

# تقسیم سلولی

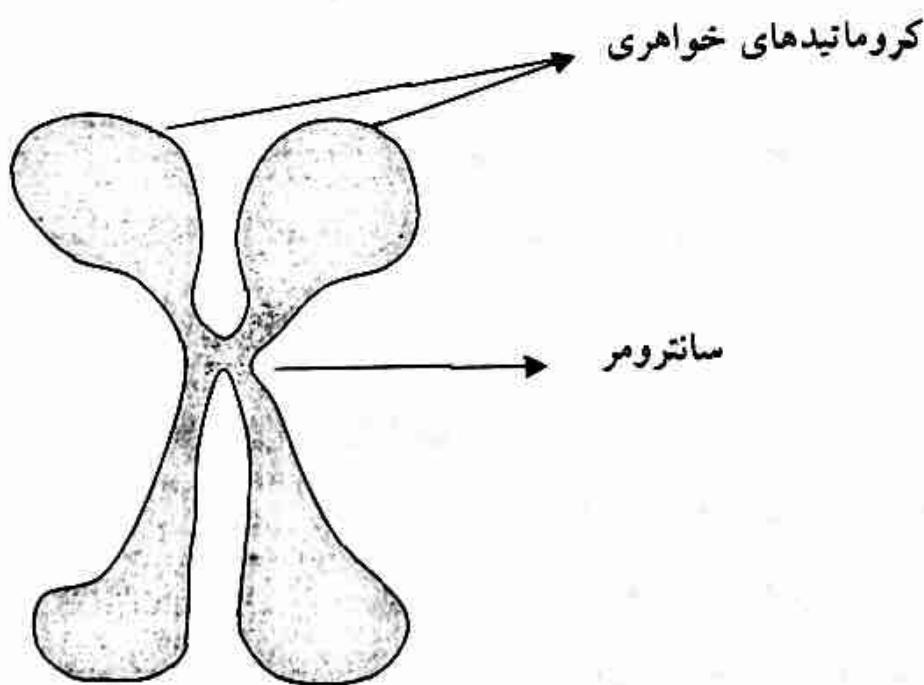
## ۱-۲) مقدمه

از مهم‌ترین ویژگی‌های موجودات زنده، توانایی رشد و تولیدمثل است. برای رسیدن به این اهداف، سلول‌های تشکیل‌دهنده‌ی بدن موجود مذکور باید توانایی رشد و تقسیم داشته باشند. رشد سلول، با سنتز ملکول‌های جدید پروتئینی، اسیدهای نوکلئیک و ... همراه است. با تجمع این ملکول‌های تازه سنتز شده، حجم سلول افزایش پیدا می‌کند و به دنبال آن، سلول تقسیم می‌شود. در موجودات تکسلولی، تقسیم سلول منجر به تکثیر و افزایش تعداد موجودات می‌شود، در حالی که در موجودات پرسلولی، تقسیم سلول باعث ازدیاد تعداد سلول‌های بدن جاندار در حال تقسیم می‌شود.

## ۲-۲) کروموزوم‌های یوکاریوتی

ماده‌ی وراثتی (DNA) موجودات زنده به همراه مقداری پروتئین، در قالب ساختارهایی به نام کروموزوم سازماندهی شده است. در هسته‌ی هر سلول یوکاریوتی، تعداد مشخصی کروموزوم وجود دارد. تعداد کروموزوم‌های موجود در هسته‌ی سلول‌های جاندارانی که متعلق به یک گونه هستند، یکسان است؛ به عنوان مثال، در هسته‌ی تمامی سلول‌های بدن انسان‌ها، ۴۶ کروموزوم وجود دارد. البته ممکن است تعداد کروموزوم‌های جانداران دو گونه‌ی مختلف با هم برابر باشد؛ به عنوان مثال، شامپانزه و سیب‌زمینی هر دو در سلول‌های خود دارای ۴۸ کروموزوم هستند. اکثر گیاهان و جانوران بین ۱۰ تا ۵۰ کروموزوم دارند. البته مقادیر بیش‌تر و کم‌تر از این محدوده نیز به چشم می‌خورد. در ایترفاز (زمانی که سلول در حال تقسیم نیست)، کروموزوم‌ها به صورت رشته‌های باریکی به نام کروماتین، در داخل هسته قرار گرفته‌اند. در طول تقسیم، کروماتین به

صورت رشته‌ی قطعه‌ی قابل مشاهده‌ای به نام کروموزوم در می‌آید. در این حالت، کروموزوم‌هایی که مشاهده می‌شوند، کروموزوم‌های مضاعف شده‌ای هستند که حاصل همانندسازی ماده‌ی ژنتیک سلول هستند. شکل ۲-۱ مربوط به یک کروموزوم مضاعف شده است. همان‌طور که مشاهده می‌کنید، هر کروموزوم مضاعف شده، از دو نیمه که همانند یکدیگر هستند، ساخته شده است. هر نیمه، یک کروماتید نام دارد. کروماتیدهای یک کروموزوم مضاعف شده را کروماتیدهای خواهری می‌نامند (البته در مورد یکسان بودن محتوای ژنتیکی کروماتیدهای خواهری، از وقوع فرایند نوترکیبی صرف نظر کردیم). دو کروماتید خواهری هر کروموزوم مضاعف شده، در محلی به نام ساترومر به یکدیگر متصل شده‌اند.



شکل ۲-۱

در اکثر موجودات، در سلول‌های غیرجنسی (که به آنها، سلول‌های سوماتیک هم می‌گویند)، کروموزوم‌ها دو به دو شبیه هستند (به بیان دیگر از هر کروموزوم، دو عدد وجود دارد). سلول‌هایی که دارای دو دست کامل کروموزومی هستند (مثل سلول‌های سوماتیک) را دیپلولوئید می‌نامند؛ به عنوان مثال، ۴۶ کروموزوم انسان، در قالب ۲۳ جفت کروموزوم سازمان‌دهی شده‌اند. دو کروموزوم مشابه را نسبت به هم، همتا یا همولوگ می‌نامند. کروموزوم‌های همولوگ از نظر طول و شکل یکسان هستند. در عوض کروموزوم‌های

غیرهمولوگ معمولاً طول و شکل متفاوت دارند. روی دو کروموزوم همولوگ، ژن‌های مربوط به کترل صفات مشابهی وجود دارد، اما دو نسخهٔ موجود روی دو کروموزوم همولوگ، لزوماً یکسان نیستند؛ به عنوان مثال، فرض کنید ژن کترل کنندهٔ شکل دانه در خودفرنگی، روی جفت کروموزوم شمارهٔ ۳ باشد. در نتیجهٔ هریک از دو کروموزوم همولوگ شمارهٔ ۳، دارای اطلاعات ژنتیکی مربوط به کترل شکل دانهٔ خودفرنگی هستند. اما ممکن است که اطلاعات موجود روی این دو کروموزوم همولوگ، یکسان نباشد. یعنی یکی از کروموزوم‌های همولوگ، دارای اطلاعات ژنتیکی مربوط به گردشدن شکل دانه و کروموزوم دیگر، حاوی اطلاعات مربوط به تولید دانهٔ چروکیده باشد (در فصل سوم خواهیم دید که به اشکال مختلف یک ژن که روی کروموزوم‌های همولوگ قرار دارند، الل می‌گویند).

## ۲-۳) چرخهٔ سلولی

ساده‌ترین نوع تقسیم، در باکتری‌ها (پروکاریوت‌ها) به چشم می‌خورد. روش تقسیم باکتری‌ها، تقسیم دوتایی نام دارد. طی این فرایند، بعد از بزرگ شدن، سلول باکتری از وسط به دو نیم تقسیم می‌شود. هریک از دو سلول حاصل، دارای حداقل یک نسخهٔ از ژنوم باکتری هستند. برای این‌که تداوم انتقال ژن از سلول مادر به سلول‌های دختر (سلول‌های حاصل از تقسیم) وجود داشته باشد، لازم است باکتری ژنوم خود را همانندسازی کند. همانندسازی ژنوم در باکتری (پروکاریوت‌ها)، محدود به بخش خاصی از چرخهٔ زندگی باکتری نمی‌شود و باکتری‌ها می‌توانند به صورت پیوسته در طول زندگی خود، ژنومشان را همانندسازی کنند.

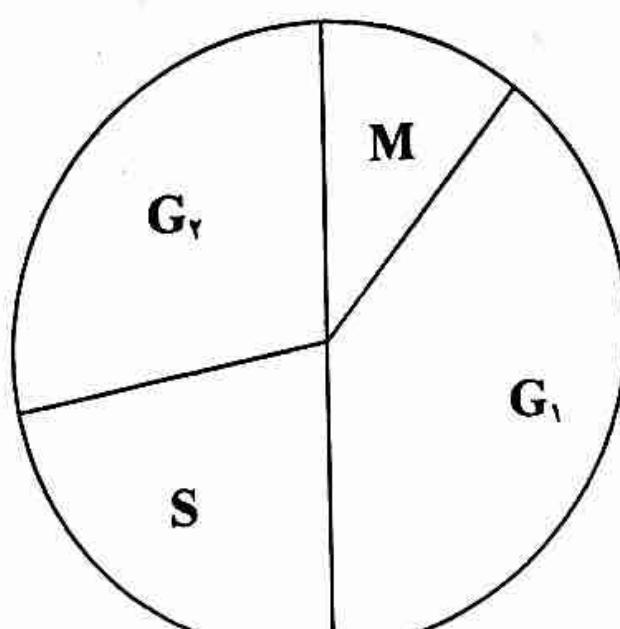
تقسیم سلول‌های یوکاریوتی در مقایسه با پروکاریوت‌ها، پیچیده‌تر است. در سلول‌های یوکاریوتی، چرخهٔ سلولی را به صورت دایره‌ای نمایش می‌دهند که محیط آن، معادل طول زمان چرخه است. یک چرخهٔ کامل، از پایان یک تقسیم شروع می‌شود و تا پایان تقسیم بعدی ادامه دارد. هر چرخهٔ سلولی، دارای چهار مرحلهٔ M، G<sub>1</sub>، S و G<sub>2</sub> است. سه مرحلهٔ اول را در مجموع، ایترفارز می‌نامند. بخش عمدهٔ دوران زندگی سلول

در اینترفاز سپری می‌شود. سلول تنها زمانی وارد مرحله‌ی M می‌شود که بنا باشد تقسیم شود.

طی نخستین مرحله‌ی چرخه‌ی سلولی که آن را G<sub>1</sub> می‌نامند، سلول به سرعت رشد می‌کند و آنزیم‌های ویژه‌ای که در سترز DNA دخالت دارند، فعال می‌شوند. در نتیجه‌ی این فعالیت‌ها، سلول آماده‌ی ورود به مرحله‌ی S می‌شود.

در مرحله‌ی S یا سترز، DNA موجود در سلول همانندسازی می‌کند و بنابراین ماده‌ی ژنتیک سلول، مضاعف می‌شود. دو ملکول DNA حاصل از همانندسازی (که در قالب دو کروماید خواهری وجود دارند)، در صورت عدم وقوع نوترکیبی، کاملاً شبیه یکدیگر هستند.

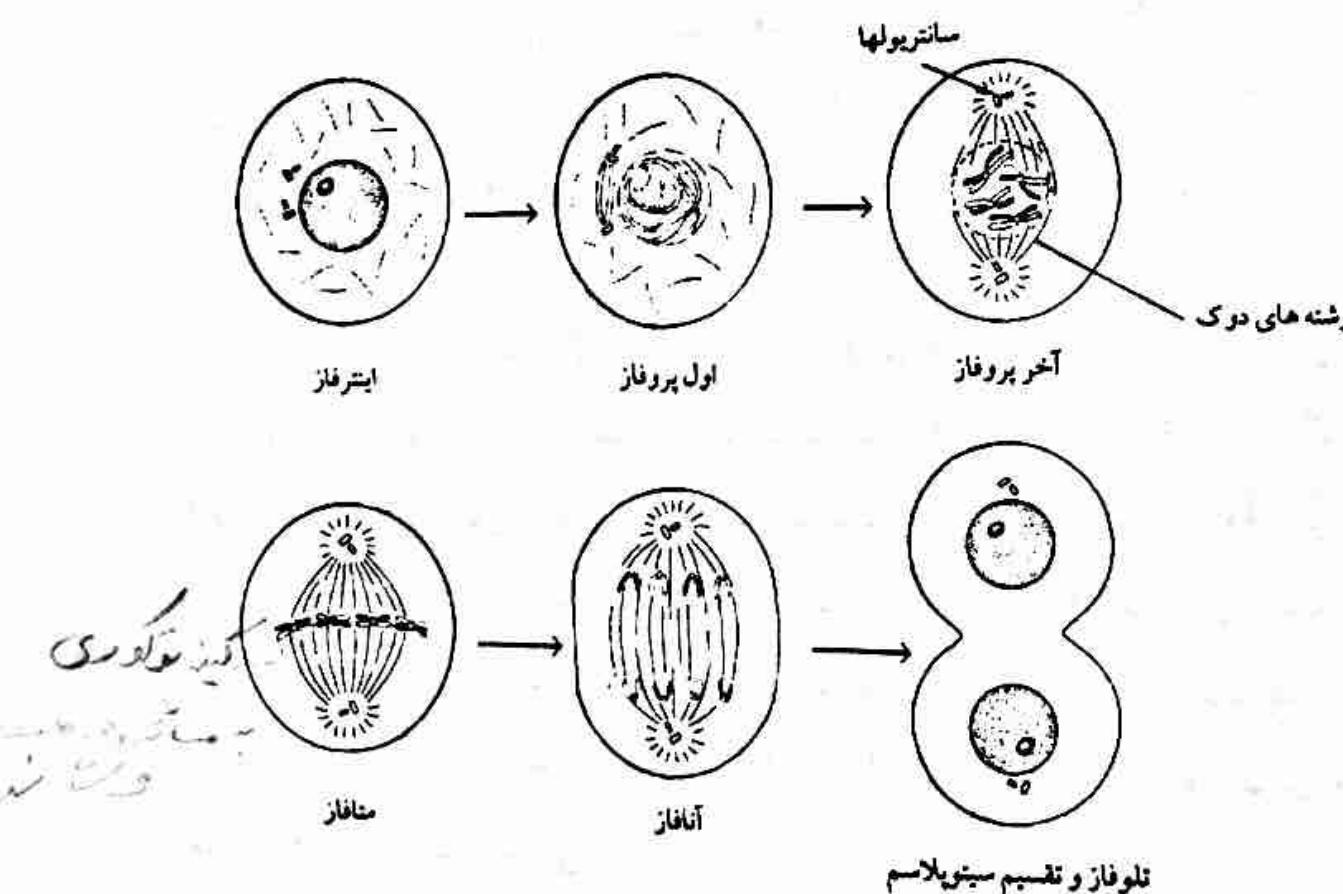
بعد از مرحله‌ی S، سلول وارد مرحله‌ی G<sub>2</sub> می‌شود. طی این مرحله، میزان سترز پروتئین در سلول افزایش پیدا می‌کند و شرایط لازم برای تقسیم هسته فراهم می‌شود. مرحله‌ی پایانی چرخه‌ی سلولی، مرحله‌ی M یا تقسیم است که طی آن DNA سلول، بین هسته‌های دو سلول دختر، تقسیم می‌شود. بعد از پایان تقسیم هسته‌ها و یا همزمان با آن، سیتوپلاسم نیز تقسیم می‌شود. تقسیم سیتوپلاسم، سیتوکینز نام دارد. در صورتی که به ازای هر تقسیم هسته، تقسیم سیتوپلاسم انجام نشود، سلول‌های چندهسته‌ای ایجاد می‌شوند. شکل ۲-۲ مراحل چرخه‌ی سلولی یک سلول یوکاریوت را نمایش می‌دهد.



## ۱-۳-۲) تقسیم میتوز

۴۳

تقسیم میتوز، فرایندی است که طی آن هسته‌ی سلول بدون کاهش تعداد کروموزوم‌ها، به دو هسته تقسیم می‌شود. طی تقسیم میتوز، کروموزوم‌ها به طور مساوی بین سلول‌های حاصل تقسیم می‌شوند. در ایترفاز و قبل از وقوع تقسیم، DNA موجود در سلول همانندسازی کرده و ماده‌ی ژنتیکی هر کروموزوم، در قالب ساختارهای دو کروماتیدی سازماندهی می‌شود. محتوای ژنتیکی دو کروماتید، کاملاً مشابه است. تقسیم میتوز خود دارای چند مرحله است (شکل ۳-۲):



شکل ۳-۲

**پروفاز:** طی پروفاز، رشته‌های دراز کروماتیدی به تدریج ضخیم و قابل مشاهده می‌شوند. پوشش هسته ناپدید می‌شود. در این مرحله، دوک تقسیم تشکیل می‌شود (دوک میکروتوبول‌ها و سانتریول‌ها) و ساختاری متشكل از سانتریول‌ها و میکروتوبول‌هاست که در حرکت دادن کروموزوم‌ها نقش دارد. تشکیل دوک تقسیم به واسطه‌ی جدا شدن سانتریول‌ها و متعاقب آن، تشکیل

رشته‌های پروتئینی دوک در بین سانتریول‌هاست. ضمناً در سلول‌های گیاهی، دوک بدون وجود سانتریول‌ها تشکیل می‌شود.

**متافاز:** در این مرحله، کروموزوم‌ها به وسط سلول حرکت می‌کنند و همگی آن‌ها در یک صفحه در استوای سلول، مرتب می‌شوند. در طول این مرحله رشته‌های دوک، سانترومر کروموزوم‌ها را به قطبین سلول متصل می‌کنند.

**آنافاز:** دو کروماتید خواهری هر کروموزوم از محل سانترومر از یکدیگر جدا می‌شوند. کوتاه شدن رشته‌های پروتئینی دوک که متصل به سانترومرها هستند، باعث جدا و کشیده شدن کروماتیدها به طرف قطبین می‌شود.

**تلوفاز:** در هریک از دو قطب، غشای هسته در اطراف کروموزوم‌ها تشکیل می‌شود. رشته‌های دوک از میان می‌روند. کروموزوم‌ها دوباره باریک و دراز می‌شوند. بعد از اتمام تقسیم میتوуз و یا در تلوفاز، سیتوپلاسم نیز از وسط به دو نیم تقسیم می‌شود.

### پرسش ۱:

دانشمندی ۱۰۰ سلول گیاهی را جدا کرد و در محیط کشت قرارداد. پس از ۶۰ ساعت، تعداد سلول‌ها ۸ برابر شد. این دانشمند سلول‌ها را به روش خاصی رنگ‌آمیزی کرد و تعداد سلول‌هایی که در مراحل مختلف تقسیم بودند را شمرد. از مجموع این سلول‌ها، ۳۰ سلول در مرحله‌ی پروفاز، ۱۵ سلول در متافاز، ۲۰ سلول در آنافاز و ۱۵ سلول در تلوفاز بودند. با فرض این‌که تمامی سلول‌های موجود در محیط کشت، توانایی تقسیم شدن را حفظ کرده باشند، مدت زمان متوسط ایترفاز چه قدر است؟

(سومین المپیاد زیست‌شناسی - مرحله‌ی اول - با تغییر)

با توجه به تعداد سلول‌هایی که در هر مرحله از چرخه‌ی سلولی قرار دارند، می‌توان نتیجه گرفت که سلول‌های گیاهی مذکور، هم‌فاز نبوده‌اند. به بیان دیگر، لزوماً تمامی سلول‌های گیاهی، در یک زمان مشخص، در یک مرحله از چرخه‌ی سلولی قرار نداشته‌اند. طبق اطلاعات داده شده، می‌دانیم که پس از ۶۰ ساعت، تعداد سلول‌ها ۸ برابر شده است. بعد از گذشت مدت زمان لازم برای انجام هر چرخه‌ی سلولی، تعداد سلول‌ها ۲ برابر می‌شود. بنابراین زمانی که تعداد سلول‌ها ۸ برابر می‌شود، می‌توان گفت زمان لازم

برای انجام سه چرخه‌ی سلولی کامل طی شده است، زیرا  $8 = 2^3$ . از آن‌جا که ۸ برابر شدن تعداد سلول‌ها (۳ بار انجام چرخه‌ی سلولی)، ۶۰ ساعت به طول انجامیده است، پس زمان لازم برای یک چرخه‌ی کامل، حدوداً ۲۰ ساعت است. با توجه به این‌که سلول‌ها به صورت پراکنده در مراحل مختلف چرخه‌ی سلولی ( $G_1, S, G_2$ ، پروفاز، متافاز، آنفاز و تلوفاز) قرار دارند، منطقی است که تعداد سلول‌هایی که در هر لحظه در یک مرحله هستند، با طول (مدت زمان لازم برای انجام) آن مرحله، متناسب باشد. کل تعداد سلول‌هایی که در حال تقسیم هستند، برابر با مجموع سلول‌هایی است که در مراحل پروفاز، متافاز، آنفاز و تلوفاز قرار دارند (سیتوکینز را جزو تلوفاز در نظر می‌گیریم). پس تعداد سلول‌های در حال تقسیم، عبارتند از:

$$30 + 15 + 20 + 15 = 80$$

از مجموع ۸۰۰ سلول، ۸۰ سلول در حال تقسیم هستند، پس باقی سلول‌ها، یعنی  $800 - 80 = 720$  سلول باقی‌مانده، در ایترفاراز هستند. بنابراین می‌توان گفت که ایترفاراز،  $\frac{720}{800}$  طول چرخه‌ی سلولی را به خود اختصاص می‌دهد. از طرفی، طول یک چرخه نیز ۲۰ ساعت است، پس طول ایترفاراز برابر است با:  $18 = \frac{720}{800} \times 20$

### ۲-۳-۲) تقسیم میوز

تقسیم میوز، عامل افزایش تعداد سلول‌های است. تمامی سلول‌های یک جاندار پرسلولی، بعد از تشکیل سلول تخم و به دنبال وقوع تقسیم‌های میتوز متوالی تشکیل می‌شوند. نکته‌ی مهمی که در مورد تقسیم میتوز باید به آن اشاره کرد، این است که سلول‌های حاصل از تقسیم، کاملاً از نظر ژنتیکی به هم شبیه هستند.

سلول تخمی را در نظر بگیرید که از لقاح یک اسپرم (سلول جنسی نر) و یک تخمک (سلول جنسی ماده) تشکیل شده است. این سلول دارای دو دسته کروموزوم است که یک دسته را از والد نر و دسته‌ی دیگر را از والد ماده دریافت می‌کند. بنابراین سلول‌های جنسی (گامت‌ها) نمی‌توانند هریک دارای ۲۱ کروموزوم باشند، چون در این صورت از لقاح اسپرم و تخمک، سلول تخم حاصل دارای ۴۲ کروموزوم می‌شود. بنابراین گامت‌های تولید شده توسط والدین نر و ماده، هریک باید دارای ۲۱ کروموزوم باشند. تمامی سلول‌های

حاصل از تقسیم میتوz سلول تخم، دارای ۲۱ کروموزوم هستند، پس سلول باید راهکار دیگری پیش رو داشته باشد تا بتواند چنین گامت‌هایی با ۱۱ کروموزوم تولید کند. این راهکار، تقسیم میوز نام دارد. در تقسیم میوز، هر سلول حاصل، فقط نصف تعداد کروموزوم‌های سلول والد خود را دریافت می‌کند. در جانوران تقسیم میوز، منجر به تولید گامت (سلول جنسی) می‌شود، در حالی که در گیاهان، تقسیم میوز، هاگ تولید می‌کند. در جانوران، گامت‌های تولید شده توسط تقسیم میوز می‌توانند در فرایند لفاح و تشکیل سلول تخم شرکت کنند. اما در گیاهان، هاگ‌های حاصل، تقسیم میتوz انجام می‌دهند. گیاهی که از نمو هاگ حاصل می‌شود، گامتوفیت نام دارد. تولید گامت در گیاهان، توسط گامتوفیت و به واسطه‌ی انجام تقسیم میتوz است. گامت‌ها در نهایت با یکدیگر لفاح انجام می‌دهند و گیاه دیپلونید یا اسپوروفیت را می‌سازند. پس عامل ایجاد گامت در جانوران، تقسیم میوز و در گیاهان، تقسیم میتوz است.

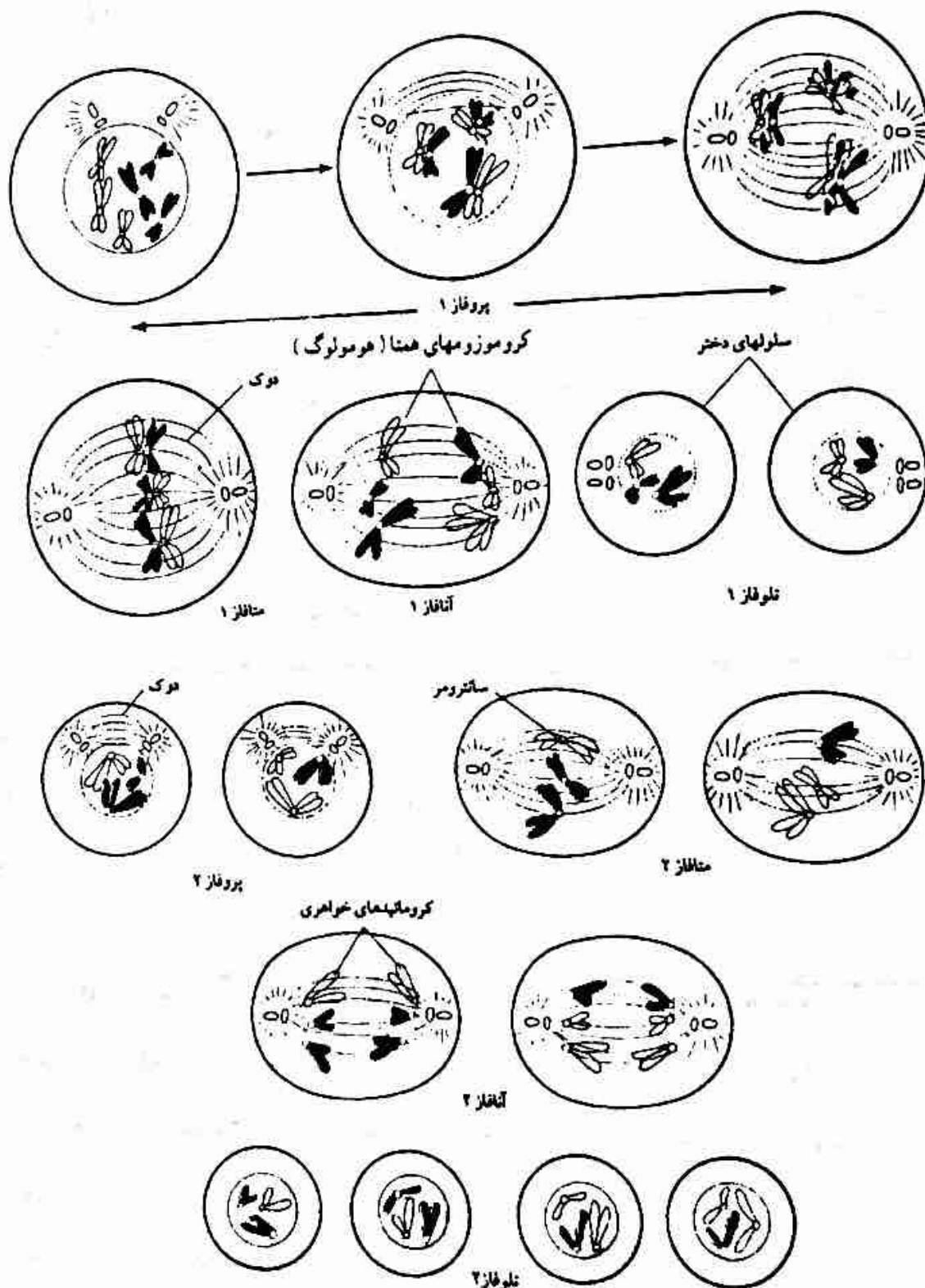
**میوز** نوعی تقسیم هسته‌ی سلول است که طی آن تعداد کروموزوم‌ها نصف می‌شود. این تقسیم منجر به تولید هاگ یا گامت می‌شود. هر تقسیم میوز، شامل دو تقسیم متوالی میوز I و میوز II است. قبل از آغاز میوز، سلول در اینترفاز است. همانندسازی DNA سلول در اینترفاز صورت می‌گیرد و در سلولی که تقسیم میوز را آغاز می‌کند، محتوای ژنتیکی مضاعف است. مراحل تقسیم میوز به شرح زیر است (شکل ۲-۴):

**پروفاز I:** در این مرحله، کروموزوم‌ها ضخیم و قابل مشاهده می‌شوند. کروموزوم‌های همتا یا همولوگ که هر کدام دارای دو کروماتید هستند، از طول در کنار یکدیگر قرار می‌گیرند و ساختاری چهار کروماتیدی به نام تتراد پدید می‌آورند (در فصل ۶، از یک تتراد، با نام ساختار بی‌والان یاد می‌کنیم). بعد از تشکیل تتراد، غشای هسته از بین می‌رود.

**متافاز I:** در متافاز I، کروموزوم‌ها با همان آرایش تترادی، به وسیله‌ی رشته‌های دو که در استوای سلول قرار می‌گیرند.

**آنافاز I:** اگر به خاطر داشته باشد، در آنافاز تقسیم میتوz، کروماتیدهای خواهر از محل سانترومر، از یکدیگر جدا می‌شوند. در آنافاز I تقسیم میوز، این کروموزوم‌های همتا

هستند که از یکدیگر جدا می‌شوند. بنابراین کروموزوم‌های تفکیک شده بعد از آنافاز I همچنان دو کروماتیدی هستند.



شکل ۲-۴

**تلوفاز I:** در این مرحله، کروموزوم‌ها در دو قطب سلول تجمع پیدا می‌کنند. در هریک از دو قطب سلول از هر جفت کروموزوم همولوگ، فقط یکی وجود دارد. بنابراین

در دو سلول حاصل از میوز I، ممکن است مقدار ماده‌ی ژنتیکی یکسان باشد، اما محتواهای آن تفاوت دارد. بعد از پایان تلوفاز I، سلول وارد میوز II می‌شود.

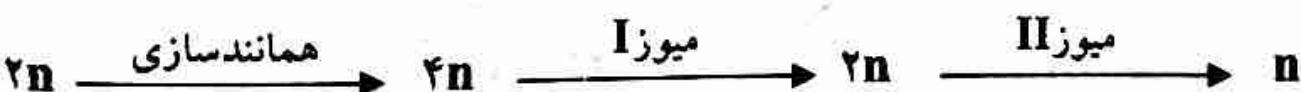
**پروفاز II:** این مرحله بسیار کوتاه است. در پروفاز II، رشته‌های پروتئینی دوک تشکیل می‌شوند.

**متافاز II:** در متافاز II، کروموزوم‌ها با رشته‌های دوک ارتباط برقرار می‌کنند و در استوای سلول قرار می‌گیرند. وقت داشته باشید که تا این مرحله، کروموزوم‌ها همچنان دو کروماتیدی هستند.

**آنافاز II:** دو کروماتید هر کروموزوم در آنافاز II، از یکدیگر جدا می‌شوند و هر کروماتید، به سوی یکی از دو قطب سلول می‌رود. توجه کنید که بر خلاف آنافاز I، آنافاز II کاملاً شبیه آنافاز یک تقسیم میتوz است.

**تلوفاز II:** غشای هسته در اطراف کروماتیدها تشکیل می‌شود. با از بین رفتن دوک و وقوع سیتوکینز، تقسیم میوز کامل می‌شود.

اگر به کل فرایند میوز توجه کنید، همانندسازی ماده‌ی ژنتیک سلول تنها یکبار انجام می‌شود. اما به ازای این یکبار همانندسازی، سلول دوبار تقسیم می‌شود (میوز I و میوز II)، بنابراین در مورد محتواهای ژنتیکی یک سلول دیپلوقید که مراحل مربوط به یک تقسیم میوز را طی می‌کند، داریم:



همان‌طور که مشاهده می‌کنید در پایان میوز II، محتواهای ژنتیکی سلول، نصف است و این همان هدفی است که مدنظر سلول بود، یعنی تولید گامت‌هایی که محتواهای ژنتیکی آن‌ها نصف باشد.

نکته‌ی دیگری که در مورد تقسیم میوز قابل توجه است، مقایسه‌ی سلول‌های حاصل از تقسیم است. از تقسیم میوز I، دو سلول حاصل می‌شوند که محتواهای ژنتیکی آن‌ها، معمولاً با هم متفاوت است.

هریک از این دو سلول با انجام میوز II، دو سلول  $n$  کروموزومی ایجاد می‌کنند. دو سلول هاپلوبنید حاصل از هر تقسیم میوز II (در صورتی که از نوترکیبی صرف نظر کنیم)، کاملاً مشابه هستند، چون ژن‌های آن‌ها از جدا شدن کروماتیدهای خواهری حاصل شده‌اند و به ازای هر کروماتید خواهری که به یک قطب می‌رود، کروماتید دیگر به قطب مقابل می‌رود. البته دو سلول حاصل از وقوع یکی از تقسیم‌های میوز II، با دو سلول حاصل از تقسیم میوز II دیگر از نظر محتوای ژنتیکی معمولاً متفاوتند. به عبارتی از وقوع هر تقسیم میوز، چهار سلول حاصل می‌شوند که از نظر محتوای ژنتیکی، دو به دو شبیه هستند. پس هر تقسیم میوز، چهار عدد گامت، ولی تنها دو نوع گامت (از هر نوع، دو تا) تولید می‌کند.

## پرسش ۲:

جاندار دیپلوبنیدی دارای  $n$  جفت کروموزوم همولوگ است. هریک از کروموزوم‌های این جاندار، با کروموزوم همولوگ خود متفاوت است.

الف) این جاندار چند نوع گامت می‌تواند تولید کند؟

این جاندار دارای  $2n$  کروموزوم است، پس گامت‌های تولید شده توسط وی، دارای  $n$  کروموزوم هستند. از هر جفت کروموزوم همولوگ، یکی به هر گامت تعلق می‌گیرد و از طرفی هریک از کروموزوم‌های این جاندار، با کروموزوم همولوگ خود متفاوت است، پس برای قرار گرفتن هر کروموزوم (از میان هر جفت کروموزوم همولوگ) در گامت‌های این جاندار، ۲ حالت وجود دارد؛ به عنوان مثال، اگر یک جفت کروموزوم همولوگ را با A و A' نمایش دهیم، برای گامتی که حتماً باید دارای یکی از این دو کروموزوم باشد، تنها دو حالت امکان‌پذیر است: داشتن کروموزوم A یا داشتن کروموزوم A'. این جاندار  $n$  جفت کروموزوم همولوگ دارد و به ازای هر جفت کروموزوم همولوگ، برای هر گامت، دو حالت ممکن است پیش بیاید. پس در مجموع،  $2^n$  حالت برای ترکیب قرار گرفتن این  $n$  کروموزوم در هر گامت وجود دارد. به بیان دیگر، این جاندار می‌تواند  $2^n$  نوع گامت تولید کند.

ب) در شرایطی که  $n=3$  باشد و ترکیب کروموزومی این جاندار به صورت "AA'BB'CC" باشد، انواع گامتهایی که ممکن است توسط این جاندار تشکیل شوند را با مشخص کردن نوع کروموزومها تعیین کنید.

با توجه به توضیحات بخش الف، این جاندار می‌تواند  $2^3 = 8$  نوع گامت، تولید کند. هر گامت نیز دارای تنها یک کروموزوم، از هر جفت کروموزوم همولوگ است. به عبارت دیگر، هر گامت دارای کروموزوم A یا A' و کروموزوم B یا B' و کروموزوم C یا C' است. پس می‌توان ترکیب‌های کروموزومی تشکیل شده در گامتهای این جاندار را به صورت زیر نمایش داد:

ABC - A'B'C' - A'BC - AB'C - A'BC' - ABC' - A'B'C

ج) اگر تمامی گامتهای تشکیل شده در هر تقسیم میوز جاندار مذکور در بخش ب، سالم باقی بمانند، احتمال تشکیل گامتی با ژنتیپ A'BC در این جاندار چه قدر است؟

همان‌طور که در بخش ب دیدیم، این جاندار می‌تواند هشت نوع گامت با ترکیب‌های کروموزومی مذکور ایجاد کند. ضمناً احتمال تشکیل هر نوع گامت، با انواع دیگر برابر است. با توجه به این که ترکیب A'BC مربوط به یکی از هشت حالت فوق است، می‌گوئیم احتمال تشکیل چنین گامتی  $\frac{1}{8}$  است. اما برای پاسخ گویی به این سؤال، باید یک نکته را مد نظر قرار داد: از وقوع هر تقسیم میوز، ۴ عدد گامت تولید می‌شود که ژنتیپ این ۴ گامت، دو به دو شبیه است؛ به عنوان مثال، از وقوع یک تقسیم میوز در جاندار مذکور، ۲ گامت با ترکیب A'BC و دو گامت با ترکیب AB'C می‌توانند ایجاد شوند (با توجه به الگوی تفکیک کروموزوم‌های همولوگ در آنافاز I، ترکیب کروموزومی یک قطب، ترکیب کروموزومی قطب مقابل را تعیین می‌کند). یعنی اگر جانداری با ترکیب کروموزومی AA'BB'CC تقسیم میوز انجام دهد و ترکیب کروموزوم‌ها در دو تا از گامتهای، به صورت A'BC باشد، ترکیب کروموزومی دو گامت دیگر حتماً به صورت AB'C است، زیرا در آنافاز I، وقتی که مثلاً کروموزوم A به یک قطب رفت، کروموزوم همولوگ آن، یعنی A'، حتماً به قطب مقابل می‌رود. چنین الگویی برای جفت کروموزوم‌های BB' و

$A'BC$  نیز صادق است. در مجموع، اگر دو گامت  $A'B'C'$  از یک تقسیم میوز ایجاد شد، مطمئناً دو گامت  $ABC'$  نیز تولید شده است). تمامی گامت‌های تشکیل شده در هر تقسیم میوز این جاندار، سالم باقی می‌مانند، از هر تقسیم میوز این جاندار، دو نوع گامت با ترکیب‌های  $ABC$  و  $A'C'$  (یا  $A'BC$  و  $A'C'$ ) یا  $(AB'C$  و  $AB'C'$ ) یا  $(A'BC$  و  $ABC'$ ) یا  $(A'B'C$  و  $ABC'$ ) ایجاد می‌شوند.

اگر به نتایج دقت کنید، کلاً چهار الگو برای تفکیک کروموزوم‌ها در این جاندار وجود دارد که هر الگو، منجر به تشکیل دو نوع گامت می‌شود. پس احتمال تشکیل هر نوع گامت،  $\frac{1}{4}$  است و نه  $\frac{1}{8}$ . البته لازم به تذکر است که به ازای تشکیل هر ترکیب کروموزومی (مثل  $ABC$ )، ترکیب کروموزومی متناظر آن (یعنی " $A'B'C$ ") نیز تشکیل می‌شود.

### پرسش ۳

دو فرد A و B از گونه‌ای که تعداد کروموزوم‌ها (۲ۮ) در آن ۶ است، آمیزش می‌کنند. فرزندان آن‌ها نیز با هم آمیزش می‌کنند. در زاده‌های حاصل از آمیزش فرزندان، فراوانی افرادی که ۲ کروموزوم از والد A و ۴ کروموزوم از والد B داشته باشند چه قدر است؟

تمامی زاده‌های حاصل از آمیزش افراد A و B، دارای ۶ کروموزوم هستند، که سه‌تای آن‌ها از والد A و سه‌تای باقی‌مانده را از والد B دریافت کرده‌اند. افراد نسل اول، خود گامت‌هایی تولید می‌کنند. هر گامت ایجاد شده دارای ۳ کروموزوم است که تعدادی از این ۳ کروموزوم، متعلق به والد A و باقی‌مانده متعلق به والد B است. هریک از افراد نسل اول، می‌تواند تعداد بی‌شماری گامت با ترکیب‌های کروموزومی متفاوت ایجاد کند، پس خزانه‌ی گامتی نسل اول، نامتناهی است و انتخاب یک گامت با ترکیب کروموزومی خاص، فراوانی نسبی کروموزوم‌های متعلق به والد A یا والد B را در این خزانه، تغییر نمی‌دهد (رک. فصل ۱، پرسش ۱۶). ضمناً چون در افراد نسل اول که این گامت‌ها را تولید می‌کنند، فراوانی کروموزوم‌های متعلق به والد A، با فراوانی کروموزوم‌های متعلق به والد B برابر است ( $3 = 3$ )، انتظار داریم در گامت‌های تولید شده توسط افراد نسل اول نیز این نسبت یک به یک رعایت شود.

با توجه به این که آمیزش‌های افراد نسل اول تصادفی است (در مورد مفهوم آمیزش‌های تصادفی، به فصل ۸ رجوع کنید)، پس می‌توان سرنوشت هر کروموزوم (چه متعلق به والد A و چه متعلق به والد B) در انتقال به نسل بعد را مستقل از دیگر کروموزوم‌ها دانست و در تشکیل افراد نسل دوم به جای افراد و گامت‌ها، کروموزوم‌ها را مد نظر قرار داد.

با توجه به نامتناهی بودن خزانه‌ی گامتی و مستقل بودن احتمال انتخاب هر کروموزوم از انتخاب کروموزوم بعدی، می‌توان شرایط این مسئله را به یک توزیع دوجمله‌ای (ر.ک. فصل ۱) تعمیم داد. در ۶ بار نمونه‌گیری مستقل که شانس انتخاب کروموزوم از والد A، برابر  $\frac{1}{2}$  و از والد B نیز  $\frac{1}{2}$  است، چه قدر احتمال دارد که دو کروموزوم از والد A و چهار کروموزوم از والد B انتخاب شود؟

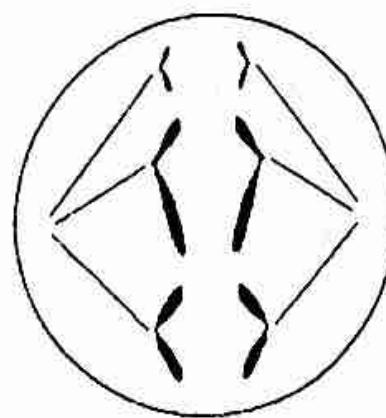
پاسخ این مسئله، به وضوح برابر است با:

$$\left(\frac{1}{2}\right)^6 = \frac{1}{64} = \frac{15}{4! \times 2!} = \frac{15}{4!} \times \left(\frac{1}{2}\right)^6$$

پس فراوانی افرادی که ۲ کروموزوم از والد A و ۴ کروموزوم از والد B دارند،  $\frac{15}{64}$  است.

پرسش ۴:

شکل زیر، چه مرحله‌ای از فرایند تقسیم سلولی را نشان می‌هد؟ (ششمین المپیاد زیست‌شناسی – مرحله‌ی اول)



این شکل، مرحله‌ای از تقسیم را نشان می‌دهد که کروماتیدهای خواهری از یکدیگر جدا شده‌اند، پس مربوط به آنافاز است. از آنجا که کروماتیدها و نه کروموزوم‌های

مولوگ از هم جدا شده‌اند، پس این شکل نمی‌تواند مربوط به آنافاز I باشد. این شکل با آنافاز II هم خوانی دارد. اگر سلول اولیه دارای  $6 = 2n$  کروموزوم باشد، در پایان میوز I برای هر سلول، ۳ کروموزوم مضاعف شده باقی می‌ماند که در آنافاز II، کروماتیدهای خواهی این سه کروموزوم، همان‌طور که در شکل نشان داده شده است، از یکدیگر جدا می‌شوند.

در مورد آنافاز تقسیم میتوz هم، این کروماتیدهای خواهی هستند که از هم جدا می‌شوند. البته باید دقت کرد که تعداد کروموزوم‌های این سلول (که کروماتیدهای آن در حال جدا شدن هستند)، ۳تا است و فرد است. پس این شکل نمی‌تواند مربوط به تقسیم میتوz در یک سلول دیپلوبتید باشد. ولی اگر به یاد داشته باشید، تقسیم میتوz محدود به سلول‌های دیپلوبتید نیست و مثلاً هاگ گیاهان که سلولی هاپلوبتید است، می‌تواند تقسیم میتوz انجام دهد. پس این شکل علاوه بر آنافاز II، می‌تواند مربوط به آنافاز میتوz یک سلول هاپلوبتید نیز باشد.

## ۴-۴) تشکیل گامت

همان‌طور که پیش‌تر اشاره شد، گامت‌ها (معمولًا) به واسطه‌ی تقسیم میوز ایجاد می‌شوند. البته در پایان تقسیم میوز، این سلول‌های هاپلوبتید هستند که تشکیل می‌شوند. این سلول‌های هاپلوبتید در ادامه باید به گامت‌های بالغ (اسپرم و تخمک) تبدیل شوند. تقسیم میوز و فرایندهای مربوط به بلوغ سلول‌های هاپلوبتید مذکور (و تشکیل گامت بالغ) را در مجموع، گامتوژنر یا گامت‌زاپی می‌نامند:

## ۱-۴) تشکیل تخمک یا اووژنر

فرایندهای تشکیل تخمک بالغ را اووژنر یا تخمک‌زاپی می‌گویند. در فرایندهای اووژنر جانداران گوناگون، تنوع زیادی به چشم می‌خورد، اما مراحل اصلی آن مشابه است. در پستانداران، این مراحل به شرح زیر است: سلول‌های دیپلوبتید زاینده‌ی تخمک، اووگنی نام دارند. اووگنی‌ها با انجام تعداد زیادی تقسیم میوز، تکثیر می‌شوند و سلول‌هایی به نام اووسیت اول تولید می‌کنند. اووسیت‌های اول، تقسیم میوز را آغاز می‌کنند، اما این تقسیم در یوفا؛ [متنه قفس مر. شود. مدت زمان این توقف در گونه‌های مختلف، متفاوت است. در

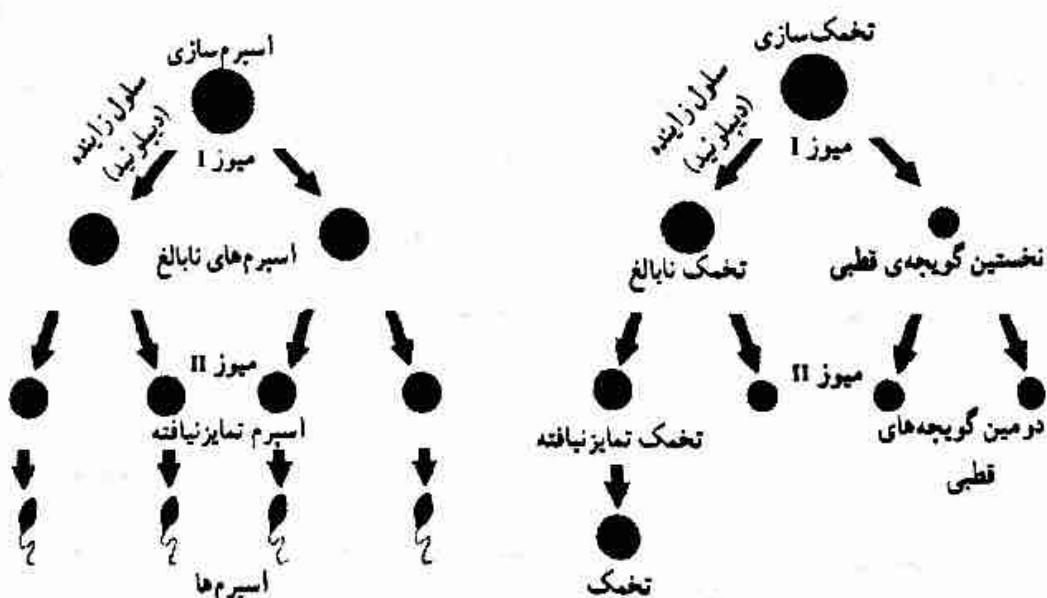
انسان، اووسیت‌های اولیه تا زمان فرا رسیدن بلوغ جنسی، یعنی سالین ۱۲ تا ۱۵ سالگی، هیچ فعالیتی از خود نشان نمی‌دهند. بعد از فرا رسیدن بلوغ در جانداران ماده، میوز I به واسطه‌ی ترشح هورمون‌های جنسی ادامه پیدا می‌کند. البته بعد از میوز I، سیتوکینز نیز سیتوپلاسم را به صورت نامساوی تقسیم می‌کند. یکی از دو سلول حاصل از میوز I (که در نهایت گامت ماده را می‌سازد)، تقریباً همه‌ی سیتوپلاسم را دریافت می‌کند. به این سلول، اووسیت دوم می‌گویند. در عوض برای سلول دیگر، سیتوپلاسم ناچیزی باقی می‌ماند. به آن سلول، گویچه‌ی قطبی می‌گویند. ممکن است گویچه‌ی قطبی در بعضی گونه‌ها، توانایی انجام میوز II را داشته باشد، اما سلول‌های حاصل از آن زنده نخواهند ماند.

بعد از انجام میوز II، از اووسیت دوم، دو سلول حاصل می‌شود. در این جا نیز سیتوکینز، سیتوپلاسم را به صورت نامساوی تقسیم می‌کند. سلول بزرگ‌تر تبدیل به تخمک می‌شود، در حالی که سلول کوچک‌تر، تشکیل دو مین گویچه‌ی قطبی را می‌دهد و می‌میرد (شکل ۲-۵). بنابراین از چهار سلول حاصل از هر تقسیم میوز، تنها یکی به تخمک بالغ تبدیل می‌شود و گویچه‌های قطبی از بین می‌روند. تقسیم نامساوی سیتوپلاسم، منجر به تجمع سیتوپلاسم در یکی از این چهار سلول می‌شود. سیتوپلاسم زیاد موجود در سلول تخمک، ذخایر غذایی جنین را تا قبل از برقراری ارتباط (از طریق جفت) با مادر، تأمین می‌سازد. البته لزوماً تقسیم میوز در جانوران مختلف، منجر به تشکیل یک تخمک فعال و تعدادی گویچه‌ی قطبی نمی‌شود. بلکه در برخی جانداران، از هر تقسیم میوز، چهار تخمک فعال ایجاد می‌شود (ر.ک. پرسش ۲، بخش ج). بنابراین در این دسته از جانداران، از وقوع هر تقسیم میوز، دو نوع تخمک ایجاد می‌شود، در حالی که در گروه اول، از وقوع هر تقسیم میوز، تنها یک عدد و در نتیجه یک نوع گامت تولید می‌شود.

## ۲-۴) تشکیل اسپرم یا اسپرماتوژن

فرایند تشکیل اسپرم را اسپرم یا اسپرماتوژن می‌گویند. در مقایسه با تخمک، اندازه‌ی یک سلول اسپرم بسیار کوچک‌تر است. این تفاوت اندازه نیز با توجه به نقش متمایز اسپرم و تخمک، منطقی است: تخمک خودش غیرمتحرک است و ضمناً باید حاوی مواد غذایی لازم برای رشد و نمو تخم باشد. از طرف مقابل، اسپرم شدیداً متحرک است و

باید با عبور از مجاری تناسلی فرد ماده، تخمک را بارور کند و ضمناً هیچ نقشی در تغذیه‌ی تخم تشکیل شده ندارد (این تفاوت اندازه بین اسپرم و تخمک، منشاء وراثت تک والدی یا وراثت مادری است که در فصل هفتم، راجع به آن صحبت خواهیم کرد). در جدار داخلی لوله‌های اسperm‌ساز، سلول‌های دیبلونید زاینده اسperm وجود دارند که آن‌ها را اسperm‌ماتوگنی می‌نامند. اسperm‌ماتوگنی‌ها با تقسیم میتوز، تکثیر پیدا می‌کنند. سلول‌های حاصل از چندین بار تقسیم اسperm‌ماتوگنی‌ها، بزرگ شده و به اسperm‌ماتوسیت اول بالغ می‌شوند. اسperm‌ماتوسیت‌های اول، تقسیم میوز I را انجام می‌دهند و دو سلول اسperm‌ماتوسیت دوم ایجاد می‌کنند. در ادامه‌ی فرایند تقسیم و بعد از وقوع میوز II، هریک از اسperm‌ماتوسیت‌های دوم، تبدیل به دو اسperm‌اتید می‌شوند. هر اسperm‌اتید بعد از طی مراحل تمايز و بلوغ، تبدیل به یک اسperm‌اتوزوئید فعال می‌شود. شکل ۲-۵، مراحل گامت‌زایی را در جانوران نر و ماده نشان می‌دهد.



شکل ۲-۵

## ۵-۲) تئوری کروموزومی وراثت

ناکنون اطلاعاتی راجع به تقسیم سلولی و نحوه‌ی تولید گامت‌ها، کسب کردیم. برای تشکیل یک فرد جدید، گامت نر با گامت ماده لقاح انجام می‌دهد. هر شباهتی که بین

والدین و زاده‌ها وجود دارد، باید توسط اسپرماتوزوئید و تخمک منتقل شود، چون تنها رابط این دو نسل، گامت‌ها هستند. معمولاً در مقایسه‌ی سلول‌های جنسی در جانداران مختلف، مواد سیتوپلاسمی تخمک، به مراتب بیشتر از اسپرماتوزوئید است. ولی در عوض، هسته‌های تخمک و اسپرماتوزوئید از نظر اندازه به هم شبیه هستند و با یکدیگر قابل مقایسه‌اند. با توجه به این که انتظار داریم والد نر و ماده، سهم مساوی در انتقال ژن به زاده‌ها داشته باشند و زاده‌ها از نظر ژنتیکی، حد واسط والدین باشند، پس منطقی است که هسته‌ی سلول‌های جنسی، جایگاه ماده‌ی وراثتی باشد. از طرف مقابل هسته‌ی سلول، جایگاه کروموزوم‌هاست. با توجه به آشنایی با مکانیسم میتوز و میوز، مضاعف شدن (همانندسازی) و سپس تفکیک کروموزوم‌ها، تداوم و بقای این ماده‌ی وراثتی را در انتقال از نسلی به نسل دیگر، حفظ می‌کند. از طرفی در هنگام لقاح، کروموزوم‌ها از طرف هر دو والد و به طور مساوی به سلول تخم منتقل می‌شوند. تمامی این شواهد، با رفتارهای موازی کروموزوم‌ها و ژن‌ها سازگاری دارد. با توجه به مطالب ذکر شده، می‌توان نظریه‌ی کروموزومی وراثت را به این شکل بیان کرد:

«ژن‌ها روی کروموزوم‌ها قرار دارند. یک ال از هر جفت ژن، روی یک کروموزوم و ال دیگر روی کروموزوم همولوگ آن قرار دارد.»

با گذشت زمان، آزمایش‌ها و شواهد دیگری، نظریه‌ی کروموزومی وراثت را تأیید کردند. آزمایشات مورگان (ر.ک. فصل ۵) و بریجز (ر.ک. فصل ۶)، ارتباط مستقیم ژن‌ها و کروموزوم‌ها را نشان دادند.

## ۱-۵-۲) سیتوژنتیک

در مطالعات ژنتیک، بررسی تعداد و ساختار کروموزوم‌ها لازم است. خصوصاً بعد از مطرح شدن نظریه‌ی کروموزومی وراثت، اهمیت مطالعه‌ی کروموزوم‌ها در ژنتیک بیشتر شد. برای بررسی تعداد و ساختار کروموزوم‌ها، می‌توان سلول‌های در حال تقسیم را با رنگ‌های خاصی، رنگ‌آمیزی کرد و نتیجه را با میکروسکوپ مشاهده کرد. سیتوژنتیک نیز عمدتاً شامل بررسی کروموزوم‌های رنگ‌آمیزی شده است. به منظور انجام بررسی‌های

سیتوژنیکی، معمولاً از سلول‌هایی استفاده می‌شود که در حال تقسیم میتوz هستند. سلول‌های مریستمی نوک ریشه در گیاهان برای این منظور، بسیار مناسبند.

پرسش ۵:

برای بررسی‌های سیتوژنیکی، می‌توان از سلول‌های خونی مثل نوتروفیل‌ها استفاده کرد. نوتروفیل‌ها در حالت عادی تقسیم نمی‌شوند. برای این‌که بهترین نتیجه حاصل شود، به ترتیب از کدام‌یک از محلول‌های A، B و C باید استفاده کرد؟ (چهارمین المپیاد زیست‌شناسی - مرحله‌ی اول - با تغییر)

محلول A: محلولی که دوک تقسیم سلولی را از کار می‌اندازد.

محلول B: محلولی هیپوتونیکی که باعث متورم شدن سلول‌ها می‌شود.

محلول C: محلولی که باعث تحریک تقسیم میتوz می‌شود.

با توجه به این‌که نوتروفیل‌ها در حالت عادی تقسیم نمی‌شوند، ابتدا باید از محلول C استفاده کرد که نوتروفیل‌ها را وادار به انجام تقسیم میتوz کند. همان‌طور که می‌دانید کروموزوم‌ها در حین تقسیم میتوz، ضخیم می‌شوند و مشاهده و بررسی آن‌ها ساده‌تر است، در حالی که در طول ایترفاز، به صورت رشته‌های باریک کروماتینی وجود دارند.

در مرحله‌ی بعد، می‌توان از محلول A استفاده کرد که دوک تقسیم سلولی را از کار می‌اندازد. به این‌ترتیب سلول‌ها در طی تقسیم میتوz، متوقف می‌شوند و مشاهده کروموزوم‌های آن‌ها ساده‌تر است

در مرحله‌ی سوم، از محلول B استفاده می‌شود که محلولی هیپوتونیک است. سلول‌ها در محلول هیپوتونیک (که فشار اسمزی کمتری از محتويات سلول دارد)، آب جذب می‌کنند و متورم می‌شوند. سلول متورم شده را اگر به واسطه‌ی فشار، روی لام پخش کنیم (به این عمل، اسکواش کردن می‌گویند)، تصویر واضح‌تری از کروموزوم‌ها به دست می‌آید. هرچه سلول متورم‌تر باشد، احتمال این‌که کروموزوم‌ها روی هم قرار بگیرند و تصویر به دست آمده از کروموزوم‌ها واضح نباشد، کم‌تر است. بعضی مواقع برای بررسی بهتر، کروموزوم‌ها را در مرحله‌ی چهارم، با یک رنگ اختصاصی DNA مثل فولگن تیمار می‌کنند.

## ۲-۵-۲) کاریوپیپ

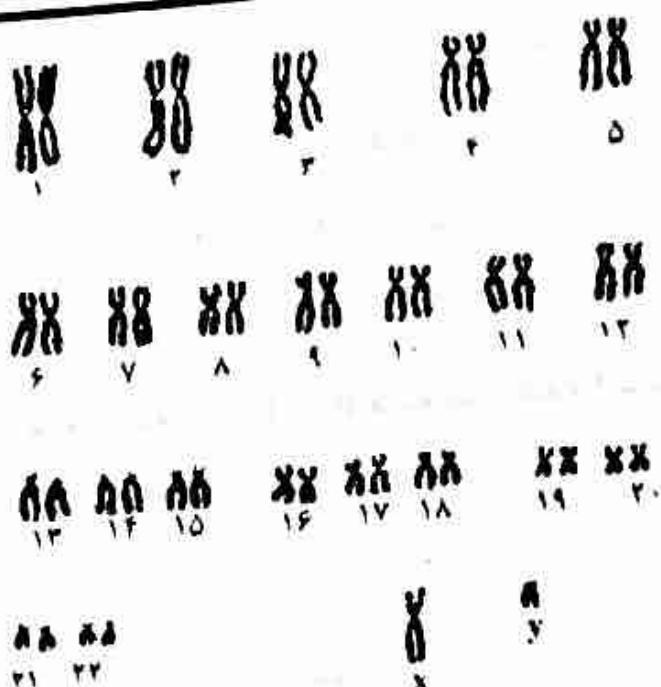
سلول‌های دیپلوبلاست بدن انسان، دارای ۴۶ کروموزوم هستند. ۴۴ کروموزوم هر سلول، کروموزوم‌های غیرجنسی یا اتوزوم هستند. تفاوت خاصی بین اتوزوم‌ها در افراد نر و ماده وجود ندارد. ۲ کروموزوم باقی‌مانده، کروموزوم‌های جنسی یا گونوزوم نام دارند. در انسان، افراد ماده دارای دو کروموزوم جنسی  $X$  و افراد نر دارای یک کروموزوم  $X$  و یک کروموزوم  $Y$  هستند. مراحل تهیه و رنگ‌آمیزی کروموزوم‌ها در مشاهدات سیتوالوژیک، در پرسش قبل ذکر شد.

در بسیاری از مواقع، از کروموزوم‌های رنگ‌آمیزی شده، عکسی تهیه می‌کنند. در این عکس، تصویر مربوط به تک کروموزوم‌ها را (در صورتی که روی یکدیگر نیافتداده باشند و مجزا باشند) می‌برند، جفت‌های همولوگ را پیدا می‌کنند و سپس جفت کروموزوم‌های به دست آمده را از بزرگ‌ترین اتوزوم به کوچک‌ترین اتوزوم، از ۱ تا ۲۲، شماره‌گذاری و مرتب می‌کنند. بنابراین جفت کروموزوم شماره‌ی ۱، از تمامی جفت کروموزوم‌های دیگر بزرگ‌تر است و به همین ترتیب. البته تنها استثناء در این است که جفت کروموزوم شماره‌ی ۲۱، از جفت کروموزوم شماره‌ی ۲۲ کوچک‌تر است. کروموزوم‌های جنسی نیز جفت شماره‌ی ۲۳ را به خود اختصاص می‌دهند. به چنین تصویر مرتب به دست آمده از کروموزوم‌ها، کاریوپیپ می‌گویند. شکل ۲-۶، کاریوپیپ یک سلول سوماتیک بدن انسان را نمایش می‌دهد.

امروزه تکنیک‌های رنگ‌آمیزی کروموزوم‌ها، امکان مطالعه‌ی کروموزوم‌های جانداران را ساده‌تر می‌کند. بعد از انجام رنگ‌آمیزی، روی هر کروموزوم، باندهایی تشکیل می‌شود. با کمک الگوی باندهای تشکیل شده روی کروموزوم‌ها، می‌توان آن‌ها را از یکدیگر تشخیص داد.

سانترومر هر کروموزوم، آن را به دو بازو تقسیم می‌کند که یکی از این بازوها، معمولاً بلندتر از دیگری است. بازوی کوتاه را با  $p$  و بازوی بلند را با  $q$  نمایش می‌دهند؛ مثلاً، برای نشان دادن بازوی کوتاه جفت کروموزوم شماره‌ی ۳، از نماد  $3p$  استفاده می‌شود.

۰۹



شکل ۶-۲