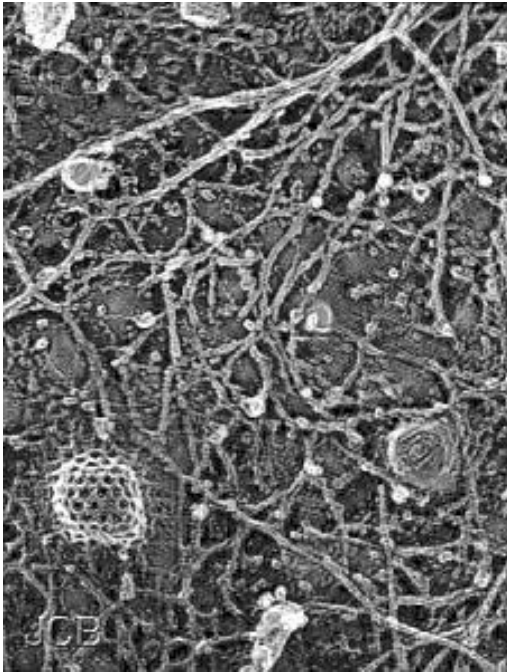


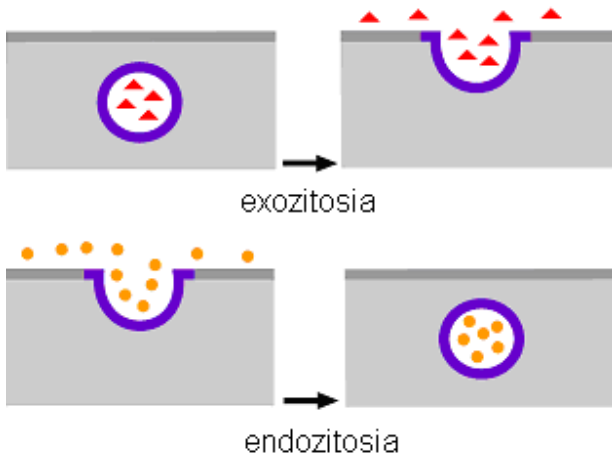
10

TRAFIKO BESIKULARRA ETA ENDOSOMA

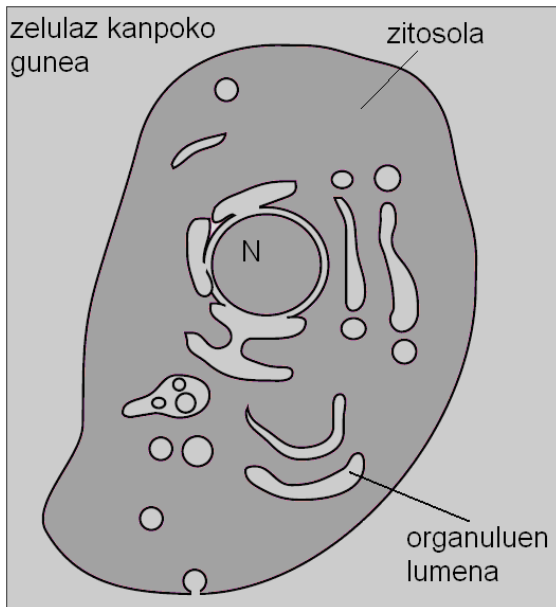


Mintz plasmatikoa eraikitzen ari diren klatrinaz estaliriko besikulak. Estaldura galdu ondoren, garraio-besikulak konpartimentu endosomikoarekin fusionatuko dira (iturria: flickr/Morone et al.).

Zelula eukariotoaren ezaugarri nagusietako bat barneko konpartimentuak edukitzea da. Agian, egitura horien jatorri ebolutiboa dela eta, trukeak etengabe gertatzen ari dira zenbait konpartimenturen artean; horregatik esaten dugu organulu horiek zelula eukariotoaren barneko mintz-sistema osatzen dutela. Trukeak egiteko, funtsean, besikulak erabiltzen dira; hainbat helmugatar mugitzen diren besikulak, hain zuzen. Ondorioz, oso trafiko bizia sortzen da zelularen zitoplasman. Organulu asko inplikatur daude trafiko horretan, eta mintz plasmatikoa ere bai, baina, zalantzarik gabe, endosomaren jardura bereziki garrantzitsua da trafikoaren bidegurutzea baita. Trafiko besikularra, beraz, makromolekulak garraiatzeko mekanismo bat da, baina, are gehiago, animalia-zelularen izaera dinamikoa sustatzen duen fenomeno da; hori dela eta, trafikoa ulertzea nahitaezkoa da gure zelulen funtzionamendua ulertzeko.



10-1 irudia. Mintz plasmatikoa: endozitosisia eta exozitosisia.



10-2 irudia. Organuluen lumena eta zelulaz kanpoko gunea.

Barneko mintz-sistemaren organuluak eta zelulaz kanpoko gunea lotu egiten dira trafiko besikularrari esker

Erretikulu endoplasmatikoa, Golgi aparatua, lisosomak, endosomak eta jariapen-besikulak barneko mintz-sistemaren osagaiak dira; mitokondrioak, kloroplastoak (landare-zeluletan) eta peroxisomak, berriz, sistema horretatik kanpo geratzen dira. Trukeak, funtsean, besikulen bidez gautzatzen dira; beraz, fenomeno horri **trafiko besikular** deritzen. Mekanismo bera erabiltzen da makromolekulak trukatzeko zitoplasmaren eta zelulaz kanpoko gunearen artean; horiek **endozitosi** (barrualderantz) eta **exozitosi** (kanpoalderantz) deritzen prozesuak dira (10-1 irudia).

Trafiko besikularrari esker, makromolekulak, —proteinak, esate baterako— organulu horien artean garraia daitezke mintza zeharkatu gabe. Era berean, kanpoan dagoen proteina bat organuluen lumenean agertuko da, edo, alderantziz, organuluetan ekoiztutako gai batek —intsulinak, adibidez— kanpoan amaituko du; betiere mintz plasmatikoa zeharkatu gabe. Besikulen bidezko garraioak, beraz, lotu egiten ditu organuluen lumenak eta zelulaz kanpoko gunea. Zitosola, berriz, espazio horretatik zeharo banatuta geratzen da; hori dela eta, zelularen barrura besikulen bidez garraiatua sartzen den molekula bat organulu zitoplasmatikoko batean —lisosoman, esaterako— ager daiteke, baina ez zitosolean (10-2 irudia).

Garraio-besikulak konpartimentu emaitetik hartaileraino mugitzen diren egitura iragankorrak dira

Zein da trafiko besikularraren oinarrizko gertaera? Funtsean, besikula berri bat sortzen da konpartimentu batean; askatu eta mugitu egiten da; eta beste konpartimentu bat aurkitzen duenean, berarekin fusionatzen da. Lehena **konpartimentu emailea** da eta bigarrena **konpartimentu hartzailea**. Prozesuan, beraz, zama askatzearekin batera, besikula desagertzen da (10-3 irudia).

Trafiko besikularraren eragileak, besikulak edo **garraio-besikulak**, mintzez inguraturiko oso barrunbe txikiak dira, organulu zitoplasmatikokoak baino askoz txikiagoak. Besikulak desberdinak izango dira bere jatorrizko konpartimentuaren arabera; gainera konpartimentu berberetik besikula desberdinak aska daitezke. Hori dela eta, oso trafiko besikular konplexua sortzen da, eta, edozein unetan, besikula anitz daude animalia-zelulan.

Ikuspuntu funtzionaltik, zama da besikularen osagairik garrantzitsuenak; zama besikularen barruan, lumenean (proteina disolbagarriak, esate baterako), edo mintzean txertatuta (glikolipidoak edo mintz-proteinak) egon daiteke. Egiturari dagokionez, berriz, besikularen oinarrizko osagaia haren

mintza da; edo, beste moduan esanda, mintzak dira elementurik garrantzitsuenak besikulak sortzeko. Gainera, besikularen mintzak erabakitzen du zer produktu garraiatuko diren.

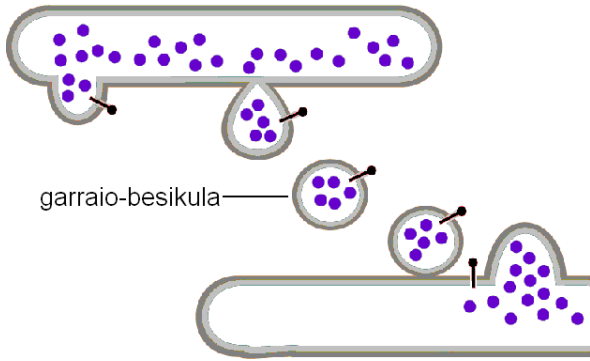
Konpartimentu bakoitzeko mintzaren espezifikotasuna ez da galtzen

Trafiko besikularren ondorioz, mintz zatiak etengabe trukutzen ari dira konpartimentuen artean. Egoera horren ondorioz, denborarekin, mintz zelular guztiak homogeen bihurtuko lirake, hau da, mintz-osagaiak uniformeki sakabanaturik egongo lirake. Baina hori ez da gertatzen: mintz bakoitza espezifikoa da: kolesterola, glikolipidoak eta seinaleen hartzaileak oso ugariak dira animalia-zelulen mintz plasmatikoa, baina ez hainbeste organuluetan; era berean, erretikulu endoplasmatikoa mintzak kaltzio-kanal ugari ditu. Nola lortzen da mintzen arteko desberdintasun hori? Mintzen espezifikotasuna lortzeko galtzen diren mintz-molekulak berreskuratu behar dira. Horretarako ere, besikulak erabiltzen dira: besikula horietan molekula espezifikoak paketatzen dira, eta jatorrizko konpartimentura itzultzen dira: garraio horri garraio edo **trafiko erretrogrado** deritzo.

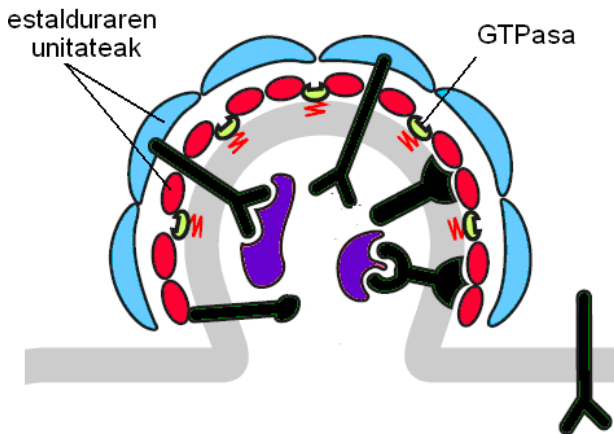
Bestalde, mintzaren antolaketa espaziala (topologia) aldatu gabe mantentzen da mintz-truke horietan guztietan: fusio-prozesuak etengabe gertatzen badira ere, mintzaren orri edo monogezuza bakoitzaren kokapen erlatiboa ez da aldatzen, hau da, konpartimentu emailearen monogezuza zitosolkoa, esate baterako, alde zitosolkoan agertuko da, bai besikulan bai konpartimentu hartzailean; eta, alderantziz, organuluaren lumenari begira dagoen monogezuza organulu guztietan barruan kokatuta dago. Mintz plasmatikoa kasuan, baliokidetasuna zera da: besikula edo organuluaren barneko monogezuza eta mintz plasmatikoa kanpoko monogezuza baliokideak dira (10-3 irudia). Era berean, mintz-proteinen orientazioa ez da aldatzen trafikoan zehar.

Garraio-besikulak sortzeko mekanismoa: estaldura proteikoak

Edozein zelula eukariototan bi besikula mota identifika daitezke: besikula biluziak eta besikula estaliak. Besikula estaliek, izenak adierazten duenez, mintz plasmatikoa gainetik estaldura proteiko bat izaten dute. Estaldura funtsezkoa da besikula eratzeko: mintzean ebaginazioa sortzeko indar mekanikoa ematen du; hau da, estaldurak mintzaren deformazioa eragiten du. Gero, behin besikula osatu eta mintz emailetik askatu ondoren, estaldura berehala galtzen da, eta besikula biluzia sortzen da. Hiru estaldura; hortaz, hiru besikula estali mota deskribatu dira estalduraren osagai nagusiaren arabera: klatrinazko besikulak, COPI besikulak eta COPII besikulak. Hiru besikula mota horiek



10-3 irudia. Besikulen bidezko garraioa.



10-4 irudia. COPII besikulak.

hainbat konpartimentutan sortzen dira, eta mota guztietako zama garraiatzen dute.

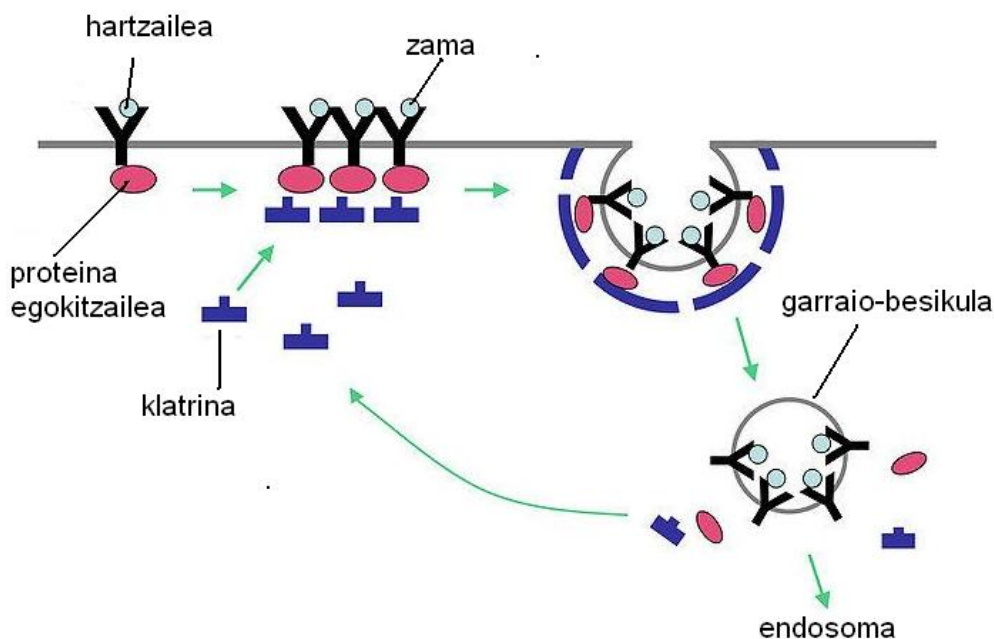
Oso garrantzitsua bada ere, estaldura proteikoak ez dira besikulak sortzeko mekanismo bakarra. Mintz plasmatikokoan **kabeolak** izeneko besikulak identifikatu dira (10-5 irudia). Bereziki txikiak dira, eta mintz-eremu konkretuetan sortzen dira, **lipidozko-baltsetan** hain zuzen. Kasu horretan, mintzaren inbaginazioaren eragilea ez da proteina zitosoliko baten polimerizazioa (klatrinazko besikulen kasu), kabeolaren osaketa lipidikoa baizik. Hala ere, kabeoletan gutxienez proteina espezifiko bat identifikatu da: **kabeolina**.

Estalduraren osagaiak mintz emailearen gainean polimerizatzen dira

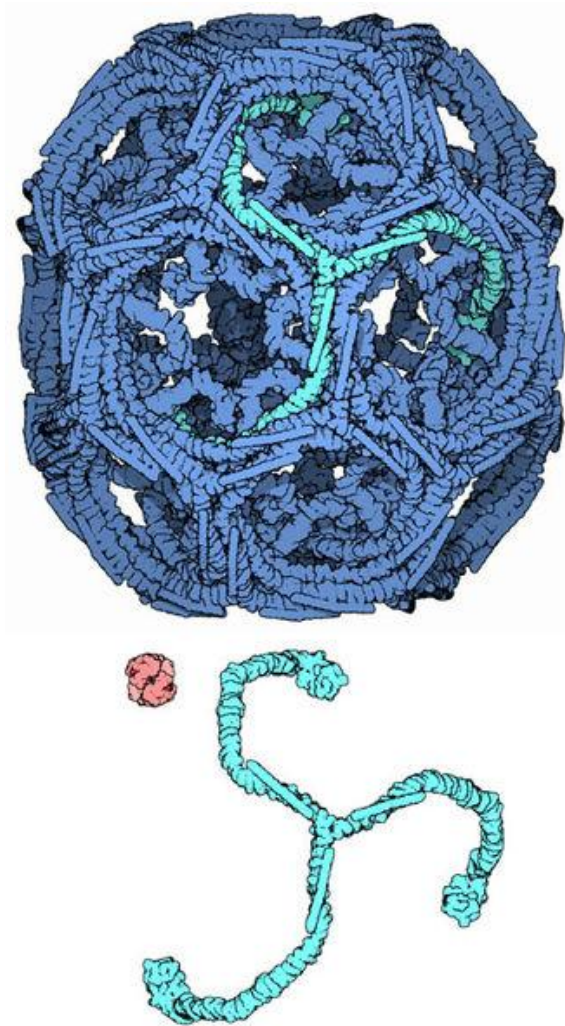
Klatrinazko besikulak mintz plasmatikokoan, endosoman eta Golgi aparatuen trans aldean identifikatu dira. Estalduraren osagai nagusia **klatrina** proteina da: molekularen hiru kate polipeptidiko handiak eta hiru txikiak elkartzen dira hiru hankako egitura bat osatzeko: **triskeliona** izeneko egitura (10-7 irudia). Triskelionak berez elkartzen dira saski-itxurako egitura (egitura poligonala) sortuz. Bigarren osagaia **proteina egokitzaileak** dira. Bitartekariak dira, kanpoko estaldura eta mintzaren osagaiak lotzen dituztenak: alde batetik, klatrinarekin elkartzen dira; beste aldetik, mintzaren hartzaile espezifikoekin, eta hartzaile horiek zama edo solutu espezifikoak lotzen dituzte. Konpartimentuetan askotariko proteina egokitzaileak daude, hainbat hartzaile ezagutzeko (10-6 irudia).



10-5 irudia. Kabeolak (iturria: Wikipedia/).



10-6 irudia. Klatrinazko besikulen eraketa mintz plasmatikokoan (iturria: Wikipedia/Grant BD, Sato M).



10-7 irudia. Klatrina-besikula eta triskeliona (iturria: Wikipedia).

Katrinazko estalduraren polimerizazioa mintzaren alde zitosolikoan gertatzen da: klatrina molekula proteina egokitzaileen gainean jarri eta haien artean lotzen dira mintzaren kurbadura eraginez (10^{-6} irudia). Polimerizazioa aurrera joan ahala, egitura biribila eraikitzen da (barruan molekula espezifikoak harrapatuz), eta besikularen eta mintz emailearen artean lepo txiki bat besterik ez dago. Besikula askatzeko, GTPasak diren proteina zitosolikoak erabiltzen dira. Dinamina, esate baterako, lepoa inguratuz biribiltzen da; orduan, GTParen hidrolisia gertatu ondoren, lepoa gehiago estutzen du eta besikula askatu egiten da. Azkenik, behin askatuta, besikulak berehala galtzen du estaldura; horretarako, beharrezkoak dira txaperon zitosolikoak.

COPI besikulak erabiltzen dira Golgi zisternen arteko garraioan eta molekula espezifikoak Golgi-ren cis aldetik erretikulu endoplasmatikora itzultzeko; **COPII besikulak**, berriz, erretikulu endoplasmatikokoan sortzen dira. COP besikulen estalduraren unitateak konplexu proteiko handiak dira, “coat” **proteinez** osatuak. COPI besikulen unitateak zazpi proteinaz osatuta daude; lau proteinaz, COPII besikulen kasuan.

Besikularen estalduraren eraketa GTPasek kontrolatzen dute

Ikusi dugun bezala, estaldurak funtsezkoak dira garraio-besikulak sortzeko, baina, nola pizten da estalduraren polimerizazioa? Eragileak proteina GTPasa monomerikoak dira, zehazki **ARF proteinak** (klatrinazko COPI estaldura eraikitzeko) eta **Sar-1 proteina** (COPII besikulen kasuan). Zitosolean libre daude, inaktibo moduan, GDPa lotuta dutenean, baina aktibo bihurtu daitezke GDPa GTPak ordezkatu ondoren. Molekulan gertatzen den konformazio-aldaketaren ondorioz gantz-azido bat azaltzen da, eta, talde horri esker, mintz emailean sartzen da; hau da, GTPasa zitosolikoa mintz-proteina bihurtu da. Behin mintz emailean sartuta, estalduraren unitateak (klatrina, COP konplexu proteikoak) bereganatzen dituzte (10^{-4} irudia). GDParen ordezkapena zuzentzen duten entzimak konpartimentu emailearen mintz-proteinak dira; beraz, azken finean, mintz emaileak berak abiarazten du prozesua.

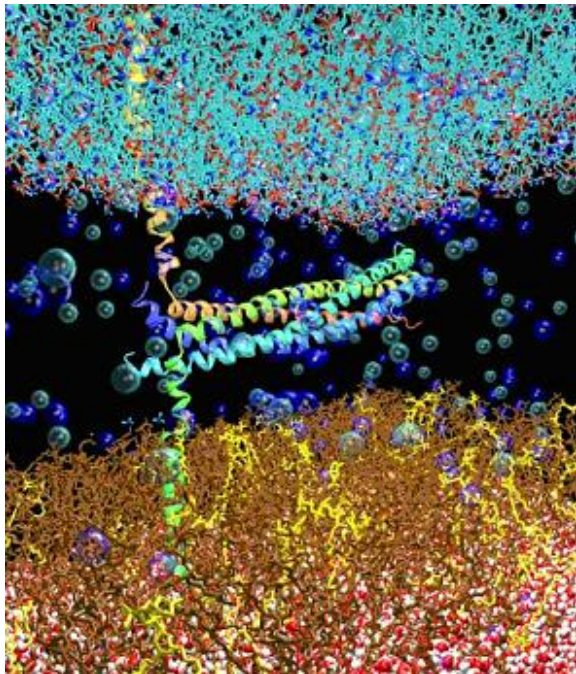
Besikula askatu ondoren, GTPasek lotua duten GTParen hidrolisia gauzatzen da; ondoren, estalduraren eta besikularen mintzaren arteko afinitatea galtzen da, eta estaldura galtzen da. GTPasa horiek, beraz, bai estalduraren eraketan bai despolimerizazioan inplikaturik daude.

Mintzean dituen proteinei esker, besikulak bere helmuga aurkitzen du

Mintz emailetik askatu ondoren, garraio-besikulak zitosolean mugitzen dira konpartimentu hartzailea topatu arte. Bidea oso luzea bada, zitoeskeletoaren piruak erabiltzen dira errepede

RAB proteina	Kokapena (konpartimentua)
RAB1	Erretikulu endoplasmatikoa, Golgi aparatua
RAB2	Erretikulu endoplasmatikoa, Golgi aparatua
RAB3A	Jariatze-besikulak
RAB4	Endosoma goiztiarra
RAB5	Endosoma goiztiarra, Klatrinazko besikulak, Mintz plasmatikoa
RAB6	Golgi aparatua: erdiko eta trans aldeak
RAB7	Endosoma berantiarra
RAB9	Endosoma berantiarra, Golgi aparatuen trans aldea
RAB11	Birziklapen-endosomak
RAB18	Erretikulu endoplasmatikoa, Golgi aparatua, lipido-tantak
SEC4	Jariatze-besikulak

10-8 irudia. Rab proteinak: trafikoaren seinalizazioa (iturria: Wikipedia).



10-9 irudia. SNARE proteinak eta mintzen arteko fusioa (iturria: Marc Baaden).

moduan; adibidez, neurotransmisoreak, besikuletan paketatuta, axoian zehar garraiatzen direnean. Edonola ere, besikulak konpartimentu hartzailea aurkitu behar du. Prozesu horren eragile nagusiak Rab proteinak dira. **Rab proteinak** ere GTPasa monomerikoak dira, beste familia bat: mintz emale eta hartzaile bakoitzak gutxienez Rab proteina bat dauka (60 baino gehiago identifikatu dira) (10-8 irudia). Estalduraren eraketa eragiten dutenez, GDP-Rab proteinak ere zitosolean daude, baina GTPa azaltzen dutenean lipido-geruza bikoitzean txertatzen dira; gainera, txertatuak izan ondoren, Rab proteina gehiago (mota bera) eskuratzen dituzte; horrela, mintz emalean mikroeremu espezifikoak sortzen dituzte.

Zer egiten dute Rab proteinek? Besikularen Rab proteinek zitoeskeletoarekiko elkarrekintza baimentzen dute, besikula piruetan zehar garraiatua ahal izateko. Horretaz gain, aingurapena eragiten dute; horretarako, mintz-hartzailean dauden zenbait proteina aktibatzen dituzte. Azkenik, mintzen arteko fusio-prozesuan ere laguntzen dute.

Garraio-besikularen eta konpartimentu hartzailearen arteko fusioa

Garraio-besikula batek, dagokion mintz-hartzailea ezagutu eta han ainguratu ondoren, bere edukia, bere zama, askatu behar du. Horretarako, ezinbestekoa da bi mintz horien arteko fusioa. Nola gertatzen da fusioa? Lehendabizi, esan beharra dago bi prozesuak, "porturatzea" eta fusioa, independenteak direla; izan ere, esperimentalki lortu da bi prozesuak banatzea.

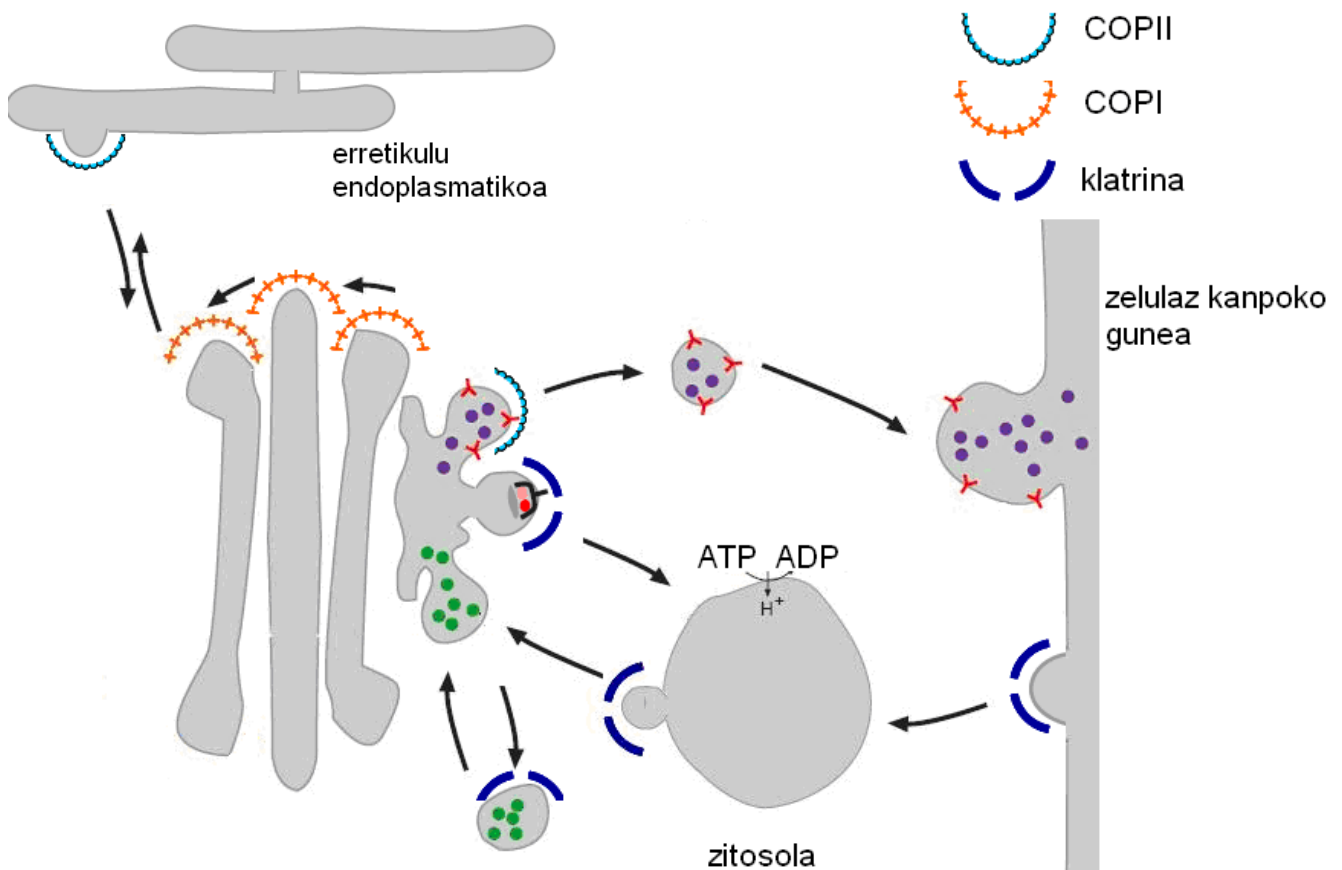
Fusioa gertatzeko, lipido-geruza bikoitzak oso gertu egon behar dute bata bestetik, bi mintzetatik azaltzen diren proteinak ukitzeko bezain gertu (1,5 nm-ko tartea). Egoera horretan, lipidoak mintz batetik bestera igaro daitezke. Horretarako, mintzaren alde hidrofilikotik ur molekula guztiak ezabatu egin behar dira. Prozesu hori energetikoki oso desfavoragarria da, eta proteina laguntzaileak beharrezkoak dira. Garrantzitsuenak SNARE proteinak ditugu. **SNARE proteinak** mintz-proteinak dira; badira **v-SNARE** (besikulenak) **eta t-SNARE** ("target", mintz-hartzaileak dituenak) proteinak, elkarren osagarriak direnak: v- eta t-SNARE osagarriek konplexu bat osatzen dute; horren ondorioz, besikularen mintza eta mintz-hartzailea oso gertu geratzen direlarik, aldi berean ur-molekulen desplazamendua eragiten dute (10-9 irudia).

SNARE proteinak bereziki ondo ezagutzen dira neuronetan: neurotransmisoreak garraiatzen dituzten besikuletan eta axoiaren bukaeraren mintz plasmatikoa daudenak. Besikula sinaptikoaren v-SNAREk (sinaptobrebina) eta mintz plasmatikoa t-SNAREk (sintaxina) elkartu behar dute fusioa gertatzeko eta, ondorioz, neurotransmisoreak gunee sinaptikora askatzeko. Gaur egun badakigu SNARE proteinak

tetanos eta botulismoan inplikatur daudela. Izan ere, patologia horietan bakterioek ekoizten dituzten neurotoxinak SNARE horiek degradatzen dituzten proteasak dira; ondorioz, neurotransmisoreen askapena ez da gertatzen, eta transmisio sinaptikoa blokeatur geratzen da (10-10 irudia).

Trafiko besikularraren oinarriko bideak: bide endozitikoa eta bide biosintetikoa

Besikulen trafikoa etengabe gertatzen ari da aurkako norabide biri jarraituz: barrurantz eta kanporantz. Trafiko horrek zelularen bi bide nagusiak definitzen ditu: bide endozitikoa eta exozitikoa.



10-11 irudia. Bide biosintetikoa eta bide endozitikoa. Besikula motak.

Bide endozitikoa endozitosiarekin hasten da. Lehenengo mintz-emailea, beraz, mintz plasmatikoa izango da; gero, besikula berriak konpartimentu endosomikoarekin fusionatzen dira, eta, azkenik, gaiek lisosometan amaituko dute. **Bide biosintetikoa** edo exozitikoa, garraio-besikulak erretikulu endoplasmatikotik Golgi aparatura mugitzen dira. Hortik, hiru bide sortzen dira: 1) zuzenean besikulak mintz plasmatikora joango dira, 2) jariatze-besikuletara eta gero mintz plasmatikora; 3) endosomara/lisosometara. Lehenengo bi

aukeren trafikoa exozitosiarekin amaitzen da. Hirugarren bidea funtsezkoa da lisosoma berriak sortzeko (10-11 irudia).

Bi trafiko-bide nagusiek etengabeko mintz-fluxua eragiten dute zelula osoan: mintz plasmatikoa etengabe barneratzen ari da (endozitosiaren bidez), eta, era berean, barne-mintzak etengabe kanporatzen ari dira (exozitosiaren bidez). Bi prozesu horiek orekan daude, lotuta daude ziklo endozitiko-exozitiko batean; hori dela eta, mintz-fluxua izan arren, mintz plasmatikoa azalera konstante mantentzen da. Ziklo horren garrantzia honako datu honek adierazten du: makrofago batean, mintz plasmatikoa osoa ordu erdian barneratzen da.

Bi trafiko-bide nagusietan badaude atzeranzko adarrak

Bi trafiko-bideetarako bakoitzean adarrak egon daitezke. Bereziki garrantzitsuak dira kontrako norabidea duenak: hori atzeranzko trafikoa edo **trafiko erretrogradoa** dugu. Bide horiek, funtsean, molekula espezifikoak birziklatzeko erabiltzen dira.

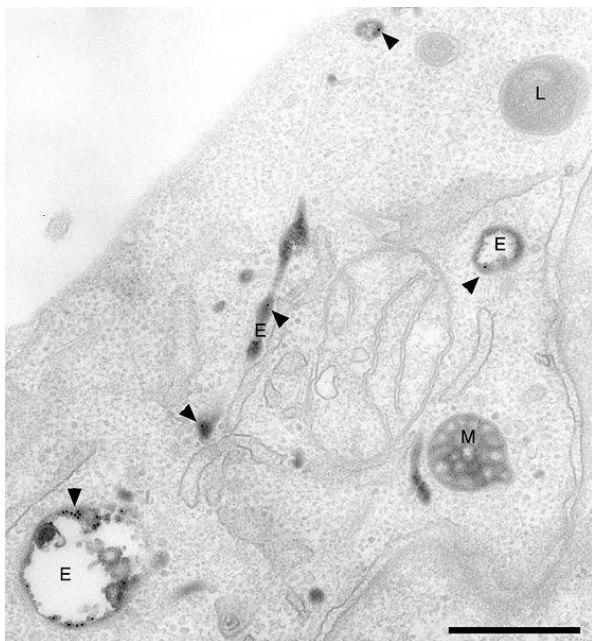
Bide endozitikoan, endosomatik mintz plasmatikoranzko bidea aipatu behar dugu: endosoman sartzen diren gai batzuek mintzera itzuli behar dute. Bide exozitikoan trafiko erretrogradoa gertatzen da Golgi aparatuen cis aldetik E Era, erretikuluaren berezko osagaiak berreskuratzeko; Golgi-ren besikulen artean cis-trans norabidean mugitu diren entzimak aurreko konpartimentura itzultzeko, eta endosomatik Golgi-ren trans aldera, batez ere Golgi aparatutik askatu diren berezko hartzaileak berreskuratzeko (10-12 irudia). Argi dago trafiko erretrogradoa gertatzeko sailkatze-mekanismoak behar direla; eta, jarraian ikusiko dugunez, horretan endosomak paper nagusia dauka.

Endosoma bidegurutzea da trafiko besikularrean

Endosoma funtsezko organulu zitoplasmatikoa da animalia-zelula guztietan. Haren funtzio nagusia gaien sailkapena da. Endosomaraingo heltzen diren molekulen jatorria mintz plasmatikoa eta Golgi aparatua ere izan daitezke. Endozitatzen diren gaiak, esate baterako, endosomatik pasatzen dira nahitaez. Bestalde, organulu horretatik irteten diren gaiak zenbait konpartimentura mugitu daitezke: mintz plasmatikora, lisosometara, Golgi aparatua edo jariatze-besikuletara (10-11 irudia). Izan ere, endosoman, bi trafiko-bide nagusiak (endozitikoa eta biosintetikoa) batzen dira; edo, beste moduan esanda, endosoma trafikoaren bidegurutzea da.

Endosoma ez da barrunbe bakar bat; gutxienez, bi konpartimentu bereizten dira: konpartimentu endosomiko goiztiarra edo periferikoa, mintz plasmatikoa ondoan kokatuta dagoena, eta berantiarra, Golgi aparatuen eta nukleoaren ondoan aurkitzen dena (10-13 irudia). Endozitatutako gaiak goiztiarretik berantiarrera mugitzen dira. Hori esperimentalki frogatzen da partikulak markatzaile batez

10-12 irudia. [KDEL sekuentzia eta COPI besikulak: EEaren proteinak berreskuratzeko](#) (iturria: NCBI).



10-13 irudia. Endosoma: goiztiarra (E) eta berantiarra (M) (iturria: Wikipedia/Matthew R G Russell).

tindatzen baditugu: markatzailea 1-2 mintuan endosoma goiztiarrean agertzen da; eta 5-15 minutu pasatu ondoren berantiarrean. Bi konpartimentu endosomiko horiek mintz osagai espezifikoak badituzte ere, bietan badira H^+ -ATPasak protoiak ponpatzeko eta, ondorioz, lumenaren pHa azido mantentzeko. Morfologikoki, biak antzekoak dira: hodi-itxurako luzakinak dituzten barrunbez osatuta daude. Oraindik ez dago argi nola mugitzen diren endozitaturiko gaiak endosoma goiztiarretik endosoma berantiarrera, baina badirudi mikrotubuluak, zitoeskeletoko zuntz ,mota bat, inplikaturik daudela.

Endosoma oso konpartimentu malgua da: besikulekiko fusioak, alde batetik, eta ebaginazioak eta fisioak, bestetik, erraz gertatzen dira. Era berean, endosomaren mintzean inbaginazioak sor daitezke; horiek, barruan askatu ondoren, besikula bihurtuko dira; egoera horretan, endosoma **gorputz multibesikular** bihurtzen da. Hurrengo gaien azaltzen denez, gorputz multibesikularren garapenak zerikusia dauka lisosomaren funtzioarekin. Azken finean, endosoma ezinbestekoa da lisosoma funtzionalak sortzeko, eta gorputz multibesikularrak prozesu horretan sortzen diren tarteko formak besterik ez dira.

Endosoma eta antigenoaren aurkezpena

Linfozitoak, sistema immuneko zelulak, erantzun immune espezifikoa sortzeko gai dira. Horretarako, elementu arrotzean molekula espezifiko bat (edo batzuk) identifikatu behar dute: molekula hori antigenoa da (Ag). Ezagutze-prozesu hori ez da erraza; izan ere, zelula espezializatuak, antigenoaren aurkezleak, beharrezkoak dira: zelula horiek, Ag prozesatu ondoren, egoera egokian txertatzen dute beren mintz plasmatikoa, linfozitoek ezagutu ahal izateko. Hori guztia egiteko, endosoma ezinbestekoa da, eta bide endozitikoa eta exozitikoa inplikaturik daude.

Antigenoa zelula aurkezlearen barruan sartuko da endozitosiz eta garraio-besikulen bidez endosomara pasatuko da. Endosoman antigenoaren proteolisi partziala gertatuko da, eta peptido bat askatuko da. Bestalde, aurkezpenarako beharrezkoak diren proteinak, MHC-II proteinak, Golgiren trans aldetik askatzen dira, eta, besikulen bidez, endosomara mugituko dira: bertan, MHC-II proteinaren proteolisi partziala gertatzen da. Ondorioz, peptidoa proteinari lotzen zaio, eta konplexu bat osatzen da. Azkenik, konplexua besikuletan paketatzen da, eta endosomatik mintz plasmatikora mugituko da. Orain linfozitoek antigenoa ezagutu ahalko dute, zelula horien aktibazioa gertatuko da, eta erantzun immune espezifikoa eta eraginkorra sortuko da.

10-1 irudia. [Birziklapen-endosomak](#) (iturria: NCBI)

Birziklapen-endosomak erabiltzen dira mintz plasmatikoko osagai espezifikoak gordetzeko

Zelularen beharren arabera, edo kanpoko egoeraren arabera, zelularen azalean dauden molekulak aldatu egiten dira: batzuk ezabatu eta beste batzuk sortu egiten dira. Askotan, mintz plasmatikotik ezabatzen direnak ez dira desagertzen; ordea, organulu espezifikoetan gordetzen dira. Organulu horiek birziklapen-endosomak dira: gaiak metatzeko erabiltzen diren endosomak. Berziklapen-endosoma konpartimentu endosomiko nagusitik sortu da, baina beste barrunbe bat da: endosoma goiztiarretik askatzen den besikula ez da fusionatzen mintz plasmatikoarekin zuzenean, berziklapen-endosomarekin baizik. Batez ere, mintz plasmatikorekin proteinen metaleku moduan erabiltzen dira: konpartimentu horretan, esate baterako, glukosaren garraiatzaileak metatzen dira, eta, beharrezkoak direnean (kanpoko glukosaren kontzentrazioa handia denean), endosoma horretatik mintz plasmatikora mugituko dira garraio-besikulen bidez.

Zelula polarizatuetan konpartimentu endosomikoak garrantzi berezia dauka

Zelula polarizatuek, epitelio- eta nerbio-zelulek kasu, eremu isolatu batzuk dituzte mintz plasmatikoko; ondorioz, badira bide endozitiko eta exozitiko bat baino gehiago. Epitelio-zelulen bide endozitikoa aztertzen badugu, ikusten da produktuak independenteki sartzen direla bi mintz-eremutatik: goialdetik eta eremu basolateratik. Era berean, bi endosoma goiztiar independente daude, eta endosoma bakoitzetik mintz-proteinak independenteki berziklatuko dira dagokien mintz-eremura. Birziklapen-prozesuak burutu ondoren, produktuak endosoma berantiar berberean egongo dira.

Bestalde, gerta daiteke gai batzuk goialdetik beste aldera garraiatzea edo alderantziz; hau da, eremu batetik sartzen dira, eta beste eremutik irteten. Prozesu hori **transzitosia** dugu. Kasu horretan, gaiak endosoma goiztiarretik birziklapen-endosoma batera pasatzen dira, eta hortik, garraio-besikulen bidez, mintzaren beste eremutik kanporatzen dira.

GAIA JORRATZEKO GALDERAK

- Zein dira barneko mintz-sistemaren osagaiak?
- Zer mekanismo erabiltzen da gaiak trukatzeko mintz-sistemaren barruan?
- Zer besikula estali mota daude?
- Nola eraikitzen da klatrinazko estaldura?
- Nola lortzen da molekula espezifikoak besikuletapaketatzea?
- Zein konpartimentutan sortzen da besikula mota bakoitza?
- Nolakoak dira trukeak EEaren eta Golgi aparatuen artean?
- Zer besikula mota askatzen dira Golgi aparatuen trans-aldetik?
- Nola jakingo du besikula batek zer konpartimentu zelularretara joan behar duen?
- Nola egiten da besikularen eta mintz-hartzailearen arteko fusioa?
- Zer dira kabeolak?
- Zein dira trafiko besikularren bide nagusiak?
- Zer da besikulen bidezko garraio erretrogradoa eta zertarako erabiltzen da?
- Zein da konpartimentu endosomikoaren garrantzia trafiko besikularrean?
- Nolakoa da konpartimentu endosomikoa?
- Zertarako balio dute birziklapen-endosomak?
- Zertan datza transzitosia?