

уровня сложности, способная целесообразно реагировать на заранее не запланированные события. Пример — производство организмом высшего животного антител в ответ на практически любые антигены, в том числе и искусственные; с которыми никогда не приходится встречаться в природе. Финалистическое описание непосредственно следует из историчности живых организмов. Оно не свойственно обычной физике и химии. Очевидна бессодержательность такого, например, утверждения: «Ионы натрия и хлора взаимодействуют друг с другом для того, чтобы построить кубический кристалл». Напротив, утверждение «...так как ионы Na^+ и Cl^- имеют единичные заряды и такие-то радиусы, ионный кристалл NaCl должен быть кубическим» имеет ясный смысл. Биологи часто задают вопрос «для чего?», физики спрашивают «почему?». Очевидно, что истинный научный смысл имеет именно второй вопрос. Физика и естествознание в целом каузальны — наука ищет причины (causa) явлений.

В действительности нет противоречия между финализмом и каузальностью, и указанное различие между физикой и биологией является внешним. Финализм возникает в физике всякий раз, когда мы встречаемся с проблемами устойчивости, с вариационными принципами. Мы имеем в виду устойчивость в строгом математическом смысле, по Ляпунову (см. гл. 15). Устойчивое состояние динамической системы сохраняется при малых возмущениях — система, будучи отклонена от этого состояния, в него возвращается. Финалистическая формулировка: система стремится сохранить свое состояние. Напротив, неустойчивое состояние необратимо изменяется при малом возмущении — система стремится перейти в другое состояние. Пример — состояние равновесия физического маятника, устойчивое и неустойчивое.

Вариационный принцип всегда финалистичен. Так, согласно принципу наименьшего действия Гамильтона, вариация действия равна нулю, действие минимально. «Цель механической системы состоит в ее наименьшем действии». Но, как показывает классическая механика, принцип Гамильтона эквивалентен уравнениям движения Лагранжа, в свою очередь следующих из второго закона Ньютона. Этот закон каузален, он описывает ускоренное движение как результат действия сил. Другие примеры финалистически формулируемых законов физики: принцип Ферма в оптике, принцип Ле Шателье в термодинамике, правило Ленца в электродинамике. Вариационный финализм сводится к каузальности. Число таких примеров неограниченно.

§ 1.6. Свойства открытых систем

Как уже сказано, живые системы принципиально открыты и тем самым неравновесны. Одним из первых это понял советский биолог Бауэр, писавший, что «...неравновесное состояние живой материи и, следовательно, ее постоянно сохраняющаяся работоспособность обуславливаются... молекулярной структурой живой

материи, а источником работы, производимой живыми системами, служит в конечном счете свободная энергия, свойственная этой молекулярной структуре, этому состоянию молекул». Дальнейшее развитие термодинамики открытых систем применительно к биологии связано с работами Берталанффи и, главным образом, Пригожина и его школы.

Организм есть термодинамически открытая система, в которой протекают химические реакции. Биохимические реакции на всех стадиях являются каталитическими, катализаторами служат белки — ферменты. Изменение энтропии такой системы выражается суммой энтропии, производимой внутри системы, $d_i S$, и энтропии, поступающей извне или уходящей во внешнюю среду, $d_e S$:

$$dS = d_i S + d_e S; \quad (1.1)$$

$d_i S$ всегда положительна вследствие второго начала — если поместить организм в изолирующую оболочку, $d_e S = 0$, и энтропия может только возрастать; $d_i S$ есть производство энтропии в результате внутренних химических реакций. Знак $d_e S$ зависит от конкретной ситуации. Из уравнения (1.1) следует возможность стационарного, но неравновесного состояния открытой системы. В стационарном состоянии термодинамические величины, характеризующие систему, постоянны, но не имеют равновесных значений. Энтропия системы не максимальна. Имеем в *стационарном состоянии*

$$dS = 0, \quad \text{т. е.} \quad d_e S = -d_i S < 0. \quad (1.2)$$

Иными словами, производимая энтропия полностью уходит во внешнюю среду.

Рассмотрим изолированную систему, состоящую из организма и окружающей его среды. Организм получает из этой среды пищу, кислород, воду и в свою очередь выделяет в нее различные вещества. Между организмом и средой осуществляется теплообмен. В таких условиях практически находится космонавт в космическом корабле. Организм космонавта — открытая система по отношению к кораблю, который хорошо изолирован от окружающей космического пространства. Общее изменение энтропии всей системы, согласно второму началу, положительно:

$$dS = dS_1 + dS_2 > 0, \quad (1.3)$$

где dS_1 и dS_2 — изменения энтропии космонавта и окружающей среды. Имеем

$$dS_1 = d_i S_1 + d_e S_1. \quad (1.4)$$

Изменение энтропии dS_2 происходит лишь в результате обмена среды веществом и энергией с космонавтом, — продукции энтропии в среде, окружающей космонавта, практически нет. Следовательно,

$$dS_2 = -d_e S_1 \quad \text{и} \quad dS = d_i S_1 > 0. \quad (1.5)$$

Если состояние космонавта стационарно, то

$$dS_1 = 0, \quad d_e S_1 = -d_i S_1 < 0, \quad dS_2 = dS = d_i S_1 > 0. \quad (1.6)$$

Таким образом, стационарное состояние космонавта поддерживается возрастанием энтропии в окружающей среде, определяемым оттоком в нее энтропии из организма космонавта, компенсирующим продукцию энтропии в организме. В этом и состоит смысл слов Шредингера: «организм питается отрицательной энтропией». Энтропия среды возрастает, $dS_2 > 0$, вследствие выделения теплоты космонавтом и вследствие того, что энтропия веществ, выделяемых космонавтом, выше энтропии потребляемых им веществ. Стационарное состояние космонавта будет сохраняться до тех пор, пока не истощатся питательные вещества в окружающей среде или пока необратимые процессы в организме космонавта не приведут к его изменению (старение). Стационарное состояние может быть длительным, но не вечным. Его реализация определяется наличием двух шкал времени — быстрой шкалой для времени обмена энтропией с окружающей средой и относительно медленной шкалой для времени исчерпания запасов питательных веществ и (или) старения организма.

Рассмотрим еще один пример. Имеем два больших тепловых резервуара, находящихся при температурах T_1 и T_2 и соединенных друг с другом тонким проводником теплоты. В проводнике устанавливается постоянный поток теплоты, любой отрезок проводника находится в стационарном состоянии. Оно сохранится, пока сколько-нибудь заметно не изменятся температуры T_1 и T_2 , которые медленно выравниваются. Время установления стационарного состояния много меньше времени достижения окончательного равновесия, в котором $T_1 = T_2$. При расчете стационарного режима в быстрой временной шкале температуры T_1 и T_2 считаются постоянными — они изменяются в медленной шкале.

Само существование биосферы можно рассматривать как стационарный процесс, реализуемый на фоне грандиозного необратимого процесса охлаждения Солнца.

Стационарное состояние открытой системы может быть близким или далеким от равновесия, может быть устойчивым или неустойчивым. В свою очередь нестационарное состояние может быть близким или далеким от стационарного. Как мы увидим (гл. 9), термодинамические подходы к анализу открытых систем, близких или далеких от равновесия, различны. При этом вводятся строгие количественные критерии близости или удаленности. Целый ряд фактов свидетельствует о том, что биологические системы далеки от равновесия. Биологическое развитие возможно лишь в далекой от равновесия системе.

Из сказанного не следует, однако, невозможность применения обычной равновесной термодинамики к рассмотрению каких бы то ни было биологических явлений. Динамические, необратимые жизненные процессы происходят внутри организованной структуры, которая изменяется медленно или остается практически

неизменной. Это справедливо для всех уровней биологического строения, начиная с молекулярного. Соответственно, изучая структуру, мы можем исходить из условного термодинамического равновесия. Само возникновение биологической структуры можно грубо представить двумя стадиями — биосинтезом составляющих элементов (макромолекул, клеток) и сборкой из них организованной системы. Процесс сборки находится в значительной степени под термодинамическим контролем, скажем, на молекулярном уровне система стремится к состоянию с наименьшим химическим потенциалом. Равновесная термодинамика оказывается одной из основ молекулярной биофизики.

Самоорганизация и эволюция открытых биологических систем на всех уровнях, начиная с клетки и кончая биосферой в целом, происходят вследствие оттока энтропии в окружающую среду. Земля получает энергию от Солнца в виде потока фотонов. Согласно обоснованным оценкам (Эбелинг), поток энергии, достигающий Землю, равен

$$dE/dt = 1,2 \cdot 10^{17} \text{ Вт.} \quad (1.7)$$

Такое же количество энергии экспортируется вновь, но при более низкой температуре. Общий экспорт энтропии равен

$$\frac{d_e S}{dt} = \frac{4}{3} \cdot 1,2 \cdot 10^{17} \text{ Вт} \cdot \left[\frac{1}{5800 \text{ К}} - \frac{1}{260 \text{ К}} \right] = -6 \cdot 10^{14} \text{ Вт/К.} \quad (1.8)$$

Эта формула получена на основе статистической физики излучения черного тела; 5800 К — температура излучения Солнца, 260 К — средняя температура излучения Земли. Из (1.8) следует, что плотность оттока энтропии в среднем составляет

$$J_s = -1 \text{ Вт/(К} \cdot \text{м}^2\text{)}. \quad (1.9)$$

Эта величина, представляющая верхний предел экспорта энтропии Землей, ответственна за биологическое развитие и эволюцию.

В то же время очевидно, что в биологии мы встречаемся со сложным комплексом термодинамических и кинетических явлений. Различие термодинамики и кинетики иллюстрируется течением химической реакции. Реакция принципиально возможна, лишь если она сопровождается понижением свободной энергии, $\Delta G < 0$. Это необходимое, однако еще недостаточное условие для протекания реакции. Если начальное и конечное состояния системы разделены высоким активационным барьером, константа k скорости реакции, зависящая экспоненциально от высоты энергетического барьера E_a , согласно закону Аррениуса

$$k = A \exp(-E_a/RT), \quad (1.10)$$

где A — предэкспоненциальный множитель, R — газовая постоянная, T — абсолютная температура, может быть исчезающе малой. Поэтому можно рассматривать неравновесное состояние, защищенное высоким барьером, как равновесное. Пример — гремучий газ, смесь H_2 и O_2 , взрывающаяся при активации цепной реак-

дии пламенем спички, но устойчивая, т. е. квазиравновесная, в отсутствие активации. Роль катализатора состоит в снижении активационного барьера E_a .

Неравновесная термодинамика оказывается необходимой при трактовке динамических процессов, — прежде всего, явлений развития.

С термодинамикой связана и теория информации. Увеличение количества информации в системе, рассматриваемой как сообщение, всегда сопряжено с понижением энтропии (см. гл. 9). Информационные аспекты биологии весьма поучительны. Выясняется, что понятие количества информации совершенно недостаточно для рассмотрения развивающихся биологических систем. Оказывается необходимым рассматривать и рецепцию информации, и создание новой информации. И то, и другое возможно лишь в условиях неравновесия, нестационарности и неустойчивости. В биологии важно не количество информации, но ее качество, смысл или ценность (§ 17.8).

§ 1.7. Разделы и методы биофизики

Живая природа, живые организмы представляют собой многоуровневые сложные системы. Большие и малые молекулы, клеточные органоиды, клетки, ткани, органы, организмы, популяции, биоценозы, биосфера — уровни, которыми должны заниматься и биология, и биофизика.

Биофизика условно подразделяется на три области: молекулярная биофизика, биофизика клетки, биофизика сложных систем. Это деление не обязательно, но удобно. Охарактеризуем содержание и методы трех областей биофизики.

Молекулярная биофизика изучает строение и физико-химические свойства биологически функциональных молекул, прежде всего биополимеров — белков и нуклеиновых кислот. Задачи молекулярной биофизики состоят в раскрытии физических механизмов, ответственных за биологическую функциональность молекул, например за каталитическую активность белков-ферментов. Молекулярная биофизика — наиболее развитая область биофизики. Она неотделима от молекулярной биологии и химии. Крупные успехи в этой области понятны — легче изучать молекулы (даже наиболее сложные из известных науке молекулы белков), чем клетки или организмы. Молекулярная биофизика опирается, с одной стороны, на биолого-химические дисциплины (биохимия, молекулярная биология, биоорганическая и бионеорганическая химия), с другой, на физику малых и больших молекул. Соответственно этому в гл. 2 мы рассматриваем химические основы биофизики, в гл. 3 — физику макромолекул и лишь после этого обращаемся к молекулярной биофизике как таковой (гл. 4—8).

Поскольку главные задачи молекулярной биофизики относятся к структуре молекул и их функциональности, как уже сказа-