

动物细胞膜

〔英〕A. P. M. 洛克伍德 著

徐 恒 译

王克夷 龚孝月 校

科学出版社

1984

内 容 简 介

现代生物学的成就之一，就是认识细胞主要是由膜系组成的多分子动态系统。本书是英国出版的《生物学研究》丛书之一（27号），简明扼要地介绍了动物细胞膜方面的基础知识，包括膜的组成和构型，膜的概况，膜的产生、相互关系和更新，溶质在膜两侧的流通等内容。可供生物学、医学、农学方面的师生，以及中学生物教师参考。

A. P. M. Lockwood

THE MEMBRANCES OF ANIMAL CELL

Edward Arnold, second edition 1978

动 物 细 胞 膜

[英] A. P. M. 洛克伍德 著

徐 恒 译

王克夷 龚孝月 校

责任编辑 高小琪

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984年6月第一版 开本：787×1092 1/32

1984年6月第一次印刷 印张：3 1/4

印数：0001—6,500 字数：59,000

统一书号：13031·2599

本社书号：3577·13-10

定价：0.55元

总 序

当前要使一本教科书既能概括整个生物学领域，又能充分反映其最新成果，这已经是不再可能的了。同时，中学和大专院校的师生们还需要掌握这个学科的最近动向和了解哪些领域有了重大发展。

为了满足进一步探求这些知识的需要，几年来我们生物研究所主持编辑了这套小丛书，题目由专门编辑小组精心选定，并受到中学和大专院校师生们对这套小丛书的热情欢迎，这就表明这套书的选题范围，特别是在研究方面和观点的进展方面，以及阐述简明而内容新颖，对读者是具有实用价值的。

这套小丛书的特点是注意研究方法，并尽可能为实际工作提出建议。

作者和本研究所主管教育负责人欢迎读者批评。

生物研究所 伦敦

第一版序言

有关膜的著述已经繁多,但学术上的争论和大量的术语,这一些对学生来说都是不幸的。因此,这本小册子的主要任务是为初学者提供一种基本描述,至少把一些不适当的内容删去了。对专家来说,显而易见是过份简单化,但是,初学者如能因此受到启发,进而阅读更详尽的专业论述,那么也就达到了作者的目的。

比利特(F. S. Billett)博士阅读了这本小册子的底稿,并指出了存在的各种错误。在此,我向他表示衷心的感谢。

洛克伍德

1971年于南安普敦

第二版序言

在勒尔著的《生物进化》中有一个计算,大意是说,如果一个草履虫的所有后代都能存活并进行分裂繁殖,那么在 9000 代之后(即 15 年后),整个有机体的质量“将超过已知宇宙的范围,而其生长速率将以光速向周围空间扩充”。自从我们这本小册子首次发行以来的 7 年中,有关膜方面文献的大量增加,使人们联想起膜研究的进展是以一种几乎和上面同样惊人的爆炸似的增长在向前发展。这种研究兴趣的高涨应受欢迎,由于它反映人们认识膜在细胞功能的几乎各个方面的重
要性,然而令人感到遗憾的是,在我们这样一本基础性的简明读物中,必须作更大的选择和过分的简化。

洛克伍德

1978 年于南安普敦

目 录

总序	
第一版序言	
第二版序言	
1 导言	1
2 什么是膜? 它在哪里?	3
3 膜的组成和构型	8
3.1 构型形式	8
3.2 化学组成	11
4 细胞膜概观	21
4.1 质膜	21
4.2 内质网	37
4.3 核膜	40
4.4 环状片层	41
4.5 高尔基器	41
4.6 溶酶体系统	43
4.7 微体	48
4.8 微管	49
4.9 线粒体	51
5 膜的产生、相互关系和更新	56
5.1 膜的更新	58
6 溶质在膜两侧的流通	62
6.1 沿浓度梯度扩散	62
6.2 沿电梯度扩散	63
6.3 主动运输	64
6.4 交换扩散	74
6.5 静压流动	76
6.6 胞饮作用	76
7 水在膜两侧间的移动	79
7.1 扩散和渗透	79
7.2 生物体系中的渗透	80
7.3 等渗水的移动	83
8 质膜的特化: 神经	89
8.1 总体结构	89
8.2 机能	90
8.3 神经递质的释放	93
8.4 从细胞到细胞的电传递	94

1 导 言

生物学理论,就象服装的式样,经常在循环变化着。一百年以前,著名的显微镜专家埃伦伯格(C. G. Ehrenberg)宣称在原生动物的细胞里能发现一系列复杂的内部器官,但他的意见受到嘲笑。然而,最近三十年证明,尽管他的一些观点太过分,但至少在假设细胞有一种以膜为界限的囊泡所组成的、高度组织化的内部结构方面,他是正确的。

由于证实细胞内部的膜在分隔细胞的不同区域上不只起到消极作用,而且它们的功能和细胞活动的各个方面有关,因此使人们对这些细胞内膜的兴趣日益强烈。

随着电子显微镜专家、物理化学家、生物化学家和生物物理学家从不同角度一起来与膜打交道,膜的新陈代谢所包含的内容和它们结构的复杂性使得它们(膜)成为多种科学的自然汇集点。这样协同研究所得到的结果使人们清楚看到:各种膜的精细结构和功能的知识,将不仅为在分子水平上了解生命是由什么构成的,而且也为了了解在处理细胞异常功能和组织移植时所需要的细胞和组织功能的有机选择控制开辟了道路。所以生物学家忽视膜的研究是危险的。

膜的各种作用的十分复杂仅仅在近几年才得到承认,但是看来也许不用太久就可提出:膜这个主题在认识细胞如何起作用方面,犹如通常进化的概念对于生物学,或如同 DNA

对遗传学一样,将证明是一个重要的课题。

在每个活细胞中,不断地发生着数以百计的化学反应和转换过程,而膜在这些过程的控制中,在分隔不能溶合成一体的物质和运输各种物质中,起着极其重要的作用。某些比较复杂的化学过程所以被加速,看来是因为催化它们的酶在膜上排列得使反应物能够容易地从一处移到另一处。

细胞内的膜以一种包裹的形式把细胞的组成分隔开,如果允许在细胞质内自由混合,细胞就会自行破坏。这样,膜保护和维持局部物质浓集的区域,调节细胞各部分间无机离子和复合物的通过,以及为约束、有序和调节构成生命的新陈代谢过程提供主要手段。

2 什么是膜?它在哪里?

电子显微镜的出现大大扩充了细胞内的膜知识。四十年以前,从某种程度确认的,仅有的膜系统是在细胞周界把细胞质从介质分开的质膜,将核质从细胞质分隔开的核膜以及一些特异的囊泡系统——高尔基器,关于它的真实性有很多争论。各种其它细胞内含物,如线粒体、液泡和有丝分裂图形

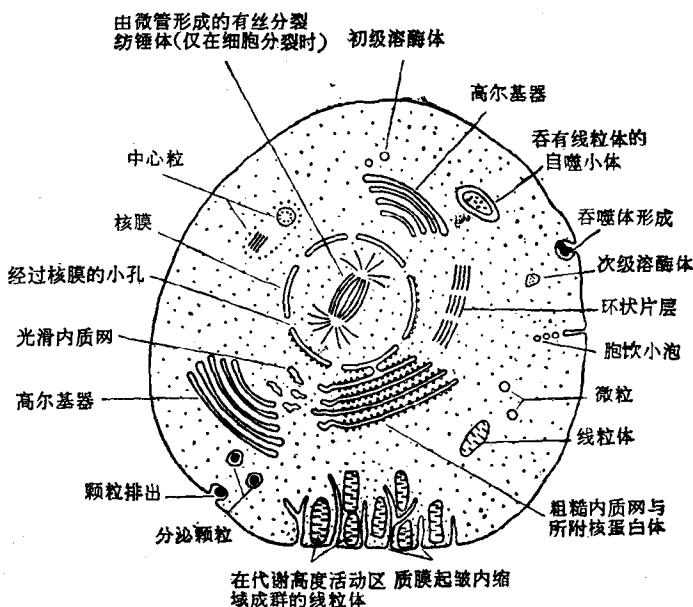


图 2-1 图解表示在细胞中见到的一些重要的以膜为界的结构。

注意: 倘若有的话,也只有很少细胞会同时包含所有这些器官。

表 1 细胞器官和它们的主要功能

质 膜	扩散屏障, 钠向外部主动运输, 电致激动膜。主要的酶包括 Na-K-Mg ATP 酶, 葡萄糖-6-磷酸酶
粗糙内质网	蛋白质合成
光滑内质网	类固醇的新陈代谢, 从粗糙内质网传送物质到高尔基器
高尔基器	贮存的囊泡, 在别处用的酶“包裹”
溶 酶 体	含有酶的囊泡, 用于自体消化和降解由吞噬体与胞饮摄取进来的物质
吞 噬 体	囊泡, 含有从细胞外摄取进来的颗粒物质, 由部分质膜内陷而成
胞饮小泡	微小囊泡, 由质膜内陷而成, 含有在质膜上被吸收进来的物质
多 泡 体	含有光滑膜的小体, 属于溶酶体一类的器官
微 管	精细的圆柱形结构, 在细胞内起种种辅助作用
微 粒 体	其实是给细胞膜的小碎片, 主要是内质网和高尔基器的碎片所取的名称, 制成匀浆质化的人工产物, 并通过离心来分开
线 粒 体	担负大部分能量供体物质(即由细胞形成的 ATP) 生产的膜器官
微 体	含有过氧化氢酶的囊泡, 往往和尿酸的代谢有关
核 膜	在细胞质和核质之间的一种双层膜式的扩散屏障
中 心 粒	一对含有 11 根平行细丝的、能自我复制的圆柱体, 它们的作用是在细胞分裂期间组成有丝分裂图形的极
基 体	结构上类似于中心粒, 与鞭毛基部相连
环状片层	主要出现在卵母细胞中, 功能不清楚
微 纤 丝	丝状体, 一般有收缩性, 包含在细胞或细胞器的运动部位, 如分裂细胞卵裂沟的凹陷处

等也已为人所知,但它们是尚待确定的膜式结构。从那以来,所知与膜有关系的细胞内部器官的数量有相当大的增加。最常见的典型结构列于表 1, 并以图解举例说明于图 2-1。它们在电子显微镜下的外形可参看图 2-2, 2-3 与 2-4。

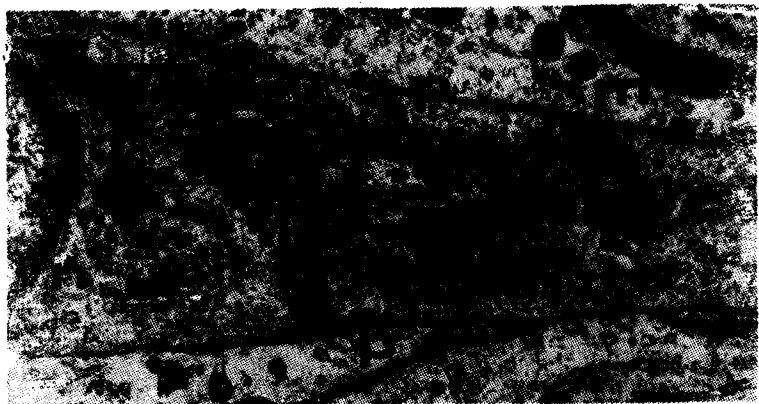


图 2-2 一飞禽甲状旁腺实质细胞的一部分,显示某些主要器官。
c, 中心粒; g, 高尔基器; m, 线粒体; n, 核膜; p, 质膜;
r, 粗糙内质网; s, 光滑内质网。(放大 1700 倍)

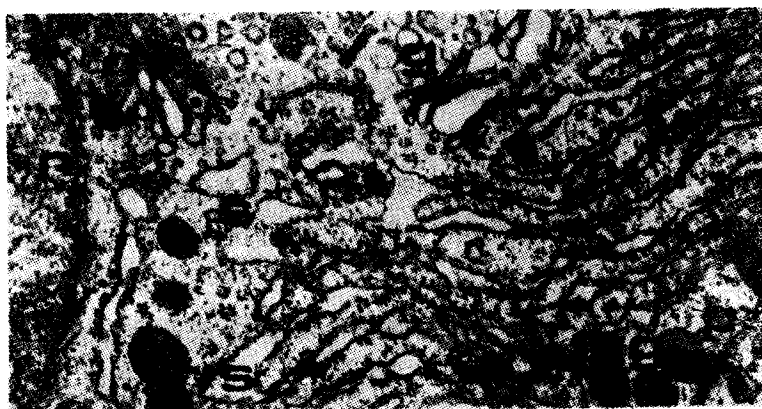


图 2-3 一大鼠垂体前叶细胞的一部分。g, 高尔基器; n, 核膜;
p, 质膜; r, 粗糙内质网; s, 光滑内质网; sg, 分泌颗粒。(放大 28,200 倍)

不是每一种细胞都具有表 1 所列举的全部细胞器,而且
在不同的组织中所出现的程度也有很大差异。象内质网,特

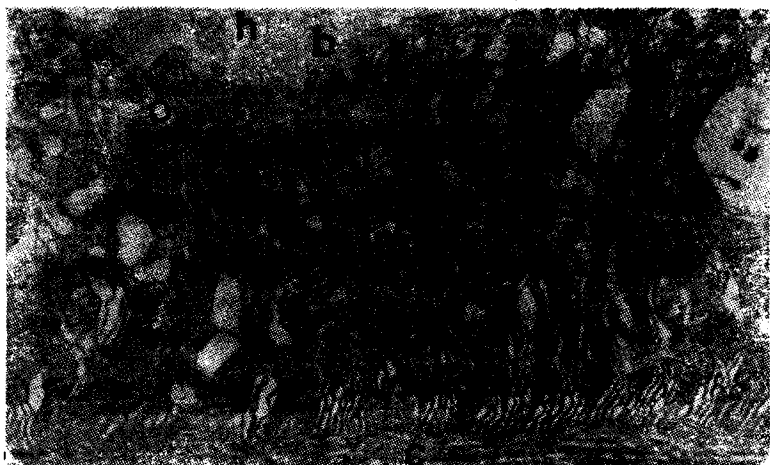


图 2-4 钩虾 *Gammarus duebeni* (一种端足目动物) 的鳃的一个离子转运上皮细胞的一部分, 表明转运细胞的顶端质膜的典型内缩。o, 质膜内缩; m, 线粒体; c, 在鳃外表面的角质层; b, 基底膜; h, 血淋巴 (血液)。(放大 6000 倍)

别广泛地分布在制造和分泌蛋白质的胰脏细胞中; 溶酶体在摄取颗粒状物质的巨噬细胞中很发达; 胞饮囊泡在肝脏细胞中普遍存在; 环状片层是卵细胞所特有的; 高尔基小泡在贮藏组织中要大得多, 而线粒体集中在细胞内能量消耗高的区域里。

膜的主要功能之一是为酶的落脚提供一块表面。由表 2 中所给出的一肝脏细胞中主要器官的大小和数目的估计, 清楚地说明了为这种目的可利用的、相当巨大的膜面积。透过数字, 人们应注意到, 一个每边为 100 毫米的立方体 (这体积约比一个人的肝脏小 3 倍) 的细胞, 将含有超过 9 000 平方米的内质网。这大致相当于 32 个网球场的面积。

表 2 一个大鼠肝脏细胞的细胞器

体积	立方微米 (μm^3)
细胞的全部细胞质	5100
线粒体(全部)	995
溶酶体(全部)	10
膜面积	平方微米 (μm^2)
光滑内质网	17,000
粗糙内质网	30,400
线粒体外膜	7470
线粒体内膜	39,600
线粒体总数为 1160	

3 膜的组成和构型

3.1 构型形式

任何一个不乐意洗刷星期午餐后油腻盘子的人都充分意识到两点事实,即肉含有脂肪以及脂肪不容易和水相溶,特别是冷水。类脂和水的这种不溶性在细胞和细胞内的膜中得到了很好的利用,大部分膜对于水溶性物质的低渗透性是由于在它们的组成中含有高比例的类脂。

由红细胞(红血球)及许多其它细胞离析的质膜,含有约40%的类脂,0—10%的碳水化合物和50—60%的蛋白质。由于膜的类脂含量导致细胞膜相对不渗透性的方式,这可以从考虑类脂和水相互作用时在分子水平上发生的情况来理解。脂肪酸[如具有一般结构 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_n\text{COOH}$ 的化合物]有一个能与水分子相互作用的极性端 ($-\text{COOH}$) 和一个强疏水性的、非极性的,在碳氢链另一端的基团 ($-\text{CH}_3$) (见图3-1)。因此位于空气-水界面的脂肪酸分子趋向于使本身定向排列成为一个分子厚的一层,它的极性基团与水相接触而非极性碳链则往上指向空中。如果正好存在足够的脂肪酸分子以覆盖水面,则形成一层对亲水物质有高度非渗透性的密

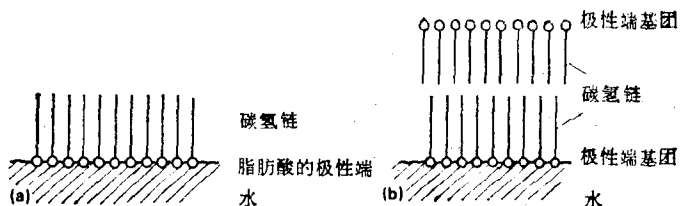


图 3-1 类脂分子和水之间的相互作用。(a) 密集分子定向排列于空气-水的界面上, 极性(亲水)基团与水相接触, 非极性(疏水)碳氢链往上指向空气中; (b) 当存在的类脂分子比单分子层所含的超出很多时, 形成“成对”的类脂分子层。

集的分子排列(图 3-1a)①。

如果存在比构成单分子层所需的更为多的分子时, 则可产生一种双分子的类脂层(图 3-1b)。

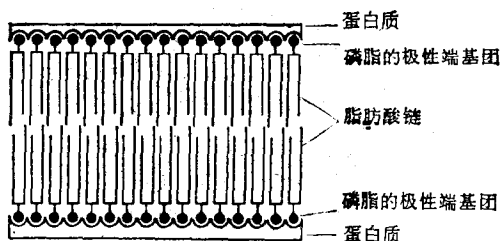


图 3-2 按“单位膜”理论的膜的分子组织型式图。类脂双分子层的每一侧由和磷脂的极性头部基团相互作用的蛋白质所覆盖。

早期对红细胞细胞膜中类脂含量的测定表明, 正好有足够的类脂以这种双分子层覆盖细胞表面, 因而认为细胞膜是由每侧上以蛋白质覆盖的类脂双分子层所组成(图 3-2)。这

① 顺便提一句, 这种性质被利用在世界上较热地带的水库中, 以降低因蒸发而致的水分消耗。比如, 在澳大利亚 Umberimberka 湖铺上一层十六醇的单分子层的试验中, 降低水蒸发达 50%。

个由戴维森 (H. Davson) 和丹尼利 (J. F. Danielli) 提出的假设, 最初显得极为吸引人, 因为它曾解释细胞的许多特性, 包括它们在电子显微镜下的外形和尺寸、类脂和蛋白质的存在、以及脂溶性物质优先穿透膜的事实。然而, 经过近几年的研究认为: 虽以类脂双分子层基本结构为基础的“单位膜”的概念在很大范围内仍可采纳, 但是原先戴维森-丹尼利关于蛋白质定位的概念必须修正。现在看来蛋白质实际是掺入膜的本体内, 而且甚至可能在某些情况中, 穿过膜以至突出在膜的两侧。(图 3-3)。这个结论的证据以下列提出的观察结果为基础:

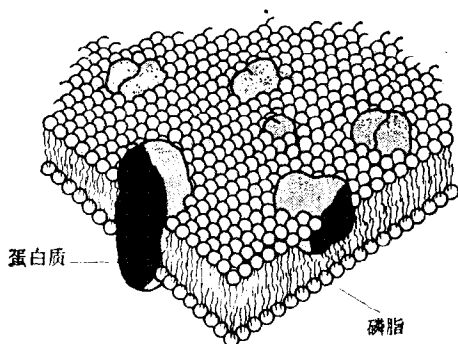


图 3-3 现在流行的质膜类脂蛋白镶嵌模型。类脂分子以带有伸入膜体中的碳氢化合物尾部的空心圆圈来表示; 掺在膜里或一直穿过膜突出膜外的蛋白质质量较大。质膜上表面, 如图所示, 与细胞质相接触。在此图中看不见从外表面突出的糖蛋白的碳水化合物组分。

(1) 膜蛋白如若沿表面定位时, 主要是球状的, 而不是所预期的伸展的结构。

(2) 某些蛋白质分子能从膜的两侧被示踪剂标记或用实验方法为酶所作用,而其它一些(那些想来限于单一表面的膜)只能从一侧标记。

(3) 当膜被冰冻而后在水平面断裂时,可在类脂双分子层的裂隙中看到和膜蛋白类似大小的球状结构。

发现某些蛋白与类脂结合十分稳定,而某些酶,包括葡萄糖-6-磷酸酶和 Na-K-Mg ATP 酶在缺乏类脂时不发生作用,这提示了蛋白质是膜的组成部分。

不应该把膜看作刚性的、静止的结构。如尼科尔森(G. L. Nicholson)所指出,膜的整个粘度可与轻机油相比较,这样,按它总的浓稠程度来说是流体;因此,分子在膜平面内的很大流动性是可能的,虽然看来主要存在一种两个类脂分子的双层的‘楼上楼下’分离状态,但与在一层内位置的变化比较来看,磷脂分子从一层到另一层“翻转”(flip-flop)位置是相对稀少的事件。分子能够侧向移动和改变它们相互间的结合,使膜有可能在空间和时间两方面成为不同结构和功能的区域的镶嵌体。分子的这样一些结合,形成了膜内专门的区以及组成膜的不同的分子,这两者决定着构型和功能。

3.2 化学组成

类脂和蛋白质一起几乎占膜的整个组成;但这样两大类化合物的每一种都存在很多种不同的形式。