

细胞透性问题

A. C. 特罗申 著

科学出版社

A. C. ТРОШИН
ПРОБЛЕМА КЛЕТОЧНОЙ ПРОНИЦАЕМОСТИ

Издательство Академии Наук СССР

Москва-Ленинград

1956

內 容 簡 介

本书彻底地揭露了已经流行很久的细胞透性的膜理论的错误性质，并以新的观点全面地讨论了各种类型的动物细胞和植物细胞对于多种多样物质的透性以及这些物质在细胞内积累的规律性。

其次也讨论了细胞透性与新陈代谢的关系，细胞的某些电特性以及水分在细胞和环境间分配的机制等等问题，因而对于植物生理学者、动物生理学者以及生物学其他部门的科学工作者来说，这是一本很值得阅读的参考书。

細 胞 透 性 問 題

A. C. 特罗申 著

赵 微 平 译

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)

北京市书刊出版业营业许可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总经售

*

1961 年 7 月 第 一 版

书号：2341 字数：353,000

1961 年 7 月 第一次印刷

开本：787×1092 1/27

(京) 0001—7,000

印张：15 19/27 插图：4

定价：2.40 元

序 言

A. C. 特罗申 (Трошин) 的这部著作专述細胞透性問題，这个问题无论对生理学理論，或对实践(医学、农业)都很重要。本书是俄罗斯作者論述这个问题的第一部巨著。本书的价值不仅在于讀者在其中能找到对这个问题的最新工作的全面的評述；而且，也在于作者在书內論証了細胞透性的新观念。

大家知道，最近 70 年內，在細胞透性学說的領域內所謂的“膜理論”占着統治地位。这个理論是现代关于物質进入細胞內部、生物电位本質、局部和扩散兴奋的实质等概念的基础。

某些研究者，如 M. Fischer 和 B. Лепенкини 企图对膜理論加以評論修改，但沒成功，所以直到現在这个理論还在流行。

多年来我的同事和我在細胞透性方面进行了研究，并在自己的資料以及分析其他作者的工作的基础上得出了膜理論很值得怀疑的結論。我們得出的結論是，这个理論所提供的关于細胞結構和原生質內含物状态的概念是十分錯誤的。同时，由于在解釋許多神秘莫测的現象的方法上表面看来似乎比較簡要和有概括性，膜理論在生理学家中遂大受欢迎，并且依我們看来，这就使这些生理学家走上了理論探求的歧途。我們关于透性的著作发表以后引起了論战，这次論战以現在发表的 A. C. 特罗申的书而告終。

應該指出，在我們关于透性的著作中大多是批判性的东西。我們收集和分析了証明膜理論是毫无根据的文獻資料。我們亲自检查了这个理論的許多原理，发现了这个理論在一系列基本問題上的錯誤。至于說到正面的建設性的方面，那末在这一方面直到最近为止，我們不得不只限于推測和假定。

我們說过，当解釋透性的各种現象时，應該用物質在原生質和周围环境間分配的原則来代替通过假想膜的选择扩散的原則。我

們以为,这种分配的實現,是由于原生質的水在对其周圍溶液的水的关系上具有相(фаза)的特性,不过关于这种相的本質未能有任何明确的說明,这是我們原理中的“薄弱的环节”,这已为我們的反对者所正确地指出过。

A. C. 特罗申莫大的功績是在于他在书中对活原生質相的本質的問題給予了十分具体的回答。他根据許多极其令人信服的研究,得出結論說,从前企图以膜理論的观点来解釋的物質在細胞和環境間分配的特性,如果根据下列事实,即原生質是团聚体系統,在这个系統里所有的水分皆与原生質的蛋白質成分結合着,所以其作为溶剂的特性与環境中的自由水不同,那末就可以理解了。

A. C. 特罗申也証明了蛋白質成分对溶解的物質吸附結合和化学結合的能力使活原生質能够按照需要在細胞內集中这些物質,同时蛋白質的吸着水平取决于原生質的生理状态,并能够由于新陳代謝的积极参加而改变,新陳代謝就是以这样的方式来調节活細胞內物質的积累的。最后, A. C. 特罗申叙述了他所拟定的測定进入原生質內部的物質有多少是自由溶解于原生質水中以及有多少是处于結合的状态的方法。

从前面的叙述中可看出, A. C. 特罗申的这部书是独创的大作;除此而外,在书中还引用关于透性問題的許多評述性的資料,这些資料使这本书增添了有价值的手冊的性質。

我們不怀疑,这本书将引起广大生物学界的兴趣。

Д. 納索諾夫 (Насонов)

1955年9月1日

目 录

緒論	1
第一章 細胞透性的膜理論和对这个理論的批判	5
1. 膜理論的基本原理	5
2. 假想出来的半透性膜的化学成分和結構	8
3. 半透性膜在原生質表面上形成的假說	14
4. 物質透入細胞时膜理論說明的机制	16
5. 細胞壁在透性現象中的作用	28
6. 小結	29
第二章 活細胞是否有滲透計的特性?	31
1. 植物細胞	31
2. 动物細胞	33
3. 小結	44
第三章 原生質是复杂的团聚体系統	45
1. 引言	45
2. 团聚体及其形成的机制	47
3. 团聚体的某些重要的生物学特性	52
同周围环境不相混合	52
液泡形成	53
在团聚体内和在原生質內結構形成的机制	54
团聚体滴在电場中的动态	57
对中性盐、pH、温度等因素变化的敏感性	59
粘度	61
表面张力	62
在相的分界界限上的胶体膜	62
团聚体成分在团聚体/平衡液系統內的分配	63
4. 小結	64
第四章 物質在团聚体与团聚体平衡液間的分配	65

第五章 細胞对于非電解質的透性.....77

A. 動物細胞.....77

1. 細胞对于糖的透性.....77

紅血球.....77

肌纖維.....93

2. 細胞对于脲及脲的衍生物的透性.....103

紅血球.....103

肌纖維和其他組織与器官的細胞.....105

3. 細胞对于肌酐的透性.....110

4. 細胞对于多原子醇的透性.....114

5. 細胞对于表面活性物質(一原子醇、醛、酮、一原子醇的衍生物等)的透性.....116

B. 植物細胞.....117

6. 植物細胞对于非電解質的透性.....117

7. 小結.....130

第六章 細胞对于某些有机酸(氨基酸、抗坏血酸等)的透性 132

1. 細胞对于氨基酸的透性.....132

血液的有形成分.....132

肌纖維和神經纖維,其他組織和器官的細胞,微生物.....138

2. 細胞对于抗坏血酸的透性.....150

血液的有形成分.....150

其他器官和組織的細胞.....151

3. 細胞对于丙酮酸的透性.....153

4. 細胞对于尿酸的透性.....155

5. 小結.....155

第七章 細胞对于活体染料的透性.....157

1. 活体染料在未兴奋的和无损伤的細胞和环境之間的分配.....157

2. 活体染料在生活物質兴奋和损伤条件下的分配.....160

各种刺激物对活体染料分配的影响.....161

活体染料在兴奋細胞和环境之間的分配.....171

3. 活体染料在細胞和細胞外液間分配的机制.....175

4. 小結.....189

第八章 細胞对于无机物質的透性	190
1. 前言	196
細胞和細胞洗液的无机成分	190
細胞間隙	194
从膜理論观点看盐在原生質內的状态	196
从膜理論观点看离子在細胞和环境間不对称分配的原因	197
2. 动物細胞对于盐的透性	199
紅血球对于阴离子的透性	199
紅血球对于阳离子的透性	201
肌纖維对于阳离子的透性	206
肌纖維对于阴离子的透性	213
平滑肌的肌纖維对于离子的透性	217
神經纖維对于离子的透性	219
动物有机体的上皮細胞, 神經細胞以及其他細胞对于离子的透性	223
3. 植物細胞对于离子的透性	230
4. 小結	240
第九章 无机物質在細胞和环境間分配的机制	241
1. 从細胞透性的吸着理論的观点看原生質內无机物質的状态	241
阴离子的不足量	241
在原生質內結合着的无机物質和溶解着的无机物質	243
在兴奋条件下离子在細胞和环境間的重新分配	254
2. 吸着因素在无机物質于細胞和环境間分配的机制中所起的作用	266
3. 小結	291
第十章 新陳代謝和細胞透性	293
1. 在新陳代謝和細胞透性之間的联系	293
2. 細胞吸收物質时对温度的依存关系	296
3. 呼吸、代謝抑制劑等因素对細胞透性的影响	297
4. 小結	311
第十一章 細胞的生物电特性	312
1. 論生物电位发生的原因	312
2. 細胞的电导率, 阻抗	324

3. 小結.....	330
第十二章 水分在細胞和环境間的分配.....	332
第十三章 稀释的盐培养基引起生活物質损伤时非电解质的 保护性作用.....	343
結論.....	351
参考文献.....	365

緒 論

細胞透性問題研究物質自周圍環境進入細胞內和細胞內代謝產物向外排出的規律性的問題。因而，這個問題與新陳代謝有直接的關係，並且是有機體和環境相互聯繫的極重要的一般生物學問題的一部分。

上述的問題已經研究了 70 多年，直到目前研究者對這些問題的興趣不僅沒有減少，而且是越來越增加了。如果考慮到說明細胞透性性質的材料廣泛地利用於生物學和醫學的不同部門這一事實，那末這一點就完全可以理解的了。不過直到現在，研究者關於細胞透性的原則性問題的意見還存在着明顯的分歧。

現時膜理論在細胞透性問題上是占統治地位的观念，如所周知，任何動物細胞和植物細胞類似於滲透計的觀點是這個理論的基礎。膜理論的信徒們斷言，幾乎所有在原生質內的水按其物理化學性質來說和周圍環境的水沒有區別，是普通的溶劑，所有作為原生質成分的主要無機物質在原生質內皆處於溶解狀態而且完全是電離的。他們假定，所有活細胞在表面上都具有特殊的一層（質膜、原生質膜或細胞膜），它是使細胞內容和周圍環境分開的障礙物。這層障礙物似乎具有半透性：象滲透計的膜一樣，能讓水分子自由地透過，而溶解在水中的物質則很難透過或完全不能透過。

當膜理論的基本原理形成以後，這個理論很快地發展成為廣泛的一般生物學的观念。人們不僅把細胞透性現象及其機能的變化，而且也把生物系統一系列其他特性，如新陳代謝的調節，細胞的感應性，興奮及其傳導，生物電位的發生，麻醉，個別物質在細胞和環境中的濃度差別，原生質同周圍環境的水的不混合性等與物質經過半透性膜的通透程度聯繫起來。

不過，膜理論很快地就遇到了它所不能克服的困難。早在本

世紀初，許多卓越的生理學家就開始反對這個理論，指出這個理論的基本原理是錯誤的。蘇聯和國外的許多研究者確定，所有根據膜理論的說法，不應該透入休止細胞內的物質（碳水化合物、氨基酸、強酸和強鹼的金屬離子等等），實際上都能透入各種不同的動物和植物的細胞內。這樣便說明了動物細胞和無液泡的植物細胞不象滲透計那樣。因此，近來在西方出現了一系列新的理論，這些理論的作者力圖給予假想的原生質膜的結構和特性的概念以現代化的外衣，以解釋在古典膜理論的狹小範圍內容納不下的極其豐富的實驗資料。但是這些新理論缺乏實驗的論證，在大多數情況下都是空洞的理論，因而並沒有使膜理論擺脫目前所處的絕境。

如果把與細胞透性有關的事實同表明細胞生命活動的其他方面的資料進行比較，就能使人相信，目前必須做的，不是改善膜理論的某一個環節，而是徹底修正這個理論，摒棄它的基本原則。

應該用較完善的以另一些原則為出發點的其他理論來替代細胞透性的膜理論。許多蘇聯和國外的研究者的著作早已奠定了這樣理論的基礎。

Fischer 及其同事 (Fischer 和 Moore, 1907; Roaf 和 Alderson, 1907; Moore 和 Roaf, 1908, 1913; Moore, Roaf 和 Webster, 1912, 等等) 最先認真地批判了膜理論。這些作者不是用滲透和擴散規律性的觀點，而是用在原生質本身內部進行的膠體化學過程的觀點研究了細胞的水分代謝以及細胞自環境中對無機和有機物質的吸收。

細胞透性的非膜理論在 Лепешкин (1924, 1928, 1930, 1936), Fischer 和 Suer (1935, 1938, 1939), Насонов 及其同事 (Насонов, 1939, 1949a; Александров, 1939a; Насонов 和 Александров, 1937, 1940, 1943; Камнев, 1938; Айзенберг, 1939) 等研究者的著作中得到了進一步的發展。

這些作者認為在細胞透性現象中起決定性作用的是生活物質的整個部分。他們根據大量的事實，肯定說，活細胞的原生質是在物理化學特性上根本不同於周圍水環境的液體。

根据 Fischer 的意見，在原生質中完全沒有自由水——水分子參加到形成生活物質的特殊的复杂的有机化合物組成中去。根据 Лепешкин 的意見，原生質是“拟流体”(Флюид)——由蛋白質和拟脂的不結实化合物[类脂酰或“生命蛋白質”(Витаил)]組成的液体的类似物。原生質的水溶解在“生命蛋白質”中。Насонов 和 Александров (1943)也得出結論說，生活物質不是有机物質和无机物質在水中的溶液，而是特殊种类的液体，这种液体的分散介质与周围物質水溶液相比較时，具有相的特点。

不过，必須指出，在 Лепешкин 和 Fischer 关于生活物質亞微觀結構的概念中还有許多是假想的。根据 Fischer 和 Лепешкин 的意見，形成生活物質的絡合物十分明显是复杂的团聚体，在这种团聚体形成的机制及其内部物理化学的結構問題上早就进行着热烈的爭論。根据已有的事实可以假定，例如具有相的原生質的特性恰恰是为其团聚体的本質所决定的。許多細胞学家、生理学家和生物化学家越来越多地趋向于这样的意見，即認為生活物質是复杂的团聚体系統 (Опарян, 1941; Guilliermond, 1941; Макаров, 1948a, 等等)。

按照 Лепешкин, Насонов 和 Fischer 以及其他研究者等所发展的理論，細胞对于这种或那种物質的透性或大或小，不決定于这些物質通过假想的半透性膜的通透性的大小，而決定于物質在原生質中和周围环境中溶解度上的差別和細胞胶体对进入細胞內的物質的吸附或化学的結合。如果把这三种現象(溶解度、吸附和化学的相互作用)联合在“吸着作用”这个術語內，那末可以将上述作者所发展的細胞透性理論称为“細胞透性的吸着理論”或“細胞透性的原生質理論”，因为在这个生理現象中起主要作用的是生活物質的整个部分。

不过應該注意到，在这种情况下，“透性”这个術語本身并不能反映所研究的細胞特性的本質。膜理論拥护者用这个術語表示似乎把細胞內含物和周围环境分隔开的一定的障碍物让这种或那种物質通过的能力，其实吸着理論拥护者把術語“透性”理解为整个

細胞內含物从周圍環境中吸收某種物質或向外排出物質的能力（在這里指的不是應該分開研究的細胞的分泌活動）。因此，最好將所謂的“細胞透性”現象叫作“細胞的吸着活性”。但“透性”這個術語在生理學中已根深蒂固，對於大多數生物學家來說都已習慣，所以把這個術語保存下來是適宜的，不過它所包含的却是另一種涵義了。

現在已積累了大量的事實，這些事實證明細胞透性吸着理論是正確的，並且在膜觀念的範圍內怎麼也是容納不下的。在下面，在批判分析某些膜理論以後，將系統地敘述一部分這樣的事實，並試圖判明上述每一種吸着因素在細胞透性現象中單獨的作用。

第一章

細胞透性的膜理論和对这个理論的批判

1. 膜理論的基本原理

如所周知，細胞透性的膜理論是于上世紀末产生的。Pfeffer (1877) 和 de Vries (1884, 1885, 1888) 的著作作为这个理論奠定了基础。这两位作者认为具有中央液泡的植物細胞在某些物質的溶液內表現好象滲透計一样：它們体积的变化和环境的滲透压成反比。这两位作者认为細胞的內含物使它本身作用象滲透計的是液泡的內含物。不过，并不清楚在細胞內什么結構起半透性膜的作用，是整个原生質层还是它的某部分。Pfeffer 假定半透性膜只局限于原生質体的表面，其作用和 Traube 沉淀膜的作用一样：它对水很易透过，而对溶解在水里的物質的分子則很难透过或完全不能透过。

关于在原生質的表面上應該是一层在成分和結構上区别于原生質其余部分的思想出現得相当早。例如，Schultze (1863) 和 Kühne (1864) 断言过，植物細胞和动物細胞的原生質是有机物質（主要是蛋白質）和无机物質的水溶液。当时已經知道，自細胞中游离出去的原生質或它的小块同周围水溶液不相混合。为了解释这个事实，有人假定在細胞原生質的表面存在着特殊的膜，这种膜不溶于水，因而使原生質也不溶解。根据 Kühne 的意見，这种膜是由凝固蛋白質組成的。与 Kühne 不同，Schultze 則以为这种膜是原生質本身的致密层。

膜理論拥护者关于活細胞的物理化学結構和特性的概念，在現時与 Kühne 和 Schultze 的概念区别很小，只在相当程度上改变了对这种边界层形成机制、成分和特性的观点。

把原生質当作是物質的簡單水溶液的概念，必不可免地使人們假定在任何活細胞的表面皆存在有特殊的障礙物，这种障礙物使物質的一種水溶液（細胞內含物）和另一種这个細胞处于其中的水溶液分开。例如，細胞透性膜學說的保卫者之一 Рубинштейн (1949a) 写道：“如果原生質是水的胶体系統，那末只有半透性的表面膜存在时才能解释物質在細胞和外界环境間的分配的特点和所有的細胞透性現象的特点”（30頁）。还有許多其他研究者几乎用同样說法来假定細胞的半透性膜的存在（Гельхорн, 1932; Osterhout, 1933, 1940; Höber, 1945; Heilbrunn, 1952, 等等）。

在 Pfeffer, de Vries 和 Overton (1895—1902) 的工作以后，广大生物学界对細胞透性問題的興趣之所以大大增加，是由于这些作者（特別是 Pfeffer）指出了半透性膜在新陳代謝中應該起巨大的作用：半透性膜似乎調節着物質的进入細胞和物質由細胞中向外的排出，因而影响到細胞代謝的进程。

从膜理論观点来看，动植物細胞的所謂“滲透表現”可以作为判断某物質透入細胞或否的良好指标。他們認為，如果在某物質溶液內植物細胞体积縮小（質壁分离），并且如果細胞在这种溶液中的整个時間內不发生細胞体积的恢复（質壁分离复原），那末这将表明，半透性的細胞膜对于这种物質完全不透过并且这个溶液的滲透压比处于正常条件下的細胞內含物的滲透压大。然而如果在另一物質溶液中开始时出現質壁分离，但是过一个时候它回过头来发展（質壁分离复原），那末这表明細胞即滲透計的膜对于这种物質是可透性的，也表明这个溶液的滲透压曾高于正常情况下的細胞內含物的滲透压。在这种情况下，根据質壁分离复原的速度也可以判断物質通过細胞边界层扩散的速度：質壁分离复原开始得越快，这种物質通过半透性膜的透入也越快。細胞的这种“滲透表現”是研究細胞透性的最通用的所謂“滲透法”及其各种不同方式（質壁分离法*，原生質体积法等等）的基础。除此而外，直到

* 原文为 плазмолитический，疑为 плазмолизический 之誤，故按后意譯出——譯者注。

現在還認為細胞的“滲透動態”是假想的膜觀念的主要證據，它似乎證明在細胞的表面有半透性膜存在(Гилл, 1935; Höber, 1945; Krogh, 1946; Рубинштейн, 1949б; Воронцов, 1949; Heilbrunn, 1952, 等等)。

從 Pfeffer 時起，用這些方法研究了大量多種多樣的化合物向植物細胞和動物細胞內的透入。Overton 作的“滲透實驗”特別多，他把植物細胞是滲透計的概念轉用到動物細胞上。他研究了 500 多種物質。Overton (1895, 1896, 1902a) 根據自己的實驗，由於他按照透入細胞內的速度來排列物質，他得到了物質順序(ряд)，編制成了確定溶解在水中的物質通過細胞膜的速度與物質的化學結構有依賴關係的所謂透性規則。Overton 的順序和規則在現時為膜理論擁護者所接受。

Overton 順序如下：

- 1) 透入得最快：碳氫化合物(飽和的，不飽和的和環狀的)及其鹵代衍生物，一原子醇，醛，酮，亞硝酸鹽，醚，許多有機酸和鹼。
- 2) 透入得快：二原子醇和一元酸的醯胺。
- 3) 透入得不快：甘油，脲，硫脲等。
- 4) 透入得慢：四原子醇。
- 5) 透入得最慢或完全不透入：六原子醇，糖(戊糖，己糖，雙糖等)，各種氨基酸，許多有機酸的中性鹽，強無機酸，以及強無機酸和鹼的鹽。

根據 Overton 的意見，物質透入細胞的能力隨分子中碳氫鏈的加長而增加，隨甲基、乙基和苯基的增多而增加。分子向細胞內的透入隨着分子中引入羥基、羧基和氨基而大大減弱。

Overton 根據“滲透實驗”所作出的結論的荒誕無稽是驚人的。事實上，很難贊同這樣的斷言，即在細胞生活中起非常重要作用的碳水化合物、氨基酸和鹽不能進入細胞內。在 Overton 的工作以後用多種對象進行了無數的重複實驗，而滲透實驗的結果又皆証實了 Overton 的結論。

其他研究者用別的方法(細胞內含物的直接化學分析，“示踪

原子”法等)研究了植物細胞的透性和动物細胞的透性,不过,他們得到了完全相反的結論:

这些研究者工作的結果具有莫大的生物学意义。他們无可反駁地証明活細胞对于似乎是不能通过細胞膜的(如果根据“渗透实验”判断)碳水化合物、氨基酸、盐等物质具有不受限制的透性。下面將詳細地引用这些材料。

以后将要証明,“渗透”法对于細胞透性的研究是不适用的,因为現在應該承認那些确凿的事实,即不能把动物細胞和无液泡的植物細胞当作是渗透計:这些細胞在各种物质的溶液中的动态不受渗透法則的支配。因此應該认为,根据这个方法所得出来的某种物质能透进或不能透进細胞內的結論是不正确的。

2. 假想出来的半透性膜的化学成分和結構

前面所引用的物质順序使膜理論拥护者得到了推論原生質膜的化学成分和物理化学結構的借口,这种原生質膜的特性似乎是應該保障一些物质进入細胞很容易,另一些物质进入很难,而第三类物质完全不进入。

“原生質膜”不是形态学的而是生理学的概念。所有膜理論拥护者經常把注意力放在事情的这方面,为的是強調細胞的半透性膜同在某些情况下显而易見的膜毫无共同之点 (Overton, 1902a; Höber, 1926, 1945; Гарвей 和 Даниэлли, 1939, 等等)。半透性膜指的是在显微鏡任何放大情况下都看不到的极薄的膜。例如,发生質壁分离的植物細胞的原生質体、某些海产动物未受精的卵,白血球以及某些其他細胞在表面上皆似乎是具有这样的原生質膜,它一方面同环境直接毗連,另一方面同細胞内含物直接接壤。根据許多研究者的意見,在細胞的各种可見的結構形成物,如顆粒、液泡等的周围也有这样的半透性膜。

这种膜存在的直接証据是沒有的,关于它的存在和結構的判断皆是根据間接的物理化学資料。Рубинштейн (1947) 写道:“我們关于这种半透性膜的存在和本質,关于它的結構和化学成分的

所有結論，都是以研究各種溶解物質通過它和把它同具有類似特性的人造膜進行比較為根據的”(106 頁)。

不過，某些作者認為，不能給半透性膜的結構以具體的概念，例如，Лебединский (1939) 說過：“……膜應該首先是可以作功的、某些生物學過程的總合”(116 頁)。對於大多數研究者來說，如同 Кан (1939) 所正確地指出那樣，“細胞膜常常是條件的意味，常常是象徵性的術語”(110 頁)。

關於植物細胞和動物細胞的透性，用滲透法獲得了大量的實驗資料，根據這些資料 Overton (1899) 提出了細胞透性的擬脂理論，而 Quinke (1898) 關於任何活細胞外面皆應該復有脂肪層或油層，因而原生質同周圍環境的水才不相混合的概念是這個理論的基礎。根據 Overton 的意見，原生質膜是由類脂肪(擬脂)所組成的薄膜。

溶解的物質向細胞內透入或由細胞內向外排出的速度由這種物質在擬脂和水相間的分配系數來決定。這個系數越大，物質應該越容易透入細胞內部。論及這點時，Overton 引用了他所研究的物質在水和卵磷脂胆甾醇混合物之間分配的資料，後兩者皆溶於有機溶劑(氯仿、二甲苯等)中。在許多情況下，物質進入細胞的速度和物質在這種混合物與水之間的分配系數值兩者之間呈現了一致的關係。

Overton 的擬脂理論變成了一系列重大生物學概括的基礎，但很快地就被摒棄了，因為這個理論不能解釋許多無可爭辯的事實，如：細胞對於水、脲等許多物質的透性，這些物質透入細胞內很容易，但完全不溶於擬脂中。儘管如此，但擬脂理論的主要部分在細胞透性的許多現代理論中保留下來了。

Nathanson (1904a, 1904b) 由於想修改 Overton 的理論提出了原生質膜鑲嵌結構的假設。他假定，在細胞的表面在原生質的生活微粒之間配置有膽甾醇。這便可以对不溶於擬脂中的以及溶於擬脂中的物質向細胞內的透入進行解釋。Nathanson 的理論沒有任何實驗根據，但是關於物質透入細胞兩種方式的思想在探討