

F, f

factor (~~faktor~~) →*tényező*

FAD (flavin-adenin-dinukleotid) *flavin adenide dinucleotide* elektronátmeneti folyamatok enzimeinek tartozékcsoportja, elektronszállító. A riboflavin (B2-vitamin) és az ADP (adenozin-difoszfát) egyesülésével jön létre: a riboflavin alkoholos OH-csoportja hidrogénjének helyére kötődik az ADP. A FAD összegképlete: $C_{27}H_{33}N_9O_{15}P_2$. *Dehidrogenázokhoz* (más néven: *KoQ-reduktázokhoz*) kötődve vesz fel két elektront és két protont (hidrogént), $FADH_2$ -vé ($FADH + H^+$) alakul. A FAD először 1 elektront és 1 protont vesz fel, szemikininon keletkezik; újabb elektron és proton felvételével jön létre a $FADH_2$.

A folyamat visszafordítható: a $FADH_2$ egymás után átad két elektront és protont, és visszaalakul FAD-dá, miközben energia szabadul fel. A $FADH_2$ tehát energiahordozó, részben elektronátadó, részben protonátadó (sav).

A FAD-nak fontos szerepe van a légzési láncban: a fehérjeösszetes II (szukcinát-KoQ-reduktáz) tartozékcsoportja; a szukcinátból felvesz két elektront, $FADH_2$ -vé alakul, a szukcinátból pedig a citrát-körben fumarát lesz. A $FADH_2$ két elektronját az ubikinon (KoQ_{10}) veszi fel az enzimben, és viszi tovább a végső elektronleadás szakaszába, amelyben a $FADH_2$ -által leadott elektronok energiája körülbelül két ATP keletkezéséhez használandó fel. Lényeges szerepe van a FAD-nak még a zsírsavak β -elektronátadásában is.

fajhő egységnyi (1 kg) tömegű anyag hőmérsékletét 1 °C fokkal növelő energia. Az anyag energiát tároló képességének a mutatója. Minél nagyobb az anyag energiátároló képessége, vagyis a fajhője, annál több hő szükséges a hőmérsékletének emeléséhez.

A fajhő jele: c ; egyenlő a hő (Q) és a tömeg, hőmérséklet-változás szorzatának hányadosával ($c = Q / m \times \Delta T$; m a tömeg, ΔT a hőmérséklet változása). Mértékegysége: kJ/kg°C.

Például a víz fajhője 4,16 kJ/kg°C; ez azt jelenti, hogy 1 kg víz hőmérsékletének 1 °C-kal való emeléséhez 4,16 kJ energia szükséges. Az emberi test fajhője 3,5 kJ/kg°C – ennek alapján (ha figyelmen kívül hagyjuk a környezeti vízvesztést) egy 75 kg tömegű ember test hőmérsékletének 1 fokkal való emeléséhez 245 kJ energia szükséges.

Testünk ezt az energiát a táplálékkal veszi fel. A táplálékkal felvett hő a szervezetben nem azonos hőmérsékletet hoz létre, mert a szervek fajhőjében vannak különbségek, például a tüdő térfogati fajhője 2,24 MJ/m³°C, a májé pedig 3,78 MJ/m³°C.

A belső energiának a hőmérséklet változására (ΔT) bekövetkező átalakulását (ΔU_T) a $\Delta U_T = c \times m \times \Delta T$ (a c a fajhő, az m az anyag tömege) egyenlettel számoljuk ki. Vagyis a belső energia változása egyenlő a fajhő, a tömeg és a hőmérsékletváltozás szorzatával kapott mennyiséggel. Mivel a belső energia változása azonos az átadott hőmennyiséggel (Q), az átadott hőmennyiséget szintén a $Q = c \times m \times \Delta T$ képlettel adjuk meg.

mólnyi fajhő Vonatkoztathatjuk a fajhőt egységnyi anyagmennyiségre (mólra) is; ezt nevezzük mólnyi fajhőnek (rég neve: mólhő). A mólnyi fajhő 1 mólnyi anyagmennyiség hőmérsékletét 1 °C-kal növelő hőmennyiség (energia) számértéke. Jele: c_m , mértékegysége: kJ / mol°C. A belső energiának a hőmérséklet változására (ΔT) bekövetkező mól szerinti átalakulását a $\Delta U_T = c \times \text{mol} \times \Delta T$ (a c a fajhő) egyenlettel számoljuk ki. Vagyis a belső energia mólnyi változása egyenlő a fajhő, a mol és a hőmérsékletváltozás szorzatával.

térfogati fajhő 1 térfogategységnyi (m^3) anyag hőmérsékletét 1 °C-kal növelő hőmennyiség (energia) számértéke; egységnyi térfogatra vonatkoztatott fajhő. Jele: c_v , mértékegysége: kJ/ m^3 °C. A belső energiának a hőmérséklet változására (ΔT) bekövetkező térfogat szerinti átalakulását a $\Delta U_T = c \times m^3 \times \Delta T$ (a c a fajhő) egyenlettel számoljuk ki. Vagyis a belső energia térfogatnyi változása egyenlő a fajhő, a térfogat és a hőmérsékletváltozás szorzatával. Az élettani folyamatok fizikai leírásánál rendszerint a térfogati fajhőt alkalmazzuk, például ha azt akarjuk tudni, hogy bizonyos vérátáramlás, levegőáramlás mekkora hőmérsékletváltozást idéz elő a szövetekben. A fajhő és a térfogat fajhő értéke lényegesen eltér, például a levegő egységnyi tömegre vonatkoztatott fajhője 1,0 kJ/kg°C, az egységnyi térfogatra számított pedig 1200 kJ/ m^3 °C.

fajlagos gén* (→gén) ■ **fajlagos mennyiség** (→mennyiség)

fajrokonmásság *orthology* a törzsfajlásban fajelkülönülés (speciation event, orthologs) következtében létrejövő rokonmásság. Olyan többé-kevésbé hasonló bázissor vagy az általa kódolt fehérje/RNS, amelyik közvetlen elődtől adódik át a szétváló fajokba.

A fajrokonmás fehérjéket, géneket stb. angolul *conserved*-nek is nevezik; magyarul *törzsökös**, pl. törzsökös fehérje/gén. (→törzsökös)

fajrokonmás *ortholog/orthologous* fajrokonmásságban lévő bázissor, gén, fehérje, RNS.

fajrokonmás bázissor *orthologous sequences* fajelkülönülésben (speciation event, orthologs) az elődfajból átadódó bázissor; fajelkülönülésből származó rokonmás bázissor. A fajrokonmás bázissor a két fajban eltérővé válhat, vagyis nem minden részletében ugyanaz. (→bázissor)

fajrokonmás gének* *orthologous genes* (gene orthologs) különböző fajokban lévő, közös őstől származó gének; fajelkülönülésből (speciation event, orthologs) származó rokonmás gének. Ezek szerkezet és az általuk kódolt fehérje/RNS szempontjából is viszonylag hasonlóak, de lehetnek lényegesen eltérőek is. (→gén)

fajrokonmás fehérjék* *orthologous proteins* (protein orthologs) a törzspejlődésben fajkülönülés (speciation event, orthologs) következtében elkülönült, közös elődtől származó gének által kódolt fehérjék; fajkülönülés következtében létrejövő rokonmás fehérjék. Az ilyen fehérjék aminosavlánca hasonló, legalábbis közös jellegzetes aminosavmaradék-soruk van. A fajrokon fehérjék működése – szerkezeti hasonlóságuk ellenére – eltérhet. (→fehérje)

falatbeékelődés (bolushalál) a falatelakadás által kiváltott reflexes halál.

falósejt *phagocyte* (~~phagocita~~) sejtfalásra képes sejt. Többféle sejt is képes sejtfalásra, de nem egyformán. Bizonyos sejtek erre szakosodtak, ezeket nevezzük *hivatásos falósejteknek*. Ilyenek a nyúlványos sejtek (dendritic cells), a nagyfalók (macrophages), az eozinofilek (eosinophils), az egymagúak (monocytes), a neutrofilek (neutrophils) és a csontfaló sejtek (osteoclasts). Ezeknek a sejteknek a felszínén falósejtjelfogók keletkeznek, és gerjesztik a jelközvetítést a sejtfalás végrehajtására.

A hivatásos falósejtek távolítják el a sejtvégzeti sejtek (apoptotic cells) billióit, valamint a mikrobákat – amelyeket bekebelezve mutatnak be az immunsejteknek, vagyis antigénbemutató sejtek (APC-k). Felszínükön ujjyszerű aktinnyúlványok vannak (filopodia); ezekkel kutatják a bekebelezendő részecskéket.

A kevésbé hatékony (nem hivatásos) falósejtek nem képesek a mikroszervezetek bekebelezésére, de jelentősek a sejtvégzet által elpusztított sejtek eltávolításában. Ilyenek: az érhámsejtek, a hámsejtek és a kötőszövetsejtek (fibroblasts). (→falósejtjelfogók, sejtfalás)

falósejtjelfogók *phagocyte receptors* a falósejteknek a lebontandó részecskéket felismerő felszíni jelfogói. Nagyon sokféle van, mivel igen sokféle részecskét (a mikrobák és a sejtek sokféleségét) kell felismerni. Ezeket két nagy csoportra osztjuk: az antigénfedést felismerő (opsonic receptors) és a mintázatfelismerő jelfogók (non-opsonic receptors, pattern-recognition receptors [PRR]) csoportjára.

- A mintázatfelismerő jelfogók közvetlenül ismernek fel korokozótársult mintázatokat (pathogen-associated molecular pattern [PAMP]), és kapcsolódnak hozzájuk – ezek a jelfogók tehát nem keringő jelvivőket kötnek.

A kórokozótársult mintázatok olyan ősi mintázatok, amelyek a magasabb rendűek sejtjein már nincsenek jelen, a mikrobákon azonban igen, és, lévén ősieik, nem is nagyon módosulnak. Ilyenek például a β -glukánok és a mannózek a gombákon, a lipopoliszacharidok a baktériumokon stb. Ez azért lényeges, mert a mikrobák hajlamosak gyakori alakváltoztatásra, a sejtfalásra szakosodott, veleszületetten kódolt jelfogók száma ugyanakkor korlátozott: az új alakzatok száma meghaladja a jelfogók felismerési képességét.

- Jellegzetes nem lefedő jelfogók a dektinek (dectin-1 és dectin-2), a DC-SIGN, a mincle, a mannózejelfogó, a MACRO, az MCL és néhány enyészetjelfogó (SR-B [CD36], SR-A). Idesoroljuk a sejtvégzeti jelfogókat is ($\alpha V\beta 3$, $\alpha V\beta 5$, BAI1 [*l*rain-

specific angiogenesis inhibitor 1], CD14, TIM1 [T cell immunoglobulin mucin], TIM4, stabilin-2).

farkcsont *coccygeal bone, coccyx, os coccygis* 4–6 csökevényes csigolya (*vertebrae coccygeae*) egyesüléséből keletkezik, és legtöbbször ízülettel (*keresztcsont–farkcsonti ízület; sacrococcygeal joint; articulatio sacrococcygea*) kapcsolódik a keresztcsont alsó felszínéhez. Előfordulhat azonban, hogy azzal összenő. Az ízület lehetővé teszi, hogy a farkcsont elmozduljon, amelynek székletürítéskor és szülés alatt van jelentősége. Egyéb (elavult) név: *tail bone*.

fascia → *bőnye* (izompólya)

Fc-jelfogók (FcR) *Fc receptors, FcR* az immunglobulinok Fc-töredékét kötő jelfogók; legtöbbjük az immunglobulin-nagycsaládba tartozik. Sejtali jelfogók, jellegzetességük, hogy a sejtplazmába nyúló szakaszukban vagy a hozzá kapcsolódó fehérjékben ITAM mintázat van; ezen keresztül indul a jelkövetítés. Az Fc-jelfogót kifejező sejt fajtájától és az Fc-jelfogó szerkezetétől függően, különböző végrehajtott folyamatokat (sejtfalás, sejtközvetített immunválasz, allergiás folyamatok stb.) közvetítenek, miközben gyulladásos folyamatokat gerjesztő citokinek szabadulnak fel. Az Fc-jelfogó a citokinek hatására megjelenhet az immunsejtek szinte mindegyikén.

Osztályozásuk megegyezik az immunglobulinok felosztásával; mindegyik fajta immunglobulinnak van fajlagos Fc-jelfogója: IgA (Fc α R), IgD (Fc δ R), IgE (Fc ϵ R), IgG (Fc γ R), IgM (Fc μ R). Egyes osztályokat további alcsoportokra is osztanak, például: Fc γ R1, Fc γ R2, Fc γ R1a stb. Előfordul gátló hatású FcR is (Fc γ R2b), ebben ITIM mintázat van.

Fc-kapcsolt fehérjék *Fc-fusion proteins* az immunglobulinok Fc-részével (Fc-töredék) genetikailag összekapcsolt fehérjék (enzimek, peptidek, jelvivők, jelfogók sejtívüli részei). Az FC-rész az immunglobulin nehéz láncának a C_H2, C_H3 gömbegységeit és a kapocsrészt tartalmazza. Az Fc-töredék kapcsolása a fehérjéhez egyéb hatásokkal ruházza fel a fehérjét, például megnöveli az élettartamát.

Fc-peptid *peptibody* peptidből és Fc-töredékből álló vegyület, általában gyógyszerek. A peptidek, mint hatóanyagok jól használható gyógyszerek; a peptidek ugyanis könnyen fajlagossá tehetőek, meglehetősen tisztán előállíthatók, továbbá – mert a sejtekbe alig hatolnak be – célzottan a jelfogók sejtívüli részeihez kapcsolódhatnak. Hátrányuk a rövid élettartam. Ez hidalható át az IgG Fc-töredékének a peptidhez való kapcsolásával: lényegesen növekszik a keringési felezési idejük.

fehérje *protein* a sejt fő alkotórésze, a biológiai folyamatok meghatározója. Elsődleges szerepét tükrözi a protein megnevezés is: a protos (első) görög

szó származéka.

A *protein* kifejezés köznyelvi jövevényszó; általánosan használjuk a fehérje kifejezésére. Szűkebb értelemben a protein csak az egyszerű – csupán aminosavakból felépülő – fehérjék elnevezése; az összetett – más elemet is tartalmazó – fehérjék a proteidok. A *fehérje* megnevezés áthidalja a kettősséget, és a tudományírásban is teljességgel használható. Leginkább idegen előtagú szóösszetételeken őrződik.

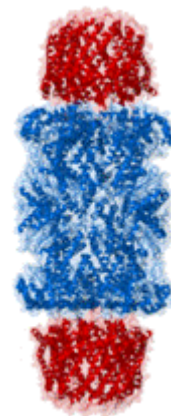
Mivel a fehérje élő szervezetben képződik, *biomolekulának* is nevezik. Másképpen *életmolekula**: az élő szervezetet elsősorban a fehérjék működtetik. Bár az élet a fehérjék kialakulása előtt, ribonukleinsavakkal kezdődhetett, a ma élő szervezetek, beleértve a vírusokat is, tartalmaznak fehérjét.

A fehérje aminosavak különböző sorozatából felépülő olyan nagymolekula, amely egy vagy több polipeptidet tartalmaz. Utóbbi esetben az egyes polipeptideket a fehérje alegységének (protein subunit) nevezik. A fehérjét képező polipeptid hajtékolt térszerkezetű, a fehérje ebben különbözik a polipeptidtől.

Az aminosavak sorra fajlagos: egyféle fehérje minden tagjában azonos, minden más fehérjében különböző. A fehérje szerkezetét és működését az aminosavsor határozza meg. Egy-egy fehérjében akár több ezer aminosav is lehet. A fehérjék molekulatömege kDa nagyságú (5,5–200 kDa).

A fehérjék faj- és szervsajátosak. Egyik faj fehérjei mások, mint a másik fajé; hasonlóan valamely szerv, illetve sejtféle saját fehérjekészlete is eltér más szerv, illetve sejtfajta fehérjekészletétől, és egy fehérjének eltérő testvérmásai (isoform) lehetnek a különböző szövetekben. Természetesen vannak közös fehérjék is. (→fehérjék formái összetételük, keletkezésük szerint, szabálytalan fehérjék csoportosítása)

fehérjebontacs 26S *proteasome* sokfehérjés, henger alakú, a fehérjék zömének lebontását végző törzsökös képződmény; proteázok rendszere. A 20S magrészből (core particle, CP) és két 19S szabályozó részből (regulatory particle, RP) tevődik össze. A szabályozó részek a magrész két végén vannak, így alakul ki a fehérjebontacs hengeres formája két sapkászerű végződéssel. (Az ábrán a magrész kézzel, a szabályozó részek bordóval jelölve láthatók. Forrás: Wikipedia) Az egységek összerendezése meglehetősen bonyolult folyamat, dajkafehérjék támogatásával megy végbe. Négy egymásra rétegződött gyűrűs szerkezet (két külső β - és két belső α -gyűrű) képezi a hordószerű magrészt, amelynek 14 különböző, de összesen 28 alegysége (kétszer hét α és kétszer hét β) van. A proteázok, amelyek a β -gyűrűben vannak, tevékeny részükkel a magrész belseje felé néznek, ekként csak a magrész belsejébe jutott fehérjéket bonthatják.



A szabályozó részek biztosítják, hogy a központi rész proteázokat tartalmazó üregébe csakis a lebontandó fehérjék jussanak be. A 48-as vagy a 11-es helyzetű lizinen ubikvitinláncsal kapcsolt – sokubivitines – fehérjéket azonosítják, és szállítják a magrészbe. Azokat a fehérjéket, amelyeknek a lizinjén csak egy ubikvitin van, nem

ismeri fel, akkor sem, ha a fehérjén belül sok lizinen van egy-egy ubikvitin [többubikvitines fehérjék]). Ismert egy-két fajta olyan fehérje (pl. ornitindekarboxiláz), amelyet a 26S fehérjebontacs ubikvitinjelölés nélkül bont le – ezek szerkezete a tevékenységük végeztével úgy módosul, hogy a fehérjebontacs felismeri. A szabályozó részek nemcsak felismerik és kötik a fehérjét, hanem le is választják az ubikvitint róluk, amelyek újra felhasználódnak. A leválasztást három dezubiquitináz (deubiquitinases, DUBs) végzi. az izopeptidkötések szétbontásával. A fehérjéket a magrész bontja le kis peptidekre. Emlősökben három β alegység ($\beta 1$, $\beta 2$ és $\beta 5$) vesz részt a fehérjék vízbontásában.

A fehérjebontacsok a sejtosztódás és a sejtvégzet szempontjából is alapvetőek; gátlásuk a sejtör megkezdéséhez, a sejt elpusztulásához vezet, ezért rákok és fertőző betegségek (pl. HIV) kezelésének célpontjai is.

A sejtben nemcsak 26S fehérjebontacs van: keletkeznek más formák is, mint a PA200-kötött, az immun-fehérjebontacs vagy a thymo-fehérjebontacs.

- A PA200 egyetlen nagy polipeptid, a C-végén sajátos mintázattal (HBYX motif), amely szükséges a fehérjebontacs magrészéhez történő kapcsolódásához. A PA200 többek között képes acetilált hisztonfehérjéket a fehérjebontacshoz irányítani, így szerepe van a kromatin átszervezésében, és részt vesz a DNS-hibák kijavításában is.
- Az immun-fehérjebontacsban az egyik 19S szabályozó rész helyett egy 11S szabályozó egység található. Gyulladások (IFN γ , TNF α) hatására fokozódik a szokásostól eltérő $\beta 1$, $\beta 2$ és $\beta 5$ alegységek képződése, és az immun-fehérjebontacs összeszerelődése, amely a plazmahálózattal kapcsolódik. Feladatuk az MHCII-molekulák által bemutatott antigén peptidek képzése: ezek a $\beta 1$, $\beta 2$ és $\beta 5$ alegységek a sejtfehérjéket más helyen hasítják, mint a 26S fehérjebontacsban, így lesznek a keletkező peptidek antigén tulajdonságúak. Az MHCII-molekulákkal a plazmahálózatban társulnak. Az MHCII-ek által bemutatott antigén peptidek zöme ezekben a fehérjebontacsokban képződik.
- A thymo-fehérjebontacs egyetlen β -egységben ($\beta 5$) különbözik az immun-fehérjebontacstól. Ezt a β -egységet a csecsemőmirigy kérgi sejtjei képezik. Szerepe van a CD8⁺ T-sejtek pozitív kiválogatásában.

fehérjebontás a polipeptidek elektronkötéseinek felszakítása. A sejtek fehérjebontó rendszerei végzik. A bontás lehet részleges vagy teljes.

- Részleges a bomlás, ha egy-egy gomoly egyben marad, és megőrzi tevékenységét is. Ilyenkor a fehérjebontó enzimek (proteázok) többnyire a bolyhok közötti kapcsolatokat hasítják. Pl. az IgM hasításakor keletkező Fab, amely megőrzi az antigént felismerő képességét.
- Teljes bontáskor a fehérje összetevőire, aminosavakra esik szét.

A fehérjék leépítése ugyanolyan fontos a fehérjék egyensúlyi állapotának fenntartásában, mint a fehérjék képzése. A szükségtelessé vált, a hibás, a káros fehérjék lebontása nélkül a sejt előbb-utóbb elpusztul.

A fehérjék élettartama nagyon változó; a felezési idejük (half-life) széles határok között (egy pillanattól néhány napig) változik. Az N-végi szabály értelmében a

fehérjék felezési ideje az N-végükben kódolt, de külső tényezők (pl. éhezéskor sok fehérje bomlik) és belső hatások is befolyásolják. Például meghatározza a feladatuk: bizonyos folyamatok ellátására képződnek, a közreműködésük lezajlásával rendszerint leépülnek. Ilyenek a jelvitelben, az átírásban, a DNS kijavításában stb. résztvevők. (→N-végi szabály)

A sejtfehérjék lebontása nagyon pontosan szabályozott; mindig a sejt igényei szerint alakul. A hibás, kóros fehérjék azonnal lebontódnak, az immunfelügyeletben résztvevők, a hormonok mindig szükség szerint képződnek és bomlanak. A sejt plazma fehérjéi pillanatonként változnak a végbemenő folyamatok (jelvitel, sejt válasz stb.) igényei szerint. Ennek megfelelően képződnek és pusztulnak is; ha rögvest nem bomlanának le, felhalmozódásukkal elpusztulna a sejt.

A fehérjék lebontásának másféle jelzése is van: bizonyos aminosav sor és szerkezet viselkedik lebontási jelként. Ezek szokásosan rövid szakaszok. Elsősorban a kötött, nem mozgékony, például sejtfalli fehérjéknél érvényesül ez a jelzés, és inkább fehérje-átalakuláshoz, semmint lebontáshoz vezet. A fehérjéknek csupán töredéke választódik ki ennek alapján. Előfordul fordított, a fehérje rögzülését biztosító jelzés is, például a dezubikvitináció mozgósítása.

N-végi szabály *N-end rule* A szabály értelmében a fehérjék zöme, mindenekelőtt a sejtbeli fehérjék, a keletkezésük pillanatától hordoz az N-végen olyan jelet, amely meghatározza az élettartamát. Ezeket angolul *degronok*nak nevezik, magyarul *bomlásjelek*.*

Az N-végi szabálynak két formáját különböztetik meg: az Ac- és Arg-N-végi szabályt (Ac/N-end és Arg/N-end rule). Az elsőnél a befejező aminosav vége acetileződik (N(α)-terminally acetylated, Nt-acetylated residues) – a fehérjék ~80%-a tartozik ide. A másodiknál nincs acetileződés, a befejező aminosavhoz arginin kapcsolódik (arginileződés, N-terminal arginylation). Az N-végi jelzést létrehozó enzimek: metionin-amidopeptidáz, kaspázok, Nt-acetilázok/amidázok, calpains arginil- és a leucil-transzferázok.

A fehérjék N-végi szabályozása a fehérjeháztartás alapvető része, a fehérjék tevékenységének csaknem minden folyamatában meghatározó.

fehérjeelemek a fehérjék önálló tevékenységű részei, amelyek rendre szerkezetükben is elkülönülnek. Alapvetően kétfélet különböztetünk meg: a gomolyokat és a mintázatokat. (→gomoly, mintázat)

fehérje–fehérje kölcsönhatások *protein–protein interactions, PPI* két vagy több fehérje társulása; a sejt folyamatok mindegyikében bekövetkezik. Három alapformájuk ismert:

- **felszíni illeszkedés*** *surface–surface interaction* a két fehérje felszíni domborzata illeszkedik egymásba, mint a kulcs a zárba. Rendkívül fajlagos, viszonylag erős kapcsolódás.
- **csavarmenetes illeszkedés*** *helix–helix interaction* a társuló fehérjék egy-egy csavarmenete illeszkedik egymásba, fonadékot (coiled coil)

képezve. Erős kapcsolódás; jellemző a génműködést szabályozó fehérjék kötődésére. (→fehérjealakzatok)

- **hurokágyazódás*** *surface-string interaction* az egyik fehérje kiálló hurka (aminosavlánca) belefekszik a másik fehérje felszíni vájatóba. Általában a foszforilezendő gomolyok megnyúlt aminosavlánca kötődik így, pl. SH2 gomoly tirozonsora a foszforilező fehérje vájatóba.

fehérjeformák a fehérjék megjelenési alakjai. A fehérjéket formájuk szerint két csoportra osztjuk: a gombolyag és a szál as fehérjékre.

gombolyag fehérjék *globular proteins (globuláris)* egy vagy több hosszú polipeptidlánc vizes közegben végbemenő felgomolyodásának a következményei. Többé-kevésbé gömb alakú, tömör gombolyagok, amelyeknek a magját a víz taszító, a külsejét a víz kedvelő aminosav-maradékok alkotják. A gombolyagos szerkezet létrejöttében tehát a vizes közeg a meghatározó; a fehérjék zöme ugyanis vizes közegben van. A víz kiszorítja a víz taszító aminosavak oldalláncait, ezek gombolyodnak, befordulnak, a fehérje belsejét, magját (core) alkotják, a víz kedvelők pedig a felszínen helyezkednek el. A fehérje gömbformájú lesz. A fehérjék felszínét alkotó víz kedvelő oldalláncok védik a fehérjét a víznek a bomlasztó hatásától. Az aminosavaik sorrendje különböző.

Lényeges a fehérjék tömött, hézagmentes szerkezete, az aminosavak szoros illeszkedése és kapcsolódása. Kapcsolódás másodlagos kötésekkel jön létre; pl. van der Waals-kölcsönhatással, amely a magban lévő, víz taszító aminosavak között keletkezik, azokat tartja össze, hogy ne kerüljenek a felszínre. Jól lehet ez a kötés gyenge, de nagyon sok van belőle, ekként jelentős. Keletkezhet ionos kötés a pozitív és negatív töltésű aminosavak (leucin [negatív töltés] – aszparagin [pozitív töltés]) között, ha közel kerülnek egymáshoz. Kialakulnak továbbá kettős szulfidkötések; ezek a polipeptidláncot kötik keresztkötések formájában, rögzítve a szerkezetet. Létrejöhet kapcsolódás a víz taszító és víz kedvelő aminosavak között is, ami a felszíni aminosavakat láncolja a mag felé. A kötések száma és formája a fehérjék egyediségének jellemzője, harmadlagos szerkezetük állékonyságának biztosítója. Ha a fehérjében üresség keletkezik, helyét víz foglalja el, bomlasztva a víz taszító belső szerkezetet.

A gomolyag fehérjék vízben oldódnak, környezeti hatásokra (pH-, hőmérsékletváltozás) érzékenyek. Sokukban, főleg az enzimekben, behúzóadás is fellelhető, amely két lebenyre, az N- és a C-lebenyre (N lobe, C lobe) osztja a molekulát. Az N-lebeny az N-végnél, a C-lebeny a C-végnél lévő.

A gombolyagfehérjék többnyire a helyváltoztató fehérjék, sokféle feladatot látnak el: enzimek, szállítófehérjék, tapadó- cserélőfehérjék, jelközvetítők, immunfehérjék, de részt vesznek szerkezetekben is, pl. G-aktin. (→aktin)

Előfordulnak sajátos formák, pl. a *tüskefehérjék*, amelyek a felszínből tüskeszerű kinövéseket tartalmazó fehérjék; a koronavírusok jellegzetességei.

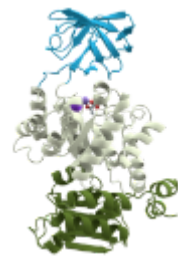
szál as fehérjék *fibrous (structural) proteins* hosszú, erős, vízben nehezen oldódó fehérjék; zömében szerkezeti fehérjék (structure proteins). Szokásosan kötésekkel (London-erők, ionkötések, hidrogén- és S-S hidak) összetartott párhuzamos hosszú

polipeptidekből állnak, amelyek egymásba fonódva kötegeket alkotnak; mások lemezes formájúak. Egy-egy polipeptid több ezer aminosavmaradékot is tartalmazhat, rendszerint ismétlődő szakaszokban. Gyakori köztük a glicin, amely kis aminosav, és ezáltal lehetővé teszi, hogy a polipeptidek közel kerüljenek egymáshoz, köztük erősebb kötések jöjjenek létre. A szálas fehérjék erős szerkezetek (nagy a szakítószilárdságuk), védő- és tartófeladatokat (vázfehérjék) látnak el, távolságokat hidalnak át, de köztük tartoznak az összehúzóók is (izomfehérjék). Idegen molekulát (prosthetic group) nem tartalmaznak. Legjelentősebbek: →kollagén, →keratin, →elasztin.

A szálas fehérjék jószerivel mindig kapcsolódnak másik polipeptiddel, egyesek többel is – tehát negyedleges szerkezetek. A polipeptidek sokféle módon társulnak, egy-egy szálas fehérjére jellegzetes szerkezetek jönnek létre, pl. elasztin, kollagén. A társulás egyik gyakori formája két vagy több α -csavarulat fonódása az α -fonadék* (coiled coil). (→fonadék)

fehérjegomoly* *domain* (domén) a fehérjében elkülönülő 40–250 (általában 41–100) aminosav nagyságú, önállóan (a fehérjék többi részétől függetlenül) feltekeredő, állandósult, tömör, jellegzetes térszerkezetű, a másodlagos és a harmadlagos szerkezeti szint közötti egység. Szokásosan β -kanyarokkal összekötött α -csavarulat, β -lemez vagy ezek együttesének valamilyen változatából áll. Általában a fehérjék feladatának, kapcsolódásainak a megvalósítója, de van olyan is, amelynek elkülönült saját működése van – ez teszi lehetővé, hogy a fehérjék többféle feladatot is ellássanak, többféle fehérjével is kapcsolatba léphessenek, és összehangolt hálózatot hozzanak létre. Egyes gomolyokban előfordul más molekula is, például. fémion (hemoglobin). Általában egy képező kódol egy gomolyt, de előfordul, hogy a közteskivágódás következtében összevágódott több képező hozza létre.

A legkisebb fehérjékben egy gomoly van, a nagyokban akár száz is lehet. A magasabb rendű szervezetekben a fehérjék rendszerint több gomolyt tartalmaznak jól elkülönülve; szokásosan más-más feladattal, például az egyikkel kapcsolódik, a másik a feladatát hajtja végre. (Az ábrán a háromgomolyos piruvát-kináz látható; forrás: Wikipédia.) Számos gomoly többféle fehérjében is megtalálható; ezek működése különböző lehet. Vannak több egyforma gomolyt tartalmazó fehérjék is. Nem egy gomoly csak kettőst képezve hatásos.



A gomolyok szerkezetét a másodlagos szerkezeti jelekkel és a mintázatokkal írjuk le – sokszor hozzátesszük a tekervényeket is. Bármily jellegzetesek is valamely egység mintázatai, azokból nem következtethetünk a működésére, mert előfordulhat más egységekben és a polipeptid nem tevékeny területein is.

Nemzetközi nevükben gyakorta szerepel a *homology* (hasonlóság) szó, utalva arra, hogy a gomoly szerkezete hasonló az abban a fehérjében lévőéhez, amelyben felfedezték. Például: PH-gomoly (pleckstrin homology domain), amelyet a pleksztrin fehérjében ismertek fel. Egyébként a nevüket általában betűszóval jelöljük. A gomolyokat síkban henger vagy doboz alakúnak ábrázolják – sokszor nevezik is őket az angol irodalomban *box*oknak. Sokféle gomoly ismert. Jellegzetesebb csoportjaik:

- *DNS-kötő gomolyok** (*DNA binding domains*) a DNS egyes szakaszait fajlagosan azonosítva kötődnek a DNS-sel. Szokásosan az átíráshéjékben és a DNS-hibajavító héjékben található. (→DNS-kötő gomolyok)

- *Fehérjekapcsolati gomolyok** (*protein interaction domains*), *protein-protein interaction domains*, *modular protein domains*, *protein modules* a fehérjék közötti kapcsolatokat hozzák létre. Sokféle fehérjében megtalálhatók; egyazon fehérjében gyakran több is van. A fehérjekapcsolati gomolyok 40–200 aminosavat tartalmaznak, és rövid (3–6 aminosavból álló), vonalas mintázatokat (aminosavsorokat) ismernek fel (sormintázat*), ezekkel kapcsolódnak. A gomoly néhány aminosava létesít közvetlen kapcsolatot a társuló fehérjén felismert aminosavakkal, gyenge kötésekkel. Az SH2 gomoly például ~100 aminosavból áll, és foszfortirozint tartalmazó mintázatot ismer fel. Ugyancsak foszfortirozint azonosít a PTB (*phosphotyrosine binding*), de más mintázatban állót, mint az SH2. Az SH3 viszont többszörös, 8–10 aminosavból álló ismétlődéseket vesz észre. Az azonosító mintázat nemcsak a kapcsolódást, hanem a ráhatást is irányíthatja, például, hogy melyik aminosav foszforileződjék. Bizonyos gomolyok a pozitív és negatív töltések elrendeződése (mintázata) szerint kapcsolódnak, és fejtik ki hatásukat – ilyen a PB1 (Phox and Bem 1) gomoly. Mintegy 85 féle fehérjekapcsolati gomolyt ismerünk. (→fehérjekapcsolódás)

- *Kettősödési gomolyok** (*dimerization domains*) Bizonyos fehérjék csak kettőt képezve hatékonyak; kettősödhetnek önmagukkal (azonos kettős, homologic dimer) vagy más fehérjével (felemás kettős, heterologic dimer).

TRFH (TERF Homology Domain) a TERF1 (telomere repeat binding factor 1) vagy a TERF2 (telomere repeat binding factor 2) önmagával való kettősödését hozza létre. Sajátos négyes szerkezet jön létre. Állványként is szolgál más fehérjék társulásához, pl. RAP1. (→RAP1, TERF1, TERF2)

- *Négyesítő gomolyok** (*tetramerization domains*) négy fehérjét összekapcsoló gomoly. Egyes fehérjék, például a p53, csak négyest alkotva hatékonyak; négy p53 fűződik egybe bennük (homotetramer).

- *Nyolcszálós $\alpha\beta$ -gomoly** (*α/β barrel domain*) nyolc párhuzamos β -lemezből és az azokat körülvevő 7–8 α -csavarulatból tevődik össze; a belső β -lemez mindegyike kapcsolódik egy α -csavarulattal, úgyhogy a szerkezet $(\alpha/\beta)_8$ szerkezetként írható le. Hordóra emlékeztető formájából származik a nemzetközi neve, ámbar nem teljesen olyan. Gyakran találunk bennük további α -, β - és más mintázatokat, sőt másik gomolyokkal is összefonódhatnak. Az ilyen enzimek családot képeznek, egyetlen „őstől” származnak, és igencsak szétágazó tevékenységűek. Jellegzetes képviselőjük a tirozinfoszfát-izomeráz, TIM1. (→TIM1)

- *Proléngazdag gomolyok** (*proline rich domains*) sok prolént tartalmazó gomolyok. A fehérje sajátos térszerkezetét hozzák létre, ami elősegíti a fehérje kötődését más molekulával.

- *Rendezetlen szerkezetű gomolyok** (*intrinsically disordered domains, IDD*s) jellegzetes mintázat és sajátosság nélküli, alig tekeredett gomolyok; térszerkezetüket könnyen változtatják. Mivel szerkezetük kevésbé kötött, rugalmasan, nagyobb alkalmazkodással képesek részt venni nagyon különböző biológiai folyamatokban (felismerésben, szabályozásban, jelközvetítésben). A magasabb rendű

szervezetekben gyakoribbak, ami arra utal, hogy a fehérjék törzsfejlődésének magasabb fokozatai. Jelentősek a kutatás szempontjából is: a szerkezetkutatás fordított megközelítésének módja – a mintázathiány felől közelíthetők meg a szerkezeti összefüggések.

- *RING (really interesting new gene) gomoly (RING finger domain/protein)* C_3HC_4 aminosav-mintázatot és két cinkiont tartalmaz. 40–60 aminosavból áll; központi α -csavarodással és szegélyező két hurokkal, amelyeket a cinkion rögzít. Az ubikvitjelölésben van meghatározó szerepe, állványfehérjeként vesz részt: nem köti az ubikvitint elektronkötéssel. A RING gomolyt tartalmazó fehérjéket RING fehérjéknek nevezzük. (→ubikvitinezés)
- *RNS-kötő gomolyok** (RNA binding domains) az RNS egyes részeit, rendre a végeket, fajlagosan azonosítva kötődnek az RNS-sel. (→RNS-kötő gomolyok)
- *Sarkallógomolyok** (catalytic domains) az enzimek hatóegységei. Általában törzsökös szerkezetűek, és jellegzetesek az enzimszoportokra. Pl. a kinázok mindegyikében ~250 aminosavból álló, sajátos térszerkezetű foszforilező gomoly van (kinázgomoly).
- *Tevősítőgomolyok** (transactivation domains) géneket tevősítik, fokozzák a génátírást, és szabályozza a képződő fehérje szerkezetét.

fehérjehiány *hypoproteinemia* a szervezet olyan állapota, amelyben a szükségesnél kevesebb a fehérje. A szérumfehérje szintje alacsonyabb az élettaninál (50–65 g/l). A fehérjék 60%-a albumin, ez a májban képződik nagy mennyiségben.

Vizenyőképződés a leginkább szembevető tünet, főleg a lábon figyelhető meg, de a test más területein is. Fogynak az izomsejtek, a haj száraz és hullik.

A fehérjék a sejtek minden működésében részt vesznek, hiányukban szinte minden gyengül, immunrendszer, szervek működése stb. Súlyos hiány életveszélyes állapot.

A fehérjék nem raktározódnak a szervezetben, az utánpótlásról folyvást gondoskodni kell; ezt a megfelelő táplálkozás biztosítja. Fő fehérjeforrás: vörös hús, szárnyasok, hal, tojás tej, tejtermékek, bab, borsó. Lényeges a vitaminok, ásványi anyagok megfelelő mennyisége.

A fehérje rögvést felszívódik, ha nincs felszívódási zavar, például, Crohn-baj, előrehaladott rák stb.

fehérjehormonok endokrin jelvivők. Kis mennyiségben képződnek a mirigysejtekben. A szérumba került hormonok jelentősen felhígulnak, és sok le is bontódik. Többségük fehérjéhez kötve kering; szabadon általában töredéknyi mennyiség van. A hatást az utóbbiak fejtik ki – az erekből ugyanis csak a szabad hormonok lépnek ki, csak ezek kapcsolódnak a jelfogóhoz, váltanak ki sejtválaszt.

fehérjekapcsolódások *protein bindings* a fehérjék kapcsolódása ionokkal, kis molekulákkal vagy nagymolekulákkal. Két változata a fehérjék kötődése és a fehérjék társulása.

- *fehérjekötődés* vegykötésekkel létrejövő fehérjekapcsolódás; a kapcsolódást a vegykötés hozza létre. Lehet elektronkötéssel vagy gyenge kötésekkel létrejövő, pl. →*jelvivő–jelfogó kötődés*. (→gomoly)
- *fehérjetársulás* szerkezeti illeszkedésből keletkező kapcsolódás, nem vegykötés alakítja ki. Vegykötés másodlagosan, a kapcsolódást követően jön létre; pl. →*fehérje–fehérje társulás*. Sajátos formája a *kiváltott illeszkedés* (induced fit), amikor a fehérjetársulás következtében létrejövő térszerkezeti változás alakítja ki a teljes illeszkedéshez szükséges térszerkezetet. (→jelvivő–jelfogó kötődés)

A fehérjék szokásosan sajátos szerkezeti egységeikkel, a gomolyokkal kapcsolódnak egymáshoz. (→gomolyok)

fehérjeképződés *protein synthesis* a gének által közvetített genetikai üzenet átformálás mRNS-be és fehérjébe. Négy folyamatos részből tevődik össze: az üzenet átírása elő-mRNS-re, az elő-mRNS átalakítása mRNS-sé, az mRNS átfordítása polipeptidre és a polipeptid módosítása fehérjévé. A gének átírása a DNS-ben, az elő-mRNS átalakítása mRNS-sé a sejtplazmában, az mRNS átfordítása polipeptidre a ribotestecsekben, a polipeptid módosítása fehérjévé pedig zömében a sejtsövecsezet–Golgi rendszerben, kisebb részben a sejtplazmában megy végbe. (→átfordítás, elő-mRNS, fehérjemódosítás, génátírás, hírvivő RNS)

fehérjék formái összetételük/keletkezésük szerint

- *Egyszerű fehérje* (monomer) egyetlen polipeptidből álló fehérje, mondják egytagú fehérjének is.
- *Félvér fehérje** (chimeric protein, fusion protein) részeiben két vagy több gén által képzett fehérje; egyesült gén kódolja. Az egyesült gének a kromoszóma másulása miatt keletkeznek; eredetileg különállóak voltak, és külön fehérjét képeztek. (→gén)

A félvér fehérje fizikai–vegyszeri tulajdonságait és tevékenységét is két/több gén határozza meg, az eredetileg külön képzett fehérjék tulajdonságai keverednek benne, sajátos biológiai hatású.

Gyakran keletkeznek rosszindulatú betegségekben. Például a BCR–ABL fehérje (BCR-ABL fusion protein), amelyet a Philadelphia-kromoszóma kódol. (→BCR–ABL fehérje, Philadelphia-kromoszóma)

- *Hasonfehérje* (protein analog) szerkezetében és/vagy működésében hasonló, de más-más eredetű fehérje, például más gén kódolja.
- *Módosulatlan fehérje** (*nascent protein*) az átfordításkor keletkező fehérje, amelyben még semmi változás nem történt, még nem hajtékolódott.
- *Összetett fehérje* olyan fehérje, amelyben polipeptidek mellett más, nem fehérje természetű molekula, például ionok, fémek, hem, nukleotid, lipid, szénhidrát is van. Ezeket a nem fehérje összetevőket társtényezőknak* (cofactor, **kofaktor**) nevezik. Enzimeknél: társenzimek (coenzyme, **koenzim**) a nevük.
- *Összletfehérje* (polyprotein, **poliprotein**) több egyszerű fehérjét magában foglaló polipeptidlánc, amely rendszerint tevéketlen. Egy vagy több proteáz hasítja kis

fehérjékre; ezek tevékenyek. Ilyen fehérjeképzési módot alkalmaznak egyes vírusok. Például ilyen a retrovírusok által képzett *Gag* fehérje. (→retrovírus)

- *Rokon fehérje* (protein homolog) közös elődtől származó fehérjék valamelyike. Olyan fehérje, amelynek valamely aminosav része hasonló más fehérjében előfordulóhoz, utalva közös eredetükre. Működésük lehet különböző. Például valamely emberi fehérjében olyan jellegzetes peptidszakasz, hosszabb aminosavsor van, amely más faj fehérjében is előfordul; ez csak úgy lehet, hogy a két fehérje a törzsfajlásban közös ősi fehérjéből alakult.
- *Többes fehérje** két vagy több polipeptidből felépülő fehérje. A polipeptidek száma szerint megkülönböztetünk kéttagú (dimer, kettős), háromtagú (trimer, hármas), négytagú (tetramer, négyes) stb., pártagú (oligomeric proteins) és soktagú (polymer) fehérjéket. Ezek ekként, tehát kéttagúként, háromtagúként stb. hatásosak. (→pártagú, soktagú)
- *Törzsfajlásfehérje** (consensus protein, canonical protein) valamely fehérjének a közösség által elfogadott legmegfelelőbb formája.
- *Törzskös fehérje** (conserved, highly conserved protein) a törzsfajlás korai szakasza óta meglévő fehérje.

fehérje-kináz *protein kinase* ATP felhasználásával foszforilező enzim. A transzferázok csoportjába tartozik (foszfát-transzferáz). Többféle ismert; mindegyiknek ATP-kötő, foszforilező és szabályozó gomolya van. Egyesekben található még irányító (target) gomoly is; ez irányítja az enzimet a sejt megfelelő részéhez. Az ATP-kötő gomoly glicinben gazdag aminosavsorhoz csatolt lizinből áll, és ATPáz hatású: lehasítja az ATP γ -helyzetű foszfátcsoportját. A foszforilező gomoly ~250 aminosavból áll, sajátos térszerkezetű (kinázgomoly); a lehasított PO_4^- -ot észterkötéssel köti a célfehérje szerin/treonin vagy a tirozin oldalláncnak az észterkötésre képes OH-csoportjához, amelyet a szegélyező arginin, lizin aminosavak sorrendje (*consensus sequence*) alapján ismer fel. A fehérje-kinázok szerkezeti változás (pl. a jelmolekulával kapcsolódva) vagy más fehérje-kináz általi foszforilezéssel válnak tevékenyvé.

A fehérje-kinázok többsége vagy csak szerin/treonin (szerin-treonin-kinázok) vagy csak tirozinoldalláncot (tirozin-kinázok) foszforilez (az előbbi a gyakoribb), ám van mindkettőt foszforilező is. Vannak csak egyetlen fehérjét foszforilező fehérje-kinázok, zöme azonban többfélét is képes, sőt nagyon sokféle fehérje foszforilezésére alkalmasak is előfordulnak (széles hatású kinázok).

Az emberi szervezetben ~500-féle fehérje-kináz fordul elő. Ezeket a foszforilező gomolyok törzsfajlásbeli hasonlósága szerint hét csoportba sorolják:

TK (tirozin-kináz, tyrosine kinase);

TKL (tyrosine kinase-like kinase);

STE (homologues of yeast Sterile 7, Sterile 11 és Sterile 20);

CDK (cyclin-dependent kinase) →*ciklinfüggő kináz*

MAPK (map kinase); GSK3 (glycogen synthase kinase 3) és CLK (CDK2-like kinase, CMGC); CK1 (casein kinase 1);

CAMK (calcium/calmodulin-dependent protein kinase) és az AGC kinázok csoportjába.

Valamely szervezet génállománya által kódolt kinázok összességét *kinomnak* (kinome) nevezik. (→AGC, CAMK, CDK, CK1, CLK, GSK3, MAPK, tirozin-kinázok, TKL, STE)

fehérje-kináz-A *protein-kináz-A*, PKA (más néven: cAMP-függő kináz [cAMP-dependent protein kinase]) cAMP-t kötő enzim, négyegységes fehérje: két sarkalló- (Kat₂ [dimer]) és kötőegységből (R₂) épül fel. A két kötőegység kapcsolódik egymással, és mindegyik köt egy kisebb sarkallóegységet. A sarkallóegységben ATP-t kötő, foszforilező és a kötőegységgel társuló gomoly van. A kötőegységben két, cAMP-t kapcsoló gomoly, valamint egymáshoz társuló és a sarkallóegységhez fűződő gomoly van, amelyben szabályozó rész is elkülönül, ez irányítja a sarkallóegységet. Tevékenységét a sejt sAMP-töménysége szabályozza. Ha a sejtben a cAMP-szint emelkedik, a kötőegységek megkötnek cAMP-t, a sarkallóegységek elválnak, és sejt plazmában vagy a magba vándorolva foszforilezik a célfehérjéket mindaddig, amíg nem csökken a sejt cAMP-szintje. Ennek következtében ugyanis a cAMP elválk a sarkallóegységtől, és az enzim két-két egysége újra egyesül. Megkülönböztetünk 1-es és 2-es formájú fehérje-kináz-A-t (PKA1, PKA2), az előbbi a sejt plazmában, az utóbbi sejthártyákhoz kapcsolódva van.

A PKA sokszor társul AKAP (A kinase anchoring protein) fehérjével, amely állványfehérje, köt egyesleg fehérjéket, pl. a sejt váz, a sejt központ fehérjéit. A PKA-t csatolva lehetővé teszi ezek foszforilezését. A PKA társulhat még PKA-gátlókkal (protein kinase inhibitors), amelyek álcélfehérjék, kötik a sarkallóegységeket.

A PKA széles hatású fehérje-kináz, foszforilez:

- sokféle enzimet (jellegzetes példa: a PKA foszforilezi a foszforiláz-kinázt, ez pedig a glikogén-foszforilázt, amely a glikogén lebontásához vezet);
- ioncsatornákat, pl. a kalcium ioncsatornákat a szívizomsejtekben;
- hisztonokat;
- átíráshatárfehérjéket.

Ennek megfelelően nagyon sokféle sejt folyamatban vesz részt.

fehérjeköpeny *capsid* (~~kapszid~~) a vírus DNS vagy a vírus RNS fehérjeburkolata. A vírus rövid szakasznyi DNS-e/RNS-e ebben van becsomagolva, Ez védi, nélküle azonnal elpusztulna. A védőhatás mellett a vírus DNS/RNS tevékenységét is befolyosolja. (→vírusszerkezet) A fehérjeköpenyt alkotó fehérjéket köpenyfehérjéknek (capsid proteins) vagy DNS/RNS rétegző fehérjéknek (viral coat proteins) nevezzük. A vírus DNS-t a fehérjeköpenyével *köpenyes DNS*-nek, az RNS-t pedig *köpenyes RNS*-nek mondjuk.

A fehérjeköpeny összetevőit az adott vírus génjei kódolják, ezért vírusonként nagyon különbözők. Szerkezetük azonban hasonló: pártagú alegységekből (oligomerek), fehérjékből tevődnek össze. A pártagú alegységeket a nemzetközi irodalom *proteomerek*nek nevezi; magyarul *fehérjenéhányas**.

Az egy-két tagú fehérjékből álló alegységek térszerkezeti képződményeinek – amelyek megfelelhetnek, meg nem is egy fehérjének – *capsomer* a nevük, magyarul *köpenynéhányas**.

A fehérjeköpenyeknek mértani szerkezetük szerint csavarvonalas és ikozaédes formája ismert. Ennek alapján osztályozzák őket.

fehérjeköpenyes vírus DNS/RNS nucleocapszid a vírus DNS vagy RNS és fehérjeköpenyének együttes neve.

fehérjemintázat a fehérjék szerkezeti elemeiből keletkező jellegzetes, törzsökös alakulat sajátos feladat ellátására; a fehérjéket sokszor ennek alapján ismerik fel. Többé-kevésbé önálló elemként viselkedik, amely elveszhet, többszöröződhet vagy változhat. Létrejöhet a fehérjék elsődleges és másodlagos szerkezetéből is. A fehérjék bonyolult felépítése a szerkezeti elemeknek szinte végtelen formálódási, társulási változatát teszi lehetővé, vagyis megszámlálhatatlan mintázat jön létre. A molekulák kizárólag ezeket azonosítva kapcsolódnak; ez a biológiai folyamatok fajlagosságának kulcsa. Néhány nagyon gyakori, sajátos mintázatot külön elnevezéssel illetnek, gyakorlati jelentőségük miatt.

elsődleges szerkezeti mintázatok (vonalas mintázatok) sajátos feladatra (kötés, felismeréshely) összeállt 3–10 aminosav. Egysíkú mintázatok; innen a *vonalas* elnevezés. A nemzetközi irodalomban sokféle nevük van: sequence motif (szerkezetmintázat*), core motif, ligand-binding surfaces, ligand recognition pockets és linear motifs. Gyakoribb elsődleges szerkezeti mintázatok:

- A cinkujj mintázat két ciszteinből és két hisztidinből álló aminosavszakasza, amely a szerkezetet összetartó cinkiont köti.
- A foszforilezési mintázat (linear phosphorylation motif), amely a foszforilezés helyét (phosphosite) kijelölő aminosavsor.
- Walker-mintázatok az ATP-t kötő fehérjék jellegzetes törzsökös mintázatai. Kétféle: Walker-A- és Walker-B-mintázatot különböztünk meg. (→Walker-mintázat)
- Az RGG/RG mintázat argininben (R) és glicinben (G) gazdag (RGG [arginin-glicin-glicin]). Ezernél is többféle fehérjében van jelen, számos sejtbiológiai folyamatban (génátírás, elő-mRNS kivágása, DNS-hiba jelzése, átfordítás, sejtvédelem szabályozása stb.) vesz részt. Ismert három és két RGG-s formája, és azoknak is számos változata; az RG-tag különáll.

Az ábrán az RGG/RG ...**RGGRGGRGG**.....**RGGRG** mintázatoknak a FUS (*fused in sarcoma*) RNS-t kötő fehérjében lévő három RGG-s formája (tri-RGG, késsel

jelölve) látható. A feltüntetett RGGRG mintázat RG- (arginin–glicin) tagja a sor végén van.

másodlagos szerkezeti mintázatok *secondary structural motifs* a másodlagos szerkezeti elemek (α -csavarulat, β -lemez stb.) kapcsolódásából létrejövő, jellegzetes szerkezeti formák; törzsökös térszerkezeti egységek, többé-kevésbé önálló feladattal (kapcsolódás, felismerési hely stb.). Nevezik *super secondary structures*-nek is, utalva arra, hogy ezek a szerkezetek a másodlagos szerkezeti elemeknek már magasabb fokú szerveződésai, de még nem harmadlagosak. A legegyszerűbbek 2–3 szomszédos másodlagos szerkezeti elemből formálódnak, a bonyolultabbak pedig ezekből tevődnek össze. Az ilyen mintázatok gyakran ismétlődnek egy-egy fehérje valamelyik részében, illetve más fehérjékben is hasonlóan fordulnak elő. Jellegzetességük, hasonlóságuk ellenére az aminosav-összetételük nagyon eltérő is lehet. A másodlagos elemekből alakult mintázatok állhatnak α -elemekből (α -mintázatok); β -elemekből (β -mintázatok), pl. a görög *mintázat* (Greek-key motif), amelyet ellentétesen futó β -lemezek és az ezeket összekötő β -fordulások alkotnak; legtöbbször azonban mindkettő előfordul ($\alpha\beta$ -mintázatok), pl. az $\alpha\beta$ -*hordók* ($\alpha\beta$ barrels), amelyek nyolc α -csavarmenetből és nyolc β -lemezből tevődnek össze.

Néhány α -csavarodási alampintázat:

- *α -csavarodás–fordulás– α -csavarodás** mintázat (helix-turn-helix motif, HTH) rövid, visszaforduló kapcsolóval (aminosavakkal) összekötött két α -csavarodás. Az egyik leggyakrabban DNS-hez kapcsolódó mintázat: a C-végi α -csavarodás illeszkedik a DNS nagygörbületébe, az oldalági pedig bázisfajlagosan kapcsolatba lépnek a nukleotidokkal. A génműködést szabályozó fehérjék legtöbbszörben megtalálható.

Sokféle változata ismert (dihelical, trihelical, winged helix-turn-helix motif stb.).

- *α -csavarodás–hurok– α -csavarodás** (egyszerűen: *csavarodás–hurok–csavarodás**) mintázat (basic helix-loop-helix motif, bHLH) hurokkal lazán összekötött két α -csavarodás; az egyik rövidebb. Rugalmas mintázat, amely lehetővé teszi, hogy két ilyen mintázatot hordozó fehérje összekapcsolódjék, kettőst képezzen: a két rövid α -csavarodás fonódik össze. A hosszabbikon vannak a DNS-sel kölcsönhatásba lépő törzsamino savak. Az átíráshfehérjék egyik törzsmintázata, a kettős fehérjék szokásos keletkezési eleme.

Néhány α -csavarodás–hurok– α -csavarodás mintázat:

- *cinkujj mintázat** (zinc finger motif, nevezik zinc-finger domainnak is) RNS-hez, DNS-hez kötődő mintázat; a nukleinsavakhoz kapcsolódó fehérjékben általános. Egy α -csavarodásból és két ellentétes lefutású β -lemezből áll, amelyeket négy aminosav (két cisztein, két hisztidin) segítségével cinkion köt össze. Van olyan is, amelyben négy cisztein van. Ezek a mintázatok ismétlődnek egymás után, jellegzetes ujszerű kitüremkedésekkel. Az α -csavarodás aminosavai kapcsolódnak a DNS-sel a nagygörbületen. Ez az egyik leggyakoribb mintázat; a fehérjeállomány ~3%-át teszi ki,

- *leucinos zármintázat** (*leucine zipper motif*) két azonos α -csavarodásból áll, amely rövid szakaszon fonadékot (coiled coil) képezve társul, hasonlóan az ollóhoz. Az α -csavarmenet minden hetedik aminosava leucin. A leucinok a C-végen összerendeződnek, és víztaszító hatással hidrogénkötések jönnek létre. Az N-vég

pozitív töltésű, ez a kötőgomoly, fajlagosan kapcsolódik a DNS ACGT bázissorával – az indítóhoz kötődve serkenti az átíródást. Az átíráshéjék jellegzetes mintázata. Kialakulhat egyetlen polipeptidben, de két polipeptid között is.

- *EF-kéz mintázat* (EF hand), amelyik Ca^{2+} -t kötő mintázat; a kalmodulin E- és F-csavarodása és összekötő szakasza alapján kapta a nevét.

fehérjemódosítás* (más néven: átfordításkövető módosítás) *post-translational protein modification* az eredetfehérje (az átfordítással keletkező vonalas fehérje) szerkezeti változtatása, aminek következtében megfelelően hajtékolttá és tevékenyvé válik. Ez határozza meg a fehérje helyét a szervezetben és a feladatát. A működőképes fehérjét kialakító fehérjemódosítás a sejtsövecsezetben megy végbe; magában foglalja a hajtékolást, a hatáscsoport, szénhidrát, lipid stb. kapcsolását, S–S- és más kötések kialakulását, fehérjehasítást, acetilezést, foszforilezést, metilezést stb. Több mint százféle módosítás ismert, utalva ennek fontosságára.

fehérjenéhányas *proteomer* a vírus-fehérjeköpeny pártagú alegységeinek a neve. (→fehérjeköpeny)

fehérjeszerkezet A fehérjék szerkezetében négyféle szerkezeti szintet (elsődleges, másodlagos, harmadlagos és negyedleges) különböztetünk meg. Ez kiegészül a második és a harmadik szint közötti két másodfokú elemmel (gomoly, mintázat). Mindegyik szintet az aminosavak sora határozza meg.

elsődleges szerkezet a peptidkötéssel kapcsolt aminosavmaradék-sor. Voltaképpen a polipeptid. Az átlagos fehérje 300–400 aminosav-maradékból áll, tömege: ~40 kDa. Van 50 és 2000 aminosav-maradékból összetevődő is, a fehérjék aminosav-maradék tartománya tehát: 50–2000 aminosav-maradék.

másodlagos szerkezet az aminosavsor elfordulásaiból keletkező alakzat, amelyet az egymáshoz közel kerülő atomok közt kialakuló hidrogénkötések rögzítenek. Hidrogénhid keletkezik a peptidkötés O- és N-atomja között; ez könnyen kialakul az oxigén és a nitrogén részleges ellentétes töltése miatt. A másodlagos kapcsolódások tehát a polipeptid gerincében jönnek létre, az aminosavak oldalláncai nem vesznek részt benne.

Elfordulás az aminosavak oldalláncainak különbözősége (kiegyensúlyozatlan állapot) révén következik be, és a peptidkötés elektroneltolódása miatt csak az α -szénatom kétoldali kötésében lehetséges, ezek szigma-kötések. Az N–C $_{\alpha}$ kötés elfordulásának szöge a φ -szög, C $_{\alpha}$ –C kötésé a ψ -szög (→peptidkötés). A φ – ψ szögpárok által létrehozott térhelyzetben az N–C $_{\alpha}$ –C–N atomsorból szabályosan ismétlődő szerkezetek jönnek létre; ezek a másodlagos szerkezetek. Kialakulásuk a szögpárok értékeitől függ; azokat az értékeket, amelyeknél kialakulhatnak, a Ramachandra-leképezés mutatja. A szögpár nagysága azonban a peptidkötések atomjai és az oldalláncok helyzete miatt behatárolt; a másodlagos szerkezetek létrejöttéhez szükséges értékek a polipeptidnek csak egyes részein (elfordulási

sziget) jönnek létre, függően az aminosavsortól: attól, hogy milyen aminosavak kapcsolódnak egymással.

A legjellegzetesebb másodlagos szerkezeti elemek az α -csavar, a β -lemez és a β -fordulat.

■ *α -csavarodás* (α -helix) a peptidlánc csavarvonalszerű elfordulásával keletkezik. Egy menetben 3,6 aminosav-maradék van. A peptidkötések közötti hidrogénhidak szabályos távolságonként ismétlődnek – minden negyedik peptidkötést kapcsolják a karbonil- és az NH-csoport között (CO...NH) –, és a molekula hossz tengelyével csaknem párhuzamosan helyezkednek el; ezért keletkezik a csavarvonal szerkezet. Az aminosavak oldalláncai a hossz tengelyre merőlegesen, a csavarmenet külső felszínén találhatóak, a víztaszító gerinc pedig a belsejében. Az órajárás irányában haladó elfordulások hozzák létre az α -csavarodást, amely állandósult szerkezet. Ez az aminosavak L-téralkázatából következik. A csavarodás végbemehet ellenkező irányban is, de az ilyen szerkezetek ingatagok: az oldalláncok térben nehezen férnek el, ezért nem is maradnak meg.



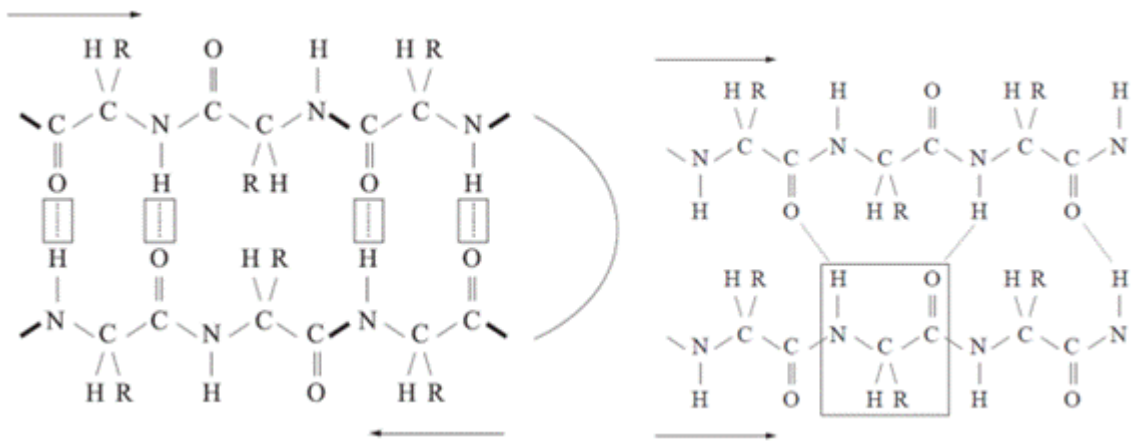
Az α -csavarodás a polipeptidnek csak hosszabb-rövidebb szakaszain alakul ki: egyes helyeken megszakad, mert a hidrogénhid nem jön létre. Ennek több oka lehet:

- A prolin gyűrűs szerkezetében a nitrogénatomnál nem áll rendelkezésre hidrogénatom, és a fordulása is korlátozott; ezért nincs gyűrűs aminosav az α -csavarvonal szerkezetben.
- Egymást taszító aminosavak között, például két arginin között (negatív töltésű az oldallánc).
- Túl nagy az oldallánc; a társulás térben nem lehetséges, ilyen a fenilalanin.

Az α -csavarodás elhelyezkedhet a fehérje bármely részén; átlagosan 12 aminosav-maradék hosszúságú, az N-vége részpozitív, a C-vég résznegatív, vagyis kétsarkú (dipole) szerkezet.

■ *β -lemez* (β sheet). Megnyúltan csavarodó peptidláncból alakul ki a lánc visszakanyarodásaival (β -fordulás). A peptidlánc ebben is csavarvonalszerű, de egy kanyarulatban csak két aminosav van, ezért lapos. A visszakanyarodás következtében néhány aminosavnyi peptidszakasz (β -redő, β strand) párhuzamosan helyezkedik el – egy irányban vagy ellentétesen (az egyiknek az N-vége és a másiknak a C-vége van egymás mellett) –, közöttük pedig hidrogénkötések képződnek, amelyek itt is a peptidkötések karbonil- és NH-csoportja között (CO...NH) jönnek létre.

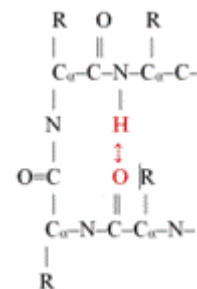
Az első ábrán a két β -szál egymással ellentétes irányú (antiparallel). A közöttük keletkező hidrogénhid a szemben lévő peptidkötések mindegyikében kialakul, és pedig a hossz tengelyére merőlegesen, mivel a CO- és NH-csoportok szemben vannak egymással. Az oldalláncok kívül helyezkednek el. A második ábrán a megnyúlt polipeptidlánc (β -szál) visszakanyarodik (β -fordulás, β -turn), és az előző szakaszával azonos irányú (parallel). A hidrogénhidak itt is keresztezik a hossz tengelyt, de nem merőlegesek. Egy aminosav két szemközti aminosavval kapcsolódik.



A többszörösen egymáshoz kötődött β -szálak alakítják ki a β -lemezt, amelyből az oldalláncok kilógnak: felettük és alattuk helyezkednek el. Az egymáshoz kapcsolódó β -szálak származhatnak egyetlen polipeptidből, de kapcsolódhat hozzájuk másik polipeptid β -szála is (ábra). A β -szálak különbözősége miatt a β -lemez nem sík, hanem redőzött (pleated β sheet).

Az aminosavak oldalláncai a lemez síkja felett vagy alatt nyúlnak ki úgy, hogy a sorban egymást követő aminosavak oldalláncai ellentétes kinyúlásúak, ezért redőszerű, hajtogatott. A párhuzamos β -redőket hosszabb-rövidebb aminosavszakaszok kapcsolják össze; nemegyszer úgy, hogy a β -lemez síkja felett/alatt α -csavar szerkezeteket alakítanak ki. Az ellentétesen futó β -redőket néhány helyen aminosavas visszafordulások kötik össze; ilyen pl a hajtűfordulás* (hairpin turn), amely két ellentétes irányú β -szál között keletkezik; összesen két aminosav-maradékból áll. A β -lemez lapszerű, gyakorta hajtékolt, nagyritkán hengeres formájú, és szokásosan a fehérje belsejében van: a víztaszító peptidgerinc ugyanis szabadon van.

■ β -fordulás* (β -turn, β -reverse turn, β -bend). A polipeptid egyirányú, ezért gömbalakot csak úgy hozhat létre, hogy visszafordul. Az ilyen visszafordulás a β -fordulás, amely nagyon rövid szakasz, hajtűszerű. Ezek kapcsolnak össze két α -csavart vagy két β -szálat. A β -fordulat négy aminosav-maradékból áll. A hidrogénhid a polipeptid visszafordulását kezdő és a harmadik aminosavát köti; ezzel rögzíti a szerkezetet (az ábrán pirossal jelölve; R = oldallánc). I-es és II-es formáját különböztetik meg. A β -fordulás sokszor a fehérje felszínén van, részt vesz a jelközvetítésekben kapcsolódási vagy felismerési helyként.



■ *Rendezetlen fehérjeszakaszok.* Ezek a fenti mintázatok egyikét sem tartalmazó részei a fehérjéknek, általában a fehérjék zömét alkotják. A fehérjék alkalmazkodó képességét (kapcsolódás más molekulával, térszerkezeti változás stb.) biztosítják, lehetővé téve a fehérjék tevékenységének szabályozását. Talán idevehető a *kapocsrész* (hinge region), amely változó hosszúságú hajlékony aminosavmaradék-sor, szokásosan két gomoly között. Lehetővé teszi, hogy a gomolyok elmozduljanak egymáshoz viszonyítva feladatuk ellátására. Nincs mindegyik fehérjében. A korábbi irodalomban találkozunk a Ω -hurok (Ω loop) elnevezéssel, amely rendszertelen, ismétlődő részek nélküli bonyolult szerkezetű fehérjealakzat. Megkülönböztetése nem megalapozott.

másodfeletti elemek a \rightarrow fehérjekomolyok és a \rightarrow fehérjemintázatok.

harmadlagos szerkezet *tertiary protein structure* a fehérje (egyetlen polipeptid) háromirányú (3D) elrendeződése, működőképessé válása; a hatócsoportok a felszínre kerülnek, lehetővé téve, hogy kapcsolatba lépjenek más molekulákkal. A harmadlagos szerkezet az egymástól távoli aminosavak közötti kölcsönhatások, alapvetően az aminosavak oldalláncai között létrejövő kötések (leginkább hidrogénkötések, ritkábban S-S- és ionos kötések), valamint a víztaszító hatás következménye. A harmadlagos szerkezetet tehát a peptidkötések mellett kialakuló más elektron- és nem elektronkötések hozzák létre, tartják fenn. A harmadlagos szerkezet elsősorban a gombolyagfehérjékben alakul ki, a szálás fehérjékben (\rightarrow keratin, kollagén, fibroin) kevésbé kifejezett, nem különül el élesen; térszerkezetüket valamelyik másodlagos szerkezeti elem uralja. A fehérjék a harmadlagos szerkezeti formában állandók, az energia szempontjából ez a leggazdaságosabb helyzetük (native state).

A harmadlagos térszerkezetet is alapvetően az aminosavak sorrendje határozza meg, és önmagától is kialakul. A dajkafehérjék (chaperonok) elősegítik a harmadlagos szerkezet formálódását: megakadályozzák, hogy a sejtplazmában állandóan keletkező fehérjék – a harmadlagos szerkezet lassú formálódása miatt – egymással összekapaszkodjanak fehérjehalmazokká.

Lényeges, hogy a fehérjék harmadlagos szerkezete környezeti és más hatásokra (más fehérje társulása, foszforilezés stb.) felszakadhat, tehát nem állandó. Ennek biológiai jelentősége van, hiszen a térszerkezet változása, változtatása a fehérjék ki-be kapcsolásának a leggyakoribb módja, a fehérjeműködés alapvető szabályozója.

negyedleges szerkezet *quaternary protein structure* két vagy több harmadlagos szerkezetű polipeptid kapcsolódásából létrejövő nagymolekula (többes fehérje). Az egyes polipeptideket alegységeknek nevezzük. A negyedleges szerkezet az alegységek egymáshoz viszonyított térhelyzetét jellemzi. A polipeptidek közötti kölcsönhatásban ugyanazok a kötések (London-erők, hidrogénkötések, ionkötések és S-S híd) vesznek részt – vagyis alapvetően gyenge kötések.

A polipeptidek száma szerint megkülönböztetünk kéttagú (dimer, kettős), háromtagú (trimer, hármas), négytagú (tetramer, négyes) stb., pártagú (oligomeric proteins) és soktagú (polymer) fehérjéket. Ezek ekként, tehát kéttagúként, háromtagúként stb. hatásosak. Kapcsolódhat azonos (homo-...mer) vagy különböző polipeptidlánc (hetero-...mer).

Az összekapcsolódott polipeptidek szétválhatnak, majd újra egyesülhetnek, függően a működésüktől. A szétválást, újra egyesülést az teszi lehetővé, hogy azokon a felületeken, ahol a kötődés létrejön, egymást kiegészítő molekulák vannak – a kiegészítő láncok egymást felismerik –, és hogy a nem kiegészítő láncok között nem képződik erős kapcsolódás. A polipeptidek között tehát egy sajátos kölcsönhatás van, amely a fehérjék működését is meghatározza, szabályozza – ez a fehérjék önrendelkező képessége.

Negyedleges szerkezetűnek tartjuk a más molekulát (hem, szénhidrát, RNS, lipid stb.) tartalmazó fehérjét is.

fehérjeszerkezet-kialakulás A fehérjék szerkezeti formáinak kialakulása az egyenes polipeptidfonal tekeredésével jön létre; a tekeredés ugyanis az aminosavak elmozdulásával, közeledésével jár, aminek következtében kapcsolódnak egymással, hidrogénhidakkal; hajtékolódnak*. A folyamat szakaszos: először a polipeptidnek csak egyik szakaszán alakul ki másodlagos szerkezet (köztes állapot A), majd ez kapcsolódik a polipeptid újabb szakaszával, formálva újabb szerkezeti változást (köztes állapot B) és így tovább. A polipeptid egyes szakaszai tehát együttműködnek, az egyik változása váltja ki a következőt – ezt nevezi a nemzetközi irodalom cooperative nature-nek.

A polipeptid fonál fenntartása energiaigényes, a tekeredéssel mind kisebb energiával megtartható köztes szerkezetek jönnek létre, amíg kialakul a fehérjék harmadlagos, a legkevesebb energiát követelő, biztonságos szerkezete – a fehérjéknek ez a természetes (natív) állapota.

Ahogy egyre több és több fehérje szerkezete tisztázódik, úgy válik bizonyossá, hogy a természet ugyanazokat a mintázatokat ismételte a legkülönbözőbb fehérjékben, függetlenül a tevékenységüktől. Oka könnyen érthető: jóval kevesebb genetikai irányítás és felépítési folyamat szükséges, mint ha mindegyik fehérje teljesen eltérő szerkezetű lenne. Úgy mond: ez a „leggazdaságosabb módszer”. Ugyanez az elv fedezhető fel a gomolyok kialakulásában: egy-egy gomoly kialakulását újabbak követték ugyanabban a fehérjében, ezzel bővült a fehérje működése, így, és nem különállóan keletkeztek az új fehérjék. Ebből következik, és bizonyítékok is vannak, hogy bizonyos fehérjék egy-egy „őstől” származnak, családot képeznek, jóllehet a működésük messzemenően eltérő is lehet.

félegész szám $\frac{1}{2}$ -re végződő szám; a páratlan számok fele. A számítástani képlete $n + \frac{1}{2}$, az n az egészszám, pl. $1\frac{1}{2}$, $3\frac{1}{2}$ stb.

felemás együttélés^{SP} *commensalism* (→együttélés)

felfogás^{SP} *perception* az észrebevétel, az érzékelés és az észlelés együttese. A felfogás tevékeny folyamat: az inger érzékszervi és agyi feldolgozása; az utóbbiban korábbi ismeretek, nyelvi sajátosságok és beállítódások vesznek részt. (→érezékelés, észlelés, észrebevétel)

felszín *surface* valaminek a felülete, a folyadék felső rétege. (→felület)

feltételes valószínűség két esemény (A és B) bekövetkezése valószínűsége: bekövetkezik-e az A esemény, ha a B esemény bekövetkezik vagy már be is következett. Jelölése $P(A/B)$. A $P(A/B)$ azt jelenti, hogy a két esemény egymástól függ. Másként: az A eseménynek a B-re vonatkoztatott feltételes valószínűsége annak a valószínűsége, hogy A bekövetkezzék, ha a B már bekövetkezett. A / azt jelöli, hogy egymástól függenek.

A feltételes valószínűség csak akkor van értelmezve, ha a feltétel valószínűsége pozitív. Ekkor $P(A/B) = P(AB)/P(B)$, vagyis az együttes bekövetkezés ($P(AB)$ vagy $P(A, B)$) valószínűsége osztva a feltétel valószínűségével.

Ha a két esemény függ egymástól (B valószínűsége pozitív), akkor a feltételes valószínűségi értéke eltér a feltétel nélkülítől.

Ha a két esemény független, akkor az együttes bekövetkezésük valószínűsége a valószínűségek szorzata. Jelölése $P(A) \cdot P(B)$.

Ha a B esemény mellett vele együtt be nem következhet C, D, ..., X események mellett is tudjuk az A esemény feltételes valószínűségét, akkor a fordított mennyiséget is ki tudjuk számolni:

$$P(B/A) = \frac{P(A/B) \cdot P(B)}{P(A/B) \cdot P(B) + P(A/C) \cdot P(C) + \dots + P(A/X) \cdot P(X)}$$

feltevés *hypothesis* nem bizonyított jelenség, összefüggés valószínűsítése, amely tudományos vizsgálódás alapja lehet; sokaságszámítási fogalom.

- *Feltevésvizsgálat* a kutatás- vagy a nincsfeltevés vizsgálata adatok gyűjtésével és számhasonlítás kiértékelésével.
- *Kutatásfeltevés* (alternative hypothesis (H_1, H_a)) két változó (kétféle vizsgálati elem, vizsgálati elem és kimenetel stb.) között összefüggés van. Például valószínű, hogy valamely gyógyszer hatékonyabban pusztítja a ráksejteket, mint a másik.
- *Nullafeltevés* → nullafeltevés (H_0).

feltöltődésszabály *Aufbau principle* (→elektronburok-feltöltődés)

felület *area* az anyag síkbeli kiterjedésének mértéke; az anyag felszínének nagyságát adja meg. Jele: A, egysége: m^2 .

fenntartás *maintenance* az orvosi nyelvben valaminek a létét/hatását/eredményét biztosító, megőrző értelemben használjuk. Fenntartó adag/kezelés olyan kiegészítés, amelyik a korábbi kezelés eredményét hivatott megőrizni, fenntartani.

fenol olyan OH-csoportot tartalmazó szénvegyület, amelyben az OH-csoport aromás gyűrűhöz (fenolgyűrű) kapcsolódik. Savas jellegű, szobahőmérsékleten kristályos vegyület.

fenotípus **fenotype** →egyedség*

fénylő burok *zona pellucida* az érett petesejtet közvetlenül körülvevő, védő vastagabb hártya, külső szélén közvetlenül a sugárkoszorú sejtjeivel kapcsolódik. Meghatározó a megtermékenyítés folyamatában. Négyféle fehérjéből, ZP1–4 (zona pellucida sperm-binding proteins) épül fel.

feromon ugyanazon állati faj különböző egyedeit valamilyen viselkedésre készítő vegyület, pl. nemi érintkezésre ösztönző molekula

feszültség (fizika) →elektromos feszültség, →mágneses feszültség, →szilárdsági feszültség.

FHIT (fragile histidine triad diadenosine triphosphatase) gén a FRA3b gyakori törékenyhelyet (CFS FRA3B) foglalja el a 3-as kromoszómán. A P1-P3-bis(5'-adenozil)-trifoszfát hidroxilázt (más néven: bis(5-adenozil)-trifoszfátáz) kódolja, amely daganatgátló hatású is. Az enzim kiesése kettőződési ártmányt, DNS-ingatagságot és DNS-károsodást okozhat. A FHIT gén károsodása gyakori a rákokban, a rákképződés korai szakaszában van szerepe. (→bis(5-adenozil)-trifoszfátáz)

fiber a szövetekben →rost

fibrin *fibrin* 65 kD tömegű fehérje, két egymás melletti aktinkötő gomolya van, ezzel köti szorosán össze az aktinszálakat. (→aktin)

fibroma (→rostdaganat)

filamentum →sodorfonal

filopodia *falósejtek felszíni aktinnyúlványai* (→falósejt)

filozófia (→bölcészlet)

fizika az anyag sajátosságaival (állapotával, folyamataival) foglalkozó tudomány. A sajátosságokat mennyiségekkel határozza meg, ezért mondjuk, hogy a fizika nyelve a számítás (mennyiségtan). Másként: a fizika az anyag sajátosságait mennyiségekkel kifejező tudomány.

Három alapvető ága van: a látható anyaggal, vagyis a fizikai testekkel foglalkozó fizika, ezt *hagyományos fizikának* nevezzük; a részecskéket elemző *részecskefizika* (quantum physics); és a kettő között lévő *hőtan* (thermodynamics), amelynek a történései (energiaátadás) csak mérhetőek, a következményük azonban gyakorta kézzelfogható.

fizikai mennyiség a fizikai tulajdonság mérésével kapott mennyiség. (→fizikai tulajdonság)

fizikai test *object* az anyag látható megnyilvánulási formája: körülírt, egybefüggő, térbeli tömeg. Hagyományos fizikai fogalom, a részecsketanban nincs ilyen. A napi szóhasználatban egyszerűen *testnek* mondjuk (előfordul a *tárgy* és a *kiterjedt test* elnevezés is – ezeket ebben az értelmezésben nem használjuk). Három formáját különböztetjük meg, mindegyik fizikai fogalomként meghatározott testforma, a valóságban sokféle lehet:

- *Pontszerű test* (point object) olyan testforma, amelynek a leírásában érdektelen a kiterjedése, mert elhanyagolható a mozgásához, kölcsönhatásaihoz viszonyítva; csak tömegét és töltését vesszük figyelembe. Másként: viszonyítottan véges tömegű, kiterjedéstelen (dimensionless) test, mert a kiterjedése figyelmen kívül hagyható mozgásterének és kölcsönhatásainak a vizsgálatában.

A pontszerű test nem szükségszerűen kicsi, csak viszonyítottan az, például a Föld is pontszerű test a világmindenségben. Egyéb elnevezései: tömegpont, anyagi pont; point particle, ideal particle, point-like particle, point-like object.

- *Kiterjedt test* (extended object) olyan testforma, amelynek a leírásában a test kiterjedése lényeges. Másként: minden véges nagyságú test, minden nem pontszerű test. Sajátos formája:

- a *merev test* (rigid object), amely nagy erő hatására sem változtatja az alakját. Ez azt jelenti, hogy bármely két pontja között a távolság időben állandó, függetlenül a ráható erőtől.

fizikai tulajdonság *physical property, observables* a látható anyag olyan sajátosága, jellegzetessége, amely mérhető. Másként a test mérhető sajátosága.

flavin (→riboflavin)

flavonoidok növényi eredetű fenolgyűrűs vegyületek; polifenolok: több gyűrűt és OH-csoportot tartalmaznak. Szűkebb értelemben a 2-fenil-kroman (flaván) származékai. Több ezer flavonoid ismert, ezeket szerkezetük szerint hat csoportba sorolják: flavánok, flavanolok, flavanonok, flavonok, flavonolok, flavononolok. Az zöldségekben, gyümölcsökben, gyökerekben, virágokban, teában, kakaóban, vörösborban stb. fordulnak elő. Az egészségre rendkívül kedvező hatásúak: antioxidánsok, gyulladáscsökkentő- és rákellenesek, DNS-hiba-gátlók stb.

flavonol 3-hidroxi-flavon-vázat tartalmazó flavonoid.

FMN (flavin-mononukleotid) flavin mononukleotide riboflavin-5-foszfát. Elektron szállító, számos elektron felvevő-leadó enzim (dehidrogenázok) tartozékcsoportja. A riboflavinból (B2-vitamin) keletkezik, a riboflavin alkoholos OH-csoportja hidrogénjének helyére foszfát kapcsolódik a riboflavin-kináz segítségével.

Enzimhez kötődve felvesz két elektront és két protont (hidrogén iont), FMNH_2 -vé alakul. A FAD-hoz hasonlóan, először 1 elektront és 1 protont vesz fel, páratlan elektronú szemikinon (FMNH^\cdot) keletkezik; újabb elektron és proton felvételével jön létre a FMNH_2 .

Tartozékcsoportja még a kékfény-jelfogóknak (blue-light photo receptors), jelzést közvetít.

FMR1-betegségek *FMR1 diseases* az FMR1 gén 5'-végi CGG ismétletek kóros bővülésének a következményei; az előmásulásos és a teljes másulásos ismétletvázatot hordozókban alakulnak ki. Szokványosan a FMR1 gén elkerüli az X-kromoszóma metilezését, tevőtlené válását (X-inactivation), a CGG ismétletek kóros sokszorozódásával azonban megváltozhat a metileződés és az átíródás is.

- Az *előmásulásos ismétletvázlat* fokozhatja az átíródást, több mRNS képződik, méghozzá olyan, amelyben jelen van ismétletbővület. Ezekben az mRNS-ekben gyakori a másodlagos szerkezeti átalakulás, pl. hajtűkanyar-képződés, amellyel kapcsolnak a sejtműködéshez fontos fehérjéket, mint Sam 68, DROSHA, DGCR8, gátolva azok működését. A DROSHA a DGCR8 fehérjével társulva (DROSHA-együttes) a miRNS kialakulásában: a pri-miRNS-nek pre-miRNS-sé alakításában vesz részt. Ha kötődik hozzá mRNS, zavar keletkezik a miRNS-ek keletkezésében. Végeredményben a sok ismétlettöbbses mRNS miatt háromféle betegség, a *törékeny X-társult remegéses mozgászavar** (fragile X-associated tremor/ataxia syndrome, FXTAS), a *törékeny X-társult korai petefészkek-elégtelenség* (fragile X-associated premature ovarian insufficiency, FXPOI) és a *törékeny-X-társult elmezavarodottságok** (psychiatric disturbances) alakulhat ki. Az FMR1 fehérjeképződés lényegesen nem változik; ha némileg csökken, rendszerint az értelmi képesség is zavart szenved. Az előmásulásos ismétletvázlat okozta betegségek közös elnevezése: *törékeny X-társult előmásulásos állapot** (fragile X-associated premutation condition).

- A *teljes másulásos ismétletvázlat* metileződik, a gén tevőtlené válik, hasonlóan az X-kromoszóma többi részéhez, nem képződik FMR1 fehérje, és kialakul a *törékeny-X-betegség* (fragile X syndrome, FXS).

Az előmásulásos és a teljes másulásos ismétletvázlat öröklődhet; az utóbbit csak az anya adhatja át, mert a teljes másulásos ismétletvázatot tartalmazó ondósejtek nem maradnak meg.

FMR1 (fragile X messenger ribonucleoprotein 1) fehérje *fragile X messenger ribonucleoprotein 1 protein, FMRP* RNS-t szállító fehérje; az mRNS-hez kötődik; az

mRNS-nek a sejtmagból a ribotestecshez szállításában vesz részt, valamint gátolja az átfordítást. Leginkább az agyban található, lényeges a megfelelő idegrendszeri és értelmi fejlődéshez, és szerepe van a nők fogamzásában is. Hiányában fokozott az ingerületátvivők kibocsátása, az idegcsatlódások telítettek, továbbá visszafogott a GABA- (γ -aminovajsav) rendszer, ezért fokozott az ingerületátvivés.

FMR1 (fragile X messenger ribonucleoprotein 1) gén (egyéb név: fragile X mental retardation; FXA) az X-kromoszóma hosszú karjának végén (Xq27.3) van; törékenyhely. Az FMR1 fehérjét (fragile X messenger ribonucleoprotein 1 protein, FMRP) kódolja. A gén 5'-végén az indító közelében CGG hármások ismétlődnek általában 10–40-szer, meglehetősen változatosan. Ezeket az ismétleteket AGG-hármások szakítják meg; valószínűleg ezek rögzítik a hosszú ismétletsort. Ha az ismétletek meghaladják a küszöbértéket (~40 ismétlet), a gén inataggá válik; betegségek keletkezhetnek, amelyeket FMR1-betegségeknek nevezünk.

Az American College of Medical Genetics a CGG ismétleteket a száma szerint négyféle ismétletvázatot különböztet meg: a *szokványos* (normal, NL; <45); a *közbenső* (intermediate/gray zone, GZ, 45–54); az *előmásulásos** (pre-mutation, PM, 55–200) és a *teljes másulásos** (full mutation, FM, >200) ismétletvázatot. Betegséget az előmásulásos és a teljes másulásos ismétletvázatot okozhat, az előmásulásos ismétletvázatot azonban egészséges nőkben és férfiakban is előfordul: nőknél 200-ból, férfiaknál 400-ból egy hordozó. (→FMR1-betegségek, FMR1 fehérje, törékenyhely)

FNA (fine needle aspiration) (→mintavétel)

fogalom dolgoknak, jelenségeknek ismérveik alapján való tudati formája. Tudatunkban ennek alapján azonosítunk. A fogalmakat általában más, ismertnek tekintett fogalmakkal határozzuk meg.

alapfogalom a tudományok ismertnek tekintett, más fogalmakkal nem meghatározható fogalma, pl. a fizikában a *pont* vagy az *egyenes*. Csak körülírható.

fokozat *grade* (G) kettős jelentésű: 1. Besorolás részeként 1-es, 2-es stb. fokozat; ezt egyszerűen G1, G2 stb. formában, avagy az elváltozás nevezetéhez tett számozással jelöljük: *cervicalis intraepithelialis neoplasia-1*; CIN1, CIN2, CIN3. A nemzetközi irodalom használja a *low-grade* (alacsonyfokozatú) és a *high-grade* (magasfokozatú) kifejezéseket, például *high-grade CIN3*. Súlyosság, veszedelmesség értelemben kis kockázatú (low-grade), nagy kockázatú (high-grade) jelentésben használjuk. Pl. a kis kockázatú daganatok kórjósolata kitűnő.

MDACC-fokozat (MD Anderson Cancer Center) szövettani kettős fokozati rendszer; a magalakzaton és az osztódásokon alapszik. Enyhén kóros magalakzatok és <12 sejtosztódás 10 nagylátóterenként alacsonyfokozatú, 12 vagy több és súlyosan kóros magalakzatok magasfokozatú szöveti elváltozást jelölnek.

fokozó *enhancer* a génátírást serkentő bázissor; átírásféherjékkal kapcsolódva tevősödik, a génátírás alapszabályozója. A fokozók mindegyike csak a hozzá tartozó gén átírását serkenti. Általában az indítótól távolabb, a gén 5'- vagy 3'-végének irányában található (nem csak 3'-irányban, hanem 5'-irányban is hatnak), avagy a gén egyik – rendszerint a közép felé elhelyezkedő – köztesében vannak. Lehetnek távol a vonatkozó géntől, de a DNS tekeredése miatt mégis közel kerülnek hozzá. Az is előfordul, hogy a gének között több fokozó is elhelyezkedik, közel két génhez is. Nem tudjuk, hogy miért csak az egyiket serkentik. Az ismert, hogy a fokozók nem egyformák.

Jellemző, hogy több átírásféherjét kapcsolnak, ezek pedig különböző társféherjéket, amelyek szükségesek az átíráshoz. Ilyenek a kromatint nyitó; a magtestecskét módosító; a polimeráz kötődését, tevősödését lehetővé tevő féherjék stb. Valószínűleg ezek összesen teszi lehetővé a fokozó–gén fajlagosságát és a többoldalú szabályozást – irányítva a gént, hogy hol és mikor íródják át.

fold, folding →*hajték*

fold-back t-loop *visszahajló T-hurok* (→végrész)

follicular antrum →*tüszőüreg*

follicular fluid →*tüszőfolyadék*

folsav *folate* (B9-vitamin) a sejtbe kerülve részt vesz a purin, a timidin és ezáltal DNS, RNS képzésében, valamint a B12-vitamin-függő metionin előállításában, elősegítve sejtanyagcsere-, DNS-javítási és metilezési folyamatokat.

A folsavat a vékonybél baktériumai hozzák létre, és sajátos átszállítással (proton-coupled folate transport) kerül a kapuvisszérbe és a májba. A sejtekbe a folsavjelfogóhoz (FR – folate receptor) kapcsolódva kerül sejtessedéssel. A beltestecsben a protonpumpa csökkenti a pH-t, a folsav elválk a jelfogótól, kijut a sejt plazmába. Az FR a beltestecsel visszajut a sejt hártárához és újra kifejeződhet. Ez a folsav körfolyamata. Az FR-nek háromféle változatát (isoforms) ismerjük: FR α , FR β , FR γ ; szövetfajlagosak. Az α FR, β FR a glikozil-foszfátidil-inozitolhoz kötött, a γ FR vízdoldékony féherje, a nyiroksejtek választják el.

Leginkább az FR α tanulmányozott, a FOLR1 gén kódolja. Az ép sejteken általában nincs jelen, számos daganat – köztük a nem nyákos petefészekrákok is – azonban fokozottan fejezi ki, biztosítva a gyors burjánzásához szükséges DNS-keletkezést. Az FR α gátlása a ráksejtek felszínén, pl. ellenanyaggal, folsavhiányos sejtpusztuláshoz vezet.

folyadék *liquid* folyékony halmazállapotú anyag, melynek molekulái rendezetlenül közel vannak egymáshoz, mozognak egymás felé. Köztük gyenge kötések alakulnak ki. A folyadék közönséges nyomáson (gyakorlatilag) összenyomhatatlan, alakja a tartálya szerinti, de térfogata állandó. A hőmérséklet és/vagy nyomás változásával a térfogat is változik.

eszményi folyadék* *ideal fluid* a fizika meghatározásában az a folyadék, amelynek nincs belső súrlódása (nem nyúlékony).

valós folyadék *real fluid* a belső ellenállású folyadék; ilyen a vér is.

Az angol megkülönbözteti a *liquid* és a *fluid* fogalmát; az előbbi felel meg a folyadéknak. A *fluid* a folyadékot és a gázt is magában foglalja; meghatározás szerint olyan anyag, amely folyamatosan és simán változik a ráhatás következtében.

folyadék belső súrlódása *viscosity* (→nyúlékonyság)

folyadékfajsúly *specific gravity of liquid*, SG a folyadék sűrűségének és a víz sűrűségének hányadosa, $SG \text{ (fajsúly)} = \frac{\text{folyadék } \rho}{\text{víz } \rho}$ (ρ sűrűség). Az egynél kisebb ($SG < 1$) fajsúlyú tárgy lebeg a vízen, az egynél nagyobb ($SG > 1$) fajsúlyú elsüllyed.

folyomány enzimek/fehérjék* *downstream enzymes/proteins* valamely fehérjesorban az egymást követő fehérjék, például jelközvetítésnél a sejten belüli enzimek sorában.

fonadék* *coiled coil* két vagy több α -csavarmenet fonódása. A α -csavarmenetek úgy fonódnak, hogy a víztaszító aminosavak befelé, a vízkedvelők a sejt plazma felé néző szabad felszínen vannak. A fonódott polipeptidek igen erős szerkezetek; ilyenek képezik a rostokat, amelyek tehát fonadékös polipeptidek. A kollagén például hosszú polipeptidláncok hármass fonata. Az ábrán két α -csavarmenet fonadéka látszik.



fonák transzkriptáz (~~riverz~~ *reverse transzkriptáz*) *reverse transcriptase* (egyéb elnevezése: RNA directed DNA polymerase) a retrovírusok különleges enzime: DNS-polimeráz és ribonukleáz-H (RNáz-H) hatású gomolya van, mindkettő alapvető az RNS-DNS átalakuláshoz. Az RNáz-H gomolya endonukleáz, az RNS-t vágja le a rövid DNS-RNS kettősről. A polimeráz gomolya másolja a bázisokat. A fonák transzkriptáz alakítja át a vírus-RNS-t DNS-sé. A retrovírus képezi. Részt vesz a hepadnavírusok életfolyamataiban. Jelentős laboratóriumi vizsgálatokban is, pl. PCR (polymerase chain reaction). (→belretrovírusok, hepadnavírus, retrovírus)

fordítódás *inversion* a biológiában valamely biológiai elem (bázis, ismétlet stb.) megfordulása úgy, hogy fordított sorrendben látszódnak. (→bázismásulás)

forgás *rotation* a hagyományos fizikában valamely test tengelye vagy középpontja körüli mozgása, a forgatónyomaték hatására jön létre. A test minden pontja a forgástengely (középpont) körül mozog. A forgás nem egyenes irányú, hanem a tengellyel szöget (ω) bezáró mozgás.

Háromféle fizikai forgást különböztethetünk meg:

- A *tengely körüli forgás* a testnek a rögzített tengelye körüli körbeforgása; a test minden pontja a tengelye (forgástengely) körüli körpályán mozog. A forgástengely irányát a jobb kéz hüvelykujja mutatja, ha az ujjakat a forgás irányába állítjuk, a hüvelykujjat 90° -ban kinyújtjuk a kézfej többi részéhez képest. A tengely irányát nyíllal jelöljük, a nyíl annál hosszabb, minél gyorsabb a forgás.
- A *pontszerű forgás* a középponthoz (forgáspont) rögzített test körbeforgása. Például a középponthoz zsinórral erősített labda körforgása. Ez is tengely körüli forgás, csak a tengely időben változik
- A *pörgettyű* a test egy pontján rögzített forgómozgás.

A forgásirányt a jobb kéz szabállyal állapíthatjuk meg: ha ujjainkat a forgás irányába hajlítjuk, a hüvelykuj mutatja az irányt.

forgásmennyiség (**perdület**) a forgó test forgásának mennyisége, a test forgásállapotát jellemző iránymennyiség. A tehetetlenségi nyomaték és a szögsebesség szorzata. Jele: N , mértéke: $\theta \times \omega$. Mértékegysége: $\text{kg} \times \text{m}^2 \times 1/\text{s}$.

Zárt tér összes perdülete állandó, azaz a perdület csak külső erő hatására változik meg. Ez a perdület megmaradásának törvénye.

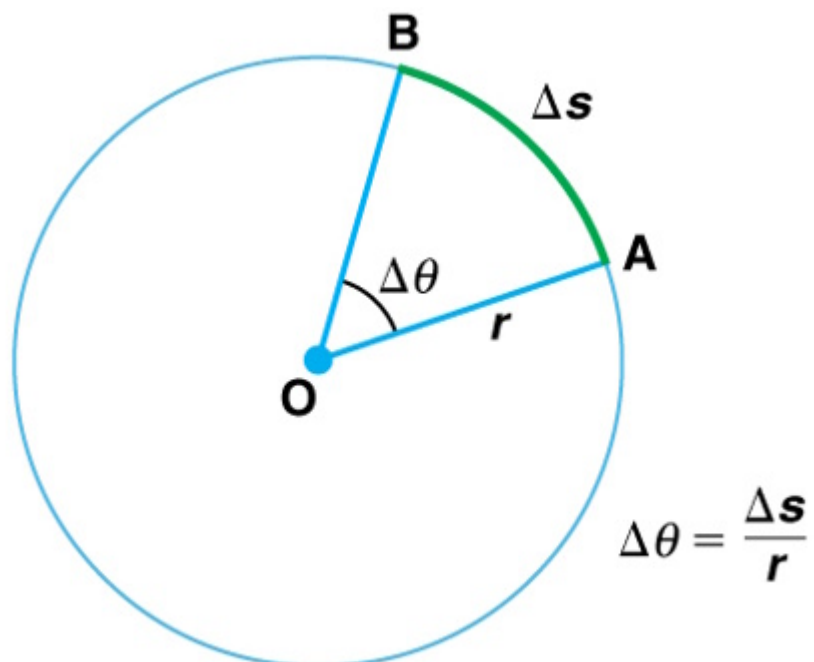
forgássebesség a *fordulatidővel* és a *fordulatszám*mal fejezzük ki. Egy teljes kör megtétele a fordulat (revolution). Egy fordulat megtételéhez szükséges idő a fordulatidő (**periódusidő**); jele: T . Az időegység alatti fordulatok száma a fordulatszám; jele: f ; szokásosan a percenkénti fordulatszámot adjuk meg.

forgásszög

rotational angle az elfordulás

nagysága, amely megfelel a forgó test által megtett szögfordulásnak.

Jele: $\Delta\theta$; egyenlő $\Delta s / r$ (a Δs az ívhossz [a forgó test által megtett körívnek a hossza], az r a kör sugara [radius]).
(Az ábrát Teleki



Katalin készítette.) (→kör)

szöggyorsulás *angular acceleration* a szögsebesség időbeli változásának a gyorsasága. Jele: β , mértéke: $\Delta\omega / \Delta t$ (a $\Delta\omega$ a szögsebesség megváltozása, a Δt a megváltozás időtartama. Mértékegysége: $1/s^2$).

szögsebesség *angular/rotational velocity* a szögelfordulás időbeli változási sebessége. Jele: ω ; mértéke: $\Delta\theta / \Delta t$ (a $\Delta\theta$ a forgásszög változása, a Δt a változás időtartama). Mértékegysége: $1/s$.

forgástengely (tengely) a forgó testnek a mozdulatlanul maradó vonala; a test ekörül forog.

forgatónyomaték *torque* (moment, moment of force) a testre ható erőnek a forgatóképességét kifejező iránymennyisége, a forgástengely irányába mutat. Akkor jön létre, ha az erő hatásvonalja nem vagy nem csak a test tengelyére (középpontjára) irányul. Például ha egy labdát elrúgunk, a labda nemcsak elszáll, hanem gyakran forog a tengelye körül is. Avagy a középponthoz rögzített testnek (például libikóka, zsinaghoz kötött labda) nem a középpontjára merőlegesen hat. Forgásba hozhatja a testet, megváltoztathatja a forgását és a forgástengelyt is.

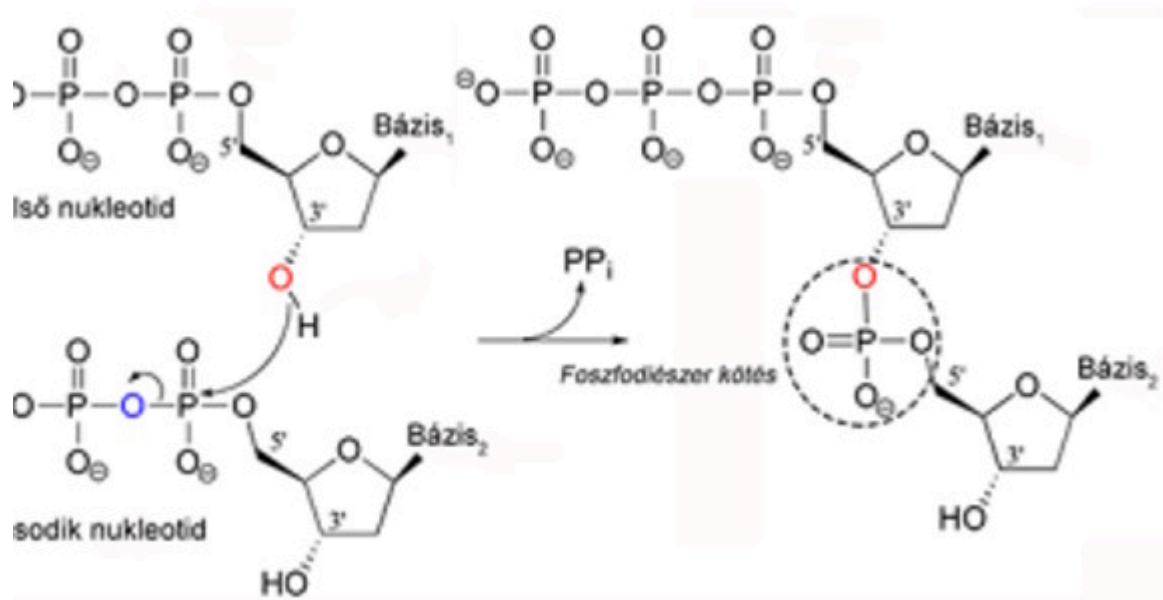
A forgatónyomaték hatásvonalának a forgástengelytől (középponttól) mért távolsága az *erőkar*. Jele: k . SI egysége: méter. Ha az erő hatásvonalja keresztezi a tengelyt, az erőkar értéke nulla.

A forgatónyomaték jele: M , ritkán τ (tau). Egyenlő az erő és az erőkar szorzatával. $M = F \times k$ (F az erő, a k az erőkar). SI-rendszerben $N \times m$ (N – newton; m – méter). Lehet pozitív és negatív előjelű: az óramutató járásával egyező a negatív. Arányos a szöggyorsulással.

forminok *formin homology proteins* fehérjecsoport; ~15 féle formin ismert, többsége Rho-GTPáz. Számos gomolya (DAD, PDZ, WH2 stb. – nem mindegyik van jelen mindegyikben) az FH1 (formin homology 1) gomolyával kapcsolódik a profilinhez, az SH3 gomoly és WW gomoly a fehérjékhez. Az FH2 gomolyával vesz részt az aktinok képzésében. Egyrészt rögzíti a kettős vagy hármás G-aktinokat: körülveszi őket, és a kettős FH2 gomolyával elzárja a végeket. Másrészt sekentik a G-aktin–F-aktin társulást. Az F-aktin gyorsvégi sapkáját (capping protein) távolítják el, és ezzel akadályozzák meg, hogy más fehérje kapcsolódjon a helyére. Ez teszi lehetővé G-aktinok kötődését. Szabályozzák továbbá a mikroszövecskéket is.

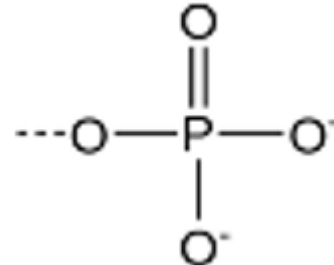
foszfatidilinozitol (→PIP)

foszfodiészter-kötés a DNS-ben és az RNS-ben két nukleotidot összekapcsoló kötés; a dezoxiribóz/ribóz 3'OH és a következő 5'OH szénatomjai közt jön létre foszfátcsoport közbeiktatásával. ATP szükséges hozzá. A foszfátcsoport két oxigénatomja és két dezoxiribóz vagy két ribóz hidroxilcsoportja között alakul ki. (→DNS-szerkezet, észterek)



foszfoinozítid a foszfatidilinozitol foszfát származéka. Többféle ismert, függően foszfátcsoportnak az inozitolgyűrűhöz való kapcsolódásától. Ezek a sejthártya alkotóelemei, jelentősek a jelközvetítésben, de közreműködnek a sejt szervecskék szerveződésében, a hólyagcsaszállításban, az ioncsatornák és a sejtíváz működésében is.

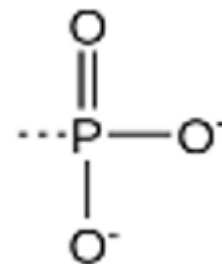
foszfor (P) 15-ös rendszámú, 30,9738 atomtömegű, az életfolyamatokhoz nélkülözhetetlen elem, a földkéreg tízedik leggyakoribb eleme. Az élő szervezetben szerves vegyületekhez kapcsolódik, de előfordul például kalcium-foszfat formájában is.



foszfátcsoport (PO_4^{2-}) nevezik szervesetlen foszfátnak is (inorganic phosphate), és P_i vel jelöljük. Hasonlóan a foszforilcsoporthoz foszforsavsármazék.

kettős foszfat *pirofoszfat* anhidridkötéssel kapcsolt két foszfat; szervesetlen foszfat, jelölése: PP_i .

foszforilcsoport (PO_3^{2-}) foszfort és oxigént tartalmazó foszfátion, a foszforsav (H_3PO_4) származéka; a szerves vegyületekben (aminosav, glükóz, nukleozid) fordul elő. A biokémiában a szerves vegyületekben lévő foszfort a szerves vegyület nevéhez írt P betűvel jelöljük (ATP , P -szerin, $G6P$ [glükóz-6-foszfat]).



foszforilezés *phosphorylation* foszforilcsoport (PO_3^{2-} , foszfátion) átvitele egyik molekuláról a másikra, szokásosan fehérjékre. A foszforilezést a fehérje-kinázok (foszforilázok) végzik külső vagy sejtben belüli jelzésre. Az enzim az ATP γ -helyzetű

foszfátcsoportját köti meg, és kapcsolja a célfehérje oldalláncának az aminosavak sorrendje alapján meghatározott OH-csoportjához, észterkötéssel. Más OH-csoportok nem foszforileződnek. Az ATP bontásakor nagy energia (~30 kJ/mol) szabadul fel, ez segíti a foszfát kötődését. A foszforilezés hatására változik a fehérje töltésállapota, térszerkezete (új kapcsolódási mintázat keletkezhet), megváltoztatva a fehérje tevékenységét. (→enzimek) Előadódik, hogy a foszforilezési mintázat nem elég hangsúlyos, és az enzimnek más része foszforileződik, ezért nem következik be a kívánt hatás, vagy éppen más irányú lesz.

A foszforilezés a fehérjék működésének egyik leggyakoribb és rugalmas szabályozója; a foszforilezett fehérjék többsége tevéssé válik, de inaktív is lehet. Visszafordítható folyamat (a foszforilcsoport könnyen eltávolítható a foszfátázok segítségével), lehetővé téve rugalmas szabályozást (defoszforilezés). Az emberi szervezetben kilencféle aminosav (aszpartát, glutamát, cisztein, arginin, lizin, hisztidin, szerin, treonin, tirozin) foszforileződhet, de ezek közül csak a szerin, treonin és a lizin marad állandó (csak az O–P észterkötés tartós), a többiben a kötés gyorsan felbomlik.

Fontos szerepe van a foszforilezésben az enzim kötőhelyének; ez ismeri fel és kapcsolja a célfehérjét, teszi lehetővé, hogy a sarkalógomoly a foszforilezési mintázatnak megfelelően adja át a foszforilcsoportot. A kötőhely lehet a sarkalógomolyban, de az enzim más részén is. Egy-egy fehérje több kötőhelyéhez is kapcsolhatja a célfehérjét. Pl. az ERK2, amelynek két kötőhelye van: az egyik a sarkalógomoly mögött (általános kötőhely), a másik közvetlenül alatta. Az általános kötőhelyet a lizin, az arginin és még legalább két semleges aminosav észleli. Kapcsolódik hozzá az ERK2-t foszforilező (a láncfolyamatban előtte lévő) fehérje, valamint a jelközvetítésben utána lévő fehérje, amelyet az ERK2 foszforilez. Ide kapcsolódik még az MKP3 is; ez defoszforilezi, békíti az ERK2-t. A célfehérjék közé tartozik az ELK1, amelyet az ERK2 a sejtmagban foszforilez. A másik kötőhelyet a KSR1 nevű állványfehérje és két átíráshfehérje (cFOS, ELK1) ismeri meg, ezek a sejtplazmában vannak. A kötőhelyekhez tehát többféle fehérje is fűződhet; ezek versengnek egymással. Hogy végül melyik kötődik (merre megy a láncfolyamat), függ az ERK2 helyzetétől (a sejtplazmában vagy a sejtmagban van-e), bizonyítva, hogy a kötőhely is meghatározó a láncfolyamatban. Előfordul, hogy a kötőhely nem a megfelelő fehérjét kapcsolja, pl. ugyanazt a mintázatot hordozó enzimcsalád másik tagját, ami megváltoztathatja a jelközvetítést.

autofoszforilezés a fehérje saját magát foszforilezi. Például a kettős ATM-fehérje egyike kapcsolódik NSB1-hez, megváltozik a szerkezete, és foszforilezi saját magát, aminek hatására a másik elválik.

defoszforilezés a foszforilcsoport eltávolítása, például az ATP-nek ADP-vé és foszfáttá (PO_4^{3-}) alakítása.. A foszfátáz (foszfoprotein-foszfatáz) enzim végzi: a szerin-/teonin-/tirozin- PO_4 észterkötést bontja vízfelvétellel, szerin-/teonin-/tirozin-OH + PO_4 keletkezik.

foszforilezési hely *phosphorylation site* a fehérjének az a törzsökös aminosavsora, amelyen foszforileződik, lehetővé téve, hogy a fehérje be- vagy kikapcsolódjék. A foszforilezési hely tehát a fehérjének szabályozó része. A foszforileződő aminosavat

*foszforilezési mintázat** veszi körül, amely vonalas aminosavsor (linear motif; nevezik phosphosite-nak is); a fehérje-tirozin-kinázok rendre ezt ismerik fel, ennek megfelelően foszforileznek. A vonalas mintázatok szokásosan rövidek (short linear motif, SLiM), 5–10 aminosav-maradékból állnak. A SLiM, magyarul *rövid vonalmintázat**, törzsökös aminosavsor, amely közvetítő a fehérjekapcsolatokban, a sejtfolyamatok szabályozásában és a sejt elhelyezkedésében. A foszforilezési hely hibája (pl. a SLiM megváltozása miatt) lehetetlenné teszi a fehérje foszforileződését, a szabályozást, ezért sejtkárosításhoz, betegségek kialakulásához vezet.

founding mutation *alapító génhiba* (→génhibák)

főszövetegyező géncsoport (egyéb nevei: MHC gének, HLA) *major histocompatibility complex*, MHC a 6-os kromoszóma rövid karján (6p21) elhelyezkedő géncsoport, amely olyan sejtfelszíni fehérjéket kódol (MHC-fehérjék), amelyek segítik az immunrendszert a testidegen molekulák felismerésében; a testidegen és a testazonos molekulák megkülönböztetésében. A géncsoport 4 Mb hosszú (a DNS 0,13%-át teszi ki), igen sok gént foglal magában, mindegyiknek számos válzata ismert. Ez teszi lehetővé az MHC-fehérjék sokféleségét, az egyének közti különbözőségét. Az emberi MHC géneket HLA-géneknek (human leukocyte antigens, HLAs) nevezzük. Két osztályukat, az MHC1- és az MHC2-osztályt (class I és class II MHC complex) különítik el.(→MHC-fehérjék)

FRA3b (fragile site, aphidicolin type, common, *Fra(3)(P14.2)*) az egyik gyakori törékenyhely neve, amely a 3-as kromoszómán van (3p14.2), a FHIT gén tartalmazza. Károsodása hiányos vagy tört kromoszóma képződéséhez vezet (→FHIT, törékenyhely)

fragile site →*törékenyhely*

frameshift mutation *kereteltolódás* (→bázistöbblet és bázisvesztés)

FRAXA (Fragile Site, Folic Acid Type, Rare, *Fra(X)(Q27.3)*) az X-kromoszóma hosszú karján (Xq27.3) lévő gén az FMR1 gén szomszédságában. CGG és AGG hármas ismétletek területe, igen sokalakú, különböző ismétletszámú válzatokkal. Az 5–45 ismétletet tartalmazók még állékonyak, a többet tartalmazók már bizonytalanok; minél több az ismétlet, annál inkább keletkezik kromoszómahiba. A FRAXA gén ingatagsága összefügg betegségekkel, mint FXTAS (fragile X-associated tremor/ataxia syndrome), FXPOI (fragile X-associated premature ovarian insufficiency) és a felnőttkori idegsorvadás. A >200 CGG ismétletes FRAXA a FMRI túlmetilezését és a törékeny X betegséget okozza.

free energy (→vegyfolyamati változók)

free enthalpy →szabad energiataralom

free radicals →szabadgyökök

FTX (**f**ive **p**rime **t**o **X**IST) gén X-kromoszóma némitási központjában van a XIST géntől 5'-vég felé (Xq13.2). Átirata hosszú nem kódoló RNS (lncRNA), amelyből miRNS-ek is kivágódnak, Serkentik az XIST gén tevékenységét, gátolják az XIST gén indítójának metilezését, és ezáltal jelentősek a X-kromoszóma némitásában.

functional ■ **functional group** →hatócsoport ■ **functional (group) isomerism**
→szerkezeti azonmásság

függeléktávolítás *adnexectomy* (**adnexectómia**) a méhkürt és a petefészek eltávolítása.

függelékképlet *adnexal mass* a méh függelékeiből (petefészek, méhkürt, környező kötőszövet) formálódó képlet (tömlő, daganat, gyulladással képződés). Lehet jóindulatú, rosszindulatú. Megoldódhat önmagától, máskor kezelést igényel.

függvény (f) a számításban halmazok közötti hozzárendelés, Általában az A és egy tetszőleges B halmaz közötti. Ez azt jelenti, hogy az A-ból a B-be ható *f* függvény az A halmaz minden eleméhez hozzárendeli a B halmaz egy elemét. $f: A \rightarrow B$. Ha az *a* az A halmaz egy tetszőleges eleme, akkor az $f(a)$ az *f* függvény egyetlen értéke az *a*-ban.

■ Függvénnyel kapcsolatos fogalmak:

- **Értelmezési tartomány.** Az $f: A \rightarrow B$ függvényben az A halmaz az *f* függvény értelmezési tartománya. Jele: D_f vagy $D(f)$. Ekként ebben a függvényben a $D(f) = A$.
- **Értékkészlet.** A függvény értékkészlete; jele: R_f vagy $R(f)$, a felvett értékek halmaza, amely a B halmaz része, de lehet azonos is vele. $R(f) = \{f(a) : a \in D(f)\}$ Ez azt jelenti, hogy az értékkészlet az *f* függvény összes értelmezési tartománybeli helyén felvett értékeinek a halmaza. ϵ = eleme. A képletben az *a* az értelmezési tartomány bármely elemét jelöli, az $f(a)$ az *f* függvény *a* helyén felvett értéke. Az értékkészlet az $f(a)$ értékek halmaza az összes lehetséges *a* értékre.
- **Függvények egyenlősége.** Két függvény, *f* és *g*, akkor egyelő, ha megegyezik az értelmezési tartományuk és azok minden pontja ugyanazt az értéket veszi fel.

■ A függvények megjelenítése: többféle. Megadhatjuk:

- Rendezett párok (az összekötött párok) között. A rendezett párok számpárok. $f = \{(0,0), (1,2), (2,4)\dots\}$. Ezt jelölik Venn-ábrázolással halmazábrákkal is, amelyben kör vagy lapított kör formájában rajzoljuk le a két halmazt (A-val és B-vel jelöljük őket), beleírjuk az elemeket, és nyilakkal jelöljük az összetartozókat.
- Táblázatban, amelyben vízszintes vonal két oldalán jelöljük az elemeket; az egyik oldal az x , a másik az y , és ezek mellé írjuk az elemeket:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| x | 0 | 1 | 2 | 3 |
| y | 0 | 2 | 4 | 6 |

- A számpárokat elhelyezhetjük derékszögű \rightarrow síkvonalas rendszerben.
- Képlettel. Ebben először azt jelöljük, hogy az első tagokból miként számoljuk a másodikat. A példánkban a második az elsőnek a kétszerese, vagyis: $y = 2x$.

A következőben jelölni kell, hogy mi lehet az első elem. Ha természetes számokkal dolgozunk, vagyis az x halmaz elemei természetes számok, amelyeknek a jele: N (ha a 0 is benne van: N_0), akkor így: $x \in N$ (mivel \in az „elemé” viszonyt jelöli, az $x \in N$ azt jelenti, hogy az x elem természetes szám).