

细胞膜与离子吸收

趙微平



中国植物生理学会全国学术讨论会

一九七九年八月 保定

细胞膜与离子吸收

趙 微 平

(北京师范学院 生物系)

所有活细胞皆借其表皮膜、质膜或原生质膜，同其周围环境分开。

细胞不仅通过细胞膜从环境中摄取必需的物质，把在细胞内产生的代谢物释放出去，而且亦通过细胞膜进行着代谢的控制和休息的调节等同环境之间的相互作用。

细胞膜的完整性是活细胞维持生活能力的必要条件。原核生物（如细菌和蓝藻）只在表皮层有膜性结构，而真核的植物和动物细胞，在细胞内又进一步分室化为由各种膜范围着的细胞器。所有这些膜的共同特征是，它们能调节各种分子和离子进入或排出细胞并具有明显的选择性。

细胞膜对各种物质的透性变化很大。气体通过膜移动非常容易，具有相同化学性质的小分子比大分子容易通过。物质的脂溶性越强，其通过膜的透性也越大，而细胞对于电解质的易透性较非电解质小。物质可以通过膜被动地扩散，或者是需要消耗能量以达到这样的移动（主动吸收）。膜的选择性能限制物质的自由扩散，并且使细胞得以控制其内环境。因此膜能使细胞或细胞器的内部有序的生物化学过程进行在相当不受环境变化影响的条件下。同时，膜能使物质同外界环境经常进行交换，例如氧和必需养分的吸收以及废物的排出等。在这种平衡过程中离子移动的控制是十分重要的，因为它将直接影响到细胞PH、渗透和代谢机能，也许就是由于这种缘故，植

物和动物细胞所维持的个别离子的浓度与细胞外环境是十分不同的(表1)。

表1 在各种细胞内和外界环境中钾、钠和氯的浓度

	离子浓度 ($Mo\ ml^{-3}$)		
	K^{+}	Na^{+}	Cl^{-}
(a) 哺乳类肌肉			
间质液	4	145	120
细胞液	155	12	4
(b) 乌贼轴突			
外环境	10	468	540
轴突	400	50	50
(c) 伞藻			
外溶液	10	470	550
细胞质	400	57	480
液胞	359	65	480
(d) 胡萝卜组织			
洗液液	5	5	20
细胞液	95	23	19

和细胞一样, 所有细胞的膜也具有明显的选择性。细胞内的离子含量同细胞和环境的离子含量也有很大的不同。除了物质吸收以外, 在细胞—细胞相互作用、ATP 发生、光合中能转换、光周期现象反应, 神经兴奋以及收缩过程等皆能与膜的功能相联系。

一、关于膜研究的早期工作

在生理现象研究中关于膜概念形成的比较早，这主要与一些拓道的工作是分不开的在这里我们简单地引用一些资料说明一些工作者在早期研究中所做出的贡献。

1843年 Emil Heinrich Du Bois-Reymond 叙述了通过蛙皮存在有电势差。

1851年 Hugo von Mohl 叙述了植物细胞的质壁分离并假定细胞壁有膜的功能。

1855年 Karl Wilhelm von Nageli 解释细胞的渗透动态是由于有半透性细胞膜的存在。

1855年 Adolf Eugen Fick 报导云扩散的现象学定律

1872年 Wilhelm Pfeffer 发表了“渗透研究”一文，在此工作中他根据细胞和具人造半透性膜的渗透计的动态相关从而假定存在有细胞膜。

1880年 Hugo Maria de Vries 对植物细胞进行了连续的渗透研究，认为在原生质膜和液胎膜之间的原生质层在功能上可以看作是一种膜。他的研究后来成为 von't Hoff (1852-1911) 的渗透压和电解质离解的物理化学理论的基础。

1888年 Walther Hermann Nernst 报导云疏体膜界电势。

1890年 Wilhelm Ostwald 强调了膜在生物电现象的发生上可能作用。

1898-1902年 Ernst Overton 测定了细胞膜对各种物质的透性，证明在细胞透性和脂溶性之

间存在着相关，从而提出了膜是由拟脂组成的理论。

1922年 Robert Chambers 借微异注射法证明物质不容易通过细胞表面，在细胞内部扩散是自由的。

1933年 Leonor Michaelis 利用火棉胶膜研究了选择性。

1935年 J. Danielli 和 H. Davson 两人提出细胞膜是由两层磷脂分子（其疏水端群向内）组成，在磷脂层的外面（亲水端群）是球形蛋白质层。

1941年 P. J. Boyle 和 Edward J. Conway 发现在细胞钾离子的分布和 Gibbs-Donnan 平衡之间有类似性。

1940年 H. B. Steinbach 证明细胞膜对于的离子是可透的。

1941年 R. B. Dean 提出了钠泵的概念。

二、膜的成分和结构

关于膜的结构和成分的知识主要是在近 20 年由电子显微镜的应用和近代生物化学技术的发展而有了巨大的增加。

1. 膜的组成

膜的化学成分由于很难与细胞质沾染物分开所以不易测定。目前主要是借细胞分布分离技术以分离许多类型的膜成分。例如，在渗透条件下使细胞破裂，释放出内含物，离心并冲洗，可获得质膜。也可以利用机械手段（Ritter-Elvehjem 匀浆器）、压力的突然变化，冰冻和融化以及超声等方法使细胞破坏，然后再离心分离。所以在研究一种膜时其他膜污染的可

能性是存在的。表2中所列数字是各种细胞膜组成的成分，可以看出，膜主要是由蛋白质和拟脂所组成，并且蛋白质与拟脂的比率变化在0.23至3.0之间。蛋白质与拟脂的比率可能与膜的功能和生化复杂性有关，例如，线粒体的外膜与内膜功能有很大的不同，其蛋白质与拟脂的比率也显著的不同。存在于神经周围的髓磷脂是不活跃的绝缘体，蛋白质含量很低。

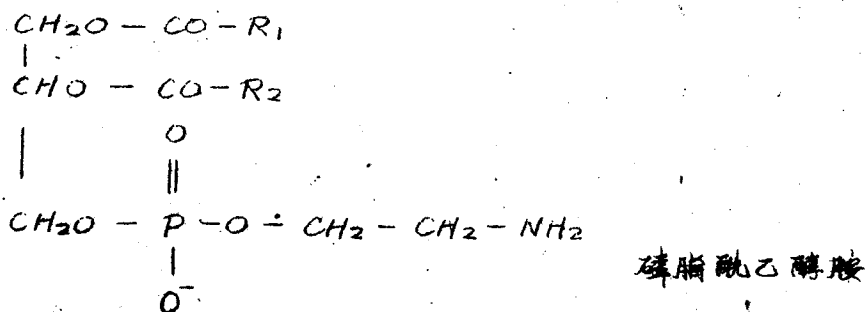
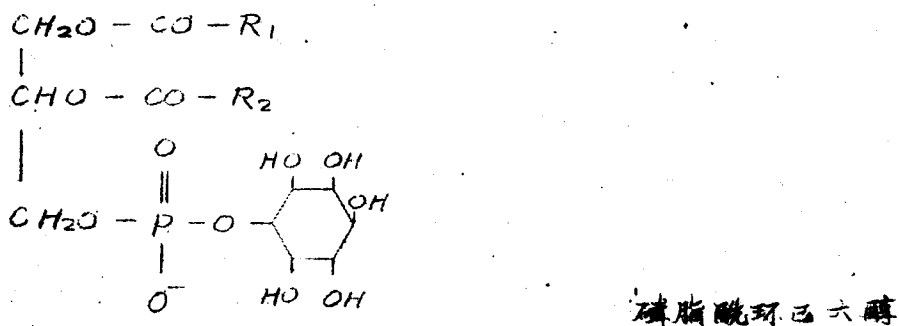
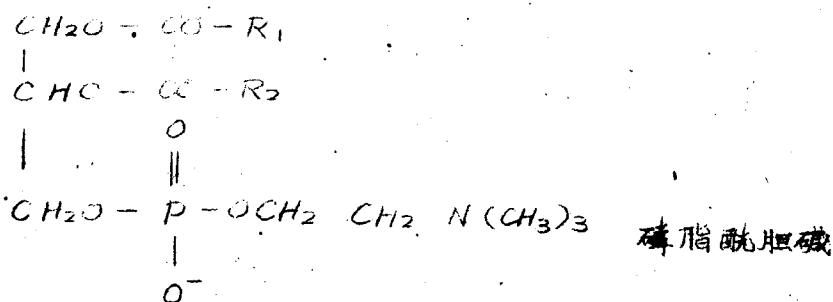
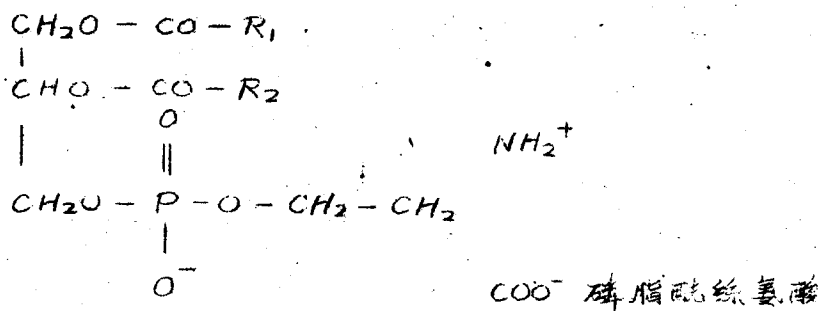
膜拟脂、细胞膜的拟脂成分占重量的25.8%。这些拟脂通常是双亲性的 (*Amphipathic*)，也就是它们含有疏水(非极性的)和亲水的(极性的)两种分子区，因此在水上分散时很容易形成表界面分子层。

在真核生物膜上出现的拟脂主要是磷脂、糖脂、鞘脂和甾醇(图1)。但在不同膜上这些拟脂的比率是不同的(表3)。一般，磷脂分布得比较普遍。可能这类物质在膜透性和选择性上起着重要的作用。例如，当由磷脂酰丝氨酸和磷脂酰甘油制备的膜形成中泡时对钾(与钠相较)有明显的选择性。

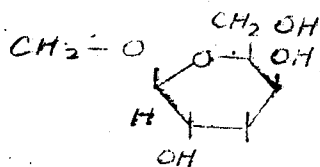
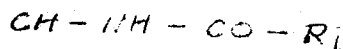
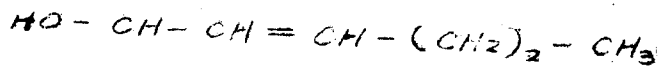
表2 各种细胞膜的化学成分

膜	蛋白质 (%)	拟脂 (%)	糖 (%)	蛋白质/拟脂
髓磷脂 质 膜	18	79	3	0.23
血小板	33-42	58-51	7.5	0.7
鼠肝细胞	46	54	2-4	0.85
人红血球	49	43	8	1.1
变形虫	54	42	4	1.3
HeLa 细胞	60	40	2.4	1.5
鼠肝细胞的核膜	59	35	2.9	1.6
线粒体外膜	52	48	2-4	1.1
肌浆网质网	67	32		2.0
菠菜叶绿体片层	70	33	6	2.3
线粒体内膜	76	24	1.2	3.2
草兰氏阳性细菌	75	25	10	3.0

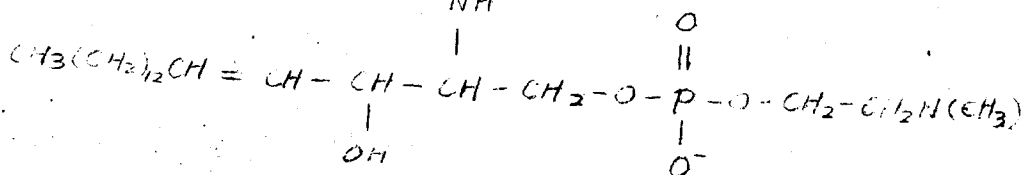
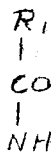
(依 J. L. Hall and D. A. Baker, 1977)



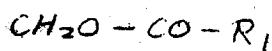
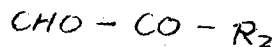
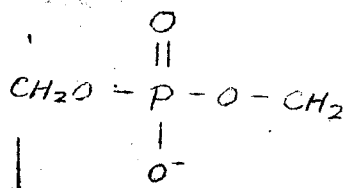
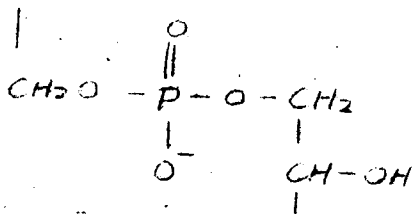
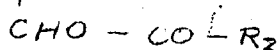
~ 8 ~



醇酯



磷酸酯



二磷酸酯甘油

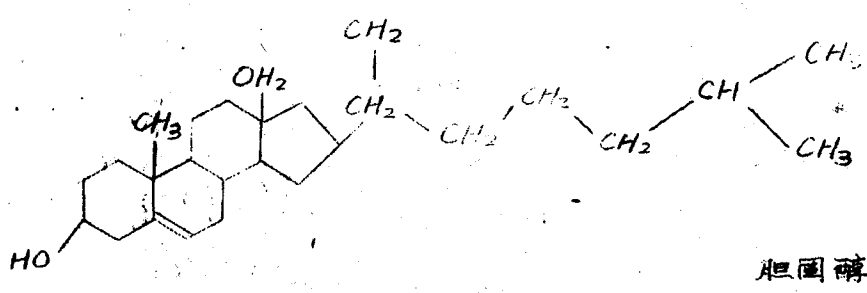


图1 某些常见的膜拟脂的结构

表3 各种来源的膜的磷脂成分%

磷 脂	人脑	酵母 15	马铃薯 微粒体	甜菜 原生质体	苹果 线粒体	眼虫
磷脂酰胆碱	29.2	45	45	38	45	47
磷脂酰乙醇胺	35.0	15	33	17	25	15
磷脂酰丝氨酸	17.6	7.3	1	-	3	4
磷脂酰环己六醇	2.0	2.3	16	9	5	9
磷脂酰甘油	-	0.3	1	38	7	10
心磷脂	0.4	3.3	1	-	痕迹	14
磷脂酸	0.5	0.8	3	-	5	-
神经鞘磷脂	13.6	2	-	-	-	-

(依 A. Kotyk and K. Jamacek, 1977)

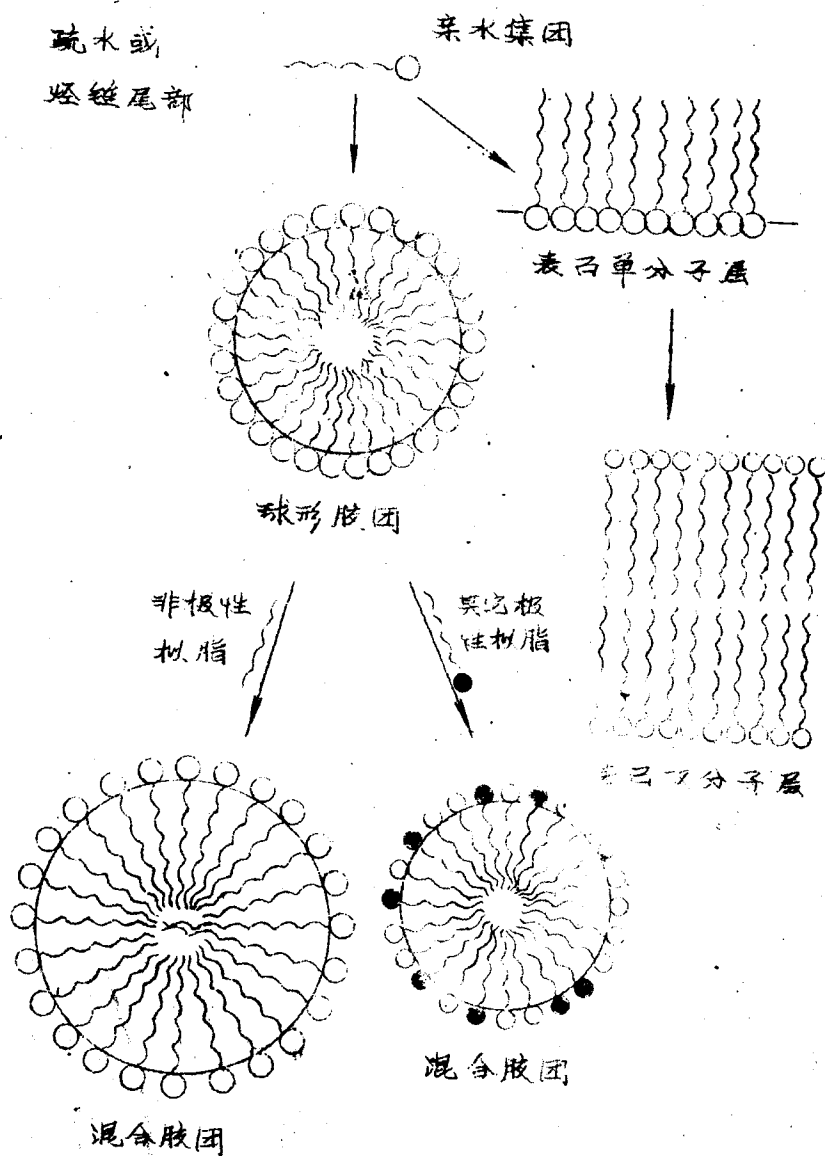


图2 极性拟脂分子胶团的形成

(依 Hall, Flowers and Roberts, 1974)

在水溶液中双亲性的拟脂的动态理解它们在生物膜中的排列是很重要的。在水系统内拟脂分子分散形成叫做胶团 (micelles) 的球形结构。在此胶团内非极性的烃链尾部避开水环境形成疏水相，而亲水的（极性的）头部暴露于胶团的表面，同水相接触（图2）。磷脂分子的单分子层浓缩时可以形成双分子层膜，利用这种膜可以研究膜的许多特性，在很多方面与天然膜非常类似。膜的拟脂基质根据某些物理学证据具轻质油的稠度。拟脂和蛋白质在这种流体层内能侧向移动，这种移动使得膜蛋白质能起作用以及同拟脂相互作用。

膜蛋白质 蛋白质不象膜拟脂那样易溶于有机溶剂中，所以在一般条件下很难从膜上解离下来。但是近年来，大量地发展了靠有机溶剂和去污剂（十二烷基磺酸钠）提取和溶解蛋白质，以及离心分离、层析和电泳等研究技术。根据目前的了解膜蛋白质主要包括两大类：

1. 外周的 (Peripheral) 或弱结合的蛋白质，可以借稀的 EDTA 溶液、强盐溶液或超声处理提取下来。

2. 内嵌的 (Integral) 或牢固结合的蛋白质，只有借去污剂或溶剂才能从膜上溶解下来。

外周蛋白质也许是吸附在膜拟脂的表面；而内嵌蛋白质含有较多的疏水基团并牢固地埋置于拟脂内。

膜蛋白质的分子量变化较大，通常在 20000 至 200000 之间。

从细菌中分离出来一类膜蛋白质，对氨基酸、糖和离子的传递有很大的特异性，即每种蛋白质只能与离子、氨基酸或糖相结合。这些蛋白质在膜中是怎样结合的还不清楚，可能是质膜外表面的外周蛋白质。此外，也还发现了能结合硫酸根、磷酸根和钙的蛋白质，其分子量为 32000、42000 和

25000 - 28000 可能这些蛋白质在膜的表面参与对溶质的识别,

膜碳水化合物。大多数细胞膜皆含有呈杆状蛋白或杆脂形式的碳水化合物。在质膜中所发现的单糖有葡萄糖、半乳糖、N-乙酰葡萄糖胺、N-2 酰基半乳糖胺、甘露糖、岩藻糖、神经氨酸和唾液酸。这些单糖形成寡糖并与蛋白质或脂共价连结。

最近知道, 质膜杆蛋白的碳水化合物是存在于膜的外表面, 并且在细胞的免疫反应、细胞相互粘附和细胞表面转化中起重要的作用。

2. 膜的结构

关于膜是由拟脂双分子层和蛋白质复盖层组成的概念已经形成得很早(图3)。但是, 只有在电子显微镜应用于直接检查膜的结构以后才得到了进一步的发正。当以高锰酸钾和锇酸固定和染色时, 把超薄切片, 可看到, 不同来源的细胞和细胞膜皆具有非常类似的图象和大小。一般, 厚度为 7.5 ± 2.00 纳米(nm , 10^{-9} 米), 由两个被不染色的空间分开的电子密度层组成的三层结构。这种普遍存在的结构使得 Robertson (1959) 在 Danielli 和 Dawson 膜模式的基础上提示了单位膜的概念, 与以前不同的是后者认为蛋白质是延长的而不是球形的, 并且内外层, 蛋白质是有区别的(图3)。

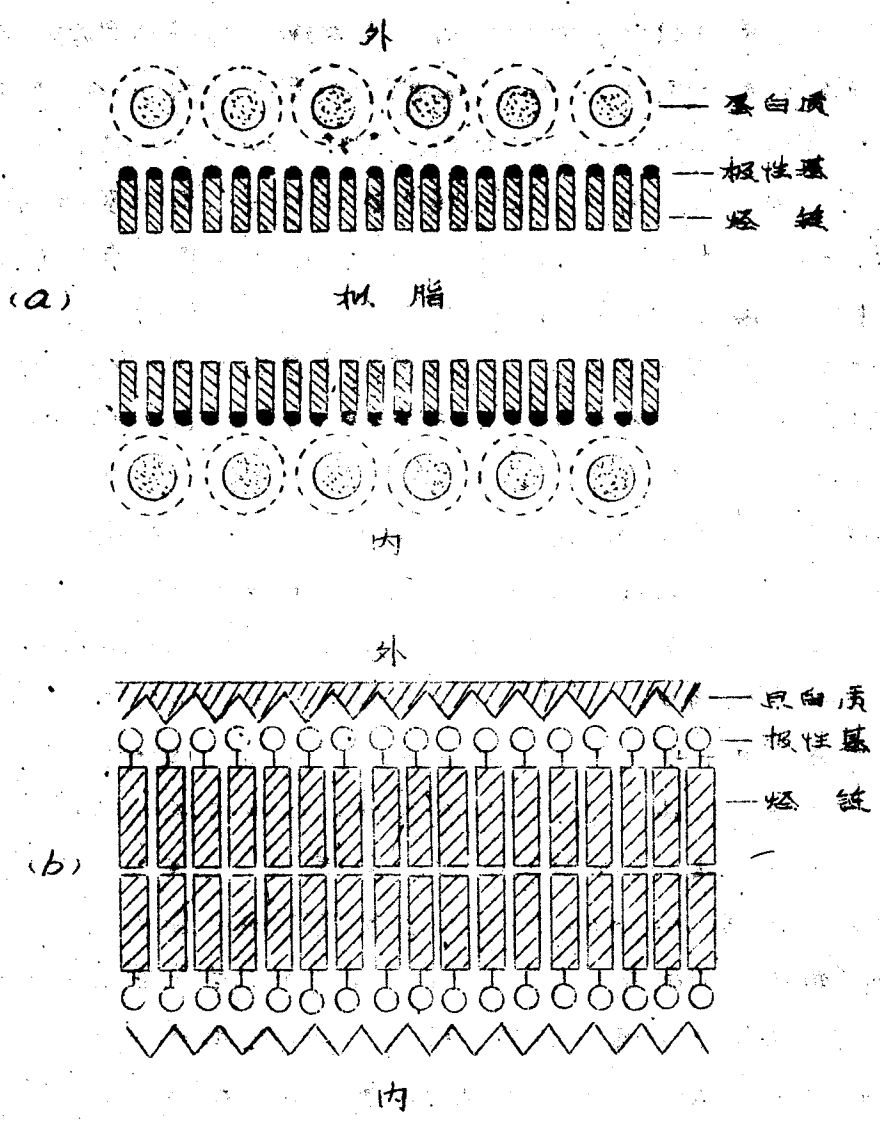


图 3 膜结构的模式

(a) 依 Danielli and Davson (1935);

(b) 单位膜, 依 Robertson (1967).

自从单位膜学说提出以后，又发现各种膜的厚度、成分和活性有很大的变化。例如，质膜的厚度一般在 20nm 左右，而线粒体膜在 $5.0\sim 6.0\text{nm}$ 之间。此外，在膜之间活性和成分也有很大的变化。所以用单位膜并不能解释所有的膜结构。近年来，发展了冰冻-蚀刻技术，发现在膜基质内存在有球形体或颗粒，一般直径为 $6\sim 18\text{nm}$ ，并且这些颗粒是埋藏在膜内，而不是重迭在膜的表面。从而表明在膜疏水内下有一程度的差异，并且这些颗粒的密度在不同的膜上有相当的变化，似乎是与代谢活性有关。X-光衍射是研究分子结构的重要的方法，也应用到了膜结构上。这方面的研究证明，在膜内脂质是以双分子层的形式存在的，而不是以球形胶团的形式存在。

基于这些事实以及以后的一些实验，有人结论说蛋白质分子是横过脂质双分子层，并且在膜的内表面和外表面下能露出的一部分。进一步的标记实验证明，蛋白质在膜的平面内也可能侧向移动。因此，认为蛋白质是漂浮在液体的脂质基质中，与这些看法相适应的，曾提出过许多膜结构的模式，到1972年Singer和Nicolson则概括为流体镶嵌模式。他们认为生物膜的基本结构是分散在流体脂质双分子层的基质中的球形内嵌蛋白质的一种两度排列（图4）。带有离子和极性基团的双亲性的蛋白质分子埋藏在膜的疏水内下，在膜的表面还附着有外周蛋白质。

由于质膜对水等小分子有较高的透性，所以在膜上还应该存在有膜孔，估计最小半径应在 $0.4\sim 0.5\text{nm}$ ，而是一种瞬变的由于各种分子运动而形成的水分间隙，不是永久性的孔道。例如，脂质成分的移动将意味着在烃链之间距离的连续变化，从而导致孔的形成。此外，横过膜的内嵌蛋白质也能够形成充满水的孔（图5）。

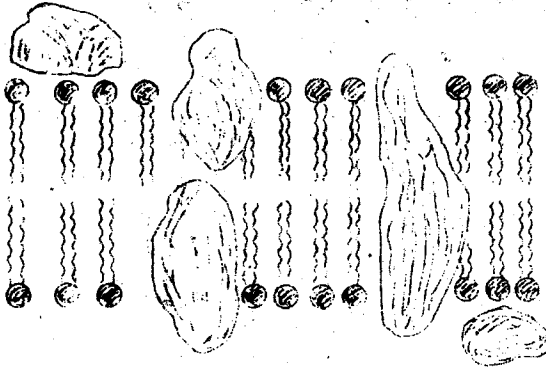


图4 膜结构的拟脂-球形蛋白质镶嵌模式
(依 Singer and Nicolson, 1972)

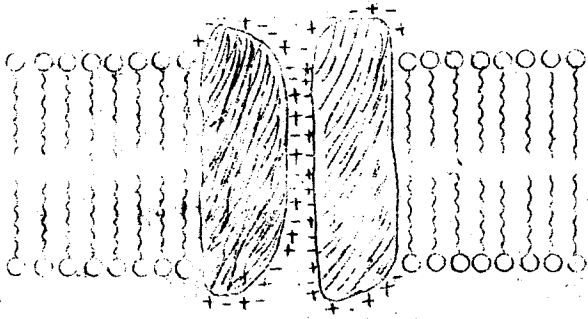


图5 横过膜的作物亚单位的内嵌蛋白质可能的排列和
通过膜的水孔的发生 (依 Singer, 1974)

最后应当指出的是，膜本身并不是一种静态结构，当膜受到损伤时，在一定的范围内，自身能够进行修补。同时细胞也能通过膜发生胞饮现象或外吐作用。实验证明，膜成分经常周转的（表4）。

表4 某些膜结合的成分的半寿期 ($t_{1/2}$)

(a) 内质网 (鼠肝) 的酶

羟甲基戊二酰 COA 还原酶	2 - 3 小时
细胞色素 C 还原酶	60 - 80 小时
细胞色素 b ₅	100 - 120 小时
NAD 葡萄糖苷水解酶	接近 300 小时

(b) 线粒体膜的拟脂

磷脂酰胆碱	2 周
磷脂酰丝氨酸	3 周
磷脂酰乙醇胺	4 周
鞘磷脂	1 个月

[(a) 依 Schimke, 1975; (b) 依 O'Brien, 1976]

并且也存在有所谓的膜流动 (membrane flow) 现象, 这个现象能使成物质从一种细胞膜传递给另一种细胞膜。由此可见, 膜既是一种稳定性结构, 又是经常发生变化的。

三、溶质的吸收

从生物物理学的角度来看, 离子通过膜的移动可分为被动和主动两种。被动移动是顺着浓度梯度的一种扩散。

1. 被动吸收

扩散

根据热力学第二定律, 特别是统计律, 可以预言宇宙的最终将要变得越来越随意的分布, 直到所有形式的能达完全和普遍的平衡。所有状态的自发改变皆指向无规化 (Random-