

WŁODZIMIERZ ŻELAWSKI, WOJCIECH GALIŃSKI

TERMODYNAMICZNE ASPEKTY ONTOGENEZY ROŚLIN

Złożoność struktur żywej materii i jej pozorne uporządkowanie były przyczyną dawniejszych wyobrażeń o niezupełnie fizycznym charakterze procesów biologicznych, a przede wszystkim o niestosowalności drugiej zasady termodynamiki do opisu rozwoju organizmu. Dyskusje co do fizycznej natury życia rozpełtał właściwie dopiero esej Schroedingera [13], chociaż przesłanki tej dyskusji pojawiły się znacznie wcześniej, w słynnym paradoksie „demonu Maxwella”. W latach sześćdziesiątych wydawało się już, że zarówno sam paradoks jak i pozorna niezgodność przebiegu ontogenezy z drugą zasadą znalazły wystarczające wyjaśnienie we wzajemnym powiązaniu pojęć termodynamiki i teorii informacji [4, 18].

Dziś dla znakomitej większości fizyków zgodność procesów życiowych z zasadami termodynamiki nie ulega już żadnej wątpliwości. Wielu z nich traktuje zjawisko życia w sposób deterministyczny, a niektórzy skłonni są nawet rozumieć życie jako złożoną tendencję sprzyjającą lub nawet nieuniknioną do osiągnięcia równowagi termodynamicznej w procesie rozwojowym świata [1, 2]. Wśród biologów jednak poglądy na fizyczną naturę życia są znacznie bardziej różnicowane. Abstrahując od prób metafizycznego rozwiązywania zagadki życia, fizyczne zinterpretowanie informacji — jako czynnika kształtującego struktury biologiczne, a nie występującego w procesie tworzenia struktur fizycznych — okazało się trudnym zadaniem.

Szczegółowa analiza takich problemów jak: ekwiwalentność entropii informacyjnej i termodynamicznej, relacja między porządkiem, strukturą i organizacją materii, mierzalność struktury i organizacji żywej materii, stacjonarność układu biologicznego itp., wskazuje na ciągłą ich aktualność. W szczególności kontrowersyjne wydają się być próby zastosowania dotychczasowych pojęć termodynamiki do opisu organizmów autotroficznych, u których trudno było by dopatrzeć się pobierania negentropii zawartej w pokarmie [13], lub nagromadzania informacji w trakcie ontogenezy [18, 19], albo też — wobec specyficznego przebiegu wzrostu roślin — dążenia do osiągnięcia ostatecznego stanu stacjonarnego [12, 22, 23]. Co prawda Górski [7] już dość dawno zwracał uwagę na to, że źródłem negentropii organizmu

roślinnego nie może być otoczenie, lecz jakaś — bliżej przez autora nieokreślona — „zdolność organizacyjna”, tworząca i podtrzymująca strukturę żywej materii. Jednak dotychczasowe rozważania nie doprowadziły jeszcze do zrozumienia specyficznych dla roślin termodynamicznych aspektów ontogenezy, a jednocześnie nasunęły wiele istotnych wątpliwości co do stosowanych w tej dziedzinie pojęć i terminologii.

Trudno uwierzyć, ale niefrasobliwe użycie niektórych słów lub tylko nieznaczne wykroczenie poza ustaloną konwencję terminologiczną rodzi niekiedy problemy pozorne, będące potem źródłem nieporozumień i jałowych dyskusji. Przykładem może tu być używanie w biologii takich pojęć jak: porządek, struktura, organizacja i informacja. Okazuje się, że nie zawsze są one zdefiniowane jednoznacznie (np. porządek często myli się z organizacją lub strukturą), albo słowo użyte w pewnej konwencji daleko odbiega od swego potocznego znaczenia (np. informacja w ilościowej teorii informacji), albo wreszcie nazwa pojęcia została wprowadzona z powodu formalnego podobieństwa struktur matematycznych, występujących w różnych dziedzinach wiedzy (np. entropia informacyjna i termodynamiczna). Trzeba podkreślić, że niektórzy autorzy sygnalizowali już od dawna nieprecyzyjne używanie wymienionych pojęć. Na przykład Pierce [9] podawał w wątpliwość związek entropii informacyjnej i termodynamicznej, Denbigh [6] zwracał uwagę na mylenie pojęć porządku i organizacji i częste używanie ich jako synonimów, zaś Czernawski [5] zakwestionował stosowalność zasady Prigogine'a do opisu dynamiki rozwojowej układów biologicznych — ale głosy tych wszystkich autorów pozostawały niezauważone.

Niełatwo jest podjąć na nowo temat, który wzbudził tyle sprzecznych opinii, że wydaje się być nierozwiązywalnym. Niech więc naszym skromnym tytułem do zabrania głosu w tej sprawie będzie z jednej strony znajomość fizjologii organizmu roślinnego (który nieczęsto bywa obiektem rozważań biofizycznych) a z drugiej wiara w słuszność tezy Einsteina — iż szansę rozwiązania jakiegoś zagadnienia mają rzeczywiście tylko ci, którzy jeszcze nie wiedzą, że jest ono nierozwiązalne.

Entropia, struktura materii i tzw. porządek termodynamiczny

W połowie ubiegłego stulecia Clausius ostatecznie sformułował drugą zasadę termodynamiki, wprowadzając do nauki pojęcie entropii (gr. *εντροπια* zwrócenie się, obrót) przy użyciu którego wyznaczył tę część ciepła, która w procesie cyklicznym nie daje się zamienić na pracę. Atomistyczny obraz świata ówczesnych lat kształtowała teoria klasyczna, czego naturalną konsekwencją były poszukiwania interpretacji drugiej zasady termodynamiki na gruncie mechaniki. W wyniku tych poszukiwań Boltzman sformułował swoje słynne twierdzenie *H*, w którym związał wartość entropii z ilością stanów dozwolonych układu. Ponieważ w wielu samorzutnych przemianach termodynamicznych następuje utrata regularnej struktury materii, przyjęło się uważać, że wzrost entropii oznacza zmniejszenie porządku, tj. zwię-

kszenie chaosu w układzie *. Konsekwencją przyjęcia założenia, że wzrost entropii oznacza zmniejszenie porządku a także założenia *implicite*, że miara porządku jest odwrotnością miary chaosu, było potraktowanie entropii, czyli logarytmu ilości stanów dozwolonych, jako miary chaosu (i porządku) w ogóle. Tak zdefiniowana miara nie określa jednak porządku w intuicyjnym sensie tego pojęcia [8, 16] a szczególnie niektórych regularności budowy organizmów żywych, będących wrazem organizacji biologicznej.

Utożsamianie pojęć organizacji i porządku było niewątpliwie spowodowane zafascynowaniem biofizyków skomplikowaną, ale jednak w dużym stopniu również regularną (pozornie uporządkowaną) strukturą układu biologicznego, która rzeczywiście jest stanem mało prawdopodobnym w porównaniu z pierwotnie chaotycznym rozproszeniem w otoczeniu elementów strukturę tę tworzących.

W dążeniu do termodynamicznego opisu żywego organizmu pominięto niestety bardzo ważne cechy, różniące struktury fizyczne i biologiczne. Najważniejszą jest sposób ich powstawania: struktura fizyczna jest wynikiem przypadkowej realizacji pewnej klasy stanów dozwolonych, przy czym rozkład przestrzenny elementów ją tworzących wynika jedynie z warunku minimum energii; w przypadku struktury biologicznej trudno jest mówić o jej zupełnie przypadkowej realizacji, struktura taka bowiem, oprócz ograniczeń natury czysto energetycznej wykazuje również ograniczenie natury informacyjnej, związane z właściwościami funkcjonalnymi organizmu. Te ostatnie mogą być nawet uważane za jedną z cech definicyjnych struktury biologicznej.

Wydaje się, że właśnie to subiektywne „odczucie porządku” jakiemu ulegli badacze struktury biologicznej, wsparte jeszcze przeświadczeniem o możliwości zmierzenia ilości porządku przy pomocy miary wynikającej ze statystycznej definicji entropii termodynamicznej, zaciążyło na wiele lat nad rozwojem termodynamiki układów biologicznych.

Wyrazem tendencji do utożsamiania „porządku fizycznego” z „porządkiem biologicznym” było wprowadzenie przez Schroedingera [13] pojęcia „aperiodycznego kryształu” — dla określenia specyficznie „uporządkowanych” sekwencji biopolimerów. Jako miarę „uporządkowania” układu biologicznego wprowadził Schroedinger pojęcie negentropii, tj. entropii ujemnej. Do podtrzymania swej egzystencji organizm miałby się żywić pokarmem o dużej zawartości negentropii, czyli wykorzystywać zasoby „porządku” zawartego w otoczeniu. W przypadku zwierząt byłby to „porządek” zawarty w strukturach związków pokarmowych, natomiast w przypadku fotosyntetyzujących organizmów roślinnych źródła negentropii próbowano dopatrywać się w wysokoenergetycznym promieniowaniu słońca [17]. Jednak takie źródło negentropii, nawet jeśli by było ilościowo wystarczające, nie mogłoby wytworzyć struktury biologicznej, która — jak wspomniano wyżej — różni się od struktury niebiologicznej tym, że powstaje w rezultacie dodatkowych ograniczeń w postaci oddziaływań natury informacyjnej.

* Nie jest to jednak wcale takie oczywiste wobec istnienia przemian samorzutnych powiązanych z powstaniem regularnej struktury (np. krystalizacja przechłodzonej cieczy).

W strukturach układów zamkniętych, a także w strukturach dysypatywnych, powstających niekiedy w niebiologicznych układach otwartych rozmieszczenie elementów budujących te struktury ma charakter spontaniczny, podczas gdy realizacja określonej struktury biologicznej jest czymś więcej niż powstaniem określonej konfiguracji atomów, jonów i cząsteczek w przestrzeni zajmowanej przez organizm; postulowanie miary tej struktury jako pewnej funkcji całkowitej ilości stanów dozwolonych byłoby właśnie traktowaniem jej jako wielkości statystycznej. Procesy, które zachodzą w czasie rozwoju żywego organizmu nie polegają więc na zmianach „porządku termodynamicznego” gdyż „porządek” wg którego zbudowany jest organizm nie jest analogiem „porządku” kryształu, czy nawet struktury dysypatywnej.

Informacja, struktura biologiczna i organizacja

Strukturę komórkową i subkomórkową układów biologicznych tworzą elementy zintegrowane na sposób fizyczny, dostatecznie stabilny, żeby trwać w tym stanie strukturalizacji i jednocześnie kształtować przestrzenne warunki funkcjonowania procesów fizjologicznych. Struktura biologiczna organizuje się według pewnego programu informacyjnego, zawartego w genomie i modyfikowanego przez oddziaływanie środowiska. Dzięki właściwościom receptorów, które posiada każdy układ biologiczny sygnały informacyjne ulegają przekształceniu na bodźce fizjologiczne, podlegające następnie amplifikacji i transformacji na działanie układu z reguły niewspółmierne do wielkości odebranego sygnału. W związku z tym można uważać, że poza układami biologicznymi, lub wytworzonymi przez nie układami technicznymi, nie istnieją w przyrodzie żadne inne procesy informacyjne.

Świadomość, że układ biologiczny kształtuje się pod wpływem ograniczeń określonych głównie przez program genetyczny skłania od dawna badaczy do poszukiwania związków między ilością informacji zawartą w zakodowanych sygnałach tego programu i stopniem „uporządkowania” układu, wyrażonym negentropią. W wyniku prób uogólnienia przez Brillouina [4], prac Szilarda [15] i Shannona [14] niektórym wydawało się nawet, że można przeliczać ilość informacji wyrażoną w bitach, na zmiany entropii termodynamicznej wyrażonej w $J \cdot K^{-1}$.

Z rozważań Pierce'a [9] i niektórych innych autorów wynika, że obie entropie — informacyjna i termodynamiczna nie mają ze sobą nic wspólnego poza nazwą i podobieństwem formuł matematycznych. Podobieństwo to wynika z zastosowania do ich wyliczenia tego samego funkcjonału średniego logarytmu prawdopodobieństwa, natomiast różnice są konsekwencją nieporównywalności, a w szczególności niewspółmierności fizycznych wielkości, na których rozkłady prawdopodobieństwa działa wspomniany funkcjonał; dopatrywanie się ekwiwalentności obu entropii jest więc przykrym nieporozumieniem. Również triumfalnie ogłoszone „wypędzenie demona Maxwella” [4] oparte na hipotezie, że odbierane sygnały informacyjne powodują zmniejszenie entropii układu, opiera się na nieporozumieniu. Do skutecznego segregowania cząstek demonowi nie wystarcza bowiem samo odebranie

sygnału o zbliżającej się cząstce, lecz jest mu jeszcze potrzebna wiedza — co z tą cząstką należy zrobić; dopiero ta wiedza, a więc nie ilość informacji w sensie teorii Shannona, umożliwia demonowi działania ograniczające samorzutny bieg wydarzeń. Ponieważ wchodzi tu w grę problem realizacji jakiegoś z góry zadanego programu działania, (w którym odbiór sygnałów informacyjnych jest tylko jednym z wielu elementów i nie daje się „przeliczyć” na spadek entropii), to wszystko wskazuje na to, że także problem demona Maxwella wykracza poza ramy dotychczasowej termodynamiki.

Przy podejmowaniu prób termodynamicznego opisu organizmów żywych zbiegły się jednocześnie trzy istotne nieporozumienia: po pierwsze — utożsamiono proces kształtowania struktury biologicznej z powstawaniem struktury fizycznej; po drugie — utożsamiono pojęcie entropii termodynamicznej z pojęciem entropii informacyjnej; po trzecie — zignorowano fakt, że o ostatecznym kształcie struktury biologicznej decyduje nie tylko informacja genetyczna, ale także środowiskowa (fenotypowa zmienność roślin jest tu szczególnie dobrym przykładem).

Ilościowa teoria informacji, stworzona dla konkretnych celów przekazywania sygnałów w telekomunikacji, okazała się więc być niewystarczającym narzędziem do opisu struktury i organizacji układów biologicznych. Wielu uczonych intuicyjnie wyczuwało tu brak jakiejś jakościowej teorii informacji i wskazywało na nieporównywalność (nierównorzędność) struktury fizycznej i biologicznej. Wyłaniające się trudności usiłowano pokonać przez wprowadzenie dodatkowych pojęć takich jak: aperiodyczny kryształ [13], entropia strukturalna [7], praca porządkująca [19], jakość informacji [3], wartość informacji [20, 21]; jednak rzeczywista istota zagadnienia tkwi w braku sformułowanej w kategoriach fizycznych definicji takich pojęć jak: informacja, struktura biologiczna i organizacja.

Proponuje się następujące konwencje terminologiczne: Informacja jest to takie działanie na układ, które powoduje reakcje tego układu stanowiące o nietrywialnych przebiegach procesów samorzutnych; przebieg nietrywialny to taki, którego prawdopodobieństwo a priori nie jest maksymalne. Z powyższej definicji wynika, że aby układ mógł zareagować konieczne jest przekształcenie sygnału zewnętrznego na bodziec wewnętrzny układu, zaś aby przebieg procesów samorzutnych był nietrywialny konieczna jest amplifikacja i dalsza transformacja tego bodźca, wykorzystująca dodatkowe źródło energii.

Struktura biologiczna tym właśnie różni się od struktury fizycznej, że powstaje nie tylko w wyniku oddziaływań o wyłącznie energetycznym charakterze, lecz również jako rezultat omówionych wyżej oddziaływań informacyjnych. Struktura biologiczna odzwierciedla zatem współdziałanie sygnałów informacyjnych i oddziaływań energetycznych i jest wyrazem ograniczeń nałożonych przez te pierwsze na samorzutne przemiany termodynamiczne.

Z powyższego wynika także, że tworzenie struktury biologicznej jest procesem organizacji. Można ten proces zdefiniować jako nietrywialny (bo wymuszony przez oddziaływania informacyjne) sposób realizacji procesów samorzutnych, który umożliwia wyodrębnienie układu z otoczenia i podtrzymywanie jego nierównowagowości. Organizacja nie jest więc porządkowaniem w sensie zmniejszania

entropii, lecz jest jedynie ograniczeniem naturalnie postępującego chaosu, który by się nieuchronnie dokonywał, gdyby nie było sił wynikających z oddziaływań informacyjnych.

Z podanych tu definicji wynika bezpośredni związek informacji, struktury biologicznej i organizacji jako właściwości typowych jedynie dla organizmów żywych i ewentualnie ich wytworów, (podobnie zresztą jak sama informacja).

Stacjonarność i nierównowagowość w ontogenezie roślin

Układ biologiczny jest układem otwartym i nierównowagowym, a ciągła wymiana materii między organizmem i otoczeniem, uznawana jako jedna z podstawowych cech życia, jest nierozzerwalnie związana z przepływem energii. Wśród badaczy zajmujących się termodynamiką życia nie ma zgodności co do stopnia odejścia układów biologicznych od stanu równowagi. Jedni wypowiadają tezy o liniowym zakresie nierównowagowości [10, 12], inni zwracają uwagę na możliwą nieliniowość [22], a jeszcze inni [3] uważają, że nawet nieliniowa termodynamika nierównowagowa nie stanowi konstruktywnej metody opisu układów biologicznych, z uwagi na periodyczny charakter wielu procesów składających się na funkcjonowanie tych układów.

Idea, że układ biologiczny — jako całość — ewoluuje w ciągu swego rozwoju osobniczego w kierunku osiągnięcia stanu minimum intensywności produkcji entropii, jak to ma miejsce w niebiologicznych układach otwartych spełniających postulaty Onsagera, znalazła swój wyraz w pracach: Prigogine, Wiame [12], Prigogine [10, 11]. Jednak przy porównywaniu zmian dotyczących intensywności produkcji ciepła w ontogenezie niektórych zwierząt z postulowanym przez zasadę Prigogine'a zmniejszeniem intensywności produkcji entropii wyłoniły się pewne trudności interpretacyjne. Okazało się bowiem, że cały okres embriogenezy charakteryzuje się nie spadkiem, lecz wzrostem względnej dysypacji ciepła, co by pośrednio świadczyło o odchodzeniu a nie o przybliżaniu się do stanu stacjonarnego [18].

Dla roślin nie ma wystarczających danych eksperymentalnych o zmianach intensywności produkcji ciepła w ontogenezie, które by mogły potwierdzić tezę o odchodzeniu układu od stanu stacjonarnego. Jednak fakt nieprzerwanego różnicowania się nowych struktur i wzrostu trwającego całe życie [24] nasuwa pewne analogie z embriogenezą organizmów zwierzęcych. Choć w biologii roślin przyjęto się mówić o embriogenezie tylko w odniesieniu do zarodków tworzących się w nasionach, to jednak, z punktu widzenia „stawania się” organizmu i wykształcania jego podstawowych struktur — całe życie rośliny jest jak gdyby jedną przedłużającą się fazą embriogenezy; dlatego wątpliwości wysunięte przez biologów badających zwierzęta — co do stosowności zasady Prigogine'a w okresie rozwoju embrionalnego — wydają się być istotne również dla całej ontogenezy organizmu roślinnego.

O tym, że organizm w czasie swego rozwoju zmierza do ostatecznego stanu

stacjonarnego można by mówić tylko wtedy, gdyby istniała możliwość samorzutnego dojścia do tego stanu. W przypadku zwierzęcego układu biologicznego oznaczałoby to stałe dążenie do osiągnięcia stanu bierności, w którym nie ma już możliwości wykonania pracy użytecznej, zaś w przypadku ciągle rozwijającego się organizmu roślinnego prowadziłoby to do ustania wzrostu; jednak w obu wypadkach egzystencja układu biologicznego możliwa jest tylko pod warunkiem stałego i aktywnego podtrzymywania jego nierównowagowości i niestacjonarności.

Prawdopodobnie Czernawski [5] ma rację, że opis organizmu jako całości przy pomocy dotychczasowych pojęć termodynamiki nie prowadzi do twórczych uogólnień. Dla układów biologicznych, szczególnie roślinnych, ważna jest bowiem nie tylko duża nierównowagowość poszczególnych części, ale także współistnienie żywych i martwych elementów w ich budowie. Te martwe elementy zwykle tworzą szkielet konstrukcyjny, na którym formuje się właściwa struktura, istotna dla funkcjonowania całości. Funkcjonowanie organizmu roślinnego jest możliwe tylko dlatego, że taki układ biologiczny jest układem otwartym, w którym procesy pobierania energii przewyższają procesy dysypacji; trwanie układu biologicznego — jako całości — jest więc znacznie bardziej „kosztowne” niż podtrzymywanie stanu stacjonarnego a kryterium życia nie może być minimalizacja tych kosztów.

Podsumowanie

Tworzenie żywego organizmu — wbrew niekiedy jeszcze zdarzającym się poglądom (por. np. „termodynamiczny imperatyw Lindsay’a”) — nie dokonuje się przeciw drugiej zasadzie termodynamiki i nie jest związane ze zmniejszaniem entropii układu, ani z akumulacją negentropii pobieranej z otoczenia. Powstawanie struktury biologicznej nie jest porządkowaniem w sensie klasycznej termodynamiki, nie ma tu bowiem analogii do naturalnego procesu krystalizacji, ani nawet do jakiegoś specyficznego porządkowania, wymuszonego tylko działaniem sił zewnętrznych (jak w przypadku ciekłych kryształów lub struktur dysypatywnych).

Tworzenie struktury żywej materii nie jest również losowym (w sensie statystycznym) wybieraniem jednej zdolnej do życia, spośród wielu możliwych, konfiguracji elementów, lecz jest procesem organizacji, zgodnym z działaniem ograniczeń, wynikających z informacji genetycznej i środowiskowej. Mimo że ilość odbieranych sygnałów informacyjnych odgrywa w procesach życiowych pewną rolę to jednak wzrost entropii informacyjnej układu biologicznego — o ile w ogóle da się określić — nie może być uznany za miarę zmniejszenia entropii termodynamicznej; oba te pojęcia należy traktować jako zasadniczo różne.

Rozwój nie jest także procesem dochodzenia układu do końcowego stanu stacjonarnego. Elementy procesów składających się na ten rozwój mają charakter nierównowagowych przemian termodynamicznych i mogą być w taki sposób sprzężone między sobą, że powoduje to możliwość istnienia lokalnych stanów stacjonarnych. Jednak ontogeneza — jako całość — jest trwaniem układu biologicznego

w stanie niestacjonarnym, w którym oddziaływania informacyjne ograniczają przebieg procesów samorzutnych.

Działanie sił fizycznych, o charakterze informacyjnym, a zatem nie wchodzących do równań bilansowych termodynamiki klasycznej i nierównowagowej powoduje, że ani jedna, ani druga nie stanowi wystarczającej podstawy do opisu rozwoju żywych organizmów. Po to, by stało się możliwe niebałamutne operowanie pojęciami termodynamiki w biologii konieczne by było stworzenie teorii, która wyrazi w sposób ilościowy wielkość ograniczeń hamujących samorzutny bieg wydarzeń i warunkujących powstawanie struktury biologicznej. Teoria taka mogłaby być jednocześnie określeniem fizycznej zasady optymalności procesów życiowych [3]. Wydaje się obecnie, że minimalizacja kosztu energetycznego informacji w stosunku do energii działania wyzwolonej w układzie może stanowić istotę tej zasady.

Praca wykonana w ramach problemu MR-II-7, koordynowanego przez PAN a przeznaczona do publikacji w pracy zbiorowej: „Thermodynamics and regulation of biological processes” przygotowywanej pod redakcją A. I. Zotina.

LITERATURA

- [1] Baranowski B., 1979. Termodynamika a życie. *Wiad. Chem.* 2 (380), 67—74.
- [2] Baranowski B., 1981. Some Thermodynamical Comments to the Origin and Evolution of Life. *Viva Origino* 9, 49—54.
- [3] Blumenfeld L. A., 1974. *Problemy biologiczkiej fizyki*. Nauka — Moskwa. Wyd. polskie: *Problemy fizyki biologicznej*, PWN, Warszawa 1978.
- [4] Brillouin L., 1962. *Science and Information Theory*. Academic Press — New York. Second Edition. Wyd. polskie: *Nauka a teoria informacji*. PWN, Warszawa, 1969.
- [5] Czernawski D. S., Romanowski J. M., Stiepanowa N. W., 1975. *Matematyczne modelowanie w biofizyce*. Nauka — Moskwa. Wyd. polskie: *Matematyczne modelowanie w biofizyce*, PWN, Warszawa 1979.
- [6] Denbigh K. G., 1975. *An Inventive Universe*. Hutchinson and Company (Publishers) Ltd, London. Wyd. polskie: *Świat i czas*, PWN, Warszawa 1979.
- [7] Górski F., 1966. *Plant Growth and Entropy Production*. Zakład Fizjologii Roślin PAN — Kraków.
- [8] Jones M. N., 1979. The scope of thermodynamics in biochemistry. In *Biochemical thermodynamics*. Ed. M. N. Jones, Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1—14.
- [9] Pierce J. R., 1961. *Symbols, Signals and Noise: The Nature and Process of Communication*. Harper and Brothers — New York. Wydanie polskie: *Symbole, sygnały i szumy*, PWN, Warszawa 1967.
- [10] Prigogine J., 1955. *Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes*. Thournes — Chicago.
- [11] Prigogine J., 1972. *La Thermodynamique de la Vie*. *La Recherche* 3 (24), 547—562.
- [12] Prigogine J., Wiame J. M., 1946. *Biologie et Thermodynamique des Phénomènes Irreversibles*. *Experientia* 2, 451—453.
- [13] Schroedinger E., 1944. *What is Life?* Cambridge University Press.
- [14] Shannon C. E., 1948. A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Techn., Journal* 27, 379—423, 623—653.
- [15] Szilard L., 1928. Über die Entropieverminderung in einem thermodynamischen System bei Eingriffen intelligenter Wesen. *Z. Phys.* 53, 840—856.

- [16] Tonnelet J., 1979. Qu'est-ce qu'un être vivant? *La Recherche* 10, 614—622.
- [17] Tribus M., Mc Irvine E. C., 1971. Energy and Information. *Scien. Amer.* September.
- [18] Trinchler K. S., 1964. *Biologija i informacija*. Nauka — Moskwa.
- [19] Trinchler K. S., 1975. Information and Biological Thermodynamics. *Entropy and Information in Science and Philosophy*, Ed. Kubat Zeman: 105—123. Elsevier Scientific Publishing Co, Amsterdam—Oxford—N. York.
- [20] Volkenstein M. Vl., Chernavskii D. S., 1978. Information and biology. *Journ. Social Biol. Struct.* I, 95—108.
- [21] Wolkenstein M. W., 1978. *Obszczaja biofizika*. Nauka — Moskwa.
- [22] Zotin A. J., 1974. *Termodinamiczeskij podchod k problemam razvit'ja, rosta i starienija*. Nauka, Moskwa.
- [23] Zotin A. J. (red.), 1976. *Termodinamika biologiczeskich processow*. Nauka — Moskwa.
- [24] Żelawski W., 1981. Modelling of the Dry Matter Accumulation in Plants by Means of Asymptotic (logistic) and Exponential Functions: *Studia Forestalia Suecica* nr. 160, 31—38.

Prof. dr hab. WŁODZIMIERZ ŻELAWSKI

Zakład Fizjologii Roślin, Instytut Biologii Roślin, SGGW-AR,
Warszawa 02-528, ul. Rakowiecka 26/30.

Mgr WOJCIECH GALIŃSKI

Zakład Fizjologii Roślin, Instytut Biologii Roślin, SGGW-AR,
Warszawa 02-528, ul. Rakowiecka 26/30.