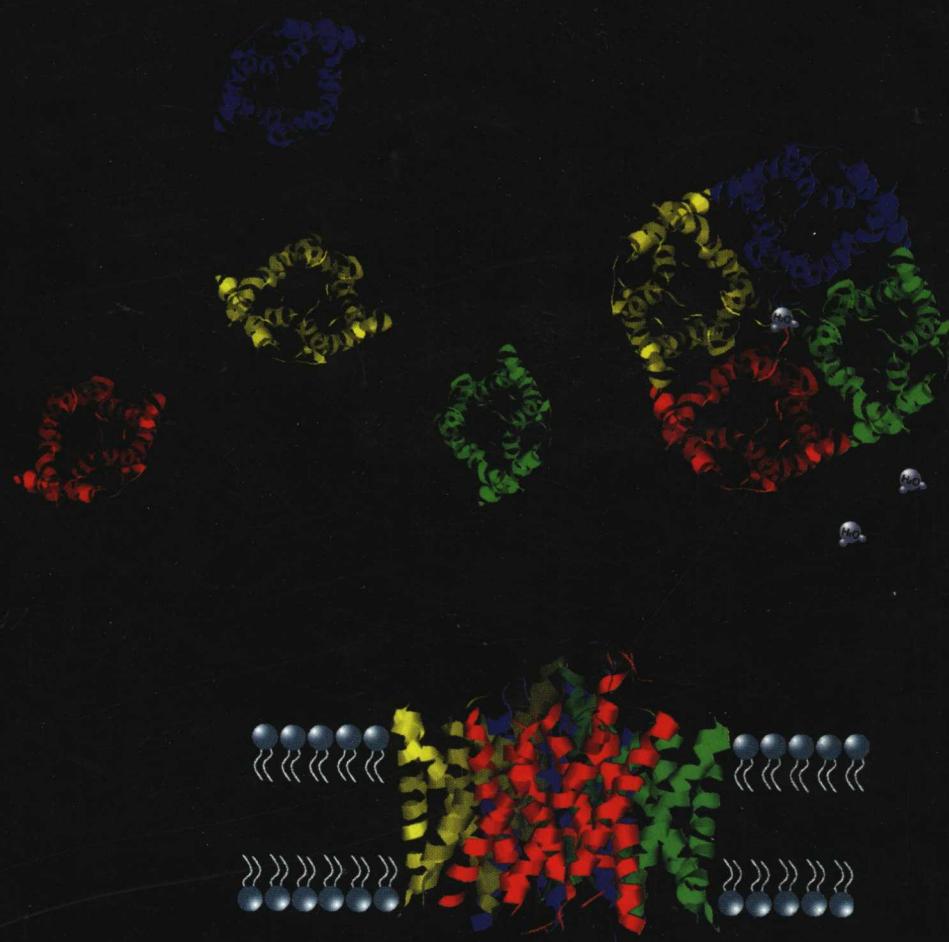


Molecular Membrane Biology

膜分子生物学

隋森芳 编著



高等 教育 出 版 社
HIGHER EDUCATION PRESS

Molecular Membrane Biology

膜分子生物学

隋森芳 编著



内容提要

本书全面系统地介绍了膜分子生物学的基本原理、研究方法和最新进展，汇集了本领域的最新研究成果。作者在书中始终将生物膜的结构和功能与细胞的生命活动作为一个不可分割的整体进行介绍，注重学科交叉如分子生物学、生物化学、生物物理学的理论和方法在膜分子生物学研究方面的有机融汇，内容新颖，层次分明，图文并茂。

全书共 15 章，第 1~5 章从细胞和分子水平介绍了生物膜的组成、形成及功能，并重点介绍了膜的合成与分选，膜受体与信号传导，脂类作为激素和第二信使，以及功能筏和膜穴系统；第 6~8 章介绍膜组分的制备、提取以及在细胞水平研究膜分选运输的实验方法；第 9~10 章介绍膜的物理化学基础，主要涉及脂类聚集体的多形性和膜作为溶液中带电表面的一些性质；第 11 章介绍生物膜的离体研究方法，包括脂单分子层技术、固态表面支撑膜技术、平面脂双层（黑脂膜）技术和脂质体技术等；第 12~15 章重点介绍膜蛋白的结构研究，包括膜蛋白的拓扑性质、膜蛋白的 X 射线晶体学和电子晶体学研究、膜蛋白的单颗粒显微研究，以及质谱、表面等离激元共振、荧光共振能量转移等新技术在膜蛋白研究中的应用。

图书在版编目 (CIP) 数据

膜分子生物学 / 隋森芳编著. —北京：高等教育出版社，2003. 8

ISBN 7 - 04 - 012193 - X

I . 膜... II . 隋... III . 生物膜 - 分子生物学
- 高等学校 - 教材 IV . Q73

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 023356 号

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100011
总 机 010-82028899

购书热线 010-64054588
免费咨询 800-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所
排 版 高等教育出版社照排中心
印 刷 北京市联华印刷厂

开 本 787 × 1092 1/16
印 张 30.75
字 数 750 000

版 次 2003 年 8 月第 1 版
印 次 2003 年 8 月第 1 次印刷
定 价 47.30 元

凡购买高等教育出版社图书，如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

谨以此书献给我尊敬的老师和朋友

著名生物物理学家 Erich Sackmann 教授

——作者

责任编辑 邹学英
封面设计 张楠
责任绘图 朱静
版式设计 岚
责任校对 张岚
责任印制 朱惠芳
责任印制 杨明

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 82028899 转 6897 (010)82086060

传真：(010) 82086060

E-mail:dd@ hep. com. cn

通信地址：北京市西城区德外大街 4 号

高等教育出版社法律事务部

邮编：100011

购书请拨打读者服务部电话：(010)64054588

目 录

1 生物膜简介	(1)
1.1 对生物膜结构的认识	(2)
1.1.1 膜的基本结构与功能	(2)
1.1.2 对生物膜结构的认识	(3)
1.2 生物膜的基本组成	(6)
1.2.1 膜脂	(7)
1.2.2 膜蛋白	(14)
1.2.3 膜糖	(19)
1.3 膜基本结构体系	(24)
1.3.1 原核生物和真核生物的细胞膜	(24)
1.3.2 细胞表面与质膜	(26)
1.3.3 内膜系统	(31)
1.3.4 胞间连接	(41)
2 膜的合成与分选	(45)
2.1 膜脂的合成与运输	(46)
2.1.1 磷脂的合成与膜的扩充	(46)
2.1.2 特定的膜蛋白使磷脂在膜两侧平衡	(47)
2.1.3 磷脂从内质网移动到其他细胞膜结构的途径	(48)
2.2 分泌蛋白和膜蛋白在膜介导下的合成途径	(48)
2.2.1 膜附着和非膜附着核糖体合成不同的蛋白	(48)
2.2.2 所有的分泌蛋白都从糙面内质网经高尔基囊泡转运到分泌小泡	(48)
2.2.3 细胞膜糖蛋白与连续分泌蛋白有相同的成熟途径	(49)
2.3 分泌蛋白和膜蛋白跨内质网膜的合成与修饰	(50)
2.3.1 新生肽链的信号序列将蛋白引到内质网中	(50)
2.3.2 信号序列与内质网膜的结合通过一些受体蛋白介导	(52)
2.3.3 分子伴侣蛋白是蛋白转运到内质网腔中所必需的	(53)
2.3.4 膜整合蛋白的拓扑序列决定其在内质网膜中的拓扑取向	(54)
2.3.5 分泌蛋白和膜蛋白在糙面内质网中的翻译后修饰	(56)
2.4 分泌蛋白和膜蛋白在内质网和高尔基复合体中的糖基化修饰	(57)
2.4.1 N- 和 O- 连接寡糖链的不同结构特征	(58)
2.4.2 糖基化修饰的过程	(59)
2.4.3 N- 和 O- 连接寡糖可以使膜蛋白稳定	(60)

2.4.4 蛋白沿分泌途径的运动可以利用 N - 连接寡糖的修饰来监控	(60)
2.5 转运囊泡介导的胞内运输	(62)
2.5.1 两种包被蛋白参与囊泡的定向运输	(62)
2.5.2 利用生化和遗传学的手段研究囊泡转运的步骤	(65)
2.6 决定蛋白质运输途径的分选信号	(68)
2.6.1 新生蛋白从内质网向高尔基体的分选:内质网的质量控制	(68)
2.6.2 膜蛋白和分泌蛋白的高尔基体及高尔基体后的分选和加工	(69)
2.6.3 从细胞膜表面内吞的膜蛋白的分选	(74)
3 膜受体与信号传导	(82)
3.1 受体的概念及基本特征	(82)
3.1.1 受体的概念	(82)
3.1.2 受体 - 配体的相互作用	(83)
3.1.3 受体的分类及通过受体的信息传递	(89)
3.2 G 蛋白偶联的受体	(94)
3.2.1 G 蛋白	(95)
3.2.2 G 蛋白调节的效应器	(96)
3.2.3 G 蛋白偶联的受体	(101)
3.3 离子通道受体	(108)
3.3.1 促离子型 γ -氨基丁酸受体	(108)
3.3.2 三磷酸肌醇受体	(110)
3.4 与酪氨酸激酶偶联的受体	(113)
3.4.1 酪氨酸激酶相关信号转导途径概述	(113)
3.4.2 IL-1 受体	(118)
3.4.3 红细胞生成素受体	(118)
3.4.4 干扰素受体	(119)
3.5 带有激酶活性的受体	(120)
3.5.1 具有酪氨酸激酶活性的受体(RTK)	(120)
3.5.2 具有丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶活性的受体	(122)
3.6 其他膜受体	(125)
3.6.1 内吞受体	(125)
3.6.2 整合素	(128)
4 脂类作为第二信使	(136)
4.1 脂类第二信使概述	(136)
4.2 生物体内重要的磷脂酶及其作用机制	(140)
4.2.1 磷脂酶 A ₂	(140)
4.2.2 磷脂酶 C 对磷脂酰肌醇的水解作用	(142)
4.2.3 磷脂酶 C 和磷脂酶 D 对磷脂酰胆碱(PC)的水解	(144)
4.2.4 磷脂酶 D 在脂肪酸和甘油二酯生成中的作用	(146)

4.2.5 神经鞘磷脂酶作用下鞘脂的水解	(146)
4.3 脂类激活蛋白激酶 C	(148)
4.3.1 蛋白激酶 C 的结构域	(148)
4.3.2 蛋白激酶 C 的生理效应及其调控	(149)
4.3.3 蛋白激酶 C 的活化机制	(150)
5 细胞膜中的功能筏及膜穴系统	(152)
5.1 细胞膜中的功能筏	(152)
5.1.1 犬概念的形成	(152)
5.1.2 犬的组成	(153)
5.1.3 在膜运输中犬的作用	(155)
5.1.4 信号传导中犬的作用	(157)
5.2 去垢剂不溶性膜结构域	(157)
5.2.1 去垢剂不溶性膜功能区的相性质	(157)
5.2.2 去垢剂不溶性膜结构域是去垢剂诱导的产物吗	(158)
5.3 细胞膜穴	(159)
5.3.1 穴的定义	(159)
5.3.2 穴的分子组成	(160)
5.3.3 穴的纯化	(164)
5.3.4 穴的产生与维持	(165)
5.3.5 穴的功能	(167)
5.3.6 穴与人类疾病	(170)
6 生物膜的分离、提取	(173)
6.1 组织或细胞的匀浆	(173)
6.1.1 匀浆的基本方法和设备	(173)
6.1.2 不同组织或细胞的匀浆方法	(175)
6.2 亚细胞结构的分离	(181)
6.2.1 差速离心	(182)
6.2.2 密度梯度离心	(183)
6.2.3 密度修饰	(184)
6.2.4 免疫吸附分离	(185)
6.2.5 连续流动电泳分级	(187)
6.2.6 在液态两相系统中分离	(188)
6.3 膜组分的鉴定	(189)
6.3.1 形态学方法	(189)
6.3.2 化学方法	(189)
6.3.3 酶标记	(190)
6.3.4 免疫标记	(193)
6.4 一些膜系细胞器的样品分离	(193)

6.4.1 细胞核	(193)
6.4.2 高尔基体膜	(194)
6.4.3 线粒体	(194)
6.4.4 轻线粒体组分	(195)
6.4.5 质膜	(195)
6.4.6 膜泡	(196)
7 膜组分的基本分析方法	(199)
7.1 膜蛋白的化学分析	(199)
7.1.1 膜中蛋白质的定量分析	(199)
7.1.2 膜蛋白的分离和检测	(201)
7.2 脂类的化学分析	(207)
7.2.1 脂类的提取	(207)
7.2.2 脂类分析	(208)
7.3 糖蛋白的寡聚糖分析	(213)
7.3.1 糖蛋白的分离、提纯	(214)
7.3.2 糖蛋白寡糖成分鉴定与分析	(215)
8 膜分选运输及分布的研究方法	(219)
8.1 研究膜脂分布与运输的实验方法	(219)
8.1.1 膜磷脂在膜双分子层内外两侧分布的确定	(219)
8.1.2 膜胆固醇的内外层分布确定	(223)
8.1.3 磷脂转运的研究	(223)
8.2 研究蛋白质分选定位的实验方法	(226)
8.2.1 研究蛋白质定位的基因方法	(226)
8.2.2 研究蛋白质定位的生化方法	(227)
8.3 研究内吞及囊泡运输的实验方法	(237)
8.3.1 受体和内吞作用	(237)
8.3.2 对内吞过程的研究	(238)
8.3.3 分离转运囊泡、参与囊泡转运的因素	(242)
8.3.4 转运囊泡	(244)
9 脂质及脂质聚集体	(246)
9.1 脂质热相行为	(246)
9.1.1 无水脂质的相转变	(246)
9.1.2 含水脂质的相转变	(248)
9.2 膜上分子的运动	(250)
9.2.1 链内旋转异构化运动	(250)
9.2.2 膜内分子的扩散运动	(253)
9.3 脂质的聚集方式	(258)
9.3.1 脂质的多型性	(258)

9.3.2 脂质多型性的立体因素	(263)
9.4 生物体内的非脂双层结构	(266)
9.4.1 脂质交错对插排列方式	(266)
9.4.2 与生理功能有关的 H _{II} 型结构	(269)
9.4.3 立方相结构	(273)
9.5 脂质及脂质聚集体的物理化学基础	(277)
9.5.1 为什么脂质会形成聚集体:疏水效应	(277)
9.5.2 相变的热力学基础	(279)
9.5.3 脂混合物的相图	(281)
9.5.4 脂分子的聚集	(282)
10 膜作为溶液中的带电表面	(287)
10.1 膜 - 水界面上的静电势	(287)
10.1.1 膜表面区域的扩散电双层	(287)
10.1.2 带电粒子向膜表面的吸附	(293)
10.1.3 膜 - 水界面上的分子偶极子	(294)
10.2 与膜表面电势有关的生物学现象	(295)
10.2.1 膜表面微区电势的测量及其对生物大分子结构和功能的影响	(295)
10.2.2 生物膜中带电脂分子的分布	(297)
10.2.3 膜表面固定电荷对可兴奋膜电势分布的影响	(297)
10.2.4 带电分子在膜上的通透性	(298)
10.2.5 盐析	(298)
10.3 细胞的跨膜电位	(299)
10.3.1 平衡电位与离子浓度的关系:Nernst 方程	(299)
10.3.2 跨膜电势的测定及其对生物大分子功能的影响	(300)
11 生物膜的离体研究	(305)
11.1 脂单分子层技术	(305)
11.1.1 脂单分子层技术的发展历史	(305)
11.1.2 单分子层膜的制备	(306)
11.1.3 单分子层膜的基本性质和研究方法	(310)
11.1.4 单分子层膜在生物学中的应用	(311)
11.1.5 单层膜技术的应用实例——apoH 蛋白在膜上的取向研究	(313)
11.2 固态表面支撑膜	(317)
11.2.1 支撑膜的分类与制备	(318)
11.2.2 固体支撑膜的功能化	(320)
11.2.3 固体表面支撑膜的应用	(320)
11.3 平面脂双层技术	(325)
11.3.1 平面脂双层概述	(325)
11.3.2 平面脂双层的鉴定	(326)

11.3.3 平面脂双层的制备	(328)
11.3.4 膜上蛋白转运通道的验证——平面脂双层技术的应用	(330)
11.4 脂质体技术	(332)
11.4.1 不同类型脂质体的制备	(333)
11.4.2 重组整合素 $\alpha_{IIb}\beta_3$ 脂质体与 RGD 脂质体的作用——脂质体技术的应用	(335)
11.5 去垢剂与膜的分离	(336)
11.5.1 去垢剂的性质	(336)
11.5.2 去垢剂溶解脂双层	(340)
11.5.3 去垢剂与蛋白的相互作用	(342)
11.5.4 去垢剂对生物膜的作用	(344)
12 蛋白的膜拓扑学研究	(349)
12.1 膜蛋白拓扑取向的基本原理	(349)
12.1.1 疏水性原则	(349)
12.1.2 正电氨基酸朝内原则	(350)
12.2 蛋白膜拓扑学研究常用的方法	(351)
12.2.1 蛋白质嗜水性分析图	(351)
12.2.2 蛋白水解法	(353)
12.2.3 免疫方法	(356)
12.2.4 化学标识	(356)
12.2.5 特殊部位定位法	(358)
12.2.6 融合蛋白法	(358)
12.3 影响蛋白拓扑取向的因素	(359)
12.3.1 信号肽:影响因素之一	(360)
12.3.2 跨膜电位:影响因素之二	(360)
12.3.3 膜上负电磷脂所占比例	(361)
12.4 $A\beta$ 多肽插膜部位的确定:蛋白膜拓扑学研究实例	(361)
12.4.1 $A\beta$ 多肽	(361)
12.4.2 $A\beta$ 插膜能力与插膜部位	(362)
13 膜蛋白结构的晶体学研究	(366)
13.1 膜蛋白结构研究概述	(366)
13.2 X 射线晶体学原理	(370)
13.2.1 几何晶体学基础	(370)
13.2.2 物质对 X 射线的散射	(371)
13.2.3 晶体对 X 射线的衍射	(374)
13.3 膜蛋白的三维结晶	(381)
13.3.1 水溶性蛋白和膜蛋白结晶比较	(381)
13.3.2 三维结晶的原理	(381)

13.3.3 晶体生长配方的有关因素	(381)
13.3.4 膜蛋白结晶	(383)
13.3.5 膜蛋白三维结晶的新方法	(384)
13.4 电子晶体学原理概述	(387)
13.4.1 入射电子束与样品的相互作用	(387)
13.4.2 物镜成像原理	(388)
13.4.3 像衬的形成	(389)
13.4.4 三维重构原理:中心截面定理	(390)
13.4.5 电子晶体学术语	(391)
13.5 膜蛋白晶体的类型	(393)
13.5.1 二维晶体	(393)
13.5.2 二维晶块	(393)
13.5.3 三维晶体	(393)
13.6 蛋白质的二维结晶化	(395)
13.6.1 天然膜中蛋白质的二维结晶化	(395)
13.6.2 去垢剂 - 蛋白微团的二维结晶化	(396)
13.6.3 脂单层表面的二维结晶化	(397)
13.7 膜蛋白二维晶体形成的机制和条件	(398)
13.7.1 二维晶体形成的机制	(398)
13.7.2 影响二维晶体形成的因素	(398)
13.7.3 电镜观察样品制备	(400)
13.8 大肠杆菌亚砷酸根阴离子泵 ArsA 蛋白在脂膜上的二维结晶及结构分析	(403)
13.8.1 ArsA 蛋白简介	(403)
13.8.2 ArsA 蛋白二维结晶	(404)
13.8.3 对 ArsA 蛋白结构的分析	(407)
14 膜蛋白单颗粒的电镜研究和原子力显微镜观测	(411)
14.1 生物大分子单颗粒的电子显微术	(411)
14.1.1 单颗粒方法的发展	(411)
14.1.2 单颗粒三维重构方法的基本原理	(413)
14.1.3 核糖体与 Sec61 形成新生肽链运送通道——单颗粒技术的应用 举例	(418)
14.2 原子力显微镜(AFM)在膜蛋白结构研究中的应用	(420)
14.2.1 AFM 研究状况简介	(420)
14.2.2 AFM 样品制备	(422)
14.2.3 AFM 在膜结构研究中的应用	(423)
14.2.4 AFM 的应用远景及其限制性	(426)
15 膜蛋白结构研究的其他新技术	(428)
15.1 表面等离激元共振技术	(428)

15.1.1	SPR 技术原理	(428)
15.1.2	SPR 生物传感器的实验技术	(434)
15.1.3	HIV 膜蛋白与其结合蛋白相互作用研究——SPR 技术应用 举例(一)	(436)
15.1.4	整合素蛋白 $\alpha_{IIb}\beta_3$ 与 RGD 多肽的特异性结合——SPR 技术应用 举例(二)	(438)
15.2	圆二色光谱在膜蛋白研究中的应用	(442)
15.2.1	圆二色性测量的基本原理	(442)
15.2.2	CD 谱在膜蛋白研究中的若干问题	(444)
15.2.3	CD 谱在膜蛋白研究中的应用	(448)
15.2.4	CD 谱研究蛋白质在固-液界面上的性质	(450)
15.3	质谱技术	(453)
15.3.1	质谱原理	(453)
15.3.2	质谱的几种软电离技术	(454)
15.3.3	质谱技术在生物学领域的应用	(456)
15.3.4	蜂毒素与膜结合的质谱分析	(458)
15.4	荧光技术	(462)
15.4.1	荧光技术有关原理	(463)
15.4.2	描述荧光的特征参数	(464)
15.4.3	荧光共振能量转移	(466)
15.4.4	荧光淬灭与荧光“视差”法	(470)
后记		(476)

1

生物膜简介

生命是迄今为止人们发现的自然界中最为复杂和奇妙的现象。细胞作为生命形态结构和生命活动的基本单位,得到了人们的密切关注。所有的细胞都包围在一层极薄的膜中,也就是质膜(也叫外周膜)。质膜具有独特的结构和功能,将细胞中的生命物质与外界环境分隔开,维持着细胞特有的微环境,使细胞成为一个相对独立的生命体。质膜同时又介导着细胞与外界环境以及细胞与细胞之间的物质交换、能量传导和信号传递,使细胞与环境成为一个有机的整体。生物膜通常包括质膜和细胞内膜。在进化的过程中,细胞内膜的出现是一个重要的阶段。在一些原核生物中,质膜的部分区域向内延伸,形成质膜体,具有一些特殊的功能;在真核细胞中,内膜更为发达,它们将细胞分隔为若干独立的空间,也就是现在所说的细胞器(有一些细胞器没有膜结构),行使各自特定的功能,使细胞中的各种生理活动有序、高效地进行。

20世纪中期,电子显微镜技术在生物学中的应用,使人们首次观察到细胞膜的微观结构,并建立了几种结构模型。人们认识到细胞膜是由一些特定的磷脂和蛋白共同组成的双亲性结构。通过各种生化手段,可以确定细胞膜中具体的磷脂和蛋白组分。20世纪70年代以来,随着分子生物学、细胞生物学等多学科的发展,人们发现细胞膜除了作为物理屏障以外,还参与了细胞中多种生理活动,包括细胞与外界的物质交换、能量传导、细胞-细胞间的相互作用以及多种信息传递过程,对细胞的生存、生长、增殖和分化都非常重要。同时,生物膜与生命科学中许多基本问题以及目前一些研究的热点都有密切的关系,如细胞的起源、细胞分裂分化、细胞的识别、免疫、物质运输、信息传递、代谢调控、能量转换、神经传导以及肿瘤发生等都与生物膜有关。此外,生物膜的选择通透性、能量传导和信号传递等的基本机制也为仿生学的研究提供了基础和原型。因此,正确认识生物膜的结构与功能不仅对揭示生命活动的奥秘有重要的意义,而

且对解决医学、农业以及工业上的一些实际问题也有重要的指导作用。

1.1 对生物膜结构的认识

1.1.1 膜的基本结构与功能

细胞膜是细胞生命活动的必需组分。对于原核生物来说,其惟一的膜结构(质膜)将其生命物质与外界环境隔离开,形成最初意义上的细胞。但是这种细胞的生命活动比较简单,由于大量的生化反应(包括DNA的复制、RNA的转录、蛋白的翻译以及蛋白参与的各种反应)在共同的体系中完成,必然使参与反应的活性物质的有效浓度下降而造成反应的低效,同时也给细胞对其中某一环节的调控增加了很多难度。细胞内膜系统的形成和完善是生物进化过程中的一次飞跃。这些内膜结构将细胞分隔成若干独立空间。在每一个膜包裹的空间(也就是各种细胞器,当然也有一些细胞器不含有膜结构)聚集着特定种类的生物大分子,共同完成着某一项特定的生命活动,如细胞核中主要进行DNA的复制、转录等;而线粒体主要进行呼吸作用,提供能量;溶酶体则负责将一些吸收的或损伤的大分子降解为可以再利用的小分子等等。同时,在各种膜结构上还存在着一些特定的物质交换(如一些离子通道和转运蛋白等)和信号传导系统,使得各个独立的细胞器之间又可以彼此“交流”,从而使细胞成为一个协调统一的有机整体(图1.1.1)。

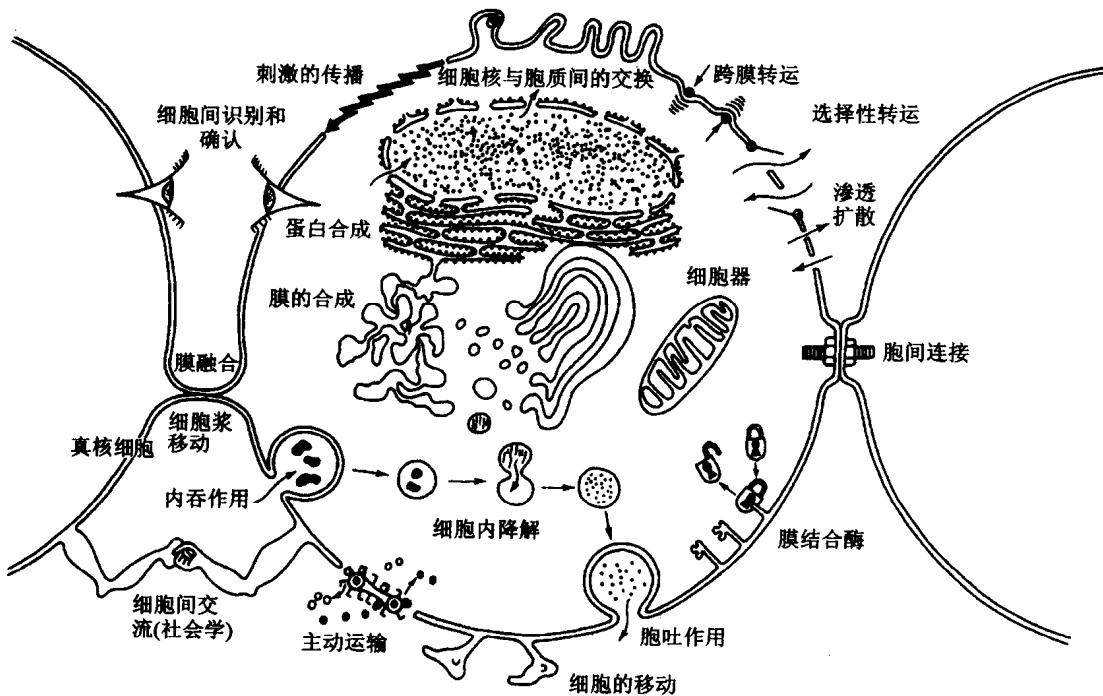


图 1.1.1 生物膜参与生命体系中物质运输、能量转换及信息传递的示意图

虽然细胞中不同的膜结构具有其特定的功能,但是它们的基本结构都是相似的。生物膜是

由脂类(lipid)和蛋白质以非共价键相互作用结合而共同形成的二维流动体系(由于膜的厚度很小,约为5~8 nm,与细胞的尺度相比可以将其近似为平面结构,图1.1.2)。在膜中,脂类分子呈连续的双分子层(bilayer)排列,而蛋白质分子则以各种形式结合在脂类双分子层表面或镶嵌在其中。膜具有双亲性(amphipathic nature),即所有的膜结构都是内部疏水(非极性)、外部亲水(极性)的。不同种类的细胞,其膜的蛋白质和脂类组成各不相同;而且在真核生物中,同一细胞中的不同细胞器的膜组分也是不同的。生物膜的基本结构是与其功能密切相关的,这种组成的特异性也决定了其功能的特异性。在后面的内容中,我们将详细地介绍细胞中各种膜结构的组分及其相应的生理功能。

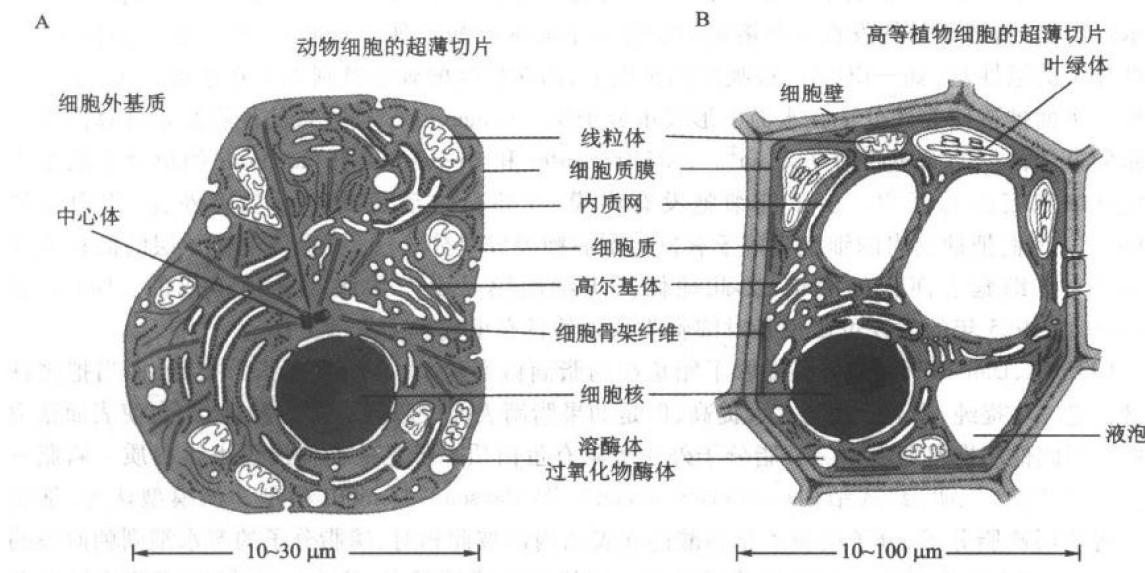


图1.1.2 普通动物细胞(A)和高等植物细胞(B)超薄切片示意图

生物膜在细胞中行使的主要功能可以归纳为以下几类:

- (1) 它们是把细胞分隔成一个个“小室”的物理屏障。它们通过控制“小室”内的成分和特定的物理化学性质,为生物分子间的相互作用提供最佳的微环境,以保证生化反应高效地、有条不紊地进行。
- (2) 它们为细胞进行蛋白质和其他生物大分子的合成、加工和修饰提供了“生产加工平台”,并为细胞对其进行分选与运输提供了穿梭载体。
- (3) 膜结构具有选择通透性,它们通过控制不同“小室”间的离子和分子的跨膜转运来维持细胞器中特定的微环境。
- (4) 它们是“小室”间化学信息的接受、跨膜传导以及能量传递的界面。

1.1.2 对生物膜结构的认识

人们对细胞膜的认识经历了一个很长的过程。1855年,Carl Nageli首先观察到色素透入已损伤和未损伤植物细胞的过程的差别,进而发现细胞体积随着周围介质渗透强度的改变而改变。