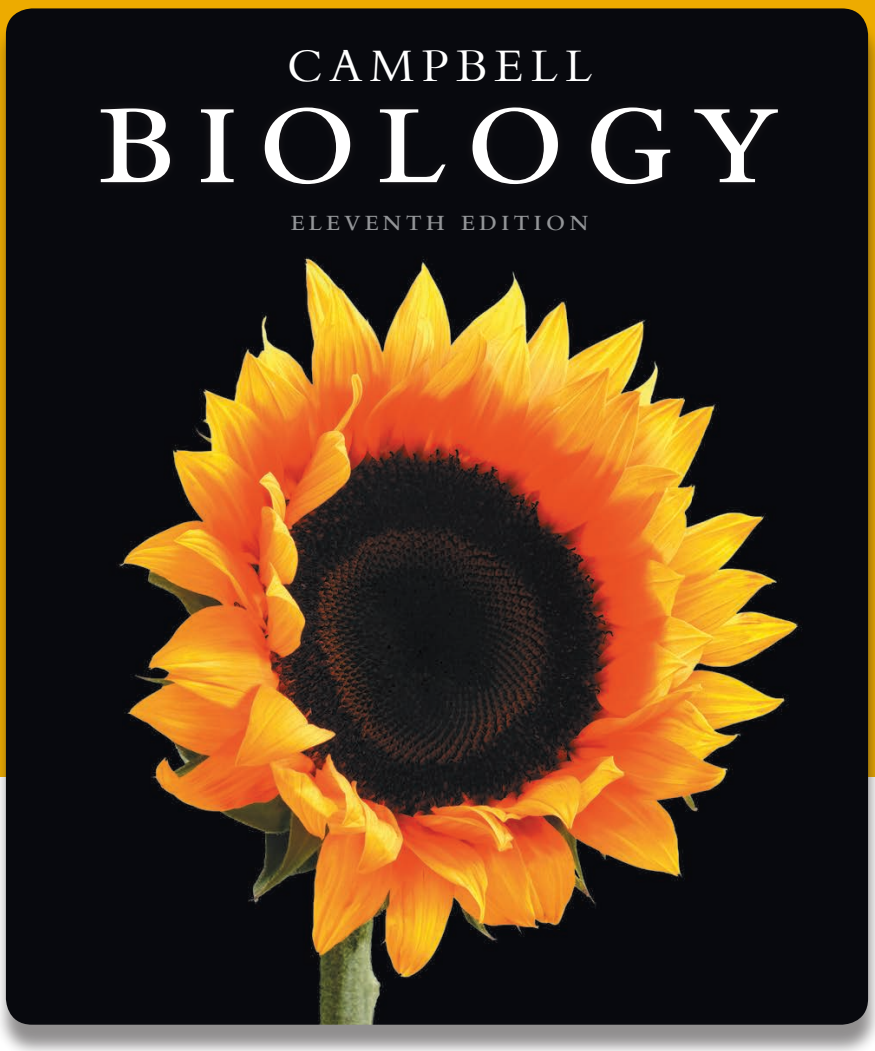
بسم الله الرحمن الرحیم

کتاب مرجع

بیولوژی کمپبل

جلد دوم: سلول

ویرایش یازدهم - ۲۰۱۷



ریس ❊ اوری ❊ کاین ❊ واسرمن ❊ مینورسکای ❊ جکسون

مترجمین ❊ شراره مستانی‌نژاد ❊ علی سیناشاهی ❊ مریم کوهدار ❊ نسترن اصغری

ویراستار علمی ❊ مصطفی پویان

زیر نظر ❊ دکتر سامان حسینخانی (استاد گروه زیست‌شناسی دانشگاه تربیت مدرس)

پروفسور نیل کمپبل
(Neil A.Campbell)

پروفسور نیل آ. کمپبل، نویسندهٔ کتاب معروف "Biology" و محقق برجستهٔ دانشگاه کالیفرنیا، در ۲۱ اکتبر ۲۰۰۴ در بیمارستان "Redland" پس از تحمل رنج حاصل از نارسایی قلبی، درگذشت. وی در هنگام مرگ ۵۸ سال داشت. پروفسور کمپبل دکترایش را در شاخهٔ علوم گیاهی و در سال ۱۹۷۵ از دانشگاه کالیفرنیا دریافت کرد. وی سپس در کالج Pomona، دانشگاه Cornell و نیز کالج San Bernardino مشغول به تدریس شد تا اینکه در سال ۱۹۸۹ به گروه زیست‌شناسی دانشگاه کالیفرنیا پیوست. وی در تمامی این دانشگاهها و دانشکده‌ها به عنوان متخصص در آموزش زیست‌شناسی مشغول به فعالیت بود.

دکتر جودی هالت، پروفسور و رئیس دپارتمان علوم گیاهی دانشگاه کالیفرنیا می‌گوید : ***«دکتر کمپبل با بسیاری از دانشمندان و بزرگان زمان ما دوست بود. وی حامی سخاوتمندی برای کارکنان، دانشجویان و دپارتمان علوم گیاهی بود».***

مهارت تألیف و ایثار و از خودگذشتگی دکتر کمپبل در آموزش زیست‌شناسی، بر معروفیت گروه زیست‌شناسی دانشگاه کالیفرنیا افزود.

دکتر کمپبل یقیناً به خاطر نوشتن کتاب‌های معروف Biology در سطح بین‌المللی مشهور است. به گفتهٔ پیرسون و بنجامین کامینگز، ناشران کتاب‌های کمپبل، از زمان معرفی کتاب Biology در سال ۱۹۸۷، در حدود ۷۰٪ زیست‌شناسان، پزشکان، بیوتکنولوژیست‌ها و در حدود ۱۰۰٪ از معلمان زیست‌شناسی زیر ۴۰ سال، کتاب Biology را به عنوان کتاب درسی خود انتخاب کرده‌اند. در بخش دانش‌آموزی نیز تخمین زده می‌شود که هر ساله بیش از نیم میلیون دانش‌آموز در سراسر جهان از کتاب Biology کمپبل استفاده کنند.

دکتر آنتونی هانگ، پروفسور زیست‌شناسی مولکولی و سلول گیاهی در دپارتمان زیست‌شناسی دانشگاه کالیفرنیا، در مورد تأثیر پروفسور کمپبل بر حوزهٔ زیست‌شناسی و آموزش علوم زیستی می‌گوید:

«کتاب‌هایش چنان معروفند که ماه گذشته، زمانی که برای شرکت در سمیناری در تایوان بودم، *سه ویرایش چینی* ***مختلف ازکتاب‌هایش را دیدم. هر جا که می‌روم، وقتی می‌گویم از دانشگاه کالیفرنیا هستم، مردم از من می‌پرسند، آیا دکتر کمپبل را می‌شناسم!»***

کتاب‌های بیولوژی کمپبل تا کنون به بیش از ۹ زبان زندهٔ دنیا ترجمه شده است. پس از مرگ دکتر کمپبل، از طرف خانواده‌اش درخواست می‌شود تا به جای اهدای تاج گل، هزینه‌اش را برای کمک به بودجهٔ تحقیقاتی دانشجویانش ، به حساب دانشگاه کالیفرنیا واریز کنند. در سال ۲۰۱۱ گروه مؤلفین کتاب Biology ، به پاس سال‌ها خدمات ارزشمند نیل کمپبل در زمینهٔ آموزش زیست‌شناسی، از ویرایش نهم، عنوان کتاب را به CAMPBELL BIOLOGY تغییر داده است.

روحش شاد و راهش پر رهرو باد

Lisa A. Urry - لیـزا یـوری (فصـل ۱ و بخش‌هـای ۳-۱)، یـک زیست‌شـناس تکوینـی و رئیـس کنونـی دپارتمـان بیولـوژی در کالـج Mills اسـت. لیـزا پـس از فارغ‌التحصیلـی از دانشـگاه Tufts در بیولـوژی، دکتـرای خـود را در زیست‌شناسـی تکوینـی و مولکولـی در مؤسسـهٔ تکنولـوژی ماساچوسـت (MIT) تکمیـل کـرد. وی تعـدادی مقـالات تحقیقـی منتشـر کـرده اسـت، کـه بیشـتر آنهـا بـرروی بیـان ژن طـی تکویـن جنینـی و لاروی در خارپوسـتان دریایـی متمرکـز هسـتند. لیـزا همچنیـن عمیقـاً متعهـد بـه اعطـای فرصـت بـرای زنـان در تحقیـق و آمـوزش علـوم اسـت.

Michael L. Cain - مایـکل کایـن (بخش‌هـای ۴ و ۵) یـک زیست‌شـناس تکاملـی و اکولوژیسـت اسـت کـه اکنـون به‌طـور تمـام وقـت مشـغول تألیـف می‌باشـد. مایـکل دارای لیسـانس زیست‌شناسـی و ریاضـی از کالـج Bowdoin، مـدرک فوق‌لیسـانس زیست‌شناسـی از دانشـگاه Brown، و دارای درجـهٔ دکتـرای اکولـوژی و زیست‌شناسـی تکاملـی از دانشـگاه Rose-Hulman، گسـترهٔ وسـیعی از دوره‌هـای تدریـس، از جملـه زیست‌شناسـی عمومـی، اکولـوژی تکامـل، و زیست‌شناسـی حفـظ ذخایـر زیسـتی را تدریـس می‌کـرده اسـت. مایـکل کایـن نویسـندهٔ ده‌هـا مقالـهٔ علمـی دربـارهٔ موضوعاتـی چـون رفتـار گیاه‌خـواری در حشـرات، پراکنـش دوربـرد دانه‌هـا، و گونه‌زایـی در جیرجیرک‌هـا اسـت. وی علاوه‌بـر کارش در بیولـوژی کمپبـل، ناظـر تألیـف یـک کتـاب مرجـع در زمینـهٔ اکولـوژی اسـت.

Steven A. Wasserman - مایـکل اسـتیون واسـرمن (بخـش ۷)، پروفسـور دانشـگاه کالیفرنیـای سـان‌دیه‌گو (UCSD) اسـت. وی لیسـانس زیست‌شناسـی خـود را از دانشـگاه هـاروارد و دکتـرای خـود را در علـوم زیسـتی از MIT گرفـت. اسـتیو ازطریـق تحقیـق بـرروی مکانیسـم‌های تنظیمـی در مگـس دروزوفیـلا، وارد زمینه‌هـای زیست‌شناسـی تکوینـی، تولیدمثـل و ایمنـی شـد. وی در حـال حاضـر در دانشـگاه پزشـکی تگـزاس و UCSD، ژنتیـک، تکویـن و فیزیولـوژی را بـرای دانشـجویان پزشـکی تدریـس می‌کنـد. او همچنیـن مشـاور و راهنمـای پایان‌نامـهٔ بیـش از ده‌هـا دانشـجوی دکتـرا بـوده اسـت.

Peter V. Minorsky - پیتـر مینورسـکای (بخـش ۶)، پروفسـور کالـج Mercy در نیویـورک اسـت؛ وی در آنجـا تکامـل، اکولـوژی گیاه‌شناسـی و زیست‌شناسـی عمومـی را تدریـس می‌کنـد. پیتـر لیسـانس زیست‌شناسـی خـود را از کالـج Vassar و دکتـرای خـود را در گرایـش فیزیولـوژی گیاهـی از دانشـگاه Cornell دریافـت کـرد. او همچنین نویسـندهٔ علمـی مجلـهٔ Plant Physiology اسـت. پیتر پس از فلوشـیپ فـوق دکتـرا در دانشـگاه ویسکانسـین، در کالـج Kenyon، کالـج Union، دانشـگاه Western Connecticut State، و کالـج Vassar مشـغول بـه تدریـس شـد. وی در حقیقـت یـک الکتروفیزیولوژیسـت اسـت کـه پاسـخ گیاهان بـه اسـترس را مطالعه می‌کنـد. پیتر در سـال ۲۰۰۸ به‌خاطـر شـیوهٔ منحصربـه فـردش در آمـوزش، جایـزهٔ ویـژهٔ بهتریـن روش تدریـس را از آن خـود کـرده اسـت.

Jane B. Reece - جیـن ریـس، سـرگروه تیـم نویسـندگان یازدهمیـن ویرایـش، همـکار نیـل کمپبـل بـود. وی در تمـام ویرایش‌هـای کتـاب بیولـوژی کمپبـل شـرک داشـته اسـت. پیش‌تـر، جیـن ریـس در کالـج Middlesex County و کالـج Queensborough Community زیست‌شناسـی عمومـی را تدریـس می‌کـرد. وی دارای مـدرک لیسـانس بیولـوژی از دانشـگاه هاروارد،فـوق لیسـانس میکروبیولـوژی از دانشـگاه Rutgers و دکتـرای باکتریولـوژی از دانشـگاه کالیفرنیـا اسـت. ریـس هنگامی‌کـه دانشـجوی دکتـری و فـوق دکتـری بـود، بـرروی نوترکیبـی ژنتیکـی در باکتری‌هـا تحقیـق می‌کـرد. وی عـلاوه بـر ایـن کتـاب، نویسـندهٔ کتاب‌هـای :Biology Concepts & Connections و Essential Bilogy و The World of the Cell اسـت.

Robert B. Jackson - رابـرت جکسـون (بخـش ۸)، پروفسـور بیولـوژی و رئیـس علـوم محیطی در دانشـگاه Duke اسـت. رابـرت دارای مـدرک مهندسـی شـیمی از دانشـگاه Rice، فـوق لیسـانس در اکولـوژی و آمـار و دکتـرای اکولـوژی از دانشـگاه Utah State اسـت. رابـرت بـرای سـالیان زیـادی برنامـهٔ دانشـگاه Duke را در زمینـه اکولـوژی رهبـری کـرد. وی جوایـز متعـددی را دریافـت کـرده اسـت کـه از جملهٔ آن جایـزهٔ Presidential Early Career Award در زمینـهٔ علـوم و مهندسـی از مؤسسـه ملـی علـوم اسـت. رابـرت جکسـون از نوشـتن بـه سـبک پـاپ لـذت می‌بـرد. او علاوه‌بـر ایـن، یـک کتـاب تجـاری دربـارهٔ محیـط (The Earth Remains Forever) و دو کتـاب شـعر بـرای بچه‌هـا (Weekend Mischief و Animal Mischief) منتشـر کـرده اسـت.

پیشگفتار:

اکنون که ترجمهٔ ویرایش ۲۰۱۷ کتاب ارزشمند و منحصربفرد بیولوژی کمپبل را تقدیم شما عزیزان می‌کنیم، نزدیک به ۱۵ سال از ورود این «کتابِ سِتُرگ» به کشور می‌گذرد. طی این مدت، بیولوژی کمپبل تبدیل به یک «فرهنگ» دوست داشتنی شده‌است؛ فرهنگی که حاکی از درایت، تشخیص و درک دبیران محترم، دانش آموزان عزیز و والدین گرامی دارد! با افتخار اعلام می‌کنیم که امروز در بسیاری از مدارس دورهٔ اول دبیرستان، در پایه‌های هفتم، هشتم و نهم، کلاس‌های کمپبل جزء برنامه‌های اصلی دانش‌آموزان شده است؛ دانش‌پژوهان المپیادی اولین مرجعی که مطالعه می‌کنند بیولوژی کمپبل است؛ در کنکور سراسری، تقریباً محال است دانش‌آموزی در رشته‌های پزشکی، دندانپزشکی و داروسازی پذیرفته شود ولی بیولوژی کمپبل را مطالعه نکرده باشد! جالب اینجاست که علاوه بر دبیران کشور، دانشجویان رشتهٔ دبیری زیست‌شناسی در دانشگاه فرهنگیان نیز مشتاقانه این کتاب را به‌عنوان مهم‌ترین مرجع تدریس در آینده کاری خود انتخاب می‌کنند.

اتفاق جالب دیگر در این سال‌ها، مرجع تالیف قرار گرفتنِ کتاب بیولوژی کمپبل برای تمامی کتاب‌های علوم زیستی در حوزهٔ آموزش و پرورش است! کتاب‌های زیست‌شناسی در دورهٔ متوسطهٔ دوم و کتاب‌های علوم در دورهٔ متوسطهٔ اول، همه و همه از روی کتاب کمپبل الگوبرداری و نوشته شده‌اند. به همین دلیل، دامنهٔ اثرگذاری این اثر سترگ، بسیار وسیع و قابل تأمل است. آنچه که باعث این همه اتفاقات میمون و ارزشمند شده است «جایگاه جهانی» این کتاب، شیوهٔ نگارش و محتوای علمی آن است. پروفسور نیل کمپبل در مهندسیِ تالیف این اثر فاخر، چنان استادانه عمل کرده است که به جرأت می‌توان گفت هیچ کتاب دیگری در حوزهٔ علوم زیستی تا این اندازه تاثیرگذار نبوده است! اینکه مدیر جهانی «IBO» به صراحت اعلام می‌دارد که «بیولوژی کمپبل، انجیل زیست‌شناسی است»، حاکی از نقش مؤثر و غیرقابل انکار این کتاب در آماده‌سازی دانش‌پژوهان در این رویداد جهانی است.

«بیولوژی کمپبل» جزء معدود کتاب‌های علمی است که به تمام زبان‌های زندهٔ دنیا ترجمه شده است. در ایران نیز از ویرایش هشتم توسط «خانه زیست‌شناسی» ترجمه و در اختیار علاقمندان قرار گرفته است. در ترجمهٔ ویرایش یازدهم این کتاب، سرکار خانم «شراره مستانی نژاد»، نقشی بسیار ارزنده و غیرقابل انکار داشتند؛ فهم عمیق ایشان از موضوعات مختلف زیست‌شناسی، تسلط فوق‌العاده بر متون انگلیسی و از همهٔ مهم‌تر، عشق و علاقهٔ فراوان به کار، از او یک «مترجم چیره‌دست» ساخته است. یقیناً از این مترجم جوان در آینده‌ای نزدیک فراوان خواهیم شنید! سرکار خانم «مریم مجاور»، ویراستار صبور، دقیق و بسیار منظمی هستند که از ویرایش جدید این کتاب به گروهِ مترجمین و ویراستاران اضافه شدند. خانم مجاور با وسواس بسیار زیاد، موجب روانتر شدن و شیوایی ترجمه در این اثر فاخر شده‌اند؛ از ایشان به‌خاطر زحمات ارزشمندشان سپاسگزاریم. طراحی این اثر ماندگار نیز با خلاقیت و هنرمندی سرکار خانم «سپیده زارعی» به سرانجام رسیده است. خانم زارعی نهایت تلاش، حوصله و صبوری خود را برای خلق یک اثر زیبا و منحصربفرد به کار گرفته‌اند؛ زحمات فراوان ایشان بسیار جای تقدیر و تشکر دارد.

در پایان جا دارد از مدیران مجموعهٔ زیرذره‌بین، که در شرایط سخت و نفس‌گیر اقتصادی کشور که «ویروس کرونا» تمامی جنبه‌های کسب و کار و اقتصاد کشور را مورد هجومِ ناباورانه خود قرار داده است، «جسورانه» موجبات چاپ این اثر فاخر را فراهم نموده‌اند، صمیمانه قدردانی و تشکر کنم. توفیق روز افزون این عزیزان، آرزوی قلبی ماست.

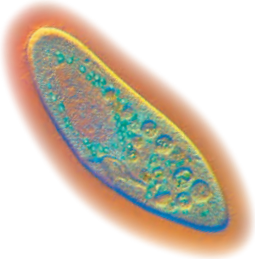
مصطفی پویان
مدیر خانه زیست شناسی

فهرست مطالب

سلول ۱

فصل ۶ سفری به درون سلول

۶-۱ زیست‌شناسان برای بررسی سلول‌ها از میکروسکوپ و ابزارهای بیوشیمی استفاده می‌کنند ۴
کاربرد میکروسکوپ (میکروسکوپی) ۴
جزءبه‌جزء کردن سلولی ۶
۶-۲ سلول‌های یوکاریوتی دارای غشاهای داخلی هستند که به‌کمک این غشاها اعمال‌شان را سازمان‌دهی می‌کنند ۷
مقایسهٔ سلول‌های پروکاریوتی و یوکاریوتی ۷
نگاهی دقیق‌تر به سلول یوکاریوتی ۹
۶-۳ اطلاعات و دستورات ژنتیکی سلول‌های یوکاریوتی در هسته قرار دارند و به‌وسیلهٔ ریبوزوم‌ها به مرحلهٔ عمل در می‌آیند ۱۳
هسته: کتابخانهٔ ژنتیکی سلول ۱۳
ریبوزوم‌ها: کارخانه‌های پروتئین‌سازی ۱۴
۶-۴ دستگاه غشایی درونی سلول‌ها، جابه‌جایی پروتئین‌ها را تنظیم کرده و اعمال متابولیکی سلول‌ها را انجام می‌دهد ۱۶
شبکهٔ آندوپلاسمی: کارخانهٔ سنتز زیستی ۱۶
اعمال شبکهٔ آندوپلاسمی صاف ۱۶
اعمال شبکهٔ آندوپلاسمی زبر ۱۷
دستگاه گلژی: مرکز ارسال و دریافت ۱۸
لیزوزوم‌ها: بخش‌های گوارش‌دهنده ۲۰
واکوئل‌ها: بخش‌های نگهدارنده و متنوع ۲۰
سیستم غشایی درونی: مرور ۲۱
۶-۵ میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها انرژی را از یک شکل به شکل دیگر تبدیل می‌کنند ۲۲
منشأ تکاملی میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها ۲۲
میتوکندری‌ها: تبدیل انرژی شیمیایی ۲۳
کلروپلاست‌ها: به دام انداختن انرژی نوری ۲۳
پراکسی‌زوم‌ها: اکسیداسیون ۲۵
۶-۶ اسکلت سلولی شامل شبکه‌ای از رشته‌هایی است که ساختارها و فعالیت‌های سلولی را سازماندهی می‌کند ۲۵
وظایف اسکلت سلولی: پشتیبانی و تحرک ۲۶
اجزای اسکلت سلولی ۲۶
ریزلوله‌ها ۲۷
سانتروزوم‌ها و سانتریول‌ها ۲۷
مژک‌ها و تاژک‌ها ۲۸
ریزرشته‌ها (رشته‌های اکتین) ۳۰
رشته‌های حدواسط ۳۱
۶-۷ اجزای خارج‌سلولی و اتصالات بین سلول‌ها به هماهنگ نمودن فعالیت‌های سلولی کمک می‌کنند ۳۲
دیواره‌های سلولی گیاهان ۳۲
ماتریکس خارج‌سلولی در سلول‌های جانوری ۳۳
اتصالات بین سلولی ۳۴
پلاسمودسماتا در سلول‌های گیاهی ۳۴
اتصالات محکم، دسموزوم‌ها، و اتصالات منفذدار در جانوران ۳۵
۶-۱ یک سلول: بزرگ‌تر از مجموع اجزایش است ۳۶



فصل ۷ ساختار و عملکرد غشا

۷-۱ غشاهای سلولی موزاییک سیالی از لیپیدها و پروتئین‌ها هستند ۴۲
سیال بودن غشا ۴۳
سیر تکاملی تنوع و گوناگونی در ترکیب لیپیدی غشا ۴۴
پروتئین‌های غشایی و عملکردهای آنها ۴۴
نقش کربوهیدرات‌های غشایی در شناسایی سلول ـ سلول ۴۷
ساخت و جهت‌گیری غشاها ۴۷
۷-۲ ساختار غشا باعث ایجاد خاصیت نفوذپذیری انتخابی می‌شود ۴۸
تراوایی (نفوذپذیری) دولایهٔ لیپیدی ۴۸
پروتئین‌های انتقال‌دهنده ۴۸
۷-۳ انتقال غیرفعال، نوعی انتشار ماده از عرض غشا بدون صرف انرژی است ۴۹
اثرات اسمز در تعادل آب ۵۰
تعادل آب در سلول‌های بدون دیواره ۵۱
تعادل آب در سلول‌های دارای دیواره ۵۲
انتشار تسهیل‌شده: انتقال غیرفعالی که با کمک پروتئین‌ها صورت می‌گیرد ۵۲
۷-۴ انتقال فعال با صرف انرژی، مواد حل‌شده را برخلاف شیب غلظت جابه‌جا می‌کند ۵۴
انتقال فعال به انرژی نیاز دارد ۵۴
نگهداری پتانسیل غشا توسط پمپ‌های یونی ۵۵
انتقال همراه: انتقال هم‌زمان به کمک یک پروتئین غشایی ۵۷
۷-۵ انتقال توده‌ای مواد از عرض غشای پلاسمایی توسط اگزوسیتوز و اندوسیتوز انجام می‌گیرد ۵۷
اگزوسیتوز ۵۷
اندوسیتوز ۵۸

فصل ۸ مقدمه‌ای بر متابولیسم

۸-۱ متابولیسم جانداران، تغییر ماده و انرژی، برطبق قوانین ترمودینامیک است ۶۴

فهرست مطالب

سازمان‌دهی شیمی حیات در مسیرهای متابولیکی ۶۴
انواع انرژی ۶۴
قوانین تبدیل انرژی ۶۵
قانون اول ترمودینامیک ۶۶
قانون دوم ترمودینامیک ۶۶
نظم و بی‌نظمی زیستی ۶۷
۸-۲ تغییر انرژی آزاد یک واکنش، از خودبه‌خودی بودن انجام آن خبر می‌دهد ۶۸
تغییر انرژی آزاد، ΔG ۶۸
انرژی آزاد، پایداری، و تعادل ۶۹
انرژی آزاد و متابولیسم ۷۰
واکنش‌های انرژی‌زا و انرژی‌خواه در متابولیسم ۷۰
تعادل و متابولیسم ۷۱
۸-۳ ATP با همراه کردن واکنش‌های انرژی‌زا با واکنش‌های انرژی‌خواه باعث انجام کار سلولی می‌شود ۷۲
ساختار و هیدرولیز ATP ۷۲
چگونه هیدرولیز ATP کار انجام می‌دهد ۷۳
۸-۴ آنزیم‌ها با کم کردن سدهای انرژی، سرعت واکنش‌های متابولیسمی را افزایش می‌دهند ۷۵
سد انرژی فعال‌سازی ۷۶
چگونگی افزایش سرعت واکنش‌ها توسط آنزیم‌ها ۷۷
اختصاصی بودن سوبسترای آنزیم‌ها ۷۷
کاتالیز در جایگاه فعال آنزیم ۷۸
اثرات شرایط موضعی بر فعالیت آنزیم ۸۰
اثر دما و pH ۸۰
کوفاکتورها ۸۱
مهارکننده‌های آنزیمی ۸۲
تکامل آنزیم‌ها ۸۲
۸-۵ تنظیم فعالیت آنزیمی به کنترل متابولیسم کمک می‌کند ۸۳
تنظیم آلوستریک آنزیم‌ها ۸۳
فعال‌سازی و مهار آلوستریکی ۸۴
مهار بازخوردی (خودتنظیمی) ۸۵
جایابی اختصاصی آنزیم‌ها در سلول ۸۶

فصل ۹ تنفس سلولی و تخمیر

۹-۱ مسیرهای کاتابولیسمی با اکسیدکردن مواد آلی، انرژی تولید می‌کنند ۹۰
مسیرهای کاتابولیک و ساخت ATP ۹۰
واکنش‌های ردوکس: اکسایش و کاهش ۹۱
اصل ردوکس ۹۱
اکسیدشدن مولکول‌های سوختنی آلی در تنفس سلولی ۹۲
آزاد شدن تدریجی انرژی توسط NAD+ و زنجیرهٔ انتقال الکترون ۹۲
مراحل تنفس سلولی: یک بررسی مقدماتی ۹۴
۹-۲ گلیکولیز با اکسیدکردن گلوکز به پیرووات، انرژی شیمیایی تولید می‌کند ۹۶
۹-۳ پس از اینکه پیرووات اکسید شد، چرخهٔ سیتریک اسید، اکسیداسیون انرژی‌زای مولکول‌های آلی را تکمیل می‌کند ۹۷
اکسیداسیون پیرووات به استیل کوآنزیم A ۹۷
چرخهٔ سیتریک اسید ۹۸
۹-۴ طی فسفریلاسیون اکسیداتیو، فرایند شیمیواسمز، انتقال الکترون را با ساخت ATP همراه می‌کند ۱۰۰
مسیر انتقال الکترون ۱۰۰
شیمیواسمز: مکانیسم جفت شدن انرژی ۱۰۱
اندازه‌گیری میزان تولید ATP در تنفس سلولی ۱۰۴
۹-۵ تخمیر و تنفس بی‌هوازی، سلول‌ها را قادر می‌سازند تا بدون استفاده از اکسیژن ATP بسازند ۱۰۶
انواع تخمیر ۱۰۷
مقایسهٔ تخمیر با تنفس هوازی و بی‌هوازی ۱۰۸
اهمیت تکاملی گلیکولیز ۱۰۹
۹-۶ گلیکولیز و چرخهٔ سیتریک اسید با بسیاری از مسیرهای متابولیسمی دیگر ارتباط دارند ۱۱۰
گوناگونی در کاتابولیسم ۱۱۰
بیوسنتز (مسیرهای آنابولیکی) ۱۱۱
تنظیم تنفس سلولی از راه سازوکارهای خودتنظیمی ۱۱۱

فصل ۱۰ فتوسنتز

۱۰-۱ فتوسنتز، انرژی نور را به انرژی شیمیایی ذخیره‌شده در غذاها تبدیل می‌کند ۱۱۹
کلروپلاست‌ها: جایگاه فتوسنتز در گیاهان ۱۱۹
ردیابی اتم‌ها در فتوسنتز: تحقیق علمی ۱۲۰
تجزیهٔ آب ۱۲۰
فتوسنتز یک فرایند ردوکس است ۱۲۱
دو مرحلهٔ فتوسنتز: نگاه کلی ۱۲۱

فهرست مطالب

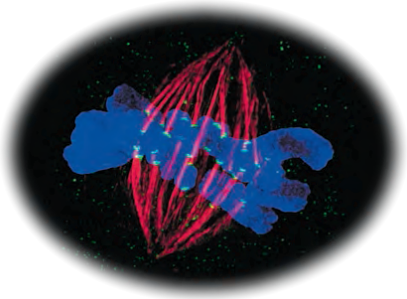
۱۰-۲ واکنش‌های نوری، انرژی نور خورشید را به انرژی شیمیایی ذخیره‌شده در ATP و NADPH تبدیل می‌کنند ۱۲۳
ماهیت نور ۱۲۳
رنگیزه‌های فتوسنتزی: گیرنده‌های نور ۱۲۴
برانگیختگی کلروفیل توسط نور ۱۲۶
فتوسیستم: کمپلکس مرکز واکنش که با کمپلکس‌های دریافت‌کنندهٔ نور همراه است ۱۲۷
جریان خطی الکترون ۱۲۸
جریان چرخه‌ای الکترون ۱۳۰
مقایسهٔ شیمیواسمز در کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها ۱۳۱
۱۰-۳ چرخهٔ کالوین از ATP و NADPH، برای تبدیل CO_2 به قند استفاده می‌کند ۱۳۳
۱۰-۴ در شرایط آب و هوایی گرم و خشک، مکانیسم‌های جایگزینی برای تثبیت کربن تکامل یافته‌اند ۱۳۵
آیا تنفس نوری یک یادگار تکاملی است؟ ۱۳۵
گیاهان C_4 ۱۳۶
گیاهان CAM ۱۳۹
۱۰-۵ حیات وابسته به فتوسنتز است ۱۴۰
اهمیت فتوسنتز: مرور ۱۴۰

فصل ۱۱ ارتباط سلولی

۱۱-۱ پیام‌های بیرونی به پاسخ‌هایی درون‌سلولی تبدیل می‌شوند ۱۴۸
تکامل پیام‌رسانی سلولی ۱۴۸
پیام‌رسانی موضعی و از راه دور ۱۵۱
سه مرحلهٔ پیام‌رسانی سلولی: مروری کلی ۱۵۱
۱۱-۲ دریافت: یک مولکول پیام‌رسان به یک پروتئین گیرنده متصل و موجب تغییر شکل آن می‌شود ۱۵۳
گیرنده‌ها در غشای پلاسمایی ۱۵۳
گیرنده‌های درون‌سلولی ۱۵۶
۱۱-۳ تبدیل و انتقال: آبشارهایی از میانکنش‌های مولکولی، پیام‌ها را از گیرنده‌ها تا مولکول‌های هدف در سلول، تقویت می‌کنند ۱۵۸
مسیرهای تبدیل و انتقال پیام ۱۵۸
فسفریله شدن و دِفسفریله شدن پروتئین ۱۵۹
مولکول‌های کوچک و یون‌ها به‌عنوان پیک‌های دومین ۱۵۹
AMP حلقوی ۱۶۰
یون‌های کلسیم و اینوزیتول تریس‌فسفات (IP_3) ۱۶۱
۱۱-۴ پاسخ: پیام‌رسانی سلولی به تنظیم فعالیت‌های سیتوپلاسمی یا رونویسی می‌انجامد ۱۶۳
پاسخ‌های سیتوپلاسمی و هسته‌ای ۱۶۳
تنظیم دقیق پاسخ ۱۶۴
تشدید پیام ۱۶۴
اختصاصی بودن پیام‌رسانی سلولی و هماهنگی پاسخ ۱۶۴
کارآیی پیام‌رسانی: پروتئین‌های داربست و مجموعه‌های پیام‌رسانی ۱۶۵
پایان پیام ۱۶۶
۱۱-۵ آپوپتوز، چندین مسیر پیام‌رسانی سلولی را تلفیق می‌کند ۱۶۷
آپوپتوز در کرم *سینورابدیتیس الگانس* (*Caenorhabditis elegans*) ۱۶۸
مسیرهای آپوپتوزی و پیام‌های فعال‌کنندهٔ آنها ۱۶۸

فصل ۱۲ چرخهٔ سلولی

۱۲-۱ تقسیم سلولی، سلول‌های دختری را به‌وجود می‌آورد که از نظر ژنتیکی یکسان هستند ۱۷۴
سازمان‌دهی سلولیِ مواد ژنتیکی ۱۷۴
توزیع کروموزوم‌ها در طی تقسیم سلولی یوکاریوتی ۱۷۵
۱۲-۲ مراحل میتوز و اینترفاز، چرخهٔ سلولی را تشکیل می‌دهند ۱۷۶
مراحل چرخهٔ سلولی ۱۷۷
دوک میتوزی: نگاهی دقیق‌تر ۱۷۷
سیتوکینز: نگاهی دقیق‌تر ۱۸۱
تقسیم دوتایی در باکتری‌ها ۱۸۲
تکامل میتوز ۱۸۴
۱۲-۳ چرخهٔ سلولی یوکاریوتی به‌وسیلهٔ یک دستگاه کنترل مولکولی، تنظیم می‌شود ۱۸۵
سیستم کنترل چرخهٔ سلولی ۱۸۶
ساعت چرخهٔ سلولی: سایکلین‌ها و کینازهای وابسته به سایکلین ۱۸۷
نشانه‌های توقف و پیش‌برنده: سیگنال‌های درونی و بیرونی نقاط وارسی ۱۸۸
نبود کنترل‌های چرخهٔ سلولی در سلول‌های سرطانی ۱۹۰



UNIT 2

سلول

البا سِرانو درشهر اولدسن هوانِ پورتوریکو متولد شد. پدرش سرهنگ ارتش آمریکا بود، به همین دلیل دوران کودکی وی در سفرگذشت‌وتحت‌تأثیرفرهنگ‌اسپانیایی قوی خانواده‌اش رشد کرد. او در دانشگاه روچستر یکی از دو زنی بود که در میان ۸۰ نفر در رشتهٔ فیزیک تحصیل کرد. پس از آن، مدرک دکتری تخصصی (Ph.D) خود را با مطالعهٔ نفوذپذیری غشای سلول‌های عصبی به یون‌ها از دانشگاه استنفورد اخذ کرد و در دانشگاه UCLA دورهٔ تخصصی فوق دکتری خود را گذراند. در آنجا فعالیت خود را در زمینهٔ سیستم شنوایی به عنوان راهی برای درک این موضوع که چگونه سلول‌ها به موجودات زنده امکان پاسخ‌دهی به تغییرات محیطی را می‌دهند، آغاز کرد. از سال ۱۹۹۲، دکتر سرانو در دانشگاه نیومکزیکوعضوهیئت‌علمی‌شدکه‌درآن‌دانشگاه، کشفیات‌متعددی‌درزمینهٔ‌تکوین‌سیستم‌شنوایی انجام داد. دکتر سرانو همچنین مدافع سرسخت و مربی زنان و گروه‌های کم‌مخاطب در علم است.

مصاحبه با البا سِرانو

شما چگونه به علوم تجربی و به ویژه زیست‌شناسی علاقه‌مند شدید؟

وقتی شما فرزند یک نظامی هستید، از شما می‌خواهند که هدیه خود را برای کریسمس انتخاب کنید، به‌خاطر دارم که همیشه به تلسکوپ و ابزارهای شیمی تمایل داشتم. من هنوز هم عاشق ریاضیات هستم و مسائل ریاضی را برای سرگرمی حل می‌کنم. در دانشگاه در کتابخانهٔ دانشکدهٔ پزشکی فیزیک مطالعه می‌کردم و در زمان استراحت زیست‌شناسی می‌خواندم.

من به رشتهٔ بیوشیمی بسیار علاقه‌مند شدم و با خود گفتم، حتماً رشته‌ای به نام بیوفیزیک هم وجود دارد و تصمیم گرفتم برای ادامهٔ تحصیل در رشتهٔ بیوفیزیک به دانشگاه استنفورد راه یابم. سرسختانه تلاش کردم، حتی در انتهای سال اول نزدیک بود از دانشگاه انصراف بدهم. سپس خواندن کتاب عصب، ماهیچه و سیناپس نوشتهٔ برنارد کتز به من محول شد. از ساعت ۸ صبح بدون وقفه شروع به خواندن این کتاب می‌کردم حتی ناهار هم نمی‌خوردم. در پایان روز خواندن کتاب را تمام کردم و متوجه شدم که «این کاری است که می‌خواهم انجام دهم». کتاب در اصل دربارهٔ بیوفیزیک کانال‌های غشایی بود اما معادله هم داشت!! فکر کردم «این علمی است که من می‌شناسم.»

تحقیقات پایان‌نامهٔ شما در چه زمینه‌ای بود؟

من روی نورون‌ها کار می‌کردم و روی جریان یون‌ها مانند پتاسیم از خلال غشای سلولی تمرکز کردم. غشاها جذاب و جالب هستند زیرا آنها سلول را تعریف می‌کنند. غشاها سد هستند و درعین‌حال معبر نیز هستند. غشاها مانند مرزها هستند، مکان‌هایی بسیار پرجنب و جوش که در آن اتفاقات بسیاری رخ می‌دهد.

درون غشاها پروتئین‌های ویژه‌ای به نام کانال‌های یونی وجود دارند که مانند یک دروازه‌بان به یون‌ها اجازهٔ عبور می‌دهند. نورون‌ها سلول‌های پایه و اصلی مغز هستند. مغز توسط همکاری و فعالیت هماهنگ تعداد زیادی نورون وظیفه خود را انجام می‌دهد. این سلول‌ها از بعضی جهات مشابه یکدیگر هستند اما تنوع زیادی نیز دارند. بنابراین موضوع پایان‌نامهٔ من بررسی تنوع غشای سلول‌های نورونی بود: تفاوت میان پروتئین‌های موجود در نورون‌های مختلف چیست؟

چگونه به سیستم شنوایی علاقه‌مند شدید و چه سوالاتی را مطرح می‌کنید؟

من همیشه می‌خواستم از مفاهیم فیزیک برای شناخت و درک سیستم‌های زیستی استفاده کنم. بیوفیزیک‌دانان عاشق گوش داخلی هستند. گوش داخلی دارای سطوح حساس با سلول‌هایی زیبا تحت عنوان سلول‌های مویی حرکتی - حسی است (به عکس نگاه کنید) این سلول‌ها مشابه هستند اما عملکردهای متفاوتی دارند. توانایی و ظرفیت گوش‌ها در جمع‌آوری امواج و فرکانس‌های صوتی به دلیل وجود این سلول‌های مویی کوچک است که تفاوت‌هایی جزئی با یکدیگر دارند. سلول‌های مویی حرکتی - حسی که ما در آزمایشگاه روی آنها کار می‌کنیم، شگفت‌انگیز، زیبا و بسیار خاص هستند. ما ساختار و جای‌گیری این سلول‌ها را مطالعه و بررسی می‌کنیم و به‌طور هم‌زمان پرسش‌های ژنتیکی هم مطرح می‌کنیم. ما به شناسایی ژن‌های رمزکنندهٔ پروتئین‌های کانال‌های یونی که در پاسخ الکتریکی این سلول‌ها حائز اهمیت هستند علاقه‌مند هستیم. این ژن‌ها چگونه در ژنوم سازماندهی شده‌اند، چگونه روشن و خاموش می‌شوند؟ گوش یک سیستم قدرتمند است که سلول‌های مشابه بسیاری دارد که متنوع هستند، هر سلول منحصر به فرد است.

پیشنهاد شما به دانشجویانی که جویای کار در رشتهٔ زیست‌شناسی‌اند چیست؟

اول اینکه، خودتان را به اتفاقاتی که ممکن است در آینده برایتان بیفتد محدود نکنید. سپس، تجربیات گوناگونی به‌دست آورید. بخشی از زندگی دربارهٔ یافتن آن چیزی است که به ما احساس رضایت می‌دهد. اگر شما قصد انتخاب یک شغل در زیست‌شناسی را دارید، راه‌های متعددی برای زیست‌شناس بودن وجود دارد. می‌توانید در آزمایشگاه‌ها و یا تشکیلات مرتبط با این رشته در کنار دیگران فعالیت کنید. نهایتاً، درک زیست‌شناسی امروزه نیازمند درک ریاضیات، فیزیک و شیمی است بنابراین سرمایه‌گذاری در این حوزه‌ها حائز اهمیت است. حتی اگر احساس می‌کنید در این زمینه‌ها عالی نخواهید بود، اجازه ندهید ترس بر شما غلبه کند زیرا همهٔ مسائل علمی قابل یادگیری هستند، یادگیری آنها نیازمند پشتکار و تلاش است.

تصویر: سلول‌های مویی گوش داخلی همراه با دسته‌های میله‌مانند برآمده که امواج صوتی را تشخیص می‌دهند. آسیب به این دسته‌ها توسط صداها یا سالخوردگی می‌تواند منجر به ناشنوایی یا از بین رفتن تعادل شود.

"Membranes are like borders—very dynamic places where a lot of things happen."

▼ Inner ear "hair" cells with bundles of rod-like protrusions that detect sound waves. Damage to these bundles by noise or aging can lead to deafness or loss of balance. (SEM)

6 سفری به درون سلول

A Tour of the Cell

▲ شکل ۱-۶ سلول‌های شما چگونه در یادگیری زیست‌شناسی به شما کمک می‌کنند؟

مفاهیم کلیدی

۶-۱. زیست‌شناسان برای بررسی سلول‌ها از میکروسکوپ و ابزارهای بیوشیمی استفاده می‌کنند

۶-۲. سلول‌های یوکاریوتی دارای غشاهای داخلی هستند که با کمک این غشاها اعمال‌شان را سازمان‌دهی می‌کنند

۶-۳. اطلاعات و دستورات ژنتیکی سلول‌های یوکاریوتی در هسته قرار دارند و به‌وسیلهٔ ریبوزوم‌ها به مرحلهٔ عمل درمی‌آیند

۶-۴. دستگاه غشایی درونی سلول‌ها، جابه‌جایی پروتئین‌ها را تنظیم کرده و اعمال متابولیکی سلول‌ها را انجام می‌دهد

۶-۵. میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها انرژی را از شکلی به شکل دیگر تبدیل می‌کنند

۶-۶. اسکلت سلولی شامل شبکه‌ای از رشته‌هایی است که ساختارها و فعالیت‌های سلول را سازمان‌دهی می‌کند

۶-۷. اجزای خارج‌سلولی و اتصالات بین سلول‌ها به هماهنگ کردن فعالیت‌های سلولی کمک می‌کنند

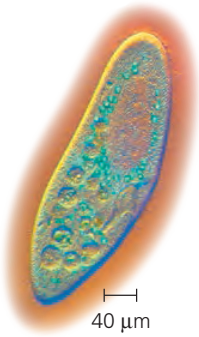
۶-۸. یک سلول، بزرگ‌تر از مجموع اجزایش است

نگاه کلی

واحدهای بنیادی حیات

همان‌طوری‌که اتم‌ها اساس شیمی هستند، سلول‌ها نیز پایه و اساس سیستم‌های زنده می‌باشند. در همین لحظه، انواع مختلفی از سلول‌ها برای شما در حال کار کردن هستند. انقباض سلول‌های ماهیچه‌ای، چشم‌های شما را به‌هنگام مطالعهٔ این جمله حرکت می‌دهند. کلمات صفحه به پیام‌هایی ترجمه می‌شوند که سلول‌های عصبی آنها را به مغز می‌برند. شکل ۱-۶ زوائد یک سلول عصبی را نشان می‌دهد (نارنجی) که با سلول‌های ماهیچه‌ای (قرمز) در حال ارتباط است. کلمات روی صفحه، به پیام‌هایی ترجمه می‌شوند که سلول‌های عصبی آنها را به مغز شما حمل می‌کنند، در مغز این پیام‌ها به سلول‌های عصبی دیگر منتقل می‌شوند. هم‌زمان که مطالعه می‌کنید، ارتباطاتی این‌چنینی حافظهٔ شما را می‌سازند و اجازه می‌دهند تا یادگیری صورت گیرد.

همهٔ موجودات زنده از سلول ساخته شده‌اند. در سلسله‌مراتب سازماندهی زیستی، سلول، کوچک‌ترین مجموعه‌ای از مواد است که توانایی حیات دارد. درواقع، بسیاری از اشکال حیات به‌صورت موجودات تک‌سلولی وجود دارند: به‌عنوان مثال، پارامسی؛ یوکاریوتی که در آب دریاچه‌ها زندگی می‌کند و تصویر آن در اینجا نشان داده شده است. اغلب موجودات پیچیده، شامل گیاهان و جانوران، پرسلولی‌اند؛ به‌طوری‌که بدن آنها از انواع سلول‌های خاصی تشکیل شده که هرکدام به‌تنهایی و به‌خودی خود توانایی زنده ماندن ندارند. حتی هنگامی‌که سلول‌ها در سطوح بالاتری، مثل بافت و اندام سازماندهی می‌شوند، هنوز هم سلول به‌عنوان واحد بنیادین ساختار و عملکرد جاندار محسوب می‌شود. هر سلول به‌وسیلهٔ اجداد خود با سلول‌های اولیه در ارتباط است. در طی تاریخ طولانی تکامل زندگی روی زمین، سلول‌ها به شکل‌های مختلف تغییر پیدا کرده‌اند. اگرچه سلول‌ها می‌توانند تفاوت‌های اساسی با یکدیگر داشته باشند اما ویژگی‌های مشترکی نیز در میان آنها وجود دارد.



در این فصل، ابتدا ابزار و روش‌هایی که ما را در شناخت سلول‌ها یاری می‌دهند معرفی خواهیم کرد و سپس سفری به‌درون سلول خواهیم داشت و با اجزای آن آشنا خواهیم شد.

۶-۱ زیست‌شناسان برای بررسی سلول‌ها از میکروسکوپ و ابزارهای بیوشیمی استفاده می‌کنند

سلول‌ها معمولاً آنقدر کوچک‌اند که با چشم غیرمسلح دیده نمی‌شوند. چگونه زیست‌شناسان سلولی اعمال درونی این اجزای ریز و زنده را بررسی می‌کنند؟ قبل از اینکه سفری به درون سلول داشته باشیم، اطلاع از چگونگی بررسی سلول‌ها می‌تواند بسیار مفید باشد.

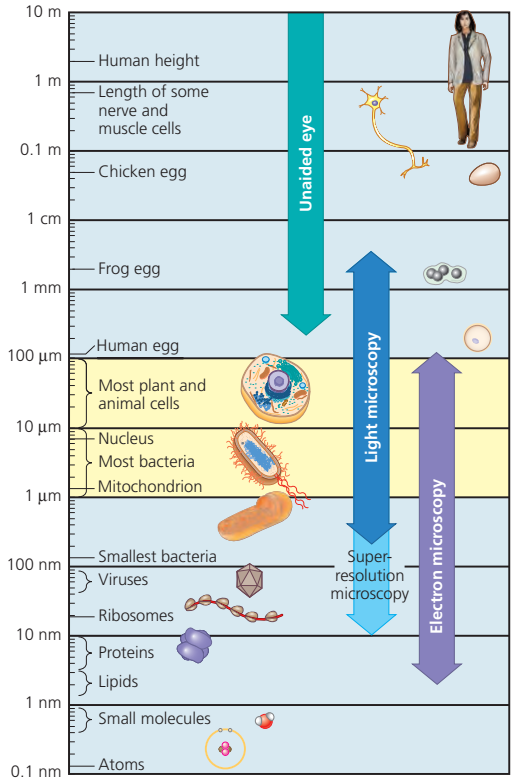
کاربرد میکروسکوپ (میکروسکوپی)

پیشرفت علوم به موازات ابداع وسایلی است که حواس انسان را تقویت می‌کنند. کشف و مطالعهٔ اولیهٔ سلول‌ها با ابداع میکروسکوپ در سال ۱۵۹۰ و اصلاح آن در قرن ۱۷ آغاز شد. رابرت هوک در سال ۱۶۵۵، زمانی‌که با میکروسکوپ سلول‌های مردهٔ پوست درخت بلوط را مشاهده می‌کرد، برای اولین بار دیوارهٔ سلولی را دید. اما برای مشاهدهٔ سلول‌های زنده، عدسی‌هایی که آنتونی وَن لیون‌هوک به طرز شگفت‌آوری ساخته بود، مورد نیاز بود. هیجان هوک زمانی‌که در سال ۱۶۷۴ ون لیون‌هوک را ملاقات کرد و جهان میکرو ارگانیسم‌ها -که هوک آنها را جانوران بسیار کوچک ذره‌بینی می‌نامید- برایش آشکار شد، قابل تصور نیست.

میکروسکوپ‌هایی که در ابتدا به‌وسیلهٔ دانشمندان دورهٔ رنسانس استفاده می‌شدند، درست همانند میکروسکوپ‌هایی هستند که شما احتمالاً در آزمایشگاه استفاده می‌کنید، یعنی از نوع **میکروسکوپ‌های نوری (LM)** بودند. نور مرئی از نمونه عبور کرده و نهایتاً به عدسی‌های شیشه‌ای می‌رسد. عدسی‌ها نور را به‌گونه‌ای منعکس می‌کنند (می‌شکنند) که تصویری بزرگ‌شده از نمونه به چشم می‌رسد.

سه پارامتر مهم در کاربرد میکروسکوپ، **بزرگ‌نمایی**، **قدرت تفکیک** و **کنتراست** هستند. بزرگ‌نمایی در میکروسکوپی به نسبت اندازهٔ تصویر نمونه، به اندازهٔ واقعی آن اطلاق می‌شود. میکروسکوپ‌های نوری می‌توانند یک نمونه را حدود ۱۰۰۰ برابر اندازهٔ واقعی آن بزرگ کنند. هرچه بزرگ‌نمایی بیشتر شود، تصویر، تیره، تار و مبهم‌تر می‌شود. قدرت تفکیک، میزان وضوح و شفافیت تصویر است؛ به‌عبارتی کمترین فاصلهٔ بین دو نقطه است به گونه‌ای که به‌صورت دو نقطهٔ مجزا تشخیص داده شوند. برای مثال، آنچه که به‌عنوان یک ستاره در آسمان به‌وسیلهٔ چشم غیرمسلح دیده می‌شود شاید به کمک تلسکوپ به‌صورت دو ستاره در کنار یکدیگر مشاهده گردد. به‌طور مشابه، میکروسکوپ نوری نمی‌تواند جزئیات ریزتر از ۰/۲ میکرومتر (µm) یا ۲۰۰ نانومتر (nm) را صرف‌نظر از میزان بزرگ‌نمایی نشان دهد (شکل ۲-۶). پارامتر سوم (کنتراست)، تفاوت وضوح در بخش‌های روشن و تیرهٔ یک تصویر است. روش‌های افزایش کنتراست شامل رنگ‌آمیزی و نام‌گذاری اجزای سلول هستند که موجب دیده شدن آنها می‌شوند. شکل ۳-۶ انواع مختلف میکروسکوپی را نشان می‌دهد. در حین مطالعهٔ این بخش به این شکل توجه کنید. زیست‌شناسان سلولی به‌دلیل عدم وجود قدرت تفکیک بالا، قادر به استفاده از میکروسکوپ‌های نوری معمولی برای مطالعهٔ اندامک‌ها نبودند. (اندامک‌ها ساختارهای دارای غشا هستند که در سلول‌های یوکاریوتی وجود دارند). برای مشاهدهٔ این ساختارها و جزئیات آنها نیاز به توسعهٔ ابزار جدیدی بود. در سال ۱۹۵۰، میکروسکوپ الکترونی به زیست‌شناسی معرفی شد.

▼ شکل ۲-۶ **محدودهٔ اندازهٔ سلول‌ها.** اکثر سلول‌ها دارای قطری بین ۱ تا ۱۰۰ میکرومتر هستند و بنابراین تنها به‌وسیلهٔ میکروسکوپ دیده می‌شوند. توجه داشته باشید که مقیاس سمت چپ شکل، لگاریتمی است تا با محدودهٔ اندازه‌های نشان‌داده‌شده تطابق داشته باشد. مقیاس با ۱۰ شروع می‌شود و پائین می‌آید، هر مقیاس اندازه‌گیری منبع، کاهش ده برابری را نشان می‌دهد در ضخامت و یا طول. برای مشاهدهٔ سیستم اندازه‌گیری کامل، ضمیمهٔ C را نگاه کنید.



1 centimeter (cm) = 10^{-2} meter (m) = 0.4 inch
1 millimeter (mm) = 10^{-3} m
1 micrometer (µm) = 10^{-3} mm = 10^{-6} m
1 nanometer (nm) = 10^{-3} µm = 10^{-9} m

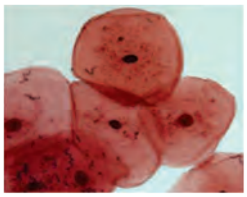
در **میکروسکوپ الکترونی (EM)** به‌جای نور، پرتوی از الکترون‌ها بر نمونه و یا سطح آن تابیده می‌شود. قدرت تفکیک به‌صورت معکوس به طول موج پرتو به‌کار رفته در میکروسکوپ وابسته است. پرتوهای الکترونی دارای طول موج‌های کوتاه‌تر از نور مرئی هستند. با اینکه میکروسکوپ‌های الکترونی جدید دارای قدرت تفکیک ۰/۰۰۲ نانومتر هستند، اما عملاً برای ساختارهای زیستی کوچک‌تر از ۲ نانومتر قابل استفاده نیستند. با این وجود، این قدرت تفکیک هنوز ۱۰۰ برابر میکروسکوپ‌های نوری است.

میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM) برای مطالعهٔ جزئیات سطح نمونه مفید است (شکل ۳- ۶). پرتو الکترونی، سطح نمونه را که معمولاً به‌وسیلهٔ لایهٔ نازکی از طلا پوشیده شده است پویش (اسکن) می‌کند.

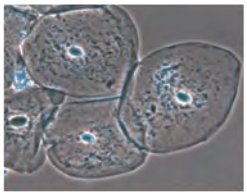
▼ شکل ۳- ۶ بررسی میکروسکوپی

میکروسکوپ نوری (LM)

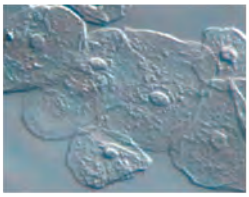
زمینه‌روشن (نمونهٔ رنگ‌آمیزی نشده). نور به‌طور مستقیم از نمونه می‌گذرد. تصویر، کنتراست کمی دارد، مگر اینکه سلول به‌طور طبیعی رنگیزه داشته باشد یا به‌طور مصنوعی رنگ‌آمیزی شود. (چهار ریزنگار نوری نخست، سلول‌های اپی‌تلیال دهان انسان را نشان می‌دهند.)



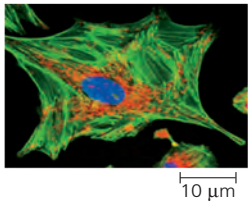
زمینه‌روشن (نمونهٔ رنگ‌آمیزی‌شده). رنگ‌آمیزی با رنگ‌های مختلف، کنتراست را افزایش می‌دهد. بیشتر روش‌های رنگ‌آمیزی نیاز دارند که سلول تثبیت‌شده باشد، بنابراین سلول را می‌کشند.



فاز کنتراست. با تقویت تغییرات در چگالی نمونه، کنتراست را در نمونهٔ رنگ‌آمیزی‌نشده افزایش می‌دهد. مخصوصاً برای مطالعهٔ سلول‌های رنگ‌آمیزی‌نشده و زنده مفید است.

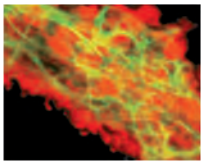


کنتراست افتراقی - تداخلی (نومارسکی). شبیه میکروسکوپ فاز کنتراست، از تغییرات اپتیکی بهره می‌برد تا تفاوت‌های چگالی را افزایش دهد و تصویر تقریباً سه‌بعدی به نظر می‌رسد.



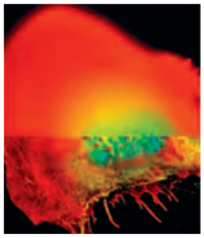
فلوئورسنس. جایگاه مولکول‌های ویژه را در سلول با نشان‌دار کردن مولکول‌ها توسط پادتن‌ها و رنگ‌های فلوئورسنت نشان می‌دهد. این مواد فلوئورسنت، تابش ماورای بنفش را جذب کرده و نور مرئی تابش می‌کنند. در این سلول رحمی نشان‌دارشده با فلوئورسنت، هسته، آبی، میتوکندری‌ها نارنجی و اسکلت سلولی سبز است.

10 µm



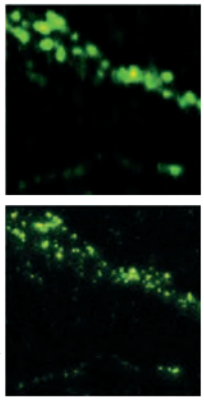
هم کانون. تصویر بالا یک ریزنگار فلوئورسنس استاندارد از بافت عصبیِ نشان‌دارشده با مواد فلوئورسنت است (سلول‌های عصبی سبز، سلول‌های پشتیبان نارنجی و مناطق هم‌پوشان زرد هستند)؛ شکل پایین، یک تصویر هم‌کانون از همان بافت است. این تکنیک، با استفاده از نور لیزر، نور متمرکزنشده را از نمونهٔ ضخیم حذف کرده، یک صفحهٔ منفرد از فلوئورسنس را در تصویر ایجاد می‌کند. با گرفتن تصاویر شارپ در سطوح متفاوت، می‌توان یک تصویر سه‌بعدی ایجاد کرد. تصویر استاندارد کدر است زیرا نور متمرکزنشده حذف نشده است.

50 µm



پیچش‌زدایی (پیچیدگی‌زدایی). در بالای این شکل دو بخشی، تلفیقی از ریزنگارهای فلوئورسنس از درون گلبول سفید را مشاهده می‌کنید. بخش پایینی، شکلی است از همان سلول که از تصاویر تار و زیادی که از سطوح مختلف آن گرفته شده، بازسازی شده است و هرکدام با استفاده از نرم‌افزارهای پیچیدگی‌زدا پردازش شده‌اند. این نرم‌افزار و تکنولوژی که استفاده شده، به‌صورت دیجیتالی نور خارج از مرکز را حذف کرده و دوباره آن را به منبعش برمی‌گرداند و در نتیجه یک تصویر سه‌بعدی بسیار واضح را به‌وجود می‌آورد.

10 µm

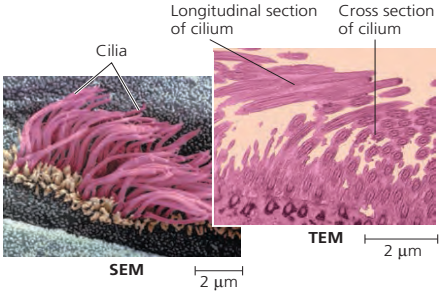


وضوح بالا. در بالا، شکل واقعیِ بخشی از یک سلول عصبی دیده می‌شود که با استفاده از مواد فلوئورسنت رنگ‌آمیزی شده است. این مواد فلوئورسنت، به‌صورت برچسب به وزیکول‌های ۴۰ نانومتری متصل شده‌اند. نقاط سبز- زردی که مشاهده می‌شوند به‌صورت تار و مه‌آلودند؛ زیرا ۴۰ نانومتر در زیر محدودهٔ وضوح ۲۰۰ نانومتری میکروسکوپ‌های نوری قرار دارد. پایین شکل، همان بخش از سلول است که با استفاده از روش «وضوح بالا» تصویربرداری شده است. ابزار پیشرفته‌ای برای نورپردازی مولکول‌های فلوئورسنت و موقعیت‌یابی آنها استفاده شده است. با ترکیب اطلاعاتی که در سطوح مختلف از مولکول‌ها به‌دست می‌آید، محدودیت وضوح «شکسته می‌شود» و درنتیجه نقاط سبز- زرد واضحی ایجاد می‌گردد. (هر نقطه یک وزیکول ۴۰ نانومتری است.)

1 µm

میکروسکوپ الکترونی (EM)

میکروسکوپ الکترونی گذاره (TEM). میکروسکوپ الکترونی گذاره، یک بخش نازک از نمونه را نشان می‌دهد. اینجا، ما برشی از یک سلول نای را می‌بینیم. هنگام آماده‌سازی نمونه برای TEM، برخی مژک‌ها در راستای طول‌شان بریده شده و برش‌های طولی را ایجاد می‌کنند، درحالی‌که مژک‌های دیگر به‌صورت عرضی بریده شده و برش عرضی را ایجاد می‌نمایند.



میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM). ریزنگارهای گرفته‌شده با میکروسکوپ الکترونی نگاره، یک تصویر سه‌بعدی از سطح یک نمونه را نشان می‌دهند. این SEM، سطح یک سلول نای را نشان می‌دهد که با مژک پوشیده شده است. SEM و TEM نشان داده شده در اینجا به طور مصنوعی رنگ‌آمیزی شده‌اند. (ریزنگارهای الکترونی، سیاه و سفید هستند، اما اغلب به‌طور مصنوعی رنگ‌آمیزی می‌شوند تا ساختارهای خاصی برجسته شوند.)

مهارت‌های بصری ◄ زمانی‌که بافت برای مشاهده با TEM برش‌خورده، جهت مژک‌ها در تصویر بالا سمت چپ چگونه بوده است؟ در تصویر سمت راست چطور؟ توضیح دهید که جهت‌گیری مژک‌ها چگونه نوع مقطع را تعیین می‌کند؟

پرتو، الکترون‌های سطح نمونه را برمی‌انگیزد و این الکترون‌های ثانوی توسط ابزاری شناسایی می‌شوند که الگوی الکترون‌ها را به یک سیگنال الکترونی در صفحهٔ ویدئو تبدیل می‌کند. درنتیجه، تصویری سه بعدی از سطح نمونه ایجاد می‌شود.

زیست‌شناسان سلولی از میکروسکوپ الکترونی گذاره (TEM) به‌منظور مطالعهٔ ساختار درونی سلول‌ها استفاده می‌کنند (**شکل ۳- ۶**). در میکروسکوپ گذاره، پرتو الکترونی از درون بخش بسیار نازکی از نمونه عبور می‌کند، درست مشابه با مسیری که نور در میکروسکوپ نوری از درون یک اسلاید (لام) می‌گذرد. نمونه با اتم‌های فلزات سنگین رنگ‌آمیزی می‌شود که این اتم‌ها به ساختارهای سلولی خاصی متصل می‌شوند، لذا چگالی الکترونی بخش‌هایی از سلول نسبت به سایر قسمت‌ها افزایش می‌یابد. الکترون‌هایی که از نمونه عبور می‌کنند در نواحی با چگالی بیشتر پخش می‌شوند، به‌طوری‌که الکترون‌های کمتری از آن ناحیه عبور می‌کنند. تصویر به‌وسیلهٔ الکترون‌های عبوریافته ایجاد می‌شود. در میکروسکوپ گذاره و نگاره به‌جای عدسی شیشه‌ای از آهن‌رباهای الکترونی استفاده می‌شود که مسیر حرکت الکترون‌ها را کج کرده و نهایتاً تصویری را برروی صفحهٔ نمایش یا فیلم عکاسی ایجاد می‌کنند.

میکروسکوپ‌های الکترونی، بسیاری از اندامک‌های سلولی را که به‌وسیلهٔ میکروسکوپ نوری قابل مشاهده نبودند شناسایی کردند. ولی میکروسکوپ‌های نوری نسبت به نوع الکترونی مزایایی را دارا هستند، به‌ویژه اینکه برای مطالعهٔ سلول‌های زنده استفاده می‌شوند. یک عیب میکروسکوپ الکترونی در این است که روش مورد استفاده در تهیهٔ نمونه همراه با از بین بردن و کشتن سلول‌ها است. همچنین آماده‌سازی نمونهٔ با ایجاد بخش‌های ساختمانی زاید همراه است که در تصویر ایجادشده دیده می‌شود درحالی‌که در سلول زنده وجود ندارند.

در چندین دههٔ گذشته، میکروسکوپ‌های نوری توسط دستاوردهای تکنیکی اساسی بهبود یافته‌اند (شکل ۳-۶ را ببینید). نشان‌دار کردن مولکول‌ها یا ساختارهای خاص سلولی به‌وسیلهٔ نشان‌گرهای خاص فلوئورسنت، محققان را قادر ساخت تا جزئیات بیشتری را مشاهده کنند. به‌علاوه، هر دو نوع میکروسکوپ هم‌کانون و پیچیدگی‌زدا تصاویر سه‌بعدی بافت‌ها و سلول‌ها را بسیار دقیق و واضح می‌گیرند. نهایتاً، طی دهه‌های اخیر، مجموعه‌ای از روش‌ها و مولکول‌های نشانه‌گذار جدید به محققان این فرصت را داده‌اند تا موانع موجود در وضوح تصاویر را «بشکنند» و بتوانند ساختارهایی با ابعاد کوچک‌تر از سلول، تا حد ۲۰-۱۰ نانومتر را تشخیص دهند. با جهان‌شمول‌تر شدن روش «میکروسکوپی فوق واضح»، ممکن است تصاویری که از سلول‌های زنده خواهیم دید برایمان ترسناک‌تر و مهیج‌تر از تصاویر گرفته‌شدهٔ وان لیون هوک در ۳۵۰ سال پیش برای روبرت هوک باشد.

میکروسکوپ‌ها مهم‌ترین ابزارهای سلول‌شناسی، یعنی مطالعهٔ ساختار سلولی هستند. اما توصیف سادهٔ اندامک‌های متنوع سلولی، عملکرد آنها را آشکار نمی‌کند. از همکاری سلول‌شناسی با بیوشیمی، یعنی مطالعهٔ مولکول‌ها و فرایندهای شیمیایی سلول‌ها (متابولیسم)، دانش زیست‌شناسی سلولی جدید ایجاد شده است.

جزءبه‌جزء کردن سلولی

هدف از **جزءبه‌جزء کردن سلولی**[1]، جدا کردن سلول‌ها و اندامک‌های اصلی آنها از یکدیگر می‌باشد (شکل ۴- ۶). ابزار مورد استفاده در جزءبه‌جزء کردن سلولی، دستگاه سانتریفیوژ است که لوله‌های آزمایش محتوی سلول‌های تخریب‌شده را با سرعت‌های متفاوت می‌چرخاند. نیروی حاصل از این چرخش، اجزای سلولی را برحسب اندازه و چگالی از هم جدا می‌کند. در هر سرعتی، نیروی ایجادشده، موجب ته‌نشین شدن مجموعه‌ای از اندامک‌های سلول در ته لولهٔ آزمایش می‌شود و یک برآمدگی تشکیل می‌دهد. در سرعت‌های پائین، اجزای بزرگ‌تر ته‌نشین می‌شوند و در سرعت‌های بالاتر، ذرات کوچک‌تر قرار می‌گیرند.

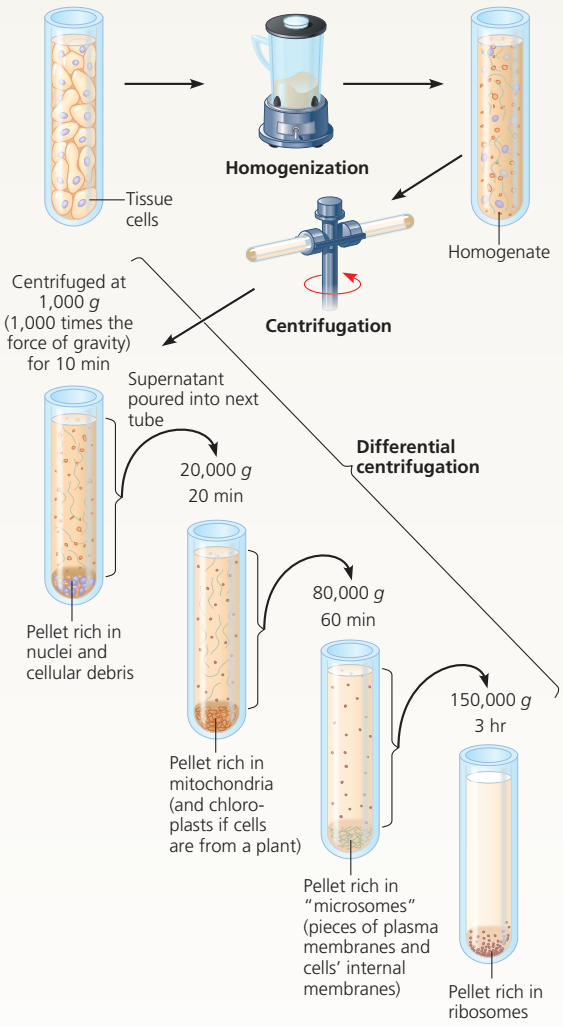
جزءبه‌جزء کردن سلولی، محققین را قادر به تهیهٔ اجزای ویژهٔ سلولی می‌کند. با انجام این تکنیک، زیست‌شناسان توانستند اعمال مختلف سلولی را به اندامک‌های متفاوت درون آن نسبت دهند، کاری که با سلول‌های سالم بسیار مشکل است.

1 - Cell fractionation

▼ شکل ۴-۶ **روش تحقیق** جزء به‌جزء کردن سلولی

کاربرد: جزءبه‌جزء کردن سلولی به‌منظور جداسازی اجزای سلولی برپایهٔ چگالی و اندازه صورت می‌گیرد.

روش: ابتدا سلول‌ها در یک مخلوط‌کن شکسته شده و مخلوط هموژن حاصله، سانتریفیوژ می‌شود. مایع رویی به لولهٔ دیگری منتقل شده و در سرعت بالاتری برای مدت زمان بیشتری سانتریفیوژ می‌شود. این فرایند چند بار تکرار می‌شود. این «سانتریفیوژ افتراقی» منجر به ایجاد یک سری رسوب می‌شود، که هرکدام محتوی اجزای سلولی متفاوتی هستند.



نتایج: در آزمایش‌های ابتدایی، محققین از میکروسکوپ به‌منظور شناسایی اندامک‌های موجود در رسوب و از روش‌های بیوشیمیایی برای تعیین اعمال متابولیکی هر کدام از اندامک‌ها استفاده کردند. محققین به‌طور رایج از جزءبه‌جزء کردن سلولی برای جدا کردن اندامک‌ها و مطالعهٔ جزئیات عملکرد آنها استفاده می‌کنند.

ارتباط دهید ◄ اگر می‌خواستید فرایند ترجمهٔ *mRNA* به پروتئین‌ها را مطالعه کنید، از کدام قسمتِ کدام جزء استفاده می‌کردید؟ (شکل ۲۲-۵ را ببینید).

به‌عنوان مثال، یک بخش سلولیِ جمع‌آوری‌شده به‌وسیلهٔ سانتریفیوژ، دارای آنزیم‌هایی است که در فرایند متابولیسمی تنفس سلولی نقش دارند. میکروسکوپ الکترونی مشخص کرده که این بخش بسیار غنی از میتوکندری است.

این اطلاعات به زیست‌شناسان سلولی کمک می‌کند که تعیین کنند میتوکندری‌ها مکان‌های انجام تنفس سلولی هستند. سلول‌شناسی و بیوشیمی مکمل یکدیگرند، زیرا ساختار و عملکرد سلولی را به یکدیگر مرتبط می‌سازند.

پرسش‌های مبحث ۱-۶

۱- رنگ‌های مورد استفاده برای میکروسکوپ نوری در مقایسه با رنگ‌های استفاده شده در میکروسکوپ الکترونی چگونه هستند؟

۲- چه می‌شد اگر؟ ◄ چه نوع میکروسکوپی برای مطالعهٔ (الف) تغییرات شکلی در سلول‌های زندهٔ سفید خونی و (ب) جزئیات ساختمانی یک تار مو مورد استفاده قرار می‌گیرد؟

برای ملاحظه پاسخ‌های پیشنهادی، به ضمیمهٔ A مراجعه کنید.

۶-۲ سلول‌های یوکاریوتی دارای غشاهای داخلی هستند که به‌کمک این غشاها اعمال‌شان را سازمان‌دهی می‌کنند

واحد اصلی ساختمانی و عملکردی هر موجود زنده، یکی از دو نوع سلول پروکاریوتی یا یوکاریوتی است. تنها موجودات گروه باکتری‌ها و آرکی‌آ متشکل از سلول‌های پروکاریوتی هستند. آغازیان، قارچ‌ها، جانوران و سلول‌های گیاهی همگی از سلول‌های یوکاریوتی تشکیل شده‌اند. (آغازی، یک اصطلاح غیررسمی است که به گروه‌های مختلفی از یوکاریوت‌ها که اغلب تک‌سلولی هستند برمی‌گردد.)

مقایسهٔ سلول‌های پروکاریوتی و یوکاریوتی

تمامی سلول‌ها دارای چندین ویژگی اصلی و مشترک هستند: آنها همگی به‌وسیلهٔ یک غشا به‌نام غشای پلاسمایی احاطه شده‌اند. درون سلول، یک مادهٔ شبه سیال به‌نام **سیتوزول** وجود دارد که اندامک‌ها در آن شناورند.