

# Termodinàmica i biologia: algunes consideracions generals

David Jou

Departament de Física, Universitat Autònoma de Barcelona.

Correspondència: David Jou. Secció de Ciències i Tecnologia, Institut d'Estudis Catalans, C. del Carme 46, 08001 Barcelona, Catalunya, Espanya. Adreça electrònica: [david.jou@uab.cat](mailto:david.jou@uab.cat).

DOI: 10.2436/20.1501.02.183

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 17/02/2018

Acceptat: 19/04/2018

## Resum

En aquest breu article de síntesi, exposem tres aspectes de les relacions entre termodinàmica i vida: la segona llei de la termodinàmica i la definició de la vida; l'entropia i les estratègies de la vida; la temperatura i els límits de la vida. Entre altres temes concrets, tractem estats de no-equilibri, estructures dissipatives, conflictes entre eficiència i potència, atmosferes planetàries, organismes termofílics o criopreservació.

## Thermodynamics and biology: some general considerations

### Abstract

In this short panoramic paper, we deal with three aspects of the relations between thermodynamics and life: the second law of thermodynamics and the definition of life; entropy and the strategies of life; and temperature and the limits of life. Amongst the several particular topics examined here, there are non-equilibrium states, dissipative structures, conflicts between efficiency and power, planetary atmospheres, thermophilic organisms and cryopreservation.

## Introducció

Les relacions entre termodinàmica i vida tenen un interès molt ampli, que va des de temes filosòfics molt genèrics fins a nombroses aplicacions concretes. En el marc de la filosofia de la ciència, la termodinàmica està relacionada amb dualitats conceptuals especialment rellevants com ara reversibilitat/irreversibilitat, ordre/desordre, energia/entropia, macroscòpic/microscòpic, temps/eternitat, matèria inanimada / matèria viva... Per això, les discussions són molt atractives i polifacètiques, i van des de qüestions estrictament tècniques i especialitzades fins a debats teològics.

Per exemple, dos debats científics al voltant d'aquests temes han estat: ¿la vida és compatible amb les lleis de la física (en concret, amb la segona llei de la termodinàmica)?, ¿és compatible l'evolució biològica amb la termodinàmica (en concret, amb l'aparició d'ordres més complexos a partir d'ordres més senzills)? Des del punt de vista cultural, la idea de mort tèrmica de l'univers suscitada pel segon principi de la termodinàmica a finals del segle XIX

va estimular una gran quantitat de debats filosòfics a començaments del segle XX.

En aquest article breu presentaré una panoràmica de tres aspectes concrets de les relacions entre termodinàmica i vida: a) la segona llei de la termodinàmica i la definició de la vida; b) l'entropia i les estratègies de la vida, i c) la temperatura i els límits de la vida. Subdividiré cadascuna d'aquestes tres seccions en tres subapartats per tal d'ajudar a veure-hi diversos matisos i estimular el lector a aprofundir-hi pel seu compte.

### La segona llei i la definició de la vida

Definir la vida és una tasca especialment important en l'actualitat, per dos motius: perquè s'està intentant aconseguir vida al laboratori i detectar vida fora de la Terra. Ara bé, com que la vida que podríem sintetitzar o descobrir podria ser força diferent de la vida que coneixem, cal que la definició de vida sigui tan general com sigui possible. Això resulta força estimulants, ja que ens fa examinar quines són les ca-

racterístiques més fonamentals de la vida, en lloc de limitar-nos a descriure com és la vida que coneixem.

Hi ha un cert nombre de definicions diferents de vida. Simplificant, aquestes definicions subratllen tres aspectes: metabolisme, autopoiesi, i reproducció amb variacions. El metabolisme es refereix, en termes generals, a una activitat fisicoquímica que processa matèria, energia i informació; l'autopoiesi, a un cert grau de control d'aquestes activitats, tenint en compte les condicions del medi exterior; la reproducció, a la producció de nous organismes semblants però no completament idèntics a l'inicial, amb un cert marge de variació que permetrà una evolució biològica, la qual produirà diversitat i complexitat.

Subjacent al metabolisme i l'autopoiesi hi ha una característica termodinàmica important: els organismes vius no estan en equilibri, sinó en estats més o menys allunyats de l'equilibri. Això fa que alguns dels seus comportaments fisicoquímics siguin aparentment oposats (si els considerem per separat, aïllada-

ment) a les restriccions de la segona llei de la termodinàmica. Aquesta llei estableix que, per a sistemes aïllats, l'entropia només pot augmentar; o bé que, per a sistemes a temperatura constant i pressió constant, l'energia lliure de Gibbs només pot disminuir.

**Acoblament entre processos termodinàmics.** Entre altres coses, la segona llei implica que la calor va de temperatures elevades a temperatures baixes, i que la matèria va de potencials electroquímics elevats a potencials electroquímics baixos. Aquesta darrera afirmació vol dir que la matèria neutra va des de zones de més concentració a zones de menys concentració, o de molècules amb més potencial químic a molècules amb menys potencial químic, i que les partícules carregades elèctricament van cap a potencials elèctrics més baixos en el cas de càrregues positives, i en sentit oposat en el cas de càrregues negatives.

Així, els sistemes tendeixen a homogeneïtzar la seva temperatura, el seu potencial elèctric i la seva composició química. Això darrer implica, en concret, que a partir d'estats inhomogenis inicials el sistema tendirà a estats homogenis. Ara bé, alguns processos biològics semblen anar en sentit oposat: per exemple, el sodi tendeix a entrar en les cèl·lules i el potassi tendeix a sortir-ne, però a la membrana cel·lular hi ha bombes de sodi-potassi que fan sortir el sodi que hi ha entrat i fan entrar el potassi que n'ha sortit. Anàlogament, l'ATP tendeix a descompondre's en ADP i fosfat inorgànic, però en els mitocondris l'ADP més fosfat inorgànic passen a ATP, en les ATPases  $F_0F_1$ .

Podria semblar, doncs, que les bombes de sodi-potassi i les ATPases  $F_0F_1$  no obaeïn la segona llei de la termodinàmica, ja que fan fluir el sodi, el potassi i l'ADP en el sentit oposat al de la disminució de l'energia lliure, però no és així, ja que aquestes màquines moleculars consumeixen energia per fer aquestes tasques. Les bombes de sodi-potassi consumeixen ATP per dur a terme la seva funció de portar sodi i potassi des de potencials electroquímics baixos a potencials electroquímics alts. L'ATPasa  $F_0F_1$ , en canvi, consumeix energia lliurada pel pas de protons des de potencial electroquímic elevat a potencial electroquímic baix a través de la membrana mitocondrial interna. Així doncs, quan tenim en compte el conjunt dels diversos processos, el procés global satisfà la segona llei, encara que alguns dels

processos considerats per separat vagin en contra del sentit marcat per la segona llei.

La idea d'acoblament entre processos, de manera que la disminució d'energia lliure d'alguns processos (en el sentit de la segona llei) contraresti i permeti l'augment d'energia lliure d'altres processos (en sentit oposat a la segona llei), és central en la biologia. Recordem que l'energia lliure  $G$  (de Gibbs) és definida com  $G = U - TS + pV$ , de manera que incorpora l'energia interna  $U$ , l'entropia  $S$  i el volum  $V$ , amb la temperatura (absoluta)  $T$  i la pressió  $p$  imposades pel medi. En el cas en què no hi hagi variacions de volum,  $G$  coincideix amb l'energia lliure  $F$  de Helmholtz i, per tant, tenim  $\Delta F = \Delta U - T\Delta S$ , variació  $\Delta F$  que, en sistemes a temperatura i volum constants, només pot ser negativa. Així, la disminució d'energia lliure  $F$  representa un compromís entre una reducció de l'energia interna  $U$  i un augment de l'entropia  $S$ ; a baixes temperatures predomina la reducció d' $U$  i a temperatures elevades l'increment de  $S$ . Quan hi ha alguna variació de volum  $\Delta V$ , cal tenir en compte el tercer terme de  $G$ , que tindrà en compte el treball d'expansió del sistema contra la pressió del medi.

**Estats de no-equilibri i fluxos d'energia.**

Una segona idea a tenir en compte és que els sistemes biològics no corresponen, ni tan sols quan estan en repòs, a estats d'equilibri termodinàmic. Per exemple, en una cèl·lula en repòs contínuament hi entra sodi, en surt potassi, i la bomba de sodi-potassi contraresta aquesta entrada i aquesta sortida, tot consumint energia. Una analogia didàctica que permet aclarir la diferència entre aquesta situació i un estat d'equilibri, en què no hi hauria fluxos de sodi ni de potassi, és comparar l'estat d'equilibri amb una barca que sura espontàniament, i l'estat de no-equilibri amb una barca amb una via d'aigua, que, per mantenir-se surant, ha d'anar expulsant l'aigua que hi entra mitjançant una bomba que consumeix energia.

Aquesta idea il·lustra de manera intuïtiva que per tal de mantenir la vida cal anar consumint energia. De fet, el ritme mínim d'aquest consum d'energia ve determinat per la segona llei de la termodinàmica, que exigeix que si l'entropia d'un sistema disminueix, el treball mínim que cal fer-hi és el producte de la temperatura absoluta del sistema pel valor absolut de la disminució d'entropia. A escala artificial, aquesta situació es produeix, per exemple, en

els refrigeradors, que porten calor de temperatures baixes a temperatures elevades gràcies al fet que s'hi fa un treball (compatible amb la segona llei de la termodinàmica). En el cas que el procés sigui reversible, el treball que cal fer és el treball mínim; en processos irreversibles cal fer més treball. Naturalment, això posa condicions al metabolisme: el ritme metabòlic mínim ha de ser consistent amb la segona llei de la termodinàmica.

**Estructures dissipatives i morfogènesi.**

Hi ha encara un tercer aspecte interessant en la relació entre la segona llei i la biologia: la morfogènesi. Hem comentat que en estats d'equilibri els sistemes tendeixen a l'homogeneïtat pel que fa als valors de la temperatura i del potencial químic o electroquímic. Això no impedeix que hi hagi sistemes inhomogenis en equilibri, com ara sistemes de diferents fases (sòlid, líquid, gas...), que tenen arreu el mateix valor de la temperatura i els potencials químics, però valors diferents de la densitat o el grau d'agregació molecular. Hem subratllat ja que els sistemes biològics es troben fora de l'equilibri, en estats estacionaris o no estacionaris. Això ja suposa un cert grau d'organització, com ara la diferència de composició electroquímica entre la part interior i l'exterior de les cèl·lules. Cal fer, però, un pas més enllà per tal de veure com la diferenciació d'estructures (teixits, òrgans) és compatible amb la segona llei de la termodinàmica.

Un primer pas per a això va ser proposat per Prigogine amb la teoria de les estructures dissipatives. Es tracta d'estats que, mitjançant l'aportació de fluxos d'energia, es mantenen fora de l'equilibri de tal manera que, si aquests fluxos superen certs valors crítics, el sistema s'organitza tot formant estructures que es mantenen mentre el flux d'energia a través del sistema és prou elevat, i que desapareixen quan el flux esdevé insuficient. Aquestes estructures poden tenir també característiques dinàmiques particulars. Tot i que són estructures molt més senzilles que les biològiques, proporcionen un model senzill de com un sistema homogeni pot esdevenir un sistema estructurat gràcies a fluxos d'energia. Així, el consum d'energia metabòlica no tan sols alimenta motors moleculars diversos, sinó que també pot arribar a produir estructuracions, tot actuant sobre la lectura de gens adients.

**L'entropia i les estratègies de la vida**

En aquesta secció subratllo tres aspectes de l'entropia (relacionada amb el desordre molecular) en les estratègies de la vida. En particular, comento el paper de les interaccions hidrofíliques i hidrofòbiques com a element ordenador d'estructures biològiques, el conflicte entre eficiència i potència termodinàmiques, i el valor del rendiment màxim en processos irreversibles acoblats.

**Ponts d'hidrogen, reconeixement macromolecular, plegament de proteïnes.**

El fet que tantes molècules essencials de la vida siguin macromolècules és una imposició termodinàmica per tal d'evitar problemes osmòtics que, altrament, rebentarien les cèl·lules. Un aspecte bàsic de les estratègies moleculars de la vida és el reconeixement entre macromolècules; d'aquesta manera, només hi ha interaccions entre uns certs tipus de macromolècules i no d'altres. El cas més conegut i rellevant és el reconeixement entre parells de bases en l'ADN, que porta a l'aparellament d'A (adenina) amb T (timina), i de G (guanina) amb C (citosina). Aquest aparellament és el que converteix l'ADN en un missatge que conté informació i que la pot transmetre, ja que la informació d'una cadena pot donar lloc a la cadena complementària. Així doncs, des del punt de vista de la informació, el més rellevant de l'ADN no és que tingui estructura de doble hèlix, sinó que hi hagi un aparellament de les seves bases; en altres paraules, si l'ADN fos una cinta plana en lloc d'una doble hèlix també podria funcionar com a transmissor d'informació biològica, sempre que l'aparellament de bases subsistís.

En la base dels processos de reconeixement entre molècules hi ha una estratègia relativament senzilla: els ponts d'hidrogen, que consisteixen en interaccions electrostàtiques entre àtoms concrets de molècules diferents, de manera que els hidrògens positius d'alguns enllaços polars s'atreuen amb els oxígens o els nitrògens negatius d'altres enllaços polars. Els ponts d'hidrogen entre molècules d'aigua tenen una gran importància en les propietats de l'aigua, i és per això que la fan tan rellevant per a la vida.

Els hidrògens, nitrògens i oxígens estan distribuïts d'una manera molt específica en cada molècula. Així, dues molècules s'atreuen entre si (en una estructura supramolecular determinada) quan es pot produir entre elles un nombre relativament elevat de ponts d'hydro-

gen. Així, en lloc de treballar amb una sola interacció forta i centralitzada, que no en permetria el reconeixement, es treballa amb forces febles i distribuïdes en la geometria de les macromolècules.

Tot i que això no és pròpiament termodinàmica, ajuda a mostrar que la tendència de la termodinàmica a distribuir energies en lloc d'acumular-les té rellevància en el reconeixement macromolecular. La termodinàmica intervé en la formació d'estructures a través de l'energia lliure de la interacció entre les molècules i l'aigua. Sabem que les molècules polars es dissolen bé en l'aigua i les apolars no. Aquesta característica es deu a un compromís entre les variacions energètiques i entròpiques de la interacció entre les molècules i l'aigua, que porten a les tendències hidrofòbiques o hidrofíliques. Aquestes tendències són decisives en fenòmens tan importants com el plegament de proteïnes (els aminoàcids polars tendeixen a posar-se prop de l'aigua i els apolars a amagar-se de l'aigua) o la formació de bicapes lipídiques que són la base estructural de tantes membranes biològiques, ja que els extrems polars dels fosfolípids es posen en contacte amb l'aigua i les cues apolars s'amaguen de l'aigua. Així, la minimització de l'energia lliure, que implica un compromís entre energia interna i entropia (a temperatura i volum constants) o entre entalpia i entropia (a temperatura i pressió constants), té un paper essencial en l'organització biològica.

**Conflicte entre eficiència i potència**

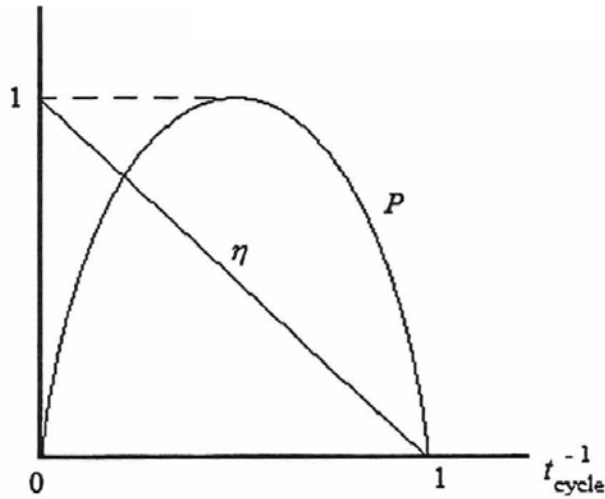
En pensar en màquines tèrmiques, s'acostuma a posar èmfasi en el rendiment amb què una màquina tèrmica cíclica pot transformar calor en treball, és a dir, el rendiment és definit com  $\eta = W/Q_1$ , on  $W$  és el treball fet en un cicle i  $Q_1$  la calor subministrada a la màquina per la font calenta en un cicle. El resultat clàssic de Carnot estableix que per a qualsevol màquina cíclica que treballi entre dues temperatures absolutes  $T_1$  i  $T_2$  el rendiment màxim ideal serà  $1 - (T_2/T_1)$ . Observem que aquest rendiment és purament físic. Si consideréssim el rendiment econòmic, ens hauríem de preguntar també pel preu al qual comprem el combustible i pel preu al qual venem el treball fet per la màquina (treball mecànic de màquines de tren o de vaixell, per exemple, o treball elèctric, en les centrals tèrmiques més usuals). Però un cop considerem els preus, entrem en una realitat que va més enllà de la física, ja que els preus depenen de la geologia (abundància de com-

combustible, dificultat d'extreure el combustible), de l'economia i de la política (guerres per la possessió de pous de petroli o de mines de carbó). Convé tenir present aquesta idea, perquè ajuda a situar millor el paper de la lògica de la física dintre del món humà, no pas com una lògica absoluta (que és el que sembla quan parlem de l'univers) sinó com una lògica parcial dintre d'un marc complex d'altres formes de lògica.

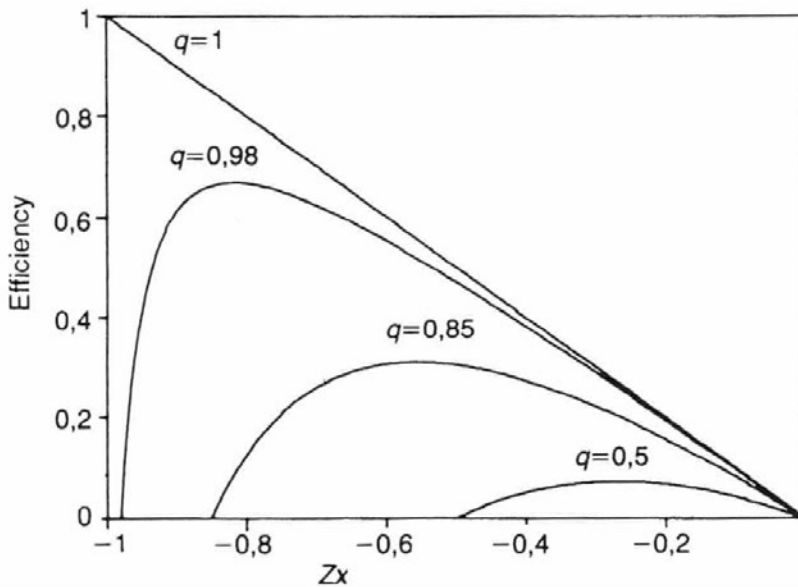
Però les màquines reversibles (com la que duu al límit superior de Carnot) són molt lentes, de manera que desenvolupen una potència molt baixa (de fet, nul·la). Això no és compatible amb un aprofitament raonable de l'energia, ja que necessitem l'energia en un temps concret, és a dir, necessitem potència no nul·la. Així, veiem que en tenir en compte el factor temps apareix un conflicte entre màxima eficiència, és a dir, màxim aprofitament del combustible, i mínima producció de residus (que correspondria, idealment, al procés reversible) i màxima potència. De fet, quan estudiem una màquina de Carnot que fa un cicle en un temps finit donat, el rendiment a màxima potència val  $1 - (T_2/T_1)^{1/2}$ , que òbviament és més petit que el rendiment màxim de Carnot.

Aquestes consideracions tenen un interès conceptual i pràctic considerable. D'una banda, si no som conscients del paper important del temps, pensarem que hem d'aspirar al rendiment de Carnot, cosa que ens portaria a una gran eficiència però a una gran ineficàcia. En segon lloc, perquè veiem que en general ens mourem entre dues optimitzacions antagòniques: la del rendiment i la de la potència. Si el preu del combustible és baix i el preu de venda del treball és alt, intentarem treballar a màxima potència (si volem optimitzar els guanys econòmics); si el preu del combustible és car i el preu de venda del treball és baix, convindrà treballar a màxim rendiment. En tercer lloc, aquestes consideracions ens fan tenir més present la complexitat de la biologia: no sempre interessa el màxim rendiment, sinó que molt sovint (en la caça, en l'aparellament, en la supervivència) pot interessar la màxima potència.

**Màxim rendiment en processos irreversibles acoblats.** En la primera secció hem comentat la rellevància de l'acoblament entre processos que redueixen l'energia lliure (i van, doncs, en el bon sentit termodinàmic) i processos que augmenten l'energia lliure (i que van en direcció oposada al bon sentit ter-



† Figura 1. Rendiment i potència (normalitzades) d'una màquina tèrmica de Carnot en funció de la inversa de la durada del cicle. Quan la durada és infinita, el rendiment és màxim (rendiment de Carnot) i la potència és nul·la. A mesura que la durada va disminuint, el rendiment disminueix, i la potència augmenta, ateny un màxim i després disminueix.



† Figura 2. Rendiment de la conversió d'energia entre dos processos termodinàmics acoblats en funció del quocient d'afinitats  $x$  i del grau d'acoblament  $q$ .  $Z$  és una constant que depèn dels coeficients de les lleis que relacionen els fluxos amb les forces ( $Z_2 = L_{11}/L_{22}$ ).

modinàmic). Com ja hem comentat, el límit termodinàmic es trobarà en la situació en què la producció total d'energia lliure sigui nul·la, ja que la segona llei ens diu que a temperatura i pressió constants la variació total d'energia lliure no pot ser positiva. Aquesta condició permet de trobar el rendiment màxim de dos processos irreversibles mútuament acoblats.

Suposem, per exemple, que els ritmes de dos processos venen donats per  $J_1$  i  $J_2$ , respectivament. Per exemple, si considerem una ATPasa  $F_0F_1$ ,  $J_1$  podria ser el nombre de mols d'ATP produïts per unitat de temps a partir d'ADP i de fosfat inorgànic (procés que fa augmentar l'energia lliure), i  $J_2$ , el nombre de mols de protons que passen d'una zona de potencial electroquímic elevat a una zona de potencial electroquímic baix, a través de l'ATPasa (procés que redueix l'energia lliure).

Suposem que les afinitats dels dos processos esmentats són  $A_1$  (per a la fosforilació  $\text{ADP} + \text{P}_{\text{in}}$  donant ATP, on  $\text{P}_{\text{in}}$  designa un fosfat inorgànic) i  $A_2$  (per a la transferència de protons  $\text{H}^+(\text{in})$  donant  $\text{H}^+(\text{out})$ , on *in* i *out* es refereixen al costat interior i exterior respectivament de la membrana mitocondrial interna), de manera que  $A_1 < 0$  i  $A_2 > 0$ . Recordem que l'afinitat  $A$  d'una reacció química (o d'una transferència de matèria des d'una posició inicial a una posició final) és l'energia lliure dels reactius menys la dels productes (o la de les substàncies en la posició inicial i la posició final, respectivament), de manera que afinitat positiva correspon a una disminució de l'energia lliure del sistema en tenir lloc la reacció o la transferència. En el cas de la fosforilació i del transport de protons que estem considerant, la producció d'energia lliure per unitat de temps,  $-J_1 A_1$ , és positiva per a la fosforilació (no és espontània) i la del transport de protons,  $-J_2 A_2$ , és negativa (sí que és espontània).

Suposem que les lleis que descriuen aquests dos processos, és a dir, que permeten expressar els seus fluxos en funció de les seves afinitats són  $J_1 = L_{11} A_1 + L_{12} A_2$ ,  $J_2 = L_{21} A_1 + L_{22} A_2$ , on els coeficients  $L_{11}$ ,  $L_{12}$ ,  $L_{21}$ , i  $L_{22}$  relacionen les afinitats amb els ritmes de reacció. Els coeficients  $L_{12} = L_{21}$  descriuen l'acoblament entre els dos processos (el flux de protons amb la fosforilació). Aquestes lleis lineals amb acoblament mutu formen part de la teoria clàssica dels processos irreversibles, i la igualtat entre els coeficients  $L_{12}$  i  $L_{21}$  s'anomena relació de reciprocitat d'Onsager (la deducció de la qual, el 1931, valgué a aquest autor el Premi Nobel de Química del 1968). Com que el pro-

cés és isotèrmic, el rendiment de Carnot és nul. Hom es pregunta, doncs, com es podria avaluar el rendiment màxim, que vindria donat pel valor absolut de  $J_1 A_1 / J_2 A_2$ , és a dir, pel quocient entre l'energia lliure aprofitada en la fosforilació dividida per l'energia lliure total alliberada pel transport de protons. El rendiment màxim depèn tan sols del grau d'acoblament  $q$  definit com  $q = L_{12} / (L_{11} L_{22})^{1/2}$ , cosa que fa veure la rellevància d'aquests coeficients. En concret, el rendiment màxim val  $\eta_{\max} = q^2 [1 + (1 - q^2)^{1/2}]^{-2}$ .

Els valors de  $L_{11}$ ,  $L_{12}$ ,  $L_{22}$  depenen de l'estructura concreta de la màquina molecular; per exemple, en l'ATPasa  $F_0F_1$ ,  $L_{22}$  està relacionat amb la permeabilitat del canal que deixa passar els protons a través de la molècula, mentre que  $L_{12}$  està relacionat amb com aquests protons, un cop dintre del canal, atreuen l'ADP i el fosfat inorgànic, els posen gairebé en contacte, i els donen energia per enllaçar el fosfat inorgànic i l'ADP per constituir un ATP.

### La temperatura i els límits de la vida

La temperatura juga un paper molt rellevant en la vida. Aquí en considerarem tres aspectes: la dimensió planetària, la vida a altes i a baixes temperatures, i el control de temperatura en els organismes homeotèrmics.

**Temperatura i planetes.** L'astrobiologia és una branca relativament nova de la ciència que estudia les relacions entre vida i planeta. Encara que només coneixem, ara com ara, vida a la Terra, la pregunta sobre les condicions generals per a la possibilitat de vida en altres planetes és molt interessant. A escala planetària és molt probable que només hi pugui haver vida en planetes que es troben a una temperatura que permeti tenir aigua líquida. Això estableix unes condicions entre la temperatura de l'estrella i la distància del planeta a l'estrella.

De totes maneres, la relació no és senzilla, perquè la radiació de l'estrella no és l'única font d'escalfament. Les mareas gravitatòries poden ser una altra font d'escalfament dels cossos celestes. Per exemple, Europa, una de les llunes de Júpiter que per fora és aigua glaçada, podria contenir aigua líquida en el seu interior, a causa de les mareas gravitatòries entre Júpiter i Europa, que són molt intenses. D'altra banda, pot ser que un planeta tingui aigua líquida però que la radiació predominant que arriba des de l'estrella sigui de longitud d'ona massa llarga, si l'estrella és freda (fotons massa poc energètics), de manera que no tinguin

prou energia per produir fotosíntesi; o podem tenir radiació d'ones molt curtes, si l'estrella és calenta (fotons de molta energia), però que són fotons destructius a causa de les seves capacitats ionitzants. El criteri d'habitabilitat basat en la presència d'aigua líquida permet seleccionar quins dels molts planetes exosolars que anem trobant satisfan aquestes condicions.

Sobre el planeta, la temperatura varia segons la latitud i l'altura, i constitueix una restricció considerable sobre les espècies que poden habitar en un cert ambient. L'adaptació a la temperatura i a altres característiques del clima (humitat, salinitat, vent) té una influència profunda en la constitució i les habituds de les espècies.

**Criopreservació.** Una altra situació interessant és la temperatura i els límits de la vida, situats ja en el nostre planeta. Hi ha molt d'interès a estudiar microorganismes termofílics, que resisteixen temperatures molt elevades, superiors als cent graus Celsius, ja que això ens podria donar algunes pistes sobre com devien ser els primers microorganismes que hi va haver a la Terra, quan encara estava força calenta. Això suscita, en particular, la qüestió de quins mecanismes tenen aquests organismes per tal d'evitar la desnaturalització de les seves proteïnes.

Una situació oposada és l'interès pels organismes que viuen en el gel, en zones polars, i que han d'evitar la congelació de l'aigua en el seu interior. En particular, actualment interessa com congelar organismes de manera que en descongelar-los continuïn vivint. Hi ha organismes relativament senzills en què això és natural o en què ja s'ha aconseguit artificialment, però hi ha un gran interès a aconseguir-ho en humans. De fet, hi ha companyies que fan el seu negoci promentent aquesta criopreservació de la vida. La idea és que si un individu està greument malalt i no hi ha estratègia mèdica capaç de salvar-lo, una possibilitat de supervivència seria congelar-lo i mantenir-lo durant anys fins que la medicina del futur fos capaç de guarir-lo.

Ara bé, això no és senzill, ja que cal preservar tots els òrgans i teixits de la persona. Conservar, per exemple, les xarxes neuronals del cervell no és gens fàcil. Fa relativament poc es va aconseguir congelar el cervell d'un conill i descongelar-lo posteriorment, de manera que la majoria de les seves estructures fossin pràcticament idèntiques abans i després de la congelació. Aquest és encara un tema obert que estableix una relació pràctica entre termodinàmica

i biologia. Aquests estudis de criopreservació han estat facilitats pels coneixements en congelació a què s'ha arribat en la conservació d'aliments. Per conservar aliments de manera adequada cal que la congelació sigui ràpida, ja que altrament es formen cristalls d'aigua relativament grans en les cèl·lules i en els espais intersticials entre cèl·lules, que tallen les membranes cel·lulars i escampen els fluids cel·lulars. Naturalment, si això passa, els aliments, després de la descongelació, seran tous i tindran un gust molt diferent del de l'aliment natural.

**Control fisiològic de la temperatura.** Un darrer punt de la relació entre termodinàmica i vida és el control de temperatura en organismes homeotèrmics, és a dir, que mantenen la seva temperatura dintre d'uns límits relativament estrets de variació, a diferència dels poiquilotèrmics, que tenen una amplitud més gran de variació de la seva temperatura.

El tema de la termoregulació és molt ric, i els mecanismes concrets varien segons les espècies. La temperatura interna dels organismes també va variant segons l'hora del dia, depenent d'una sèrie de mecanismes circadianis. El control de temperatura implica un cert nombre de sensors de temperatura, distribuïts per la pell i també, alguns, per l'interior del cos; de fet, aquests sensors no mesuren directament la temperatura, sinó el flux de calor que reben. Si la temperatura exterior és gairebé més alta que la del cos, percebran un flux de calor entrant relativament gran, i el cas oposat es produirà quan la temperatura exterior sigui més baixa que la del cos.

La temperatura es regula en bona part des del cervell, des de l'hipotàlem, i fa intervenir estratègies diverses: regulació del metabolisme, tremolors musculars que dissipin calor, regulació del radi dels vasos sanguinis per cedir menys o més calor a l'exterior, evaporació de suor... Una estratègia curiosa, per exemple, es dona en el teixit adipós marró d'animals que hibernen. Durant la hibernació, la fosforilació oxidativa funciona a baix rendiment, és a dir, la major part de l'energia escalfa l'organisme en lloc de produir tant d'ATP com en les èpoques normals; en canvi, quan arriba la primavera els canals passius de protons de la membrana es tapen i la majoria dels protons travessen els canals actius de l'ATPasa mitocondrial, de manera que augmenta el rendiment de la fosforilació.



## Conclusions

Hem vist que la termodinàmica és un camp científic de gran interès per als biòlegs i per als físics, i també per a la filosofia de la naturalesa. Arribar a aclarir com es fa compatible la biologia amb el segon principi de la termodinàmica no va resultar obvi. En sistemes en equilibri es tendeix cap a l'homogeneïtat i es produeix la mort. La vida ha d'estar més o menys allunyada de l'equilibri, de manera que la termodinàmica clàssica de l'equilibri, tot i que és molt útil, no subministra l'utilitatge complet per a la comprensió de la vida. Així, els organismes vius necessiten un flux de matèria i d'energia —en forma de nutrients— per tal de mantenir-se en vida. També cal que aquest flux permeti un balanç global d'entropia positiu, de manera que l'augment d'entropia del medi compensi la reducció d'entropia de l'organisme.

Aquí hem vist nou aspectes de les relacions entre la termodinàmica i la vida, agrupats en tres seccions referents a la segona llei, a l'entropia i a la temperatura. Entre aquests temes ens hem referit a les diferències entre estats d'equilibri i estats estacionaris de no-equilibri, als compromisos entre màxima eficiència i màxima potència, a les estructures dissipatives i l'organització espacial i temporal de sistemes prou allunyats de l'equilibri (sempre que l'allunyament no sigui excessiu i es caigui en un desordre caòtic), o a temes més particulars com organismes termofílics o estratègies de criopreservació.

Ho hem fet amb brevetat, aspirant a suggerir al lector temes d'estudi, en el cas que l'interessin. Entre els temes que no hem esmentat hi ha, per exemple, les relacions entre termodinàmica i origen de la vida, o termodinàmica i

evolució. ¿La vida va començar a les pressions i temperatures elevades de les surgències termals submarines? ¿Va sorgir a temperatura ambient i a les temperatures moderades d'estanys superficials? ¿Com han evolucionat els mecanismes de control de temperatura? Per exemple, les plomes van sorgir, evolutivament, com a aïllants tèrmics eficaços, i van passar uns quants mil·lennis fins que les plomes no van començar a servir per contribuir a la sustentació de les ales. La relació entre termodinàmica i vida, com he tractat d'apuntar, és molt suggeridora i polièdrica.

## Bibliografia

- BLUMBERG, M. S. (2004). *Body heat. Temperature and life on Earth*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- DI CERA, E. (ed.). (2000). *Thermodynamics in biology*. Oxford University Press, Oxford.
- DILL, K. [et al.] (2011). *Molecular driving forces. Statistical thermodynamics in biology, chemistry, physics and nanosciences*. Garland Science, London.
- JOU, D. (1984). *Termodinàmica de processos biològics*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona. (Traducció al castellà: JOU, D.; LLEBOT, J. E. *Introducción a la termodinàmica de procesos biológicos*, Labor, Barcelona, 1989; traducció a l'anglès: JOU, D.; i LLEBOT, J. E. *Introduction to the thermodynamics of biological processes*, Prentice Hall, Nova York, 1990; traducció al francès: JOU, D.; LLEBOT, J. E. *Introduction à la thermodynamique des processus biologiques*, Lavosier Tec/Doc, París, 1990.)
- JOU, D. (1992). *Física estadística i biologia molecular*. Publicacions de la Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra.
- LEBON, G.; JOU, D.; CASAS-VAZQUEZ, J. (2008). *Understanding non-equilibrium thermodynamics*. Foundations, Applications, Frontiers, Springer, Berlín.
- MOROZ, A. (2012). *The common extremalities in biology and physics*. Elsevier, Amsterdam.
- MOROWITZ, H. J. (1970). *Entropy for biologists*, Academic Press, Nova York.
- MOROWITZ, H. J. (1993). *Entropy and the magic flute*, Oxford University Press.
- PRIGOGINE, I. (1980). *From being to becoming: time and complexity in the physical sciences*. Freeman, Nova York.
- SCHNEIDER E. D.; SAGAN, D. (2005). *Into the cool: energy flow, thermodynamics and life*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHWARTZMAN, M. S. (2002). *Life, temperature and the Earth. The self-organizing biosphere*. Columbia University Press, Nova York.
- WILDE, M. (2017). *Cryopreservation: concepts and applications*. Callisto reference, Forest Hills, Nova York.