

ЛЕКЦИЯ 2
«ОСНОВЫ БИОТЕРМОДИНАМИКИ»

ВОПРОСЫ:

1. Что изучает термодинамика и ее роль в биологическом познании.
2. Основные понятия о типах термодинамических систем.
3. Формулировка первого закона термодинамики.
4. Теплопродукция живых существ и ее источники, методики измерения.
5. Константа Рубнера.

*«Живая клетка представляет собой сложную систему..., которая в термодинамическом отношении бесконечно **невероятна**...».*
А. Хилл, 1929 г.

Биология является наукой о законах движения организованной живой материи. Многообразие этих форм движения всем очевидно. Следовательно, возникает необходимость рассматривать наиболее фундаментальные основы всех форм движения жизни. Термодинамический взгляд на жизнь в этом плане является весьма плодотворным, особенно для теоретической биологии. Как справедливо отмечает в своей книге "Термодинамика" (Минск, 1968) профессор А. Вейник, термодинамика - наука о состояниях и взаимодействиях - энергодинамика.

Термодинамика - наука о превращении энергии в системах при их взаимодействии. В процессе жизнедеятельности живой организм обменивается энергией и веществом с окружающей средой, следовательно, все процессы жизни связаны с изменением энергетического баланса в системе "Живой организм - среда". Общебиологические закономерности (как-то: онтогенез, филогенез) стали объектами термодинамических исследований. Классическая термодинамика - наука статистическая. Она описывает наиболее вероятный ход процесса в макросистеме. Термодинамика оперирует такими понятиями, как система, а термодинамической системой называется такой материальный объект, который состоит из большего числа частиц. Пространственные параметры системы больше размеров составляющих ее частиц. Существует три типа систем:

1. Изолированная система - не обменивается с окружающей средой ни веществом, ни энергией.
2. Замкнутая система - обменивается с окружающей средой энергией, но не веществом.
3. Открытая система - обменивается с окружающей средой и энергией, и веществом.

С точки зрения термодинамики живой организм относится к открытым системам. Неравновесные стационарные системы очень похожи по своим параметрам на живые организмы. Однако последние удалены от термодинамического равновесия и являются нелинейными системами, этот принцип впервые сформулирован Э. Бауэром в 1935 году в книге "Теоретическая биология".

Любое состояние системы можно описать с помощью термодинамических функций. Термодинамические функции, зависящие от массы или количества микрочастиц в системе, называются экстенсивными, или факторами емкости (объем, энергия, энтропия). Термодинамические параметры, которые не зависят от массы или частиц в системе, называются интенсивными параметрами или факторами потенциала (давление, температура, скорость, изменение энтропии).

Энергия — это мера определенной формы движения материи при ее превращении из одной формы в другую. Энергия отражает способность системы производить работу. Главнейший закон физики — это закон сохранения энергии. Согласно этому закону, энергия не может возникнуть из ничего, а лишь способна превращаться из одной формы в другую.

Энергия является произведением фактора интенсивности на фактор экстенсивности или фактора потенциала на фактор емкости, например:

Механическая энергия (PV)	(P- давление, V- объем);
Электрическая (EI)	(E - напряжение, I - сила тока);
Химическая f (V; S; m ₁ ; m ₂ ...)	(V - объем, S - энтропия, m _i - массы компонентов);
Тепловая (TS)	(T - температура, S-энтропия)

Энтропия S введена в науку немецким ученым Рудольфом Клаузиусом в 1865 году:

$$dQ = TdS \text{ (Дж)}$$

А. Вейник рассматривает энтропию как частный случай термического заряда. Термическому заряду присуща способность распространяться в направлении убывания температуры. Больцман вводит новое понятие энтропии, как меру состояния термодинамической системы:

$$S = k \ln W$$

где: k - постоянная Больцмана; W - термодинамическая вероятность

Число молекул N_A , заключенное в 1 моле вещества, - есть число Авогадро:

$$N_A = 6,023 \times 10^{23} \text{ 1/моль}$$

Постоянная Больцмана есть газовая постоянная, отнесенная к одной молекуле;

$$K = R/N_A, R - \text{константа Ридберга}$$

$$K = 1,38 - 10^{-16} \text{ эрг/град} = 1,38 \times 10^{-23} \text{ Дж/град}$$

Под термодинамическим равновесием надо понимать такое состояние системы, при котором ее способность производить работу равна нулю, из которого она не может выйти без затраты энергии извне. В этом случае энтропия имеет бесконечно большое значение.

РАБОТА, СОВЕРШАЕМАЯ СИСТЕМОЙ, РАВНА РАЗНОСТИ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВОМ ТЕПЛОТЫ, СООБЩАЕМОЙ СИСТЕМЕ, И ИЗМЕНЕНИЕМ ЕЕ ВНУТРЕННЕЙ ЭНЕРГИИ

$$A = G - U, G = U + A$$

где: A - количество совершенной работы; G - количество подведенного тепла; U - изменение внутренней энергии

Этот закон в количественной форме отражает закон сохранения энергии. Под внутренней энергией следует рассматривать сумму всех видов энергии: энергии взаимодействия входящих в систему частиц энергии поступательного и вращательного движения молекул и колебательного движения атомов, энергии молекулярного взаимодействия, внутриядерной энергии и т. д.

Закон гласит, что работа может совершаться за счет изменения внутренней энергии системы или за счет сообщения системе некоторого количества тепла.

У существующих тепловых машин, работающих циклично, КПД определяется по формуле:

$$\text{КПД} = T_1 - T_2/T_1,$$

где: T_1 и T_2 - температура источника тепла и холодильника в абсолютной шкале температур

Предположим, что мышца - тепловая машина, КПД которой равен 30%. Попытаемся определить ее температуру. Для этого находим по шкале температур $T_2(K^\circ)$.

$$T_2(K^\circ) = (25+273)^\circ = 298^\circ$$

Подставив в формулу значение $T_2(K^\circ)$ и КПД мышцы 1/3, получим:

$$T_1 - 298/T_1 = 1/3, \text{ отсюда } T_1 = 447^\circ\text{K или } 174^\circ\text{C}$$

Нереальность такой T_1 температуры не вызывает сомнения, так как денатурация белков наступает при температуре от 40°C до 60°C .

Отсюда следует вывод, что в живом организме работа совершается только за счет изменения внутренней энергии системы. В машинах же любого вида работа производится не за счет изменения состояния структуры составных частей, а благодаря притоку внешней энергии.

Составные части машины служат только для трансформации в работу какого-либо вида энергии, например, химической, тепловой, электрической. Внутреннее состояние частей машины остается практически неизменным, не считая трения, приводящего к изнашиванию. В живых же системах трансформируется в работу собственная биоэнергоструктура. Воспринятая извне энергия питательных веществ при помощи структуры живой материи и ее частей не трансформируется непосредственно в работу, а идет на возобновление поддержания внутреннего неравновесного состояния биоэнергоструктуры и ее составных частей. Следовательно, живые системы не являются рабочими машинами в тривиальном смысле этого слова. Они черпают энергию из собственной структуры. Устойчивость такой системы связана с разнообразием устойчивых неравновесных биоэнергоструктур. Разнообразие биоэнергоструктур обусловлено разнообразием раздражителей (Бауэр, 1935), которые дают запуск рабочим термодинамическим системам.

Напряженность энергетического обмена в эволюционной лестнице резко увеличивается по мере усложнения термодинамических систем. Это наглядно видно на примере роста рубнеровской константы:

$$R = it/m,$$

где: t - продолжительность жизни в днях; m - масса в кг; i - потребление кислорода за 24 часа в кал.

Величина рубнеровской константы в зависимости от высоты эволюционной организации

Вид	t – продолжительность жизни, дни	m – масса, кг	i – потребление O_2 за 24 часа	K
Mollusca Zimnoeus	4 x 365	0,022	0,022	$1,4 \times 10^4 = 1 \times 10^4$
Arthropoda Vertebrata	25 x 365	0,031	0,0317	$4 \times 10^4 = 5,9 \times 10^4$
Лошадь	40 x 365	450	13260	$4,3 \times 10^5$
Овца	12 x 365	70	2856	$1,8 \times 10^5$
Собака	11 x 365	15	1462	$3,9 \times 10^5$
Кошка	9,5 x 365	2,5	204	$2,8 \times 10^5$
Человек	70 x 365	70	2550	$9,3 \times 10^5$

Исходя из данных таблицы, можно полагать, что закономерным в эволюции является увеличение рубнеровской константы, а следовательно, теплопродукции. Теплопродукция косвенным образом отражает степень напряженности обменных процессов в организме.

М.В. Ломоносов первый открыл законы сохранения материи и энергии (количества движения). В 1748 г. он писал: "Все изменения, случающиеся в природе, происходят так, что если что-либо прибавится к чему-нибудь телу присоединяется материи, столько же отнимается от другого; сколько часов я употребляю на сон, столько же отнимаю от бдения и т.д...

Так как этот закон природы всеобщ, то он простирается даже на правила движения, и тело, побуждающее своим толчком другое к движению, столько же теряет своего движения, сколько сообщает другому, движимому им".

Приводя пример о сне и бдении, Ломоносов, очевидно, хотел подчеркнуть всеобщность закона и для биологии.

А. Эйнштейн в общей теории относительности показывает, что энергия, например, лучистая, обладает весомостью. Поэтому луч звезды, проходя около большой массы солнца, притягивается последним.

По Эйнштейну, 1 г массы эквивалентен 9×10^{20} эрг энергии. Эквивалентность массы и энергии выражается уравнением:

$$E = mc^2,$$

где: E - энергия; m - масса; c - скорость света

Жизнедеятельность биосферы определяется энергией, приходящей от Солнца. Зеленые растения усваивают эту энергию в процессе фотосинтеза, а затем она передается сначала травоядным, а от них - плотоядным животным. Такая последовательность передачи массы и энергии называется обычно цепью питания.

Некоторые цепи питания были проанализированы исчерпывающим образом, и их можно описать количественно. Подобное описание удобно проводить с помощью диаграммы потока энергии (например, такой, как приведенная на рис. 1 для экосистемы штата Флорида, изученной экологом Г. Одумом).

Для каждого "ящика" (преобразователя энергии) указано количество энергии на входе, потери энергии в форме тепла и количество энергии, переданной на следующий трофический уровень. Из этой диаграммы нетрудно получить два простых результата, предсказанных термодинамикой.

Во-первых, для системы, находящейся в устойчивом состоянии, количество энергии, поступающей на вход данного "ящика", равно количеству энергии, выходящей из него. Так, количество энергии, потребляемой растительноядными животными за 1 год, составляет 3368 ккал, что в точности равно энергии, которую они отдают: 1478 ккал из нее усваивают низшие хищники, а 1890 ккал теряется в форме тепла в процессе дыхания.

Во-вторых, количество энергии, передаваемой на данный трофический уровень, всегда меньше энергии, полученной предыдущим трофическим уровнем. Например, полное количество энергии, выходящей из него. Так, количество энергии, полученной растениями, составляет 410 000 ккал:

Увеличение массы тканей человека $8,3 \times 10^3$ кал

Продуцировано говядины $1,19 \times 10^6$ кал

Продуцировано люцерны $1,49 \times 10^7$ кал

Энергия, полученная от Солнца $6,3 \times 10^{10}$ кал

Рис. 1. Пример, показывающий возникновение "пирамиды энергий" при передаче энергии от продуцентов к потребителям.

Количество энергии, пригодной к усвоению и использованию, убывает согласно второму закону термодинамики, растительноядные получают 3368 ккал, а на долю верховных хищников приходится уже

всего лишь 21 ккал (в расчете на 1 м² в год). Такая "расточительность" в обращении с энергией, разумеется, согласуется со вторым законом термодинамики, лучше всего ее можно продемонстрировать с помощью "пирамиды энергии", показанной на рис.1. Эта пирамида получена из сопоставления отрезков соответствующей длины количеству энергии, поступающей на данный трофический уровень в единицу времени. Хотя "пирамида энергии" не столь полна, как диаграмма потоков (на ней невозможно указать, например, значения энергии, потребляемой первичными производителями энергии), она все же наглядно отражает действие второго закона термодинамики.

Из диаграммы ясно видно, что верховные плотоядные животные являются редкой "роскошью" природы: для жизнеобеспечения одного верховного хищника требуется огромное количество первичной продукции (а следовательно, большое количество растений). Этот вывод прекрасно подтверждается "пирамидой чисел", где количество особей на каждом трофическом уровне указано отрезком, длина которого пропорциональна численности популяции на этом уровне (рис.2). Пирамида чисел может привести к недоразумению, если не знать, что она отражает не только факт, предсказываемый принципом возрастания энтропии, но и относительные скорости.

Хищники - 1
Телята - 4,5
Люцерна - 2×10^7

Рис. 2. Пирамида чисел для простой цепи питания метаболизма у организмов различных размеров.

Например, скорость обмена веществ у млекопитающих (в расчете на единицу веса) убывает с возрастанием размера; таким образом, небольшие млекопитающие вынуждены очень быстро поедать большие количества пищи. Физиолог К. Шмидт-Нильсен указывает такую скорость обмена веществ, что животному ежедневно приходится съедать пищу, почти равную его собственному весу. Однако полные скорости обмена веществ все же выше у более крупных животных; энергия, необходимая крупному животному, превышает количество, потребляемое двумя животными половинного размера.

Английский физик С. Вильсон недавно подсчитал энергозатраты различных транспортных средств - животных, человека и технических устройств при перемещении одного килограмма на расстояние в 1 км:

	Дж/кг x км
Пчела	54
Вертолет	15
Собака	5
Автомобиль	3,3
Человек	3,1
Лошадь	2,5
Лосось	1,7
Человек на велосипеде	0,6

При перевозке полезного груза велосипед потратит примерно в 50 раз меньше энергии, чем легковой автомобиль. А велосипед даже при малой скорости - 20-25 км/час требует энергии в 2 раза меньше, чем велосипед. С точки зрения экологической целесообразности велосипед имеет явные преимущества. То же можно сказать и о биологической оценке. Велосипед не только сохраняет окружающую среду, но и укрепляет здоровье.

Французский ученый Лавуазье впервые показал, что теплота теплокровных животных получается и поддерживается на постоянном уровне благодаря горению или, вернее, медленному окислению пищевых продуктов внутри организмов кислородом вдыхаемого воздуха.

Дальнейшие калориметрические опыты показали, что человек выделяет тепла ровно столько, сколько он получает его в пищевых продуктах, т.е. приход энергии равен ее расходу. Это можно видеть из приведенных ниже данных (небольшая разница в приходе и расходе энергии относится за счет техники измерения).

Приход	Расход
Питание в сутки	Расход тепла в сутки
56,8 белка-237 калорий	Выделенная теплота – 1374 калорий
137жира – 1307 калорий	Газы выдыхания – 43 калорий
79,9 углеводов – 335 калорий	Моча и кал – 23 калорий
	Испарение через дыхание – 181 калорий
	Испарение через кожу – 227 калорий
	Различные поправки – 11 калорий
Всего: 1879 калорий	Всего: 1859 калорий

Очень важно, какое количество энергии идет на рост и формообразование живой материи, т.е. на синтетические процессы.

Классические опыты Л. Пастера над ростом дрожжей показали, что количество энергии, идущее на формообразование живой материи, различно в зависимости от присутствия или отсутствия кислорода. Если засеять дрожжи на питательной жидкости, налитой тонким слоем, т.е. в соприкосновении с кислородом воздуха, то через 24 часа получается 24 мг дрожжей за счет исчезнувших в жидкости 93 мг сахара. Но при затруднении доступа кислорода воздуха (в закрытом сосуде) только через 3 месяца получается 255 мг дрожжей за счет 45 000 мг сахара, т.е. на 1 мг дрожжей требуется при анаэробном развитии 180 мг сахара - в 45 раз больше. Такая разница зависит от того, что без кислорода сахар превращается в спирт и углекислоту с выделением только 122 калорий на 1 г сахара, а с кислородом получается вода и углекислота с выделением 3750 кал на 1 г сахара. Сами сухие дрожжи дают 4500 калорий на 1 г. При развитии дрожжей без кислорода организм перерабатывает огромное количество сахара.

Список литературы

1. Бауэр Э. Теоретическая биология. М.; Л. 1973
2. Тарусов Б. Н. Биофизика. МГУ, 1967
3. Инюшин В. М. Материалы по биоэнергетике. Алма-Ата, 1975