

2.2 物质的跨膜运输



▶ 被动运输

自由扩散

协助扩散-载体蛋白、通道蛋白介导

▶ 主动运输

钠钾泵

钙离子泵

质子泵

协同运输

▶ 胞吞胞吐作用

被动运输（自由扩散）



被动运输是指物质从膜的高浓度的一侧向低浓度一侧发生的扩散，包括自由扩散和协助扩散。

自由扩散：一些疏水的小分子或者小的不带电的极性分子进行跨膜转运时不需要细胞提供能量，也不需要转运蛋白协助，称为自由扩散。

影响扩散速率的因素包括：胞内外浓度差、疏水性、分子大小、膜的厚度，对于带电分子还包括膜电位。不同分子的扩散系数差别很大，如O₂、N₂和苯等极易通过细胞膜，水分子也容易通过，但尿素的通透性比水低100倍。

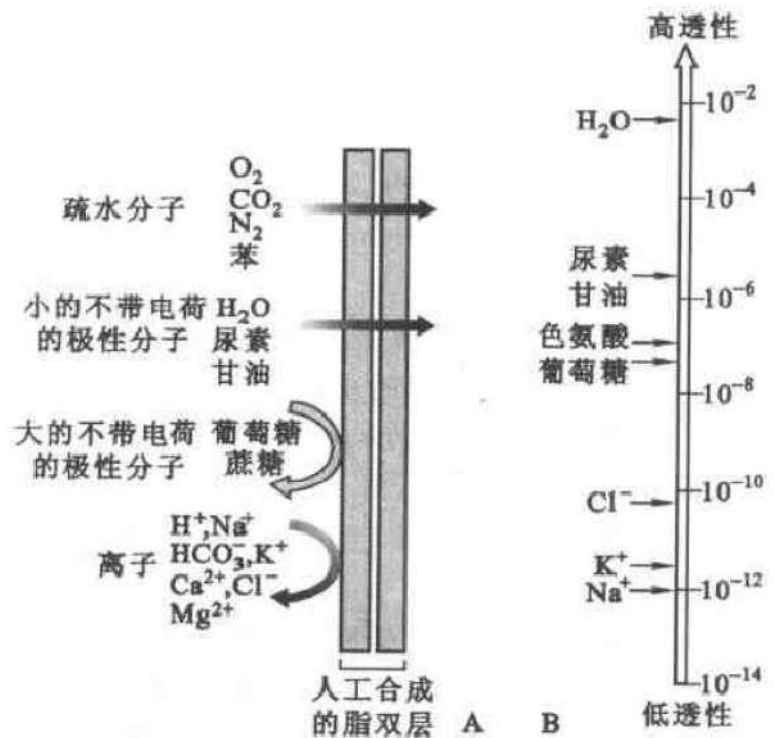
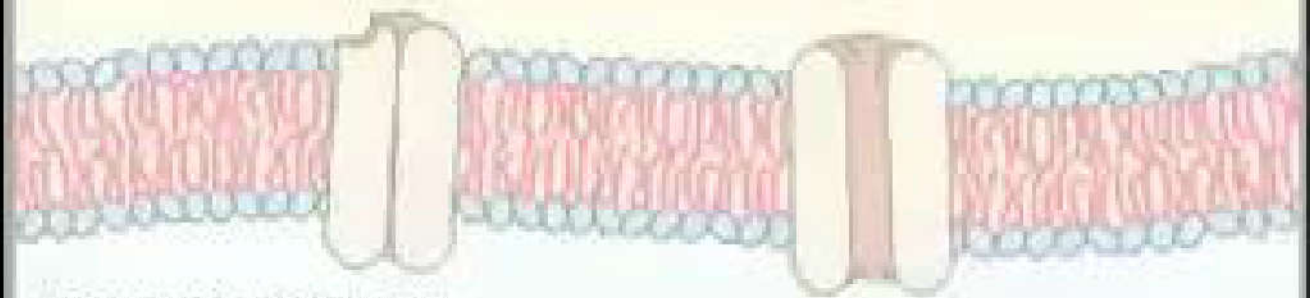


图 5-1 A: 人工脂双层膜对不同分子的相对透性；
B: 不同分子通过人工脂双层膜的渗透系数
(引自 B. Alberts 等)

优酷

Passive Transport



SELECT A PROCESS TO VIEW:

Simple Diffusion

Facilitated Diffusion: Channel Proteins

Facilitated Diffusion: Carrier Proteins

Narrated mode

被动运输（协助扩散）



协助扩散是指各种极性分子和无机离子，如糖、氨基酸、核苷酸以及其他细胞代谢物顺着浓度梯度或者电化学梯度的跨膜转运，该过程不需要消耗细胞能量，但必须借助膜上特异性的蛋白协助才能完成跨膜。

参与协助扩散的膜蛋白分为两类：**载体蛋白**和**通道蛋白**，它们都有一个连续性的跨膜孔道，每一种转运蛋白都专门负责一种或一类溶质的转运。

载体蛋白具有一个或者多个与溶质的特异性结合位点，它们之间可以发生短暂的结合和分离，通过一系列可逆的构象变化来完成溶质的跨膜运输。

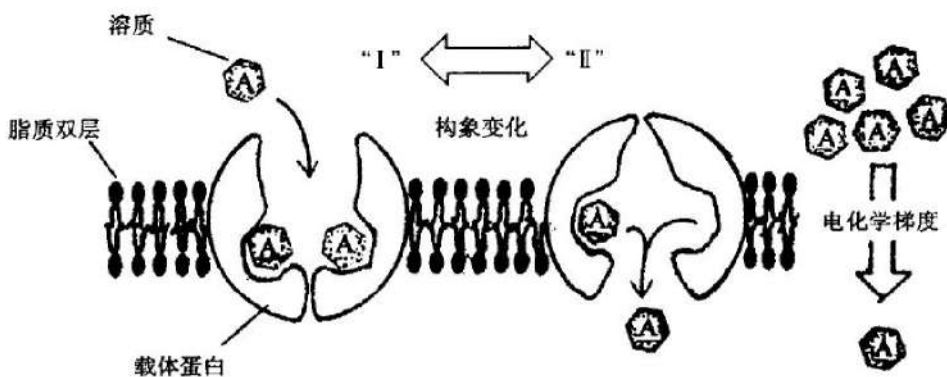


图 3-15 协助扩散中载体蛋白的构象变化

在构象“Ⅰ”状态时，载体蛋白的溶质 A 结合部位向膜外暴露，结合后载体蛋白变为“Ⅱ”的构象状态，结合部位向内暴露，将溶质 A 释放，同时载体蛋白又恢复“Ⅰ”的构象，可再次结合溶质

登高必自卑，行远必自迩

通道蛋白则形成跨膜的亲水通道，使适宜大小的分子及带电荷的跨膜运输。有电位门，配体门，机械压力门通道等。

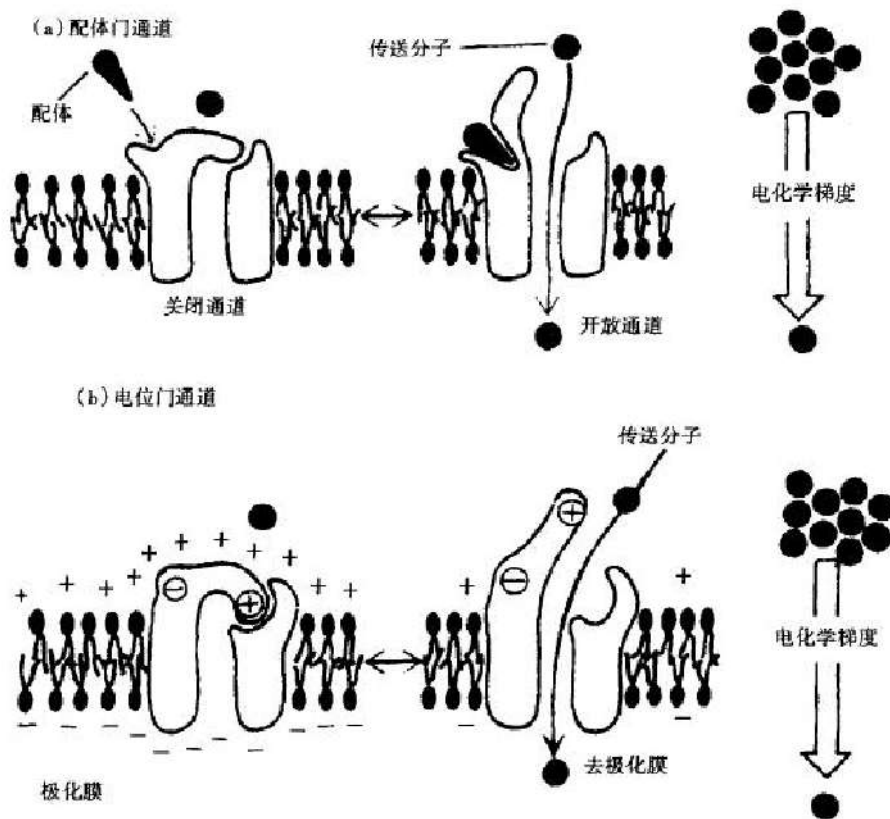
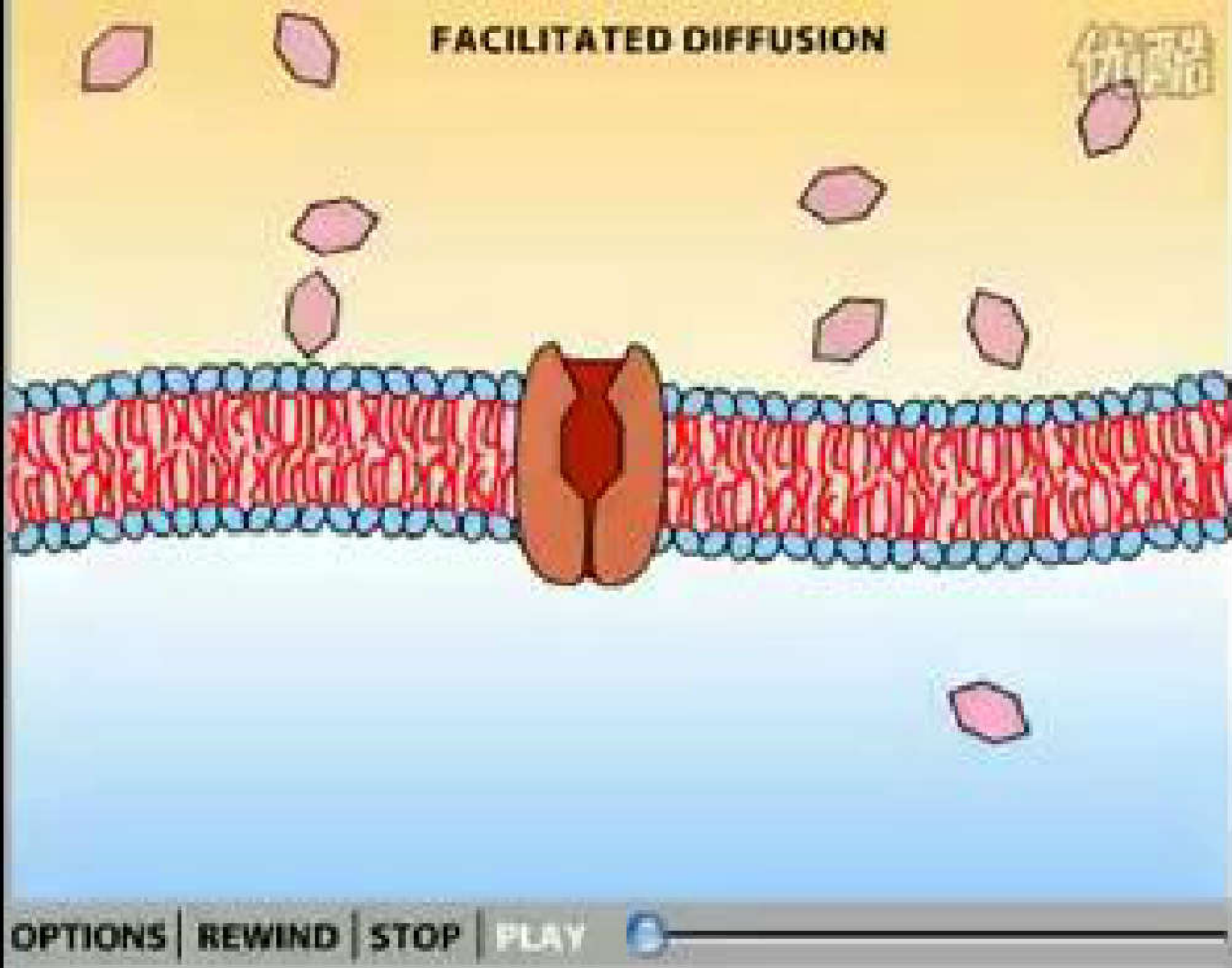


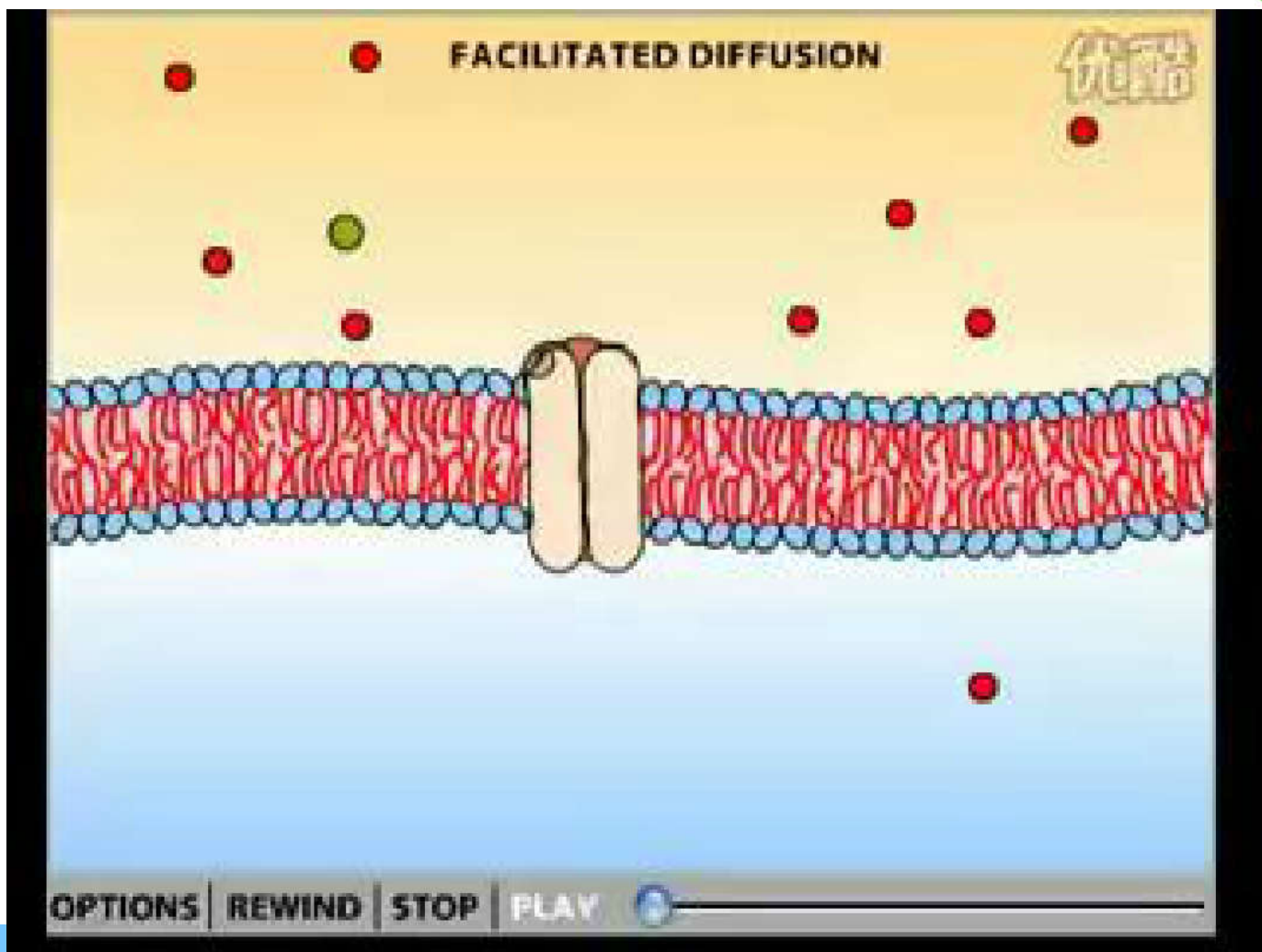
图 3-14 门通道两种类型示意图

转运蛋白 转运蛋白易化扩散.flv



FACILITATED DIFFUSION







与自由扩散相比，协助扩散具有三个方面的特征：

- (1) **转运速率大大提高**，这是由于转运蛋白能与被转运的物质结合形成通道，促使物质很快通过质膜；
- (2) **存在最大转运速率**，这是由于在较高物质浓度情况下，所有转运蛋白都与转运物质结合，转运系统达到饱和，转运速率不能再提高；
- (3) 转运蛋白对被协助的扩散物质具有**特异性和选择性**。

主动运输



与载体蛋白所介导的物质**逆浓度梯度**或者**电化学梯度**转运的方式称为主动运输。

与被动运输不同的是，在主动运输中由于转运物质的自由能变化为正，需要与某种**释放能量的过程相偶联**。根据所需能量来源的不同，主动运输过程可分为三种方式：**ATP直接提供能量**（ATP驱动）、**ATP间接提供能量**（偶联转运或称协同运输）、**光驱动**。

表 5-2 典型哺乳类细胞内外离子浓度的比较

组 分	细胞内浓度/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	细胞外浓度/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$
阳离子		
Na^+	5~15	145
K^+	140	5
Mg^{2+}	0.5	1~2
Ca^{2+}	10^{-4}	1~2
H^+	7×10^{-5} (pH7.2)	4×10^{-5} (pH7.4)
阴离子		
Cl^-	5~15	110
固定的阴离子**	高	0

细胞内外离子浓度非常不同，表明细胞膜具有逆着浓度主动运输的功能。



图 5-5 驱动主动运输

* 给出的 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 浓度是胞质中的游离离子浓度，细胞中共有约 20 mmol/L Mg^{2+} 和 1~2 mmol/L Ca^{2+} ，但大多数与蛋白质和其他底物结合，因此不能离开细胞，大多数的细胞 Ca^{2+} 储存在不同的细胞器内

** 固定的阴离子是带负电荷的大小不同的有机分子，它们被捕获在胞内，不能透过质膜

登高必自卑，行远必自迩

钠钾泵（由ATP直接提供能量的主动运输）



钠钾泵实际上就是 $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATP酶}$ ，是一种ATP驱动泵。它利用ATP水解提供能量来实现例子或者小分子的逆浓度或者电化学梯度的跨膜运输。

一般认为它是四聚体，由两个大亚基（分子量 120×10^3 ，是一个跨膜多次的整合膜蛋白，具有ATP酶活性）、两个小亚基（分子量 50×10^3 ，具有组织特异性的糖蛋白）组成。完成一个循环，消耗一个ATP，转出三个个 Na^+ ，转入两个 K^+ 。钠钾泵对离子的转运依赖于磷酸化过程导致的构象改变。

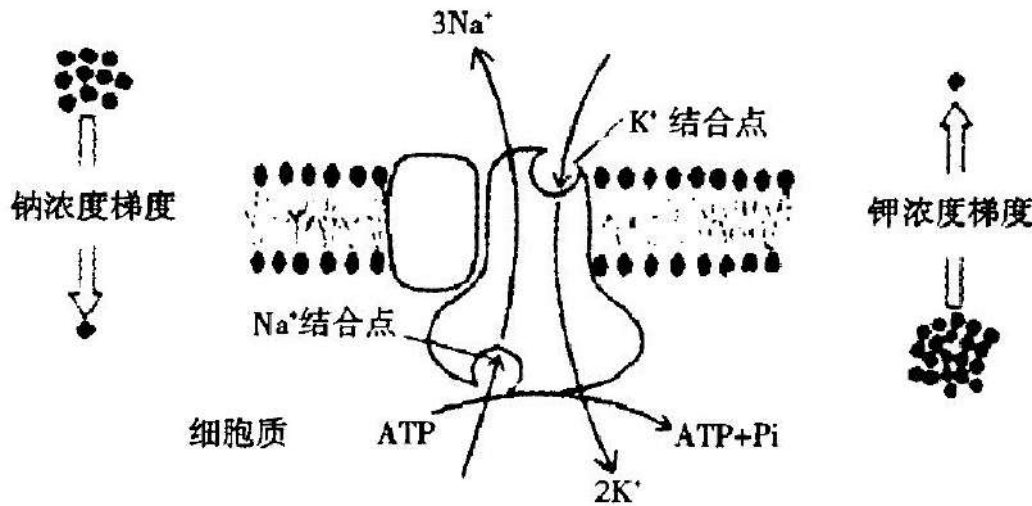


图 3-16 $\text{Na}^+\text{-K}^+$ 泵示意图

钠钾泵作用是：

- (1) 维持细胞对离子的渗透。保持细胞体积；
- (2) 维持细胞内环境为低 Na^+ 高 K^+ ，维持细胞静息电位。

具体过程是：

- (1) 膜内侧的 Na^+ 与酶结合，激活ATP酶并使其分解，酶大亚基上一个天冬氨酸残基被磷酸化后构象发生变化，与 Na^+ 结合的部分转向膜外侧；
- (2) 这种磷酸化后的酶对 K^+ 的亲合力高，对 Na^+ 的亲合力低，因而在膜外侧解离 Na^+ 而结合 K^+ （ K^+ 结合的是大亚基上的另一位点，此位点可被乌本苷竞争结合）。
- (3) K^+ 与磷酸化酶结合后会促进酶的去磷酸化，酶的构象恢复原状，使得与 K^+ 结合的部位又转向膜内侧；
- (4) 此时 K^+ 与酶的亲合力降低而 Na^+ 与酶亲和力增高，在膜内侧完成解离 K^+ 而结合 Na^+ 。从而完成一个循环。

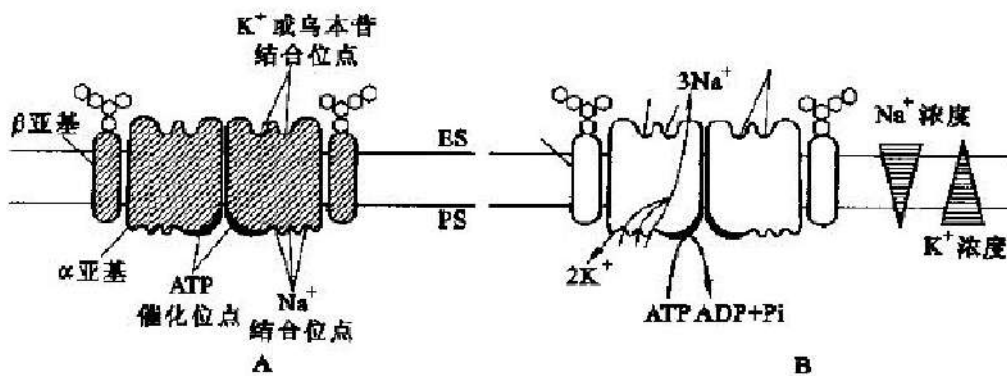
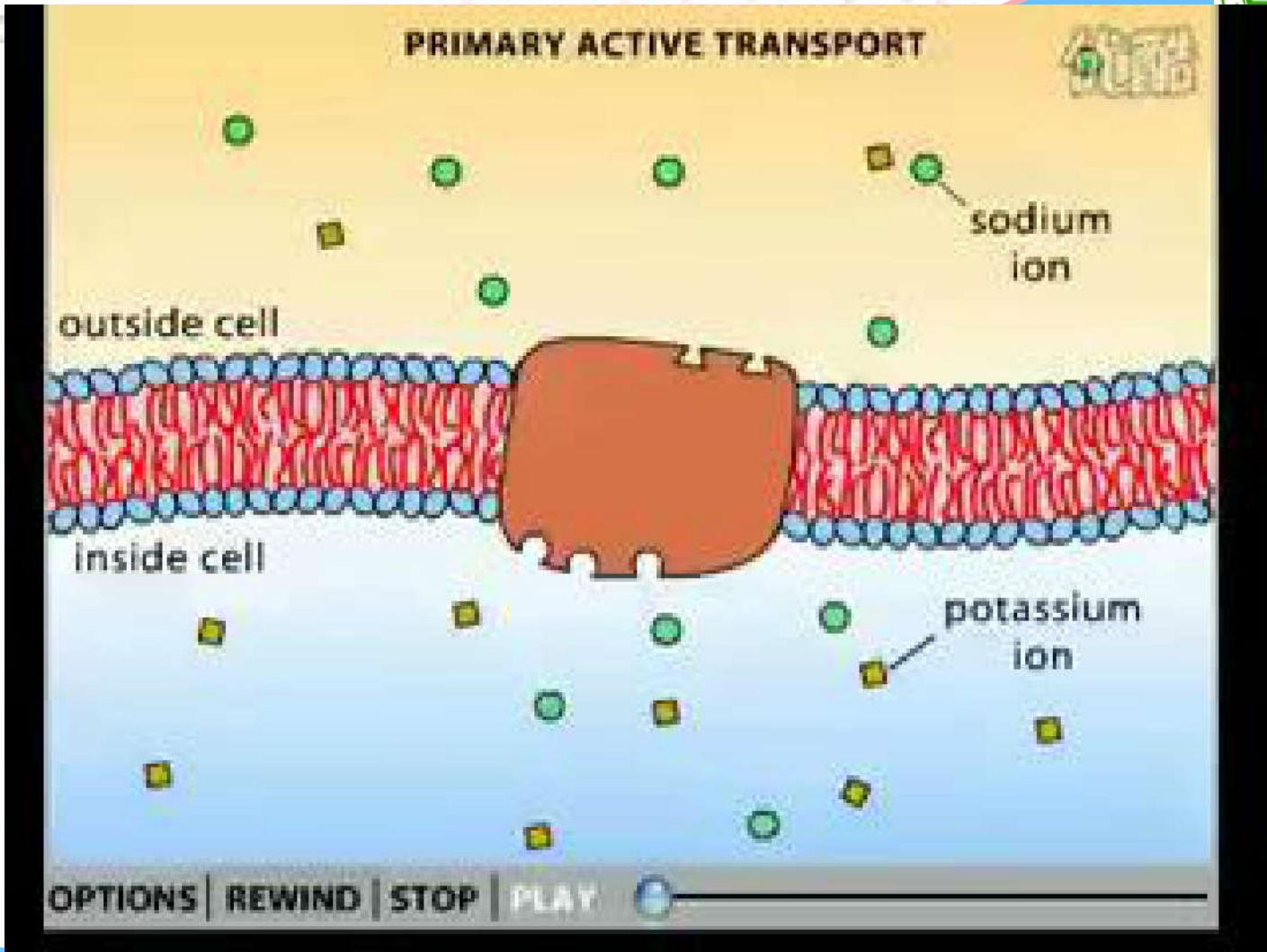


图 5-6 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵的结构 A 与工作模式 B 示意图



钙离子泵（由ATP直接提供能量的主动运输）



钙离子泵又称为Ca²⁺-ATP酶，是将钙离子从细胞膜的低浓度一侧往高浓度一侧转运的一类蛋白。

它广泛分布在动植物细胞质膜及各种内膜上，是由1000个氨基酸的多肽链形成的跨膜蛋白。通常细胞内钙离子浓度（10⁻⁴mmol/L）显著低于细胞外钙离子浓度（10⁰mmol/L），胞外的Ca²⁺即使很少量涌入胞内都会引起胞内Ca²⁺浓度显著变化，导致一系列生理反应，因此Ca²⁺是一种十分重要的信号物质。

质膜和内质网膜上存在钙离子转运体系，细胞内钙离子泵有两类：其一是P型离子泵，其原理和钠钾泵相似，每水解一个ATP将转运两个Ca²⁺到细胞外；另一类叫钠钙交换器，属于反向协同运输体系，通过钠钙交换来转运钙离子。

线粒体内腔、肌质网、内质网样囊腔中含有高浓度的Ca²⁺，浓度大于10⁻²mmol/L，名为“钙库”。

质子泵（由ATP直接提供能量的主动运输）



质子泵有三种类型：P型、V型和F型。

(1) P型质子泵：载体蛋白利用ATP使自身磷酸化，发生构象的改变来转移质子或其他离子，如植物细胞膜上的 H^+ 泵、 Na^+-K^+ 泵、 Ca^{2+} 泵等。

(2) V型质子泵：由许多亚基构成，水解ATP产生能量，但不发生自磷酸化，位于溶酶体膜、动物细胞的内吞体、高尔基体的囊泡膜、植物液泡膜上。

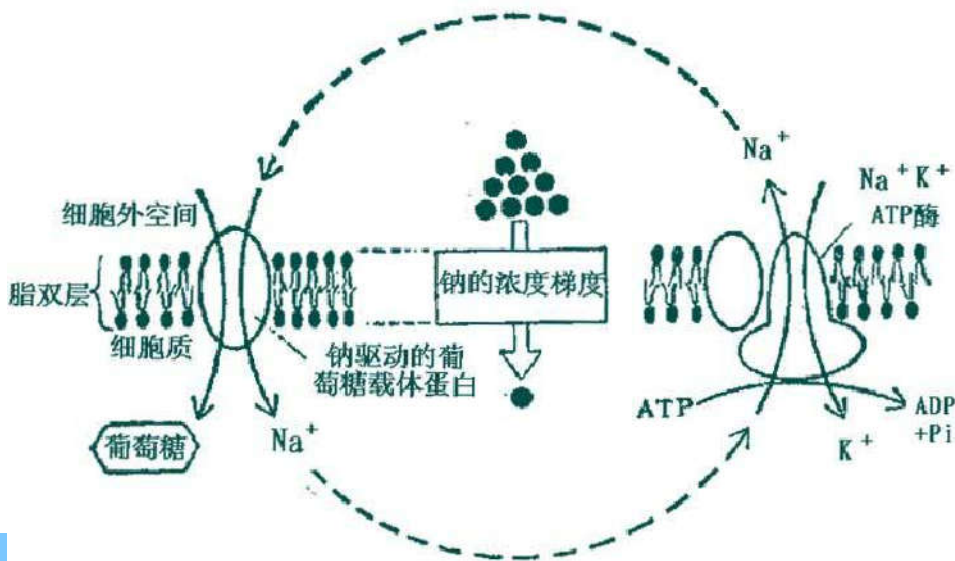
(3) F型质子泵：是由多亚基组成的管状结构， H^+ 沿浓度梯度运动，所释放的能量与ATP合成偶联起来，所以也叫ATP合酶。F型质子泵位于细菌质膜、线粒体内膜和叶绿体类囊膜上，它不仅可以利用质子动力势将ADP转化成ATP，也可以水解ATP释放的能量转移质子。



协同运输也叫做偶联转运，是一类靠间接提供能量完成的主动运输方式。这种运输方式所需要的能量来自膜两侧离子的电化学浓度梯度，而维持这种点化学势的是质子泵或钠钾泵。又分为同向协同和反向协同

(1) 同向协同。指物质运输方向与离子转运方向相同。

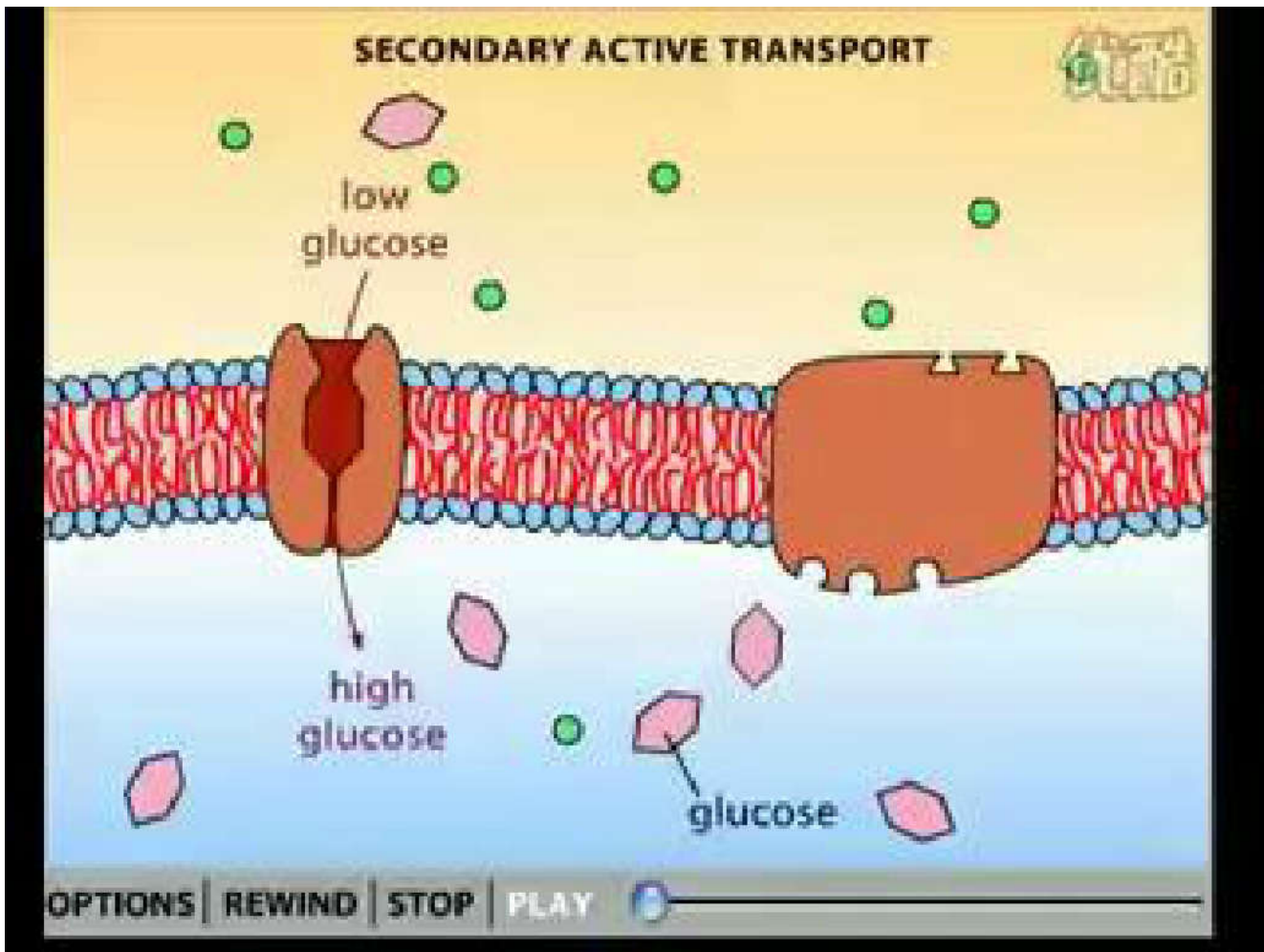
例如，动物小肠细胞对葡萄糖的吸收就是伴随着 Na^+ 的进入，细胞内的 Na^+ 又被钠钾泵泵出细胞外，细胞内始终保持较低的钠离子浓度，形成电化学梯度。在某些细菌中，乳糖的吸收伴随着 H^+ 的进入，没转移一个 H^+ 吸收一个乳糖分子。





(2) **反向协同**。物质跨膜运动的方向与离子转移的方向相反，如动物细胞常常通过 Na^+/H^+ 反向协同运输的方式来转运 H^+ 以调节细胞内的pH，即 Na^+ 进入胞内伴随着 H^+ 的排出。

光驱动不泵主要分布在细菌细胞中，将溶质的主动运输与光能的输入相偶联，如细菌视紫红质利用光能驱动 H^+ 的转运。



胞吞作用



大分子或者颗粒物质进出细胞膜，不是通过穿过细胞膜，而是物质包裹在脂双层膜围绕的囊泡中，通过一些膜囊泡的形成和融合来完成转运，因此又称为膜泡运输。

1. 胞吞作用：被摄入的物质被细胞膜逐渐包裹，然后内陷，与细胞膜分离形成含有摄入物质，胞吞作用是真

根据吞
不同：

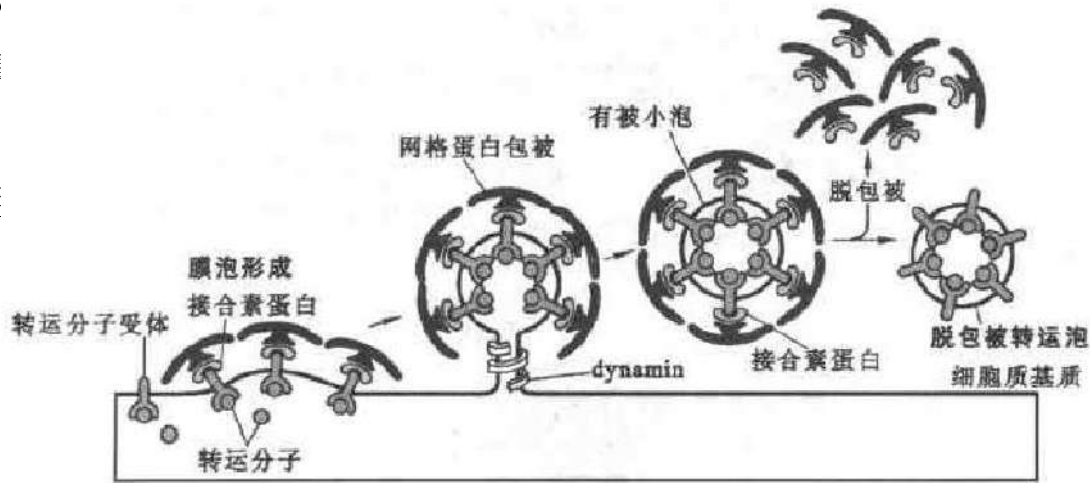


图 5-11 通过网格蛋白有被小泡介导的选择性运输示意图

(3) 胞吞作用形成机制不同，胞饮泡形成需要**网格蛋白**或这类蛋白的帮助，而吞噬泡需要**微丝和结合蛋白**的帮助。

登高必自卑，行远必自迩

根据胞吞的物质是否具有专一性，胞吞作用又可分为**受体介导的胞吞作用**和**非特异性胞吞作用**。

其中受体介导的胞吞作用是大多数动物细胞从胞外基质摄入特定大分子的有效途径。大约分为四个过程：

- (1) 被转运的物质（配体）与细胞表面互补性的受体结合形成小窝（pit）；
- (2) 小窝逐渐内陷，然后同质膜脱离形成一个被膜小泡；
- (3) 被膜小泡的外被很快解聚，形成无被小泡，即初级内体；
- (4) 初级内体与溶酶体融合，吞噬物被溶酶体水解。

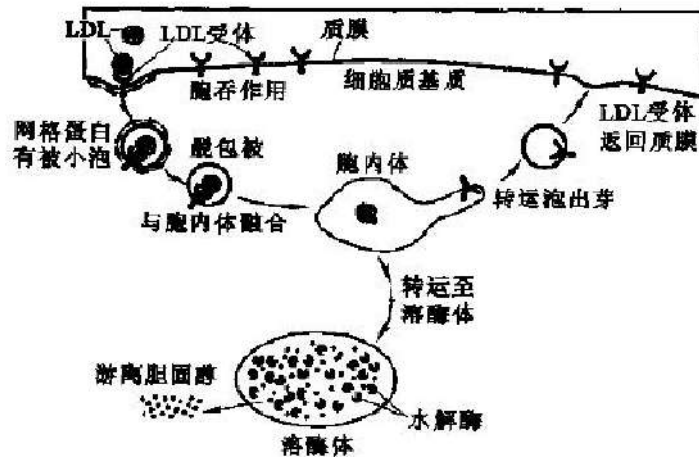
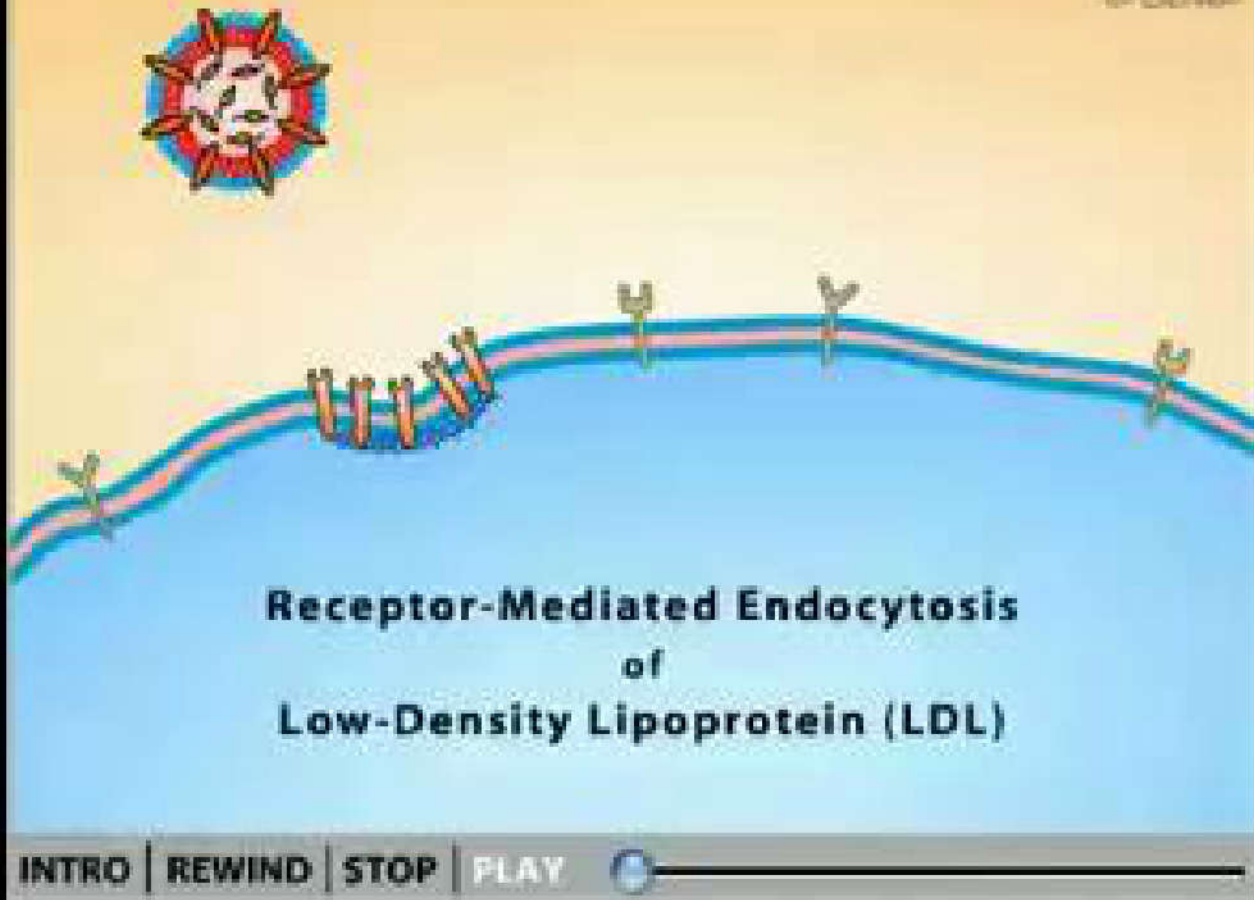


图 5-12 LDL 的受体介导的胞吞作用



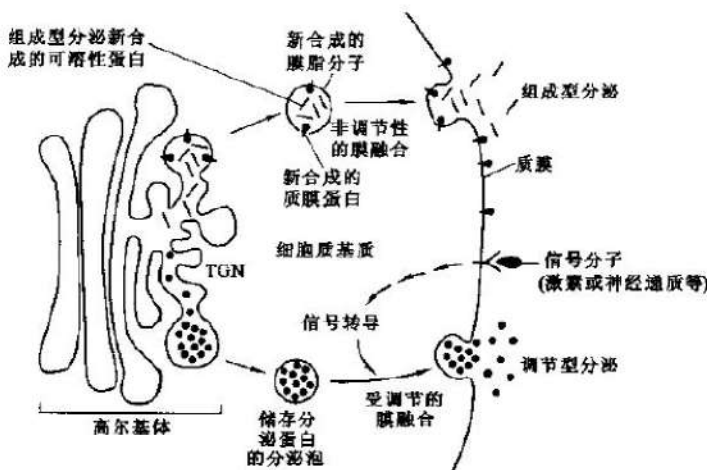
优酷



胞吐作用是指真核细胞中含有待分泌物的包被小泡与质膜融合，从而将内含物排出胞外的过程。

组成型胞吐作用：真核细胞从高尔基体反面管网区（TGN）分泌囊泡向质膜流动并与其融合的连续过程；通过这种方式，新合成的蛋白质和脂类不断地供应质膜更新，从而保证细胞分裂前质膜的生长。自发进行的。

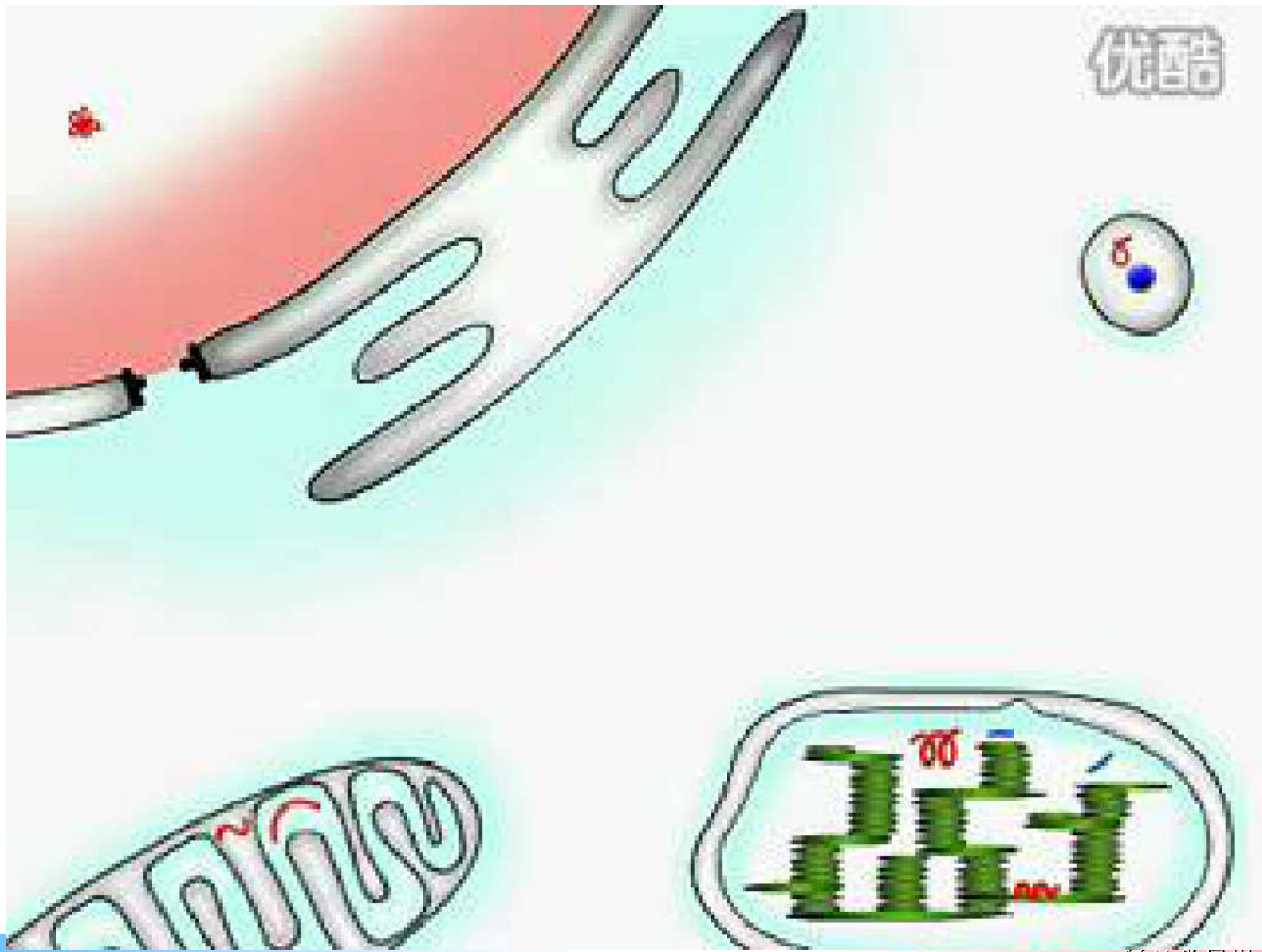
调节型胞吐作用：分泌细胞所产生的分泌物储存在分泌泡中，当细胞受到胞外信号刺激时，分泌泡与质膜融合并将内含物释放出。信号触发的。



胞吐作用的意义：将分泌物释放到细胞外，并且小泡的膜融入质膜，使质膜得以补充。

图 5-13 细胞组成型和调节型胞吐途径

这两条途径起始于高尔基体反面管网区，组成型胞吐途径存在于所有细胞，调节型胞吐途径仅存在于特化的分泌细胞





优酷

