

〔美〕 A.C. 吉斯 著

# 细胞生理学

科学出版社

## 内 容 简 介

本书从细胞的起源与进化开始,进而在详细介绍细胞结构的基础上,对细胞的各种功能诸如:细胞的物质和能量转化、细胞膜的通透性和转运过程、细胞的兴奋性和收缩性、生物节律以及细胞周期等基本生命活动,进行了广泛而深入的探讨,并侧重于阐述细胞功能的生物物理和生物化学规律性。

本版(第五版)除了保持过去几版的基本内容外,作者根据细胞生理学的新进展对许多地方作了增订和更新,是一本较新较全面的基础论著。可供细胞生物学、生理学、生物化学、生物物理学教学工作和研究工作者使用,特别是有关专业的研究生和高年级大学生阅读。

A. C. Giese  
CELL PHYSIOLOGY 5th Ed.  
W. B. Saunders Company, 1979

## 细 胞 生 理 学

〔美〕A. C. 吉斯 著

高天礼 译

责任编辑 姜梦兰

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1984年4月第一版 开本:787×1092 1/16

1984年4月第一次印刷 印张:45

印数:精1—5,250

插页:精3 平2

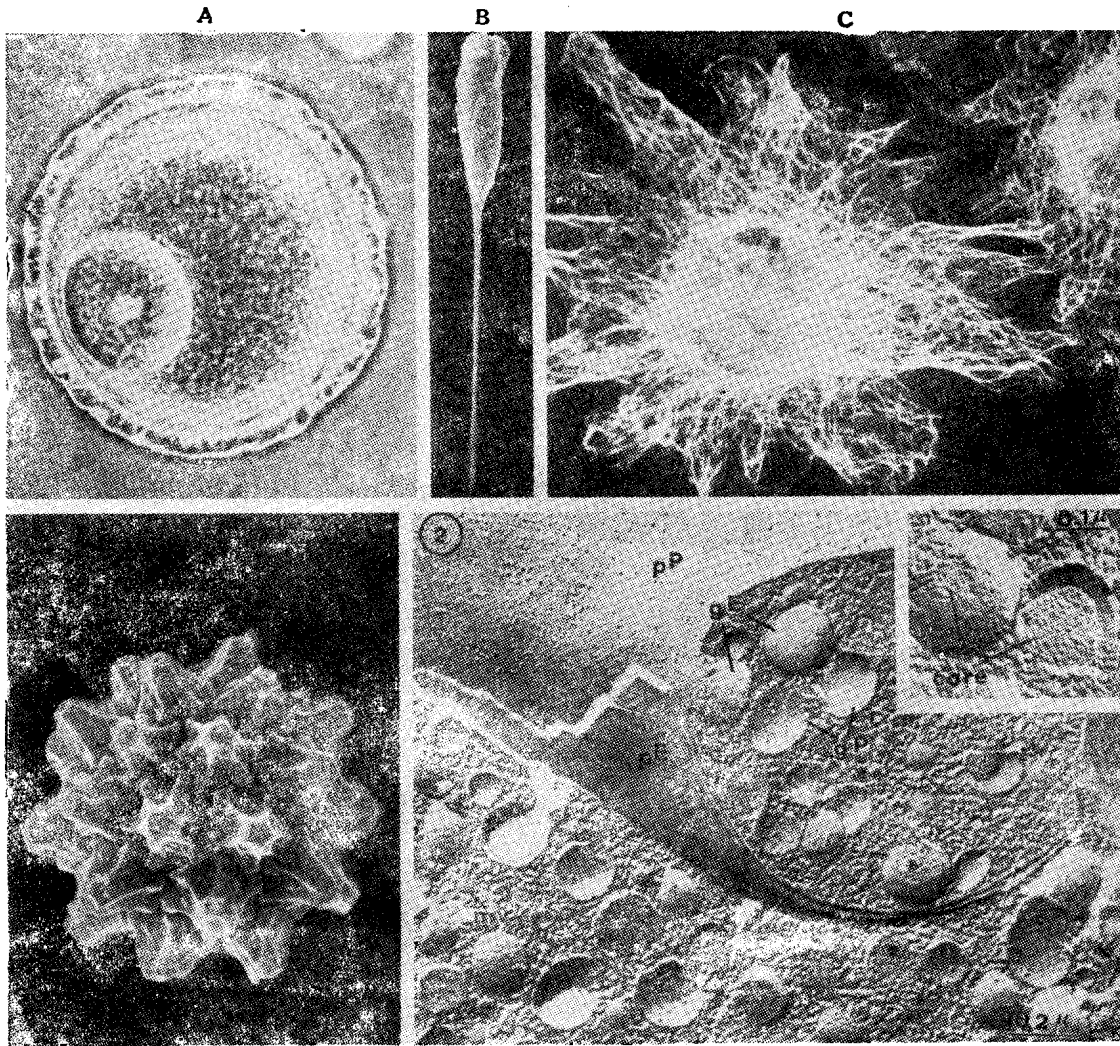
平1—2,450

字数:1,046,000

统一书号:13031·2492

本社书号:3423·13—10

定价: 布脊精装 7.90 元  
压膜平装 7.20 元



- A**, 美国西海岸海星 *Patiria miniata* 的卵。可见含核成分的胚泡, 在细胞质膜外面还可见一层厚的保护膜。(相差显微镜,  $\times 185$ , Richard Boolootian 供图)
- B**, 美国佛罗里达石鳖 *Certaozona squalida* 的精子头部, 从顶端至鞭毛附着处的长度为 8 微米。(扫描电镜照片, John Pearse 供图)
- C**, 小鼠成纤维细胞 (3-T-3) 的细胞骨架, 荧光显微镜照片, 标本细胞的微管中含有荧光免疫标记的微管蛋白。细胞体直径约为 60 微米。(Klaus Weber 和 Mary Osborn 二位博士赠图, Max Plank Institut für Biophysikalische Chemie, Göttingen, Germany. 引自 K. Weber, 1976, Cold Spring Harbor Laboratory, Book A, pp. 403—417)
- D**, 石鳖 *Cyanoplax hartwegii* 的卵 (直径约 230 微米)。在脆弱的细胞膜外包裹着华丽的外壳。(扫描电镜照片, John Pearse 供图)
- E**, 神经垂体细胞轴突的冰冻蚀刻照片 (表面观)。蚀刻断面深层膜 pP 为一轴突的原生质核, 浅层膜 pE 为另一轴突的原生质膜。在两个细胞中均可见微泡 (mv) 和大的分泌泡。分泌泡的凸面为 gE, 凹面为 gP。在右上角插图中可见分泌泡的内含物。在照片的左中部可见一个分泌泡在细胞膜上向外开口。(Theodosis, D.T., Dreifuss, J.J., and Orsi, L.: *J. Cell Biol.* 78: 542—553)

## 第五版序言

1975年住院期间,在校阅我的《生活在太阳的紫外线辐射下》一书的校样时,我构思了一个改写《细胞生理学》的新方案。我认识到,生命是在辐射的影响下发生和发展的,辐射为化学进化提供了绝大部分能量,而且一旦细胞产生之后,辐射又成为各种突变的诱因。光合有机体出现后,氧的释放使大气也发生了演变,这种演变又进而影响着生命。大气氧的增加削弱了阳光中有致死作用的短波紫外线,从而使生命有可能在浅水和陆地生活。从生命起源和进化的观点来编写细胞生理学,就可以把那些对生命关系最大的辐射效应贯穿起来加以考虑,而不是像前几版那样,孤立地讨论辐射效应。关于辐射的损伤效应,本版主要讨论了辐射对细胞分裂的影响,作为一章放在最后。根据上述观点重新组织这一版的材料,可使本书的内容更加完整协调,但这需要将第一篇和第七篇加以改写。我相信,本书在编排上的进一步完整和集中会使我的劳动得到补偿。

除了首末二篇之外,对其它各篇未作根本改动,主要是增补新内容并删去陈旧的或关系较小的材料。这样一来,一些历史性的材料和参考文献就不得不舍去,但从新的参考文献中也可以查到较早的资料。在其它课程中有详细讲解的某些主题(例如pH),在本版中或者加以删节或者归入附录,以便控制本书的篇幅不致过分庞大。

在这里我要感谢广大读者、学生以及教师们,感谢他们对本书提出宝贵意见,甚至包括那些反对意见。希望本版中决定要修改的地方会受到更多读者的欢迎。

在处理有争论的复杂问题时,我常常只提供一种解释,而不是罗列各种可能的说法。这固然有挂一漏万之弊,但总比以纷云众说来困惑学生要好些。所以我还常常要交代一句:某某问题是尚未得到定论的。为了弥补这一点,在每章之末附有专门文献,学生可在其中找到其它学说。要知道,没有一个生物现象是得到完美无缺的说明的。我们只能说,根据现有的证据和材料,某些解释可能是最为合理的。

根据我对本版内容的设想,我们将从细胞起源开始,首先讨论原核细胞的起源,然后是光合作用的进化以及真核细胞的起源。第二篇各章将对各种细胞器的性质作简要的探讨。第三篇是关于能力学的内容,包括热力学、动力学、释放能量供细胞做功的代谢途径、光合作用、生物合成及其调节。第四篇共三章,讨论的是物质通过细胞膜的转运。以后各篇分别叙述兴奋性和收缩性、细胞的节律活动、细胞的生长和分裂,以及各种因素对细胞分裂的影响。在最后一篇中,我们明确指出了污染,特别是辐射损伤对细胞的危害,这些问题关系着人类的未来。总之,正如 Claude 所指出的:“人这个有机体由于其本身的协调达到高度完善的程度,以致很容易忘记自己就是无数细胞的集合体,无数细胞的动作表现为整个人的动作。以为不需要细胞而完成整体动作,这不过是一种错觉。正是由于这无数细胞的存在,才有我们的存在,才有我们的寿命,也才有我们求生的意志,我们也才能够研究、实验和斗争”(Science 1975, p.433)。凡是能够影响细胞的因素,必然影响人体。如果人类不希望被灭绝,就应当保护细胞的环境。至于什么环境是细胞能够耐受的,什么环境是细胞不能耐受的,以及其中的道理,细胞生理学为阐明这些问题提供根据。

Arthur C. 吉斯  
于美国加州斯坦福大学

# 第一版序言

这部《细胞生理学》是根据我在斯坦福大学的讲稿编写而成。虽然某些出色的细胞生理学教本是可用的,并且涉及此领域的优秀著作也不断出现,但仍缺乏一本专门的细胞生理学简明教程。学生们在这方面不断提出的要求,应当给予满足。这样一部书的编写,应当以简练的语言和明确的大纲叙述细胞生理学的主要问题,解释它们间的相互关系,介绍它们的最新进展,同时不使初学者为细节所困惑,并且不引导他们陷入甚至专家们也不一致的争论中去。

在细胞生理学中介绍许多互相矛盾的论点,固然常使学生在判断问题时失去准绳,但许多学生趋向于无批判地接受甚至背诵教科书中叙述的一切,似乎也不甚妥当。对某些问题提供的材料有互相矛盾的地方是难免的,因此对于所有真实可靠的论点应当充分领会,但可忽略那些比较次要的分歧,这样我们就可以掌握细胞生理学的主要内容。为了帮助学生了解科学方法并培养批判的学习态度,我发现进行基本的实验和每周对争论最多的问题进行讨论,是十分有益的。希望通过本书的指引之后,能够使学生对每章末的文献进行更深入的学习和钻研。

此外,我将本书的内容主要限制在细胞水平,因为这是学生研究多细胞有机体的基础。为了避免重复,关于细胞如何组织成为有机体的问题,可单辟一门关系更加密切的课程,在半学期或一学期内讲授完毕。植物生理学、比较动物生理学、哺乳动物生理学,以及细菌生理学应当是细胞生理学的继续。

在斯坦福大学,半学期的细胞生理学是生物系学生的必修课,大多数在三年级或四年级学习。学生必须学过植物学、动物学、物理学和有机化学引论,然而他们还没有受过有关细胞生理学的严格的物理化学训练。但是,生物系几年来的教学经验证明,在基础课中开设细胞生理学,比给少数具广博基础的研究生开设效果更好。当然,如果教材内容仍然包括物理化学公式的推导或较深的讨论时,最好把它们放在附录中。这样可使这部分材料既对那些真有兴趣的学生有益,又不妨碍课程的照常进行。

我要感谢我的许多同事和助手们,他们对本书提出了许多宝贵的批评和意见。本书经校对之后,错误和遗漏仍在所难免,在观点表达方面可能仍有不当之处,在这些方面的文责当然由作者自负。学员们如能从本书获得启发和教益,则是作者的最大希望。

Arthur C. 吉斯

于美国加州斯坦福大学,1957年6月

# 目 录

引论 .....	1
附录 .....	4
引用文献 .....	5
第一篇 细胞的起源与进化	
<b>第一章 原核细胞的起源及性质</b> .....	7
起源 .....	7
原核细胞的结构 .....	9
原核细胞的化学组成 .....	10
原核细胞在结构上的变化 .....	26
类胸膜肺炎生物 (PPLO) .....	28
病毒的形态结构 .....	29
原核细胞的能量释放 .....	31
厌氧光合细菌 .....	33
<b>第二章 光合作用、固氮作用和大气进化</b> .....	36
蓝藻 .....	36
氧的毒性作用 .....	40
原核细胞的代谢 .....	41
糖酵解与氧化酶的进化 .....	42
光合真核细胞的进化 .....	43
光合作用制造的大气氧 .....	45
固氮作用 .....	46
光合作用出现前后的紫外辐射 .....	48
氮循环对臭氧层的调节作用 .....	52
臭氧对紫外辐射的影响 .....	52
多细胞有机体的细胞供氧问题 .....	53
<b>第三章 真核细胞的起源和性质</b> .....	56
真核细胞的结构 .....	59
真核细胞的起源 .....	60
细胞质基质、微丝和微管 .....	62
膜包围的细胞器 .....	64
真核细胞的大小范围及多样性 .....	64
动物细胞结构的变化 .....	65
植物细胞结构的变化 .....	66

真核细胞的化学组成 .....	67
附录 .....	76
活细胞和固定细胞的染色技术 .....	76
放射自显影术 .....	77
显微镜术 .....	78
显微电影术 .....	86
显微操纵器 .....	88
<b>第四章 细胞对各种环境的适应</b> .....	<b>89</b>
水在细胞环境中的作用 .....	89
盐类在细胞环境中的作用 .....	92
细胞对酸性和碱性环境的耐受性 .....	95
缓冲剂 .....	97
活动细胞对热的耐受性 .....	99
活动细胞对冷的耐受性 .....	102
细胞的冰冻和解冻 .....	103
休眠细胞的热耐受性 .....	105
缺氧作为限制因子 .....	105
环境因素中压力的作用 .....	106
细胞环境中辐射的作用 .....	108
原核细胞和真核细胞的适应能力 .....	109
附录 .....	109
弱酸、弱碱和水的解离 .....	109
pH 值 .....	111
用 $pK_a$ 测量弱酸的强度 .....	111
两性电解质或两性离子 .....	112
测量 pH 的方法 .....	112
电解质浓度与活度之间的关系 .....	113
弱碱及其盐组成的缓冲系统 .....	114

## 第二篇 细 胞 器

<b>第五章 内质网-高尔基体复合体</b> .....	<b>116</b>
内质网 .....	116
核糖体 .....	119
高尔基体 .....	124
溶酶体 .....	128
微体 .....	130
液泡 .....	131
各种细胞内含物 .....	133
小结 .....	133
附录 .....	134

细胞器的分离 .....	134
研究小颗粒和大分子的离心技术 .....	135
细胞器中化学物质的定位: 细胞化学 .....	138
纸层析 .....	139
聚丙烯酰胺凝胶电泳 .....	141
<b>第六章 能量转换器: 线粒体和叶绿体</b> .....	142
线粒体 .....	142
叶绿体 .....	153
淀粉体 .....	161
有色体 .....	162
小结 .....	162
<b>第七章 细胞核、染色体与基因</b> .....	164
细胞核与细胞质的关系 .....	164
细胞核的结构 .....	169
细胞核的化学 .....	172
核仁 .....	173
细胞核中 DNA 和 RNA 的定位 .....	174
重复 DNA .....	176
核 DNA 含量的物种恒定性 .....	177
染色体的分子结构 .....	177
基因的化学本质 .....	186
基因的作用 .....	190
细菌、病毒及真核细胞之间基因组的比较 .....	191
小结 .....	192
<b>第八章 细胞膜</b> .....	194
细胞表面 .....	194
细胞膜的精细结构 .....	196
细胞膜的化学组成 .....	198
细胞膜的厚度 .....	201
细胞膜的结构 .....	201
膜的不对称性 .....	205
细胞表面的膜受体 .....	205
细胞核被膜 .....	206
细胞与细胞的联接 .....	207
细胞内膜的间隔作用 .....	211
小结 .....	211

### 第三篇 细胞内物质和能量的转化

<b>第九章 细胞反应的方向: 热力学</b> .....	214
-------------------------------	-----



能量形式的变换: 能量守恒 .....	215
反应方向: 热力学第二定律 .....	216
能量储存 .....	217
能量交换与生命 .....	217
细胞内的偶联反应 .....	219
化学势 .....	220
细胞与热力学 .....	221
附录 .....	222
自由能 .....	222
熵与热力学第二定律 .....	224
质量转化为能量 .....	225
<b>第十章 细胞反应的速度: 动力学 .....</b>	<b>226</b>
活化能 .....	226
酶与活化能的降低 .....	227
酶的分类 .....	228
水解酶 .....	229
水解酶的特异性 .....	230
酶的化学本质 .....	232
水解酶的激活 .....	233
其它细胞代谢酶类 .....	234
环境因素对酶活性的影响 .....	238
酶作用的机制 .....	241
毒物对酶的抑制 .....	243
附录 .....	245
Arrhenius 方程 .....	245
Michaelis-Menten 酶动力方程 .....	246
<b>第十一章 氧化还原电位 .....</b>	<b>250</b>
电极浸入电解质测得的氧化还原电位 .....	251
有机化合物氧化还原电位的测量 .....	253
pH 对氧化还原电位的影响 .....	255
生物氧化还原系统产生的氧化还原电位 .....	256
一价和二价酶促氧化还原系统的偶联 .....	259
利用自由基的磁性检测自由基 .....	261
核磁共振 .....	264
活细胞中氧化还原电位的测定 .....	266
附录 .....	267
Peter 氧化还原公式的推导 .....	267
pH 影响氧化还原电位的公式 .....	269
<b>第十二章 细胞内能量的释放 .....</b>	<b>271</b>

氧化还原过程的本质 .....	271
氧化还原过程能量的分级释放 .....	272
细胞内的氧化还原途径 .....	272
葡萄糖的无氧分解 .....	275
葡萄糖的有氧分解 .....	278
代谢工厂 .....	281
氢和电子的传递,氧化磷酸化.....	281
供合成反应用的 NADPH 之产生: 戊糖支路.....	283
预备途径 .....	285
ATP 形成的机制 .....	286
嗜盐细菌的 ATP 感光形成 .....	287
细胞氧化终产物过氧化氢的形成 .....	287
研究中间代谢的方法 .....	288
细胞器中的酶 .....	289
细胞组成的动态性质 .....	291
附录 .....	292
物质的循环 .....	292
<b>第十三章 细胞的氧耗与生物发光</b> .....	295
细胞的氧耗 .....	295
温度对 $Q_{O_2}$ 的影响 .....	297
氧分压对 $Q_{O_2}$ 的影响 .....	299
呼吸抑制剂 .....	300
水合作用与氧耗率 .....	300
呼吸商 (R. Q.) .....	302
呼吸过程热的释放 .....	302
间接量热法 .....	302
细胞氧化发光 .....	304
附录 .....	308
测量呼吸的方法 .....	308
各种方法的相对灵敏度 .....	313
<b>第十四章 光合作用</b> .....	314
作为氧化还原反应的光合作用 .....	315
光合作用中的光反应(光化学反应) .....	315
光合单位 .....	317
光合磷酸化作用与光还原作用 .....	318
光合作用中色素的机能 .....	319
存在两个光化学反应系统的证据 .....	322
光合磷酸化和电子传递的偶联 .....	328
光合作用中的暗反应 .....	330

叶绿体是一个完整的光合作用实体 .....	333
四碳酸光合作用 .....	334
肉质植物的光合作用 .....	336
<b>第十五章 生物合成</b> .....	<b>338</b>
营养类型 .....	338
小有机分子的生物合成 .....	339
脂类的生物合成 .....	341
大分子的生物合成 .....	341
RNA 的生物合成: 转录 .....	348
RNA 指导 DNA 合成: 反转录 .....	352
mRNA、rRNA 及 tRNA 在 DNA 上的编码 .....	353
遗传密码 .....	354
蛋白质的生物合成: 翻译 .....	356
多糖的生物合成 .....	364
生物合成速率 .....	366
生物合成的变化——突变 .....	368
染色体外遗传 .....	368
复制时错误的改正和 DNA 损伤的修复 .....	369
DNA 重组体 .....	370
细胞器的形成 .....	374
<b>第十六章 细胞代谢的调节</b> .....	<b>376</b>
调节的类型 .....	376
可逆反应的质量作用 .....	377
对共同底物的竞争 .....	377
变构抑制作用和激活作用 .....	377
通过酶的共价变化实现的调节作用 .....	380
核酸合成的调节 .....	381
蛋白质合成的调节 .....	381
酶的诱导、阻遏与激活 .....	382
环腺苷一磷酸的调节作用 .....	384
借同功酶形成实现调节作用 .....	385
蛋白质降解率的调节 .....	386
间隔作用 .....	387
激素调节——细胞间调节 .....	387

#### 第四篇 横跨细胞膜的转运过程

<b>第十七章 伴有动能消耗的通透作用</b> .....	<b>390</b>
通透作用的障碍 .....	390
通透作用需要的动能 .....	390

交换性扩散 .....	392
水通量 .....	393
溶质通量 .....	400
溶质在油和水中的相对溶解度与通透性的关系 .....	401
分子直径对通透性的影响 .....	401
电离对通透性的影响 .....	403
蛋白质存在时的渗透平衡关系 .....	405
盐的拮抗作用 .....	406
麻醉剂对通透性的影响 .....	408
生理状态对通透性的影响 .....	409
不同细胞通透性的比较 .....	409
对流转运 .....	410
在流体静力压作用下液体向细胞内运动 .....	411
附录 Staverman 反射系数 .....	411
描述溶质和溶剂跨膜运动的 Kedem-Katchalsky 公式 .....	412
<b>第十八章 与代谢偶联的主动转运</b> .....	414
主动转运的能量问题 .....	415
主动转运与易化扩散的比较 .....	416
主动转运的直接测量 .....	417
主动转运的例证 .....	418
载体 .....	420
细菌的糖转运 .....	421
细菌中酶和载体的诱导 .....	423
动物细胞的糖转运 .....	424
Michaelis-Menten 公式对载体转运动力学的适用性 .....	425
环境对主动转运的影响 .....	425
主动转运的机制 .....	426
<b>第十九章 整批转运</b> .....	428
内吞作用 .....	428
吞噬作用 .....	428
吞入营养 .....	433
自体吞噬 .....	434
胞饮作用 .....	435
胞吐作用 .....	441
小结 .....	444
<b>第五篇 兴奋性与收缩性</b>	
<b>第二十章 细胞动作电位</b> .....	446
神经冲动的实质 .....	446

神经冲动的传导速度 .....	449
强度-时间关系 .....	451
神经冲动的芯线导体理论 .....	453
神经冲动的跳跃传导 .....	455
静止神经细胞的代谢 .....	456
活动神经细胞的代谢 .....	456
神经活动时的产热 .....	457
各种因素对神经细胞动作电位的影响 .....	458
肌肉纤维的动作电位 .....	459
植物可兴奋细胞的动作电位 .....	460
附录 .....	462
动作电位的表面记录 .....	462
<b>第二十一章 动作电位的产生、传播与传递</b> .....	464
跨膜静息电位 .....	464
可传播动作电位的起源 .....	471
关于动作电位传播的理论 .....	473
感觉神经纤维的动作电位 .....	476
动作电位的突触传递 .....	478
<b>第二十二章 收缩性</b> .....	485
非肌肉运动 .....	485
肌肉运动 .....	493
疲劳 .....	506
肌肉细胞的发育 .....	508
<b>第二十三章 收缩性的化学基础</b> .....	509
肌纤维中分子定向排列的证据 .....	509
肌肉细胞的结构蛋白 .....	514
肌动球蛋白 .....	518
肌肉收缩的能源 .....	520
肌肉收缩的滑丝机制 .....	522
肌肉收缩中功与热的关系 .....	524
肌肉收缩的激活 .....	527
肌肉细胞的舒张 .....	529
非肌肉细胞收缩的机制 .....	530
非肌肉细胞收缩小结 .....	536

## 第六篇 生物节律

<b>第二十四章 细胞的时间程序</b> .....	539
近昼夜节律 .....	540
单细胞有机体的近昼夜节律 .....	541

多细胞有机体的近昼夜节律 .....	546
近昼夜节律的同步化 .....	547
潮汐节律 .....	550
季节性近年节律 .....	550
多细胞植物的近年节律: 光周期性 .....	551
多细胞动物的近年节律: 光周期性 .....	553
调节近年节律的非光因素 .....	555

## 第七篇 细胞周期

<b>第二十五章 正常和异常细胞的生长</b> .....	558
单细胞生长的研究 .....	558
细胞生长率的测定 .....	561
细胞的生活周期 .....	562
组织培养条件下的细胞生长 .....	565
细胞衰老 .....	566
癌细胞的生长 .....	567
肿瘤的血管生成作用 .....	572
细胞形状与大小的调节 .....	572
不平衡生长 .....	574
生长的调节 .....	575
<b>第二十六章 细胞分裂</b> .....	576
细胞周期的时程 .....	576
同步的细胞分裂 .....	579
细胞分裂同步法 .....	580
真核细胞周期中 DNA 的合成 .....	584
原核细胞周期中 DNA 的合成 .....	584
细胞周期中 RNA 的合成 .....	585
细胞周期中蛋白质的合成 .....	586
细胞分裂的能源 .....	587
细胞分裂的始动 .....	589
动物细胞的胞质分裂 .....	593
植物细胞和细菌的胞质分裂 .....	595
胞质分裂过程细胞表面的变化 .....	597
小结 .....	599
<b>第二十七章 细胞分裂的加速、延迟和阻断</b> .....	601
细胞分裂的加速 .....	601
细胞分裂的延迟 .....	602
阻断细胞分裂的方法 .....	604
地球上辐射负荷的增加对生命的威胁 .....	613

引用文献与一般文献 .....619  
索引 .....665

# 引 论

地球在诞生的时候,不论其起源如何,在地球上还不可能有生命,也不可能有细胞。近代对于地球的起源,一般有如下的设想。“大约46亿年前,在我们盘旋运动的银河系中,一团由气体和尘埃构成的星云,从遥远处沿银河系的一条臂运动,在穿过星际空间的过程发生收缩。于是星云萎陷,旋转得更快,形成一个圆盘。到了一定阶段,圆盘中心变成一个巨大而致密的实体,由于核燃料的燃烧而温度很高。这样,从星云演变为一颗恒星,就是太阳。又到了一定阶段,环绕太阳的尘埃颗粒不断凝聚增大,形成了沿定轨道绕太阳转的行星和沿定轨道绕某些行星转的卫星”(Cameron, 1975)。地球就是太阳系的一个行星,它有一个卫星,就是月亮。

早期的地球如果有大气的话,也会类似太阳的大气,富有氢和氦,以及现在已成为“稀有”的氩、氖、氦、氙。由于地球的引力场不足以滞留它们,这些气体大部分丧失。后来,次级大气出现了。其来源虽有一些假说加以推测,看来很可能是地球内部经火山和喷气口排出的气体,还有放射性衰变和岩石崩解的气体产物。

关于地球次级大气的确切组成,尚无一致意见,但至少含有相当量的水蒸气,正如现在从地下排出的气体含有水蒸气一样。那时的大气中,如果有分子氧的话,也为量甚少。至于其它气体,可能有氮、硫化氢、二氧化碳、氢,还可能有甲烷、氨及少量氰化氢。大部分二氧化碳不论其起源如何,后来被固定在沉积的岩石中。当时,由于水吸收穿透大气层的短波紫外辐射后发生光解作用,产生少量的氧气。水的光解是一个自我限制反应,因为当氧气积累到相当于现在大气氧的万分之一的水平时,光解水的短波紫外线就要被氧吸收。因此氧的积累不能靠这种机制实现。然而,对于水的光解发生自我限制时氧的确切含量究竟如何,还意见分歧。多数意见认为,只有当进行光合作用的有机体将氧从水中释放出来的时候,氧的积累才突破了紫外线光解水的低水平。(参阅第二章)

地球早期大气中氧的缺乏,对生命的演化是关键性的条件。由于没有氧(臭氧由它形成)吸收短波紫外线,因此就有大量的光化学活性强的紫外辐射到达地球表面,穿透到水里诱发有机化合物的合成。此外,由于缺氧,在紫外线照射下由无机的前体形成的原始有机化合物就不会被氧化。这些有机化合物就会存留下来,而成为以后进一步合成的前体。

由于水在地球表面的聚积,就形成了池塘与溪流,进而汇入盆地,就形成了海洋。水流入大海时,冲刷了可溶性的矿物质。在这些矿物质中,有一些是溶解较差的,某些具有催化活性。这样,海水中就变得富有钠和镁,而含钾、钙较少。在海水中可能靠二氧化碳形成缓冲系统,维持一个略高于中性的酸度。在当时来说,这可能是一种主要的环境缓冲系统。空气中的其它气体也溶解于海水中。

在上述条件下,生命起源的生化进化阶段开始了。在这个阶段,产生了大量的多种多样的为构成生命所特有的有机化合物。人们可能会问,在那种原始的地球上构成细胞的



化学物质难道就都出现了么？对于这个问题，Wald (1954, 49 页) 的回答是再清楚不过了：“在某种意义上说，有机体不断向我们指明，什么样的有机反应和产物是可能的。我们能够断言，只要有时间，所有这些都必然要发生。在有机体中已经找到的每一种物质，它在地球上的出现都有一定的机率。因此，只要给予时间，这些物质就会自然而然地产生于地球之上”。可以推测，地壳中出现生命的化石证据之前 12 亿年当中，为这种化学进化过程提供了充裕的时间。陨石的放射性衰变测量证明，地球的年龄大约 46 亿年，已经发现的最早的化石年龄约 34 亿年。当然，对于这种推测可能会有异议。

紫外辐射、来自空间的电离辐射、放射性衰变、闪电、撞击以及热辐射等，都是诱发生化合成的能源 (Ponnamperuma, 1968)。其中，紫外辐射可能是最主要的能源 (图 A)。尽管地球原始大气中的还原型化合物吸收短波紫外线 (甲烷: 小于 150 纤米, 水: 170 纤米, 氨: 小于 220 纤米), 但是仍然有足够量的短波紫外线能够穿过大气, 为各种有机合成提供能量。

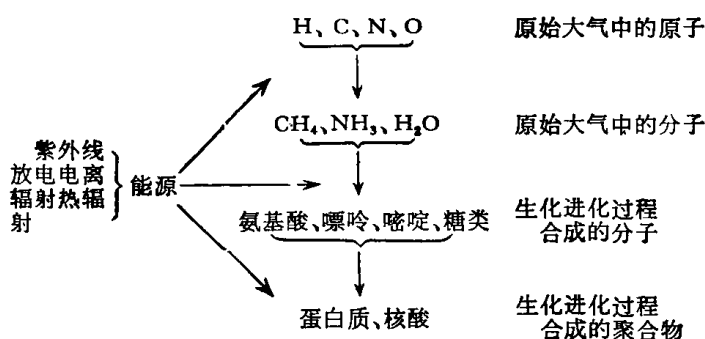


图 A\* 化学进化: 原始大气的气体成分, 以及在原始地球上可能合成的有机化合物。(引自 Young and Ponnamperuma, 1964: Early Evolution of Life)

应用紫外辐射、电离辐射、放电以及热辐射, 研究者们已能在实验室合成各种糖类、氨基酸、多肽、类蛋白、核酸所特有的碱基、卟啉 (可做催化剂的重要化合物), 以及脂类 (Gabel 和 Ponnamperuma, 1972; Fox 和 Dose, 1977; Calvin, 1975)。Calvin 和 Calvin (1964) 认为, “不但现代有机体的组成单位可以通过非生物过程产生; 而且为一切有机体所使用的基本的‘能量货币’ (即 ATP), 也能够通过类似的过程, 即由原始能源 (电离辐射和光) 的非生命转化而形成”。

由于原始地球上没有生命, 有机化合物的分解应当是很慢的, 因为在一个无生命的而且几乎是无氧的行星上, 这些有机化合物不会受到有机体和氧化的作用。这样一来, 各种有机的化学物质就可能存在很长时期。据 Oparin (1924) 的推测, 这样的化合物在水环境中可能聚集成为一种有机的“浓稠物”。一旦有了氨基酸的聚合物 (多肽), 以及核酸的亚单位 (核苷酸) 的聚合物, 再加上高能磷酸盐和某些催化剂 (由卟啉与金属离子构成), 那么大量的生命机器就能够存在了。这一点是完全可能的, 因为细胞中蛋白质和核酸的三维结构是这些分子最稳定的状态, 只要多肽和多核苷酸这些初级骨架能大量供应, 就可自动合成蛋白质和核酸。有许多实验证明, 甚至像细胞膜这样的结构, 也能用提取的脂类和蛋白质重新构成, 因为膜结构是这些化合物的最稳定状态。这些见解还不足以解决一个

\* 原著此图不够明确, 译本略加修改。——译者注