

ЭНЕРГОДИНАМИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Д.т.н., проф. В.Эткин (ORSID ID 0000-0003-2815-1284)
Институт интегративных исследований (Хайфа, Израиль)

Аннотация

Статья вскрывает неприменимость термодинамики необратимых процессов (ТНП) к проблемам биологической эволюции ввиду того, что принцип возрастания энтропии диктует одностороннюю направленность процессов на установление равновесия. Предложена более общая теория эволюции опирающаяся непосредственно на закон сохранения энергии в неравновесных системах, согласно которой релаксационные процессы в одних степенях свободы биосистем с необходимостью сопровождаются противороложными им процессами в других степенях свободы и совершением в них работы «против равновесия». Вскрывается диалектическое единство процессов эволюции и инволюции, одновременное протекание которых замедляет приближение биосистем к равновесию и увеличивает продолжительность их репродуктивного периода. Усиление роли таких процессов по мере усложнения систем и составляет сущность основного закона их эволюции, снимая вопиющее противоречие термодинамики с теорией биологической эволюции. Обсуждается связь этого закона с дарвиновской и другими теориями эволюции, и делается вывод о его непротиворечивости.

1. Введение.

Несмотря на определённые успехи в изучении процессов эволюции живой и неживой природы с позиций неравновесной термодинамики [1-9], биоэнергетики [10-15] и синергетики [16-20], очевидное противоречие не только классической, но и неравновесной термодинамики характеру биологической эволюции сохраняется. Трактовка 2-го начала как принципа возрастания энтропии навязывает Вселенной «тепловую смерть», а любой ее замкнутой части – деградацию [21]. Попытки считать эволюцию случайным процессом [22], результатом возникновения «порядка» из «хаоса» [19] и тем более «потреблением негэнтропии» [11] не дали удовлетворительных результатов. В «вопиющем» противоречии с принципом «самоненарушимости равновесия» классической термодинамики оказывается и само понятие «самоорганизации» систем, понимаемой как самопроизвольное (не навязанное извне) упорядочивание системы [21]. Несостоятельными оказываются и попытки «объяснить» возникновение антидиссипативных термомеханических, термохимических, термоэлектрических, термомагнитных, термогальваномагнитных и т. п. эффектов как проявлений «синергетизма» - наложения диссипативных процессов [2,3].

Выход может быть найден с позиций более общей теории процессов переноса и преобразования любых форм энергии [23], развитой и дополненной в дальнейшем в монографиях «Термокинетика» [24] и «Энергодинамика» [25]. В отличие от «псевдотермостатики» В. Томсона [25] или «квазитермодинамики» Л. Онсагера [26] эта теория не исключает из рассмотрения какую-либо (необратимую или обратимую) часть изучаемого явления и охватывает весь диапазон реальных процессов – от квазиобратимых до предельно необратимых. Достигается это нахождением движущих сил этих процессов X_i и их скоростей (потоков J_i), непосредственно на основе закона сохранения энергии, обобщённого на системы, далёкие от равновесия.

2. Методологические особенности энергодинамики

Принципиальным отличием энергодинамики от ТНП и других фундаментальных дисциплин является её способность рассматривать неравновесные системы как целое, не дробя их на бесконечное число элементарных объёмов dV , предполагаемых однородными.

Это позволяет сохранить так называемые системообразующие связи, присущие биосистеме в целом, но отсутствующие в отдельных её частях. Именно эти свойства отличают живой организм от простой совокупности органов (подсистем) или элементов массы, образующихся при таком дроблении. Ввиду неизбежного нарушения функций отдельных органов при расчленении организма на элементы объёма попытки восстановить утраченные при этом системообразующие свойства путём нахождения «подходящих интегралов» обречены на неудачу. Осознание этого обстоятельства явилось, по словам А. Пуанкаре, «самым большим потрясением, которое испытала физика со времён И. Ньютона [28].

Другой методологической особенностью энергодинамики является учёт противоположной направленности процессов в различных частях (областях, фазах, компонентах) неравновесной системы, что делает такие процессы необратимыми даже при квазистатическом (бесконечно медленном) их протекании. В этом можно убедиться, выделив в неоднородном объекте исследования подсистемы с объёмами V' и V'' , в пределах которых плотность $\rho_i = d\Theta_i/dV$ любого экстенсивного параметра системы Θ_i (её массы M , числа молей k -х веществ или фаз N_k , энтропии S , заряда Θ_e , компонент импульса \mathbf{P} и его момента \mathbf{L} , и т.п.) больше или меньше средней их величины $\bar{\rho}_i = V^{-1} \int \rho_i dV = \Theta_i/V$. Тогда в силу очевидного равенства $\Theta_i = \int \rho_i dV = \int \rho_i' dV' + \int \rho_i'' dV'' = \int \bar{\rho}_i dV$ имеем:

$$\int (\rho_i' - \bar{\rho}_i) dV' + \int (\rho_i'' - \bar{\rho}_i) dV'' = 0. \quad (1)$$

Отсюда следует, что в неоднородной системе всегда имеются подсистемы (области, фазы, компоненты), в которых это отклонение $\rho_i' - \bar{\rho}_i$ и $\rho_i'' - \bar{\rho}_i$ имеет противоположный знак. Это положение, названное нами «принципом противонаправленности процессов» [24], выражает сущность диалектического закона «единства и борьбы противоположностей».

Ещё одной методологической особенностью энергодинамики является отказ от применения в основаниях теории гипотез, постулатов, модельных представлений и соображений молекулярно-кинетической и статистико-механической теории, в том числе и от гипотезы локального равновесия И. Пригожина, лежащей в основании ТНП. Согласно этой гипотезе, элементы объёма неравновесной в целом системы находятся в локальном равновесии (несмотря на протекание в них диссипативных процессов), так что их состояние может быть описано тем же числом переменных, что и в равновесии (несмотря на появление локальных «термодинамических сил» X_i), и к ним применимы все уравнения классической термодинамики (несмотря на неизбежный переход их в неравенства). Вопреки этой гипотезе в энергодинамике вводятся дополнительные параметры неравновесности исследуемых систем. Необходимость их введения доказывается «принципом определённости», согласно которому число независимых аргументов Θ_i внутренней энергии U как функции состояния системы равно числу протекающих в ней независимых процессов. Этот принцип, доказываемый в энергодинамике «от противного», требует введения дополнительных координат векторных процессов релаксации, вызывающих «перераспределение» экстенсивных параметров Θ_i по объёму системы. Чтобы найти эти координаты, рассмотрим произвольную систему с неоднородной плотностью $\rho_i(\mathbf{r}) = \partial\Theta_i/\partial V$ любого экстенсивного параметра Θ_i , рассматриваемого как количественная мера i -го энергоносителя (рис. 1). Как следует из рисунка, при отклонении ρ_i от средней величины $\bar{\rho}_i(t)$ некоторое количество Θ_i^* энергоносителя Θ_i переносится из одной части системы в другую в направлении,

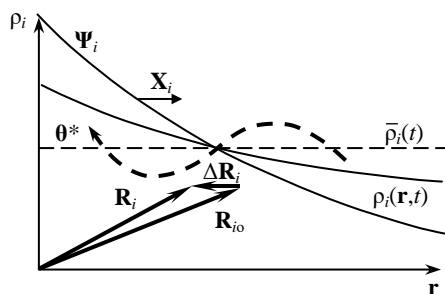


Рис. 1. К образованию момента распределения.

указанном пунктирной стрелкой. Такое «перераспределение» экстенсивной величины Θ_i вызывает смещение центра её величины из первоначального положения $\mathbf{R}_{i0} = \Theta_i^{-1} \int \bar{\rho}_i \mathbf{r} dV$, в

текущее $\mathbf{R}_i = \Theta_i^{-1} \int \rho_i \mathbf{r} dV$. При этом возникает некоторый «момент распределения» \mathbf{Z}_i :

$$\mathbf{Z}_i = \Theta_i \Delta \mathbf{R}_i = \int_V [\rho_i(\mathbf{r}, t) - \bar{\rho}_i(t)] \mathbf{r} dV. \quad (2)$$

с плечом $\Delta \mathbf{R}_i = \mathbf{R}_i - \mathbf{R}_{i0}$, именуемым в энергодинамике «вектором смещения» [25].

Поскольку в однородном состоянии $\Delta \mathbf{R}_i = 0$, состояние неравновесной системы в целом характеризуется в первом приближении удвоенным числом переменных состояния Θ_i и \mathbf{R}_i , т. е. $U = \sum_i U_i(\Theta_i, \mathbf{R}_i)$. В таком случае её полный дифференциал можно представить в виде тождества [25]:

$$dU = \sum_i dU_i \equiv \sum_i \Psi_i d\Theta_i - \sum_i \mathbf{F}_i \cdot d\mathbf{R}_i, \quad (3)$$

где $\Psi_i \equiv (\partial U / \partial \Theta_i)_R$ – усреднённая величина обобщённого потенциала (абсолютной температуры T и давления p , химического μ_k , электрического ϕ , гравитационного ψ_g и др. потенциалов); $\mathbf{F}_i \equiv -(\partial U / \partial \mathbf{R}_i)_\Theta$ – силы в их общезначимом понимании как градиента i -й формы энергии с обратным знаком, удельная величина которых $\mathbf{X}_i = \mathbf{F}_i / \Theta_i$ соответствует понятию термодинамической силы \mathbf{X}_i в её «энергетическом» представлении [29].

Члены 1-й суммы в выражении (3) находятся в условиях постоянства $\Delta \mathbf{R}_i$, т. е. в отсутствие процессов перераспределения. Это означает, что локальные потенциалы ψ_i в таких процессах изменяются в одинаковой мере во всех частях системы (как и в однородных системах). Такого рода изменения состояния напоминает равномерное выпадение осадков на неровную поверхность. Частным их случаем являются равновесные (обратимые) процессы тепломассообмена системы, работа ввода в систему k -х веществ или заряда, её всестороннего сжатия или расширения и т. п. Специфика уравнения (3) состоит при этом в том, что его члены уже не определяют теплоты или работы процесса, как это было в случае обратимых процессов. Напротив, с самого начала признается, что переменные Θ_i являются эмерджентными величинами, т. е. могут изменяться в общем случае как вследствие внешнего энергообмена, так и за счёт внутренних источников при протекании внутренних самопроизвольных процессов. Это находит отражение в уравнениях баланса этих величин, которые аналогичны по смыслу уравнениям баланса энтропии. Такой подход означает отказ от расчёта внешнего энергообмена системы по изменению параметров Θ_i , \mathbf{R}_i , и переход к непосредственному измерению потоков энергоносителя через границы системы $\mathbf{J}_i = \Theta_i v$.

Вторая сумма тождества (3), напротив, обязана своим происхождением пространственной неоднородности исследуемых систем. Её члены также характеризуют элементарную работу того же рода, что и в механике, которая определяется произведением результирующей силы i -го рода \mathbf{F}_i на вызванное ею перемещение $d\mathbf{R}_i$ объекта ее приложения (в данном случае величины Θ_i). Эта работа отлична от тех, что входят в первую сумму (3). Поскольку силы в (3) находятся в условиях постоянства параметров Θ_i , то $\mathbf{F}_i \equiv -\partial U / \partial \mathbf{R}_i = \Theta_i \mathbf{X}_i$, где $\mathbf{X}_i = -\partial U / \partial \mathbf{Z}_i$. Выполняемая силами \mathbf{F}_i или \mathbf{X}_i работа $dW_i = \mathbf{F}_i \cdot d\mathbf{R}_i = \mathbf{X}_i \cdot d\mathbf{Z}_i$ состоит перераспределении энергоносителя Θ_i по объёму системы. Тем самым энергодинамика вводит в рассмотрение новый класс процессов переноса, носящих векторный (направленный, упорядоченный) характер.

В частном случае однородных систем ($\Delta \mathbf{R}_i = 0$) выражение (3) переходит в объединённое уравнение 1-го и 2-го начал классической термодинамики открытых систем в форме соотношения Гиббса [21]:

$$dU = \sum_i \Psi_i d\Theta_i, \quad (4)$$

где $i = 1, 2, \dots, n$ – число независимых энергоносителей системы.

Уникальная особенность энергодинамики состоит при этом в получении множества нетривиальных следствий ещё до её приложения к конкретным системам. Последнее, как известно, требует привлечения условий однозначности, в том знания теплофизических свойств объекта, его уравнений состояния и переноса, граничных условий и т. п. Поэтому следствия, полученные непосредственно из тождества (4), до использования условий однозначности, приобретают статус непреложных истин.

3. Нахождение движущих сил и обобщённых скоростей биологических процессов в энергодинамике

В отличие от существующей линейной ТНП, энергодинамика вводит термодинамические силы X_i и потоки энергоносителя J_i на более общей основе закона сохранения энергии, а не принципа возрастания энтропии. В «квазитермодинамике» Л. Онзагера [27], имеющей дело с процессами релаксации, их скалярные аналоги X_i^* и J_i^* находятся из выражения для скорости возрастания энтропии в адиабатически изолированной системе dS/dt :

$$dS/dt = \sum_i X_i^* J_i^*, \quad (5)$$

где $X_i \equiv \partial S / \partial A_i$ – «термодинамическая сила» как мера отклонения некоторого i -го параметра системы A_i от его равновесного значения A_{i0} ; $J_i \equiv dA_i/dt$ – обобщённая скорость i -го процесса релаксации.

Однако поскольку в равновесной термодинамике параметры A_i заведомо отсутствуют, теория Онзагера представляла собой некий формализм, не имеющий отношения к реальности. Положение изменилось, когда И. Пригожин предложил перейти к исследованию так называемых «стационарных необратимых процессов», в которых параметры X_i и J_i приобретают векторную природу и поддерживаются неизменными с помощью «внешнего принуждения», т. е. совершения над системой работы dW_i «против равновесия». В таком случае параметры X_i и J_i могут быть найдены из дисциплин, оперирующих понятием работы, путём выделения из dS/dt той его части $d_i S/dt$, которая ответственна за «производство энтропии» и численно равна совершаемой над системой работе dW_i/dt . Однако для этого потребовалось составлять громоздкие уравнения баланса энергии, массы, заряда, импульса, энтропии и т. д. с тем, чтобы выделить их необратимую часть процесса, связанную с производством энтропии $d_i S/dt$. Эта наиболее трудоёмкая часть приложения ТНП требовала от пользователя не только незаурядного знания соответствующих фундаментальных дисциплин, но и применения ряда гипотез, поскольку эти дисциплины заведомо ограничивались рассмотрением консервативных (бездиссипативных) систем и не содержали диссипативных членов. Это явилось основной причиной, по которой преподавание ТНП в высшей школе оказалось нереальным.

Совершенно иначе обстоит дело в энергодинамике, где искомые силы X_i и потоки J_i уже содержатся в его основном тождестве (3). При этом устраняется и свойственный ТНП произвол в выборе движущих сил и обобщённых скоростей процессов переноса, а понятие силы и обобщённой скорости процесса становится единым для всех дисциплин. Так, если в первую сумму (3) входит член TdS , характеризующий в объединённом уравнении 1-го и 2-го начал классической термодинамики обратимый теплообмен, то во 2-й сумме (3) появится слагаемое $X_s \cdot J_s$, где $X_s = -\text{grad}T$ – удельная «термодвижущая» сила, $J_s = Sv_s$ – поток энтропии. Аналогичным образом, если в первую сумму (3) входит член $p_i dV$, характеризующий обратимую работу расширения, то во 2-й сумме (3) появится дополнительный член $X_v \cdot J_v$, характеризующий процесс сжатия одних и расширения других частей системы, например, желудочка и предсердия ($X_v = -\text{grad}p$, $J_v = -$ объёмный поток). Точно так же, если в первую сумму (3) входит член $M_k dN_k$, характеризующий обратимый перенос k -го вещества через границы системы, то во 2-й сумме (3) появится слагаемое $X_k \cdot J_k$, характеризующее работу разделения этого вещества в клеточной мембране или в диализаторе ($X_k = -\text{grad}M_k$, $J_k = N_k v_k$ – поток k -го вещества). Подобным же образом могут быть найдены движущие силы в так называемых «сложных» системах, совершающих помимо работы расширения другие виды работ. Так, если в 1-ю сумму (3) включить член $\phi d\Theta_e$, характеризующий обратимую работу ввода электрического заряда Θ_e в область со средним электрическим потенциалом ϕ , то во второй сумме (3) появится член $X_e \cdot J_e$, характеризующий элементарную работу разделения зарядов в клеточной мембране или в гальваническом элементе ($X_e \equiv E = -\text{grad}\phi$ – напряжённость электрического поля, J_e – электрический ток).

Нетрудно заметить, что члены второй суммы (3) могут иметь различный знак в зависимости от того, совершает ли система работу или работа совершается над системой. В этом принципиальное отличие предлагаемого метода от ТНП, в которой члены $X_i \cdot J_i$ всегда положительны (как и «производство энтропии»). Между тем в биосистемах, потребляющих свободную энергию из окружающей среды, $X_i \cdot J_i < 0$, что противоречит (5) и приводит к несуразностям типа «производства негэнтропии». Помимо её устранения, такой подход позволяет энергодинамике исследовать реальные процессы, не исключая из рассмотрения какую-либо (обратимую или необратимую) их составляющую.

Значительное преимущество этого подхода состоит также в том, что при этом отпадает необходимость в составлении громоздких уравнений баланса энергии, массы, заряда, импульса, энтропии и т. д. Немаловажно также, что энергодинамика приобретает способностью отразить на количественном и качественном уровне появление у системы новых (эмерджентных) свойств. Действительно, параметры Z_i отсутствуют в равновесных системах ($\Delta R_i = 0$) и их элементах, и возникают только при отклонении их от однородного состояния. Тем самым энергодинамика отличается учётом не только локальной неравновесности исследуемых систем ($\nabla \psi_i \neq 0$), но и возможностью отразить эволюцию биосистем, состоящую в появлении у них новых свойств. В дальнейшем это позволяет также обосновать диалектическое единство процессов эволюции и инволюции [30]. К тому же единство размерности сил различной природы F_i открывает возможность находить их результирующую $F = \sum_i F_i$, что позволяет в последующем существенно упростить уравнения переноса.

4. Коррекция уравнений «пассивного транспорта» в биосистемах.

В «квазитермодинамике» Л. Онсагера [27], постулируется, что каждый из потоков J_i линейно зависит от всех действующих в системе термодинамических сил X_j ($j=1,2,\dots,n$). Соответствующие уравнения носят название «феноменологических законов Онсагера»:

$$J_i = \sum_j L_{ij} X_j. \quad (6)$$

Здесь L_{ij} – постоянные (не зависящие от X_j) кинетические коэффициенты, называемые феноменологическими и подчиняющиеся так называемым «соотношениям взаимности» Онсагера $L_{ij} = L_{ji}$. Эти соотношения отражают, по его мнению, взаимосвязь потоков J_i , являющуюся причиной возникновения упомянутых выше «побочных» эффектов их «наложения»¹.

Слагаемые (6) согласно (1) имеют один и тот же знак. Это естественно для случая чисто диссипативных процессов, когда суммарная скорость приближения системы к равновесию складывается из скоростей отдельных релаксационных процессов. Между тем известен класс так называемых «сопряжённых» процессов, когда одни из них протекают в направлении к равновесию, в то время как другие, напротив, удаляют её от равновесия. Таковы, например, циклические реакции Белоусова-Жаботинского, именуемые «химическими часами» [31], «активный транспорт» в биосистемах (перенос веществ в область повышенного сродства реакции) [32], «восходящая диффузия» в металлах и сплавах [33], процессы концентрации вещества во Вселенной [30] и т. п. Это означает, что по крайней мере часть сил и потоков имеет противоположный знак, т. е. при протекании какого-либо i -го релаксационного процесса система удаляется от равновесия по другим, j -м степеням свободы. Иными словами, наряду с диссипативными явлениями в таких системах наблюдаются процессы противоположной направленности. К ним относится, в частности, перенос вещества в область с его повышенной концентрацией (так называемая «восходящая диффузия»), явления «самоорганизации» биосистем, процессы структурообразования в

¹ Это мнение ошибочно, поскольку эти потоки определяются в (5) как производные по времени от независимых параметров A_i .

растворах и расплавах, Поскольку же вывести систему из состояния равновесия можно только путем совершения над ней полезной работы, приходится признать, что в биосистемах наряду с внешней работой совершается внутренняя работа против некоторых из сил X_j , не связанная с производством энтропии. Эту специфику систем, совершающих полезную работу, уравнения (6) совершенно не учитывают. Это делает ТНП неприменимой к биосистемам.

Ошибочной оказывается и трактовка в ТНП эффектов наложения разнородных процессов. Действительно, если потоки J_i в ТНП находятся как производные по времени t от независимых параметров A_i , то они также не зависят друг от друга и потому не могут взаимодействовать (налагаться). Особенно очевидно это для стационарных состояний, когда часть из «налагающихся» потоков попросту исчезает, а эффекты «наложения» тем не менее принимают максимальную величину. Это означает, что объяснение разнообразных (термомеханических, термоэлектрических, термохимических, электромагнитных и т. п. эффектов) в ТНП как следствия взаимодействия разнородных потоков, а не суммирования сил, не соответствует существу дела.

Совершенно в ином свете предстают уравнения переноса с позиций энергодинамики. Как и классическая термодинамика, она привлекает какие-либо уравнения (состояния или переноса) извне как своего рода условия однозначности, описывающие свойства конкретных систем. При этом сам по себе математический аппарат термодинамики и энергодинамики, базирующийся на свойствах полного дифференциала ряда функций состояния, не зависит от этих уравнений. Как известно из механики, для каждого независимого процесса переноса существует единственная (результатирующая) сила F_i , порождающая данный процесс и исчезающая с его прекращением [25]. Компоненты этой силы F_{ij} отличаются по своей физической природе, однако в отличие от X_i имеют единую размерность [Н]. Если такая (результатирующая) сила найдена, $L_{ji}X_i = 0$ и законы (6) принимают так называемую «диагональную» форму, подобную уравнениям теплопроводности, электропроводности, диффузии и т. п. и не содержащую перекрёстных членов с $i \neq j$ [34]:

$$J_i = L_{ii} F_i = L_{ii} \sum_j F_{ij}. \quad (7)$$

В этом случае соотношения взаимности Онсагера выполняются тривиально ($L_{ij} = L_{ji} = 0$) и становятся излишними, а с ними – и требование линейности законов (6), необходимое для их выполнения. Это означает, что феноменологические коэффициенты L_{ii} в (7) могут быть произвольными функциями переменных Θ_i и сил F_{ij} , а законы (6) в общем случае – нелинейными. В частности, как показано в [24], законы пассивного транспорта k -х веществ приобретают вид:

$$J_k = L_k X_k = -L_k \nabla \mu_k, \quad (8)$$

где L_k – коэффициенты осмотической диффузии k -го вещества, зависящие от полей температуры, давления и концентрации всех независимых компонентов системы; $\Delta \mu_k$ – перепад химического потенциала на мембране. Между тем в законах диффузии, предложенных самим Озагером, фигурирует сумма $\nabla \mu_k$, как и в (5) [27]. При диагональной форме законов (7,8) их нелинейность, связанная с непостоянством коэффициентов L_k , уже не препятствует нахождению эффектов наложения. Покажем это на примере биологической мембраны, проницаемой для k -го вещества. Раскрывая выражение полного дифференциала химического потенциала μ_k как функции температуры, давления и концентраций всех j -х независимых компонентов системы ($j=2,3,\dots,K$), имеем:

$$d\mu_k = (\partial\mu_k/\partial T) dT + (\partial\mu_k/\partial p) dp + \sum_j (\partial\mu_k/\partial c_j) dc_j. \quad (9)$$

Это означает, что уравнение переноса (6) для прерывных сред в их развёрнутой форме имеет вид:

$$J_k = -L_k [(\partial\mu_k/\partial T) \Delta T + (\partial\mu_k/\partial p) \Delta p + \sum_j (\partial\mu_k/\partial c_j) \Delta c_j], \quad (10)$$

где ΔT , Δp , Δc_j – перепады температуры, давления и концентрации j -х веществ на мембране. Слагаемые этого выражения представляют собой компоненты результирующей силы $X_k = -\Delta\mu_k$, первая из которых ответственна за явление термодиффузии (перенос вещества за счет разности температуры), вторая – за явление бародиффузии (перенос вещества за счет разности давлений), а третья – за явление обычной (концентрационной) диффузии. Взаимная компенсация этих компонент результирующей силы ($X_k = 0$) и является причиной наступления стационарного состояния, которое было бы правильнее назвать состоянием «частичного равновесия». При этом и сами стационарные эффекты типа $\Delta T/\Delta p$, $\Delta T/\Delta c_j$ и $\Delta p/\Delta c_j$ получают в энергодинамике как результат «наложения» разнородных сил, а не потоков.

В частности, из (10) при $J_k = 0$ непосредственно следует известное выражение для стационарного эффекта возникновения так называемого осмотического давления Δp в бинарной изотермической системе (первый компонент – растворитель):

$$(\Delta p/\Delta c_2)_{cm} = -(\partial\mu_1/\partial c_2)/(\partial\mu_1/\partial p), \quad (11)$$

Здесь Δc_2 – стационарная разность концентрации растворенного вещества по обе стороны биологической мембраны.

Это позволило предложить метод исследования эффектов наложения в нелинейных системах [23], который открывает возможность изучения кинетики процессов в биосистемах, далеких от равновесия.

5. Установление взаимосвязи химических реакций с процессами метаболизма.

При приложении ТНП к явлениям различного тензорного ранга и вида выяснилось, что в соответствии с принципом Кюри (устанавливающим условия сохранения связей при преобразованиях координат) обобщенная скорость какого-либо процесса в уравнениях типа (1) может зависеть лишь от термодинамических сил того же (или четного) тензорного ранга [1,2]. Это означало, что химические реакции, описываемые в ТНП членами $\sum_r A_r d\xi_r$ (где A_r – стандартное химическое сродство r -й химической реакции, ξ_r – степень ее полноты), т. е. как скалярные процессы, не могут взаимодействовать с процессами метаболизма (обмена веществ), имеющими векторную природу. Возникло явное противоречие ТНП с биологией, для которой именно такое взаимодействие играет решающую роль в процессах жизнедеятельности биосистем. Для разрешения этого противоречия И. Пригожиным была выдвинута теория «стационарного сопряжения», в которой факт наличия активного транспорта веществ через биологические мембраны вследствие протекания на них химических реакций объяснялся спецификой стационарных состояний с присущими им соотношениями между расходами отдельных реагентов. Однако при этом оставалось неясным, почему упомянутая взаимосвязь химических реакций с процессами метаболизма сохранялась и в нестационарных режимах. Ответ на этот вопрос дает основное тождество энергодинамики в форме (4). Если в его первой сумме появляется член $\sum_r A_r d\xi_r$, описывающий r -е скалярные химические реакции в гомогенных средах, то во второй сумме (4) появятся дополнительные слагаемые векторной природы $\sum_r X_r \cdot J_r$, описывающие те же реакции, но осуществляемые в потоке (в проточных реакторах, ящиках Вант-Гоффа, клеточных реакторах и т.п.), где $X_r = -\text{grad}(A_r \xi_r)$; $A_r \xi_r$ – локальное значение химического сродства r -й химической реакции в данном сечении проточного реактора; J_r – поток реагентов, участвующих в ней. Действительно, для установившихся реакций член $\sum_r A_r d\xi_r$ можно представить в виде $\sum_r [\partial(A_r \xi_r)/\partial R_m] dR_m = \sum_r F_r \cdot dR_m$, где $F_r = \text{grad}(A_r \xi_r)$ – локальное значение движущей силы r -й поточной химической реакции; R_m – координата «фронта реакции» в поточном реакторе. В таком случае законы активного транспорта веществ в мембранах принимают вид:

$$J_m = -L_m \sum_r \nabla(A_r \xi_r), \quad (12)$$

где $J_m = \sum_k N_k dR_m/dt$ – поток химически реагирующих веществ через биологическую мембрану. Таким образом, в условиях пространственного разделения реагентов (как в ящике Вант-Гоффа) химические реакции приобретают направленный (векторный) характер, что и обуславливает их взаимодействие с процессами метаболизма в полном соответствии с принципом Кюри. В отсутствие переноса реагентов в поле межмолекулярных сил химические реакции неизбежно приобретают диссипативный характер, что и учитывается в ТНП отнесением члена $\sum_r A_r d\xi_r$ целиком к источникам тепла. Так снимается одно из основных противоречий ТНП с биоэнергетикой [24].

6. Критерии эволюции и инволюции биологических систем

В классической и неравновесной термодинамике отсутствуют параметры или функции состояния, которые могли бы явиться достаточно общими и строгими критериями развития (онтогенеза) и эволюции (филогенеза) биосистем. Энтропия S для этой цели не применима, поскольку в биосистемах, обменивающихся энергией и веществом с окружающей средой, она может изменяться вследствие теплообмена или массообмена и, напротив, оставаться неизменной, если удаление системы от равновесия или приближение к нему обусловлено совершением полезной работы.

Что же касается известных термодинамических потенциалов типа свободной энергии Гиббса G или Гельмгольца F , то они определены, строго говоря, только для закрытых однородных систем и не применимы в граничных условиях, задаваемых потоками вещества [27]. Не может служить мерой упорядоченности биосистемы и ее эксергия (техническая работоспособность) расширенных систем [35], поскольку она зависит от энергии, поступающей извне в процессе совершения работы, а также от параметров окружающей среды, и не является функцией состояния таких систем.

Так называемое «производство» энтропии dS/dt (скорость ее возрастания вследствие необратимости) также не отвечает этим требованиям, поскольку этот показатель имеет минимум только для стационарных состояний линейных систем, и то лишь вблизи равновесия [36]. Выход из положения вновь подсказывает энергодинамика.

Обратим внимание на второе слагаемое (3), которое определяет алгебраическую сумму всех видов работ (внешних и внутренних, полезных и диссипативных, механических и немеханических), которые может совершить исследуемая открытая система с произвольным числом неравновесных степеней свободы $i = 1, 2, \dots, n$. Эта сумма характеризует превратимую (неравновесную) часть внутренней энергии пространственно неоднородной системы, названную нами ранее «инергией» I (в противовес равновесной, неработоспособной части энергии $U - I$, названной нами вслед за З. Рантом (1955) «анергией»²). Инергия I как неравновесная (упорядоченная) часть внутренней энергии U является функцией исключительно параметров пространственной неоднородности Z_i или ΔR_i . Согласно (4), однородная система ($R_i = 0$) не может совершать ни внешней, ни внутренней работы, поскольку $dW = \sum_i F_i \cdot dR_i = 0$. Это означает, что мерой работоспособности системы является именно инергия I как упорядоченная часть энергии системы. Это позволяет использовать её изменение как весьма общий критерий инволюции системы, т. е. её деградации по мере приближения к состоянию равновесия, где $I = 0$:

$$dI = -\sum_i F_i \cdot dR_i \leq 0. \quad (13)$$

Здесь знак $<$ относится к процессам релаксации системы; знак равенства - к состоянию равновесия.

Напротив, возрастание инергии системы I вследствие удаления её от равновесия под действием внешней работы может служить критерием её эволюции:

² Понятия *инергии* и *анергии* понадобились в связи с тем, что кинетическая и потенциальная энергии являются составляющими внешней, а не внутренней энергии системы, что так или иначе требует усложнения этих терминов и может внести дополнительную путаницу.

$$dI = -\sum_i F_i \cdot d\mathbf{R}_i > 0. \quad (14)$$

Согласно (3), параметры $\Delta\mathbf{R}_i$ могут быть найдены непосредственно по известным полям плотности соответствующего энергоносителя Θ_i , а по ним определены и другие параметры неравновесности $\mathbf{Z}_i = \Theta_i \Delta\mathbf{R}_i$ и $\mathbf{X}_i = -\partial U / \partial \mathbf{Z}_i$. Все три этих параметра могут служить неэнтропийными критериями эволюции системы [36]. Преимущество этих критериев перед энтропией состоит в том, что они способны отразить эволюцию системы по каждой из присущих ей степени свободы (механической, термической, барической, химической, электрической и т. п.), и не только приближение её к равновесию, но и удаление от него:

$$d\mathbf{X}_i, d\mathbf{Z}_i, d\mathbf{R}_i < 0 \text{ (инволюция)}, \quad (15)$$

$$d\mathbf{X}_i, d\mathbf{Z}_i, d\mathbf{R}_i > 0 \text{ (эволюция)}. \quad (16)$$

Это позволяет обнаружить противоположную направленность процессов не только в разных степенях свободы системы, но и в ее различных частях (областях, фазах и компонентах) системы. Поскольку в изолированных системах все процессы самопроизвольны, такой анализ делает осмысленным понятие *самоорганизации* отдельных степеней свободы системы, что не противоречит термодинамике ввиду отсутствия таковой для изолированной системы в целом.

8. Описание процессов преобразования энергии в биосистемах.

Специфика процессов преобразования энергии в биосистемах состоит в появлении дополнительных взаимосвязей между скоростями разнородных процессов и потоками \mathbf{J}_i и \mathbf{J}_j преобразуемой и преобразованной форм энергии. Наличие такой связи легко обнаружить на основе закона сохранения энергии в форме (4), из которой следует, что при полном преобразовании i -й формы энергии в j -ю

$$\mathbf{X}_i \cdot \mathbf{J}_i = -\mathbf{X}_j \cdot \mathbf{J}_j. \quad (17)$$

Указанная взаимосвязь отражается дифференциальными соотношениями взаимности, которые для процессов преобразования энергии носят неизменно антисимметричный характер [15]:

$$\partial J_i / \partial X_j = -\partial J_j / \partial X_i. \quad (18)$$

Такой (антисимметричный) характер соотношений взаимности обусловлен различным знаком работы, совершаемой силами \mathbf{X}_i и \mathbf{X}_j и не зависит, как показано в [12], от принадлежности этих сил к чётным или нечётным функциям времени. В частном случае линейных систем соотношения (12) переходят в условия антисимметрии Казимира $L_{ij} = -L_{ji}$ [1,2]. Это означает, что в линейном приближении феноменологические законы преобразования энергии принимают вид:

$$\mathbf{J}_i = L_{ij} \mathbf{X}_i - L_{ij} \mathbf{X}_j. \quad (19)$$

$$\mathbf{J}_j = L_{ji} \mathbf{X}_i - L_{ji} \mathbf{X}_j. \quad (20)$$

В отличие от (6), эти законы отражают уменьшение потока первичного энергоносителя \mathbf{J}_i по мере возрастания преодолеваемой силы \mathbf{X}_j и приближения к режиму «холостого хода». Поэтому именно эти уравнения, а не постулированные Л. Онсагером соотношения (6) следовало бы называть феноменологическими (т. е. основанными на опыте) законами.

Рассмотрим в качестве примера элемент мышцы – фибриллу, обладающую способностью сокращаться при запуске химической реакции, т. е. преобразующую химическую энергию в механическую. В соответствии с этим примем за поток первичного энергоносителя \mathbf{J}_i поток веществ \mathbf{J}_r , участвующих в данной химической реакции, а за второй поток \mathbf{J}_j – скорость сокращения мышцы. Каждый из этих потоков в соответствии с (19) и (20) зависит от обеих сил, в качестве первой из которых \mathbf{X}_i в данном случае выступает отрицательный градиент химического сродства реакции – $\text{grad}(A_r \xi_r)$, а в качестве другой – сила сокращения фибриллы \mathbf{X}_j . Заметим, что в случае, когда химическая реакция идёт до конца

($\xi_r = 1$), сила X_i численно равна стандартному средству химической реакции A_r . Поскольку же химические реакции принято описывать как скалярные, в дальнейшем будем оперировать модулями сил и потоков.

Законы (19) и (20) удобнее представить в безразмерной форме, не содержащей феноменологических коэффициентов. Для примера рассмотрим режим так называемого «изометрического сокращения мышцы» когда $J_j = 0$, а также «ненагруженного сокращения мышцы», когда $X_j = 0$. Выражая X_{j0} и J_{jk} через феноменологические коэффициенты (в предположении их постоянства), находим в условиях постоянства сил X_i :

$$X_j/X_{j0} + J_j/J_{jk} = 1. \quad (21)$$

Для подтверждения применимости этих уравнений к биологическим системам воспользуемся экспериментально найденными кинетическими уравнениями Хилла, которые довольно точно описывает характеристики мышц, взятых у различных видов животных [5]. Построенные на их основе нагрузочные характеристики мускульных движителей приведены на рисунке 2.

Кривые 1, 2, 3, 4 на этом рисунке соответствуют различной степени нелинейности кинетических уравнений Хилла. Эта нелинейность объясняется обычно взаимосвязью скоростей обеих процессов (потоков J_j и J_{jk}) [4]. В линейных системах зависимость X_j/X_{j0} от J_j/J_{jk} в линейных системах выражается прямой линией, пересекающей оси ординат при $J_j/J_{jk} = 1$ и $X_j/X_{j0} = 1$ (кривая 1). Нетрудно заметить, что именно такой характер следует и из кинетических законов (15). Следовательно, работа мышцы и её элемента – фибриллы подчиняется универсальным законам энергодинамики, а режимы изометрического сокращения мышцы и её ненагруженного сокращения аналогичны режимам короткого замыкания и холостого хода и двигателя или сварочного трансформатора.

Тем самым вскрывается единство законов преобразования энергии в технических и биологических системах, что позволяет переносить результаты исследований одних из них на другие. При этом обнаруживается еще одна причина неприменимости ТНП к биологическим преобразователям энергии. Она состоит в том, что при нахождении сил и потоков на основе выражения (1) ТНП возникает не свойственное реальным преобразователям энергии ограничение величины их относительного КПД (менее 30%) [37]. Указанное ограничение, однако, отсутствует в случае антисимметричных соотношений взаимности. Тем самым еще раз подтверждается недопустимость формального переноса известных положений теории необратимых процессов на системы, совершающие полезную работу.

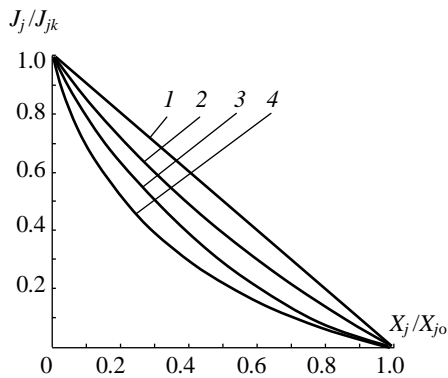


Рисунок 2. Нагрузочная характеристика мускульного движителя.

Независимость уравнения (21) от структуры и размеров фибрилл позволяет заложить теории подобия мускульных движителей, подобную таковой для энергетических установок [37]. Эта теория позволяет сформировать ряд безразмерных критериев подобия таких систем. Один из них, — «критерий конструктивности» $\Phi = R_{ij}R_{ji}/R_{ii}R_{jj}$, аналогичен соотношению реактивных и активных сопротивлений, известному в радиотехнике как добротность контура, и совпадает (с точностью до температурного множителя) с «коэффициентом добротности» Φ , введённым А. Иоффе в качестве обобщающей характеристики термоэлектрических генераторов (ТЭГ). Его значение колеблется от нуля до бесконечности ($0 < \Phi < \infty$), возрастая с уменьшением «активных» сопротивлений (со стороны сил рассеяния) R_{ii} и R_{jj} и увеличением «реактивных» сопротивлений R_{ji} (со стороны полезной нагрузки). Подобно термическим сопротивлениям в теории теплообмена, эти сопротивления зависят от свойств мышечных тканей и их сечения, состава и т. п.

Другой безразмерный критерий $B = J_j/J_{jk} = 1 - X_j/X_{j0}$, названный «относительной нагрузкой», составлен из граничных условий, задаваемых значением сил X_j , X_{j0} или пото-

ков J_j, J_{jk} . Он изменяется от нуля в режиме «холостого хода» («ненагруженного сокращения мышцы») до единицы в режиме «короткого замыкания» ($X_j = 0$). Используя эти критерии, выражению (23) можно придать вид *критериального уравнения процесса энергопреобразования*:

$$\eta_N = (1 - B) / (1 + 1/B\Phi). \quad (22)$$

Здесь $\eta_N = N_j/N_i$ – КПД процесса, выражаемый отношением выходной N_j и входной N_i мощности, и потому названный нами *мощностным*. Он обобщает понятие относительного КПД η_{oi} в классической термодинамике. Этот КПД дополняет известное понятие учётом кинетики процесса преобразования энергии и потому наиболее полно отражает совершенство преобразователя, т. е. степень реализации им тех возможностей, которые предоставляет природа.

Критериальное уравнение (22) позволяет построить универсальную нагрузочную характеристику, выражающую зависимость этого КПД η_N от мощности N_j и нагрузки B , а также совершенства преобразователя энергии (рисунок. 3) [37]. Сплошными линиями на нем

показана зависимость КПД η_N от критерия нагрузки B при различных значениях критерия добротности Φ , а штрихпунктирной линией – зависимость от нагрузки ее выходной мощности N_j . Как следует из рисунка, КПД любой ЭУ обращается в нуль дважды: на «холостом ходу» ($B = 0$) и в режиме «короткого замыкания» ($B = 1$). При этом нагрузки, соответствующие максимальным КПД и максимальной мощности, расходятся тем ощутимее, чем совершеннее мускульный движитель. В отсутствие любых потерь энергии (от трения, выделения тепла, всевозможных «утечек» реагентов, потерь на холостом ходу установки и т. п., т. е. при $\Phi = \infty$) мощностной КПД установки линейно возрастает с уменьшением нагрузки, и при $B \rightarrow 0$ достигает, как и следовало ожидать, единицы. Этот случай соответствует идеальной машине Карно, обладающей наивысшей термодинамической эффективностью. Однако мощность преобразователя в таком режиме приближается к нулю. Это свидетельствует о существовании оптимального с точки зрения КПД. Режима, аналогичного номинальному режиму энергоустановки. Универсальные характеристики облегчают поиск такого компромисса. Тем самым делается ещё один шаг на пути приближения результатов теоретического анализа преобразователя к действительности.

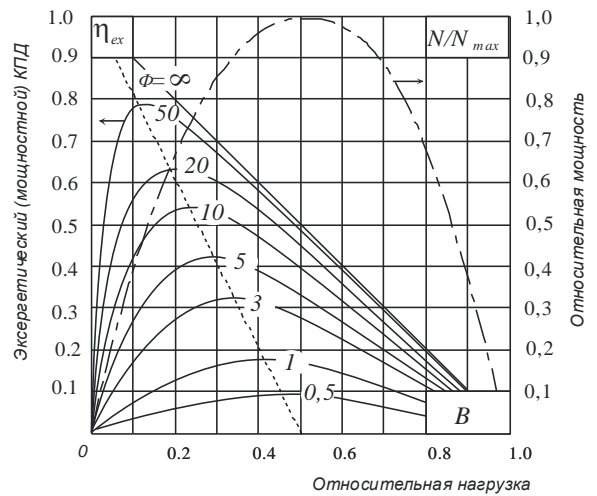


Рис. 4. Универсальная нагрузочная характеристика преобразователя

9. «Принцип выживания» как основной закон эволюции биосистем

Приложим основное тождество энергодинамики (3) к процессам эволюции биосистем. Введение в него недостающих параметров неравновесности X_i и ΔR_i позволяет получить для них целый ряд нетривиальных следствий [38]. Одним из них является вывод, что после изоляции неравновесной системы ($dU/dt = 0$) в ней ещё определённое время протекают процессы взаимопревращения энергии, подчиняющиеся условию

$$\sum_i X_i \cdot J_i = 0. \quad (23)$$

Учтём теперь, что изменение любого параметра Z_i может быть вызвано не только релаксацией i -й степени свободы, но и совершением внешней W_i^e и внутренней W_i^u работы силами F_i и X_i . Это обстоятельство может быть выражено уравнениями баланса величины Z_i , сходными с уравнениями баланса энтропии, предложенным И. Пригожиным:

$$dZ_i = d_e Z_i + d_u Z_i + d_r Z_i, \quad (24)$$

где $d_e Z_i = dW_i^e/X_i$; $d_u Z_i = dW_i^u/X_i$; $d_r Z_i = dW_i^r/X_i < 0$ – составляющие полного изменения параметра Z_i , вызванное совершением соответственно внешней W_i^e , внутренней W_i^u и диссипативной W_i^r работы.

Соответственно этому и поток $J_i = dZ_i/dt$ как обобщённая скорость любого i -го процесса включает в себя внешнюю J_i^e , обратимую внутреннюю J_i^u и диссипативную внутреннюю J_i^r составляющие:

$$J_i = d_e Z_i/dt + d_u Z_i/dt + d_r Z_i/dt = J_i^e + J_i^u + J_i^r \quad (25)$$

В таком случае условие (24) принимает в изолированных системах ($J_i^e = 0$) вид:

$$\sum_i X_i \cdot (J_i^u + J_i^r) = 0. \quad (26)$$

Согласно этому выражению, до тех пор, пока в системе протекают релаксационные процессы ($J_i^r \neq 0$), в ней будут протекать и противоположно направленные (антидиссипативные) процессы совершения внутренней работы «против равновесия». В энергодинамике это положение именуется «принципом противонаправленности» неравновесных процессов, который можно рассматривать как математическое выражение закона «единства и борьбы противоположностей» в диалектике [39].

В данном случае этот принцип означает, что приближение к равновесию одних степеней свободы системы ($X_i \cdot J_i > 0$) сопровождается удалением от него других, j -х степеней свободы ($X_j \cdot J_j < 0$). Отсюда следует единство процессов эволюции (усложнения) и инволюции (деградации) неравновесных систем. В отличие от классической термодинамики, которая ничего не может сказать о скорости приближения биосистемы к равновесию, энергодинамика позволяет поставить вопрос о скорости приближения системы к состоянию равновесия и о влиянии сложности биосистемы и её удалённости от состояния равновесия на продолжительность её жизни. Согласно (4), в сопоставимых условиях скорость релаксации системы, предписываемой 2-м началом термодинамики, зависит от скорости обратимых процессов J_i^u , с необходимостью возникающих в ней в силу принципа противонаправленности неравновесных процессов. В таком случае вызывает несомненный интерес сравнить скорость приближения к равновесию двух произвольных биосистем различной сложности (с разным числом степеней свободы).

Если в произвольной системе «заморозить» каким-либо образом химические или любые другие процессы, связанные с совершением обратимой внутренней работы W^u (т. е. устремить J_i^u к нулю), то скорость приближения ее к равновесию станет равной

$$dI/dt = - \sum_i X_i \cdot J_i^r. \quad (27)$$

Сравнивая (23) и (26), находим, что их отношение определяется выражением:

$$dU/dI = 1 + \sum_i X_i \cdot J_i^u / \sum_i X_i \cdot J_i^r. \quad (28)$$

Нетрудно видеть, что это соотношение может быть как больше, так и меньше единицы в зависимости от знака суммы $\sum_i X_i \cdot J_i^u$, поскольку $\sum_i X_i \cdot J_i^r$ всегда положительна. Если $\sum_i X_i \cdot J_i^u < 0$, т. е. в системе имеет место работа «против равновесия» (и сил X_i), то скорость приближения такой системы к равновесию уменьшается в сравнении с системой, где такие процессы отсутствуют:

$$dU/dI = 1 - \sum_i X_i \cdot J_i^u / \sum_i X_i \cdot J_i^r, \quad (29)$$

и может стать равной нулю, когда работа «против равновесия» $\sum_i X_i \cdot J_i^u$ станет равной работе диссипативного характера $\sum_i X_i \cdot J_i^r$. Этот случай соответствует наступлению стационарного состояния. К числу макропроцессов, в которых осуществляются такие противонаправленные изменения состояния, относится так называемый «активный транспорт» веществ, который приводит к накоплению в соответствующих органах реагентов с относительно высокой энергией Гиббса. Таковы же уже упоминавшиеся процессы «восходящей диффузии» в сплавах, а также так называемые «сопряженные химические реакции». Некоторые из них, подобно циклическим реакциям Белоусова-Жаботинского («химиче-

ским часам») или процесса кругооборота вещества во Вселенной, могут продолжаться неограниченно долго. Все процессы такого рода требуют определенной организации системы и потому возникают лишь на определенной стадии их эволюции. От их интенсивности зависит и продолжительность жизни биосистем, а также их репродуктивного периода, что влияет на эволюцию всей последующей популяции этого вида биоорганизмов.

Здесь и кроется ключ к пониманию общей направленности эволюции биологической системы, понимаемой как переход от простого к сложному. Такая направленность эволюции не является чем-то, навязанным «высшим разумом» или дарвиновской «борьбой за существование» – она является следствием чисто физических причин, отражённых в энергодинамическом принципе «противонаправленности» неравновесных процессов. Таковы любые процессы, ведущие к упорядочиванию системы, приобретению ею новых свойств (увеличению числа степеней свободы), усложнению структуры и т. п.

Вместе с тем «отсрочка» наступления в биосистемах равновесия, достигаемая за счет протекания в них обратимых процессов, настолько близка дарвиновской идее «борьбы за существование», что её можно для наглядности также назвать «принципом выживания». Этот принцип можно сформулировать кратко в виде утверждения: *«Эволюционные процессы, протекающие в биологических системах, направлены в сторону увеличения продолжительности их жизни»*. Данное положение является настолько общим, что его можно считать *основным законом биологической эволюции*.

Этот закон отнюдь не противоречит классической термодинамике и ее 2-му началу, что снимает отмеченное И. Пригожиным их «вопиющее противоречие». Вместе с тем он развенчивает миф о «возникновении порядка из хаоса» [20], поскольку становится ясным, что поддержание «порядка» требует затраты работы, отсутствие которой в изолированных системах неизбежно сопровождается уменьшением их упорядоченной энергии. Иными словами, «порядок» в какой-либо части системы (подсистеме) возникает не из хаоса, а за счёт более высокого порядка в других частях системы или в окружающих нас силовых полях. Для биологически систем таковыми являются поля излучений, флора и фауна, обладающие упорядоченными формами энергии. Это коренным образом изменяет наше мировоззрение.

10. Обсуждение результатов.

Покажем теперь, что известная «триада» дарвиновского учения об эволюции [] – *приспособляемость, изменчивость и наследственность* – являются следствием сформулированного выше энергодинамического закона эволюции. Рассматривая биологические объекты как неравновесные системы, погруженные в неравновесную окружающую среду, энергодинамика углубляет наши представления о равновесии. Одно дело, когда и система, и окружающая среда однородны (т. е. в них отсутствуют как дальнедействующие, так и близкодействующие силовые поля). Тогда их равновесие соответствует прекращению процессов как в окружающей среде, так и в системе. Условием такого внешнего равновесия является равенство соответствующего потенциала (температуры, давления, химического, электрического и т. п. потенциалов) во всех частях системы и окружающей среды. Результирующие каких-либо сил X_i в этом случае равны нулю, что соответствует *бездействию*. Именно с таким видом внешнего равновесия имеет дело классическая термодинамика. Однако классической термодинамике было чуждо понятие силы. Поэтому она извратила смысл понятия равновесия как равнодействия сил, подменив его бездействием (отсутствием каких-либо процессов).

Иного рода состояние наступает, когда и система, и окружающая среда неоднородны и термодинамические силы X_i в них отличны от нуля. Тогда внешнее равновесие означает их *равнодействие*, что отнюдь не исключает протекания в системе и в окружающей среде внутренних процессов. Таким образом, внешнее равновесие отнюдь не означает наличия полного (внешнего и внутреннего) равновесия. Именно с таким случаем имеет

дело термодинамика биологических и экологических процессов. Процессы установления равновесия такого рода адиабатичны и потому не подчиняются энтропийным критериям эволюции и равновесия. Между тем именно эти процессы ответственны за эволюцию биологических систем в направлении установления равновесия между ними и окружающей средой. Это и есть дарвиновская *приспособляемость* в ее энергодинамическом понимании. В ходе таких процессов происходит приобретение организмом новых свойств (новых степеней свободы), которые отсутствовали у него в состоянии внутреннего равновесия. Отсутствие равновесия с окружающей средой проявляется в наличии термодинамических сил X_i , порождающих изменение состояния как системы, так и окружающей её среды. Такова термодинамическая причина *изменчивости* организмов. Результатом этого процесса является равенство сил X_i в системе и окружающей среде, а не их внутреннее равновесие. Стремление к такому равновесию отнюдь не лишает биосистему способности к совершенной полезной внешней работе и к внутренним взаимопревращениям энергии.

Как следует из принципа выживания, частичное равновесие удлиняет время пребывания системы в неравновесном состоянии. Тогда при наличии неизбежных мутаций наследственного кода увеличивается степень их вероятности. Таким образом, лучше «приспособленные» индивиды приобретают преимущество и в передаче генной информации. Такова *энергодинамическая природа* наследственности. Характерно, что все три названные основные положения дарвиновского учения об эволюции оказываются следствием единого критерия «выживаемости» – минимума скорости приближения системы к равновесию.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что предложенный подход позволяет уточнить ряд положений существующих теорий эволюции. Так, в «синтетической теории эволюции», называемой часто «неодарвинизмом», «принцип выживаемости» меняет причинно-следственные отношения: естественный отбор закрепляет лишь последствия генных мутаций, которые соответствуют лучшей адаптации организмов к окружающей среде, а не те благоприобретенные признаки, которые организм приобретает в онтогенезе.

В «теории нейтральности» эволюции (Л. Блюменфельд, 1977) энергодинамика может объяснить механизм элиминации (сохранения случайных генетических изменений), поскольку с позиций «принципа выживания» вероятность этого процесса увеличивается с удлинением срока существования лучше приспособленного (более близкого ко внешнему равновесию) индивида. В теории «скачкообразной эволюции» («пунктуализме») энергодинамика способна объяснить скачкообразное возрастание скорости изменения генов, поскольку она признает неизбежность «бифуркации» (ветвления траекторий процесса) по мере удаления от равновесия. В теории «молекулярной эволюции» энергодинамика способна объяснить изменение состава живых организмов в онтогенезе, поскольку естественное старение сопровождается уменьшением их удельной инергии. Таким образом, энергодинамика может послужить пробным камнем любой из эволюционных теорий.

6. Заключение

1. Причиной «вопиющего противоречия» равновесной термодинамики и теории биологической эволюции является отсутствие в ее уравнениях времени как физического параметра и её неспособность учитывать кинетику реальных процессов. Это противоречие сохраняется и в теории необратимых процессов, исключившей из рассмотрения обратимую часть таких процессов.

2. Описание состояния неравновесных систем требует введения интенсивных X_i и экстенсивных Z_i параметров пространственной неоднородности, характеризующих их отклонение от равновесия. Эти параметры обладают рядом преимуществ перед энтропией, отражая приближение к равновесию и удаление от него как системы в целом, так и по каждой присущей ей степени свободы в отдельности.

3. Введение в термодинамику указанных параметров пространственной неоднородности обнаруживает протекание в неравновесных системах обратимых процессов перерас-

пределения энергоносителей по объёму системы и их противоположную направленность, отражающую диалектическое единство противоположностей.

4. Применение этих параметров X_i , Z_i и R_i в качестве критериев их эволюции и инволюции обнаруживает неизбежность одновременного протекания этих процессов в разных частях (областях, фазах и компонентах) неравновесной системы и взаимопревращение энергии в них, сопровождающееся не только ее релаксацией, но и совершением работы «против равновесия».

5. Процессы совершения внешней и внутренней работы в мышечных тканях живых организмов подчиняются тем же закономерностям, что и процессы преобразования энергии в различных тепловых и нетепловых машинах. Это позволяет создать теорию подобия мускульных преобразователей энергии, облегчающую выбор оптимальных режимов их деятельности.

6. Протекание в биологических системах противоположно направленных процессов замедляет приближение их к равновесию и позволяет сформулировать «принцип их выживания», согласно которому их самоорганизация ведёт к увеличению продолжительности их жизни. Данное положение является настолько общим, что его можно считать *основным законом биологической эволюции*.

7. Энергодинамическая теория эволюции подтверждает основные положения дарвиновской теории эволюции (*приспособляемость, изменчивость и наследственность*), объясняя их, однако естественными причинами. Тем самым устраняются какие-либо противоречия между термодинамикой и теорией биологической эволюции.

Литература

1. Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: Изд-во иностр. лит., 1960; Prigogine. Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes. - Springfield, 1955.
2. Де Грот СР., Мазур П. Неравновесная термодинамика. М.: Мир, 1964.
3. Хаазе Р. Термодинамика необратимых процессов. М.: Мир, 1967.
4. Katchalsky A., Curran PF. Nonequilibrium Thermodynamics in Biophysics. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1967.
5. Кеплен СР., Эссиг Э. Биоэнергетика и линейная термодинамика необратимых процессов. М.: Мир, 1968.
6. Руденко АП. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М., Наука, 1969.
7. Рубин АБ. Термодинамика биологических процессов. М.: МГУ, 1984
8. Гладышев ГП. Термодинамика и макрокинетика природных иерархических процессов. М.: Наука, 1988; Gladyshev G. Thermodynamics Theory of the Evolution of Living Beings. New York: Nova Science Publishers, Inc.- 1997.
9. Demirel Y. Nonequilibrium Thermodynamics. Transport and Rate Processes in Physical, Chemical and Biological Systems, 3rd ed. Amsterdam, Elsevier, 2014.
10. Driesch H. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft, Leipzig 1893.
11. Шрёдингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М., ИЛ, 1947; Schrödinger E. Was is Leben? München, 1951.
12. Бауэр Э. Теоретическая биология. М. Л.: Изд. ВИЭМ, 1935.
13. Блюменфельд ЛА. Проблемы биологической физики". М., Наука", 1977.
14. Шноль СЭ. Физико-химические факторы биологической эволюции. М., Наука, 1979.
15. Антонов ВФ. Физика и биофизика. Изд. 3-е - М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010.
16. Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах: От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. М.: Мир, 1979.
17. Хакен Г. Синергетика. М.: Мир, 1980.
18. Берже П., Помо И., Видаль К. Порядок в хаосе. М.: Мир, 1991
19. Данилов ЮА., Кадомцев ББ. Что такое синергетика. // Нелинейные волны. Самоорганизация. М.: Наука, 1983.

20. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М.: Прогресс, 1986; *Prigogine I. Order and Chaos, Man's new dialog with Nature. London, 1984.*
21. Базаров И.П. Термодинамика. Изд.4-е. М., Высш. Школа, 1991; *Bazarov IP. Thermodynamics. Edn 4. M.: Vysshaya shkola, 1991 (in Russian).*
22. Больцман Л. Избранные труды. М.: Наука, 1984.
23. Эткин В.А. Синтез и новые приложения теорий переноса и преобразования энергии: Дисс. ... доктор технических наук: 05.14.05 - Теоретические основы теплотехники. М., МЭИ, 1998; *Etkin V.A. Synthesis and new applications of the energy transfer and energy conversion theories. (Summary of thesis for doct. techn. sciences. //Moscow: State Techn. Univ. Press, 1998. 35 pp. (in Russian).*
24. Эткин В.А. Термокинетика (термодинамика неравновесных процессов переноса и преобразования энергии). Тольятти, 1999; *Etkin V. Thermokinetics (Synthesis of Heat Engineering Theoretical Grounds). Haifa, 2010.*
25. Эткин В.А. Энергодинамика (синтез теорий переноса и преобразования энергии) – СПб.; «Наука», 2008; *Etkin V. Energodynamics (Thermodynamic Fundamentals of Synergetics). N. Y., Lulu Inc., 2011.*
26. *Tomson W. Mathematical and physical papers. Cambridge, 1882. V.1.*
27. *Onsager L. Reciprocal relations in irreversible processes. //Phys. Rev., 237(14)1931.405-426; 238(12)1931.2265-2279.*
28. Пуанкаре А. Избранные труды. М.: Наука, 1974. С.487-515; *Poincare H. Revue generale des Sciences pures et appliquees, 19(1908).386-402.*
29. Дьярмати И. Неравновесная термодинамика. Теория поля и экстремальные принципы. – М., Мир, 1974) *Gyarmati I. Non-Equilibrium Thermodynamics. Field Theory and Variation Principles. Springer –Verlag, 1970.*
30. Эткин В. О диалектическом единстве эволюции и инволюции. //Annali d'Italia, 10(2020). 19-26; *Etkin V. On the Dialectic Unity of Evolution and Involution. //Global Journal of Science Frontier Research: A Physics and Space Science. 20(10)2020.9-16.*
31. Жаботинский А.М. Концентрационные колебания. М.: Наука, 1974.
32. Пригожин И., Дефэй Р. Химическая термодинамика. Новосибирск: Наука, 1966.
33. Шьюмон П.П. Диффузия в твёрдых телах. М.: Металлургия, 1966.
34. Эткин В.А. О единственности движущих сил необратимых процессов. // Журн. физ. химии, 63(1989).1660-1662; *Etkin V.A. Uniqueness of driving forces of irreversible processes. // Russian Journal of Physical Chemistry, 63(6). 1989. 918-919 (translated from Zhurnal Fizicheskoi Khimii, 63(1989). 1660-1662.*
35. Эткин В.А. Эксергия как критерий эволюции, равновесия и устойчивости термодинамических систем. // Журн. физ. химии, 66(5)1992. 1205 -1212.
36. *Etkin VA. New Criteria of Evolution and Involution of the Isolated Systems. // International Journal of Thermodynamics, 21(2), 2018,120-126.*
37. *Etkin VA. Similarity Theory of Energy Conversion Processes. // International Journal of Energy and Power Engineering, 8(1).2019.4-11.*
38. Эткин В.А. Нетривиальные следствия энергодинамики (Сб. статей). - USA, Lulu Inc.,2020; *Etkin V. Verifiable Forecasts of Energodynamics. //Scientific Israel- Technological Advantages",16(1,2)2014.130-137.*
39. *Etkin V. Principle of non-equilibrium processes counter directivity. // Reports by independent authors, 37(2016), 86 – 92.*
40. *Darwin Ch. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life . London: John Murra, 1859.*