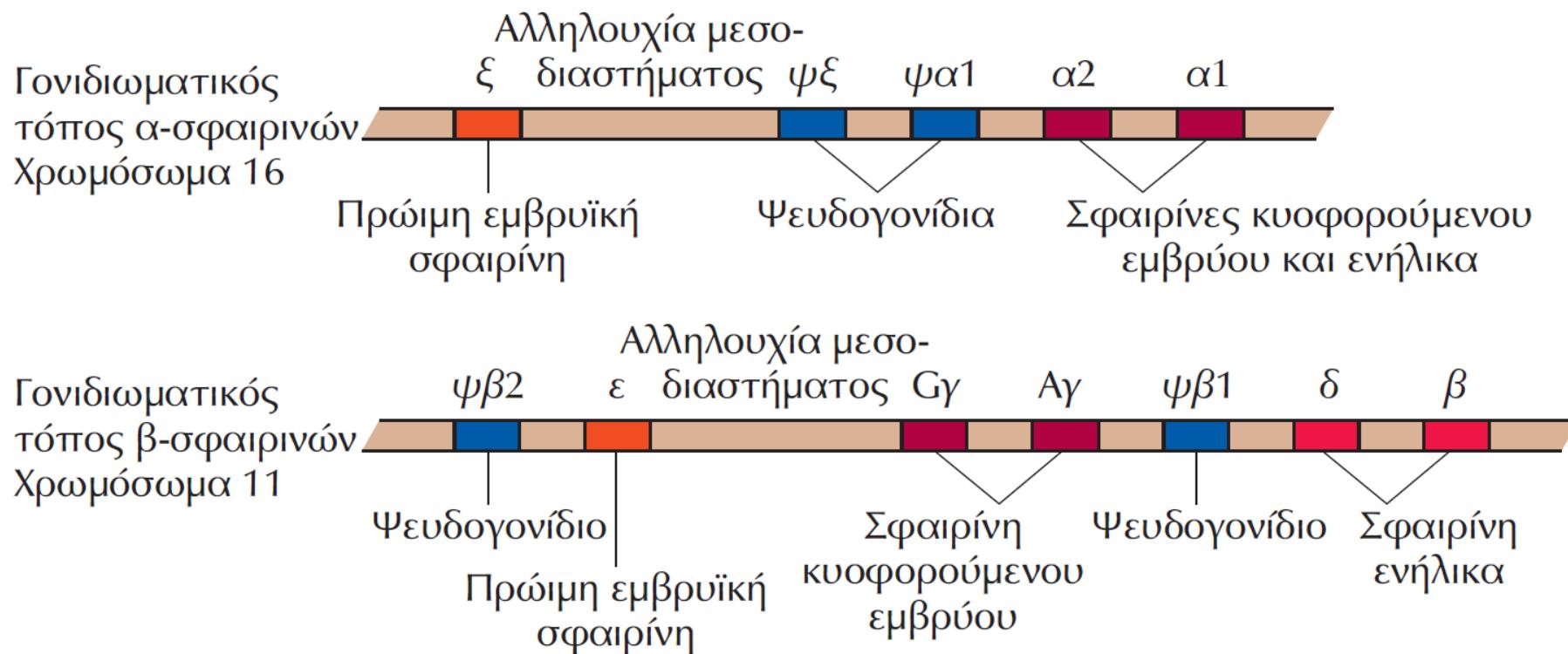




ΕΙΚΟΝΑ 6.12 Ανασυνδυασμός διαφορετικών γονιδίων μέσω επαναλαμβανομένων αλληλουχιών ρετροτρανσποζονίων LINE ενσωματωμένων σε εσώνιο.

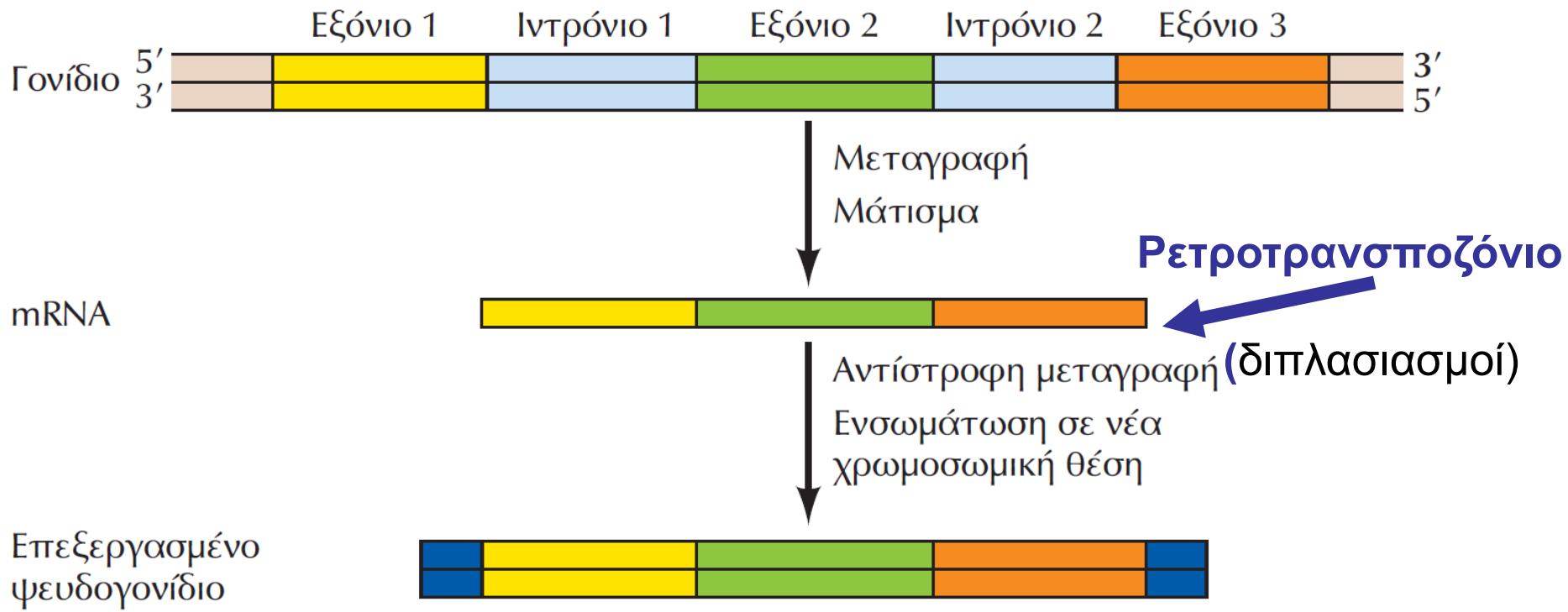
Ο ανασυνδυασμός μεταξύ επαναλαμβανόμενων αλληλουχιών που είναι ίδιες αλλά βρίσκονται σε διαφορετικές θέσεις στο γονιδίωμα μπορεί να οδηγήσει σε γονιδιακές ανακατατάξεις. Στο παράδειγμα αυτό, οι επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες εντοπίζονται μέσα σε ιντρόνια, με αποτέλεσμα ο ανασυνδυασμός τους να οδηγεί σε ανακατάταξη των αλληλουχιών **δύο διαφορετικών γονιδίων** που κωδικοποιούν πρωτεΐνες.

1.4. Ψευδογονίδια



ΕΙΚΟΝΑ 5.9 Οι οικογένειες γονιδίων των σφαιρινών.

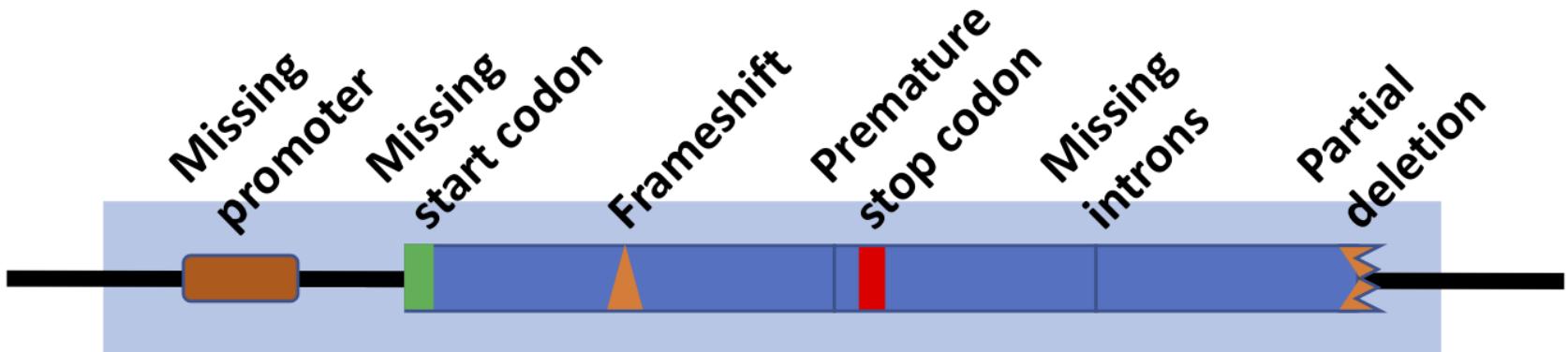
Τα μέλη των οικογενειών γονιδίων της α-σφαιρίνης και της β-σφαιρίνης του ανθρώπου συναντώνται σε ομάδες, στα χρωμοσώματα 16 και 11 αντίστοιχα. Εκτός από μη λειτουργικά αντίγραφα γονιδίων (ψευδογονίδια: **δεν δίνουν πρωτεΐνη**), καθεμία από τις δύο οικογένειες περιλαμβάνει γονίδια που εκφράζονται ειδικά σε πρώιμους εμβρυϊκούς ιστούς, εμβρυϊκούς ιστούς του κυήματος και ιστούς του ενήλικα.



ΕΙΚΟΝΑ 5.10 Σχηματισμός ενός επεξεργασμένου ψευδογονιδίου.

Η μεταγραφή και το μάτισμα ενός γονιδίου αποδίδει ένα μόριο mRNA από το οποίο έχουν απομακρυνθεί τα ιντρόνια. Ενώ γίνεται κανονική μεταγραφή από DNA σε RNA, στο προκύπτον μόριο mRNA δρουν **ρετροτρανσποζόνια**, το mRNA αντιγράφεται από την αντίστροφη μεταγραφάση και ποκύπτει ένα αντίγραφο cDNA χωρίς ιντρόνια.

Η ενσωμάτωση αυτού του cDNA στο χρωμοσωμικό DNA οδηγεί στον σχηματισμό ενός **επεξεργασμένου ψευδογονιδίου**.



Τα ψευδογονίδια μοιάζουν επιφανειακά με τα φυσιολογικά γονίδια, **σπάνια** μεταγράφονται μερικώς, αλλά **δεν μεταφράζονται ποτέ σε πρωτεΐνες** διότι:

Δεν έχουν λειτουργικό υποκινητή, επίσης

Δεν έχουν κωδικόνιο έναρξης ή τους λείπει αρχικό τμήμα του γονιδίου.

Περιέχουν αλλαγές στο πλαίσιο ανάγνωσης.

Περιέχουν πρόωρα κωδικόνια τερματισμού.

Τους λείπουν ιντρόνια ή τμήματα του γονιδίου.

Τα αρχικά και τελικά τμήματα του φυσιολογικού γονιδίου αφαιρούνται κατά τη διαδικασία της ενσωμάτωσης από τα ρετροτρανσποζόνια.

Αν ένα φαινομενικό ψευδογονίδιο δίνει πρωτεΐνη δεν είναι ψευδογονίδιο, αλλά **ψευδοψευδογονίδιο**.

Εικόνα:

https://en.wikipedia.org/wiki/Pseudogene#/media/File:Pseudogene_defects.png

ΠΕΙΡΑΜΑ-ΣΤΑΘΜΟΣ

Το γονιδίωμα του ανθρώπου

Στρατηγική αλληλούχισης του γονιδιώματος με χρήση κλώνων BAC που έχουν οργανωθεί σε συστοιχίες επικαλυπτόμενων τμημάτων ή συναρμολογήματα (contigs, continuous genome sequences) και έχουν χαρτογραφηθεί σε συγκεκριμένα χρωμοσώματα του ανθρώπου.

Γονιδιωματικό DNA

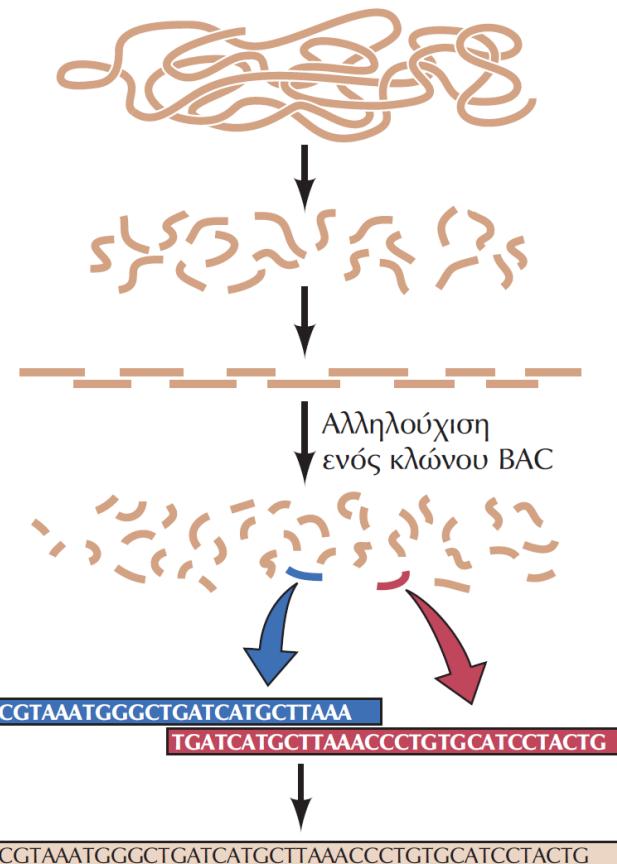
Βιβλιοθήκη κλώνων BAC

Χαρτογράφηση και οργάνωση συναρμολογημάτων μεγάλων κλώνων

Επιλογή κλώνων για αλληλούχιση με τυχαία στόχευση

Αλληλουχίες από τη μέθοδο της τυχαίας στόχευσης

Συναρμολόγηση της πλήρους αλληλουχίας



Eric Lander



Craig Venter

Το γονιδίωμα-στόχος τεμαχίζεται σε μεγάλα τμήματα, τα οποία κλωνοποιούνται...

...με αποτέλεσμα την παραγωγή μιας βιβλιοθήκης μεγάλων κλώνων σε φορέα κλωνοποίησης BAC.

Τα θραύσματα του γονιδιωματικού DNA οργανώνονται σε έναν φυσικό χάρτη...

...από τον οποίο επιλέγονται μεμονωμένοι κλώνοι BAC για να προσδιοριστεί η αλληλουχία τους με στρατηγική τυχαίας στόχευσης.

Οι αλληλουχίες των κλώνων συναρμολογούνται μεταξύ τους, ώστε να ανασυγκροτηθεί η πλήρης αλληλουχία του γονιδιώματος.

2. Οργάνωση του DNA σε χρωματίνη και χρωμοσώματα

Οργανισμός	Μέγεθος γονιδιώματος (Mb)*	Αριθμός χρωμοσωμάτων*
Σακχαρομύκητας (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)	12	16
Μυξομύκητας (<i>Dictyostelium</i>)	70	7
<i>Arabidopsis thaliana</i>	125	5
Αραβόσιτος (καλαμπόκι)	5.000	10
Κρεμμύδι	15.000	8
Κρίνος	50.000	12
Νηματώδης (<i>Caenorhabditis elegans</i>)	97	6
Μύγα των φρούτων (<i>Drosophila</i>)	180	4
Βάτραχος (<i>Xenopus laevis</i>)	3.000	18
Πνευμονόψαρο (lungfish)	50.000	17
Κοτόπουλο	1.200	39
Ποντίκι	3.000	20
Αγελάδα	3.000	30
Σκύλος	3.000	39
Άνθρωπος	3.000	23

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.3 Μεγέθη γονιδιώματος και αριθμοί χρωμοσωμάτων

*Ανά απλοειδές κύτταρο. Mb = εκατομμύρια ζεύγη βάσεων.

Οργάνωση χρωμοσωμικού DNA, ορολογία:

Χρωματίνη:

Σύμπλοκο ευκαρυωτικού DNA και ιστονών.

Διπλάσια ποσότητα πρωτεΐνης από DNA.

Ιστόνες: μικρές βασικές πρωτεΐνες που δεσμεύονται στο DNA, ίσης μάζα με του DNA.

Ίση μάζα με μη ιστονικές χρωμοσωμικές πρωτεΐνες (>1000 είδη).

Νουκλεόσωμα:

Βασική δομική μονάδα της χρωματίνης (147 bp).

Πυρηνικά σωμάτια του νουκλεοσώματος:

DNA και οκταμερές ιστονών (ή τετραμερές ομοδιμερών, χωρίς την H1).

Χρωματόσωμα:

Υπομονάδα χρωματίνης, 166 bp DNA γύρω από τις ιστόνες συν η H1 (= πυρηνικά σωμάτια του νουκλεοσώματος συν η H1).

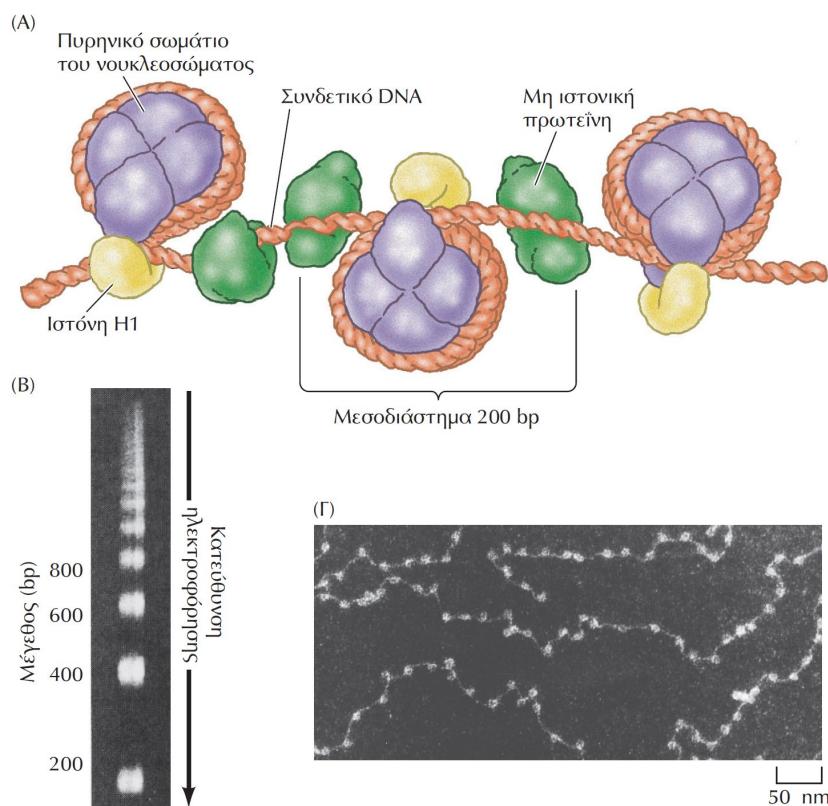
Ευχρωματίνη: αποσυμπυκνωμένη χρωματίνη.

Ετεροχρωματίνη: μεγάλη συμπύκνωση χρωματίνης από επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες (κεντρομερή και τελομερή).

Χρωμοσώματα, αποτελούνται από **χρωματίδες**, φέρουν **κεντομερή**.

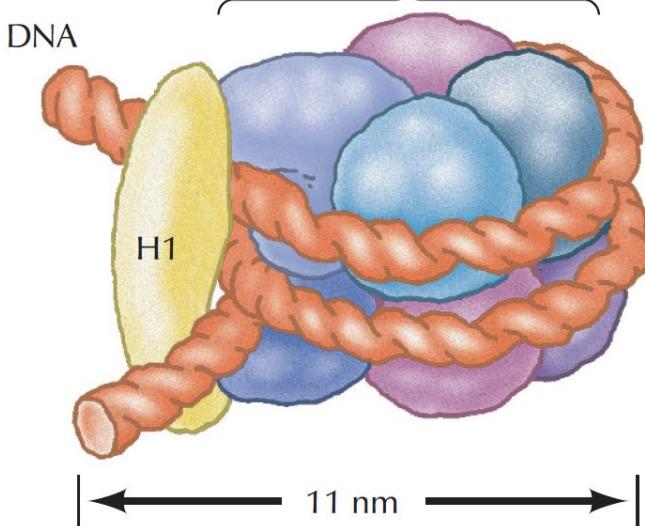
Ιστόνη	Μοριακό βάρος	Αριθμός αμινοξέων	Περιεκτικότητα (%) σε Lys + Arg
H1	22.500	244	30,8
H2A	13.960	129	20,2
H2B	13.774	125	22,4
H3	15.273	135	22,9
H4	11.236	102	24,5

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.4 Οι σημαντικότεροι τύποι ιστονών

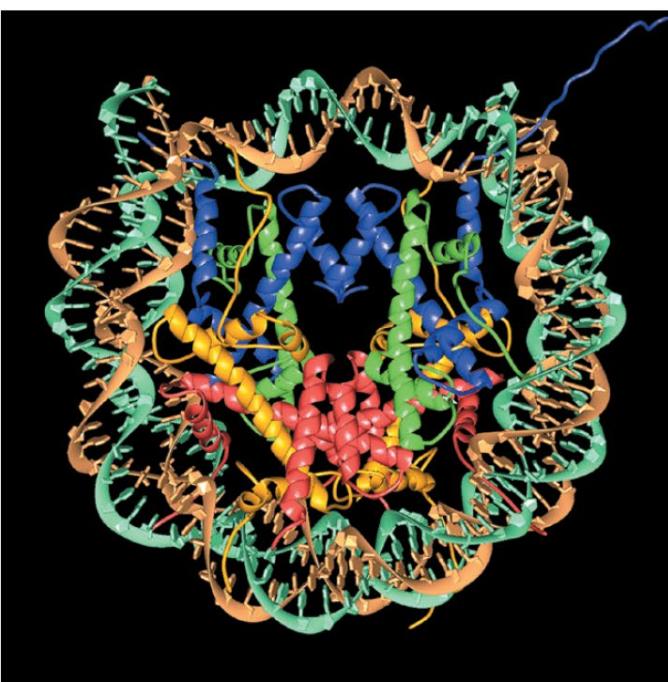


ΕΙΚΟΝΑ 5.11 Η οργάνωση της χρωματίνης σε νουκλεοσώματα. (Α) Το DNA τυλίγεται γύρω από ιστόνες σε πυρηνικά σωμάτια νουκλεοσώματος και σφραγίζεται από την ιστόνη H1. Μη ιστονικές πρωτεΐνες προσδένονται στο συνδετικό DNA μεταξύ των πυρηνικών σωματίων νουκλεοσώματος. (Β) Ηλεκτροφόρηση σε πήκτωμα που αναλύει θραύσματα DNA τα οποία προήλθαν από μερική πέψη της χρωματίνης με μικροκοκκική νουκλεάση. Το συνδετικό DNA μεταξύ των πυρηνικών σωματίων νουκλεοσώματος είναι ιδιαίτερα ευαίσθητο στη νουκλεάση, με αποτέλεσμα η μερική πέψη της χρωματίνης να αποδίδει τμήματα DNA πολλαπλάσια των 200 bp. (Γ) Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου που δείχνει μια ξεδιπλωμένη ίνα χρωματίνης, η οποία εμφανίζει τη χαρακτηριστική εικόνα κομπολογιού. (Β, ευγενική προσφορά του Roger Kornberg, Stanford University).

(A) Οκταμερές ιστονών (από ομοδιμερή των H2A, H2B, H3 και H4)



(B)



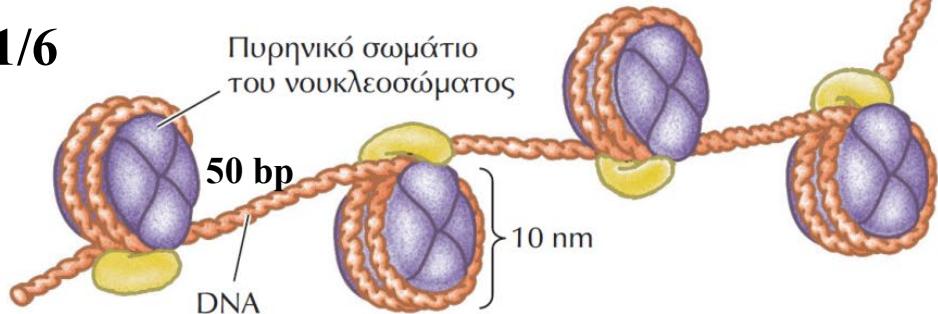
ΕΙΚΟΝΑ 5.12 Η δομή ενός χρωματοσώματος.

(A) Ένα **χρωματόσωμα** περιέχει δύο πλήρεις στροφές DNA (166 bp) που σφραγίζονται από ένα μόριο H1. Αν αφαιρέσουμε την ιστόνη H1 και το συναφές DNA, λαμβάνεται το μικρότερο **νουκλεόσωμα** που αντιστοιχεί σε 147 bp DNA τυλιγμένο κατά 1,67 στροφές γύρω από το οκταμερές των ιστονών. Το νουκλεόσωμα αποτελείται δηλαδή από τα ομοδιμερή των ιστονών H2A, H2B, H3 και H4 περιβαλλόμενα από DNA.

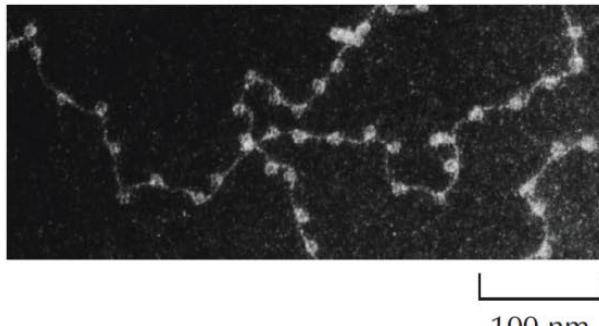
(B) Μοντέλο του πυρηνικού σωματίου του νουκλεοσώματος. Οι δύο αλυσίδες DNA εμφανίζονται με καφέ και γαλαζοπράσινο χρώμα. Οι ιστόνες φαίνονται με μπλε (H3), πράσινο, (H4) κίτρινο (H2A) και κόκκινο (H2B). (Από τη δημοσίευση των K. Luger et al., 1997. *Nature* 389: 251.)

1/50

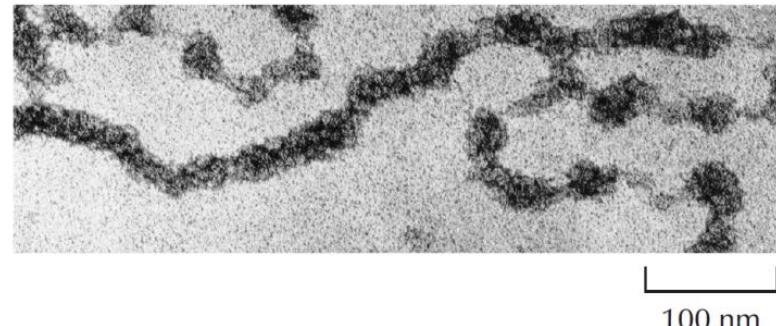
1/6



Íνα διαμέτρου 10 nm



Íνα διαμέτρου 30 nm



ΕΙΚΟΝΑ 5.13 Ίνες χρωματίνης.

Από το πακετάρισμα του DNA σε νουκλεοσώματα (147 bp) προκύπτει μια **ίνα χρωματίνης** με διάμετρο περίπου 10 nm. Με περαιτέρω αναδίπλωση η χρωματίνη συμπυκνώνεται σε μια ίνα διαμέτρου 30 nm, η οποία περιέχει περίπου έξι νουκλεοσώματα σε κάθε στροφή. (Ευγενική προσφορά των Ada L.Olins και Donald E. Olins, Oak Ridge National Laboratory.)

Προβολή με χρωμοσώματα-χρωματίνη

<file:///E:/TheCell/cooper5e/animation0501.html>

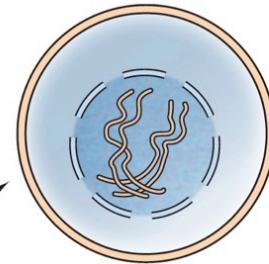
The male nuclear diploid genome extends for 6.27 Gigabase pairs (Gbp), is 205.00 cm (cm) long and weighs 6.41 picograms (pg).

Female values are 6.37 Gbp, 208.23 cm, 6.51 pg.

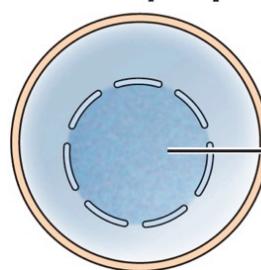
<https://bmcresnotes.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13104-019-4137-z>

Στο αρχικό στάδιο της μίτωσης (πρόφαση), τα χρωμοσώματα συμπυκνώνονται και μετακινούνται στο κέντρο του κυττάρου.

Πρόφαση



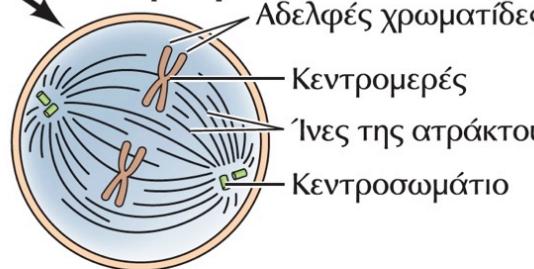
Μεσόφαση



Αποσυμπυκνωμένη χρωματίνη

Στη μετάφαση, τα έντονα συμπυκνωμένα χρωμοσώματα αποτελούνται από δύο πανομοιότυπα αντίγραφα (τις αδελφές χρωματίδες) τα οποία είναι συνδεδεμένα στο κεντρομερές. Οι ίνες της μιτωτικής ατράκτου προσδένονται στο κεντρομερές.

Μετάφαση

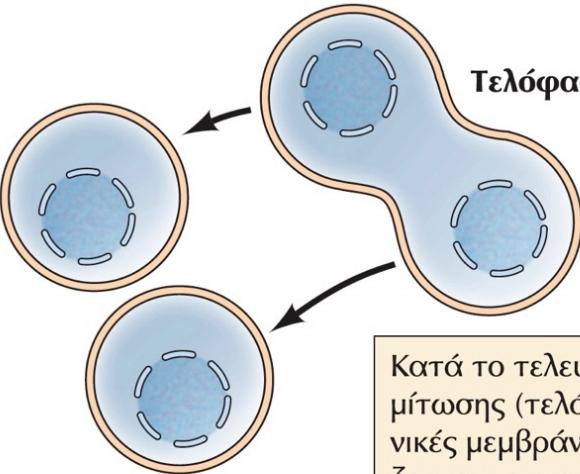


Αδελφές χρωματίδες
Κεντρομερές
Ίνες της ατράκτου
Κεντροσωμάτιο

Ανάφαση

Στην ανάφαση, οι αδελφές χρωματίδες διαχωρίζονται μεταξύ τους και μετακινούνται στους διαμετρικά αντίθετους πόλους του κυττάρου.

Τελόφαση

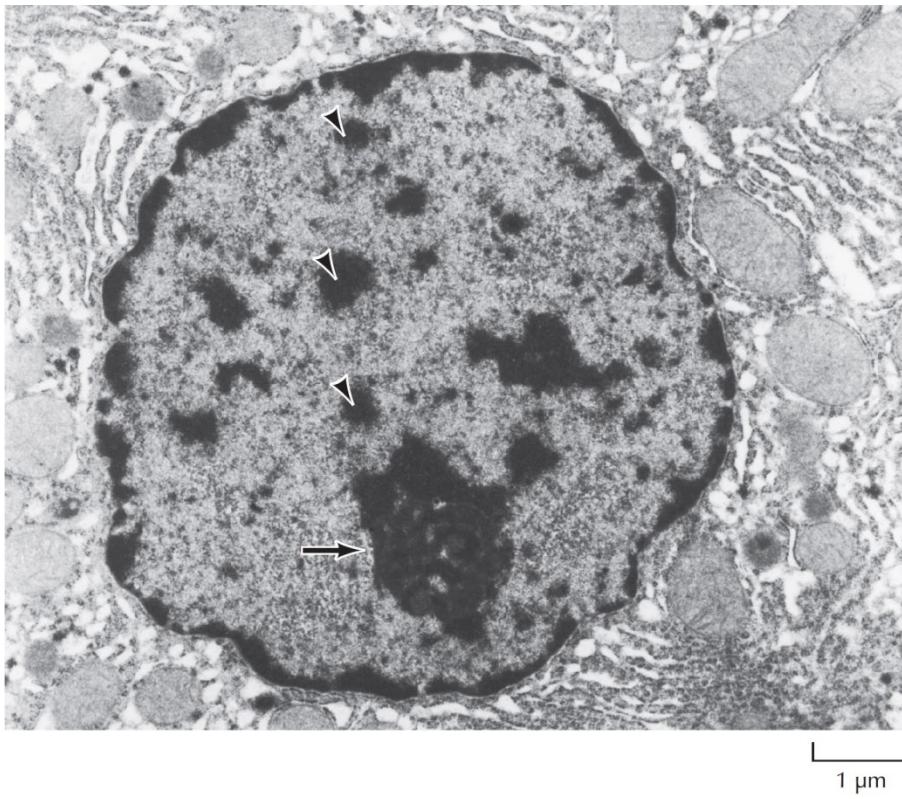


Κατά το τελευταίο στάδιο της μίτωσης (τελόφαση), οι πυρηνικές μεμβράνες ανασχηματίζονται και τα χρωμοσώματα αποσυμπυκνώνονται.

Στη συνέχεια, σχηματίζονται με κυτταρική διαίρεση δύο θυγατρικά κύτταρα.

ΕΙΚΟΝΑ 6.23 Τα χρωμοσώματα κατά τη μίτωση.

Εφόσον το DNA έχει αντιγραφεί κατά τη μεσόφαση, το κύτταρο που εισέρχεται στη μίτωση περιέχει ήδη δύο πανομοιότυπα διπλά αντίγραφα κάθε χρωμοσώματος.



ΕΙΚΟΝΑ 5.14 Μεσοφασική χρωματίνη.

Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου που δείχνει έναν πυρήνα σε μεσόφαση. Η ευχρωματίνη είναι κατανεμημένη σε όλο τον πυρήνα. Η ετεροχρωματίνη υποδεικνύεται με τριγωνικές σφήνες και ο πυρηνίσκος με βέλος. (Ευγενική προσφορά των Ada L.Olins και Donald E. Olins, Oak Ridge National Laboratory.)



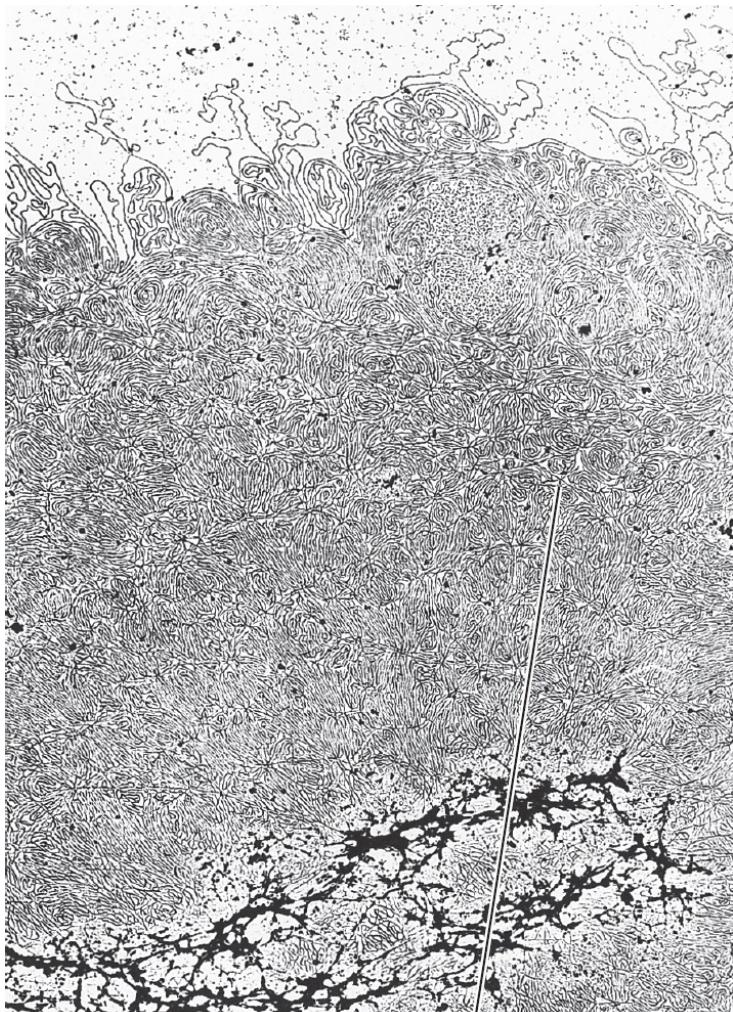
1/10000



10 μm

ΕΙΚΟΝΑ 5.15 Συμπύκνωση της χρωματίνης κατά τη μίτωση.

Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης που δείχνει μεταφασικά χρωμοσώματα. Έχει προστεθεί τεχνητό χρώμα. (Biophoto Associates/Photo Researches, Inc.)



Πρωτεϊνική
σκαλωσιά

Βρόχοι DNA

ΕΙΚΟΝΑ 5.16 Δομή των μεταφασικών χρωμοσωμάτων.

Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου που δείχνει βρόχους DNA προσδεδεμένους στην πρωτεϊνική σκαλωσιά μεταφασικών χρωμοσωμάτων από τα οποία έχουν αφαιρεθεί οι ιστόνες. (Από τη δημοσίευση των J. R. Paulson και U. K. Laemmli, 1977, *Cell* 12: 817.)

Τέλος ενότητος 6