

Mikrocaurulītes

7. tēma

Citoskelets eikariotu šūnās

Visās eikariotu šūnās ir konstatētas dažādas pavedienveida struktūras. Visvairāk tās ir izpētītas dzīvnieku šūnās. Dažos gadījumos pavedieni ir apvienojušies augstāk organizētās struktūrās, kuras var redzēt pat gaismas mikroskopā. Tādi veidojumi ir centriolas, bazālā plātnīte u.c.

Visiem pavedieniem ir dots kopīgs nosaukums - **citoskelets**.

Citoskelets

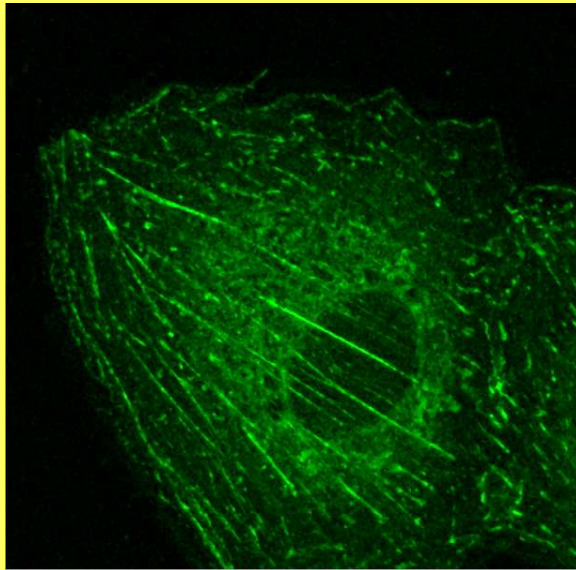
Nosaukums atspoguļo vienu no citoskeleta pavedienu uzdevumiem šūnā.

Tas ir, piedot šūnai formu un mehānisko izturību. Zinātniekiem šeit ir radusies analogija ar skeleta kauliem dzīvnieku ķermenī. Taču citoskelets ir arī ļoti dinamiska struktūra, jo tas nodrošina šūnu kustības, pārvieto citoplazmā organellas (hloroplastus, mitohondrijus, lizosomas u.c.) un makromolekulas. Tas ir iespējams tāpēc, ka pie pavedienvēda citoskeleta elementiem var piesaistīties vairāki simti regulatorolbaltumvielu un transporta olbaltumvielu.

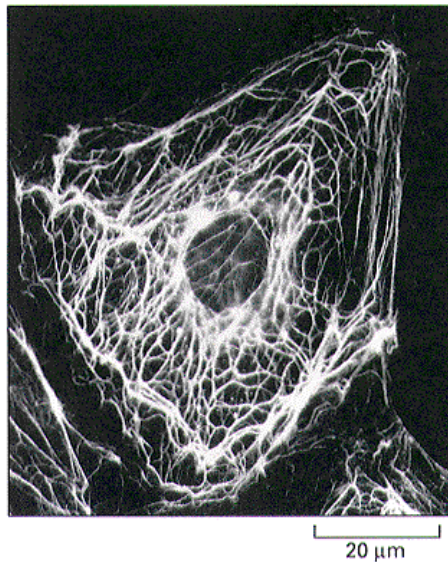
Eikariotu šūnās izdala trīs citoskeleta elementu grupas: mikrofilamentus, starpfilamentus un mikrocaurulītes. Citoskelets caurvij visu citoplazmu un var atrasties arī kodola iekšienē.

Cytoskelets

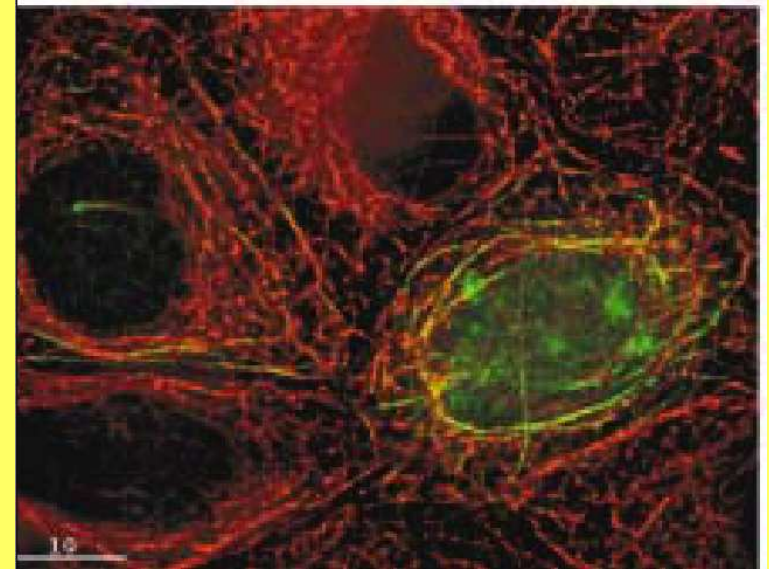
Mikrofilamenti



Starpfilamenti



Mikrocaurulītes



Mikrofilamenti $d=6-8$ nm.

Starpfilamenti $d=10-14$ nm.

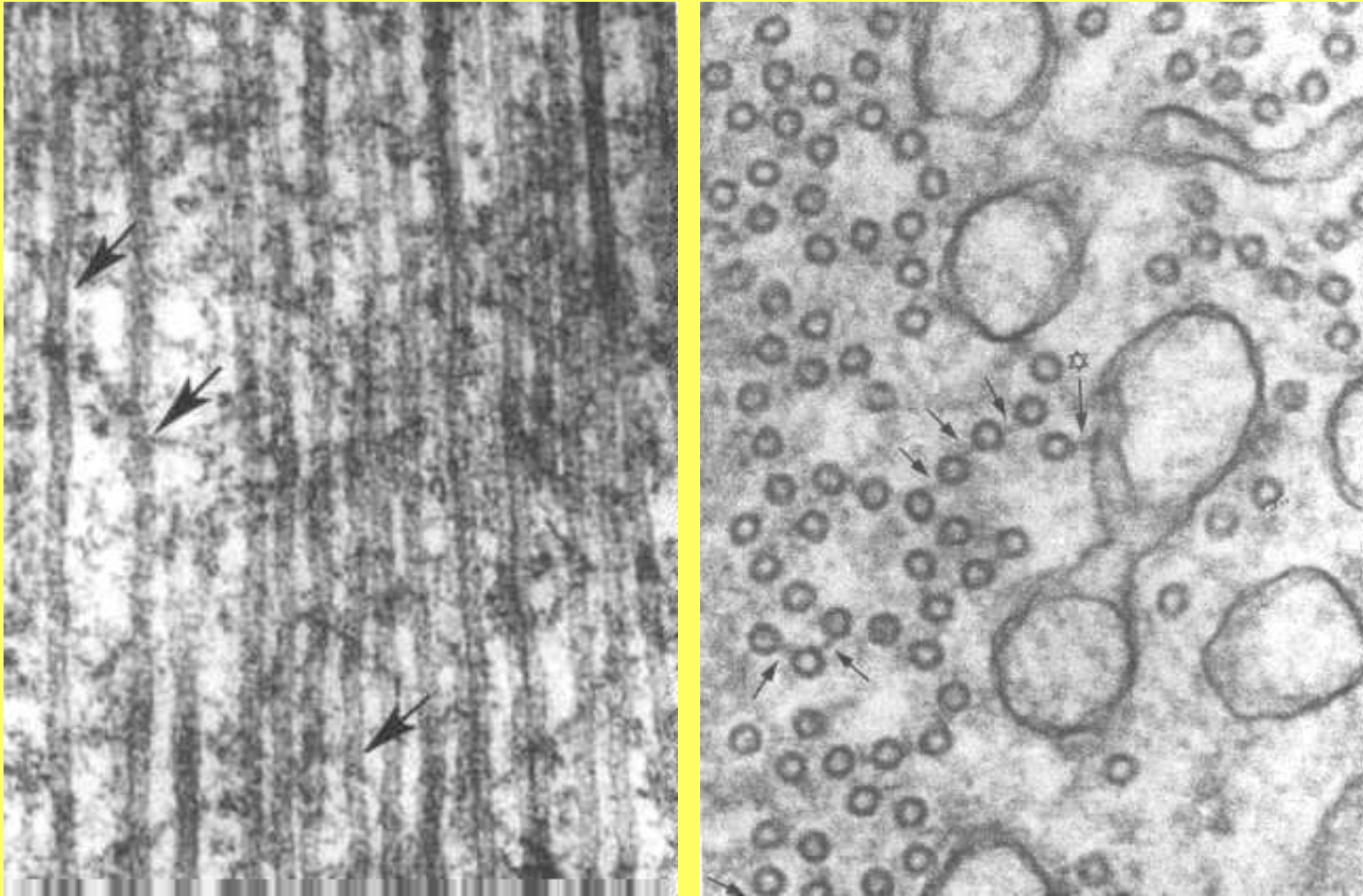
Mikrocaurulītes $d=24$ nm.

Mikrocaurulītes

Mikrocaurulītes ir sastopamas visās eikariotiskajās šūnās. Tās kā blīvs tīkls ietver kodolu un atiet uz šūnas perifēriju.

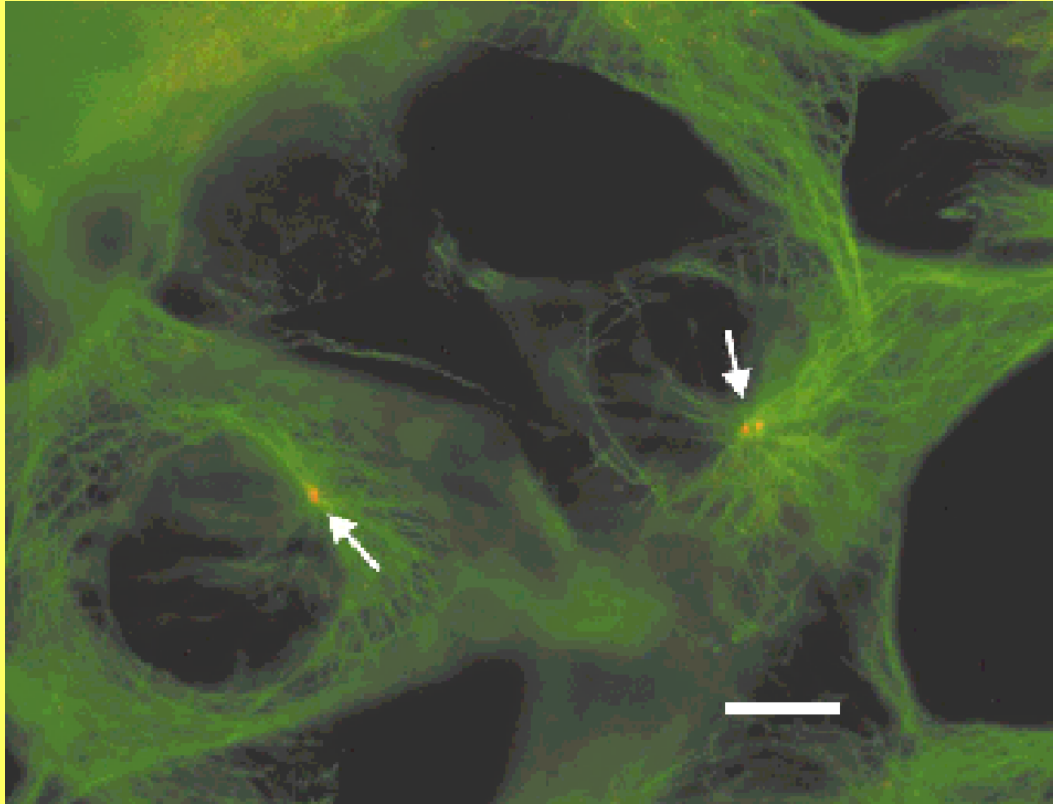
Mikrocaurulītes sastāv no tubulīna. Tubulīns ir **globulāra** olbaltumviela, kurai piemīt spēja polimerizēties. Mikrocaurulīšu diametrs ir 24 nm, bet garums var sasniegt vairākus mikrometrus.

Mikrocaurulītes



<http://cellbio.utmb.edu/cellbio/>

Mikrocaurulītes



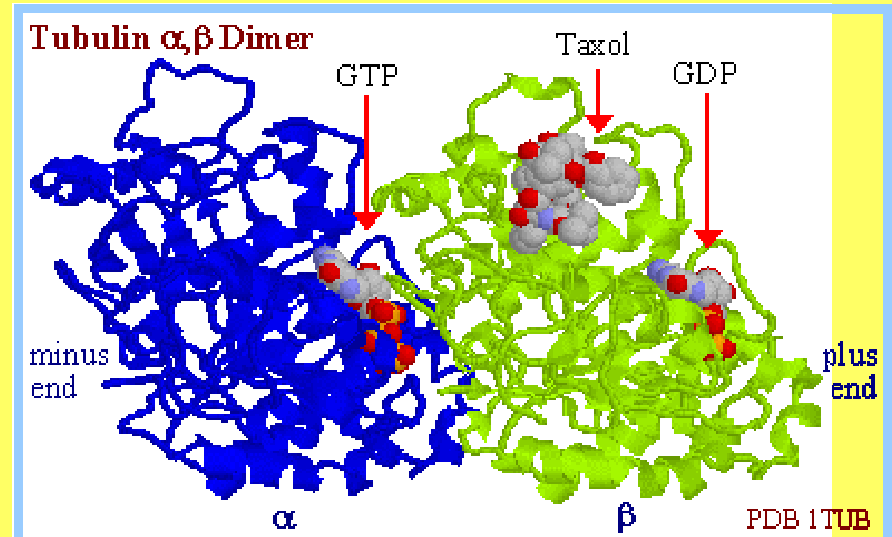
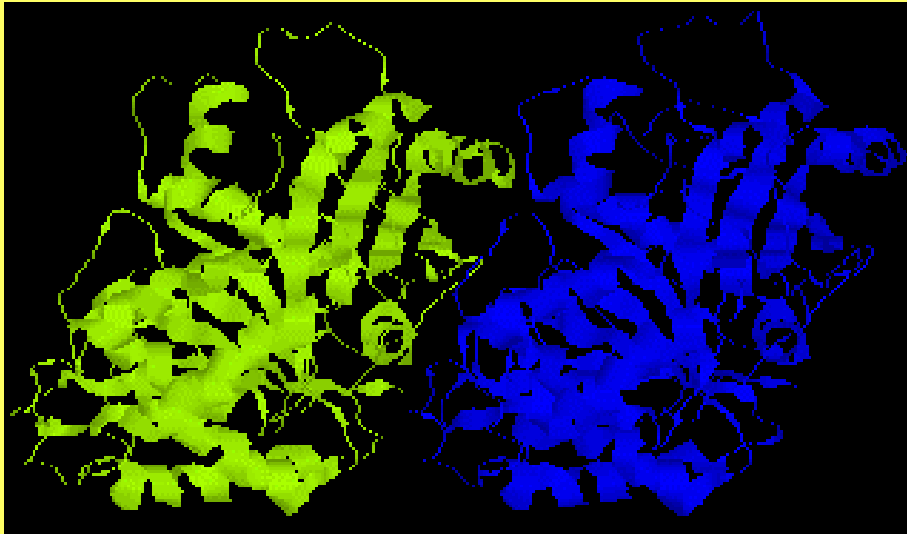
www.ucl.ac.uk/uro-neph/ppt/cs_01.ppt

Mikrocaurulītēm ir viens vai divi centri, no kuriem starveidīgi atiet mikrocaurulītes.

Mikrocaurulītes

Katra mikrocaurulīte sastāv no 13 protofilamentiem (pavedieniem), kuri apvienojoties izveido caurulīti. Katrs protofilaments sastāv no polimerizētām tubulīna molekulām. Tubulīns ir heterodimērs un sastāv no α tubulīna un β tubulīna. Mikrocaurulīšu organizējošos centros, piemēram, centrosomā, ir atrodams trešais tubulīna tips - γ tubulīns. Interfāzes laikā tas ir izkliedēts pa visu šūnu. Katrā šūnā ir vairāki nedaudz atšķirīgi α un β tubulīna tipi. Dzīvā šūnā katram no tiem var būt savas funkcijas. *In vitro* apstākļos α un β tubulīns polimerizējas nespecifiski.

Mikrocaurulītes



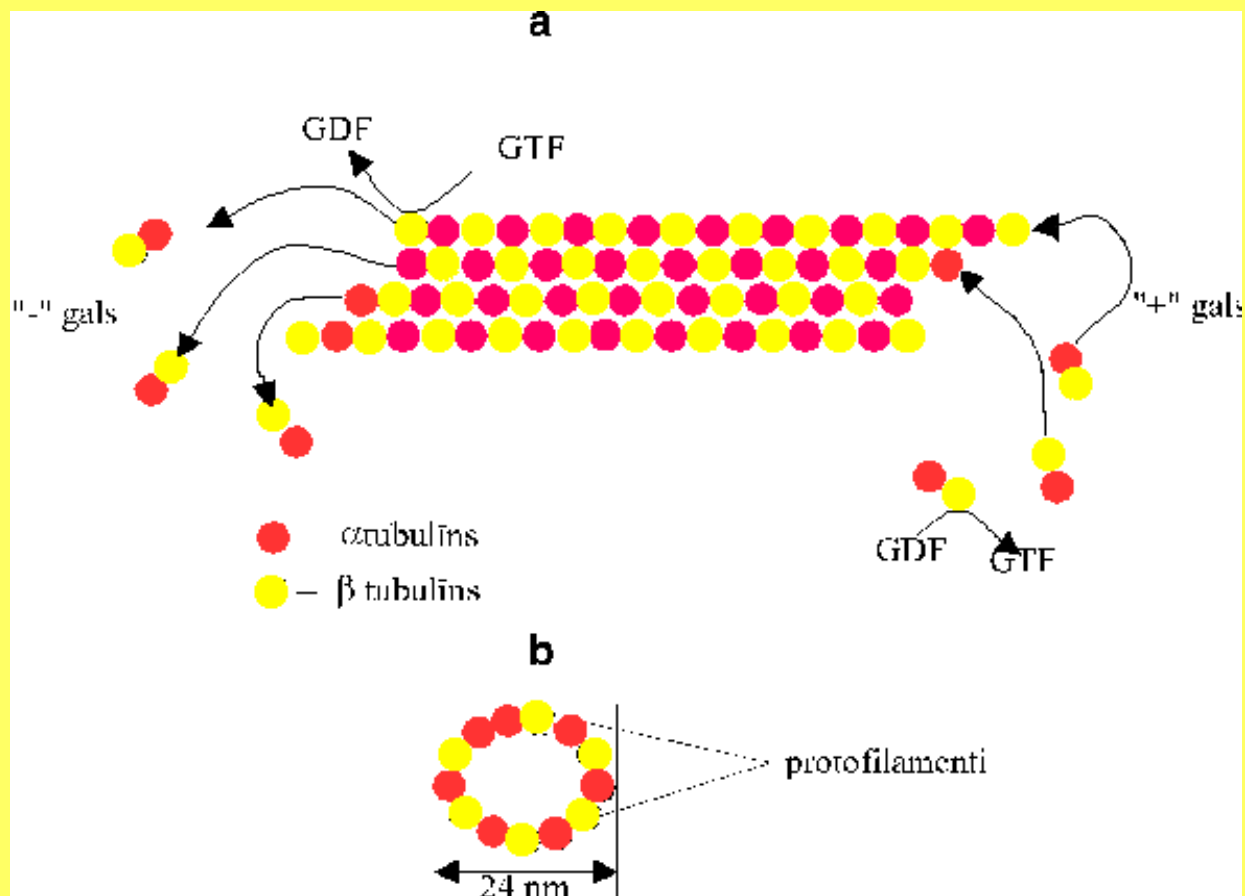
Dimērs, kuru veido α un β tubulīns.

<http://cellbio.utmb.edu/cellbio/>

Mikrocaurulītes

- Polimerizējoties vienas molekulas α daļa saitspecifiski savienojas ar otras molekulas β daļu. Tubulīna polimerizēšanos nodrošina GTF. Šis savienojums, līdzīgi kā ATF, var fosforilēties un defosforilēties.
- Mikrocaurulītes ir polāras. Viens mikrocaurulītes gals aktīvāk **piesaista** GTF saturošas tubulīna molekulas, bet otrs gals aktīvāk **atdala** GDF saturošas tubulīna molekulas.

Mikrocaurulītes

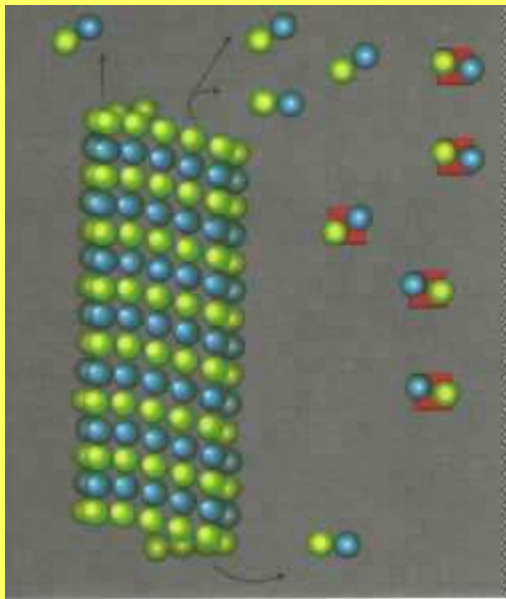


Mikrocaurulīšu veidošanās: a - tubulīna polimerizācija, veidojot protofilamentus, b - mikrocaurulītes šķērs griezumus.

Mikrocaurulītes

- *In vitro* apstākļos tubulīna polimerizācijai nav nepieciešama GTF hidrolīze. Polimerizācija tāpat kā aktīna gadījumā ir atkarīga no depolimerizēto molekulu kritiskās koncentrācijas. Mikrocaurulītes šūnās strauji veidojas un strauji izzūd līdzīgi kā aktīna mikrofilamenti. Mikrocaurulīšu stabilitāti nodrošina posttranslacionālas tubulīna modifikācijas. Pēc polimerizēšanās mikrocaurulītē α -tubulīna molekula acetilē lizīnu un no karboksilterminālās daļas atdala tirozīnu. Modificēšanas process ir lēns un aizņem vairākas stundas. Tāpēc tikai dažās specializētās šūnās, piemēram, nervu šūnās, lielākā daļa no mikrocaurulītēm ir stabila. Pārējās šūnās tikai neliels procents ir modificēts.

Mikrocaurulītes



<http://cellbio.utmb.edu/cellbio/>

- **Mikrocaurulīšu polimerizāciju traucē kolhicīns un citi savienojumi, kuri neļauj tubulīna dimēriem pievienoties pie mikrocaurulītes.**

Vielu un organellu transports, izmantojot mikrocaurulītes

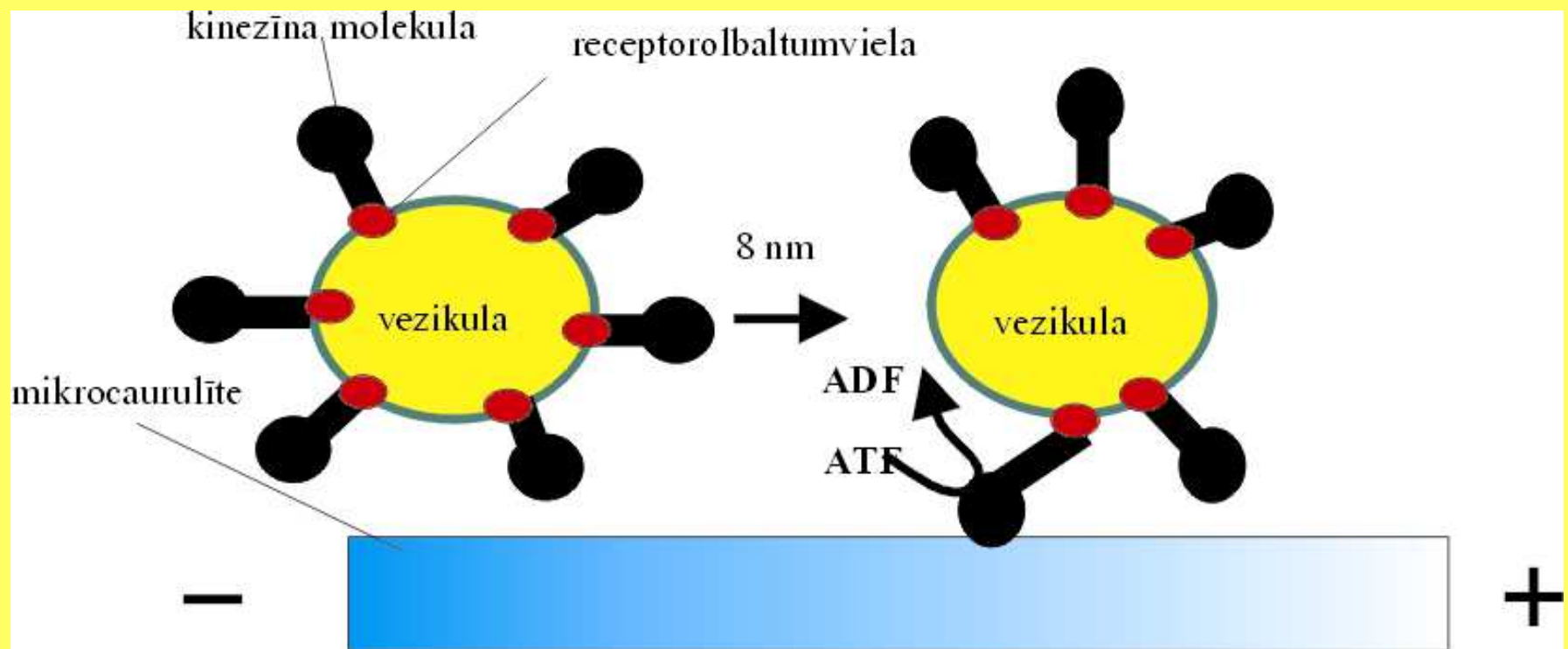
Gandrīz visās eikariotu šūnās makromolekulu, vezikulu un organellu transportu nodrošina mikrocaurulītes. Dažos gadījumos to pagarināšanās un saīsināšanās nodrošina pārvietošanu. Tomēr parasti to veic motorās olbaltumvielas, kas vienlaicīgi var pievienoties mikrocaurulītei un transportējamam objektam. Motorās olbaltumvielas pieder pie divām grupām. Vienas sauc par **dineīniem**, otras par **kinezīniem**. Katrā grupā ietilpst dažāda lieluma un nedaudz atšķirīgas aminoskābju secības polipeptīdu ķēdes.

Vielu un organelļu transports,
izmantojot mikrocaurulītes

**Dineīns nodrošina vielu transportu no šūnu
perifērijas uz šūnu centru.**

Kinezīns no šūnu centra uz perifēriju.

Vielu un organelļu transports, izmantojot mikrocaurulītes

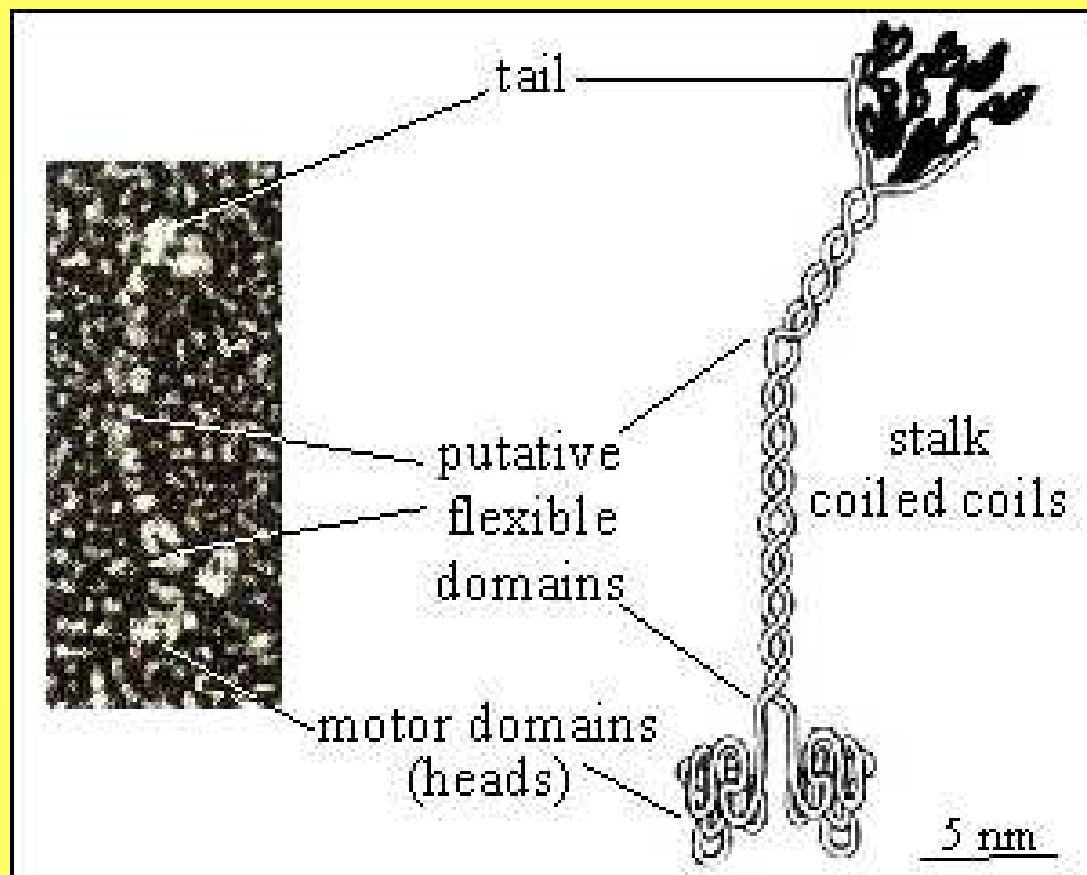


Kinezīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā

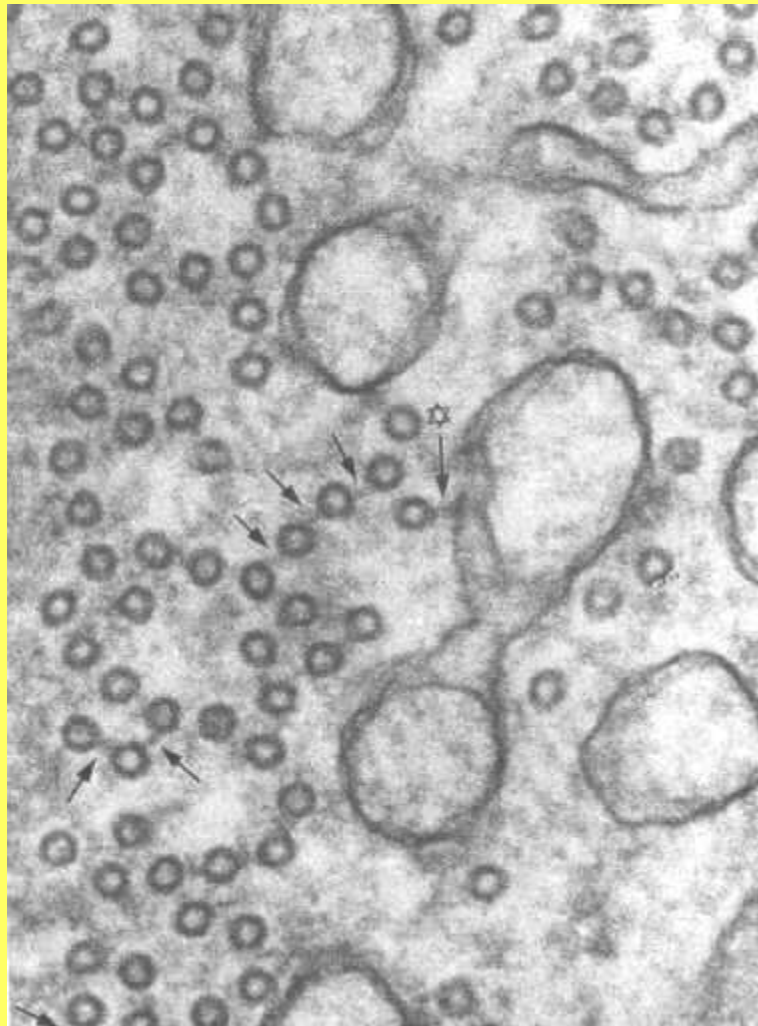
Kinezīns ir viena no visvairāk pētītajām motorajām olbaltumvielām, kas ir saistīta ar mikrocaurulītēm. Mūsdienu mikroskopijas metodes ļauj *in vivo* apstākļos novērot pat 30 nm lielu vezikulu pārvietošanas mehānismus. Konstatēts, ka vezikulas pārvietojas gar atsevišķām mikrocaurulītēm. Visgarākais ceļš, ko nodrošina kinezīna molekulas, ir nervu šūnās, no šūnas centrālās daļas uz aksonu galiem. Tas nav visātrākais zināmais vielu transporta veids. Šajā gadījumā vezikulas tiek pārvietotas ar ātrumu $5 \mu\text{m/s}$. Tas nodrošina vezikulu un organellu kustību no mikrocaurulīšu "-" gala uz "+" galu, t.i., no mikrocaurulīšu organizējošajiem centriem uz šūnas perifēriju. Tas piedalās arī organellu transportā mitozes laikā.

Lai viena kinezīna molekula pārvietotu vezikulu $40 \mu\text{m}$, nepieciešama apmēram 5000 ATF molekulu hidrolīze.

Kinezīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā



Kinezīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā



Kinezīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā

Kinezīna molekula ir ūdenī šķīstoša olbaltumviela, kas sastāv no četrām subvienībām: divām vieglajām α ķēdēm un divām smagajām ķēdēm. Molekulas garums ir apmēram 110 nm. Karboksilterminālajā daļā ir vieglās ķēdes, aminoterminālajā - smagās ķēdes. Smagās ķēdes satur domēnus, kas ļauj pievienot ATF un mikrocaurulītes. Savukārt vieglajām ķēdēm ir domēni, kas nodrošina pievienošanos pie īpašām receptorolbaltumvielām, kas var atrasties dažādu organelļu un vezikulu membrānās. Tādējādi šai molekulai ir funkcionāli līdzīgas zonas, kā miozīna I molekulām.

Kinezīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā

Analizējot kinezīna molekulāro uzbūvi, konstatēts, ka dažādās šūnās ir sastopamas četras molekulu apakšgrupas. Vienas grupas pārstāvji var nodrošināt arī kinezīna molekulu transportu mikrocaurulīšu "-" gala virzienā.

Kinezīna molekulas pievienošanās pie mikrocaurulītes izmaina molekulas konformāciju un stimulē ATF-āzes aktivitāti. Atšķirībā no citām motorajām olbaltumvielām, ATF ļauj kinezīnam piestiprināties pie mikrocaurulītēm. Savukārt ATF hidrolīze izraisa atdalīšanos. Teorētiski vezikulu var pārvietot viena molekula. Taču caurmērā pēc 1 - 2 μm vezikula atdalās no mikrocaurulītes.

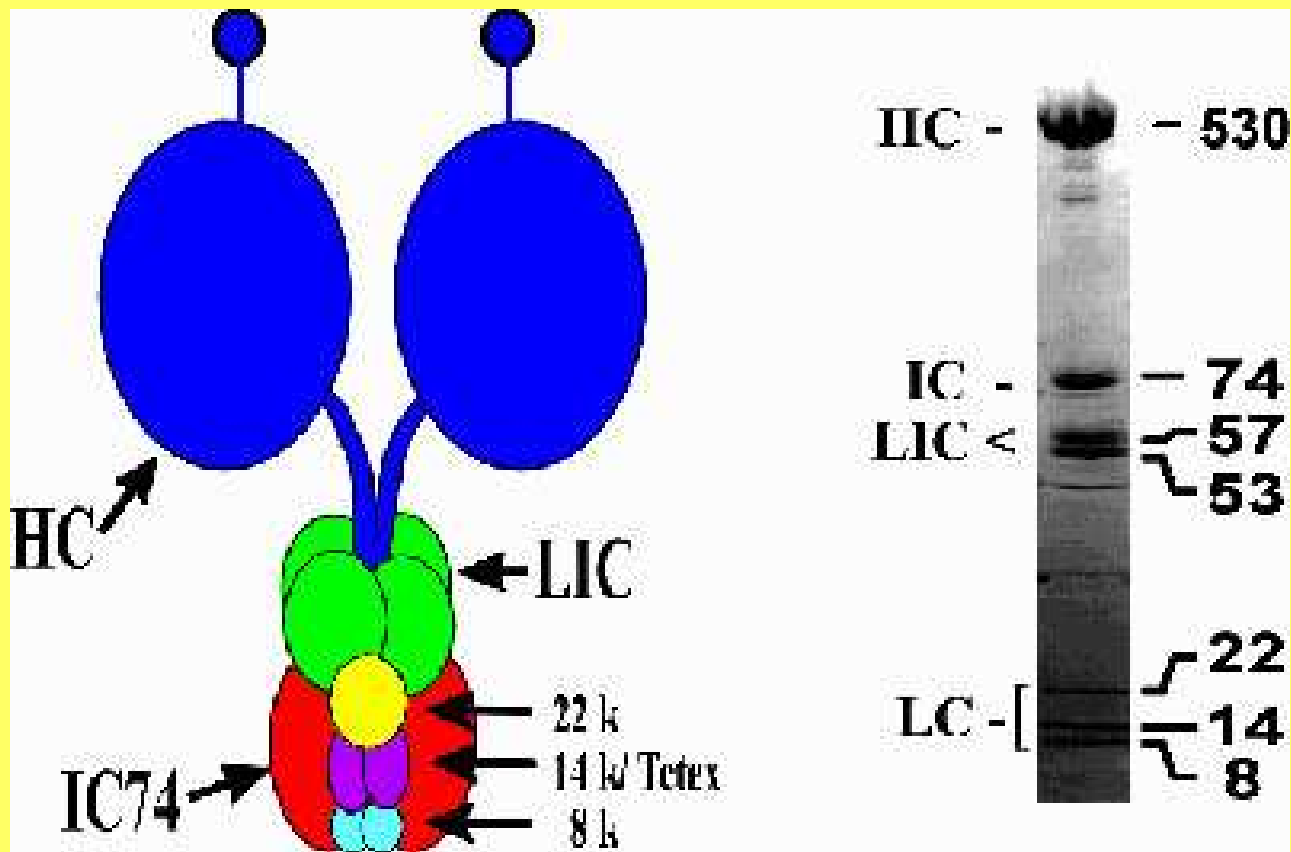
Dineīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā

Dineīnu vispirms atklāja viciņās un nervu šūnu aksonos. Tas notika, konstatējot, ka nervu šūnās kinezīna molekulas spēj pārvietot vezikulas tikai vienā virzienā. Tādēļ mēģināja izdalīt olbaltumvielas, kas varētu nodrošināt vielu transportu pretējā virzienā. No dažādām šūnām ir izdevies izdalīt olbaltumvielu kompleksus, kas veic šo funkciju. To veido dineīnu grupas olbaltumvielas, kurām ir ļoti atšķirīga uzbūve.

Dineīna uzbūve un tā loma vezikulārajā transportā

Dineīnus iedala divās galvenajās grupās: **citoplazmas dineīni** un **aksonemālie (flagellārie) dineīni**. To molekulmasa ir apmēram 1 miljons daltonu, un tos veido divas vai trīs smagās ķēdes. Bez tām vēl ir vairākas vidējās un vieglās ķēdes. To sastāvs un veidi pagaidām ir maz pētīti. Smago ķēžu skaits atbilst globulāro galvas daļu skaitam. Ir izdevies izolēt un attīrīt citoplazmas dineīna molekulas gadījumā, ja ir divas smagās ķēdes. Tad elektronu mikroskopā ir redzams, ka citoplazmatiskā dineīna molekula sastāv no divām galvas daļām un divām gandrīz identiskām smagajām ķēdēm.

Dineīna uzbūve



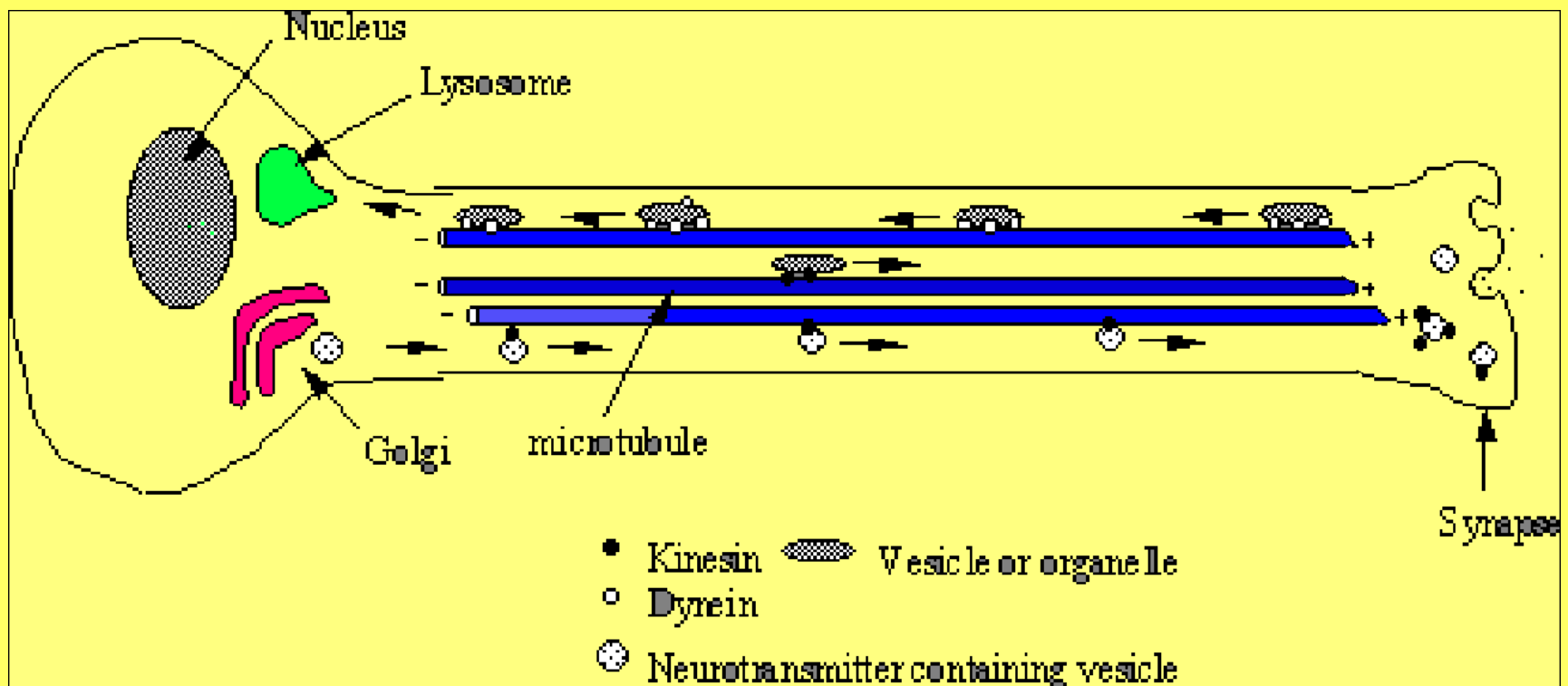
<http://hsc.virginia.edu/medicine/basic-sci/cellbio/kkp.htm>

Dineīna loma vezikulārajā transportā

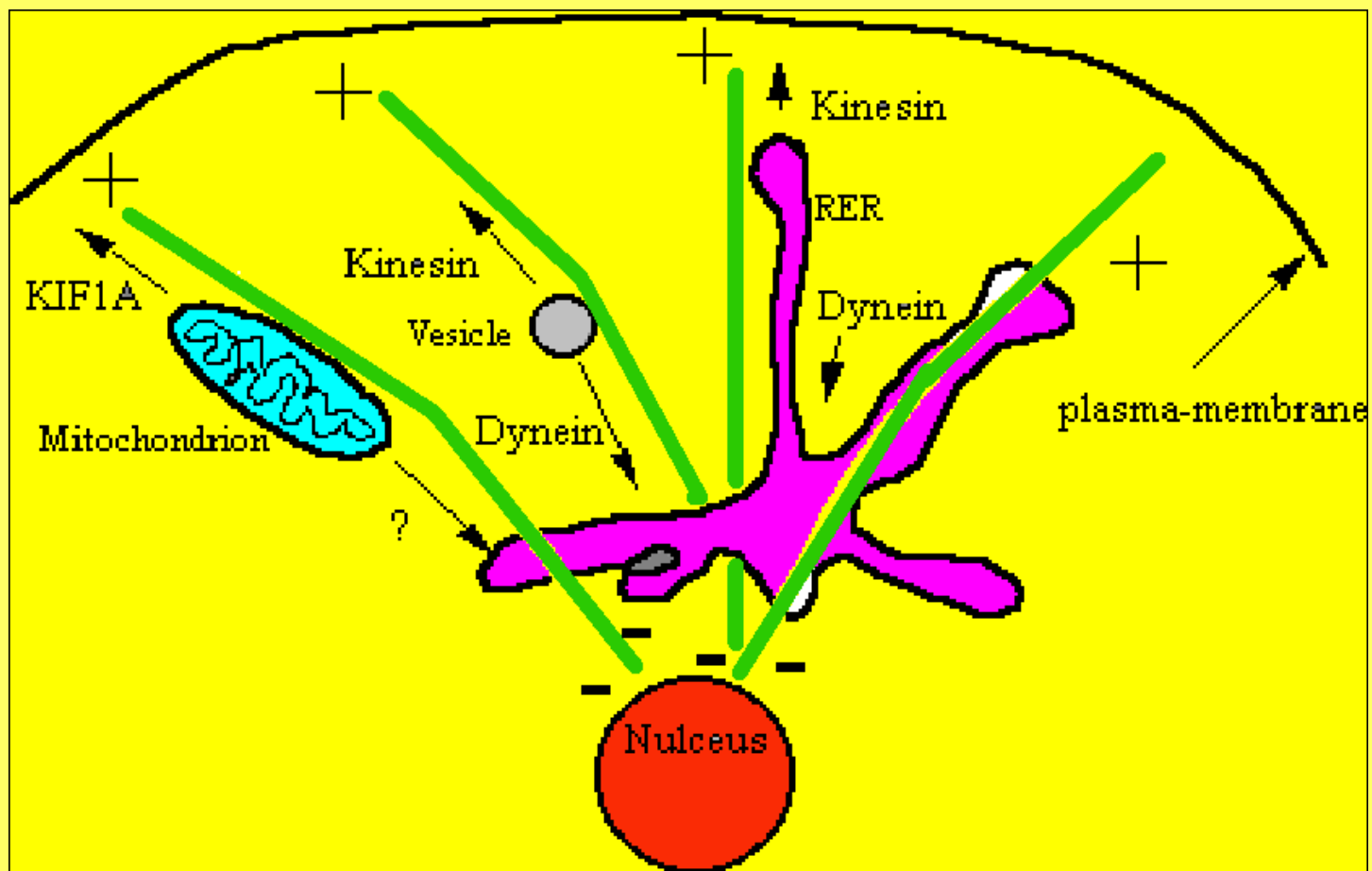
Citoplazmatiskā dineīna aktivitāti regulē polipeptīdu komplekss. To sauc par **dinaktīna kompleksu**. Dinaktīna kompleksu veido desmit polipeptīdi. Uzskata, ka tas nodrošina dineīna molekulas pievienošanu membrānām un saistīšanos ar mikrofilamentiem.

Citoplazmatiskajam dineīnam arī var būt apakšgrupas. Viena no tām saistās ar diktiosomām un vezikulām, savukārt otra atrodas kodola tuvumā. Tādējādi tās piedalās endosomu transportā no plazmatiskās membrānas uz lizosomām un arī membrānu un vezikulu cirkulācijā starp endoplazmatisko tīklu un diktiosomām.

Dineīna un kinezīna loma vezikulārajā transportā



Dineīna un kinezīna loma vezikulārajā transportā

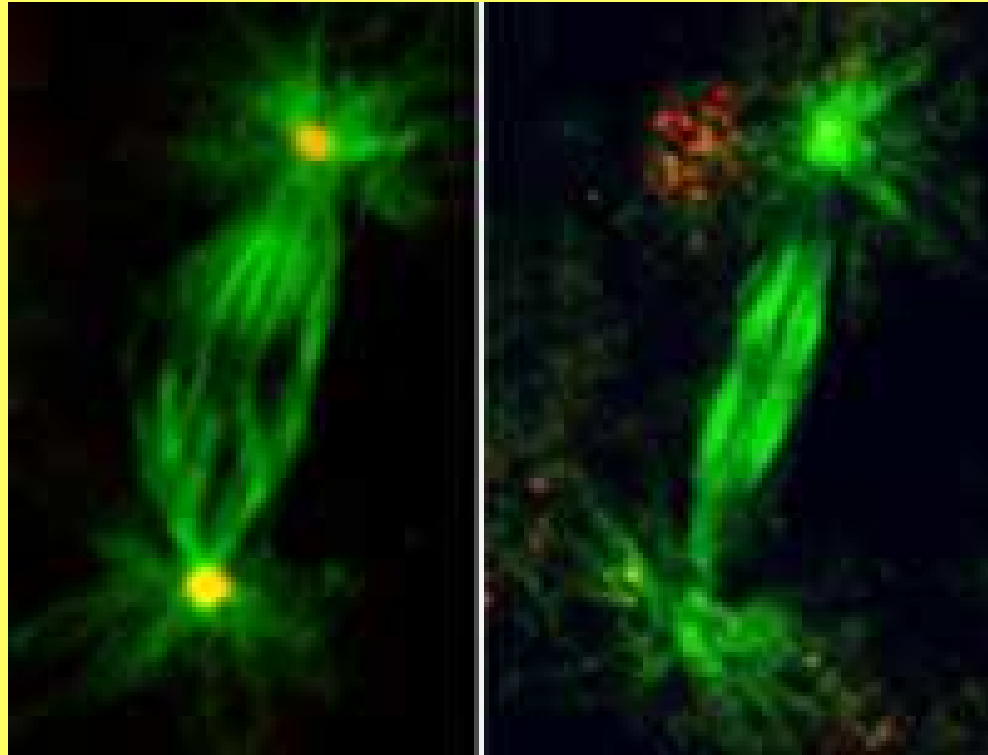


Mikrocaurulītes organizējošie centri

Mikrocaurulītes visās eikariotu šūnās dažās zonās ir apvienotas un veido vairāk vai mazāk kompaktas struktūras, no kurām starveidīgi atiet mikrocaurulītes:

- dzīvnieku šūnā tāda struktūra ir **centrosoma**,
- vienšūņiem - **bazālais ķermenītis**,
- daudzām sēnēm - **vārpstu veidojošais ķermenis**,
- augiem - **kodola apvalka ārējā membrāna**.

Mikrocaurulītes organizējošie centri



- Differential expression of two gamma-tubulin isoforms during gametogenesis and development in *Drosophila*
- P. G. Wilson, Y. Zheng, C. E. Oakley, B. R. Oakley, G.G. Borisy, and M. T. Fuller *Developmental Biology*, 184(2): 207-221, 1997

Mitozes laikā mikrocaurulīšu organizējošie centri nodrošina dalīšanās vārpstas izveidošanos. Interfāzes laikā tās veido centru, kas ir atbildīgs par mikrocaurulīšu orientāciju un novietojumu šūnā. Gadījumā, ja stresa faktori liek strauji izmainīt organoīdu un vielu transporta virzienus, vai arī, ja šūnas apstrādā ar vielām, kas depolimerizē mikrocaurulītes, tās saglabājas mikrocaurulītes organizējošos centros. Pēc brīža var veidoties jaunas mikrocaurulītes, kuru orientācija atšķirsies no iepriekšējās. Mikrocaurulīšu organizējošie centri parasti ir novietoti šūnas centrā.

Mikrocaurulītes organizējošie centri

Dzīvnieku šūnas var mehāniski pārdalīt tā, ka viena šūna satur centrosomu, bet otra nē. Tās šūnas centrā, kurai trūks centrosomas, sakoncentrēsies sākotnēji haotiski novietotās mikrocaurulītes, izveidojot mikrocaurulīšu organizējošo centru, kas nesatur centriolas. Augiem mitozes sākumā izveidojas centrosomām līdzīgi veidojumi, kas nesatur centriolas. Tie migrē uz šūnas poliem un veido dalīšanās vārpstu. Mikrocaurulīšu organizējošo centri satur īpašu tubulīna molekulu grupu - γ tubulīnus. Tas, acīmredzot, nodrošina jaunu mikrocaurulīšu nukleāciju.

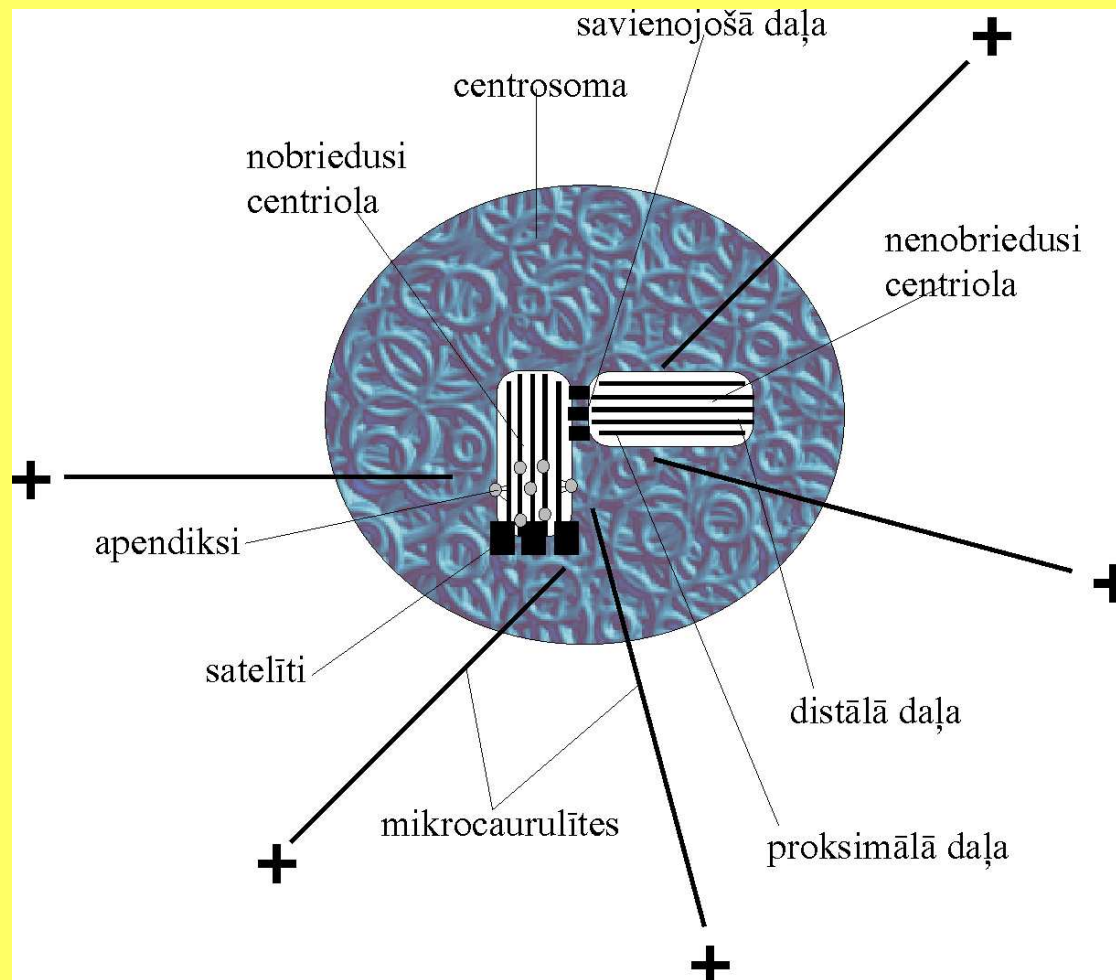
Centriolas

Dzīvnieku šūnās visbiežāk ir novērojamas centrosomas. Tās ir lodveida struktūras, kas satur amorfu matriksu un divas centriolas. Matriksa olbaltumvielu sastāvs un organizācija vēl ir maz izpētīts. Centrosomā atrodas divas savstarpēji perpendikulāri novietotas centriolas. Centriolas sastāv no mikrocaurulīšu tripletiem, kas ir apvienoti cilindra veida struktūrā. Centriolas diametrs ir no 0,2 - 0,4 μm . Centriolām izšķir proksimālo galu - to, kas ir vistuvāk otrai centriolai, un distālo galu. Abas centriolas nav vienādas. Vienu nosacīti sauc par nobriedušu, bet otru - par nenobriedušu centriolu.

Centriolas

Nobriedušas centriolas distālās daļas mikrocaurulītes no ārpuses ir klātas ar olbaltumvielām - satelītiem un apendiksiem. Abu centriolu proksimālās daļas savieno nelieli pavedieni. To molekulārā uzbūve ir neskaidra. Nenobriedusī centriola arī ir saistīta ar jaunu mikrocaurulīšu nukleāciju. Šajā centrosomas daļā mitozes laikā ir augsta γ -tubulīna koncentrācija. Mikrocaurulītēm, kas starveidīgi iet ārā no šīs centrosomas zonas, "-" gals atrodas centrosomā, bet "+" gals citoplazmā.

Centriolas



Centrosomas uzbūve.

Centriolas

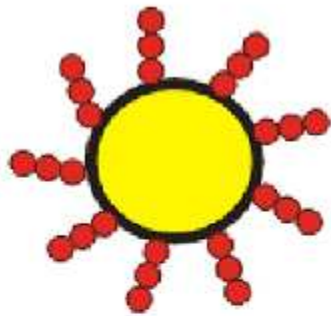


Centriolas

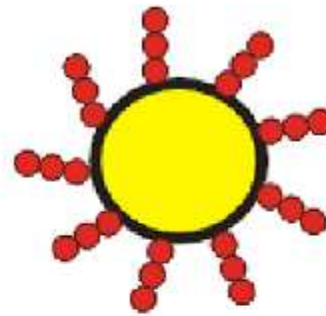
Centriolas veido mikrocaurulīšu kūlīšu komplekss. Kompleksu veido **deviņi mikrocaurulīšu tripleti**. Tripletā izšķir **A, B un C mikrocaurulītes**. Apskatot centriolu iekšējo uzbūvi, var redzēt, ka tā atšķiras gan nobriedušām un nenobriedušām centriolām, gan arī centriolas proksimālajam un distālajam galam. Nenobriedušas centriolas proksimālajā daļā var redzēt, ka tās centrā atrodas mikrocaurulīte, kas ir starveidīgi savienota ar visu deviņu tripletu A mikrocaurulītēm. Turklāt, centriolu proksimālajā daļā tripletu A un C caurulītes ir savienotas. Skatoties šķērsgriezumā, redzams, ka distālajā daļā centriolu iekšpusi izklāj blīvs cilindra veida slānis.

Centriolas

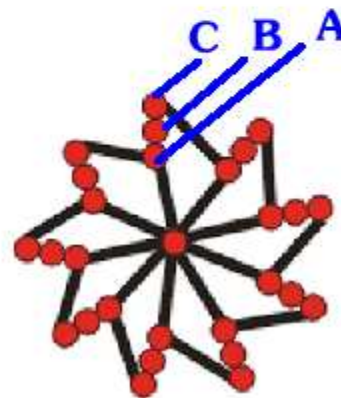
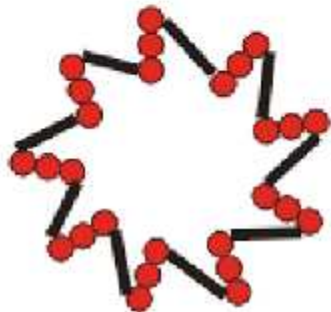
nobriedusi centriola



nenobriedusi centriola



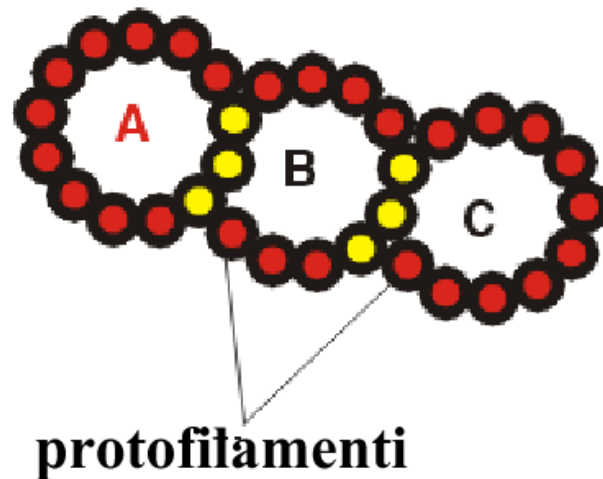
distālā
daļa



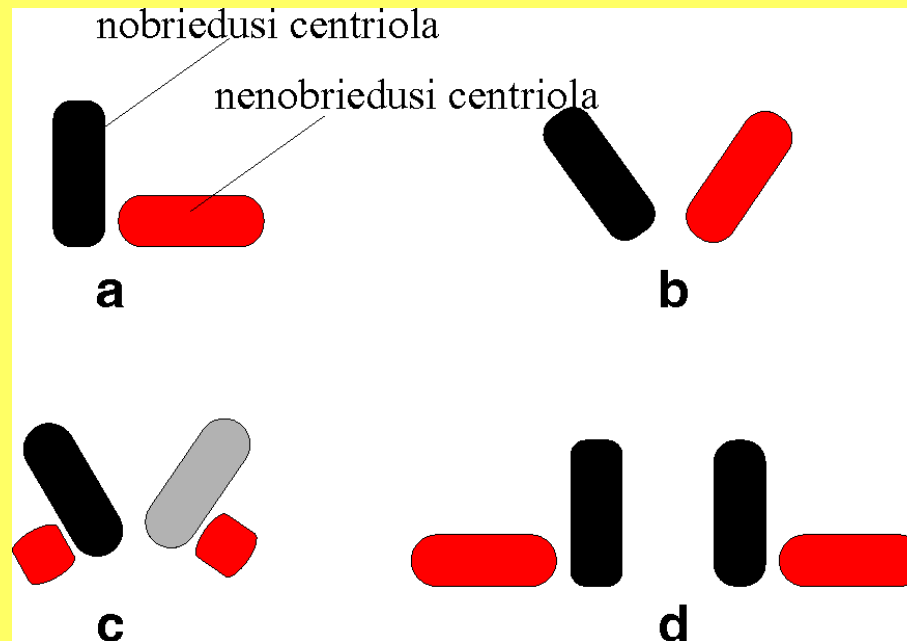
proksimālā
daļa

Centriolas

- **Tripleti ir izkārtoti gredzenveidīgi un ir savstarpēji savienoti. Perifērajos mikrocaurulīšu tripletos mikrocaurulītes nav vienādas. Centram tuvāko apzīmē ar A, vidējo ar B, bet ārējo ar C. Iekšējo mikrocaurulīti veido 13 protofilamenti, līdzīgi kā citoplazmas mikrocaurulītēs. Ārējo un vidējo mikrocaurulīti veido tikai 10 protofilamenti. Tas ir tādēļ, ka, apvienojoties saskarsmes plaknē, tām ir viena kopīga sienīņa.**

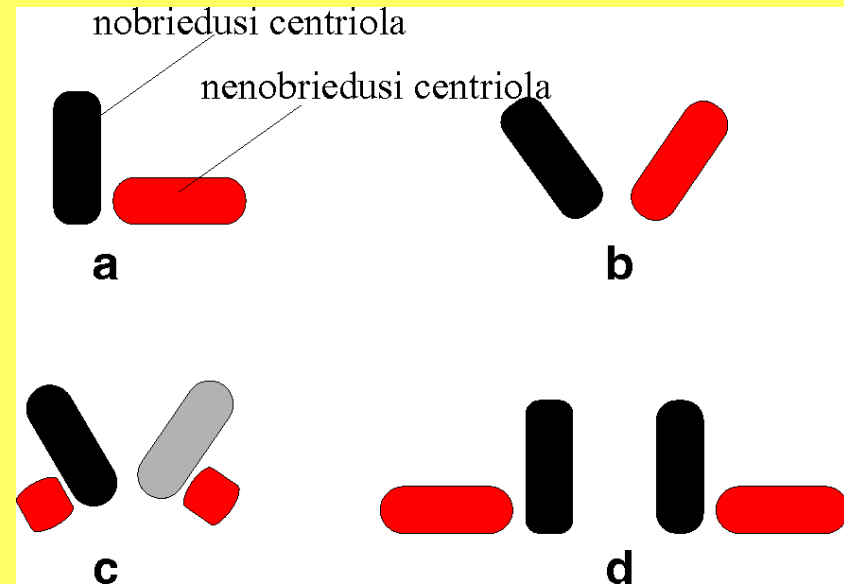


Centriolu dalīšanās



Centriolas pirms mitotiskās dalīšanās dubulto. Pēc tam mitozes sākumā šūnas polos nostājas divi centriolu komplekti. Pēc citokinēzes meitšūnas saņem pa vienam komplektam. Centriolu dubultošanās parasti notiek no S - G₂ periodu laikā. Tomēr atsevišķos gadījumos tā vēl turpinās pat mitozes sākumā. Centriolas dalīšanās sākumā izmaina savu novietojumu viena pret otru. To leņķis kļūst šaurāks par 90°.

Centriolu dalīšanās

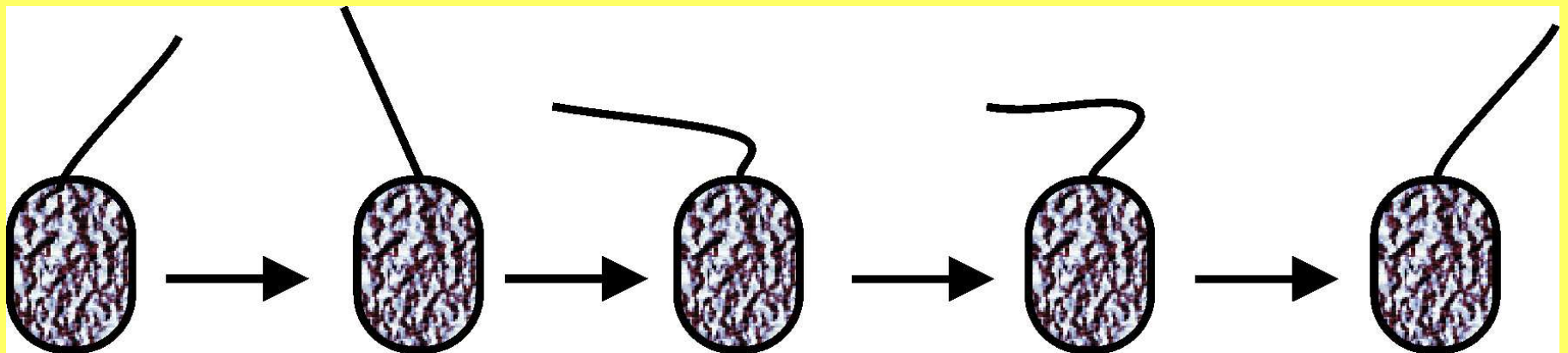


- **Katrai no centriolām perpendikulārā virzienā sāk veidoties jauna centriola. Mātcentriola kalpo kā matrica, kas palīdz pareizā veidā polimerizēt meitcentriolu. Bāzālā ķermenīša dalīšanās noris līdzīgi. Gadījumos, kad polimerizācija ir traucēta, izveidojas nepareizs mikrocaurulīšu novietojums, un tas var saglabāties vairākās paaudzēs.**

Skropstiņas, viciņas un bazālais ķermenītis

Skropstiņas ir smalki pavedieni, kuru diametrs ir apmēram 0,25 μm . To garums svārstās dažādos audos un sugās, bet parasti ir apmēram 3 - 5 μm . To centrālo daļu veido mikrocaurulīšu kūlītis, bet ārējo daļu - irdens matrikss, kas ir ietverts plazmatiskajā membrānā. Skropstiņas ir novērojamas vairākos dzīvnieku audu tipos, viensūņos un zemākajos augos. Līdzīga iekšējā uzbūve ir arī eikariotu šūnu viciņām, tikai tās ir daudz garākas un sasniedz pat 200 μm .

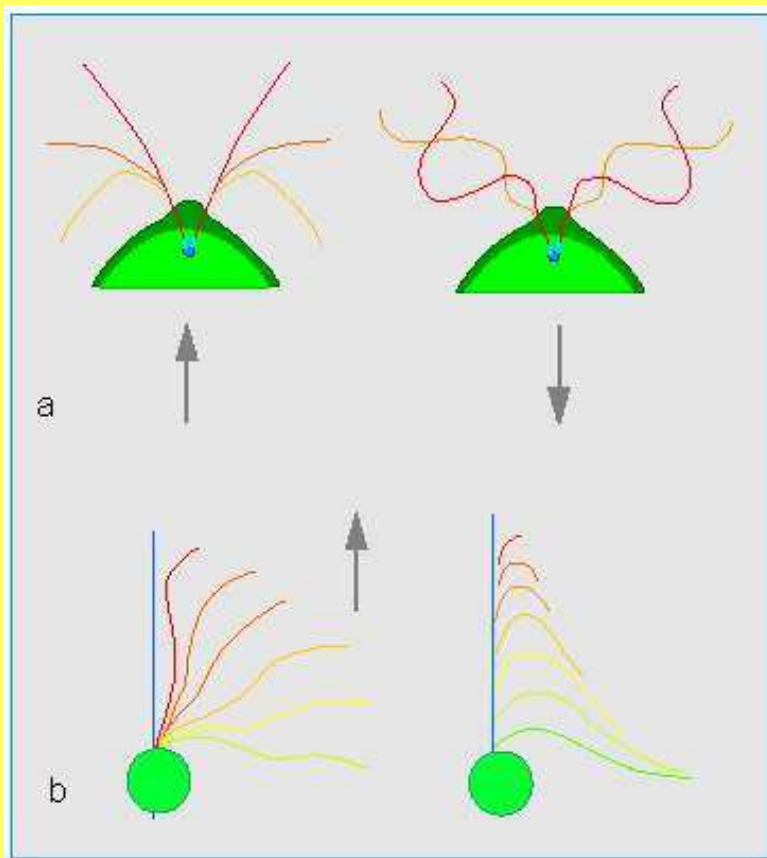
Skropstiņas un viciņas



Viciņas un skropstiņas var viļņveidīgi kustēties.

Skropstiņu gadījumā kustība var būt sinhrona ne tikai vienas šūnas viciņām, bet arī blakus novietotajām šūnām. Skropstiņu un viciņu kustībā var izšķirt vairākus etapus.

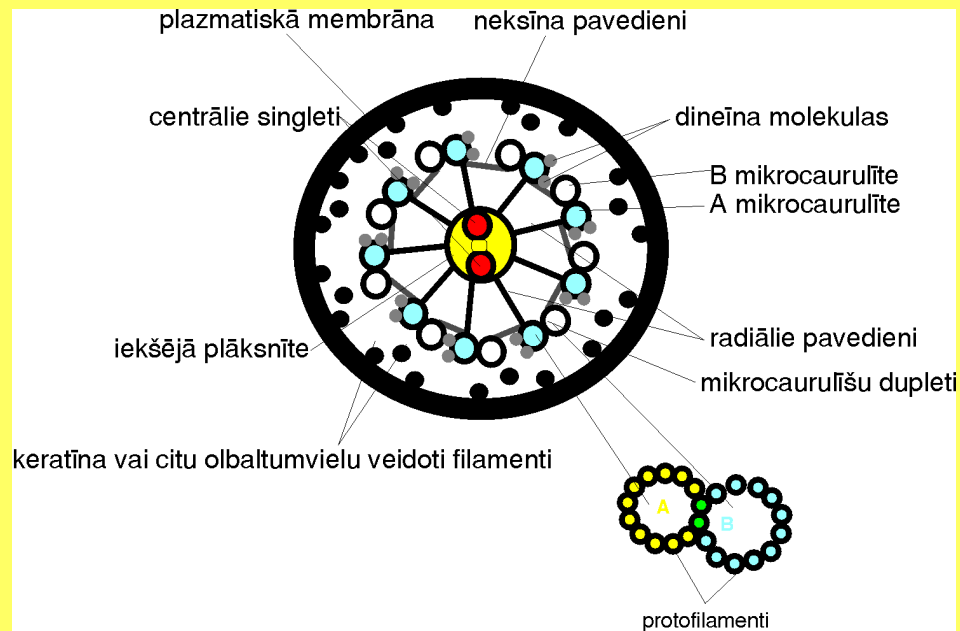
Viciņas kustības



Dinofītaļģes *Chlamydomonas* sp. vicinā taisnvirziena kustības (kreisajā pusē uz priekšu, labajā - atpakaļ) (B.M.KRIJKSMANN, 1925): a - pirmais kustības etaps; b - otrais kustības etaps.

Viciņas un skropstiņas

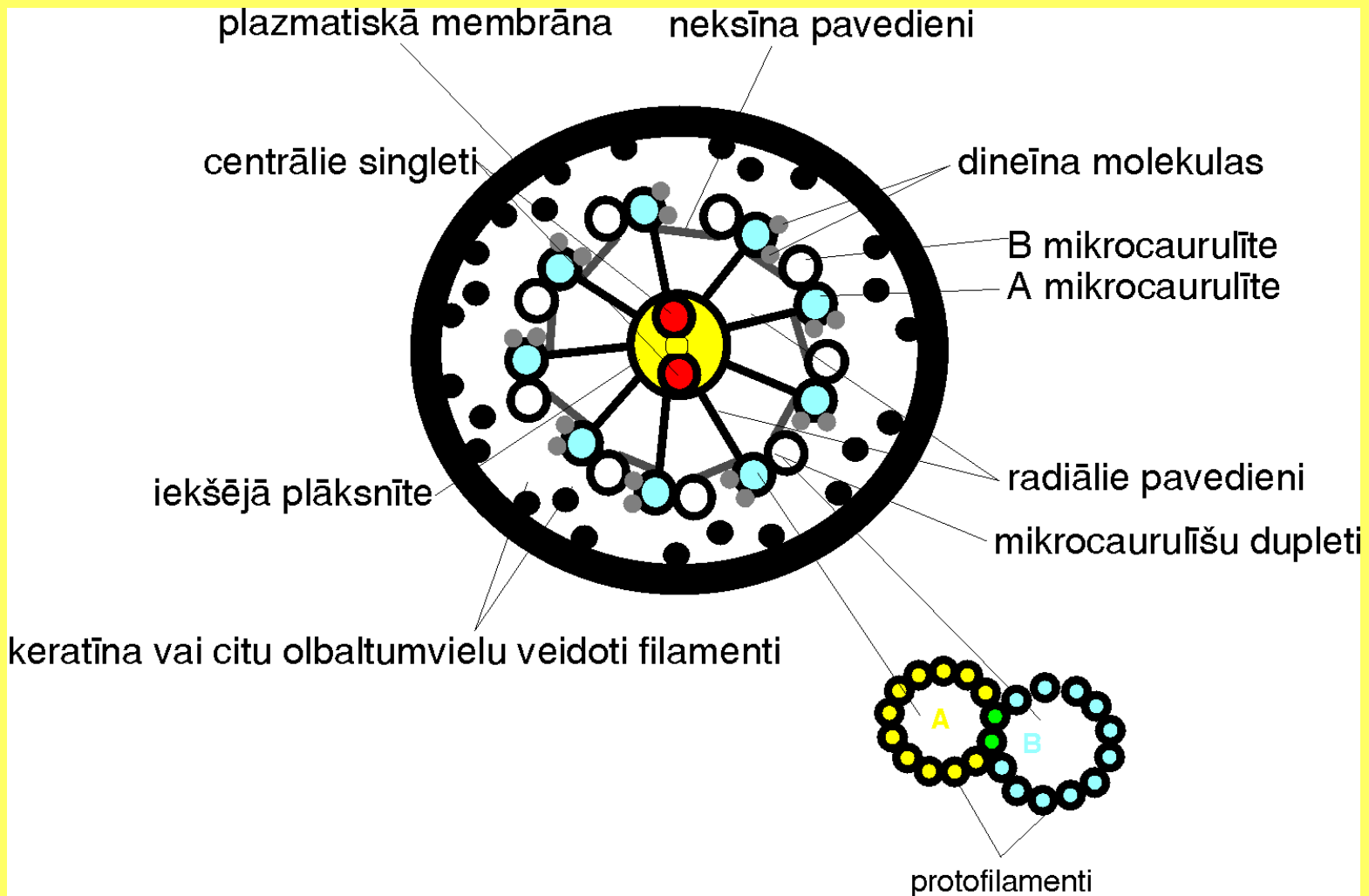
Kustības nodrošina mikrocaurulīšu kūlīša izmaiņas. Kūlīti veido deviņi mikrocaurulīšu dupleti. Tie ir izkārtoti gredzenveidīgi. Gredzena centrā atrodas vēl viens mikrocaurulīšu pāris, kas starveidīgi ir savienots ar perifērajām mikrocaurulītēm.



Viciņas un skropstiņas

Mikrocaurulīšu dupleti arī ir savstarpēji savienoti. Perifērajos mikrocaurulīšu dupletos mikrocaurulītes nav vienādas. Centram tuvāko apzīmē ar A, bet ārējo - ar B. Iekšējo mikrocaurulīti veido 13 protofilamenti, līdzīgi kā citoplazmas mikrocaurulītēs. Ārējo mikrocaurulīti veido tikai 11 protofilamenti. Tas ir tādēļ, ka, apvienojoties saskarsmes plaknē, tām ir viena kopīga sieniņa. Mikrocaurulīšu dupletus savieno olbaltumvielu pavedieni. No tiem vislabāk izpētīti ir neksīna pavedieni, kas savieno mikrocaurulīšu dupletus, veidojot gredzenveida struktūru.

Viciņas shematisks attēls

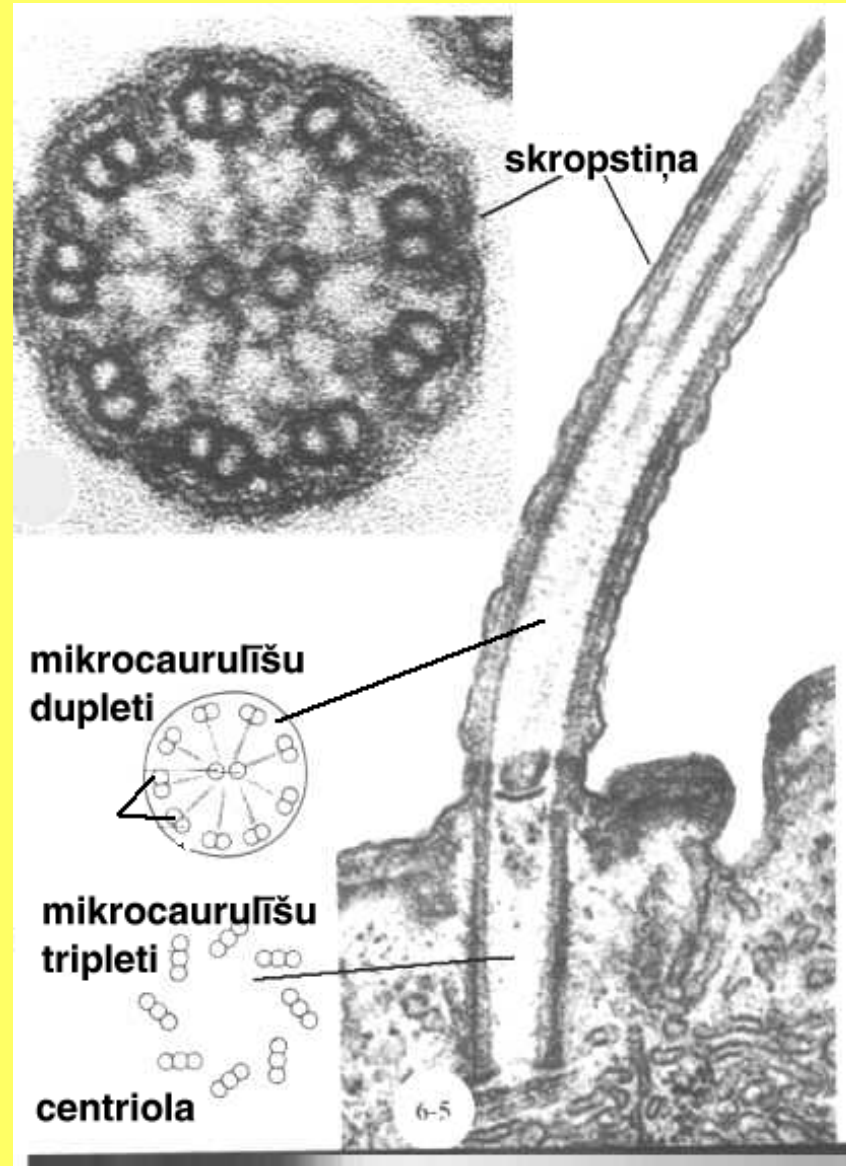


Viciņas un skropstiņas

Iekšējā cilindra, tāpat arī radiālo pavedienu, uzbūve ir neskaidra.

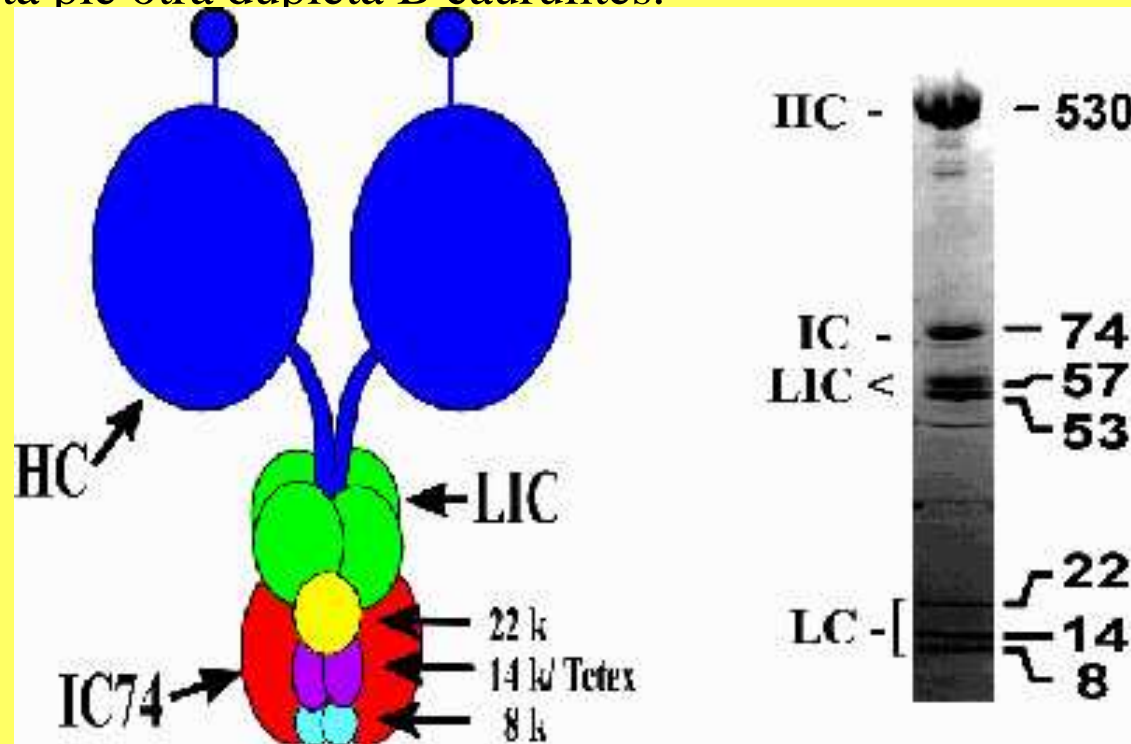
Starp plazmatisko membrānu un perifēro mikrocaurulīšu dupletiem ļoti bieži atrodas dažādu olbaltumvielu pavedieni. Dažādās organismu grupās tie ir ļoti atšķirīgi. Novēroti ir arī keratīna starpfilamenti. Parasti pavedieni ir paralēli viciņai. Uzskata, ka tie nav saistīti ar viciņu un skropstiņu kustībām. To galvenais uzdevums ir palielināt viciņu mehānisko izturību un elastību.

Viciņas un skropstiņas



Viciņu dineīns

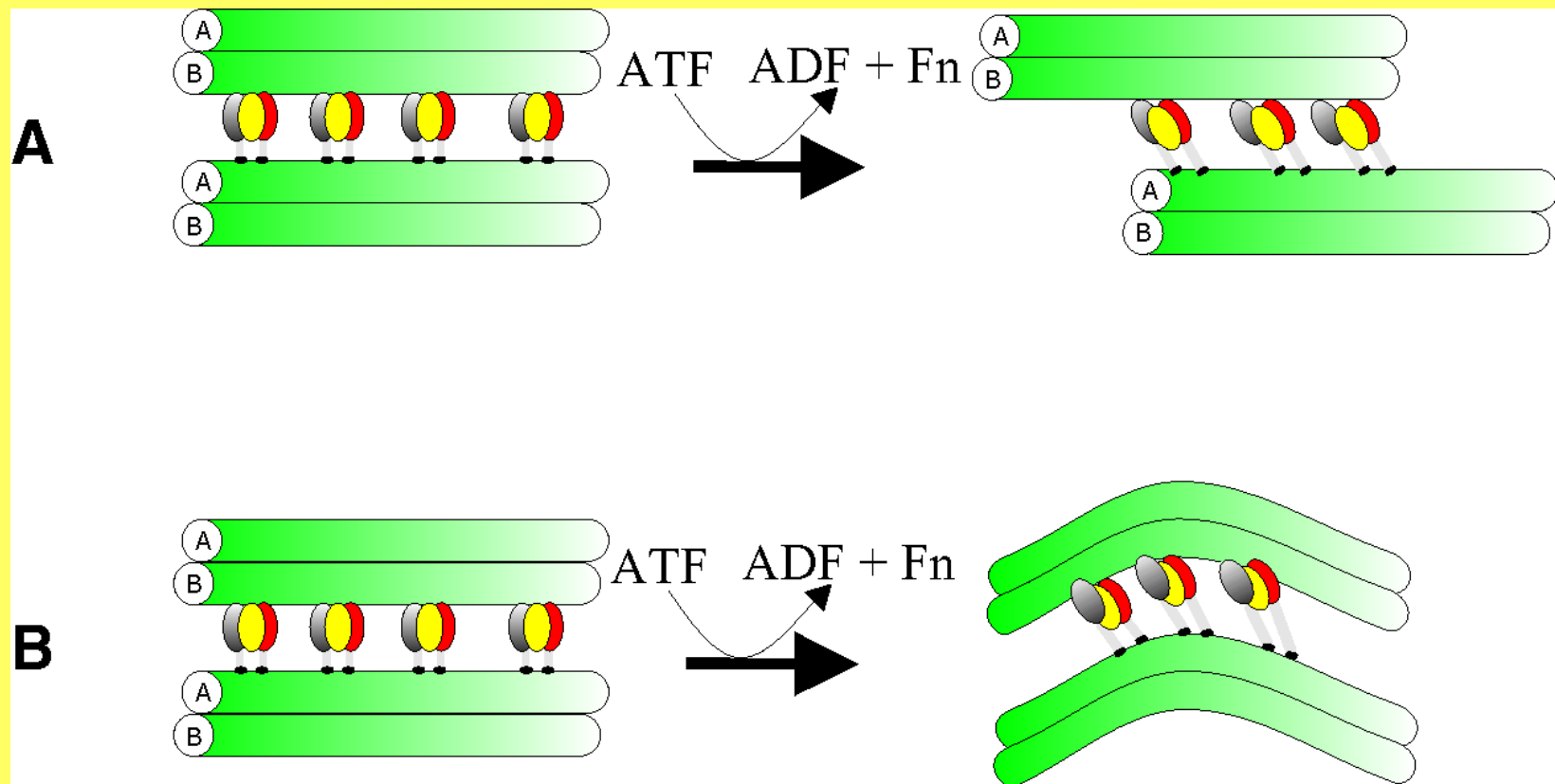
Pie mikrocaurulītēm pievienojas arī dineīns. Skropstiņu un viciņu dineīns atšķiras no citoplazmā sastopamā. Skropstiņās un viciņās tas ir veidots no liela polipeptīdu kompleksa, kura molekulmasa ir apmēram 2 miljoni daltonu. Dineīna karboksilterminālā astes daļa vienmēr ir saistīta ar A caurulīti. Savukārt galvas daļa, kas satur ATF-āzes, ir pievienota pie otra dupleta B caurulītes.



Viciņu dineīns

In vitro apstākļos no kūlīšiem var atdalīt dupletus savienojošās olbaltumvielas un pievienot dineīnu. Tādā gadījumā dineīns pārbīdīs vienu mikrocaurulīšu dupletu attiecībā pret otru. Šis process patērē ATF enerģiju. Taču *in vivo* apstākļos mikrocaurulīšu dupleti ir savienoti. Tādēļ dineīna sinhrona pārvietošanās izraisa mikrocaurulīšu kūlīša saliekšanos. Tā kā šis process notiek pakāpeniski dažādās skropstiņas vai viciņas zonās, var novērot viļņveida kustību.

Viciņu dineīns



Mikrocaurulītēm piesaistītās olbaltumvielas

Pie tubulīna var pievienoties trīs olbaltumvielu grupas. Pirmo grupu veido mikrocaurulītēm pievienotās olbaltumvielas (MPO), tās reizēm sauc arī par strukturālajām MPO, jo tās stabilizē tubulīna molekulas, un var būt saistītas ar tām vairākos polimerizācijas un depolimerizācijas ciklos.

Otru grupu veido motorās olbaltumvielas. Tās sauc par motorajām olbaltumvielām tādēļ, ka, izmantojot ATF hidrolīzē iegūto enerģiju, tās slīd pa mikrocaurulītēm. Tās ļoti bieži ir cieši piesaistītas pie mikrocaurulītēm. Tomēr tās var vieglāk atdalīt kā pirmās grupas olbaltumvielas.

Mikrocaurulītēm piesaistītās olbaltumvielas

Trešo grupu veido heterogēna olbaltumvielu grupa. Tās ir ciešāk piesaistītas mikrocaurulītēm nekā motorās olbaltumvielas. Tajās ietilpst glikolītiskie fermenti (aldolāze u.c.), kināzes (proteīnkināze A u.c.), olbaltumvielu biosintēzē izmantojamās olbaltumvielas (elongācijas faktors EF α un pat ribosomas), olbaltumvielas, kas pievienojas membrānu receptoriem (dinamīns u.c.), ribonukleoproteīni. Šo molekulu mijiedarbības mehānismi ir nepilnīgi noskaidroti, tomēr tie atspoguļo citoskeleta lomu daudzu citoplazmas olbaltumvielu telpiskajā novietošanā.

Mikrocaurulītēm pievienotās olbaltumvielas

Daudzas slimības ir saistītas ar mutācijām gēnos, kas kodē mikrocaurulītēm pievienojamās olbaltumvielas. Visvairāk pētījumi ir veikti ar olbaltumvielu tau. Tā stabilizē mikrocaurulītes aksonos un līdz ar to nodrošina arī aksonālo transportu. *In vitro* apstākļos tau veic vairākas funkcijas. Tā pievienojas mikrocaurulītēm un veicina to nukleāciju un elongāciju. Tas traucē to depolimerizāciju un nodrošina mikrocaurulīšu apvienošanos paralēlos kūlīšos. Tau olbaltumvielām var būt dažādas formas, kuras var atrasties dažādos audos. Alcheimera slimības gadījumā tau molekulas ir apvienotas agregātos un daudzos gadījumos arī fosforilētas. Tas neļauj tām apvienoties ar mikrocaurulītēm. Līdz ar to ir traucēts aksonālais vielu transports.

Mikrocaurulītes augu šūnās

Mikrocaurulīšu
kortikāls
novietojums
augošās šūnās:

- zils- celuloze;
- zaļš - tubulīns.

