

К ТЕРМОДИНАМИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Проф. Эткин В.А.

Опровергается мнение о том, что биологическая эволюция противоречит термодинамике. Обсуждаются перспективы развития термодинамической теории эволюции.

Введение. В течение многих поколений ученые задумывались над вопросом: является ли причиной эволюции случайное возникновение системы воспроизводящихся полимеров, или же она подчиняется общим физико-химическим закономерностям? В последнем случае возникают дополнительные вопросы: почему происходит эволюция, куда она направлена и что является ее движущей силой? В последнее время интерес к физическим аспектам эволюции усиливается [1-11]. Все большее внимание уделяется организующей роли упорядоченных энергоинформационных воздействий, каким бы способом они ни осуществлялись – продольными электромагнитными волнами, спин-торсионными взаимодействиями, биологическими, хрональными, радиэстетическими или другими полями. Растет убежденность в том, что адаптивные свойства биологических организмов не ограничиваются случайными мутациями, а управляются физическими законами. Важную стимулирующую роль в поиске ответа на эти вопросы играют сформулированные Л. Блюменфельдом проблемы биофизики и признание важной роли в их решении термодинамики [4].

Термодинамические концепции в теории эволюции. Как известно, термодинамический подход полностью оправдал себя в биоэнергетике [12-23]. Однако применение термодинамики в теории эволюции наталкивается на ряд принципиальных трудностей. Если говорить о классической термодинамике, то ее методами можно изучать поведение закрытых систем и то только в состоянии, близком к равновесию. В таких системах самопроизвольные процессы протекают, как известно, в направлении возрастания энтропии, когда термодинамические потенциалы типа свободной энергии Гиббса G или Гельмгольца F стремятся к минимуму. Однако биологические системы являются открытыми (т.е. обмениваются с окружающей средой веществами) и к ним эти потенциалы неприменимы. Кроме того, они развиваются, минуя состояние равновесия, в то время как термодинамические потенциалы определены только для внутренне равновесных (пространственно однородных) систем. В такой ситуации классическая термодинамика, естественно, не способна предсказывать направление эволюционных процессов. Существует даже мнение о “вопиющем противоречии между эволюцией природы по второму началу термодинамики и теорией биологической эволюции” [24].

Не оправдала ожиданий и термодинамика необратимых процессов, базирующаяся на гипотезе локального равновесия (НТП) [25]. Принципиальные трудности применения этой теории состоят в неприменимости концепции локального равновесия к биологическим системам, далеким от этого состояния. К тому же предложенный в ее рамках принцип минимального производства энтропии справедлив только в очень частном случае стационарных процессов в линейных системах и в состояниях, достаточно близких к равновесию, в то время как процессы эволюции в принципе нестационарны и по большей части нелинейны ввиду значительного отклонения элементов биосистем от состояния равновесия. Кроме того, эта теория по самой своей сути ограничивается изучением эффектов наложения диссипативных процессов типа теплопроводности, электропроводности, диффузии и т.п., и не рассматривает процессы

совершения системой полезной работы, составляющих основу жизнедеятельности биосистем [26]. Происходит так потому, что основополагающие понятия этой теории – термодинамические силы и потоки – находятся в ней из выражения для скорости возникновения энтропии, на которую полезная работа, как известно, не влияет. В результате в тех случаях, когда в системе совершается полезная работа, и сопряженные силы и потоки имеют противоположные знаки (как, например, в процессах «самоорганизации» биологических систем), производство энтропии в указанных процессах становится отрицательным

<http://zhurnal.lib.ru/editors/e/etkin_w_a/kenergodynamikebiologicheskisistem.shtml>

[27], что находится в вопиющем противоречии с принципом возрастания энтропии. Это обстоятельство вкупе со статистико-информационной трактовкой энтропии S как меры «хаоса» привело к ошибочному объяснению явлений «самоорганизации» и эволюции систем «от простого к сложному» как следствия уменьшения ее энтропии (притока «негаэнтропии»)

<http://zhurnal.lib.ru/editors/e/etkin_w_a/mnogolikayaentropyja.shtml>. Отрицание

определяющей роли в процессах эволюции свободной энергии (т.е. совершения над ней полезной работы) привело к введению ряда функций типа $\delta^2 S$, не удовлетворяющих необходимому для термодинамической теории критерию полного дифференциала и не имеющих четкого физического смысла [28]. Некоторые исследователи договариваются даже до утверждения о взаимном преобразовании в биологических системах... «информации и работы» [11]! Между тем из термодинамики известно, что отклонить систему от равновесия можно только путем совершения над ней полезной работы. Последняя относится к так называемым адиабатическим воздействиям, которые не затрагивают энтропии системы. Отсюда следует, что удаление системы от равновесного состояния никоим образом не может уменьшить ее энтропии. Поэтому любому усвоившему азы термодинамики должно быть ясно, что использование энтропии для оценки степени удаленности объекта исследования от внутреннего равновесия и ее «упорядоченности» являются попытками с заведомо негодными средствами.

Выход из создавшегося положения был предложен нами в форме термодинамической (феноменологической) теории, понятийная система и математический аппарат которой непосредственно ориентированы на пространственно неоднородные и локально неравновесные системы. Эта теория, названная нами (в противовес термостатике) «термокинетикой» [26], позволяет рассматривать процессы с любой степенью необратимости (от практически обратимых до предельно необратимых). В ней теория необратимых процессов обобщается на процессы полезного преобразования энергии, позволяющие поддерживать биосистемы в неравновесном состоянии. При этом обосновывается необходимость введения дополнительных переменных для описания состояния пространственно неоднородных и локально неравновесных систем. Это привело к установлению существования специфической функции неравновесного состояния, характеризующей превратимую (упорядоченную) часть энергии системы и ее способность к совершению работы (внешней и внутренней, полезной и диссипативной). В отличие от известных термодинамических потенциалов, эта функция выражается исключительно через параметры неравновесности исследуемых систем и была названа нами сначала «собственной эксергией системы», «свободной энергией неравновесной системы» [29,30], а затем для краткости ее «инергией» - в противоположность энергии как непревратимой части энергии <http://zhurnal.lib.ru/e/etkin_w_a/energijaianergija.shtml>. Инергия не изменяется в процессах равновесного теплообмена, массообмена или объемной деформации, и потому может выполнять в открытых системах ту же роль

критерия эволюции, что и свободная энергия Гиббса или Гельмгольца в равновесной термодинамике закрытых систем. Это существенно расширяет возможности термодинамики в приложении к биосистемам.

Первые же шаги в изучении биосистем с позиций термокинетики дали ряд новых результатов. Они позволили вскрыть векторную природу химических реакций в биологических мембранах, что устранило различие их тензорного ранга с процессами метаболизма и противоречие с принципом Кюри < http://zhurnal.lib.ru/editors/e/etkin_w_a/kenergodynamikebiologicheskisistem.shtml>.

В плане изучения эволюции биологических систем весьма важно, что инергия, будучи выраженной через параметры неравновесного состояния, позволяет отдельно учитывать приближение или удаление системы от равновесия по каждой из присущих ей степеней ее свободы. Она оказалась также удобным критерием зрелости организмов в онтогенезе и весьма общей мерой упорядоченности системы в целом < http://zhurnal.lib.ru/e/etkin_w_a/khimicheskajaenergijaotkrytykhsistem.shtml> [30].

Обнаружившееся с позиций термокинетики единство общих закономерностей процессов переноса и превращения энергии позволило поставить вопрос о распространении термодинамических методов исследования на объекты микро и мегамира, где термическая степень свободы играет второстепенную роль. Тем самым было положено начало энергодинамике [31] как общей теории процессов переноса и преобразования любых видов энергии независимо от их принадлежности к той или иной области знания. Анализ процессов с позиций энергодинамики позволил выявить существование в окружающем нас мире тенденции к упорядочиванию, что проявляется в самопроизвольном установлении неоднородного распределения массы во Вселенной, в упорядочивании ориентации спинурующих объектов (от систем ядерных спинов до спиралей Галактик), в специфических законах упорядоченного роста кристаллов и т.п. < http://zhurnal.lib.ru/e/etkin_w_a/osushestvujuscheyvpirodetendenziiikporjadku.shtml>. Конкуренция этой тенденции со стремлением систем к росту энтропии может быть причиной рождения и умирания как организмов, так и миров.

С позиций энергодинамики становится особенно очевидным, что протекание в биосистемах процессов упорядочивания (так называемая «самоорганизация») является результатом совершения над ними полезной работы, т.е. подпитки их свободной энергией < http://zhurnal.lib.ru/e/etkin_w_a/merauporjadochennostigeteterogennyxsistem.shtml>. В частности, в процессе фотосинтеза свободная энергия поступает с потоком излучения, которое представляет собой упорядоченный (направленный) поток фотонов и потому относится к категории работ. Эта работа состоит в переносе электронов на более высокий энергетический уровень с последующим превращением одних форм инергии растения в другие, т.е. с совершением внутренней работы «против равновесия». Эта работа сопровождается убылью инергии одних и вынужденным увеличением инергии других степеней свободы системы. При этом выяснилось, что такого рода внутренние превращения инергии сопровождаются уменьшением инергии системы в целом, т.е. осуществляются за счет «порядка» в системе более высокой иерархии. Это заставляет критически отнестись к концепции «рождения порядка из хаоса» [32].

Энергодинамика рассматривает биологические объекты и ту часть окружающей их среды, которая непосредственно взаимодействует с ними, как единое неравновесное целое (называемое «расширенной системой»). При этом сама окружающая среда воспринимается, в отличие от классической термодинамики, не как приемник «отработанного» (рассеянного) тепла, а как неравновесная система, обладающая многими видами инергии (механической,

термической, электрической, магнитной, спин-ориентационной, вакуумно-поляризационной и т.п.). В таком случае становится очевидным, что эволюция биосистем направлена на установление внешнего равновесия биосистемы с этой средой. При этом в соответствии с общим энергодинамическим критерием равновесия – минимумом энергии расширенной системы – энергодинамика вводит в рассмотрение особый класс процессов установления внешнего равновесия системы с окружающей средой, связанных с совершением полезной работы и не сопровождающийся обменом между ними теплом, веществом, зарядом, импульсом и т.п. Эти процессы адиабатичны и потому не подчиняются энтропийным критериям эволюции и равновесия. Они не рассматривались ни равновесной термодинамикой, ни теорией необратимых процессов, для которых условия равновесия заключались в равенстве соответствующих потенциалов системы и окружающей среды. Новый класс процессов установления внешнего равновесия соответствует обмену между подсистемами энергией, что позволяет подсистемам оставаться внутренне неравновесными. Простейшим примером является газ в цилиндре, находящемся в поле тяжести, поворот которого из горизонтального в вертикальное положение вызывает возникновение в нем градиентов давления и плотности газа. Этот вид равновесия характеризуется равенством сил, выражаемых градиентами потенциалов, а не самих этих потенциалов. Установление такого равновесия вызывает в соответствующей подсистеме процессы ее поляризации, понимаемой в самом широком смысле как разделение нейтральной среды на противоположные по своим свойствам элементы. Взаимодействие этих элементов и обуславливает возникновение процессов взаимопревращения энергии, количественной мерой которых является работа.

Покажем теперь, что все «три кита» дарвиновского учения об эволюции – *изменчивость, наследственность и приспособляемость* – являются следствием энергодинамики в ее приложении к расширенным системам. Прежде всего, окружающая среда не остается неизменной не только в плане долговременного изменения ее температуры (климата), но и краткосрочных колебаний ее силовых характеристик (электрических, магнитных, радиационных и т.п. свойств). Поэтому стремление к равновесию с такой неравновесной средой непременно порождает адаптационные процессы в самой биосистеме. В ходе таких процессов происходит приобретение организмом новых свойств (новых степеней свободы), которые отсутствовали у него в состоянии внутреннего равновесия. Это и есть термодинамическая причина *изменчивости* организмов.

Далее, равновесие практически никогда не бывает полным, тем более что окружающая среда изменяет некоторые свои свойства с точки зрения биосистемы слишком быстро. Но если эти изменения периодически повторяются, частичное внешнее равновесие по любой из степеней свободы, которой располагает биосистема, может быть достигнуто хотя бы «в среднем». Такое «текущее» (неполное) равновесие может сохраняться как угодно долго, и, следовательно, может передаваться другим поколениям в соответствии с имеющимися механизмами наследственности. Такова термодинамическая направленность наследственности.

Эти процессы установления равновесия приводят к приобретению биосистемой новых свойств. Это означает усложнение (самоорганизацию) организмов. Таким образом, само развитие (совершенствование) биосистем также подчиняется критерию минимума энергии расширенной системы соответствующего иерархического уровня. Это и есть *дарвиновская приспособляемость* в ее термодинамическом понимании.

Следует, однако, отметить, что процесс приспособляемости биосистемы к окружающей среде лишь для расширенной системы в целом является самопроизвольным. По отношению же самой биосистемы этот процесс является принудительным, поскольку он удаляет ее от состояния внутреннего равновесия. Это требует осторожного обращения с самим расхожим понятием «самоорганизация».

В изложенном порядке идей становится ясным, что эволюция биосистем может осуществляться двумя путями – экстенсивным и интенсивным. В первом случае, характерном, например, для планктонных популяций, поток энергии, потребляемой биомассой, стремится к максимуму, достижимому в данных условиях окружающей среды. Для второго пути, более характерного для живых организмов, в процессе филогенеза возрастает потребление энергии на единицу массы или объема биосистемы благодаря совершенствованию структуры и увеличению интенсивности процессов преобразования энергии в них. В частности, есть основания полагать, что в онтогенезе отдельный организм достигает зрелости тогда, когда его энергия, определяемая производением его растущей массы на удельную энергию единицы массы (падающую с возрастом), становится максимальной [29,30]. Здесь уместно также отметить, что важнейшие в экологии понятия «экологической емкости» (*buffering capacity*) и «степени развития экосистем» также могут иметь своей мерой энергию.

Актуальные задачи термодинамики эволюционных процессов.

Перспективы термодинамического подхода к проблемам макромолекулярной эволюции связаны с тем, что процессы в макромолекулах сходны с процессами в макросистемах. Так, с теплообменом (нагревом и охлаждением) связаны эволюционные процессы, вызванные денатурацией тропоколлагенов, фазовыми переходами спираль-клубок в коллагенах, изменением скорости агрегации клеток и др. С массообменом связано увеличение в процессе эволюции количества генного материала, полиплоидизация, увеличение содержания жиров в онтогенезе и т.п. Еще более разнообразны эволюционные процессы, связанные с избирательным переносом элементов ДНК: перенос аминокислотного остатка; обмен между ними отдельными сегментами вплоть до «горизонтального» переноса генов между различными видами организмов. С работой деформации связан процесс скручивания спирали ДНК; сворачивание макромолекулы в глобулу; трансформация экзонов и т.п. С эволюцией коррелируют химические превращения типа гидратации белка цитохрома (отражающая стремление белка к максимальному числу водородных связей); синтез АТФ в сопряженных мембранах; неточное (со сдвигом) спаривание гомологичных хромосом при мейозе, приводящий к образованию новых хромосом; слияние последовательностей ДНК (объединение генов в один новый ген); со структурными превращениями на генном уровне связаны процессы дупликации (появления рядом с уже существующей последовательностью нуклеотидов точно таких же фрагментов), встраивания новых копий *Alu-повторов* в места, где они уже имеются, и т.д. Не исключено, что самопроизвольное протекание этих процессов связано с одной и той же причиной: уменьшением соответствующей составляющей свободной энергии ДНК, как это имеет место в классическом примере с процессом связывания кислорода миоглобином и гемоглобином [6].

Введение параметров неравновесного состояния технических, биологических, экологических и т.п. систем, характеризующих пространственное распределение в них энтропии, концентраций *k*-х веществ и других локальных

термостатических величин, позволяет поставить вопрос о термодинамическом описании структуры макромолекул и количественном описании процессов их реструктуризации.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что термодинамический подход не только не противоречит ни одной из теорий эволюции, но может уточнить ряд их положений. Так, в «синтетической теории эволюции», называемой «неодарвинизмом», согласно которой естественный отбор на генном уровне в направлении лучшей приспособляемости организмов к окружающей среде, термокинетический подход может дать количественный критерий этой «приспособленности» - меру удаленности организма от равновесия с окружающей средой. В «теории нейтральности» эволюции [8] термодинамика может объяснить механизм элиминации (сохранения случайных генетических изменений): сохраняются лишь те изменения, которые соответствуют убыли инергии открытой системы. В теории «скачкообразной эволюции» (пунктуализме) [9,10] энергодинамика способна объяснить как относительное постоянство скорости изменения генов, так и скачкообразное возрастание ее по мере достижения «критической точки» (бифуркации и ветвление траекторий процесса). В теории «молекулярной эволюции» термодинамика способна объяснить корреляцию между сложностью организма и количеством генного материала, предложить модель самовоспроизведения повторов, а также объяснить изменение состава живых организмов в онтогенезе. Остается выразить надежду, что методы термодинамики позволят в конце концов «осознать термодинамическую направленность биологической эволюции и выяснить ее причины подобно тому, как это уже сделано в отношении большинства физико-химических процессов» [10].

ЛИТЕРАТУРА

1. Руденко А. П. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М., Наука, 1969.
2. Молчанов А.М. // Термодинамика и эволюция: Тр. Всесоюз. симпоз. Пушино-на-Оке, 1971. С.292-308.
3. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир. 1973.
4. Блюменфельд Л.А. Проблемы биологической физики. М: Наука, 1977.
5. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М.: Мир. 1978. 304 с.
6. Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука, 1979. 262 с.
7. Печуркин Н.С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск.:Наука.1982 -113 с.
8. Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. М.: Мир. 1985.
9. Айала Ф. , Крайгер Дж. Современная генетика: В 3-х т.М.: Мир, 1988.
10. Гладышев Г.П. Термодинамика и макрокинетика природных иерархических процессов. М.: наука, 1988.
11. Хазен А.М. Принцип максимума производства энтропии и движущая сила прогрессивной эволюции жизни и разума. М.: «Русина», 1993.- Вып.4 «Теоретическая биология».
12. Рубин А.Б. Термодинамика биологических процессов. М. : Изд.-во МГУ, 1964.

13. Паттон А. Энергетика и кинетика биохимических процессов. М.: Мир, 1964. 462 с.
14. Келлен С.Р., Эссиг Э. Биоэнергетика и линейная термодинамика необратимых процессов. М.: Мир, 1968.
15. Hill T. L. Free energy transduction in biology. N.Y. Acad. press, 1977, 299 p.
16. Лайфут Э. Явления переноса в живых системах. М.: Мир. 1977. 520 с.
17. Рудаков Е.С. Термодинамика межмолекулярного взаимодействия. Новосибирск: Наука, 1978.255 с.
18. Приц А.К. Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980.
19. Крэбтри Б., Тейлор Д. Биохимическая термодинамика. /Под ред. М. Джоунса. М.: Мир, 1982. С. 373-427.
20. Биохимическая термодинамика. /Под ред. М. Джоунса. М.:Мир, 1982. 440с.
21. Лурье Д., Вагенсберг Х. Термодинамика и регуляция биологических процессов. /Под ред. А.И. Зотина. М.: Наука, 1984. 334 с.
22. Николс Д. Биоэнергетика. М.: Мир, 1985.
23. Эдсол Дж., Готфренд Х. Биотермодинамика. Изучение равновесных биохимических процессов. М.: Мир. 1986.
24. Пригожин И. От существующего к возникающему. М., Наука, 1985, 327 с.
25. Де Гроот С.Р., Мазур П. Неравновесная термодинамика. М.: Мир, 1964.
26. Эткин В.А. Термокинетика (термодинамика неравновесных процессов переноса и преобразования энергии). Тольятти, 1999.
27. Эткин В.А. К неравновесной термодинамике биологических систем. // Биофизика, 1995.-Т.40.-Вып. 3.- С.668-676.
28. Гладышев Г.П. Термодинамика эволюции живых систем, энтропия и свободная энергия Гиббса // Известия МАН Высшей школы, 2003. № 7.
29. Эткин В.А. Эксергия как критерий эволюции, равновесия и устойчивости термодинамических систем. // ЖФХ, 1992.- Т.66. № 5.-С. 1205-1212.
30. Эткин В.А. Свободная энергия биологических систем. «Биофизика»,2003, Т.48, № 4, С.740-746.
31. Эткин В.А. Основы энергодинамики. Тольятти, 1992.
32. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М.: Прогресс, 1986.