

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНЫ БИОФИЗИКИ: ТЕОРИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТ

Чукова Ю.П.

Краснопресненский региональный фонд охраны природы и здоровья населения

г. Москва, РФ, e-mail: y.chukova@mtu-net.ru

Поступила в редакцию: 26.06.2020

Аннотация. Термодинамическим методом чёрного ящика получена зависимость КПД преобразования энергии электромагнитного излучения в свободную энергию для изотермических эндоэргических процессов в открытых системах и показано, какой круг застарелых проблем современной фотобиологии находит при этом исчерпывающее объяснение. Дан ответ на вопрос, почему глаз человека имеет нулевую чувствительность в максимуме солнечного излучения. Это результат термодинамического запрета на преобразование ИК излучения в свободную энергию. Этот запрет предписывает существование сдвига Пуркине в глазу человека при переходе от дня к ночи и предсказывает существование сдвига Пуркине во многих фотоявлениях со сложным спектром фоточувствительности. Это позволяет объяснить самые сложные динамические кривые разных типов фотодвижения. Существование отрицательных фототаксиса, фоботаксиса и фотокинеза при высокой освещённости объясняется падением КПД в условиях сверхлинейного роста скорости генерации энтропии. Безуспешные попытки учёных увеличить эффективность фотосинтеза растений связаны с тем, что Природа исчерпала эти возможности, поместив фотосинтез в максимум КПД изотермических эндоэргических процессов.

Ключевые слова: зрение человека, фотодвижение простейших организмов, фотосинтез растений, скорость генерации энтропии.

Энергия, как известно, не исчезает и не возникает вновь. Она только переходит из одной формы в другую. Для характеристики успешности этого преобразования исследователи ввели коэффициент полезного действия (КПД), который широко используется для рукотворных устройств и крайне редко для живых объектов. Самым главным видом преобразования энергии живыми системами является преобразование электромагнитного излучения Солнца в свободную энергию, которая затем используется живым объектом при всех самых разнообразных формах жизнедеятельности. Физический закон эффективности такого преобразования термодинамическим методом был получен в середине XX века [1-3] для изотермических процессов в рамках рассмотрения самой общей задачи преобразования электромагнитного излучения в другие виды энергии. Была рассмотрена открытая система, представленная на рисунке 1, которая обменивается с окружающей средой не только энергией, но и массой.

В рамках этой схемы поток энергии поглощённого электромагнитного излучения \dot{W}_a может быть преобразован в свободную энергию F продуктов реакции, в тепло (тепловой поток \dot{Q}) и электромагнитное излучение с иными характеристиками (переизлучение), которым обычно бывает люминесценция (поток энергии люминесцентного излучения \dot{W}_L). Все три вида преобразования энергии показаны на рисунке 1 пунктирными стрелками.

На основе закона сохранения энергии имеем

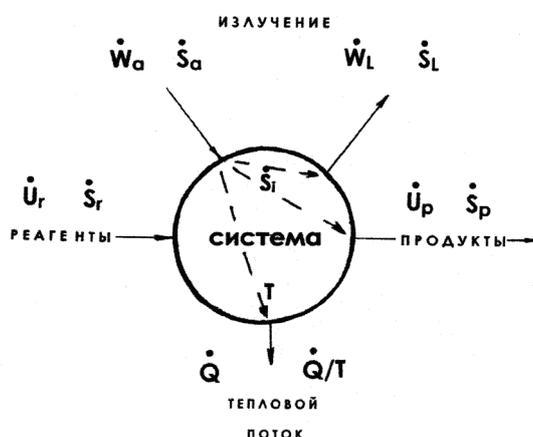


Рисунок 1. Открытая термодинамическая система

$$\dot{W}_a + \dot{U}_r - \dot{W}_L - \dot{U}_p - \dot{Q} = 0, \quad (1)$$

где \dot{U}_r – поток внутренней энергии реагентов и \dot{U}_p – поток внутренней энергии продуктов

Термодинамический метод рассмотрения требует учёта энтропии S всех видов энергии, включенных в рассмотрение, которая представлена на рисунке 1 рядом с обозначением соответствующей энергии (а именно \dot{S}_a ; \dot{S}_L ; \dot{Q}/T). Кроме того, согласно второму закону термодинамики необходимо учесть скорость генерации энтропии в системе \dot{S}_i , которая возникает вследствие необратимости протекающих в системе процессов

Для уравнения баланса энтропии в стационарном состоянии системы имеем

$$\dot{S}_a + \dot{S}_r - \dot{S}_L - \dot{S}_p - \dot{Q}/T + \dot{S}_i = 0. \quad (2)$$

Совместное решение этих двух уравнений позволяет получить связь эффективности всех процессов в системе. КПД люминесценции вводится стандартным способом, используемым в технике

$$\eta_L = \dot{W}_L / \dot{W}_a. \quad (3)$$

Как известно, свободная энергия в термодинамике определяется формулой

$$F = U - ST. \quad (4)$$

Процессы, протекающие с возрастанием свободной энергии называются эндоэргическими. Для КПД η преобразования энергии электромагнитного излучения в свободную энергию системы имеем формулу

$$\eta = [(\dot{U}_p - \dot{S}_p T) - (\dot{U}_r - \dot{S}_r T)] / \dot{W}_a. \quad (5)$$

Преобразование энергии в тепло физики рассматривают как потери, поэтому КПД для такого преобразования не вводится. В итоге на основании (1) и (2) для полезных преобразований энергии имеем

$$\eta_L + \eta = 1 + T(\dot{S}_L - \dot{S}_a - \dot{S}_i) / \dot{W}_a. \quad (6)$$

Для современного уровня развития экспериментальной техники типично отдельное изучение процессов люминесценции [3] и преобразования электромагнитного излучения в свободную энергию F , например, в энергию химических связей. Если U – внутренняя энергия рассматриваемой системы, S – её энтропия, а T – её температура, то произведение ST называется связанной энергией. Эта энергия не может быть использована для получения какой-либо работы. Для получения работы может быть использована только разница между внутренней энергией U системы и её связанной энергией ST . Именно эта величина представляет главный интерес в биофизике и в биохимии. Для её исследования необходимо пренебречь процессами люминесценции, тогда ур. (6) упрощается и приобретает вид

$$\eta = 1 - T(\dot{S}_a + \dot{S}_i) / \dot{W}_a. \quad (7)$$

Термодинамика всегда начинает свои рассмотрения с термодинамического предела КПД, т.е. с обратимого процесса без потерь. Такой КПД обозначим η^* . В этом случае $\dot{S}_i = 0$ и формула (7) становится ещё проще, принимая вид аналогичный общеизвестной формуле КПД цикла Карно

$$\eta^* = 1 - T \dot{S}_a / \dot{W}_a. \quad (8)$$

При теоретическом рассмотрении электромагнитного излучения двумя главными характеристиками являются частота ν и спектральная плотность излучения E_ν . Весь диапазон изменения частоты более 20 порядков, а диапазон изменения спектральной плотности излучения ещё значительно шире. В основу рассмотрения положена спектральная плотность излучения потому, что она позволяет легко перейти к любой другой характеристике поглощённого излучения (энергия, мощность, интенсивность) и при необходимости учесть ширину спектрального интервала фоточувствительности процесса.

Входящие в формулу (8) величины потока поглощённой энергии \dot{W}_a и потока её энтропии \dot{S}_a рассчитываем по формулам

$$\dot{W}_a = \int E_\nu dv, \quad (9)$$

$$\dot{S}_a = 2\pi k c^{-2} \int v^2 [(1+\rho)\ln(1+\rho) - \rho \ln \rho] dv \quad [4,5], \quad (10)$$

$$\rho = c^2 E_\nu / 2\pi h v^3 \quad [5]. \quad (11)$$

Результат расчёта схематично представлен на рисунке 2 для всего диапазона частот электромагнитного излучения. В нижней части рисунка 2 представлена в полулогарифмическом масштабе зависимость предельного КПД η^* от спектральной плотности поглощённого излучения E_ν . Главное, что демонстрирует этот рисунок – это существование двух областей частот с разными законами преобразования энергии. Это общеизвестные из теории теплового излучения области Вильгельма Вина и Рэля-Джинса, что не должно вызывать удивления у лиц с хорошим университетским образованием. В области высоких частот (область Вина или $h\nu \gg kT$), куда относятся видимый свет, ультрафиолет, рентген и гамма-излучение, мы видим логарифмическую зависимость, а в области низких частот (область Рэля-Джинса или $h\nu \ll kT$), куда относятся все радиочастоты и крайне низкие частоты, зависимость $\eta^* = \eta^*(E_\nu)$ подобна ступеньке [6].

Границей между этими областями является инфракрасное излучение (ИК).

Степень экспериментальной изученности процессов в двух выше названных областях не сравнима. Достоверность экспериментальных результатов в области Рэля-Джинса недостаточна, поэтому сопоставление теории с экспериментом будет проведено только для области Вина, т.е. в рассмотрении будут включены давно и надёжно установленные процессы фотобиологии, такие как зрение позвоночных, фотосинтез растений и водорослей, фотодвижение простейших организмов и т.д.

В области Вина $\rho \ll 1$, поэтому формула (10) упрощается и переходит в формулу

$$\dot{S}_a = 2\pi k c^{-2} \int v^2 \rho (1 - \ln \rho) dv. \quad (12)$$

Формула (11) легко позволяет выявить влияние частоты ν на предельный КПД η^* . Этот результат представлен на рисунке 3 для четырёх значений частоты из области Вина. Длина волны 400 нм представляет верхнюю границу частоты видимого света, а 780 нм – нижнюю границу частоты видимого света. Длина волны 1500 нм взята для характеристики ближнего ИК излучения, а 3000 нм для характеристики более длинноволнового ИК.

ШКАЛА ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ВОЛН (Гц)

1 10 10² 10³ 10⁴ 10⁵ 10⁶ 10⁷ 10⁸ 10⁹ 10¹⁰ 10¹¹ 10¹² 10¹³ 10¹⁴ 10¹⁵ 10¹⁶ 10¹⁷ 10¹⁸ 10¹⁹ 10²⁰ 10²¹ 10²²

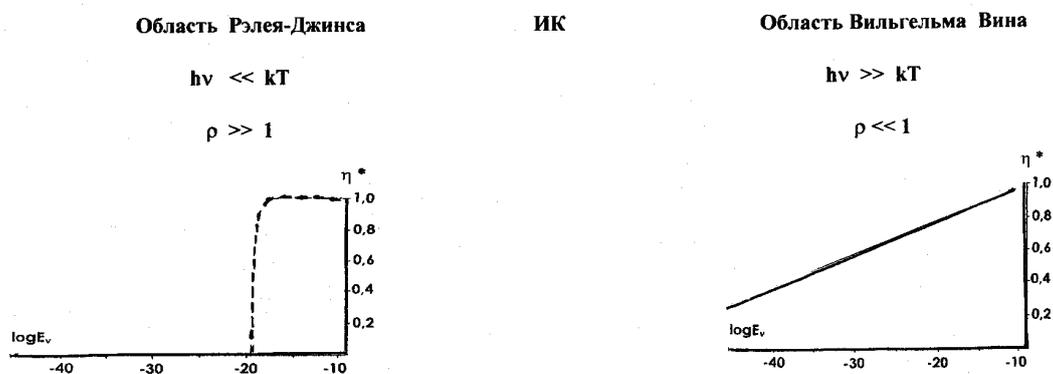


Рисунок 2. Разделение всей шкалы электромагнитных волн в теоретической физике

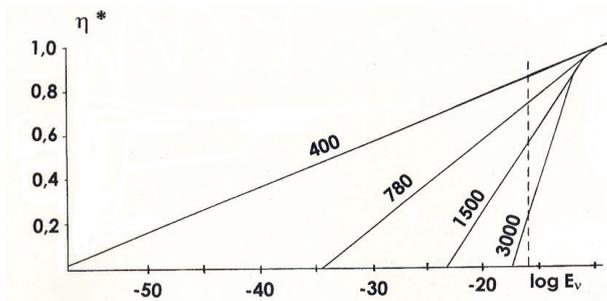


Рисунок 3. Предельный КПД η^* как функция поглощённой энергии для 4 длин волн области Вина

Эти результаты могут представлять интерес только для теоретиков, потому что термодинамический предел относится к обратимым процессам без потерь, а в природе таких процессов не бывает. Все процессы в живой и неживой природе необратимы. И только они изучаются экспериментаторами. Чтобы результат мог заинтересовать экспериментаторов, КПД надо считать не по формуле (8), а по формуле (7). И сделать это не составляет труда.

В работах лауреата Нобелевской премии Онзагера [7, 8] показано, что при слабом воздействии на систему скорость генерации энтропии растёт пропорционально поглощённой энергии, т.е.

$$\dot{S}_i = \alpha \dot{W}_a \quad (13)$$

Расчёт реального КПД для длины волны 780 нм при $T = 300$ К с учетом линейной необратимости процесса даёт результат, представленный на рис. 4, где кривая 1 относится к термодинамическому пределу КПД, т.е. для неё $\alpha = 0$ и $\dot{S}_i = 0$. Для кривой 2 $\alpha = 1,2 \cdot 10^{-3}$, а для кривой 3 α в два раза выше.

Здесь мы имеем результат высокой значимости: линейный рост скорости генерации энтропии не изменяет функциональную зависимость предельного КПД, т.е. вид кривой зависимости КПД от спектральной плотности поглощённого излучения одинаков для обратимых и необратимых процессов. Изменяется только абсолютное значение КПД: с ростом необратимости оно падает. Этот рисунок показывает, почему экспериментаторам полезно изменить своё отрицательное отношение к термодинамическому пределу КПД на положительное: в условиях линейной необратимости они различимы только для экспериментов, где предусмотрено точное измерение всех величин в абсолютных единицах. Такова ситуация для слабых воздействий электромагнитного излучения.

Она изменяется при сильном воздействии, когда скорость генерации энтропии растёт, подчиняясь другому закону

$$\dot{S}_i = \alpha \dot{W}_a + \beta \dot{W}_a^n \quad (14)$$

где β и n – постоянные величины. Результат расчёта представлен на рисунке 5, где сплошной линией дан термодинамический предел КПД, пунктирными линиями – КПД в условиях линейного роста скорости генерации энтропии, а штрих-пунктирной линией – КПД в условиях сверхлинейного роста скорости генерации энтропии

\dot{S}_i . В эксперименте может быть зафиксирована либо вся кривая, состоящая из пунктирной и штрих-пунктирной линии, либо какая-то её часть.

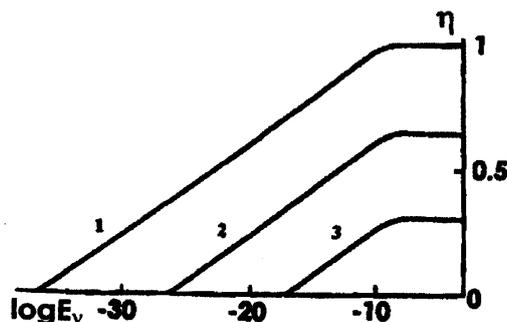


Рисунок 4. Влияние линейной необратимости на предельный КПД

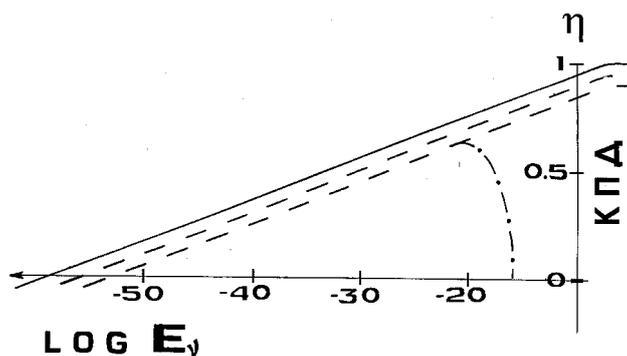


Рисунок 5. КПД η для обратимых процессов (сплошная линия), для процессов с линейной необратимостью (пунктир) и для процессов со сверхлинейной необратимостью (штрих-пунктир)

Как отмечалось выше, процессы, протекающие с возрастанием свободной энергии при поглощении энергии электромагнитного излучения, называются эндоэргическими. На рисунках 2-5 представлены их главные характеристики. Физический закон эффективности такого преобразования термодинамическим методом был получен в середине XX века [9] и был актуален для солнечных батарей, практическая разработка которых в то время только начиналась. Надо было подождать 10-20 лет, чтобы убедиться в его соответствии эксперименту.

В процессе этого ожидания появилось желание посмотреть, есть ли соответствие полученного физиками результата природным процессам, в результате которых возникла и существует многообразная флора и фауна нашей планеты. Эта мысль появилась не случайно. Давно известно (для хорошо изученных биологических процессов), что все процессы жизнедеятельности представляют собой или процессы накопления свободной энергии или процессы её расходования, т.е. являются изотермическими эндоэргическими процессами. Их не принято рассматривать с точки зрения КПД. Их рассматривают с других точек зрения. Но какими ни были эти точки зрения, фундаментальный закон преобразования энергии как-то должен просматриваться в эксперименте. Трудно сказать, чем бы закончилась эта попытка, если бы не было двух прекрасных книг [10, 11]. Одну написал президент Академии наук СССР академик С.И. Вавилов. Книга вышла первым изданием в 1927 году и стала настоящим бестселлером. В 1961 году вышло восьмое издание. Дальнейшей информации у меня нет. Вторая книга [11] – учебник для ВУЗов, изданный Белорусским госуниверситетом в 1974 г и до сих пор не переиздававшийся, к сожалению.

У этих книг есть одно общее качество: авторы отчётливо обозначили ту демаркационную линию, которая разделяет уже добытое тяжким трудом научное знание и область ещё не познанного. Это существенно облегчило мою задачу, избавив от необходимости знакомства с бесчисленными научными трудами и диссертациями, сосредоточившись на проблемах, актуальность которых сохранилась до сих пор.

Современная фотобиология представляет собой сумму разделов, никак не связанных между собой. Из неё можно спокойно убрать любой из разделов. Это не потребует никакого изменения в оставшихся. Объясняется это тем, что создавали её экспериментаторы, изучавшие разные системы, представляющие собой разные процессы в разных материалах. Главными и наиболее хорошо изученными разделами являются зрение человека и других позвоночных, фотосинтез растений и водорослей, фотодвижение простейших организмов. Они представлены на рис. 6, где спектральная плотность излучения является вертикальную ось, скрепляющую совершенно разные системы и процессы. Сверх того, на рис.6 представлены светотехнические характеристики сумерек. Эта графа введена для того, чтобы можно было ощутить различие диапазонов существования исследуемых эффектов.

Сумерки (переходный период от света к темноте вечером или от темноты к свету утром) принято делить на три периода: гражданские, навигационные и астрономические. Гражданские сумерки – это период между заходом Солнца и моментом, когда глубина погружения Солнца равна 6 или 7 градусам. Освещённость в условиях безоблачного неба меняется в этот период от 650 лк до 1 люкса, так что в конце периода уже нельзя читать и даже рассмотреть несветящиеся цифры часов. За гражданскими сумерками следуют навигационные. В конце навигационных сумерек видна только линия горизонта. За ними наступают астрономические сумерки, когда хорошо видны яркие звёзды и плохо – слабые. Затем наступает собственно ночь.

В теоретических расчётах светотехнические характеристики не фигурируют, а используется спектральная плотность излучения E_ν . Создатели солнечных батарей, на которых была проведена проверка правильности разработанной теории, используют специальную терминологию, где основополагающей является аббревиатура АМО (air mass zero = воздушная масса равна нулю). Это означает, что поток солнечного излучения измеряется около Земли, но вне атмосферы, т.е. без учёта его ослабления при прохождении через атмосферу. В таких условиях численное значение солнечной постоянной равно $0,139 \text{ Вт/см}^2$. Наряду с аббревиатурой АМО используется аббревиатура АМ1, обозначающая освещённость на уровне моря, когда поток солнечного излучения составляет $0,092 \text{ Вт/см}^2$. Опираясь на эти данные, можно оценить максимальную спектральную плотность потока солнечного излучения в диапазоне видимого света. Она оказывается порядка 10^{-16} Дж/см^2 . Сообразно с этой величиной обозначен динамический диапазон существования трёх наиболее важных

фотоэффектов. Он оказывается хорошо согласованным с тем диапазоном спектральной плотности излучения, которая фигурирует на рисунках 2-5.

Начнём с процессов зрения, которые не только хорошо изучены, но и стандартизованы, как отмечалось выше [12-15]. Первое научное открытие в этой области было сделано в 1823 г. чешским физиологом Яном Пуркине. Он обратил внимание на то, что красные предметы кажутся более яркими днём, а синие – вечером. Эффект получил название сдвига Пуркине и был детально изучен. В итоге стало известно, что глаз имеет фотоприёмники двух типов (палочки и колбочки), причём область спектральной чувствительности колбочек сдвинута в красную часть спектра на 50 нм по сравнению со спектром чувствительности палочек. Вот эти две кривые видности и были стандартизованы. Максимум кривой видности дневного зрения приходится на 555 нм. Ординаты этой кривой, определённой по огромному числу экспериментальных исследований, были утверждены в 1927 г. Международным комитетом по освещению, а в 1939 г. Международным комитетом мер и весов. Кривая видности сумеречного зрения имеет максимум при 507 нм и её координаты были утверждены в 1951 г. Международным комитетом по освещению. Казалось бы, всё изучено. Но...нет ответа на вопрос, почему существует эффект Пуркине. Физики, разработавшие разнообразные ФЭУ, обошлись без него.

При изучении любых фотопроцессов коренным является вопрос согласования спектра воздействующего света и спектра чувствительности эффекта. При исследовании зрения изначально считалось, что такое соответствие имеется. Однако, после открытия Планком кванта действия все научные объяснения стали базироваться на рассмотрении частот. Здесь о согласовании спектра видимого света с максимумом излучения Солнца говорить не приходится. Наоборот, приходится искать ответ на вопрос, почему глаз имеет нулевую чувствительность в области ИК излучения, на которую приходится максимум излучения Солнца. Излучение Солнца может быть охарактеризовано ещё и числом квантов, приходящихся на единицу частоты, но в этом случае рассогласование спектров становится ещё более очевидным.

На этот аспект работы глаза человека впервые обратили внимание И.М. Франк и Г. Ландсберг [16].

Исследование кинетических характеристик глаза человека началось в 1834 г. с работ Вебера, который исследовал пороговую чувствительность глаза человека. Он обнаружил, что испытуемый замечает изменение величины светового стимула (так у физиологов называется внешнее воздействие), если к 60 горящим свечам прибавить ещё одну. А чтобы он заметил изменение стимула при 120 горящих свечах, к ним надо добавить 2 горящие свечи. Соотношение, которое отчётливо просматривается при этом было названо правилом Вебера. Физик Фехнер проинтегрировал полученное соотношение, и для величины ощущения получил логарифмическую зависимость от стимула. Полученная им формула была названа законом Вебера-Фехнера и с середины 19 века до середины 20 века считалась главным законом физиологии. В середине 20 века после публикации в журнале Science статьи С. Стивенса [17] под названием «Отдадим должное Фехнеру и отменим его закон» физиологи стали считать, что ощущения подчиняются степенному закону.

Весь этот комплекс проблем интересно рассмотреть с точки зрения термодинамического закона преобразования энергии электромагнитного излучения в свободную энергию. Для этого обратимся к рисунку. 3. Вертикальным пунктиром на нём представлен максимальный уровень спектральной плотности солнечного излучения у поверхности Земли. Следовательно, всё то, что расположено справа от перпендикуляра не может нас интересовать, потому что не может быть реализовано на поверхности Земли. Для нас интересна только картина слева от перпендикуляра. На ней представлен термодинамический предел КПД для 4 длин волн. Из которых две длины волны (1500 и 3000 нм) относятся к ИК излучению. Для них максимальное значение предельного КПД составляет около 0,5 и 0,2 соответственно. С изменением освещённости ото дня к ночи на 10 порядков предельный КПД преобразования энергии этих волн падает до нуля. Таким образом, нулевая чувствительность глаза человека в ИК области является результатом термодинамического запрета на такое преобразование.

Что можно сказать о преобразовании видимого света (от 400 до 780 нм)? При переходе ото дня к ночи предельный КПД падает в этой области очень сильно (приблизительно в 2 раза). Поскольку в природе все процессы необратимы, то учёт только линейной необратимости приведёт к нулевому КПД для 780 нм, т.е. из процесса зрения будут выведены колбочки. Вот почему существует сдвиг Пуркине.

Что касается закона Вебера-Фехнера, то трагедия, случившаяся с ним, имеет малое отношения к науке. Она целиком и полностью относится к этике, морали и другим родственным вопросам, демонстрируя процесс превращения учёного из искателя истины в искателя славы и жизненных благ [18, 19].

Итак, в области зрения термодинамический закон КПД преобразования энергии позволил ликвидировать основные неясности, с которыми экспериментаторы не могли справиться более 100 лет. Это в высшей степени интересно, потому что в этой области науки никто никогда не употреблял ни термин КПД, ни понятие эффективности.

Фотодвижение простейших организмов (как только в этой области исследований стали применяться количественные методы измерения) показало, что при слабом воздействии на организм его ответ подчиняется логарифмическому закону, как этого требует термодинамика. Эти исследования так называемых положительных фототаксисов, фоботаксисов и фотокинезов весьма многочисленны и прекрасно воспроизводимы. Им даже дано экспериментаторами некоторое объяснение. Но что делать с отрицательными фототаксисами, фоботаксисами и фотокинезами, где хуже ситуация с повторяемостью и не найдены способы объяснения эффекта? Не видны мотивы для изменения знака эффекта.

**Спектральная плотность потока солнечного излучения E_s
(Дж/см²) в некоторых граничных точках**

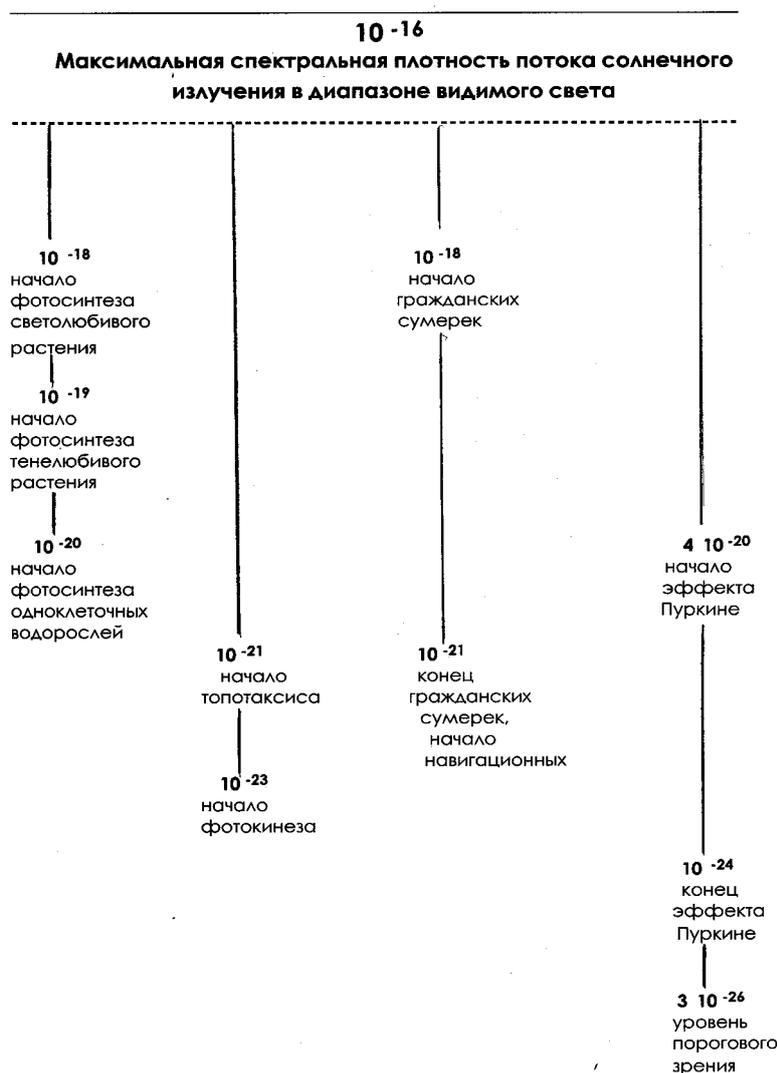


Рисунок 6. Схема граничных точек основных биологических процессов

С точки зрения термодинамики здесь нет никаких проблем. Все процессы отрицательного фотодвижения наблюдаются только при высоких (сильных) воздействиях на организм. А это значит, что пора обратиться к рис 5. Каков физический смысл этого рисунка? Он чрезвычайно прост. В системе существует всего два пути преобразования энергии (рис. 1) при отсутствии переизлучения. Это преобразование энергии электромагнитного излучения в свободную энергию и в тепло. При слабом воздействии на систему поглощённая энергия преобразуется в свободную энергию, но определённая её часть α преобразуется в тепло. Пока поддерживается паритет этого разделения, в системе протекают изотермические эндоэргические процессы. Но при некотором уровне поглощения эта паритетность нарушается: в тепло начинает преобразовываться всё большая часть поглощённой энергии. Степень полезности самого процесса преобразования снижается и может достигнуть нулевого значения. В этот момент изотермический процесс заканчивается. Если быть более точным, то следует сказать, что строго изотермический процесс заканчивается как только кривая прошла через максимум. И чем дальше за максимум ушёл процесс поглощения энергии, тем сильнее нарушение изотермичности.

Сохранение изотермичности – главное требование (и условие) существования живого объекта. Как только это условие оказывается нарушенным, объект ощущает потерю комфортности своего существования. И если это в его силах, старается вернуть себе утерянную комфортность. В области фотодвижения простейших организмов такое возможно. Объект изменяет направление своего движения на обратное и двигается до тех пор, пока не возвратится утерянная комфортность. Итак, термодинамическое объяснение получено.

Рассматривая зрение человека, мы объяснили существование сдвига Пуркине, исходя из самых общих соображений. Но тогда, если быть последовательным, следует допустить его существование и в других фотоэффектах. Следует подчеркнуть, что понятие сдвига Пуркине не встречается нигде, кроме зрения. И тем не

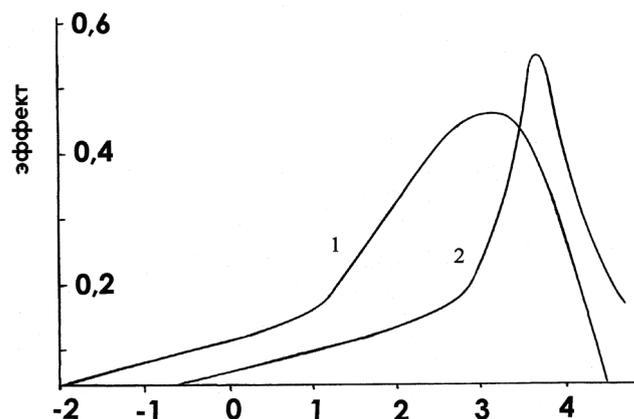


Рисунок 7. Фотокинез (кривая 1) и фоботаксис (кривая 2) как функция логарифма воздействующего излучения (по данным В.Нульча)

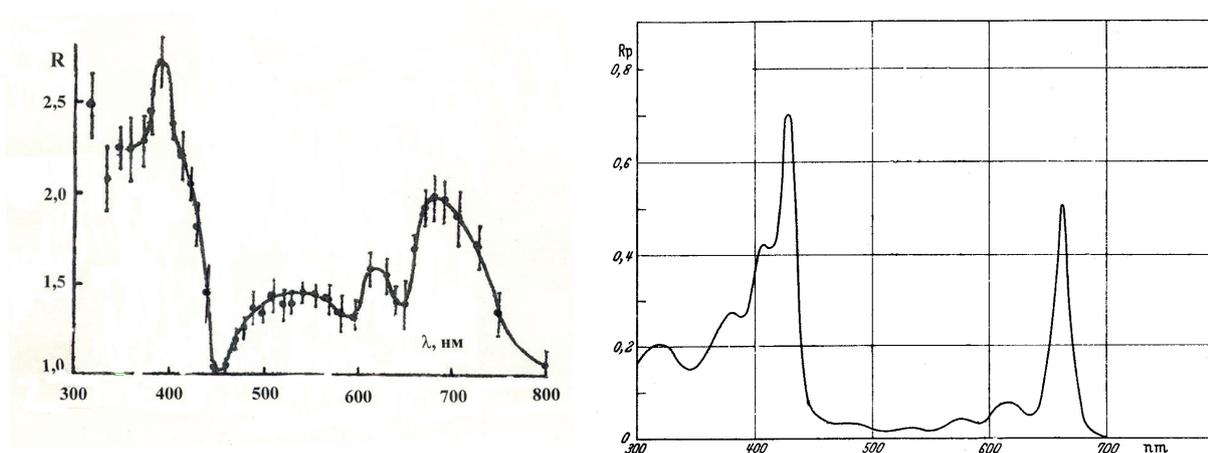


Рисунок 8. Спектр действия фоботаксиса (слева) и фоботаксиса (справа) по данным Вильгельма Нульча

менее, оказалось возможным обнаружить его в экспериментах по фотодвижению простейших организмов. Эти эксперименты были поставлены в середине XX века немецким учёным, доцентом Тюбингского университета Вильгельмом Нульчем. Они приведены на рисунке 7 кривой 1 для фотокинеза водоросли *Phormidium autumnale* и кривой 2 для фоботаксиса *Phormidium uncinatum* [22, 23]. Автор не сумел понять полученные результаты, так же, как и его современники. На эти работы исследователи фотодвижения простейших не ссылаются. Между тем, это лучшие эксперименты в области фотодвижения простейших. Они самым наглядным образом демонстрируют в эксперименте термодинамические зависимости (рис. 3) (изменение наклона прямых линий при изменении длины волны воздействующего света). Более того, они позволяют заранее сказать, как выглядит спектр действия в том или ином случае. В обоих случаях (рис. 7) в спектре действия должны существовать две полосы активности, причём одна расположена в красной части спектра, а вторая – в синей. Более того, можно сразу сказать, что в случае фоботаксиса (кривая 2) эти полосы выражены более отчётливо. Подтверждение правильности этого прогноза содержится в работах самого Вильгельма Нульча и представлено на рисунке 8 (слева) для фотокинеза, а справа – для фоботаксиса.

Исследователям фотодвижения простейших было бы полезно принять это во внимание при интерпретации своих прошлых и будущих экспериментальных исследований.

Теперь рассмотрим процесс фотосинтеза. Это единственный процесс в фотобиологии, где понятие эффективности не только присутствует, но и является главнейшим показателем. Борьба за повышение эффективности составляет основное направление и цель современных исследовательских работ. В 60-ые годы XX века исследователи фотосинтеза первыми обратили внимание на первые работы по термодинамике систем, взаимодействующих с электромагнитным излучением. Они сразу же получили логарифмическую зависимость от величины поглощения и первыми объявили непригодность термодинамического метода для объяснения

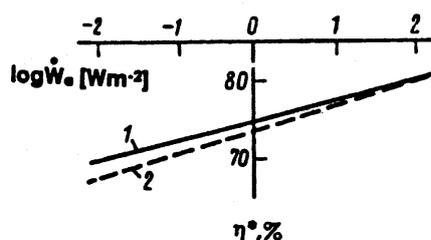


Рисунок 9. Зависимость предельного КПД фотосинтеза от поглощённой энергии для зелёного листа (1) и водоросли *Chloococcus* (2)

фотосинтеза [25, 26]. Поэтому полезно рассмотреть ситуацию с позиций современного уровня развития термодинамических работ.

На рисунке 9 представлена зависимость предельного КПД фотосинтеза зелёного листа (линия 1) и водоросли *Chloococcus* (линия 2) от логарифма величины поглощённой энергии. Они различаются из-за различия спектральных характеристик поглощения и квантового выхода фотосинтеза. Но не сильно. Значение предельного КПД очень высокое. Но это значение для экспериментаторов не представляет никакого интереса, потому что скорость генерации энтропии в компенсационной точке по освещённости очень велика. Положение порога реального эндоэргического процесса (рис. 4) оказывается равным $5 \cdot 10^{-6}$ Вт/см² для одноклеточных водорослей, $5 \cdot 10^{-5}$ Вт/см² – для тенелюбивых растений и $5 \cdot 10^{-4}$ Вт/см² – для светолюбивых растений. Это означает, что компенсационная точка по освещённости лежит при 70% предельного КПД для одноклеточных водорослей, при 73,5 % - для тенелюбивых растений, и при 76% - для светолюбивых растений. Такова величина потерь, определяемых линейной необратимостью процесса.

В условиях АМО предельный КПД фотосинтеза не может превышать 81,5 %. Так что реальный диапазон изменения КПД составит 5,5 % ($81,5 - 76 = 5,5$) для светолюбивых растений, 8% ($81,5 - 73,5 = 8$) – для тенелюбивых растений, и 11,5% ($81,5 - 70 = 11,5$) - для одноклеточных водорослей. Но эти скромные значения следует считать сильно завышенными, потому что при их расчёте не принята во внимание сверхлинейная необратимость процесса фотосинтеза. Эти значения изменятся в сторону уменьшения ещё и потому, что более правильно исходить из АМ1 и более низких освещённостей, что лучше соответствует реальным условиям жизни растений. Итак, многолетние безуспешные попытки учёных увеличить эффективность фотосинтеза имеют очень простое объяснение в свете термодинамического закона эффективности преобразования энергии электромагнитного излучения в свободную энергию растений.

В этой статье рассмотрены три главных процесса фотобиологии и показано, сколь полезно знать об успехах квантовой термодинамики для правильного планирования поиска биофизикам-экспериментаторам. Другие процессы описаны в книгах [1-3, 6, 27].

Автор выражает благодарность Фонду Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров за грантовую поддержку работы.

Список литературы / References:

1. Chukova Yu.P. Advances in nonequilibrium thermodynamics of the systems under electromagnetic radiation. *Khrizostom*, 2001, 118 p.
2. Чукова Ю.П. *Эффекты слабых воздействий. Термодинамический, экспериментальный (биологический и медицинский), социальный, законодательный, международный и философский аспекты проблемы.* М.: 2002, 426 с. [Chukova Yu.P. *Low-level influence effects. Thermodynamic, experimental (medical and biological), social, legislative, international and philosophical aspects of the problem.* М.: 2002, 426 p. (In Russ.)]
3. Чукова Ю.П. *Введение в квантовую термодинамику необратимых изотермических процессов.* М.: Мегapolis, 2018, 480 с. [Chukova Yu.P. *Introduction to quantum thermodynamics of nonequilibrium isothermal processes.* М.: Megapolis, 2018, 480. (In Russ.)]
4. Планк М. *Теория теплового излучения.* М.: ОНТИ, 1935. [Planck M. *The theory of heat radiation.* 1959, N.Y., 1914. (In Russ.)]
5. Ландау Л.Д. *О термодинамике люминесценции.* Собрание трудов. М.: Наука, 1969, с.26-31. [Landau L.D. *On the thermodynamics of photoluminescence.* *J. Phys. USSR*, 194, vol. 10, pp. 503-506. (In Russ.)]
6. Chukova Yu.P. *Interactions of science, technology and medicine: the electromagnetic radiation during the 20th century.* In Book: *A Bridge between Conceptual Frameworks. Series: History of Mechanism and Machine Science*, 2015, vol. 27, pp. 85-111, URL: <http://www.springer.com/materials/mechanics/book/978-94-017-9644-6>.
7. Onsager L. Reciprocal relation in irreversible process. 1. *Phys. Rev.* 1931, vol. 37, pp. 405-426
8. Onsager L. Reciprocal relation in irreversible process. 2. *Phys. Rev.* 1931, vol. 38, pp. 2265-2279.

9. Ржанов А.В., Чукова Ю.П. Предельные энергетические характеристики прямого преобразования солнечного излучения. *Доклады АН СССР*, 1984, т. 276, № 6, с. 1385-1388. [Rshanov A.V., Chukova Yu.P. Limit energy characteristics of direct conversion of solar radiation. *Doklady AS SSSR*, 1984, vol. 276, no. 6, pp. 1385-1388. (In Russ.)]
10. Вавилов С.И. *Глаз и Солнце*. М.: Из-во АН СССР, 1961, 110 с. [Vavilov S.I. *Eye and Sun*. М.: AS SSSR, 1961, 110 p. (In Russ.)]
11. Конев С.В., Волотовский И.Д. *Фотобиология*, Минск, 1974. [Konev S.V., Volotovskiy I.D. *Photobiology*, Minsk, 1974. (In Russ.)]
12. Чукова Ю.П. О длинноволновой границе зрительной рецепции. *Биофизика*, 1987, т. 32, с. 688-689. [Chukova Yu.P. About long-wave border of visual reception. *Biophysics*, 1987, vol. 32, pp. 688-689. (In Russ.)]
13. Чукова Ю.П. О спектральной чувствительности глаза человека. *ДАН ССР*, 1988, т. 300, № 2, с. 504-507. [Chukova Yu.P. About the spectral sensitivity of the human eye. *Doklady AS SSSR*, 1988, vol. 300, № 2, pp. 504-507. (In Russ.)]
14. Чукова Ю.П. Термодинамический подход к рассмотрению эффекта Пуркине и родственных ему явлений. *Успехи физиологических наук*, 1990, т. 21, с. 123-137. [Chukova Yu.P. Thermodynamic approach to the consideration of the Purkinje (Purkyne) effect and related phenomena. *Advances in physiology*, 1990, vol. 21, p. 123-137. (In Russ.)]
15. Чукова Ю.П. *Загадки зрения (Успехи теоретической биофизики в области эффекта Пуркине)*. М.: Изд. Знание, сер. Физика, 1990, № 4, 64 с. [Chukova Yu.P. *Riddles of the eyesight (Advance of the theoretical biophysics with to Purkinje effect)*. М.: Knowledge, 1990, no. 4, 64 p. (In Russ.)]
16. Ландсберг Г.С. *Оптика*. М.: ГИТТЛ, 1954, 727 с. [Landsberg G.S. *Optics*. М.: GITTL, 1954, 727 p. (In Russ.)]
17. Stevens S.S. To honor Fechner and repeal his law. A power function, not a log function, describes operating characteristic of a sensory system. *Science*, 1961, no. 133, pp. 80-86.
18. Чукова Ю.П. *Закон Вебера-Фехнера*. К 150-летию издания книги Г.Т. Фехнера «Элементы психофизики». М.: Гигиена, 2009, 144 с. [Chukova Yu.P. *The Weber-Fechner law*. To the 150th anniversary of the publication of the book «Elemente der Psychophysik» by G.T. Fechner. М.: Gigiena, 2010, 180 p. (In Russ.)]
19. Чукова Ю.П. О судьбе закона. *Знание-сила*, 2011, № 6, с. 45-51. [Chukova Yu.P. About the fate of the law. *Knowledge itself is power*, 2011, no. 6, pp. 45-51. (In Russ.)]
20. Чукова Ю.П. *Неожиданное родство (Термодинамическое рассмотрение некоторых фотопроцессов)*. М.Изд. Знание, серия «Физика», 1991, № 4, 64 с. [Chukova Yu.P. *Unexpected relationship: Thermodynamic consideration of some light phenomena*. М.: Publishing House Knowlege, 1991, 64 p. (In Russ.)]
21. Nultsch W. Der einfluss der lichte auf die bewegung der cyanophyceen. Phototopotaxis von phormidium autumnale. *Planta*, 1961, vol. 56, pp. 622-647.
22. Nultsch W. Der einfluss der lichte auf die bewegung der cyanophyceen. Photokinesis bei phormidium autumnale. *Planta*, 1961, vol. 57, pp. 613-623.
23. Nultsch W. Der einfluss der lichte auf die bewegung der cyanophyceen. Photophobotaxis von phormidium uncinatum. *Planta*, 1962, vol. 58, pp. 647-663.
25. Spanner D.C. The Green Leaf as a Heat Engine. *Nature*, 1963, vol. 198, no. 4884, pp. 934-937.
26. Bassham J.A. Increasing Crop Production Through More Controlled Photosynthesis. *Science*, 1977, vol. 197, no. 4304, pp. 630-638.
27. Чукова Ю.П. *Закон Девяткова (Эффективность нетеплового преобразования энергии длинноволнового электромагнитного излучения)*. М.: Мегapolis, 2016, 264 с. [Chukova Yu.P. *The Devyatkov Law (Efficiency of nontthermal conversion of energy of long-wave electromagnetic radiation)*. М.: Megapolis, 2016, 264 p. (In Russ.)]

ENERGY LAWS OF BIOPHYSICS: THEORY AND EXPERIMENT

Chukova Yu.P.

Krasnopresnensky ecology Fund

Moscow, Russia; e-mail: y.chukova@mtu-net.ru

Abstract. The dependence of the efficiency of conversion of electromagnetic radiation energy into free energy for isothermal endergonic processes in open systems is obtained by the "black box" thermodynamic method and it is shown that the range of long-standing problems of modern photobiology finds a general and exhaustive explanation. The answer is given to the question why the human eye has zero sensitivity in the maximum solar radiation. This is the result of a thermodynamic limitation on converting IR radiation into free energy. This prohibition prescribes the existence of the Purkyne shift in the human eye during the transition from day to night and predicts the existence of the Purkyně shift in many photo phenomena with a complex photosensitivity spectrum. This allows us to explain the most complex dynamic curves of different types of photo movement. The existence of negative phototaxis, phobotaxis, and photokinesis in high light conditions is explained by a drop in efficiency under the conditions of a superlinear increase in the entropy generation rate. Unsuccessful attempts of scientists to increase the efficiency of plant photosynthesis are due to the fact that Nature has exhausted these possibilities, placing photosynthesis in the maximum efficiency of isothermal endoergonic processes.

Key words: human vision, photomovement of protozoa, photosynthesis of plants, entropy generation rate.