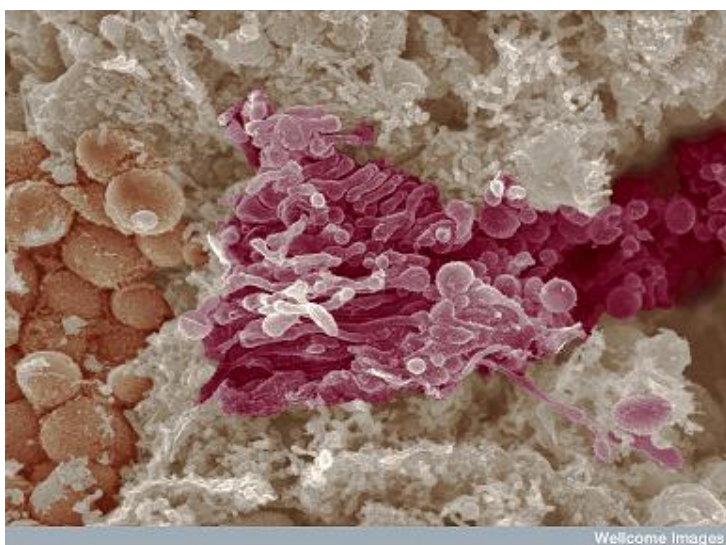


9

GOLGI APARATUA



Zelularen glikosilazio-prozesurik garrantzitsuenak Golgi aparatuan gertatzen dira. Organuluren antolaketari esker, erreakzio biosintetikoak sekuentzialki gertatuko dira produktu helduak sortu arte (iturria: © Dr David Furness/Wellcome Images. Creative Commons by-nc-nd 2.0 UK).

Golgi aparatua, erretikulu endoplasmatikoa bezala, zelula eukariotoaren zentro biosintetiko bat da: erretikuluan hasi diren sintesi-prozesu asko Golgi aparatuan osatuko dira. Horretarako, molekulek jasaten duten eraldaketa modu ordenatuan gertatuko da; Golgi aparatua, beraz, muntatzekatea moduan deskriba daiteke. Bertan mota askotako erreakzioak gauzaten diren arren, agian garrantzitsuenak glikosilazioak dira: zelularen glikolipidoak eta glikoproteinak eta hainbat polisakarido Golgi aparatuan ekoizten dira. Izan ere, zelula eukariotikoaren azukre-molekula konplexuenak organulu honetan sortzen dira.

Produktuak sintetizatzeaz gain, Golgi aparatuan erabakitzen da molekula berriak nora joango diren, zein izango den haien helmuga; hau da, Golgi aparatuan produktuak sailkatu eta besikula desberdinetan paketatzen dira. Besikula horietako batzuek kanporatuak izango diren gaiak gordetzen dituzte, hormonak, besteak beste; horregatik, Golgi aparatua garrantzi berezia dauka zelula jariatzaileetan.

Golgi aparatua lotuta mantentzen diren konpartimentu independentez osatuta dago

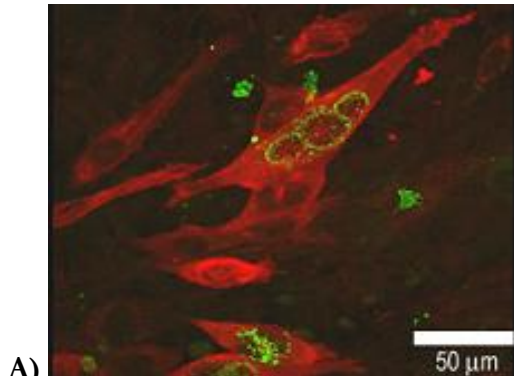
Golgi aparatua bata bestearen ondoan kokatuta dauden zisterna lauz osatuta dago. Zisternak disko-formako egiturak dira, eta bata bestetik oso gertu daude, paraleloki kokatuta; hori dela eta, plater-pilaketa bat gogorarazten digute (9-1 irudia). Lau edo sei zisterna izan ohi dira pilaketa bakoitzean. Batzuetan, zisterna-pilaketak kurbadura azaltzen du, eta bi alde desberdin bereizten dira: alde ahurra eta alde ganbila. Zisternak ez daude zuzenean komunikatuta; beraz, trukeak gauzatzeko, besikulak erabiltzen dira. Besikulen askapena batez ere zisternaren muturrean gertatzen da; horregatik, eremu horiek lodiagoak izaten ohi dira.

Golgi aparatua osagai garrantzitsuenak entzimak dira, prozesu biosintetikoetaz arduratzen direnak. Entzima guztiak mintz-proteinak dira; Golgi aparatuan, beraz, EEan ez bezala, erreakzio guztiak mintzari asoziatuak gauzatzen dira. Entzimez gain, zenbait proteina estruktural identifikatu dira: Golgi-ren matrizea osatzen dute, eta zisternaren itxura eta alboko zisternen elkartzea eragiten dute. Matrizeko osagaiak mintz-proteinak izan arren, mintzetik aska daitezke eta proteina zitoplasmiko bihurtu. Badirudi egoera-aldaketa horrek zerikusia duela mitosian gertatzen den Golgi aparatua desantolaketarekin. Bestalde, zitoeskeletoa —zehazki, mikrotubuluak— beharrezkoak dira Golgi-ren antolaketa mantentzeko: mitosian sare mikrotubularra desagertzen da, eta, horrekin batera, Golgi aparatua ere bai.

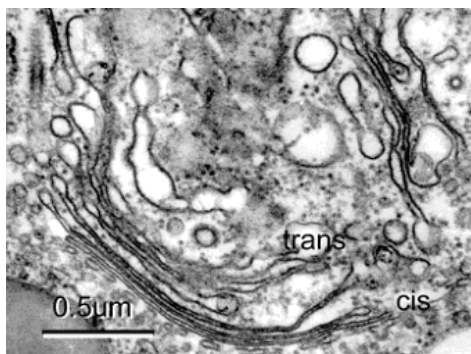
Zisterna-pilaketa Golgi aparatua osatzen duen unitate bakarra da; hala ere, zelula motaren arabera, unitate-kopurua oso aldakorra da. Zenbait animalia-zelulatan zisterna-pilaketa handi bat dago bakarrik, eta nukleo zelularren ondoan kokatzen da (9-1 irudia); landare-zelula batzuek, ordea, ehunka zisterna-pilaketa txiki izaten dituzte zitoplasma osoan sakabanaturik. Edonola ere, bai unitate bakar bat bai pilaketa asko badaude ere, zelulak Golgi aparatua bakarrik dauka.

Golgi aparatua konpartimentazio funtzionala du

Golgi aparatua zenbait konpartimentu bereizten dira, ordena espezifiko bati jarraituz kokatuak. Hasteko, bi alde nagusi bereizten dira: **cis aldea** (ganbila) (9-2 irudia) eta **trans aldea** (ahurra). Cis aldea sarrera da; handik sartzen dira erretikulu endoplasmatikotik datozen produktuak; trans aldea, ordea, irteera da; alde horretatik irtengo dira produktuak. Cis eta trans konpartimentuen artean **erdiko konpartimentua** dago. Zisterna bat baino gehiago egon daitezke atal bakoitzean. Hiru konpartimentu horietaz gain, **cis** eta **trans sareak** bereizten dira: hodi-itxurako egiturak dira, haien artean eta gertuen



A)

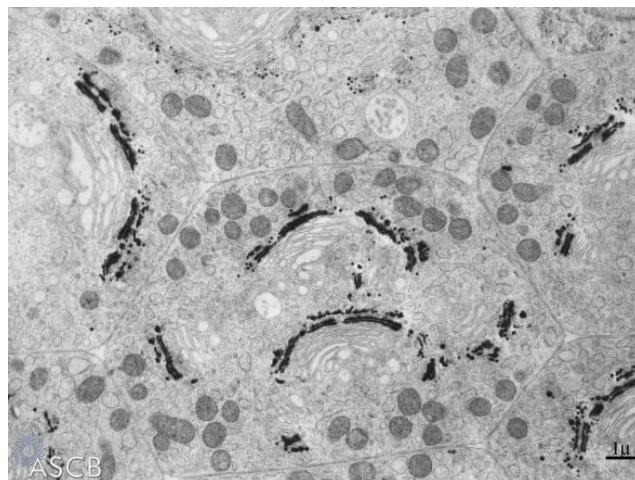


B)

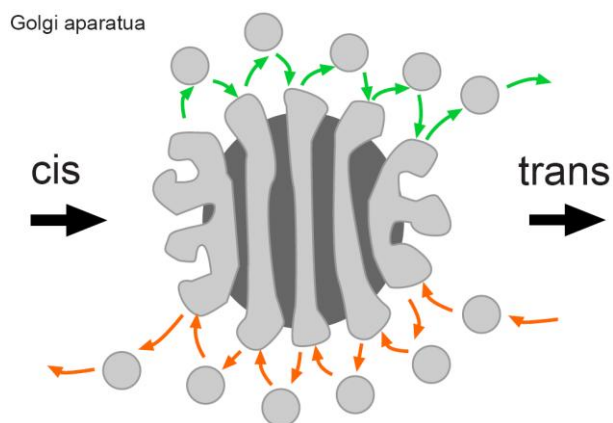


C)

9-1 irudia. Golgi aparatua. A) Fluoreszentiaren bidez (nukleoaren ondoan) (iturria: ImageBank/Michelle Peckham). B) Mikroskopia elektronikoa ikusita (iturria: ImageBank/Gordon Beakes). C) Hirudimentsioko irudia (iturria: NIGMS/Judith Stoffer)



9-2 irudia. Golgi aparatuen cis konpartimentuak (iturria: ASCB/Friend DS).



9-3 irudia. Golgi aparatuen konpartimentuak eta besikulen bidezko komunikazioa.

dagoen zisternarekin komunikatuta daudenak. Guztira, beraz, badaude bost konpartimentu: cis sarea, cis konpartimentua, erdiko konpartimentua, trans konpartimentua eta trans Golgi sarea.

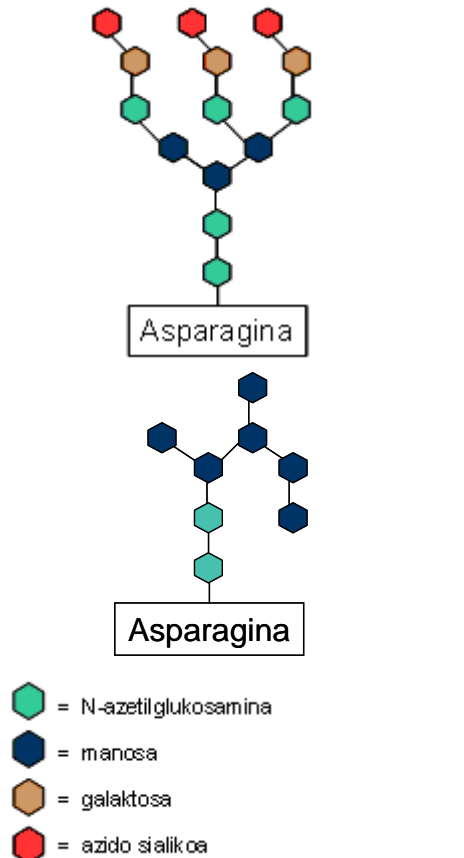
Golgi aparatuan sartzen diren produktuak cis-trans norabidean mugitzen dira. Bidaia horretan, zenbait konpartimentutatik igarotzen dira eta hainbat aldaketa jasango dituzte, beti sekuentzia berberari jarraituz; horretarako, konpartimentu bakoitzean entzima espezifikoak daude. Golgi aparatua, beraz, erretikulu endoplasmatikoa ez bezala, oso egitura ordenatua da: Golgi aparatuen muntatze-katean prozesu biosintetikoaren etapa bat amaitu ondoren bakarrik gertatuko da hurrengoa. Baina, nola garraiatzen dira produktuak Golgi aparatuan zehar? Bi erantzun posible daude, eta, erantzunaren arabera, Golgi aparatuen bi eredu sortzen dira.

Golgi aparatuen antolaketa azaltzeko: bi eredu

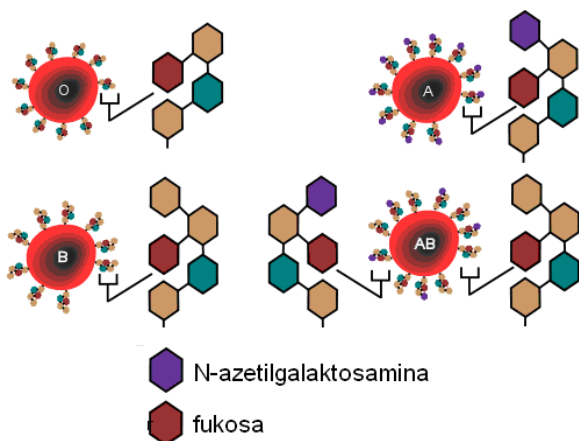
Golgi aparatuen inguruan besikula ugari daude. Egoera hori kontuan hartuz, aspalditik proposatu zen produktuak besikulen bidez mugitzen direla cis-trans norabidean: zisterna batetik askatzen diren besikulak hurrengo zisternarekin fusionatuko dira. Garraio horren ondorioz, konpartimentu bakoitzak osagai espezifikoak (entzima espezifikoak, alegia) galtzen ditu; hori dela eta, beste besikulak, atzerantz mugitzen direnak, erabiltzen dira osagai horiek berreskuratzeko. Mekanismo horrengatik, eredu horri “besikulen bidezko garraio” deritza (9-3 irudia).

Alabaina, esperimentalki frogatu egin da zenbait produktu ez direla garraiatzen besikulen bidez. Kolagenoa, oso molekula handia, beti zisterna berean mugitzen da cis-trans norabidean. Hori azaltzeko, eredu hau proposatu da: besikulak ez dira erabiltzen gaiak garraiatzeko, zisternak baitira cis-trans alderantz mugitzen direnak. Eredu horren arabera, Golgi aparatua oso organulu dinamikoa da, eta EEan dauka jatorria: Golgiren cis zisternak sortuko lirateke EEtik askatzen diren besikulak fusionatzean. Horiek trans alderantz mugituko lirateke hurrengo zisterna berriak bultzatuak (“zisternen heltzea” eredu). Kasu horretan, trans-cis norabiderako garraioa ezinbestekoa izango litzateke konpartimentu bakoitzaren osagai espezifikoak berreskuratzeko (9-3 irudia).

Dena den, bi eredu horiek ez dira baztertzailak eta proposatzen dituzten mekanismoak aldi berean gerta litezke: zenbait produktu oso azkar mugitzen dira cis-trans alderantz besikulen bidez, eta beste batzuk (segur aski, tamainaz handiagoak direnak) zisternen barruan bidaiatzen dira.



9-4 irudia. Oligosakarido konplexuak eta manosako oligosakaridoak.



9-5 irudia. ABO odol taldeak (iturria: Wikimedia).

Proteinen glikosilazio espezifikoa Golgi aparatuan gauzatzen da

Golgi aparatuen funtzio nagusi bat glikoproteinak sortzea da. Dakigun bezala, proteinen N-glikosilazioa dagoeneko EEn hasi egin da, oligosakarido bat amino-talde espezifikoetan gehitzearekin. EEtik irteten diren glikoproteina guztiek oligosakarido bera dute, baina Golgi aparatuan eraldatzen da proteinaren glikosilazioa espezifikoki bihurtzeko. Funtsean, bi N-oligosakarido mota agertuko dira: **manos-oligosakaridoak**, manosa talde asko dituztenak, eta **oligosakarido konplexuak**, manosa gutxiago baina azukre desberdinak dituztenak. Bi oligosakarido motak molekula berean egon daitezke.

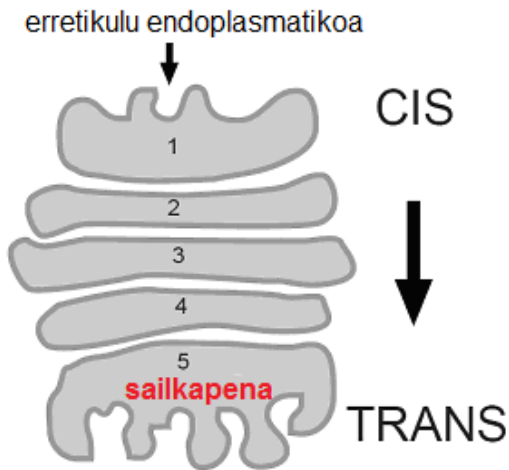
N-glikosilazioaz gain, Golgi aparatuan beste glikosilazio mota gertatzen da: **O-glikosilazioa**. Kasu horretan, azukre taldea serina edo treoninaren hidroxilo (OH) talde bati itsasten zaio. N-glikosilazioan ez bezala, azukreak banan-banan gehitzen dira. Horrela, oligosakarido espezifikoak eraikitzen dira (gehienez 10 azukre talde izaten dira).

Zertarako balio du proteinen glikosilazioak? Alde batetik, glikosilazioak proteinaren tolespena eta beste molekulekiko elkarrekintzak eragiten ditu; hau da, proteina horiek, funtzionalak izateko, karbohidratoak behar dituzte. Gainera, proteinen sailkapenean ere parte hartzen dute. Azukreak txartel molekular moduan erabiltzen dira proteinak identifikatzeko: entzima lisosomikoak besikuletan paketatzeko, esate baterako, mekanismo hori erabiltzen da. Bestalde, beren aniztasunagatik karbohidratoak oso egokiak dira ezagutze-prozesuak eragiteko. Ernalkuntzan, esaterako, obozitoaren azaleko proteina baten O-glikosilazioa beharrezkoa da espermatozoidea ezagutzeko.

Glikosilazioaren espezifikotasuna ABO odol taldeek agerian uzten dute. ABO taldeak, azukreak, besterik ez dira. Azukre horiek globulu gorrien mintz plasmatikokoan azaltzen dira, glikoproteina batean (Band-3 proteina) edo glikolipidoetan. Band-3 proteinaren oinarriko oligosakaridoa berdina da indibiduo guztietan, eta ez da antigenikoa (O taldekoek dutena), baina oligosakaridoari α -N-azetilgalaktosamina (A taldea) edo α -D-galaktosa (B taldea) lotzen bazaio, antigenikoki bihurtzen da, hau da, aldaketa txiki bat (azukre-hondar bakar batean) nahikoa da errefusatze-erreakzioa sortzeko.

Glikosilazio-erreakzioak sekuentzialki gauzatzen dira Golgi-ren konpartimentuetan

Glikosilazioaz arduratzen diren entzimak kokapen zehatza dute Golgi aparatuan. Oro har, glikosil transferasa deritze; bakoitzak azukre-hondar espezifikoki bat gehituko du. Erabilitako azukre monomeroak zitosolean daude, eta Golgi



9-6 irudia. Golgi aparatua jarraia sekuentziala.

aparatuaren mintzean dauden proteina garrizaitzaileen bidez inportatzen dira Golgi-ren lumenera. Bestalde, azukreak ezabatzen dituzten entzimak ere badaude Golgi-an; manosidasak, esate baterako.

Oligosakarido konplexuen sintesia sakonki aztertu da. Oligosakarido konplexuek bi N-azetilglukosamina gehi hiru manosaz osatutako oinarritzko muina edo “korea” daukate, eta horri lotuta trisakarido bat (N-azetilglukosamina + galaktosa + azido sialikoa) edo gehiago ager daitezke. Gainera, azken horiek eraldatu egin daitezke; ondorioz, oligosakarido konplexuak oso heterogeneoak izaten dira. Badirudi N-oligosakaridoaren prozesamendua proteinaren konformazioak eragiten duela: oligosakarido eta Golgi-ren entzimen arteko erreakzioa posible baldin bada, oligosakarido konplexu bihurtuko da, baina, jatorrizko oligosakaridoa izkutatutik mantentzen bada (entzimen eraginetik urrun), manosa-oligosakaridoa izango da.

Glikozilazio-sekuentzia hori eta entzimen kokapena lortu da agerian jartzea (9-6 irudia): cis konpartimentuan (2), manosa ezabatzea; erdiko konpartimentua (3), beste manosa-hondarrak ezabatzea eta N-azetilglukosamina gehitzea; trans konpartimentuan (4), galaktosa gehitzea eta, azkenik, trans sarean (5), azido sialikoa gehitzea.

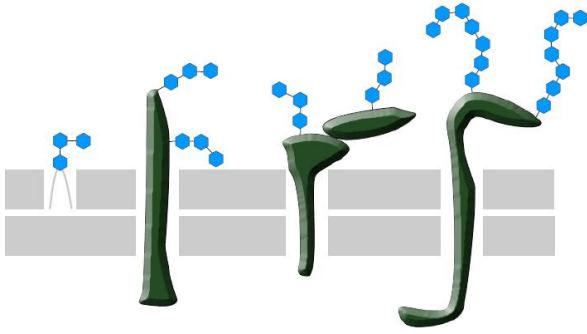
Birusen glikoproteinak: Estrategia terapeutiko berriak

Oso ezagunak diren prozesu fisiologikoen eta patologikoen proteinen glikosilazioan dute abiapuntua. Gainera, garatzen ari diren estrategia terapeutiko eta prebentibo berri batzuk ere glikosilazioan oinarritzen dira. Hau da, C hepatitisaren birusaren kasua (CHV). CHVak sortzen dituen infekzio kronikoak, askotan, zirrosia eta gibelego kartzinoma bihurtu daitezke. Momentuz ez dago terapia eraginkorrik aurkitu; hori dela eta, birusaren aurkako txertoa prestatzen saiatzen ari da; eta, horretarako, birusaren karbohidratoak oso erabilgarriak izan daitezke. CHV birusaren estaldura osatzen duten bi proteinek, E1 eta E2 proteinek, glikosilazio-maila altua dute, eta, dirudienez, proteinen N-oligosakaridoak garrantzitsuak dira erantzun immunologikoa sortzeko. Hori kontuan hartuz, ikerlariak saiatzen ari dira E1 eta E2 proteinen oligosakaridoak eraldatzen: erantzun immunologikoa biziagoa eragiteko eta, horrela, txerto biriko eraginkorra sortzeko.

Mintz plasmatikoen glikokaliza Golgi aparatuan sortzen da

Lipido-geruza bikoitz berria EEn sortzen bada ere, lipido guztiak ez dira sintetizatzen organulu horretan. Lipido konplexuak, esfingolipidoak, Golgi aparatuan ekoizten dira. EEn datorren molekula lipido bat erabiltzen da, zeramida, hain zuzen. Zeramida, esfingolipidoen aitzindaria izateaz gain, garrantzi handia dauka seinalizazio intrazitoplasmatikoa.

Golgi aparatuan, zeramidatik abiatuta, alde batetik fosfolipido bat sortzen da, esfingomielina (zeramida + kolina), eta, beste aldetik, glikolipidoak (zeramida + azukreak); guztiek hidrokarburozko kate luzeak dituzte, eta esfingolipido deritze.



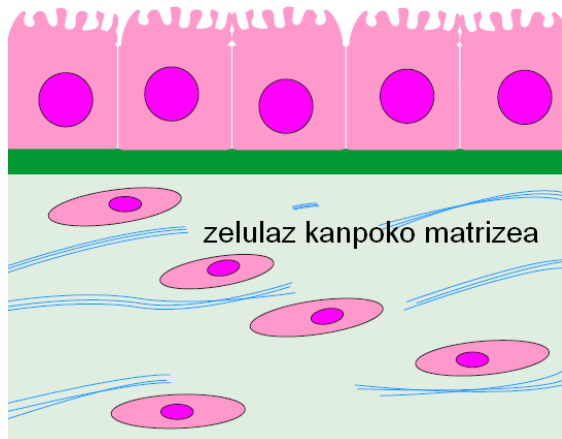
9-7 irudia. Glikokaliza.

Glikolipidoen glikosilazioa sinplea izan daiteke, azukre-hondar bakar bat lotzen denean, baina, askotan, oligosakarido konplexuak sintetizatzen dira. Gehitzen diren azukreak eta entzimak Golgi aparatuan daude; beraz, glikolipidoak bakarrik agertzen dira mintzaren monogeruza ez-zitosolikoan eta inoiz ez alde zitosolikoan.

Glikolipidoak oso ugariak dira animalia-zelulen mintz plasmatikokoan, alde estrazelularrean. Azken finean, animalia-zelularen glikokalizak (karbohidratoz osatutako mintz plasmatikokoan kanpoko geruza) Golgi aparatuan dauka jatorria, glikoproteinak zein glikolipidoak bertan sortzen baitira.

Zelulaz kanpoko matrizearen osagai nagusiak Golgi aparatuan ekoizten dira

Golgi aparatuan polisakaridoak ere ekoizten dira; zehazki, disakarido unitatez osatutako **glikosaminoglikanoak (GAGak)**. GAGak mintz plasmatikokoan karbohidratoak izan daitezke, baina, batez ere zelulaz kanpoko gunean aurkitzen dira, zelulaz kanpoko matrizea osatuz (9-8 irudia). Ehun motaren arabera, matrizea espezifikoak izango da; oinarrian GAGen aniztasuna dago. GAGak proteinekin elkartzen dira **proteoglikanoak** sortzeko. Bai GAGen polimerizazioa, bai proteinekin elkartzea Golgi aparatuan gauzatzen da. Gainera, GAGek sulfatazio-maila altua izaten dute askotan: sulfato taldeen gehipena Golgi-ren trans sarean gauzatzen da. Erreakzioan erabiltzen den sulfato-emailea, berriz, zitosolikoak da, eta Golgiren lumenera inportatua izango da. Zenbait proteinak ere jasaten dute sulfatazioa Golgi-ren azken konpartimentuan.

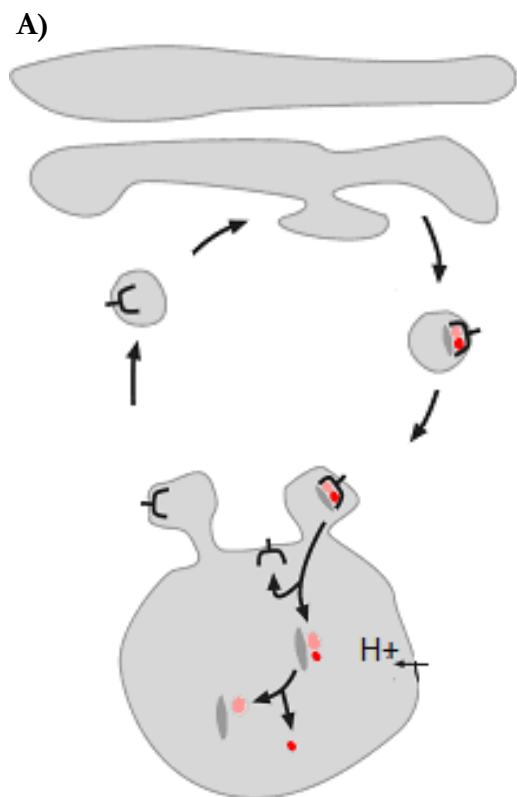


9-8 irudia. Zelulaz kanpoko matrizea.

Zelulaz kanpoko matrizearen beste osagai nagusia zuntzak dira, kolagenozko eta elastinazko zuntzak. Kolagenoa eta elastina —zuntzen oinarriko proteinak— EEn sintetizatzen dira, eta Golgi aparatuan eraldatzen dira. Golgi aparatua, beraz, zelulaz kanpoko matrizearen elementu guztien sorreran inplikaturik dago. Era berean, landare-zelulak estaltzen dituen horma zelularreko polisakaridoak —zelulosa, esate baterako— Golgi aparatuan polimerizatzen dira.

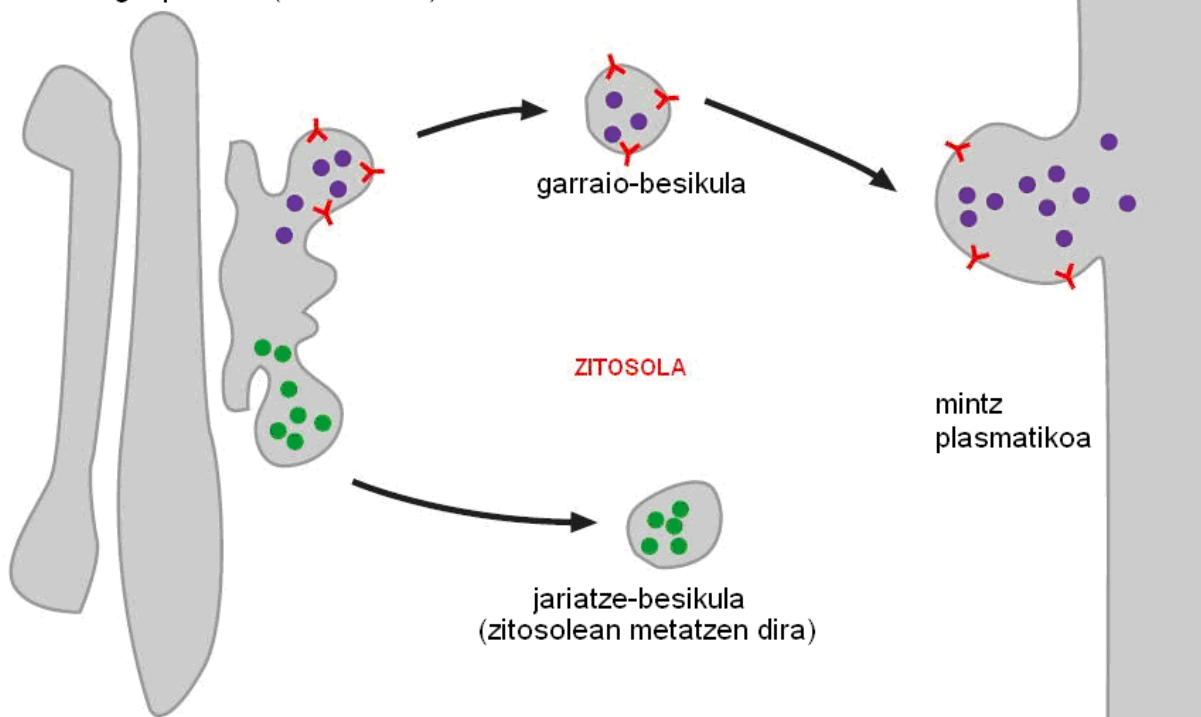
Produktu berriak Golgi-ren trans aldean sailkatu eta hainbat helmugatara bidaltzen dira

Jarduera biosintetikoaren ondorioz sortu diren produktuak besikuletan paketatzen dira Golgiren trans aldean bakoitza bere helmugara joateko. Gaiaren arabera besikula espezifikoak sor daitezke, baina, funtsean, helmugaren arabera, hiru besikula mota bereizten dira: 1) mintz plasmatikokoarekin fusionatuko direnak, 2) endosomarekin fusionatuko direnak, eta 3) jariatze-besikulak (9-9 irudia). Besikula horiek oso zeregin garrantzitsua dute.



endosoma

Golgi aparatua (trans aldea)



B)

Lehenengo besikulei esker, mintz plasmatikoa berriztatzen da: EEn hasieran, eta gero Golgi-an sintetizatutako mintz-lipidoak eta mintz-proteinak mintz plasmatikoraino helduko dira. Beste aldetik, mintz plasmatikoarekiko fusioa burutzen denean, besikularen barruan dagoena zelulaz kanpoko gunera askatzen da exozitosiaren bidez: produktu horietako batzuk matrizearen osagaiak izango dira (proteoglikanoak edo kolagenoa); prozesua, beraz, zelulaz kanpoko matrize berria sortzeko mekanismoa da.

Endosomara mugitzen diren produktu garrantzitsuenetako batzuk entzima lisosomikoak ditugu. Prozesu hori beharrezkoa da lisosomak sortzeko: ikusiko dugun bezala, entzima lisosomikoak garraiatzen dituzten besikulek endosomarekin fusionatu behar dute lisosoma funtzionalak sortzeko.

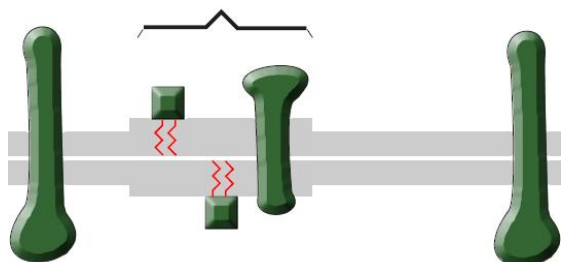
Hirugarren besikula mota, jariatze-besikulak, kanporatuak izango diren gai espezifikoak metatzeko erabiltzen dira. Horiek bereziki ugariak dira zelula jariatzaileetan; insulina, esaterako, bareko zeluletan.

Azkenik, azpimarratu behar dugu Golgi-ren trans aldetik askatzen diren produktu horietako batzuk berreskuratzen direla besikulen bidez; hori dela eta, besikulen askapenez gain, kanpotik datozen besikulak ere heltzen dira.

9-9 irudia. Golgi aparatua trans aldetik askatzen diren besikulak: hiru helmuga.

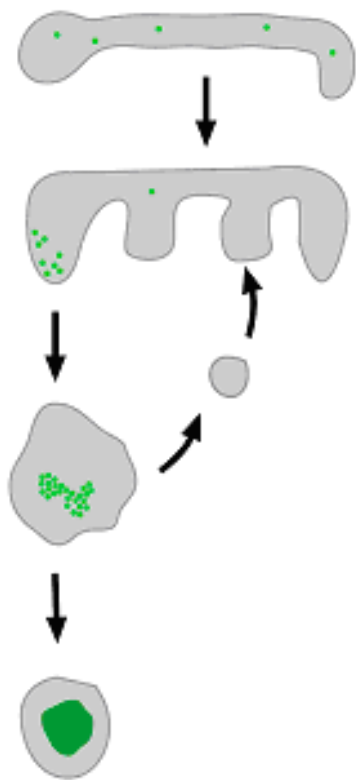
Seinale molekularrak eta lipido-baltsak erabiltzen dira proteinak sailkatzeko Golgi-ren trans aldean

Nola sailkatzen dira molekula berriak besikula mota bakoitzean? Zenbait kasutan, produktuak berak seinale molekular espezifiko bat dauka; seinalea Golgi-ren mintzean dagoen hartzaile espezifiko batek ezagutzen du. Hori da entzima lisosomikoen kasua: entzima horiek guztiak cis konpartimentuan itsasten zaien txartel molekular bera izaten dute. Jariatze-proteinek ere paketatze espezifikoa baimentzen duten ezaugarri molekularrak dituzte. Mintz plasmatikora garraiatuak izango diren proteinek, ordea, ez daukate inolako etiketa molekular berezirik; beraz, Golgi aparatutik markatzailerik gabe pasatzen diren proteina guztiak zuzenean mintz plasmatikora joango dira ("default" bidea). Hala ere, Golgi aparatuko berezko proteinek organuluan bertan geratu behar dute. Orduan, nola banatzen dira Golgi-ren osagaiak eta mintz plasmatikora joango diren produktuak? Proposatu den mekanismoan lipido-baltsak inplikaturik daude.



9-10 irudia. Lipido-baltsak eta proteinen sailkapena Golgiren trans aldean.

Lipido-baltsak mintz-eremuak dira, non kolesterola eta esfingolipidoak metatzen diren (9-10 irudia). Azken osagai horiengatik, lipido-baltsetan lipido-geruza bikoitza lodiagoa da beste eremuetan baino. Dirudienez, mintz plasmatikoko proteinek geruza bikoitza zeharkatzeko eremu handia dute (20-25 aa), lipido-baltsa zeharkatzeko bezain handia; Golgi-ren mintz-proteinetan, berriz, eremu hori txikiagoa da (15 aa), eta lipido-baltsetatik kanpo geratzen dira. Azken finean, lipido-baltsak funtsezkoak dira mintz plasmatikoko oso ugariak diren osagaiak (kolesterola, esfingolipidoak, mintzean zeharreko proteina espezifikoak eta GPI-aingurapena duten mintz-proteinak) besikuletan sailkatu eta paketzeko.



9-11 irudia. Jariatze-besikulen eraketa: gaien kondentsazioa.

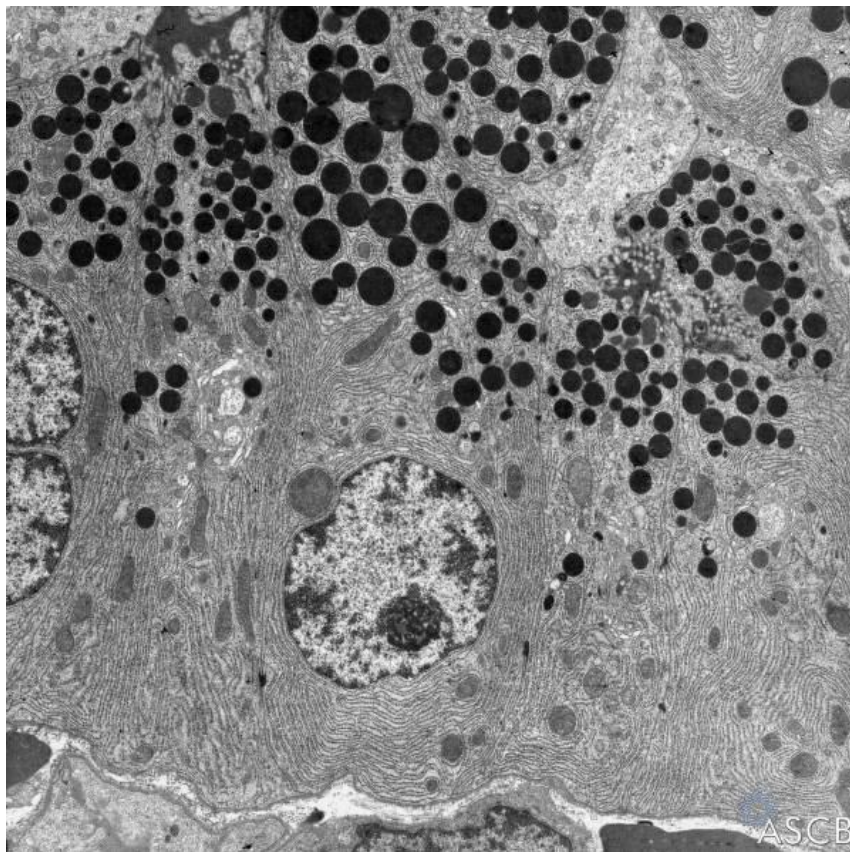
Golgi aparatuek garrantzi berezia dauka zelula jariatzailetan

Zenbait zelularen funtzio nagusia produktu espezifikoak ekoiztea da; zelula jariatzaileak dira. Produktu horiek kantitate handitan sintetizatzen dira, eta besikula berezietan metatzen dira: **jariatze-besikuletan**. Besikula horiek Golgi aparatutik sortzen dira; beraz, zelula jariatzailetan Golgi aparatuek garrantzi berezia dauka.

Jariakinak izaeraz oso desberdinak dira: molekula txikiak (neuropeptidoak, histamina), proteinak (hormonak, digestio-entzimak) edo azukreak eta proteoglikanoak. Gainera, batzuetan molekula bakar bat metatzen da (insulina), eta bestetan gai-nahasketa bat (hesteko kaliza-itxurako zelulak, mukia jariatzen dutenak). Ez dago argi nola metatzen diren gaiak jariatze-besikuletan, baina, proteinen kasuan, behintzat, agregatu handiak sortu ohi dira Golgi-ren trans aldean (agregazioa jariatze-proteinek duten seinale bati esker lortzen da).

Agregatuak errazago bereizten dira Golgi-an dauden beste gaietatik, eta besikuletan sartzen dira. Besikula askatu ondoren, edukia gero eta kondentsatuago bihurtuko da (200-400 aldiz) (9-11 irudia). Besikularen azidifikazioak kondentsazioa bultzatzen du (lumenaren pHa jaisten da). Batzuetan, jariatze-produktuak aldaketak jasaten dituzte besikulen barruan; adibidez, proteinen proteolisi partziala gerta daiteke, produktu aktiboak sortzeko (intsulinareen kasua).

Jariatze-besikulak helduak direnean, **jariatze-pikor** deritze, eta morfologia tipiko bat dute (9-12 irudia). Batzuetan, jariatze-pikorak oso handiak eta ugariak dira, eta ia zitoplasma osoa okupatzen dute, hesteko kaliza-itxurako zeluletan gertatzen den bezala. Askapena seinale bat jasotzen denean gertatuko da; orduan, exositosiaren bidez produktuak askatzen dira zelulaz kanpoko gunera. Seinalearen eraginez Ca^{2+} gorakada zitosolikoa gertatuko da, eta horrek, bere aldetik, besikulen mintzak eta mintz plasmatikoaren arteko fusioa eragiten du. Fenomeno hori mintz plasmatiko osoan gerta daiteke, edo lokala izan daiteke, zelularen eremu batera mugatua. Edonola ere, askotan jariatze-besikula guztien fusioa aldi berean gertatzen da; beraz, bat-batean oso material kopuru handia irteten da zelulatik. Horrek eragin handia dauka zelularen gain, eta, batzuetan, zelularen heriotza dakar.



9-12 irudia. Zelula jariatzaileak. A) Hesteko zelula kaliziformeak. B) areako zelulak (iturria: ASCB/Howell KE).

GAIA JORRATZEKO GALDERAK

- Nola dago antolatuta Golgi aparatua?
- Zein da Golgiren eta EEaren arteko harremana?
- Zer prozesu nagusi gauzatzen dira Golgi aparatuan?
- Zertarako balio du Golgi aparatua konpartimentazioak?
- Nola mugitzen dira produktuak konpartimentuen artean?
- Zein da Golgi-ren zeregina glikoproteinen sintesian?
- Zein da N-glikosilazioaren eta O-glikosilazioaren arteko desberdintasuna?
- Zein mintz-lipido ekoizten dira Golgi aparatuan?
- Zein da Golgi aparatua zeregina mintz plasmakoaren berriztapenean?
- Zer garrantzi du Golgiren aparatua zelulaz kanpoko matrizearen ekoizpenean?
- Nora joango dira Golgi aparatutik irteten diren produktuak?
- Nola sailkatzen dira produktuak Golgi-ren trans aldean?
- Nola eratzen dira jariatze-pikorrak?
- Nola kanporatzen dira jariakinak?