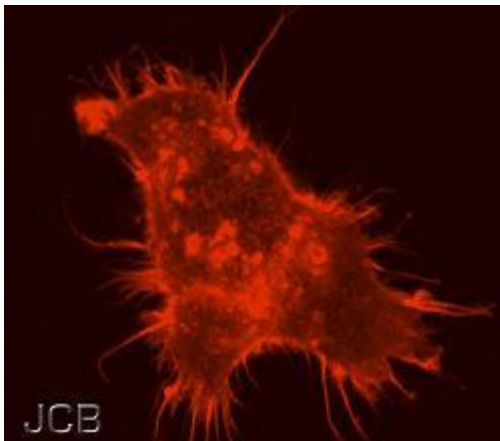


17

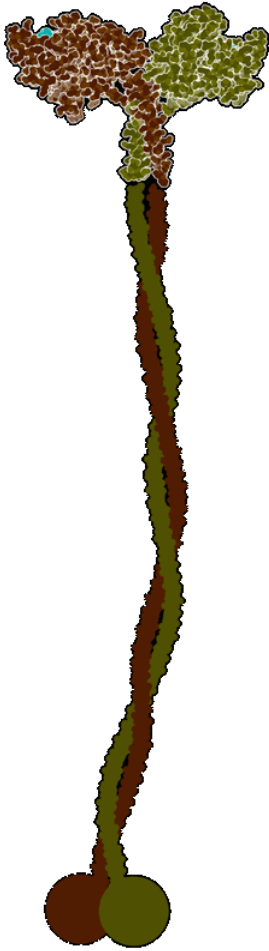
PROTEINA MOTORRAK ETA MUGIMENDU ZELULARRAK



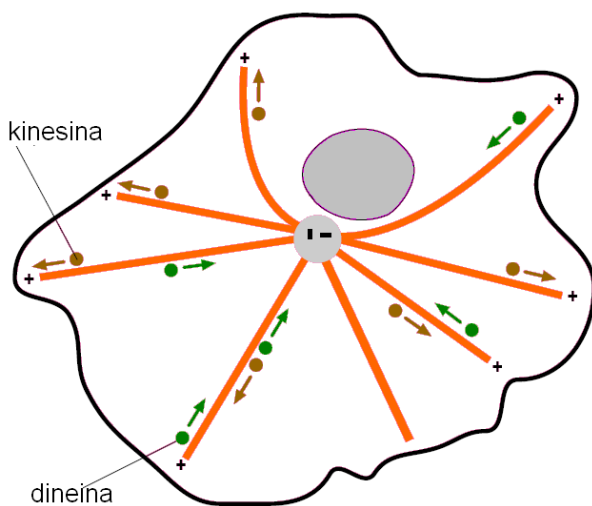
Zelularen mugimendu gehienak, eta egitura mugikorrek ere bai, zitoeskeletoan eta proteina motorren jardueran oinarritzen dira ([iturria: JCB](#)).

Argi dago zitoeskeletoaren funtzio estrukturala oso garrantzitsua dela: zelularen itxura eragiten du, zelulari egitura eta sendotasuna ematen dizkio eta zitosola antolatzen du, zitosolean gertatzen diren prozesuak espazialki ordenatuz. Baina, horretaz gain, zelularen mugimendu zelular guztietan inplikaturik dago zitoeskeletoa: partikulen garraio intrazelularra, uzkurketa-mugimenduak, zelularen migrazioa edo zelularen deformazio lokalak, adibidez, fagozitosian gertatzen direnak, zitoeskeletoarekin gabe ez dira posible.

Dakigun bezala, zitoeskeletoaren osagai nagusiak, piruak alegia, proteina laguntzaileekin elkartzen dira funtzio espezifikoak betetzeko. Mugimendua sortzeko edo egitura mugikorrek eraikitzeko zitoeskeletoarekin lan egiten duten proteinak benetako motor molekularrak dira. Jarraian aztertuko ditugu.



17-1 irudia. Kinesinaren egitura (iturria: Wikipedia).



17-2 irudia. Kinesina eta dineinaren mugimenduaren norabidea mikrotubulu zitoplasmaticoetan zehar.

PROTEINA MOTORRAK ETA MUGIMENDU INTRAZITOPASMATIKOAK

Zitoeskeletoari lotzean, proteina motorrek mugimendua sortzen dute

Proteina motorrek zelula eukariotoaren mugimendu gehienak baimentzen dituzte. Guztiak ATPasak dira: zitoeskeletoaren piruei lotu ondoren ATParen hidrolisitik askatzen den energia erabiltzen dute lan bat egiteko. Lan hori, askotan, organuluaren edo molekularak zitoeskeletoaren piru batean zehar desplazatzea da. Horretaz gain, sare zitoeskeletikoan tentsioa edo indarra sortzeko ere erabiltzen dira; esaterako, muskulu-uzkurketan gertatzen dena. Gero ikusiko dugunez, proteina motorrek, beren eginkizuna betetzeko, piru polarizatuek eskatzen dituzte; horregatik aktina-piru edo mikrotubuluekin soilik elkartzen dira, eta ez tarteko piruekin.

Hiru familia nagusi bereizten dira: miosina, kinesina eta dineina familiak. Antolaketa molekularra oso antzekoa da hiru familietan: proteina handiak dira (askotan, polipeptido batez baino gehiagoz osatuak) eta molekular bi domeinu funtzional nagusi bereizten dira (17-1 irudia): domeinu motorra eta isatsa. Domeinu motorra buru globularrez osatuta dago: bertan dago zitoeskeletoari lotzeko gunea eta ATParen hidrolisia egiteko gaitasuna. Isatsak, ordea, zama lotzeko balio du. Domeinu hori desberdina izango da zama motaren arabera (esaterako, garraio-besikula edo kromosoma bat); horregatik, proteina motorren hiru familiak oso handiak dira, isatsen aniztasunagatik hain zuzen ere.

Miosina aktinari lotzen zaio; kinesina eta dineina, ordea, mikrotubuluei

Lehen deskribatu zen proteina motorra **miosina** da; gainera, ezagunena da, muskuluaren osagai nagusia delako. Miosina-familia oso handia da: gizakian 40 gene aurkitu dira eta kodetutako produktuak 12 taldeetan sailkatzen dira. Miosina proteina guztiak aktina-piruekin lotzen dira, eta piruaren plus muturrerantz mugitzen dira (salbuespen bat izan ezik: miosina VI-a). Molekularen arabera, miosinaren isatsak hainbat funtzio ditu: batzuek zama bat garraiatzeko balio duten; beste batzuk, berriz, pirua mintz plasmaticoan ainguratzeko erabiltzen dira. Halaber, miosina-molekulak isatsen bidez elkar daitezke konplexu handiak sortzeko: horrela sortzen dira miosina-piruak, muskuluaren egitura uzkurkorretan osagai nagusiak.

Kinesinak, miosinekin ebolutiboki erlazionatuta badaude ere (arbaso komuna daukate), mikrotubuluekin elkartzen dira, eta piruaren plus muturrerantz mugitzen dira (17-2 irudia). Kinesina-1, ezagunena, organuluaren desplazamenduz arduratzen da. Beste kinesina batzuek DNA lotzeko gunea bat azaltzen dute: horiek dira, hain zuzen ere, kromosoma mitotikoak plaka ekuatorialean kokatzen dituztenak (kromokinesina deritze).

Azkenik, **dineinak** mikrotubuluetan zehar desplazatzen dira, minus muturrerantz (17-2 irudia). Bi dineina mota nagusi daude: mugimendu intrazitoplasmatikoz arduratzen direnak (dineina zitoplasmakoak), eta dineina ziliarra, zilioetan (edo flageloan) aurkitzen dena.

Zitoeskeleto-piruak errepide gisa erabiltzen dira partikulen mugimendu intrazitoplasmatikoko eragiteko

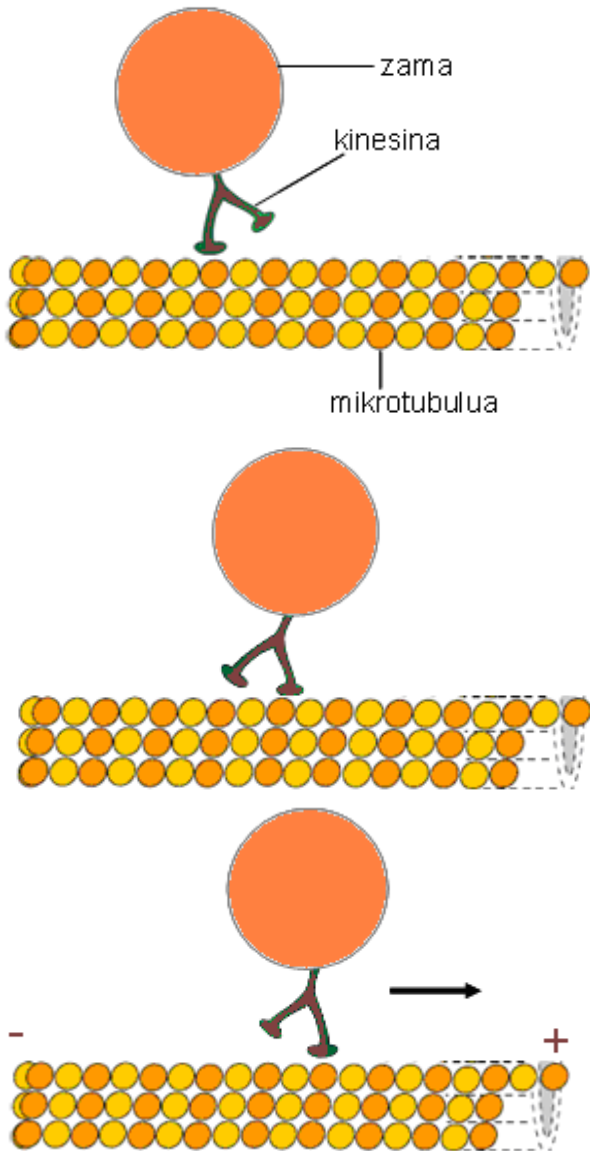
Zitoplasma zelularra aztertzen bada, agerian geratzen da elementu zitoplasmakoak etengabe mugitzen ari direla: minutu (edo segundo) gutxitan mitokondrioak eta beste organuluak lekuz aldatzen dira. Molekula txikiak eta hainbat makromolekula difusioz mugitzen dira gehienetan, baina organuluak edo konplexu makromolekularrak (mRNA-konplexu nukleoproteikoak, esaterako) handiegia dira zitoeskeleto-sareak uzten dituzten hutsuneetan zehar igarotzeko. Orduan, nola garraiatzen dira zitoplasmaren leku batetik bestera?.

Desplazamendu horiek, funtsean, zitoeskeletoari era proteina motorrei esker gauzatzen dira: zitoeskeletoaren piruek errepide moduan jokatzen dute eta proteina motorrak, beren zamarekin, piruan zehar desplazatzen dira. Funtzio horretaz mikrotubuluak arduratzen dira batez ere, baina aktina-piruak ere erabil daitezke. Garraio-prozesu espezifikoak dira (partikula indibidualki garraiatzen da), eta norabide zehatz bati jarraitzen diote (axoian zehar bukaeraraino joaten diren besikula sinaptikoak, esaterako). Tarteko piruek ez dute balio funtzio horretarako: dirudienez, piruek egitura polarizatuak izan behar dute, bi mutur desberdinekin, garraioaren bi norabideak bereizteko. Prozesu horietan guztietan egitura zelularrak aktiboki garraiatzen dira, energia-gastuarekin. Zenbaitetan, garraioa gerta daiteke proteina motorrik gabe; kasu horretan, indarra zitoeskeleto-piruaren polimerizazio-despolimerizazioan datza.

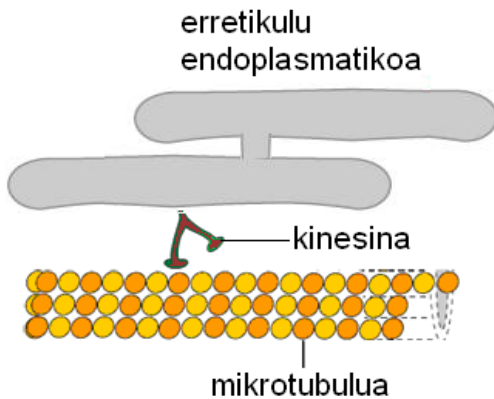
Bestalde, mekanismo espezifiko horretaz gain, partikula zitoplasmakoak multzoka ere mugitu daitezke: zitoplasmaren eduki osoa desplazatzen da norabide jakin baterantz. Mugimendu horiek uzkurketa-mugimenduen eraginez gerta daitezke, eta horiek, gero ikusiko dugunez, aktinaren eta miosinaren arteko elkarrekintzan oinarritzen dira.

Proteina motorren buruak piruetan zehar mugitzen dira urratsez urrats

Dineinaren eta kinesinaren ekintza-mekanismoa antzekoa da. Mikrotubuluarekin elkartzen direnean, protopiru horretan zehar mugitzen dira, hau da, tubulinen ilara berberari jarraitzen diote. Proteina motorren buru bat tubulina-monomero konkretu bati lotzen zaio; jarraian, ATP bat sartzen da buruan (ADPa ordezkatuz) eta ATParen hidrolisia gauzatzen da. Horren ondorioz, konformazio-aldaketa bat gertatzen da molekulan, eta beste burua aurrerantz mugitzen da; azken



17-3 irudia. Kinesina: ekintza-mekanismoa

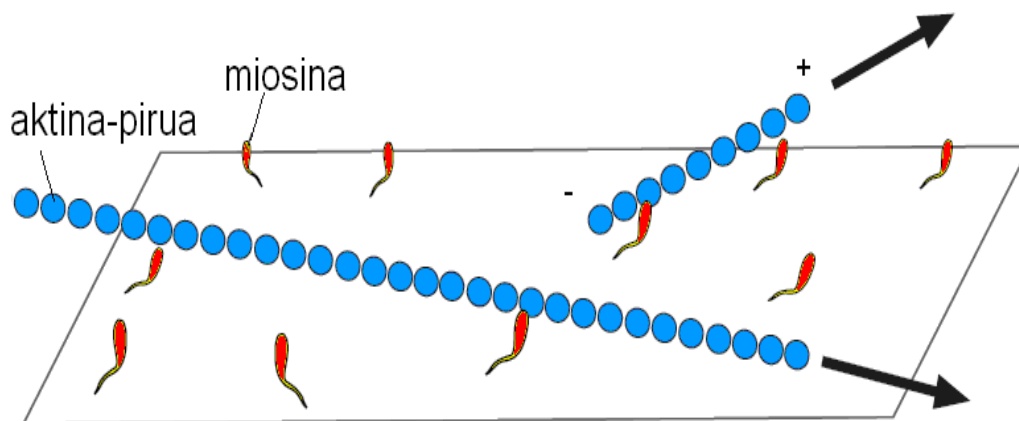


17-4 irudia. Dineinak eramateko duen zama: organulu zitoplasmatikoa izan daitezke.

finean, buruek bi hankatxo moduan jotzen dute (17-3 irudia). Ziklo hori errepikatzean proteina motorra piruan zehar desplazatzen da eta, noski, lotuta daraman zama aldi berean mugitzen da. Zama, organuluak, besikulak, konplexu makromolekularrak edo RNA molekulak izan daitezke. Dineinak eta kinesinak oinarritzko mekanismoa berdina badute ere, zuzentzen duten garraioak kontrako norabidea dauka: dineinak minus muturrerantz eramaten ditu organuluak; kinesina, aldiz, plus muturrerantz. Axoietan, esate baterako, neurotransmisoreak gordetzen dituzten besikulak axoiaren bukaeraraino mugitzen dira, mikrotubuluaren plus muturrerantz; besikula horien garraioaz, beraz, kinesina arduratzen da.

Besikulen garraioa egiteaz gainera, dineinak eta kinesinak organulu zitoplasmatikoen kokapena eragiten dute. Kinesinak erretikulu endoplasmatikokoaren barrunbeak (zisternak eta hodiak) mikrotubuluaren plus muturrerantz mugiarazten ditu; horrela, organulu horren hedapen zitoplasmatikoa eragiten du. Mikrotubuluak despolimerizatzen badira edo kinesinen funtzioa blokeatzen bada, erretikulua desantolatu (kolapsatu) eta nukleotik gertu kokatuko da. Dineina, berriz, Golgi konplexuaren kokapenaz arduratzen da: Golgi konplexuaren barrunbeak mikrotubuluaren minus muturrerantz mugiarazten ditu; ondorioz, Golgi konplexua nukleotik gertu kokatzen da.

Hasieran aipatu dugun bezala, desplazamendu intrazelularretan aktina-piruek ere parte har dezakete. Kasu horretan, mugimenduak bideratzeko proteina motorra **miosina** da. Miosinak, dineinak eta kinesinak bezala, ATPsak diren buru polarrak dauzka, eta, zamari lotzeko, buztanak. Miosina guztiak (salbuespen bat izan ezik) plus muturrerantz mugitzen dira, eta badirudi garraiatzen duten zama batez ere RNA molekulak direla. Bestalde, miosina espezifiko batzuk aktina-piruekin elkartzeko gai dira, eta piruaren desplazamendua eragiten dute: kasu horretan, zama pirua bera da (175-irudia). Jarraian aztertuko dugun bezala, zelularen egitura uzkurkor guztiaren funtzionamendua elkarrekintza horretan oinarritzen da.



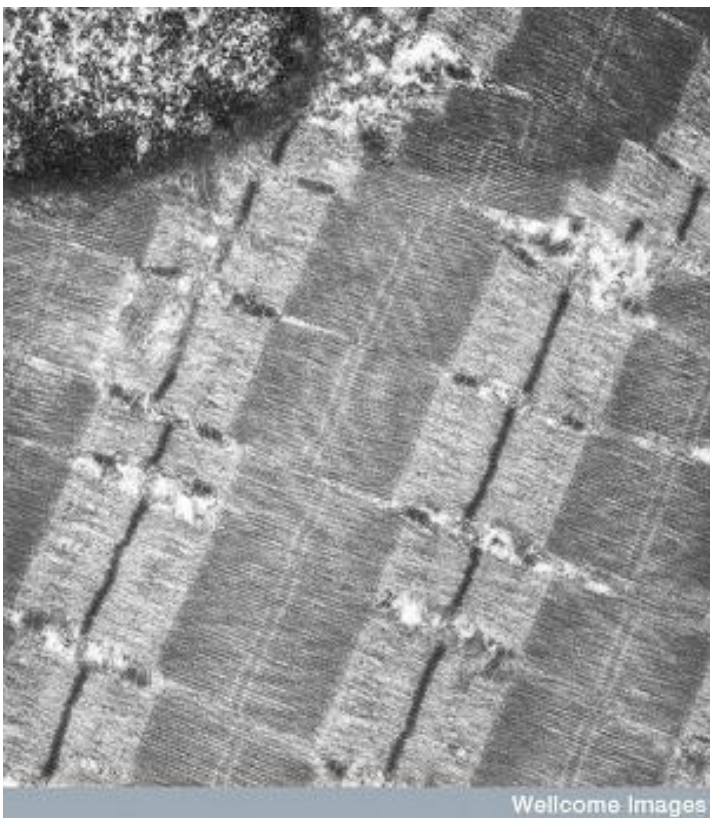
17-5 irudia. Miosinak eragindako aktina-piruen desplazamendua: [froga esperimentalak](#).

UZKURKETA-MUGIMENDUAK

Zelularen uzkurketa-mugimenduak: miosina da eragilea

Zelula eukariotoaren egitura uzkurkor guztiak aktinaz eta miosinaz osatuta daude. Egitura horietako batzuk dagoeneko aztertu ditugu: estres-zuntzak, zitoplasman tentsioa sortzen duten egiturak, atxikidura-gerrikoa, zelula estutzeko balio duena, edo eraztun uzkurkorra, zelularen zatiketan erabiltzen dena. Egitura horietan miosina molekula, zehazki miosina II-a, eta aktina-piruak paraleloan jartzen dira tartekatuak. Antzeko egiturak erabil daitezke zitoplasman pulsu-mugimenduak edo mugimendu uzkurkorak sortzeko; esaterako, zenbait protozook desplazatzeko erabiltzen dituztenak. Gure gorputzean, ordea, mugimendu horien helburua uzkurketa muskularra da. Uzkurketa, azken finean, beste mugimendu zelular mota bat da.

Uzkurketa muskulu-zelulen funtzio nagusia da; hori dela eta, zelula horietan aktina eta miosina dira osagai nagusiak. Bi proteina horiek aktina-piruak eta miosina-piruak sortzeko polimerizatzen dira, eta piru horiek egitura egonkor eta iraunkorrak sortzeko antolatzen dira, baina antolaketa desberdinak dira muskulu-zelula motaren arabera. Muskulu leuneko zeluletan egitura uzkurkorak zitoplasma osoan hedatzen dira orientazio espezifiko bati jarraituz: ardatz nagusiaren arabera uzkuratzen direnean, zelulak laburragoak izango dira, hau da, muskulua uzkuratzen da (hestean gertatzen den bezala). Muskulu ildaskatua eta bihotzeko muskuluan, funtsean, gauza bera gertatzen da, baina egitura uzkurkorak askoz konplexuagoak dira.



17-6 irudia. Muskulu-zelulak (muskulu ildaskatua) (iturria: © University of Edinburg/Wellcome Images. Creative Commons by-nc-nd 2.0 UK).

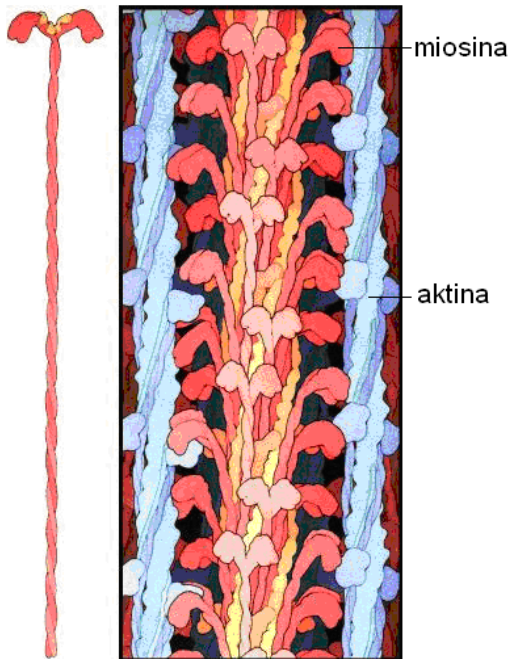
Miosina-piruak miosina II-aren polimeroak dira

Muskulu-zelulen egitura uzkurkorak ulertzeko, kontuan hartu behar dugu nolakoa den miosina-pirua. Miosina II molekula beharrezkoa da piruak sortzeko. Miosina II-a sei katez osatuta dago: bi kate astun eta lau kate arin. Kate astun bakoitza bi kate arinekin asoziatuak dago. Miosina molekula guztietan bezala, burua eta buztana bereizten dira; kate astunen amino-muturrek eta kate arinek molekularen burua osatzen dute. Bestalde, bi kate astunak helize bat eratuz elkartzen dira molekularen buztana sortzeko (17-7 irudia).

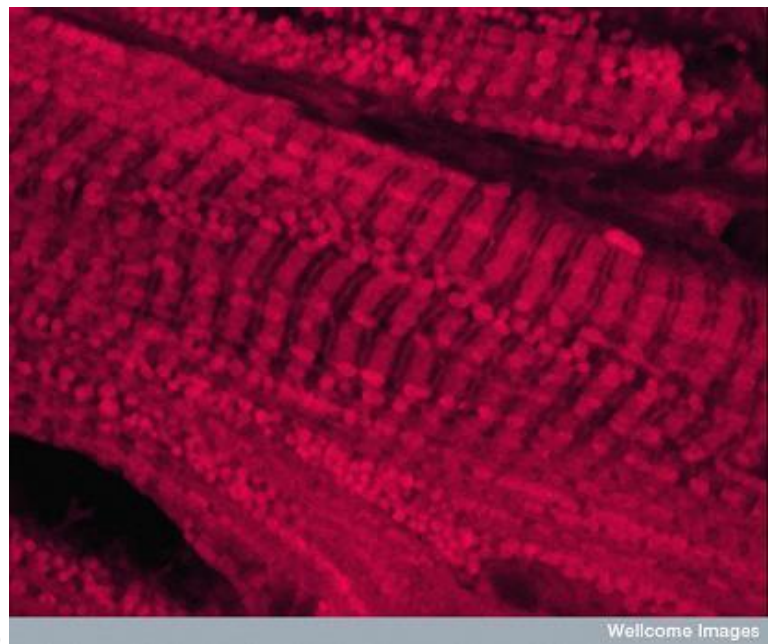
Miosina-piruak sortzen dira miosinaren kate arinak fosforilatzen diren: egoera horretan, berez elkartzen dira molekularak buztanetatik, piru simetriko edo bipolarrak sortuz. Piruaren periferian buruak azaltzen dira aktina-piruari lotzeko prest (17-7 irudia).

Sarkomeroak: uzkurketarako unitate-funtzionalak

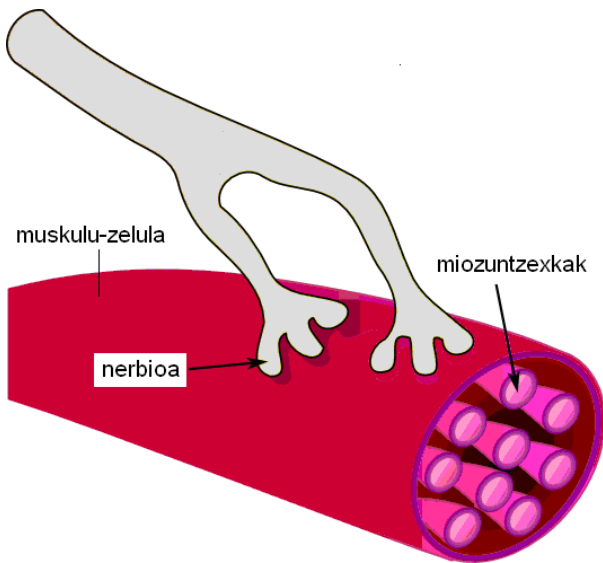
Bihotzeko eta muskulu ildaskatueta zeluletan aktina eta miosinazko piruek sortzen duten oinarriko egiturari **sarkomero** deritza: uzkurtze-unitateak dira. Sarkomero bakoitzean, aktina- eta miosina-piruak paraleloan kokatzen dira tartekatuta: miosina-piruak, sarkomeroaren erdialdean; aktina-piruak (bi multzo), sarkomeroaren mugetatik (Z diskoetatik) erdialderantz hedatzen dira. Sarkomeroak, beraz, egitura simetrikoak dira (17-8 irudia). Bestalde, bi eremuetan dauden aktinazko piruek kontrako polaritatea daukate: plus muturrak Z disko bakoitzean sartuta daude; minus muturrak, ordea, erdialdean.



17-7 irudia. Miosina II-a eta miosina-pirua (iturria: Wikipedia).



17-8 irudia. A) Sarkomeroa. B) Bihotzeko zelula (iturria: © MCR NIMR/Wellcome Images. Creative Commons by-nc-nd 2.0 UK).



17-9 irudia. Muskulu-zelulak eta miozuntzekak (muskulu ildaskatua) (iturria; Wikipedia/Dake).

Aktina eta miosinaz gainera, hainbat proteina behar dira sarkomeroa eraikitzeko: tropomiosina, aktinazko piruak egonkortzeko; α -aktinina, mikropiruak Z diskoan ainguratzeko; edo titina proteina, oso proteina handia (3×10^6 dalton, aurkitu den polipeptidorik handiena da), miosina-pirua eta Z diskoa konektatzeko, besteak beste.

Muskulua mikroskopio elektronikoan aztertzen bada, errepikatzen diren xingolak ikusten dira: banda ilunak eta banda argiak. Banda horiek sarkomeroen antolamendua islatzen dute: xingola ilunak, miosinaz gehi aktinaz osatuak; xingola argiak, aktinaz soilik osatuak (17-8 irudia).

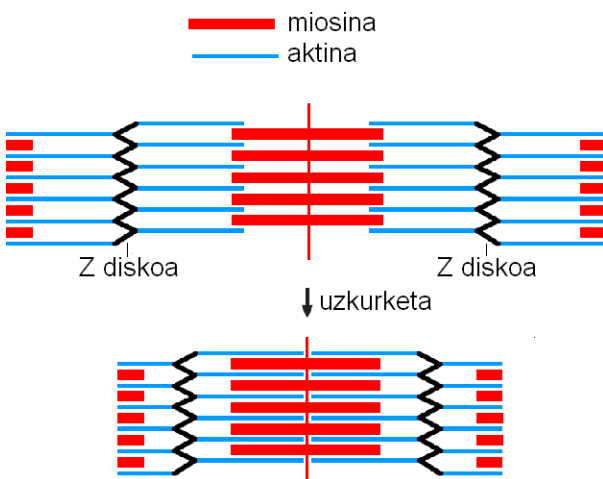
Sarkomeroak errepikatzen dira oso egitura luzeak sortzeko: miozuntzekak

Bihotzeko zeluletan sarkomeroak zitoplasma osoan zehar errepikatzen dira. Muskulu ildaskatuan zelulak oso luzeak dira (miohodiak, zelula askoren fusioz sortuak), eta ardatz longitudinalaren arabera errepikatzen dira milaka aldiz **miozuntzekak** izeneko egiturak sortzeko (17-9 irudia). Miozuntzekak paraleloan kokatzen diren egitura zilindrikoak eta oso luzeak dira, eta zitoplasma gehiena okupatzen dute. Tarteko piruak (desmina piruak, hain zuzen) funtsezkoak dira miozuntzekak lotuta mantentzeko eta ez urratzeko. Bestalde, miozuntzekak muskulu-zelularen mintz plasmatikoa lotzen zaizkio. Horretarako, proteina batzuek parte hartzen dute; distrofinak, besteak beste.

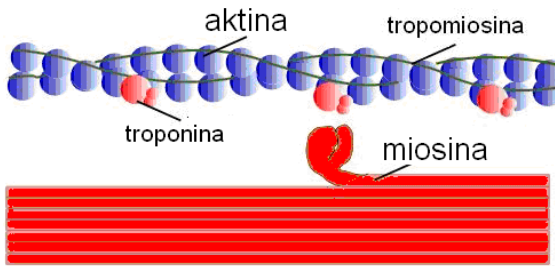
Uzkurketaren mekanismoa: aktinaren eta miosinaren arteko irristadura

Uzkurketan piruen luzera berdina mantentzen da, hau da, piruak ez dira laburrago bihurtzen (ez dira elastikoak), baina miosina-piruak aktina-piruen gainean labaintzen dira (17-10 irudia). Funtsean, miosinaren buruak egindako ATParen hidrolisiak eta horrek sustatzen dituen konformazio-aldaketak daude irristadura horren oinarrian.

Zehazki, uzkurketan ziklikoki honako gertaera hauek bereizten dira: 1) ATP molekula bat lotzen zaio miosinaren buruari; ondorioz, lotuta dauden aktina-pirua eta miosinaren burua elkarrengandik banantzen dira. 2) Miosinaren buruan ATParen hidrolisia gertatzen da (ADPa eta fosfatoa askatu gabe), eta miosina aktina-piruaren plus muturrerantz (Z diskoerantz) mugitzen da. 3) Fosfato taldea askatu ondoren, miosinaren eta aktinaren arteko lotura askoz gogorrago bihurtzen da. Orduan, burua bat-batean sarkomeroaren erdialderantz mugitzen da. Aldi berean aktina-pirua erdialderantz garraiatzen da, eta sarkomeroa laburrago bihurtzen da. 4) Zikloa bukatzeko, ADPa askatzen da, eta burua hutsik geratzen da; prest dago zikloa berriro hasteko.



17-10 irudia. Sarkomeroa eta uzkurketa.



17-11 irudia. Troponina eta tropomiosinaren jarduera uzkurketa muskularrean (iturria: Wikipedia)

Ca²⁺ seinalea nahitaezkoa da uzkurketa gertatzeko

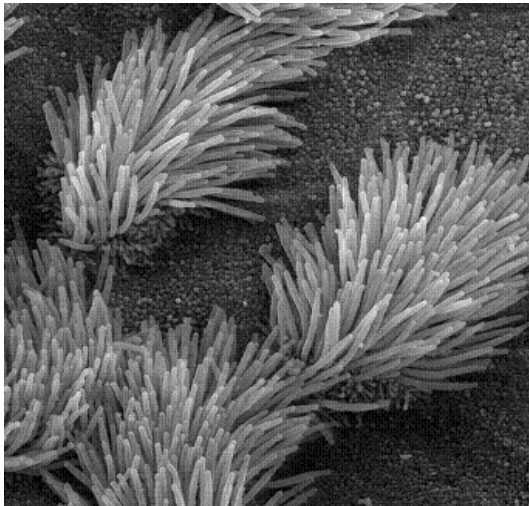
Prozesu zikliko hori oso ondo koordinatuta dago miozuntzekka bakoitzean. Izan ere, uzkurketa gertatuko da bakar-bakarrik baldin eta muskulu-zelulak nerbio-zelulek bidalitako seinale bat jasotzen badu. Seinaleak Ca²⁺-aren askapena eragiten du erretikulu endoplasmatikotik (erretikulu sarkoplasmikotik), Ca²⁺ ioien kontzentrazio zitosolikoa batabatean oso handia izango da eta horrek uzkurketa-zikloa abian jarriko du. Baina, nola kontrolatzen du kaltzioak uzkurketa?

Horretarako, sarkomeroaren bi proteina, tropomiosina eta troponina, behar dira: tropomiosina oso estuki dago lotuta mikropiruari; egoera horretan, miosina eta aktinazko piruaren elkarrekintza blokeatuta dago; baina, troponinaren eraginez, tropomiosina aktina-pirutik askatzen da, eta miosinaren buruen eta aktinaren arteko elkarrekintza posible izango da. Troponinaren aktibazioa, beraz, beharrezkoa da uzkurketa gertatu ahal izateko, eta hori lortzen da Ca²⁺ ioiak troponinarekin elkartzen direnean.

ZILIOAK ETA FLAGELOAK: EGITURA MUGIKORRAK

Zilioak eta espermatozoidearen flageloa: zelularen periferiatik azaltzen diren egitura mugikorak dira

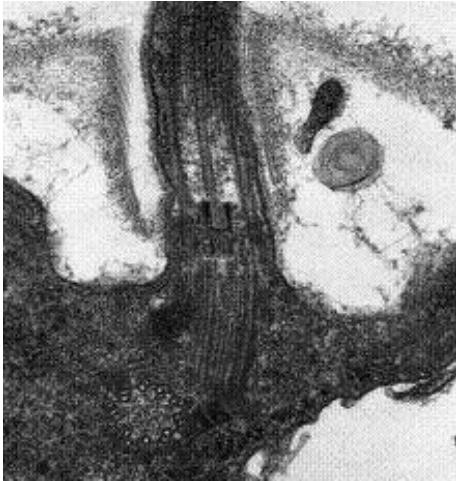
Zelula eukarioto askok zilioak dituzte. Protozoo-mota batzuek, ziliatuek hain zuzen, zilio asko izaten dituzte mikroorganismo osoa mugiarazteko. Zelula anitzeko organismoetan ere zelula ziliatuak daude, batez ere gorputzeko hodiak estaltzen dituzten epitelioetan kokatuak (trakean, adibidez, oso ugariak dira, mukia edo hauts-partikulak mugiarazteko). Zelula bakoitzean zilio-kopurua handia da, eta jarduera koordinatua dute. Zilioak, mikrobiloxkak bezala, mintz plasmatikoz estalitako hatz-itxurako egiturak dira, baina askoz lodi eta luzeagoak; gainera, barneko egitura guztiz desberdina da. Gizakiaren kasuan, flageloa duen zelula bakarra espermatozoidea da. Flageloa zelularen egitura propulstazaila da. Flageloa zilioak baino askoz luzeagoa da, baina oinarrizko egitura berdina da: axonema, mikrotubuluz eta dineinaz osatutako egitura. Prokariotoetan ere flageloak izan daitezke, baina guztiz desberdinak dira: barruan ez dago axonemarik, eta osagaia flagelina proteina da. Ebolutiboki ez daukate zerikusirik.



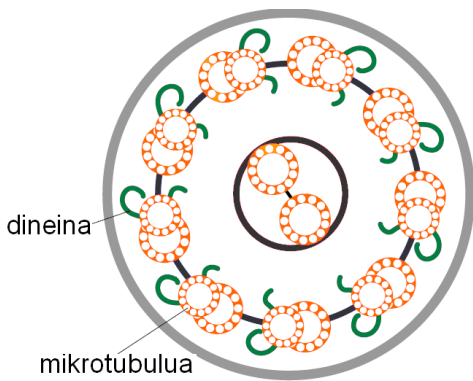
17-12 irudia. Zilioak mikroskopia elektronikoaren bidez ikusiak (iturria: Wikipedia).



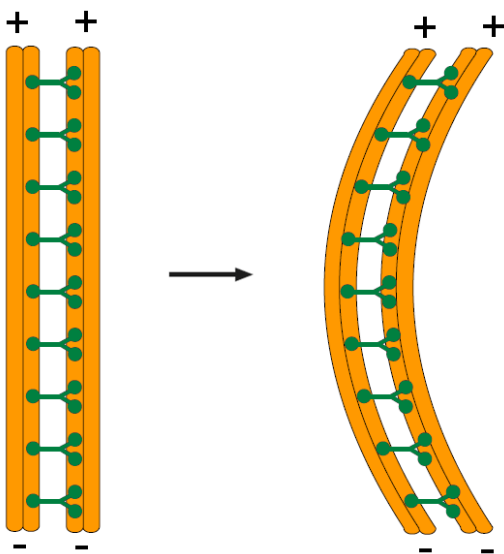
17-13 irudia. Espermatozoidearen flageloa (iturria: Wikipedia).



17-14 irudia. Flageloa, axonema eta gorputz basala (iturria: Wikipedia).



17-15 irudia. Zilioaren eta flageloaren axonema: zeharkako ebakia.



17-16 irudia. Zilioaren mugimendua: miosina minus muturrerantz mugitzen da.

Mikrotubuluuen antolaketa bera dago zilioan eta flageloan: axonema

Axonemaren osagaiak mikrotubuluak eta asoziaturiko proteinak dira. Mikrotubuluuen antolaketa beti da berdina axoneman: mikrotubuluak paraleloan kokatzen dira zilioaren luzeran zehar; bederatzi mikrotubulu-bikote axonemaren periferian eta erdiko bikote bat (9 + 2). Erdiko bikotearen bi mikrotubuluak osoak dira, hau da, 13 protopiruz osatuak, baina periferikoak fusioatuta daude, eta bi mikrotubulu bereizten dira: A mikrotubulua, 13 protopiru dituena eta B mikrotubulua, bakarrik 10-11 protopiru dituena. Mikrotubulu guztiek orientazio bera izaten dute: plus muturrak axonemaren eremu distalean (muturreran) eta minus muturrak oinarrian. Mikrotubulu ziliarrak sortzeko zentro antolatzaile periferiko bat beharrezkoa da (gorputz basal bat); egitura hori zilioaren oinarrian kokatuta dago. Bestalde, mikrotubuluak egonkortzeko eta piruak lotuta mantentzeko, hainbat proteina daude axoneman, piruetan zehar tarteka kokatuak.

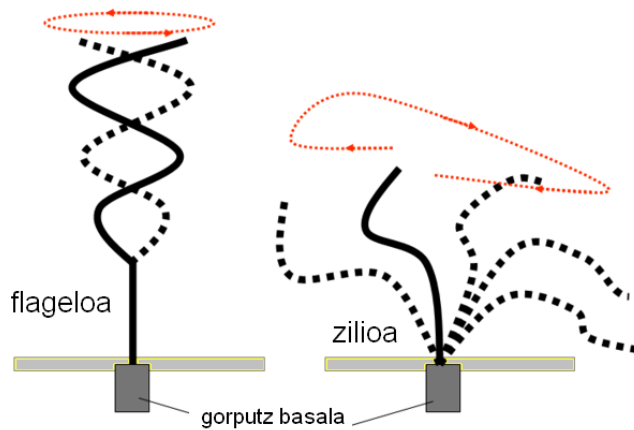
Mikrotubulua osagai estruktural nagusia bada, dineina nahitaezkoa da zilio edo flageloaren higidura sortzeko. Egiturari dagokionez, dineina ziliarra oso konplexu molekular handia da (2 milioi dalton, 9-12 kate polipeptidiko osatua). Hainbat dineina lotzen zaizkio mikrotubulu-bikote bakoitzari, axonemaren luzera osoan. Zeharkako ebakian, mikroskopioan ikusita, ematen du mikrotubulutik bi beso hedatzen direla: dineina-besoak dira (17-16 irudia).

Zilioen eta flageloen mugimendua tubulina eta dineinaren elkarrekintzan du oinarria

Dineina-besoek elkarren ondoan kokaturiko mikrotubuluak elkartzeko balio dute, eta elkarrekintza horren ondorioz mugimendua sortzen da; zehazki, dineinaren buruak (ATPasak) hurrengo bikotearen B mikrotubuluarekin elkartzen dira (17-16 irudia). ATParen hidrolisia bete ondoren, dineina-buruak mikrotubuluaren minus muturrerantz mugitzen dira, hau da, zilioaren oinalderantz, eta B mikrotubuluaren makurtzea eragiten du. Gero, lotura apurtzen da, dineina burua askatzen da eta beste ziklo bat hasten da. Mikrotubuluaren bikoteak aske egongo balira bikoteen arteko labaintza gertatuko litzateke, baina bikoteak lotuta daudenez, dineinaren konformazio-aldaketak mikrotubuluaren makurtzea eragiten du. Ziklo hori segundoko 10-40 aldiz errepikatzen da.

Axonemaren jardura bera dago zilioan zein flageloan, baina egitura bakoitzaren mugimendua espezifikoa da. Epitelioetan dauden zilioak modu koordinatuan mugitzen dira, olatuak bezala, norabide berari jarraituz. Zilioa zigor baten moduan mugitzen da: 1) kolpe azkar bat eta zilio osoa luzatzen da aurrerantz, inguruneko likidoaren mugimenduaren kontra; zilioak egitura zurrin moduan jokatzen du. 2) berreskuratze-fasea, non zilioak aurreko posizioa berreskuratzen du.

Flageloaren mugimendua desberdina da: kasu honetan axonemak uhin sinusoidalak sortzen ditu (17-17 irudia).

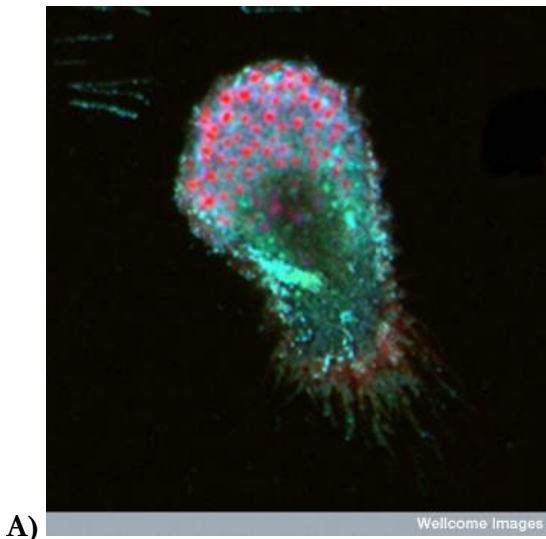


17-17 irudia. Zilioaren eta flageloaren mugimenduak desberdinak dira (iturria: Wikimedia).

ZELULAREN MIGRAZIOA

Animalia-zelulak narraste-mugimendu baten bidez desplazatzen dira

Zelula anitzeko organismoetan, eta batez ere goi-mailako animalietan- mugitzeko gai diren zelula motak gutxi dira; izan ere, zelula gehienak ez dira mugitzen inoiz. Zelulak ehun eta organoen osagaiak dira, eta, normalean, sortzen diren lekuan bizitzen dira eta bertan hiltzen dira. Gure organismo helduan benetako zelula mugikor bakarra espermatozoidea da: organulu propulsaile baten bidez, flageloaren bidez hain zuzen, fluido batean eta distantzia handian zehar mugitu daiteke. Salbuespen hori izan ezik, gorputzean mugitzen diren zelulak narraste-mugimendu baten bidez desplazatzen dira substratu solido baten gainean. Horrela mugitzen dira zelula fagozitikoak edo enbrioi-zelulak (17-18 irudia).



A)

Wellcome Images



B)

Wellcome Images



C)

20µm



D)

20µm

17-18 irudia. Zelula eukariotoen desplazamendua lortzeko estrategiak.

A) Animalia-zelularen narraste-mugimendua (iturria: Wellcome Images). B) Espermatozoidea (iturria: Wellcome Images) C) Ziliatu bat (protozoa) D) Ameba (protozoa) (iturria: flickr).

Narraste-mugimendua eta ameba protozooak duen mugimendua oso antzekoak dira. Ziliatu eta flagelatuen kasuan ez bezala (non zilioak edo flageloak erabiltzen diren), mugimendu ameboidean ez dago egitura propulsatzaile berezirik eta zelula osoa inplikaturata dago mugimenduan. Hala ere, egitura berriak bereizten dira: pseudopodoak edo "oin faltsuak" (17-18 irudia).

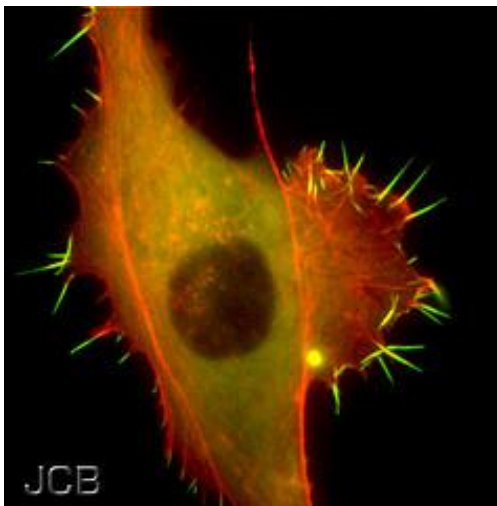
Nola mugitzen dira zelulak substratu baten gainean? Zelula osoa inplikaturata dagoenez oso zaila da aztertzea narraste-mugimenduaren mekanismoa maila molekularrean. Gaur egun onartzen da zelularen migrazioa, funtsean, aktinaren oinarritzen dela: pseudopodoak bezalako prolongazio dinamikoak sortzen dira, aktinaz osatuak. Zehazki, bi egitura mota deskribatu dira itxura eta barneko antolaketaren arabera: alde batetik, lamelipodioa, inbadipodioa eta podosomak; eta bestetik, filopodioak, egitura finagoak eta luzeagoak direnak.

Lamelipodioa zelularen aurrealdean hedatzen da migratzen ari den zeluletan

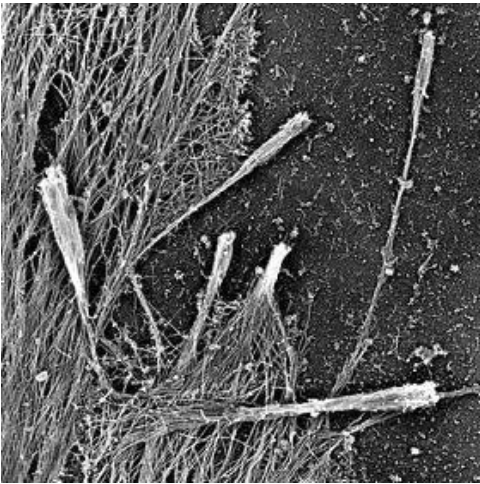
Lamelipodioa zelularen aurrealdean sortzen den hedapen lau, fin (100-160 μm -ko lodiera) eta zabala da (17-19 irudia). Lamelipodioan ez dago organulu zitoplasmatikorik; barruan batez ere, badago aktina-sare adarkitsu bat. Askotan, lamelipodioan bertan beste egitura bat ikusten da: "ruffles" izenekoak; haiek ere egitura lauak dira, baina zelularen alde dortsalean sortzen dira eta uhin moduan atzerantz mugitzen dira. Mugimenduan parte hartzeaz gainera, makropinozitosian eta hartzaileen barneratzean ere inplikaturata egon daitezke. Era berean, lamelipodioen antzeko egiturak erabiltzen omen dira makrofagoek egiten duten fagozitosian: barneratuko den zelula edo partikula inguratzeko eraikitzen den kopa-itxurako egiturak.

Zenbaitetan, aktina-egiturak eraiki eta azaltzen dira migratzen ari den zelularen oinaldean: **inbadipodioa** eta **podosomak** ditugu. Badirudi egitura horietan, aktinaz gainera, seinalizazioarako eta atxikidurarako proteinak metatzen direla; gainera, inbadipodioan zelulaz kanpoko matrizea degradatzeko proteinak ugariak dira; funtzioari dagokionez, beraz, atxikiduran eta inbasio-prozesuetan inplikaturatik egon daitezke.

Lamelipodioan bertan, hatz-itxurako egitura luzeak (5-10 μm -ko luzera) sor daitezke: **filopodioak**. Mikobiloak antzeko luzakinak dira, baina luzeagoak eta muturrean atxikidura-gaitasuna dutenak. Barruan, funtsean aktina-piruz (10-30) osaturiko sorta bat gehi proteina laguntzaileak (piruak lotuta mantentzeko eta polimerizazioa zuzentzeko) daude. Oso dinamikoak dira (oso azkar sor eta desegin daitezke) eta haien eraketa aktinaren polimerizazioan datza. Nerbio-zelulen axoietan filopodioak askoz luzeagoak dira (50 μm).



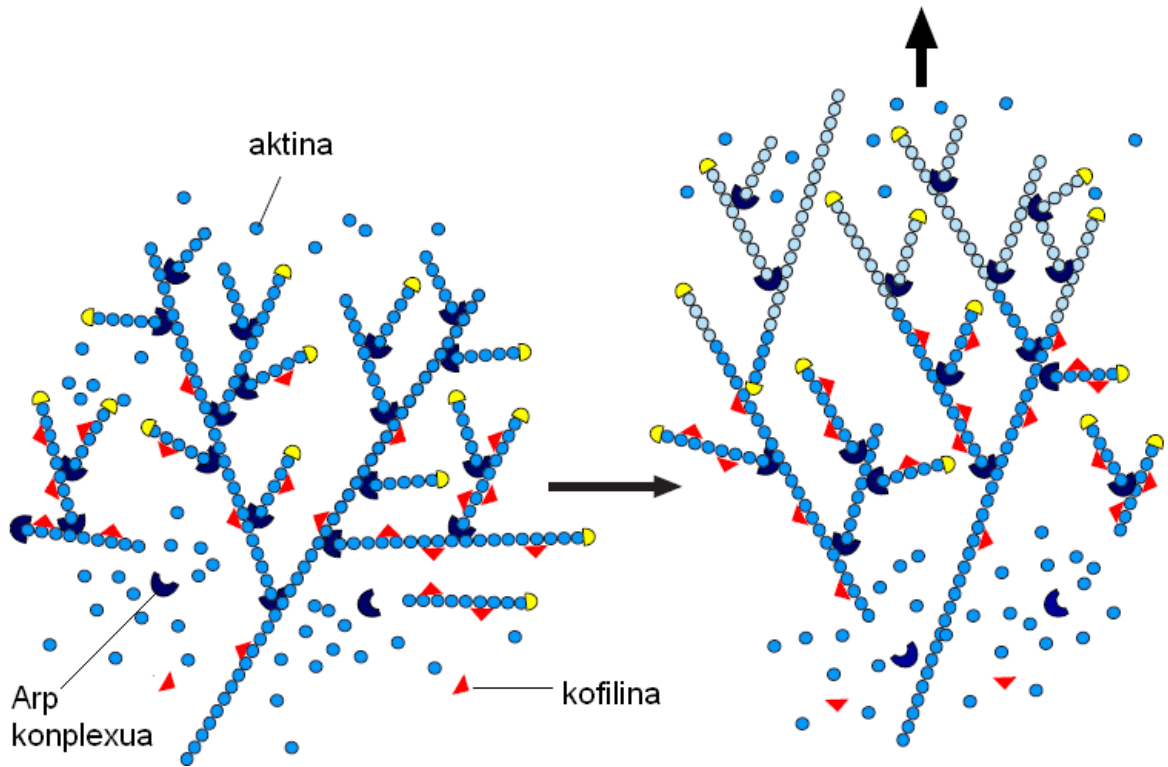
17-19 irudia. Lamelipodioa: zelularen aurrealdean sortzen da (iturria: JCB).



17-20 irudia. Filopodioak (iturria: Wikimedia).

Lamelipodio eta filopodioen eraketa aktinaren polimerizazioan datza

Lamelipodioaren ertzean aktinaren polimerizazioa etengabe gertatzen ari da. Piruen plus muturrak mintz plasmatikokoaren ondoan daude, eta mutur horietatik aktina-monomero berriak gehitzen dira. Piruen elongazioa gertatzeaz gainera, piru berriak etengabe nukleatzen ari dira; hori dela eta, Arp 2/3 konplexuak oso ugariak dira eremu horretan. Lamelipodioan aktina-piruak ez dira luzeak: “capping” proteinen bidez plus muturrak blokeatzen dira, eta piru berrien polimerizazioa bultzatzen da. Horren ondorioz, aktinazko sare adarkatua sortzen da (17-21 irudia).

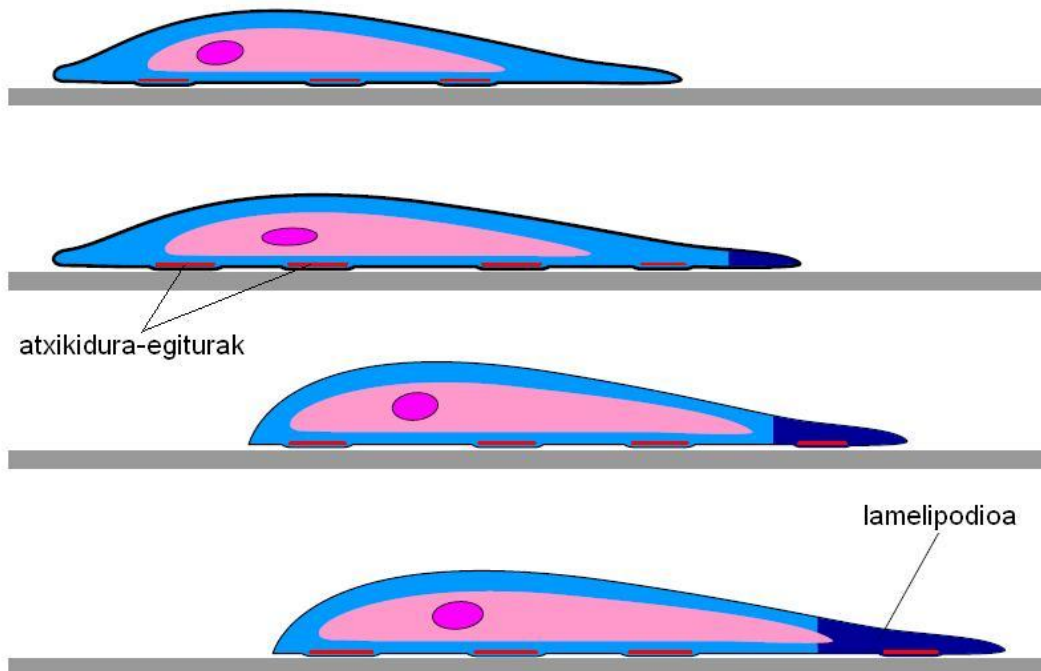


17-21 irudia. Lamelipodioaren eraketa: aktinaren polimerizazioa.

Lamelipodioaren atzealdean, ordea, aktinaren despolimerizazioa gertatuko da. Horretarako, kofilina proteina erabiltzen da: alde batetik, piruari lotzen zaio monomeroen arteko loturak ahulago bihurtuz; gainera, piruaren muturrean azken monomeroen askapena eragiten du. Piruen despolimerizazioaren eraginez askatzen diren aktina monomeroak difusioz aurrealderantz mugituko dira han erabiliak izateko. Despolimerizazioa bezaz, polimerizazioa bezain garrantzitsua da lamelipodioaren hedapena sustatzeko.

Atxikidura-egiturak ere eraikitzen dira zelularen migrazioan

Lamelipodio eta filopodioak migrazioarako nahitaezko egiturak badira ere, atxikidura-egiturak ere oso garrantzitsuak dira: laborategian ikusi da migratzen ari diren fibroblastoetan kontaktu fokalak eraikitzen direla zelula substratuari atxikitzeko. Izan ere, zelula baten migrazioan, funtsean, honako etapa hauek bereizten dira. 1) Lehenengo etapa zelularen ertzaren funtzioa da. Etapa horretan, lamelipodio eta mikroespikulak sortzen dira zelularen azalean, eta, esan dugun bezala, aktinaren polimerizazioan oinarritzen da. 2) Jarraian, atxikidura-egitura berriak eraikitzen dira aurrealdean, lamelipodioa sortu den eremuan, eta desantolatzen dira atzealdean. 3) Azkenik, zelularen aurrealdean trakzio-indarra sortzen da atzealdea aurrerantz mugitzeko, eta, azken finean, zelula osoa desplazatzeko.



17-20 irudia. Animalia-zelularen migrazioa substratu baten gainean: lamelipodioa eta atxikidura-egiturak.

Trakzio-indarraren izaera ez dago ondo definituta. Aukera bat hau da: zelularen aurrealdea uzkuratzen da, muskulu-zelula batean gertatzen den bezala, eta horrela zelularen atzealdea aurrerantz bultzatzen du. Beste azalpen bat zera da: zelularen aurrealdean gertatzen den aktina polimerizazioaren ondorioz zelula luzatzen da, eta nahikoa da sortzen den tentsioa atzealdea mugitzeko. Litekeena da trafiko besikularrak ere parte hartzea: zelularen atzealdean endozitosi-prozesuak oso ugariak dira; horrela, mintz plasmatikoa ezabatzen da eremu horretatik, eta, besikulen bidez, aurrealdera garraiatzen da.

GAIA JORRATZEKO GALDERAK

- Zein da proteina motorren egitura eta zertarko balio dute?
- Zein dira miosina, kinesina eta dineina familien arteko desberdintasunak?
- Nola gertatzen dira partikulen mugimendu intrazitoplasmatikoak?
- Zein da miosinazko eta aktinazko piruen arteko elkarrekintza?
- Nola dago antolatuta sarkomeroa?
- Zein da muskulu-zeluletan uzkurketa gertatzeko ekintza-mekanismoa?
- Nola kontrolatzen da muskulu-zelulen uzkurketa?
- Zein egitura zelular dira mugikorak?
- Nolakoak dira zilioak eta flageloa?
- Zein dira axonemaren osagai nagusiak?
- Nola sortzen da mugimendua axonemaren barruan?
- Zer zelula mota mugitzen dira goi-mailako animalietan eta zer mekanismo erabiltzen dute mugitzeko?
- Zer egitura zelularrek hartzen du parte zuzenean zelulen desplazamenduan?
- Zelula mugitzen ari denean, zer gertatzen ari da lamelipodioaren barruan?
- Zein da atxikidura-egituren eginkizuna zelularen migrazioan?