

УДК 576.31  
ББК 28.05  
К70



*Издание осуществлено при поддержке Российского фонда  
фундаментальных исследований по проекту № 09-04-07006*

**Коряков, Д. Е.**

Хромосомы. Структура и функции / Д. Е. Коряков, И. Ф. Жимулёв ; отв. ред. Л. В. Высоцкая ; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т хим. биологии и фундамент. медицины, Ин-т цитологии и генетики, Мин-во образования и науки РФ, Федеральное агентство по образованию, Новосиб. гос. ун-т. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. — 258 с.

ISBN 978-5-7692-1045-7

Книга посвящена носителям наследственной информации — хромосомам. В сжатой форме изложено современное представление об их структуре и функциях, а также даны короткие экскурсы в историю исследования хромосом. Приведены данные о ДНК вирусов, нуклеоидах бактерий, хромосомах пластид и митохондрий. Основная часть книги посвящена митотическим, мейотическим и интерфазным хромосомам эукариот. Обсуждены такие вопросы, как организация гетерохроматина, теломер и центромер. Рассмотрены поведение хромосом в клеточном и жизненном циклах, определение пола, дозовая компенсация, диминуция хроматина и хромосом, структура нуклеосом и другие темы. Материал книги состоит из 18 глав, объединенных по смыслу в три части, посвященные хранению, реализации и передаче генетической информации. Книгу иллюстрируют более сотни схем и фотографий и сопровождают указатели имен, терминов, латинских названий организмов, названий генов и белков, а также список литературы. Книга рассчитана на студентов, аспирантов, молодых исследователей, а также всех, кто интересуется проблемами организации и работы хромосом.

*Рецензенты*

академик Г. П. Георгиев  
доктор биол. наук Е. С. Беляева  
доктор биол. наук А. С. Графодатский

Утверждено к печати Ученым советом  
Института цитологии и генетики СО РАН

ISBN 978-5-7692-1045-7

© Коряков Д. Е., Жимулёв И. Ф., 2009  
© Институт химической биологии и фундаментальной  
медицины СО РАН, 2009  
© Институт цитологии и генетики СО РАН, 2009  
© Новосибирский государственный университет, 2009  
© Оформление. Издательство СО РАН, 2009



## ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ АВТОРОВ .....	6
<b>ЧАСТЬ 1. ХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ .....</b>	<b>8</b>
Глава 1. История открытия хромосом и их многообразие .....	—
1.1. Открытие хромосом и их связь с наследственностью .....	—
1.2. Многообразие хромосом .....	12
Глава 2. Хромосомы вирусов и бактерий .....	14
2.1. Хромосомы вирусов .....	15
2.2. Вириды .....	16
2.3. Хромосомы бактерий .....	17
Глава 3. Хромосомы пластид и митохондрий .....	19
3.1. Неядерное наследование .....	—
3.2. Хромосомы пластид .....	21
3.3. Хромосомы митохондрий .....	22
3.4. Хромосомы митохондрий человека .....	23
3.5. Взаимодействие между хромосомами ядра, пластид и митохондрий .....	26
Глава 4. Митотические хромосомы .....	27
4.1. Число и морфология хромосом .....	—
4.2. Дифференциальные окраски .....	33
4.3. Состав ДНК разных полос. Изохоры .....	36
4.4. Исследование хромосом с помощью FISH .....	39
4.5. Хромосомные перестройки .....	44
4.6. Синтения .....	47
4.7. А- и В-хромосомы .....	51
Глава 5. Гетерохроматин .....	53
5.1. Различия эу- и гетерохроматина .....	—
5.2. Время репликации гетерохроматина .....	55
5.3. Состав ДНК гетерохроматина .....	57
5.4. Гены в гетерохроматине .....	59
5.5. Гетерохроматин и рекомбинация .....	60
Глава 6. Хромосомы при созревании гамет .....	61
6.1. Хромосомы типа “ламповых щеток” .....	—
6.2. Y-хромосома в сперматоцитах первого порядка самцов дрозофил .....	64



Глава 7. Политенные хромосомы .....	66
7.1. Условия возникновения политении и ее распространение в природе .....	—
7.2. Хромомерная организация политенных хромосом .....	71
7.3. Пуфы в политенных хромосомах .....	72
7.4. Гетерохроматин в политенных хромосомах .....	77
7.5. Политенные хромосомы в генетических исследованиях .....	80
Глава 8. Интерфазное ядро .....	82
8.1. Ядерный матрикс .....	—
8.2. Ядрышко .....	84
8.3. Положение хромосом в интерфазном ядре .....	87
<b>ЧАСТЬ 2. РЕАЛИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ .....</b>	<b>91</b>
Глава 9. Нуклеосомная организация хромосом .....	—
9.1. Уровни упаковки ДНК в хромосомах .....	—
9.2. Структура нуклеосомы .....	94
9.3. Ковалентные модификации гистонов и ДНК .....	98
9.4. АТФ-зависимое ремоделирование хроматина .....	100
9.5. Теория гистонового кода .....	101
Глава 10. Эпигенетика .....	102
10.1. Что такое эпигенетика .....	—
10.2. Эпигенетика в онтогенезе .....	104
10.3. “Генетическое молчание” ( <i>silencing</i> ) .....	106
10.4. Эффект положения гена .....	107
10.5. Модификаторы эффекта положения гена .....	110
Глава 11. Молекулярные механизмы эпигенетических и неэпигенетических процессов .....	112
11.1. Гетерохроматин в хромосомах дрозофилы и млекопитающих .....	—
11.2. “Гетерохроматин” в хромосомах дрожжей .....	114
11.3. РС- и TRX-зависимая регуляция активности генов .....	116
11.4. Транскрипция .....	119
<b>ЧАСТЬ 3. ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ .....</b>	<b>122</b>
Глава 12. Половые хромосомы .....	—
12.1. Ауросомы и половые хромосомы .....	—
12.2. Происхождение и эволюция половых хромосом .....	125
12.3. Половые хромосомы у <i>Drosophila miranda</i> .....	130
12.4. Y-хромосома человека .....	132
Глава 13. Как половые хромосомы определяют пол .....	134
13.1. Определение пола у <i>Drosophila melanogaster</i> .....	—
13.2. Определение пола у <i>Caenorhabditis elegans</i> .....	138



13.3. Определение пола у млекопитающих .....	140
13.4. Определение пола у птиц и насекомых с половыми хромосомами ZW .....	142
13.5. Определение пола у растений .....	143
Глава 14. Дозовая компенсация .....	—
14.1. Дозовая компенсация у млекопитающих .....	144
14.2. Дозовая компенсация у <i>Drosophila melanogaster</i> .....	148
14.3. Дозовая компенсация у <i>Caenorhabditis elegans</i> .....	150
14.4. Хромосома 4 у <i>Drosophila melanogaster</i> .....	152
Глава 15. Хромосомы в жизненном и клеточном циклах эукариот .....	153
15.1. Хромосомы в жизненном цикле .....	—
15.2. Митоз и клеточный цикл .....	155
15.3. Мейоз .....	159
15.4. Кроссинговер и сестринский хроматидный обмен .....	162
15.5. Сцепление хроматид в митозе и мейозе .....	169
15.6. Синаптонемный комплекс .....	172
15.7. Половые хромосомы в мейозе .....	175
Глава 16. Диминуция хроматина и хромосом .....	178
16.1. С-парадокс .....	—
16.2. Диминуция у аскарид .....	182
16.3. Диминуция у инфузорий .....	185
16.4. Диминуция у циклопов .....	190
16.5. Диминуция у двукрылых насекомых .....	192
16.6. Элиминация хромосом и определение пола у насекомых .....	193
Глава 17. Центромера .....	198
17.1. Роль центромер .....	—
17.2. Последовательность ДНК центромер .....	—
17.3. Неоцентромеры .....	200
17.4. Центромера как эпигенетическая структура. Кинетохор .....	204
Глава 18. Теломера .....	208
18.1. “Проблема концевой репликации” и состав ДНК теломер .....	—
18.2. Пространственная структура теломер .....	210
18.3. Теломераза и другие белки теломер .....	212
18.4. Теломеразо-независимые теломеры .....	215
18.5. Теломеры в хромосомах дрозофилы .....	216
18.6. Теломеры, старение и рак .....	217
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	220
Комментарии и дополнения .....	221
Литература и Интернет-ресурсы .....	228
Сокращения широкоиспользуемых латинских названий .....	241
Другие сокращения и обозначения .....	—
Именной указатель .....	242
Предметный указатель .....	245
Указатель латинских названий .....	249
Указатель названий генов, белков и хромосомных перестроек .....	253