

· 教学研究 ·

# 从膜类细胞器的演化和生命活动上理解细胞生物膜极性的统一性

曹建军\* 黄伟伟 胡鑫 刘文婷\*

(西北农林科技大学, 生命科学学院, 细胞生物学教研室, 咸阳 712100)

**摘要** 生物膜的极性是生物膜的重要特征,但在学习或研究中往往忽视这种极性,造成在细胞生物学学习中不能充分理解由生物膜构成的细胞器的生命活动并可能在研究中出现错误。该文从膜类细胞器的进化来源和生命活动中动态特征阐述了生物膜的极性以及这种极性的统一性,有助于更充分理解膜类细胞器的功能和生命活动等细胞生物学知识,也提示了在生物膜结构和膜蛋白研究中的应注意点。

**关键词** 统一性; 生物膜; 极性; 膜类细胞器; 演化;

## Clarify the Unity of Biomembrane Polarity from the Evolution of the Membrane Organelles and Their Life Activities

CAO Jianjun\*, HUANG Weiwei, HU Xin, LIU Wenting\*

(Teaching and Research Section of Cell Biology, Life Science College, Northwest A&amp;F University, Xianyang 712100, China)

**Abstract** The polarity is the key character of biomembrane. Neglecting the character might lead to poor understanding of the function of membrane organelles in Cell Biology study and some mistakes in research. The article illustrates the polarity of biomembrane and the unity of this character among membrane organelles based on their evolution and certain life activities. It will help to better understanding the function and life activity of the organelles in Cell Biology study and this also gives a hint to the research in biomembrane and membrane proteins.

**Keywords** unity; biomembrane; polarity; membrane organelles; evolution

细胞质膜和其他生物膜具有不对称性,这种不对称性主要是由膜脂在生物膜脂双层中不对称分布和膜蛋白在膜上特定的方向造成的。因此生物膜是有方向性或极性的,即生物膜两层膜脂分子层和两个表面是不同的。根据在质膜上的位置差异,质膜脂双层中与细胞外环境接触的一层称为外小叶

(outer leaflet),外小叶与细胞外环境接触的面为细胞外表面(extrocytoplasmic surface, ES);与细胞质基质接触的为内小叶(inner leaflet),接触面为细胞原生质表面(protoctoplasmic surface, PS)<sup>[1]</sup>。

不仅质膜有内外小叶之分,细胞内部其他生物膜也有这种极性。在细胞生命活动过程中,生物膜

收稿日期: 2025-10-15 接受日期: 2025-12-25

西北农林科技大学教学改革研究项目(批准号: JY2303131、JY2303124)和西北农林科技大学生命科学学院教育教学质量提升计划项目(批准号: SM-2025-KCJS-012)资助的课题

\*通信作者。Tel: 029-87092264, E-mail: caojianjun31152@163.com; E-mail: lwt2014@nwsuaf.edu.cn

Received: October 15, 2025 Accepted: December 25, 2025

This work was supported by the Teaching Reform Research Project of Northwest A&F University (Grant No.JY2303131, JY2303124) and the Education and Teaching Enhancing Project of Life Science College of Northwest A&F University (Grant No.SM-2025-KCJS-012)

\*Corresponding authors. Tel: +86-29-87092264, E-mail: caojianjun31152@163.com; E-mail: lwt2014@nwsuaf.edu.cn

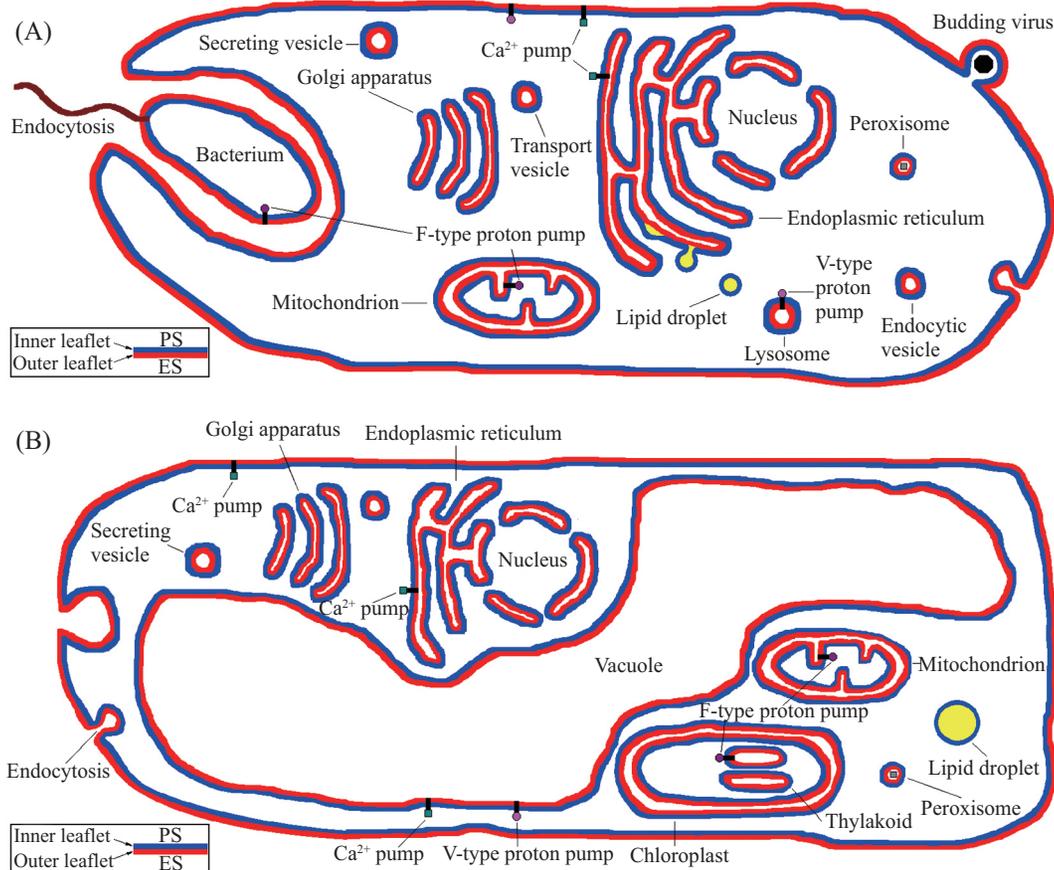
呈动态变化。综合性大学广泛使用的优秀教材翟中和版《细胞生物学》(第四版)明确指出,生物膜在出芽、转运、融合过程中,其拓扑学结构保持不变<sup>[1]</sup>。由于拓扑学属于数学范畴,因此对于生物膜的拓扑学结构很多学习者很难理解,这对后续的线粒体、叶绿体结构与功能、细胞器的起源与演化、内膜系统结构、功能和动态特征及蛋白质的靶向运输等内容的充分理解和掌握带来困难。因此,有必要进一步阐明生物膜的拓扑学结构特征,并指出细胞生物膜拓扑结构的统一性,以便学习者对后续内容的充分理解。而从膜类细胞器的进化来源与演化及细胞生命活动中的动态变化上很容易理解细胞生物膜拓扑结构及其统一性。

## 1 生物膜的极性

膜的拓扑学结构指膜结构在连续变形过程中保持不变的整体连接性质。生物膜的拓扑学结构包

含复杂的生物膜形态变化和极性不变两个特征,但可简单地理解为生物膜在生命活动的动态变形过程中方向性或极性维持不变。

细胞中生物膜相关的细胞结构的极性见图1。如图所示质膜外侧、外核膜内侧和内核膜外侧、内膜系统包含各种细胞器如内质网(endoplasmic reticulum, ER)、高尔基体(Golgi apparatus)、分泌泡(secretory vesicle)、溶酶体(lysosome)、胞吞泡(endocytic vesicle)、胞内体(endosome)、运输小泡(transport vesicle)等膜的囊腔一侧、线粒体(mitochondrion)和叶绿体(chloroplast)外膜内侧和内膜外侧、叶绿体和蓝藻类囊体(thylakoid)膜内侧、病毒囊膜(envelope)外侧均为生物膜的外小叶(图中以双色线条的红色线条表示),它的表面即为ES。另一侧与细胞质基质或线粒体和叶绿体基质接触的单分子层为内小叶(图中以蓝色线条表示),接触面为PS。过氧化物酶体(peroxisome)和脂滴(lipid droplet, 圆球体)是比较



A: 细菌和动物细胞。B: 植物细胞。ATP合酶或ATP驱动泵合成或消耗ATP的亲水性部位用有色的圆形或方形表示,它们绝大多数在PS侧。

A: an animal cell and a bacterium. B: a plant cell. The hydrophilic sections of ATP synthases and transport pumps, showed by colored squares and circles, that make or consume ATP are almost on the PS side of biomembrane.

图1 细胞生物膜极性示意图

Fig.1 The schematic diagrams of cell biomembrane polarity

特殊的细胞器, 由于过氧化物酶体重新发生与内质网小泡有关, 因此它和内膜系统一样与细胞质基质接触的一面为PS, 囊腔一侧的面为ES。而脂滴是只有内小叶生物膜的细胞器。

## 2 生物膜极性的统一性

生物膜是有极性的, 且这种极性是统一的。这个统一性指的是各种生物膜的极性有某种特殊的联系, 这种统一性不仅表现在正常的细胞生命活动(如生物膜分离、融合过程中极性不变)中, 还表现在生物膜这种极性可能均继承于其演化上的共同祖先——质膜, 它既是质膜极性的体现, 也是其他生物膜在进化上来自质膜的证据。

### 2.1 从细胞进化过程中生物膜的来源和演化解生物膜极性的统一性

2.1.1 内膜系统和细胞核的演化和其生物膜的极性  
细胞内的生物膜在进化上均来自细胞的质膜, 内质网可能源自原始细胞质膜的内陷(invaginate), 核膜进一步由包围遗传物质的内质网演化而来的<sup>[2-3]</sup>(图2)。

从真核细胞进化过程中生物膜的演化可以很容易得知生物膜的方向性。内膜系统进化可能早于(mito-late)或晚于(mito-early)线粒体内共生, 或随线粒体内共生同时(mito-intermediate)发生<sup>[4]</sup>。少数内膜系统进化晚于线粒体内共生假说认为真核细胞内膜系统来自线粒体祖先的外膜囊泡(outer membrane vesicles, OMVs)<sup>[5]</sup>, 但这种观点忽视了革兰氏阴性菌外膜囊泡和内膜系统囊泡生物膜极性相反的事实, 即外膜囊泡外侧是细胞外环境, 膜的外侧有脂多糖糖链<sup>[6-7]</sup>。而内膜系统囊泡外侧是细胞质基质, 膜的

糖链在囊腔一侧。其他内膜系统起源假说一般均认为内质网由原始宿主细胞质膜内陷形成的膜囊演化而来<sup>[8-10]</sup>, 因此从膜的拓扑变化上可看出, 质膜内折形成的囊腔与细胞外等位(图2)。因此, 内质网膜的囊腔一侧的表面为ES。细胞的许多生理特征和生命活动都证明了这一点, 如胞外与内质网腔都含有较高浓度的钙离子, 膜上均存在P型钙泵( $\text{Ca}^{2+}$  pump), 两种钙泵都消耗ATP向ES侧转运钙离子。它们都是氧化性的环境, 是蛋白二硫键形成与稳定存在的区域; 膜蛋白糖链也均指向细胞外及内质网腔。

包围遗传物质的内质网逐渐演化为核膜<sup>[8-10]</sup>(图2), 内质网腔与核周间隙等位。因此, 内外核膜的核周间隙一侧的表面为ES。最直观的证据包括真核细胞中核膜常与内质网膜直接相连, 核周间隙与内质网腔相通; 细胞分裂时子细胞核膜的形成与内质网密切相关<sup>[11]</sup>等。核膜可以看作细胞内膜系统组分。从上面也可以看出细胞核内部等位于细胞质基质, 内核膜与核质接触面为PS。主要遗传物质存在于细菌细胞质基质和真核细胞核质中, 某些蛋白、核酸、甚至核糖体亚基可在细胞质基质和核质之间穿行, 真菌如酵母等有丝分裂时在核内组装微管<sup>[12]</sup>, 这些都充分证明核内与细胞质基质等位。内膜系统中其他结构的生物发生与质膜(如胞内体)或内质网(如高尔基体)相关, 由质膜内折或内质网出芽形成的囊泡融合、堆叠形成。因此这些内膜系统结构在进化上可能演化自质膜内折或演化自内质网, 它们的囊腔等位于细胞外, 膜囊腔一侧的表面为ES(图1)。内膜系统囊腔与细胞外频繁进行物质交流也证明了这一点。

脂滴是细胞储存甘油三酯等脂溶性物质的细

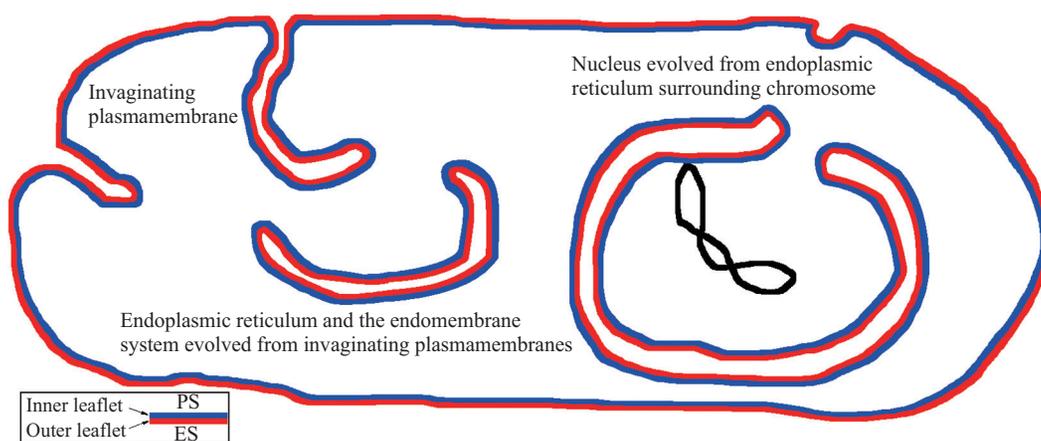


图2 内质网和细胞核的演化及其膜的极性

Fig.2 Evolution of endoplasmic reticulum and nucleus and the polarity of the membrane

胞器,它产生于内质网,内质网合成的疏水性甘油三酯进入疏水性的磷脂双分子层之间,随着甘油三酯合成增多,正在形成的脂滴在多种蛋白协助下向细胞质基质方向出芽,最后缢断分离,形成成熟的脂滴(图1A),包裹在其外的是一层磷脂分子层,其上嵌有稳定脂滴的蛋白。磷脂分子的疏水性尾部与中央储存的甘油三酯等疏水性物质融合。从图1A中可见,包裹在脂滴外围的磷脂单分子层为生物膜内小叶。

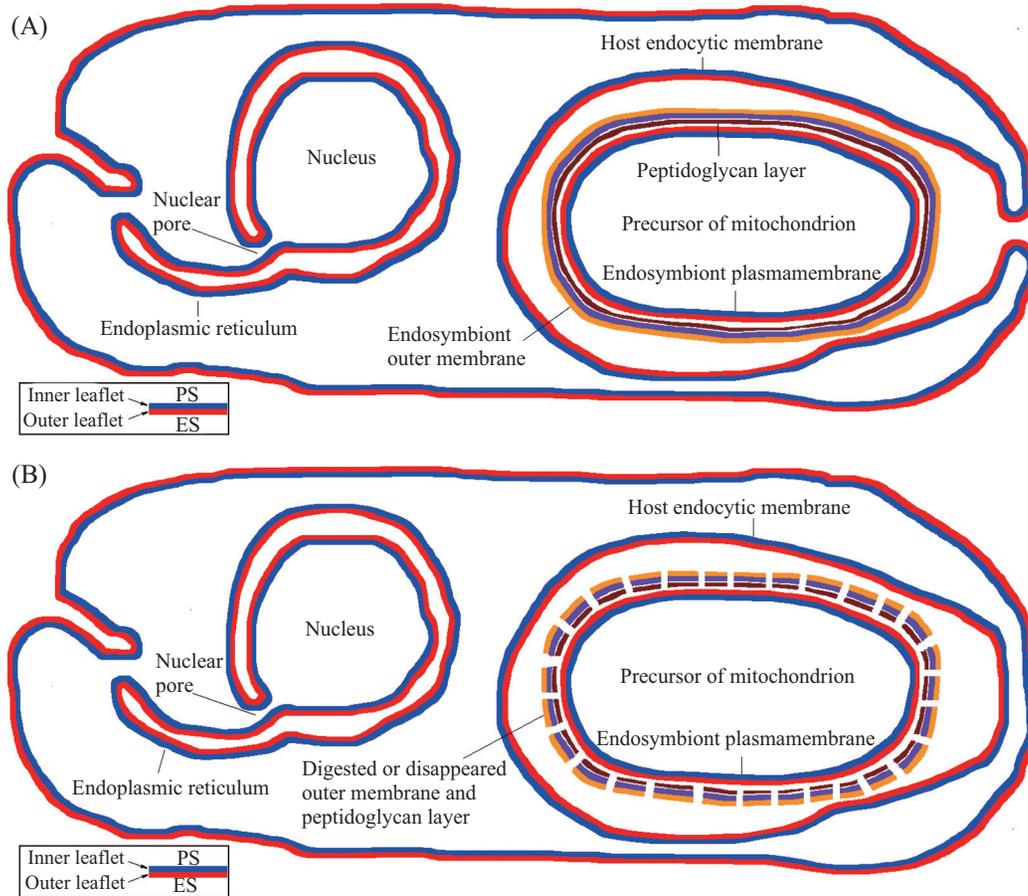
过氧化物酶体是需氧的胞器,它的进化来源还有很大争议,早前根据其能分裂增殖并且蛋白质来源为类似线粒体的后翻译转运等证据认为其是内共生起源的,是由原始的真核细胞在进化早期(氧化性大气形成后)吞入的好氧微生物演化而来的<sup>[13-14]</sup>,并认为它的演化早于线粒体。但在其后的真核细胞过氧化物酶体发生研究中发现它的发生和内质网有关,过氧化物酶体全新组装的囊泡来自内质网,而且过氧化物酶体膜上负责过氧化物酶体中蛋白质输入的蛋白复合体和内质网膜上负责内质网相关的蛋白质降解(endoplasmic reticulum associated protein degradation, ERAD)的蛋白转运复合体同源<sup>[14-15]</sup>。因此现在多认为过氧化物酶体是内膜系统的一部分。如果过氧化物酶体是内共生起源的,它会像线粒体叶绿体一样有两层生物膜。但过氧化物酶体是单层膜的胞器,这层膜很可能是原始真核细胞的胞吞泡膜演化而来,即是内膜系统的一种膜,而其内的被吞入的好氧微生物的质膜很可能在长期共生过程中被消化掉或退化了。如果过氧化物酶体是非内共生起源的,即它来自内膜系统,是内膜系统的一部分,那它的生物膜的极性和内膜系统其他胞器的极性相同。无论上述哪种进化来源,过氧化物酶体的单层生物膜都和内膜系统生物膜极性相同,即其外侧与细胞质基质的接触面为PS,而腔内面是ES(图1)。

**2.1.2 线粒体和叶绿体生物膜的演化和极性** 线粒体和叶绿体是公认的内共生起源的胞器,它们都是由被摄取的(ingested)革兰氏阴性细菌( $\alpha$ 变形菌或蓝细菌)长期共生演化而来的,都是双层膜结构。线粒体和叶绿体的内膜都演化自内共生细菌的质膜。而线粒体和叶绿体外膜的进化来源还有争议,较广泛的共识认为线粒体和叶绿体的外膜由摄入的革兰氏阴性菌的外膜(outer membrane)即外壁层演化而来。这种观点的主要依据是线粒体和叶绿体外膜上存在有类似细菌外膜的孔蛋白<sup>[16]</sup>及线粒体外膜和

细菌外膜都可以出芽形成外膜囊泡<sup>[17]</sup>等。但线粒体和叶绿体外膜与细菌外膜成分差异显著,脂质成分更类似于细胞内膜系统,特别是外膜脂多糖糖链的方向性是突出的矛盾。线粒体和叶绿体外膜都可与内质网形成连接并可进行脂质传递<sup>[18-19]</sup>。最近研究显示,过氧化物酶体重新发生与内质网和线粒体有关。新的过氧化物酶体由来自内质网含有过氧化物酶体膜蛋白的囊泡和来自线粒体的OMVs融合形成的前过氧化物酶体(pre-peroxisome)发育而来<sup>[17]</sup>。由此可见线粒体外膜与内膜系统关系密切,它们的方向性相同,接触细胞质基质的面均为PS。线粒体外膜可能在长期共生过程中由细菌外膜逐渐内膜系统化演化而来,这需要膜极性的翻转演化,这种演化在进化过程中很罕见。或者线粒体的外膜直接演化自共生宿主(host)细胞的内吞泡膜(图3)。线粒体和叶绿体的祖先在被内共生宿主细胞摄取后,它们的细胞壁即包括外膜和肽聚糖(peptidoglycan)层被消化或退化,使得它们和内共生宿主细胞之间信息和物质交流的障碍减少。这种内共生体(endosymbiont)外膜的消失在多层外膜包裹的次级内共生体中更为常见<sup>[20]</sup>(图4A)。最后被吞入的细菌在细胞壁消失后把宿主细胞的胞吞泡膜作为新的外膜,把孔蛋白等整合进内吞泡膜,使得两者共生交流更加顺畅。在进化过程中从内吞泡膜和内共生细菌的质膜的方向性可以很容易判断线粒体和叶绿体外膜和内膜的极性,内外膜之间的膜间隙等位于细胞外(图3A),内外膜膜间隙一侧的表面为ES,另一侧和宿主细胞或被摄取细胞的细胞质基质的接触面为PS。

虽然线粒体和叶绿体内外膜之间的膜间隙等位于细胞外,但由于外膜孔蛋白的存在,在小分子成分上却和细胞质基质相似,比如由于孔蛋白和内膜ADP/ATP反向运输载体,线粒体膜间隙中存在ATP,极少数蛋白的ATP酶结构域可能朝向膜间隙一侧,如线粒体内膜上的i-AAA+蛋白酶YME1的ATP酶结构域在内膜ES侧<sup>[21]</sup>。内质网腔也类似,存在ATP和ATP酶。

次级内共生(secondary endosymbiosis)叶绿体是由一个真核生物吞入另一个含叶绿体的真核生物进化而来的,这种叶绿体可能不止有内膜和外膜,可能有多层生物膜,有时还有内质网包在其外侧。这种次级叶绿体内膜外侧的多层生物膜的极性较为复杂,有的生物膜层在进化过程中被消化或丢弃<sup>[20]</sup>(图



A: 原始真核细胞摄入内共生细菌。根据内膜系统演化早于线粒体内共生假说, 线粒体摄入之前宿主细胞已进化出内质网和核膜等内膜系统, 并可以进行内吞。B: 摄入的线粒体祖先肽聚糖层和外膜被水解或消失, 宿主胞吞泡膜进化成线粒体外膜, 内共生体质膜则形成线粒体内膜。

A: the ancestor of eukaryote ingested the endosymbiotic bacterium. It is based on the endomembrane system first hypothesis. Before the host ingested the ancestor of mitochondria, it had evolved the endomembrane system, such as ER, nuclear envelope, etc. And it could endocytose. B: the peptidoglycan layer and outer membrane of the mitochondrial ancestor ingested was digested or disappeared. The endocytic membrane of the host had evolved to the outer membrane of mitochondrion. And the plasmamembrane of the endosymbiont had become the inner membrane of mitochondrion.

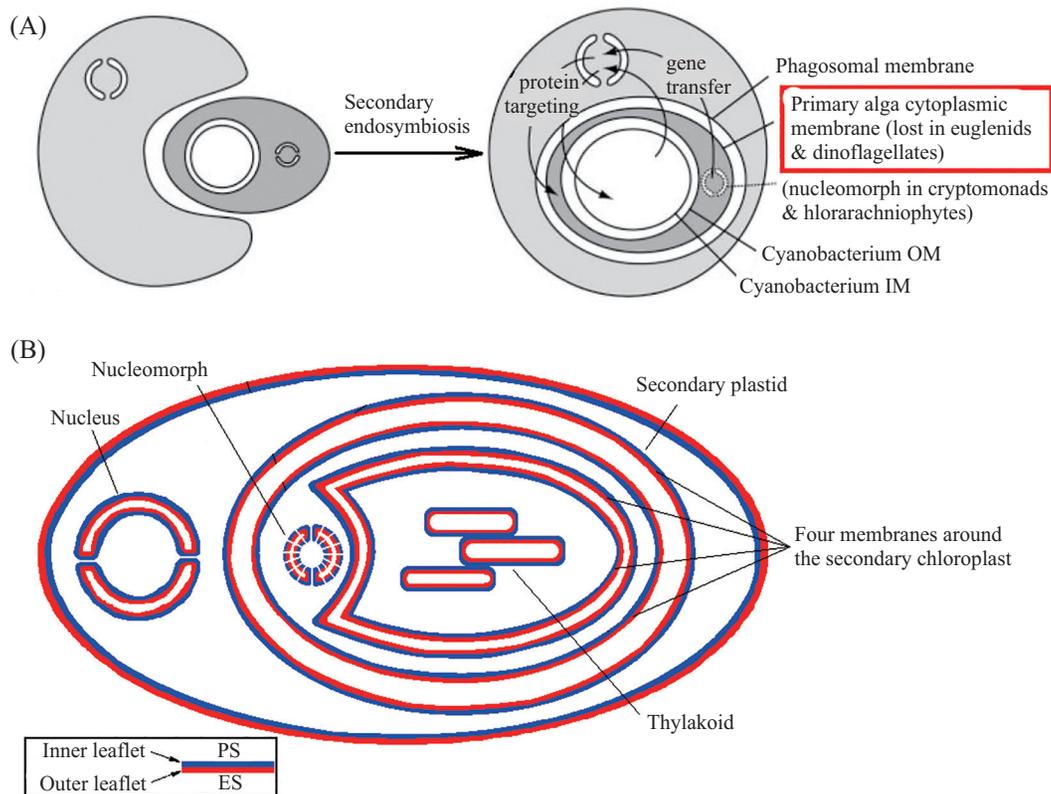
图3 线粒体演化示意图

Fig.3 The evolution of mitochondrion

4A)。次级内共生叶绿体基质外一般有四层生物膜, 从外到内依次为宿主胞吞泡膜、内共生真核细胞质膜、叶绿体外膜和内膜, 它们的极性见图4B。但有的次级内共生质体只有两层或三层生物膜, 如眼虫叶绿体基质外有三层生物膜<sup>[20]</sup>。三级内共生叶绿体外有更多层膜, 而这些生物膜层在进化过程中丢失的现象更为常见。

2.1.3 类囊体膜的极性及线粒体和叶绿体生物膜极性的相似性 与线粒体不同, 叶绿体除内外膜之外还有生物膜构成的类囊体结构。从光合细菌光合膜类型和蓝细菌(*Gloeobacter violaceus*)的光合膜即为质膜可以看出类囊体演化自蓝细菌质膜<sup>[22-23]</sup>。叶绿体的类囊体由蓝细菌的类囊体进化而来, 并且叶绿体由原质体发育时类囊体由原质体的内膜内折后缢

缩下来的囊泡发育而来。内膜内折时可以看出和线粒体的嵴(crista)类似, 内折后形成的中间空腔和内外膜间隙空间相通, 缢断后成为类囊体腔(图5)。由此可以很容易看出类囊体的极性: 类囊体腔和内外膜间隙一样都等位于细胞外, 类囊体膜的类囊体腔一侧的表面为ES, 与叶绿体基质接触面为PS。从线粒体和叶绿体的ATP合酶(ATP synthase)的方向性以及氧化电子传递链(electron transport chain)和光合电子传递链转移氢离子的方向性也能看出这种极性, ATP合酶亲水性的F1头部位于PS一侧, 细菌、线粒体、叶绿体的氧化或光合电子传递链都把氢离子从质膜、线粒体内膜或类囊体膜的PS侧转运至ES侧。从图5可见, 线粒体和叶绿体在结构上的差别似乎没有直观上那么大, 它们在结构和功能上有很大的相



A: 次级内共生质体来自一个真核细胞吞入另一个含叶绿体的真核细胞。次级质体外围四层膜由外到内分别来自宿主吞噬泡膜、内共生真核细胞的质膜、初生叶绿体的外膜和内膜(根据参考文献[20]修改)。红色方框显示有些含次级质体的生物中这四层膜中某膜层在进化中消失。虚线的核形体(nucleomorph, 来自内共生真核细胞的细胞核)显示有些生物的次级质体中无核形体。B: 含次级内共生质体的细胞的生物膜的极性。红色线条为生物膜外小叶, 蓝色线条为内小叶。

A: a secondary plastid comes from a eukaryocyte containing chloroplasts which was endocytosed by another eukaryocyte. The four membranes of secondary plastid evolved from the host phagosomal membrane, the eukaryotic endosymbiont plasmamembrane, and the outer and inner membranes of primary chloroplast respectively from outside to the inner (modified from the reference [20]). The redlined square shows some of the four membranes may disappear in evolution. The broken lined nucleomorph in the figure expresses nucleomorph, which comes from the nucleus of eukaryotic endosymbiont, disappeared in evolution in secondary plastids of some eukaryocytes. B: the polarity of membranes of cells containing a secondary plastid. The red lines denote outer leaflet of membrane. The blue lines are the inner leaflet.

图4 次级内共生叶绿体的来源及生物膜的极性

Fig.4 The origin of the secondary chloroplast and its membrane polarity

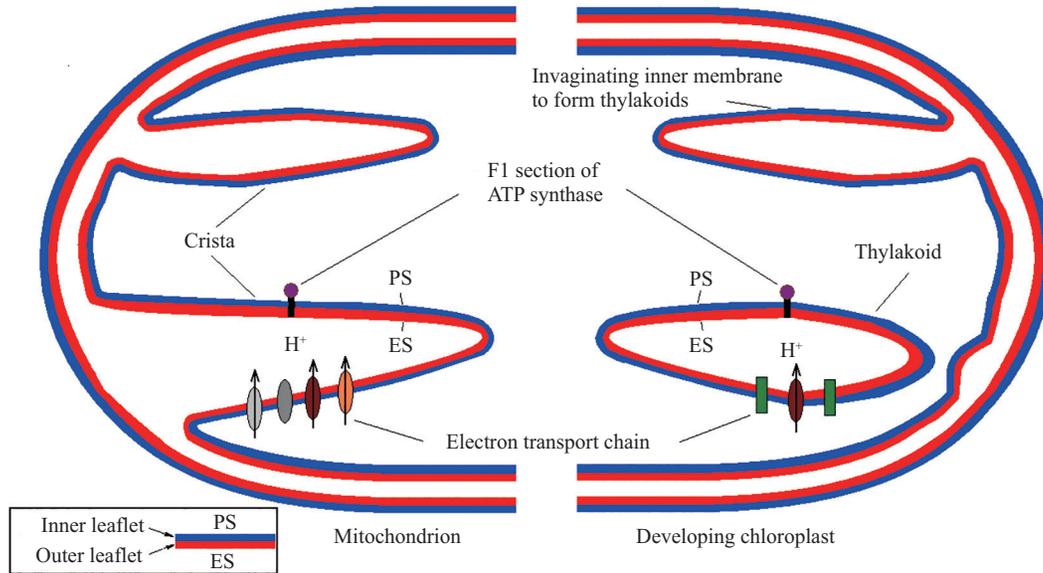
似性。

### 3 生物膜极性的的重要性

生物膜的极性在细胞生命活动中有重要意义, 如生物膜上糖脂和糖蛋白的糖链均在膜的ES一侧。而各种消耗ATP的转运ATP酶(P型泵、V型和F型质子泵、ABC超家族等)结合ATP的部位几乎都位于膜的PS面。如结构相似并在进化上部分同源的V型和F型质子泵(proton pump), 其水解或合成ATP的头部均在膜的PS侧并伸向细胞质或线粒体、叶绿体基质(图1和图5)。细胞在生命活动中生物膜常发生内折、出芽、分离或融合, 在此过程中膜的方向性或极性不会改变, 即膜的内外小叶不会发生转换, 原来的内

小叶在出芽形成新的囊泡或与其他膜融合后仍是内小叶, 这可减少膜修复造成的能量损耗。

对细胞器生物膜的极性的了解有助于细胞生物学学习者理解跨膜转运、蛋白质的分选、膜泡运输、信号转导等细胞生物学知识。比如V型质子泵消耗ATP把氢离子从溶酶体或液泡膜的PS侧跨膜转运至ES侧进入这些细胞器腔中(图1)。而F型质子泵在正常生理条件下, 利用氢离子从ES侧到PS侧的转运合成ATP。再比如叶绿体向类囊体腔中转运蛋白质采用了细菌的几种向质膜外分泌的途径, 如SRP途径、Sec途径和双精氨酸途径等, 这是因为类囊体腔等位于细胞外(图5), 向类囊体腔中转运等同于细菌分泌, 它们都是从生物膜PS侧向ES侧转运。在



线粒体和叶绿体在拓扑结构上很类似。图右表示原质体向叶绿体发育时内膜内折形成类似线粒体嵴的拓扑结构, 缢断后形成的囊泡发育成类囊体。箭头示电子传递链蛋白复合体转运H<sup>+</sup>的方向。光合电子传递链中光系统II和光系统I虽不转运H<sup>+</sup>, 但它们分别通过在类囊体内产生H<sup>+</sup>和消耗叶绿体基质H<sup>+</sup>产生跨类囊体膜的质子动力势, 与转运H<sup>+</sup>效果相同。

There is similarity in topology structure between mitochondrion and chloroplast. In the right of the chart, the inner membrane of proplastid invaginates to form the similar topology structure as the crista of mitochondrion. It is pinched off as a sac to develop into the thylakoid of chloroplast. Arrows show the direction of H<sup>+</sup> transport by ETC (electron transport chain) complex. Although photosystem II and I in photosynthetic electron transfer chain cannot transport H<sup>+</sup> directly, they produce H<sup>+</sup> in thylakoid or consume H<sup>+</sup> in stroma respectively to generate proton motive force across thylakoid membrane, which have the same effect as the H<sup>+</sup> transport.

图5 线粒体和叶绿体生物膜极性

Fig.5 Membrane polarity of mitochondrion and chloroplast

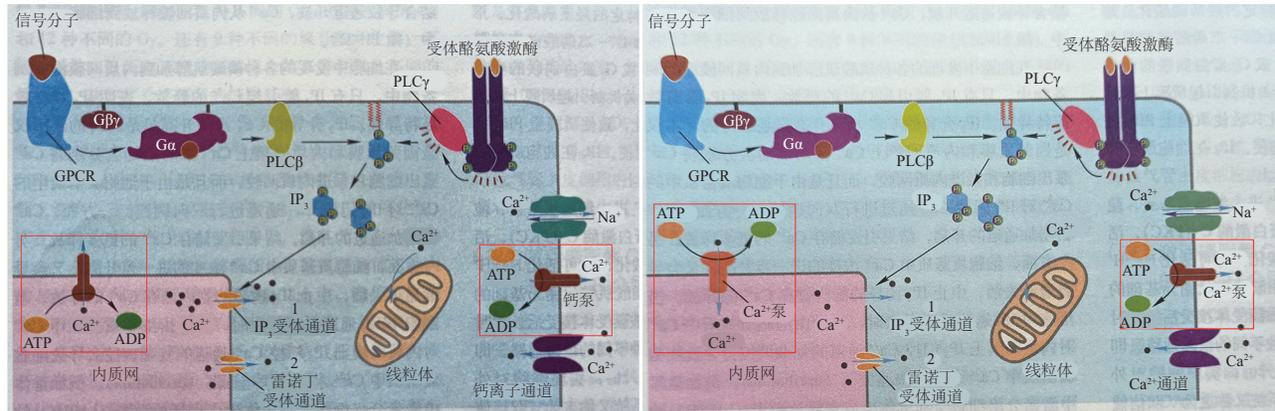
膜泡运输过程中, 与出芽、运输、锚定、融合相关的包被蛋白、马达分子、Rab蛋白、SNARE(SNAP receptor)等几乎都在PS一侧发挥作用。如可以剪切SNARE的肉毒毒素被神经细胞内吞后处于内吞泡和胞内体膜的ES一侧, 在胞内体的酸性环境作用下才能发生构象变化, 把毒素的轻链部分跨膜送入细胞质基质, 这样它才能剪切处于细胞PS一侧的SNARE。霍乱毒素等也类似肉毒毒素, 必须从内膜系统的ES一侧跨膜进入细胞质基质才能修饰位于PS一侧的G蛋白的G<sub>α</sub>亚基。另外细胞存在多种膜融合或剪切系统, 它们都可使生物膜相互接近使膜融合。如SNARE系统, ESCRT(endosomal sorting complexes required for transport)系统、发动蛋白系统等。SNARE和ESCRT拉动膜的PS一侧相互靠近完成融合, 而发动蛋白系统推动ES一侧相互靠近完成融合。

在科研中涉及生物膜和膜蛋白时, 生物膜的极性和蛋白质在膜上的方向性是一个值得关注的点。如我国著名细胞生物学教材翟中和、丁明孝主编《细胞生物学》对信号转导部分细胞内钙离子水平

调控图片的修改(图6)。从图中可知释放进细胞质基质的钙离子会由质膜上或内质网上的P型钙泵等主动运出细胞或运入内质网腔。内质网或细胞质膜上的P型钙泵是同源蛋白, 它们在膜上的方向是一致的, 两种钙泵结合和消耗ATP的部位都在膜的PS一侧, 通过消耗ATP把细胞质基质中的钙离子向生物膜的ES侧转运。在本教材第5版之前的版本中内质网膜上钙泵的方向出现错误, 第5版后得到修正<sup>[1]</sup>。

#### 4 总结

极性是细胞生物膜的重要特征。生物膜极性和膜的拓扑变化是有规律的, 细胞生物膜均演化自质膜, 这是它们极性统一性的基础。生物膜的极性可以从它们的进化来源和生物发生上很容易看出来。内膜系统在进化上演化自质膜内折, 所以内膜系统和与之相关的过氧化物酶体腔内等位于细胞外, 膜腔内一侧的表面为ES。线粒体和叶绿体由内共生途径进化而来, 内外膜间隙等位于细胞外, 内外膜的膜间隙一侧的表面为ES。叶绿体类囊体进化自质膜内折或发生自内膜(演化自细菌质膜)内折, 类似真核



注意两张图片中左侧红色方框中钙泵的方向, 左图中内质网上的钙泵ATP结合结构域和 $\text{Ca}^{2+}$ 转运方向错误, 右图中的方向是修订后正确的方向。

Note the contrary directions of the  $\text{Ca}^{2+}$  pump in the left red lined squares of the two pictures. The directions of ATP binding domain and  $\text{Ca}^{2+}$  transportation of the ER  $\text{Ca}^{2+}$  pump are incorrect in the left picture. The direction of the protein in the right picture is correct.

图6 细胞生物学教材中对膜蛋白极性的修改(引用自参考文献[1])

Fig.6 The revise of  $\text{Ca}^{2+}$  pump polarity in a cell biology teaching material (cited from the reference [1])

细胞的内膜系统, 因此类囊体腔等位于细胞外, 囊腔一侧的表面为ES。简单来说, 生物膜与细胞质基质接触的面是PS, 无论细胞质基质演化自宿主细胞还是演化自内共生体。生物膜的极性需要细胞的多种分子机制来建立和维持。如内质网和质膜上存在磷脂转位因子, 这些因子维持磷脂分子在膜的内外小叶中的不对称分布。膜蛋白质依靠自身的信号序列和锚定序列等在翻译时或翻译后在膜上建立特定的拓扑结构, 形成特定的方向性, 这种拓扑结构的建立不仅依赖蛋白本身的特征, 还需要多种分子机制(如信号识别颗粒、移位子、膜电位、Oxa1、ATP13A1等)辅助<sup>[24]</sup>。而受损的或失去特定拓扑结构的膜蛋白可通过多种方式消除以维持膜的极性和功能。如ERAD和线粒体相关的降解(mitochondria-associated degradation, MAD)可泛素化降解内质网和线粒体外膜结构错误或受损的蛋白, AAA+蛋白酶可降解线粒体内膜上结构错误或受损的蛋白, 通过内吞、自噬和溶酶体途径对质膜及内膜系统、线粒体的膜蛋白等进行更新和降解。相关的膜蛋白拓扑结构的建立和测定及膜蛋白极性和功能维持一直是细胞生物学的重点领域。总之, 充分理解生物膜的极性和极性的统一性将有助于细胞生物学知识的学习、教学与科研工作。

### 参考文献 (References)

[1] 丁明孝, 王喜忠, 张茂茂, 等. 细胞生物学, 5版[M]. 北京: 高等教育出版社, 2020.

- [2] KONTO A, HERMAN E K, FIELD M C, et al. Evolution of factors shaping the endoplasmic reticulum [J]. *Traffic*, 2022, 23(9): 462-73.
- [3] PADILLA-MEJIA N E, MAKAROV A A, BARLOW L D, et al. Evolution and diversification of the nuclear envelope [J]. *Nucleus*, 2021, 12(1): 21-41.
- [4] VOSSEBERG J, VAN HOOFF J J E, KÖSTLBACHER S, et al. The emerging view on the origin and early evolution of eukaryotic cells [J]. *Nature*, 2024, 633: 295-305.
- [5] GOULD S B, GARG S G, MARTIN W F. Bacterial vesicle secretion and the evolutionary origin of the eukaryotic endomembrane system [J]. *Trends Microbiol*, 2016, 24(7): 525-34.
- [6] ZHAO X F, WEI Y S, BU Y Q, et al. Review on bacterial outer membrane vesicles: structure, vesicle formation, separation and biotechnological applications [J]. *Microb Cell Fact*, 2025, 24: 27.
- [7] MOBARAK H, JAVID F, NARMI M T, et al. Prokaryotic microvesicles ortholog of eukaryotic extracellular vesicles in biomedical fields [J]. *Cell Commun Signal*, 2024, 22: 80.
- [8] LÓPEZ-GARCÍA P, MOREIRA D. Open questions on origin of eukaryotes [J]. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30(11): 697-708.
- [9] MARTIN W. Archaeobacteria (Archaea) and the origin of the eukaryotic nucleus [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2005, 8(6): 630-7.
- [10] BAUM D A, BAUM B. An inside-out origin for the eukaryotic cell [J]. *BMC Biol*, 2014, 12: 76.
- [11] LU L, LADINSKY M S, KIRCHHAUSEN T. Formation of the postmitotic nuclear envelope from extended ER cisternae precedes nuclear pore assembly [J]. *J Cell Biol*, 2011, 194(3): 425-40.
- [12] JASPERSEN S L. Anatomy of the fungal microtubule organizing center, the spindle pole body [J]. *Curr Opin Struct Biol*, 2021, 66: 22-31.
- [13] DE DUVE C. Evolution of the peroxisome [J]. *Ann N Y Acad Sci*, 1969, 168(2): 369-81.
- [14] GABALDON T, PITTIS A A. Origin and evolution of metabolic sub-cellular compartmentalization in eukaryotes [J]. *Biochimie*,

- 2015, 119: 262-8.
- [15] SCHLUTER A, FOURCADE S, RIPP R, et al. The evolutionary origin of peroxisomes: an ER-peroxisome connection [J]. *Mol Biol Evol*, 2006, 23(4): 838-45.
- [16] TOMMASSEN J. Assembly of outer-membrane proteins in bacteria and mitochondria [J]. *Microbiology*, 2010, 156: 2587-96.
- [17] SUGIURA A, MATTIE S, PRUDENT J, et al. Newly born peroxisomes are a hybrid of mitochondrial and ER-derived preperoxisomes [J]. *Nature*, 2017, 542: 251-4.
- [18] MARCHI S, PATERGNANI S, PINTON P. The endoplasmic reticulum-mitochondria connection: one touch, multiple functions [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2014, 1837(4): 461-9.
- [19] SCHATTAT M, BARTON K, BAUDISCH B, et al. Plastid stromule branching coincides with contiguous endoplasmic reticulum dynamics [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1667-77.
- [20] KEELING P J. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts [J]. *Am J Bot*, 2004, 91(10): 1481-93.
- [21] SHI H, RAMPELLO A J, GLYNN S E. Engineered AAA+ proteases reveal principles of proteolysis at the mitochondrial inner membrane [J]. *Nat Commun*, 2016, 7: 13301.
- [22] VOTHKNECHT U C, WESTHOFF P. Biogenesis and origin of thylakoid membranes [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2001, 1541: 91-101.
- [23] RAST A, HEINZ S, NICKELSEN J. Biogenesis of thylakoid membranes [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2015, 1847: 821-30.
- [24] JI J, CUI M K, ZHOU R, et al. An ATP13A1-assisted topogenesis pathway for folding multi-spanning membrane proteins [J]. *Mol Cell*, 2024, 84 (10): 1917-31.