

**THERMODYNAMICS  
OF BIOLOGICAL  
PROCESSES**

A. B. RUBIN

*Thermodynamic laws and their application for the analysis of biological processes are considered. Different biological phenomena are discussed with respect to thermodynamics of irreversible processes.*

**Рассмотрено применение законов термодинамики к биологическим процессам. Обсуждаются результаты применения термодинамики необратимых процессов к анализу биологических явлений.**

**ТЕРМОДИНАМИКА  
БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ**

А. Б. РУБИН

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

Термодинамика рассматривает общие закономерности превращения энергии в форме тепла и работы между телами. В открытых биологических системах постоянно происходит процесс обмена энергией с внешней средой. Внутренние метаболические процессы также сопровождаются превращениями одних форм энергии в другие. Достаточно напомнить о механических процессах, трансформации энергии кванта света в энергию электронного возбуждения молекул пигментов, а затем в энергию химических связей восстановленных соединений в фотосинтезе. Другой пример – преобразование энергии электрохимического трансмембранного потенциала в энергию АТФ в биологических мембранах.

Сейчас мы понимаем, что механизмы трансформации энергии в биоструктурах связаны с конформационными превращениями особых макромолекулярных комплексов, таких, как реакционные центры фотосинтеза, Н-АТФаза хлоропластов и митохондрий, бактериородопсин. Однако помимо выяснения детального характера происходящих здесь процессов особый интерес представляют общие характеристики эффективности преобразования энергии в таких макромолекулярных машинах.

На эти вопросы призвана ответить термодинамика биологических процессов – один из разделов теоретической биофизики. Ниже мы увидим, каким образом применяются представления термодинамики необратимых процессов и в чем состоит несомненная ценность и ограничения такого подхода в анализе биологических явлений.

**ТЕРМОДИНАМИКА НЕОБРАТИМЫХ ПРОЦЕССОВ  
В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ  
ВБЛИЗИ РАВНОВЕСИЯ**

В классической термодинамике рассматриваются главным образом равновесные состояния системы, в которых параметры не изменяются во времени. Однако в открытых системах реакции и соответствующие энергетические превращения происходят постоянно, и поэтому здесь необходимо знать скорости трансформации энергии в каждый момент времени. Это значит, что в энергетических расчетах надо учитывать и фактор времени. Для этого необходимо каким-то образом сочетать термодинамический и кинетический подходы в описании свойств открытой системы.

Напомним вначале содержание основных законов классической термодинамики и результаты их применения в биологии. Согласно первому закону, количество теплоты  $\delta Q$ , поглощенное системой из внешней среды, идет на увеличение ее внутренней энергии  $dU$  и совершение общей работы  $\delta A$ , которая включает работу против сил внешнего давления  $P$  по изменению объема  $dV$  системы и максимальную полезную работу  $\delta A_{\max}$ , сопровождающую химические превращения:

$$\delta Q = dU + \delta A,$$

где работа

$$\delta A = p dV + \delta A_{\max}$$

или

$$\delta Q = dU + p dV + \delta A_{\max}. \quad (1)$$

Опытная проверка первого закона проводилась в специальных калориметрах, где измерялась теплота, выделенная организмом в процессах метаболизма, при испарениях, а также вместе с продуктами выделения. Оказалось, что выделенная организмом теплота полностью соответствует энергии, поглощенной вместе с питательными веществами. Справедливость первого закона означает, что сам по себе организм не является независимым источником какой-либо новой энергии.

Второй закон термодинамики дает критерий направленности самопроизвольных необратимых процессов. Всякое изменение состояния системы описывается соответствующим изменением особой функции состояния – энтропии  $S$ , которая определяется суммарной величиной поглощенных системой приведенных теплот  $Q/T$ :

$$dS \geq \frac{\delta Q}{T}. \quad (2)$$

Знак неравенства относится к неравновесным процессам. В изолированных системах  $\delta Q = 0$  и, следовательно,

$$dS \geq 0. \quad (3)$$

В этом и состоит эволюционный критерий направленности необратимых изменений в изолированных системах, которые всегда идут с увеличением энтропии до ее максимальных значений при окончании процесса и установлении термодинамического равновесия. Увеличение энтропии означает падение степени упорядоченности и организованности в системе, ее хаотизацию.

### ИЗМЕНЕНИЕ ЭНТРОПИИ В ОТКРЫТЫХ СИСТЕМАХ

Применение второго закона к биологическим системам в его классической формулировке приводит, как кажется на первый взгляд, к парадоксальному выводу, что процессы жизнедеятельности идут с нарушением принципов термодинамики.

В самом деле, усложнение и увеличение упорядоченности организмов в период их роста сопровождаются кажущимся уменьшением, а не увеличением энтропии, как должно было бы следовать из второго закона.

Однако увеличение энтропии в необратимых самопроизвольных процессах происходит в изолированных системах, а биологические системы являются открытыми. Проблема поэтому заключается в том, чтобы, во-первых, понять, как связано изменение энтропии с параметрами процессов в открытой системе, а во-вторых, выяснить, можно ли предсказать общее направление необратимых процессов в открытой системе по изменению ее энтропии. Главная трудность в решении этой проблемы состоит в том, что мы должны учитывать изменение всех термодинамических величин во времени непосредственно в ходе процессов в открытой системе. Поступлат И.Р. Пригожина состоит в том, что общее изменение энтропии  $dS$  открытой системы может происходить независимо либо за счет процессов обмена с внешней средой ( $d_e S$ ), либо вследствие внутренних необратимых процессов ( $d_i S$ ):

$$dS = d_e S + d_i S. \quad (4)$$

Во всех реальных случаях  $d_i S > 0$ , и только если внутренние процессы идут обратимо и равновесно, то  $d_i S = 0$ . Для изолированных систем  $d_e S = 0$ , и мы приходим к классической формулировке второго закона:

$$dS = d_i S = 0.$$

В клеточном метаболизме всегда можно выделить такие две группы процессов. Например, поступление извне глюкозы, выделение наружу продуктов ее окисления ( $d_e S$ ) и окисление глюкозы в процессах дыхания ( $d_i S$ ).

В фотосинтезе приток свободной энергии света приводит к уменьшению энтропии клетки  $d_e S < 0$ , а процессы дыхания, диссимиляции в клетке увеличивают ее энтропию  $d_i S > 0$ . В зависимости от соотношения скоростей изменения  $d_e S$  и  $d_i S$  общая энтропия  $dS$  открытой системы может либо увеличиваться, либо уменьшаться со временем.

Если единственной причиной необратимости и увеличения энтропии системы являются ее внутренние процессы, то они ведут к уменьшению ее термодинамического потенциала. В этом случае

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} \left( \frac{dG}{dt} \right)_{T,p}, \quad (5)$$

где  $G$  – полный термодинамический потенциал (или энергия Гиббса  $G = U + PV - TS$ ).

Можно показать, что скорость возникновения положительной энтропии внутри открытой

химической системы зависит от химического сродства  $A$  и скорости реакции  $v$ :

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} \cdot Av > 0. \quad (6)$$

Химическое сродство  $A$  определяется разностью химических потенциалов реагентов реакции, то есть ее движущей силой.

Выражение (6) имеет простой смысл. Оно показывает, что скорость образования в системе положительной энтропии в ходе необратимого химического процесса прямо пропорциональна его движущей силе  $A$  и скорости  $v$ . Очевидно, что величина  $d_i S/dt$  является, вообще говоря, переменной, поскольку в ходе химической реакции все время изменяются переменные концентрации реагирующих веществ, а следовательно, и зависящие от них величины  $A$  и  $v$ .

### СООТНОШЕНИЕ ОНЗАГЕРА

Между движущими силами и скоростями (потоками) должна, очевидно, существовать взаимосвязь, при которой увеличение (уменьшение) движущей силы вызывает соответствующее увеличение (уменьшение) скорости процесса. Это относится не только к химическим реакциям, но и к другим необратимым процессам.

Например, процессы переноса тепла и диффузии вещества через мембрану из одной фазы в другую включают движущие силы – градиенты температуры и концентраций, а потоки соответствуют переносу тепла или вещества между двумя фазами. Во всех этих случаях возрастание энтропии имеет вид

$$T \frac{d_i S}{dt} = XJ > 0, \quad (7)$$

где  $X$  – движущая сила,  $J$  – величина потока.

Если система находится вблизи равновесия, где величины движущих сил и потоков очень малы, то между ними имеется прямая пропорциональная зависимость:

$$J = LX, \quad (8)$$

где  $L$  – постоянный линейный коэффициент.

Если в открытой системе вблизи равновесия протекают одновременно несколько процессов, то между ними существуют термодинамические соотношения, отражающие их взаимное влияние. Для двух процессов ( $J_1, X_1$ ) и ( $J_2, X_2$ ) эти соотношения имеют вид

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11}X_1 + L_{12}X_2, \\ J_2 &= L_{21}X_1 + L_{22}X_2, \end{aligned} \quad (9)$$

где постоянные коэффициенты  $L_{11}, L_{22}$  отражают зависимость потока от своей силы, а коэффициенты  $L_{12}, L_{21}$  соответствуют взаимному влиянию силы одного процесса на поток другого процесса. Они

носят название коэффициентов взаимности Онзагера. Вблизи равновесия

$$L_{12} = L_{21}. \quad (10)$$

Теперь можно установить количественную связь между одновременно протекающими в клетке процессами, не зная их молекулярных механизмов.

Рассмотрим процесс активного переноса вещества через биологическую мембрану, который происходит за счет энергии сопрягающего метаболического процесса и поэтому может идти против градиента концентрации переносимого вещества. Тогда

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11}X_1 + L_{12}X_2, \\ J_2 &= L_{21}X_1 + L_{22}X_2, \quad L_{12} = L_{21}, \end{aligned}$$

где процесс ( $J_1, X_1$ ) сопряженного переноса идет против градиента силы  $X_1$  ( $J_1, X_1 < 0$ ) за счет энергии сопрягающего процесса ( $J_2, X_2 > 0$ ). Если сопряжение отсутствует, то  $L_{12} = L_{21} = 0$  и процессы идут независимо друг от друга под действием только своих движущих сил

$$J_1 = L_{11}X_1, \quad J_2 = L_{22}X_2.$$

В начальные моменты запуска системы большая скорость сопрягающего процесса  $J_2$  снижается до минимальных значений, одновременно растет величина  $X_1$ . В результате этих изменений устанавливается стационарное состояние, когда результирующий сопряженный поток обращается в нуль:  $J_1 = 0$ . Если система полностью сопряжена, то и для сопрягающего потока устанавливается стационарное состояние  $J_2 = 0$ . В этом случае в системе нет видимых изменений и вся энергия сопрягающего потока тратится на поддержание силы  $X_1$ . Можно мысленно представить себе колесо турбины в воде ( $X_1$ ), скорость ее движения ( $J_1$ ) и потока воды ( $J_2$ ). Эти соображения справедливы не только для активного переноса, но и для других случаев. Так, в митохондриях скорость окисления субстрата, то есть скорость движения ( $J_2$ ), связана с отношением АДФ/АТФ, то есть движущей силой  $X_1$ . В состоянии митохондрий, когда концентрация АДФ равна нулю и видимого образования АТФ не происходит ( $J_1 = 0$ ), вся энергия тратится на поддержание максимального уровня ( $X_1^{\max}$ ). Добавление разобщителей уменьшает величину  $X_1$ , но тогда уже  $J_1 \neq 0$ , что приводит к ускорению сопрягающего потока.

Коэффициент трансформации энергии в сопрягающих процессах равен  $|J_1 X_1|/J_2 X_2$  и в митохондриях может достигать значений 80–90%. Применение уравнений Онзагера позволяет получить характеристики макромолекулярных комплексов – биологических трансформаторов энергии, не прибегая к детальному анализу механизмов их функционирования.

## ТЕОРЕМА ПРИГОЖИНА

Мы уже видели, что в стационарном состоянии в открытой системе

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0,$$

причем каждый из членов  $d_e S/dt$  и  $d_i S/dt$  отличен от нуля. Возникает вопрос, можно ли по характеру изменений величины  $d_i S/dt$  во времени предсказать установление в открытой системе стационарного состояния. Ответ на этот вопрос дает теорема Пригожина, согласно которой в стационарном состоянии положительная функция  $d_i S/dt$  принимает минимальное положительное значение. Следовательно, по мере приближения к стационарному состоянию скорость образования энтропии внутри открытой системы монотонно уменьшается, постепенно приближаясь к своему минимальному положительному значению. В этом состоит критерий направленности необратимых процессов в открытых системах, находящихся вблизи равновесия, где справедливы соотношения Онзагера.

Из монотонного характера изменения  $Td_i S/dt$  следует, что вблизи равновесия стационарное состояние не может представлять собой автоколебательный режим. Действительно, в этом случае переменные концентрации в системе (а следовательно, величины  $J$  и  $X$ ) изменяются периодически, что несовместимо с однонаправленным монотонным изменением  $Td_i S/dt$  и ее постоянством в стационарной точке. Экспериментальные измерения скорости образования энтропии внутри системы можно проводить в калориметрах, изучая тепловые потоки, сопровождающие образование энтропии при необратимых изменениях в системе. В опытах на биологических объектах было показано, например, что скорость теплопродукции и интенсивность дыхания в процессе развития зародышей непрерывно уменьшаются начиная с первых стадий развития организма и достигают постоянных значений в стационарной фазе роста. Следует, однако, иметь в виду, что уровень термогенеза может меняться в ходе развития организма не только вследствие изменения величин движущих сил и потоков. Теплопродукция организма зависит и от состояния мембранных структур и степени сопряжения процессов окислительного фосфорилирования. Наконец, принципиальным является то, что биологические системы, вообще говоря, находятся вдали от равновесия, где пропорциональность между  $J$  и  $X$  (9) или соотношения взаимности (10) нарушаются. Это особенно важно для биохимических процессов, где наиболее характерны переходы с изменениями  $\Delta G = 1-2$  ккал/мол, а линейные соотношения Онзагера справедливы при  $G \leq 0,2$  ккал/моль. В таких условиях в стационарных состояниях, далеких от равновесия, теорема Пригожина несправедлива (автоколебательный режим).

## ТЕРМОДИНАМИКА АКТИВНОГО ТРАНСПОРТА

Мы рассмотрим систему активного транспорта одного иона (натрия), не сопряженного с переносом других веществ. Для простоты рассуждения будем считать, что можно выделить один метаболический процесс, приводящий в движение активный транспорт натрия (рис. 1).

Обозначим скорость активного транспорта катиона через  $J_+^a$ , скорость метаболизма через  $J_r$ , тогда

$$J_+^a = L_+^a X_+ + L_{+r}^a A, \quad (11)$$

$$J_r = L_{+r}^a X_+ + L_r^a A,$$

где  $X_+$  — отрицательная разность электрохимических потенциалов катиона (идущего против градиента “своей” движущей силы),  $A$  — сродство метаболической реакции, обеспечивающей транспорт. В случае одной метаболической реакции (гидролиз АТФ) скорости потребления и производства всех метаболитов связаны стехиометрически. Поэтому для оценки скорости метаболизма можно взять, например, скорость потребления  $O_2$  в дыхании. Тогда сродство  $A$  может быть выражено как отрицательное изменение полного термодинамического потенциала метаболической реакции (гидролиз АТФ) на моль потребления  $O_2$ .

Помещая с обеих сторон мембраны одинаковые растворы ( $\Delta C = C_+^0 - C_-^0 = 0$ ) и изменяя трансмембранную разность потенциалов  $\Delta\phi$  можно найти из (11) феноменологические коэффициенты  $L_+^a$ ,  $L_{+r}^a$ , которые определяются из наклона соответствующих прямых  $\Delta J_+^a = -L_+^a \Delta(F\Delta\phi)$  и  $\Delta J_r = -L_{+r}^a \Delta(F\Delta\phi)$ .

Очевидно, в экспериментальных условиях для нахождения коэффициентов важно сохранить параметры системы и уметь направленно варьировать  $Na$  при постоянстве  $A$ . Опыты проводили на коже лягушки, где варьировали значения  $X_{Na}$  путем изменения  $\Delta\phi$ . При этом сохранялся состав смывающей жидкости и концентрация натрия поддерживалась неизменной.

В прямых экспериментах была подтверждена линейная зависимость скорости активного транспорта  $J_{Na}^a$  от  $\Delta\phi$  на коже лягушки, где  $\Delta\phi$  изменяли

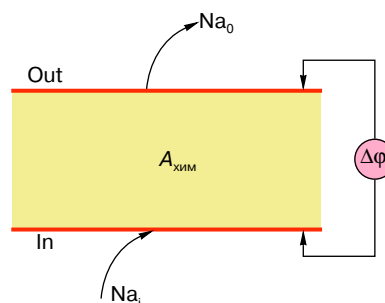


Рис. 1. Активный транспорт натрия.  $\Delta\phi$  — трансмембранная разность потенциалов

симметрично в области  $0 \rightarrow \pm 80$  мВ. Величину  $J_r$  можно определять по поглощению  $O_2$  с применением кислородных электродов. Оказалось, что при симметричных возмущениях потенциала соотношение между  $J_r$  и  $\Delta\phi$  было линейным в интервале  $0 \rightarrow \pm 70$  мВ. Была изучена также зависимость  $J_{Na}^a$  и  $J_2$  от наружной концентрации натрия в условиях постоянства его внутренней концентрации при постоянной нулевой разности электрических потенциалов ( $\Delta\phi = 0$ ). В этих условиях также наблюдалась линейная зависимость скорости активного транспорта  $J_{Na}$  и поглощения кислорода  $J_r$  от разности химических потенциалов  $\Delta\mu_{Na}$  на мембране (рис. 2). Однако если  $X_{Na}$  изменять путем варьирования внутренней концентрации натрия, то линейность уже не соблюдается. Это обусловлено уже изменениями в микроструктуре и составе самой мембраны.

Подобные исследования были успешно проведены и в отношении активного транспорта протонов с применением уравнений неравновесной термодинамики для двух потоков. Во всех случаях варьирование  $X_+$  позволяет оценить феноменологические коэффициенты и сродство  $A$  движущей метаболической реакции. В последнее время делаются успешные попытки применить подобный формализм для описания процессов фосфорилирования в митохондриях и хлоропластах. Считается общепринятым, что в этих объектах имеется тесное сопряжение между тремя главными процессами, лежащими в основе биоэнергетики клеточных мембран: электронный транспорт с окислением субстрата ( $J_0, A_0$ ), фосфорилирование АДФ с образованием АТФ ( $J_p, A_p$ ), транслокация протонов через сопрягающую мембрану ( $J_H, \Delta\mu_H$ ). Ключевую роль играет трансмембранная циркуляция протонов, которая индуцируется переносом электронов и, в свою очередь, запускает синтез АТФ. Как оказалось, здесь также имеет место линейная зависимость между силами и

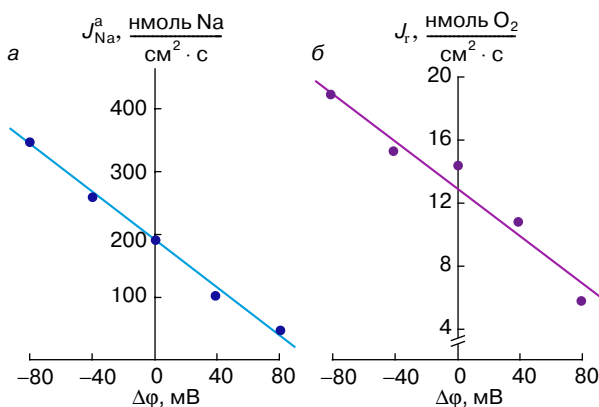
потоками, что должно позволить найти опытным путем коэффициенты  $L$ .

На основе такого подхода обсуждаются различные гипотезы энергетического сопряжения. В частности, хемиосмотическая гипотеза предполагает непосредственную связь с образованием АТФ только транслокации протонов, но не переноса электронов. В этом предельном случае коэффициент  $L_{p0}$  должен быть равен нулю. Работы в этом направлении продолжают. Надо, конечно, ясно понимать, что термодинамический анализ может помочь оценить энергетическую эффективность и степень сопряжения процессов, но ничего не говорит об их молекулярных механизмах.

## ТЕРМОДИНАМИКА СИСТЕМ ВДАЛИ ОТ РАВНОВЕСИЯ

Определить возможность самопроизвольного перехода изолированной системы между двумя состояниями можно методами классической термодинамики, сравнивая значение энтропии этих состояний. В открытой системе возникают стационарные состояния, которые могут находиться далеко от термодинамического равновесия. Вопрос о возможности перехода открытой системы из некоторого начального в конечное стационарное состояние можно решить на основе теоремы Пригожина, если оба состояния лежат вблизи термодинамического равновесия. Однако вдали от равновесия уже нельзя сделать однозначных выводов о том, как меняется скорость образования энтропии при приближении к стационарному состоянию. Эволюция таких неравновесных динамических систем определяется прежде всего кинетикой взаимодействия составных элементов, а не статистической упорядоченностью начального и конечного состояния системы согласно классической термодинамике. Такие системы имеют ограниченное число конечных состояний и ведут себя наподобие химических машин. Поэтому распространение идей термодинамики на неравновесные системы может дать лишь дополнительную характеристику далеких от равновесия стационарных состояний, положение и пути достижения которых определяются кинетическими уравнениями.

По мере удаления от равновесия будут расти величины  $X$  и  $J$  и система может удалиться от равновесия и покинуть область линейной термодинамики, не теряя общей устойчивости. Возможно, однако, что при удалении от равновесия в системе наступает бифуркационное изменение и возникает неустойчивость. Возникает, как говорят, термодинамическая флуктуация, уводящая систему от неустойчивой точки, что может стать причиной распада системы. Однако при определенных значениях параметров эта флуктуация как бы дает толчок, переводящий систему к новому состоянию, которому и передается устойчивость. Например, появлению предельного цикла, возникновению диссипативных структур



**Рис. 2.** а – соотношение между  $J_{Na}^a$  и  $\Delta\phi$ , б – соотношение между  $J_r$  и  $\Delta\phi$  в мочевом пузыре жабы (по Кеплену)

в распределенных системах также предшествует нарушению термодинамической устойчивости вдали от равновесия. Наконец, переходы между устойчивыми стационарными состояниями происходят на границе устойчивости, когда система совершает скачкообразный переход между ними.

Таким образом, термодинамические признаки устойчивости стационарных состояний совпадают с соответствующими математическими признаками и могут служить их дополнительной характеристикой. Однако вдали от равновесия не существует общих термодинамических критериев направления движения открытой системы, поскольку ее поведение определяется динамическими свойствами и механизмами регуляции, а не общими статистическими закономерностями, как во втором законе классической термодинамики. Эта особенность обуславливает также и сложность применения понятий энтропии и информации при описании общих свойств биологических систем.

## ЭНТРОПИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Согласно формуле Больцмана, энтропия определяется как логарифм числа микросостояний, возможных в данной макроскопической системе:

$$S = k_B \ln W, \quad (12)$$

где  $k_B = 1,38 \cdot 10^{-16}$  эрг/град, или  $3,31 \cdot 10^{-24}$  энтропийных единиц (1 э.е. = 1 кал/град = 4,1 Дж/К), или  $1,38 \cdot 10^{-23}$  Дж/К – постоянная Больцмана,  $W$  – число микросостояний (например, число способов, которыми можно разместить молекулы газа в сосуде). Именно в этом смысле энтропия есть мера неупорядоченности и хаотизации системы. В реальных системах существуют устойчивые и неустойчивые степени свободы. Им соответствуют, например, твердые стенки сосуда и молекулы заключенного в нем газа.

Понятие энтропии связано именно с неустойчивыми степенями, по которым возможна хаотизация системы, а число возможных микросостояний намного больше единицы. В полностью устойчивых системах реализуется только одно-единственное решение, то есть число способов, которыми осуществляется это единственное макросостояние системы, равно единице ( $W = 1$ ), а следовательно, энтропия равна нулю. В биологии использовать понятие “энтропия”, а следовательно, и термодинамические представления можно только по отношению к конкретным метаболическим процессам, а не для описания в целом поведения и общебиологических свойств организмов. Связь энтропии и информации в теории информации была установлена для статистических степеней свободы. Допустим, что мы получили информацию о том, каким конкретно способом из всех возможных способов осуществлено данное макросостояние системы. Очевидно, количество информации, которое мы при этом полу-

чили, будет тем больше, чем больше была исходная неопределенность, или энтропия, системы.

Напомним, что, согласно теории информации, в этом случае количество информации о единственном реальном состоянии системы

$$I = \log_2 W. \quad (13)$$

За единицу количества информации (бит) принимается информация, содержащаяся в достоверном сообщении, когда число исходных возможных состояний было равно  $W = 2$ :

$$I = \log_2 W = 1 \text{ бит}. \quad (14)$$

Например, сообщение о том, на какую сторону упала монета при бросании в воздух, содержит количество информации в 1 бит. Сопоставляя формулы (12) и (13) можно найти связь между энтропией (в энтропийных единицах) и информацией (в битах)

$$S (\text{э.е.}) = 2,3 \cdot 10^{-24}. \quad (15)$$

Теперь попытаемся формально оценить количество информации, содержащейся в теле человека, где имеется  $10^{13}$  клеток. С помощью формулы (12) получим величину

$$I = \log_2 (10^{13}!) \sim 10^{13} \log_2 10^{13} \sim 4 \cdot 10^{14} \text{ бит}.$$

Такое количество информации необходимо было бы исходно получить, чтобы осуществить единственно правильное расположение клеток в организме. Этому эквивалентно весьма незначительное снижение энтропии системы на

$$\Delta S = 2,3 \cdot 10^{-24} \cdot 4 \cdot 10^{14} \sim 10^{-9} \text{ э.е.} \sim 4 \cdot 10^{-9} \text{ Дж/К}.$$

Если считать, что в организме осуществляется также уникальный характер расположения аминокислотных остатков в белках и нуклеиновых остатков в ДНК, то общее количество информации, содержащейся в теле человека, составит

$$I = 1,3 \cdot 10^{26} \text{ бит},$$

что эквивалентно небольшому понижению энтропии на  $\Delta S \approx 300 \text{ э.е.} = 1200 \text{ Дж/К}$ . В процессах метаболизма это снижение энтропии легко компенсируется увеличением энтропии при окислении 900 молекул глюкозы. Таким образом, формально сопоставление формул (12) и (13) показывает, что биологические системы не обладают какой-либо повышенной информационной емкостью по сравнению с другими неживыми системами, состоящими из того же числа структурных элементов. Этот вывод на первый взгляд противоречит роли и значению информационных процессов в биологии.

Однако связь между  $I$  и  $S$  в (15) справедлива лишь по отношению к информации о том, какое из всех  $W$  микросостояний реализовано в данный момент. Эта микроинформация, связанная с расположением всех атомов в системе, на самом деле не может быть запомнена и сохранена, поскольку любое из таких микросостояний быстро перейдет в другое

из-за тепловых флуктуаций. А ценность биологической информации определяется не количеством, а прежде всего возможностью ее запоминания, хранения, переработки и дальнейшей передачи для использования в жизнедеятельности организма.

Основное условие восприятия и запоминания информации — способность рецепторной системы переходить вследствие полученной информации в одно из устойчивых состояний, заранее заданных в силу ее организации. Поэтому информационные процессы в организованных системах связаны только с определенными степенями свободы. Сам процесс запоминания информации должен сопровождаться некоторой потерей энергии в рецепторной системе для того, чтобы она могла в ней сохранить достаточное время и не теряться вследствие тепловых флуктуаций. Именно здесь и осуществляется превращение микроинформации, которую система не могла запомнить, в макроинформацию, которую система запоминает, хранит и затем может передать другим акцепторным системам. Как говорят, энтропия есть мера множества незапоминаемых системой микросостояний, а макроинформация — мера множества их состояний, о пребывании в которых система должна помнить.

Информационная емкость в ДНК, например, определяется не только количеством определенных нуклеотидов, а общим числом микросостояний, включающих колебания всех атомов цепочки ДНК. Процесс запоминания информации в ДНК — это фиксация определенного расположения нуклеотидов, которое устойчиво вследствие образующихся химических связей в цепочке. Дальнейшая передача генетической информации осуществляется в результате биохимических процессов, в которых диссипация энергии и образование соответствующих химических устойчивых структур обеспечивают эффективность биологической переработки информации. В целом информационные процессы широко распространены в биологии. На молекулярном уровне они протекают не только при запоминании и переработке генетической информации, но и при

взаимном узнавании макромолекул, обеспечивают специфичность и направленный характер ферментативных реакций, имеют важное значение при взаимодействии клеточных мембран и поверхностей. Физиологические рецепторные процессы, играющие самостоятельную информационную роль в жизнедеятельности организма, также основаны на взаимодействиях макромолекул. Во всех случаях макроинформация возникает исходно в виде конформационных изменений при диссипации части энергии по определенным степеням свободы во взаимодействующих макромолекулах. В результате макроинформация оказывается записанной в виде набора достаточно энергетически глубоких конформационных подсостояний, которые позволяют сохранять эту информацию в течение времени, необходимого для ее дальнейшей переработки. Биологический смысл этой макроинформации реализуется уже в соответствии с особенностями организации биологической системы и конкретными клеточными структурами, на которых разыгрываются дальнейшие процессы, приводящие в итоге к соответствующим физиолого-биохимическим эффектам.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Рубин А.Б. Термодинамика биологических процессов. М., 1984.
2. Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. М., 1979.
3. Блюменфельд Л.А. Информация, термодинамика и конструкция биологических систем // Соросовский Образовательный Журнал. 1997. № 7. С. 88–92.

\* \* \*

Андрей Борисович Рубин, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой биофизики биологического факультета МГУ, член-корреспондент РАН. Область научных интересов: биофизика фотобиологических процессов, перенос электрона в биомембранах, кинетика биологических процессов. Автор и соавтор 11 монографий, более 300 научных статей, учебника по биофизике.