برگی از درخت المپیاد زیست‌شناسی

زیست‌شناسی مولکولی

مؤلفین:

بنیامین موسوی اصل، دینا موسوی اصل

وقتی تصمیم جدی می‌گیری که شروع کنی به المپیاد خوندن برای این نیست که چیزی رو به دیگران اثبات کنی، بلکه برای این‌که به خودت اثبات کنی که می‌تونی با تلاش کردن و وقت گذاشتن به هدفت برسی یا خیلی بهش نزدیک بشی.
وقتی شروع می‌کنی به المپیاد خوندن، برچسب المپیادی تو مدرسه روت می‌چسبه. دیگه می‌فهمی که باید متفاوت‌تر باشی و متفاوت‌تر عمل کنی. باید برای پیمودن این مسیر کفش آهنی به پات کنی، یکسری از تفریحات رو کنار بذاری (مثل تو اینترنت چرخیدن، با گوشی بازی کردن و ...) و ساعت‌های بیشتری رو به مطالعه و تفکر کردن و کلنجار رفتن با مسائل صرف کنی. باید از بعضی تفریحات به خواست خودت و نه خواست دیگران (پدر، مادر، معلم، مشاور و ...) بزنی، چون تویی که تصمیم اول رو باید بگیری و تو این مسیر سخت قدم برداری، دیگران فقط می‌تونن کمک و همراهت باشن. نباید بذاری برای قدم گذاشتن تو این مسیر سخت دیگران برای تو تصمیم بگیرن. باید تمام سبک و سنگین‌هات و بالا و پایین‌هات رو بکنی و بعد تصمیم بگیری، چون در این صورتِ که می‌تونی این مسیر با هر نتیجه‌ای که در انتها برات داره، به یکی از بزرگترین تجربه‌های زندگیت در شروع دوران نوجوانی و جوانی تبدیل کنی، و در انتهای مسیر می‌تونی با یک نتیجهٔ خوب لذت کسب این تجربه رو دو چندان بکنی.
وقتی زمان شروع مرحلهٔ اول، بعد دوم و سوم می‌رسه باید مثل یه دونده که در یک مسابقه شرکت می‌کنه از قبل آمادگی لازم رو در تمرینات کسب کرده باشی، تا با صدای شروع (شلیک گلوله) تلاش نهاییت رو شروع کنی. قبل از شروع و در حین دوران مسابقه باید آمادگی خودت رو با خوب تمرین کردن مثل یک ورزشکار بالا ببری، ولی ورزش تو بیشتر فکریه و البته باید علاوه بر مطالعه، خوب به جسم و روحتم برسی (مثل ورزش، تفریح به موقع و مناسب و ...) تا روحت رو برای این تجربه آماده کنی.
مثل هر کاری شروع به المپیادی شدن نیاز به ملزوماتی داره که باید در سال‌های قبل و یا یکی یا دو سال مونده به پایه دهم و یازدهم آماده کنی. مثلاً برای شرکت در المپیاد زیست‌شناسی باید در پایه‌های هفتم، هشتم و نهم بر کتاب علوم کامل مسلط باشی و در این سال‌ها با افزایش ساعت مطالعه منابع ابتدایی و مقدماتی رو شروع به مطالعه کرده باشی تا با آمادگی مناسبی بتونی در المپیاد زیست‌شناسی در پایه یازدهم شرکت کنی. یا مثلاً برای شرکت در المپیاد ریاضی باید در دورهٔ اول متوسطه ریاضی رو به حد خوبی یاد گرفته باشی و سعی کنی تا با مسائل فراتر از کتاب درسی کلنجار بری و بتونی زمان زیادی رو برای پیدا کردن راه‌حل یک مسئله صرف کنی.

المپیاد خوندن با توجه به تغییر نظام آموزشی در مدارس کشور متفاوت شده است، و دانش‌آموزان در دورهٔ دوم متوسطه زمان کمتری برای آشنایی با انواع المپیاد و مباحث موجود در آن‌ها دارند. البته برخی از مدارس در سراسر کشور با توجه به داشتن هر دو دورهٔ دبیرستان و از پایه‌های هفتم به بعد سعی در آموزش و استعدادیابی برای سرمایه‌گذاری در این مسیر دارند. و با توجه به شرایط موجود برای دانش‌آموزانی که در مناطق محروم و یا مدارس غیرخاص تحصیل می‌کنند آشنایی و حرکت در مسیر المپیاد کمی سخت یا دشوار شده است، ولی المپیاد یک تجربه است برای نوع دیگری از زندگی، تلاش آموزنده برای شرکت در کنکور و یا یادگرفتن تلاش در مسیرهای سخت برای زندگی آینده.

امید می‌رود که با انتخابی درست، مسیر المپیاد را پیش‌رو داشته باشید و ما نیز با ارائهٔ این منبع آموزشی، گامی هر چند کوچک در تسهیل طی این مسیر، برایتان برداشته باشیم.

لازم می‌دانم از دوست عزیز و جوانم آقای بنیامین موسوی که قبول زحمت کردن و طی چند سال اخیر پیگیر تألیف و ویرایش کتاب بودند کمال تشکر را داشته باشم.

کتاب حاضر برای دانش‌آموزان علاقه‌مند به المپیاد زیست‌شناسی تألیف شده، و سعی شده تا این کتاب بر مباحث زیست مولکولی مورد نیاز برای شرکت در این المپیاد منطبق باشد.

لازم می‌دانم از تمامی کسانی که در تولید این اثر نقش داشتند کمال تشکر را داشته باشم و از شما دوست عزیز نیز به خاطر نواقص و کمبودهای احتمالی طلب عفو دارم. از شما مخاطب گرامی انتظار می‌رود عیوب و ایرادات کار را به ما ارجاع دهید تا در چاپ‌های بعدی مورد توجه قرار گیرد.

با تشکر

رسول حاجی زاده مدیر انتشارات خوشخوان

پیشگفتار مؤلف

امروز نه آغاز و نه انجام جهان است　　ای بس غم و شادی که پس پرده نهان است
آبی که بر آسود زمینش بخورد زود　　دریا شود آن رود که پیوسته روان است
"هوشنگ ابتهاج"

سخنی با دوست عزیزم

یکی از مباحثی که در المپیاد زیست‌شناسی با آن سر و کار دارید و بخشی قابل توجه از سؤالات را به خود اختصاص می‌دهد زیست‌شناسی مولکولی است. در این شاخه از زیست‌شناسی که نسبتاً جدیدتر محسوب می‌شود، فرآیند شارش اطلاعاتی که در ژن‌ها ذخیره شده و چگونگی تظاهر آن در سایر ماکرومولکول‌ها بررسی می‌شود.

نظر به این‌که دانش‌پژوهان عزیز در راه المپیاد با مباحث گسترده‌ای جهت مطالعه روبه‌رو می‌شوند، برای آنان‌که در شروع راه هستند مطالعهٔ هر شاخه از زیست‌شناسی از کتبی که در عین سادگی و قابل فهم بودن مباحث اصلی را پوشش دهند، لازم است. در زیست‌شناسی مولکولی بیشتر منابع، شما را با حجم زیادی از اطلاعات روبه‌رو می‌کنند که در ابتدای راه شاید موجب سردرگمی شود. لذا بر آن شدیم کتاب با درسنامه‌ای با هدف آشنایی شما با الفبای زیست‌شناسی مولکولی تهیه کنیم که بیان آن به گونه‌ای باشد که صرفاً با داشتن پیش زمینهٔ کتب دبیرستانی، روان و به آسانی قابل درک به نظر برسد.

خوشبختانه طراحی سؤالات المپیاد در بخش زیست‌شناسی مولکولی در سال‌های اخیر به شکلی بوده که شما با دانستن الفبای آن، با تحلیل و فکر کردن به داده‌های سؤال قادر به رسیدن به جواب باشید. برای تمرین و آشنایی شما با این فرآیند، علاوه بر سؤالات سال‌های گذشته، در انتهای هر فصل سؤالاتی طراحی و آورده شده که بخشی از آموزش شما در هر فصل است، لذا پیش از این‌که به پرسش‌های هر فصل به عنوان خودآزمایی بنگرید، در نظر داشته باشید که مقرر است استفاده از دانش قبلی در کنار بهره بردن از اطلاعات سؤال و تحلیل کردن را تمرین کنید. همچنین، در صورت دشواری در فهم کامل سؤالات در نگاه اول نترسید! نکتهٔ دیگری که قرار است بیاموزید این است که بتوانید از اطلاعات اضافه‌ای که بعضاً در سؤالات به قصد سردرگم کردن شما آورده می‌شود چشم بپوشید. به این سبب که بیشتر دانش‌پژوهان سؤالات سال‌های اخیر را به عنوان خودآزمایی استفاده می‌کنند که در کتبی با این منظور گردآوری شده‌اند از آوردن آن‌ها خودداری کرده‌ایم.

موضوع دیگر این که علیرغم تلاش برای چاپ رنگی کتاب امکان آن در ویرایش اول مهیا نشد لیکن برای مشاهدهٔ تصاویر کتاب به صورت تمام رنگی می‌توانید از QR کدی که در انتهای مقدمه آماده است استفاده نمایید.

همانند هر کتاب یا درسنامه‌ای، قطعاً این کتاب نیز خالی از اشکال نیست، خصوصاً که به علت پاره‌ای از مشکلات، چاپ این کتاب بیش از مدت پیش‌بینی شده به طول انجامید. لذا صمیمانه منتظر نظرات و پیشنهادات شما هستیم تا انشالله اصلاحات، در ویرایش‌های بعدی کتاب ترتیب اثر داده شود.
امیدوارم این کتاب کمکی کند به افزایش دانش و در عین حال موفقیت شما در این مسیر

در نهایت لازم میدانم از مادر عزیزم که در تألیف این کتاب با دانش و تجربه تدریس خود کمک شایانی به من کرد تشکر کنم. از آقای وزیر زاده عزیز که پیگیر آماده شدن کتاب به شکل مطلوب بودند و آقای حاجی‌زاده مدیریت محترم انتشارات خوشخوان بابت شرایطی که مهیا کرده اند سپاسگذارم.

از طریق زیر می‌توانید با ما در ارتباط باشید:

Ben.mosavi@gmail.com

بنیامین موسوی اصل، دینا موسوی اصل

زمستان هزار و چهارصد

فهرست مطالب

عنوان	صفحه
فصل اول: مقدمه‌ای بر سلول	۱
فصل دوم: ماده ژنتیک	۳۷
فصل سوم: همانندسازی، ترمیم و نوترکیبی	۸۵
فصل چهارم: بیان ژن	۱۳۷
فصل پنجم: تنظیم بیان ژن	۱۸۳
فصل ششم: روش‌ها در زیست‌شناسی مولکولی	۲۲۵
فصل هفتم: پاسخ پرسش‌ها	۲۴۵

۱
مقدمه‌ای بر سلول

۱-۱ شکل‌گیری حیات

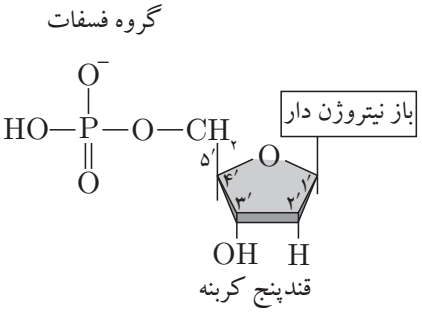
شاید بتوان منشاء حیات را میلیاردها سال پیش، در آب‌های گرفتار در سنگ‌های تازه تشکیل یافته از آتشفشان‌های زیر دریایی جست‌وجو کرد. این آب‌های گرم و قلیایی که سرشار از گوگرد و عناصر دیگر بودند، در تماس با آب‌های اسیدی (به تبعیت از جو احیاکننده‌ی آن دوران) و سرشار از املاح آهن آن روز، زمینه‌ساز شکل‌گیری حیات در حباب‌های سرشار از آهن و گوگرد شدند.

آهن و گوگرد موجود در این حباب‌ها ابتدایی‌ترین کاتالیزورهای حیات محسوب می‌شوند و زمینه‌ساز پیدایش مولکول‌های آلی از واکنش دی‌اکسیدکربن و هیدروژن موجود در حباب‌ها شدند. این مدل‌های کاتالیزوری را می‌توان اجداد آن دسته از آنزیم‌ها دانست که به موجب گروه‌های محتوی آهن و گوگرد در ساختار خود با تسریع واکنش‌های زیستی حیات را ممکن ساخته‌اند. در ادامه‌ی مسیر ایجاد پیچیدگی در مولکول‌های آلی، پیدایش دو دسته از مواد را می‌توان نقطه‌ی عطفی در آغاز شکل‌گیری حیات و پیدایش سلول دانست. گروه اول مولکول‌هایی بودند که توانایی ذخیره‌ی اطلاعات و تکثیر آن را داشتند؛ این توانایی یکی از مهم‌ترین ویژگی‌های ارگانیسم‌های زنده یعنی تولیدمثل را ممکن می‌ساخت. گروه دوم گروهی از مولکول‌های لیپیدی (چربی) بودند که زمینه‌ساز جدایی دو دنیای زنده و غیرزنده شدند. به تدریج این مولکول‌ها که فسفولیپید نامیده می‌شوند، اطراف حباب‌های آهن ـ گوگرد را پوشش دادند و بدین شکل امکان ایجاد پیچیدگی، در مولکول‌های به دام افتاده درون این غشاهای زیستی اولیه فراهم شد و سلول‌های اولیه پدید آمدند.

در ادامه با اجزاء مختلف تشکیل دهنده‌ی یک سلول، که زیربنای حیات محسوب می‌شود، آشنا می‌شویم.

۲-۱ ماده‌ی وراثتی و هسته‌ی سلول

عملکرد سلول را می‌توان تجلی اطلاعاتی دانست که در قالب ماده‌ی وراثتی رهبری سلول را بر عهده دارد. امروزه می‌دانیم این وظیفه را موادی به نام نوکلئیک اسیدها بر عهده دارند. از مدت‌ها پیش ماده‌ی وراثتی سلول را دسته‌ای از این مواد به نام دئوکسی ریبونوکلئیک اسیدها (DNA) تشکیل می‌دهد. این مولکول پلیمری است از زیرواحدهایی به نام نوکلئوتید که هرکدام دارای یک قند دئوکسی‌ریبوز، گروه فسفات و باز آلی می‌باشند (شکل ۱-۱). تفاوت این زیرواحدها تنها در باز آلی آن‌هاست که می‌تواند آدنین (A)، گوانین (G)، تیمین (T) و سیتوزین (C) باشد.

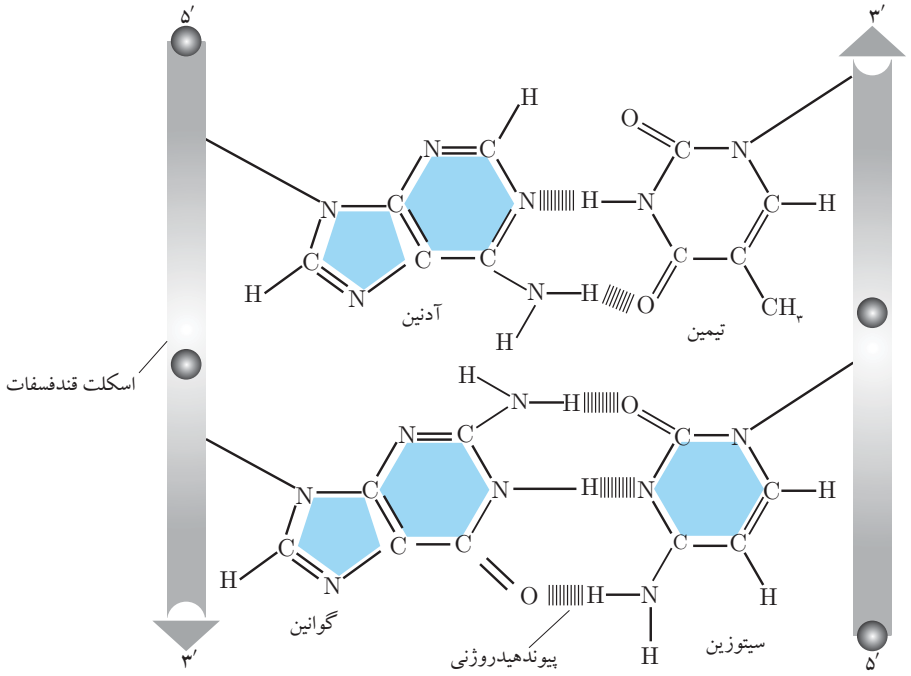


شکل ۱-۱ ساختار یک نوکلئوتید تک فسفاته که مونومر ماده‌ی ژنتیک محسوب می‌شود؛ جهت ساخت DNA نوکلئوتیدهای سه فسفاته وارد واکنش پلیمریزاسیون می‌شوند که در این جریان دو فسفات خود را از دست می‌دهند. انرژی دو پیوند شکسته شده، انرژی واکنش را تأمین می‌کند. قند و باز آلی با پیوندی موسوم به گلیکوزیدی به هم متصل می‌شوند.

ساختار DNA به صورت مارپیچی، شکل گرفته از دو رشته است که توسط پیوند هیدروژنی در کنار یکدیگر قرار می‌گیرند. در این ساختار همیشه A از یک رشته با دو پیوند هیدروژنی در مقال T، G از یک رشته با سه پیوند هیدروژنی در مقابل C از رشته‌ی مقابل است (شکل ۱-۲). از آن‌جا که آدنین و گوانین هر دو مولکولی دوحلقه‌ای (پورین) ولی سیتوزین و تیمین هر دو تک‌حلقه‌ای (پیریمیدین) هستند قطر مارپیچ در سراسر طولش ثابت است. ترتیب قرارگرفتن این نوکلئوتیدها در زنجیره، همان اطلاعاتی است که در قالب مولکول DNA ذخیره شده و شارش این اطلاعات رهبری سلول را ممکن می‌سازد. چندین ویژگی، مارپیچ DNA را مناسب این وظیفه در سلول ساخته است. از جمله مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به پایداری ساختار و توانایی قرارگرفتن به عنوان الگو جهت ساختن مولکولی مشابه خود اشاره کرد. این دو ویژگی موجب پابرجایی حیات شده و وراثت را با حفظ شدگی قابل توجه ممکن ساخته است.

سؤال. نموداری رسم کنید که رابطه‌ی میزان بقای گونه را با نرخ تغییرات ماده‌ی وراثتی (که تعیین کننده‌ی صفات موجودات زنده است) نشان دهد. به نظر شما در موجودات زنده با سطوح پیچیدگی بالا در دنیای امروز، نسبت به جانداران ساده‌تر در ابتدای حیات این نمودار چه تغییراتی داشته است؟

شواهد حاکی از آن است که در ابتدای حیات، DNA وظیفه‌ی ذخیره کردن اطلاعات را بر عهده نداشته است، بلکه گروهی دیگر از نوکلئیک اسیدها به نام ریبونوکلئیک اسید (RNA) ماده‌ی وراثتی را تشکیل می‌دادند. RNA مولکولی تک‌رشته‌ای با پایداری کم‌تر نسبت به DNA است. تفاوت اصلی آن‌ها صرفاً در جایگزینی گروه هیدروکسیل کربن شماره‌ی دو، در قند موجود در نوکلئوتیدهای سازنده‌ی RNA،



شکل ۱-۲ ساختار DNA؛ به تعداد پیوند هیدروژنی که میان بازه‌های آلی مکمل شکل می‌گیرد توجه کنید. اتصال مونومرهای سازنده در یک رشته با پیوند فسفودی‌استر صورت می‌گیرد که میان گروه هیدروکسیل متصل به کربن $3'$ قند یک نوکلئوتید و فسفات متصل به کربن $5'$ قند نوکلئوتید بعد شکل می‌گیرد.

با هیدروژن در DNA است. پایداری کم‌تر RNA شرایط را برای تغییرات سریع ارگانیسم برای سازش با ناپایداری‌های محیط آن روز مهیا می‌کرد.

ویژگی مهم‌تری که این مولکول نسبت به DNA داشت، توانایی آن در کاتالیز واکنش‌های زیستی و خاصیت آنزیمی بود. البته امروزه نیز هسته‌ی عملکردی بعضی آنزیم‌ها را مولکول‌های RNA تشکیل می‌دهد که این دسته آنزیم‌ها را ریبوزیم[1] می‌نامند، مانند ریبوزوم و آنزیم‌های مرتبط با پردازش mRNA در یوکاریوت‌ها.

این خاصیت کاتالیزوری اولین نشانه‌های تولیدمثل را، در زمانی که هنوز پیچیدگی در مولکول‌های زیستی ایجاد نشده بود و آنزیم‌ها با عملکرد اختصاصی به وجود نیامده بودند، ممکن ساخت. در واقع این مواد وراثتی می‌توانستند با الگو قرار دادن خود، باعث ایجاد مولکول‌های مشابه شوند. در سلول‌های امروزی تقسیم وظایف، متفاوت است. مولکول‌های RNA واسطه‌ی انتقال اطلاعات ذخیره شده در DNA به پروتئین‌ها هستند. در فصل‌های بعد با جزئیات این فرایند بیش‌تر آشنا می‌شویم.

1) Ribozyme

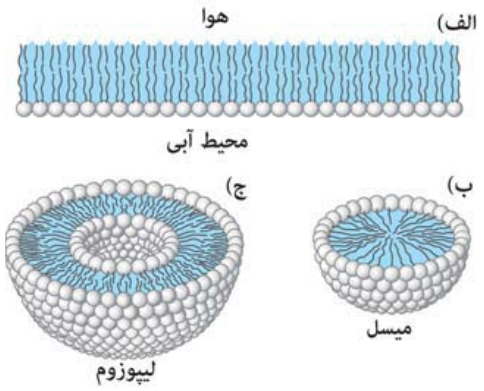
۱-۳ غشاء زیستی

محتویات سلول توسط غشاء زیستی از محیط پیرامون جدا شده است، اما وظایف غشاء پلاسمایی به همین عملکرد سد مانند خلاصه نمی‌شود و غشاء پلاسمایی به عنوان اولین سطح تبادل مواد بین سلول و محیط پیرامون، دارای خاصیت نفوذپذیری انتخابی[1] است. یعنی بر اساس نیازها به بعضی مواد اجازه‌ی عبور می‌دهد و به بعضی دیگر نه. هم‌چنین بخش مهمی از پیام‌رسانی بین سلول‌ها از طریق پروتئین‌های غشا صورت می‌گیرد.

غشاء پلاسمایی به طور عمده از لیپید و پروتئین ساخته شده است. غشا ساختار خود را مدیون گروهی از لیپیدهای دوگانه‌دوست[2] (با یک سر آب‌دوست[3] و دم آب‌گریز[4])، به طور عمده گلیسروفسفولیپید و اسفنگولیپیدها، است که به صورت دو لایه آرایش یافته‌اند. عملکرد غشا عمدتاً بر عهده‌ی پروتئین‌های موجود در ساختار آن است.

نمک‌های اسید چرب ساده‌ترین مولکول‌هایی هستند که در محیط آبی رفتاری شبیه به لیپیدهای دوگانه‌دوست دارند. این مولکول‌ها در صورتی که به آرامی در سطح آب پخش شوند، یک تک لایه ایجاد می‌کنند؛ به شکلی که بخش آب‌دوست‌شان رو به محیط آبی و بخش آب‌گریزشان در سمت مقابل قرار می‌گیرد. (شکل ۱-۳ـالف)

اگر تعدادی از این نمک‌ها توسط آب احاطه شوند، تشکیل ساختاری موسوم به میسل[5] را می‌دهند. میسل کره‌ای است که بخش آب‌دوست مولکول‌ها به سمت محیط قرارگرفته‌اند و بخش‌های آب‌گریز درون کره در کنار هم هستند. (شکل ۱-۳ـب)



شکل ۱-۳ اشکال مختلفی که نمک‌های اسید چرب در محیط آبی به خود می‌گیرند؛ الف) تک لایه‌ی لیپیدی ب) میسل ج) لیپوزوم

گاهی این مولکول‌های دوگانه‌دوست تشکیل حباب‌هایی را می‌دهند که مقداری آب درون دو لایه‌ی لیپیدی (که خود در محیط آبی قرار دارد) گرفتار می‌شود (شکل ۱-۳ـج). در دیواره‌ی این حباب‌ها نمک‌های اسید چرب به شکلی کنار هم قرارگرفته‌اند که بخش آب‌دوست هر لایه در تماس با آب و بخش آب‌گریز دو لایه در مقابل هم باشند.

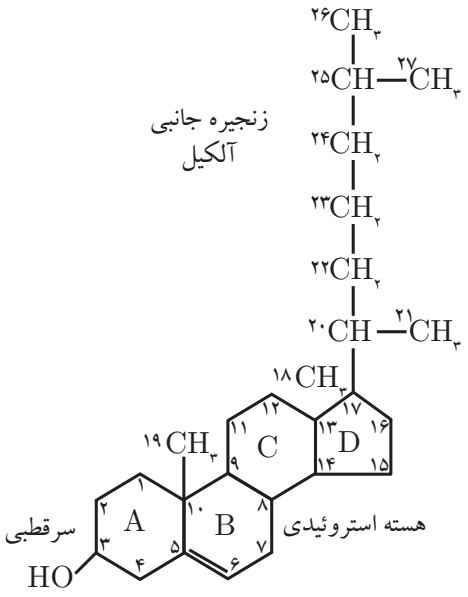
رفتار لیپیدهای دوگانه‌دوست بسته به نسبت مقطع عرضی بخش آب‌گریز به آب‌دوست، متفاوت است. در مورد لیزوفسفولیپیدها که فقط یک اسید چرب در بخش آب‌گریز دارند، تجمع دم‌های آب‌گریز در مرکز

1) Selective permeability 2) Amphipathic 3) Hydrophobic 4) Hydrophobi5) Micelle

میسل ساختاری پایدارتر ایجاد می‌کند. از سوی دیگر گلیسروفسفولیپید و اسفنگولیپیدها که در آن‌ها سطح مقطع دو بخش تقریباً برابر است، تمایل بیش‌تری به تشکیل حباب‌هایی با جدار دولایه، موسوم به لیپوزوم[1] دارند. لیپوزوم‌ها ساختاری مشابه ساختار غشاء سلول دارند.

عضو دیگر غشاء سلول کلسترول است. این مولکول از یک سر قطبی و یک دم به شدت آب‌گریز تشکیل شده که بین آن‌ها ساختارهای حلقوی متصل به هم قرار دارد. (شکل ۱-۴)

کلسترول، موجب تعادل در میزان سیالیت غشا می‌شود. بدین معنی که در موارد افزایش سیالیت فسفولیپیدهای غشا، مثلاً به علت افزایش دما، در جهت کاهش سیالیت عمل می‌کند و در مواردی که به علت کاهش دما فسفولیپیدهای غشا سیالیت کم‌تری یابند موجب افزایش سیالیت می‌شود. ترکیب فسفولیپیدهای غشا نیز بر سیالیت تأثیرگذار است. هر چه اسیدهای چرب موجود در ساختار آن‌ها کوتاه‌تر و اشباع نشده‌تر باشد سیالیت بیش‌تر می‌شود. سلول به کمک این روش‌ها سیالیت غشاء را تنظیم می‌کند.



شکل ۱-۴ ساختار یک مولکول کلسترول؛ یکی از اجزاء مهم غشا که در تنظیم سیالیت نقش دارد.

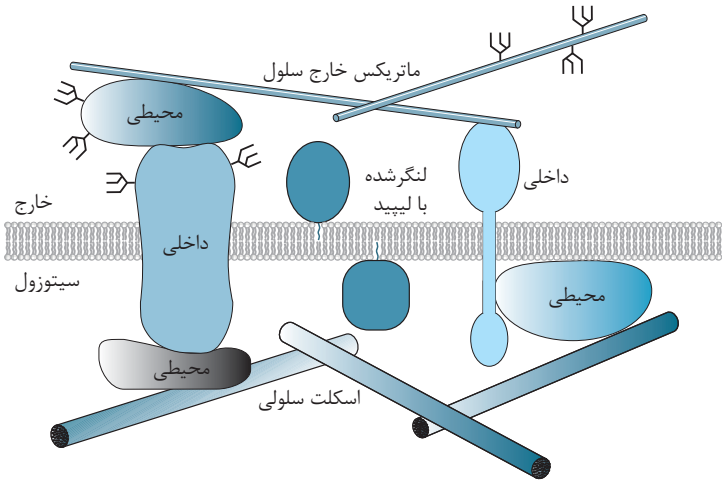
غشا را می‌توان موزائیکی سیال از پروتئین‌ها در یک بستر فسفولیپیدی دانست. پروتئین‌ها که عمده عملکرد غشا را بر عهده دارند، از لحاظ فرم قرارگیری، در غشا به دو گروه تقسیم می‌شوند: (شکل ۱-۵)

۱. **پروتئین‌های داخلی:**[2] این پروتئین‌ها که درون دو لایه‌ی لیپیدی قرار گرفته‌اند، دارای بخش‌های غنی از آمینواسیدهای آب‌گریز هستند که با بخش‌های آب‌گریز میانی غشا برهم‌کنش دارند.

گروهی از این پروتئین‌ها سراسر عرض غشا را پل می‌زنند. هم‌چنین بعضی از آن‌ها بخش‌هایی در سطح غشا دارند و پروتئین‌های دوگانه‌دوست نامیده می‌شوند.

۲. **پروتئین‌های محیطی:**[3] این دسته از پروتئین‌ها بر سطح غشاء پلاسمایی قرار دارند و با بخش آب‌دوست لیپیدهای غشا و یا پروتئین‌های داخلی، پیوند هیدروژنی و یا یونی برقرار می‌کنند.

1) Liposome 2) Integral protein 3) Peripheral protein



شکل ۱-۵ طرز قرارگیری پروتئین‌های مختلف در غشا؛ در این شکل پروتئین‌های داخلی، محیطی و ارتباط آن‌ها را با اجزاء درون سلول و ماتریکس خارج سلولی مشاهده می‌کنید. توجه کنید که گروهی از پروتئین‌های محیطی به صورت مستقیم و گروه دیگر با واسطه‌ی پروتئین‌های داخلی به غشا متصل هستند.

۱-٤ پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها

بر اساس ویژگی‌های میکروسکوپی، سلول‌ها را می‌توان به دو گروه پروکاریوت[1] و یوکاریوت[2] تقسیم کرد. این دسته‌بندی بر اساس حضور و یا عدم حضور ساختار مجزایی متشکل از دو لایه غشا است که ماده‌ی وراثتی را در بر می‌گیرد. این ساختار هسته[3] (در لاتین: کاریون) نامیده می‌شود که فقط در سلول‌های یوکاریوت دیده می‌شود (eu به معنای حقیقی و pro به معنای ابتدایی).

پروکاریوت‌ها سلول‌های ساده، کوچک و اولیه هستند که باکتری‌ها[4] و آرکی‌باکتری‌ها[5] را شامل می‌شوند. صرف‌نظر از ساختارهای ساده‌ی چند سلولی با سازمان اندک، پروکاریوت‌ها به صورت مجزا و تک‌سلولی زندگی می‌کنند. در پروکاریوت‌ها حفاظت و شکل سلول وابسته به دیواره‌ی سلولی است که اطراف غشا را احاطه می‌کند. ماده‌ی ژنتیک پروکاریوت‌ها در ناحیه‌ای به نام نوکلئوئید[6]، در ارتباط نزدیک با غشا قرار دارد، این ماده‌ی ژنتیک به صورت یک DNA حلقوی است.

محیط زیست آرکی‌باکتری‌ها طیف گسترده‌ای (شامل چشمه‌های آب گرم، اعماق اقیانوس‌ها و حتی روده‌ی گاو) را در بر می‌گیرد. فرایندها و دستگاه آنزیمی مرتبط با شارش اطلاعات ژنتیکی در آرکی‌باکتری‌ها، در قیاس با باکتری‌ها، شباهت بیش‌تری با سلول‌های یوکاریوت دارد. بنابراین به نظر می‌رسد از لحاظ تکاملی یوکاریوت‌ها به آرکی‌باکتری‌ها قرابت بیش‌تری دارند.

یوکاریوت‌ها سلول‌های بزرگ و پیچیده‌تری هستند. علاوه بر هسته (که یک یا چند کروموزوم* خطی فشرده را در بر می‌گیرد)، اندامک‌های غشادار متعددی جهت انجام وظایف اختصاصی در فضای میان

1) Prokaryote 2) eukaryote 3) Nucleus 4) Bacteria 5) Archaebacteria 6) Nucleoid

*) ماده‌ی ژنتیک سلول در واحدهایی موسوم به کروموزوم قرار می‌گیرد.

غشا و هسته (سیتوپلاسم) به وجود آمده است. اسکلت سلولی سازمان یافته، پایداری شکل سلول، حرکت سلول و اندامک‌های درون آن و هم‌چنین برخی فرایندهای اختصاصی یوکاریوت‌ها مانند فرو خوردن (فاگوسیتوز[1]) سلول‌ها و ذرات خارجی را ممکن ساخته است. در شکل ۱-۶ دو نوع سلول پروکاریوت و یوکاریوت را مشاهده می‌کنید.

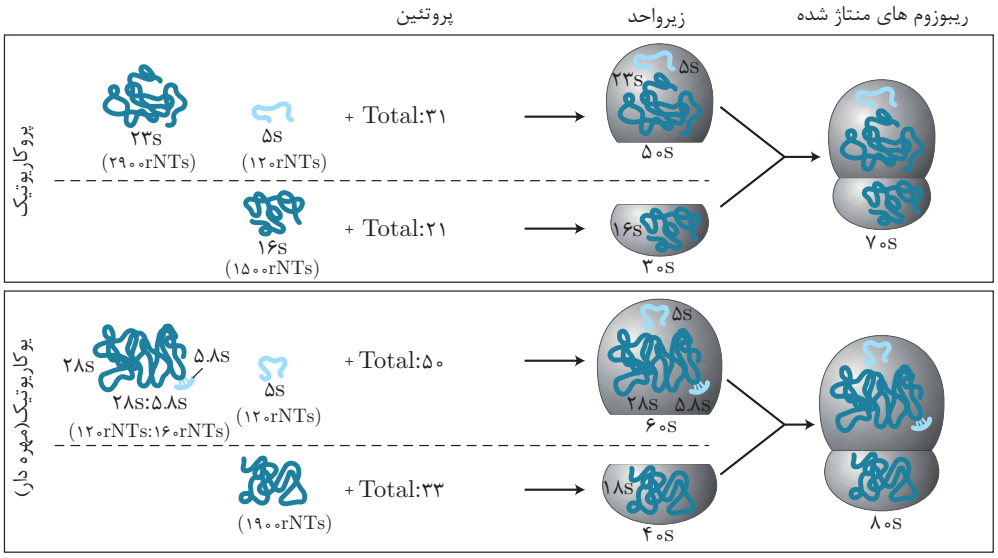
شکل ۱-۶ سلول پروکاریوتی و یوکاریوتی؛ در این تصویر ساختار و اجزاء دو سلول نمونه از این دو گروه را مشاهده می‌کنید. سلول‌های پروکاریوت در رنگ‌آمیزی گرم به دو گروه گرم مثبت و منفی تقسیم می‌شود. در این شکل ساختار یک سلول گرم منفی را مشاهده می‌کنید که دارای یک غشاء خارجی است و در مقابل ضخامت دیواره (به سبب کم بودن ضخامت لایه‌ی پپتیدوگلیکان) کم‌تر است.

۱-۵ ریبوزوم

ریبوزوم[2] را می‌توان از ساده‌ترین اندامک‌های سلولی دانست که عملکرد آن ترجمه‌ی اطلاعات ذخیره شده در نوکلئیک اسیدها (که از DNA به نوع خاصی از RNA به نام mRNA ـ RNA پیام‌بر ـ منتقل و در اختیار ریبوزوم قرار می‌گیرد) به توالی اسیدآمینه در پلی‌پپتیدها است. ریبوزوم یک ریبوزیم غول‌پیکر است. بدین معنی که بخش اصلی و تعیین کننده‌ی ساختار و عملکرد آن را دسته‌ای از مولکول‌های RNA، به نام rRNA (RNA ریبوزومی) تشکیل می‌دهد و پروتئین‌ها بیش‌تر در نقش یک ماده‌ی سیمانی به عملکرد rRNA کمک می‌کنند. ریبوزوم پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها شباهت ساختاری و عملکردی زیادی دارند. هر دو از زیرواحد کوچک و بزرگ تشکیل شده‌اند. زیرواحد کوچک به عنوان قالبی جهت خواندن اطلاعات mRNA عمل می‌کند و زیرواحد بزرگ تشکیل پیوند پپتیدی را در پلی‌پپتید در حال سنتز، کاتالیز می‌کند. در شرایط عدم فعالیت، دو زیرواحد به صورت جدا از هم هستند و در هنگام خواندن mRNA دو زیرواحد متصل می‌شوند.

از طرف دیگر ریبوزوم پروکاریوت‌ها از لحاظ اندازه و اجزاء سازنده، تفاوت‌هایی هم با ریبوزوم یوکاریوتی دارد. ریبوزوم یوکاریوتی (۸۰ s) از دو زیرواحد ۶۰ s و ۴۰ s تشکیل شده است در حالی که ریبوزوم پروکاریوت‌ها (۷۰ s) کوچک‌تر بوده و دو زیرواحد ۳۰ s و ۵۰ s دارد. (شکل ۱-۷)

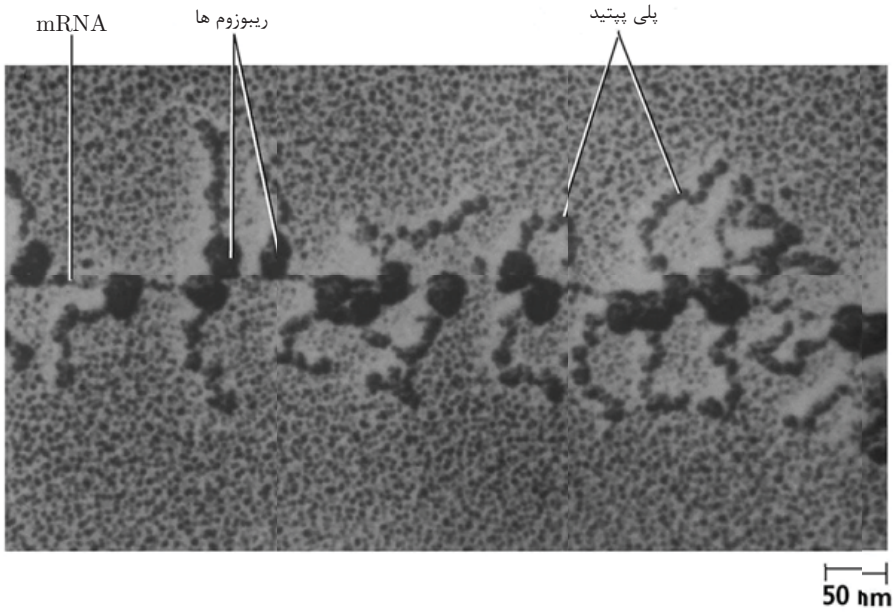
1) Phagocytosis 2) Ribosome



شکل ۱-۷ ساختار و اجزاء تشکیل دهنده‌ی دو نوع ریبوزوم پروکاریوتی و یوکاریوتی؛ هر واحد ریبوزوم شامل مجموعه‌ای از پروتئین‌های گوناگون و یک یا چند مولکول rRNA است. از اتصال دو زیرواحد بزرگ و کوچک، ریبوزوم شکل می‌گیرد.

توجه کنید که s، واحد svedberg، ضریب رسوب ذرات در اولترا سانتریفیوژ است و در مورد زیرواحدهای یک پروتئین خاصیت جمع‌پذیری ندارد.

هنگامی که یک mRNA در حال ترجمه است معمولاً به صورت هم‌زمان در دسترس چندین ریبوزوم قرار می‌گیرد و به صورت ساختاری متشکل از چند ریبوزوم درکنار هم موسوم به پلی‌ریبوزوم دیده می‌شود. (شکل ۱-۸)



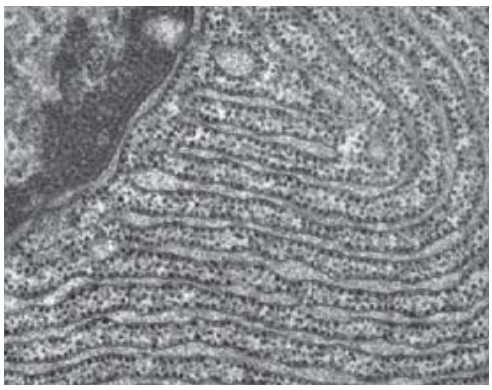
شکل ۱-۸ پلی‌ریبوزوم؛ چندین ریبوزوم که در حال ترجمه‌ی یک مولکول mRNA هستند.

ریبوزوم‌هایی که پروتئین‌های سیتوزول را می‌سازند به صورت آزاد در سیتوزول هستند. اما پروتئین‌های غشایی و یا ترشحی توسط ریبوزوم‌هایی که به شبکه‌ی آندوپلاسمی زبر متصلند، ساخته می‌شوند.

۶-۱ شبکه‌ی آندوپلاسمی

نیمی از غشاء سلول یوکاریوتی در قالب شبکه‌ی آندوپلاسمی[1] (ER) حدود ۱۰٪ از حجم سلول را از سایر محتویات سیتوزول جدا می‌کند، فضایی که لومن[2] شبکه‌ی آندوپلاسمی نامیده می‌شود. این غشا در ادامه‌ی غشاء خارجی هسته است. شبکه‌ی آندوپلاسمی به صورت شبکه‌ای از کیسه‌ها و لوله‌های منشعب دیده می‌شود که به یکدیگر مرتبطند. ساختار و عملکرد شبکه‌ی آندوپلاسمی در همه‌ی بخش‌های آن یکسان نیست.

در بعضی قسمت‌ها ریبوزوم‌ها به غشاء شبکه متصلند و پلی‌پپتیدهای در حال سنتز را به روش cotranslation (به معنی هم‌زمان با ترجمه در مقابل post translation به معنی پسا ترجمه‌ای، که روش ورود پروتئین‌ها به اندامک‌هایی مانند کلروپلاست، میتوکندری، هسته و پراکسیزوم است) وارد لومن ER می‌کنند. در ادامه این پلی‌پپتیدها متحمل تغییراتی از جمله گلیکوزیلاسیون (اتصال آنزیمی قند) می‌شوند، تا می‌خورند و به یکدیگر متصل می‌شوند تا ساختار پروتئین دارای عملکرد ایجاد شود. این بخش ER به علت حضور ریبوزوم‌ها، در زیر میکروسکوپ به صورت زبر دیده می‌شود. به همین دلیل آن را شبکه‌ی آندوپلاسمی زبر (RER)[3] می‌نامند. (شکل ۱-۹)



شکل ۱-۹ شبکه‌ی آندوپلاسمی زبر زیر میکروسکوپ؛ به قرارگیری ریبوزوم‌ها بر روی شبکه‌ی آندوپلاسمی توجه کنید.

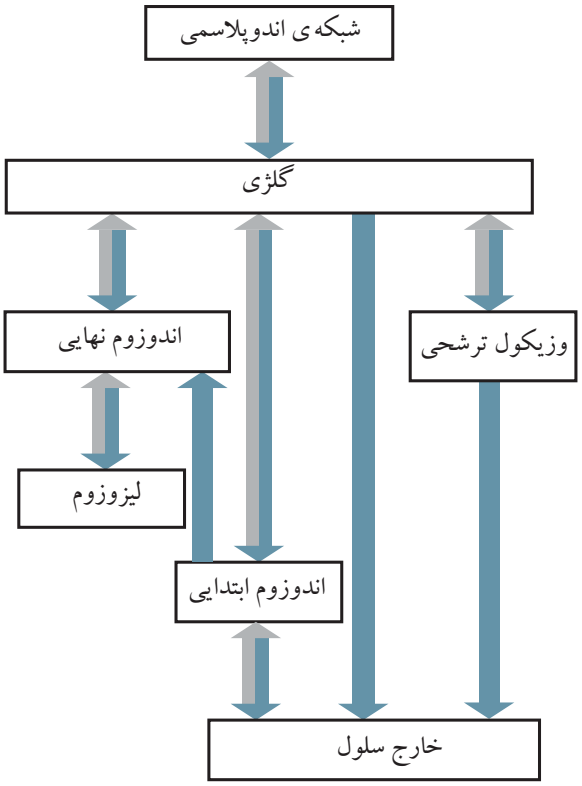
مناطق کوچکی از شبکه‌ی آندوپلاسمی فاقد ریبوزوم بوده و شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف (SER) نامیده می‌شود. بخشی از ER که وزیکول‌های محتوی لیپید و پروتئین‌های تازه سنتز شده از آن جوانه می‌زنند نیز (تا به سمت جسم گلژی بروند) جز SER محسوب می‌شود و شبکه‌ی آندوپلاسمی انتقالی (TER)[4] نام دارد.

1) Endoplasmic reticulum 2) Lumen 3) Rough endoplasmic reticulum 4) Transitional endoplasmic reticulum

علاوه بر این، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف وظایف متعدد اختصاصی‌تری بر عهده دارد. سلول‌هایی که از لحاظ متابولیسم لیپیدها فعالند، برای مثال هورمون‌های استروئیدی سنتز می‌کنند، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف بسیارگسترده‌ای دارند که با داشتن آنزیم‌های این مسیر بر غشاء خود، جایگاه انجام این واکنش‌هاست. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف سلول‌های کبد در سم‌زدایی خون از داروها و متابولیت‌های سمی نقش دارد. این مواد در فرم محلول در چربی در بدن تجمع پیدا می‌کنند و موجب مسمومیت می‌شوند. آنزیم‌های موجود در SER کبد، با تبدیل این ترکیبات به فرم محلول در آب موجب افزایش دفع این مواد توسط کلیه می‌شوند. SER در این سلول‌ها هم‌چنین در تولید جز لیپیدی لیپوپروتئین‌های خون نقش دارند.

عملکرد دیگری که SER در اکثر سلول‌های یوکاریوتی بر عهده دارد، ذخیره‌ی یون کلسیم است. SER به صورت فعال Ca^{2+} سیتوزول را وارد لومن خود می‌کند و در مواقع لزوم با رها کردن آن موجب افزایش Ca^{2+} سیتوزول می‌شود. در سلول عضله‌ی اسکلتی میزان زیادی از نوعی SER اختصاصی، به نام شبکه‌ی سارکوپلاسمی وجود دارد که به طور ویژه با ذخیره و رهاسازی Ca^{2+}، در شروع انقباض نقش دارد.

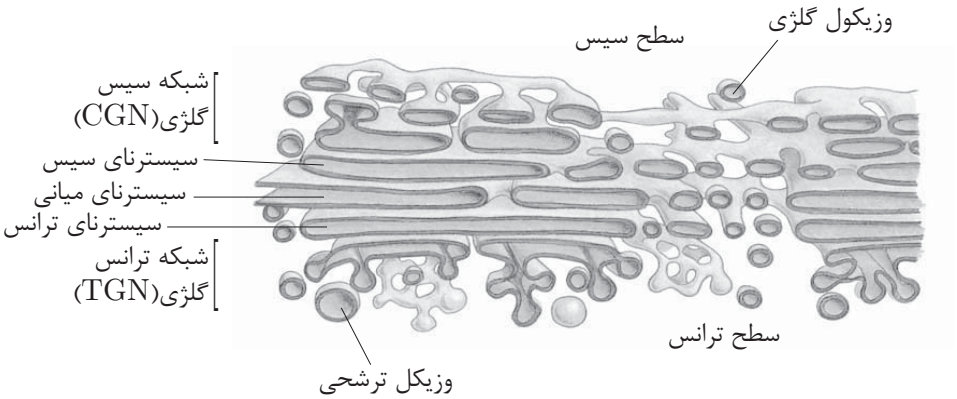
شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه غشایی که با این اندامک در ارتباط است (شکل ۱-۱۰) در ساخت و تأمین غشاء سلول نقش دارد.



شکل ۱-۱۰ ارتباط دستگاه غشایی درون سلول

۱-۷ جسم گلژی

هر جسم گلژی[1] مجموعه‌ای از ۵ تا ۶ کیسه‌ی پهن غشایی موسوم به سیسترنا[2] است (شکل ۱-۱۱) که توسط ارتباطات توبولی (لوله‌ای شکل) به یکدیگر متصل شده‌اند. هر جسم گلژی دو سطح دارد: سیس، که وزیکول‌های ارسالی از ER را می‌پذیرد و ترانس، که مواد ورودی، پس از تغییراتی که بر آن‌ها صورت می‌گیرد، در قالب وزیکول‌هایی جوانه می‌زنند و از این سطح خارج می‌شوند:



شکل ۱-۱۱ جسم گلژی؛ سطح سیس وزیکول‌ها را به طور عمده از شبکه‌ی آندوپلاسمی دریافت می‌کند. پس از پردازش محتوای درون این وزیکول‌ها، ارسال به مقصد نهایی از سطح ترانس صورت می‌گیرد.

پروتئین‌هایی که از سمت سیس وارد گلژی می‌شوند، ابتدا در شبکه‌ی سیس گلژی[3] قرار می‌گیرند و متحمل تغییراتی در الیگوساکاریدهای متصل می‌شوند. این تغییرات در هر سیسترنا، طی انتقال به سمت ترانس ادامه می‌یابد و پروتئین برای عملکرد نهایی خود آماده می‌شود. پروتئین‌های پردازش شده، در شبکه‌ی ترانس گلژی[4] در وزیکول‌ها بسته‌بندی و به مقصد نهایی فرستاده می‌شوند. هر سیسترنا در جسم گلژی دارای مسئولیت مشخص و در نتیجه مجموعه‌ای از آنزیم‌های خاص و ثابت است و با سیترنای قبل و بعد متفاوت می‌باشد.

تغییراتی که بر زنجیره‌ی اولیگوساکاریدی صورت می‌گیرد توالی و ترتیب مشخصی دارد. به نظر می‌رسد آنزیم‌های مسئول در وظایف جسم گلژی، همگی در غشاء این اندامک جای دارند. سلول‌هایی که جهت ترشح گلیکوپروتئین‌ها* اختصاصی شده‌اند دارای شبکه‌ی گلژی گسترده‌ای هستند؛ از جمله سلول‌های گابلت در اپیتلیوم روده که موکوس ترشح می‌کنند. (شکل ۱-۱۲)

---

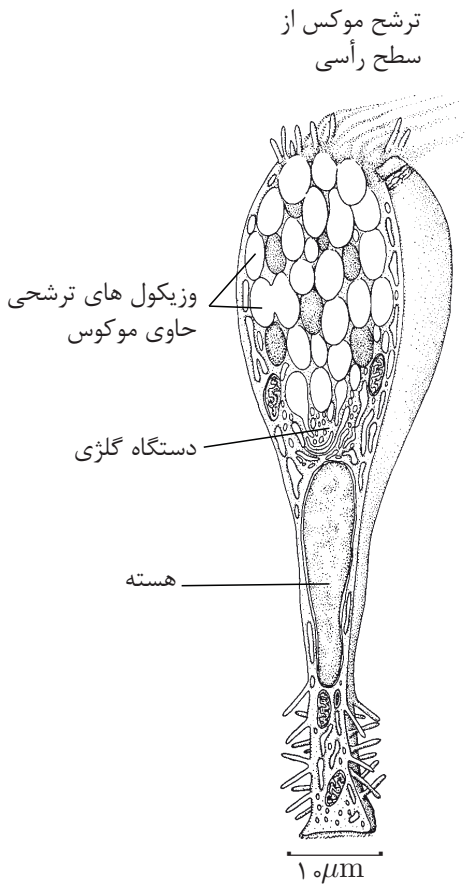
1) Golgi apparatus 2) جمع آن: cisterna (cicternae) 3) Cis golgi network 4) Trans golgi network

*) گلیکوپروتئین و پروتئوگلیکان هر دو ترکیباتی متشکل از قند و پروتئین هستند با این تفاوت که در مورد اول غالبیت با جزء پروتئینی است در حالی که در مورد اخیر قند غالبیت دارد.

وظیفه‌ی دیگری که این اندامک بر عهده دارد، میزبانی سرهم‌بندی پروتئوگلیکان‌هاست که اکثراً به بیرون سلول ترشح می‌شوند و در ساختمان ماتریکس خارج سلولی قرار می‌گیرند یا به صورت متصل به غشا در سطح بیرونی سلول قرار می‌گیرد.

سازمان‌دهی و پایداری ساختار جسم گلژی به کمک میکروتوبول‌ها (از اجزاء اسکلت سلولی) و ماتریکس سیتوپلاسمی گلژی[1] (در نقش داربستی سیستم‌های مجاور را درکنار هم نگه می‌دارد) صورت می‌گیرد. دیده شده حتی در صورت عدم الحاق وزیکول‌های جوانه زده از ER، جهت تشکیل جسم گلژی، پروتئین‌های ماتریکس در نزدیکی سانتروزوم تجمع می‌یابند که مؤید نقش این پروتئین‌ها در تشکیل جسم گلژی در جایگاه اصلی خود است (با سانتروزوم در ادامه آشنا می‌شویم).

هم‌چنین این پروتئین‌ها مانع می‌شوند که وزیکول‌های جوانه زده در بین سیستم‌ها، از گلژی دور شوند. در هنگام تقسیم سلول با فسفریله شدن این پروتئین‌ها و در نتیجه جدا شدن از جسم گلژی، این اندامک در سراسر سیستوزول پخش می‌شود. این مسئله در تقسیم متعادل جسم گلژی میان دو سلول دختری اهمیت دارد.



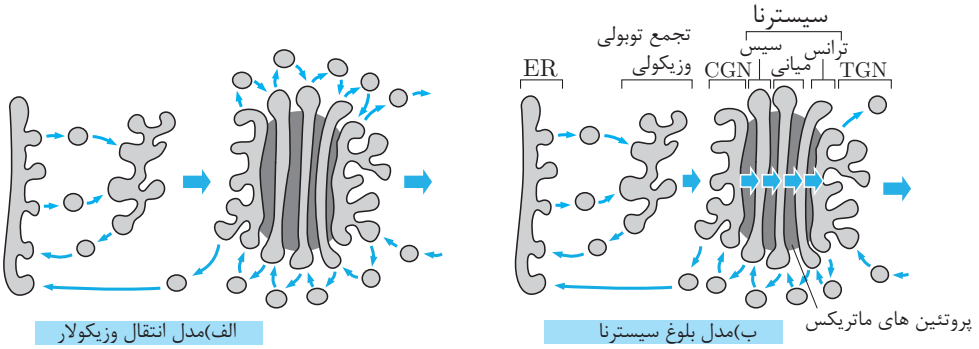
شکل ۱-۱۲ سلول گابلت؛ ترشح کننده‌ی موکوس در روده.

دو مکانیسم برای جابه‌جایی پروتئین‌ها بین سیستم‌های مجاور مطرح شده است:

(الف) مدل انتقال وزیکولار:[2] طبق این مدل سیستم‌های گلژی ساختارهای ثابتی هستند که پروتئین‌های در حال پردازش، در وزیکول‌هایی بین آن‌ها جابه‌جا می‌شوند و در هر یک، توسط آنزیم‌هایی که در غشاء اندامک قرار دارند، پردازش می‌شوند. در مورد جابه‌جایی وزیکول‌ها بین سیستم‌ها در این مدل دو فرضیه وجود دارد: جابه‌جایی جهت‌دار و غیرجهت‌دار. در فرم اخیر جابه‌جایی وزیکول‌ها به صورت تصادفی است. اما از آن‌جا که وزیکول‌ها از سمت سیس وارد و از ترانس خارج می‌شوند برآیند جهت حرکت وزیکول‌ها رو به ترانس است. (شکل ۱-۱۳ـالف)

1) Cytoplasmic golgi matrix 2) Vesicular transport model

(ب) مدل بلوغ سیسترنا:[1] در این مدل، سیسترناها وضعیت دینامیک دارند، بدین ترتیب که هر سیسترنا بعد از انجام فعالیتش به جایگاه بعدی منتقل می‌شود و آنزیم‌های مورد نیاز آن توسط وزیکول‌هایی، از سیسترنایی که قبلاً در آن جایگاه بوده است وارد می‌شوند. از یک سو وزیکول‌هایی که از ER آمده‌اند به یکدیگر ملحق می‌شوند و شبکه‌ی سیس را می‌سازند و از سوی دیگر شبکه‌ی ترانس گلژی به وزیکول‌هایی شکسته می‌شود که به سمت جایگاه عمل خود در سراسر سلول می‌روند. (شکل ۱-۱۳ـب)



شکل ۱-۱۳ دو مدل انتقال مواد میان سیسترناهای مجاور در گلژی؛ الف) مدل انتقال وزیکولار ب) مدل بلوغ سیسترنا

سؤال. به نظر شما ساخته شدن کلاژن در سلول فیبروبلاست از کدام مدل حمایت می‌کند؟ چرا؟ (**راهنمایی:** کلاژن پروتئین بسیار بزرگی است و در وزیکول‌های کوچک جا نمی‌شود.)

گلیکوزیله شدن مرحله به مرحله، موجب تا خوردن پروتئین با ترتیب و توالی خاص برای رسیدن به ساختار مناسب را موجب می‌شود و هم‌چنین مانع به هم چسبیدن و رسوب پروتئین‌هایی می‌شود که هنوز تا نخورده‌اند. وجود ساختار الیگوساکاریدی وظایف مرتبط با عملکرد پروتئین را هم بر عهده دارد. مثلاً در پروتئین‌های سطح سلول و آنزیم‌های لیزوزومی مانع آسیب و قرارگرفتن در معرض آنزیم‌های پروتئولیتیک می‌شود. از سایر وظایف این گروه‌های کربوهیدراتی می‌توان نقش پوشش موسینی، اتصالات بین سلولی و ...را نام برد.

سؤال. اضافه شدن الیگوساکاریدها چگونه مانع تجمع و رسوب پروتئین‌های تا نخورده می‌شود؟ (راهنمایی: در یک پروتئین تا خورده اکثر بخش‌های آب‌گریز، درون ساختار انتشار داده می‌شوند.)

۸-۱ لیزوزوم

لیزوزوم[2] اندامکی غشادار با بیش از ۴۰ آنزیم است که در هضم ماکرومولکول‌ها نقش دارد. آنزیم‌ها و پروتئین‌های غشاء لیزوزوم، اختصاصی این اندامک هستند. این ویژگی موجب شده که بتوان این اندامک

1) Cisternal maturation model 2) Lysosome

را با آنتی‌بادی ویژه رنگ‌آمیزی کرد. در نتیجه با وجود تفاوت بسیار در شکل و اندازه می‌توان آن‌ها را به عنوان یک اندامک واحد شناخت.

آنزیم‌های لیزوزوم هیدرولازهای اسیدی هستند، بدین معنی که جهت داشتن عملکرد به محیط اسیدی نیاز دارند؛ در نتیجه در صورت ریختن محتویات این اندامک به درون سیتوزول، توانایی تجزیه‌ی محتویات سلول را ندارند. محیط اسیدی درون لیزوزوم توسط نوع خاصی پمپ هیدروژن ایجاد می‌شود که با مصرف ATP، یون هیدروژن را از سیستوزول به لومن لیزوزوم منتقل می‌کند.

شکل ۱-۱۴ واکوئل؛ یک ساختار شبه ـ لیزوزومی محسوب می‌شود و در سلول‌های گیاهی حجم زیادی از سلول را اشغال می‌کند.

درگیاهان ساختارهای شبه‌لیزوزومی بزرگی به نام واکوئل[1] وظایف مشابه را بر عهده دارند. واکوئل بیش از ۳۰٪ تا ۹۰٪ حجم سلول را اشغال می‌کند (شکل ۱-۱۴). علاوه بر نقش هیدرولیتیکی، واکوئل محل ذخیره‌ی مواد غذایی و متابولیت‌های زائد است. در سلول‌های گیاهی واکوئل‌ها به حفظ فشار تورگر[2] سلول (فشاری که از طرف دیواره به سلول وارد می‌شود و در موارد پژمردگی از بین می‌رود) کمک می‌کند. نقش‌های اختصاصی بسیاری برای واکوئل شناخته شده که از توضیح آن چشم می‌پوشیم.

جهت ورود موادی که باید توسط لیزوزوم تجزیه شوند، سه مسیر عمده وجود دارد:

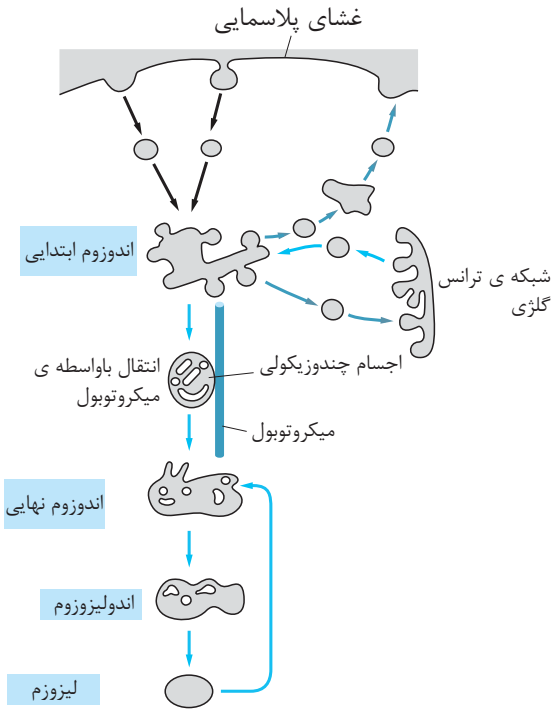
در مسیر اول موادی که با اندوسیتوز (به جز فاگوسیتوز) وارد سلول شده‌اند، توسط وزیکول‌هایی به اندامک درون سلولی بدون شکلی به نام اندوزوم ابتدایی[3] برده می‌شود. اندوزوم ابتدایی، آنزیم‌های هیدرولیتیک لیزوزومی را نیز به واسطه‌ی وزیکول‌هایی که از گلژی می‌آیند دریافت می‌کند. در این مرحله ماکرومولکول‌های اندوسیتوز شده برای اولین بار با آنزیم‌های هیدرولیتیک روبه‌رو می‌شوند. در مرحله‌ی بعد آنزیم‌ها و گیرنده‌هایی که همراه وزیکول وارد سلول شده‌اند و هم‌چنین بعضی از مواد هضم شده، به واسطه‌ی وزیکول‌هایی به غشا باز می‌گردند. اندوزوم که اکنون اندوزوم نهایی[4] نام دارد. به لیزوزوم ملحق می‌شود و تشکیل اندولیزوزوم[5] را می‌دهد. با الحاق تعداد بیش‌تری لیزوزوم مواد موجود در اندولیزوزم تجزیه می‌شوند

2) Vacuole 2) Turgor pressure 3) endosome Early 4) Late endosome
5) Endolysosome

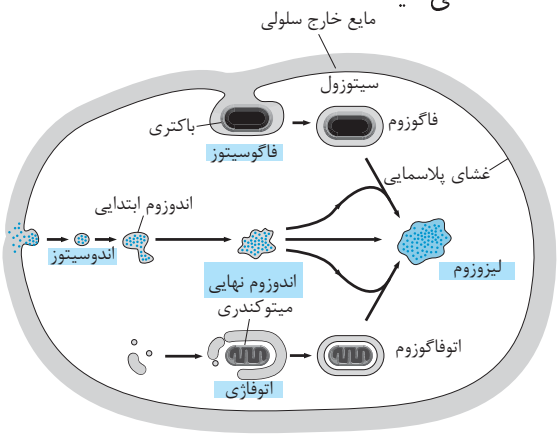
تا آن‌جاکه فقط مقدارکمی مواد دیر هضم باقی بماند. اندامک در این مرحله لیزوزوم نامیده می‌شود (شکل ۱-۱۵). پروتئین‌های غشایی مربوط به اندوزوم به واسطه‌ی وزیکول‌هایی مجدداً به اندوزوم باز می‌گردند.

در مسیر دوم ذرات بزرگ و میکروارگانیسم‌های کوچک توسط سلول بلع (فاگوسیتوز) و در قالب ساختار غشاداری به نام فاگوزوم، به لیزوزوم برده می‌شوند تا هضم صورت گیرد. این مسیر در سلول‌های سیستم ایمنی مانند ماکروفاژو نوتروفیل،که فاگوسیتوز باکتری‌ها و ارگانیسم‌های مهاجم را بر عهده دارند، دیده می‌شود.

مسیر سوم مسئول بازگرداندن مواد اندامک‌ها و اجزای معیوب و از کار افتاده‌ی سلول، به شکل قابل استفاده‌ی مجدد برای سلول است. اندامک معیوب طی فرایندی موسوم به «اتوفاژی» توسط دو لایه غشا (که منشاء آن مشخص نیست) احاطه می‌شود و تشکیل یک اتوفاگوزوم را می‌دهد. در مرحله‌ی بعد اتوفاگوزوم به لیزوزوم ملحق شده و اندامک معیوب در معرض آنزیم‌های هیدرولیتیک قرار می‌گیرد و ادامه‌ی مسیر مشابه دو مسیر قبل است. خلاصه‌ای از این سه مسیر را در شکل ۱-۱۶ مشاهده می‌کنید.



شکل ۱-۱۵ هضم توسط لیزوزوم؛ در این شکل مراحل ورود مواد اندوسیتوز شده به درون لیزوزوم را می‌بینید. غشاء اندوزوم در حال مهاجرت به درون جوانه می‌زند و اجسام چند وزیکولی را تشکیل می‌دهد میکروتوبول از اجزاء اسکلت سلولی است که در ادامه با آن آشنا می‌شوید.

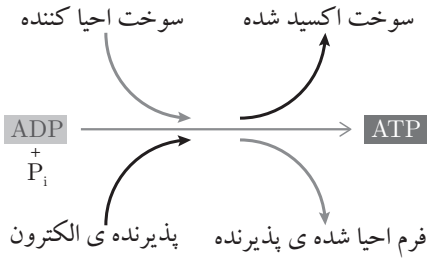


شکل ۱-۱۶ سه مسیر عمده‌ی ورود مواد به لیزوزوم

۹-۱ زنجیره انتقال الکترون

به نظر می‌رسد سلول‌های اولیه، پروکاریوت‌هایی بودند که از مواد آلی با خاصیت احیاکنندگی* زیاد (این مواد توسط واکنش‌های شیمیایی که در خارج سلول انجام می‌پذیرفت، تولید می‌شدند) برای تولید انرژی استفاده می‌کردند. طی واکنشی که تخمیر نامیده می‌شود، الکترون این مواد به مواد آلی با درجه‌ی احیاکنندگی پایین‌تر منتقل می‌شد (در نتیجه‌ی آن، ماده‌ی آلی اول به طور نسبی اکسید** می‌شد). از انرژی آزاد شده طی این واکنش برای ساخت ATP، با فرایند فسفوریلاسیون، استفاده می‌شد. ATP به عنوان واحد انرژی سلول عمل می‌کند. ماده‌ی آلی پذیرنده‌ی الکترون نیز پس از احیا شدن، همراه با ماده‌ی اکسید شده به عنوان ماده‌ی زائد به بیرون سلول منتقل می‌شد (شکل ۱-۱۷). از جمله مهم‌ترین این مواد زائد در باکتری‌های امروزی لاکتیک اسید، فرمیک اسید، استیک اسید و سوکسینیک اسید است.

با ادامه‌ی این روند، انتظار می‌رود محیط زندگی میکروارگانیسم با بیرون راندن اسیدهای آلی، به تدریج اسیدی شود. افزایش H^+ در محیط منجر به ورود این یون به درون سلول و اسیدی شدن آن می‌شود که تداخل با واکنش‌های زیستی و در نهایت مرگ سلول را در پی خواهد داشت. در مقابل این فشار، به تدریج برخی از میکروارگانیسم‌ها توانستند بخشی از انرژی موجود در ATP را جهت خارج ساختن H^+ از سلول به کار برند. این عمل گرچه حیاتی بود اما با مصرف انرژی سلول، راندمان تولید انرژی را کاهش می‌داد.



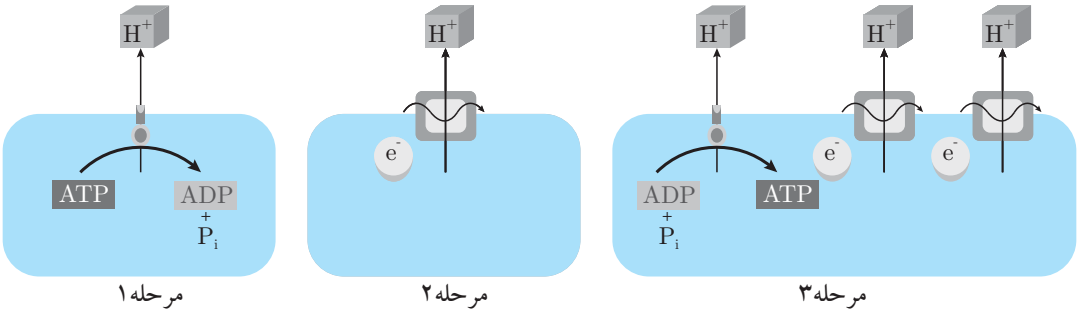
شکل ۱-۱۷ تولید ATP با فرایند تخمیر

منابع انرژی با مصرف بیش‌تر، با کمبود روبه‌رو شد. در این زمان گروهی از میکروارگانیسم‌ها صاحب انواعی از پروتئین‌های غشایی شدند که از انرژی انتقال الکترون، میان دو ماده‌ی آلی با درجه‌ی احیاکنندگی متفاوت، جهت پمپ H^+ به بیرون سلول استفاده می‌کردند. به تدریج گروهی از این سلول‌ها توانستند به جای استفاده از مواد مصرفی در فرایند تخمیر، از مواد غیرقابل تخمیر به عنوان دهنده‌ی الکترون (جهت پمپ H^+ به خارج سلول) استفاده کنند. این ویژگی در شرایط کمبود مواد تخمیرپذیر یک حُسن تکاملی محسوب می‌شد.

*) ماده‌ای با الکترون پرانرژی که تمایل دارد این الکترون را به مولکول دیگری منتقل کنند و این مولکول اخیر اکسید کننده نامیده می‌شود.

**) اکسیداسیون به واکنش‌هایی اطلاق می‌شود که در جریان آن یک ماده الکترون از دست می‌دهد که معمولاً با از دست دادن هیدروژن یا ترکیب شدن با اکسیژن همراه است احیا شدن واکنشی عکس این فرایند است.

اما اوج تکامل این سیستم زمانی بود که با افزایش کارایی انتقال الکترون بین دو ماده، سلول‌ها توانستند، بیش از آن‌چه جهت عدم مسمومیت نیاز است، H^+ را به بیرون پمپ کنند. حال با بازگشت بخشی از H^+ (در جهت شیب الکتروشیمیایی به درون سلول) از میان پمپ H^+ وابسته به ATP (در جهت عکس عملکرد آن تا بیش از این)، ATP ساخته می‌شد. این سیستم به تأمین انرژی سلول کمک می‌کرد (شکل ۱-۱۸). با کاهش مواد قابل تخمیر این گروه اخیر در اکثریت قرار گرفتند.

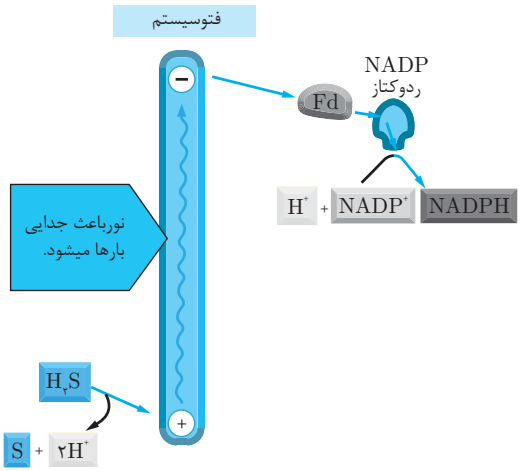


شکل ۱-۱۸ مراحل تکامل زنجیره‌ی انتقال الکترون در سلول‌های پروکاریوتی؛ مرحله‌ی ۱، استفاده از انرژی ATP جهت پمپ پروتون به خارج سلول. مرحله‌ی ۲، استفاده از انرژی حاصل از انتقال الکترون میان دو ماده جهت پمپ پروتون به خارج سلول. مرحله‌ی ۳، افزایش کارایی جهت ایجاد شیب الکتروشیمیایی و استفاده از آن در مسیر سنتز ATP.

با ادامه‌ی روند کاهش مواد آلی احیا کننده در محیط، بقای حیات با تهدید روبه‌رو شد. بنابراین چاره‌اندیشی برای یافتن مسیری جهت تولید این مواد آلی (در مقابل تأمین آن‌ها از محیط اطراف) الزام بیش‌تری می‌یافت. در جو آن روز CO_2 مورد نیاز جهت تأمین کربن مواد آلی از جمله کربوهیدرات‌ها، به فراوانی یافت می‌شد که با احیاء آن، سلول قادر به ذخیره‌ی انرژی بود.

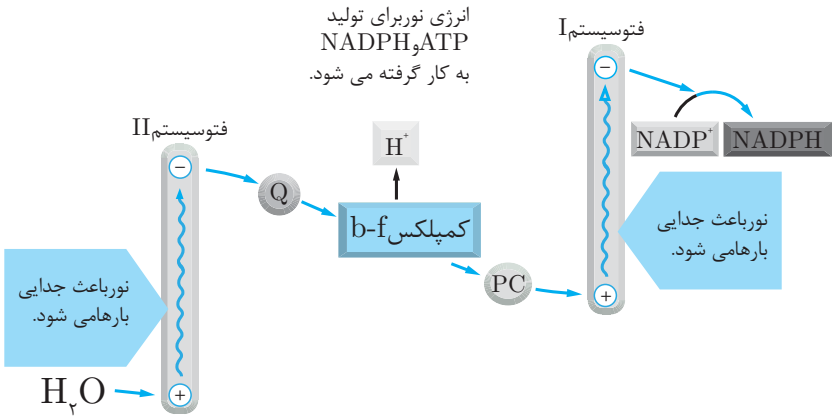
با کاهش مواد آلی احیا کننده، مواد غیرآلی با خاصیت احیاکنندگی پایین (مانند H_2S و H_2O) جهت تأمین الکترون و هیدروژن باقی می‌ماند. اما الکترون این مواد انرژی کافی جهت احیای کربن موجود در CO_2 را نداشت. با رخداد یک پدیده‌ی تکاملی کلیدی، سلول‌ها توانستند از انرژی نورانی جهت افزایش انرژی این الکترون‌ها استفاده کنند. این پدیده پیدایش فتوسیستم[1]ها بود، که می‌توانستند فوتون‌های نوری را جذب و واکنش انتقال الکترون را کاتالیز کنند. در واقع فوتون نوری با به راه انداختن زنجیره‌ی انتقال الکترون، بر خلاف جهتی که پیش از این گفته شد، الکترون را به سطوح بالاتر انرژی منتقل می‌کرد. (شکل ۱-۱۹)

1) Photosystem



شکل ۱-۱۹ استفاده از انرژی نورانی جهت افزایش انرژی الکترون در فتوسیستم؛ الکترون پر انرژی به کمک چندین ناقل الکترون (که یکی از مهم‌ترین آن‌ها پروتئینی آهن‌دار موسوم به فرودوکسین ـFdـ است) توسط آنزیم NADP ردوکتاز به $NADP^+$ منتقل و آن را به NADPH احیا می‌کند به عنوان یک حامل الکترون پر انرژی در سلول عمل می‌کند. الکترون از دست رفته‌ی فتوسیستم نیز به واسطه‌ی تجزیه‌ی H_2S تأمین می‌شود.

ماده‌ای که به عنوان دهنده‌ی الکترون استفاده می‌شد در ابتدا H_2S بود. از آن‌جایی که انرژی لازم برای انتقال الکترون از H_2O به $NADP^+$ * (مولکولی با قدرت احیاکنندگی بالا)، در مقایسه با انتقال از H_2S به $NADP^+$، بیش‌تر است؛ انتقال از H_2O با درکنار هم قرارگرفتن دو فتوسیستم مربوط به دو ارگانیسم متفاوت، (باکتری سبز «فتوسیستم I» و باکتری ارغوانی «فتوسیستم II») در مسیر انتقال الکترون ممکن شد. این سیستم در سیانوباکتری‌ها دیده می‌شود. در این مسیر O_2 به عنوان متابولیت از سلول خارج می‌شود (شکل ۱-۲۰). بنابراین، فتوسنتز اکسیژنیک نام دارد.



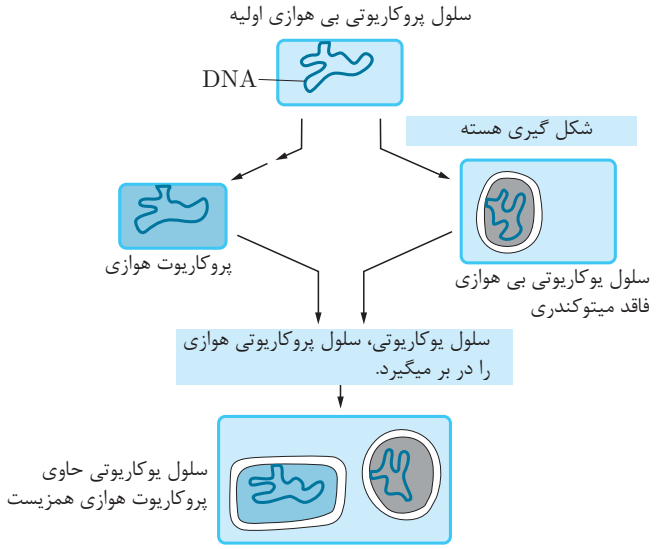
شکل ۱-۲۰ کلروپلاست گیاه و سیانوباکتری

با گسترش این گروه از میکروارگانیسم‌ها غلظت O_2 در جو به سرعت افزایش یافت. اکسیژن به علت فعال بودن و توانایی بالا در اکسید کردن، برای سلول سمی بود.

به عنوان یک مکانیسم دفاعی، گروهی از باکتری‌ها به جای انتقال الکترون حاصل از اکسیداسیون

* $NADP^+$ حامل الکترون است. پس از پذیرفتن الکترون، جهت احیای مواد در واکنش‌های درون سلول از جمله احیای کربن به کار می‌رود، این ماده در فرم احیا شده NADPH نامیده می‌شود.

مواد پر انرژی به مولکول‌های آلی، این الکترون را در زنجیره‌ی انتقال الکترون به اکسیژن منتقل کردند؛ واکنشی که منجر به تولید مولکول آب می‌شود. علاوه بر کارآمدتر شدن زنجیره‌ی انتقال الکترون، اکسیژن سمی نیز خنثی می‌شد. بدین شکل تنفس هوازی شکل گرفت. یوکاریوت‌های اولیه شکارچیانی بودند با متابولیسم بی‌هوازی، که با تغذیه از پروکاریوت‌ها و فرایند تخمیر انرژی خود را تأمین می‌کردند. احتمالاً منشاء کلروپلاست و میتوکندری را باید در این سبک زندگی جست‌وجو کرد. به نظر می‌رسد بعضی پروکاریوت‌های قادر به تنفس هوازی، که طی فرایند فاگوسیتوز وارد سلول یوکاریوت شده بودند، در مقابل هضم توسط این سلول‌ها مقاومت کردند. باقی ماندن این پروکاریوت‌ها درون سلول یوکاریوت زمینه‌ساز شکل‌گیری نوعی درون ـ هم‌زیستی شد که به شکل‌گیری اندامکی به نام میتوکندری[1] انجامید. سلول یوکاریوت از ATP ساخته شده طی تنفس هوازی (در پروکاریوت که اکنون میتوکندری نامیده می‌شود) استفاده می‌کرد، و از سوی دیگر مواد آلی پرانرژی توسط سلول یوکاریوت که شکارچی کارآمدتری بود، در اختیار میتوکندری قرار می‌گرفت. (شکل ۱-۲۱)



شکل ۱-۲۱ شکل‌گیری میتوکندری مطابق تئوری درون هم‌زیستی

گروهی از یوکاریوت‌های شکارچی در مسیری مشابه، نوعی دیگر از درون ـ هم‌زیستی را با پروکاریوتی که فتوسنتز اکسیژنیک داشت، شکل دادند و در پی آن کلروپلاست[2] ایجاد شد. این اتفاق هم‌زمان بود با جدایی دو فرمانروی گیاهان و جانوران. کلروپلاست اندامک مخصوص سلول‌های گیاهی و جلبک‌هاست، که در مقابل تولید کربوهیدرات مورد نیاز سلول، محافظت شده و مواد مورد نیاز خود را از سلول دریافت می‌کند. به تدریج سنتز برخی آنزیم‌های مورد نیاز این دو اندامک از دستگاه ژنتیکی درون اندامک، به سلول یوکاریوت منتقل شد. این آنزیم‌ها و پروتئین‌ها پس از ساخته شدن در سیتوپلاسم وارد اندامک می‌شوند.

1) Mitochondria 2) Chloroplasts

شواهدی در دفاع از این تئوری تکاملی وجود دارد:

۱. این اندامک‌ها دو غشا دارند که ترکیب فسفولیپیدها و پروتئین‌ها در غشاء داخلی مشابه خویشاوندان باکتریایی و در غشاء خارجی مشابه غشاء سلول یوکاریوت (در واقع حاصل از فاگوزوم در برگیرنده‌ی سلول پروکاریوت) است.

۲. دستگاه ژنتیکی و وجود چندین DNA حلقوی بر منشاء پروکاریوتی این دو اندامک دلالت دارد.

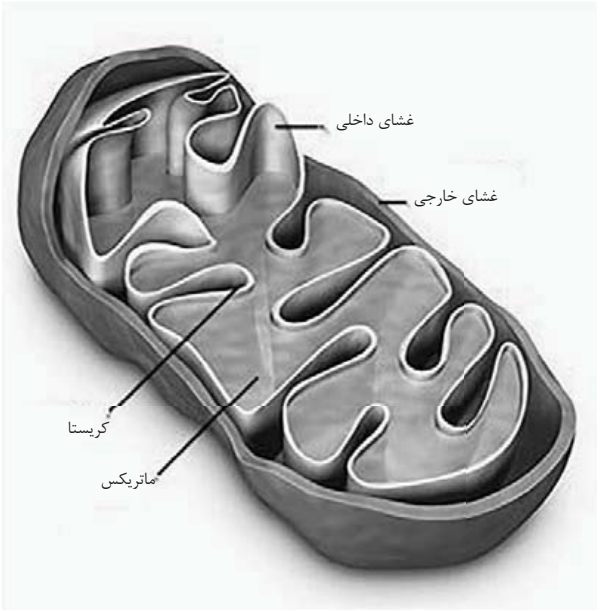
۳. درون این دو اندامک ریبوزوم‌هایی وجود دارد که از نظر ساختار و اندازه، مشابه ریبوزوم‌های پروکاریوتی هستند.

سؤال. شما با کدام سناریو موافق هستید؟ ۱. سلول یوکاریوت و پروکاریوت فاگوسیتوز شده با تغییراتی که در آن‌ها پدیدار می‌شد، سعی در حداکثر استفاده از طرف مقابل داشتند که این رقابت منجر به شکل‌گیری هم‌زیستی شد. ۲. باید با لطافت بیش‌تری به این رابطه نگاه کنیم. سلول پروکاریوت که بخشی از محصولات خود را در اختیار یوکاریوت قرار می‌داد، به عنوان تشکر! بخشی از مواد مورد نیاز خود را از سلول یوکاریوت دریافت کرد و رابطه به این شکل تکامل یافت. دلیل خود را شرح دهید.

در ادامه با ساختار این دو اندامک بیش‌تر آشنا می‌شویم.

۱-۱۰ میتوکندری

اندامکی استوانه‌ای شکل است که قابلیت تحرک و تغییر شکل دارد. در میتوکندری دو غشاء دیده می‌شود (شکل ۱-۲۲).



شکل ۱-۲۲ ساختار میتوکندری؛ اندامکی با دو غشا، غشاء خارجی صاف و غشاء داخلی چین‌خورده.

غشاء خارجی که صاف بوده و نسبت به مواد مختلف با اندازه‌ی زیر ۵۰۰۰ دالتون، نفوذپذیری بالایی دارد و غشاء داخلی که بر خلاف غشاء خارجی به شدت چین‌خورده است. بخش‌هایی که به سمت درون چین‌خورده است، کریستاها[1] را تشکیل می‌دهد. این چین‌خوردگی‌ها، به سبب افزایش مساحت جهت انجام واکنش‌های مرتبط با تنفس هوازی توسط این غشا، اهمیت زیادی دارد. سه دسته پروتئین، عمده وظایف این غشا را انجام می‌دهند: ۱. پروتئین‌هایی که زنجیره‌ی انتقال الکترون را تشکیل می‌دهند و الکترون را از حاملین الکترون (FADH و NADH) به اکسیژن منتقل می‌کنند و هم‌زمان H^+ را به بیرون پمپ می‌کنند. ۲. ATP سنتاز که از گرادیان H^+ (اختلاف غلظت در دو سوی غشا) جهت ساخت ATP استفاده می‌کند. ۳. پروتئین‌های مرتبط با انتقال مواد از غشاء میتوکندری بین دو غشا فضای بینابینی[2] وجود دارد که به علت نفوذپذیری بالای غشاء خارجی، از لحاظ ترکیب شیمیایی، PH و ...معادل سیتوزول است. درون غشاء داخلی فضایی به نام ماتریکس[3] وجود دارد که در واقع، محتویات سلول پروکاریوتی منشا میتوکندری است. ماتریکس حاوی ژنوم و سایر اجزا دستگاه ژنتیکی میتوکندری، ریبوزوم و آنزیم‌های متعدد (از جمله آن‌هایی که با اکسیداسیون مواد آلی مرتبطند) است. به علت خروج H^+ از غشاء داخلی توسط زنجیره‌ی انتقال الکترون، ماتریکس نسبت به سیتوزول قلیایی‌تر می‌شود.

میتوکندری ساختار دینامیکی است که در سلول حرکت می‌کند، تغییر شکل می‌دهد، تقسیم و یا ادغام می‌شود. تقسیم آن همانند هر سلول پروکاریوتی شامل تکثیر ماده‌ی ژنتیک و تقسیم غشا است. تقسیم میتوکندری تحت کنترل سلول و بر اساس نیازهای آن صورت می‌گیرد؛ اما مستقل از چرخه‌ی تقسیم هسته‌ی سلول است. ادغام میتوکندری را می‌توان تا حدودی عکس تقسیم این اندامک دانست.

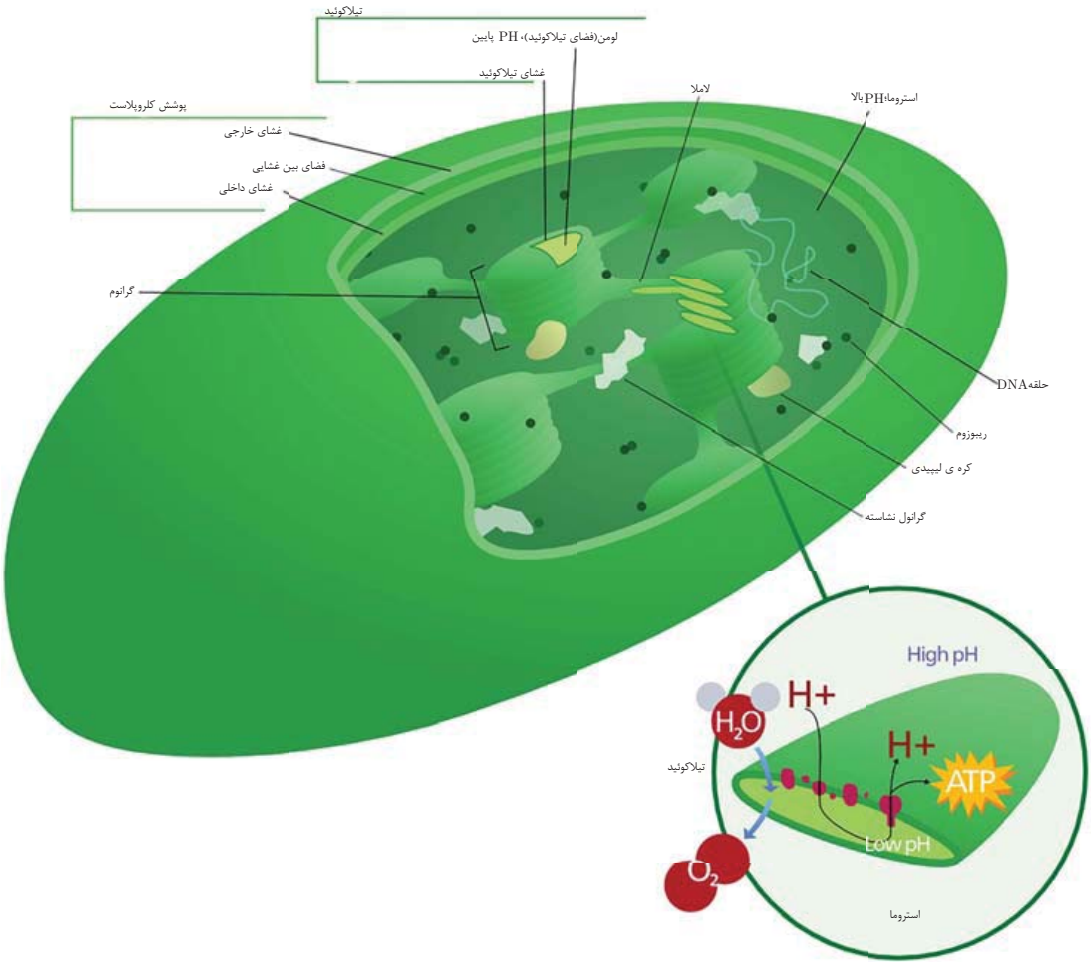
۱-۱۱ کلروپلاست

کلروپلاست عضو گروهی از اندامک‌ها به نام پلاستید[4]هاست که تشابهات زیادی دارند و در گیاهان و جلبک‌ها دیده می‌شوند. همگی آن‌ها دو غشا، ماده‌ی وراثتی و ریبوزوم دارند. پلاستیدها شامل کلروپلاست (دارای رنگیزه کلروفیل)، کروموپلاست (دارای رنگیزه‌های خانواده‌ی بتاکاروتینوئید، به رنگ‌های زرد، نارنجی، قرمز و ...) و لکوپلاست‌ها (بدون رنگیزه، دارای نقش ذخیره‌ای) می‌شوند. لکوپلاست خود بر اساس ماده‌ای که ذخیره می‌کند انواع مختلفی دارد: آمیلوپلاست (نشاسته)، پروتئوپلاست (پروتئین)، الایوپلاست (چربی) و ...

همه‌ی انواع پلاستید از پروپلاستید منشاء می‌گیرند. در برابر نور، پروپلاستید متحمل تغییراتی می‌شود که در پی آن کلروپلاست را خواهد ساخت. کلروپلاست و به طور کلی پلاستیدها مشابه میتوکندری دو غشا دارند که غشاء خارجی از غشاء سلول یوکاریوت منشاء گرفته است و نفوذپذیری بالایی دارد. در نتیجه ترکیب فضای بین دو غشا مشابه سیتوزول است. غشاء داخلی نفوذپذیری کمی دارد و منشاء آن سلول

1) Cristae 2) Intermembrane space 3) Matrix 4) Plastid

پروکاریوت فتوسنتزکننده است. اما تفاوتی که میان میتوکندری و کلروپلاست وجود دارد، حضور ساختارهای غشادار کیسه مانندی است که در فضای درون غشاء داخلی کلروپلاست دیده می‌شوند. (شکل ۱-۲۳)



شکل ۱-۲۳ کلروپلاست؛ اندامک فتوسنتزکننده

در هنگام تشکیل کلروپلاست غشاء درونی پلاستید به داخل جوانه می‌زند و در نتیجه‌ی آن، شبکه‌ای از کیسه‌های مرتبط ایجاد می‌شود که تیلاکوئید[1] نامیده می‌شوند. جایگاه زنجیره‌ی انتقال الکترون بر غشا این کیسه‌هاست که وظیفه‌ی تأمین ماده‌ی احیاکننده (NADPH) و انرژی (ATP) مورد نیاز برای تولید قند را بر عهده دارد. در واقع این ساختارها را می‌توان معادل کریستا در میتوکندری دانست. تیلاکوئید دو نوع گرانایی[2] و استرومایی[3] دارد. تعدادی از تیلاکوئیدها که بر روی هم قرار گرفته‌اند، گرانوم (و مجموعه‌ی گرانوم‌ها، گرانا) نامیده می‌شوند. تیغه‌هایی که گرانوم‌ها را به هم متصل می‌کنند بخش استرومایی نامیده می‌شوند.

فضای میان غشاء درون کلروپلاست و غشاء تیلاکوئید، استروما نام دارد و حاوی آنزیم‌های مورد نیاز جهت انجام واکنش‌های احیا، تثبیت CO_2 و تولید قند است (که در استروما انجام می‌شوند).

1) Thylakoid 2) Granal 3) Stromal

وقتی پروپلاستید در شرایط تاریکی قرارگیرد، نوع دیگری از پلاستید موسوم به اتیوپلاست ایجاد می‌شود که به جای تیلاکوئید، شبکه‌ای از کیسه‌های داخلی موسوم به اجسام پیش‌تیغه‌ای[1] دارد. این اندامک در صورت قرارگرفتن در معرض نور قادر است به کلروپلاست تبدیل شود.

فتوسیستم‌های موجود بر غشاء تیلاکوئید با دریافت و جذب فوتون نوری، الکترون را به سطوح بالاتر انرژی منتقل می‌کنند. الکترون پرانرژی فتوسیستم I به $NADP^+$ منتقل و آن را به NADPH تبدیل می‌کند که جهت احیای کربن در واکنش‌های استروما به کار می‌رود.

الکترون پرانرژی فتوسیستم II در زنجیره‌ی انتقال الکترون، در جهت کاهش انرژی، به فتوسیستم I می‌رسد و همراه با حرکت در این مسیر موجب پمپ پروتون به درون تیلاکوئید می‌شود. فتوسیستم II الکترون خود را با تجزیه‌ی مولکول آب و دریافت الکترون آن، جایگزین می‌کند. از شیب الکتروشیمیایی ایجاد شده در طرفین غشاء تیلاکوئید برای تولید ATP توسط ATP سنتازها استفاده می‌شود. ATP تولید شده جهت تأمین انرژی واکنش‌های استروما مصرف می‌شود.

در شکل ۱-۲۰ چگونگی ارتباط فتوسیستم‌ها و زنجیره‌ای انتقال الکترون را می‌بینید.

سؤال. شیب الکتروشیمیایی در کدام‌یک از دو اندامک میتوکندری و کلروپلاست با کارایی بیش‌تری ایجاد می‌شود؟ چرا؟

۱-۱۲ پراکسیزوم

اندامکی با یک لایه غشا و محتوی آنزیم‌های اکسیداتیو (از جمله کاتالاز، که آب اکسیژنه را به آب و اکسیژن تبدیل می‌کند) است. زمانی که O_2 در جو زمین به علت فعالیت باکتری‌های فتوسنتزکننده افزایش یافت، این اندامک (در یوکاریوت‌ها) همانند شکل‌گیری تنفس هوازی یک مکانیسم دفاعی محسوب می‌شد. در حقیقت پراکسیزوم[2] با مصرف اکسیژن موجب کاهش غلظت اکسیژن سلول می‌شود و آن را در انجام واکنش‌های سودمند برای سلول به کار می‌گیرد. البته اهمیت این عملکرد پراکسیزوم با شکل‌گیری میتوکندری که با مصرف اکسیژن انرژی زیادی تولید می‌کند، کاهش یافت.

پراکسیزوم وظایف دیگری نیز بر عهده دارد:

۱. بتااکسیداسیون اسیدهای چرب که یکی از مراحل اکسیداسیون (سوختن) چربی‌هاست و آن‌ها را برای ورود به واکنش‌های میتوکندری آماده می‌کند.

۲. بخشی از مراحل سنتز پلاسمالوژن در پراکسیزوم انجام می‌شود. این ماده، فسفولیپید اصلی غلاف میلین در سیستم عصبی است.

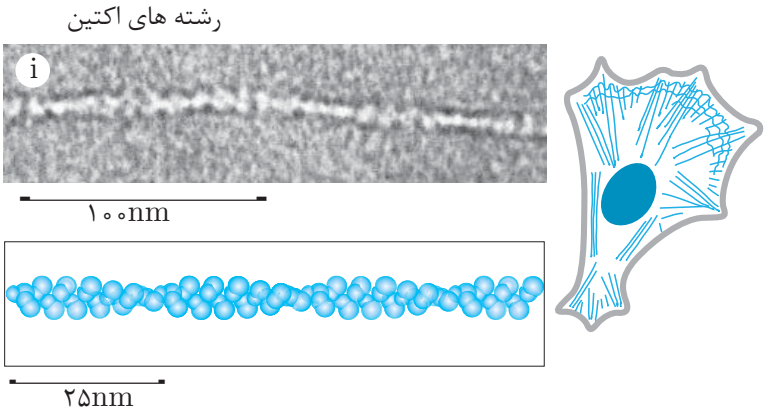
۳. محل رخداد چرخه‌ی گلی‌اکزالات که طی آن چربی به قند تبدیل می‌شود و مختص گیاهان است.

1) prelamellar bodies 2) Peroxisome

۱-۱۳ اسکلت سلولی

در سلول‌های یوکاریوت جهت حفظ شکل، سازمان‌دهی اجزا درون سلول و هم‌چنین حرکت سلول و ساختارهای درونی، شبکه‌ای از پروتئین‌ها تکامل یافته است که اسکلت سلولی[1] نامیده می‌شود. پروتئین‌های اسکلت سلولی انواع مختلفی دارند که هرکدام دارای ویژگی‌های ساختاری و دینامیکی متفاوتی است. در ادامه به صورت مختصر با ساختار سه نوع اصلی اسکلت سلولی آشنا می‌شویم.

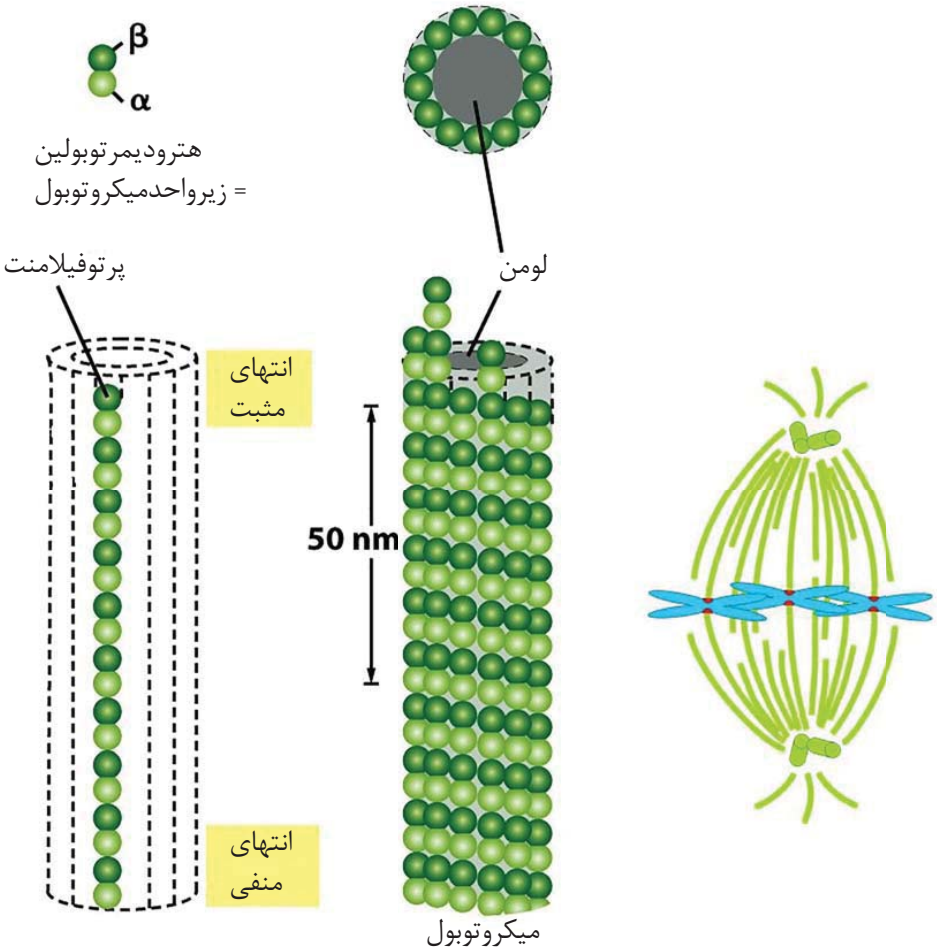
۱. **میکروفیلامان:** یا همان رشته‌های اکتین[2]، مارپیچ دورشته‌ای چپ‌گرد به قطر ۹ nm – ۵ بوده که هر رشته از پلی‌مریزاسیون مونومرهای اکتین ساخته می‌شود و هر دور کامل این مارپیچ ۷۲ nm طول دارد و شامل ۱۳ جفت مونومر اکتین است. البته در زیر میکروسکوپ به علت دوبعدی بودن تصویر، واحدهای تکرار شونده‌ی آن از نیم‌دور تشکیل شده است. رشته‌های اکتین شبکه‌ای در زیر غشا تشکیل می‌دهند که به حفظ شکل و پایداری غشا کمک می‌کند. هم‌چنین نقش اساسی در حفظ ساختار و دینامیک زوائد غشا، هم‌چون پای کاذب و میکروویلی (در سلول‌های پوششی روده) دارد. ساختمان این پروتئین را در شکل ۱-۲۴ می‌بینید.



شکل ۱-۲۴ رشته‌های اکتین؛ این رشته‌های اسکلت سلولی که عمدتاً در زیر غشا پلاسمایی قرار می‌گیرند، به استحکام و پایداری شکل سلول کمک می‌کنند.

۲. **میکروتوبول:** واحدهای تکرار شده در ساختمان آن هترودیمری از دو نوع پروتئین کروی به نام توبولین α و β است. این هترودیمرها به یکدیگر متصل می‌شوند و رشته‌هایی به نام پروتوفیلامان می‌سازند. ۱۳ پروتوفیلامان به شکلی در کنار هم قرار می‌گیرند که ساختار لوله‌ای شکل با قطر ۲۵ nm به نام میکروتوبول[3] را تشکیل دهند. (شکل ۱-۲۵)

1) Cytoskeleton 2) Actin 3) Microtubule

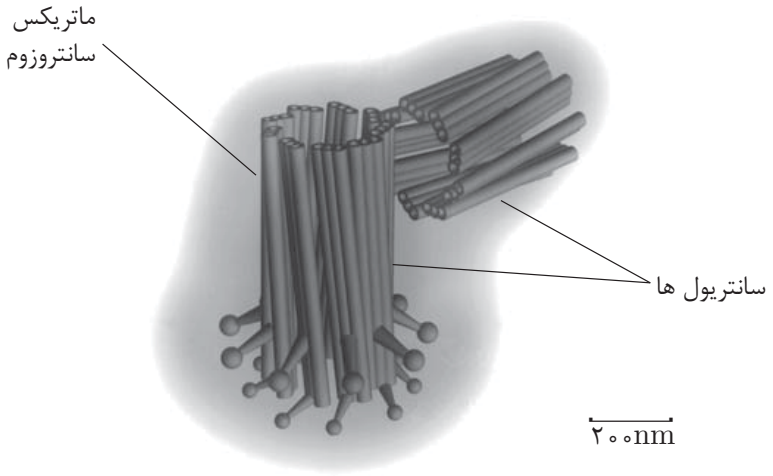


شکل ۱-۲۵ میکروتوبول‌ها؛ از وظایف مهم این عضو اسکلتی تشکیل دوک تقسیم است که در حرکت کروموزوم‌ها طی این فرآیند نقش دارد.

میکروتوبول‌ها به شکل ساختاری ستاره‌ای شکل از یک انتها به «مرکز ساماندهی میکروتوبول‌ها[1]» (MTOC) یا همان «سانتروزوم»[2] متصلند. این مرکز همان طور که از نامش پیداست در آرایش میکروتوبول‌ها در سلول، نقش اساسی دارد. در سلول‌های جانوری نوعی ساختار اختصاصی در سانتروزوم تکامل یافته که شامل یک سانتریول[3] و حجمی از پروتئین در اطراف آن[4] (PCM) است. سانتریول ساختاری استوانه‌ای شامل نه دسته‌ی سه‌تایی از میکروتوبول‌ها (در محیط استوانه) است (شکل ۱-۲۶). گیاهان عالی و اکثر قارچ‌ها فاقد سانتریول هستند. به نظر می‌رسد در این سلول‌ها بخشی از غشا هسته به عنوان سانتروزوم عمل می‌کند.

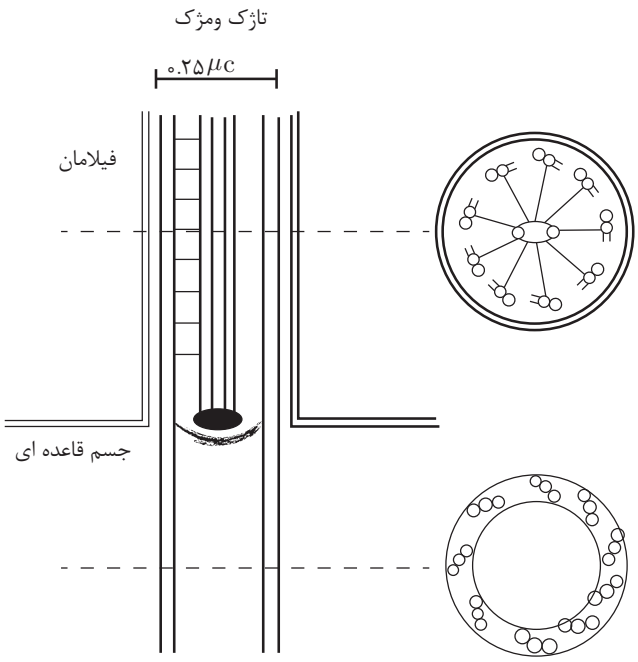
تاژک[5] و مژک[6] هم از میکروتوبول‌ها ساخته شده‌اند، نه دسته‌ی دوتایی از میکروتوبول‌ها در محیط

1) Microtubule-organazing center 2) Centrosome 3) Centriole 4) Pericentriolar matrix 5) Flagella 6) Cilia



شکل ۱-۲۶ ساختار سانتریول یک سلول جانوری

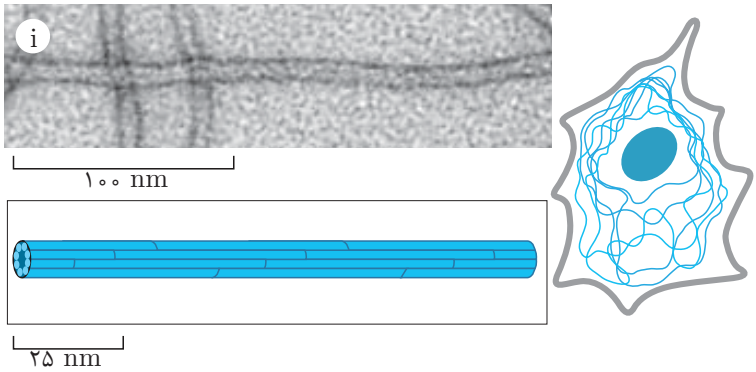
و یک دسته‌ی دوتایی در مرکز، توسط غشاء سلول احاطه می‌شود. این ساختار به حرکت سلول و یا حرکت دادن محیط سلول کمک می‌کند (شکل ۱-۲۷). این نوع تاژک متفاوت از ساختار تاژک پروکاریوت‌هاست. ساختار اخیر از یک پروتئین رشته‌ای با آرایش مارپیچی شکل گرفته که در غشا لنگر می‌اندازد. ساختاری به نام دوک تقسیم[1] که حرکت کروموزوم‌ها را طی تقسیم سلول بر عهده دارد، از جنس میکروتوبول است.



شکل ۱-۲۷ ساختار یک قطعه از تاژک یا مژک یوکاریوتی

1) Mitotic spindle

۳. **فیلامان حدواسط**: این گروه شامل طیف گسترده‌ای از پروتئین‌های اسکلت سلولی می‌باشد که حدود ۱۰ nm قطر دارند و از این لحاظ حدواسط دو نوع قبل هستند. این پروتئین‌های اسکلت سلولی در مقابل تنش‌های مکانیکی به سلول استحکام می‌بخشند. (شکل ۱-۲۸)



شکل ۱-۲۸ فیلامان حد واسط؛ در استحکام در مقابل تنش مکانیکی حائز اهمیت هستند.

نوعی از این فیلامان‌ها به نام لامینا[1]، در سطح داخلی غشاء هسته، شبکه‌ای ایجاد می‌کند که به استحکام پوشش هسته کمک می‌کند. بعضی فیلامان‌های حدواسط در اتصالات بین سلولی نقش دارند و به بافت استحکام می‌دهند.

۱-۱۴ چرخه‌ی سلولی و تقسیم

زندگی یک سلول یوکاریوت را می‌توان در دو فاز بررسی کرد: اینترفاز[2]، که سلول رشد کرده و آماده‌ی تقسیم می‌شود و فاز میتوزی[3] که شامل تقسیم هسته (میتوز) و سیتوپلاسم (سیتوکینز) است. در حقیقت زندگی سلول به صورت چرخه‌ای از تکرارهای فاز میتوز است که اینترفاز در میان آن‌ها قرار دارد. (شکل ۱-۲۹)

اینترفاز را می‌توان در قالب سه فاز کوچک‌تر بررسی کرد:

۱. **G_1 (gap I)**: در این فاز سلول رشد می‌کند و به سنتز پروتئین‌های مورد نیاز جهت تقسیم می‌پردازد. در انتهای این فاز، یعنی میان فاز G_1 و S، یک نقطه‌ی بازرسی (G_1/S) جهت کنترل چرخه‌ی سلول وجود دارد و در صورت عبور از این نقطه و ورود به فاز S، سلول جهت تقسیم متعهد می‌شود.

پیش از رسیدن به نقطه‌ی بازرسی (G_1/S) این امکان وجود دارد که سلول از چرخه خارج شده و به فاز G_0 برود. در این فاز سلول تقریباً رشدی نداشته و در شرایط پایداری قرار دارد. امکان ورود مجدد به چرخه از این فاز وجود دارد. ورود و خروج از G_0 در پاسخ به نشانه‌های تنظیمی رخ می‌دهد.

۲. **S**: (synthesis) در این مرحله سنتز DNA رخ می‌دهد و ماده‌ی ژنتیک سلول دو برابر می‌شود.

1) Lamina 2) Interphase 3) Mitotic phase