

Membrán struktúrák

A biológiai membránok kulcsfontosságú alkotók a sejtek életében:

1. A sejteket **plazmamembrán** határolja és alapvető szerepet játszik abban, hogy a sejtek belső összetétele eltér a környezetük összetételétől.
2. Eukarióta sejtekben pedig **belső membrán struktúrák** (ER, Golgi, mitokondrium stb.) is vannak, minek következtében az organelumok és a citoszól eltérő összetételűek.

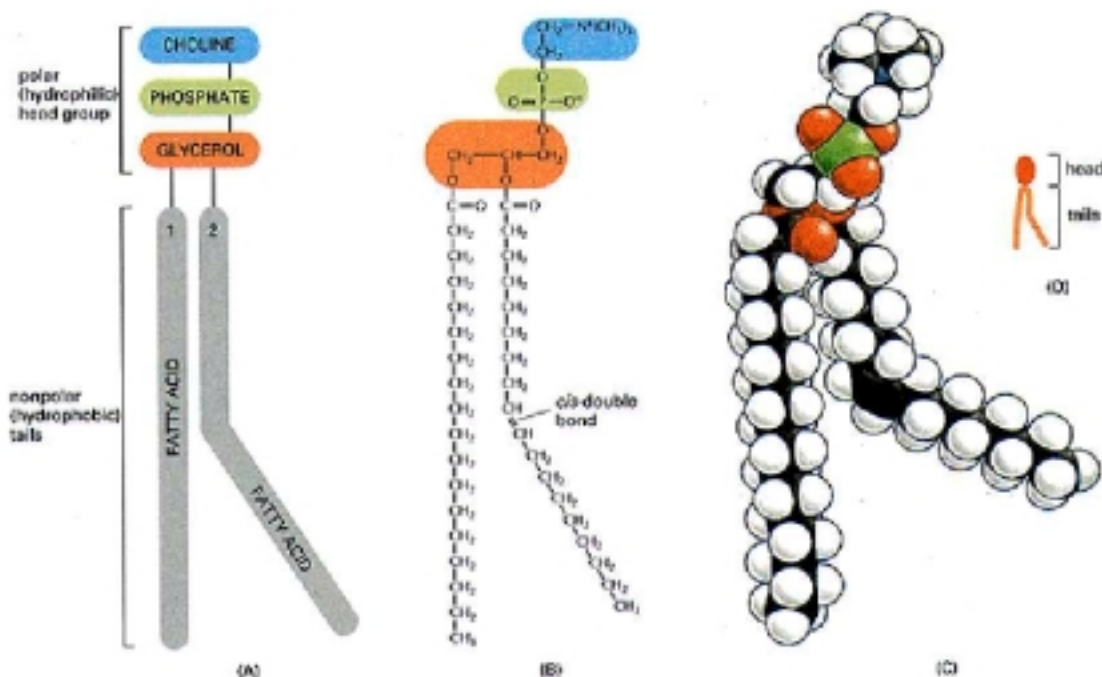
Minden biológiai membránnak **egységes, általános struktúrája** van (kivéve: ősbaktériumok membránja): nem kovalens kölcsönhatásokkal összetartott lipidekből és fehérjékből álló vékony film. A lipidek a biológiai membrán alapvázát, a fehérjék pedig a specifikus tulajdonságokat biztosítják.

A biológiai membránt alkotó lipidek amfipatikus molekulák

A lipidek nem oldódnak vízben csak szerves oldószerben. A lipidek **amfipatikus** molekulák és ez a görög szó azt jelenti, hogy "mindkettőt tolerálja". A molekula egyik vége (fej) hidrofil (poláros), a másik vége (farok) pedig hidrofób (apoláros).

A biológiai membránban **foszfolipidek** fordulnak elő, melyek az alábbi két részből épülnek fel (ld. 2-1. ábra):

1. poláris *fej* rész
1. két darab hidrofób szénhidrogén lánc (*farok*).



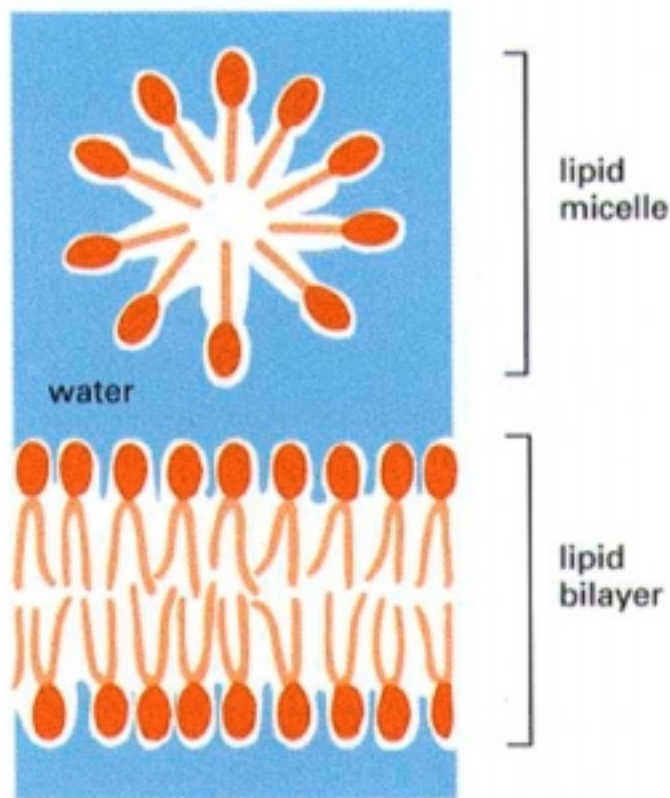
Az alapvegyület a **foszfatidsav**: egy glicerinnmolekula két zsírsavval észteresítve, melyhez még egy foszforsav is kapcsolódik. A molekula “farka” leggyakrabban 14-24 szénatomszámú zsírsavakból áll. Az egyik zsírsav általában egy vagy több *cisz* kettős kötést (telítetlen zsírsav) tartalmaz, és emiatt a szénhidrogén lánc megtörik.

A lánchossz és a telítettség fontos jellemzők, mert befolyásolják a foszfolipidek több tulajdonságát (ld. membrán fluiditás).

A foszfolipidek viselkedése vízben

Amennyiben a foszfolipideket víz veszi körül, akkor aggregálódnak, mégpedig úgy, hogy hidrofób ‘farkaik’ belülré kerülnek, a ‘fej’ pedig a víz felé néz. A foszfolipidek alapvetően kétféle struktúrát képezhetnek vizes oldatban (ld. 2-2. ábra), attól függően, hogy:

- milyen zsírsavak vannak bennük
 - milyen a hőmérséklet,
 - milyen ionok vannak jelen és
 - milyen a diszperzió módja:
1. egyrészt kb. 20 nm átmérőjű **gömb alakú micellát**:



2. másrészt **kettős réteget (bilayer)**.

A lipid kettős réteg szabad vége nem érintkezhet vízzel, mivel az termodinamikailag instabil, ezért azt eliminálni igyekszik (**önhegedő**

tulajdonságú). A lipid kettős réteg zárt kompartmentet alkot, amit **liposzómának** nevezünk. Ha a kettős réteget elszakítjuk, akkor visszaheged, ami a spontán képződési tulajdonságából is következik. A lipid kettős réteg **önhegedő tulajdonsága** ideális a biológiai membrán képzéséhez.

A lipid kettős réteg

A lipidek a biológiai membránokban kettős réteget alkotnak, és ez a biológiai membránok általános struktúráis alapja.

Ezt az elméletet számos megfigyelés ill. kísérlet támasztja alá:

1. Gorter és Grendel humán

vörösvértest (eritrocita) lipidjeit víz felszínére kiterítve azt tapasztalták, hogy unimolekuláris film keletkezik. A monolayer felszínét az eritrocita felületének **kétszeresének** találták. Mivel az eritrocitában nincsenek belső membrán struktúrák, ezért ez azt bizonyította, hogy a sejtmembránja egy lipid kettős réteg (**bilayer**).



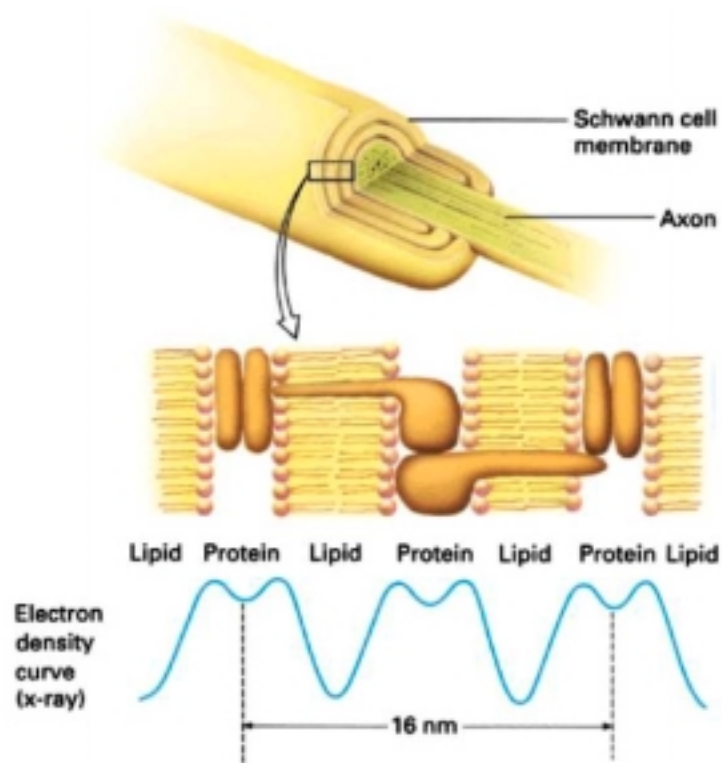
1. Elektronmikroszkópiában alkalmazott ozmium-tetroxidos festés a lipidek “fejéhez” kötődik. A keresztvágással készült vékony metszeten a sejtmembrán mint

két, vékony, párhuzamos sötét csík jelenik meg, miniatűr vasúti sínpárra emlékeztetve.

2. Az idegsejt Schwann-sejt membránjából kialakult mielin hüvelyén végzett röntgen-diffrakciós anyagsűrűség vizsgálat a 2-3. ábrán látható képet szolgáltatja.

3. Fagyasztva töréses elektronmikroszkópi

ás eljárás is bizonyítja, hogy sejtmembránban a lipidek kettős réteget alkotnak.



A lipid kettős réteg két-dimenziós folyadékként viselkedik

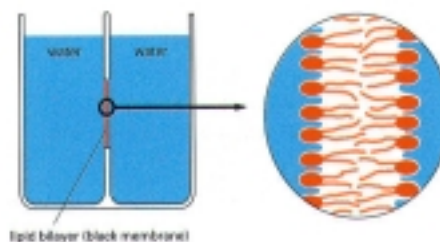
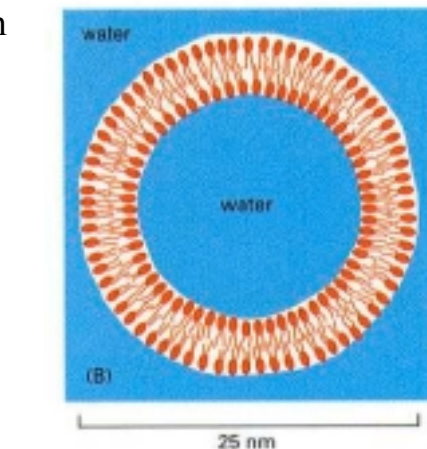
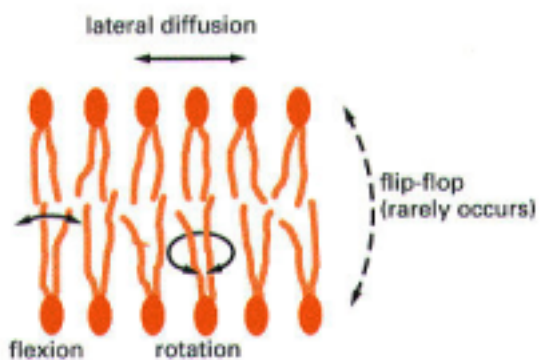
Csak az 1970-es években ismerték meg a lipid molekulák viselkedését a lipid kettős rétegben és a biológiai membránokban. Először szintetikus lipid kettős rétegeket használtak a vizsgálatokhoz. A gyakorlatban kétféle szintetikus membránt szokás használni (ld. 2-4. ábra):

1. liposzómák: a kettős réteg gömbalakot ölt, aminek átmérője 25 nm és 1 μm között változhat.

2. planáris bilayerek ("fekete membránok"): két vizes fázist elválasztó lyukra húzzák fel a kettős réteget.

Az egyedi lipidmolekulák mozgásának mérésére az elektronspin-rezonancia (ESR) módszere használható, ha rendelkezünk egy párosítatlan elektront tartalmazó (pl. nitroxil csoport = N-O) vegyülettel. Ennek megfelelően a lipidek fejrészében ilyen, ún. "spin jelölést" alkalmaznak, és mérik a mobilitásukat a membránban.

A mérések alapján megállapítható volt, hogy:



1. A lipidek csak nagyon ritkán (havonta csak egyszer) ugranak az egyik rétegből a másikba. Az egyik rétegből a másikba való ugrást **flip-flop-nak** nevezzük, ami tehát termodinamikailag nem kedvezményezett.
2. Ezzel szemben a szomszéd lipid molekulákkal másodpercenként átlagosan 10^7 -szer helyet cserélnek (**laterális diffúzió**). Ez a szám egy

$10^{-8} \text{ cm}^2/\text{sec}$ diffúziós együtthatót szolgáltat, ami azt jelenti, hogy a lipidek $2 \mu\text{m} / \text{sec}$ sebességgel diffundálnak a membrán egyik rétegében (emlékezzünk, hogy a baktérium sejt hosszára: kb. $2 \mu\text{m}$).

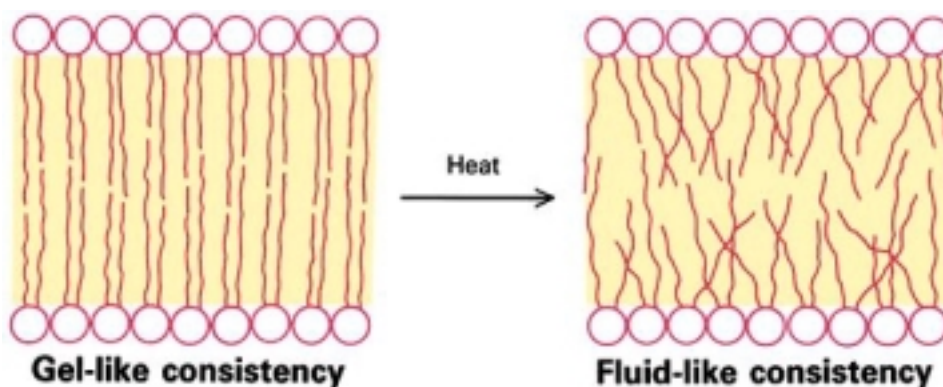
3. Ugyancsak nagy gyakorisággal fordul elő **rotáció** a longitudinális tengely körül.

Hasonló kísérletek történtek **izolált** membránokkal és egyszerű **intakt sejtekkel** (mikoplazmák, baktériumok és vörösvértetek) is. Ezen kísérletek ugyanolyan eredményekre vezettek, mint a szintetikus membránnal végzett vizsgálatok. Mindezek alapján megállapítható, hogy a lipid kettős réteg úgy viselkedik, mint egy **két dimenziós folyadék**: a lipid molekulák a folyadék halmazállapothoz hasonló sebességgel szabadon diffundálnak és forognak, de csak az adott rétegben, vagyis mozgásuk két dimenziós. Mivel a lipidek gyakorlatilag nem lépnek át a másik rétegbe, ezért szintetikus membránokban a lipid molekula az egyik rétegbe van “zárva”.

Mivel a lipid molekulák nem tudnak átugrani az egyik rétegből a másikba (flip-flop), ezért felvetődik a kérdés, hogy az élő sejtek miként növelik a membránjaik felületét, hiszen a sejt által újonnan szintetizált lipid molekulák nyilvánvalóan a belső rétegbe épülnek be? A sejtek számára a **foszfolipid transzlokátor (flippáz)** nevű enzim jelenti a megoldás, ami a lipid molekulák egy részét (felét) átviszi a másik rétegbe.

A kettősréteg fluiditása az összetétel függvénye

A membrán fluiditás nagyon fontos a membrán-folyamatokhoz: hűtésre a membrán viszkozitása megnő, és a transzport-



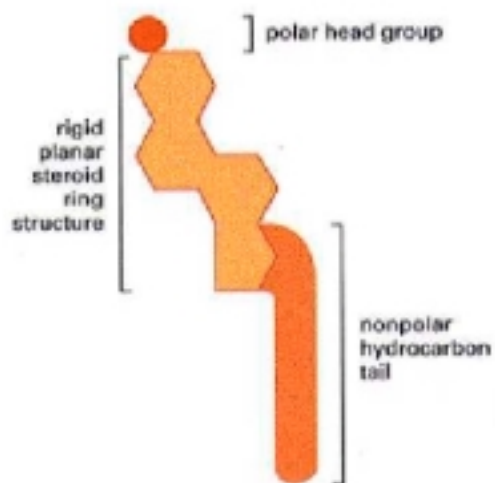
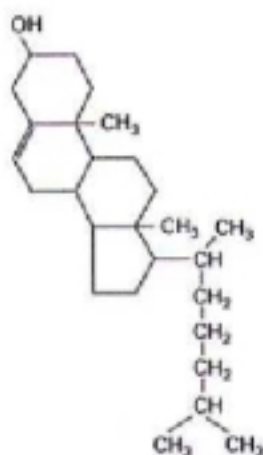
folyamatok leállnak. A fluiditás a lipidösszetétel és a hőmérséklet függvénye. Szintetikus lipidmembránokon végzett kísérletek szerint az egyféle foszfolipidból álló kettősréteg folyadék állapotból kristályos (**gélyszerű**) állapotba megy át egy jellegzetes **fagyásponton** és fordítva: hő hatására a gélyszerű állapot folyadékszerűvé alakul (ld. 2-6. Ábra). Ez a hirtelen változás (**fázis átmenet**) egy szűk hőmérséklet tartományban következik be.

A rövidebb és telítetlen zsírsavakat tartalmazó membránokat nehezebb fagyasztani (alacsonyabb a fagyáspontjuk), mert a rövidebb és merevebb láncok között gyengébbek a Van der Waals erők, ezért nehezebben lépnek egymással kapcsolatba.

Mivel a membrán fluiditás létfontosságú a membrán folyamatok fenntartásához, ezért a váltakozó hőmérsékleten tartózkodó sejtek szabályozzák membránjaik lipidösszetételét a hőmérséklet függvényében, a membrán fluiditás közel állandó értéken tartása érdekében. Hőmérséklet csökkenés esetén több telítetlen zsírsavat építenek a membránjaikba, ezért az fluidabb lesz alacsonyabb hőmérsékleten is.

A koleszterin hatása a membrán fluiditásra

Sok eukarióta sejt plazmamembránja kolesztreint tartalmaz, aminek mennyisége elérheti a foszfolipidét. A koleszterin interkalál a foszfolipidek közé, úgy, hogy hidroxil csoportja a lipidek poláris fejével van kölcsönhatásban, rigid szterán váza pedig immobilizálja



a szénhidrogénláncok azon részeit, amik a fejhez közelebb esnek. Ennek következtében a gátolja a lipidek mozgását a membránban és kevésbé fluiddá teszi a membránt. Gátolja a membrán fázisátmenetét is, mert a lipidek szénhidrogénláncai nehezebben tudnak kölcsönhatásba lépni az alacsonyabb hőmérsékleten.

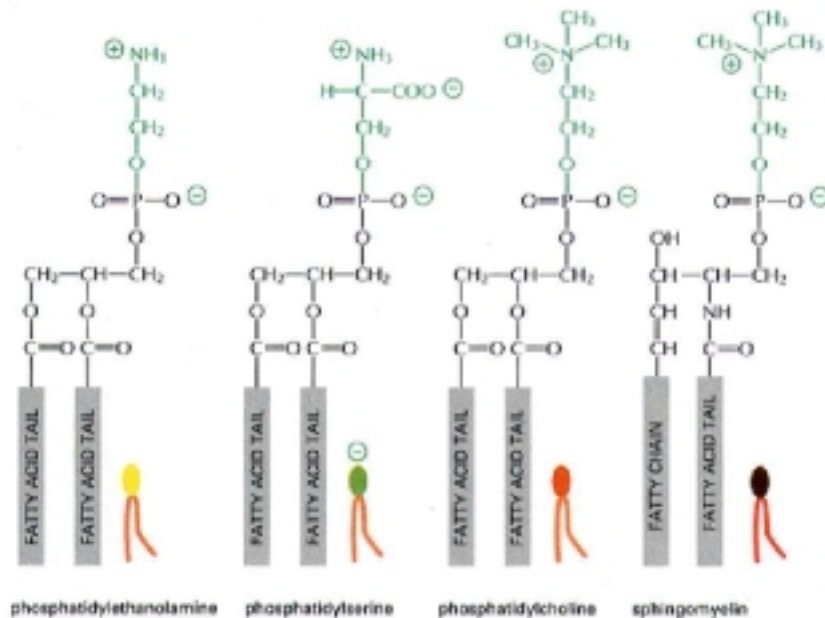
A lipidösszetétel változik az élővilágban

A különböző biológiai membránok lipid összetételéről a következőket érdemes megjegyezni:

1. Baktériumokban általában egy alapvető foszfolipid található, és ez a foszfatidil-etanolamin. Soha nincs koleszterin. A baktérium membránnak nem kell merevnek lennie, mert a mechanikai stabilitást a sejtfal biztosítja.
2. Emlős sejteknél a membránösszetétel sokkal változatosabb. A koleszterin mellett alapvetően az alábbi négyféle foszfolipid fordul elő:
 - foszfatidil-szerin
 - foszfatidil-kolin
 - foszfatidil-etanolamin és
 - szfingomielin.

A foszfatidil-szerinnek negatív töltése van, míg a többi foszfolipid semleges fiziológiás pH-n (a foszfát negatív, míg az amino-csoport pozitív töltésű). Ez a négy foszfolipid adja membránlipidek több mint felét.

A fenti négy foszfolipid mellett meg kell említeni még a foszfatidil-inozitot is, melynek, bár jóval kisebb mennyiségben van jelen, a szignál képzésben van alapvető szerepe.



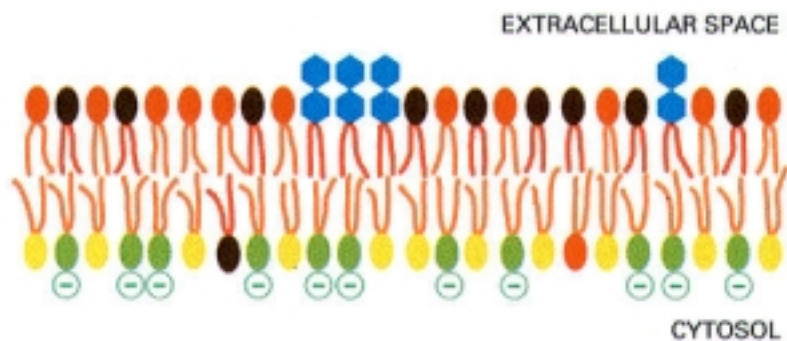
A lipid kettős réteg aszimmetrikus

Az eddig vizsgált biológiai membránokban a két réteg lipid összetételét alapvetően eltérőnek találták.

A vörösvértest membránban pl.:

1. minden lipid molekula, amiben kolin van (foszfatidil-kolin és szfingomielin) a külső rétegben van (**exoplazmás réteg**).
2. a terminális NH_2 csoportot tartalmazó lipidek (foszfatidil-etanolamin és foszfatidil-szerin) pedig a belső rétegben.

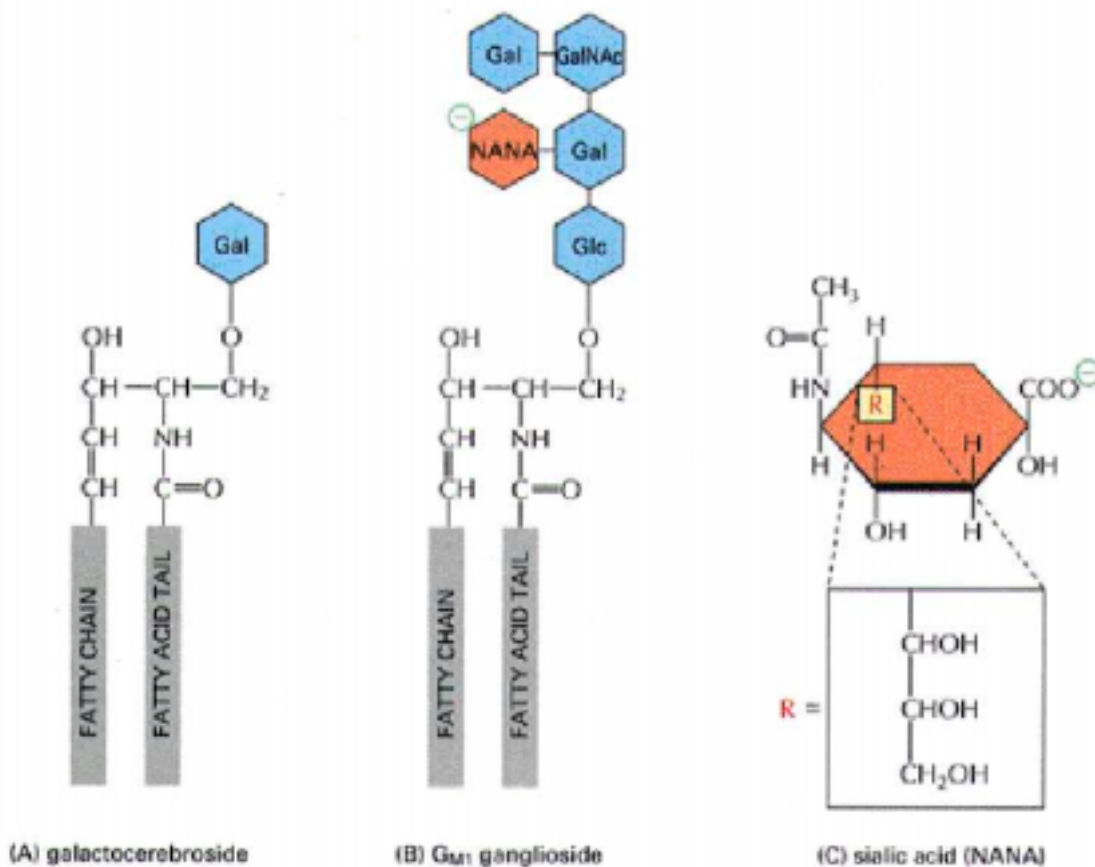
Mivel a negatív töltésű foszfatidil-szerin mindig a belső rétegben van, ezért elektromos potenciálkülönbség van a két réteg között.



A lipideloszlás aszimmetriája a **foszfolipid transzlokátor (flippáz)** hatásának következménye, ami a foszfolipideket az egyik rétegből a másikba áthelyezi, ugyanis a flippáz válogat és csak bizonyos foszfolipideket helyez át a külső rétegbe, másokat viszont a belső rétegben hagy.

A plazmamembrán külső felületét glikolipidek borítják

A plazmamembránon való elhelyezkedés szempontjából a glikolipidek (szénhidrátot tartalmazó lipidek) mutatják a legjellegzetesebb aszimmetriát. Ezek a makromolekulák szinte kizárólag az exoplazmás oldalon helyezkednek el, ahol mikroaggregátumokká asszociálódnak hidrogén-kötések révén. A cukor részük mindig a sejt felszínén található. Az aszimmetria annak következménye, hogy a cukorrész a Golgi apparátus lumenjében (ami a sejt környezetével ekvivalens) adódik a lipidhez. Glikolipidek valószínűleg minden állati sejt membránjában vannak és a külső réteg lipidjeinek 5%-át teszik ki.



A legkomplexebb glikolipidek a **gangliozidok**: oligoszaharidokat tartalmaznak és 1-2 szialinsavat (N-acetil-neuraminsav), ami mindig negatív töltést ad a

molekulának. Az idegsejt membránjában a lipidek igen nagy hányadát (kb.10%-át) gangliozidok alkotják.

Membránfehérjék

A lipidek adják a biológiai membránok alapvető struktúráját és impermeábilis tulajdonságát, az összes többi speciális tulajdonság pedig a membránfehérjék következménye.

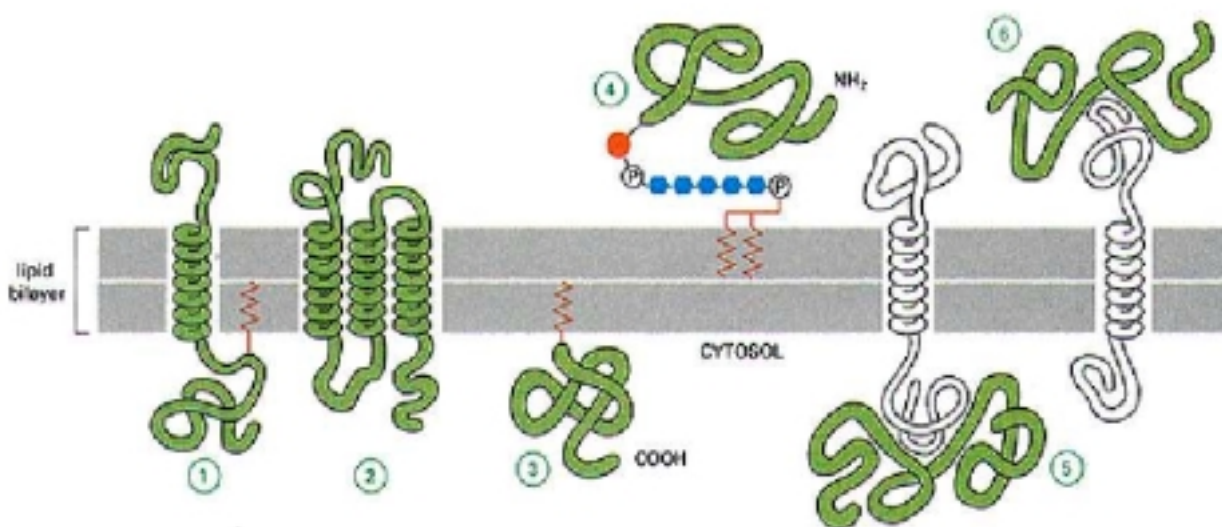
A fehérjék mennyisége és típusa szerint a membránok alapvetően különböznek:

- a mitokondriumok belső membránjában a membrán össztömegének 76%-a protein.
- az idegsejtek mielin membránjában viszont csak 18% a protein van az elektromos szigetelés miatt.
- egy átlagos citoplazmamembrán fehérje tartalma pedig a fenti két érték közé esik vagyis kb. 50% proteint tartalmaz.

A membrán-lipidekhez hasonlóan a proteineknek is lehet oligoszaharid lánc (glikoproteinek). Így a sejtfelszín (**sejtburok**) alapvetően szénhidrátokból áll (**glycocalyx** vagy **cell coat**).

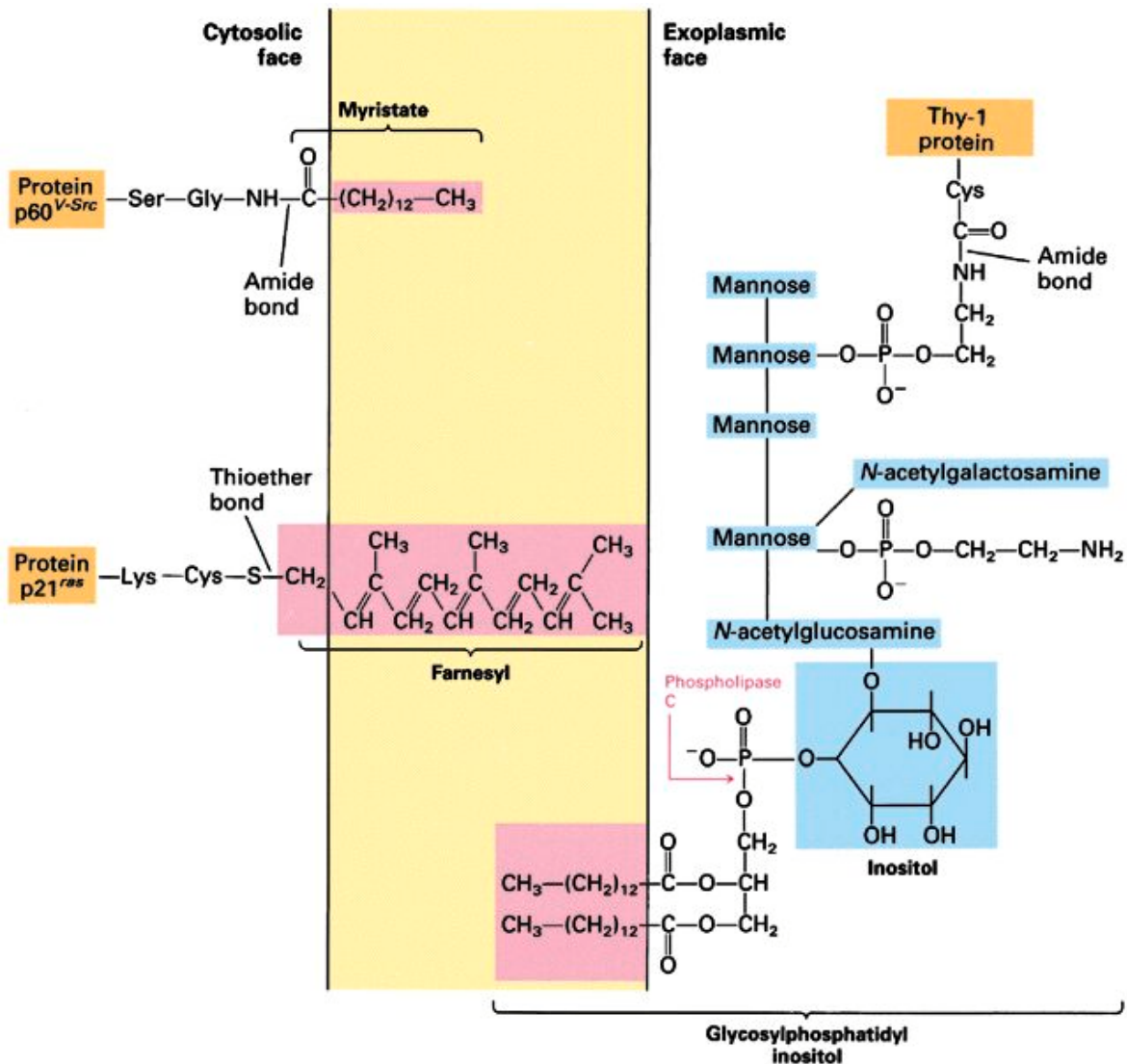
A membránfehérjék és a lipid kettős réteg kapcsolata

Az egyes fehérjék különbözőképpen lépnek kapcsolatba a membránnal:



1. Az **integráns membránfehérjék** szoros kapcsolatban állnak a lipid kettős réteggel. **Transz-membrán fehérjének** is mondjuk őket, mivel áthatolnak a

- membránon úgy, hogy annak mindkét oldalán kilógnak. Egyszer vagy többször is átszelhetik a membránt. Amfipatikusak, akárcsak a membránt alkotó lipidek:
1. a hidrofób aminosav oldalláncaik a foszfolipidekkel lépnek kölcsönhatásba,
 1. 2. a hidrofil részeik pedig a membránt körülvevő vízzel.
 2. A membránfehérje hidrofóbicitását kovalensen kötött lipidek is növelhetik. Hogy milyen lipid kapcsolódik kovalensen a membránfehérjéhez, az attól függ, hogy a lipid a membrán melyik rétegével lép kölcsönhatásba:
 3. Azok a fehérjék, melyek a membrán citoplazmás oldalával lépnek kapcsolatba a lipiden keresztül vagy 14 szénatomszámú, telített zsírsavat (mirisztinsav) tartalmaznak, ami az N-terminálisú glicinhez kapcsolódik (pl. v-src) vagy
 4. más szénhidrogén láncot (farnesil-csoport), ami a C-terminálishoz közeli ciszteinnel köt (pl. ras fehérjében).



Ezek a fehérjék a citoszólban mint oldható fehérjék szintetizálódnak, és csak a lipid hozzákapcsolását követően irányítódnak a membránba.

Azok a fehérjék, melyek a membrán külső (exoplazmás) felszínével lépnek kölcsönhatásba lipid molekulán keresztül, mindig foszfatidil-inozithoz kapcsolódnak kovalensen oligoszaharidon keresztül. Ezek a fehérjék mint transzmembrán fehérjék keletkeznek az endoplazmás retikulumban, de a transzmembrán rész még ott levágódik, és egy glikozil-foszfatidil-inozitol csoport adódik hozzájuk. Ez köti őket az exoplazmás oldalra. A foszfolipáz-C enzim hasítja a glikozil-foszfatidil-inozitol csoportot, így ezek a fehérjék könnyen felismerhetők.

2. Perifériális membránfehérjék (extrinsic fehérjék): nincsenek közvetlen kapcsolatban a foszfolipid kettősréteg hidrofób részével. Általában az integráns membránfehérjék által kapcsolódnak a membránhoz nem-kovalens kötések révén. Ezek a fehérjék gyengéd eljárásokkal (nagy vagy alacsony ionerősség, extrém pH) is felszabadíthatók a membránból, melyek csak a protein-protein kapcsolatokat bontják meg. Ezzel szemben az integráns membránfehérjék ezzel a módszerrel nem távolíthatók el.

Hogy egy membránfehérje miként köt a membránhoz, azt a funkciója határozza meg:

1. A **transzmembrán proteinek** mindkét oldalon funkció-képesek, például molekulát tudnak transzportálni a membránon keresztül.
2. A **sejtfelszíni receptorok** is transzmembrán proteinek. Ha valamilyen molekula (ligand) köt hozzájuk a külső oldalon, akkor intracelluláris szignált képeznek.
3. Az intracellulárisan képződött szignál továbbításában szerepet játszó proteinek pedig a membrán belső felületéhez kötődnek, mint perifériális fehérjék.

A legtöbb membránfehérje α -hélix-szel szeli át a kettős réteget

A transzmembránfehérjéknek jellegzetes orientációja van a membránban, mivel nem mindegy, hogy a molekula mely része van a membrán bizonyos oldalán. Ez egyértelműen jelzi, hogy aszimmetrikusan helyeződnek a lipid kettős rétegbe.

A membránból kilógó két részt a membránt átszelő szegmens választja el, ami hidrofób aminosavakat tartalmaz, és elmerül a membrán hidrofób belsejében. A fehérjékben lévő peptid-kötés azonban poláros, és mivel a lipid kettős rétegben nincs víz, ezért a peptid kötéseknek egymással kell hidrogén-kötést kialakítaniuk. A hidrogén-kötések az α -hélix-ben maximálisak. A transzmembrán fehérjék lipid kettősréteget átszelő szakasza ezért általában α -

hélix. A membránt egyszer átszelő transzmembrán fehérjék ezért mindig tartalmazznak egy α -hélix struktúrát.

A membránt többször átszelő transzmembrán fehérjék a hidrogén-kötések maximális követelményének β -redővel is eleget tehetnek. Ilyenek pl. a **porin fehérjék** a Gram negatív baktériumok külső membránjában.

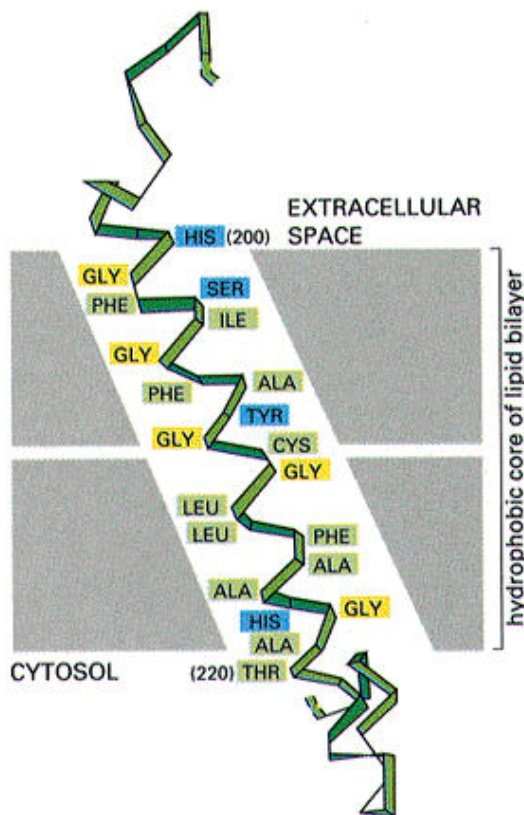
Ha egy fehérje bemerül a membránba, akkor azt át is szeli, mivel a lánc meghajlása csökkenti a hidrogén-kötéseket. Tehát a hidrogén-kötések maximalizálási elve magyarázhatja, hogy nem ismerünk olyan fehérjét, ami csak részlegesen merül a membránba.

A transzmembrán fehérjéket nagyon nehéz kristályosítani és ezért csak nagyon keveset lehetett röntgen-krisztallográfiával vizsgálni. A fehérjét kódoló gén klónozása és szekvenálása azonban lehetőséget ad a fehérje elsődleges szerkezetének (aminosav sorrend) megállapítására. Az aminosav sorrend alapján pedig megállapítható, hogy a fehérje mely része hatol át a membránon, ha figyelembe vesszük, hogy:

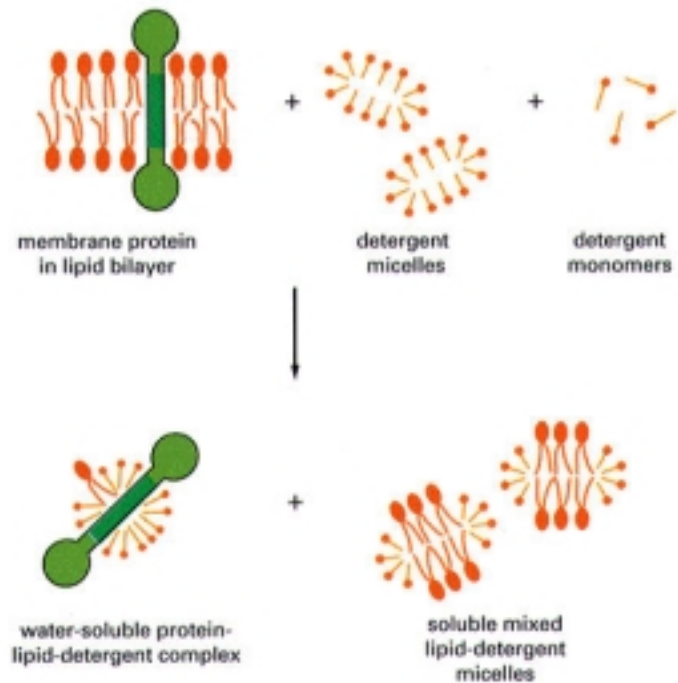
1. a lipid kettős réteg átszeléséhez kb. 20-30 aminosavra van szüksége, és
2. ezeknek alapvetően hidrofób aminosavaknak kell lenniük, hogy a lipid kettős rétegbe bemerülhessenek.

Membránfehérjék detergensekkel szolubilizálhatók és tisztíthatók

A vízoldható globuláris fehérjék megtartják natív konformációjukat és egyedi fehérjékként oldódnak vizes oldatban. Ezzel szemben az **integráns membránfehérjék aggregálódnak** és kicsapódnak, ha kikerülnek a membránból. Transzmembrán fehérjék (és a membránhoz szorosan kötött fehérjék) csak hidrofób kölcsönhatásokat megszüntethető szerekkel vihetők oldatba (szolubilizálhatók).

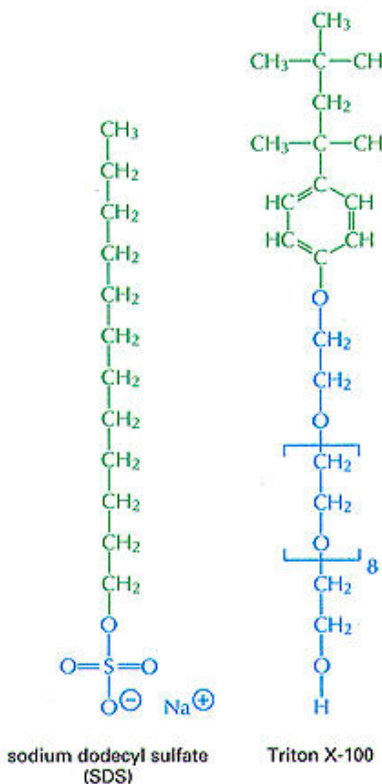


Ilyen szerek a **detergensek**, amelyek ugyancsak amfipatikus molekulák (hidrofób csoportokhoz és vízhez is van affinitásuk). Vízben **micellákat** képeznek, és ha sejtmembránnal lépnek kapcsolatba, akkor a membránfehérje hidrofób részéhez kötnek, és kiszorítják onnan a lipideket. Mivel a molekula másik fele poláris, ezért a fehérjét, mint detergens-protein komplexet oldatba viszik.



A detergens poláros feje lehet:

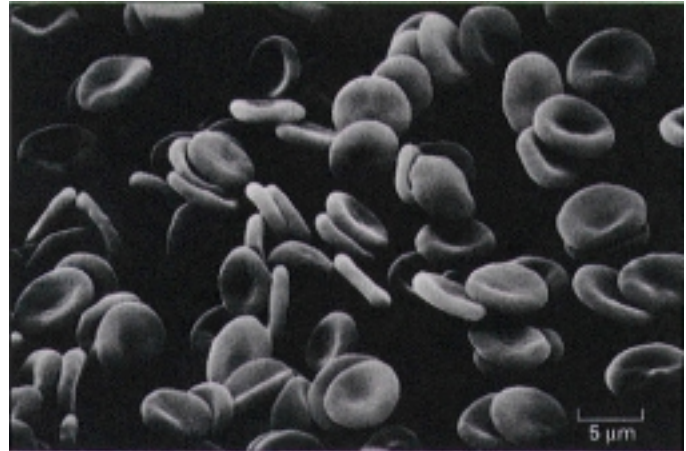
- 1. töltött (ionos):** ilyen pl. az **SDS** (sodium dodecyl sulfate), ami denaturálja a fehérjéket, mert a belső hidrofób magjukhoz köt (ld. SDS gél elektroforézis).
- 2. semleges (nem ionos):** pl. Triton X-100, ami kis koncentrációban nem denaturálja a membránfehérjéket, hanem oldja azokat. Triton X-100-al aktív formában izolálhatók a membránproteinek.



Eritrocita membrán

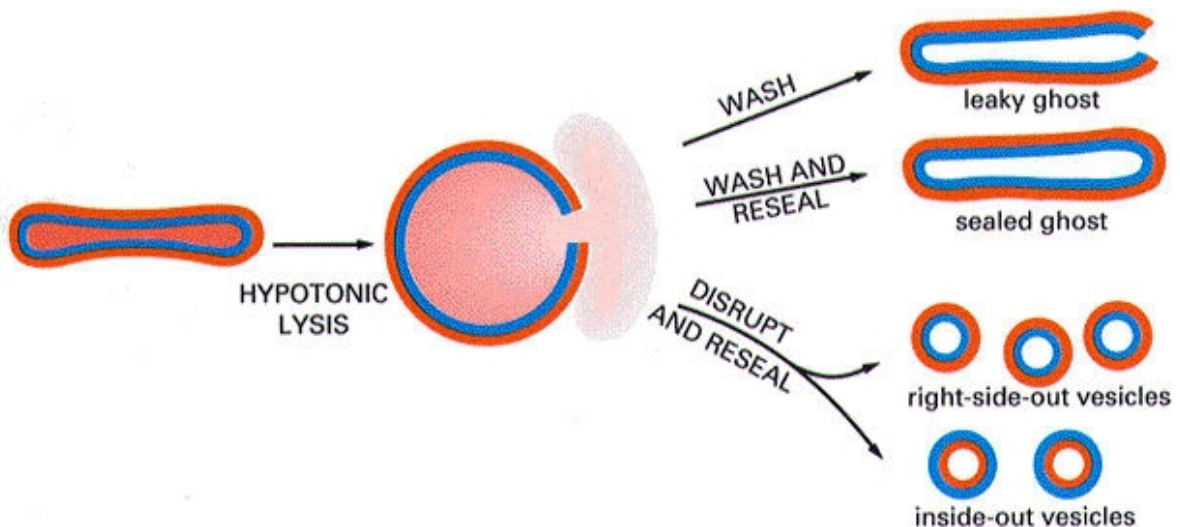
A legjobban ismert sejtmembrán az eritrocita membrán, mert

1. könnyű beszerezni
2. nem szennyezett más sejtekkel,
3. és mert az eritrocitának csak plazmamembránja van (nincs organeluma), szemben más sejtekkel, ahol a plazmamembrán az összmembrán felületnek csak kb. 5%-a.



Az eritrocita sejtmembránját emellett még könnyű is preparálni, mert ha a sejteket kis sókoncentrációjú oldatba teszik, akkor szétdurrannak, a hemoglobin kiszabadul és ún. "ghost"(szellem) képződik belőlük. A "ghost" többféleképpen is vizsgálható:

1. lukas (leaky) formában,
2. hegesztett (sealed) formában, aminek
 - normális fele van kívül (right side out vesicles) vagy
 - a belső fele van kívül (inside out vesicles).

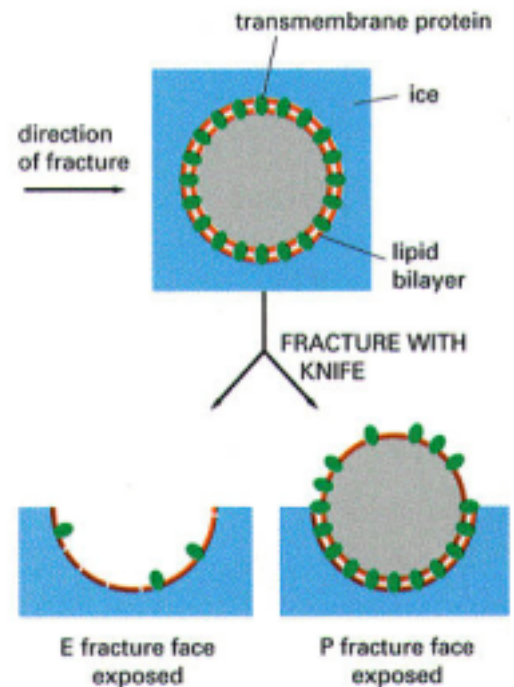


Fagyasztva töréses elektronmikroszkópia a membránok vizsgálatára

Ennek lényege illetve alkalmazásának főbb lépései a következők:

1. sejteket folyékony nitrogénben fagyasztják,
2. a fagyott mintát késsel törik úgy, hogy
3. a törés a hidrofób rétegben következik be.

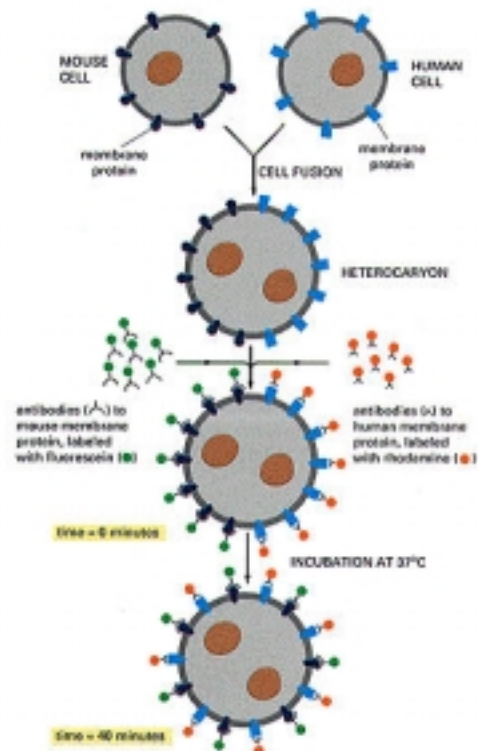
A törött felszínen kitüremkedések (protuberanciák) figyelhetők meg, amik a membránfehérjéktől erednek. A citoplazmás oldal neve P-felszín (protoplazmás), míg az exoplazmás oldalé "E-felszín".. A két felszín gyakran egymás tükörképe. A membránfehérjék mindig az egyik felszínhez ragadnak, mégpedig ahhoz, amelyikhez sokkal jobban kötődnek.



Sok membránfehérje is diffundál a membrán síkjában

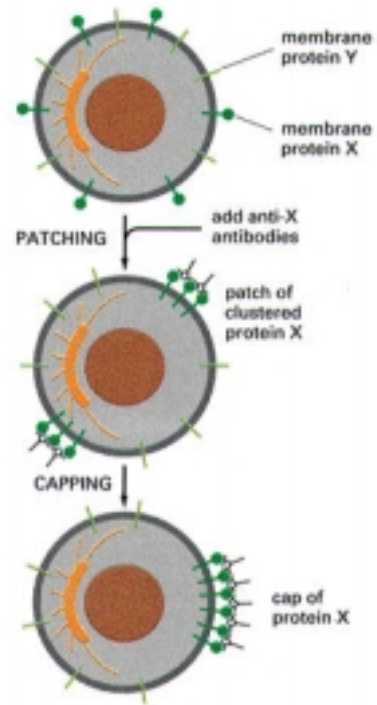
Csak 1970-ben bizonyították, hogy a plazmamembrán fehérjék többsége mobilis a membrán síkjában.

Egér és humán fibroblaszt sejteket fuzionáltattak, melynek eredményeként egy **heterokarion** jött létre. Mindkét faj egy-egy membránfehérjéje ellen ellenanyagot (antitest) állítottak elő, amikhez különböző színű fluoreszcens festékeket kacsoltak. A sejtfúziós terméket 37°C-on különböző ideig inkubálták, majd jégen hűtötték és glutaraldehiddel fixálták. A sejtfúziót követően a két membránfehérje még külön régióban volt kimutatható, de az inkubálás során folyamatosan elkeveredtek.



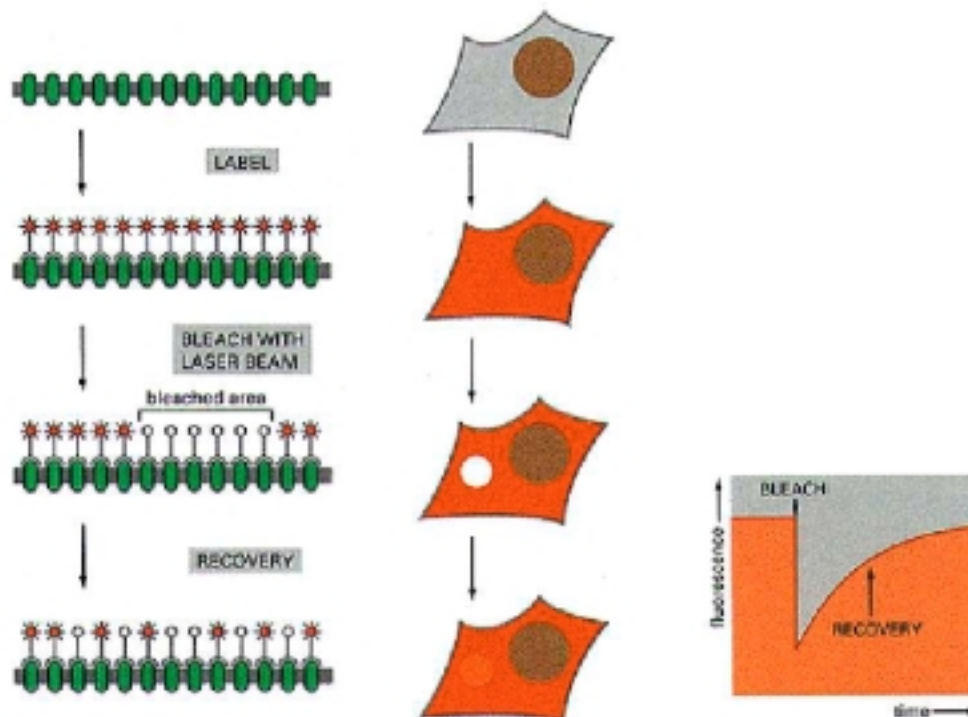
Folt- (patching) és sapka-képződés (capping) is a fehérjék mozgására utal

Ha membránfehérje ellen termelt multivalens (több kötőhellyel rendelkező) antitestet adnak a sejtekhez, akkor az adott fehérjék aggregálnak (patching) az antitest által okozott keresztkötés miatt. Ez is igazolja, hogy a fehérjék diffundálnak a membránban. Miután aggregálódtak a fehérjék, általában a sejt egyik pólusára vándorolnak (capping).



Fluorescence recovery after photobleaching (FRAP)

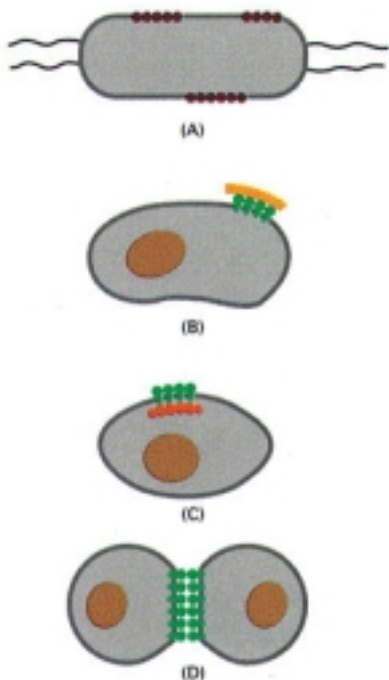
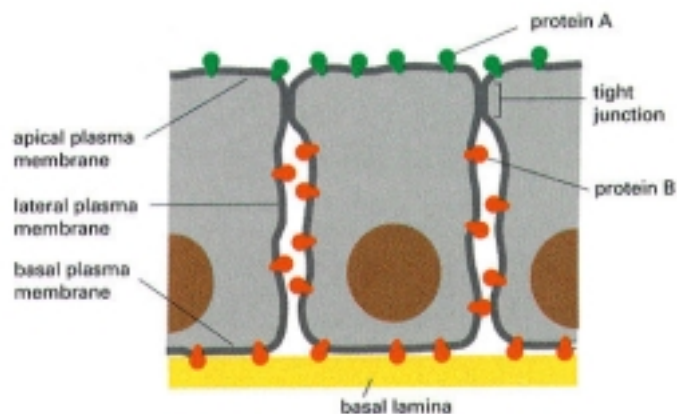
A membránfehérjék diffúziójának kvantitatívabb mérése a **fluorescence recovery after photobleaching (FRAP)** módszeren alapul. A felületi fehérjére specifikus ellenanyagot (antitest) itt is fluoreszcens festékkel kapcsolják. A foltképzés (patching) elkerülése miatt fontos, hogy



monovalens (egy kötőhelyes) legyen az antitest. Lézerrel kis területen elszíntelenítik a festéket. A fehérített terület fluoreszcenciája időben növekszik, mert bediffundálnak a **nem** elszíntelenített molekulák. A fluoreszcencia növekedéséből a fehérje diffúziós koefficiense (D) meghatározható. Ennek értéke az egyes membránfehérjékre nagyon különböző, de általában a proteinek D-je kb. 1/10-e vagy 1/100-a a lipidekének.

A sejtmembránban fehérjék és lipidek specifikus régiókban tömörülhetnek

Bár a biológiai membránokról megállapítottuk, hogy kétdimenziós folyadékként viselkedik, ez nem jelenti azt, hogy a fehérjék mindegyike úszik a lipid tengerben. A sejtek gyakran korlátozzák a fehérjék membránban való úzását. Epitéliális (hám) sejtek (pl. bél és vese) számára pl. nagyon fontos, hogy a különböző sejt felszínükön (apikális, bazális és laterális felszín) különböző fehérjék helyezkedjenek el. Ez az aszimmetrikus fehérje eloszlás, ami alapvető jelentőségű a hámsejtek funkciójához az ún. **tight junction**-el valósul meg.



Alapvetően négy oka lehet annak, hogy bizonyos plazmamembrán fehérjék laterális diffúziója korlátozott:

1. A fehérjék és lipidek szeparálódását legalábbis részben az **intercelluláris barrierek (tight junction)** okozhatják (D).
2. A fehérjék aggregálódhatnak (bakteriorodopszin a *Halobacterium* bibormembránjában) (A)

Makromolekulával lépnek kapcsolatba a sejten
 3. belül (C) vagy
 4. kívül (B).

A sejtfelszint szénhidrát molekulák borítják

A plazmamembrán fehérjéket szénhidrátok “dekorálják” és rejtik el minden eukarióta sejt felszínén. A szénhidrát láncok proteinekhez (glikoproteinek) és lipidekhez (glikolipidek) kötődnek kovalensen. A **sejtburok (glycocalyx, cell coat)** kifejezés a sejtfelszín szénhidrátban gazdag régiójára utal. Ez a réteg festhető és **lektinek** kötnek hozzá.