

Biologia Celular

4 Rotas celulares A Rota Secretora



I. Iniciando a nossa conversa

Objetivos

- Compreender os processos envolvidos na rota secretora e seus componentes;
- O retículo endoplasmático: estrutura e funções
- Compreender o complexo processo de tradução, identificando os diferentes sítios celulares onde ele ocorre.
- Identificar a estrutura e as funções do Retículo Endoplasmático e do complexo de Golgi;
- Reconhecer a participação do citoesqueleto no transporte das vesículas de secreção e o processo de exocitose

Como já comentamos, os temas abordados pela Biologia Celular são extremamente abstratos e aparentemente distantes do nosso cotidiano. Visando a contornar esses obstáculos à aprendizagem, discutimos a estratégia de relacionar o conteúdo ao desenvolvimento de medicamentos e tratamentos que podem auxiliar na qualidade de vida das populações humanas.

No presente tópico, ressaltamos outra boa alternativa: a utilização de vídeos e animações. Isso pode ajudar a tornar o tema menos abstrato. Assim, iniciamos nosso estudo sugerindo que você assista à seguinte [animação](#) sobre o tráfego das proteínas do Retículo Endoplasmático até o Complexo de Golgi. Outros vídeos são apresentados no item “Ampliando os conhecimentos”.

1. A rota secretora e seus componentes

Veremos, agora, a segunda rota de transporte intracelular mediada por vesículas, que é chamada rota secretora ou de exportação. Esta rota envolve duas organelas principais. A primeira é o **retículo endoplasmático** e a segunda é o **complexo de Golgi** (Fig. 4.1).

O complexo de Golgi, além de ser uma organela biossintética, funciona como uma importante estação de endereçamento de substâncias que por ela passam.

Há duas saídas principais possíveis. A primeira delas envolve as vesículas que se dirigem à membrana plasmática, com a qual se fundem num processo inverso da endocitose e denominado exocitose. Na segunda possibilidade, vesículas contendo enzimas lisossômicas são enviadas para o endossomo ou, em alguns casos, diretamente para o lisossomo.

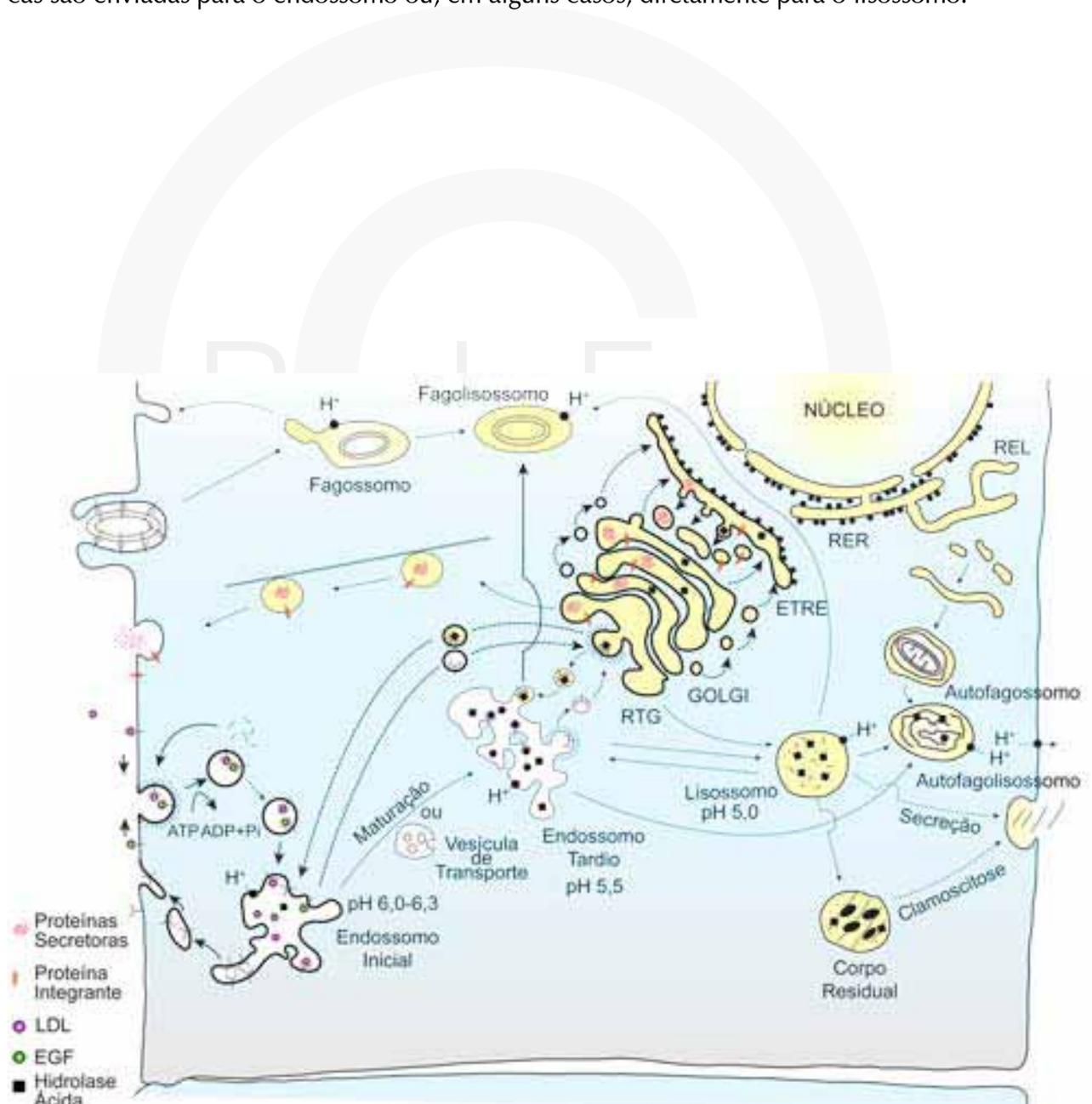


Fig.4.1: Esquema geral da rota secretora. As glicoproteínas sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso (RER) são transportadas para o complexo de Golgi por vesículas que brotam dos elementos de transição do retículo (ETRE). Estas glicoproteínas podem estar livres na luz das organelas ou integradas na membrana. Na cisterna de saída do Golgi, rede trans-Golgi (RTG), brotam vesículas que levam estas glicoproteínas ao sistema lisossômico/endossômico (as hidrolases ácidas) ou à membrana plasmática (proteínas integrantes ou secretoras).

2. O retículo endoplasmático

A primeira estação da rota secretora é, então, o **retículo endoplasmático** (Figs. 4.2 e 4.3). Presente em todas as células eucarióticas, esta organela encontra-se particularmente desenvolvida em determinados tipos celulares. Entre estes estão as células envolvidas na secreção de proteínas como, por exemplo, as da glândula salivar ou do pâncreas exócrino de mamíferos. Nessas células, o retículo endoplasmático forma uma extensa rede de túbulos e cisternas distribuídas por todo o citoplasma e em continuidade com o envoltório nuclear, que pode ser considerado como uma especialização desse sistema de membranas.

Envolvido em funções celulares bastante diversificadas, o retículo endoplasmático é o responsável primário pela síntese, compartimentação e transporte de uma variada classe de moléculas e macromoléculas, que vão desde as proteínas destinadas à secreção ou a outras organelas citoplasmáticas (como as enzimas lisossômicas, por exemplo), até aos componentes lipídicos que constituem as diversas membranas de uma célula. Na verdade, o retículo endoplasmático pode ser considerado como a grande fábrica de membranas da célula.

O retículo endoplasmático é, em geral, dividido em dois domínios funcionalmente distintos e estruturalmente intercomunicantes: o retículo endoplasmático granular (ou rugoso), caracterizado pela presença de ribossomos (na forma de polissomos) associados à sua membrana na face citossólica (Fig. 4.2), e o retículo endoplasmático agranular (ou liso), onde não há ribossomos (Fig. 4.3). Enquanto o primeiro se apresenta na forma de cisternas (sacos achatados), o segundo exhibe uma forma mais tubular, além do aspecto da presença ou ausência de ribossomos aderidos.

Embora ambos os domínios do retículo partilhem as mesmas funções (exceto a de síntese proteica, que é exclusiva da fração granular), na porção lisa do retículo nota-se uma nítida predominância de determinadas funções. Entre estas está a síntese de lipídios, como fosfolipídios e colesterol que, como já vimos, formam o arcabouço de todas as membranas biológicas.

Em células produtoras de hormônios esteroides, como nas células de Leydig do testículo de mamíferos (que produzem testosterona), o retículo agranular é extremamente abundante (Fig. 4.3). Em particular nos hepatócitos, exerce um papel primordial no aproveitamento energético dos depósitos de glicogênio e na inativação enzimática (desintoxicação) de determinadas drogas, como o fenobarbital.

Outra função importante do retículo agranular é o transporte e retenção do Ca^{2+} intracelular que, normalmente, é mantido em baixas concentrações no citossol de todas as células

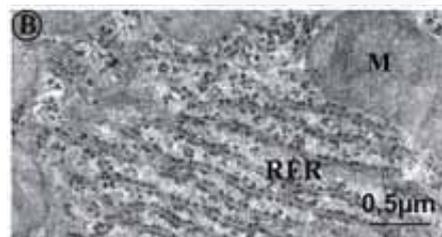
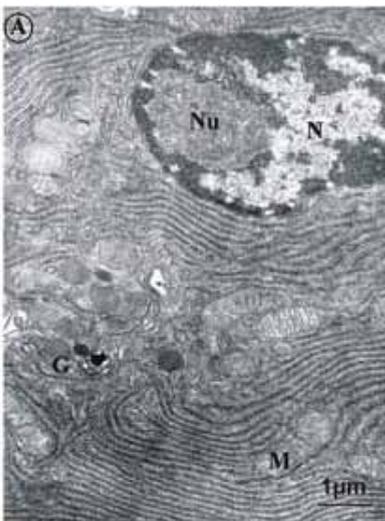


Fig. 4.2: Micrografias eletrônicas mostrando um retículo endoplasmático rugoso (RER) bastante desenvolvido (A) e detalhe da organela (B). Esta porção do retículo se distribui por todo o citossol e consiste de cisternas com ribossomos associados à sua membrana, que são responsáveis pela síntese de boa parcela das proteínas da célula. G - complexo de Golgi; M - mitocôndria; N - núcleo; Nu - nucléolo.

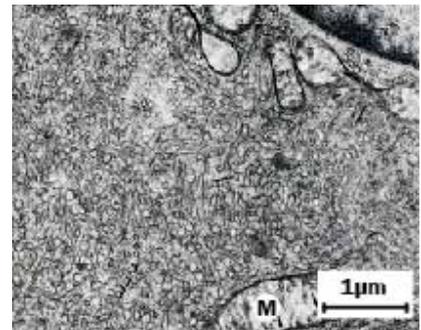


Fig. 4.3: Micrografia eletrônica de uma célula com abundante retículo endoplasmático liso formado por uma rede de túbulos (T) distribuídos por todo o citoplasma. M - mitocôndria; N - núcleo.

eucarióticas, por ser um mediador importante de muitas funções celulares, incluindo a contração muscular. Nesse particular, é interessante salientar que o chamado retículo sarcoplasmático das células musculares, envolvido neste último fenômeno, nada mais é que uma forma especializada do retículo endoplasmático agranular, como veremos em outra parte deste curso.

Por outro lado, a porção granular do retículo endoplasmático, graças aos ribossomos presentes em suas membranas, responde por uma parte muito importante da síntese de proteínas de uma célula eucariótica. No citossol também ocorre, em ribossomos livres, uma parte altamente significativa da síntese de proteínas da célula.

3. O processo de tradução no citossol

As proteínas são fabricadas no citossol das células eucariontes por um processo essencialmente similar ao dos procariontes. Assim, moléculas de RNA mensageiro (RNAm), transcritas no núcleo celular dos eucariontes, associam-se aos ribossomos do citossol, onde a sequência de nucleotídeos é traduzida numa sequência complementar de aminoácidos, com a participação de RNA transportadores específicos (Fig. 4.4).

Os ribossomos, produzidos no interior do núcleo numa região diferenciada - o nucléolo - são partículas esféricas com cerca de 23nm de diâmetro e apresentando coeficientes de sedimentação de 80S (S é uma unidade que expressa, basicamente, a densidade da partícula). São um pouco maiores que os ribossomos dos procariotos, sendo constituídos por duas subunidades, uma maior de 60S e uma menor de 40S, que se dissociam reversivelmente após o término de cada processo de tradução. Cada subunidade é constituída por um complexo de RNA ribossômico (RNAr) e proteínas.

Durante a síntese proteica, diversos ribossomos atuam simultaneamente na tradução de uma mesma molécula de RNAm, como nos procariotos, formando o que se conhece por polirribossomos ou polissomos, que aumentam muito a eficiência do processo (Fig. 4.4).

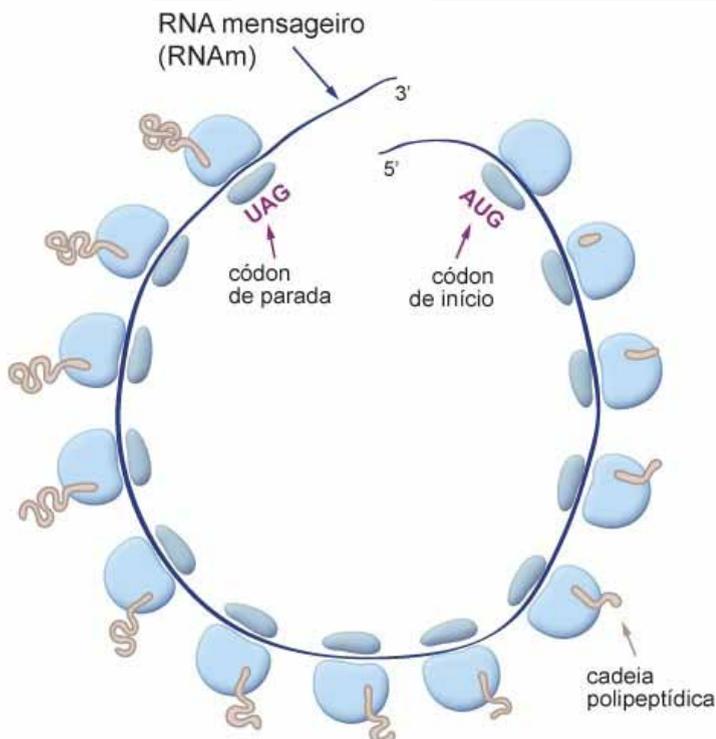


Fig. 4.4: Esquema de um polirribossomo ou polissomos, formado por um conjunto de diversos ribossomos que traduzem simultaneamente uma mesma molécula de RNAm.

4. O processo de tradução associado ao Retículo Endoplasmático



Para saber mais sobre os Processos de tradução de uma proteína associada ao retículo endoplasmático rugoso, assista a [animação](#) (entre 5:10 e 5:37 minutos)

Enquanto as proteínas produzidas em polissomos livres no citoplasma são descarregadas neste compartimento, as proteínas sintetizadas por polissomos associados à membrana do retículo são vetorialmente transferidas para o seu interior, à medida que o RNAm é traduzido (Fig. 4.5).

Essa transferência é feita com a proteína ainda na forma de uma cadeia linear polipeptídica, sendo sua conformação tridimensional

final obtida apenas no interior das cisternas do retículo, ou, eventualmente, quando ela se integra à membrana da organela.

Tanto a passagem da cadeia polipeptídica em crescimento quanto a ligação dos ribossomos à membrana do retículo (por meio de suas subunidades maiores) são realizadas com a participação de um complexo proteico integrante da membrana, denominado translocôm, e de proteínas acessórias.

Na célula eucarionte existem, pois, dois grandes mecanismos de síntese proteica: um no citossol (em polissomos livres) e outro no retículo endoplasmático granular (em polissomos ligados às suas membranas). Ambos levam à produção de proteínas que, no entanto, ficam espacialmente separadas umas das outras.

Uma das razões principais da existência dois sistemas de síntese proteica está intimamente ligada ao destino intracelular que as proteínas têm logo após sua síntese. Assim, as proteínas produzidas em polissomos livres permanecem no citossol ou são, em parte, transferidas para outros sítios celulares bem determinados como, por exemplo, o interior do núcleo celular ou para as mitocôndrias e peroxissomos. Uma porção significativa das proteínas traduzidas em polissomos ligados ao retículo fica, por outro lado, inserida em sua membrana, podendo ser, posteriormente, transferida para outras membranas celulares, incluindo a própria membrana plasmática. Juntamente com a produção de fosfolipídios e colesterol o retículo endoplasmático exerce, assim, um papel fundamental na biogênese de membranas.

Outras proteínas produzidas em grandes quantidades no retículo endoplasmático, especialmente nas células secretoras, são as chamadas proteínas de exportação. Uma vez transferidas para o interior do retículo, essas proteínas são, em grande parte, transportadas para uma outra organela, o complexo de Golgi, que veremos mais adiante. Nessa organela, sofrem, com frequência, algum tipo de modificação, sendo, posteriormente, “embaladas” em vesículas limitadas por membranas.

Essas vesículas deslocam-se para a periferia da célula, fundindo-se com a membrana plasmática por exocitose e descarregando seu conteúdo na forma de secreção. Entretanto, algumas dessas vesículas que saem do Golgi contêm enzimas digestivas (hidrolases ácidas), que são reconhecidas e dirigidas, principalmente, para os endossomos e, posteriormente, para os lisossomos, atuando na digestão intracelular, como vimos anteriormente. Tanto as proteínas que são inseridas na membrana do retículo quanto aquelas que são

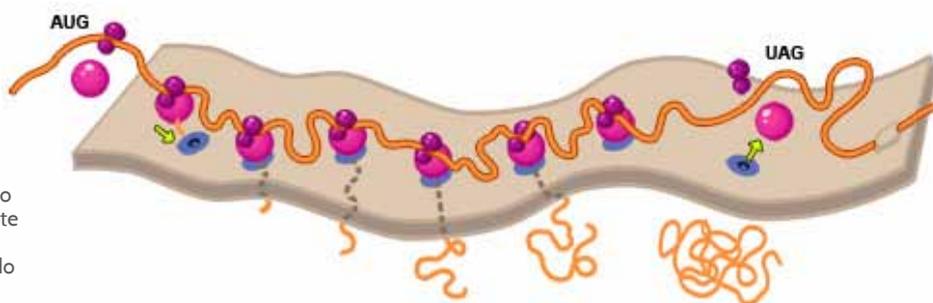


Fig. 4.5: Imagem tridimensional de um polissomo ativo na tradução de proteínas, associado à membrana do retículo endoplasmático rugoso. Note a transferência vetorial da proteína para o interior da organela ocorrendo simultaneamente à tradução.

descarregadas na sua luz, podem aí permanecer como proteínas residentes da organela, onde exercem as mais variadas funções.

5. Glicosilação de proteínas no retículo endoplasmático

Uma outra razão da existência de dois sistemas de síntese proteica é o fato de grande maioria das proteínas produzidas pelo retículo endoplasmático, sejam elas proteínas de membrana, enzimas lisossômicas ou proteínas secretoras, serem, na realidade, glicoproteínas. As etapas iniciais mais importantes desse processo de glicosilação (acréscimo de açúcares às proteínas), essencial para a função que estas macromoléculas irão desempenhar, ocorrem justamente no interior das cisternas do retículo. Assim, oligossacarídeos constituídos principalmente por N-acetilglicosamina, manose e glicose são pré-montados e enzimaticamente transferidos para resíduos de asparagina da cadeia polipeptídica em formação (Fig 4.6). Contrastando com esta situação, as proteínas produzidas em polissomos livres no citossol não são glicosiladas. Outras modificações são possíveis nas proteínas traduzidas no retículo endoplasmático, que não podem ocorrer no citossol.

6. RNAm contém informações que discriminam o sistema em que a tradução deverá ocorrer

Como a célula discrimina em qual sistema o RNAm deve ser traduzido?

Nada leva a crer que exista, por exemplo, alguma diferença estrutural entre os ribossomos que operam no citossol e os que exercem sua função no retículo endoplasmático. Na verdade, quem discrimina o local de tradução de um determinado RNAm é ele mesmo. Assim, a tradução de qualquer tipo de RNAm sempre se inicia em ribossomos livres. Contudo, alguns RNAm possuem, logo após o codon de iniciação (AUG), uma sequência

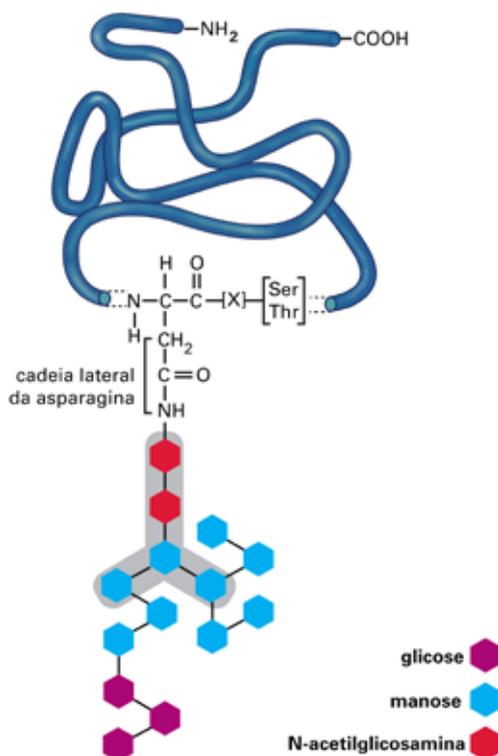


Fig. 4.6: Processo de glicosilação que ocorre no lúmen do retículo endoplasmático. A cadeia de oligossacarídeos, compostos por três moléculas de glicose, nove de manose e duas de N-acetilglicosamina, são pré-montadas e inseridas em cadeias laterais de asparaginas, na cadeia polipeptídica.

de nucleotídeos que codificam uma cadeia polipeptídica de 16 a 30 resíduos de aminoácidos, conhecida por peptídeo de sinalização (Fig. 4.7).

Este peptídeo possui um ou pouco mais aminoácidos polares, na extremidade NH_2 da proteína nascente, seguidos por uma sequência de vários aminoácidos hidrofóbicos. Assim que esse peptídeo emerge do canal existente na subunidade maior do ribossomo, é imediatamente reconhecido por um complexo molecular citossólico constituído por proteínas e RNA — a partícula de reconhecimento da sinalização (PRS). A ligação da PRS ao peptídeo de sinalização faz com que o processo de tradução seja bloqueado. Este bloqueio só é eliminado quando a PRS encontra uma proteína receptora específica situada na membrana do retículo endoplasmático, junto ao translocôm. Graças à interação entre a PRS e seu receptor, ocorre a ancoragem do ribossomo ao complexo translocôm.

A PRS é, então, liberada e a tradução da proteína prossegue com a sua transferência para o interior da cisterna do retículo, através de um poro que se abre numa das proteínas que compõem o complexo. O peptídeo de sinalização, com sua missão de reconhecimento cumprida, é, com frequência, enzimaticamente eliminado do restante da proteína por uma peptidase da sinalização existente no translocôm, assim que ingressa no retículo.

Algumas vezes o peptídeo de sinalização não é cortado, ficando a proteína ligada à membrana por uma cauda hidrofóbica. Em outras situações, podem surgir, ao longo da tradução, longos trechos de aminoácidos hidrofóbicos, que são reconhecidos pelo translocôm como um sinal de parada de transferência da proteína nascente para o interior do retículo. Neste caso, o trecho hidrofóbico fica ligado ao translocôm, enquanto a síntese proteica prossegue, mas com o restante da cadeia polipeptídica voltada para fora do retículo.

Fig. 4.7: Visão esquemática do processo de tradução de uma proteína associada ao retículo endoplasmático rugoso, a partir de um RNAm que contém códons de sinalização: a) formação do complexo de iniciação no citossol; b) início da tradução do peptídeo de sinalização; c) ligação peptídeo de sinalização-PRS (partícula de reconhecimento da sinalização) - bloqueio da tradução; d) ancoragem do ribossomo ao translocôm presente na membrana do retículo endoplasmático, graças a interação PRS-receptor - liberação da PRS e prosseguimento da tradução; e) crescimento da cadeia polipeptídica e transferência total do peptídeo de sinalização; f) peptídeo de sinalização eliminado por uma peptidase; g) término da síntese protéica e desacoplamento do ribossomo da membrana do retículo endoplasmático.

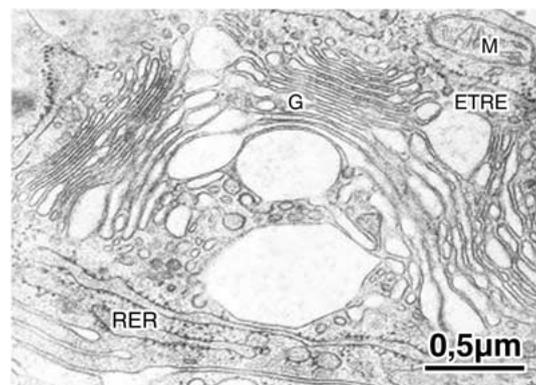
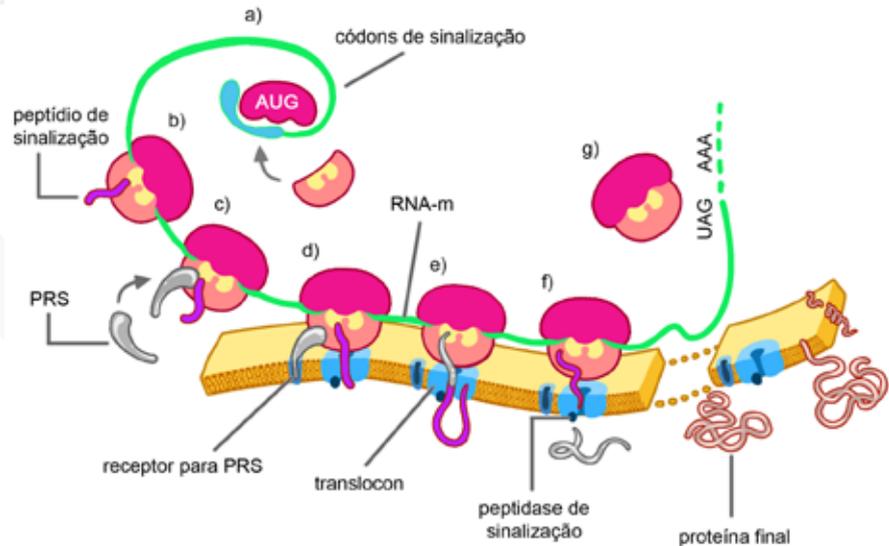


Fig. 4.8: Micrografia eletrônica mostrando um complexo de Golgi formado por uma pilha de cisternas e vesículas associadas de diferentes tamanhos. ETRE - elemento de transição do retículo endoplasmático; G - complexo de Golgi; M - mitocôndria; RER - retículo endoplasmático rugoso.

Acredita-se que uma abertura lateral do translocôm permita a passagem do trecho hidrofóbico para o meio lipídico da membrana, gerando uma proteína integrante de membrana com uma α -hélice atravessando a bicamada lipídica, com a ponta amina voltada para a luz do retículo e a ponta carboxila para o citossol. O translocôm é capaz de reconhecer outras sequências de aminoácidos na cadeia nascente da proteína, gerando proteínas integrantes mais complexas, com várias passagens (α -hélices) pela membrana.

Em contraposição, aqueles RNAs-m que codificam proteínas a serem traduzidas no citossol não apresentam a sequência de nucleotídeos que codificam o peptídeo de sinalização. Assim, a tradução desses RNAs inicia-se e termina em polissomos livres, sendo a proteína descarregada no citossol e, posteriormente, encaminhada para o seu destino final.

7. O complexo de Golgi

O complexo de Golgi constitui, como foi acima mencionado, a segunda estação da rota secretora (Fig. 4.1). Esta interessante organela, encontrada em praticamente todas as células eucarióticas em íntima associação funcional com o retículo endoplasmático, deve seu nome ao italiano Camillo Golgi, um dos primeiros pesquisadores a descrevê-la em células nervosas, no fim do século XIX.

Particularmente desenvolvido em células voltadas para a secreção de substâncias, em cujo processo desempenha um papel fundamental, o complexo de Golgi é constituído, em essência, por conjuntos de cisternas achatadas e vesículas associadas (Fig. 4.8). As cisternas de cada conjunto estão arranjadas como uma pilha de pratos, sendo o número de cisternas por conjunto, assim como o número de conjuntos por célula, bastante variável, de acordo com o tipo celular. As cisternas, com suas bordas normalmente dilatadas, dispõem-se, geralmente, num crescente, de tal forma que em cada conjunto pode-se definir uma face convexa (ou face cis) e uma face côncava (ou face trans).

A face cis localiza-se próximo a regiões especializadas do retículo endoplasmático (ver adiante), enquanto a face trans se encontra em associação com vesículas secretoras. Essa polaridade morfológica do complexo de Golgi é reforçada pelo fato de as cisternas serem bioquimicamente distintas, tanto com relação às membranas quanto ao conteúdo. Assim, podem-se reconhecer, basicamente, três grupos de cisternas: as cisternas cis, as medianas e as trans, sendo o número de cisternas em cada grupo variável, de célula para célula. Existe, ainda, uma cisterna mais trans especializada, denominada rede trans-Golgi, que é a porta de saída da organela e responsável pela destinação final das substâncias que por ela passam.

O complexo de Golgi pode ser considerado como uma das estações mais importantes no tráfego intracelular de macromoléculas, sendo responsável pela síntese, processamento, compartimentação e destinação de uma grande variedade de substâncias. Muitas delas passam pelo complexo de Golgi já em algum estágio de sua maturação, usualmente logo após sua síntese inicial no retículo endoplasmático.

A função sintética do complexo de Golgi é evidenciada por sua capacidade de alterar significativamente as macromoléculas que transitam pela organela, através de uma glicosilação terminal sequencial, proteólise específica, sulfatação, fosforilação e adição de ácidos graxos. Em outros casos, a organela está comprometida na elaboração inicial da substância, como é o caso da síntese de glicolipídios e de carboidratos complexos. Estes últimos incluem as chamadas glicosaminoglicanas, que podem, ainda, ser ligadas a proteínas para formar moléculas glicoproteicas mais complexas, as proteoglicanas.

8. A progressão cisternal, o transporte vesicular e as alterações nas cadeias oligossacarídicas enviadas ao complexo de Golgi

Para exemplificarmos o papel do complexo de Golgi nas células, vamos voltar às glicoproteínas secretoras recém-sintetizadas no retículo endoplasmático (Fig. 2.3). Vimos que a parte proteica dessa macromolécula é feita por polissomos associados à membrana do retículo, enquanto a porção glicídica inicial é igualmente incorporada nessa organela. Como vimos, essas glicoproteínas podem permanecer no retículo endoplasmático no caso de ser uma molécula residente dessa organela. Alternativamente, ela pode ir mais adiante na rota secretora e ser dirigida ao complexo de Golgi.

Nesse caso, as glicoproteínas são transportadas para uma região especializada do retículo endoplasmático, parcialmente lisa e parcialmente granular. Suas cisternas são conhecidas como elementos de transição do retículo endoplasmático e situam-se, caracteristicamente, próximo à face cis do complexo de Golgi. Da porção lisa, voltada para o Golgi, brotam vesículas para levar as glicoproteínas, que podem ser integrantes da membrana ou livres na luz das vesículas. Tais vesículas fundem-se entre si, dando origem à cisterna mais cis dessa organela.

Acredita-se, atualmente, que o complexo de Golgi é uma organela extremamente dinâmica, onde há uma progressão cisternal contínua: novas cisternas cis são sintetizadas continuamente, enquanto a rede trans-Golgi (na face trans) é eliminada na forma de vesículas para secreção ou para o sistema endossômico/lisossômico.

É como se fosse uma pilha de pratos, fazendo uma analogia, onde um prato novo é colocado continuamente no fundo da pilha (face cis), enquanto o primeiro prato (face trans) é retirado. A dinâmica do complexo de Golgi é ainda completada por outras vesículas, que fazem o transporte inverso: das cisternas mais trans para as mais cis ou mesmo para o retículo endoplasmático. Com isso é mantida a identidade bioquímica das várias cisternas, apesar da sua progressão contínua através da pilha, permitindo, ainda, a recuperação para o retículo endoplasmático de proteínas que foram erroneamente transportadas para o complexo de Golgi.

Mas voltando, mais uma vez, à glicoproteína secretora, veremos que entre as modificações mais importantes que uma macromolécula dessa natureza pode sofrer em sua passagem pelo Golgi está a glicosilação terminal das cadeias oligossacarídicas. Assim, não apenas alguns açúcares incorporados no retículo endoplasmático são retirados no Golgi, como também outros são acrescentados, numa sequência determinada, pela ação de enzimas situadas nas membranas das cisternas do Golgi.

9. A participação do complexo de Golgi na produção de enzimas lisossômicas

Além da formação de vesículas de secreção, é preciso lembrar que o complexo de Golgi é também responsável pela produção de enzimas lisossômicas. É importante salientar que, neste caso, as cisternas mais cis do Golgi possuem enzimas capazes de reconhecer as glicoproteínas que são enzimas lisossômicas das demais, como, por exemplo das glicoproteínas que serão secretadas. Essas enzimas lisossômicas são bioquimicamente marcadas, possibilitando

que tais glicoproteínas, assim marcadas, sejam reconhecidas por receptores específicos na rede trans-Golgi (semelhante ao que ocorre na endocitose seletiva na membrana plasmática) e dirigidas por vesículas também revestidas por clatrina (como na endocitose) para o sistema endossômico/lisossômico, e não para vesículas de secreção. As glicoproteínas secretoras, por sua vez, devem ser também reconhecidas como tais na rede trans-Golgi.

10. A participação do citoesqueleto no transporte das vesículas de secreção e o processo de exocitose

Uma vez formadas no complexo de Golgi, as vesículas de secreção que contêm a glicoproteína são deslocadas em direção ao polo secretor da célula, graças à participação de elementos do citoesqueleto (Fig. 4.1). Ao chegarem junto à membrana plasmática ocorre um fenômeno de exocitose, que, como já foi comentado, é o inverso da endocitose, onde as membranas plasmática e das vesículas de secreção se fundem, liberando o produto secretor no meio extracelular e incorporando a membrana da vesícula (com lipídios e proteínas integrantes) à membrana plasmática.

Assim, para que a superfície da membrana plasmática se mantenha mais ou menos constante é necessário um perfeito equilíbrio entre esta rota secretora e a rota endocítica (Fig. 4.9). Variações da atividade de uma ou de outra rota levam a um aumento ou diminuição da superfície celular.

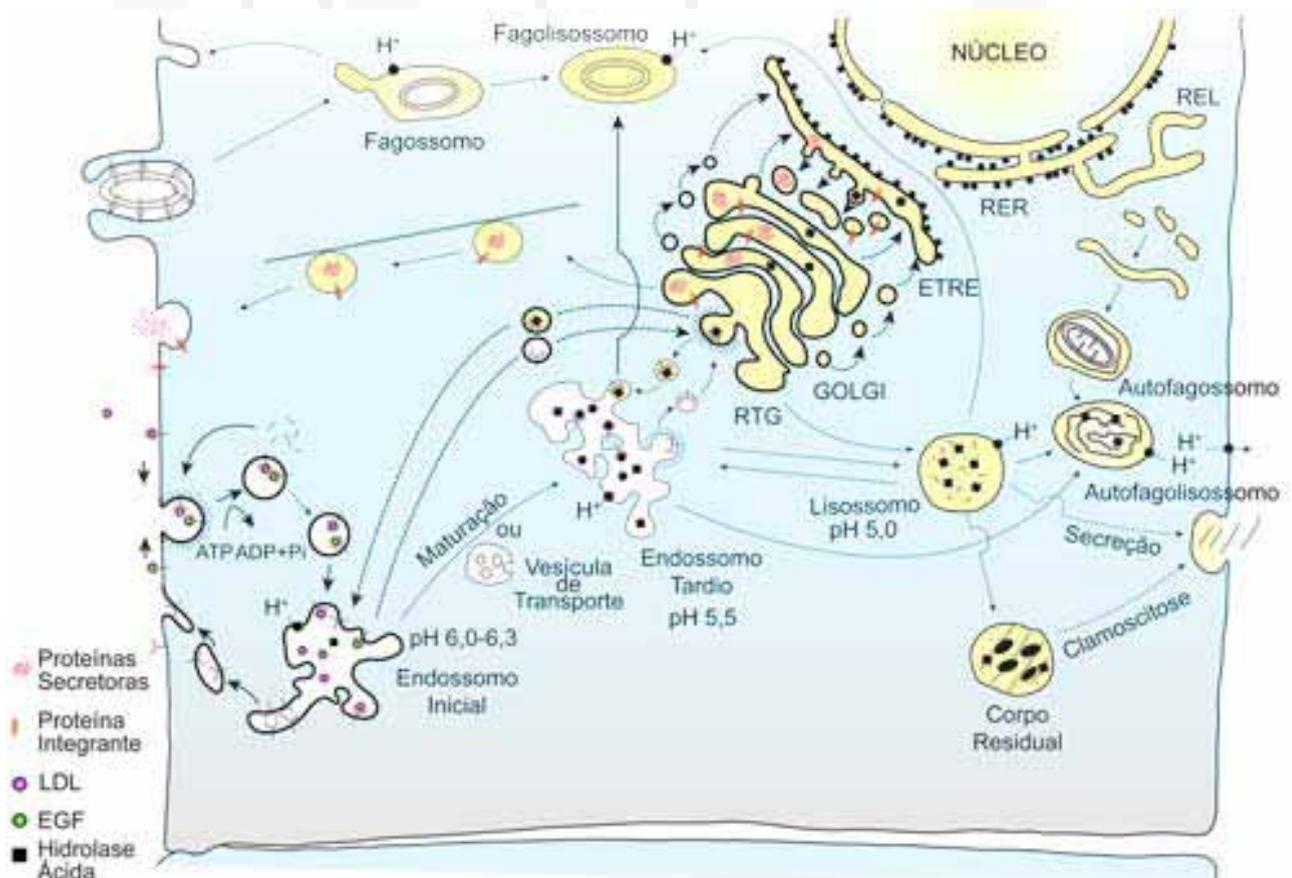


Fig. 4.9 Esquema geral integrando as rotas endocítica e secretora.

Bibliografia

- ALBERTS, B.; JOHNSON, A.; LEWIS, J.; RAFF, M.; ROBERTS, K. & WALTER, P. - Molecular Biology of the Cell. 5th Edition, New York, Garland, 2008.
- COSTA, S.O.P. (coord.) - Genética Molecular e de Microorganismos. São Paulo, Manole, 1987.
- DE ROBERTIS, E.D.P.; DE ROBERTIS, E.M.F. Jr. Cell and molecular biology. 2nd Ed. Saunders College, Philadelphia. 1980.
- JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. Histologia básica. 10ª Ed. Guanabara Koogan S.A. 2004.
- NOVIKOFF, A.B.; HOLTZMAN, E. Células e estrutura celular, 2a Ed. Rinehart and Winston, Inc. 1976.



Atividades

Questionário

Teste seus conhecimentos. Responda as questões propostas.

II. Ampliando os conhecimentos

Vídeos

Acesse os vídeos:

- [Alteração protéica em uma hidrolase ácida](#)
- [Secreção constitutiva](#)
- [Secreção regulada](#)
- [Reciclagem de receptores associados a vesículas que saíam do Golgi](#)
- [Tradução associada a retículo levando a produção de proteínas livres no lúmen e proteínas integranes](#)
- <http://www.youtube.com/watch?v=rvfvRgk0MfA&feature=related>