

Аспекты термодинамического изучения растений в условиях природы и культуры

*В.И. Авдеев, д.с.-х.н., профессор,
ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ*

В современной биологической науке прочно сложилось представление, что большинство процессов, так или иначе связанных с природой, носят необратимый и случайный характер, а детерминизм (т.е. полная предсказуемость процессов) применим лишь только в некоторых случаях. Известно, что такое представление формировалось в науке давно,

особенно начиная с теории естественного отбора Ч. Дарвина, работ некоторых физиков, химиков. Вкратце же суть состоит в том, что биосистемы, существующие в условиях природы, в сельском хозяйстве, социуме и т.п., являются открытыми, неравновесными, диссипативными системами, в которых происходит обмен энергией, веществом, информацией с окружающей средой [1–5 и др.]. Следует сказать, что это представление возникало на базе ряда явлений, установленных в основном

в опытах по физике, химии (ячейки Бенара, реакция Белоусова – Жаботинского, «биологические часы» и ряд др.) [3], но менее всего было данных из биологии. В этой связи есть ряд проблем по применению в биологии теории и терминов неравновесной термодинамики, в т.ч. по описанию полученных фактов с помощью линейных или нелинейных уравнений [4, 5 и др.].

Однако с первой половины XX в. появились данные по использованию на эукариотах термодинамического подхода. На растениях (яблоня, картофель и др.) изучена связь энергопоказателей (доля теплопродукции и внутренней энергии, АДФ и АТФ) с дыханием при водном дефиците [6], на животных – связь дыхания, диссипативной функции с онтогенезом, в частности с их старением [7]. При этом замечено [5], что среди других недостатков в опытах с растениями нет данных о производстве тепла в онтогенезе и, добавим, по их метамерным частям, органам. Это тем более важно, так как считают типы геометрической структуры биоморф (трава, дерево и т.д.), частей растения (ствол, ветви, листья) обусловленными ходом потоков энергии и вещества. Ещё ранее дедуктивный физико-химический подход в эволюции был применён на различных уровнях жизни: от молекул ДНК, белка, АТФ (микро-) и до популяций, таксонов эукариот (и макроуровни) [1].

Учитывая значимость термодинамического подхода в изучении растений, ряд названных выше и других проблем рассмотрены ниже отдельно, что и стало **задачей** данной статьи. Современная биология не существует без теории термодинамики, взаимосвязанной с теориями информации и кибернетики [5].

Термодинамика засухоустойчивости растений.

Давно известно, что одной из важных проблем растениеводства является подбор засухоустойчивых видов и сортов, разработка методов повышения их адаптации к засухе как негативному фактору внешней среды. Выяснилось, что обезвоживание тесно связано с эффективностью дыхания растений, в результате чего происходит фазовая трансформация энергии. Феноменология этих процессов следующая. По имеющимся данным [6], у опытных живых растений теплопродукция (Q , энергия, выделенная во внешнюю среду) меньше исходной аккумулированной энергии (E), так что $0,50E \leq Q \leq 0,95E$; у заканчивающих рост, покоящихся растений, в т.ч. яблок при хранении, $Q \sim E$; у необратимо повреждённых растений, органов $E < Q$ (в этом случае теплопродукция растёт за счёт распада других веществ). При этом у мезофитов дыхательные процессы в полевых условиях протекают в две фазы. В первой фазе при слабом завядании эффективность дыхания растений нарастает, выделяется физиологически полезная энергия (U , внутренняя энергия). Во второй фазе при более сильном завядании эффективность

дыхания резко уменьшается, тогда же изменяются значения внутренней энергии, $\Delta U = E - Q$. Что же касается ксерофитов, то у них рост дыхания может возникать и при относительно малом водном дефиците (15–30%) или без него. Одновременно происходят изменения и с так называемой энтропией системы (о ней ещё будет сказано). В первой фазе с ростом U , т.е. с пополнением внутренней энергии, энтропия (S) падает, во второй с убылью внутренней энергии энтропия уже возрастает (ΔS , изменение величины энтропии во времени, или стрела времени в термодинамике). Приведённый выше результат [6], по общепринятым взглядам [3, 5 и др.], представляет собой пример проявления у растений, других организмов, у экологических объектов природы процессов неравновесной термодинамики.

Можно привести и подобный пример, связанный с классическими опытами по изучению показателей засухоустойчивости путём искусственного завядания органов растений, но в условиях лабораторий. В наших опытах, проведённых в различные годы, по общепринятым показателям засухоустойчивости листа были изучены 10 дикорастущих и 4 культивируемых вида плодовых растений, при этом внутри их изучали целый ряд популяций и сортов. Кроме обычных показателей (дефицит насыщения, водопотери при завядании и т.д.), по выведенной формуле для всех объектов рассчитывали новый показатель – среднюю дифференциальную скорость водопотери (СДСВ), который учитывает как массу потерянной воды при завядании листа, так и длительность процесса водопотери [8, 9]. В отличие от описанных выше опытов, проводимых на растениях в поле [6], в лабораторных опытах [8, 9] изучали соответственно листья, снятые с растений, т.е. лишённые питания извне (в этом суть самой методики). Поскольку в лабораториях опыты с листьями выполняли в обычных по температуре и влажности внешних условиях (без предварительного завядания исходных растений), то все падения массы листа (за срок в 24 ч и менее) относят на счёт снижения в них содержания воды.

Результаты измерения показателей засухоустойчивости листа разных видов растений приведены ранее [8, 9]. Здесь отметим следующие термодинамические особенности. Во-первых, выделяются виды с пониженной засухоустойчивостью листа, что связано с высокой скоростью завядания (за 8–12 ч, СДСВ составляет в среднем 47–160 мг/г в 1 ч; это были виды боярышника, луизеании, микровишни, барбариса, ряда популяций миндаля бухарского). У других же видов (смородина, земляника, кульгиенные сорта яблони и груши, облепиха, лох) такие процессы проходят вдвое медленнее, СДСВ равна от 17–25 до 40–56 мг/г в 1 ч, лист у них более засухоустойчив. Отметим, что в сравнении с югом России [10] водопотери, например, у сорта яблони

Боровинка на юге Средней Азии [8], вдвое ниже, а у местных сортов Таджикистана в сравнении с южными российскими сортами ниже на 25–30%. Во-вторых, за первые 2–4 ч после начала опыта у всех особей ряда видов отмечена депрессия процесса завядания (луизеания вязолистная, барбарис разнокистевидный, лох восточный) или же самая низкая его скорость (облепиха крушиновидная). Из имеющихся представлений [4] можно полагать, что во время депрессии выявляется временное «стационарное состояние» (по И. Пригожину), а эти 2–4 ч означают момент фазовых переходов в завядающей системе листа. Есть мнение говорить не о стационарном состоянии, а о «задержанном равновесии» в биосистеме растений [5]. Таким образом, фазы, отмеченные при дыхательных процессах [6], возможно выявить при завядании листа как у менее, так и у более засухоустойчивых видов. При этом фазность не связана с обычными показателями засухоустойчивости. У названных выше трёх видов водопотери после депрессии составили в среднем 2 (лох) – 18% (луизеания), что не отличает их от данных по другим видам. Поскольку в фазовые переходы происходит (как в нашем опыте) превращение жидкой воды листа в пар [11], то полагаем, что это ведёт у этих трёх видов к охлаждению листа, росту концентрации цитоплазмы клеток, к попытке противостоять обезвоживанию [9] и приросту энтропии. Итак, обычные опыты по засухоустойчивости органов растений могут дать интересные данные для теории.

Термодинамика онтогенеза. Онтогенез растений изучается давно на разных видах. Но это чаще касалось исследования фаз онтогенеза методами морфологии, анатомии, эмбриологии, реге биохимии и физиологии [10, 12 и мн. др.]. Был подтверждён известный из практики факт, что в структуре растения его органы и ткани находятся на разных возрастных этапах – от эмбрионального и ювенильного до репродуктивного и старения. Это присуще однолетним травам и особенно многолетним древесным видам. Но структурная разнокачественность растений сильно осложняет изучение их онтогенеза. Поэтому применение принципов термодинамики, заимствованных из других наук, к онтогенезу растений может вызывать сомнения [5]. Наверное, правильнее изучать возрастные изменения в отдельных органах, частях растений, как это делают ботаники и растениеводы [12]. Тем более что вегетативные части многих многолетних растений (яблоня и т.п.) естественным путём или же при искусственном воздействии (например, обрезке) способны к «омоложению», т.е. к возврату в ювенильное состояние, ускоренно проходя затем все остальные фазы онтогенеза. Этот феномен был давно известен на практике, а около 80 лет назад явление разновозрастности частей растения стало основой для создания известной теории

циклического старения и омоложения растений (по Н.П. Кренке).

Уже позже на животных, используя принципы термодинамики, разработана феноменологическая теория онтогенеза организмов. Она исходит из того, что в процессе онтогенеза, при неуклонном старении, идёт уменьшение интенсивности теплопродукции и дыхания организмов. Однако же в отдельные периоды жизни (эмбриогенез, регенерация тканей и др.) эти процессы изменяются на обратные, приводя к омоложению живых систем [7]. Поскольку же эта теория опирается на фундаментальные показатели термодинамики, кратко скажем о них.

Из названных выше показателей термодинамики (энергии E , U , Q) особое значение имеет S (энтропия). Она является показателем «истощения» системы, её энергетической способности [13], проще говоря, дефицита энергии, её изменение $\Delta S = \Delta Q / T$, где T – абсолютная температура. В закрытой равновесной системе (механика) $S \rightarrow \max$, в неравновесных системах S ведёт себя иначе. Потеря тепла в системе, это диссипация (рассеяние энергии), означает здесь рост S . Однако при этом в необратимых процессах скорость продукции энтропии внутри системы неотрицательна ($d_i S / dt \geq 0$), так как в состояниях покоя и вегетации за пределы системы всегда будет выделяться тепло диссипации, а сумма потока энтропии за пределы системы (внешняя диссипация $d_e S / dt$) зависит от условий среды. Однако здесь выполняется второй закон термодинамики, согласно которому изменения энтропии системы $dS = d_i S + d_e S$. Выполняется и первый закон термодинамики: убыль энтропии в биосистеме компенсируется её ростом в окружающей среде и наоборот. Законы термодинамики применимы к биосистемам [2–5, 7, 13–15 и др.].

Феноменологическая теория онтогенеза построена на связи внешней диссипации (теплопродукции) и интенсивности дыхания организмов. В процессе старения идёт снижение функции внешней диссипации, или, что то же самое, снижение потребления кислорода и падение удельной свободной энергии [7]. У растений это достигается учётом интенсивности потребления кислорода [8]. Зная, что функция общей диссипации является суммой функций внутренней (связанной) и внешней диссипаций, первую можно вычислить по разности между данными по непрямой (интенсивность дыхания) и прямой калориметрии [15]. Эти методы хорошо известны и доступны современным лабораториям.

Пример равновесной термодинамики представляет биосинтез белка [5]. В ответ на негативные условия он происходит лишь на части реплицируемой ДНК, отвечающей за адаптации у организма [14]. Частичный синтез запасных белков семян в условиях гипертермии выявлен в онтогенезе абрикоса в культуре [16].

Выше отмечено, что есть проблемы при применении теории неравновесной термодинамики в биологии. Известен принцип И. Пригожина [2], что в онтогенезе скорости энтропии минимальны ($dS \rightarrow \min$), так как в норме при стационарном состоянии биосистема получает поток энергии или вещества из внешней среды. Но при нелинейных процессах (как, например, на эмбриональном этапе) за счёт повышенной диссипации энергии во внешнюю среду со стороны биосистемы значения энтропии растут. Эти изменения в динамике энтропии дают основания ряду авторов [5] сомневаться не только в применимости принципа Пригожина, но и в реальности существования в жизни организмов стационарных состояний. Такие авторы в пользу своих взглядов приводят два тезиса: стремление системы в стационарное состояние будет означать пассивность, прекращение роста; наличие же постоянной дифференциации живых существ всю свою жизнь представляется так, что онтогенез — это как бы одна длящаяся эмбриональная фаза.

По поводу этих тезисов заметим следующее. Действительно, в жизни всех растений наблюдаются фазы (периоды) не только зимнего покоя, но и летней депрессии ростовых процессов. Это хорошо известные ботаникам, растениеводам остановки роста годичных побегов, после которых из их же почек появляются так называемые «ивановы побеги», силлептические побеги и т.д. Об эмбриональности всего онтогенеза вряд ли можно говорить, ибо, как уже сказано выше, в структуре растения сочетаются органы, части, находящиеся в разном возрастном состоянии. Верить же в наличие неких «нетермодинамических сил» [5] нет смысла, так как в природе всё определяется потоками вещества, энергии, информации. Здесь лишь верно то, что форма организма зависит не только от генетической информации, но и от ограничивающей её информации, поступающей из среды, что выражается в фенотипической изменчивости. Однако это учитывается в современной генетике развития растений [17], где структурной единицей побега признан узел (модуль), включающий лист с пазушной почкой и расположенное выше междоузлие. Само формирование узлов из меристемы побега генетически строго детерминировано, но подвержено влиянию внешних условий. Поэтому считать эти структуры, всё растение, находящимися в «задержанном равновесии» [5], пока преждевременно.

Термодинамика и биоэволюция. Эволюции растений в природе посвящена немалая литература. Ч. Дарвин показал, что в условиях культуры происходит та же эволюция, но развивающаяся огромными темпами. До сих пор не решён ряд эволюционных проблем, среди них — термодинамическая оценка процесса и результатов эволюции [5, 14 и др.]. Суть в том, что в процессе природной и культурной эволюции производится много потенци-

альных для отбора потомков, выживают малые доли процента. Строгость отбора такова, что на Земле масса потомков могла быть на 4 порядка выше [15]. Но для того, чтобы дать потомков, требуются огромные энергетические затраты. В результате нарастают энтропийные процессы, что вело бы жизнь к гибели [14]. Поскольку при отборе растёт общая энергия жизнедеятельности особей (по А.Н. Северцову [18]), т.е. их усложнение, связанное с постепенным уменьшением энтропии и ростом внутренней энергии, с падением энергии в среде, то выжившие особи не нарушают оба закона термодинамики. Прогресс в эволюции достигается тем, что фактор отбора мутаций («демон Дарвина») энергетически их усиливает [7, 14, 19]. В этой связи объяснимы высокие темпы культивируемой эволюции. Они связаны с тем, что в условиях культуры естественный отбор является самым жёстким, отобранные особи избавляют от случайного скрещивания или же не сохраняют потомков от него. В условиях природы особи, прошедшие лишь через естественный отбор, чаще скрещиваются в популяции с менее жизнеспособными особями, создавая гибриды со сниженным энергетическим уровнем, тем самым существенно снижая темпы адаптивной эволюции.

В научной литературе дискутируется проблема упорядоченности и хаоса в биосистемах. Правильно замечено [5], что сложность организации растений, как и других организмов, отождествляют с их упорядоченностью [2, 7]. Дело в том, что в физике, химии в изолированных равновесных системах прирост энтропии даёт падение в них порядка, тем самым — появление хаотичности. В неравновесных же макросистемах высокий уровень упорядоченности возникает лишь при падении энтропии, что связано с ростом потребления кислорода, диссипацией энергии. В то же время неупорядоченность, свобода движения растёт у денатурированной молекулы белка, получившей дополнительную тепловую энергию. Т.е. налицо имеем проблему сходства биопроцессов в микро-и макросистемах [2–4, 7, 13, 15]. Организованными признаются биосистемы, зависимые от внутренних механизмов регуляции и управления, а усложнение — выбор способов самосовершенствования организмов как объектов биоэволюции [1, 7]. Итак, все различия равновесных и неравновесных систем заключаются в том, что у вторых упорядоченность связана с накоплением внутренней свободной энергии, синхронным падением энергии в окружающей среде, что отвечает требованию первого закона термодинамики. Но падение энергии в среде (т.е. рост $d_e S$) относительно мало [2], что и обеспечивает практически неограниченные на Земле ресурсы адаптивной биоэволюции.

Термодинамические процессы в системах всегда выражаются в свойствах и признаках (фенотипе)

участвующих особей. Появляется возможность оценить упорядоченность (или тем самым хаос) биосистем через анализ фенотипа особей [5]. Высокая избыточность фенотипической информации в организмах означает упорядоченность фенотипа [20]. Эта проблема на растениях рассмотрена ранее [21, 22]. Было подтверждено, что фенотипическая информация избыточна (тесные корреляции признаков), однако доля генотипической изменчивости составляет 72–98% фенотипической. Кроме того, статистически стабильные (упорядоченные) признаки всегда будут связаны с экологически высокоизменчивыми признаками. Это совпадает с мнением учёных, что биосистема должна быть относительно упорядоченной и в меру хаотичной, чтобы противостоять возможной деградации. Таким путём упорядоченность и хаос могут быть совместимыми в биосистемах.

Выше указывалось, что в пределах одного растения его составные части, органы находятся в разном возрастном состоянии. Такое возможно в том случае, если в пределах растения время течёт с различной скоростью [21]. Практических работ в этом плане почти нет, но имеется формула для объединения двух законов термодинамики. Это формула «свободной энергии Гиббса (G)». Так, если $\Delta G < 0$, тогда система меняется спонтанно, $\Delta G = 0$, она находится в равновесии, $\Delta G > 0$, в системе происходят обратные химические процессы [3, 13]. В этой связи, на наш взгляд, в термодинамике давно имеется представление о том, что в биосистемах время, являясь свободной энергией [21], может остановиться ($\Delta G = 0$), течь в обратном направлении ($\Delta G > 0$) или быть нестабильным ($\Delta G < 0$). В этом состоит главная причина разновозрастности частей, органов растения и различного хода эволюционных процессов в организмах. Из этих же представлений понятно, как возникает долговечность ряда объектов природы – минералов, горных пород и т.д. Все они обладают малым запасом внутренней энергии [1, 5, 21].

Анализ теории и экспериментальных данных говорит о перспективности термодинамического подхода к исследованию фитосистем. На имеющихся данных по динамике засухоустойчивости, изучению онтогенеза и эволюции растений продемонстрировано применение основных показателей термодинамики. Важнейшими из них являются

свободная энергия и энтропия биосистем. Предложена концепция различного течения времени внутри растения, что согласуется с разновозрастностью его органов, частей. Показана связь понятий «упорядоченность» и «хаос» в изученных фитосистемах. Представление о свободной энергии лишь подтверждает, что изменение её внутри систем (падение, рост) синхронно сказывается на окружающей среде, а по данным ряда авторов [2], и на самой Вселенной.

Литература

1. Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука, 1979. 264 с.
2. Пригожин И., Стингерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М.: ЛКИ, 2008. 296 с.
3. Костюк П.Г., Гродзинский Д.М., Зима В.Л. и др. Биофизика. Киев: Выща школа, 1988. 504 с.
4. Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980. 398 с.
5. Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. 356 с.
6. Жолкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 232 с.
7. Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 366 с.
8. Авдеев В.И. Сравнительный анализ засухоустойчивости видов древесных плодовых растений // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Серия естеств. наук. 2005. № 3 (41). С. 64–73.
9. Авдеев В.И., Авдеева З.А., Быкова Е.А. Термодинамика засухоустойчивости плодовых растений // Методическое обеспечение устойчивого развития современного плодводства: матер. междунар. науч. конф. Республика Беларусь. Самохваловичи, 2006. Т. 18. Ч. 2. С. 125–129.
10. Усков А.И. Органогенез яблони. М.: Колос, 1967. 176 с.
11. Постников Е.Б. Молекулярная физика и термодинамика. М.: Приор, 2004. 202 с.
12. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1973. 256 с.
13. Клотц И. Энергетика биохимических реакций. М.: Мир, 1970. 112 с.
14. Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989. 296 с.
15. Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. 280 с.
16. Авдеев В.И. Запасные белки семян как молекулярные маркёры (на примере культивируемого абрикоса Оренбуржья) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2016. № 6 (62). С. 51–55.
17. Лутова Л.А., Проворов Н.А. и др. Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
18. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Либриком, 2011. 140 с.
19. Шноль С.Э. Вводные статьи к книге Баурера Э.С. «Теоретическая биология». СПб.: Восток, 2010. 354 с. С. 24–34.
20. Медников Б.М. Онтогенез и теория информации // Природа. 1971. № 7. С. 15–23.
21. Авдеев В.И. К проблеме изучения термодинамических показателей в фитосистемах // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2006. № 4 (12). С. 208–210.
22. Авдеев В.И. Некоторые проблемы использования молекулярно-биологических и генетико-эволюционных методов в ботанике // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 1 (5). С. 1–11.