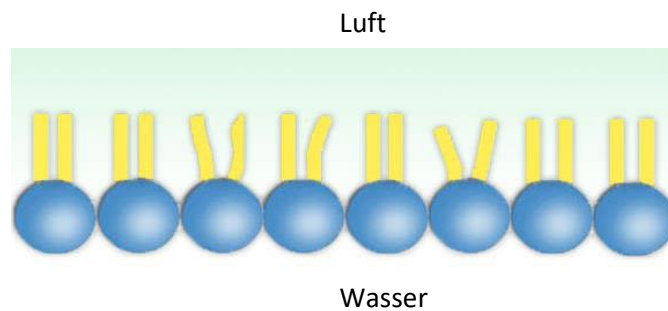
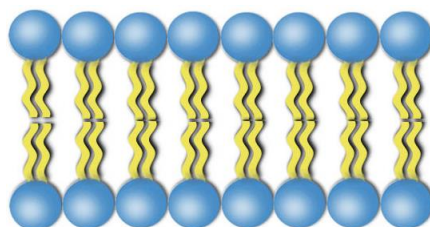


*Langmuir* entdeckte mithilfe chemischer Analysen aus Experimenten, dass die Fettsäuren als eine Lipid-Einzelschicht auf der Wasseroberfläche schwimmen.



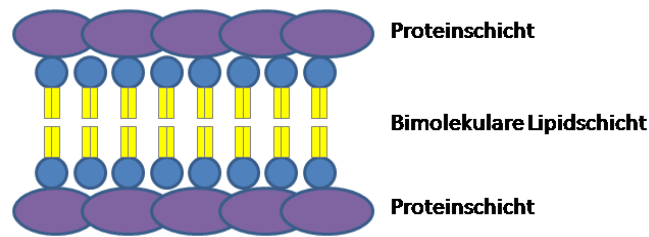
Mithilfe des Wissens über technische Verfahren der Oberflächenchemie entwickelte er den sogenannten Langmuir Trog, mit dem er Oberflächengrößen bestimmen kann. Er stellte künstliche Membranen her, indem er Phospholipide in Benzol (einem organischen Lösungsmittel) löste und das Gemisch dann in Wasser gab. Nachdem das Benzol verdunstet war, blieben die Phospholipide als dünner Film auf der Wasseroberfläche zurück, wobei nur die hydrophilen Köpfe ihrer Moleküle in das Wasser eintauchten, die hydrophoben Schwänze in der Luft blieben.

Um herauszufinden, wie die Lipide in der Plasmamembran angeordnet sind, die beidseitig von wässrigem Milieu umgeben ist, stellten *Gorter* und *Grendel* Untersuchungen an. Durch die Röntgenkristallstrukturanalyse war zu der Zeit bekannt, dass sich Lipide in wässriger Lösung selbstständig zu einer Micelle organisieren, in der die hydrophoben Bereiche vom Wasser abgeschirmt waren. *Gorter* und *Grendel* extrahierten mit unpolaren Lösungsmitteln die Lipide aus der Membran von Erythrozyten (roten Blutkörperchen) und brachten diese auf eine Wasseroberfläche auf.



Die Lipidfläche war ca. doppelt so groß, wie die errechnete Oberfläche der Erythrozytenmembran. Daraus folgerten sie, dass es sich um eine Lipiddoppelschicht handeln musste.

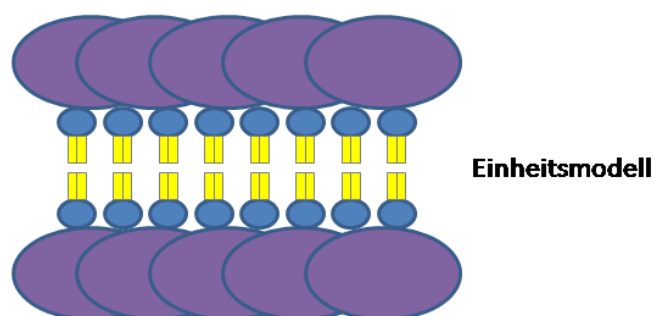
*Danielli* und *Davson* entwickelten ein Modell, nach dem die Membran wie ein Sandwich mit einer Phospholipid-Doppelschicht zwischen zwei Schichten Proteinen aufgebaut ist.



Sie entwickelten ihr Modell, nachdem in den 20er Jahren mit neuen Techniken nachgewiesen worden war, dass wasserlösliche (hydrophile) Proteine in der Biomembran vorkommen. Sie gingen daher der Fragestellung nach, wie die Proteine in der Biomembran angeordnet sind. Sie wussten aus Experimenten, dass die Köpfe der Phospholipide zwar hydrophil sind, aber die Oberfläche einer künstlichen Membran aus einer Phospholipiddoppelschicht nicht so stark an Wasser haftet wie eine wirkliche biologische Membran.

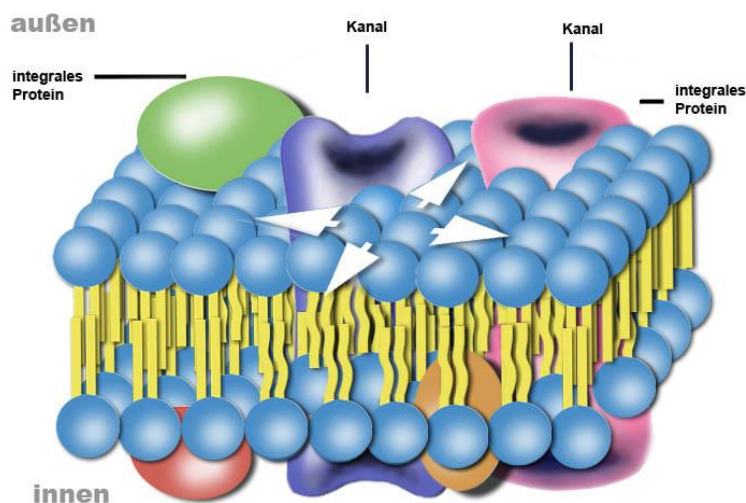
Diesen Unterschied erklärten sie mit der Annahme, dass die Membran auf beiden Seiten von Proteinen bedeckt ist und somit eine Sandwichstruktur aufweist.

*Robertson* zeigte mit elektronenmikroskopischen Bildaufnahmen von Biomembranen einen dreischichtigen Aufbau der Biomembran. Durch die Erfindung des Elektronenmikroskops war es Robertson möglich zwei äußere Schichten (je 2,5 nm dick) und eine mittlere Schicht (3 nm dick) zu unterscheiden. Alle untersuchten Membranen, egal ob Plasmamembran, Membranen von Organellen und egal ob von Pflanzen, Tieren oder Mikroorganismen, sahen immer gleich aus. Daher wurde sie Einheitsmembran genannt.



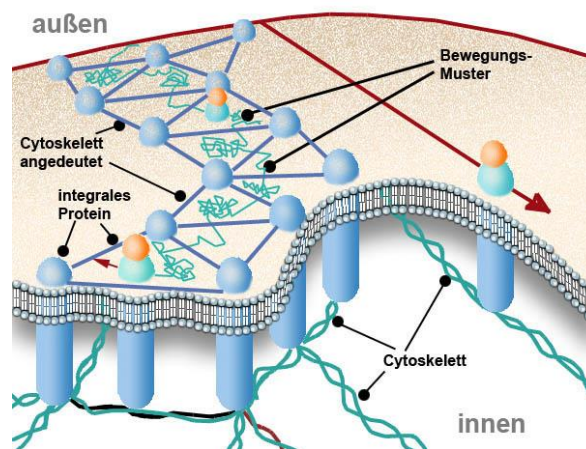
Durch neue technische Möglichkeiten wurden weitere Erkenntnisse gewonnen: Die Dicke der Biomembran und der Proteingehalt unterscheiden sich je nach Zelltyp bzw. Zellkompartiment und Membranproteine weisen neben den hydrophilen auch hydrophobe Außenbereiche auf. Daher stellten *Singer* und *Nicolson* die bisherigen Modelle in Frage und erforschten erneut, wie die Proteine in der Biomembran angeordnet sind.

*Singer* und *Nicolson* entwickelten das Flüssig-Mosaik-Modell einer Biomembran. Sie griffen zurück auf elektronenmikroskopische Aufnahmen von Ergebnissen der Gefrierbruchätzung, bei tiefgefrorenen Membranen entlang der Lipidschicht wie ein Reißverschluss getrennt werden, sodass von der Innenseite eine Bildaufnahme gemacht werden kann. Nach dem Flüssig-Mosaik-Modell „schwimmen“ globuläre (rundliche) Proteinmoleküle in einem bimolekularen Lipidfilm (Bilayer). Der Lipidfilm verhält sich wie eine zähe zweidimensionale Flüssigkeit, dadurch können Lipidmoleküle und Proteine ungehindert in der Membranebene diffundieren.



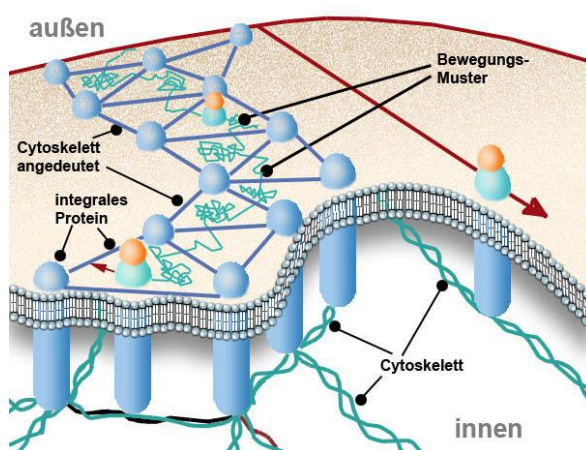
Es gibt zwei Typen der Membranassoziation von Proteinen: Integrale, amphipatische Proteine reichen durch die Membran hindurch: Sie haben hydrophobe und hydrophile Bereiche. Periphere, hydrophile Proteine, sind der Lipid-Doppelschicht aufgelagert.

Beim *Goldpartikelverfahren* kann man die Bewegung einzelner Proteine unter dem Elektronenmikroskop verfolgen, indem man spezifische Antikörper mit Goldpartikeln beschichtet.



Die spezifischen Antikörper reagierten mit den jeweiligen Proteinen. Unter dem Mikroskop wurden die Goldkugeln als schwarze Punkte sichtbar, deren Bewegung per Kamera über mehrere Sekunden aufgezeichnet wurde. Die Proteine, die nur auf der Außenseite der Doppelmembran liegen, waren über die gesamte Fläche der Biomembran frei beweglich. Die integralen Proteine hingegen wiesen andere Bewegungsmuster auf (s. Abb.).

Beim *Goldpartikelverfahren* kann man die Bewegung einzelner Proteine unter dem Elektronenmikroskop verfolgen, indem man spezifische Antikörper mit Goldpartikeln beschichtet.



Die spezifischen Antikörper reagierten mit den jeweiligen Proteinen. Unter dem Mikroskop wurden die Goldkugeln als schwarze Punkte sichtbar, deren Bewegung per Kamera über mehrere Sekunden aufgezeichnet wurde. Die Proteine, die nur auf der Außenseite der Doppelmembran liegen, waren über die gesamte Fläche der Biomembran frei beweglich. Die integralen Proteine hingegen wiesen andere Bewegungsmuster auf (s. Abb.).