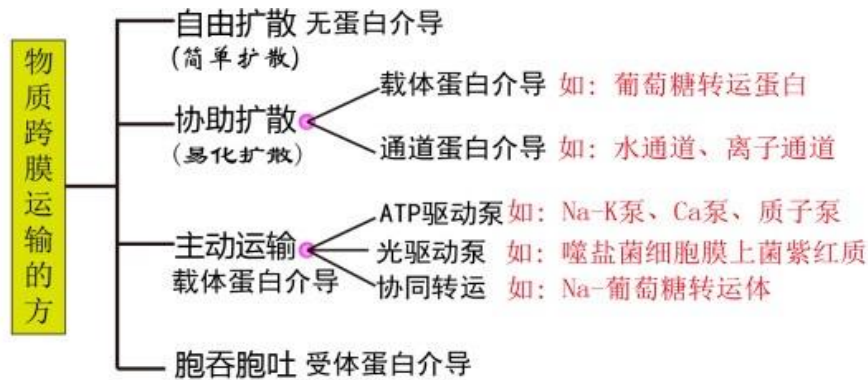


物质运输



一.被动运输

小分子物质利用势能，顺着浓度梯度或电化学梯度跨膜运输，不需要代谢提供能量。根据是否需要膜转运蛋白，分为自由扩散和协助扩散。

1.自由扩散

是一类最简单的被动运输，气体(如 O_2 、 CO_2)以及水、尿素、不带电的极性小分子和脂溶性小分子可在自由能较低的情况下，利用电化学势差跨膜扩散，直穿脂双层。

2.协助扩散

在专一膜转运蛋白的协助下使被动运输易化，多种带电离子和极性小分子等物质可进行跨膜运输，存在载体运输、通道运输两种方式：

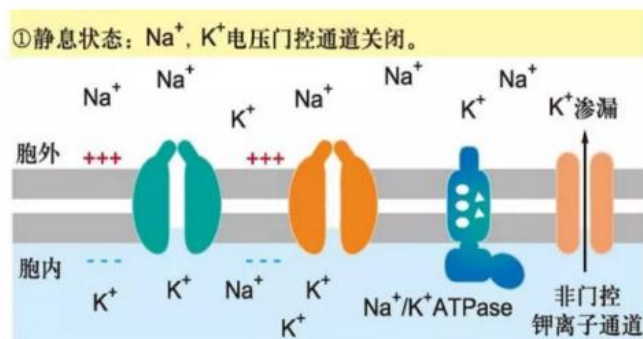
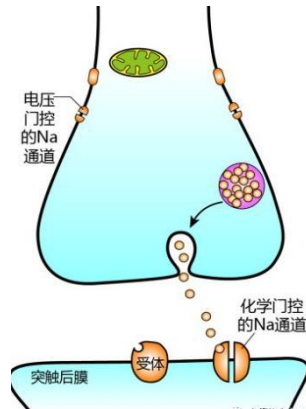
①载体运输。在载体蛋白的介导下，加速物质从自由能高的一侧运输至低的一侧。例如，红细胞膜上存在葡萄糖载体，跨膜结构上带有的部分残基具有结合位点，可与血液中葡萄糖结合，载体蛋白进行可逆变构，将其顺势转运至胞内。

②通道运输。离子通道蛋白的“闸门”通常是闭合的，当膜上受到电位、信号分子或压力刺激时，分别开启电压门、配体门或应力激活不同通道，具有专一性。例如，产生动作电位时，可兴奋组织神经肌肉接头的突触前膜去极化，膜上电压门控 Ca^{2+} 通道瞬间开放，突触间隙中大量 Ca^{2+} 内流，激活胞内钙依赖蛋白激酶，加速突触小泡向突触前膜移动并融合，释放突触小泡中的乙酰胆碱(Ach)，从而改变突触后膜的电位，这就是电信号刺激下兴奋—分泌偶联的过程。

当水通道蛋白存在时，水主要以协助扩散的方式跨膜转运，不需通过脂双层疏水核心，转运的速率显著高于自由扩散。**水通道蛋白(AQP)**又称水孔蛋白，也是一类通道蛋白。以哺乳动物水通道蛋白(AQP1)为例，其分子的空间四级结构是由4个亚基组成的四聚体，每个亚基由6个跨膜 α 螺旋构成，形成了一个具有“中央孔”的结构，其孔径略大于水分子，允许水分子自由通行。该结构中还附着带正电荷的Asn残基，恰好排斥其他质子，能够特异性实现水分子高效的转运。随着研究的深入，迄今已经在哺乳动物体内发现有13种发挥不同功能的水通道蛋白，部分水通道蛋白对尿素和甘油也有通透性。

通道介导的协助扩散与载体蛋白介导的协助扩散相比有两个显著特点。

- 1、通道蛋白介导的运输与自由扩散相同，没有饱和性。
- 2、通道蛋白介导的运输往往具有门控性。有些是电压门控，有些是化学门控，有些是机械门控。当然也有少数离子通道没有门控性，一直处于开放状态，如神经细胞膜上形成静息电位的钾离子通道（钾渗漏通道），这个通道与Na-K泵一起维持着静息电位。



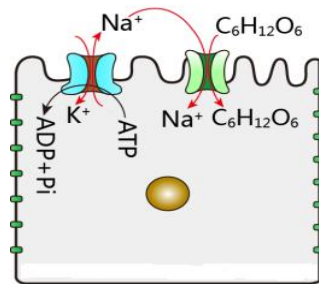
二.主动运输

小分子物质逆着浓度梯度或电化学梯度，由载体蛋白介导进行跨膜运输，需要代谢提供能量。根据能量来源将主动运输分为三类。

1.ATP 驱动泵

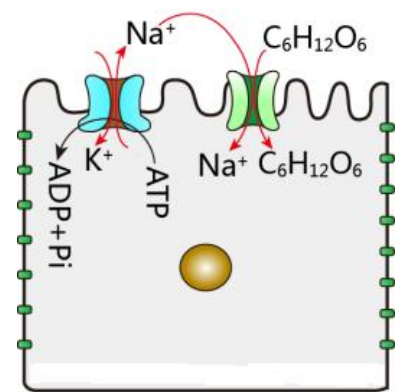
这种载体蛋白具有两种功能，既作为载体的功能，又具有ATP水解酶活性。

直接利用 ATP 水解产生的能量,实现小分子物质逆浓度梯度或电化学梯度进行跨膜运输。例如,在动物细胞中, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵存在于质膜上,恢复静息电位时,该结构上的 α 亚基不同位点先后结合 Na^+ 、 K^+ 发生磷酸化、去磷酸化反应,构象变化一个循环可泵出 3 个 Na^+ 和进 2 个 K^+ ,消耗 1 个 ATP,从而维持动作电位发生前胞内 Na^+ 少, K^+ 多的静息状态。

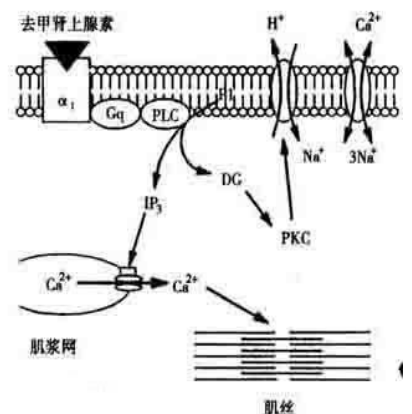


2. 协同转运型主动运输

协同转运又称为偶联转运,运输物质的直接动力与 ATP 驱动泵不同,依靠膜两侧建立的电化学梯度,将一种物质“顺流而下”与另一种物质“逆流而上”相偶联,通过 ATP 间接供能,实现物质跨膜运输。一类为同向协同转运,指被运输物与偶联物方向相同。例如,哺乳动物小肠的基底膜细胞上存在钠泵,可将 Na^+ 主动运输至胞外,该过程需 ATP,胞内 Na^+ 浓度降低,而小肠肠腔内 Na^+ 浓度相对较高, Na^+ 可结合在粘膜上皮细胞的葡萄糖泵中,大大增加对葡萄糖的亲和力,被运输物葡萄糖可利用 Na^+ 建立的电化学梯度与 Na^+ 同向运送至胞内,是一个 Na^+ 驱动的葡萄糖泵继发性主动运输过程。



另一类为反向协同转运,指被运输物与偶联物方向相反。例如,质膜上存在的 $\text{Na}^+ - \text{H}^+$ 交换器,动物细胞常用此方式调节 pH,在主动运输 H^+ 出去同时,伴随 Na^+ 反向进入细胞,因此也是间接耗能的过程。



3、 Ca^{2+} 泵 (Ca-ATPase)

一般情况下细胞质基质中是个低 Ca^{2+} 的环境, Ca^{2+} 离子被储存在细胞外和内质网中,这

点很重要。当细胞受到某种信号刺激时，细胞膜上的或内质网膜上 Ca^{2+} 通道开放， Ca^{2+} 流入细胞质基质中， Ca^{2+} 作为信使，引发一系列生理生化反应。那么，细胞质基质中低 Ca 环境是如何维持的呢？细胞膜和内质网膜上存在 Ca^{2+} 泵，可以逆浓度的将胞质中的 Ca^{2+} 转运到胞外或内质网中。也就是说细胞膜和内质网膜上 Ca^{2+} 泵和 Ca^{2+} 通道联合工作，使细胞对内外环境变化做出相应的应答反应。

4、 H^+ 泵 (H^+ -ATPase)

质子泵主要存在于液泡膜、溶酶体膜、胞内体膜以及植物细胞和细菌的细胞膜上。

①液泡膜、胞内体膜和溶酶体膜上的质子泵主要是将 H^+ 从胞质逆浓度泵入，从而维持内部的酸性环境，进而维持内部酶的最适 pH。

②由于植物细胞、细菌细胞膜上不存在 Na-K-ATPase, 因此, 质子泵就充当了 Na-K-ATPase 的功能，主要是为其他物质协同转运提供动力。

比较特别的 H^+ 泵：这类蛋白质利用 H^+ 的顺浓度流过时释放的能量来合成 ATP，这类蛋白统称为 ATP 合酶。主要存在于线粒体内膜、叶绿体的类囊体膜和细菌细胞膜上。如下图所示，图 1 为类囊体膜，图 2 为线粒体内膜或细菌细胞膜。

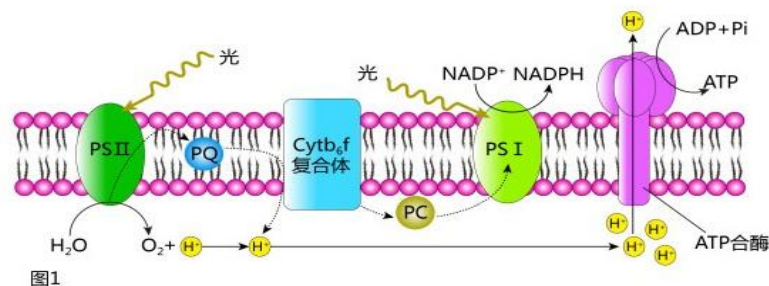


图1

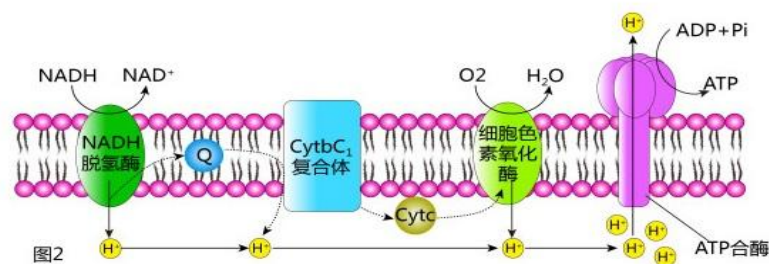
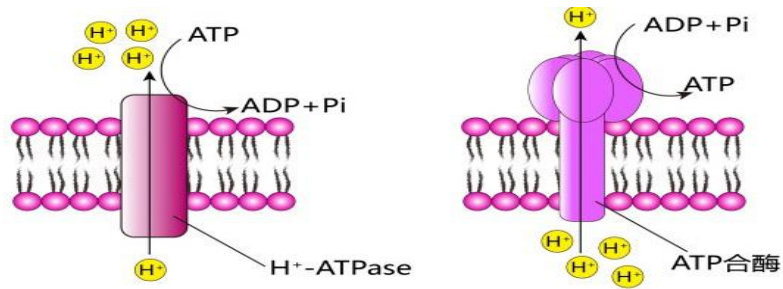


图2

总之， H^+ 逆浓度运输时消耗 ATP (即 H^+ -ATPase)， H^+ 顺浓度转运时合成 ATP (即 ATP 合酶)。如下图所示。



三.胞吞、胞吐

1.胞吞作用

细胞在摄取胞外大分子物质时，利用膜的流动性内陷形成囊泡，将摄取到的物质裹入囊泡内，然后转运到细胞内。整个过程中质膜表面积减少，需要耗能。胞吞作用对细胞代谢、细胞内信号转导、维持正常生命活动有重要意义。胞吞作用分为吞噬作用和胞饮作用。

1.1 吞噬作用

吞噬细胞在被吞噬物与膜表面受体结合的信号触发下，诱发质膜形变伸出伪足，在微丝和结合蛋白的相互作用下，包裹被吞噬物形成吞噬泡，直径常大于 250nm。在原生生物中，主要利用吞噬作用进行摄食，并在溶酶体中消化，维持生命活动。在哺乳动物中，只有少数几种细胞(如嗜中性粒细胞、巨噬细胞、树突状细胞等)具有吞噬功能。

1.2 胞饮作用

发生在所有的真核细胞中，可连续摄入液滴或可溶性分子，由膜包被形成的胞饮泡直径常小于 150nm。

2.胞吐作用

与胞吞作用相反，胞内形成的囊泡移动后与质膜融合，将内容物外排至胞外，过程中质膜表面积增多，需要耗能。在真核细胞中，由于涉及到蛋白质分选过程的靶向运输和复杂的调控过程，将胞吐分为调节型胞吐和组成型胞吐作用。

2.1 调节型胞吐

胞吐发生在特化的分泌细胞中，需有信号的触发，储存在胞内的分泌泡才会与质膜融合将分泌物外排，发挥生理功能，完成蛋白质的分选，如激素、神经递质等。

2.2 组成型胞吐

胞吐自发进行，囊泡通过高尔基体反面管网区输出，不断供应质膜的更新，外排的物质可作为膜外周蛋白、信号分子、营养物质等。

