

Лекция 1.

**Биофизика как наука о физических
закономерностях живых систем.**

Термодинамика.

**Система, энергия, работа,
внутренняя энергия, энтальпия.**

Первый закон термодинамики.

**Формулировка первого закона
термодинамики для живых систем.**

Закон Гесса.

- **Биофизика** - наука о физико-химических явлениях в живых системах, находящихся в неразрывной связи с окружающей средой
- *Биофизика – наука, изучающая физические и физико-химические процессы, которые протекают в биологических системах на разных уровнях организации и являются основой физиологических процессов*
- **Объект Биофизики** – живая система (часть клетки, клетка, отдельный орган, целый организм)

Биофизические исследования

начинаются с физической постановки задачи,
относящейся к живой природе, и
должны формулироваться исходя из

общих законов физики и атомно-молекулярного строения вещества

Основные признаки живой материи

- Питание. Пища – источник энергии и веществ, необходимых для роста и других процессов жизнедеятельности.
- Дыхание. В процессе дыхания происходит высвобождение энергии при расщеплении высокоэнергетических соединений. Высвобождаемая энергия запасается в молекулах АТФ.
- Раздражимость. Живые существа способны реагировать на изменение внешней и внутренней среды
- Подвижность. Живые организмы способны перемещаться из одного места на другое.
- Выделение. Это способность живых организмов к выведению из организма конечных продуктов обмена веществ.
- Размножение. Выживание определенного вида обеспечивается сохранением главных признаков родителей у потомства путем бесполого или полового размножения.
- Рост. Объекты неживой природы растут за счет присоединения вещества к наружной поверхности, а живые организмы – изнутри за счет питательных веществ которые организм получает в процессе питания.

Живой организм – это открытая, саморегулирующаяся, самовоспроизводящая и развивающаяся неоднородная система, важнейшими функциональными веществами которой являются биологические полимеры – белки и нуклеиновые кислоты.

Задачи биофизики:

- Раскрытие общих закономерностей поведения открытых неравновесных систем. Теоретическое обоснование термодинамических основ жизни.
- Научное объяснение явлений индивидуального и эволюционного развития, саморегуляции и самовоспроизведения.
- Выяснение связей между строением и функциональными свойствами биополимеров и других биологически активных веществ.
- Создание и теоретическое обоснование физико-химических методов исследования биообъектов.
- Физическое объяснение всего комплекса функциональных явлений (генерация и распределение нервного импульса, мышечное сокращение, рецепция, и др.)

Биофизика подразделяется на такие области:

- Молекулярная биофизика изучает строение и физико-химические свойства, биофизику молекул.
- Биофизика клетки изучает особенности строения и функционирования клеточных и тканевых систем.
- Биофизика органов исследует молекулярные механизмы рецепции, процессы преобразования энергии внешних воздействий в специфические реакции нервных клеток и механизмов кодирования информации в органах чувств.
- Биофизика сложных систем изучает кинетику биопроцессов, поведение во времени разнообразных процессов присущих живой материи и термодинамику биосистем.

Молекулярная биофизика – часть биологической физики, основными объектами изучения которой являются биологические полимеры – белки, нуклеиновые кислоты и их компоненты.

Методами современной физики молекулярная биофизика исследует физические свойства этих соединений:

- 1) структура биологических полимеров;
- 2) условия стабильности их пространственной структуры;
- 3) природа сил, ответственных и за устойчивость биополимеров, и определяющих их конформационную подвижность
- 4) условия, в которых существуют стабильные формы и происходят структурные изменения биополимеров.

Изучение взаимодействия биополимеров друг с другом, с малыми молекулами и ионами: хранение и передача наследственной информации, синтез и распад биополимеров, процессы обмена на всех уровнях организации

Репликация ДНК

**100 000 пар
нуклеотидов
в минуту**

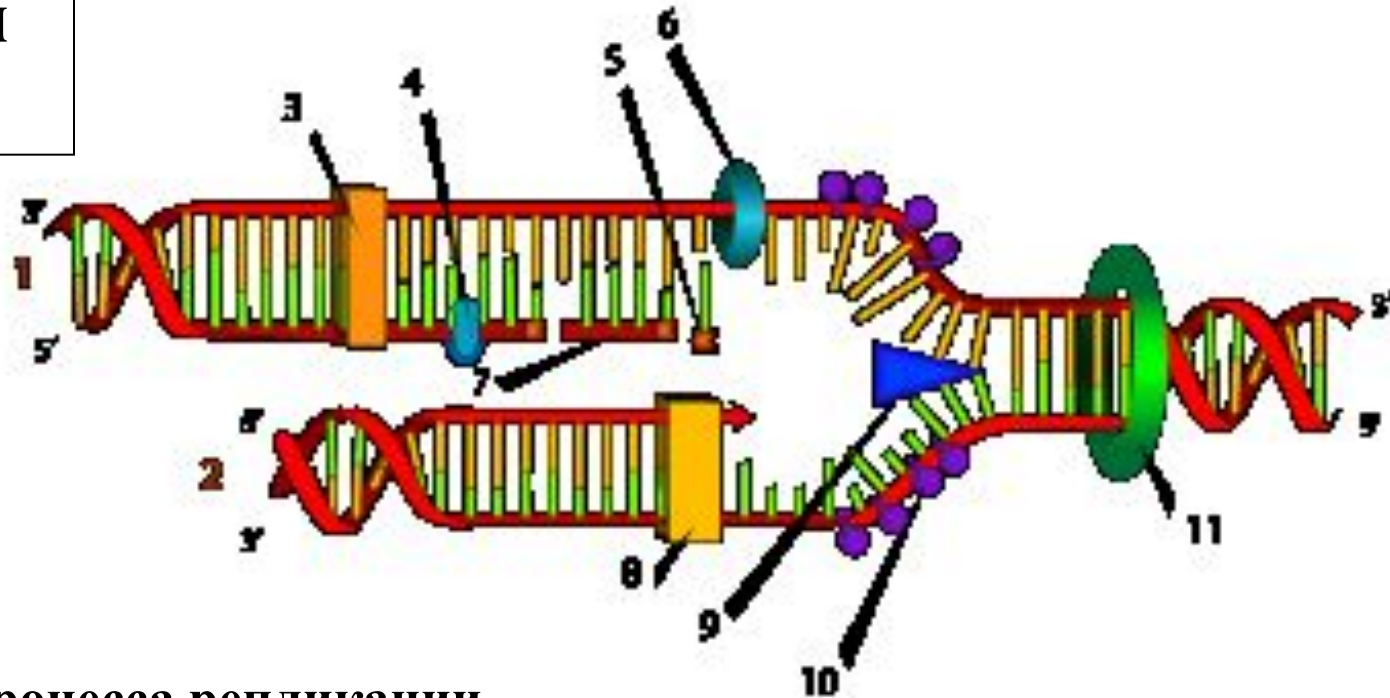
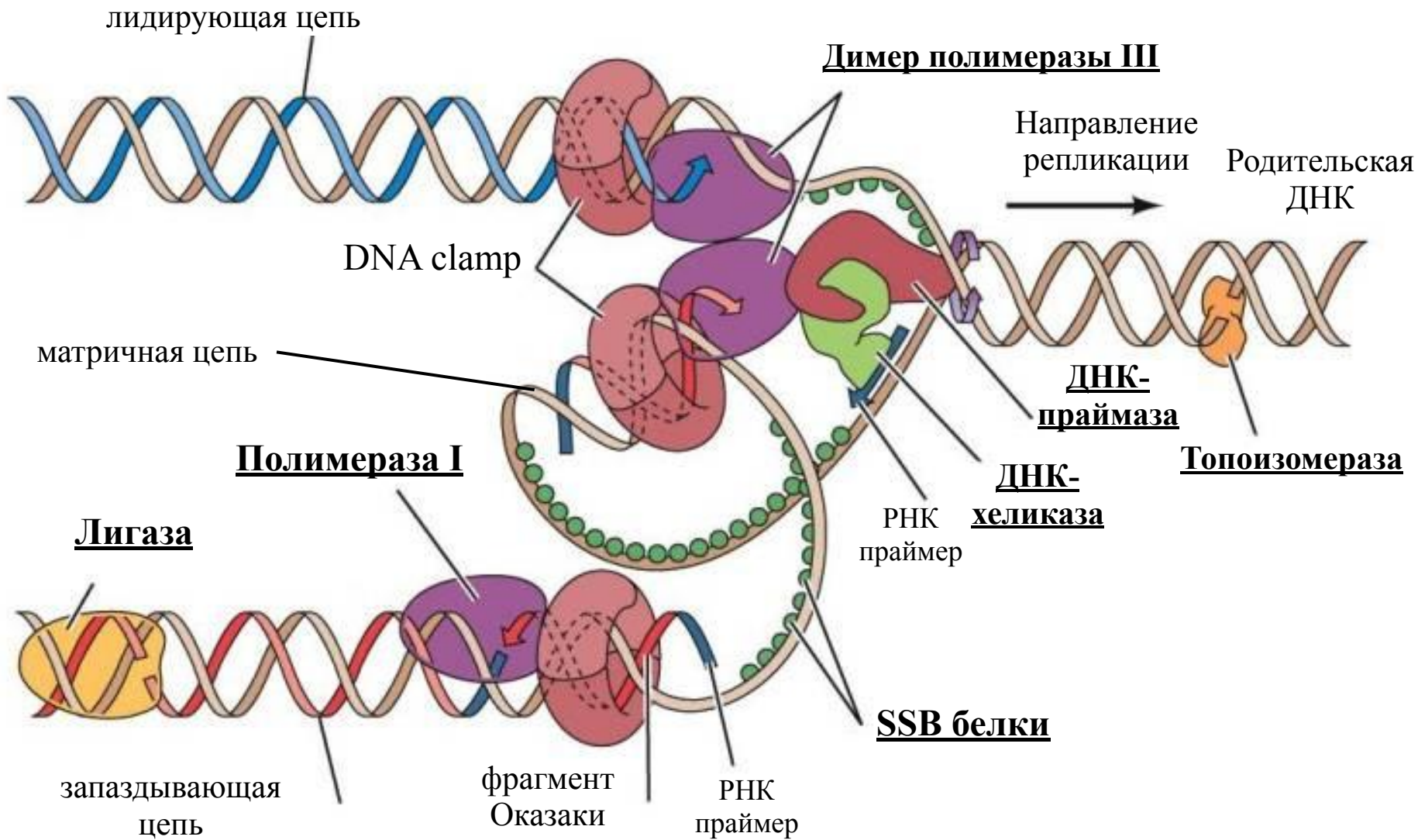


Схема процесса репликации

(1) запаздывающая нить, (2) лидирующая нить, (3) ДНК полимераза (Pol α), (4) ДНК лигаза, (5) РНК праймер, (6) ДНК праймаза, (7) фрагмент Оказаки, (8) ДНК полимераза (Pol δ), (9) хеликаза, (10) одиночная нить со связанными белками, (11) топоизомераза

Репликация ДНК

<http://www.nature.com/encode/>



Для осуществления всех перечисленных процессов необходимо

- создание определенных, биологически функциональных или нативных структур биополимеров,
- устойчивость нативных структур биополимеров в определенных диапазонах внешних условий: температура, концентрации ионов, состав растворителя и уровень влажности, наличие малых биологически активных молекул, различных воздействий – УФ-облучение, радиация, сверхвысокие частоты и т.д.
- реализация кинетики и динамики конформационных переходов биомакромолекул при изменении внешних условий или для осуществления межмолекулярных взаимодействий

Все эти вопросы являются
предметами молекулярной биофизики.

Нильс Бор
«Свет и
жизнь»



«Мы вынуждены принять, что собственно биологические закономерности представляют собой законы природы, дополнительные к тем, которые пригодны для объяснения свойств неодушевленных тел».

Эрвин Шредингер
«Что такое жизнь?»

Физический аспект живой клетки»

«Большой, важный и очень часто обсуждаемый вопрос заключается в следующем: как физика и химия могут объяснить те явления в пространстве и времени, которые происходят внутри живого организма?»

«Наиболее существенную часть живой клетки – хромосомную нить – можно с полным основанием назвать аperiодическим кристаллом»

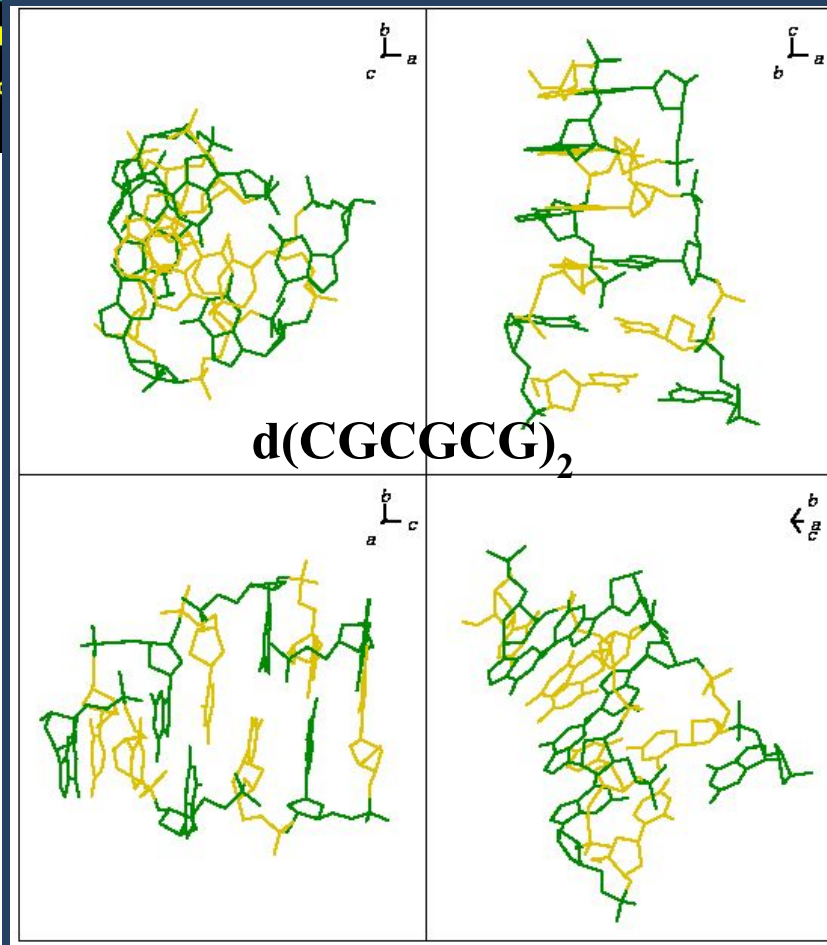
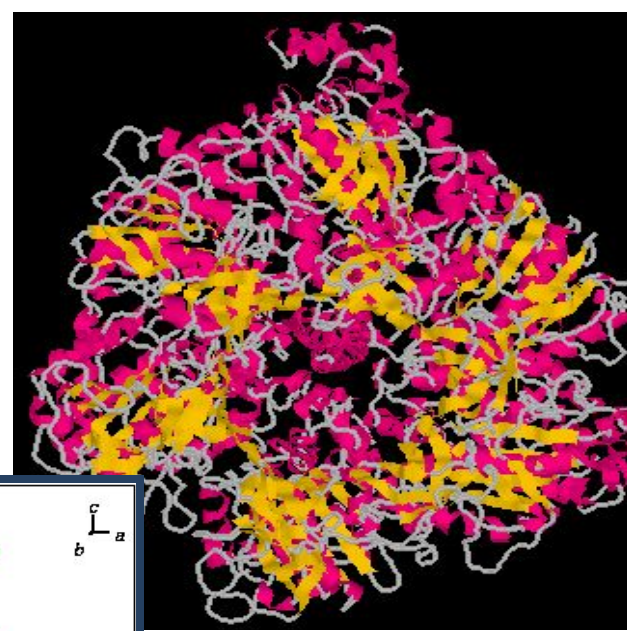
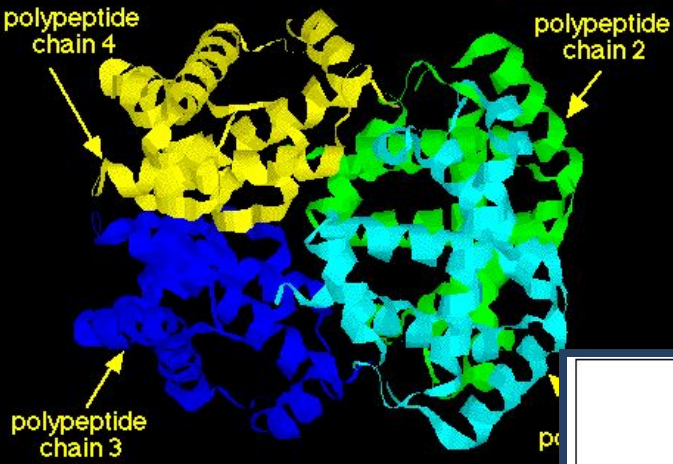
«...периодические кристаллы... Они составляют одну из наиболее очаровательных и сложных структур, которыми неодушевленная природа приводит в замешательство интеллект физика. Однако по сравнению с аperiодическим кристаллом они кажутся несколько элементарными и скучными»



4° Structure. Hemoglobin.

Ribbon model

View
space-filling
model



Все своеобразие живых организмов, отличающее их от тел неживой природы, возникает в результате особой организации сложных молекулярных систем, в основе которых лежат те же закономерности, которые определяют свойства атомов и молекул и построенных из них тел неживой природы.

Молекулярная биофизика решает те же проблемы по отношению к биологическим молекулам, что и молекулярная физика по отношению к атомам и молекулам тел неживой природы. Какие же это проблемы?

Молекулярная физика изучает физические явления, существенным образом зависящие от атомно-молекулярной природы вещества. Молекулярная физика дает информацию,

во-первых, о строении вещества, т.е. о строении молекул на основании изучения их физических свойств;

во-вторых, о природе физических и физико-химических процессов в веществе исходя из его строения.

Молекулярная физика

Основные задачи:

1. Определение строения вещества на атомном и молекулярном уровнях
2. Исследование равновесных систем
3. Изучение кинетических и динамических свойств молекулярных систем

Молекулярная биофизика

Основные задачи:

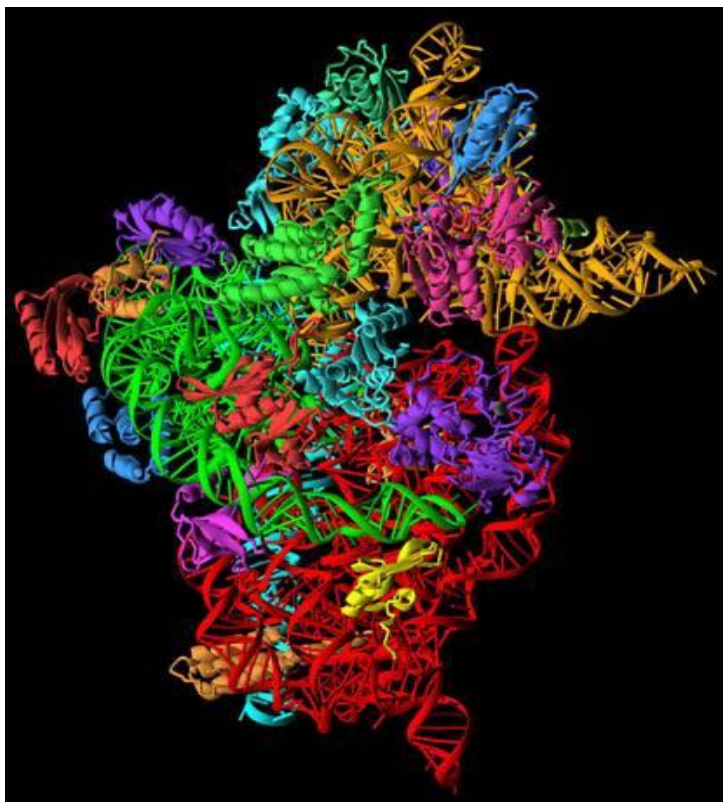
1. Определение структуры биополимеров
2. Природа сил, определяющих устойчивость биополимеров
3. Конформационная подвижность биополимеров
4. Условия существования стабильных форм и конформационных переходов биополимеров

Проблемы, относящиеся к компетенции физики:

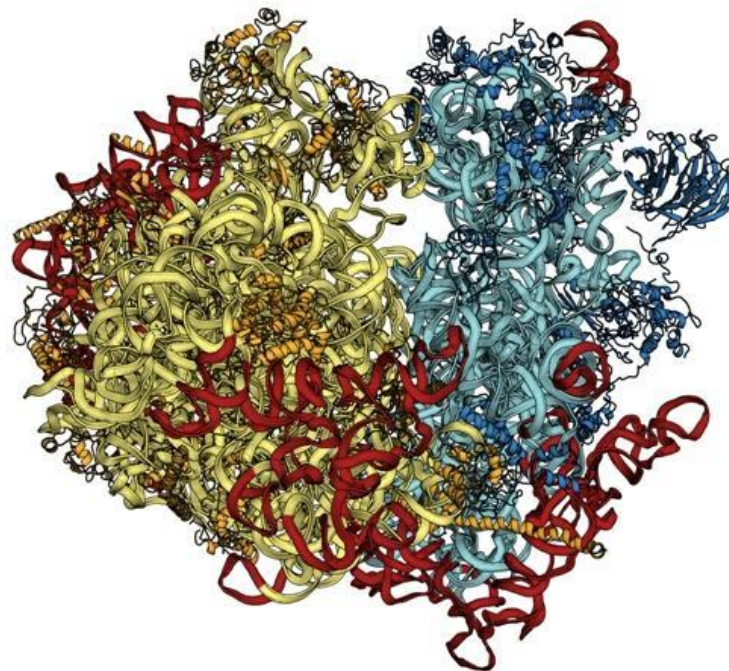
Структура биополимеров, общие принципы и уровни структурной организации.

Стабильность структуры, энергетический вклад различных взаимодействий, тепловые переходы.

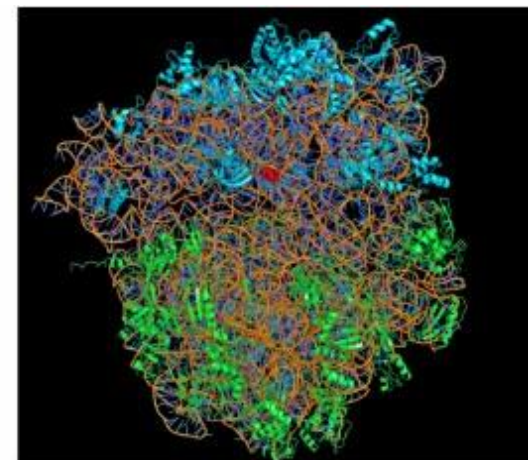
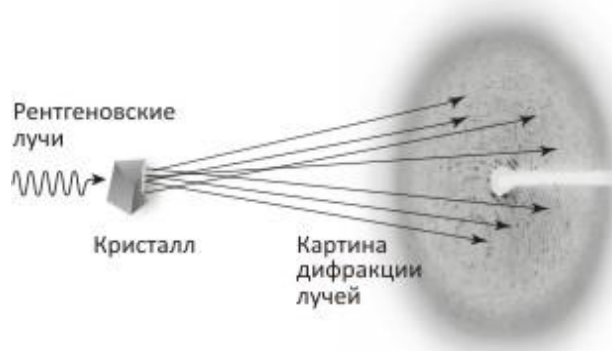
Природа конформационной подвижности и динамика биополимеров.

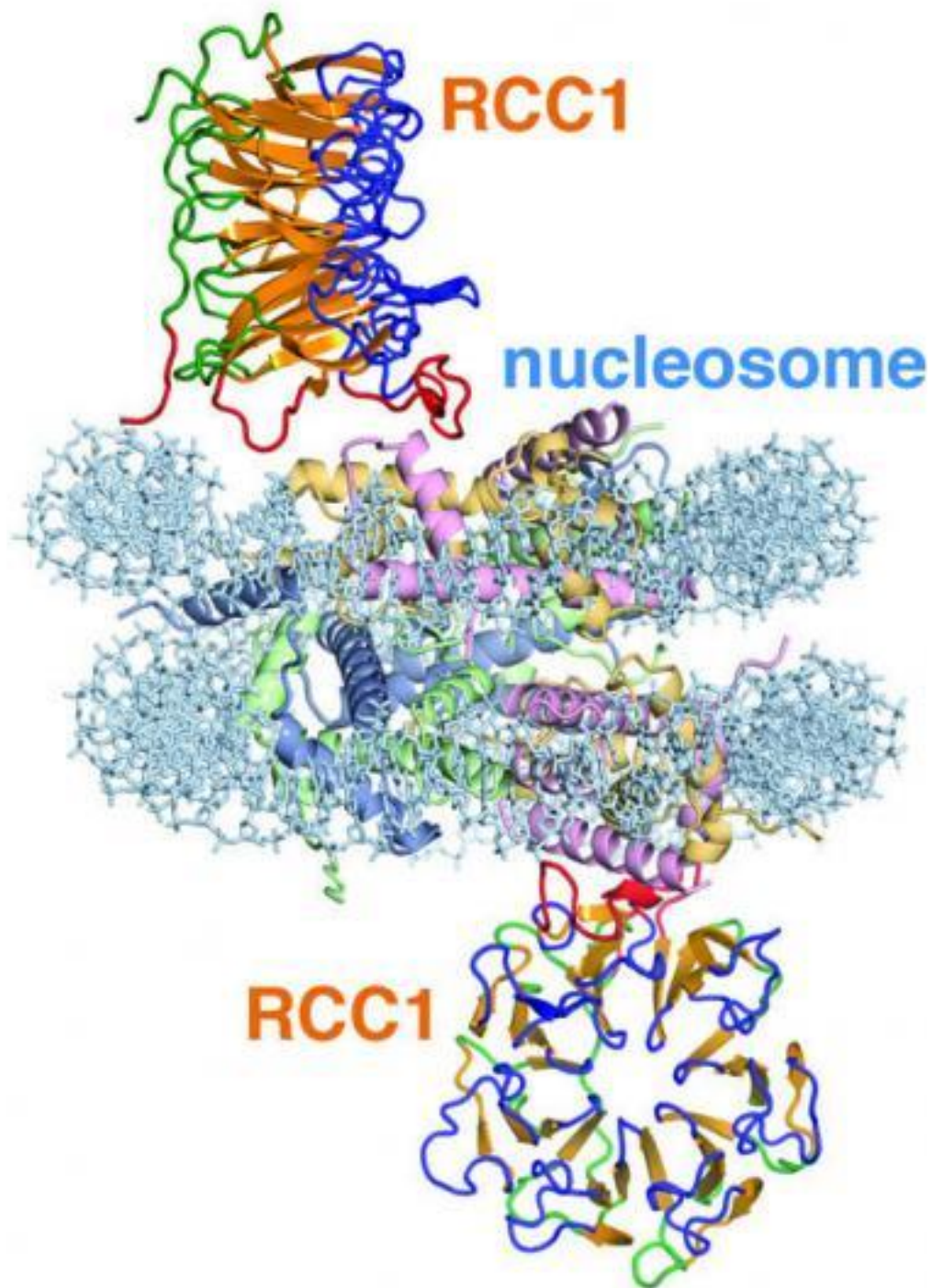


Детальная структура малой (30S) субъединицы рибосомы бактерии *Thermus thermophilus*



Структура рибосомы дрожжевой клетки: малая субъединица - синий, большая субъединица— желтый; рибосомальные РНК – красный.





Структура, показывающая взаимодействие нуклеосомы и белка **RCC1 (regulator of chromosome condensation)**, который ответственен за правильное распределение хромосом при делении клетки.

Термодинамика – это раздел физики, который занимается описанием – качественным и количественным – процессов превращения различных видов энергии.

Система - это совокупность материальных объектов, ограниченных каким-либо образом от окружающей среды.

В зависимости от характера обмена энергии и веществом с окружающей средой через границы системы образуют три группы.

Изолированные системы не обмениваются с внешней средой ни энергией, ни веществом.

Закрытые системы обмениваются с окружающей средой только энергией.

Открытые системы обмениваются с окружающей средой и веществом, и энергией.

Энергия ($U, E, F, G, \Delta U, dU, \Delta E, dE, \Delta F, dF, \Delta G, dG$) – количественная мера определенного вида движения материи при ее превращении из одного вида в другой. Энергия всегда определяет способность системы совершать работу.

Работа ($A, \Delta A, dA$) – мера превращения энергии из одной формы в другую. Численно работа равна энергии, превращенной из одной формы в другую в процессе совершения работы.

Количество теплоты ($Q, \Delta Q, dQ$) – мера передачи энергии в процессе теплообмена

<u>Виды энергии</u>	<u>Виды работы</u>
Тепловая	Механическая
Механическая	Осмотическая
Химическая	Химическая
Электрическая	Электрическая
Излучение	Высвечивание

Единицы измерения энергии:

Джоуль – равен работе, совершаемой при перемещении точки приложения силы в 1н на 1м.

калория – количество тепла, необходимое для нагревания 1 г воды на 1°С,

1 кал=4,18 Дж

Тепловая энергия – сумма кинетической энергии теплового, хаотического движения атомов и молекул вещества.

Показатель теплового движения частиц – температура.

Средняя кинетическая энергия $E = 3/2 kT$,

k – постоянная Больцмана («тепловой квант»),

$k = 1,380 \cdot 10^{-16}$ эрг/град или $3,31 \times 10^{-24}$ кал/град.

Механическая энергия – форма энергии, характеризующая движения макротел и способность совершать механическую работу по перемещению макротел.

Механическая энергия подразделяется на

кинетическую, определяемую скоростью движения тел,

потенциальную, определяемую расположением макротел друг относительно друга.

Химическая энергия – энергия взаимодействия атомов в молекулах. Всякая химическая энергия – это суммарная энергия движения электронов по атомным или молекулярным орбитам.

Электрическая энергия – энергия взаимодействия электрически заряженных частиц, вызывающая движение этих частиц в электрическом поле.

Первый закон термодинамики:

Первый закон термодинамики является количественным выражением **закона сохранения энергии**

Закон сохранения энергии:

Энергия не исчезает и не возникает, а только переходит из одной формы в другую в эквивалентных количествах.

Первый закон термодинамики

Общая сумма энергии материальной системы остается постоянной величиной независимо от изменений, происходящих в системе.

Изменение в системе возможно только в результате обмена энергией с окружающей (внешней) средой.

Внутренняя энергия ($U, \Delta U, dU$) – это общая сумма всех видов энергии в данной системе (тепловой, механической, химической, электрической).

Внутренняя энергия является функцией состояния системы и для данного состояния имеет определенное значение:

ΔU есть разность двух значений внутренней энергии, соответствующих конечному и начальному состояниям системы:

$$\Delta U = U_2 - U_1$$

Первый закон термодинамики:

**Изменение внутренней энергии системы ΔU
равно алгебраической сумме тепла,
переданного в процессе ΔQ ,
и совершенной работе ΔA**

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta A$$

или

**Теплота ΔQ , поглощенная системой из внешней
среды, идет на увеличение внутренней энергии
системы ΔU и совершение работы ΔA**

$$\Delta Q = \Delta U + \Delta A$$

**В общем случае ΔA включает работу против сил внешнего
давления $p\Delta V$ и работу ΔA , сопровождающую химические
превращения**

ΔQ и ΔA – функции процессов

Полное теплосодержание системы –

энтальпия (H, ΔH, dH)

– мера изменения теплоты системы,

соответствует теплообмену при постоянном давлении **p**:

$$\Delta H = \Delta U + p\Delta V$$

В биохимических процессах при постоянных p и V (объем)

$$\Delta H = \Delta U,$$

H и U – функции состояния системы.

Энтальпия измеряется в калориях:

1 кал нагревает 1 г воды на 1°С

или

1 кДж нагревает 1 г воды на 0,24°С

Формулировка

первого закона термодинамики для живых систем

Все виды работы, совершаемые в живом организме, совершаются за счет энергии АТФ. АТФ – это универсальный источник энергии:



Первый закон термодинамики

полностью применим к живым организмам .

Для живых систем

он формулируется следующим образом:

Все виды работ в организме совершаются за счет эквивалентного количества энергии, выделяющейся при окислении питательных веществ

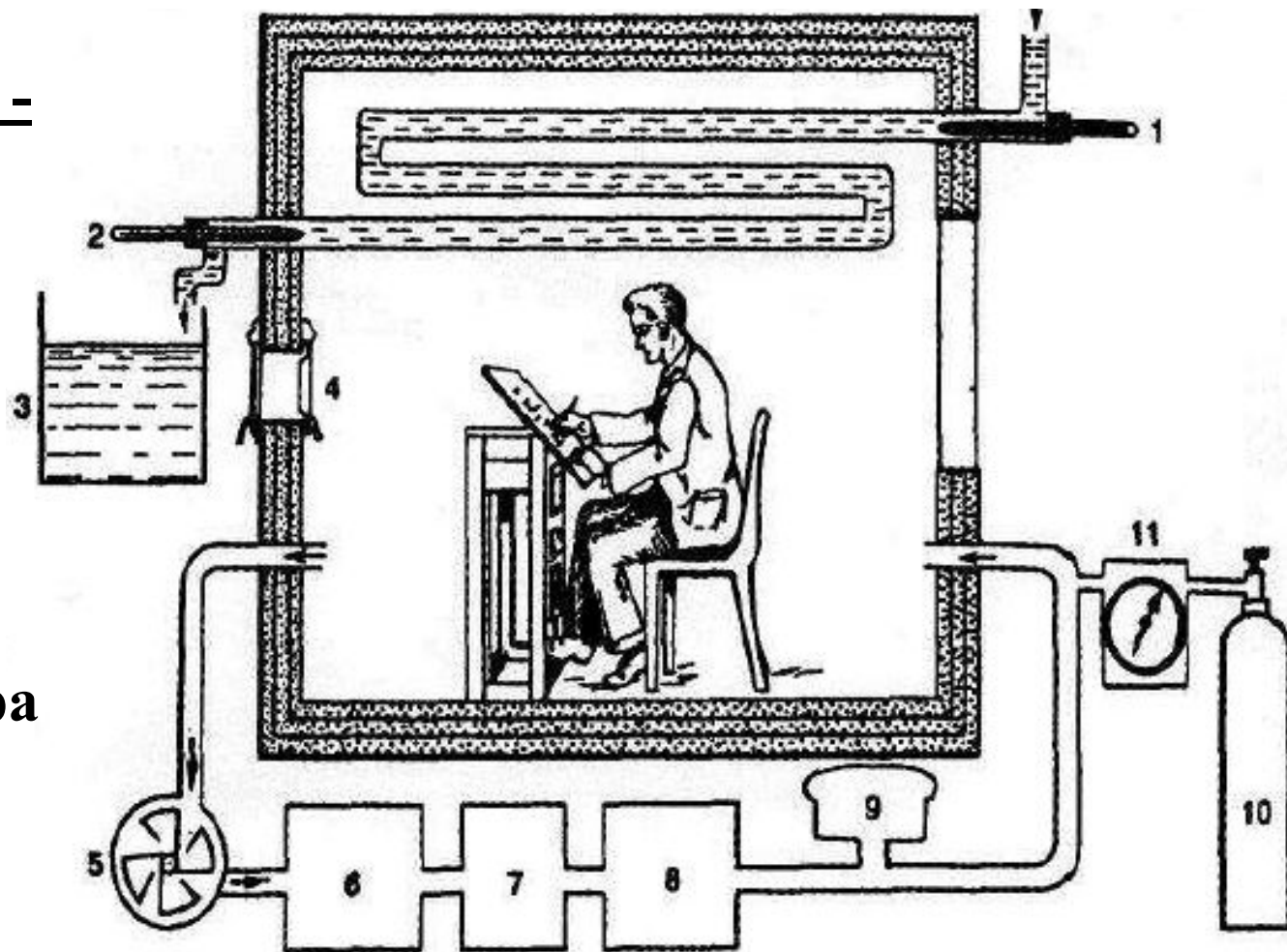
Опытная проверка применимости первого закона для живых систем проводилась в специальных биокалориметрах, где измерялась теплота, выделенная организмом в процессах метаболизма, при испарениях, а также вместе с продуктами выделения.

Оказалось, что выделенная организмом теплота полностью соответствует энергии, поглощенной вместе с питательными веществами.

Справедливость первого закона термодинамики для живых систем означает, что сам по себе организм не является независимым источником какой-либо новой энергии.

Прямая
калориметрия -
непосредственное
измерение
количества тепла,
выделенного
организмом

Схема
биокалориметра

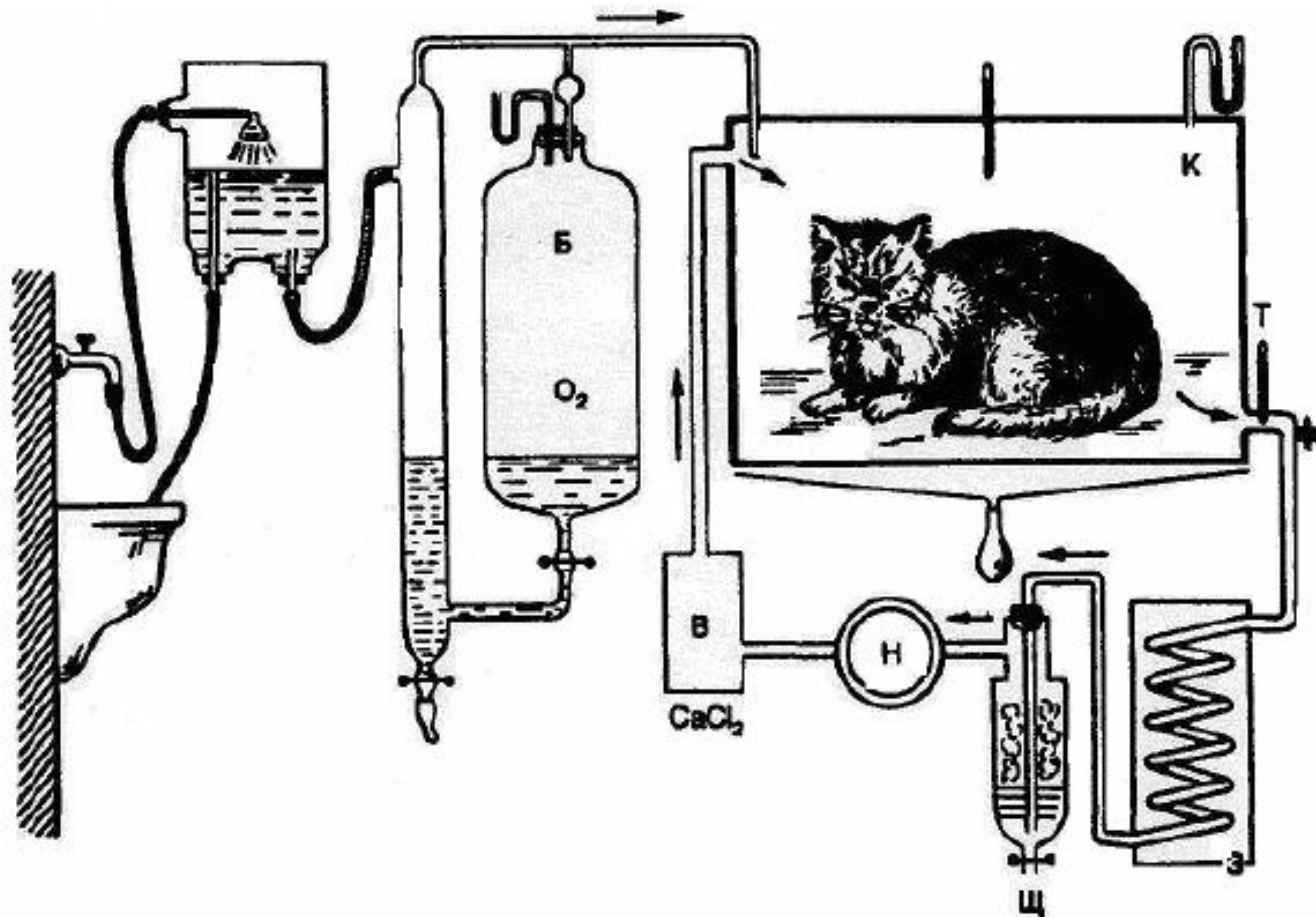


(1,2) - термометры для измерения температуры H_2O , протекающей по трубкам в камере; (3) – бак для воды; (4) – окно для подачи пищи; (5) - насос для удаления воздуха из камеры; (6,8) баки с серной кислотой для поглощения воды; (7) баки с известью для поглощения CO_2 ; (9) - сосуд для поддержания постоянного давления в камере; (10) - баллон для подачи O_2 в камеру через газовые часы (11).

Непрямая калориметрия -

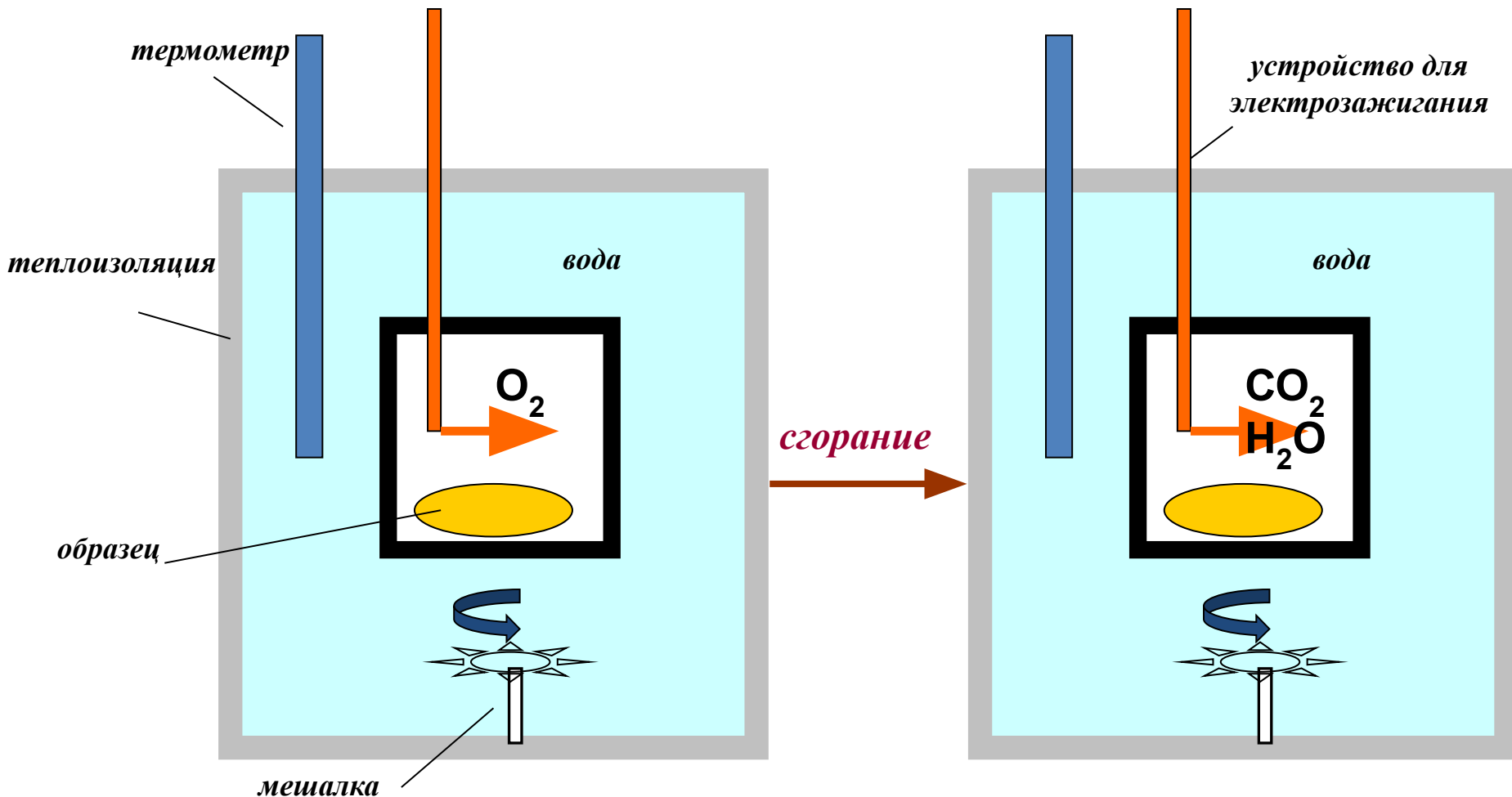
непрямое определение
теплообразования в
организме по его
газообмену

Схема респираторного аппарата



К – камера; Б – баллон с кислородом; Н – мотор, выкачивающий воздух из камеры; З – змеевик для охлаждения воздуха; Щ – сосуд, наполненный раствором щелочи для поглощения углекислого газа; В – баллон для поглощения водяных паров хлоридом кальция; Т – термометры. Слева устройство для автоматической подачи O₂ в камеру и поддержания постоянства давления в ней.

Определение энергоемкости питательных веществ, поступающих в организм



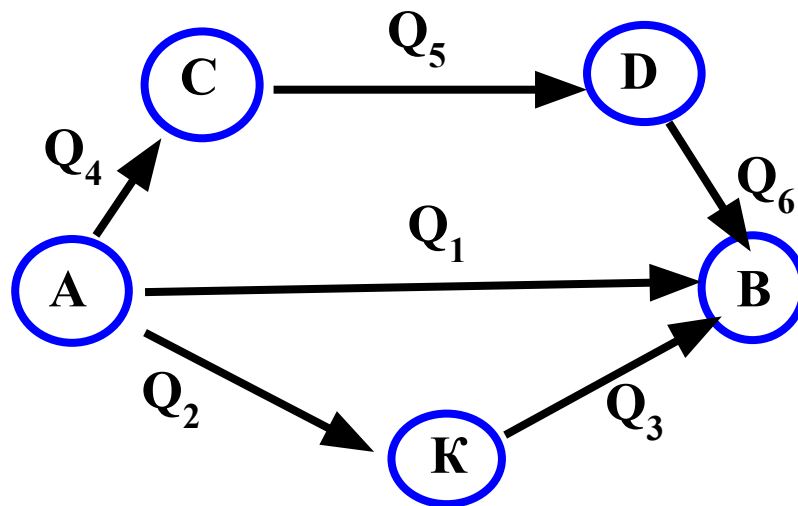
Энергетический баланс человека в сутки

Приход	(ккал)	Расход	(ккал)
Питательные вещества		Выделенная через кожу	
56,8 г белков -	237	теплота -	1374
140 г жиров -	1307	Выдыхаемые газы -	43
79,9 г углеводов -	335	Кал и моча -	23
		Испарение через дыхание -	181
		Испарение через кожу -	227
		Поправки -	11
Всего	1879	Всего.....	1859

Таким образом, живой организм не является источником новой энергии и первый закон термодинамики полностью применим к живым организмам

При химических превращениях следствием
первого закона термодинамики является
закон Гесса:

**Тепловой эффект химического процесса, проходящего ряд
промежуточных стадий, не зависит от пути превращения,
а определяется лишь начальным и конечным состояниями
химической системы**



$$Q_1 = Q_2 + Q_3 = Q_4 + Q_5 + Q_6$$

A – исходные продукты, B – конечные продукты,
K, C, D – промежуточные продукты;
Q₁, Q₂, Q₃, Q₄, Q₅, Q₆ – тепловые эффекты отдельных стадий

Первый закон термодинамики

Общая сумма энергии материальной системы остается постоянной величиной независимо от изменений, происходящих в системе.

Изменение в системе возможно только в результате обмена энергией с окружающей (внешней) средой.

или:

Изменение внутренней энергии системы равно алгебраической сумме тепла, переданного в процессе, и совершенной работе

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta A$$

Первый закон термодинамики для живых систем:

Все виды работ в организме совершаются за счет эквивалентного количества энергии, выделяющейся при окислении питательных веществ

Лекция 2.

**Обратимые и необратимые
процессы.**

**Свободная энергия, энтропия.
Второй закон термодинамики.
Стационарное состояние.**

Теорема Пригожина.

**Второй закон термодинамики
для живых систем.**

Свободная энергия, энтропия.

Термодинамическое равновесие - такое состояние системы, когда изменения различных видов энергии выровнены, и способность системы совершать работу равна нулю. Обращение обратимого процесса не вызывает остаточных изменений в окружающей среде.

Обратимый процесс - это процесс, при котором система в каждый данный момент времени находится в состоянии, бесконечно близком к термодинамическому равновесию, и достаточно лишь незначительно изменить условия, чтобы процесс был обращен.

Необратимый процесс - это процесс, при котором система изменяется по направлению к конечному состоянию (при самопроизвольном протекании процесса - к состоянию равновесия) с определенной скоростью. При этом часть свободной энергии системы (то есть той энергии системы, за счет которой может совершаться работа при постоянной температуре) теряется в виде тепла.

Свободная энергия G – это способность системы совершать работу

Свободная энергия определяется как

$$G = U + p\Delta v - TS$$

где U – внутренняя энергия системы,

p – давление, v – объем, T – температура, S – энтропия.

$U + pv = H$ - энтальпия системы

Максимальная полезная работа $\Delta A'_{max}$, совершаемая системой, связана со свободной энергией системы:

$$\Delta A'_{max} \leq -\Delta(U + p\Delta v - TS) = T\Delta S - \Delta U - p\Delta v = -(\Delta G),$$

где знак “<” соответствует необратимым процессам

Градиент, связь между градиентом и свободной энергией.

Градиент Γ какого-либо параметра представляет собой отношение разности его значений в двух точках ΔI к расстоянию Δx между ними:

$$\Gamma = \Delta I / \Delta x$$

Любая термодинамическая система может совершать работу только тогда, когда в ней есть какие-либо градиенты.

Тогда величина свободной энергии G системы определяется величиной градиента:

$$G = R T \ln I_1 / I_2$$

где R – универсальная газовая постоянная, $R = k \times N_A = 8,31$ Дж/(моль·К),
 $k = 1,38 \times 10^{-23}$ Дж/К, $N_A = 6,022 \times 10^{23}$ моль⁻¹, T – температура, I_1 , I_2 – значения параметра, определяющего градиент.

Второй закон термодинамики устанавливает критерий, отражающий одностороннюю направленность необратимых (неравновесных) процессов не зависимо от их конкретной природы.

- **Первый закон термодинамики** определяет количественные соотношения между различными формами энергии, которые принимают участие в определенном процессе.
- **Первый закон термодинамики** показывает, что различные виды энергии могут превращаться друг в друга в эквивалентных количествах.

Но **первый закон термодинамики** ничего не говорит о направлении, в котором происходит превращение энергии в системе - в каком направлении будет развиваться тот или иной процесс.

Второй закон термодинамики заключается в том, что все процессы превращения энергии протекают с рассеиванием части энергии в виде тепла.

Согласно второму закону термодинамики, состояние системы может быть описано особой функцией – энтропией S .

Энтропия определяет какие процессы возможны в данных условиях и до какого предела они могут идти.

Энтропия характеризует потери энергии при необратимых процессах, которые происходят обычно в виде тепла.

Таким образом, энтропия отражает ту часть энергии системы, которая рассеялась в тепловой форме и не может уже быть использована для совершения работы при постоянной температуре.

Изменение энтропии ΔS определяется как отношение суммарного значения поглощенных системой теплоты к температуре системы

$$Q/T: \Delta S \geq \Delta Q/T$$

где Q – поглощенная системой теплота, T – температура.

Для изолированной системы, т.е. системы, не обменивающейся теплом с внешней средой

$$\Delta Q = 0$$

и уравнение принимает вид:

$$\Delta S \geq 0$$

То есть,
при обратимых процессах
изменение энтропии равно нулю

$$\Delta S = 0,$$

а при необратимых оно положительно:

$$\Delta S > 0$$

В изолированной системе энтропия ΔS остается неизменной в равновесных (обратимых) и возрастает в неравновесных (необратимых) процессах. Это и является критерием направленности превращений в изолированной системе.

Таким образом,
протекающий в изолированной системе самопроизвольный неравновесный (необратимый) процесс всегда вызывает увеличение энтропии до ее максимальных значений при окончании процесса и установлении термодинамического равновесия.

Общая формулировка
второго закона термодинамики:

Любой самопроизвольный процесс в изолированной системе приводит к уменьшению свободной энергии, если процесс необратим (неравновесен); если процесс обратим (равновесен), то свободная энергия системы постоянна и минимальна:

$$\Delta G \leq 0.$$

Роль энтропии

1. Энтропия как мера рассеяния энергии при необратимых процессах

Чем больше возрастание энтропии при каком-либо процессе, тем больше рассеяние энергии и тем более необратим данный процесс.

В изолированной системе энтропия остается неизменной в равновесных (обратимых) и возрастает в неравновесных (необратимых) процессах.

2. Энтропия как мера возможности процесса

Самопроизвольно могут протекать только процессы, при которых энтропия возрастает (необратимые процессы) или остается постоянной (обратимые).

Процессы, при которых энтропия уменьшается, самопроизвольно протекать не могут, то есть термодинамически невозможны.

Таким образом,

термодинамический энтропийный критерий однозначно определяет возможность протекания того или иного процесса.

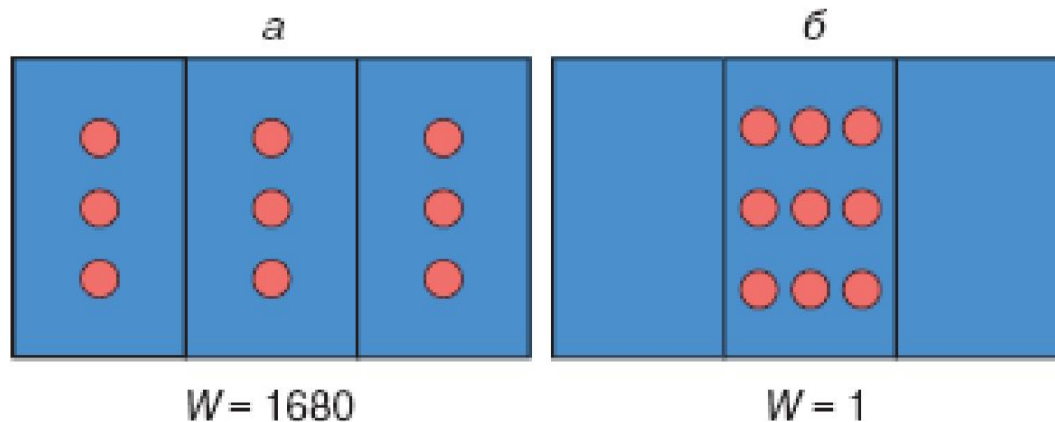
3. Энтропия - мера упорядоченности системы

$$S = k \ln W$$
 - уравнение Планка-Больцмана

где S - энтропия, k - постоянная Больцмана, равная 38×10^{-24} ДжК⁻¹ или $3,311 \times 10^{-24}$ энтропийных единиц

Лед: $S = 9.8$; вода: $S = 16.7$; пар: $S = 45.1$

(энтропийная единица равна 1 кал/град), W - термодинамическая вероятность, то есть число способов, которыми достигается данное состояние



При переходе системы от полного беспорядка (а) к полному порядку (б) меняется термодинамическая вероятность W , а, следовательно, и энтропия S , которая, в соответствии с уравнением Планка-Больцмана равна $S = k \ln W$. Чем больше упорядоченность системы, тем меньше ее энтропия.

4. Связь между энтропией и информацией

Макроскопическое состояние некоторой системы: с определенной степенью точности указаны значения объема, давления, температуры, химического состава и т.п.

Каждому макросостоянию системы соответствует набор микросостояний. В микросостоянии точно заданы состояния всех частиц, входящих в систему. Для любой макросистемы при температуре выше абсолютного нуля число микросостояний W , соответствующих данному макросостоянию, огромно.

W называется статистическим весом или термодинамической вероятностью данного макросостояния.

Знать микросостояние системы значит знать о системе все!

Термодинамическая вероятность W – это количество микросостояний, возможных в пределах данного макросостояния.

Величина W непосредственно связана с энтропией.
По формуле Планка-Больцмана

$$S = k \ln W$$

где k - постоянная Больцмана,

$$k = 1,38 \times 10^{-16} \text{ эрг/град или } 3,31 \times 10^{-24} \text{ кал/град.}$$

Т.е. энтропия определяется как логарифм числа микросостояний, возможных в данной макроскопической системе

Второй закон термодинамики для живых систем

Организм, являясь открытой системой, получает энергию извне и запасает ее в виде богатых энергией соединений (АТФ).

При этом энтропия системы понижается.

Запасенная энергия используется для совершения полезной работы. Так как все процессы, протекающие в живых телах, носят необратимый характер, то в ходе этих процессов энтропия увеличивается. При этом часть энергии выделяется в окружающую среду в форме бедных энергией конечных продуктов метаболизма.



Постулат И.П. Пригожина:

Общее изменение энтропии dS открытой системы может происходить независимо либо за счет процессов обмена с внешней средой ($d_e S$), либо вследствие внутренних необратимых процессов ($d_i S$):

$$dS = d_e S + d_i S$$

Энергетическую характеристику открытой, или условно изолированной биологической системы в соответствии со вторым принципом термодинамики можно дать на основе баланса (обмена) энтропии.

Пусть

dS/dt - скорость изменения энтропии открытой системы,

$d_i S/dt$ - скорость образования энтропии в системе за счет внутренних необратимых процессов,

$d_e S/dt$ – скорость обмена энтропией с внешней средой

Уравнение Пригожина:

$d_i S/dt$ по определению всегда положительно,

$d_e S/dt$ может быть как положительным, так и отрицательным.

Это уравнение выражает суть энергетических процессов, происходящих в открытой биологической системе.

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

Стационарное состояние. Теорема Пригожина.

Стационарное состояние биосистем.

Особенностью биосистем является то, что они не просто открытые системы, но системы, находящиеся в *стационарном состоянии*.

При *стационарном состоянии* приток и отток энтропии происходят с постоянной скоростью, поэтому общая энтропия системы не меняется во времени ($dS/dt=0$).

Классической моделью стационарного состояния является система баков (модель Бэртона)

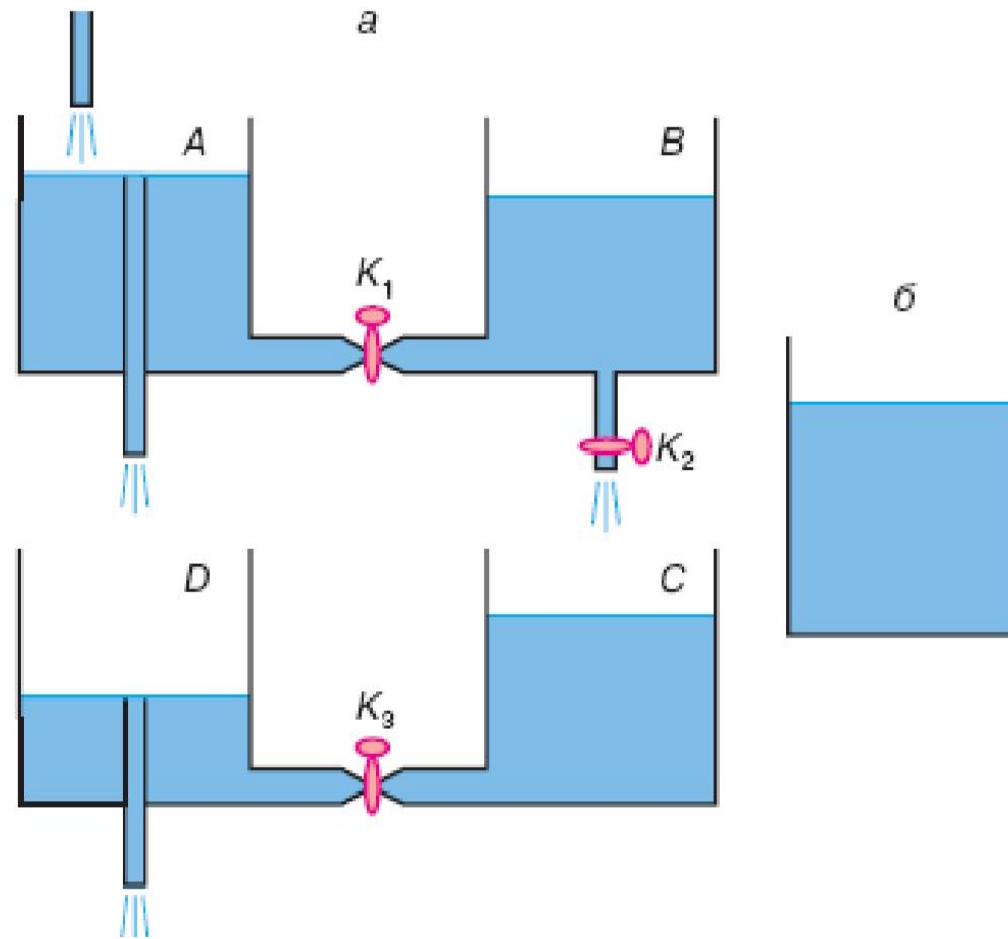


Рис. 2. Стационарное состояние. а – модель стационарного состояния (модель Бэртона). При определенной степени открытости кранов K_1 , K_2 и K_3 в баках B и C устанавливаются постоянные уровни, поскольку отток воды компенсируется ее притоком; б – постоянство уровня в непроточной емкости не является стационарным, так как не поддерживается динамически. Оно соответствует термодинамическому равновесию

Теорема Пригожина

В стационарном состоянии скорость возрастания энтропии, обусловленного протеканием необратимых процессов, имеет положительное и минимальное из возможных значение

$$d_i S/dt > 0 \rightarrow \min$$

В этом состоит критерий направленности необратимых процессов в открытых системах, находящихся вблизи равновесия.

Нахождение системы в экстремуме, соответствующем минимуму производства энтропии, обеспечивает ей наиболее устойчивое состояние.

Различия между термодинамическим равновесием и стационарным состоянием

Термодинамическое равновесие

- ✓ отсутствует поток вещества и энергии в окружающую среду и обратно
- ✓ на поддержание этого состояния не затрачивается свободная энергия
- ✓ работоспособность системы равна 0, т/д потенциалы равны 0
- ✓ энтропия максимальна
- ✓ в системе отсутствуют градиенты

Стационарное состояние

- ✓ постоянный обмен энергией с окружающей средой
- ✓ постоянно тратится свободная энергия на поддержание состояния
- ✓ т/д потенциалы постоянны и не равны 0
- ✓ энтропия постоянна, но не максимальна
- ✓ градиенты присутствуют

Второй закон термодинамики для живых систем

Скорость изменения энтропии ΔS в организме равна алгебраической сумме скоростей производства энтропии внутри организма и скорости поступления отрицательной энтропии из среды в организм.

Математическая запись второго закона термодинамики для живых систем.

$$dS/dt = dS_i/dt + dS_e/dt$$

Здесь dS , dS_i , dS_e – общее изменение энтропии системы, изменение энтропии за счет процессов, происходящих в организме и изменение энтропии, обусловленное взаимодействием с внешней средой, соответственно.