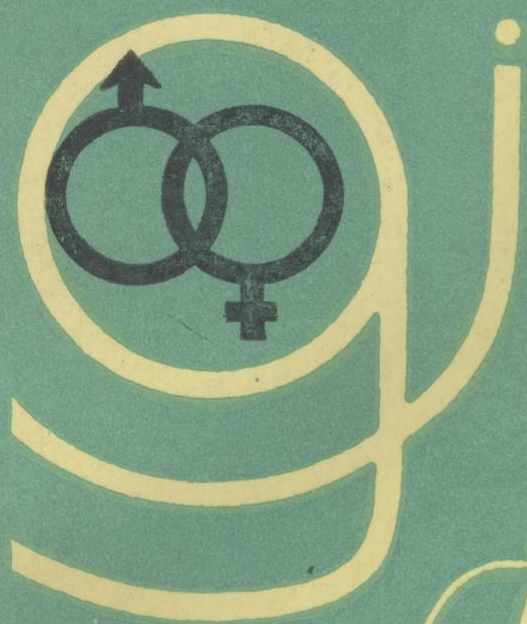




全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定



蚕的生理生化

● 钱惠田 主编

● 蚕桑专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

蚕的生理生化

钱惠田 主编

蚕桑专业用

中国农业出版社

林姓对农业大学高国全

外主野主印蚕

编主 田惠超

主 编 钱惠田(西南农业大学)
副主编 邓礼容(西南农业大学)
编 者 邓一民(西南农业大学)
韦秉兴(广西农业大学)
审稿者 吕鸿声(中国农业科学院)

书 出 业 农 国 中

前 言

近二十年来, 蚕体生理学取得了引人注目的进步, 高级蚕体生理学、蚕的生理生化及昆虫生理生化在高等学校中作为硕士研究生必修课开设, 越来越多的学者重视这方面研究的进展。

我们在执教中, 接触过许多研究生、大学生和科技工作者, 他们在科研和生产实践中积累了丰富的经验, 迫切需要理论上的提高。适逢全国高等农业院校教材指导委员会成立, 并批准我们提出编写本书的申请, 本书作为教学用书, 配合蚕体解剖生理学基本教材, 为教师提供参考和学习有基础的学生阅读, 以期达到加深理解所学知识, 扩大知识视野, 活跃学术思想的目的。我们在多年讲授高级蚕体生理学的基础上, 进一步搜集资料, 希望能反映蚕生理生化的最新成就。

全书共十二章, 第一章细胞, 突出介绍近年从分子水平上研究的一些新成就, 尤其是生物膜的结构与特性。第二章体壁, 主要介绍体壁的化学组成, 体壁中特有的生化反应骨化和黑化, 对反映昆虫体壁的特性具有重要意义。第三章消化, 收集了有关蚕的消化吸收、消化酶以及营养物的利用方面的主要研究成果, 对家蚕饲养及昆虫饲养的理论和实践具有重要意义。第四章血液循环, 重点突出背管心搏与电生理活动, 以及血液主要蛋白质诸如载脂蛋白、卵黄原蛋白、卵黄磷蛋白、贮藏蛋白、脂蛋白等各种蛋白成分的分离纯化、生物合成及生理功能。第五章防卫的生化学, 介绍蚕体抵御病原微生物侵染的防御机制, 尤其突出研究体内存在的抗病抗菌物质在最近生化学方面的成就, 对蚕病的防治及人工引起害虫疾病流行的防治, 无论在理论上或实践上均具有重要意义。第六章呼吸与能量代谢, 介绍昆虫呼吸的特点及昆虫能量代谢的最新研究进展: 基质、途径、呼吸链、AP的重要作用、氧化磷酸化、底物水平、磷酸化机理、电子传递系、神经激素控制以及脯氨酸在能量代谢中的地位和作用等。第七章丝蛋白的合成与分泌, 从分子生物学角度阐明丝蛋白合成分泌过程, 以及丝蛋白基因表达的调控机制, 不仅对蚕丝遗传工程研究有重要意义, 而且也是研究真核基因表达调控的良好模型。第八章神经生理与神经毒剂的生化学, 全面介绍昆虫神经生理, 特别是神经电生理学研究的最新进展; 重点论述各类神经毒剂的毒理机制, 以加深对蚕体农药中毒现象的理解与桑虫化学防治的有效应用。第九章内分泌与激素, 介绍近期蚕体内分泌学与激素生化学方面取得的可喜成果, 特别有关抗激素的研究进展, 对人工诱导三眠蚕生产细纤度高品位生丝以及人工解除天蚕卵滞育方面都有理论与实践的指导意义。第十章营养与代谢, 以蚕的代谢类型特点为中心, 从食性、营养成分(氨基酸、脂质、碳水化合物、维生素、盐类等)论述蚕的营养要求及代谢过程, 不仅是家蚕饲养的基础理论, 而且对昆虫饲养及害虫防治也有重要价值。第十一章生长发育, 探讨在生长发育过程中, 昆虫成长、蜕皮变态主要组织器官的物质代谢变化, 以及滞育生理和激素调节机制。第十二章胚胎发育的生理生化学, 主要从分子水平介绍胚胎发育过程中的物质变动, 着重论述了初期胚胎发育与卵活性化的生理生

化现象。

本书编写过程是主编及编者经过充分学习讨论，确定编写大纲后，进行分工编写的，分工原则是以编者在教学科研工作上比较熟悉或擅长部分确定承担的章节。第一、三、六、十章由钱惠田编写，第七、十二章由邓礼容编写，第二、五、九、十一章由邓一民编写，第四、八章由韦秉兴编写。初稿完成后，由主编进行统稿，复制给各编者征求意见，并请专业组长向仲怀教授提出修改意见，修改后，寄送北京中国农业科学院吕鸿声先生审稿，吕先生审稿并提出修改意见，寄回主编，主编根据审稿人意见修改定稿。

本书在编写过程中，得到西南农业大学蚕丝学院及广西农业大学植保系领导及两校教务处的大力支持，谨致谢意。本书誊写及描绘插图由西南农业大学蚕丝学院陈家莲、蒋大芬担任，在此一并致谢。

本书能得到蚕生理及病理博士生导师吕鸿声先生慨允主审，特此致谢。

通读本书后，如能对家蚕近代生理生化方面所取得的巨大进展，在蚕学及昆虫学等理论与实践方面的应用有所收获，则编者幸甚。

书中不当及谬误之处，敬请读者批评指正。

编者

1993年11月

目 录

前言

第一章 细胞

第一节 昆虫细胞的化学成分

一、碳水化合物

二、蛋白质

三、脂类

第二节 细胞的构造与功能

一、细胞膜——质膜

二、细胞核

三、细胞质

四、细胞器

第三节 生物膜

一、化学组成

二、膜结构和特性

三、膜的基本功能

四、内噬作用与外排作用

五、生物膜与能量转换、信息传递

六、细胞膜之间的连接

主要参考文献

第二章 体壁

第一节 体壁的化学组成

一、几丁质

二、蛋白质

三、核酸

四、尿酸

五、酶类

第二节 体色

第三节 骨化和黑化

一、骨化

二、黑化

主要参考文献

第三章 消化

第一节 消化器官与中肠细胞的微细构造

第二节 消化与吸收机制

一、消化生理

二、消化酶	21
三、吸收与主动运输	25
第三节 消化管的代谢	26
第四节 各种营养物质的消化利用率	27
第五节 营养物质的利用与分配	28
主要参考文献	30
第四章 血液循环	31
第一节 心搏与心电活动	31
第二节 血液的理化特性	34
一、血液的物理性质	34
二、血液的化学组成	34
三、血球	35
第三节 血液主要蛋白质的作用	35
一、载脂蛋白(Lipophorin)	36
二、卵黄球蛋白(Vitellogenin)及卵黄磷蛋白(Vitellin)	37
三、贮藏蛋白质(SP)	39
四、小分子脂蛋白质(LP或3)KP)	41
五、血液中的抗菌物质	42
六、血液中各种酶	42
主要参考文献	43
第五章 防卫的生化学	44
第一节 病毒不活化物	44
一、红色荧光蛋白质(RFP)	44
二、病毒抑制因子(VIF)	47
第二节 消化液的抗菌性	47
一、肠液的高pH值对细菌的抑制作用	47
二、肠液内的抑菌蛋白	47
三、低分子抗菌物质	49
第三节 血液中的抗菌物质	49
一、凝集素	49
二、溶菌酶	51
三、抗菌肽	52
四、蛋白酶抑制物	55
第四节 血液中的酚氧化酶	56
主要参考文献	57
第六章 呼吸与能量代谢	59
第一节 昆虫的呼吸机制	59
一、自然扩散	59
二、吸引换气	60
三、强制换气	60
第二节 能量代谢	60

一、能流	60
二、影响能流的因素	61
三、能量代谢的主要途径	61
四、碳水化合物代谢与调控	62
五、脂质代谢与调控	65
六、氨基酸代谢尤其是脯氨酸代谢的调控	66
七、神经、激素的调控	66
主要参考文献	68
第七章 丝蛋白的合成和分泌	69
第一节 丝蛋白的亚单位构造	69
第二节 蛋白合成的物质准备	73
一、mRNA	73
二、tRNA	74
第三节 丝心蛋白的体外合成	77
第四节 丝心蛋白基因及其转录调节	79
一、丝心蛋白基因	79
二、调节丝心蛋白基因转录的细胞因子	80
第五节 丝心蛋白的分泌	85
第六节 丝心蛋白的遗传变异	86
第七节 丝胶蛋白质	83
主要参考文献	89
第八章 神经生理与神经毒剂的生化学	91
第一节 神经生理	91
一、神经原	91
二、神经传导机理	92
三、神经系统对输入信息的处理	97
四、中枢或周缘神经的控制	100
五、神经分泌	101
六、影响神经活动的激素	102
第二节 神经毒剂的生化学	103
一、各种神经毒剂的作用机制	104
二、神经毒剂对蚕的毒害特性	106
三、桑树虫害的化学防治	107
四、家蚕是作为杀虫剂毒性测定的工具	107
主要参考文献	108
第九章 内分泌与激素	109
第一节 神经分泌器官及其分泌的激素	109
一、促前胸腺激素(PTTH)	109
二、滞育激素(DH)	112
三、羽化激素(EH)	113
四、性信息素生物合成活化神经肽(PBAN)	114

五、脂肪动员激素(AKH)	114
第二节 上皮性内分泌腺及其分泌的激素	115
一、保幼激素(JH)	115
二、蜕皮激素(MH)	117
第三节 激素的作用机理	120
一、对蜕皮变态的调节	120
二、滞育激素的作用机制	122
第四节 抗激素	122
一、咪唑化合物的抗蜕皮激素作用	123
二、咪唑化合物的抗保幼激素作用	123
三、早熟变态诱导机制	124
四、咪唑化合物在养蚕业中的应用研究	124
主要参考文献	125
第十章 营养与代谢	126
第一节 食性与营养	126
第二节 营养素的质量与代谢	126
一、氨基酸	127
二、脂质	131
三、碳水化合物	133
四、维生素	135
五、无机盐	135
主要参考文献	135
第十一章 生长和发育	137
第一节 蜕皮期间的代谢变动	137
第二节 变态期间的代谢变动	138
一、血糖和糖原	138
二、中肠	139
三、脂肪体	141
四、卵巢	141
五、丝腺和核酸	142
第三节 蜕皮和变态的激素调节	143
主要参考文献	145
第十二章 胚胎发育的生理生化学	146
第一节 卵的形成	146
第二节 成熟卵的化学组成	146
一、卵壳	146
二、卵黄系	147
第三节 脂肪性卵黄的代谢	147
第四节 糖原性卵黄的代谢	148
第五节 蛋白性卵黄的代谢	149
第六节 胚胎发育与核酸	153
主要参考文献	155

第一章 细胞

细胞是生物构造及功能上最基本的单位。由于显微镜技术之发展与进步，人类对细胞构造有了进一步了解，不仅细胞固定死后之构造，连细胞在生活状态下的构造也可知道。生物学家由复杂之细胞成分中不仅分离出无机成分，而且也分离出更复杂的分子，如蛋白质、脂肪、多醣类及核酸，这些生化上的研究，知道了整个生物界的“均一性”。今日我们已知由细菌到人类，支配生命活动之化学反应在构造上均相同，而且是必须的。

第一节 昆虫细胞的化学成分

昆虫是多细胞真核生物，在地球上的历史至少已有三亿五千万年。昆虫细胞有选择地吸收地球上的物质，其体内含有的化学元素，已知常见的有二十多种。(1) 主要元素：H, O, C, N, Ca, P约占大多数细胞重量的99%。(2) 其次为K, S, Cl, Na, Mg, Fe, Mn, Cu和I, 约占总量的0.9%。(3) 微量元素：Co, Zn, B, Mo, F, Si, V, Cr, Sn, Se等约为0.1%。

昆虫和其它有机体中主要的基本有机化合物为碳水化合物、蛋白质和脂类。

一、碳水化合物

碳水化合物参与昆虫所有组织的结构与功能，可在细胞核、细胞质、细胞膜中找到，也能在细胞外的血淋巴和结缔组织中找到。昆虫体内碳水化合物既能以自由状态存在，也能与其它分子包括嘌呤、嘧啶、蛋白质和脂肪结合状态而存在，在细胞组织的所有水平上都会有碳水化合物。

二、蛋白质

蛋白质是最复杂的化合物，同时也是生物体最重要的特征，它存在于所有的活细胞中。如核蛋白对细胞的分裂起着重要作用；如酶和激素，在细胞代谢过程中控制着很多化学反应。核蛋白是基本的生命形式，它们常以游离状态存在于细胞质中，或者与其它分子结合在一起，存在于各种细胞器中。

三、脂类

脂类是细胞膜和表皮的结构要素，在昆虫持续需要能量期间，脂类是提供代谢能的丰富源泉。无论是由于形成了不渗透的表皮屏障，还是氧化代谢产生水，脂类都有利于水的保存。脂类还包括重要的激素与外激素。

第二节 细胞的构造与功能

地球上的活细胞很可能是约35亿年前分子自发聚合而成。第一个细胞出现之前，至少先经历三个阶段：(1) 必须通过互补碱基配对，反应形成能指导自身合成的RNA多聚体；(2) 必须有RNA分子指导合成蛋白质的机制；(3) 必须装配成脂质膜以密闭RNA和蛋白质分子，在稍晚一些进化过程中，DNA取代RNA成为遗传物质。所以细胞是各种生物大分子所组成，只有在组成了细胞这种特殊结构形式时，才能表现生命的特殊的物质属性，它是有生命的物质结构的最小单位。病毒是非细胞形态的生物体，但是只有细胞内才能表现最基本的生命特征和完成繁殖过程。

昆虫既是多细胞真核细胞生物，因此由许多形态功能相同的细胞组成了一定的组织，几种组织组成了一定的器官和器官系统，从而形成了昆虫整体。细胞也是昆虫体生理活动的基本单位，每个细胞都有一定的代谢、感应、生长、分化、繁殖、衰老和死亡等生命活动能力。但每个细胞的活动都要由整体来调节和控制，而且体内的某种生理活动的全过程，往往需要由许多细胞以至几种不同的细胞群共同协作来完成。

细胞又是昆虫体发育单位。昆虫体的生长，即为组成身体的细胞数目和体积的增加；昆虫体的发育，即为组成身体的细胞形态和机能的分化。在发育过程中，昆虫种的特异性同样要依靠细胞的特殊遗传机能，通过繁殖过程而传递和表现出来。

各种细胞的形状和大小差异很大，细胞内的成分复杂，但绝大多数细胞都含有相同的组织体系。

一、细胞膜——质膜

细胞的一个普遍特点是有一个外层界膜。细胞膜起着内部装置和浸泡细胞的水样液之间的界面的作用。细胞膜非常薄，只有在电子显微镜高倍放大之下才能看到，目前认为细胞膜是以类脂和蛋白质为主成分构成的镶嵌体。

二、细胞核

细胞核是细胞的控制中心，核包含有控制细胞发育、细胞遗传与细胞代谢活性的信息。

细胞核由双层单位膜包围着，这两层单位膜分别称为外膜与内膜，外膜常与内质网膜相连，故核膜又可看作细胞质结构的一部分。核膜是不连续的，多孔的，这些核孔可能是使物质能够出入细胞核。核膜之内有半流动的介质，染色体就悬浮于其中。通常在细胞间期染色体是以一种伸得很长的细丝呈网状不规则结构存在的，在光学显微镜下不易看见，这时就被称为染色质。当一个细胞准备分成两个细胞时，染色体的外貌就发生变化。长而细的丝卷曲而成粗而致密的小体（染色体），这种小体经适当染色，在光学显微镜下是容易看到的。故染色体是在细胞有丝分裂时遗传物质存在的特定形态。在细胞分裂的过程中，染色体以准确相等数目分配到两个子细胞中。

在化学成分上，染色体是由DNA和蛋白质组成的，染色体上的主要蛋白质是组蛋白。组蛋白是碱性蛋白，这是因为它们含有像赖氨酸、组氨酸和精氨酸那样的碱性氨基酸。组蛋白

含有正电荷，DNA由于它含有很多磷酸基，故带有负电荷。因此组蛋白与DNA的结合很牢固，在染色体中发现的组蛋白共有五种： H_1 ， H_2A ， H_2B ， H_3 与 H_4 。如用一定方法制备染色质，在电子显微镜下即可看到一些长线，其上含有一定间距的膨胀小体，如串珠状。这些小珠名为核小体，串连的线是DNA。每个核小体是 H_2A 、 H_2B 、 H_3 、 H_4 四种组蛋白各2分子构成的八聚体，双链DNA分子缠绕于八聚体之外。联系两个核小体的DNA片段，称接头， H_1 组蛋白与接头结合，并与染色质进一步螺旋化有关。还有一些其它的蛋白质与染色质的DNA联合，但比组蛋白的数量要少。这些蛋白质被称为酸性蛋白质或“非组蛋白”。组蛋白抑制基因转录，而非组蛋白促进转录。

在细胞分裂期间，当染色体处于伸展状态时，一个或几个染色体有一个大的球形体附着，这就是核仁，在光学显微镜下是容易看见的。有几种RNA分子是在核仁中合成的，其中有些用于组装核糖体。核糖体是细胞中蛋白质合成必不可少的，因而蛋白质合成十分活跃的细胞常含有很大的核仁。

三、细胞质

细胞质这个术语传统上是用来描述细胞内除细胞核之外的一切部分。在细胞学的早期，这个术语是有用的。自从有电子显微镜后，真核细胞显示具有复杂的构造。细胞质被原生质膜所包围，具有很多分化，如植物细胞的细胞壁，动物细胞质膜外面的细胞外被(Cell Coat)或称糖被(glycocalyx)。外被主要由蛋白质-多糖复合物组成的，在较厚的外被常有胶原蛋白纤维埋藏其中。外被对细胞表面的识别功能具有决定性意义，细胞表面受体、细胞表面的膜抗原决定簇亦都是糖蛋白性质的结构。

细胞质内存在很多由内膜所形成的巨大内膜系统，分隔成很多的小室和次小室，各自执行专门的功能。这些具有清楚轮廓的结构，称为细胞器。上述的细胞核，就是最大的细胞器，而细胞质的细胞器主要包括内质网、高尔基器、溶酶体、线粒体、分泌泡等。如上所述，保护遗传物质不受细胞质内各种活动侵扰并执行核、质交换功能的核膜也是细胞质起源的。近年研究发现的由微管、微丝、居间纤维与微梁构成的细胞骨架系统(cytoskeletal system)，不仅支撑着细胞的外部形态，而且把过去认为是各自游离的细胞内部结构网络起来，如核糖体即被联络在网络的交叉点上。同时细胞质的内膜系统也得到其支撑。用100,000g离心2小时，所有可辨认的细胞器都会从匀浆中沉淀下来，上清液即为除去细胞器之后细胞质的剩余物，称为基质(ground cytoplasm)。基质是一种胶体溶液，由溶于水溶剂中的溶质颗粒构成，其中包括碳水化合物、蛋白质、核酸等大分子以及脂类、维生素、矿物质、酶、激素等小分子和离子。虽然细胞代谢的有些化学反应可在基质内进行，但细胞质的功能大多数还是悬浮于基质中的细胞器执行的。

四、细胞器

兹将昆虫主要的细胞器分述于下：

1. 内质网 内质网是真核细胞内的一个复杂的膜系统，在电子显微镜切片中可以看到内质网是成对的、包围着扁平的腔和管的膜。内质网类似于细胞的其它各种膜，也有脂-蛋白结构；每个内质网膜有一个表面面向胞质液(基质)，另一个表面面向腔内。糙面内质网

(RER) 将能看到间隔均匀的核糖体行列粘附于内质网膜朝向胞质液的表面上。核糖体是蛋白质合成的场所，核糖体将它们新合成的多肽链似乎是存放于内质网的内部空间之中，在这里进行着多肽链的某些修饰，例如半胱氨酸间形成二硫键以及使糖连附其上等，合成的蛋白质可以留在细胞内为细胞所使用或者最后从细胞中分泌出去。

光面内质网 (SER) 是没有粘附核糖体的内质网，可能参与其它类型的分子如脂肪、磷脂和类固醇等的合成。它也可能是形成高尔基器膜的来源。一般糖类、脂类代谢旺盛的细胞内以及色素细胞内SER较发达。

2. 高尔基器 高尔基器是由一摞扁平的、围以膜的小囊组成，在分泌活跃的细胞中（如丝腺）特别显著。高尔基器的主体部分是一组整齐的扁囊，分上下两个面，向细胞核一侧叫形成面，其上分布许多微泡；向细胞膜一侧称成熟面，其上分布许多大型分泌泡（液泡）。RER合成的蛋白质分泌物首先进入内质网的腔内，充满蛋白分泌物的内质网囊发生隘裂形成大量微泡，移向高尔基器的形成面，与高尔基扁囊融合，并把泡内的蛋白分泌物注入高尔基器。蛋白分泌物在高尔基扁囊内经过浓缩或包装，由成熟面形成分泌泡（液泡），移近细胞表面，将蛋白分泌物从细胞表面排出，而分泌泡的外膜仍可沿相反方面移向高尔基器，成为后者的组成部分。除直接参与细胞内蛋白分泌过程外，高尔基器还与胞饮作用及吞噬作用有关。初级溶酶体亦是由高尔基器成熟面形成的。

近年研究发现高尔基器内有糖酶，与多糖合成有关。某些蛋白的糖基化作用可能发生在高尔基扁囊内或分泌泡内。细胞表面糖被的低聚糖首先在高尔基器内合成，并与蛋白结合成糖蛋白，然后转移到细胞表面成为糖被的主要成分。

3. 溶酶体 溶酶体是近似球形的，围以一个单层膜的结构。其直径通常约为 $1.5\mu\text{m}$ 。溶酶体是由高尔基器所产生的，其中充满了蛋白质。这些蛋白质是由约36种水解酶所组成，消化多糖、脂类、磷脂、核酸和蛋白质的酶都可在不同的溶酶体中找到，每个溶酶体内酶的数量与比例都不同。这些酶的最适pH在3—6的范围内。大概由于这些酶是封闭在溶酶体内的，这就防止了细胞其它成分被消化。细胞内的物质或有害物质被清除，都是掺入到溶酶体中。

溶酶体对于细胞的死亡也起着重要作用，当细胞损伤或死亡时，它的溶酶体能促成它的解体，利于新细胞的生长。

溶酶体的酶由RER合成，然后转到SER的微泡中，再由微泡转移进高尔基扁囊，经过加工、浓缩，由成熟面形成初级溶酶体。溶酶体的膜是高尔基器的膜转化而来。初级溶酶体的结构简单，内容物为均一的酶溶液。次级溶酶体是初级溶酶体与吞噬泡（吞噬-溶酶体）或自噬泡（自噬-溶酶体）结合而形成的复合体，故形态复杂，多不规则，大小差别也明显。次级溶酶体又称复合溶酶体，是酶发挥功能的溶酶体。有些生物大分子或其它较大颗粒、病毒、细菌等，不能透过质膜，只能通过吞噬作用与胞饮作用进入细胞内（又称内噬作用），形成吞噬泡或饮泡，与初级溶酶体合并即成为吞噬-溶酶体（又称消化泡）。在次级溶酶体内多数颗粒物被酶消化降解成小分子，通过膜扩散到细胞质内，作为营养物质合成其它有机物或被氧化放出能量。不能被消化的剩余物，留在囊膜内，称后溶酶体或残余小体。这种残余小体或排出细胞外，或长期留存细胞质内，成为细胞内含物，与细胞老化有关。与上述消化吸收及防御作用相反，初级溶酶体与家蚕核型多角体病的饮泡合并时，不仅不能杀灭病毒，其低pH还能激发NPV的g P64囊膜与胞饮体膜融合，把病毒核衣壳释放进细胞质内，完成NPV

病毒入侵过程。

4.线粒体 线粒体是球形或杆状体，其大小 $0.2\sim 5\mu\text{m}$ 。在细胞中线粒体的数目各有不同，活跃的细胞、神经细胞、肌肉细胞、分泌细胞全都含有很多线粒体。电子显微镜照片显示，每一个线粒体都为双层膜所包裹，外膜形成线粒体的平滑而连续的表界。内膜反复延伸折入线粒体内部空间中。这些板状内折叫作嵴。

线粒体的膜看来与细胞膜相似，也含有磷脂和蛋白质。有些蛋白质是外源的，但更多的是内源的，即包埋在脂类双分子层之内的。

线粒体的功能是把各种食物的潜能转化成能为细胞用来实现它的各种活动的能，即通过氧化作用释放能量，并把这些释放的能量转变为三磷酸腺苷（ATP）中的键能。氧化作用与ATP合成作用（合称氧化磷酸化作用）的偶联，是所有线粒体的普遍功能。因为ATP是所有需氧生物体内重要生物合成过程的能量来源，所以线粒体被称为细胞的“电站”。

细胞构造如图1-1所示。



图1-1 细胞构造模式图

(美Bruce Alberts 1983)

第三节 生物膜

一、化学组成

所有生物膜几乎全是由蛋白质（包括酶）和脂类（主要是磷脂）两大类物质组成。此外尚含有少量糖（糖蛋白和糖脂），约占干重的1%~10%，以及微量核酸等。在一些膜中水分约占15%~20%。脂类与蛋白质的比例大约为1:4到4:1不等。神经鞘膜主要是绝缘，蛋白质只有3种，含量占18%，脂类占79%，而线粒体内膜，蛋白质含有30~40种，含量约为75%左右，脂类仅为25%。一般说膜功能越复杂，蛋白质的种类和含量越多，相反，则少。

二、膜结构和特性

细胞的各种膜是一种动态结构，其化学组成与构造随条件的变化而变化，但是它们永远具有一个基本结构，就是双层类脂结构

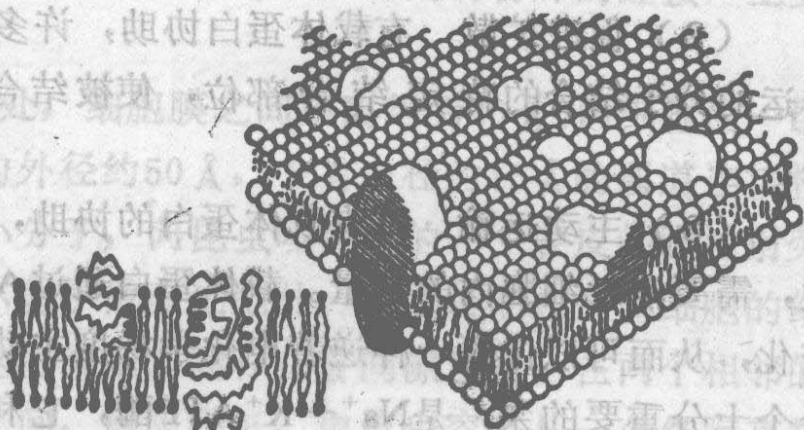


图1-2 液态镶嵌模型
脂质双分子层与球状蛋白质呈镶嵌状排列
a.横断面 b.立体图

(Singer和Nicolson, 1972)

(磷脂双层结构),在类脂层镶嵌着蛋白质(图1-2)。后者对水溶性物质起着大门的作用,有许多膜蛋白具有酶的作用,执行各种催化机能。

蛋白质在细胞膜分子结构上是高度不对称存在的。按其于膜结合的程度分成“外围(周缘)蛋白”与“内嵌(嵌入)蛋白”。那些马上溶解的多肽类是位于细胞质面,主要内嵌蛋白,其分子量为9000道尔登^[1],贯穿着整个细胞膜而且是以双聚体存在。膜的主要糖蛋白是血型糖蛋白(glycophorin),也是贯穿整个细胞膜,而且有许多抗原位,细胞膜大约有30余种酶,它们的分布是以非对称方式存在的。

油脂以不对称方式存在于双层结构。在细胞膜上油脂的主要成分有:磷脂、胆固醇和半乳糖油脂,但它们彼此的比例在各种不同的细胞膜成分有所不同。膜的分子结构特性之一就是所有化学成分的不对称分布,这是指在两表面不均匀的分布,也就是内质面与细胞质接触的一面及外表面与细胞外液体的接触面的不同。用非通透的试剂或各种不同的“磷脂酶”处理细胞膜,发现磷脂的分布是高度的不对称,在外层主要是卵磷脂(lecithin)和抱合髓磷脂(shigomyelin),在内层主要是乙醇胺磷脂(phosphatidyl ethanolamine或称磷脂酰乙醇胺)和丝胺酸磷脂(phosphatidyl serine或叫缩醛磷脂酰丝氨酸)。而糖油脂只分布在外层。一般认为这种不对称分布结构相当稳定,而且双层油脂间没有油脂的交换。

三、膜的基本功能

通透性是活细胞最基本的功能,用以维持胞内适当生理情况,这功能在于决定哪些物质能进入细胞内,其中一些用来维持生命或合成生存必需物质,同时它也调节废物和水离开细胞。由于细胞膜的存在,细胞内液体和细胞外液体有所差别,多细胞生物的体液(昆虫血淋巴)是细胞膜外所接纳的液体。细胞内液的离子浓度有别于体液(细胞间液)。体液有较高的 Na^+ 和 Cl^- 及低浓度的 K^+ ,细胞内却有高浓度的 K^+ 和低浓度的 Na^+ 和 Cl^- ,但有极多的有机阴离子(A^-),无法通透细胞膜,在所有细胞膜其膜电位介于 -20 至 $-100\mu\text{V}$,细胞膜是极化的。膜内带负电荷,膜外带正电荷。

物质穿透细胞膜经由(1)被动扩散,(2)促进扩散(易化扩散),(3)主动运输。

(1)被动扩散 遵循渗透作用原理,被选择吸收物质从高浓度一边通过细胞膜到低浓度一边,如水分子。

(2)促进扩散 有载体蛋白协助,许多载体蛋白的作用与酶相类似,即它们具有被转运的分子结合的特 定 结 合 部 位,使被结合的溶质分子以易化扩散的形式穿过双分子层。

(3)主动运输 也有载体蛋白的协助,被选择吸收的物质从低浓度一边到达高浓度一边,需要消耗细胞内的能量。载体蛋白通过ATP水解或者离子结合等形式引起一系列构象的变化,从而可以像泵一样逆着电化学梯度主动运输结合溶质分子。在所有动物质膜上,存在一个十分重要的泵,是 Na^+-K^+ ATP酶,它利用ATP水解的能量主动把 Na^+ 泵出细胞,而把 K^+ 摄入细胞,使细胞内外的 K^+ 和 Na^+ 的浓度达到平衡,主动运输对活细胞完成一切生命活动有非常重要的作用。

注: [1]道尔登(Dalton), 1u (原子质量单位) $=1.6601\times 10^{-27}\text{kg}$

四、内噬作用（吞噬作用与胞饮作用）与外排（外卸）作用

大分子和颗粒物质的跨膜转运，大多数细胞分别通过外排作用与内噬作用分泌和摄取大分子。

1. 内噬作用 首先是细胞环境中某物质，例如细菌或异物，被细胞膜所“识别”，并引起膜的形态和机能的改变，包括和异物接触的膜内陷，其周围形成突出的伪足，以后以伪足接触，发生膜的融合和断裂，于是异物和包围着它的一部分细胞膜形成小泡（吞噬泡或饮液泡）进入细胞。如果进入的物质为固体物，称为“吞噬作用”，如为液体称为“胞饮作用”。大多数内噬泡最终与初级溶酶体融合，形成次级溶酶体，在那里，小泡中的大分子大多数被消化，而小泡中的大部分膜成分则通过某种方式被回收并送回给质膜。

2. 外排（外卸）作用 指物质由细胞排出的过程，腺体分泌出某种酶，以及神经末梢神经冲动到达释放神经递质，都属于外排作用。在昆虫中分泌或排泄是很多系统细胞的重要机能，如肠壁细胞、丝腺细胞。

五、生物膜与能量转换、信息传递

1. 能量转换 选择性输送有赖于通透酶系， $\text{Na}^+\text{K}^+-\text{ATPase}$ 与 Na^+ 、 K^+ 的主动运输有关，在细胞内膜水解 $1\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$ 可连同从内将3个 Na^+ 输出及从外将2个 K^+ 输入，显示这膜ATP酶有输送物质穿透膜的功能。可解释成下列两步骤：

第一步 $\text{Na}^+_{\text{in}} + \text{ATP} + \text{E} \rightarrow [\text{Na}^+\text{E} \sim \text{P}] + \text{ADP}$

第二步 $[\text{Na}^+ + \text{E} \sim \text{P}] + \text{K}^+_{\text{out}} \rightarrow \text{Na}^+_{\text{out}} + \text{K}^+_{\text{in}} + \text{Pi} + \text{E}$

在此 $[\text{Na}^+\text{E} \sim \text{P}]$ 代表酶磷化的复合物。葡萄糖与不同氨基酸的运输，也可与钠泵偶联结合进行。有许多分子的输送显出高度的特异性，是由于膜上特殊蛋白通透酶存在的关系。

2. 信息传递 —MCP膜结合酶，在分子水平上了解得最深适应性的例子是发生在细菌的趋化性中。这一过程中，膜上的关键信号转导蛋白的可逆甲基化，使细胞能游向最适环境。

六、细胞膜之间的连接

某些组织（如肠壁、心脏、中枢神经，以及许多胚胎组织）之间有特殊的连接，主要可分为间隙连接与紧密连接。

1. 间隙连接（gap junction） 间隙连接处，细胞膜之间距离约为 20Å ，两细胞由一组六角形的亚单位所接通。这种六角形的亚单位的外径约 50Å ，中有内径约 15Å 的通道连接相邻的两个细胞。间隙连接可以通过离子和某些小分子，向昆虫唾液腺的一个表皮细胞注射荧光染料，这种染料相继扩散到邻近的细胞，却不能扩散到细胞外，这就表明在这些细胞的细胞质与细胞质之间有直接的联系。实际上，在这些细胞之间存在着间隙连接。在两个相邻的完整细胞之间有高电阻，而在间隙连接的细胞之间，电阻很低，电流也容易从一个细胞直接传送到另一个细胞。间隙连接允许小分子物质在细胞间进行交换，使这一组织中所有细胞代谢活性得以协调。昆虫细胞的间隙连接可通过 3nm 的分子。细胞大分子的构建材料为氨基酸、核苷酸等可自由通过间隙连接。环腺苷-磷酸（cAMP）作为一种“细胞内信使”，可调节多种细胞代谢活性。cAMP能通过细胞间的间隙连接，这就意味着，激素对上皮组织中一个或

几个细胞的刺激将会引起许多细胞的代谢变化。细胞质pH的变化或 Ca^{++} 浓度的轻微升高均会引起间隙连结通透性的降低，这样细胞就会调整其与相邻细胞结合的程度。当有高浓度 Ca^{++} 存在时，间隙连结的通道便会关闭。

2. 紧密连接 (tight junction) 两个相邻细胞的部分膜直接接触，甚至融合，形成紧密连接。在原紧密连接处细胞膜外没有糖被，细胞之间没有通道，细胞质之间没有直接的联系。这种紧密连结对绝大多数物质是不通透的。是一种密封的连结。有些上皮组织之间有一圈紧密连接带，细胞与细胞之间没有空隙，因此，所有穿过这类上皮组织（如肠上皮）的物质必须通过细胞膜和细胞质，不能从细胞之间穿过，这对于上皮组织的生理机能具有重要意义。

另外还有两种方式：中间连接 (intermediate junction) 和桥粒连接 (desmosome)，它们的作用是加强相邻细胞之间的连合，使组织获得抗张力，保证组织的完整性，但不阻止细胞间液体的相互渗透。

(钱惠田执笔)

主要参考文献

- [1] 赵寿元等译 [美] B. 艾伯茨等著 细胞分子生物学 上、下册 北京 科学出版社 1990
- [2] 林良平等译 E. De Robertis等著 细胞分子生物学 台湾茂昌图书有限公司出版 1984
- [3] 朴英杰等译 [日] 小川和朗、中根一主编 细胞膜 广州 中山大学出版社 1991
- [4] 高天礼译 [美] A. C. 吉斯著 细胞生理学 北京 科学出版社 1984
- [5] [美] M. 罗克斯坦编 昆虫生物化学 北京 科学出版社 1988