

К. С. ТРИНЧЕР

БИОЛОГИЯ И ИНФОРМАЦИЯ

ЭЛЕМЕНТЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ТЕРМОДИНАМИКИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Исследуя биологические явления термодинамическим методом, автор выявляет физическую особенность, лежащую в основе всех функций организма. Эта особенность принципиально отличает живую материю от неживой и, поэтому, не может быть моделирована кибернетическими устройствами. В монографии показано, что внутриклеточная вода находится в состоянии термолабильности. Это состояние характеризуется непрерывными фазовыми переходами, встречающимися только в живой природе. Автор подходит к обоснованию главных биологических закономерностей — «закона биологической адаптации» и «закона накопления информации».

В это издание книги добавлены три главы, в которых рассматриваются значения параметров температуры и времени в физической характеристике живой системы, структура живой системы, а также вопрос, можно ли искусственно создать живое.

Монография рассчитана на широкий круг биологов, биофизиков, физиков, кибернетиков, философов, научных работников, аспирантов и студентов соответствующего профиля.

К. С. Тринчер — старший научный сотрудник Института биологической физики АН СССР. Разработал дипломную теорию диэлектрической структуры клетки. Опубликовал серию работ по биологической термодинамике. В его монографии «Теплообразовательная функция и щелочность реакции легочной ткани» (Изд-во АН СССР, 1960) показано наличие новой функции теплокровного организма: теплообразовательной функции легких в условиях холода и гипоксии.

К. С. Тринчер

БИОЛОГИЯ
И
ИНФОРМАЦИЯ

Элементы биологической
термодинамики

*Издание второе, переработанное
и дополненное*

№ 1067

Ф-30



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1965

Первое издание монографии вызвало большой интерес как в Советском Союзе, так и за рубежом.

Во втором издании книга значительно расширена; в нее включены три новые главы: *Глава III* — Значение параметров температуры и времени в физической характеристике живой системы; *Глава X* — Структура живой системы (Геометрическая и диэлектрическая структура безъядерного эритроцита); *Глава XII* — Можно ли искусственно создать живое?

Кроме того, имеется несколько изменений и добавлений к главам I и XI. Остальная часть монографии без существенных изменений.

Ответственный редактор
член-корреспондент АМН СССР, профессор
Н. А. Вернштейн

Предлагаемый труд по биологической термодинамике носит во многом поисковый характер, который, по мнению автора, должен стимулировать дальнейшие исследования физических законов живой природы. В этих исследованиях, по-видимому, будут участвовать биологи, физики, математики и кибернетики. В работе делается попытка на современном уровне науки сформулировать термодинамические закономерности, управляющие существованием и развитием живых организмов. Для выражения на языке термодинамики материальных, конкретных, экстроспективных свойств живого необходимо было ввести новые понятия.

В работе автору была оказана неоценимая помощь со стороны многих ученых.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность за благожелательную критику и действенную помощь члену-корреспонденту Академии наук СССР, проф. А. М. Кузину, доктору философских наук, проф. математики, академику Чехословацкой Академии наук Э. Я. Кольману, члену-корреспонденту Академии медицинских наук СССР, проф. Н. А. Бернштейну, доктору философских наук, проф. А. Г. Спиркину, всем товарищам сектора философских вопросов естествознания Института философии Академии наук СССР, участвовавшим в обсуждении рукописи во главе с академиком Академии наук УССР М. Я. Омельяновским и кандидатом философских наук Ю. В. Сачковым.

Автору хочется особенно отметить ту товарищескую и неоценимую помощь, которая была ему оказана со стороны кандидата физико-математических наук В. Ю. Урбаха, кандидата биологических наук Е. Г. Плышевой и кандидата химических наук П. Г. Кузнецова, которым автор выражает глубокую благодарность и признательность.

К. С. Тринчер

«...Im Anfang war die Tat».
Goethe, «Faust»,

Мы переживаем в настоящее время огромные сдвиги во всей широкой совокупности наук о жизни. С одной стороны, эти сдвиги характеризуются тесным сближением, почти слиянием между собою всех ветвей биологии, рассматривавшихся ранее как самостоятельные дисциплины. С другой стороны, весь биологический комплекс обогащается методически и методологически, впитывая в себя и используя в невиданной мере все достигнутое к настоящему моменту науками о неживой природе. Выразительный шаг в этом направлении представляет книга К. С. Тринчера, вводящая в обсуждаемый комплекс понятия и теоремы термодинамики; это — смелое начинание, поскольку автор почти не имеет предшественников в избранном им направлении, и книга печатается в порядке обсуждения.

С того времени, когда Карно дал свой классический анализ термодинамического цикла, а Клаузиус и Больцман смогли подвергнуть его математическому обобщению, привлекая для этой цели теорию вероятностей, стало бесспорным, что энергия нуждается (по меньшей мере) в двух характеристиках, не сводимых одна к другой. Этими характеристиками являются: 1) количество энергии и 2) ее качество или ценность; обе характеристики дали начало обоим главным мировым законам учения об энергии. Первый установил неизменяемость количества энергии, второй — неизбежность ее обесценения в изолированных системах.

Собственно говоря, только второй закон термодинамики прочно вводит в характеристику явлений фактор времени или направленной последовательности событий. Только с его установлением приобретает строгий смысл и понятие причинности, поскольку причина обязана предшествовать во времени следствию и не может служить причиной явления, отделенного от нее действительным значением интервала Минковского

$$\sqrt{x^2 + y^2 + z^2 - c^2 t^2},$$

В такой формулировке принцип причинности не знает исключений и является необходимым; оставалось невыясненным, явля-

ется ли он также достаточным во всех случаях. Можно утверждать, что долго державшаяся неясность в этом вопросе очень сильно задержала развитие теоретической биологии.

Как я попытался обосновать в другом месте, полная научная характеристика процессов, совершающихся в природе, оказалась для всех наук, достигших количественной зрелости, целиком уместяющейся в ответы на два вопроса: 1) **как** происходит явление и 2) **почему** оно происходит. Для всех наук о неживой природе эти два кардинальных вопроса во всяком случае оказались и необходимыми, и достаточными.

Тот факт, что еще в течение всего XIX века, ознаменовавшегося таким великолепным расцветом наук о неживой природе, биология продолжала упорно не поддаваться теоретизации и математическому моделированию, до недавнего времени не находил для себя объяснений. Ссылки на обилие привходящих переменных, на неповторимость экспериментов при строгих *ceteris paribus*, на сложность причинно-следственных отношений в системах и т. п. были явно непринципиальными, как и вообще всякие попытки мотивировать в категориях количества то, что требует признания и учета нового качества. Но то обстоятельство, что признание за живыми системами нового качества по сравнению с неживой природой, казалось, неизбежно толкало теорию в объятия витализма, стояло перед биологами-материалистами как непреходимый барьер. (Наше время показало, что даже в области ядерной физики нет непреходимых барьеров, в данном примере — энергетических).

Всю первую половину нашего столетия стихийно созревала, однако, мысль о важнейшем качестве, наблюдаемом как на всех живых системах, так и на искусственных устройствах, создававшихся человеком для усиления своей власти над природой, и в то же время категорически отсутствующем в каких бы то ни было неживых и не построенных человеком объектах. Этим качеством была **целесообразность** (иначе можно называть его целенаправленностью, целеустремленностью и т. п.). Получилась курьезная антиномия: если признание правомерности для биологии, понятия цели или вопроса «для чего», казалось нашим научным предшественникам неизбежным впадением в идеалистический витализм, то неменьшим методологическим грехом представлялось им приписывание целенаправленности неживой природе; это уже грозило фидеизмом. Таким образом, от принципиальной качественной грани между живой и неживой природой все равно никак нельзя было уйти.

Может быть, именно кибернетике, подвергнувшей успешному сравнительному анализу искусственные целенаправленные устройства и живые организмы, круг биологических наук в наибольшей мере обязан преодолением «барьера» целесообразности без схода с позиций материализма.

Это преодоление, как подробнее скажем ниже, основывается на главнейших понятиях теории информации: понятиях кодированной модели и программирования.

Так или иначе, сейчас уже можно с уверенностью сказать, что прибавление к классическим вопросам «как» и «почему» третьего равноправного члена — «для чего» поставило, наконец, биологию на прочный научный фундамент.

Для биологов XIX века представлялось немислимым, чтобы действие или следствие направлялось чем-то, что должно наступить в его результате, т. е., по сути дела, чтобы причина явления или процесса находилась в будущем относительно этого явления. Но тот же упомянутый выше сравнительный анализ живых систем и целесообразных автоматов показал с полной ясностью, что если цель сама по себе еще не существует, относясь к будущему и потому не имея права быть причиной чего бы то ни было в настоящем, то существует и разрабатывается заранее **кодовая модель** этой цели, которая предшествует целенаправленному действию и не содержит никаких отводов против права служить его причиной.

Заметим, что в предшествующем периоде развития научной физиологии и биологии, в течение всего XIX века, такие установленные к нашему времени факты, как кодированные отображения информационного материала, как первичные, так и активно рекомбинированные нервной системой, были еще совершенно неизвестны. Поэтому большинство таких понятий, как задача или цель предстоящего действия в потребном для организма направлении, считалось неотъемлемой принадлежностью психологии. Считалось, что код программы, направленной к оптимизации тех или иных условий существования организма, мыслим не иначе, как в условиях высокоразвитого сознания, обладающего всеми возможностями для формулирования очередных задач и целей действия. Материалисты, таким образом, стояли перед альтернативой: либо допустить наличие развитой психики и сознания у дождевого червя, медузы или дерева (это, разумеется, отвергалось как явный абсурд), либо считать, что ни одно из понятий обсуждаемой здесь категории вообще не приложимо к подавляющему большинству животных, а тем более растительных видов. Свободно чувствовал себя в этой области только витализм, ничем не обоснованные гипотезы которого позволяли двигаться как угодно далеко в направлении чистого финализма.

Обнаруженные в наши дни возможности организмов по линии построения и комбинирования ими разнообразнейших материальных кодов, пригодных для отображения всех бесчисленных форм активности и экстраполяции будущего, начиная с простых тропизмов и кончая сложнейшими видами направленного воздействия на окружающий мир, позволяют нам теперь говорить о целенаправленности или целеустремленности в активности любого орга-

низма, может быть начиная уже с одноклеточных, нимало не рискуя соскользнуть в финализм. Накапливаемый сейчас фактический материал из области сравнительной физиологии говорит о таком не предполагавшемся никогда раньше разнообразии материальных субстратов регуляционных кодов и самих форм и принципов кодирования, в котором осознаваемые и вербализованные психические коды человеческого мозга занимают лишь место одной из частных, хотя и наиболее высокоразвитых форм.

Понятие **программы** действия, закладываемой в автомат или вырабатываемой живым организмом для прокладки пути к требуемой цели, включает в себя даже филологически предрешение или предвидение чего-то, относящегося к будущему. Термин программа (Про + γράμμα = предначертание) прямо подчеркивает, что речь идет не о самом предстоящем событии, а об его описании **чертами** соответствующего кода.

В нескольких предыдущих работах я проанализировал, в меру своего умения, как оформляется двойственная модель вероятного и потребного организму будущего применительно к его действию, какими свойствами, по-видимому, обладает программа предпринимаемого действия и что можно высказать сейчас о взаимоотношениях такой кодированной программы с подчиненными низовыми инстанциями управления двигательными актами¹. Как о наиболее важных чертах программирования действий, напомним здесь 1) об **активности**, пронизывающей собою как программирование действия, так и само действие, и 2) о неукоснительно наблюдающемся во всех программах этой группы свойстве **обобщенности** в результате активного же внутреннего процесса, свойстве, ведущем к тому, что программа спускается к низовым органам действия всегда в матрицированной форме, по принципу «если — то», $l_i \leftrightarrow m_{ij}$. Естественно поэтому стремление многих кибернетиков использовать здесь для математического анализа явлений **теорию игр**.

В настоящей вступительной статье я сделаю попытку анализа той же категории явлений активности в применении к **проблемам развития**, которым посвящена и вся настоящая книга К. С. Триячера.

Автор книги смог показать с полной убедительностью, что так называемая «теорема Пригожина»², гласящая, что «открытая термодинамическая система, приближающаяся к устойчиво-стационарному состоянию, изменяется во времени всегда в направ-

¹ Н. Бернштейн. См. статьи в журналах: «Вопросы психологии», 1957; «Проблемы кибернетики», вып. 6, 1961; «Вопросы философии», № 6, 1961, и № 8, 1962. И. М. Гельфанд, В. С. Гурффинкель и М. Л. Цетлин. См. статью в сб. «Биологические аспекты кибернетики». Изд-во АН СССР, 1962.

² И. Пригожин. Введение в термодинамику необратимых процессов. ИЛ, 1960.

лении, которое обуславливается ослаблением термодинамической силы $[X_i]$ », безусловно, не приложима к эмбриогенетическому периоду развития организма, поскольку в этом периоде дифференциации и структурирования организма от оплодотворенной яйцеклетки до рождения жизнеспособной особи происходит непрерывное нарастание удельного производства энтропии. Ускоренное возрастание энтропии в непосредственном окружении организма в этом периоде непосредственно связано и, по-видимому, прямо обусловлено интенсивным возрастанием отрицательной энтропии или негэнтропии в самом организме, являющейся мерилем усложнения его структуры, его прогрессирующей дифференциации, наконец (что сводится к тому же самому) его движения в сторону все уменьшающейся вероятности состояния.

Опираясь на так называемый биогенетический закон Геккеля и отмечая, что «эмбриональное развитие наиболее высокоразвитого организма — теплокровного животного — является как бы чрезвычайно укороченным повторением всей предыдущей эволюции животного мира» (стр. 36), автор считает возможным заключить, что непригодность теоремы Пригожина к эмбриогенезу говорит также о ее неприменимости к филогенетической эволюции в качестве показателя направления биологического прогресса («мегаэволюции»). Термодинамическому анализу этого последнего процесса, которому автор посвящает II главу своей книги, мы не будем здесь следовать и лишь попытаемся в немногих абзацах подкрепить его выводы с несколько иной стороны.

Прежде всего нужно отметить здесь существенное смысловое различие между тесно связанными понятиями *негэнтропии* и *информации*. Можно сказать, что, относясь в конечном счете к одним и тем же объектам, они характеризуют в них меру (негэнтропия) и содержание (информация). Два объекта могут быть приравнены друг к другу в отношении количества заключающейся в том и другом негэнтропии, в то же время эти объекты могут существенно различаться между собой в отношении информационного содержания. Можно выбрать, например, два вида растений, равных между собой в смысле меры их структурной «противо-вероятности», но из оплодотворенной завязи одного неизбежно и с высокой мерой биологической активности разовьется фиалка, а из другого — ландыш. Здесь существенно, что информация как фактор развития necessarily подразумевает материализованную программу, а эта последняя требует определенного кода, который только и является устойчивым ключом как сохранения вида, так и направленного развития.

Заслуживает внимания, что целенаправленность, программированная активность эволюции вида отнюдь не является необходимым и изначальным условием эволюции. Наоборот, элементарные механизмы дарвиновского «survival of the fittest» на основе флюктуационных наследуемых мутаций не требуют ни целена-

правленности, ни активного предпрограммирования. Конкуренция борется мутантов может быть (в простейших случаях, конечно) целиком смоделирована автоматическим механизмом, довольно несложным в принципе. Такую модель для более сложных случаев пытался в свое время построить Vito Volterra; ниже я покажу в немногих словах, как строится подобная модель для наиболее

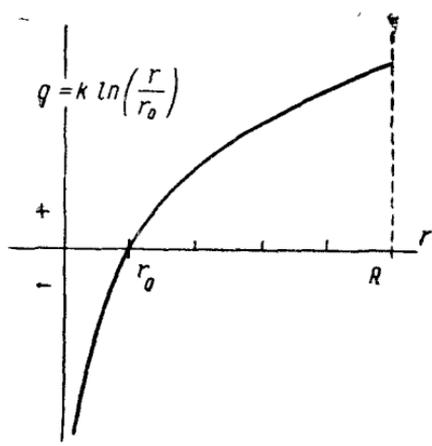


Рис. 1. Кривая экспонента размножения q в функции от рациона r

Пусть имеется территория, обладающая депо питательной материи стабильной емкости D и обитаемая некоторым однородным штаммом переменной численности N и переменного же значения экспонента размножения q . Рацион питания, приходящийся на одну особь, обозначим $r = \frac{D}{N}$. Примем также (рис. 1), что экспонент размножения q , т. е. показатель темпа процентного роста поголовья, связан с рационом r зависимостью $q = k \ln\left(\frac{r}{r_0}\right)$.

Какова бы ни была первоначальная численность поголовья, до того момента, пока $\frac{D}{N} \geq R$, т. е. пока на долю каждой особи приходится количество пищи, большее, нежели максимум R , какой она может поглотить, имеет место экспоненциальный рост поголовья с максимальным возможным для него темпом $q = Q$, т. е. $N = N_0 e^{Qt}$ (или, если значение экспонента как-либо флуктуирует,

$$N = N_0 e^{\int_0^t q dt}.$$

Когда N достигло значения $N = \frac{D}{R}$, дальнейший его рост сопровождается соответственным убыванием рациона r , а следова-

схематизированных условий. Область эволюции посредством «survival of the fittest» оказалась одним из немногих счастливых сторон теории развития, доступных моделированию без привлечения вопроса «для чего», может быть, именно поэтому она поддалась в руках гениального Дарвина убедительной теоретизации уже сто лет назад. В дальнейшем последователи Дарвина совершили ошибку, когда они попытались эту эволюцию через автоматику трактовать и как единственный механизм эволюции. А он не был ни единственным, ни даже важнейшим.

тельно, и темпа размножения $q = k \ln\left(\frac{r}{r_0}\right)$. В какой-то момент будет достигнуто такое значение $r = r_0$, при котором имеет место $q = 0$, т. е. положение steady state, когда численность штамма будет стабилизирована. Интервал от R до r_0 (рис. 1) мы обозначим как конкурентный интервал. область значений $0 \leq r < r_0$ — как интервал вымирания.

Предположим теперь, что у какой-то весьма малой дробной части ε поголовья N возникла случайная положительная мутация, выражающаяся в возможности для мутантов захвата в конкурентном поле рационах r_m , больших, чем стабилизированное r_0 , так что $r_m = r_0 + \Delta r$. Горсточка $N\varepsilon$ мутантов захватит тогда для себя $N\varepsilon r_m$ продукта, оставляя на долю $N(1 - \varepsilon)$ особей старого типа $D - N\varepsilon r_m$ продукта. Вспомнив, что $D = Nr_0$, находим, что на одну особь старого типа теперь придется рацион

$$r_c = \frac{N(r_0 - \varepsilon r_m)}{N(1 - \varepsilon)} = \frac{Nr_0(1 - \varepsilon) - N\varepsilon \Delta r}{N(1 - \varepsilon)} = r_0 - \frac{\varepsilon \Delta r}{1 - \varepsilon},$$

т. е. меньший, чем r_0 . В результате (рис. 2), как бы мал ни был в первый момент процент плюс-мутантов ε , они 1) увеличат свой экспонент размножения q , сместив r_m вправо от границы r_0 , и 2) сместят рацион старого типа r_c левее границы стабилизации r_0 , т. е. в интервал, где убывание уже не компенсируется рождаемостью. Не трудно увидеть, что процесс совершается далее лавинообразно, завершаясь неизбежным полным сходом со сцены «морально-устаревшего» домутантного типа. В зависимости от привходящих параметров (прежде всего от скорости откликаемости экспонента размножения q на смещение рациона r) процесс сможет принять колебательную форму синусоиды сперва возрастающей, а затем затухающей амплитуды (случай, анализировавшийся Вольтерра). Место мутантов могло бы также занять, не меняя сущности процесса вытеснения, пришлое племя, обладающее положительным значением Δr по сравнению с прежним племенем — владельцем поля. Предоставим желающим закончить выкладки построением получающегося здесь дифференциального уравнения с его немногочисленными вариантами.

Для нас сейчас важно другое. Из приведенного разбора ясно видно, что «survival», выживание лучше приспособленных плюс-мутантов, ни в какой мере и ни на каком этапе не является задачей или активно преследуемой целью. Здесь оно — не более, как автоматически наступающий результат, неизбежный везде, где steady state имеет характер неустойчивого равновесия. Мутировавшая форма, естественно, оставляет за собой питательное поле и возможность дальнейшего размножения, в то время как подавленная просто выбывает из игры.

Очевидно, таким образом, что эволюционные смещения, опирающиеся на случайные, флюктуационные плюс-мутации (минус-

мутанты при малом ε , естественно, подавляются еще раньше, чем ε сможет достичь конкурентно способной величины), на любом этапе истории развития могут представлять собою не более чем случайные эпизоды, своего рода лотерею, информативное содержание которой недалеко от нуля. Поэтому нельзя не увидеть

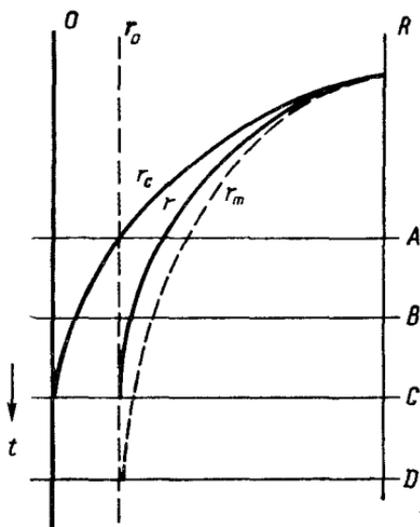


Рис. 2. Схематические кривые изменений рациона r во времени в условиях текстового примера

r_0 — рацион стабилизации; r — кривая при однородном штамме; r_c и r_m — кривые рационов старотипных и плюс-мутантных индивидов; A — старотипное племя отесняется мутантами за уровень стабилизации; B — однородный штамм асимптотически приближается к стабилизации; C — однородный штамм достиг *steady state*; он же, став старотипным, отеснен до полного вымирания; D — штамм мутантов достиг *steady state*

Нельзя не уделить самого пристального внимания той диалектической характеристике, какая дается К. С. Тринчером для протекания жизненных процессов в живой системе (клетке) и вытекает из термодинамического анализа этих процессов (стр. 79). Извлекая необходимую ей рабочую энергию из химических превращений освоенных питательных веществ, живая система имеет возможность сохранения и восстановления хаотически возникающих тепловых деструкций благодаря катализу. Катализаторы — по мысли автора, это активные белковые элементы струк-

в необъятной массе фактов направленного, программированного развития, предъявляемых нам биологией, существенного скачка по качеству. Это есть явление, не сводимое на сумму мутаций, случайно возникающих и пассивно закрепляющихся на жизненном поле. Нет сомнения, что механизмы закрепления плюс-мутаций участвуют, вносят свою долю в эволюционные процессы; но важно то, что факторы чистой случайности прочно заменены в эволюции факторами **активного программирования** и борьбы за выживание этой программы. В этом фазисе эволюционного структурирования неослабевающих прирост негэнтропии переходит из-под власти нереального Максвелловского демона — сортировщика частиц в ведение тех глубоких и качественно особых молекулярных законов (еще далеко не познанных), которые управляют и созданием программных кодов в цепочечных молекулах, и приданием этим последним способности к точному прочтению этих кодов.

туры — обуславливают протекание как деструктивных, энерго-снабжающих, так и направленных реконструктивных процессов при тех низких температурах существования, при которых полностью сохраняется термолабильный характер живой системы. И если (прибавлю здесь от себя) в периоды стабильного существования зрелого организма возможно в какой-то мере рассматривать упомянутые процессы как динамически сбалансированные между собой по типу единства противоположностей, то на протяжении периодов развития и дифференциации структур организма заведомо должны преобладать в количественном аспекте производство негентропии (что и аргументируется автором), а в качественном аспекте — активная борьба организма за реализацию матрицированной программы его развития и становления.

Матричная форма программы, которая упрощенно и в применении к какому-либо одиночному элементу могла бы быть изображена в виде

	l_1	$l_2 \dots$	$l_i \dots$
y_1	m_{11}	$m_{21} \dots$	$m_{i1} \dots$
y_2	m_{21}	$m_{22} \dots$	$m_{i2} \dots$
⋮			
y_j	m_{1j}	$m_{2j} \dots$	$m_{ij} \dots$
⋮			
⋮			

несомненно, доминирует в программах морфогенетического развития, как я пытался обосновать уже раньше¹. Она проявляется в отчетливом разделении признаков и характеристик на категории, которые были обозначены там как существенные и несущественные. Программа морфогенеза любого индивида всегда создает для последнего широкую возможность варьирования по несущественным (преимущественно количественным) характеристикам, придавая в зависимости от воздействующих условий l_i требуемому существенному признаку y_j те или другие несущественные признаковые черты посредством приспособительных поисковых механизмов m_{ij} . Найти для явлений этой области адекватный математический, моделирующий язык — задача самого близкого будущего.

Один из моих ученых друзей, когда у нас зашел с ним разговор о причинах трудностей или «болезней роста», несомненно, прогрессирующего научного симбиоза между математиками и биологами, выразился об этом так: «Биологи, — сказал он, — пони-

¹ См., например, сборник «Философские вопросы физиологии высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 1963.

мают, но не умеют; математики умеют, но не понимают». Может быть, применительно к прошлому, он был и прав; но, к счастью, уже миновало то время, когда математики уверенно считали себя достаточно вооруженными для того, чтобы сразу, с места, вступить в бой с коренными проблемами биологии. Сейчас делается все более ясным, что математический аппарат, разработанный для изображения и анализа физических и химических явлений и великолепно справлявшийся с проблематикой наук о неживой природе, нуждается в глубокой доработке и обновлении для того, чтобы овладеть также и проблемами жизни. Есть все основания ожидать, что это совершится уже в недалеком будущем.

Профессор, доктор медицинских наук
член-корреспондент АМН СССР *И. А. Бернштейн*

ВВЕДЕНИЕ

При интерпретации биологических явлений мы исходим из положения о принципиальной познаваемости мира, характеризующегося одновременно единством, изменчивостью и бесконечным разнообразием проявления бытия, в том числе и бытия живых систем.

В настоящее время у ряда биологов сложилось мнение, что любая функция живой системы, как бы сложна она ни была, принципиально может быть моделирована с неограниченной точностью. Специфичность живой системы, отличающая ее от неживой материи, по их представлениям состоит только в специфичности субстрата жизни — белков, нуклеиновых кислот, комплексных органических соединений, т. е. веществ, возникновение которых связано со специфической эволюцией материи. Что касается функций биополимеров в их совокупном взаимодействии, то они якобы могут быть сведены с неограниченной точностью к физико-химическим закономерностям и свойствам неживой материи. Сторонники этих воззрений полагают, что отдельные функции живого могут быть полностью воспроизведены действующими моделями или машинами.

В настоящем исследовании доказывается несостоятельность этих взглядов как по отношению принципиально неограниченной возможности физико-химической интерпретации функций живого с помощью действующих моделей, так и по отношению теоретического положения о специфичности эволюции субстрата живого. Не исключена возможность другого теоретического подхода к изучению физической сущности живых систем.

1. Принято считать, что более сложная в геометрическом отношении структура вещества представляет собой более высокую степень бытия, чем менее сложная структура материи. В этом аспекте кусок льда представлял бы более высокую степень бытия воды, чем такое же количество воды в виде газа. Аналогично считают, что образовавшиеся на первичной Земле сложные органические соединения представляют собой более высокую степень бытия материи, чем исходные неорганические молекулы с более простой структурой и более низким молекулярным весом.

Совершенно ясно, что образования органических соединений при наличии восстановительной атмосферы и электрических разрядов, как это было теоретически обосновано Опариным (1957) и экспериментально доказано Миллером (1957), представляют собой

квазиравновесные процессы химического синтеза. В обоих случаях, как в гигантской закрытой системе, на первичной Земле, так и в миниатюрной закрытой системе, в лабораторной установке, мы имеем дело с процессами, протекающими при стационарных условиях обмена энергии закрытой системы с внешней средой. В стационарных условиях, когда приток энергии и отток тепла равны друг другу, в закрытой системе в единицу времени образуется столько же сложных органических соединений, сколько распадается. В этих процессах продукт химического синтеза является, так сказать, инертным относительно своей дальнейшей судьбы, которая полностью определяется физико-химическими условиями среды, в том числе и концентрациями всех веществ, участвующих в химической реакции.

На первичной Земле или в лабораторной установке процессы химического синтеза являются равновесными, и интерпретация их с точки зрения биологической эволюции материи не может способствовать пониманию физической сущности жизни.

2. Эйринг и Джонсон (Eyring a. Johnson, 1957) на основе теории абсолютных скоростей реакций высказали гипотезу о том, что возникновение критического комплекса представляет собой начало биологического направления в химическом развитии материи на Земле. В ходе химической эволюции материи на первичной Земле, в условиях восстановительной атмосферы и при воздействии электрических разрядов, образовались сложные органические соединения, которые в силу случайных столкновений могли сложиться в виде комплексных образований из 12 исходных компонентов. Эти случайные события могли произойти по истечении громадного промежутка времени $\sim 10^9$ лет. Сложное соединение явилось прообразом молекулы рибонуклеиновой кислоты и сохранялось в течение 10^{-13} сек., т. е. в течение срока жизни активного комплекса.

С этого момента внезапно изменилась химическая судьба органических соединений на Земле: возникновение активного комплекса из 12 компонентов перестало быть случайным явлением, потребовавшим для своего внезапного появления 10^9 лет, а впредь происходила закономерная редубликация активного комплекса из исходных компонентов еще в течение его существования, т. е. в течение 10^{-13} сек. Одновременно оказалось подавленным возникновение возможных конкурентных соединений из-за быстрого исчерпания исходных компонентов в реакциях редубликации активного комплекса, случайно возникшего первым. Начинаясь, как авторы полагают, направленные химические процессы с преимущественным образованием тех веществ, которые характерны для биологической эволюции материи. Действительно, органические соединения, входящие в живые системы, отличаются своей оптической активностью одного вида: почти все компоненты живой материи являются левовращающими, а не рацематами.

Для проверки своей теории о значении возникновения критического комплекса в биогенезе авторы предлагают произвести следующий опыт: сохранять в закрытом сосуде стерильную рацемическую смесь из тех же 12 исходных компонентов, из которых на первичной Земле образовался критический комплекс, с той лишь разницей, что концентрация компонентов должна быть на несколько порядков больше, чем была на Земле. Этим условием обеспечивается резкое укорочение времени, необходимого для появления критического комплекса в результате случайных столкновений компонентов. Если на первичной Земле потребовалось 10^9 лет, то в условиях лабораторного опыта требуется всего 9 дней для появления одного критического комплекса. После истечения этого срока происходит, по мнению авторов, предложивших описанный опыт, спонтанное превращение рацемической смеси в оптически активные соединения. Внезапно начинаются направленные процессы образования оптически активных соединений одного вида, например левовращающих, как в живом организме. В растворе должны появиться спонтанно и другие физико-химические свойства, например резкое повышение вязкости.

Биологическое развитие материи отличается, согласно этой теории, своеобразным сочетанием случайности и необходимости в возникновении и протекании химических процессов. Появление критического комплекса, отличающегося стойкостью в течение 10^{-13} сек., есть событие случайное, обусловленное внезапным соединением 12 компонентов, которые вообще в равновесной системе находятся в хаотическом (тепловом) движении. Малая вероятность этого события обусловила громадный срок времени, $\sim 10^9$ лет, потребовавшегося для того, чтобы оно все-таки произошло. Образовавшийся критический комплекс дает начало резко ускоренным процессам автокатализа, начало возникновения новых комплексов на фоне матричных молекул, стойкость которых сохраняется в течение 10^{-13} сек.

Возникновение ускоренных процессов химического синтеза благодаря случайному возникновению сложной молекулы громадного размера с каталитическим свойством не означает, однако, что эти процессы суть процессы биологической эволюции. Синтез веществ, с какой бы скоростью он ни происходил, есть только образование веществ в соответствии с равновесным состоянием закрытой системы. Образование сложного соединения автокаталитическим путем не есть создание «новой» структуры, а только повторение уже имеющейся структуры, случайно образовавшейся при равновесных условиях закрытой системы. Мы приходим, следовательно, к выводу, что химические синтезы сложных соединений, какими бы путями они ни соверпались, не представляют собой биологического развития материи, на основании которого можно было бы объяснить физическую суть живой системы.

Таким образом, мы не обнаруживаем никакого перехода, ни в

физическом, ни в познавательном плане, от категории сложности какого-либо химического образования к категории живой системы. В других областях бытия материи такой переход может существовать. Например, от категории газообразного состояния вещества к категории жидкого его состояния есть однозначный и необходимый переход, выраженный уравнением состояния (например, уравнением Ван дер Ваальса). Соответствующие изменения параметров среды обуславливают необходимый переход вещества из одного состояния в другое, характеризующееся более сложной конфигурацией. Что касается живой системы, то она, хотя и представляет собой сложную по структуре систему, не является в физическом отношении результатом усложнения вещества. Нет такого предела усложнения структуры материи, который определял бы однозначный и физически необходимый переход материи из состояния неживой системы в состояние живой системы.

3. Как уже указывалось выше, существует мнение, что любая функция живой системы, как бы сложна она ни была, может быть моделирована и что этим фактом — возможностью материального моделирования — доказывается принципиально неограниченная сводимость биологических явлений к физико-химическим процессам. Поскольку физико-химические процессы в моделирующем механизме принципиально могут быть полностью изучены, то, следовательно, и моделированная функция живой системы якобы также может быть полностью изучена в физико-химическом аспекте. Ошибочность этого положения может быть доказана на основании второго закона термодинамики.

В формулировку второго закона входят два фундаментальных понятия: энергия и рабочие процессы. Превращение одного вида энергии в другой через посредство рабочих процессов протекает в условиях необратимости с некоторым обесценением энергии в виде тепла. При неограниченном во времени протекании рабочих процессов в изолированной системе, имевшей некоторый запас свободной энергии, должно произойти превращение всей свободной энергии в тепло. Это состояние означает прекращение всех рабочих процессов и есть достижение стабильности изолированной системы — состояние максимальной энтропии, или наиболее вероятное состояние (принцип Клаузиуса). В классической трактовке второго закона источником возрастающей энтропии является только рассеивающая энергия. В действительности, однако, существует еще второй источник возрастания энтропии — изнашивание машин.

Машина — это циклически работающий механизм, который в ходе превращения энергии определенного вида в энергию рабочих процессов непрерывно теряет структурность. Работа машины — это одновременно причина ее гибели. Существует, следовательно, возрастание энтропии в изолированной системе не только из-за неизбежной диссипации энергии, но также ввиду неизбежной де-

градации структур работающих механизмов. Состояние максимальной энтропии в изолированной системе означает не только превращение всей энергии системы в тепло, но и переход всех машин, т. е. всех программно движущихся структурированных образований, в хаотически движущиеся неструктурированные вещества. Нет такой машины, которая работала бы, не увеличивая при этом энтропию за счет непрерывной потери своей структуры. На языке кибернетики потеря структурности машины означает потерю «памяти». Применяя второй закон термодинамики к реально действующему механизму, т. е. к необратимо и в виде непрерывных циклов работающей машине, мы приходим к выводу, что через определенное число рабочих циклов машина перестает действовать из-за достаточно большой потери структуры, или «памяти».

Судьба машины, работающей в хаотической среде, обречена в том смысле, что сама машина должна через некоторое время раствориться в хаотической среде. Нет такой машины, которая могла бы извлечь программные указания из окружающей ее хаотической среды. Машина может извлечь из хаотической среды только необходимые ее компоненты для создания новых структурных образований и в том числе тех же программных устройств, которые в нее вложены. Однако, поскольку программные устройства в машине, начиная уже с первого рабочего цикла, вступают в фазу разрушения, и в хаотической среде нет замены в виде первоначальных программных устройств, нетронутых деградационным процессом¹, то из этого следует, что какими бы совершенными программными устройствами машина ни была снабжена, она неизбежно должна дегradировать, работая в хаотической среде.

Как мы показали выше, понятие работающего механизма или машины является фундаментальным понятием. Попытаемся найти его эмпирические корни. Очевидно, что любой непрерывно, необратимо, циклически работающий механизм является производным живой системы. В добиологической эре на Земле происходили разнообразные процессы химического синтеза сложных органических соединений, но нет ни одного феномена, указывающего на существование в ту эпоху какого-либо непрерывно и циклически работающего механизма вне связи с живыми системами. Циклические процессы в астрофизических, планетарных и геофизических масштабах представляют собой пульсационные явления в общем потоке превращения энергии, ведущем к медленному, но необратимому возрастанию энтропии данной системы. Эти не связанные с живыми системами циклические процессы вряд ли можно рассматривать как прототипы циклических процессов работающих машин, которые являются целесообразными системами.

¹ Если бы даже в хаотической среде и были «программные устройства», сложные надмолекулярные образования, то их существование было бы весьма лабильно и они должны были бы исчезнуть как неравновесные структуры.

«Другими словами, машина, предназначенная для выполнения некоторых функций, представляет собой не что иное, как систему, организация которой с определенной точки зрения подчинена осуществлению поставленных перед ней задач» (Бир, 1963).

Машина как производная живой системы всегда в каком-либо отношении моделирует живую систему.

«С более общей, физической точки зрения машина и живой организм сходны, потому что они представляют собой островки в океане возрастающей энтропии во всех макро-процессах на обитаемой нами части Вселенной, эти островки, где энтропия убывает, ибо накапливается информация...» (Кольман, 1961). Эта же мысль высказана А. И. Бергом: «Процессы управления, происходящие в кибернетических системах¹, характеризуются «точной количественной мерой — уменьшением энтропии» (Берг, 1963). С другой стороны, мы видели при рассмотрении второго закона термодинамики, что машина является принципиально нестойким образованием, а ее существование — непрерывные, необратимые, циклически протекающие рабочие процессы — становится причиной ее гибели. Мы обнаружили, таким образом, следующее противоречие: 1) машина как производное живой системы является всегда в некотором отношении моделью живой системы; 2) машина, не будучи живой системой, неизбежно теряет структурность в результате своего существования.

В противоположность этому живые системы являются не только стойкими образованиями (при условиях стационарности окружающей среды), но обладают, сверх того, свойством неограниченно усложнять свою структуру и усовершенствовать свои морфо-физиологические функции. Мы имеем в виду не индивидуальную живую систему, которая рождается, размножается и гибнет, а совокупность живых систем при стационарных условиях закрытой системы. Как показал Вольтерра (Volterra, 1931) на примере экологически связанных между собой отрядов плотоядных и травоядных животных и растений, масса каждой из этих живых систем обнаруживает регулярные колебания вокруг некоторой средней величины, постоянной во времени.

Мы приходим к следующему выводу: физико-химические свойства живой системы принципиально не могут быть полностью материально моделированы, так как моделирующий механизм — машина, которая является вообще производной живой системы и как таковая всегда в некотором отношении, порой и очень близком, моделирует эту систему, но обладает фундаментальным противоположным свойством, отличающим ее от живой системы. Это свойство — потеря структурности моделирующего механизма в результате его существования.

¹ Объектом кибернетического исследования служит любая система, представляющая собой «комплекс динамически связанных элементов» (Бир, 1963).

4. Как мы видели, понимать в рамках химической кинетики и классической термодинамики возникновение, существование и эволюцию живых систем оказывается невозможным. Возникает вопрос: не позволяет ли термодинамика стационарных необратимых процессов, протекающих в открытых системах, объяснить физическую сущность живых систем?

Биосфера — совокупность всех организмов и окружающая организмы среда — образует закрытую, но не изолированную макросистему, которая постоянно обменивается энергией с внешней средой, т. е. с другой макросистемой более высокого порядка. Закрытая макросистема, содержащая в качестве подсистем живые организмы, меняется настолько медленно, что ее физико-химические параметры можно считать постоянными в течение существования живых систем. Живой организм, обменивающийся с окружающей средой и энергией, и веществом, представляет собой термодинамически открытую систему, условия существования которой могут быть изучены методом термодинамики стационарных необратимых процессов.

В отличие от классической термодинамики (термостатики), в термодинамике необратимых процессов учитывается время. Этот фундаментальный физический параметр — время — имеет разную физическую значимость при описании действительно происходящих макропроцессов в изолированных, закрытых и открытых системах. В природе все макропроцессы протекают необратимо во времени. Необратимость действительно происходящих событий принято выражать через термодинамическую функцию состояния системы, т. е. энтропию, понятие, выражающее вероятность состояния системы.

Для изолированной системы, не обменивающейся с внешней средой ни энергией, ни веществом, неизменность состояния во времени может быть достигнута только в результате превращения всей запасенной в изолированной системе энергии в тепло.

Наиболее вероятное, неизменяющееся состояние изолированной системы характеризуется тем, что энтропия этой системы достигла своего максимального значения. Это положение принято выражать как принцип Клаузиуса, который справедлив только для изолированной макросистемы, т. е. такой, которая реально, в течение длительного времени не существует.

Неизменность состояния во времени можно, однако, наблюдать у реально существующей закрытой системы, обменивающейся энергией с внешней средой. В стационарных условиях, когда приток энергии из внешней среды и отток тепла во внешнюю среду количественно равны друг другу, состояние закрытой системы в энергетическом отношении отличается устойчивостью, ее энтропия сохраняет постоянное значение. Рассматривая энергетическую судьбу Земли во времени, можно пользоваться масштабом времени, имеющим значительно меньшую условную единицу, чем мас-

штаб времени, используемый для измерения хода космических событий. Земля в течение промежутка времени, очень большого по сравнению со сроком жизни отдельных поколений животного мира, но ничтожно малого по сравнению с космическим масштабом времени, рассматривается как закрытая система, находящаяся в стационарных условиях существования: энтропия Земли сохраняет почти постоянное значение.

Наличие в стационарной закрытой системе — Земле открытых систем живых организмов, которые непрерывно обмениваются с окружающей их средой и энергией и веществом, означает, что для этих открытых систем время приобретает значение доминирующего физического фактора. Непрерывно протекающий обмен веществ организма приводит к непрерывному возрастанию энтропии вне организма. Одновременно происходит компенсационный процесс: в живых системах возникает негэнтропия (отрицательная энтропия). Скорость возникновения энтропии в связи с процессами обмена веществ организма и скорость возникновения негэнтропии в живой системе равны друг другу. Благодаря негэнтропийным процессам живая система сохраняет стабильность своего состояния, расходуя макроэргические высокоструктурированные пищевые вещества, непрерывно образующиеся в закрытой системе¹.

Скорость возникновения энтропии в открытой системе, т. е. интенсивность деструктивных процессов, или скорость разрушения структурности в ходе необратимых процессов, определяется через термодинамические и кинетические величины: термодинамические силы и термодинамические скорости. В биологических процессах, которые всегда протекают на основе химических реакций, термодинамические силы представляют собой химические средства реагирующих веществ, и термодинамические скорости идентичны скоростям химических реакций (de Donder, 1936). Если открытая система находится вблизи от состояния термодинамического равновесия, тогда имеет место линейная зависимость скорости от силы. Отсюда следует, что скорость возникновения энтропии в живой системе, если ее можно рассматривать как открытую систему, находящуюся вблизи от состояния равновесия, должна быть положительной величиной, которая пропорциональна химическому средству².

Существует общая теорема, сформулированная Пригожиным для термодинамически открытых систем, находящихся в устой-

¹ В растительном мире макроэргические высокоструктурированные пищевые вещества образуются благодаря наличию специального ферментативного аппарата в самой открытой системе (фотосинтетические процессы).

² Состояние термодинамического равновесия означает, что химическое средство и скорость химической реакции равны нулю, т. е. открытая система в состоянии термодинамического равновесия вообще не существует. Эта мысль очень важна для понимания живой системы как термодинамически и кинетически неравновесной системы.

тивном состоянии: средство системы всегда меняется таким образом, что скорость возникновения энтропии уменьшается (Prigogine et Wiame, 1946; Пригожин, 1960). Из этой теоремы следует: изменение состояния закрытой системы, вызывающее возрастание скорости возникновения энтропии в открытой системе, сопровождается уменьшением термодинамической силы и вследствие этого уменьшается скорость возникновения энтропии в открытой системе. Изменение состояния закрытой системы, вызывающее уменьшение скорости возникновения энтропии в открытой системе, сопровождается возрастанием термодинамической силы и вследствие этого увеличивается скорость возникновения энтропии в открытой системе.

Следовательно, открытая система всегда стремится к сохранению своего неравновесного состояния или к возвращению к прежнему состоянию при небольших изменениях параметров стационарной закрытой системы и, кроме того, обладает тенденцией эволюционировать в направлении уменьшения скорости возникновения энтропии.

Теорема Пригожина совершенно аналогична принципу Ле Шателье — Брауна классической термодинамики¹. Аналогичность теоремы Пригожина состоит в следующем. Изменение стационарности открытой системы или равновесного состояния закрытой системы при небольших изменениях параметров среды происходит всегда в том направлении, которое способствует возвращению системы к прежнему состоянию стационарности или равновесия.

Поскольку живые системы представляют собой термодинамически открытые системы, то применение к ним теоремы Пригожина было бы вполне обоснованным для характеристики эволюции живых систем в направлении уменьшения скорости возникновения энтропии, если бы живые системы находились в устойчиво стационарном состоянии. Действительно, теорема Пригожина может служить для характеристики стабильности живой системы, когда уровень обмена веществ не изменяется во времени. Такое состояние постоянства обмена веществ является, однако, скорее исключением, чем характерным состоянием живой системы, и соответствует, например, состоянию основного обмена у теплокровных животных. Для живых систем характерны именно развитие и размножение. Фазы развития и размножения могут быть представлены как бесперывные дубликации некоторого элементар-

¹ Разъясним этот принцип на примере двухфазной системы из воды и льда, имеющей, согласно правилу фаз Гиббса, одну степень свободы. Повышение (понижение) давления вызывает превращение льда (воды) в воду (лед), что сопровождается уменьшением (увеличением) объема и вследствие этого уменьшением (увеличением) внешнего давления, т. е. в системе происходит такое изменение, которое противодействует фактору, вызвавшему это изменение. Такие же противодействующие изменения в системе имеют место при изменении температуры.

ного энергетического процесса: скорость возникновения энтропии в живой системе увеличивается в фазах биологической эволюции и размножения.

Каждый новый элементарный энергетический процесс, который сопровождается возникновением энтропии, компенсируется соответствующим неэнтропийным членом — скоростью возникновения неэнтропии в открытой системе.

Этот феномен — беспрерывная дубликация элементарных энергетических процессов — указывает на неприменимость теоремы Пригожина к анализу эволюции живых систем. Живые системы не эволюционируют к состоянию с минимальной скоростью возникновения энтропии. Теорема Пригожина не может быть применена к живой системе в фазе развития и размножения, поскольку процессы развития и размножения неизбежно связаны с увеличением скорости возникновения энтропии, и биологическая эволюция вообще только возможна на основе размножения живых систем.

Мы приходим, следовательно, к заключению, что в рамках термодинамики необратимых стационарных процессов, как и в рамках классической термодинамики и химической кинетики, невозможно объяснить прогрессивную эволюцию живой материи: возникновение и сохранение организма в хаотической среде, развитие и размножение организма при стационарных условиях окружающей его закрытой системы и, наконец, неограниченную морфо-физиологическую эволюцию всей совокупности организмов в их онто- и филогенезе.

5. Энергетический обмен организма в состоянии основного обмена при стационарных условиях окружающей среды (постоянство физико-химических параметров закрытой системы) можно выразить через сумму всех химических процессов, лежащих в основе всех функциональных рабочих процессов организма. Мощность функциональных рабочих процессов равна тепловому потоку, который выделяется из организма во внешнюю среду.

Рабочие процессы в живой среде представляют собой неэнтропийные процессы структурообразования за счет химической энергии и низкой энтропии поступающих в организм высокоструктурированных макроэнергетических пищевых веществ. В ходе жизнедеятельности организма происходят беспрерывные деструктивные процессы, процессы разрушения структуры, что обнаруживается беспрерывным выделением из организма тепла и структурно-деградированных веществ — шлаков. Оба процесса равны друг другу в энергетическом отношении и происходят при температуре существования организма (Schroedinger, 1944; Кузнецов, 1959).

Живая система сохраняет свою структурность благодаря рабочим процессам. Прекращение рабочих процессов при температуре существования живой системы влечет за собой потерю структурности — смерть. Если, однако, осторожно охлаждать живую систе-

му, избегая разрушения структуры вследствие выкристаллизации воды, рабочие процессы прекращаются, не вызывая смерти (Smith, 1954, и мн. др.). Такая охлажденная неметаболизирующая система, сохранившая при низкой температуре свою структуру, при нагревании может ожить, если ее структура, являющаяся при температуре жизни лабильной и неуравновешенной, заново непрерывно восстанавливается рабочими процессами. Рабочие процессы в живой системе — это непрерывно происходящие синтетические процессы построения структуры, которая непрерывно подвергается термическому разрушению при температуре существования живой системы.

Живая система — это работающая система. Чем отличается живая система от неживого работающего механизма? Можно указать на четыре кардинальные отличительные свойства.

1. Структура живой системы при температуре ее существования лабильна, неустойчива, неуравновешена.

2. Структура живой системы сохраняется при температуре ее существования благодаря рабочим процессам, которые непрерывно устраняют хаотически возникающие структурные дефекты, связанные с тепловой деструкцией живой системы.

3. Все рабочие процессы в живой системе — каталитические, причем катализаторами являются сами работающие структурные образования живой системы — сложные белки.

4. Благодаря каталитическому характеру рабочих процессов в живой системе превращение химической энергии пищевых веществ в тепло через посредство рабочих процессов происходит при температуре существования живой системы. При этой температуре пищевые вещества в отсутствие катализаторов являются стойкими веществами.

Эти четыре кардинальные свойства, характеризующие живую систему как термодинамически открытую систему со специфическими свойствами, могут служить иллюстрацией того классического определения жизни, которое было дано в 1874 г. Энгельсом (1957): «Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел».

В живой системе протекают химические реакции благодаря высокому химическому потенциалу пищевых веществ и каталитическим свойствам живой системы. На основе химических реакций происходят рабочие процессы синтеза структуры, которые уравновешивают хаотические процессы термической деструкции структуры. Следовательно, живая система представляет собой химическую машину, работа которой, с одной стороны, возможна только при температуре существования живой системы и, с другой стороны, состоит в постоянном устранении структурных дефектов, непрерывно и хаотически возникающих при температуре жизни. Диалектический закон единства и борьбы противоположностей —

наличие рабочих процессов для устранения тепловой деструкции, когда сами рабочие процессы возможны только при температуре жизни, — это внутреннее противоречие существования живой системы является тем основным свойством, которое отличает «живую машину» от неживой.

6. Выше мы указали на термодинамическое различие между живыми системами и производными живых систем — машинами. Действие машины неизбежно сопровождается ее структурной деградацией, в то время как совокупность живых систем обладает не только свойством сохранения своей массы в ходе замены поколений, но и свойством непрерывного усложнения и усовершенствования своих морфо-физиологических функций. Объяснить возникновение, существование, размножение и эволюцию живых систем в рамках современных физических теорий, на наш взгляд, по-видимому, невозможно, поскольку объекты, которые исследуются в рамках этих теорий, рассматриваются всегда как совокупность пространственно конечных однородных фаз.

Машина, моделирующая какую-либо функцию живой системы, состоит из некоторого числа движущихся деталей конечных размеров. Каждая деталь представляет собой гомогенную фазу. Живая система в отличие от моделирующего ее механизма есть система с неограниченной микрогетерогенностью. Для описания живой системы необходимо допустить наличие действующих факторов, которые связаны с беспредельной гетерогенностью живой системы в микроструктурных областях неограниченно малых размеров. В отличие от неживой машины с движущимися деталями из гомогенных фаз движущиеся компоненты в живой системе не представляют собой гомогенных фаз. Для описания живой системы необходимо учитывать наличие новых параметров, которые проявляются при изучении неограниченной микрогетерогенности структуры живой материи. Эти новые параметры суть специфические факторы неограниченной микрогетерогенности сложной динамической системы (Тринчер, 1962а).

Описание физических свойств этих параметров на основе термодинамического анализа живой системы и определение их значения для существования и эволюции организмов являются задачей данного исследования.

О НЕПРИМЕНИМОСТИ ТЕОРЕМЫ ПРИГОЖИНА
В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ

The comprehension of the laws which govern any material system is greatly facilitated by considering the energy and entropy of the system in the various states of which it is capable.

J. Williard Gibbs, 1875¹

§ 1. В термодинамике открытых систем существует теорема, аналогичная принципу Ле Шателье — Брауна в термодинамике закрытых систем. Теорема Пригожина, как и принцип Ле Шателье — Брауна, указывает на направление эволюции термодинамической системы.

В закрытой термодинамической системе², находящейся в состоянии устойчивого равновесия и подвергающейся воздействию какого-либо внешнего фактора, нарушающего равновесное состояние, происходят такие изменения параметров системы, которые приводят к достижению нового равновесного состояния, при котором воздействие внешнего фактора оказывается ослабленным. Аналогично этому принципу теорема Пригожина (Prigogine et Wiame, 1946) указывает на направлении эволюции открытой системы, находящейся в устойчиво стационарном состоянии. Для сохранения своего устойчиво стационарного состояния открытая система непрерывно потребляет энергию. Эволюция открытой

¹ Познание законов, которые управляют любой материальной системой, значительно облегчается, если рассматриваются энергия и энтропия данной системы в различных состояниях, в которых она может находиться (Ж. Виллард Гиббс, 1875).

² Под закрытой системой подразумеваем термодинамическую систему, способную обмениваться энергией с внешней средой при воздействии на нее какого-либо внешнего фактора. Открытая система представляет собой термодинамическую систему, которая для сохранения своего состояния непрерывно обменивается энергией и веществом с внешней средой. Обе эти системы имеют конкретный физический смысл и фактически существуют. Понятие изолированной системы является абстракцией и обозначает мыслимую систему, которая не обменивается энергией с внешней средой и не может подвергаться воздействию какого-либо внешнего фактора (Пригожин, 1960).

системы, приближающейся к устойчивому стационарному состоянию, согласно теореме Пригожина, заключается в том, что переход системы в новое стационарное состояние связан с уменьшением потребления энергии в результате ослабления некоторого параметра системы.

Этот параметр открытой системы носит название термодинамической силы и обозначается символом X_i . Теорема Пригожина гласит: изменение во времени открытой системы, приближающейся к устойчиво стационарному состоянию, происходит всегда в направлении, которое вызвано ослаблением термодинамической силы X_i .

Центральная величина, характеризующая неравновесное, но стационарное состояние открытой системы, представляет собой скорость возникновения энтропии $\frac{dS}{dt}$ или величину выделяющегося из системы тепла $T \frac{dS}{dt}$, где T — температура. Система продуцирует тепло в результате превращения энергии через посредство рабочих процессов. Величина $T \frac{dS}{dt}$ определяется термодинамическими и кинетическими параметрами — термодинамическими силами $\{X_i\}$ и термодинамическими скоростями $\left\{\frac{dx_i}{dt}\right\}$. Термодинамическая сила X_i идентична фактору интенсивности какого-либо рабочего процесса A_i , и сопряженная величина X_i , входящая в выражение термодинамической скорости, идентична фактору емкости этого же рабочего процесса, согласно уравнению

$$dA_i = X_i dx_i.$$

Величина выделяющегося из открытой системы тепла $\frac{dQ}{dt}$ определяется уравнением

$$\frac{dQ}{dt} = T \frac{dS}{dt} = \sum_{i=1}^n X_i \frac{dx_i}{dt}, \quad (1)$$

где $\sum_{i=1}^n X_i \frac{dx_i}{dt}$ — сумма всех рабочих процессов, совершающихся в открытой системе и обуславливающих стационарность ее термодинамически неравновесного состояния.

Между термодинамической скоростью $\frac{dx_i}{dt}$ и термодинамической силой X_i существует линейная зависимость, если открытая система находится вблизи от устойчиво-стационарного состояния:

$$\frac{dx_i}{dt} = LX_i, \quad (2)$$

где L — скалярный коэффициент (Денбиг, 1954).

Рассмотрим простейший случай открытой системы, когда ее

существование определяется всего только одним рабочим процессом. В таком случае производство тепла равно на основе уравнений (1) и (2)

$$T \frac{dS}{dt} = LX^2. \quad (3)$$

Так как термодинамическая сила всегда больше нуля:

$$X > 0 \text{ и } LX^2 > 0,$$

то скорость возникновения энтропии является всегда положительной величиной:

$$\frac{dS}{dt} > 0.$$

Согласно теореме Пригожина, термодинамическая сила изменяется только в направлении ослабления или совсем не изменяется:

$$dX \leq 0. \quad (4)$$

Отсюда следует, что открытая система эволюционирует в направлении понижения производства энтропии или вообще не эволюционирует.

Из уравнения (4) следует, что

$$\frac{d}{dt}(LX^2) = 2LX \frac{dX}{dt} \leq 0$$

и отсюда на основе уравнения (3)

$$\frac{d}{dt} \left(T \frac{dS}{dt} \right) \leq 0 \text{ или } \frac{d}{dt} \left(\frac{dA}{dt} \right) \leq 0. \quad (5)$$

При приближении открытой системы к устойчиво стационарному состоянию она меняется, согласно теореме Пригожина, таким образом, что производство энтропии уменьшается в ходе эволюции открытой системы (Пригожин, 1959).

§ 2. С феноменологической точки зрения живой организм представляет собой термодинамически открытую систему, которая непрерывно превращает потенциальную, химическую энергию пищи в энергию рабочих процессов и непрерывно выделяет такое же количество энергии в виде теплового потока во внешнюю среду.

Обозначим мощность всех рабочих процессов в живой системе через символ $\frac{d\bar{A}_i}{dt}$

$$\sum_{i=1}^n X_i \frac{dx_i}{dt} \equiv \frac{d\bar{A}_i}{dt}, \quad (6)$$

где \bar{A}_i — обобщенная энергия всех рабочих процессов.

Выражаем $T \frac{dS}{dt}$ через тепловой поток, согласно закону Фурье

$$\bar{q} \sim \text{grad } T,$$

где \bar{q} — вектор теплового потока и $\text{grad } T$ — градиент температуры. Отсюда получим

$$T \frac{dS}{dt} = \bar{k}F(T' - T), \quad (7)$$

где \bar{k} — средний коэффициент теплопроводности организма;

F — поверхность раздела между организмом и окружающей его средой;

T' — температура организма;

T — температура окружающей среды.

Из уравнений (4), (6) и (7) получим

$$\bar{k}F(T' - T) = \frac{d\bar{A}_i}{dt}. \quad (8)$$

В стационарных условиях существования организм потребляет постоянное количество энергии пищевых веществ для обеспечения всех своих рабочих процессов:

$$\frac{d\bar{A}_i}{dt} = \text{const.}$$

Отсюда следует, что

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{d\bar{A}_i}{dt} \right) = 0 \quad \text{и} \quad \frac{d}{dt} [\bar{k}F(T' - T)] = 0 \quad (9)$$

и в силу уравнения (7)

$$\frac{d}{dt} \left(T \frac{dS}{dt} \right) = 0,$$

что соответствует теореме Пригожина.

Мы приходим к заключению, что живой организм, находящийся в условиях стационарного состояния, представляет собой термодинамически открытую систему, которая с феноменологической точки зрения не отличается от термодинамически открытой неживой системы (Bertalanffy, 1952).

§ 3. Мы рассмотрели организм в условиях стационарного существования. Такие условия имеются у взрослого организма, не меняющего больше свою массу и находящегося в окружающей среде с постоянными параметрами. Рассмотрим теперь наиболее развитый организм, теплокровное животное, не в фазе стационарности взрослой особи, а в предшествующей фазе растущего организма. Фаза роста начинается с рождения дифференцированного организма и кончается достижением состояния взрослой особи. В течение фазы роста организм непрерывно увеличивает свою массу:

$$m = m(t),$$

где $m(t)$ — нарастающая функция от времени.

Считая, что средняя плотность организма $\bar{\rho}$ мало меняется в течение фазы роста, имеем

$$m(t) = F(t) \cdot a(t) \cdot \bar{\rho}, \quad (10)$$

где $F(t)$ — поверхность растущего организма; $a(t)$ — некоторый возрастающий со временем линейный параметр растущего организма.

Заменяя F в уравнении (8) на $F(t)$, согласно уравнению (10), получим

$$\frac{\bar{k} \cdot m(t)}{a(t) \cdot \bar{\rho}} (T' - T) = \frac{d\bar{A}_i}{dt}$$

и отсюда

$$\frac{\bar{k}(T' - T)}{\bar{\rho}} \cdot \frac{1}{a(t)} = \frac{1}{m(t)} \cdot \frac{d\bar{A}_i}{dt}. \quad (11)$$

Поскольку, согласно уравнениям (7) и (8),

$$\frac{d\bar{A}_i}{dt} = T \frac{dS}{dt},$$

имеем

$$\frac{1}{m(t)} \frac{d\bar{A}_i}{dt} = \frac{1}{m(t)} T \frac{dS}{dt} = T \frac{dS_{y\theta}}{dt}, \quad (12)$$

где $\frac{dS_{y\theta}}{dt}$ — удельное производство энтропии, т. е. производство энтропии, рассчитанное на единицу массы организма.

Из уравнений (11) и (12) получим

$$\frac{\bar{k}(T' - T)}{\bar{\rho}} \cdot \frac{1}{a(t)} = T \frac{dS_{y\theta}}{dt}$$

и отсюда

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{\bar{k}(T' - T)}{\bar{\rho}} \cdot \frac{1}{a(t)} \right] = \frac{d}{dt} \left(T \frac{dS_{y\theta}}{dt} \right) < 0, \quad (13)$$

поскольку $1/a(t)$ есть убывающая функция от времени.

Полученный результат подтверждается наблюдаемыми фактами и соответствует теореме Пригожина.

Выражение

$$\frac{\bar{k}(T' - T)}{\bar{\rho}} \cdot \frac{1}{a(t)}$$

представляет собой тепловой поток из единицы массы организма. Как видно, эта величина уменьшается с ростом организма, так как $a(t)$ нарастающая функция от времени. Действительно, молодое теплокровное животное выделяет больше тепла, рассчитанного на единицу массы по сравнению со взрослым организмом. Молодое животное обладает более высоким энергообменом, чем взрослое

животное. Этот результат, полученный для животных одного вида, отличающихся по своей величине в соответствии с их возрастом, распространяется и на теплокровных животных разных видов, отличающихся друг от друга по своей величине. Действительно, чем меньше теплокровное животное, тем больше оно выделяет тепла, рассчитанного на единицу массы.

Этот результат может быть сформулирован в виде следующего уравнения:

$$K \cdot \frac{1}{a} = T \frac{dS_{y\theta}}{dt}, \quad (14)$$

где

$$K = \frac{k(T' - T)}{\bar{\rho}} \sim \text{const} \quad (15)$$

является приблизительно постоянной величиной для всех теплокровных животных, и a — некоторый линейный параметр, характеризующий величину животного.

Из уравнения (14) следует, что чем больше животное, тем меньше оно выделяет тепла, рассчитанного на единицу массы. Этот результат распространяется от «мыши до слона».

Например, 1 г печени мыши выделяет при одинаковых стационарных условиях существования животных больше тепла, чем 1 г печени слона.

Уравнение (7) позволяет также вывести зависимость между энергетическими процессами теплокровного животного и его поверхностью. Из уравнений (7) и (15) получим

$$\bar{k}(T' - T) = \frac{1}{F} T \frac{dS}{dt} = K \cdot \bar{\rho} \sim \text{const}. \quad (16)$$

Уравнение (16) означает, что производство тепла, рассчитанного на единицу поверхности организма, является приблизительно постоянной величиной для всех теплокровных животных «от мыши до слона». Уравнение (16) известно как закон поверхности Рубнера (Rubner, 1928).

§ 4. Мы обнаружили, что теорема Пригожина соблюдается для энергетических процессов, которые протекают в организме теплокровного животного, находящегося в условиях стационарности взрослой особи и растущего организма. Для взрослого организма мы получили [см. уравнения (9) и (12)]

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{\bar{k}F(T' - T)}{m} \right] = \frac{d}{dt} \left(T \frac{dS_{y\theta}}{dt} \right) = 0$$

и для растущего организма [см. уравнение (13)]

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{\bar{k}(T' - T)}{\bar{\rho}} \cdot \frac{1}{a(t)} \right] = \frac{d}{dt} \left(T \frac{dS_{y\theta}}{dt} \right) < 0.$$

Возникает вопрос: соблюдается ли теорема Пригожина также для фазы, предшествующей фазе роста, т. е. для фазы эмбриогенеза, когда происходят энергетические процессы, связанные с онтогенетическим развитием организма? В эмбриогенезе высокоразвитого теплокровного организма, начиная с оплодотворения яйцеклетки и кончая рождением животного, происходят процессы дифференциации организма, образуются отдельные органы, обладающие специфическими функциями. Как было показано экспериментально, в фазе эмбриогенеза теплокровного животного происходит непрерывное нарастание интенсивности теплового потока из единицы массы дифференцирующегося организма (Romijn et al., 1960). Это положение может быть наглядно представлено при графическом изображении всех трех фаз онтогенеза теплокровного животного в виде функции удельного производства энтропии от времени (рис. 1, а).

Жизнь теплокровного животного, представленная в термодинамическом аспекте, делится на три последовательные фазы: эмбриогенез, рост, существование взрослой особи. На рис. 1, а отрезок *I* обозначает фазу эмбрионального развития от момента оплодотворения яйцеклетки до дифференцированного организма; отрезок *II* обозначает фазу постнатального роста от момента рождения животного до взрослой особи; отрезок *III* обозначает существование взрослой особи. Отрезок (*IV*) представляет собой переходное состояние от живого к мертвому, агональную фазу деградации организма, в течение которой величина $T \frac{dS_{y0}}{dt}$ резко падает и доходит до нуля: мертвое тело не производит энтропии и само становится системой с максимальной энтропией.

Как видно из рис. 1, а, теорема Пригожина

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{dS}{dt} \right) \leq 0$$

наблюдается только для фазы роста и для фазы стационарного существования взрослой особи; она не наблюдается для фазы эмбриогенеза. В фазе эмбриогенеза, когда происходят процессы дифференциации живой материи, начиная с момента оплодотворения яйцеклетки и кончая рождением дифференцированного организма, происходит непрерывное нарастание удельного производства энтропии. Нарастание удельного производства энтропии в ходе эмбриогенеза является энергетическим выражением развития живой материи, образующей все более сложные органы, которые выполняют целесообразные специфические функции. Как уже показал Северцов (1922), «мало-малышки сложных индифферентных органов» не существует. Образование сложных, специфически действующих органов сопровождается нарастанием удельного производства энтропии.

Эффект нарастания удельного производства энтропии следует также из непрерывности живой материи, переходящей в виде нескончаемой цепи из материнского в дочерний организм, как это схематически показано на рис. 1, б. Этот эффект, обнаруженный в фазе эмбриогенеза у наиболее развитого организма теплокровного животного, наблюдается также в лаг-фазе у одноклеточных организмов (Stoward, 1962; Forest a. Walker, 1964). При росте

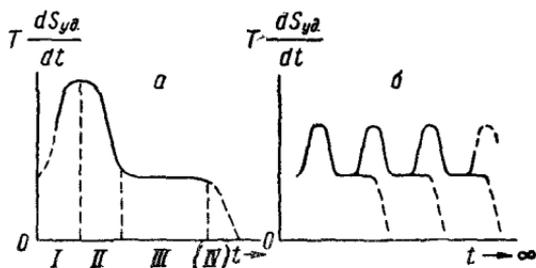


Рис. 1. Зависимость удельного термогенеза теплокровных животных от времени в течение онтогенеза (а) и в цепи поколений (б)

На оси абсцисс указаны фазы онтогенеза: I — эмбриогенез; II — фаза роста; III — стационарная фаза взрослой особи; IV — агональная фаза, ведущая к смерти теплокровного животного

популяции бактерий *Aerobacter aerogenes* было обнаружено, что выделяемое количество тепла на одну клетку в единицу времени возрастает с момента посева клеток в питательную среду и достигает максимальной величины в начале экспоненциальной фазы роста ($5 \cdot 10^{-8}$ кал/час на клетку). После достижения максимума удельное производство энтропии клеточной популяции падает.

На земноводных животных были произведены обширные исследования о теплообразовании организма в течение онтогенеза, начиная с момента оплодотворения яйцеклетки (Gayda, 1924; цит. по Needham, 1931). На рис. 2 показано производство удельной теплоты за час в зависимости от времени после оплодотворения яйцеклетки жабы. Как видно, экспериментальная кривая, полученная на основе средних данных из большого количества опытов, точно соответствует, по своему характеру, теоретической кривой на рис. 1, а.

Произвести подобные опыты на теплокровных животных с момента оплодотворения яйцеклетки, по-видимому, невозможно, так как эмбриогенез начинается и продолжается внутри материнского организма. Обнаружить выделение тепла из эмбрионального организма в условиях внутриутробной жизни в эксперименте, по-видимому, трудно. Однако нет основания думать, что все процессы дифференциации органов и функций теплокровного организма,

начатые в антенатальных условиях, точно кончаются в момент рождения животного. Напротив, есть основание предполагать, что у некоторых видов теплокровных животных процессы дифференциации органов и функций продолжают некоторое время и после рождения животного. Если это предположение верно, то возрастание удельного термогенеза должно продолжаться и после рождения животного, и уже в постнатальной фазе должно наблюдаться

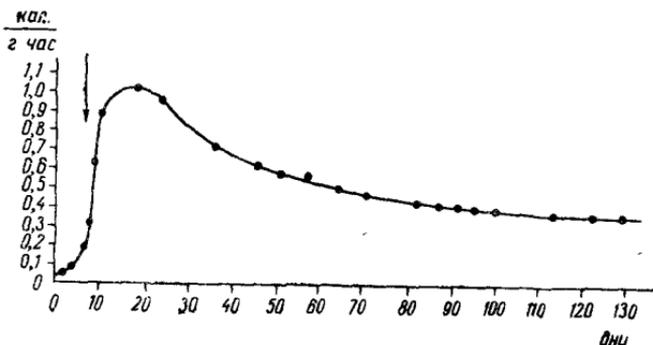


Рис. 2. Зависимость удельного термогенеза земноводных животных от времени в течение онтогенеза (Gayda, 1924; цит. по Needham, 1931) *

На оси абсцисс — дни после оплодотворения яйцеклетки; стрелка показывает момент вылупления животного *

прохождение кривой термогенеза через максимум. Действительно, Кальве и Прат (Calvet, Prats, 1956) наблюдали предсказанный эффект зависимости удельного термогенеза от времени на мышцах в постнатальном периоде. Приблизительно на 10-й день после рождения удельный термогенез мышцы обнаруживает максимум (рис. 3).

Мы видим, таким образом, что возрастание удельного производства энтропии в течение эмбриогенеза до достижения некоторого максимального значения является общей закономерностью, которая наблюдается у всех видов животных. Этот феномен обнаружен у одноклеточных, земноводных и теплокровных животных.

Возрастание удельного производства энтропии в течение эмбрионального периода установлено на основе точных калориметрических данных. Поскольку в течение эмбриогенеза в живой материи имеет место громадное количество сопряженных химических реакций, большая часть которых является эндотермической, то была сделана попытка экспериментально обнаружить уменьшение теплового эффекта обмена веществ в течение эмбриогенеза (Needham, 1931). Предполагалось, что преимущественное протекание процессов дифференциации, организации, упорядочения живой материи должно обнаруживаться в виде уменьшения термогенеза во время эмбрионального развития организма. В действительности, однако, как было показано, происходит возрастание удельного производства энтропии в фазе эмбриогенеза, и это явление имеет

универсальный характер: оно распространяется на все виды животных.

Нарастание удельного производства энтропии в фазе эмбрионального развития организма противоречит теореме Пригожина.

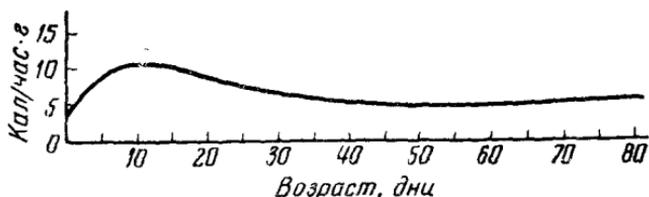


Рис. 3. Зависимость удельного термогенеза мышц от времени после рождения животного

Эта теорема не может, следовательно, служить показателем направления развития живой материи в фазе эмбриогенеза. В фазе эмбриогенеза имеет место неравенство

$$\frac{d}{dt} \left(T \frac{dS_{y\theta}}{dt} \right) > 0,$$

что противоречит теореме Пригожина (Тринчер, 1964).

Эмбриональное развитие наиболее высокоразвитого организма — теплокровного животного — является как бы чрезвычайно укороченным повторением всей предыдущей эволюции животного мира. Оно отражает последовательные стадии эволюции и является как бы зеркалом, фокусирующим в течение эмбриогенеза филогенетическое развитие предыдущих видов (биогенетический закон Геккеля; см. Шмальгаузен, 1938). Неприменимость теоремы Пригожина для фазы эмбриогенеза указывает, следовательно, и на то, что теорема Пригожина также неприменима как показатель направления биологической эволюции в филогенетическом аспекте. Этот вопрос рассматривается в следующей главе.

Глава вторая

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКАЯ ТЕОРЕМА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

§ 1. Биологическая эволюция представляет собой генетически закрепленный процесс развития организмов, заключающийся в появлении все более сложных видов. Мера осложнения организма состоит в степени его дифференциации в морфологическом и функциональном отношениях, включая функции интеллекта. Процессы «мегаэволюции» (Carter, 1951), ведущие к возникновению новых

типов животных из предшествующих типов, указывают на то, что каждый новый тип животного является более дифференцированным, чем предыдущий.

Дарвин считал, что процесс развития организмов происходит путем естественного отбора полезных «вариаций». В современном понимании эволюция происходит в результате появления положительных для вида генных мутаций. Генные мутации, которые являются благоприятными для вида в борьбе за существование, сохраняются и численность таких видов увеличивается. В цепи последовательных поколений вида, возникшего на основе положительных генных мутаций, могут снова появляться положительные генные мутации, образующие, таким образом, ступени биологической эволюции. Неблагоприятные генные мутации, напротив, приводят к уменьшению численности популяций и через ряд поколений, все более ослабленных в борьбе за существование, их численность все больше уменьшается и вид исчезает (Анфинсен, 1962).

В филогенетическом аспекте эволюционируют популяции, а не отдельные особи (Simpson, 1950), хотя мутагенные факторы оказывают свое действие только на отдельные особи и закрепляются только в ограниченной фазе онтогенеза, в фазе эмбрионального развития. В эмбриогенезе, когда совершаются процессы дифференциации оплодотворенной яйцеклетки, происходит закрепление генных мутаций и передача их дочерней особи. Морфофункциональный эффект генных мутаций родительских особей проявляется в дифференцированных организмах дочерних поколений.

Положительные генные мутации имеют, по-видимому, характер случайных событий, возникающих спонтанно. Новые виды могут возникать внезапно (Холдэн, 1935). Так называемые «спонтанные» мутации не связаны с какими-либо вмешательствами из внешней среды. Тимофеев-Ресовский и другие показали, что не более одной тысячной всех спонтанных мутаций может быть обусловлено воздействием природных ионизирующих излучений. Отсюда делается вывод, что физический механизм, лежащий в основе спонтанных мутаций, состоит в термической флуктуации. «Частота возникновения спонтанных мутаций в значительной степени должна зависеть от статистически термодинамической частоты появления энергии активации». «...Элементарный материал эволюционного процесса является в основе своей случайным» (Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959).

На значение термической флуктуации (броуновского движения) как фактора, вызывающего спонтанные мутации, указал еще Фрейндлих (Freundlich, 1909).

Как будет показано в главе V, основная функция живой системы состоит в рабочих процессах строения структуры против теплового разрушения термолabileй структуры живой системы. Клеточный организм выполняет «внутреннюю работу», которая

противодействует тепловому разрушению упорядоченной, термолabileйной структуры живой системы.

Однако, что касается не работающих, стабильных, элементарных структур, которые локализованы в хромосомах клеточных ядер и являются носителями постоянной во времени генетической информации, то они обладают значительной термической устойчивостью при температуре существования живой системы. Можно полагать, что в определенной фазе митотического цикла клетки, когда клетка вступает в фазу деления, происходит «термическая лабилизация» структурных носителей генетической информации, и организм использует спонтанные изменения этих структур, вызванные термической флуктуацией, для цели прогрессирующей эволюции.

Как было изложено выше, эмбриональное развитие животного отражает в некоторой степени филогенетическое развитие животного мира. Разные фазы в течение эмбриогенеза высокоразвитого теплокровного животного повторяют, как бы в чрезвычайно укороченном виде, разные фазы прогрессирующей эволюции животного мира в целом. В течение этого чрезвычайно короткого промежутка времени по сравнению с временем филогенеза отражаются эволюционные процессы, протекшие в течение громадного промежутка времени.

В фазе эмбриогенеза высокоразвитого теплокровного животного происходит возрастание скорости возникновения удельной энтропии. Это — общее явление, характеризующее состояние живой материи в той фазе развития, когда происходит ее морфо-функциональная дифференциация. Это явление было обнаружено как на уровне многоклеточного, так и на уровне одноклеточного организмов. В лаг-фазе бактериальной клетки, которая может быть уподоблена фазе эмбриогенеза многоклеточного организма, также происходит возрастание скорости возникновения энтропии, рассчитанной на одну клетку.

Поскольку процессы дифференциации живой материи в фазе эмбриогенеза отражают филогенетические процессы, можно предположить, что процессы морфо-функциональной дифференциации в ходе прогрессирующей эволюции животного мира происходят также с возрастанием скорости возникновения удельной энтропии.

На рис. 4 огибающая кривая I изображает возрастание скорости возникновения удельной энтропии живой материи со временем в течение филогенеза. Стрелки на рис. 4 показывают те моменты на оси времени мегаэволюции, когда происходили положительные генные мутации у особей разных последующих видов. Эволюция живой системы, выраженная через термодинамическую функцию — скорость возникновения удельной энтропии, — имеет противоположный характер по сравнению с эволюцией термодинамически открытой неживой системы, которая подчиняется теореме Пригожина (рис. 4, кривая II).

Кривая 1, иллюстрирующая возрастание скорости возникновения удельной энтропии живой материи, может быть представлена в виде некоторой возрастающей функции от времени:

$$\frac{dS_{y\partial}}{dt} = f(t). \quad (1)$$

Скорость возникновения энтропии непрерывно увеличивается со временем, но, должно быть, стремится к некоторой предельной величине. Можно полагать, на основе общих физических положений, что динамическая структура Вселенной построена таким образом, что скорость любого процесса, связанного с движением материи, лимитируется некоторой предельной величиной. Следует отметить, что биологи обратили внимание на специфическое свойство живого, заключающееся в тенденции все больше удаляться от состояния термодинамического равновесия «в порядке активной жизнедеятельности и самоорганизации» (Бернштейн, 1962). «На основе не физических, а биологических закономерностей вырабатывается парадоксальное, с точки зрения физики, свойство — движение по линии наибольшей суммы прибавочной работы» (Крестьянский, 1958). Эту же точку зрения находим у Бауэра (1935).

Отсюда можно сделать вывод, что в филогенетическом аспекте биологическая эволюция представляет собой суммарный эффект, складывающийся из отдельных процессов эмбриологического развития и ведущий к повышению энергетического состояния живой системы до некоторой предельной величины.

Наибольшее значение в процессе эволюции имеет возрастающая активность организма. «Так как адаптивность организма в размножении, в его быстром развитии и интенсивном росте, активность в защите от врагов и в конкуренции с другими организмами естественно определяется интенсивностью процессов обмена веществ, то можно говорить о повышении темпов жизни как об одном из выражений прогрессивной эволюции» (Шмальгаузен, 1946).

На основе приведенных соображений функция $f(t)$, выражающая зависимость скорости возникновения удельной энтропии от времени биологической эволюции, характеризуется следующими

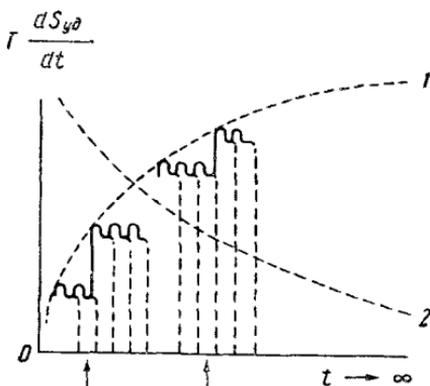


Рис. 4. Схематическое изображение удельного термогенеза в течение прогрессирующей эволюции животного мира

На оси абсцисс — время мегаэволюции; стрелки означают моменты положительных генных мутаций, ведущих к возникновению новых видов

свойствами:

во-первых, $f(t)$ является возрастающей функцией от времени;
во-вторых, $f(t)$ растет тем медленнее, чем больше был промежуток времени, в течение которого происходило возрастание этой функции;

в-третьих, $f(t)$ стремится к некоторой максимальной величине, когда время биологической эволюции стремится к бесконечности:

$$\left(\frac{dS_{y\partial}}{dt}\right)_{t \rightarrow \infty} \rightarrow \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt}\right)_{\text{макс}} = \text{const.} \quad (2)$$

На основе этих трех свойств скорость возникновения удельной энтропии как функция от времени может быть выражена в виде следующего уравнения:

$$\frac{dS_{y\partial}}{dt} = \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt}\right)_{\text{макс}} \cdot (1 - e^{-t/\tau}), \quad (3)$$

где τ — некоторая биологическая единица времени, например, время одного цикла клеточного деления или время жизни одной клетки.

В отличие от событий в неживой природе, где время как нечто непрерывное «никогда не несет с собой собственной меры» (Лауэ, 1956), в биологических процессах время имеет собственную меру и эволюционную направленность, которые определяются самими живыми объектами.

С точки зрения термодинамики, живой объект рассматривается как макроскопическая система, которая как целое эволюционирует во времени. С этой позиции нельзя подойти к анализу биологической эволюции на основе молекулярных процессов, для которых время не имеет направленности и не может быть эволюционным фактором. Эта мысль о времени как физическом факторе, имеющем эволюционное значение только для макросистем, была четко высказана Рейхенбахом (1962): «Время представляется всецело макроскопическим явлением, которое нельзя приписывать явлению микрокосмоса».

Жизнь клетки протекает в виде циклов клеточного деления с индивидуальной продолжительностью цикла τ . Одновременно жизнь клетки протекает как необратимый процесс с однозначной направленностью времени: $t \rightarrow \infty$. Продолжительность митотического цикла является чрезвычайно малой величиной по сравнению с продолжительностью биологической эволюции, т. е. всегда имеет место $t \gg \tau$, какие бы ни были индивидуальные различия в продолжительности жизни различных клеток.

Состояние неживой системы характеризуется функцией энтропии, которая, согласно закону Больцмана, определяется следующим уравнением:

$$S = k \ln W, \quad (4)$$

где k — постоянная Больцмана и W — термодинамическая вероятность неживой системы. Термодинамическая вероятность W имеет, как известно, тенденцию возрастать со временем до некоторой максимальной величины.

Характеризуем теперь состояние живой системы функцией негэнтропии, которая по своему содержанию имеет противоположный смысл, чем функция энтропии, указывая на степень упорядоченности живой системы. Определяем функцию негэнтропии уравнением, которое формально подобно уравнению Больцмана, но по своему физическому содержанию указывает на противоположную тенденцию развития живой системы по сравнению с развитием неживой системы. Эта противоположность по отношению к уравнению Больцмана выражается следующим образом:

$$S_{y\partial, \text{ нег}} = -k \ln W_{\text{биол}} = k \ln \frac{1}{W_{\text{биол}}}, \quad (5)$$

где $S_{y\partial, \text{ нег}}$ — удельная негэнтропия живой системы и $W_{\text{биол}}$ — термодинамическая вероятность живой системы, которая входит в уравнение в виде числового множителя $\ln \frac{1}{W_{\text{биол}}}$, сопряженного с постоянной Больцмана k .

В то время как термодинамическая вероятность неживой системы W возрастает со временем, указывая на возрастание хаотичности структуры или на потерю структурности неживой системы, термодинамическая вероятность живой системы $W_{\text{биол}}$, в чисто феноменологическом аспекте, уменьшается со временем; величина $\frac{1}{W_{\text{биол}}}$ возрастает со временем, что указывает на возрастающую упорядоченность структуры живой системы в ходе биологической эволюции; негэнтропия живой системы увеличивается. Определение функции негэнтропии, данное в уравнении (5), означает, что элементы, составляющие живую систему, не стремятся с течением времени к достижению хаотического, наиболее вероятного распределения, а наоборот, они стремятся к такому распределению, которое соответствует все более упорядоченному состоянию структуры живой системы.

Производство энтропии в окружающей живую систему среде равно в количественном отношении производству негэнтропии внутри живой системы. Организм создает внутри себя негэнтропию, потребляя энергию, и создает вне себя энтропию, выделяя тепло (Schroedinger, 1944).

Это положение, когда вступающая в живую систему энергия полностью потребляется только для поддержания неравновесной структуры живой системы и в том же количестве непрерывно выделяется из живой системы в виде обесцененной энергии —

тепла, соответствует следующему равенству:

$$\left| \frac{dS_{y\partial}}{dt} \right| = \left| \frac{dS_{y\partial, \text{нер}}}{dt} \right|. \quad (6)$$

Выражаем теперь производство негэнтропии, исходя из уравнения (5):

$$\left| \frac{dS_{y\partial, \text{нер}}}{dt} \right| = -k \frac{d \ln W_{\text{биол}}}{dt}. \quad (7)$$

Сопоставляя уравнения (7) и (3):

$$\frac{dS_{y\partial}}{dt} = \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}} (1 - e^{-t/\tau}),$$

получим на основе равенства (6) следующее уравнение:

$$-k \frac{d \ln W_{\text{биол}}}{dt} = \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (1 - e^{-t/\tau}), \quad (8)$$

или

$$-\ln W_{\text{биол}} = k \int_{t_0}^t (1 - e^{-t'/\tau}) dt' \simeq K(t - t_0), \quad (9)$$

(так как величина $K\tau e^{-t/\tau}$ быстро становится значительно меньше, чем Kt , из-за $\tau \ll t$), где

$$K = \frac{1}{k} \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}}. \quad (10)$$

Из уравнения (9) получим

$$W_{\text{биол}} \simeq W_0 e^{-K(t-t_0)}, \quad (11)$$

где W_0 — термодинамическая вероятность системы к начальному моменту времени биологической эволюции, когда $t = t_0$. Для момента t_0 термодинамическая вероятность системы, которая еще не вступила в процесс биологической эволюции, не отличалась от термодинамической вероятности неживой системы. Отсюда следует, что термодинамическая вероятность системы W_0 в момент времени t_0 , т. е. в момент, предшествующий биологической эволюции, может быть определена на основе закона Больцмана. Мы получим, таким образом, что

$$W_0 = W = e^{S/k}. \quad (12)$$

Подставляя (12) в (11) и учитывая (10), получим

$$W_{\text{биол}}(t) \simeq e^{\frac{S}{k} - \frac{1}{k} \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (t-t_0)}. \quad (13)$$

Результат, выраженный уравнением (13), может быть сформулирован как термодинамическая теорема биологической эволюции. Смысл этой теоремы следующий: биологическая эволюция стремится к уменьшению энтропии первоначального состояния системы в добиологической эре, т. е. биологическая эволюция, про-

текающая во времени, стремится к состоянию минимальной термодинамической вероятности, когда время стремится к бесконечности.

Для живой системы параметр времени имеет, следовательно, значение эволюционного фактора. Живая система, как только она возникла, находится в «потоке эволюции» и «поток эволюции» не имеет конца¹ (Тринчер, 1962б, 1963а).

Глава третья

ЗНАЧЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВРЕМЕНИ В ФИЗИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЖИВОЙ СИСТЕМЫ

§ 1. В предыдущих двух главах мы указали на наиболее общее термодинамическое свойство живой системы: тепловой поток из единицы массы живой материи в зависимости от времени, как в онтогенетическом, так и в филогенетическом плане. Исследование этого наиболее общего термодинамического свойства живой материи — удельного термогенеза — связано с измерением определенных физических параметров. Как было показано в главах I и II, эти физические параметры, устанавливаемые экспериментальным путем, следующие:

- 1) потенциальная (химическая) энергия пищевых веществ, потребляемая единицей массы живой материи;
- 2) время как физический фактор, обуславливающий превращение химической энергии пищевых веществ в тепло через посредство рабочих процессов живой системы;
- 3) тепловой поток, или количество тепла, выделяемого в единицу времени из единицы массы живой материи;
- 4) поверхность раздела, ограничивающая живую систему от окружающей ее внешней среды;

¹ Уместно отметить, что основатель кибернетики Н. Винер и многие другие придерживаются противоположных взглядов на характер эволюционного процесса растительного и животного мира, чем изложенные в данной работе. Винер пишет: «Основная идея естественного отбора, примененная Дарвином к теории эволюции, состоит в том, что флора и фауна Земли состоят из форм, которые дошли до нас просто как устоявшие формы, а не вследствие какого-либо прямого процесса стремления к совершенству» (Винер, 1958). Мы, конечно, не считаем, что в живой природе существует сознательное стремление к совершенству, однако мы выражаем мысль о том, что в живой системе существует физическая тенденция усложнять свои функции и структуру. Это антиэнтропийное свойство живого по отношению к человеку может проявляться как сознательное стремление к совершенству.

5) разница температуры между живым организмом и окружающей его средой.

Возникают следующие два вопроса, принципиально важные в познавательном и методологическом отношениях: во-первых, в какой мере вообще физические параметры исследования или экспериментально измеряемые величины, т. е. опытные данные, определяют в строго логическом и операциональном отношениях специфические свойства, присущие данному объекту исследования; во-вторых, являются ли вышеуказанные физические параметры (энергия, время, тепловой поток, поверхность раздела и температура) действительно необходимыми и достаточными для физической характеристики специфических свойств, присущих живой, и только живой материи.

В последующих параграфах попытаемся дать ответ на поставленные вопросы; при этом мы придерживаемся необходимой строгости в операциональном определении физических параметров для получения утверждений, не выходящих за рамки научно доказуемого. «Целью науки является установление системы таких отношений между символами и операциональными определениями этих символов, что логические заключения, выводимые из этих утверждений, становятся утверждениями о наблюдаемых фактах, подтверждаемыми чувственными наблюдениями» (Франк, 1960).

§ 2. Физические параметры или измеряемые величины, которые применяют при термодинамическом анализе какой-либо системы, следующие: p — давление; v — объем; T — температура; $m_{i,j,k,\dots}$ — масса вещества i, j, k, \dots ; t — время.

Можно показать, что познание физических свойств какой-либо системы, содержащей вещество $\{m\}_{i,j,k,\dots}$, зависит от условий, при которых происходит исследование физических свойств данной системы. Каждый новый эксперимент, который проводится в более сложных условиях исследования, приводит к обнаружению новых, ранее неизвестных свойств изучаемого объекта. В этом аспекте процесс познания свойств какого-либо физического явления окружающего мира представляет собой ступенчатый процесс, где новые экспериментальные данные являются как бы ступенями в познании окружающего нас мира.

Иллюстрируем это положение на примере исследования какого-либо вещества, взятого из совокупности веществ $\{m\}_{i,j,k,\dots}$ в наиболее простых условиях эксперимента p', v' и T' . Эти наиболее простые условия исследования вещества i или j, k и т. д. заключаются в следующем: давление p' меняется, но должно оставаться всегда очень малым, объем v' меняется, но должен быть всегда очень большим, и температура T' меняется, но должна оставаться всегда очень высокой. В этих условиях обнаруживается точная закономерность, описывающая состояние системы в виде уравнения. Эта закономерность известна как урав-

нение состояния идеального газа:

$$\frac{p'v'}{T'} = \text{const для всех веществ } i, j, k \dots n, \dots \quad (1)$$

Допустим теперь, что окружающий нас мир существует только в таких предельно простых условиях, когда давление равно p' , объем v' и температура T' . При таких предельно простых условиях, которые мысленно могли быть и условиями существования материального мира в целом, состояние этого воображаемого мира описывалось бы всегда и везде одним и тем же уравнением (1). Это уравнение описывает состояние любого вещества $\{m\}_{i,j,k\dots}$ и совокупности этих веществ.

Если мы судили бы о свойствах такого воображаемого материального мира только на основе экспериментов, результат которых выражен уравнением (1), мы пришли бы к следующему строго логическому, операционально доказуемому выводу: мир познается только тремя параметрами — давлением, объемом и температурой, которые описывают свойства этого мира. Не имея других сведений о свойствах Вселенной, мы заключаем, что мир представляет собой однообразный (однофазный) континуум, состоящий из одного единственного вещества, т. е.

$$i \equiv j \equiv k \equiv \dots \equiv n \equiv \dots \quad (2)$$

Это универсальное вещество не обладает дискретностью (не состоит из отдельных частиц — молекул); оно подобно эластичному гелю, который при давлении p' и температуре T' заполняет весь объем v' . Необходимо подчеркнуть, что в описание такого воображаемого мира, состоящего из одного универсального гелеобразного вещества, не входит физический параметр — время. Другими словами, в системе, описанной уравнением состояния (1), время как физический фактор вообще не существует.

§ 3. Проведем теперь исследование системы, состоящей из веществ $\{m\}_{i,j,k\dots}$ в других условиях эксперимента, когда параметры, составляющие условия опыта: давление p'' , объем v'' и температура T'' , меняются, но p'' является не очень малым, v'' не очень большим, и T'' не очень высокой. При исследовании вещества i в указанных условиях p'' , v'' и T'' обнаруживаются два новых параметра a_i и b_i , и уравнение состояния вещества i (уравнение ван дер Ваальса), выведенное из опытных данных, имеет следующий вид:

$$\frac{\left(p'' + \frac{a_i}{v''^2}\right) \cdot (v'' - b_i)}{T''} = \text{const для вещества } i. \quad (3)$$

Результаты опытов, приведенные в условиях p'' , v'' и T'' с веществом i и с другими веществами $j, k, l \dots n \dots$, приводят к следующему выводу: материальный мир в условиях p'' , v'' и T''

состоит из большого количества различных веществ: $i, j, k, l, \dots, n, \dots$, т. е.

$$i \neq j \neq k \neq \dots \neq n \neq \dots \quad (4)$$

Каждое вещество характеризуется специфическими параметрами $\{a\}_{i,j,k,\dots,n,\dots}$ и $\{b\}_{i,j,k,\dots,n,\dots}$

Мир, описанный уравнением состояния (3), не является однообразным континуумом, а состоит из движущихся молекул и межмолекулярного пространства. Молекулы вещества i оказывают друг на друга взаимное притяжение, равное $\frac{a_i}{v''^2}$, и совместно обладают объемом, приблизительно равным $4 b_i$. Такие же выражения получают соответственно для веществ j, k, \dots, n, \dots

Движение молекул происходит в пространстве, определяемом объемом v'' . Это пространство является не только местом движения молекул, но и силовым полем, создаваемым этими же молекулами и осуществляющим их взаимное притяжение. В мире, описанном уравнением (3), существует физический параметр — время.

Движение молекул происходит во времени, не ограниченном никакими пределами; однако время в микромире движущихся молекул не имеет направленности. Отсутствие направленности времени в микромире молекул означает, что между событиями прошлого и будущего нельзя обнаружить различия. В микромире движущихся молекул все события могли бы протекать в обратном направлении во времени, от будущего к прошлому, и такой ход движения молекул вспять не отражался бы на состоянии макросистемы.

Неоднозначность движения молекул относительно хода самого времени, от прошлого к будущему, основана на принципе микроскопической обратимости (Onsager, 1931). Согласно Онзагеру, принцип микроскопической обратимости является существенным добавлением ко второму закону термодинамики. Тольман (Tolman, 1940) разъясняет этот принцип следующим образом: «В условиях равновесия любой молекулярный процесс и процесс, обратный данному процессу, будет протекать в среднем с одинаковой скоростью».

Состояние макросистемы, описанное уравнением (3), не является функцией от времени, хотя его состояние определяется целиком движением всей совокупности молекул, совершающимся во времени.

Мы приходим к следующему выводу: в условиях p'' , v'' и T'' описание физического состояния макросистемы не содержит физического параметра — времени. Физический параметр — время — существует только в микромире движущихся молекул. Это время, однако, является как бы безликим, в нем не различимы будущее и прошлое. Другими словами, в мире движущихся молекул нет

микроградиента времени, указывающего на действительно существующую непрерывную и необратимую последовательность событий от прошлого к будущему.

§ 4. Физический параметр — время обнаруживает реальную (действительно существующую) направленность от прошлого к будущему в необратимых и непрерывно совершающихся процессах взаимодействия макросистем, обладающих разными температурами. При исследовании, например, двух контактирующих макросистем с разной температурой наблюдается следующий необратимо протекающий процесс с однозначной направленностью от прошлого к будущему: в одной системе с более высокой температурой, начиная с момента времени t_0 , происходит непрерывное снижение температуры, а в другой системе с более низкой температурой, начиная с t_0 , происходит непрерывное повышение температуры. Эти два процесса непрерывно совершаются во времени и заканчиваются выравниванием температуры в обеих макросистемах. Пока существует градиент температуры, существует также и градиент времени. Как только исчезает градиент температуры между макросистемами, исчезает также градиент времени как физический параметр, определяющий эволюцию контактирующих макросистем.

Однако внутри контактирующих макросистем всегда можно выделить достаточно малые объемы, где нет градиента температуры и вследствие этого нет и градиента времени. Другими словами, контактирующие макросистемы, эволюционирующие к конечному состоянию температурного равновесия, не содержат в микроучастках своих объемов двух взаимосвязанных физических факторов эволюции — микроградиента температуры и микроградиента времени.

Мы приходим к следующему выводу.

В описании состояния контактирующих макросистем, имеющих разную температуру, входит физический параметр — время, имеющий направленность от прошлого к будущему. Эта направленность определяется макроградиентом температуры между контактирующими макросистемами.

Однако в микроучастках каждой макросистемы в отдельности, где нет микроградиента температуры, не существует микроградиента времени: микроучастки системы в микропромежутках времени не эволюционируют.

Хотя контактирующие макросистемы в течение макровремени эволюционируют, они не обладают в своих микрообъемах физическими факторами эволюции — микроградиентом температуры и микроградиентом времени.

§ 5. В природе существуют системы, в которых можно экспериментально определить микроградиент температуры и, следовательно, микроградиент времени. Такие системы обладают свойством эволюции: они эволюционируют непрерывно во времени.

и в любом сколь угодно малом участке своего объема. Феноменологическое уравнение, описывающее состояние такой системы, непрерывно эволюционирующей во времени и в пространстве, следующее (см. главу I, уравнения (6) и (7)):

$$\frac{d\bar{A}_i}{dt} = kF \text{ grad } T, \quad (5)$$

где $\frac{d\bar{A}_i}{dt}$ — вся совокупность рабочих процессов, непрерывно выполняемых системой во времени ($\frac{d}{dt}$ — оператор, имеющий значение микроградиента времени);

F — поверхность раздела, ограничивающая работающую систему от внешней среды — источника энергии для рабочих процессов;

$\text{grad } T$ — микроградиент температуры по обеим сторонам поверхности F , имеющей характер геометрической, т. е. бесконечно тонкой, поверхности;

k — коэффициент пропорциональности.

Уравнение (5) представляет собой общее феноменологическое уравнение живой материи.

Живая система, согласно уравнению (5), представляет собой динамическую систему, т. е. систему, выполняющую какие-либо рабочие процессы, цель которых при чисто феноменологической интерпретации не может быть выяснена. Эти рабочие процессы связаны с непрерывным расходом энергии, поступающей в живую систему; точно такое же количество энергии в виде тепла непрерывно вытекает из живой системы через ее поверхность раздела, ограничивающую ее от неживой окружающей среды. На этой поверхности раздела существует микроградиент температуры, обеспечивающий поток тепла из живой системы в окружающую среду.

В уравнение (5) входят параметры: энергия, время, поверхность раздела и температура. В чисто феноменологическом аспекте уравнение (5) может быть применено и для описания состояния неживой динамической системы — машины, являющейся «производным» наиболее развитой живой материи — человека (см. Введение). Однако необходимо учесть два момента, отличающие машину от живого организма в структурном отношении и ограничивающие, таким образом, применение уравнения (5) для феноменологического описания состояния машины: во-первых, в отличие от элементарной живой системы — метаболизирующей клетки — машина не обладает общей поверхностью раздела, ограничивающей ее как целое от внешней среды, и, во-вторых, машина состоит из движущихся компонентов, каждый из которых представляет собой гомогенную фазу, содержащую микроучастки с одинаковой температурой. Живая клетка, напро-

тив, обладает микроградиентом температуры на любом бесконечно малом участке своей микрогетерогенной структуры.

Различие между живым организмом и машинной в функциональном отношении будет рассмотрено в главе IX.

Проведенный анализ позволяет сделать следующий вывод: в природе существуют динамические системы, непрерывно потребляющие энергию и выделяющие тепло, которые обладают связанными между собой микроградиентом времени и микроградиентом температуры. Эти системы представляют собой живые организмы, которые находятся в состоянии непрерывной и необратимой эволюции во времени от прошлого к будущему.

Глава четвертая

АДАПТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС КЛЕТКИ

(Онтогенетическая адаптация эритроцитов)

§ 1. Живая система оказывается всегда приспособленной к условиям своего существования в окружающей ее среде. Способность к приспособлению является, вероятно, наиболее отличительной чертой жизни (Селье, 1960, и мн. др.). Считают, что при изменениях физико-химических параметров внешней среды, не выходящих, однако, за пределы адаптационных возможностей живой системы, возникают процессы приспособления организма, которые не оканчиваются, пока организм не достиг своей цели, адекватности своей морфо-физиологической структуры к измененным условиям своего существования. Согласно этой концепции, организм адаптирован для достижения своей цели, которая заключается в удерживании существенных переменных состояния организма в физиологических пределах (Cannon, 1932). При изменениях в окружающей организм среде, выходящих за пределы адаптационных возможностей организма, процессы приспособления не прекращаются, но в силу их недостаточности возникают дисфункции организма, которые могут в конечном счете привести его к гибели.

Адаптационный процесс является энергетическим процессом, который вообще не может быть отделен от остальных энергетических процессов организма, совокупность которых представляет собой обмен веществ.

Выделить одну функцию адаптации организма от всех остальных энергетических функций, связанных с его жизнедеятельностью, невозможно. Отсюда следует, что изучение в оптимальных условиях одного только адаптационного процесса живой системы будет возможным, если изучаемый живой объект обладает исключительно низким энергетическим уровнем обмена

веществ и в связи с этим минимальным количеством физиологических функций.

В таком случае адаптационный процесс проявляется как бы в чистом виде, и энергия обмена веществ расходуется почти целиком только для процесса адаптации.

В качестве объекта исследования для изучения адаптационного механизма мы выбрали клетку с исключительно низким обменом веществ, которая выполняет в основном только одну физиологическую функцию. Такой высокоспециализированной клеткой с низким энергетическим обменом является эритроцит млекопитающих. Безъядерный эритроцит млекопитающих выполняет в основном функцию, которая высокоспецифична и филогенетически является весьма древней. Эта функция заключается в связывании, переносе и отдаче кислорода. Белковые молекулы, которые осуществляют эту функцию, представляют собой хромопротеиды — гемоглобины; они образуют основную массу клеточного вещества. Изучение адаптационного процесса эритроцита будет, следовательно, тесно связано с изучением функции этого главного компонента эритроцита — белковой молекулы гемоглобина.

§ 2. Сродство гемоглобина (Hb) к кислороду увеличивается, как известно, с повышением pH среды (Barcroft, 1928; Кузнецов, 1949). Сравнение гемоглобинов фетальной крови (крови плода, которая функционирует в условиях внутриутробной жизни) и материнской крови относительно их сродства к кислороду показало, что фетальный гемоглобин (Hb-F) обладает приблизительно на 15% более высоким сродством к O₂, чем материнский гемоглобин (Hb-A) (Лихницкая, 1950). Это явление — разность сродства гемоглобинов к кислороду в крови плода и в крови взрослого животного — объясняется тем, что эритроциты, содержащие тот или другой онтогенетически различный гемоглобин, приспособлены к различным физиологическим средам. Красные кровяные шарики плода функционируют в условиях внутриутробной жизни; они связывают кислород в контакте с плацентарной средой. Эритроциты материнской крови функционируют в других физиологических условиях, в условиях постнатальной жизни; они связывают кислород в контакте с респираторной легочной тканью. Гемоглобины Hb-F и Hb-A являются оптимально адаптированными к тем средам, в которых они функционируют. Плацентарная среда имеет нейтральную или слабокислую реакцию, в то время как респираторная легочная ткань обладает слабощелочной реакцией (Тринчер, 1955, 1960а, 1960б).

Если сравнивать сродство Hb-F к O₂ при pH ~ 7,3, что соответствует активной реакции плаценты, со сродством Hb-A к O₂ при pH ~ 8,0, что соответствует активной реакции респираторной легочной ткани, то обнаруживается, что оба гемоглобина обладают одинаковым сродством к кислороду. Существует, следовательно,

приспособление молекулы гемоглобина к условиям ее функционирования (Коржуев, 1948, 1959).

Корреляция между функцией гемоглобина — связыванием O_2 в естественных физиологических условиях плацентарной или легочной среды — и физико-химическим свойством гемоглобина — сродством к O_2 — отражает общий принцип «функциональной пластичности белковой молекулы». Белковая молекула как функциональная единица живой системы оказывается оптимально адаптированной к физиологическим условиям существования живой системы.

Влияние активной реакции среды на образование крови, содержащей Hb-F или Hb-A, было показано прямыми опытами с переживающей эмбриональной печенью (Thomas et al., 1960). При пропускании через изолированную, переживающую фетальную печень оксигенизированной (слабощелочной) крови печень продуцировала эритроциты, содержащие Hb-A; при пропускании гипоксической (слабокислой) крови печень продуцировала эритроциты, содержащие Hb-F.

§ 3. Hb-F и Hb-A отличаются друг от друга и другим физико-химическим свойством, кроме разного сродства к O_2 ; они обуславливают разную чувствительность эритроцитов к денатурационному действию щелочи. Эритроциты, содержащие Hb-F, являются значительно более чувствительными к щелочной денатурации, чем эритроциты, содержащие Hb-A. Это различие также объясняется тем же принципом «функциональной пластичности белковой молекулы». Эритроцит, содержащий Hb-F, который адаптирован к более кислой плацентарной среде, более чувствителен к денатурационному действию щелочи. Эритроцит, содержащий Hb-A, который адаптирован к более щелочной среде респираторной легочной ткани, менее чувствителен к денатурационному действию щелочи. Существует, следовательно, корреляция между сродством Hb к O_2 и чувствительностью клетки, содержащей Hb, к действию щелочи (Тринчер, Гинцбург, 1963). Такая корреляция является общим биологическим явлением, которое обнаруживается в широком филогенетическом диапазоне как для эритроцитов теплокровных и холоднокровных животных, так и для свободно плавающих молекул гемоглобинов из крови червей (Haughton et al., 1957).

§ 4. В ходе постнатальной адаптации крови теплокровного животного происходит замена фетального гемоглобина гемоглобином взрослого животного. Так как гемоглобин находится у теплокровных животных внутри эритроцита, то замена гемоглобинов в ходе постнатальной адаптации может произойти двумя принципиально различными, альтернативными путями:

1) замена фетального гемоглобина гемоглобином взрослого животного может происходить в виде замены клеток: постнатальный организм освобождается от эритроцитов, содержащих только

Hb-F, и постепенно заменяет их эритроцитами, содержащими только Hb-A;

2) замена фетального гемоглобина гемоглибином взрослого животного может происходить внутри самих эритроцитов: в циркулирующих в кровяном русле эритроцитах постнатального организма происходит превращение Hb-F в Hb-A.

При наличии первого варианта адаптационный процесс замены гемоглибинов был бы обусловлен генетическим механизмом, действующим в эритропоэтическом аппарате, и циркулирующие в кровяном русле эритроциты состояли бы в течение адаптационного периода из двух популяций: популяции эритроцитов, содержащих только Hb-F, и популяции эритроцитов, содержащих только Hb-A.

При наличии второго варианта адаптационный процесс замены гемоглибинов состоял бы в непосредственном процессе приспособления эритроцитов к новым условиям функционирования: в кровяном русле циркулирует в течение адаптационного периода только одна популяция эритроцитов, содержащих одновременно Hb-F и Hb-A в каждой клетке.

Так как эритроциты, содержащие Hb-F, и эритроциты, содержащие Hb-A, обладают различной чувствительностью к денатурирующему действию щелочи, то это свойство может служить индикатором для установления содержания того или другого гемоглибина в эритроцитах. Для решения поставленного альтернативного вопроса, каким путем происходит замена гемоглибина в крови, мы произвели экспериментальные исследования, которые позволили обнаружить изменение щелочной устойчивости эритроцитов постнатальных животных в течение всего адаптационного периода. Анализ этих опытов дал возможность однозначно ответить на поставленный вопрос и доказать, что в течение первых 20 дней постнатальной жизни у исследованного теплокровного животного (крысы) происходят адаптационные изменения самих эритроцитов, которые приспособляются к новым (постнатальным) условиям функционирования.

§ 5. Щелочная устойчивость эритроцитов изучалась фотометрическим методом измерения скорости набухания клеток в изотоническом щелочном буфере (Тринчер, 1959; Кузин, Тринчер, 1960). Свежая кровь крыс разных возрастных групп, полученная декапитацией животного, смешивалась в отношении 1,5:100 с физиологическим раствором, в который был прибавлен гепарин для предупреждения свертываемости крови. К 1 мл полученной таким образом разведенной крови прибавляли 5 мл изотонического буферного раствора с $pH = 9,97^1$. Момент прибавления буфера отмечался как начало воздействия изотонической щелоч-

¹ К 1000 мл буферного раствора, приготовленного из 0,1 N NaOH и 0,1 M бикарбоната натрия, NaHCO₃.

ной среды на эритроциты. Воздействие щелочи на эритроциты происходило при $32^{\circ} \pm 0,02^{\circ}$, и время от времени производились измерения оптической плотности этой смеси на фотоэлектроколориметре (ФЭК-М) с синим фильтром. Опыт считался законченным, когда величина оптической плотности достигла минимального (постоянного) значения.

На рис. 5 приведены пять кривых, изображающих кинетику процесса набухания клеток и гемолиза в изотоническом щелочном буфере. Кривая I получена от крови новорожденного животного; кривая II — 4-дневного; кривая III — 8-дневного, кривая IV — 13-дневного и кривая V — от крови взрослой (материнской) крысы. На оси ординат отложены значения оптической плотности, на оси абсцисс — значения времени в минутах.

Как видно на рис. 5, все пять кривых имеют одинаковую форму, но резко отличаются друг от друга по расположению их среднего участка. Средний участок кривых оказывается сдвинутым влево тем больше, чем моложе животное. Существует, следовательно, зависимость в расположении среднего участка кривых от возраста животного в течение

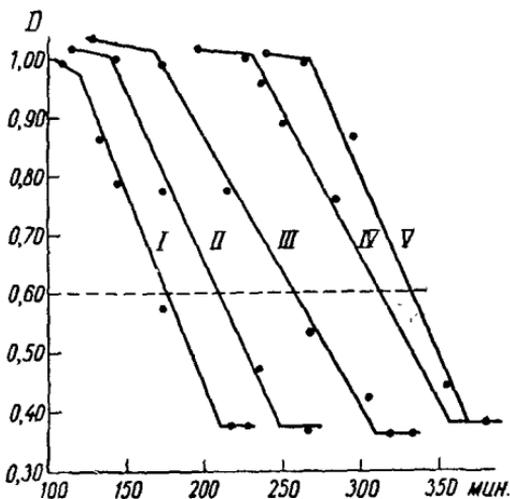


Рис. 5. Изменение оптической плотности (D) суспензии эритроцитов крысы при воздействии изотонического щелочного раствора

На оси ординат — оптическая плотность; на оси абсцисс — время (в минутах); I — эритроциты новорожденного животного; II — 4-дневного; III — 8-дневного; IV — 13-дневного; V — взрослого животного (матери)

первых 20 дней постнатальной жизни. Кривая, изображающая кинетику процесса набухания и гемолиза эритроцитов в изотоническом щелочном буфере, делится на три участка, которые изображают три различные кинетические фазы.

Первая фаза представляет собой относительно медленное набухание эритроцитов до достижения некоторого предельного состояния осмотического равновесия. Эта фаза отличается высоким значением оптической плотности, которая мало изменяется во времени. Длительность процесса, изображенного этим участком кривой, как видно, тем короче, чем меньше возраст животного. Высокое значение оптической плотности объясняется мут-

Вторая фаза кинетического процесса, изображенного средним участком кривой, представляет собой быстрое разрушение всех эритроцитов, что обнаруживается резким падением оптической плотности. Эта вторая фаза имеет почти одинаковую длительность у всех кривых.

Окончание этой фазы означает, что все эритроциты гемолизированы, и раствор из оптически мутной среды, содержащей негемолизованные эритроциты, превратился в оптически прозрачный раствор гемоглобина.

Третья, кинетически неизменная фаза соответствует раствору гемоглобина и отличается постоянным во времени и минимальным значением оптической плотности, одинаковым для всех кривых.

§ 6. Аналогичность формы всех кинетических кривых является доказательством того, что кровь, взятая в разные дни жизни животного, начиная с первого дня, состоит всегда из одной, единственной популяции эритроцитов относительно содержания гемоглобина в них. Все клетки одной популяции одинаково быстро набухают и почти в одно и то же время гемолизируются. Наклон второго участка кривой, ход которого теоретически должен быть параллельным к оси ординат, объясняется тем, что в популяции эритроцитов существует гауссовое распределение клеток относительно их осмотической устойчивости, зависящее главным образом от различного возраста отдельных клеток. Молодые эритроциты гемолизируются несколько раньше, чем старые (см. главу VI).

Расположение средних участков кинетических кривых позволяет графически изобразить зависимость щелочной устойчивости эритроцитов от возраста животного. В качестве показателя щелочной устойчивости клеток было взято время наступления гемолиза, соответствующее значение оптической плотности 0,60 (приблизительно середина среднего участка кривой). На рис. 6 собраны все экспериментальные данные, полученные от 40 животных разного возраста, начиная с однодневных. На ординате отложены минуты (время наступления гемолиза), на абсциссе — дни после рождения.

Как видно на этом графике, устойчивость эритроцитов к денатурационному воздействию щелочи увеличивается с возрастом животного и достигает своего максимального значения на 20-й день постнатальной жизни. Начиная с 20-го дня, эритроциты являются, следовательно, полностью адаптированными к новым физиологическим условиям, к связыванию кислорода в контакте с слабощелочной респираторной легочной тканью. С 20-го дня все эритроциты содержат только гемоглобин взрослого животного (Нв-А). В предыдущем адаптационном периоде, с момента рождения, до 20-го дня, эритроциты (каждая клетка в отдельности) содержали одновременно Нв-F и Нв-А в беспрерывно изменяющейся пропорции, а эритроциты внутриутробного животного,

адаптированные к связыванию кислорода в контакте с плацентой, содержали только Нв-Ф.

Для установления закономерности адаптационного процесса, выраженной в виде функциональной зависимости структуры клетки от времени, на координатную систему рис. 6 наложена

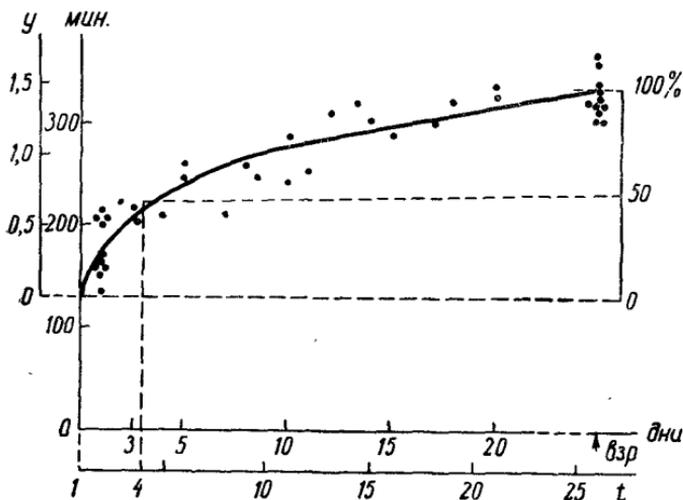


Рис. 6. Зависимость времени наступления гемолиза от возраста животного

На оси ординат — время (в минутах); на оси абсцисс — дни после рождения; *взр.* — взрослое животное; кроме того, на графике нанесены координаты, по которым построена кривая логарифмической функции (ось y — слева, ось t — внизу)

вторая координатная система: y и t . Ордината y начинается с числа ноль, соответствующего экстраполированному числу 130 мин. экспериментальной оси, а абсцисса t начинается с числа 1, соответствующего числу ноль экспериментальной оси. В этой наложенной координатной системе проведена кривая, выражающая математическую функцию:

$$y = \ln t.$$

Как видно, эта функция находится в зоне экспериментальных точек. Зависимость щелочной устойчивости эритроцита от возраста животного в течение адаптационного периода, от момента рождения до 20-го дня постнатальной жизни, с большой точностью подчиняется логарифмическому закону.

Интересно отметить, что процесс адаптации эритроцитов протекает чрезвычайно быстро. Как видно на рис. 6, уже на третий день после рождения животного достигается 50% адаптационного эффекта. На третий день постнатальной жизни все циркулиру-

ющие в кровяном русле эритроциты содержат одновременно Нб-*F* и Нб-*A* в равных количествах и оказываются уже наполовину приспособленными к функционированию в контакте со слабощелочной респираторной легочной тканью (Тринчер, Гинцбург, 1963; Trinchler, Gintsburg, 1964).

Глава пятая

ЗАКОН БИОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ

§ 1. Приведенные в предыдущей главе опытные данные показали, что безъядерная неделяющаяся клетка, эритроцит млекопитающих, имеющий чрезвычайно низкий обмен веществ и выполняющий в основном только одну специализированную функцию — передачу кислорода, обладает способностью к адаптации. В течение первых 20 дней постнатальной жизни эритроцит приспосабливается к новой физиологической среде, изменяет свою внутреннюю цитоплазматическую структуру. Внутри эритроцита происходит перестройка фетального гемоглобина в гемоглобин взрослого организма; Нб-*F*, который был адаптирован к плаценте, превращается внутри эритроцита в Нб-*A*, который адаптирован к слабощелочной среде респираторной легочной ткани. Этот адаптационный процесс клеточного организма есть процесс молекулярной перестройки белкового состава внутри клетки.

Майлс и др. (Miles et al., 1961) обнаружили, что в циркулирующих в кровяном русле эритроцитах происходит процесс старения, который сопровождается изменением гемоглобинов внутри клетки. Известно, что процесс старения эритроцита отражается на функциональных свойствах клетки, на ее ферментативной активности (Pranker, 1958), энергетической функции и ионном транспорте (Bernstein, 1959), осмотической резистентности (Marks et al., 1958) и механических свойствах (Simon et al., 1957). Эти данные интерпретировали как дегенеративные изменения эритроцитов в процессе старения, ведущие к гибели клетки. Обнаруженная нами цитоплазматическая перестройка эритроцита, молекулярная перестройка гемоглобинов, является, напротив, не процессом структурной деградации, а процессом адаптации клетки к новым условиям существования. Под действием нового физиологического раздражителя — респираторной легочной ткани — эритроцит приобретает новую структуру взамен прежней структуры, которая была адекватна предыдущему физиологическому раздражителю — плаценте.

Новый физиологический раздражитель, вызывающий адаптационный процесс клетки, структурную перестройку молекулярного состава эритроцита, представляет собой источник информа-

дии. Респираторная легочная ткань передает контактирующему с ней эритроциту информацию о щелочности среды. Контактующая клетка, становясь носителем этой информации, изменяет свою структуру и сама превращается в источник информации для эритропоэтической системы. Эритропоэтическая система, получив новую информацию от структурно измененных эритроцитов, продуцирует в ответ на полученную информацию новые структурно измененные эритроциты. Это положение может быть иллюстрировано следующей схемой (рис. 7).

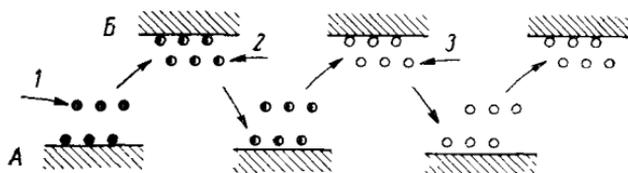


Рис. 7. Процесс адаптации эритроцитов (схема)

А — гемopoэтическая система; Б — респираторная легочная ткань; 1 — эритроциты, содержащие Hb-F; 2 — эритроциты, содержащие Hb-F и Hb-A; 3 — эритроциты, содержащие Hb-A

В этой схеме весь процесс адаптации эритроцита иллюстрирован в виде трех циклов: эритроциты, выходящие из эритропоэтической системы fetalного животного, содержат только Hb-F. Соприкасаясь в постнатальной жизни с респираторной легочной тканью, эритроциты приобретают новую информацию и изменяют свою структуру. Они содержат одновременно как Hb-F, так и Hb-A и сами становятся источником информации для эритропоэтической системы. Эритропоэтическая система продуцирует новые эритроциты в соответствии с полученной информацией, и по истечении 20 дней все эритроциты оказываются полностью адаптированными к респираторной легочной ткани и содержат только Hb-A. Постаревшие за это время эритроциты, имеющие (как это показано выше) измененные свойства, активно удаляются из организма и заменяются новыми, молодыми эритроцитами, перестроенными в соответствии с новой информацией.

Мы видим, таким образом, что в отличие от неживой кибернетической системы, в которой имеет место невозместимая потеря информации в отдельных процессах ее передачи (шумы, тепловой хаос), в живой системе информация сохраняется благодаря целостности организма и корреляции всех его функций (Анохин, 1961; Свинцицкий, 1964). Носитель информации, одноклеточный организм, изменяет свою структуру в соответствии с полученной информацией и передает ее той системе, которая производит новые носители информации.

Приведенная модель иллюстрирует передачу информации от одной системы (эритроциты) к другой системе (эритропоэтический аппарат). Эритроциты, которые в результате полученной ими новой (химической) информации при контакте со слабощелочной легочной тканью приобрели новое негэнтропийное состояние, сами становятся источниками информации для эритропоэтического аппарата. Эритропоэтический аппарат, который в результате полученной информации приобрел новое негэнтропийное состояние, продуцирует эритроциты, согласно полученной информации. В приведенной модели одноклеточный организм — эритроцит — рассматривается как кибернетическая система или как машина для переработки информации. В работе этого одноклеточного организма обнаруживается способность хранить, преобразовывать и передавать полученную информацию, т. е. способность, которая характерна для кибернетической машины (Shannon, Weaver, 1949).

Между негэнтропией и информацией существует конкретная (физическая, материальная) связь. На наличие такой связи указал Новик (1962, 1963); исходя из общетеоретических положений, Новик подчеркивает содержательную природу информации как атрибут материи.

Бриллюэн (1960, 1962) иллюстрирует преобразование негэнтропии и информации в виде последовательных звеньев: негэнтропия → информация → негэнтропия.

Подобную связь можно установить на примере приспособления безъядерного эритроцита к новым условиям существования после рождения теплокровного животного. Этот специфический адаптационный процесс единичной безъядерной клетки, состоящий в изменении макромолекулярного состава ее цитоплазматической структуры, является, однако, только одним из бесчисленных звеньев адаптационного процесса, которому подвергается весь организм в течение постнатального периода.

В следующем параграфе мы рассматриваем явление биологической адаптации как общебиологическую проблему с термодинамической позиции, не касаясь в отдельности адаптации цельного организма или единичных его звеньев.

§ 2. Организм обладает упорядоченной, динамической структурой, сохранение которой связано с расходом энергии. С термодинамической точки зрения неравновесная структура живого определяется функцией негэнтропии $S_{\text{нег}}$. Наличие упорядоченности структуры живого обусловлено его информационным содержанием I^1 , которое в стационарных условиях существования организма является, очевидно, постоянной величиной. В условиях биологической эволюции и адаптации информационное содержа-

¹ Смысл этой величины будет разъяснен ниже.

ние представляет собой нарастающую функцию от времени:

$$\frac{d}{dt} I(t) > 0. \quad (1)$$

Возникает вопрос о связи между негэнтропией и информационным содержанием организма в процессе адаптации:

$$S_{\text{нег}}(t) \sim I(t),$$

где t — время адаптации.

По определению

$$S_{\text{нег}} = -S, \quad (2)$$

т. е. негэнтропия имеет противоположный физический смысл, чем энтропия. Согласно закону Больцмана,

$$S = k \ln W, \quad (3)$$

энтропия изолированной замкнутой системы нарастает со временем, так как термодинамическая вероятность W увеличивается со временем:

$$\frac{d}{dt} W(t) > 0. \quad (4)$$

Функции $I(t)$ и $W(t)$ имеют противоположный физический смысл, точно так же, как функции негэнтропия и энтропия. $I(t)$ выражает тенденцию эволюции термодинамически открытой живой системы ко все более упорядоченному состоянию, которое противоположно термическому хаосу, и $W(t)$ выражает тенденцию эволюции термодинамически замкнутой (изолированной) неживой системы ко все более хаотическому состоянию.

На основе уравнений (1), (4), (2) и (3)

$$\frac{d}{dt} I(t) > 0, \quad \frac{d}{dt} W(t) > 0, \quad S_{\text{нег}} = -S \text{ и } S(t) = k \ln W(t),$$

можно сформулировать закон, который формально подобен, но по своему физическому смыслу не тождествен закону Больцмана:

$$S_{\text{нег}}(t) = K \ln I(t), \quad (5)$$

где K — постоянная, которая подлежит определению.

Постоянная K занимает в уравнении (5) такое же место, как постоянная k в уравнении Больцмана, и имеет такую же размерность: энергия $\cdot T^{-1}$. Физический смысл постоянной Больцмана определяется уравнением

$$k = \frac{R}{N}, \quad (6)$$

где R — газовая постоянная и N — число Авогадро, т. е. k является приведенной энергией одной молекулы. Эта энергия отдельной молекулы появляется при осуществлении флуктуационных процессов.

Из постоянства энергии макросистемы во времени $E_{t+\Delta t} = E_t$ и из уравнения $F = E - TS$, где F — свободная энергия, следует,

что

$$S_{t+\Delta t} - S_t = \frac{F_t - F_{t+\Delta t}}{T} = -\frac{A_{\text{мин}}}{T}, \quad (7)$$

где $A_{\text{мин}}$ — предельно малая внешняя работа, которую необходимо при данной температуре выполнить над газом, чтобы получить обратимое изменение флуктуации без изменения энтропии (Компанец, 1957).

Из определения постоянной k как приведенной энергии одной молекулы, которая появляется при выполнении внешней работы газа на основе флуктуационных процессов, можно определить постоянную K , имеющую физически противоположный смысл, чем k . Постоянная K представляет собой приведенную энергию «внутренней» работы единичной живой системы, которая противодействует флуктуационному разрушению ее упорядоченной, термодинамически неравновесной, термолабильной структуры,

$$KT = A_{\text{мин } i}, \quad (8)$$

где $A_{\text{мин } i}$ — минимальная, внутренняя (антифлуктуационная) работа живой системы, обеспечивающая ее термическую устойчивость при температуре жизнедеятельности организма.

Подставляя уравнение (8) в (5), получим

$$S_{\text{нег}}(t) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I(t). \quad (9)$$

Согласно уравнению (9), существует логарифмическая зависимость между упорядоченной, термодинамически неравновесной структурой живой системы, которая определяется функцией $S_{\text{нег}}(t)$, и информационным содержанием $I(t)$, которое приобретает организм в течение адаптационного периода t (Тринчер, 1963б).

Уравнение (9) выражает закон биологической адаптации. Если известен какой-либо индикатор структуры (y) адаптирующего организма, то, согласно (9), существует следующая зависимость между индикатором структуры y и временем адаптации t :

$$y = \ln t. \quad (10)$$

Уравнение (10) может быть экспериментально проверено.

Выше было показано, что адаптация эритроцитов к новым условиям функционирования после рождения животного заключается в замене фетального гемоглобина (Hb-F) гемоглибином взрослого животного (Hb-A). Для человеческого организма адаптационный процесс замены гемоглибинов длится около трех месяцев после рождения (Fraser et al., 1962), для крысы, согласно нашим данным, 20 дней после рождения. В начале адаптационного периода эритроциты крысы содержат только Hb-F, в течение адаптационного периода — Hb-F и Hb-A, а в конце адаптации — только

Нь-А. В течение адаптационного процесса эритроциты приобретают, следовательно, новое структурное свойство, что обнаруживается в повышении их устойчивости к денатурационному действию щелочи. Зависимость этого структурного свойства, обозначенного в наших опытах символом y , от времени адаптации t описывается уравнением

$$y = \ln t,$$

которое точно соответствует уравнению (9) (Тринчер, Гинцбург, 1963).

Живое тело, приобретающее в ходе своей жизнедеятельности информацию из внешней среды, изменяет свою структуру в соответствии с полученной информацией. При этом сохраняется специфичность функций живой системы, закрепленных в ней наследственно, и строится новая структура, которая обеспечивает выполнение этих же функций при измененных условиях внешней среды.

Мы видели на примере одноклеточного организма — безъядерного эритроцита, что эта наиболее простая живая система, т. е. неделиющаяся клетка с исключительно низким обменом веществ, выполняет свою целесообразную функцию — связывание кислорода при измененных условиях внешней среды — наподобие гомеостата (Эшби, 1962). При изменении внешней среды гомеостат настраивается в соответствии с измененными условиями. Эритроцит функционирует, следовательно, как эффективно управляемая система. Но в отличие от гомеостата Эшби, который, подвергаясь какому-либо возмущению, решает задачу отыскания нового устойчивого состояния, простейшая живая система не решает задачу отыскания устойчивости с конечной целью приспособления к измененным условиям внешней среды. Живая неделиющаяся клетка, в отличие от гомеостата Эшби, находится в состоянии непрерывного приспособления; адаптационный процесс не кончается в течение жизни клетки, а является непрерывным, прогрессирующим процессом, который никогда не достигает какой-либо конечной цели в течение жизни клетки.

Согласно закону биологической адаптации, живое существо не обладает «стабильностью» существования в виде неизменности своего гомеостатического состояния. Хотя «постоянство» живой системы «свидетельствует о том, что в ней действуют или готовы действовать агенты, поддерживающие постоянство» (Сампсон, 1932; Баркрофт, 1937), это не должно означать, что гомеостатическое состояние лишено способности к развитию.

Адаптационные механизмы организма не исчерпываются достижением конечной цели — сохранением гомеостатического состояния; адаптация живой системы представляет собой непрерывный процесс, в ходе которого «уровень» гомеостаза подвергается прогрессивным изменениям в связи с нарастающим усложнением

функций организма (Копштоянц, 1954). Другими словами, чем сложнее становится деятельность живой системы, тем меньше колебания параметров внутренней среды.

Значение развития гомеостаза особенно ярко обнаруживается при исследовании условий функционирования наиболее развитой живой материи — мозга. В ходе развития животного мира мозг приобретал ведущую роль органа эволюции и адаптации животного организма (Павлов, 1938). Именно мозг функционирует в животном организме в условиях наиболее совершенного гомеостаза, что и обуславливает способность мозга реагировать на все меньшие изменения параметров внутренней среды. Эволюция мозга, с точки зрения физико-химической характеристики условий его функционирования, заключается в том, что мозг, развиваясь, приобретает способность реагировать на все меньшие отклонения этих параметров от их средней гомеостатической величины.

Колебания параметров внутренней среды организма связаны с взаимодействием организма с окружающей его средой в ходе непрерывно идущих адаптационных процессов. Способность мозга реагировать в ходе эволюции и адаптации на все меньшие колебания параметров внутренней среды, число которых в ходе развития животного мира все больше возрастает, отражает функциональное свойство наиболее развитой живой материи. Это свойство заключается в тенденции развивающегося мозга реагировать на беспредельно возрастающее число факторов внутренней среды при беспредельном уменьшении их колебаний. Именно это функциональное свойство, как мы полагаем, имел в виду Клод Бернар в своем известном изречении: «Постоянство внутренней среды — это условие свободной жизни».

Закон биологической адаптации является формально подобным, но не тождественным по своему физическому смыслу закону Больцмана. Оба закона определяют структуру термодинамической системы как функцию, зависящую от времени. Эволюция структуры неживой системы пропорциональна логарифму термодинамической вероятности, возрастающей со временем. Эволюция структуры живой системы пропорциональна логарифму информации, возрастающей со временем в ходе адаптации организма.

Глава шестая

К ПРОБЛЕМЕ СТАРЕНИЯ ОРГАНИЗМА

§ 1. В живой природе, на уровне одноклеточных организмов, существует, как известно, бессмертие. Одноклеточный организм не стареет и не умирает. В нескончаемой во времени цепи из последовательных поколений клетка является непрерывно изменя-

особи. Способность одноклеточного организма в определенной фазе своего существования воплотиться в две самостоятельные и растущие особи (механизм клеточного деления) лежит, очевидно, в основе потенциального бессмертия живой системы.

Старение и смерть появляются у многоклеточного организма, состоящего из множества дифференцированных клеток. Все клетки макроорганизма можно разделить на две резко различимые группы: первая группа состоит из клеток, сохранивших способность к делению, вторая группа состоит из неделящихся клеток. К первой группе относятся половые клетки и клетки паренхиматозных органов, ко второй группе — «стабильные» клетки поперечно-полосатой мышцы и головного мозга. Длительность жизни этих «стабильных» клеток лимитируется жизнью макроорганизма. Ко второй группе относятся также «коротко живущие» неделящиеся клетки, находящиеся в непрерывно возобновляющихся клеточных популяциях крови, толстой кишки, кожи и других органов (Leblond, Walker, 1956; Bourne, 1957).

Половые клетки, обеспечивающие при условии копуляции размножение многоклеточного организма, являются потенциально бессмертными, точно так же, как одноклеточные организмы. Отсюда можно ставить следующий вопрос о причине старения и смерти макроорганизма:

а) либо старение связано в основном с клетками, которые способны к делению, но в отличие от половых клеток не обладают способностью к копуляции;

б) либо старение макроорганизма связано с дегенеративными изменениями неделящихся клеток.

Для решения этого альтернативного вопроса исследуем жизнь неделящейся клетки в следующих отношениях: какие изменения претерпевает неделящаяся клетка в течение своей жизни и влияют ли изменения неделящейся клетки на длительность жизни макроорганизма?

Естественная длительность жизни макроорганизма, например человека, достигшего 70 лет, равна длительности жизни неделящихся «стабильных» клеток мышцы и мозга, но превосходит приблизительно в 200 раз длительность жизни неделящейся клетки — эритроцита. Красная кровь образует, как известно, популяцию, в которой происходит непрерывное пополнение клеточного состава молодыми эритроцитами и устранение старых клеток.

К проблеме старения клеточного организма подходят, как правило, на основе сравнения живой системы с работающей машиной. Явление изнашивания работающего механизма переносят на функционирующую клетку. В живой и неживой природе действует якобы один и тот же закон возрастания энтропии или потери упорядоченности структуры. Движущиеся структурные элементы машины подвергаются трению и изнашиваются, и по той же причине возникают как бы структурные дефекты на молекулярном

уровне в функционирующей клетке (Нагорный, 1940; Никитин, Голубицкая, 1954; Sinex, 1957). Считают также, что внутриклеточное строение макромолекул подвержено случайным ошибкам; в силу флуктуационных процессов происходит случайное необратимое денатурационное повреждение макромолекул (Strehler, 1959; Энгельгардт, 1961; Ковров, 1962; Медведев, 1962). Та и другая причина — изнашивание структуры и ошибки при строении макромолекул — приводят к дезорганизации клеточных функций и, в конечном счете, к полной функциональной негодности и к гибели клеточного организма. Согласно этой концепции, вытекающей из перенесения термодинамических закономерностей, управляющих неживыми системами, на живые системы, смерть клетки уподобляется порче изношенной машины.

Перенесение явления недолговечности машины на живые объекты является, однако, принципиально неправомерным. Изнашивание действующего механизма связано главным образом с наличием поверхностей раздела его движущихся компонентов, каждый из которых представляет собой гомогенную фазу. Живая клетка, хотя и является сложной динамической системой, не состоит из движущихся гомогенных фаз, разделенных поверхностями раздела, а обладает неограниченной микрорегетерогенностью. Наличие беспрельной микрорегетерогенности структуры живого, или, что то же самое, отсутствие внутренних поверхностей раздела между гомогенными фазами, исключает возможность применения закона возрастания энтропии для объяснения процесса старения живой системы (Тринчер, 1962а).

Старение и смерть неделящейся клетки не могут быть объяснены как результат деструктивных (дегенеративных) процессов и накопления ошибок. Как будет показано ниже, старение неделящейся клетки — это непрерывный процесс адаптации к выполнению клеточных функций и имеет, следовательно, антиэнтропийный характер. Смерть неделящейся клетки есть одновременно конец адаптационного процесса.

§ 2. Живая клетка представляет собой термодинамически открытую систему, которая сохраняет неравновесность своей структуры на основе обмена энергией и веществом с окружающей клетку средой.

Как было показано выше, упорядоченная термодинамически неравновесная структура живой системы определяется функцией $S_{\text{нег}}(t)$:

$$S_{\text{нег}}(t) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I(t). \quad (1)$$

Здесь $A_{\text{мин } i}$ — энергия минимальной антифлуктуационной (внутренней) работы клетки, которая непрерывно совершается для устранения структурных дефектов, возникающих в клетке в результате теплового движения. В несколько другом аспекте понятие антифлуктуационной (внутренней) работы живой системы

было выдвинуто Бауэром как антиравновесной работы. Бауер в 1935 г. сформулировал «общий закон биологии» следующим образом: «...Живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянную работу против ожидаемого, при существующих внешних условиях, равновесия» (цит. по Токин, 1963).

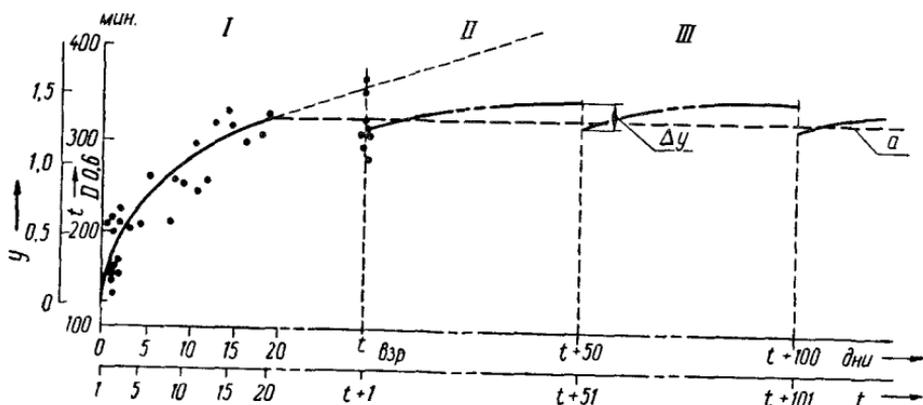


Рис. 8. Зависимость времени наступления гемолиза от возврата животного (I секция) и от возврата эритроцитов (II секция, III секция и т. д.)

На оси ординат — время (в минутах); на оси абсцисс — дни после рождения; *взр.* — взрослое животное; кроме того, на графике нанесены координаты, по которым построена кривая логарифмической функции (ось *y* — слева, ось *t* — внизу)

Уравнение (1), выражающие закон биологической адаптации, может быть экспериментально проверено, если имеется некоторый измеримый параметр *y*, характеризующий структуру клетки в зависимости от длительности адаптационного процесса. При монотонном возрастании информационного содержания клетки в течение адаптационного процесса имеем

$$I(t) \sim t$$

и отсюда, на основе уравнения (1),

$$y \sim \ln t. \quad (2)$$

Как было нами показано на безъядерных эритроцитах крысы, структура клетки в течение адаптационного процесса изменяется в зависимости от времени, согласно уравнению (2).

На рис. 8 (секция I) воспроизведены экспериментальные точки и теоретическая кривая $y = \lg t$ для эритроцитов крысы.

На ординате отложено время наступления гемолиза эритроцитов в изотопическом щелочном буфере (в мин.), на абсциссе — дни после рождения животного. На этом же графике показана вторая числовая координатная система с ординатой *y* и абсциссой *t*, причем *t* начинается числом 1 и выражено в таких же еди-

ницах, как экспериментальная ось, т. е. в числах дней после рождения животного.

Как видно на рис. 8, функция $y = \lg t$ расположена в области экспериментальных точек, изображающих адаптационный процесс эритроцитов с момента рождения животного до 20-го дня постнатальной жизни (секция I). Дальнейший ход функции (пунктирная линия) экспериментально не наблюдается. После 20-го дня постнатальной жизни наблюдается некоторое предельное значение адаптации эритроцитов (горизонтальная линия a). Противоречие между вытекающим из закона биологической адаптации беспредельным возрастанием адаптационного процесса клетки и действительно наблюдаемым пределом адаптации устраняется тем, что каждый эритроцит имеет ограниченный срок жизни.

Адаптация отдельных эритроцитов показана в секциях II, III и т. д. в виде отрезков логарифмических кривых. Абсцисса этих секций соответствует длительности жизни эритроцита крысы (~50 дней; см. van Putten, 1958). Согласно этой схеме, молодой эритроцит менее адаптирован к выполнению своей функции, чем старый эритроцит, и процесс старения клетки представляется как процесс непрерывной адаптации к выполнению функций эритроцита.

Эритроцит выполняет относительно кислорода двоякую функцию — связывания и отдачи. Увеличение сродства к кислороду в результате адаптации эритроцита к слабощелочной респираторной легочной ткани ухудшает одновременно противоположную функцию эритроцита — отдачу кислорода тканям. В процессе старения эритроцита клетка в целом становится неадекватной к выполнению функции отдачи кислорода тканям и организм активно устраняет старые неадекватные эритроциты из кровяного русла, используя клеточную субстанцию для других физиологических функций. Смерть клетки представляется, следовательно, как целесообразный физиологический акт, а не как результат каких бы то ни было дегенеративных процессов и накопления ошибок.

Теория непрерывной адаптации неделяющейся клетки может быть проверена экспериментально на эритроцитах. Переходим к описанию опытных данных, указывающих, в применении к эритроцитам, на непрерывный адаптационный процесс и «величину адаптации» (Δy), которая достигается в течение жизни эритроцита, с момента вступления его в кровяное русло до момента устранения из круга кровообращения.

§ 3. Свежая кровь от декапитированной взрослой крысы делилась после прибавления гепарина на две порции: большую 8—10 мл и малую 1—2 мл. Малую порцию развели физиологическим раствором в отношении 1:100 (суспензия a). Большую порцию центрифугировали в течение 10 мин. при 3 тыс. оборотов в узкой пробирке. Полученный плотный столбик из отцентрифугированных эритроцитов делили на три равных части: верхнюю, среднюю

и нижнюю. Верхнюю (*b*) и нижнюю (*c*) части разводили физиологическим раствором так, что полученные суспензии *b* и *c* имели такую же концентрацию гемоглобина, как и суспензия *a*. Поскольку при старении эритроцитов удельный вес клетки увеличивается (Simon, 1957), то суспензия *b* состояла в основном из молодых,

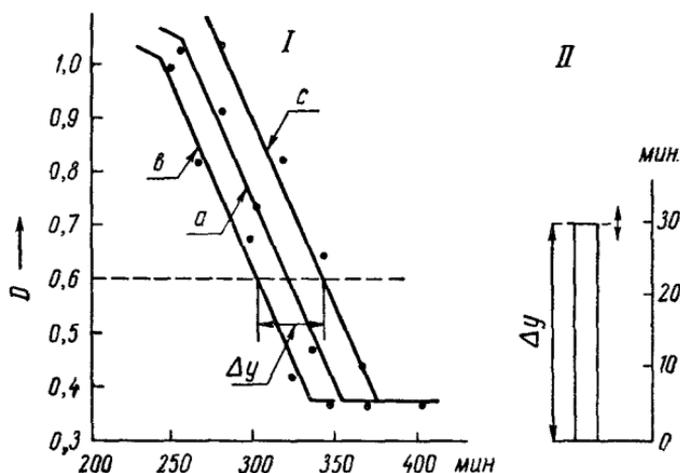


Рис. 9. Изменение (*I*) оптической плотности суспензии эритроцитов крысы при воздействии изотонического щелочного раствора

На оси ординат — оптическая плотность; на оси абсцисс — время (в минутах); *a* — популяция эритроцитов всех возрастов; *b* — популяция молодых эритроцитов; *c* — популяция старых эритроцитов; среднее (*II*) значение величины $\Delta\gamma$ (меры адаптации) в условных единицах эксперимента (в минутах)

а суспензия *c* из старых клеток, в то время как суспензия *a* содержала эритроциты всех возрастов. Все три суспензии исследовали описанным выше фотометрическим методом на их устойчивость к воздействию щелочи, определяя изменение оптической плотности суспензии во времени с момента прибавления изотонического щелочного буфера — $\text{pH} \sim 9,97$ (Тринчер, 1959; Кузин, Тринчер, 1960).

На рис. 9 приведены экспериментальные данные кинетики процесса гемолиза одного из опытов (рис. 9, *I*) и среднее значение «величины адаптации» $\Delta\gamma$, полученной из 20 опытов (рис. 9, *II*) в условных единицах эксперимента.

На оси ординат отложена оптическая плотность (D), на оси абсцисс — время воздействия изотонического щелочного раствора (в мин.). Как видно из рис. 9, *I*, молодые эритроциты (кривая *b*) гемолизуют раньше, чем старые (кривая *c*), и популяция эритроцитов всех возрастов (кривая *a*) гемолизует в промежу-

точном времени. Смещение кривых на высоте $D \sim 0,6$, которая соответствует середине кривой гемолиза или максимальному числу гемолизирующих клеток, служит мерой адаптации эритроцитов к щелочной среде и равно «величине адаптации» Δu , достигнутой в течение жизни клетки.

Полученные экспериментальные данные подтверждают правильность теории непрерывного адаптационного процесса неделящейся клетки.

Процесс адаптации протекает в течение всей жизни неделящейся клетки, и возрастные изменения клеточного организма представляют собой адаптационные изменения структуры клетки.

§ 4. Обнаруженное на безъядерных эритроцитах явление непрерывной адаптации клеточного организма в течение всей его жизни может быть распространено и на другие неделящиеся клетки. У эритроцита окончание адаптационного процесса обусловлено активным устранением клетки из кровяного русла в силу того, что на определенной стадии адаптации отдача кислорода эритроцитом стала неадекватной требованиям организма.

У других неделящихся клеток, у которых адаптация не приводит к появлению неадекватности некоторой функцией клетки, как у эритроцита, обнаруживается своеобразное завершение адаптационного процесса. Неделяющаяся клетка, функция которой состоит, например, в производстве какого-либо вещества, непрерывно совершенствует эту функцию и сама превращается в это же вещество. Так, например, хрящевые клетки, обеспечивающие гладкость поверхностей суставов, превращаются в синовиальную жидкость для смачивания поверхностей суставов. Другим примером служат клетки, продуцирующие экзоферменты. В завершении процесса адаптации, заключающегося в увеличении производства фермента, большая часть клеточного тела превращается в экзоферменты, которые освобождаются при гибели клетки. Наконец, упомянем о неделящихся клетках, выполняющих защитную функцию внешних и внутренних покровов организма. Эти эпителиальные клетки, завершая свою функцию защиты, превращаются в защитную субстанцию, отделяющуюся с организма вместе с вредными агентами.

Особое внимание заслуживает адаптационный процесс тех неделящихся клеток, жизнь которых лимитируется длительностью жизни всего организма: клетки поперечно-полосатой мышцы и головного мозга. Функция этих «стабильных» клеток состоит, как известно, не в продуцировании каких-то специфических веществ, а в непрерывном усовершенствовании их специфической деятельности. Клетки поперечно-полосатой мышцы и головного мозга обнаруживают потенцию к беспредельному усовершенствованию функций (Орбели, 1961).

Адаптационные процессы неделящихся клеток обуславливают, следовательно, прогрессивные изменения живой системы и не мо-

гут быть связаны со старческими изменениями организма. Отсюда можно заключить, что старение и смерть макроорганизма связаны с наличием делящихся клеток, которые потеряли способность к копуляции. Из таких клеток состоят паренхиматозные органы, эндокринные железы, т. е. системы, которые продуцируют гормоны, стимуляторы обмена, активные метаболиты, влияющие на «жизненный» тонус организма (Euler, 1951; Cowdry, 1952). Клетки этих органов, стало быть, действительно ослабевают в течение времени и после определенного числа делений их митотическая активность падает (Shock, 1956).

Рассмотрим деление клетки в промежуточной стадии жизни одноклеточного организма, когда не имеет места копуляция и клетки продолжают делиться подряд в течение нескольких поколений. Масса материнской клетки, как известно, непрерывно увеличивается, пока не достигнет двойного размера (Мэзия, 1957). Увеличение массы происходит как в цитоплазме, так и в кариоплазме и сопровождается удвоением генетического материала клетки. Этот процесс — деление клетки без предварительной копуляции — может быть представлен символически в следующем виде:

$$S_{\text{нег } m} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_m, \quad (3)$$

где $S_{\text{нег } m}$ и I_m — негэнтропия и информационное содержание клетки сразу же после деления.

Клетка, удваивая свою массу, становится материнской клеткой:

$$(S_{\text{нег } m} + S_{\text{нег } m}) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_m^2. \quad (4)$$

После достижения состояния материнской особи — уравнение (4) — клетка делится, и мы получим две дочерние клетки A и B .

$$A \dots S'_{\text{нег } m} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I'_m. \quad (5)$$

$$B \dots S''_{\text{нег } m} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I''_m.$$

Если процесс возрастания массы и последующие деления клетки происходят без каких-либо потерь, то это означает, что

$$S_{\text{нег } m} = S'_{\text{нег } m} = S''_{\text{нег } m} \quad (6a)$$

и соответственно

$$I_m = I'_m = I''_m. \quad (6b)$$

Но в действительности надо полагать, что в ходе жизнедеятельности одноклеточного организма имеет место некоторая потеря вложенной в него генетической информации, т. е. в ходе по-

следовательных делений клеток несколько уменьшается негэнтропия и соответственно информационное содержание клетки. Процесс потери информации биологически проявляется в снижении жизненного тонуса клетки и в потере ее митотической активности. Мы имеем, следовательно, в отличие от состояния, выраженного уравнениями (6а) и (6б), следующее состояние, указывающее на деградационный процесс в ходе делений клеток:

$$S_{\text{нег } m} > S'_{\text{нег } m} \text{ и } S_{\text{нег } m} > S''_{\text{нег } m} \quad (7а)$$

и соответственно

$$I_m > I'_m \text{ и } I_m > I''_m. \quad (7б)$$

Необходимым условием сохранения жизненного тонуса одноклеточного организма является его способность время от времени вступать в процесс копуляции. Только в результате происходящих копуляций клеточный организм в ходе поколений сохраняет способность к митотической активности. В результате слияния двух одноклеточных организмов происходит увеличение информационного содержания двух слившихся особей. Процесс копуляции сопровождается увеличением негэнтропии, которая стала больше, чем сумма из негэнтропии двух копулирующих клеток.

Пусть две клетки из одной популяции характеризуются в момент времени перед копуляцией следующими выражениями их негэнтропий:

$$S_{\text{нег } m} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_m \text{ и } S_{\text{нег } n} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_n \dots \text{ до копуляции.} \quad (8)$$

Индексы m и n означают, что клетки, хотя они и являются особями одной популяции, не могут быть точно равны между собой во всех отношениях структуры и функций. Процесс копуляции двух клеток происходит с возрастанием негэнтропии новой особи на некоторую величину $\Delta S_{\text{нег}}$. Мы имеем здесь как бы зеркальный аналог процесса смешивания двух газов, который приводит к возрастанию энтропии. Негэнтропия новой особи, образовавшейся из слияния двух особей, равна

$$S_{\text{нег коп}} = S_{\text{нег } m} + S_{\text{нег } n} + \Delta S_{\text{нег}}. \quad (9)$$

Информация $I_{\text{коп}}$, возникшая в результате процесса копуляции, определяется уравнением

$$\Delta S_{\text{нег}} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_{\text{коп}} \quad (I_{\text{коп}} > 1). \quad (10)$$

Из уравнений (8), (9) и (10) следует, что

$$S_{\text{нег коп}} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln [I_m \cdot I_n \cdot I_{\text{коп}}]. \quad (11)$$

После завершения копуляции новая особь делится на две дочерние особи, которые, как можно полагать, в момент совершившегося деления являются одинаковыми во всех отношениях структуры и функций. Обозначаем негэнтропию дочерней особи через $S_{\text{нег}}(m \times n)$, указывая индексом $(m \times n)$, что дочерняя клетка возникла в результате копуляции и последующего деления двух материнских клеток m и n . Величина $S_{\text{нег}}(m \times n)$ равна

$$S_{\text{нег}}(m \times n) = \frac{S_{\text{нег коп}}}{2}$$

или, на основе уравнения (11),

$$S_{\text{нег}}(m \times n) = \frac{1}{2} \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln [I_m \cdot I_n \cdot I_{\text{коп}}]. \quad (12)$$

В результате процесса копуляции из двух клеток с меньшим содержанием информации $\ln I_m$ и $\ln I_n$ (уравнение 8) образовались две клетки с одинаковым и бóльшим содержанием информации: $\frac{1}{2} \ln [I_m \cdot I_n \cdot I_{\text{коп}}]$. Следовательно, процесс копуляции является наиболее важным событием в жизни клетки, создающим информацию. Без копуляции клетка обречена на смерть. Возникающая в процессе копуляции информация обеспечивает продолжение жизни в виде нескончаемой цепи поколений из одноклеточных дочерних организмов.

В заключение этой главы можно заметить, что жизнь наиболее развитого многоклеточного организма — жизнь человека — будет наиболее полной и долголетней при условиях, когда не ограничиваются адаптационные возможности неделящихся «стабильных» клеток головного мозга и поперечно-полосатой мышцы и не происходит преждевременное истощение функций делящихся, но не копулирующих клеток паренхиматозных органов. В этом аспекте становится понятным, почему умеренность в функциональной (энергетической) нагрузке паренхиматозных органов (печени, почек, эндокринного аппарата) и избежание воздействия сильных раздражителей на эти органы являются наилучшими условиями для обеспечения долголетия. В этих условиях митотическая активность делящихся, но не копулирующих клеток сохраняется, по-видимому, возможно дольше.

Что касается неделящихся «стабильных» клеток головного мозга и поперечно-полосатой мышцы, которые способны к беспредельной адаптации, то вековой опыт человечества показывает, как благоприятно влияет на человеческий организм интеллектуальный и физический труд. Деятельность неделящихся клеток головного мозга и поперечно-полосатой мышцы, способных к беспредельной адаптации или к беспредельному увеличению своего информационного содержания, сопровождается неограниченным усовершенствованием функций этих органов.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ УРАВНЕНИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И НАКОПЛЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ

А. ОСНОВНОЙ ОБМЕН И ВНЕШНИЕ РАБОЧИЕ ПРОЦЕССЫ ОРГАНИЗМА

Как было изложено в предыдущих главах, живой организм представляет собой термодинамически открытую систему, негэнтропия которой возрастает со временем в зависимости от возрастания информации, согласно закону биологической адаптации:

$$S_{\text{нег}}(t) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I(t).$$

Наиболее существенным источником новой информации, необходимой для продолжения жизни клетки, является процесс копуляции. В результате этого процесса информационное содержание дочерней клетки оказывается большим по сравнению с информационным содержанием материнской клетки. Как было показано в предыдущей главе, негэнтропии двух материнских клеток, m и n , к моменту копуляции равны

$$S_{\text{нег } m} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_m \text{ и } S_{\text{нег } n} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I_n,$$

и негэнтропия дочерней клетки в момент после копуляции равна

$$S_{\text{нег}(m \times n)} = \frac{1}{2} \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln [I_m \cdot I_n \cdot I_{\text{коп}}].$$

Этот результат увеличения негэнтропии клетки или возникновения информации в результате процесса копуляции двух клеток и последующего их разделения может быть распространен на любые адекватные воздействия на клетку, т. е. на такие воздействия, на которые живая система реагирует повышением своих энергетических затрат. Это положение может быть выражено в виде следующих двух уравнений:

$$\left[\frac{\Delta(TS_{\text{нег}})}{\Delta t} \right]_{\text{осн}} = \frac{\Delta(A_{\text{мин } i} \cdot \ln I_{\text{осн}})}{\Delta t} = A_{\text{осн}} \quad (1)$$

$$\frac{\Delta(TS_{\text{нег}})}{\Delta t} = \frac{\Delta(A_{\text{мин } i} \cdot \ln [I_{\text{осн}} \cdot I_{\epsilon}])}{\Delta t} = A_{\text{осн}} + A_{\epsilon}, \quad (2)$$

где $\left[\frac{\Delta(TS_{\text{нег}})}{\Delta t} \right]_{\text{осн}}$ — минимальный расход энергии организмом в течение некоторого промежутка времени Δt , или основной обмен организма, выраженный символом $A_{\text{осн}}$; $I_{\text{осн}}$ — информационное со-

держание организма, соответствующее основному обмену;
 $\frac{\Delta(TS_{\text{нег}})}{\Delta t}$ — расход энергии организмом в течение времени Δt ,
 связанный и с основным обменом $A_{\text{осн}}$ и с выполнением каких-либо
 внешних рабочих процессов, выраженных символом A_e ; I_e —
 информационное содержание организма, обуславливающее выпол-
 нение внешних рабочих процессов.

Связь между A_e и I_e дается уравнением

$$A_e = \frac{\Delta(A_{\text{мин}} i \cdot \ln I_e)}{\Delta t}. \quad (3)$$

Если сравнивать основной обмен организма $A_{\text{осн}}$ и энергетиче-
 ский обмен организма при выполнении внешних рабочих процес-
 сов $A_{\text{осн}} + A_e$ у животных с разной степенью адаптации и эволю-
 ции, то оказывается, что затраты энергии для основного обмена
 $A_{\text{осн}}$ падают в ходе адаптации и эволюции, в то время как затраты
 энергии для дополнительных рабочих процессов A_e увеличивают-
 ся. Это положение может быть схематически представлено в виде
 следующих неравенств:

$$(A_{\text{осн}})_{\text{низкий}} > (A_{\text{осн}})_{\text{высокий}}$$

и

$$(A_e)_{\text{низкий}} < (A_e)_{\text{высокий}},$$

где индексы «низкий» и «высокий» означают, соответственно, низ-
 кий и высокий уровень адаптации и эволюции животного организ-
 ма (Аршавский, 1964).

Эта замечательная способность организма увеличивать свое
 информационное содержание I_e в ходе адаптации и эволюции и
 тем самым увеличивать свои возможности выполнять все более
 интенсивные «внешние» рабочие процессы A_e при одновременном
 снижении затраты энергии для основного обмена является одним
 из отличительных свойств «живой машины», которая, в отличие
 от неживой машины, способна к адаптации и эволюции.

Б. ЗАКОН НАКОПЛЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ

В настоящей главе рассмотрим возрастание информации живой
 системы в ходе биологической эволюции. Как было показано в
 главе II, скорость возникновения удельной энтропии как функция
 от времени биологической эволюции выражается следующим урав-
 нением:

$$\frac{dS_{y\partial}}{dt} = \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (1 - e^{-t/\tau}). \quad (4)$$

Выражаем теперь скорость возникновения удельной негэнтро-
 пии как функцию информационного содержания живой системы.

Из закона биологической адаптации

$$S_{\text{нег}}(t) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I(t)$$

следует, что

$$\frac{dS_{y\partial \text{ нег}}(t)}{dt} = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \frac{d \ln I_{y\partial}(t)}{dt}, \quad (2)$$

где $\frac{dS_{y\partial \text{ нег}}}{dt}$ — скорость возникновения удельной негэнтропии в живой системе и $I_{y\partial}(t)$ — удельная информация, т. е. информационное содержание живой системы, рассчитанное на единицу живой материи.

Из равенства скоростей производства удельных негэнтропии и энтропии

$$\left| \frac{dS_{y\partial}}{dt} \right| = \left| \frac{dS_{y\partial \text{ нег}}}{dt} \right|$$

следует, на основе уравнений (1) и (2), что

$$\frac{A_{\text{мин } i}}{T} \frac{d \ln I_{y\partial}}{dt} = \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (1 - e^{-t/\tau}),$$

или

$$\ln I_{y\partial} = K \int_{t_0}^t (1 - e^{-t/\tau}) dt \simeq K(t - t_0) \quad (3)$$

(так как $K\tau e^{-t/\tau}$ быстро становится значительно меньше, чем Kt из-за $\tau \ll t$),

где

$$K = \frac{T}{A_{\text{мин } i}} \cdot \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt} \right)_{\text{макс}}. \quad (4)$$

Из уравнения (3) получим

$$I_{y\partial}(t) \simeq I_0 e^{K(t-t_0)}, \quad (5)$$

где I_0 — информационное содержание системы к начальному моменту времени биологической эволюции, когда $t = t_0$. Для момента t_0 информационное содержание системы, которая еще не вступила в процесс биологической эволюции, было минимальным и система не отличалась от неживой системы, состояние которой к моменту t_0 определялось максимальной термодинамической вероятностью W , согласно закону Больцмана:

$$S = k \ln W.$$

Выражаем минимальное информационное содержание I_0 через максимальную термодинамическую вероятность W , характеризующую состояние системы в момент времени до начала биологической эволюции: $t = t_0$. Поскольку информационное содержание

системы имеет физический смысл, противоположный термодинамической вероятности, получим

$$I_0 = \frac{1}{W_{t=t_0}} = e^{-S/k}. \quad (6)$$

Вставляя уравнение (6) в (5) и учитывая (4), получим

$$I_{y\partial}(t) \simeq e^{\frac{T}{A_{\text{мин}} i} \cdot \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt}\right)_{\text{макс}} \cdot (t-t_0) - \frac{S}{k}}, \quad (7)$$

где S — энтропия системы до начала биологической эволюции.

Результат, выраженный уравнением (7), может быть сформулирован как закон накопления информации живой системы в ходе биологической эволюции.

Информационное содержание живой системы, характеризующее упорядоченность структуры, беспредельно возрастает со временем, и, напротив, термодинамическая вероятность, характеризующая степень хаотичности системы, беспредельно уменьшается в живой системе в течение биологической эволюции:

$$W_{\text{биол}}(t) \simeq e^{\frac{S}{k} - \frac{1}{k} \left(\frac{dS_{y\partial}}{dt}\right)_{\text{макс}} \cdot (t-t_0)} \quad (\text{см. ур. 13, гл. II}).$$

Закон накопления информации и термодинамическая теорема биологической эволюции описывают, как видно, взаимобратные функции от времени. Оба выражения, характеризующие эволюцию живой системы, могут быть интерпретированы следующим образом: живая система стремится в ходе биологической эволюции к беспредельному накоплению своего информационного содержания, или к максимальному уменьшению своей первоначальной (доэволюционной) термодинамической вероятности.

Глава восьмая

ИНФОРМАЦИОННЫЕ И НЕИНФОРМАЦИОННЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЖИВОЙ СИСТЕМЫ

§ 1. Энергообмен организма в условиях стационарности существования, в фазе взрослого животного, описывается следующими уравнениями — см. главу VII, уравнения (2), (3):

$$\frac{\Delta(TS_{\text{нер}})}{\Delta t} = A_{\text{осн}} + A_{\varepsilon}, \quad (1)$$

где

$$A_{\text{осн}} = \frac{\Delta(A_{\text{мин}} i \cdot \ln I_{\text{осн}})}{\Delta t}$$

$$A_e = \frac{\Delta (A_{\text{мин } i} \cdot \ln I_e)}{\Delta t}.$$

Мощность живой системы в условиях стационарности существования состоит, согласно уравнению (1), из двух величин: мощности основного обмена $A_{\text{осн}}$ и дополнительной мощности A_e которая связана с выполнением внешних рабочих процессов организмом.

Уравнение (1) имеет общий характер, оно отражает энергетический режим не только «живой машины», но и любой машины или действующего механизма. Для машины уравнение (1) имеет следующий вид:

$$\frac{dU}{dt} = A_i + A_e, \quad (2)$$

где $\frac{dU}{dt}$ — расход потенциальной энергии от какого-либо источника энергии; A_i — мощность рабочего процесса, проведенного над машиной с целью восстановления ее структуры, которая износилась в ходе работы машины; A_e — мощность внешних рабочих процессов, специфических для данной машины. Энергия, которая расходуется для восстановления структуры машины или восстановления ее информационного содержания A_i , соответствует мощности основного обмена организма $A_{\text{осн}}$ и энергия, которая расходуется машиной для специфических внешних рабочих процессов A_e , соответствует величине A_e живой системы. Эти соотношения между организмом и машиной могут быть представлены в виде следующей схемы:

Термодинамически открытая система	Расход энергии за время Δt	
	для внутренней работы	для внешней работы
Организм	$\frac{\Delta (A_{\text{мин } i} \ln I_{\text{осн}})}{\Delta t}$	$\frac{\Delta (A_{\text{мин } i} \ln I_e)}{\Delta t}$
Машина	A_i	A_e

Для организма выполнение как внутренних работ основного обмена ($A_{\text{осн}}$), так и внешних рабочих процессов (A_e) всегда связано одновременно с выполнением антифлуктуационных внутренних рабочих процессов живой системы: $A_{\text{мин } i} \cdot \ln [I_{\text{осн}} I_e]$. Живая система выполняет как внутренние, так и внешние рабочие процессы организма на основе одновременно протекающих антифлуктуационных работ, которые обеспечивают сохранность термолabileйной структуры живой системы. В отличие от живой системы внутренние и внешние работы машины A_i и A_e являют-

ся независимыми друг от друга и протекают в разное время. Когда машина работает, ее не ремонтируют, и когда ее ремонтируют, она не работает.

В классической термодинамике при рассмотрении энергетического режима машины пренебрегают членом A_i и изучают только процессы, связанные с выполнением внешней работы A_e .

В действительности, однако, общий энергетический режим реальной машины состоит всегда из двух величин: из энергии, которая необходима для «ремонтных» процессов, связанных с восстановлением структуры изношенной машины или с восстановлением ее информационного содержания, фиксированного в структуре машины (A_i), и из энергии, которая необходима для собственных специфических рабочих процессов машины (A_e). Для восстановления информационного содержания системы требуется энергия, точно так же как и для получения информации, как это показал Сциллард (Scillard, 1929).

Любой конкретный рабочий процесс включает в себя расход энергии A_i , связанный с приобретением или восстановлением структуры рабочего механизма. Только при рассмотрении абстрактного рабочего процесса идеальной машины, которая функционирует без изнашивания своей структуры, без потери своего информационного содержания, можно пренебречь величиной A_i (Тринчер, 1962а).

§ 2. В организме антифлуктуационные процессы сохранения структуры или информационного содержания живой системы и внешние рабочие процессы организма сопряжены между собой и протекают в одно и то же время и в определенном (узком) температурном интервале. Прекращение антифлуктуационного процесса является роковым событием для организма, ведущим к его гибели: к необратимой потере информационного содержания живой системы, к разрушению ее структуры.

Существуют, однако, две возможности прекращения антифлуктуационных процессов в организме без необратимой потери структуры, без потери информационного содержания живой системы.

1. Холодовая иммобилизация внутриклеточной воды (охлаждение организма до температуры $T_{\text{низ}}$, которая значительно ниже, чем температура T , при которой происходит жизнедеятельность организма).

2. Удаление воды из клетки (выпаривание при температуре T).

Рассмотрим в отдельности оба способа сохранения информационного содержания живой системы при прекращении внутренней антифлуктуационной работы.

При осторожном охлаждении живой системы до температуры, значительно ниже, чем температура жизнедеятельности организма, удастся во многих случаях сохранить структуру при одно-

временном прекращении процессов обмена веществ (Smith, 1954). При достаточно низкой температуре скорость химических реакций обмена веществ практически равна нулю, и система прекращает свою метаболическую функцию, сохраняя, однако, специфичность своей структуры. При нагревании такой охлажденной, но структурно не измененной системы до температуры нормального обмена веществ система заново может ожить.

Такой же эффект сохранения структуры при одновременном прекращении обмена веществ может быть достигнут у растительных объектов и примитивных животных организмов в результате обезвоживания. При осторожном удалении воды живая система переходит в состояние анабиоза, процессы обмена веществ прекращаются. При увлажнении такой высушенной, но структурно не измененной системы заново возникают процессы обмена веществ [простейшие, китайская пиявка, *Anastatica*, *Doradilla* и др. (Netter, 1959)].

Из этих опытов следуют два фундаментальных, отличительных свойства живой системы:

во-первых, при температуре обмена веществ структура живой системы является термолabileй;

во-вторых, все неводные вещества, образующие совместно с водой структуру живой системы, являясь носителями информации и в отсутствие воды обладают термостабильностью при температуре обмена веществ.

Вывод, вытекающий из указанных двух свойств термодинамически открытой живой системы, является парадоксальным с точки зрения термодинамики открытых, неживых систем.

Парадоксальность этого вывода заключается в следующем.

Термодинамически открытая живая система представляет собой своеобразную химическую машину, которая на основе вложенной в ее структуру информации непрерывно работает против собственной термической деструкции.

В живой системе протекают два антагонистических процесса, которые лежат в основе обмена веществ: построение термолabileй структуры и распад термолabileй структуры при температуре жизни. Физиологические понятия — ассимиляция и диссимиляция, анаболизм и катаболизм, синтез и распад веществ — получают, таким образом, следующую термодинамическую интерпретацию.

Ассимиляционные процессы представляют собой построение термолabileй структуры живой системы, а диссимиляционные процессы являются процессами термического разрушения структуры при температуре жизни.

Под действием тепла при температуре жизни структура живой системы непрерывно разрушается, и одновременно протекающие в живой системе рабочие процессы непрерывно строят заново термолabileй структуру живой системы.

Мы приходим к заключению, что в основе жизни, в основе обмена веществ лежат процессы преодоления термического хаоса, возникающего в самой живой системе при температуре жизни. Такие процессы являются антиэнтропийными.

§ 3. Существует точка зрения, что функции живого могут быть принципиально поняты на молекулярном уровне (Wilkie, 1960; Пасынский, 1963). На основе проведенного анализа мы считаем эту точку зрения «молекулярной биологии» неправильной. На молекулярном уровне не применимы понятия — рабочие процессы и выделение тепла, которые относятся к необратимо действующей макросистеме.

Процессы живого являются по существу необратимыми, и в результате этих процессов происходит все большее упорядочение структуры и осложнение функций организмов. Процессы живого не могут быть поняты как совокупность молекулярных процессов, а проявляются как процессы целостной динамической системы, обладающей способностью к адаптации и прогрессирующей эволюции.

Создание материальной модели живой системы встречает, по-видимому, принципиальные трудности, так как основная функция модели живого должна состоять в построении структуры, которая при температуре построения этой же структуры является термостабильной. Внутренние антифлуктуационные рабочие процессы живой системы, по-видимому, не поддаются материальному моделированию. Моделированию поддаются биологические процессы, являющиеся по существу внешними рабочими процессами. Такие процессы могут быть выполнены механизмами, обладающими термостабильной структурой при температуре их действий.

К биологическим процессам, поддающимся материальному моделированию, относятся «производные» процессы обмена веществ: функции отдельных органов и организма в целом, если только эти функции могут быть четко описаны в виде внешних рабочих процессов, так, например, в виде осмотической, механической, электрической работ, химических синтезов и т. д. Все эти явления поддаются материальному моделированию, если «описание явления составлено, приведено к форме алгоритма и этот алгоритм запрограммирован и вложен в машину» (Соболев, Ляпунов, 1959). Однако, по-видимому, нет возможности вложить в машину программу действия против собственной тепловой деструкции, когда действие машины происходит при температуре, обуславливающей тепловую деструкцию машины. Ведь материальный носитель программы также подвергается тепловой деструкции.

Живая система содержит структурную информацию, управляющую ходом рабочих процессов против тепловой деструкции собственной структуры, которая является носителем этой же информации. Это и есть суть живой материи, с точки зрения термоди-

намики, отличающая ее от неживой материи (Тринчер, 1964а).

Своеобразное физическое свойство живого — антифлуктуационные рабочие процессы структурного синтеза — представляет собой форму движения материи, которая не может быть сведена к физическим и химическим формам движения материи, известным в неживой природе. Эта, с философской точки зрения, более высокая форма движения материи означает ступень в развитии материального мира и может быть рассмотрена как «биологическая форма» движения материи (Кедров, 1958).

В попытках искусственного создания живой материи (Опарин, 1962) и в анализах основных функций живого на основе кибернетических представлений (Гаазе-Рапопорт, 1961; Колмогоров, 1962) необходимо учесть это основное свойство живой материи — антифлуктуационные внутренние рабочие процессы.

§ 4. Живая система состоит из двух видов термодинамически различных веществ:

а) неводные компоненты, которые являются носителями информации и обладают термостабильностью в отсутствие воды при температуре жизнедеятельности;

б) внутриклеточная вода, которая не носит информации и которая совместно с неводными компонентами живой системы обуславливает ее термолабильность при температуре жизнедеятельности.

Отсюда можно сделать вывод, что внутриклеточная вода находится в каком-то термолабильном, квазикристаллическом состоянии, наподобие льда, которое в метаболизирующей клетке подвергается тепловой деструкции и непрерывно возникает заново в результате постоянно идущих рабочих процессов обмена веществ. Внутриклеточная вода находится в состоянии непрерывных фазовых переходов, вода переходит из термолабильного упорядоченного, квазикристаллического состояния в состояние термически устойчивой фазы (вода — растворитель) и обратно.

Под разрушительным действием теплового движения вода переходит в состояние максимальной термодинамической вероятности, соответствующей структуре жидкой воды, и под влиянием организующих рабочих процессов обмена веществ вода переходит в состояние упорядоченной нестабильной фазы, имеющей квазикристаллическую структуру. Эти пульсационные фазовые переходы внутриклеточной воды являются, по-видимому, основной динамической функцией обмена веществ и все остальные специализированные функции клетки представляют собой производные этой основной функции. Действительно, диффузионное поступление из окружающей среды в клетку веществ, которые обеспечивают живую систему химической энергией, возможно только во внутриклеточную воду — растворитель, и активное отталкивание веществ — шлаков — из клетки в окружающую среду возможно только при фазовом переходе воды в упорядоченное,

квазикристаллическое состояние. Пульсационные переходы воды из квазикристаллической в жидкую фазу и обратно обеспечивают, таким образом, обмен энергией и веществом между живой системой и окружающей ее средой.

На своеобразную ритмичность, существующую в живой протоплазме, было обращено внимание давно. Было обнаружено, что «живой механизм может показать совершенный ритм, несмотря на то, что источник энергии не обнаруживает никакой ритмичности» (Seifriz, 1942). Экспериментально установленные ритмичные изменения структуры живой системы связаны, по-видимому, с фазовыми переходами внутриклеточной воды.

Своеобразная пульсация воды в живой системе сопровождается рядом изменений физико-химических параметров, связанных с изменением структуры воды. Вода является, следовательно, рабочим веществом живой системы, которое своими фазовыми переходами обеспечивает динамику живой системы. Выполняя функцию рабочего вещества, непрерывно изменяя свою структуру, вода не носит информации, в то время как неводные компоненты клетки являются носителями информации.

На упорядоченность структуры воды в биологических системах под действием внутриклеточных белков указывали и другие авторы при рассмотрении биоэнергетических процессов и механизма дальнего действия в клетке (Jacobson, 1953; Szent-Györgyi, 1957; Привалов, 1958).

Глава девятая

СТРУКТУРА ЖИВОЙ СИСТЕМЫ

(Геометрическая и диэлектрическая структура
безъядерного эритроцита)

Изучение структуры живой системы, как и изучение ее функций, следует произвести (по методологическим соображениям) на наиболее простой живой системе. Установив основные свойства структуры наиболее простой системы, можно предположить, что основные свойства структуры являются общими для любой живой системы, как бы сложна она ни была. Это предположение исходит из концепции о том, что живая материя обладает непрерывностью в эволюционном плане, от простого к сложному, как это было изложено в главах I и II.

В главе IV мы указали на безъядерный эритроцит млекопитающих как на клетку, обладающую чрезвычайно низким обменом веществ и, в связи с этим, чрезвычайно простыми физиологическими функциями по сравнению с другими одноклеточными организмами. Безъядерный эритроцит, будучи предельно простой системой в функциональном отношении, является, очевидно, и предельно про-

стым морфологически. В метаболизирующей клетке, как в динамической системе, функции и структура взаимообусловлены.

Рассматривая, таким образом, безъядерный эритроцит как чрезвычайно простую динамическую систему как в функциональном, так и в структурном отношениях, мы исследовали структуру безъядерного эритроцита двумя методами: геометрическим и электрометрическим. Эти методы позволяют обнаружить основные свойства структуры живой системы.

§ 1. Красный кровяной шарик взрослых млекопитающих представляет собой, по морфологическим данным, чрезвычайно простую клетку. Эритроцит лишен не только ядра, но и других характерных клеточных органелл (Гизе, 1959). В безъядерном эритроците различают поверхностный слой и окруженную им основную массу. Поверхностный слой имеет толщину $\sim 2 \cdot 10^2 \text{ \AA}$ и состоит главным образом из липопротеидов и небольшой части воды (Waugh, 1947). Отношение неводного к водному компоненту в поверхностном слое эритроцита равно $\sim 3 : 1$. Основная масса эритроцита имеет в среднем линейный размер $\sim 3 \cdot 10^4 \text{ \AA}$ и состоит главным образом из воды ($\sim 64\%$) и из однородных белковых молекул — гемоглобина ($\sim 34\%$) (Бладергрэн, 1951). Отношение неводного к водному компоненту в основной массе эритроцитов равно $\sim 1 : 2$.

Молекулы Hb находятся в эритроците в максимально большой концентрации. На предельно большую концентрацию гемоглобина в эритроцитах указывает тот факт, что концентрация гемоглобина, равная $\sim 34\%$, наблюдается у эритроцитов разных видов млекопитающих, причем эта максимальная концентрация не зависит от диаметра и объема эритроцитов и от их возраста.

На основе электронномикроскопических снимков считают, что молекулы гемоглобина равномерно распределены в эритроците (Поликар, Бо, 1962). К такому выводу приводят также соображения о функционировании гемоглобина в эритроците в виде индивидуальных молекул, а не в виде комплекса, состоящего из всех молекул Hb.

Мы приходим, следовательно, к заключению, что отношение, обнаруженное для основной массы эритроцита,

$$\begin{array}{l} \text{вся внутриклеточная} \\ \text{вода} \end{array} : \begin{array}{l} \text{все молекулы} \\ \text{гемоглобина} \end{array} \sim 2 : 1$$

должно соблюдаться и для одной молекулы гемоглобина:

$$[\text{H}_2\text{O}]_n : \text{Hb} \sim 2 : 1,$$

где $[\text{H}_2\text{O}]_n$ — количество молекул воды, приходящее к одной молекуле Hb.

Исходя из этого отношения масс, можно вычислить размер элементарной (кубической) ячейки со стороной a , которая содержит одну молекулу Hb с объемом V_{Hb} и множество молекул воды $[\text{H}_2\text{O}]_n$ с объемом $V_{[\text{H}_2\text{O}]_n}$.

Так как

$$a^3 = V_{\text{Hb}} + V_{[\text{H}_2\text{O}]_n}$$

и

$$V_{[\text{H}_2\text{O}]_n} \simeq 2V_{\text{Hb}},$$

то

$$a^3 \simeq 3V_{\text{Hb}}.$$

Поскольку молекула Hb имеет приблизительно форму шара с радиусом $r_{\text{Hb}} \simeq 25 \text{ \AA}$ (Low, 1953—1954; Perutz, 1960), то

$$a \simeq \sqrt[3]{3V_{\text{Hb}}} \simeq \sqrt{3 \cdot \frac{4}{3} \cdot r_{\text{Hb}}^3 \cdot \pi} \simeq 58 \text{ \AA}.$$

Отсюда минимальное расстояние между молекулой Hb и поверхностью элементарной кубической ячейки равно

$$d_{\text{мин}} = \frac{a}{2} - r_{\text{Hb}} \simeq 4 \text{ \AA},$$

что соответствует расстоянию, в котором могут находиться в зависимости от степени упаковки одна-полторы молекулы H_2O .

Максимальное расстояние между молекулой Hb и поверхностью куба равно

$$d_{\text{макс}} = \frac{a}{2} \sqrt{3} - r_{\text{Hb}} \simeq 25 \text{ \AA},$$

что соответствует 6—9 молекулам воды. Таким образом, одна молекула Hb внутри эритроцита, при условии равномерного распределения молекул Hb во внутриклеточной водной среде, окружена слоем воды, который разделяет две соседние молекулы Hb на минимальном расстоянии из 2—3 молекул воды и на максимальном расстоянии из 12—18 молекул воды. Это соотношение между одной молекулой Hb и окружающими ее молекулами воды показано схематически на рис. 10.

Равномерное распределение молекул Hb в эритроците обуславливает, как видно, и равномерное распределение внутриклеточной воды, и обратно: внутриклеточная вода в эритроците образует сложную пространственную правильную сеть и обладает, следовательно, упорядоченной, квазикристаллической структурой; в равномерно распределенных петлях сети из внутриклеточной воды находятся молекулы Hb (Тринчер, Кузин, 1964).

Упорядоченность структуры основной массы эритроцита внутриклеточной воды и молекул гемоглобина обуславливает,

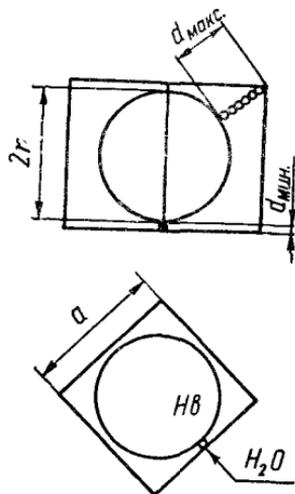


Рис. 10. Элементарная ячейка структуры эритроцита, содержащая одну молекулу гемоглобина, которая окружена молекулами воды

очевидно, также упорядоченность электрической структуры клетки, которая образуется из ионов и ионогенных групп. Ионы внутриклеточной воды и ионогенные группы на молекуле Нб представляют собой также упорядоченную систему во внутриклеточном пространстве.

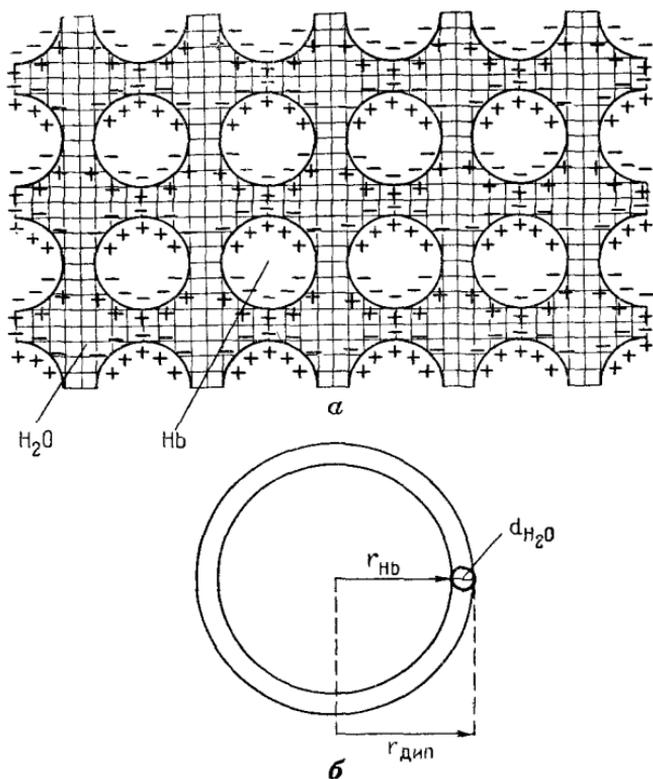


Рис. 11. Расположение дипольных молекул гемоглобина внутри эритроцита (а); молекула гемоглобина с прилегающим мономолекулярным слоем воды (б)

Это положение приводит к следующему выводу: молекула гемоглобина представляет собой шаровидный диполь, полюсы которого содержат ионогенные группы, окруженные ионами во внутриклеточной воде. Расположение дипольных молекул гемоглобина внутри эритроцита схематически показано на рис. 11, а.

На поверхности дипольной молекулы Нб находится по крайней мере один слой из молекул воды (рис. 11, б). Радиус шарового диполя Нб $r_{\text{дип}}$ равен сумме из радиуса молекулы Нб r_{Hb} и диаметра молекулы H_2O $d_{\text{H}_2\text{O}}$:

$$r_{\text{дип}} = r_{\text{Hb}} + d_{\text{H}_2\text{O}}.$$

Так как

$$r_{\text{Hb}} \simeq 25 \text{ \AA}$$

и

$$d_{\text{H}_2\text{O}} = 2,76 \text{ \AA} \text{ (Bernal, Fowler, 1933),}$$

то

$$r_{\text{дип}} \simeq 25 + 2,76 \simeq 27,76 \text{ \AA}.$$

В следующем параграфе приводим экспериментальные данные, полученные на основе электрометрических измерений суспензии эритроцитов. Эти данные позволяют вычислить величину $r_{\text{дип}}$ — радиус внутриклеточных шарообразных диполей в основной массе эритроцита.

§ 3. Пусть эритроцит подвергается воздействию мгновенного электрического поля E . Исходя из представлений классической теории Максвелла, мы считаем, что мгновенно действующее поле E индуцирует в эритроците в момент t_0 некоторую сумму объемных электрических зарядов $\sum \sigma_{t_0}$, возникающих в эритроците в результате смещения ионогенных групп и ионов под воздействием поля E .

Количество объемных зарядов $\sum \sigma_{t_0}$ уменьшается во времени t по закону, которому подчиняются релаксационные процессы:

$$\sum \sigma = \sum \sigma_{t_0} \cdot e^{-\frac{t-t_0}{\tau}}, \quad (1)$$

где τ — время релаксации.

Изменение объемных зарядов во времени t вызывает в эритроците электрические токи, сумма которых равна

$$I = \frac{d\Sigma\sigma}{dt} = -\frac{\Sigma\sigma_{t_0}}{\tau} e^{-\frac{t-t_0}{\tau}}. \quad (2)$$

Все объемные заряды, возникающие мгновенно под действием электрического поля E , равны

$$\sum \sigma_{t_0} = \frac{k\varepsilon_{\infty}}{4\pi} E, \quad (3)$$

где ε_{∞} — диэлектрическая постоянная эритроцита, измеренная при мгновенно действующем электрическом поле;

k — коэффициент пропорциональности; $\frac{1}{4\pi}$ — геометрический фактор.

Из уравнений (2) и (3) следует

$$I = -\frac{k\varepsilon_{\infty}}{4\pi\tau} e^{-\frac{t-t_0}{\tau}} E. \quad (4)$$

Исследуем теперь изменение величины электрического тока во времени, возникшего в эритроците не в результате мгновенно действующего электрического поля E , а в результате длительно действующего переменного электрического поля $E(t)$:

$$E(t) = E_0 \sin \omega t, \quad (5)$$

где ω — круговая частота.

Пишем уравнение (1) для начального момента времени t_j :

$$\sum \sigma = \sum \sigma_{t_j} e^{-\frac{t-t_j}{\tau}} \quad (6)$$

и, соответственно, уравнение (4) с учетом уравнения (5):

$$I_{t_j} = -\frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} e^{-\frac{t-t_j}{\tau}} E_0 \cdot \sin \omega t_j. \quad (7)$$

Поскольку $E(t)$ действует непрерывно во времени, то в эритроците возникает множество электрических токов в виде суммы токов I_{t_j} для всех моментов времени от $t_j = -\infty$ до $t_j = 0$. Мы получим, следовательно, для суммарного тока $I(t)$ выражение

$$I(t) = \sum_{t_j=-\infty}^{t_j=0} I_{t_j} = -\sum_{t_j=-\infty}^{t_j=0} \frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} e^{-\frac{t-t_j}{\tau}} \cdot E_0 \sin \omega t_j. \quad (8)$$

При переходе от суммирования к интегрированию необходимо учесть, что t_j является переменной величиной только для тригонометрической функции $\sin \omega t_j$, отражающей изменение внешнего электрического поля, но t_j является постоянной величиной для экспоненциальной функции $e^{-\frac{t-t_j}{\tau}}$, которая отражает изменение величины объемного заряда во времени внутри эритроцита. Отсюда получим следующее выражение для интеграла:

$$I(t) = -\int_{-\infty}^0 \frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} e^{-\frac{t-t_j}{\tau}} \omega E_0 \cos \omega t_j dt_j. \quad (9)$$

Вводим новую переменную

$$u = t - t_j.$$

Уравнение (9) переходит в следующее уравнение:

$$\begin{aligned} I(t) &= \frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} E_0 \int_{-\infty}^0 e^{-\frac{-u}{\tau}} \omega \cos \omega(t-u) du = \\ &= \frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} E_0 \left[\omega \cos \omega t \int_0^\infty e^{-\frac{u}{\tau}} \cos \omega u du + \omega \sin \omega t \int_0^\infty e^{-\frac{u}{\tau}} \sin \omega u \cdot du \right] = \\ &= \frac{k\varepsilon_\infty}{4\pi\tau} E_0 \left[\cos \omega t \cdot \frac{\omega\tau}{1+\omega^2\tau^2} + \sin \omega t \cdot \frac{\omega^2\tau^2}{1+\omega^2\tau^2} \right]. \end{aligned}$$

После интегрирования, при записи в символической комплексной форме, получим

$$I(t) = \frac{k\varepsilon_{\infty}}{4\pi\tau} \left[\frac{\omega^2\tau^2}{1 + \omega^2\tau^2} + i \frac{\omega\tau}{1 + \omega^2\tau^2} \right] E_0 e^{i\omega t} \quad (10)$$

и

$$\lambda(\omega) = \frac{k\varepsilon_{\infty}}{4\pi} \frac{\omega^2\tau}{1 + \omega^2\tau^2}, \quad (11)$$

где $\lambda(\omega)$ — зависящая от круговой частоты электропроводность эритроцита.

Электропроводность суспензий эритроцитов была измерена в широком диапазоне разными исследователями (Schaefer, 1934; Dänzer, 1934—1935; Graul, 1935; Тринчер, 1939, 1956, 1958, 1962). Экспериментальная кривая, показывающая зависимость $\lambda(\omega)$ от $\lg \omega$ при комнатной температуре, приведена на рис. 12. Точка перегиба кривой совпадает с серединой зоны дисперсии электропроводности и соответствует определенной круговой частоте ω_m . При этой характерной круговой частоте происходит максимальное поглощение энергии электрического поля диэлектриком. При ω_m наблюдается максимальный эффект нагревания диэлектрика или превращения энергии переменного электрического поля в тепло.

Между величиной ω_m и τ существует следующее соотношение:

$$\omega_m \cdot \tau = 1. \quad (12)$$

Согласно Дэнцеру (Dänzer, 1934—1935) для суспензий эритроцитов ω_m равен

$$\omega_m \simeq 2\pi \cdot 2,6 \cdot 10^6 \text{ сек.}^{-1} \simeq 1,7 \cdot 10^7 \text{ сек.}^{-1}.$$

Отсюда, на основе уравнения (12), получим для времени релаксации эритроцитов следующее значение:

$$\tau = \frac{1}{\omega_m} \simeq \frac{1}{1,7} \cdot 10^{-7} \simeq 6 \cdot 10^{-8} \text{ сек.} \quad (13)$$

Согласно Дебаю (Debye, 1929), связь между временем релаксации и радиусом дипольного электрика $r_{\text{дип}}$, состоящего из

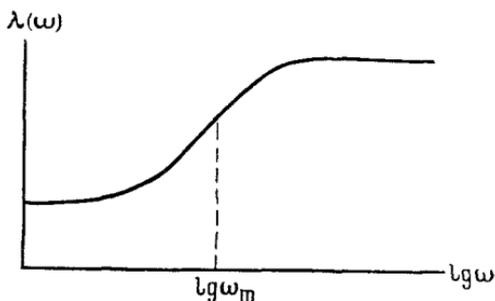


Рис. 12. Зависимость электропроводности суспензии эритроцитов $\lambda(\omega)$ от логарифма угловой частоты $\lg \omega$; ω_m — точка перегиба кривой

шаровидных диполей, выражается следующим уравнением:

$$\tau = \frac{4\pi\mu r_{\text{дип}}^3}{kT}, \quad (14)$$

где μ — вязкость среды, в которой находятся дипольные молекулы; k — постоянная Больцмана; T — абсолютная температура.

Уравнение (14) позволяет определить радиус дипольной молекулы внутриклеточной среды эритроцитов (см. рис. 11) на основе следующих данных:

$$\begin{aligned} \tau &\simeq 6 \cdot 10^{-8} \text{ сек (ур. 13)} \\ \mu &= 10^{-2} \text{ г} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{сек}^{-1} \text{ (вязкость воды при } 293^\circ \text{ К)} \\ T &= 293^\circ \text{ К} \end{aligned}$$

и

$$k = 1.38 \cdot 10^{-16} \text{ эрг/град.}$$

Подставляя эти данные в уравнение (14), получим

$$r_{\text{дип}} = \sqrt[3]{\frac{kT\tau}{4\pi\mu}} \simeq \sqrt[3]{\frac{1.38 \cdot 10^{-16} \cdot 293 \cdot 6 \cdot 10^{-8}}{12.6 \cdot 10^{-2}}} \simeq 27 \text{ \AA}. \quad (15)$$

Выше, на основе рентгеноструктурных определений, мы привели данные о радиусе дипольной молекулы в эритроците, состоящей из молекулы гемоглобина и одного слоя молекул воды:

$$r_{\text{дип}} = r_{\text{нв}} + d_{\text{H}_2\text{O}} \simeq 27,76 \text{ \AA}. \quad (16)$$

Как видно из сравнения уравнений (15) и (16), радиус дипольной молекулы в основной массе эритроцита, определенный по электрометрическим данным [уравнение (15)] и по рентгеноструктурным данным [уравнение (16)], имеет одно и то же численное значение.

Таким образом, можно считать доказанным, что диэлектрическая структура безъядерного эритроцита представляет собой структуру дипольного диэлектрика. Поляризационные явления эритроцита связаны с вращением дипольных молекул гемоглобина при воздействии внешнего электрического поля. Что касается диэлектрической структуры других клеток, более сложных в морфологическом отношении, чем безъядерный эритроцит, то их диэлектрическая структура имеет, очевидно, в принципе такой же характер дипольного диэлектрика, как и эритроцит. Различие в диэлектрической структуре разных клеток заключается в разнообразии дипольных макромолекул у разных клеток. Это разнообразие касается как формы и величины дипольной макромолекулы, так и количества связанных с ней ионогенных групп. Дипольные макромолекулы распределены в клетке не хаотично, а по определенному архитектурному плану; они вместе с прилегающими ионами внутриклеточной воды определяют диэлектрическую структуру живой клетки. Отсюда можно заключить, что основные элементы структуры живой системы вообще, как упо-

рядоченной системы, представляя собой дипольные макромолекулы, которые, как обособленные частицы, включены в петли сложной сети из внутриклеточной воды, причем масса внутриклеточной воды превосходит приблизительно в 2 раза массу всех внутриклеточных дипольных макромолекул.

Относительно структуры наиболее простой живой системы — безъядерного эритроцита мы приходим к следующему заключению. Основная масса безъядерного эритроцита состоит из правильной пространственной сети из воды, которая обладает квазикристаллической, упорядоченной структурой и в петли которой включены однообразные шаровидные дипольные молекулы гемоглобина, способные к вращательному движению.

В следующей главе подвергаем термодинамическому анализу структурное свойство внутриклеточной воды эритроцита. Физическая особенность внутриклеточной воды заключается в ее упорядоченной, квазикристаллической структуре при одновременном сохранении свойства жидкой воды — низкого значения вязкости. Как будет показано в следующей главе, эта двойственность структуры внутриклеточной воды, являясь одновременно как бы кристаллом и жидкостью, сопряжена с непрерывными метаболическими функциями живой клетки.

Глава десятая

ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ЭНТРОПИЯ ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ ВОДЫ

§ 1. Отличительным структурным свойством живой материи является термолабильность ее структуры при температуре существования живой системы. Свойство термолабильности связано с особым состоянием воды, входящей в структуру живой материи как главной ее части. В настоящей главе демонстрируется это особое состояние структуры внутриклеточной воды на примере наиболее простой живой системы — эритроцита млекопитающих.

В функциональном отношении эритроцит выполняет в основном функции связывания и передачи кислорода и углекислого газа. Функция связывания и передачи кислорода полностью выполняется молекулами гемоглобина, независимо от того, включены ли они в пространственную квазикристаллическую сеть из внутриклеточной воды или находятся в виде растворенного вещества в воде — растворителе. Процессы связывания и передачи кислорода гемоглобином, как в эритроците, так и в водном растворе, не требуют энергетических затрат. Однако эритроцит, выполняющий в основном функцию, связанную с наличием в нем молекул гемоглобина, непрерывно расходует энергию. Отсюда

следует, что энергия метаболизма эритроцита не расходуется для процессов, связанных с функцией гемоглобина, которая не требует энергии. Необходимо поэтому заключить, что энергия метаболизма безъядерного эритроцита расходуется полностью для поддержания структуры внутриклеточной воды эритроцита в упорядоченном, квазикристаллическом состоянии. Для этой цели безъядерному эритроциту требуется только поставщик свободной химической энергии — глюкоза и не требуется никаких пищевых веществ, содержащих азотистые соединения. Действительно, безъядерный эритроцит не расходует азотистые вещества, поскольку в нем не происходят процессы синтеза белков.

Расходование свободной химической энергии глюкозы эритроцитом является непрерывным процессом. Химическая энергия глюкозы не превращается, следовательно, в потенциальную энергию какого-либо внутриклеточного вещества, обладающего термостабильной структурой. Так как в эритроците протекает непрерывный процесс расходования свободной энергии глюкозы и из него непрерывным потоком выделяется эквивалентное, в энергетическом отношении, количество тепла, то следует, что свободная энергия глюкозы расходуется эритроцитом только для сохранения термолabileного состояния его структуры. Внутриклеточным веществом, которое находится в состоянии термолabileной структуры, может быть только внутриклеточная вода, а не гемоглобин, являющийся термостабильным при температуре жизнедеятельности эритроцита.

Мы приходим к следующему выводу: основная динамическая функция простейшей живой системы — эритроцита млекопитающих — состоит в непрерывном создании структурированной фазы воды, которая при температуре жизнедеятельности клетки является термолabileной. Для эритроцита цель этой функции состоит, очевидно, в создании компактной высококонцентрированной системы из молекул гемоглобинов. Для остальных более сложных клеток, чем эритроцит, которые выполняют разнообразные функции, фазовые переходы внутриклеточной воды создают ту внутреннюю мобильность живой материи, которая, по-видимому, лежит в основе всех функций живой материи.

Это положение может быть сформулировано как термодинамический принцип существования живой материи: живая материя существует в виде динамической системы, выполняющей разнообразные рабочие процессы, которые поддаются материальному моделированию; в основе этих рабочих процессов лежит, однако, работа, которая не поддается материальному моделированию: это — работа по созданию структуры живой материи, являющейся термолabileной при температуре существования этой же динамической системы.

Создать машину, единственная функция которой состояла бы в построении собственной структуры из материала, термолabile-

ного при температуре деятельности этой же машины, является, по-видимому, невозможным. Другими словами, любая «неживая» машина, подчиняющаяся во всех своих частях законам физики и химии и тем самым второму закону термодинамики, состоит из термостойкого материала.

Термодинамический принцип существования живой материи противоречит, следовательно, второму началу термодинамики, которому подчиняются динамические системы неживой природы; этот принцип, являющийся обобщением данных теоретической и экспериментальной биологии, имеет самостоятельное и универсальное значение для понимания физической сущности и специфики движения живой материи.

Переходим теперь к описанию опытов, показывающих, что не только внутриклеточная вода в нормальных условиях существования является структурированной, но и вода, проникающая в эритроцит в условиях эксперимента, переходит в структурированное, термолабильное, негэнтропийное состояние.

§ 2. Гуд (Good, 1960) исследовал кинетику разрушения эритроцитов человека под воздействием гипотонических растворов полуамида малоновой кислоты при разной температуре. В гипотоническом растворе эритроциты набухают пока не достигнуто предельное положение осмотического равновесия. Процесс набухания эритроцита, оканчивающийся гибелью клетки и выходением из нее гемоглобина, протекает тем медленнее, чем ниже температура.

На рис. 13 приведены кривые кинетики гемолиза, полученные Гудом на основе экспериментальных данных о воздействии на эритроциты гипотонического раствора, соответствующего осмотическому давлению в 5 атм при разной температуре. На оси ординат отложены проценты гемоглобина, установленные по оптическому показателю, а на оси абсцисс — время (в мин.). Крайняя левая кривая соответствует процессу разрушения эритроцитов под воздействием гипотонического раствора при 35°. Последующие кривые соответствуют более низким температурам со сдвигом на 5°, т. е. 30°, 25° и т. д., до 5° С.

Кинетические кривые, полученные на основе опытов Гуда, представляют собой графические изображения процесса разрушения клетки, который начинается с момента $t = 0$ (т. е. с момента воздействия гипотонического раствора) и кончается актом гемолиза, т. е. последней стадией в процессе разрушения эритроцита. Параметром скорости процесса разрушения клетки является величина $\frac{1}{t}$, где t — промежуток времени, который начинается с момента $t = 0$ и кончается моментом, соответствующим 50% Нб, или максимальному количеству эритроцитов, которые гемолизуют в единицу времени. S-образный характер кинетических кривых объясняется тем, что процесс гемолиза происходит в

популяции из различных возрастных групп эритроцитов, обнаруживающих гауссово распределение относительно их осмотической устойчивости (Marks et al., 1958).

Рассматривая процесс разрушения эритроцитов с точки зрения химической кинетики, Good исследовал зависимость скорости

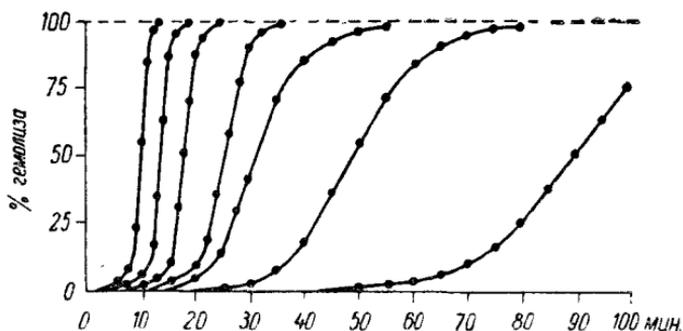


Рис. 13. Влияние изменения температуры на скорость процесса гемолиза в гипотоническом растворе (5 атм) [по Гуду (Good, 1960)]

разрушения клеток от температуры на основе уравнения Аррениуса:

$$\lg V = \lg A - \frac{E}{2,3R} \cdot \frac{1}{T}, \quad (1)$$

где V — скорость процесса разрушения эритроцитов;

E — энергия активации процесса;

R — газовая постоянная;

T — абсолютная температура;

A — постоянная.

Подставляя в уравнение Аррениуса величину $\frac{1}{t}$ для V и $\frac{1}{t_0}$ для A , получим

$$\lg \frac{1}{t} = \lg \frac{1}{t_0} - \frac{E}{2,3R} \cdot \frac{1}{T}. \quad (2)$$

Пользуясь опытными данными из рис. 13, мы вычислили постоянные уравнения Аррениуса:

$$\lg \frac{1}{t_0} = 9,02 \text{ и } \frac{E}{2,3R} = 3047. \quad (3)$$

На рис. 14 показано графическое изображение зависимости $\lg \frac{1}{t}$ от $\frac{1}{T} \cdot 10^3$ для опытных данных из рис. 13. Как видно, эта зависимость обнаруживает линейность, согласно уравнению Аррениуса.

Рассмотрим в дальнейшем процесс разрушения эритроцитов

на основе теории абсолютных скоростей реакций¹ (Глесстон и др., 1948) и отождествим уравнение Аррениуса с основным уравнением этой теории:

$$\lg k' = \lg \frac{kT}{h} + \frac{\Delta S}{2,3R} - \frac{\Delta H}{2,3RT}, \quad (4)$$

где k' — скорость реакции (сек^{-1});

k — постоянная Больцмана;

T — абсолютная температура;

h — постоянная Планка;

ΔS — энтропия активации;

ΔH — теплота активации.

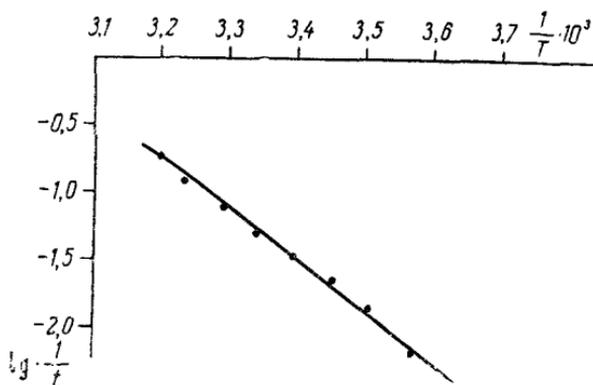


Рис. 14. Зависимость скорости процесса гемолиза от температуры

По оси ординат — $\lg \frac{1}{t}$ (t — время воздействия гипотонического раствора); по оси абсцисс — $\frac{1}{T} \cdot 10^3$

Из

$$\frac{1}{t} = k' \text{ и } E \simeq \Delta H$$

следует, что

$$\lg \frac{1}{t_0} = \lg \frac{kT}{h} + \frac{\Delta S}{2,3R}, \quad (5)$$

и отсюда при $T = 298^\circ$ и $\lg \frac{1}{t_0} = 9,02$ получим

$$\Delta S = -17 \text{ кал} \cdot \text{град}^{-1} \cdot \text{моль}^{-1}. \quad (6)$$

¹ Применимость теории абсолютных скоростей реакций для описания физиологических процессов на уровне белковых молекул в функционирующем органе была показана Урбахом (1960) при биофизическом исследовании явления памяти.

Численное значение энтропии активации совпадает по абсолютной величине с величиной энтропии воды при стандартных условиях — $T = 298^\circ$ (Киреев, 1955):

$$S_{\text{станд}} = 16,7 \text{ кал} \cdot \text{град}^{-1} \cdot \text{моль}^{-1}. \quad (7)$$

§ 3. Применение уравнения Аррениуса для анализа кинетики процесса разрушения эритроцитов под воздействием гипотонического раствора при разных температурах основано на следующем предположении: процесс разрушения клетки происходит в каждой клетке независимо от других в виде мономолекулярной реакции. Постоянные уравнения Аррениуса $\frac{1}{t_0}$ и $\frac{E}{R}$ отражают некоторые прочностные свойства клетки, которые выявляются в процессе ее разрушения. Интерпретация постоянной $\frac{1}{t_0}$ в смысле теории абсолютных скоростей реакции

$$\frac{1}{t_0} = \frac{kT}{h} e^{\Delta S/R}$$

означает, что разрушающаяся клетка в целом представляет собой гигантский активированный комплекс. Механизм разрушения клетки в гипотоническом растворе состоит в проникновении в клетку воды из межклеточной среды. Вода, проникая в клетку из межклеточной среды, переходит из состояния воды — растворителя в состояние кристаллической, внутриклеточной воды. Этот фазовый переход воды из менее упорядоченного состояния внеклеточной воды в более упорядоченное состояние внутриклеточной воды характеризуется отрицательным значением энтропии активации в процессе разрушения клетки при стандартной температуре: $\Delta S \simeq -17 \text{ кал} \cdot \text{град}^{-1} \cdot \text{моль}^{-1}$.

Если такой механизм разрушения клетки в гипотоническом растворе правилен, то совпадение по абсолютной величине численных значений стандартной энтропии воды может рассматриваться как указание на то, что вода внутри клетки находится в состоянии максимальной упорядоченности — в состоянии, достигаемом в неживых системах только при абсолютном нуле температуры (Тринчер, 1964б, в; Trintscher, 1964).

Кинетический анализ процесса разрушения эритроцита под воздействием гипотонического раствора приводит, следовательно, к выводу, что вода внутри клетки находится в квазикристаллическом максимально упорядоченном состоянии.

Это состояние характеризуется отрицательным значением энтропии: квазикристаллическая структура внутриклеточной воды непрерывно разрушается при температуре жизни клетки и непрерывно возникает заново в процессе расходования энергии метаболизма.

МОЖНО ЛИ ИСКУССТВЕННО СОЗДАТЬ ЖИВОЕ?

§ 1. В настоящее время проблема искусственного создания живой материи стала особенно актуальной в связи с созданием кибернетических устройств, осуществляющих сложные целесообразные процессы. Поскольку живой организм и есть динамическая система, выполняющая сложные целесообразные функции, то кибернетическая машина, выполняющая хотя бы одну из них, может быть рассмотрена как нечто живое, в каком-то условном, более низком порядке. Переход кибернетического устройства от более низкого к более высокому порядку является, однако, принципиально неограниченным в смысле выполнения все большего количества и все более сложных функций. На самом деле кибернетическая машина может выполнять процессы любой степени сложности, если только выполняемое действие выражено на символическом языке алгоритмов, которые вложены в виде программы в кибернетическую машину. Отсюда делают вывод, что с точки зрения кибернетики различие между живым организмом и кибернетическим устройством, выполняющим те же функции, что и живой организм, заключается в конечном счете только в истории их создания, а не в принципиальном различии физических закономерностей, управляющих той и другими системами.

Кибернетик, следовательно, вправе утверждать, что искусственное создание живой материи принципиально возможно. При этом имеется в виду, что кибернетическое устройство, специально созданное для выполнения биологических функций, выполняет их точно так же, как и живой организм, и, стало быть, по признаку выполнения известных биологических функций нет различия между живой материей и кибернетическим устройством, созданным из неживой материи. Функции, выполняемые машиной, могут быть самые разнообразные, взятые как из среды физиологического поведения животного организма, так и интеллектуальной деятельности человека (Тьюринг, 1960).

§ 2. Рассмотрим теперь противоположное, как бы антикибернетическое утверждение. Искусственное создание живой материи в виде функционально тождественной кибернетической машины является невозможным, так как биологический обмен веществ принципиально не может быть воспроизведен с помощью неживой материи.

Подойдя к проблеме искусственного создания живого на современном уровне естествознания, необходимо признать, что оба утверждения противоречат друг другу и, следовательно, должны содержать взаимоисключающие теоретические положения. Логическое противоречие между кибернетическим и антикибернетическим утверждениями снимается, однако, если допустить следующее: живая материя, обладающая биологическим

обменом веществ, не может быть создана никакими искусственными способами из неживой материи, но разнообразные функции живого организма, являющиеся «производными функциями» биологического обмена веществ, можно имитировать сколь угодно точно кибернетическими устройствами. Если это положение, которое удовлетворяет как «кибернетическому», так и «антикибернетическому» утверждениям, правильно, то оно указывает одновременно на принципиальное физическое различие между основной функцией живой материи — биологическим обменом веществ — и всеми остальными функциями метаболизирующего организма, условно названными «производными функциями».

Термодинамическая суть этого физического различия между той или другими функциями живого организма, если оно действительно имеет место, заключалось бы в следующем: те функции живого организма, которые поддаются сколь угодно точному имитированию кибернетическими устройствами, представляют собой рабочие процессы, которые не противоречат второму закону термодинамики. Они, т. е. функции организма, представляющие рабочие процессы, могут быть воспроизведены с любой степенью точности автоматами, роботами, кибернетическими устройствами. Что касается, однако, биологического обмена веществ, т. е. той специфической функции живого организма, которая лежит в основе всех его разнообразных функций, то эта основная функция живой системы представляет собой своеобразный, характерный только для живой материи рабочий процесс, который противоречит второму закону термодинамики. Этот процесс, как противоречащий второму закону термодинамики, не может быть материально моделирован. Существует, следовательно, термодинамический запрет — невозможность материального воспроизведения основной функции живой материи: биологического обмена веществ.

§ 3. Как бы ни было сложным поведение живого организма, любые наблюдаемые функции, из которых складывается его поведение, могут быть представлены в виде рабочих процессов, принципиально поддающихся имитации кибернетическими устройствами; причем обнаруживается даже некоторое превосходство кибернетического устройства над живым организмом. Оказывается, что кибернетическая машина, выполняющая какую-либо сложную функцию организма, работает дольше и быстрее, чем живой организм. Это функциональное превосходство кибернетической машины над организмом связано отчасти с тем, что организм выполняет всегда множество разнообразных, взаимосвязанных функций, в то время как специально созданная восходство машины над организмом оказалось еще более убедительным, когда теоретическим путем пришли к выводу о возможности создания кибернетического устройства как универсаль-

ного преобразователя информации, поступивших в машину в виде соответствующих сигналов (Turing, 1936—1937).

Отличительные черты кибернетического устройства (способность моделировать любую сложную биологическую функцию, имеющую характер «внешнего» рабочего процесса, и превосходство кибернетической машины над организмом относительно многократной повторимости и быстроты выполнения данной функции) явились основой для утверждения о том, что деятельность организма якобы представляет собой функционирование механизма, подчиняющегося во всех своих частях тем же законам физики и химии, что и любая машина.

Однако между живым организмом и машиной существует следующее коренное различие в отношении связи структуры и функций. Машина может и не работать, не теряя своей структуры по крайней мере в течение времени, сравнимого с временем рабочих циклов машины. Машина обладает устойчивостью своей структуры при температуре ее деятельности: структура сохраняется и тогда, когда машина не действует. Живой организм, напротив, должен всегда функционировать, и если по какой-то причине организм перестает выполнять свои функции при температуре своей жизнедеятельности, то он необратимо теряет свою структуру и погибает. Так как потеря структуры нефункционирующего организма связана с термической флуктуацией веществ при той же температуре, при которой происходит жизнедеятельность организма, то сохранение структуры в жизнедеятельном организме должно быть связано с какими-то антифлуктуационными процессами живой материи, помимо всех других рабочих процессов действующего организма. В организме внешние рабочие процессы и антифлуктуационные процессы сохранения структуры, носителя информационного содержания живой системы, сопряжены между собой и протекают в одно и то же время и в определенном (узком) температурном интервале, в котором происходит жизнедеятельность.

Мы установили два фундаментальных, отличительных свойства живой системы.

Во-первых, при температуре жизнедеятельности структура клетки является термолабильной в связи с квазикристаллической, термолабильной (негэнтропийной) структурой внутриклеточной воды, подвергающейся непрерывным фазовым переходам (кристалл \rightleftharpoons жидкость).

Во-вторых, все неводные компоненты живой клетки (белки, нуклеиновые кислоты и т. д.), образующие совместно с водой структуру клетки, являются носителями информации и при отсутствии воды обладают термостабильностью при температуре обмена веществ.

На основе этих двух фундаментальных свойств живой клетки мы сформулировали термодинамический принцип существования

живой материи: *живая материя представляет собой динамическую структуру, которая работает при температуре термического разрушения своей структуры.*

Создать динамическую систему из неживой материи, которая работала бы при температуре плавления своей структуры, невозможно. Мы можем, следовательно, сформулировать следующий термодинамический запрет: *Нельзя создать машину, функция которой состояла бы в построении собственной структуры, которая термолабильна при температуре деятельности этой же машины.* Действительно, любая «неживая» машина подчиняется во всех частях и действиях законам физики неживой природы.

Термодинамический принцип существования живой материи является самостоятельным принципом, указывающим на самостоятельность физики живой материи и на невозможность возникновения живой материи из известной нам неживой материи.

§ 4. Возникают два кардинальных вопроса:

1. Можно ли искусственно создать живую материю?
2. Каким образом возникла живая материя в историческом аспекте?

На первый вопрос, в настоящее время, по-видимому, нельзя дать окончательного ответа. Допустим, что действительно удастся из неживой материи создать все неводные компоненты живой клетки — биомакромолекулы (белки, нуклеиновые кислоты, и т. д.), т. е. все информационные компоненты живой системы. Тогда, задача создания живой клетки будет заключаться в собирании всех этих несущих информацию неводных компонентов по определенному плану совместно с главным компонентом живой клетки — с водой. Поскольку внутриклеточная вода находится в квазикристаллическом термолабильном (негэнтропийном) состоянии, то собирание компонентов живой клетки возможно только двумя путями: или при чрезвычайно низкой температуре, в присутствии «замороженной» (упорядоченной, но термостабильной) воды, или при температуре жизнедеятельности, но без воды, т. е. в сухом виде. В первом случае для приобретения системой биологического обмена веществ необходимо нагревать систему до температуры ее жизнедеятельности, во втором случае, необходимо «увлажнять» систему.

Теоретически оба пути осуществимы. Но в экспериментальном отношении имеются непреодолимые трудности. По-видимому, невозможно «строить структуру из макромолекулярных компонентов» в присутствии кристаллической воды, т. е. при низкой температуре, когда макромолекулярные компоненты неподвижны, и, по-видимому, также невозможно «строить структуру из макромолекулярных компонентов» в отсутствие воды, т. е. при температуре жизнедеятельности клетки, но в сухом состоянии, когда макромолекулярные компоненты также неподвижны.

Переходим теперь ко второму кардинальному вопросу: каким

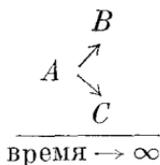
образом возникла живая материя как одна из материальных сущностей бытия, если существует термодинамический запрет возникновения живой материи из существующей в настоящее время неживой материи?

Приведенный анализ указывает на историчность материи, как живой, так и неживой. Мир материален во все времена. Интересно отметить, что возраст живой материи того же порядка, как и возраст Вселенной в той фазе, в которой она существует, — в фазе расширения.

Признаки биосферы наблюдаются в отложениях земной коры, имеющих давность свыше $2 \cdot 10^9$ лет (Виноградов, 1959; Пири, 1959). Корни жизни уходят, по-видимому, еще значительно дальше в глубь времени. Считают, что возраст Земли равен $3-4 \cdot 10^9$ лет, возраст звезд $5 \cdot 10^9$ лет и возраст Вселенной $10 \cdot 10^{10}$ лет (Shapley, 1957). В промежуток времени от 5 до 10 миллиардов лет назад Вселенная находилась, как полагают, в состоянии «первичного хаоса», существование которого управлялось теми физическими законами, которые определялись условиями состояния материального мира того времени.

Несколько миллиардов лет тому назад изменились условия состояния Вселенной, что дало начало расширению Вселенной. В этом же начальном периоде расширения Вселенной возникает планета Земля и рождается жизнь на ней, по-видимому, подобно термодинамической фазе, возникающей внезапно при внезапно изменившихся физических условиях, при которых существует данное фазовое состояние. Возникновение живой материи представляется, таким образом, как одномоментное возникновение всей совокупности первичных живых существ в адекватных условиях их существования, а не как возникновение отдельного или нескольких живых существ, способных к неограниченному размножению. «С геологической и геохимической точки зрения, вопрос стоит не о синтезе отдельного организма, а о возникновении биосферы» (Вернадский, 1934).

Мир живой материи и мир неживой материи в таком виде, как он известен в настоящее время, имеют, следовательно, приблизительно одинаковый возраст — 2—4 миллиарда лет. Отсюда можно заключить, что из некоей протоматерии (A), более 4 миллиардов лет назад, когда Вселенная начинала свою нынешнюю фазу развития — фазу расширения, возникли (приблизительно в одно и то же время) две материальные сущности (B) и (C) — живая и неживая материя:



и они развиваются каждая по своим физическим законам.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Интерпретация некоторых биологических явлений в их энергетическом и энтропийном аспектах привела к формулированию следующих уравнений, которые, как мы полагаем, выражают основные закономерности биологической термодинамики.

1. Термодинамическая теорема биологической эволюции:

$$W_{\text{биол}}(t) \simeq e^{\frac{S}{k} - \frac{1}{k} \cdot \left(\frac{dS_{\text{уд}}}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (t-t_0)}$$

2. Закон биологической адаптации:

$$S_{\text{нег}}(t) = \frac{A_{\text{мин } i}}{T} \ln I(t).$$

3. Термодинамическое уравнение обмена веществ:

$$\frac{\Delta(TS_{\text{нег}})}{\Delta t} = \frac{\Delta(A_{\text{мин } i} \ln I_{\text{осн}})}{\Delta t} + \frac{\Delta(A_{\text{мин } i} \cdot \ln I_{\epsilon})}{\Delta t} = A_{\text{осн}} + A_{\epsilon}.$$

4. Закон накопления информации

$$I_{\text{уд}}(t) \simeq e^{\frac{T}{A_{\text{мин } i}} \cdot \left(\frac{dS}{dt} \right)_{\text{макс}} \cdot (t-t_0) - \frac{S}{k}}.$$

Живая система представляет собой термодинамически открытую систему, структура которой обладает неограниченной микрогетерогенностью.

Динамическая структура живого является термолабильной, и, совершая внутренние антифлуктуационные рабочие процессы, она приобретает все больше упорядоченности в процессах адаптации и эволюции организмов.

Как было изложено в настоящем исследовании, организм в ходе адаптации и эволюции накапливает информацию и сохраняет накопленную информацию в своих неводных структурах. На стабильность информации в организме указал Эльзассер (Elsasser, 1958), подчеркивая, что законы, которые управляют стабильностью информации в организме, отражают его внутреннюю динамику и только в незначительной степени зависят от информации, поступающей в организм из окружающей среды.

Постоянная генетическая информация, закрепленная в ходе филогенеза и определяющая стереотипность ряда обменных процессов организма, сохраняется в структурах живой системы, которые обладают относительно большой термоустойчивостью. Эти структуры — дезоксирибонуклеиновые кислоты — «спрятаны» в клеточном ядре.

Что касается возникновения информации у метаболизирующих организмов в ходе их адаптации и эволюции, то надо полагать, что процессы возникновения информации в живой системе представляют собой основное свойство живой материи, отличающее ее от неживой материи.

Мы приходим к следующему итогу: основное свойство живого — это наличие информационного содержания, которое возникает и сохраняется в неводных структурах живой системы в ходе адаптации и эволюции живых организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. Физиология и кибернетика. В кн. «Философские вопросы кибернетики». М., Изд-во социально-эконом. лит., 1961.
- Апфинсен К. Молекулярные основы эволюции. ИЛ, 1962.
- Аршавский И. А. Некоторые сравнительно онтогенетические данные в связи с анализом причин, определяющих продолжительность жизни у млекопитающих. В кн. «Проблемы долголетия». М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. Биомедгиз, 1937.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. Изд-во ВИЭМ, 1935.
- Берг А. И. Предисловие к кн. С. Бира «Кибернетика и управление производством». М., Гос. изд-во физ.-мат. лит., 1963.
- Бернштейн Н. А. Новые линии развития в физиологии и их соотношения с кибернетикой.— Вопр. философии, 1962, № 8.
- Бир С. Кибернетика и управление производством. М., Гос. изд-во физ.-мат. лит., 1963.
- Бладергрэн В. Физическая химия в медицине и биологии. ИЛ, 1951.
- Бриллюэн Л. Наука и теория информации. М., Изд-во физ.-мат. лит., 1960.
- Бриллюэн Л. Термодинамика, статистика и информация.— Усп. физич. наук, 1962, 77, вып. 2, 337.
- Вернадский В. Н. Очерки геохимии. М., 1934.
- Винер Н. Машина умнее своего создателя. Приложение к кн. «Кибернетика». М., Изд-во «Советское радио», 1958.
- Виноградов А. Возникновение биосферы на земле.— Труды международного симпозиума 19—24 августа 1957 г. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 28.
- Гаазе-Рапопорт М. Г. Автоматы и живые организмы. М., Гос. изд-во физ.-мат. лит., 1961.
- Гизе А. Физиология клетки. ИЛ, 1959.
- Глестон С., Лейдлер К., Эйринг Г. Теория абсолютных скоростей реакций. ИЛ, 1948.
- Денбиг К. Термодинамика стационарных необратимых процессов. ИЛ, 1954.
- Кальве Э., Прат А. Микрокалориметрия. Применение в физической химии и биологии. ИЛ, 1963.
- Кедров Б. Н. О соотношении форм движения материи в природе.— Материалы к Всесоюзному совещанию по философским вопросам естествознания. М., 1958.
- Киреев В. В. Курс физической химии. М., Госхимиздат, 1955.
- Ковров Б. Г. Гетерогенность физико-химических свойств гемоглобина и ее связь с возрастом эритроцита. Дисс. Красноярск, 1962.
- Колмогоров А. Н. Жизнь и мышление с точки зрения кибернетики. Доклад на теоретической конференции философских семинаров научных учреждений АН СССР. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Кольман Э. О философских и социальных проблемах кибернетики. В кн. «Философские вопросы кибернетики». М., Изд-во социально-эконом. лит., 1961.

- Компанеев А. С. Теоретическая физика. М., Изд-во техн. теор. лит., 1957.
- Коржуев П. А. Эволюция дыхательных функций крови. Изд-во АН СССР, 1948.
- Коржуев П. А. Гемоглобин как фактор приспособления к гипоксии.— Усп. совр. биол., 1959, XVII, вып. 3, 319.
- Костоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии. Т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
- Крестьянский В. И. Некоторые особенности организмов как «систем», с точки зрения физики, кибернетики и биологии.— Вопр. философии, 1958, 8, 97.
- Кузин А. М. и Тринчер К. С. Изменение радиочувствительности эритроцитов.— Биофизика, 1960, 5, № 5, 533.
- Кузнецов Н. Н. Влияние pH, CO₂ и осмотической концентрации на положение диссоциационных кривых оксигемоглобина.— Физиол. журн. СССР, 1949, № 1, 106—112.
- Кузнецов П. Г. В кн. «Философские проблемы современного естествознания». М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 608.
- Лауэ М. История физики. М., Гос. изд-во техн. теор. лит., 1956.
- Лихницкая И. И. Изменение кислородсвязывающих свойств крови в эмбриональном периоде. Изд-во АМН СССР, 1950.
- Медведев Ж. А. Старение организма на молекулярном уровне.— Усп. совр. биол., 1961, 51, № 3, 299.
- Медведев Ж. А. Теоретические проблемы молекулярного уровня старения. В кн. «Проблемы долголетия». М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 84.
- Миллер С. Образование органических соединений на первичной Земле. В кн. «Возникновение жизни на Земле». М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 77.
- Мэзи Д. Биофизические и биохимические исследования клеточного деления. В кн. «Вопросы биофизики». ИЛ, 1957.
- Нагорный А. В. Проблема старения и долголетия. Изд-во Харьковского ун-та, 1940.
- Никитин В. Н., Голубицкая Р. И. Труды п.-и. ин-та биол. Харьковского ун-та, 1954, 21, 113.
- Новик И. Б. Негэнтропия и количество информации.— Вопр. философии, 1962, 6, 118.
- Новик И. Б. Кибернетика, философские и социологические проблемы. Госполитиздат, 1963.
- Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Опарин А. И. Жизнь, ее соотношение с другими формами движения материи. Доклад на теоретической конференции философских семинаров научных учреждений АН СССР. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Орбели Л. А. Об эволюционном принципе в физиологии. В кн. «Вопросы эволюционной физиологии». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 166.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт. М., 1938.
- Пасынский А. Г. Биофизическая химия. М., Изд-во «Высшая школа», 1963.
- Пирри Н. Г. Химическое разнообразие и проблема происхождения жизни. В кн. «Возникновение жизни на Земле».— Труды междунар. симпозиума 19—24 августа 1957 г. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 79.
- Поликар А., Бо Ш. А. Субмикроскопические структуры клеток и тканей в норме и патологии, их физиологическое и патогенетическое значение. М., Медгиз, 1962.
- Привалов П. Л. К вопросу о состоянии и роли воды в биологических системах.— Биофизика, 1958, 3, вып. 6, 738.
- Пригожин И. Проблема эволюции в термодинамике необратимых явлений. В кн. «Возникновение жизни на Земле».— Труды международного симпозиума 19—24 августа 1957 г. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 408.

- Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. ИЛ, 1960.
- Рейхенбах Г. Направление времени. ИЛ, 1962.
- Свинцицкий В. Н. Понятие целесообразности и функционирование кибернетических систем. В сб. «О сущности жизни». М., изд-во «Наука», 1964.
- Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. М., 1922.
- Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., Медгиз, 1960.
- Соболев С. Л., Ляпунов А. А. Кибернетика и естествознание. В кн. «Философские проблемы современного естествознания». М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Токин Б. П. Теоретическая биология и творчество Э. С. Бауэра. Изд-во ЛГУ, 1963.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Ромпе Р. Р. О статичности и принципе усилителя в биологии.— Проблемы кибернетики, 1959, вып. 2, 113.
- Тринчер К. С. Механизм электропроводности крови и его связь с структурой эритроцита. Канд. дисс. М., ВИЭМ, 1939.
- Тринчер К. С. Об устойчивости тканей различных органов к активной реакции среды.— Бюлл. exper. биол. и мед., 1955, № 1, 68.
- Тринчер К. С. Температурная зависимость низко- и высокочастотной электропроводности крови и ее связь со структурой эритроцита.— Физиол. журн. СССР, 1956, 42, вып. 3, 293.
- Тринчер К. С. Дипольная теория диэлектрической структуры клетки.— Усп. совр. биол., 1958, 45, вып. 3, 261.
- Тринчер К. С. О понижении устойчивости облученных эритроцитов в щелочной среде.— Биофизика, 1959, 4, № 1, 78.
- Тринчер К. С. Теплообразовательная функция и щелочность реакции легочной ткани. Изд-во АН СССР, 1960а.
- Тринчер К. С. К вопросу о причине повышения карбоангидразной активности в легких.— Физиол. журн. СССР, 1960б, 46, 726.
- Тринчер К. С. К вопросу о применимости теоремы Пригожина в биологии.— Биофизика, 1961, 4, 750.
- Тринчер К. С. Существование и эволюция живых систем и второй закон термодинамики.— Вопр. философии, 1962а, 6, 154.
- Тринчер К. С. Термодинамическая теорема биологической эволюции.— Биофизика, 1962б, 6, 747.
- Тринчер К. С. К термодинамике биологических процессов.— Журн. физ. химии, 1963а, 37, № 5, 1043.
- Тринчер К. С. Закон биологической адаптации.— Докл. АН СССР, 1963б, 149, № 3, 717.
- Тринчер К. С. О моделировании функций живых систем. В сб. «Кибернетика, мышление, жизнь». М., Изд-во «Мысль», 1964а.
- Тринчер К. С. Об отрицательной энтропии внутриклеточной воды в эритроците.— Биофизика, 1964б, 9, № 5, 633.
- Тринчер К. С. О границе применимости физики неживого в биологии. В сб. «О сущности жизни». М., изд-во «Наука», 1964в.
- Тринчер К. С., Михайлова А. А. Диэлектрическая структура клетки печени и ее изменение при воздействии радиации и цистеина.— Радиобиология, 1962, 2, вып. 4, 524.
- Тринчер К. С., Гинцбург Э. И. Адаптационное изменение гемоглобина в онтогенезе.— Физиол. журн. СССР, 1963, 49, № 5, 621.
- Тринчер К. С., Кузин А. М. Значение воды в радиационном поражении эритроцитов.— Радиобиология, 1964, 4, № 1, 36.
- Тринчер К. С., Орлова Л. В. Концентрационная зависимость скорости разрушения эритроцитов в щелочной среде.— Биофизика, 1965, 10, в. 3, 365.
- Тьюринг А. Может ли машина мыслить? М., Гос. изд-во физ.-мат. лит., 1960.

- Урбах В. Ю. Некоторые замечания к биофизической теории памяти.—
Биофизика, 1960, 5, вып. 2, 238.
- Франк Ф. Философия науки. ИЛ, 1960.
- Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.—Л., Гос. изд-во биол. и мед.
лит., 1935.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и истори-
ческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего от-
бора). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Энгельгардт В. А. Химические аспекты науки о жизни.— Журн. Всес.
хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 1961, 6, № 3, 244.
- Энгельс Ф. Анти-Дюринг. М., Госполитиздат, 1957, стр. 77.
- Эшби У. Росс. Конструкция мозга. ИЛ, 1962.
- Varcroft J. The respiratory function of the blood. Cambridge, 1928.
- Bertalanffy L. von. Problems of life. John Wiley a. S. Inc. N. Y. 1952.
- Bernal J. D., Fowler R. H. J. Chem. Phys., 1933, 1, 515.
- Bernstein R. E. Alterations in metabolic energetics and cation transport
during aging of red cells.— J. Clin. Invest., 1959, 38, 1572.
- Bourne G. H. Aging from a biological and cellular point of view. In «Modern
trends in geriatrics». London, Butterworth a. Co., 1957.
- Cannon W. B. The wisdom of the body. London, 1932.
- Carter G. S. Animal evolution; a study of recent views of its causes. London,
Sidgwick a. Jackson, 1951.
- Cowdry E. W. Problems of aging. Baltimore, 1952.
- Dänzer H. Über das Verhalten biologischer Körper im Hochfrequenzfeld.—
Annalen der Physik (5), 20, 1934; *ibid.* (5), 21, 1934—1935.
- Debye P. Polare Molekeln. Leipzig, 1929.
- De Donder van Rysselberghe. Thêmodynamic theory of affinity.
Stanford Univ., 1936.
- Elsasser W. M. The physical foundation of biology. London, N. Y., Perga-
mon Press, 1958.
- Euler H. V. J. Gerontol., 6, Suppl., 84, 1951.
- Eyring H., Johnson F. H. The critical complex theory of biogenesis
86. In: «Influence of the temperature on biological systems». F. H. John-
son. (Ed.). Washington, Amer. Physiol. Soc., 1957.
- Forrest W. W., Walker D. J. Change in entropy during bacterial meta-
bolism.— Nature, 1964, 4, N 201, 61.
- Fraser J. D., Raper A. B. Observations on the change from foetal to adult
erythropoiesis.— Arch. Disease Childhood, 1962, 37, N 193, 298.
- Freundlich H. Kapillar Chemie. Berlin, 1909.
- Gayda T. Цит. по Needham. Chemical Embriology, v. II. Cambridge,
1931.
- Good W. The haemolysis of human erythrocytes in relation to lattice structur-
e of water.— Biochim. et biophys. acta, 1960, 44, 130.
- Graul F. Messung der Leitfähigkeit des Blutes im Wellenlängenbereich
von 6—25 *m*.— Annalen der Physik, 1935, 5, 24.
- Houghton T. M., Kerkut G. A., Munday K. A. The oxygen dissociation
of haemoglobine from two species of earth-worm.— Exptl. Biol., 1957, 35,
360.
- Jacobson B. Hydratation structure of deoxyribonucleic acid and its physi-
cochemical properties.— Nature, 1953, 172, N 4380, 666.
- Leblond C. P., Walker B. E. Renewal of cell populations.— Physiol. Rev.
1956, 136, 255.
- Low B. W. Structure and configuration. Цит. по «Neurath H., Bailey. In «The
proteins, JA», 1953—1954, p. 235—291.
- Marks P. A., Johnson A. B., Hirschberg E. Effect of age on the enzy-
me activity in erythrocytes.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 44, 529, 1958.
- Miles E. J., Robert D. Koler. Demetrios A., Rigas A., Do-
nald M., Picaurn. The effect of in vivo aging of normal human

- erythrocytes and erythrocyte macromolecules upon oxyhaemoglobin dissociation.— *J. Clin. Invest.*, 1961, **40**, N 4, 636.
- Needham J. *Chemical Embryology*. Cambridge, 1931.
- Netter H. *Theoretische Biochemie*. Berlin, Springer Verlag, 1959.
- Onsager L., *Phys. Rev.*, 1931, **37**, 405.
- Perutz M. F. Structure of Hemoglobin in: «Protein Structure and Function». Number 13. Brookhaven Symposia in Biology. Upton. N. Y., 1960.
- Prankerd T. A. J. The aging of red cells.— *J. Physiol.*, **143**, 325, 1958.
- Prigogine J., Wiame J. M. Biologie et thermodynamique des phénomènes irréversibles.— *Experientia*, **2**, 451, 1946.
- Putten van. *Blod.*, 1958, **13**, 189.
- Romijn C., Lockhorst W. Foetal heath production in the fawl.— *J. Physiol.*, 1960, **150**, N 1, 239.
- Rubner M. Stoffwechsel bei verschiedenen Temperaturen. Beziehungen zur Größe und Oberfläche.— *Handb. norm. pathol. Physiol.*, 1928.
- Schaefer H. Messung der Hochfrequenzabsorption des Blutes und seiner Komponenten im Bereich kurzer elektrischer Wellen von 3—6 *m* Wellenlänge.— *Zeitschr. f. Exp. Med.*, 1934, **92**.
- Shapley H. *Of Stars and Men*. Elek. Books. London, 1957.
- Schroedinger E. *What is life?* Cambridge, University Press, 1944.
- Scillard L. Über Entropieverminderung in einem thermodynamischen System bei Engriff intelligenter Wesen.— *Z. Phys.*, 1929, **53**, 840.
- Seifriz W. Some physical properties of protoplasma and their bearing on structure. In «The structure of protoplasma». Iowa State Univ., 1942.
- Shannon C. T., Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Urbana, University of Illinois Press, 1949.
- Shock N. Physiological aspects of aging. Symposium on aging.— *Amer. Assoc. Advanc. Sci. Meet.* N. Y., 1956.
- Simon E. R., Topper J. J. Fractionation of human erythrocytes on the basis of their age.— *Nature*, 1957, **180**, 1211.
- Simpson G. C. *The meaning of evolution*. New Haven, Yale Univ. Press, 1950.
- Sinex F. H. *J. Gerontol.*, 1957, **12**, N 2, 190.
- Smith A. U. Effects of low temperatures on living cells and tissues. «Biological applications of freezing and drying. J. Harris. N. Y., Acad. Press., 1954, p. 1—62.
- Stoward P. J. Thermodynamic of biological growth.— *Nature*, 1962, **194**, N 4832, 977.
- Strehler B. L., *The Quart. Rev. Biol.*, 1959, **34**, N 2, 117.
- Szent-Györgyi A. *Bionergetics*. N. Y., Acad. Press Inc., 1957.
- Thomas E. D., Lochte H. L., Greenburgh W. S., Wales M. In vitro synthesis of foetal and adult haemoglobin by foetal haematopoietic tissues.— *Nature*, 1960, **185**, N 4710, 396.
- Tolman R. S. *Statistical Mechanics*. Cambdridge, 1940.
- Trincher K. S., Gintzburg E. I. Adaptive changes in hemoglobin during ontogenesis.— *Federation Proceedings*, 1964, **23**, N 4. Part II, t., 661.
- Trintscher K. S. Über die negative Entropie des intracellulären Wassers im Erythrocythen.— *Biochim. et Biophysica Acta*, 1964, **88**, 438.
- Turing A. H. On computable numbers with an application to the Entscheidungsproblem.— *Proceedings of London Mathematical Society*, 1936—1937. Ser. 2, **42**.
- Volterra V. *Theorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gautiers — Valars, 1931.
- Waugh D. E. The ultrastructure of the envelope in mammalian erythrocytes. Conference. N. Y., Acad. Sci., 1947.
- Wilkie D. R. Therodynamics and the interpretation of biological heat measurement.— *Progress in biophysics and biophysical chemistry*, Pergamon Press, 1960, **10**, 259.

П. Г. Кузнецов

К ИСТОРИИ ВОПРОСА О ПРИМЕНЕНИИ ТЕРМОДИНАМИКИ
В БИОЛОГИИ

В настоящее время, в связи с развитием теории информации, значительно увеличился интерес к термодинамическим исследованиям живого вещества. Обнаружена тесная связь информации с отрицательной энтропией, а также связь последней с явлениями жизни. В некоторых случаях приведенные выше сведения рассматриваются как научные результаты последних лет.

Необходимо отметить, что в науке редко «неожиданно» рождаются новые идеи — чаще всего эти идеи имеют длительную предысторию, но не были правильно поняты современниками.

Рождение термодинамики как самостоятельной науки, включая понятие энергии, которое появилось и оформилось в самостоятельное понятие лет через 10—20 после появления термодинамики, тесно связано с анализом биологических явлений. Это особенно заметно, если обратиться к анализу состояния науки до 1840 г. Понятие энергии отсутствует. Явления объясняются действием «сил», число которых приближается к числу наблюдаемых явлений. Наряду с «электрической», «магнитной» и другими силами существует и «жизненная сила», объясняющая явления жизни. Если объяснение с помощью «силы» не представляется удобным, то используется некоторый флюид — «теплород». Именно в этой ситуации и появляются работы врача, столь необычные для его современников — физиков. Роберт Юлиус Майер считает, что существует единство всех сил природы и закон сохранения силы. Он утверждает, что единственной силой, обеспечивающей существование всех живых организмов, обеспечивающей все разнообразие движения как животных, так и растений, является сила, получаемая в виде света от Солнца. Более того, эта же сила приводит в движение организм человека, позволяя ему перемещаться и даже думать. Эти соображения Р. Ю. Майера были столь необычны для того времени, сколь тривиальными они кажутся нашим современникам. Последствия этих высказываний рядового врача оказались трагическими. Р. Ю. Майер, автор трех основополагающих работ по термодинамике (Р. Ю. Майер. «Закон сохранения и превращения энергии». М.—Л., 1933), оказывается в сумасшедшем доме, где почти десять лет его пытаются вылечить от столь необычных взглядов на мир.

К 1850 г. работами Томпсона и Клаузиуса (в кн. «Второе начало термодинамики». М.—Л., 1934; «Механическая теория тепла») устанавливаются основные закономерности термодинамики, получившие известность как первый и второй законы термодинамики.

Первый закон термодинамики — закон сохранения энергии — относится к числу широко известных законов. Второй закон термодинамики — закон возрастания энтропии — относится к числу менее известных. Одной из формулировок второго закона термодинамики была формулировка Томпсона,

где этот закон рассматривался, как закон рассеяния лучистой энергии. Согласно этой формулировке, теплота нагретых тел рассеивается в мировом пространстве и не может существовать процессов, в результате которых она может снова сосредоточиться и начать вновь активно функционировать.

Примерно через 25 лет после формулировки второго закона термодинамики как закона рассеяния энергии, или как закона невозможности вечного двигателя второго рода, появляются работы Л. Больцмана. К 1878 г. второй закон термодинамики получает статистическую интерпретацию и в таком виде существует до настоящего времени.

Уже в 1886 г. Л. Больцман совершает попытку дать термодинамический анализ явлений жизни. В свой блестящей речи, произнесенной на заседании Академии наук в Вене, он говорит:

«Всеобщая борьба за существование, охватывающая весь органический мир, не есть борьба за вещество: химические элементы органического вещества находятся в избытке в воздухе, воде и земле; это также не борьба за энергию, — она, к сожалению, в непревратимой форме, в форме теплоты, щедро рассеяна во всех телах; это борьба за энтропию, становящуюся доступной при переходе энергии от пылающего солнца к холодной земле» (цит. по К. А. Тимирязеву. Сочинения, т. I, 1937 г., стр. 442). Через 60 лет этот же вывод будет сделан Э. Шредингером в его книге «Что такое жизнь с точки зрения физики?» (ИЛ, 1947).

Цитируемая речь Л. Больцмана может быть и осталась бы незамеченной, если бы анализ этой проблемы не привлекал внимания К. А. Тимирязева. К. А. Тимирязев видел специфическую термодинамическую функцию хлорофиллового аппарата растений именно в том, что она играет роль посредника между рассеивающимся в мировом пространстве излучением и скрытой химической энергией продуктов фотосинтеза, являющихся основой всех проявлений движения, которые мы наблюдаем в растительном и животном мире. Эта точка зрения К. А. Тимирязева нашла отражение в его Крунианской лекции «О космической роли растений», прочитанной им в 1903 г. в Лондоне. Если не забывать о формулировке второго закона термодинамики, которая была распространена к началу XX века (т. е. закон рассеяния энергии), то позиция К. А. Тимирязева очевидна.

«..Вопрос о космической роли растений является какой-то пограничной областью между двумя великими обобщениями прошлого века, связанными с именами Лорда Кельвина и Чарльза Дарвина—между учением о рассеянии энергии и учением о борьбе за существование» (К. А. Тимирязев. Сочинения, т. I, 1937, стр. 442).

В этом же плане К. А. Тимирязев рассматривает термодинамическую особенность хлорофиллового аппарата. Он пишет:

«..Зерно хлорофилла тот фокус, та точка в мировом пространстве, в которой живая сила солнечного луча, превращаясь в химическое напряжение, слагается, накопляется для того, чтобы впоследствии исподволь освобождаться в тех разнообразных проявлениях движения, которые нам представляют организмы как растительные, так и животные. Таким образом, зерно хлорофилла—исходная точка всякого органического движения, всего того, что мы разумеем под словом жизнь».

Обращаясь к работам 1903 г., мы нарушили хронологическую последовательность использования термодинамического анализа явлений жизни. Еще в 1901 г. состоялся XI съезд русских естествоиспытателей и врачей. На этом съезде с докладом на тему «Физико-механическая модель живой материи» выступил Н. А. Умов. Если принять во внимание, что третий закон термодинамики, известный теперь под названием теоремы Нернста, еще не существовал, то речь Н. А. Умова содержит предложение о введении нового закона термодинамики для выражения специфических функций живой материи.

«Все акты материи, способной к стройным движениям и снабженной физико-химическими приспособлениями отбора, представляются стороннему зрителю сознательными актами. Отбор есть орудие борьбы с нестройностью,

с ростом энтропии. Это сортирующий демон Максвелла, наблюдавший и отбирающий молекулы по своему усмотрению. Отбор включается в понятие стройности. Мы имеем два закона термодинамики, управляющих процессами природы; мы не имеем закона или понятия, которое бы включило процессы жизни в процессы природы. Существование в природе приспособлений отбора, восстанавливающих стройность и включающих в себя живое, должно, по-видимому, составить содержание этого третьего закона» (Н. А. Умов. «Физико-механическая модель живой материи». СПб., 1902).

Таким образом, еще в 1901 г. вносилось предложение о расширении термодинамики, которое исключает наличие процессов, прямо противоположных второму закону термодинамики, преследующее цель указать специфическую термодинамическую закономерность явлений жизни. В настоящее время довольно трудно установить связь идей Н. А. Умова и К. А. Тимирязева. Можно полагать, что два русских ученых были согласны в своих позициях по термодинамическим особенностям живого вещества. В своих последующих работах Н. А. Умов, так же как и К. А. Тимирязев, неоднократно возвращается к этому вопросу.

С 1905 г. названная тема появляется в ряде работ Ф. Ауэрбаха. Однако, как бы развивая мысль Н. А. Умова, Ф. Ауэрбах вводит в термодинамику новое понятие «эктрония», т. е. понятие, прямо противоположное понятию «энтропия». Не менее характерна работа 1911 г. «Эктронизм или физическая теория жизни» (СПб), написанная Ф. Ауэрбахом. В настоящее время, когда термин «отрицательная» энтропия стал встречаться в многочисленных статьях, полезно вспомнить условия возникновения этого понятия. Это понятие всегда связывалось с явлениями жизни и соответствовало, как точно отмечал Н. А. Умов, понятию отбора или, в современной формулировке, выбора.

Хотя все изложенное выше показывает, что большее число ученых пыталось найти в термодинамическом анализе некоторые существенные признаки живого вещества, эти работы значительно опередили свое время и практически остались непонятыми современникам авторов. Можно заметить, что каждый вывод приобретает значение лишь в определенное время, когда само естествознание ходом исторического развития науки оказывается подготовленным к этому выводу. Типичным примером такой «преждевременности» явились работы К. Э. Циолковского, посвященные этой же проблеме. Подробный анализ этих работ был выполнен И. И. Гваем в самое последнее время (И. И. Гваей. «К. Э. Циолковский о круговороте энергии», АН СССР, 1957; «О малоизвестной гипотезе Циолковского», Калуга, 1959).

Возникновение геохимии, а затем и биогеохимии, оказало существенное воздействие на дальнейшее развитие всей науки о жизни. Весьма велик вклад в основы термодинамического анализа явлений жизни, сделанный В. И. Вернадским. Мы полагаем, что работы по биогеохимии обеспечили существенное изменение точки зрения на биологические явления. В первую очередь это относится к пониманию самого явления жизни.

Физиологи, исследуя отдельный, изолированный от окружающей среды организм, не всегда замечали различие изучаемого индивидуума от самого процесса жизни. Существует ряд свойств, присущих процессу жизни и не присущих отдельному индивидууму. К числу таких свойств относятся смертность индивидуума и бесконечность явлений жизни в процессе эволюции.

Существует различие между совокупностью всего живого, населяющего поверхность нашей планеты, и совокупностью процессов обмена веществ внутри отдельного организма. Изучая отдельный организм, лишь в самое последнее время стали обращать внимание на существование тесной связи организма и среды, их взаимного воздействия друг на друга. Это положение является исходным в понимании явлений жизни с точки зрения биогеохимии.

В. И. Вернадский называет совокупность наружных оболочек Земли (до глубины порядка 20 км и вверх до ионосферы) биосферой. Таким образом, масса нашей планеты, заполняющая атмосферу, гидросферу и литосферу до глубины, указанной выше, включающая всю совокупность живых организмов, как растительных, так и животных, включает в понятие биосферы. Прежде чем говорить о термодинамическом анализе биосферы, следует установить: является ли биосфера замкнутой или термодинамически незамкнутой системой?

Если пренебречь обменом вещества с космическим пространством, т. е. пренебречь утечкой газов из верхних слоев ионосферы, и пренебречь приростом массы за счет падения метеоритов, то масса биосферы остается неизменной на протяжении значительных промежутков времени. Биосфера обменивается энергией с окружающей средой — к поверхности нашей планеты приходит лучистая энергия Солнца — и, наоборот, поверхность Земли излучает лучистую энергию в мировое пространство. Если допустить, что количество лучистой энергии, приходящей к Земле, равно количеству лучистой энергии, излучаемой нашей планетой в мировое пространство, то можно принять, что биосфера является замкнутой системой, находящейся в равновесии с окружающей средой.

Если бы на нашей планете отсутствовали явления жизни, то существовало бы равенство между количеством приходящей лучистой энергии Солнца и количеством лучистой энергии, излучаемой нашей планетой в мировое пространство. При отсутствии такого равенства, например, если приход солнечной энергии оказался больше, чем расход (при отсутствии жизни в биосфере), поднялась бы температура поверхности Земли. Это повышение температуры привело бы к увеличению потерь на излучение (в силу закона Стефана — Больцмана), и Земля пришла бы снова в состояние равновесия с окружающей средой, отдавая ровно столько энергии, сколько к ней приходит от Солнца.

Рассмотренный пример ничем не отличается от обыденного использования термометра. Когда мы помещаем термометр в термостат, то термостат облучает термометр большим потоком энергии, чем излучает термометр в сторону термостата. В результате неравенства приходящего и уходящего потоков растет внутренняя энергия термометра, столбик ртути поднимается. С ростом энергии термометра растет и количество излучаемой им энергии. В конце концов устанавливается равновесие между притоком и оттоком энергии от термометра. В приведенном выше примере роль такого термометра играла вся поверхность биосферы.

Тем не менее существует и некоторое различие между термометром и биосферой. Если в явлениях обмена энергией с окружающей средой они тождественны друг другу, то их поведение существенно различно относительно судьбы поглощаемой энергии. Вся поглощаемая термометром энергия (с учетом его теплоемкости) превращается в кинетическую энергию, т. е. в теплоту, а поглощаемая биосферой энергия за счет процессов фотосинтеза превращается в потенциальную энергию продуктов фотосинтеза, что исключается в термометрическом теле в условиях измерения.

Можно было бы допустить, что после того, как некоторая часть лучистой энергии перешла в потенциальную форму энергии живого вещества на поверхности нашей планеты, то процесс дальнейшего накопления этой энергии будет остановлен. Однако исторический анализ эволюции живого вещества (т. е. совокупности всех живых организмов, включая людей) показывает, что такой тенденции по ходу эволюции не обнаруживается. За несколько миллиардов лет эволюции живого вещества на поверхности нашей планеты процесс жизни не только не обнаруживает тенденции затухания, а, наоборот, охватывает все большую и большую часть вещества биосферы. Было время, когда количество живого вещества на поверхности нашей планеты в биосфере исчислялось граммами, а теперь мы имеем 10^{14} т. При среднем содержании химической энергии порядка 4 ккал на грамм живого вещества

мы обнаруживаем все прогрессирующее увеличение химической энергии живого вещества.

Эта особенность эволюции живого вещества позволила В. Абри отметить характерную особенность явлений жизни, совпадающую с точкой зрения ранее приведенных авторов. А. Е. Ферсман следующим образом приводит эти данные:

«1. В основе процессов жизни лежит интересное положение В. Абри, который отмечает, что «жизнь есть не что иное, как постоянное задержание и накопление химической и лучистой энергии, замедляющее шреварщение полезной энергии в тепло, препятствующее рассеянию последней в мировом пространстве», (А. Е. Ферсман. «Геохимия», т. III, 1937, стр. 429).

Эта же особенность явлений жизни в наиболее яркой форме проявляется в процессе техногенеза, т. е. в геохимических измерениях на поверхности нашей планеты, вызванных промышленной деятельностью человечества. А. Е. Ферсман пишет:

«В процессах биогенеза и особенно техногенеза мы подошли к еще более крайним членам ряда,— сложные органические соединения живого вещества оказались с еще большими запасами энергии, и законы энтропии, если не нарушаются, то во всяком случае замедляются процессами жизни.

Продолжая, углубляя и усиливая их, промышленная деятельность человека — металлургия железа, меди, свинца, многочисленные синтезы карбида тальция, карборунда, алунда, азотных соединений, получение эндотермических комплексов в сложных производствах — ведет к такому же накоплению энергии, такой же борьбе с законом энтропии, как и в случае биогенеза...

Энергетически в области техногенеза мы имеем, таким образом, огромные амплитуды в ходе процессов, но несомненно, что ни в одной системе космоса мы не встречаемся с такими реакциями, которые шли бы столь очевидно в разрез с законом энтропии. Это явление нашло себе очень интересное освещение в книге Джинса «The new Background of Science» (1933), который указал, что деятельность человеческой мысли идет в разрез со вторым законом термодинамики и что техника и организация ведут в сторону уменьшения энтропии вселенной» (А. Е. Ферсман. «Геохимия», т. III, 1937, стр. 422—433).

Приведенная выше геохимическая точка зрения на явления жизни, как на процесс эволюционного развития живого вещества, с одной стороны, существенно меняет наш подход к проблеме жизни, а с другой, намечает пути решения этой проблемы в целом. О явлениях жизни мы можем говорить как о процессе, а каждый процесс характеризуется тенденцией развития. Когда мы говорим о развитии явлений жизни, мы не можем высказать утверждение, которое позволяем себе высказать о совокупности физико-химических изменений в неживой природе — мы не можем утверждать, что эволюция этой системы (т. е. системы живого вещества) имеет тенденцию к уменьшению свободной энергии.

С другой стороны, естественно утверждение о росте свободной энергии живого вещества с течением времени. Это утверждение совершенно неприменимо к отдельному живому организму, так как он смертен и не может после смерти эволюционировать в названном направлении. Однако это утверждение вполне справедливо в отношении вида, в отношении всего живого вещества по ходу времени.

Теперь мы можем обратиться к замечательной работе В. И. Вернадского, в которой названная проблема приобрела необходимую ясность. Для людей, не часто имеющих дело с термодинамическими закономерностями, не всегда существенно указание на термодинамическое различие живого вещества от неживой природы, оцениваемое по отношению ко второму закону термодинамики. Этого нельзя сказать о работах В. И. Вернадского. Основатель геохимии использовал второй закон термодинамики для объяснения всей космической эволюции. Второй закон термодинамики служил буквально

путеводной звездой, когда речь шла об образовании практически любой геохимической формации, не затронутой явлениями жизни. Разрозненные сведения минералогии и петрографии объединялись в величественную картину развития неживой природы именно благодаря использованию общего правила: эволюция физико-химических систем во времени направлена в сторону уменьшения свободной энергии системы, т. е. в сторону возрастания энтропии. Была внесена ясность в очень большое число самых разнообразных геохимических процессов, в то время как в анализе явлений биосферы начали появляться отдельные неувязки.

В. И. Вернадский в «Очерках геохимии» выполнил детальный анализ геохимической истории нашей планеты. Этот анализ, говорит ученый, «...приводит нас в научную область, находящуюся в процессе образования и касающуюся великих задач жизни и энергетики. Эта наука есть область будущего — будущая энергетика нашей планеты. Приблизительно девяносто лет назад немецкий врач Р. Майер первый понял, что зеленые растения в силу факта своего существования изменяют энергетику земной коры. Они превращают лучистую энергию солнца в новую форму и захватывают ее в благоприятной для химических процессов, развивающихся на нашей планете, форме. Эти идеи Р. Майера остались непонятыми даже долго спустя после проникновения в научную мысль его же идей об единстве и сохранении энергии. Р. Майер несколько раз возвращался к этим представлениям после первого их опубликования; он из них вывел заключение (с тех пор само собою разумеющееся), что каменные угли содержат энергию потенциальную, энергию солнечных лучей, принадлежавшую прошлым геологическим эпохам, и что человек, употребляя эти горючие ископаемые, вновь пускает эту ископаемую энергию в ход.

Живое вещество в форме зеленого растительного мира накопляет солнечную энергию; собранная этим путем сила может быть сохранена миллионы лет в виде каменного угля, вадозного по началу генезиса минерала углерода.

Мы теперь должны обобщить идею Р. Майера. Солнечная энергия, через посредство живого вещества, пребывает в потенциальном состоянии не только в каменном угле, происходящем прямо из зеленых растений, но во всех вадозных минералах углерода, в углекислом кальции и в других биогенных минералах, в большинстве вадозных минералов и, думаю, в существенной мере во всех.

Несомненно, что все химические состояния, связанные с жизнью, являются собирателями солнечной энергии. Если даже энергия проявляется в них в виде молекулярной или химической энергии, ее существование стало возможным только благодаря лучистой энергии солнца, захваченной живым организмом, превратившем ее в химическую энергию.

Мы здесь касаемся явлений жизни самых глубоких из всех, какие были до сих пор изучаемы наукой» (В. И. Вернадский, «Очерки геохимии», 1934, стр. 208).

В. И. Вернадский весьма детально рассмотрел термодинамический аспект явлений жизни не только в рамках первого, но и в рамках второго закона термодинамики. Соответствующий раздел его работы прямо связан со вторым законом, иногда называемым и принципом Карно. В. И. Вернадский назвал этот раздел так:

«Энергия живого вещества и принцип Карно».

«...История идей, относящихся к энергетике жизни, взятой в рамках космоса, указывает на почти непрерывный ряд мыслителей, ученых и философов, приходящих более или менее независимо к одним и тем же идеям, но не углублявших поставленных ими проблем. Кажется, будто давно уже царил благоприятная современным идеям атмосфера. Мы находим краткие, но совершенно ясные указания, мысли и факты на энергетическое отличие живого и мертвого — уже в трудах основателей термодинамики у Р. Майера ⁸⁴⁰, В. Томсона (лорда Кельвина) ⁸⁴¹, Г. Гельмгольца ⁸⁴². Эти указа-

ния не были поняты и оценены. Уже позже и самостоятельно С. А. Подольский⁸⁴³ понял все значение этих идей и старался их приложить к изучению экономических явлений.

..Но мне кажется, что дублинский профессор Д. Джоли⁸⁴⁵ наиболее полно первый установил особый энергетический характер живого вещества — совокупности живых организмов, — как противоположного косной материи, и несколько раз выводил из этого положения важные следствия. С той поры к этому не раз возвращались независимо от него и в XX веке.

Эти идеи все больше проникают в нашу науку, хотя они еще и не приобрели необходимой устойчивости и не внедрились в наши представления о мире.

Геохимическая история углерода, неизбежно теснейшим образом связанная с живым веществом, приводит к различному энергетическому аспекту биогеохимических явлений по сравнению с геохимическими явлениями, вне влияния жизни происходящими.

Природные явления, выраженные энергетически, обыкновенно сводятся к принципу Карно. Мы знаем, что они всегда связаны с деградацией энергии; количество свободной энергии, способной производить работу, падает с каждым природным явлением. Энергия рассеивается в виде тепла, — энтропия мира, как говорил Клаузиус, увеличивается, и уровень тепла выравнивается. Если мир имеет границу, если совокупность природных явлений конечна — из этого должно последовать конец мира — уравнивание энергии, которое не позволит проявиться никакому природному явлению, связанному с энергией. Долгое время эти выводы считались достоверными следствиями, законом природы; не находили исключений из этого правила, приведшего к важным научным открытиям. Философская идея о конце мира вместе с тем соответствовала глубоким человеческим настроениям, идеальным антропоморфическим представлениям о природе. И до сих пор ценность и общность принципа Карно очень резко оценивается учеными и философами. К уточнению этой оценки все больше приводит нас эволюция современной научной мысли. Перед ней вскрывается здесь кажущееся свободным новое поле математических и философских построений, ибо глубоко меняется наше представление о соотношении между материей и энергией. Не только резко, коренным образом изменилось наше понимание материи. Давно отошла в прошлое материя не только С. Карно (1824), но и материя Р. Клаузиуса (1854). Само представление об энергии под влиянием эмпирических обобщений начинает меняться; ход и последствия этого изменения нами в нужной мере еще не могут быть даже представлены. Принцип Карно неизбежно получит новое понимание. Проявления жизни являются эмпирическим фактом, с трудом входящим в рамки других природных явлений в аспекте принципа Карно. Уменьшение энергии, ее рассеяние в виде тепла, не имеет места в жизни (такой, как мы ее понимаем) зеленых хлорофильных растений или автотрофных микробов, взятых в природном аспекте, т. е. неразрывно от биосферы.

Наоборот, в силу факта существования этих организмов количество свободной энергии, способной производить работу, очевидным образом увеличивается к концу их жизни в окружающей природе в конце концов с ходом геологического времени. Свободный кислород, изготавливаемый зелеными растениями, каменный уголь, образующийся из их остатков, органические соединения их тел, питающие животных, движения и другие физические и химические проявления, очень различные и многочисленные, представляют выделения новой деятельной энергии, не сопровождаемой ни-
ким образом деградацией исходной чистой энергии солнца, послужившей для нее исходной. Эта энергия перешла в такую форму, которая создает организм, обладающий потенциальным бессмертием, не уменьшающим, а увеличивающим действительную энергию исходного солнечного луча. Физиологи, изучающие отдельно взятый — вне среды — организм животных, особенно выстих, не считали себя обязанными делать эти выводы. Однако мир

животных существует лишь за счет зеленого растительного живого вещества и отдельно существовать не может. И если бы зеленые растения погибли, он неминуемо должен был бы разделить их судьбу. Это одно нераздельное явление природы.

Мир животных сам по себе не представляет жизни. Животный организм рассеивает внутри своей физиологической машины энергию, накопленную зелеными хлорофилсодержащими организмами. Но вся совокупность животных, особенно цивилизованное человечество, по-видимому, соответствует тем же энергетическим проявлениям, которые столь характерны для зеленых растений. В своей совокупности животные и растения, вся живая природа, представляют природное явление, противоречащее в своем эффекте в биосфере принципу Карно в его обычной формулировке. Обыкновенно в земной коре в результате жизни и всех ее проявлений происходит увеличение действительной энергии.

Если обратить внимание на всю биохимическую работу, производимую живыми организмами, от них не отделимую и ими создаваемую за счет захватываемой, мы видим, что создается этим путем сложный, единый комплекс самодовлеющих организмов, активная энергия которых при одной и той же исходной, непрерывной, но не увеличивающейся энергии солнца увеличивается. Она увеличивается в ходе геологического времени. Это увеличение активной энергии сказывается хотя бы в увеличении сознательности и в росте влияния в биосфере в геохимических процессах единого комплекса жизни. Одно создание, медленно шедшее в геологическом времени, такой геологической силы, какой является для нашей психозойской эры цивилизованное человечество, ясно это показывает.

...В явлениях биосферы, в силу существования жизни, энтропия вселенной должна была бы уменьшаться, а не увеличиваться. Это эмпирическое обобщение вызвало новые спекуляции. Немецкий физик Ф. Ауэрбах увидел в нем выражение нового принципа, противоречащего энтропии. Он назвал его эктропией. Он и другие исследователи старались вывести из него космогонические следствия.

Ничто, однако, не заставляет нас делать новые гипотезы. Энтропия Клаузиуса не имеет реального существования; это не факт бытия, это математическое выражение, полезное и нужное, когда оно дает возможность выражать природные явления на математическом языке. Оно верно только в пределах посылок. Отклонение такого основного явления, каким является живое вещество в его воздействии на биосферу, в биосфере от принципа Карно указывает, что жизнь не укладывается в посылки, в которых энтропия установлена... Сейчас происходит как раз в этом направлении работа мысли физиков, которая указывает на возможность именно такого объяснения энергетической особенности явлений жизни в биосфере — неподчинения ее здесь принципу Карно.

Может ставиться и более глубокий вопрос о самой возможности в этом разрезе ее изучения — изучение живого, а не умершего — нашими методами работы»⁸⁴⁹ (В. И. Вернадский, «Очерки геохимии», 1934, стр. 210—213).

Можно отметить, что исчерпывающая сводка термодинамического анализа явлений жизни, сделанная В. И. Вернадским, достаточно точно характеризует состояние рассматриваемого здесь вопроса до 1934 г. За последние тридцать лет интерес к термодинамическому анализу биологических явлений не только не угасал, но проявлялся в многочисленных дискуссиях, продолжающихся до настоящего времени.

В 1935 г. появляется работа советского биолога Э. Бауэра «Теоретическая биология». В основу этой работы Э. Бауэр положил принцип, характеризующий эволюцию живого вещества в том смысле, как понимал этот процесс В. И. Вернадский. Бауэр выдвинул гипотезу о существовании основного закона биологии, который он формулирует как «принцип устойчивой неравновесности», т. е. как принцип устойчивого поддержания биологической системы в условиях, удаленных от термодинамического равновесия.

Широко известно, что любая физико-химическая система при изменении условий в окружающей среде начинает изменять свое состояние так, чтобы был совершен переход в новое состояние равновесия. Этот переход из начального в конечное состояние при изменении условий бросается в глаза как в живой, так и в неживой природе. Рефлекторное поведение живых организмов пытались толковать как действующие правила Ле-Шателье. Э. Бауэр заметил, что физико-химическая система при изменении внешних условий реагирует так, что стремится к новому состоянию с уменьшенным значением свободной энергии. Это означает, что после перехода в состояние равновесия система обладает минимумом свободной энергии и не может производить работу. Живые организмы при изменении внешних условий также изменяют свое состояние, но это изменение направлено в прямо противоположном направлении — в сторону увеличения свободной энергии системы и обеспечивает возможность совершения работы над внешними условиями. Способность живых организмов в изменившихся условиях внешней среды уходить от состояния термодинамического равновесия и составило содержание принципа устойчивой неравновесности. После того как мы знакомы с историей термодинамического анализа живого вещества, этот вывод полностью соответствует и мыслям Л. Больцмана, и Н. А. Умова, и К. А. Тимирязева и др. авторов, приведенных выше. Вот как характеризует это отличие принципа устойчивой неравновесности от принципа Ле-Шателье сам Э. Бауэр:

«Между двумя принципами — принципом Лешателье и установленным нами основным биологическим принципом — имеется, таким образом, внешнее сходство, заключающееся в том, что оба они содержат общее указание, в каком направлении будет происходить реакция, т. е. изменение состояния системы при каком-либо изменении окружающей среды. Кроме того, оба принципа говорят, что изменение состояния системы направлено в некотором смысле против изменения состояния окружающей среды. Физический смысл в обоих случаях, однако, совершенно различен и не имеет друг к другу никакого отношения. Несмотря на это, иногда считают, что между этими двумя принципами есть что-то общее, и что поведение живых систем при изменении состояния окружающей среды следовало бы выводить непосредственно из принципа Лешателье.

Эта ошибочная аналогия так же, как аналогия динамического равновесия, влечет за собой нежелательные последствия, так как она физически неправильна и приводит к ошибочным, не соответствующим фактам, заключениям. Чтобы это понять, надо иметь в виду следующее. Принцип Лешателье относится к системам, находящимся в равновесии, и изменение состояния, т. е. реакция системы, которую требует принцип при изменении окружающей среды, ведет к ожидаемому при данной окружающей среде равновесию, иначе говоря, принцип указывает, при каком именно направлении реакции при данной новой окружающей среде наступит равновесие.

Наш принцип относится к системам, не находящимся в равновесии, и изменение состояния, иначе — реакция систем, которую наш принцип требует при изменении окружающей среды, состоит в работе против ожидаемого при данной окружающей среде равновесия, следовательно, именно против того изменения, которого следовало бы ожидать по принципу Лешателье, если бы система находилась в равновесии» (Э. С. Бауэр. «Теоретическая биология». 1952, стр. 51—52). Несколько ниже Бауэр опять подчеркивает термодинамическое отличие реакции живой системы:

«Лишь в том случае, если мы будем постоянно помнить об этих особых законах, об особом состоянии и строении систем, мы сможем понять процесс обмена веществ и застрахуем себя от ошибок при применении законов термодинамики» (Э. С. Бауэр. «Теоретическая биология». 1935, стр. 59).

В настоящее время книга Э. Бауэра стала библиографической редкостью и не очень часто встречается биологами, достаточно хорошо знакомые с работами этого замечательного ученого.

В качестве следующего этапа термодинамического анализа биологических процессов можно рассматривать появление книги Э. Шредингера «Что такое жизнь, с точки зрения физики?» Как указывалось выше, в этой работе было введено понятие «отрицательной энтропии», которая служит питанием для всех живых организмов. Некоторыми биологами эта мысль рассматривалась даже как новая. Достаточно обратиться к речи Л. Больцмана 1886 г., приведенной выше, или понятию энтропии Ауэрбаха, как становится очевидным тесная связь всего хода развития науки, неизбежно приводящая различных ученых к одинаковым выводам. В этой работе Э. Шредингер пишет:

«Каждый процесс, явление, событие — назовите это как хотите, — короче говоря, все, что происходит в природе, означает увеличение энтропии в той части мира, где это происходит. Так и живой организм непрерывно увеличивает свою энтропию — или, говоря иначе, производит положительную энтропию и таким образом приближается к опасному состоянию максимальной энтропии, которое представляет собой смерть. Он может избежать этого состояния, т. е. остаться живым только путем постоянного извлечения из окружающей его среды отрицательной энтропии, которая представляет собой нечто весьма положительное, как мы сейчас увидим. Отрицательная энтропия — вот то, чем организм питается. Или, чтобы выразить это менее парадоксально, существенно в метаболизме то, что организму удается освободить себя от всей той энтропии, которую он вынужден производить, пока он жив.

...Для растений собственным мощным источником «отрицательной энтропии» служит, конечно, солнечный свет» (Э. Шредингер. «Что такое жизнь с точки зрения физики?». ИЛ, 1947, стр. 192—106).

С работами Э. Шредингера мы входим в последний период термодинамического анализа явлений жизни. В этот период благодаря существенным изменениям в состоянии термодинамики исчезает связь между классическим представлением о рассеивающейся в мировом пространстве лучистой энергии и представлением об энтропии. Значительная формализация термодинамики привела к созданию замкнутой и внутренне непротиворечивой системы понятий. Некоторую ясность в структуру этой системы оказалось возможным внести лишь в 1954 г. через введение абсолютных отрицательных температур. Таким образом, попытка термодинамического анализа биологических явлений в настоящее время приводит к значительно большим трудностям, чем в момент становления термодинамики.

Согласно принятым определениям, которые считаются исходными, записывается выражение, определяющее функциональную связь важнейших термодинамических величин. В статистической термодинамике температуру измеряют не в градусах, а в эргах, причем эти величины связаны между собой следующей зависимостью:

$$\theta = kT, \quad (1)$$

где

θ — температура, измеренная в эргах,

T — температура, измеренная в градусах Кельвина;

k — коэффициент пропорциональности, известный под названием постоянной Больцмана $k = 1,38 \cdot 10^{-16}$ эрг/град.

При использовании температуры, измеряемой в градусах, приведенный выше коэффициент пропорциональности k вводят в определение энтропии, т. е. связывают безразмерную величину математической статистики σ с термодинамической величиной S :

$$S = k\sigma, \quad (2)$$

Эту величину тоже называют энтропией.

Используя введенные понятия, функциональную связь всех перечисленных величин определяют соотношением

$$\frac{dS}{de} = \frac{1}{T}, \quad (3)$$

где обозначения совпадают с введенными выше понятиями.

Полученное выражение не является связанным со временем, а выводы из второго начала термодинамики, вообще говоря, должны отличать настоящее время от будущего, так как они позволяют предсказывать направление протекания процессов во времени. Анализ размерностей, который часто используется в точных науках, приводит к выводу, что должна существовать еще какая-то связь записанного выражения со временем. Эту неявную связь формулы (3) со временем указывают через значение знаков. Так, в приведенном выражении принято было считать, что температура в градусах Кельвина — величина существенно положительная, что и составляет основное содержание классического выражения второго закона термодинамики.

Действительно, если температура в градусах Кельвина может иметь не только положительное, но и отрицательное значение, то коэффициент полезного действия машины Карно будет принимать значения больше единицы. Так как это невозможно, то столь же невозможно и наличие отрицательного знака у производной от энтропии по энергии в левой части выражения (3). Формула (3) содержит правило знаков — если система получает энергию, то ее энтропия может только увеличиваться, т. е. изменение энтропии при получении энергии положительное.

В рассуждении Шредингера мы обнаруживаем прямо противоположное утверждение — при получении лучистой энергии извне в хлорофилловом аппарате растения происходит уменьшение энтропии, т. е. зеленому листу растения, в соответствии с формулой (3), мы должны приписать значение абсолютной отрицательной температуры. Названный парадокс статистической термодинамики разрешается при анализе теоремы Нернста. Пользуясь теоремой Нернста, мы позволили себе исключить некоторую постоянную, соответствующую значению энтропии при абсолютном нуле. Так, например, углекислоте и воде в состоянии абсолютного нуля мы будем приписывать ту же энтропию, что и сахару, который получен из углекислоты и воды в процессе фотосинтеза. Действительно, по теореме Нернста энтропия исходных веществ и конечного продукта одинакова, но мы не можем утверждать, что в этом примере энтропия однозначно определяет состояние той и другой системы, хотя обе системы будут находиться в равновесных условиях.

Химическая потенциальная энергия продуктов фотосинтеза, отличающая систему, состоящую из сахара и кислорода, от системы, состоящей из углекислоты и воды, может не иметь существенного значения в некоторых теоретических построениях, однако каждый ученый может обнаружить разницу между тем и другим, если вместо сахара на завтрак он будет получать газированную воду. Приведенная шутка имеет и более глубокий смысл — принцип Нернста, безусловно, полезный для облегчения вычисления энтропии, так как избавляет эту величину от «мешающей постоянной интегрирования», вышлещивает с грязной водой и ребенка.

Абсолютные отрицательные температуры, вообще говоря, более распространены, чем это принято думать. Простой двигатель внутреннего сгорания использует вещества, которые имеют температуру, равную температуре окружающей среды. В результате вспышки (химическая реакция — именно эти процессы всегда исключали все основатели термодинамики как неравновесные) не только увеличивается температура смеси, но и совершается работа. Если такой двигатель будет работать при температурах, равных абсолютному нулю, то его кажущийся коэффициент полезного действия будет стремиться к бесконечности. В данном примере нет никакой принципиальной разницы между усилением мощности в квантовом генераторе и усиле-

нием мощности, подводимой к системе для иницирования химической реакции. Населенность верхнего энергетического уровня (с накопленной химической энергией) термодинамически невероятна, и система, освобождая энергию, возвращается в свое наиболее вероятное состояние. Остается открытым вопрос: что ответственно за населенность этого маловероятного состояния? Для любого вида двигателя мы пока (исключая ядерные реакции) можем назвать одну причину — органическая жизнь, существовавшая в одну из прежних эпох.

Введение «химического сродства» в термодинамике необратимых процессов или в химической термодинамике есть вынужденная мера — мы вынуждены были вводить представление о химических потенциалах вместо использования постоянной интегрирования в уравнении Клаузиуса. Менее ясна связь интеграла Клаузиуса со временем. Интеграл отличает начальное состояние системы от конечного, как последовательность состояний системы во времени, через положительный знак изменения энтропии. Если нам удалось бы обнаружить в некотором переходе отрицательное изменение энтропии, то мы должны были бы объяснить это явление «отрицательным» ходом времени, как это пытался делать Г. Рейхенбах («Направление времени». ИЛ, 1962). Значительно проще решать эту проблему в соответствии с предложением Н. А. Умова, т. е. принятием определенного направления изменения энтропии в биологических явлениях.

Есть еще одна особенность этого же понятия — энтропия есть неявная функция времени, т. е. в термодинамике через энтропию мы выражаем не энергию, а мощность. Эта мощность обеспечивает поддержание свободной энергии открытой системы на постоянном уровне. Только система, находящаяся при абсолютном нуле, имеет обменный поток с окружающей средой, равный нулю, что и соответствует значению энтропии, равной нулю при температуре абсолютного нуля. По мере роста температуры открытой системы растет излучение этой системы (т. е. мощность, излучаемая в единицу времени) и, следовательно, сохранение энергии в такой системе может быть обеспечено лишь большей мощностью, поступающей извне. Модуль этого обменного потока может соответствовать физическому смыслу понятия энтропии.

В последнее время, в связи с развитием кибернетики и теории информации, старые идеи о термодинамических особенностях живых организмов получили свое выражение через понятие информации, или негэнтропии, т. е. через понятия, тождественные энтропии Ф. Ауэрбаха и «отрицательной энтропии» Э. Шредингера. Проходит второй цикл бурных дискуссий по старой проблеме, которая по-прежнему еще далека от решения. Лучшим выражением состояния настоящего вопроса является положение, высказанное А. И. Опариным в его книге «Жизнь, ее природа, происхождение и развитие» (М., 1960, стр. 17).

«Сложное обстоит дело со вторым законом, выражающим статистическую тенденцию природы к беспорядку, тенденцию к выравниванию и, таким образом, обесценению энергии в изолированных системах, что обычно выражается как возрастание энтропии.

...В противоположность этому в организмах не только не происходит нарастания энтропии, но даже возможно ее уменьшение. Таким образом, как будто бы получается, что основным законом физики является тенденция к беспорядку, увеличение энтропии, а основным законом биологии, напротив, рост организованности — уменьшение энтропии».

Этими словами академика А. И. Опарина и можно закончить исторический обзор нашей проблемы. Как будет развиваться это направление в будущем — еще не определено. Очевидно, наступит и такое время, когда в этом вопросе будет выяснено многое и никогда все. Велико разнообразие окружающей нас мира, и столь же длителен путь его познания. Молодому поколению советских ученых представляется обширное поле научной деятельности.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	3
Предисловие (Н. А. Бернштейн)	5
Введение	15
<i>Глава I.</i> О неприменимости теоремы Пригожина в эмбриогенезе	27
<i>Глава II.</i> Термодинамическая теорема биологической эволюции	36
<i>Глава III.</i> Значение параметров температуры и времени в физической характеристике живой системы	43
<i>Глава IV.</i> Адаптационный процесс клетки (Онтогенетическая адаптация эритроцитов)	49
<i>Глава V.</i> Закон биологической адаптации	56
<i>Глава VI.</i> К проблеме старения организма	62
<i>Глава VII.</i> Термодинамические уравнения обмена веществ и накопления информации	72
<i>Глава VIII.</i> Информационные и неинформационные компоненты живой системы	75
<i>Глава IX.</i> Структура живой системы (Геометрическая и диэлектрическая структура безъядерного эритроцита)	81
<i>Глава X.</i> Отрицательная энтропия внутриклеточной воды	89
<i>Глава XI.</i> Можно ли искусственно создать живое?	95
Послесловие	100
Литература	102
Приложение (П. Г. Кузнецов). К истории вопроса о применении термодинамики в биологии	107

Карл Сигмундович Тринчер

Биология и информация

(Элементы биологической термодинамики)

Второе издание

Редактор *Е. А. Колтакова*. Технический редактор *Н. П. Кузнецова*

Сдано в набор 23/IV 1965 г. Подписано к печати 30/VI 1965 г. Формат 60×90¹/₁₆,
Печ. л. 7,5 Уч.-изд. 7,5. Тираж 6000. Т-09801. Изд. № 236/65. Тип. зак. № 2392.

Дополнение к темплану 1965 г., № 325

Цена 53 к.

Издательство «Наука». Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
28	21 стр.	X_i	x_i
28	6 стр.	xd_i	dx_i
65	Рис. 8, подпись, стр. 1 и 2	возврата	возраста
86	3 стр.	$e^{-\frac{u}{\tau}}$	$e^{-\frac{u}{\tau}}$
87	1 стр.	электрика	диэлектрика
100	16 стр.	$\frac{dS_{\partial}}{dt}$	$\frac{dS_{\nu\partial}}{dt}$
115	9 стр.	1952	1935

К. С. Тривчер