

细胞膜与离子传递

[英] J. L. 霍尔 D. A. 贝克 著

4

科学出版社

内 容 简 介

生物膜的研究近年来进展很快,关于离子通过膜的运转也积累了许多资料。本书作者扼要地介绍了在动物、植物、细菌细胞最近膜研究中出现的新知识和新概念。

本书第1章阐述细胞膜的结构和性质。第2章的内容为离子运转过程中驱动力的分析,主要讨论:对离子的驱动力、能斯脱方程式、越膜的致电运转、离子运转的动力学、运转过程的非可逆性热力学及主动运转。第3章记述被动移动与离子的选择性。第4章讨论离子运转与代谢的关系,涉及离子运转的能量来源,ATP驱动的离子运转,运转与电子流的关系及化学渗透学说等。最后一章,以上面各章记述原则阐明大细胞藻的离子运转及动物细胞的有机溶质的共运转。作者希望读者能领会本书所提供的知识,理解生物膜是一个功能单位,它的复杂的生物学是整个生命的基础。

本书供大学生物系高年级学生、研究生以及对生物膜有兴趣的科学工作者阅读参考。

J. L. Hall D. A. Baker

CELL MEMBRANCES AND ION TRANSPORT

Longman, London and New York, 1977

细胞膜与离子传递

[英] J. L. 霍尔 D. A. 贝克 著

焦新之 译

倪晋山 校

责任编辑 黄宗甄

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

*

1985年12月第一版 开本:787×1092 1/32

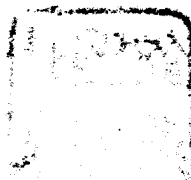
1985年12月第一次印刷 印张:4 1/2

印数:0001—3,500 字数:100,000

统一书号:13031·3051

本社书号:4494·13—10

定价: 1.10 元



序 言

生物膜与离子传递的研究，是一门浩瀚而复杂的课题。在这本篇幅不多的书里，我们试图综述当代在这个领域研究中已获得的知识与概念。这里所陈述的来自动物、植物和微生物细胞研究的这门知识，力求适合大学生物科学一、二年级学生的水平。在膜的结构与性质、离子传递、被动渗透及结合于代谢的离子传递的生物物理的各个方面，虽然分章论述，但它们之间是密切相关的。我们希望本书的读者们也将相互联系这些知识，从而感觉到膜作为一个功能单位，其复杂的生物学特性是生命自身完整性的基础。为便于这种认识，本书介绍了二种类型的研究实例，一种是植物的，另一种是动物的，目的在于阐明前几章中介绍的若干原理。在探索这些实例之前，有必要去熟悉一些有关的生物物理和生物化学的知识，因之先阅读前面四章有利于了解在这些系统中所描述经综合成为整体的传递与代谢过程。

文献引证的意图不在于详尽无遗，虽然在每章中也引证了若干饶有兴趣的论文，我们期望读者们能对这一课题产生足够的兴趣，希望进一步探讨它，因之我们推荐了一些最新的书及评论，更为详尽地涉及到某些重要方面。在编写这些篇章中我们感觉到为了达到对膜的功能的充分理解，还必须做更多的研究。我们目前的知识最多只提示了一些尚待解决的问题。也许能使人们粗略地看出存在于当前研究界限之外的一些可能性。

我们要向许多作者致意，感谢他们慷慨地提供了大量的数据与图解，感谢 C. D. Field、R. Jennings 和 K. P. Wheeler 博士对各章原稿所提供的宝贵意见。感谢 N. Browning 小姐将

原稿予以打字,感谢 G. W. Trevelyan 先生帮助编订原稿,如
仍有遗漏和错误的地方应由我们自己负责。

J. L. 霍尔 D. A. 贝克

于苏塞克斯,1977

目 录

1 细胞膜的结构和性质	1
1.1 膜的成分.....	4
1.2 膜脂质.....	7
1.3 膜蛋白质.....	12
1.4 膜的碳水化合物.....	14
1.5 膜的结构.....	15
1.6 膜的动力学.....	24
2 离子的传递: 驱动力的分析	31
2.1 扩散作用.....	31
2.2 渗透作用.....	32
2.3 反射系数.....	33
2.4 对离子的驱动力.....	33
2.5 被动通量的平衡: 能斯脱方程式.....	34
2.6 通量的比率方程式.....	37
2.7 膜电势恒定场的方程式.....	39
2.8 通过膜的电致传递.....	39
2.9 膜的电导.....	40
2.10 测量的方法.....	42
2.11 外通量的分析.....	44
2.12 离子传递的动力学.....	46
2.13 传递过程的不可逆热力学.....	54
2.14 主动传递.....	58
3 被动移动和离子的选择性	60

3.1	透性·····	60
3.2	载体·····	63
3.3	离子载体·····	67
3.4	膜的选择性·····	69
3.5	膜电势·····	71
3.6	细胞质的选择性·····	73
4	与代谢作用的联结·····	74
4.1	传递的能量来源·····	77
4.2	ATP-驱动的传递·····	86
4.3	与电子流结合的传递·····	96
4.4	协同传递·····	103
4.5	能量的保存·····	105
4.6	传递中能量的使用·····	106
5	一些特殊传递机制的实例研究·····	107
5.1	大藻细胞中的离子传递·····	107
5.2	有机溶质的协同传递·····	116
	参考文献·····	126
	索引·····	133

1 细胞膜的结构和性质

所有有生命的细胞都有一个表面膜与它们的环境为界，这个膜是原生质的膜或称原生质膜，而真核的植物和动物的细胞，在它们的细胞内又进一步分室成为膜所束缚 (membrane-bound) 的各种细胞器 (图 1.1)。也许，这些膜的最基本性质是它们对选择性透性障碍起作用的能力，控制通过它们的各种物质的量和性质。这样一个分界的发生是原始细胞进化所必不可少的。可以设想原始细胞是由围着少数具有催化性质的大分子的一种膜的形式开始，因此容许其它一些较小的分子和离子相互作用。这样的膜需要具有某种使细胞发育出一些特性的选择性；这就将允许选择和保留一些可耗尽的必需的分子，排除和移除代谢废物。这样的传递系统在进化中必须很早出现，多半在代谢途径出现之前 (见 Holden 1968; Pardee 和 Palmer, 1973)。今天，一些细胞器和类胸膜肝炎有机体，它们生活在细胞质环境中，具有膜和传递系统而缺乏完整的酶机构，这一现象和上述概念是一致的。如果是这种情况，就可以假定膜的发生更早。除此之外，这种细胞还必须具有对外部培养基变化的反应的能力。例如，细胞的体积必须相应地维持恒定，因为大的变化将影响细胞内的分子浓度，因此也影响它们之间相互作用。这也可以借某些内部的渗透剂浓度的调节，来达到克服环境中发生的变化。今天，许多动物细胞用调节内部钠离子的浓度来调节它们的渗透环境。

细胞膜对不同物质的透性变化很大。气体十分容易地通过膜移动，小分子较有相同性质的大分子容易通过。通常，脂

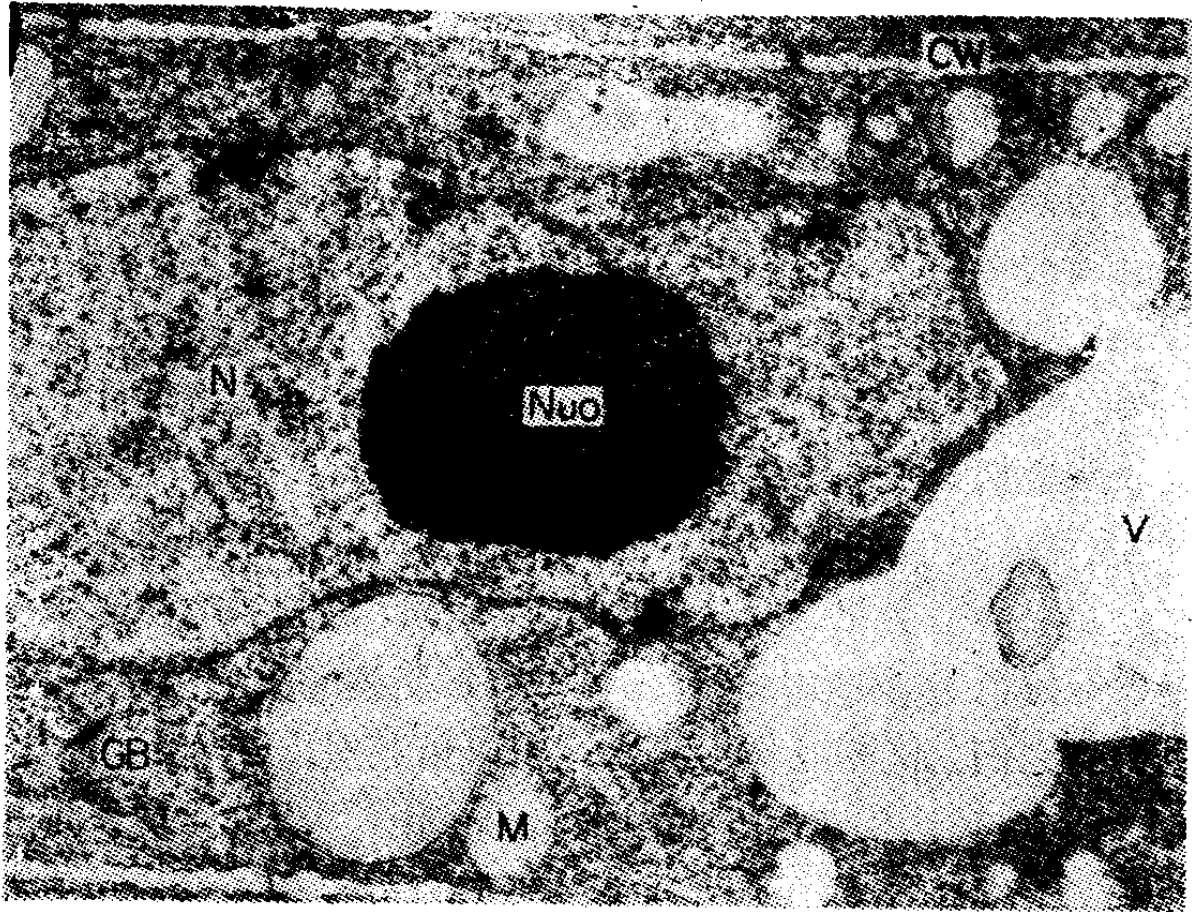
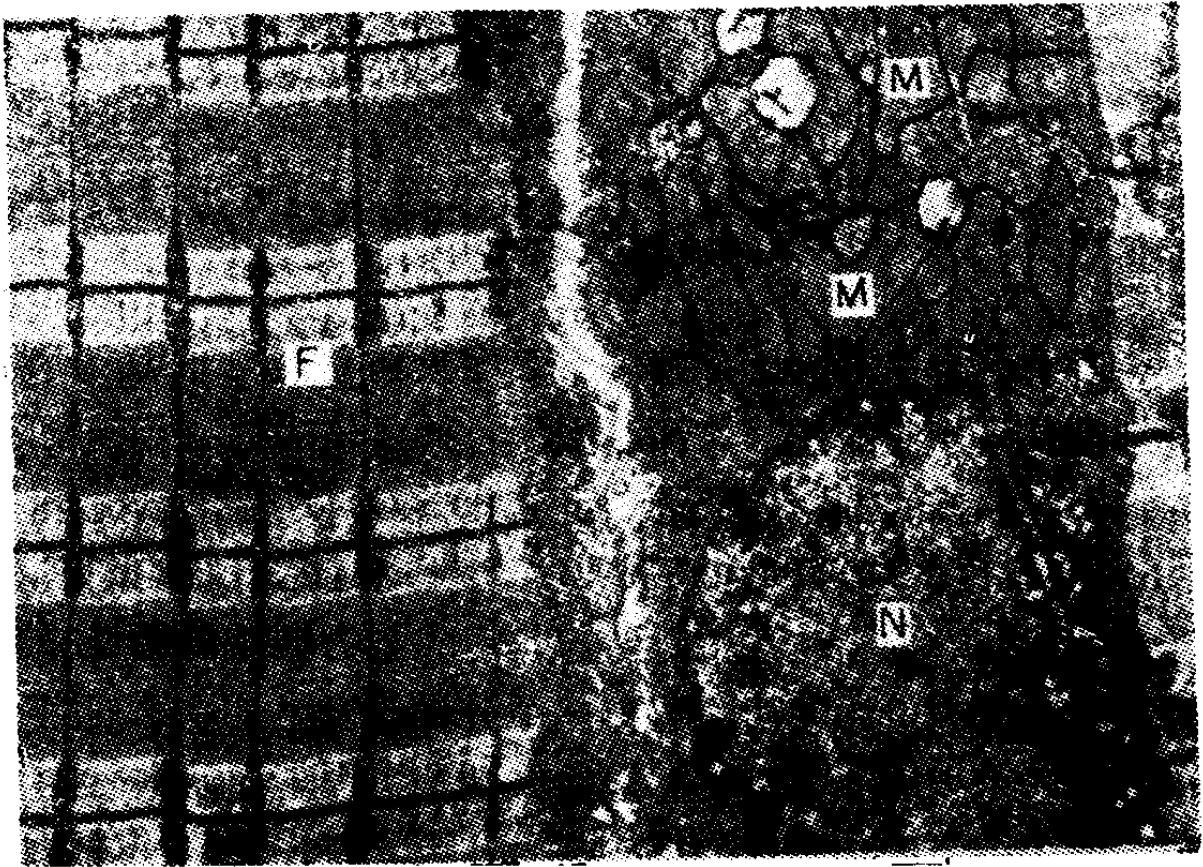


图 1.1 动物和植物细胞的电子显微镜图, 示出各种膜分隔的细胞器
 上: 鼠后肢骨骼肌 $\times 10,000$; 下: 盐生植物的海滨碱蓬(*Suaeda maritima*) 的根尖细胞 $\times 11,500$ 。看出植物细胞中细胞壁及大的液泡的存在。N. 核; Nuo. 核仁; M. 线粒体; F. 肌肉纤维; V. 液泡; CW. 细胞壁; GB. 高尔基体

溶性较大的物质通过膜的透性比较大,然而,细胞对电解质的透性常低于非电解质(见第 62 页)。物质可能被动地通过膜扩散,或可能须要消耗能量来达到这种移动。膜的选择性阻止了物质的随便扩散,使细胞决定和控制它的内部环境,同时提供亚细胞的细胞器内一些不同的微环境。膜使得细胞或细胞器能从它们的环境中分离出来,所以能让有高度秩序的生命生化过程进行,而在一定程度上不受外界环境变化的影响。同时,膜允许物质与外部培养基有一定的交换,包括氧和主要营养的吸收以及不需要的有害的物质的排出。离子移动的控制,显然在体内稳定过程中具有根本的重要性,因为它将直接影响到一些因素,例如细胞的 pH,各种渗透的和代谢的功能。尤其是动物的一些细胞,有非常一致的电解质成分,而植物的和动物的细胞两者所保持的各个离子的浓度,是非常不同于细胞外部环境中的那些离子(表 1.1),在这个方面,最重要的膜是原生质膜,它是离子移入和排出细胞的最初障碍物。在液泡化的植物细胞中,液泡形成体或液泡膜提供了第二个重要的障碍物,因为液泡是离子累积的主要地方。除此之外,细胞器的离子成分可能表现出十分不同于细胞其它部分的和环境的离子成分。因此,当我们考虑细胞或组织的全部离子关系时,就必须记住涉及到的膜障碍物不只一个,它们提供一个有选择性透性的障碍物的复杂系统。虽然,在这里我们主要关心离子的移动,但这仅仅是与膜结构有联系的广泛作用中的一种。膜涉及到许多功能,例如细胞与细胞之间的相互作用,收缩过程,神经的兴奋,ATP 的生成,和光合作用中的能量转换。实际上,这些过程中的许多过程本身是与离子通过膜的移动密切相关的。

表 1.1 在不同的细胞中及外部培养基中的钾、钠和氯离子的浓度

	离子浓度 (mol m ⁻³)		
	K ⁺	Na ⁺	Cl ⁻
(a) 哺乳动物肌肉组织			
间隙液流	4	145	120
细胞内液流	155	12	4
(b) 乌贼鱼轴索			
外部培养基	10	468	540
轴索	400	50	50
(c) 地中海伞藻 (<i>Acetabularia mediterranea</i>)			
外部溶液	10	470	550
细胞质	400	57	480
液泡	355	65	480
(d) 经洗涤过的胡萝卜组织			
洗涤溶液	5	5	20
细胞汁	85	23	19

(a) 摘自 Nystrom, 1973; (b) 摘自 Kotyk 和 Janáček, 1970;
(c) 摘自 Saddler, 1970; (d) 摘自 Cram, 1975。

1.1 膜的成分

在最近 20 年中,由于电子显微镜及现代生物化学技术的发展,我们的膜结构与成分的知识大大地增加。然而我们应该回忆起在能够用电子显微镜容易地鉴别出膜之前,了解膜的性质是经历了多么长久的时间。在以前,细胞膜或原生质膜的存在是用光学显微镜从细胞的膨大和缩小,染料的吸收,和当细胞表面划破时内含物的漏出等现象推测出来的。电子显微镜进一步确定了这种膜的普遍存在。然而即使到今天,原生质膜的选择性作用,尤其是它与离子的关系仍为少数作者怀疑,他们主张这种选择性是原生质的性质。这种观点将

在以后更加充分地讨论(见 73 页)。

接近十九世纪末期, Overton 指导的植物细胞透性的研究是关于这种膜的本质最早期的论断之一。他证明非电解质的透过速率与它们在脂肪中的相对溶解性相关, 因此推论原生质膜本质上主要是脂质性质的。大约 40 年以后, Collander 的大藻细胞透性的典型研究加强了这些观察(图 1.2)。看到各种溶质的油容性和参数 $PM^{1.5}$ 之间有接近线性的关系, $PM^{1.5}$ 兼备溶质的透性和分子的大小。这种关系将在第 3 章中更为详尽地讨论。细胞膜的脂质性质的进一步证据来自电性质的研究(例如电容, 电阻), 这些电性质与脂肪层的一样。然而, 这并不是它的完整历史。1935 年, Dinielli 和 Davson 报道细胞表面的张力远低于中性脂肪-水分界面具有的高值, 暗示蛋白质存在于膜表面上。细胞表面的两性性质, 也是蛋白质的一种特有性质, 从蛋白膜能破坏细胞膜这一事实, 为蛋白质是细胞膜的主要成分提供进一步的支持。以后分析分离出的不含其它细胞物质的某些膜的结果表明, 这些膜主要是由脂肪、蛋白质和一些在一起的碳水化合物所组成, 因此坚定了根据生理学和物理学测量的一些预示。这种碳水化合物是以糖残基形式与蛋白质或脂肪结合, 形成糖蛋白或糖脂。

膜的化学成分并不容易测定, 因为难于分离它而不带有原生质的沾染物, 虽然用改进的细胞分级分离技术能够分离出若干特定的膜的分级部分。然而, 应该记住在分离操作过程中有可能会失去或增加一些成分, 更不能忽视有其它细胞膜污染的危险。此外, 必须承认在膜中有大量的杂质。因此, 从一个复杂的组织得到一个特定的膜分级部分, 可能随组织中不同的细胞类型有很大的变化, 甚至随细胞的生长和分裂阶段而变化。

记住有这些限制, 一些类型的膜的全组分列于表 1.2 中,

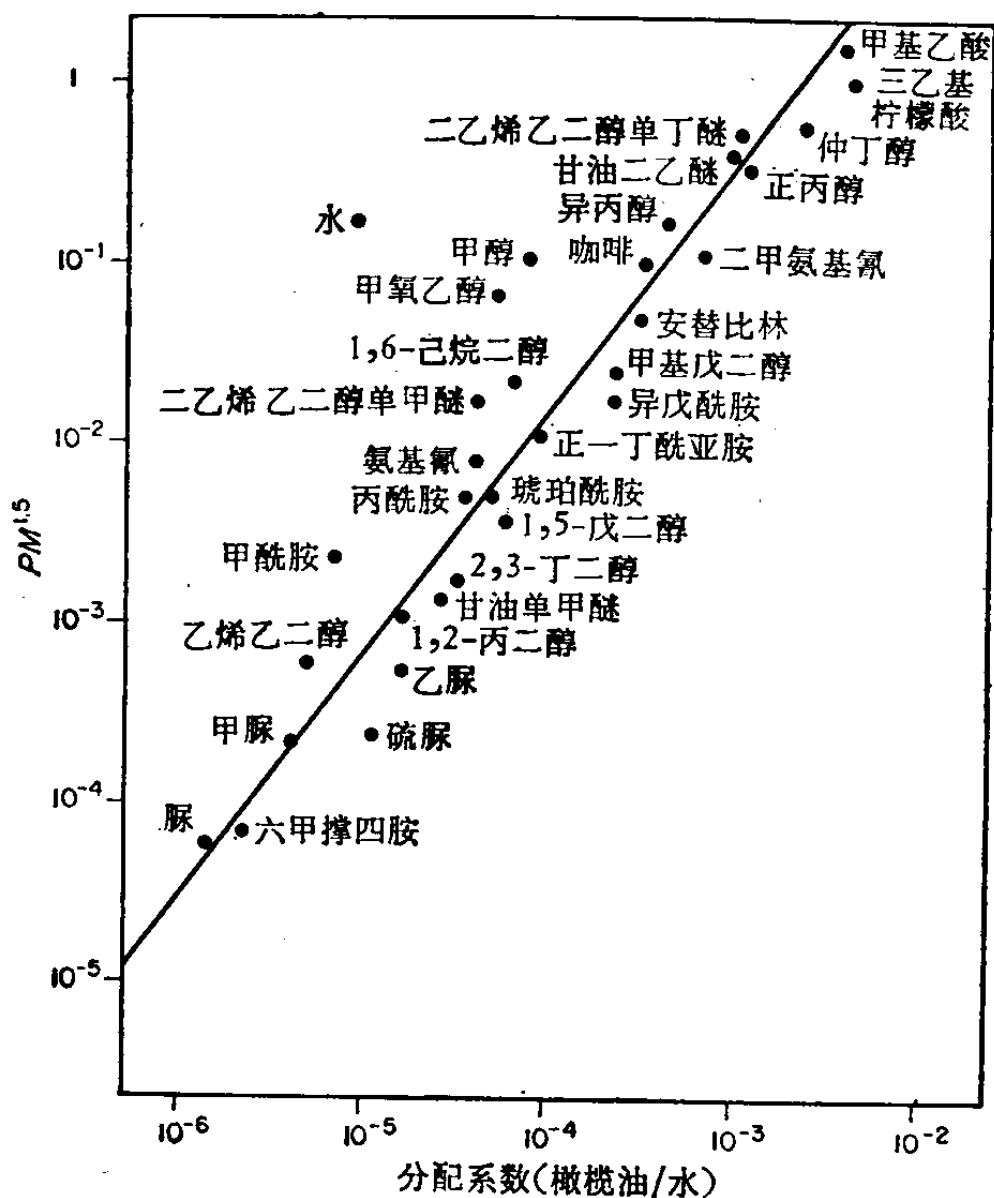


图1.2 一些非电解质对大型的短尖丽藻 (*Nitella mucronata*) 细胞透性和它们相应的油溶性之间的关系 P =渗透系数; M =溶质的分子量。值 $PM^{1.5}$ 将分子的大小引入关系式中,较单独考虑透性时更为接近线性。指出有些反常的分子虽然有小的分子量 (例如水, 甲醇, 甲酰胺)。这多半表明在膜上存在非常小的孔 (再引自 Collander, 1954)

可以看出在蛋白与脂肪的比率中有相当大的变化, 范围从神经髓磷脂的 0.23 到某些细菌及线粒体膜的 3.0。在设想任一综合的膜结构的模型时, 必须考虑到这些变化。可能蛋白质与脂肪比率的增加与膜的功能和生化复杂性有关系。因此, 围着神经轴的髓磷脂, 它起着一种惰性绝缘体的作用, 含有低

的蛋白质成分,相对来说,有非常活泼的酶促作用的线粒体内膜有高的蛋白成分。Guidotti (1972) 曾建议根据膜的粗略的化学成分,将膜划分为三大类:

(1) 简单的膜: 例如髓磷脂, 主要由脂质所组成和主要起没有生化活性的隔离体的功能。

表 1.2 各种细胞膜的化学成分

膜	蛋白质(%)	脂肪(%)	碳水化合物(%)	蛋白/脂质比率
髓磷脂	18	79	3	0.23
原生质膜:				
血小板	33—42	58—51	7.5	0.7
小鼠的肝细胞	46	54	2—4	0.85
人类红细胞	49	43	8	0.11
变形虫 (<i>Amoeba</i>)	54	42	4	1.3
海拉 (Hela) 细胞	60	40	2.4	1.5
大鼠肝细胞核膜	59	35	2.9	1.6
线粒体外膜	52	48	(2—4)*	1.1
肌质网	67	33		2.0
菠菜的叶绿体片层	70	30	(6)*	2.3
线粒体内膜	76	24	(1—2)*	3.2
革兰氏阳性细菌	75	25	(10)*	3.0
盐杆菌视紫膜	75	25		3.0

*由分析推算, [根据 Guidotti (1972) 收集的资料]

(2) 由约有 50% 的蛋白质所组成的膜, 是典型的动物原生质膜, 与髓磷脂相比, 它增加了酶和传递活性。

(3) 蛋白质为主要组分的膜, 例如细菌的细胞膜和线粒体内膜, 它们含有复杂的酶系统, 这些酶系统包括在例如传递、氧化磷酸化及核酸合成过程中。

1.2 膜脂质

正如我们以上所见, 脂质构成了细胞重量的 25—28% 以及从不同来源的膜中的脂质有很大的变化范围, 这些脂质通

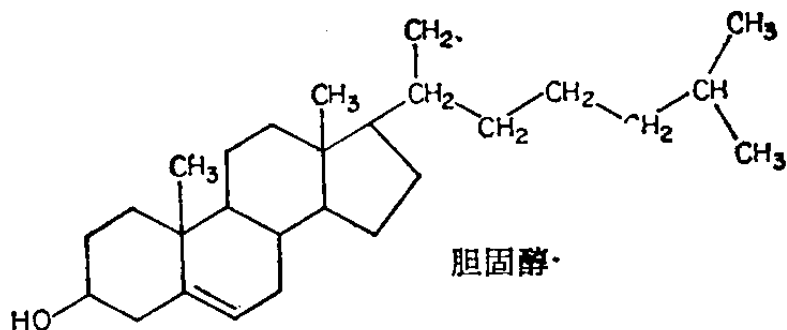
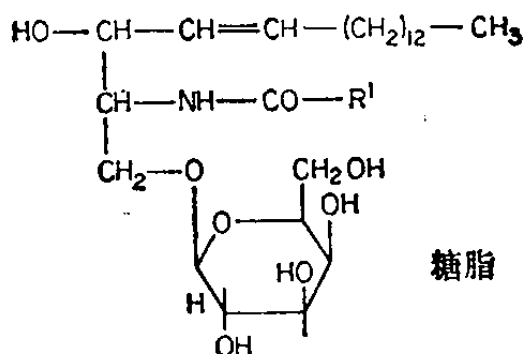
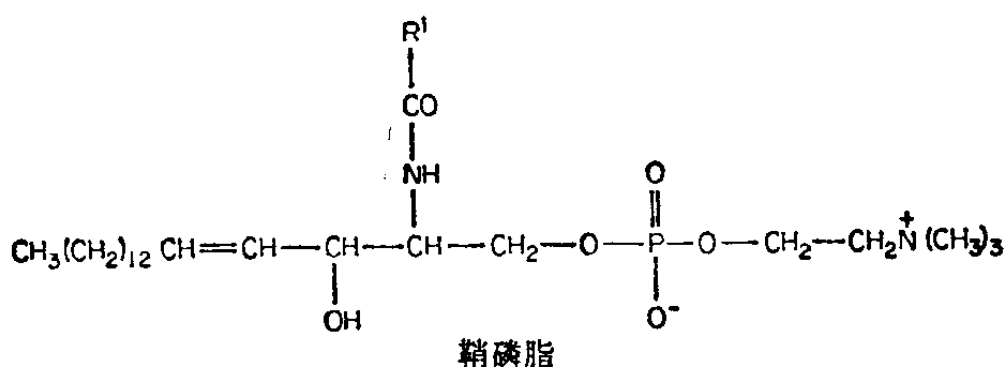
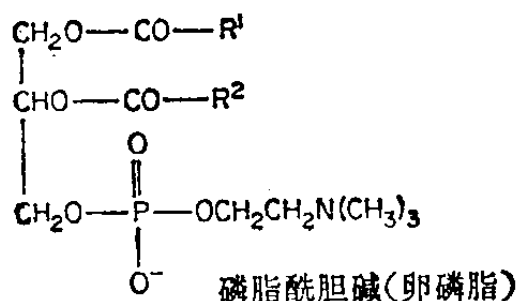
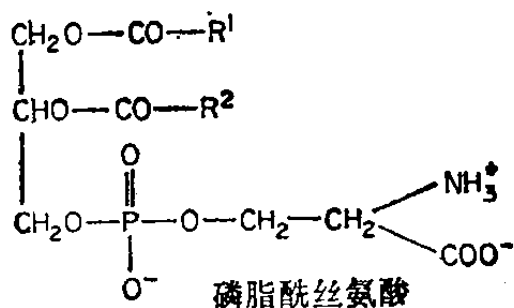


图 1.3 一些普通膜脂质的结构 R_1 和 R_2 代表脂肪酸。磷脂酰丝氨酸和磷脂酰胆碱是磷脂并分别在它们的极性头上含有丝氨酸和胆碱。鞘磷脂是一种带有一不是甘油的长链氨基酸作为结构脊骨的鞘脂质；它含有脂化成鞘氨醇的胆碱化合物。脂质含有 1 个糖基团和有 1 个甘油或鞘氨醇型式的结构脊架；后者可被划类为鞘脂质化合物

常是“两性分子性”的，即它们既含有疏水的(非极性的)和亲水的(极性的)区域。因此，正如我们以后将看到的当它们分散于水上时容易形成表面单分子层。

在真核细胞的膜中，最为普通的脂质为磷脂、糖脂、鞘脂类和固醇类。原核细胞的膜中一般缺少后两种脂质，这些普通的膜脂质的一些结构示于图 1.3 中。在脂肪酸或鞘氨醇中发现亚甲长链的残基形成磷脂、糖脂、鞘脂的疏水区。在甘油的 3'- 位置上，或在鞘氨醇头部上(即磷酸的衍生物，极性糖基团)的取代提供了亲水区。固醇以环戊烷多氢菲(perhydrocyclopentanophenanthrene) 的环为基础，但有不同程度的饱和与置换。固醇中的一类是胆固醇，一种普通的动物膜的组成物。它是一种不带极性区的中性脂质，可能与膜的疏水环心相联系，镶嵌在磷脂的分子之间。这些脂质形成一类十分异质的化合物，并且不易再分开。例如甘油酯是甘油作为结构主链，包括一些磷脂和糖脂。然而，某些磷脂与糖脂(它们各自含有磷酸或碳水化合物基团)，归类于鞘脂类中，因为它们含有一个长链的氨基乙醇，鞘氨醇作为一种结构主链。

在不同膜的类型中，这些脂质的比率变化很大如图 1.4 所示。虽然，与膜功能有关的这些差异的意义尚不清楚。一些有趣的现象来自用红细胞的研究，在这些研究中红血细胞的脂质成分由于饮食的改变产生较大的变化。胆固醇可逆耗尽导致细胞表面减少，和增加渗透的脆弱性。已知胆固醇影响了膜中的磷脂的装载，因此它的耗尽可能引起透性的变化与机械性的变化，或者两者都有的改变。膜的磷脂的本身由于膜的不同，变化就很广泛(见图 1.4)，它可能在膜的透性与选择性方面起重要作用。例如泡囊可以由磷脂产生，当从磷脂酰丝氨酸和磷脂酰甘油制备泡囊时，据已有的报道，它们显出对钾的选择性显著地超过钠。另外 Ferguson 和 Simon (1973)

研究了衰老的黄瓜子叶电解质的泄漏和磷脂的含量，并把细胞渗漏的增加归因于磷脂的失去。

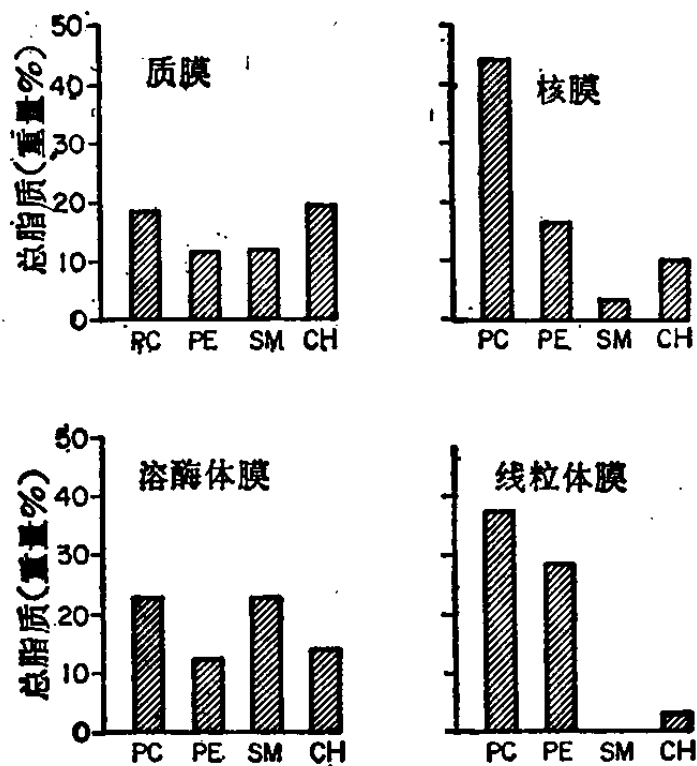


图 1.4 从动物细胞分离的各种膜的一些主要脂质的比率 PC. 磷脂酰胆碱；PE. 磷脂酰乙醇氨；SM. 鞘磷脂；CH. 胆固醇
(根据 van Hoeven 和 Emmelot, 1972 的资料)

水溶液中两亲性分子脂质行为的知识对于了解它们在生物膜中的排列是必不可少的。在水溶液系统中极性脂肪分散形成球状结构称为胶束 (micelles, 或称胶粒)，其中非极性的碳氢尾巴避开水溶液的环境并形成一个疏水相，而亲水的头则暴露于表面，与水相互作用 (见图 1.5)。因此，磷脂将容易地分散于水溶液中，虽然它们并不形成真分子溶液。另外一种方式极性脂肪与水相互作用并与面向水相的极性区形成表面单分子层膜 (见图 1.5)。假使这些单分子层被压缩发生折叠，就产生双分子层 (见图 1.5)。这些人工的双层膜目前在膜的研究中已广泛使用，正如我们以后将看到的它们的许多性质十分类似于自然膜。这样的双分子层膜可以通过超声波作用于水溶液中的磷脂制备，产生脂肪双分子层微囊。另一种

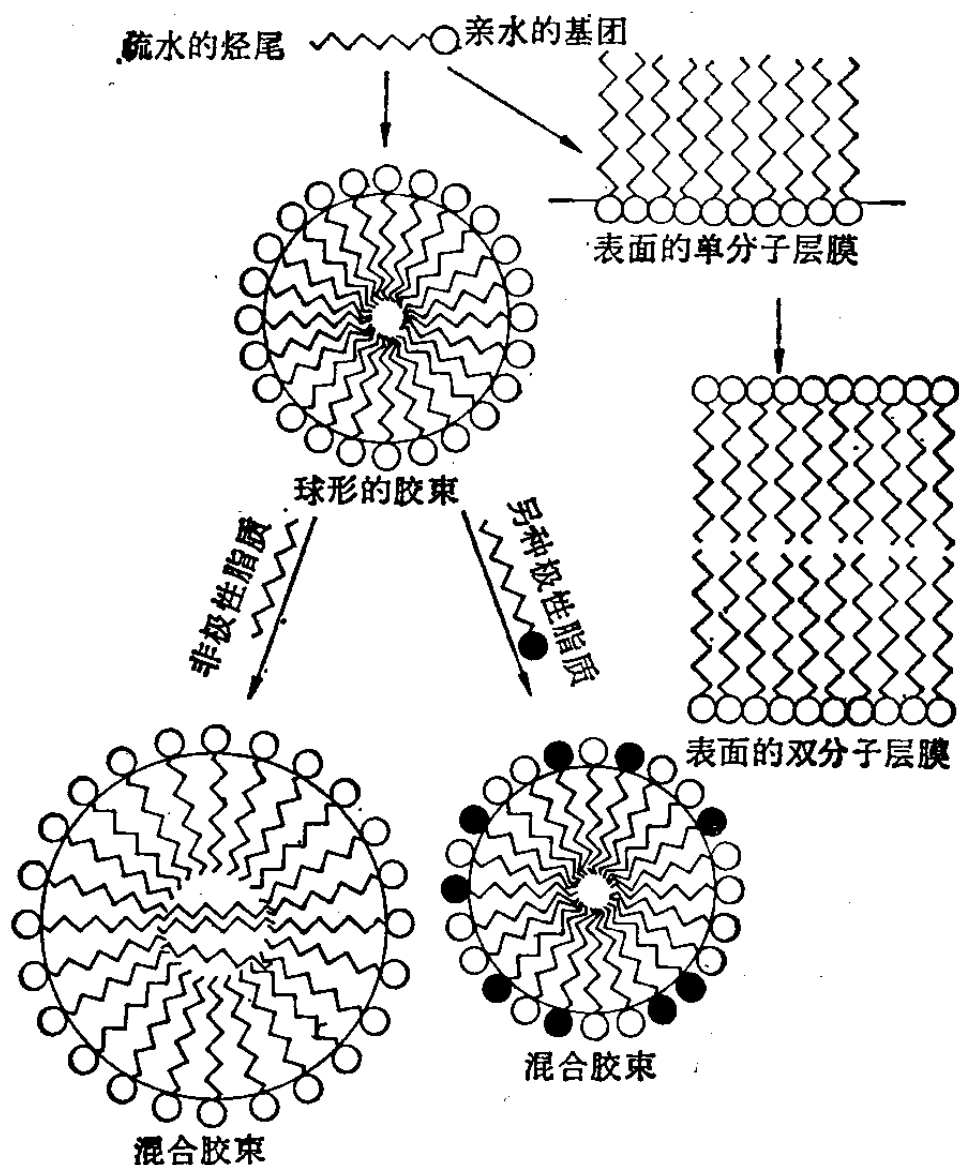


图 1.5 极性的脂质分子的一些胶束(胶粒)的形成 显示出球形胶束的横切面和为了简化脂质只拖有一个简单的疏水烃尾 (由 Hall, Flowers 和 Roberts 复制, 1974)

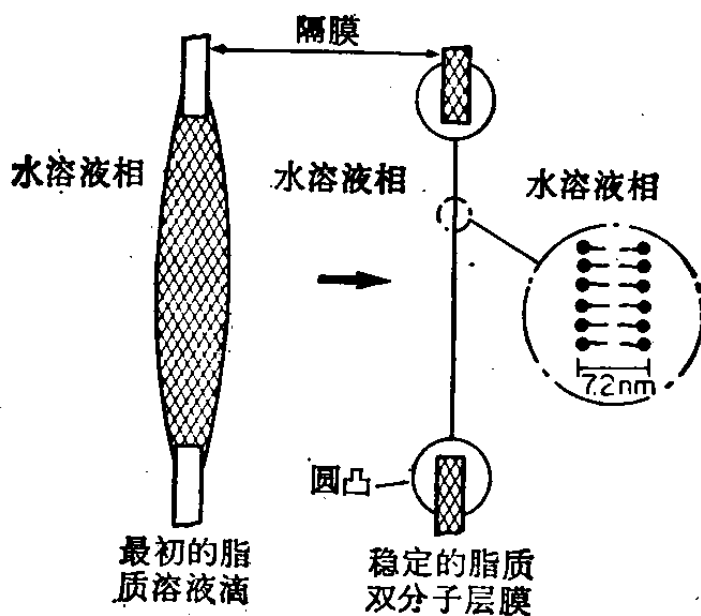


图 1.6 人工脂质双分子层膜形成的图解形成膜的溶液应用到孔时自然成为约 100nm 厚。在这一点上,局部地区变薄到约 7.5nm 的结构。这些较薄的区域迅速地增大,直到它们占有整个孔,多余的脂肪进到孔边的圆凸中。(再引自 Thompson 和 Henn, 1970)